

# 苯磺隆诱导油菜雄性不育研究进展

吴新杰, 荣松柏, 江莹芬, 费维新, 初明光, 李强生, 梅新全, 陈凤祥

(安徽省农业科学院作物研究所, 国家油料改良中心合肥油菜分中心, 农作物品质改良安徽省重点实验室, 安徽合肥 230031)

**摘要** 化学诱导雄性不育是油菜杂种优势利用的重要途径。苯磺隆是一种重要的化学杂交剂。对苯磺隆诱导油菜雄性不育机理以及技术方法进行综述, 并对其应用技术进行展望。

**关键词** 甘蓝型油菜; 雄性不育; 化学杂交剂; 苯磺隆

中图分类号 S634.3 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2020)24-0005-04

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2020.24.002



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

## Review on Male Sterility of *Brassica napus* L. Induced by Tribenuron-methyl

WU Xin-jie, RONG Song-bai, JIANG Ying-fen et al (Crop Research Institute, Anhui Academy of Agricultural Sciences, Hefei Rape-seed Subcenter, National Oil Crop Improvement Center, Anhui Province Key Laboratory of Crop Quality Improvement, Hefei, Anhui 230031)

**Abstract** Male sterility induced by chemical product is an important method of heterosis utilization in *Brassica napus* L. Tribenuron-methyl is a promising chemical hybridizing agent. The mechanism and technical methods of tribenuron-methyl-induced male sterility in rapeseed were reviewed, and its application technology was prospected.

**Key words** *Brassica napus* L.; Male sterility; Chemical hybridizing agent; Tribenuron-methyl

油菜具有较强杂种优势, 优良杂交组合一般可增产 20% 左右。目前油菜杂种优势利用途径主要有细胞质雄性不育、细胞核雄性不育、化学诱导雄性不育(chemical induced male sterility, CIMS)(又称化学杀雄)、自交不亲和等。CIMS 途径是指利用化学杂交剂(chemical hybridizing agent, CHA)(又称化学杀雄剂)处理母本油菜品系, 诱导花粉生理型败育, 再与其他父本油菜品系杂交来生产杂交种。CIMS 具有亲本来源广泛, 组合自由, 易选配强优势杂交种, 育种周期短, 效率高, 成本低以及杂交种没有不育株等众多优点, 已成为油菜杂种优势利用重要途径<sup>[1-2]</sup>。

CIMS 途径的关键是 CHA。1970 年左右, CHA 开始用于诱导油菜产生雄性不育, 进而生产杂交种。目前, 油菜 CHA 种类有 20 多种, 主要包括氯代脂肪胺类、无机盐类、激素类、甲基胍酸盐类以及磺酰脲类除草剂、氨基磺酸类药物, 但真正推广应用的还很少, 主要是杀雄效果不稳定, 容易受外界环境影响, 使得杀雄效果与药害不能够得到很好平衡, 育种风险较大, 而磺酰脲类除草剂是在我国应用最多、最成功的化学杂交剂。近年来, 随着高效低毒化学杂交剂如 SX-1、化杀灵等的大面积应用和推广, CIMS 途径越来越受到油菜育种单位重视。目前利用该技术已选育出湘杂油 6 号、渝黄 4 号、秦优 33、中油杂 19、陕 1209、宁油 1818、华油杂 68 等新品种, 推广面积达 400 多万  $\text{hm}^2$ <sup>[3-6]</sup>。

苯磺隆是一种低残留、低毒、高效内吸传导选择性磺酰脲类除草剂, 通过植物根、茎、叶吸收后, 迅速传导, 1 d 左右停止生长, 7 d 嫩叶退绿发黄, 14~21 d 生长点心叶坏死, 21~28 d 后全株枯死。低剂量苯磺隆可诱导油菜雄性不育, 常用于复配化学杂交剂, 已经成功运用于油菜杂交种大规模生

