

美味猕猴桃‘徐香’与长果猕猴桃远缘杂交亲和性的解剖学研究

齐秀娟, 徐善坤, 张威远, 林苗苗, 方金豹*

(中国农业科学院果树生长发育与品质控制重点开放实验室, 中国农业科学院郑州果树研究所, 郑州 450009)

摘要: 以美味猕猴桃 (*Actinidia chinensis* var. *diliciosa*) ‘徐香’与长果猕猴桃 (*A. longicarpa*) 进行远缘杂交, 利用荧光显微镜观察了花粉管行为, 常规石蜡切片法观察了受精及胚发育过程的差异, 统计了杂交当代种子数量和坐果率。结果表明: 种间杂交长果猕猴桃的花粉粒能在美味猕猴桃‘徐香’柱头的乳突细胞表面萌发、生长, 但生长速度比对照缓慢; 花粉管在花柱中生长时出现波纹状弯曲、停止生长、胼胝质沿管壁不规则沉积等现象; 受精过程延迟; 胚胎发育出现异常; 坐果率较低。种子总数明显少于种内杂交和种内自然授粉的数量, 但正常种子的质量与后者大致相同。

关键词: 美味猕猴桃; 长果猕猴桃; 种间杂交; 花粉管行为; 受精过程; 种子

中图分类号: S 663.4

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2013) 10-1897-08

Studies on Compatibility of Interspecific Hybridization Between *Actinidia diliciosa* ‘Xuxiang’ and *A. longicarpa* by Anatomy

QI Xiu-juan, XU Shan-kun, ZHANG Wei-yuan, LIN Miao-miao, and FANG Jin-bao*

(Key Laboratory for Fruit Tree Growth, Development and Quality Control, Zhengzhou Fruit Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450009, China)

Abstract: Following interspecific hybridization between *Actinidia chinensis* var. *diliciosa* ‘Xuxiang’ and *A. longicarpa*, pollen tube behaviour among different crossing combinations was determined using fluorescence microscope, difference in fertilization process and embryo development were observed by conventional paraffin sectioning, and fruit-setting rate and hybrid seed quantity were investigated as well. The results showed that the pollen grains of *A. longicarpa* which is used by interspecific hybridization germinated and grew on the papillate stigma of ‘Xuxiang’, but the pollen tubes grew slower than those of the control, wave-like pollen tubes, growth stop and random deposition of callose along pollen tube wall were observed. Fertilization process delayed, embryo grew abnormally and the fruit-setting rate of interspecific hybridization was lower. The seed number in fruit was less than that of intraspecific hybridization or open pollination, but there was no obvious difference in the quality of regular seed among crossing combinations.

Key words: *Actinidia diliciosa*; *A. longicarpa*; interspecific hybridization; pollen tube behaviour;

收稿日期: 2013-05-23; 修回日期: 2013-08-01

基金项目: 郑州市重点科技攻关项目 (121PPTGG466)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: fangjinbao@caas.net.cn)

fertilization; seed

绝大多数猕猴桃属 (*Actinidia* Lindl.) 植物属于雌雄异株, 雄株对坐果率、单果质量、可溶性固形物等诸多方面具有直感效应 (metaxenia), 作者已经就这方面进行过研究 (齐秀娟 等, 2007)。植物远缘杂交通常指植物分类学上不同种、属以上类型间的杂交 (景士西, 2000)。为创造猕猴桃新的种质, 丰富其变异类型, 很多研究者从事远缘杂交育种实践并对其亲和性展开研究。早在 1927 年, Fairchil (1927) 成功地进行软枣猕猴桃与美味猕猴桃的杂交; 母锡金等 (1990) 报道了猕猴桃属种间杂交后期的胚胎学分析并成功地进行胚拯救; 安和祥等 (1993) 观察了猕猴桃属 4 个种、10 余个正反交组合花粉管在雌蕊上的行为; 梁铁兵和母锡金 (1995) 报道了美味猕猴桃和软枣猕猴桃种间杂交时花粉管行为和早期胚胎发生, 但是针对猕猴桃属植物种间杂交从授粉、受精到种子形成尚缺乏系统的研究。

‘徐香’是在生产中品质表现优良的美味猕猴桃 (*A. deliciosa*) 品种之一。长果猕猴桃 (*A. longicarpa*) 具有果皮极易剥离、维生素 C 含量高、有独特的芳香气味 (李洁维, 2007) 等特点。本试验中研究‘徐香’和长果猕猴桃种间杂交时花粉管原位萌发、花粉管生长、受精以及胚发育过程, 并统计了杂交当代坐果率及种子的数量, 以期种间杂交育种提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 材料

