中国科学: 生命科学 2026 年 第 56 卷 第 4 期: 934 ~ 949
SCIENTIA SINICA Vitae lifecn.scichina.com
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS
评 述 中国知名大学及研究院所专栏 复旦大学生命科学学院100周年专题

花药发育调控的研究进展与展望

刘叶乔[1†], 李梦雨[1†], 马红[2], 常芳[1*]

1. 复旦大学生命科学学院植物科学研究所, 复杂性状的遗传调控全国重点实验室, 上海 200438
2. Department of Biology, Huck Institutes of the Life Sciences, Penn State University, University Park, State College, PA 16802, USA
† 同等贡献
* 联系人, E-mail: fangchang@fudan.edu.cn

收稿日期: 2025-08-22; 接受日期: 2026-02-24; 网络版发表日期: 2026-03-26
国家自然科学基金(批准号: 32270347, 32470348)资助项目

摘要 花药发育是被子植物有性生殖的核心过程, 直接关系到植物的繁衍和作物的产量. 近年来, 基于拟南芥、水稻、玉米等模式植物的遗传与分子研究, 鉴定出一系列在花药形态建成与花粉发育调控中发挥关键作用的调控分子, 包括转录因子、受体样激酶、小肽类信号分子以及植物激素等. 本文系统综述了调控花药发育的分子机制, 重点讨论了花药原基形成、药室数目决定、体细胞与生殖细胞协调分化、绒毡层发育及花粉发育过程中的细胞间通讯、激素调控及调控网络整合机制. 本文旨在从网络整合与稳态调控的视角, 系统梳理植物花药发育的分子调控框架, 深化对内稳态维持机制在细胞命运决定和花粉正常发育过程中发挥重要作用的认识, 并为作物精准育种与生殖调控策略优化提供理论支撑和分子靶点参考.

关键词 花药, 花粉, 有性生殖, 发育稳态, 绒毡层, 转录调控, CLE小肽, 受体激酶

有性生殖是植物繁衍后代和作物保障产量的重要基础. 在植物界中, 被子植物(即开花植物)在所有植物类群中占比约67%, 这一方面得益于它们强大的生长和抗逆能力, 另一方面, 也得益于被子植物特有的花器官. 模式被子植物拟南芥的花共有四轮花器官, 从外到内分别是萼片(sepal, S)、花瓣(petal, P)、雄蕊(stamen, St)、雌蕊(pistil, Ps)[1]. 花萼和花瓣在雌、雄蕊成熟之前发挥保护作用, 而雌蕊和雄蕊分别作为雌、雄生殖器官产生雌配子体——胚囊和雄配子体——花粉. 雄蕊由顶部膨大的花药和下部细长的支撑花药的花丝共同构成. 每一个花药均由花药原基发育而来, 经历早期细胞的分裂分化, 形成4个药室, 以及每个药室中从内到外规则排列的5层细胞: 花粉母细胞(小孢子母细胞)以及外侧的4层体细胞. 之后, 花粉母细胞经过减数分裂形成单倍体的小孢子, 小孢子经过两轮有丝分裂最终形成包含两个精细胞和一个营养细胞的成熟花粉粒, 从花药中释放出来.

生殖细胞作为生物有性生殖的载体, 其发育机制在生物界既存在深层保守性, 又展现出丰富的多样性. 植物与动物在漫长的进化历程中, 分别演化出各具特色的生殖细胞发育策略.

尽管植物和动物在形态和生活方式上差异显著, 但在雄性生殖细胞发育的核心机制上却表现出深层次的保守性, 主要体现在减数分裂、表观遗传调控和

引用格式: 刘叶乔, 李梦雨, 马红, 等. 花药发育调控的研究进展与展望. 中国科学: 生命科学, 2026, 56: 934–949
Liu Y Q, Li M Y, Ma H, et al. Advances and perspectives in the regulation of anther development (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2026, 56: 934–949, doi: 10.1360/SSV-2025-0288

© 2026《中国科学》杂志社 www.scichina.com
https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0288

细胞分化机制等基础生物学过程的相似性. 植物和动物的雄性生殖细胞发育均始于减数分裂这一核心过程. 减数分裂机制能够确保后代遗传多样性, 是真核生物有性生殖的基础. 减数分裂过程中同源染色体配对、联会、重组和分离的高度保守性, 反映了植物与动物在生殖机制上的同源性.

植物由于固着生长的生存策略, 在漫长的进化中形成了独特的生殖发育模式, 如生殖细胞的非胚胎起源、双受精过程[2]、花粉管的发育[3]、表观调控的环境适应性[4]等. 植物雄性生殖细胞的发育更具复杂性和精细性. 与动物在胚胎期即确定生殖细胞不同, 植物的生殖细胞由花器官中的特定的体细胞分化而来, 依赖于细胞命运的灵活转换, 期间会发生一系列如细胞分裂分化、细胞-细胞间通讯、细胞程序性死亡等基本的细胞学事件, 也受到一系列复杂而庞大的转录网络的综合调控[5]. 近几十年来, 反向遗传学、细胞学及多种组学手段的广泛应用, 使科学家们对花药发育过程及调控机制的研究越来越深入[6~8]. 本文主要围绕花药原基形成、药室数目决定、体细胞与生殖细胞协调分化、绒毡层在花粉发育中的功能, 以及生殖细胞和体细胞互话在维持花粉育性方面的作用五个方面, 重点综述在拟南芥、水稻、玉米等模式植物中的相关研究进展, 特别关注生长素及表观调控在花药发育早期的功能和机制、油菜素甾醇(brassinosteroid, BR)和小肽及其受体介导的胞间通讯在生殖细胞和体细胞协同发育过程中的作用、绒毡层功能稳态的维持机制等方面, 希望为生殖发育领域及分子育种领域的研究者们提供重要参考.

1　花药的典型结构及发育过程

植物生长至一定阶段, 茎顶端分生组织发生细胞命运转变, 发育出花原基, 并由花原基分化为四轮花器官的原基, 即: 花萼原基、花瓣原基、雄蕊原基和雌蕊原基, 并最终通过经典的ABC(E)模型调控机制发育形成花萼、花瓣、雄蕊和雌蕊四轮花器官[9](图1A和B). 该模型指出, 雄蕊身份由B+C+E基因组合协同决定, 其中, B功能基因, 如*APETALA3*(*AP3*)和*PISTILLATA*(*PI*)与C功能基因, 如与*AGAMOUS*(*AG*)共同作用, 特化第三轮花器官为雄蕊. 雄蕊原基的建立依赖于花顶端分生组织(shoot apical meristem, SAM)干细胞活性的精密动态, 而在这一动态平衡的维持过程中, 受体蛋白激酶CLAVATAs(CLVs)和同源异型结构域(homeodomain, HD)家族转录因子WUSCHEL(WUS)发挥重要功能[10]. 在花原基发育早期, 转录因子WUS与LEAFY(LFY)协同作用, 共同激活C类功能基因*AG*的表达; 随着花发育进程的推进, 在花发育启动期, AG蛋白进一步激活下游*KNUCKLES*(*KNU*)基因的表达, KNU蛋白进一步抑制*WUS*的表达[11], 从而实现花分生组织向雄蕊原基的命运转换[12].

有意思的是, 虽然被子植物的花形态丰富多样, 不同被子植物的雄蕊数量也从几个到十几个不等, 但花药的形态结构以及花药发育的细胞谱系分化程序高度保守. 模式植物拟南芥每朵花有六枚雄蕊, 雄蕊由花药与花丝两部分构成. 花药是雄蕊的核心功能结构, 主要承担活性花粉粒的产生与释放功能; 而花丝不仅为花药提供物理支撑, 还是物质运输和信号传递的通路. 从横切面结构上来看, 拟南芥的花药为典型的蝴蝶形四药室结构: 每个花药由四个药室和位于中间的维管束共同构成; 每个药室由五层细胞有序排布而成, 中间为生殖细胞, 外面四层体细胞共同构成花药壁. 花药壁细胞从外而内依次是: 表皮层(epidermis, E)、药室内壁(endothecium, En)、中间层(middle layer, ML)、绒毡层(tapetum, T)[13](图1C和D).

根据花药发育的形态学特征, 研究人员将拟南芥的花药发育过程分为14个时期. 第1~8期是花药发育的第一阶段, 细胞分裂分化形成了4层体细胞组成的四药室结构, 小孢子母细胞完成减数分裂, 释放小孢子. 第9~14期是花药发育的第二阶段, 随着绒毡层的降解, 小孢子逐渐发育为成熟花粉粒, 花丝伸长, 花药开裂, 花粉释放.

第1期, 花药原基起始发生并分化形成L1, L2, L3三层细胞层; 进入第2期, 生殖细胞与体细胞启动协同发育进程, 花药原基的四个角隅位置的L2层细胞经不对称分裂产生孢原细胞(archesporial cell, Ar cell); 第3期, 孢原细胞通过垂周分裂的方式, 分化为初级周缘细胞(primary parietal cell, PPC)和初级造孢细胞(primary sporogenous cell, PSC); 第4期, 初级周缘细胞通过垂周分裂形成两层次级周缘细胞(secondary parietal cell, SPC); 第5期, L1层细胞持续进行平周分裂, 逐步形成花药各药室的表皮层, 外层次级周缘细胞分化为药室内壁, 内层次级周缘细胞则分别发育为绒毡层和中间

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0288

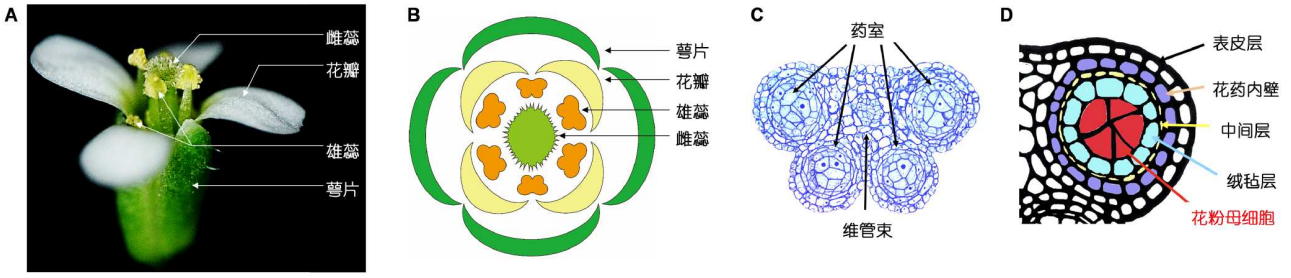


图 1 花及花药结构及示意图. A: 模式植物拟南芥的花, 文字标识四轮花器官. B: 模式植物拟南芥的花的四轮花器官的排布示意图. C: 拟南芥花药发育第五期花药的横切图, 示四个药室及维管束. D: 拟南芥花药发育第五期的药室横切图示意图, 各细胞层分别用不同颜色和文字标识

Figure 1 Structure and Schematic overview of the flower and anther. A: A flower of the model plant *Arabidopsis thaliana*, with labeled floral organs from all four whorls. B: Schematic diagram showing the spatial arrangement of the four floral whorls in *Arabidopsis*. C: Transverse section of a stage 5 anther, showing four microsporangia (pollen sacs) and the central vascular bundle. D: Schematic illustration of a single anther locule, with individual cell layers indicated by distinct colors and labels

层; 与此同时, 初级造孢细胞则分裂分化形成小孢子母细胞(microsporocytes, Ms), 又称花粉母细胞, L3层细胞则特化为花药的维管组织和连接组织. 至此, 花药的形态建成初步完成, 形成由四个药室规整排列构成的蝴蝶状结构, 每个药室均具备从外到内依次排布的表皮层、药室内壁、中间层、绒毡层、花粉母细胞五层细胞组成的典型结构[14].

