大豆科学 Soybean Science
http://ddkx.haasep.cn
2020,39(6):891-897
DOI:10.11861/j.issn.1000-9841.2020.06.0891

大豆不育系花器官发育过程中内源激素动态变化研究

孙佳尧[1],李资文[1],崔天宇[1],刘　鹏[1],赵丽梅[2],李志刚[1]

(1. 内蒙古民族大学 农学院,内蒙古 通辽 028000; 2. 吉林省农业科学院 大豆研究所,吉林 长春 130000)

摘　要:为探索内源激素在大豆质核互做雄性不育系育性调控中的作用,利用间接酶联免疫技术(ELISA)测定并分析高(A1)、中(A2)、低(A3)3 种异交率不育系及其同型保持系(B1、B2、B3)在花蕾发育过程(花芽、花蕾、成花)中内源激素含量的变化。结果显示:花芽期不育系花器官中 GA3 含量均低于同型保持系,低异交率不育系 A3 在 3 个时期 GA3 含量显著低于高、中异交率不育系 A1 和 A2;成花期不育系 IAA 含量均低于同型保持系,中异交率不育系 A2 在花蕾期和成花期 IAA 含量显著高于 A1 和 A3;成花期不同异交率不育系 ABA 含量均低于同型保持系,中异交率不育系 A2 在花蕾期和成花期 ABA 含量显著高于 A1 和 A3;花芽和花蕾期不育系 IPA 含量高于同型保持系,低异交率不育系 A3 在 3 个时期 IPA 含量显著低于高、中异交率不育系 A1 和 A2;大豆不育系 IAA/ABA、GA3/ABA 表现为下降趋势,且花芽、花蕾、成花时期不育系大于保持系,IPA/ABA 不育系表现为上升趋势。结果表明 GA3、ABA、IAA 及 IPA 含量异常、多种激素间平衡关系被打破及比例失调都与大豆雄性不育的发生有关。研究结果能够为探究大豆质核互作雄性不育机制及优良品种的选育提供一定的理论基础与试验依据。

关键词:大豆;不育系;花器官;内源激素

Dynamic Changes of Endogenous Hormones in Flower Organ Development of Soybean Sterile Lines

SUN Jia-yao[1], LI Zi-wen[1], CUI Tian-yu[1], LIU Peng[1], ZHAO Li-mei[2], LI Zhi-gang[1]

(1. College of Agriculture, Inner Mongolia University for Nationalities, Tongliao 028000, China; 2. Soybean Research Institute, Jilin Academy of Agricultural Sciences, Changchun 130000, China)

Abstract: In order to explore the role of endogenous hormones in the regulation of fertility of soybean cytoplasmic male sterile lines, the changes of endogenous hormones in high (A1), medium (A2) and low (A3) sterility lines and their homologous maintainers (B1, B2, B3) were determined by indirect enzyme linked immunosorbent assay (ELISA). The results showed that the content of GA3 in blossom bud period of male sterile lines was lower than that of maintainer lines. In the three stages, the GA3 content of male sterile line A3 with low outcrossing rate was significantly lower than that of the male sterile line A1 and A2 with high and medium outcrossing rate. IAA content of male sterile lines in flowering period was lower than that of homotypic maintainer lines, the IAA content of A2 in male sterile line with outcrossing rate was significantly higher than that of A1 and A3 in bud and flower period. At the flowering period, the ABA content of sterile lines with different outcrossing rates was lower than that of homotypic maintainers, the ABA content of A2 in male sterile line with outcrossing rate was significantly higher than that of A1 and A3 in bud and flower period. The IPA content of sterile line in blossom bud and bud period was higher than that of homotypic maintainer, in the three stages, the IPA content of male sterile line A3 with low outcrossing rate was significantly lower than that of male sterile line A1 and A2 with high and medium outcrossing rate. The results of IAA/ABA and GA3/ABA in soybean sterile lines showed a downward trend, and sterile lines in flowering period were greater than that of the maintainer lines, but the IPA/ABA sterile lines were opposite. The results showed that the abnormal contents of GA3, ABA, IAA and IPA and the imbalance among various hormones were all related to the occurrence of soybean male sterility. The results provide a theoretical and experimental basis for the breeding of superior varieties and the mechanism of cytoplasmic male sterility in soybean.

