

# 国内外油菜细胞质雄性不育(CMS)系统的研究进展\*

张明龙, 章徐鸯, 林宝刚, 邵 奇

(浙江大学原子核农业科学研究所, 杭州 310029)

**摘要:** 介绍了国内外油菜细胞质不育系统的最新研究进展, 不同胞质类型 Ogu. cms, Pol. cms, shan2A. cms, Nap. cms 等的来源及其表型特点, 并对细胞质雄性不育系的前景进行了探讨。

**关键词:** 油菜; 细胞质雄性不育; 系统; 育性表现

中图分类号: S 565.4 文献标识码: A 文章编号: 1002-2767(2004)01-0036-03

## The Research Progress on Cytoplasmic Male—Sterility System(CMS) in Rapeseed in the World

ZHANG Ming-long, ZHANG Xu-yang, LIN Bao-gang, SHAO Qi

(Institute of Nuclear—Agricultural Science, ZheJiang University, Hangzhou 310029)

**Abstract:** The research progress on cytoplasmic male—sterility system (CMS) in rapeseed in the world was summarized. The origin and phenotype characteristics of Ogu. cms, Pol. cms, Shan2A. cms, Nap. cms etc was introduced. Finally the development tendency on cytoplasmic male—sterility system was discussed in this article.

**Key words:** rapeseed; cytoplasmic male—sterility; system; fertility expression

目前我国油菜栽培面积约 750 万  $\text{hm}^2$ , 是世界上主要的油菜生产国, 面积和总产量约占全世界的 1/3。从栽培面积来说, 油菜是我国继稻、麦、玉米、大豆之后的第五大作物, 同时是最主要的油料作物。从油菜生产上讲, 目前世界上广泛进行了油菜杂种优势的利用, 极大提高了油菜的产量, 目前我国杂交油菜面积已逾 260 万  $\text{hm}^2$ , 而其中 70% 左右杂交种属于细胞质雄性不育类型 (CMS), 大部分来源于波里马 (pol. cms) 和陕 2A (shan 2A. cms)。但随着油菜杂交种, 尤其是细胞质雄性不育三系杂交种在生产上的大面积推广应用, 发现所有的油菜细胞质雄性不育类型都对温度表现出不同程度的敏感性: 大部分表现为低温敏感, 开花时遇  $\leq 10^\circ\text{C}$  低温时, 不育系会出现微量花粉, 从而影响了杂交种纯度<sup>[1]</sup>。一些杂交油菜主产省由于制种纯度不高, 杂交油菜不育株率高, 严重影响了产量。长江下游是我国重要的油菜产区, 近年来引种的一些杂交油菜在生产中

都发现存在不同比例的不育株, 有的造成严重减产, 亟待改造<sup>[2, 3]</sup>。因此拓建和加强新的不育胞质的研究, 丰富我国油菜不育胞质的资源, 对推动我国杂交油菜生产的发展具有重大的理论和实践意义。

### 1 萝卜胞质不育系统 (Ogura cms)

Ogura cms 是 Ogura (1968) 在日本鹿儿岛的一个萝卜球体中发现的提那然雄性不育。该不育材料的花蕾瘦小, 柱头弯曲或突出花蕾外面, 它的细胞质是不育的 S, 核的不育基因是 rfrf, 因此它的育性遗传组成为 S (rfrf), 表现雄性不育<sup>[4]</sup>。由于其他日本萝卜品种具有正常细胞质 (N) 和隐性纯合的 rfrf, 没有恢复基因。Bonnet 把 Ogu. cms 引入法国, 用欧洲萝卜品种与之测交, 找到了保持系, 也发现了恢复基因。1977 年 Bannetrot 等用连续回交法把甘蓝型油菜的核导入萝卜 Ogu. cms 育成甘蓝型油菜不育系。Rouselle (1979) 用许多甘蓝型油菜品种与 Ogu. cms 测交, 发现所有品种都是保持系, 找不到恢复系。

\* 收稿日期: 2003-08-04

基金项目: 浙江省科委重点攻关课题“杂交油菜”项目 (G20010280)

第一作者简介: 张明龙 (1952—), 男, 浙江杭州人, 副研究员, 主要从事作物诱变育种及油菜杂种优势利用的研究。

Ogu. cms 的不育性十分的稳定, 完全。但是油菜中不存在恢复基因; 低温下叶绿素缺乏, 叶片黄化; 蜜腺发育不良, 影响昆虫传粉。最近法国实现了 Ogu. cms 的三系配套。

