



网络出版日期:2022-03-08

doi:10.7606/j.issn.1004-1389.2022.03.001

网络出版地址:<https://kns.cnki.net/kcms/detail/61.1220.s.20220304.1622.028.html>

## 甘蓝型油菜黄化转绿型突变系的光合特性

张耀文,关周博,李少钦,侯君利,董育红,张文学,田建华

(陕西省杂交油菜研究中心,国家油料作物改良中心 陕西油菜分中心,陕西杨凌 712100)

**摘要** 为解析甘蓝型油菜光合生理特性,以稳定遗传的黄化转绿型突变系和近等系为材料,对多种光合特性进行了比较研究。结果表明:随着叶片发育,突变系与近等系的LPL、SPL叶绿素含量间的差异分别由70.34%、67.40%缩减为0.07%、0.17%;突变系叶绿素含量的增长速率比近等系高156.62%~727.03%、118.72%~7400.00%。突变系主要光合器官的4种光合色素含量均显著低于近等系。突变系叶片与角果的光饱和点、光补偿点、光量子效率、光呼吸速率、CO<sub>2</sub>饱和点、暗呼吸速率均显著高于近等系。突变系的LPL、SPL、SS的羧化效率均极显著低于近等系。突变系叶片的初始荧光、PSⅡ调节性能量耗散的量子产额、非光化学猝灭系数极显著高于近等系。突变系SS的PSⅡ调节性能量耗散的量子产额极显著高于近等系。突变系与近等系间LPL、SPL、SS的光合面积差异分别由(前期)25.85%、24.23%、14.15%逐步缩减为(后期)无差异。突变系的叶片数、角果数、株高、生物学产量仅在个别阶段显著低于近等系。在成熟期,突变系的分支部位、主花序长度显著低于近等系,而突变系的主花序角果数则显著高于近等系。甘蓝型油菜黄化转绿型突变系是一种具有较高研究利用价值的新型油菜叶色突变系。

**关键词** 甘蓝型油菜;黄化转绿型突变系;光合特性;比较;利用

中图分类号 S565.4

文献标志码 A

文章编号 1004-1389(2022)03-0257-13

根据叶色变异后能否转绿可将作物的叶色突变体分为转绿和非转绿两种类型<sup>[1]</sup>,转绿型突变体又可分为白化转绿型和黄化转绿型<sup>[1-2]</sup>,其中黄化转绿型突变体对研究作物的叶绿体发育机制、光合机理及进行高光效育种均具有重要价值。在水稻<sup>[3-12]</sup>、小麦<sup>[13-14]</sup>、大豆<sup>[15-16]</sup>、大麦<sup>[17-18]</sup>、棉花<sup>[19-22]</sup>等作物上均已发现黄化转绿型突变体。前人的研究表明,不同作物(来源)的黄化转绿型突变体在光合色素含量及组成、光合能力、叶绿素荧光参数等方面表现出不同甚至相反的结果:突变体的叶绿素a含量降低<sup>[4-5,16]</sup>,叶绿素b含量降低<sup>[5,8,16]</sup>甚至不存在<sup>[7]</sup>,突变体的叶绿素a/b比值升高<sup>[20]</sup>、降低<sup>[21]</sup>,突变体的净光合效率降低<sup>[6,8,10,14]</sup>、升高<sup>[4,20]</sup>或无差异<sup>[9]</sup>,突变体的叶绿素荧光参数降低<sup>[5,10,12,16]</sup>、升高<sup>[4]</sup>。因此尚难以全面理解叶色突变体的生理生化特性及对光合特性影响的机制。

相对于水稻、小麦等作物,目前油菜中发现的黄化转绿型叶色突变体较少,仅董遵等<sup>[23]</sup>、赵云

等<sup>[24]</sup>、肖华贵等<sup>[25]</sup>、张泽斌等<sup>[26]</sup>在甘蓝型油菜、李玮等<sup>[27]</sup>在芥菜型油菜中发现了黄化转绿型突变体。因叶色突变的来源、研究方法不同所得结论有较大差异,尚需发现更多的突变体进行广泛深入的研究。同时,前人多是在黄化期间的某个时间节点对油菜黄化材料进行研究,所得结论也不能全面解析黄化转绿型突变系的光合特性的动态变化。笔者研究团队于2013年在田间发现甘蓝型油菜可转绿型黄化突变株,具体表型性状表现为:子叶绿色,3种类型真叶(长柄叶、短柄叶、无柄叶)初生的幼嫩叶均为黄色,随着发育由叶缘向叶柄处逐渐转绿最终恢复正常叶色。新生的主茎、花蕾、角果也不同程度黄化随后逐渐复绿。其表型有别于前人的报道,是一种甘蓝型油菜的新型叶色变异材料。经过多代筛选已获得可稳定遗传的黄化转绿型突变系(Yellow green-revertible line,Ygr)和正常叶色的近等系(Near isogenic line,Nil)。油菜叶色近等系因与突变系遗传背景的高度一致,是研究油菜叶色变异光合特性的理

收稿日期:2021-04-26 修回日期:2021-10-08

基金项目:陕西省重点研发计划(2021NY-088)。

第一作者:张耀文,男,副研究员,主要从事油菜光合生理和高光效育种研究。E-mail:517703939@qq.com

想材料。本试验以黄化转绿型突变系(Ygr)和正常叶色的近等系(Nil)为材料,对多个光合器官的多种光合特性的变化过程进行比较,以期能够为研究油菜的光合特性机理提供有益的参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

陕西省杂交油菜研究中心选育的甘蓝型油菜黄化转绿型突变系(Ygr)和正常叶色的近等系(Nil)。试验于2018—2019和2019—2020年在陕西省杂交油菜研究中心试验田进行,每个材料种植12行;田间管理按本中心统一要求进行。

在五叶期(2019-10-10)、抽薹期(2020-03-23)、选择刚展开第5叶位长柄叶(Longpetiole leaf,LPL)、倒1叶位的短柄叶(Shortpetiole leaf,SPL);初花期(2020-03-28)选择主茎上的花蕾(Flower bud,FB)、盛花期(2020-04-02)选择绿色茎秆(Main stalk skin,MSS),角果期(2020-04-14)选择主茎第2~5位角果(Siliques skin,SS)进行测定。

### 1.2 测定项目及方法

1.2.1 光合色素 叶片叶绿素含量变化的测定:在五叶期、抽薹期分别标记刚展开的长柄叶、短柄叶,每个材料标记10株;用SPAD502叶绿素测定仪对已标记的叶片进行定点测量(叶绿素含量用SPAD值表示),此后每隔3d重复测定一遍,取平均数进行统计。按照新叶抽出时间划分为前期(A1d-A6d)、中期(A9d-A12d)、后期(A12d以后)3个阶段进行比较分析。

光合色素含量变化:在五叶期、抽薹期、初花期、角果期对长柄叶、短柄叶、花蕾、绿色茎秆、主茎进行取样,剪碎混匀后称取1g样品,按照张耀文等<sup>[28]</sup>测定的方法进行测定。分别在5d、10d、15d后在同样部位取样进行测定。

1.2.2 光合面积 单叶片、角果面积生长变化的测定:在五叶期、抽薹期标记刚展开的长柄叶、短柄叶,Ygr和Nil各标记10株。对已标记的叶片在固定部位进行长、宽测定,按照曹栎等<sup>[29]</sup>的系数回归法计算单叶面积。此后每隔3d重复测定一遍。叶片的生长阶段划分同上。在2019-03-25对Ygr和Nil主茎上所开的花进行标记(每个材料标记10株),从2019-03-30开始测量角果的长、宽,按照张耀文等<sup>[30]</sup>的方法计算单个角果的面积。同上,每隔3d重复测定一遍。将角果生

长阶段按照开花后日期划分为前期(A1d-A10d)、中期(A13d-A16d)、后期(19d以后)3个阶段进行比较。

单株绿叶面积、角果皮面积测定:在不同生长时期,Ygr和Nil各选取15株均匀一致的植株,按照张耀文等<sup>[28]</sup>的方法分别测定单株绿叶面积、角果皮面积。

1.2.3 气体交换参数 不同光照条件下气体交换参数的测定:在2019-10-16、2020-03-29、2020-04-12分别选择第5叶位长柄叶(LPL)、倒1叶位短柄叶(SPL)、主序上的角果(第6~8位)用Li-6400便携式光合作用测定系统进行测定,测定方法同参考文献<sup>[30]</sup>。

