

引用格式:

熊佳仁, 刘艳欣, 王艳红, 张振乾, 肖钢. 甘蓝型温敏雄性不育油菜W21的育性转换及花药发育的细胞学研究[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2026, 52(1): 11–17.

XIONG J R, LIU Y X, WANG Y H, ZHANG Z Q, XIAO G. Fertility transition and cytological characteristics of anther development in thermo-sensitive genic male sterile rapeseed line W21[J]. Journal of Hunan Agricultural University(Natural Sciences), 2026, 52(1): 11–17.

投稿网址: <http://xb.hunau.edu.cn>



## 甘蓝型温敏雄性不育油菜 W21 的育性转换 及花药发育的细胞学研究

熊佳仁<sup>1</sup>, 刘艳欣<sup>1</sup>, 王艳红<sup>2</sup>, 张振乾<sup>1</sup>, 肖钢<sup>1\*</sup>

(1. 湖南农业大学农学院, 湖南 长沙 410128; 2. 娄底市农业技术推广中心, 湖南 娄底 417600)

**摘要:** 以甘蓝型温敏雄性不育油菜W21为研究材料, 采用形态学观察、遗传分析和细胞学观察等方法, 系统探究其花粉败育的关键时期、败育特征及遗传规律。结果表明: W21的育性转变温度为22 °C, 在18 °C条件下, 植株表现为完全可育, 雄蕊发育正常, 花药呈鲜黄色, 花粉粒形态饱满; 当温度高于22 °C时, 花药发生退化, 植株表现为不育; W21的不育性状至少受2对隐性基因控制, 其花粉败育起始于花粉母细胞时期, 至单核中晚期彻底败育, 其细胞学败育特征主要表现为花药表皮结构发育异常, 绒毡层细胞提前解体并伴随异常液泡化, 花粉母细胞减数分裂紊乱, 导致四分体形成异常, 花粉外壁发育缺陷。上述异常发育过程最终引发小孢子黏连及胞质降解, 导致花粉完全败育。

**关键词:** 甘蓝型油菜; 温敏雄性不育; 遗传特性; 细胞学

中图分类号: S565.401

文献标志码: A

文章编号: 1007-1032(2026)01-0011-07

## Fertility transition and cytological characteristics of anther development in thermo-sensitive genic male sterile rapeseed line W21

XIONG Jiaren<sup>1</sup>, LIU Yanxin<sup>1</sup>, WANG Yanhong<sup>2</sup>, ZHANG Zhenqian<sup>1</sup>, XIAO Gang<sup>1\*</sup>

(1. College of Agronomy, Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan 410128, China;

2. Loudi Agricultural Technology Extension Center, Loudi, Hunan 417600, China)

**Abstract:** Using the thermo-sensitive genic male sterile(TGMS) *Brassica napus* line W21 as the experimental material, this study systematically investigated the critical period, characteristics, and inheritance pattern of pollen abortion by combining morphological observation, genetic analysis, and cytological examination. The results showed that the critical fertility transition temperature of W21 was 22 °C. Under 18 °C, the plants exhibited complete male fertility, with normal stamen development, bright yellow anthers, and plump pollen grains. In contrast, when the temperature exceeded 22 °C, anther degeneration occurred, leading to sterility. The sterility trait of W21 was controlled by at least two pairs of recessive nuclear genes. The pollen abortion process of W21 initiated at the pollen mother cell stage and culminated in complete abortion during the middle-late uninucleate stage. The key cytological characteristics of abortion include: abnormal development of the anther epidermal structure; premature degeneration of the tapetum accompanied by abnormal vacuolization; formation of abnormal tetrads due to meiotic irregularities in pollen mother cells; and defects in pollen exine development. These abnormalities ultimately resulted in microspore adhesion and cytoplasmic degradation, leading to complete pollen abortion.

**Keywords:** *Brassica napus*; thermo-sensitive genic male sterile; genetic characteristics; cytology

收稿日期: 2025-04-14

修回日期: 2026-01-05

基金项目: 科技创新 2030—重大项目(2022ZD04010)

作者简介: 熊佳仁(2000—), 女, 湖南永州人, 硕士研究生, 主要从事油菜分子育种研究, 2336532358@qq.com; \*通信作者, 肖钢, 博士, 副教授, 主要从事油菜分子育种研究, xiaogang@hunau.edu.cn

