

果树花粉直感作用的研究进展*

The Research Advances of Metaxenia Effect in Fruit Tree

石磊¹, 马小军^{2,3**}, 赖家业¹, 莫长明²

SHI Lei¹, MA Xiao-jun^{2,3**}, LAI Jia-ye¹, MO Chang-ming²

(1. 广西大学林学院, 广西南宁 530005; 2. 广西药用植物园, 广西南宁 530023; 3. 中国医学科学院药用植物研究所, 北京 100094)

(1. Forestry College, Guangxi University, Nanning, Guangxi, 530005, China; 2. Guangxi Botanical Garden of Medical Plant, Nanning, Guangxi, 530023, China; 3. Institute of Medical Plant, Chinese Academy of Medical Sciences, Beijing, 100094, China)

摘要:综述果树生产中花粉直感对果实品质及果实成熟期的影响, 以及花粉直感作用机理的研究现状。建议今后应加强运用现代生物技术手段重点研究花粉直感现象的作用机理。

关键词:花粉直感 果实 品质 机理

中图分类号:Q944.42 **文献标识码:**A **文章编号:**1002-7378(2008)03-0220-05

Abstract: This paper summarizes the effects of metaxenia on fruit quality and fruit maturation period during the fruit production and the research status on action mechanism of metaxenia. Modern biotechnology means are suggested to be used in the studies on mechanism of metaxenia in the future.

Key words: metaxenia, fruit, quality, mechanism

杂交当代种子的胚乳表现父本遗传性状的现象称为直感^[1], 最早由 Focke 于 1881 年发现^[2]。不同品种授粉后, 花粉当年内能直接影响其受精形成的种子或果实发生变异的现象称为花粉直感^[3]。通常“直感”用来描述父本花粉对胚或者是胚乳的影响, 而“花粉直感”则是用来描述父本花粉对果实中母体组织的影响^[4]。花粉直感有两种情况, 一种是凡父本花粉在当年内直接影响母本受精后形成的种子, 使种子的形状、大小、颜色等发生变异, 叫做花粉种子直感, 例如板栗常有这种现象; 另外一种则是凡父本花粉在当年内直接影响果实的形状、成熟期、大小、颜色、风味及内在成分含量等, 叫做花粉果实直感, 例如枣椰子(伊拉克蜜枣)常有这种现象。花粉直感作用在生产上表现为有利和不利两方面, 其中有利的

方面包括提高作物产量、改善外在品质、提高内在成分含量等。因此, 研究花粉直感作用具有很重要的实际意义。本文综述果树生产中花粉直感对果实的影响以及花粉直感作用机理的研究进展, 以期为进一步的花粉直感研究提供参考。

1 花粉直感对果实的影响

1.1 花粉直感对果实外在品质的影响

沙海峰等^[5]选用 11 个梨品种为授粉品种, 以京白梨为母本进行人工授粉, 坐果率在 90% 以上的 5 个授粉组合间无显著性差异, 但是与其他组合相比均存在显著性差异; 不同授粉品种组合的花粉直感对京白梨果实重量有显著影响, 与对照相比, 大部分组合对果实的影响是正向的, 其中以金水 2 号最为明显, 比对照增重 76%, 另有 8 个授粉品种都使果实增重 10%~40%。郝荣庭^[6]研究发现, 用鸭梨等 5 个授粉品种为京白梨授粉, 结果鸭梨花粉授粉的京白梨果实体积显著增大, 果形保持了品种的固有特征; 用鸭梨、酥梨、莱阳小香水、大香水等 13 个品种花粉为荏梨授粉, 结果鸭梨授粉的荏梨果实最大; 新