Keywords: Soybean; Sterile lines; Floral organ; Endogenous hormones

---

收稿日期:2020-03-14
基金项目:内蒙古自治区科技储备项目(2018MDCB02);内蒙古民族大学硕士研究生科研创新项目(NMDSS1951);内蒙古自治区科技计划(2018KJJH1702)。
第一作者简介:孙佳尧(1993-),男,硕士,主要研究作物遗传育种。E-mail:1522647151@qq.com。
通讯作者:李志刚(1970-),男,博士,教授,主要研究作物遗传育种。E-mail:13948651158@126.com。

植物内源激素是一种有机化合物,能够影响植物生长发育系列生理生化过程[1]。因为雄性不育作为植物生长发育过程中的一种现象,必然与植物内源激素的含量有紧密联系,同一作物育性不同内源激素含量也不同[2]。研究表明,许多经济作物中雄性不育系和保持系(可育系)内源激素含量和比值都存在显著差异,变化趋势也不尽相同[3-6]。由此植物内源激素与雄性不育的关系研究现已成为研究工作的重点。植物内源激素的典型代表有生长素(IAA)、赤霉素(GA_3)、脱落酸(ABA)及异戊烯基腺嘌呤核苷(IPA),其中生长素、赤霉素、异戊烯基腺嘌呤核苷都能促进细胞分化生长,对花器官的发育生长有促进作用,然而脱落酸则能够抑制细胞延长,促进花器官脱落,IPA/ABA、IAA/ABA、GA_3/ABA比值的高低对植物生殖发育起调控作用,甚至会影响植物育性转变。植物不育的发生往往是多种内源激素相互拮抗或者相互协作共同起作用的结果,因此研究内源激素比值变化对探究植物不育系发生规律具有重要意义。

大豆雄性不育主要包括细胞质雄性不育、细胞核雄性不育、光温敏感型雄性不育 3 种类型[7]。目前生产制种上主要推广细胞质雄性不育系,但是由于在不育系利用过程中容易出现配合力不稳定、异交结实率低等问题,导致大豆育种工作存在一定的困难和风险[8]。随着恢复系和保持系的不断涌现,大豆 CMS 三系配套逐步完善并在我国得到了迅猛发展。现在我国在大豆质核互作雄性不育的育性恢复基因定位方面已取得较好成果[9],高效制种体系的建立和种子生产程序的完善使我国杂交大豆领域处于领先地位[10],但对大豆质核互作雄性不育内源激素含量变化对大豆不育系育性调控的研究还不够全面。相关研究认为雄性不育的发生可能是在花器官发育过程中改变了内源激素的平衡,能量亏缺、代谢紊乱、花粉结构异常,导致作物雄性不育[11]。本研究以大豆质核互作雄性不育系为材料,揭示大豆质核互作雄性不育系花器官发育过程中内源激动态变化规律,旨在为质核互作雄性不育系在大豆杂种优势中的进一步应用提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 材料

供试材料选用由吉林省农业科学院大豆研究所提供的高异交结实率的大豆不育系 JLCMS116、中异交结实率大豆不育系 JLCMS232 和低异交结实率大豆不育系 JLCMS9 及其同型保持系,分别以 A1(高异交率)、A2(中异交率)、A3(低异交率)表示,与其对应的同型保持系分别以 B1、B2、B3 表示。植物激素酶联免疫分析试剂盒购自上海通蔚实业有限公司。

1.2 试验设计

大豆不育系和同型保持系材料于 2019 年 5 月 8 日种植于内蒙古民族大学北区教学试验基地。试验地位于内蒙古通辽地区,选择肥力均匀一致,土壤类型为灰色草甸土、土质为壤土的撂荒地,分为 3 个小区,父母本 1∶1 等行距相间种植,行距 60 cm,父本株距 10 cm,母本株距 12 cm。小区面积为 30 m^2,试验材料均同一时期播种。

1.3 测定项目与方法

于 2019 年 6 – 7 月取植株三、四节部位的花芽、花蕾、成花,3 次重复,液氮速冻 30 min 后 – 80℃保存待测。采用间接酶联免疫(ELISA)测定法[12]分析不育系和同型保持系花芽不同发育时期生长素(IAA)、赤霉素(GA3)、脱落酸(ABA)及异戊烯基腺嘌呤核苷(IPA)含量动态变化和激素比值,3 次重复。

激素含量($ng \cdot g^{-1}$) $= 5 \times C \times M/m/1\ 000$。

式中:C 为由标准曲线算得样品浓度,$pmol \cdot L^{-1}$;M 为物质平均相对分子质量,$g \cdot mol^{-1}$;m 为样品鲜重,g。

