

油菜及近缘植物 遗传资源研究

罗 鹏 主编

中国农业科技出版社

**《油菜及近缘植物遗传资源研究》
编 委 会**

主 编：罗 鹏

副主编：王幼平 蓝泽莲

编 委：(以姓氏汉语拼音为序)

范志忠 蓝泽莲 罗 鹏

王幼平 殷家明

内 容 简 介

本书简要介绍了油菜及其近缘植物遗传资源的研究概况,特别是四川联合大学植物研究所近年来在这方面的研究成果,全书共分四章。第一章为油菜遗传资源的研究,第二章为诸葛菜遗传资源研究,第三章为海甘蓝遗传资源研究,第四章为蓝花子、播娘蒿及十字花科其它遗传资源研究。本书可作为从事植物学、遗传学、作物遗传育种等方面的科技工作者以及大中专院校的教师、研究生和大学生的参考读物。本书的编写得到全国八五攀登计划、国家自然科学基金、国家教委博士点基金、全国作物育种攻关组、四川省科学技术委员会、四川省作物育种攻关的资助,此致深切的谢意。

编者

目 录

绪 论	(1)
第一章 油菜遗传资源研究	(11)
第一节 孤雌生殖油菜资源的创造与利用	(11)
第二节 种内杂交创造油菜新雄性不育源	(22)
第三节 种间杂交创造油菜育种新材料	(31)
第四节 TA29-Barnase 基因导致的油菜 雄性不育	(37)
第五节 油菜无融合生殖材料“AMR-1”	(41)
第六节 油菜作为教学材料	(44)
第二章 诸葛菜遗传资源研究	(49)
第一节 诸葛菜的生物学研究	(49)
第二节 诸葛菜的油用种质资源的研究	(72)
第三节 诸葛菜的其它应用	(85)
第三章 海甘蓝遗传资源研究	(99)
第一节 概述	(99)
第二节 海甘蓝新品系的选育和栽培	(109)
第三节 油菜与海甘蓝远缘杂交的研究	(123)
第四章 蓝花子、播娘蒿及十字花科其它遗传 资源研究	(145)
第一节 蓝花子遗传资源	(145)
第二节 播娘蒿遗传资源	(154)

第三节	十字花科其它植物遗传资源·····	(157)
附录 I	四川联合大学植物研究所近年来发表的 关于油菜及近缘种植物遗传资源研究的 主要论文(摘要)·····	(161)
附录 II	An English Brief Introduction ·····	(191)
索引	·····	(198)

绪 论

油菜是十字花科(Cruciferae)芸苔属(*Brassica*)中栽培以收取种子榨油的所有植物的总称。在我国,传统上将油菜分为三大类型4个种,即甘蓝型油菜(包含物种 *B. napus* L.)、芥菜型油菜(包含物种 *B. juncea* Coss.)和白菜型油菜(包含物种 *B. campestris* L. 和 *B. chinensis* var. *oleifera* Mak.) (四川省农业科学院 1964)。但有些学者对上述分类方法持不同意见,认为 *B. campestris* L. 和 *B. chinensis* L. 为同一物种,后者只是前者的亚种、变种或变异型(Olsson 1954; Berrie 1977; 刘后利 1985)。本书尊重我国传统,将油菜作为三大类型4个种来处理。油菜是重要的油料作物,在世界油料作物生产中占第4位,仅次于大豆、花生和向日葵。据研究,除油菜外,油菜的一些近缘物种,如萝卜属(*Raphanus*)的蓝花子(*R. sativus* L. var. *raphanistroides* Makino)、诸葛菜属(*Orychophragmus*)的诸葛菜 [*O. violaceus* (L.) O. E. Schulz]、两节芥属(*Crambe*)的海甘蓝(*C. abyssinica* Hockst. ex R. E. Fries)以及播娘蒿属(*Descurainia*)的播娘蒿 [*D. sophia* (L.) Webb. ex Prantl]等,也是重要的油料植物遗传资源,具有巨大的开发价值和广阔的应用前景。