产, 但也存在不同品种、不同气候环境杀雄效果有差异等问题。该研究对低剂量苯磺隆诱导油菜雄性不育机理以及技术方法进行综述, 并对其应用技术进行展望。

## 1 苯磺隆诱导油菜雄性不育机理

**1.1 败育特征** 赵伦<sup>[7]</sup>研究发现苯磺隆处理油菜后, 雄性不育的油菜花丝未伸长, 花粉粒干瘪, 显微观察发现从小孢子时期起, 小孢子和绒毡层的细胞质逐步降解和液泡化, 小孢子不能进行正常有丝分裂, 最终形成畸形褶皱花粉粒, 其内容物全部或大部分被降解。梁魁景等<sup>[8]</sup>研究苯磺隆处理甘蓝型油菜中双 2 号导致雄性不育, 花丝不伸长, 花药皱缩, 干瘪缺水, 颜色淡黄, 不形成花粉粒等; 在花粉发育各个时期, 尤其是四分体时期后, 都能观察到花药细胞有缺陷的绒毡层, 绒毡层的破坏是导致雄性不育的主要原因。这些结果说明低剂量苯磺隆诱导油菜雄性不育的特征与不育性稳定彻底的萝卜质雄性不育系 A1 和萝卜 A11 以及细胞核雄性不育系 S45A 和 117A 的败育特征相似<sup>[9-10]</sup>。

**1.2 不育机理** 乙酰乳酸合成酶(acetolactate synthetase, ALS)是植物体内 3 种支链氨基酸合成的关键酶, 包括亮氨酸、缬氨酸和异亮氨酸。苯磺隆除草机理是通过锚定 ALS 酶的催化基基 CSR1, 抑制 ALS 酶活性, 造成支链氨基酸合成受阻, 导致植物死亡<sup>[7, 11-12]</sup>。目前多数研究认为低剂量苯磺隆作为化学杂交剂的机理也是抑制 ALS 酶活性。

Zhao 等<sup>[13]</sup>研究表明 ALS 酶是苯磺隆的唯一靶标, ALS 酶抑制是苯磺隆诱导油菜雄性不育的主要原因。叶面喷施的低剂量苯磺隆通过极性运输, 即通过叶片或韧皮部由形态学下端的叶片、茎干运输到形态学上端的花药, 在花药中积累, 花药中苯磺隆含量远远高于叶片和茎, 分别为 10.43、3.26 和 1.55  $\text{ng/g}$ , 造成花药中 ALS 酶活明显低于叶片和茎中的酶活, 相对酶活分别为 0.23、0.93 和 0.85, 花药中 ALS 酶几乎全部被抑制, 支链氨基酸合成受到抑制, 最终诱导花药自体吞噬型细胞死亡, 小孢子大量细胞质被降解, 最终导致雄性

**基金项目** 国家重点研发计划课题(2018YFD0100604)。

**作者简介** 吴新杰(1972—), 男, 安徽休宁人, 研究员, 硕士, 从事油菜遗传育种和杂种优势利用研究。

**收稿日期** 2020-09-08

不育<sup>[7,13]</sup>。

Li等<sup>[14-15]</sup>用单啞磺隆钠诱导甘蓝型油菜雄性不育,发现碳水化合物和脂质代谢受到影响,可溶性糖含量降低,而花药糖含量减少通常被认为是诱导雄性不育的主要因素之一。Liu等<sup>[16]</sup>报道磺酰脲类除草剂引起的叶绿体和绒毡层纤毛体异常,对内源乙烯合成有明显促进作用,导致绒毡层细胞和小孢子在早期发育阶段自噬。

刘志权<sup>[5]</sup>从苯磺隆处理后油菜花蕾转录组中筛选出727个差异表达转录本,其中437个上调和290个下调。富集出差异显著基因本体物GO(Gene Ontology)432条,KEGG(Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes)生物学途径35条。一些重要GO terms主要有氨基酸代谢途径、能量代谢途径、碳水化合物脂质蛋白质代谢途径、细胞分裂生长凋亡途径、刺激和防御响应途径、叶绿体和线粒体、激素、过氧化氢酶、类黄酮生物合成等。此外,*BnSPL*、*BnROXY2*、*BnEMS1*、*BnT-PD1*、*BnDYT1*、*BnTDF1*、*BnAMS*、*BnMYB103*、*BnMS1*等油菜育性相关基因表达均受到不同程度的抑制。