1.4 数据分析

使用 Excel 2019 整理统计、计算标准偏差并绘制图表,并用 DPS 16.05 进行数据分析。

2 结果与分析

2.1 不育系和保持系花的不同发育时期内源激素的动态变化

2.1.1 GA3 含量及变化分析 由图 1 可知,不同异交率不育系及同型保持系在花芽、花蕾、成花这 3 个时期的花器官中 GA3 含量变化均有明显差异。除保持系 B2 以外 A1、A2、A3、B1 和 B3 呈现出先增高后降低的趋势变化。在成花期 B2 显著高于 A1、A2、A3、B1 和 B3,分别高 21%、2%、53%、23% 和 38%。低异交率 A3 和 B3 在 3 个时期 GA3 含量均较低,不育系 A3 在花蕾、成花时期 GA3 含量显著低于保持系。由此可知低异交率不育系花器官 GA3 含量在花芽、花蕾、成花期显著低于同型保持系,低异交率不育系花器官 GA3 含量在 3 个时期均显著低于其它 2 种不育系。

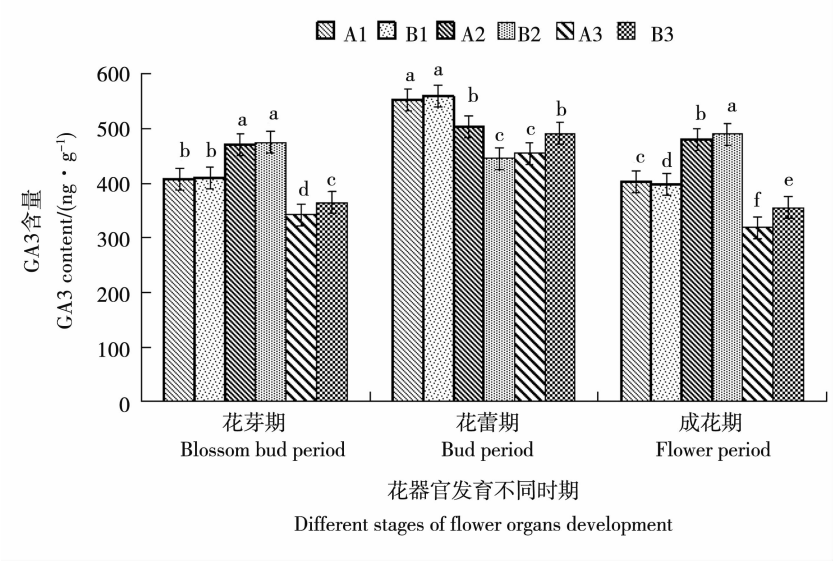

图 1　花器官不同发育时期 GA3 含量动态变化

Fig. 1　The GA3 content dynamical change in different stages of flower organs development

2.1.2　IAA 含量及变化分析　由图 2 可知,在花芽、花蕾、成花期 A2、B1 和 B2 的 IAA 含量均呈现升高趋势,A1、A3 和 B3 则呈现先增高后降低趋势。在花蕾、成花期 B2 显著高于 A1、A2、A3、B1 和 B3,并在成花时期达到最高,分别高 48.7%、10.8%、87.6%、30.5% 和 65.2%。在成花期不同异交率不育系及同型保持系花器官 IAA 含量均存在显著差异且在该时期保持系均高于同型不育系。中异交率不育系 A2 在花蕾期和成花期 IAA 含量显著高于 A1 和 A3。由此可知中异交率不育系花器官 IAA 含量在花蕾期和成花期分泌旺盛。在成花期保持系 IAA 含量均高于相应不育系,说明成花期 IAA 含量对育性转变影响较大。

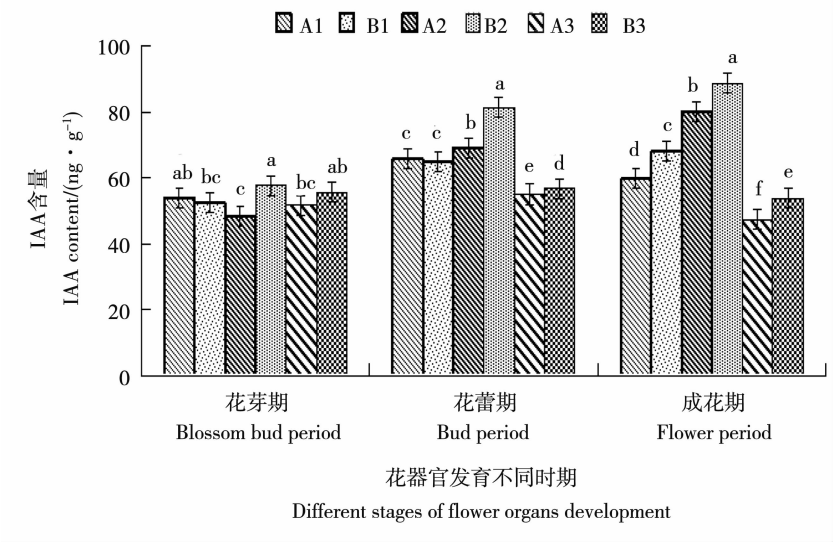

图 2　花器官不同发育时期 IAA 含量动态变化

Fig. 2　The IAA content dynamical change in different stages of flower organs development

