

紫花苜蓿雄性不育系研究进展

金学平¹, 陈彩锦^{1*}, 杨治科¹, 高婷², 张蓉³, 马克成¹, 吴娟¹ (1. 宁夏农林科学院固原分院, 宁夏固原 756000; 2. 宁夏农林科学院动物科学研究所, 宁夏银川 756002; 3. 宁夏农林科学院植物保护研究所, 宁夏银川 756002)

摘要 紫花苜蓿杂种优势利用是牧草育种研究的重要方向, 是提高牧草单产、改进品质及增加抗性的有效途径, 而利用雄性不育系生产杂交种是苜蓿杂种优势利用最经济、有效的方法。综述了紫花苜蓿雄性不育系的概念和基础, 介绍了国内外苜蓿雄性不育系的研究进展, 最后提出了进一步深入研究的方向。

关键词 苜蓿; 雄性不育系; 杂种优势

中图分类号 S 541.9 **文献标识码** A

文章编号 0517-6611(2019)06-0016-04

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2019.06.006



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Research Progress of Male Sterile Line of *Medicago sativa*

JIN Xue-ping, CHEN Cai-jin, YANG Zhi-ke et al (Guyuan Branch of Ningxia Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Guyuan, Ningxia 756000)

Abstract Heterosis utilization of *Medicago sativa* is an important research factor of forage breeding, and is an effective path to enhance herbage yield, quality and resistance. Using male sterile line to produce hybrid cultivar is the most economic and effective method for heterosis utilization of *M. sativa*. Therefore, we reviewed the concepts and foundations of male sterile line of *M. sativa*, introduced the research progress of male sterile line of *M. sativa* at home and abroad. Finally, we put forward the research direction in future.

Key words *Medicago sativa*; Male sterile line; Heterosis

紫花苜蓿(*Medicago sativa*) (以下简称苜蓿)是世界上最重要的牧草之一, 因其优良的品质, 具有“牧草之王”和“饲料皇后”的美誉^[1-2]。当前, 随着国家农业产业结构的调整和畜牧业的发展, 以及新时代“绿水青山就是金山银山”生态文明理念的贯彻落实, 苜蓿种植面积逐年扩大, 并逐步向规模化、集约化方向发展, 已成为农业种植结构调整中的一个重要产业, 也成为推动农村经济可持续发展和增加农民收入的新增长点^[3]。畜牧业的快速发展需要牧草产业化进程的不断推进, 而牧草产业化发展则需要更多优质可选择和利用的优良品种。材料显示, 自 1987—2006 年我国育成的苜蓿品种经全国牧草品种审定委员会审定登记的达 57 个, 其中苜蓿地方品种 18 个, 引进苜蓿品种 13 个, 应用多种育种方法, 选育出各类苜蓿品种 26 个。虽然中国的苜蓿育种取得了丰硕的成果, 但同发达国家相比, 还存在一定的差距, 其主要原因在于育种方法及技术有待于进一步提高, 良种繁育体系不健全、新品种扩繁速度缓慢, 以及推广利用面积少等^[4-6]。因此培育苜蓿新品种, 解决当前生产中所需的高产、优质、抗性强的品种是亟待解决的问题, 也是满足人类发展需求量最重要的方法。

“十一五”到“十二五”期间, 我国在作物育种方面由传统选择育种向杂交育种、细胞工程育种、航天育种和基因工程育种方面发展, 且提高了良种培育和品种更新换代的速度。其中通过杂交优势理论的研究及应用, 培育出了一大批

