

苹果果实不同发育期维管束结构及水分运输变化

王艳芳, 叶淄, 刘昊, 刘群龙, 张彬, 郝燕燕*

山西农业大学园艺学院, 山西太谷030801

摘要: 以‘富士’苹果果实为试材, 采用质外体染料示踪法结合维管束石蜡切片观察研究苹果果实不同发育期维管束水分运输变化及维管束结构变化。结果表明, 苹果果实幼果期, 维管束染色数量最多, 染色范围最广, 染液运输速率也最高, 为 $3.1 \text{ cm}\cdot\text{h}^{-1}$, 萼片主维管束形态结构完整, 呈半月形, 木质部导管及薄壁细胞分布规则, 呈辐射状排列。进入着色期, 维管束染色范围缩小, 染液运输速率下降, 果肉细胞及木质部薄壁细胞的膨大, 将萼片主维管束由半月形挤压成弯月形, 并使得部分维管束离散。果实发育至成熟期后, 染液在梗洼处停留, 维管束几乎无染液分布, 染液运输速率也最低, 只有 $0.32 \text{ cm}\cdot\text{h}^{-1}$, 膨大的薄壁细胞将萼片主维管束挤压得扭曲变形呈不规则线条状, 维管束结构严重破坏, 排列疏松分散, 纵切解剖结构观察还发现萼片主维管束纵向发生了部分断裂或整体断裂。

关键词: 苹果果实; 维管束; 水分运输; 解剖结构

Changes of Vascular Bundles Structure and Water Transport of Apple Fruit in Different Development Period

WANG Yan-Fang, YE Zi, LIU Hao, LIU Qun-Long, ZHANG Bin, HAO Yan-Yan*

College of Horticulture, Shanxi Agriculture University, Taigu, Shanxi 030801, China

Abstract: The experiment was conducted with *Malus domestica* cv. ‘Fuji’ as materials. The apoplastic dye solution was used as tracer to monitor the water transportation in vascular bundles and paraffin section was made to observe the structure changes of vascular bundles in different development periods. The results showed that during young fruit period, the vascular bundles were colored mostly, the speed of dye solution transport in vascular bundles was the highest by $3.1 \text{ cm}\cdot\text{h}^{-1}$. The structure of major sepal bundles was complete, half-moon shaped. The vessels and xylem parenchyma cells were arranged by rule radial pattern. After fruit coloring, the distribution and the speed of dye solution in vascular bundles were reduced. Parts of the vascular bundles were separated by the expansion of flesh cells and xylem parenchyma cells, and which made the major sepal bundles squeeze into meniscus shaped. During the mature period, the dye solution remained in the stalk cavity, the vascular bundles were no stained and the speed of dye solution transport is the lowest, only $0.32 \text{ cm}\cdot\text{h}^{-1}$. The major sepal bundles were distort, nearly irregular line shaped. The vascular bundles were almost collapsed by the continue expanding cells. Longitudinal section observation also showed that part or the whole vascular bundles were ruptured.

Key words: apple fruit; vascular bundles; water transport; anatomic structure

苹果果实作为物质积累库及代谢库, 富含矿物质、维生素、糖类、酸类、芳香醇类等营养物质, 被称为“全方位的健康水果”。果实内物质积累与其水分运输密切相关, 水分循环带动着果实内碳水化合物、矿质元素等的积累。维管束是果实水分和营养物质运输的主要通道, 在果实发育和品质形成过程中起着非常重要的作用。有研究表明, 葡萄果实维管束水分运输功能会随着果实的发育而改变, 在果实发育前期, 维管束中的木质部液流运输所占比率较大, 随着果实发育, 通过木

质部液流运输的阻力增大而使运输功能降低, 水分主要通过韧皮部途径运输到果实(Coombe和McCarthy 2000; Choat等2009)。郝燕燕等(2013)通过染料示踪法研究发现膨大期的青枣周缘维管束、果心中央维管束分布集中, 运输功能较强, 而

