网络出版时间:2026-03-13 DOI:10.13207/j.jnwafu.2026.09.016

外源多胺对高温胁迫下百合花粉萌发的调控作用

杨延红,裴宝智,卜昕宇,孙明晗,郭洪莎,庄建豪,姜倩倩
(潍坊学院 现代农学院,山东 潍坊 261000)

[摘 要] 【目的】探究外源多胺(精胺、亚精胺)对高温胁迫下百合花粉萌发的调控作用。【方法】以新鲜麝香百合花粉为材料,优化离体培养条件后设置25,30,35和40 ℃温度处理,通过测定不同温度处理下百合花粉的萌发率和花粉管长度,筛选后续高温胁迫温度。在25 ℃(对照)和35 ℃(高温胁迫)培养条件下,向培养液中分别添加0(对照),0.025,0.05和0.1 mmol/L的精胺(Spd)或亚精胺(Spm),检测不同处理百合花粉的萌发率、花粉管长度、畸变率、活力、活性氧分布及胼胝质分布情况。【结果】①百合花粉离体培养最适液体培养基配方(质量分数):蔗糖10%,硼酸0.06%,氯化钙0.02%,硫酸镁0.02%,磷酸二氢钾0.02%。②与对照(25 ℃)相比,高温胁迫显著抑制了百合花粉萌发和花粉管生长,导致花粉管出现破裂、弯曲及顶端膨大等异常形态。③在35 ℃高温胁迫下,与对照相比,添加0.05 mmol/L Spd使百合花粉萌发率和花粉管长度显著增加了24.78%和16.36%;添加0.025 mmol/L Spm使百合花粉萌发率提高了7.22%,但明显抑制了花粉管伸长;添加0.05 mmol/L Spd或0.025 mmol/L Spm分别使百合花粉管畸变率降低了21.65%和26.69%,有效缓解了高温引起的活性氧分布异常及胼胝质沉积紊乱,提高了花粉管的活力。【结论】高温胁迫显著抑制了百合花粉萌发和花粉管生长,并导致花粉管畸形。添加0.05 mmol/L Spd能有效恢复高温胁迫下百合花粉萌发和花粉管正常伸长,但Spm仅对花粉萌发有促进作用。外源多胺主要通过恢复花粉管内活性氧信号和胼胝质分布来提高花粉管活力,从而显著缓解高温损伤。

[关键词] 麝香百合;高温胁迫;花粉萌发;花粉管伸长;花粉管形态;活性氧;胼胝质沉积
[中图分类号] S682.2+65 [文献标志码] A [文章编号] 1671-9387(2026)09-0162-09

Regulation of exogenous polyamines on *Lilium longiflorum* pollen germination under high temperature stress

YANG Yanhong, PEI Baozhi, BU Xinyu, SUN Minghan, GUO Hongsha, ZHUANG Jianhao, JIANG Qianqian
(*School of Advanced Agriculture Sciences, Weifang University, Weifang, Shandong* 261000, *China*)

Abstract: 【Objective】 The study aimed to investigate the regulatory effects of exogenous polyamines (spermine, spermidine) on *Lilium longiflorum* Thunb. pollen germination under high temperature stress. 【Method】 Fresh *L. longiflorum* pollen was used as the material. After optimizing the *in vitro* culture conditions, the pollen was subjected to temperature treatments of 25, 30, 35, and 40 ℃. By measuring the germination rate and pollen tube length of lily pollen under different temperature treatments, 35 ℃ was selected as the high temperature stress condition for subsequent experiments. Pollen was then cultured under 25 ℃ (control) and 35 ℃ (high temperature stress) conditions, with the addition of Spd or Spm at concentrations of 0 (control), 0.025, 0.05, and 0.1 mmol/L. The pollen germination rate, pollen tube length, distortion rate, viability, reactive oxygen species distribution, and callose distribution were assessed under these different treatments. 【Result】 ① The optimal li-

[收稿日期] 2025-07-25 [修回日期] 2025-11-11
[基金项目] 国家自然科学基金项目(31301733);山东省大学生创新创业训练计划项目(S202511067034)
[作者简介] 杨延红(1978—),女,山东聊城人,讲师,博士,主要从事植物生殖生物学研究。E-mail:yanhongyang11@163.com
[通信作者] 姜倩倩(1983—),女,山东泰安人,副教授,博士,主要从事果树抗逆生理生化研究。E-mail:jiangqq5238@163.com

quid medium for *in vitro* culture of *L. longiflorum* pollen was determined to contain: 10% sucrose, 0.06% boric acid, 0.02% calcium chloride, 0.02% magnesium sulfate, and 0.02% potassium dihydrogen phosphate. ② Compared with the control (25 ℃), high temperature stress significantly inhibited pollen germination and pollen tube growth, leading to abnormal morphological changes including tube rupture, bending, and apical swelling. ③ Under 35 ℃ high temperature stress, compared with the control, the addition of 0.05 mmol/L Spd significantly increased the pollen germination rate and pollen tube length by 24.78% and 16.36%, respectively. The addition of 0.025 mmol/L Spm increased the germination rate by 7.22%, but inhibited pollen tube elongation. The addition of 0.05 mmol/L Spd or 0.025 mmol/L Spm reduced the pollen tube distortion rate by 21.65% and 26.69%, respectively. These treatments effectively alleviated the abnormal reactive oxygen species distribution and disordered callose deposition caused by high temperature, thereby improving pollen tube viability.【Conclusion】 High temperature stress significantly inhibited lily pollen germination and pollen tube growth, leading to pollen tube distortion. The addition of 0.05 mmol/L spermidine (Spd) effectively restored pollen germination and normal pollen tube elongation under high temperature, whereas spermine (Spm) only promoted germination. Exogenous polyamines significantly alleviated high temperature damage mainly by restoring ROS signaling and callose distribution in pollen tubes, thereby improving pollen tube viability.

