

交后代全不育,可育株与 9012A 测交后代育性分离比为 1 : 1;206A、195-14A、987A、303A 是甘蓝型油菜 Polima 细胞质雄性不育温敏型不育系(笔者所在实验室选育),其中 206A 与 195-14A 是通过小孢子培养技术所得的 DH 系;ZS4R、ZS9、ZS72、HY15 是来源不同的 4 个甘蓝型油菜常规品种(系),其中 ZS4R 是笔者所在实验室通过小孢子培养选育的具有中双 4 号遗传背景的 Polima 恢复系,ZS9(中双 9 号)是中国农科院油料所选育的一个双低常规品种,ZS72(浙双 72)是浙江省农科院作物所选育的一个双低常规品种,HY15(沪油 15)是上海市农科院作物所选育的一个双低常规品种。

1.2 试验方法

分别用 9012A、T45 与 206A、195-14A、987A、303A、ZS4R、ZS9、ZS72、HY15 杂交,F₁ 套袋自交并分别与 9012A 和 T45 测交;RG206B 与 9012R 杂交,F₁ 随机套袋自交。各世代凡有育性分离,均调查育性分离比并用卡平方测验验证。

2 结果与分析

2.1 T45 及 9012A 与来源不同的 8 个材料杂交后代的遗传分析

2008—2009 年先后以 T45、9012A 为母本分别与 8 个材料杂交,F₁ 全部正常可育,套袋自交获得各个 F₂ 群体,其中 ZS4R 只有与 9012A 杂交的 F₂ 群体。

对 T45 与各材料杂交 F₂ 代的育性调查发现,只有与 ZS9 杂交 F₂ 中出现 13 : 3 的育性分离(本文中所有育性比均指可育株与不育株数目的比),而其余 6 个材料的 F₂ 代均无育性分离(表 1 所示)。按照三基因互作模式,只有 ZS9 在 Rf 位点为显性纯合(RfRf),其基因型为 Ms₃Ms₃ms₄ms₄RfRf 或者 ms₃ms₃Ms₄Ms₄RfRf,而 ZS72、195-14A、987A、206A、303A 和 HY15 在 Rf 位点均为纯合隐性(rfrf)。ZS4R 由表 2 中编号为 2-13 的测交组合可推断在 Rf 位点的基因型也为纯合隐性(rfrf)。

表 1 T45 及 9012A 与 8 个材料杂交后 F₂ 代育性表现¹⁾

Table 1 Fertility segregations of the F₂ populations from the crosses between T45 or 9012A and 8 materials of Brassica napus L.

编号 Number	组合 Combination	可育株 MF	不育株 MS	适合分离比(χ ²) MF : MS(χ ²)			
				3 : 1(χ ²)	13 : 3(χ ²)	15 : 1(χ ²)	61 : 3(χ ²)
1-1	(T45×ZS72)F ₂	>500	0				
1-2	(T45×195-14A)F ₂	>500	0				
1-3	(T45×987A)F ₂	>500	0				
1-4	(T45×303A)F ₂	>500	0				
1-5	(T45×HY15)F ₂	>500	0				
1-6	(T45×ZS9)F ₂	691	154	20.327	0.120	204.759	617.794
1-7	(T45×206A)F ₂	>500	0				
1-8	(9012A×ZS72)F ₂	656	137	24.821	1.036	162.663	508.436
1-9	(9012A×195-14A)F ₂	672	154	17.459	0.001	214.439	638.038
1-10	(9012A×987A)F ₂	782	168	26.728	0.640	210.028	645.951
1-11	(9012A×303A)F ₂	780	158	32.842	2.113	177.876	565.785
1-12	(9012A×HY15)F ₂	716	146	29.457	1.742	166.214	526.709
1-13	(9012A×ZS4R)F ₂	534	119	15.633	0.087	157.739	476.231
1-14	(9012A×ZS9)F ₂	562	191	0.075	22.066	466.315	1199.089
1-15	(9012A×206A)F ₂	763	42	166.967	95.882	1.294	10.274

1)χ_{0.05,1}²=3.84; MF:Male fertile plants; MS:Male sterile plants(下表同 The same as below).

