果 树 学 报 2026,43(8):2250-2260
Journal of Fruit Science

DOI:10.13925/j.cnki.gsxb.20250575

果树雄性不育研究进展

刘福磊[1,2,3],任 倩[1,2,3],周笑薇[1,2,3],荣春蕊[1,2,3],刘春生[1,2,3*]

([1]河北科技师范学院园艺科技学院,河北秦皇岛 066600;[2]河北省特色园艺种质挖掘与创新利用重点实验室,河北秦皇岛 066600;[3]河北省高校特色园艺植物生物育种应用技术研发中心,河北秦皇岛 066600)

摘 要:雄性不育作为果树重要的农艺性状之一,直接关联授粉坐果率,影响果实产量与品质。雄性不育品种需要搭配授粉树或人工辅助授粉,费工费力,但又可省去人工去雄程序,提高杂种纯度和杂交育种效率,降低树体营养消耗,雄性不育还可以促进柑橘无核新品种创制。根据遗传方式的不同,雄性不育通常分为细胞质雄性不育(cytoplasmic male sterility,CMS)和细胞核雄性不育(genic male sterility,GMS)两种类型,但雄性不育相关的生理分子机制仍不甚清楚。本文系统梳理了果树雄性不育在表现形式、鉴定方法、遗传方式、生理及分子调控机制方面的研究进展,旨在为果树省力化栽培与优良无核新品种的选育提供理论参考。

关键词:果树;雄性不育;花粉;绒毡层

中图分类号:S66 **文献标志码:**A **文章编号:**1009-9980(2026)08-2250-11

Advances in research on male sterility in fruit trees

Liu Fulei[1,2,3], Ren Qian[1,2,3], Zhou Xiaowei[1,2,3], Rong Chunrui[1,2,3], Liu Chunsheng[1,2,3*]

([1]College of Horticultural Science & Technology, Hebei Normal University of Science & Technology, Qinhuangdao 066600, Hebei, China; [2]Hebei Key Laboratory of Horticultural Germplasm Excavation and Innovative Utilization, Qinhuangdao 066600, Hebei, China; [3]Hebei Higher Institute Application Technology Research and Development Center of Horticultural Plant Biological Breeding, Qinhuangdao 066600, Hebei, China)

Abstract: In the reproductive biology of fruit trees, male sterility, as an important agronomic trait, is directly related to pollination efficiency and breeding strategies. In the industry, this trait has been utilized for the selection of new varieties and the production of seedless fruits. According to different genetic modes, it is usually manifested as cytoplasmic male sterility (CMS) and nuclear male sterility (GMS). GMS is controlled by a single or a few genes in the nuclear genome and follows Mendelian inheritance laws, while CMS is usually caused by the interaction between genes in the mitochondrial genome and nuclear genes, and exhibits non-Mendelian inheritance characteristics. Male sterility in peach and apricot is of the GMS type, controlled by the Ps and Ms genes, respectively, while citrus belongs to the CMS type. Male sterility affects the efficient and labor-saving cultivation of fruit trees and the progress of seedless breeding. The physiological and molecular mechanisms of male sterility in fruit trees remain unknown. Male sterility in fruit trees exhibits diverse morphological manifestations, primarily including pollen abortion, abnormal tapetum structure, anther degeneration, stamen degeneration or morphological abnormality, microsporangium degeneration, and microspore degeneration, etc. Male sterility in fruit trees can be identified through visual inspection, the staining method, the pollen *in vitro* culture method, and *in vivo* identification. As a specific tissue that directly contacts microspores, the tapetum undergoes programmed cell death (PCD) during its development. Abnormalities in the structure or function of the tapetum are one of the key factors leading to male sterility in fruit trees. Tapetal programmed

收稿日期:2025-10-27 **接受日期:**2025-12-15

基金项目:国家自然科学基金项目(32402512);河北省自然科学青年基金项目(C2024407070)

作者简介:刘福磊,男,在读硕士研究生,研究方向为桃生殖生理与种质创新,E-mail:liufulei78@163.com

***通信作者** Author for correspondence. E-mail:liuchunsheng2016@163.com

cell death (PCD) provides necessary enzymes, sporopollenin precursors, and other nutrients for the normal maturation of microspores and the formation of the pollen exine. During pollen development, the ability of carbohydrates, other nutrients, plant hormones, and antioxidant systems to remove free radicals significantly affects fertility. In addition, abnormal mitosis and meiosis of microspores during pollen development can also cause male sterility in apricots and citrus. Environmental factors, such as extreme temperatures (either too high or too low), insufficient light, drought or flooding stress, and pollutants in the air or soil, can also affect pollen fertility in fruit trees. During the process of microspore formation in peach, the genes regulating male sterility include the *PpABCG26, PpCYP703A2, Pp4CL*, and *Prupe.6G025000 (CLSE6)*. In grape, the *VvMs1*, *Vvms2*, *VviINP1*, and *VviPPR* are involved in the regulation of microspore development. The *Pbr035883.1* regulates the microspore development in pear. The genes Barnase, *CgAP3.2*, and *CrMER3* affect pollen development in citrus fruits. The *CmTAR* regulates pollen development in chestnut. The *ATP1* regulates pollen development in jujube. *PmGRF7* regulates the formation of male sterility in plum. Additionally, methylation affects the pollen fertility in citrus. This study not only summarizes the research progress on the manifestation forms, identification methods, genetic studies, physiological mechanisms, and gene mining of male sterility in deciduous fruit trees such as peach, pear, grape, cherry, jujube, and chestnut, but also reports the research progress on the physiological mechanisms and gene mining of cytoplasmic male sterility in citrus. However, there are few reports on the molecular mechanisms of male sterility in fruit trees. While extensive research on pollen development in many species has focused on the synthesis and transport of sporopollenin, a comprehensive mechanistic understanding of pollen abortion at the molecular level is perhaps best exemplified by studies in citrus. The miR159a-DUO1 module regulates citrus pollen development by modulating auxin biosynthesis and starch metabolism. In the process of peach pollen development, a possible transcriptional regulatory mechanism involving DYT1-TDF1-AMS-MS188-MS1 exists. The polymerization and establishment of sporopollenin involve two crucial steps: synthesis and transport. The synthesis of sporopollenin refers to the synthesis and secretion of its precursors, while its transport refers to the final delivery to the microspores and the formation of the fine exine structure on the microspores. Sporopollenin is produced and accumulated in the tapetum by Acyl-CoA synthetase 5 (ACOS5), while type Ⅲ lipid transfer proteins (LTPs) function as components to transport it from the tapetum to the pollen exine. In the future, research on male sterility in fruit trees will focus on the exploration of male sterility genes and the analysis of their molecular mechanisms. Subsequently, it will involve the study of the mechanisms through which environmental factors influence the expression of these sterile genes. This study can offer significant theoretical support for the simplified cultivation of fruit trees and the breeding of new germplasm.

