

# 高温对设施甜樱桃花药发育和花粉粒形成的影响

李 燕<sup>1,3,4</sup>, 李 玲<sup>1,3,4,\*</sup>, 陈修德<sup>1,3,4</sup>, 叶宝兴<sup>2,3</sup>, 高东升<sup>1,3,4,\*\*</sup>

(<sup>1</sup> 山东农业大学园艺科学与工程学院, 山东泰安 271018; <sup>2</sup> 山东农业大学生命科学学院, 山东泰安 271018; <sup>3</sup> 作物生物学国家重点实验室, 山东泰安 271018; <sup>4</sup> 国家苹果工程中心, 山东泰安 271018)

**摘 要:** 在人工气候室内对花药发育不同时期的‘红灯’甜樱桃 (*Prunus avium* ‘Hongdeng’) 进行高温处理, 利用石蜡制片法, 观察短时间高温胁迫对花药发育和花粉粒形成的影响。结果表明: 花粉母细胞减数分裂时期 35 °C 高温处理 4 h, 减数分裂形成异常多体比例为对照的 14 倍, 随后部分花粉解体消失, 花药干枯, 残存的花粉粒离体培养不萌发; 单核花粉时期或单核花粉有丝分裂时期进行 35 °C 处理, 不同程度加快了花药的发育进程, 其中由于绒毡层和中层细胞提前解体, 不能持续稳定地供给营养物质, 造成部分花粉粒的解体消失; 花期花药变褐率增加, 快速干瘪, 不能正常散粉; 产生的成熟花粉粒大都瘪小, 离体培养萌发率显著降低。说明甜樱桃整个花芽萌动期雄蕊对高温胁迫都非常敏感, 较早高温胁迫对雄蕊的危害程度更大。

**关键词:** 甜樱桃; 花粉; 花药; 高温处理; 减数分裂

**中图分类号:** S 662.5

**文献标识码:** A

**文章编号:** 0513-353X (2011) 06-1029-08

## Effects of High Temperature on the Anther and Pollen Development of Sweet Cherry in Solar Greenhouse

LI Yan<sup>1,3,4</sup>, LI Ling<sup>1,3,4,\*</sup>, CHEN Xiu-de<sup>1,3,4</sup>, YE Bao-xing<sup>2,3</sup>, and GAO Dong-sheng<sup>1,3,4,\*\*</sup>

(<sup>1</sup> College of Horticulture Science and Engineering, Tai'an, Shandong 271018, China; <sup>2</sup> College of Life Sciences, State Key Laboratory of Crop Biology, Tai'an, Shandong 271018, China; <sup>3</sup> Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China; <sup>4</sup> National Research Center for Apple Engineering and Technology, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China)

**Abstract:** Effects of high temperature on microsporegenesis pollen development of ‘Hongdeng’ sweet cherry was studied by microscopic observation. The results showed that stamens of sweet cherry were sensitive to high temperature stress during sprouting time and were more likely to be damaged in earlier stage. More abnormal tetrads generated after 4 hours of 35 °C treatment during meiosis, which was 14 times of the control. The microspores began to degenerate in the following time and the remaining pollens were not able to germinate. The development of spores were promoted by 4 hours of 35 °C treatment during karyokinesis both in mononuclear microspore stage and mononuclear microspore stage. However, some microspores disappeared due to the disability of nutrition supplying caused by the disorganization of tapetal layer and middle layer. More anthers were found turning brown, and shriveling, with low germination rates, during florescence after 35 °C treatment.

**收稿日期:** 2011 - 01 - 10; **修回日期:** 2011 - 04 - 18

**基金项目:** ‘十一五’ 国家科技支撑计划项目 (2006BAD07B06)

\* 与第一作者同等贡献。

\*\* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: dsgao@sda.edu.cn)