对 9012A 与各材料杂交 F₂ 代育性调查发现,与 ZS9 杂交的 F₂ 代育性符合 3 : 1 分离比,显著偏离 13 : 3、15 : 1 或 61 : 3;与 ZS72、195-14A、987A、303A、HY15 和 ZS4R 杂交的 F₂ 代育性均符合 13 : 3 的分离比,显著偏离 3 : 1、15 : 1 或 61 : 3(如表 1 所示)。按照三基因互作模式,可进一步推断 ZS9 的基因型为 Ms₃Ms₃ms₄ms₄RfRf 或者 ms₃ms₃Ms₄Ms₄RfRf,其余各材料基因型均为 Ms₃Ms₃ms₄ms₄rfrf 或者 ms₃ms₃Ms₄Ms₄rfrf。而 9012A 与

206A 杂交的 F₂ 代育性则显著偏离 3 : 1、13 : 3 和 61 : 3 的分离比,完全符合 15 : 1 的分离比(如表 1 所示),则可推断其在 Ms₃、Ms₄ 和 Rf 位点上均为显性纯合,基因型为 Ms₃Ms₃Ms₄Ms₄RfRf。然而这与之前推断的 206A 在抑制基因位点为纯合隐性(rfrf)的结论相矛盾。

2.2 测交后代的遗传分析

对 T45 与部分材料杂交的 F₁ 与 9012A 测交后代的育性调查发现,除 206A 的后代出现 3 : 1 的育

性分离比外,其余测交后代育性分离比均符合 1:1; 9012A 与部分材料杂交的 F₁ 与 T45 测交,后代均符合 3:1 的育性分离比; T45 与部分材料杂交的 F₁ 与 T45 回交,后代均全可育(如表 2 所示)。按照三基因互作模式,可推断 ZS72、195-14A、ZS4R、303A、HY15 这 5 个材料在 2 个不育基因位点 *Ms₃*、*Ms₄* 只存在一个位点的显性,而抑制基因位点为 (*rfrf*),即基因型为 *Ms₃Ms₃ms₄ms₄rfrf* 或者 *ms₃ms₃Ms₄Ms₄rfrf*,而 206A 基因型为 *Ms₃Ms₃Ms₄Ms₄rfrf*。

表 2 T45 及 9012A 与部分 F₁ 测交后代育性表现

Table 2 Fertility segregations of the testcross populations from some F₁s and their parents T45 or 9012A

编号 Number	测交组合 Testercross	可育株 MF	不育株 MS	适合分离比 (χ^2) MF : MS (χ^2)	
				1 : 1 (χ^2)	3 : 1 (χ^2)
2-1	9012A × (T45 × ZS72)	165	158	0.111	99.815
2-2	9012A × (T45 × 195-14A)	137	151	0.781	117.041
2-3	9012A × (T45 × 987A)	89	89	0.005	60.674
2-4	9012A × (T45 × 303A)	46	44	0.011	28.681
2-5	9012A × (T45 × ZS4R)	22	23	0.088	17.785
2-6	9012A × (T45 × HY15)	75	76	0.026	53.035
2-7	9012A × (T45 × 206A)	60	21	17.827	0.103
2-8	(9012A × ZS72) × T45	24	7	8.258	0.011
2-9	(9012A × HY15) × T45	41	12	14.792	0.057
2-10	(9012A × 195-14A) × T45	31	13	6.568	0.273
2-11	(9012A × ZS4R) × T45	28	8	10.027	0.037
2-12	(T45 × 303A) × T45	>40	0		
2-13	(T45 × ZS4R) × T45	>40	0		
2-14	(T45 × 206A) × T45	>40	0		
2-15	(9012A × 206A) F ₂ (1-8) ¹⁾ × T45	>40	0		

1) F₂ 中 8 个不育株 Eight male sterile plants in F₂.

