

网络出版时间:2025-05-23

网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/61.1359.S.20250522.1555.004

小麦 T 型雄性不育恢复性的主基因+多基因遗传分析

吴冰瑞,王诗音,李天宇,庞玉辉,马指挥,李家创,李娇娇,王黎明,董普辉

(河南科技大学农学院,河南洛阳 471003)

摘要:为探究小麦 T 型细胞质雄性不育育性恢复的遗传规律,以恢复系 T16-2-1R 分别与不育系 T9023A 和 T-Luohan 7A 配制杂交组合,并对两个组合的亲本及 F₁、F₂ 代进行育性调查,采用主基因+多基因混合遗传模型进行 T 型不育系育性恢复的遗传分析。结果表明,T9023A/T16-2-1R 和 T-Luohan 7A/T16-2-1R 组合恢复性遗传均受 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因控制,且都存在互作效应。T9023A/T16-2-1R 组合的主基因遗传率为 98.6405%,多基因遗传率为 0.2283%;T-Luohan 7A/T16-2-1R 组合的主基因遗传率为 98.1538%,多基因遗传率为 0.1364%。由此说明 T16-2-1R 恢复性主基因的遗传率很高,可在早代进行有效选择。

关键词:小麦;T 型不育系;育性恢复;主基因+多基因

中图分类号:S512.1;S334

文献标识码:A

文章编号:1009-1041(2025)08-1011-06

Genetic Analysis of Fertility Restoration of T-type Male Sterile Wheat by the Mixed Model of Major Gene+Polygene

WU Bingrui, WANG Shiyin, LI Tianyu, PANG Yuhui, MA Zhihui,
LI Jiachuang, LI Jiaojiao, WANG Liming, DONG Puhui

(College of Agronomy, Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471003, China)

Abstract: In order to explore the genetic mechanisms underlying the fertility restoration of T-type cytoplasmic male sterility (CMS) in wheat, the restorer line T16-2-1R was crossed with the sterile lines T9023A and T-Luohan 7A to create hybrid combinations. The parents of the two combinations as well as the F₁ and F₂ generations were investigated for fertility. A mixed genetic model major gene + polygene was employed to analyze the inheritance of fertility restoration in the T-type sterile lines. The results showed that both T9023A/T16-2-1R and T-Luohan 7A/T16-2-1R combinations of restorative inheritance were controlled by two pairs of additive-dominant-superior major genes + additive-dominant polygenes, and both of them had reciprocal effects. The heritability of the major genes in the combination of T9023A/T16-2-1R was 98.6405%, and the heritability of polygenes was 0.2283%; the heritability of the major genes in the combination of T-Luohan 7A/T16-2-1R was 98.1538%, and the heritability of polygenes was 0.1364%. These findings suggest that the heritability of the major genes for fertility restoration in T16-2-1R is very high, enabling effective selection in early generations.

Keywords: Wheat; T-type male sterile lines; Fertility restoration; Major gene + polygene

小麦是中国重要的粮食作物之一,利用杂种优势可大大提高作物产量^[1]。在小麦育种过程

中,通过细胞质雄性不育系制备小麦杂交种,是选育优质小麦的有效途径之一。1951 年 Kihara^[2]

收稿日期:2024-09-17

修回日期:2025-01-06

基金项目:国家自然科学基金项目(U1304320、U1904108);河南省科技攻关项目(202102110022)

第一作者 E-mail:13213312563@163.com(吴冰瑞)

通讯作者 E-mail:dongpuhui@sina.com(董普辉)

首次发现小麦细胞质雄性不育系,随后 20 世纪 60 年代初,Wilson 和 Ross^[3]完成了小麦三系配套,为实现小麦杂种优势利用奠定了坚实的基础。此后,国内外开展了小麦细胞质雄性不育系杂种优势利用方面的广泛研究。目前已经创制了 K 型、V 型、Q 型等 100 多个异源细胞质雄性不育系,它们都有不同的缺点^[4-7],如 K 型和 V 型难以找到优良保持系、后代易形成单倍体、高恢复源少、育性恢复程度不稳定,Q 型不育系则存在恢复源狭窄、不育系种子皱缩等问题。

