

玉米 C 型胞质雄性不育系 C 联 848 败育的生理机制初探

赵宇, 陈婷婷, 邢嘉韵, 张同科, 贺晟阳, 柳志华, 罗红兵

(湖南农业大学, 长沙 410128)

摘要: 以玉米 C 型雄性不育系 C 联 848 及其保持系 H19 为研究对象, 对两者叶片中超氧化物歧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶的活性, 丙二醛含量进行研究比较。结果表明, C 联 848 的花药都不外露, 形状瘦小萎缩, 饱满度较差, 剥开花药未发现花粉粒存在, 通过碘染镜检未发现可育花粉粒, 不育系 C 联 848 经多年多季种植, 在不同世代, 未发现可育植株存在。在生长发育的各个时期不育系叶片中超氧化物酶(SOD)活性都低于保持系。从苗期至拔节期, 不育系与保持系叶片中过氧化物酶(POD)活性都略有上升, 差异并不显著; 当玉米由营养生长转入生殖生长, 不育系叶片中的 POD 活性迅速上升, 且与保持系差异显著, 并且不育系叶片中的 POD 活性始终都高于保持系; 在玉米转入生殖生长后, 不育系叶片中的过氧化氢酶(CAT)活性增长缓慢, 远低于保持系中 CAT 的活性, 且在吐丝期两者差异最为显著。玉米生长发育的各个时期, 不育系叶片中的丙二醛(MDA)含量均高于保持系, 在抽雄期差异最为显著。

关键词: 玉米; 细胞质雄性不育; 过氧化物酶; 超氧化物酶; 过氧化氢酶; 丙二醛

中图分类号: S513.033

文献标识码: A

Basic Study of Heavy Ion Radiation Mutagenic Maize Type C Cytoplasmic Male Sterility Line C-848 on Physiological Mechanism

ZHAO Yu, CHEN Ting-ting, XING Jia-yun, ZHANG Tong-ke,

HE Sheng-yang, LIU Zhi-hua, LUO Hong-bing

(Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan 410128, China)

Abstract: The activity of superoxide dismutase(SOD), peroxidase(POD), catalase(CAT) and malonaldehyde (MDA) content in leaves of C-type male sterile line C-848 and its maintainer H19 were studied. The results showed that C-848 line displayed unexposed anthers with thin and shrunken shape. Neither fertile pollen grains were found in peeling anthers nor by iodine microscopic examination. During years of multi-seasonal planting, no fertile plants were found in any generations of C-848. The activity of SOD in the leaves of the CMS line was lower than that of maintainer line at all growth stages. From the seedling stage to the jointing stage, the activity of POD in leaves of both CMS line and maintainer line increased slightly, but showed no significant difference. When transferred from vegetative growth to reproductive growth, the POD activity in leaves of CMS line increased rapidly, and showed significant difference compared to maintainer line. And POD activity in leaves of CMS line was always higher than that of maintainer line. The CAT activity in leaves of CMS line increased slowly after turning into reproductive growth. It is much lower than that of CAT in maintainer lines, and displayed significant difference during silking stage. The MDA content in leaves of CMS line was higher than of maintainer lines during all stages. And the most significant difference was found at the tasseling stage.

Key words: Maize; Cytoplasmic male sterility; SOD; POD; CAT; MDA

录用日期: 2018-09-12

基金项目: 湖南省科技计划项目“玉米种质创新与新品种选育”(2016NK2123)

作者简介: 赵宇(1993-), 太原人, 硕士, 主要从事玉米遗传育种研究。E-mail: 384355867@qq.com

罗红兵为本文通讯作者。E-mail: 1289413218@qq.com

玉米雄性不育是杂种优势利用的重要途径之一,其在农业生产应用中具有十分重要的价值。杂种优势的利用在生产上取得了巨大的成功,现已成为许多育种工作的主要方向和目标。植物雄性不育是指植物在有性生殖过程,其雄穗中不能产生正常的雄配子,如花药不开裂或无花粉粒、花粉败育等,雌蕊仍能正常接受外来花粉^[1]。依据雄性不育材料的基因型分为细胞核雄性不育、细胞质雄性不育和核、质互作雄性不育^[2]。雄性不育主要与膜脂稳定性^[3-13]、物质代谢^[14-18]、能量代谢^[19-23]、植物激素^[24-28]等方面有一定的关系。如果植物体内多余的ROS不能及时清除,就会对植物产生伤害,导致植物体内丙二醛(MDA)积累,引起相关组织的生理生化功能发生紊乱,损伤细胞膜,使细胞膜的透性增加,细胞内物质外渗,细胞快速破裂,脱水死亡^[29,30]。邓杰、邹佳^[31]等的研究结果证明了玉米的细胞质雄性不育与其体内较高的活性氧水平以及由此产生的较高程度的膜脂过氧化有密切的关系。周国昌^[32]等研究也表明,造成K932MS败育的原因可能是由于不育花药中营养物质的严重不足,同时,不育花药的CAT和SOD活性降低、POD活性升高,不利于花药的正常生长发育。脯氨酸在玉米花粉发育的过程中起重要的作用^[33],花粉中存在大量游离的脯氨酸,如花粉在发育时脯氨酸含量不足可能会引起新陈代谢异常,小孢子的育性发生改变。焦东宝^[34]等研究发现,郑58叶片中游离脯氨酸含量仅在雄穗发育末期显著低于郑58cms-Q,丙二醛含量除雄穗发育末期和抽雄期,其他时期与不育系均有显著差异。邹佳^[35]研究也表明,玉米不育系花药中的游离脯氨酸含量在每个时期都低于其保持系和恢复系。