**Key words:** sweet cherry; pollen; anther; high temperature; meiosis

甜樱桃设施栽培在我国发展迅速, 但甜樱桃设施栽培失败的现象时有发生。由于春季气温变化无常, 尤其是在花芽萌动期, 天气晴朗的中午若通风不及时, 棚内温度很快会达到 35 ℃ 以上, 超出花芽萌动期适宜温度 (18~23 ℃, 最高温度不超过 30 ℃) (胡建江和李文峰, 2009)。有研究表明, 桃花芽萌动期和花期遭遇异常温度会影响到花粉发育过程中造孢细胞向花粉母细胞过渡和四分体小孢子的形成及发育, 阻碍花粉成熟与花药开裂, 并阻碍花粉在柱头上萌发, 花粉管伸长, 以及受精, 导致不育或雄性败育趋势增加 (沈元月 等, 1999; Matsui et al., 2000, 2001; Matsui & Omasak, 2002; Prasad et al., 2005), 说明花芽萌动期对高温非常敏感。目前关于甜樱桃设施栽培扣棚升温后, 花粉产生和发育的不同时期异常高温对雄蕊发育影响的研究未见报道。作者利用人工气候室模拟温室高温的环境, 对‘红灯’甜樱桃雄蕊发育过程进行研究, 以期探讨短时间高温胁迫对甜樱桃雄蕊发育的影响, 为解决甜樱桃设施栽培花期落花落果, 坐果率低等问题提供理论依据。

## 1 材料与方法

试材为 4 年生盆栽‘红灯’甜樱桃 (*Prunus avium* ‘Hongdeng’)。2010 年 2 月中旬将已结束自然休眠的植株移入人工气候室中, 模拟设施栽培环境 (18 ℃/8 ℃, 12 h/12 h, 昼/夜) 培养, 温度波动  $\pm 0.5$  ℃, 光照强度为 2 500 lx, RH 55%~70%。

设对照和 3 个处理 (自人工气候室中培养第 1 天开始), 每处理 3 重复, 每重复 2 株, 共 24 株。对照植株一直在昼 18 ℃/夜 8 ℃, 12 h 光照/12 h 黑暗的人工气候室中培养。

花粉母细胞减数分裂期处理: 自人工气候室培养第 1 天开始每天上午 10:00 取植株不同部位花芽各 10 个, 用解剖针挑出花药, 挤出花粉母细胞, 改良卡宝品红染色法染色, 在 OLYMPUS BX51 倒置生物显微镜下镜检确定花药发育处于花粉母细胞减数分裂时期的花芽多于 50% 时, 于 10:00—14:00 时给予 4 h 的 35 ℃ 高温处理, 其它时间培养条件与对照相同。

单核花粉期处理: 用同样的方法, 镜检确定花药发育处于单核花粉时期的花芽多于 50% 时, 于 10:00—14:00 给予 4 h 的 35 ℃ 高温处理, 其它时间培养条件与对照相同。

单核花粉有丝分裂期处理: 同上述方法, 镜检确定花药发育处于单核花粉粒进行有丝分裂时期的花芽多于 50% 时, 于 10:00—14:00 给予 4 h 的 35 ℃ 高温处理, 其它时间培养条件与对照相同。

开花前, 对照自培养之日起每 3 d 采样 1 次, 上述 3 个处理自高温处理之日后 (高温处理翌日立即采样) 每 3 d 采样 1 次。各处理每重复每次取 10 个花芽, 剥去鳞片, 用 FAA (2 份福尔马林, 17 份 50% 酒精, 1 份冰醋酸混合液) 固定, 常规法制片, 番红—固绿二重染色, 切片厚度 8  $\mu\text{m}$ , OLYMPUS BX51 生物显微镜观察并照像。用改良卡宝品红染色法对花粉母细胞减数分裂时期四分体及多分体进行显微观察, 统计并照像。大蕾期分别取各处理花药 300 个, 测量花药长、宽, 花粉粒大小, 以 20% 六偏磷酸钠作悬浮液, 血球计数器计数花粉粒数量, 每处理重复 3 次。

盛花期, 将各处理每重复随机取 10 朵花, 每朵花分别随机测量 5 个长花丝、短花丝, 取平均长度, 观察并统计花药颜色、形态, 花药变褐率 (%) = 褐色花药数/总花药数  $\times 100$ 。

## 2 结果与分析

### 2.1 高温对雄蕊形态和颜色的影响

试验结果表明, 花芽萌动期高温处理时间越早, 对雄蕊发育的影响越明显。正常花药颜色为黄

色，发育对称饱满，发育异常的花药大都褐色、不对称且瘦小。花粉母细胞减数分裂期、单核花粉期、单核花粉有丝分裂期分别高温处理后，花药变褐率分别是对照（7%）的 8.4 倍、6.3 倍、5.1 倍，开花期间变褐花药无法正常开裂散粉，且很快干枯。