杂种优势利用已经成为选育高产油菜品种、提高产量的主要策略<sup>[1]</sup>。当前应用于油菜杂种优势利用的雄性不育系统包括细胞核雄性不育(GMS)、细胞质雄性不育(CMS)、生态型雄性不育(EMS)、自交不亲和(SI)和化学杂交剂(CHA)等<sup>[2]</sup>。其中, EMS中的光温敏雄性不育系统(P/TGMS)是两系油菜育种的重要技术基础, 可在不同的生态条件下作为不育系用于杂交制种, 或作为保持系自交繁殖, 真正实现“一系两用”<sup>[3]</sup>。此外, P/TGMS还具有恢复谱广、无细胞质负效应、配组自由、育种程序简单、易选配出强优势组合等优势<sup>[4]</sup>。1994年, 甘蓝型油菜EMS湘油91S被首次报道, 标志着我国油菜两系法育种工作正式起步<sup>[5]</sup>。此后, 育种家们相继选育了402、104S、TE5A、SP2S、373S、Huiyou50S等EMS品系, 并对其遗传特性、不育机理进行了深入研究<sup>[6-11]</sup>。

植物雄性不育大多由花药发育异常引起。植物花药发育分成14个时期, 主要包括雄蕊原基的出现、孢原细胞的分化、造孢细胞、花粉母细胞、四分体、小孢子发育和雄配子发育等阶段<sup>[12-13]</sup>。在花药发育过程中, 任何一个时期发生异常都会导致花粉败育。败育原因一般有花粉囊发育异常、母细胞减数分裂异常、绒毡层提前或延迟解体、四分体发育异常、胼胝质降解异常、花粉壁形成和花药开裂异常等<sup>[14-15]</sup>。例如, 甘蓝型油菜hau CMS、EMS 533S的不育是由孢原细胞时期花药发育停滞而无法形成花粉囊所致<sup>[16-17]</sup>。此外, 小麦BS366、油菜TE5A、160S、373S、SP2S、9012A及MSL的败育均是因花粉母细胞时期花药发育异常所致, 具体原因包括减数分裂受阻、绒毡层细胞提前或推迟解体、胼胝质沉积紊乱及花粉外壁合成受阻等<sup>[18-23]</sup>。大白菜msm0795在四分体时期因小孢子分离异常导致花药败育<sup>[24]</sup>。小麦温敏胞质不育系FA99在四分体时期因绒毡层提前降解导致花药不开裂和花粉败育<sup>[25]</sup>。而油菜Huiyou 50S则是因绒毡层提前降解, 使其在四分体至单核期发生花粉败育<sup>[26]</sup>。

本研究旨在解析温敏雄性不育油菜W21花药败育的时期、细胞学特征及遗传规律, 以期为油菜两系法杂交育种提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

供试材料为甘蓝型温敏雄性不育油菜W21, 可

育株命名为W21F, 不育株命名为W21S。分别将自交系L2263、L23124、1566、1701与W21杂交, 获得F<sub>1</sub>、F<sub>2</sub>代材料, 用于后续遗传分析。

### 1.2 W21育性转换温度研究

分别于2022年5月初在内蒙古通辽市、2023年5月初在内蒙古呼和浩特市、2024年5月初在甘肃省张掖市播种W21, 并于同年7月开花期在田间观察其育性表现。2023、2024年, 将W21盆栽材料种植于湖南农业大学人工气候箱中, 培养条件设置为光照13 h黑暗11 h, 光照强度3 000 lx, 温度18 °C; 待W21现蕾后, 将其分别置于18、20、22 °C下, 观察植株生长情况并采集花朵, 使用醋酸洋红染色液检测花粉活性。

### 1.3 花器官形态学观察

在油菜盛花期, 采集W21F和W21S主茎顶端花朵进行形态学观察。

### 1.4 W21育性基因遗传特性分析

以W21为母本, 分别与父本L2263、L23124进行杂交, 与1566、1701进行正反交, 构建杂交群体。对F<sub>1</sub>代植株进行育性调查后, 选取单株进行人工套袋自交, 获得F<sub>2</sub>代分离群体, 将F<sub>2</sub>代分别种植于呼和浩特和长沙。种植在长沙的材料开花后对其进行割菹处理, 即剪除上部分枝, 使其长出新的分枝, 在当年4月中旬再次开花, 现蕾期日最高温持续在22 °C以上。开花后统计F<sub>1</sub>与F<sub>2</sub>群体中可育株与不育株的分离比例。使用SPSS软件进行卡方检验。

### 1.5 花药石蜡切片观察

在油菜初花期, 取不育株和可育株不同大小的花蕾(按直径分为<1、1、2、3、4、5 mm)置于FAA固定液中固定24 h。依次使用质量分数为50%、70%、85%、95%的乙醇和无水乙醇进行脱水, 脱水1 h后置于70%乙醇中, 4 °C条件下保存。使用二甲苯进行透明处理, 使用石蜡(56~58 °C)包埋, 包埋后切取花蕾横切面, 切片厚度为6~8 μm, 使用明胶粘剂粘片, 37 °C烘干后用二甲苯脱蜡, 再分别用无水乙醇和95%、85%、70%、50%的乙醇溶液进行梯度复水, 每梯度复水3 min, 再用甲苯胺蓝染色1~2 min, 流水

