

植物花粉直感的研究进展及展望

洪俊彦^{1,2}, 黄仁^{1,2}, 黄春颖^{1,2}, 王建华^{1,2}, 徐一帆^{1,2}, 李佩佩^{1,2}, 胡渊渊^{1,2}, 黄坚钦^{1,2}, 李岩^{1,2,*}

¹浙江农林大学省部共建亚热带森林培育国家重点实验室, 杭州311300

²浙江农林大学林业与生物技术学院, 杭州311300

摘要: 花粉直感在植物中广泛存在, 对农林作物及园艺植物的育种和生产具有重要的现实意义, 可用于改良品种、提高产量和品质以及增加经济效益。本文重点综述了植物花粉直感对果实和种子各项性状的影响, 并探讨了花粉直感的内在调控机理, 最后提出要充分利用细胞生物学、分子生物学及组学(基因组、转录组、蛋白组和代谢组)等现代生物学技术, 进行多层次的综合研究, 以揭示花粉直感现象的内在分子调控机理。

关键词: 花粉直感; 调控机理; 多组学分析

世界上超过75%的主要粮食作物依靠异花授粉来获得最佳产量, 这对于生产足够全球人口所需的粮食至关重要(Klatt等2014)。作物的异花授粉对人类健康也十分重要, 降低异花授粉水平很可能严重降低粮食品质, 从而影响人体营养(Ellis等2015; Smith等2015)。此外, 异花授粉的研究对园艺植物、经济林以及果蔬等作物的育种和生产也具有重要的现实意义, 可为改良品种、配置授粉树、提高产量和品质以及增加经济效益提供理论依据。这种不同亲本的花粉影响母本植物所结果实或种子的现象称为花粉直感(Liu 2008)。

1881年, Focke (1881)将花粉直感定义为“xenia”, 用于描述其在母体组织, 如: 果皮、种皮以及其他相关结构中的影响。而在当时, 胚乳仍被认为是一种母体组织, 因此“xenia”与胚乳效应也密切相关。1898年, Nawaschin (1898)发现了双受精现象, 胚乳不再是单纯的母体组织, 但“xenia”仍旧被用于描述胚乳中的花粉直感。1928年, Swingle (1928)将“xenia”误解为仅用于描述胚乳中的花粉直感, 而创造了“metaxenia”, 以描述母体组织中的花粉效应。1992年, Denney (1992)总结纠正了前人的观点, 重新将“xenia”定义为异花授粉影响母本植物所结果实或种子(包括胚和胚乳)特征的现象, “metaxenia”则用于描述异花授粉对母体组织的影响。

目前, 国内主要将花粉直感分为两种: 种子直感和果实直感。在玉米(*Zea mays*)等少数农作物的研究中, 也会把花粉直感称为当代(F_0 代)杂种优势或当代显性。但在很多物种中, 种子和母体组织的直感现象并存, 且除了少数裸子植物以外, 种子原

本就是果实的组成部分。因此, 笔者不再单独论述种子直感和果实直感。本文综述了植物花粉直感对果实和种子的影响, 并对其提出展望, 以期今后花粉直感内在机制的研究及其应用奠定基础。

1 花粉直感现象

1.1 花粉直感对果实/种子外在品质的影响

最直观常见的花粉直感现象就是玉米的一根果穗上结出不同颜色的籽粒(崔丽娜等2010)。除颜色外, 花粉直感还影响果实/种子的大小、形状和质量等外在特征。玉米籽粒大小和质量上的花粉直感现象是普遍存在的; 在双亲籽粒表型差异明显时, 异花授粉能增加玉米籽粒质量; 千粒重在授粉几天后就表现出明显的杂交优势, 且杂交优势在胚发育的第一阶段最明显。赵文耀(1981)将玉米父母本花粉混合后授粉, 然后通过籽粒颜色来区分自交籽粒和杂交籽粒, 结果表明, 与自交籽粒相比, 异花授粉籽粒的百粒重增加了17%, 而用其中5个单交种进行自交和杂交实验, 杂交籽的百粒重仅比自交增加8.8%, 因此认为异花授粉的籽粒能更高效地利用母体养分。除玉米外, 棉花(*Gossypium hirsutum*)、大白菜(*Brassica pekinensis*)等农作物的外在品质也存在花粉直感现象(Pahlavani和Abolhasani 2006; 朱焕焕等2016)。

收稿 2019-07-23 修定 2019-10-21

资助 浙江省农业新品种选育重大科技专项(2016C02052-13)和国家自然科学基金(31600547)。

* 通讯作者(20180061@zafu.edu.cn)。

花粉直感对果实/种子外在品质的影响在经济林木中也很常见。不同来源的花粉对栗属(*Castanea*)作物种子的大小、形状、颜色以及种皮剥离的难易都有显著的影响(Zhang等2016)。父本单果质量大,所结板栗(*Castanea mollissima*)果实的单果质量普遍较大(陆斌等2002)。胡桃科植物中同样存在这一现象,异花授粉对核桃(*Juglans regia*)的大小、质量、果形指数以及壳厚均有影响(Golzari等2016);薄壳山核桃(*Carya illinoensis*)花粉授粉山核桃(*C. cathayensis*)后,所结果实更大更重,假果皮更绿,花粉直感现象明显(徐沁怡等2017)。异花授粉也影响了澳洲坚果(*Macadamia ternifolia*)的壳果横径以及果形指数,增加了果实的大小、单果重和出仁率(贺熙勇等2016; Herbert等2019)。油茶(*Camellia oleifera*)单果重、鲜出籽率和单籽粒质量都表现出花粉直感效应,并且存在双向影响,其效果受亲本影响较大(曹永庆等2016)。此外,异花授粉还影响榛子(*Corylus chinensis*)和橄榄(*Canarium album*)的外在品质(Fattahi等2014; Shemer等2014)。

目前,对水果类作物外在品质的花粉直感也进行了大量的研究。例如,梨(*Pyrus*)果实的果皮的颜色、光洁度、果点大小、单果重、果实大小、果实硬度和果形指数都存在花粉直感现象(徐胜利等2014)。此外,梨果实的种子数目、种子单粒重也表现出明显的花粉直感效应(曼苏尔·那斯尔等2019)。苹果(*Malus pumila*)的果皮颜色、着色面积、果点大小和密度、角质层厚度、果实大小、单果重、果形指数和果实硬度均存在明显花粉直感现象(马静等2018; 赵菊莲等2019);王延秀等(2014)的试验结果显示,苹果的果实果棱数、梗洼深度和开裂率也表现出花粉直感效应。石榴(*Punica granatum*)果实的果形指数、果皮颜色与厚度、质量、可食率、种皮颜色、种子形状、质量及硬度都存在花粉直感现象(薛辉等2016; Ghara-ghani等2017)。花粉直感对柑橘属(*Citrus*)果实的影响也非常明显,异花授粉显著影响其果形指数、果皮厚度、单果重、裂果率以及种子数量(王琦等2015; 林航等2015)。研究者也对猕猴桃(*Actinidia chinensis*)和火龙果(*Hylocereus undulatus*)的花粉直感做了大量的研究。猕猴桃的果实大小、质量、果

形指数和硬度表现出明显的花粉直感效应(齐秀娟等2007)。猕猴桃果实表皮茸毛的有无,果肉颜色,果实的胎座类型,种子的数量、形状和质量也存在花粉直感现象(李亮等2015; 李志等2016)。花粉直感影响火龙果的果形指数和食用率;刘友接等(2017)研究表明,异花授粉提高了‘富贵红’火龙果单果重,降低了裂果率,增加种子数量和质量,改变了果肉颜色。

除此之外,研究者还发现李(*Prunus salicina*)、枸杞(*Lycium*)、葡萄(*Vitis vinifera*)、蓝莓(*Vaccinium*)、杨梅(*Myrica rubra*)及芒果(*Mangifera indica*)的外在品质都存在花粉直感现象(张静茹等2017; 何军等2013; Sabir 2015; Taber和Olmstead 2016; 戚行江等2017; 章希娟等2017)。