## 2 波里马胞质不育系统(Pol. cms)

傅廷栋(1972)在油菜试验田原始材料中的甘蓝型品种波马里(原产于波兰)中发现了天然不育株。Pol. cms 初期开放的花朵有微量花粉, 中后期花朵彻底不育。1996 年湖南农业科学院利用这一波里马不育材料, 首先实现了三系配套, 定名为湘矮 A 不育系, 其保持系为非洲品种, 恢复系为意大利油菜<sup>[4]</sup>。Pol. cms 可分为低温不育型、高温不育型、稳定不育型。各国以此不育材料育成一批三系杂交品种, 均已通过注册审定, 并在生产中大量推广应用。因此, 波里马被认为是当前最有使用价值的油菜 cms 类型。目前还转移到十字花科蔬菜中去, 说明其广阔的应用前景。

## 3 陕 2A 胞质不育系统(Shan2A. cms)

李殿荣(1976)在甘蓝型油菜品种 S74-3×(丰收 4 号+7207)的复交后代中发现雄性不育株, 并与 1982 年育成了不育系“陕 2A”、保持系“陕 2B”和恢复系“垦 C2”。陕 2A 的育性恢复由一对显性基因控制<sup>[4]</sup> 雄性不育系其花蕾雏状, 中空质软, 花萼略小, 花瓣小而窄, 雄蕊败育短缩, 花药较小呈三角形。配制的三系杂交品种秦油 2 号(陕 2A×垦 C1)是国际上第一个通过品种审定并大面积应用于生产的三系杂交种, 其细胞质在遗传上的分类还在研究中。

## 4 黑芥胞质不育系统(nigra cms)

Pearson(1972)在由 B. nigra B. oleracea 杂交合成的异源多倍体 B. oleracea 中发现的, 并且已经成功地转移到甘蓝和花椰菜中。该 cms 植株表现正常, 但是花器表现为两种形成: (1)花药呈花瓣状, 蜜腺消失; (2)花药退化。一开始结实率很低, 后来, Dickson & Kyle(1987)选育出一些结实率较高的品系。通过原生质体融合, B. campestris 叶绿体编码的 atrazine resistance (ATR) 转渗到硬花球花椰菜中<sup>[5]</sup>。也有人提出 ATR CMS 植株可以应用于杂交种制种生产以消除受精后的授粉。

## 5 墙生二行芥胞质不育系统(mur. cms)

Hinata & Konno(1979)在 B. campestris 中获得, 它来自于 D. muralis×B. campestris 合成的异源多倍体品种 Yukina(2n=62)。该 CMS 的植株表现为正常绿色, 但花萼窄, 花药短小, 有的呈花瓣状。花粉量也严重减少。花中只有两个而不是预期的四

个蜜腺, 并且几乎没有什么花蜜产生。当这种细胞质被转入到 B. mapus 中时<sup>[6]</sup>, 大部分的 B. napus 获得了恢复基因, 只有少量是保持不变的。在 B. napus 中败育很稳定, 但是结实率低。Fan 等人(1985)也观察到了所有的欧洲 B. napus 增加物是 mur 细胞质的恢复源。他们也报道说在回交后代中, D. muralis 的一条多余染色体是导致不育的原因。在 B. campestris 和 B. napus 中都能找到 mur 细胞质的恢复源。

## 6 B. tournefortii Tour 胞质不育系统

Rewat 和 Anand(1979)报道了一个在 B. juncea 中天然存在的 CMS。后来提出其不育性归因于外源胞质互作。它的证据来自这个 CMS 与油菜近种群中的一些品种的 cp DNA 外形比较。现在已经证实了这个 CMS 不是由于突变而是来自作为细胞质供体的异源胞质 B. tournefortii<sup>[7]</sup>。它似乎来自最早由 Narain & Prakash(1972)合成的异源多倍体 B. tournefortii×B. nigra。Stiewe 等(1995)通过 B. tournefortii+B. napus 的体细胞杂交, 分离出 CMS (tour)B. napus。该 CMS 植株拥有重组的 mt, 其叶绿体来自于 B. napus。在 B. juncea 中花器变态经常发生; 花药弯曲, 退化并且呈花瓣状; 蜜腺减少。雄性的生殖力也很低(41%), 而且得白锈病它几率也很大。然而, 在 B. napus 中, 这种 CMS 的确没有导致大量的花器变态, 而且雌性生殖力也正常。它的恢复基因位于 B. napus 的自然增加物中(Sodhi et al 1994; Banga et al 1995)并且也是转移自 B. tournefortii(Stiewe 1995)。