湖南农业大学利用重离子辐射诱变获得的雄性不育材料C联848。本试验通过对C联848及其保持系H19雄穗形态观察和花粉育性鉴定,对两者叶片中超氧化物歧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶的活性,丙二醛含量等方面进行研究比较,探究其不育机理。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本试验供试品种为C型胞质雄性不育系C联848及其保持系H19。

1.2 试验设计

试验于2016~2017年在湖南农业大学耘园试验基地进行,试验土壤为红色土、肥力水平中等。试验采用小区种植,不育系C联848与保持系H19都

设置4次重复,每个试验小区2行种植,行长3 m,每行10穴,穴距30 cm,行距50 cm,试验地周边设4行保护行。在苗长至4叶1心时进行间苗,每穴最终留1株健壮苗。春秋季试验玉米追肥在第7叶完全展开时进行,施用尿素300 kg/hm²。按穴深施并结合中耕松土,并及时进行灌溉,以确保后期生长能够顺利进行,为避免小区间的不必要差异而影响试验结果,同一试验小区的田间农事操作需在同一天完成。两季试验的其他栽培管理等农艺措施与当地大田生产一致,所有小区肥水管理方法相同,同时注意病虫害防治。

1.3 试验方法

1.3.1 田间育性鉴定与花粉观察

2017年春、秋两季播种不育系C联848和其保持系H19,记录生育期及植株形态指标。当植株进入散粉期时,每天对各个材料花粉的育性进行调查,及时记录雄穗散粉情况,对每个材料的雄穗、花药分别进行观察,比较C联848和H19的花药颜色,随机剥取散粉的雄穗中部花药,比较C联848和H19的花药颜色,随机选取测量10个花药的长度和横截面直径;进行室内花粉镜检,小区随机选取10株雄穗,剥取花粉,用1%I₂-KI溶液染色,在显微镜下观察各个材料其花粉粒的可染性,分析他们的花粉活力情况,比较C848材料和H19材料的区别。

1.3.2 酶活性测定

超氧化物酶(SOD)活性测定采用王爱国等的NBT光还原法^[36];SOD活性单位以抑制NBT光华还原50%所需酶量为1个酶活单位(单位:U/g);过氧化物酶(POD)活性测定采用愈创木酚法^[37],以每minOD值升高0.01为1个酶活性单位;过氧化氢酶(CAT)活性测定采用紫外吸收法,以每minOD值减小0.01为1个酶活性单位(单位:g·min);丙二醛(MDA)含量测定采用硫代巴比妥酸(TBA)法^[38],测定450、532、600波长下的消光度,按公式求得MDA浓度,根据植物组织的重量计算测定样品中的MDA含量(单位:nmol/g)。

