

胡霞菲, 李思宁, 王晓清, 张泽霖, 叶晴, 贺浩华, 胡丽芳. 水稻花药 ROS 稳态调控基因研究进展 [J]. 广东农业科学, 2025, 52 (1): 146–156.
HU Xiafei, LI Sining, WANG Xiaoqing, ZHANG Zelin, YE Qing, HE Haohua, HU Lifang. Research progress of ROS homeostasis regulation genes involved in rice anther development [J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2025, 52 (1): 146–156.

水稻花药 ROS 稳态调控基因研究进展

胡霞菲, 李思宁, 王晓清, 张泽霖, 叶晴, 贺浩华, 胡丽芳

(江西农业大学农学院 / 作物生理生态与遗传育种教育部重点实验室, 江西 南昌 330045)

摘要: 水稻雄性不育系的发现为杂种优势在水稻中的成功利用奠定了基础, 大幅提高了水稻单位面积产量, 为解决粮食安全问题提供了强有力的保障。花药作为雄性生殖器官, 其发育与花粉育性密切相关, 阐明花药发育机制对水稻生产具有重要的理论和实践意义。在抗氧化系统中, 活性氧 (ROS) 的生成与清除处于动态平衡的状态, 这一稳态的维持与生物体内的一系列生物学过程密切相关。最新研究表明, ROS 稳态失衡通常会导致水稻花药发育异常。为进一步探究 ROS 稳态在水稻花药发育中的功能及其作用机制, 该文归纳总结了与水稻花药发育相关的 21 个 ROS 稳态调控基因的研究进展。在这些分离的基因中, 包括 3 个 ROS 产生基因 (*OsRboh1*、*OsRboh3* 和 *OsHXX1*) 和 6 个 ROS 清除基因 (*OsCATB2*、*cCu/Zn-SOD1*、*OsALDH2b*、*OsCOX11*、*OsMT-1-4b* 和 *OsMT2b*), 其主要编码酶类, 可直接调控 ROS 的含量; 3 个编码转录因子的基因 (*OsMADS3*、*bHLH142* 和 *OsAGO2*), 其可通过直接调控 ROS 稳态基因的表达来影响花药发育; 9 个编码其他蛋白的基因 (*OsSAPK2*、*OsRACK1B*、*DTCL*、*EDT1*、*OsHSP60-3B*、*OsBPI*、*ADT1*、*OsTMS19* 和 *DPS1*), 它们主要通过蛋白间相互作用调控 ROS 水平及花粉的形成。最后, 对水稻花药 ROS 稳态调控基因的深入研究提出了展望, 以期揭示水稻花药发育的分子机制提供新的思路和参考依据。

关键词: 水稻; 花药; 雄性不育; ROS 稳态; ROS 产生和清除; 表达

中图分类号: S511

文献标志码: A

文章编号: 1004-874X (2025) 01-0146-11

Research Progress of ROS Homeostasis Regulation Genes Involved in Rice Anther Development

HU Xiafei, LI Sining, WANG Xiaoqing, ZHANG Zelin, YE Qing, HE Haohua, HU Lifang

(College of Agriculture, Jiangxi Agricultural University / Key Laboratory of Crop Physiology, Ecology and Genetic Breeding, Ministry of Education, Nanchang 330045, China)

Abstract: The discovery of male sterile lines in rice laid a foundation for the successful use of heterosis in rice, greatly improved the yield per unit area of rice, and provided a strong guarantee for solving the problems of food security. As a male reproductive organ, anther development is closely related to pollen fertility. Clarifying the mechanism of anther development is of great theoretical and practical significance for rice production. In the antioxidant system, the production and clearance of reactive oxygen species (ROS) are in a state of dynamic equilibrium. In order to further explore ROS homeostasis in the development of rice anthers, this review summarizes the research progress of 21 ROS homeostasis regulation genes related to rice anther development. Among these isolated genes, three ROS-clearance genes (*OsRboh1*, *OsRboh3* and *OsHXX1*) and six ROS-clearance genes (*OsCATB2*, *cCu/Zn-SOD1*, *OsALDH2b*, *OsCOX11*, *OsMT-1-4b* and *OsMT2b*), which mainly encode

收稿日期: 2024-09-08

基金项目: 江西省自然科学基金 (20242BAB26093); 江西省主要学科学术和技术带头人培养项目 (20243BCE51020); 国家自然科学基金 (32060455, 32360477)

作者简介: 胡霞菲 (1999—), 女, 在读硕士生, 研究方向为作物遗传育种, E-mail: hxf4394016@163.com

通信作者: 胡丽芳 (1979—), 女, 博士, 副研究员, 研究方向为植物发育生物学, E-mail: lfhu_hn337@163.com

enzymes, can directly regulate the content of ROS. Three genes (*OsMADS3*, *bHLH142* and *OsAGO2*), encoding transcription factors, can affect anther development by directly regulating the expression of ROS homeostasis genes. It also includes 9 genes (*OsSAPK2*, *OsRACK1B*, *DTC1*, *EDT1*, *OsHSP60-3B*, *OsBP1*, *ADT1*, *OsTMS19*, and *DPS1*) that encode other proteins, which mainly regulate ROS levels and pollen formation through protein-protein interactions. Finally, the in-depth study of ROS homeostasis genes in rice anthers is prospected, with an aim to provide new ideas and references for revealing the molecular mechanism of rice anther development.

Key words: rice; anther; male sterile; ROS homeostasis; ROS production and clearance; expression

雄性不育是广泛存在于开花植物中的一种现象,其雄性器官发育异常或退化,不能产生有功能的花粉或雄配子,然而雌蕊发育正常,能接受正常花粉而受精结实。总体而言,雄性不育可分为两类:一类是由细胞核与细胞质基因不协调引起的细胞质雄性不育(Cytoplasmic male sterility, CMS),另一类是由核基因组突变导致的核雄性不育(Genic male sterility, GMS)^[1-2]。

水稻作为重要的粮食作物,60%以上的人口以稻米为主食,随着人口的快速增长、耕地面积的减少,提高水稻产量至关重要^[3-4]。水稻杂交育种技术是实现水稻增产的重要途径,杂交育种采用三系或两系杂交育种,其中雄性不育系在杂交育种中起核心作用^[5-7]。花药作为雄性生殖器官,其发育与花粉育性密切相关,花药发育异常通常会导致雄性不育的发生,因此对水稻花药进行深入研究意义重大^[8-9]。

水稻花药的发育和花粉的形成涉及孢原细胞分化分裂、小孢子母细胞减数分裂、绒毡层程序性细胞死亡、小孢子有丝分裂和花粉壁形成等过程,该过程受多种因素调节。最新研究发现,在水稻花药发育的S8(减数分裂期)和S9期(减数分裂后的小孢子时期)出现较高的活性氧(Reactive oxygen species, ROS)水平,S10期(液泡化时期)ROS水平开始下降^[10-11],因水稻花药中ROS的变化趋势与绒毡层程序性细胞死亡(Programmed cell death, PCD)过程呈动态变化关系,表明ROS可能是绒毡层PCD发生的重要信号分子。

ROS是伴随生物体有氧代谢过程而产生的一种副产物,包括超氧自由基(O_2^-)、过氧化氢(H_2O_2)、羟基自由基($\cdot OH$)、臭氧(O_3)和单线态氧(1O_2)等^[12-16]。ROS一方面作为