2.1.3　ABA 含量及变化分析　由图 3 可知,在花芽、花蕾、成花期 A1、A2 和 B1 含量均呈先增高后降低趋势,A3、B2 和 B3 含量均呈增高趋势。在花蕾期各个不育系和保持系 ABA 含量相较于花芽时期突增,在成花时期 B2 显著高于 A1、A2、A3、B1 和 B3,分别高 40.6%、8.9%、62.6%、19.4% 和 32.7%。在花芽期和成花期不同异交率不育系及同型保持系花器官 ABA 含量均呈显著性差异,且在成花期不育系均低于同型保持系。中异交率不育系 A2 在花蕾期和成花期 ABA 含量显著高于 A1 和

A3。由此可知中异交率不育系花器官 ABA 含量在花蕾期和成花期分泌旺盛。在成花期保持系 ABA 含量均高于相应不育系,说明在成花期 ABA 含量对育性转变影响较大,或由于花蕾时期 ABA 含量的突增也可能影响育性的转变。

2.1.4 IPA 含量及变化分析 由图 4 可知,在花芽、花蕾和成花期 A2、A3 和 B3 含量呈逐渐增高趋势,B1 和 B2 含量呈先增高后降低趋势,花蕾、成花期 A1 含量无明显变化。在成花时期 A2 显著高于 A1、A3、B1、B2 和 B3 分别高 18.47%、50.30%、21.18%、6.45% 和 42.7%。在花蕾期和成花期不同异交率不育系及同型保持系花器官 IPA 含量均呈显著性差异,且在花蕾期不育系均低于其同型保持系。低异交率不育系 A3 在 3 个时期 IPA 含量显著低于高、中异交率不育系 A1 和 A2。由此可知低异交率不育系花器官 IPA 含量低于其它不育系。在花蕾期保持系 IPA 含量均高于相应不育系,说明在花蕾期 IPA 含量对育性转变影响较大,或由于花蕾时期 IPA 含量的突增也可能影响育性的转变。

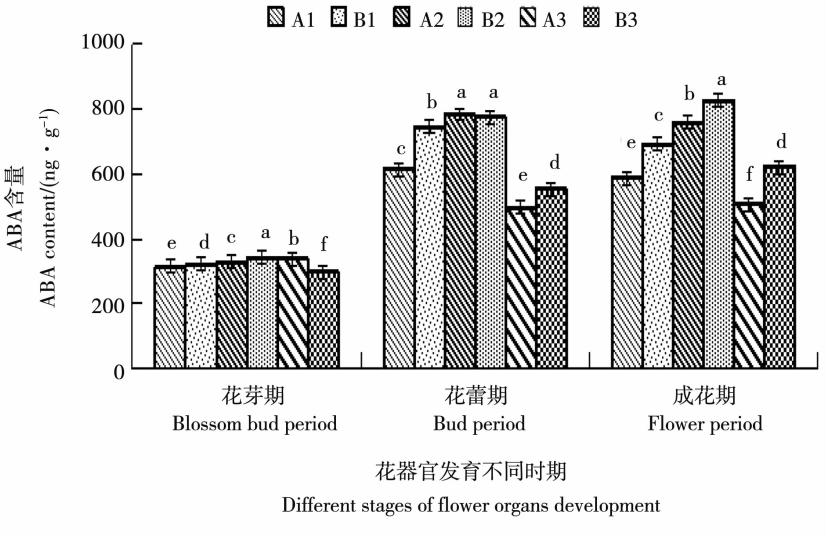

图 3 花器官不同发育时期 ABA 含量动态变化

Fig. 3 The ABA content dynamical change in different stages of flower organs development