T 型细胞质雄性不育系具有不育性稳定、败育彻底的特点,但其不育系恢复源少且难以找到具有高恢复力和稳定性的恢复系,因此,小麦强优势杂交组合的选育变得尤为困难^[8-11]。段阳等^[12]为了选育出新的 T 型细胞质不育系材料,研究了 3 个恢复系对不育系 T763A 的恢复能力,其中以 Tm504B 的恢复效果最好,推测与小麦细胞质类型和恢复基因的数量有关。董普辉等^[13]将 T 型不育系 T9023A 与川农 26 和川农 27 进行测交,发现川农 26 对 T9023A 的育性恢复效果好于川农 27,卡方检验表明川农 26 携带两对主效恢复基因,能够有效恢复 T 型细胞质雄性不育特性。

盖钧镒^[14]和章元明等^[15]提出了植物数量性状分离分析法,将单世代与多世代相结合,可以更准确地检测和鉴定主基因和多基因的存在,避免了对连续分布数据人为划分区段的主观性。迄今为止,使用该方法对小麦 T 型不育系的育性恢复遗传研究还未见报道。

T16-2-1R 是本课题组选育的 T 型不育系的优良恢复系,具有农艺性状好、花药外露率高、花粉量大、育性稳定、大穗大粒等特点。本试验以小麦 T 型恢复系 T16-2-1R 分别与 T 型不育系 T9023A 和 T-Luohan 7A 进行杂交,调查亲本、F₁ 和 F₂ 代的育性分离情况,分析其育性恢复性的遗传规律,以期明确其恢复性的遗传机制,为小麦 T 型恢复系的选育及恢复基因的定位提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

小麦 T 型不育系 T9023A、T-Luohan 7A 及恢复系 T16-2-1R 均由河南科技大学小麦遗传育种课题组选育。T9023A 和 T-Luohan 7A 分别由郑麦 9023 和洛早 7 号连续回交转育而成,均表

现稳定彻底不育。T16-2-1R 由组合 T9023A/农大 211//川农 26 杂交选育而来,育性恢复能力强。2021 年 4 月分别以两个不育系为母本,T16-2-1R 为父本,配制杂交组合。2021 年 10 月种植 F₁,2022 年 F₁ 自交得到 F₂ 种子。2022 年 10 月种植母本、父本及其 F₁ 和 F₂。所有试验均在河南科技大学实验农场进行。

1.2 育性调查

2023 年 4 月小麦开花前,对试验材料单株套袋 1 穗自交,灌浆后期调查育性。父本、母本及其 F₁ 分别调查 20 株,两组合的 F₂ 群体分别调查 96 和 135 株。采用国内法计算亲本及 F₁、F₂ 代自交结实率。自交结实率=[基部小花结实总数/(小穗数×2)]×100%^[16]。以结实率 10%作为不育株和可育株的划分界限,采用 Excel 2020 对数据进行整理并作图。

1.3 数据分析

利用主基因+多基因混合遗传模型^[14],进行 P₁、F₁、P₂ 和 F₂ 四世代联合分析,根据获得的极大似然函数值(maximum likelihood value, MLV)和 AIC 值最小原则,选出一组备选模型进行适合性检验,结合达到显著水平统计量最少原则,选出最适模型。采用 SEA 2.0 软件包^[17]中最小二乘法估计最适模型的各项遗传参数。

2 结果与分析

2.1 亲本、F₁ 和 F₂ 结实率分析

调查亲本、T9023A/T16-2-1R 和 T-Luohan 7A/T16-2-1R 的 F₁ 和 F₂ 群体的自交结实率。两个不育系的结实率均为 0,属完全不育。由表 1 可知,恢复系 T16-2-1R 正常可育。两个 F₁ 群体的平均自交结实率分别为 72.89%和 81.88%,表明 T16-2-1R 对 T 型不育系具有较强的育性恢复能力,T-Luohan 7A 比 T9023A 更容易被恢复。如图 1 所示,两个 F₂ 群体的育性均呈连续分布,有明显的不育峰和可育峰出现,表明其育性恢复性状符合质量-数量性状遗传特点,可采用主基因+多基因混合遗传模型进行分析,以更加准确地解释其遗传特性。

