

马家柚粗皮品系授粉亲和性鉴定及授粉树配置距离探究¹

徐宸宇¹, 何溢¹, 张力¹, 程瀚远¹, 朱婉婉¹, 赵珍梅¹, 吴昊², 吴巨勋¹, 伊华林^{1*}

(¹华中农业大学果蔬园艺作物种质创新与利用全国重点实验室 ²江西省抚州市农业科学研究所)

摘要: 【目的】鉴定马家柚粗皮品系 S 基因型, 厘清马家柚主要品系间授粉亲和性并探究不同授粉树配置模式和不同传粉距离下的主栽马家柚综合品质, 为马家柚品质改良及授粉树配置提供参考和可行性方案。【方法】利用 21 个柚 S 基因引物特异性扩增鉴定马家柚粗皮品系 S 基因型, 花柱苯胺蓝染色观察品系间相互自交和异交花粉管生长情况, 综合常规品质、可溶性糖和有机酸各组分含量分析不同授粉树配置模式及不同传粉距离下的主栽马家柚品质。【结果】粗皮马家柚 S 基因型为 $S_{10}S_{12}$, 结合花粉原位萌发结果进一步表明粗皮和细皮品系马家柚相互授粉表现为半亲和性。不同授粉树配置模式下行列式和中心辐射式分别以 P9 行和 P2 行果实综合品质最优。【结论】利用半亲和性粗皮品系马家柚科学性配置授粉树有助于马家柚优质商品果生产。

关键词: 马家柚; S 基因型; 亲和性; 授粉树配置; 果实品质

中图分类号: S666.3 文献标志码: A 文章编号: 1009-9980(2025)05-0001-08

Identification of pollination compatibility and exploration of pollination tree configuration distance for 'Majiayou' rough skin strains

XU Chenyu¹, He Yi¹, Zhang Li¹, Chen Hanyuan¹, Zhu Wanwan¹, Zhao Zhenmei¹, Wu Hao², WU Juxun¹, YI Hualin¹

1. National Key Laboratory for Germplasm Innovation & Utilization of Horticultural Crops, Huazhong Agricultural University 2. Institute of Agricultural Sciences, Fuzhou City, Jiangxi Province

Abstract: 【Objective】The identification of the S-genotype of the rough-skinned strains of 'Majiayou' (Cupi Majiayou), clarification of the pollination compatibility among the main varieties of 'Majiayou', and exploration of the comprehensive quality of the main cultivated 'Majiayou' under different pollination tree configuration patterns and different pollination distances, provide references and feasible solutions for the quality improvement and pollination tree configuration of 'Majiayou'. 【Methods】Utilize 21 pomelo S gene-specific primers for the amplification and identification of the S-genotype of the rough-skinned strains of 'Majiayou'. Before the cross-pollination experiments, determine the pollen viability and in vitro germination rate of both rough-skinned and smooth-skinned 'Majiayou' to ensure pollen fertility. Observe the growth of pollen tubes from self-pollination and cross-pollination between varieties using the aniline blue staining of the stylet. Analyze the quality of the main cultivated 'Majiayou' (Xipi Majiayou) under different pollination tree configuration patterns and different pollination distances by integrating conventional quality,

收稿日期: 2024-12-16

接受日期: 2025-01-25

基金项目: 财政部和农业农村部: 国家现代农业(柑橘)产业技术体系专项(CARS-26); 优质早熟南丰蜜桔芽变新品种选育与示范(XMBH00091)

作者简介: 徐宸宇, 男, 在读博士研究生, 研究方向为柑橘常规杂交育种与品质调控。Tel: 13720115464, E-mail: 798636860@qq.com

*通信作者 Author for correspondence. Tel: 027-87284008, E-mail: yihualin@mail.hzau.edu.cn

soluble sugar, and the content of various organic acid components. **【 Results 】** Using 21 pomelo S gene-specific primers for the specific amplification and identification of the S-genotype of the rough-skinned variety of Majiayou, while also amplifying the S-genotypes of the main cultivated Majiayou and semi-compatible/fully compatible varieties reported previously to verify the accuracy of the method. The amplification results for the smooth-skinned Majiayou were consistent with previous studies, being $S_{10}S_{16}$, respectively. The S-genotype of the Cupi Majiayou variety was found to be $S_{10}S_{12}$, sharing one identical S gene with the smooth-skinned variety. Based on the S-genotype, it is predicted that cross-pollination between the two varieties may exhibit semi-compatibility. To further verify the cross-pollination compatibility between the rough-skinned and smooth-skinned strains of Majiayou, pollen viability and in vitro germination experiments were first conducted to confirm the fertility of the pollen. The results showed that the pollen activity of the smooth-skinned and rough-skinned varieties of Majiayou were 98.17% and 97.04%, respectively. The in vitro germination rates of the pollen for the smooth-skinned and rough-skinned varieties were 45.96% and 42.67%, respectively, meeting the conditions for subsequent cross-pollination. The styles of the rough-skinned and smooth-skinned varieties after self-pollination and cross-pollination were used for aniline blue staining to observe the growth status of the pollen tubes. The staining results showed that after self-pollination, the pollen tubes of both the smooth-skinned and rough-skinned varieties stopped elongating at the top and upper part of the style, indicating complete incompatibility during self-pollination. However, after cross-pollination between the rough-skinned and smooth-skinned varieties, some pollen tubes grew normally to the middle and lower parts of the style, while others stopped growing at the top, indicating semi-compatibility between the rough-skinned and smooth-skinned varieties during cross-pollination. To explore the seed set and fruit quality of Majiayou under natural pollination at different distances under semi-compatible pollination father configuration, the seed set of Majiayou under different configuration patterns was investigated. The results showed that under the row-column pollination tree pattern, the seed set of each row from P1 to P8 was above 80.0%, while the seed set of rows P9 to P13 decreased, ranging from 66.7% to 73.3%. Under the central radiation pollination tree pattern, the seed set of rows P1 to P2 was above 87.5%, while the seed set of row P3 decreased to 59.7%. Further comparative analysis of the fruit quality of the smooth-skinned Majiayou under different pollination tree configuration patterns was conducted. With the increase of natural pollination distance, the peel thickness of the main cultivated Majiayou under the row-column pattern showed a trend of decreasing first and then increasing, with the peel thickness of rows P1 and P9 being 23.5 and 27.3 mm, respectively, which were 27.7% and 16% lower than CK's 32.5 mm, and the peel thickness of row P13 was not significantly different from CK. In addition, the number of seeds showed a continuous decrease with the increase of natural pollination distance. In terms of the internal flavor quality of the fruit, the TSS content of the fruit from row P13 was 16.3%, significantly higher than CK's 11.8%; the TA content of the fruit from row P1 was significantly higher than CK, at 0.97%, while the TA content of row P9 was the lowest among all rows, at 0.39%; the TSS/TA ratio was the lowest in row P1, at 14.9, which was 32.0% lower than CK, while rows P9 and P13 increased by 57.1% and 34.7% compared to CK, respectively. The VC content also showed a continuous increasing trend with the increase of natural

pollination distance. Under the central radiation pollination tree configuration pattern, the fruit quality data of the smooth-skinned Majiayou with seeds and without seeds at different distances and different fruiting positions were compared. The peel thickness of the pollinated pummelo were significantly lower than CK's 33.7 mm, with an average reduction of 18.7% to 35.0% in peel thickness. In terms of internal flavor quality, the TA content of the seeds in the upper part of rows P1 and P2 was significantly lower than CK, while there was no significant difference between the fruit from row P3 and CK. The solid acid ratio of Majiayou at different fruiting positions showed a clear trend of increasing first and then decreasing with the increase of pollination distance, with the TSS/TA of the seeds in the upper part of rows P1 and P2 increasing by 29.2% and 49.5% compared to CK, respectively; the middle fruit increased by 21.0% and 27.4%, respectively, while there was no significant difference between the seeds in different positions of row P3 and CK. **【Conclusion】** The scientific configuration of pollination trees using the semi-compatible rough-skinned variety of Majiayou contributes to the production of high-quality commercial fruits of Majiayou.

Key words: Majiayou; S-genotype; compatibility; pollination tree configuration; fruit quality.