如表 1 所示，3 组处理显著抑制了花期长花丝和短花丝的生长。其中减数分裂期处理显著抑制了花药的横向生长，使花药变的细长；单核花粉期处理使花药的横向生长、纵向生长都受到极显著抑制，花药总体变的细小；单核花粉有丝分裂期处理对花药大小的影响不显著。

表 1 花前 35 ℃ 4 h 高温处理对‘红灯’甜樱桃花期雄蕊大小的影响  
Table 1 Effect of high temperature before florescence on the stamen size of ‘Hongdeng’ sweet cherry during florescence /mm

不同处理时期 Treatment of different date	长花丝长 Length of long filament	短花丝长 Length of short filament	花药宽 Width of enther	花药长 Length of enther
对照 Control	7.41 ± 0.76 A	4.04 ± 0.79 A	0.96 ± 0.11 A	1.12 ± 0.10 A
花粉母细胞减数分时期 Meiosis of pollen mother cells	4.83 ± 0.84 C	2.73± 0.32 B	0.76 ± 0.09 B	1.03 ± 0.14 A
单核花粉时期 Early fase of mononuclear microspore	5.82 ± 0.35 B	2.98 ± 0.19 B	0.78 ± 0.08 B	0.89 ± 0.08 B
单核花粉有丝分裂时期 Anaphase of mononuclear microspore	4.74 ± 1.28 C	2.67 ± 0.56 B	0.91 ± 0.08 A	1.12 ± 0.13 A

注：同一列数据间的不同大写字母表示 Duncan’s 新复极差检验在 1%的水平上差异显著。  
Note: Data in the same column with capital letters denote significantly difference at α = 0.01 level with Duncan’s new multiple range test.

2.2 高温对花粉粒数量、大小和萌发率的影响

不同处理的花粉量、瘦小花粉粒率及花粉萌发率均存在较大差异（表 2）。与对照相比，花粉母细胞减数分裂期、单核花粉期、单核花粉有丝分裂期分别高温处理后，花粉粒的数量分别减少了 99.2%、85.5%、58.7%；瘦小花粉粒率分别增加了 3 倍、2 倍和 1.5 倍；花粉萌发率单核花粉期处理和单核花粉有丝分裂期处理分别减少了 84.5%和 45.1%。三处理之间花粉量、萌芽率均存在极显著差异。

表 2 花前高温处理对红灯甜樱桃花粉粒数量、大小、萌发率的影响  
Table 2 Effect of high temperature before florescence on the quantity, size and germination of pollens of ‘Hongdeng’ sweet cherry

