

小麦雄性不育突变体4167ms的遗传定位

李增辉, 王诗音, 庞玉辉, 马指挥, 李家创, 王黎明, 董普辉

(河南科技大学农学院, 洛阳 471003)

摘要: 小麦雄性不育材料作为一种非常宝贵的种质资源, 对小麦杂交育种和杂种优势利用研究具有重要价值。本团队前期从小麦高代品系4167中发现一个雄性不育突变体, 将其命名为4167ms, 对其进行了不育表型鉴定、遗传分析和分子标记定位研究。结果表明, 该突变体表现为花药干瘪不外露, 1% I₂-KI染色发现突变体花粉粒为不能正常着色的无规则形状, 败育彻底。经过多年秋播和春播鉴定, 其不育性状稳定, 不受光温变化的影响。以4167ms为母本和不同小麦品种杂交得到的正交F₁育性完全正常, F₂分离群体中可育株与不育株的理论分离比例均符合3:1; 反交(科大342//4167ms/4167)F₁结实正常, F₂育性分离行中可育株与不育株的分离比例符合3:1, 说明4167ms不育表型受单隐性核不育基因控制, 暂命名为*ms1t*。构建4167ms/中国春F₂定位群体, 采用BSA法和SSR分子标记连锁分析, 获得位于小麦染色体4BS上5个与*ms1t*连锁的SSR标记, 其顺序为*Xwmc617*、*Xkd661*、*Xkd696*、*ms1t*、*Xkd495*、*Xkd393*, 两侧最近标记*Xkd696*、*Xkd495*与*ms1t*基因的遗传距离分别为3.9和1.9 cM。比对分析中国春物理图谱, *ms1t*与*MS1*基因位于相同区域, 因此推测4167ms的*ms1t*可能是*MS1*的一个隐性等位变异。

关键词: 小麦; 雄性不育; 遗传分析; 分子标记

Genetic Mapping of a Male Sterility Mutant 4167ms in Wheat

LI Zeng-hui, WANG Shi-yin, PANG Yu-hui, MA Zhi-hui, LI Jia-chuang, WANG Li-ming, DONG Pu-hui

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

Abstract: As a very valuable germplasm resource, the wheat materials showing male sterile is of significance in the study of wheat hybrid breeding and heterosis utilization. In this study, we identified a male sterility mutant 4167ms from a wheat high generation line 4167, followed by the phenotype classification, genetic analysis and molecular marker mapping. The anthers of the mutant were shriveled and not exposed. The pollens were irregular in shape and failed to be stained with 1% I₂-KI, indicating complete sterility of the pollens. Gained from the outcome of field trials over several years, the male sterility were stable without affects due to light and temperature conditions. The F₁ plants derived from crosses between 4167ms and a number of varieties were completely fertile. The segregation ratio (fertile vs. sterile plants) in F₂ populations fitted to 3:1. The F₁ plants (KD342//4167ms/4167), which were derived from reciprocal cross, were fertile, and the segregation ratio (fertile vs. sterile plants) in derived F₂ population of segregation was 3:1. These results indicated that the sterility was controlled by a single recessive nuclear male sterile gene, temporarily designated *ms1t*. By taking use of a 4167ms/Chinese spring F₂ mapping population, together with bulked segregant analysis (BSA) and mapping with SSR molecular markers, the *ms1t* was delimited with five markers (*Xwmc617*-*Xkd661*-*Xkd696*-*ms1t*-*Xkd495*-*Xkd393*) on chromosome 4BS. The genetic distance of the closest flanking markers *Xkd696* and *Xkd495* to *ms1t* were 3.9 cM and 1.9 cM, respectively. The comparative analysis based on the physical map of

收稿日期: 2022-09-06 修回日期: 2022-11-15 网络出版日期: 2022-12-07

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20220906001>

第一作者研究方向为作物遗传育种, E-mail: lizenghui199802@163.com

通信作者: 董普辉, 研究方向为小麦遗传育种, E-mail: dongpuhui@sina.com

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

Foundation projects: The National Natural Science Foundation of China(U1304320, U1904108); Science and Technology Plan Project of Henan Province(202102110022)

Chinese Spring suggested that *ms1t* was allocated to the same genetic interval of the former classified *ms1* locus, implying *ms1t* in mutant 4167ms as a novel recessive allele of the *MS1* gene.

Key words: wheat; male sterility; genetic analysis; molecular marker

小麦是全世界最重要的粮食作物之一,也是中国第二大粮食作物。随着经济快速发展和人口的不断增长,再加上不良气候的影响,小麦产量供不应求,而小麦的各项性状普遍存在杂种优势,为了满足日益增长的需求,利用杂种优势是充分发掘小麦生产潜力和提高其抗逆性及适应性的有效途径^[1-2]。因此,很多学者认为杂种优势的利用在小麦的产量提高、品质改善和抗性增强等方面有巨大的挖掘潜力。小麦基因组复杂且庞大,与已规模化开发利用并在生产上取得巨大经济和社会效益的杂交玉米和杂交水稻相比,小麦在杂种优势上的利用相对落后^[3-7]。杂交小麦的主要研究方法分为三系法、两系法和化学杀雄法。其中以三系法为主的细胞质雄性不育的研究已取得重大进展,其中T型、V型和K型等少数不育系的研究较为全面,但也存在易产生单倍体、恢复源少、育性易受环境影响、杂种优势不明显等问题^[8-10]。化学杀雄法虽然能快速、直接获得雄性不育系,但也存在药剂使用繁琐、施用时期不好控制、对环境有安全隐患等问题。光温敏两系法不育系的稳定性易受光照和温度影响,在不同时期和地理位置变化较大,难以保障制种纯度^[11-12]。这些限制严重阻碍了小麦杂种优势的利用和发展,并似乎能解释为何全球小麦种植面积中仅有0.2%是杂交小麦^[13-14]。为了克服以上3种方法的局限性,研究人员正在尝试将育性更加稳定的核不育系统应用于小麦杂种优势的利用研究^[15]。

