

几类异质非 1BL/1RS 小麦雄性不育系微效恢复基因累加效应的研究^{*}

张胜利¹, 张改生¹, 李东方², 牛娜¹, 王军卫¹

(1 西北农林科技大学 陕西省作物杂种优势研究与利用重点实验室, 陕西 杨凌 712100; 2 河南科技学院 农学系, 河南 新乡 453003)

[摘 要] 为揭示非 1BL/1RS 小麦雄性不育系的恢复性遗传规律, 特别是对恢复系的创制, 以具有粘型、易型和偏型等细胞质的非 1BL/1RS 小麦雄性不育系, 及对其有一定恢复力的小麦品种(系) 132、83-3 等为基础材料, 以 01-3-6 为工具材料, 采用特殊复合杂交法研究了这几类异质非 1BL/1RS 小麦雄性不育系微效恢复基因的累加效应。结果表明, 以国际法表示时, 不同核型材料中的粘型、偏型非 1BL/1RS 小麦雄性不育微效恢复基因均存在显著的累加效应, 且在累加高代表现较为明显, 以国内法表示时, 则没有累加效应; 不同核型材料对易型非 1BL/1RS 小麦雄性不育系育性恢复没有明显的规律性, 以国内法计算的恢复度世代间变化幅度明显低于国际法; 粘型、偏型非 1BL/1RS 小麦雄性不育系杂种 F₁ 产量的形成以小穗中部小花结实为主。

[关键词] 小麦; 非 1BL/1RS 雄性不育系; 异源细胞质; 恢复基因; 累加效应

[中图分类号] S512.103.51

[文献标识码] A

[文章编号] 1671-9387(2007)05-0115-05

Studies on accumulating effect of restoring genes of some alloplasmic non-1BL/1RS male sterile lines in wheat

ZHANG Sheng-li¹, ZHANG Gai-sheng¹, LI Dong-fang²,
NIU Na¹, WANG Jun-wei¹

(1 Shaanxi Provincial Key Laboratory of Crop Heterosis, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China;

2 Agronomy Department, Henan Institute of Science and Technology, Xinxiang, He 'Nan 453003, China)

Abstract : The studies focus on the accumulating effect of the restoring gene of several alloplasmic non-1BL/1RS male sterile lines in wheat by special complex hybridization. Three non-1BL/1RS male sterile lines possessing the cytoplasm of *Ae. kotschyi*, *Ae. variabilis*, *Ae. ventricosa* and several good cultivars 132, 83-3, etc., which to some extent have restoring ability to the tree male sterile lines mentioned above, have been used as basic material and the 01-3-6 as tool material. The results are as follows: on the whole, the restoring genes for the non-1BL/1RS male sterile lines of K and Ven type in different nuclei type material have significant accumulating effect by international method especially in high generations, in comparison with Xiaoyan 6; but the restoring genes have no accumulating effect by domestic methods. As for the fertility restoring performance for the non-1BL/1RS male sterile lines of V type, seed setting rate has no orderliness in different generations and the changing range of seed setting rate by domestic method is lower than the one by international method. The F₁ yield of K and Ven type non-1BL/1RS male sterile lines mainly

^{*} [收稿日期] 2006-04-10

[基金项目] 国家“863”重大专项(2002AA207004); 陕西省“十五”杂交小麦攻关项目(K01-G02-01); 国家杨陵农业生物技术育种中心专项基金项目(1999-B9)

[作者简介] 张胜利(1976-), 男, 河北邯郸人, 在读博士, 主要从事作物杂种优势利用研究。E-mail: slzhang2008@yahoo.com.cn

[通讯作者] 张改生(1951-), 男, 陕西周至人, 教授, 博士生导师, 主要从事作物杂种优势利用研究。

E-mail: zhanggsh@public.xa.sn.cn

comes from the middle flowerlet of spikelet.