2.2 最适模型选择

采用主基因+多基因混合模型对 T9023A/T16-2-1R 和 T-Luohan 7A/T16-2-1R 两个组合的四世代群体的育性进行分析,选出最适合的遗传模型。从表 2 数据看,T9023A/T16-2-1R 组合中 MX2-

表 1 恢复系及 F₁ 群体结实率分析

Table 1 Analysis of seed-setting rate of the restoration lines and F₁ population

%

来源 Source	平均值 Mean	变异范围 Range of variability	标准差 Standard deviation	变异系数 Coefficient of variation
T16-2-1R	84.90	78.26~95.65	4.39	5.17
T9023A/T16-2-1R	72.89	65.79~79.55	4.65	6.38
T-Luohan 7A/T16-2-1R	81.88	73.81~91.67	5.66	6.91

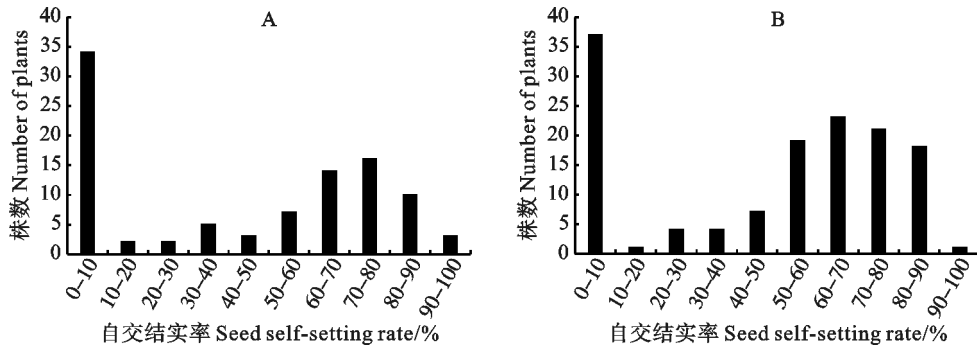


图 1 T9023A/T16-2-1R(A)和 T-Luohan 7A/T16-2-1R(B)组合 F₂ 自交结实率分布

Fig. 1 Distribution of F₂ self-crossing fertility of T9023A/T16-2-1R (A) and T-Luohan 7A/T16-2-1R (B) combination

表 2 主基因+多基因混合遗传模型分析

Table 2 Analysis of a mixed major gene + polygene genetic model

模型 Model	T9023A/T16-2-1R		T-Luohan 7A/T16-2-1R	
	MLV	AIC	MLV	AIC
1MG-AD	-758.107	1 528.214	-938.647	1 889.293
1MG-A	-758.107	1 526.214	-938.647	1 887.293
1MG-EAD	-758.160	1 526.321	-953.688	1 917.376
1MG-NCD	-737.310	1 484.619	-919.759	1 849.518
2MG-ADI	-570.172	1 162.344	-754.035	1 530.070
2MG-AD	-596.042	1 206.083	-763.803	1 541.607
2MG-A	-622.237	1 254.473	-798.995	1 607.991
2MG-EA	-1 242.294	2 492.588	-837.730	1 683.460
2MG-CD	-1 322.105	2 654.209	-807.718	1 625.436
2MG-EAD	-623.196	1 254.391	-796.732	1 601.464
PG-ADI	-639.753	1 291.507	-827.996	1 667.993
PG-AD	-648.421	1 306.841	-841.148	1 692.297
MX1-AD-ADI	-603.706	1 223.412	-770.272	1 556.544
MX1-AD-AD	-604.499	1 222.998	-790.681	1 595.361
MX1-A-AD	-628.921	1 269.841	-786.040	1 584.081
MX1-EAD-AD	-604.570	1 221.141	-804.574	1 621.148
MX1-NCD-AD	-647.654	1 307.308	-840.715	1 693.431
MX2-ADI-ADI	-569.951	1 163.902	-768.060	1 560.120
MX2-ADI-AD	-570.272	1 158.544	-749.318	1 516.635
MX2-AD-AD	-574.628	1 159.256	-767.470	1 544.940
MX2-A-AD	-611.554	1 229.107	-785.020	1 576.041
MX2-EA-AD	-638.090	1 280.180	-823.821	1 651.642
MX2-CD-AD	-604.561	1 215.121	-804.565	1 615.130
MX2-EAD-AD	-639.983	1 283.966	-825.968	1 655.936

