

K 型雄性不育小麦育性恢复基因的遗传特点及育性稳定性研究

齐智 石晓艺 蒙立颖 胡甘 宋喜悦*

(西北农林科技大学 农学院,陕西 杨凌 712100)

摘要 利用 2 个 K 型小麦雄性不育系、21 个恢复系及 2 个对照材料,组配杂交组合,经杂交、自交获得 F_1 (AXR) 和 F_2 等世代材料,并考查其自交结实率,结合植物数量性状主基因+多基因混合遗传模型进行遗传分析,同时对部分组合的育性稳定性进行研究。结果表明:K 型小麦雄性不育系的育性基因 *rf* 主要由雌配子传递,属配子体雄性不育类型;育性受 2 对加性-显性主基因+加性-显性多基因共同控制,且第 1 对主基因控制育性的作用强于第 2 对主基因;在 F_2 群体中主基因的遗传率为 62.44%,多基因遗传率为 0,环境方差占表现型方差的 37.56%,说明该类型小麦雄性不育性以主基因遗传为主,同时受多基因和环境的影响。育性稳定性研究表明,虽然 K 型细胞质雄性不育小麦的育性恢复年际间波动很大,但通过筛选可以获得恢复度高且稳定的恢复系,进而为杂交小麦的育种提供支持。

关键词 小麦;粘果山羊草;遗传模型;育性稳定性

中图分类号 S 512

文章编号 1007-4333(2015)04-0012-07

文献标志码 A

Genetic characteristics and stability of fertility restoration genes of K-cytoplasmic male sterile wheat

QI Zhi, SHI Xiao-yi, MENG Li-ying, HU Gan, SONG Xi-yue*

(College of Agronomy, Northwest A & F University, Yangling 712100, China)

Abstract The K type male sterile wheat is important in wheat heterosis utilization. The stability of the sterility and its fertility restoration have great significance. With two K type wheat male sterile lines, 21 restorer lines and two reference materials as test materials, hybrid combinations were used in this study. The results showed that the sterile gene of *rf* in K type wheat male sterile wheat was mainly transferred by the female gamete, the sterility gametophyte. Sterility was controlled by 2 pairs of additive-dominant main gene additive-dominant polygenes, and the effect of the first main gene was stronger than the second gene. In F_2 populations, the gene was 62.44%, polygenes inheritance was zero and the variance of environment accounted for 37.56% of the variance. The result showed that the type of wheat male sterility was given priority to the main genes and also influenced by multiple genes and the environment. The study also showed that the interannual fluctuations of sterility stability was very big in the K type cytoplasmic male sterile wheat, but through screening the high degree of recovery and stable restorer lines, would be further supporting the hybrid wheat breeding.

Key words wheat; *Aegilops kotschy*; genetic model; sterility stability

作物育种方法的改进、作物新材料或新基因资源的发现将会给作物育种带来新的突破,并能产生巨大的经济和社会效益^[1]。实现小麦超高产的一条

重要育种途径是小麦杂种优势的生产应用,其应用很大程度上取决于能否选育出稳定配套的雄性不育系、保持系和恢复系^[2]。Mukai 等^[3]最早育成结果

收稿日期: 2014-09-14

基金项目: 国家自然科学基金项目(31271792); 陕西省农业攻关项目(2014K02-04-01)