有毒分子伤害细胞,另一方面又作为重要的信号分子参与植物发育的多类调控过程^[17-18]。正常情况下,生物体通过ROS的产生和清除将其水平维持在一个有利的动态平衡状态^[19]。ROS的产生由生物体内多种酶调控,包括NADPH氧化酶(NADPH oxidase, NOX)、胺氧化酶(Amine oxidase, AO)及过氧化物酶体(Peroxisome)中的乙醇酸氧化酶(Glycolate oxidase, GO)、脂酰辅酶A氧化酶(Acyl-CoA oxidase, ACOX)和肌氨酸氧化酶(Sarcosine oxidase, SO)^[20-22]。ROS的清除则由酶促和非酶促体系调控,包括超氧化物歧化酶(Superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶(Catalase, CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(Ascorbate peroxidase, APX)、谷胱甘肽还原酶(Glutathione reductase, GR)等抗氧化酶及金属硫蛋白(Metallothionein, MT)、抗坏血酸(Ascorbic acid, ASA)、谷胱甘肽(Glutathione, GSH)和黄酮类等抗氧化物质^[23-28]。

ROS稳态失衡会导致ROS水平异常,使其无法正常发挥信号分子的作用,导致植株不能正常生长发育。目前,随着相关ROS稳态失衡的水稻花药突变体陆续被分离,一批调控水稻花药ROS稳态的基因被克隆和功能鉴定,这为进一步研究ROS稳态参与水稻花药发育的分子机制提供了线索。

1 调控水稻花药发育中ROS产生的基因

在参与调控水稻花药发育的ROS产生基因中,包括编码NOX的*OsRboh1*、*OsRboh3*和编码己糖激酶(Hexokinase, HKX)的*OsHXK1*。

1.1 NADPH氧化酶基因

NOX是一种膜蛋白,其基本功能是通过催化 O_2 和NADPH产生ROS,参与氧化应激反应、

细胞信号转导、基因表达调控及细胞分化等过程。植物中的 NOX 被称作呼吸爆发氧化酶同系物 (RBOH)，是哺乳动物吞噬细胞 NOX 复合体主要功能亚基 gp91^{phox} 的同源物^[29-32]。水稻中共包含 9 个 RBOH 家族成员，其中，*OsRboh1* 基因主要在水稻花药发育 S8~S10 期的绒毡层和小孢子中表达，S9 期时达高峰，S10 期时开始下降。而正常绒毡层在 S8 和 S9 期处于 PCD 过程，推测水稻 *OsRboh1* 基因可通过调控 ROS 的产生来参与花药绒毡层 PCD 过程，进而影响水稻花药发育^[33]。该家族的另一个成员 *OsRboh3* 在缺乏 Fe 的水稻植株中表达量下调，致使 ROS 产生不足、花药绒毡层 PCD 异常，而过表达 *OsRboh3* 后可以挽救 Fe 缺乏引起的花粉缺陷，表明 *OsRboh3* 和 Fe 协同控制花药的 ROS 水平和花粉发育^[34]。

1.2 己糖激酶基因

HXK 是一种多功能蛋白质，可用作葡萄糖信号传导的糖传感器和糖酵解的催化剂^[35-36]。在糖酵解过程中，HXK 可将植物细胞内的蔗糖转化为葡萄糖-6-磷酸 (Glc6P)^[37-38]。水稻基因组中共含有 10 个编码 HXK 的基因，仅 *OsHXK1* 参与花药发育，其主要在 S5 及 S8~S10

期表达。与野生型相比，*OsHXK1* 过表达植株绒毡层严重肿胀、小孢子扭曲，且其花药中 ROS 过度积累。进一步研究发现，*OsHXK1* 是 AGO 蛋白 OsAGO2 甲基化修饰的靶标，两者在花药发育过程中具有相似的调控途径。上述结果表明，*OsHXK1* 主要通过控制 ROS 产生，与 OsAGO2 共同参与调控水稻绒毡层 PCD 和花粉发育^[39]。

2 调控水稻花药发育中 ROS 清除的基因

目前，已分离的调控水稻花药发育的 ROS 清除基因包括 *OsCATB/2*、*cCu/Zn-SOD1*、*OsALDH2b*、*OsCOX11*、*OsMT-1-4b* 和 *OsMT2b* (图 1，表 1)。

2.1 过氧化氢酶基因

CAT 是一种含有四聚血红素的酶，能将 H₂O₂ 直接分解为 H₂O 和 O₂，在应激条件下可清除 ROS^[40-41]。高温条件下，水稻花药中的 CAT 活性随暴露时间缩短而显著提高，但长时间高温处理会导致其活性大幅降低。研究发现，高温条件下 *OsCATA* 和 *OsCATB/2* 的表达量均显著下调。*OsCATA* 在水稻中基本呈组成型表达，而 *OsCATB/2* 在叶和茎中弱表达，在花药中优先表达，且其转录水平随着小花的发育而逐渐增

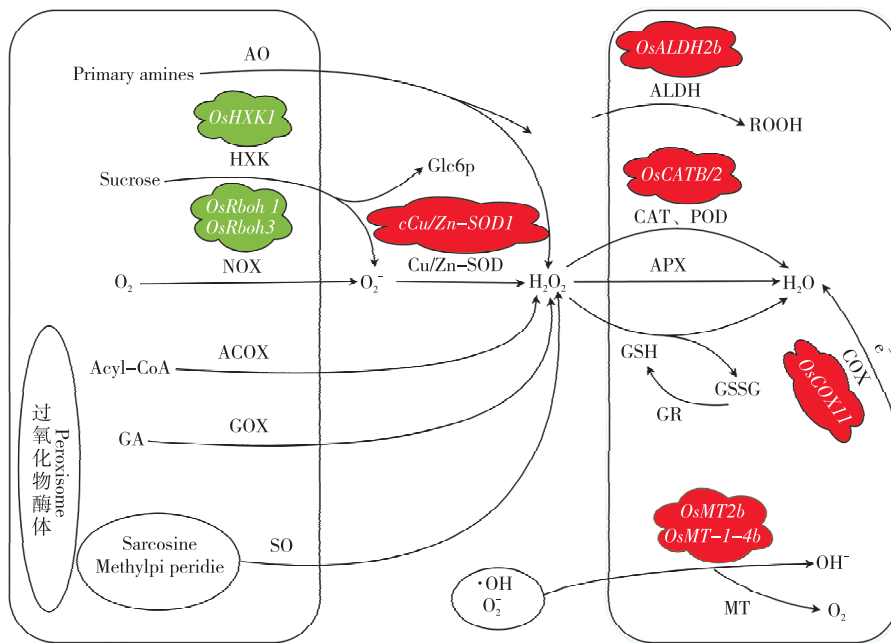


图 1 参与水稻花药发育的 ROS 产生和清除基因调控网络

Fig. 1 Gene regulatory network for ROS production and clearance involved in rice anther development