冲洗后使用中性的树胶封片,在光学显微镜下观察染色情况并采集图像。

### 1.6 花药超薄切片观察

取W21F和W21S花蕾投入电镜固定液体(2.5%戊二醛溶液)中,固定3 h后用缓冲液漂洗30 min,再依次使用70%、80%、90%的丙酮脱水15 min,随后用100%丙酮处理2次,每次20 min。利用包埋剂环氧树脂,将花蕾包埋多孔橡胶包埋模板中,然后置于烘箱中固化:45 °C固化12 h,随后60 °C固化36 h,形成包埋块。修整包埋块,并利用超薄切片机对厚度为1~5 μm的切片进行定位,用超薄切片机切取70~90 nm的超薄切片。使用醋酸铀和柠檬酸铅各染色15 min,室温干燥过夜,在透射电子显微镜下观察并记录图像。

## 2 结果与分析

### 2.1 温敏不育系W21育性转换及花器官形态学

在内蒙古通辽市、呼和浩特市及甘肃张掖市大田种植的W21(种植地日最高温度达22 °C以上,7月份花期)均表现为彻底不育,没有发现可育花粉。

气候室盆栽18 °C条件下,W21植株雄蕊发育正常(图1(a)、图1(b)),自交后正常结实。22 °C条件下W21植株雄蕊退化,花药中无花粉(图1(d)、图1(e)),自交不能结实。对上述花药进行醋酸洋红染色,发现18 °C条件下,可育株W21F花粉粒呈深红色,饱满,呈椭圆形或圆形(图1(c));22 °C条件下,不育株W21S的花粉粒极少,染色较浅,只剩下花粉外壁,花粉壁皱缩(图1(f))。



(a) W21F的花朵; (b) W21F的雄蕊; (c) W21F的花粉; (d) W21S的花朵; (e) W21S的雄蕊; (f) W21S的花粉

图1 W21花器官的形态学与花粉活力观察结果

Fig. 1 Observation of flower organ morphology and pollen viability of W21

### 2.2 W21育性基因的遗传特性

以W21与4个自交系(1566、1701、L2263、

L23124)为亲本构建的F<sub>1</sub>、F<sub>2</sub>群体的育性遗传分析结果(表1)表明,W21与自交系1566和1701的正反交F<sub>1</sub>

表1 甘蓝型温敏雄性不育油菜W21的育性遗传表现

Table 1 Fertility inheritance characteristics of TGMS *Brassica napus* line W21

组合	世代	总株数	可育株	不育株	预期比例	$\chi^2$	时间	地区
W21×1566	F <sub>1</sub>	121	121	0	—	—	2021-04	长沙
1566×W21	F <sub>1</sub>	154	154	0	—	—	2021-04	长沙
W21×1701	F <sub>1</sub>	133	133	0	—	—	2021-04	长沙
1701×W21	F <sub>1</sub>	178	178	0	—	—	2021-04	长沙
W21×L2263-4	F <sub>2</sub>	291	280	11	15 : 1	3.030	2023-04	长沙
W21×L23124-2	F <sub>2</sub>	181	175	6	15 : 1	2.661	2024-07	呼和浩特
W21×L23124-3	F <sub>2</sub>	280	273	7	15 : 1	6.720	2024-07	呼和浩特

