

# 油菜 杂种优势利用 的生物学基础

Biological Bases of Heterosis Utilization in  
*Brassica napus*

涂金星 等 编著



科学出版社

# 油菜杂种优势利用的生物学基础

Biological Bases of Heterosis Utilization in  
*Brassica napus*

涂金星 等 编著

科学出版社

---

## 内 容 简 介

本书针对傅廷栋院士主编的《杂交油菜的育种与利用》一书涉及的一些生物学基础问题,总结了近20年来的研究进展,系统阐述了该领域的相关问题。在基础部分,介绍了芸薹属物种染色体组成和基因组信息、遗传标记和 SNP 芯片开发与利用,以及植物花器发育;在油菜杂种优势利用的授粉系统部分,介绍了油菜细胞核雄性不育、细胞质雄性不育的生物学基础,油菜自交不亲和性的遗传和分子机制,以及油菜化学杀雄的生物学机制;在杂种优势形成基础和利用方面,对杂种优势遗传基础、表观修饰和基因的差异表达进行了多个层次的论述,介绍了利用近缘种多样性拓展甘蓝型油菜遗传差异的具体方法及材料的利用。

本书可供相关院校和科研单位的科研人员、教师、本科生和研究生参考阅读。

### 图书在版编目(CIP)数据

油菜杂种优势利用的生物学基础/涂金星等编著. —北京:科学出版社, 2018.9  
ISBN 978-7-03-058545-5

I. ①油… II. ①涂… III. ①油菜—杂种优势—生物学—研究 IV. ①S634.3

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2018)第 190032 号

责任编辑:李秀伟 刘 晶 / 责任校对:郑金红

责任印制:肖 兴 / 封面设计:铭轩堂

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

中国科学院印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2018年9月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2018年9月第一次印刷 印张:19

字数:450 000

定价:268.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

## 序 一

作物杂种优势利用是大幅度提高作物产量的有效途径，杂种优势的机制也是重大的科学问题。因此，研究作物杂种优势，既有重要的实践意义，也有重大的理论意义。

一百多年前，玉米是人们率先利用杂种优势的大田作物，此后在高粱、甜菜、向日葵、水稻、油菜等作物上取得突破，杂交种在生产上大面积应用。大田作物杂种优势利用研究正在向其他作物，如谷子、棉花、小麦等扩展。蔬菜作物利用杂种优势已达 50%~90%。如果说水稻、小麦高秆变矮秆是第一次绿色革命，以高粱、水稻、油菜等雌雄同花作物为代表的杂种优势利用是第二次绿色革命，那么以分子生物学、生物技术进行作物改良就是第三次绿色革命。目前，作物遗传改良工作已把三次绿色革命的成果融合在一起，必将产生更大的效益。

油菜是杂种优势利用发展最快、也是杂种优势与品质改良紧密结合的大田作物。1972 年华中农业大学发现了国际上“第一个有实用价值油菜波里马细胞质雄性不育(Polcms)”，1985 年李殿荣育成世界第一个油菜三系杂交种‘秦油 2 号’，仅 30~40 年，全世界油菜杂交种从无到有，目前全世界杂交种植面积已占油菜总面积的 60%，优质的双低（低芥酸、低硫苷）杂交种占 95%以上。油菜杂交种具有增产效果好、繁殖系数高、制种产量高、与优质紧密结合等特点，是油菜杂交种迅速推广、普及的重要原因。

我主编的《杂交油菜的育种与利用》（湖北科学技术出版社，第一版 1995 年，第二版 2000 年）主要偏重于育种应用，涂金星教授主编的《油菜杂种优势利用的生物学基础》着重于理论研究。该书的编写人员是从事本领域研究的专家，结合自己的研究成果，综合国内外研究进展，反映当前的研究水平，是该书的重要特色。该书可供专业人员、教师、大学生、研究生阅读和参考。

傅廷栋

2018 年 7 月 30 日于武汉

## 序 二

涂金星教授等在编著的《油菜杂种优势利用的生物学基础》即将付梓之际，邀我写几句话。本人感谢他们提供这个机会来为油菜的同行们点赞。

1980年，在我“预备出国进修”的彷徨之中，刘后利老师要我报考研究生，学习数量遗传学，安排我到武汉大学学习数学一年作为研究生的课程。1981年秋天，就在我们作物遗传改良国家重点实验室大楼现址的底下，我种了一块油菜实验田。虽然因随后1982年2月出国留学而未能将实验做完，但由此却与油菜结下了不解之缘。三十多年来，我目睹了一代代的油菜人为发展油菜遗传改良事业所付出的艰辛和努力，见证了由他们的智慧和汗水所创造的成就与辉煌。

1972年，也就是在距我们国家重点实验室几十米处，傅廷栋教授在油菜试验地种植的甘蓝型油菜品种‘波里马’（Polima）中发现了19个天然雄性不育单株（Pol cms）。此发现开油菜杂种优势利用之先河，后来被国际上认定为第一个具有实用价值的细胞质雄性不育，用其做种质所育出的杂交种长期在我国油菜生产中占主导地位。