如杂交稻、杂交玉米和杂交大豆等高产、优质、多抗杂交新品种, 给农业生产带来了巨大的效益, 实现了良种良法配套, 提高了良种覆盖率和单位面积产量水平。杂种优势利用也是牧草育种研究的方向, 是提高牧草单产、改进品质及增加抗性的有效途径^[7-8]。而杂交优势仅利用杂交种一代, 自交会使得优势逐步衰退。生产 F₁ 代杂交种需要一定的条件与技术, 双亲应尽可能遗传稳定、均一。但对于紫花苜蓿这种雌雄同株、有性繁殖的异花授粉植物首先要防止外源异种(品种)的花粉, 双亲均不能自花受精, 而是双亲交配才能受精; 其次要求采种量大、方便经济。所以, 为了实现杂交, 必须预先将其中的一方的小花去雄, 但在实际的操作中无论采用何种方法去雄, 也不可能产生大量有效的杂交种子。因此, 针对去雄困难、杂交采种量少等问题, 需要寻求高效的杂交制种方法。其中利用雄性不育系生产杂交种是苜蓿杂交优势利用最经济、有效的方法。因为对于以籽实为利用对象的作物, 雄性不育系的利用还会涉及后代育性恢复等问题, 但对于多年生牧草苜蓿来说, 它是营养体为利用对象, 不会涉及到后代育性恢复的问题, 在没有得到保持系之前, 可以利用无性繁殖保持和扩繁不育株系。紫花苜蓿雄性不育系利用是以可遗传的雄性不育系为母本, 具有育性恢复基因的可育系作父本进行杂交, 获得大量有效、真实、高产、优质及高纯度的杂交种 F₁ 代牧草^[9]。鉴于此, 笔者介绍了紫花苜蓿雄性不育系概念, 并综述了其国内外最新研究进展, 旨在为紫花苜蓿雄性不育系研究及利用提供技术依据。

1 雄性不育系概述

植物雄性不育是指在两性花植物中, 雄性器官退化、畸形或功能丧失的现象。主要表现为雄蕊退化或变形, 如雄蕊变成花瓣、花丝缩短、花药弯曲畸形等; 花药异常, 如花药瘦小、干缩; 花药不开裂, 花药内无花粉或花粉败育。雌雄同株

基金项目 宁夏回族自治区重大农作物育种专项(2014NYYZ03); 宁夏回族自治区重点研发计划项目; 国家牧草产业技术体系—盐池综合试验站(CARS-34); 宁夏农林科学院科技创新先导资金项目(NKYQ-18-03)。

作者简介 金学平(1960—), 男, 宁夏固原人, 畜牧师, 从事牧草育种与栽培技术研究。* 通信作者, 助理研究员, 从事牧草育种与栽培技术研究。

收稿日期 2018-11-29

异化,只产生雌花,雄花早期脱落或退化;雌雄花异株,只长雌花不长雄花或具有高度缺陷的雄花。雄性不育有的是可遗传的,也有的是非遗传的,它的成因非常的复杂,其中逆境、突变、疾病都可能导致雄性不育^[9-12]。其类型因分类标准不同出现不同的分类系统和分类结果,根据雄性不育材料基因型的差异,将雄性不育划分为3类,分别为细胞质不育型(cytoplasmic male sterility, CMS)、细胞核不育型(genic male sterility, GMS)和核质互作不育型(gene-cytoplasmic male sterility, GCMS),即为“三型学说”,后来将“三型学说”改为“二型学说”,即为核不育型和质核互作不育型^[13-14]。其中细胞质不育型的育性由胞质基因控制,其特点是可育系给不育系授粉,均能保持不育株的不育性,找不到相应能恢复育性的恢复源。据细胞质基因组的研究显示,CMS是由于线粒体基因组的重拍导致的,不育基因主要存在于线粒体上,并克隆了 *T-urf13* 和 *pc* 不育基因。细胞核不育型由核基因控制,它不受细胞质的影响,遗传和表达完全遵循孟德尔遗传规律,且没有正反交效应。质核互作不育型受核基因和细胞质基因共同控制,具有严格的互作专效型^[9]。