1.2 花粉直感对果实/种子内在品质的影响

花粉直感对果实/种子内在品质的影响包括油脂、蛋白、糖以及维生素等物质的含量及组分。例如:不同的父本授粉会影响玉米籽粒的蛋白质、赖氨酸、淀粉和油脂含量(Alexander 1999)。李海军等(2006)的试验结果表明,玉米籽粒的花粉直感存在正负双向影响,其中,蛋白质当代杂种优势最高达54.1%,赖氨酸当代杂种优势达15.6%。

花粉直感对经济林木的果实内在品质也有明显影响。例如,栗属作物果实的蛋白质、淀粉、VC、可溶性糖和矿物质元素含量均存在明显的花粉直感现象(赵志珩等2012);锥栗(*Castanea henryi*)果实中的Fe、Zn、Mn、N、P和K等矿质元素含量也有明显的花粉直感效应(邹锋等2019),且授粉父本的某些优良性状能够在多个母本的果实中表现(Zhang等2016)。澳洲坚果果仁的氨基酸组分、天冬氨酸含量、总糖含量、油酸和亚油酸含量均表现出明显的花粉直感效应(贺熙勇等2016)。花粉亲本的类型也显著影响核桃籽粒的总脂肪和蛋白质含量(Golzari等2016)。

花粉直感对水果类果实内在品质的影响不断被报道。例如,花粉直感影响梨果实的可溶性固形物、VC、总糖、总酸以及石细胞含量(徐胜利等2014)。苹果的可溶性固形物含量、花青苷含量、VC含量、干物质含量、糖和酸的含量及比值均表现出明显的花粉直感效应(Wang等2017; 马静

等2018); 于立洋等(2017)对新疆野苹果的研究发现, 异花授粉改变了果实的香气成分, 包括醛、醇、酸和酯的组分及比重。猕猴桃果实的可溶性固形物、VC、糖和酸的含量也存在明显的花粉直感现象(李志等2016; 王国立等2018); 卜范文等(2012)发现, 花粉亲本影响猕猴桃籽油的不饱和脂肪酸含量, 尤其是角鲨烯。火龙果的可溶性固形物、总糖、氨基酸、VC含量、糖酸比以及风味都存在花粉直感效应(刘友接等2017)。花粉直感也显著影响柑橘橙果实的内在品质。异花授粉提高了福橘(*Citrus reticulata*)果实的可溶性固形物、氨基酸以及总糖含量, 其中果糖及甜味氨基酸比例明显增加(王琦等2015)。陈秋夏等(2005)用当地土柚(*Citrus maxima*)授粉‘永嘉早香柚’, 发现果肉中可溶性糖含量增加, 不溶性膳食纤维的含量降低, 贮藏时的枯水现象受到明显抑制。

此外, 花粉直感也影响李、枸杞、杨梅、蓝莓以及芒果等物种的果实内在品质(张静茹等2017; 何军等2013; 戚行江等2017; Taber和Olmstead 2016; 章希娟等2017)。

1.3 花粉直感对果实/种子坐果率和发育期的影响

玉米籽粒质量的花粉直感得益于灌浆期的延长(Tsai和Tsai 1990), 长生育期玉米的花粉能延长短生育期玉米的灌浆期, 提高其产量, 反交则无明显增产效果(Weiland 1992)。除玉米外, 花粉直感也对经济林木的坐果率及发育期有显著影响。例如, 花粉直感影响板栗果实成熟期的长度(王猛和彭邵锋等2006)。研究人员还发现异花授粉增加了澳洲坚果的坐果率和结实率(贺熙勇等2016; Herbert等2019)。Fattahi等(2014)也发现异花授粉能提高榛子的坐果率。肖良俊等(2017)发现核桃种间杂交后, 结实率和落果率差异较大, 结实率在2%~67%之间, 变异系数107%, 落果率33%~98%, 变异系数33%。

花粉直感也影响水果的坐果率及发育期。例如, 异花授粉影响梨果实的坐果率(王家珍等2009), 用早熟品种授粉, 能提早梨幼果的膨大(马光跃等2006)。异花授粉能明显提高蓝莓坐果率, 缩短果实发育期(Miller等2011); 而且明显缩短蓝莓果实发育期的花粉一般也能提高果实质量, 而这些花粉通常来自于自交亲和性强的品种(Ehlenfeldt 2003)。

大量的研究还表明, 李、枸杞及猕猴桃在坐果率上也存在花粉直感效应(张静茹等2017; 何军等2013; 李志等2016)。

1.4 花粉直感对果实/种子及母体组织其他方面的影响

花粉直感还影响果实及母体组织的酶系统及其他生理活动。玉米杂交当代在干物质利用、转化和储存方面的能力更强(李凤海1999), 异花授粉对玉米酶活性的影响在受精后早期就表现出来, 在14 d时影响最大, 随后下降(Bulant等2000)。异花授粉后母本叶片的过氧化物酶、酯酶酶谱与自交后差异显著, 杂交籽粒产生了区别于母体的酶系统, 提高了库容, 增加了库源和光合产物的分配效率, 且新的酶系统在去除杂交子粒(果穗)后仍有作用(史振声等1996)。周芳等(2007)进一步研究发现, 异花授粉降低了玉米植株过氧化物酶和丙二醛的含量, 提高了脯氨酸的含量, 增强了母体植株的抗逆性; 去除杂交果穗后, 其生理指标部分减弱但并未消失, 进一步证明了花粉直感对母本植株的影响。此外, 异花授粉改变了鸭梨果实的过氧化物酶及同工酶酶谱(陈景顺等1999); 增强了杨梅果实中蔗糖合成酶和蔗糖磷酸合成酶的活性(戚行江等2017)。徐沁怡等(2017)和黄仁等(2019)研究发现, 山核桃授薄壳山核桃花粉后, 果实变大增重, 假果皮光合作用对自身干物质累积的贡献率提高75%, 这可能是由于假果皮光合能力和抗光抑制能力的增强。

此外, 对玉米的胞质雄性不育和花粉直感联合效应的研究发现, 花粉直感对同一个杂交种的不育和可育品种的影响是不同的, 呈现出与胞质雄性不育的某种相互作用(Botinovic等2010)。

2 花粉直感机理的研究

2.1 花粉直感的遗传机理研究

胚和胚乳中的花粉直感来源于双受精, 本身就是一种杂种效应, 受到父母本亲和性的影响。例如: 授粉品种影响猕猴桃的座果率, 父母本亲缘关系较近, 座果率相对较高, 单果种子数较多; 父母本亲缘关系越远, 座果率越低(李亮等2015)。枸杞的自交亲和性越差, 异花授粉后坐果率提高幅

度越大(何军等2013)。成功双受精后, 胚和胚乳的表型受到重组基因型的影响。在玉米中, 赖氨酸含量与籽粒基因型及胚乳类型相关(史振声1987)。Tsai和Tsai (1990)也证实玉米的花粉直感存在基因型的特异性。Alexander(1999)认为玉米籽粒油分的花粉直感特异性是由于基因连锁控制了油分的含量和粒重。此外, 异花授粉果实的表型还受到副突变、转座子和基因印记等改变基因表达事件的影响, 规律性弱, 存在双向效应, 在不同种、品种中都表现出差异性。例如: 在玉米中, 父本印记已经证实可以明显地影响玉米胚乳的发育, 从而改变玉米的籽粒大小(Lin 1982)。玉米的淀粉、油脂和蛋白含量都存在花粉直感现象。然而, Letchworth和Lambert (1998)研究认为, 玉米籽粒的蛋白质和淀粉含量具有较强的母本效应, 受父本影响小。贾玉峰等(2004)也发现母本对异花授粉籽粒蛋白质含量的影响较复杂, 不同组合表现存在差异, 无明显趋势。在苹果、油茶、核桃等物种中也发现花粉直感效应的影响复杂, 规律性不强(曹永庆等2016; 肖良俊等2017)。此外, 胚和胚乳这两种父母本基因组合的产物, 在物种的延续过程中遵循着截然不同的发展道路, 并具有两种截然不同的功能。胚由卵细胞和精细胞融合形成, 胚乳则由分化的两个极核与精细胞融合而成。对被子植物来说, 极核和卵细胞之间的这种分化可能具有一种裸子植物所没有的特殊杂交活力, 这可能涉及种子和果实的大小问题。胚和胚乳中, 父本基因剂量(2n胚:3n胚乳)的不同, 也可能与花粉直感特性有关(Denney 1992)。