第一作者: 齐智, 硕士研究生, E-mail: tengfeideqizhi@163.com

通讯作者: 宋喜悦, 副教授, 主要从事小麦雄性不育和杂种优势利用研究, E-mail: songxiyue@126.com

山羊草(*Aegilops kotschy*)细胞质雄性不育系(简称K型不育系),其在小麦杂种优势研究中占有重要地位。虽然K型不育系无不良细胞质效应,但恢复系间的恢复力差异较大,其稳定性也有较大差异,严重制约小麦K型不育系在生产上的利用^[4-8]。1994年何蓓如^[9]利用染色体转移方法,将斯卑尔脱(*T. spelta* L.)1BS染色体导入K型1B/1R小麦雄性不育系,选育出非1B/1R类型的新型K型小麦雄性不育系。与K型1B/1R小麦雄性不育系相比,该类型K型不育系具有易恢复、不产生单倍体和生长势较强等优点^[10],同时也解决了K型不育系穗易发芽^[11]等问题,是有可能应用于生产的较理想的不育类型。因此系统深入地非1B/1R类型K型不育系的恢复性进行研究是非常重要的。与此同时,选育高恢复度的恢复系是配制K型杂种小麦的关键环节之一。鉴于此,本研究选用非1B/1R类型K型小麦雄性不育系,拟采用盖钧镒等^[12]“四世代数量性状分离分析方法”(sin. exe)对其育性恢复基因进行遗传分析,避免因研究者主观认识和育性划分方式不同造成的影响,探讨K型小麦的育性恢复机理,旨在为K型小麦恢复系的选育及杂交组配提供参考。

1 材料与方 法

1.1 材 料

选用2个非1B/1R类型的K型小麦不育系KTP116A和KTP3315A,均具有粘果山羊草细胞质,*T. spelta* L. 1BS染色体核型的非1B/1R雄性不育系,具有温度敏感特性,现已用于两系杂交小麦生产;21个恢复系材料XN501、XN822、SN342、696B1、KD509、WM5-5、223Y、F26、Z9、R198、R354、X197、223D3、5506、R159-121、Z6、00(48)3、CYL05、SN33、R392和YN23;2个对照(Contrast check,CK)材料小偃22(陕西省小麦区域试验对照品种)和周麦18(国家黄淮麦区区域试验对照品种),用于育性稳定研究。以上材料均由西北农林科技大学K型两系杂交小麦课题组选育和提供。

1.2 方 法

1.2.1 K型小麦隐性恢复基因的遗传特点

2011年5月,配制杂交组合KTP116A/00(48)3、KTP116A/CYL05、KTP116A/SN33、KTP116A/R392和KTP3315A/CYL05、KTP3315A/X197、KTP3315A/YN23,2012年各组合F₁自交获得F₂

代种子。2013年5月调查群体各株育性,用自交结实率国内法表示:

$$\text{自交结实率}/\% = \frac{\text{有效小穗基部两朵小花的结实数}}{\text{有效小穗数} \times 2} \times 100$$

1.2.2 K型小麦育性遗传分析群体的构建

2011年5月,K型小麦雄性不育系(P₁)KTP116A与4个恢复系(P₂)00(48)3、CYL05、SN33和R392杂交10穗得F₁种子;2012年,F₁自交得到F₂种子;2012年10月秋播P₁(30粒,2011年剪穗再生分蘖自交种子)、P₂(150粒)、F₁(150粒)和F₂(300粒)。2013年3月,4个群体的P₁、P₂、F₁和F₂分单株编号,于开花前分别套袋,调查自交结实率。

1.2.3 K型小麦育性稳定性研究

2011年5月—2013年5月,K型小麦雄性不育系KTP116A分别与19个恢复系XN501、XN822、SN342、696B1、KD509、WM5-5、223Y、F26、Z9、R198、R354、X197、223D3、CYL05、5506、R159-121、Z6、SN33和R392配制组合F₁。分别于2011、2012和2013年10月5日播种,以小偃22和周麦18为对照,进行育性稳定性研究。

1.2.4 数 据 分 析

采用盖钧镒等^[12]“四世代数量性状分离分析方法”(sin. exe)进行遗传模型分析,选择最优遗传模型,然后估计一阶遗传参数和二阶遗传参数,采用Excel和SAS统计分析软件进行数据处理。

以上试验各组合材料和亲本同期种植于西北农林科技大学试验田,随机区组设计,3次重复。4行区,行长1m,行距25cm,株距6.6cm,人工开沟带尺点播,每行15粒,栽培管理同大田。

2 结 果 与 分 析

2.1 K型雄性不育小麦隐性恢复基因的遗传特点

配子体不育是指花粉的育性直接受雄配子体(花粉)本身的基因所控制。假定K型小麦恢复因为Rf/rf。如果植株是孢子体不育,其杂交组合(不育系/恢复系)F₁雄配子Rf和rf均为正常可育,当其受一对基因控制育性时,F₂代不育株数与可育株数的比例为1:3;若植株是配子体不育,其杂交组合F₁雄配子中约50%的Rf配子正常可育,另有50%的rf配子败育,F₂中无不育株出现。由表1可知,虽然00(48)3、R392、CYL05和YN23后

