

洋葱细胞质雄性不育系选育研究进展

吴海涛, 马蓉丽*, 刘洪炯, 焦彦生

(山西省农业科学院蔬菜研究所, 太原 030031)

摘要: 介绍了国内外洋葱细胞质雄性不育 (CMS) 系的选育及利用概况; 对洋葱细胞质雄性不育机理和相关分子标记进行了综述; 在此基础上对洋葱雄性不育的研究提出了几点建议。

关键词: 洋葱; 细胞质雄性不育

中图分类号: S 633.2 **文献标识码:** A **文章编号:** 0513-353X (2009) 02-0297-06

Advances in Studies of Cytoplasmic Male Sterility in Onion (*Allium cepa* L.)

WU Hai-tao, MA Rong-li*, LU Hong-jiong, and JIAO Yan-sheng

(Vegetable Institute, Agriculture Academy of Sciences in Shanxi, Taiyuan 030031, China)

Abstract: Cytoplasmic male sterility (CMS) is one of the most important materials to produce hybrid seeds of many crops. Advances of breeding and studies in onion (*Allium cepa* L.) cytoplasmic male sterility are described in this paper, and the mechanisms and molecular markers of cytoplasmic male sterility in onion are summarized. A few proposals on breeding and studies in onion cytoplasmic male sterility are put forward on the bases of reviews mentioned above.

Key words: onion; cytoplasmic male sterility

洋葱 (*Allium cepa* L.) 又名圆葱、葱头, 据记载已经有 4 000 多年的栽培历史 (Hanelt, 1990)。洋葱是两年生二倍体 ($2n = 2x = 16$) 植物, 属于百合科 (Liliaceae) 葱属 (*Allium*) 作物。从分子水平对多个百合科植物研究发现, 与洋葱 (*A. cepa*) 最近的种是 *A. vavilovii*, 没有发现野生的洋葱 (Havey, 1992)。根据 *A. vavilovii* 和其他近缘种的分布情况, Hanelt (1990) 认为洋葱起源于土库曼斯坦和伊朗一带。

洋葱是最早育成并在生产上应用一代杂种的蔬菜作物之一 (王建军等, 2003)。洋葱一代杂种一般能增产 20% ~ 50%, 它的应用价值已被生产实践所证实。但是洋葱品种间经自然杂交产生的一代杂种, 不仅增产效果不稳定, 增产不显著, 而且一致性差。这种现象除了与一般品种群体内个体间的遗传多样性有关外, 还与自然授粉情况下双亲间的杂交率不高有关。研究发现洋葱不同品种在自然条件下的杂交率为 5% ~ 60% (谭其猛, 1980)。可见, 即使选育出性状优良的品种材料, 如果没有雄性不育系作母本, 生产的杂交种子增产性不稳定。

由于洋葱具有生长周期长 (22个月)、自交衰退严重、无法进行大规模人工授粉、加代繁殖困难、性状遗传复杂等特点, 采用传统育种方法选育洋葱雄性不育系一般需要 10 年左右的时间。因此, 虽然洋葱雄性不育性状早在 1936 年被发现, 但与其它农作物相比较, 洋葱杂交品种很少。国内对洋葱雄性不育的研究起步比较晚, 到现在为止还没有选育出能广泛应用于生产的优良洋葱杂交品种。近年来迅速发展的分子生物学技术已经在洋葱上得到了应用, 并开发了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。

收稿日期: 2008 - 09 - 01; 修回日期: 2008 - 12 - 15

*通讯作者 Author for correspondence (E-mail: mrl1957@sohu.com)

