

海南油茶自交与异交的花粉管生长差异分析

于钊妍, 龚 涵, 徐玉芬, 刘艳菊, 吴坤林, 曹秋林, 贾效成*

中国热带农业科学院椰子研究所, 海南文昌 571339

摘 要: 油茶 (*Camellia* spp.) 是我国重要的木本油料, 在保障国家粮油安全中占有重要地位。前人初步研究表明, 油茶的自交不亲和性可能是导致油茶结实率低的重要原因之一。本研究拟采用荧光显微镜观察法, 结合形态观察, 以热研 2 号、热研 3 号海南油茶为材料, 自交和杂交组合分别为热研 3 号×热研 3 号、热研 3 号×热研 2 号, 进行自交和异交授粉后采样, 采用“双载玻片贴合两面观察法”制片后, 进行花粉管荧光显微观察, 比较二者花粉管生长的差异。结果表明: 热研系列海南油茶柱头前端均有不同程度的弯曲, 柱头数为 3~5 个不等, 雌蕊长度略大于雄蕊长度; 雌蕊长度和雄蕊数量、雄蕊长度呈显著正相关。其单花开放持续 5~8 d, 花粉散粉时间和柱头具可授性的时间重叠。花粉管荧光观察表明, 热研 3 号海南油茶自交与异交花粉管前期生长速度大致相同, 二者生长速度均在授粉后 12~24 h 内达到顶峰, 自 36 h 后, 杂交花粉管生长长度超过自交花粉管, 直至生长至子房内。授粉 48 h 后, 自交与异交花粉管均能到达花柱基部, 此时已观察到异交花粉管能进入子房, 但自交花粉管生长速度则变慢, 直至在花柱基部接近子房处生长停滞。该研究结果为海南油茶品种配置和高效栽培提供理论基础。

关键词: 海南油茶; 自交; 异交; 花粉管

中图分类号: S432.1 文献标志码: A

Analysis of Pollen Tube Growth Difference Between Self and Cross-pollination of *Camellia hainanensis*

YU Zhaoyan, GONG Han, XU Yufen, LIU Yanju, WU Kunlin, CAO Qiulin, JIA Xiaocheng*

Coconut Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Wenchang, Hainan 571339, China

Abstract: *Camellia* spp. is an important woody oil in China, which plays an important role in ensuring national grain and oil security. Previous studies showed that the self-incompatibility of *Camellia* spp. may be one of the important reasons for the low seed setting rate. In this study, fluorescence microscopy and morphological observation were adopted. *C. hainanica* Reyan 2 and Reyan 3 were used as the material, and the self-cross and hybrid combinations were Reyan 3×Reyan 3, Reyan 3×Reyan 2, respectively. Samples were collected after self-cross and cross-pollination. The difference of pollen tube growth between the two groups was compared by fluorescence microscopy. The results showed that there were different degrees of curvature at the front end of the stigmas, the number of stigmas ranged from 3 to 5, and the pistil length was slightly larger than the stamen length. The length of pistil was positively correlated with the number and length of stamen. The single flower opening lasted for 5–8 d, and the time of pollen dispersal overlapped with the time of stigma receptivity. Pollen tube fluorescence observation showed that the growth rates of autocross and outcross pollen tubes of Reyan 3 *Camellia hainanica* were roughly the same in the early stage, and the growth rates of both reached the peak within 12–24 h after pollination. After 36 h, the growth length of hybrid pollen tube exceeded that of autocross pollen tube until it grew into ovary. 48 h after pollination, both inbred and outbred pollen tubes could reach the base of the style, and it was observed that the outbred pollen tubes could enter the ovary, but the growth rate of the inbred pollen tubes slowed down until the growth stopped at the base of the style near the ovary. The results would provide a theoretical basis for the variety configuration and efficient cultivation of *C. hainanica*.