如表 2 中 2-15 所示,在 9012A 与 206A 杂交 F₁ 的 3 个单株套袋自交的 F₂ 群体中,共发现了 8 株不育株。用 T45 对这 8 个单株测交,发现各测交后代均全不育,没有出现育性 1:1 分离的株系,表明 F₂ 中所有不育株均为 9012A 类型的纯合型不育株 (*ms₃ms₃ms₄ms₄RfRf*)。依据三基因互作模式,如果 206A 中 *Rf* 位点为隐性纯合 (*rfrf*),则 F₂ 中理论上应该有 2/3 的不育株与 T45 测交出现 1:1 的分离,1/3 的出现全不育。相反,只有 206A 中 *Rf* 位点为显性纯合 (*RfRf*) 的条件下, F₂ 中不育株与 T45 测交后代才会出现全不育。因此,按照三基因互作模式, DH 系 206A 在 *Rf* 位点上的基因型为纯合显性 *RfRf*。然而,这与上述测交推断的 206A 抑制基因位点为纯合隐性 (*rfrf*) 的结论相矛盾。

2.3 隐性核不育系 RG206AB 与 9012R 的等位性分析

2009 年春,在 RG206AB 中挑选 7 株可育株与 9012R 杂交,同年夏繁于各 F₁ 中随机挑选 8 株套袋自交并获得 F₂。2009 年秋播种每个 F₁ 的 8 个单株的 F₂ 种子。2010 年春随机调查了来源于 3 个 F₁ 后代的 24 个 F₂ 群体的育性分离情况(表 3)。结果显示,来源于每个 F₁ 后代的 8 个 F₂ 群体中,只有 3:1 和 15:1 的育性分离,而没有出现全可育的群体。而且,所有的 F₂ 群体中,3:1 和 15:1 的 2 种育性分离比符合 1:1 (11:13) 的分离 ($\chi^2 = 0.375$)。上述结果表明, RG206B 中的可育基因位点与 9012R 中的可育基因 *Ms₃* 不等位,为另外一个可育基因,即 RG206AB 的基因型应为 $1/2ms_3ms_3ms_4ms_4RfRf + 1/2ms_3ms_3Ms_4ms_4RfRf$ 。结合表 2 中编号 2-7 组合的结果,再次充分证明 206A 中至少有 2 个隐性核不育基因位点为显性。按照三基因互作模式,结合前述分析结果, 206A 的基因型为 *Ms₃Ms₃Ms₄Ms₄rfrf* 或 *Ms₃Ms₃Ms₄Ms₄RfRf*,但两者

表 3 RG206B 与 9012R 杂交 F₂ 群体育性表现

Table 3 Fertility segregation of the F₂ populations from the cross between RG206B and 9012R

组合 Combination	自交单株编号 Number of selfcross plants	可育株 MF	不育株 MS	适合分离比 (χ^2) MF : MS (χ^2)	
				3 : 1 (χ^2)	15 : 1 (χ^2)
(RG206B-1 × 9012R) F ₂	3-1-1	82	26	0.012	55.555
	3-1-2	82	5	16.187	0.172
	3-1-3	164	8	36.907	1.048
	3-1-4	235	15	47.125	0.086
	3-1-5	118	7	24.066	0.235
	3-1-6	53	15	0.176	26.368
	3-1-7	146	42	0.574	80.346
	3-1-8	127	7	26.905	0.448
(RG206B-2 × 9012R) F ₂	3-2-1	219	12	47.274	0.638
	3-2-2	208	56	1.823	98.327
	3-2-3	257	83	0.035	188.314
	3-2-4	256	72	1.468	135.336
	3-2-5	230	90	1.838	257.613
	3-2-6	188	11	39.210	0.322
	3-2-7	274	14	61.226	1.200
	3-2-8	317	16	71.361	1.446
(RG206B-3 × 9012R) F ₂	3-3-1	243	62	3.306	100.773
	3-3-2	72	8	8.817	1.333
	3-3-3	232	70	0.442	144.834
	3-3-4	251	74	0.748	148.554
	3-3-5	299	17	63.835	0.571
	3-3-6	193	12	39.065	0.143
	3-3-7	123	9	22.313	0.008
	3-3-8	221	67	0.375	139.392