进入花药发育第6期, 小孢子母细胞启动减数分裂程序, 其细胞壁开始沉积胼胝质, 同时中间层启动降解进程, 释放的营养物质被绒毡层利用, 同时绒毡层合成并分泌胼胝质酶, 为后续包裹四分体的胼胝质降解过程作准备; 第7期, 小孢子母细胞完成减数分裂, 形成四分体; 第8期, 包裹四分体的胼胝质开始降解, 小孢子得以释放; 第9期, 花粉外壁起始发育, 小孢子内部出现液泡化; 第10~14期, 绒毡层逐渐降解, 花粉外壁形成, 待花粉粒成熟并从花药中释放出来, 完成受精作用, 花药便最终衰老凋亡[13]. 由此可以看出, 在花药的整个发育过程中, 生殖细胞发育依赖体细胞层的精确哺育, 而体细胞命运又受生殖细胞信号反馈调节, 这些过程都需要生殖细胞和多个体细胞层密切配合、协同分化来实现.

以拟南芥为代表的双子叶植物花药发育过程相对保守, 而以水稻和玉米为代表的大田作物属于单子叶植物, 其花药的正常发育, 直接关系到作物产量, 因此对于它们的典型结构和发育过程, 也早就有了细致而深入的研究.

典型的水稻花药结构由外至内主要包括: 起保护作用的表皮、与花药开裂直接相关的药室内壁、在发育中期逐渐降解的中层、最内层、功能最为关键的绒毡层, 以及花药内部腔室中, 最终发育为成熟花粉粒的造孢细胞[15]. 水稻花药的发育是一个连续的细胞分化与形态建成过程, 依据细胞学特征可划分为多个阶段. 发育始于小孢子母细胞形成期, 此时花药壁层分化完成, 孢原细胞分化形成小孢子母细胞. 随后进入减数分裂期, 小孢子母细胞经过减数分裂产生四分体, 此阶段绒毡层细胞代谢极其活跃, 为减数分裂提供调控信号和营养供给. 减数分裂完成后进入小孢子发育期(发育期又可详细分为早期、中期、晚期三个阶段), 四分体释放出单核小孢子, 其细胞核经历液泡化并被挤向细胞一侧, 绒毡层细胞在此期间开始出现退化迹象. 接着是二胞花粉期, 小孢子进行一次有丝分裂, 形成一个营养细胞和一个生殖细胞; 绒毡层细胞程序性死亡, 其残余物参与花粉外壁的最终形成[16]. 最后是成熟花粉期, 生殖细胞再次分裂形成两个精细胞, 花粉积累淀粉等储藏物质, 花药壁脱水, 药室内壁纤维化加厚, 最终促使花药开裂并散出成熟的三细胞花粉粒[15,17]. 典型的玉米花药结构由外至内同样由表皮、药室内壁、中层、绒毡层以及这些体细胞层包裹着的花粉囊组成[18]. 玉米花药的发育可被划分为四个主要阶段: 首先, 在细胞分裂与增殖期, 雄蕊原基分化, 形成花药的基本结构. 顶端分生组织的L1细胞层衍生为表皮, 而L2细胞层则分化出孢原细胞及其余的初生壁细胞, 最终构建出典型的四层花药壁结构. 随后进入关键的减数分裂期, 造孢细胞分化为小孢子母细胞并完成减数分裂, 产生被胼胝质包裹的四分体, 绒毡层在此阶段代谢极为活跃, 因此四分体时

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0288

期被认为是角质层和花粉壁发育的关键时期. 接着是花粉成熟期, 四分体释放出单核小孢子, 这些小孢子经过液泡化和两次有丝分裂, 发育成包含一个营养细胞和两个精细胞的三细胞花粉粒. 同时, 随着绒毡层的程序性死亡, 花粉外壁和花药角质层完成沉积. 最后是成熟花粉期, 花粉粒积累淀粉等储藏物质并脱水, 药室内壁发生程序性变化, 最终导致花药开裂, 释放成熟花粉[19].

2 激素和表观信号调控花药四药室形态的建成

2.1 MADS-box转录因子调控雄蕊发生和药室建立

MADS-box转录因子家族不仅在植物分化产生雄蕊的过程中发挥重要作用, 其成员SPOROCYTELESS/NOZZLE(SPL)对花药四药室结构的建立, 特别是对孢原细胞的分裂分化发挥重要调控作用[20,21]. *SPL*基因在第2~5期花药的造孢细胞中表达, 其功能缺失突变体的花药表现为次级周缘细胞无法继续分裂分化, 同时初级造孢细胞发生高度液泡化, 无法进一步发育产生花粉母细胞, 最终花药各层细胞均异化为高度液泡化的薄壁细胞, 无正常四药室结构, 植株表现为雄性不育[21].

已有研究证实, AG能够激活*SPL*基因的表达. 值得注意的是, AG的结合序列并不位于*SPL*基因的启动区域, 而是处于*SPL*的终止子下游[20]. 在调控花药发育的一系列基因中, *SPL*是已知的可以与ABC(E)类基因发生直接相互作用的基因, 这一特性暗示SPL或许是花原基分化完成后雄蕊发育的起始节点. 另外, SPL与MPK3和MPK6之间存在相互作用, 并且能够被其磷酸化, 而这种磷酸化是SPL调控孢原细胞所必需的[20] (图2).

2.2 生长素调控药室数目及生殖细胞发生

2.2.1 生长素浓度梯度调控生殖细胞发生

2021年研究者发现, 生长素(auxin)浓度梯度是决定生殖细胞早期发生发育的关键信号. 早期花药原基(1和2期)中生长素呈均匀分布, 但随着发育过程的推进(3~5期), 生长素向花药原基的四个角隅富集, 形成向心浓度梯度. 该梯度与孢原细胞的位置精确重合, 推测作为推动生殖细胞命运特化的重要信号. 关键转录因子SPL/NZZ作为生长素的下游效应因子, 其表达受生长素正向调控, 进一步研究发现: SPL/NZZ在响应生长素信号的同时, 也会反馈抑制生长素合成基因的表达[23,24], 动态协调局部激素合成与转录调控, 从而精确引导从体细胞到生殖细胞的时空特化. 这一机制揭示了植物区别于动物生殖系建立的独特策略, 为阐明植物环境适应性发育提供了新视角[18].

2.2.2 非典型生长素响应因子ARF3调控药室数目

生长素响应因子AUXIN RESPONSE FACTOR3 (ARF3/ETT)作为一类缺乏C端PB1结构域的非经典生长素响应因子, 通过其独特的C端ES结构域可直接结合生长素[25], 实现对靶基因的快速响应. 这一特性使其在花药原基早期发育中能够精确调控局部生长素浓度梯度. 研究表明, *ARF3*从第3期开始在花药维管束表达, 在第5期花药的近轴面裂口处以及远轴面的药室间隔及维管束表达, 最终在第6期终止表达[26]. 通过抑制WUS和PIN1/PIN3[27], 防止分生组织活性向药室区域扩散, 确保四药室模式稳定. 在*arf3*突变体中, 花分生组织持续增殖会导致雄蕊原基数目异常增多, 药室空间排布紊乱, 出现药室间隔部分缺失或完全缺失的表型.

2.2.3 ARF3限制*SPL*表达范围而发挥功能

最新研究发现, ARF3能够限制*SPL*仅在小孢子母细胞表达, 防止其扩散至体细胞层, 维持药室的正常形态. *ARF3*在维管组织中高表达, 而*SPL*特异性定位在孢原细胞; 在*arf3*突变体中, *SPL*的表达区域会扩展至绒毡层、中层及药室内壁. ARF3作用于*SPL*上游, 直接结合*SPL*启动子, 有效抑制AG对*SPL*的激活[28]. 之前的研究表明, ARF3和HD-ZIP III家族基因*PHABULOSA*(*PHB*)二者分别在远轴面和近轴面表达, 共同调控药室的极性和四药室形态, 且这一作用机制在拟南芥和水稻中高度保守[29].