收稿 2015-07-09 修定 2015-07-28

资助 国家自然科学基金(31101511)和山西农业大学科技创新基金(20132-17)。

* 通讯作者(E-mail: yanyanhao123@163.com; Tel: 0354-6289094)。

着色期枣果周缘维管束功能近乎丧失。关于不同发育时期苹果果实维管束水分运输的研究还鲜见报道, 为了更详尽、系统地研究组织结构与水分运输间的变化, 本文以‘富士’苹果为试材, 研究不同发育期苹果果实示踪染液分布、水分运输速率变化及维管束解剖结构变化, 拟在揭示不同发育期苹果果实维管束水分运输变化, 为优质果品生产及水肥一体化精准灌溉施肥技术等提供理论支撑。

材料与方法

1 试验材料

取材于山西省农业科学院果树研究所的15年生‘富士’苹果(*Malus domestica* Borkh. cv. ‘Fuji’), 于2013年6~10月在树冠同一高度不同方位, 随机采取幼果期(花后40 d)、着色期(花后120 d)和成熟期(花后150 d)的果实, 带果柄, 无病虫或机械损伤,

成熟度一致, 果个均匀, 立即带回实验室处理。

2 试材染液处理

材料取回后, 将果柄基部剪去少许, 然后倒插入浓度为1%的酸性品红染液中, 每隔1 h取4个苹果进行横切与纵切观察并拍照, 当水分运输至果萼处时, 便可停止处理, 24 h后终止所有处理。试验得到的图片用CAD软件测定水分运输距离, 根据染色时间计算染色速率。

3 石蜡切片制作

随机选取幼果期、着色期和成熟期的果实各6个, 分别将果实从中间横切和纵切, 取萼片主维管束和分支维管束(图1中所示方块), 切成5 mm×5 mm×2 mm的小块, 立即用FAA固定液固定。参照杨虎彪等(2009)及张珺等(2009)的方法, 选取固定材料制作石蜡切片。切片厚度为8~9 μm, 番红-固绿二重染色, 中性树胶封固后用奥林帕斯显微镜BX50F-3进行观察拍照。

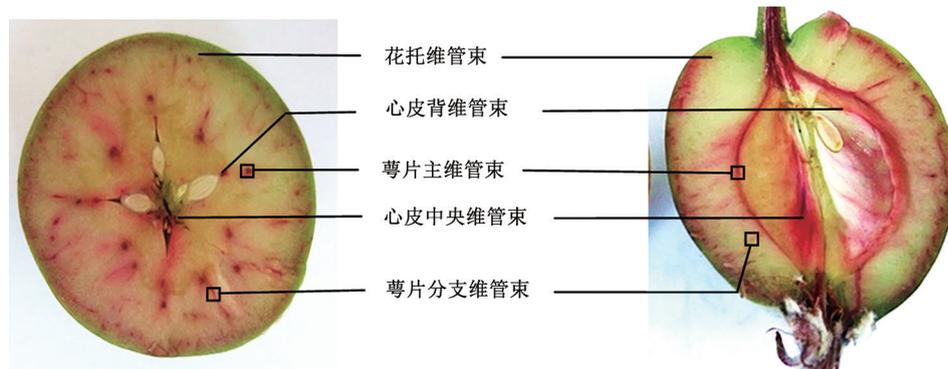


图1 苹果果实维管束分布示意图

Fig.1 Schematic diagram of vascular bundles in apple fruit

图中所示方块为取样部位。

实验结果

1 苹果果实维管束类型与分布

苹果果实是由子房、花托和萼片等共同发育而成的假果, 其中花托和萼片发育成果肉。根据维管束在果实的分布范围, 可以分为花托维管束、萼片维管束和心皮维管束。花托维管束由果实发育前花托自身维管束发育而来, 位于果实表皮下, 孔径较小, 为果皮及邻近果肉细胞的膨大提供养分。萼片维管束有萼片主维管束和萼片分支维管束, 萼片主维管束由10个原生维管束围绕心

皮分布, 由果柄延伸至果萼处, 萼片主维管束分支形成萼片分支维管束, 萼片分支维管束反复分支呈网状分布并向果皮延伸(Zhang等2004)。萼片维管束是果实膨大生长所需养分和水分运输的主要通道。心皮维管束是朝种子方向运送营养物质的通道, 由心皮背维管束和心皮中央维管束组成, 两者在雌蕊的花柱处交合(图1)。