2.2 花粉直感的分子生化研究

2.2.1 激素

植物坐果以及果实生长发育在很大程度上取决于植物激素的生物合成和相互作用。生长素(auxin, IAA)、赤霉素(gibberellin, GA)、细胞分裂素(cytokinin, CTK)和油菜素内酯(brassinolide, BR)等植物激素都被证明在坐果和随后的果实发育中发挥作用(Choudhary等2012; Hwang等2012)。

Swingle (1928)提出了一种激素引起花粉直感的假说, 胚或胚乳中分泌激素或类似于激素的可溶性物质, 扩散到构成种子和果实的母本植物的

组织中, 并对这些组织产生特定的影响, 而这些特定的影响随着父本的改变而变化。小麦(*Triticum aestivum*)、玉米和水稻(*Oryza sativa*)中, 都发现在决定籽粒最终库容大小的胚乳核和细胞快速分裂的阶段, 内源CTKs急剧增加(Yang等2003; Brugière等2008)。豆科植物中, 发现游离核时期的液体胚乳中CTKs含量具有高瞬时峰值(Emery等2000)。在未成熟番茄(*Lycopersicon esculentum*)果实的子房中也检测到大量BRs的合成(Montoya等2005)。刺梨(*Rosa roxbunghii*)果实的内源GA₁₊₃和IAA含量随着种子的发育逐渐增加, 种子成熟后逐渐下降(樊卫国等2004)。在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中, 双受精形成胚乳后, 胚乳中合成的生长素运输到珠被, 促进了种皮的发育(Figueiredo等2015, 2016)。

Denney (1992)综合前人的研究提出: 果实内源激素水平的差异导致了花粉直感。较小的果实(种子+果皮)将具有较低水平的激素, 较大的果实会有更高水平的激素, 外源植物生长调节物质的施用能增加果实的大小。对黄花梨的实验表明, 在果实的快速生长期, 大果品种授粉果实的CKs和GA含量几乎是小果品种授粉的2倍(吴少华等1986)。异花授粉同样增加了沙田柚果实的大小和质量, 其幼果内源促进类激素含量明显高于自花授粉, ABA含量则明显低于后者, 并且果实快速发育期与内源IAA和GA₁₊₃含量的高峰期相吻合(聂磊和刘鸿先2002)。在单种子果实中或单果种子数量没有明显差异时, 果实内源激素水平的高低源于父本遗传信息的差异(秦立者等2002); 而在单果种子数量存在明显差异时, 更多的种子意味着更高的激素水平, 果实大小与种子数量正相关(Taber和Olmstead 2016)。例如: 异花授粉下, 京白梨的可滴定酸含量与成熟种子数显著相关(沙海峰等2006)。异花授粉也改变了砀山酥梨种子的激素含量, 种子数多、种子质量大的品种授粉, 种子内源IAA、GA和ZR含量普遍更高(潘海发等2012)。

近期的研究还发现外源植物生长调节物质诱导及激素信号成分的过表达与异花授粉有相似的效应。例如, 外施2,4-表油菜素内酯提高了番茄果实的类胡萝卜素含量, 3个转入拟南芥BR信号转导

核心功能基因*BZRI-1D*的番茄株系, 所结果实的类胡萝卜素、可溶性固形物、可溶性糖和抗坏血酸含量均显著上升。此外, 2个转基因株系的果实在绿熟期表现为深绿色, 叶绿体相关基因的表达上调(Liu等2014)。水稻籽粒在灌浆上的差异被证明与细胞分裂素氧化酶活性及含量相关, 外源CTK能通过影响细胞周期, 促进胚乳细胞分裂并显著改善籽粒的灌浆(Panda等2018)。Qian等(2018)用CPPU、NAA和GA₄₊₇诱导黄瓜(*Cucumis sativus*)单性结实, 所结果实的大小、形状和重量与授粉果实相比都无明显差异, 且CPPU处理提高了果肉硬度, 降低了酚酸和维生素C的含量。GA₄₊₇处理降低了果肉硬度, 但增加了总黄酮和蛋白质含量。

随着研究的深入, 果实发育过程中内源激素互作的机制也逐步被发现。在番茄中, CKs可能通过调节GA和IAA的合成诱导单性结实, 而IAA信号通路调控了番茄果实的叶绿素含量、光合效率以及糖代谢(Ding等2013; Sagar等2013)。香梨脱萼品种和宿萼品种的花粉通过调控果实中内源IAA、GA₃、ETH及ABA的表达模式, 控制了萼片的脱落与否(徐胜利等2015)。在草莓(*Fragaria × ananassa*)果实发育的早期, 生长素促进果实的横向生长, 而赤霉素促进其纵向伸长。*FveCYP707A4a*通过整合草莓中IAA、GA和ABA的信号调控了果实大小和成熟时间(Liao等2018)。水稻中陆续发现BR信号传导相关基因在幼穗中的特异高表达调控了籽粒的尺寸和重量(Hu等2018)。其中, *OsBZRI*直接调控产量决定基因以控制多种生物过程(Tong和Chu 2018), 并影响水稻中的GA生物合成(Tong等2014)。Liu等(2018)研究分析了2种苦荞麦(*Fagopyrum tataricum*)的果实发育情况, 发现IAA和ABA含量的相对平衡是调节细胞分裂速率的关键因素, 并最终影响了果实的大小。

2.2.2 多胺

多胺包括腐胺(Put)、亚精胺(Spd)和精胺(Spm), 是脂肪族胺类生物调节剂。在植物中, Put先转化为Spd, 然后转化为Spm。多胺在植物的生长和发育中发挥了重要作用。相关报道指出, 多胺与植物激素共同调控了果实的生长发育, 多胺还能替代激素的部分功能(李建勇等2005)。

在许多作物的研究中发现, 果实的快速生长期, 内源多胺的合成速率和细胞分裂速率同时增加, 到了发育后期, 内源多胺含量迅速降低(陈杰忠等2006)。在玉米的败育籽粒中, 内源多胺含量远低于正常籽粒(Liang和Lur 2002)。在生长的初期, 芒果果实含有高水平的多胺, 尤其是Spm和Spd(Malik和Singh 2004)。蔡建秀(2007)等对枇杷(*Eriobotrya japonica*)果实的研究表明, 在胚和果肉的快速生长阶段, 多胺和激素含量迅速上升, 两者间存在一定的关联作用。不同多胺在发育番茄果实中具有不同的作用, 包括糖、乙烯和番茄红素含量等成熟相关生理参数的变化与Spd和Spm含量呈正相关, 但与Put含量呈负相关(Handa和Mattoo 2010)。多胺和乙烯具有共同的合成前体S-腺苷基甲硫氨酸(Martin-Tanguy 2001)。番茄果实中过表达的S-腺苷基甲硫氨酸脱羧酶, 促使Put转化为Spm和Spd, 抑制乙烯合成, 并影响包括氨基酸、糖和能量在内的多种细胞通路的表达水平, 从而增加番茄红素含量, 延长保质期并改善果实品质(Pandey等2015; Fatima等2016)。多胺在葡萄浆果成熟中起重要作用, 包括细胞增大和香气物质的积累(Fortes等2015)。外源多胺有效延缓了桃果实成熟过程中的软化现象(Torrigiani等2012)。内源多胺的较高浓度时期与油棕(*Elaeis guineensis*)果实的迅速膨大期相吻合(Teh等2014)。外源Put可通过促进辣椒(*Capsicum annuum*)果实内源多胺的合成来促进辣椒素的积累(陈俊琴等2015)。外源Put能增加藤稔葡萄的总糖含量, 降低可滴定酸含量, 提高果实品质(马丽等2015)。在对砂梨的研究中发现, 果实中的游离态多胺与细胞分裂关系密切, 而束缚态多胺则与细胞体积的增大相关(李璇等2016)。Guo等(2018)发现多胺, 特别是精胺, 控制内源激素, 以ABA主导, IAA参与和乙烯协调的方式调控草莓果实成熟。多胺还参与调控覆盆子(*Rubus occidentalis*)和海枣(*Phoenix dactylifera*)的果实成熟(Diboun等2015; Simpson等2017)。基于以上研究, 我们推测, 多胺可能在花粉直感中起着关键的作用。但与此同时, 多胺在果实成熟过程中的作用也存在争议(Neily等2011)。因此, 需要更多的研究来进一步了解多胺在果实成熟中的作用。

