

# 薏苡雌性不育株 FS2106 的性状遗传分析

李祥栋, 陆秀娟, 魏心元, 潘虹, 曾涛, 石明

(黔西南州农业林业科学研究院/贵州省薏苡工程技术研究中心, 兴义 562400)

**摘要:** 稳定遗传的雌性不育系是薏苡实现杂种优势利用的关键, 雌性不育基因的利用也是实现轻简化杂交种制种的重要途径。本研究团队在资源鉴定过程中首次发现了在自然条件下产生的薏苡雌性不育遗传材料 FS2106。以 FS2106 为试验材料, 对其表型、花粉活力和染色体数目鉴定, 以其为父本与 2 个可育薏苡材料配制杂交组合, 观测雌性不育性、柱头颜色、叶鞘颜色和总苞质地 4 个性状在 F<sub>1</sub>、F<sub>2</sub> 群体性状分离情况, 并通过  $\chi^2$  检验揭示其遗传方式和遗传规律。结果表明, FS2106 植株的株高、茎粗、分蘖数、叶长和叶宽的平均值分别为 86.9 cm、4.9 mm、33.4 个/株、34.3 cm 和 2.2 cm; 开花期雌穗不发育、雄穗发育正常, 产生正常活力花粉, 雌性不育性状稳定; 染色体数目为 2n=20, 倍性正常。 $\chi^2$  检验显示, FS2106 植株的雌性不育性属于单基因控制的隐性核遗传, 其紫色叶鞘、紫色柱头颜色、总苞质地性状均为单基因显性遗传, 而且总苞质地性状位点表现为杂合子。FS2106 的发现及其雌性不育基因的挖掘为薏苡杂种优势利用和杂交制种提供了基础材料, 叶鞘颜色、柱头颜色和总苞质地性状的也可做为育种应用的重要标记性状。

**关键词:** 雌性不育; 标记性状; 控制基因; 遗传规律; 薏苡

## Traits Inheritance of Female Sterility Line FS2106 in Adlay(*Coix L.*)

LI Xiangdong, LU Xiujuan, WEI Xinyuan, PAN Hong, ZENG Tao, SHI Ming

(Southwest Guizhou Institute of Agricultural and Forestry Sciences/Adlay of Engineering Technical Research Centre in Guizhou, Xingyi 562400)

**Abstract:** Genetic stable female sterile line is the key to realize heterosis utilization, it is also a essential pathway to achieve simplified hybrid seed production by using female sterile gene. A female sterile line in genetics, named FS2106, was first discovered during our investigation of germplasm resource. The phenotypic traits, pollen viability and chromosome numbers were tested in the plants, while two hybrid combinations and their segregation populations were built with FS2106 and other two normal female parent, thus traits separation of female sterile, stigma color, shenth color and involurce texture were observed in F<sub>1</sub> and F<sub>2</sub> generation populations, and inheritance modes and regulations of four traits were revealed by  $\chi^2$  test. The results showed that plant height, stem diameter, tillers, leaf length and leaf width were 86.9 cm, 4.9 mm, 33.4 per plant, 34.3 cm and 2.2 cm in average, respectively. In flowering stage, its pistillate spikelet grows without development, but tassels are proper growth and produce viability pollens, exhibiting stable female sterile characteristics. Chromosome number was a normal type of 2n=20 as well. Moreover, the female sterile trait in FS2106 is a recessive nuclear inheritance controlled by a single gene, while its purple shenth and stigma and involurce texture are the dominant heredity of single gene, but alleles were heterozygous in involurce texture loci. In conclusion, the discovery of FS2106 and the mining of female sterility gene could provide the basic materials for the heterosis utilization and seed production of adlay, and traits of shenth, stigma and involurce texture can be acted as macroscopic flags in breeding procedure.

**Key words:** Female sterility; flag traits; controlling gene; inheritance law; adlay

雌性不育与雄性不育突变体往往作为重要工具用于各种作物的杂交育种和杂种优势利用, 而雌、雄不育现象及其发生机理的阐明对深刻理解植物性别决定、分化和遗传演化均具有重要意义。得益于雄性不育

**第一作者:** 李祥栋, 研究方向为植物生理与分子调控, E-mail: lixiangdongsiji@163.com

**基金项目:** 贵州省级财政种业发展项目 (黔财农[2022]45 号, 黔财农[2023]2 号, 黔财农[2024]14 号)

**Fundation project:** Provincial Financial Seed Industry Development Projects in Guizhou(Qiancainong[2022]45, Qiancainong[2023]2, Qiancainong[2024]14)