Key words: Fruit trees; Male sterility; Pollen; Tapetum

在开花植物中，雄性不育是一种普遍存在的现象，具体表现为在有性生殖过程中，雄蕊发育异常或功能丧失，而雌蕊仍可正常发育并具备受精能力。依据遗传机制的不同，雄性不育主要分为两类：细胞质雄性不育（CMS）和细胞核雄性不育（GMS）[1-2]。CMS通常由线粒体基因与核基因互作导致，而GMS则仅由核基因组中的单个或少数基因控制。在遗传方式上，CMS呈现非孟德尔遗传特点，而GMS遵循孟德尔遗传规律。两种雄性不育类型的具体异同点如表1所示。

在果树中，雄性不育现象广泛存在，包括蔷薇科的草莓、桃、杏、李和梨等，以及其他科属的葡萄、荔枝、龙眼、枣、板栗、柑橘、橄榄和芒果等[3]。雄性不育可以集中树体的营养，减少杂交育种过程中去雄

表1 细胞核雄性不育和细胞质雄性不育异同点比较

Table 1 Comparison of similarities and differences between nuclear male sterility and cytoplasmic male sterility in fruit trees

指标 Index	细胞核雄性不育（GMS） Nuclear male sterility	细胞质雄性不育（CMS） Cytoplasmic male sterility
调控基因 Regulatory gene	细胞核基因控制 Controlled by nuclear genes	细胞质基因（主要为线粒体基因）与核恢复基因互作 Controlled by the interaction between cytoplasmic genes, mainly mitochondrial genes, and nuclear restorer genes
遗传模式 Genetic model	遵循孟德尔遗传，后代出现可育与不育的分离 It follows Mendelian inheritance, and fertile and sterile individuals segregate in the progeny	母系遗传，不育性通过母本细胞质传递，后代育性受父本核基因型影响 It shows maternal inheritance; sterility is transmitted through the maternal cytoplasm, while progeny fertility is affected by the paternal nuclear genotype
分子机制 Molecular mechanism	核基因功能缺失或突变，影响花药发育、绒毡层功能、花粉壁形成等关键环节 Loss of function or mutation of nuclear genes affects key processes such as anther development, tapetum function, and pollen wall formation	线粒体基因组重组产生嵌合基因，编码异常蛋白，干扰能量代谢，引发活性氧爆发和绒毡层提前程序性死亡 Mitochondrial genome rearrangement generates chimeric genes that encode abnormal proteins, disturb energy metabolism, and induce reactive oxygen species (ROS) accumulation and programmed cell death of the tapetum
普遍性 Universality	非常普遍，是大多数果树雄性不育的主要类型 It is very common and represents the major type of male sterility in most fruit trees	较少见，但在特定类群中明确存在，以柑橘类研究最为深入 It is less common but has been clearly identified in certain taxa, with relatively detailed studies available

等繁琐步骤，生产无核果实等，但对于雄性不育品种，需要配置授粉树。配置授粉树增加了种植者的管理难度，比如花期遇到阴雨、低温等天气不利于昆虫的传粉，易造成减产。人工授粉也是一种常用的辅助授粉手段，然而该方法属于劳动密集型操作，需耗费大量人力。近年来，中国果园生产正面临劳动力老龄化与人工成本急剧上涨的困境[4]，包括人工授粉在内的各项田间管理作业的成本与实施难度正在增加，果园的优质丰产迎来新的挑战。雄性不育具有重要的应用价值，因此有必要研究其生理及分子机制，为果树育种与栽培生产提供理论参考。

1 果树雄性不育的表现形式及鉴定方法

果树雄性不育在形态上具有多样化的表现，主要包括花粉败育、绒毡层结构异常、花药退化、雄蕊退化或形态异常、孢子囊退化以及小孢子退化等六种类型。其中，花粉败育可进一步依据形态特征划分为三类：（1）空粒花粉；（2）花药空囊；（3）花粉粒形态完整但缺乏萌发能力或萌发率显著低下[5]。研究表明，桃花粉败育主要表现为花药空瘪、无花粉，颜色浅，个头比可育品种小[6-8]。新梨7号表现出典型的空囊花粉型雄性不育特征，其花器官形态较小，花药发育异常、呈干瘪状，且花粉粒极少，几乎不可见[9]。已有研究表明，花粉败育通常与绒毡层发育异常密切相关。绒毡层作为花药壁最内侧的一层结构，在花粉发育过程中发挥重要作用，其主要功能是降解由果胶和胼胝质组成的四分体壁，以确保单个小孢子能够顺利释放至花药室中进一步成熟[10]。芒果上存在花药退化类型的雄性不育表现形式，具体表现为：雄蕊发育不良或退化，花丝弯曲，花药低于柱头，花药内无花粉[11]。

果树雄性不育可通过目测法、染色法、花粉离体培养法和活体鉴定等方法进行鉴定[12-18]。其中，目测法主要用于观察花器官形态、花药开裂程度、花粉有无及花粉量等表型特征；染色法可通过I_2-KI、TTC、醋酸洋红等染色方法判断花粉活力；花粉离体培养法则通过检测花粉萌发率和花粉管伸长情况评价其萌发能力；活体鉴定通常结合人工授粉、坐果率和种子发育情况，进一步验证雄性配子的实际受精能力。上述方法从形态观察、生理活力、萌发能力和繁殖结实能力等不同层面评价雄性育性状态，可提高果树雄性不育鉴定结果的准确性和可靠性。

2 果树雄性不育遗传研究进展

桃花粉不育最早在1944年被发现并报道，遗传学证据表明桃花粉育性是单基因（*Ps*/*ps*）控制的质量性状，在遗传方式上，花粉可育相对于不育表现为完全显性；当个体基因型为隐性纯合（*Ps*/*ps*）时，则表现为花粉不育，基因型为显性纯合（*Ps*/*ps*）或杂合（*Ps*/*ps*）时花粉可育[17,19]。但后续研究发现，桃花粉不育基因型*psps*也存在偶尔产生少量正常花粉的现

象[20]。桃可育品种中大多数基因型为*Psps*，仅少数品种（如霞光、瑞光18号）的基因型为*Psps*[21]。油桃的不育性状是由不育基因*Ps2*决定的，与不育基因*Ps1*不同，*Ps2*与垂枝（15.5 cM）和白花（25.3 cM）性状共连锁[22]。杏的雄性不育由隐性单基因（*Ms*/*ms*）控制，其分离规律符合核不育基因的遗传模式，优系K210-35、A90-132、K31-110的基因型为*Msms*。但日本杏的雄性不育是由核基因和细胞质基因共同控制的。Soylu[23]研究发现栗子的雄性不育受两个近乎等位的隐性基因调控，两个基因之间的显隐性关系以及修饰基因对雄性不育的影响是未知的。另有研究表明，板栗种间杂种*C. sativa*（完全雄性不育）×*C. crenata*的后代没有出现花粉育性分离现象[24]。枣的雄性不育是由隐性纯合基因控制的[16]。无核柑橘主要是通过雄性不育降低花粉活力或阻断正常受精过程，减少种子形成。柑橘的雄性不育是由核质互作造成的，可能有1对或2对隐性核基因参与控制，曹庆芹等[9]总结了柑橘的花粉育性基因型，了解育性基因型有助于无核柑橘新品种的选育。