不同CO<sub>2</sub>浓度下气体交换参数测定:在2019-10-17、2020-03-30、2020-04-13选择分别选择第5叶位LPL、倒1叶位SPL、主序上第6~8位的角果,用Li-6400便携式光合作用测定系统进行测定,测定方法同参考文献<sup>[30]</sup>。

1.2.4 叶绿素荧光参数 在2019-10-16、2020-03-29、2020-04-13分别选择第5叶位LPL、倒1叶位SPL、主序上第6~8位角果;应用暗适应夹子将叶片(角果)暗适应2h后,用便携式调制叶绿素荧光仪PAM-2500的荧光诱导动力学曲线进行测定。

1.2.5 农艺性状和产量性状 分别在苗期、苔期、花期、成熟期取10株代表性植株,按照DUS标准<sup>[31]</sup>测定叶片数、分枝数、株高、生物学产量等农艺性状,主花序长度、主花序角果数、总角果数、角粒数、千粒质量、单株产量等产量性状;取2年结果的平均值进行比较。

### 1.3 数据处理

用Excel 2009初步整理后进行统计分析。

## 2 结果与分析

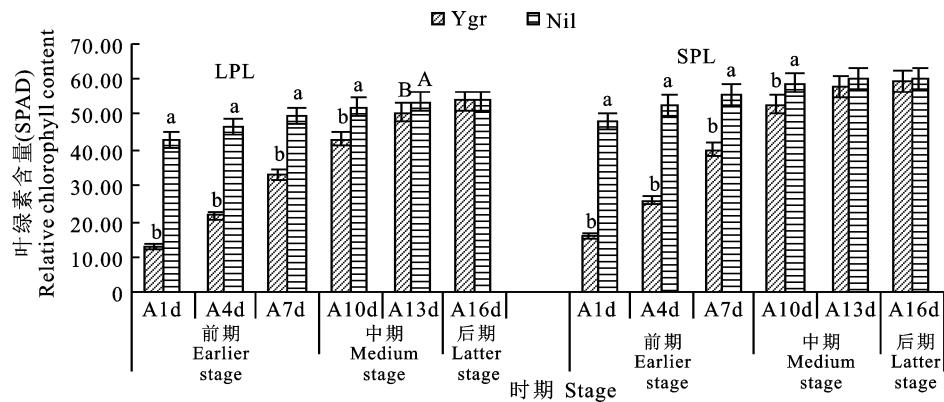
### 2.1 光合色素的比较

2.1.1 叶片叶绿素含量变化 从图1可看出,Ygr与Nil的叶绿素含量均随时间变化而升高。在出叶后1~16d,Ygr的2类叶片(LPL、SPL)叶绿素含量的增长幅度(31.01、44.03)均大于Nil(10.87、11.83)。在不同时间点与Nil相比较,Ygr的2类叶片在A1d~A13d均低于Nil,且2者间差异的大小均为A1d(-70.34%、-60.40%)>A4d(-53.01%、-50.86%)>A7d(-33.35%、-27.96%)>A10d(-16.86%)。

$-10.58\% > A13d (-5.11\%, -3.45\%) > A16d (0.07\%, 0.17\%)$ , Ygr 的 2 类叶片的叶绿素含量在前期(A1d~A7d)分别平均低 52.23%、48.74%, 在中期(A10d~A13d)分别平均低 10.99%、6.82%。

从图 2 可看出, Ygr 的 2 类叶片(LPL、SPL)叶绿素含量的增长速率为“先升高再降低”而 Nil 则为“逐步降低”。与 Nil 的相比较, Ygr 的 2 类叶片叶绿素含量增长速率在 A1d~A16d 分别高

156.62%~727.03%、118.72%~4900.00%。在不同时间阶段相比较, Ygr 与 Nil 的 2 类叶片间的差异均为 A13d~A16d (727.03%、4900.00%) 最大、A1d~A4d (156.62%、118.72%) 最小; 在其余阶段 Ygr 与 Nil 间的差异大小, LPL 为 A10d~A13d(396.38%)>A7d~A10d (350.67%)>A4d~A7d (252.34%) 而 SPL 为 A7d~A10d (727.10%)>A4d~A7d (360.65%)>A10d~A13d (221.09%)。



图柱上的大、小写字母分别表示不同柱间差异达到 0.01 或 0.05 的显著水平,下同

The different capital and lowercase letters above the column indicate that differences between the columns reaches the significant level of 0.01 or 0.05, the same below

图 1 Ygr 与 Nil 单叶叶绿素含量变化的比较

Fig. 1 Comparison of chlorophyll content changes of Ygr and Nil single leaf

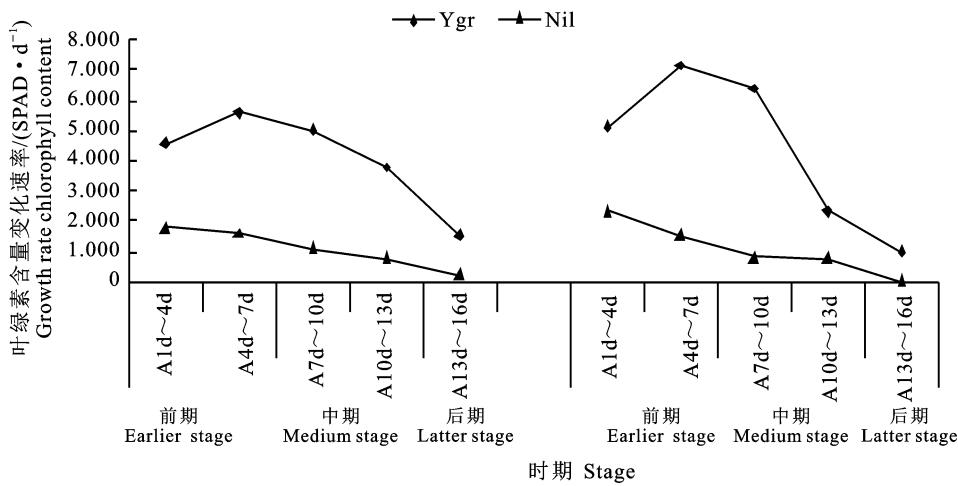


图 2 Ygr 与 Nil 长柄叶、短柄叶(单叶)叶绿素含量增长速率变化的比较

Fig. 2 Comparison of growth rate of chlorophyll content changes of Ygr and Nil single leaf

2.1.2 光合色素含量的变化 从图 3 可看出, 在不同时间点与 Nil 相比较, 在新叶展开后第 1 天 (A1d), Ygr 的 5 类光合器官的(LPL、SPL、MSS、FB、SS)的光合色素组分中 Chla/b、Chla/(a+b) 分别高 5.81%~43.06%、1.50%~9.71%, 而

Chl(a+b)/Car、Chlb/(a+b) 则分别低 12.50%~23.99%、4.07%~22.75%; 在新叶展开后第 5 天 (A5d), Ygr 的 2 类叶片 (LPL、SPL) 的 Chla/b、Chla/(a+b) 分别高 22.66%、25.56%, 5.87%、6.46%, 而 Chl(a+b)/Car、

$\text{Chlb}/(\text{a} + \text{b})$  则分别低 17.35%、5.68%，13.69%、5.21%；在新叶展开后第 10 天(A10d)、15 天(A15d)，Ygr 与 Nil 光合器官间的光合色素含量则无显著差异。

从图 4 可看出，随时间变化，Ygr 的 5 类光合器官的 4 种光合色素[叶绿素 a(Chla)、叶绿素 b(Chlb)、叶绿素 a+b(Chl a+b)、类胡萝卜素(Car)]含量与 Nil 之间的差异均逐步变小，在第 15d 则无显著差异。与 Nil 相比，Ygr 的 4 种光合色素间的降低程度为 Chlb>Chl(a+b)>Chla>Car，5 类光合器官的降低程度为 LPL>SPL>MSS>FB>SS。在不同时间点与 Nil 相比，Ygr

的 2 类叶片(LPL、SPL)的 4 种光合色素含量的降低量为 A1d(52.44%~72.66%、47.90%~66.84%)>A5d(41.10%~56.46%、18.72%~35.27%)>A10d(14.00%~18.00%、4.79%~6.47%)>A15(0.02%~0.71%、0.49%~0.72%)。与 Nil 相比，Ygr 茎秆(MSS)的 4 种光合色素含量在 A1d 低 26.02%~55.09%，在 A5d 仅 Chlb、Chl(a+b) 含量低 8.45%、5.74%。与 Nil 相比，Ygr 花蕾(FB)、角果(SS)的 4 种光合色素含量仅在 A1d 分别低 17.43%~34.00%、10.05%~24.50%，其余时间则无显著差异。