系的发现和两系、三系配套法的利用，目前杂种优势已经在多种作物利用，如水稻、谷子、油菜等，并实现了产量的大幅度提升。除了雄性不育性，自然界中的植物尚存在着雌性器官发育不良，失去生殖功能，导致不育特性的现象，即雌性不育，其突变体在水稻<sup>[1,2]</sup>、小麦<sup>[3-5]</sup>等作物中均有发现。薏苡属于禾本科薏苡属(*Coix L.*)的一年生或多年生的草本植物，自古被列为上品，是药食同源之典型代表，其脱壳之后的种仁具有抗肿瘤、降血糖、抑制肿瘤血管生成及提高免疫力等多种药理作用<sup>[6,7]</sup>。种质资源是现代育种的基础，而关键的稀有特异种质对于作物育种成效往往具有决定性的作用。中国薏苡的系统描述和鉴定评价，起步于“八五”期间的国家攻关项目“黔南桂西作物种质资源考察”，截止目前，在薏苡资源表型<sup>[8-10]</sup>、品质<sup>[11,12]</sup>、分子标记多样性<sup>[13-15]</sup>等方面均有较多报道，而薏苡资源的利用和品种选育多停留于地方品种的优中选优及提纯复壮的系统选育阶段。在薏苡的遗传分析方面，前人在薏苡种间杂交<sup>[16-18]</sup>和近缘物种（玉米、摩擦禾和大刍草）的远缘杂交<sup>[19]</sup>方面均作出了诸多有益探索。川谷和薏苡种间杂交试验表明，其后代 F<sub>1</sub> 在形态性状、生长势、生物产量均表现出远缘杂交和超亲性状特征<sup>[20,21]</sup>。本研究团队前期研究<sup>[22]</sup>也表明，薏苡总苞性状（质地、颜色、喙和纵长条纹）及部分颜色性状（芽/叶鞘色、苗期叶色、柱头颜色）均表现为 1~2 对基因控制的质量性状，可作为薏苡遗传改良的重要标记性状。长期以来，薏苡作为一种小宗的区域性特色作物，生产种植仍是常规种，并没有像玉米、水稻那样经历了二次绿色革命（矮秆基因、杂种优势利用）而有效突破产量瓶颈，其单产水平一直不高；而雌性不育株的发现的利用，则是薏苡实现杂交育种和制种的重要技术突破口。本课题组在开展薏苡种质资源鉴定评价过程中，首次发现了在自然条件下完全不具备雌性器官类型的薏苡全雄花雌性不育突变株，并对此展开了表型鉴定和重要性状的遗传分析，以期深入了解雌性不育植株的表型特征和几个重要性状遗传规律，为薏苡的杂交育种提供理论支撑和材料基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

雌性不育突变株 FS2106 为父本；其它 2 个为多年提纯的具有正常育种的自交系为母本，供试亲本材料信息见表 1。

表 1 亲本材料信息表

Table 1 Details of parent materials

品系 Line	叶鞘颜色 Leaf sheath color	柱头颜色 Stigma	总苞质地 Involucres texture	雌穗育性 Female fertility	来源 Origin
FS2106	紫红色	—	—	不育	中国湖南
CL84	紫红色	紫红色	甲壳质	可育	中国贵州
JF19-41	绿色	白色	甲壳质	可育	中国河北

### 1.2 试验方法

**1.2.1 雌性不育株 FS2106 的表型调查** 参考《薏苡种质资源描述规范和数据标准》，于 2021~2023 年，采用分蘖的方式繁殖不育株，连续三年观测雌性不育株 FS2106 的主要农艺性状，包括株高、茎粗、叶长、叶宽、分蘖性、出苗-抽穗时间、叶鞘颜色、叶片颜色、叶缘颜色、茎秆颜色、苞状鞘颜色、花药颜色及育性。

**1.2.2 雌性不育株 FS2106 的花粉活力及染色体倍性分析** 在盛花期于上午 9:00~10:00 散粉之前分别摘取薏苡可育植株和 FS2106 的穗部数份，剥开花药将花粉置于载玻片上，滴入 1% I<sub>2</sub>-KI 染液制片，在光学显微镜下观察 FS2106 的花粉粒形态，以判断其花粉活力；并选取幼嫩的根尖进行预处理、固定、解离、染色和制片处理，显微观察其染色体数目与倍性。

**1.2.3 亲本间杂交组配及遗传分析** 于2021年,在贵州省兴义市黔西南州农科所实验基地种植,以可育材料 CL84 和 JF19-41 为母本, FS2106 为父本进行杂交试验,获得 2 组 F<sub>1</sub>, 第 2 年 F<sub>1</sub> 自交获得 F<sub>2</sub> 种子, 第 3 年播种获得 F<sub>2</sub> 分离群体, 在整个生长期观察并记录不同植株的雌穗育性、柱头颜色、叶鞘颜色和总苞质地特征。

### 1.3 数据分析

利用Excel 2003对统计的数据进行 $\chi^2$ 测验, 检验各性状的理论分离比例与实际分离比例的符合度, 分析其雌穗育性、柱头颜色、叶鞘颜色和总苞质地的遗传规律。采用矫正后的 $\chi^2$ 计算符合度:  $\chi^2 = \sum \frac{(|A-T|-0.5)^2}{T}$ ,  $A$ 为实际观测株数,  $T$ 为理论株数。