2 国内外苜蓿雄性不育系研究现状

2.1 国外研究现状

苜蓿雄性不育系最早是由加拿大大学者发现的,随后世界各国的许多学者也相继培育出苜蓿雄性不育系并开展了相关研究,且配制的杂交种比一般紫花苜蓿优良品种产草量提高30%以上^[7,15]。虽然利用紫花苜蓿雄性不育系是杂种优势利用的最有效方法,但是由于不育株很难得到昆虫的传粉,导致种子产量低,因此也没有广泛应用于生产。但是,从20世纪80年代开始研究人员重视对苜蓿雄性不育系的基础理论研究^[16-19]。其中Suchereva等^[20]在1982年对苜蓿雄性不育系的不育类型进行了分析,英国和俄罗斯学者在1987年对苜蓿花粉不育和花粉可育基因型进行了比较研究^[16],丹麦学者Viands等^[21]在1988年对苜蓿花粉的不育机制进行了探讨,Gau等^[17]、Ando等^[18]分别在1988和1995年对细胞质叶绿素DNA、线粒体DNA进行RFLP标记及雄性不育的遗传机理研究,结果证明苜蓿细胞质雄性不育的表达与线粒体DNA和叶绿素DNA的变异有关。日本学者奥村健治等^[19]于1988年利用组织培养的方法对苜蓿雄性不育系繁殖进行了评估,证明其体细胞无性系的性状变异不显著,利用组织培养法繁殖苜蓿雄性不育系是可行的^[19]。苜蓿雄性不育系可作为遗传工具应用的报道,如美国奶牛牧草研究中心,在培育低木质素含量苜蓿新品种时采用DAIRYLAND.SEED公司注册的苜蓿雄性不育系作为亲本材料^[22]。上个世纪末开始,美国利用苜蓿雄性不育系培育出高产优质的苜蓿杂交种Hybriforce-620在饲养奶牛方面得到了广泛的应用。在美国,2001年苜蓿杂交种售价11.9美元/kg,2006年已达13.1美元/kg,比常规品种高4.28美元/kg。因此,苜蓿杂种优势在生产利用上前景广阔,在经济上效益可观。当前,苜蓿雄性不育系在分子标记和转基因等分子生物技术的应用已成为各个国家研究的热点,将雄性不育基因Barnase转入苜蓿以后发现转基因植株与可育

植株在花药和花粉囊形态方面存在较多差异,其中绒毡层胼胝质酶的合成与分泌影响花粉的正常发育,因此通过改变胼胝质酶的含量可得到雄性不育植株。Stefano等^[23]利用cDNA-AFLP技术对苜蓿雌性不育株和可育株进行差异分析,发现不育和可育植株不同表达时期的多态性较高,共获得96个差异片段。Nirmala等^[24]认为细胞融合是由雄性不育突变基因引起的,Bellucci等^[25]首次在紫花苜蓿的花粉母细胞发育过程中发现了细胞融合现象,并且推测细胞融合现象可能导致了花粉活力的降低进而引起种子产量低下,虽然细胞融合单株×正常单株的F₁代遗传分析发现细胞融合和花粉活力有关联,但是这种关联并不显著。Tavoletti等^[26]利用RFLP标记定位紫花苜蓿2n配子体发生调控基因位点jp(jumbo pollen)在减数分裂后(Postmeiotic cytokinesis)的细胞质分裂期表达,可能会促进小孢子的发生。