收稿日期 2024-07-08; 修回日期 2024-08-13

基金项目 海南省自然科学基金青年基金项目 (No. 322QN414); 海南省重点研发计划项目 (No. ZDYF2023XDNY054)。

作者简介 于钊妍 (1995—), 女, 硕士, 研究实习生, 研究方向: 经济树种生殖发育、种质资源开发利用。*通信作者 (Corresponding author): 贾效成 (JIA Xiaocheng), E-mail: xcjia1@163.com。

Keywords: *Camellia hainanica*; self-pollination; cross-pollination; pollen tube

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2024.12.011

油茶 (*Camellia* spp.) 是山茶属植物中种子含油率较高且有一定栽培面积树种的统称, 是我国重要的食用油料树种之一, 被誉为“东方橄榄油”, 与油棕 (*Elaeis guineensis*)、油橄榄 (*Olea europaea*)、椰子 (*Cocos nucifera*) 并称为世界四大木本油料树种。油茶油营养价值高, 不饱和脂肪酸含量高达 90% 以上^[1-2]。海南油茶 (*Camellia hainanica*) 是独具热带特色的油茶新种, 俗称“山柚”, 其茶籽油称为“山柚油”, 山柚油口味醇香、品质优良, 且已有研究表明其有效成分含量及物质组成等方面显著优于内陆地区广泛种植的普通油茶^[3-5]。

自交不亲和产生的原因多样, 从花粉在柱头萌发至受精卵产生的过程中均会发生不育现象, 目前经观察确认自交不亲和的植物多为茄科、罂粟科、十字花科和报春花科等, 甜菊的自交不亲和可能发生在花粉对柱头的黏附过程、柱头对花粉的识别过程^[6]。欧洲李花粉与雌蕊中的其中一个的 S 等位基因相同时, 导致花粉无法识别或花粉管生长受到抑制^[7]; 油茶基因组中的 S-RNase 基因在自交不亲和后期起到作用, PODs 基因可能参与了油茶自交授粉后花粉管程序性死亡^[8-9]。长瓣短柱茶也因为强自交不亲和性导致胚珠败育, 推测是当自交花粉落在柱头上时, 未接收到信号, 使得胚珠内无成熟胚囊, 无法完成受精^[10], 该自交不亲和反应发生在花柱基部, 表现为合子前自交不亲和性。威宁短柱油茶自交不亲和性是其结实率低的主要原因之一, 在杂交育种中应充分考虑这一因素^[11]。

油茶为雌雄同株的异花授粉植物, 使得实生苗个体差异较大, 性状不稳定, 所以生产上多以无性繁殖为主, 由此有关油茶的研究主要侧重于丰产栽培技术方面^[12]。但油茶花粉在柱头萌发生长是受精坐果的前提, 直接关系到油茶能否结实。因此开展海南油茶自交和异交授粉后花粉管生长行为的研究, 对提高结实率具有一定指导意义。目前, 国内学者对油茶展开大量研究, 明确其具有自交不亲和性, 但海南油茶花、果特征和生长结果习性与普通油茶存在明显差异, 仍缺乏系统而全面的研究。本研究以海南油茶为研究对象, 从形态学的角度对其自交和异交花粉管的生长行

为进行荧光显微镜观察, 为海南油茶良种配置和杂交育种提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 材料

试验地点位于中国热带农业科学院椰子研究所油茶基地, 选择性状良好的优良品种热研 3 号海南油茶为试材, 异花授粉父本品种为热研 2 号, 年初开展抚育工作。其中供试的热研系列油茶为椰子所从海南油茶中选育的优良品系。

1.2 方法

1.2.1 花粉采集 取大蕾期的花朵, 剥下花药室内阴干, 收集于离心管中, 低温干燥保存^[13-14]。

1.2.2 授粉及采样 以热研 3 号为母本授粉, 自交和杂交组合分别为热研 3 号×热研 3 号、热研 3 号×热研 2 号。盛花期去雄, 用毛笔蘸取花粉轻涂在柱头, 肉眼可见柱头处有黄色花粉为授粉完成, 采集授粉后 3、6、12、24、48、72、96、120、144、168 h 的雌蕊各 5 枚, 用卡诺固定液固定, 固定 12~24 h 后放入 70% 乙醇中, 4℃ 冰箱保存备用^[15-17]。

1.2.3 荧光显微观察 参考袁德义等^[18]的方法, 将油茶花柱经各级酒精复水 (50% 酒精→30% 酒精→蒸馏水), 在 8 mol/L 的 NaOH 中浸泡 2 h 软化, 蒸馏水洗净后在 0.2% 的水溶性苯胺蓝染液中染色 6 h 以上, 制作临时切片, 在荧光显微镜下观察。