## 2 结果与分析

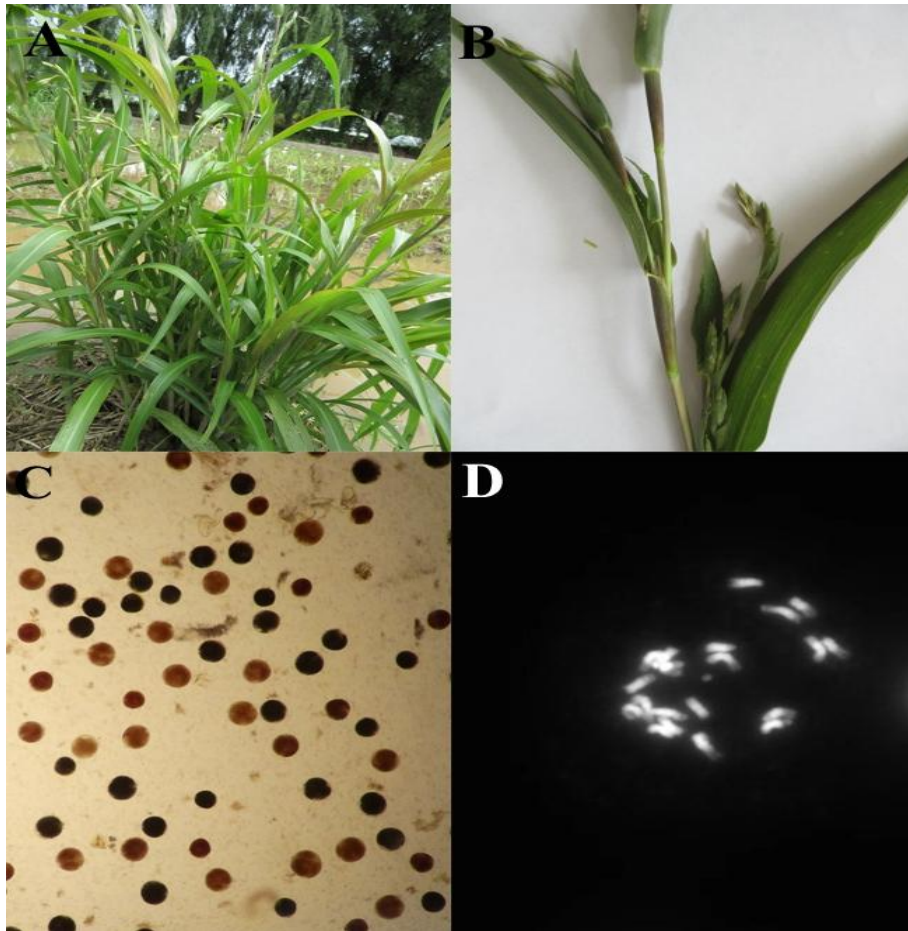
### 2.1 雌性不育株 FS2106 的发现及表型特征

2021年, 薏苡雌性不育株发现于一份采集编号为 2106 (地理来源于湖南) 的野生资源地块中, 当年利用分蘖繁育方法对该植株进行保护, 并连续 3 年对其主要农艺性状和雌性不育性状进行鉴定, 并将其命名为 FS2106。表型鉴定结果显示, 其株高、茎粗、分蘖数、叶长和叶宽的平均值分别为 86.9 cm、4.9 mm、33.4 个/株、34.3 cm 和 2.2 cm (表 2); 叶型狭长, 叶片绿色、叶缘紫红色, 苞状鞘浅紫色, 茎秆具蜡粉、浅紫色; 出苗至抽穗天数平均 61.3 d; FS2106 植株无总苞、子房、花柱等雌性器官, 即穗柄上不存在雌小穗、只有雄小穗, 并表现为稳定的雌性不育特征; 其雄花外观性状与其它可育植株无异, 有正常雄蕊, 具黄色花药、可正常散粉。镜检发现大部分花粉粒染色为褐色、圆粒、饱满, 为可育花粉粒; 染色体数目正常, 为  $2n=20$  (图 2)。

**表 2 FS2106 植株的农艺性状表现**

**Table 2 Agronomic performance of FS2106 plants**

年份 Year	株高/cm Plant height	茎粗/mm Stem diameter	分蘖数/个 Tillers number	叶长/cm Leaf length	叶宽/cm Leaf width	出苗至抽穗天数/d Days of emergence to heading
2021	95.0	5.0	38.0	30.5	2.3	66.0
2022	84.0	4.6	36.0	40.5	2.3	56.0
2023	81.7	5.2	26.3	31.8	2.1	62.0
平均	86.9	4.9	33.4	34.3	2.2	61.3



A:植株形态; B:花序; C:花粉; D:染色体

A: Plant type; B: Spikelet; C: Pollen; D: Chromosome

图 1 FS2106 植株表型及育性特征

Fig.1 Phenotypic and fertility characters of FS2106 plants

## 2.2 FS2106 植株雌不育性的遗传方式与性状分离

2 个杂交组合 F<sub>1</sub> 植株的雌穗均发育正常而且正常成熟，表现为雌性可育（图 3），说明 FS2106 植株的雌不育性状为隐性遗传。2 个杂交组合的 F<sub>2</sub> 群体均出现了性状分离，后代出现了雌性可育和雌性不育 2 种植株类型。 $\chi^2$  检验的结果显示，雌性可育植株与雌性不育植株的数量符合 3:1 的分离比（表 3），说明 FS2106 植株的雌不育性是受单基因控制的隐性遗传。