### 1.3 ALS酶抑制与雄性不育关系

**1.3.1 ALS酶抑制类除草剂不一定都能诱导油菜雄性不育。**ALS酶抑制类除草剂主要有磺酰脲类、咪唑啉酮类、磺酰胺类、嘧啶水杨酸类等<sup>[17]</sup>,但不是所有ALS酶抑制类除草剂都可以诱导油菜雄性不育。任莉锁<sup>[3]</sup>研究发现,0.5~1.0 mg/L甲咪唑烟酸与2.2~4.4 mg/L三氟啶磺隆钠具有较好杀雄效果,而五氟磺草胺与乙氧磺隆即使对油菜在药害比较严重的剂量下,对ALS酶有明显抑制作用,也没有杀雄效果。刘志权<sup>[5]</sup>研究发现,双草醚、阔草清处理后油菜花蕾、幼叶ALS酶活性基本维持在40%~60%,对油菜生长有较强抑制作用,但不能诱导雄性不育。这些说明ALS酶活性降低不一定会导致油菜雄性不育,要诱导雄性不育还取决于化学除草剂自身结构特性以及发挥药效的分子作用机理<sup>[18]</sup>。

**1.3.2 ALS酶活抑制程度与苯磺隆喷施量有关。**刘志权<sup>[5]</sup>研究发现苯磺隆处理后油菜花蕾、幼叶ALS酶活性基本保持在20%~40%,可以诱导雄性不育;苯磺隆浓度为1.5~6.0 mg/L时花蕾ALS酶活性与苯磺隆浓度之间具有线性关系( $R^2=0.5465$ );油菜植株出现明显药害时ALS酶受抑制程度基本上超过50%。于澄宇<sup>[19]</sup>用0.2 mg/L苯磺隆溶液处理油菜,4 d后对花蕾ALS酶活性抑制达到最大,仅为对照的20%,之后缓慢恢复,18 d后约为对照的25%,28 d后也不到50%。付三雄等<sup>[20]</sup>用0.2 mg/L苯磺隆溶液处理后3 d,2种油菜中花蕾ALS相对酶活分别为40.63%和37.23%。这些研究结果暗示ALS酶活抑制程度与苯磺隆诱导的油菜雄性不育程度以及药害程度有关。

影响化学杂交剂药效的因素较多,而且在施用化学杂交剂后,不能在早期准确判断其化学杀雄效果,这是影响化学杂交剂大面积推广应用的主要障碍。化学杀雄效果一般需要等到初花期之后才能通过花瓣大小及直径、柱头长短、结实率、植株育性及植株高度等性状直观地观察到,如果此时发生药害或者杀雄效果不好,想再实施补救措施则为时已

晚。根据ALS酶活性与不育性和药害之间相关性,在早期通过检测ALS酶活性,有望快速鉴定化学杂交剂喷施效果,进而根据需要尽早采取补救措施来提高化学杀雄效果。

## 2 苯磺隆化学杀雄效果的影响因素

苯磺隆化学杀雄效果与喷药浓度、喷药时期、施药方式、喷药技术等因素密切相关。

**2.1 喷药浓度** 浓度是影响苯磺隆对油菜化学杀雄效果的重要因素。浓度小,杀雄不彻底;浓度大,易出现药害,影响结实率,导致制种产量低。适宜浓度应是在满足化学杀雄效果的同时尽可能降低药害程度,或是产生轻微药害的浓度。前人研究中适宜浓度一般为0.05%~0.35%。

在有效剂量相同的条件下,浓度与喷药量可以采取不同组合,不同组合化学杀雄效果不尽相同。李建厂等<sup>[21]</sup>比较化学杂交剂SX-1饱和喷雾和标准喷雾的化学杀雄效果,结果表明饱和喷雾(单株喷药量12 mL,浓度1.4 mg/L)的化学杀雄效果明显好于标准喷雾(单株喷药量3 mL,浓度5.6 mg/L),药害明显比标准喷雾轻,说明合适喷药量也是影响药效的因素之一。选择喷药量应综合考虑药液浓度、喷药方式、喷药时期等因素,前人研究中常见油菜单株喷药量为2~20 mL。

不同基因型油菜对苯磺隆的敏感性存在差异,因而不同基因型油菜适宜的喷药浓度也不同。信晓阳等<sup>[22]</sup>用2 mg/L苯磺隆溶液处理49个基因型油菜幼苗,鉴定出低度敏感材料2份、中度敏感材料22份、高度敏感材料25份,说明不同基因型油菜对苯磺隆抗性存在差异。王倩等<sup>[23]</sup>用25 mg/kg苯磺隆溶液处理241份甘蓝型油菜种质,鉴定出耐苯磺隆I级3份、II级30份、III级198份、IV级6份、V级4份,对苯磺隆抗性较强的甘蓝型油菜品种(系)为希望106、SWU95和WH-33,可作为甘蓝型油菜苯磺隆耐性育种的重要资源。

