

洋葱细胞质雄性不育研究进展

周晓娟^{1,2}, 赵瑞¹, 王永勤²

(1. 沈阳农业大学, 辽宁 沈阳 110161; 2. 北京市农林科学院 蔬菜研究中心, 北京 100097)

摘要:细胞质雄性不育性在高等植物遗传育种研究中占有重要地位, 一直是植物遗传育种和遗传理论研究的热点。通过综述洋葱细胞质雄性不育类型、不育机理、起源关系等方面的研究进展, 对洋葱工作的进一步开展及雄性不育的选育提出一些粗浅的建议。

关键词:洋葱; 细胞质雄性不育; 进展

中图分类号:S 633. 203. 6 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2012)17-0190-05

洋葱(*Allium cepa* L.)为百合科葱属 2 a 生异花授粉作物, 是最早育成并在生产上应用一代杂种的蔬菜作物之一^[1], 在国内外蔬菜市场中都占有重要地位, 国内栽培面积正在逐年增加, 是我国外销蔬菜的重要种类。

洋葱杂种优势明显, 但自交衰退严重, 经过多代回交和自交选育后经济性状变差, 传统的育种方法耗时较长, 存在雄性不育系转育时间长, 难度大等问题。因此对洋葱品种资源的研究尤其重要, 利用不育系配制杂交新品种越来越受到育种者的重视。

近年来迅速发展的分子生物学技术已经在洋葱育种上得到了广泛应用, 获得并开发了许多与洋葱雄性不育相关的分子标记, 这将大大缩短洋葱雄性不育系的选育周期^[2]。使洋葱雄性不育系的选育和利用雄性不育系培育新品种得到进一步完善。现就洋葱雄性不育的类型、机理等方面做以简要综述, 旨在对今后洋葱雄性不育研究提供参考。

1 洋葱细胞质雄性不育(CMS)的类型

比较常见的洋葱细胞质雄性不育系有 S 型和 T 型 2 种。文献记载最早的洋葱 S 型细胞质雄性不育系是 Jones 等^[3]在‘意大利红’品种中发现的, 应用比较广泛, 对其后续的研究发现, 该不育系由细胞质控制, 育性可由 1 对显性核基因(*Ms*)恢复。最早的 T 型不育系是

Berninger^[4]在法国品种‘Jaune paille des venus’中发现的。S 型不育系由 1 对隐性基因(*msms*)控制, T 型不育系由 1 对相对独立的基因和 2 对互补基因控制。因此, S 型胞质不育因为其育性恢复遗传上的单一性和在多变的环境条件下雄性不育的稳定性而能更好的在商业上生产 F₁ 代栽培变种。Jones 等^[5]首先在洋葱 S 型不育上发展起来的利用细胞质雄性不育系生产一代杂种种子, 已经是全球范围内许多作物的生产计划。另外, Pathak 等^[6]在印度尼西亚的 1 个洋葱品种‘Nasik White Globe’中还发现了一种新的不育源, 其不育由强烈的细胞质不育因子控制, 细胞质基因对核基因有完全的抑制作用。

近年来其它新的不育源也在不断的研究与发现中。首先, Havey^[7]通过洋葱与实蕁葱远缘杂交, 用洋葱对远缘杂种进行 7 代回交, 构建了具有实蕁葱胞质的洋葱雄性不育系。其次, 马有会等^[8]首次报道了 1 个新型洋葱瓣化型细胞质雄性不育系 psf-A, 该不育型是紫皮洋葱常规品种 RUPI 的突变体, 其核恢复基因与 1 对核基因有关, 且不育性状较稳定, 不易受环境条件的影响, 是一种区别于 S 型和 T 型的洋葱 CMS 新类型。另外, Hao 等^[9]用 *Allium roylei* 做父本进行连续回交替换胞质选育洋葱异源胞质系, *A. roylei* 做母本与葱杂交产生的单倍体 F₁ 代植株, 染色体加倍后再与葱回交产生异源三倍体 BC₁。每个异源三倍体植株与珠洋葱回交产生 2n=16、17、23 和 24 的 BC₂ 植株, 用有 16 条染色体的 BC₂ 植株检测可育花粉粒, 然后继续与洋葱回交。BC₂ 种子的可育率从 0% 到 10% 以上不等, 大部分植株的花粉没有育性。研究结果表明 *A. roylei* 细胞质的利用有助于开发洋葱新型细胞质雄性不育类型。