Key words: *Lilium longiflorum.*; high temperature stress; pollen germination; pollen tube elongation; pollen tube morphology; ROS; callose deposition

花粉萌发与花粉管生长是高等植物有性生殖的关键环节，受到严格的时空调控[1]。作为运输精细胞至胚囊的高度特化结构，花粉管的正常发育直接关系到受精的成功率与果实产量。然而，全球温室效应加剧导致的高温胁迫正日益威胁作物生长，造成严重减产[2]。与营养生长阶段相比，植物生殖生长阶段对高温更加敏感[3]。花期遭遇高温会扰乱开花进程，导致花粉萌发与子房发育不同步[4]。花粉作为对环境温度变化高度敏感且保守的器官[5]，在高温下花粉管内的钙离子梯度、pH值、活性氧（ROS）水平及胼胝质分布均会发生显著改变[2]。这些变化导致花粉萌发率下降、花粉管畸形且伸长受阻，最终降低受精成功率与坐果率。鉴于高温胁迫对花粉的影响存在物种差异，因此需要在更多植物中探究其作用机理，为制定抗高温生产方案提供依据。

多胺（polyamines，PAs）是一类具有生物活性的小分子含氮碱，主要包括亚精胺（Spd）、精胺（Spm）和腐胺（Put）等[6]。其功能类似于植物激素，广泛参与植物生长发育及逆境响应的调控。花粉中富含多胺，对花粉管生长具有重要作用。研究表明，外源施加多胺可通过影响活性氧产生、钙信号传导、肌动蛋白组装及胼胝质分布等相互关联的生理过程，调控花粉萌发与花粉管伸长[7]。ÇETINBAŞ-GENÇ等[7]研究发现，亚精胺能通过调节钙离子与活性氧分布，缓解低温对茶树花粉的伤害。在烟草中，外源亚精胺、精胺和腐胺通过调控一氧化氮（NO）与活性氧（ROS）的动态平衡，对花粉萌发及花粉管伸长产生差异化影响[8]。还有研究表明，腐胺可改善高温条件下榛树花粉的活性[9]。上述研究显示，不同种类多胺在缓解温度胁迫对花粉的影响方面，既存在物种特异性，也表现出种类差异，而其在协助百合花粉抵御高温胁迫中的调控作用仍有待研究。

麝香百合（*Lilium longiflorum*）是我国重要的本土花卉，兼具观赏、食用及药用价值。其花粉粒大，在离体条件下萌发快、伸长迅速[10]，且易于观察，是研究花粉萌发机制的理想材料[11-12]。基于此，本研究在优化培养基配方的基础上，通过苯胺蓝染色观察胼胝质动态变化，采用氮蓝四唑（NBT）染色分析活性氧（ROS）分布，通过荧光素二乙酸盐（FDA）染色检测花粉管活力，探究外源多胺（精胺、亚精胺）对高温胁迫下百合花粉萌发的调控作用，为利用外源多胺缓解高温对植物传粉受精过程的不利影响提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　试验材料

选取当日开放但未完全散粉的麝香百合花药（潍坊市农科院提供），置于干燥处晾至散粉后，收集花粉于离心管中，充分混匀备用。氮蓝四唑（NBT）、苯胺蓝，均购自北京索莱宝公司；荧光素二乙酸盐（FDA）、精胺及亚精胺，均购自美国Sigma公司。

1.2 百合花粉培养条件的选择和高温胁迫处理

百合花粉基础培养液含硼酸、氯化钙、10%蔗糖、0.02%硫酸镁和0.02%磷酸二氢钾。适宜含量的硼酸和氯化钙是花粉离体萌发的关键,且在不同植物中其最适浓度不同,因此本试验对硼酸含量(0.06%,0.10%,0.15%)和氯化钙含量(0.02%,0.05%,0.10%)进行组合,设计9组配方(表1),用于百合花粉培养。配方中各组分含量均为质量分数。每组培养液取200 μL,加入适量花粉混合,25 ℃条件下培养3 h后在正置荧光显微镜(OLYMPUS BX53,日本)下观察,统计萌发率和花粉管长度,筛选最适培养基。试验重复3次。

表1 百合花粉培养液配方

Table 1 Composition of the culture medium for *Lilium longiflorum* pollen

处理编号 Treatment number	硼酸含量/% Boric acid content	氯化钙含量/% Calcium chloride content	处理编号 Treatment number	硼酸含量/% Boric acid content	氯化钙含量/% Calcium chloride content
1	0.10	0.10	6	0.06	0.05
2	0.10	0.02	7	0.15	0.10
3	0.10	0.05	8	0.15	0.02
4	0.06	0.10	9	0.15	0.05
5	0.06	0.02			

1.3 高温胁迫对百合花粉萌发的影响

在最适培养基基础上,采用智能光照培养箱(PGX-110A,宁波科晟)进行高温胁迫处理。具体操作为:将接种后的花粉载玻片分别置于25(对照),30,35,40 ℃培养箱中暗培养,在正置荧光显微镜(OLYMPUS BX53,日本)下观察培养1,3,5 h的花粉管形态,进行拍照记录,统计培养3 h时花粉萌发率,测量花粉管长度,每个试验重复3次,每个重复统计花粉粒数量不少于300粒。

1.4 外源多胺对高温胁迫下百合花粉萌发的影响

向凡士林框内加入200 μL最适配方培养液,添加10 mmol/L精胺或亚精胺母液,使其终浓度分别为0(对照),0.025,0.05,0.1 mmol/L。分别在25和35 ℃下培养3 h,检测花粉萌发率、花粉管长度、畸变率、活力、活性氧分布及胼胝质分布,探究外源多胺对高温胁迫下百合花粉萌发及花粉管生长的影响。

1.5 测定指标及方法

1.5.1 *花粉萌发率及花粉管长度的测定* 当花粉管长度大于等于花粉粒直径的2倍时,认为花粉粒萌发,萌发率=萌发花粉数/花粉总数×100%。采用Image软件测量花粉管长度。

1.5.2 *花粉管ROS信号观察* 将百合花粉离体培养3 h,取氮蓝四唑试剂加入到培养基中使其质量浓度为0.5 g/L,避光染色15 min,在显微镜下观察花粉管内ROS信号的分布情况。