2 结果与分析

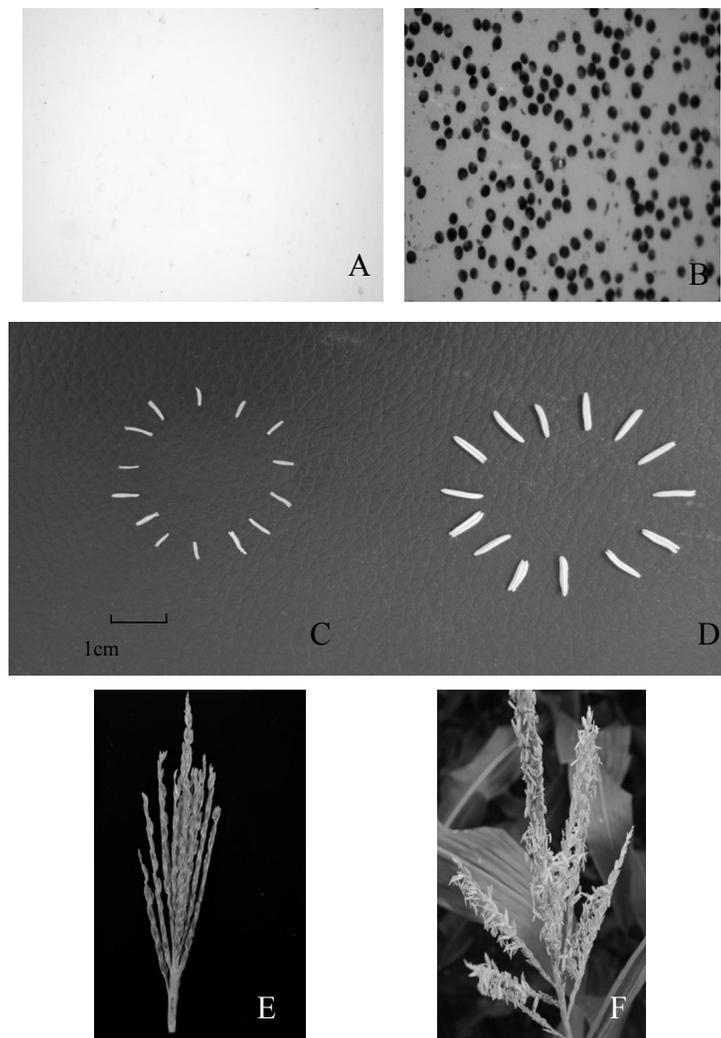
2.1 不育系C联848育性鉴定

2.1.1 雄穗、花药形态和花粉育性

由表1、图1可知,通过田间鉴定发现,可育系雄穗的花药饱满,在花期时全部外露,花粉量大,雄穗主轴长度为21.87 cm,分枝数为4.83;不育系雄穗的花药皱缩干瘪,饱满度较差,花药不外露,不散粉,雄穗主轴长度为23.65 cm,分枝数为3.75。不育系雄

穗主轴长度较保持系长,但其雄穗分枝数少于保持系。剥开其雄穗,可育系花药为黄色,形状饱满;不育系花药为暗黄色,干瘪皱缩。可育系花药的长度为4.85 mm,横截面直径为1.10 mm;不育系花药的长度为3.65 mm,仅为保持系75%,横截面直径为0.5 mm,仅为保持系45%,不育系和对应的保持系花

药的长度和横截面直径差异均达显著水平。通过I₂-KI染色可观察到可育株的花粉粒96%以上呈圆形、黑色,花粉粒发育良好可育度较高;拨开不育系花药,并未发现花粉粒存在,在I₂-KI染色后也找不到花粉粒,说明不育系花药内没有花粉粒,败育彻底。



注: A 为不育系C联848花粉镜检(3×1000); B 为保持系H19花粉镜检(3×1000); C 为不育系C联848花药; D 为保持系H19花药; E 为不育系C联848雄穗; F 为保持系H19雄穗。

Note: A, CMS Line C-848 Pollen(3×1000); B, Maintainer Line H19 Pollen(3×1000); C, CMS Line C-848 Anther; D, Maintainer Line H19 Anther; E, CMS Line C-848 Tassels; F, Maintainer Line H19 Tassels.

图1 不育系和保持系的雄穗、花药和花粉粒形态

Fig.1 Tassels, anthers and pollen morphology of CMS line and maintainer line

表1 不育系与保持系雄穗及花药性状

Table 1 Tassels and anther traits of CMS line and maintainer line

性状 Character	花药长度(mm) Anther length	花药横截面直径(mm) Anther cross-sectional diameter	雄穗主轴长度(cm) Main axis length of male spike	雄穗分枝数 Tassel branch number
不育系	3.65±0.10	0.5±0.04	23.65±1.03	3.75±1.47
保持系	4.85±0.13	1.1±0.07	21.87±3.51	4.83±1.96

2.1.2 不育系C联848遗传稳定性

由表2可知,2017年春季种植不育系C联848共100株,通过田间表型鉴定未发现可育株,不育率100%;2017年秋季种植C联848 150株,田间表型鉴

定不育株数为150,不育率为100%;2017年海南种植60株,田间表型鉴定也全部为不育株,不育率100%。

表2 C联848群体育性表现
Table 2 Sports performance of the C-848

年份 Year	总株数 Total plant number	可育株数 Fertile plant number	不育株数 Sterile plant number	不育率(%) Sterility rate
2017年春季	100	0	100	100
2017年秋季	150	0	150	100
2017年海南	60	0	60	100

2.2 不育系C联848与保持系H19酶活性比较

2.2.1 超氧化物酶(SOD)活性

由图2可知,在玉米叶片的发育过程中,不育系和保持系叶片中的SOD活性呈先上升后下降、再上升再下降的趋势,不育系和保持系叶片中的SOD活性最低值均出现在抽雄期,不育系叶片中SOD活性

最低值为245.68u/g,保持系叶片中最低值为265.07 U/g;最高值均出现在吐丝期,不育系叶片中最高值为385.32 U/g,保持系中最高值为399.92 U/g。保持系叶片中的SOD活性在每个时期均显著高于不育系,分别为不育系的1.06倍、1.06倍、1.08倍、1.04倍和1.11倍。