一、油菜及近缘植物资源概况

油菜栽培的历史十分悠久,我国是世界上栽培油菜最古老的国家之一。在距今 6 000~7 000 年前的西安半坡原始村落遗址中,就发现有菜籽(可能是芥菜或芜菁)。距今 2 500 年前的《诗经·谷风》中,有“采葑采菲,无以下体”的诗句,其中“葑”为蔓菁、芥菜、菘菜之类,“菲”为萝卜之类。公元 2 世纪,以注释《春秋左氏传》而闻名的后汉学者服虔,在他所著的《通俗文》中明确记载有“芸苔谓之胡菜”。在公元前 2 000~1 500 年的印度梵文著作中,也有“沙逊”(sarson)的记载。在瑞士东北部的苏黎士地区,曾发现青铜器时代的芜菁油菜种子。油菜的主要直接产品是油和榨油后的残余物,即饼粕。菜油中,常见脂肪酸有棕榈酸(palmitic acid)、硬脂酸(stearic acid)、油酸(oleic acid)、亚油酸(linoleic acid)、亚麻酸(linolenic acid)和芥酸(erucic acid)等。油菜饼粕的主要成分则为蛋白质、纤维素、油份、少量的矿质元素和硫代葡萄糖苷(glucosinolate)等。油菜的脂肪酸中,油酸、亚油酸等营养价值较高,有人甚至将亚油酸称为人体必需脂肪酸。相比之下,芥酸营养价值低。根据芥酸含量,广泛栽培的油菜品种可分为低芥酸(芥酸含量低于 1%)、高芥酸(芥酸含量高于 55%)和普通芥酸三大类型。芥酸虽然营养价值低,却是优良的化工原料和工业用油。在农业生产上,除大量种植低芥酸油菜外,高芥酸油菜也有一定的种植积。根据饼粕中硫代葡萄糖苷含量,油菜又分为低硫代葡萄糖苷含量(硫代葡萄糖苷含量低于 30 μ mol/g)和高硫

代葡萄糖苷含量两种类型。硫代葡萄糖苷在芥子酶或水解酶作用下,分解出噻唑烷硫酮、异硫氰酸盐等有毒物质,对单胃动物有害。油菜饼粕中蛋白质含量虽高达40%以上(生理价值与肉类和蛋类相当),但高硫代葡萄糖苷含量油菜的饼粕只能饲养反刍动物,或作肥料使用,应用价值受到限制。目前,低硫代葡萄糖苷含量的油菜品种在生产上应用方兴未艾。随着低硫代葡萄糖苷含量油菜品种的推广、油菜整体价值的提高,作为世界上四大油料作物之一的油菜有可能得到进一步的发展。

诸葛菜又名二月兰,原来主要作花卉栽培。据研究,诸葛菜农艺性状较好,含油量不低于油菜,且油分品质优异。诸葛菜油中,油酸含量为20.32%,亚油酸含量为53.17%,而芥酸的含量则仅为0.94%。因此,诸葛菜是油菜优质育种的珍贵遗传资源,既可做油菜远缘杂交亲本,也可直接改造成优质新型油料作物。此外,诸葛菜还可作蔬菜食用或作饲料喂养动物。

海甘蓝与油菜和诸葛菜同属十字花科芸苔族(Brassicaceae)植物。它的抗病虫害性好,千粒重大(有的株系高达6.4克),更重要的是,海甘蓝油中芥酸含量高达60%以上。海甘蓝目前是美国和加拿大等国大面积栽培的工业用油料作物,1994年在我国引种成功(王幼平等,1995)。

蓝花子是我国云南、四川、湖南、广西、浙江和台湾等地区零星栽培的一种萝卜属食用油料作物。它的油分品质不如油菜,产量也较低,但它抗旱、抗寒和早熟。通过细胞工程或基因

工程等途径将这些优良性状转移到油菜中,可以显著地提高油菜的早熟性和抗逆能力。最近,在蓝花子中找到了甘蓝型油菜萝卜细胞质雄性不育系统(Ogu CMS)的恢复源(李旭峰等,1995),使得蓝花子成为极重要的遗传资源。

