

赵华帅, 朱迪, 王永芬, 等. 航天诱变水稻雌性半不育突变体 *rs(s)* 的变异特性分析 [J]. 华南农业大学学报, 2023, 44(6): 875-880.
ZHAO Huashuai, ZHU Di, WANG Yongfen, et al. Variation characteristics of female semi-sterile mutant *rs(s)* in rice induced by space flight[J]. Journal of South China Agricultural University, 2023, 44(6): 875-880.

航天诱变水稻雌性半不育突变体 *rs(s)* 的变异特性分析

赵华帅[†], 朱迪[†], 王永芬, 唐秀秀, 付澳秋, 卢家毅, 王慧, 刘永柱

(华南农业大学 国家植物航天育种工程技术研究中心, 广东 广州 510642)

摘要:【目的】揭示航天诱变水稻雌性半不育的变异特性。【方法】以常规籼型水稻‘秋 B’ (野生型) 航天搭载诱变获得的雌性半不育突变体 *rs(s)* 为研究对象, 对其开展形态学、细胞学、生理学和遗传学研究。调查突变体与野生型及其正反交 F_1 、 F_2 群体结实率, 对亲本的花粉和胚囊育性进行细胞学观察, 测定突变体与野生型幼穗生长素 (IAA)、细胞分裂素 (TZR)、脱落酸 (ABA) 和赤霉素 (GA_3) 的含量变化。【结果】突变体 *rs(s)* 雄蕊发育正常但雌性半不育, 该性状受隐性单基因调控; 发育过程中子房干瘪瘦小, 柱头伸长不明显, 雌蕊在胚囊发育的有丝分裂阶段发生异常, 导致胚囊败育; IAA 含量在突变体幼穗分化第 6 阶段急剧增加。【结论】突变体 *rs(s)* 是一个新的雌性半不育突变体, 在有丝分裂阶段生长素含量急剧增加, 可能抑制了雌蕊的生长发育, 导致雌蕊发育畸形、雌性半不育。

关键词: 水稻; 雌性半不育; 有丝分裂; 生长素

中图分类号: S511; S330

文献标志码: A

文章编号: 1001-411X(2023)06-0875-06

Variation characteristics of female semi-sterile mutant *rs(s)* in rice induced by space flight

ZHAO Huashuai[†], ZHU Di[†], WANG Yongfen, TANG Xiuxiu, FU Aoqiu, LU Jiayi, WANG Hui, LIU Yongzhu

(National Engineering Research Center of Plant Space Breeding, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: 【Objective】To reveal the variation characteristics of female semi-sterility in rice induced by space flight. 【Method】The morphologic, cytological, physiological and genetic characteristics of a female semi-sterile mutant *rs(s)* obtained in conventional *indica* rice ‘Qiu B’ through space flight mutagenesis were studied. The setting rates of the mutant and its wild type, as well as their reciprocal cross F_1 and F_2 populations, were investigated. Cytological observations of pollen and embryo sac fertility of the mutant and the wild type were conducted. The content changes of auxin (IAA), cytokinin (TZR), abscisic acid (ABA) and gibberellin (GA_3) in young ears of parents were determined. 【Result】The mutant *rs(s)* was female semi-sterile and it had normal stamen development, indicating the semi-sterility might be controlled by a single recessive gene. During the development, the ovary was shrift and thin, the elongation of the stigma was not obvious, and the pistil was abnormal in the mitotic stage of embryo sac development, which led to embryo sac abortion. The content of IAA increased sharply at the 6th stage of young panicle differentiation. 【Conclusion】The mutant *rs(s)* is a new female semi-sterile mutant. The auxin content is up-regulated in the mitotic stage, which may be the main cause of pistil development malformation and female semi-sterility.

Key words: Rice; Female semi-sterility; Mitosis; Auxin

收稿日期: 2023-07-26 网络首发时间: 2023-09-05 10:03:40

首发网址: <https://link.cnki.net/urlid/44.1110.S.20230904.2034.002>

作者简介: 赵华帅, 硕士研究生, 主要从事水稻遗传育种研究, E-mail: 1094412079@qq.com; 朱迪, 硕士研究生, 主要从事水稻遗传育种研究, E-mail: zhudi_henan@163.com; †表示同等贡献; 通信作者: 刘永柱, 副研究员, 博士, 主要从事水稻育种技术创新及应用研究, E-mail: lively@scau.edu.cn

基金项目: 广东省重点领域研发计划 (2022B0202060006)