ADI-AD 和 MX2-AD-AD 模型的 AIC 值相对较小, 分别为 1 158.544 和 1 159.256。由表 3 可以看出这 2 个模型达到显著水平的统计量均为 5 个, MX2-ADI-AD 模型中 $P < 0.05$ 的统计量为 24.979 6、1.667 4、0.505 8、7.979 2、0.149 2, MX2-AD-AD 模型中 $P < 0.05$ 的统计量为 24.719 1、1.676 1、0.521 6、8.757 9、0.161 5, 结合 AIC 值最小原则, MX2-ADI-AD 是 T9023A/T16-2-1R 组合的最适模型。

由表 2 得知 T-Luohan 7A/T16-2-1R 组合中 MX2-ADI-AD 和 2MG-ADI 模型的 AIC 值相对较小, 分别为 1 516.635 和 1 530.070。由表 4 看出, MX2-ADI-AD 模型有 4 个统计量达到显著水平, 分别是 24.668 4、1.677 7、0.523 5、10.933 5, 2MG-ADI 模型达到显著水平的统计量为 6 个, 分别为 24.557 7、1.681 3、0.527 2、4.085 0、6.589 4、0.319 1。因此, 根据两项原则, T-Luohan 7A/T16-2-1R 组合的最适模型为 MX2-ADI-AD。

表 3 T9023A/T16-2-1R 群体遗传模型的适合性检验

Table 3 Fitness testing of the T9023A/T16-2-1R population genetic model

模型 Model	世代 Generation	U_1^2	U_2^2	U_3^2	nW^2	D_n
MX2-ADI-AD	P ₁	0.000 0(0.994 9)	0.052 1(0.819 4)	0.789 4(0.374 3)	0.050 2(0.875 3)	0.134 1(0.818 5)
	P ₂	0.008 2(0.928 0)	1.350 1(0.245 3)	24.979 6(0.000 0)*	1.667 4(0.000 0)*	0.505 8(0.000 0)*
	F ₁	0.182 7(0.669 0)	1.254 6(0.262 7)	7.979 2(0.004 7)*	0.268 6(0.172 7)	0.226 0(0.222 5)
	F ₂	0.021 2(0.884 3)	0.021 9(0.882 4)	0.000 0(0.977 9)	0.224 5(0.228 3)	0.149 2(0.025 0)*
MX2-AD-AD	P ₁	0.027 3(0.868 8)	0.149 1(0.699 4)	0.819 4(0.365 3)	0.056 5(0.837 4)	0.127 1(0.863 3)
	P ₂	0.112 7(0.737 1)	0.842 6(0.358 7)	24.719 1(0.000 0)*	1.676 1(0.000 0)*	0.521 6(0.000 0)*
	F ₁	0.471 0(0.492 5)	1.972 2(0.160 2)	8.757 9(0.003 1)*	0.312 1(0.131 5)	0.251 3(0.134 0)
	F ₂	0.098 2(0.754 0)	0.059 8(0.806 8)	0.055 4(0.814 0)	0.254 9(0.188 1)	0.161 5(0.011 8)*

U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 表示三种均匀性检验; nW^2 为 Smirnoff 检验; D_n 为 Kolmogorov 检验; 括号内为 P 值; * 表示在 0.05 水平差异显著。表 4 同。

U_1^2 , U_2^2 , and U_3^2 indicate the three homogeneity tests; nW^2 is the Smirnoff test; and D_n is the Kolmogorov test; P values are in parentheses; * indicates significant differences at the 0.05 level. The same in table 4.

