



文章编号:1000-4025(2016)04-0667-07

doi:10.7606/j.issn.1000-4025.2016.04.0667

# F型小麦雄性不育系花粉败育和恢保关系研究

张思妮<sup>1</sup>,马小飞<sup>2</sup>,张红霞<sup>1</sup>,王震<sup>3</sup>,张自刚<sup>1</sup>,郭冬<sup>1</sup>,张永鹏<sup>1</sup>,马翎健<sup>1\*</sup>

(1 西北农林科技大学,陕西杨陵 712100;2 山西省农业科学院小麦研究所,山西临汾 041000;3 河南省南阳市农业科学院,河南南阳 473000)

**摘要:** F型小麦雄性不育系是一种新型“三系”小麦雄性不育系。为研究F型不育系的花粉败育特点并筛选其恢复源和保持源,采用I<sub>2</sub>-KI染色法观察F、BNS、T、K和V型不育系扬花期的花粉败育类型,并以F型不育系为母本与98个优良小麦品种(系)进行杂交,检测F<sub>1</sub>代自交结实率。结果显示:(1) F型不育系的花粉败育率高达95.63%。其中,染败型花粉比例最高,达到67.66%;圆败率为19.32%;典败率最少,仅为8.73%。(2) 5种不育系中,F型与K型不育系的花粉育性特征最接近,其次是V型不育系。(3) 98个组合F<sub>1</sub>的自交结实率(国际法)在100%以上11个,0%~10%有18个。(4)‘周麦16’、M510、‘西农815’、‘西农585’对F型不育系的恢复力极强,是其优良恢复系;‘天麦989’、‘存麦4号’、CY5475、M460、‘12洛-1’和11GB02可通过回交培育成F型不育系的保持系。研究认为,F型不育系花粉败育彻底、稳定,在常规小麦品系中较易找到其保持源和强恢复力品系,是一种良好的新型不育系。

**关键词:** 小麦;F型不育系;花粉败育;恢保关系

中图分类号:Q343.3<sup>+4</sup>

文献标志码:A

## Pollen Abortion of F-type Male Sterile Line and Its Restorer and Maintainer Lines

ZHANG Sini<sup>1</sup>, MA Xiaofei<sup>2</sup>, ZHANG Hongxia<sup>1</sup>, WANG Zhen<sup>3</sup>, ZHANG Zigang<sup>1</sup>, GUO Dong<sup>1</sup>,  
ZHANG Yongpeng<sup>1</sup>, MA Lingjian<sup>1\*</sup>

(1 College of Agronomy, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2 Wheat Research Institute of Agricultural Sciences, Linfen, Shanxi 041000, China; 3 Nanyang Agricultural Science Research Institute, Nanyang, Henan 473000, China)

**Abstract:** F-type wheat male sterile line is a new “three lines” with karyoplasm interaction. For study the pollen characteristics of F-type sterile line and screening its restorers and maintainers, the I<sub>2</sub>-KI staining method is used to observe pollens of F, BNS, T, K and V-type wheat male sterile lines at blooming stage, and using 98 hybrid combinations that F-type sterile line was female and 98 quality wheat lines were male to detect the self seedset ratios on F<sub>1</sub> of combinations. Results showed that: (1) pollen sterility rate of F-type sterile line reached 95.63% including the highest 67.66% stained aborted rate, 19.32% spherical aborted rate and only 8.73% typical aborted. (2) The pollen sterility characteristics of F-type was most similar to K-type, the second was V-type in 5 kinds of sterile lines. (3) In 98 hybridized combinations, 11 self-seedset ratios (international) were more than 100% and 18 at 0%–10%. (4) ‘Zhoumai16’, M510, ‘Xinong 815’ and ‘Xinong 585’ were excellent restorer lines to F-type sterile line. ‘Tianmai 989’, ‘Cunmai 4’, CY5475, M460, ‘12 Luo-1’ and 11GB02 were good maintainers for F-type sterile line by backcross cultivation. Research suggests that F-type male sterile line has thorough and stable pollen abortion and easily

收稿日期:2016-01-11;修改稿收到日期:2016-03-08

基金项目:国家科技支撑计划(2013BAD04B02);“948”项目(K312021505);陕西省重点产业创新项目(K3320215198)

作者简介:张思妮(1992—),女,在读硕士研究生,主要从事小麦雄性不育和杂种优势利用研究。E-mail:1448919772@qq.com

\*通信作者:马翎健,教授,博士生导师,主要从事小麦雄性不育和杂种优势利用研究。E-mail:malingjian@nwsuaf.edu.cn

sought its maintainer resources and excellent restorers on fertility.

