



专题与述评

棉花雄性不育研究和应用进展

马小定, 邢朝柱*

(中国农业科学院棉花研究所, 农业部棉花遗传改良重点实验室, 安阳 455000)

摘要:综述了棉花雄性不育类型、不育机理和雄性不育系杂种优势利用状况,着重讨论了棉花雄性不育的细胞学、生理生化和分子生物学研究进展。并对本领域研究和应用中存在的问题及发展前景提出了看法。

关键词:棉花; 雄性不育; 不育机理; 杂种优势

中图分类号: S562.035 **文献标识码:** A

文章编号: 1002-7807(2006)05-0309-06

Advanced Study and Utilization of the Male Sterility in Cotton

MA Xiao-ding, XING Chao-zhu*

(Cotton Research Institute of CAAS, Key laboratory for cotton Genetic Improvement, MOA, Anyang 455000, China)

Abstract: It is reviewed here that the major advances of biological research on the male sterility in cotton in the past decade. It focuses on the profile of cytology observation and the possible mechanisms of physiological biochemistry and molecular biology. Many results unanimous on cytology observation in cotton were expounded, such as stamen degeneration was a continuous process and it displays from the stage of pollen mother cell to double nucleus pollen. During the period of pollen mother cell, meiosis, single nucleus pollen and double nucleus pollen, the abortion of pollen development may happen. Furthermore, it behaves differently between different male sterile types. The comparison of physiological and biochemical characteristics between male sterile plants and male fertile plants in buds indicates that the metabolism in reproductive organs of the male sterile plants is disordered. Contents of starch, fat, soluble protein, praline and phenylalanine in the anther of male sterile plans are lower than those of male fertile plants. Since the development of pollen is undernourishment, it may result in degeneration of the pollens. The change of enzyme and hormone behave more complicated. Before the main stage of the abortion of pollen, the contents of POD and ABA in the anther of male sterility are notably high than male fertility, but the contents of IAA and GA₃ are reverse. In the molecular biology research of the cytoplasmic male sterility (CMS) in higher plants, many plants have received great progress, and it is concord that the character of male sterility is related to the chloroplastic and mitochondrial genome. But the particular mechanism of male sterility still uncovered, just has several hypothesis; first, in the chloroplastic genome, the transcription of new chimeric open reading frame (*orf*) cooperated with its near conserved gene may led to decrease of the single cistron transcription. Second, the new *orf* encodes a toxic protein, which disturbs the expression of the conserved gene or breaks off pollen development. As a result, the pollen becomes sterile. In the research of the genic

收稿日期: 2006-01-06

作者简介: 马小定(1981-), 男, 在读硕士, 主要从事棉花杂种优势利用研究; * 通讯作者, xingcz@cricaas.com.cn

基金项目: 国家“863”项目(2001AA7005)

male sterility(GMS), a lot of male sterile genes or related male sterile genes have been cloned, such as Ms_1 , Ms_2 , Bcp_1 in *Arabidopsis thaliana*, the Ms_{45} in maize and the Nin_{88} in tobacco. But, because cotton has large genome and limit of basic research, this field has dropped behind. So far, there is no report about gene cloning of male sterility in cotton. But, there are many exciting fact that the theory and experimental technology on plant physiology and molecular biology develop rapidly, the sequencing the genome in *Arabidopsis thaliana*, rice, tobacco were completed, and their bio-information and subsequent researching advances would greatly impelled the similar work in cotton.