目前,美国在苜蓿雄性不育系的研究与利用上处于国际领先水平,利用苜蓿雄性不育系配制的杂交种也已实现了商品化,且种植面积也在逐年扩增。

2.2 国内研究现状

中国的苜蓿育种研究开始比较晚,有关于苜蓿雄性不育系的选育是从1975年开始的,1978年内蒙古农业大学的吴永敷等^[27]在锡林浩特牧草种子繁殖场4hm²草原1号杂花苜蓿(*Medicago varia* Martin.cv.Caoyuan No.1)的繁殖田选育出了6株雄性不育植株,并将此雄性不育株系命名为Ms-4。1986年,他们又从细胞学角度分析了雄性不育产生的缘故,并将其中的几株完全不育株MS-4和其他的紫花苜蓿品种进行了杂交,试验证明雄性不育占F₁代群体的2%~10%^[28];1998年,高翠萍等^[29]通过杂交试验确定出了强优势杂交组合是MS-4×新疆大叶紫花苜蓿,其后代的干草产量比对照高出34.90%,是影响苜蓿雄性不育系杂交制种产量因素的原因。随后,为加快不育系研究,2008年高翠萍等^[30]以不育系为母本通过杂交和连续回交,改良了不育株的雌蕊细胞形态特征。此外,陈海玲^[31]开展开放授粉和切叶蜂辅助授粉方式下杂交制种研究,通过切叶蜂辅助授粉方式有效提高不育株的制种产量;还研究了F₁干草产量性状的配合力和遗传力,结果显示一般配合力对不育系干草产量性状的影响占主导地位,但同时受特殊配合力影响,遗传力中等,适宜在杂种的早中期世代进行选择^[32];高霞等^[33]在2012—2014年对苜蓿雄性不育系的花药愈伤形成和生理生化特性进行相关研究,结果表明雄性不育株系花药培养时,在现蕾初期取材、MS为基本培养基的条件下出愈率较理想;为揭示苜蓿雄性不育的生理生化机制,以苜蓿雄性不育株(Ms-4)及其可育株(MF)为试验材料,对不同发育时期的茎、叶及花蕾中游离脯氨酸、可溶性糖、淀粉、可溶性蛋白、丙二醛及叶绿素含量进行分析比较,结果表明刈割前后Ms-4茎和叶中的游离脯氨酸、丙二醛含量与MF无显著差异,可溶性糖、可溶性蛋白及淀粉含量存在一定的差异。随着花蕾的生长和花粉的发育成熟,Ms-4花蕾发育各个时期的游离脯氨酸、可溶性糖和淀粉含量均表现出亏缺现象,而可溶性蛋白含量则相对较高;Ms-4中叶绿素含量低于MF,而丙二

醛含量则高于 MF^[33-34]。2015年乌云塔娜等^[35]、薛晓兰等^[36]利用 SSR 标记技术对 40 份苜蓿材料(6 个雄性不育株系和 34 个苜蓿品种)的遗传距离及 10 个苜蓿雄性不育系杂交组合牧草产量及品质的优势进行了分析。贾瑞等^[37-38]以雄性不育系材料 MS-GN 为母本,国内外优良紫花紫花苜蓿品种为父本,共配置 15 个杂交组合,通过对各杂交组合 F₁ 代产量、营养品质、光和等生物学性状测定,结合配合力分析,确定高产优质杂交后代,同时研究了苜蓿不同品种与雄性不育系 MS-GN 杂交 F₁ 代草产量和品质的影响,确定出了在东北地区雄性不育系 MS-GN 与我国的苜蓿品种杂交具有获得优质高产组合的潜力,其次是美国的种质资源。2016 年高翠萍等^[39]利用试剂盒法研究了冰盒保存不同时间对苜蓿雄性不育系 Ms-4 花蕾和小花的 RNA 质量影响,拟筛选出适宜苜蓿雄性不育系 Ms-4RNA 研究的有效取样方法,解决远距离携带液氮取材困难的问题。陈海玲等^[40]以 8 个苜蓿雄性不育(株)系、4 个苜蓿品种为杂交亲本,通过不完全双列杂交组配 32 个组合,对组合产量相关性状及其影响因子、营养品质性状进行优势分析筛选出了高产优质杂交组合。2017 年乌云塔娜^[41]继续以 6 个苜蓿雄性不育系为母本,14 个具有优良性能的苜蓿品种为父本,利用不完全双列杂交配 84 个杂交组合。通过对产量配合力、杂种遗传力与杂种优势中亲优势效应的相关分析,筛选出强优势杂交组合,并利用 SSR 分子标记方法,以遗传距离为指标,划分出可用作杂交组配的高产、优质苜蓿杂种优势群。张世超^[42]以紫花苜蓿细胞质雄性不育系材料 MS-GN-1A 和优秀恢复系材料 MS178 为亲本,经杂交、强迫自交等培育,构建了 F₂ 和 F₁ 共 2 个群体。通过调查和分析 F₂ 群体与 F₁ 群体每 1 株植株的育性,确定出了紫花苜蓿 CMS 育性恢复基因的遗传模式;同时利用简单重复序列(SSR)并结合群体分离分析法(BSA),对 2 个群体植株材料进行试验分析,进而筛选出与恢复基因 Rf 连锁的分子标记,并对 Rf 进行遗传定位。高翠萍等^[43]以苜蓿雄性不育系 Ms-4 与可育系花蕾为材料,利用抑制性消减杂交(SSH)技术,分别构建了不育条件下和可育条件下基因差异表达消减 cDNA 文库,在 2 个库中分别随机挑选阳性克隆进行测序,经序列比对分析,共获得功能已知的 EST 序列 190 条。后经 GO 功能分类,对推定出的 6 个相关基因进行荧光定量 PCR 分析,结果表明 6 个基因在苜蓿雄性不育系花蕾不同发育时期中均出现差异表达,推测这 6 个基因可能与苜蓿雄性育性相关,并且在其育性转换中具有重要作用。在前人的研究基础上,2018 年王莹等^[44]进一步对紫花苜蓿细胞质雄性不育系及其保持系花蕾的生理生化特性进行了研究,确定出了不育系花蕾发育各个时期的可溶性糖、淀粉、可溶性蛋白质和游离脯氨酸含量均出现亏缺,而丙二醛和抗氧化酶活性则高于其同型保持系。紫花苜蓿细胞质雄性不育系及其保持系相比较,营养物质的亏缺是在花发育过程中致使雄性不育、败育发生的主要诱因。膜质的过保护反应导致紫花苜蓿细胞质雄性不育系花蕾的膜质稳定性异常,从而造成了雄性不育。不育系与保持系的膜质稳定性异