试验于 2009 年在中国农业科学院郑州果树研究所猕猴桃资源圃 (113°71'E, 34°71'N) 内进行。供试雌性品种为 8 年生美味猕猴桃‘徐香’。用于人工种内授粉的雄株为美味猕猴桃‘郑雄 1 号’, 人工种间授粉的雄株为长果猕猴桃; 自然授粉的雄株为美味猕猴桃的混合株系, 作为坐果率、种子数量检测试验的对照。‘徐香’花期为 5 月 5—10 日; ‘郑雄 1 号’和长果猕猴桃花期均为 5 月 2—8 日。园地管理水平一般, 管理方法一致, 各个树体树势基本一致。

1.2 花粉采集及活力测定

分别采摘授粉用雄株树冠外围中部即将开花的大蕾期花蕾, 在室内取下花药, 用硫酸纸包好后埋于硅胶内, 室温下干燥 1 d, 将散出的花粉分别收集于贴有标签的干燥小瓶内, 置 -80 °C 冰箱中保存备用。授粉前取出少量使其恢复到常温状态, 采用固体培养基培养法测定花粉生活力。培养基为 10% 蔗糖 + 150 mg · L⁻¹ 硼酸 + 10 mg · L⁻¹ Ca (NO₃)₂ · 4H₂O (姚春潮 等, 2005), 26 °C 条件下培养 5 h。两种雄株花粉生活力均大于 50%, 可用于授粉。

1.3 杂交处理及其坐果率与成熟果种子性状调查

在‘徐香’猕猴桃树体花蕾完全露白期, 选择 3 株树上花期一致、花质均一的单花预先套袋。纸袋采用中国农业科学院郑州果树研究所果袋公司生产的石榴专用羊皮纸袋。在开花当天上午 9—10 时, 分别用‘郑雄 1 号’和长果猕猴桃花粉进行人工点授, 之后立即重新套袋, 挂牌标记, 同时选择自然授粉的花朵为对照, 采用不套袋挂牌标记。于授粉后 30 d 调查坐果率。

各杂交组合果实成熟后采收。待室内自然后熟软化后, 用 LIBROR ED-H200 型电子天平测定单果质量。种子败育鉴定参照母锡金等 (1990) 的方法。每个杂交组合统计 10 个果实。

1.4 授粉后花粉管行为的荧光显微镜观察

分别在授粉后 1、3、5、7、10、20、30、35 和 45 h，每株树采集 3 朵花（果实），用刀片从花柱基部（子房与花柱连接处）切取花柱（含柱头），立即用 FAA 固定液固定。花柱的压片参照 Kho 和 Bear (1968) 的方法并略作改动：从固定液中取出花柱，用蒸馏水冲洗 2 遍，用 $2\text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 NaOH 放置在 $65\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的恒温箱中软化处理 5 h，用 0.1 % 的苯胺蓝染色液染色（用 $0.1\text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ K_3PO_4 溶液配制）3 h，制作压片。在 OLYMPUS BX 51 型荧光显微镜下观察花粉萌发和花粉管生长情况，选取典型图片拍照。由于‘徐香’猕猴桃的花柱较大，所以先分部分拍照，然后用 photoshop 软件调整照片对比度，拼接成完整花柱。

1.5 受精及胚发育过程的观察

分别在授粉后 20、35、45、55、75、100 和 120 h 以及花后 30、60、90 和 120 d，每种处理分别采集 5 个子房（幼果）进行 FAA 固定液固定。常规石蜡切片法制片，切片厚度 $8\sim 10\text{ }\mu\text{m}$ ，铁矾苏木精整体染色，在 OLYMPUS BX 51 型光学显微镜下观察、摄影。另将部分同种授粉后 45 h 的石蜡切片进行 0.1% 的苯胺蓝染色液染色 3 h，置于荧光显微镜下观察。

2 结果与分析

2.1 种间授粉和种内授粉组合的坐果率

调查了授粉后 30 d 各授粉组合的坐果率情况。从表 1 可见，种间杂交坐果率明显低于种内杂交和自然授粉。

表 1 种间授粉与种内授粉组合坐果率比较
Table 1 Comparison on the fruit-setting rate between interspecific and intraspecific pollination

授粉组合 Crossing combination	授粉花朵数 Number of flowers pollinated	坐果数 Number of fruits obtained	坐果率/% Fruit-setting rate
人工种内授粉 Artificial intraspecific pollination	80	70	87.5 aA
人工种间授粉 Artificial interspecific pollination	60	28	46.7 cC
自然种内授粉 Natural intraspecific pollination	80	52	65.0 bB

2.2 种间授粉和种内授粉后花粉管在花柱中的生长差异

猕猴桃的花粉粒及花粉管经过 0.1% 水溶性苯胺蓝染色后，在紫外荧光显微镜下可观察到很强的荧光，花粉管的生长过程可以清晰显示出来。‘徐香’猕猴桃花柱为白色，长 $7\sim 10\text{ mm}$ ，柱头呈楔型，其上覆盖一层乳突细胞（图 1，1），花柱基部为圆筒状。本试验所观察到的大量材料中，种间、种内传粉后，花粉粒均能在柱头上萌发，花粉萌发率种内大于种间。