Key words : wheat ; non 1BL/ 1RS male sterile lines ;alloplasmic ;restoring gene ;accumulating effect

粮食问题是我国乃至全世界所面临的重要问题,利用杂种优势提高作物产量是解决这个问题的重要途径之一。杂种优势利用在水稻上已取得极大成功,而小麦由于其复杂的基因组背景使其杂种优势利用进展较慢。同时,也正是由于普通小麦自身复杂的基因组背景使其在雄性不育育性恢复、保持上存在多样性。目前,小麦杂种优势利用已形成“多种胞质,多种途径”的新局面。在诸多利用途径中“三系法”占有重要地位,其核心为:要有优良的不育系、恢复系,才能使组配的杂种发挥强大的杂种优势^[1-2]。张改生等^[3-6]选育的具有粘果山羊草(*Ae. kotschy*)、易变山羊草(*Ae. variabilis*)、偏凸山羊草(*Ae. ventricos*)等细胞质的非 1BL/ 1RS 粘类小麦雄性不育系,其不育性稳定且易保持,恢复源广,已被大量研究和实践证明有着广泛的应用前景。但从目前研究来看,粘类非 1BL/ 1RS 小麦雄性不育系也存在恢复度变异范围较大,年际间存在波动,理想的恢复材料仍需创制等亟须解决的问题。众多研究表明^[7-11],小麦雄性不育的育性恢复是质量-数量性状,育性与众多的修饰基因、微效基因、抑制基因,以及基因互作等遗传因素直接有关,恢复基因对杂种

育性的恢复具有明显的剂量效应。为揭示非 1BL/ 1RS 小麦雄性不育系的恢复性遗传规律,特别是对恢复系的创制,以便能有效利用非 1BL/ 1RS 小麦雄性不育系选育杂种小麦,本研究以粘型、易型和偏型非 1BL/ 1RS 小麦雄性不育系,及对其有一定恢复力的小麦品种(系)为基础材料,以 01-3-6 为工具材料,采用特殊复合杂交法研究了这几类异质非 1BL/ 1RS 小麦雄性不育系微效恢复基因的累加效应,现将研究结果报道如下。

1 材料与方法

1.1 材 料

具有显性太谷核不育基因、核型为小偃 6 号的稳定显性不育材料 01-3-6,非 1BL/ 1RS 小麦雄性不育系(k)-5-1、(v)-5-2、(ven)-5-3,以及一些优良的小麦品种(系) 132、83-3、160-1、01-12-25、01-12-29、小偃 6 号、WN9888 和山恢等,这些不同小麦品种(系)对粘型、易型和偏型非 1BL/ 1RS 小麦雄性不育系的恢复能力见表 1。以上材料均为本课题组创制或保存。

表 1 不同小麦品种(系)对粘型、易型和偏型非 1BL/ 1RS 小麦雄性不育系的育性恢复能力

Table 1 Restoring capability of different varieties or lines to non 1BL/ 1RS sterile lines of K,V,and Ven %						
品种(系) Varieties	粘型 K		易型 V		偏型 Ven	
	国内法 DM	国际法 IM	国内法 DM	国际法 IM	国内法 DM	国际法 IM
132	83.60 ±1.08	117.44 ±2.94	79.26 ±2.26	121.48 ±10.54	86.01 ±1.94	117.42 ±5.13
83-3	75.70 ±1.47	114.81 ±5.23	76.47 ±1.95	117.12 ±6.77	74.72 ±1.20	103.33 ±8.85
160-1	61.48 ±2.53	95.73 ±7.94	71.69 ±2.81	102.54 ±13.38	71.25 ±1.61	105.11 ±7.95
01-12-25	75.81 ±1.26	126.23 ±8.81	85.88 ±0.74	139.98 ±7.54	87.41 ±0.59	133.20 ±12.48
01-12-29	70.42 ±0.84	125.14 ±5.94	57.09 ±2.04	83.09 ±4.07	65.92 ±2.41	91.97 ±4.57
小偃 6 号 Xiaoyan6	73.46 ±1.36	124.06 ±4.35	74.79 ±3.45	131.02 ±6.35	68.38 ±4.31	102.58 ±5.89
WN9888	63.44 ±2.02	100.86 ±4.88	67.14 ±1.44	91.38 ±2.51	63.24 ±1.46	91.67 ±6.42
山恢 Shanhui	74.62 ±1.59	115.41 ±6.04	78.17 ±1.00	109.10 ±4.53V	60.01 ±2.51	103.29 ±3.01
平均 Average	72.32 ±6.68	114.96 ±10.54	73.81 ±8.15V	111.96 ±18.10	72.12 ±9.44	106.07 ±12.74

注:DM 表示国内法恢复度;IM 表示国际法恢复度。

Note:“ IM and DM ”mean different calculating methods of seed setting rate by international method,and domestic method ,respectively.