近年来,播娘蒿也引起人们关注。播娘蒿原是草原上的一种杂草,但它的种子产量较高,油中亚麻酸含量较高(40%左右),而亚麻酸是重要的工业和医药原料。

二、油菜及近缘植物资源研究进展

自本世纪 60 年代以来,罗鹏等陆续开展了油菜及上述近缘植物遗传资源的基础研究和应用研究,取得了一系列成果。

四川联合大学植物研究所(以下简称四川联大植物所)在油菜方面起初主要从事油菜型间远缘杂交的遗传学研究,探讨油菜三大类型间远缘杂交的不亲和性、型间远缘杂种的不育性及其后代的分离性等,并尝试从中选育油菜育种新材料。自 1972 年起,开始了油菜无融合生殖(apomixis)的研究。在其后的两年中,通过远缘花粉授粉连续成功地诱发了油菜的无融合生殖,获得了孤雌生殖(parthenogenesis)来源的单倍体(haploid)植株。接着,将这些单倍体植株的染色体数目人工加倍,创建了孤雌生殖来源的油菜新资源。这项研究具有重大的理论意义和实用价值,先后获得全国科学大会奖(1978)、四川省重大科技成果二等奖(1979)、国家教委科技进步二等奖(1986)和国家计委、国家科委和中国科学院生物技术局的特别嘉奖(1990)。70 年代中、后期,罗鹏等开始了植物染色体

绪 论

的研究,使四川联大植物所对油菜等遗传资源的研究深入到细胞水平。在80年代,油菜的孤雌生殖研究进入应用阶段,一批以孤雌生殖来源的油菜资源为亲本的杂交组合先后在生产上推广应用。同期,四川联大植物所对四川等地野生十字花科油料植物资源进行了系统的调查,通过野外采集和从外地引进,收集了蓝花子、诸葛菜、播娘蒿、菘蓝(*Isatis indigotica* Fort.)、硬毛南芥[*Arabis hirsuta* (L.) Scop.]、弹裂碎米芥(*Cardamine impatiens* L.)、异蕊芥[*Dimorphostemon pinna-tus* (Pers.) Kita.]、棉果芝麻菜[*Eruca sativa* Mill. var. *erio-carpa* (Bioss.) Post.]、小花糖芥(*Ervum cheiranthoides* L.)、独行菜(*Lepidium apetalum* Willd.)、高蔊菜(*Rorippa e-lata* Hand. Mazz.)、沼生蔊菜(*R. islandica* Borb.)、盐芥[*Thellungiella salsuginea* (Pall.) O. E. Schulz.]、蔊菜(*Thlaspi arvense* L.)等油菜近缘植物。通过农艺性状观察和品质性状分析,从中筛选出品质优异的食用油料新资源诸葛菜和工业油料新资源播娘蒿。这些工作拓宽了四川联大植物所的研究材料,同时又使该所涉足了另一个研究领域——油菜近缘植物遗传资源的开发利用。80年代后期,油菜远缘杂交、油菜及近缘植物染色体研究也取得了重大突破。完成了甘蓝型油菜与蓝花子的属间远缘杂交,获得了甘蓝型油菜与蓝花子杂种双二倍体,及附加蓝花子染色体的甘蓝型油菜异附加材料。完成了油菜及多种近缘植物的核型(karyotype)分析,还对其中一些物种做了带型分析,构建了“油菜及十字花科植物染色体图象分析电脑数据库”。“油菜及十字花科植物

染色体图象分析电脑数据库”于1990年通过了国家教委主持的专家鉴定,认为是国内首创,具国际先进水平。在此期间,对油菜及近缘植物的研究还引入细胞工程的内容,完成了诸葛菜叶柄原生质体、甘蓝型油菜叶柄原生质体及甘蓝型油菜游离单细胞的培养,获得了再生植株。

进入90年代,四川联大植物所继续深化植物遗传资源的研究。在远缘杂交方面,完成了甘蓝油菜与蓝花子、甘蓝型油菜与诸葛菜、芥菜型油菜与海甘蓝的属间杂交。在无融合生殖方面,找到了甘蓝型油菜兼性无融合生殖材料“AMR-1”。完成了“AMR-1”的生物学、细胞学和胚胎学观察,正在进行其应用的可能性研究。在染色体方面,从对甘蓝型油菜及近缘植物的核型分析,深入到带型分析及减数分裂染色体行为的动态观察。在细胞工程方面,完成了甘蓝型油菜体细胞无性系诱变的研究,通过细胞无性系诱变选育了甘蓝型油菜新品系。在基因工程方面,开展了诸葛菜总DNA导入甘蓝型油菜的初步研究;完成了油菜雄性不育转基因的研究,获得了具有雄性不育特性的甘蓝型油菜转基因植株。在特种油料遗传资源开发方面,除继续改造诸葛菜外,还开展了海甘蓝和播娘蒿的引种驯化和改良,选育出了若干诸葛菜、海甘蓝新品系。在油菜雄性不育资源创新方面,从甘蓝型油菜与蓝花子杂种后代中获得了具有典型甘蓝型油菜特性的雄性不育新材料“AD-5”,通过品种(系)间杂交改良了波里玛细胞质雄性不育系统(pol CMS)育性的稳定性,创建了细胞质+细胞核双重雄性不育材料,目前还开展了蓝花子与甘蓝型油菜远缘杂交