**Key words:** wheat; F-type sterile line; pollen abortion; restorer and maintainer line

细胞质雄性不育性(cytoplasmic male sterility, CMS)是高等植物中广泛存在的自然现象,是线粒体不育基因和细胞核基因互作的结果<sup>[1-2]</sup>。细胞质雄性不育及育性恢复的机理研究证实细胞质雄性不育的母性遗传模式与线粒体基因组中的异常开放读码框(open reading frame, ORF)关系紧密,而且可由细胞核编码的育性恢复基因(Rf)恢复<sup>[3]</sup>,CMS/Rf系统是线粒体基因组和细胞核基因组互作研究的理想模式<sup>[4]</sup>。1962年美国Wilson和Ross成功培育出具有提莫菲维小麦(*T. timopheevii*)细胞质的小麦雄性不育系。20世纪70年代中国成功实现杂交水稻三系配套,杂交水稻的大面积生产为中国的粮食增产做出了巨大贡献<sup>[4]</sup>。目前杂种优势利用已在水稻<sup>[4]</sup>(*Oryza sativa* L.)、玉米<sup>[5]</sup>(*Zea mays* L.)、高粱<sup>[6]</sup>(*Sorghum vulgare* Pers)、大豆<sup>[7]</sup>(*Glycine max* (L.) Merr)等作物上取得重大成就。

小麦(*Triticum aestivum* L.)是中国主要的粮食作物,在人们的饮食结构中处于不可替代的位置。在中国粮食生产十二连增的背景下,主栽品种遗传背景狭窄、单产提高放缓、抗性减弱等难题客观存在<sup>[8-10]</sup>。培育和推广杂交小麦,综合发挥其增产、抗逆、适应性好等杂种优势,是保障粮食安全的必然选择。恢复源筛选是小麦雄性不育系,特别是“三系法”杂种优势利用的首要环节。经过半个世纪的系统研究,研究人员发现了多个优良的小麦不育系恢复源材料,三系杂交小麦研究取得巨大进展,但T、K、V型等不育系的强恢复源较少,杂种优势不显著等缺陷也显露出来,实际生产中有巨大应用价值的恢复源却为数不多<sup>[10-14]</sup>。F型小麦雄性不育系是利用六倍体小麦种间杂交和回交育成。开展新型小麦不育系材料的恢复源、保持源鉴定工作,为小麦不育系的生产应用提供依据,也是充分发挥小麦杂种优势价值的有力探索。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

F型小麦雄性不育系由山西运城蓝红杂交小麦研究中心提供;BNS、T、K和V型不育系及国内不同生态区的98份小麦优良品系由西北农林科技大学杂种优势课题组提供。

### 1.2 方法

扬花期取小麦穗上、中、下部3个中间小穗各2

个花药,用解剖针切断花药,将花粉粒挤出混合后用2% (g/v) I<sub>2</sub>-KI溶液染色1 min,用Olympus生物显微镜在10×40倍下观察,统计10个视野(样本>1 500)的典败、圆败、染败及可育花粉个数。花粉败育率=(败育花粉数/花粉总数)×100%。

2014年5月以98个常规品种(系)为父本与F型小麦不育系母本分别配制10个杂交穗,收获杂种F<sub>1</sub>种子;同年10月将F<sub>1</sub>代单行种植,采用常规大田管理;次年抽穗期,每行随机选取10穗套玻璃纸袋,充分灌浆后调查成熟期F<sub>1</sub>代的穗粒数、小穗数;计算杂交组合的平均自交结实率、不育率。

结实率(国际法)=(有效小穗结实数/有效小穗数×2)×100%

结实率(国内法)=(有效小穗基部两侧小花结实数/有效小穗基部小花总数)×100%

不育率=1-(有效小穗基部两侧小花结实数/有效小穗基部小花总数)×100%

品种(系)的恢复度以F<sub>1</sub>代自交结实率(国内法)表示,根据恢复度大小将其分为5个等级:全不育,恢复度为0;高不育,恢复度0~20%;半不育,恢复度20%~50%;高可育,恢复度50%~80%;全可育,恢复度在80%以上<sup>[15]</sup>。

### 1.3 数据统计

试验数据使用Excel 2007进行分析制表,SPSS作图;Duncan's法作败育花粉差异显著性比较;以Pearson系数相似性矩阵度量,采用R型聚类分析不育系花粉育性特征。