1.2 方 法

以 01-3-6 为母本,132、83-3、160-1、01-12-25、01-12-29、小偃 6 号、WN9888 和山恢为父本进行杂交,其杂交后代发生可育与不育的 1 : 1 分离,将其中的可育株经自交稳定后与对应的不育系杂交,测定其恢复力进展,不育株用作母本同与前一轮杂交所用父本不同的优良品种(系)继续进行杂交,分离

后代的处理同前,反复进行多次,考察不同恢复系恢复基因之间的互作情况。用不同的小麦品种(系)每进行一次杂交,即为累加一代,本研究进行 4 次杂交,达到累加 4 代。最后对恢复度高、其他各项农艺性状优良的材料再连续自交 1 至 2 代,直至选出优良恢复系(图 1)。

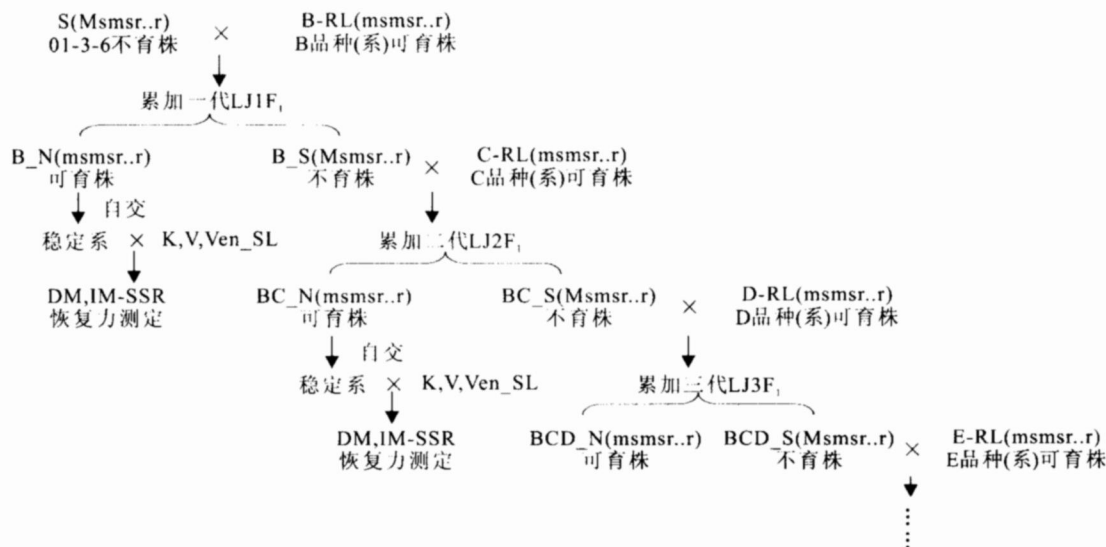


图 1 试验杂交设计示意图

SL、RL、N、SSR、DM、IM、LJ 分别表示不育系、恢复系、正常可育系、结实率、国内法恢复度、国际法恢复度、累加世代；MsmSr..r,msmsr..r 分别表示不育系、恢复系基因型；r..r 表示数目未知的微效育性恢复基因；K、V、Ven 分别表示粘型、易型、偏型非 1BL/1RS 小麦雄性不育系。

Fig. 1 Sketch map of hybridization

SL,RL,N,SSR,DM,IM and LJ mean sterile lines,restoring lines,normal plants,seed setting rate,domestic methods,international methods,and accumulation generations,respectively;MsmSr..r,msmsr..r indicate the genotype of sterile lines and restoring lines,respectively;the r..r means unknown number of puniness expressed restoring genes;K,V and Ven indicate the non-1BL/1RS sterile lines of cytoplasm type of *Ae. Loischyi*,*Ae. v ariabilis* and *Ae. v entricosa*, respectively.