航天诱变育种是指利用空间环境下的高真空、微重力、强辐射等因素使种子内部 DNA 发生重组, 导致生物遗传性变异, 进而在地面选育出新材料、新种质的作物育种新技术^[1]。与地面传统诱变相比, 航天诱变具有突变范围更广、频率更大、易出现特殊突变体等优势^[2-3]。雌性不育现象在植物中普遍存在, 相较于雄性不育, 雌性不育更直接影响水稻的结实率^[4]。研究者根据胚囊的发育特点, 将其划分为 8 个阶段, 分别是孢原细胞形成期、大孢子母细胞形成期、大孢子母细胞减数分裂期、功能大孢子形成期、单核胚囊形成期、胚囊有丝分裂期、八核胚囊发育期和胚囊成熟期^[5]。雌性不育现象主要分为 3 种: 雌性器官转化为雄蕊、雌蕊结构不完整和胚囊发育异常^[6]。目前已获得的雌性不育突变体主要是由胚囊败育引起, 这也是导致水稻雌性不育的主要原因。

通过物理、化学诱变, 转基因技术等手段鉴别出的雌配子突变体, 已成为水稻雌性不育的主要研究材料。突变体 *osrpala* 是通过 T-DNA 插入获得的 1 个雌性不育材料, 该突变体胚囊完全败育, 减数分裂异常, 不能形成功能大孢子^[7]。从 EMS 突变体库发现 1 个由单隐性基因控制的雌雄不育突变体 *mfs1*, 该突变体内外稃退化, 胚囊内部结构分化不完全^[8]。通过穗颈注射技术将大黍基因组 DNA 导入水稻中, 获得 1 个雌性不育突变体 *fsv1*, 该突变体花粉育性正常, 雌性高度不育, 在雌配子发生过程中功能大孢子降解或功能退化, 无法形成正常胚囊^[9]。

有丝分裂是水稻有性生殖的关键过程, 在这一时期功能大孢子经过 3 次有丝分裂形成完整的七细胞八核结构, 为发育成成熟胚囊做准备^[10]。目前, 已克隆的参与水稻雌蕊有丝分裂过程的基因仅有 *OsDEES1* 和 *OsAPC6*, *OsDEES1* 通过信号传导调节胚囊早期发育, RNA 干扰导致 *OsDEES1* 沉默, 在有丝分裂期出现异常, 功能大孢子逐渐退化, 干扰雌配子体的形成^[11-12]。*OsAPC6* 编码一种与细胞周期相关的泛素连接酶, 调节功能大孢子的有丝分裂, 影响雌配子体的发育^[13-14], 但不影响雄配子发育。转录组测序分析发现, *OsAPC6* 的转录水平在 *esd1* 幼穗分化的第 6 阶段显著降低, *ESD1* 可能通过调控 *OsAPC6* 降解功能大孢子有丝分裂相关酶, 促进卵细胞的程序性死亡^[15]。

水稻雌性不育突变主要以插入突变和亚种间杂种为主, 突变方式单一, 没有其他性状突变体来源丰富, 极大限制了学者们对水稻雌性不育的研

究^[16]。在前期研究中, 华南农业大学国家植物航天育种工程技术研究中心利用航天搭载诱变, 在后代中筛选到 1 个稳定的雌性半不育突变体; 对该雌性不育突变体的研究将有利于揭示雌性不育变异特性, 为水稻育性研究提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 材料

本研究所使用的野生型材料原种 ‘秋 B’ (WT) 是广西农业科学院选育的常规籼型水稻; 雌性半不育突变体 *rs(s)*, 是原种 ‘秋 B’ 经航天诱变后选育的结实率降低, 且在后代中能够稳定遗传的突变体。

1.2 小穗育性调查

2021—2022 年在华南农业大学校内农场, 按 6×6 小区种植野生型、突变体和正反交杂种 F₁, 株、行间距 20 cm; F₁ 单株种植构建 F₂ 群体并双垄种植, 所有材料的田间管理方法与一般生产大田相同。

在成熟期排除边际, 野生型、突变体及 F₁ 植株各随机选取 9 株, 每株选 3 个结实最好的穗子, 调查结实率; 利用野生型的花粉对 *rs(s)* 进行连续 7 d 的辅助饱和授粉, 调查结实率; 随机选取 F₂ 群体中 206 株植株, 每株取 3 个结实最好的穗子调查结实率。

