

葡萄果实生长发育中形态 组织结构及生理变化

饶景萍 任小林 童 斌

(西北农业大学园艺系, 陕西杨凌 712100)

摘 要 综述了葡萄果实生长发育过程中, 果实的生长周期, 果实各部分组织细胞的分裂、伸长等组织结构的变化, 以及伴随这些过程果实内干物质含量、激素活性等的变化, 揭示了葡萄果实生长发育中的组织形态学特点及生理学特点。

关键词 葡萄, 果实, 生长发育, 组织结构

中图分类号 S663. 101

果实的体积不仅与构成果实的细胞数和细胞体积有关, 同时也与细胞间隙有关。所以, 这三者是果实生长的组成要素。对果实内部生长进行组织学观察, 对于搞清果实肥大的机理及生理机制具有重要意义。不同的果实种类, 其果实构造及其各组织细胞的增殖、分化速度、分化时期都是千差万别的。本文就葡萄果粒生长发育过程中, 形态组织结构的变化及其有关的生理变化作系统综述。

1 葡萄果实的构造

葡萄果实由内果皮、中果皮、外果皮三层组织构成。周围维管束外侧是外壁组织, 内侧是内壁组织。外壁组织也就是外果皮, 是由覆盖着角质层的最外层细胞和其内侧 8~10 层沿切线方向延长的长圆形厚壁细胞, 以及紧接其内侧的 6~8 层细胞构成。内壁组织又分为中果皮和内果皮。在这三层果皮组织中, 中果皮最为发达, 它形成了具有浆果特性的柔软多汁的果肉部分, 这部分组织由 16~18 层大型细胞组成。在其内侧是由 1~2 层细胞构成的内果皮, 内果皮与种子相连接^[1,2]。

2 葡萄果实生长周期

葡萄果实的生长表现为双 S 型曲线, 分为 3 个生长阶段, 即 S-I, S-II, S-III。S-I 的特征是细胞分裂旺盛, 特别是该阶段的前半期, 即花后 5~10 d 期间, 果皮细胞的分裂速度最快, 这个时期果实体积在不断增大。S-II 阶段果实生长速度缓慢, 也即生长停滞期。S-III 的初期, 随着果实颜色的变化和硬度的降低, 果实再次生长 (见图 1), 糖和水分的积累速度加快, 即果实开始进入成熟阶段^[3,4]。

据许雪峰等^[5]报道, 玫瑰香葡萄浆果鲜重的增长表现为典型的双 S 型曲线。并发现在 S-I 期末, 随着浆果生长速率明显下降, 种子中蛋白质和脂肪含量也下降到最低水平;

收稿日期 1997-12-08

作者简介 饶景萍, 女, 1957 年生, 副教授, 硕士

S II 期末,果肉中含酸量达到高峰,种子干重及脂肪的积累趋于停止。因此认为,在划分发育阶段时,只以生长速率为依据不够客观,还应将上述两个特点作为参考。同研究还证实,种子的硬化、脂肪的迅速积累是在浆果缓慢生长期内完成的,由此而形成了养分竞争,使果肉生长受到抑制

将早熟品种和晚熟品种的果实生长周期进行比较,S I 的长短几乎没有差异,但 S - II 阶段前者一般为 1~ 2 周,后者则为 4~ 5 周。S III 阶段晚熟品种也长于早熟品种。无核品种几乎没有 S II,但在该时期生长速度很慢^[3]。据王近卫等报道,“无核白”无明显生长停滞期,即果实生长曲线没有明显双 S 型。它的胚珠在开花后略有增大,但速度缓慢^[6]。一般无种子的品种,其果粒进入成熟都较早。果实生长缓慢期(S II)的长短除遗传特性所决定外,环境因素也有一定的影响^[7]。

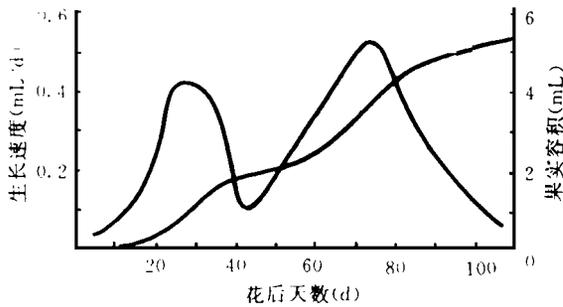


图 1 葡萄(白玫瑰香)果实生长速度和容积的变化(Coombé^[4])

