

## 研究报告 Original Papers

## 蓝莓果实不同发育期维管束解剖结构与水分运输变化

谢兆森\*, 杜鸿儒, 项殿芳, 齐永顺

河北科技师范学院园艺科技学院, 河北秦皇岛066600

**摘要:** 本文通过研究蓝莓果实不同发育期果实维管束解剖结构和水分运输变化, 并结合果实生长动态与糖酸积累规律, 揭示蓝莓果实不同发育期果实水分运输变化与果实生长和结构的关系。以‘蓝丰’蓝莓果实为试验材料, 采用石蜡切片法、染料示踪法、品质分析和动态观察法, 研究蓝莓果实不同发育期果实维管束水分运输规律。结果表明蓝莓果实横径呈双S曲线生长, 在果实第1次快速生长期(Stage I), 果实维管束染色范围最大, 水分运输速率也最大, 但从果实进入生长停滞期(Stage II)后, 果实维管束水分运输速率下降, 果实染色范围下降, 在果实进入第2次快速生长期后(Stage III), 果实中央维管束水分运输速率比生长滞后期稍有增加, 但心皮主维管束运输速率下降, 在果实发育成熟期(Stage IV), 果实维管束染色范围最小, 果实维管束水分运输速率也最低。从果实解剖结构来看, 在蓝莓果实整个生长过程中, 维管束结构都保持完整, 但中央维管束和心皮主维管束周围的薄壁细胞和果肉细胞在进入第2次快速生长期(Stage II)后发生破裂, 同时该时期果实内糖分积累增加, 有机酸含量下降。综上所述, 在蓝莓果实发育过程中, 维管束结构虽然保持完整, 但周围薄壁细胞和果肉细胞的破裂能够引起果实水分运输速率下降。

**关键词:** 蓝莓; 果实; 维管束; 水分运输

水分是植物光合产物、矿质营养、激素等物质的运输载体, 同时水分又参与到植物各项生理生化活动中, 因此水分与植物生长发育的每一项生理生化活动都密切相关(Becker和Knoche 2011)。对于果树而言, 果实生长与品质形成是生产者最为关注的内容, 水分在果实生长与品质建成过程中所发挥的重要作用一直是果树研究的热点(Zhang和Keller 2015)。对葡萄的研究发现, 随着果实的发育进入转色期后, 水分进入果实的途径从木质部变为韧皮部(Zhang和Keller 2017)。郝燕燕等(2013)发现枣果实膨大生长期, 果实维管束水分运输效率较高, 是水分进入果实的主要通道, 但进入着色期后, 枣果实心皮维管束运输功能丧失。王艳芳等(2015)在苹果上研究发现, 苹果果实不同发育期水分运输效率和维管束解剖结构都发生了变化, 着色期后维管束运输效率下降, 在果实发育后期, 膨大的薄壁细胞将维管束挤压变形, 导致维管束结构严重破坏, 从而引起运输功能下降。Clearwater等(2012)研究发现在猕猴桃果实发育后期, 木质部功能丧失, 韧皮部成为水分运输的主要通道, 同时还观察到水分可以通过木质部回流至枝条中。

蓝莓为杜鹃花科(Ericaceae)越橘属(*Vaccinium*)植物, 果实为浆果, 富含丰富的花青素, 具有较高

的营养价值与保健价值。作为一种新兴水果, 引入我国伊始, 在果实品质方面已有大量的研究, 主要集中在花青素合成、糖分积累与营养物质含量等方面(刘红锦等2009; 李亚东等2008), 但对果实解剖结构尤其是水分与物质运输通道结构的研究还未见报道。蓝莓果实为非呼吸跃变型果实, 果实膨大生长与果实细胞吸水膨胀密切相关, 因此果实内的水分运输状况是影响蓝莓果实生长与品质的关键因素。本文从蓝莓果实不同发育期维管束水分运输规律变化入手, 并结合蓝莓果实生长动态、糖酸积累变化、果实解剖结构等指标变化, 研究蓝莓果实不同发育期水分运输规律和影响因素, 为进一步研究蓝莓果实品质建成提供基础数据与理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

