

杏果实发育的形态解剖学研究

S662.201

王荣花, 李嘉瑞, 陈理论

(西北农林科技大学 园艺系, 陕西 杨陵 712100)

[摘要] 对杏果实发育过程进行了较系统的形态组织结构解剖学研究。结果表明, 杏子房内有两个横生胚珠。果皮由外果皮、中果皮和内果皮构成。外果皮是一种复合结构, 由表皮毛、表皮细胞和气孔器组成, 中果皮主要是由薄壁细胞和分布其中的维管束组成, 内果皮细胞经过分裂、分化形成3种不同形态的细胞区域, 最内部区域为垂直伸长的石细胞, 中间区域为弦向伸长的石细胞, 最外区域为等径的石细胞, 其木质化顺序由外向内。合子细胞分裂经过球形胚和子叶形胚时期; 胚芽的分化早于胚根。

[关键词] 杏; 果实发育; 解剖学; 组织解剖学; 形态学; 胚珠

[中图分类号] S662.201; Q944.59 **[文献标识码]** A

杏(*Prunus armeniaca* L.)属蔷薇科杏属植物, 原产我国, 栽培历史悠久, 是北方地区重要果树之一。关于杏果实生长发育规律及胚胎发育方面有许多报道^[1~4], 但在果实形态及组织解剖方面的系统研究较少。为此, 作者对杏果实生长发育过程中的形态及组织解剖进行了较系统的研究, 以期对栽培和育种工作提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

试验材料来自西北农林科技大学果树站杏种质资源圃, 供试品种为大曹杏, 树龄12年生, 树势健壮, 常规管理。

1.2 方法

1.2.1 杏果实生长发育的组织解剖学观测 取样时间从1999-03-08(花蕾呈气球形)开始到06-16(果实黄熟期)结束。前期每隔3~4 d, 采雌蕊发育正常的花(或幼果)10朵, 后期从04-29开始, 每隔7 d随机采摘杏果5个, 切取果实中部果皮(1 cm×0.5 cm×0.5 cm)用于制片后在光学显微镜下观测。样品用FAA液固定, 常规石蜡法制片^[5], 切片厚度10 μm, 蕃红—固绿二重染色, 中性树胶封片。采用Olympus PM-10AD型自动显微装置观察摄影。利用光学双筒显微镜, 对每期5个果实, 每果取2张果实横切片, 进行细胞层数和细胞大小的观测。每片观测2个视野, 共观测20个视野, 取其平均值。

1.2.2 杏果实生长发育过程中形态观测 大曹杏盛花始期为03-18, 其果实生长发育期为90 d。从脱萼期(04-01)起, 随机选定10个果实挂牌, 每7 d测定1次果实纵、横径, 同时

[收稿日期] 1999-12-01

[基金项目] 国家自然科学基金资助项目(394705017)

[作者简介] 王荣花(1963—), 女, 农艺师。

采摘 10 个果实进行鲜质量的测定。

2 观测结果

2.1 果实生长发育过程中的组织解剖变化

2.1.1 子房壁结构 杏果实由单心皮上位子房发育而成。从子房横切面上可以看到,大蕾期(03-08)已形成了 2 个大小相近的胚珠,着生在心皮边缘即腹缝线处(图版 1),从子房纵切片(03-29)上可以看到,胚珠着生的部位大约在子房壁的腰部,珠孔朝向子房上部即花柱方向,属于边缘胎座,横生胚珠(图版 2)。杏果实腹缝线边缘紧密贴合,细胞间无间隙。盛花期(03-18)内表皮由染色较深、细胞质较浓、排列紧密的单层细胞组成;紧接内表皮的 8~12 层细胞也染色较深、细胞质较浓,这些细胞连同内表皮细胞经过分裂和分化,最后形成果实的内果皮;再往外至外表皮细胞内的 20 多层细胞着色较浅,为液泡化程度较高的等径细胞,细胞间贯穿着许多维管束,这些细胞将发育成为果实可食用的肉质部分即中果皮;子房壁的最外层细胞是外表皮,它是一层富含细胞质、排列紧密的单层细胞,表皮上存在着许多单细胞的表皮毛,表皮毛基部硅质化程度高,外表皮将来发育成为果实的外果皮(图版 3)。