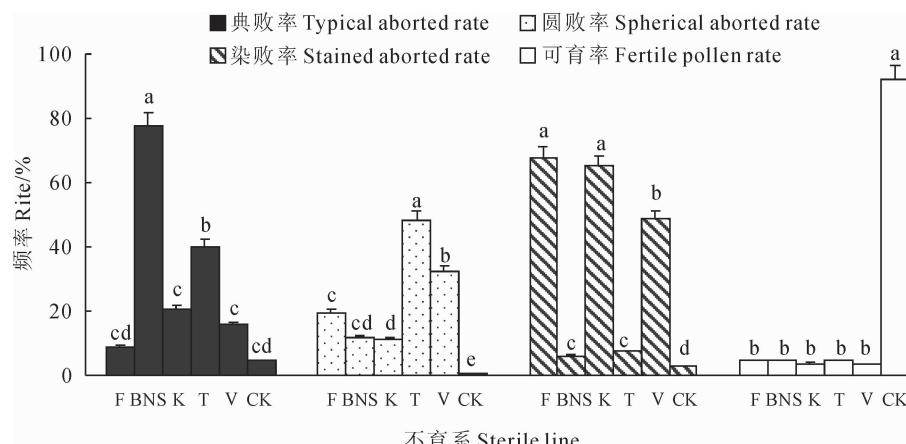
## 2 结果与分析

### 2.1 F型不育系花粉败育特点

图1中典败率的比较发现,BNS不育系的花粉典败率最高,为77.83%,其次是T型(40.15%),其它3类不育系的典败率比较接近且差异不显著,F型典败率仅为8.73%,是5种不育系中最低的。说明F型不育系的典败型花粉很少。5种不育系花粉圆败率均未超过50%,T型不育系最高,也只有48.50%,显著高于其它类型,F型不育系圆败率为19.32%,与BNS接近,但并不是其主要的败育类型。说明圆败花粉是T型不育系花粉的主要类型,F型不育系的圆败花粉比例较低。在染败花粉方面,F型不育系花粉染败率最高,达到67.66%,K

型和T型不育系也分别高达65.03%和48.68%,其余2种不育系染败花粉率均低于10%。说明花粉染败是F型和K型不育系花粉最主要的败育特征,也是T型不育系花粉败育的重要类型。F型不育系败育花粉率高达95.63%,5种不育系可育花粉率非常接近,且均低于5%。

从表1可知,5种不育系的典败、圆败、染败花粉类型的变异系数分别为0.853、0.650和0.781。说明不育系的花粉败育类型差异较大,典败花粉可以作为鉴别BNS不育系的重要依据;较高的花粉典败和圆败率是T型不育系的特点;圆败和染败则是V型不育系花粉败育的重要类型;而F型和K型不育系的主要花粉败育类型均为染败型。5种不育系的可育花粉率变异系数仅为0.152,试验调查的F型不育系自交结实率为2.7%,低于5种不育系均值3.59%,说明F型不育系育性稳定。



F. F型不育系;BNS. BNS 不育系;K. K型不育系;T. T型不育系;V. V型不育系;CK. 西农979;下同  
不同小写字母代表同一指标不同不育系间差异达到显著水平( $P<0.05$ )

图1 5种不育系花粉育性特征分析

F. F-type sterile line;BNS. Bainong sterile line;K. K-type sterile line;T. T-type sterile line;V. V-type sterile line;

CK. Xinong 979;The same as below

Different letters above columns indicate significant difference among sterile lines ( $P<0.05$ )

Fig. 1 Pollen fertility analysis of five wheat sterile lines

表1 5种不育系自交结实率和花粉育性特征的变异系数

Table 1 Variation on self-seedset rate and pollen types of five wheat sterile lines

项目 Item	均值 Mean/%	标准差 Std. deviation	变异系数 CV
典败率 Typical aborted rate	32.63	0.278	0.853
圆败率 Spherical aborted rate	24.53	0.160	0.650
染败率 Stained aborted rate	38.92	0.304	0.781
可育花粉率 Fertile pollen rate	3.99	0.006	0.152
自交结实率 Self seedset ratio	3.59	0.009	0.247

对5种不育系典败率、圆败率、染败率、可育花粉率、自交结实率进行聚类分析(图2)。聚类分析首先将F型和K型不育系聚为一类,F型与K型不育系相似系数最高,达到0.962;随后又将V型不育系归入,F型与V型不育系相似系数为0.913,与T型不育系相似度最低,仅有-0.144。由上述聚类变量推测,F型不育系与K型不育系育性特征最接近,其次是V型不育系。

## 2.2 F型不育系的恢复度测定

由图3可知,F型不育系杂交组合 $F_1$ 自交结实率(国际法)分布范围呈现一定的正态分布特征,结实率(国际法)处于60%~70%、70%~80%的组合数各有11个;98个组合中共有45个组合结实率(国际法)在60%以上,占全部组合的45.92%;结实率(国际法)在100%以上11个,占11.22%;结实率(国际法)在0%~10%的最多,为18个,占到总数

