

网络出版时间:2025-03-13

网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/61.1359.S.20250312.1626.004

小麦雄蕊心皮化的研究进展

王泽敏¹, 彭正松², 廖明莉¹

(1. 西华师范大学, 西南野生动植物资源保护教育部重点实验室, 四川南充 637009;

2. 西昌学院, 攀西特色作物研究与利用省级重点实验室, 四川西昌 615000)

摘要:小麦雄蕊心皮化指小麦的雄蕊向雌蕊或类似雌蕊的结构同源转化的现象。雄蕊完全心皮化后可正常结实, 增加小麦穗粒数, 提高小麦产量。雄蕊不完全心皮化可导致雄性不育。本文介绍了小麦的花发育过程、小麦花器官发育模型及同源异型突变以及目前获得的4份小麦雄蕊心皮化材料, 解析了导致小麦雄蕊心皮化的调控机制及乙烯对小麦雄蕊心皮化的影响, 为小麦花发育的研究提供参考, 也为小麦的遗传改良及分子设计育种提供理论依据。

关键词: 小麦; 雄蕊心皮化; 同源异型; 花发育

中图分类号: S512.1; S330

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2025)04-0474-08

Research Progress in Pistillody of Wheat Stamens

WANG Zemin¹, PENG Zhengsong², LIAO Mingli¹

(1. Key Laboratory of Southwest China Wildlife Resource Conservation (Ministry of Education), China West Normal University,

Nanchong, Sichuan 637009, China; 2. Panxi Crops Research and Utilization Key Laboratory of Sichuan Province, Xichang

University, Xichang, Sichuan 615000, China)

Abstract: Wheat stamen pistillody refers to the phenomenon of homologous transformation of wheat stamens into pistils or pistil-like structures. The stamens can be normally seeded after complete pistillody, which increases the number of grains per spike and yield of wheat. Incomplete pistillody of stamens leads to male sterility. In this paper, the flower development process of wheat, wheat floral organ development model and homeotic mutation, as well as the four kinds of wheat stamen pistillody materials obtained at present were briefly introduced, the regulatory mechanism leading to stamen pistillody of wheat and the effect of ethylene on stamen pistillody of wheat were analyzed, which provides a reference for the study of wheat flower development, and also provides a theoretical basis for genetic improvement and molecular design breeding of wheat.

Keywords: Wheat; Stamen pistillody; Homeotic; Flower development

小麦 (*Triticum aestivum* L.) 是禾本科一年生作物, 是人类最重要的主食之一。预计到2050年, 世界人口将达到90亿。人口的增多和气候的变化会加剧粮食短缺, 导致粮食价格的波动^[1]。所以, 提高粮食产量势在必行。

研究表明, 小麦产量与穗粒数呈正相关^[2]。在过去的一个世纪里, 增加穗粒数一直是小麦重

要的育种目标^[3]。小麦的花发育对穗粒数乃至最终产量至关重要^[2]。小麦雄蕊心皮化指小麦的雄蕊向雌蕊或类似雌蕊的结构同源转化的现象, 是小麦花发育研究过程中的重要发现。1997年, Ogiwara等^[4]首次在(*cr*)-N26异质小麦中发现雄蕊心皮化现象, 后来在(*cr*)-CSdt7BS异质小麦^[5]、HTS-1普通小麦^[6]和C303A异质小麦^[7]

收稿日期: 2024-05-17 修回日期: 2024-10-09

基金项目: 国家自然科学基金项目(32272066, 32060456)

第一作者 E-mail: 2237208908@qq.com(王泽敏)

通讯作者 E-mail: liao115723@163.com(廖明莉)

中也发现了类似现象。研究者虽然未对(*cr*)-N26、(*cr*)-CSdt7BS和C303A的结实情况进行描述,但在HTS-1中发现雄蕊完全心皮化后可正常结实,增加了小麦穗粒数,雄蕊不完全心皮化导致雄性不育^[6]。因此,了解小麦雄蕊心皮化过程及影响小麦雄蕊心皮化的因素对提高小麦产量具有重要意义。本文对小麦雄蕊心皮化的研究进展进行综述,概述小麦的花发育过程,解析花发育过程中导致小麦雄蕊心皮化的调控机制,描述目前获得的四份小麦心皮化突变体材料以及乙烯对小麦雄蕊心皮化的影响,为小麦雄蕊心皮化在小麦遗传育种中的应用提供理论依据。

1 小麦的花发育

与小麦产量密切相关的穗粒数是一个多因素性状,主要在生殖发育的早期阶段决定^[8]。穗的发育始于分生组织从营养生长向生殖生长的转变和花序生长的启动,并在植物成熟时结束^[9]。在这一过程中,小穗分生组织的形成和花的分化是决定最终结实率的两个关键点^[8]。