Key words: cotton; male sterility; sterile mechanism; heterosis

为弄清植物雄性不育的形成机理,许多学者已经从遗传学、细胞学、生理生化及分子生物学等方面进行了广泛深入的研究,并取得了可喜的进展。尤其是近几十年来,植物生理和分子生物学理论和实验技术的发展,把植物雄性不育机理研究推到了更深层次。

1 雄性不育类型

雄性不育是指两性花植物雄性器官发生退化、畸形或丧失功能的现象。雄性不育性有些是由环境条件(如高、低温,化学试剂等)诱发的,有些是受遗传因素控制的。植物遗传性不育有核基因控制的核雄性不育和质核互作雄性不育。

1.1 细胞核雄性不育(Genic Male Sterility, GMS)

细胞核雄性不育是由核基因控制的,其作用不受细胞质类型影响,遗传方式遵循孟德尔遗传规律。根据不育基因与对应可育基因之间的显隐性关系,核不育又分为隐性核不育和显性核不育。棉花核雄性不育大多是由隐性基因控制,而且又以单基因为主。国内外现已鉴定的棉花细胞核雄性不育系如表 1^[1]。

1.2 细胞质雄性不育(Cytoplasmic Male Sterility, CMS)

细胞质雄性不育是一种因线粒体和(或)叶绿体基因区域改变所导致的不能产生有活力花粉的母性遗传性状,其遗传方式不符合孟德尔规律,是高等植物普遍存在的现象,广泛存在于大约 200 个物种。棉花 CMS 研究最早于美国,20 世纪 60 年代 Meyer 通过远缘杂交培育成 DES-HAMS277、DES-HAMS16 两个细胞质不育系,并成功选育出其恢复系 DES-HAF277 和 DES-HAF16。之后经过多个国家科研人员的努力,又有一些新的胞质不育系被鉴定(表 2)^[1]。

表 1 国内外鉴定出的棉花细胞核雄性不育系

Table 1 Cotton genic male sterile lines identified at home and abroad

基因符号	棉种	育性表现
ms_1	陆地棉	部分不育
ms_2	陆地棉	完全不育
ms_3	陆地棉	部分不育
Ms_4^*	陆地棉	完全不育
$ms_5 ms_6$	陆地棉	完全不育
Ms_7^*	陆地棉	完全不育
$ms_8 ms_9$	陆地棉	花药不开裂
Ms_{10}^*	陆地棉	完全不育
Ms_{11}^*	海岛棉	完全不育
Ms_{12}^*	海岛棉	完全不育
ms_{13}	海岛棉	完全不育
ms_{14}	陆地棉	完全不育
ms_{15}	陆地棉	完全不育
ms_{16}	陆地棉	部分不育
Ms_{17}^*	陆地棉	完全不育
Ms_{18}^*	海岛棉	完全不育
Ms_{19}^*	海岛棉	完全不育

注: * 为显性基因。

1.3 温敏雄性不育(Temperature Sensitive Male Sterility)

温敏雄性不育是指花粉育性受环境温度控制,当外界温度超过某一临界值,雄蕊育性发生转变。宇文璞最先报道棉花温敏雄性不育现象,他在陆海杂种芽黄不育株与中棉所 10 号杂交的后代中发现了具温敏特性的芽黄 A 不育类型^[2]。邵圣才等从 1991 年开始着手棉花温敏雄性不育系的选育工作,已育成稳定的温敏雄性不育两用系“48043”^[3]。2003 年余筱南报道湖南农业大学经过多年研究,选育出遗传稳定,纤维品质优势明显的温敏雄性不育系——特棉 S-1,并申请了国家发明专利^[4]。

表 2 现有的棉花细胞质雄性不育系

Table 2 Present cotton cytoplasmic male sterile lines

不育系名称	所属细胞质	培育年份
C9	异常棉(B ₁)	Meyer, 1965
/	亚洲棉(A ₁)	Meyer, 1965
P24-6A 等	亚洲棉(A ₂)	韦贞国等, 1987
HAMS16	哈 克 尼 西 棉	Meyer, 1975
HAMS277	(D ₂₋₂)	
/	陆地棉(AD) ₁	Thombre & Me- hetre, 1979
晋 A	陆地棉(AD) ₁	袁钧等, 1996
104-7A	陆地棉(AD) ₁	贾占昌, 1990
湘远 A	海岛棉(AD) ₂	周世象, 1992
三裂棉	三裂棉(D ₈)	Stewart, 1992