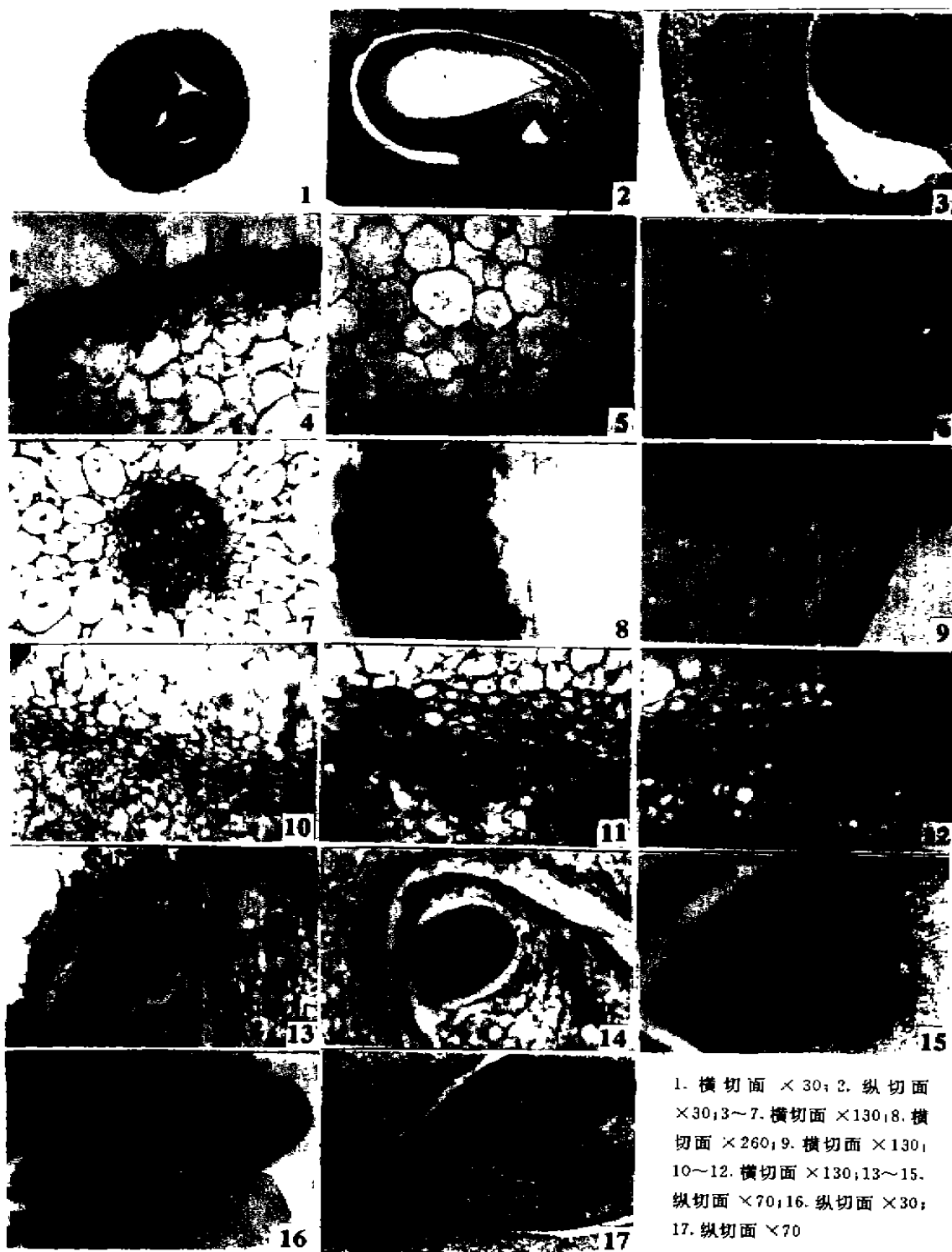
2.1.2 外果皮和中果皮的发育及结构 外果皮是由外表皮细胞发育而来,包括表皮、气孔器和表皮毛。外果皮是由 1~2 层排列整齐的细胞组成,细胞形态横切片上,幼果期为正方形,随着果实的发育,纵向伸长成为长方形。在幼果生长过程中,外表皮主要进行垂周分裂,以适应果实体积的增大,在某些地方也会出现平周分裂,形成二层细胞。表皮上的气孔器在花期很难看到,大约在 4 月上旬才分化出来,气孔是由表皮细胞直接分化的。表皮毛的数量随着果实的发育长大逐渐减少。