2.3 BR信号途径转录因子调控药室的建立

油菜素甾醇是一种重要的植物激素, 调控植物生长发育及抗逆等多个过程, 同样也参与植物雄性生殖发育过程. BRI1 EMS SUPPRESSOR 1(BES1)是信号途径中的核心转录因子, 其同源蛋白包括BRASSINA-

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0288

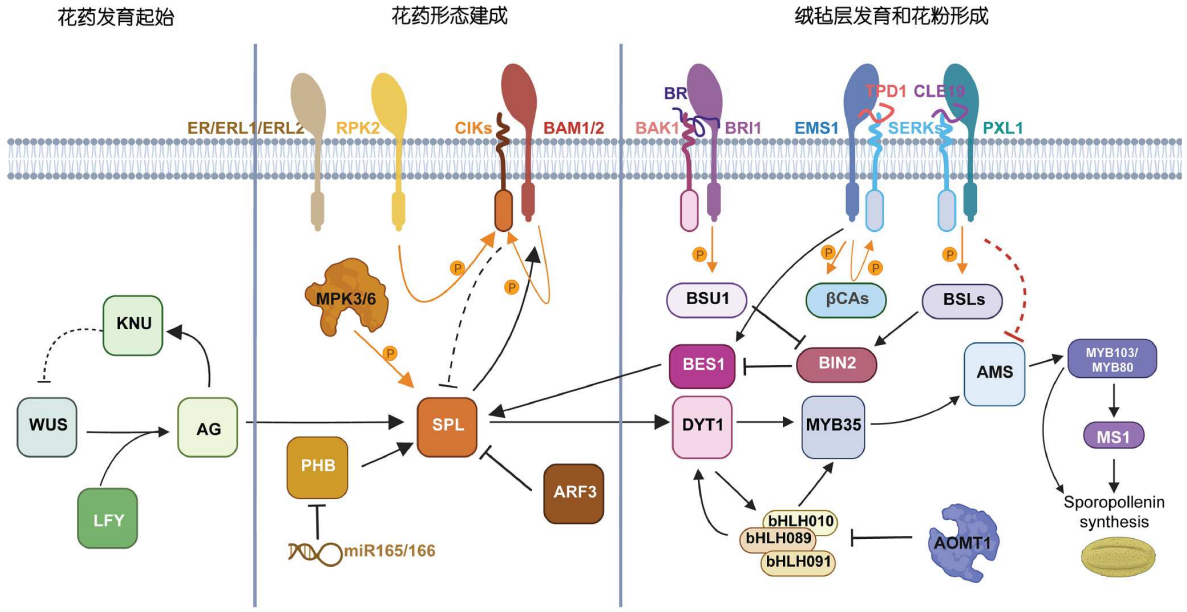


图 2 花药发育的调控网络[22]
Figure 2 Regulatory network of anther development[22]

ZOLE RESISTANT 1(BZR1), BES1/BZR1 HOMOLOG 1 (BEH1), BES1/BZR1 HOMOLOG 2(BEH2), BES1/BZR1 HOMOLOG 3(BEH3)和BES1/BZR1 HOMOLOG 4(BEH4). 在BES1家族六个基因全部功能缺陷的*bzr-h*六突变体花药中, 花药的四个药室缺失, 没有花粉粒形成. 突变体*bzr-h*的药室缺失表型和转录因子*SPL*突变后的表型高度相似, 且*SPL*的表达在*bzr-h*突变体中几乎检测不到, 表明BZRs(BES1, BZR1, BEH1, BEH2, BEH3和BEH4)通过影响*SPL*的表达而调控药室发育[30](图2).

2.4 tasi-RNA 调控花药早期极性建立

花药早期的形态建成与叶片等植物器官一样, 需要经历近轴面和远轴面的极性建立过程, 一旦花药极性确立之后便不再改变. 在后续发育过程中, 近轴面发育为孢子囊, 远轴面发育为连接组织, 最终形成具有四个药室的蝴蝶状结构.

在植物中, 双链RNA结合蛋白HYPONASTIC LEAVES 1(HYL1)被报道具有提高miRNA加工过程中精确性的功能. 研究发现, 在*hyl1*突变体中, 98%的花药仅形成两个大药室, 且只有一部分药室能够释放可育花粉粒; 2%的花药则呈现出棒状结构, 没有任何药室形成. 这种异常表型暗示HYL1与花药极性建立有关. 在*hyl1*突变体中, miR165/166的表达量显著降低, 同时, 经典近轴基因(HD-ZIP Ⅲ家族)的表达量显著上升, 而远轴基因*FILAMENTOUS FLOWER*(*FIL*)的表达量显著降低. 研究表明, HYL1通过miR165/166抑制近轴端基因的表达而促进远轴端基因的表达, 实现药室极性的建立和孢子囊的发育(图2)[22,31].

另一个HD-ZIP Ⅲ家族基因*PHB*在四个药室的间隔处表达, 是决定近轴细胞命运的关键基因. *PHB*基因表达抑制突变体*phb-7D*出现药室缺失表型. 研究表明, PHB可以直接结合重要转录因子*SPL*的启动子并在转录水平限制*SPL*基因表达区域[21].

3 配基-受体激酶复合物调控花药生殖细胞和体细胞分化

3.1 ER/ERLs-MAPK3/6模块调控药室数目

富含亮氨酸重复受体样蛋白激酶(leucine-rich repeat receptor-like kinase, LRR-RLK)和丝裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase, MAPK)是植物体两种重要的信号传递途径, 参与植物生长发育多个过程, 也调控花药药室形成和细胞分化. 两种途径中关键基因的突变往往导致一个或者更多药室缺失的现象.

ERECTA(*ER*)及其同源基因*ERECTA-LIKE1*

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0288

(*ERL1*)和*ERECTA-LIKE 2*(*ERL2*)协同作用调控植物的器官生长和花发育过程. *er-105 erl1-2 erl2-1*三突变体表现为多重表型, 突变体的许多花无法正常产生雄蕊, 有一些即使能够分化出花药, 它们的花药形态类似于花丝, 无法形成可育花粉粒; 对突变体花药细胞层进行细致观察发现, *er-105 erl1-2 erl2-1*三突变体绒毡层细胞并非单层整齐排列, 而是呈现为无序排列的细胞团, 绒毡层细胞数量也明显多于野生型[32]. 研究结果表明, ER/ERL1/ERL2 RLKs可能作为促进孢原细胞分裂形成多个细胞层所必需的关键, 共同调控花药形成和花药细胞分化.

*MPK3*和*MPK6*是MAPKs家族中最著名的两个成员, 广泛参与植物生长发育及抗逆的多个方面. 研究表明, 两者功能冗余地参与调控花药早期发育. *mpk3*单突变体未观察到异常表型, 而*mpk6-1*单突变体表现为果荚短, 花粉粒减少, 雄性育性降低. *mpk3*$^{/+}$ *mpk6-1*$^{/-}$突变体大部分花药四药室结构无法正常形成, 呈现类似*er-105 erl1-2 erl2-1*的药室缺失表型[32], 暗示MPK3和MPK6与ER/ERL1/ERL2可能参与同一信号传导途径. 进一步的研究证实, MPK3/6的确作为ERECTA家族受体激酶下游的核心信号组分发挥功能. ER/ERL1/ERL2通过激活下游MAPK级联反应, 促使MPK3和MPK6发生磷酸化修饰并激活, 在花药早期发育、绒毡层细胞排列与药室形态建成过程中发挥关键作用[33](图2).

有趣的是, 2016年报道发现了胞外小肽CHAL (EPFL6), CLL1(EPFL5), CLL2(EPFL4)在拟南芥雄蕊发育过程中发挥重要作用, 通过调控绒毡层细胞分化、降解及时序, 并影响花粉发育关键基因表达, 在拟南芥雄蕊发育中发挥重要且冗余的作用. 其功能缺失导致花丝缩短、绒毡层异常、花粉败育及萌发率下降, 最终降低雄性育性[34]. 2022年, 进一步研究发现EPFL4/5/6小肽是通过结合ERECTA和SERK受体激酶, 激活MAPK级联途径(MKK4/5-MPK6), 促进花丝细胞增殖, 从而驱动花丝伸长, 确保拟南芥能够成功进行自花授粉并保持正常繁殖能力[35].

3.2　BAMs-CIKs复合物调控体细胞与生殖细胞协同分化

BARELY ANY MERISTEM 1(*BAM1*)和*BARELY ANY MERISTEM 2*(*BAM2*)[36]编码富含亮氨酸重复受体样蛋白激酶. 花药第2~6期, *BAM1*和*BAM2*在造孢细胞和花粉母细胞中较高表达, 二者不仅在花药中的表达模式非常类似, 蛋白相似度也超过85%[37]. *bam1*和*bam2*单基因突变体花药均未表现出明显的发育异常, 而半薄切片观察*bam1/2*双突变体发育第5期的花药, 可以发现其内皮层、中层和绒毡层细胞被类似小孢子母细胞的细胞群取代, 无法正常形成小孢子, 最终不能形成可育花粉粒, 由此引发雄性不育, 上述研究结果证实*BAM1*和*BAM2*之间存在功能冗余[38].

CLAVATA3 INSENSITIVE RECEPTOR KINASEs (CIKs)作为共受体蛋白激酶调控干细胞稳态. 研究发现CIKs(CIK1, CIK2, CIK3和CIK4)和BAM1/2之间存在相互作用, 并能被BAM1/2磷酸化. *bam1/2*双突变体、*cik1/2/3/4*四突变体和*bam1/2 cik1/2/3/4*六突变体具有相似的药室萎缩表型, 且*bam1/2 cik1/2/3/4*产生的花药更小, 药室塌陷更严重[36]. 暗示CIKs可能作为BAM1/2的共受体调控药室的形成.

Receptor-like Protein Kinase 2(*RPK2*)是拟南芥花药早期发育的关键调控基因, 也属于LRR-RLKs家族成员. 其功能主要集中在细胞命运决定和信号转导层面, 尤其在孢原细胞分裂、药壁层形成和中层分化中起核心作用. 2018年, Cui等人[36]发现RPK2与受体激酶BAM1/2和共受体激酶CIKs协同作用, 共同决定孢原细胞的分裂方向, RPK2通过磷酸化CIK家族激酶(如CIK1/2/3/4)传递信号, 激活下游转录网络, 确保中层细胞的特化.

3.3　BAMs与SPL之间的反馈调控

研究者发现, *SPL*和*BAM1/2*的时空表达模式相似, 且*spl*突变体的花药表型缺陷程度相较于*bam1 bam2*更为严重. 值得关注的是, 受体激酶*BAM1*在*spl*突变体花药中表达范围出现收缩, 仅被限制在表皮细胞附近; 与之相对的, 转录因子*SPL*在*bam1 bam2*突变体花药中的表达范围增大, 从原本仅在孢原细胞中表达扩大为在几乎所有的L2层细胞中都有表达. *SPL*与*BAM1/2*在彼此突变体中表达水平和表达范围的变化, 暗示SPL或许在特定区域内正向调控并促进BAM1/2的表达, 而BAM1/2则反过来在某些区域对SPL的表达发挥抑制作用, 推测两者之间可能存在负反馈调节环路[38](图2).