目前发现的小麦核不育基因位点有5个,分别为3个显性位点:*MS2*、*MS3*和*MS4*,2个隐性位点:*MS1*和*MS5*。*MS1*基因被定位在4BS染色体上,先后由我国学者邓兴旺、马力耕团队合作以及澳大利亚学者与美国先锋公司合作克隆并鉴定^[16-17]; *MS2*^[18](太谷核不育)基因被定位在4DS染色体上; *MS3*^[19]和*MS4*^[20]基因分别被定位在5AS和4DS染色体上; *MS5*^[21]基因被定位在3AL染色体上。5个核雄性不育基因中,目前已经克隆了*MS1*和*MS2*,*MS2*突变体目前已被科研人员广泛利用,但显性特征使其较难用于规模化小麦杂交制种,*MS1*的克隆对创制规模化小麦杂交制种体系非常关键,但发现和创制败育彻底、来源不同、育性稳定、恢复性强的核不育材料,仍是目前小麦杂交育种中急需解

决的重要问题之一。

分子标记技术是发掘和定位小麦新基因的主要技术手段之一。SSR(Simple sequence repeat)标记即简单重复序列多态性,也叫微卫星分子标记^[22]。SSR分子标记多为共显性标记,具有多态性高、操作简单并且稳定可靠的特点^[23]。在小麦基因组学的研究中,开发并应用新的SSR连锁标记对小麦基因的精细定位和分子辅助选择研究具有重要意义^[24-25]。例如,Yang等^[26]建立了与*ms1s*紧密连锁的SSR分子标记。

4167ms是本课题组从小麦高代品系4167中发现的一个小麦雄性不育突变体,该突变体具有不育性状稳定、败育彻底、恢复性强、异交结实率好等特点。本研究对4167ms进行了初步的表型鉴定、遗传分析和基因定位,获得了与其紧密连锁的SSR标记,并绘制了分子遗传连锁图谱,研究结果对雄性不育基因进行分子标记辅助选择和小麦杂交育种体系的应用具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料为本课题组2015年在普通小麦高代品系4167(系谱为科大H328/西农291//郑麦366)中发现的雄性不育突变体,根据其和本品系可育株杂交后代的育性分离情况,初步推测可能为隐性核不育,并将该不育突变体命名为4167ms。小麦品种中国春、新麦26、轮选1298、西农22、长武521、周麦18、西农979、新麦2111、豫教5号、济麦22、西农1376、天民198、周麦24、济麦987、矮抗58、许科718、农大3486、邯6172、周麦22、郑麦0943、西农20、科大342均来自河南科技大学小麦遗传育种课题组,种植于河南科技大学实验农场。

1.2 突变体的表型鉴定

镜检:小麦扬花期选取可育及不育穗,剥取中下部的花药,随后将花药中部切开,用镊子挤压花药,花粉于1% I₂-KI中染色制片,随后在显微镜下观察并拍照,根据染色结果判断花粉粒育性。

秋播育性调查:2017-2020年,每年10月中旬播种(4167ms/4167)F₂分离群体,在扬花期随机选取30个不育株,每株选取1穗花前套袋自交,灌浆后期

进行育性调查。

春播育性调查:2018-2020年,每年2月中旬播种(4167ms/4167) F_2 分离群体,在扬花期随机选取30个不育株,每株选取1穗花前套袋自交,灌浆后期进行育性调查。

1.3 突变体的遗传分析

回交试验组合:4167ms与4167杂交获得 F_1 ,以 F_1 为父本与4167ms杂交,获得 BC_1F_1 ,其中可育株自交获得 BC_1F_2 。

正交试验组合:以4167ms为母本,以新麦26、轮选1298、西农22、长武521、周麦18、西农979、新麦2111、豫教5号、济麦22、西农1376、天民198、周麦24、济麦987、矮抗58、许科718、农大3486、邯6172、周麦22、郑麦0943、西农20共计20个品种为父本杂交获得 F_1 和 F_2 。

反交试验组合:以科大342为母本,以育性完全恢复的(4167ms/4167) F_1 为父本进行反交,反交 F_1 每株取1穗脱粒,获得的反交 F_2 种植成穗行,调查各穗行的育性表现及育性分离穗行的分离比例。

调查上述试验获得的 F_1 、 F_2 、 BC_1F_1 和 BC_1F_2 的育性表现。单穗结实率=[两侧基部总粒数/(可孕小穗数 $\times 2$)] $\times 100\%$,卡方测验分析遗传规律。