收稿日期: 2007-11-12

修回日期: 2008-05-25

作者简介: 石磊(1981-), 男, 硕士研究生, 主要从事森林生态学研究。

* 国家自然科学基金项目(编号: 30560183)资助。

** 通讯作者。

疆库勒勒香梨用鸭梨花粉授粉,果形指数为 1.14, 低于自然授粉的 1.25, 果实大小无显著变化, 但是突顶率高达 94.6%, 显著高于自然授粉的 66.0%, 粗皮果也增多。张兴旺^[7]通过梨树的授粉试验研究表明, 梨的大果型花粉授予大、中、小果型品种, 单果重分别比对照(自然授粉)平均增重 113.303g、62.599g、7.295g, 增重率为 36.68%、46.31%、16.97%, 增重量和增重率均达极显著水平。尹晓宁^[8]研究表明, 用早酥梨、小长把梨、大长把梨、锦丰梨、车头梨、雪花梨 6 个品种授粉, 都能降低苹果梨果型的偏斜指数, 改善苹果梨的果型, 但是以车头和大长把梨授粉影响明显, 与苹果梨白花授粉后的果型比较, 差异显著, 而用其它几个品种授粉的差异不显著; 在授粉品种间, 车头梨、大长把梨与小长把梨间, 大长把梨与锦丰梨、早酥间差异显著, 能较大影响苹果梨的果型。陈景顺等^[9]研究表明, 不同授粉品种对鸭梨果面色泽、光洁度和果点大小有明显影响, 以脆梨表现最佳, 用脆梨授粉的鸭梨色泽金黄、光洁度好、果点小, 面梨次之, 雪花梨授粉的最差。

李保国等^[10]使用红星、藤牧一号及金冠三个苹果品种为父本, 以 2001 富士苹果为母本进行授粉试验, 结果表现出明显的花粉直感规律。其中藤牧一号花粉授粉处理的单果重最大, 达 263.2g, 极显著高于其他处理; 藤牧一号花粉授粉处理的果点密度最小, 为每平方厘米 4.85~4.87 个, 其次是红星花粉授粉处理; 果实着色面积以金冠花粉授粉处理最大, 其次为红星花粉授粉处理; 果皮色泽以金冠花粉授粉处理的着色最鲜艳, 其次为红星花粉授粉处理。这个结果进一步证明文献^[11, 12]的研究结果, 之前杜习奎^[11]在苹果授粉试验中发现花粉直感对果重有明显影响, 刘广勤等^[12]试验发现花粉直感对富士苹果外观的影响主要表现在着色和果点上。

邱燕萍等^[13]以桂味荔枝为研究对象, 采用不同品种花粉进行人工授粉试验, 结果表明在纵径、果形指数、单果质量等方面花粉直感表现明显, 经邓肯氏多重比较测验, 差异达显著水平。陈庆红等^[14]对金魁猕猴桃的雄株选配及花粉直感研究表明, 金魁猕猴桃果面微现棱, 用兴山 10 号授粉, 其果实果形较为美观, 如用竹溪 2 号授粉, 果实则为畸形果。以色列研究人员 Yosef Mizrahi 等^[15]报道, 由于花粉直感效应, 分别授以 *S. megalanthus*, *Selenicereus grandiflorus* 和 *Hylocereus undatus* 三种父本品种花粉的供试火龙果中, 前者较后两者的果皮干重增加, 但果实大小、干重均显著减少。花粉直感效应对櫻

桃、悬钩子、海枣、蓝莓等植物果实的果重同样也存在着明显的影响^[16~21]。

可见, 花粉直感效应对不同植物不同品种果实的外在品质具有明显的影响。

1.2 花粉直感对果实内在品质的影响

李保国等^[10]研究发现, 不同品种授粉的 2001 富士苹果在果肉细胞间隙、果肉细胞大小等内在品质方面表现出典型的花粉直感现象。在果皮厚度上, 红星花粉授粉处理的果皮最厚, 达 64.45~64.89 μm , 极显著地大于金冠花粉和藤牧一号花粉授粉处理; 在果肉细胞大小上和果肉细胞间隙上, 藤牧一号花粉授粉处理最大, 均极显著地大于其他处理; 而在果肉硬度、糖酸含量、Vc 含量等性状均受授粉品种的影响, 但是无明显规律。