总是相互矛盾的。

2.4 新遗传模式的设想

通过分析 T45 及 9012A 与 206A、ZS72、195-14A、987A、303A、ZS4R、HY15、ZS9 杂交后代及部分测交后代的育性分离比例,发现三基因互作模式在解释材料 206A 基因型时出现自相矛盾的结果。因此,为合理解决这一矛盾,有必要对该模式做出修正。鉴于 206A 这一材料的特殊遗传现象,笔者认为所谓的显性 M_{S_4} 基因型实际上是与 Rf 位点等位的第 3 种基因型。以前认为的只存在显性和隐性基因型的 Rf 位点实际上具有 3 个复等位基因。 Rf 位点在 206A 相关的不同杂交组合中既出现显性基因型又出现隐性基因型,则是由于不同的复等位基因的组合而产生的。基于这一设想,笔者认为 9012AB 的育性受 2 对育性基因 M_{S_3} 和 Rf 共同控制,只有二者均处于不育突变型的条件下才能导致雄性不育,而其中单独一个基因位点正常即可使育性恢复。显性的 M_{S_3} 为野生型可育基因,其隐性等位基因型 m_{S_3} 为不育突变型。 Rf 位点存在 3 个等位基因位点,分别为 Rf^a 、 Rf^b 和 Rf^c ,其中 Rf^c 为野生型可育基因, Rf^a 为突变型恢复性可育基因,而 Rf^b 为突变型不育基因,三者的显隐性关系为 $Rf^a > Rf^b > Rf^c$ 。在 m_{S_3} 隐性纯合 ($m_{S_3} m_{S_3}$) 且 Rf 位点为纯合的 $Rf^b Rf^b$ 或者为 $Rf^b Rf^c$ 条件下,植株表现雄性不育;其他条件下,植株均表现为正常的雄性可育。

按照该新模式,本研究中测交验证的大多数育种材料如 ZS72、195-14A、987A、303A、ZS4R、HY15 的基因型为 $M_{S_3} M_{S_3} Rf^c Rf^c$,为完全正常型;中双 9 号与 206A 的基因型则分别为 $M_{S_3} M_{S_3} Rf^b Rf^b$ 和 $M_{S_3} M_{S_3} Rf^a Rf^a$,二者均为 Rf 位点的突变型;临保系的基因型为 $m_{S_3} m_{S_3} Rf^c Rf^c$,为 M_{S_3} 位点突变型;9012A 等纯合不育系基因型为 $m_{S_3} m_{S_3} Rf^b Rf^b$,为双位点突变型。

新遗传模式和三基因互作模式均能合理解释 ZS72 等基因型为 $M_{S_3} M_{S_3} Rf^c Rf^c$ 的材料和 ZS9 等基因型为 $M_{S_3} M_{S_3} Rf^b Rf^b$ 的材料的各种杂交测交后代的育性分离比。但只有新遗传模式能够合理解释 206A 相关的后代育性分离结果。根据新模式下各材料的基因型推测,206A 与 T45 杂交, F_2 代不会出现育性分离,但其 F_1 与 9012A 测交会出现 3:1 的育性分离。9012A 与 206A 杂交, F_2 代中只会出现 1/16 的不育株,基因型为 $m_{S_3} m_{S_3} Rf^b Rf^b$,因此其