1.5.3 *花粉管胼胝质分布观察* 将百合花粉离体培养3 h,将苯胺蓝试剂滴加到培养基中使其质量浓度为1 g/L,避光染色10~15 min,荧光显微镜下观察花粉管壁胼胝质的分布。

1.5.4 *花粉管活力检测* 使用荧光素二乙酸盐(FDA)染色作为花粉管活力的探针,通过荧光强度观察不同处理后的花粉管活力情况。

1.6 数据统计与分析

试验数据采用Excel 2003和SPSS 16.0软件进行处理,运用Duncan's多重比较检验来判定不同处理间的差异显著性。

2 结果与分析

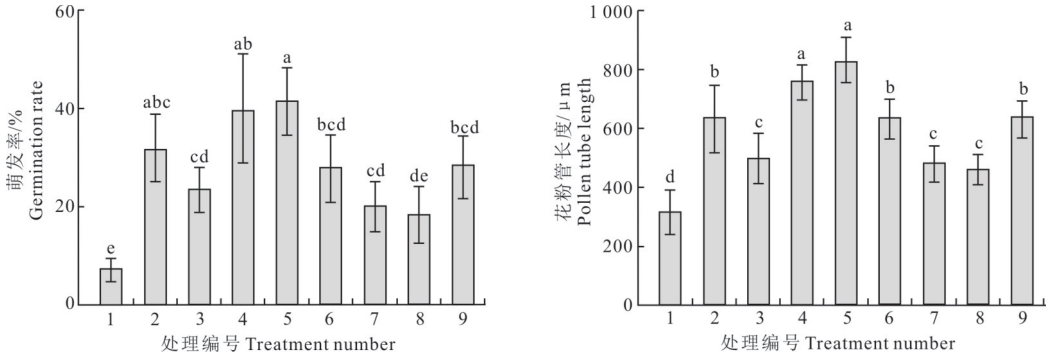
2.1 百合花粉最适培养基筛选

由图1可知,硼酸和氯化钙含量对百合花粉萌发和花粉管生长有显著影响。其中5号配方(0.06%硼酸+0.02%氯化钙)的表现最优,花粉萌发率达41.71%,花粉管长度为828.54 μm。该配方下花粉萌发率和花粉管长度显著高于除4号外的其他所有配方。因此确定百合花粉萌发的最适培养基配方为蔗糖10%,硼酸0.06%,氯化钙0.02%,硫酸镁0.02%,磷酸二氢钾0.02%。

2.2 高温胁迫对百合花粉萌发的影响

2.2.1 *对花粉萌发及花粉管生长的影响* 由图2可知,随着培养温度的升高,百合花粉萌发率及花粉管长度呈逐渐降低趋势,且均显著低于对照温度(25 ℃),但30与35 ℃之间差异不显著。培养温度为35 ℃时,百合花粉萌发率为46.00%,花粉管长度为551.26 μm,分别较对照(25 ℃)降低了21.94%和33.47%。培养温度为40 ℃时,百合花粉萌发率急剧下降,仅为22.91%,较对照降低了

61.12%；花粉管生长极为缓慢，长度仅为 74.22 μm，较对照降低了 91.04%。



处理编号同表 1。图柱上不同小写字母表示处理间差异显著（$P<0.05$）。图 2 同。

The treatment numbers correspond to those in table 1. Different lowercase letters above the bars indicate significant differences between treatments（$P<0.05$）. The same as in Fig. 2.

图 1　不同培养液配方下百合花粉的萌发率和花粉管长度

Fig. 1　Pollen germination rate and pollen tube length in *Lilium longiflorum* under different culture media formulations

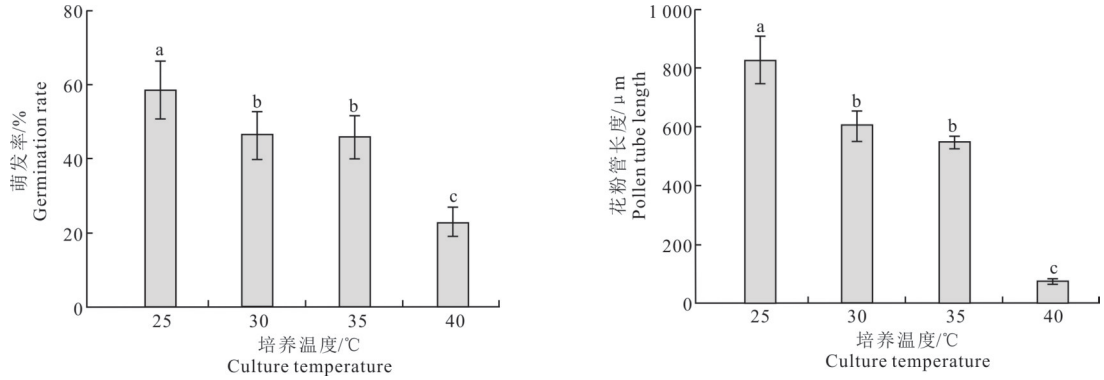


图 2　高温对百合花粉萌发率和花粉管生长的影响

Fig. 2　Effects of high temperature on pollen germination rate and pollen tube length in *Lilium longiflorum*