沙海峰等^[5]研究发现, 不同授粉品种的京白梨可根据果实可滴定酸含量大致分为 >0.3%、0.2%~0.3% 和 <0.2% 3 级, 各级内差异不显著, 各级间差异显著; 不同授粉组合果实内可溶性固形物含量也可以分为 >13%、12.5%~13% 和 <12.5% 3 级, 各级组合内的差异不显著, 各级间的差异显著。周其石^[22]研究表明, 不同花粉对香梨品质的影响主要表现在石细胞多少、果汁和香味等方面, 其中阿瓦提句句梨花粉授粉使香梨品质有改进, 荏梨、金川雪梨花粉使香梨品质接近香梨异株自花授粉; 假把子+荏梨的混合花粉使香梨果实可食部分比例增高; 阿瓦提句句梨、荏梨、菊水做授粉品种使香梨果实的石细胞密度低于香梨异株自花授粉; 在果汁多少、肉质和香味方面有趋向授粉品种的特点。陈景顺^[9]在鸭梨花粉直感效应研究中阐明胎黄梨授粉的鸭梨果实可溶性固形物含量最高; 在口感方面, 以面梨授粉者为优, 风味酸甜适中, 硬度适中, 果肉脆; 脆梨授粉者果肉脆, 但是风味偏淡; 胎黄梨授粉者果汁较多, 但是果肉硬度小、风味淡; 雪花梨授粉者果肉粗, 汁少; 这些表现均与授粉品种的性状相似。

陈庆红等^[14]研究发现, 由于花粉直感作用, 不同品种花粉授粉的猕猴桃果实中可溶性固形物、Vc 含量均出现明显的差异。其中五峰 9 号授粉的金魁猕猴桃可溶性固形物含量达 24%~24.5%, 而用五峰 14 号授粉的果实可溶性固形物含量仅为 17.5%~20%; 房县 5 号授粉的金魁猕猴桃果实 Vc 含量达 2421.8 $\mu\text{g/g}$, 而宣恩 78-5 授粉的果实 Vc 含量仅为 1264.9 $\mu\text{g/g}$ 。

邱燕萍等^[13]研究发现不同品种授粉的桂味荔枝在可食率、可溶性固形物、总糖、酸、Vc、果皮花青

苷、叶绿素含量等方面花粉直感表现明显,差异达显著水平。杨立峰等^[23]对仰韶和贵妃杏的花粉直感现象研究结果显示,经过不同品种花粉授粉的两种杏果实中果实可食率、果实含酸量的差异明显,达到显著水平。由于花粉直感作用,授以 *S. megalanthus*, *Selenicereus grandiflorus* 和 *Hylocereus undatus* 三种父本品种花粉的供试火龙果中,前者较后两者的果肉重量和籽粒数均显著减少,而后两者在可溶性葡萄糖含量上差异显著^[15]。花粉直感对果实内在品质具有不同程度的影响,在生产中合理选择配置授粉品种具有相当的重要性。

1.3 花粉直感对果实成熟期的影响

Nixon 以不同成熟期的椰枣品种对 Deglet Noor 品种进行授粉,结果表明早熟品种授粉的果实要比晚熟品种授粉的果实提早成熟 1 个多月^[16]。Yosef Mizrahi 等^[15]研究发现,由于花粉直感效应,供试火龙果品成熟期推迟 3 周。花粉直感效应对樱桃、梨、蓝莓、扁桃等植物果实的成熟期也存在着明显的影响^[18,19,24,25]。

2 花粉直感作用机理研究

近年来花粉直感作用的机理研究报道很多,包括花粉特性的研究,果实和种子生长发育过程中内源激素、多胺含量的变化以及各种酶活性的变化等生理生化研究,但是尚未获得一致的结论和令人满意的解释。

2.1 花粉特性研究

花粉是被子植物的雄配子体,其功能是产生精子并运载雄配子使之进入雌蕊的胚囊中,以实现双受精^[26]。同种植物不同品种间花粉的活力、萌发率、形态以及内源多胺、激素含量等都有可能具有较大的差异,这些都可能是造成授粉后坐果率等当代果实性状差异的原因。徐海波等^[27]研究发现,在 36℃ 高温处理下,超级稻品种培矮 64S/9311F₁ 花粉在培养基上的萌发率与结实率呈明显正相关,相关系数 0.9463,达到 0.05 显著水平;而汕优 63 花粉在柱头上的萌发率与结实率呈正相关,其相关系数为 0.9726,达到 0.05 和 0.01 显著水平。陈新伟^[28]在低温环境下对番茄花粉活力及坐果率的研究发现,在低温初期花粉活力对坐果率并不起主导作用,而在低温持续一段时期引起花粉活力下降后,才开始对坐果率产生影响,并逐渐起主导作用。果树蕾期花粉的生活力最高,并随着花的开放而降低^[29]。王世平等^[30]研究发现,在苹果花的开放过程中,花药中