当小麦生长锥从营养生长进入生殖生长时,生长锥伸长,叶原基数目不再增加。进入单棱期时,茎尖分生组织(shoot apical meristem, SAM)开始分化为花序分生组织(inflorescence meristem, IM)。此时,生长锥基部分化出穗轴节片,每个节片上有个小突起,称为苞叶原基。苞叶原基在生殖发育过程中受到抑制^[2],随后消失。消失前,苞叶原基腋间出现一个幼穗突起,称为小穗原基。小麦发育进入二棱期。二棱期是小麦中第一个可见生殖结构的时期,其表现为上部的小穗原基和下部的苞叶原基呈二列模式排列。大麦、黑麦和小麦等小麦族作物中,IM直接产生小穗分生组织(spikelet meristem, SM)^[10]。这与水稻、高粱和玉米的发育不同。一般情况下,在水稻、高粱和玉米中IM先产生分枝分生组织(branch meristem, BM),再由BM产生SM^[11]。小麦花序顶端单一的顶生小穗的形成决定了小麦最终每穗的小穗数^[2]。SM进一步启动花分生组织(floral meristems, FM),形成小花原基^[2]。在小花原基分化期,基因、激素和环境通过协同作用在特定条件下调控雄蕊或心皮发育形成基因的表达水平来调节雄蕊或雌蕊的发育^[12]。如果小穗原基分化成四室结构,则发育成为雄蕊,否则发育成为雌蕊。FMs最终发育成为由两个颖片围着数个

小花的小穗^[2]。小麦小花由4轮器官组成,包括外稃和内稃(第一轮),2个浆片(第二轮),3个雄蕊(第三轮)和1个心皮/胚珠(第四轮雌蕊)。不同小麦品种的小穗数目存在差异,每个小穗产生8~12个小花,但由于小麦花序远端存在败育或不育的小花,通常只有3~5个小花结出籽粒^[2]。

小麦花序结构和花结构的变异与基因调控途径的改变有关。例如,小麦花器官发育过程中雌蕊发育正常而雄蕊发育异常会产生雄性不育系。雄性不育系的选育利用了许多控制雌蕊的基因^[13]。小麦雄性不育系的选育多使用基于细胞质雄性不育(CMS)的杂交系统。该系统是一种线粒体基因^[14]和一个或多个能够抑制F₁代CMS的核育性恢复(Rf)基因^[15]编码的性状。再例如,在小麦雌雄蕊发育早期,核基因(*WAP3*)^[5]和线粒体基因(*WPI1*和*WPI2*)^[16]的表达模式改变导致(*cr*)-N26发生雄蕊心皮化现象。

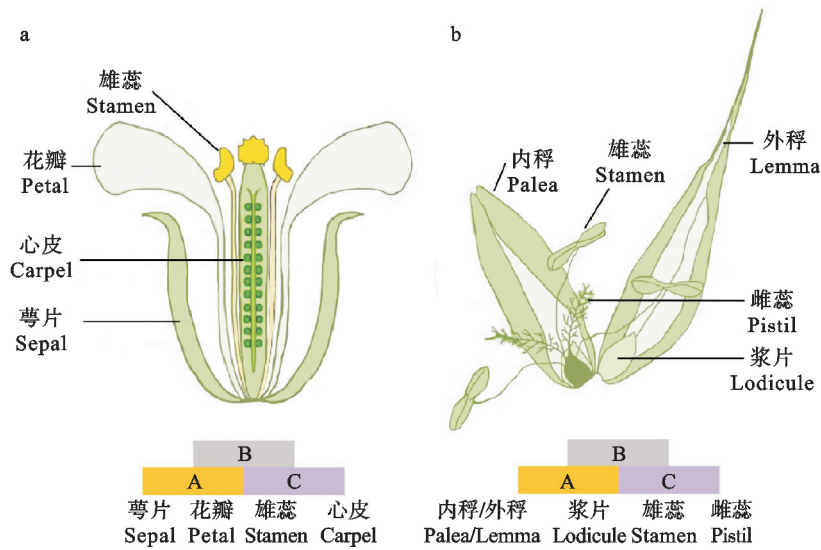
2 小麦花器官发育模型及同源异型突变

大多数植物的花器官呈轮生同心圆排列,从外到内依次为萼片、花瓣、雄蕊和心皮(图1a)。在这个模型中,外面的两轮(萼片和花瓣)形成花被,即非生殖结构。内部的两轮(雄蕊和心皮)分别代表花的雄性和雌性生殖器官。小麦的花器官中,浆片替代花瓣结构,由外稃和内稃所包围(图1b)。植物开花前,花发育基因已经被调控。营养生长阶段,表观遗传调节因子使DNA被组蛋白包裹,DNA缠绕紧密,抑制了花发育基因的表达^[17]。到生殖生长阶段,由环境、激素和FT/FD蛋白发出的信号激活了SOCI(促进生殖发育的转录因子),染色体修饰被移除,启动花发育基因的表达,从而形成花^[17]。通过对拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和金鱼草(*Antirrhinum majus*)的同源转化突变体研究,人们提出了花器官形成的ABC模型^[18-19]。后来Angenent等^[20]在矮牵牛中获得D功能基因。Pelaz等^[21]又提出了E功能基因的概念,并证明了ABCDE基因联合作用决定了花的器官特性。A、B和C基因大多属于MADS-box家族,他们通过组合作用激活下游的靶基因来确定花器官的发育。如图1a所示,萼片由A基因决定;花瓣由A和B基因决定;雄蕊由B和C基因决定;心皮由C基因决定^[22]。A、B和C基因之间是可以相互调节的^[23]。A和C基因可以相互抑制对方的表达,影响相关器官^[23]。如