1985年，李殿荣研究员培育出‘秦油2号’，成为我国第一个大面积种植的杂交油菜品种。在“六五”（1981~1985年）油菜育种攻关期间，刘后利教授提出将杂种优势利用与优质育种相结合，实现我国油菜品种的高产与双低化（低芥酸、低硫苷）的目标。从20世纪90年代开始，以‘华杂4号’、‘中油杂2号’、‘华油杂6号’为代表的一大批甘蓝型双低油菜杂交种培育成功，在大幅度提升油菜籽产量的同时，改良了品质，杂交油菜种植迅速扩展，在很短的时间内，占据了油菜播种面积的70%。其速之快，在世界作物育种史上堪称奇观。油菜的双低化育种将菜籽油提升为最健康的食用油之一，极大地改善了我国消费者食用油的结构。其结果，不仅保障了我国食用油的供给，而且有效解决了动物饲料蛋白源短缺的问题，还为农民增收做出了重大贡献。

与水稻等作物不同的是，我国油菜杂种优势利用的途径和方法多种多样。在以基于‘波里马’、‘陕2A’等传统的细胞质雄性不育体系培育出来的三系杂交油菜为主体的同时，也有基于显性核不育、隐性核不育等突变基因利用培育出的两系杂交油菜应用于生产。自交不亲和性、化学杀雄等在油菜杂种优势的利用中也发挥了重要作用。这些丰富多彩的杂种优势利用途径，体现了我国油菜育种工作者求真务实的首创精神。

近年来油菜基因组研究快速进展，获得芸薹属二倍体、四倍体的基因组序列，极大地推动了功能基因组研究的进展。我国科学家克隆了多个调控油菜雄性不育、育性恢复及产量性状的基因，明确了调控这些性状的生物学过程。在解析油菜杂种优势的遗传学基础方面也开展了有益的探索。针对甘蓝型油菜遗传资源狭窄的问题，创造性地提出利用芸薹属近缘种拓展遗传变异范围，即利用亚基因组间的杂种优势，培育强优势杂交组合，取得了重要进展。大量的研究成果发表在国际主流学术刊物，充分显示出我国油菜

遗传改良的整体水平位居世界前列。我深为我国油菜科学家们的成就感到骄傲和自豪，并借此机会向他们表示由衷的敬意。

还应提及，在今年华中农业大学建校 120 年之际，时逢傅廷栋教授八十华诞，本人提议将实验室西边通往该实验田的南北向道路命名为“波里马路”，获学校同意。本人认为，用这种方式固化和弘扬对这个重大发现的认同是很有意义的。

《油菜杂种优势利用的生物学基础》一书较全面地总结了相关方面的生物学研究的进展，各章作者在各自的领域都颇有建树。通过研读书稿，本人对油菜研究的进展进一步加深了了解。可以期待，正在蓬勃展开的功能基因组和遗传改良研究的成果必将进一步提高油菜杂种优势利用的水平。祝油菜杂种优势利用再上新台阶，铸就新辉煌。

张启发

2018 年 8 月 31 日于武汉

# 前 言

人类的理智从来不满足于“知其然”，总要弄明白“其所以然”，故任何科学理论不可能停留在对经验事实的描述，必须对事实何以如此发生给予合理的解释。人类最初从自然的馈赠中，对身边的物种进行选择和利用，并在此过程中观察到杂种优势现象。过去的 20 多年中，基因组学、转录组学、蛋白质组学、代谢组学和表型组学的发展，以及各组学的联合解析大大提高了对作物遗传改良中很多问题的认识和理解。特别是近年来，随着测序成本的大幅度降低，科学家从全基因组上对作物的野生种、地方种和现代品种进行分析，清晰地认知了许多性状在人类选择过程中的演变。虽然对杂种优势的“所以然”还没有诠释，但至少在利用上，人类已经获得一些规律性的知识，并形成了一些理论知识。

利用杂种优势最为成功的大田作物应该是玉米和水稻，油菜也紧随其后。我国在油菜杂种优势利用方面进行了全方位的研究。第一，傅廷栋教授等于 1972 年发现了 Polima 细胞质雄性不育材料，被认为是国际上第一个有实用价值的油菜雄性不育类型，至今已被广泛应用于杂交种选育。第二，我国在油菜核不育杂种、化学杀雄杂种、自交不亲和系杂种等方面进行了多种利用途径的探索，先后发现了几种核不育类型（四川宜宾地区农业科学研究所的‘宜 3A’、四川大学潘涛教授发现的‘S45A’、贵州省农业科学院油菜研究所侯国佐研究员发现的‘117A’、安徽省农业科学院陈凤祥研究员发现的‘9012A’等）；近年来，在化学杀雄剂方面也取得一些进展，相继选育了一批杂交组合；华中农业大学育成甘蓝型油菜自交不亲和系及其杂种；等等。第三，我国育成了国际上第一个油菜雄性不育三系杂种‘秦油 2 号’，并在生产上大面积推广。第四，针对甘蓝型油菜资源狭窄、芸薹属植物多样性丰富的特性，在利用甘蓝型油菜近缘种基因组多样性拓宽遗传资源方面进行了有益的尝试，为油菜杂交种选育奠定了材料基础。傅廷栋院士主编的《杂交油菜的育种与利用》一书总结了我国在油菜杂种优势利用方面的育种实践和经验，最近 20 多年来，该书中涉及的一些生物学基础问题的研究有了长足的进展，所以，笔者将这些进展直接汇编成册，以期能够指导我国油菜杂种优势利用的进一步发展。