中果皮主要是由含有大液泡的薄壁细胞和贯穿于其间的一些维管束组成。中果皮的细胞增大是从落花后开始的(04-01)。幼果期,果肉细胞排列紧密,各部分细胞大小及形态无明显差异,随着细胞分裂速度的减慢,细胞体积不断增大,中果皮细胞径向直径呈现出梯度变化,由外向内逐渐增大(图版 4~6)。中果皮维管束组织包括初生木质部和初生韧皮部,韧皮部在外,木质部在内(图版 7),大约在花后 21 d(4 月上、中旬)维管束已分化完成,横切面上可清楚看到木质部导管分子(图版 8),木质部组成主要是环纹导管和螺纹导管。维管束在中果皮中有多次分枝,成网状分布,为果实的生长发育提供物质运输条件。

2.1.3 内果皮的发育及结构 内果皮细胞在花期无明显差别,落花后,内果皮细胞进行了多方位的分裂,细胞层数不断增加。同时细胞体积也在增大,大约在花后 32~35 d(04-19~22)内果皮开始木质化加厚。受精后,随着幼果的发育,内果皮细胞分裂、分化形成 3 种不同形态的细胞区域,内表皮形成多列垂直向伸长的石细胞层,再向外的区域是多列弦向伸长的石细胞层,最外面紧连中果皮的多层分化成等径的石细胞层(图版 9),果实横切片中内果皮细胞壁木质化加厚的顺序为外层→中层→内层。(图版 10~12)。

2.1.4 种子的发育 切片表明,大蕾期时胚珠已经分化形成。胚珠的发育随着授粉受精的完成及幼果的发育,大多数果实中有一个胚珠逐渐退化,珠心组织萎缩;另一个正常发育的胚珠的珠心组织细胞进一步分裂并明显增大。

在花后第 10 d 受精已经完成。花后 28 d(04-15)已经形成小球状胚(图版 13),胚乳核



图版 1~17

已开始分裂;花后 32 d(04-19)已经形成大球形胚,胚乳核已转变成胚乳细胞(图版 14)。胚乳细胞同四周的珠心细胞很容易区别,胚乳细胞较少,细胞质较浓;而珠心细胞体积相对较大,细胞内含物较少。花后 40 d(04-27)开始分化胚芽(图版 15),05-13 开始分化胚根,胚根具有胚根冠结构(图版 16),胚乳细胞逐渐被吸收。花后 49 d(05-06)胚芽已经分化出真叶,子叶已充满整个种子,胚乳细胞逐渐消失。花后 60 d,胚已发育成具有两片厚而大的子叶(图版 17)。

2.1.5 杏果实发育过程中果肉细胞大小和细胞层数的变化 图 1 显示,花期(03-08~04-01)中果皮果肉细胞直径变化不大,日增长量仅为 $0.49\ \mu\text{m}$,所以这段时间主要以细胞分裂为主;进入第一速长期(04-01~22),果肉细胞直径迅速增大,日增长量达 $4.46\ \mu\text{m}$,是花期的 10 倍。04-22~27 果实进入硬核期,果肉细胞直径增加缓慢,日增长量为 $1.47\ \mu\text{m}$,但在果实生长进入后期时,果肉细胞的直径又迅速增加,日增长量达 $5.55\ \mu\text{m}$ 。由细胞层数曲线可见,在花期和幼果期,果肉细胞层数迅速上升,表明此期细胞分裂旺盛,但果实内部不同部位细胞分裂快慢和细胞分裂结束的时间不同。盛花前期,内、外果皮的细胞层数都迅速上升,表明此期以细胞分裂为主;盛花后期,随着授粉受精的完成,进入幼果发育期后,内、外果皮细胞分裂速度减慢,细胞以体积膨大为主,内果皮细胞分裂终止早于外果皮。