2 结果与分析

2.1 海南油茶花器官结构

柱头数多为 3~4 个, 少数为 5 个, 柱头前端弯曲, 被雄蕊包裹 (图 1)。不同品种花柱长度、柱头弯曲程度等均有差异, 热研 2 号雌蕊最短, 热研 3 号最长。热研 3 号油茶雄蕊数量为 102 (表 1), 在 3 个品种中最多, 雄蕊长度也最长, 为 15.06 mm, 虽单枚花药花粉量低于热研 2 号, 但在 3 个品种中, 单花花粉量最多, 花形也最大。供试的 3 个品种雌雄蕊相对长度多为雌长雄短或雌雄等长, 热研 1 号约 84% 的花为雌长雄短, 热研 3 号雌雄蕊空间位置最接近, 约 74% 的花为雌雄等长。

表 1 海南油茶花雌雄蕊形态指标
Tab. 1 Morphological index of *C. hainanensis*

品种 Variety	雄蕊数 Number of stamen	雄蕊长 Length of stamen/mm	雌蕊数 Number of pistil	雌蕊长 Length of pistil/mm	花粉量 (单枚花药) Quantity pollen (one anther)	雌雄等长比例 Equal propor- tion of male and female/%	雌长雄短比例 The ratio of long females to short males/%	雌短雄长比例 The ratio of shorter females to longer males/%
热研 1 号	91±8.09	12.72±1.03	3~5	14.90±1.01	1940±174	6	84	10
热研 2 号	88±3.87	11.76±0.93	3~4	12.32±1.00	3060±220	30	40	30
热研 3 号	102±6.67	15.06±0.73	3~4	15.12±0.93	2800±151	74	12	14



图 1 热研海南油茶花药及柱头形态
Fig. 1 Morphology of anther and stigma of Reyan *C. hainanensis*

相关性分析结果表明, 雄蕊长度和雌蕊长度呈显著正相关, 相关性系数为 0.788 (表 2); 雄蕊数量和雄蕊、雌蕊长度均呈显著正相关。因此, 柱头越长的海南油茶品系, 雄蕊数量也越多, 雄蕊长度也越长, 一定程度上降低了自交的成功率。此外, 热研 3 号海南油茶的柱头弯曲程度也最小, 这是否由于雄、雌蕊之间的空间位置决定的, 还有待进一步研究。

表 2 海南油茶花形态指标相关性分析
Tab. 2 Correlation analysis of flower morphological indexes of *C. hainanensis*

指标 Index	雄蕊数 Number of stamen	雄蕊长 Length of stamen	雌蕊长 Length of pistil	花粉量 Quantity pollen
雄蕊数	1	0.708**	0.538**	0.510**
雄蕊长		1	0.788**	0.349
雌蕊长			1	-0.174
花粉量				1

注: **表示极显著相关 ($P<0.01$)。
Note: ** indicates extremely significant correlation ($P<0.01$).

2.2 海南油茶花期物候和柱头可授性

海南油茶单花开放从花朵露白至花瓣脱落、雄蕊掉落为止经历约 5~8 d (图 2)。但油茶群体花期和单花花期长短均与天气有很大关系, 温度较高开花提前, 温度较低开花则推迟; 海南油茶单花遇高温时会加快枯萎, 大风雨水天则难以开放。

2022、2023 年对试验地的热研系列油茶进行花期物候观察记录, 热研 1 号 11 月中旬开始开放, 11 月末达到盛花期; 热研 2 号 11 月上旬开始开放, 11 月中旬盛花期, 花期较热研 1 号长, 约 40 d; 热研 3 号 11 月中旬开始开放, 11 月下旬开始盛花期; 热研 2 号和热研 3 号 2 个品种间花期重叠时间较长。

观察表明, 海南油茶花开放时, 花药开裂, 花粉散出, 至开花第 3 天时, 花粉基本散毕。此时, 柱头可授性也最强, 从第 4 天起, 柱头可授性开始下降, 至第 6 天开始基本消失 (表 3)。供试品系的雌、雄蕊成熟时间基本重叠, 与前人研究一致, 由此推断, 海南油茶自交不亲和的主要原因不表现为雌雄异熟。