1 洋葱细胞质雄性不育系的选育及利用

1.1 洋葱细胞质雄性不育系的选育和遗传分析

洋葱细胞质雄性不育系是生产洋葱杂交种子的关键材料。大部分从事洋葱育种的都致力于洋葱雄性不育系的选育。吴光远于 1961 年从‘南京黄皮’中发现了雄性不育株，并统计了群体内不育株所占的比率（谭其猛，1980），这是我国最早对洋葱雄性不育进行的研究，但是后续的工作未见报道。山西省农业科学院蔬菜研究所刘洪炯研究员 1986 年在‘太原红皮’品种中发现雄性不育株，经过 15 年的回交选育，于 2001 年选育出不育率接近 100% 的红皮洋葱胞质雄性不育系；陕西省华县辛辣蔬菜研究所高级农艺师同延龄，从 1989 年开始洋葱细胞质雄性不育系的选育，于 2004 年选育出可以利用的黄皮洋葱雄性不育系（同延龄，2005）。这些不育系均得以利用。然而到目前为止，这两个不育系的遗传特征和胞质类型还未见报道。

国外洋葱细胞质雄性不育系的选育起步较早，研究比较深入。早在 1936 年 Jones 和 Emsweller (1936) 在‘意大利红’品种中发现雄性不育株，后来又对控制雄性不育的基因进行了遗传分析 (Jones & Clarke, 1943)，发现洋葱雄性不育是由细胞质决定的，其育性可以被一对细胞核显性基因 (M_s) 恢复。此后 Beminger (1965) 在法国品种‘Jaune Paille des Venus’中发现了另一种细胞质雄性不育系，Schweigsuth (1973) 对其进行了遗传分析研究发现，与 Jones 和 Emsweller (1936) 的研究不同的是，该雄性不育恢复性状由一对独立基因 (A) 和两对互补基因 (B 和 C) 共同控制，复杂的遗传特征和普遍存在的恢复基因使得该类型雄性不育系选育困难。一直以来很多研究者致力于发现新的洋葱雄性不育源。Pathak 和 Gowda (1993) 报道从印度当地洋葱品种‘Nasik White Globe’中发现了新的雄性不育系，他用印度国内 50 个品种与该不育系杂交，所有 F_1 都是雄性不育，随后又用包括印度国内外总共 350 个品种与其杂交，所有 F_1 仍然全部表现雄性不育。另外，Havey (2000) 还了解到日本 Shippo 种子已经公司已经从日本当地品种中培育成功洋葱细胞质雄性不育系，并用此培育出了一系列‘Rijnsburger’类型的杂交品种。目前还未见有关这两种新型的细胞质雄性不育系类型的鉴定报道。

1.2 洋葱杂交育种概况

洋葱细胞质雄性不育系主要被用来培育洋葱杂交品种。世界上第一个应用于生产的洋葱杂交品种是美国 1952 年推出的‘Granex’品种，母本是从‘意大利红’中选育出的细胞质雄性不育系 (YB986A, B)，父本是 1947 年从西班牙引入美国的‘Tenas Early Grano 502’品种的单株自交后代 (Iwin et al, 2001)。此后从 1952—1997 年美国共选育出 43 个洋葱杂交品种。其中 1953 年投入生产的洋葱杂交品种最多，达 11 个品种；而 1988—1995 年没有新的杂交品种 (Iwin et al, 2001)。而在此期间，欧洲发达国家选育出少量洋葱杂交种，日本和韩国在 20 世纪 90 年代后陆续选育出用于生产的洋葱杂交品种。

洋葱严重的自交衰退现象，使得经过多代回交和自交选育出的细胞质雄性不育系经济性状较差，因此对洋葱品种资源的研究尤其重要。要选育出高产、优质、抗多种病害的优良洋葱杂交品种，必须从更广泛的地区引进更多的优良品种，深入挖掘各品种资源的优良性状，甚至应该考虑采用远缘杂交的方法创造新的种质资源。我国对洋葱品种资源的研究少见报道，在国家品种资源库中只有 70 份洋葱品种资源 (方智远等，2004)。刘洪炯曾研究红皮洋葱杂交种，但未报道。其选育出的杂交种‘晋宏六号’已经通过山西省农作物品种审定委员会认定。‘晋宏六号’和同延龄 (2005) 选育的黄皮洋葱杂交种‘金罐 1 号’、‘黄高早丰 1 号’是我国第一批真正意义上的洋葱杂交种。然而由于品种资源有限，这些杂交种在外观品质和抗病性方面与国外品种还有相当差距。