2 雄性不育机理研究

2.1 雄性不育的细胞学研究

棉花小孢子败育时期各异,从花粉母细胞(pollen mother cell, PMC)到双核花粉粒时期都有可能发生,大部分不育系小孢子败育时间持续较长,不局限于某一特定时期。为了方便,按照小孢子发育的 4 个时期分别讨论:(1)花粉母细胞形成过程中异常。在花粉母细胞形成时,有些药室已有部分花粉母细胞解体、坏死,或者所有花粉母细胞都解体,仅剩下一些坏死组织,从而引起雄性不育。(2)减数分裂过程中异常。花粉母细胞能进入减数分裂时期,但仅停留在减数分裂前期 I,之后就退化解体(104-7A);再如 ms₈ms₉ 不育系,二分体形成后,绒毡层细胞提前解体导致四分体散开后小孢子缺乏营养而解体。绒毡层能合成和分泌胼胝质酶,分解花粉母细胞和四分体的胼胝质壁,使单核花粉粒分离,绒毡层的退化与小孢子母细胞的败育密切相关^[5-6]。(3)单核期败育。减数分裂期后胼胝质壁溶解,单核花粉粒从四分体中游离出来,释放到花粉囊中。进入这一时期不久,原生质体开始收缩,细胞核和细胞质浓缩在小孢子中央,随后核膜溶解,核物质逐渐变小,直至最后细胞核全部溶解^[7]。(4)双核期败育。单核花粉粒有丝分裂后形成两个大小悬殊的细胞,大的为营养细胞(vegetative cell),小的为生殖细胞(generative cell),有些不育系就是由于这两个细胞的解体而导致不育的,如 ms₅ms₆ 不育系^[8-9]。

2.2 雄性不育的生理生化研究

雄性不育发生必然是由某种物质如酶、蛋白质、降解物质或代谢过程发生异常变化导致的,所以人们试图通过对比不育和可育花药代谢过程中

的差异,从生理生化的角度探索雄性不育产生原因。根据现有研究成果:(1)不育花药碳水化合物代谢异常。一是淀粉合成受阻,不育花药淀粉含量比可育花药低。研究表明,随着花药发育,可育花药淀粉含量逐渐升高,可溶性糖含量逐渐降低,而不育花药淀粉含量增加和可溶性糖含量减少不明显,不育花药后期缺乏淀粉积累^[10];对洞 A 型核雄性不育系的研究也得到了同样的结论^[11]。二是同工酶缺少特征带和酶活性较低。王学德对 5 个发育时期的花药进行淀粉酶同工酶分析看出,不育花药在造孢细胞增殖时期开始就缺少一个特征带 Amy-2,到花粉成熟期缺少的酶带更多,而且不育花药淀粉酶活性始终较低;黄晋玲等对棉花晋 A 细胞质雄性不育系与线粒体有关的酶活性分析时指出,在花粉发育的各时期晋 A 不育系酶活性比其保持系明显要低^[12];三是脂肪含量始终较低。在花药发育的各个时期,不育花药脂肪含量始终比可育花药脂肪含量低。(2)不育花药蛋白质合成受阻和氨基酸组成异常。一是蛋白质合成受阻,减数分裂时期,不育花药可溶性蛋白含量明显低于可育花药。减数分裂时期各种代谢旺盛,需要较多蛋白以满足花药组织合成需要,蛋白质缺乏将导致花药组织结构异常;二是氨基酸组成异常,宋宪亮等对 ms₅ms₆ 不育系花药研究发现,游离天门冬氨酸、谷氨酸含量明显高于可育花药,脯氨酸和苯丙氨酸含量明显低于可育花药^[10]。(3)酶和激素变化异常,植物雄性不育系生殖器官内源激素含量与其保持系不同,雄性不育的发生伴有内源激素的变化。Singh 等在总结前人相关研究时指出,生长素含量的增加、乙烯的过度产生、ABA 水平的提高以及赤霉素和细胞分裂素含量的降低都将导致雄性不育。李成奇对晋 A 及其保持系酯酶过氧化物酶电泳分析时指出,晋 A 及其保持系两种同工酶在所有器官上均具有一些共同的酶带,在营养器官上无较大差别。进入生殖阶段,受育性基因影响,晋 A 较其保持系明显缺少特征谱带^[13]。宋宪亮在研究了 ms₅ms₆ 不育系和洞 A 型核雄性不育株和可育株不同发育时期花药 POD 活性、IAA、GA₃ 和 ABA 含量的动态变化后得出,在花药主要败育时期以前,不育花药与可育花药相比,POD 活性、ABA 含量明显偏高,IAA、GA₃ 含量明显偏低^[11,14]。