表 3 FS2106 植株雌不育性状的遗传方式及分离比

Table 3 Inheritance and segregation of female sterility in FS2106 plant

组合 Combination	F <sub>2</sub> 总株数 Total of F <sub>2</sub> plants	F <sub>2</sub> 观测株数 Observed F <sub>2</sub> plants		F <sub>2</sub> 理论观测株数 Theoretical F <sub>2</sub> plants		$\chi^2$	理论比例 Theoretical separation
		可育	不育	可育	不育		
CL84 × FS2106	1384	1055	329	1038.00	346.00	1.05	3: 1
JF19-41 × FS2106	589	444	145	441.75	147.25	0.03	3: 1

$$\chi^2_{0.05,1}=3.84$$



图2 亲本及 F<sub>1</sub> 代植株雌穗育性及柱头颜色性状特征  
Fig.2 Female sterility and stigma color traits of parental lines and F<sub>1</sub> plants

### 2.3 FS2106 植株柱头颜色性状的遗传方式与性状分离

柱头颜色是遗传改良的重要标记性状之一，FS2106 与紫红色柱头亲本 CL84 的杂交组合（CL84 × FS2106），其 F<sub>1</sub> 和 F<sub>2</sub> 植株均表现为紫红色柱头；FS2106 与白色柱头亲本 JF19-41 的杂交组合（JF19-41 × FS2106）其 F<sub>1</sub> 植株表现为紫红色柱头，说明 FS2106 的柱头颜色性状为紫红色而且相对于白色柱头为显性（图 3）。杂交组合（JF19-41 × FS2106）F<sub>2</sub> 分离群体 $\chi^2$  检验的结果显示（表 4），紫色柱头与白色柱头性状的偏离了 3:1 分离比，但基本符合 1 对基因控制的遗传方式，这种偏分离可能与雌不育基因导致的雌穗异常发育相关。

表 4 FS2106 植株柱头颜色性状的遗传方式及分离比

Table 4 Inheritance and segregation of stigma color traits in FS2106 plant

组合 Combination	F <sub>2</sub> 总株数 Total of F <sub>2</sub> plants	F <sub>2</sub> 观测株数 Observed F <sub>2</sub> plants		F <sub>2</sub> 理论观测株数 Theoretical F <sub>2</sub> plants		$\chi^2$	理论比例 Theoretical separation
		紫红色	白色	紫红色	白色		
CL84 × FS2106	1384	1384	0	—	—	—	—
JF19-41 × FS2106	444	300	144	333	111	12.688	3: 1

—表示不发生性状分离

—represents trait was without separate

### 2.4 FS2106 植株叶鞘颜色性状的遗传方式与性状分离

由图 4 显示，FS2106 与紫色叶鞘亲本 CL84 杂交，其 F<sub>1</sub> 植株均为紫红色叶鞘；FS2106 与绿色叶鞘亲本 JF19-41 杂交，其 F<sub>1</sub> 植株也为紫红色叶鞘，说明 FS2106 植株的紫红色叶鞘相对于绿色叶鞘为显性。F<sub>2</sub> 分离群体的 $\chi^2$  检验的结果显示（表 5），紫红色叶鞘与绿色叶鞘性状的分离比符合 3:1，说明 FS2106 植株的紫色



叶鞘性状是由 1 对基因控制的显性遗传，该性状也是薏苡苗期鉴定和遗传改良的重要标记性状。

表 5 FS2106 植株叶鞘颜色性状的遗传方式及分离比

Table 5 Inheritance and segregation of sheath color traits in FS2106 plant

组合 Combination	F <sub>2</sub> 总株数 Total of F <sub>2</sub> plants	F <sub>2</sub> 观测株数 Observed F <sub>2</sub> plants		F <sub>2</sub> 理论观测株数 Theoretical F <sub>2</sub> plants		$\chi^2$	理论比例 Theoretical separation
		紫红色	绿色	紫红色	绿色		
CL84 × FS2106	1384	1384	0	—	—	—	—
JF19-41 × FS2106	589	444	145	441.75	147.25	0.028	3: 1



图 3 亲本及 F<sub>1</sub> 代植株叶鞘颜色性状特征

Fig.3 Sheath color traits of parental lines and F<sub>1</sub> plants

## 2.5 FS2106 植株总苞质地性状的遗传方式与性状分离

以 FS2106 与甲壳质总苞亲本 JF19-41 杂交，其 F<sub>1</sub> 植株的总苞均为甲壳质，该性状在 F<sub>2</sub> 群体也未发生分离，可能与 F<sub>1</sub> 植株数量较少有关（仅有 2 株 F<sub>1</sub> 植株）。以 FS2106 与甲壳质总苞亲本 CL84 杂交，其 F<sub>1</sub> 植株的出现了珧琅质和甲壳质总苞分离；将上述珧琅质和甲壳质总苞 F<sub>1</sub> 种子分区种植并单株自交获得 F<sub>2</sub> 群体，其中甲壳质 F<sub>1</sub> 植株自交获得的 F<sub>2</sub> 群体在该性状并未出现分离；而以珧琅质 F<sub>1</sub> 植株自交获得的 F<sub>2</sub> 群体，则出现了性状分离（图 6）。 $\chi^2$  检验的结果显示（表 6），珧琅质与甲壳质总苞的分离比符合 3: 1。上述结果说明 FS2106 总苞质地性状为珧琅质，而且在该基因位点杂合，表现为单基因的显性遗传方式。