1.3 花粉育性和花粉离体萌发率考察

选取野生型与突变体 *rs(s)* 正在开花的主穗, 在载玻片上滴入 10 g/L I₂-KI 溶液, 用镊子轻轻夹碎花药, 释放花粉粒, 在光学显微镜下观察花粉育性, 判断标准: 可育花粉呈圆形黑褐色, 不可育花粉颜色较浅或无色^[17]。花粉活力的测定采用花粉粒离体萌发的方法^[18], 取适量花粉放入滴有培养液的载玻片上, 将载玻片放在垫有湿润滤纸的培养皿中, 置于 33 ℃ 培养箱中培养 2 h, 在显微镜下观察花粉离体萌发情况, 花粉管长度超过花粉粒直径 1/2 的为萌发花粉。

1.4 整体染色与透明技术观察胚囊结构

取野生型与 *rs(s)* 即将开花的小穗, 在 FAA 固定液中固定 24 h, 之后使用体积分数为 50%、60% 和 70% 的乙醇溶液逐级清洗; 使用解剖针挑出子房; 使用体积分数为 50%、30% 和 10% 的乙醇溶液和蒸馏水逐级对子房复水; 在 20 g/L 的硫酸铝钾溶液中媒染; 之后将子房放入 10 mg/L 的曙红染液中染色 12 h; 以体积分数为 30%、50%、70%、85% 和 95% 的乙醇溶液对子房进行梯度脱水, 在无水乙醇与水杨酸甲酯体积比为 1:1 的混合液体中

预处理 12 h, 水杨酸甲酯单独处理 12 h 以上, 在 LSM880 激光共聚焦显微镜下观察^[19]。

1.5 内源激素含量测定

分别取野生型与突变体 *rs(s)* 在幼穗分化第 5、6 阶段的幼穗, 作为激素测定样品, 每个时期 3 次生物学重复, 测定幼穗中生长素 (IAA)、细胞分裂素 (TZR)、脱落酸 (ABA) 和赤霉素 (GA₃) 的含量, 并计算平均值。

1.6 数据分析

本研究所有数据使用 SPSS 软件和 Excel 软件进行处理; 用卡方检验来验证雌性半不育突变体的遗传特性。

2 结果与分析

2.1 育性分布

由图 1 可知, 野生型结实率 80.9%, 突变体 *rs(s)* 结实率 54.6%, 相比野生型下降了 26.3 个百分点, 差异极显著 ($P < 0.01$); 以原种 ‘秋 B’ 为父本对突变体 *rs(s)* 进行连续 7 d 的辅助饱和授粉, 结实率为 58.3%, 与 *rs(s)* 自然授粉结实率差异不显著; 野生型和 *rs(s)* 正反交杂种 F₁ 的结实率, 分别是 77.36% 和 75.28%, 差异不显著; 野生型与 F₁ 的结实率差异不显著, 但突变体 *rs(s)* 与野生型和 F₁ 差异极显著; 推测半不育表型受隐性基因调控, 导致 *rs(s)* 半不育的原因与雌蕊发育异常有关。

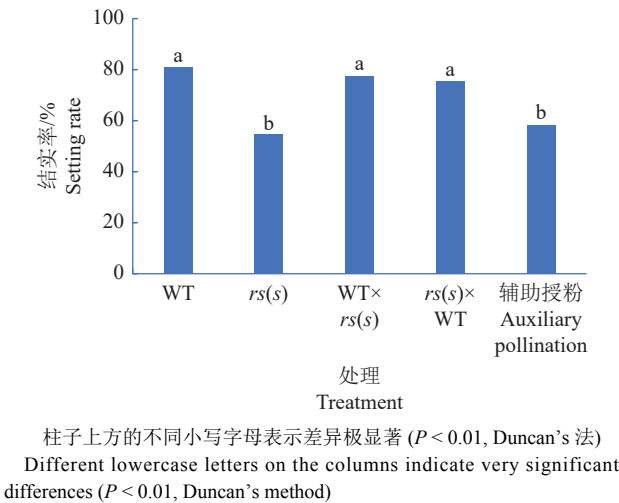


图 1 野生型 (WT) 与突变体 *rs(s)* 及其正反交 F₁ 和辅助授粉的结实率
Fig. 1 The setting rates of wild type (WT), mutant *rs(s)* as well as their reciprocal cross F₁ and auxiliary pollination

以野生型为母本、突变体 *rs(s)* 为父本构建 F₂ 群体, 调查群体中 206 株植株的结实率。如图 2 所示, 小穗育性表现出较大的变异幅度, 从 15%~94% 呈现连续的双峰分布, 在 55% 和 80% 处有较