柑橘是世界第一大果树，以柚为代表的宽皮柑橘、橙和柠檬等均属于真正柑橘^[1]。马家柚[*Citrus maxima* (L.) Osbeck 'Majiayou']是江西省上饶市广丰区地方特色农产品，因果肉细嫩多汁，脆爽可口，药食兼优等特点而逐渐受到大众追捧，享有“江西省酸柚类第一名”的美誉^[2]，又因其果肉色泽淡红似胭脂，汁胞饱满脆嫩。随着市场反馈和效益的稳步提升，马家柚种植规模和范围持续扩大，2023 年仅广丰区种植面积可达 1.33 万 hm²，综合产值 30 亿元^[3]。柚类多为实生繁殖，受环境气候影响易产生大量遗传变异，形成新种质。目前生产中存在着两大类型的马家柚品系，果皮光滑平整，低酸型的细皮马家柚和果皮粗糙坑洼，高酸型的粗皮马家柚^[4]。粗皮马家柚因其果实特点通常不用于商品果进行栽植。由于在生长初期细皮和粗皮马家柚品系形态学上相似度极高，加之早期马家柚苗木市场管理混乱，大量粗皮品系和地方柚类资源与细皮马家柚苗木混卖现象频发，对果农造成了巨大经济损失^[2]，作为“无商品属性”的粗皮品系也因此马家柚产业中长期处于边缘地位。笔者通过实地调查并结合粗皮和细皮马家柚品系已有研究进展发现，细皮和粗皮品系马家柚树形均较为开张，树势中等，自然生长树高可达 5.11~5.39 m^[4]；两者每年均抽梢 3 次，梢长和粗度上均差异不显著；叶片形态均为卵圆型，翼叶宽大，粗皮品系成熟叶叶脉相较于细皮品系更为突出，叶缘向叶背面翻转程度更高，粗皮品系部分嫩梢呈紫红色，细皮马家柚则为淡绿色；两者均为单生或总状花序，花蕾大，完全开放时花药低于柱头，粗皮品系花后 7~10 d 左右部分花子房积累花青素，呈深紫色，细皮品系子房为深绿色，辨别花后子房色泽可作为早期分辨品系间差异的途径之一^[5]。粗皮和细皮品系果实成熟均为 210 d 左右，细皮品系果实近卵圆型，油胞凹陷，果面光滑，套袋果实成熟时外皮金黄色，粗皮品系成熟果实为倒卵圆型，外果皮油胞突出，果面粗糙，金黄色和紫红色相间^[6]；粗皮品系可滴定酸为 1.2~1.4 左右，细皮品系可滴定酸为 0.4~0.8 左右^[5, 7]。对粗皮和细皮品系马家柚进行重测序比对发

现两者基因组差异较大，排除了两者是因无性芽变繁殖产生的变异。此外，用于区分鉴定粗皮和细皮品系马家柚的 InDel 分子标记已被开发，可实现种苗早期筛选，有助于马家柚产业健康发展^[8-9]。

马家柚品种选育工作进展较为缓慢，除粗皮和细皮品系外，目前还报道发现不稳定的无核类型，但无核表型还有待进一步观察确定^[7-8]。事实上，笔者经过长期产区实践观察发现，马家柚具备一定的单性结实能力，8~10 年树龄的成年马家柚树单株可挂果 25~30 余个。单一马家柚细皮品系栽植园区果实完全无籽，而混栽粗皮品系或留有地方土柚周边的细皮品系有籽，同一园区距离较远的细皮品系却无籽^[7]。此外，早期马家柚苗木市场中地方柚和粗皮品系泛滥是造成品系不纯的主要因素，往往果农种植至成年结果期后，苗木品系不纯的现象才开始显露，然而出于经济成本考量，差异品系苗木则是更多的被保留，上述情况共同促成了生产中马家柚有籽无籽性状不稳定的表象。此外，对于单一品系种植园而言，无籽马家柚个体品质稳定性差，逐年间果实风味差异明显，较低的自然坐果率以及果皮过厚始终制约着马家柚产业规模和效益的进一步提升。大量研究表明杂交授粉可使马家柚整体风味更为浓郁，降低皮厚同时有助于果实可食率和产量的提升^[7, 10-14]，粗皮品系也在长期生产实践中被农户习惯性地用于与细皮品系进行混栽，使果实产生一定数量的种籽。然而，具体机制尚不清楚。

柚类普遍具有自交不亲和性状（Self-incompatibility, SI），该性状是植物用于抑制自交衰退，促进异交提升物种多样性和环境适应性的有效机制^[15]。梁梅^[16]通过细胞学、遗传学等实验首次鉴定并克隆了控制柑橘自交不亲和性状关键雌雄蕊决定因子，证实了柑橘是由 *S-RNase* 介导的配子体型 SI，韦壮敏等^[17]在已鉴定出的 9 个 *S-RNase* 基础上进一步利用 63 份柚类资源为材料，鉴定出全新的 12 个 *S-RNase* 基因，对 63 份柚类的鉴定覆盖度可达 93.7%。配子体型 SI 具体表现为当父本花粉授到相同 *S* 单倍型的母本花柱时，花粉管无法正常萌发或伸长至子房完成双受精，这一过程是由于花柱特异表达的单一位点复等位基因能够特异性抑制相同 *S* 基因型花粉管生长^[18]。具体的，即相同 *S* 基因型的 SI 亲本柚品种相互授粉表现为不亲和，杂交后果实无籽；不同的 *S* 基因型表现为授粉亲和，果实有籽。当亲本间仅有单个 *S* 基因时，相互授粉表现为半亲和，即一部分花粉管停止生长，另一部分可正常生长延伸至花柱底部完成受精作用^[16]。生产中，在配置杂交组合时提前对亲本 *S* 基因型进行鉴定，筛选与待改良品种 *S* 基因型不同的优良父本可指导杂交授粉工作的顺利实现。此外，多年的杂交授粉试验结果表明，在花粉群体效应作用下，利用完全亲和性的父本进行人工授粉时会产生 150~200 余颗种籽，大量种籽的会造成消费者食用便捷性下降，不利于商品果销售^[10, 19]。因此，筛选与待改良品种的半亲和性父本结合人工稀释授粉或授粉树配置下的花粉传粉过程中的自然稀释，理论上可在显著降低杂交果实种籽数的同时实现对风味品质的提升^[20]。

本研究通过粗皮品系 *S* 基因型鉴定和花粉原位萌发等实验，旨在厘清马家柚主要品系间授粉亲和性特征，解析生产中马家柚果实有籽无籽现象不稳定现象，排除种质重复性开发造成的人力及经济损失。同时，通过比较分析粗皮品系作授粉父本（授粉树）时不同配置模式和距离情况下待改良细皮马家柚品质差异，为马家柚品质改良、生产少籽风味浓郁的高品质商品果以及马家柚标准化建园下的授粉树配置模式提供可行性技术方案。

1 材料和方法

1.1 试验材料

不同授粉树配置模式和距离下细皮马家柚果实品质对比试验分别开展于江西省上饶市黎川县天意农庄（中心辐射式）和田圣浣生态农场（行列式），粗皮和细皮品系相互人工授粉试验在天意农庄完成。行列式种植园株行距为 3 m×4 m，坡地种植，授粉树（粗皮品系）位于最高处的起始行，单行约种植 18~20 株细皮马家柚成年树，坡度约 22~25°，树高 2.5~2.8 m，自然开心型，中下部挂果；中心辐射式种植园株行距为 3 m×3.5 m，平地种植，树高 4.5~5 m，自然圆头型，上中层挂果。园区树木均无明显病虫害，树势基本一致。样品收集后统一运送至华中农业大学园艺林学学院实验室进行常规品质测定，部分果肉组织用液氮冷冻，并置于-80 °C冰箱保存待后续可溶性糖酸测定。粗皮和细皮品系 S 基因型鉴定所用叶片材料分别采集于天意农庄。