1.4 基因组DNA提取和可育、不育池构建

以4167ms与中国春的杂交 F_2 为作图群体,用来进行遗传分析和基因定位。在育性分离调查后,用CTAB^[27]法提取定位群体的叶片总DNA。根据BSA分析法,从分离后代中随机选取10个不育株和

10个可育株,分别等量混合DNA构成不育、可育近等基因池。以可育池和不育池的DNA为模板进行PCR扩增,筛选与目标基因连锁的分子标记。

1.5 SSR分子标记的筛选与开发

参考GrainGenes网站(<http://wheat.pw.usda.gov/>)上公布的小麦SSR标记分子遗传图谱,在小麦21条染色体上选取并合成308对SSR引物。在亲本及近等基因池间筛选多态性的SSR标记,进行聚丙烯酰胺凝胶电泳完成初步定位。根据基因初步定位结果,在Ensembl Plants网站(<http://plants.ensembl.org/index.html>)上下载MSI基因的CDS序列,并在WheatOmics上Chinese Spring v1.0 MSI基因上下游各3M bp范围内寻找多次重复序列,运用Primer5.0软件设计SSR引物(表1),以双亲、可育池和不育池同时对SSR引物进行筛选,筛选出的多态性SSR标记,先用建池各单株进行共分离验证,进一步用 F_2 分离群体进行标记分析。然后对SSR标记的扩增结果结合分离群体的表型用Mapmaker 3.0b软件进行遗传连锁分析。

在Applied Biosystems GeneAmp PCR System 9700上进行PCR反应。反应体系为10 μ L,含有2 \times Taq Master Mix 5 μ L, ddH₂O 3 μ L,上下游引物各0.5 μ L,模板DNA 1 μ L。扩增程序为94 $^{\circ}$ C 3 min;94 $^{\circ}$ C 45 s,55~61 $^{\circ}$ C(根据具体引物确定退火温度)退火45 s,72 $^{\circ}$ C 1 min,35个循环;最后72 $^{\circ}$ C延伸5 min。PCR产物保存在4 $^{\circ}$ C。扩增产物经8%非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳,银染显色后进行带型统计。

表1 基因定位引物

Table 1 Primers for genetic mapping

引物名称 Primer name	重复序列(次数) Repeat sequence (frequency)	正向引物(5'-3') Forward sequence (5'-3')	反向引物(5'-3') Reverse sequence (5'-3')
<i>Xwmc617</i>		CCACTAGGAAGAAGGGGAAACT	ATCTGGATTACTGGCCAACGTG
<i>Xkd393</i>	CT(24)	ATTCCATCCCGCCTCTTT	CACGCACTCAGTCATCTTTCTC
<i>Xkd495</i>	TC(15)	TTGGCTGTGGCGACCAATC	ACCTAAATGGGCAGGCTCACA
<i>Xkd661</i>	ACCAA(6)	CCACCAACCCAAGTAAGC	GAACAACGCAAGGAAAAGC
<i>Xkd696</i>	AC(26)	CTGTGACAACACAAACCCGC	CAACTCGCTATGCGGTCTCC

2 结果与分析

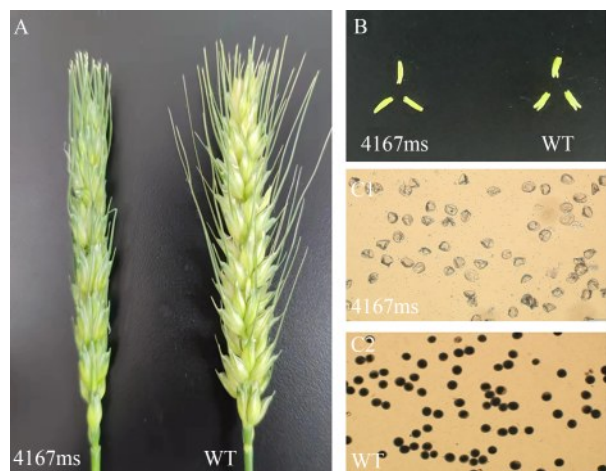
2.1 突变体的表型鉴定

不育突变体植株在营养生长阶段和野生型植株无差异。在抽穗后期,突变体植株对比野生型植株特点显著,表现为突变体穗型松散,颖壳张角增大,可见羽毛状柱头,虽能正常产生花药,但花药基本不外露。在灌浆期,突变体植株穗型收缩,没有

结实,野生型植株正常灌浆结实(图1A)。突变体花药干瘪、瘦小、不开裂(图1B)。用I₂-KI染色在显微镜下观察,发现突变体不育花粉粒为未染上色的无规则形状,野生型可育花粉粒为黑色圆形(图1C1~C2)。没有从突变体花粉粒中观察到可育花粉粒,说明该突变体败育彻底。

突变体育性调查结果表明,连续3年秋播和春播套袋的所有4167ms不育穗均没有自交结实现象。

由此证明4167ms为不受光温变化影响的稳定彻底的雄性不育突变体。



A: 穗型; B: 花药; C1~C2: 花粉粒
A: Spike type; B: Anther type; C1~C2: Pollen grains

图1 不育系4167ms和野生型表型

Fig.1 Phenotypic of the sterile line 4167ms and its wild type (WT)