绪 论

创建油菜新雄性不育资源的研究。此外,由于在甘蓝型油菜与蓝花子杂种后代中发现 Ogu CMS 的恢复源,有关 Ogu CMS 恢复系的研究也正在进行。

本书将分成油菜遗传资源、诸葛菜遗传资源、海甘蓝遗传资源及其近缘植物(蓝花子、播娘蒿等)遗传资源四章,对四川联大植物研究所的主要成果进行详细介绍。

参 考 文 献

- 蓝泽莲等. 1991. 芸苔属植物核型比较研究. 四川大学学报(自然科学版), 28(专): 39~44
- 蓝泽莲等. 1994. 电脑图象分析在油菜及近缘植物研究中的应用. 作物学报, (1): 129~135
- 李加纳等. 1994. 油菜细胞核+细胞质双重不育系选育初报. 西南农业大学学报, 16(4): 403~405
- 李旭峰等. 1995. 油菜染色体工程研究 蓝花子特性导入油菜. 四川大学学报(自然科学版), (5): 599~602
- 刘后利主编. 1985. 油菜的遗传和育种. 上海: 上海科学技术出版社.
- 罗科等. 1991. 甘蓝型油菜细胞培养再生植株. 遗传, (3): 28~30
- 罗科等. 1992. 甘蓝型油菜叶柄原生质体培养再生植株. 植物学报, 34(3): 237~239
- 罗科等. 1992. 诸葛菜叶柄原生质体再生植株. 生物工程学报, (2): 174~177
- 罗鹏等. 1973. 油菜型间远缘杂交若干遗传问题的研究. 遗传学通讯, (3): 9~16

油菜及近缘植物遗传资源研究

- 罗鹏等, 1976. 人工诱变油菜孤雌生殖单倍体的研究. 遗传学报, 3(4): 293~298
- 罗鹏等, 1979. 油菜孤雌生殖的遗传学研究. 遗传学报, 6(1): 56.
- 罗鹏, 1981. 油菜的孤雌生殖及其实际应用. 中国农业科学, (4): 37~40
- 罗鹏等, 1986. 孤雌生殖选系培育杂交油菜的研究. 遗传, (2): 146~147
- 罗鹏等, 1988. 十字花科油料作物. 中国油料, (3): 61~64
- 罗鹏等, 1991. 珍贵油料植物诸葛菜的研究. 自然资源学报, (2): 206~207
- 罗鹏等, 1991. 运用孤雌生殖单倍体选育杂交油菜新品种的研究. 四川大学学报(自然科学版), 28(专): 50~53
- 罗鹏等, 1993. 川西草原十字花科油料植物资源的研究和利用. 自然资源学报, (3): 281~285
- 罗鹏等, 1995. 诸葛菜若干外植体再生力试验结果. 遗传, 17(4): 21~23
- 四川省农业科学院, 1964. 中国油菜栽培. 北京: 农业出版社
- 王幼平等, 1995. 海甘蓝的初步研究. 云南植物研究, 17(2): 168~174
- 王晓蕙等, 1987. 芥蓝和结球甘蓝染色体组型及C-带带型研究. 植物学报, 29(2): 145~149
- 张兆清等, 1990. 四川野生十字花科油料植物资源研究. 西南农业学报, (3): 19~22
- 中国科学院中国植物志编辑委员会, 1987. 中国植物志(第三十三卷). 北京: 科学出版社
- Lan Z Q *et al.* 1991. Some experiment results of the application of chromosome technology in rapeseed. Oil Crops Newsletter, (1): 10~8