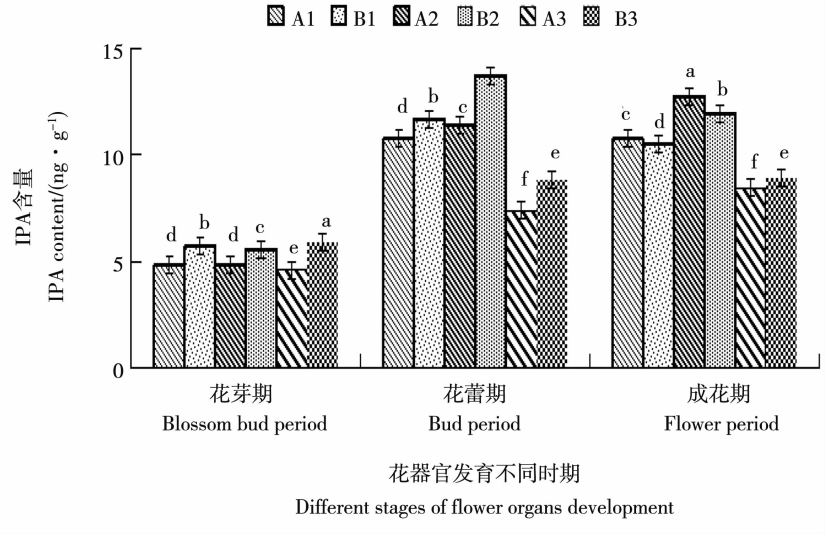

图 4 花器官不同发育时期 IPA 含量动态变化

Fig. 4 The IPA content dynamical change in different stages of flower organs development

2.2 不同内源激素比值变化

2.2.1 IAA/ABA 比值变化分析 由图 5 可知,伴随着花器官的发育,IAA/ABA 比值在大豆不育系花器官中呈下降趋势,在最后时期下降趋势变缓而保持系花器官中呈先快速下降后稍有上升的趋势。在花芽、花蕾、成花期不育系花器官 IAA/ABA 比值

均大于保持系。说明在大豆不育系花器官中较高的 IAA/ABA 比值可能与雄性不育的发生有关。

2.2.2　GA3/ABA 比值变化分析　由图 6 可知,伴随着花器官的发育,不论是不育系还是保持系,GA3/ABA 均在花芽期达到最大,GA3/ABA 比值在大豆不育系和保持系花器官中的变化趋势相同,均呈现下降趋势,且在最后时期下降趋势有所放缓。不育系花器官中 GA3/ABA 比值始终高于保持系。说明在大豆花器官发育过程中 GA3/ABA 比值下降并且不育系花器官中较高的 GA3/ABA 比值可能与大豆孢原细胞的败育有关。

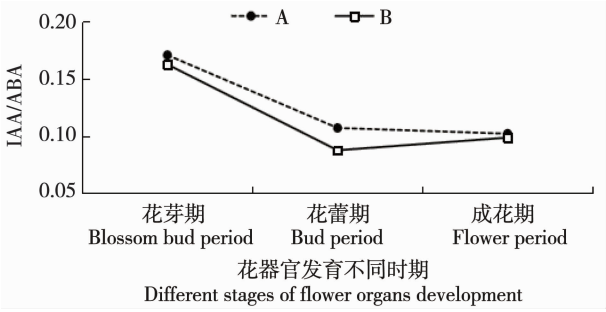

图 5　花器官发育不同时期 IAA/ABA 比值变化

Fig. 5　IAA/ABA ratio change at different stages of flower organs development

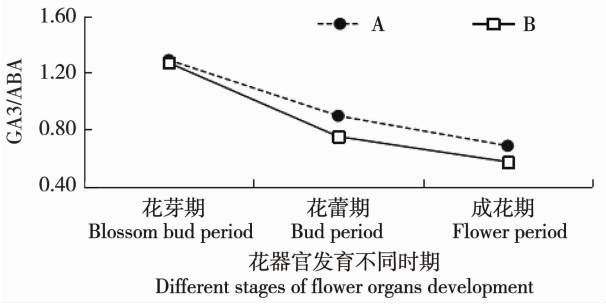

图 6　花器官发育不同时期 GA3/ABA 比值变化

Fig. 6　GA3/ABA ratio change at different stages of flower organs development

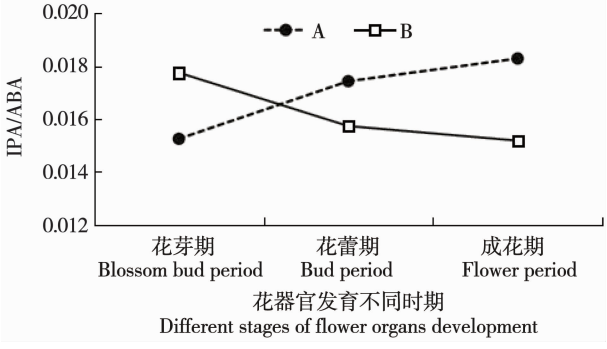

图 7　花器官发育不同时期 IPA/ABA 比值变化

Fig. 7　IPA/ABA ratio change at different stages of flower organs development

2.2.3　IPA/ABA 比值变化分析　由图 7 可知,伴随着花器官的发育,IPA/ABA 比值在不育系中呈现上升趋势,相反在保持系中呈下降趋势。在花芽期不育系 IPA/ABA 比值小于保持系,在花蕾期和成花期不育系 IPA/ABA 比值均高于保持系。说明大豆不育系持续上升的 IPA/ABA 比值可能影响雄性不育的发生。