果 A 基因表达缺失或减少, C 基因的表达就会扩大, 导致 C 与 B 的作用增多, 从而产生更多的雄蕊和更少的花瓣^[23]。如果 C 基因表达缺失或减少, A 基因的表达就会扩大, 导致 A 和 B 作用增多, 从而增加花瓣, 减少雄蕊^[23]。

花的同源突变指一种花器官转变为另一种花器官。一个或多个 ABC 基因的功能丧失可导致同源突变(表 1)。A 基因功能缺失导致花瓣缺失, 萼片转化为类似心皮的器官^[24], 也可导致形成花瓣的地方出现花蕾^[25]。但这种同源突变可能局限于拟南芥和近缘物种^[25]。B 基因功能缺失导致花瓣向萼片^[26]和雄蕊向心皮的同源性转

化^[16]。C 基因功能缺失导致雄蕊和心皮同源转化产生重复的萼片和花瓣^[27]。D 基因组在胚珠形成过程中起作用。矮牵牛过表达 D 基因 *FBP11* 后在萼片上产生胚珠状结构, 表明 D 基因促进胚珠发育^[28]。*WSTK* (D 基因) 在 (*cr*)-*CS-dt7BS* 心皮化雄蕊中发挥了确定胚珠身份的作用, 而 *WBsis* (B 基因) 的异常表达导致 (*cr*)-*CS-dt7BS* 胚珠发育不全^[29]。E 基因组与 ABCD 基因配合作用, 共同促进花的形成^[30]。E 基因功能丧失时, 花分生组织形成叶状结构^[22]。由上述可见, 当其中某一个关键基因缺失时, 通过同源转化, 在受影响的轮次中就会形成错误的器官。



a: 拟南芥花示意图; b: 小麦小花示意图。

a: Schematic diagram of *Arabidopsis* flower; b: Schematic diagram of wheat floret.

图 1 经典 ABC 模型确定花器官的关键转录因子

Fig. 1 Key transcription factors of floral organ identified by classical ABC model

表 1 一个或多个 ABCDE 基因的功能丧失或过表达结果

Table 1 Result from loss of function or overexpression of one or more ABCDE genes

项目 Item	性状 Character	参考文献 Reference
A 基因功能缺失 A gene function deletion	萼片转化为类似心皮的器官 Sepals are transformed into carpel-like organs	[24]
A 基因功能缺失 A gene function deletion	形成花瓣的部位出现花蕾 Flower buds appear where petals are formed	[25]
B 基因功能缺失 B gene function deletion	花瓣向萼片转化 Transformation of petals to sepals	[26]
B 基因功能缺失 B gene function deletion	雄蕊向心皮转化(心皮化小麦) Transformation of stamens into carpels (pistillody wheat)	[16]
C 基因功能缺失 C gene function deletion	雄蕊和心皮发生同源转化, 产生重复萼片和花瓣 The stamens and carpels are homologously transformed into repeated sepals and petals	[27]
D 基因过表达, B 基因异常表达 D gene overexpression, B gene abnormal expression	萼片上产生胚珠状结构 Ovule-like structure on sepals	[28]
D 基因正常表达, B 基因异常表达 D gene normal expression, B gene abnormal expression	形成异位胚珠(心皮化小麦) Formation of ectopic ovules (pistillody wheat)	[29]
E 基因功能缺失 E gene function deletion	花分生组织形成叶状结构 Flower meristem forms leaf structure	[22]

3 小麦雄蕊心皮化突变体及其分子机制研究

目前为止,共获得4份雄蕊心皮化小麦材料(表2)。

1997年,日本横滨市立大学的Ogihara和农业资源研究所的Murai等^[4],首次在(*cr*)-N26异质小麦中发现雄蕊心皮化现象。该小麦拥有Norin 26普通小麦的细胞核和*Aegilops crassa*的细胞质,在长日照条件下(光照>15 h)会发生心皮化现象。研究人员从(*cr*)-N26中分离到3个B类MADS-box基因:*WPI1*^[16]、*WPI2*^[16]和*WAP3/TaMADS#82*^[31],并认为它们与(*cr*)-N26雄蕊心皮化相关。*WPI1*在雌雄蕊原基中表达,在心皮化小麦中的表达水平较正常小麦低,且*WPI1*转录物在类似心皮结构中检测不到,但在其浆片和雄蕊中发现有表达^[16]。*WPI2*与水稻的*OsMADS2*基因同源。*OsMADS2*被证实与水稻雄蕊心皮化现象有关^[32]。*WAP3*和*WPI1*的表达模式接近,也是在雌雄蕊原基中表达,且在心皮化小麦中的表达水平较正常小麦低^[31]。3个B类基因中,*WPI1*和*WPI2*与线粒体相关^[16]。结果表明,核质互作导致(*cr*)-N26异质小麦发生雄蕊心皮化现象,线粒体基因(*WPI1*和*WPI2*)表达失败导致线粒体功能障碍影响了花形态发育。B类基因功能缺失在(*cr*)-N26雄蕊心皮化起着重要作用。