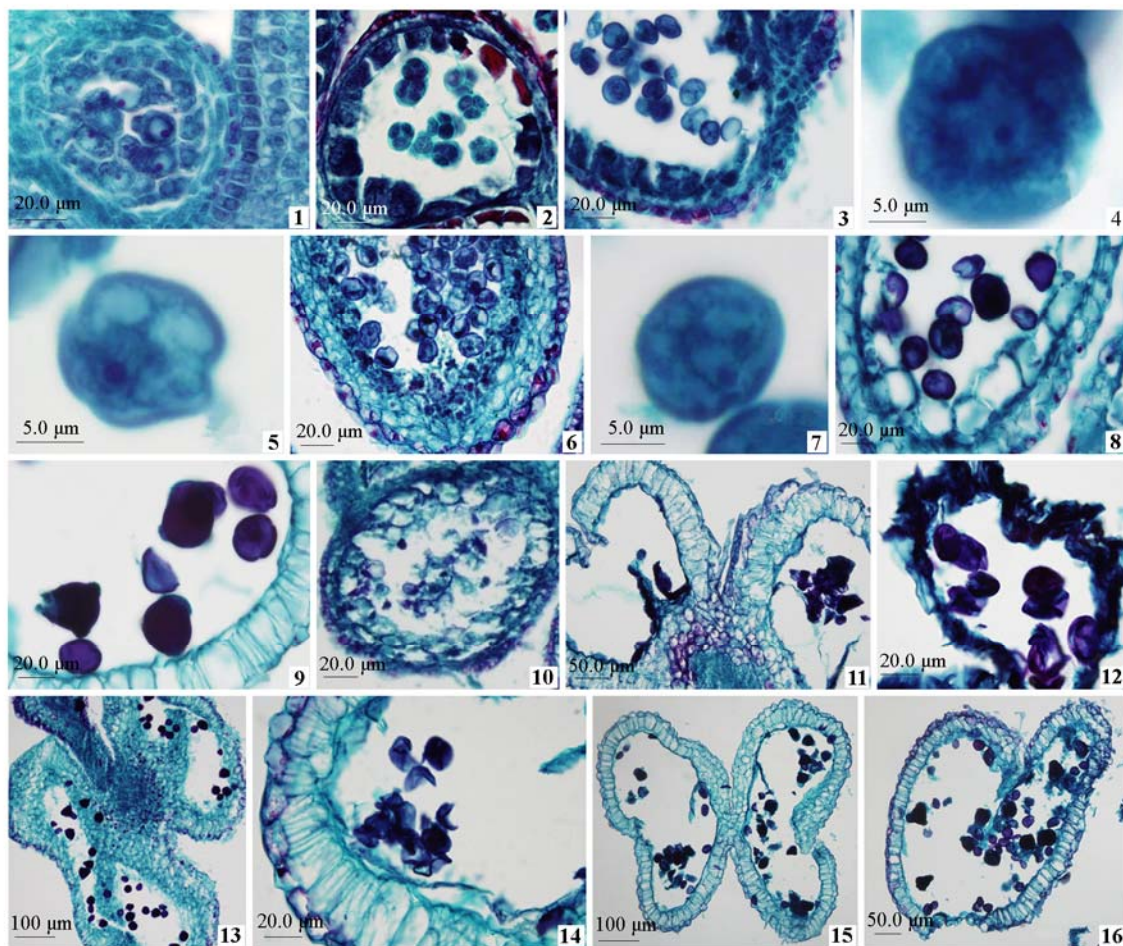
不同处理时期 Treatment of different date	每花药花粉粒数 Pollen number per anther	极轴长/μm Length of polar axle	赤道轴长/μm Length of equatorial axle	瘦小花粉比率/% Rate of blighted pollen	萌发率/% Germination rate of pollen
对照 Control	635.00 ± 28.02 A	35.04 ~ 160.15	34.84 ~ 137.37	17.76	70.87 ± 5.29 A
花粉母细胞减数分时期 Meiosis of pollen mother cells	5.00 ± 0.31 D	21.03 ~ 141.29	17.25 ~ 124.13	70.25	0
单核花粉时期 Early fase of mononuclear microspore	92.00 ± 1.72 C	17.27 ~ 146.24	17.53 ~ 128.37	53.14	11.02 ± 2.63 C
单核花粉有丝分裂时期 Anaphase of mononuclear microspore	262.00 ± 4.90 B	32.24 ~ 157.02	26.23 ~ 149.11	44.82	38.91 ± 6.08 B

注：同一列数据间的不同大写字母表示 Duncan’s 新复极差检验在 1%的水平上差异显著。  
Note: Data in the same column with capital letters denote significantly difference at α = 0.01 level with Duncan’s new multiple range test.

不同处理花粉粒体积变化差异也很明显。对照花粉粒的平均极轴、赤道轴分别为（108.0 ± 6.952）μm、（92.20 ± 6.548）μm；花粉母细胞减数分裂期处理和单核花粉期处理花粉体积总体上变小，极轴低于 80 μm 的花粉量增多，极轴和赤道轴平均值分别比对照减小了（35.82 ± 14.81）μm 和（33.86 ± 8.768）μm，（25.82 ± 2.474）μm 和（22.06 ± 5.455）μm；单核花粉有丝分裂期处理两轴平均值只比对照减小了（6.150 ± 8.751）μm 和（8.510 ± 3.149）μm。