2 苹果果实不同发育时期水分运输示踪分析

从染料在果实维管束中的分布情况来看, 幼果期苹果在染液引入1 h后, 萼片主维管束最先有

染液分布(图2-A), 3 h之后, 花托维管束、萼片分支维管束、心皮背维管束和心皮中央维管束也逐渐有染液分布(图2-B、C), 从横切图可以清晰的看到被染液染色的10个维管束横切面及花托维管束沿果皮呈现的一个明显圈状。染色程度随着时间的推移逐渐加深(图2-D), 果实中被染液充塞的维管束分布密集且规则, 说明幼果期各类维管束的运输能力较强。果实进入着色期后, 维管束染色范

围缩小, 染液主要分布在萼片主维管束和部分萼片分支维管束中, 花托维管束、心皮维管束鲜见分布, 且染色程度较幼果期浅(图2-E~H)。在果实成熟期, 只有萼片主维管束有极少量染液分布, 其余维管束无染液分布(图2-I~K), 染液经果柄进入后在梗洼处大量积聚, 呈团状扩散(图2-L), 说明随着果实的成熟, 维管束的运输能力下降, 主要通过细胞间隙进行扩散运输。

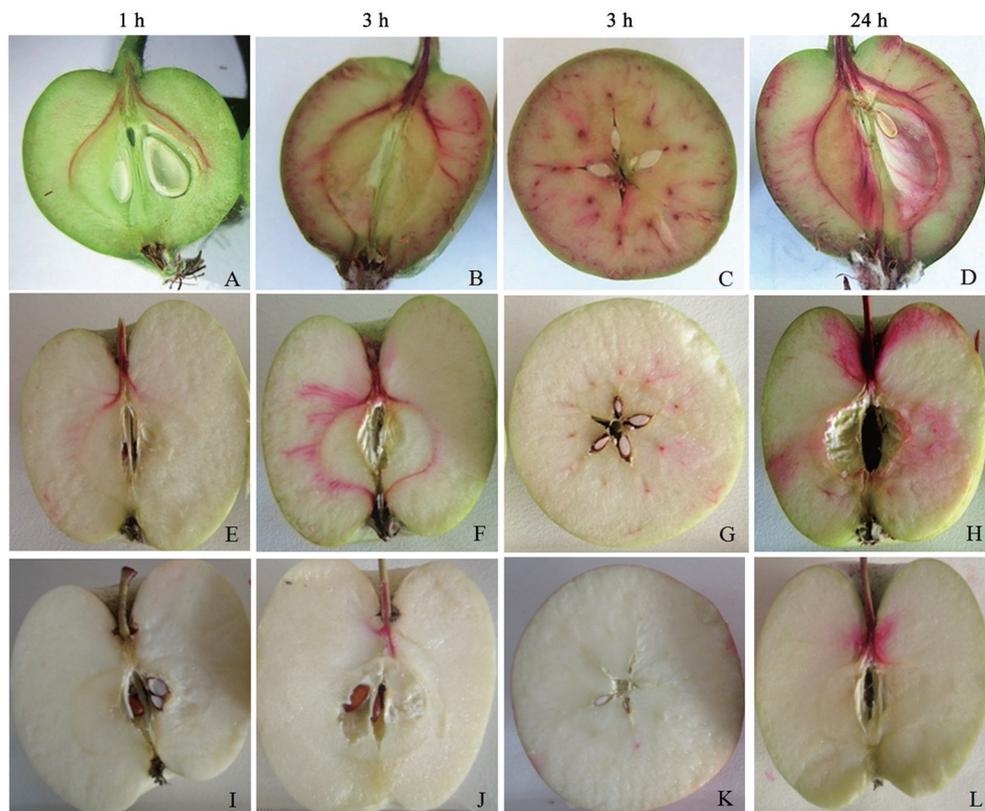


图2 苹果果实不同发育期染料在果实中分布

Fig.2 The distribution of dye for apple fruit in different development periods

A~D: 幼果期; E~H: 着色期; I~L: 成熟期。各小图中除C、G、K为横切, 其他均为纵切。