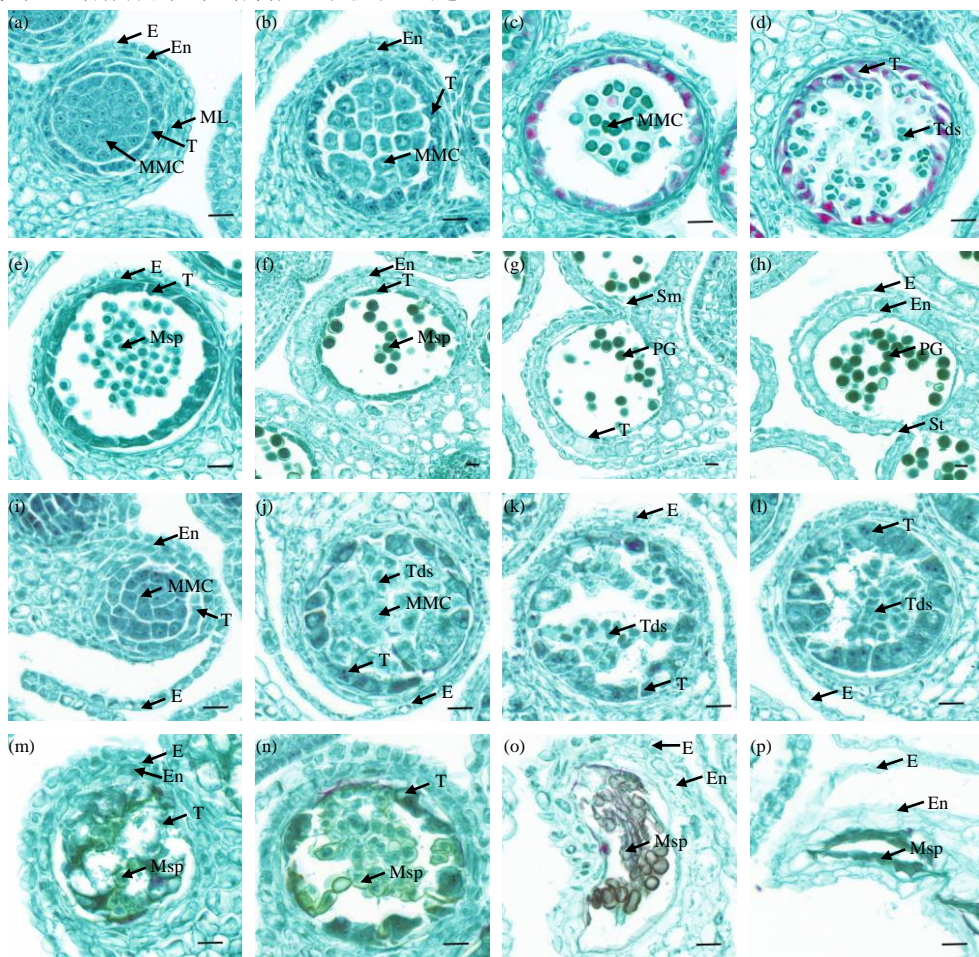
注:  $\chi^2_{0.05}(1)=3.840$

代植株全可育,说明温敏不育性状由隐性核不育基因控制。在长沙和呼和浩特对W21×L2263-4、W21×L23124-2的F<sub>2</sub>群体进行调查,结果显示群体育性分离比例符合15:1的理论分离比,而W21×L23124-3的F<sub>2</sub>群体的育性分离比偏离理论值,推测该偏差是由天气及人为判断因素所致。这一结果初步表明W21S的育性至少受2对隐性核基因控制。

### 2.3 花药发育的石蜡切片观察结果

石蜡切片结果显示,W21F的花粉发育过程正常。在花粉母细胞时期,与W21F相比(图2(a)~图2(h)),W21S中花粉母细胞、表皮、内表皮和绒毡层清晰可见,但表皮结构与其他花药细胞分离(图2(i))。在花粉母细胞减数分裂时期W21S出现母细胞液泡化、细胞核不明显、减数分裂进程不同步且绒毡层液泡化等异常现象(图2(j))。进入四分体时期,W21S四分体形态异常,与解体的绒毡层黏连堆积在一起

(图2(k));此外,绒毡层细胞中液泡逐渐变大,将四分体挤压至花粉囊中央,且向药室中分泌大量物质(图2(l))。在小孢子时期,W21F中胼胝质解解释放小孢子,绒毡层开始解体(图2(e));W21S单核花粉粒从四分体中游离出来,此时绒毡层细胞液泡化明显,向内增生挤压小孢子(图2(m));随后,绒毡层持续解体,小孢子堆积在花粉囊中,体内细胞质降解(图2(n))。在花粉成熟时期,W21F药室内壁加厚,隔膜开始解体,花药开裂释放花粉粒(图2(g)~图2(h));W21S中花粉囊中只剩下空花粉粒,花粉囊结构变形,花药无法正常开裂(图2(o)),最后,药室内只剩单核花粉的残留物,花药结构皱缩(图2(p))。上述结果表明,W21S的雄性败育可能源于早期绒毡层发育异常以及花粉母细胞减数分裂紊乱,同时花药表皮的分离异常可能进一步破坏了花药发育。



E表示表皮; En表示内表皮; ML表示中层; T表示绒毡层; MMC表示花粉母细胞; Tds表示四分体; Msp表示小孢子; PG表示成熟花粉粒; Sm表示隔膜; St表示裂腔; 标尺为20 μm。