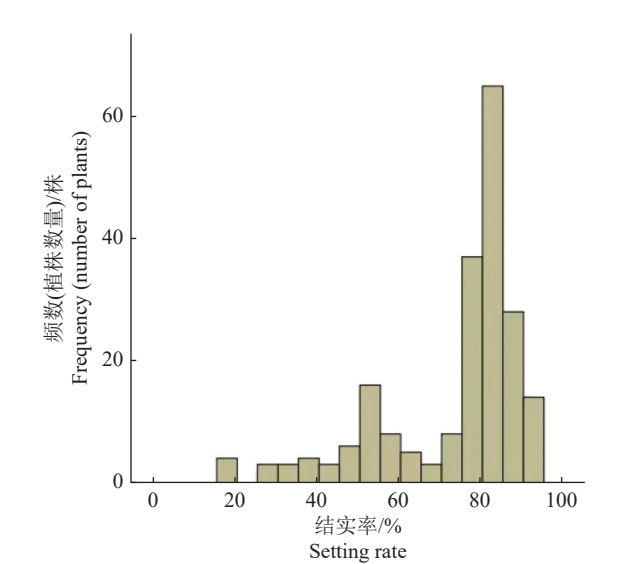


图 2 F₂ 群体结实率分布直方图
Fig. 2 Distribution histogram of setting rate of F₂ population

明显的 2 个峰, 最低谷出现在 70% 左右, 以 70% 为界线进行分组, 可以分成结实率高于 70% 的可育株 (151 株) 和结实率低于 70% 的半不育株 (55 株) 2 个集团, 对可育株集团和半不育株集团进行卡方测验, $\chi^2=0.233 < \chi_{0.05}^2=3.38$, 可育植株与半不育植株的数量比例符合 1 对基因的分离比 3:1, 说明突变体 *rs(s)* 的半不育表型受 1 对隐性基因控制。

2.2 亲本的花粉育性和胚囊育性

对亲本的表型性状进行调查发现, 与野生型相比, 突变体 *rs(s)* 的株高、穗长均有所增加 (图 3a、3b); 突变体 *rs(s)* 的花器官外部结构及特征与野生型差异明显, 雄蕊结构完整且花药饱满, 整体发育正常, 但雌蕊表现出子房干瘪瘦小、柱头伸长不明显等特征 (图 3c、3d)。细胞学观察显示, 野生型和突变体 *rs(s)* 的花粉育性分别为 93.02% 和 90.75%, 均达到 90% 以上 (图 4); 花粉粒离体萌发率分别为 78.88% 和 80.33%, 均达到 80% 左右 (图 5)。经 *t* 检验分析, 野生型和 *rs(s)* 的花粉育性和花粉离体萌发率均未表现出显著差异, 表明突变体 *rs(s)* 的雄蕊发育正常。

对野生型和突变体 *rs(s)* 的成熟子房进行观察, 128 个野生型胚囊中, 正常率为 89.06%, 139 个突变体胚囊中, 正常率为 59.71%, 突变体胚囊的正常率相比野生型下降了 29.35 个百分点。胚囊结构见图 6。图 6a 为正常可育的胚囊, 具有完整的七细胞八核结构, 胚囊内部包含 1 个卵细胞、2 个助细胞、2 个极核和 3 个反足细胞; 胚囊退化占异常胚囊总数的 14.30%, 表现为空胚囊, 胚囊内无任何细胞结

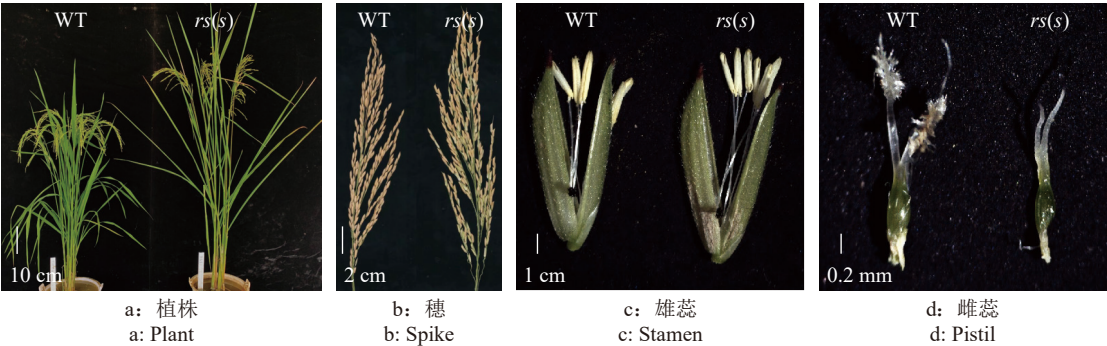


图 3 野生型 (WT) 与突变体 *rs(s)* 表型及花器官结构观察

Fig. 3 Phenotype and floral organ observation of wild type (WT) and mutant *rs(s)*