在苹果果实幼果期, 萼片维管束中染液分布最多, 水分运输速率也最快, 运输速率最高可达 $3.1 \text{ cm} \cdot \text{h}^{-1}$ (表1)。果实进入着色期, 水分运输速率逐渐下降, 最高运输速率为 $2.34 \text{ cm} \cdot \text{h}^{-1}$ 。成熟期果实萼片维管束水分运输速率最低, 几乎不进行水分运输, 最高速率只有 $0.32 \text{ cm} \cdot \text{h}^{-1}$ 。

3 苹果果实不同发育时期萼片维管束解剖结构

石蜡切片观察苹果果实萼片维管束显微结构, 结果(图3)表明: 萼片主维管束中由木质部和韧皮

部构成的维管束组数较多, 外形为半月形, 萼片主维管束中木质部导管及薄壁细胞分布规则, 呈辐射状排列(图3-A)。萼片分支维管束中维管束组数较少, 外形近卵圆形(图3-B)。

幼果期果实, 萼片主维管束及分支维管束形态结构完整, 木质部导管排列规则, 导管壁清晰可见(图3-A、B)。着色期果实, 果肉细胞及木质部薄壁细胞的膨大, 将萼片主维管束由半月形挤压成弯月形, 并使得部分维管束离散, 尤其木质部导管

表1 苹果果实不同发育期萼片维管束染液运输速率
Table 1 The transportation rate of dye in sepal bundles for apple fruit in different development periods

果实发育时期	运输速率/cm·h ⁻¹
幼果期	3.10
着色期	2.34
成熟期	0.32

间彼此分离、错位(图3-C)。果实进入成熟期后, 膨大的薄壁细胞将萼片主维管束挤压得扭曲变形呈不规则线条状, 维管束结构严重破坏支离破碎(图3-E), 从维管束的纵切面可以看到有的维管束边缘部分发生了断裂(图3-G), 有的维管束已整体断裂分成几截(图3-H)。萼片分支维管束结构简单, 细胞横向膨大对其损伤较小, 着色期、成熟期