2002年,Murai等^[5]发现*Ae. crassa*细胞质导致(*cr*)-CSdt7BS发生雄蕊心皮化和胚珠缺失,但是7B染色体长臂上的育性恢复基因*Rfd1*能消除这种影响。(*cr*)-CSdt7BS小麦拥有*Ae. crassa*细胞质和CS的细胞核,其中细胞核7B染色体为缺失7B长臂的7BS双端体。研究人员从(*cr*)-CSdt7BS异质小麦中分离到多个基因:*whlp*基因控制雄蕊发育,其N端50个氨基酸可作为线粒体靶信号^[33]; *WPPK1*蛋白激酶基因,在异质小麦中参与雄蕊心皮化的形成和发育^[34]; *orf260^{cr}*线粒体基因与心皮化现象有关^[35]; *WSTK*(D类MADS-box基因)和*Wbsis*(B_{sister} MADS-box基因)^[29],以及*WANT-1*(AP2/ERF转录因子)^[36]在(*cr*)-CSdt7BS的胚珠中表达异常;*WCBP1*基因在线粒体反向调控信号诱导发生心皮化的形成和发育过程中发挥作用^[37]。Mizumoto等^[38]从(*cr*)-CSdt7BS小麦中鉴定到的4个胚珠形态建成必需基因:*WBLH1*, *WBLH2*, *WBLH3*和

WBLH4。(*cr*)-CSdt7BS小麦中,D类和B类MADS-box基因与心皮化小麦异位胚珠的形成有关^[29]。*WSTK*(D类MADS-box基因)在(*cr*)-CSdt7BS心皮化雄蕊中发挥了确定胚珠身份的作用,而*Wbsis*(B类MADS-box基因)基因的异常表达导致(*cr*)-CSdt7BS胚珠发育不全^[29]。综上所述,(*cr*)-CSdt7BS的雄蕊心皮化也是由于核质互作导致胚珠发育相关基因和线粒体相关基因的表达模式改变引起的。

2013年,彭正松等^[6]在中国春小麦(Chinese Spring,CS)与三雌蕊小麦(three-pistil,TP)的杂交后代CSTP(Chinese Spring three pistils)中发现了1株雄蕊心皮化突变体,该突变体经多代自交后性状趋于稳定,命名为HTS-1(homologous transformation sterility-1)。HTS-1在自然栽培状态下雄蕊会不同程度、不同数量地同源转化为雌蕊^[6]。不完全心皮化的雄蕊,花粉败育,导致雄性不育^[6];而完全心皮化的雄蕊可正常结实,增加小麦穗粒数^[6]。HTS-1的雄蕊心皮化性状由两对独立的隐性基因所控制^[6]。其中,4A染色体上的心皮化基因*TaWin1*已被鉴定和克隆^[39]。*TaWin1*属于WI12超家族,与小麦的senescence associated gene 20同源,与衰老相关。另一个心皮化基因可能与三雌蕊性状和乙烯相关,研究表明,外源乙烯处理三雌蕊小麦(CM28TP)和单雌蕊小麦(CS和CM28)可以使三雌蕊小麦正常雄蕊发生心皮化现象,而单雌蕊小麦小花无性状变化^[40]。

2020年西北农林科技大学的宋喜悦团队发现C303A(带有*Ae. crassa*细胞质的异质小麦)在自然条件下雄蕊发生心皮化现象,转录组分析证明线粒体功能基因表达变异导致的能量代谢紊乱和B类MADS-box基因*TaAGL14*与其雄蕊心皮化现象有关^[7]。

迄今为止,已报道的心皮化小麦除HTS-1外均为含*Aegilops crassa*细胞质的异质小麦(表2)。异质小麦均存在由于核质互作导致的心皮化。(*cr*)-N26心皮化原因是由于线粒体功能相关基因与B基因表达模式改变^[4];(*cr*)-CSdt7BS心皮化原因是由于线粒体功能相关基因与胚珠发育相关的D和B基因表达模式改变^[5];C303A心皮化原因是由于线粒体功能基因和B基因表达模式改变^[7]。而HTS-1的雄蕊心皮化性状由两对隐性核基因控制^[6],与衰老^[39]和乙烯^[40]相关。

表 2 心皮化小麦的研究现状
Table 2 Research status of pistillody wheat

心皮化小麦 Pistillody wheat	小麦类型 Wheat type	细胞质 Cytoplasm	心皮化原因 Causes of pistillody	参考文献 Reference
(<i>cr</i>)-N26	异质小麦 Alloplasmic wheat	<i>Aegilops crassa</i>	核质互作, 线粒体功能相关基因与 B 基因表达模式改变 Nuclear-cytoplasmic interaction, pistillody associated with mitochondrial function-related genes and B gene expression patterns change	[4]
(<i>cr</i>)-CSdt7BS	异质小麦 Alloplasmic wheat	<i>Aegilops crassa</i>	核质互作, 线粒体功能相关基因与胚珠发育相关的 D 基因和 B 基因表达模式改变。 Nuclear-cytoplasmic interaction, pistillody associated with mitochondrial function-related genes, ovule development-related D gene and B gene expression patterns changed.	[5]
HTS-1	普通小麦 Common wheat	HTS-1	2 对隐性核基因控制, 与衰老和乙烯相关。 Two pairs of recessive nuclear gene control, pistillody associated with aging and ethylene.	[6,39-40]
C303A	异质小麦 Alloplasmic wheat	<i>Aegilops crassa</i>	核质互作, 线粒体功能相关基因和 B 基因表达模式改变 Nuclear-cytoplasmic interaction, pistillody associated with mitochondrial function-related genes and B gene expression patterns change	[7]