于澄宇等<sup>[24]</sup>研究表明,苯磺隆对20种基因型油菜的化学杀雄效果具有一定差异,对82089、史力丰等叶色较深、花期较晚的品种(系)杀雄率较低。张秀英等<sup>[25]</sup>研究认为,单株喷药量10 mL时中双11号最适合浓度为0.1 mg/L,沪16最适合浓度为0.25 mg/L。何忠军等<sup>[26]</sup>研究认为,苯磺隆对甘蓝型油菜杨4和中11的最佳施用浓度为0.20~0.25 mg/L,而早熟1号、早熟2号的最佳浓度为0.35 mg/L。

**2.2 喷药时期** 已有研究表明苯磺隆诱导油菜雄性不育主要始于四分体至小孢子单核前期这个阶段<sup>[7-8]</sup>。一般认为这个阶段也是第一次喷药最佳时期。花粉发育与花蕾发育密切相关,可以通过花蕾长度这一形态指标来估计小孢子所处发育阶段,因此第一次喷药时期可以根据最大花蕾长度来确定,一般认为花蕾长度1.5~2.5 mm比较合适,但是不同环境不同基因型油菜最适合最大花蕾长度也不尽相同,必要时需要进行镜检确定。李东昊等<sup>[27]</sup>观察甘蓝型油菜湘油15号花粉母细胞减数分裂行为,认为花蕾长度1.5~2.5 mm时,处于单核花粉粒时期。曹毅等<sup>[28]</sup>观察甘蓝型油菜蜀杂9号,认为花蕾长度3~4 mm处于四分体时期,花蕾长度4~6 mm处于单核期。

喷药时期对化学杀雄效果有较大影响。冯顺山等<sup>[29]</sup>在用 0.094 mg/L 苯磺隆药液 240 kg/hm<sup>2</sup> 的剂量条件下研究不同喷药时期对低温敏感型细胞质雄性不育系 8963A 的辅助杀雄效果,结果表明:3月5日(最大花蕾平均蕾长 1.2 mm)处理,杀雄彻底,但药害重,结实差;3月10日(2.5 mm)处理仅个别植株有轻微药害,杀雄彻底,开花结角正常;而3月15日(3.5 mm)和3月20日(4.0 mm)辅助杀雄效果不明显,药害也不明显。黄驰等<sup>[30]</sup>研究 0.10 mg/L 苯磺隆药液不同喷施时期对油菜育性的影响,在主花序最大花蕾长度 1.50~2.00 mm(即小孢子单核期)和 3.00~4.00 mm 时喷施都可诱导 100%全不育株率,并保持整个花期不育,仅出现轻微药害;而 0.50~1.00 mm 处理,由于喷施时期过早,虽然可诱导 95.66%全不育株率,但不育持续时间短,药害株率高。

油菜花期长达 30 d 左右,多数情况下一次喷药无法实现整个花期不育,一般在初花期前后还要喷一次。如果这 2 次喷药间隔期较长,如超过 40 d 以上,则还需要在间隔期再喷一次。控制好喷药次数和间隔是实现整个花期不育的保证。

选择合适喷药时期还应考虑天气条件和土壤墒情,要选择晴好、温暖天气,以日均气温达 10℃ 以上,田间相对湿度达 70% 以上为好,注意避开下雨、大风以及露水,一般要求喷药后 24 h 内不降雨。曹永红等<sup>[31]</sup>采用人工模拟中雨研究降雨对化学杂交剂 SX-1 使用效果的影响,结果表明: SX-1 喷施后人工模拟中雨时间越近,化学杀雄效果越差,表现为不育率降低、不育性持续时间变短; SX-1 喷施后 8 h 降中雨对药效影响不大。

**2.3 施药方式** 目前化学杂交剂施用方式主要有叶面喷施、涂茎处理和土壤施用等。叶面施用优点是药效高,用药量少,操作相对简单,是大田应用主要方式。苯磺隆用作涂茎处理,药效次于叶面喷施,相对费时费力,一般仅用于人工辅助去雄杂交。土壤施用虽然方法简单,容易操作,但其最大弊端是用药量很大。