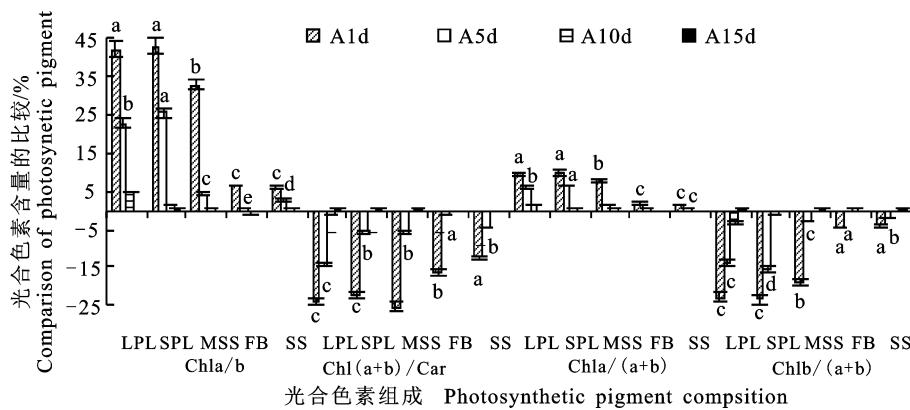


图 3 不同时期不同光合器官光合色素含量的比较

Fig. 3 Comparison of photosynthetic pigments content in different photosynthetic organs

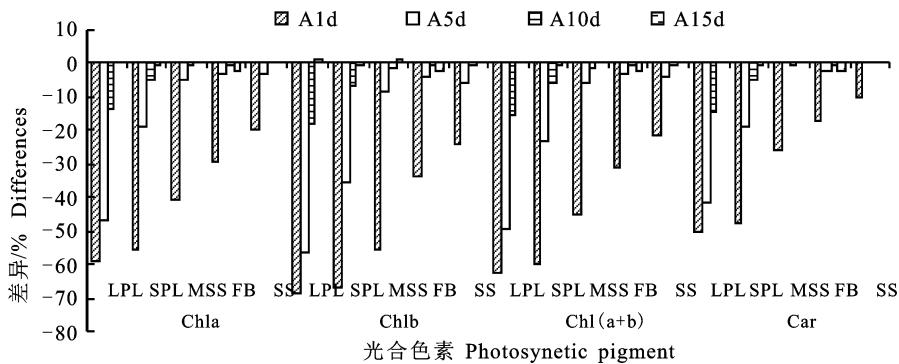


图 4 不同光合器官光合色素含量的差异

Fig. 4 Differences of photosynthetic pigments content in different photosynthetic organs

## 2.2 气体交换参数的比较

2.2.1 光响应曲线参数 从图 5 可看出，Ygr 与 Nil 的 3 类光合器官(LPL、SPL、SS)的净光合速率( $P_n$ )均随光照强度增加而提高。光照强度由 0  $\mu\text{mol} \cdot \text{mL}^{-1}$  提高到 2 200  $\mu\text{mol} \cdot \text{mL}^{-1}$ ，Ygr 的 3 类光合器官  $P_n$  的提高幅度(19.26  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、22.19  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、17.80  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )分别比 Nil 低 17.17%、

18.79%、0.81%。在不同光强点的与 Nil 相比较，Ygr 叶片(LPL、SPL)的  $P_n$  值在光照强度为 0  $\mu\text{mol} \cdot \text{mL}^{-1}$ 、20  $\mu\text{mol} \cdot \text{mL}^{-1}$  平均高 335.04%、318.40%，在 50  $\mu\text{mol} \cdot \text{mL}^{-1}$ ~2 200  $\mu\text{mol} \cdot \text{mL}^{-1}$  范围内平均低 23.91%、28.95%。在不同光强点与 Ni 相比较，在 0~100  $\mu\text{mol} \cdot \text{mL}^{-1}$ 、150  $\mu\text{mol} \cdot \text{mL}^{-1}$ ~2 200  $\mu\text{mol} \cdot \text{mL}^{-1}$  范围内 Ygr 角果的  $P_n$  值分别平均

低 13.82%、7.93%。

由表 1 可看出,与 Nil 相比较,Ygr2 类叶片(LPL、SPL)的光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)、光量子效率(LQE)、光呼吸速率(PR)高 16.73%~95.93%。在光饱和点以上与 Nil 的平均气体交换参数相比较,Ygr 叶片的  $P_n$ 、气孔导度(Cond)、气孔限制值(LS)、水分利用效率(WUE)低 10.78%~34.58%,而胞间 CO<sub>2</sub> 浓度(C<sub>i</sub>)、蒸腾速率( $T_{rm}$ )则高 8.49%~18.30%。与 Nil 相比较,Ygr 角果(SS)的光饱和点(LSP)、光量子效率(LQE)、光呼吸速率(PR)高 4.52%~14.71%。在光饱和点以上与 Nil 的平均气体交换参数相比较,Ygr 角果的气孔导度(Cond)、水分利用效率(WUE)低 8.57%、9.15%。

表 1 不同光合器官在不同光照条件下气体交换参数的比较( $\bar{x} \pm s$ )  
Table 1 Comparison of the gas exchanges photosynthetic parameters of different photosynthetic organs under different light conditions between Ygr and Nil

光合参数 Photosynthetic parameters	长柄叶 LPL			短柄叶 SPL			角果皮 SS		
	Ygr	Nil	比较/% Comparison	Ygr	Nil	比较/% Comparison	Ygr	Nil	比较/% Comparison
基本光合参数 Basic photosynthetic parameters									
光饱和点/ (mol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> )LSP*	1137.97±57.16 a	974.89±42 b	16.73	1240.5±61.48 a	940.27±52.67 b	31.93	1352.75±28.66 A	1294.34±26.08 B	4.52
光补偿点/ (μmol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> )LCP*	40.89±4.19 a	20.87±2.32 b	95.93	41.57±5.26 a	21.32±2.57 b	94.98	168.13±16.93	169.32±15.87	-0.70
光量子效率 LQE*	0.046±0.01 a	0.04±0.01 b	21.05	0.06±0.01 a	0.05±0.01 b	24.44	0.04±0.01 a	0.03±0.01 b	14.71
光呼吸速率/ (μmol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> )PR*	1.55±0.11 a	0.94±0.07 b	65.5	1.91±0.11 a	1.19±0.08 b	60.13	6.56±0.37 a	5.76±0.35 b	13.90
饱和光强以上平均气体交换参数 Average gas exchanges parameters over light saturation point									
净光合速率/ (μmol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> )P <sub>n</sub>	17.44±1.96 b	21.22±2.92 a	-17.81	19.97±2.01 b	25.85±3.13 a	-22.75	11.18±1.77	11.86±1.79	-5.73
气孔导度/ (mmol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> )Cond	0.46±0.08 b	0.59±0.11 a	-22.03	0.47±0.09 b	0.62±0.13 a	-24.19	0.32±0.03 B	0.35±0.03 A	-8.57
胞间 CO <sub>2</sub> 浓度/ (μmol·mol <sup>-1</sup> )C <sub>i</sub>	352.4±30.37 a	324.8±25.67 b	8.49	328.48±19.71 a	287.49±21.39 b	14.26	349.88±24.92	335.74±30.22	4.20
蒸腾速率/ (mmol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> )T <sub>rm</sub>	5.65±0.41 a	4.97±0.40 b	13.68	6.73±0.54 a	5.69±0.46 b	18.30	4.02±0.29	3.87±0.26	3.88
气孔限制值 LS	0.18±0.02 b	0.20±0.02 a	-10.78	0.35±0.03 b	0.42±0.03 a	-16.51	0.17±0.01	0.18±0.01	-3.95
水分利用效率/ (μmol·mmol <sup>-1</sup> )WUE	3.09±0.53 b	4.27±0.49 a	-27.64	2.97±0.63 b	4.54±0.71 a	-34.58	2.78±0.11 b	3.06±0.12 a	-9.15

注: \* 指 Ygr 与 Nil 间光合参数值的比较结果。LSP、LCP、LQE、PR 分别为光饱和点、光补偿点、光量子效率、光呼吸速率的英文缩写。表中数据为平均数±标准差。不同大、小写字母分别表示在  $P<0.01$  和  $P<0.05$  差异显著。

Note: \* refers to the comparison of photosynthetic parameter values between Ygr and Nil. LSP, LCP, LQE and PR are the abbreviations of light saturation point, light compensation point, light quantum efficiency and light respiration rate respectively. The data in the table are mean and standard deviation. Different capital and lowercase letters indicate significant difference  $P<0.01$ ,  $P<0.05$ , respectively.