4 乙烯影响花发育的研究进展

乙烯是一种具有生物活性的简单气态激素。它既可以存在于环境中,也可以由植物组织感应或对胁迫反应而产生^[41]。乙烯对植物生长发育影响的研究开始较早。1901年, Neljubow 认为, 在黑暗中种植的豌豆幼苗奇怪的生长模式是乙烯造成的, 从而确定乙烯是一种影响植物生长的化合物^[42]。Bleeker 和 Kende 分离了 ACS(氨基环丙烷-羧酸合成酶)和 ACO(氨基环丙烷-羧酸氧化酶)并鉴定了编码它们的基因^[43]。表达 ACO cDNA 的酵母可以产生乙烯^[44]。乙烯的产生主要受 ACS 积累的调节^[44]。所以, ACS 是一种乙烯合成途径的限速酶, 而 ACO 是乙烯合成的关键酶^[45-46]。拟南芥 ACS 突变体早花且更容易受到病原菌的侵染, 说明乙烯能延迟开花, 且有助于提高植株对病原菌的抗性^[47]。乙烯一旦被生物合成, 就可以在整个植物中传播, 并与乙烯受体结合, 刺激乙烯信号转导, 调控下游的乙烯响应基因, 诱导一系列乙烯相关基因的表达和转录调控, 从而调节植物的生长发育^[48]。

植物通过基因、激素和环境的协调来调控花发育。植物激素在特定条件下通过改变成花基因的表达水平来调控花发育^[49]。早期研究证明乙烯可以调控花器官的性别。例如, 葫芦科植物西葫芦 (*Cucurbita pepo*) 和西瓜 (*Citrullus lanatus*) 花蕾中的乙烯水平是雌蕊或雄蕊发育的关键^[50]。在两性花植物中, 单性花是通过调控 IM 中雄蕊或心皮发育的停止而形成的^[51]。乙烯对花器官发育的调控与乙烯信号通路密切相关。对甜瓜属 (*Cucumis*) 和南瓜属 (*Cucurbita*) 的研究表

明, 乙烯负调控因子引起的乙烯反应减弱促进了雄性器官的发育^[52]。相应地, 乙烯生物合成酶和乙烯在茎部的较高表达可以促进雌性器官的发育^[52]。前人研究发现了许多决定葫芦科植物性别的特定基因, 包括乙烯生物合成 (ACS 和 ACO 多基因酶)、乙烯感知 (乙烯受体, ETRs) 和乙烯响应 (ERFs) 基因^[53-54]。外源激素的应用是对内源激素自然效应的模拟, 在控制植物生长发育, 包括调节开花过程中具有独特的作用^[55]。外源乙烯可促进葫芦科植物雌花的发育, 而乙烯阻滞剂不仅可以减少葫芦科植物雌花数目, 还能诱导雌花向两性花的转变^[56-57]。这种影响的原因有两个^[58]: 一是因为影响性别决定的基因编码 ACS 基因。ACS 基因表达促使乙烯生成水平升高, 从而导致雄蕊原基的发育停滞; 另一个原因是因为性别决定基因影响乙烯受体表达。雄蕊原基中的乙烯受体下调表达使得这些组织对乙烯更加敏感。研究表明, 其他植物激素对花器官的影响也多与乙烯相关。生长素 (IAA) 和油菜素内酯 (BR) 等激素也能使花器官雌性化, 但它们的作用需要乙烯信号的调解^[56]。赤霉素 (GA) 使植物性器官雄性化, 可能与茎尖乙烯合成和信号转导基因的下调^[59], 或者雄花中涉及 GA 信号成分 *Cs-GAIP* 和 *CsGAMYBI* 上调的非乙烯依赖通路有关^[60]。

目前关于乙烯对小麦生长发育影响的研究多涉及幼穗^[61]、颖片^[62]、外稃^[62]、幼苗^[63]、籽粒^[64]、抗病性^[65]、抗旱性^[66]和抗衰老^[67]等。迄今为止, 针对乙烯对小麦花发育的影响较少, 仅少数实验证实施加外源乙烯可引起小麦的雄性不育^[68]和雄蕊心皮化^[40]。乙烯导致雄性不育机制主要归

因于减数分裂期间配子体世代的退化^[69]或外源乙烯与乙烯受体结合使得雄蕊发育必需基因表达下调、器官衰老相关基因上调导致雄蕊发育失败^[70]。Zhang等^[71]证实,乙烯可诱导AP2/ERF转录因子的表达,这可能是外源乙烯处理导致三雌蕊小麦的雄蕊发生心皮化的原因。

5 总结

雄蕊心皮化是提高小麦产量的优良性状。研究小麦雄蕊心皮化的发育过程,解析引起雄蕊心皮化的因素,鉴定控制雄蕊心皮化的基因对于小麦的遗传改良和利用分子育种技术提高小麦产量具有重要的意义。但目前小麦雄蕊心皮化应用于农业生产仍面临着诸多问题。异质小麦的心皮化雄蕊的结实情况一直未被描述,可能是由于雄蕊心皮化后不能结实或结实情况不乐观。HTS-1每个小穗结4~6颖籽粒,能提高小麦产量,但其雄蕊心皮化程度还不稳定。除此而外,外源乙烯虽然能导致雄蕊发生心皮化现象,但这种现象仅适用于三雌蕊小麦,一雌蕊小麦(目前小麦的普遍类型)小花不受乙烯的影响。期望未来能进一步揭示乙烯仅导致三雌蕊小麦心皮化的原因,并利用一系列技术手段,将控制雄蕊心皮化的基因和乙烯处理导致雄蕊心皮化的方法应用于现代农业生产中,从而提高小麦的产量。