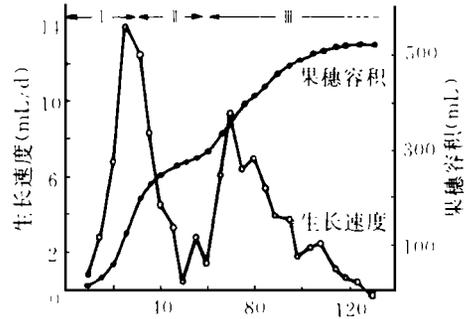


图 2 葡萄(白玫瑰香)果穗容积的累积生长及生长速度的季节变化(高木^[8])

早期的研究认为,葡萄果实在花后 0~ 10 d 期间,重量增长的绝对量很小,胚和胚乳非常小,为生长素活性高的生长零期^[3]。然而,后来的研究^[8]证实,葡萄也像柿子和核果类一样,花后果实发育初期的相对生长率相当高(图 2)。整个生长期可分为两大阶段,其生长转折点约在花后 42 d 前后^[7]。Coombé^[4,9]认为,葡萄果粒的整个生长根据其生长速度可划分为 2 个生长周期,第一个生长周期:速长期→缓慢生长期→生长停滞期(中间期);第二个周期:再次速长期→缓慢生长期。并认为第一个生长周期是营养物质的增长,而第二个周期是成熟阶段,其分界限叫做始熟期。也就是说,在葡萄果实生长发育过程中,有一个果实成熟开始期,把这个时期称为始熟期。在这个时期,葡萄果实在细胞构造、生理上都会发生剧烈的变化^[10]。

同一株树上,开花早晚不同,果实的生长周期也有一定差异。据对“白玫瑰香”的研究^[8]结果看,一般开花越早的果穗,第一个生长周期的缓慢生长期到来迟,而且生长停滞期短。相反,开花晚的缓慢生长期出现早,生长停滞期相对长。果实的生长发育因开花早晚的不同主要有如下表现:①果实初期生长速度及其时期长短不同;②第一个生长周期果实的生长量不同;③第二个生长周期开始的早晚和糖的积累不同;④可溶性固形物含量不同。一般开花早晚的影响在花后 25 d 前没有明显表现,在生长后期会表现出显著的差异。其主要原因是同一枝上的果穗间养分竞争所致。开花越早的,自开花至果汁可溶性固形物

累积(17度以上)的时间就长,积温也较高,越利于其生长和营养物质的累积^[8]。

葡萄果实在生长发育期间,环境因素对其影响也很大。在生长的3个时期中,最为敏感的是S I阶段。在这个阶段,水分条件充足时,可促进果粒肥大,而干旱条件下则会抑制生长。当S I阶段遭受干旱后,即使S II阶段水分供应充足,果粒仍然不能长大。在果实的速长期,对水分条件的反应非常强烈^[8]。温度对葡萄果实生长的影响也很明显。“玫瑰露”在花后1周期间,温度在30℃以下时,较高的夜温可促进果粒生长。在花后3~4周,20℃左右的夜温最为适宜^[1]。对“品丽珠”葡萄在花后3周至S III开始后的第6周,用昼温/夜温(35℃/30℃(高温)、25℃/20℃(中温)、18℃/13℃(低温))三种温度在各生长期分别进行处理,结果发现,在S I用高温处理后,该生长阶段缩短,果实生长量下降,若维持其高温,S III的开始时期会推迟,S II阶段被延长。在S I给以高温,S II采用中温或低温处理的情况下,S II就会缩短。S I采用中温时,S II也会变短。S I采用高温时,果重变小,即使在S I和S III给以低温,果重也不能恢复。也就是说,S I的末期在某种程度上决定着S III期的果实肥大。各生长阶段温度不同,不仅影响本阶段的生长,也影响其他阶段的生长。一般来说,与S III相比,S I和S II对温度的反应更为敏感。

高木等指出,葡萄果穗的生长量S I是37%,S II为19%,S III占44%。果实干物质累积率盛花后4 d达13%,此后急速下降至3%的水平,S II以后干物率转为上升。在S I水分进入果实的速度快,果实肥大的速度大于干物质累积速度,这与其他果树种类果实发育状况类似^[1]。S II果实肥大速度较之物质积累速度更为缓慢,S III物质累积速度急剧上升。因此,果实干物质增加的比例S I是11%,S II为17%,S III高达72%^[8]。

经对葡萄果实发育期间内源激素的变化及外用生长调节剂处理效果的研究结果看,一般有核果比无核果赤霉素含量高,“玫瑰露”品种果肉中的细胞分裂素活性在花期最高,此后下降,开花50 d以后几乎测不出其活性;生长素的活性与果实发育初期的快速生长关系紧密;脱落酸在S I阶段低,而在始熟期含量增加;赤霉素在果实发育初期活性高,进入始熟期后其活性消失。果实乙烯的含量在花期高,其后降低^[11-12]。