1.2 试验方法

1.2.1 S 基因型鉴定

S 基因鉴定方法参考韦壮敏等^[17]，改良后的 CTAB 法用于叶片 DNA 提取，NanoDrop 1000 超微量分光光度计检测 DNA 的质量及浓度，鉴于韦等报道的 21 对（S1~S21）对 64 份柚资源鉴定覆盖率可达 93.7%，将 21 对 S 基因引物序列发送至武汉天一辉远生物科技有限公司合成。PCR 反应体系为 25 μL，各组分分别为 2×PCR Mix 15 μL，正、反向引物各 2 μL（10 μm·L⁻¹），DNA 2 μL（50 ng·μL⁻¹），超纯水 4 μL。PCR 反应程序为 94 °C 预变性 5 min，94 °C 变性 30 s，退火（详细温度参考韦壮敏等^[17]）30 s，72 °C 延伸 50 s，35 次循环；72 °C 终延伸 5 min；12 °C 保存。粗皮品系退火温度由 57 °C 依次梯度上升至 61 °C，对最终候选的明亮条带进行重复确保实验结果准确性，10 μL 扩增产物进行 1% 琼脂糖凝胶电泳，凝胶成像系统进行检测，明亮清晰条带即确定含有该引物对应的 S 基因。

1.2.2 人工杂交授粉及花粉原位萌发实验

粗皮品系盛花期较细皮品系提前约 3~5 d，提前采集一部分粗皮和细皮品系成熟花药置于 28 °C 烘箱至完全散粉，装入离心管中进行标注并干燥避光保存。选择粗皮和细皮品系待授粉树体中下部外围的健壮结果枝，疏除枝上已经开放、未成熟的花朵以及畸形花。用镊子小心将花瓣及花药剥离，只留下柱头，再用小号毛笔蘸取离心管内的干燥花粉点在各自柱头上，分别配置细皮和粗皮品系自交和杂交授粉组合，完成授粉后立即套袋并于授粉枝末端挂牌写明授粉组合配置情况及总花数。套袋 5 d 后选择晴朗天气对授粉组合花柱进行收集，如遇阴雨气候则延长至 7~10 d 进行采集。收集的不同授粉组合花柱立即分别置入 FAA 固定液内避光保存。

利用苯胺蓝染色方法观察花粉管状态^[16]，FAA 固定液浸泡 24 h 后取出花柱，使用 95% 乙醇溶液洗涤花柱 2~3 次，70% 乙醇溶液继续洗涤 2~3 次。随后清水洗涤，加入 4 mol/L NaOH 溶液，密封，置于 65 °C 水浴锅中水浴 60 min，花柱颜色由黄白色转为橙红色且透明时，取出花柱，倒掉离心管中的 NaOH 溶液，灌入清水浸泡，每 30 min 换一次清水，换水步骤重复 3~4 次，至花柱颜色转为黄色。花柱清洗完毕后，往离心管中加入 1 M K₃PO₃ 配置而成的苯胺蓝染色液浸泡染色 20 min 左右，染色过程注意避光。甘油压片，在 UV 滤片下观察花粉管的生长状况。

1.2.3 花粉活力检测和花粉体外萌发实验

花粉活力检测使用 I²-KI 染色法。取适量花粉于离心管中，将离心管用锡箔纸包裹避光，再向管中在开裂前收集完整的花药，在 28 °C 下干燥 24 h 以释放花粉。向成熟花粉加入 200 μL 的染液，轻轻振荡混匀，在黑暗条件下染色 3~5 min。滴 2~3 滴于载玻片上，并在显微镜下记录。

花粉体外萌发率参考梁梅^[6]的方法，花粉粒培养在液体萌发培养基的表面上，培养基成分包括：0.02% MgSO₄，0.01% KNO₃，0.03% Ca(NO₃)₂，0.01% H₃BO₃，20% PEG-4000 以及 20% 蔗糖，PH=6.0。室温培养 8 h，镜检观察花粉萌发情况并统计萌发率，当花粉管长度超过花粉直径作为萌发标准。

1.2.4 有籽果率调查及果实品质测定

对两种授粉树配置模式的自然传粉状态下细皮品系有籽率进行调查，行列式园区纵向共 13 行，每行采集 10 个果；辐射式以授粉树（粗皮品系）中心，外围每圈分别取 9~12 个果，分别统计两种配置模式下各行有籽果率。果实品质果实采集方案如下：行列式园区分别对第 1、9、13 行两端及中间处共九株树（Fig3A，圈中数字编号对应样本树）；辐射式园区选取授粉树为中心不同距离的第 1、2、3 行各方位共十二株树（Fig3B，圈中数字编号对应样本树），每单株中下部的不同方位随机选取 3 个大小均一的果实，每行共采集 9 个果实，对照组（CK）为相同树上的无籽果实，可溶性糖酸及常规品质测定参照课题组方法进行^[7]。

1.3 数据统计与分析

试验数据使用 Excel 2016 软件进行统计与作图处理，SPSS 26 软件进行差异显著性分析（analysis of variance, ANOVA）。

2 结果与分析

2.1 粗皮品系马家柚 *S* 基因型鉴定

根据韦壮敏等^[7]研究显示，马家柚（主栽细皮品系）*S* 基因型为 *S*₁₀*S*₁₆，为验证方法可靠性，本文分别采集了主栽细皮及粗皮品系马家柚叶片进行 *S* 基因型鉴定与验证。与前人报道一致，细皮马家柚扩增结果为 *S*₁₀*S*₁₆，粗皮马家柚品系 *S* 基因型为 *S*₁₀*S*₁₂，与细皮品系具有一个相同 *S* 基因。根据 *S* 基因型预测两者相互授粉结果可能表现为半亲和性（图 1）。

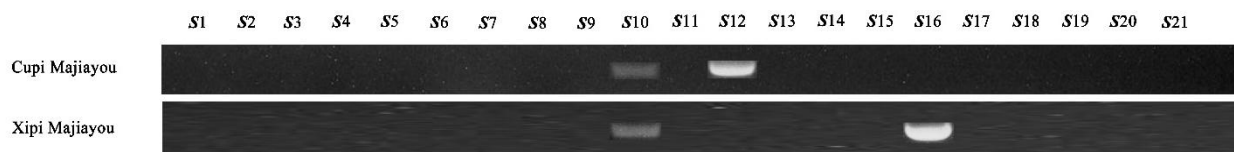


图 1 *S-Rnase* 基因特异扩增

Fig. 1 The specific amplification of *S-RNase* gene

2.2 粗皮和细皮品系马家柚花粉活力测定

为进一步验证粗皮和细皮马家柚品系间授粉亲和性，首先通过花粉活力和体外萌发实验验证两者花粉育性。结果显示细皮和粗皮马家柚品系花粉活性分别为 98.17% 和 97.04%。花粉体外萌发率细皮和粗皮品系分别为 45.96% 和 42.67%，满足后续相互授粉条件（图 2，表 1）。