代群体有部分不育株,但其明显偏离理论比例,说明在 K 型细胞质背景下携带隐性恢复基因的雄配子

几乎不能通过雄配子传递,K 型细胞质小麦雄性不育系符合配子体雄性不育类型。

表 1 7 个组合 F₂ 代群体中不育株的频率

Table 1 Frequency of F₂ sterile plants in seven combinations

组合 Hybrid	总株数 Number of total plants	可育株数 Number of fertile plants	不育株数 Number of sterile plants	不育株率/% Sterile rate
KTP116A/00(48)3	131	129	2	1.53
KTP116A/CYL05	119	119	0	0
KTP116A/SN33	230	230	0	0
KTP116A/R392	269	268	1	0.37
KTP3315A/CYL05	150	148	2	1.33
KTP3315A/X197	117	117	0	0
KTP3315A/YN23	187	186	1	0.54

2.2 K 型雄性小麦恢复亲本的选育

供试亲本及杂种一代的自交结实率数据(表 2)表明,在杂种 F₁ 代中,与恢复系亲本相比,除 KTP116A/R392 的自交结实率略微低于恢复亲本的结实率外,其余 F₁ 后代结实率均明显高于恢复亲本的结实率,特别是 KTP116A/SN33 的结实率高达 95.96%,表明其恢复力较强;而 KTP116A/00(48)3 和 KTP116A/CYL05 平均自交结实率分别为 90.04% 和 84.97%,高于父本结实率,表明其恢

复力也相对较强;KTP116A/R392 的结实率(85.02%)低于父本自交结实率,表明其恢复力最弱。上述材料均表现雄性正常可育,且比较整齐一致,恢复系的恢复基因对 KTP116A 的育性表现呈显性遗传。但从各组合的 F₂ 代的育性分布及平均结实率来看,00(48)3、SN33 和 R392 所配组合的育性变化幅度较大,而 CYL05 所配组合的恢复度较稳定,说明 CYL05 所携带的恢复基因可用于 K 型雄性不育小麦恢复亲本的选育。

表 2 不同群体可育株的育性表现

Table 2 Fertility performance of fertile plants in different populations

组合 Hybrid	世代 Generation	育性分布 Fertility distribution											株数 Plants	平均数 Average
		0~9	10~19	20~29	30~39	40~49	50~59	60~69	70~79	80~89	90~99	100		
	A	20											20	0
00(48)3	R												20	83.51
	F ₁												20	90.04
	F ₂	6	2	2	9	4	12	27	45	19	4	1	131	64.71
CYL05	R												20	77.12
	F ₁												20	84.97
	F ₂	0	0	2	5	6	10	15	31	26	20	4	119	74.21
SN33	R												20	89.38
	F ₁												20	95.96
	F ₂	8	15	11	17	15	22	31	41	44	22	4	230	61.97
R392	R												20	88.92
	F ₁												20	85.02
	F ₂	8	6	4	8	19	28	41	77	53	20	5	269	67.83

2.3 非 1B/1R 类型 K 型小麦育性的遗传

由表 2 可知,R392 恢复系的 F₂ 代群体的育性分布图与整个 F₂ 代群体育性分布图(图 1)走向基本一致,因此选取 KTP116A/R392 的杂交后代 F₂ 进行遗传分析。采用盖钧镒等^[12]的主基因-多基因混合遗传模型的 P₁、P₂、F₁ 和 F₂ 联合分离分析方法,对其进行分析,获得各模型的极大似然值(Max-likelihood values, MXL)和赤池信息量准则(Akaike information criterion, AIC)值(表 3)。根据熵最大原理, MX1-AD-ADI 和 MX2-AD-AD 模型的 AIC 值较小,分别为 1 523.722 6 和 1 517.726 7;初步选取这 2 个模型为育性遗传的适合模型,但 MX2-AD-AD 模型的 AIC 值最小,且根据适合性检验和各统计量数值的整体表现,因此选取 MX2-AD-AD 模型