3　果树雄性不育细胞学基础及生理机制

大量研究证实，绒毡层结构或功能的失常是导致果树雄性不育的关键因素之一。作为与小孢子直接接触的特定组织，绒毡层在发育过程中会发生细胞程序性死亡（PCD）。该过程通过提供必要的酶类、孢粉素前体物质及其他营养成分为小孢子的正常成熟与花粉外壁的形成奠定基础[10,25]。一旦绒毡层PCD的时序或进程出现异常，即过早、延迟发生或发生机制紊乱，均会严重干扰花粉的正常发育，最终导致不育[26]。研究表明，锦香桃、川中岛白桃及久硕桃均是由于绒毡层PCD延迟导致的花粉不育[8,13,27]。西伯利亚杏的雄性不育株系因绒毡层降解过程发生延迟，直接阻碍了小孢子的正常形成与发育[28]。黄金梨在单核花粉形成时期因绒毡层过早解体，花药维管束细胞发生木栓化，导致营养物质运输受阻，从而引发花粉发育停滞[29]。此外，延边小香水梨在花粉母细胞完成分化后出现明显发育异常，主要表现为绒毡层细胞过度增生、中层细胞液泡化及药隔维管束木栓化，这些结构变化共同导致其花粉的败育[30]。马哈利樱桃在四分体时期后绒毡层细胞膨大和显著液泡化，向药室中心挤压并与小孢子粘连，致使小孢子因营养与空间缺失而与绒毡层共同降解，最终形成空药室，导致雄性不育[31]。

碳水化合物、蛋白质等营养物质的合成与转运对花粉发育也至关重要，代谢异常是花粉败育的重要原因[32-33]。在花器官发育过程中游离态脯氨酸发挥着关键作用，其含量不足会干扰多种关键酶类的活性及细胞结构组分的合成，进而引发小孢子败育[5,34]。罗来水等[26]发现桃花粉可育品种的游离氨基酸总量与脯氨酸含量均明显高于不育品种，雄性育性与花器官内游离氨基酸含量显著相关，且在花粉发育的不同时期游离氨基酸含量差异显著。新高梨在花蕾发育阶段存在明显的生理代谢异常，主要表现为蛋白质合成不足，淀粉、脯氨酸及赖氨酸的积累量显著低于可育品种，而可溶性糖含量相对较高[32]。在板栗中，浮来无花的雄性不育与其维管系统发育异常密切相关，其结构缺陷阻碍了水分和营养物质向雄花序的正常输送，最终引起雄花序提前脱落，导致不育[35]。

生长素、赤霉素等激素调控花粉发育，激素失衡会导致不育。研究发现，外源GA_3处理能够提高低温条件下扁桃花粉的活力和数量。扁桃花药生长速率与花药中活性GA含量呈显著正相关，在单核花粉阶段GA_1、GA_3、GA_4和GA_7的活性最高[36]。葡萄不育株Y-14在花蕾发育前期IAA含量高于阳光玫瑰，GA3在花蕾发育后期高于阳光玫瑰，而ABA含量在整个花蕾发育期显著低于阳光玫瑰[37]。此外，葡萄雄性不育品种钟山红花蕾中IAA、GAs与CTK的缺乏，ABA下降延迟以及激素比例失调，是导致其雄性不育的重要因素[38]。新高梨花蕾自四分体期后IAA含量显著低于对照花粉可育梨品种丰水，IAA不足可能参与其花粉败育过程[15]。枣树的花粉育性同样与内源激素水平相关。不育品种冬枣花药中的IAA、GA_3和玉米素核苷（ZR）含量均低于可育品种，但ABA含量较高。ZR严重不足阻碍了花粉母细胞正常分裂形成四分体，而过高的ABA水平则引起花粉母细胞退化与死亡[16]。另有研究指出，冬枣在花期乙烯释放量异常升高，同时蛋白质、脯氨酸、糖类物质含量及过氧化物酶（POD）活性均偏低，这些因素可能共同导致其不育[39]。板栗不育品种浮来无花雄花序中的IAA含量低于可育品种大红袍，而GA_3、玉米素（ZT）和ABA含量在各发育时期均高于或显著高于对照大红袍，其IAA/ABA与GA_3/ABA比值

也极显著偏低[40]。对板栗完全败育品种怀奇进行的内源激素分析发现，败育花序的IAA、CTK和茉莉酸（JA）含量显著下降，其中IAA含量仅为可育雄花序的44.27%，IAA+CTK/GA比值也明显降低。外施IAA可部分恢复花粉育性，表明生长素缺失在其败育中起关键作用[35]。华农无籽椪柑花药中淀粉和可溶性糖含量显著低于可育品种，同时IAA、JA和ABA等内源激素含量也明显降低，表明营养物质和激素代谢紊乱可能与花粉败育密切相关[41]。观赏海棠优系BY-11雄性不育与四分体时期绒毡层异常解体、活性氧代谢失衡及内源激素（如ABA/GA_3）比例失调密切相关[42]。

花粉发育过程中，抗氧化系统清除自由基的能力显著影响育性，氧化应激是不育的重要原因。Cai等[7]在花粉不育品种锦香桃开花前10 d的绒毡层细胞中检测到了过氧化物酶体，锦香花药中ROS含量高于对照可育品种早红，而还原型谷胱甘肽等4种ROS清除剂的浓度则较低，表明花药中ROS稳态的破坏参与了花粉败育过程。不育品种新高梨花蕾的过氧化氢酶（catalase，CAT）、过氧化物酶（peroxidase，POD）活性低于可育品种丰水梨，但超氧化物歧化酶（superoxide dismutase，SOD）活性和丙二醛（malondialdehyde，MDA）含量高于丰水梨[33]。在葡萄上，雄性不育株Y-14花蕾发育期SOD、POD、CAT活性的异常变化可能导致其雄性不育的发生[37]。在西伯利亚杏上，雄性不育株花蕾中过量的活性氧物质和偏低的抗氧化酶（SOD、POD和CAT）活性，是其雄性不育产生的重要原因[28]。然而，在发育过程中，浮来无花板栗雄花序的POD、CAT、SOD活性比可育品种大红袍高，MDA含量更低[40]，这表明不同树种雄性不育的生理机制可能存在差异。无籽瓯柑的雄性不育的产生可能是能量供应不足与氧化损伤共同作用的结果，深化了对果树花粉败育生理基础的认识[43]。类黄酮作为重要的抗氧化物质，参与花粉发育进程。Zhang等[44]基于光核桃花粉可育品系与不育品系的代谢组数据分析，认为光核桃花粉不育与类黄酮合成途径相关。对华农无籽椪柑花药发育的三个关键时期进行代谢组学分析，发现黄酮类化合物在被检测到197种差异代谢物中占比最多，类黄酮处理后华农无籽椪柑花粉的育性降低[41]。

无核椪柑QS的成熟花粉无活力，用有活力的有核椪柑品种EG的花粉对QS授粉后果实仍无核，表明QS的雌雄均为不育，减数分裂异常可能是QS雌雄不育的原因[45]。西伯利亚杏雄性不育株花粉粒畸变的关键原因是小孢子细胞有丝分裂异常，细胞内无生殖核、具较大液泡、淀粉类物质缺失[28]。花粉育性除了受遗传因素、绒毡层发育、生理代谢、细胞分裂的影响外，环境因素也会影响果树花粉育性。极端温度（过高或过低）会抑制花粉发育，如高温通过影响绒毡层降解影响花粉育性[46-47]；光照不足影响光合作用，进而影响花粉发育所需的营养物质；干旱或涝渍胁迫会导致花粉发育异常；空气或土壤中的污染物可能干扰花粉发育[33]。