试验选取河北秦皇岛昌黎县河北科技师范学院园艺实验站内种植的7年生‘蓝丰’蓝莓(*Vaccinium*

收稿 2017-11-15 修定 2018-01-02

资助 国家自然科学基金(31470104)和河北省自然科学基金(C2018407036)。

\* 通讯作者(xiezhaosen@sina.com)。

*corymbosum* L. cv. bluecrop), 株行距为1.0 m×2.0 m, 于2017年5~7月开展实验, 选取的植株均生长健康、长势一致。

### 1.2 蓝莓果实生长测定

选定生长健壮、长势一致的蓝莓植株3株, 于盛花后7 d左右每株选取10粒果穗上中等大小、生长一致的果粒挂牌, 每隔3 d用游标卡尺测量果实横径, 根据果实横径的变化确定果实发育不同时期, 并进行采样。

### 1.3 蓝莓果实糖酸测定

采用高效液相色谱法测定蓝莓果实中糖酸成分含量。根据果径生长变化, 分别在蓝莓果实生长的第1次快速生长期(Stage I)、生长滞后期(Stage II)和第2次快速生长期(Stage III)进行取样。选取生长一致的植株5株, 每株为一重复, 每一重复取生长一致的果实30粒, 用冰壶带回实验室, -20°C冰箱冷冻保存。准确称取蓝莓果肉2 g, 并剔除果皮和种子, 冷冻研磨后倒入10 mL离心管中, 4°C下16 060×g离心15 min, 取上清液过0.22 μm水系滤膜, 滤液作为糖、酸的待测液。糖分测定使用仪器为美国DIONEX U3000高效液相色谱仪, 配有RID示差检测器, 色谱柱为Venusil XBP NH<sub>2</sub>柱(5 μm, 4.6 mm×250 mm), 流动相为乙腈:水=7:3, 柱温35°C, 进样量10 μL, 流速1 mL·min<sup>-1</sup>; 有机酸测定色谱柱为Ultimate XB-C18柱(5 μm, 4.6 mm×50 mm), 流动相为40 mmol·L<sup>-1</sup>磷酸二氢钾, 柱温35°C, 进样量20 μL, 流速0.4 mL·min<sup>-1</sup>, 检测波长208 nm。

### 1.4 染料示踪法研究蓝莓果实维管束水分运输

蓝莓果实染料示踪试验参照谢兆森等(2012)方法, 采用离体引入的方法进行, 以1%的品红溶液为示踪染料, 分别在果实发育的第1次快速生长期(Stage I)、生长滞后期(Stage II)、第2次快速生长期(Stage III)和成熟期(Stage V)进行采样。分别选取生长健壮、长势一致的植株3株, 每株选取树冠上部外围果穗3个, 每一果穗选取5粒生长中等无病虫害果粒, 采后立即将果实带果柄插入装有品红染料的离心管内, 每个离心管加入2.8 mL染液, 并记录时间, 5 h后结束实验, 将染色果实用双面刀片进行纵切和横切, 观察果实维管束染色部位, 并测定果实中央维管束和心皮主维管束染色距离, 同时用数码相机拍照。

### 1.5 蓝莓果实解剖结构观察

蓝莓果实解剖结构观察采用石蜡切片法。分别在果实发育的第1次快速生长期(Stage I)、生长滞后期(Stage II)、第2次快速生长期(Stage III)和成熟期(Stage V)进行采样。选取树冠上部外围果穗上生长中等无病虫害果粒, 选取果实不同部位进行取样, 切成1.0 cm×0.5 cm方块, 用FAA固定液固定。参照谢兆森等(2011)方法, 选取固定材料制作石蜡切片, 切片厚度为8~10 μm, 染色用1%番红水溶液和0.5%固绿双重染色, 然后在蔡司显微镜下观察并测量。

### 1.6 数据分析

用SPSS 17.0软件进行单因素方差分析, 并使用Microsoft Excel 2010进行作图。

## 2 实验结果

### 2.1 蓝莓果实生长动态

从图1可以看出, 蓝莓果实横径生长呈双S形曲线, 可以划分4个时期, 第1次快速生长期(Stage I), 从坐果完成后持续30 d左右, 随之进入生长停滞期(Stage II), 该时期大约10 d左右, 在该生长期, 果实颜色由绿色转浅黄色, 生长停滞期结束后, 果实进入第2次快速生长期(Stage III), 该时期果实开始第二次膨大生长, 同时果实颜色由浅黄色逐步转变成蓝紫色, 该生长期持续大约20 d左右, 果实完成着色后, 果实横径生长减缓直至果实成熟(Stage IV)。