2.2.2　对花粉萌发进程及花粉管形态的影响　高温胁迫对百合花粉萌发进程及花粉管形态的影响　如图 3 所示。

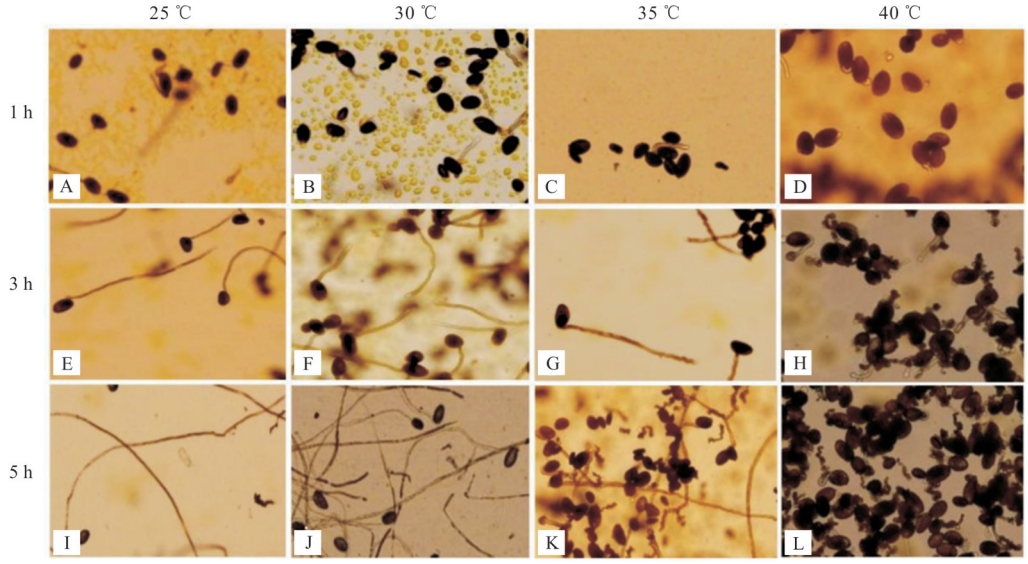


图 3　高温对百合花粉萌发进程及花粉管形态的影响（×4）

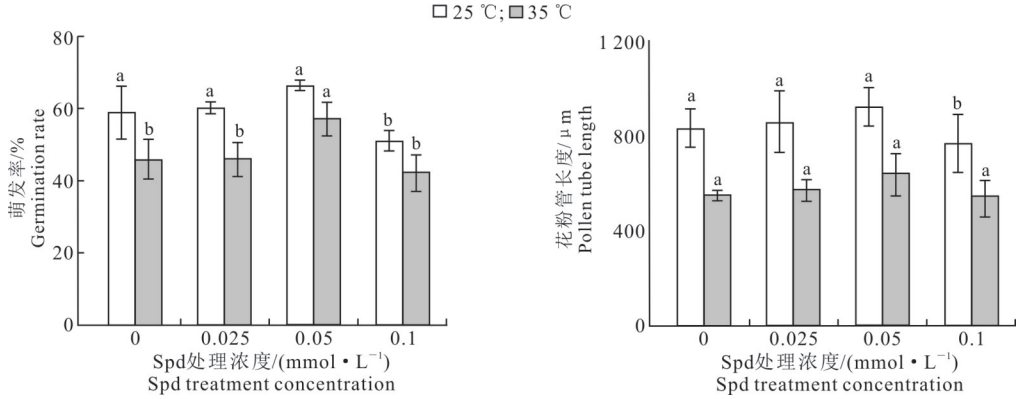
Fig. 3　Effects of high temperature on pollen germination and pollen tube morphology in *Lilium longiflorum*（×4）

观察发现,培养1 h时,25 ℃条件下极少数百合花粉开始萌发(图3-A);但在30,35和40 ℃条件下,大多数百合花粉开始萌发(图3-B、C、D)。培养3 h时,25 ℃条件下,大部分百合花粉萌发,花粉管长度明显增加,花粉管形态正常(图3-E);30和35 ℃条件下,大量百合花粉萌发,花粉管长度也明显加长,但花粉管形态异常,甚至出现花粉管破裂(图3-F、G);40 ℃条件下,大量百合花粉萌发,但花粉管长度变短,且大部分花粉管开始破裂,内容物流出,极少量花粉发育正常(图3-H)。培养5 h时,25 ℃条件下,花粉管长度稳定增长,形态发育正常(图3-I);30和35 ℃条件下,花粉管长度和异常花粉管数目均逐步增加(图3-J、K);40 ℃条件下,百合花粉管长度无明显变化,但大多数花粉管发生破裂,内容物流出(图3-L)。

综合分析上述结果,确定在35 ℃高温下研究外源多胺对百合花粉萌发及花粉管生长的调控作用。

2.3 外源多胺对高温胁迫下百合花粉萌发及花粉管生长的影响

2.3.1 亚精胺对百合花粉萌发及花粉管生长的影响 由图4可知,在25 ℃正常温度条件下,与对照(0 mmol/L)相比,0.025和0.05 mmol/L Spd均可促进百合花粉萌发和花粉管生长,但差异不显著;当Spd浓度增至0.1 mmol/L时,则表现出抑制作用,百合花粉萌发率和花粉管长度较对照分别显著降低了7.83%和7.72%。在35 ℃高温胁迫下,0.05 mmol/L Spd显著缓解了高温对百合花粉萌发的抑制作用,花粉管生长也有所增加,花粉萌发率和花粉管长度分别较对照(0 mmol/L)增加了24.78%和16.36%;0.025 mmol/L Spd处理对花粉萌发率和花粉管长度的促进效果较弱,0.1 mmol/L Spd处理则有轻微抑制作用。



图柱上不同小写字母表示同一温度不同处理间差异显著($P<0.05$)。下图同。

Different lowercase letters above the bars indicate significant differences between treatrnents at the same temperature($P<0.05$). The same below.

图4 亚精胺对高温胁迫下百合花粉萌发及花粉管生长的影响

Fig. 4 Effects of Spd on pollen germination and pollen tube growth in *Lilium longiflorum* under high temperature stress

2.3.2 精胺对花粉萌发及花粉管生长的影响 由图5可知,精胺对百合花粉萌发率的影响趋势与Spd类似,同样表现出浓度效应。在25 ℃正常温度条件下,0.025和0.05 mmol/L Spm对花粉萌发影响较小;而当Spm浓度升至0.1 mmol/L时,百合花粉萌发率较对照(0 mmol/L)显著降低了44.09%。在35 ℃高温胁迫下,0.025 mmol/L Spm能促进花粉萌发,花粉萌发率较对照提高了7.22%;但0.1 mmol/L Spm处理则使花粉萌发率显著降低了74.33%。对于花粉管生长而言,无论是25 ℃还是35 ℃条件下,Spm均显著抑制其伸长,且随着Spm浓度的升高,抑制作用逐渐加剧。