李建厂等<sup>[21]</sup>研究化学杂交剂 SX-1 涂茎、注茎、灌根、饱和喷雾和标准喷雾共 5 种方法对油菜的化学杀雄效果,结果表明:单株注茎(22 μL, 110 mg/L)处理和饱和喷雾(单株喷药量 12 mL, 浓度 1.2 mg/L)处理对雄性不育诱导效果最好,均可诱导油菜雄性不育株率 100%,且对农艺性状影响不显著。

**2.4 喷药技术** 化学杂交剂施用技术要求较高,均匀一致喷雾是保障良好化学杀雄效果的前提。然而喷雾效果容易受喷雾机械质量优劣、喷施人员技术水平、植株生长状况及使用环境等因素限制,施药剂量往往误差较大、施药不均匀,化学杂交剂利用率低,从而导致化学杀雄效果不理想。因此,化学杀雄母本群体要求个体均匀一致,密度适中,加大父母本间距,防止药液飘移到父本上;喷雾时要求雾化效果好,不漏喷、不重喷;喷药前需组织专人培训,喷药时需由专业技术人员指导<sup>[32]</sup>。

**2.5 化学杀雄效果** 张宝娟等<sup>[33]</sup>在陕西杨凌研究苯磺隆对甘蓝型油菜中双 9 号的杀雄效果,结果表明:在茎高 15~

20 cm、最大花蕾长度 1~2 mm 时第 1 次喷药,单株喷药量 15~20 mL,间隔 10 d 左右再进行第 2 次喷药,单株喷药量 8~10 mL,叶面喷施最佳浓度为 0.075~0.100 mg/L,可诱导 94%~100%全不育株率,不育持续时间可达 21~25 d,达到整个花期不育,花期推迟 1~2 d,药害较轻,天然授粉结实率与对照无明显差异。

王同华等<sup>[34]</sup>在湖南长沙研究苯磺隆对甘蓝型油菜 pol-CMS 恢复系 SC4 和不育系 20A 的杀雄效果,结果表明:在 SC4 茎高 12~15 cm,最大花蕾长度 1.0~1.5 mm 时,喷施 0.01、0.05、0.10 mg/L 苯磺隆溶液,间隔 15 d 左右再喷 1 次,每次喷施至叶片湿润至白色露珠为止,杀雄作用可以持续 22 d 以上,未见明显药害,杂交种纯度可达 75.2%~81.5%;在 20A 第 1 次打顶后,喷施 0.05、0.10 mg/L 苯磺隆溶液,制种纯度分别达 95.9%~98.1%。

于澄宇等<sup>[24]</sup>研究苯磺隆对甘蓝型油菜秦油 3 号等 20 个品种(系)的化学杀雄效果,结果表明:在最长花蕾 2~3 mm(小孢子单核期)时喷施有效成分 90 mg/hm<sup>2</sup>(折合浓度 0.07 mg/L,药液 1 275 kg/hm<sup>2</sup>)苯磺隆溶液,单株喷药量 6~8 mL,12 d 后复喷 1 次,喷施时加入 0.2%~0.5%洗衣粉,全不育株可达 100%,持续时间 22 d,结实基本正常。

冯顺山等<sup>[29]</sup>研究苯磺隆对甘蓝型油菜胞质不育系 8963A 的辅助化学杀雄效果,结果表明:最佳喷药时期是最大花蕾平均长度 2.5 mm(平顶期),最佳浓度 0.094 mg/L,喷施药液 240 kg/hm<sup>2</sup>。

黄驰等<sup>[30]</sup>在成都研究苯磺隆对甘蓝型油菜自交系 99-35 和 09QB48-54 的杀雄效果,当主花序最大花蕾长度 1.5~2.0 mm 时,第 1 次叶面喷施,隔 10 d 左右再第 2 次喷施,单株喷药量 15~20 mL 时,0.05~0.10 mg/L 苯磺隆溶液可诱导全不育株率 100%,不产生药害,整个花期雄性不育;单株喷药量 8~10 mL 时,0.30 mg/L 苯磺隆溶液可诱导群体不育株率 90%以上,但结实率受到一定影响;0.30 mg/L 苯磺隆溶液涂茎 2 次,可诱导群体全不育株率 91.16%。