2 洋葱细胞质雄性不育机理研究

2.1 洋葱细胞质雄性不育细胞形态学研究

许多研究发现洋葱细胞质雄性不育花药败育与绒

第一作者简介:周晓娟(1985-), 女, 在读硕士, 现主要从事洋葱雄性不育机理研究工作。

责任作者:赵瑞(1972-), 男, 博士后, 副教授, 硕士生导师, 现主要从事蔬菜苗期生理及日光温室环境调控和温室机械化育苗等相关研究工作。

基金项目:国家自然科学基金资助项目(31071794); 农业部“948”资助项目(2011-Z61); 北京市农林科学院科技创新能力建设专项资助项目(KJCX201101010)。

收稿日期:2012-05-07

毡层的发育有关,花粉母细胞却没有表现异常。Holford 等^[10]以洋葱雄性不育系和保持系为试材,研究了 S 型胞质不育的细胞学形态特征,发现洋葱小孢子有 3 种形式的异常:①四分体时期,绒毡层细胞未成熟就退化;②二分体时期,绒毡层过度肥大,随后自溶;在这 2 种形式里,小孢子发生异常之前绒毡层便解体。③绒毡层形态完全正常,只是存在的时间过长。Patil 等^[11]在 T 型不育系中也发现了小孢子发育过程中类似的绒毡层异常现象。

李园园^[12]对洋葱不育系 63A 及其保持系 63B 的显微结构及超微结构研究发现,花粉母细胞时期,不育系虽发育正常但花粉囊性状不规则,绒毡层发育迟缓;四分体时期,保持系与不育系绒毡层差异较大,不育系中绒毡层发生严重退化;小孢子时期,不育系小孢子出现干瘪现象,中层、绒毡层完全降解;花粉粒时期,不育系空壳花粉粘在一起,形成粗现状,药室严重收缩;对不育系四分体时期花蕾 DNA 电泳检测发现不育系呈现明显的 DNA 梯度,而保持系仅出现少量 DNA 降解。推测不育系小孢子败育与绒毡层提前衰退有关。杜敏霞等^[13]对洋葱雄性不育材料小孢子发生细胞形态学进行观察也发现,小孢子败育发生在单胞花粉粒时期,与李园园^[12]的研究结果一致。

2.2 洋葱细胞质雄性不育分子机理研究

高等植物中细胞质雄性不育现象普遍存在,许多研究结果都表明,植物细胞质雄性不育与线粒体基因发生基因结构变异或产生新的嵌合基因等异常现象有关^[14-17]。在花药发育的关键时期,通过交换、缺失或插入产生的各种重组的线粒体基因扰乱了线粒体的正常功能,变异的线粒体基因和核基因相互作用影响小孢子发育,从而产生雄性不育^[2]。已报道的与雄性不育相关的基因很多,但多数与 ATP 合成酶和细胞色素氧化酶 C 及其嵌合基因有关。

洋葱细胞质雄性不育也存在多种基因变异方式。首先 Havey^[18]研究发现洋葱不育系和可育系 tRNA 的 *Leu* 和 *Thr* 基因中间有不同大小的片段插入,拷贝数也各不相同,但进一步的机理研究并未见报道。Sato^[19]研究发现洋葱不育系线粒体 *cob* 基因编码区上游有一段叶绿体基因的插入,推测该插入可能导致洋葱细胞质雄性不育,但是与相关的生理生化过程及其机制方面还需要进一步研究。洋葱雄性不育是不是由这 2 个变异导致的,目前还没有定论。

另外,Engelke 等^[20]研究发现洋葱 S 型胞质不育与细香葱 CMS1 在细胞学上有相似之处,并且扩增出了相同的 *orfA501* 片段。后来 Engelke 等^[21]又研究发现, *atp6* 与 *orfA501* 连接后插入到 *atp9* 中形成的嵌合基因导致了细香葱的雄性不育。推测在细香葱中发现的这