与 T45 测交后代全不育, F_1 与 9012A 测交也会出现 3:1 的育性分离。从 9012A 与 206A 杂交后代群体中分离出的兄妹交 1:1 分离、可育株自交 3:1 分离的不育系有 2 种,分别为 $m_{S_3} m_{S_3} Rf^b Rf^b \times M_{S_3} m_{S_3} Rf^b Rf^b$ 和 $m_{S_3} m_{S_3} Rf^b Rf^b \times m_{S_3} m_{S_3} Rf^a Rf^b$ 。前者为 9012AB 基因型,而后者则为本研究中用到的不育系 RG206AB 基因型。对 RG206AB 中可育基因位点的等位性分析结果与该推论结果完全吻合。新遗传模式下各种不同基因型材料与 T45 和 9012A 杂交、测交的理论分离比如表 4 所示(考虑对比列出)。

表 4 9012A 及 T45 与不同纯系杂交 F_2 及测交后代理论育性分离¹⁾

Table 4 Fertility segregation ratio of the F_2 and the testcross populations from the crosses between 9012A or T45 and some pure lines of *Brassica napus* L.

组合 Combination	育性分离比 Fertility segregation ratio			
	F1	F2	9012A×F1	F1×T45
9012A× $M_{S_3} M_{S_3} Rf^c Rf^c$	AF	13:3	1:1	3:1
9012A× $M_{S_3} M_{S_3} Rf^b Rf^b$	AF	3:1	1:1	1:1
9012A× $M_{S_3} M_{S_3} Rf^a Rf^a$	AF	15:1	3:1	3:1
9012A× $m_{S_3} m_{S_3} Rf^a Rf^a$	AF	3:1	1:1	1:1
9012A× $m_{S_3} m_{S_3} Rf^c Rf^c$	AS	—	—	1:1
T45× $M_{S_3} M_{S_3} Rf^c Rf^c$	AF	AF	1:1	AF
T45× $M_{S_3} M_{S_3} Rf^b Rf^b$	AF	13:3	1:1	3:1
T45× $M_{S_3} M_{S_3} Rf^a Rf^a$	AF	AF	3:1	AF
T45× $m_{S_3} m_{S_3} Rf^a Rf^a$	AF	AF	AF	AF

1) AF. 全可育 All fertile; AS. 全不育 All sterile.

3 讨论

3.1 遗传模式提出的可靠性分析

无论是陈凤祥等^[1-2]提出三基因互作隐性核不育遗传模式,还是李树林等^[6]发现的甘蓝型油菜显性核不育 2 对基因互作的遗传模式,提出的证据均来源于某一适合的育性分离比。然而在进行育性分离比的适合性分析时,要确保所推断适合比率的准确性,除了减小试验误差,选择合适的群体大小更为重要。陈凤祥等当时提出三基因互作模式时,所推断出的部分育性分离比既符合一个比例又符合另一个比例的主要原因是分离群体太小。本研究通过分析 9 个大于 600 的 F_2 分离群体,结合临保系测交及纯合型不育系测交结果,推出的遗传模式是比较可靠的。笔者所在实验室对 RG206AB 中可育基因(原来认为是 M_{S_4})的定位结果亦充分证明, M_{S_4} 与

Rf 位于甘蓝型油菜基因组中的同一个遗传区间内,二者紧密连锁的标记可以在 2 个定位群体中通用(尚未公开发表),进一步证明新遗传模式是可靠的。

复等位模式解释白菜显性核不育以及甘蓝型油菜显性核不育的遗传已有相关报道^[7-8],并先后从应用和基因定位角度得到证实^[9-10]。本研究中 *Rf* 位点的复等位遗传规律与显性核不育系 609AB、Rs1046AB 的完全一致。有趣的是,对于 Rs1046AB 等宜 3A 类型的显性核不育系,相当长的时间内曾被广泛认为是受 1 对显性不育基因和 1 对显性上位抑制基因互作控制,只是最近几年的研究才发现以前的遗传模式是错误的。