为 2 组合的最佳遗传模型。

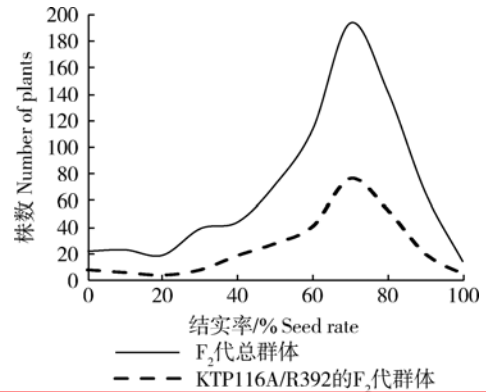


图 1 KTP116A/R392 的 F₂ 代群体的育性分布

Fig. 1 Fertility distributions of F₂ of KTP116A/R392

表 3 KTP116A/R392 组合育性分析遗传模型的极大似然值和赤池信息量准则值

Table 3 Max-likelihood values (MXL) and Akaike information criterion (AIC) values of different genetic models in KTP116A/R392 combination

型 Model	最大似然估计值 Max-likelihood value(MXL)	赤池信息量准则值 Akaike information criterion(AIC)
1MG-AD	-819.929 8	1 651.859 5
1MG-A	-820.817 0	1 651.634 0
1MG-EAD	-837.904 4	1 685.808 8
1MG-AEND	-824.615 8	1 659.231 5
2MG-ADI	-771.265 8	1 564.531 7
2MG-AD	-821.630 7	1 657.261 3
2MG-A	-822.534 7	1 655.069 3
2MG-EA	-822.535 0	1 653.070 1
2MG-AED	-848.994 3	1 707.988 6
2MG-EEAD	-837.136 1	1 682.272 2
PG-ADI	-760.369 4	1 532.738 8
PG-AD	-825.927 9	1 661.855 8
MX1-AD-ADI	-753.861 3	1 523.722 6
MX1-AD-AD	-831.593 1	1 677.186 2
MX1-A-AD	-825.926 9	1 663.853 7
MX1-EAD-AD	-825.926 9	1 663.853 7
MX1-AEND-AD	-825.926 8	1 663.853 6
MX2-ADI-ADI	-753.576 4	1 531.152 8
MX2-ADI-AD	-753.385 8	1 524.771 6
MX2-AD-AD	-753.863 4	1 517.726 7
MX2-A-AD	-825.926 9	1 657.853 7
MX2-EAED-AD	-825.926 8	1 655.853 6
MX2-AED-AD	-760.976 6	1 527.953 2
MX2-EEAD-AD	-825.926 9	1 655.853 7

由 MX2-AD-AD 模型的一阶遗传参数和二阶遗传参数(表 4)可以看出,控制雄性不育小麦育性的 2 对主基因中的加性效应值($d_a + d_b$)和显性效应值($h_a + h_b$)分别为 30.970 3 和 19.373 1,从效应值的大小看,以加性效应为主;第 1 对主基因的加性和显性作用都大于第 2 对主基因,并且 2 对基因间不

存在互作效应。该组合 F_2 分离群体主基因遗传率(h_{mg}^2)为 62.44%,说明该性状以主基因遗传为主,而多基因遗传率(h_{pg}^2)为 0,可能是多基因遗传方差相对较小,被计算到环境方差的原因。综合上述遗传模型的分析可以看出:KTP116A 的雄性育性受 2 对加性-显性主基因+加性-显性多基因共同控制。

表 4 KTP116A/R392 组合育性遗传参数的估计

Table 4 Estimated genetic parameters of genes controlling fertility in
KTP116A/R392 combination

一阶遗传参数 First order genetic parameters	估计值 Estimate values	二阶遗传参数 Second order genetic parameters	估计值 Estimate values
d_a	23.356 8	σ_p^2	54.271
d_b	7.613 5	σ_{mg}^2	33.887
h_a	23.000 2	σ_{pg}^2	0
h_b	-3.626 9	σ^2	20.384
i	—	$h_{mg}^2/\%$	62.440
j_{ab}	—	$h_{pg}^2/\%$	0
j_{ba}	—	σ^2/σ_p^2	37.560