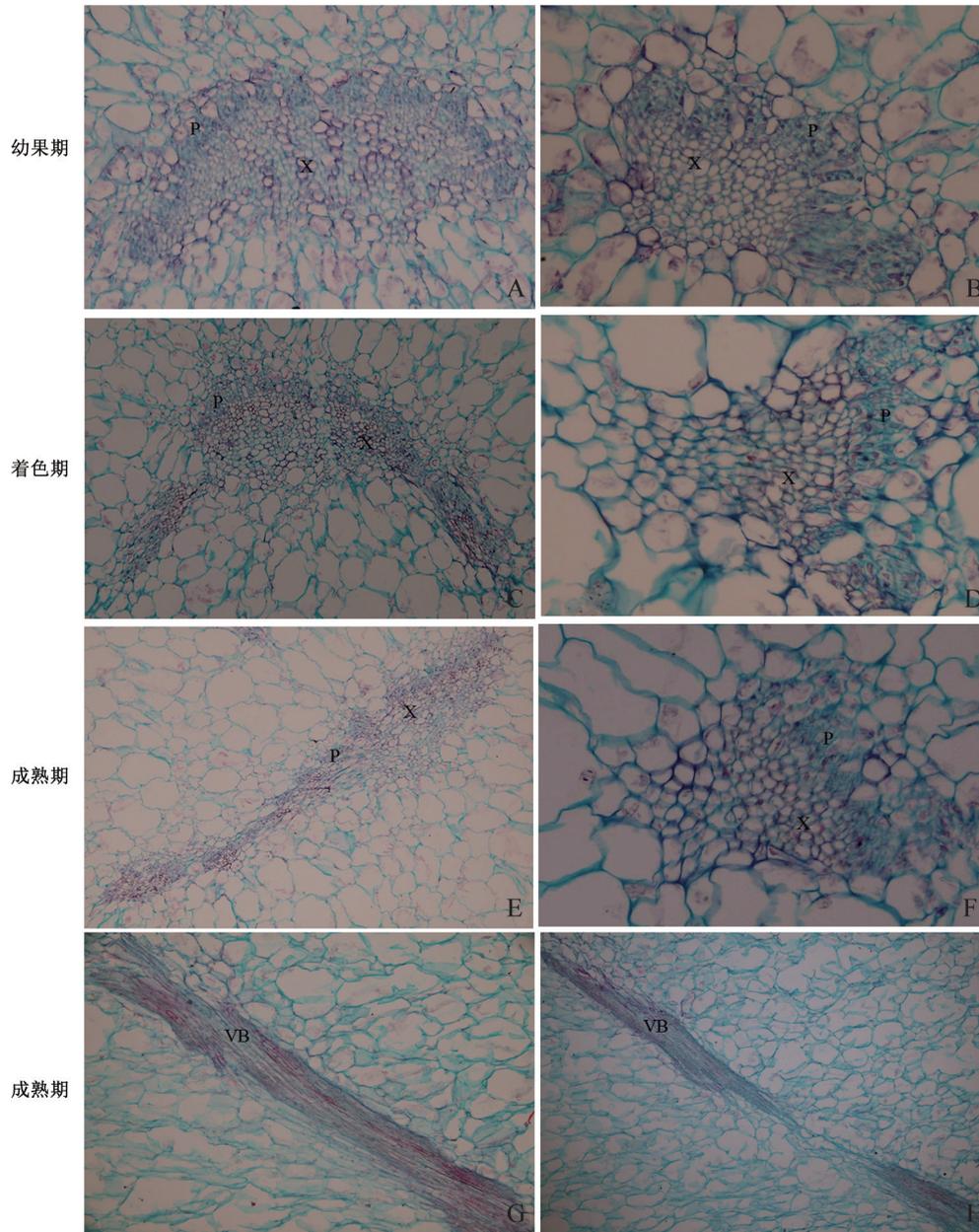


图3 不同发育时期苹果果实萼片维管束解剖结构

Fig.3 Anatomical structure of sepal bundles of apple fruit in different development periods

A、C、E: 萼片主维管束横切(×100); B、D、F: 萼片分支维管束横切(×200); G: 萼片主维管束纵切(×100); H: 萼片主维管束纵切(×40)。P: 韧皮部; X: 木质部; VB: 维管束。

的萼片分支维管束形态结构横向观察时近乎完整(图3-D、F)。

讨 论

果实中存在着呈网状分布的维管束,维管束是果实水分和营养物质运输的主要通道,果实生长过程中,通过维管束“液流”不断从树体吸收水分,同时吸收矿质营养、碳水化合物等(郝燕燕2004)。早在上世纪60年代开始,就有染料示踪研究植物维管束运输的报道(赵珍美和王璞1989;谢兆森等2011,2012)。本试验以酸性品红(分子量585.54,为大分子染料,具有质膜不透性,可作维管束木质部导管水分运输的示踪研究)作示踪剂,通过染料示踪研究发现,苹果果实幼果期时,维管束染液分布最广、染色最深,水分运输速率最快,水分先通过萼片主维管束纵向运输至果实内,之后花托维管束、萼片分支维管束及心皮维管束也参与其中,将水分运至果实各个部位。着色期果实,染液染色范围缩小,水分运输速率下降,维管束运输能力减弱。果实发育至成熟期,染液在梗洼处积聚呈团状扩散,维管束在此阶段近乎停止运输。在对番茄、猕猴桃、葡萄等果实的水分运输途径进行研究也发现,随着果实的生长发育,果实木质部运输效率下降。通过研究番茄水分与干物质积累发现,番茄果实发育期间,经木质部运输的水分由8%~15%到成熟期时下降至1%~2%,此时所需要的水分主要来源于韧皮部(Ho等1987;Mingo等2003)。