表 1 参与水稻花药发育的 ROS 稳态调控基因

Table 1 ROS homeostasis regulation genes involved in rice anther development

基因 Gene	编码蛋白质 Encoded protein	表达部位 Expression site	植株表型 Plant phenotype	参考文献 Reference
<i>OsRboh1</i>	NADPH 氧化酶	花药绒毡层和小孢子	突变体绒毡层缺陷, 小孢子发育异常	[33]
<i>OsRboh3</i>	NADPH 氧化酶	花药绒毡层	突变体花粉活性低, 绒毡层 PCD 异常	[34]
<i>OsHXK1</i>	己糖激酶	花药绒毡层	过表达植株绒毡层严重肿胀, 小孢子挤压变形	[39]
<i>OsCATB/2</i>	过氧化氢酶	全株, 花药优先	敲除植株花药薄而小, 花粉部分不育	[42–43]
<i>cCu/Zn-SOD1</i>	超氧化物歧化酶	花药	突变体花药小且皱缩, 花粉部分不育	[45]
<i>OsALDH2b</i>	醛类脱氢酶	全株, 花药优先	突变体绒毡层提前降解, 小孢子发育异常	[50]
<i>OsCOX11</i>	细胞色素 C 氧化酶	花药绒毡层	突变体绒毡层 PCD 提前	[53]
<i>OsMT-1-4b</i>	金属硫蛋白	根和花药	RNAi 植株花粉发育缺陷	[10]
<i>OsMT2b</i>	金属硫蛋白	全株	未知	[55]
<i>OsMADS3</i>	MADS 转录因子	花药绒毡层和小孢子	突变体绒毡层肿胀, 花药壁紊乱	[10]
<i>bHLH142</i>	bHLH 转录因子	花药	过表达植株花药小不开裂, 小孢子塌陷	[59]
<i>OsAGO2</i>	AGO 蛋白	花药绒毡层	敲除植株绒毡层严重肿胀, 小孢子发育异常	[39]
<i>OsSAPK2</i>	丝氨酸 / 苏氨酸蛋白激酶	花药绒毡层	突变体绒毡层 PCD 提前	[62]
<i>OsRACK1B</i>	WD-40 型跨膜蛋白	花药	过表达植株花药小不开裂, 花粉内壁发育异常	[63]
<i>DTC1</i>	DCD 结构域和 KELCH 重复序列蛋白	花药	突变体绒毡层降解延迟, 花粉外壁发育异常	[55]
<i>EDT1</i>	ATP- 柠檬酸裂解酶	幼穗	突变体花药小, 绒毡层 PCD 提前	[64]
<i>OsHSP60-3B</i>	热休克 60 蛋白	全株	突变体花药苍白, 小孢子发育异常	[65]
<i>OsBP1</i>	UDP 葡萄糖 4- 差向异构酶	花药绒毡层和花药壁	突变体绒毡层和中间层降解延迟	[66]
<i>ADT1</i>	核膜定位蛋白	花药绒毡层	突变体绒毡层 PCD 提前	[67]
<i>OsTMS19</i>	PPR 蛋白	花药	突变体花药小	[68]
<i>DPS1</i>	CBS 结构域和 DUF21 结构域蛋白	幼穗	突变体花药室塌陷	[69]

加^[42]。此外, *OsCATB/2* 敲除植株花药薄而小, 花粉部分不育^[43], 表明 *OsCATB/2* 转录受到显著抑制, CAT 活性降低和 ROS 积累, 最终导致小花不育。

2.2 超氧化物歧化酶基因

SOD 是最有效的细胞内酶抗氧化剂, 通过催化 O₂⁻ 生成 H₂O₂, H₂O₂ 再被 CAT 和氧化物酶转化为 H₂O, 达到去除 ROS 的目的^[41, 44]。研究发现, 在水稻花药发育过程中, 高温处理会显著增加花药中 ROS 和丙二醛 (Malonaldehyde, MDA) 含量, 导致几种关键抗氧化酶活性发生变化, 其中 SOD 中的 Cu/Zn-SOD 变化最为显著。表达分析发现, 编码 Cu/Zn-SOD 的 *cCu/Zn-SOD1* 在花药中高表达。在高温处理下, *cCu/Zn-SOD1* 和 *cCu/Zn-SOD2* 的转录水平被抑制, 导致水稻花药中 Cu/Zn-SOD 活性下降和 ROS 积累, 最终导致花

粉活力下降和花药异常发育^[45]。

2.3 其他编码酶类基因

2.3.1 醛类脱氢酶基因 醛类是环境中普遍存在的反应性有机分子, 可引起氧化应激并产生有毒的自由基^[46]。而醛类脱氢酶 (Aldehyde Dehydrogenase, ALDH) 是一组 NAD (P) + 依赖性酶, 能够催化醛反应生成相应的羧酸, 以拮抗 ROS 的产生^[47]。ALDH 参与非生物胁迫耐受性、雄性不育恢复、胚胎发育及种子活力和成熟过程^[48]。崔旭等^[49]从玉米中分离出第一个编码线粒体 ALDH2 的 *Rf2a* 基因, 其在雄性生殖过程中起决定作用。水稻中编码线粒体乙醛脱氢酶的 *OsALDH2b* 在 S7~S9b 期高表达, 并在 S8 期和 S9a 期达到峰值。与野生型相比, *osal2b* 突变体的绒毡层和小孢子外壁更薄, 其绒毡层在 S8 期已完全提前降解, 花药中异常累积 MDA。

这些研究表明, *OsALDH2b* 的突变会使得醛类物质过量积累, 导致绒毡层 PCD 提前、细胞过早退化和小孢子异常发育^[50]。

2.3.2 细胞色素 c 氧化酶基因 细胞色素 c 氧化酶 (Cytochrome c oxidase, COX) 是线粒体呼吸链的重要组成部分, 包含两个铜 (Cu) 中心, 其中的 COX11 蛋白可将 Cu^+ 输送到 Cu_b 所在的 COX 复合物 COX1 亚基中心, 促使复合物向分子氧发生电子转移, 为细胞提供能量^[51-52]。拟南芥中 *COX11* 在 ROS 代谢中起辅助作用, 基因的突变会导致花粉萌发受损^[52]。野败型细胞质雄性不育基因 352 (*WA352*) 与 *OsCOX11* 的相互作用干扰了 *OsCOX11* 的正常功能, 导致 ROS 代谢受阻、ROS 水平升高, 触发过早的绒毡层 PCD, 最终引发雄性不育。而 *Rf* 基因可通过不同机制恢复 *OsCOX11* 的功能, 维持 ROS 平衡, 确保正常的 PCD 进程, 从而恢复育性。这些结果表明, 正常的 *OsCOX11* 功能涉及维持线粒体内的氧化还原平衡, 防止 ROS 过度积累, 且为雄性不育所必需^[53]。

2.3.3 金属硫蛋白基因 MT 是一种分子量小、富含半胱氨酸的小分子金属结合蛋白, 可参与清除 ROS 和维持金属离子的动态平衡^[54]。水稻中共包含 9 个 MT 成员, 其中 *OsMT-1-4b* 和 *OsMT2b* 可调控花药 ROS 的稳态水平。*OsMT-1-4b* 编码一种 I 型富含 Cys 的小金属结合蛋白, 受 *OsMADS3* 所调控。*OsMT-1-4b* RNAi 植株在 S10 期和 S11 期表现出相对较高的 ROS 水平, 超氧化物阴离子异常积累, 尤其在绒毡层和小孢子中积累, 表明 *OsMADS3* 通过 *OsMT-1-4b* 调节 ROS 水平, 影响水稻雄性生殖发育^[10]。体外表达的 *OsMT2b* 能够清除 O_2^- 和 $\cdot\text{OH}$, 保障花药发育过程中维持正常的 ROS 水平^[55]。

3 参与水稻花药发育的其他 ROS 稳态调控基因

除 ROS 产生和清除基因外, 参与水稻花药发育的 ROS 稳态调控基因还包括编码 3 个转录因子 (*OsMADS3*、*bHLH142* 和 *OsAGO2*) 和 9 个其他蛋白 (*OsSAPK2*、*OsRACK1B*、*DTC1*、*EDT1*、*OsHSP60-3B*、*OsBP1*、*ADT1*、*OsTMS19*

和 *DPS1*) 的基因 (表 1)。

3.1 编码转录因子类基因

3.1.1 *OsMADS3* *OsMADS3* 编码含 MADS-box 结构域的转录因子, *osmads3-4* 突变体表现出绒毡层浓缩异常, 花药壁发育缺陷, 小孢子退化, 花粉形状不规则。进一步研究发现, *OsMADS3* 可直接与 *OsMT-1-4b* 的启动子结合来调控其表达水平。体外表达的 *OsMT-1-4b* 可有效清除 O_2^- , 当该基因表达被抑制时, 花药中 ROS 稳态遭到破坏, 导致花药中 O_2^- 异常积累和花粉育性降低^[10]。上述结果表明, *OsMADS3* 在一定程度上通过调节 *OsMT-1-4b* 的表达来调控花药 ROS 稳态和花药发育。