2 洋葱细胞质雄性不育系的类型以及细胞学特征

2.1 洋葱细胞质雄性不育系的细胞学特征

很多研究者对洋葱细胞质雄性不育系花药败育特征进行观察发现，其细胞学特征都与绒毡层发育有关。主要分为三类：一是绒毡层的提前解体，二是绒毡层的过度肥大，三是绒毡层的延迟解体。在对所有洋葱细胞质雄性不育系花药败育的研究中，没有发现花粉母细胞的异常现象。第一种类型是 Tatebe (1952) 在从美国引到日本的 ‘Yellow Globe Danvers’ 品种中观察到的，他发现花药绒毡层在花粉四分体之前解体，随后小孢子解体；第二种败育类型在美国栽培种 ‘Italian Red’、‘Scott County Globe’ (Monosmith, 1926; Peterson & Foskett, 1953) 和印度品种 ‘Maharashtra’ (Patil et al, 1973) 中都有报道；第三种类型在 ‘Zittauer Gelbe’ (Kobabe, 1958; Vimich, 1967) 和 ‘Kasticka’ (Jirik & Novak, 1969) 中观察到。以上研究都未发现同一个不育系中有两种以上的绒毡层异常现象，然而 Holford 等 (1991a) 在同一个不育系 (/3ms) 中发现了三种绒毡层异常现象，并且发现在上述的前两种类型中，绒毡层的解体总是发生在小孢子产生异常现象之前，第三种类型小孢子的解体与绒毡层的行为好像相对独立。上述观察结果表明，洋葱细胞质雄性不育是由于小孢子和绒毡层细胞之间相互作用的异常行为产生的，不是任何组织单独行为的结果。

2.2 洋葱细胞质雄性不育系的类型及特点

洋葱细胞质雄性不育系根据细胞核中控制育性的基因，被分成 S型和 T型两种。S型不育由一对隐性基因 (*msms*) 控制，由 Jones和 Emsweller (1936) 在 ‘意大利红’ 品种中发现，这是文献记载的最早的洋葱细胞质雄性不育系；而 T型不育受三对基因控制：一对相对独立的基因 (A) 和两对互补基因 (B和 C)。是 Beminger (1965) 在法国品种 ‘Jaune paille des venus’ 中首先发现。对洋葱 S型不育系、T型不育系以及正常可育系 (N) 的细胞质基因经 Northern杂交分析结果表明，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 (Holford et al, 1991b; Havey, 2000)。

与其它高等植物细胞质雄性不育的分类方法一样，洋葱细胞质雄性不育分类方法的主要根据是孟德尔经典遗传学，只考虑了细胞核中控制育性恢复的基因的特点，忽略了细胞质基因特点和核质互作方式，因此不够完善。比如关于在印度发现的新型不育系的归类就比较困难，因为其细胞质基因对细胞核基因具有完全的抑制作用，按照传统遗传学方法无法对其分类 (Pathak & Gowda, 1993)。随着对更多品种资源的深入研究，有可能发现新的细胞质雄性不育类型。有关 S型、T型和这些新型细胞质不育之间的关系目前还有待进一步研究。

3 洋葱细胞质雄性不育的分子机理

在高等植物中，细胞质雄性不育是普遍存在的现象。Laser和 Lersten (1972) 对 20个科 47个属共 140多个种的细胞质雄性不育进行总结后发现，有 50%的细胞质雄性不育是自然发生的，有 20%的是种内杂交的结果，剩下的是由种间杂交产生的 (Levings, 1990)。众多的研究表明植物细胞质雄性不育与线粒体基因异常有关 (Kaul, 1988; Hanson & Folkerts, 1992; Dragoeva & Atanassov, 2001)。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。

在洋葱细胞质雄性不育细胞质中，存在多种基因变异方式。Sath (1998) 发现线粒体 *cob* 基因的起始编码上游区域 (从 -53 到 -523) 有一段叶绿体基因的插入，并推测该插入导致了洋葱细胞质雄性不育，但是与该嵌合基因有关的生理生化过程还需要进一步研究。在洋葱不育系的叶绿体基因中