多胺的含量蕾期最高,随花的开放而降低;在花粉的贮藏过程中,多胺随着贮藏时间的推移与花粉萌芽率同步降低。宋长冰等^[31]对苹果花粉活力的研究中也观察到,元帅和国光花粉在贮藏期间,内源多胺及其总量与萌发率同步降低,表明二者间存在密切关系。钟晓红^[32]对沙田柚的研究也发现蕾期子房中多胺含量最高,并随花的开放、胚囊发育完成而降低,表明多胺与胚囊发育有密切关系。在果树花粉萌发过程中,多胺有明显变化。Bagni 等^[33]在研究中观察到苹果花粉萌发的前 15min,Put、Spd、Spm 合成达到高峰,其中 Put 合成速度提高最快,30min 时就形成花粉管,说明多胺的合成可能是花粉管形成的重要条件。国内外许多研究都表明植物内源多胺与生殖过程密切相关,对花粉的萌发和花粉管的生长^[34,35]以及坐果^[30,32,36]都有一定的影响。

2.2 花粉直感作用的生理生化研究

果实是许多果树、蔬菜及其他农作物的主要产品器官。从植物学定义看,果实是由花的子房发育而来的。有的植物果实除子房以外,还带有子房壁愈合的花的部分^[37]。果实的生长,是指果实由于构成果实的细胞进行分裂、增大、分化而使果实体积增大的过程,细胞数目、细胞体积、细胞密度和气隙是果实生长的组成要素^[38]。细胞的分裂和增大在特定的遗传基础上,在一定程度上受到植物内源激素的影响。目前已知的生长素(IAA)、赤霉素(GA₁₊₃)、细胞分裂素(CTKs)、脱落酸(ABA)、乙烯五类天然激素均在各种果实内被发现。植物内源激素在果实生长发育过程中的相关研究国内外都有报道,研究对象包括苹果、梨、荔枝、板栗、猕猴桃、油菜等植物^[39-46]。

近年来,通过果实内源激素含量来分析花粉直感内部机理的研究也有陆续报道。聂磊等^[47]对沙田柚授粉试验的研究结果表明,沙田柚自花授粉果实的重量和体积均低于异花授粉处理;与未授粉子房相比,授粉子房迅速膨大,授粉处理可使子房内源激素 IAA、GA₁₊₃、CTKs 和 ABA 水平急剧上升,异花授粉处理更明显;果实生长发育初期,自花授粉幼果内源激素促进类激素含量低于异花授粉处理,ABA 水平明显高出后者,果实迅速增长期间,内源 IAA 和 GA₁₊₃ 有两个明显的高峰期,显示 IAA 和 GA₁₊₃ 含量与果实迅速膨大有密切关系。吴少华等^[48]对不同授粉品种的黄花梨内源激素含量进行分析发现,果实中细胞分裂素或赤霉素在较高水平时,大果授粉的果实含细胞分裂素或赤霉素的量比小果授粉的高。Denney^[4]研究发现直感效应是由于 IAA、

CTKs、GA₃浓度的不同而造成。在单果种子数量没有明显差异时,果实内源激素水平的差异间接地反映了种子遗传基础的差异。不同品种授粉造成果实大小的果实直感现象是父本的遗传信息通过花粉产生的种子对母体组织所产生的影响^[49]。在很多种植物果实中,种子是激素合成的主要部位,因此种子对果实生长发育具有非常重要的作用,也是探讨花粉直感作用机理的重要研究对象。沙海峰等^[5]对京白梨花粉直感的研究发现,成熟种子数与可滴定酸显著相关,表明花粉可通过种子对果实品质产生一定影响。樊卫国等^[50]研究发现,种子内 GA₁₊₃和 IAA 含量随种子发育而增加,至种子成熟后 GA₁₊₃和 IAA 含量下降;种子中的玉米素核苷(ZRs)和 ABA 含量较高,随果实发育呈下降趋势;在正常授粉受精的幼果中,GA₁₊₃、IAA、ZRs 和 ABA 含量极显著高于未受精幼果。Vartapetyan 对苹果花粉直感现象的研究也认为花粉亲本通过杂交种子中激素的活性来影响果实组织^[49]。