2.2.3 mRNA及未知的花粉管释放物

传统上, RNA分子被认为只能在产生它们的细胞中发挥功能。然而, 越来越多的分子和细胞生物学证据表明, RNA分子可以通过胞间连丝和韧皮部从细胞转运到另一个细胞, 实现远距离传递, 调控靶组织中的基因表达(Voinnet 2009)。陆续有研究证明内源mRNA分子不仅在植物细胞之间传播, 而且还能够在发育组织中引起表型变化(Xia等2018; Yang等2019)在一些物种的韧皮部渗出物中通过组学分析出了1 500种不同的mRNA和数千种smallRNA (Lough和Lucas 2006)。外泌体来源RNA (esRNA)可以通过外泌体以类似激素但更有效的方式在动物细胞的微环境中排出(Valadi等2007)。esRNA包括microRNA和mRNA, 而mRNA的信号传导作用较miRNA更为丰富(Voinnet 2009)。Kudo和Harada (2007)研究发现没有任何叶子的番茄砧木中的RNA可以改变马铃薯的叶形态。

更有趣的是, 学者们不仅在哺乳动物的精子中发现了mRNAs, 在植物的雄配子中也发现了mRNAs。例如, 玉米的精子细胞中含有复杂多样的mRNAs (Engel等2003)。Liu (2008)假设指出触发花粉直感效应的信号可能是mRNAs, 这些RNA分子可能是被花粉管释放并扩散到种子以及其他母体组织中, 也可能是来自于胚和胚乳这些合子组织, 易位的mRNAs引起果实或种子的大小、形状、颜色、发育时间和化学成分的变化。Piotto等(2013)用多毛的野生番茄*S. galapagense*给2种无毛的*S. lycopersicum*品种授粉, 相较于自交果实, *S. galapagense*的花粉并没有增大果实的表皮细胞密度, 但却能够提高表皮上的毛状体密度。类似于番茄表皮毛状体密度的例子很难用激素和多胺等理论来解释, 很可能是由花粉管中携带雄性基因的细胞产生的mRNA远程调控了母体组织的性状表达。而拟南芥突变体体系就为花粉直感的机制研究提供理想的实验材料。Kasahara等(2013)以精子受精缺陷型拟南芥突变体*gcs1^{+/-}*为研究对象, 研究发现, 花粉管释放的物质可以在没有双受精的情况下触发胚珠增大, 但由于该突变体的花粉管仍含有两个精子细胞, 因此仍然不能确定启动胚珠增大的信号来自花粉管内含物还是来自精子细

胞。Kasahara等(2017)对体外培养的胚珠进行试验, 发现触发胚珠增大的花粉管内含物不是生长素和赤霉素。Zhong等(2017)用能产生没有精子细胞的花粉粒的拟南芥突变体*drop1 drop2*做了进一步的实验。以未经授粉的WT去雄雌蕊作为对照, 给去雄的WT雌蕊分别授*drop1 drop2*花粉以及WT花粉粒, 授粉36 h后, 发现未受精的胚珠尺寸最小; *drop1 drop2*花粉粒授粉的胚珠, 花粉管进入后双受精失败, 表现出中等尺寸; WT花粉授粉的胚珠尺寸最大。结果表明花粉管内含物而非精子细胞触发胚珠增大, 但进一步形成种子需要成功的双受精。

3 结论与展望

花粉直感对作物的育种和生产具有重要的现实意义, 也与全人类的温饱和健康问题息息相关。在山核桃和玉米等物种中发现, 花粉直感提高果实或母体叶片光合能力的现象蕴藏着巨大的研究价值, 为作物产量的增加提供新的研究思路。但根据目前国内外的研究进展来看, 花粉直感的规律性弱, 存在双向效应, 在不同种和品种中都表现出差异性。花粉直感现象的形成机理复杂, 激素、多胺、RNA以及未知的花粉管释放物都在其中起到了一定的作用。目前的研究多集中于花粉直感所引起的表型及生化差异上, 对其内在分子调控机制的研究甚少。因此, 在今后的研究中, 需要充分应用植物生理学、细胞生物学、组学(基因组、转录组、蛋白组和代谢组)等现代生物学技术, 开展多层次的综合研究, 以期揭示: 一、花粉中携带的父本遗传信息是如何在果实/种子中行使功能, 最终影响其品质; 二、父母本遗传信息间又是如何交流互作, 最终决定果实、种子的表型性状。

参考文献(References)

- Alexander DE (1999). Oil content versus grain yield in corn. *Maydica*, 44 (1): 111–112
- Botinovic S, Vanĉetovic J, Levic J, et al (2010). The effects of cytoplasmic male sterility and xenia on maize kernel infection with *Fusarium verticillioides*. *Genetics*, 45 (5): 380–384
- Brugi re N, Humbert S, Rizzo N, et al (2008). A member of the maize isopentenyl transferase gene family, *Zea mays*