表 4 T-Luohan 7A/T16-2-1R 群体遗传模型的适合性检验

Table 4 Fitness test of the genetic model for the T Luohan 7A/T16-2-1R population

模型 Model	世代 Generation	U_1^2	U_2^2	U_3^2	nW^2	D_n
MX2-ADI-AD	P ₁	0.035 3(0.851 0)	0.063 4(0.801 2)	0.078 1(0.779 8)	0.043 2(0.915 8)	0.123 1(0.886 8)
	P ₂	0.133 1(0.715 3)	0.789 4(0.374 3)	24.668 4(0.000 0)*	1.677 7(0.000 1)*	0.523 5(0.000 0)*
	F ₁	0.121 1(0.727 9)	1.353 8(0.244 6)	10.933 5(0.000 9)*	0.306 0(0.136 6)	0.239 3(0.171 5)
	F ₂	0.018 2(0.892 6)	0.016 1(0.898 9)	0.000 2(0.988 2)	0.089 1(0.653 1)	0.095 1(0.174 3)
2MG-ADI	P ₁	0.009 5(0.922 4)	0.032 2(0.857 7)	0.115 6(0.733 8)	0.037 8(0.944 2)	0.096 9(0.982 5)
	P ₂	0.177 7(0.673 4)	2.712 8(0.099 5)	24.557 7(0.000 0)*	1.681 3(0.000 1)*	0.527 2(0.000 0)*
	F ₁	2.029 6(0.154 3)	4.085 0(0.043 3)*	6.589 4(0.010 3)*	0.390 3(0.079 9)	0.319 1(0.026 0)*
	F ₂	0.035 0(0.851 6)	0.098 7(0.753 4)	0.283 3(0.594 5)	0.109 6(0.548 6)	0.102 0(0.120 4)

2.3 遗传参数的估计

最适模型的遗传参数估算结果见表 5。在 T9023A/T16-2-1R 组合中, 2 对主基因的加性效应(d_a 、 d_b)分别为 29.646 8 和 -6.230 3, 对育性恢复分别起正向和负向作用。显性效应(h_a 、 h_b)分别为 -9.169 8 和 -1.580 8, 均为负向效应, 且显性度 $|h_a/d_a|$ 和 $|h_b/d_b|$ 均小于 1, 表明 2 对主基因以加性效应为主, 对育性恢复效果起主要作用。2 对主基因之间存在互作效应, 且均为正向, 其中第 2 对主基因加性效应 \times 第 1 对主基因显性

效应互作(j_{ba})和显性 \times 显性效应(l)较大, 对育性恢复起主导作用。多基因互作效应 [d] 和 [h] 分别为 19.0340 和 25.7373, 二者都使恢复性增强。主基因方差(σ_{mg}^2)和主基因遗传率(h_{mg}^2)明显高于多基因方差(σ_{pg}^2)和多基因遗传率(h_{pg}^2)。在 T-Luohan 7A/T16-2-1R 组合中, 2 对主基因的加性效应分别为 33.187 0 和 -5.056 0, 显性效应分别为 -22.001 5 和 -9.241 0, 与 T9023A/T16-2-1R 组合效应方向一致, 但第 2 对主基因的显性度 $|h_b/d_b| > 1$, 显性效应起主导作用。T-Luohan 7A/T16-

2-1R 组合主基因的互作效应中, l 和 j_{ba} 的效应值较大,使恢复性增加。T9023A/T16-2-1R 组合的主基因遗传率为 98.640 5%,多基因遗传率为 0.228 3%;