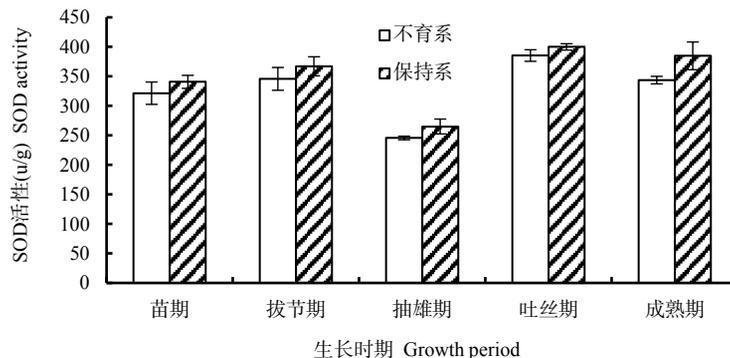


图2 不育系和保持系叶片中SOD活性

Fig.2 SOD activity in leaves of CMS line and maintainer line

2.2.2 过氧化物酶(POD)活性

由图3中可知,玉米在生长发育的过程中,不育系和保持系叶片中的POD活性呈先上升后下降的趋势,且从苗期至拔节期上升趋势较为缓慢,拔节期至吐丝期上升趋势较为迅速。不育系和保持系叶片中的POD活性最高值均出现在吐丝期,不育系叶片中的POD活性最高值为6 171.81 U/g·min,保持系叶片中最高值为5 324.11 U/g·min。不育系叶片中的POD活性在每个时期均高于保持系,分别为保持系的1.09倍、1.06倍、1.25倍、1.16倍、1.17倍。叶片中的POD活性大小在不育系与保持系间存在明显差异。

2.2.3 过氧化氢酶(CAT)活性

由图4可知,不育系玉米在生长发育的过程中

叶片中CAT活性呈现先下降后上升的趋势,从苗期至拔节期,叶片中的CAT活性下降迅速,拔节期至抽雄期,叶片中的CAT活性变化不大,最低值为1 575.30 U/g·min,抽雄期后,玉米由营养生长转入生殖生长,叶片中CAT活性转为上升趋势;保持系玉米叶片中的CAT活性呈先下降后上升再下降的趋势,苗期至拔节期叶片中CAT活性与保持系变化基本一致,拔节期过后,CAT活性增长迅速,在吐丝期时达到最高值,为3 502.31 U/g·min,之后转为下降趋势。吐丝期时,不育系与保持系叶片中CAT活性差异最为显著。

2.2.4 丙二醛(MDA)含量

由图5可知,玉米在生长发育的过程中,不育系和保持系叶片中的MDA含量呈先下降后上升的趋

势,抽雄期至吐丝期玉米叶片中的MDA含量变化不大,趋于平稳。不育系与保持系玉米叶片中的MDA含量最低值均出现在拔节期,不育系玉米叶片中MDA含量最低值为4.70 nmol/g,保持系叶片中的MDA含量最低值为4.25 nmol/g;最高值均出现在成

熟期,不育系玉米叶片中MDA含量最高值为7.28 nmol/g,保持系叶片中的MDA含量最高值为7.13 nmol/g。在玉米生长发育的各个时期,不育系叶片中的MDA含量均高于保持系,分别是保持系的1.10倍、1.11倍、1.18倍、1.05倍和1.02倍。