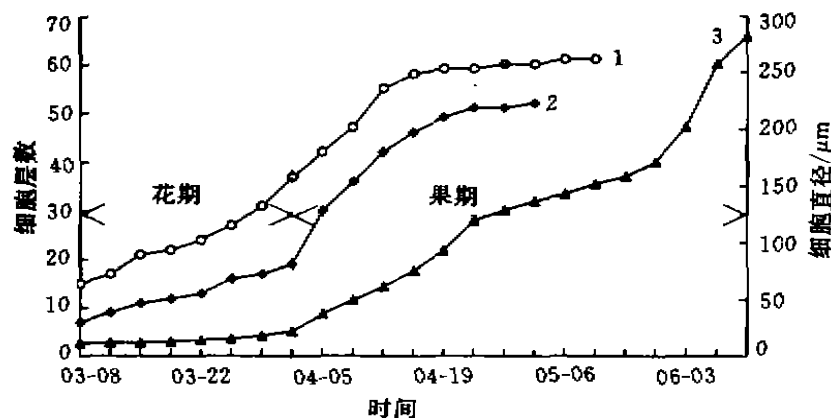


图 1 大杏杏细胞层数和细胞直径的变化

1. 中果皮细胞层数; 2. 内果皮细胞层数; 3. 果肉细胞直径

2.2 杏果实生长发育过程中的形态变化

由图 2 可见,杏果实纵、横径生长过程可划分为 3 个时期。①第一速长期(04-01~22),此期果径和单果鲜质量均迅速增加,单果鲜质量平均日增加量为 $0.29\ \text{g}$ 。②硬核期(04-22~27),此期由于内果皮的木质化,果径增加缓慢,鲜果质量则一直上升,鲜果平均日增长量为 $0.3\ \text{g}$ 。③果实第二速长期,主要是因为果实细胞的迅速膨大和后期营养物质的积累,使果径和鲜质量迅速增加,单果鲜质量日增长可达 $0.8\ \text{g}$ 。幼果期果实纵径大于横径,果形指数为 $1.64\sim 1.06$,果实发育后期,果实横径则大于纵径,果形指数为 0.98 。

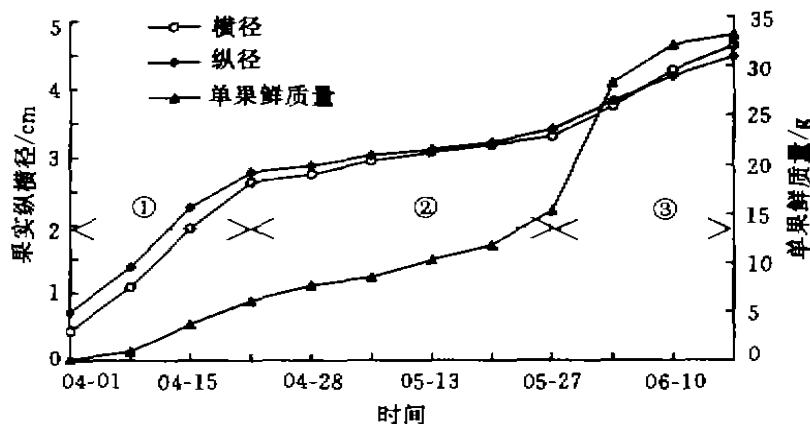


图2 大曹杏单果鲜质量和果实纵横径的变化

①~③示生长的3个时期

3 讨论

3.1 杏胚珠类型的划分

许多人对桃、梅、李、樱桃等进行了研究后,都认为它们的胚珠是倒生胚珠^[1,6],也有人认为梅的胚珠为横生胚珠^[7]。杏为核果类果实中的一种,也有人认为其胚珠类型为倒生胚珠^[4],但是在作者的观察中,多数材料的结果表明,大曹杏的胚珠着生在子房壁的腹缝线两侧,珠孔朝向子房上部,即珠柄垂直于珠孔端与合点端的连接线,具有横生胚珠(arphitropous ovule)的特征,这与倒生胚珠的珠孔和珠柄接近,珠孔与合点的连接线应同珠柄相平行的概念完全不同^[8]。因此,本研究认为杏的胚珠类型有倒生和横生两种。