参考文献:

- [1] TILMAN D, BALZER C, HILL J, *et al.* Global food demand and the sustainable intensification of agriculture [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(50): 20260.
- [2] SAKUMA S, SCHNURBUSCH T. Of floral fortune: Tinkering with the grain yield potential of cereal crops [J]. *New Phytologist*, 2020, 225(5): 1873.
- [3] VOSS-FELS K P, STAHL A, WITTKOP B, *et al.* Breeding improves wheat productivity under contrasting agrochemical input levels [J]. *Nature Plants*, 2019, 5(7): 706.
- [4] OGIHARA Y, FUTAMI K, TSUJI K, *et al.* Alloplasmic wheats with *Aegilops crassa* cytoplasm which express photo-period-sensitive homeotic transformations of anthers, show alterations in mitochondrial DNA structure and transcription [J]. *Molecular & General Genetics*, 1997, 255(1): 45.
- [5] MURAI K, TAKUMI S, KOGA H, *et al.* Pistillody, homeotic transformation of stamens into pistil-like structures, caused by nuclear-cytoplasm interaction in wheat [J]. *Plant Journal*, 2002, 29(2): 169.
- [6] PENG Z S, YANG Z J, OUYANG Z M, *et al.* Characterization of a novel pistillody mutant in common wheat [J]. *Australian Journal of Crop Science*, 2013, 7(1): 159.
- [7] LIU Q, LIU Z, LI W, *et al.* Comparative transcriptome analysis indicates conversion of stamens into pistil-like structures in male sterile wheat (*Triticum aestivum* L.) with *Aegilops crassa* cytoplasm [J]. *BMC Genomics*, 2020, 21(1): 124.
- [8] SREENIVASULU N, SCHNURBUSCH T. A genetic playground for enhancing grain number in cereals [J]. *Trends in Plant Science*, 2012, 17(2): 91.
- [9] FENG N, SONG G, GUAN J, *et al.* Transcriptome profiling of wheat inflorescence development from spikelet initiation to floral patterning identified stage-specific regulatory genes [J]. *Plant Physiology*, 2017, 174(3): 1779.
- [10] KOPPOLU R, SCHNURBUSCH T. Developmental pathways for shaping spike inflorescence architecture in barley and wheat [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2019, 61(3): 278.
- [11] TANAKA W, PAUTLER M, JACKSON D, *et al.* Grass meristems II: Inflorescence architecture, flower development and meristem fate [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2013, 54(3): 313.
- [12] AAMIR M, KARMAKAR P, SINGH V K, *et al.* A novel insight into transcriptional and epigenetic regulation underlying sex expression and flower development in melon (*Cucumis melo* L.) [J]. *Physiologia Plantarum*, 2021, 173(4): 1729.
- [13] MELONEK J, DUARTE J, MARTIN J, *et al.* The genetic basis of cytoplasmic male sterility and fertility restoration in wheat [J]. *Nature Communications*, 2021, 12(1): 1036.
- [14] BOHRA A, JHA U C, ADHIMOOLAM P, *et al.* Cytoplasmic male sterility (CMS) in hybrid breeding in field crops [J]. *Plant Cell Reports*, 2016, 35(5): 967.
- [15] CHEN L, LIU Y G. Male sterility and fertility restoration in crops [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2014, 65: 579.
- [16] HAMA E, TAKUMI S, OGIHARA Y, *et al.* Pistillody is caused by alterations to the class-B MADS-box gene expression pattern in alloplasmic wheats [J]. *Planta*, 2004, 218(5): 712.
- [17] WILS C R, KAUFMANN K. Gene-regulatory networks controlling inflorescence and flower development in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Biochimica et Biophysica Acta. Gene Regulatory Mechanisms*, 2017, 1860(1): 95.
- [18] BOWMAN J L, SMYTH D R, MCYEROWITZ E M. Genes directing flower development in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 1989, 1(1): 37.
- [19] COEN E S, MEYEROWITZ E M. The war of the whorls: Genetic interactions controlling flower development [J]. *Nature*, 1991, 353(6339): 31.
- [20] ANGENENT G C, BUSSCHER M, FRANKEN J, *et al.* Differential expression of two MADS box genes in wild-type and mutant *Petunia* flowers [J]. *The Plant Cell*, 1992, 4(8): 983.
- [21] PELAZ S, DITTA G S, BAUMANN E, *et al.* B and C floral organ identity functions require SEPALLATA MADS-box