参加本书编著的作者均在相关领域工作多年。我们根据每位作者的特长，分工编写了各章，在编写过程中力求把理论与自己的工作实践结合起来，以阐述该领域的有关问题。本书结构上大体可以分为三个部分。第一部分是基础部分，包括第一章和第二章。第一章是基础内容，介绍了芸薹属物种、油菜染色体组成及基因组信息、遗传标记及 SNP 芯片开发与利用；第二章以模式植物拟南芥为主要对象，介绍了植物花期发育与雄性不育发生发育的研究进展，同时也横向比较了不同物种小孢子发生发育的共线性。第二部分介绍油菜杂种优势利用的授粉系统，包括第三章至第六章。第三章介绍了几种杂交种生产中利用油菜细胞核雄性不育遗传，恢复基因克隆及不育发生的生物学基础，提

出进一步利用杂种优势的途径和方法；第四章介绍了油菜细胞质雄性不育的主要类型及其细胞学特征，恢复基因的克隆和恢复机制；第五章介绍了植物自交不亲和类型，以及芸薹属植物与甘蓝型油菜自交不亲和的遗传和分子机制；第六章介绍了植物化学杀雄剂的类型、油菜化学杀雄的生物学机制，以及化学杀雄的制种技术。第三部分介绍杂种优势机制及亲本选配，包括第七章和第八章。第七章介绍了植物杂种优势研究的概况，就杂种优势遗传基础、表观修饰和基因的差异表达进行了多个层次的论述；第八章介绍了利用芸薹属近缘种多样性拓展甘蓝型油菜遗传差异的具体方法，以及这个过程中遗传变异的发生及材料的利用。

从内容上看，本书介绍的是近年来取得的进展，但实际上是几代研究者沉淀的结果，没有前人在材料上的积累，没有这个时代赋予的信息爆炸式增长，在油菜杂种优势利用生物学基础研究方面，不可能取得如此快速的进展。在此深表谢意！20多年来，我国的杂交油菜相关的生物学研究得到国家科技部、农业部、国家自然科学基金委员会，以及有关省的科技厅、农业厅等部门的大力支持和资助，借本书出版的机会，向上述单位表示衷心的感谢。

本书适于农业和生物专业的大、中专学生，以及研究生、教师、农业研究和推广人员阅读与参考。在本书编写过程中，得到傅廷栋教授和张启发教授的支持、指导及审阅。本书出版之际，正值傅廷栋教授八十大寿，特向他表示感谢和祝贺！

由于时间所限，加上水平限制，本书难免有不足和错误之处，恳请读者指正。

涂金星

2018年2月6日于武汉

# 目 录

|                                 |     |
|---------------------------------|-----|
| 第一章 芸薹属基因组研究.....               | 1   |
| 第一节 芸薹属物种的分类及在科学研究和农业中的重要性..... | 1   |
| 第二节 油菜分子细胞学研究进展.....            | 8   |
| 第三节 油菜遗传图谱.....                 | 17  |
| 第四节 油菜基因组研究和信息资源.....           | 22  |
| 第五节 油菜 SNP 芯片开发及应用.....         | 33  |
| 参考文献.....                       | 40  |
| 第二章 植物花器发育的生物学基础.....           | 49  |
| 第一节 植物花器官的分化.....               | 49  |
| 第二节 植物花药发育细胞学基础.....            | 67  |
| 第三节 植物花药发育基因调控.....             | 74  |
| 参考文献.....                       | 94  |
| 第三章 油菜细胞核雄性不育的生物学基础.....        | 108 |
| 第一节 油菜细胞核雄性不育的类型.....           | 108 |
| 第二节 油菜细胞核雄性不育的细胞学特征.....        | 110 |
| 第三节 油菜细胞核不育相关基因的克隆与功能分析.....    | 122 |
| 第四节 利用油菜细胞核雄性不育研究的新进展.....      | 147 |
| 参考文献.....                       | 151 |
| 第四章 油菜细胞质雄性不育的生物学机制.....        | 155 |
| 第一节 油菜细胞质雄性不育的遗传与特征.....        | 155 |
| 第二节 油菜细胞质类型的鉴定和主要的胞质类型.....     | 157 |
| 第三节 油菜细胞质雄性不育基因及其作用机制.....      | 166 |
| 第四节 油菜细胞质雄性不育恢复基因的遗传及定位.....    | 173 |
| 第五节 油菜细胞质雄性不育恢复基因及作用机制.....     | 179 |
| 第六节 环境对细胞质雄性不育的影响及生态型不育.....    | 185 |
| 参考文献.....                       | 187 |
| 第五章 油菜自交不亲和性生物学.....            | 196 |
| 第一节 植物自交不亲和性概述.....             | 196 |
| 第二节 芸薹属自交不亲和性.....              | 198 |
| 第三节 甘蓝型油菜自交不亲和性.....            | 207 |
| 参考文献.....                       | 214 |