种胞质雄性不育机制也可能存在于洋葱中,但在洋葱中目前还没有转录水平上的进一步研究报道。

Kim 等^[22]通过 RT-PCR 研究发现,在 T 型胞质不育中 *coxI* 和 *orf725* 在所有和个体中表达量都很高,在 S 型胞质中 *coxI* 没有表达, *orf725* 却大量表达,但是无论是 T 型线粒体类型还是 S 型线粒体类型的雄性不育和可育个体之间这 2 个基因都没有明显的差异表达,相比之下在正常型线粒体胞质里却没有观察到 *orf725* 的表达,而 *coxI* 大量表达。洋葱 *orf725* 基因与细香葱 *orfA501* 基因是相同的,由于这 2 个嵌合基因的连接, *coxI* 基因和 *orfA501* 同源序列连接的研究可能会成为葱属线粒体重组研究的热点。

由于 *orfA501* 标记与洋葱细胞质雄性不育表型之间的完全符合,吴海涛等^[23]通过锚定 PCR 和 RT-PCR 方法对 *orfA501* 基因进行研究,得到了 *orfA501* 基因的侧翼序列,并研究了该基因及其相连基因的转录模式,结果表明,洋葱 T 型胞质雄性不育线粒体基因组 *orfA501* 基因的 5'端与 *coxI* 基因相隔 93 个碱基紧密相连;3'端由 *atp9*、*atp6*、*atp1* 以及 *nad4* 等基因片段构成;在洋葱 T 型胞质雄性不育系花药中, *orfA501* 与 *coxI* 基因分别转录,且 *orfA501* 对 *coxI* 的转录具有正调控的作用。这一结果与 Kim 等^[22]研究的 *orfA501* 与 *coxI* 共转录的结果不同,推测洋葱 T 型与 S 型的不育机制可能不同。其它类似的研究还未见报道。

3 洋葱细胞质雄性不育分子标记研究

3.1 用于区分不同胞质的分子标记

洋葱雄性不育性状分子标记的研究主要集中在细胞质基因组中。Courcel 等^[24]最早以 Bam HI 和 Hind III 为内切酶,获得了区分洋葱 S 型、T 型和 N 型线粒体 DNA(mtDNA)的 RFLP 标记。Holford 等^[10]又分别用 6 种内切酶处理 mtDNA 和 cp-DNA,再用多种基因为探针,获得了将 S 型与 T 型、N 型胞质线粒体 DNA 区分开来的 RFLP 标记,但是这种标记并不能准确区分 T 型和 N 型胞质。而 Satoh 等^[25]、Havey^[26]以不同的内切酶和探针处理,分别获得了可以区分这 3 种胞质的 RFLP 标记。

由于 RFLP 难度大,应用难,又开发了基于 PCR 的洋葱细胞质不育标记。Havey^[26]首次报道了洋葱细胞质雄性不育 PCR 标记,以 *trnT* 和 *trnL* 2 个基因间保守序列为引物进行 PCR 扩增,获得了可区分洋葱 S 型和 N 型胞质的特征谱带。

Alcala 等^[27]报道用 GBA 法也可快速鉴定可育与不育胞质,这种分析方法达到了半自动化程度^[11,28-29]。

Sato^[19]研究发现,洋葱 S 型胞质线粒体 *cob* 基因上游有一段 *orf1708* 基因的插入,以此上游序列两侧的核苷酸序列为引物进行 PCR 扩增,获得了区分 S 型和 N

型胞质的特征谱带,可用来区分 1 个单株的胞质类型^[25-26]。

Alcala 等^[30]在研究 S 型和 N 型胞质洋葱叶绿体 DNA 基因间非转录区时发现,存在单核苷酸差异和串联重复的多态性,通过 PCR 分析,可快速鉴定洋葱 S 型和 N 型。

Engelke 等^[21]首次报道通过 PCR 方法分别对线粒体 *cob* 基因和 *orfA501* 阅读框进行扩增,结合这 2 个基因扩增产物的多态性,可以区分 S 型、T 型和 N 型 3 种胞质。

Cho 等^[31]开发了一个可以区分洋葱 S 和 N 型胞质不育的 PCR-RFLP 标记,该标记位于叶绿体 *psbA* 基因扩增子上。用限制性内切酶 *MspI* 切割不同胞质的扩增子发现 N 型胞质不育的洋葱含有 *MspI* 的功能位点 (CCGG),而 S 型胞质在该位点发生了碱基替换 (CTGG),导致没有 *MspI* 靶基因。通过该 PCR-RFLP 标记从 35 份洋葱种质中区分出的细胞质雄性不育因素与用 CMS 特征序列扩增 (SCAR) 的结果是一致的。此外,该 PCR-RFLP 标记还可以从少数高达 10 倍的 DNA 混合样品中识别 S 和 N 胞质。