### 2.3 高温对甜樱桃花药发育及花粉形成的影响

对照开花前 31 d 的花药横切面 (图版 I, 1) 显示, 其处于花粉母细胞时期, 花药壁由表皮层、



图版 I 说明: 高温处理后的花药横切面

1 ~ 9: 18 °C 温度下花药组织结构及花粉发育 (1. 花粉母细胞和花药壁层表皮、药室内壁、中层和绒毡层的结构; 2. 四分体和绒毡层细胞形; 3、4. 单核花粉早期绒毡层开始解体; 5. 单核花粉靠边期; 6. 单核花粉有丝分裂时期绒毡层、中层细胞进一步解体; 7. 双核花粉; 8. 绒毡层消失, 花粉粒、药室内壁细胞壁加厚; 9. 萌发孔明显的成熟花粉); 10 ~ 12: 减数分裂期 35 °C 温度处理后花粉母细胞减数分裂及花药组织结构 (10. 二核花粉解体, 绒毡层内含物消失; 11. 花粉解体; 12. 干瘪花药); 13、14. 单核居中小孢子期 35 °C 温度处理后花粉发育及花药组织结构 (13. 发育进程加快的花粉粒; 14. 药室内壁细胞壁加厚, 大部分花粉解体的花药); 15、16. 单核花粉有丝分裂时期 35 °C 温度处理后花粉发育及花药组织结构 (15. 药室内壁细胞壁加厚, 大部分花粉解体的花药; 16. 瘪小花粉增多, 花粉粒体积差异明显)。

#### Explanation of plate I: The across section of anthers after high temperature treatments

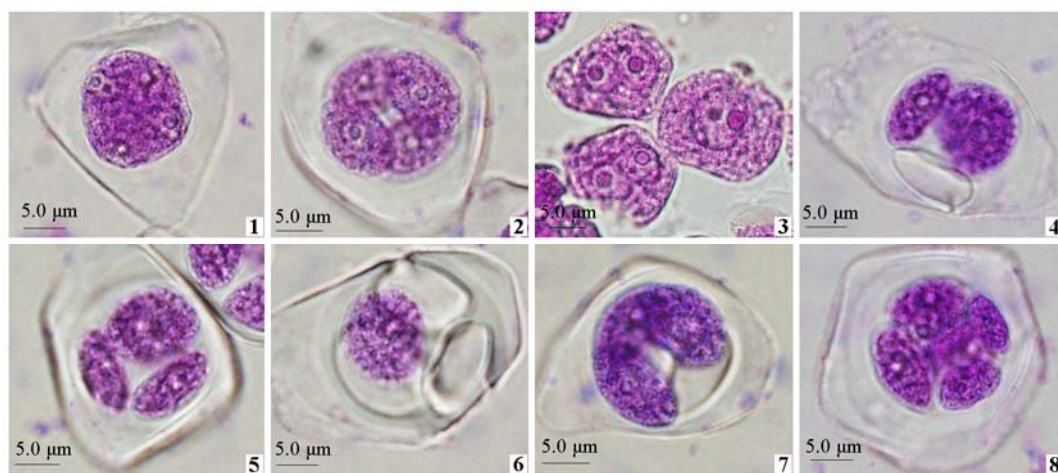
1 ~ 9. Pollen development and the tissue structures of anther under 18 °C (1. The across section of pollen mother cells, epidermis, endothecium, middle layer and tapetum; 2. The cell shape of tetrad and tapetum; 3, 4. The tapetum decomposed in the early stage of mononuclear microspore; 5. Monokaryotic stage of mononuclear microspore; 6. The middle layer and tapetum discomposed at karyokinesis stage of mononuclear microspore; 7. Binucleate microspore; 8. The tapetum cells disappeared and the cell wall of binucleate microspore and endothecium became thickening; 9. Mature pollen with visible germ pore); 10 ~ 12: Meiosis of pollen mother cells and the tissue structures of anther during the stage of meiosis after 35 °C treatment (10. Most microspores were degenerated and the contents of tapetum disappeared; 11. Microspores were degenerated; 12. The anther is shrivelled); 13, 14: Pollen development and the tissue structures of anther during mononuclear medial stage of microspore after 35 °C treatment (13. The development of microspores were expedited; 14. The anther of which most microspores were degenerated and the cell wall of endothecium became thickening); 15, 16: Pollen development and the tissue structures of anther during karyokinesis stage of mononuclear pollen after 35 °C treatment (15. The anther of which most microspores were degenerated and the cell wall of endothecium became thickening; 16. Shrivelled pollens with evidence diversity of volume) .