图(a)~图(h)为W21F; 图(i)~图(p)为W21S; 图(a)~图(c)、图(i)、图(j)为花粉母细胞时期; 图(d)、图(k)~图(l)为四分体时期; 图(e)、图(f)、图(m)、图(n)为小孢子时期; 图(g)、图(h)、图(o)、图(p)为花粉成熟时期

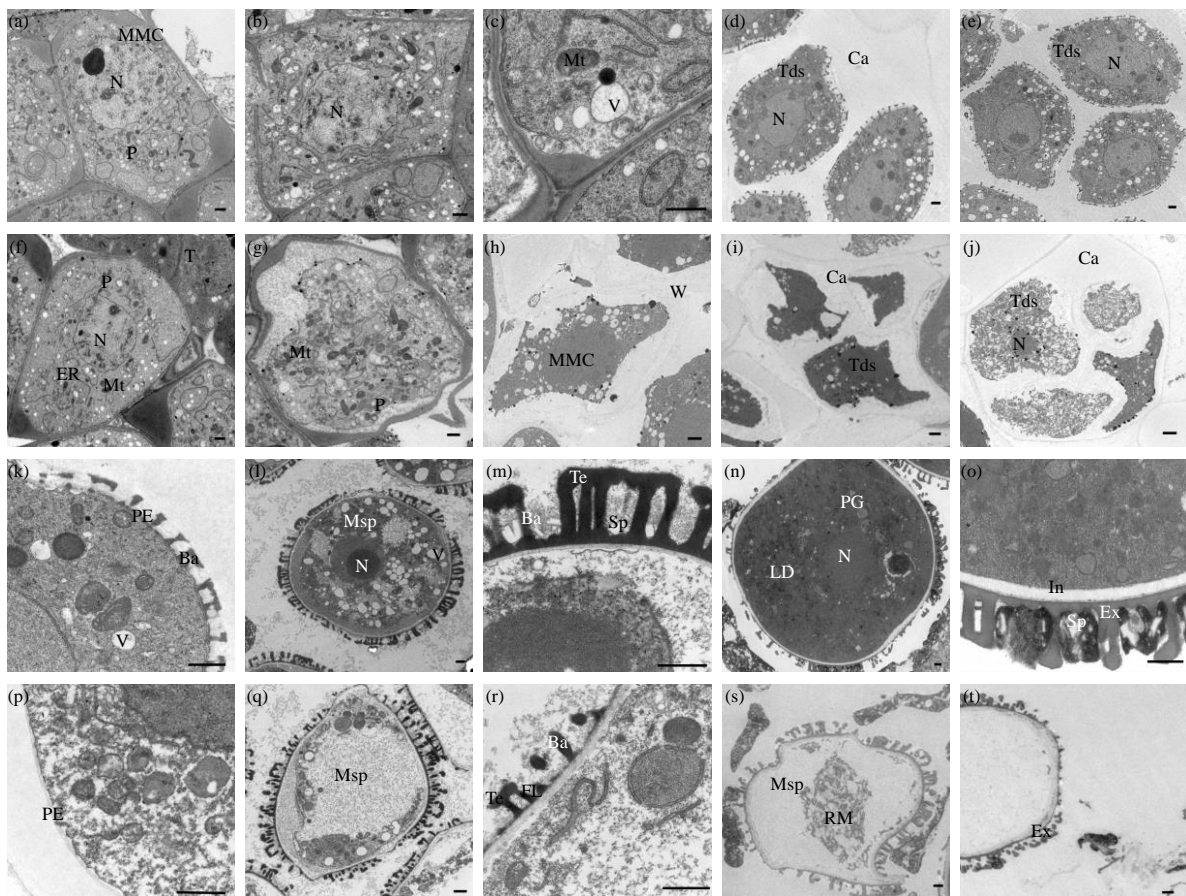
图2 甘蓝型温敏雄性不育油菜W21花粉发育过程

Fig. 2 Pollen development process of TGMS *Brassica napus* line W21

## 2.4 W21花药的超微结构

分别对W21F和W21S花粉发育过程进行超微结构观察,结果发现,与W21F相比(图3(a)~图3(e),图3(k)~图3(o)),在花粉母细胞时期,W21S的部分母细胞呈不规则的多边形,细胞壁呈不规则波浪状,母细胞胞质浓缩,细胞核不明显,体内细胞器逐渐解体,表面出现电子致密颗粒物质沉积(图3(f)~图3(h))。在四分体时期,W21F中的四分体表面形成初生外壁,且开始形成花粉外壁结构(图3(d)、图3(e));W21S的四分体包裹在胼胝质内,四分体胞质在胼胝质内浓缩解体,四分体呈不规则多边形,此时初