- isopentenyl transferase 2 (ZmIPT2)*, encodes a cytokinin biosynthetic enzyme expressed during kernel development. *Plant Mol Biol*, 67 (3): 215–229
- Bu FW, He KJ, Jia DC, et al (2012). Influences of different pollinated varieties on characters, oil content and components of kiwifruit seeds. *Hunan Agr Sci*, (21): 6–8 (in Chinese with English abstract) [卜范文, 何科佳, 贾德翠等(2012). 不同授粉品种对猕猴桃品种种子性状、籽油含量及成分的影响. *湖南农业科学*, (21): 6–8]
- Bulant C, Gallais A, Matthys-Rochon E, et al (2000). Xenia effects in maize with normal endosperm. *Crop Sci*, 40 (1): 182–189
- Cai JX, Liu GQ, Chen W (2007). Changes in endogenous polyamine and hormone contents during different fruit developing stages in loquat. *Chin Agric Sci Bull*, 23 (9): 317–322 (in Chinese with English abstract) [蔡建秀, 刘国强, 陈伟(2007). 枇杷果实发育不同阶段内源多胺及激素含量的变化. *中国农学通报*, 23 (9): 317–322]
- Cao YQ, Yao XH, Teng JH, et al (2016). Effects of xenia on fruit and seed characteristics in *Camellia oleifera*. *J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed)*, 40 (5): 55–60 (in Chinese with English abstract) [曹永庆, 姚小华, 滕建华等(2016). 花粉直感效应对油茶种实特征的影响. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 40 (5): 55–60]
- Chen JQ, He LL, Zhang KP, et al (2015). Effects of PUT on capsaicin, endogenous polyamines and relevant enzymes in pepper fruit. *J Shenyang Agric Univ*, 46 (5): 521–525 (in Chinese with English abstract) [陈俊琴, 何莉莉, 张坤鹏等(2015). 外源腐胺对辣椒果实中辣椒素、内源多胺及相关酶活性的影响. *沈阳农业大学学报*, 46 (5): 521–525]
- Chen JS, Song JY, Dong CT, et al (1999). Primary study on the pollen-direct-effects and its mechanism in yali pear (*Pyrus bretschneideri* Rehd. var. Yali). *Selected Papers for the 70th Anniversary of the Establishment of the Chinese Horticultural Society*. Beijing: China Science Press, 259–263 (in Chinese) [陈景顺, 宋金耀, 董存田等(1999). 鸭梨花粉直感效应及其机制研究. *中国园艺学会成立70周年纪念优秀论文选编*. 北京: 中国科学出版社, 259–263]
- Chen JZ, Liu YC, Ye ZX, et al (2006). Changes in endogenous polyamine contents during fruit development of longan (*Dimocarpus longan* Lour.). *Chin J Trop Crops*, 27 (2): 18–23 (in Chinese with English abstract) [陈杰忠, 刘运春, 叶自行等(2006). 龙眼果实发育过程中内源多胺含量的变化. *热带作物学报*, 27 (2): 18–23]
- Chen QX, Xu CJ, Wang WJ, et al (2005). Effect of artificial pollination on fruit development and quality in storage of yongjiazaoxiangyou pomelo. *J Fruit Sci*, 22 (4): 412–415 (in Chinese with English abstract) [陈秋夏, 徐昌杰, 王伟杰等(2005). 人工授粉对永嘉早香柚果实发育与贮藏品质的影响. *果树学报*, 22 (4): 412–415]
- Choudhary SP, Yu JQ, Yamaguchi-Shinozaki K, et al (2012). Benefits of brassinosteroid crosstalk. *Trends Plant Sci*, 17 (10): 594–605
- Cui LN, Dong ST, Gao RQ, et al (2010). Advances in research on grain pigment of maize. *Shandong Agric Sci*, (2): 55–58 (in Chinese) [崔丽娜, 董树亭, 高荣岐等(2010). 玉米籽粒色素研究进展. *山东农业科学*, (2): 55–58]
- Denney JO (1992). Xenia includes metaxenia. *HortScience*, 27 (7): 722–728
- Diboun I, Mathew S, Al-Rayyashi M, et al (2015). Metabolomics of dates (*Phoenix dactylifera*) reveals a highly dynamic ripening process accounting for major variation in fruit composition. *BMC Plant Biol*, 15 (1): 291
- Ding J, Chen B, Xia X, et al (2013). Cytokinin-induced parthenocarpic fruit development in tomato is partly dependent on enhanced gibberellin and auxin biosynthesis. *PLoS One*, 8 (7): e70080
- Ehlenfeldt MK (2003). Investigations of metaxenia in northern highbush blueberry (*Vaccinium corymbosum* L.) cultivars. *J Am Pomol Soc*, 57 (1): 26–31
- Ellis AM, Myers SS, Ricketts TH (2015). Do pollinators contribute to nutritional health? *PLoS One*, 10 (1): e114805
- Emery RN, Ma Q, Atkins CA (2000). The forms and sources of cytokinins in developing white lupine seeds and fruits. *Plant Physiol*, 123 (4): 1593–1604
- Engel ML, Chaboud A, Dumas C, et al (2003). Sperm cells of *Zea mays* have a complex complement of mRNAs. *Plant J*, 34 (5): 697–707
- Fan WG, An HM, Liu GQ, et al (2004). Changes of endogenous hormones contents in fruit, seeds and their effects on the fruit development of *Rosa roxburghii*. *Sci Agric Sin*, 37 (5): 728–728 (in Chinese with English abstract) [樊卫国, 安华明, 刘国琴等(2004). 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. *中国农业科学*, 37 (5): 728–728]
- Fatima T, Sobolev AP, Teasdale JR, et al (2016). Fruit metabolite networks in engineered and non-engineered tomato genotypes reveal fluidity in a hormone and agroecosystem specific manner. *Metabolomics*, 12 (6): 103
- Fattahi R, Mohammadzadeh M, Khadivi-Khub A (2014). Influence of different pollen sources on nut and kernel characteristics of hazelnut. *Sci Hortic-Amsterdam*, 173: 15–19
- Figueiredo DD, Batista RA, Roszak PJ, et al (2015). Auxin production couples endosperm development to fertilization. *Nat Plants*, 1 (12): 15184
- Figueiredo DD, Batista RA, Roszak PJ, et al (2016). Auxin production in the endosperm drives seed coat develop-

- ment in *Arabidopsis*. *Elife*, 5: e20542
- Focke WO (1881). Die pflanzen-mischlinge: Ein beitrage zur biologie der gewächse. Berlin: Gebr. Bornträger, 510–518
- Fortes A, Teixeira R, Agudelo-Romero P (2015). Complex interplay of hormonal signals during grape berry ripening. *Molecules*, 20 (5): 9326–9343
- Golzari M, Hassani D, Rahemi M, et al (2016). Xenia and metaxenia in persian walnut (*Juglans regia* L.). *J Nuts*, 7 (2): 101–108
- Guo J, Wang S, Yu X, et al (2018). Polyamines regulate strawberry fruit ripening by abscisic acid, auxin, and ethylene. *Plant Physiol*, 177 (1): 339–351
- Handa AK, Mattoo AK (2010). Differential and functional interactions emphasize the multiple roles of polyamines in plants. *Plant Physiol Biochem*, 48 (7): 540–546
- He J, Li XY, Jiao EN, et al (2013). Study on pollen xenia effect of three wolfberry cultivars. *Northern Hortic*, (9): 178–180 (in Chinese with English abstract) [何军, 李晓莺, 焦恩宇等(2013). 三个枸杞品种花粉直感效应研究. 北方园艺, (9): 178–180]
- He XY, Tao L, Ni SB, et al (2016). Effects of pollen xenia on nut morphological characteristics and quality of ‘O.C’ cultivar in *Macadamia* spp. *Non For Res*, 34 (1): 76–82 (in Chinese with English abstract) [贺熙勇, 陶丽, 倪书邦等(2016). 花粉直感对澳洲坚果‘O.C’果实形态和品质性状的影响. 经济林研究, 34 (1): 76–82]
- Herbert SW, Walton DA, Wallace HM (2019). Pollen-parent affects fruit, nut and kernel development of *Macadamia*. *Sci Hortic*, 244: 406–412
- Hu Z, Lu SJ, Wang MJ, et al (2018). A novel QTL qTGW3 encodes the GSK3/SHAGGY-Like kinase OsGSK5/OsSK41 that interacts with OsARF4 to negatively regulate grain size and weight in rice. *Mol Plant*, 11 (5): 736–749
- Huang R, Zhang Y, Zhang QX, et al (2019). Transcriptome analysis of photosynthetic capacity of exocarp of heterogeneously pollinated *Carya cathayensis*. *Sci Silv Sin*, 55 (01): 128–137 (in Chinese with English abstract) [黄仁, 张韵, 张启香等(2019). 异源授粉山核桃果皮光合能力差异的转录组分析. 林业科学, 55 (01): 128–137]
- Huang YJ, Tang XL, Ma PQ, et al (2010). Effects of different pollen sources on fruit setting and fruit quality of Kiyomi. *Guangdong Agric Sci*, 37 (11): 104–106 (in Chinese with English abstract) [黄永敬, 唐小浪, 马培恰等(2010). 不同花粉源对清见桔橙坐果及果实品质的影响. 广东农业科学, 37 (11): 104–106]
- Hwang I, Sheen J, Müller B (2012). Cytokinin signaling networks. *Annu Rev Plant Biol*, 63: 353–380
- Jia YF, Zhang XS, Zhao M (2004). Genetic analysis on chemical compositions of kernel of F₁ embryo stage in common corn single hybrids and high oil corns. *J Maize Sci*, 12 (2): 26–29 (in Chinese with English abstract) [贾玉峰, 张新生, 赵明(2004). 普通玉米单交种与高油玉米杂交当代子粒化学成分的遗传分析. 玉米科学, 12 (2): 26–29]
- Kasahara RD, Notaguchi M, Honma Y (2017). Discovery of pollen tube-dependent ovule enlargement morphology phenomenon, a new step in plant reproduction. *Commun Integr Biol*, 10 (4): e1600554
- Kasahara RD, Notaguchi M, Nagahara S, et al (2016). Pollen tube contents initiate ovule enlargement and enhance seed coat development without fertilization. *Sci Adv*, 2 (10): e1600554
- Klatt BK, Holzschuh A, Westphal C, et al (2014). Bee pollination improves crop quality, shelf life and commercial value. *Proc Biol Sci*, 281 (1775): 20132440
- Kudo H, Harada T (2007). A graft-transmissible RNA from tomato rootstock changes leaf morphology of potato scion. *HortScience*, 42 (2): 225–226
- Letchworth M, Lambert R (1998). Pollen parent effects on oil, protein, and starch concentration in maize kernels. *Crop Sci*, 38 (2): 363–367
- Li FH (1999). Preliminary study on hybrid effect of F₀ generation in corn. *Liaoning Agric Sci*, (2): 32–38 (in Chinese) [李凤海(1999). 杂交当代玉米杂交效应初探. 辽宁农业科学, (2): 32–38]
- Li HJ, Zhang LH, Chen L, et al (2006). The preliminary study on the influence of the different maize inbred lines pollen to the F₀ seed quality. *J Maize Sci*, 14 (5): 35–37 (in Chinese with English abstract) [李海军, 张丽华, 陈玲等(2006). 玉米F₀代子粒品质性状杂种优势的研究. 玉米科学, 14 (5): 35–37]
- Li JY, Lu G, Ren Y, et al (2005). Advances in research on effects of polyamines on fruit growth and development of fruit trees. *J Fruit Sci*, 22 (3): 256–260 (in Chinese with English abstract) [李建勇, 卢钢, 任彦等(2005). 多胺在果实生长发育中的作用研究进展. 果树学报, 22 (3): 256–260]
- Li L, Lei YS, Li YW, et al (2015). Study on the effects of xenia of ‘Huayou’ kiwifruit. *Shaanxi J Agric Sci*, 61 (9): 34–36 (in Chinese) [李亮, 雷玉山, 李永武等(2015). ‘华优’猕猴桃花粉直感效应研究. 陕西农业科学, 61 (9): 34–36]
- Li X, Zhou JY, Wang XM, et al (2016). Changes of endogenous polyamine metabolism in different fruit development of sand pear (*Pyrus serotina* Nakai). *Acta Agric Shanghai*, 32 (2): 85–88 (in Chinese with English abstract) [李璇, 周京一, 王秀敏等(2016). 内源多胺含量在砂梨果实发育过程中的变化研究. 上海农业学报, 32 (2): 85–88]
- Li Z, Fang JB, Qi XJ, et al (2016). Effects of male plants with