4 果树雄性不育基因挖掘与分子机制研究进展

近年来，果树雄性不育相关基因挖掘取得了较大进展，已鉴定的关键育性基因如表2所示。通过

表2 果树雄性不育树种及育性基因

Table 2 Male-sterile tree species and fertility genes in fruit trees

树种 Tree species	基因名称 Gene name	参考文献 References
桃 Peach	*PpABCG26*，*PpCYP703A2*，*Pp4CL*，*Prupe.6G025000*（*CLSE6*）	[8，27，44，48]
葡萄 Grape	*VvMs1*，*Vvms2*，*VviINP1*，*VviPPR*	[49-51]
梨 Pear	*Pbr035883.1*	[33]
柑橘 Citrus	*Barnase*，*CgAP3.2*，*CrMER3*，*MSLP*	[45，52-53]
板栗 Chestnut	*CmTAR*	[35]
枣 Jujube	*ATP1*	[54]
梅 Plum	*PmGRF7*	[55]

构建遗传图谱以及组装染色体级别的基因组等方法已经成功将桃花粉育性基因*Ps*定位在6号染色体上[6，8，12，48，56]。桃雄性不育基因候选区域内编码ATP结合盒式转运蛋白G家族成员*Prupe.6G027000*（ABCG26）、ATP合成相关基因*Pp06G039250*，参与绒毡层细胞和花粉发育，以及两个四肽重复（TPR）样超家族基因*Pp06G038980*和*Pp06G039150*也与桃花粉育性形成有关[56]。转录组测序也是挖掘桃花粉育性基因的重要方法之一，通过转录组分析筛选出的*Prupe.2G189800*（*PpCYP703A2*）、*Prupe.1G224800*（*Pp4CL*）、*PpABCG26*和*Prupe.6G025000*（*CLSE6*）等4个基因可能参与了桃花粉育性的调控[14，27]。Badenes等[55]利用BSA法筛选到与杏雄性可育连锁的1

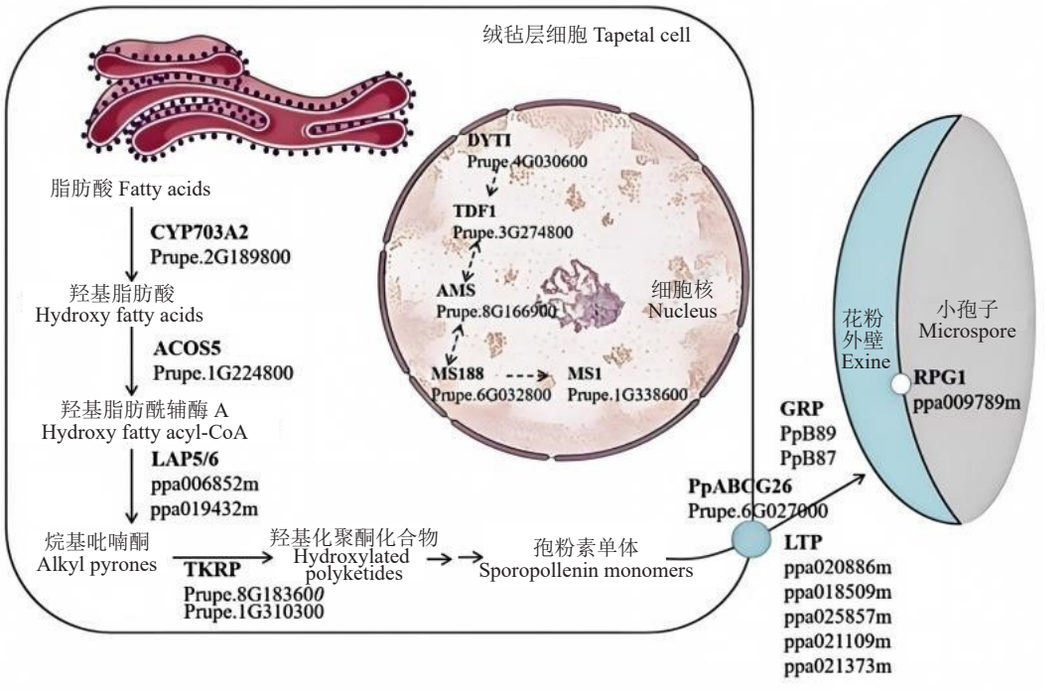
个RAPD标记M4-950，重组率为0.3%，随后又从杂交亲本和后代群体中筛选到了与可育性状共分离的3个RAPD标记，分别为Y14-950、V10-1200和M4-950。其中，两种筛选方法均筛选到了M4-950标记。Donoso等[57]利用构建杏×桃杂交群体遗传图谱的方法，挖掘到了2个细胞质雄性不育恢复基因*Rf1*和*Rf2*，分别位于2号连锁群3.4 Mb和6号连锁群1.4 Mb范围内。在梅中，生长调控因子*PmGRF7*被证实是一个关键的育性调控节点，其过表达导致转基因番茄出现严重的花粉和胚珠败育，并显著改变内源激素水平[58]。对新梨七号花粉不育发生前后关键时期的花药进行转录组测序，挖掘到8个关键候选基因，*Pbr035883.1*可能正调控其花粉不育，其余7个可能起负调控作用[33]。在葡萄中，目前已报道的雄性不育相关基因主要包括VvMs1和Vvms2。其中，Vvms2为花蕾特异表达基因，其表达仅限于花粉发育的四分体期至双核期。可育品种魏可单核期Vvms2表达量显著高于雄性不育品种钟山红[49]。此外，Massonnet等[50]通过分析20种葡萄属植物性别决定区域（SDR）的单倍型，并结合基因表达谱数据，鉴定出了雄性不育突变相关基因VviINP1。在葡萄雄性不育株系NW196花药发育早期，*VviPPR*的过量表达破坏了细胞内的ATP/ADP比值，导致花粉母细胞减数分裂异常[51]。

长期以来CMS一直被用于生产柑橘类等多年生木本作物的无籽果实[59-60]。线粒体与细胞核相互作用的异常可能导致雄蕊发育紊乱，从而导致柑橘杂种雄性不育[52]。Wang等[61]通过分析不同柑橘材料的线粒体基因组，构建线粒体泛基因组，并基于转录组测序分析，鉴定到线粒体基因组调控柑橘雄性不育的关键结构变异；利用全基因组关联分析鉴定到了三个编码五肽重复蛋白（PPR）的核基因，这些基因参与了柑橘属中的细胞质-核基因互作。Fan等[45]鉴定到了一个导致无核椪柑雌雄不育和果实无核的减数分裂基因*CrMER3*。Koltunow等[53]将雄性不育相关基因*Barnase*转入柑橘后，种子的数目减少了75%。柑橘雄性不育类蛋白基因*MSLP-B*在无核椪柑各时期花器官中的表达量均高于普通有核椪柑，*MSLP-B*转基因烟草表型分析表明，花粉活力不受影响，但不饱满的椭圆形花粉粒显著增多[62]。对华农无籽椪柑花药发育的全基因组甲基化测序（WGBS）发现，启动子区CHH位点甲基化占比最高。甲基化抑制剂Zeb处理可部分恢复华农无籽椪柑花粉育性，表明DNA甲基化参与了花粉发育过程[41]。另有研究表明，苯丙素代谢通路关键基因（如*PAL*、*4CL*、*COMT*等）表达紊乱会影响花粉壁发育，导致无籽瓯柑不育[63]。此外，Xu等[64]揭示了miR159a-DUO1模块通过调节生长素的生物合成和淀粉代谢来调控柑橘花粉发育的分子机制，为柑橘无核分子育种提供了理论依据及优良基因资源。