Kim 等^[22]研究发现,*orf725* 在正常胞质中几乎检测不到,*coxI* 的拷贝数在 S 型胞质中比在正常胞质中明显减少,RT-PCR 结果显示,*orf725* 在正常型胞质中没有转录,*coxI* 基因在 S 型胞质中也没有表达,然而二者在 T 型胞质中都有转录,3 种胞质类型线粒体 DNA *orf725* 和 *coxI* 特定的化学计量在不同的种质里是一致的。因此,设计了 1 种基于 *orf725* 和 *coxI* 相对拷贝数的分子标记,通过简单的 PCR 来区别这 3 种胞质。

3.2 其它分子标记应用

刘杰等^[32]运用 RAPD 技术对洋葱细胞质雄性不育系 A 和相应保持系 B 的线粒体 DNA 进行了 100 个单引物的多态性研究,有 2 种引物 A13 和 E14 扩增出多态性片段且表现稳定。

李园园等^[33]采用 RAPD 技术对洋葱细胞质雄性不育系 70 及其保持系 71 的基因组 DNA 的多态性进行研究分析,所用的 100 条随机引物中有 46 条引物获得了扩增产物,其中 5 条引物扩增出多态性条带,经重复筛选和单株验证,只有 G02 扩增出的多态性片段,且表现稳定。推测该标记与育性有关。

陈沁滨等^[34]对洋葱雄性不育系 101A 及其保持系 101B 基因组 DNA 进行 RAPD 分析,在不育系中获得了 1 条稳定扩增的片段 AK15,并将其转化为稳定的 SCAR 标记。

3.3 恢复基因分子标记研究

由于对不育系育性恢复作用认识较晚,研究也比较困难,所以对育性恢复基因的分子标记研究比不育分子

标记的研究要慢很多。King 等^[35]首先用 RAPD 和 RFLP 技术以 58 个 F_3 代群体为材料做研究将控制 S 型雄性不育的基因定位在 B 群的 2 个 RFLP 标记之间。后来 Martin 等^[36]将该区域定位在第 2 条染色体上。接着 Gokce 等^[37]又在更大的群体上对与 *Ms* 连锁的区域进行精细作图,获得了 3 个与 *Ms* 位点紧密连锁的多态性 RFLP 标记,其中 AOB272 与 *Ms* 位点最接近。然后 Gokce 等^[38]以 AOB272 为标记在 2 个开放授粉洋葱群体内选择保持系,发现该标记与保持系几乎没有关联。有学者认为可能是在长期开放授粉条件下,该标记与 *Ms* 位点之间已经进行了充分的染色体交换,而导致不能准确地选出保持系^[17]。

近来,Bang 等^[39]根据已报道过的 RFLP 分子标记 EST 探针序列,通过 RACE 获得了推测的寡肽转运蛋白 (OPT) 编码基因组序列全长。2 个 *MS* 连锁等位基因 OPT 第 1 内含子分别有一段 108 bp 和 439 bp 的插入,针对 OPT 上游区域插入的 108 bp 的重复序列设计了 1 对特异引物做 PCR 标记。第 2 个 PCR 标记根据光系统 I 副族 O (*PsaO*) EST 探针编码序列设计。通过染色体步移在 *PsaO* 基因编码区 5' 上游序列分离出一段 14 bp 和一段 39 bp 的重复序列。不同种质的洋葱中这些重复序列共检测到 3 种不同的组成成分。在这些多态性重复序列的侧翼区域设计了 1 个铆钉引物来扩增这 3 种不同的标记型。OPT 标记和 *Ms* 基因位点紧密连锁,连锁距离为 1.5 cM。然而,对这些连锁关系进行分析发现,该分子标记和 *Ms* 基因位点几乎不存在连锁不平衡,即便如此,这些 PCR 分子辅助选择标记仍然是洋葱 F_1 代杂交育种中个体分离的重要手段。

4 洋葱细胞质雄性不育起源关系研究

尽管已经报道了不少分子标记,却很少有鉴定雄性不育的诱导基因和洋葱 3 种不同类型系统发生关系的研究。Holford 等^[40]和 Havey^[41]对洋葱 S 型不育系、T 型不育系以及正常可育系细胞质基因经 Northern 杂交分析发现,T 型不育系与可育系细胞质基因的相似性要高于 S 型不育系。因此认为 T 型不育系是由可育系细胞质基因直接突变而来,S 型不育系可能是可育系细胞质摄入外来基因发育形成的。