授粉后 1 h 的柱头表面，种内授粉的已有一些荧光点出现（图 1，2）；种间授粉的尚未见荧光点出现。授粉后 3 h，种内授粉的很多柱头上花粉粒大量萌发，且整齐，多数花粉管已经穿过柱头表面，花粉管先端较细（图 1，3）；种间授粉的多数出现了较强的荧光点，个别也已长出了花粉管（图 1，4）。授粉后 7 h，种内授粉的绝大多数花粉管已经规则进入花柱道生长，并多处出现胼胝质塞，分布较为均匀，荧光较强（图 1，5）；种间授粉的花粉粒大量萌发，并生长出了一部分花粉管，但还没有按照正常的生长方向进入花柱道，而是缠结在柱头表面，与柱头的乳突细胞缠绕在一起（图 1，6）。授粉后 10~20 h，种内授粉绝大多数花粉管已长到花柱底部，且花粉管数量庞大（图 1，7）；

授粉后 20 h, 种间授粉的花粉管大部分仍在柱头表面纠结, 只有很少部分进入花柱道生长, 且花粉管呈波纹状扭曲、花粉管顶端膨大呈钝圆形或尖细或缩短成团, 部分已生长到花柱 1/2 的位置 (图 1, 8)。授粉后 30 h, 种间授粉的花粉管也有极少部分到达了花柱底部 (图 1, 9), 胼胝质塞的荧光很强烈, 但存在花粉管分布杂乱、扭曲, 花粉管内胼胝质分布不均匀、胼胝质塞长短不一等现象 (图 1, 10、11), 而且种间授粉的花粉管并不随着授粉时间的延长而生长到花粉管基部 (图 1, 12)。