也发现了区别于可育系的稳定变异 (Havey, 1995), 不育系和可育系的 *rRNA-Leu* 和 *rRNA-Thr* 基因中间有不同大小的片段插入, 且重复数不同, 这些变异是否会影响亮氨酸 (Leu) 和苏氨酸 (Thr) 的转运, 目前没有相关报道。这些叶绿体和线粒体的变异基因与核基因的关系也有待于进一步研究。

细胞质中已知的这两个变异是否直接导致了洋葱雄性不育, 目前仍不清楚, 但是在细香葱中发现的一种细胞质雄性不育机制可能也存在于洋葱中, 因为细胞学观察发现, 细香葱 CMS1 的花药绒毡层行为和小孢子解体方式与洋葱 S-CMS 类似, 并且在洋葱细胞质雄性不育系中扩增出了与细香葱 CMS1 中相同的部分特定片段 (*orfA501*) (Engelke et al, 2003)。在细香葱中, 导致细胞质雄性不育的嵌合基因 (762 bp) 是由 *atp6* 片段与 *orfA501* 连接后插入到 *atp9* 中形成的。该嵌合基因包含 3 个阅读框, 分别编码 260 (29 kD)、248 (27.5 kD) 和 167 个氨基酸 (19 kD) 的蛋白质, 在雄性不育植株中前两个蛋白质水平与正常植株中相似, 但是最后一个蛋白质水平远低于正常植株, 并且在转录过程中受到细胞核恢复基因的影响 (Engelke & Tatlioglu, 2004)。有关该阅读框在洋葱细胞质雄性不育中的重组方式以及对其它基因的影响目前还没有相关报道。

4 洋葱细胞质雄性不育相关分子标记

4.1 洋葱细胞质雄性不育细胞质分子标记

洋葱雄性不育细胞质类型的分子标记经历了两个阶段: 限制性片段长度多态性标记和基于特定基因的 PCR 标记。Courcel 等 (1989) 最早采用 RFLP 法对 S 和 T 型不育系的线粒体和叶绿体基因进行研究, 获得了可以区别洋葱 S 型和 T & N 型的细胞质 RFLP 标记。随后这种方法被 Holford 等 (1991b), Havey (1993) 和 Satoh 等 (1993) 应用并使用了更多的限制性酶和探针, 证明了不育系细胞质中存在与保持系和恢复系不同的序列多态性, 并把这些分子标记用来鉴定洋葱雄性不育系胞质类型。随着分子生物学的发展, 研究者又建立了基于线粒体 (Satoh, 1998) 和叶绿体 (Havey, 1995; Kwang-Soo et al, 2006) 特定基因变异的快速 PCR 鉴定方法, 并且他们所建立的标记在不同的细胞质基因上。由此可见洋葱雄性不育细胞质基因变异分布的广泛性。由于 T 型不育系与正常可育系在细胞质基因上差异很小, 用以上研究者的方法无法区分开来。Engelke 等 (2003) 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, 结合这两个基因扩增产物的多态性, 可以将 S、T 和 N 型三种胞质区分开来。

4.2 洋葱细胞质雄性不育恢复基因的分子标记

洋葱细胞基因组的巨大性和遗传的复杂性 (Labani & Elkington, 1987; Anumuganathan & Earl, 1991) 使得对控制洋葱雄性不育基因的研究显得比较困难, 而一些精细的基因分析方法和更多限制性酶的出现, 促进了研究者对洋葱恢复分子标记的研究。King 等 (1998) 首先采用随机扩增多态性 DNA (RAPD) 和限制性片段长度多态性 (RFLP) 方法, 以 58 个 F_3 代群体为材料, 对多个性状作图, 将控制 S 型雄性不育的基因定位在 B 群的两个 RFLP 标记之间 [AOB (14 cM); AP165 (15 cM)]。这个区域被定位在第二条染色体上 (Martin et al, 2005)。