2.2.2 A-C<sub>i</sub> 曲线参数 从图 6 可看出,Ygr 与 Nil 的 3 类光合器官(LPL、SPL、SS)的  $P_n$  值随 CO<sub>2</sub> 浓度的增加而提高。CO<sub>2</sub> 浓度由 0 μmol·mL<sup>-1</sup> 升高到 2 200 μmol·mL<sup>-1</sup>,Ygr 3 类光合器官  $P_n$  的提高幅度(43.62 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>、46.20 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>、40.45 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)分别比 Nil 低 11.16%、16.61%、5.43%。在整个 CO<sub>2</sub> 浓度(10~2 200 μmol·mL<sup>-1</sup>)变化范围内与 Nil 相比较,Ygr 的 3 类光合器官的  $P_n$  平均分

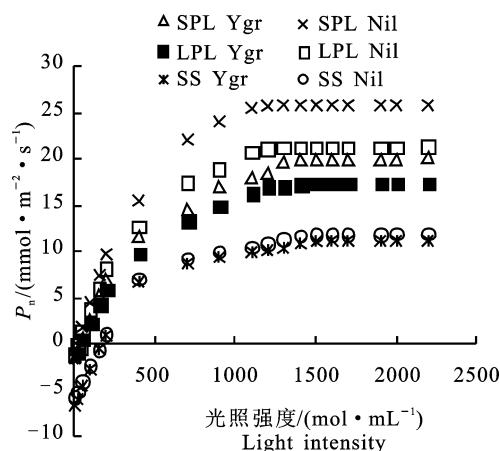


图 5 Ygr 与 Nil 不同光合器官光曲线的比较

Fig. 5 Comparison of automatic light curves of different photosynthetic organs in Ygr and Nil

别低 17.57%、17.37%、5.26%。

由表 2 可看出,与 Nil 相比较,Ygr 叶片(LPL、SPL)的 CO<sub>2</sub> 饱和点(CSP)、CO<sub>2</sub> 补偿点(CCP)、暗呼吸速率(DR)高 5.09%~13.45%,Ygr 角果(SS)的 CSP、DR 分别高 4.59%、8.31%,Ygr 的 3 类光合器官(LPL、SPL、SS)的羧化效率(CE)则低 6.82%~14.29%。在整个 CO<sub>2</sub> 饱和点以上与 Nil 的平均气体交换参数相比较,Ygr 的 3 类光合器官的  $P_n$ 、Cond、Ls、WUE 低

4.93%~50.00%，而 $C_i$ 、 $T_{rm}$ 则高4.87%~20.32%。

### 2.3 叶绿素荧光参数的比较

从图7、8可看出,与Nil的相比较,Ygr叶片(LPL、SPL)的初始荧光( $F_0$ )、PSⅡ调节性能量耗散的量子产额(YNPQ)、非光化学猝灭系数(NPQ)分别高16.39%、16.45%，10.00%、20.27%，17.59%、21.67%；PSⅡ潜在活性( $F_v/F_m$ )、PSⅡ中光化学能量转化的有效量子产量(YⅡ)、光化学猝灭系数(Qp)、表观电子传递速率(ETR)则分别低5.30%、4.61%，14.29%、12.77%，8.06%、7.29%，13.52%、12.02%。Ygr角果(SS)的主要叶绿素荧光参数中仅YNPQ比Nil高10.64%。

表2 不同光合器官在不同 $\text{CO}_2$ 浓度条件下光合参数的比较( $\bar{x} \pm s$ )

Table 2 Comparison of photosynthetic characteristics of different photosynthetic organs under different  $\text{CO}_2$  concentration conditions in Ygr and Nil

光合参数 Photosynthetic parameters	长柄叶 LPL			短柄叶 SPL			角果皮 SS			
	Ygr	Nil	比较/% Comparison*	Ygr	Nil	比较/% Comparison*	Ygr	Nil	比较/% Comparison*	
基本光合参数	$\text{CO}_2$ 饱和点/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mL}^{-1}$ ) CSP*	1475±88 a	1346±94 b	9.59	1488±103 a	1318±86 b	12.89	1619±68 A	1548±42 B	4.59
Basic photosynthetic parameters	$\text{CO}_2$ 补偿点/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mL}^{-1}$ ) CCP*	65.54±1.63 A	62.37±1.56 B	5.09	64.43±1.32 A	61.21±1.44 B	5.26	125.95±1.18	123.98±0.98	1.59
羧化效率 CE*	0.05±0.01 b	0.06±0.01 a	-14.29	0.06±0.01 b	0.07±0.01 a	-13.05	0.04±0.01 B	0.04±0.01 A	-6.82	
暗呼吸速率/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) DR*	-3.09±0.21 a	-3.57±0.18 b	13.45	-3.81±0.18 a	-4.27±0.20 b	10.77	-5.08±0.21 a	-5.54±0.19 b	8.31	
CO <sub>2</sub> 饱和点以上 平均气体交换参 数值	净光合速率/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) $P_n$	39.8±1.22 b	45.9±0.95 a	-13.29	42.3±0.96 b	50.82±1.42 a	-16.76	35.29±1.16 B	37.12±1.10 A	-4.93
Average gas ex- changes parame- ter over $\text{CO}_2$ sat- uration point	气孔导度/ ( $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) Cond	0.47±0.08 b	0.57±0.05 a	-17.55	0.49±0.04 b	0.56±0.04 a	-21.31	0.33±0.03 B	0.36±0.02 A	-8.33
胞间 $\text{CO}_2$ 浓度/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ) $C_i$	1639.70±62 a	1461.56±74.37 b	12.18	1726.34±90.37 a	1518.49±88.69 b	13.69	1755.86±42.37 A	1672.25±40.67 B	4.99	
蒸腾速率/ ( $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) $T_{rm}$	12.88±0.97 a	10.86±0.92 b	18.60	13.74±1.09 a	11.42±1.12 b	20.32	12.70±0.3 A	12.11±0.28 B	4.87	
气孔限制值 Ls	0.13±0.02 b	0.21±0.02 a	-38.09	0.08±0.03 b	0.16±0.03 a	-50.00	0.08±0.02 b	0.12±0.02 a	-33.33	
水分利用效率/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$ ) WUE	3.09±0.45 b	4.23±0.51 a	-26.95	3.08±0.51 b	4.45±0.49 a	-30.79	2.78±0.13 b	3.07±0.14 a	-9.45	

注:CSP, CCP, CE, DR 分别为 $\text{CO}_2$ 饱和点、 $\text{CO}_2$ 补偿点、羧化效率、暗呼吸速率的英文缩写。不同大、小写字母分别表示差异显著  $P < 0.01$ ,  $P < 0.05$ 。

Note:CSP, CCP, CE and DR are carbon dioxide saturation point, carbon dioxide compensation point, carboxylation efficiency and dark respiration rate, respectively. Different uppercase and lowercase letters indicate significant difference at  $P < 0.01$ ,  $P < 0.05$ , respectively.