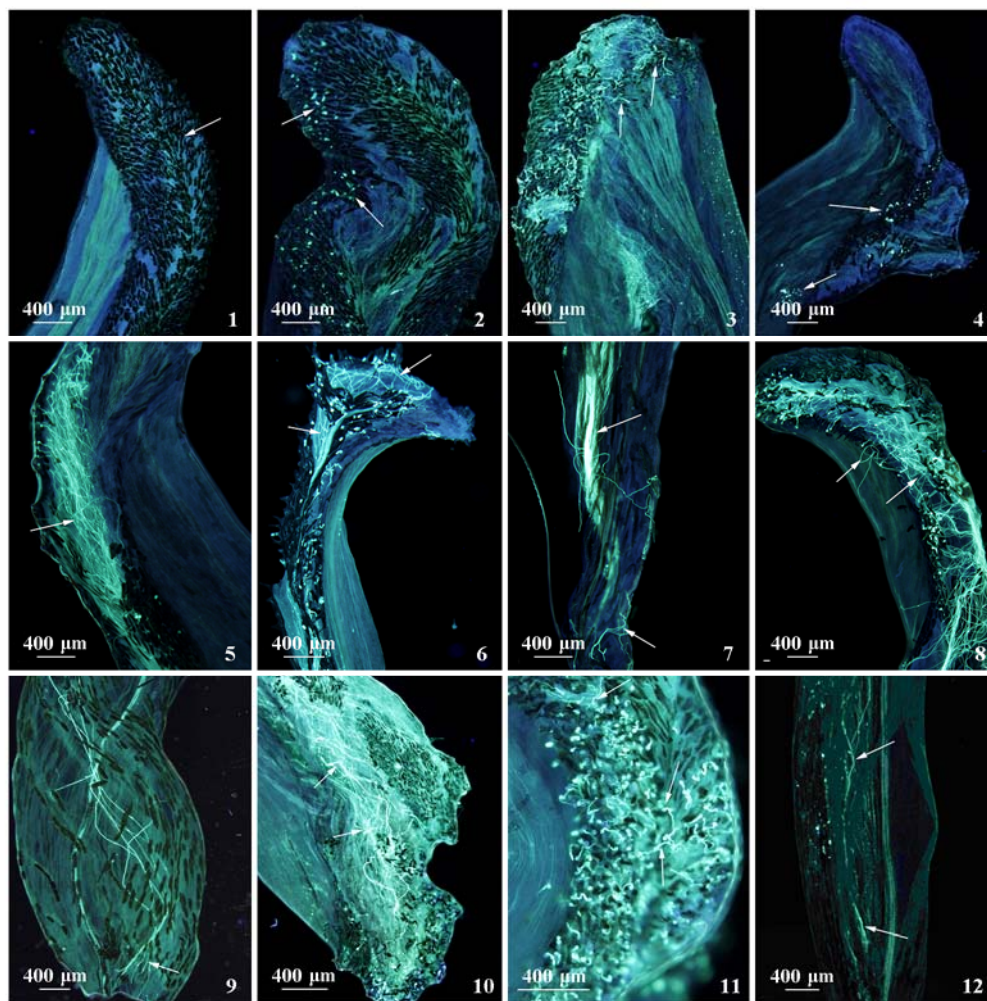


图 1 种间和种内授粉后花粉管生长情况

1: 柱头; 2: 种内授粉后 1 h; 3: 种内授粉后 3 h; 4: 种间授粉后 3 h; 5: 种内授粉后 7 h; 6: 种间授粉后 7 h; 7: 种内授粉后 20 h; 8: 种间授粉后 20 h; 9~11: 种间授粉后 30 h 极少数花粉管到达花柱底部, 胼胝质分布不均匀, 胼胝质塞长短不一; 12: 种间授粉后 45 h。

Fig. 1 Growth of pollen tube following interspecific or intraspecific pollination

1: Stigma; 2: 1 h after intraspecific pollination; 3: 3 h after intraspecific pollination; 4: 3 h after interspecific pollination; 5: 7 h after intraspecific pollination; 6: 7 h after interspecific pollination; 7: 20 h after intraspecific pollination; 8: 20 h after interspecific pollination; 9~11: A few pollen arrived style base 30 h after interspecific pollination, callose plugs with different length deposited irregularly; 12: 45 h after interspecific pollination.

2.3 种间授粉和种内授粉后受精过程的差异

猕猴桃是中轴胎座多心皮 (图 2, 1) 浆果, 倒生胚珠, 蓼型胚囊。胚囊发育成熟时 3 个反足细胞呈品字形排列, 卵细胞圆形, 2 个助细胞并列, 受精前大部分胚囊的 2 个极核合并成了次生核。花粉管进入子房后直达胚珠, 由珠孔进入胚囊, 属于珠孔受精。珠被最内层细胞质浓, 排列整齐,

成为珠被绒毡层。种内授粉时, 极少数距离花柱底部较近的胚囊在授粉后 20 h 就有花粉管到达其珠孔位置 (图 2, 2)。绝大多数胚囊在授粉后 45 h 花粉管破坏助细胞, 释放两精子 (图 2, 3)。授粉