- genes [J]. *Nature*, 2000, 405(6783): 200.
- [22] GUO S, SUN B, LOOI L S, *et al.* Co-ordination of flower development through epigenetic regulation in two model species: Rice and *Arabidopsis* [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2015, 56(5): 830.
- [23] ÓMAOILÉIDIGH D S, GRACIET E, WELLMER F. Gene networks controlling *Arabidopsis thaliana* flower development [J]. *New Phytologist*, 2014, 201(1): 16.
- [24] KROGAN N T, HOGAN K, LONG J A. *APETALA2* negatively regulates multiple floral organ identity genes in *Arabidopsis* by recruiting the co-repressor TOPLESS and the histone deacetylase HDA19 [J]. *Development*, 2012, 139(22): 4180.
- [25] CAUSIER B, SCHWARZ-SOMMER Z, DAVIES B. Floral organ identity: 20 years of ABCs [J]. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 2010, 21(1): 73.
- [26] MASIERO S, LI M A, WILL I, *et al.* *INCOMPOSITA*, a *MADS*-box gene controlling prophyll development and floral meristem identity in *Antirrhinum* [J]. *Development*, 2004, 131(23): 5981.
- [27] KECK E, MCSTEEN P, CARPENTER R, *et al.* Separation of genetic functions controlling organ identity in flowers [J]. *EMBO Journal*, 2003, 22(5): 1058.
- [28] COLOMBO L, FRANKEN J, KOETJE E, *et al.* The *Petunia MADS* box gene *FBP11* determines ovule identity [J]. *The Plant Cell*, 1995, 7(11): 1859.
- [29] YAMADA K, SARAIKE T, SHITSUKAWA N, *et al.* Class D and B(sister) *MADS*-box genes are associated with ectopic ovule formation in the pistil-like stamens of alloplasmic wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Plant Molecular Biology*, 2009, 71(1-2): 1.
- [30] DITTA G, PINYOPICH A, ROBLES P, *et al.* The *SEP4* gene of *Arabidopsis thaliana* functions in floral organ and meristem identity [J]. *Current Biology*, 2004, 14: 1935.
- [31] MURAI K, MURAI R, TAKUMI S, *et al.* Cloning and characterization of cDNAs corresponding to the wheat *MADS* box genes [C]. // Proceedings of 9th International Wheat Genetics Symposium. University Extension Press, University of Saskatchewan, Saskatoon, Canada, 1998, 1: 89.
- [32] KANG H G, JEON J S, LEE S G. Identification of class B and class C floral organ identity genes from rice plants [J]. *Plant Molecular Biology*, 1998, 38: 1021.
- [33] MIZUMOTO K, MURAI K, NAKAMURA C, *et al.* Preferential expression of a HLP homolog encoding a mitochondrial L14 ribosomal protein in stamens of common wheat [J]. *Gene*, 2004, 343(2): 281.
- [34] SARAIKE T, SHITSUKAWA N, YAMAMOTO Y, *et al.* Identification of a protein kinase gene associated with pistillody, homeotic transformation of stamens into pistil-like structures, in alloplasmic wheat [J]. *Planta*, 2007, 227(1): 211.
- [35] ZHU Y, SARAIKE T, YAMAMOTO Y, *et al.* *orf260cra*, a novel mitochondrial gene, is associated with the homeotic transformation of stamens into pistil-like structures (pistillody) in alloplasmic wheat [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2008, 49(11): 1723.
- [36] MIZUMOTO K, HATANO H, HIRABAYASHI C, *et al.* Altered expression of wheat *AINTEGUMENTA* homolog, *WANT-1*, in pistil and pistil-like transformed stamen of an alloplasmic line with *Aegilops crassa* cytoplasm [J]. *Development Genes and Evolution*, 2009, 219(4): 175.
- [37] YAMAMOTO M, SHITSUKAWA N, YAMADA M, *et al.* Identification of a novel homolog for a calmodulin-binding protein that is upregulated in alloplasmic wheat showing pistillody [J]. *Planta*, 2013, 237(4): 1001.
- [38] MIZUMOTO K, HATANO H, HIRABAYASHI C, *et al.* Characterization of wheat *Bell1*-type homeobox genes in floral organs of alloplasmic lines with *Aegilops crassa* cytoplasm [J]. *BMC Plant Biology*, 2011, 11: 2.
- [39] YANG Q, YANG Z J, TANG H F, *et al.* High-density genetic map construction and mapping of the homologous transformation sterility gene (*hts*) in wheat using GBS markers [J]. *BMC Plant Biology*, 2018, 18(1): 301.
- [40] LIAO M L, CHEN Z Y, WU Y C, *et al.* Ethylene may be the key factor leading to the homologous transformation of stamens into pistils in three-pistil wheat [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2024, 43(7): 2265.
- [41] MÜLLER R, STUMMANN B M, SEREK M. Characterization of an ethylene receptor family with differential expression in rose (*Rosa hybrida* L.) flowers [J]. *Plant Cell Reports*, 2000, 19(12): 1232.
- [42] NELJUBOV D N. Über die horizontalenutention der stengel von *Pisum sativum* und einiger anderen pflanzen. Beih [J]. *Botanica Centralbh*, 1901, 10: 129.
- [43] CHAE H S, KIEBER J J. Eto Brute? Role of ACS turnover in regulating ethylene biosynthesis [J]. *Trends in Plant Science*, 2005, 10(6): 291.
- [44] HAMILTON A J, LYCETT G W, GRIERSON D. Antisense gene that inhibits synthesis of the hormone ethylene in transgenic plants [J]. *Nature*, 1990, 346: 284.
- [45] KENDE H. Ethylene biosynthesis [J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1993, 44: 283.
- [46] YANG S F, HOFFMAN N E. Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants [J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1984, 35: 155.
- [47] TSUCHISAKA A, YU G, JIN H, *et al.* A combinatorial interplay among the 1-aminocyclopropane-1-carboxylate isoforms regulates ethylene biosynthesis in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Genetics*, 2009, 183(3): 979.
- [48] BINDER B M. Ethylene signaling in plants [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2020, 295(22): 7710.
- [49] CONTI L. Hormonal control of the floral transition: Can one catch them all [J]. *Developmental Biology*, 2017, 430(2): 288.