药室内壁及 2 ~ 3 层中间层和一层绒毡层组成, 该期花粉母细胞体积较大、呈多边形且相互粘连在一起。绒毡层细胞形状不规则, 排列紧密, 围绕在花粉母细胞外面。花前 25 d 花粉母细胞进入减数分裂时期, 产生的四分体呈四面体排列, 四分体中小孢子饱满, 均匀, 近似圆形, 之后从四分体中脱离产生单核花粉粒, 异常减数分裂比例为 5.76% (图版 I, 2; 图版 II, 1、2)。在四分体时期, 绒毡层细胞在形态上有较大变化, 呈规则排列的圆柱形, 且细胞质浓缩染色较深, 其他细胞变化不明显, 之后四分体解体, 产生游离单核居中期花粉粒, 此时绒毡层 (大多以多核形式存在) 细胞间界限开始模糊, 中间层和药室内壁染色较深, 形态变化不明显 (图版 I, 3、4)。花前 17 d 单核花粉内液泡体积逐渐增大, 使细胞核受到排挤, 产生单核靠边期花粉粒 (图版 I, 5), 然后细胞核进行一次有丝分裂产生双核花粉粒, 该时期绒毡层、中层细胞已经解体 (图版 I, 6、7), 随后二核花粉粒壁也加厚, 染色加深, 绒毡层、中间层细胞已逐渐解体消失, 药室内壁细胞壁加厚, 内含物基本上消耗殆尽 (图版 I, 8)。成熟花粉粒染色深, 具有 3 个明显萌发孔 (图版 I, 9)。从四分体发育成二核成熟花粉粒历时 21 ~ 28 d。

与对照相比, 花粉母细胞减数分裂期、单核花粉期、单核花粉有丝分裂期的高温处理后都不同程度的加快了花粉发育进程 (具体如下)。

大部分小孢子正处于二分体时期的花粉母细胞减数分裂期 (图版 II, 3), 高温处理翌日减数第二次分裂已完成。统计发现, 正常四分体比例为 15.7%, 出现小孢子空壳现象的四分体比例为 47.1%, 三分体比例占 35.6%, 五分体比例占 1.60%。异常多分体比例为对照的 14 倍 (图版 II, 4 ~ 8)。花前 18 d 即出现二核花粉粒, 发育进程明显加快, 但是产生的二核花粉粒并没有发生花粉壁增厚现象, 染色较浅。花前 11 d 大部分二核花粉粒皱缩解体, 并且绒毡层内含物已经消失, 仅留部分残核 (图版 I, 10)。花前 4 d 大部分花药为空花药, 仅剩一层花药壁细胞, 剩余染色加深的花粉粒大都干瘪, 内含物外泄 (图版 I, 11), 开花后花药干枯, 不能开裂散粉 (图版 I, 12)。



**图版 II 说明: 减数分裂时期高温处理后花粉母细胞及多四分体表现**

1. 18 °C 温度下花粉母细胞; 2. 18 °C 温度下正常四分体; 3. 高温处理时减数分裂期花粉母细胞; 4、5. 高温处理后产生的三分体; 6、7. 高温处理后产生的异常四分体; 8. 高温处理后产生的五分体。

**Explanation of plate II: Appearance of mother cell and tetrad of pollen after high temperature treatment during the stage of meiosis**

1. Microspore mother cell under 18 °C; 2. Tetrad under 18 °C; 3. Microspore mother cell of multinuclear during high temperature treatment; 4, 5. Triad after high temperature treatment; 6, 7. Abnormal tetrad after high temperature treatment; 8. Polyad after high temperature treatment.

正值四分体解体形成居中期单核花粉时期(图版 I, 3、4)的高温处理, 处理一周后绒毡即已消失, 中层细胞变小, 部分花粉粒已具有明显发育的花粉孔, 染色加深, 药室内壁细胞壁加厚, 没有观察到单核花粉进行有丝分裂产生二核花粉的过程(图版 I, 13), 但是随后的生长过程中, 绒毡层、中层消失, 药室内壁细胞壁加厚, 内含物消失, 大部分花粉粒逐渐解体消失(图版 I, 14)。

单核花粉细胞核进行有丝分裂形成二核花粉时期(图版 I, 6)的高温处理后从外部形态看花粉粒发育进程与同期对照处理相似, 产生二核花粉粒后花粉壁加厚明显, 染色加深。绒毡层、中层消失, 药室内壁细胞壁加厚且内含物逐渐消失。但两周后部分花粉逐渐皱缩, 干瘪(图版 I, 15), 随后的发育中干瘪花粉粒逐渐增多, 成熟期花粉粒大小两极分化明显(图版 I, 16)。