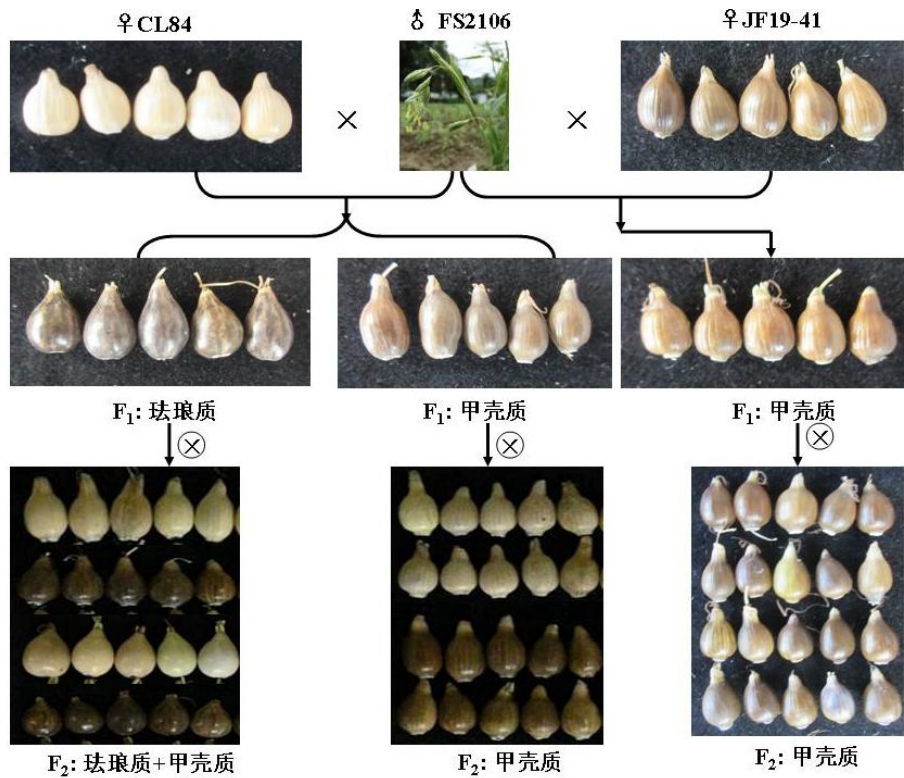


图 4 总苞质地性状在 FS2106 杂交群体的分离情况  
Fig.4 Involucres texture traits divergence in FS2106 hybrid populations

表 6 FS2106 植株总苞质地性状的遗传方式及分离比

组合 Combination	F <sub>2</sub> 总株数 Total of F <sub>2</sub> plants	F <sub>2</sub> 观测株数 Observed F <sub>2</sub> plants		F <sub>2</sub> 理论观测株数 Theoretical F <sub>2</sub> plants		$\chi^2$	理论比例 Theoretical separation
		珧琅质	甲壳质	珧琅质	甲壳质		
♀CL84 × FS2106♂	361	265	96	270.75	90.25	0.407	3: 1
♀JF19-41 × FS2106♂	589	0	589	—	—	—	—

### 3 讨论

#### 3.1 薏苡雌性不育资源（基因）的发现与利用价值

在自然界植物的性别决定往往产生单性花（如黄瓜、玉米等），葫芦科的黄瓜由于具有多种性别发育类型，是研究植物性别决定和发育的理想模型。近期，有学者通过 EMS 诱变获得了全雄花（雌性不育）突变体，并发现其雌不育性是由乙烯合成基因 *ACS11* 突变引起的<sup>[23]</sup>。比较极端的是，不同性别的花生长在不同的植株上，即雌雄异株，最典型的就猕猴桃和银杏。日本学者在猕猴桃中发现了 2 个性别决定关键基因 *SyG1* 和 *FrBy*，2 个基因分别为抑雌因子和促雄因子，两者决定了猕猴桃雌雄异株的性别分化<sup>[24, 25]</sup>。在粮食作物中，水稻雌性不育系的利用则最具代表性，其主要应用于水稻的杂交制种生产中。尽管水稻已经实现了相对成熟的“三系”和“两系”配套进行杂交种生产，但是在水稻的制种生产上，三系法往往受恢保关系制约且配组不自由，而两系法存在光照、温度等环境因子影响较大而育性不稳定等限制因素。另外，在