所有恢复力测定试验均于同年种于同一试验田(以消除环境影响),单粒点播,每材料各种 1 行,行长 1 m,随机排列。试验于 2002-04 至 2004-05 在田间和温室同时进行。大田试验在西北农林科技大学农作一站进行,温室试验在国家小麦改良中心杨凌分中心的半地下玻璃温室进行。

F₁ 产量指不同核型材料与粘型非 1BL/1RS 小麦雄性不育系杂交 F₁ 主茎穗产量;增加量指各考察值与对比值(即 LJ0 的数值)之差值,增加率/%=(考察值-对比值)/对比值×100%。

恢复力鉴定采用国内法及国际法两种方法,取 5~10 株的平均值,计算公式如下:

国内法恢复度/%=有效小穗基部两侧小花的结实数/(有效小穗数×2)×100%;

国际法恢复度/%=有效小穗总结实数/(有效小穗数×2)×100%。

2 结果与分析

小偃 6 号是一个品质优良、仍在较大面积推广的优良品种,以其作为基础材料有望培育出既高产又优质的优良恢复系,进而为组配强优势组合奠定坚实基础。小偃 6 号对粘型、易型、偏型非 1BL/

1RS 小麦雄性不育系的恢复能力分别为:国际法 124.06%,131.02%和 102.58%;国内法 73.46%,74.79%和 68.38%(表 1)。以 01-3-6 为工具材料,以供试的 8 个小麦品种(系)为恢复源进行复合杂交,同时对各累加世代进行恢复力测定,结果见表 2。表 2 结果表明,与基础恢复度相比,不同累加世代各基因型材料对粘型、易型、偏型 3 种非 1BL/1RS 小麦雄性不育系育性恢复的变异幅度很大。在累加高代(LJ3,LJ4)以国际法计算的恢复度明显高于基础恢复度,说明通过累加杂交明显增加了粘型、易型、偏型 3 种非 1BL/1RS 小麦雄性不育系中间小穗的结实率,进而增加了其国际法恢复度;国内法与国际法相比,3 种非 1BL/1RS 小麦雄性不育系各累加世代间均表现为后者的变异幅度显著大于前者。

2.1 粘型非 1BL/1RS 小麦雄性不育系微效恢复基因的累加效应

与小偃 6 号相比,粘型非 1BL/1RS 小麦雄性不育系各累加世代恢复基因累加情况有较大差异。从总体上来看(表 2),以国际法表示时,在累加杂交的低世代,如一代(LJ1)、二代(LJ2)无累加效应,甚至表现一定的负效应,在高世代,如三代(LJ3)、四代(LJ4)则有明显的累加效应,其中累加 3 代恢复度提

高了 7.91 %,累加 4 代则提高了 12.93 %;而以国内法表示时,在各累加世代恢复度均有不同程度的下降,但随世代增加下降幅度在减小;平均主茎穗产量在累加 3 代提高了 0.32 g,增加率为 16.71 %,在累加 4 代提高了 0.18 g,增加率为 9.33 %。与父本对粘型非 1BL/1RS 小麦雄性不育系的恢复能力相比(表 1),以国内法表示时各累加世代的恢复度均没有超过父本中恢复能力最高的 132 ((83.60 ± 1.08) %);以国际法表示时,在累加 4 代达到最大值

((136.99 ±23.58) %),比任何一个父本对粘型的恢复力都高。这表明,本试验所用的 8 个小麦品种(系)杂交后代的不同核型对粘型非 1BL/1RS 小麦雄性不育系中部小花的结实性,随着累加世代数的增加有明显的提高作用,集中表现在国际法恢复度的提高;而对小穗基部两边小花的结实性作用不大;粘型非 1BL/1RS 小麦雄性不育系杂种 F₁ 产量的形成以小穗中部小花结实为主。