3.1.2 *bHLH142* bHLH 是真核生物中一类含碱性螺旋-环-螺旋的蛋白, 也是植物中最大的 TF (Transcription factor) 家族之一, 其通过形成同源二聚体或异二聚体复合物并结合到特定的 DNA 靶位点, 参与调节各种生物过程^[56-58]。水稻基因组中含 177 个 bHLH 基因, 目前已鉴定出 5 个 bHLH (*UDT1*、*TDR*、*EAT1*、*OsbHLH35* 和 *OsbHLH142*) 基因参与花药发育, 其中 *OsbHLH142* 通过调节 ROS 稳态参与花药发育。*bHLH142* 突变植株的花药较小不开裂、花粉活力低, 表现为雄性不育。表达分析显示, *OsMADS3* 和 *OsMT2b* 等基因在其花药发育后期下调, 且在 S9~S12 期 O_2^- 水平较高, 表明 *bHLH142* 的过量表达会改变 ROS 清除基因的表达水平, 导致清除活性下降并引发 ROS 积累, 最终造成雄配子体发育异常^[59]。

3.1.3 *OsAGO2* *OsAGO2* 编码 AGO (ARGONAUTE) 蛋白, 可作用于 *OsHXX1* 的上游, 通过 DNA 甲基化来直接调控其表达。*OsAGO2* 敲除植株中 ROS 的过度积累会导致绒毡层 PCD 提前, 同时相关 *OsRboh* 基因的表达水平明显改变, 表明 *OsAGO2* 可通过调控 *OsHXX1* 来维持 ROS 稳态, 从而影响绒毡层 PCD 和花粉育性^[39]。

3.2 编码相关蛋白基因

3.2.1 *OsSAPK2* 应激活化蛋白激酶 (Stress-activated protein kinase, SAPK2) 是一类丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶, 是脱落酸 (Abscisic acid, ABA) 信号转导的重要介质^[60]。研究发现, 高

温会诱导 ABA 积累,激活花药中 ROS 的累积^[61]。*OsSAPK2* 在水稻花药中的表达部位与经高温处理后细胞中 ABA 的分布一致,这可能是由于高温处理下花药受到严重的氧化应激而导致。此外,*OsSAPK2* 可与水稻花药和幼穗中高度表达的 *OsRH4* 互作,表明 *OsSAPK2* 可能通过与 *OsRH4* 相互作用来调节 ABA 介导的 ROS 产生和绒毡层 PCD 的发生^[62]。

3.2.2 *OsRACK1B* *OsRACK1B* 编码活化的蛋白激酶 C 受体,是一类 WD-40 型跨膜蛋白,可参与调控植物的种子萌发、生长、环境胁迫反应和开花等过程。研究发现,*OsRACK1B* 过表达植株花药较小不开裂,花粉内壁不能正常发育,同时 *OsRboh4* 和抗氧化酶相关基因呈现差异表达。进一步分析发现,*OsRACK1B* 可与 *OsRboh4* 的 N-末端区域相互作用^[63]。这些结果表明,*OsRACK1B* 通过 NADPH 依赖的 H_2O_2 信号通路来调控水稻花粉和花药发育。

3.2.3 *DTC1* *DTC1* 编码一种 DCD 结构域和 KELCH 重复序列的蛋白质,作用于 *CPI*、*AP25*、*AP37*、*CYP704B2* 和 *OsC6* 的上游,其表达受 *MSP1*、*DTM1*、*UDT1* 和 *TDR* 等基因调控。*dtc1* 突变体绒毡层在 S10 期表现出降解延迟,同时其花粉粒外壁发育异常、花粉不规则。研究还发现 *DTC1* 可与 ROS 清除剂 *OsMT2b* 相互作用来调控 ROS 稳态,进而控制绒毡层 PCD,影响花药绒毡层发育^[55]。

3.2.4 *EDT1* *EDT1* 编码 ATP-柠檬酸裂解酶 (ATP-citrate lyase, *ACL*)。*edt1* 突变体在 S9 期时绒毡层浓缩更快,在 S8 期和 S9 期的 ROS 水平较高,同时 *edt1* 突变体花药中 ATP 水平、能量电荷和脂肪酸含量均明显降低。此外,*EDT1* 重组蛋白具有 *ACL* 的功能,并可与 *ACLB1* 互作,表明 *EDT1* 功能障碍可导致花药中 ROS 积累量和能量减少,最终引起花药发育异常^[64]。

3.2.5 *OsHSP60-3B* *OsHSP60-3B* 编码一种含 HSP60-TCP1 结构域的热休克 60 蛋白,其蛋白产物定位于质体。*OsHSP60-3B* 可与质体中参与淀粉颗粒形成的 *FLO6* 蛋白相互作用。在高温条件下,*oshsp60-3b* 突变体育性发生改变,ROS 过量积累,同时热应激相关 *HSPs* 和 *HSFs* 的表达

显著上调;而 *OsHSP60-3B* 过表达植株的花粉耐热性会增强。这表明 *OsHSP60-3B* 可能通过调节 ROS 水平或热应激相关基因的表达来影响雄性生殖过程^[65]。

3.2.6 *OsBP1* *OsBP1* 编码 UDP 葡萄糖 4-差向异构酶 1 (*UGE1*),其蛋白定位于细胞质和细胞核。*bp1* 突变体绒毡层和中间层降解延迟,花粉壁发育不规则,ROS 过度积累。体外表达的 *BP1* 蛋白可将 UDP 葡萄糖转化为 UDP 半乳糖,推测 *OsBP1* 功能的丧失可能影响 UDP-Glc 向 UDP-Gal 转化,并导致游离 UDP-Glc 增加和 ROS 积累异常,最终导致绒毡层延迟降解^[66]。

3.2.7 *ADT1* *ADT1* 编码一种核膜定位蛋白,在 S6 期表达量较高并逐渐增加,在 S9 期达到峰值。*adt1* 突变体中 ROS 过度积累使得绒毡层 PCD 提前发生。进一步分析发现 *ADT1* 可通过与 ROS 清除剂 *OsMT2b* 相互作用来调节 ROS 稳态平衡和花药发育^[67]。

3.2.8 *OsTMS19* *OsTMS19* 编码一种新型五肽重复序列 (PPR) 蛋白,在花药的 S10 和 S11 期高表达。光/温敏雄性不育系 (Photo/thermo-sensitive genic male sterile, *P/TGMS*) 的 *ostms19* 突变体在高温下表现不育,其花药中 ROS 水平显著高于野生型,表明 *ostms19* 突变体由于线粒体功能缺陷导致氧化爆发,促使 ROS 异常产生,最终影响花药小孢子发育^[68]。

3.2.9 *DPS1* *DPS1* 编码一种线粒体定位的蛋白质,包含单个 CBS 结构域和 DUF21 结构域,可与 ROS 清除剂 *Trx1* 和 *Trx20* 互作。*dps1* 突变体中部小穗不育、花药较小且呈白色、无花粉粒、花药室塌陷、未见小孢子。同时,*dps1* 突变体退化的顶部小穗中具有较高的 ROS 水平和 MDA 含量,但其 SOD 和 CAT 活性较低,表明 *DPS1* 通过与 *Trx1* 和 *Trx20* 相互作用来清除 ROS,使 ROS 稳态趋于平衡,维持花药正常发育^[69]。