2.3 雄性不育的分子生物学研究

近年来对细胞质雄性不育研究主要集中在两

个方面,一是不育系和保持系在叶绿体和线粒体基因组结构、转录和翻译产物方面的差异,及其与雄性不育的关系,二是恢复基因对育性的调控^[15]。叶绿体是植物特有的细胞器,与线粒体一样具有自主性,是高等植物核外另一类遗传系统。虽然许多学者研究了叶绿体 DNA(cpDNA)对 CMS 的影响,但结论存在分歧^[16-18]。

线粒体存在于真核生物的所有细胞器中,提供细胞内生命活动所需的大部分能量。虽然它有独立的基因组,但是组成它的大部分蛋白质是由核基因组编码的,只有约 10% 由其本身基因组编码。线粒体与 CMS 关系的研究取得了一些进展^[19-20]。根据已有研究成果,CMS 的可能形成机制:(a)线粒体基因组中新的嵌合阅读框与其邻近的保守基因共转录,造成保守基因的单顺反子转录本减少,从而减少保守基因编码的蛋白质,致使植物某些功能异常或者缺失而发生不育;(b)新的嵌合阅读框编码一种毒蛋白质,该蛋白质干扰保守基因的生物活性或者干扰花药发育的生理生化过程,从而中断花粉发育^[21-22]。而且,这种假设已经在一些植物上被初步证实^[23]。

在棉花中,对细胞质雄性不育研究最早。Chen 报道叶绿体 Rubisco 大亚基的变异与不育有关,Galau 研究得出不育系和保持系间叶绿体 DNA 限制性酶切片段长度具有明显的差异。王学德也以实验证明了细胞质不育与线粒体基因变异相关,其研究表明,不育花药线粒体内缺少一种约 31 kDa 的多肽,而且不育系线粒体 DNA 缺少一个分子量为 1.9 kb 的与 cox II 基因同源的片断^[24]。黄晋玲采用 5 对叶绿体和 3 对线粒体通用引物对对晋 A 不育系及其保持系进行了基因组 DNA PCR 扩增,没有检测到多态性,但酶切后发现 8 个多态性的叶绿体 CAPS 标记,而且用线粒体中常见的基因作探针对基因组 DNA 进行 RFLP 研究也检测到了多态性^[25]。

细胞核雄性不育是由核基因控制的,一个物种控制育性的基因位点可能很多,但核不育往往由一对核基因控制。在拟南芥菜、玉米、水稻、番茄、大麦中已分离出多种细胞核雄性不育基因^[26-27]。在棉花上,至今没有看到雄性不育基因被克隆的报道。只有一些初步的探索,如侯磊在研究棉花洞 A 雄性不育和可育花药基因表达差异,但仅得到一段与植物 ADP-ribosylation factor (ARF) 基因有较高相似性的片段^[28]。但是,自从 1998 年拟南芥上发

现编码腺嘌呤磷酸核糖基转移酶(APRT)基因发生突变将导致植株发生雄性不育后,这方面的研究引起了广泛关注^[29]。在水稻和小麦温敏核不育系研究已发现,不育系和保持系 APRT 基因间发生了单核苷酸突变现象^[30-31]。这也给我们以启示,在棉花核雄性不育系上是否也有该现象发生也是一个值得研究的课题。