### 2.4 光合面积变化的比较

2.4.1 单叶面积变化 从图9可看出,Ygr与Nil的LPL、SPL的单叶面积均随时间变化而逐步升高,且均在展开后22 d(A22d)达到最大值(19.53、19.89、13.77、13.65 cm<sup>2</sup>)。与Nil相比较,Ygr的LPL、SPL在前期(A1d~A10d)分别平均低25.85%、24.23%。与Nil间的差异,LPL在第7天(39.68%)、SPL在第10天(37.62%)分别达到最大。与Nil相比较,Ygr在中期(A13d~A16d)平均低13.03%、8.04%,在后期(A19d~A22d)平均低2.77%、0.07%。

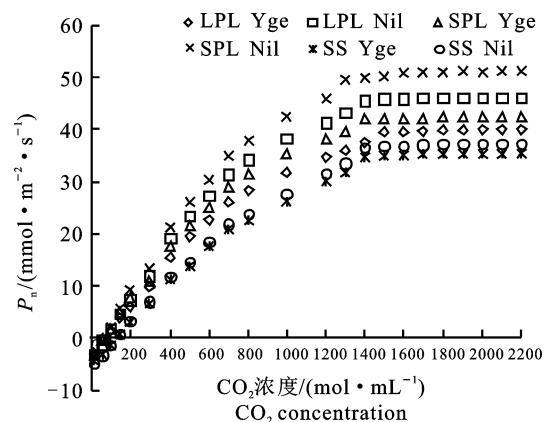


图6 Ygr与Nil不同光合器官A-C<sub>i</sub>曲线的比较

Fig. 6 Comparison of A-C<sub>i</sub> curve of different photosynthetic organs in Ygr and Nil

从图10可看出,Ygr与Nil的单叶面积的增长速率均在前期逐步加大而在中-后期则逐步缩小。LPL单叶面积的增长速率,Ygr与Nil均在第7~10天的达到最大( $2.20$ 、 $3.20$  cm<sup>2</sup>·d<sup>-1</sup>)。SPL单叶面积的增长速率,Ygr在第10~13天的达到最大( $1.60$  cm<sup>2</sup>·d<sup>-1</sup>),而Nil在第7~10天的达到最大( $2.27$  cm<sup>2</sup>·d<sup>-1</sup>)。与Nil相比较,Ygr叶片(LPL、SPL)单叶面积的增长速率在前期(A1d~A10d)平均低48.48%、50.49%,在中、后期(A13d~A16d、A19d~A22d)则平均高354.83%、549.68%。

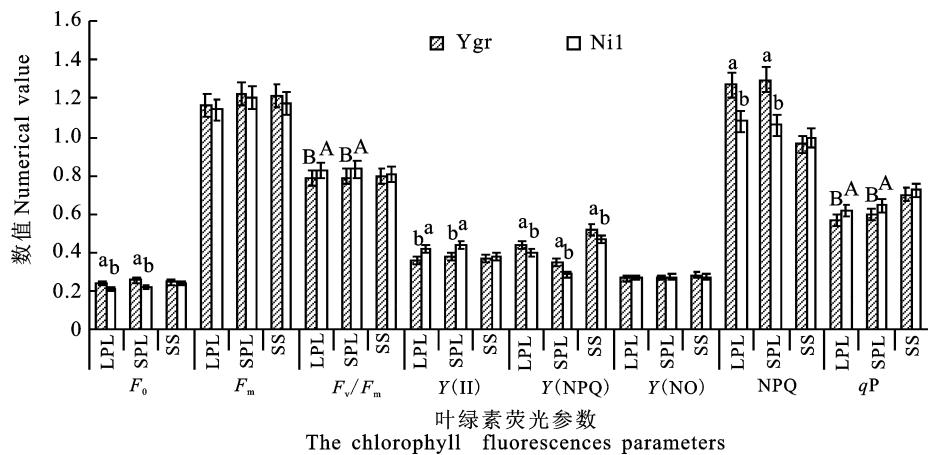
图 7 Ygr 与 Nil 不同光合器官 A-C<sub>i</sub> 曲线的比较

Fig. 7 Comparison of chlorophyll fluorescence parameter of different photosynthetic organs in Ygr and Nil

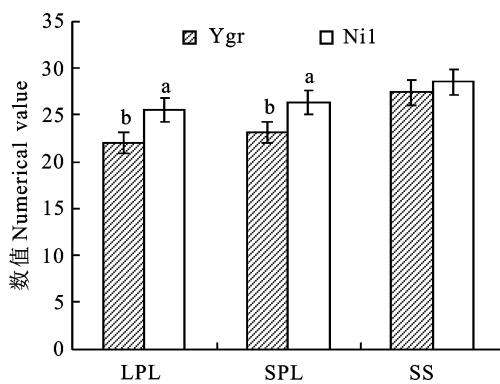


图 8 Ygr 与 Nil 不同光合器官电子传递速率的比较

Fig. 8 Comparison of electron transport rate of different photosynthetic organs in Ygr and Nil

2.4.2 单个角果面积变化 从图 9 可看出,与 Nil 相比, Ygr 的角果面积在前期(A1d~A10d)平均低 14.15%,在中期(A13d~A16d)平均低 6.36%,在后期(A19d~A22d)则无显著差异。Ygr 与 Nil 间的差异在前期逐步加大(由 -3.83%~-20.12%)且在第 10 天达到最大(-20.12%),在中、后期则逐步缩小(由 -9.06%~0.15%)。

从图 10 可看出,Ygr 与 Nil 角果面积的增长速率均在前期(A1d~A10d)逐步加大( $0.13 \sim 0.66 \text{ cm}^2 \cdot \text{d}^{-1}$ 、 $0.24 \sim 0.83 \text{ cm}^2 \cdot \text{d}^{-1}$ )而在后期(A19d~A22d)均逐步缩小( $0.17 \sim 0.04 \text{ cm}^2 \cdot \text{d}^{-1}$ 、 $0.02 \sim 0.01 \text{ cm}^2 \cdot \text{d}^{-1}$ )。角果面积的增长速率,Ygr 在 A10d~13d( $0.77 \text{ cm}^2 \cdot \text{d}^{-1}$ )、Nil 在第 7~10 天的达到最大( $0.83 \text{ cm}^2 \cdot \text{d}^{-1}$ )分别达到最大。与 Nil 相比较,Ygr 的角果面积增长速率在前期(A1d~A10d)平均低 35.22%,而

在中、后期(A13d~A16d、A19d~A22d)则分别平均高 30.98%、800%。

2.4.3 单株绿叶面积和角果面积变化 从图 10 可看出, Ygr 与 Nil 的单株绿叶面积(Leaf area LA)的变化为“双峰曲线”:两者均在 12 月 6 日达到第 1 峰(分别为  $958.76$ 、 $910.54 \text{ cm}^2$ );Nil 在 4 月 4 日( $2080.53 \text{ cm}^2$ )、Ygr 在 4 月 18 日( $2061.51 \text{ cm}^2$ )分别达到第 2 峰。Ygr 与 Nil 单株角果面积(Silique area SA)的变化均表现为“单峰曲线”,两者均在 5 月 23 日(分别为  $3153.49$ 、 $3176.11 \text{ cm}^2$ )达到峰值。

从图 11 可看出,与 Nil 相比, Ygr 的绿叶面积(LA)在 10 月 28 日~12 月 6 日、2 月 28 日~4 月 12 日之间分别低 5.03%~11.76%、5.33%~10.66%。Ygr 与 Nil 间 LA 的差异在 11 月 8 日(11.76%)、3 月 29 日(10.66%)相差较大。与 Nil 相比, Ygr 的 SA 仅在 4 月 5 日、4 月 12 日低 6.92%、5.25%。

## 2.5 农艺性状的比较

如图 11 所示,与 Nil 相比, Ygr 的叶片数(Leaf number LN)在 10 月 25 日~11 月 8 日、3 月 8~22 日分别平均低 6.47%、5.80%,角果数(Silique number SN)在 3 月 29 日低 5.62%,株高(Plant height PH)在 3 月 8 日、3 月 15 日分别低 5.71%、5.46%,生物学产量(Biological yields BY)在 10 月 25 日~11 月 8 日、11 月 29 日~3 月 15 日之间及 4 月 19 日分别平均低 6.66%、7.60%、5.76%。

从表 3 可看出,在成熟期与 Nil 相比, Ygr 的分枝部位(BH)、主花序长度(MIL)低 10.06%、

3.47%而主花序角果数(SNMI)则高7.95%。

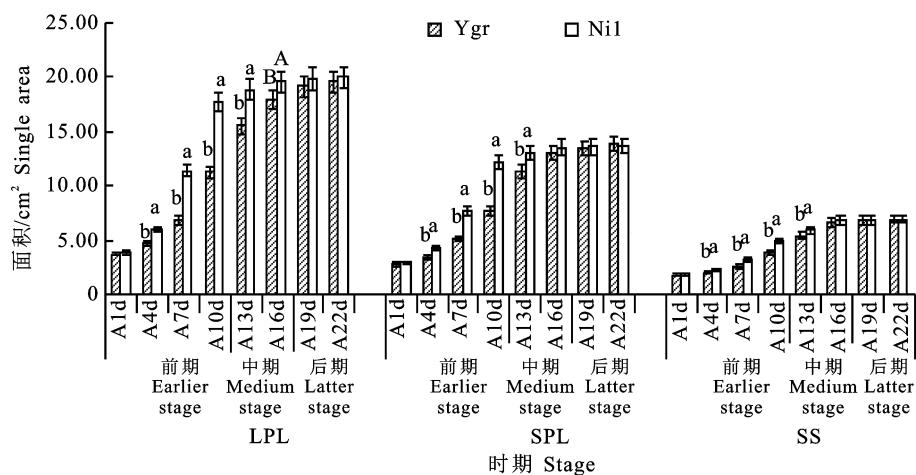


图9 不同时期 Ygr 与 Nil 单叶面积和单个角果面积变化的比较

Fig. 9 Comparison of single changes of green leaf and single siliques area per plant of Ygr and Nil at different stages