4 结语与展望

ROS 稳态在植物雄性生殖发育过程中具有重要作用,目前已鉴定出 21 个 ROS 稳态相关基因参与水稻花药发育调控 (表 1)。其中以 ROS 清除基因和编码其他蛋白的 ROS 稳态基因的研究

相对较多,但关于参与调控花药发育的 ROS 产生基因研究仍然不够深入。水稻中 RBOH 家族的 9 个成员 (*OsRboh1~9*) 参与植物信号转导和发育过程,如根毛形成、耐热性调控、免疫应答、高温胁迫响应等,其中仅 *OsRboh1* 和 *OsRboh3* 参与水稻花药发育。ROS 清除酶系统包含 CAT、SOD、APX、POD、GSH 等,但目前研究较多的只有 CAT 和 SOD,其他 ROS 清除基因是否也参与水稻花药发育或存在功能冗余尚未可知。此外,关于参与调控水稻花药发育的 ROS 稳态转录因子的网络解析不够全面,例如,转录因子的上游基因如何调控该基因? 其 box 序列识别和结合的机制也不够清晰,且下游调控机制研究有限,如是否能够通过下游调控 ROS 清除基因来参与水稻花药发育? 目前,关于 ROS 稳态转录因子之间是否存在相互作用的研究也不够深入。因此,未来需要借助更先进的监测技术来研究 ROS 的动态变化,并对 ROS 进行定量分析。

同时,花药绒毡层 PCD 受花药 ROS 稳态水平严格调控,ROS 稳态水平的失衡会使得绒毡层 PCD 提前或推迟,导致花粉败育。虽然已有 30 余个影响水稻绒毡层 PCD 的基因被鉴定,但仅限于 *osmads3*、*dtc1*、*ago2* 和 *edt1* 等少数几个突变体。且最新研究认为,绒毡层 PCD 不仅仅是一个简单的生物学事件,根据 ROS 的变化趋势和 PCD 信号出现的时间可分为 PCD 起始和 PCD 执行两个阶段,其均受 ROS 水平调控,但相关机理及调控途径存在明显差异。花药 ROS 稳态水平如何影响绒毡层 PCD 尚不清楚,怎样精确调控 PCD 起始及随后的 PCD 执行也需进一步分析。为探索并阐明其相互关系及作用机制,分离和鉴定花药 ROS 稳态水平失衡、绒毡层 PCD 异常的花药突变体显得尤为重要。

总体来说,目前对鉴定出的 21 个 ROS 稳态相关基因的研究主要侧重于基础研究,在实际应用中,仅 *OsCOXII* 正应用于育种研究,其已与 WA 系的 *W4352* 完成配组^[53]。究其原因,可能是这些基因均属核不育基因,在实际杂交配组中,不能大量繁育不育系。值得关注的是,最近兴起的“智能”不育系(第三代杂交水稻技术)克服了三系法和两系法杂交育种技术的缺点,能使隐

性核不育基因用于杂交稻的培育。通过该技术,已成功培育出水稻核不育基因 *NPI* 和 *CYP704B2* 的智能不育系并进行杂交配组^[70]。下一步,可利用该技术来创制这些 ROS 稳态相关基因的智能不育系。同时,鉴于温度变化、胁迫等会导致 ROS 相关基因的表达量明显改变,可尝试通过外部环境因素的改变来调控 ROS 的水平,继而调控水稻的育性。

参考文献 (References):

- [1] 段疏颖, 吴婷, 李霞, 谢建坤, 胡标林. 水稻细胞质雄性不育及其育性恢复基因的研究进展 [J]. 作物杂志, 2022(1):20–30. DOI: 10.16035/j.issn.1001-7283.2022.01.003.
DUAN L Y, WU T, LI X, XIE J K, HU B L. Research progress on cytoplasmic male sterility and its fertility restoring genes in rice [J]. *Crops*, 2022(1):20–30. DOI: 10.16035/j.issn.1001-7283.2022.01.003.
- [2] 燕厚兴, 林春晶, 范亚军, 张春宝. 植物细胞质雄性不育基因克隆及分子机制研究进展 [J]. 植物生理学报, 2022,58(1):61–76. DOI: 10.13592/j.cnki.ppj.2021.0263.
YAN H X, LIN C J, FAN Y J, ZHANG C B. Research progress on cloning and molecular mechanism of cytoplasmic male sterility genes in plants [J]. *Plant Physiology Journal*, 2022,58(1):61–76. DOI: 10.13592/j.cnki.ppj.2021.0263.
- [3] 程式华. 中国水稻育种百年发展与展望 [J]. 中国稻米, 2021, 27(4):1–6. DOI: 10.3969/j.issn.1006-8082.2021.04.001.
CHENG S H. Centennial development and prospect of rice breeding in China [J]. *China Rice*, 2021,27(4):1–6. DOI: 10.3969/j.issn.1006-8082.2021.04.001.
- [4] 刘迪林, 符恭震, 王丰, 孔乐, 廖亦龙, 霍兴, 李金华, 柳武革. 水稻快速育种技术的研究进展 [J]. 广东农业科学, 2023,50(12):1–11. DOI: 10.16768/j.issn.1004-874X.2023.12.001.
LIU D L, FU G Z, WANG F, KONG L, LIAO Y L, HUO X, LI J H, LIU W G. Research progress of speed breeding technology in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2023,50(12):1–11. DOI: 10.16768/j.issn.1004-874X.2023.12.001.
- [5] LEI D K, JIAN A Q, HUANG X B, LIU X, CHEN L M, BAI W T, CHENG S Q, HE X D, XIONG Y H, YU X W, WANG C L, ZHENG H, YOU S M, WANG Q M, LU J Y, HU Y, XIE Z W, JIANG L, ZHANG X, REN Y L, LEI C L, CHENG Z J, LIN Q B, WU C Y, ZHU S S, ZHAO Z G, WAN J M. Anther-specific expression of *OsRIP1* causes dominant male sterility in rice [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2023,21(10):1932–1934. DOI: 10.1111/pbi.14140.
- [6] 李胜男, 刘伟, 胡兴明, 赵良侠. 近现代中国水稻育种历程 [J]. 江苏农业科学, 2023,51(11):20–26. DOI: 10.15889/j.issn.1002-1302.2023.11.003.
LI S N, LIU W, HU X M, ZHAO L X. The history of rice breeding in modern China [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2023,51(11):20–26. DOI: 10.15889/j.issn.1002-1302.2023.11.003.