有人认为随着果实的发育,果实与植株间的木质部连接发生了中断(Van Ieperen等2003)。还有人认为果实维管束中木质部结构和功能的丧失导致木质部运输速率下降(Bondada等2005)。谢兆森等(2012)研究表明,葡萄果实周缘维管束木质部在果实转色后导管破裂,这可能是导致维管束水分运输效率下降的直接原因。本试验通过对不同发育期苹果果实示踪染液分布、水分运输速率变化及维管束解剖结构综合分析,认为幼果期果实各类维管束系统连成一体,且形态结构完整,水分运输速率最高,染色范围分布最广。着色期果实,果肉细胞及木质部薄壁细胞的膨大,将萼片主维管束挤压变形,使部分维管束离散,导管间错位,失去协作功能,降低了水分运输速率。成熟期果实萼片主维管束横切解剖结构观察发现,膨大的

细胞将维管束挤压得严重变形,支离破碎结构松散。纵切解剖结构观察发现维管束纵向发生了部分断裂或整体断裂,这种断裂可能是由果实横向、纵向膨大对维管束所产生的拉力造成的。染料大分子具有质膜不透性,染液在梗洼处大量积聚(图2-L),也证明了维管束结构发生破裂。果实的体积膨大,前期靠细胞迅速分裂、细胞数目的增多,后期靠细胞体积的膨大。果实发育后期,木质部薄壁细胞及果肉细胞膨大产生的横向挤压力及纵向拉伸力使维管束结构严重损伤,导致其水分运输功能逐渐下降。而萼片分支维管束结构简单,细胞膨大对其损伤较小,但萼片主维管束运输功能的丧失,使萼片分支维管束失去水分供应源头,也无法进行水分运输。

参考文献

- 郝燕燕(2004). 苹果果实日烧发生机理及果皮抗光氧化特性的研究 [博士论文]. 北京: 中国农业大学
- 郝燕燕, 赵丽琴, 张鹏飞, 张旭, 郝大山, 刘和, 卢贵宾(2013). 枣离体果实水分吸收与质外体运输的研究. 园艺学报, 40 (3): 433~440
- 谢兆森, 曹红梅, 李勃, 李为福, 许文平, 王世平(2012). 巨峰葡萄果实不同发育期维管束水分运输变化. 中国农业科学, 45 (1): 111~117
- 谢兆森, 曹红梅, 刘爱玲, 王博, 王世平(2011). 根域限制对葡萄果实不同发育期维管束水分运输的影响. 植物生理学报, 47 (9): 899~903
- 杨虎彪, 李晓霞, 罗丽娟(2009). 植物石蜡制片中透明和脱蜡技术的改良. 植物学报, 44 (2): 230~235
- 张琚, 刘志民, 马焕普, 马少鹏(2009). 桃果实维管束的分布及解剖研究. 园艺学报, 36 (5): 639~646
- 赵珍美, 王璞(1989). 水分从玉米根端输往体内途径的探讨. 作物学报, 15 (4): 289~296
- Bondada BR, Matthews MA, Shackel KA (2005). Functional xylem in the post-veraison grape berry. J Exp Bot, 56 (421): 2949~2957
- Choat B, Gambetta GA, Shackel KA, Matthews MA (2009). Vascular function in grape berries across development and its relevance to apparent hydraulic isolation. Plant Physiol, 151: 1677~1687
- Coombe BG, McCarthy MG (2000). Dynamics of berry growth and physiology of ripening. Aust J Grape Wine Res, 6: 131~135
- Ho LC, Grange RI, Picken AJ (1987). An analysis of the accumulation of water and dry matter in tomato fruit. Plant Cell Environ, 10: 157~162
- Mingo DM, Bacon MA, Davies WJ (2003). Non-hydraulic regulation of fruit growth in tomato plants (*Lycopersicon esculentum* cv. Solairo) growing in drying soil. J Exp Bot, 54: 1205~1212
- Van Ieperen W, Volkov VS, Van Meeteren U (2003). Distribution of xylem hydraulic resistance in fruiting truss of tomato influenced by water stress. J Exp Bot, 54: 317~324
- Zhang LY, Peng YB, Pelleschi-Travier S, Fan Y, Lu YF, Lu YM, Gao XP, Shen YY, Delrot S, Zhang DP (2004). Evidence for apoplasmic phloem unloading in developing apple fruit. Plant Physiol, 135: 574~586