另外,Santos 等^[42]用分子辅助标记方法从热带洋葱种质中选育雄性不育时发现采用 *cob* 标记引物在可育系和 T 型不育系之间扩增的条带相同,414 bp 大小的条带很弱,180 bp 大小的条带很亮,而在 S 型不育系中与之相反,414 bp 大小的条带很亮,180 bp 大小的条带很弱;用 *orfA501* 标记引物只能在不育系中扩增出 473 bp 大小的条带,而可育系中没有或者很弱。吴海涛等^[23]在研究 2 个洋葱雄性不育系细胞质类型的鉴定和分析时用 189 个 RAPD 引物分析了不育系和相应保持系之间的多

态性,得到的结果与 Santos 相同,表明与 T 型雄性不育系相比,S 型不育系与其保持系基因组之间有更多的差异。

Kim 等^[14]通过对线粒体 DNA 结构和叶绿体序列的多态性分析,对 3 种细胞质类型的洋葱种系发生关系进行了评估,并研究了 2 种不同的诱导型细胞质雄性不育的遗传关系。研究发现 *atp6* 基因在保持系和 T 型细胞质雄性不育中并没有差异,S 型细胞质雄性不育中有 2 个单核苷酸多态性和一段 4 bp 的插入。叶绿体 *ycf2* 基因的部分序列通过 2 个小的重复调解序列被整合到 *cob* 基因的上游区域,这种叶绿体 DNA 的整合也只在 S 型细胞质雄性不育中被检测到,并首次发现 2 组 *cox2* 的第 2 内含子干扰。这几种变异的主要类型在保持系和 T 型不育中是一样的,是以 sublimonsin 的形式存在于 S 型胞质不育中。在保持系和 T 型不育中没有差异,而在 S 型胞质不育中基因组和核苷酸序列都存在显著差异,暗示了近代的 T 型细胞质雄性不育是来源于常规的细胞质的。

5 展望

洋葱杂种优势明显,但是花器小、花期不集中,不适宜人工去雄或化学杀雄,选育雄性不育系是洋葱杂种优势利用的唯一途径。虽然前人对洋葱雄性不育发生的分子机理进行了一系列的研究,但具体的分子机理仍没有得到完全阐明,在对线粒体基因和核基因互作关系及差异基因相关的生理生化过程的研究上也相对较少,因此对导致洋葱雄性不育的机理及其后续工作仍需进一步完善。并且尽管对雄性不育的恢复基因有了一定的研究,但仍不能准确的选择出保持系,因此进一步研究控制洋葱细胞质雄性不育的恢复基因及其基因定位和遗传图谱构建等工作仍需要大量进行。

线粒体是半自主细胞器,离不开核基因组指导与调控,核背景的改变可引起线粒体基因组的结构变异和基因表达的改变,从而产生胞质雄性不育^[43]。在水稻等作物上已得到了验证,而在洋葱上,质核互作研究却鲜见报道,深入研究洋葱核质互作有助于更全面深刻地了解洋葱 CMS 产生的分子机理,从而有助于更好的利用 CMS 材料。

另外,目前使用的洋葱细胞质雄性不育都属于 S 型或者 T 型,类型有限,杂交种细胞质单一化严重,容易发生和传播大规模病虫害,创造新细胞质雄性不育系是防范细胞质同一性给洋葱产业带来的风险最佳途径^[44]。因此应该进一步加强种质资源的搜集,扩大国际间交流以丰富育种材料,多利用生物技术手段对现有和已引进的洋葱种质进行创新研究,使育种方向多元化,在更广泛的品种内采用远缘杂交、细胞质融合等方法选育雄性不育系。