|                         |     |
|-------------------------|-----|
| 第六章 油菜化学杀雄杂种利用研究        | 219 |
| 第一节 油菜化学杂交剂的类型          | 220 |
| 第二节 油菜化学杂交剂的使用方法与效果     | 224 |
| 第三节 油菜化学杀雄的生物学机制        | 228 |
| 第四节 油菜化学杀雄杂交制种技术        | 235 |
| 参考文献                    | 236 |
| 第七章 作物杂种优势的遗传与分子基础      | 241 |
| 第一节 杂种优势基本假说            | 241 |
| 第二节 杂种优势遗传基础解析的试验设计     | 242 |
| 第三节 杂种优势形成的超显性假说的分子证据   | 244 |
| 第四节 杂种优势形成的显性假说的分子证据    | 245 |
| 第五节 杂种优势形成的上位性假说的分子证据   | 246 |
| 第六节 三种遗传效应和谐调控杂种优势的证据   | 247 |
| 第七节 自交衰退的遗传学基础          | 247 |
| 第八节 基于全基因组关联分析的杂种优势遗传基础 | 248 |
| 第九节 源库平衡关系与作物杂种优势       | 249 |
| 第十节 杂种优势形成的分子生物学基础      | 251 |
| 第十一节 杂种优势预测             | 255 |
| 第十二节 杂种优势基础研究的展望        | 259 |
| 参考文献                    | 261 |
| 第八章 油菜种质资源创新与杂种优势利用     | 267 |
| 第一节 油菜种质资源创新            | 267 |
| 第二节 油菜的杂种优势利用           | 277 |
| 第三节 杂交种亲本选配方法           | 280 |
| 参考文献                    | 286 |

# Contents

|                  |                                                                                                       |     |
|------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>Chapter 1</b> | <b><i>Brassica</i> genome research</b>                                                                | 1   |
| Section 1        | Classification of <i>Brassica</i> species and their importance in scientific research and agriculture | 1   |
| Section 2        | Advances in molecular cytology of <i>Brassica napus</i>                                               | 8   |
| Section 3        | Genetic map of <i>Brassica napus</i>                                                                  | 17  |
| Section 4        | Genomic research and information resources of <i>Brassica napus</i>                                   | 22  |
| Section 5        | Development and application SNP chips of <i>Brassica napus</i>                                        | 33  |
| References       |                                                                                                       | 40  |
| <b>Chapter 2</b> | <b>The biological bases of plant flower development</b>                                               | 49  |
| Section 1        | Differentiation of plant flower organs                                                                | 49  |
| Section 2        | Cytological bases of plant anther development                                                         | 67  |
| Section 3        | Gene regulation during plant anther development                                                       | 74  |
| References       |                                                                                                       | 94  |
| <b>Chapter 3</b> | <b>Biological bases of nuclear male sterility in <i>Brassica napus</i></b>                            | 108 |
| Section 1        | Types of nuclear male sterility in <i>Brassica napus</i>                                              | 108 |
| Section 2        | Cytological features of nuclear male sterility in <i>Brassica napus</i>                               | 110 |
| Section 3        | Cloning and functional analysis of nuclear sterility related genes in <i>Brassica napus</i>           | 122 |
| Section 4        | Progresses in the study of nuclear male sterility in <i>Brassica napus</i>                            | 147 |
| References       |                                                                                                       | 151 |
| <b>Chapter 4</b> | <b>Biological mechanisms of cytoplasmic male sterility in <i>Brassica napus</i></b>                   | 155 |
| Section 1        | Inheritance and characteristics of cytoplasmic male sterility in <i>Brassica napus</i>                | 155 |
| Section 2        | Identification of cytoplasmic types and main cytoplasmic types in <i>Brassica napus</i>               | 157 |
| Section 3        | Cytoplasmic male sterility genes and their mechanisms in <i>Brassica napus</i>                        | 166 |
| Section 4        | Inheritance and mapping of the restorer genes of cytoplasmic male sterility in <i>Brassica napus</i>  | 173 |
| Section 5        | The restorer genes of cytoplasmic male sterility and its mechanisms in <i>Brassica napus</i>          | 179 |
| Section 6        | The effect of environment on cytoplasmic male sterility and ecotype sterility                         | 185 |
| References       |                                                                                                       | 187 |