2.2 突变体的遗传分析

回交试验的调查结果表明:BC₁F₁可育株与不育株间的育性分离比例符合1:1的单隐性基因遗传分离规律,BC₁F₂可育株与不育株的育性分离比例符合3:1的单隐性基因遗传分离规律(表2)。

正交试验的调查结果表明:20个F₁均结实正常,平均结实率为81.2%,F₂可育株与不育株分离比例符合3:1的单隐性基因遗传分离规律(表3)。

反交试验的调查结果表明:(科大342//4167ms/4167)F₁结实正常,F₂种植总穗行数为16行,其中全可育行数为7行;育性分离行数为9行,总株数209株,可育株数157株,不育株数52株;育性分离行中可育株与不育株的分离比例符合3:1的单隐性核基因遗传分离规律(表4)。

上述表型鉴定和遗传分析表明,该雄性不育突变体为不育性状遗传稳定、败育彻底,不受光温变化影响的单隐性核基因突变体,将该基因暂命名为*ms1t*。

表2 4167ms和4167的杂交后代的育性分离比例

Table 2 The fertility segregations in crosses of 4167ms and 4167

组合 Crosses	总株数 No. of plants	可育株数 No. of fertile plants	不育株数 No. of sterile plants	分离比 Segregation ratio	理论分离比 Theoretical segregation ratio	χ^2	P值 P value
P1/P2 F ₁	49	26	23	1.13	1:1	0.1837	0.50~0.75
P1/P2 F ₂	413	306	107	2.86	3:1	0.1364	0.50~0.75

P1: 4167ms; P2: 4167ms/4167; $\chi^2_{0.05,1}=3.84$, $P>0.05$ 表示在0.05水平上不显著,下同

P1: 4167ms; P2: 4167ms/4167; $\chi^2_{0.05,1}=3.84$, $P>0.05$ refer to not significance in the 0.05 level, the same as below

表3 4167ms与20个小麦品种正交F₁结实率及其F₂的育性分离比例

Table 3 F₁ seed set ratios and F₂ fertility segregations in the crosses of 4167ms and 20 wheat cultivars

组合 Crosses	F ₁ 结实率(%) Seed set rate of F ₁	F ₂ 总株数 No. of F ₂ plants	可育株数 No. of fertile plants	不育株数 No. of sterile plants	分离比 Segregation ratio	理论分离比 Theoretical segregation ratio	χ^2	P值 P value
4167ms/新麦26	81.3	206	157	49	3.204	3:1	0.1036	0.50~0.75
4167ms/轮选1298	84.9	150	114	36	3.167	3:1	0.0356	0.75~0.90
4167ms/西农22	85.1	157	116	41	2.829	3:1	0.0531	0.75~0.90
4167ms/长武521	83.2	164	122	42	2.905	3:1	0.0081	>0.90
4167ms/周麦18	78.9	196	149	47	3.170	3:1	0.0612	0.75~0.90
4167ms/西农979	83.4	162	118	44	2.682	3:1	0.2963	0.50~0.75
4167ms/新麦2111	89.7	218	167	51	3.275	3:1	0.2202	0.50~0.75
4167ms/豫教5号	83.9	126	93	33	2.818	3:1	0.0423	0.75~0.90
4167ms/济麦22	81.5	151	114	37	3.081	3:1	0.0022	>0.90
4167ms/西农1376	78.3	159	120	39	3.077	3:1	0.0021	>0.90
4167ms/天民198	78.8	207	157	50	3.140	3:1	0.0403	0.75~0.90
4167ms/周麦24	81.4	169	128	41	3.122	3:1	0.0178	0.50~0.75
4167ms/济麦987	80.5	141	105	36	2.917	3:1	0.0024	>0.90
4167ms/矮抗58	86.3	196	150	46	3.261	3:1	0.1701	0.50~0.75
4167ms/许科718	78.4	130	99	31	3.194	3:1	0.0410	0.75~0.90
4167ms/农大3486	87.6	141	106	35	3.029	3:1	0.0024	>0.90
4167ms/邯6172	85.4	188	143	45	3.178	3:1	0.0638	0.75~0.90
4167ms/周麦22	83.1	185	143	42	3.405	3:1	0.4054	0.50~0.75
4167ms/郑麦0943	86.8	209	156	53	2.943	3:1	0.0016	>0.90
4167ms/西农20	84.6	203	154	49	3.143	3:1	0.0411	0.75~0.90

表4 (4167ms/4167)F₁与科大342的反交F₂育性分离比例Table 4 F₂ fertility segregation in the reciprocal crosses of (4167ms/4167) F₁ and KD342

组合 Crosses	总株数 No. of plants	可育株数 No. of fertile plants	不育株数 No. of sterile plants	F ₂ 分离比 Segregation ratio	理论分离比 Theoretical separation ratio	χ^2	P值 P value
科大342//4167ms/4167	209	157	52	3.019	3:1	0.0016	0.90~0.95

2.3 连锁标记的筛选和分析

选取分布在小麦21条染色体上共计308对SSR引物在可育亲本中国春、不育亲本4167ms,可育池、不育池上进行PCR扩增,结果发现位于4B染色体上有两个SSR标记*Xwmc617*和*Xwmc710*分别扩增出