2.3 自交与异交花粉管生长情况

由试验结果看出, 经过水溶性苯胺蓝染色后, 自交和异交能够正常萌发的花粉管呈现强烈的蓝色荧光反应。由图 3 可见, 自花授粉后 12 h, 大量花粉管生长至花柱 1/3 处; 授粉后 48 h, 花粉管已经生长至花柱基部, 之后花粉管生长缓慢或停滞, 到达子房上端后, 在荧光显微镜下难以观察到。在异花授粉过程中, 授粉后 12 h, 花粉管生长至花柱 1/3 处 (图 4), 授粉后 24 h, 有少量花粉管达到花柱 1/2 处, 授粉后 48 h, 已能观察到部分花粉管穿过花柱基部, 进入子房。

研究表明, 海南油茶的自交传粉后, 未在一开始发生花粉排斥, 花粉在柱头萌发和花粉管生长未受到抑制, 但最后仍自交败育, 可能与其



图 2 海南油茶单花开花进程
Fig. 2 Single flower flowering process of *C. hainanensis*

表 3 海南油茶柱头可授性动态变化
Tab. 3 Dynamic change of stigma acceptability of *C. hainanensis*

开花日期 Date of flowering	露白 Appear white	开花当天 Flowering day	开花后天数 Days after flowering						
			1 d	2 d	3 d	4 d	5 d	6 d	7 d
热研 1 号	3	3	3	3	3	2	2	1	1
热研 2 号	3	3	3	3	3	2	2	1	1
热研 3 号	3	3	3	3	3	2	2	1	1

注：表中数字表示柱头可授性强弱，3 代表强，2 代表较强，1 代表弱。
Note: The numbers in the table indicate the strength of stigma receptivity, 3 is strong, 2 is not so strong strong, and 1 is weak.

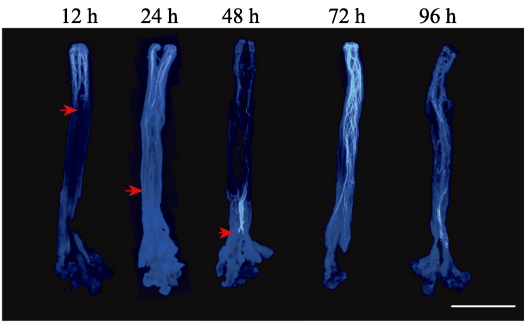


图 3 热研自交花粉管不同授粉时间生长情况
Fig. 3 Pollen tube growth of Reyan self-pollination at different pollination times

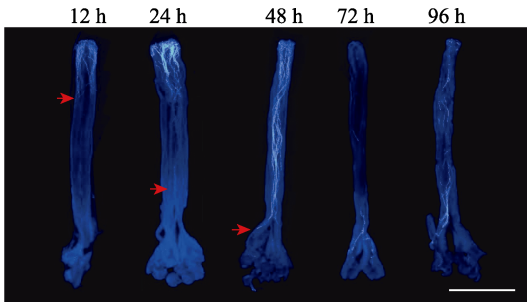


图 4 热研异交花粉管不同授粉时间生长情况
Fig. 4 Pollen tube growth of Reyan cross-pollination at different pollination times

生殖特性相关。

2.4 自交与异交花粉管生长情况比较

热研系列油茶自交和异交花粉管不同时间段的平均生长速度具有明显差异，总体呈现先加快后缓慢的趋势。由图 5 可见，在 24 h 之前自交和异交花粉管的生长特性无明显差异，在相同时间内，自交花粉管能达到异交花粉管同样的长度，

数量也无明显减少。但在 48 h 左右，自交与异交花粉管的生长开始产生差异。自交花粉管在 24~48 h 间生长速度开始减慢，而异交花粉管则顺利到达花柱基部，说明自交花粉管可能受到抑制。