- [7] WANG C S, WANG Z Q, CAI Y X, WANG C S, WANG Z Q, CAI Y X, ZHU Z, YU D H, WANG Y C, LV W, ZHAO Q, SI L Z, LIU K, HAN B. A higher-yield hybrid rice is achieved by assimilating a dominant heterotic gene in inbred parental lines [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2024,22(6):1669–1680.DOI: 10.1111/pbi.14295.
- [8] ZHANG X W, HE Q, ZHANG W H, SHU F, WANG W P, HE Z Z, XIONG H R, PENG J H, DENG H F. Genetic relationships and identification of core germplasm among rice photoperiod- and thermo-sensitive genic male sterile lines [J]. *BMC Plant Biology*, 2021,21(1):313.DOI: 10.1186/s12870-021-03062-x.
- [9] ABBAS A, YU P, SUN L P, YANG Z F, CHEN D B, CHENG S H, CAO L Y. Exploiting genic male sterility in rice: From molecular dissection to breeding applications [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021,12:629314.DOI: 10.3389/fpls.2021.629314.
- [10] HU L F, LIANG W Q, YIN C S, CUI X, ZONG J, WANG X, HU J P, ZHANG D B. Rice MADS3 regulates ROS homeostasis during late anther development [J]. *The Plant Cell*, 2011,23(2):515–533.DOI: 10.1105/tpc.110.074369.
- [11] ZHANG Z B, HU M H, XU W W, WANG Y, HUANG K, ZHANG C, WEN J. Understanding the molecular mechanism of anther development under abiotic stresses [J]. *Plant Molecular Biology*, 2021,105(1/2):1–10.DOI: 10.1007/s11103-020-01074-z.
- [12] CORPAS F J, GONZALEZ-GORDO S, PALMA J M. Plant peroxisomes: A factory of reactive species [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020,11(3):853.DOI: 10.3389/fpls.2020.00853.
- [13] FOYER C H, HANKE G. ROS production and signalling in chloroplasts: cornerstones and evolving concepts [J]. *The Plant Journal*, 2022,111(3):642–661.DOI: 10.1111/tpj.15856.
- [14] KOHLI S K, KHANNA K, BHARDWAJ R, ABD-ALLAH E F, AHMAD P, CORPAS F J. Assessment of subcellular ROS and NO metabolism in higher plants: Multifunctional signaling molecules [J]. *Antioxidants*, 2019,12(8):641.DOI: 10.3390/antiox8120641.
- [15] WANG P T, LIU W C, HAN C, WANG S T, BAI M Y, SONG C P. Reactive oxygen species: Multidimensional regulators of plant adaptation to abiotic stress and development [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2024,66(3):330–367.DOI: 10.1111/jipb.13601.
- [16] ELJEBBAWI A, CARMEN RONDON GUERRERO Y, DUNAND C, ESTEVEZ J M. Highlighting reactive oxygen species as multitaskers in root development [J]. *iScience*, 2021,24(1):101978.DOI: 10.1016/j.isci.2020.101978.
- [17] JANKU M, LUHOVA L, PETRIVALSKY M. On the origin and fate of reactive oxygen species in plant cell compartments [J]. *Antioxidants*, 2019,8(4):105.DOI: 10.3390/antiox8040105.
- [18] PARVEEN N, KANDHOL N, SHARMA S, SINGH V P, CHAUHAN D K, LUDWIG-MULLAR J, CORPAS F J, TRIPATHI D K. Auxin crosstalk with reactive oxygen and nitrogen species in plant development and abiotic stress [J]. *Plant Cell Physiology*, 2023,63(12):1814–1825.DOI: 10.1093/pcp/pcac138.
- [19] AKTER S, KHAN M S, SMITH E N, FLASHMAN E. Measuring ROS and redox markers in plant cells [J]. *Rsc Chemical Biology*, 2021,5(2):1141–1384.DOI: 10.1039/d1cb00071c.
- [20] FUJITA S, BELLIS D, EDEL K H, KOSTER P, ANDERSEN T G, SCHMID-SIEGERT E, TENDON V D, PFISTER A, MARHAVY P, URSACHE R, DOBLAS V G, BARBERON M, DARASPE J, CREFF A, INGRAM G, KUDLA J, GELDNER N. Schengen receptor module drives localized ROS production and lignification in plant roots [J]. *The Embo Journal*, 2020,39(9):e103894.DOI: 10.15252/emboj.2019103894.
- [21] 崔慧萍, 周薇, 郭长虹. 植物过氧化物酶体在活性氧信号网络中的作用 [J]. *中国生物化学与分子生物学报*, 2017,33(3):220–226. DOI: 10.13865/j.cnki.cjbmb.2017.03.03.
- CUI H P, ZHOU W, GUO C H. The role of plant peroxisomes in ROS signalling network [J]. *Chinese Journal of Biochemistry and Molecular Biology*, 2017,33(3):220–226. DOI: 10.13865/j.cnki.cjbmb.2017.03.03.
- [22] ZHONG C B, QUE D D, YU W J, CHEN D S, WANG Y X, ZHANG X W, RUI B W, YANG Y S, HONG Q Q, HUANG G L, YANG L, YAN J, YANG P Z. Amine oxidase copper-containing 3 aggravates cardiac remodelling by generating hydrogen peroxide after myocardial infarction [J]. *Journal of Pathology*, 2023,260(2):190–202.DOI: 10.1002/path.6075.
- [23] 张梦如, 杨玉梅, 成蕴秀, 周滔, 段晓艳, 龚明, 邹竹荣. 植物活性氧的产生及其作用和危害 [J]. *西北植物学报*, 2014,34(9):1916–1926.DOI: 10.7606/j.issn.1000-4025.2014.09.1916.
- ZHANG M R, YANG Y M, CHENG Y X, ZHOU T, DUAN X Y, GONG M, ZOU Z R. Generation of reactive oxygen species and their functions and deleterious effects in plants [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2014, 34(9): 1916–1926. DOI:10.7606/j.issn.1000-4025.2014.09.1916.
- [24] 魏晓玲, 柯玉琴, 李文卿, 钟月仙, 何华勤. 不同光温条件对烟株叶片活性氧代谢的影响研究 [J]. *江西农业学报*, 2021,33(8):59–64. DOI:10.19386/j.cnki.jxnyxb.2021.08.011.
- WEI X L, KE Y Q, LI W Q, ZHONG Y X, HE H Q. Effects of different light and temperature conditions on reactive oxygen metabolism in tobacco leaves [J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2021,33(8):59–64. DOI:10.19386/j.cnki.jxnyxb.2021.08.011.
- [25] MHAMDI A, BREUSEGEM F V. Reactive oxygen species in plant development [J]. *Development*, 2018,145(15):dev164376. DOI: 10.1242/dev.164376.
- [26] 刘聪, 董腊媛, 林建中, 刘选明. 逆境胁迫下植物体内活性氧代谢及调控机理研究进展 [J]. *生命科学研究*, 2019,23(3):253–258. DOI: 10.16605/j.cnki.1007-7847.2019.03.012.
- LIU C, DONG L A, LIN J Z, LIU X M. Research advances on regulation mechanism of reactive oxygen species metabolism under stresses [J]. *Life Sciences Research*, 2019,23(3):253–258. DOI: 10.16605/j.cnki.1007-7847.2019.03.012.
- [27] 徐松华. 逆境条件下植物体内活性氧代谢研究进展 [J]. *安徽农学通报*, 2021,27(21):29–32. DOI: 10.16377/j.cnki.issn1007-7731.2021.21.011.
- XU S H. Research advances of reactive oxygen species in plants