付三雄等<sup>[20]</sup>在江苏溧水研究苯磺隆对甘蓝型油菜宁油 18 号和 096030 的杀雄效果,结果表明:在 70%最大花蕾长度为 1~2 mm 时,叶面喷施 0.2 mg/L 苯磺隆溶液,间隔 10 d 再喷 1 次,每次单株喷药量 8~10 mL,可诱导 100%全不育株率,整个花期不育,但是药害较重,相对结实率仅约 4%。

任莉锁<sup>[3]</sup>在陕西杨凌利用抗苯磺隆材料 K5 和 DS3 作为父本、用普通自交系 ZH9 作为母本进行网室模拟制种, ZH9×K5 喷施 0.225 mg/L 苯磺隆钠溶液后父本正常,母本完全不育,结实性较好。

### 3 展望

苯磺隆是一种较为理想的油菜化学杂交剂,然而其诱导油菜雄性不育效果受不同生态条件、品种、田间长势、喷药时期、喷药浓度、喷药量以及施药方式等因素的综合影响,在使用时,应着重考虑以下几个方面。

一是针对不同生态区不同基因型油菜,需要进行苯磺隆喷药浓度、喷药量、喷药时期以及用药间隔的优化,以期达到

整个花期最佳雄性不育诱导效果。

二是大面积喷施应用时,应建立标准化程序,如培育长势一致且单株之间叶片不重叠的母本群体;实施均匀一致的机械叶面喷药等。

三是探讨基于饱和喷雾的苯磺隆诱导不育技术,尽可能降低喷药量对化学杀雄效果的影响,从而降低对母本群体和喷药技术的要求,大大方便大田实际操作。

四是研究建立最佳苯磺隆处理模式下花蕾 ALS 酶活性变化模型,通过喷药后早期监控花蕾 ALS 酶活性来预测杀雄效果及药害,并根据需要及时采取措施进行补救,有效降低制种风险,提高生产效益。