3 棉花雄性不育系的应用

我国是较早以核雄性不育系“一系两用法”利用棉花杂种优势的国家,在生产上广泛应用的不育系主要有单隐性(ms₁₄)和双隐性(ms₅ms₆)不育材料。为适应生产需要,对已有不育系改造和优势组合选配的活动从未停止过。四川省棉花所从 20 世纪 70 年代起,在研究自选棉花隐性核不育株遗传性的基础上,利用兄妹交,育成“洞 A”和“473A”核不育两用系^[32],1987 年又在 473A 不育系基础上输入抗病因子,历经 10 年育成抗枯萎病核不育两用系抗 A₁,之后又陆续培育成抗病虫不育系抗 A₂ 和抗 A₃。在此基础上选配了大量在生产上推广应用的杂交种,如川杂 11 号^[33]、川杂 12 号、川杂棉 14、15^[34]。在双隐性核不育材料上,许多育种单位通过杂交、回交转育等方法已培育出抗病虫、耐寒、耐旱不育品种(系),如中棉所利用 ms₅ms₆ 培育的中抗 A 不育系^[35],中棉所 38、南农 98-4^[36]、南农 6 号^[37]。1987 年洞 A 核雄性不育完全保持系(MB)的成功培育,打破了核不育系不能应用“三系法”制种的局限^[38],也开辟了核不育系应用的新途径,选育的杂交组合有川优 1 号等^[39]。

哈克尼西棉细胞质雄性不育系是棉花上研究最多的胞质不育系,但是由于其胞质含有产量不利因子,优势组合筛选缓慢。各育种单位正通过常规和基因工程方法改良三系,克服其缺点以加快优势组合的选育进程,如王学德用根癌农杆菌介导法,将一个具有抗逆性能的谷胱甘肽 S 转移酶(Glutathione S-transferase,GST)基因(gst)导入恢复系 DES-HAF277,筛选出强恢复力的“浙大强恢”^[40]。

4 存在问题

4.1 棉花雄性不育生理生化和分子生物学基础研究滞后

棉花雄性不育的生理生化基础研究较少,现有

的研究仅停留在定性层面上,选用的材料主要集中在“洞 A、ms₅ms₆、晋 A”等少数不育类型,很难对棉花雄性不育机理形成整体的认识。而且,棉花基因组很大,从分子水平上研究也存在很多困难,所以到目前为止,还没有分离出雄性不育基因。分离产物未知基因的方法有很多种,DNA 标签法是最常用方法之一,在拟南芥、烟草等模式植物上已经取得了许多成果,但是由于其需要建立庞大的突变群体,适用于基因组小、生长周期短的植物,在棉花上使用该方法分离目的基因是难以想象的;扣除杂交、mRNA 差别显示和抑制消减杂交(SSH)等也是常用方法,利用这些技术分析近等基因系或者突变群体,寻找差异表达基因,然后对其进行克隆、分离和功能验证,直至找到不育基因。

4.2 现有雄性不育系在生产应用上存在的缺陷

生产中应用的不育系主要有胞质不育系和核不育系两种类型,但都存在一定缺陷。细胞质雄性不育系由于其胞质含有产量不利因子,恢复源狭窄,恢复力弱,强优势组合筛选缓慢。克服胞质不育系缺陷的方法有多种,第一是通过常规育种方法改良现有不育系和恢复系,提高恢复系恢复力,进而筛选优势组合。第二种方法,运用转基因工程技术,将构建的嵌合基因转化植株,培育含产量有利因子、恢复源广泛的新雄性不育材料。例如将花粉或花药特异启动子、细胞毒素基因以及转录终止子 3 部分组装构建成嵌合基因,细胞毒素的特异时空表达能选择性地破坏与花药发育相关的某些器官或组织,阻断其发育进程以获得不育材料;还可以通过反义 RNA 技术阻断与花粉发育相关基因的表达以获得雄性不育材料^[41-42]等。