陈景顺等^[9]将鸭梨果实不同部位的过氧化物酶活性和过氧化物酶同工酶谱作为一种信号,发现脆梨授粉的幼果过氧化物酶活性高于雪花梨授粉的幼果,说明前者代谢功能差,这应该是脆梨授粉的幼果小的原因所在,而且不同品种授粉使得果实过氧化物酶同工酶谱有较大变化。

多胺(PAs)(包括精胺(Spm)、亚精胺(Spd)、腐胺(Put))广泛存在于一切生命体中^[51]。多胺是一些低分子量的化合物,在生理 pH 值条件下带正电,常和一些带负电的分子,比如核酸、酸性磷脂以及各种蛋白质结合在一起^[52]。多胺与植物的生长发育特别是生殖生长有着密切的关系,参与到种子萌发、花粉萌发、花粉管的伸长、果实的生长与成熟等生理过程。大量研究表明,多胺在植物果实发育中具有积极的调控作用,但是其中的调节机理因不同的植物而异。据对苹果、草莓、葡萄、梨等植物的研究表明,开花前后果实迅速生长时,果实内源多胺的合成速度明显增高,而此时果实细胞分裂的速度也加快^[36,53~55]。在柑橘果实发育早期,多胺水平以及相关的精氨酸脱羧酶(ADC)和鸟氨酸脱羧酶(ODC)活性都很高^[56]。张风路等^[57]研究了玉米籽粒败育与多胺代谢的关系,结果表明,玉米败育籽粒在授粉后 8~12d 3 种多胺含量明显低于正常籽粒;果穗顶部籽粒较低的多胺含量与其籽粒败育密切相关。Liang 等^[58]经过试验指出,玉米授粉 4~6d 后,其籽粒中的多胺含量开始迅速增加,并在胚乳细胞分裂活跃

时达到高峰,而败育的籽粒在授粉 4d 后,其体内多胺的含量远远低于发育正常的籽粒。苹果果肉细胞分裂旺期在开花期前后,开花期时分裂暂时停止,花期后的分裂受授粉的影响,授粉后才能继续分裂;幼果多胺含量在蕾期的细胞分裂阶段最高,至开花期,细胞分裂暂停,多胺含量同步下降;授粉后,幼果迅速膨大,此时 3 种多胺含量迅速升高,并保持了一个较高水平;未授粉幼果的膨大不明显,多胺含量也很低^[49]。也有报道指出,多胺与几种植物激素在调节果实生长发育时有相辅相成的作用,尤其在逆境胁迫下,多胺有时可替代激素调节植物的生长发育。Serrano 等^[59]认为辣椒果实发育初期,多胺与 ABA 的含量都很高,发育后期即细胞伸长期,多胺与 ABA 的含量剧烈下降,也许这一变化与其成熟的过程有关。Saftner 和 Baldi^[60]发现,在番茄果实发育初期,多胺的水平与合成速度都呈上升趋势,而发育后期,自由态多胺尤其是腐胺与精胺的含量迅速下降,此时,乙烯的水平与合成速度迅速上升,标志着果实的成熟。这些研究说明了花粉直感现象也可能是花粉以及果实内源多胺水平不同,从而控制不同的发育过程,进一步导致各方面的差异所造成的。

3 结束语

花粉直感的研究对农业生产有着重要的现实意义,可为生产上授粉品种的选配和提高经济效益提供理论依据。在充分利用花粉直感为生产服务的同时,今后研究的重点应是进一步弄清花粉直感现象的作用机理,从分子遗传学、分子生物学角度,运用现代生物技术手段进行深入研究,弄清父本遗传信息是如何通过花粉在果实生长发育过程中进行表达且最终影响果实品质。从理论上深化对花粉直感现象的认识,可以为人为控制果实品质、提高经济效益奠定坚实的理论基础。

参考文献:

- [1] 夏征农. 辞海[M]. 上海:上海辞书出版社,1999.
- [2] Focke Wo. Die pflanzen mischunge; ein beitrag zur biologie der gewaechse[M]. Berlin; Borntraeger, 1881: 510-518.
- [3] 北京农业大学,华南农学院,华中农学院,等. 简明农业词典[M]. 北京:科学出版社,1985.
- [4] Denny J O. Xenia includes metaxenia[J]. Hort Science, 1992, 27(7): 722-728.
- [5] 沙海峰,朱元娣,高琪洁,等. 花粉直感对京白梨品质的影响[J]. 果树学报, 2006, 23(2): 287-289.
- [6] 郝荣庭. 中国鸭梨[M]. 北京:中国林业出版社,1999.
- [7] 张兴旺. 梨树的授粉树研究[J]. 西北园艺, 1999(5): 4-

- 5.
- [8] 尹晓宇. 不同授粉品种影响苹果梨果型的试验研究[J]. 北方果树, 2002(2): 7-8.
- [9] 陈景顺, 宋金耀, 董存田, 等. 鸭梨花粉直感效应及机制研究[C]//中国园艺学会. 中国园艺学会成立70周年纪念优秀论文选编. 北京: 中国园艺学会, 1999.
- [10] 李保国, 顾玉红, 郭素平, 等. 2001苹果果实若干性状的花粉直感规律研究[J]. 河北农业大学学报, 2004, 27(6): 34-37.
- [11] 杜习奎. 浅谈花粉直感和授粉树的配置问题[J]. 河南科技参考, 1980(4): 8.
- [12] 刘广勤, 钱亚明, 常有宏, 等. 花粉直感对富士苹果品质的影响[J]. 中国南方果树, 2000(1): 35.
- [13] 邱燕萍, 戴宏芬, 李志强, 等. 不同品种授粉对桂味荔枝果实品质的影响[J]. 果树学报, 2006, 23(5): 703-706.
- [14] 陈庆红, 张忠慧, 秦仲麒, 等. 金魁猕猴桃雄株的选配及其花粉直感研究[J]. 中国果树, 1996(2): 23.
- [15] Yosef Mizrahi, Joseph Mouyal, Avinoam Nerd. Metaxenia in the vine cacti *hylocereus polyrhizus* and *Selenicereus* spp[J]. *Annals of Botany*, 2004, 93: 469.
- [16] 中川昌一. 果树园艺学[M]. 曾襄, 译. 北京: 农业出版社, 1982.
- [17] Colbert S, D de Olivera. Influence of pollen variety on raspberry (*Rubus idaeus* L.) development [J]. *Hered*, 1990, 81: 434-437.
- [18] Gupton C L. Evidence of xenia in blueberry[J]. *Acta Hort*, 1997, 446: 119-123.
- [19] Stancevic A S. Metaxenia in the sweet cherry: the effect of pollen of the parental variety on the time of ripening of some varieties of sweet cherry (in Croatian: English abstract) [J]. *Jugoslovensko Vocarstvo*, 1971, 15: 11-17.
- [20] Swingle W T. Metaxenia in the date palm, possibly a hormone action by the embryo or endosperm [J]. *Hered*, 1928, 19: 257-268.
- [21] Mark K Ehlenfeldt. Investigations of metaxenia in northern highbush blueberry (*Vaccinium corymbosum* L.) cultivars [J]. *Journal of the American Pomological Society*, 2003, 57(1): 26-31.
- [22] 周其石. 花粉直感作用对香梨果实主要性状的影响[J]. 果树科学, 1988(4): 176-180.
- [23] 杨立峰, 姚连芳, 周秀梅, 等. 仰韶和贵妃杏花花粉直感研究[J]. 果树学报, 2002, 19(4): 275-277.
- [24] Kumark, Das B. Studies on xenia in almond [J]. *Journal of Horticultural Science*, 1996, 71(4): 545-549.
- [25] Nyeki J. Metaxenia studies of pear varieties [J]. *Acta Agron Acad Sci Hungaricae*, 1972, 21: 75-80.
- [26] 周云龙. 植物生物学[M]. 北京: 高等教育出版社, 1999.
- [27] 徐海波, 王光明, 隗溟, 等. 高温胁迫下水稻花粉粒性状与结实率的相关分析[J]. 西南农业大学学报, 2001, 23(3): 205-207.
- [28] 陈新伟. 番茄花粉活力及坐果率对环境温度变化的反
- 应[J]. 园艺学报, 1996, 23(4): 392-394.
- [29] 吕忠恕. 果树生理[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1981.
- [30] 王世平, 宋长冰, 李连朝, 等. 三种多胺在苹果开花及坐果初期的生理作用[J]. 园艺学报, 1996, 23(4): 319-325.
- [31] 宋长冰, 雷建菊, 李连朝, 等. 多胺与苹果花粉活力关系的研究[J]. 西北植物学报, 1996, 16(4): 351-355.
- [32] 钟晓红. 三种多胺在沙田柚开花及坐果初期的生理作用[J]. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 2000, 26(6): 453-456.
- [33] Bagni N, Adamo P, Serafini-Fracassini D. RNA protein and polyamines during tube growth in germination apple pollen [J]. *Plant Physiol*, 1981, 68: 727-730.
- [34] 王隆华, 曹宗巽. 花粉内的多胺和外源多胺对花粉萌发和花粉管生长的影响[J]. 植物生理学报, 1985, 11(2): 196-203.
- [35] Fatiha C, Angel J M, Trimindad A, et al. Changes in polyamines synthesis during anther development and pollen germination in tobacco (*Nicotiana tabacum*) [J]. *Physiol Plant*, 1994, 92: 61-68.
- [36] Costa G, Bagni N. Effect of polyamines on fruit-set of apple [J]. *Hort Science*, 1983, 18(1): 59-61.
- [37] 韩碧文. 植物生长与分化[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2003.
- [38] 李明启. 果实生理[M]. 北京: 科学出版社, 1989.
- [39] 邹养军, 王永熙. 内源激素对苹果果实生长发育的调控作用研究进展[J]. 陕西农业科学, 2002(10): 13-15.
- [40] 周碧燕, 季作梁, 叶永昌, 等. 荔枝果实发育期间内源激素含量的变化[J]. 园艺学报, 1998, 25(3): 236-240.
- [41] 刘剑锋, 程云清, 彭抒昂. 梨果肉与种子中钙与内源激素含量变化关系研究[J]. 植物营养与肥料学报, 2005, 11(2): 269-272.
- [42] 税红霞, 牛应泽, 汤天泽. 内源激素与油菜生长发育的研究进展[J]. 中国农学通报, 2005, 21(5): 257-260.
- [43] 周志翔, 章文才, 夏仁学, 等. 板栗果实发育与子房内源激素含量的关系研究[J]. 中国农业科学, 2000, 33(3): 36-42.
- [44] 方金豹, 陈锦永, 张威远, 等. 授粉和CPPU对猕猴桃内源激素水平及果实发育的影响[J]. 果树科学, 2000, 17(3): 192-196.
- [45] Stewart B Rood, David Pearce, Richard Pharis. Identification of endogenous gibberellins from oilseed rape [J]. *Plant Physiol*, 1987, 85: 605-607.
- [46] Saure M C. External control of anthocyanin formation in apple [J]. *Sci Hort*, 1990, 30: 252-282.
- [47] 聂磊, 刘鸿先. 不同授粉处理对沙田柚果实发育中内源激素水平变化的影响[J]. 果树学报, 2002, 19(1): 27-31.
- [48] 吴少华, 沈德绪, 林伯年, 等. 黄花梨授粉品种选配的研究[J]. 果树科学, 1986(2): 20-24.