表 2 微效恢复基因对粘型、易型、偏型非 1BL/1RS 小麦雄性不育系育性恢复的累加效应

Table 2 Accumulation effect of puniness expressed restoring gene in different nuclei to the non-1BL/1RS sterile lines of K type in different generations

类型 Type	累加 世代 LJ	国内法 DM			国际法 IM			F ₁ 主茎穗产量 Yield of F ₁		
		均值 ±标准 差/ % Average ± std	增加 量/ % Addition	增加率/ % Addition rate	均值 ±标准 差/ % Average ± std	增加 量/ % Addition	增加率/ % Addition rate	均值 ±标准 差/ g Average ± std	增加 量/ g Addition	增加 率/ % Addition rate
粘型 K type	LJ0	73.46 ±1.36 a			124.06 ±4.35 ab			1.90 ±0.46		
	LJ1	64.04 ±12.39 a	- 9.42	- 12.83	110.14 ±16.19 b	- 13.93	- 11.23	1.44 ±0.51	- 0.46	- 24.46
	LJ2	62.94 ±1.69 a	- 10.52	- 14.32	122.66 ±5.36 ab	- 1.4	- 1.13	1.49 ±0.42	- 0.42	- 21.84
	LJ3	72.53 ±5.89 a	- 0.93	- 1.26	131.97 ±12.61 a	7.91	6.38	2.22 ±0.30	0.32	16.71
	LJ4	71.77 ±8.66 a	- 1.68	- 2.29	136.99 ±23.58 a	12.93	10.42	2.08 ±0.41	0.18	9.33
	平均 Aver	63.95 ±4.50			125.16 ±9.16			1.83 ±0.31		
易型 V type	LJ0	74.79 ±3.45 a			131.02 ±6.35 ab			1.58 ±0.32		
	LJ1	65.77 ±19.07 a	- 9.01	- 12.05	109.70 ±28.48 b	- 21.32	- 16.27	1.71 ±0.53	0.31	7.97
	LJ2	75.74 ±8.48 a	2.34	3.12	147.57 ±26.86 a	16.61	12.67	2.18 ±0.42	0.59	37.48
	LJ3	69.15 ±12.31 a	- 5.64	- 7.54	133.28 ±28.98 ab	2.27	1.73	2.03 ±0.43	0.45	28.43
	LJ4	75.61 ±7.29 a	0.83	1.10	135.58 ±16.73 ab	4.57	3.49	2.17 ±0.36	0.59	37.09
	平均 Aver	72.21 ±4.04			131.43 ±12.28			1.94 ±0.24		
偏型 Ven type	LJ0	68.38 ±4.31 a			102.58 ±5.89 b			1.56 ±0.35		
	LJ1	62.11 ±11.62 a	- 6.27	- 9.17	104.64 ±14.80 b	2.06	2.01	1.78 ±0.24	0.22	14.23
	LJ2	72.39 ±10.78 a	4.02	5.87	117.20 ±27.86 ab	14.63	14.26	1.82 ±0.26	0.26	16.53
	LJ3	68.81 ±7.71 a	0.43	0.63	131.73 ±14.08 a	29.16	28.43	2.51 ±0.46	0.94	60.45
	LJ4	63.84 ±13.27 a	- 4.54	- 6.64	119.69 ±25.73 ab	17.11	16.68	2.13 ±0.61	0.56	36.02
	平均 Aver	67.10 ±3.69			115.17 ±10.66			1.96 ±0.33		

注:LJ 加不同的数字表示不同的累加世代;均值后不同小写字母表示差异达显著水平。
Note:LJ + No. indicates different generation of accumulation;different small letters after the numbers indicate the significant difference at the level of 0.05.