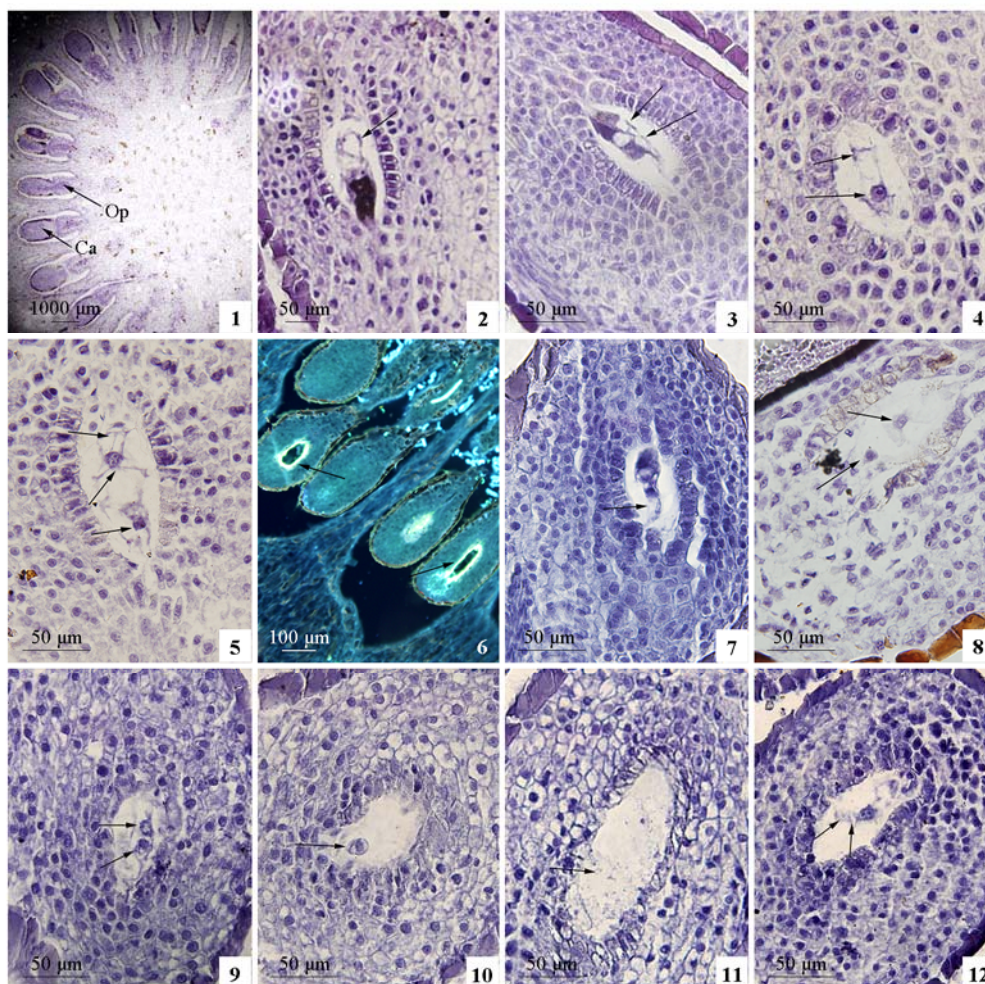


图 2 种间和种内授粉后受精过程观察

1: 子房横切, 示心皮 (Ca) 和胚珠原基 (Op); 2: 种内授粉后 20 h, 个别花粉管生长已到达胚囊附近; 3: 种内授粉后 45 h, 花粉管破坏助细胞, 释放两精子; 4: 种内授粉后 75 h, 受精后合子细胞质变浓, 初生胚乳核分裂先于合子, 受精极核分裂已形成多个胚乳细胞时, 合子仍未有变化; 5: 种内授粉后 100 h, 合子还没有分裂, 只有初生胚乳核分裂; 6: 荧光显微镜下显示种内授粉后 45 h 完成受精过程, 胚囊中高亮显示表示花粉管已进入胚囊; 7: 种间授粉后 55 h, 花粉管进入胚囊; 8: 种间授粉后 75 h, 反足细胞退化, 形成合子和初生胚乳核; 9: 种间授粉后 120 h, 合子没有分裂, 受精极核进行一次横向分裂; 10: 种间授粉后 120 h, 只有未分裂的合子, 初生胚乳核消失; 11: 种间授粉后 120 h, 没有合子也没有初生胚乳核的胚囊; 12: 种间授粉后 120 h, 刚释放的精子。

Fig. 2 Fertilization process following interspecific or intraspecific pollination

1: Cross section of ovary, showing carpels (Ca) and ovule primordium (Op); 2: Pollen tube close to embryo sac 20 h after intraspecific pollination; 3: Pollen tube destroyed the synergid and released two sperms 45 h after intraspecific pollination; 4: 75 h after intraspecific pollination, the cytoplasm of zygote became dense, the division of the primary endosperm was earlier than that of the zygote, and the primary endosperm cell divided into endosperm cells while the zygote didn't divide; 5: The zygote didn't divide while the primary endosperm divided 100 h after intraspecific pollination; 6: Fertilization finished 45 h after intraspecific pollination under the fluorescence microscope. The high light in embryo sac indicated that pollen tube entered embryo sac; 7: The pollen tube entered the embryo sac 55 h after interspecific pollination; 8: The antipodal cell divided into zygote and primary endosperm 75 h after interspecific pollination; 9: The zygote didn't divide while the polar nucleus had a crosswise division 120 h after interspecific pollination; 10: The zygote didn't divide while the primary endosperm disappeared 120 h after interspecific pollination; 11: The embryo sac without any zygote and primary endosperm 120 h after interspecific pollination; 12: Sperms just discharged into the embryo sac 120 h after interspecific pollination.

后 75 h, 很多胚囊内反足细胞已经消失, 合子细胞质变浓, 初生胚乳核分裂先于合子, 即受精极核首先分裂成多个胚乳细胞, 但合子还没有变化 (图 2, 4)。授粉后 100 h, 仍可以见到许多胚囊内的合子没有进行分裂, 只有初生胚乳核分裂 (图 2, 5)。在荧光显微镜下观察授粉后 45 h 的胚囊, 发现有的胚囊已经完成受精, 有的胚囊还未完成受精 (图 2, 6), 这是由于花粉管到达的时间不同造成的。种间授粉时, 在授粉后 55 h, 花粉管生长到达珠孔位置, 从一个退化的助细胞的丝状器进入助细胞 (图 2, 7)。授粉后 75 h, 反足细胞消失, 形成合子和初生胚乳核, 后者还没有进行分裂 (图 2, 8)。授粉后 120 h, 合子还没有进行分裂, 初生胚乳核进行了一次分裂 (图 2, 9) 或很多胚囊内的初生胚乳核消失, 只剩下尚未分裂的合子 (图 2, 10), 也可以看见一些既没有合子也没有初生胚乳核的胚囊 (图 2, 11), 同期可看见刚释放的两个精子向助细胞方向移动 (图 2, 12)。从受精速度上来看, 种间授粉比种内授粉进行速度缓慢。