2.3.3 对花粉管畸形率的影响 由图6可知,在25 ℃下,与对照相比,添加0.025和0.05 mmol/L Spd或0.025 mmol/L Spm对花粉管畸形率无显著影响,但添加0.1 mmol/L Spd或0.05和0.1 mmol/L Spm均使花粉管畸形率显著增加。与常温(25 ℃)相比,35 ℃高温使花粉管畸形率显著增加了303.58%。在35 ℃条件下,与对照相比,添加0.025和0.05 mmol/L Spd均使花粉管畸形率显著下降了27.05%和21.65%,添加0.025 mmol/L Spm使花粉管畸形率显著下降了26.69%。

2.3.4 对花粉管中ROS分布的影响 氮蓝四唑染色结果(图7)显示,在常温(25 ℃)处理的花粉管顶端检测到ROS信号,且呈梯度分布(图7-A);在此温度下,添加0.05 mmol/L Spd后,ROS仍在花粉管顶端保持梯度分布,但信号强度显著增强(图7-B);而添加0.025 mmol/L Spm后,ROS信号则分

布于整个花粉管，且强度明显升高（图 7-C）。在 35 ℃高温胁迫下，花粉管顶端的 ROS 梯度分布特征消失，ROS 信号在整个花粉管中均能检测到（图 7-D）；在高温胁迫下分别添加 0.05 mmol/L Spd 或 0.025 mmol/L Spm 后，花粉管顶端的 ROS 梯度分布特征明显恢复（图 7-E、F）。

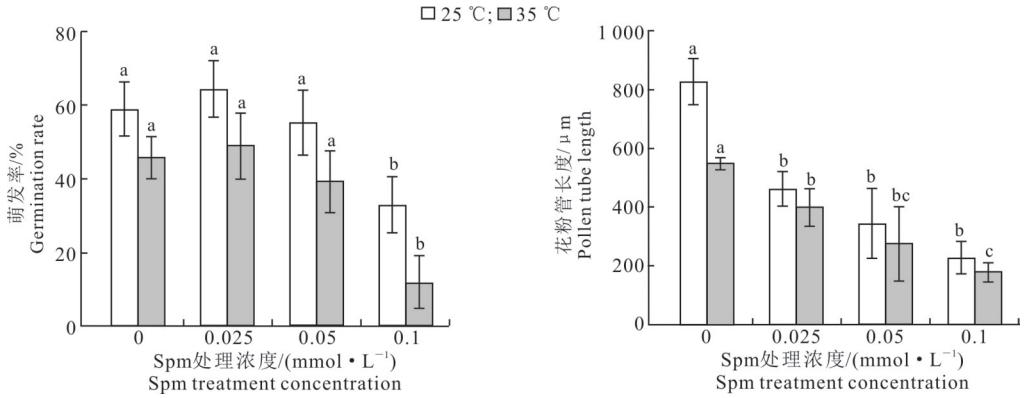


图 5　精胺对高温胁迫下百合花粉萌发及花粉管生长的影响

Fig. 5　Effects of Spm on pollen germination and pollen tube growth in *Lilium longiflorum* under high temperature stress

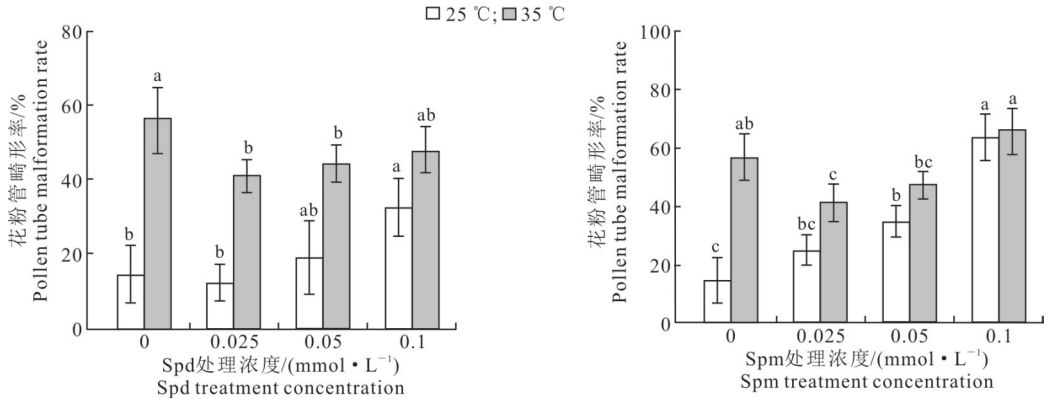


图 6　外源多胺对高温胁迫下百合花粉管畸形率的影响

Fig. 6　Effects of exogenous polyamines on the aberration rate of pollen tubes in *Lilium longiflorum* under high temperature stress



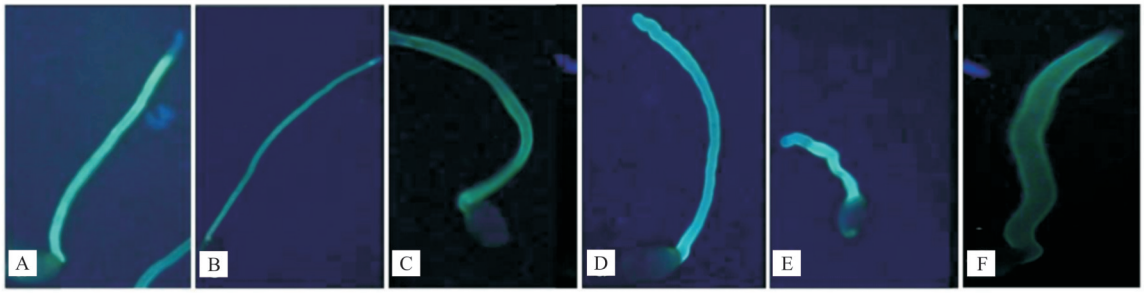
A. 常温（25 ℃）；B. 常温＋0.05 mmol/L Spd；C. 常温＋0.025 mmol/L Spm；
D. 高温（35 ℃）；E. 高温＋0.05 mmol/L Spd；F. 高温＋0.025 mmol/L Spm。
A. Normal temperature（25 ℃）；B. Normal temperature＋0.05 mmol/L Spd；C. Normal temperature＋0.025 mmol/L Spm；
D. High temperature（35 ℃）；E. High temperature＋0.05 mmol/L Spd；F. High temperature＋0.025 mmol/L Spm.