五是 CIMS 途径组合选配宜选择推广面积较大、适宜机械化栽培、产量较高、配合力较好的常规品种作为母本。

## 参考文献

- [1] 傅廷栋.杂交油菜的育种与利用[M].武汉:湖北科学技术出版社,1995.
- [2] 官春云.油菜杂种优势利用新技术:化学杂交剂的利用[M].北京:科学出版社,2012.
- [3] 任莉锁.油菜新型化学杀雄剂筛选及药效评价[D].杨凌:西北农林科技大学,2019.
- [4] 杨光圣,辛强,董发明,等.一种简化的油菜杂交 F1 种子的生产方法[J].中国农业科学,2019,52(8):1334-1340.
- [5] 刘志权.七种磺酰脲类除草剂对油菜的杀雄效果及苯磺隆对花蕾转录组的影响[D].杨凌:西北农林科技大学,2017.
- [6] YU C, HU S, HE P, et al. Inducing male sterility in *Brassica napus* L. by a sulphonylurea herbicide, tribenuron-methyl [J]. *Plant breeding*, 2006, 125(1):61-64.
- [7] 赵伦.苯磺隆诱导甘蓝型油菜雄性败育的机理及自体吞噬在苯磺隆抗性中的作用[D].武汉:华中农业大学,2016.
- [8] 梁魁景,侯晓杰,刘海鹏.苯磺隆诱导甘蓝型油菜中双 2 号雄性不育的花药细胞学观察[J].江苏农业科学,2015,43(9):128-129.
- [9] 余凤群,傅廷栋.甘蓝型油菜几个雄性不育系花药发育的细胞形态学研究[J].武汉植物学研究,1990,8(3):209-216.
- [10] 杨光圣,瞿波,傅廷栋.三个甘蓝型油菜隐性细胞核雄性不育系小孢子发生的细胞学研究[J].华中农业大学学报,1999,18(6):520-523.
- [11] BINDER S, KNILL T, SCHUSTER J. Branched-chain amino acid metabolism in higher plants[J]. *Physiol Plant*, 2007, 129(1):68-78.
- [12] MCCOURT J A, PANG S S, KING-SCOTT J, et al. Herbicide-binding sites revealed in the structure of plant acetohydroxyacid synthase[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103(3):569-573.
- [13] ZHAO L, JING X, CHEN L, et al. Tribenuron-methyl induces male sterility through anther-specific inhibition of acetolactate synthase leading to autophagic cell death[J]. *Molecular plant*, 2015, 8(12):1710-1724.
- [14] LI Z J, CHENG Y F, CUI J M, et al. Comparative transcriptome analysis reveals carbohydrate and lipid metabolism blocks in *Brassica napus* L. male sterility induced by the chemical hybridization agent monosulfuron ester sodium[J]. *BMC Genomics*, 2015, 16:1-19.
- [15] DE STORME N, GEELEN D. The impact of environmental stress on male reproductive development in plants: Biological processes and molecular mechanisms[J]. *Plant, Cell Environ*, 2014, 37(1):1-18.
- [16] LIU X Q, YU C Y, DONG J G, et al. Acetolactate synthase-inhibiting gametocide amidosulfuron causes chloroplast destruction, tissue autophagy, and elevation of ethylene release in rapeseed[J]. *Frontiers in plant science*, 2017, 8:1-20.
- [17] 赵青山,付颖,叶非.三唑并嘧啶磺酰胺类除草剂的研究概况[J].植物保护,2011,37(2):14-19.
- [18] QIAN H F, LI Y L, SUN C C, et al. Trace concentrations of imazethapyr (IM) affect floral organs development and reproduction in *Arabidopsis thaliana*: IM-induced inhibition of key genes regulating anther and pollen biosynthesis[J]. *Ecotoxicology*, 2015, 24(1):163-171.
- [19] 于澄宇.植物化学杂交剂的作用特征与机理[D].杨凌:西北农林科技大学,2009.
- [20] 付三雄,周晓婴,戚存扣.苯磺隆对甘蓝型油菜的杀雄效果及其靶标 ALS 活性的影响[J].江西农业学报,2019,31(2):8-12.
- [21] 李建厂,李永红,张振兰.新型油菜化学杂交剂 SX-1 施用技术方法比较研究[J].江西农业学报,2019,31(7):69-74.
- [22] 信晓阳,曲高平,张荣,等.不同品种油菜对苯磺隆耐药性差异的鉴定[J].西北农业学报,2014,23(7):68-74.
- [23] 王倩,崔翠,叶桑,等.甘蓝型油菜种子萌发期耐苯磺隆种质筛选与综合评价[J].作物学报,2018,44(8):1169-1184.
- [24] 于澄宇,何蓓如.氨基酸合成抑制剂类除草剂诱导油菜雄性不育效果评价[J].作物学报,2014,40(2):264-272.
- [25] 张秀英,李勤,陈浩,等.苯磺隆对甘蓝型油菜的化学杀雄效果研究[J].安徽农学通报,2016,22(24):48,70.
- [26] 何忠军,李英,薛艳,等.不同化学杀雄剂对甘蓝型油菜的杀雄效果研究[J].种子,2019,38(5):153-156.
- [27] 李东昊,姜玲,阮颖.甘蓝型油菜花粉母细胞减数分裂行为观察[J].湖南农业科学,2017(5):1-3.
- [28] 曹毅,王月,刘薇.甘蓝型油菜花粉离体培养[J].西北植物学报,2010,30(2):399-404.
- [29] 冯顺山,李金英,刘岗,等.苯磺隆在三系杂交油菜制种中辅助化杀的应用效果研究[J].农业科技通讯,2015(3):80-83.
- [30] 黄驰,胡海兵,蒲晓斌,等.苯磺隆在成都地区诱导甘蓝型油菜雄性不育效果研究[J].西南农业学报,2015,28(3):1097-1104.
- [31] 曹永红,任军荣,张智,等.人工模拟降雨对油菜化学杂交剂 SX-1 使用效果影响的研究[J].安徽农业科学,2019,47(9):33-34,37.
- [32] 秦信蓉,喻时周,高志宏,等.早熟优质杂交油菜宝油早 12 特征特性及化杀制种技术研究[J].种子,2019,38(7):144-146.
- [33] 张宝娟,赵惠贤,胡胜武.苯磺隆对甘蓝型油菜中双 9 号的杀雄效果[J].中国油料作物学报,2010,32(4):467-471.
- [34] 王同华,陈卫江,王建喜.苯磺隆对甘蓝型油菜的杀雄效果研究[J].现代农业科技,2013(19):13-14.