常在第四阶段最显著,花药散粉的第四阶段是导致败育的关键。张世超等^[45]也在前期研究基础上开展了以紫花苜蓿不育系 MS-GN-1A 为母本,恢复系 MS178 为父本组合构建 BSA 分离群体,获得的 F₁ 代均表现为雄性可育,在大田种植 221 株 F₂ 代群体单株,盛花期将花粉颗粒染色后并用显微镜观察统计,不育的 F₂ 代株数为 57,可育 F₂ 代株数 164,并没有观察到半不育植株。将所有植株划分为可育和不育两组,并构建可育和不育 DNA 混池,混池 DNA 从可育和不育植株组 DNA 中各随机抽取 20 个样品,以此对恢复基因定位。乌云塔娜等^[46]对苜蓿雄性不育系杂交组配组合光合生理特性及杂种遗传力开展了研究,确定出了杂交组合净光合速率(P_n)和蒸腾速率(T_r)日变化均呈现“单峰”曲线。在消耗等量的水分条件时,合成的自身干物质较多,即水分利用效率(WUE)高则其杂种优势明显,表明水分利用效率是杂种优势形成的主要光合生理指标,而蒸腾速率对产量性状杂种优势形成影响不大,杂交组合的杂种遗传力与杂种优势效应间存在极显著正相关,因此杂种遗传力可对杂种优势效应有直接影响。

3 结语

从国内外研究现状来看,苜蓿雄性不育系的研究在逐渐深入,2001 年苜蓿杂交种在美国也实现了商品化,经济效益可观。由此可见,苜蓿杂交种的生产前景非常可观。为实现杂交种的普遍化,还需要对目前苜蓿雄性不育系杂种优势利用中存在的问题进行进一步的深入系统研究,研究方向主要有以下几点:一是利用单倍体培养和染色体加倍技术,加快苜蓿雄性不育系的纯合进程;二是应用杂交遗传力理论探讨强优势杂交组合的选配规律;三是深入研究雄性不育机理,利用基因工程技术构建优良人工雄性不育系;四是培育由遗传控制的无融合生殖系或利用其它方法固定杂种优势;五是寻求更简便及有效的去雄方法,改进制种技术,降低制种成本^[9]。