*CmTAR*基因参与调控板栗纯雄花序的败育。*CmTAR-RNAi*瞬时转化于怀奇混合花序的雄花序中，*CmTAR*基因表达显著下调，造成内源IPA和IAA含量显著下降，*CmTAR*基因下游的生长素合成基因*CmYUCCAs*及生长素信号转导基因*CmARF*的表达下调，引发败育现象[36]。在枣单花发育前期，雄性不育品种JMS1中ATP合酶基因*ATP1*表达量高于可育品种月光。枣花蕾发育早期*ATP1*基因异常高表达可能影响了ATP合酶的合成，进而造成花粉完全败育[54]。

花药作为重要的生殖器官，花药中的花粉壁能保护雄配子免受各种环境胁迫和病原体攻击，在花药的正常发育中起着不可或缺的作用[45]。花粉外壁作为花粉壁的外层结构，主要成分是孢粉素，在花粉粒的正常发育及抵抗逆境等方面扮演着重要角色[19]。孢粉素的聚合建立包括合成和运输两个重要步骤。孢粉素的合成是指孢粉素前体的合成与分泌，孢粉素的运输是指孢粉素最终运输至小孢子，并在小孢子上合成精细外壁结构的过程[65]。孢粉素是由绒毡层中的酰基辅酶A合成酶5（Acyl-CoA synthetase 5，ACOS5）积累产生的，Ⅲ型脂质转移蛋白（LTPs）作为一个组成部分从绒毡层运输到花粉外壁。孢粉素的合成运输过程中包含了3个重要阶段：（1）孢粉素前体的从头合成，该过程的调控因子主要包括酰基辅酶A合成酶、聚酮合成酶、四肽α-吡咯酮还原酶及细胞色素P450（CYP450）家族蛋白等；（2）从脂质双分子层到质外体的大量分泌，该过程的调控因子主要包括膜结合蛋白，如转运蛋白、受体或通道蛋白，质膜定位的ATP结合盒（ABC）转运蛋白；（3）脂质蛋白的转运，该过程主要为编码脂质转运蛋白（LTP）家族的基因，其为孢粉素前体从绒毡层细胞传递到花粉外壁上提供大量的候选底物[66]。Ríos等[67]研究发现桃和模式植物拟南芥在孢

粉素合成途径和影响花药发育的基因表达调控机制中显示出多个共同元素，bHLH、PHD和AT-hook三个转录因子参与了桃花药晚期发育的调控。目前关于果树孢粉素的合成、运输机制研究报道较少，在桃上研究最深入，关于桃花粉小孢子孢粉素的合成、运输机制见图1。



黑色实线表示孢粉素合成途径，黑色虚线箭头表示潜在的正向转录调控，双向黑色虚线表示潜在的蛋白质相互作用。DYT1. 绒毡层功能失调1；TDF1. 绒毡层发育功能1；AMS. 小孢子败育基因；MS188. 雄性不育基因188；MS1. 雄性不育基因1；CYP703A2. 细胞色素P450脂肪酸羟化酶A2；ACOS5. 酰基辅酶A合成酶5；LAP5/6. 聚酮合酶5/6；TKPR. 四肽α-吡咯酮还原酶。

The black solid line represents the sporine synthesis pathway, the black dashed arrow indicates potential positive transcriptional regulation, and the bidirectional black dashed line represents potential protein-protein interactions. DYT1. Dysfunctional tapetum1; TDF1. Tapetal development and function 1; AMS. Aborted microspores; MS188. Male sterility188; MS1. Male sterility1; CYP703A2. Cytochrome P450 family 703A2; ACOS5. Acyl-CoA synthetase 5; LAP5/6. Polyketide synthases 5/6; TKPR. Tetraketide *α*-pyrone reductase.

图1 桃小孢子孢粉素前体合成与运输通路

Fig. 1 Biosynthesis and transport pathway of sporopollenin precursors in peach microspores

绒毡层PCD为小孢子发育提供孢粉素前体物质等其他营养物质，其发育调控机制间接影响雄性不育。目前在拟南芥花药中形成了一条DYT1-TDF1-AMS-MS188-MS1转录激活通路，上述绒毡层转录因子的同源基因在其他作物中也形成了类似的保守转录调控通路，如水稻中为OsUDT1-OsTDF1-OsTDR-OsMS188-OsPTC1调控通路，玉米中为ZmMs32- ZmMs9- ZmbHLH51- ZmMYB84-ZmMs7调控通路[68]。在桃花粉发育过程中，Huang等[48]提出了一种可能存在的DYT1-TDF1-AMS-MS188-MS1转录调控模型，但对于其他果树中是否存在类似的转录调控通路对绒毡层发育发挥重要的调控作用还有待研究。

5 待解决的问题及展望

目前对果树雄性不育研究在基因挖掘、分子标记开发和分子机制调控方面取得了一些突破性的进展，但相关树种的遗传模式、分子调控机制尚未完全明确，尤其是基因调控和代谢调控方面。另外，环境因素对不育基因表达的影响尚不完全清楚。

果树雄性不育研究虽面临诸多挑战，但随着越来越多树种遗传转化体系的建立与快速发展，未来有望通过CRISPR/Cas基因编辑技术精准敲除或修饰雄性不育相关基因，实现育种技术突破，推动果树育种的发展。深入挖掘雄性不育基因资源，研究环境调控的雄性不育分子机制有助于提高气候变化背

景下的授粉效率，推动省力化高效栽培，也可以为果树设施栽培的环境调控奠定理论基础。

参考文献 References：

[1] 谢勇尧，汤金涛，杨博文，胡骏，刘耀光，陈乐天 . 水稻育性调控的分子遗传研究进展[J]. 遗传，2019，41(8)：703-715.
Xie Yongyao，Tang Jintao，Yang Bowen，Hu Jun，Liu Yaoguang，Chen Letian. Current advance on molecular genetic regulation of rice fertility[J]. Hereditas，2019，41(8)：703-715.

[2] Zhang X M，Ding Z P，Lou H B，Han R，Ma C Q，Yang S C. A systematic review and developmental perspective on origin of CMS genes in crops[J]. International Journal of Molecular Sciences，2024，25(15)：8372.

[3] 王文然，樊秀彩，王晨，刘崇怀，房经贵 . 果树雄性不育的研究进展[J]. 分子植物育种，2019，17(1)：245-254.
Wang Wenran，Fan Xiucai，Wang Chen，Liu Chonghuai，Fang Jinggui. Advances research on male sterility in fruit crops[J]. Molecular Plant Breeding，2019，17(1)：245-254.

[4] 王真，郭继英，姜全，赵剑波，任飞，王尚德，张瑜，李新越，郑书旗 . 桃生产成本构成及变化趋势调查研究[J]. 中国果树，2019(5)：105-107.
Wang Zhen，Guo Jiying，Jiang Quan，Zhao Jianbo，Ren Fei，Wang Shangde，Zhang Yu，Li Xinyue，Zheng Shuqi. Investigation on producing cost structure and variation trend of peach[J]. China Fruits，2019(5)：105-107.

[5] 罗来水，肖德兴，霍光华，刘勇，辜青青 . 桃雄性不育的表现形式及其败育途径[J]. 果树科学，2000，17(2)：89-96.
Luo Laishui，Xiao Dexing，Huo Guanghua，Liu Yong，Gu Qingqing. Phenotypes of male sterilities and their abortion pathways among peach varieties[J]. Journal of Fruit Science，2000，17(2)：89-96.

[6] Eduardo I，de Tomás C，Alexiou K，Giovannini D，Pietrella M，Carpenedo S，Bassols Raseira M，Batlle I，Cantín C，Aranzana M，Arús P. Fine mapping of the peach pollen sterility gene (*Ps/ps*) and detection of markers for marker-assisted selection[J]. Molecular Breeding，2020，40(6)：57.