- [35] Wagenaar B M, Prins W, Swaaij W P M. Pyrolysis of biomass in the rotating cone reactor: modelling and experimental justification[J]. *Chem Eng Sci*, 1994, 49(24):5109-5126.
- [36] Kovac R J, O'Neil D J. *Pyrolysis and Gasification*[M]. North-Holland: Elsevier Applied Science, 1989: 169-179.
- [37] Maniatis K, Baeyens J, Peeters H, et al. *Advances in thermochemical biomass conversion* [M]. London: Blackie Academic & Professional, 1993:1257-1264.
- [38] Visentin V, Piva F, Canu P. Experimental study of cellulose fast pyrolysis in a flow reactor[J]. *Ind Eng Chem Res*, 2002, 41(20):4965-4975.
- [39] Soravia D R, Canu P. Kinetics modeling of cellulose fast pyrolysis in a flow reactor[J]. *Ind Eng Chem Res*, 2002, 41(24):5990-6004.
- [40] Roy C, Lemieux R, de Caumia B, et al. Pyrolysis oils from biomass: producing, analyzing and upgrading [M]. Washington D C: American Chemical Society, 1988:16-30.
- [41] 刘荣厚, 牛卫生, 张大雷. 生物质热化学转换技术 [M]. 北京: 化学工业出版社, 2005:225-226.
- [42] Gupta M, Yang J, Métral S, et al. Flow characterization of moving and stirred bed vacuum pyrolysis reactor from RTD studies[J]. *Chem Eng Res Des*, 2004, 82(1):34-42.
- [43] 苏琼, 肖波, 汪莹莹. 纤维素类生物质热解影响因素分析[J]. *能源研究与信息*, 2007, 23(1):11-15.
- [44] Asadullah M, Anisur M R, Mohsin M A, et al. Jute stick pyrolysis for bio-oil production in fluidized bed reactor[J]. *Bioresour Technol*, 2008, 99(1):44-50.
- [45] Lappas A A, Dimitropoulos V S, Antonakou E V, et al. Design, construction, and operation of a transported fluid bed process development unit for biomass fast pyrolysis: effect of pyrolysis temperature[J]. *Ind Eng Chem Res*, 2008, 47(3):742-747.
- [46] Lee K-H, Kang B-S, Park Y-K, et al. Influence of reaction temperature, pretreatment, and a char removal system on the production of bio-oil from rice straw by fast pyrolysis, using a fluidized bed [J]. *Energy Fuels*, 2005, 19(5):2179-2184.
- [47] Czernik S, Bridgwater A V. Overview of applications of biomass fast pyrolysis Oil[J]. *Energy Fuels*, 2004, 18(2):590-598.
- [48] 朱锡锋, 朱建萍. 生物质热解液化技术经济分析[J]. *能源工程*, 2004(6): 32-34.