图 7　外源多胺对百合花粉管中 ROS 分布的影响（×20）

Fig. 7　Effects of exogenous polyamines on ROS distribution in the pollen tube of *Lilium longiflorum*（×20）

2.3.5　对花粉管壁胼胝质分布的影响　苯胺蓝染色结果（图 8）显示，在荧光显微镜下花粉管壁胼胝质呈蓝色荧光。常温（25 ℃）处理的百合花粉管顶端无胼胝质积累（图 8-A）；在此温度下，添加 0.05

mmol/L Spd或0.025 mmol/L Spm培养的花粉管,其管壁胼胝质分布特征与对照无显著差异(图8-B、C)。35 ℃高温胁迫显著诱导花粉管顶端出现胼胝质异常沉积(图8-D);在高温胁迫下添加0.05 mmol/L Spd或0.025 mmol/L Spm后,花粉管顶端的胼胝质异常分布现象消失(图8-E、F)。

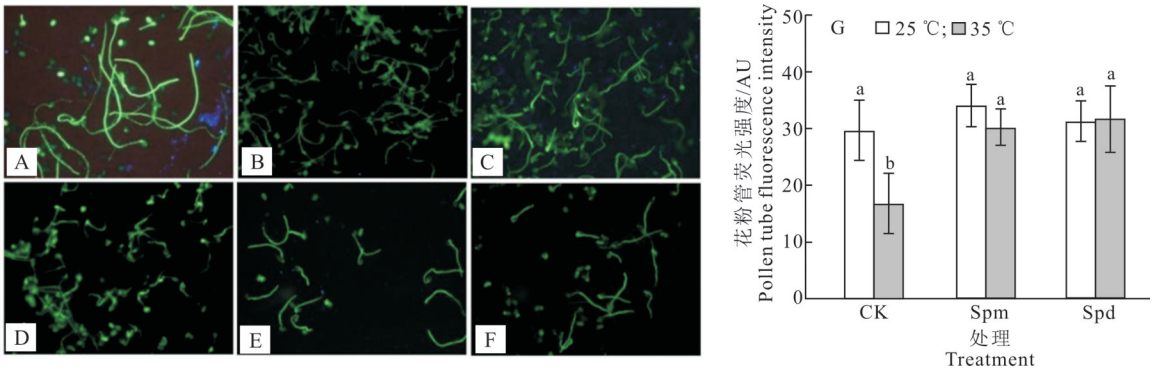


A. 常温(25 ℃);B. 常温+0.05 mmol/L Spd;C. 常温+0.025 mmol/L Spm;
D. 高温(35 ℃);E. 高温+0.05 mmol/L Spd;F. 高温+0.025 mmol/L Spm。
A. Normal temperature(25 ℃);B. Normal temperature+0.05 mmol/L Spd;C. Normal temperature+0.025 mmol/L Spm;
D. High temperature(35 ℃);E. High temperature+0.05 mmol/L Spd;F. High temperature+0.025 mmol/L Spm.

图8 外源多胺对百合花粉管壁胼胝质分布的影响(×10)

Fig. 8 Effects of exogenous polyamines on callose distribution in the pollen tube wall of *Lilium longiflorum*(×10)

2.3.6 对花粉管活力的影响 FDA染色及Image软件灰度分析结果(图9)显示,在荧光显微镜下有活力的百合花粉管呈现绿色荧光,且活力越强,绿色荧光信号越强。常温(25 ℃)处理的百合花粉管具有较强活力(图9-A、G),在此温度下添加0.05 mmol/L Spd或0.025 mmol/L Spm后,花粉管活力与对照无明显差异(图9-B、C、G)。35 ℃高温胁迫显著降低了花粉管活力,绿色荧光信号明显减弱(图9-D、G);在高温胁迫下添加0.05 mmol/L Spd或0.025 mmol/L Spm后,绿色荧光信号强度明显增强(图9-E、F、G),表明花粉管活力显著恢复。



A. 常温(25 ℃);B. 常温+0.05 mmol/L Spd;C. 常温+0.025 mmol/L Spm;D. 高温(35 ℃);E. 高温+0.05 mmol/L Spd;
F. 高温+0.025 mmol/L Spm。
A. Normal temperature(25 ℃);B. Normal temperature+0.05 mmol/L Spd;C. Normal temperature+0.025 mmol/L Spm;
D. High temperature(35 ℃);E. High temperature+0.05 mmol/L Spd;F. High temperature+0.025 mmol/L Spm.

图9 外源多胺对百合花粉管活力的影响(×4)

Fig. 9 Effects of exogenous polyamines on pollen tube viability in *Lilium longiflorum*(×4)

3 讨 论

3.1 高温胁迫对百合花粉萌发及花粉管生长的影响

百合花粉萌发和花粉管生长是一个复杂而协调的过程,受多种因素调控,对温度变化极为敏感[13]。高温胁迫严重抑制花粉萌发和花粉管生长,在玉米[3]、油菜[4]以及拟南芥[5]中发现,高温均显著降低了花粉萌发率和花粉管长度。与上述研究结果相一致,本研究中各高温处理均显著降低了百合花粉的萌发率和花粉管长度,但30与35 ℃处理之间差异不显著。在35 ℃时,百合花粉萌发率仅为46.00%,花粉管长度仅为551.26 μm,较对照分别降低了21.94%和33.47%。且极端高温(40 ℃)导致花粉萌发率下降61.12%,花粉管长度降低91.04%,表明极端高温对百合花粉萌发及生长过