自交和异交在授粉后 12~24 h，生长速度达到最大，分别为 0.48 mm/h 和 0.44 mm/h。观察到的自交和异交的花粉管，随着授粉时间延长，花柱

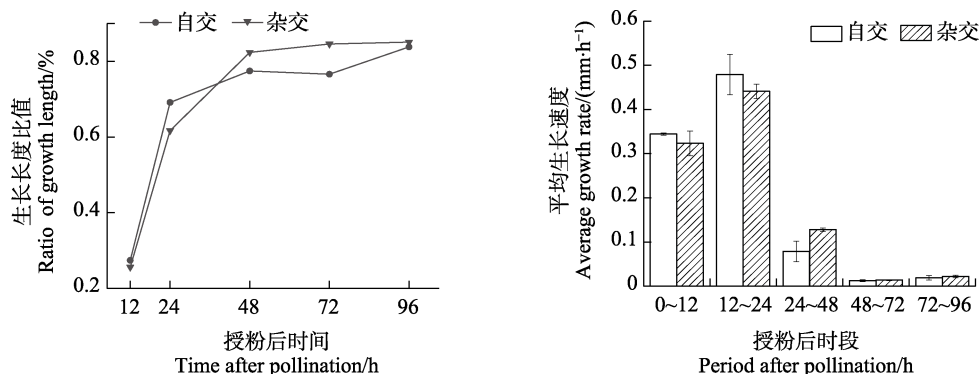


图 5 自交和异交花粉管生长长度和速度比较

Fig. 5 Comparison of length and speed of pollen tube growth between self-pollination and cross-pollination

尖端肉眼可见有干枯,在荧光显微镜下荧光较弱,但越靠近花柱基部,荧光越强。

3 讨论

本研究对海南油茶热研花粉萌发和花粉管生长的观察表明,其自交和异交授粉花粉管都能于 48 h 达到花柱基部,整个过程中平均生长速度相差不大,但不同时间段的花粉管生长速度不一样,自交花粉管在 24 h 内生长速度快,超过异交花粉管,但随后生长速度下降直至停止。异交花粉管则能一直保持生长,72 h 时已生长进子房。此外,花粉管白天生长速度比夜晚快,可能是由于夜晚温度较低且没有光照,由此推断温度和光照也是影响海南油茶花粉管生长的重要因子之一^[19]。

试验中观察到的油茶自交不亲和现象与陈雅等^[20]、高超等^[21-22]的研究结论一致,海南油茶授粉后花粉管于 48 h 达到花柱基部,这与湘林 1 号、攸县油茶、华硕系列油茶授粉后花粉管生长速度不一致,推测产生这种差异的原因可能与海南气候、物种特性有关^[23-25],也可能和植株的自身营养状况有关,使花粉管生长受限导致坐果率低,产生大小年现象。

多数植物的自交不亲和性是由 S 位点控制,从形态上主要表现为雌雄异熟和雌雄异位。雌雄蕊的长度和雌雄蕊成熟度的差异均能影响植物的自交亲和性^[26-28]。在油茶中,雌、雄蕊的成熟期重叠,且未产生空间上的位置变化,高超等^[21]也发现,油茶自交受限制的情况和遗传学上配子体、孢子体自交不亲和不同,其败育发生在子房处,也就是合子形成以前。在授粉过程中,油茶花粉或花粉管细胞携带自身信息,不断感知来自柱头或花柱道细胞的外部信号,通过不同的信号转导

级联反应,顺利完成异花受精过程。已有研究表明,油茶基因组中的 S-RNase 基因在自交不亲和后期起到作用,PODs 基因也可能参与了油茶自交授粉后花粉管程序性死亡,因此油茶自交不亲和过程包含了一个复杂的生理响应和分子调控网络,在这一进程中,还有哪些关键因子参与其中,还有待进一步研究^[29]。但是随着研究的深入,在十字花科和茄科植物中发现, S-RNase 的缺失和功能障碍引起花粉 S 因子的平行突变,使得该物种从自交不亲和转变为自交亲和,在油茶品种中,是否也存在自交亲和的类型^[30]。

除了自交不亲和之外,花期的气候环境条件也影响花粉萌发和花粉管生长行为^[31-32]。油茶的花粉萌发和花粉管的生长受内外部因素的共同调控。连续低温会导致花粉管生长异常,产生严重落花落果现象,坐果率降低。油茶的花粉管萌发和天气关系密切,花粉萌发需要适宜温度,多次授粉结果表明,在授粉前后天气晴朗时,能在花柱内观察到的花粉管数量远多于授粉后降雨的时期,证明天气是授粉中重要因素之一。在自然条件下观察到,各品种坐果率存在一定差异,表明品种间的自交不亲和程度可能存在差别,如能继续深入探究不同品种间的不亲和强度,配合辅助授粉技术,则可进一步明确油茶自交不亲和的作用机理,为海南油茶品种配置和高产栽培提供理论基础。