收获杂交种子之前,需要人工先行割除恢复系,以免恢复系自交产生的种子混入杂交种子,致使杂交水稻实现全程机械化制种仍有阻碍。陈丽娟等<sup>[26]</sup>提出 FM-Line+MS-line (雌性不育系 FS+雄性不育系 MS) 的制种模式,成功开辟了一条利用水稻杂种优势大幅提高杂交水稻制种效率的新途径,其关键在于雌性不育系的利用。2022 年中国学者报道了一个自然突变的水稻温敏雌性不育材料,克隆了首个水稻温敏雌性不育基因,并解析了由其介导的温敏雌性不育调控的新机制,有望助力实现杂交水稻全程机械化制种<sup>[27]</sup>。湖南杂交水稻中心则以转基因的手段,将水稻雌性育性恢复基因表达盒、花粉失活基因表达盒和红色荧光蛋白基因表达盒 3 种基因导入雌性不育植株,并结合荧光分选解决了雌性不育水稻的繁殖难题,实现了杂交水稻的机械化制种,尤其是混播混收的机械化制种<sup>[28]</sup>。本研究中的雌性不育株 FS2106 是在自然条件下由种子生长发育而来的雌性不育突变株,属于完全不具备雌花序、雄花序发育正常的隐核不育株系,这与水稻的雌不育类型极为类似。雌不育植株 FS2106 的发现不仅丰富了薏苡遗传资源库,其不育基因挖掘利用无疑是薏苡杂种优势利用的突破性材料,也是今后杂交育种和产量提升的重要路径。

### 3.2 薏苡重要标记性状的遗传规律解析及育种应用

薏苡遗传研究起始于川谷和薏苡杂交<sup>[18, 20, 21]</sup>,当时更偏重于遗传改良和育种应用,但对诸多性状的遗传规律则语焉不详。本研究团队则在前人研究的基础上通过配制多个杂交群体,分析了叶鞘颜色、叶片颜色、柱头颜色、总苞质地、总苞颜色、纵长条纹等的遗传规律,结果显示,紫色叶鞘分别受 2 对显性互作基因和 1 对显性基因控制<sup>[29]</sup>;紫色柱头则表现为 1 对基因控制的显性遗传<sup>[30]</sup>;珞琅质总苞属于单基因显性遗传<sup>[31]</sup>。本研究则利用薏苡雌性不育株 FS2106 与不同表型的可育材料杂交,发现 FS2106 的雌性不育性表现为 1 对隐性基因控制的遗传,属于隐性核不育类型且不受细胞质的影响;柱头颜色、叶鞘色和总苞质地的遗传均属于均是单基因遗传,这与前期研究基本一致。FS2106 植株雌不育基因的挖掘是杂种优势利用的基础,而叶鞘颜色、柱头颜色、总苞质地等作为肉眼可见标记性状,对于薏苡的遗传改良和种子纯度鉴定也具有重要意义。

### 参考文献

- [1] 唐建军,陈欣,胡启东,加藤盛夫,志水胜好,横尾政雄. 水稻雌性不育材料 *FS-1* 胚囊败育的细胞学观察. 实验生物学报, 2002, (4): 313-318. Tang J J, Chen X, Hu Q D, Morio Kato, Katsuyoshi Shimizu, Masao Yokoo. A comparatively histological observation on the megagametophytic abortion of female-sterile rice *FS-1* and its maternal parent fujisaka 5. Acta Biologica Experimentalis Sinica, 2002, (4): 313-318.
- [2] 高荣村,陆金根,范国华,徐美玲,李金军. 一份水稻雌性全不育隐性突变体的基本特性. 浙江农业科学, 2007, (5): 528-529. Gao R C, Lu J G, Fan G H, Xu M L, Li J J. Basic characteristics of female-sterile rice mutant with recessive heredity. Zhejiang Agricultural Sciences, 2007, (5): 528-529.
- [3] 刘秉华,王山荭,杨丽. 小麦雌雄不育性的发现及遗传分析. 作物学报, 1996, (2): 238-240. Liu B H, Wang S H, Yang L. Discovery and genetic analysis of a female-male sterile material in wheat. Acta Agronomica Sinica, 1996, (2): 238-240.
- [4] 窦秉德,张新玲,马林,冯德江,孙其信. 普通小麦中一种雌性不育现象的观察.作物学报, 2001, (6): 1013-1016. Dou B D, Zhang X L, Ma L, Feng D J, Sun Q X. A preliminary study on female sterility in wheat. Acta Agronomica Sinica, 2001, (6): 1013-1016.
- [5] 窦秉德,解超杰,孙其信,聂文奎,马林,张新玲,李生强,曹俊梅,许盛宝,王芳. 小麦雌性不育遗传的初步分析. 淮阴师范学院学报(自然科学版), 2004, (4): 323-327. Dou B D, Xie C J, Sun Q X, Nie W K, Ma L, Zhang X L, Li S Q, Cao J M, Xu S B, Wang F. Genetic analysis of a female sterile line in wheat. Journal of Huiyin Teachers College (Natural Science Edition), 2004, (4): 323-327.
- [6] 黄锁义,李容,潘勇,朱晓莹. 薏苡研究的新进展. 食品研究与开发, 2012 33(11): 223-227. Huang S Y, Li R, Pan Y, Zhu X Y. Study new progress of *Coix lachryma-jobi* L.. Food Research and Development, 2012, 33(11): 223-227.
- [7] 张聿梅,杨峻山,赵杨景,李先恩. 薏苡化学成分及药理活性研究进展. 中国药学杂志, 2002, 37(1): 8-11. Zhang Y M, Yang J S, Zhao Y J, Li X E. Research progress of chemical components and pharmacological activity in adlay. Chinese Pharmaceutical Journal, 2002, 37(1): 8-11.
- [8] 黄亨履,陆平,朱玉兴,李英材. 中国薏苡的生态型、多样性及利用价值. 作物品种资源, 1995 (4): 4-8. Huang H L, Lu P, Zhu Y X, Li Y C. 1995. Ecotype diversity and utility value in Chinese Job's tears. Journal of Crop Variety Resources, 1995, (4): 4-8.
- [9] 李春花,王艳青,卢文洁,王梨花. 云南薏苡种质资源农艺性状的主成分和聚类分析. 植物遗传资源学报, 2015, 16(2): 277-281. Li C H, Wang Y Q, Lu W J, Wang L H. The principal component and cluster analysis of agronomic traits of *Coix* germplasm resources in Yunnan. Journal of Plant Genetic Resources, 2015, 16(2): 277-281.
- [10] 金关荣,奚秀洁,程舟,陈常理,洛霞虹,李珊. 薏苡种子形态性状多样性评价. 植物遗传资源学报, 2017, 18(3): 421-428. Jin G R, Xi X J, Cheng Z, Chen C L, Luo X H, Li S. Evaluation of seed morphological characteristics diversity of Job's Tears(*Coix lachryma-jobi*)germplasm. Journal of Plant Genetic Resources, 2017, 18(3): 421-428.
- [11] 李祥栋,潘虹,陆秀娟,魏心元,陆平,石明,秦礼康. 薏苡种质的主要营养组分特征及综合评价. 中国农业科学, 2018, 51(5): 835-850. Li X D, Pan H, Lu X J, Wei X Y, Lu P, Shi M, Qin L K. Characteristics and comprehensive assessment of principal nutritional components in adlay