### 2.2 蓝莓果实不同发育期果实糖酸含量变化

从果实发育的4个时期糖酸含量变化来看(表1), 蓝莓果实主要积累果糖和葡萄糖为主, 蔗糖含量

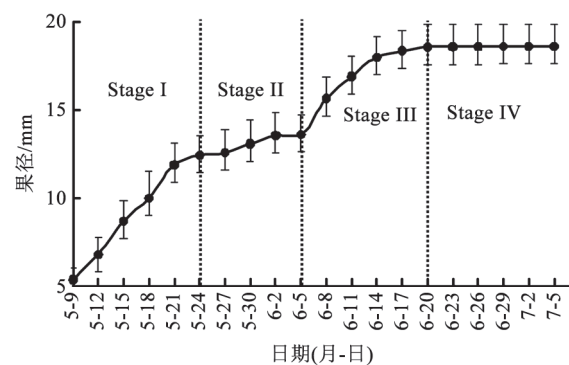


图1 ‘蓝丰’蓝莓果径变化

Fig.1 Diameter change of blueberry fruit cross section

表1 蓝莓果实不同发育期果实糖酸含量

Table 1 Contents of different kinds of sugar and organic acids in blueberry fruit during different fruit growth and development stages

果实发育期	葡萄糖/ mg·g <sup>-1</sup> (FW)	果糖/ mg·g <sup>-1</sup> (FW)	蔗糖/ mg·g <sup>-1</sup> (FW)	可溶性固形 物含量/Brix	柠檬酸/ mg·g <sup>-1</sup> (FW)	酒石酸/ mg·g <sup>-1</sup> (FW)	苹果酸/ mg·g <sup>-1</sup> (FW)
Stage I	6.78±0.26	7.14±0.32	0.11±0.02	3.78±0.23	18.39±0.87	0.51±0.04	2.89±0.06
Stage II	26.83±0.98	27.26±0.85	—	6.65±0.36	10.87±0.64	0.21±0.03	1.37±0.09
Stage III	36.59±1.03	37.53±1.17	—	9.36±0.76	5.34±0.76	0.10±0.01	0.62±0.01
Stage IV	38.95±1.21	39.78±1.67	—	9.97±0.89	4.94±0.54	0.11±0.01	0.58±0.01

极微,只是在果实的第1次快速生长期(Stage I),可以检测到蔗糖,且含量只有0.11 mg·g<sup>-1</sup>(FW),在果实生长停滞期(Stage II)和第2次快速生长期(Stage III)都没有检测到蔗糖。随着果实的生长,尤其是进入第2次快速生长期(Stage III)后,葡萄糖和果糖含量增加最大,分别达到36.59和37.53 mg·g<sup>-1</sup>(FW)。果实糖分含量和可溶性固形物含量在果实成熟期达到最大,其中可溶性固形物含量9.97。从蓝莓果实发育过程中有机酸含量来看,在果实的第1次快速生长期有机酸含量最高,主要的有机酸种类为柠檬酸、苹果酸和酒石酸,其中柠檬酸含量最高,苹果酸次之,酒石酸最低;随着果实转色成熟,蓝莓果实有机酸含量逐渐下降,在果实成熟(Stage IV)时含量最低,但3种有机酸含量仍然是柠檬酸含量最高,苹果酸次之,酒石酸最低。

### 2.3 蓝莓果实解剖结构与维管束分布

蓝莓果实为小浆果,果实表皮有2~3层细胞组成(图2-A),最外层表皮细胞为长方形,细胞大小一致,且排列紧密,第2层表皮细胞形状多为不规则四边形或五边形,细胞体积明显大于外层表皮细胞,但比相邻的果肉细胞体积小,第3层表皮细胞比第2层表皮细胞体积较大,多与相邻的果肉细胞形状相似,为不规则圆形(图2-B);蓝莓果实果肉细胞多为圆形和近圆形,其中与果实表皮相邻的果肉细胞体积较小,果实果肉中部细胞最大,靠近心室的果肉细胞最小(图2-A),果肉细胞中含有一定数量的石细胞,石细胞细胞壁增厚,有明显的孔纹,细胞内部中空(图2-J)。