2020年, 李梦雨等人[39]在《复旦学报: 自然科学版》

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0288

发表论文, 通过大量翔实的转录组数据分析, 系统解析了拟南芥花药发育关键调控因子SPL和受体激酶BAM1/2的功能关系与下游调控网络. 研究数据显示, SPL与BAM1/2在花粉发育、脂质转运和花粉外壁搭建通路等调控方向一致, 其中, SPL主导花原基的发育, 通过BAM1/2激活绒毡层发育通路(DYT1-bHLH010/089-AMS-MS1), 并调控孢粉素合成基因(*CYP703A2*和*CALS5*), 影响花粉育性; 而BAM1/2以冗余方式调控细胞壁组建(如果胶裂解酶、木葡聚糖酶)和脂质转运基因(如LTP家族), SPL通过BAM1/2间接调控该过程.

3.4 TPD1-EMS1-SERK1/2配基-受体-共受体复合物调控绒毡层分化

绒毡层的正常形成过程, 受到富含亮氨酸重复受体蛋白激酶EXCESS MICROSPOROCYTES 1 (EMS1)/EMTRA SPOROGENOUS CELLS (EXS)及其共受体SOMATIC EMBRYOGENESIS RECEPTOR-LIKE KINASE 1(SERK1), SOMATIC EMBRYOGENESIS RECEPTOR-LIKE KINASE 2(SERK2)以及配体TAPETUM DETERMINANT 1(TPD1)的协同调控[40~46], 通过对*ems1*突变体花药的切片显微观察可以发现, 突变体花药中额外产生的小孢子母细胞分布于原本绒毡层所处的位置, 而且统计数据显示, *ems1*花药中小孢子母细胞的总数与野生型中绒毡层细胞和小孢子母细胞的总数接近, 据此有理由推测这些额外的小孢子母细胞大概率是由绒毡层前体细胞分化而来[40,42]. *tpd1*及*serk1 serk2*突变体花药呈现出与*ems1*相似的表型, 小孢子母细胞数量过多, 而绒毡层无法正常分化形成, 植株雄性不育.

*EMS1*和*TPD1*在花药早期表达情况类似, 最早在第2期花药的孢原细胞中表达, 随后在造孢细胞和周缘细胞中都有表达, 并在5期之后, 表达水平逐渐降低至消失. 二者不同之处在于, 第5期时, *EMS1*在绒毡层高表达, 而在小孢子母细胞中表达更低; *TPD1*在第5期早期在小孢子母细胞中的表达水平更高, 在绒毡层中的表达水平更低, 而第5期晚期时在小孢子母细胞与绒毡层细胞中表达水平相似[41,42].

研究表明, TPD1能够与EMS1互作, 诱导EMS1磷酸化并增强EMS1的激酶活性; 此外, EMS1和SERK1/2形成异质复合物, 作为TPD1的受体传递胞间信号. 由花粉母细胞产生并分泌的TPD1作为绒毡层形成的促进信号, 被绒毡层前体细胞膜上受体EMS1/EXS-SERK1/2接受, 并通过EMS1与SERK1之间的磷酸化转移, 将胞外信号向胞内传递, 实现花药体细胞与花粉母细胞间的信息交流, 最终促进绒毡层细胞的形成(图2).

EMS1的胞内下游调控通路长期以来未被明确解析, 2017年, Huang等人[47]证实: 蛋白β-carbonic anhydrases(βCAs)可被EMS1磷酸化修饰, 进而介导EMS1信号向胞内传递. 2019年, Chen等人[48]发现*BES1*功能获得性突变体能够部分恢复*ems1*, *tpd1*, *serk1/2*等突变体的育性, 进一步的生化和遗传证据证明BES1家族是EMS1-TPD1-SERK1/2通路的下游因子, TPD1-EMS1-SERK1/2通路能够激活BES1并调控其核定位, 进一步调控*SPL*, *DYT1*等基因的转录. 这一结果首次揭示了BES1家族被两类受体激酶通路共享, 独立调控不同发育过程, 同时也阐明了EMS1-TPD1-SERK1/2通路从受体到转录因子的完整信号链[49].

同样地, TPD1-EMS1-SERK1/2配基-受体-共受体复合物在水稻、玉米等作物中的同源基因已被发现, 已有研究表明, 这一配基-受体关系在这些物种中广泛存在, 并在植物雄性育性维持方面执行相似的功能. 例如, 水稻的*tpd1*突变体同样存在绒毡层发育异常、花粉无法正常形成等育性缺陷表型. Zhang团队[50]发现TAPETUM DEGENERATION RETARDATION (TDR)作为富含亮氨酸重复序列的受体样蛋白激酶, 通过调控一些关键转录因子和代谢酶的表达, 不仅在调控水稻绒毡层细胞适时退化中起关键作用, 对于维持正常的脂肪族代谢过程(孢粉素合成)也至关重要.

3.5 BRI1-BES1参与调控花药绒毡层分化

BRASSINOSTEROID INSENSITIVE 1(BRI1)作为一种富含亮氨酸重复受体样蛋白激酶, 在调节植物生长发育过程中起着至关重要的作用. BRI1是感知和传递BR信号的关键受体激酶, BR结合BRI1并触发BRI1和BRI1-ASSOCIATED RECEPTOR KINASE 1 (BAK1)之间的磷酸基团的转移, 激活它们的激酶活性[51~53]. 经过一系列磷酸化级联反应, BRASSINOSTEROID INSENSITIVE 2(BIN2)去磷酸化失活, BZR1和BES1则被protein phosphatase 2A(PP2A)去磷酸化. 非磷酸化的BZR1和BES1会在细胞核内积累并与目标基因的启动子结合, 以促进BR响应基因的表达[54~56].

最近的研究发现, 除了在BR信号通路中发挥作

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0288

用, BZR1/BES1转录因子家族成员在绒毡层发育中也扮演重要角色. Chen等人[48]观察到, BZR1/BES1家族五重基因突变体(*qui-1*)花药中存在一个未完全发育的类似绒毡层的细胞层, 突变体中小孢子异常增大, 数目增多, 由于缺少绒毡层的支持, 小孢子无法正常发育为四分体, 最终死亡, 造成雄性不育; 但这种育性缺陷在*bri1 brl1 brl3*三基因突变体中并未观察到, 这暗示BES1家族可能在BR信号之外独立发挥作用来调控绒毡层发育.

Zheng等人[57]于2019年发现, EMS1与BRI1的胞内激酶结构域可以相互替换, 行使类似的功能, 并且共享底物BRASSINOSTEROID-SIGNALING KINASEs (BSKs), 这些结果表明二者可能激活共同的下游信号通路, 并且具有共同的进化起源. 研究揭示了TD1-EMS1通过与BRI1共享信号通路, 调节转录因子BZR1/BES1的磷酸化水平, 从而实现对花药绒毡层的调控.

4　绒毡层发育的内稳态调控

绒毡层是花药中直接包裹小孢子母细胞的细胞层, 在花药发育的第5期由内层次级周缘细胞分化形成初生绒毡层, 在花药发育的第6期, 绒毡层细胞先进行核内DNA复制, 此时细胞呈现双核状态, 为大规模物质合成和储备做准备; 当小孢子母细胞完成减数分裂形成四分体, 绒毡层即进入活跃的物质合成和旺盛分泌的单核期; 从花药发育的第10期开始, 绒毡层液泡化, 启动细胞程序性死亡, 最终降解. 绒毡层对花粉发育的重要贡献体现在多个层面: 首先, 绒毡层既能通过生产siRNA, 维持生殖细胞减数分裂的正常进行, 又能通过分泌胼胝质酶来促进四分体释放出游离的小孢子, 其次, 绒毡层能为小孢子母细胞发育提供必要的营养物质和信号分子作为物质合成的主要场所和储存的“临时仓库”, 绒毡层能够合成孢粉素前体并转运至小孢子, 参与调控花粉壁各层的物质生产、运输及组装[58,59]. 由此可见, 绒毡层是花药发育过程中不可或缺的“生物合成工厂”和“精密调控中心”, 绒毡层分化和发育异常, 常常导致花药发育受到影响[60,61].

4.1　DYT1-bHLH010/089/091-MYB35-AMS通路调控绒毡层功能

近几十年来的研究揭示了一系列在绒毡层的功能维持过程发挥重要作用的基因和调控通路. 目前研究比较深入的是一条由多个bHLH家族和MYB家族转录因子组成的遗传通路: DYT1-bHLH010/bHLH089/bHLH091-MYB35-AMS-MYB103/MYB80-MS1(图3). 其中, *DYSFUNCTIONAL TAPETUM 1*(*DYT1*)与*ABORTED MICROSPORES*(*AMS*)两个基因, 编码产物同属于bHLH家族转录因子, *DEFECTIVE IN TAPETAL DEVELOPMENT AND FUNCTION1*(*TDF1*/*MYB35*)和*MALE STERILITY 188*(*MYB103*/*MYB80*)两个基因, 编码产物均为R2R3类的MYB转录因子, *MALE STERILITY 1*(*MS1*)编码带有PHD-finger结构域的转录因子. 其中, DYT1是目前发现的最早的特异在绒毡层表达且调控绒毡层功能的转录因子, 位于上述遗传通路的最上游, 调控共计2000个以上的花药基因的表达, 因此被认为是拟南芥绒毡层发育的“门控因子”(gate-keeper). 基于转录组及RT-PCR的研究表明, 在*spl*突变体花序中, DYT1的表达几乎检测不到; 在*ems1*突变体花序中, DYT1的表达水平大约只有野生型的17%, 这说明DYT1位于SPL和EMS1的遗传下游[62]. *DYT1*主要在第4~6期花药的绒毡层表达. 其各生态型背景的功能缺失突变体均表现为花药中绒毡层细胞异常增大且提前液泡化, 且绒毡层细胞液泡化现象随着花药发育而不断加重, 这一异常最终会导致花粉母细胞无法正常完成减数分裂、也不能形成小孢子, 因此突变体花药不能形成成熟的花粉粒, 最终表现为植株雄性不育[62].

DYT1可以与包括AMS, bHLH010, bHLH089和bHLH091在内的bHLH家族的多个转录因子形成异源二聚体[63]. 在这些转录因子中, bHLH010, bHLH089和bHLH091三者在蛋白序列和表达模式上高度相似, 功能冗余地调控绒毡层发育. *bHLH010*, *bHLH089*和*bHLH091*单基因突变体花药发育正常, 双基因突变体和三基因突变体花药会出现与*dyt1*突变体花药相似的发育异常表型: 绒毡层细胞液泡化膨胀挤压花粉母细胞, 胼胝质变薄, 减数分裂细胞无法完成细胞质分裂最终降解等[64,65]. 研究发现, *bHLH010*, *bHLH089*和*bHLH091*表达时间略晚于*DYT1*, 三者在花药发育第5期的绒毡层和小孢子母细胞中存在相对微弱的表达信号, 在第6期表达水平升高, 并在第7期的绒毡层和小孢子母细胞中的表达均达到峰值, 后续表达信号逐渐减弱[66].