- landraces. *Scientia Agricultura Sinica*, 2018, 51(5):835-842.
- [12] 曾怡, 尹伟丹, 揭红东, 邢虎成, 揭雨成. 51 份饲用薏苡种质的农艺性状和营养成分评价. *草业科学*, 2021, 38(10): 1975-1985.  
Zeng Y, Yin W D, Jie H D, Xing H C, Jie Y C. Evaluation of the agronomic characteristics and nutritional components of 51 *Coix lacryma-jobi* germplasms in Hunan. *Pratacultural Science*, 2021, 38(10): 1975-1985.
- [13] Ma K H, Kim K H, Dixi A, Yu J W, Chung J W, Lee J H, Cho E G, Kim T S, Park Y J. Newly developed polymorphic microsatellite markers in Job's tears (*Coix lacryma-jobi* L.). *Molecular Ecology Notes*, 2006, 6(3): 689-691.
- [14] Ma K H, Kim K H, Dixi A, Chung I M, Gwag J G, Kim T S, Park Y J. Assessment of genetic diversity and relationships among *Coix lacryma-jobi* accessions using microsatellite markers. *Biology Plant*, 2006, 54: 272-2
- [15] 夏法刚, 黄金星, 季彪俊, 詹福杨, 谢萍萍, 邓邦柱, 林宏, 郑金贵. 基于 SRAP 标记的薏苡种质资源遗传多样性及 DNA 指纹图谱构建. *植物遗传资源学报*, 2017, 18 (3): 413-420.  
Xia F G, Huang J X, Ji B J, Zhan F Y, Xie P P, Deng B Z, Lin H, Zheng J G. Genetic diversity analysis and DNA fingerprint construction of *Coix lacryma-jobi* germplasm resources by SRAP Marker. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2017, 18(3): 413-420.
- [16] 宋秀英, 赵晓明, 李明山, 邓志峰. 薏苡属种间杂种形态的观察和比较. *山西大学学报*, 1993, 13(3): 199-222.  
Song X Y, Zhao X M, Li M S, Deng Z F. Observation and comparison of phenotypic characters in interspecific crossing hybrids and their parents. *Journal of Shanxi Agricultural University*, 1993, 13(3): 199-222.
- [17] 乔亚科, 李桂兰, 高书国, 毕艳娟. 两种薏苡及其 F<sub>1</sub> 性状表现. *中草药*, 1995, 26(2): 88-92.  
Qiao Y K, Li G L, Gao S G, Bi Y J. Characteristic performance of F<sub>1</sub> hybrid of Job's tears (*C. lacryma-jobi*) and *C. lacryma-jobi* var *friamentacea* and inheritance of stigma colour[J]. *Chinese Herbal Medicines*. 1995(2): 88-91.
- [18] 乔亚科, 李桂兰, 高书国, 毕艳娟. 薏苡类型间杂交 F<sub>2</sub> 代的性状分离. *河北农业技术师范学院学报*, 1993, 7(4): 48-51.  
Qiao Y K, Li G L, Gao S G, Bi Y J. Characters separation in F<sub>2</sub> generation of intertype hybridization. *Journal of Hebei Agrotechnical Teachers College*, 1993, 7(4): 48-51.
- [19] 段桃利, 牟锦毅, 唐祈荣, 林廷昭, 王培. 玉米与摩擦禾、薏苡的杂交不亲和性. *作物学报*, 2008, (9): 1656-1661.  
Duan T L, Mu J Y, Tang Q L, Rong T Z, and Wang P. Sexual Incompatibility between maize and its wild relatives *Tripsacum* L. and *Coix* L. *ACTA Agronomica Sinica*, 2008, 34(9): 1656-1661.
- [20] 李贵全, 赵晓明, 宋秀英. 薏苡×川谷远缘杂交的研究. *作物学报*, 1997, 23(1): 119-123.  
Li G Q, Zhao X M, Song X Y. Studies of distant hybridization in *C. lacryma-jobi* and *C. lacryma-jobi* var *friamentacea*. *ACTA Agronomica Sinica*, 1997, 23(1): 119-123.