参考文献

- [1] 陈永忠,肖志红,彭邵锋,杨小胡,李党训,王湘南,段玮. 油茶果实生长特性和油脂含量变化的研究[J]. 林业科学研究, 2006(1): 9-14.
- CHEN Y Z, XIAO Z H, PENG S F, YANG X H, LI D X,

- WANG X N, DUAN W. Study of fruit growing specialties and its oil content in oil-tea *Camellia*[J]. Forest Research, 2006(1): 9-14. (in Chinese)
- [2] 庄瑞林. 中国油茶[M]. 2 版. 北京: 中国林业出版社, 2008.
- ZHUANG R L. Oil-tea *Camellia* of China[M]. 2nd ed. Beijing: China Forestry Publishing House, 2008. (in Chinese)
- [3] XU Z G, YUAN D Y, TANG Y C, WU L, ZHAO Y L. *Camellia hainanica* (theaceae) a new species from hainan, supported from morphological characters and phylogenetic analysis[J]. Pakistan Journal of Botany, 2020, 52(3): 1025-1032.
- [4] XU Z G, CAO Z R, YAO H R, LI C Y, ZHAO Y L, YUAN D Y, YANG G Y. The physicochemical properties and fatty acid composition of two new woody oil resources: *Camellia hainanica* seed oil and *Camellia sinensis* seed oil[J]. CyTA, 2021, 19(1): 208-211.
- [5] TONG H L, DENG H D, HAN Z Q. Genetic differentiation and genetic structure of mixed-ploidy *Camellia hainanica* populations[J]. PeerJ, 2023, 11: 11-26.
- [6] 杨永恒, 张永侠, 张婷, 徐晓洋, 孙玉明, 王小敏, 佟海英, 原海燕. 甜菊自交不亲和及自交亲和和无性系自花授粉柱头的荧光显微观察和转录组分析[J]. 植物资源与环境学报, 2023, 32(4): 25-32.
- YANG Y H, ZHANG Y X, ZHANG T, XU X Y, SUN Y M, WANG X M, TONG H Y, YUAN H Y. Fluorescence microscopy and transcriptome analysis on self-pollinated stigmas of self-incompatible and self-compatible clones of *Stevia rebaudiana*[J]. Journal of Plant Resources and Environment, 2023, 32(4): 25-32. (in Chinese)
- [7] 王亚铜, 玉米提·玉素甫, 耿文娟, 章世奎, 孙召展, 王绍鹏, 王尚栋, 樊国全. 9 个欧洲李品种自交不亲和和 S-RNase 基因的克隆及序列分析[J]. 新疆农业科学, 2023, 60(5): 1162-1169.
- WANG Y T, YUMITI YUSUFU, GENG W J, ZHANG S K, SUN Z Z, WANG S P, WANG S D, FAN G Q. Cloning and sequence analysis of self-incompatibility S-RNase gene from 9 *European plum* cultivars[J]. Xinjiang Agricultural Sciences, 2023, 60(5): 1162-1169. (in Chinese)
- [8] 姚校威, 邹涵宇, 周泽坤, 熊旭东, 刘爱忠. 油茶 RNase T2 基因特征分析及其与自交不亲和的关系[J/OL]. 分子植物育种, (2023-05-06)[2024-07-08]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230506.1040.014.html>.
- YAO X W, ZOU H Y, ZHOU Z K, XIONG X D, LIU A Z. Characterization of the RNase T2 gene in *Camellia oleifera* and its relationship with self-incompatibility[J/OL]. Molecular Plant Breeding, (2023-05-06)[2024-07-08]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230506.1040.014.html>. (in Chinese)