2.4 种间授粉和种内授粉组合种胚生长的差异

花后 30 d 时, 种内授粉的胚囊内出现了大量的游离核, 胚乳细胞变得浓厚 (图 3, 1), 数量明显多于种间授粉, 两种授粉胚囊内合子均尚未分裂。花后 60 d 时, 种内授粉胚乳细胞几乎充满胚囊, 其细胞质逐渐变得浓厚, 细胞核明显增大, 形成了小球形胚 (图 3, 2); 种间授粉胚乳细胞数量很少, 也未见小球形胚出现。花后 90 d, 种内授粉胚体与临近的胚乳细胞形成间隙, 并有明显扩大的趋势 (图 3, 3); 种间授粉胚乳细胞数量逐渐变多, 但未见胚体出现 (图 3, 4)。花后 120 d, 种内

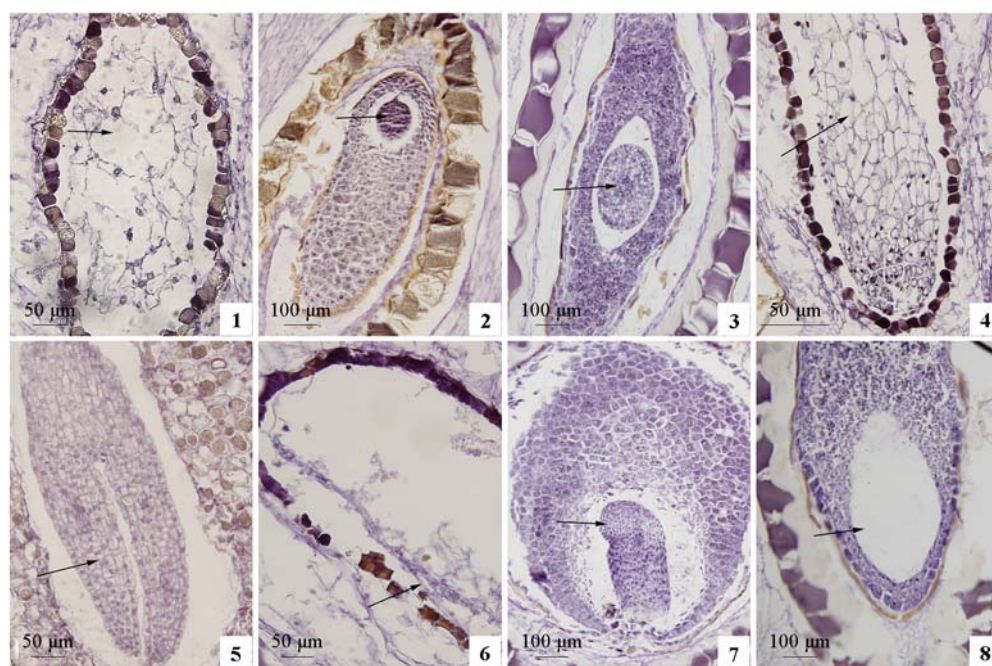


图 3 种间和种内授粉后胚胎发育的差异

1: 种内授粉后 30 d, 胚乳细胞变得浓厚; 2: 种内授粉后 60 d, 胚乳充满胚囊, 球形胚; 3: 种内授粉后 90 d, 胚体与临近胚乳细胞形成间隙, 并有明显扩大的趋势; 4: 种间授粉后 90 d, 胚乳细胞进一步增多, 但未见胚体出现; 5: 种内授粉后 120 d, 成熟胚; 6: 种间授粉后 120 d, 胚囊中央的胚乳退化为残迹; 7: 种间授粉后 120 d, 多细胞棒形胚 (个别胚珠); 8: 种间授粉后 120 d, 败育胚和空胚囊。

Fig. 3 Differences in embryo development after interspecific or intraspecific pollination

1: Concentration of endosperm cells 30 d after intraspecific pollination; 2: Embryo sac filled with endosperm 60 d after intraspecific pollination, globular embryo; 3: Gap formation between embryo and endosperm cells 90 d after intraspecific pollination; 4: Endosperm cells increase more, but no embryo, 90 d after interspecific pollination; 5: Mature embryo, 120 d after intraspecific pollination; 6: Aborted endosperm in the center of embryo sac, 120 d after interspecific pollination; 7: Multi-cell baculiform embryo (few ovule), 120 d after interspecific pollination;

8: Aborted embryo and empty embryo sac, 120 d after interspecific pollination.