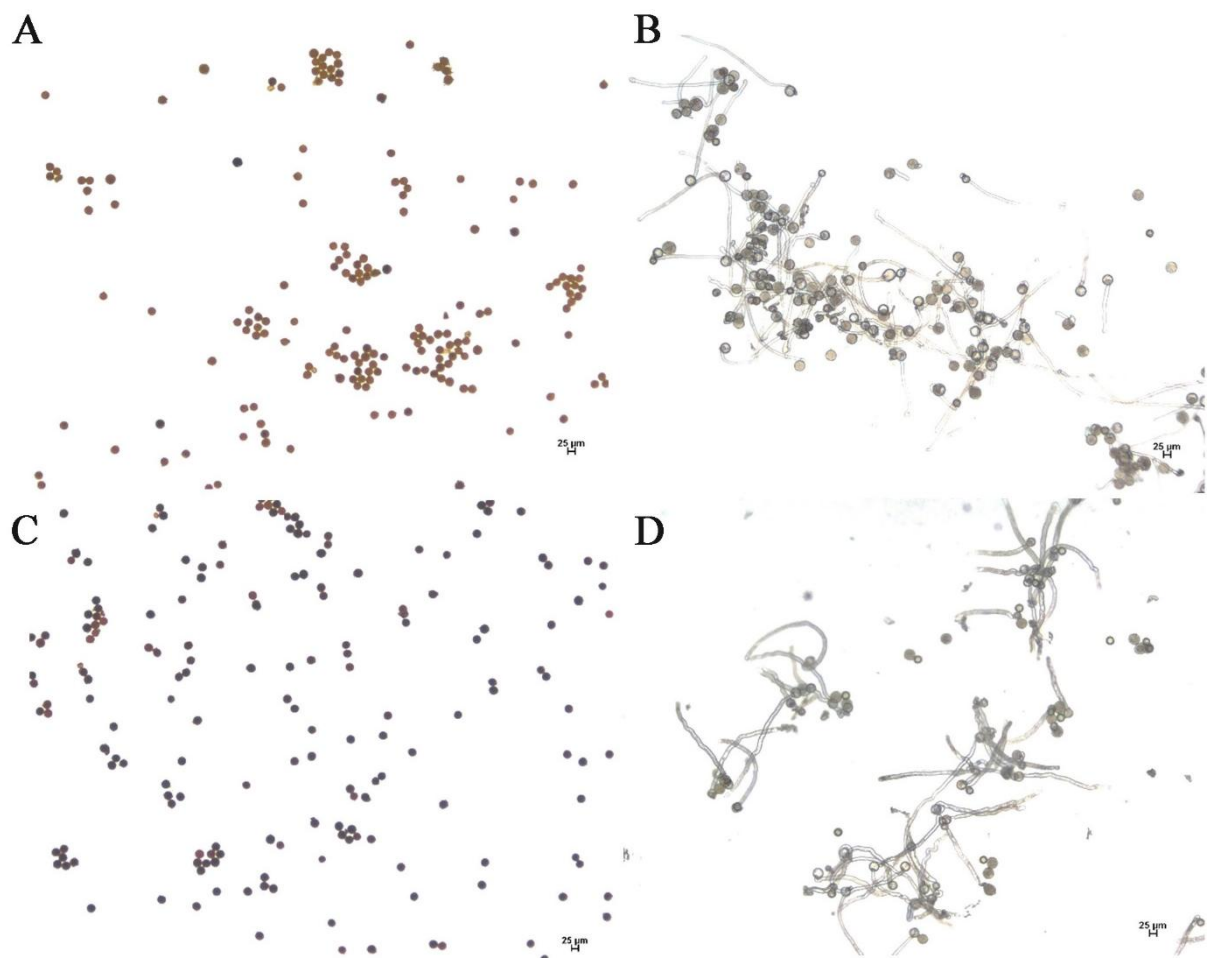


图2 细皮 (A、B) 和粗皮 (C、D) 品系马家柚花粉 I₂-KI 染色花粉及离体萌发图

Fig. 2 I₂-KI stained pollen and in vitro germination of Xipi (A, B) and Cupi (C, D) strains of Majiayou

表1 细皮和粗皮马家柚品系花粉活力和花粉离体萌发率统计

Table 1 Pollen staining activity and in vitro germination rate of Xipi and Cupi strains of Majiayou

样本名	染色花粉总数/ 粒	活力花粉 数/粒	染色率/%	离体萌发花粉总数/粒	萌发数/粒	萌发率/%
Sample Name	Pollen stained	Active pollen count	Staining rate	Pollen germinated in vitro	Germination number	Germination rate
细皮马家柚 Xipi Majiayou	1482	1455	98.17±0.18 a	1912	878	45.96±1.81 a

粗皮马家柚

Cupi 1528 1484 97.04±0.66 a 1077 460 42.67±0.09 a

Majiayou

注：同列数据后不同小写字母表示在 0.05 水平差异显著。

Note: Different lowercase letters after the same column of data indicate significant differences at the 0.05 level.

2.3 粗皮和细皮品系马家柚授粉亲和性鉴定

粗皮和细皮品系自交和相互授粉后的花柱被用于苯胺蓝染色观察花粉管生长状态。染色结果显示，细皮和粗皮品系自交授粉后花粉管均表现为停留在花柱顶部和上部（图 3 左上和右下）便停止伸长，即自交时完全不亲和；然而粗皮和细皮品系相互授粉后花粉管则表现一部分正常生长至花柱中下部，一部分则于花柱顶部停止生长（图 3 右上和左下），即粗皮和细皮品系相互授粉呈半亲和。

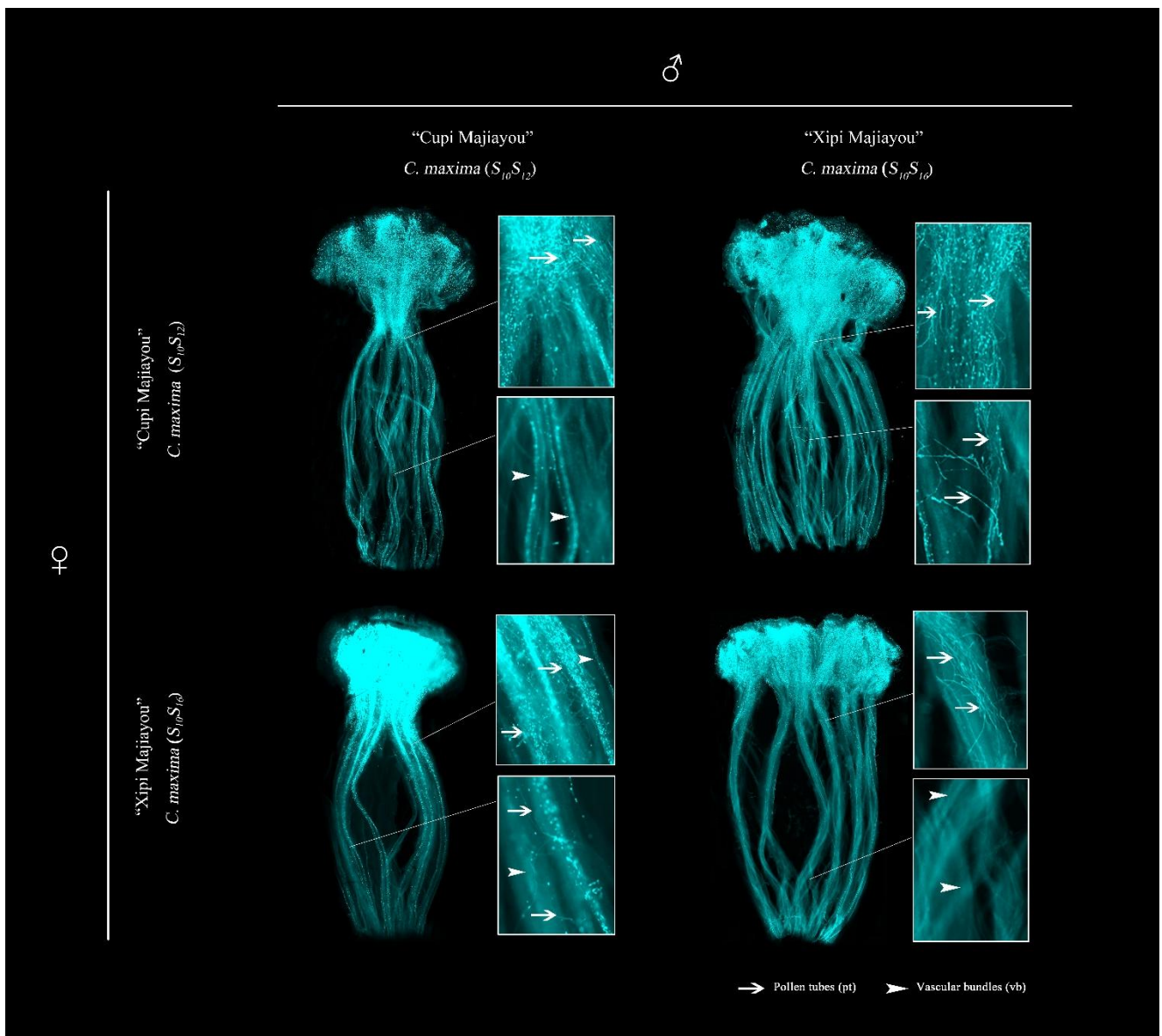


图 3 细皮和粗皮品系马家柚自交和相互授粉花柱苯胺蓝染色
Fig. 3 Self and cross-pollination styles of Cupi and Xipi strains of Majiayou dyed with aniline blue