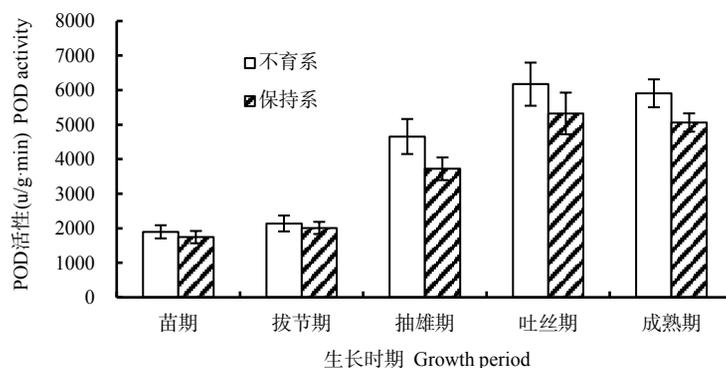


图3 不育系和保持系叶片中POD活性

Fig.3 POD activity in leaves of sterile and maintainer lines

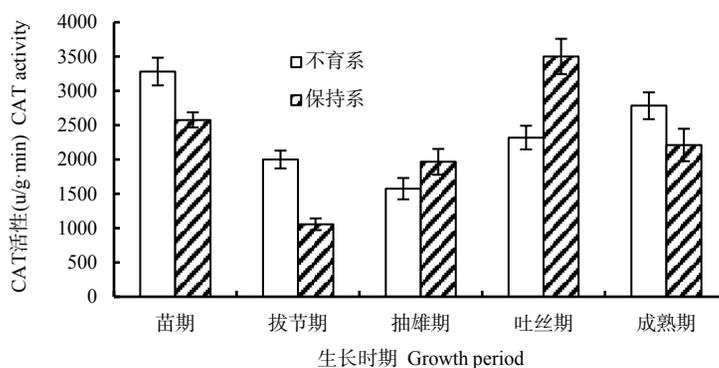


图4 不育系和保持系叶片中CAT活性

Fig.4 CAT activity in leaves of CMS line and maintainer line

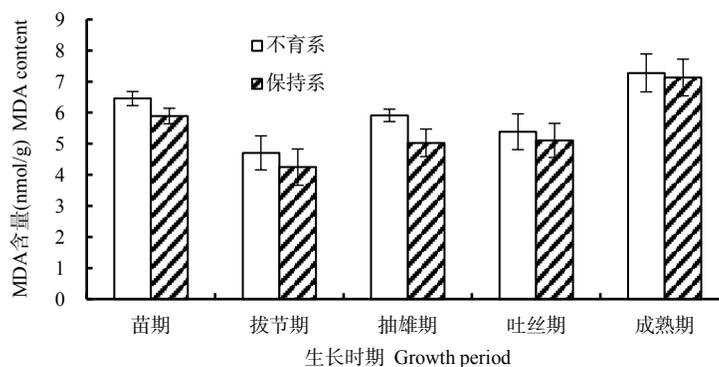


图5 不育系和保持系叶片中MDA含量

Fig.5 MDA content in the leaves of CMS line and maintainer line

3 结论与讨论

通过对不育系C联848及其保持系H19花药性状和花粉育性鉴定发现,C联848的花药都不外露,

形状瘦小萎缩,饱满度较差,剥开花药未发现花粉粒存在;通过碘染镜检未发现可育花粉,为0/I级^[39],是严格的雄性不育类型。H19的雄穗生长发育良好,散粉期花药外露,饱满度好,花粉量大;通过碘染镜

检发现花粉可育度达95%以上,可育度高。不育系雄穗主轴长度比保持系长,但其雄穗分枝数少于保持系。综合田间表型鉴定和花粉育性鉴定结果,说明不育系C联848经多年多季种植,在不同世代未发现可育植株存在,其不育性质稳定遗传,将来在玉米杂种优势利用及杂交种生产上具有利用价值。

SOD能清除植物代谢产生的 O_2^- ,使之转化为 H_2O_2 ,然后经过过氧化物酶和过氧化氢酶的共同作用分解 H_2O_2 ,维持体内活性氧代谢平衡,保护细胞膜结构。本试验表明,不育系在生长发育的各个时期其叶片中SOD活性都低于其保持系,不育系内SOD活性低,导致活性氧积累,损伤细胞结构,从而导致败育。POD对保持植物组织源库关系具有关键作用,它能降解植物组织中的IAA,控制植物体内IAA的含量,植物生殖生长时,为了保证其雄穗的花药正常发育,维持其代谢平衡,需要从其他组织和器官中调取大量的营养物质,这与植物体内IAA和含量多少有密切关系,POD活性越高,植物物质代谢就越强,所以花蕾中POD活性越高,植物体内IAA含量就越低,营养物质供应不足,造成植物雄性不育。本试验对比不育系和保持系在玉米生长发育过程中叶片内POD活性的变化发现,从苗期至拔节期,不育系与保持系叶片中POD活性都略有上升,差异并不显著,当玉米由营养生长转入生殖生长,不育系叶片中的POD活性迅速上升,并且与保持系差异显著,并且不育系叶片中的POD活性始终都高于保持系。CAT对于清除植物体内活性氧和光呼吸中都发挥着重要作用,能分解SOD转化的 H_2O_2 ,减轻其对植物的伤害,从而减少丙二醛的积累,保护细胞膜结构,避免其受到破坏,维持其稳定性。研究结果表明,植物雄性不育材料其雄穗的膜脂破坏程度远比可育系高得多。

本试验结果显示,在玉米转入生殖生长后,不育系叶片中的CAT活性增长缓慢,远低于保持系中CAT活性的,且在吐丝期两者差异最为显著。雄穗在发育的过程中,其花粉中的小孢子代谢十分活跃,需要消耗大量的物质和能量,但是ROS产生的速率过快,会破坏细胞膜的结构,使作物体内物质和能量的形成及转运受阻,从而阻碍雄穗产生正常的花粉,导致败育。水稻、玉米及油菜等不育材料的研究结果表明,植物体内ROS和MDA的含量都比较高,是导致植物雄性不育产生的重要原因之一。本试验的结果与这一理论一致,玉米生长发育的各个时期,不育系叶片中的MDA含量均高于保持系,在抽雄期差异最为显著,证明玉米的细胞质雄性不育和其体内

活性氧积累,叶片的膜脂过氧化较高有密切的关系。

通过对不育系C联848及其保持系H19叶片膜脂过氧化对比分析发现,不育系在生长发育的各个时期其叶片中SOD活性都低于其保持系,不育系内SOD活性低,导致活性氧积累,损伤细胞结构,从而导致败育。从苗期至拔节期,不育系与保持系叶片中POD活性都略有上升,差异并不显著;当玉米由营养生长转入生殖生长,不育系叶片中的POD活性迅速上升,与保持系差异显著,并且不育系叶片中的POD活性始终都高于保持系,导致玉米中IAA含量降低,营养物质供应不足,造成植物雄性不育;在玉米转入生殖生长后,不育系叶片中的CAT活性增长缓慢,远低于保持系中CAT活性,且在吐丝期两者差异最为显著。玉米生长发育的各个时期,不育系叶片中的MDA含量均高于保持系,在抽雄期差异最为显著。以上研究均证明,玉米的细胞质雄性不育和其体内活性氧积累,叶片膜脂过氧化较高有密切的关系。