研究证实, DYT1蛋白能直接结合到*MYB35*的启动子区域, 因此, MYB35被认为是DYT1的直接下游.

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0288

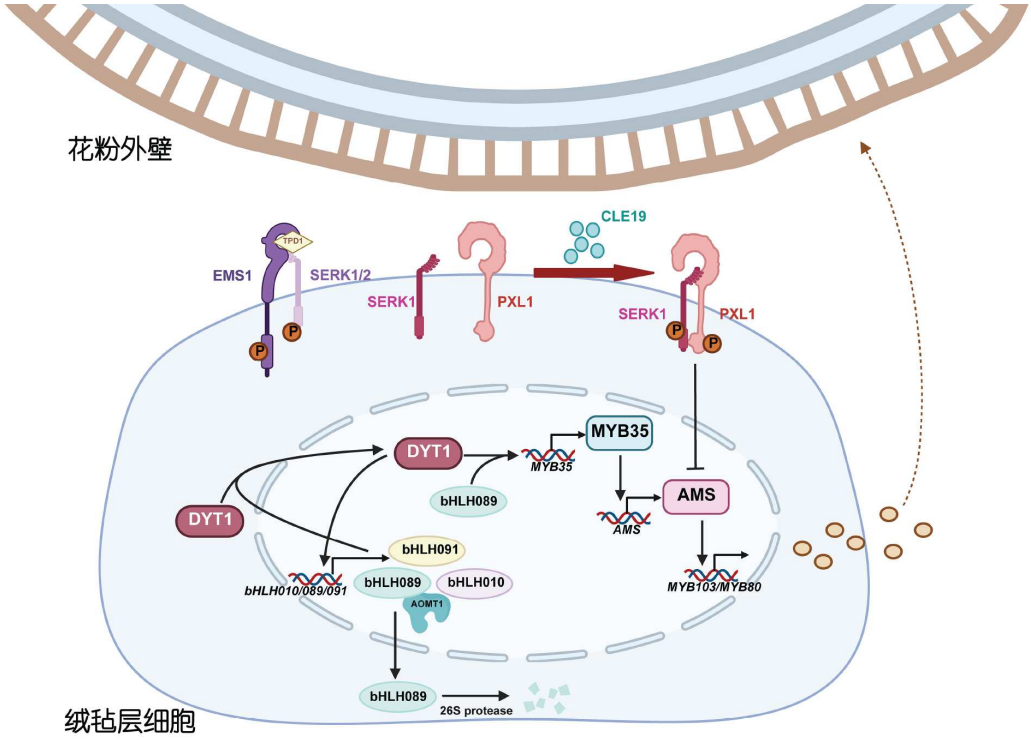


图 3 花药绒毡层功能稳态的维持机制
Figure 3 Mechanisms maintaining functional homeostasis of the anther tapetum

MYB35作为转录因子能够启动下游基因*AMS*的表达, AMS是bHLH转录因子家族的另一个重要成员, 而且MYB35和AMS之间存在相互作用, 二者形成的蛋白复合物能启动AMS调控下游基因的表达[63]. AMS又能激活下游*MYB103*/*MYB80*, *MS1*等转录因子的表达[67~69], 2007年Ito等人[70]证实MS1为转录激活因子, 并通过地塞米松诱导实验验证*MYB99*很可能是MS1的直接下游靶基因. 2016年Cui等人[71]发现DYT1同源二聚体能直接结合*MS1*的启动子区域, DYT1与bHLH091形成的异源二聚体对该启动子具有更强的结合能力.

在豆科植物蒺藜苜蓿等其他物种中的研究进一步拓展了人们对花药发育保守调控机制的认识. 研究表明, 拟南芥中DYT1-bHLH介导的绒毡层调控通路在陆生植物中具有高度保守性, 蒺藜苜蓿中同样存在功能同源的两类bHLH转录因子亚家族, 二者通过形成保守的调控模块参与花药发育过程. 这些转录因子主要在绒毡层中特异表达, 通过转录级联调控与蛋白互作协同维持绒毡层的正常分化与程序性降解, 进而保障小孢子发育及花粉壁形成, 其功能异常会直接造成花药发育缺陷并引发雄性不育. 这一结果说明, 以两类绒毡层bHLH蛋白为核心的调控模式并非十字花科植物所特有, 而是在植物有性生殖进化过程中保守的关键调控通路, 进一步证实了这一调控模块的保守性和重要性, 为作物雄性不育系的培育提供了保守的靶标基因[72].

4.2 DYT1-bHLHs前馈和正反馈环调控绒毡层转录网络迅速放大

有意思的是, 研究人员发现, 作为转录因子的DYT1在表达的早期(花药4~5期), 并不是表现出特异的细胞核定位, 而是呈现出在细胞质也存在大量积累的现象; 直到第6期, 才逐渐呈现绒毡层特异的细胞核定位. 那么这种特殊的亚细胞分布动态有特殊的功能意义吗? 研究表明, DYT1过早全部入核或者不入核均破坏其功能而导致雄性育性下降, 表明这一核质分布动态是一个严格受调控且功能重要的过程[71]. 进一步挖掘, 鉴定到DYT1和bHLH010/089/091间的“前馈”(feed-forward)和“正反馈”(positive feed-back)环路, 并揭示了两种调节环路在维持绒毡层转录网络的快速激活中发挥重要作用, DYT1能激活*bHLH010/089/091*

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0288

这三个基因的转录，而翻译出的bHLH010/089/091蛋白一方面能促进DYT1大量入核, 形成“正反馈环”快速放大DYT1的功能[71,73,74]; 另一方面, bHLH010/089/091和DYT1直接相互作用, 以异源复合物的形式直接调控下游基因的表达(图3)[66].

2020年，Fu等人[65]首次揭示了DYT1-bHLH089异源二聚体特异性识别TCATGTGC E-box，明确了其直接激活花药发育的关键靶基因(*ATA20*, *EXL4*, *MEE48*)的分子基础. 这种正反馈环的机制不仅提高了系统的响应速度, 还增强了系统的稳定性. 在正常条件下, 正反馈环能够快速启动并维持绒毡层发育所需基因的高表达水平，而正在面临基因突变或环境压力等异常情况下，该系统也能够应对潜在的干扰，确保绒毡层发育的精确性和高效性.

更重要的是，国内外多个实验室共同的研究表明, 调控花药绒毡层发育的上述“前馈”和“正反馈”环路调控机制在单、双子叶植物间非常保守. 水稻中的基因*ETERNAL TAPETUM 1*(*EAT1/OsbHLH141*)和*TDR INTERACTING PROTEIN 2*(*TIP2/OsbHLH142*)与拟南芥中的*bHLH010/089/091*同源，*TDR*与*AMS*同源，这些基因同样参与调控花药中绒毡层的发育. 但与*bHLH010/089/091*不同的是, *EAT1*和*TIP2*各自单突变体的花药便出现绒毡层的程序性死亡异常, 即EAT1和TIP2具有各自独特的功能. 拟南芥中bHLH089和bHLH091与AMS相互作用，水稻中EAT1，TIP2与TDR之间也存在相互作用. 同拟南芥中的“前馈”环路相似, 水稻中TIP2能够结合到TDR和EAT1的启动子区域，激活TDR和EAT1的表达[75,76].

4.3　以转录因子ZmMS1为核心的反馈抑制环

在玉米绒毡层调控网络中，发现了一个精密的、以转录因子*ZmMS1*为核心的反馈抑制环. 在玉米花药发育至单核小孢子期时，位于绒毡层细胞中的转录因子*ZmbHLH51*首先被激活，从而启动下游的*ZmMYB84*基因表达，ZmMYB84再激活下游的*ZmMS7*基因，最终, 由ZmMS7激活本网络的核心——*ZmMS1*基因的表达，实现ZmMS1蛋白的产生. 然而，被生产出来的ZmMS1蛋白作为一个转录抑制子, 会识别并结合到上游*ZmbHLH51*，*ZmMYB84*和*ZmMS7*三个基因的启动子区域, 直接抑制它们的转录. 由此, 便形成了一个完整的ZmbHLH51-ZmMYB84-ZmMS7-ZmMS1反馈抑制环. 在这一精密的调控网络中，ZmMS1像一个智能刹车, 被上游信号“唤醒”后, 立即反过来关闭唤醒自己的信号源, 防止整个系统过度激活.

同时，ZmMS1及其上游激活因子ZmMYB84，共同调控下游*ZmACSN2/3*，*ZmPKSB*，*ZmTKPR1-1/-2*等孢粉素合成相关基因以及脂质从头合成过程中的关键催化酶ZmENR1，ZmHAD1等的表达[77,78]. 值得注意的是, ZmMS1与ZmMYB84对下游的调控方向是相反的, ZmMYB84作为激活因子，负责开启这些代谢基因的表达；而ZmMS1作为抑制因子，负责在适当时机关闭它们, 两者协同, 确保了原料生产的及时启动与精确终止.

在水稻和拟南芥中，虽然*ZmMs1*直系同源基因功能不同, 但存在功能类似的其他LBD转录抑制子(如水稻的*OsLBD37-like*)，能以相似方式调控其保守的上游激活通路，暗示该调控模式在开花植物中可能具有普适性[79,80].

4.4　甲基转移酶AOMT1调控绒毡层转录网络稳态

甲基转移酶家族成员caffeoyl coenzyme A *O*-methyltransferase 1(CCoAOMT1)之前曾被报道参与调控维管束中木质素合成过程, 但直到2024年之前, 研究人员并未发现过其在调控转录因子活性方面的功能. 最新研究发现, *CCoAOMT1*在花药绒毡层细胞中高表达, 广泛分布于细胞质膜、内质网和细胞核中. 进一步研究表明，CCoAOMT1可以与bHLH010/089/091相互作用, 促进上述bHLH转录因子的出核降解, 从而从翻译后水平作为“刹车”机制负调控转录因子的功能. 过表达*CCoAOMT1*的转基因植株表现出与*bhlh010/089*双突变株相似的表型，包括花粉粒萎缩、数目减少, 花粉萌发率极低, 果荚短缩; 而在*bHLH089*过表达的花药发育异常的植株中引入*CCoAOMT1*的表达，则可以降低bHLH089的蛋白量，从而将植株育性恢复至野生型的正常发育状态[81]. 上述结果表明来自CCoAOMT1的“刹车”机制对于维持绒毡层转录网络稳态以及花粉发育至关重要.