注: d_a 和 d_b :加性效应; h_a 和 h_b :显性效应; i :加性×加性互作; j_{ab} 和 j_{ba} :显性×加性互作; σ_p^2 :表型方差; σ_{mg}^2 :主基因方差; σ_{pg}^2 :多基因方差; σ^2 :环境方差; h_{mg}^2 :主基因遗传率; h_{pg}^2 :多基因遗传率。—:不存在。

Note: d_a and d_b : Additive effect; h_a and h_b : Dominant effect; i : Additive X Additive interaction; j_{ab} and j_{ba} : Dominant X Additive interaction; σ_p^2 : Phenotypic variance; σ_{mg}^2 : Variance of majorgene; σ_{pg}^2 : Variance of polygenes; σ^2 : Variance of environment; h_{mg}^2 : Heritability of majorgene; h_{pg}^2 : Heritability of polygenes; —: Inexistence.

2.4 非 1B/1R 类型 K 型雄性不育小麦育性恢复年际间变化

由表 5 可知,对照材料小偃 22 和周麦 18 年际间变化相对稳定,与其相比,不同恢复系对 KTP116A 的恢复年际间变化出现较大幅度的不稳定性,除 X197、CYL05、R159-121、223Y、WM5-5、R392 和 Z6 的育性恢复相对稳定外,其余恢复系材料年际间均有很大差别,说明其恢复基因的表达对环境变化比较敏感,目前只能用于研究。结合整体来看,X197 和 CYL05 的育性恢复相对稳定且恢复度较高(>80%),可用于选配出稳定性较高的恢复系骨干亲本材料。

3 讨论

选育恢复度高且稳定的恢复系的关键是搞清小

麦 K 型不育系育性恢复的遗传机理。研究^[13]表明,小麦 K 型雄性不育系的育性恢复除与恢复基因有关外,还受不育系的遗传背景、修饰基因、基因互作、核质互作及环境条件的影响。作物雄性不育性的遗传研究中,一般采用花粉育性或种子育性 2 个指标^[14-15],由于 K 型小麦雄性不育系的小孢子败育多发生在二核至三核期,此时已有部分淀粉粒在小孢子内积累了,使得败育花粉大部分能够被 I_2 -KI 染色^[16]。因此很难利用 I_2 -KI 染色方法在普通光学显微镜下严格区分正常花粉和败育花粉,且镜检花粉育性的工作相当费时费力,在开花期对大量材料进行鉴定也非常困难,所以本研究采用种子育性结实率来对 K 型小麦雄性不育系育性恢复进行遗传研究。

表5 K型雄性不育小麦育性恢复年际间变化

Table 5 Interannual change of fertility restoration in K type male sterile wheat

组合 Hybrid	2012年		2013年		2014年	
	结实率 ^a	结实率 ^b	结实率 ^a	结实率 ^b	结实率 ^a	结实率 ^b
	Seed-setting rate	Seed-setting rate	Seed-setting rate	Seed-setting rate	Seed-setting rate	Seed-setting rate
KTP116A/R392	78.0	108.0	61.0	85.0	85.5	95.6
KTP116A/XN501	80.1	109.5	50.0	73.0	32.5	52.4
KTP116A/XN822	74.9	111.0	44.0	62.0	45.6	58.3
KTP116A/SN342	73.7	99.6	52.0	72.0	—	—
KTP116A/696B1	72.4	115.2	84.0	62.0	50.5	72.3
KTP116A/SN33	90.0	123.0	44.0	68.0	54.6	78.5
KTP116A/KD509	77.8	109.1	66.0	104.0	—	—
KTP116A/WM5-5	77.1	101.2	71.0	94.0	75.4	95.4
KTP116A/223Y	84.0	118.0	77.0	110.0	81.2	121.3
KTP116A/F26	63.0	83.0	33.0	46.0	39.4	49.3
KTP116A/Z9	55.7	80.2	78.0	109.0	75.8	93.9
KTP116A/R198	72.0	93.0	40.2	55.4	—	—
KTP116A/R354	64.0	88.0	24.6	32.8	79.7	11.3
KTP116A/X197	84.6	130.6	90.2	142.9	91.5	141.3
KTP116A/223D3	90.1	135.2	89.4	139.8	95.5	131.1
KTP116A/CYL05	80.1	107.3	79.5	108.4	82.3	111.0
KTP116A/5506	78.6	115.3	42.7	58.2	77.8	98.1
KTP116A/R159-121	72.7	94.4	69.7	98.3	71.9	95.4
KTP116A/Z6	78.5	112.4	75.6	108.0	73.3	101.2
小偃22(CK)	81.0	123.0	78.3	123.1	82.3	125.2
周麦18(CK)	90.1	128.9	85.2	132.2	84.6	130.6