|                                                                                                    |     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>Chapter 5 Self-incompatibility biology of <i>Brassica napus</i></b>                             | 196 |
| Section 1 An overview of plant self-incompatibility                                                | 196 |
| Section 2 Self-incompatibility in <i>Brassica</i>                                                  | 198 |
| Section 2 Self-incompatibility of <i>Brassica napus</i>                                            | 207 |
| References                                                                                         | 214 |
| <b>Chapter 6 Utilization of chemical induced male sterility hybrids in <i>Brassica napus</i></b>   | 219 |
| Section 1 Types of chemical gametocide in <i>Brassica napus</i>                                    | 220 |
| Section 2 Methods and effects of rapeseed chemical gametocide                                      | 224 |
| Section 3 Biological mechanisms of chemical induced male sterilities in <i>Brassica napus</i>      | 228 |
| Section 4 Chemical hybridizing breeding technologies in <i>Brassica napus</i>                      | 235 |
| References                                                                                         | 236 |
| <b>Chapter 7 Genetic and molecular bases of crop heterosis</b>                                     | 241 |
| Section 1 Basic hypotheses of heterosis                                                            | 241 |
| Section 2 Experimental design for genetic bases analysis of heterosis                              | 242 |
| Section 3 Molecular evidences of the super dominant theory of heterosis                            | 244 |
| Section 4 Molecular evidences of the dominant theory of heterosis                                  | 245 |
| Section 5 Molecular evidences of the epistasis theory of heterosis                                 | 246 |
| Section 6 Evidences of three genetic effects harmoniously regulating heterosis                     | 247 |
| Section 7 Genetic bases for self-fertility depression                                              | 247 |
| Section 8 Genetic bases of heterosis based on whole genome association analysis                    | 248 |
| Section 9 Source and sink balance relationship and crop heterosis                                  | 249 |
| Section 10 The molecular biological bases of heterosis formation                                   | 251 |
| Section 11 Heterosis prediction                                                                    | 255 |
| Section 12 Prospects of fundamental researches on heterosis                                        | 259 |
| References                                                                                         | 261 |
| <b>Chapter 8 Germplasm resources innovation and heterosis utilization of <i>Brassica napus</i></b> | 267 |
| Section 1 Innovation of <i>Brassica napus</i> germplasm resources                                  | 267 |
| Section 2 Heterosis utilization of <i>Brassica napus</i>                                           | 277 |
| Section 3 Parent selection methods for hybrids                                                     | 280 |
| References                                                                                         | 286 |

# 第一章 芸薹属基因组研究

张园园 童超波 刘胜毅 中国农业科学院油料作物研究所

## 第一节 芸薹属物种的分类及在科学研究和农业中的重要性

### 一、芸薹属物种分类

芸薹属 (*Brassica*) 植物是芸薹科 (*Brassicaceae*) 的骨干大属, 也是芸薹科中最重要的属, 芸薹科也因此而得名。芸薹科植物的典型形态特征是花瓣呈十字形排列, 故过去称为十字花科 (*Cruciferae*)。芸薹科由 25 个族 338 个属共 3709 个物种组成, 而芸薹属包括了其中的 37 个种 (Al-Shehbaz et al., 2014; Warwick et al., 2006), 大多数为一年生的草本植物, 也有多年生草本植物和小灌木。约 22 种芸薹属野生种集中在地中海和中东地区, 故该地区是公认的其近代分布和分化的中心。据《中国植物志》记载, 现已知中国芸薹属植物有 15 种 11 变种。

芸薹属植物的花结构非常保守和规整, 呈两边对称, 4 个萼片排列为两层; 4 个花瓣呈分离状, 有的基因型没有花瓣; 6 个雄蕊, 长的 2 个在外面, 短的 4 个在里面, 且彼此分离; 子房由两个心皮组成。芸薹属植物的果实呈两节, 子叶在种子内呈现独特的对折状 (Warwick and Sauder, 2005)。与芸薹科的其他植物一样, 芸薹属植物含丰富的硫代葡萄糖苷 (glucosinolate)。在遗传学和形态学上, 芸薹属植物都表现出丰富的多样性, 植物的根、茎、叶、花蕾和种子都可食用, 一些类型被用作饲料、油料、染料和药材, 甚至观赏植物。除南极洲以外, 芸薹属植物全世界都有分布。日本学者盛永俊太郎在 20 世纪二三十年代通过细胞学研究推测白菜 (*B. rapa*,  $2n=20$ )、黑芥 (*B. nigra*,  $2n=16$ ) 和甘蓝 (*B. oleracea*,  $2n=18$ ) 这三个二倍体为芸薹属的基本种, 基本种之间相互杂交和自然加倍形成了芥菜型油菜 (*B. juncea*, AABB,  $2n=34$ )、甘蓝型油菜 (*B. napus*, AACC,  $2n=38$ ) 和埃塞俄比亚芥 (*B. carinata*, BBCC,  $2n=36$ ) 这三个异源四倍体复合种, 提出用 A、B、C 来分别表示白菜、黑芥和甘蓝的基因组, 用 AB、AC 和 BC 分别表示芥菜、甘蓝型油菜和埃塞俄比亚芥的基因组 (Tomonori, 1929, 1934)。随后, 韩国学者禹长春通过种间杂交证实了这种推测, 并于 1935 年提出用三角形两两杂交来表示这种基因组间的亲缘关系, 即著名的禹氏三角 (U'striangle, 图 1-1) (Nagaharu, 1935)。后来通过染色体配对、双二倍体的人工合成、细胞核 DNA 含量测量、基因组特异性分子标记及基因组序列分析等涉及形态学、遗传学、细胞学、解剖学、生理生化及分子生物学等不同方面的研究都证实了这种关系。芸薹属物种禹氏三角的建立, 使人们更加明确了芸薹属众多物种及其变种间的亲缘关系, 科学地指导了芸薹属作物的远缘杂交和种质创新, 促进了基本种与复合种

间的基因交流，极大地推动了芸薹属作物的遗传改良（刘后利，2000），也使得芸薹属植物成为多倍体基因组遗传研究的理想体系。白菜、黑芥和甘蓝这三个物种都有数量众多的亚种、植物学变种及栽培品种群，三个物种在历史上的分化路线相似，都平行演化出很多蔬菜类型（Cheng et al., 2016; Prakash and Hinata, 1980）。