- [9] 姚亚轩, 袁军, 卢梦琪, 彭邵锋, 王婷, 谭晓风, 周俊琴. 油茶 *PODs* 基因鉴定及在自交和异交下的表达分析[J]. 植物遗传资源学报, 2023, 24(5): 1472-1484.
- YAO Y X, YUAN J, LU M Q, PENG S F, WANG T, TAN X F, ZHOU J Q. Expression analysis under self and outcross pollination and identification of *PODs* gene in *Camellia oleifera* Abel.[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2023, 24(5): 1472-1484. (in Chinese)
- [10] XIONG H Z, ZOU F, YUAN D Y, TAN X F, YUAN J, LIAO T, NIU G H. Comparison of self- and cross-pollination in pollen tube growth, early ovule development and fruit set of *Camellia grijsii*[J]. International Journal of Agriculture and Biology, 2019, 21(4): 819-826.
- [11] GAO C, WEI H L, QIU J, LONG L, YANG L. Self-Incompatibility of *Camellia weiningensis* Y. K. Li.[J]. Horticulturae, 2022, 8(4): 297.
- [12] 陈永忠. 我国油茶科技进展与未来核心技术[J]. 中南林业科技大学学报, 2023, 43(7): 1-22.
- CHEN Y Z. Scientific and technological progress and future core technologies of oil tea *Camellia* in China[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2023, 43(7): 1-22. (in Chinese)
- [13] 常维霞. 油茶花粉保存及自交亲和性分析[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2016.
- CHANG W X. Study on preservation of pollen and Self-compatibility of *Camellia oleifera*[D]. Hefei: Anhui Agricultural University, 2016. (in Chinese)
- [14] 常维霞, 姚小华, 龙伟. 普通油茶花粉的超低温保存研究[J]. 中南林业科技大学学报, 2018, 38(6): 66-70.
- CHANG W X, YAO X H, LONG W. The cryopreservation of *Camellia oleifera* pollen[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2018, 38(6): 66-70. (in Chinese)
- [15] 杨志玲, 栾启福, 高继银. 长瓣短柱茶与浙江红山茶有性杂交过程花粉管显微观察[J]. 江西农业大学学报, 2005, 27(5): 740-743.
- YANG Z L, LUAN Q F, GAO J Y. A microscope observation on the sexual process in interspecific hybridization between *C. yuhienensis* and *C. chekiangoleosa*[J]. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2005, 27(5): 740-743. (in Chinese)
- [16] 郑碧娟, 陈世品, 陈辉, 何艺凡, 林文俊. ‘闽 48’和‘闽 43’油茶自交与异交花粉管的荧光显微观察[J]. 福建林学院学报, 2014, 34(1): 1-4.
- ZHENG B J, CHEN S P, CHEN H, HE Y F, LIN W J. A fluorescence microscope observation on self-pollination and cross-pollination of pollen tubes in *Camellia oleifera* ‘Min 48’ and ‘Min 43’[J]. Journal of Fujian College of Forestry, 2014, 34(1): 1-4. (in Chinese)
- [17] 田青兰, 吴艳艳, 张英俊, 刘洁云, 黄伟华, 温放, 韦毅刚,