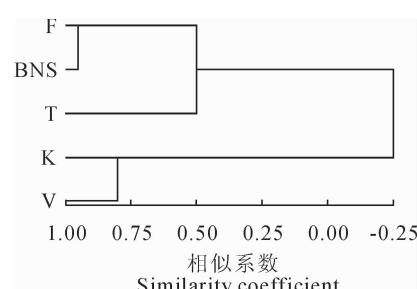


图2 5种小麦不育系的相似系数聚类

Fig. 2 Clusters of five wheat sterile lines on similarity coefficient

18.37%。说明国内不同生态区98个小麦常规优质品种(系)中有一半以上不能恢复F型不育系的育性,能够部分或较好恢复其育性的材料占比较低,中等和低恢复力品系较多;但在低恢复力的品系中可筛选F型不育系的保持系。

表2中F<sub>1</sub>结实率(国内法)在80%以上的组合为F(A)/周麦16、F(A)/M510、F(A)/西农815和F(A)/西农585,其中F(A)/M510组合的自交结实

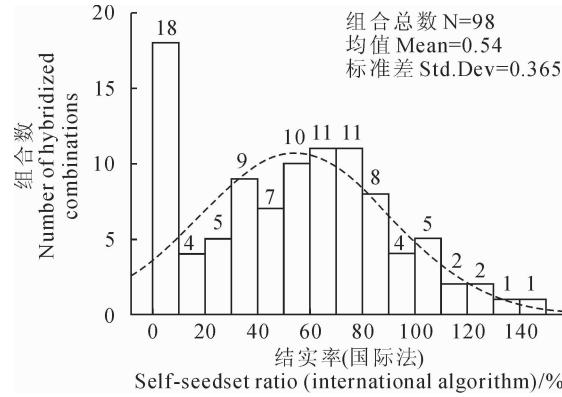


图3 F<sub>1</sub>自交结实率(国际法)范围分布

Fig. 3 Range distribution of self-seedset ratio (international algorithm) in F<sub>1</sub>

表2 31个组合的F<sub>1</sub>自交结实率(国际法>100%或国内法<10%)

Table 2 Self-seedset ratio of 31 F<sub>1</sub> hybridized combinations (international algorithm>100% or domestic algorithm <10%)

组合 F <sub>1</sub> hybrid	国内法/% Domestic	国际法/% International	F <sub>1</sub> 育性 F <sub>1</sub> fertility	组合 F <sub>1</sub> hybrid	国内法/% Domestic	国际法/% International	F <sub>1</sub> 育性 F <sub>1</sub> fertility
F(A)/周麦16 Zhoumai 16	83.82	134.15	C <sub>f</sub>	F(A)/M326	1.14	2.27	H <sub>s</sub>
F(A)/M510	92.17	149.41	C <sub>f</sub>	F(A)/M243	2.51	4.89	H <sub>s</sub>
F(A)/西农815 Xinong 815	83.35	115.32	C <sub>f</sub>	F(A)/华高55 Huagao 55	7.95	10.23	H <sub>s</sub>
F(A)/西农585 Xinong 585	86.03	125.63	C <sub>f</sub>	F(A)/N0381	2.50	2.50	H <sub>s</sub>
F(A)/存麦2号 Cunmai 2	76.06	109.23	H <sub>f</sub>	F(A)/周麦24 Zhoumai 24	2.50	6.00	H <sub>s</sub>
F(A)/存麦8号 Cunmai 8	76.90	107.32	H <sub>f</sub>	F(A)/小偃18 Xiaoyan 18	3.41	3.41	H <sub>s</sub>
F(A)/13河选5 13Hexuan 5	72.76	103.50	H <sub>f</sub>	F(A)/冠麦1号 Guanmai 1	6.67	11.94	H <sub>s</sub>
F(A)/13河选6 13Hexuan 6	70.00	103.19	H <sub>f</sub>	F(A)/天麦989 Tianmai 989	0.00	0.00	C <sub>s</sub>
F(A)/07(52)0-9-8	63.16	107.24	H <sub>f</sub>	F(A)/存麦4号 Cunmai 4	0.00	0.00	C <sub>s</sub>
F(A)/M288	74.30	119.43	H <sub>f</sub>	F(A)/CY5475	0.00	0.00	C <sub>s</sub>
F(A)/西农165 Xinong 165	69.51	126.45	H <sub>f</sub>	F(A)/M396	0.00	6.25	C <sub>s</sub>
F(A)/济麦22 Jimai 22	1.09	2.17	H <sub>s</sub>	F(A)/M460	0.00	0.00	C <sub>s</sub>
F(A)/西农223 Xinong 223	1.19	1.19	H <sub>s</sub>	F(A)/11GC01	0.00	1.14	C <sub>s</sub>
F(A)/10ZB05	4.65	8.17	H <sub>s</sub>	F(A)/11GB02	0.00	0.00	C <sub>s</sub>
F(A)/中麦895 Zhongmai 895	2.50	6.14	H <sub>s</sub>	F(A)/12漂-12 Luo-1	0.00	0.00	C <sub>s</sub>
F(A)/西农2208 Xinong 2208	1.04	2.08	H <sub>s</sub>				