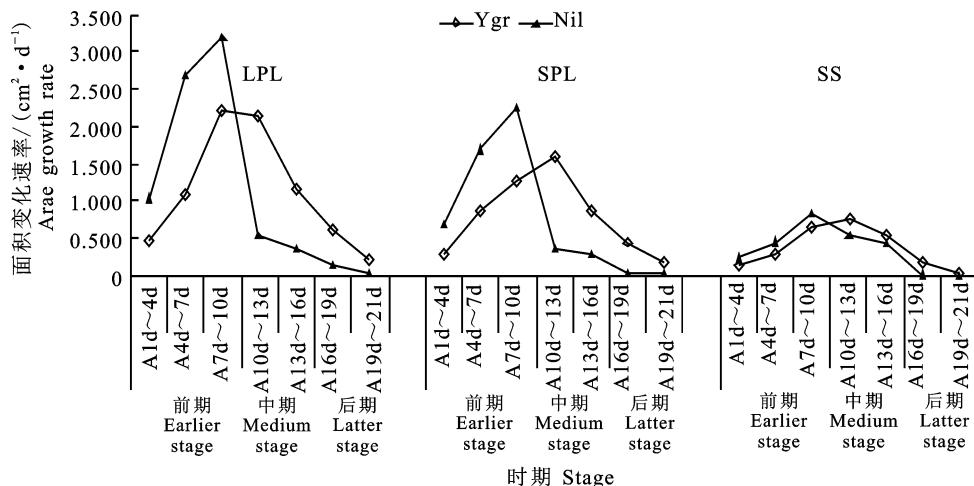


图10 不同时期 Ygr 与 Nil 单叶面积和单个角果面积变化速率的比较

Fig. 10 Comparison of change rates of single green leaf area and single of Ygr and Nil at different stages

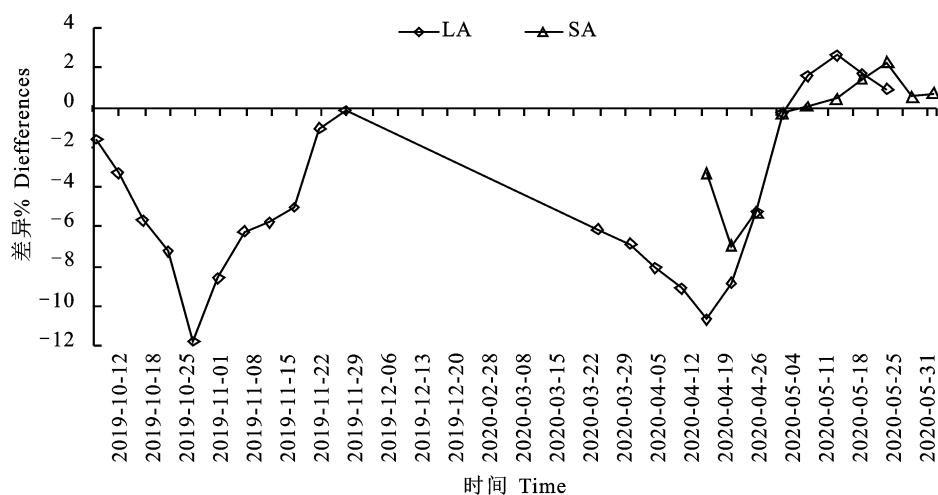


图11 不同时间 Ygr 与 Nil 间单株绿叶面积和角果面积变化速率的比较

Fig. 11 Comparison of change rates of green leaf area and siliques area per plant between Ygr and Nil at different time

表3 Ygr和Nil成熟期主要农艺性状的比较( $\bar{x} \pm s$ )

Table 3 Comparison of main agronomic characters at maturity stage between Ygr and Nil

项目 Item	分枝 部位/cm BH	主花序 长度/cm MIL	分枝数 BNP	分枝 角果数 SNB	主花序 角果数 SNMI	角粒数 GNPS	千粒质量/g TSW	单株 产量/g GYP
Ygr	53.27±3.46 A	57.43±2.27 A	9.69±0.49	244.95±9.51	58.14±3.14 a	21.92±0.46	2.79±0.08	18.53±0.88
Nil	47.91±3.20B	55.44±2.71 B	9.92±0.49	247.71±8.69	53.86±2.18 b	22.73±0.56	2.81±0.07	19.26±0.12
比较/% Comparison	-10.06	-3.47	-2.32	-1.11	7.95	-3.56	-0.71	-3.79

注:不同大、小写字母分别表示差异显著  $P < 0.01, P < 0.05$ 。

Note: Different capital and lowercase letters indicate significant difference  $P < 0.01, P < 0.05$ , respectively.

### 3 结论与讨论

#### 3.1 Ygr 的黄化变异与油菜中其他黄化突变体的差异

与 Nil 相比, Ygr 的 5 类光合器官 (LPL、SPL、MSS、FB、SS) 的 4 种光合色素 (Chla、Chlb、Chl(a+b)、Car) 含量均降低, 且降低程度的大小为 LPL>SPL>SS>FB>SS, 表明 Ygr 的多个光合器官(叶片、茎秆、花蕾、角果)均会发生不同程度的黄化, 这与对 Cr3529<sup>[24]</sup>、NY<sup>[25]</sup>、L638-y<sup>[27]</sup>的研究结果相同。与 Nil 相比, Ygr 不同的光合色素组分的降低程度大小为 Chlb>Chl(a+b)>Chla>Car, Chla/b 的比值高 6.82%~42.02%、Chlb/(a+b) 的比值低 4.73%~22.75%, 表明 Ygr 在黄化期间 Chla、Chlb 不是同步降低, 即 Chlb 的降低程度大于 Chla, 这与 NY<sup>[25]</sup>、L638-y<sup>[27]</sup> 及董遵等<sup>[23]</sup>的黄化突变体的研究结果相同。与 Nil 相比, Ygr 的 Chl(a+b)/Car 的比值低 11.89%~25.49%, 表明 Ygr 同 Cr3529<sup>[24,26]</sup>、NY<sup>[25]</sup>、L638-y<sup>[27]</sup> 等突变体相同, 均属于叶绿素总量减少型突变体。Ygr 的 LPL、SPL 叶绿素含量、单叶叶(角果)面积与 NIL 达到无显著差异的时间不同, 即不同光合器官叶绿素含量降低程度的差异不同, 表明不同光合器官的黄化程度不同, 即表现为 SPL>LPL>GSS>FB>PS。Ygr 的 5 类光合器官中 Chl(a+b)/类胡萝卜素的比值显著比 Nil 降低, 而 L638-y 与其原始材料相比叶绿素(a+b)/类胡萝卜素的比值变化不大<sup>[27]</sup>, 可说明 Ygr 的黄化变异原因与 L638-y 有差别。

#### 3.2 黄化对 Ygr 光合特性的影响

通过对基本光合参数比较, 发现 Ygr 叶片 (LPL、SPL) 的光饱和点、光补偿点、光量子效率、光呼吸速率、CO<sub>2</sub> 饱和点、CO<sub>2</sub> 补偿点、暗呼吸速率显著高于 Nil; 角果(SS)的光量子效率、暗呼吸