核雄性不育系可以一系两用,但必须拔除一半的可育株,影响杂交种制种产量。通过转基因技术,将一些指示性状,如无腺体、紫叶棉、鸡脚叶以及抗除草剂等基因与不育基因连锁,使之同步表达,在苗期通过肉眼观察提前拔除可育株,以减少损失。

参考文献:

- [1] 张天真,靖深蓉. 杂交棉选育的理论与实践[M]. 北京:科学技术出版社,1998,64-67.
- [2] 宇文璞. 棉花不育系对温度反应研究初报[J]. 中国棉花,1990,17(2):19-20.
- [3] 邵圣才. 棉花温敏雄性不育两用系研究与利用[J]. 中国棉花,2000,27(12):18-20.
- [4] 余筱南,陈金湘,李瑞莲,等. 棉花温敏雄性不育系的选育与应用研究简报[J]. 棉花学报,2003,15(6):380-381.
- [5] KU S J, Yoon H J, Suh H S, et al. Male-sterility of thermosensitive genic male-sterile rice is associated with premature programmed cell death of the tapetum[J]. *Planta*,2003,217(4):559-565.
- [6] 王学德,张天真,潘家驹. 细胞质雄性不育棉花小孢子发生的细胞学观察和线粒体 DNA 的 RAPD 分析[J]. 中国农业科学,1998,31(2):70-75.
- [7] 张天真,潘家驹. 陆地棉 473A 核雄性不育系小孢子败育的细胞学研究[J]. 南京农业大学学报,1991,14(3):7-11.
- [8] 李扬汉. 植物学[M]. 上海:上海科学技术出版社,1999:187-201.
- [9] 朱云国,张昭伟,王晓玲,等. 哈克尼西棉细胞质雄性不育系小孢子发生的超微结构观察[J]. 棉花学报,2005,17(6):382-383.
- [10] 宋宪亮,孙学振,刘英欣. 棉花 ms₅ms₆ 和雄性不育花药中碳水化合物和游离氨基酸的变化[J]. 棉花学报,2001,13(6):334-336.
- [11] 宋宪亮,孙学振,王洪刚,等. 棉花洞 A 型核雄性不育系花药败育过程中的生化变化[J]. 西北植物学报,2004,24(2):243-247.
- [12] 黄晋玲,杨鹏,李炳林. 棉花晋 A 细胞质雄性不育系酶活动的研究[J]. 棉花学报,2004,16(4):229-232.
- [13] 李成奇,石跃进,潘转霞,等. 棉花晋 A 及其保持系酯酶过氧化物酶 PAGE 电泳分析[J]. 华北农学报,2004,19(4):11-13.
- [14] 宋宪亮,孙学振,王明林,等. 陆地棉双隐性核不育系(ms₅ms₆)花药发育过程中 POD 活性和内源激素动态变化初探[J]. 中国农业科学,2003,36(7):861-863.
- [15] 李继耕. 细胞质雄性不育性的分子机理[J]. 遗传,1992,14(6):31-36.
- [16] Levings C S, Pring D R. The Texas cytoplasm of Maize[J]. *Sci*,1990,250:942-947.
- [17] Kadowaki K, Suzuki T, Kazama S. A chimeric gene containing the 5' portion of atp6 is associated with cytoplasmic male sterility of rice[J]. *Mol Gen Genet*, 1990,224:10-16.
- [18] 李继耕. 叶绿体遗传与细胞质雄性不育性[J]. 中国农业科学,1983,1:49-52.
- [19] ZHAN X Y, Wu H M, Cheung A Y, et al. Nuclear male sterility induced by pollen-specific expression of a ribonuclease[J]. *Sex plant Report*,1996,9(1):35-43.