参考文献:

- [1] 何启伟. 十字花科蔬菜杂种优势育种[M]. 北京: 中国农业出版社, 1993.
- [2] 李竞雄, 周洪生, 孙荣锦. 玉米雄性不育生物学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1998.
- [3] 杨淑慎, 高俊凤. 活性氧自由基与植物的衰老[J]. 西北植物学报, 2001, 21(2): 215-220.
Yang S S, Gao J F. Influence of active oxygen and free radical on plant senescence[J]. Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin, 2001, 21(2): 215-220. (in Chinese)
- [4] 王瑞雪, 沈亮余, 邹燕, 等. 甘蓝型油菜雄性不育系09A花蕾发育过程中生理生化特性研究[J]. 中国农学通报, 2011, 27(9): 176-179.
Wang R X, Shen L Y, Zhou Y, et al. Studies on the physiological and biochemical characters in developing bud of male sterile line 09A of brassica napus[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2011, 27(9): 176-179. (in Chinese)
- [5] 赵会杰, 刘华山, 林学梧, 等. 小麦胞质不育系花粉败育与活性氧代谢关系的研究[J]. 作物学报, 1996, 22(3): 54-59.
Zhao H J, Liu H S, Lin X Y, et al. Study on relationship between anther abortion of cytoplasmic male-sterile wheat lines and metabolism of active oxygen[J]. Acta Agronomica Sinica, 1996, 22(3): 54-59. (in Chinese)
- [6] 邹佳. 玉米C型细胞质雄性不育系生理生化特性的研究[D]. 湖南农业大学, 2009.
- [7] 段俊, 梁成邨, 张明永. 玉米细胞质雄性不育与脂膜过氧化的关系[J]. 植物生理学通讯, 1996, 32(5): 321-324.
Duan J, Liang C Y, Zhang M Y. The Relationship between membrane lipid peroxidation and cytoplasmic male sterility in maize[J]. Plant Physiology Communication, 1996, 32(5): 321-324. (in Chinese)
- [8] Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance[J].