速率、CO<sub>2</sub> 饱和点显著高于 Nil, 而 CO<sub>2</sub> 饱和点、羧化效率则极显著低于 Nil。Ygr 叶片 (LPL、SPL) 的初始荧光、PS II 调节性能耗散的量子产额、非光化学猝灭系数显著高于 Nil, 而 PS II 潜在活性、PS II 中光化学能量转化的有效量子产量、光化学猝灭系数、表观电子传递速率则显著低于 Nil。Ygr 角果 (SS) 的 PS II 调节性能耗散的量子产额显著高于 Nil。以上试验结果表明黄化对 Ygr 叶片、角果的基本光合特性均产生了明显影响。在饱和光强点、CO<sub>2</sub> 饱和点以上与 Nil 相比, Ygr 的 3 类光合器官 (LPL、SPL、SS) 的平均  $P_n$  值分别降低 5.73%~22.75%、4.93%~16.76%, 不仅可与对 Ygr 的叶绿素含量的比较结果相印证, 也说明叶绿素含量降低是 Ygr 在黄化期间  $P_n$  降低的主要原因。同时, 在光饱和点、CO<sub>2</sub> 饱和点以上, Ygr、Nil 不同光合器官间  $P_n$  值的大小、降低程度均为 SPL>LPL>SS, 则可能是由于 SPL 所生长时期 (抽薹期) 的环境条件 (光照、温度等) 的优于 LPL 的 (苗期)、SS (角果期) 的生长时期, 有利于光合能力发挥。与 Nil 相比, Ygr 的气体交换参数中气孔导度 (Cond)、气孔限制值 (Ls) 显著较低, 胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 (C<sub>i</sub>)、蒸腾速率 ( $T_{rm}$ ) 显著较高, 其原因可能在于 Ygr 在叶绿素含量降低的同时, 叶片的组织结构 (薄厚、气孔的大小与多少) 也发生了改变, 进而导致光合性能发生改变, 具体原因尚待进一步研究。

#### 3.3 Ygr 是一种新型油菜叶色突变系

目前, 在油菜中已发现的叶色突变体中 L638-y 属于芥菜型油菜<sup>[27]</sup>, Ygr 与 Cr3529<sup>[24]</sup>、NY<sup>[25]</sup> 及董遵等<sup>[23]</sup>的黄化突变体同属于甘蓝型油菜。董遵等<sup>[23]</sup>的黄化突变体是用氮离子处理、Cr3529 是利用快中子和硫酸二乙酯 (DES) 复合处理<sup>[24]</sup>油菜种子而来, 而 Ygr 和 NY<sup>[25]</sup> 则来源于自然突变。前人按照叶色突变性状转化的时期将

转绿型突变体分为在特定阶段突变和在整个生育期突变有2种类型<sup>[2-3]</sup>,Ygr的叶色变化与大豆中的NJ89-3<sup>[15]</sup>、NTV1-M、NTV2-M<sup>[16]</sup>,水稻中的grc2<sup>[9]</sup>、ygr<sup>[10,31-32]</sup>,棉花中的浙12-12N<sup>[20]</sup>、中58vsp<sup>[21-22]</sup>,油菜中的Cr3529<sup>[24]</sup>、NY<sup>[25]</sup>、L6382y<sup>[27]</sup>等均属于在整个生育期突变型;而董遵等<sup>[23]</sup>的黄化突变体因仅在苗期出现黄化(持续时间为7~10 d),属于阶段性表达突变。Ygr的子叶为绿色,而油菜中Cr3529<sup>[24]</sup>、NY<sup>[25]</sup>、L6382y<sup>[27]</sup>的子叶均为黄色。

### 3.4 Ygr具有较高的研究和利用价值

叶色突变体是研究植物光合机理的理想材料<sup>[1-2,32-33]</sup>,因此Ygr可用于研究油菜叶绿体生长发育和光合特性研究。在油菜的叶色突变体中Cr3529的株高、分枝数、单株角果数、角粒数、单株产量等性状显著降低<sup>[24]</sup>,NY的生育期延长12 d、初花期推迟约14 d、花期总日数缩短约6 d、株高降低30 cm、茎总叶数减少6片,有效角果数、每角粒数、千粒质量和单株籽粒产量仅为正常株系(NG)的61.52%、68.35%、75.76%和57.09%<sup>[25]</sup>,因此将两者直接用于育种或生产尚有较大困难。而Ygr的LPL、SPL的叶绿素含量在15 d、12 d后,单叶叶面积在18 d、15 d后即与Nil间无差异,且对生长发育进程和农艺性状无明显影响,因而具有较高的生产利用价值。可将Ygr的黄化的性状作为指示性状用于鉴定杂交种子的纯度鉴定,也可利用Ygr的阶段性黄化性状培育观赏油菜。

### 参考文献 Reference:

- [1] 刘新亮,李先民,何小三,等.植物叶色黄化突变分子机理的研究进展[J].南方农业学报,2017,48(8):1358-1366.
- [2] 赵绍路,刘凯,宛柏杰,等.水稻叶色突变研究进展[J].大麦与谷类科学,2018,35(6):1-6.
- [3] ZHAO SH L, LIU K, WAN B J, et al. Advances in rice leaf color mutants[J]. *Barley and Cereal Sciences*, 2018, 35(6):1-6.
- [4] 林秋云,沈建凯,谢振宇,等.水稻转绿型新叶黄化突变体ygr的表型特征与光合特性研究[J].热带作物学报,2018,39(2):267-273.
- [5] LIN Q Y, SHEN J K, XIE ZH Y, et al. Characteristics of phenotype and photosynthesis in a rice yellow-green revertible new leaf mutant(ygr) [J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2018, 39(2):267-273.
- [6] 陈能刚.水稻黄化转绿突变基因gry340的图位克隆与功能研究[D].四川温江:四川农业大学,2018.
- [7] CHEN N G. Map-based cloning and functional study of rice green-revertible yellow mutant gene gry340 [D]. Wen-
- [8] LIU X L, LI X M, HE X S, et al. A review: Molecular mechanism of plant yellow leaf mutation [J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2017, 48(8):1358-1366.
- [9] 张天泉,郭爽,邢亚迪,等.水稻新黄绿叶基因YGL9的分子定位[J].作物学报,2015,41(7):989-997.
- [10] ZHANG T Q, GUO SH, XING Y D, et al. Molecular mapping of a new yellow green leaf gene YGL9 in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Acta Aronomica Sinica*, 2015, 41 (6):831-837.
- [11] 谭炎宁,孙学武,袁定阳,等.水稻单叶独立转绿型黄化突变体grc2的鉴定与基因精细定位[J].作物学报,2015,41(6):831-837.
- [12] TAN Y N, SUN X W, YUAN D Y, et al. Identification and fine mapping of green-revertible chlorina gene grc2 in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Acta Aronomica Sinica*, 2015, 41 (6):831-837.
- [13] 刘春华,王永红,王海英,等.水稻黄化突变体ygr的光合特性研究[J].作物学报,2009,35(12):2304-2308.
- [14] LÜ D H, ZONG X F, WANG S G, et al. Characteristics of photosynthesis in two leaf color mutants of rice [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2009, 35(12):2304-2308.
- [15] 吴军,陈佳颖,赵剑,等.2个水稻温敏叶色突变体的光合特性研究[J].中国农学通报,2012,28(21):16-21.
- [16] WU J, CHEN J Y, ZHAO J, et al. Characteristics of photosynthesis in two thermo-sensitive leaf-color mutants in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2012, 28(21):16-21.
- [17] 宣云,张瑛,杨岚,等.γ射线辐射诱导水稻黄化转绿叶色突变体X611特性研究[J].激光生物学报,2012,20(6):557-562.
- [18] XUAN Y, ZHANG Y, YANG L, et al. Studies on the characteristics of the greenable rice mutants with yellow leaves induced by γ-rays irradiation [J]. *Acta Laser Biology Sinica*, 2012, 20(6):557-562.
- [19] 董青.两个水稻黄绿叶基因的图位克隆[D].杭州:中国农业科学院水稻研究所,2015.
- [20] DONG Q. Map-based cloning of two yellow-green leaf genes in rice [D]. Hangzhou: Rice Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2015.
- [21] 谭炎宁,孙学武,袁定阳,等.水稻单叶独立转绿型黄化突变体grc2的鉴定与基因精细定位[J].作物学报,2015,41(6):831-837.
- [22] TAN Y N, SUN X W, YUAN D Y, et al. Identification and fine mapping of green-revertible chlorina gene grc2 in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Acta Aronomica Sinica*, 2015, 41 (6):831-837.
- [23] 董遵,王海英,王永红,等.水稻黄化突变体ygr的光合特性研究[J].作物学报,2007,33(6):12-14.
- [24] LI Y, KANG H, YU H L, et al. Advances in application of leaf color markers in rice breeding and seed purity identifi-
- [25] cation [J]. *Acta Agricultur Jiangxi*, 2007, 19(6):12-14.