2.2 易型非 1BL/1RS 小麦雄性不育系微效恢复基因的累加效应

对于易型非 1BL/1RS 小麦雄性不育系来说,与小偃 6 号相比(表 2),不论以国际法表示还是以国内法表示,不同核型材料中微效恢复基因在各累加世代对易型非 1BL/1RS 小麦雄性不育系在育性恢复上的表现没有明显的规律性。与父本相比(表 1),累加效应表现为,以国际法表示时恢复度提高,与粘型表现相似。同时,从表 2 还可以看出,以国内法计算的恢复度世代间变化幅度明显低于国际法,说明对于易型非 1BL/1RS 小麦雄性不育系,各不同

累加世代材料对其小穗中部小花结实性的影响高于基部两边。因此,在生产实践中,欲培育易型非 1BL/1RS 小麦雄性不育系的优良恢复系,一般应在保证小穗基部两边小花一定结实率的基础上,选择重点应放在提高小穗中部小花的结实性。从主茎穗产量来看,在各累加世代均有不同程度的提高,尤其是累加二代和四代,主茎穗产量增加量均达到了 0.59 g。这表明易型非 1BL/1RS 小麦雄性不育系在育性恢复上比较特殊,不同恢复材料中除主效恢复基因外,可能还有众多微效育性抑制基因及微效可育基因,且其微效可育基因与粘型、偏型的相比效

应较强,最终导致了一方面其育性恢复的复杂性和无明显规律性,另一方面虽然国内法、国际法恢复度均表现为下降,但主茎穗产量表现上升的现象。

2.3 偏型非 1BL/1RS 小麦雄性不育系微效恢复基因的累加效应

与基础材料小偃 6 号相比,偏型非 1BL/1RS 小麦雄性不育系育性恢复力,不同累加世代材料对其育性恢复,以国际法表示时,随着累加世代的增加其恢复度明显上升,其中累加三代达到显著水平;而以国内法表示时其恢复度在各累加世代间变化幅度不大。表 2 结果表明,偏型非 1BL/1RS 小麦雄性不育系杂种 F_1 主茎穗产量在各累加世代均有不同程度的提高,而且随着累加世代的增加主茎穗产量有逐渐增高趋势,表现出与国际法恢复度很相似的变化趋势,而与国内法恢复度的变化趋势相差较远,这说明偏型非 1BL/1RS 小麦雄性不育系杂种 F_1 主茎穗产量的形成,也是以小穗中部小花结实为主,与粘型基本相同。相关分析结果表明,偏型非 1BL/1RS 小麦雄性不育系杂种 F_1 主茎穗产量与国际法恢复度之间的相关系数为 0.94,达到极显著水平,而与国内法恢复度之间的相关系数仅为 0.004,这更进一步证实了以上推理的正确性。

3 讨 论

育性恢复是一个非常复杂的问题,除与恢复基因有关外,还受不育系遗传背景、修饰基因、基因互作、核质互作及环境条件的影响^[12-14]。因此,在筛选与培育恢复系的同时,不仅要考虑不育系本身的易恢复性,也要考虑恢复系本身恢复基因组成的影响。恢复系仅通过大量测交筛选还不够,还需要有目的的恢复基因组成的选择,尤其要重视能增强育性的微效多基因的累加,以及对育性起正向修饰作用基因的累加。刘保申等^[15]通过对粘型小麦细胞质雄性不育系育性恢复性的研究认为,粘型小麦雄性不育性是由 1 对主效恢复基因和众多微效基因共同控制的。张改生等^[3]研究表明,粘型、易型 1BL/1RS 小麦雄性不育系及其恢复系,各自核内的育性基因组成在不同小麦品种(系)中分布不同。不育系核内育性基因以主效不育位点和主效不育位点 + 抑制基因两种形式存在。恢复系核内育性基因组成有 4 种形式:主效恢复基因 + 增强育性微效可育基因、主效恢复基因、主效恢复基因 + 抑制基因、仅含微效可育基因。不育核基因组成与可育核基因组成彼此结合,可构成 8 种育性表现,其中主效不育基因位点 +