- [21] 杜维俊, 赵晓明, 李贵全. 薏苡属种间杂种 F<sub>1</sub> 性状遗传的研究. *山西农业大学学报*, 1998(1): 22-25+92.  
Du W J, Zhao X M, Li G Q. Studies on the morphogenetics of interspecific hybrid of *Coix* L.. *Journal of Shanxi Agricultural University*, 1998(1): 22-25+92.
- [22] 李祥栋, 陆秀娟, 潘虹, 魏心元, 石明, 苏跃. 薏苡种质资源与遗传育种研究现状. *贵州农业科学*, 2022, 50(2): 8-15.  
Li X D, Lu X J, Pan H, Wei X Y, Shi M, Su Y. Research status of germplasm resource and genetic breeding in *Coix lacryma-jobi*. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2022, 50(2): 8-15.
- [23] Jie W, Shuai L, Chen C, Zhang Q, Zhang H, Cui Q, Cai G, Zhang X, Chai S, Wan L, Yang X, Zhang Z, Huang S, Chen H, Sun J. A novel mutation in *ACS11* leads to androecy in cucumber. *Journal of Integrative Agriculture*, 2023, 22 (11): 3312-3320.
- [24] Caseys C. Shy girl gives kiwifruit male flowers. *The Plant Cell*, 2018, tpc-00278.
- [25] Akagi T, Henry I M, Ohtani H, Morimoto T, Beppu K, Kataoka I, Tao R. A Y-encoded suppressor of feminization arose via lineage-specific duplication of a cytokinin response regulator in kiwifruit. *The Plant Cell*, 2018, tpc-00787.
- [26] 陈丽娟, 李东宣, 李成云, 谭学林, 徐学洙, 朱有勇. 雌性不育基因 *FST* 用于杂交水稻育种的方法. 中国: 2009, 200910094988.  
Chen L J, Li D X, Li C Y, Tan X L, Xu X Z, Zhu Y Y. Method of using female sterile *FST* gene in hybrid rice breeding. China: 2009, 200910094988.
- [27] Li H, You C, Yoshikawa M, Yang X, Gu H, Li C, Cui J, Chen X, Ye N, Zhang J, Wang G. A spontaneous thermo-sensitive female sterility mutation in rice enables fully mechanized hybrid breeding. *Cell Research*, 2022, 32, 931-945.
- [28] Xia Y, Tang N, Hu Y, Li D, Li S, Bu X, Yu M, Qi S, Yang Y, Zhu H, Cao C, Li P, Yuan L, Cao M. A method for mechanized hybrid rice seed production using female sterile rice. *Rice*, 2019, 12(1), 39.
- [29] 陆秀娟, 李祥栋, 石明, 潘虹, 魏心元, 陆平. 薏苡苗期紫叶鞘性状的遗传分析. *江苏农业科学*, 2020, 48(14): 146-149.  
Lu X J, Li X D, Shi M, Pan H, Wei X Y, Lu P. Inheritance of purple leaf sheath trait in job's tears. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2020, 48(14): 146-149.
- [30] 陆秀娟, 李祥栋, 石明, 潘虹, 魏心元, 陆平, 苏跃. 薏苡紫色柱头性状的遗传分析. *种子*, 2020, 39(1): 33-35+41.  
Lu X J, Li X D, Shi M, Pan H, Wei X Y, Lu P, Su Y. Inheritance of purple stigma trait in Job's tears. *Seed*, 2020, 39(1): 33-35, 41.
- [31] 李祥栋, 潘虹, 陆秀娟, 魏心元, 石明, 陆平. 薏苡总苞性状的遗传分析. *南方农业学报*, 2020, 51(8): 1896-1903.  
Li X D, Pan H, Lu X J, Wei X Y, Shi M, Lu P. Inheritance of involucre traits in *Coix lacryma-jobi* L.. *Journal of Southern Agriculture*, 2020, 51(8): 1896-1903.