- under environmental stress [J]. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 2021,27(21):29–32. DOI: 10.16377/j.cnki.issn1007–7731.2021.21.011.
- [28] 陈甜甜, 税贤, 钱敏杰, 施绍璞, 柳凤, 周开兵. 增强 UV-B 辐射对“台农一号”芒果果实品质及其抗氧化酶防御系统的影响 [J]. *中国南方果树*, 2024,53(6):114–123,130. DOI:10.13938/j.issn.1007–1431.20230425.
- CHEN T T, SHUI X, QIAN M J, SHI S P, LIU F, ZHOU K B. Effect of enhanced ultraviolet-B radiation on fruit quality and defense system antioxidant enzyme in *Mangifera indica* L. cv. Tainong No.1 [J]. *South China Fruits*, 2024,53(6):114–123,130. DOI:10.13938/j.issn.1007–1431.20230425.
- [29] 纪妍, 赵若曦, 蓝兴国, 吴莹. 植物 NADPH 氧化酶-RBOH 的结构与功能 [J/OL]. 分子植物育种, 1–12 [2025–01–07]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220329.0949.006.html>.
- JI Y, ZHAO R X, LAN X G, WU Y. Advances of plant NADPH oxidase RBOH [J/OL]. *Molecular Plant Breeding*, 1–12 [2025–01–07]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220329.0949.006.html>.
- [30] 杨新良, 陈也君, 胡高云, 李乾斌. NADPH 氧化酶及其抑制剂的研究进展 [J]. *药学报*, 2016,51(4):499–506. DOI: 10.16438/j.0513–4870.2015–0608.
- YANG X L, CHEN Y J, HU G Y, LI Q B. Research progress of NADPH oxidases and their inhibitors [J]. *Acta Pharmacologica Sinica*, 2016,51(4):499–506. DOI: 10.16438/j.0513–4870.2015–0608.
- [31] BEDARD K, KRAUSE K H. The NOX family of ROS-generating NADPH oxidases: Physiology and pathophysiology [J]. *Physiological Reviews*, 2007,87(1):245–313. DOI: 10.1152/physrev.00044.2005.
- [32] 胡丽芳, 刘秋圆, 朱昌兰, 彭小松, 贺晓鹏, 傅军如, 陈小荣, 欧阳林娟, 边建民, 贺浩华. 水稻 *OsRbohB* 基因原位杂交载体的构建及其在花药中的表达分析 [J]. *广东农业科学*, 2014,41(24):118–121. DOI: 10.16768/j.issn.1004–874X.2014.24.026.
- HU L F, LIU Q Y, ZHU C L, PENG X S, HE X P, FU J R, CHEN X R, OUYANG L J, BIAN J M, HE H H. Rice *OsRbohB* gene in situ hybridization vector construction and expression analysis at rice anther [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2014, 41(24):118–121. DOI: 10.16768/j.issn.1004–874X.2014.24.026.
- [33] 刘秋圆. 水稻 *OsRbohI* 基因的表达模式分析与遗传转化初步研究 [D]. 南昌: 江西农业大学, 2014.
- LIU Q Y. The gene expression profile analysis and preliminary studies on genetic transformation of *OsRbohI* [D]. Nanchang: Jiangxi Agricultural University, 2014.
- [34] HUANG T H, SUEN D F. Iron insufficiency in floral buds impairs pollen development by disrupting tapetum function [J]. *The Plant Journal*, 2021,108(18):244–267. DOI: 10.1111/tpj.15438.
- [35] ZHAO B Y, QI K J, YI X R, CHEN G D, LIU X, QI X X, ZHANG S L. Identification of hexokinase family members in pear (*Pyrus × bretschneideri*) and functional exploration of *PbHXK1* in modulating sugar content and plant growth [J]. *Gene*, 2019,711:143932. DOI:10.1016/j.gene.2019.06.022.
- [36] LI G S, ZHAO Y. The critical roles of three sugar-related proteins (HXK, SnRK1, TOR) in regulating plant growth and stress responses [J]. *Horticulture Research*, 2024,11(6):uhae099. DOI: 10.1093/hr/uhae099.
- [37] MOHAMMAD REZA B–M, KATRIEN L R, LI X, FILIP R, WIM VAN E. Sugar signalling and antioxidant network connections in plant cells [J]. *The Febs Journal*, 2010,277(9):2022–2037. DOI: 10.1111/j.1742–4658.2010.07633.x.
- [38] TONG P P, LIAO G L, LU D Y, ZHOU X F, ZHANG W, XU Q, WU C Y, WANG J B. *ZjHXK5* and *ZjHXK6* negatively regulate the sugar metabolism of *Ziziphus jujuba* Mill. [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2024(15):1335120. DOI: 10.3389/fpls.2024.1335120.
- [39] ZHENG S Y, LI JING, MA L, WANG H L, ZHOU H, NI E D, JIANG D G, LIU Z L, ZHUANG C X. *OsAGO2* controls ROS production and the initiation of tapetal PCD by epigenetically regulating *OsHXK1* expression in rice anthers [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019,116(15):7549–7558. DOI: 10.1073/pnas.1817675116.
- [40] LIU C, LIN J Z, WANG Y, TIAN Y, ZHENG H P, ZHOU Z K, ZHOU Y B, TANG X D, ZHAO X H, WU T, XU S L, TANG D Y, ZUO Z C, HE H, BAI L Y, YANG Y Z, LIU X M. The protein phosphatase PC1 dephosphorylates and deactivates CatC to negatively regulate H₂O₂ homeostasis and salt tolerance in rice [J]. *The Plant cell*, 2023,35(9):3604–3625. DOI: 10.1093/plcell/koad167.
- [41] GILL S S, TUTEJA N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2010,48(12):909–930. DOI: 10.1016/j.plaphy.2010.08.016.
- [42] ZHAO Q, ZHOU L J, LIU J C, CAO Z Z, DU X X, HUANG F D, PAN G, CHENG F M. Involvement of CAT in the detoxification of HT-induced ROS burst in rice anther and its relation to pollen fertility [J]. *Plant Cell Reports*, 2018,37(5):741–757. DOI: 10.1007/s00299–018–2264–y.
- [43] SHEN Y Q, YE Q, WU Z, JIANG W X, WANG L H, ZHANG Q Y, LIU J L, GUO D D, HU X F, ZHANG Z L, WANG X Q, HE H H, HU L F. Functional characterization of *OsCAT2* gene in rice that regulates ROS scavenging and plant growth and development [J]. *Plant Growth Regulation*, 2023,103(1):165–175. DOI: 10.1007/s10725–023–01097–8.
- [44] 董亮, 何永志, 王远亮, 董志扬. 超氧化物歧化酶 (SOD) 的应用研究进展 [J]. *中国农业科技导报*, 2013,15(5):53–58. DOI:10.3969/j.issn.1008–0864.2013.05.08.
- DONG L, HE Y Z, WANG Y L, DONG Z Y. Research progress on application of superoxide dismutase (SOD) [J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2013,15(5):53–58. DOI: 10.3969/j.issn.1008–0864.2013.05.08.
- [45] ZHAO Q, ZHOU L J, LIU J C, DU X X, ASAD M A U, HUANG F D, PAN G, CHENG F M. Relationship of ROS accumulation and superoxide dismutase isozymes in developing anther with floret fertility