5　小孢子分泌CLE19小肽信号反馈调控绒毡层转录网络

在拟南芥中，不仅绒毡层自身通过“前馈”环路、“正反馈”环路，以及“刹车”机制维持绒毡层转录

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0288

网络及功能的稳态, 发育中的小孢子也通过分泌胞间信号反馈调控绒毡层转录网络[82,83].

2017 年, Wang等人[82]发现*CLAVATA3*/*EMBRYO SURROUNDING GERION*(*CLE*)家族小肽的7个成员功能冗余地反馈调控绒毡层功能. CLE小肽家族是目前拟南芥中鉴定到的最大的小肽家族之一[84~86], 广泛参与植物生长发育的多个过程, 尤其是在分生组织中干细胞的增殖和分化过程中发挥重要功能[87,88]. 基于*cle19-1*和*cle19-2*突变体和*DN-CLE19*和*CLE19-OX*转基因材料的进一步研究发现, CLE19在绒毡层发育, 特别是孢粉素的生物合成和花粉外壁的形成中起负调控作用: *cle19*和*DN-CLE19*突变体的花粉外壁呈孢粉素过度填充表型; 而*CLE19-OX*突变体花粉粒表面存在明显缺陷, 网格结构无法正常形成. 由此可见, CLE19水平异常会影响正常花粉外壁结构的搭建. 以上结果暗示, 将CLE19维持在正常水平对于花粉壁发育是必不可少的.

进一步的遗传和转录组比较数据显示, *CLE19*负调控*AMS*及其下游基因*MYB103*/*MYB80*和*MS1*的表达. *DN-CLE19*和*cle19*突变体中*AMS*过表达导致花粉外壁形成异常沉积, 相反, *CLE19*的过表达会导致*AMS*及其下游基因被抑制, 呈现花粉外壁缺失表型. 此外, *ams*(+/−)杂合突变体可以部分缓解*DN-CLE19*导致的花粉外壁填充表型. 这些结果暗示, CLE19小肽在mRNA水平上抑制关键基因*AMS*的表达, 为绒毡层转录网络提供“刹车”功能, 维持花粉外壁的正常形态.

然而, 细胞外CLE信号如何被接收并转化为细胞内信号以调节绒层转录网络呢? 最新研究发现, 小孢子分泌的CLE19小肽作为胞间信号直接与位于绒毡层细胞膜上的受体样激酶PHLOEM INTERCALATED WITH XYLEM-LIKE 1(PXL1)相互作用, 诱导PXL1磷酸化, 并促进PXL1与SERK共受体的相互作用. 由此将胞外的CLE19信号转导至胞内信号通路. *PXL1*与*SERK*突变体均表现出与*DN-CLE19*类似的花粉外壁填充, 且花粉外壁相关转录因子和生物酶基因表达显著增加. 此外, *DN-PXL1*突变体明显缓解了CLE19过表达导致的花粉外壁缺陷. 以上结果有力地支持了PXL1和SERKs分别作为CLE19的受体和共受体来控制正常花粉发育和花粉外壁形成这一模式[89].

那么, 细胞外信号CLE19小肽及其受体和共受体如何完成从膜到核的信号传递? 进一步研究发现CLE小肽激素通过和BR激素拮抗调控共同的BSL-BIN2-BES1信号传导轴而共同维持花粉发育的稳态[22]. 有意思的是, CLE19小肽并不影响BR的合成, 也不破坏BR-BRI-BAK1配基受体复合物的活性. 不同于BR信号通过BSU1促进BIN2的去磷酸化, 从而抑制BIN2对BES1的磷酸化修饰, 并最终使BES1更多地在细胞核内保持非磷酸化的活性状态; CLE19小肽通过激活其受体PXL1而直接招募磷酸酶BSU1-like 1/2/3(BSL/2/3)及GSK3样激酶BIN2, 促进转录因子BES1的S219和S223位点磷酸化及BES1出核降解, 并最终抑制下游MYB35/TDF, AMS1等核心转录因子及相关转录网络表达水平[22]. CLE19小肽信号和BR激素信号协同作用, 一“阴”一“阳”相互拮抗, 精准地调控转录网络的稳态, 从而保障了植物在复杂环境下正常的雄性育性.

6 展望

近年来在花药发育与雄性生殖细胞形成的遗传与分子机制方面取得了显著进展, 特别是陆续鉴定到多个转录因子、受体样激酶、小肽类信号分子及植物激素等关键调控因子在不同层面参与调控花药组织分化与生殖细胞命运决定. 然而, 越来越多的证据表明, 雄性生殖细胞发育并非由若干孤立信号通路的线性叠加所驱动, 而是依赖多层级调控网络之间的动态整合与精密协同. 不同信号模块通过反馈调节、信号交叉与时空表达控制, 共同维持花药组织分化与生殖细胞建立过程中的发育稳态. 这种稳态并非静态平衡, 而是一种在多重调控因素扰动下仍能保持系统鲁棒性的动态稳定状态.

此外, 表观遗传调控机制逐渐成为花药发育研究的前沿热点. 特别是小RNA(sRNA)与染色质修饰在花药发育的作用日益凸显, 其调控贯穿于胞间通讯、基因组编程及环境响应等多个层面, 构建出复杂而有序的表观调控网络. 在玉米中, phasiRNA构成了一个庞大而精准的调控体系: 21-nt phasiRNA能在特定发育时期大规模沉默数百个靶mRNA[90], 而新发现的减数分裂前24-nt phasiRNA则进一步拓展了其功能多样性[91]. 在水稻中, 通过对花药10个发育阶段的phasiRNA动态图谱的系统绘制, 揭示了siRNA调控网络在时空层面的精细组织, 强化了sRNA在花药发育稳态维持中的关键地位[92]. 在拟南芥中, DNA甲基化与组蛋白修饰通过

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0288

级联调控通路协同作用，激活下游花药发育关键基因，表明表观遗传机制可以作为全局“调控开关”而协调发育程序[93]. 2021年在拟南芥的研究进一步揭示, 绒毡层能特异地产生24-nt siRNA，并通过跨细胞运输至生殖细胞，引导生殖细胞发生位点特异性的DNA甲基化重编程. 这一过程不仅直接调控减数分裂相关键基因的表达、维护基因组完整性，而且能够将建立的甲基化模式遗传至下一代. 这种由绒毡层主导、sRNA介导的跨细胞表观遗传调控模式，与动物生殖细胞中的piRNA通路在功能逻辑上高度相似，暗示其可能代表生命演化进程中保守而核心的生殖调控策略[94].

尽管如此，花药发育领域仍存在诸多尚未解决的关键科学问题. 长期以来的研究多依赖反向遗传学策略，通过突变体筛选和功能分析揭示基因功能，虽极大推动了机制解析，但对于系统层面的网络结构与动态调控规律仍缺乏整体认知. 特别是花药发育早期的一些决定性事件分子基础尚不清晰. 例如：孢原细胞的分子特征和标志物究竟为何？驱动雄蕊原基中孢原细胞启动的最早信号是什么，又来源于何处？不同细胞类群如何在保持位置效应的同时实现协同发育？为什么花药是四个药室而非三个或五个药室？药室数目的形成是否由内源性图式决定，还是由空间机械约束与信号梯度共同塑造？这些问题的深入解析，将有助于从根本上理解雄性生殖系统建立的发育逻辑.

为了回答以上问题，未来研究可从以下几个方面深入推进:

(1) 结合系统生物学与定量建模方法, 构建花药发育调控网络的动态模型，解析关键节点、反馈环及网络稳定性来源, 从系统层面揭示发育稳态的形成机制;

(2) 利用单细胞转录组、空间转录组及单细胞表观组学技术，精细解析花药早期发育阶段的细胞类型特异性调控程序与时空分化轨迹，重建细胞谱系与信号传播路径;

(3) 通过单子叶与双子叶植物的比较基因组与功能分析，识别保守的核心调控模块与物种特异的演化创新机制，从进化角度理解生殖系统调控网络的形成与优化;

(4) 整合环境信号响应机制, 探索温度、光周期及逆境胁迫对花药发育稳态的影响，以揭示生殖发育与环境适应之间的调控耦合关系.

总体而言，深入理解雄性生殖细胞发育过程中发育稳态的建立、维持与调节机制，将推动植物生殖发育理论由“基因功能解析”向“系统网络整合”阶段转型. 这不仅有助于完善植物生殖发育的理论体系，也将为作物育性调控、杂交制种技术优化以及抗逆稳产育种策略提供坚实的分子基础和调控靶点.