用GA₃、BA等处理可促进同化产物向果实运输^[12]。外用生长调节剂还可以调控果实生长停止期。据Coombe报道,葡萄果实在第二个速长期开始时,生长素含量已明显降低,若用生长素处理,具有延长生长停滞期的作用,随着生长素含量的降低,停滞期结束^[10]。

3 果皮细胞构造的变化

葡萄果实外果皮最外层细胞比果肉细胞小得多。伴随着果实生长,果皮外层细胞沿切线方向延伸伸长。与此同时,果肉细胞则向放射线方向扩大,细胞变成球状。最初果皮由1层细胞构成,果实生长初期,表皮细胞反复进行垂周分裂,花后又不断进行平周分裂。在紧接表皮组织内侧是由6~7层细胞组成的亚表皮层,这部分组织在果实发育初期主要进行平周分裂,伴随果实肥大又作垂周分裂。在果实的第一个速长期,果实的表面积约增加400倍,此后约有20 d的停滞期,进入成熟期后,果实表面积还会增加1.6倍左右^[13]。

通过光学显微镜详细观察,发现在花期,外果皮组织靠近果肉部位是由直径基本相等、大小一致的细胞构成。在紧接表皮细胞的内侧,是由一层亚表皮细胞平周分裂形成二层细胞。开花前2 d,表皮细胞作垂周分裂,并向放射线方向伸长。与此相反,亚表皮细胞

向与果实表面平行的方向分裂,并形成细胞壁,这些表皮细胞结构的变化状态在花后 4~7 d 可观察到。在花后第 10 天开始,亚表皮细胞向垂周方向分裂,并持续至花后第 27 天在这个阶段,细胞向切线方向伸长,进入细胞容积增大的时期^[14]。

在葡萄果实生长初期,中果皮细胞向放射线方向急剧分裂,其细胞层数呈直线上升。这期间,中果皮中央部断面平均细胞层数由 6 层增加到 14 层,最终细胞层数达到 16 层。

葡萄果肉组织细胞分裂停止期的顺序是:内果皮→中果皮→外果皮,即外果皮的细胞分裂停止最晚^[15]。

4 多酚物质的变化

根据扫描电镜的观察,从开花前至始熟期后,葡萄果实的果皮细胞内多酚物质的含量变化非常显著^[13,14,16]。最初含多酚物质和不含多酚物质的细胞呈嵌合状分布,到花期前后,含有多酚物质的细胞中多酚物质蓄积量增多。特别在开花前,外果皮和中果皮细胞中都存在着大量的多酚物质,此后,伴随果实发育逐渐消失。花后 26 d,除了外果皮的 7~8 层细胞外,其他所有细胞中的多酚物质都明显减少。开花后 3~5 周期间,该类物质呈薄膜状或小球状,5 周以后,在果肉细胞中变得非常淡少,在近中央部分的果肉细胞中,这种物质几乎观察不到。

随着果实的生长进程,细胞内的物质向胞壁靠近,细胞也变得柔软多汁液。多酚物质含量变化与果实生长发育的生理关系还不甚明了。

5 果粒表皮构造

中川昌一等对葡萄果实表皮细胞的胞壁和角质层进行了详细的观察研究,发现角质层在开花时很薄,花后 16 d 后逐渐增厚。角质层的厚度在果实生长的第一个周期就可以观察到,这之后没有显著的变化。进入第二个生长周期后,果肉细胞的细胞壁开始膨胀,这可能与果肉细胞的柔软性和可塑性有一定关系,但是这期间外果皮细胞的胞壁未发生明显变化。许多研究者认为,葡萄果实表面不存在气孔,但后来的一些研究结果证实存在有气孔,只是数目很少而已。一般一个果粒上约有 4 个气孔,最多的也只有 16 个。气孔周围的细胞中含有一些大的淀粉粒。绿色果实外果皮细胞的叶绿体中也有淀粉粒存在^[17,18]。

6 种子的发育

葡萄种子各部分组织的分裂速度与果实的肥大曲线相对应。“苏尔丹尼娜”是受精型单为结实的无核品种,“白玫瑰香”是形成完全种子的果实类型。品种不同,种子发育状态也有一定的差异。像“白玫瑰香”那样的品种,一般种子外形的完成在盛花后 30~40 d,外种皮组织的分裂在花后 20~25 d 最为旺盛,花后 45 d 分裂结束。胚乳分裂盛期在花后 35 d 前后。胚从花后 10~20 d 开始发育。胚发育完成一般早熟品种在花后 60 d,而晚熟品种在花后 90 d 前后。“康拜尔早生”的种子横径和纵径自开花至开花后 4~5 周迅速增大,以后增长缓慢。“无核白”的种子(胚珠)在开花后略有增大,但速度缓慢,没有出现初期的急速增大期。在成熟时,“无核白”的种子很小,横径在 1 mm 左右,纵径不足 3 mm。“玫瑰香”的种子鲜重增长表现单 S 形曲线。在果实发育前期,种子鲜重迅速增加,到 S 期末基本长到成熟时的大小,以后增长极为缓慢甚至趋于停止^[5,6]。