授粉的胚乳细胞分布于靠胚囊壁内侧周围, 出现了心形胚或成熟胚 (图 3, 5); 种间授粉出现胚乳退化 (图 3, 6)、直立胚 (图 3, 7) 以及败育胚和空胚囊 (图 3, 8)。

2.5 杂交当代果实种子调查

表 2 显示, 种间杂交与种内杂交和对照相比, 单果质量明显变小, 种子数量明显变少, 而且种间杂交各个性状的变异系数都比种内杂交和对照的高。变异系数最大的是种间杂交的正常种子数 (141.7%), 其次是种间杂交的种子总数 (134.3%) 和种间杂交败育种子数 (105.6%), 都大于 100%, 属于强变异, 说明该性状在相同杂交组合的不同个体之间的差异极大、性状极不稳定, 所以种间杂交获得种子的随机性很强, 种间杂交当代果实种子的数量极不稳定。变异系数为 0 的是种内杂交的正常种子质量, 说明种内杂交时虽然单果质量略有变化, 但正常种子的质量几乎没有变化。从外观上来看, 正常种子大小为 2.0 ~ 2.2 mm, 而败育种子不仅变小, 而且干瘪。自然授粉的果实种子总数、败育种子数、正常种子数均最高; 败育种子质量以种间杂交的最重。对不同杂交组合的果实单果质量与各类型种子数量做相关性分析, 结果为单果质量与种子总数量呈直线相关: $y = 10.736x - 91.731$, $r = 0.700^{**}$, 这与前人研究结果 (Hopping, 1976; Grant & Ryugo, 1984) 基本一致; 单果质量与正常种子数呈直线相关 $y = 9.5543x - 124.76$, $r = 0.800^{**}$; 其它没有相关性。说明果实中种子总数和正常种子数影响果实的单果质量, 这也解释了种间杂交果实单果质量较小的原因。

表 2 杂交当代单果种子数量的比较

Table 2 Comparison in seed number between different pollination combination

授粉组合 Pollination combination	平均单果质量/g Average fruit weight	单果种子数 Seed number	败育种子数 Aborted seed number	败育种子质量/mg Aborted seed weight	正常种子数 Normal seed number	正常种子质量/mg Normal weight
人工种内授粉 Artificial intraspecific pollination	51.7 aA (18.2)	459 bA (23.1)	61 bB (54.4)	0.9 bB (22.2)	398 bA (24.4)	2.0 aA (0)
人工种间授粉 Artificial interspecific pollination	26.7 bB (33.3)	61 cB (134.3)	7 cC (85.3)	1.8 aA (105.6)	54 cB (141.7)	2.0 aA (19.0)
自然种内授粉 Natural intraspecific pollination	54.5 aA (16.9)	557 aA (12.2)	134 aA (81.6)	0.9 bB (22.2)	423 aA (25.9)	2.0 aA (10.0)

注: 括号内为变异系数 (%); 多重比较采用邓肯氏新复极差法, 小写字母表示 $P < 0.05$ 水平, 大写字母表示 $P < 0.01$ 水平。

Note: Coefficient variance (%) in bracket; Small letters and capital letters in the same column mean significant difference at 0.05 level and 0.01 level tested by Duncan's SSR, respectively.

3 讨论

从本试验的结果来看, 美味猕猴桃‘徐香’与长果猕猴桃种间杂交, 具有一定程度的杂交不亲和性, 而且这种不亲和性存在于授粉、受精以及胚发育的整个过程, 即受精前后的双重障碍是导致这种杂交亲和性差的主要原因。具体表现为花粉原位萌发率低, 花粉管生长较晚、数量少、波纹状弯曲、胼胝质不规则沉积、末端膨大, 受精延迟, 胚乳退化、形成空胚腔干瘪种子、坐果率低等现象。花粉管形态变化的上述现象在中华猕猴桃与美味猕猴桃 M59 杂交 (Harvey et al., 1991), 以及美味猕猴桃与软枣猕猴桃杂交时也有报道 (梁铁兵和母锡金, 1995), 推测花粉管生长受阻的原因与花粉管顶端的生长及胼胝质的不均匀堆积有关。

本研究中, 长果猕猴桃对‘徐香’授粉, 种子总数下降, 种子数量取决于实际受精的胚珠数量。根据前述花粉管行为及受精作用的观察, 分析造成这种结果的原因是: (1) 柱头对远缘花粉的识别和接受能力使得柱头上花粉的萌发本身数量就少; (2) 因沉积胼胝质, 异种花粉管在花柱中的生长表现缓慢、扭曲变形或者停止生长, 导致实际能进入子房并顺利到达珠孔位置的花粉管数量少, 很多胚珠没有完成双受精作用; (3) 由于种间杂交后受精过程比较缓慢, 当花粉管生长到子房距离花