根据维管束在蓝莓果实的分布位置与结构不同,可以划分为心皮主维管束(图2-C)、心皮侧维管束(图2-D)、中央维管束(图2-E)、胎座维管束(图2-G和H;图3-A)。果柄维管束进入果实内部后

在果实顶端形成9~11条心皮主维管束(图3-B和C),心皮主维管束分布在果肉中,并沿果皮方向延伸(图3-B),在心皮主维管束上可见1~2条分支维管束,为心皮侧维管束(图3-D;图2-D),中央维管束沿果柄方向垂直延伸进入果实内,并形成分支进入果实各心室(图2-G和H),蓝莓果实有心室5~7个,心室可见种子分布(图2-F),心皮为1层厚壁组织细胞(图2-I),每心室都与中央维管束相连(图2-G和H),形成5~7条胎座维管束(图2-G;图3-A和B)。

### 2.4 蓝莓果实不同发育期水分运输变化

从不同发育期果实维管束中染料运输与分布来看,蓝莓果实维管束染色范围最大的时期为果实第1次快速生长期(Stage I),该时期果实颜色为绿色,果皮覆有果粉(图4-A),果实中央维管束、心皮主维管束、心皮侧维管束、胎座维管束都被染色,且随着水分在果肉细胞的扩散,果肉细胞也被染色,同时染料溶液在蓝莓中央维管束和心皮主维管束运输速率显著高于其他3个发育期(图4-E和I;表2);在果实进入生长停滞期(Stage II)后,果实颜色变浅黄色(图4-B),该时期蓝莓果实中的中央维管束、心皮主维管束、心皮侧维管束染色范围较果实的第1次快速生长期(Stage I)缩小,同时染料运输速率也降低(图4-F和G;表2);果实进入第2次快速生长期(Stage III)后,该时期果实颜色由紫红色逐渐转为蓝紫色(图4-C),果实中央维管束和心皮维管束染色范围继续下降,在心皮侧维管束中未见染料分布,该时期中央维管束染料运输速率比果实生长停滞期高,但心皮主维管束染料运输速率低于生长停滞期(图4-G和K;表2);在果实完全成熟后,果实颜色为蓝紫色(图4-D),该时期染料在中央维管束和心皮主维管束中染色范围最小,同时染料运输速率也最低(图4-H和L;表2)。