- of rice under heat stress [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2018,122:90–101.DOI: 10.1016/j.plaphy.2017.11.009.
- [46] LASKAR A A, YOUNUS H. Aldehyde toxicity and metabolism: The role of aldehyde dehydrogenases in detoxification, drug resistance and carcinogenesis [J]. *Drug Metabolism Reviews*, 2018,51(1):42–64. DOI:10.1080/03602532.2018.1555587.
- [47] TOLA A J, JABALLI A, GERMAIN H, MISSIHOUN T D. Recent development on plant aldehyde dehydrogenase enzymes and their functions in plant development and stress signaling [J]. *Genes*, 2020,12(1):51.DOI: 10.3390/genes12010051.
- [48] KIRCH H-H, SCHLINGENSIEPEN S, KOTCHONI S, SUNKAR R, BARTELS D. Detailed expression analysis of selected genes of the aldehyde dehydrogenase (*ALDH*) gene superfamily in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Molecular Biology*, 2005,57(3):315–332. DOI:10.1007/s11103-004-7796-6.
- [49] CUI X, WISE R P, SCHNABLE P S. The *rf2* nuclear restorer gene of male-sterile T-cytoplasm maize [J]. *Science*, 1996,266(272):1334–1336.DOI:10.1126/science.272.5266.1334.
- [50] XIE X R, ZHANG Z X, ZHAO Z, XIE Y Y, LI H Y, MA X L, LIU Y G, CHEN L T. The mitochondrial aldehyde dehydrogenase *OsALDH2b* negatively regulates tapetum degeneration in rice [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020,71(9):2551–2560.DOI: 10.1093/jxb/eraa045.
- [51] RADIN I, KOST L, GEY U, STEINEBRUNNER I, RODEL G. The mitochondrial copper chaperone COX11 has an additional role in cellular redox homeostasis [J]. *PLoS One*, 2021,16(12):e261465. DOI:10.1371/journal.pone.0261465.
- [52] RADIN I, MANSILLA N, RODEL G, STEINEBRUNNER I. The *Arabidopsis* COX11 homolog is essential for cytochrome c oxidase activity [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015,18(6):1091. DOI:10.3389/fpls.2015.01091.
- [53] LUO D P, XU H, LIU Z L, GUO J X, LI H Y, CHEN L T, FANG C, ZHANG Q Y, BAI M, YAO N, WU H, WU H, JI C H, ZHENG H Q, CHEN Y L, YE S, LI X Y, ZHAO X C, LI R Q, LIU Y G. A detrimental mitochondrial-nuclear interaction causes cytoplasmic male sterility in rice [J]. *Nature Genetics*, 2013,45(5):573–577. DOI:10.1038/ng.2570.
- [54] YUAN J, CHEN D, REN Y J, ZHANG X L, ZHAO J. Characteristic and expression analysis of a metallothionein gene, *OsMT2b*, down-regulated by cytokinin suggests functions in root development and seed embryo germination of rice [J]. *Plant Physiology*, 2008,146(4):1637–1650. DOI:10.1104/pp.107.110304.
- [55] YI J Y, MOON S, LEE Y S, ZHU L, LIANG W Q, ZHANG D B, JUNG K H, AN G H. Defective Tapetum Cell Death 1 (*DTC1*) regulates ROS levels by binding to metallothionein during tapetum degeneration [J]. *Plant Physiology*, 2016,170(3):1611–1623.DOI: 10.1104/pp.15.01561.
- [56] KO S S, L M J, SUN-BEN K M, HO Y C, LIN Y J, CHUANG M H, HSING H X, LIEN Y C, YANG H T, CHANG H C, CHAN M T. The bHLH142 transcription factor coordinates with TDR1 to modulate the expression of *EAT1* and regulate pollen development in rice [J]. *The Plant Cell*, 2014,26(6):2486–2504.DOI: 10.1105/tpc.114.126292.
- [57] SUN X, WANG Y, SUI N. Transcriptional regulation of bHLH during plant response to stress [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2018,503(2):397–401.DOI: 10.1016/j.bbrc.2018.07.123.
- [58] YANG T R, HAO L, YAO S F, ZHAO Y Y, XIAO K. *TabHLH1*, a bHLH-type transcription factor gene in wheat, improves plant tolerance to Pi and N deprivation via regulation of nutrient transporter gene transcription and ROS homeostasis [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2016,104:99–113.DOI: 10.1016/j.bbrc.2018.07.123.
- [59] KO S S, LI M J, LIN Y J, HSING H X, YANG T T, CHEN T K, JHONG C M, KU M S B. Tightly controlled expression of *bHLH142* is essential for timely tapetal programmed cell death and pollen development in rice [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017,8:1258. DOI:10.3389/fpls.2017.01258.
- [60] LIU Y X, ZHOU W Y, HE M L, SUI J J, TIAN X J, GUAN Q J, YU X L, LI K, BU Q Y, LI X F. Comprehensive analysis of stress-activated protein kinase genes (*OsSAPKs*) in rice flowering time [J]. *Planta*, 2024,259(6):149.DOI: 10.1007/s00425-024-04431-0.
- [61] ASAD M A U, ZAKARI S A, ZHAO Q, ZHOU L J, YE Y, CHENG F M. Abiotic stresses intervene with ABA signaling to induce destructive metabolic pathways leading to death: Premature leaf senescence in plants [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019,20(2):256.DOI: 10.3390/ijms20020256.
- [62] ZHAO Q, GUAN X Y, ZHOU L J, ASAD MAU, XU, Y Q, PAN G, CHENG F M. ABA-triggered ROS burst in rice developing anthers is critical for tapetal programmed cell death induction and heat stress-induced pollen abortion [J]. *Plant Cell Environment*, 2023,46(5):1453–1471.DOI: 10.1111/pce.14551.
- [63] RAHMAN M A, FENNEL H, ULLAH H. Receptor for Activated C Kinase1B (*OsRACK1B*) impairs fertility in rice through NADPH-dependent H₂O₂ signaling pathway [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022,23(15):8455.DOI: 10.3390/ijms23158455.
- [64] BAI W T, WANG P R, HONG J, KONG W Y, XIAO Y J, YU X W, ZHENG H, YOU S M, LU J Y, LEI D K, WANG C L, WANG Q M, LIU S J, LIU X, TIAN Y L, CHEN L M, JIANG L, ZHAO Z G, WU C Y, WAN J M. *Earlier Degraded Tapetum1*(EDT1) encodes an ATP-citrate lyase required for tapetum programmed cell death [J]. *Plant Physiology*, 2019,181(3):1223–1238.DOI: 10.1104/pp.19.00202.
- [65] LIN S, LIU Z, SUN S Y, XUE X Y, LI H J, TURSUN A, CAO L C, ZHANG L, WILSON Z O, ZHANG D B, LIANG W Q. Rice Heat Shock Protein60–3B maintains male fertility under high temperature by starch granule biogenesis [J]. *Plant Physiology*, 2023,192(3):2301–2317.DOI: 10.1093/plphys/kiad136.
- [66] CHEN H Q, ZHANG S Q, LI R Q, PENG G P, CHEN W P, RAUTENGARTEN C, LIU M L, ZHU L Y, XIAO Y P, SONG F S, NI J L, HUANG J L, WU A M, LIU Z L, ZHUANG C X, HEAZLEWOOD J L, XIE Y Y, CHU Z Z, ZHOU H. Botryoid Pollen 1 regulates ROS-triggered PCD and pollen wall development by controlling UDP-sugar homeostasis in rice [J]. *The Plant Cell*, 2023,35(9):3522–3543.DOI:

- 10.1093/plcell/koad181.
- [67] LIU J L, YE Q, JIANG W X, LIU S Q, WU Z, HU X F, WANG X Q, ZHANG Z L, GUO D D, CHEN X R, HE H H, HU L F. *Abnormal Degraded Tapetum 1 (ADT1)* is required for tapetal cell death and pollen development in rice [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2024,137(7):170.DOI: 10.1007/s00122-024-04677-y.
- [68] ZHOU L, MAO Y C, YANG Y M, WANG J J, ZHONG X, HAN Y, ZHANG Y F, SHI Q S, HUANG X H, BLAKE C M, ZHU J, YANG Z N. Temperature and light reverse the fertility of rice P/TGMS line *ostms19* via reactive oxygen species homeostasis [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2024,22(7):2020–2032.DOI: 10.1111/pbi.14322.
- [69] ZAFAR S A, PATIL S B, UZAIR M, FANG J J, ZHAO J F, GUO T T, YUAN S J, UZAIR M, LUO Q, SHI J X, SCHREIBER L, LI X Y. Degenerated Panicle and Partial Sterility 1 (*DPS1*) encodes a cystathionine b-synthase domain containing protein required for anther cuticle and panicle development in rice [J]. *New Phytologist*, 2020,225(1):356–375.DOI: 10.1111/nph.16133.
- [70] SONG S F, WANG T K, LI Y X, HU J, KAN R F, QIU M D, DENG Y D, LIU P X, ZHANG L C, DONG H, LI C X, YU D, LI X Q, YUAN D Y, YUAN L P, LI L. A novel strategy for creating a new system of third-generation hybrid rice technology using a cytoplasmic sterility gene and a genic male-sterile gene [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2021,19(2):251–260.DOI: 10.1111/pbi.13457.

【责任编辑 马春敏】