3　讨　论

植物内源激素与雄性不育的发生存在一定关系,Sawhney 等[13] 在总结此类研究时发现,生长素含量的增加、乙烯含量的过度产生、脱落酸水平的提高、以及赤霉素和细胞分裂素含量的降低均将导致植物雄性不育。但也存在不同观点的报道,刘淑娟等[14] 的研究发现,不育系 IAA 含量随可育度的下降而下降,推测雄性不育的发生在于不育花药中 IAA 含量过低使花药淀粉积累受阻进而使花粉败育。本研究发现,成花时期保持系 IAA 含量均高于相应不育系,推断不育系因 IAA 含量过低阻碍淀粉积累,无法为花粉母细胞减数分裂提供充足的物质和能量,最终导致花粉败育,此结果与解海岩等[3] 研究基本相同,其研究发现不育系 IAA 含量低于保持系,较低的 IAA 含量使不育系花粉母细胞处于饥饿状态;在花芽时期不同异交率不育系 GA3 含量均低于同型保持系,花芽期 GA3 含量不足,会促使乙烯含量增加,进而影响植物育性转变,与许小勇等[15]、柏斌等[16] 等研究一致,其研究发现可育株 GA3 明显高于不育株;在成花时期不同异交率不育系 ABA 含量均低于同型保持系,在花蕾时期 ABA 含量突增,影响了花蕾的维管系统,致使不能及时为小孢子发育提供能量,从而使小孢子发育受阻,物质匮乏,导致其不育。由此可以推测在花蕾期不育系 ABA 含量的突增导致其不育,在此期间施加外源 IAA 拮抗掉部分 ABA 有助于育性恢复,与许忠民等[17] 研究一致,同时也有学者认为 ABA 含量的降低是产生雄性不育现象的原因[18-19];王永琦等[20] 研究发现西瓜细胞核雄性不育系花器官 IPA 含量明显高于不育株,本研究发现 IPA 含量在花芽和花蕾期不同异交率不育系高于同型保持系,在花蕾时期 IPA 含量增长,可能导致某些与育性相关的蛋白质大量合成,进而影响其育性,研究结果产生差异的原因可能是材料不同且不育类型不同。

植物的育性不但受单种激素的影响,在绝大多数情况下是多种激素间相互协作或相互拮抗共同

起作用的结果[20]。ABA 参与调节 IAA 的代谢途径,可促进结合态 IAA 的形成并提高 IAA 氧化酶及过氧化酶的活性,从而降低游离态的 IAA 含量。IAA 含量的降低导致通往小花的维管系统不能正常形成,小孢子发育所需的物质不能及时得到供应,小孢子发育受到阻遏,小孢子内物质匮乏,最终导致败育的发生[21]。本研究发现激素比值与大豆细胞质雄性不育存在密切的关系,大豆不育系 IAA/ABA、GA3/ABA 表现为下降趋势,且不育系大于保持系,IPA/ABA 不育系表现上升趋势。沈火林等[22]研究发现,辣椒 GMS 花蕾中 IAA/ABA,Z + ZR/ABA,GA3/ABA 这 3 个比值均是不育株低于可育株。孙希禄等[23]研究发现,萝卜雄性不育系花蕾 IAA/ABA、IAA/ZR、IAA/GA3 和 GA3/ABA 在不育系和保持系中的变化趋势不一致,且比值大小差异很大。由此可见,激素比值对雄性不育的影响趋势不尽相同,而且不同不育系材料对激素比值影响较大,同时也意味着不同不育系材料的不育机理可能存在差异。在实际育种工作中,施加外源激素时应注重不同激素间的相互作用和施加时期,这样才能使施加效果更佳显著。

综上所述,在大豆花器官发育的生殖生长过程中,不育系与保持系内源激素含量存在差异,内源激素比值变化趋势不同,说明它们的异常均可能与大豆质核互作雄性不育的发生有关,由于本研究只对不育系和保持系花器官开展了研究,其它组织和器官的激素变化规律与内源激素在大豆不育系败育过程中可能存在其它作用机制,尚有待进一步研究。