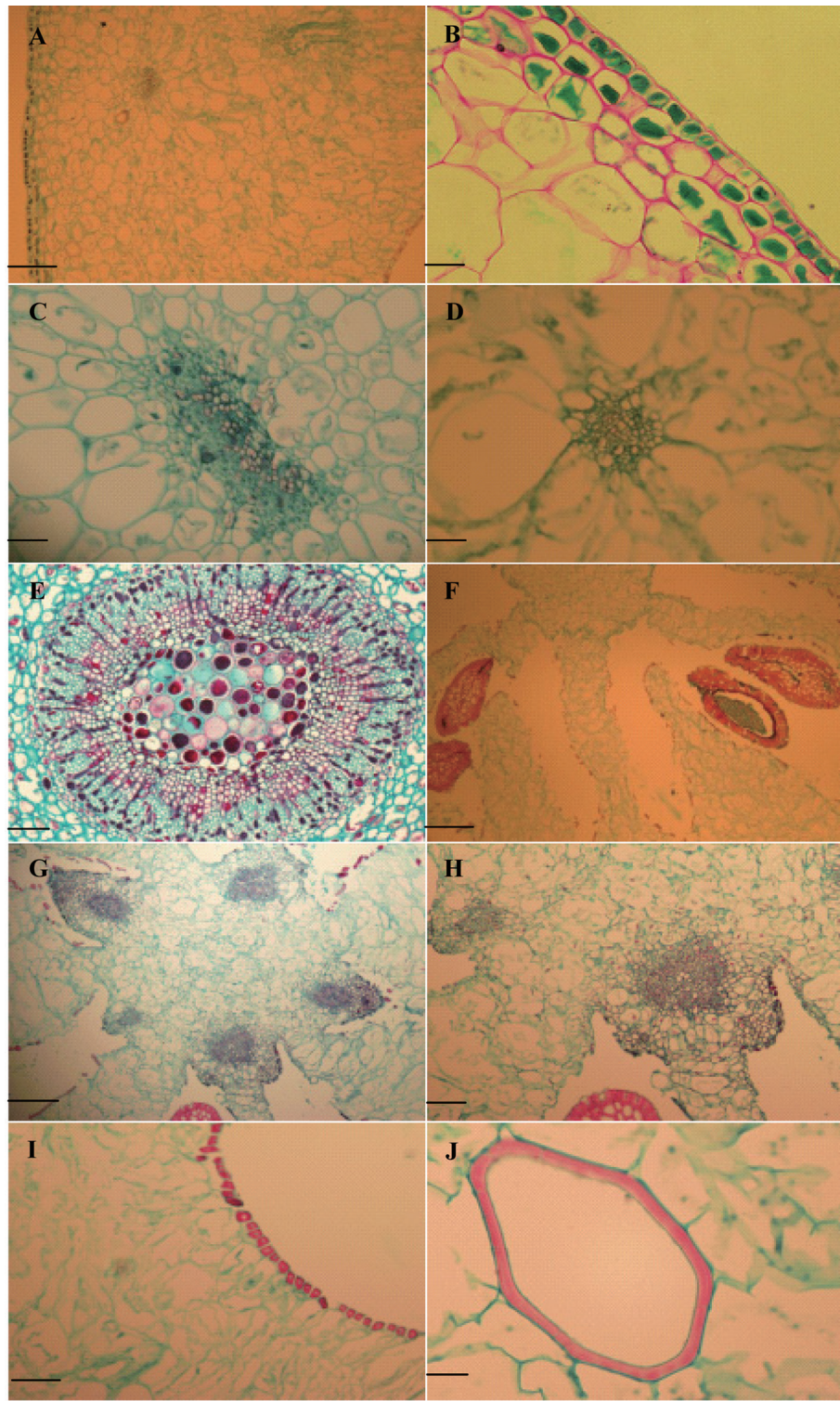


图2 蓝莓果实解剖结构

Fig.2 Anatomical structure of blueberry fruit

A: 蓝莓果皮与果肉组织结构(横切); B: 蓝莓果实表皮组织结构(横切); C: 蓝莓心皮主维管束组织结构(横切); D: 蓝莓心皮侧维管束结构(横切); E: 蓝莓中央维管束组织结构(横切); F: 蓝莓心室和种子组织结构(横切); G和H: 蓝莓胎座维管束组织结构(横切); I: 蓝莓心皮厚壁细胞(横切); J: 蓝莓果肉中石细胞。图中标尺A和F: 200  $\mu\text{m}$ ; G和I: 100  $\mu\text{m}$ ; E和H: 40  $\mu\text{m}$ ; B、C、D、J: 20  $\mu\text{m}$ 。