### 3 讨论

有研究发现高温显著抑制了早露蟠桃长花丝、短花丝的生长, 花药明显瘦小, 花期不能正常开裂散粉(沈元月 等, 1999)。还有一些学者在研究辣椒、番茄等作物对热胁迫的反应时也发现, 高温使一些品种的花药壁不正常加厚, 药室开裂受阻, 无法正常授粉(Rudich et al., 1977; Polowick & Sawhney, 1985)。与上述研究结果相似, 本研究发现‘红灯’甜樱桃雄蕊发育过程中花芽遭遇短时间高温胁迫后, 会抑制长短花丝的生长, 形成颜色和形态异常的空花药或低质量花粉的花药, 花期花药很快干瘪, 无法正常散粉。另有研究发现高温胁迫还会导致辣椒、水稻花药开裂、花粉活力、花粉萌发率的显著下降(韩笑冰 等, 1996; 张桂莲 等, 2008)。本研究中也发现高温处理后甜樱桃花粉萌发率显著下降。

叶正文等(2010)通过对花药发育至花粉母细胞时期的‘锦绣’黄桃, 每天进行 5 h 35 °C 高温处理, 发现四分体时期出现了除正常四分体以外的多分体, 正常四分体比例仅为 16.67%。张新忠和刘国俭(1998)对桃、李休眠的花枝在减数分裂前期 I 进行 32 °C 12 h 热激处理后, 二分体发生频率为 5.82% ~ 16.06%, 2n 花粉比例为 13.33% ~ 20.37%, 并且花粉离体萌发率较低。为阐明高温对甜樱桃花粉发育的影响, 本试验对减数分裂时期设施甜樱桃给予 4 h 35 °C 高温处理后, 正常四分体发生频率仅为 15.7%, 小孢子空壳现象的四分体比例为 47.1%, 三分体比例占 35.6%, 五分体比例占 1.6%, 异常多分体比对照增加了 14 倍。说明减数分裂期遭遇短时间的高温胁迫即影响了正常四分体形成, 这也是导致后期花粉粒继续发育过程中败育的原因之一。王芳等(2004)研究发现花粉母细胞减数分裂过程中行为异常染色体, 尤其是落后染色体不能被正常地拉向两极, 在分裂末期容易形成小核, 造成异常多分体的产生。也有研究认为二分体和三分体发生的主要原因, 可能是高温下异常减数分裂行为导致联会消失, 纺锤体定位异常和胞质的提前分裂(赵德法 等, 2004; 叶正文 等, 2010)。作者认为高温导致处于减数分裂时期甜樱桃异常多分体的产生可能与上述产生异常多分体原因有关, 但有待于进一步研究。与前人研究的不同之处是本试验还对花粉单核居中期和花粉双核期某一时期, 进行高温处理后对雄蕊的发育影响进行了研究, 发现不同时期的高温处理对雄蕊的发育影响存在显著差异。

绒毡层适时为小孢子发育提供营养和结构物质, 一旦这种组织间相互协调被打乱, 会导致绒毡层细胞降解的提前或延迟, 致使花粉发育受阻, 导致花粉粒败育(Dickinson & Bell, 1976; Reznickova & Dickinson, 1982; 胡适宜, 1984; Varnier et al., 2005)。35 °C 高温处理后, 桃花药绒毡层提前解体, 不能继续为小孢子发育提供营养物质, 使小孢子发育受阻, 造成小孢子逐渐消失(叶正文 等, 2010)。本研究发现甜樱桃花粉发育不同时期高温处理后, 虽然不同程度加快了花粉发育进程, 但更加速了绒毡层、中层细胞的解体, 从而不能持续供给花粉正常发育需要的物质, 致使花粉发育不良。有研究认为高温抑制了维管束的分化, 破坏了营养物质运输使绒毡层发育不正常(Kumar & Singh,

1988), 至于本试验中高温导致绒毡层发育异常原因还有待进一步研究。

甜樱桃设施栽培过程中, 人们对花期温室温度管理重视程度远远高于花芽萌动期, 而花芽萌动期, 天气晴朗的中午, 通风条件差的温室中温度很快会超过 30 ℃。本研究发现虽然短时间高温胁迫对花芽外部形态并无明显影响, 但对花药的形成和成熟花粉的质量起着决定性的作用。而形成高质量的花粉是提高坐果率, 保证设施甜樱桃产量的关键因素之一, 因此, 在甜樱桃设施栽培整个过程中都要特别注意棚内午间温度。