4 结 论

本研究明确了大豆质核互作雄性不育系和保持系花器官不同发育时期内源激素 GA3、IAA、ABA 及 IPA 的含量及动态变化规律。不同异交率不育系花器官中 GA3 含量在花芽期均低于同型保持系;成花期 IAA 和 ABA 含量对育性转变有重要作用;在花蕾期 IPA 含量突增是导致育性转变的关键时期;在花芽期、花蕾期和成花期,低异交率不育系相比于高、中异交率不育系花器官 GA3 和 IPA 分泌量较少;在花蕾期和成花期,中异交率不育系花器官 IAA 和 ABA 分泌旺盛;大豆不育系 IAA/ABA、GA3/ABA 表现为下降趋势,且花芽、花蕾和成花期不育系大于保持系,IPA/ABA 不育系表现为上升趋势。结果说明内源激素的降低和激素间比值的失调很可能是导致大豆细胞质雄性不育系花粉败育的重要原因。本研究为进一步揭示大豆细胞质雄性不育遗传机制积累理论基础,对促进细胞质雄性不育系在大豆杂种优势中的利用具有重要的理论和实际意义。

参考文献

[1] Dobrev P, Petkov P, Svetleva D, et al. Analysis of some endogenous plant hormones during induction of somatic embryogenesis in common bean (*Phaseolus Vulgaris* L.) [J]. Biotechnology and Biotechnological Equipment, 2001, 15(2): 17-22.

[2] 陶兴林, 朱惠霞, 胡立敏, 等. 花椰菜温敏雄性不育系 GS-19 花蕾发育过程中内源激素的动态变化分析[J]. 核农学报, 2017, 31(8): 1626-1632. (Tao X L, Zhu H X, Hu L M, et al. Dynamic analysis of endogenous hormones during bud development stage in cauliflower thermo-sensitive male sterile line GS-19[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2017, 31(8): 1626-1632.)

[3] 解海岩,蒋培东,王晓玲,等. 棉花细胞质雄性不育花药败育过程中内源激素的变化[J]. 作物学报,2006(7):1094-1096. (Xie H Y, Jiang P D, Wang X L, et al. Changes of phytohormone contents in anther abortion of cytoplasmic male sterile cotton [J]. Acta Agronomica Sinica, 2006(7): 1094-1096.)

[4] 冯忠梅, 张凤兰, 张德双, 等. 大白菜新型胞质雄性不育系及其保持系花药不同发育时期内源激素动态变化的研究[J]. 华北农学报, 2005(4): 40-43. (Feng Z M, Zhang F L, Zhang D S, et al. Study on changes of hormones in anther at different development stage in cytoplasmic male sterility line and its maintainer of Chinese cabbage[J]. Acta Agriculaturae Boreali-Sinica, 2005(4): 40-43.)

[5] 沈火林,乔志霞,安岩. 辣椒胞质雄性不育系和保持系内源激素含量的比较[J]. 西北植物学报,2008(9):1751-1756. (Shen H L, Qiao Z X, An Y. Comparison of endogenous hormones in cytoplasmic male-sterile lines and maintainer lines of pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalla Sinica, 2008(9):1751-1756.)

[6] 彭妙,朱列书,陈建国,等. 烟草胞质雄性不育系与其保持系内源激素的平衡关系[J]. 烟草科技,2016,49(9):15-21. (Peng M, Zhu L S, Chen J G, et al. Equilibrium relationship of endogenous hormone between tobacco cytoplasmic male-sterile lines and maintainer lines[J]. Tobacco Science & Technology, 2016,49(9):15-21.)

[7] 谢甫绨. 大豆雄性不育及杂种优势利用研究进展[J]. 沈阳农业大学学报,2008(2):131-136. (Xie F T. Review of soybean male sterility and heterosis utilization[J]. Journal of Shenyang Agricultural University (Social and Edition), 2008(2): 131-136.)

[8] 曹芳,李志刚,李旭新,等. 大豆雄性不育及杂种优势利用研究

进展[J]. 安徽农业科学,2016,44(34):23-25. (Cao F, Li Z G, Li X X, et al. Research progress of soybean male-sterility and utilizing heterosis[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2016,44(34):23-25.)

[9] 张井勇,赵丽梅,孙寰,等. 大豆不育系育性稳定性研究概况[J]. 大豆科学,2015,34(4):712-716. (Zhang J Y, Zhao L M, Sun H, et al. A review of fertility stability in male sterility for soybean[J]. Soybean Science,2015,34(4):712-716.)