参考文献

- [1] 申晓慧,姜成,李如来,等.3 种紫花苜蓿与草地羊茅草、混播越冬根系生理变化及抗寒性[J].草业科学,2016,33(2):268-275.
- [2] 张立全,张凤英,哈斯阿古拉.紫花苜蓿耐盐性研究进展[J].草业学报,2012,21(6):296-305.
- [3] 刘卓,徐安凯,耿慧,等.8 个紫花苜蓿品种比较试验[J].草业科学,2009,26(8):118-121.
- [4] 高翠萍.苜蓿雄性不育系 Ms-4 杂交改良[D].呼和浩特:内蒙古农业大学,2007.
- [5] 孙启忠,王宗礼,徐丽君.旱区苜蓿[M].北京:科学出版社,2014.
- [6] 李青丰,易津,房丽宁,等.我国牧草种子质量堪忧[J].中国草地,1996(3):71-73.
- [7] 贾瑞,于洪柱,徐安凯.苜蓿雄性不育系应用的研究进展[J].草业与畜牧,2013(6):56-59.
- [8] 吴永敷.我国苜蓿育种的目标和方法[J].中国草原,1982(1):20-23.
- [9] 石凤翎,高翠萍,李红,等.苜蓿雄性不育性的研究与利用[M].北京:科学出版社,2012:2-87.
- [10] 王学德.三系杂交棉:棉花细胞质雄性不育的研究与利用[M].北京:科学出版社,2011:4-69.
- [11] 范万发.Wna1st 棉花雄性不育系的研究及应用[M].杨凌:西北农林科技大学出版社,2011:4-27.
- [12] 孟金陵.植物生殖遗传学[M].北京:科学出版社,1997:147-199.
- [13] BOTU M, SARPE C, COSMULESCU S, et al. The genetic control of pollen fertility, pollenizing and fruit set for the *Prunus domestica* L. plum culticars [J]. Acta horticulturae, 2000, 577:139-145.