[7] Cai Y M，Ma Z S，Ogutu C O，Zhao L，Liao L，Zheng B B，Zhang R X，Wang L，Han Y P. Potential association of reactive oxygen species with male sterility in peach[J]. Frontiers in Plant Science，2021，12：653256.

[8] Huang Z Y，Shen F，Chen Y L，Cao K，Wang L R. Preliminary identification of key genes controlling peach pollen fertility using genome-wide association study[J]. Plants，2021，10(2)：242.

[9] 曹庆芹，伊华林，邓秀新 . 果树雄性不育研究进展[J]. 果树学报，2005，22(6)：678-681.
Cao Qingqin，Yi Hualin，Deng Xiuxin. Advances in research on male sterility in fruit crops[J]. Journal of Fruit Science，2005，22(6)：678-681.

[10] 刘穆 . 种子植物形态解剖学导论[M]. 5 版 . 北京：科学出版社，2010.
Liu Mu. Introduction to the morphological anatomy of seed plants[M]. 5th ed. Beijing：Science Press，2010.

[11] 范眸天，李树云，李云 . 芒果雄性不育现象及花粉萌发研究初报[J]. 云南农业大学学报，1996，11(1)：25-27.
Fan Moutian，Li Shuyun，Li Yun. Stuies on the male sterility and pollen sprouting of mango[J]. Journal of Yunnan Agricultural University，1996，11(1)：25-27.

[12] 曹珂，王思倩，朱更瑞，方伟超，陈昌文，王力荣 . 桃花粉育性与花药颜色的关系及其 SSR 分子标记[J]. 植物遗传资源学报，2010，11(6)：817-822.
Cao Ke，Wang Siqian，Zhu Gengrui，Fang Weichao，Chen Changwen，Wang Lirong. Study on relationship between pollen fertility and anther color and its SSR marker screening in peach[J]. Journal of Plant Genetic Resources，2010，11(6)：817-822.

[13] 沈元月，王东昌 . “川中岛”白桃雄性不育小孢子发育的细胞形态学[J]. 应用与环境生物学报，2002，8(4)：435-437.
Shen Yuanyue，Wang Dongchang. Cytomorphology of microsporogenesis in male sterile of “Chuanzhongdao” white peach[J]. Chinese Journal of Applied & Environmental Biology，2002，8(4)：435-437.

[14] 万淑媛 . 桃花粉不育的细胞学特征及关键候选基因的鉴定[D]. 杨凌：西北农林科技大学，2021.
Wan Shuyuan. Cytological characteristics and identification of key candidate genes of peach pollen sterility[D]. Yangling：Northwest A & F University，2021.

[15] 李六林 . ‘新高’梨花粉败育的细胞学和生理特性研究[D]. 南京：南京农业大学，2007.
Li Liulin. Studies on cytological and physiological characteristics of pollen abortion of ‘Niitaka’ (*Pyrus pyrifolia* Nakai)[D]. Nanjing：Nanjing Agricultural University，2007.

[16] 唐宁浩 . 南方枣品种花粉育性规律的研究[D]. 长沙：中南林业科技大学，2010.
Tang Ninghao. The studies on the rhythmic of pollen fertility of southern jujube cultivar[D]. Changsha：Central South University of Forestry & Technology，2010.

[17] Scott D H，Weinberger J H. Inheritance of pollen sterility in some peach varieties[J]. Proceedings of the American Society for Horticultural Science，1944，9：187-188.

[18] 闫芬芬，王玖瑞，吴翠云，刘孟军 . 枣雄性不育种质‘JMS2’杂交子代开花结实性状的遗传分析[J]. 北方园艺，2020(20)：9-15.
Yan Fenfen，Wang Jiurui，Wu Cuiyun，Liu Mengjun. Genetic analysis of flowering and fruit traits in hybrid progeny of male sterile germplasm ‘JMS2’ in Chinese jujube[J]. Northern Horticulture，2020(20)：9-15.

[19] 张立彬，肖啸，王学东，戴刚 . 大久保桃自交后代若干性状的变异和遗传倾向[J]. 果树学报，2004，21(4)：308-310.
Zhang Libin，Xiao Xiao，Wang Xuedong，Dai Gang. Variability and inheritance of some characters in self-crossed progeny of Okubo peach cultivar[J]. Journal of Fruit Science，2004，21(4)：308-310.

[20] Werner D J，Creller M A. Genetic studies in peach：Inheritance of sweet kernel and male sterility[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science，1997，122(2)：215-217.

[21] 俞明亮 . 桃性状遗传评价和分子标记技术研究[D]. 南京：南京农业大学，2004.
Yu Mingliang. Genetic evaluation of main characters and study of molecular marker technique in peach[D]. Nanjing：Nanjing Agricultural University，2004.

[22] 赵恺 . 桃花粉育性与果实性状的关系及花粉育性基因的定位[D]. 延吉：延边大学，2007.
Zhao Kai. Relationship between peach pollen fertility and fruit traits and mapping of pollen fertilitygenes[D]. Yanji：Yanbian University，2007.

[23] Soylu A. Heredity of male sterility in some chestnut cultivars (*Castanea sativa* Mill.)[J]. Acta Horticulturae，1992(317)：181-186.

[24] Marinoni D，Akkak A，Bounous G，Edwards K J，Botta R. Development and characterization of microsatellite markers in *Castanea sativa* (Mill.)[J]. Molecular Breeding，2003，11(2)：127-136.

[25] Parish R W，Li S F. Death of a tapetum：A programme of developmental altruism[J]. Plant Science，2010，178(2)：73-89.

[26] 罗来水，霍光华，刘勇，肖德兴，辜青青 . 桃雄性育性与花器官内游离氨基酸含量的关系[J]. 果树科学，2000，17(4)：255-260.
Luo Laishui，Huo Guanghua，Liu Yong，Xiao Dexing，Gu Qingqing. The relation between male fertility and free amino acid content of flower organ in peach[J]. Journal of Fruit Science，2000，17(4)：255-260.

[27] 叶茂，刘春生，刘亚婷，张曼，苏凯，张晨光，李晓颖，王海静，肖啸，张立彬，杨清，武军凯 . 转录组分析揭示 PpCYP703A2、Pp4CL 和 PpABCG26 参与调控桃花粉育性[J]. 农业生物技术学报，2023，31(7)：1405-1418.
Ye Mao，Liu Chunsheng，Liu Yating，Zhang Man，Su Kai，Zhang Chenguang，Li Xiaoying，Wang Haijing，Xiao Xiao，Zhang Libin，Yang Qing，Wu Junkai. Transcriptomic analysis reveals the involvement of PpCYP703A2，Pp4CL，and PpABCG26 in regulating peach (*Prunus persica*) pollen fertility[J]. Journal of Agricultural Biotechnology，2023，31(7)：1405-1418.

[28] 王新鑫 . 西伯利亚杏雄性不育花解剖结构与生理特性研究[D]. 沈阳：沈阳农业大学，2023.
Wang Xinxin. Study of anatomical structure and physiological characteristics of male sterility flowers in *Prunus sibirica*[D]. Shenyang：Shenyang Agricultural University，2023.