- [20] SCHNABLE P S, Wise R P. The molecular basis of cytoplasmic male sterility and fertility restoration [J]. Trends in Plant Sciences, 1998, 3 (5):175-180.
- [21] 危文亮,王汉中,刘贵华. 植物细胞质雄性不育性与育性恢复的分子生物学研究进展[J]. 遗传,2005,27(4):651-658.
- [22] 孔祥海. 植物细胞质雄性不育分子生物学研究进展[J]. 中国生态农业学报,2004,12(3):35-39.
- [23] SARRIA R, Lyznik A, Vallejos C E, et al. Acytoplasmic male sterility-associated mitochondrial peptide in common bean is posttranslationally regulated [J]. Plant Cell, 1998,10:1217-1228.
- [24] 王学德. 细胞质雄性不育棉花线粒体蛋白质和 DNA 的分析[J]. 作物学报,2000,26(1):35-39.
- [25] 黄晋玲. 棉花晋 A 细胞质雄性不育系的遗传研究[D]. 山西:山西农业大学,2003.
- [26] ARTS M G M, Hodge R, Kalanticis K, et al. The Arabidopsis male sterility protein shares similarity with reductases in elongation condensation complexes[J]. Plant Journal,1997,12:615-623.
- [27] 刘海河. 西瓜 17AB 核雄性不育两用系的不育机理研究[D]. 南京:南京农业大学,2005.
- [28] 侯磊,肖月华,李先碧,等. 棉花洞 A 雄性不育系花药发育的 mRNA 差别显示[J]. 遗传学报,2002,29(4):359-363.
- [29] BARBARA M A, Chris S. Positive selection for male-sterile mutants of Arabidopsis lacking adenine phosphoribosyl transferase activity[J]. Plant Physiology,1988,86:1150-1154.
- [30] XING Q H, Ru Z G, Li J, et al. Cloning a second form of adenine phosphoribosyl transferase gene (TaAPT2) from wheat and analysis of its association with thermo-sensitive genic male sterility (TGMS)[J]. Plant Science,2005,169:37-45.
- [31] LI J, Liang C Y, Yang J L, et al. Cloning of the APRT Gene from Rice and Analysis of Its Association with TGMS[J]. Acta Botanica Sinica 2003, 45(11):1319-1328.
- [32] 张东铭,张相琼,周宏俊. 棉花抗枯萎核不育两用系抗 A₁ 的选育[J]. 中国棉花,1995,23(3):11-12.
- [33] 张相琼,周宏俊,王均明,等. 优质丰产抗病高优势杂交棉川杂 11 号[J]. 中国棉花,2000,27(7):28.
- [34] 张相琼,岳福良,周宏俊,等. 抗虫杂交棉川杂 12 号选育[J]. 中国棉花,2003,30(11):32-33.
- [35] 邢朝柱,郭立平,靖深蓉,等. 棉花抗虫核不育系——中抗 A 组合优势及昆虫传粉研究[J]. 作物学报,2002,28(4):574-576.
- [36] 张天真,朱协飞. “南农 98-4”杂交棉的选育[J]. 中国棉花,2002,29(9):30.
- [37] 张天真,朱协飞. 南农 6 号的选育及栽培技术要点[J]. 中国棉花,2004,31(8):18-19.
- [38] 张天真. 陆地棉洞 A 核雄性不育系及其 MB 保持系的遗传模式讨论[J]. 遗传,1995,17(6):30-33.
- [39] 毛正轩,黄观武,江卫,等. 棉花核不育二级法新型高优势杂交种川优 1 号[J]. 中国棉花,1999,26(7):26.
- [40] 朱云国,王学德,赵佩欧,等. 棉花恢复系的恢复力与花药谷胱甘肽 S 转移酶活性的关系[J]. 作物学报,2003,29(5):693-696.
- [41] KATSUNORI H, Sumie I, Kiyotaka O, et al. Antisense inhibition of a nuclear gene, BrDAD1, in Brassica causes male sterility that is restorable with jasmonic acid treatment [J]. Molecular breeding, 2003,11(4):325-336.
- [42] 朱玉贤,李毅. 现代分子生物学[M]. 北京:高等教育出版社,1997:460-466. ●