生外壁不明显,表面附着一层电子致密颗粒物质,未形成脊顶柱(图3(i)、图3(j)、图3(p))。在小孢子时期,W21S中小孢子结构呈不规则椭圆形,小孢子细胞中内容物大量解体只剩下少量细胞器,花粉外壁中脊顶柱、覆盖层及基足较W21F的瘦小,脊顶柱之间没有孢粉素的堆积(图3(q)、图3(r))。在花粉成熟时期,W21F花粉中形成大量脂质滴(图3(n)、图3(o)),W21S无成熟花粉粒形成,尽管花粉外壁周围有部分解体绒毡层,但花粉外壁发育异常,同时,小孢子体内只剩下降解的细胞器残留物质,不能吸收绒毡层中的营养物质(图3(s)、图3(t))。



T表示绒毡层;W表示细胞壁;Ca表示胼胝质;Mt表示线粒体;N表示细胞核;P表示质体;ER表示内质网;Ex表示花粉外壁;PG表示花粉粒;

Sp表示孢粉素;V表示液泡;LD表示脂质滴;PE表示初生外壁;Ba表示脊顶柱;Te表示覆盖层;FL表示基足;In表示花粉内壁;

RM表示小孢子残留物;MMC表示花粉母细胞;Tds表示四分体;Msp表示小孢子;标尺为1 μm。

图(a)~图(e)、图(k)~图(o)为W21F;图(f)~图(j)、图(p)~图(t)为W21S;图(a)~图(c)、图(f)~图(h)为花粉母细胞时期;图(d)、图(e)、图(k)、图(i)、图(j)、

图(p)为四分体时期;图(l)、图(m)、图(q)、图(r)为小孢子时期;图(n)、图(o)、图(s)、图(t)为花粉成熟时期

图3 透射电子显微镜下W21花粉发育过程

Fig. 3 Transmission electron micrographs of pollen development process in W21

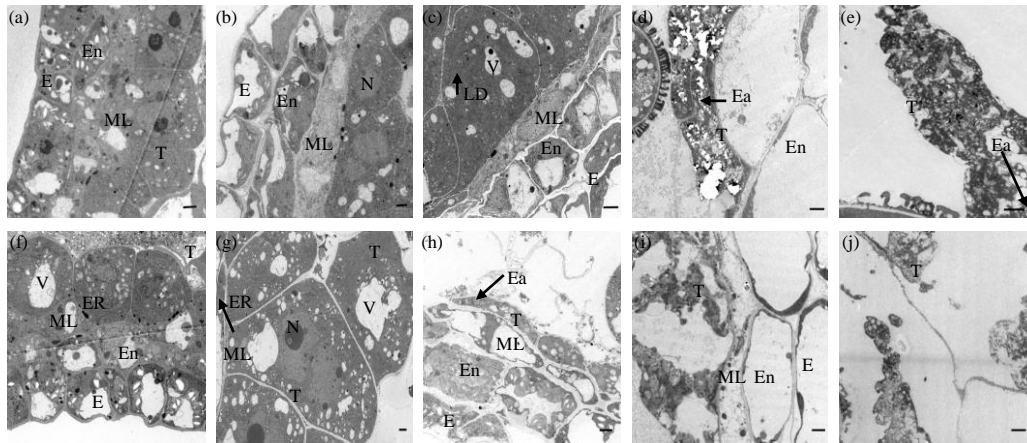
分别对W21F和W21S的花药绒毡层进行超微结构观察,结果显示,在花粉母细胞时期,与W21F(图4(a)~图4(e))相比,W21S中花药表皮、内表皮、绒毡层细胞中的液泡较大,绒毡层中核仁不明

显(图4(f))。四分体时期,W21S中部分绒毡层细胞异常增生,伴随液泡化并向药室腔内生长,细胞内含有大量内质网和液泡,且有部分绒毡层解体(图4(g)、图4(h))。在小孢子时期,W21S花药表皮、

内表皮、绒毡层大量降解,但中层延迟解体(图4(i)).小孢子发育后期,W21S药室中还存在部分绒毡层,但孢子体中仅有少量异常细胞器残留(图4(j)).

超薄切片观察结果进一步表明,W21S花药败育起始于花粉母细胞时期.在减数分裂阶段,花粉

母细胞出现胞质皱缩,胞内细胞器发生降解,进而形成异常四分体;同时,绒毡层细胞提前液泡化并解体,部分细胞出现增生现象;另外,小孢子花粉外壁发育也存在缺陷,最终导致小孢子胞质降解.