注:a:国内法;b:国际法;—:数据缺失。

Note:a:Domestic method;b:International method;—:Missing.

与大多数研究结果相同,本研究也表明小麦 K 型不育系属于配子体不育。前人主要是人为划分育性标准对小麦育性进行遗传研究,根据育性分离比例及 χ^2 测验进行基因数目的判断;曹双河等^[17]通过研究,认为农大 3318(湖南 ES210)的育性遗传由 2 对隐性基因控制;宋喜悦等^[18]运用 χ^2 测验的遗传方法,证实 YS 型温敏不育系的雄性不育性不仅受细胞质基因调控,同时还受 2 对隐性核基因的控制。这些研究除受组间界限模糊的影响,同时研究者的主观性也具有一定的误差影响,而盖钧镒等^[12]提出

的植物数量性状单个世代和多个世代混合遗传模型分析方法,通过统计分析的方法,对群体进行分离分析,结果相对更为客观。本研究从遗传角度先用主基因+多基因的遗传模型 KTP116A/R392 组合的 4 个世代(P_1 、 P_2 、 F_1 和 F_2)进行分析,从全部可能的模型中挑选出最适模型,避免了人为划分育性标准的主观性。

刘小芳等^[19]利用混合遗传模型对 AL 型小麦不育系进行分析后发现,育性恢复基因由 2 对主效基因和多对微效基因控制;侯北伟等^[20]采用混合遗

传模型对雌性不育系 XND126 和普通小麦杂交的组合进行分析发现,小麦雌性育性受 2 对主效基因 + 多基因联合控制,2 对主效基因之间存在互作效应;张立平等^[21]应用该混合遗传模型分析光温敏核雄性不育系 BS210 与恢复系(BY149 和 0201)配制的杂交组合的育性遗传效应,表明育性由 2 对加性—显性—上位性主基因和加性—显性多基因共同控制;徐达文等^[22]对光温敏雄性不育小麦套袋自交结实率的遗传模型进行判别和遗传参数估计后发现,小麦光温敏雄性不育系 BS366 的自交结实率受 2 对主基因控制且主基因遗传率比较高。本研究通过对 K 型小麦雄性不育系的遗传模式进行分析发现,该类型小麦雄性不育系中有 2 个主效基因,同时受多基因和环境因素的影响。K 型小麦不育系育性模式的揭示为进一步研究该 K 型不育小麦育性遗传机制提供了依据。

水稻的相关研究^[23]表明,同一不育基因源与不同的父本杂交后代表现出不同的遗传效应,本研究针对不同恢复材料也进行了恢复度年际间变化的相关性研究,大多数品种的恢复度年际间变化很大,进一步说明小麦雄性不育系遗传现象的复杂性,但也从中得出一些关于育性稳定性的结果,这对后续的育种工作具有重要意义。例如,可以用恢复度年际间变化较大的品种进行杂交,然后再与不育系测交,研究其进一步的育性分离情况,对小麦雄性不育系育性稳定性进行更深入的研究,从而选育出育性更加稳定的恢复系,为杂交小麦的育种工作作出更大的贡献。