T-Luohan7A/T16-2-1R 组合的主基因遗传率为 98.153 8%,多基因遗传率为 0.136 4%,说明两个组合的育性恢复均以主基因遗传为主。

表 5 最适模型的遗传参数估计值

Table 5 Estimated values of genetic parameters for the optimal model

一阶参数 1st-order parameter	估计值 Estimated value		二阶参数 2nd-order parameter	估计值 Estimated value	
	T9023A/T16-2-1R	T-Luohan7A/T16-2-1R		T9023A/T16-2-1R	T-Luohan7A/T16-2-1R
d_a	29.646 8	33.187 0	σ_{mG}^2	1 188.954 0	987.310 5
d_b	-6.230 3	-5.056 7	σ_{pG}^2	2.751 8	1.371 9
h_a	-9.169 8	-22.001 5	$h_{mG}^2 / \%$	98.640 5	98.153 8
h_b	-1.580 8	-9.241 0	$h_{pG}^2 / \%$	0.228 3	0.136 4
i	9.128 7	9.379 5			
j_{ab}	13.778 1	5.195 1			
j_{ba}	42.066 2	30.678 3			
l	24.527 4	46.605 8			
[d]	19.034 0	14.320 2			
[h]	25.737 3	33.203 4			

d_a, d_b : 主基因加性效应; h_a, h_b : 主基因显性效应; i : 加性×加性互作; j_{ab} : 加性×显性互作; j_{ba} : 显性×加性互作; l : 显性×显性互作; [d]: 多基因加性效应; [h]: 多基因显性效应; σ_{mG}^2 : 主基因方差; σ_{pG}^2 : 多基因方差; h_{mG}^2 : 主基因遗传率; h_{pG}^2 : 多基因遗传率。

d_a, d_b : Additive effects of major genes; h_a, h_b : Dominant effects of major genes; i : Additive×additive interaction; j_{ab} : Additive×dominant interaction; j_{ba} : Dominant×additive interaction; l : Dominant×dominant interaction; [d]: The additive effect of polygene; [h]: The dominant effect of polygene; σ_{mG}^2 : Variance of major gene; σ_{pG}^2 : Variance of polygene; h_{mG}^2 : Major gene heritability; h_{pG}^2 : Polygene heritability.

3 讨论

本研究利用 T 型恢复系 T16-2-1R 分别与两个不育系配制杂交组合,对其后代的育性恢复性状进行遗传模型分析。结果表明,两个组合育性恢复的遗传模式均受 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因控制。两个 F₂ 群体的主基因遗传率均高达 98%,育性恢复性状遗传较为稳定,因此可在早期世代进行选择。本研究与秦梦颖等^[18]对 F 型、刘小芳等^[19]AL 型细胞质不育系育性研究结果大致相似,前者认为 F 型不育系受环境影响较大,存在一定的环境诱导效应,而本研究中育性基本不受环境影响。齐智等^[20]研究提出 K 型不育系育性恢复受多基因和环境二者的影响。张保雷等^[21]研究得出光温敏不育小麦 BNS 育性由 2 对主基因和加性-显性多基因控制,主基因遗传率为 72.5%~79.7%,受温度影响较大。周菊红等^[22]将 YM 型温敏不育系与中国春杂交进行 4 世代模型分析表明,其育性受 2 对主基因和多基因控制,主基因遗传率高于 90%。上述不同小麦不育系的育性恢复性均受 2 对主基因及多基因控制,只是受环境影响的程度不同,可能是与研究材料不同有关。

目前,分子标记辅助选择已成为主要育种辅

助途径之一。前人虽然已在小麦 1A、1B、4A、4B、5A、5D、6A、6B、6D、7B、7D 染色体上分别发现了 11 个不同的恢复基因($Rf1 \sim Rf11$)^[11],但 T 型杂交小麦恢复源较少,尤其缺乏高恢复度的恢复系。对于 T 型小麦恢复系的选育,可借助分子标记技术累加育性恢复基因,从而极大提高优良恢复系的选育效率。李志宽等^[23]对 T 型恢复系 R113 进行 SSR 标记分析认为,其育性受 $Rf1$ 和 $Rf4$ 两对主效基因和多对微效基因控制。本研究利用主基因+多基因混合遗传模型分析,明确了 T16-2-1R 育性恢复的遗传机制,为后续其育性恢复基因的分子标记定位及基因挖掘奠定了一定的理论基础。朱展望等^[24]研究发现,大穗、多花多粒的恢复材料累加其他恢复基因,对于提高小麦雄性不育恢复系的恢复力效果明显。T16-2-1R 具有花药外露率高、花粉量大、育性稳定、大穗大粒等特点,对不育系 T9023A 和 T-Luohan 7A 具有很好的育性恢复能力,同时其他农艺性状表现较好,今后高恢复力 T 型恢复系的选育应以 T16-2-1R 为基础进行改良提高。

参考文献:

[1] 崔国惠,倪中福,吴利民,等. 小麦杂种优势群研究 V. 微卫星分子标记遗传距离与普通小麦和斯卑尔脱小麦种间杂种优势的关系[J]. 麦类作物学报, 2002, 22(1): 5.