由于上述分子标记所用的群体较小, 使得对于恢复位点的分子标记密度小, 遗传距离大, 实用性不高。Gokce 等 (2002) 又以相同的材料, 较大的群体为研究对象, 采用扩增片段长度多态性 (AFLP) 和限制性片段长度多态性 (RFLP) 方法对与 M_s 连锁的区域进行精细作图, 获得了 3 个与 M_s 位点紧密连锁的具有多态性的 RFLP 标记, 连锁距离分别为 0.9、1.7 和 8.6 cM, 其中 AOB272 是与 M_s 位点最接近的 RFLP 标记。根据这个结果, Gökçe 和 Havey (2002) 在两个开放授粉的洋葱群体内, 以 AOB272 标记为辅助工具, 尝试选择保持系, 但发现该标记与保持系几乎没有关联。作者认为可能是因为在长久的开放授粉环境下, AOB272 标记与 M_s 位点之间已经进行了充分的染色体交换。因此只用该分子标记无法准确地选出保持系。尽管如此, 该恢复基因的标记对洋葱保持系的选育仍具

有非常重要的意义。

5 讨论

由于洋葱生长周期长, 基因组规模庞大, 有关洋葱细胞质雄性不育的研究较其他蔬菜作物滞后, 特别是不同类型细胞质雄性不育的详细分子机制, 还有很多疑问需要探索; 虽然 Gokce等 (2002) 建立的标记与 *M_s*位点的距离只有 0.9 cM, 但是随后的研究 (Gökçe & Havey, 2002) 发现利用该标记还是无法准确的选择保持系, 因此应该继续研究与 *M_s*位点连锁更紧密的分子标记; 到目前为止, 还没有发现任何有关控制洋葱细胞质雄性不育的恢复基因; 另外有关 S型、T型和印度发现的新型不育系 (Patil et al, 1973) 之间的关系尚不清楚, 这个问题的解决有助于理解细胞核和细胞质基因之间的互作方式。

由于现在使用的洋葱细胞质雄性不育类型有限, 杂交种细胞质趋于单一化, 具有发生和传播大规模病虫害的潜在危险, 应在更广泛的品种内选育雄性不育系。然而我们对从中国地方品种中选育出的几个雄性不育的细胞质类型的初步鉴定发现, 与目前广泛应用于杂交种生产的一样, 它们都属于 S型或者 T型, 可见导致洋葱雄性不育的细胞质自然变异是相对有限的, 采用远缘杂交、细胞质融合甚至工程雄性不育的方法创造新的不育系是否能扩大不育胞质的多态性有待于进一步研究。