柱基部较远的胚珠位置时, 胚囊内的卵细胞以及极核有可能已经不是最佳的受精期。

另外, 长果猕猴桃对‘徐香’授粉, 败育种子质量比对照高, 坐果率较低。分析这种结果产生的原因是: 即使有些花粉管顺利到达珠孔并使胚囊发生了受精作用, 但是在受精以后胚胎发育异常, 或中途夭折, 使得种子形成不饱满, 所以败育种子质量比对照高, 这种情况在各个调查果实中表现随机性很强, 由于很多胚珠不能发育成正常的种子, 所以阻碍了继续发育成果实, 导致坐果率很低。

种内授粉和自然授粉也产生了一部分败育种子。分析这种结果产生的原因是: 有些胚珠离花柱基部较远, 一些胚珠根本没有进行受精, 或刚刚受精就由于自身营养不良等原因胚胎停止发育较早, 导致败育种子的出现。在实际纵切果实观察其切面上的种子时, 也观察到在果柄部位瘪种子数量较果实上部多一些。

References

- An He-xiang, Ferguson A R, Bank R J. 1993. Observation on the behavior of the pollen tube on pistils after intraspecific and interspecific pollination of *Actinidia*//The Botanical Society of China Association of Botanical Gardens. Plant introduction and acclimatization-8. Beijing: Science Press. (in Chinese)
- 安和祥, Ferguson A R, Bank R J. 1993. 猕猴桃种内和种间传粉后花粉管在雌蕊上行为的观察//中国植物学会植物园协会. 植物引种驯化集刊. 第八集. 北京: 科学出版社.
- Fairchild D. 1927. The fascination of making a plant hybrid-being a detailed account of the hybridization of *Actinidia arguta* and *A. chinensis*. J Hered, 18: 49 - 57.
- Grant J A, Ryugo K. 1984. Influence of within-canopy shading on fruit size, shoot growth, and return bloom in kiwifruit. J Amer Soc Hort Sci, 109 (6): 799 - 802.
- Harvey C F, Fraser L G, Kent J. 1991. *Actinidia* seed development in interspecific crosses. Second International Symposium on Kiwifruit. Acta Horticulturae, 297: 71 - 78.
- Hopping M E. 1976. Structure and development of fruit and seeds in Chinese gooseberry (*Actinidia chinensis* Planch.) New Zealand. Journal of Botany, 14: 63 - 68.
- Jing Shi-xi. 2000. Breeding science of horticultural crops. Beijing: China Agriculture Press. (in Chinese)
- 景士西. 2000. 园艺植物育种学总论. 北京: 中国农业出版社.
- Kho Y O, Bear J. 1968. Observing pollen tubes by means of fluorescence. Euphytica, 17: 298 - 302.
- Liang Tie-bing, Mu Xi-jin. 1995. Observation of the pollen tube behavior and early embryogenesis following pollination following interspecific pollination between *Actinidia deliciosa* and *A. arguta*. Acta Botanica Sinica, 37 (8): 607 - 612. (in Chinese)
- 梁铁兵, 母锡金. 1995. 美味猕猴桃和软枣猕猴桃种间杂交花粉管行为和早期胚胎发生的观察. 植物学报, 37 (8): 607 - 612.
- Li Jie-wei. 2007. Biological characteristics and evaluation of *Actinidia longicarpa* of new kiwifruit species. China Fruits, (1): 32 - 33. (in Chinese)
- 李洁维. 2007. 猕猴桃新种长果猕猴桃的生物学特性及评价. 中国果树, (1): 32 - 33.
- Mu Xi-jin, Wang Wen-ling, Cai Da-rong, An He-xiang. 1990. Embryology and embryo rescue of an interspecific cross between *Actinidia deliciosa* cv. Hayward and *A. eriantha*. Acta Botanica Sinica, 32: 425 - 431. (in Chinese)
- 母锡金, 王文玲, 蔡达荣, 安和祥. 1990. 猕猴桃属美味猕猴桃和毛花猕猴桃种间杂交的胚胎学和胚挽救. 植物学报, 32: 425 - 431.
- Qi Xiu-juan, Han Li-xing, Li Ming, Xu Shan-kun, Zhu Ying-shan, Li Wen-xian, Qiao Shu-rui. 2007. Studies on pollen xenia of kiwifruit. Journal of Fruit Science, 24 (6): 774 - 777. (in Chinese)
- 齐秀娟, 韩礼星, 李明, 徐善坤, 朱英山, 李文贤, 乔书瑞. 2007. 3个猕猴桃品种花粉直感效应研究. 果树学报, 24 (6): 774 - 777.
- Yao Chun-chao, Zhang Chao-hong, Liu Xu-feng, Long Zhou-xia. 2005. Pollen germination of kiwi and influencing factors. South China Fruits, 34 (2): 50 - 51. (in Chinese)
- 姚春潮, 张朝红, 刘旭锋, 龙周侠. 2005. 猕猴桃花粉萌发动态及培养基成分对花粉萌发的影响. 中国南方果树, 34 (2): 50 - 51.