- CUI G H, NI Z F, WU L M, *et al.* Study on wheat heterotic group V, relationships between microsatellite markers-based genetic distance and heterosis between *T. aestivum* and *T. spelta* [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2002, 22(1): 5.
- [2] KIHARA H. Substitution of nucleus and its effects on genome manifestations [J]. *Cytologia*, 1951, 16(2): 177.
- [3] WILSON J A, ROSS W M. Male sterility interaction of the *Triticum aestivum* nucleus and *Triticum timopheevi* cytoplasm [J]. *Wheat Information Service*, 1962, 14: 29.
- [4] JOŠT M, GLATKI-JOŠT M, HRUST V. Influence of t. timopheevi cytoplasm on characters of male sterile common wheat; 3. the plant morphology and kernel characters [J]. *Cereal Research Communications*, 1975, 3(1): 15.
- [5] 杨天章, 刘庆法, 柴守诚, 等. K型小麦雄性不育系应用问题研究: II. 恢复性和杂种优势问题[J]. 陕西农业科学, 1990, 36(3): 2.
- YANG T Z, LIU Q F, CHAI S C, *et al.* Hybrid wheat production—II. Fertility restoration and heterosis [J]. *Shaanxi Journal of Agricultural Sciences*, 1990, 36(3): 2.
- [6] 张晓科, 康海岐, 杨天章, 等. 4类小麦雄性不育系育性恢复性能研究[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 1998, 26(1): 1.
- ZHANG X K, KANG H Q, YANG T Z, *et al.* Study on fertility restoration performance of four types of wheat male sterile lines [J]. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 1998, 26(1): 1.
- [7] 陈庆富, 覃亚, 谭武芳, 等. 几种小麦雄性不育系育性恢复性的比较研究[J]. 广西植物, 2005, 25(1): 62.
- CHEN Q F, QIN Y, TAN W F, *et al.* Comparative study of fertility restoring properties on various male-sterile lines of common wheat [J]. *Guihaia*, 2005, 25(1): 62.
- [8] 关荣霞, 刘冬成, 张爱民. 小麦T型雄性不育恢复基因的遗传分析及RAPD标记[J]. 农业生物技术学报, 2001, 9(2): 159.
- GUAN R X, LIU D C, ZHANG A M. Genetic analysis and identification of RAPD markers of fertility restorer gene *Rf6* for the *T. timopheevii* cytoplasmic male sterility of wheat [J]. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2001, 9(2): 159.
- [9] 杨春玲, 郭瑞林, 关立, 等. 我国小麦杂种优势利用现状及存在的问题[J]. 河南农业科学, 2002, 31(9): 14.
- YANG C L, GUO R L, GUAN L, *et al.* Utilization status and existing problems of wheat heterosis in China [J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2002, 31(9): 14.
- [10] 蒋华仁. Q型、AL型和T型小麦雄性不育系恢复特性的比较研究[J]. 四川农业大学学报, 2002, 20(3): 198.
- JIANG H R. Comparison of restoring and maintaining characteristic among Q-, AL- and T-type wheat male sterile lines [J]. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 2002, 20(3): 198.
- [11] 鲁成. 小麦细胞质雄性不育的研究进展[J]. 陕西农业科学, 2009, 55(3): 69.
- LU C. Research progress of cytoplasmic male sterility in wheat [J]. *Shaanxi Journal of Agricultural Sciences*, 2009, 55(3): 69.
- [12] 段阳, 姚盟, 蒙立颖, 等. T型细胞质雄性不育小麦T763A的败育特点及育性恢复[J]. 华北农学报, 2016, 31(2): 98.
- DUAN Y, YAO M, MENG L Y, *et al.* Abortion characters and fertility restoration of T763A, a male sterile line with *T. timopheevii* cytoplasm [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2016, 31(2): 98.