- [50] MANZANO S, MARTÍNEZ C, GARCÍA J M, *et al.* Involvement of ethylene in sex expression and female flower development in watermelon (*Citrullus lanatus*) [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2014, 85:96.
- [51] MARTÍNEZ C, JAMILENA M. To be a male or a female flower, a question of ethylene in cucurbits [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2021, 59:101981.
- [52] BYERS R E, BAKER L R, SELL H M, *et al.* Ethylene: A natural regulator of sex expression of *Cucumis melo* L. [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1972, 69(3):717.
- [53] BAI S L, PENG Y B, CUI J X, *et al.* Developmental analyses reveal early arrests of the spore-bearing parts of reproductive organs in unisexual flowers of cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. *Planta*, 2004, 220(2):230.
- [54] CHEN H, SUN J, LI S, *et al.* An ACC oxidase gene essential for cucumber carpel development [J]. *Molecular Plant*, 2016, 9(9):1315.
- [55] DAVIS S J. Integrating hormones into the floral-transition pathway of *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2009, 32(9):1201.
- [56] WANG Y, YAN C, ZOU B, *et al.* Morphological, transcriptomic and hormonal characterization of trimonoecious and subandroecious pumpkin (*Cucurbita maxima*) suggests important roles of ethylene in sex expression [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(13):3185.
- [57] MANZANO S, MARTÍNEZ C, MEGÍAS Z, *et al.* The role of ethylene and brassinosteroids in the control of sex expression and flower development in *Cucurbita pepo* [J]. *Plant Growth Regulation*, 2011, 65(2):213.
- [58] KLEE H J. Ethylene signal transduction, moving beyond *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2004, 135(2):660.
- [59] ZHANG J, SHI J T, JI G J, *et al.* Modulation of sex expression in four forms of watermelon by gibberellin, ethephone and silver nitrate [J]. *Horticultural Plant Journal*, 2017, 3:91.
- [60] ZHANG Y, ZHAO G Y, LI Y S, *et al.* Transcriptomic analysis implies that GA regulates sex expression via ethylene dependent and ethylene-independent pathways in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8:10.
- [61] ZHANG Y, LIU B, YANG S, *et al.* A cucumber DELLA homolog CsGAIP may inhibit staminate development through transcriptional repression of B class floral homeotic genes [J]. *PLoS One*, 2014, 9(3):e91804.
- [62] DOBROVOLSKAYA O, PONT C, SIBOUT R, *et al.* FRIZZY PANICLE drives supernumerary spikelets in bread wheat [J]. *Plant Physiology*, 2015, 167(1):189.
- [63] LUO W, GONG Y, TANG Y, *et al.* Glutathione and ethylene biosynthesis reveal that the glume and lemma have better tolerance to water deficit in wheat [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 160:120.
- [64] SUN M, TUAN P A, IZYDORCZYK M S, *et al.* Ethylene regulates post-germination seedling growth in wheat through spatial and temporal modulation of ABA/GA balance [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(6):1985.
- [65] LIU H, SI X, WANG Z, *et al.* TaTPP-7A positively feedback regulates grain filling and wheat grain yield through T6P-SnRK1 signalling pathway and sugar-ABA interaction [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2023, 21(6):1159.
- [66] FOROUD N A, PORDEL R, GOYAL R K, *et al.* Chemical activation of the ethylene signaling pathway promotes *Fusarium graminearum* resistance in detached wheat heads [J]. *Phytopathology*, 2019, 109(5):796.
- [67] DU L, HUANG X, DING L, *et al.* TaERF87 and TaAKS1 synergistically regulate TaP₅CS₁/TaP₅CR1-mediated proline biosynthesis to enhance drought tolerance in wheat [J]. *New Phytologist*, 2023, 237(1):232.
- [68] 刘 愚, 李振国, 焦新之, 等. 小麦乙烯利杀雄和乙烯熏气的作用 [J]. *植物生理学报*, 1979, 5(1):75.
- LIU Y, LI Z G, JIAO S Z, *et al.* Studies on the induction of male sterility by ethrel and effects of ethylene fumigation on wheat plants [J]. *Acta Phytophysiologia Sinica*, 1979, 5(1):75.
- [69] KOVALEVA L V, TIMOFEEVA G V, RODIONOVA G B, *et al.* Role of ethylene in the control of gametophyte-sporophyte interactions in the course of the progamic phase of fertilization [J]. *Russian Journal of Developmental Biology*, 2013, 44(2):69.
- [70] RASHID D, DEVANI R S, RODRIGUEZ-GRANADOS N Y, *et al.* Ethylene produced in carpel primordia controls Cm-HB40 expression to inhibit stamen development [J]. *Nature Plants*, 2023, 9(10):1675.
- [71] ZHANG G, CHEN M, CHEN X, *et al.* Phylogeny, gene structures, and expression patterns of the ERF gene family in soybean (*Glycine max* L.) [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59(15):4095.