参考文献

- [1] 王建军,侯喜林,宋慧,等.洋葱育种研究进展[J].中国蔬菜,2003(4):57-59.
- [2] 吴海涛,马蓉丽,刘洪炯,等.洋葱细胞质雄性不育系选育研究进展[J].园艺学报,2009,36(2):297-302.
- [3] Jones H,Emsweller S. A male sterile onion[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science,1936,34:582-585.
- [4] Berninger. Contribution a l'etude de la sterility emale de l'oignon (*Allium cepa* L.)[J]. Ann Amelior Plants,1965,15:183-199.
- [5] Jones H,Clarke A. Inheritance of male sterility in the onion and the production of hybrid seed[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science,1943,43:189-194.
- [6] Pathak C,Gowda R. Breeding for the development of onion hybrids in India:problems and prospects[J]. Acta Horticulturae,1993,358:239-242.
- [7] Havey M. Seed yield,floral morphology,and lack of male-fertility restoration of male-sterile onion (*Allium cepa*) populations possessing the cytoplasm of *Allium galanthum* [J]. Journal of the American Society for Horticultural Science,1999,124:626-629.
- [8] 马有会,王火旭,崔成日,等.洋葱瓣化型细胞质雄性不育系 psf-A 的遗传分析[J].北方园艺,2011(6):23-24.
- [9] Hao Q V,Iwata M,Yamauchi N,et al. Production of novel alloplasmic male sterile lines in *Allium cepa* harbouring the cytoplasm from *Allium roylei* [J]. Plant Breeding 2011,130:469-475.
- [10] Holford P,Croft J,Newbury H J. Structural studies of microsporogenesis in fertile and male-sterile onions (*Allium cepa* L.) containing the CMS-S cytoplasm[J]. Theoretical and Applied Genetics,1991,82:745-755.
- [11] Patil J A,Jadhav A S,Rane M S. Male-sterility in maharashtra onion (*Allium cepa* L.)[J]. Research Journal of the Mahatma Phule Agricultural University,1973,40:29-31.
- [12] 李园园. 洋葱细胞质雄性不育的机理研究[D]. 南京:南京农业大学,2006.
- [13] 杜敏霞,刘湘萍. 洋葱雄性不育材料小孢子发生的细胞形态观察[J]. 华北农学报,2007,22(专辑):48-51.
- [14] Kim S,Yoon M K. Comparison of mitochondrial and chloroplast genome segments from three onion (*Allium cepa* L.) cytoplasm types and identification of a trans-splicing intron of *cox2*[J]. Current Genetics,2010,56:177-188.
- [15] Kaul M L H. Male sterility in higher plants[M]. Berlin:Springer-Verlag,1988:3-13.
- [16] Hanson M R,Folkerts O. Structure and function of higher plant mitochondrial genome[J]. International review of cytology,1992,141:129-172.
- [17] Dragoeva A,Atanassov I. CMS due to tapetal failure in cybrids between *Nicotiana tabacum* and *Petunia hybrida*[J]. Plant Cell Tissue Organ Culture,2001,55:67-70.
- [18] Havey M J. Identification of cytoplasmic using the polymerase chain reaction to aid in the extraction of maintainer lines from open-pollinated populations of onion[J]. Theoretical and Applied Genetics,1995,90:263-268.
- [19] Sato Y. PCR amplification of CMS-specific mitochondrial nucleotide sequences to identify cytoplasmic genotypes of onion (*Allium cepa* L.)[J]. Theoretical and Applied Genetics,1998,96:367-370.
- [20] Engelke T,Terefe D,Tatlioglu T. A PCR-based marker system monitoring CMS-(S),CMS-(T) and (N)-cytoplasm in the onion (*Allium cepa* L.)[J]. Theoretical and Applied Genetics,2003,107:162-167.
- [21] Engelke T,Tatlioglu T. The fertility restorer genes X and T alter the transcripts of a novel mitochondrial gene implicated in CMSI in chives (*Allium schoenoprasum* L.)[J]. Molecular Genetics and Genomics,2004,

271;150-160.

[22] Kim S, Lee E T, Cho D Y. Identification of a novel chimeric gene, orf725, and its use in development of a molecular marker for distinguishing among three cytoplasm types in onion (*Allium cepa* L.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2009, 118:433-441.

[23] 吴海涛, 王建军, 侯喜林, 等. 两个洋葱雄性不育系细胞质类型的鉴定与分析[J]. 园艺学报, 2009, 36(5):723-726.

[24] Courcel A D, Veder F, Boussac J. DNA polymorphism in *Allium cepa* cytoplasm and its implications concerning the origin of onions [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1989, 77:793-798.

[25] Satoh Y, Nagai M, Mikami T, et al. The use of mitochondrial DNA polymorphism in the classification of individual plants by cytoplasmic genotypes [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1993, 86:345-348.

[26] Havey M J. A putative donor of S-cytoplasm and its distribution among open-pollinated populations of onion [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1993, 86:128-134.