注:国内法和国际法结实率相关系数为0.978;F(A)表示F型不育系;C<sub>f</sub>、H<sub>f</sub>、H<sub>s</sub>、C<sub>s</sub>分别表示F<sub>1</sub>为全可育、高可育、高不育、全不育。

Note: Related coefficient between national and international self-seedset ratio is significant at 0.01 level; F(A) represents F-type sterile line; C<sub>f</sub>. Complete fertility; H<sub>f</sub>. High fertility; H<sub>s</sub>. High sterility; C<sub>s</sub>. Complete sterility.

率最高,达到92.17%(国内法)和149.41%(国际法);4个组合F<sub>1</sub>表现为全可育,M510、「周麦16」、「西农815」、「西农585」对F型不育系的恢复度达到83.35%以上,是F型不育系的优良恢复系;自交结实率>100%(国际法)的材料,如:M288和「西农165」,可作为F型不育系的候选恢复源。国内法和国际法结实率相关系数为0.978,为极显著相关,二者均能作为筛选恢保源的依据,两者兼用能提高筛选准确性。另发现国际法结实率都高于国内法,F(A)/M396、F(A)/11GC01组合的国内法结实率为0,国际算法却不为0。说明小穗中部小花易结实,国际法对此恢复系特性能很好地保留和解释。F(A)/天麦989、F(A)/存麦4号、F(A)/CY5475、F(A)/M460、F(A)/11GB02和F(A)/12漂-1组合的国内法和国际法自交结实率均为0,表现为全不育,恢复度为0,可以稳定地保持F型不育系,说明「天麦989」、「存麦4号」、CY5475、M460、11GB02和「12漂-1」可通过回交转育为F型不育系的保持系。而「西农2208」、N0381及M326的杂交F<sub>1</sub>不育率都在97.5%以上,通过不育基因的累加可使杂交种全不育,是潜在的保持系资源。

### 3 讨 论

小麦雄性不育系小孢子败育主要发生在花粉细胞形成阶段,线粒体基因组中与 CMS 相关的 ORF 表达,导致线粒体供能匮乏,花粉囊结构缺失,花粉粒保护层被削弱<sup>[16-17]</sup>。花药发育后期 MADS3 参与调解活性氧(reactive oxygen species,ROS)代谢平衡<sup>[18]</sup>,不育系穗部 POD、SOD 和 CAT 等活性氧化酶活性异常,线粒体定位蛋白 COX11 被抑制,引发花药细胞膜脂过氧化<sup>[19-20]</sup>。花粉超微结构观察发现,小麦不育二胞花粉的营养细胞中自体吞噬泡形成并融入大液泡,营养细胞未积累淀粉粒、脂类等能量物质,导致核分裂异常<sup>[21-22]</sup>。赵卜等<sup>[23]</sup>发现 F 型小麦雄性不育系花粉母细胞在二核期生殖核和营养核先后降解,产生大量无核小孢子。T 型不育系在小孢子后期药室合并,花粉典败、圆败<sup>[24]</sup>;K 型不育系花粉在单核晚期染败;V 型不育系的花粉则以圆败和浅染败为主;BNS 不育系花粉在雄性完全败育阶段以典败为主<sup>[19,24-25]</sup>。本研究中,F 型不育系染败花粉比例最高,与 K 型不育系的花粉育性特征最为接近,这与前人研究结果基本一致,可能是两者的核质基因互作模式具有一定的遗传相似性;5 种小麦雄性不育系的花粉败育差异,可能与其败育机理以及敏感时期存在联系;F 型不育系具备 T、K、BNS 不育系彻底不育特性;较低的自交结实率说明 F 型不育系的育性基因遗传模式存在特异性。通过花粉育性比较初步鉴定不育系类型是不育系细胞结构观察和分子机理研究的基础。

CMS 恢复基因影响不育基因转录或翻译水平上的调控,使不育基因的表达受到抑制<sup>[16]</sup>。BoroII 型水稻细胞质雄性不育相关的 2 个 PPR 蛋白基因中的任何一个均可破坏或降解由线粒体编码的细胞