多态性条带,将*Xwmc617*与*Xwmc710*在4167ms/中国春的F₂分离群体进行单株检测,发现*Xwmc710*连锁不紧密,*Xwmc617*连锁较为紧密,为共显性标记(图2)。

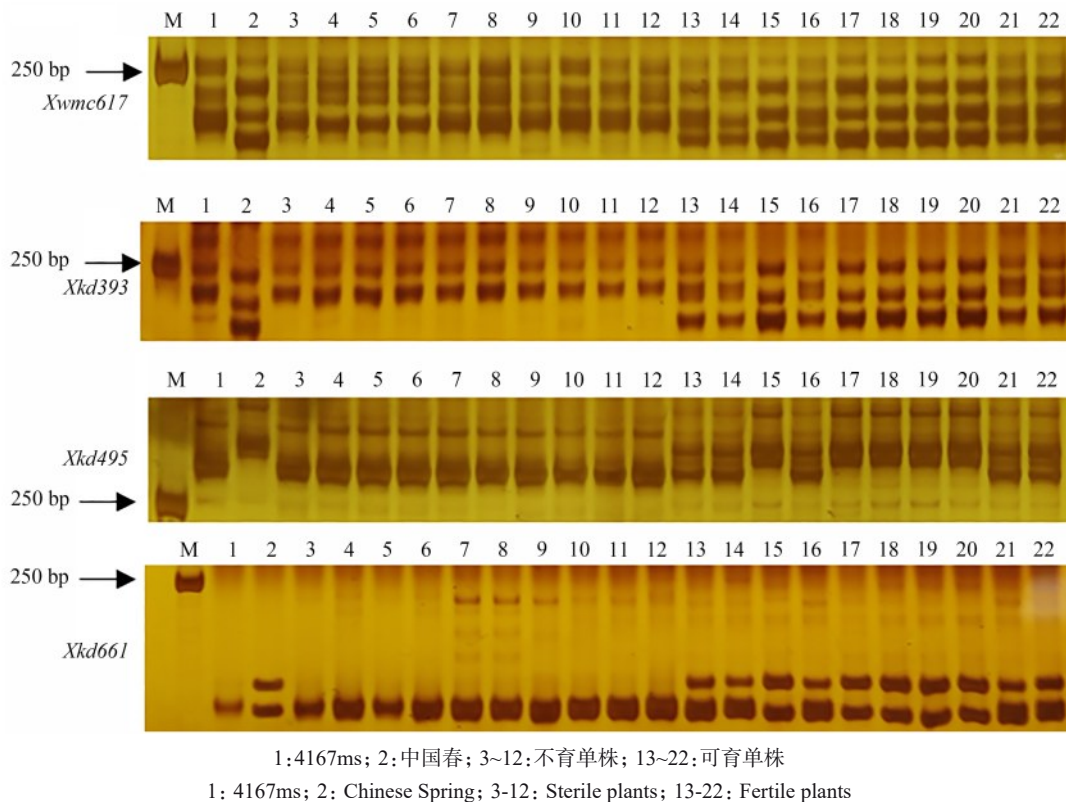
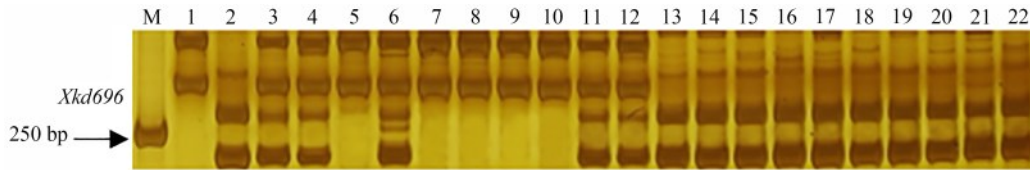
图2 *Xwmc617*、*Xkd393*、*Xkd495*和*Xkd661*在4167ms/中国春F₂群体部分单株上的PCR扩增结果

Fig.2 Amplification pattern of polymorphic marker *Xwmc617*、*Xkd393*、*Xkd495* and *Xkd661* in the F₂ individuals of the 4167ms/CS segregating population

2.4 SSR标记开发和验证

根据初步定位结果,利用4BS染色体上的多次重复序列,设计SSR引物*Xkd393*、*Xkd495*、*Xkd661*和*Xkd696*,分别在双亲、可育单株和不育单株上进行PCR扩增检测。结果显示:*Xkd393*、*Xkd495*和*Xkd696*在可育、不育亲本和可育、不育单株间扩增出了有差异的多态性条带,为共显性标记;*Xkd661*在可育亲本和可育单株上扩增出了多态性条带,而在不育亲本和不育单株上没有相应的扩增产物,为显性标记(图2、图3)。将*Xkd393*、*Xkd495*、*Xkd661*