- different ploidy on the fruit set and fruit characteristics in *Actinidia arguta* kiwifruit. J Fruit Sci, 33 (6): 658–663 (in Chinese with English abstract) [李志, 方金豹, 齐秀娟等 (2016). 不同倍性雄株对软枣猕猴桃坐果及果实性状的影响. 果树学报, (6): 658–663]
- Liang YL, Lur HS (2002). Conjugated and free polyamine levels in normal and aborting maize kernels. Crop Sci, 42 (4): 1217–1224
- Liao X, Li M, Liu B, et al (2018). Interlinked regulatory loops of ABA catabolism and biosynthesis coordinate fruit growth and ripening in woodland strawberry. Proc Natl Acad Sci USA, 115 (49): E11542–E11550
- Lin BY (1982). Association of endosperm reduction with parental imprinting in maize. Genetics, 100 (3): 475–486
- Lin H, Chen XJ, Wu DD, et al (2015). Effect of metaxenia effect on the fruit external quality of Fuzhou local orange and xuegan. Fujian Agric Sci Tech, 46 (7): 7–9 (in Chinese with English abstract) [林航, 陈雪金, 吴咚咚等 (2015). 花粉直感效应对福桔和雪柑果实外在品质的影响. 福建农业科技, 46 (7): 7–9]
- Liu L, Jia C, Zhang M, et al (2014). Ectopic expression of a *BZR1-ID* transcription factor in brassinosteroid signaling enhances carotenoid accumulation and fruit quality attributes in tomato. Plant Biotechnol J, 12 (1): 105–115
- Liu M, Ma Z, Zheng T, et al (2018). The potential role of auxin and abscisic acid balance and *FtARF2* in the final size determination of Tartary buckwheat fruit. Int J Mol Sci, 19 (9): 2755
- Liu Y (2008). A novel mechanism for xenia? HortScience, 43 (3): 706
- Liu YJ, Xiong YM, Huang XF, et al (2017). Effect of pollinating parents on fruit properties of fuguihong pitaya. Fujian J Agric Sci, 32 (8): 859–863 (in Chinese with English abstract) [刘友接, 熊月明, 黄雄峰等 (2017). 授粉品种对‘富贵红’火龙果果实主要性状的影响. 福建农业学报, 32 (8): 859–863]
- Lough TJ, Lucas WJ (2006). Integrative plant biology: role of phloem long-distance macromolecular trafficking. Annu Rev Plant Biol, 57: 203–232
- Lu B, Shao ZX, Yang WM, et al (2002). Pollination test on new strains of chinese chestnut. J Northwest For Univ, 17 (2): 41–44 (in Chinese with English abstract) [陆斌, 邵则夏, 杨卫民等 (2002). 板栗新品系授粉试验. 西北林学院学报, 17 (2): 41–44]
- Ma GY, Shen ZM, Chen HY, et al (2006). Effect of different varieties pollinating on young fruit growth of Suli pear variety. J Shanxi Agric Sci, 34 (3): 36–37 (in Chinese with English abstract) [马光跃, 申仲妹, 陈红玉等 (2006). 不同品种授粉对酥梨幼果发育的影响. 山西农业科学, 34 (3): 36–37]
- Ma J, Li YG, Cai ZX, et al (2018). Preliminary study on the effect of xenia on the fruit quality of zhaotong late-ripening red fuji. Chin Hortic Abs, 34 (4): 19–21 (in Chinese) [马静, 李云国, 蔡兆翔等 (2018). 花粉直感对昭通晚熟红富士果实品质的影响初探. 中国园艺文摘, 34 (4): 19–21]
- Ma L, Guo XW, Zhao WD (2015). Effect of exogenous polyamines on sugar and acid content in grape fruits. South China Fruits, 44 (3): 136–138 (in Chinese) [马丽, 郭修武, 赵文东 (2015). 外源多胺对葡萄果实中糖酸含量的影响. 中国南方果树, 44 (3): 136–138]
- Malik AU, Singh Z (2004). Endogenous free polyamines of mangos in relation to development and ripening. J Am Soc Hortic Sci, 129 (3): 280–286
- Mansur-Nasir, Du RQ, Chen XY, et al (2019). Pollination compatibility and pollen xenia of xinjiang pear cultivars with ‘Kuerlexiangli’ pear. J Fruit Sci, 36 (4): 447–457 (in Chinese with English abstract) [曼苏尔·那斯尔, 杜润清, 陈湘颖等 (2019). 新疆梨品种与‘库尔勒香梨’授粉亲和性及花粉直感. 果树学报, 36 (4): 447–457]
- Martin-Tanguy J (2001). Metabolism and function of polyamines in plants: recent development (new approaches). Plant Growth Regul, 34 (1): 135–148
- Miller S, Alspach P, Scalzo J, et al (2011). Pollination of ‘Hortblue Petite’ blueberry: evidence of metaxenia in a new ornamental home-garden cultivar. HortScience, 46 (11): 1468–1471
- Montoya T, Nomura T, Yokota T, et al (2005). Patterns of *Dwarf* expression and brassinosteroid accumulation in tomato reveal the importance of brassinosteroid synthesis during fruit development. Plant J, 42 (2): 262–269
- Nawaschin S (1898). Resultate einer revision des befruchtungsvorgangs bei *Lilium martagon* und *Fritillaria tenelle*. Bull Acad Imp Sci St Petersburg, 9 (4): 377–382
- Neily MH, Matsukura C, Maucourt M, et al (2011). Enhanced polyamine accumulation alters carotenoid metabolism at the transcriptional level in tomato fruit over-expressing spermidine synthase. J Plant Physiol, 168 (3): 242–252
- Nie L, Liu HX (2002). Effect of pollination on the change of endohormones in the fruit of shatianyou pomelo variety. J Fruit Sci, 19 (1): 27–31 (in Chinese with English abstract) [聂磊, 刘鸿先 (2002). 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. 果树学报, 19 (1): 27–31]
- Pahlavani MH, Abolhasani K (2006). Xenia effect on seed and embryo size in cotton (*Gossypium hirsutum* L.). J Appl Genet, 47 (4): 331–335
- Pan HF, Zhang A, Gao ZH, et al (2012). Effect of pollinizers on fruit growth and endogenous hormones contents of Dangshansu pear. J Anhui Agric Univ, 39 (2): 211–215 (in