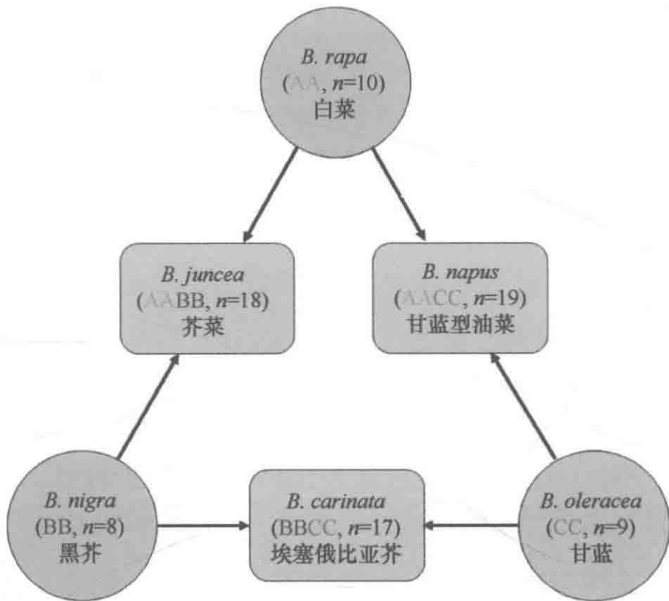


图 1-1 芸薹属 6 个栽培种遗传关系的禹氏三角（Nagaharu, 1935）

对芸薹属异源四倍体作物的单倍体及异源四倍体与二倍体种间杂种的减数分裂过程的研究发现，3 个二倍体基本种染色体间均存在部分同源性，表明 A、B 和 C 三个基因组可能有共同的起源；但 A/C 基因组染色体之间的配对情况好于 B/C 和 A/B 基因组之间，说明 A、C 基因组染色体的亲缘关系更近（Attia and Röbbelen, 1986）。在 3 个二倍体种衍生的单倍体中，其花粉母细胞在减数分裂时除了形成单价体外，还有少量的二价体和三价体出现，由此推测芸薹属 3 个二倍体基本种起源于同一个具有更低染色体数目的物种（Armstrong and Keller, 1981）。

（一）白菜类作物

白菜类作物（*B. rapa*, AA,  $2n = 20$ ）是多态性非常丰富的物种（图 1-2），许多品种长期在欧洲和亚洲被驯化，也是禹氏三角 6 个物种中最先被驯化的。关于白菜类植物的起源目前了解得比较少，推测是从 *Sylvestris* 栽培植物逃逸而来，基因组已测序完成（Wang et al., 2011）。

白菜类作物包括结球白菜（如大白菜）、不结球白菜（如小白菜）和油用白菜（白菜型油菜）。在我国云贵高原，以及西藏、青海和新疆地区有丰富的野生近缘种。严格来讲，油用白菜也属于不结球白菜，因其用途不同才被单独列出。形态学、地理分布、同工酶、细胞核 RFLP 和 AFLP 标记都显示白菜分为两大类群，可能是来自两个独立起源中心（Song et al., 1990; Warwick et al., 2008）。第一个中心在亚洲，尤其是中国，还包括许多亚洲白菜类的蔬菜。第二个中心在欧洲，包括芜菁和白菜型油菜，亚洲的沙逊油菜和托

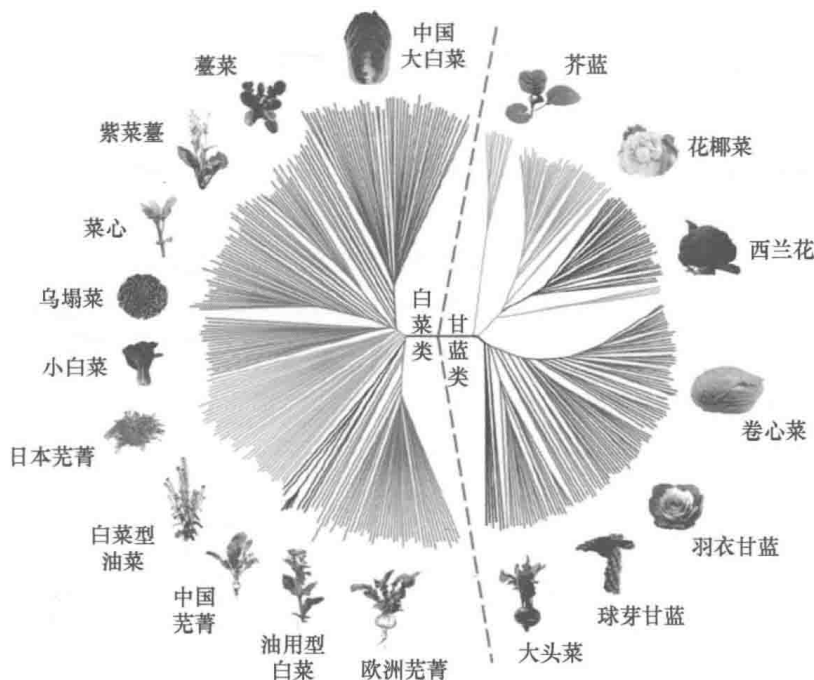


图 1-2 白菜和甘蓝的亲缘关系图

Cheng 等 (2016) 根据 199 份白菜类作物和 119 份甘蓝类作物中共线性区域内的 6707 个 SNP 标记做进化树，不同种类的白菜和甘蓝分别用不同的颜色表示