- Trends Plant Science, 2002, 7(9): 405-410.
- [9] Asada K. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons[J]. Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1999, 50(1): 601-639.
- [10] Asada K. Production, scavenging and action of active oxygen[J]. Tanpakushitsu Kakusan Koso, 1988, 33(16): 2659-2664.
- [11] 米海莉, 张曦燕, 樊云芳, 等. 枸杞雄性不育与植株发育进程中活性氧代谢的关系[J]. 江西农业大学学报, 2008, 30(5): 796-798.
- Mi H L, Zhang X Y, Fan Y F, et al. A Study on activated oxygen metabolism in the male sterile plants of *Lycium barbarum*[J]. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2008, 30(5): 796-798. (in Chinese)
- [12] 张怡, 路铁刚. 植物中的活性氧研究概述[J]. 生物技术进展, 2011, 1(4): 242-248.
- Zhang Y, Lu T G. The research of reactive oxygen species(ROS) in plants[J]. Current Biotechnology, 2011, 1(4): 242-248. (in Chinese)
- [13] 袁建玉, 侯喜林, 李萍芳. 不结球白菜胞质雄性不育新种质花蕾和叶片中活性氧代谢的变化[J]. 南京农业大学学报, 2006, 29(1): 18-22.
- Yuan J Y, Hou X L, Li P F. Changes in active oxygen metabolism in the floral buds and leaves of the new CMS line of non-heading Chinese cabbage[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2006, 29(1): 18-22. (in Chinese)
- [14] 邓杰. 玉米胞质雄性不育系的鉴定及其和保持系的差异比较[D]. 黑龙江八一农垦大学, 2016.
- [15] 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.
- Yi F Y, Shi F L, Gao C P, et al. A Comparative analysis of physiological and biochemical characteristic between alfalfa male sterile plant and male fertile plant[J]. Chinese Journal of Grassland, 2014, 36(6): 60-65. (in Chinese)
- [16] 张丽, 李霄燕, 田爱民. 萝卜雄性不育小孢子发育过程中物质代谢的研究[J]. 安徽农业科学, 2002, 30(3): 326-327.
- Zhang L, Li X Y, Tian A M. Studies on material metabolism of male sterility in radish[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2002, 30(3): 326-327. (in Chinese)
- [17] 邓明华, 邹学校, 周群初, 等. 辣椒胞质雄性不育系与保持系生化特性研究[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2002, 28(6): 492-494.
- Deng M H, Zhou X X, Zhou Q C, et al. A Study on some biochemical characters in cytoplasmic male-sterile lines and their maintainer lines of hot pepper[J]. Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences), 2002, 28(6): 492-494. (in Chinese)
- [18] 黄晋玲, 杨鹏, 李炳林. 棉花晋A胞质雄性不育系酶活性的研究[J]. 棉花学报, 2004, 16(4): 229-232.
- Huang J L, Yang P, Li B L. Study on activity of several enzymes of cytoplasmic male-sterile cottonline Jin A[J]. Cotton Sciences, 2004, 16(4): 229-232. (in Chinese)
- [19] 苗锦山, 杨文才, 刘彩霞, 等. 葱胞质雄性不育花蕾生化物质含量和能量代谢酶活性的动态变化特征[J]. 西北植物学报, 2010, 30(6): 1142-1148.
- Miao J S, Yang W C, Liu C X, et al. Dynamic changes of physiological and biochemical substances and energy metabolism enzyme activities in bud of welsh onion CMS Line[J]. Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin, 2010, 30(6): 1142-1148. (in Chinese)
- [20] 谢潮添, 魏冬梅, 田惠桥. 高等植物雄性不育的细胞生物学研究进展[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2006, 32(1): 17-23.
- Xie C T, Wei D M, Tian H Q. Advances in cell biological researches on male sterility of higher plants[J]. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2006, 32(1): 17-23. (in Chinese)
- [21] 邓继新, 刘文芳, 肖翊华. HPGMR花粉发育期花粉ATP含量及核酸与蛋白质的合成研究[J]. 武汉大学学报, 1990, 3(1): 85-88.
- Deng J X, Liu W F, Xiao Y H. Changes in ATP content and nucleic acid and protein synthetic activities of the anther of hpgmr during pollen development[J]. Wuhan University Journal of Natural Sciences, 1990, 3(1): 85-88. (in Chinese)
- [22] Teixeira R T, Knorrp C, Glimelius K. Modified sucrose, starch and ATP levels in teo alloplasmic male-sterile lines of *Brassica napus* L.[J]. Journal of Experimental Botany, 2005, 56(414): 1245-1253.
- [23] 李英贤, 张爱民, 黄铁城. 小麦胞质雄性不育与花粉组织内源激素的关系[J]. 农业生物技术学报, 1996, 4(4): 307-313.
- Li Y X, Zhang A M, Huang T C. Relationship between wheat cytoplasmic male sterility and the content of endogenous hormones in the anther[J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 1996, 4(4): 307-313. (in Chinese)
- [24] Tang R S, Zheng J C, Jin Z Q, et al. Possible correlation between high temperature-induced floret sterility and endogenous levels of IAA, GAs and ABA in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Plant Growth Regul, 2008, 54(1): 37-43.
- [25] 汤继华, 赫忠友, 陈伟程, 等. 玉米温敏核雄性不育育性转换与内源激素的关系[J]. 作物学报, 2003, 29(3): 336-338.
- Tang J H, Hao Z Y, Chen W C, et al. Relationship between fertility conversion and endogenous hormones in a maize thermo-sensitive genic Male-sterile Line[J]. Acta Agronomica Sinica, 2003, 29(3): 336-338. (in Chinese)
- [26] 刘齐元, 刘飞虎, 何宽信, 等. 烟草花蕾中内源激素含量与雄性不育性的关系初探[J]. 华北农学报, 2006, 21(5): 79-82.
- Liu Q Y, Liu F H, He K X, et al. Preliminary study on the relationship between cytoplasmic male sterility and the contents of flower bud endogenous hormone in tobacco[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2006, 21(5): 79-82. (in Chinese)
- [27] 曹墨菊, 程江, 汪静, 等. 太空诱变玉米核雄性不育与植物激素的关系[J]. 核农学报, 2010, 24(3): 447-452.
- Cao M J, Chen J, Wang J, et al. Relationship between phytohormones and genic male sterility induced by space flight in maize[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2010, 24(3): 447-452. (in Chinese)
- [28] 白薇, 田自华, 盖连玉, 等. 甜菜胞质雄性不育系与其保持系激素含量的差异[J]. 内蒙古农业大学学报, 2004, 25(3): 48-51.
- Bai W, Tian Z H, Gai L Y, et al. Differences in hormone content between cytoplasmic male sterile lines and maintainer line in sugarbeet[J]. Journal of Inner Mongolia Agricultural University, 2004, 25(3): 48-51. (in Chinese)
- [29] 窦振东. 大白菜雄性不育株细胞学和生理生化特性研究[D]. 内蒙古农业大学, 2009.