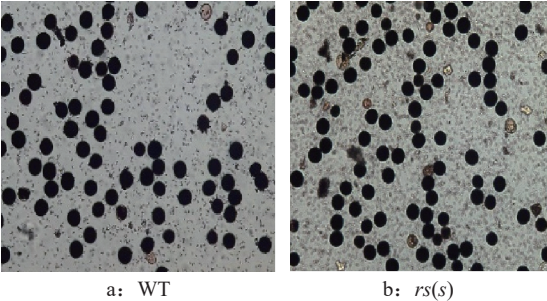


图 4 野生型 (WT) 与突变体 *rs(s)* 花粉碘染观察

Fig. 4 Observation of iodine staining for wild type (WT) and mutant *rs(s)* pollens

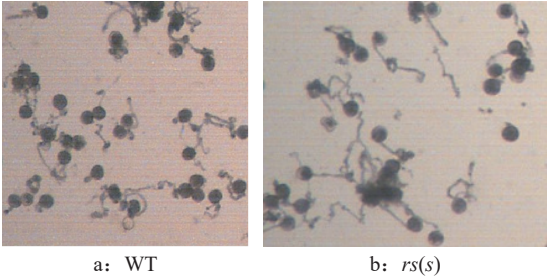
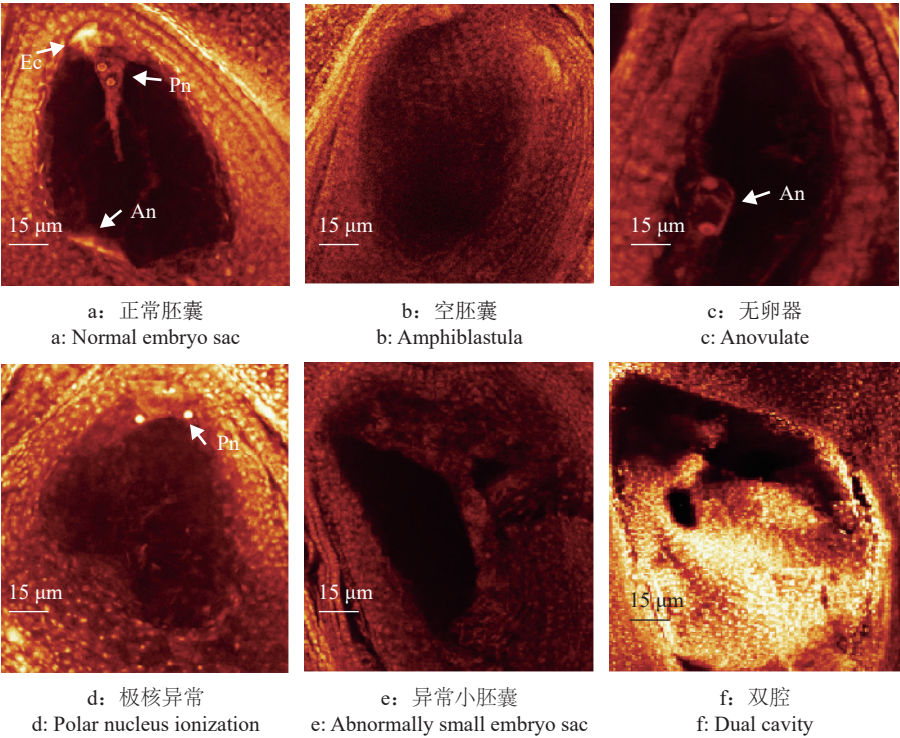


图 5 野生型 (WT) 与突变体 *rs(s)* 花粉粒离体萌发观察

Fig. 5 Observation of in vitro germination for wild type (WT) and mutant *rs(s)* pollen grains