参 考 文 献

- [1] 黄群策. 中国两系法籼粳杂交水稻育种的研究进展[J]. 科技导报, 1995 (11): 46-48
- [2] 刘宝申, 孙兰珍, 高庆荣, 等. K 型小麦细胞质雄性不育系育性恢复性的遗传研究[J]. 山东农业大学学报, 2000, 31(1): 11-14
- [3] Mukai Y, Tsunewaki K. Basic studies on hybrid wheat breeding: VIII. A new male sterility-fertility restoration system in common wheat utilizing the cytoplasm of *Ae kotschy* and *Ae variabilis*[J]. Theor Appl Genet, 1979, 54: 153-160
- [4] 张改生, 杨天章. 偏型和易型小麦雄性不育系的初步研究[J]. 作物学报, 1989, 15(1): 1-10
- [5] 杨天章. 小麦新型不育系的研究与应用[C]//黄铁城. 杂种小麦研究进展, 问题与展望. 北京: 北京农业大学出版社, 1990: 110-136
- [6] 黄铁城, 张爱民. 杂种小麦研究进展[M]. 北京: 中国农业出版社, 1993: 80-98
- [7] 张改生. 1B/1R 小麦雄性不育系诱导单倍体的遗传研究[J]. 遗传学报, 1992, 19(3): 266-277
- [8] 杨天章, 刘庆法, 柴守诚, 等. K 型小麦雄性不育系的研究与应用[J]. 陕西农业科学, 1990, 3(2): 2-4
- [9] 何蓓如. 一种选育小麦雄性不育保持系和不育系的方法[P]. 中国专利, ZL94116837. X, 1994
- [10] 宋喜悦, 方鹏, 马翎健, 等. 非 1B/1R 类型和 1B/1R 类型小麦 K 型雄性不育系比较研究[J]. 西北农林科技大学学报, 2002, 30(1): 1-4
- [11] 马翎健, 胡银岗, 宋喜悦, 等. 1B/1R 与非 1B/1R 小麦 K 型雄性不育系比较研究[J]. 华北农学报, 2006, 21(4): 5-8
- [12] 盖钧镒, 章元明, 王建康. 植物数量性状遗传体系[M]. 北京: 北京科技出版社, 2003
- [13] 孙兆全, 杨天章, 刘宏伟, 等. K 型 1B/1R 易位小麦雄性不育系的育性恢复遗传[M]//黄铁城. 杂种小麦研究进展. 北京: 农业出版社, 1993: 87-92
- [14] 张桂全, 卢永根. 水稻质核互作孢子体雄性不育性的基因分析[J]. 作物学报, 1987, 13(1): 23-28
- [15] 傅强. 野败型杂交籼稻恢复基因的遗传研究[J]. 福建农学院学报, 1985, 14(3): 194-202
- [16] 孙兰珍, 高庆荣, 崔德才, 等. 新型小麦雄性不育系-K V 型初步研究[J]. 山东农业大学学报, 1992, 23(1): 1-8
- [17] 曹双河, 郭小丽, 刘冬成, 等. 小麦光温敏核雄性不育基因的初步定位[J]. 遗传学报, 2004, 31(3): 293-298
- [18] 宋喜悦, 何蓓如, 马翎健, 等. 小麦温敏不育系 A3314 温敏不育性的遗传研究[J]. 中国农业科学, 2005, 38(6): 1095-1099
- [19] 刘小芳, 田笑明, 韩新年, 等. AL 型小麦育性恢复主基因 + 多基因混合遗传分析[J]. 新疆农业科学, 2010, 47(7): 1332-1335
- [20] 侯北伟, 窦秉德, 章元明, 等. 小麦雌性育性的主基因 + 多基因混合遗传分析[J]. 遗传, 2006, 28(12): 1567-1572
- [21] 张立平, 赵昌平, 单福华, 等. 小麦光温敏雄性不育系 BS210 育性的主基因 + 多基因混合遗传分析[J]. 作物学报, 2007, 33(9): 1553-1557
- [22] 徐达文, 张立平, 赵昌平, 等. 小麦光温敏雄性不育系 BS366 育性的遗传分析[J]. 华中农业大学学报, 2009, 28(6): 655-659
- [23] 曾红权, 刘宜柏, 尹建华, 等. 水稻中三个光温敏核不育系的不育性遗传分析[J]. 中国水稻科学, 2006, 20(4): 372-378

责任编辑: 袁文业