- 牟海飞. 西番莲自交和异交的花粉管荧光显微观察及授粉亲和性分析[J]. 果树学报, 2023, 40(1): 98-110.
- TIAN Q L, WU Y Y, ZHANG Y J, LIU J Y, HUANG W H, WEN F, WEI Y G, MOU H F. Pollen tube fluorescence microscopic observation and pollination compatibility analysis of self and cross-pollination of passion fruit (*Passiflora edulis*)[J]. Journal of Fruit Science, 2023, 40(1): 98-110. (in Chinese)
- [18] 袁德义, 高超, 杨亚, 邹锋. 一种快速、高效观察山茶属植物花粉管的荧光显微方法: CN103323441B[P]. 2016-03-09.
- YUAN D Y, GAO C, YANG Y, ZOU F. A fast and efficient fluorescence microscopy method for observing pollen tubes of *Camellia*: CN103323441B[P]. 2016-03-09. (in Chinese)
- [19] 范学翠, 秦永华, 吴筱颖, 叶自行, 胡桂兵. 无籽八月橘授粉受精的观察[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2010, 39(6): 590-594.
- FAN X C, QIN Y H, WU X Y, YE Z X, HU G B. Observation of pollination and fertilization in the new mandarin cultivar Wuzibayueju (*Citrus reticulata* Blanco)[J]. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition), 2010, 39(6): 590-594. (in Chinese)
- [20] 陈雅, 袁德义, 李艳民, 张健, 胡观兴, 邹锋. 油茶杂交 F_1 代开花、授粉和坐果的特性[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2020, 49(4): 440-446.
- CHEN Y, YUAN D Y, LI Y M, ZHANG J, HU G X, ZOU F. Floral morphological and breeding characteristics of the F_1 generation of *Camellia*[J]. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition), 2020, 49(4): 440-446. (in Chinese)
- [21] 高超, 杨瑞, 郭其强, 袁德义. 油茶柱头和花柱的显微与超微结构特征[J]. 林业科学研究, 2019, 32(1): 1-7.
- GAO C, YANG R, GUO Q Q, YUAN D Y. Microstructure and ultrastructure characteristics of stigma and style of *Camellia oleifera*[J]. Forest Research, 2019, 32(1): 1-7. (in Chinese)
- [22] 高超, 袁德义, 杨亚, 王碧芳, 刘冬明, 邹锋, 谭晓风. 油茶自交不亲和性的解剖特征[J]. 林业科学, 2015, 51(2): 60-68.
- GAO C, YUAN D Y, YANG Y, WANG B F, LIU D M, ZOU F, TAN X F. Anatomical characteristics of self-incompatibility in *Camellia oleifera*[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2015, 51(2): 60-68. (in Chinese)
- [23] 何春燕. 普通油茶有性生殖过程的解剖学研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2009.
- HE C Y. The anatomical studies on the process of sexual reproduction of *Camellia Oleifera*[D]. Changsha: Central South University of Forestry & Technology, 2009. (in Chinese)
- [24] 邹锋. 攸县油茶生殖生物学研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2010.
- ZOU F. Research on reproductive biology of oil tea in Youxian county[D]. Changsha: Central South University of Forestry Science and Technology, 2010. (in Chinese)
- [25] 廖婷. 油茶自交不亲和性初步研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2013.
- LIAO T. Study on self-incompatibility of *Camellia Oleifera*[D]. Changsha: Central South University of Forestry & Technology, 2013. (in Chinese)
- [26] LI Z, BARRETT S C H, WANG X J, WU Z K, SUN H Y, LI D Z, WANG H, ZHOU W. Phylogenomic analysis reveals multiple evolutionary origins of selfing from outcrossing in a lineage of heterostylous plants[J]. New Phytologist, 2019, 224(3): 1290-1303.
- [27] YE Z M, JIN X F, YANG J, WANG Q F, YANG C F. Accurate position exchange of stamen and stigma by movement in opposite direction resolves the herkogamy dilemma in a protandrous plant, *ajuga decumbens* (labiateae)[J]. AoB Plants, 2019, 11(5): plz052.
- [28] XIAO C L, DENG H, XIANG G J, LUGUBA K E, GUO Y H, YANG C F. Sequential stamen maturation and movement in a protandrous herb: mechanisms increasing pollination efficiency and reducing sexual interference[J]. AoB Plants, 2017, 9(3): plx019.
- [29] 周俊琴. 油茶自交不亲和性的组学解析与关键基因研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2020.
- ZHOU J Q. Omic analysis and key genes research of self-incompatibility in *Camellia oleifera*[D]. Changsha: Central South University of Forestry and Technology, 2020. (in Chinese)
- [30] ZHANG D Y, LI Y Y, ZHAO X W, ZHANG C L, LIU D K, LAN S R, YIN W L, LIU Z J. Molecular insights into self-incompatibility systems: from evolution to breeding[J]. Plant Communications, 2023(10): 37-47.
- [31] 廖婷, 袁德义, 高超, 邹锋, 唐静, 谭晓风. 油茶授粉受精及早期胚胎发育[J]. 林业科学, 2014, 50(2): 50-55.
- LIAO T, YUAN D Y, GAO C, ZOU F, TANG J, TAN X F. Pollination, fertilization and early embryonic development of *Camellia oleifera*[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2014, 50(2): 50-55. (in Chinese)
- [32] 廖婷, 袁德义, 彭邵锋, 邹锋. 油茶自交和异交过程花粉管生长的荧光显微观察[J]. 中南林业科技大学学报, 2012, 32(7): 34-37.
- LIAO T, YUAN D Y, PENG S F, ZOU F. Fluorescence microscopy of pollen tube growth during self and heterozygous crosses in oil tea[J]. Journal of Central South University of Forestry Science and Technology, 2012, 32(7): 34-37. (in Chinese)