和*Xkd696*在4167ms/中国春F₂分离群体的120个单株上进行扩增验证,这4个SSR标记在F₂群体上均符合3:1的分离比例。用Mapmaker 3.0b软件进行连锁分析,5个标记(*Xwmc617*、*Xkd661*、*Xkd696*、*Xkd495*和*Xkd393*)与*ms1t*的遗传距离分别为10.9、4.0、3.9、1.9和5.5 cM。据此利用MapDraw V2.1软件绘制遗传连锁图谱(图4)。综合比对*ms1t*和5个分子标记在遗传连锁图谱和物理图谱上的相对位置,推测*ms1t*是*MS1*基因的一个隐性等位变异。



1: 中国春; 2: 4167ms; 3~12: 可育单株; 13~22: 不育单株

1: Chinese Spring; 2: 4167ms; 3-12: Fertile plants; 13-22: Sterile plants

图3 *Xkd696*在4167ms/中国春 F_2 群体部分单株上的PCR扩增结果

Fig.3 Amplification pattern of polymorphic marker *Xkd696* in the F_2 individuals of the 4167ms/CS segregating population

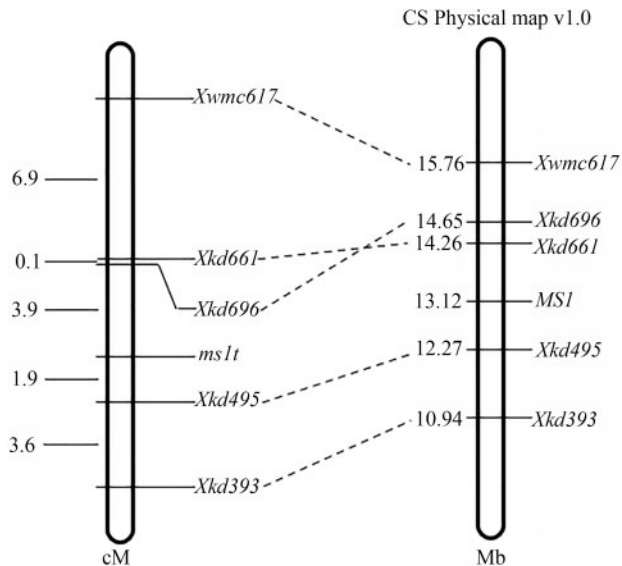


图4 染色体4BS上雄性不育基因的分子标记连锁图谱

Fig.4 Linkage map of male sterile gene on wheat chromosome 4BS

3 讨论

小麦隐性核不育系具有很多优势,它们很容易与大多数普通小麦形成恢复系,并且不会受到异源细胞质的不利影响,因此用其作为亲本很容易选出强优势的杂交组合。4167ms是由本课题组发现的由自然突变而来的稳定雄性不育材料,经过多年秋播和春播种植鉴定,4167ms农艺性状良好,败育彻底,其育性不受光照、温度条件变化的影响,正常小麦品种均可成为它的恢复系,因此明确其雄性不育基因具有重要的研究价值。小麦隐性核不育材料虽然恢复系广泛,但是存在无法获得稳定遗传的雄性不育保持系的问题。刘忠祥等^[28]通过蓝粒附加系创制的4E-ms体系利用机械色选技术几乎能完全分选不育和可育种子。Chang等^[29]近几年推广的第三代杂交水稻育种技术也为解决小麦隐性核不育的利用问题提供了可能性。

本研究通过遗传分析明确了4167ms的不育性是由1对隐性核基因(*ms1t*)控制,并通过获得的5个

与之连锁的SSR标记(*Xwmc617*、*Xkd661*、*Xkd696*、*Xkd495*和*Xkd393*),将其定位在染色体4BS上,它们与不育基因*ms1t*间的遗传距离分别为10.9、4.0、3.9、1.9和5.5 cM。距离目的基因最近的两侧标记为*Xkd696*和*Xkd495*,其遗传距离分别为3.9和1.9 cM。目前位于小麦染色体4BS上的已发现并克隆的雄性不育基因为*MS1*。本研究成功地将4167ms定位在染色体4BS上12.27~14.26 Mb的物理区间,该区间中存在*MS1*基因,本研究开发的多态性SSR标记是基于*MS1*基因为中心上下游选取多次重复序列设计,且分子标记连锁图谱的结果与*MS1*基因在物理图谱中的位置基本对应。*Xkd661*和*Xkd696*在连锁图谱和物理图谱上的位置出现了相反的变化,表明亲本材料可能发生了染色体倒位。同时课题组使用Tucker等^[17]和张建朝^[30]筛选的*MS1*引物在4167ms/中国春 F_2 分离群体和亲本及混池上均扩增不出多态性条带,这可能是由于不同的研究采用的亲本遗传背景不同或等位位点发生突变引起的。此外,4167ms多年分期播种表现均为彻底不育,与已报道有少量结实的*MS1g*雄性不育材料不同^[16,31]。因此,推测*ms1t*可能为一个新的不育性状更加优良的*MS1*基因的隐性等位变异。今后将继续开发标记对突变基因进行精细定位,具体突变位点还需后续基因克隆和序列比对才能得出,目前该项研究正在进行。