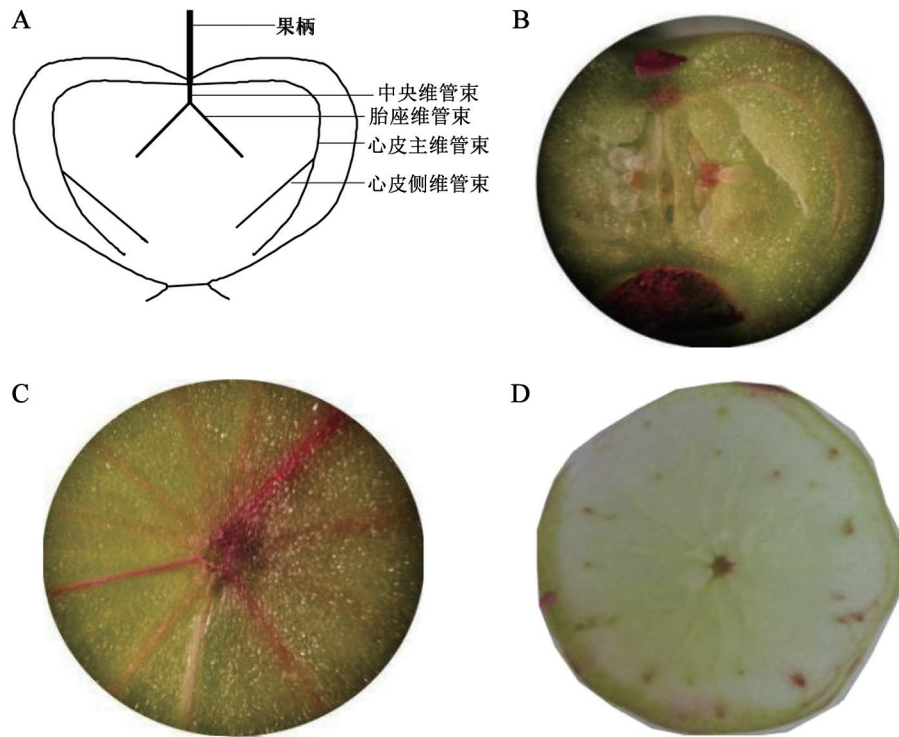


图3 蓝莓果实内维管束分布

Fig.3 Distribution of vascular bundles in blueberry fruit

A: 蓝莓果实中不同类型维管束分布示意图; B: 蓝莓果实中部纵切结构, 可见果实胎座维管束、心皮维管束; C: 蓝莓与果柄相连处横切结构, 可见心皮主维管束在果实顶端的分布; D: 蓝莓果实中部横切, 可见果实中央维管束、心皮主维管束和心皮侧维管束在果实中的分布。

## 2.5 蓝莓果实不同发育期果实维管束结构变化

从蓝莓果实不同发育期维管束石蜡切片结构观察来看(图5), 蓝莓果实中央维管束呈圆形或椭圆形, 为典型的周韧维管束, 韧皮部环绕着木质部分布, 木质部环绕着维管束中心的薄壁细胞呈束状辐射排列(图5-A、D、G和J), 在第1次快速生长期(Stage I), 中央维管束四周的果肉薄壁细胞和果肉细胞体积最小(图5-A), 随着果实发育, 果实中央维管束中木质部横截面积增加, 四周薄壁细胞和果肉细胞体积也随之增加(图5-D), 但在果实第2次快速生长期(Stage III)中央维管束韧皮部面积达到最大, 这对满足该时期果实水分供应有利(图5-G); 果实心皮主维管束是由2~3个维管束组成的维管束群(图5-B、E、H和K), 随着果实发育, 心皮主维管束的横截面积增加, 果实成熟期心皮主维管束面积最大(图5-K), 心皮主维管束周围的中果皮薄壁细胞在第1次快速生长期(Stage I)和生长滞后期(Stage II)都能保持结构完整(图5-B和E), 而进入到

第2次快速生长期(Stage III)和成熟期(Stage IV)薄壁细胞逐渐破裂, 但维管束结构仍然保持完整(图5-H和K)。蓝莓果实心皮侧维管束是心皮主维管束的分支, 在果实发育的第1次快速生长期(Stage I)呈近圆形(图5-C), 但随着果实发育, 心皮侧维管束形状逐渐变形, 呈不规则形状(图5-F、I和L), 这可能因为果实发育过程中, 其受到周围果肉细胞挤压变形有关, 且在第2次快速生长期(Stage III)和成熟期(Stage IV)周围果肉细胞也出现破裂现象(图5-I和L), 果肉细胞破裂后会导致果实膨压下降, 驱动水分进入果实的水势差下降, 从而引起木质部水分运输效率下降。

## 3 讨论

蓝莓果径生长呈典型的双S曲线模型, 在蓝莓果实两次快速生长时期, 果实维管束木质部水分运输效率发生了变化, 木质部导管作为水分运输的主要通道在果实第2次快速生长期(Stage III)水