- [13] 董普辉, 朱先玉, 程亚丹, 等. 小麦T型细胞质雄性不育系T9023A的选育及育性恢复研究[J]. 河南农业科学, 2017, 46(3): 25.
- DONG P H, ZHU X Y, CHENG Y D, *et al.* Study on breeding of T-type wheat CMS line T9023A and its fertility restoration [J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2017, 46(3): 25.
- [14] 盖钧镒. 植物数量性状遗传体系的分离分析方法研究[J]. 遗传, 2005, 27(1): 130.
- GAI J Y. Segregation analysis of genetic system of quantitative traits in plants [J]. *Hereditas (Beijing)*, 2005, 27(1): 130.
- [15] 章元明, 盖钧镒, 张孟臣. 利用P₁F₁P₂和F₂或F_{2:3}世代联合的数量性状分离分析[J]. 西南农业大学学报, 2000, 22(1): 6.
- ZHANG Y M, GAI J Y, ZHANG M C. Jointly segregating analysis of P₁F₁P₂ and F₂ or F_{2:3} families [J]. *Journal of Southwest Agricultural University*, 2000, 22(1): 6.
- [16] 张伟, 张婷, 袁凯, 等. K型不育系RS53A育性恢复研究及杂种优势分析[J]. 麦类作物学报, 2020, 40(12): 1448.
- ZHANG W, ZHANG T, YUAN K, *et al.* Study on restoration of fertility and heterosis of K-type male sterile lines RS53A [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2020, 40(12): 1448.
- [17] 王靖天, 张亚雯, 杜应雯, 等. 数量性状主基因+多基因混合遗传分析R软件包SEA v2.0 [J]. 作物学报, 2022, 48(6): 1416.
- WANG J T, ZHANG Y W, DU Y W, *et al.* SEA v2.0: an R software package for mixed major genes plus polygenes inheritance analysis of quantitative traits [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2022, 48(6): 1416.
- [18] 秦梦颖, 苑少华, 冯树英, 等. F型小麦雄性不育系育性的遗传分析[J]. 麦类作物学报, 2018, 38(9): 1029.
- QIN M Y, YUAN S H, FENG S Y, *et al.* Genetic analysis of F-type wheat male sterile line [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2018, 38(9): 1029.
- [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.
- LIU X F, TIAN X M, HAN X N, *et al.* Genetic analysis on mixed model of major gene plus polygenes inheritance for fertility restoring gene of AL-type hybrid wheats [J]. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 2010, 47(7): 1332.
- [20] 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.
- 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.
- [21] 张保雷, 张卫东, 高庆荣, 等. 温光敏雄性不育小麦BNS育性的遗传效应分析[J]. 中国农业科学, 2013, 46(8): 1533.
- ZHANG B L, ZHANG W D, GAO Q R, *et al.* Genetic analysis on male sterility of thermo-photo-sensitive male sterile line BNS in wheat [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2013, 46(8): 1533.
- [22] 周菊红, 李轲, 何蓓如, 等. YM型小麦温敏雄性不育系ATM3314育性遗传研究[J]. 西北农业学报, 2010, 19(8): 38.
- ZHOU J H, LI K, HE B R, *et al.* Inheritance of male fertility in YM-type thermo-sensitive male sterile wheat line ATM3314 [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2010, 19(8): 38.
- [23] 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): 1114.
- 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): 1114.
- [24] 朱展望, 张改生, 高春保, 等. 粘型小麦雄性不育恢复系间育性基因的累加和互作效应研究[J]. 麦类作物学报, 2008, 28(4): 555.
- ZHU Z W, ZHANG G S, GAO C B, *et al.* Pyramid and interaction effect of restoring genes for male sterile wheat with *Ae. kotschyi* cytoplasm [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2008, 28(4): 555.