- Lan Z Q *et al.* 1992. A preliminary study on karyotype evolution of some cultivated plants of *Brassica*. In: Plant Chromosome Research. New York(USA); Internatl. Academic Publishers, 181~185
- Li Z Y *et al.* 1993. First intergeneric hybrids of *Brassica napus* $\times$ *Orychophragmus violaceus*, Oil Crops Newsletter, 10(1) : 27~29
- Li Z Y *et al.* 1995. Production and cytogenetics of intergeneric hybrids between *Brassica napus* and *Orychophragmus violaceus*. Theoretical and Applied Genetics, 91 : 131~136
- Luo P *et al.* 1989. A study on distant hybridization between rapeseed (*Brassica napus* L.) and oil radish (*Raphanus sativus* var. *oleifera* Makino). SABRAO, 467~470
- Luo P. 1987. Some Cruciferous genetic resources for future rapeseed breeding in China. In: Abstract of X N International Botanical Congress, 3~16
- Luo P *et al.* 1994. Intergeneric hybridization between *Brassica napus* and *Orychophragmus violaceus*. Chinese Journal of Botany, 6(1) : 86~88
- Luo P *et al.* 1994. *Orychophragmus violaceus* - a potential edible oil crop, Plant Breeding, 113(1) : 83~85

第一章 油菜遗传资源研究

本章包括孤雌生殖油菜资源研究和油菜无融合生殖材料研究等内容。在这里,孤雌生殖油菜指来源于孤雌生殖的油菜资源,油菜无融合生殖材料则指具有无融合生殖特性的油菜材料。

第一节 孤雌生殖油菜资源的创造与利用

本世纪 20 年代,在曼陀罗(*Datura stramonium*)中发现了单倍体现象(Blakeslee *et al.* 1927)。30 年代,Blakeslee 和 Avery(1937)成功地运用秋水仙素使染色体加倍的技术实现了单倍体植株的二倍体化。单倍体二倍体化得来的植株,遗传组成纯合,在遗传学研究和植物育种实践上具有重要意义。但植物的自发单倍体频率极低。直到 Guha 和 Maheshwari (1966)培养毛叶曼陀罗(*D. innoxia* Mill.)花药获得单倍体植株后,植物单倍体的研究才迅速开展起来。然而,花药培养要求较严格的实验设备和技术条件。寻找更简便的单倍体植株获得途径,在理论上和实践上具有重要意义。通过异源花粉授粉诱导植物无融合生殖,前人已有报道。如 Jorgensen(1928)用种间杂交就诱发龙葵(*Solanum nigrum* var. *gracile*)产生了具有母本性状的单倍体后代。在这种背景下,罗鹏等产生了

使用异源花粉诱导油菜发生孤雌生殖、获得单倍体的构想。

一、孤雌生殖油菜资源的创造

孤雌生殖指母体的卵细胞不经受精直接发育为成体的生殖方式。油菜卵细胞一般是单倍性，孤雌生殖油菜在许多情况下为单倍体。孤雌生殖油菜资源的创造，包括孤雌生殖单倍体植株的获得及其二倍体化等两个连续的过程。

(一) 油菜孤雌生殖单倍体的获得及特点

1972 年秋，罗鹏等开始了异源花粉授粉诱导油菜孤雌生殖的研究，在试验地里播种了“胜利油菜”、“云油七号”、“云油三号”和“加拿大油菜”等甘蓝型油菜，“朱砂红”、“鄱阳油菜”、“浠水白”等白菜型油菜，“江津高油菜”等芥菜型油菜，以及萝卜属的萝卜(*R. sativus*)、焯菜属的焯菜(*C. flexuosa*)、豆科(Leguminosae)的豌豆(*Pisum sativum*)和蚕豆(*Vicia faba*)。

1973 年春，以“胜利油菜”、“云油七号”、“云油三号”和“加拿大油菜”为母本，按照亲缘关系远近，用其它油菜品种、芸苔属其它物种、十字花科其它属及豆科植物的花粉授粉。授粉时还采用了蕾期授粉及延迟授粉的方法。结果在“胜利油菜×朱砂红”、“胜利油菜×浠水白”、“胜利油菜×鄱阳油菜”、“云油七号×鄱阳油菜”、“加拿大油菜×朱砂红”等组合中得到了孤雌生殖单倍体植株(详细结果见表 1-1)。从表 1-1 中可以看出，异源花粉授粉诱导油菜孤雌生殖，以种间授粉效果较好，种内(品种间)授粉、属间授粉和科间授粉(科以上植株授粉)效果较差。笔者认为，受精过程是两个亲本彼此矛盾的配