[10] 师颖,马利平,张瑞军. 大豆杂交育种研究进展[J]. 中国种业,2017(8):17-19. (Shi Y, Ma L P, Zhang R J, et al. Advances in soybean cross breeding research[J]. China Seed Industry,2017(8):17-19.)

[11] 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 metablism enzyme activities in bud of welsh onion CMS line[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2010, 30(6):1142 -1148.)

[12] 李海洋,李爱学,王成, 等. 盐胁迫对苗期向日葵内源激素含量的影响[J]. 干旱地区农业研究,2018,36(6):92-97. (Li H Y, Li A X, Wang C, et al. Effects of salt stress on endogenous hormone contents in sunflower seedlings[J]. Agricultural Research in the Arid Areas,2018,36(6):92-97.)

[13] Sawhney V K, Shukla A. Male sterility in flowering plants: Are plant growth substances involved[J]. American Journal of Botany, 1994,81(12):1640-1647.

[14] 刘淑娟,朱祺,幸学俊, 等. 植物雄性不育影响因素研究进展[J]. 中国农学通报,2014,30(34):46-50. (Liu S J, Zhu Q, Xing X J,et al. Advanced research on male sterility of plant[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin,2014,30(34):46-50.)

[15] 许小勇,张静,孙希禄,等. 大白菜 CMS7311 雄性不育的发生与花蕾内源激素含量变化的关系研究[J]. 华北农学报,2014,29(6):177-182. (Xu X Y, Zhang J, Sun X L, et al. The relationship between male sterile occurrence and dynamics of endogenous hormone contents during flower bud development in CMS7311 of heading Chinese cabbage[J]. Acta Agriculaturae Boreali-Sinica, 2014,29(6):177-182.)

[16] 柏斌,吴俊,盛文涛,等. 育性敏感期低温胁迫对水稻光温敏不育系叶片内源激素的影响[J]. 杂交水稻,2016,31(1):57-61. (Bai B, Wu J, Sheng W T, et al. Effects of cold stress at fertility sensitive stage on endogenous hormones of rice PTGMS lines[J]. Hybrid Rice,2016,31(1):57-61.)

[17] 许忠民,张恩慧,程永安,等. 甘蓝胞质雄性不育与内源激素含量的关系[J]. 北方园艺,2015(8):1-5. (Xu Z M, Zhang E H, Cheng Y A, et al. Relationships between endogenous hormone contents and cytoplasmic male sterility in cabbage[J]. Northern Horticulture, 2015(8):1-5.)

[18] 侯建华,田自华,贺学勤,等. 甜菜胞质雄性不育系与保持系某些生理特性的差异[J]. 华北农学报,2003,18(3):32-35. (Hou J H, Tian Z H, He X Q, et al. Difference of some physiological property of cytoplasmic male sterile line and maintainer line in sugarbeet[J]. Acta Agriculaturae Boreali-Sinica, 2003,18(3):32-35.)

[19] Zhu Y, Dun X L, Zhou Z F, et al. Separation defect of tapetum cells and microspore mother cells results in male sterility in Brassica napus: Role of abscisic acid in early anther development[J]. Plant Molecular Biology,2010,72(1/2):111-123.

[20] 丛庆,张琪,宋丽莉,等. 激素在植物冷胁迫应答中的角色[J]. 核农学报,2016,30(3):614-619. (Cong Q, Zhang Q, Song L L, et al. Roles of phytohormones on cold response in plants[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2016, 30(3):614-619.)

[21] 曾爱松,梁毅,严继勇, 等. 洋葱胞质雄性不育系及其保持系花蕾内源激素含量和脯氨酸含量的动态变化特征[J]. 华北农学报,2012,27(S1):77-80. (Zeng A S, Liang Y, Yan J Y, et al. Dynamic changes of endogenous hormones and free proline in cytoplasmic male sterile lines and maintainer lines of onion (*Allium cepa* L.)[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2012,27(S1):77-80.)

[22] 沈火林,安岩,乔志霞. 胞质雄性不育和核雄性不育辣椒内源激素含量的变化[J]. 华北农学报,2006(1):68-71. (Shen H L, An Y, Qiao Z X. The contents changes of endogenous hormones in CMS and GMS of pepper (*Capscium annuum* L.)[J]. Acta Agriculaturae Boreali-Sinica, 2006(1):68-71.)

[23] 孙希禄,许小勇,张鲁刚. 萝卜雄性不育系花蕾发育过程中内源激素分析[J]. 北方园艺,2011(19):11-15. (Sun X L, Xu X Y, Zhang L G. Analysis on the changes of phytohormones during flower bud development in male-sterile radish[J]. Northern Horticulture,2011(19):11-15.)