(责任编辑: 韦廷宗)

(上接第 224 页)

- [49] 秦立者, 李保国, 齐国辉. 果树花粉直感研究进展[J]. *河北林果研究*, 2002, 17(4):371-375.
- [50] 樊卫国, 安华明, 刘国琴, 等. 刺梨果实与种子内源激素含量变化及其与果实发育的关系[J]. *中国农业科学*, 2004, 37(5):728-733.
- [51] Waiters D R. Polyamines and plant disease[J]. *Phytochemistry*, 2003, 64:97-107.
- [52] Waiters D R. Polyamines in plant-microbe interactions [J]. *Physiol and Mol Plant Pathol*, 2000, 57:137-146.
- [53] Biass D, Bagin N, Costa G. Endogenous polyamines in apple and their relationship to fruit set and fruit growth[J]. *Physiologia Plantarum*, 1988, 73:201-205.
- [54] Shiozaki S, Ogata T, Horiuchi S, et al. Endogenous polyamines in pericarp and seed of the grape berry during development and ripening[J]. *Sci Hort*, 2000, 83:33-41.
- [55] Toumadje A, Richardson D G. Endogenous polyamines concentrations during development, storage and ripening of pear fruits[J]. *Plant Physiol*, 1988, 27(2): 335-338.
- [56] 郑玉生, 张秋明. 多胺类代谢与园艺作物生长发育关系研究进展[J]. *亚热带植物通讯*, 1996, 25(1):43-50.
- [57] 张风路, 王志敏, 赵明, 等. 多胺与玉米籽粒败育关系研究[J]. *作物学报*, 1999, 25(5):565-568.
- [58] Liang Y L, Lur H S. Conjugated and free polyamine levels in normal and aborting maize kernel [J]. *Crop Science*, 2002, 42:1217-1224.
- [59] Serrano M, Martinez-Madrid M C, Riquelme F, et al. Endogenous levels of polyamines and abscisic acid in pepper fruits during growth and ripening [J]. *Physiologia Plantarum*, 1995, 95:73-76.
- [60] Saftner R A, Baldi B G. Polyamine levels and tomato fruit development possible interaction with ethylene [J]. *Plant Physiol*, 1990, 92:547-550.

(责任编辑: 韦廷宗)