References

- Anumuganathan K, Earl E D. 1991. Nuclear DNA content of some important plant species. *Plant Molecular Biology Reporter*, 9: 208 - 218.
- Beminger 1965. Contribution a l'étude de la sterilité male de l'oignon (*Allium cepa* L.). *Ann Amélior Plant*, 15: 183 - 199.
- Courcel A D, Veder F, Boussac J. 1989. DNA polymorphism in *Allium cepa* cytoplasm and its implications concerning the origin of onions. *Theor Appl Genet*, 77: 793 - 798.
- Dragoeva A, Atanassov I. 2001. CMS due to tapetal failure in cybrids between *Nicotiana tabacum* and *Petunia hybrida*. *Plant Cell Tissue Organ Culture*, 55: 67 - 70.
- Engelke T, Terefe D, Tatlıoğlu T. 2003. A PCR-based marker system monitoring CMS- (S), CMS- (T) and (N) -cytoplasm in the onion (*Allium cepa* L.). *Theor Appl Genet*, 107: 162 - 167.
- Engelke T, Tatlıoğlu T. 2004. The fertility restorer genes X and T alter the transcripts of a novel mitochondrial gene implicated in CMS1 in chives (*Allium schoenoprasum* L.). *Mol Gen Genomics*, 271: 150 - 160.
- Fang Zhi-yuan, Hou Xi-lin, Zhu L ü. 2004. *Olericulture*. Nanjing: Jiangsu Science and Technology Publishing House: 83 - 87. (in Chinese)
- 方智远, 侯喜林, 祝 旅. 2004. *蔬菜学*. 南京: 江苏科学技术出版社: 83 - 87.
- Gokce A F, Callum J, Sato Y, Havey M J. 2002. Molecular tagging of the *M_s* locus in onion. *J Amer Soc Hort Sci*, 127 (4): 576 - 582.
- Gökçe A F, Havey M J. 2002. Linkage equilibrium among tightly linked RFLPs and the *M_s* locus in open-pollinated onion populations. *J Amer Soc Hort Sci*, 127: 944 - 946.
- Hanelt P. 1990. Taxonomy, evolution, and history. Rabinowitch H, Brewster J. *Onions and allied crops*. CRC, Boca Raton, FL, 1 - 26.
- Hanson M R, Folkerts O. 1992. Structure and function of higher plant mitochondrial genome. *Int Rev Cytol*, 141: 129 - 172.
- Havey M J. 1992. Restriction enzyme analysis of the chloroplast and nuclear 45S ribosomal DNA of *Allium* sections *Cepa* and *Phyllodolon* (*Alliaceae*). *Plant Syst Evol*, 183: 17 - 31.
- Havey M J. 1993. A putative donor of S-cytoplasm and its distribution among open-pollinated populations of onion. *Theor Appl Genet*, 86: 128 - 134.
- Havey M J. 1995. Identification of cytoplasm using the polymerase chain reaction to aid in the extraction of maintainer lines from open-pollinated populations of onion. *Theor Appl Genet*, 90: 263 - 268.
- Havey M J. 2000. Diversity among male-sterility-inducing and male-sterile cytoplasm of onion. *Theor Appl Genet*, 101: 778 - 782.
- Holford P, Croft J, Newbury H J. 1991a. Structural studies of microsporogenesis in fertile and male-sterile onions (*Allium cepa* L.) containing the CMS-S cytoplasm. *Theor Appl Genet*, 82: 745 - 755.
- Holford P, Croft J, Newbury H J. 1991b. Differences between, and possible origins of, the cytoplasm found in fertile and male-sterile onions (*Allium cepa* L.). *Theor Appl Genet*, 82: 737 - 744.