- jiang Sichuan:Sichuan Agriculture University,2018.
- [12] 林秋云,谢振宇,龙开意,等.水稻黄叶不育系突变体H08S的表型特征与遗传分析[J].热带作物学报,2020,41(7):1321-1325.
- LIN Q Y,XIE ZH Y,LONG K Y,*et al*. Phenotypic characteristics and genetic analysis of a rice PTGMS line mutant H08S with yellow leaf[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*,2020,41(7):1321-1325.
- [13] 夏家平.小麦叶绿素缺失突变体的遗传特性与叶绿体基因表达分析[D].北京:中国农业科学院作物科学研究所,2012.
- XIA J P. Genetic characterization and expression of chloroplast gens of chlorophyll-deficient mutants in wheat [D]. Beijing: Institute of Crop Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences,2012.
- [14] 杨佳秀,杜丽芬,刘录祥,等.小麦旗叶黄化转绿突变体的生理分析及细胞学研究[J].西北植物学报,2015,35(12):2455-2461.
- YANG J X,DU L F,LIU L X,*et al*. Physiological analysis and cytological observation of the wheat mutant with yellow green-revertible flag leaf[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*,2015,35(12):2455-2461.
- [15] 马国荣,刘佑斌,盖钧镒.大豆细胞质遗传芽黄突变体的发现[J].作物学报,1994,20(3):334-338.
- MA G R,LIU Y B,GAI J Y. Discovery of acytoplasmically inherited virescent mutant of soybean [J]. *Acta Aronomica Sinica*,1994,20(3):334-338.
- [16] 陈薇.大豆叶片黄化新突变体的表型特点及遗传研究[D].南京:南京农业大学,2014.
- CHEN W. Performance and genetic analyses of the new yellow leaf mutants in soybean [D]. Nanjing:Nanjing Agricultural University,2014.
- [17] 史俊通,宋璐,高如嵩.大麦叶色转换突变系转色机理及其调控研究[J].西北农业学报,1998,7(2):28-31.
- SHI J T,SONG L,GAO R S,*et al*. Research on the mechanism and regulation of the leaf colour transformation of barley mutant line[J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis*,1998,7(2):28-31.
- [18] 秦丹丹,李梅芳,许甫超,等.大麦黄绿叶色突变体ygl的农艺性状及其调控基因初步定位[J].麦类作物学报,2019,39(6):653-658.
- QIN D D,LI M F,XU F CH,*et al*. Analysis of agronomic characters and preliminary mapping of regulatory genes of a barley yellow-green leaf mutant ygl[J]. *Journal of Triticeae Crops*,2019,39(6):653-658.
- [19] 张天真,潘家驹,冯福帧.一个有芽黄标记性状的棉花雄性不育系的遗传鉴定[J].中国农业科学,1989,22(4):17-21.
- ZHANG T ZH,PAN J J,FENG F ZH. Genetic identification of a genetic male-sterile line associated with virescent indicative character in upland cotton[J]. *Scientia Agricultura Sinica*,1989,22(4):17-21.
- [20] 戴日春,薛建明,朱军.陆地棉新的黄绿苗突变体浙12-12N的叶绿素含量与净光合速率研究[J].棉花学报,1995,7(3):45-149.
- DAI R CH,XUE J M,ZHU J. A study on the chlorophyll content and net photosynthetic rate of a new yellow-green seedling mutant (Zhe 12-12N) in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.)[J]. *Cotton Science*,1995,7(3):145-149.
- [21] 田明爽,宋美珍,范术丽,等.棉花早熟芽黄突变体叶绿素荧光动力学特性研究[J].棉花学报,2011,23(5):414-421.
- TIAN M SH,SONG M ZH,FAN SH L,*et al*. Research of chlorophyll fluorescence dynamic characteristic in a cotton virescent mutant[J]. *Cotton Science*,2011,23(5):414-421.
- [22] 宋明梅,范术丽,庞朝友,等.棉花芽黄材料主要光合特性和农艺性状的研究[J].棉花学报,2014,26(6):531-538.
- SONG M M,FAN SH L,PANG CH Y,*et al*. Research on the main photosynthetic characteristics and agronomic traits in virescent cotton materials[J]. *Cotton Science*,2014,26(6):531-538.
- [23] 董遵,刘敬阳,马红梅,等.甘蓝型油菜黄化(苗)突变体的叶绿素含量及超微结构[J].中国油料作物学报,2000,22(3):27-29,34.
- DONG Z,LIU J Y,MA H M,*et al*. Chlorophyll content and chloroplast ultrastructure of chlorophyll deficient mutant in *B. napus* [J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*,2000,22(3):27-29,34.
- [24] 赵云,王茂林,李江,等.幼叶黄化油菜(*Brassica napus* L)突变体Cr3529叶绿体超微结构观察[J].四川大学学报(自然科学版),2003,40(5):974-977.
- ZHAO Y,WANG M L,LI J,*et al*. Observation of the chloroplast in chlorophyll-reduced seedling mutant Cr3529, *Brassica napus* L[J]. *Journal of Sichuan University(Natural Sciences Edition)*,2003,40(5):974-977.
- [25] 肖华贵,杨焕文,饶勇,等.甘蓝型油菜黄化突变体的光合特性及叶绿素荧光参数分析[J].作物学报,2013,39(3):520-529.
- XIAO H G,YANG H W,RAO Y,*et al*. Photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence kinetic parameters analysis of chlorophyll-reduced mutant in *Brassica napus* L[J]. *Acta Aronomica Sinica*,2013,39(3):520-529.
- [26] 张泽斌,邓文辉,欧阳文秋,等.黄化油菜Cr3529的光合特性和叶绿素荧光分析[J].四川大学学报(自然科学版),

- 2009,46(4):1181-1187.
- ZHANG Z B,DENG W H,OUYANG W Q,*et al*. Photosynthetic capabilities and chlorophyll fluorescence of a chlorophyll reduced seedling mutant Cr3529, *Brassica napus* L[J]. *Journal of Sichuan University (Natural Sciences Edition)*, 2009,46(4):1181-1187.
- [27] 李 珮,于澄宇,胡胜武.芥菜型油菜叶片黄化突变体的初步研究[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2007,35(9):79-82,89.
- LI W,YU CH Y,HU SH W. Primary investigation on a chlorsis mutant in *Brassica juncea* L. [J]. *Journal of Northwest A & F University(Natural Science Edition)*, 2007,35(9):79-82,89.
- [28] 张耀文,赵小光,田建华,等.甘蓝型油菜同质异核细胞质雄性不育系与其保持系的光合特性[J].中国油料作物学报,2012,34(3):249-255.
- ZHANG Y W,ZHAO X G,TIAN J H,*et al*. Photosynthesis of cytoplasmic male sterility lines with homocytotic and hetero nuclear and their maintainers of rapeseed[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2012,34(3):249-255.
- [29] 曹 栢,赵小光,王竹云,等.甘蓝型油菜叶面积测定方法的研究[J].江西农业学报,2018,30(8):33-36.
- CAO L,ZHAO X G,WANG ZH Y,*et al*. Study on method for determination of leaf area of *Brassica napus*[J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2018,30(8):33-36.
- [30] 张耀文,王竹云,李殿荣,等.甘蓝型油菜角果光合日变化特性的研究[J].西北农业学报,2008,17(5):174-180.
- ZHANG Y W,WANG ZH Y,LI D R,*et al*. Study on diurnal changes of photosynthetic characteristicsin pods of *Brassica napus*[J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis*, 2008,17(5):174-180.
- [31] 余 谷,刘 平.甘蓝型油菜新品种测试造作手册[M].北京:中国农业出版社,2012:6-40.
- YU Y,LIU P. Operation manual of new varity of *Brassica napus*[M]. Beijing: Chinese Agricultural Press, 2012: 6-40.
- [32] 贺治洲,尹 明,谢振宇,等.水稻新型黄化转绿叶色突变体的遗传分析与育种利用[J].热带作物学报,2013,34(11):2145-2149.
- HE ZH ZH,YIN M,XIE M,*et al*. Genetic analysis and breeding application of a novel rice mutant with virescent yellow leaves[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2013,34(11):2145-2149.
- [33] HE ZH ZH,YIN M,XIE M,*et al*. Breeding of indica rice CMS line Renong 1A with virescent-yellow leaf[J]. *Hybrid Rice*, 2014,29(5):7-9.