主效恢复基因、主效恢复基因 + 微效可育基因 2 种育性基因组合方式恢复度最高,而且稳定;其次,主效不育基因位点 + 抑制基因与主效恢复基因 + 微效可育基因组配方式,恢复度也较高,其余 5 种组配方式恢复度变异较大。从本试验结果来看,在累加高代不同核型材料中,粘型、偏型非 1BL/1RS 小麦雄性不育育性恢复基因的组成应是主效恢复基因 + 微效可育基因,至于基因数目可通过对其后代群体进行数量遗传学研究来推测。

通过复合杂交使微效基因累加,从而改良作物某些重要农艺性状的研究很多,其中最成功的例子是抗病基因累加。Huang 等^[16]运用分子标记辅助选择(Marker Assisted Selection, MAS)技术,将 4 个白叶枯病抗性基因 Xa4、Xa5、Xa13 和 Xa21 累加到同一水稻(*Oryza sativa*)品种中,使该品种对水稻白叶枯病的抗性大大提高。在水稻抗稻瘟病上, Hittalmani 等^[17]选用 3 个含单抗性基因的近等基因系分别两两杂交,从 F_2 代选出含有两个抗性基因的植株,然后将含两个抗病基因的单株继续聚合杂交,从其后代中筛选出了同时含有 *Pil*/*Piz-5*/*Pita* 的改良单株。在小麦抗性基因累加上,王心宇等^[18]利用与白粉病抗性基因 *Pm2*、*Pm4a*、*Pm8* 和 *Pm21* 紧密连锁的 RFLP (restriction fragment length polymorphism)、SCAR (sequence characterized amplified region) 标记进行分子标记辅助选择(MAS),筛选到分别累加两个抗性基因的植株。本研究通过复合杂交法,探讨了几类异质不育系微效育性恢复基因累加的效应。结果表明,以国际法表示时,不同核型材料中的粘型、偏型非 1BL/1RS 小麦雄性不育微效恢复基因,均存在显著的累加效应,且在累加高代表现较为明显;而易型非 1BL/1RS 小麦雄性不育微效恢复基因,在各累加世代没有明显的规律性。因此,在进行恢复系培育时应注意不同细胞质类型的不同基因累加效应,根据其具体特点设计培育方案。

【参考文献】

- [1] 张改生. 粘、易型 1B/1R 小麦雄性不育系产生单倍体的遗传机理及育性恢复性能的研究[J]. 遗传学报, 1992, 19 (3): 266-277.
- [2] 张改生. 单型小麦雄性不育系的育种及其育性恢复性能的初步研究[J]. 科学通报, 1992, 37 (7): 641-645.
- [3] 张改生, 赵惠燕, 吴兆苏, 等. 几类异质 1BL/1RS 小麦雄性不育系育性稳定性与育性恢复性的研究[J]. 中国农业科学, 1996, 29 (5): 41-45.

(下转第 126 页)

- chemistry of fungal 'humic acids'[J]. Soil Biology & Biochemistry, 1975, 7: 365-371.
- [31] Ellis D H, Griffiths D A. The location and analysis of melanins in the cell walls of some soil fungi[J]. Canadian Journal of microbiology, 1974, 20: 1379-1386.
- [32] Senesi N, Miano T M, Martin J P. Elemental, functional infrared and radical characterization of humic acid-type fungal polymers (melanins) [J]. Biology and fertility of soils, 1987, 5: 120-125.
- [33] Bilińska B. Progress of infrared investigations of melanin structures [J]. Spectrochimica Acta, Part A, 1996, 52: 1157-1162.
- [34] Filip Z, Haide K, Beutelspacher H, et al. Comparison of IR spectra from melanins of microscopic soil fungi, humic acids and model phenol polymers[J]. Geoderma, 1974, 11: 37-52.
- [35] Russell J D, Vaughan D, Jones D, et al. An IR spectroscopic study of soil humin and its relationship to other soil humic substances and fungal pigments[J]. Geoderma, 1983, 29: 1-12.
- [36] Saiz J C, Martin M F. Ácidos húmicos de origen fungico? [J]. An Edajol Agrobiol, 1972, 31: 133-141.
- [37] Wheeler M H, Tolmsoff W J, Bell A A, et al. Ultrastructure and chemical distinction of melanins formed by *Verticillium dahliae* from (+)-scytalone, 1,8-dihydroxynaphthalene, catechol and L-3,4-dihydroxyphenylalanine [J]. Canada Journal of Microbiology, 1978, 24: 289-297.
- [38] Escarpa A, Gonzalez M C. Approach to the content of total extractable phenolic compounds from different food samples by comparison of chromatographic and spectrophotometric methods[J]. Analytica Chimica Acta, 2001, 427: 119-127.
- [39] Barr F E. Melanin: The organizing molecule [J]. Medicinal Hypotheses, 1983, 11: 1-140.
- [40] Lukiewicz S. The biological role of melanin I: New concepts and methodological approaches[J]. Folia Histochemica Cytochemica, 1972, 10(1): 93-108.
- [41] Gokce N, Frei B. Basic research in antioxidant inhibition of steps in atherogenesis[J]. Journal Cardiovascular Risk, 1996, 3: 352-357.
- [42] Farr D R. Functional foods[J]. Cancer Letters, 1997, 114(1/2): 59-63.
- [43] Crippa R, Horak V, Protta G, et al. Chemistry of melanins[J]. The Alkaloids, 1989, 36: 253-323.