利亚油菜是它们的衍生类型。具体来说，油用型白菜和芜菁发源于欧洲，主要包括蔬菜芜菁 (spp. *rapa*)、饲料芜菁 (spp. *rapa*)、白菜型油菜 (spp. *oleifera*)，其中白菜型油菜在中国、加拿大、印度及北欧广泛种植，是第三大芸薹属油料作物；在东亚和西亚，包括中国，不但有油用型，还选育出许多蔬菜型白菜，例如，中国大白菜 (spp. *pekinensis*)、青菜 (subsp. *chinensis*)、中国塌菜 (spp. *narinosa*)、小花菜 (spp. *soleifera*)，以及常见的 4 种亚洲不结球多分蘖叶用蔬菜 [日本水菜 (mizuma)、壬生菜 (mibuna)、小松菜 (komatsuna)、叶用芜菁]，在东亚特别是在中国、朝鲜、韩国、日本广泛分布，这就说明东亚是白菜遗传多样性的次生中心。其中，中国大白菜在亚洲属于十分重要的蔬菜，为人类健康提供维生素、矿物质及食用纤维素等，在韩国和朝鲜被称为国菜，作为泡菜食用。印度也是种植白菜类作物的重要地区，主要有褐籽沙逊及黄籽沙逊油菜 (spp. *trilocularis*)、托利亚油菜 (spp. *dichotoma*) 等。这些作物很多都被描述为独立的物种，但它们很容易相互杂交，因此属于 AA ( $n=10$ ) 基因组的白菜 (*B. rapa*) 同类群 (Schmidt and Bancroft, 2011)。

白菜型油菜 (*B. rapa/campestris*, AA,  $2n=20$ )

油菜并不是一个基于种属的定义，而是农业生产上将用于榨油的芸薹属作物统称为油菜，包括一年生或越年生的草本。目前油菜主要栽培种有：甘蓝型油菜 (*B. napus* L.)、白菜型油菜 (*B. rapa/campestris* L.)、芥菜型油菜 (*B. juncea* L.) 等。

白菜型油菜又称小油菜或白油菜。其植株一般相对矮小，幼苗生长较快，主根较发达或不发达，侧根中等发达或较发达；基叶呈椭圆形、卵圆形或长卵形，叶上举，有多刺毛或少刺毛，苞茎而生；分枝比较少或中等数量，花呈淡黄色至深黄色，花瓣呈圆形、

较大,开花时花瓣侧叠或呈覆瓦状;花药外向开裂。白菜型油菜有比较强的自交不亲和性,自然异交率在 75%~95%,甚至以上,属典型异花授粉作物。其花的嫩茎及叶也可以当作蔬菜食用。种子有褐色、黄色或五花子色等,大小不一,千粒重 3g 左右,无辛辣味;含油量中等,一般在 35%~40%,高的能达到 50%以上。白菜型油菜地方种质资源具有各种优良特性,如耐瘠薄、耐干旱、抗寒性强,有的生育期比较短,在一些地区具有甘蓝型油菜不可替代的作用,同时为甘蓝型油菜品种改良提供了丰富的遗传改良资源。其缺点是抗病毒病、霜霉病能力较弱,产量不稳定(刘后利,2000)。白菜型油菜按照种性的不同可以划分为春性、半冬性和冬性三种类型,代表品种有青油(杂)系列、白杂系列、皖油系列、雅油系列等。

## (二) 黑芥

黑芥(*B. nigra*, BB,  $2n = 16$ )曾经被广泛种植,是生产调味品的作物,现已基本上被芥菜取代,在亚洲它仍然为主要调味品作物。有关黑芥的种植历史记载信息比较少,在欧洲地中海和埃塞俄比亚高原发现有黑芥种植地,推测黑芥可能起源于欧洲中部和南部(Schmidt and Bancroft, 2011)。黑芥近期才进入印度。黑芥与芸薹属的其他两个二倍体物种白菜和甘蓝是独立进化的,细胞学、同工酶、细胞核和叶绿体 DNA 的酶切位点及基因组序列数据表明,在亲缘关系上,黑芥与白芥属(*Sinapis*)物种,尤其杂草野芥(*S. arvensis*,  $n = 9$ )关系更近,相比之下,与芸薹属白菜(*B. rapa*)和甘蓝(*B. oleracea*)关系更远些。截至目前,黑芥的基因组序列信息尚未发表。

## (三) 甘蓝类作物

甘蓝类作物(*B. oleracea*, CC,  $2n = 18$ )是世界上最重要的一类蔬菜。甘蓝类 CC 基因组种群在形态外观上变异非常大(图 1-2)。结球甘蓝基因组已测序完成(Liu et al., 2014)。CC 基因组种群有丰富的野生近缘种,包括可相互杂交的地中海物种,如克里特甘蓝(*B. cretica*)、希拉里甘蓝(*B. hilarionis*)、英卡纳甘蓝(*B. incana*)、撒丁岛甘蓝(*B. insularis*)、大果甘蓝(*B. macrocarpa*)、山甘蓝(*B. montana*)、岩甘蓝(*B. rupestris*)、草毛甘蓝(*B. villosa*),西欧沿海地区的野生甘蓝(wild *B. oleracea*),以及加那利群岛的波尔基甘蓝(*B. bourgeau*)。