[29] 齐国辉，李保国，郭素萍，李冬至 . 黄金梨小孢子败育的解剖学观察[J]. 河北林果研究，2009，24(4)：427-429.
Qi Guohui，Li Baoguo，Guo Suping，Li Dongzhi. Anatomical study on the microspore abortion in Whangkeumbae[J]. Hebei Journal of Forestry and Orchard Research，2009，24(4)：427-429.

[30] 谭智文，金炳奎，曹后男，宗成文 . 延边小香水梨雄性不育细胞学研究[J]. 延边大学农学学报，2013，35(1)：28-31.
Tan Zhiwen，Jin Bingkui，Cao Hounan，Zong Chengwen. Cytological study on male sterility in *Pyrus ussuriensis* ‘Xiaoxiangshui’[J]. Journal of Agricultural Science Yanbian University，2013，35(1)：28-31.

[31] 李彬，蔡宇良，赵晓军，宛甜，高天翔 . ‘马哈利’樱桃雄性不育细胞学观察[J]. 西北植物学报，2015，35(10)：2007-2011.
Li Bin，Cai Yuliang，Zhao Xiaojun，Wan Tian，Gao Tianxiang. Cytological observation of male sterile in *Prunus mahaleb*[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica，2015，35(10)：2007-2011.

[32] 郭艳玲，张绍铃，李六林，马凯 . ‘新高’梨雄性不育与碳水化合物代谢研究[J]. 上海农业学报，2007，23(2)：68-71.
Guo Yanling，Zhang Shaoling，Li Liulin，Ma Kai. Study on the male sterility and carbohydrate metabolism of the pear variety ‘Niitaka’[J]. Acta Agriculturae Shanghai，2007，23(2)：68-71.

[33] 李皓 . ‘新梨七号’雄性不育机制及花粉直感效应研究[D]. 阿拉尔：塔里木大学，2025.
Li Hao. Male sterility mechanism and pollen xenia effect of ‘Xinli No.7’[D]. Alar：Tarim University，2025.

[34] 张彦昌，赵德英，马骏 . 果树雄性不育机理研究进展[J]. 河北林果研究，2008，23(1)：66-69.
Zhang Yanchang，Zhao Deying，Ma Jun. Study on male sterility of fruit trees[J]. Hebei Journal of Forestry and Orchard Research，2008，23(1)：66-69.

[35] 刘阳 . 生长素介导的板栗雄花序败育的机理研究[D]. 北京：北京林业大学，2022.
Liu Yang. Mechanism of auxin mediated on staminate catkins abortion in Chinese chestnut (*Castanea mollissima*)[D]. Beijing：Beijing Forestry University，2022.

[36] Li P，Tian J，Guo C K，Luo S P，Li J. Interaction of gibberellin and other hormones in almond anthers：Phenotypic and physiological changes and transcriptomic reprogramming[J]. Horticulture Research，2021，8(1)：94.

[37] 洪奔，陶建敏，农慧兰，徐颖一，耿艺宁，凌千惠，郑焕 . ‘阳光玫瑰’雄性不育株花蕾发育期抗氧化酶活性和内源激素含量的变化[J]. 西北植物学报，2022，42(3)：444-452.
Hong Ben，Tao Jianmin，Nong Huilan，Xu Yingyi，Geng Yining，Ling Qianhui，Zheng Huan. Analysis of antioxidant enzymes activities and endogenous hormone contents in male sterile plant of ‘Shine Muscat’ seeding during bud development[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica，2022，42(3)：444-452.

[38] 郑焕 . ‘钟山红’葡萄雄性不育形成机理研究[D]. 南京：南京农业大学，2013.
Zheng Huan. Studies the mechanism of male sterile in new grapevine selection ‘Zhong Shan Hong’[D]. Nanjing：Nanjing Agricultural University，2013.

[39] 王玖瑞 . 枣树雄性不育和胚败育研究[D]. 保定：河北农业大学，2004.
Wang Jiurui. Studies on male sterility and embryo abortion of

Chinese jujube (*Ziziphus jujuba* Mill.)[D]. Baoding：Hebei Agricultural University，2004.

[40] 刘丽华，沈广宁，张倩，赵永孝，许琳 . ‘浮来无花’板栗雄花序败育的生理特性研究[J]. 山东农业科学，2007，39(5)：45-47.
LIU Lihua，SHEN Guangning，ZHANG Qian，ZHAO Yongxiao，XU Lin. Study on physiological characteristics of male inflorescence abortion in ‘Fulaiwuhua’ chestnut[J]. Shandong Agricultural Sciences，2007，39(5)：45-47.

[41] 叶丽霞 . 多组学解析‘华农’无籽椪柑花粉败育机制[D]. 武汉：华中农业大学，2021.
Ye Lixia. Multi-omics analysis of the mechanism of pollen abortion in ‘Hua Nong’ seedless ponkan[D]. Wuhan：Huazhong Agricultural University，2021.

[42] 彭宇 . 观赏海棠雄性不育鉴定及其生理生化机制探讨[D]. 新乡：河南科技学院，2025.
Peng Yu. Identification of male sterility in flowering crabapple and exploration of its physiological and biochemical mechanism[D]. Xinxiang：Henan Institute of Science and Technology，2025.

[43] 俞狄虎 . 转录组和蛋白质组关联分析‘无子瓯柑’雄性不育分子机理[D]. 杭州：浙江农林大学，2018.
Yu Dihu. An integrative analysis of the transcriptome and proteome of ‘Wuzi ougan’ (*Citrus suavissima* Hort. ex Tanaka ‘Seedless’) and the wild type improves our understanding of male sterility[D]. Hangzhou：Zhejiang A & F University，2018.

[44] Zhang S S，Pingcuo G S，Ying H，Zhao F，Cui Y N，Zeng X L. Male sterility is linked to the flavonoid biosynthesis pathways in *Prunus mira*[J]. Bioinformation，2020，16(5)：363-374.

[45] Fan Y J，Du Z Z，He X Y，Liu Z A，Zhuang J X，Xiao G A，Duan Y Y，Tan F Q，Xie K D，Jiao W B，Zhang F，Yang C，Guo W W，Wu X M. Somatic variations in the meiosis-specific gene *CrMER3* confer seedlessness in a citrus bud sport[J]. Journal of Integrative Plant Biology，2025，67(6)：1649-1664.

[46] 叶正文，杜纪红，苏明申，周慧娟 . 高温对桃小孢子产生及花粉发育的影响[C]//中国园艺学会桃分会 . 中国园艺学会桃分会第三届学术研讨会论文集 . 西安：2011：219-225.
Ye Zhengwen，Du Jihong，Su Mingshen，Zhou Huijuan. Effects of high temperature on microsporogenesis and pollen development in peach[C]//Peach Branch of Chinese Society for Horticultural Science. Proceedings of the Third Academic Symposium of Peach Branch of Chinese Society for Horticultural Science. Xi’an：2011：219-225.

[47] 杨雅婷，苏立新，范明霞 . 植物花粉发育响应高温胁迫的研究进展[J]. 世界热带农业信息，2025(2)：16-18.
Yang Yating，Su Lixin，Fan Mingxia. Research progress on plant pollen development in response to high temperature stress[J]. World Tropical Agriculture Information，2025(2)：16-18.

[48] Huang Z Y，Bie H L，Li M，Xia L H，Chen L，Chen Y L，Wang L R，Gan Z Y，Cao K. Integrated GWAS BSA-seq，and RNA-seq analyses to identify candidate genes associated with male fertility trait in peach[J]. Plant Physiology and Biochemistry，2025，220：109525.