参考文献

- [1] 刘志勇,王道文,张爱民,梁翰文,吕慧颖,邓向东,葛毅强,魏珣,杨维才. 小麦育种行业创新现状与发展趋势. 植物遗传资源学报, 2018, 19(3): 430-434
Liu Z Y, Wang D W, Zhang A M, Liang H W, Lv H Y, Deng X D, Ge Y Q, Wei X, Yang W C. Current status and perspective of wheat genomics, genetics and breeding. Journal of Plant Genetic Resources, 2018, 19(3): 430-434
- [2] 唐丁,吕慧颖,王珏,葛毅强,魏珣,杨维才,程祝宽. 作物基因组学研究进展. 植物遗传资源学报, 2018, 19(3): 383-389
Tang D, Lv H Y, Wang J, Ge Y Q, Wei X, Yang W C, Cheng Z K. Progresses on the major crop. Journal of Plant Genetic Resources, 2018, 19(3): 383-389

- [3] 柴军琳,孙阳阳,贾小平,姚俊卫,王黎明,董普辉.一种普通小麦细胞质雄性不育系的鉴定及恢保关系研究.麦类作物学报, 2016, 36(8): 1003-1007
Chai J L, Sun Y Y, Jia X P, Yao J W, Wang L M, Dong P H. Identification and restoring-maintaining relationship of a cytoplasmic male sterile line in common wheat. Journal of Triticeae Crops, 2016, 36(8): 1003-1007
- [4] Singh S P, Srivastava R, Kumar J. Male sterility systems in wheat and opportunities for hybrid wheat development. Acta Physiologiae Plantarum, 2015, 37(1): 1-13
- [5] 茹振钢,冯素伟,李淦.黄淮海区小麦品种的高产潜力与实现途径.中国农业科学, 2015, 48(17): 3388-3393
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. Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48(17): 3388-3393
- [6] Wang M, Wang S B, Xia G M. From genome to gene: A new epoch for wheat research? Trends in Plant Science, 2015, 20(6): 380-387
- [7] Somers D J, Isaac P, Edwards K. A high-density microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Theoretical and Applied Genetics, 2004, 109(6): 1105-1114
- [8] 李建超,张改生,孙瑞,牛娜,马守才,李红霞.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.麦类作物学报, 2012, 32(2): 203-208
Li J C, Zhang G S, Sun R, Niu N, Ma S C, Li H X. The fertility restoration performance, heterosis and cytoplasm effect of Nian-type male sterile wheat lines. Journal of Triticeae Crops, 2012, 32(2): 203-208
- [9] 曾俊莉,拉拉古丽,钱焕焕,刘婷婷,胡甘,宋喜悦,王宏生. K型小麦雄性不育系育性恢复及产量相关性状分析.麦类作物学报, 2013, 33(3): 461-465
Zeng J L, Lala G L, Qian H H, Liu T T, Hu G, Song X Y, Wang H S. Analysis on restoration of fertility and the main related yield-characters for K-type male sterile line. Journal of Triticeae Crops, 2013, 33(3): 461-465
- [10] 钱焕焕,罗钊,李艳丽,曾俊丽,余玲,朱晓华,卡玛丽汗,赵之然,宋喜悦.YS型小麦温敏不育系A731雄性败育的细胞学研究.麦类作物学报, 2012, 32(6): 1026-1031
Qian H H, Luo Z, Li Y L, Zeng J L, Yu L, Zhu X H, Kama L H, Zhao Z R, Song X Y. Cytological studies on male fertility abortion of YS type thermo-sensitive male sterile wheat line A731. Journal of Triticeae Crops, 2012, 32(6): 1026-1031
- [11] 贺晓敏,周美兰,余传启,蒋敏明,茹振刚.温敏雄性不育小麦BNS366花粉败育的细胞学观察.麦类作物学报, 2014, 34(4): 460-466
He X M, Zhou M L, Yu C Q, Jiang M M, Ru Z G. Cytological observation on pollen male fertility abortion of thermo-sensitive male-sterile wheat line BNS366. Journal of Triticeae Crops, 2014, 34(4): 460-466
- [12] 李罗江,茹振刚,高庆荣,姜辉,郭凤芝,吴世文,孙哲.BNS小麦的雄性不育性及其温光特性.中国农业科学, 2009, 42(9): 3019-3027
Li L J, Ru Z G, Gao Q R, Jiang H, Guo F Z, Wu S W, Sun Z. Male sterility and thermo-photosensitivity characteristics of BNS in wheat. Scientia Agricultura Sinica, 2009, 42(9): 3019-3027
- [13] Singh S, Chatrath R, Mishra B. Perspective of hybrid wheat research: A review. Indian Journal of Agricultural Sciences, 2010, 80(12): 1013-1027
- [14] Whitford R, Fleury D, Reif J C, Garcia M, Okada T, Korzun V, Langridge P. Hybrid breeding in wheat: Technologies to improve hybrid wheat seed production. Journal of Experimental Botany, 2013, 64(18): 5411-5428
- [15] 赵吉平,任杰成,郭鹏燕,许瑛,任超.论小麦高产育种与杂种优势的利用.山西农业科学, 2018, 46(11): 1963-1966
Zhao J P, Ren J C, Guo P Y, Xu Y, Ren C. Discussion about the high-yield wheat breeding and the utilization of hybrid vigor. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2018, 46(11): 1963-1966
- [16] Wang Z, Li J, Chen S, Heng Y F, Chen Z, Yang J, Zhou K J, Pei J W, He H, Deng X W, Ma L G. Poaceae-specific *MSI* encodes a phospholipid-binding protein for male fertility in bread wheat. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2017, 114(47): 12614-12617
- [17] Tucker E J, Baumann U, Kouidri A, Suchecki R, Baes M, Garcia M, Okada T, Dong C M, Wu Y Z, Sandhu A, Singh M, Langridge P, Wolters P, Albertsen M C, Cigan A M, Whitford R. Molecular identification of the wheat male fertility gene *Ms1* and its prospects for hybrid breeding. Nature Communications, 2017, 8(1): 869
- [18] Ni F, Qi J, Hao Q, Lyu B, Luo M C, Wang Y, Chen F J, Wang S Y, Zhang C Z, Epstein L, Zhao X Y, Wang H G, Zhang X S, Chen C X, Sun L Z, Fu D L. Wheat *Ms2* encodes for an orphan protein that confers male sterility in grass species. Nature Communications, 2017, 28(8): 15121
- [19] Deng J, Gao Z. The use of a dominant male-sterile gene in wheat breeding. Acta Agronomica Sinica, 1980, 6(2): 84-98
- [20] Maan S S, Kianian S. Third dominant male sterility gene in common wheat. Wheat Information Service (Japan), 2001, (93): 27-31
- [21] Klindworth D L, Williams N D, Maan S S. Chromosomal location of genetic male sterility genes in four mutants of hexaploid wheat. Crop Science, 2002, 42(5): 1447-1450
- [22] 郭瑞星,刘小红,荣廷昭,孙东发,谭振波.植物SSR标记的发展及其在遗传育种中的应用.玉米科学, 2005, 13(2): 8-11
Guo R X, Liu X H, Rong T Z, Sun D F, Tan Z B. Development of SSR marker and its application in plant genetics and breeding. Journal of Maize Sciences, 2005, 13(2): 8-11
- [23] 罗冉,吴委林,张昉,李玉花.SSR分子标记在作物遗传育种中的应用.基因组学与应用生物学, 2010, 29(1): 137-143
Luo R, Wu W L, Zhang Y, Li Y H. SSR marker and its application to crop genetics and breeding. Genomics and Applied