重要的甘蓝类作物有:主茎粗壮、茎叶可食的羽衣甘蓝(变种有 var. *viridis*, var. *costata*, var. *medullosa*, var. *sabellica*);以前种植较多、主要食用莲叶的分枝性灌木甘蓝(var. *ramosa*);叶片紧包成球状的结球甘蓝(var. *capitata*, var. *sabauda*);腋芽能形成可食用小叶球的孢子甘蓝(var. *gemmifera*);主要食用地上部肉质球茎的苤蓝(var. *gongyloides*);作为重要的富含抗癌物质的蔬菜、可食用膨大花序的菜花(var. *botrytis*)和西兰花(var. *italica*);在中国栽培的一种开白花的甘蓝类作物芥蓝(var. *alboglabra*),这种芥蓝一般认为是古代从地中海地区引进的,但通常被归类成一个单独的物种 *Brassica alboglabra*。上述甘蓝类作物中,卷心菜(结球甘蓝)、花椰菜(菜花)和西兰花是种植最广的三种蔬菜。

针对甘蓝不同栽培类型的起源,学者们提出了各种假说:单一起源说,认为所有类

型都起源于西欧的野生甘蓝；三重甚至多重起源说，认为不同类型的甘蓝起源于 CC 基因组种群的多个相关野生物种。公元前 2000 年，希腊和罗马当地的土著居民就已经驯化了野生甘蓝，这些野生甘蓝可能是羽衣甘蓝和结球甘蓝的原始种，且目前被认为是甘蓝最早的栽培种（Sauer, 1993）。后来，凯尔特人开始长期种植这些甘蓝并将其命名为“Bresic”，这可能就是芸薹属植物命名的由来。结球甘蓝和其他多叶型甘蓝可能都起源于原始羽衣甘蓝和不结球甘蓝（Herve, 2003）。

#### （四）甘蓝型油菜

##### 1. 甘蓝型油菜的起源

甘蓝型油菜（*B. napus*, AACCC,  $2n = 38$ ）的出现比较晚，至今还没有发现野生种群。甘蓝型油菜的 A 和 C 亚基因组分别来自二倍体白菜（AA）和甘蓝（CC）。白菜和甘蓝在地中海盆地及中东地区都有公认的起源中心（Song et al., 1988），从公元前 5000 年到公元 500 年期间，它们从土耳其东部迁移到欧洲和远东地区，这些迁移不仅使白菜和甘蓝成为当地的食物、药材、饲料和观赏植物，而且白菜、甘蓝或野甘蓝有机会发生种间杂交产生异源四倍体甘蓝型油菜。因此，甘蓝型油菜的地理起源中心也很可能位于地中海盆地、北欧或西欧、中东及东亚地区。

在欧洲，规模化种植油菜可追溯至 13 世纪，在工业革命时期菜籽油被作为优质润滑油使用，开始发挥重要作用。Gupta 和 Pratap（2007）详细总结了甘蓝型油菜从古到今油用变种和饲料用变种的历史背景及驯化记载，以及从早期的药用和饲料用到今天先进的农业育种。

分子数据提供的证据显示，甘蓝型油菜是多起源的，包括白菜与甘蓝杂交，以及白菜与 CC 基因组亲缘种山甘蓝（*B. montana*）杂交（Song and Osborn, 1992），目前已公布了三个甘蓝型油菜品种的基因组序列（Bayer et al., 2017; Chalhoub et al., 2014; Sun et al., 2017）。一般认为，甘蓝型油菜有两个亚种，两年生蔬菜芜菁甘蓝（rutabaga）或瑞典芜菁（swede）属于 *rapifera* 亚种，一年生油料或饲料作物属于 *napus* 亚种（有的也称作 *oleifera*）。

##### 2. 甘蓝型油菜的形态特征

形态上，甘蓝型油菜植株中等或高大，根系比较发达，茎叶呈椭圆形，不具琴状缺刻，伸长茎叶有明显缺刻且缺刻程度多种多样，薹茎叶半抱茎着生。叶色似甘蓝，呈蓝绿色，多被蜡粉。一般的花瓣数有 4 片，花瓣比较大，黄色，开花时重叠，也有无花瓣的甘蓝型油菜（Buzza, 1983）。角果较长，多与果轴垂直着生。种子黑色或黑褐色，粒大饱满，千粒重 3~4g，高的可达 5g 以上。种皮表面网纹浅，含油量较高，一般在 41% 左右，高的达 50% 以上。抗霜霉病力强，耐寒、耐湿、耐肥，产量高而稳定，增产潜力较大（刘后利, 2000）。按照是否需要春化作用及春化作用（低温）时间长短可将甘蓝型油菜分为春性品种、半冬性品种和冬性品种。春性品种主要分布在北美、中国西北和东北、澳大利亚和东欧；冬性品种主要分布在欧洲；半冬性品种主要分布在中国长江流域，代表品种有华油杂/华双系列、中油杂/中双系列、秦油杂系列、圣光系列、油研系列等。