## References

- Dickinson H G, Bell P R. 1976. The changes in the tapetum of *Pinus banksiana* accompanying formation and maturation of the pollen. *Ann Bot*, 40: 1101 - 1109.
- Gao Dong-sheng, Li Xian-li, Zhang Ze-hua. 1999. The cultivation technology of conservatory fruit trees. Beijing: Jindun Press: 95 - 100. (in Chinese)
- 高东升, 李宪利, 张泽华. 1999. 果树温室大棚栽培技术. 北京: 金盾出版社: 95 - 100.
- Han Xiao-bing, Li Rong-qian, Wang Jian-bo. 1996. Effects of high temperature stress on pollen development and viability of hot pepper. *Acta Ecologica Sinica*, 23 (4): 359 - 364. (in Chinese)
- 韩笑冰, 利容千, 王建波. 1996. 热胁迫对辣椒花粉发育及其生活力的影响. *生态学报*, 23 (4): 359 - 364.
- Hu Jian-jiang, Li Wen-feng. 2009. The cultivation technology of conservatory sweet cherry. *China Fruit & Vegetable*, (1): 25. (in Chinese)
- 胡建江, 李文峰. 2009. 日光温室大樱桃栽培技术. *中国果菜*, (1): 25.
- Hu Shi-yi. 1984. Embryology of angiosperms. Beijing: High Education Press: 23 - 27. (in Chinese)
- 胡适宜. 1984. 被子植物胚胎学. 北京: 高等教育出版社: 23 - 27.
- Kumar R, Singh G. 1988. Investigations into the cause of sterility *Tecoma stans* L. *Bull Soc Bot*, 135: 131 - 136.
- Matsui T, Omasa K, Horie T. 2000. High temperature at flowering inhibits swelling of pollen grains, a driving force for thecae dehiscence in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Prod Sci*, (3): 430 - 434.
- Matsui T, Omasa K, Horie T. 2001. Comparison between anthers of two rice (*Oryza sativa* L.) cultivars with tolerance to high temperatures at flowering or susceptibility. *Plant Prod Sci*, (4): 36 - 40.
- Matsui T, Omasa K. 2002. Rice (*Oryza sativa* L.) cultivars tolerant to high temperature at flowering anther characteristics. *Annals of Botany*, 89: 683 - 687.
- Prasad P V V, Boote K J, Allen Jr, Sheehy J E, Thomas J M G. 2005. Species, ecotype and cultivar differences in spikelet fertility and harvest index of rice in response to high temperature stress. *Field Crops Research*, 95: 398 - 411.
- Polowick P L, Sawhney V K. 1985. Temperature effects on male fertility and flower and fruit development in *Capsicum annuum* L. *Sci Hort*, (25): 117 - 127.
- Rudich J, Zamski E, Regev Y. 1977. Genotypic variation for sensitivity to high temperature in the tomato, pollination and fruit set. *Bot Gaz*, 138 (4): 448 - 452.
- Reznickova S A, Dickinson H G. 1982. Ultrastructural aspects of storage lipid metabolism in the tapetum of *Lilium hybridum* var. *enchantment*. *Planta*, 155: 400 - 408.
- Shen Yuan-yue, Guo Jia-xuan, Liu Cheng-lian. 1999. Effect of temperature on the development of peach flower organs. *Acta Horticulturae Sinica*, 26 (1): 1 - 6. (in Chinese)
- 沈元月, 郭家选, 刘成连. 1999. 温度对桃花器官发育的影响. *园艺学报*, 26 (1): 1 - 6.
- Varnier A L, Mazeyrat-Gourbeyre F, Sangwan R S. 2005. Programmed cell death progressively models the development of anther sporophytic tissues from the tapetum and is triggered in pollen grains during maturation. *J Struct Biol*, 152: 118 - 128.
- Wang Fang, Wei Bao-guo, Li Gui-quan, Li Yan-hua. 2004. A cytological observation of the pollen mother cells of the photoperiod-sensitive male sterile soybean plant of 88-428B Y-827. *Scientia Agricultura Sinica*, 37 (8): 1110 - 1113. (in Chinese)
- 王 芳, 卫保国, 李贵全, 李艳花. 2004. 大豆光敏雄性不育株 88-428B Y-827 小孢子母细胞的细胞学观察. *中国农业科学*, 37 (8): 1110 - 1113.