## 7 Brassica oxyrrhina 胞质不育系统(oxy. cms)

基于 B. oxyrrhina 细胞质的雄性不育系统已经在 B. campestris, B. juncea 和 B. napus 中得到。它是通过异源多倍体 B. oxyrrhina×B. campestris(2n=38, 00AA)的合成以及与农作物品种的重回交获得<sup>[8]</sup>。雄性不育株花期推迟, 叶片褪绿。褪绿的程度从严重(B. campestris)到轻度(B. napus)都有。花器外形正常, 具有极好的蜜腺和细长不开裂的花药。在这三种外源多倍体的减数分裂均表现正常, 二价体出现正常。花粉败育出现在四分体形成以后。雌性生殖力完全正常(94%~96%)。通过原生质体融合, B. Juncea 中缺绿得到改善(Kirti et al 1993)。该 CMS 的恢复源至今未找到。

## 8 Diplotaxis siifolia 胞质不育系统(siifolia. cms)

Rao 等(1994)通过合成的属间外源多倍体 Diplotaxis siifolia×B. juncea(2n=56, DsDs AABB)

在 *B. juncea* 中获得<sup>[9]</sup>。外源胞质植株与正常亲本相似,但是花期推迟了大约 8 d,花中有正常的蜜腺但萼片减少,有花瓣和不开裂的花药。减数分裂过程正常,可进行到四分体形成期,即小孢子退化开始,但仍被四分体的胼胝质膜包围或者胼胝质膜刚刚解体后的时期。雌性生殖力与正常可育的 *B. juncea* 相当。这种育性衰退的胞质如今已被转入到 *B. napus* 中,但恢复源至今仍未可得。

#### 9 *Trachystoma ballii* 胞质不育系统(trachy. cms)

该 CMS 在 *B. juncea* 中发现,它来自于 *Trachystoma ballii* × *B. juncea* ( $2n=52$ , TTAABB) 的体细胞杂交种<sup>[10-11]</sup>。同样,雄性不育株在形态学上与正常植株相似,花期推迟 6~7 d。花瓣呈线形,雄蕊转变成花瓣状结构,带有一条细长的花丝。花瓣状结构包含一个或两个小侧囊,与花药室相似并且充满了败育的花粉粒。这个结构不开裂,而且败育的花粉粒数目也急剧下降。当给 *B. juncea* 授粉后,结实率为 93%。对胞质的分子生物学分析表明,包含有 *Trachystoma ballii* 的重组线粒体和叶绿体。这种胞质已经被转移到 *B. napus* 中。恢复源至今仍未获得。

#### 10 *Moricandia arvensis* 胞质不育系统(mori. cms)

该系统在 *B. juncea* 中发现的,它来自于 *Moricandia arvensis* × *B. juncea* ( $2n=64$ , MM, AABB) 的体细胞杂交。植株生长缓慢,花期很迟(30~50 d),高度褪绿,叶片几乎为黄色。花器较小,细长,花药不开裂,蜜腺良好。雌性生殖力大约在 89% 左右。对该细胞器的一项基础分析表明,在败育植株中,线粒体和叶绿体都来自野生的亲本 *M. arvensis*。该胞质也已经被转渗到 *B. napus* 中。在 *B. napus* 中缺绿已经通过原生质体融合得到改善。恢复源至今还未得到。

#### 11 *Diploaxis catholica* 胞质不育系统(catholica. cms)

该系统在 *B. juncea* 中发展起来,它来自 *D. catholica* × *B. juncea* ( $2n=54$ , D<sup>c</sup>D<sup>c</sup> AABB) 的体细胞杂交。*B. juncea* ( $2n=54$ , D<sup>c</sup>D<sup>c</sup> AABB) 含有重组的线粒体和 *B. juncea* 的叶绿体。CMS 植株表现正常绿色,开花茂盛,但花期稍迟。花器与正常的可育花器相似,有极好的蜜腺,但花药细长,较小而且不开裂。雌性生殖力完全正常。