1 对隐性不育基因和 1 对复等位的显性基因控制的甘蓝型油菜隐性核不育遗传模式从物种进化角度上也比三基因互作模式更容易理解。根据 2 对基因互作模式, M_s_3 和 *Rf* 基因可能是在雄配子发育某个特定时期同时发挥功能的关键基因,其中一个基因突变为不育基因时,另一个基因完全弥补其功能缺失,从而完成正常的雄配子体发育。这样的互补有效地降低了物种进化过程中不利突变造成的危害,保证物种的正常繁殖。本研究中杂交和测交的材料虽然数量较少,但仍然发现大多数育种材料在 M_s_3 和 *Rf* 位点均是正常型,只有个别材料分别在其中一个位点发生突变,与进化过程中的突变是小概率事件这一规律相吻合。在 9012AB 不育系的育种过程中,发现天然临保系的筛选非常困难,说明 M_s_3 位点在进化过程中发生突变的概率很低。而在自然进化或者人工选择过程中,9012A 型不育性状只有在 M_s_3 和 *Rf* 两个突变位点集合到一个个体中才可能出现,发生的概率更低。

当然,本研究提出 2 对基因互作模式的前提是 M_s_4 与 *rf* 不是拟等位基因,否则,2 种遗传模式均能解释本研究所发现的遗传现象。但本研究也发现,基于三基因互作模式分析随机选取的 8 个材料,6 个材料基因型为 $M_s_3M_s_3m_s_4m_s_4rfrf$, 1 个为 $M_s_3M_s_3m_s_4m_s_4RfRf$, 1 个为 $M_s_3M_s_3M_s_4M_s_4RfRf$,这也从侧面证明 M_s_4 与 *rf* 不可能是拟等位基因,否则正常基因型 $M_s_3M_s_3M_s_4M_s_4rfrf$ 在进化过程中由于 M_s_4 与 *rf* 极少发生重组, $M_s_3M_s_3M_s_4M_s_4rfrf$ 的基因型频率将占绝对比例,而实际上正好相反。随着不育基因的克隆和功能验证及代谢水平的进一步研究,新的遗传模式将得到进一步的验证与考验。

3.2 复等位模式与三系配套

按照新遗传模式,9012AB 不育系同样可以实现类似于三基因互作模式的三系配套的杂种优势利用模式(图 1)。而且,由于育性只受 2 对基因控制,在准确分析亲本基因型的前提下,采用杂交或回交转育纯合型不育系与临保系将更容易。 M_s_3 与 *Rf* (或称为 *Es_p*) 位点已实现精细定位^[11-12],不久将克隆这 2 个基因,定位和克隆过程中产生的可用于分子标记辅助选育的标记将加快隐性核不育纯合两型系与临保系的选育,进而加快三系配套与杂种优势利用。