- ferentiation during anther development[J]. *Developmental Biology*, 2007, 302(1): 154–159.
- [5] Vandenbussche M, Horstman A, Zethof J, et al. Differential recruitment of WOX transcription factors for lateral development and organ fusion in Petion and Arabidopsis[J]. *The Plant Cell*, 2009, 21(8): 2269–2283.
- [6] Deveaux Y, Toffanionioche C, Claisse G, et al. Genes of the most conserved WOX clade in plants affect root and flower development in Arabidopsis[J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2008, 8: 291.
- [7] Liu J, Sheng L, Xu Y, et al. WOX11 and WOX12 are involved in the first-step cell fate transition during de novo root organogenesis in Arabidopsis[J]. *The Plant Cell*, 2014, 26(3): 1081–1093.
- [8] 王俞程,何瑞平,彭献军,等. WOX转录因子家族的研究进展[J]. *草业科学*, 2015, 32(5): 760–769.
Wang Y C, He R P, Peng X J, et al. The research progress of WOX transcription factor family[J]. *Pratacultural Science*, 2015, 32(5): 760–769. (in Chinese)
- [9] 李晓旭,刘成,李伟,等. 番茄WOX转录因子家族的鉴定及其进化、表达分析[J]. *遗传*, 2016, 38(5): 444–460.
Li X X, Liu C, Li W. Genome-wide identification, phylogenetic analysis and expression profiling of the WOX family genes in *Solanum lycopersicum*[J]. *Hereditas*, 2016, 38(5): 444–460. (in Chinese)
- [10] 于燕杰,张大兵,袁政. WOX蛋白家族调控干细胞发育分子机制的研究进展[J]. *植物学报*, 2016, 51(4): 565–574.
Yu Y J, Zhang D B, Yuan Z. The updated functional study of WOX protein family in regulating stem cell development[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2016, 51(4): 565–574. (in Chinese)
- [11] Sabatini S, Heidstra R, Wildwater M, et al. SCARECROW is involved in positioning the stem cell niche in the Arabidopsis root meristem[J]. *Gene Dev*, 2003, 17(3): 354–358.
- [12] Chen Q, Sun J Q, Zhai Q Z, et al. The basic helix-loop-helix transcription factor MYC2 directly represses PLETHORA expression during jasmonate-mediated modulation of the root stem cell niche in Arabidopsis[J]. *Plant Cell*, 2011, 23(9): 3335–3352.

(责任编辑:朴红梅)

(上接第15页)

- [30] 邹佳,蔺万煌,罗红兵,等. 玉米C型胞质雄性不育系POD、CAT、SOD活性及POD酶谱分析[J]. *玉米科学*, 2009, 17(6): 45–49.
Zhou J, Lin W H, Lou H B, et al. Comparison the activities of peroxidase, catalase, superoxide dismutase and peroxidase zymogram in C-cytoplasmic male sterility line on maize[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2009, 17(6): 45–49. (in Chinese)
- [31] 周国昌,石海春,余学杰,等. 玉米雄性不育K932MS不育株和可育株生理生化特性的比较研究[J]. *玉米科学*, 2018, 26(3): 6–11.
Zhou G C, Shi H C, Yu X J, et al. Comparison of physiological-biochemical characteristic between sterile and fertile plants of male sterile K932MS in maize[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2018, 26(3): 6–11. (in Chinese)
- [32] 刘忠松. 不育花药的生理生化研究进展与展望[J]. *植物生理学通讯*, 1987(2): 16–21.
Liu Z S. The Advance and prospect of the study on physiology and biochemistry of male sterile anther in angiosperm[J]. *Plant Physiology Communication*, 1987(2): 16–21. (in Chinese)
- [33] 焦东宝,赵永锋,郭晋杰,等. 玉米S型胞质雄性不育系可溶性糖、游离脯氨酸及丙二醛含量分析[J]. *玉米科学*, 2015(3): 66–70, 75.
Jiao D B, Zhao Y F, Guo J J, et al. Analysis of soluble sugar, free proline and MDA content of s-cytoplasmic male sterile line in maize[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2015(3): 66–70, 75. (in Chinese)
- [34] 邹佳,蔺万煌,罗红兵,等. 玉米C型胞质雄性不育与可溶性糖、可溶性蛋白、游离脯氨酸含量的关系[J]. *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 2009(3): 249–251.
Zhou J, Lin W H, Lou H B, et al. Relationship between contents of soluble sugar, soluble protein and free proline and C-cytoplasmic male sterility in maize[J]. *Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences)*, 2009(3): 249–251. (in Chinese)
- [35] 曲敏,秦丽楠,刘羽佳,等. 两种检测SOD酶活性方法的比较[J]. *食品安全质量检测学报*, 2014, 1(10): 3318–3323.
Qu M, Qin L N, Liu Y J, et al. The comparison of two methods of testing superoxide dismutase activity[J]. *Journal of Food Safety and Quality*, 2014, 1(10): 3318–3323. (in Chinese)
- [36] 高俊凤. *植物生理学实验技术*[M]. 西安世界图书出版公司, 2000.
- [37] 向荣,王鼎年. 过氧化脂质硫代巴比妥酸分光光度法的改进[J]. *生物化学与生物物理进展*, 1990, 17(3): 241–242.
Xiang R, Wang D N. Improvement of spectrophotometry of lipid peroxide thiobarbituric acid[J]. *Progress in Biochemistry and Biophysics*, 1990, 17(3): 241–242. (in Chinese)
- [38] 汤继华,赫忠友,谭树义,等. 玉米温敏核雄性不育系的育性转换机制研究[J]. *河南农业大学学报*, 2000, 34(1): 4–6.
Tang J H, Hao Z Y, Tan S Y, et al. Study on the fertility conversion mechanism of the temperature-sensitivegenic male-sterile line in maize[J]. *Journal of Henan Agricultural University*, 2000, 34(1): 4–6. (in Chinese)

(责任编辑:朴红梅)