#### 12 *Sinapis alba* 胞质不育系统(alba. cms)

携带有 *S. alba* 胞质的 CMS *B. juncea* 植株是通过 *S. alba* × *B. juncea* ( $2n=60$ , Salsal; AABB) 的体细胞杂交获得。植株花期延迟(15 d),表现正常绿

色。花药较小且不开裂,但蜜腺发育良好。对该细胞质的一项基础分子分析揭示出 mt 和 cp 基因组均来自 *S. alba*。

油菜在细胞质雄性不育研究领域取得了举世瞩目的突破,三系制种与推广应用推动了油菜生产的飞速发展在创造新的雄性不育类型,充分利用杂种优势方面已展现出诱人的前景,进一步改造现有的细胞质雄性不育类型已成为油菜育种家的一个刻不容缓的研究课题。

本文所介绍的雄性不育系统表明了远源杂交是综合各种不同来源胞质的有效工具,因为油菜近群种为之提供了一个巨大的库源。广泛的异质胞质可以通过原生质体杂交而获得。对这些 CMS 的总体观察结果表明外源胞质的存在经常使花期适延迟。另一个特征是它并没有导致严重的叶片缺绿(oxy and mori)。花的变态经常发生;从窄的线形花瓣(siifolia, nig)到花瓣状的花药(nig, trachy, tour)、到退化的花药(nig, siifolia),到发育不完全的蜜腺(tour, nig)以及弯曲的果实(tour)。这些特征以及低的蜜蜂的采蜜率严重影响了雄性生殖力。

#### 参考文献:

- [1] 赵坚义, 张冬青. 甘蓝型油菜波里马雄性不育的感温性[J]. 中国油料, 1996, 18(4): 1-5.
- [2] 范连益, 陈卫江. 杂交油菜制种纯度的主要影响因素及其解决途径[J]. 湖南农业科学, 2002, (2): 8-11.
- [3] 傅寿仲. 戚存扣, 蒲惠名, 等. 影响杂交油菜制种纯度的若干因素分析[J]. 江苏农业科学, 2002, (3): 22-25.
- [4] 傅廷栋. 杂交油菜的育种与利用[M]. 武汉: 湖北科学技术出版社, 1995. 46-49.
- [5] Pearson, O. H. cytoplasmically inherited male sterility characters and flavor components from the species cross *Brassica napus* (L.). Koch × *B. oleracea* [J]. Journal of American Society of Horticultural Science, 1972, 97: 397-402.
- [6] Hinata, K. and Konno, N. Studies on a male sterile strain having the *Brassica campestris* nucleus and the *Diploaxis muralis* cytoplasm. I. On the breeding procedure and some characteristics of male sterile strain [J]. Japan Journal of Breeding, 1997, 29: 305-414.
- [7] Rawat, D. S., and Anand, I. J. Male sterility in Indian mustard [J]. Indian Journal of Genetics and Plant Breeding, 1979, 39: 412-414.
- [8] Prakash, S. and Chopra, V. L. Male sterility caused by cytoplasm of *Brassica oxyrrhina* in *B. campestris* and *B. juncea* [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1990, 79: 285-287.
- [9] Rao, G. U., Sarup, V. B., Prakash, S. and Shuvannam, K. R. Development of a new cytoplasmic male sterility system in *Brassica juncea* through wide hybridization [J]. Plant Breeding, 1994, 112: 171-174.

(下转第 50 页)

第 1 位,比对照龙二分别增产 105.51%、27.51%、35.00%、67.31%。

2.1.2 多点试验 1997~1998 年在所外安排异地试验,分别进行露、棚栽培。在望奎、肇东、松蒲、扶

余等在共布 6 个点,对照品种为龙二和哈椒 1 号,测产面积 50m<sup>2</sup>,两年试验结果表明:望奎 13.92%、肇东 25.29%、松蒲 28.85%、扶余 19.84%,各点次总平均增重 21.66%,逐点逐年产量见表 2。