2.4 两种授粉树配置模式下主栽马家柚有籽果率及品质分析

为探究半亲和性授粉父本配置下不同距离的自然传粉马家柚有籽率及果实品质，两种授粉树配置模式园区示意图如下所示（图 4-A、B）。分别对不同配置模式下的马家柚有籽果率进行调查，结果显示行列式授粉树模式下，P1~P8 各行有籽果率均高于 80.0%，P9~P13 行果实有籽率降低，介于 66.7%~73.3%。中心辐射式授粉树模式下，P1~P2 行有籽果率高于 87.5%，P3 行有籽果率降低为 59.7%（图 4-D、E）。进一步对不同授粉树配置模式下的细皮马家柚果实品质进行比较分析，结果显示随着自然传粉距离的增加，行列式模式下的主栽马家柚果皮厚度呈现出先降后增趋势（图 4-C），其中 P1 和 P9 行果皮厚度为 23.5 和 27.3 mm，相较于 CK 的 32.5 mm 分别降低了 27.7%和 16%，P13 行果皮厚度和 CK 间无显著差异。此外，种籽数表现为随自然传粉距离增加不断降低。果实内在风味品质方面，P13 行马家柚果实可溶性固形物（TSS）含量为 16.3%，显著高于 CK 的 11.8%；P1 行果实可滴定酸（TA）含量相较于 CK 显著升高，为 0.97%，P9 行 TA 含量为各行间最低，为 0.39%；固酸比（TSS/TA）以 P1 行最低，为 14.9，相较于 CK 降低了 32.0%，P9 和 P13 行相较于 CK 分别增加了 57.1%和 34.7%。维生素 C（VC）含量也同样表现出随自然传粉距离的增加而不断升高的趋势（表 2）。综合果实内在及外观品质，P9 行果实品质最优，即行列式坡地栽植模式下每间隔 36~40 m 配置授粉树适宜。

中心辐射式授粉树配置模式下，分别对不同距离及不同结果部位有籽和无籽细皮马家柚果实品质数据进行比较。结果显示，处理组果皮厚度均显著低于 CK 的 33.7 mm，果皮厚度平均降低 18.7%~35.0%。此外，有籽果可食率相较于 CK 均有显著提升。内在风味品质方面，P1 和 P2 行上中部有籽果相较于 CK 均显著降低了 TA 含量，P3 行各部位果实与 CK 无显著性差异。各结果部位马家柚固酸比随传粉距离的增加表现出明显的先增后降趋势，P1 和 P2 行上部有籽果 TSS/TA 相较于 CK 分别增加了 29.2%和 49.5%；中部果实则分别增加了 21.0%和 27.4%，P3 行各部位有籽果与 CK 间无显著性差异（表 2）。中心辐射式栽植模式下以 P2 行果实综合品质最优，即 12~20 株细皮主栽品系于中心处配置一株粗皮品系适宜。

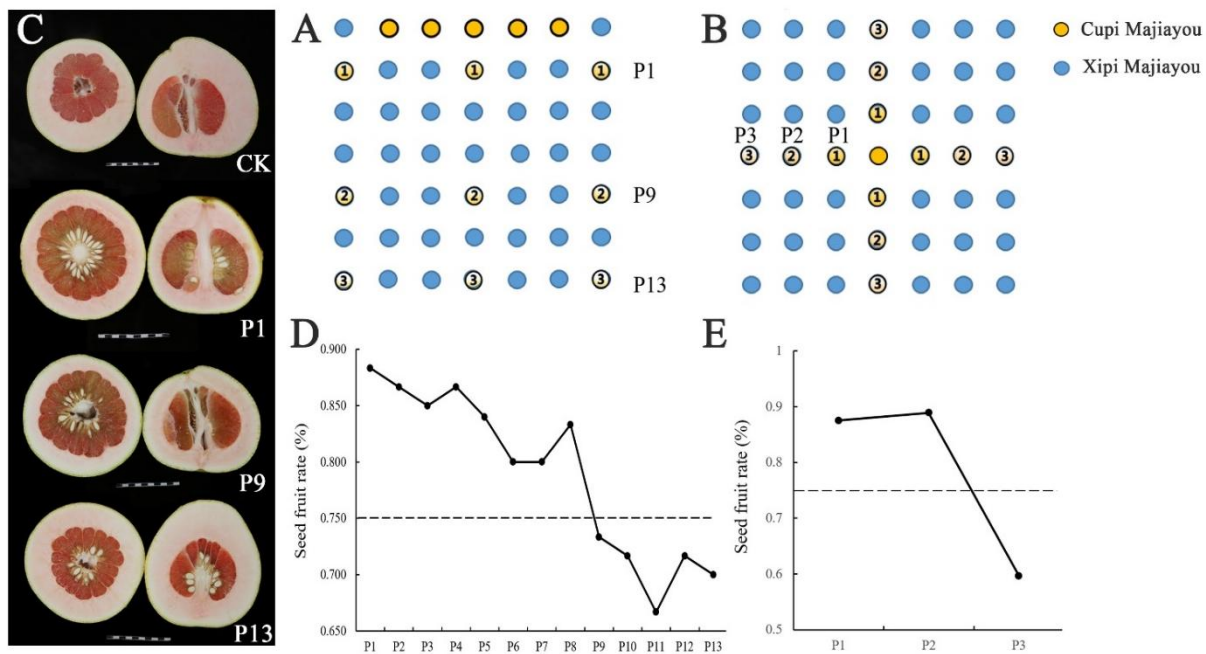


图 4 不同授粉树配置模式图及不同距离自然传粉主栽马家柚有籽果率
Fig. 4 Diagram of different pollination tree configuration modes and natural pollination at different distances for the main planting Majiayou with seed fruit rate

维生素 C VC (mg·100 g ⁻¹)
76.9±7.7 b
62.9±14.6 b
80.4±10.1 b
100.6±15.2 a
83.0±5.9 bcd
79.2±4.7 cd
87.1±10.3 bc
73.5±7.5 d
92.9±8.4 ab
98.0±2.0 a
82.7±4.9 bcd

表 2 两种授粉树配置模式下不同距离主栽马家柚果实品质分析

Table 2 Analysis of fruit quality of Majiayou planted at different distances under two pollination tree configuration modes

样名 Germplasm name	单果质量 Single fruit mass/g	果形指数 Fruit shape index	果皮厚 Peel thickness/c m	种籽数 No. of seeds (颗)	可食率 Edible rate/%	出汁率 Juice Rate/%	可溶性固 形物		可滴定酸 TA/%	固酸比 TSS/TA
							TSS/%	TSS/%		
CK	1427.7±179.8 a	0.92±0.03 b	32.5±5.0 a	0.0±0.0 b	43.3±3.5 a	60.3±5.1 a	11.8±0.3 b	0.57±0.2 b	21.9±6.8 bc	
P1	1119.5±143.7 b	1.03±0.03 a	23.5±4.8 b	101.5±21.5 a	42.8±5.4 a	58.0±5.6 a	13.4±1.3 b	0.97±0.2 a	14.9±6.3 c	
P9	1264.2±97.0 ab	0.95±0.05 ab	27.3±2.2 ab	96.3±18.3 a	42.0±4.0 a	50.2±3.5 b	13.0±0.8 b	0.39±0.1 b	34.4±8.2 a	
P13	1129.7±117.4 b	1.00±0.13 ab	31.0±6.9 a	72.8±24.2 a	36.7±6.7 a	54.7±4.9 ab	16.3±2.5 a	0.56±0.1 b	29.5±4.1 ab	
CK	1024.8±103.2 c	1.01±0.04ab cd	33.7±7.9 a	0.0±0.0 c	39.0±6.0 b	61.3±3.9 a	13.7±0.5 a	0.65±0.1 ab	21.6±3.3 bc	
P1-middle	1281.8±226.2 abc	0.93±0.08 d	23.0±1.0 b	117.8±49.4 a	49.2±5.7 a	57.4±2.3 a	12.7±0.5 bc	0.47±0.8 c	27.9±5.0 ab	
P2-middle	1148.0±48.6 bc	1.02±0.04 abc	24.4±3.8 b	60.3±15.5 ab	44.7±3.2 a	59.0±1.0 a	14.0±0.3 a	0.45±0.1 c	32.3±7.2 a	
P3-middle	1185.3±109.9 abc	0.99±0.06 bcd	21.9±1.5 b	62.0±46.1 ab	48.2±0.4 a	57.4±5.0 a	12.2±1.2 c	0.57±0.1 bc	21.9±4.6 bc	
P1-top	1483.8±216.7 a	1.09±0.03 a	25.9±3.4 b	116.3±52.9 a	46.2±2.6 a	62.0±2.2 a	12.7±0.3 bc	0.49±0.5 c	26.5±3.7 ab	
P2-top	1104.6±81.9 c	0.94±0.05 cd	23.7±1.9 b	9.7±8.1 bc	48.7±2.5 a	61.3±3.1 a	14.1±0.1 a	0.51±0.2 c	27.9±0.9 ab	
P3-top	1424.5±300.5 bc	1.05±0.07 ab	27.4±4.4 b	82.3±21.7 a	47.8±2.5 a	58.5±1.7 a	13.3±0.5 ab	0.70±0.1 a	19.1±2.0 c	

注：同列不同小写字母或大写字母表示差异显著 (P<0.05)。

Note: Different lowercase letters or uppercase in the same column indicate significant (P<0.05) of the difference.