毒素肽,使植株育性恢复<sup>[26]</sup>。育种家一直致力于小麦不育系的恢复源筛选工作,并在强恢复系基础上选配出了强优势组合,‘西杂 5 号’、‘绵杂麦 168’等杂交小麦已在生产上得到推广应用<sup>[10-11,27-28]</sup>。T 型小麦雄性不育系的育性恢复由 2 对主效恢复基因和多对微效基因共同控制,且不育系恢复源比较狭窄<sup>[14,29]</sup>。曾俊莉等<sup>[13]</sup>研究发现 K 型小麦不育系易恢复性 A116>A306/A1129>KJ23A, RE9、R92、RE6、R45233 的平均恢复度超过 70%;SN33 与 KTP116A 的 F<sub>1</sub> 结实率高达 95.96%<sup>[30]</sup>。鉴于 K 型、F 型小麦雄性不育系的花药育性特征相似,上述恢复力强且稳定的 K 型不育恢复系可与 F 型不育系测恢选配。BNS/周麦 16、BNS/天麦 989 的 F<sub>1</sub> 自交结实率(国际法)分别为 2.31% 和 134.72%<sup>[31-32]</sup>。而本试验中,‘周麦 16’是 F 型不育系的恢复源,‘天麦 989’则是保持源,推测 F 型不育系与 BNS 温敏型不育系的育性恢复机理存在巨大差异。细胞质不育恢复性受异源细胞质和染色体核型共同影响<sup>[33]</sup>。本试验中 F 型小麦雄性不育系的不育特性较好、可恢复性适中,现代育成品系中较易找到其恢复源,具有小麦杂种优势利用和雄性不育机理研究价值;M510、‘周麦 16’、‘西农 815’、‘西农 585’是 F 型不育系的优良恢复系。‘周麦 16’是小麦分蘖穗不育系(male sterility in tillers ears, MSTE)和 DSV 型小麦雄性不育系的理想恢复系<sup>[14,34]</sup>,对多种小麦雄性不育系均具有一定的育性恢复能力,可能携带小麦核质不育主效恢复基因。鉴于环境与基因互作的影响,M288 和‘西农 165’等 F 型不育系的潜在强恢复源可进一步利用;‘天麦 989’、‘存麦 4 号’、CY5475 等 F 型不育系的保持系,能在不育系繁殖中发挥价值;其 F<sub>1</sub> 代可结合 F 型不育系的恢复系,转化创制出不育系新类型。

### 参考文献:

- [1] LASER K D, LERSTEN N R. Anatomy and cytology of microspore genesis in cytoplasmic male sterile angiosperms[J]. *Bot. Rev.*, 1972, 3(38): 425-454.
- [2] FUJII S, TORIYAMA K. Genome barriers between nuclei and mitochondria exemplified by cytoplasmic Male Sterility [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2008, 49(10): 1484-1494.
- [3] SCHNABLE P S, WISR R P. The molecular basis of cytoplasmic male sterility and fertility restoration [J]. *Trends Plant Sci*, 1998, 3(5): 175-180.
- [4] 张启发. 中国科学家阐明 BoroII 型水稻细胞质雄性不育和育性恢复的分子机理[J]. *分子植物育种*, 2006, 4(4): 451-452.
- ZHANG Q F. Chinese scientists elucidated molecular mechanisms of cytoplasmic male sterility and fertility restoration for BoroII CMS of rice [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2006, 4(4): 451-452.
- [5] 滕文涛,曹靖生,陈彦惠,等. 十年来中国玉米杂种优势群及其模式变化的分析 [J]. *中国农业科学*, 2004, 37(12): 1