[49] 郑焕，张计育，王新卫，章镇，季晨飞，陶建敏 . 葡萄雌能花相关基因 *VvMS2* 的克隆及表达分析[J]. 中国农业科学，2013，46(14)：2953-2962.
Zheng Huan，Zhang Jiyu，Wang Xinwei，Zhang Zhen，Ji Chenfei，Tao Jianmin. Cloning and expression analysis of a male sterility-related gene *VvMS2* from grapes[J]. Scientia Agricultura Sinica，2013，46(14)：2953-2962.

[50] Massonnet M，Cochetel N，Minio A，Vondras A M，Lin J，Muyle A，Garcia J F，Zhou Y F，Delledonne M，Riaz S，Figueroa-Balderas R，Gaut B S，Cantu D. The genetic basis of sex determination in grapes[J]. Nature Communications，2020，11：2902.

[51] 梁月婷 . 葡萄 *VviPPR* 基因调控雄性育性的功能验证[D]. 南京：南京农业大学，2023.
Liang Yueting. Functional verification of grape *VviPPR* gene in regulating male fertility[D]. Nanjing：Nanjing Agricultural University，2023.

[52] Jiang N，Feng M Q，Cheng L C，Kuang L H，Li C C，Yin Z P，Wang R，Xie K D，Guo W W，Wu X M. Spatiotemporal profiles of gene activity in stamen delineate nucleo-cytoplasmic interaction in a male-sterile somatic cybrid citrus[J]. Horticulture Research，2023，10(7)：uhad105.

[53] Koltunow A M，Brennan P，Bond J E，Barker S J. Evaluation of genes to reduce seed size in shape *Arabidopsis* and tobacco and their application to shape *Citrus*[J]. Molecular Breeding，1998，4(3)：235-251.

[54] 冯春芳，张力曼，赵锦，刘志国，王玖瑞，刘孟军 . 枣 *ATP1* 基因克隆及其在雄性可育和不育品种中的表达分析[J]. 河北农业大学学报，2017，40(3)：59-64.
Feng Chunfang，Zhang Liman，Zhao Jin，Liu Zhiguo，Wang Jiurui，Liu Mengjun. *ATP1* gene cloning and its expression in male-sterile and male-fertile cultivars of Chinese jujube (*Ziziphus jujuba* Mill.)[J]. Journal of Agricultural University of Hebei，2017，40(3)：59-64.

[55] Badenes M L，Hurtado M A，Sanz F，Archelos D M，Burgos L，Egea J，Llácerl G. Searching for molecular markers linked to male sterility and self-compatibility in apricot[J]. Plant Breeding，2000，119(2)：157-160.

[56] Lian X D，Zhang H P，Jiang C，Gao F，Yan L，Zheng X B，Cheng J，Wang W，Wang X B，Ye X，Li J D，Zhang L L，Li Z Q，Tan B，Feng J C. *De novo* chromosome-level genome of a semi-dwarf cultivar of *Prunus persica* identifies the aquaporin *PpTIP2* as responsible for temperature-sensitive semi-dwarf trait and *PpB3-1* for flower type and size[J]. Plant Biotechnology Journal，2022，20(5)：886-902.

[57] Donoso J M，Eduardo I，Picañol R，Batlle I，Howad W，Aranzana M J，Arús P. High-density mapping suggests cytoplasmic male sterility with two restorer genes in almond × peach progenies[J]. Horticulture Research，2015，2：15016.

[58] 王蕊 . 梅 *PmGRF7* 基因功能鉴定及 miR396 的调控分析[D]. 南京：南京农业大学，2022.
Wang Rui. Functional identification of *PmGRF7* gene and regulation analysis of miR396 in Japanese apricot[D]. Nanjing：Nanjing Agricultural University，2022.

[59] 师小舒，谢善鹏，解凯东，周锐，陈鹏，戴亚，郭玲霞，伍小萌，郭文武 . 以雄性不育华柚 2 号为母本有性杂交创制柚潜在无核新种质[J]. 果树学报，2024，41(12)：2389-2396.
Shi Xiaoshu，Xie Shanpeng，Xie Kaidong，Zhou Rui，Chen Peng，Dai Ya，Guo Lingxia，Wu Xiaomeng，Guo Wenwu. Production of potential seedless pummelo sexual progenies *via* sexual hybridization using male-sterile cybrid Huayou No. 2 as the female parent[J]. Journal of Fruit Science，2024，41(12)：2389-2396.

[60] Wang R，Shi Y C，Xie K D，Xie Z Z，Wu X M，Guo W W. The citrus somatic cybrids exhibit various degrees of male sterility conferred by mitochondrial genome of Satsuma mandarin (*Citrus unshiu*)[J]. Scientia Horticulturae，2024，338：113624.

[61] Wang N，Li C C，Kuang L H，Wu X M，Xie K D，Zhu A D，Xu Q，Larkin R M，Zhou Y F，Deng X X，Guo W W. Pan-mitogenomics reveals the genetic basis of cytonuclear conflicts in citrus hybridization，domestication，and diversification[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America，2022，119(43)：e2206076119.

[62] 邱文明，张祖铭，徐育海，何秀娟，孙中海，仝铸，肖翠，吴黎明，郭文武 . 柑橘雄性不育类蛋白基因 *MSLP* 的克隆与分析[J]. 园艺学报，2019，46(12)：2323-2334.
Qiu Wenming，Zhang Zuming，Xu Yuhai，He Xiujuan，Sun Zhonghai，Tong Zhu，Xiao Cui，Wu Liming，Guo Wenwu. Cloning and functional analysis of male sterile 2-like protein gene (*MSLP*) in *Citrus*[J]. Acta Horticulturae Sinica，2019，46(12)：2323-2334.

[63] 胡志勇 . ‘无核瓯柑’、温州蜜柑无核的细胞及分子机理研究[D]. 武汉：华中农业大学，2007.
Hu Zhiyong. Studies on the cytological and molecular mechanism referring seedlessness of ‘Ougan’ and Satsuma mandarin[D]. Wuhan：Huazhong Agricultural University，2007.

[64] Xu Y H，Tian W X，Yin M Q，Cai Z M，Zhang L，Yuan D Y，Yi H L，Wu J X. The miR159a-*DUO1* module regulates pollen development by modulating auxin biosynthesis and starch metabolism in citrus[J]. Journal of Integrative Plant Biology，2024，66(7)：1351-1369.

[65] Wang K，Guo Z L，Zhou W T，Zhang C，Zhang Z Y，Lou Y，Xiong S X，Yao X Z，Fan J J，Zhu J，Yang Z N. The regulation of sporopollenin biosynthesis genes for rapid pollen wall formation[J]. Plant Physiology，2018，178(1)：283-294.

[66] Ariizumi T，Toriyama K. Genetic regulation of sporopollenin synthesis and pollen exine development[J]. Annual Review of Plant Biology，2011，62：437-460.

[67] Ríos G，Tadeo F R，Leida C，Badenes M L. Prediction of components of the sporopollenin synthesis pathway in peach by genomic and expression analyses[J]. BMC Genomics，2013，14(1)：40.

[68] 苏振新，周鹊，楼悦 . 花药绒毡层发育及调控的分子研究进展[J]. 中国科学：生命科学，2025，55(2)：206-225.
Su Zhenxin，Zhou Que，Lou Yue. Advance in the anther tapetum development and their regulatory mechanisms[J]. Scientia Sinica (Vitae)，2025，55(2)：206-225.