2.5 行列式授粉树配置模式下不同距离主栽马家柚风味品质分析

行列式授粉树配置模式下随传粉距离的增加其果实外观品质表现出一定趋势，同时标准化建园中的多以行列式排布，进一步对可溶性糖及有机酸含量进行测定分析，结果如图 5 所示：P13 行主栽马家柚可溶性总糖及各组分含量相较于 CK 显著上升，可溶性总糖、蔗糖、葡萄糖和果糖含量分别增加了 36.6%、24.6%、47.5%和 25.1%；P1 行可溶性糖各组分含量相较于 CK 均有一定下降（图 5-A）。有机酸方面，P9 行总酸和柠檬酸含量明显降低，相较于 CK 分别下降了 20.5%和 33.3%；P1 行总酸和柠檬酸含量较 CK 显著上升（图 5-B）。综合而言，主流行列式授粉树配置模式下以 P9 行马家柚果实糖酸风味品质最优。

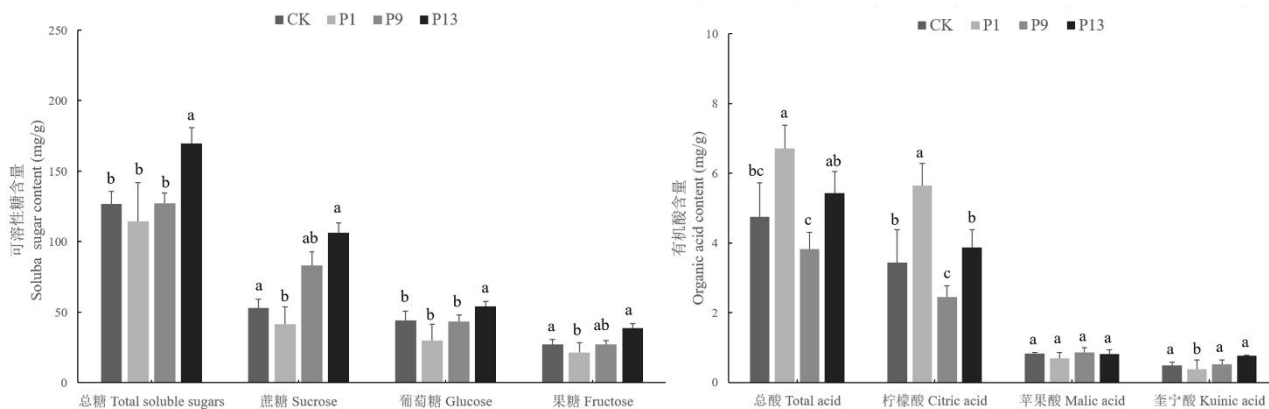


图 5 行列式模式不同自然传粉距离主栽细皮马家柚可溶性糖和有机酸各组分含量

Fig. 5 The content of soluble sugars and organic acids in the main cultivated Xipi Majiayou with different natural pollination distances in a determinant pattern

3 讨论

马家柚是原产于我国江西省广丰县大南镇的地方特色柚类品种，自 20 世纪 80 年代初至今已有近 45 年的品种发展历史，作为地方支柱型产业，马家柚在地区脱贫致富道路上发挥着关键性作用^[2]。马家柚属于典型内陆性柚，不同于海洋性柚类的地理隔离，内陆各地域间自然与人为因素以及柚的单胚特性共同促进了柚的遗传多样性^[22]。曹立新^[23]系统性调查了广丰县及其周边地区 46 份柚资源并对马家柚起源和亲缘关系进行分析，根据 SSR 指纹图谱的聚类分析结果表明马家柚已产生部分变异。目前地方及研究人员普遍认为马家柚主要分为主栽品种和粗皮、无核马家柚两个变异品系，其中粗皮马家柚在树势、嫩梢、叶片和果实特征等方面与主栽品种差异明显。路志浩^[6]等研究表明 *CgANI*、*CgRuby1* 和 *CgPH4* 分别在粗皮马家柚不同组织中的差异表达促进了花青素和酸度的高积累。此外，粗皮和细皮马家柚全基因组 SNP 信息为两者遗传关系提供了更为直接的证据，结果表明粗皮和细皮马家柚每条染色体上均存在一个以上的非相似区域，即粗皮和细皮马家柚并非其中一方的芽变。值得一提的是，无核品系与主栽马家柚植物学特征高度一致，果实内质、矿质元素、抗氧化物质及活性氧和内源激素等方面两者也基本保持一致^[4]。柚类除普遍具有自交不亲和特性外还具有不同程度的单性结实能力^[16]，因此，柚类无核品系的真实性往往需要通过严谨的自交和异交试验进行验证。事实上，笔者通过多年产区实践发现，单一主栽细皮品系栽植的成年果园马家柚逐年间均为无籽，而同一园区土柚或粗皮马家柚周边的细皮品系果实有籽性状不稳定。此外，粗皮马家柚均表现为有籽。以上现象促进笔者进一步验证马家柚无核品系真实性，避免品种重复性开发带来的资金和人力损失。本研究利用韦壮敏等^[17]设计的 21 对 *S-RNase* 基因引物，特异性扩增鉴定粗皮马家柚 *S*

基因型，同时扩增已知 *S* 基因型的主栽马家柚、与主栽马家柚半亲和的永定白柚和完全亲和的 HB 柚验证引物可行性。结果显示粗皮马家柚 *S* 基因型为 *S10S12*，与主栽马家柚 (*S10S16*) 为半亲和。花粉原位萌发实验结果进一步验证了基于两者 *S* 基因型下相互自交和异交的预测表型，即当园区同时存在粗皮和细皮马家柚时，两者相互传粉会导致果实有籽，而单一纯系的主栽马家柚（细皮）种植园则果实无籽。早期因马家柚产业发展迅猛导致苗木混卖进而造成的种植园品系不纯进一步支持了本研究结论的可靠性。然而，粗皮马家柚并非毫无商品性价值，马家柚作为酸柚类型品种，高糖高酸赋予马家柚果实特有风味，粗皮马家柚往往因欠管加剧了其高酸口感，走访注意到目前已有少部分果园针对粗皮马家柚进行的肥水统一管理以生产出风味更为浓郁的马家柚从而满足不同喜好消费者需求。