- Chinese with English abstract) [潘海发, 张昂, 高正辉等 (2012). 不同品种授粉对砀山酥梨果实发育及内源激素的影响. 安徽农业大学学报, 39 (2): 211–215]
- Panda BB, Sekhar S, Dash SK, et al (2018). Biochemical and molecular characterisation of exogenous cytokinin application on grain filling in rice. BMC Plant Biol, 18 (1): 89
- Pandey R, Gupta A, Chowdhary A, et al (2015). Over-expression of mouse ornithine decarboxylase gene under the control of fruit-specific promoter enhances fruit quality in tomato. Plant Mol Biol, 87 (3): 249–260
- Piotto FA, Batagin-Piotto KD, de Almeida M, et al (2013). Interspecific xenia and metaxenia in seeds and fruits of tomato. Sci Agric, 70 (2): 102–107
- Qi XJ, Han LX, Li M, et al (2007). Studies on pollen xenia of kiwifruit. J Fruit Sci, 24 (6): 774–777 (in Chinese with English abstract) [齐秀娟, 韩礼星, 李明等(2007). 3个猕猴桃品种花粉直感效应研究. 果树学报, 24 (6): 774–777]
- Qi XJ, Zheng XL, Ren HY, et al (2017). Effect of xenia on fruit quality and sucrose metabolism enzyme activity in red bayberry. J Fruit Sci, 34 (7): 861–867 (in Chinese with English abstract) [戚行江, 郑锡良, 任海英等(2017). 花粉直感对杨梅果实品质及不同蔗糖代谢酶活性的影响. 果树学报, (7): 861–867]
- Qian C, Ren N, Wang J, et al (2018). Effects of exogenous application of CPPU, NAA and GA₄₊₇ on parthenocarp and fruit quality in cucumber (*Cucumis sativus* L.). Food Chem, 243: 410–413
- Qin LZ, Li BG, Qi GH (2002). The research advances of metaxenia. Hebei J For Orc Res, 17 (4): 371–375 (in Chinese with English abstract) [秦立者, 李保国, 齐国辉 (2002). 果树花粉直感研究进展. 河北林果研究, 17 (4): 371–375]
- Sabir A (2015). Xenia and metaxenia in grapes: differences in berry and seed characteristics of maternal grape cv. ‘Narince’ (*Vitis vinifera* L.) as influenced by different pollen sources. Plant Biol, 17 (2): 567–573
- Sagar M, Chervin C, Mila I, et al (2013). SIARF4, an Auxin response factor involved in the control of sugar metabolism during tomato fruit development. Plant Physiol, 161 (3): 1362–1374
- Sha HF, Zhu YG, Gao QJ, et al (2006). Effect of xenia on fruit quality of Jingbaili pear cultivar. J Fruit Sci, 23 (2): 287–289 (in Chinese with English abstract) [沙海峰, 朱元娣, 高琪洁等(2006). 花粉直感对京白梨品质的影响. 果树学报, 23 (2): 287–289]
- Shemer A, Biton I, Many Y, et al (2014). The olive cultivar ‘Picual’ is an optimal pollen donor for ‘Barnea’. Scientia Hortic-Amsterdam, 172: 278–284
- Shi ZS (1987). Discussion on the theory and practice of heterosis on F₀ generation in corn. Liaoning Agric Sci, (4): 31–32 (in Chinese) [史振声(1987). 关于玉米F₀代杂种优势理论与实践的探讨. 辽宁农业科学, (4): 31–32]
- Shi ZS, Li FH, Zhang XH, et al (1996). Physiological reaction on the maize F₀ generation. J Maize Sci, 4 (4): 25–29 (in Chinese with English abstract) [史振声, 李凤海, 张喜华等(1996). 玉米杂交当代的生理反应. 玉米科学, 4 (4): 25–29]
- Simpson CG, Cullen DW, Hackett CA, et al (2017). Mapping and expression of genes associated with raspberry fruit ripening and softening. Theor Appl Genet, 130 (3): 557–572
- Smith MR, Singh GM, Mozaffarian D, et al (2015). Effects of decreases of animal pollinators on human nutrition and global health: a modelling analysis. Lancet, 386 (10007): 1964–1972
- Swingle WT (1928). Metaxenia in the date palm: possibly a hormone action by the embryo or endosperm. J Hered, 19 (6): 257–268
- Taber SK, Olmstead JW (2016). Impact of cross-and self-pollination on fruit set, fruit size, seed number, and harvest timing among 13 southern highbush blueberry cultivars. HortTechnology, 26 (2): 213–219
- Teh HF, Neoh BK, Wong YC, et al (2014). Hormones, polyamines, and cell wall metabolism during oil palm fruit mesocarp development and ripening. J Agric Food Chem, 62 (32): 8143–8152
- Tong H, Chu C (2018). Functional specificities of brassinosteroid and potential utilization for crop improvement. Trends Plant Sci, 23 (11): 1016–1028
- Tong H, Xiao Y, Liu D, et al (2014). Brassinosteroid regulates cell elongation by modulating gibberellin metabolism in rice. Plant Cell, 26 (11): 4376–4393
- Torrigiani P, Bressanin D, Ruiz KB, et al (2012). Spermidine application to young developing peach fruits leads to a slowing down of ripening by impairing ripening-related ethylene and auxin metabolism and signaling. Physiol Plantarum, 146 (1): 86–98
- Tsai CL, Tsai CY (1990). Endosperm modified by cross-pollinating maize to induce changes in dry matter and nitrogen accumulation. Crop Sci, 30 (4): 804–808
- Valadi H, Ekström K, Bossios A, et al (2007). Exosome-mediated transfer of mRNAs and microRNAs is a novel mechanism of genetic exchange between cells. Nat Cell Biol, 9 (6): 654–659
- Voinnet O (2009). Origin, biogenesis, and activity of plant microRNAs. Cell, 136 (4): 669–687
- Wallace HM, Vithanage V, Exley EM (1996). The effect of supplementary pollination on nut set of *Macadamia* (Proteaceae). Ann Bot-London, 78 (6): 765–773