- 804-1 811.
- TENG W T, CAO J S, CHEN Y H, et al. Analysis of maize heterotic groups and patterns during past decade in China[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2004, **37**(12): 1 804-1 811.
- [6] DILLON S L, SHAPYER F M, HENRY R J, et al. Domestication to crop improvement: genetic resources for *Sorghum* and *Saccharum*(Andropogoneae) [J]. *Annals of Botany*, 2007, **100**(5): 975-989.
- [7] 王志新, 郭 泰, 赵丽梅, 等. 大豆杂交种异地鉴定及选育方法初探[J]. 中国农学通报, 2013, (36): 114-118.
- WANG Z X, GUO T, ZHAO L M, et al. The study of different regions identification and breeding method of soybean hybrid strains[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2013, (36): 114-118.
- [8] 许为纲. 河南小麦遗传改良进展及育种策略思考[C]//第七届全国小麦遗传育种学术研讨会论文集, 2015: 11.
- [9] 何中虎, 兰彩霞, 陈新民, 等. 小麦条锈病和白粉病成株抗性研究进展与展望[J]. 中国农业科学, 2011, **44**(11): 2 193-2 215.
- HE Z H, LAN C X, CHEN X M, et al. Progress and perspective in research of adult-plant resistance to stripe rust and powdery mildew in wheat[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2011, **44**(11): 2 193-2 215.
- [10] 茹振钢, 冯素伟, 李 淦. 黄淮麦区小麦品种的高产潜力与实现途径[J]. 中国农业科学 2015, **48**(17): 3 388-3 393.
- RU Z G, FENG S W, LI G. High-Yield Potential and effective ways of wheat in Yellow & Huai River Valley facultative winter wheat region[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2015, **48**(17): 3 388-3 393.
- [11] 赵昌平. 中国杂交小麦研究现状与趋势[J]. 中国农业科技导报, 2010, **12**(2): 5-8.
- ZHAO C P. Status and Trends of hybrid wheat research in China[J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2010, **12**(2): 5-8.
- [12] 李建超, 张改生, 孙 瑞, 等. 粘类小麦细胞质雄性不育系恢复性能及其杂种优势和细胞质效应的研究[J]. 麦类作物学报, 2012, **32**(2): 203-208.
- LI J C, ZHANG G S, SUN R, et al. The fertility restoration Performance, heterosis and cytoplasm effect of Nian-type male sterile wheat lines[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2012, **32**(2): 203-208.
- [13] 曾俊莉, 拉拉古丽, 钱焕焕, 等. K型小麦雄性不育系育性恢复及产量相关性状分析[J]. 麦类作物学报, 2013, **33**(3): 461-465.
- ZENG J L, LA L G L, QIAN H H, et al. Analysis on restoration of fertility and the main related yield-characters for K-type male sterile line[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2013, **33**(3): 461-465.
- [14] 张树林, 朱高浦, 毛钟警, 等. DSV型小麦雄性不育系特性的初步研究[J]. 中国农学通报, 2006, **22**(9): 203-206.
- ZHANG S L, ZHU G P, MAO Z J, et al. Preliminary research on the male sterility characteristic of the DSV-type wheat [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2006, **22**(9): 203-206.
- [15] 郭艳萍, 程海刚, 张改生, 等. 粘类小麦 CMS 育性基因分布区研究[J]. 麦类作物学报, 2011, **31**(6): 1 007-1 013.
- GUO Y P, CHENG H G, ZHANG G S, et al. Studies on distribution genes for male sterile lines with aegilops cytoplasm in wheat[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2011, **31**(6): 1 007-1 013.
- [16] 刘琪迩, 杜 坤, 王幼平. 油菜细胞质雄性不育与育性恢复机理的研究进展[J]. 生物技术通报, 2015, (9): 15-22.
- LIU Q E, DU K, WANG Y P. Research progress on mechanisms of cytoplasmic male sterility and fertility restoration in rapeseed [J]. *Biotechnology Bulletin*, 2015, (9): 15-22.
- [17] TIMOFEIEVA L, SKIBBE D S, LEE S, et al. Cytological characterization and allelism testing of anther developmental mutants identified in a screen of maize male sterile lines[J]. *G3-Genes Genomes Genetics*, 2013, **3**(2): 231-249.
- [18] HU L, LIANG W, YIN C, et al. Rice MADS3 regulates ROS homeostasis during late anther development [J]. *The Plant Cell*, 2011, **23**(2): 515-533.
- [19] 蒙立颖, 石晓艺, 胡 甘, 等. K型温敏雄性不育小麦 KTM3315A 的鉴定及花粉败育特点的初步分析[J]. 中国农业大学学报, 2015, **20**(5): 1-8.
- MENG L Y, SHI X Y, HU G, et al. Identification and characteristics of KTM3315A, a thermo-sensitive male sterile line with *Aegilops kotschyi* cytoplasm[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2015, **20**(5): 1-8.
- [20] LUO D P, XU H, LIU Z L, et al. A detrimental mitochondrial-nuclear interaction causes cytoplasmic male sterility in rice [J]. *Nature Genetic*, 2013, **45**(5): 573-577.
- [21] 李东霄, 邓小莉, 冯素伟, 等. 温敏核不育小麦可育和败育花粉的超微结构观察[J]. 中国细胞生物学学报, 2013, **35**(8): 1 119-1 125.
- LI D X, DENG X L, FENG S W, et al. Ultrastructural observation of fertile and sterile pollen grains of a thermo-sensitive genic male-sterile wheat [J]. *Chinese Journal of Cell Biology*, 2013, **35**(8): 1 119-1 125.
- [22] 张鹏飞, 宋瑜龙, 张改生, 等. 小麦雄性不育系绒毡层异常代谢与小孢子败育的关系[J]. 中国农业科学, 2014, (9): 1 670-1 680.
- ZHANG P F, SONG Y L, ZHANG G S, et al. Relationship between microspore abortion of CMS lines associated with nutrient metabolism disorder in tapetal of anther in wheat