果实发育完整性尤其受到授粉受精后激素水平影响，生长素和赤霉素被认为是果实受精后启动发育的关键^[25-27]。单性结实产生无籽果实，是园艺作物中高度偏好的农艺性状^[28-29]，单性结实能力强弱直接影响果实产量及内质，利用外源激素诱导单性结实现果生产已在多种园艺作物中得到了很好的应用^[30-32]。柚类果实个体较大，仅依赖单性结实形成完整果实要求品种自身更为充足的激素供给，同时受限于柚果实特殊构造，即果肉（汁胞）的增大慢于外果皮的膨大和增厚以及油胞层与白皮层的隔离作用，直接阻碍了发育过程中外源激素的有效补充。沙田柚单性结实能力弱，较低的坐果率和未授粉果实中心柱中空时产生的内裂流胶要求完全的授粉受精；马家柚等酸柚类型品种无籽果易出现部分汁囊不发育或发育不均的现象，此外，无籽马家柚个体差异大、产量低、果皮厚（可食率低）、风味寡淡（低糖、降酸慢）等品质问题尤为突出^[11-13]。多年多点多组合的马家柚授粉试验结果表明通过配置合适的授粉父本可显著改善包括马家柚单果质量、果皮厚度、可食率和风味，是马家柚提质增产的有效技术措施^[7-11]，本研究结果同样表明，两种半亲和性授粉树配置模式下不同范围内的自然传粉主栽马家柚果实品质得到了显著改善，为马家柚标准化建园提供了数据支撑。授粉果实产生大量种籽以及食用便捷性的下降与无籽化育种目标存在冲突，因此进一步降低因授粉产生的种籽数，生产少籽或瘪籽果实是目前授粉技术推广的难点。花粉密度直接影响杂交果实种籽数量及品质，研究人员利用石松孢子对梨花粉浓度进行稀释后授粉，高花粉密度下体内和体外的花粉管内源生长活性赤霉素（ GA_3 和 GA_4 ）浓度同时与花粉密度和果实大小呈正相关，同时坐果率和品质均得到显著提升^[20]。本研究同样获得了类似结论，随着粗皮授粉树与主栽马家柚传粉距离的增加，果实种籽数不断下降，果皮厚度逐渐恢复无籽果实水平。这实际上是当柱头上有比满足全部胚珠受精所需外更多的亲和性花粉时，交配结果则表现为非随机事件，即含有更高水平刺激生长类物质（如赤霉素等）的高活力花粉往往作为旺盛的配子体并最终在竞争中优先进入子房完成受精^[20]，进而影响果实性状和发育水平。因此，研究不同花粉密度下对果实综合品质的影响，找到种籽数量和品质的“平衡点”，对于指导生产中授粉品种选择及合理配置授粉树和主栽树之间的数量关系是有实际指导意义的。

筛选利用优良性状的父本品种花粉与待改良品种授粉后生产出影响熟期、果形、风味和色泽等的杂交当代果实或种子是花粉直感的具体应用，花粉直感效应对于提高籽粒抗性产量和果实品质潜力巨大，在作物育种和品种改良中具有重大意义^[33]。近年来研究人员发现父本花粉与母本受精形成种子，发育中的种子向维管系统输送激素信号与周围组织建立连接，协调果实内部的早期分裂膨大和成熟转变^[34-35]，另一方面，通过韧皮部/胞间连丝特异性地由种子转移至果肉组织中的 mRNA 已被证实。本研究筛选鉴定半亲和性的粗皮品系对主栽马家柚进行品

质改良已得到有效验证,未来笔者将进一步鉴定柚果实异源授粉中影响果实发育完整性和风味品质的移动 mRNA,并加以改造生产出品质优异的高品质柚果实。

4 结 论

通过 *S* 基因型鉴定和花柱苯胺蓝染色实验证实了马家柚粗皮和细皮品系间授粉半亲和特性,解析了生产中马家柚果实有籽无籽现象不稳定现象。同时,通过比较分析不同授粉树配置模式下的不同自然传粉距离主栽马家柚品质差异,为马家柚品质改良、生产少籽且风味浓郁的高品质商品果以及马家柚标准化建园下的授粉树配置方案提供数据支撑。

参考文献 References:

- [1] 郭文武, 叶俊丽, 邓秀新. 新中国果树科学研究 70 年: 柑橘[J]. 果树学报, 2019, 36(10): 1264-1272.
GUO Wenwu, YE Junli, DENG Xiuxin. Fruit scientific research in new China in the past 70 years: *Citrus*[J]. Journal of Fruit Science, 2019, 36(10): 1264-1272.
- [2] 高华清, 韩蒙蒙, 胡子君. 上饶市“广丰马家柚”发展现状、问题及对策[J]. 现代园艺, 2019(1): 40-41.
GAO Huaqing, HAN Mengmeng, HU Zijun. Development status, problems and countermeasures of “Guangfeng Majiayou” in Shangrao city [J]. Xiandai Horticulture, 2019(1): 40-41.
- [3] 林国卫, 曾芷仪, 袁昕, 刘佳凝, 木也赛尔·吐鲁洪, 吉莉莉. 马家柚的研究进展[J]. 上饶师范学院学报, 2024, 44(3): 67-75.
LIN Guowei, ZENG Zhiyi, YUAN Xin, LIU Jianing, MUYESAI·Turuhong, JI Lili. Research progress of *Citrus maxima* (L.) Osbeck ‘Majiayou’[J]. Journal of Shangrao Normal University, 2024, 44(3): 67-75.
- [4] 杨莉, 张涓涓, 刘德春, 刘山蓓, 徐炳星, 周施清, 毛卫平, 刘勇. 马家柚及其变异品系植物学特性观察[J]. 中国果菜, 2017, 37(1): 28-30.
YANG Li, ZHANG Juanjuan, LIU Dechun, LIU Shanbei, XU Bingxing, ZHOU Shiqing, MAO Weiping, LIU Yong. Observation on botany characteristics of Majia pommole and its variety[J]. China Fruit Vegetable, 2017, 37(1): 28-30.
- [5] LU Z H, HUANG Y, MAO S Y, WU F F, LIU Y, MAO X Q, ADHIKARI P B, XU Y T, WANG L, ZUO H, RAO M J, XU Q. The high-quality genome of pummelo provides insights into the tissue-specific regulation of citric acid and anthocyanin during domestication[J]. Horticulture Research, 2022, 9: uhac175.
- [6] JIANG Q H, YE J L, ZHU K J, WU F F, CHAI L J, XU Q, DENG X X. Transcriptome and co-expression network analyses provide insights into fruit shading that enhances carotenoid accumulation in pomelo (*Citrus grandis*)[J]. Horticultural Plant Journal, 2022, 8(4): 423-434.
- [7] 徐宸宇. 马家柚优系遗传鉴定及提高品质技术研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2021.
XU Chenyu. Genetic identification of superiority and quality improvement technology research of Majia Pomelo[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2021.
- [8] 吴方方, 徐强. 图说广丰马家柚优质高效栽培技术[M]. 北京: 中国农业出版社, 2019.