程具有严重的负面影响。温度胁迫还会导致百合花粉管出现破裂、弯曲、顶端膨大等异常现象，显著提高了花粉管的畸形率，这与高温导致芒果[13]、蓝莓[14]花粉管扭曲、破裂、顶端膨大的研究结果类似。

花粉管具有顶端生长特性，其内部的线粒体、高尔基体等细胞器集中在花粉管顶端[15]，因此在花粉管顶端会有大量ROS累积，调控花粉管生长。本研究发现，高温胁迫会干扰百合花粉管顶端ROS的梯度分布，使ROS信号分布在整个花粉管中，同时在花粉管顶端区域出现了异常的胼胝质积累，影响花粉管形态与功能。这与温度胁迫对榛子[9]、春小麦[16]以及甜李[17]花粉管的影响一致，可能是高温使花粉管超氧化物歧化酶（SOD）和过氧化氢酶（CAT）活性显著降低，从而干扰了百合花粉管ROS的顶端分布。

3.2　多胺对高温胁迫下百合花粉萌发及花粉管生长的调控

多胺在调控植物花粉萌发和花粉管生长方面具有重要作用[7-9]。外源多胺对花粉萌发的影响会因多胺的类型和浓度而异，研究表明，低浓度精胺和亚精胺通常能够促进温度胁迫下的花粉萌发及花粉管伸长，这在苹果[18]、梅[19]等植物中已得到证实。本研究结果显示，0.025 mmol/L Spm和0.05 mmol/L Spd能显著提高高温胁迫下百合花粉的萌发率，并降低花粉管的畸形率。然而，Spm与Spd对花粉管伸长的效应存在差异，低浓度Spd可促进花粉管生长，而本研究中所有浓度Spm均抑制花粉管生长，这与Spm抑制梅花粉管生长的研究结果[19]类似，可能由于Spm的分子结构与Spd不同，使其更容易与花粉管壁果胶质或关键钙离子通道发生相互作用，从而干扰花粉管顶端正常的离子平衡（特别是Ca^{2+}梯度）、囊泡运输或细胞壁重塑等关键过程，导致花粉管生成受抑。

3.3　多胺对高温胁迫下百合花粉管形态、活性氧及胼胝质分布的影响

多胺通过维持活性氧稳态和细胞壁完整性，对温度胁迫下花粉管形态具有重要保护作用[7-10]。高温可破坏花粉管顶端活性氧梯度分布，诱导胼胝质异常积累于管尖，导致花粉管畸形（如膨大、破裂或弯曲）[13-14]。外源施加低浓度亚精胺[7]或腐胺[9]均能改善缓解花粉管形态异常。本研究中，对照百合花粉管形态发育正常，高温胁迫则导致花粉管出现破裂、弯曲、顶端膨大等异常现象；加入适宜浓度的外源Spd或Spm后，有效缓解了高温胁迫引起的花粉管形态畸变，显著降低了花粉管畸形率。

正常花粉管内ROS存在于花粉管顶端，呈梯度分布[8,20-22]，这对花粉管伸长至关重要。温度胁迫会破坏这种分布模式[13,23-24]，导致花粉管功能异常，如本研究中高温胁迫使ROS分布在整个花粉管中。多胺主要通过调控ROS分布来影响花粉管伸长，本研究发现，外源施加Spd或Spm能够恢复高温胁迫下花粉管顶端正常的ROS梯度分布。推测其原因，可能是高温胁迫降低了花粉管中SOD和CAT的活性，导致ROS过量积累和丙二醛（MDA）含量升高[23,25]，而Spd和Spm能显著提高SOD和CAT的活性，增强ROS清除能力，降低MDA含量，从而维持ROS信号在顶端的正常分布。

胼胝质是花粉管壁的关键成分，其正常分布（均匀分布于管壁，顶端除外）对花粉管功能至关重要。顶端胼胝质的异常积累通常与花粉管功能失调或阻塞有关[26-27]。本研究中，高温胁迫导致胼胝质在百合花粉管顶端异常积累。外源施加Spd或Spm后，能够有效缓解因高温引起的胼胝质分布异常。此外，高温胁迫显著降低了花粉管活力，而外源多胺也能有效缓解高温胁迫导致的花粉管活力下降。

4　结　论

外源多胺可有效缓解35 ℃高温胁迫对百合花粉萌发及花粉管生长的抑制作用，其中0.05 mmol/L亚精胺对高温胁迫的缓解效果最为显著，与对照相比，该处理下花粉萌发率提高了24.78%，花粉管长度增加了16.36%；而0.025 mmol/L精胺（Spm）仅使花粉萌发率提高了7.22%，且可抑制花粉管伸长。0.05 mmol/L Spd或0.025 mmol/L Spm均能显著降低高温诱导的花粉管畸变率，减少破裂、弯曲及顶端膨大等异常形态花粉管数量；恢复花粉管内ROS信号和胼胝质正常分布，提高花粉管活力。

[参考文献]

[1] STEINHORST L, KUDLA J. Calcium: a central regulator of pollen germination and tube growth[J]. Biochemical et Biophysical Acta, 2013, 1833(7): 1573-1581.

[2] SAKATA T, TAKAHASHI H, NISHIYAMA I, et al. Effects of high temperature on the development of pollen mother cells and microspores in barley *Hordeum vulgare* L. [J]. Journal of Plant Research, 2000, 113(4): 395-402.

[3] BHEEMANAHALLI R, RAMAMOORTHY P, POUDEL S, et al. Effects of drought and heat stresses during reproductive stage on pollen germination, yield, and leaf reflectance properties

in maize (*Zea mays* L.)[J]. Plant Direction,2022,6(8):e434.

[4] MORRISON M J, GUTKNECHT A, CHAN J, et al. Characterising canola pollen germination across a temperature gradient [J]. Crop and Pasture Science, 2016, 67(4):317.

[5] BALASUBRAMANIAN S, SURESHKUMAR S, LEMPE J, et al. Potent induction of *Arabidopsis thaliana* flowering by elevated growth temperature[J]. Plos Genetics, 2006, 2(7):e106.