- [14] 孙东发.植物雄性不育新释:变异基因假说(综述)[J].四川农业大学学报,1993,11(3):457-462.
- [15] CHILDERS W R,MCLENNAN H A.Inheritance studies of a completely male sterile character in *Medicago sativa* L.[J].Can J Genet Cytol,1960,2(1):57-65.
- [16] SINSKA J.Evaluation of the combining abilities of pollen-sterile and pollen-fertile Lucerne genotypes[J].Vedecke prace vyskumneho ustavu rastlinnej vyroby v piest' anoch,1987,21:5-15.
- [17] GAU M,OHKAWA Y,ISHIGE T.Mitochondrial DNA variation among alfalfa (*Medicago sativa* L. and *M.falcate* L.) cultivars and cytoplasmic male sterile Line[J].Japanese grassland science,1988,34(3):149-156.
- [18] ANDO S,MASUDA S,TAKAHASHI C, et al. Intravarietal difference in mitochondrial DNAs of alfalfa[J].Breeding science,1995,45:227-228.
- [19] OKUMURA K.应用体细胞胚进行苜蓿无性系繁殖保存的研究[J].国外畜牧学-草原与牧草,1997(3):44-45.
- [20] SHCHEREVA R,TSIKOVA E,KRULEVA M.Nuclear and cytoplasmic male sterility in Lucerne (*Medicago sativa* L.).I.Cytological studies[J].Genetika-i-selektsiya,1982,15(6):426-431.
- [21] VIANDS D R,SUN P,BARNES D K, et al. Pollination control;mechanical and sterility[J].Agronomy,1988,29:931-960.
- [22] 孙静.苜蓿雄性不育系杂交后代育性鉴定[D].呼和浩特:内蒙古农业大学,2007.
- [23] 高霞.苜蓿花药培养与雄性不育差异表达分析[D].呼和浩特:内蒙古农业大学,2012.
- [24] NIRMALA C,KAUL M L H.Male sterility in pea VI.Gene action duplicity[J].Cytologia,1994,59(2):195-201.
- [25] BELLUCCI M,ROSCINI C,MARIANI A.Cytomixis in pollen mother cells of *Medicago sativa* L.[J].J Heredity,2003,94(6):512-516.
- [26] TAVOLETTI S,PESARESI P,BARCACCIA G, et al. Mapping the *jp* (jumbo pollen) gene and QTLs involved in multinucleate microspore formation in diploid alfalfa[J].Theor Appl Genet,2000,101:372-378.
- [27] 吴永敷.苜蓿雄性不育系的选育[J].中国草原,1980(2):37-38.
- [28] 吴永敷,薇玲.苜蓿花芽分化、小孢子发育及不育原因的研究[J].中国草原,1986(6):21-26.
- [29] 石凤翎,李红,周丽梅,等.影响苜蓿雄性不育系杂交制种产量因素的分析[J].内蒙古农业大学学报,2000,21(1):85-90.
- [30] 高翠萍,石凤翎,蔡丽艳,等.苜蓿雄性不育系 Ms-4 回交早代雌蕊育性分析[J].种子,2008,27(1):26-29,33.
- [31] 陈海玲.苜蓿雄性不育系及其杂交组合的主要性状分析[D].呼和浩特:内蒙古农业大学,2010.
- [32] 陈海玲,石凤翎,徐军,等.苜蓿雄性不育系配合力和遗传力分析[J].草业科学,2010,27(10):64-68.
- [33] 高霞,石凤翎,伊凤艳,等.苜蓿雄性不育系花药愈伤形成及分化培养条件的研究[J].中国草地学报,2012,34(2):41-46.
- [34] 伊凤艳,石凤翎,高翠萍,等.苜蓿雄性不育株与可育株生理生化特性的比较[J].中国草地学报,2014,36(6):60-65.
- [35] 乌云塔娜,石凤翎,薛晓兰,等.苜蓿 SSR 遗传距离与杂种优势的相关性分析[J].植物遗传资源学报,2015,16(6):1237-1244.
- [36] 薛晓兰,石凤翎,乌云塔娜,等.10个苜蓿杂交组合产量性状的杂种优势与配合力分析[J].草业科学,2015(3):14-17.
- [37] 贾瑞.不同紫花苜蓿杂交组合 F₁ 代的生物学性状及配合力分析[D].长春:吉林农业大学,2015.
- [38] 贾瑞,于洪柱,徐博,等.苜蓿不同品种与雄性不育系 MS-GN 杂交 F₁ 代草产量和品质分析[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2015,43(5):12-20.
- [39] 高翠萍,孙川茹,石凤翎,等.不同取样方法对苜蓿雄性不育系 Ms-4RNA 质量的影响[J].内蒙古农业大学学报(自然科学版),2016,37(4):73-76.
- [40] 陈海玲,徐军,石凤翎,等.苜蓿雄性不育系高产优质杂交组合筛选[J].中国草地学报,2016,38(1):7-13.
- [41] 乌云塔娜.苜蓿雄性不育系杂交组配及花蕾转录组差异表达基因分析[D].呼和浩特:内蒙古农业大学,2017.
- [42] 张世超.紫花苜蓿细胞质雄性不育恢复基因的初步定位研究[D].长春:吉林农业大学,2017.
- [43] 高翠萍,石凤翎,伊凤艳,等.苜蓿雄性不育系 Ms-4SSH 文库构建及基因表达分析[J].西北植物学报,2017,37(4):665-672.
- [44] 王莹,王英哲,徐安凯,等.紫花苜蓿细胞质雄性不育系及其保持系花蕾的生理生化特性[J].中国草地学报,2018,40(1):24-28,34.
- [45] 张世超,王英哲,金艳,等.紫花苜蓿细胞质雄性不育恢复基因的初步定位[J].草业科学,2018,35(5):1067-1071.
- [46] 乌云塔娜,石凤翎,薛晓兰,等.苜蓿雄性不育系杂交组配组合光合生理特性及杂种遗传力研究[J].草地学报,2018,26(3):741-747.

(上接第 15 页)