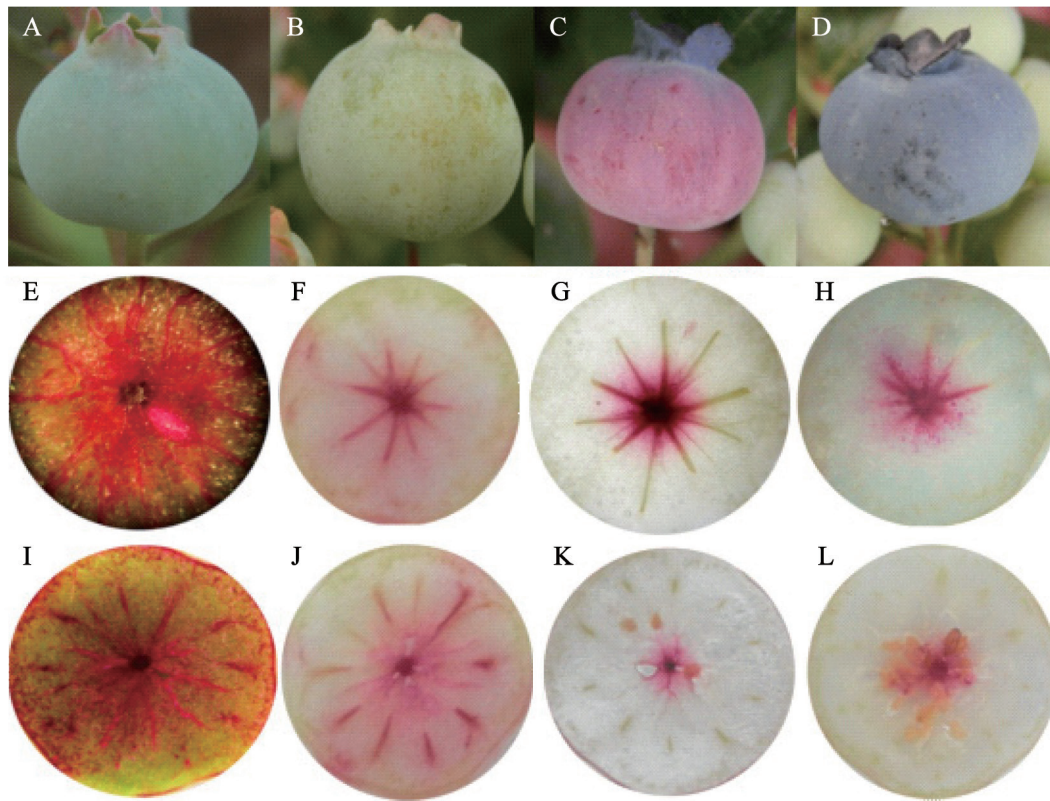


图4 蓝莓果实不同发育时期染料在果实中的分布

Fig.4 Distribution of dye in blueberry fruit during different growth and development stages

A~D: 分别为果实第1次快速生长期(Stage I)、生长停滞期(Stage II)、第2次快速生长期(Stage III)、果实成熟期(Stage IV)果实外观形态; E和I: 果实第1次快速生长期(Stage I)染料在果实中的分布情况; F和J: 果实生长停滞期(Stage II)染料在果实中的分布情况; G和K: 果实第2次快速生长期(Stage III)染料在果实中的分布情况; H和L: 果实成熟期(Stage IV)染料在果实中的分布情况。

表2 蓝莓果实不同发育期不同类型维管束染料运输速率

Table 2 Speed of dye transport in different kinds of vascular bundles of blueberry fruit during different growth and development stages

维管束类型	Stage I	Stage II	Stage III	Stage IV
中央维管束	0.54±0.04 <sup>a</sup>	0.27±0.03 <sup>b</sup>	0.31±0.02 <sup>b</sup>	0.06±0.004 <sup>c</sup>
心皮主维管束	0.47±0.05 <sup>a</sup>	0.26±0.02 <sup>b</sup>	0.21±0.01 <sup>b</sup>	0.04±0.001 <sup>c</sup>

表格同行数据后不同英文字母表示在 $P<0.05$ 水平上存在差异。

分运输效率下降, 尽管在这一时期果实中的糖分积累增加, 且果实第2次快速生长也需要水分的参与, 这暗示着水分进入蓝莓果实的运输途径发生了转变。对葡萄的研究表明, 葡萄在果实转色后木质部运输效率下降, 水分进入果实主要通过韧皮部途径(Hall等2011; Keller和Shrestha 2014)。Shackel等(1991)在番茄上研究也发现, 在果实成熟期果实所需要的水分主要经韧皮部运输至果实。

在猕猴桃(Hall等2013)、枣(郝燕燕等2013; 王保明等2014)和苹果(王艳芳等2015)等果实研究上也得到相似的结论。Morandi等(2001)认为果实内木质部水分运输主要是满足果实水分蒸腾所需, 而随着果实的发育, 尤其是果实发育后期, 果实蒸腾速率下降, 因此韧皮部在维持果实水分平衡中逐渐发挥更大的作用。蓝莓果实在转色后果皮覆盖的果粉逐渐增厚, 果粉对减少果实水分蒸发与水分