参考文献

1 Ma H. Molecular genetic analyses of microsporogenesis and microgametogenesis in flowering plants. Annu Rev Plant Biol, 2005, 56: 393–434

2 Hafidh S, Honys D. Reproduction multitasking: the male gametophyte. Annu Rev Plant Biol, 2021, 72: 581–614

3 Johnson M A, Harper J F, Palanivelu R. A fruitful journey: pollen tube navigation from germination to fertilization. Annu Rev Plant Biol, 2019, 70: 809–837

4 Li X, Zhu B, Lu Y, et al. DNA methylation remodeling and the functional implication during male gametogenesis in rice. Genome Biol, 2024, 25: 84

5 Zhang L, Wang L, Yang Y, et al. Analysis of *Arabidopsis* floral transcriptome: detection of new florally expressed genes and expansion of Brassicaceae-specific gene families. Front Plant Sci, 2015, 5: 802

6 Lu J N, Ye J Y, Xu J X, et al. Quantitative proteomics analysis reveals the signaling networks downstream of EMS1 in the regulation of anther development in *Arabidopsis* (in Chinese). Plant Physiol J, 2017, 53: 1287–1296 [陆佳楠, 叶娟英, 许俊旭, 等. 定量蛋白质组学方法揭示受体蛋白激酶EMS1调控拟南芥花药发育的下游信号网络. 植物生理学报, 2017, 53: 1287–1296]

7 Ran L W, Fu Y, Wang M H, et al. Investigation on the function and possible mechanism of light signal in anther development based on transcriptome and protein interaction network analyses (in Chinese). Plant Physiol J, 2019, 55: 159–168 [阮林伟, 付营, 王梦涵, 等. 基于转录组和蛋白互作网络分析光信号在花药发育过程中的功能和可能机制. 植物生理学报, 2019, 55: 159–168]

8 Lu J, Fu Y, Li M, et al. Global quantitative proteomics studies revealed tissue-preferential expression and phosphorylation of regulatory proteins in *Arabidopsis*. Int J Mol Sci, 2020, 21: 6116

9 Smyth D R, Bowman J L, Meyerowitz E M. Early flower development in *Arabidopsis*. Plant Cell, 1990, 2: 755–767

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0288

10 Ge X, Chang F, Ma H. Signaling and transcriptional control of reproductive development in *Arabidopsis*. Curr Biol, 2010, 20: R988–R997
11 Lenhard M, Bohnert A, Jürgens G, et al. Termination of stem cell maintenance in *Arabidopsis* floral meristems by interactions between WUSCHEL and AGAMOUS. Cell, 2001, 105: 805–814
12 Sun B, Xu Y, Ng K H, et al. A timing mechanism for stem cell maintenance and differentiation in the *Arabidopsis* floral meristem. Genes Dev, 2009, 23: 1791–1804
13 Sanders P M, Bui A Q, Weterings K, et al. Anther developmental defects in *Arabidopsis thaliana* male-sterile mutants. Sexual Plant Reprod, 1999, 11: 297–322
14 Chang F, Wang Y, Wang S, et al. Molecular control of microsporogenesis in *Arabidopsis*. Curr Opin Plant Biol, 2011, 14: 66–73
15 Yang Z H, An Z X, Wu D X, et al. Research and application progress on male sterility of rice (in Chinese). Acta Agric Nucl Sin, 2025, 39: 531–545 [杨紫涵, 安增旭, 吴殿星, 等. 水稻雄性不育的研究和应用进展. 核农学报, 2025, 39: 531–545]
16 Feng J H, Lu Y G, Liu X D, et al. Pollen development and its stages in rice (*Oryza sativa* L.) (in Chinese). Chin J Rice Sci, 2001, 15: 21–28 [冯九焕, 卢永根, 刘向东, 等. 水稻花粉发育过程及其分期. 中国水稻科学, 2001, 15: 21–28]
17 Mohapatra P K, Sarkar R K, Panda D, et al. Staging of rice plant growth and development. In: Tillering Behavior of Rice Plant. Singapore. Singapore: Springer Nature, 2025. 105–139
18 Marchant D B, Walbot V. Anther development—the long road to making pollen. Plant Cell, 2022, 34: 4677–4695
19 Han Y, Hu M, Ma X, et al. Exploring key developmental phases and phase-specific genes across the entirety of anther development in maize. J Integr Plant Biol, 2022, 64: 1394–1410
20 Ito T, Wellmer F, Yu H, et al. The homeotic protein AGAMOUS controls microsporogenesis by regulation of *SPOROCYTELESS*. Nature, 2004, 430: 356–360
21 Li X, Lian H, Zhao Q, et al. MicroRNA166 monitors *SPOROCYTELESS/NOZZLE* for building of the anther internal boundary. Plant Physiol, 2019, 181: 208–220
22 Wang S, Zhang S, Yu Y, et al. CLE19 suppresses brassinosteroid signaling output via the BSL-BIN2 module to maintain BES1 activity and pollen exine patterning in *Arabidopsis*. J Integr Plant Biol, 2025, 67: 3216–3230
23 Zheng Y, Wang D, Ye S, et al. Auxin guides germ-cell specification in *Arabidopsis* anthers. Proc Natl Acad Sci USA, 2021, 118: e2101492118
24 Zhao F, Zheng Y F, Zeng T, et al. Phosphorylation of SPOROCYTELESS/NOZZLE by the MPK3/6 kinase is required for anther development. Plant Physiol, 2017, 173: 2265–2277
25 Simonini S, Deb J, Moubayidin L, et al. A noncanonical auxin-sensing mechanism is required for organ morphogenesis in *Arabidopsis*. Genes Dev, 2016, 30: 2286–2296
26 Sessions A, Nemhauser J L, McCall A, et al. *ETTIN* patterns the *Arabidopsis* floral meristem and reproductive organs. Development, 1997, 124: 4481–4491
27 Kuhn A, Ramans Harborough S, McLaughlin H M, et al. Direct ETTIN-auxin interaction controls chromatin states in gynoecium development. eLife, 2020, 9: e51787
28 Yang Q, Wang J, Zhang S, et al. ARF3-mediated regulation of SPL in early anther morphogenesis: maintaining precise spatial distribution and expression level. Int J Mol Sci, 2023, 24: 11740
29 Toriba T, Suzaki T, Yamaguchi T, et al. Distinct regulation of adaxial-abaxial polarity in anther patterning in rice. Plant Cell, 2010, 22: 1452–1462
30 Chen L G, Gao Z, Zhao Z, et al. BZR1 family transcription factors function redundantly and indispensably in BR signaling but exhibit BRI1-independent function in regulating anther development in *Arabidopsis*. Mol Plant, 2019, 12: 1408–1415
31 Lian H, Li X, Liu Z, et al. HYL1 is required for establishment of stamen architecture with four microsporangia in *Arabidopsis*. J Exp Bot, 2013, 64: 3397–3410
32 Hord C L H, Sun Y J, Pillitteri L J, et al. Regulation of *Arabidopsis* early anther development by the mitogen-activated protein kinases, MPK3 and MPK6, and the ERECTA and related receptor-like kinases. Mol Plant, 2008, 1: 645–658
33 Wang D, Yang C, Wang H, et al. BKI1 regulates plant architecture through coordinated inhibition of the brassinosteroid and ERECTA signaling pathways in *Arabidopsis*. Mol Plant, 2017, 10: 297–308
34 He Z N, Wang S S, Ma H, et al. Peptide hormones CHAL, CLL1, and CLL2 are important for stamen develop ment in *Arabidopsis* (in Chinese). Plant Physiol J, 2016, 52: 10 [何卓娜, 王双双, 马红, 等. 胞外多肽激素基因CHAL/CLL1/CLL2在拟南芥雄蕊发育过程中发挥重要作用. 植

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0288

物生理学报, 2016, 52: 10]
35 He Y, He X, Wang X, et al. An EPFL peptide signaling pathway promotes stamen elongation via enhancing filament cell proliferation to ensure successful self-pollination in *Arabidopsis thaliana*. New Phytol, 2023, 238: 1045–1058
36 Cui Y, Hu C, Zhu Y, et al. CIK receptor kinases determine cell fate specification during early anther development in *Arabidopsis*. Plant Cell, 2018, 30: 2383–2401
37 DeYoung B J, Bickle K L, Schrage K J, et al. The CLAVATA1-related BAM1, BAM2 and BAM3 receptor kinase-like proteins are required for meristem function in *Arabidopsis*. Plant J, 2006, 45: 1–16
38 Hord C L H, Chen C, DeYoung B J, et al. The BAM1/BAM2 receptor-like kinases are important regulators of *Arabidopsis* early anther development. Plant Cell, 2006, 18: 1667–1680
39 Li M Y, Zhang Z B, Qi J, et al. Transcriptomic analyses revealed the functional relationship and regulatory networks of BAM1/2 and SPL in *Arabidopsis* anther development (in Chinese). J Fudan Univ (Nat Sci), 2020, 59: 13 [李梦雨, 张在宝, 戚继, 等. 转录组分析揭示BAM1/2与SPL调控拟南芥花药发育的功能关系及调控网络. 复旦学报: 自然科学版, 2020, 59: 13]
40 Canales C, Bhatt A M, Scott R, et al. EXS, a putative LRR receptor kinase, regulates male germline cell number and tapetal identity and promotes seed development in *Arabidopsis*. Curr Biol, 2002, 12: 1718–1727
41 Zhao D Z, Wang G F, Speal B, et al. The *EXCESS MICROSPOROCYTES1* gene encodes a putative leucine-rich repeat receptor protein kinase that controls somatic and reproductive cell fates in the *Arabidopsis* anther. Genes Dev, 2002, 16: 2021–2031
42 Yang S L, Xie L F, Mao H Z, et al. *TAPETUM DETERMINANT1* is required for cell specialization in the *Arabidopsis* anther. Plant Cell, 2003, 15: 2792–2804
43 Colcombet J, Boisson-Dernier A, Ros-Palau R, et al. *Arabidopsis* SOMATIC EMBRYOGENESIS RECEPTOR KINASES1 and 2 are essential for tapetum development and microspore maturation. Plant Cell, 2005, 17: 3350–3361
44 Yang S L, Jiang L, Puah C S, et al. Overexpression of *TAPETUM DETERMINANT1* alters the cell fates in the *Arabidopsis* carpel and tapetum via genetic interaction with *EXCESS MICROSPOROCYTES1/EXTRA SPOROGENOUS CELLS*. Plant Physiol, 2005, 139: 186–191
45 Huang J, Zhang T, Linstroth L, et al. Control of anther cell differentiation by the small protein ligand TPD1 and its receptor EMS1 in *Arabidopsis*. PLoS Genet, 2016, 12: e1006147
46 Li Z, Wang Y, Huang J, et al. Two SERK receptor-like kinases interact with EMS1 to control anther cell fate determination. Plant Physiol, 2017, 173: 326–337
47 Huang J, Li Z, Biener G, et al. Carbonic anhydrases function in anther cell differentiation downstream of the receptor-like kinase EMS1. Plant Cell, 2017, 29: 1335–1356
48 Chen W, Lv M, Wang Y, et al. BES1 is activated by EMS1-TPD1-SERK1/2-mediated signaling to control tapetum development in *Arabidopsis thaliana*. Nat Commun, 2019, 10: 4164
49 Shi H, Li X, Lv M, et al. BES1/BZR1 family transcription factors regulate plant development via brassinosteroid-dependent and independent pathways. Int J Mol Sci, 2022, 23: 10149
50 Zhang D S, Liang W Q, Yuan Z, et al. Tapetum degeneration retardation is critical for aliphatic metabolism and gene regulation during rice pollen development. Mol Plant, 2008, 1: 599–610
51 Li J, Wen J, Lease K A, et al. BAK1, an *Arabidopsis* LRR receptor-like protein kinase, interacts with BRI1 and modulates brassinosteroid signaling. Cell, 2002, 110: 213–222
52 Nam K H, Li J. BRI1/BAK1, a receptor kinase pair mediating brassinosteroid signaling. Cell, 2002, 110: 203–212
53 Wang X, Kota U, He K, et al. Sequential transphosphorylation of the BRI1/BAK1 receptor kinase complex impacts early events in brassinosteroid signaling. Dev Cell, 2008, 15: 220–235
54 Li J, Nam K H, Vafeados D, et al. *BIN2* , a new brassinosteroid-insensitive locus in *Arabidopsis*. Plant Physiol, 2001, 127: 14–22
55 Yin Y, Wang Z Y, Mora-Garcia S, et al. BES1 accumulates in the nucleus in response to brassinosteroids to regulate gene expression and promote stem elongation. Cell, 2002, 109: 181–191
56 He J X, Gendron J M, Sun Y, et al. BZR1 is a transcriptional repressor with dual roles in brassinosteroid homeostasis and growth responses. Science, 2005, 307: 1634–1638
57 Zheng B, Bai Q, Wu L, et al. EMS1 and BRI1 control separate biological processes via extracellular domain diversity and intracellular domain conservation. Nat Commun, 2019, 10: 4165