(上接第 119 页)

- [4] 张改生, 赵惠燕, 吴兆苏, 等. 偏、粘和易型非 1BL/1RS 小麦雄性不育系研究初报[J]. 西北农业学报, 1994, 3(4): 7-12.
- [5] 张改生, 刘宏伟, 王军卫, 等. 陕西省杂种小麦产业现状与发展对策[J]. 陕西农业科学, 1997(3): 7-14.
- [6] 张改生, 刘宏伟, 王军卫, 等. 我国杂种小麦走向生产的关键策略[J]. 科技导报, 1997(10): 27-28.
- [7] Huang Q Y, Zhu Y G. Molecular mechanism of the cytoplasmic male sterility and its fertility restoration in plants [J]. Journal of Wuhan Botanical Research, 1999, 17(Suppl.): 52-60.
- [8] Yao F Y, Xu C G, Yu S B, et al. Mapping and genetic analysis of two fertility restorer loci in the wild abortive cytoplasmic male sterility system of rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Euphytica, 1997, 98: 183-187.
- [9] Kihara H. Characteristic of *Aegilops squarrosa* cytoplasm[C]. Proc 4th Intern Wheat Genet Symp. Columbia USA: [s. n.], 1973: 351-353.
- [10] Franckowiak J D, Maan S S, Williams N D. A proposal for hybrid wheat utilizing *Aegilops squarrosa* cytoplasm[J]. Crop Sci, 1976, 16: 725-728.
- [11] Tsunewaki K. Genome-plasmon interactions in wheat [J]. Japan J Genet, 1993, 68: 1-34.
- [12] Tsunewaki K. Monosomic analysis on the fertility restoration by *Triticum aestivum* Chinese Spring against *Aegilops ovata* cytoplasm [J]. Japan J Genet, 1982, 57: 513-525.
- [13] Kaul M L H. Male sterility in higher plants[C]. Monographs on Theoretical and Applied Genetics 10. New York: Springer-Verlag, 1988: 517-551.
- [14] Martin J M, Talbert L E, Lanning S P, et al. Hybrid performance in wheat as related to parental diversity [J]. Crop Sci, 1995, 35: 104-108.
- [15] 刘保申, 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: 自然科学版, 2000, 31(1): 11-14.
- [16] Huang N, Angeles E R, Domingo J, et al. Pyramiding of bacterial blight resistance genes in rice: marker assisted selection using RFLP and PCR[J]. Theor Appl Genet, 1997, 95: 313-320.
- [17] Hittalmani S, Parco A, Mew T V, et al. Fine mapping and DNA marker-assisted pyramiding of the three major genes for blast resistance in rice [J]. Theor Appl Genet, 2000, 100: 1121-1128.
- [18] 王心宇, 陈佩度, 张守忠. 小麦白粉病抗性基因的聚合及其分子标记辅助选择[J]. 遗传学报, 2001, 28(7): 640-646.