E表示表皮; En表示内表皮; ML表示中层; T表示绒毡层; N表示细胞核; V表示液泡; LD表示脂质滴; Ea表示造油体; ER表示内质网; 标尺为2  $\mu\text{m}$ 。

图(a)~图(e)为W21F; 图(f)~图(j)为W21S; 图(a)、图(f)为花粉母细胞时期; 图(b)、图(c)、图(g)、图(h)为四分体时期;

图(d)、图(i)为小孢子时期; 图(e)、图(j)为花粉粒时期

图4 透射电子显微镜下W21绒毡层的发育过程

Fig. 4 Transmission electron micrographs of tapetum development process in W21

### 3 结论与讨论

温敏雄性不育系的育性转换依赖临界温度阈值,温度阈值过高或过低,均难以适配实际需求,导致应用价值受限.油菜温敏不育系湘油91S,育性至少由2对细胞核基因控制,育性转变临界温度为9.7~15.5  $^{\circ}\text{C}$ <sup>[5]</sup>; Huiyou50S是受1对隐性核不育基因控制的光温敏核不育系,临界温度为15~16  $^{\circ}\text{C}$ <sup>[11]</sup>;不育系373S的不育性状受1对隐性基因(*Bnmst 1*)控制,育性转换临界温度范围为10~12  $^{\circ}\text{C}$ <sup>[21]</sup>.上述材料育性转换温度太低,很难满足生产应用.温敏不育系SP2S的育性表达受1对或2对隐性基因控制,当温度高于20  $^{\circ}\text{C}$ 时,SP2S表现为完全雄性不育,低于15  $^{\circ}\text{C}$ 时完全可育,在15~20  $^{\circ}\text{C}$ 之间为半不育<sup>[9]</sup>,其应用条件同样受限.W21不育性状至少受2对隐性核基因控制,其育性转变温度为22  $^{\circ}\text{C}$ ,日最高气温连续2 d高于22  $^{\circ}\text{C}$ 时,其完全不育,该材料在中国北部和西北部春播,开花期日最高温度通常能够满足其育性转变要求,可实现完全不育,具有较高的应用价值。

细胞学分析结果表明,W21S的花粉败育始于

花粉母细胞减数分裂阶段,主要表现为花药表皮发育异常、花粉母细胞胞质皱缩、细胞器降解、绒毡层发育异常,以及四分体形成受阻、花粉外壁发育缺陷,上述异常最终引发小孢子互相黏连并伴随胞质降解,导致花粉完全败育.这一败育特征与已报道的部分温敏雄性不育油菜存在差异,但与TE5A、160S、SP2S、373S等不育材料一致,其花粉败育均始于花粉母细胞时期<sup>[9, 19-21]</sup>.YAN等<sup>[19]</sup>观察到TE5A在减数分裂前期I因染色体配对失败,无法正常形成二分体或四分体,且伴有胼胝质延迟降解和花粉外壁结构缺失;160S则因花粉母细胞不能正常形成四分体,并伴随绒毡层解体和细胞空泡化,从而导致空花粉囊的产生<sup>[20]</sup>;SP2S表现为绒毡层细胞过度液泡化、四分体壁降解延迟、单核小孢子的空泡化、花粉外壁的后期沉积和内壁的缺失<sup>[9]</sup>;373S则表现为母细胞胞质皱缩、细胞器降解、绒毡层细胞内质网异常累积、花粉外壁发育不规则、小孢子胞质浓缩,最终导致雄性不育<sup>[21, 27]</sup>.上述结果表明,花粉败育是多阶段、多结构细胞学异常共同作用的结果,其中绒毡层功能异常与减数分裂调控紊乱可能是导致W21S花粉败育的关键诱因。