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0288

58 Yao X, Hu W, Yang Z N. The contributions of sporophytic tapetum to pollen formation. Seed Biol, 2022, 1: 1–13
59 Biswas R, Chaudhuri S. The tale of tapetum: from anther walls to pollen wall. Nucleus, 2024, 67: 611–630
60 Parish R W, Li S F. Death of a tapetum: a programme of developmental altruism. Plant Sci, 2010, 178: 73–89
61 Ariizumi T, Toriyama K. Genetic regulation of sporopollenin synthesis and pollen exine development. Annu Rev Plant Biol, 2011, 62: 437–460
62 Zhang W, Sun Y, Timofejeva L, et al. Regulation of *Arabidopsis* tapetum development and function by *DYSFUNCTIONAL TAPETUM1* (*DYT1*) encoding a putative bHLH transcription factor. Development, 2006, 133: 3085–3095
63 Feng B, Lu D, Ma X, et al. Regulation of the *Arabidopsis* anther transcriptome by DYT1 for pollen development. Plant J, 2012, 72: 612–624
64 Lai Z, Wang J, Peng S Q, et al. bHLH010/089 transcription factors control pollen wall development via specific transcriptional and metabolic networks in *Arabidopsis thaliana*. Int J Mol Sci, 2022, 23: 11683
65 Fu Y, Li M, Zhang S, et al. Analyses of functional conservation and divergence reveal requirement of bHLH010/089/091 for pollen development at elevated temperature in *Arabidopsis*. J Genet Genomics, 2020, 47: 477–492
66 Zhu E, You C, Wang S, et al. The DYT1-interacting proteins bHLH010, bHLH089 and bHLH091 are redundantly required for *Arabidopsis* anther development and transcriptome. Plant J, 2015, 83: 976–990
67 Xiong S X, Lu J Y, Lou Y, et al. The transcription factors MS188 and AMS form a complex to activate the expression of *CYP703A2* for sporopollenin biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. Plant J, 2016, 88: 936–946
68 Lou Y, Xu X F, Zhu J, et al. The tapetal AHL family protein TEK determines nexine formation in the pollen wall. Nat Commun, 2014, 5: 3855
69 Lu J Y, Xiong S X, Yin W, et al. MS1, a direct target of MS188, regulates the expression of key sporophytic pollen coat protein genes in *Arabidopsis*. J Exp Bot, 2020, 71: 4877–4889
70 Ito T, Nagata N, Yoshiba Y, et al. *Arabidopsis MALE STERILITY1* encodes a PHD-type transcription factor and regulates pollen and tapetum development. Plant Cell, 2007, 19: 3549–3562
71 Cui J, You C, Zhu E, et al. Feedback regulation of DYT1 by interactions with downstream bHLH Factors promotes DYT1 nuclear localization and anther development. Plant Cell, 2016, 28: 1078–1093
72 Zheng X, He L, Liu Y, et al. A study of male fertility control in *Medicago truncatula* uncovers an evolutionarily conserved recruitment of two tapetal bHLH subfamilies in plant sexual reproduction. New Phytol, 2020, 228: 1115–1133
73 Zhu J, Zhang G Q, Chang Y H, et al. AtMYB103 is a crucial regulator of several pathways affecting *Arabidopsis* anther development. Sci China Life Sci, 2010, 53: 1112–1122
74 Xu J, Yang C, Yuan Z, et al. The *ABORTED MICROSPORES* regulatory network is required for postmeiotic male reproductive development in *Arabidopsis thaliana*. Plant Cell, 2010, 22: 91–107
75 Niu N, Liang W, Yang X, et al. EAT1 promotes tapetal cell death by regulating aspartic proteases during male reproductive development in rice. Nat Commun, 2013, 4: 1445
76 Fu Z, Yu J, Cheng X, et al. The rice basic helix-loop-helix transcription factor TDR INTERACTING PROTEIN2 is a central switch in early anther development. Plant Cell, 2014, 26: 1512–1524
77 Yin Z, Wei X, Cao Y, et al. Regulatory balance between ear rot resistance and grain yield and their breeding applications in maize and other crops. J Adv Res, 2025, 75: 1–22
78 Zhang S, An X, Jiang Y, et al. Plastid-localized ZmENR1/ZmHAD1 complex ensures maize pollen and anther development through regulating lipid and ROS metabolism. Nat Commun, 2024, 15: 10857
79 Hou Q, An X, Ma B, et al. ZmMS1/ZmLBD30-orchestrated transcriptional regulatory networks precisely control pollen exine development. Mol Plant, 2023, 16: 1321–1338
80 An X, Fang C, Zhang S, et al. ZmMS1-orchestrated feedback repression loop regulates ZmACSN2/3-PKSB-TKPR1-1/-2 complex to ensure maize pollen development. Sci Bull, 2025, 70: 2421–2425
81 Lai Z, Wang J, Fu Y, et al. Revealing the role of CCoAOMT1: fine-tuning bHLH transcription factors for optimal anther development. Sci China Life Sci, 2024, 67: 565–578
82 Wang S, Lu J, Song X F, et al. Cytological and transcriptomic analyses reveal important roles of *CLE19* in pollen exine formation. Plant Physiol, 2017, 175: 1186–1202
83 Yu Y, Zhang S, Chang F. CLE peptides: key regulators of plant development and stress adaption. Seed Biol, 2025, 4: e009
84 Cock J M, McCormick S. A large family of genes that share homology with *CLAVATA3*. Plant Physiol, 2001, 126: 939–942

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0288

85 Jun J H, Fiume E, Roeder A H K, et al. Comprehensive analysis of *CLE* polypeptide signaling gene expression and overexpression activity in *Arabidopsis*. Plant Physiol, 2010, 154: 1721–1736
86 Oelkers K, Goffard N, Weiller G F, et al. Bioinformatic analysis of the CLE signaling peptide family. BMC Plant Biol, 2008, 8: 1
87 Fiers M, Ku K, Liu C. CLE peptide ligands and their roles in establishing meristems. Curr Opin Plant Biol, 2007, 10: 39–43
88 Laux T. The stem cell concept in plants: a matter of debate. Cell, 2003, 113: 281–283
89 Yu Y, Song W, Zhai N, et al. PXL1 and SERKs act as receptor-coreceptor complexes for the CLE19 peptide to regulate pollen development. Nat Commun, 2023, 14: 3307
90 Lian B, Huang T, Huang W, et al. Spatiotemporal regulation of target mRNA cleavage by 21-nt phasiRNAs in maize anthers. Proc Natl Acad Sci USA, 2025, 122: e2422647122
91 Zhan J, Bélanger S, Lewis S, et al. Premeiotic 24-nt phasiRNAs are present in the *Zea* genus and unique in biogenesis mechanism and molecular function. Proc Natl Acad Sci USA, 2024, 121: e2402285121
92 Jouni R, Henry C, Bélanger S, et al. Distinct classes of 21- and 24-nt phasiRNAs suggests diverse mechanisms of biogenesis and function in rice anther development. Plant Genome, 2025, 18: e70107
93 Yang H, Chang F, You C, et al. Whole-genome DNA methylation patterns and complex associations with gene structure and expression during flower development in *Arabidopsis*. Plant J, 2015, 81: 268–281
94 Long J, Walker J, She W, et al. Nurse cell derived small RNAs define paternal epigenetic inheritance in *Arabidopsis*. Science, 2021, 373: eabh0556

Advances and perspectives in the regulation of anther development

LIU YeQiao[1†], LI MengYu[1†], MA Hong[2] & CHANG Fang[1*]

[1] *State Key Laboratory of Genetics and Development of Complex Phenotypes, Institute of Plant Biology, School of Life Sciences, Fudan University, Shanghai 200438, China*
[2] *Department of Biology, Huck Institutes of the Life Sciences, Penn State University, University Park, State College, PA 16802, USA*
† *Contributed equally to this work*
* *Corresponding author, E-mail: fangchang@fudan.edu.cn*

Anther development is a central process in the sexual reproduction of angiosperms and directly determines plant fertility and crop yield. In recent years, genetic and molecular studies in model species, including *Arabidopsis thaliana*, rice (*Oryza sativa*), and maize (*Zea mays*), have identified numerous regulatory factors that control anther morphogenesis and pollen development. These include transcription factors, receptor-like kinases, small peptide ligands, and phytohormones, which function coordinately to regulate cell specification, tissue differentiation, and developmental progression within the anther. In this Review, we summarize current advances in understanding the molecular mechanisms that govern anther development. We focus on key developmental events, including anther primordium formation, locule number determination, coordinated differentiation of somatic and germ cells, tapetum development, and the intercellular communication and hormonal signaling pathways that regulate pollen formation. Particular attention is given to the integration of regulatory networks that ensure precise spatial and temporal control of cell fate decisions. By examining anther development from the perspective of network coordination and developmental homeostasis, we aim to provide a coherent framework for understanding how molecular pathways interact to maintain stable reproductive development. These insights not only advance fundamental knowledge of plant reproductive biology but also provide a foundation for precision breeding and the rational manipulation of reproductive traits in crops.

anther development, pollen formation, sexual reproduction, developmental homeostasis, tapetum, transcriptional regulation, CLE peptides, receptor-like kinases

doi: 10.1360/SSV-2025-0288

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0288