表 2 1997~1998 年所外异地试验产量

基点	品种	1997		1998		总平均		备注
		产量	增产(%)	产量	增产(%)	产量	增产(%)	
望奎	87-2	258.14	14.73	234	13.04	246.07	13.92	露地
	CK(龙二)	225	0	207	0	216	0	
肇东	87-2	239.6	27.4	329	23.13	334.3	25.29	大棚
	CK(哈椒)	188	0	267.2	0	266.8	0	
松蒲	87-2	237.5	27.14	357	30.36	347.25	28.85	大棚
	CK(哈椒)	186.8	0	273.9	0	269.5	0	
扶余	87-2	256	18.85	249	20.87	252.5	19.84	露地
	CK(龙二)	215.4	0	206	0	210.7	0	
平均	87-2	247.81	21.59	242.3	21.74	245.03	21.66	
	CK(龙二)	203.8	0	199	0	201.4	0	

两年试验得出,卫星 87-2 比龙二增产明显,同时棚内试验也比椒 1 号增产明显。

2.1.3 区域试验 1999~2001 卫星 87-2 参加区试与生试,试验在露地进行,以哈椒 1 号为对照。由于是露地试验,产量优势未得以发挥,增产不显著。

1999~2001 年在进行区试与生试同时,又在哈尔滨市南岗区、道外共布 6 个点,在大棚内进行异地试验,以哈椒 1 号为对照,结果 6 点平均增产 17.28%,增产显著(见表 3)。

表 3 卫星 87-2(KL87329)甜椒所外大棚栽培试验

年份	地点	面积 (667m <sup>2</sup> )	卫星 87-2 (kg)	对照 (kg)	增产 (%)
1999~2000	松北镇乔树林	1	5200	4600	13.0
2000	松北镇姜玉涛	1	5100		
2000	王岗镇刘桂林	1	5322.66	4348.84	22.39
2001	王岗镇刘桂林	0.5	2660	2450	8.57
2000	王岗镇高德	0.5	2685	2135	25.99
2000	王岗镇王美珍	0.5	2500.83	2147.85	16.43

2.2 抗病性

省园艺分院植保室于 2001 年田间病害发病盛期进行毒病及疫病病害检测,毒病病情指数为 25.02,比对照(哈椒 1 号)减轻 20.2%,疫病为 8.94,比对照(哈椒 1 号)减轻 18.9%。

2.3 品质检测

2001 年 9 月由东北农业大学进行品质分析,Vc132.26 mg/g,比对照(哈椒 1 号)高 29.92%,固形物为 5.2%,比对照提高 22.35%,干物质 6.80%,比对照提高 10.2%,至 2002 年全部完成品种试验程序,并通过黑龙江省农作物品种审定委员会审定,定名为宇椒 1 号甜椒。

3 品种特征特性

宇椒 1 号甜椒属中早熟品种,9~11 片叶分枝,生育期为 105 d 左右,株高露地为 50~60 cm、棚内为 1.5 m 以上,植株长势强,果实灯笼型,果色绿,单果平均质重 200 g 左右,最大达 400 g 以上,果皮厚中等,果大、高产、质佳、抗病。

4 栽培技术要点

选择排灌方便、土壤肥沃、不重迎茬、渗水性良好的沙质壤土进行种植,苗龄 60 d 左右,行距 60~70 cm,株距 30~35 cm,一垅双株栽培,保苗为 5 400~7 000 株/667m<sup>2</sup> 左右。早春保护地栽培时,各地可根据当地气候、保温条件适时播种,露地栽培在哈尔滨及近郊可于 3 月中下旬播种。苗出齐后,2 片真叶期开始移苗。定植田要施足底肥并配合施一定量的磷、钾肥,定植后要加強肥水管理,座果后和采收盛期要及时追肥,及时防治病虫害。

(上接第 38 页)

[ 10] Kirti, P. B., Narasimhulu, S. B., Mohapatra, T., Prakash, S. and Chopra, V. L. Correc-tion of chlorophyll deficiency in allo-plasmic male sterile Brassica juncea through recombination be-tween chloroplast genomes[ J]. Genetical Research Cambridge, 1993, 62: 11-14.

[ 11] Kirti, P. B., Mohapatra, T., Prakash, S. and Choopra, V. L. Development of a stable cytoplasmic male sterile line of Brassica juncea from the somatic hybrid Trachystoma ballii + B[ J]. juncea. Plant Breeding press, 1995, 3: 18-22.