葡萄的成熟胚在种子中占的比例很小,被胚乳所包被,胚乳的形状不规则,由一些大小均一的多角形小型细胞构成,细胞间隙很小^[1,19]。

参 考 文 献

- 1 中川昌一.果树园艺原论.东京:养贤堂,1978.223~ 224
- 2 潘照明,罗国光.玫瑰香葡萄浆果的解剖学研究.见:中国园艺学会编.中国园艺学会成立六十周年纪念暨六届年会论文集.Ⅰ.果树.北京:万国学术出版社,1990.114~ 116
- 3 Nitsch J P, Pratt C, Nitsch C, *et al*. Natural growth substances in concord and concord seedless grapes in relation to berry development. *Amer J Bot*, 1960, 47: 566~ 576
- 4 Coombe B G. Relationship of growth and development to changes in sugars, auxins, and gibberellins in fruit of seeded and seedless varieties of *vitis vinifera*. *Plant Physiol*, 1960, 35: 241~ 250
- 5 许雪峰,罗国光,彭宜本.玫瑰香葡萄浆果生长发育动态及其变化特点.园艺学报,1995,22(4): 318~ 322
- 6 王近卫,堀内昭作,林伯年等.无核白葡萄的无核果形成的组织形态学研究.园艺学报,1992,19(1): 1~ 6
- 7 Standt G, Schneider W, Leidel J. Phases of berry growth in *vitis vinifera*. *Ann Bot*, 1986, 58: 789~ 800
- 8 高木伸友,井上襄吉.ブドウ‘マスカット・オブ・アレキサンドリア’の果粒の生長と叶における光合成速度の季節の変化.园艺学会杂志,1982,51: 286~ 292
- 9 Coombe B G. The development of fleshy fruits. *Ann Rev Plant Physiol*, 1976, 27: 207~ 228
- 10 Coombe B G. Development of the grape berry. II. changes in diameter and deformability during veraison. *Aust J Bot*, 1981, 29(4): 463~ 474
- 11 Inaba A, Ishida M, Sobajima Y. Changes in endogenous hormone concentrations during berry development in relation to the ripening of delaware grapes. *J Japan Soc Hort Sci*, 1976, 45: 245~ 252
- 12 新美善行,大川胜德,鸟泻博高.ブドウ果粒中オキシニンおよびアブシジン酸様物質の季節的消長について.园艺学会杂志,1977,46: 139~ 144
- 13 Considine J A, Knox R B. Stereological analysis of the dermal system of fruit of the grape *vitis vinifera*. *Aust J Bot*, 1981, 29(4): 463~ 474
- 14 Ni N, Coombe B G. Structure of orange juice sacs in relation to translocation and storage of solutes. *Aust Hort Res News*, 1983, 55: 103~ 104
- 15 Nakagawa S, Nanjo Y. A morphological study of delaware grape berrying. *J Japan Soc Hort Sci*, 1995, 64: 85~ 95
- 16 Considine J A, Knox R B. Development and histochemistry of the cells, cell walls, and cuticle of the dermal system of the grape, *vitis vinifera* L. *Protoplasma*, 1979, 99: 347~ 365
- 17 Nakagawa S, Komatsu H, Yuda E. A study of micro-morphology of grape berry surface during their development with special reference to stoma. *J Japan Soc Hort Sci*, 1980, 49: 1~ 7
- 18 新居直.ブドウ‘マスカット・オブ・アレキサンドリア’果実の成熟過程における果皮細胞的变化.日本园艺学会.园艺学会发表要旨.东京:秀和社,1988.186~ 187
- 19 新居直.果树.果実の形態機構と发育.农业及び园艺,1990,65: 101~ 107

Changes of Morphological and Tissue Structure during Grape Fruit Growth and Development

Rao Jingping Ren Xiaolin Tong Bin

(Department of Horticulture, Northwestern Agricultural University, Yangling, Shaanxi 712100)

Abstract Changes in grape growth cycle, in cell division, extension etc, in the tissue of every part of fruit and other changes in dry matter, hormone, etc. are discussed in this paper. The morphological, histological and the physiological characteristics in grape fruit during growth and development are expounded.

Key words grape, fruit, growth and development, tissue structure