- Biology, 2010, 29(1): 137-143
- [24] 章悦, 王伊瑾, 梁虹, 张力菁, 耿妙苗, 刘桂茹, 王睿辉. 小麦种质抗吸浆虫鉴定及抗虫 SSR 标记开发. 植物遗传资源学报, 2021, 22(5): 1365-1374
- Zhang Y, Wang Y J, Liang H, Zhang L J, Geng M M, Liu G R, Wang R H. OWBM-resistance screening for wheat germplasm and SSR marker development in major resistant *Qsm.hbau-4A*. Journal of Plant Genetic Resources, 2021, 22(5): 1365-1374
- [25] 田再民, 张立平, 王丽辉, 赵昌平, 单福华, 吕爱枝, 龚学臣. 小麦“BS20×Fu3”DH 群体 SSR 遗传图谱的构建及不育基因的 QTL 定位. 植物遗传资源学报, 2015, 16(4): 857-867
- Tian Z M, Zhang L P, Wang L H, Zhao C P, Shan F H, Lv A Z, Gong X C. Construction of an SSR genetic linkage map of wheat using DH population derived from BS20 × Fu3 and mapping QTLs for sterile gene. Journal of Plant Genetic Resources, 2015, 16(4): 857-867
- [26] Yang W L, Li Y F, Sun L H, Muhammad S, Sun J Z, Wang D Z, Li X, Liu D C, Zhan K H, Zhang A M. Genetic mapping of *ms1s*, a recessive gene for male sterility in common wheat. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(16): 8541
- [27] Saghai-Marooif M A, Soliman K M, Jorgensen R A, Allard R W. Ribosomal DNA spacer-length polymorphisms in barley: Mendelian inheritance, chromosomal location, and population dynamics. Proceedings of the National Academy of Sciences, 1985, 81(24): 8014-8018
- [28] 刘忠祥, 周宽基, 王世红. 兰州核不育小麦突变体的遗传研究及其应用. 干旱地区农业研究, 2010, 28(6): 129-135, 141
- Liu Z X, Zhou K J, Wang S H. Genetic analysis on the male sterile gene of Lanzhou genic male-sterile wheat. Agricultural Research in the Arid Areas, 2010, 28(6): 129-135, 141
- [29] Chang Z Y, Chen Z F, Wang N, Xie G, Lu J W, Zhou J L, Tang X Y, Deng X W. Construction of a male sterility system for hybrid rice breeding and seed production using a nuclear male sterility gene. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2016, 113(49): 14145-14150
- [30] 张建国. “蓝标型”小麦核雄性不育材料籽粒颜色和育性相关候选基因的筛选与初步鉴定. 杨凌: 西北农林科技大学, 2019
- Zhang J C. Screening and preliminary identification of genes related to grain color and fertility of “LanBiao” male sterile wheat material. YangLing: Northwest A&F University, 2019
- [31] Zhou K J, Wang S H, Feng Y Q, Ji W Q, Wang G X. A new male sterile mutant LZ in wheat (*Triticum aestivum* L.). Euphytica, 2007, 159(3): 403-410