[27] Alcalá J, Giovannoni J J, Pike L M, et al. Application of genetic bit analysis (GBA™) for allelic selection in plant breeding [J]. Molecular breeding, 1997, 3(6):495-502.

[28] 陈沁宾, 王建军, 薛萍, 等. 洋葱种质资源与遗传育种研究进展[J]. 中国蔬菜, 2008(1):37-42.

[29] 陈沁宾. 洋葱雄性不育系的选育与分子标记筛选及鳞茎休眠的生理机制研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2006.

[30] Alcalá J, Pike L M, Giovannoni J J. Identification of plastome variants useful for cytoplasmic selection and cultivar identification in onion [J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 1999, 124:122-127.

[31] Cho K S, Yang T J, Hong S Y, et al. Determination of cytoplasmic male sterile factors in onion plants (*Allium cepa* L.) using PCR-RFLP and SNP markers [J]. Molecules and Cells, 2006, 21(3):411-417.

[32] 刘杰, 崔成日, 崔崇士, 等. 洋葱细胞质雄性不育系与相应保持系线粒体 DNA 的 RAPD 分析[J]. 东北农业大学学报, 2004, 35(3):322-324.

[33] 李园园, 王忠, 梁峰, 等. 洋葱细胞质雄性不育系 70 及其保持系 71 基

因组 DNA 的 RAPD 分析[J]. 生物技术通报, 2006(6):100-102.

[34] 陈沁宾, 侯喜林, 陈晓峰, 等. 洋葱细胞质雄性不育基因 RAPD 及 SCAR 分子标记研究[J]. 南京农业大学学报, 2007, 30(4):16-19.

[35] King J J, Bradeen J M, Bark O, et al. A low-density genetic map of onion reveals a role for tandem duplication in the evolution of an extremely large diploid genome [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1998, 96:52-62.

[36] Martin W, Callum J, Shigyo M, et al. Genetic mapping of expressed sequences in onion and in silico comparisons with rice show scant colinearity [J]. Molecular Genetics and Genomics, 2005, 274:197-204.

[37] Gokce A F, Callum J, Sato Y, et al. Molecular tagging of the Ms locus in onion [J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2002, 127(4):576-582.

[38] Gokce A F, Havey M J. Linkage equilibrium among tightly linked RFLPs and the Ms locus in open-pollinated onion populations [J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2002, 127:944-946.

[39] Bang H, Cho D Y, Yoo K S, et al. Development of simple PCR-based markers linked to the Ms locus, a restorer-of-fertility gene in onion (*Allium cepa* L.) [J]. Euphytica, 2011, 179:439-449.

[40] Holford P, Croft J, Newbury H J. Differences between, and possible origins of, the cytoplasm found in fertile and male-sterile onions (*Allium cepa* L.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1991, 82:737-744.

[41] Havey M J. Diversity among male-sterility-inducing and male-sterile cytoplasm of onion [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2000, 101:778-782.

[42] Carlos Antonio Fernandes Santos, Daniela Lopes Leite, Valter Rodrigues Oliveira, et al. Marker-assisted selection of maintainer lines within an onion tropical population [J]. Science Agriculture (Piracicaba, Braz.), 2010, 67(2):223-227.

[43] 汪静, 荣廷昭, 潘光堂, 等. 植物线粒体遗传物质与细胞质雄性不育关系的研究进展[J]. 玉米科学, 2006, 14(6):78-82.

[44] Yang J H, Zhang M F, Yu J Q. Relationship between cytoplasmic male sterility and SPL-like gene expression in stem mustard [J]. Physiological Plant, 2008, 133:426-434.

Research Progress on Cytoplasmic Male Sterility of *Allium cepa* L.

ZHOU Xiao-juan^{1,2}, ZHAO Rui¹, WANG Yong-qin²

(1. Shenyang Agricultural University, Shenyang, Liaoning 110161; 2. Beijing Vegetable Research Center, Beijing Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Beijing 100097)

Abstract: Cytoplasmic male sterility (CMS) plays an important role in genetic breeding research of higher plant, and has been the hot spot of the genetic breeding of plant and the genetic theory research. Onion is preferred as a commercial vegetable crop all over the world. The onion cytoplasmic, male sterile type, mechanism of infertility, expression pattern were reviewed, according to the origin of the relationship between the study progress of onions work for the further development and the breeding of male sterility several suggestions were put forward.

Key words: onion; cytoplasmic male sterility; progress