3.2 果实生长发育的阶段性与果实解剖变化

果实的大小主要决定于果实的细胞数和细胞体积。这些因素的变化除与果树本身的遗传性有关外,也受许多内、外因素的影响。在开花前后,细胞分裂旺盛,子房壁的生长和发育主要是通过细胞分裂进行的,而在花后,随着幼果的生长和发育,果实主要是细胞体积的增大。进入果实生长发育期后,果实生长速率与果实细胞直径变化规律一致,均呈现“快—慢—快”的变化。同时,果实横切片表明,硬核期内果皮开始硬化的时间为04-22,内果皮最外部的几层细胞部分出现细胞壁加厚现象,然后依次向内细胞壁加厚并形成石细胞(图版11)。而纵切方向上,核层的硬化则是先由核尖开始向蒂部木质化。内果皮细胞壁的加厚,即内果皮的木质化是果实生长速率减慢的重要原因。所以果实内部结构的变化,是外部形态表现的结果。

3.3 果实生长发育与种子发育的关系

授粉受精后,子房和合子细胞都迅速分裂。杏果实发育呈现3个阶段,果实进入第一速长期时,细胞直径和果实纵横径都迅速增加,此期正是胚的形成期,而种胚的发育状况对座果及果实后期的发育有至关重要的影响。果实硬核期对应的则是子叶分化期,硬核期虽然果实生长减慢,但子叶进一步扩大分化,保证此期营养对增大种仁有重要作用。果实第二速长期对应的则是子叶内含物充实期,所以,杏果实生长与种子发育密切相关。故应

加强杏果实发育期的栽培管理,前期适当多施氮肥可以促进细胞分裂,加速胚的形成,提高座果率;后期则应重视磷、钾肥,促进果实正常发育及种仁的充实饱满,提高果品产量和质量。

[参考文献]

- [1] 胡宝中,李桂琴,胡明珠,等.杏大小孢子与雄配子体发育[J].东北农业大学学报,1997,28(2):179—185.
- [2] 于希志,徐秋萍,金锡凤.杏果实发育的研究[J].果树科学,1990,7(4):227—230.
- [3] 马之胜,串枝红杏果实生长发育研究[J].北方园艺,1993,88(1):24—26.
- [4] 张建光,李俊奇.杏授粉受精及胚胎发育观察[J].河北农业大学学报,1990,13(4):14—15.
- [5] 李正理.植物制片技术[M].第2版.北京:科学出版社,1987.
- [6] Sterling C. Developmental anatomy of the fruit of Prunus[J]. Domestic Bull Turrey Bot Club, 1953, 80: 457—477.
- [7] 叶晓青,徐 汉,李惠芬,等.梅果实的发育解剖学初探[J].北京林业大学学报,1999,22(2):31—36.
- [8] 胡适宜.被子植物胚胎学[M].北京:高等教育出版社,1980.

Preliminary studies on tissue structure and developmental anatomy of apricot during fruit growth and development

WANG Rong-hua, LI Jia-rui, CHEN Li-lun

(Department of Horticulture, Northwest Science and Technology University of Agriculture and Forestry, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: There are two hemianatropous ovules in the ovary of apricot tree. The structure of pericarp is composed of exocarp, mesocarp and endocarp. The exocarp is a composite structure, composed of epidermal cell, stomatal apparatus and hairs. The mesocarp is largely of parenchymatous tissue and vascular bundle. The endocarp comprises three distinct tissue areas, the inner area vertical elongated cells and the middle area tangential elongated cells and the outer equal diameter cells. The division of zygote passes globular embryo and cotyledon embryo. The differentiation of embryo root usually precedes gemmule.

Key words: apricot; fruit; developmental anatomy