-
- WU Fangfang, XU Qiang. Picture shows high-quality and efficient cultivation techniques for Guangfeng Majia pomelo[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2019.
- [9] 徐强, 万鹏飞, 王沦, 罗鑫, 路志浩, 蒋小林, 方秋莹, 邓秀新. 一组马家柚 InDel 分子标记及其在柑橘品种种苗早期区分粗皮马家柚中的应用: CN108660246A[P]. 2018-10-16, 2021-01-22.
- XU Qiang, WAN Pengfei, WANG Lun, LUO Xin, LU Zhihao, JIANG Xiaolin, FANG Qiuying, DENG Xiuxin. Ma pomelo InDel (insertion-deletion) molecular marker, and application of molecular marker in differentiating rough bark Ma pomelo at early stage of citrus seed seedling: CN108660246A[P]. 2018-10-16, 2021-01-22.
- [10] 徐宸宇, 曹立新, 唐启正, 吴巨勋, 伊华林. 马家柚遗传来源鉴定与适宜授粉品种筛选[J]. 华中农业大学学报(自然科学版), 2022, 41(2): 124-135.
- XU Chenyu, CAO Lixin, TANG Qizheng, WU Juxun, YI Hualin. Identification of Majia pomelo germplasm and screening of varieties with suitable pollination[J]. Journal of Huazhong Agricultural University (Natural Science Edition), 2022, 41(2): 124-135.
- [11] 徐宸宇, 唐启正, 刘慧宇, 吴巨勋, 伊华林. 基于主成分分析综合评价 6 个杂交授粉组合的马家柚果实品质[J]. 果树学报, 2024, 41(2): 282-293.
- XU Chenyu, TANG Qizheng, LIU Huiyu, WU Juxun, YI Hualin. Comprehensive evaluation on fruit quality of six hybrid pollination combinations of Majiayou based on the principal component analysis[J]. Journal of Fruit Science, 2024, 41(2): 282-293.
- [12] 靳瑞霞. 马家柚不同授粉组合果实品质研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2013.
- JIN Ruixia. Study effect of different pollination combination on fruit quality of Majia Pummelo[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2013.
- [13] 毛桑隐, 路志浩, 张祥, 叶俊丽, 伊华林, 柴利军, 邓秀新, 吴方方, 徐强. 花粉直感对马家柚果实品质的影响[J]. 果树学报, 2023, 40(11): 2391-2402.
- MAO Sangyin, LU Zhihao, ZHANG Xiang, YE Junli, YI Hualin, CHAI Lijun, DENG Xiuxin, WU Fangfang, XU Qiang. Effect of xenia on fruit quality of Majiayou[J]. Journal of Fruit Science, 2023, 40(11): 2391-2402.
- [14] 杨海健. 柑橘有性杂交创造新种质及授粉对马家柚和 HB 柚果实品质的影响研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2012.
- YANG Haijian. The study of creating citrus new germplasm by sexual hybridization and the hybridization influence on the fruit quality of Majiayou and HB pomelo[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2012.
- [15] ZHAO H, ZHANG Y, ZHANG H, SONG Y Z, ZHAO F, ZHANG Y E, ZHU S H, ZHANG H K, ZHOU Z D, GUO H, LI M M, LI J H, GAO Q, HAN Q Q, HUANG H Q, COPSEY L, LI Q, CHEN H, COEN E, ZHANG Y J, XUE Y B. Origin, loss, and regain of self-incompatibility in angiosperms[J]. The Plant Cell, 2022, 34(1): 579-596.
- [16] 梁梅. 柑橘自交不亲和相关基因鉴定及其演化[D]. 武汉: 华中农业大学, 2019.
- LIANG Mei. Gene Identification and Evolution of Self-incompatibility of *Citrus*[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2019.
- [17] 韦壮敏, 魏斯佳, 陈鹏, 胡健兵, 汤雨晴, 叶俊丽, 李先信, 邓秀新, 柴利军. 63 份柚类资源 S 基因型鉴定[J]. 园艺学报, 2022, 49(5): 1111-1120.
- WEI Zhuangmin, WEI Sijia, CHEN Peng, HU Jianbing, TANG Yuqing, YE Junli, LI Xianxin, DENG Xiuxin, CHAI Lijun. Identification of S-genotypes of 63 pummelo germplasm resources[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2022, 49(5): 1111-1120.
- [18] LIANG M, CAO Z H, ZHU A D, LIU Y L, TAO M Q, YANG H Y, XU Q Jr, WANG S H, LIU J J, LI Y P, CHEN C W, XIE Z Z, DENG C L, YE J L, GUO W W, XU Q, XIA R, LARKIN R M, DENG X X, BOSCH M, FRANKLIN-TONG V E, CHAI L J. Evolution of self-compatibility by a mutant *S_m-RNase* in citrus[J]. Nature Plants, 2020, 6(2): 131-142.

-
- [19] 洪俊彦, 黄仁, 黄春颖, 王建华, 徐一帆, 李佩佩, 胡渊渊, 黄坚钦, 李岩. 植物花粉直感的研究进展及展望[J]. 植物生理学报, 2020, 56(2): 151-162.
- HONG Junyan, HUANG Ren, HUANG Chunying, WANG Jianhua, XU Yifan, LI Peipei, HU Yuanyuan, HUANG Jianqin, LI Yan. Research progress and prospects of xenia[J]. Plant Physiology Journal, 2020, 56(2): 151-162.
- [20] ZHANG C X, TATEISHI N, TANABE K. Pollen density on the stigma affects endogenous gibberellin metabolism, seed and fruit set, and fruit quality in *Pyrus pyrifolia*[J]. Journal of Experimental Botany, 2010, 61(15): 4291-4302.
- [21] ZHANG Litian. The Sweetness of Sugars[J]. Journal of South China University of Technology, 2002, 30(1): 89-91.
- [22] 刘勇. 柚类资源分子系统学及其核心种质构建研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2005.
- LIU Yong. Molecular phylogenetic analysis and core collection construction using SSR and AFLP markers in pummelo[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2005.
- [23] 曹立新. 江西省广丰县柚资源调查与马家柚起源分析[D]. 武汉: 华中农业大学, 2012.
- CAO Lixin. The Investigation of Pummelo Germplasms and the Origin Analysis of Majiayou in Guangfeng Jiangxi Province[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2012.
- [24] LIAO X, LI M S, LIU B, YAN M L, YU X M, ZI H L, LIU R Y, YAMAMURO C. Interlinked regulatory loops of ABA catabolism and biosynthesis coordinate fruit growth and ripening in woodland strawberry[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2018, 115(49): E11542-E11550.
- [25] DE JONG M, ARTS-WOLTERS M, GARCIA-MARTINEZ J L, MARIANI C, VRIEZEN W H. The *Solanum lycopersicum* AUXIN RESPONSE FACTOR 7 (SIARF7) mediates cross-talk between auxin and gibberellin signalling during tomato fruit set and development[J]. Journal of Experimental Botany, 2010, 62(2): 617-26.
- [26] KANG C Y, DARWISH O, GERETZ A, SHAHAN R, ALKHAROUF N, LIU Z C. Genome-scale transcriptomic insights into early-stage fruit development in woodland strawberry *Fragaria vesca*[J]. The Plant Cell, 2013, 25(6): 1960-1978.
- [27] CHENG Z H, SONG W Y, ZHANG X L. Genic male and female sterility in vegetable crops[J]. Horticulture Research, 2022, 10(1): uhac232.
- [28] SHARIF R, SU L, CHEN X H, QI X H. Hormonal interactions underlying parthenocarpic fruit formation in horticultural crops[J]. Horticulture Research, 2022, 9: uhab024.
- [29] GALIMBA K D, BULLOCK D G, DARDICK C, LIU Z C, CALLAHAN A M. Gibberellic acid induced parthenocarpic 'Honeycrisp' apples (*Malus domestica*) exhibit reduced ovary width and lower acidity[J]. Horticulture Research, 2019, 6: 41.
- [30] KLAP C, YESHAYAHOU E, BOLGER A M, ARAZI T, GUPTA S K, SHABTAI S, USADEL B, SALTS Y, BARG R. Tomato facultative parthenocarpy results from SIAGAMOUS-LIKE 6 loss of function[J]. Plant Biotechnology Journal, 2017, 15(5): 634-647.
- [31] LI J, WU Z, CUI L, ZHANG T L, GUO Q W, XU J, JIA L, LOU Q F, HUANG S W, LI Z G, CHEN J F. Transcriptome comparison of global distinctive features between pollination and parthenocarpic fruit set reveals transcriptional phytohormone cross-talk in cucumber (*Cucumis sativus* L.)[J]. Plant & Cell Physiology, 2014, 55(7): 1325-1342.
- [32] WANG T, ZHENG Y, XU C, DENG Y L, HAO X Y, CHU Z C, TIAN J, WANG Y, ZHANG X Z, HAN Z H, WU T. Movement of ACC oxidase 3 mRNA from seeds to flesh promotes fruit ripening in apple[J]. Molecular Plant, 2024, 17(8): 1221-1235.
- [33] MCATEE P, KARIM S, SCHAFFER R, DAVID K. A dynamic interplay between phytohormones is required for fruit development, maturation, and ripening[J]. Frontiers in Plant Science, 2013, 4: 79.

-
- [34] MARTIN-ORTIGOSA S, PETERSON D J, VALENSTEIN J S, LIN V S, TREWYN B G, LYZNIK L A, WANG K. Mesoporous silica nanoparticle-mediated intracellular cre protein delivery for maize genome editing via loxP site excision[J]. *Plant Physiology*, 2014, 164(2): 537-547.
- [35] WANG Z P, ZHANG Z B, ZHENG D Y, ZHANG T T, LI X L, ZHANG C, YU R, WEI J H, WU Z Y. Efficient and genotype independent maize transformation using pollen transfected by DNA-coated magnetic nanoparticles[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2022, 64(6): 1145-1156.
- [36] PARK C W, CHOI J Y, SON Y J, KIM D H, LI H J, LIANG W Q, LEE C H, JUNG K H, KIM Y J. Magnetofected pollen gene delivery system could generate genetically modified *Cucumis sativus*[J]. *Horticulture Research*, 2024, 11(8): uhae179.