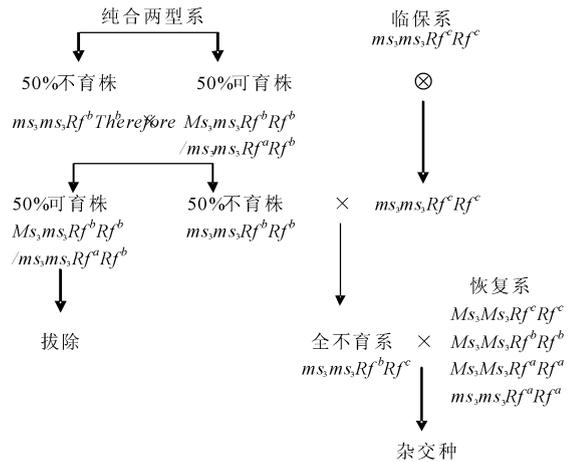


图 1 隐性核不育三系制种模式

Fig. 1 The genetic model of 3 line for hybrid seed production on RGMS

本研究在陈凤祥、孙超才、张瑞茂先后发现甘蓝型油菜三基因互作隐性核不育基础上,提出新的复等位遗传模式,无疑是一个很大的挑战,有待于检验。

参 考 文 献

- [1] 陈凤祥,胡宝成,李强生,等.甘蓝型油菜细胞核雄性不育材料 9012A 的发现与初步研究[J].北京农业大学学报,1993,19(增刊):57-61.
- [2] 陈凤祥,胡宝成,李成,等.甘蓝型油菜细胞核雄性不育的遗传研究. I. 隐性核不育系 9012A 的遗传[J].作物学报,1998,24(4):431-438.
- [3] 陈凤祥,胡宝成,李成,等.甘蓝型油菜隐性细胞核雄性不育完全保持系选育成功[J].中国农业科学,1995,28(5):94-95.
- [4] 孙超才,赵华,王伟荣,等.甘蓝型油菜隐性核不育系 20118A 的遗传与利用探讨[J].中国油料作物学报,2002,24(4):1-4.
- [5] 张瑞茂,陈大伦,汤晓华,等.甘蓝型油菜隐性细胞核雄性不育系 118A 的发现与选育[J].贵州农业科学,2006,34(6):5-7.

- [6] 李树林,钱玉秀,吴志华.甘蓝型油菜细胞核雄性不育性的遗传规律探讨及其应用[J].上海农业学报,1985,1(2):1-12.
- [7] 冯辉,魏毓棠,许明.大白菜核基因雄性不育系遗传假说及其验证[G]//中国科学技术协会.第二届青年学术年会园艺学论文集.北京:北京农业大学出版社,1995:458-466.
- [8] 宋来强,傅廷栋,杨光圣,等.1对复等位基因控制的油菜(*Brassica napus* L.)显性核不育系609AB的遗传验证[J].作物学报,2005,31:869-875.
- [9] 沈向群.大白菜显性核基因雄性不育性的研究与优势利用[D].沈阳:沈阳农业大学农学院,1999.
- [10] 刘俊.甘蓝型油菜显性核不育基因与恢复基因的基因定位[D].武汉:华中农业大学植物科学技术学院,2008.
- [11] HE J P,KE L P,HONG D F et al. Fine mapping of a recessive genic male sterility gene (*Bnms3*) in rapeseed (*Brassica napus*) with AFLP and *Arabidopsis*-derived PCR markers[J]. Theor Appl Genet,2008,117:11-18.
- [12] XU Z H H,XIE Y Z H,HONG D F,et al. Fine mapping of the epistatic suppressor gene (*esp*) of a recessive genic male sterility in rapeseed (*Brassica napus* L.) [J]. Genome,2009,52:755-760.

A Novel Genetic Model for Recessive Genic Male Sterility Line 9012AB in Rapeseed (*Brassica napus* L.)

DONG Fa-ming HONG Deng-feng LIU Ping-wu
XIE Yan-zhou HE Qing-biao YANG Guang-sheng

*National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, Huazhong
Agricultural University, Wuhan 430070, China*

Abstract The genetic model of a rapeseed recessive genic male sterility line 9012AB was re-evaluated by traditional genetic analyses. Genetic analysis results showed that the male sterility of 9012A is controlled by two individual loci, i. e. M_{s_3} and Rf . There are two alleles at the M_{s_3} locus, the dominant wild type allele M_{s_3} is the fertile allele, while its recessive allele m_{s_3} the sterile one. Three alleles are found at the Rf locus, individually Rf^a (mutation restoration allele), Rf^b (mutation sterile allele) and Rf^c (wild type fertile allele), with the dominance relationship of $Rf^a > Rf^b > Rf^c$. According to this new model, the genotype of 9012A, 9012B and its temporary maintainer line T45 is $M_{s_3}m_{s_3}Rf^bRf^b$, $m_{s_3}m_{s_3}Rf^bRf^b$ and $m_{s_3}m_{s_3}Rf^cRf^c$, respectively. Similarly, the genotype of restoration line is $M_{s_3}M_{s_3_or_}Rf^aRf^a$.

Key words *Brassica napus* L.; genetic male sterility; genetic model; multiple-alleles

(责任编辑:杨锦莲)