## 参考文献:

- [1] SINGH S, DEY S S, BHATIA R, et al. Heterosis and combining ability in cytoplasmic male sterile and doubled haploid based *Brassica oleracea* progenies and prediction of heterosis using microsatellites[J]. PLoS One, 2019, 14(8): e0210772.
- [2] 付志远, 秦永田, 汤继华. 主要作物光温敏核雄性不育基因的研究进展与应用[J]. 中国生物工程杂志, 2018, 38(1): 115–125.
- [3] XU Y S, YU D, CHEN J, et al. A review of rice male sterility types and their sterility mechanisms[J]. Heliyon, 2023, 9(7): e18204.
- [4] CHEN L T, LIU Y G. Male sterility and fertility restoration in crops[J]. Annual Review of Plant Biology, 2014, 65: 579–606.
- [5] 李莓, 陈卫江, 席代汶. 甘蓝型油菜温敏核不育系湘油91S的研究与应用前景[J]. 作物研究, 1997, 11(4): 23–26.
- [6] 邬贤梦, 席代汶, 宁祖良, 等. 甘蓝型油菜温敏核不育系湘油402S的选育[J]. 中国油料作物学报, 2005, 27(3): 74–76.
- [7] 邬贤梦, 肖钢, 官春云. 甘蓝型油菜温敏核不育材料104S的发现及遗传特性分析[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2009, 35(6): 597–601.
- [8] ZENG X H, LI W P, WU Y H, et al. Fine mapping of a dominant thermo-sensitive genic male sterility gene (*BntsMs*) in rapeseed(*Brassica napus*) with AFLP- and *Brassica rapa*-derived PCR markers[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2014, 127(8): 1733–1740.
- [9] YU C Y, GUO Y F, GE J, et al. Characterization of a new temperature-sensitive male sterile line SP2S in rapeseed (*Brassica napus* L.)[J]. Euphytica, 2015, 206(2): 473–485.
- [10] 于澄宇, 李玮, 常建军, 等. 油菜温敏雄性不育系373S的选育[J]. 中国农学通报, 2007, 23(7): 245–248.
- [11] 徐献锋, 胡玉梅, 于澄宇, 等. 甘蓝型油菜反型温敏核不育Huiyou50S的生理特征及遗传分析[J]. 华北农学报, 2014, 29(3): 147–152.
- [12] SANDERS P M, BUI A Q, WETERINGS K, et al. Anther developmental defects in *Arabidopsis thaliana* male-sterile mutants[J]. Sexual Plant Reproduction, 1999, 11(6): 297–322.
- [13] 余凤群, 傅廷栋. 甘蓝型油菜几个品种花药发育的细胞学研究[J]. 中国油料, 1988, 10(4): 23–25.
- [14] 芦莉雲, 孙然, 田芸, 等. 花药壁组织与雄性不育的研究进展[J]. 植物生理学报, 2024, 60(5): 762–772.
- [15] MARCHANT D B, WALBOT V. Anther development—the long road to making pollen[J]. The Plant Cell, 2022, 34(12): 4677–4695.
- [16] HENG S P, CHEN F Y, WEI C, et al. Cytological and iTRAQ-based quantitative proteomic analyses of hau CMS in *Brassica napus* L[J]. Journal of Proteomics, 2019, 193: 230–238.
- [17] 董军刚, 董振生, 刘绚霞, 等. 甘蓝型油菜生态雄性不育系533S花药发育的细胞学研究[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2004, 32(7): 61–66.
- [18] LIU Y J, LI D, GONG J, et al. Comparative transcriptome and DNA methylation analysis in temperature-sensitive genic male sterile wheat BS366[J]. BMC Genomics, 2021, 22(1): 911.
- [19] YAN X H, ZENG X H, WANG S S, et al. Aberrant meiotic prophase I leads to genic male sterility in the novel TE5A mutant of *Brassica napus*[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 33955.
- [20] 唐鑫, 李圆圆, 陆俊杏, 等. 甘蓝型油菜温敏细胞核雄性不育系160S花药败育的形态学特征和细胞学研究[J]. 作物学报, 2021, 47(5): 983–990.
- [21] SUN Y Y, ZHANG D S, WANG Z Z, et al. Cytological observation of anther structure and genetic investigation of a thermo-sensitive genic male sterile line 373S in *Brassica napus* L[J]. BMC Plant Biology, 2020, 20(1): 8.
- [22] LIU X Q, LIU Z Q, YU C Y, et al. TGMS in rapeseed (*Brassica napus*) resulted in aberrant transcriptional regulation, asynchronous microsporocyte meiosis, defective tapetum, and fused sexine[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1268.
- [23] LUO C C, SUN Y Y, ZHANG Y X, et al. Genetic investigation and cytological comparison of two genic male sterile lines 9012A and MSL in *Brassica napus* L[J]. Euphytica, 2018, 214(7): 124.
- [24] CHU W L, DONG S Y, ZOU J Q, et al. Cloning and functional verification of the male sterile gene *BrQRT3* in Chinese cabbage[J]. Plant Science, 2024, 346: 112154.
- [25] LIU Z H, NIU F Q, YUAN S H, et al. Comparative transcriptome analysis reveals key insights into fertility conversion in the thermo-sensitive cytoplasmic male sterile wheat[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(22): 14354.
- [26] YU C Y, XU X F, GE J, et al. Premature breakdown of tapetum associated with reverse thermo-sensitive genic male-sterile line Huiyou50S in rapeseed(*Brassica napus*) [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2016, 38(2): 54.
- [27] 孙晓敏, 李玮, 李英, 等. 油菜生态型不育系373S小孢子败育的电镜观察[J]. 中国农学通报, 2011, 27(7): 123–132.

责任编辑: 毛友纯

英文编辑: 罗维