构 (图 6b); 胚囊中无卵器占异常胚囊总数的 67.90%, 主要表现为胚囊内只有反足细胞团 (图 6c); 极核异

常主要表现为极核游离 (图 6d), 极核数目增加或减少及双腔等类型相对较少 (图 6e、6f)。76.80% 的异常胚囊存在不同程度的七细胞八核结构不完整现



Ec: 卵细胞, Pn: 极核, Ap: 反足细胞
Ec: Egg cell, Pn: Polar nucleus, Ap: Antipodal cell

图 6 突变体胚囊败育的主要类型

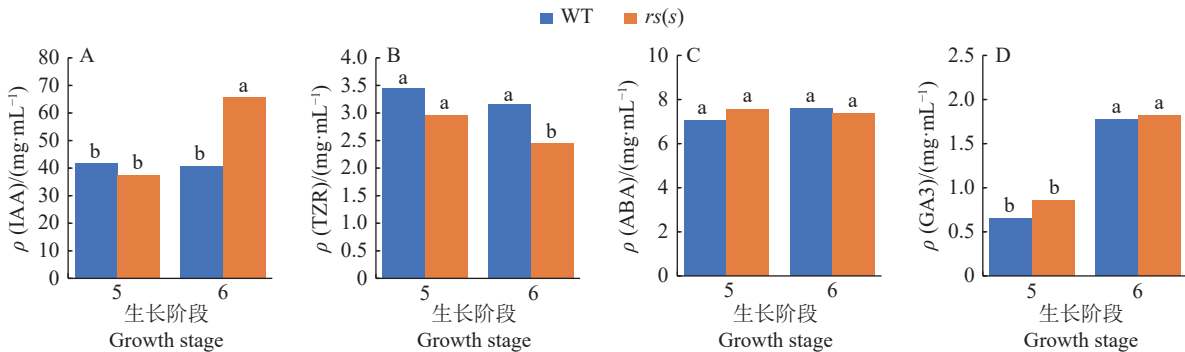
Fig. 6 Main types of embryo sac abortion in mutant

象, 但存在细胞结构, 推测大部分胚囊在减数分裂阶段正常, 能够形成功能大孢子, 但在有丝分裂阶段出现异常, 导致胚囊败育。

2.3 野生型和突变体 *rs(s)* 的激素含量变化

为探究水稻雌性半不育突变体的分子影响机制, 我们首先测定了野生型与突变体 *rs(s)* 在幼穗分化第 5、6 阶段的幼穗激素含量变化。由图 7 可知, 突变体 *rs(s)* 的 IAA 含量在第 5 阶段与野生型差异不大, 但在第 6 阶段极显著增加, 比 *rs(s)* 第 5 阶段增加了 76.2%, 比野生型第 6 阶段增加了 61.5%,

经 Duncan's 多重比较分析, 均在 $P < 0.01$ 水平差异显著, 而野生型在第 5 阶段和第 6 阶段差异不明显。*rs(s)* 中 TZR 含量在第 5、6 阶段均低于野生型, 在第 6 阶段差异极显著 ($P < 0.01$), 且在第 5、6 阶段呈现下降趋势, 第 6 阶段相比第 5 阶段下降了 17.5%, 相比野生型第 6 阶段下降 22.7%。野生型与 *rs(s)* 在幼穗分化第 5、6 阶段的 ABA 与 GA₃ 含量未表现明显的差异。因此, 推测在幼穗分化第 6 阶段生长素含量的增加和细胞分裂素的下降, 可能影响了突变体 *rs(s)* 雌蕊的生长发育。



各小图中, 柱子上方的不同小写字母表示差异极显著 ($P < 0.01$, Duncan's 法)
In each figure, different lowercase letters on the columns indicate very significant differences ($P < 0.01$, Duncan's method)

图 7 野生型 (WT) 和突变体 *rs(s)* 的激素含量变化

Fig. 7 Changes of hormone content in wild type (WT) and mutant *rs(s)*

3 结论与讨论

3.1 *rs(s)* 可能是一个新的雌性半不育突变体

水稻雌配子败育现象较少, 通常伴随雄性不育, 单纯雌不育突变体不易获得, 典型的雌性不育植株通常表现出种子发芽率低、子房干瘪、无花柱和柱头或柱头伸长不明显等特征^[20]。减数分裂和有丝分裂是水稻有性生殖的 2 个关键过程, 包含细胞数目的增加以及功能分化, 决定胚囊的正常发育^[10]。水稻雌性不育的形成原因复杂, 在雌蕊发育的过程中, 任何一个时期发生异常都可能会导致雌性不育^[21]。目前对雌性不育的研究主要集中在减数分裂阶段的同源染色体配对和功能大孢子, 而对有丝分裂异常导致的雌性不育现象的研究较少^[22]。本研究通过航天诱变获得的雌性半不育突变体 *rs(s)*, 雄蕊发育正常, 但雌蕊在胚囊发育的有丝分裂阶段异常, 不能形成完整的七细胞八核结构; 花器官表现出子房干瘪瘦小、花柱和柱头伸长不明显等典型雌性不育特征, 与前人的结论^[20] 一致, 且胚囊发育在有丝分裂阶段发生异常, 败育时期特殊, 材料来源新颖, 可能是一个新的雌性半不育突变体, 具有较高的研究价值。