[6] 白瑞雯,邹利人,闫可,等. 内源多胺对山葡萄性别分化的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2026,54(1):36-44.
BAI R W, ZOU L R, YAN K, et al. Effects of endogenous polyamines on sex differentiation in *Vitis amurensis*[J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2026, 54(1):36-44.

[7] ÇETINBAŞ-GENÇ A, CAI G, DEL DUCA S. Treatment with spermidine alleviates the effects of concomitantly applied cold stress by modulating Ca^{2+}, pH and ROS homeostasis, actin filament organization and cell wall deposition in pollen tubes of *Camellia sinensis*[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2020, 156:578-590.

[8] BENKŐ P, JEE S, KASZLER N, et al. Polyamines treatment during pollen germination and pollen tube elongation in tobacco modulate reactive oxygen species and nitric oxide homeostasis [J]. Journal of Plant Physiology, 2020, 244:153085.

[9] ÇETINBAŞ-GENÇ A, CAI G, DEL DUCA S, et al. The effect of putrescine on pollen performance in hazelnut (*Corylus avellana* L.)[J]. Scientia Horticulturae, 2020, 261:108971.

[10] 郑茂钟. 细胞外钙对百合花粉萌发和花粉管生长的调节作用[J]. 武夷学院学报,2013,32(5):19-23.
ZHENG M Z. The regulation of extracellular calcium on pollen germination and pollen tube growth of *Lilium longiflorum* [J]. Journal of Wuyi University, 2013, 32(5):19-23.

[11] 盛仙永,董晓玲,谭玲玲,等. 百合花粉管中的胞吞/胞吐作用观察分析[J]. 西北植物学报,2010,30(8):1579-1583.
SHENG X Y, DONG X L, TAN L L, et al. Visualization of the endo/exocytosis in lily pollen tubes[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2010, 30(8):1579-1583.

[12] 盛仙永,米热古力·买买肉孜,董晓玲,等. 利用快速共聚焦显微镜观察花粉管中线粒体的分布及其动态变化[J]. 电子显微学报,2009,28(5):442-447.
SHENG X Y, MAIMAIRUOZI M R G L, DONG X L, et al. Visualization the distribution and dynamics of mitochondria in pollen tubes by real-time laser scanning confocal microscope [J]. Journal of Chinese Electron Microscopy Society, 2009, 28(5):442-447.

[13] LIU X Y, XIAO Y L, ZI J, et al. Differential effects of low and high temperature stress on pollen germination and tube length of mango (*Mangifera indica* L.) genotypes[J]. Scientific Reports, 2023, 13:611.

[14] WALTERS J, ISAACS R. Pollen germination and tube growth in northern highbush blueberry are inhibited by extreme heat [J]. HortScience, 2023, 58(6):635-642.

[15] POTOCKÝ M, JONES M A, BEZVODA R, et al. Reactive oxygen species produced by NADPH oxidase are involved in pollen tube growth[J]. New Phytologist, 2007, 174(4):742-751.

[16] BHEEMANAHALLI R, JOHN SUNOJ V S, SARIPALLI G, et al. Quantifying the impact of heat stress on pollen germination, seed set, and grain filling in spring wheat[J]. Crop Science, 2019, 59(2):684-696.

[17] SORKHEH K, AZIMKHANI R, MEHRI N, et al. Interactive effects of temperature and genotype on almond (*Prunus dulcis* L.) pollen germination and tube length[J]. Scientia Horticulturae, 2018, 227:162-168.

[18] 张雪梅,李保国,齐国辉,等. 外源多胺对不同苹果品种自花授粉花粉管生长的影响[J]. 南方农业学报,2012,43(9):1344-1348.
ZHANG X M, LI B G, QI G H, et al. Effects of exogenous polyamines on growth of self-pollinated pollen tube in different apple cultivars[J]. Journal of Southern Agriculture, 2012, 43(9):1344-1348.

[19] WOLUKAU J N, ZHANG S L, XU G H, et al. The effect of temperature, polyamines and polyamine synthesis inhibitor on in vitro pollen germination and pollen tube growth of *Prunus mume*[J]. Scientia Horticulturae, 2004, 99(3/4):289-299.

[20] 陈迪新,张绍铃. 多胺及其合成抑制剂对梨花粉萌发及花粉管生长的影响[J]. 果树学报,2002,19(6):377-380.
CHEN D X, ZHANG S L. Effects of polyamines and polyamine synthesis inhibitor on in vitro pollen germination and tube growth in pears[J]. Journal of Fruit Science, 2002, 19(6):377-380.

[21] AN Y Y, LU W Y, LI J, et al. ALA inhibits pear pollen tube growth through regulation of vesicle trafficking[J]. Scientia Horticulturae, 2018, 241:41-50.

[22] PASQUALINI S, CRESTI M, DEL CASINO C, et al. Roles for NO and ROS signaling in pollen germination and pollen-tube elongation in *Cupressus arizonica*[J]. Biological Plantarum, 2015, 59(4):735-744.

[23] PARROTTA L, FALERI C, GUERRIERO G, et al. Cold stress affects cell wall deposition and growth pattern in tobacco pollen tubes[J]. Plant Science, 2019, 283:329-342.

[24] BEGCY K. Heat stress: pollen tubes ROSted by heat stress [J]. Current Biology, 2024, 34(22):R1147-R1149.

[25] ALOISI I, CAI G, TUMIATTI V, et al. Natural polyamines and synthetic analogs modify the growth and the morphology of *Pyrus communis* pollen tubes affecting ROS levels and causing cell death[J]. Plant Science, 2015, 239:92-105.

[26] WANG W D, SHENG X Y, SHU Z F, et al. Combined cytological and transcriptomic analysis reveals a nitric oxide signaling pathway involved in cold-inhibited *Camellia sinensis* pollen tube growth[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7:456.

[27] CAI G, FALERI C, DEL CASINO C, et al. Distribution of callose synthase, cellulose synthase, and sucrose synthase in tobacco pollen tube is controlled in dissimilar ways by actin filaments and microtubules[J]. Plant Physiology, 2011, 155(3):1169-1190.

(责任编辑:陈丽)