- (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2014,(9):1 670-1 680.
- [23] 赵卜,张向展,郑炜君,等. F型小麦雄性不育系小孢子发育的细胞学观察[J]. 麦类作物学报,2015,35(7):918-925.  
ZHAO B,ZHANG X Z,ZHENG W J,*et al.* Cytological observation on meiosis and development of microspores in F-type male sterile wheat line[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2015,35(7):918-925.
- [24] 李传友,孙兰珍. 普通小麦T型、V型和K型细胞质雄性不育系花粉败育机理的细胞学研究[J]. 华北农学报,1996,11(2):1-8.  
LI C Y,SUN L Z. Pollen cytological study on mechanism of T,V and K type cytoplasmic wheat male sterile lines [J]. *ACTA AGRICULTURAE BOREALL-SINICA*, 1996, 11 (2): 1-8.
- [25] 周美兰,茹振刚,骆叶青,等. 两系小麦不育系BNS雄性育性的转换[J]. 核农学报,2010,24(5):887-894.  
ZHOU M L,RU Z G,LUO Y Q,*et al.* Male fertility transformation of two-line wheat sterile lines BNS[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2010,24(5):887-894.
- [26] WANG Z H,ZOU Y J,LI X Y,*et al.* Cytoplasmic male sterility of rice with BoroII cytoplasm is caused by a cytotoxic peptide and is restored by two related PPR motif genes via distinct modes of mRNA silencing[J]. *Plant Cell*, 2006,18(3):676-687.
- [27] 杜小娟,张睿,王荣成,等. 奇善宝对杂交小麦西杂5号产量及品质的影响[J]. 西北农业学报,2014,23(2):80-84.  
DU X J,ZHANG R,WANG R C,*et al.* Effects of Qishanbao on the yield and quality of hybrid wheat Xiza 5[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2014,23(2):80-84.
- [28] 罗永春,任茂琼,彭慧儒,等. 国审两系杂交小麦主要特点及配套技术[J]. 小麦研究,2014,(1):5-10.  
LUO Y C,REN M Q,PENG H R, *et al.* Studies on main agronomic traits of two-line hybrid wheat mianzamai 168 and its comprehensive techniques[J]. *Journal of Wheat Research*, 2014,(1):5-10.
- [29] 李志宽,祝万万,马守才,等. 小麦T型细胞质雄性不育恢复基因Rf1和Rf4的SSR标记分析[J]. 农业生物技术学报,2014,22(9):1 114-1 122.  
LI Z K,ZHU W W,MA S C,*et al.* SSR Analysis and Identification of Fertility restorer genes Rf1 and Rf4 of *Triticum timopheevii* cytoplasmic male sterility (T-CMS) in Wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2014,22(9):1 114-1 122.
- [30] 齐智,石晓艺,蒙立颖,等. 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[J]. 中国农业大学学报,2015,20(4):12-18.  
QI Z,SHI X Y,MENG L Y,*et al.* Genetic characteristics and stability of fertility restoration genes of K-cytoplasmic male sterile wheat [J]. *Journal of China Agricultural University*, 2015,20(4):12-18.
- [31] 范晓静,马小飞,王震,等. 小麦温敏雄性不育系BNS的遗传稳定性及恢复性[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2015,(4):53-58.  
FAN X J,MA X F,WANG Z, *et al.* Hereditary stability and restoration of thermo-photo-sensitive male sterile line BNS of wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *Journal of Northwest A & F University(Natural Science Edition)*, 2015,(4):53-58.
- [32] 宁江权,茹振刚,郑炜君,等. BNS小麦雄性不育性表现及其恢复性的研究[J]. 麦类作物学报,2011,31(4):642-647.  
NING J Q,RU Z G,ZHENG W J,*et al.* Male Sterility and restoration of Thermo-photo-sensitive male sterile line BNS of common wheat (*Triticum Aestivum* L.) [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2011,31(4):642-647.
- [33] 乔利仙,张改生,王小利,等. 几类异质小麦雄性不育系育性恢复性的细胞遗传学研究[J]. 遗传学报,2001,28(7):647-654,692.  
QIAO L X,ZHANG G S,WANG X L,*et al.* The cytogenetical studies of fertility restoration of some male sterile lines of alloplasmic wheat[J]. *Acta Genetica Sinica*, 2001,28(7):647-654,692.
- [34] 李友勇,李晓琳,赵祥生,等. 一种新型小麦雄性不育系研究初报[J]. 河南农业科学,2009,(1):21-24.  
LI Y Y,LI X L,ZHAO X S,*et al.* A new type of wheat male sterile line(MSTE) [J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2009,(1):21-24.

(编辑:宋亚珍)