- Inwin L, Geoffrey S, Havey M J. 2001. History of public onion breeding programs in the united states. *Plant Breeding Reviews*, 20: 67 - 104.
- Jirik J, Novak F. 1969. Cytoplasmaticka pylova sterilita cibule kuchynske (*Allium cepa* L.). *Genetika a Slechteni*, 5: 99 - 105.
- Jones H, Emsweller S. 1936. A male sterile onion. *Proc Am Sc*, 34: 582 - 585.
- Jones H, Clarke A. 1943. Inheritance of male sterility in the onion and the production of hybrid seed. *Proc Am Soc Hortic Sci*, 43: 189 - 194.
- Kaul M L H. 1988. Male sterility in higher plants. Berlin: Springer-Verlag: 3 - 13.
- King J J, Bradeen J M, Bark O, Callum J A, Havey M J. 1998. A low-density genetic map of onion reveals a role for tandem duplication in the evolution of an extremely large diploid genome. *Theor Appl Genet*, 96: 52 - 62.
- Kobabe G. 1958. Ontogenetical and genetical investigations on new male sterile mutants of the common onion (*Allium cepa* L.). *Z Pflanzenzucht*, 40: 353 - 384.
- Kwang-Soo Cho, Tae-Jin Yang, Su-Young Hong. 2006. Determination of cytoplasmic male sterile factors in onion plants (*Allium cepa* L.) using PCR-RFLP and SNP markers. *Mol Cells*, 21 (3): 411 - 417.
- Labani R, Elkington T. 1987. Nuclear DNA variation in the genus *Allium* L. (*Liliaceae*). *Heredity*, 59: 119 - 128.
- Laser K D, Lersten N R. 1972. Anatomy and cytology of microsporogenesis in cytoplasmic male sterile angiosperms. *Bot Rev*, 38: 425 - 454.
- Levings C S. 1990. The texas cytoplasm of maize: Cytoplasmic male sterility and disease susceptibility. *Science*, 250: 942 - 947.
- Martin W, Callum J, Shigyo M, Jakse J, Kuhl J, Yamane N, Pither-Joyce M, Gokce A, Sink K, Town C, Havey M J. 2005. Genetic mapping of expressed sequences in onion and in silico comparisons with rice show scant colinearity. *Mol Genet Genom*, 274: 197 - 204.
- Monosmith H. 1926. Male-sterility in *Allium cepa* L. [Ph.D. Dissertation]. California: University of California.
- Pathak C, Gowda R. 1993. Breeding for the development of onion hybrids in India: Problems and prospects. *Acta Hort*, 358: 239 - 242.
- Patil J A, Jadhav A S, Rane M S. 1973. Male-sterility in maharashtra onion (*Allium cepa* L.). *Res J Mahatma Phule Agric Univ*, 4: 29 - 31.
- Peterson C E, Foskett R L. 1953. Occurrence of pollen sterility in seed fields of 'County Globe' onions. *Proc Am Soc Hortic Sci USA*, 62: 443 - 448.
- Sato Y, Nagai M, Mikami T, Kinoshita T. 1993. The use of mitochondrial DNA polymorphism in the classification of individual plants by cytoplasmic genotypes. *Theor Appl Genet*, 86: 345 - 348.
- Sato Y. 1998. PCR amplification of CMS-specific mitochondrial nucleotide sequences to identify cytoplasmic genotypes of onion (*Allium cepa* L.). *Theor Appl Genet*, 96: 367 - 370.
- Schweisguth B. 1973. Etude d'un nouveau type de sterilité male chez l'oignon, *Allium cepa* L. *Ann Amélior Plant*, 23: 221 - 233.
- Tan Qimeng. 1980. *Vegetables breeding*. Beijing: Agricultural Press: 244 - 307. (in Chinese)
- 谭其猛. 1980. *蔬菜育种*. 北京: 农业出版社: 244 - 307.
- Tatebe T. 1952. Cytological studies on pollen degeneration in male sterile onions. *J Hortic Soc Jpn*, 21: 73 - 75.
- Tong Yan-ling. 2005. Three onion hybrid accessions. *Northwest Horticulture*, (7): 37. (in Chinese)
- 同延龄. 2005. 三个洋葱杂交品种. *西北园艺*, (7): 37.
- Vimich H. 1967. Untersuchungen über das Verhalten der männlichen Sterilität und anderer Eigenschaften bei polyploiden Zwiebeln (*Allium cepa* L.) als Grundlage für eine Nutzung in der Hybridzüchtung. *Z Pflanzenzucht*, 58: 205 - 244.
- Wang Jian-jun, Hou Xi-lin, Song Hui, Wang Xue-wen. 2003. Advances of breeding in onion. *China Vegetables*, (4): 57 - 59. (in Chinese)
- 王建军, 侯喜林, 宋慧, 王学文. 2003. 洋葱育种研究进展. *中国蔬菜*, (4): 57 - 59.

欢迎订阅 《园艺学报》

《园艺学报》是中国科技核心期刊, 被中国科学引文数据库 Chinese Science Citation Database 等多家重要数据库收录, 2005年荣获第三届国家期刊奖, 2006—2008年连续3年获中国科协精品科技期刊工程项目(B类)资助。2008年度报告《园艺学报》总被引频次4213次, 影响因子1.323。

《园艺学报》为月刊, 每月25日出版。每期定价15.00元, 全年180.00元。国内外公开发行人, 全国各地邮局办理订阅, 国内邮发代号82-471, 国外发行由中国国际图书贸易总公司承办, 代号M448。漏订者可直接寄款至本编辑部订购。

编辑部地址: 北京市海淀区中关村南大街12号 中国农业科学院蔬菜花卉研究所《园艺学报》编辑部。

邮政编码: 100081; 电话: (010) 82109523. E-mail: yuanxixuebao@126.com; 网址: <http://www.ahs.ac.cn>