- Wang GL, Wu SF, Huang YX, et al (2018). Effects of xenia on fruit setting and fruit quality of guichang kiwifruit. *Guizhou Agric Sci*, 46 (11): 98–100 (in Chinese with English abstract) [王国立, 吴素芳, 黄亚欣等(2018). 花粉直感对贵长猕猴桃坐果和果实品质的影响. *贵州农业科学*, 46 (11): 98–100]
- Wang H, Wang C, Cheng L, et al (2017). Effect of metaxenia on volatile compounds in bagged apple fruit of fuji. *Agric Sci Tech*, 18 (4): 583–610
- Wang JZ, Li JC, Liu C, et al (2009). Xenia on nanguoli pear cultivar. *Northern Hortic*, (7): 106–107 (in Chinese with English abstract) [王家珍, 李俊才, 刘成等(2009). 花粉直感对南果梨的影响. *北方园艺*, (7): 106–107]
- Wang M, Peng SF (2006). Research advances of metaxenia in *Castanea mollissima*. *Hunan For Sci Tech*, 42 (5): 95–98 (in Chinese with English abstract) [王猛, 彭邵锋(2006). 板栗花粉直感效应研究进展. *湖南林业科技*, 42 (5): 95–98]
- Wang Q, Gao HY, Zheng YF, et al (2015). Effect of cross-pollination with murcott on fruit quality of fuju oranges. *Fujian J Agric Sci*, 30 (7): 662–666 (in Chinese with English abstract) [王琦, 高慧颖, 郑亚凤等(2015). 利用茂谷橘橙异花授粉提高福橘果实品质. *福建农业学报*, 30 (7): 662–666]
- Wang YX, Chen BH, Wang SH, et al (2014). Comprehensive evaluation on pollen xenia effect of eleven cultivars of *Malus* spp. after pollinated to *Malus pumila* ‘Changfu 2’. *J Plant Res Environ*, 23 (4): 83–89 (in Chinese with English abstract) [王延秀, 陈佰鸿, 王淑华等(2014). 对‘长富2号’苹果授粉后11个海棠品种花粉直感效应的综合评价. *植物资源与环境学报*, 23 (4): 83–89]
- Weiland RT (1992). Cross-pollination effects on maize (*Zea mays* L.) hybrid yields. *Can J Plant Sci*, 72 (1): 27–33
- Wu SH, Shen DX, Lin BN, et al (1986). The relationship between endogenous hormones and fruit development and xenia in pear. *J Zhejiang Univ (Agric Life Sci)*, 12 (1): 57–61 (in Chinese with English abstract) [吴少华, 沈德绪, 林伯年等(1986). 梨果实发育和直感同内源激素的关系. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 12 (1): 57–61]
- Xia C, Zheng Y, Huang J, et al (2018). Elucidation of the mechanisms of long-distance mRNA movement in a *Nicotiana benthamiana*/tomato heterograft system. *Plant Physiol*, 177 (2): 745–758
- Xiao LJ, Ning DL, Wu T, et al (2017). Nut settings and nuts traits of interspecific hybridization between *Juglans sigillata* and *J. regia*. *J West China For Sci*, 46 (3): 160–164 (in Chinese with English abstract) [肖良俊, 宁德鲁, 吴涛等(2017). 核桃种间杂交组合F₁代的结实率及坚果性状调查. *西部林业科学*, 46 (3): 160–164]
- Xu QY, Wang B, Zhao JW, et al (2017). Variation in photosynthetic characteristics of exocarp of *Carya cathayensis* fruits pollinated with different pollens. *Sci Silv Sin*, 53 (1): 38–46 (in Chinese with English abstract) [徐沁怡, 王标, 赵建文等(2017). 2种花粉授粉山核桃果皮光合特性的差异比较. *林业科学*, 53 (1): 38–46]
- Xu SL, Chen XQ, Xu CZ, et al (2014). Effects of xenia on the development and quality of pear fruits in xinjiang pear system. *Shanxi Fruits*, (5): 3–6 (in Chinese) [徐胜利, 陈小青, 徐崇志等(2014). 新疆梨系统品种花粉直感对香梨果萼发育及品质的影响. *山西果树*, (5): 3–6]
- Xu SL, Chen XQ, Xu CZ, et al (2015). Effect of metaxenia on content of endogenous hormones in young fruit of fragrant pear during persistent calyx and dropping calyx periods. *Chin Hortic Abs*, 31 (1): 12–15 (in Chinese with English abstract) [徐胜利, 陈小青, 徐崇志等(2015). 花粉直感效应对香梨幼果脱萼宿萼期内源激素含量的影响. *中国园艺文摘*, 31 (1): 12–15]
- Xue H, Cao SY, Niu J, et al (2016). Effects of xenia on fruit setting and quality in ‘Tunisia’ pomegranate. *J Fruit Sci*, 33 (2): 196–201 (in Chinese with English abstract) [薛辉, 曹尚银, 牛娟等(2016). 花粉直感对‘突尼斯’石榴坐果及果实品质的影响. *果树学报*, 33 (2): 196–201]
- Yang J, Zhang J, Wang Z, et al (2003). Hormones in the grains in relation to sink strength and postanthesis development of spikelets in rice. *Plant Growth Regul*, 41 (3): 185–195
- Yang L, Valentina P, Eleftheria S et al (2019). m⁵C methylation guides systemic transport of messenger RNA over graft junctions in plants. *Curr Biol*, 29: 2465–2476
- Yu LY, Zuo LH, Zhang J, et al (2017). Effect of xenia on fruit quality of 4 *Malus sieversii* clones. *Mol Plant Breeding*, 15 (9): 3667–3675 (in Chinese with English abstract) [于立洋, 左力辉, 张军等(2017). 花粉直感对4个新疆野苹果优系果实品质的影响. *分子植物育种*, 15 (9): 3667–3675]
- Zhang JR, Sun HL, Lu ZC, et al (2017). Effect of pollen xenia the quality of european plum fruit. *China Fruits*, (6): 37–39 (in Chinese) [张静茹, 孙海龙, 陆致成等(2017). 花粉直感效应对欧洲李果实品质的影响. *中国果树*, (6): 37–39]
- Zhang X, Yuan D, Zou F, et al (2016). A study on the xenia effect in *Castanea henryi*. *Hortic Plant J*, 2 (6): 301–308
- Zhang XJ, Yu D, Chen ZF, et al (2017). A preliminary discussion on pollen xenia of mango. *Southeast Hortic*, (5): 20–22 (in Chinese with English abstract) [章希娟, 余东, 陈志峰等(2017). 杧果花粉直感效应研究初探. *东南园艺*, (5): 20–22]
- Zhao JL, Zhang YS (2019). Study on pollination effects of 8 pollination cultivars on ‘Qiufu 1’ apple. *China Fruits*, (01): 46–49 (in Chinese) [赵菊莲, 张彦山(2019). 8个授粉品

- 种对‘秋富1号’苹果的授粉效应研究. 中国果树, (01): 46–49]
- Zhao WY (1981). Discussion on the heterosis of maize from fertilization to grain maturity. Liaoning Agric Sci, (6): 48–51 (in Chinese) [赵文耀(1981). 关于玉米从受精到籽粒成熟期有无杂种优势的探讨. 辽宁农业科学, (6): 48–51]
- Zhao ZH, Yang L, Shi ZG, et al (2012). Performance of metaxenia effect on nut inherent quality in *Castanea mollissima*. Nonwood For Res, 30 (4): 9–12 (in Chinese with English abstract) [赵志珩, 杨柳, 石卓功等(2012). 板栗花粉直感效应在坚果内在品质上的表现. 经济林研究, 30 (4): 9–12]
- Zhong S, Zhang J, Qu LJ (2017). The signals to trigger the initiation of ovule enlargement are from the pollen tubes: The direct evidence. J Integr Plant Biol, 59 (9): 600–603
- Zhou F, Shi ZS, Wang ZB, et al (2007). Research on physiological effect of the contemporary hybrid in maize. J Maize Sci, 15 (2): 64–66 (in Chinese with English abstract) [周芳, 史振声, 王志斌等(2007). 玉米杂交当代的生理效应研究. 玉米科学, 15 (2): 64–66]
- Zhu HH, Jin YL, Zhang MK, et al (2016). Studies on xenia effect of chinese cabbage. Acta Agric Boreali-Sin, 31 (3): 107–113 (in Chinese with English abstract) [朱焕焕, 靳颖玲, 张明科等(2016). 大白菜花粉直感效应研究. 华北农学报, 31 (3): 107–113]
- Zou F, Zhang XH, Yuan DY, et al (2019). The different pollination combinations in castean henryi determined by auto discrete analyzers and atomic absorption spectrometry. Spectrosc Spect Anal, 39 (01): 286–291 (in Chinese with English abstract) [邹锋, 张旭辉, 袁德义等(2019). 自动化学间断分析仪和原子吸收光谱法测定锥栗不同授粉组合果实的元素含量. 光谱学与光谱分析, 39 (01): 286–291]

Research progress and prospects of xenia

HONG Junyan^{1,2}, HUANG Ren^{1,2}, HUANG Chunying^{1,2}, WANG Jianhua^{1,2}, XU Yifan^{1,2}, Li Peipei^{1,2}, HU Yuanyuan^{1,2}, HUANG Jianqin^{1,2}, LI Yan^{1,2,*}

¹State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Zhejiang A & F University, Hangzhou 311300, China

²School of Forestry and Biotechnology, Zhejiang A & F University, Hangzhou 311300, China

Abstract: Xenia is widespread in plants and has important practical significance for the breeding and production of agricultural and forestry crops and horticultural plants. It can be used to improve varieties, increase yield and quality, and increase economic benefits. This paper focused on the effects of xenia on fruit and seed traits, and discussed the intrinsic regulatory mechanisms of xenia. Finally, it is proposed to make full use of modern biological techniques such as cell biology, molecular biology and omics (genome, transcriptome, proteome and metabolome) to carry out multi-level comprehensive research to uncover the intrinsic molecular regulation mechanisms of xenia.

Key words: xenia; regulation mechanism; multi-omics analysis

Received 2019-07-23 Accepted 2019-10-21

This work was supported by the Key Agricultural New Varieties Breeding Projects founded by Zhejiang Province Science and Technology Department (2016C02052-13) and National Natural Science Foundation of China (31600547).

*Corresponding author (20180061@zafu.edu.cn).