- [9] MEI H W,LUO L J,YING C S, et al. Gene actions of QTLs affecting several agronomic traits resolved in a recombinant inbred rice population and two testcross populations[J].Theor Appl Genet,2003,107(1):89-101.
- [10] LI Z K,YU S B,LAFFITTE H R, et al. QTL × environment interactions in rice: I. Heading date and plant height[J].Theor Appl Genet,2003,108(1):141-153.
- [11] 姚晓云,李清,刘进,等.不同环境下水稻株高和穗长的 QTL 分析[J].中国农业科学,2015,48(3):407-414.
- [12] 贾小丽,林文雄.控制水稻株高的 QTL 定位及环境互作分析[J].中国农学通报,2011,27(21):18-21.
- [13] 姜树坤,徐正进,陈温福.水稻 QTL 图位克隆的特征分析[J].遗传,2008,30(9):1121-1126.
- [14] 冯跃,翟荣荣,曹立勇,等.不同施氮水平下水稻株高与抽穗期的 QTL 比较分析[J].作物学报,2011,37(9):1525-1532.
- [15] 马均,马文波,田彦华,等.重穗型水稻植株抗倒伏能力的研究[J].作物学报,2004,30(2):143-148.
- [16] 郭玉华,朱四光,张龙步,等.不同栽培条件对水稻茎秆材料学特性的影响[J].沈阳农业大学学报,2003,34(1):4-7.
- [17] 李荣田,姜廷波,秋太权,等.水稻倒伏对产量影响及倒伏和株高关系的研究[J].黑龙江农业科学,1996(1):13-17.
- [18] 杨惠杰,杨仁崔,李义珍,等.水稻茎秆性状与抗倒性的关系[J].福建农业学报,2000,15(2):1-7.
- [19] 孙旭初.水稻茎秆抗倒性的研究[J].中国农业科学,1987,20(4):32-37.
- [20] 华泽田,郝宪彬,沈枫,等.东北地区超级杂交粳稻倒伏性状的研究[J].沈阳农业大学学报,2003,34(3):161-164.
- [21] 张忠旭,陈温福,杨振玉,等.水稻抗倒伏能力与茎秆物理性状的关系及其对产量的影响[J].沈阳农业大学学报,1999,30(2):81-85.
- [22] 程旺大,张国平,姚海根,等.密穗型水稻品种的籽粒灌浆特性研究[J].作物学报,2003,29(6):841-846.
- [23] 杨守仁.水稻株形研究的进展[J].作物学报,1982,8(3):205-210.
- [24] 陈温福,徐正进,张龙步.水稻理想株型的研究[J].沈阳农业大学学报,1989,20(4):417-420.
- [25] 徐正进,陈温福,张龙步,等.水稻不同穗型群体冠层光分布的比较研究[J].中国农业科学,1990,23(4):10-16.
- [26] 李雪梅,樊金娟,徐正进.不同穗型水稻品种灌浆期生理特性的差异[J].沈阳农业大学学报,2003,34(5):347-350.
- [27] 王伯伦,王术,李钦德,等.1949-2000年辽宁省水稻育种情况分析[J].辽宁农业科学,2002(5):5-8.
- [28] 秦志列,王术,王伯伦.不同穗型水稻产量形成及干物质生产分析[J].中国农学通报,2006,22(4):181-184.
- [29] 孙占慧,张树林,徐正进.辽宁省水稻产量构成因子的相关分析[J].沈阳农业大学学报,2003,34(1):8-11.
- [30] 郭玉春,梁康远,吴杏春,等.新株型水稻物质生产与产量形成的生理生态研究Ⅲ.单株产量与穗部性状的相关和通径分析[J].遗传育种,2002,20(2):1-4.
- [31] 王伯伦,李勇,王术,等.水稻优质米品种配套栽培技术研究[J].垦殖与稻作,1996(2):3-6.
- [32] 吕文彦,邵国军,曹萍,等.辽宁省水稻品质兼及品质与产量关系的研究Ⅲ.不同穗型强势粒与弱勢粒稻米品质差异[J].辽宁农业科学,2001(1):1-3.
- [33] 陈温福,徐正进,张龙步.水稻超高产育种生理基础[M].沈阳:辽宁科学技术出版社,1995:218-221.
- [34] 徐正进,陈温福,韩勇,等.辽宁省水稻穗型分类及其与产量和品质的关系[J].作物学报,2007,33(9):1411-1418.
- [35] “优质多抗高产高效北方粳稻新品种选育”课题组.优质多抗高产高效北方粳稻新品种选育报告[J].沈阳农业大学学报,2004,35(4):291-297.
- [36] 李勇,王伯伦,王术.不同粳稻品种米质与形态性状关系的研究[J].辽宁农业科学,1999(3):20-23.
- [37] 李国鹏,郭建夫,汤能,等.杂交水稻品质性状间及品质性状与农艺性状间相关性研究[J].安徽农业科学,2007,35(35):11439-11440,11443.