3.2 生长素参与调控水稻雌蕊发育

通过对水稻、石榴和白菜等雌性不育材料进行

转录组分析发现, 差异表达基因在激素的信号转导通路显著富集^[23-26]。生长素的内稳态和极性运输是各种雌蕊组织形成的关键因素, 在白菜 *fsm* 突变体中, 随着生长素含量升高, 雌蕊的生长发育受到抑制, 导致子房干瘪瘦小、柱头伸长不明显, 胚囊败育^[27-28]。研究表明植物激素转导相关基因的缺失会抑制一核、二核和四核阶段的有丝分裂, 包括一些生长素运输 (*PIN1*、*AUX1*、*LAX1*), 生长素合成 (*YUC1*、*YUC2*、*YUC8*、*TAA1*) 和细胞分裂素合成 (*CKX*、*LOG*) 相关基因。*AUX1/LAX* 是生长素转运蛋白家族主要的输入载体, *PIN* 是主要的输出载体, *PIN* 基因表达量下调, 使生长素外向转运受到抑制, 雌蕊中生长素含量升高, 抑制雌蕊生长^[29]。细胞分裂素主要存在于根尖、嫩叶、幼穗等分裂旺盛的部位, 可以调控细胞周期的 G1/S 期和 G2/M 期的转变及心皮的发育, 在拟南芥的心皮中检测到强烈的细胞分裂素响应信号^[30]。研究表明, 生长素含量升高会抑制蔗糖转运蛋白的活性, 导致蔗糖从源到库的流通不畅, 叶片中的蔗糖无法为雌蕊的生长发育提供足够的营养物质^[31-32]。突变体 *rs(s)* 在幼穗分化的第 6 阶段, 生长素含量急剧增加, 导致雌蕊发育畸形, 子房干瘪瘦小, 胚囊发育停滞在有丝分

裂阶段,但胚囊发育异常是否与生长素抑制了蔗糖转运蛋白的活性有关,仍需进一步研究。

参考文献:

- [1] 王乃彦. 开展航天育种的科学研究工作, 为我国农业科学技术的发展做贡献[J]. 核农学报, 2002, 16(5): 257-260.
- [2] 陈志强, 周丹华, 郭涛, 等. 水稻航天生物育种研究进展[J]. 华南农业大学学报, 2019, 40(5): 195-202.
- [3] 吴德志, 刘永柱, 郭涛, 等. 实践八号育种卫星搭载籼稻的诱变效应研究[J]. 核农学报, 2010, 24(2): 209-213.
- [4] XU J, YANG C, YUAN Z, et al. The ABORTED MICROSPORES regulatory network is required for post-meiotic male reproductive development in *Arabidopsis thaliana*[J]. *The Plant Cell*, 2010, 22(1): 91-107.
- [5] 赵世绪, 杜中, 凌祖铭. 用子房整体透明法和微干涉差显微镜研究水稻的胚胎发育[J]. 遗传, 1993, 15(4): 33-52.
- [6] 凌定厚, 马镇荣, 陈梅芳, 等. 起源于体细胞培养的籼稻雌性不育突变[J]. 遗传学报, 1991, 18(5): 446-451.
- [7] 常玉晓. 水稻 T-DNA 插入突变体侧翼序列的分离和水稻 DNA 复制蛋白 *RPA1a* 及 *RPA2-3* 基因的功能研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2010.
- [8] DING L, LI S C, WANG S Q, et al. Phenotypic characterization and genetic mapping of a new gene required for male and female gametophyte development in rice[J]. *Molecular Breeding*, 2012, 29: 1-12.
- [9] 黄祯, 赵炳然, 胡远艺, 等. 水稻突变体 FSV1 雌不育基因的初步定位[J]. 杂交水稻, 2010, 25(S1): 273-275.
- [10] 官文祥, 邓赟, 李小旭, 等. 水稻雌性不育分子机理研究进展[J]. 分子植物育种, 2017, 15(2): 672-684.
- [11] DELTEIL A, GOBBATO E, CAYROL B, et al. Several wall-associated kinases participate positively and negatively in basal defense against rice blast fungus[J]. *BMC Plant Biology*, 2016, 16: 17. doi: 10.1186/s12870-016-0711-x.
- [12] WANG N, HUANG H, REN S, et al. The rice wall-associated receptor-like kinase gene *OsDEES1* plays a role in female gametophyte development[J]. *Plant Physiology*, 2012, 160(2): 696-707.
- [13] AWASTHI A, PAUL P, KUMAR S, et al. Abnormal endosperm development causes female sterility in rice insertional mutant *OsAPC6*[J]. *Plant Science*, 2012, 183: 167-174.
- [14] KUMAR M, BASHA P O, PURI A, et al. A candidate gene *OsAPC6* of anaphase-promoting complex of rice identified through T-DNA insertion[J]. *Functional & Integrative Genomics*, 2010, 10(3): 349-358.
- [15] WANG T, LI Y, SONG S, et al. EMBRYO SAC DEVELOPMENT 1 affects seed setting rate in rice by controlling embryo sac development[J]. *Plant Physiology*, 2021, 186(2): 1060-1073.
- [16] 黎燕霞, 宋书锋, 王天抗, 等. 水稻的雌性不育研究进展[J]. 分子植物育种, 2023, 21(5): 1658-1664.
- [17] CHANG Y, GONG L, YUAN W, et al. Replication protein A (RPA1a) is required for meiotic and somatic DNA repair but is dispensable for DNA replication and homologous recombination in rice[J]. *Plant Physiology*, 2009, 151(4): 2162-2173.
- [18] 王胜华, 陈放, 周开达. 水稻花粉的离体萌发[J]. 作物学报, 2000, 26(5): 609-612.
- [19] 傅雪琳, 卢永根, 李金泉, 等. 亚洲栽培稻与普通野生稻种间杂种花粉和胚囊败育研究[J]. 植物遗传资源学报, 2008, 9(3): 362-366.
- [20] 钟蓉, 肖郁明, 高方远, 等. 植物雌性不育的研究进展[J]. 大自然探索, 1998, 17(1): 75-79.
- [21] ZENG Y, HU C, LU Y, et al. Abnormalities occurring during female gametophyte development result in the diversity of abnormal embryo sacs and leads to abnormal fertilization in *indica/japonica* hybrids in rice[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2009, 51(1): 3-12.
- [22] TENG C, DU D, XIAO L, et al. Mapping and identifying a candidate gene (*Bnmfs*) for female-male sterility through whole-genome resequencing and RNA-Seq in rapeseed (*Brassica napus* L)[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 2086. doi: 10.3389/fpls.2017.02086.
- [23] 龙思芳, 张大双, 彭强, 等. 水稻雌性半不育突变体 *M21* 的细胞学研究和基因的初步定位[J]. 分子植物育种, 2017, 15(4): 1371-1377.
- [24] ZHANG K, SONG Q, WEI Q, et al. Down-regulation of *OsSPX1* caused semi-male sterility, resulting in reduction of grain yield in rice[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2016, 14(8): 1661-1672.
- [25] YANG L, WU Y, YU M, et al. Genome-wide transcriptome analysis of female-sterile rice ovule shed light on its abortive mechanism[J]. *Planta*, 2016, 244(5): 1011-1028.
- [26] CHEN L, JIE Z, LI H, et al. Transcriptomic analysis reveals candidate genes for female sterility in pomegranate flowers[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1430. doi: 10.3389/fpls.2017.01430.
- [27] XU Y, XIAO M, LIU Y, et al. The small auxin-up RNA *OsSAUR45* affects auxin synthesis and transport in rice[J]. *Plant Molecular Biology*, 2017, 94(1/2): 97-107.
- [28] 刘文杰, 黄胜楠, 刘志勇, 等. 大白菜雌不育突变体 *fsm* 花蕾激素代谢的转录组分析[J]. 沈阳农业大学学报, 2019, 50(2): 138-145.
- [29] SARKAR A K, LUIJTEN M, MIYASHIMA S, et al. Conserved factors regulate signalling in *Arabidopsis thaliana* shoot and root stem cell organizers[J]. *Nature*, 2007, 446(7137): 811-814.
- [30] FURUTANI M, VERNOUX T, TRAAS J, et al. *PINFORMED1* and *PINOID* regulate boundary formation and cotyledon development in *Arabidopsis* embryogenesis[J]. *Development*, 2004, 131(20): 5021-5030.
- [31] SCHMÜLLING T, WERNER T, RIEFLER M, et al. Structure and function of cytokinin oxidase/dehydrogenase genes of maize, rice, *Arabidopsis* and other species[J]. *Journal of Plant Research*, 2003, 116(3): 241-252.
- [32] ZHAO Z, WANG C, YU X, et al. Auxin regulates source-sink carbohydrate partitioning and reproductive organ development in rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2022, 119(36): e2121671119. doi: 10.1073/pnas.2121671119.