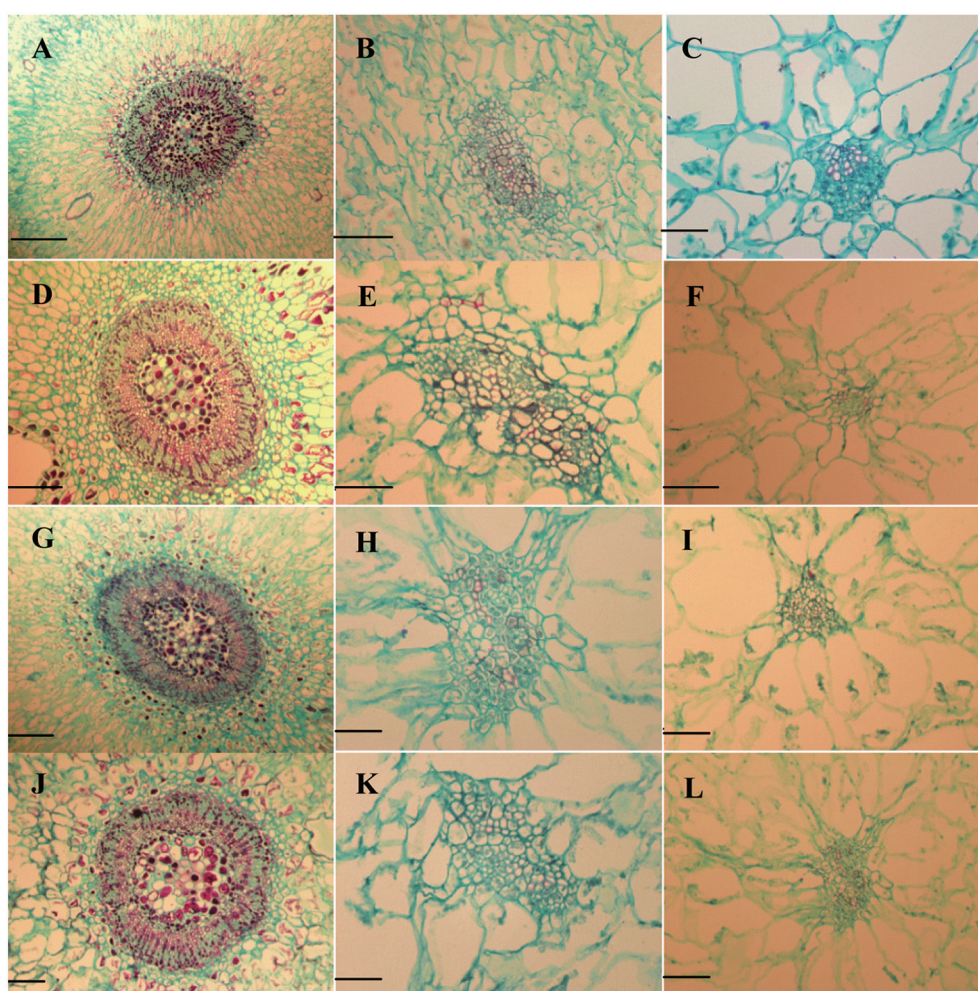


图5 蓝莓果实不同发育期果实维管束解剖结构

Fig.5 Anatomical structure of vascular bundles in blueberry fruit during different fruit growth and development stages

A、B和C: 蓝莓果实第1次快速生长期(Stage I)中央维管束、心皮主维管束、心皮侧维管束解剖结构; D、E和F: 蓝莓果实生长停滞期(Stage II)中央维管束、心皮主维管束、心皮侧维管束解剖结构; G、H和I: 蓝莓果实第2次快速生长期(Stage III)中央维管束、心皮主维管束、心皮侧维管束解剖结构; J、K和L: 蓝莓果实第1次快速生长期(Stage IV)中央维管束、心皮主维管束、心皮侧维管束解剖结构; 图中标尺C为20  $\mu\text{m}$ , 其他为40  $\mu\text{m}$ 。

平衡起着重要的作用。在本文中我们还发现尽管蓝莓果实中的维管束结构在果实整个发育期能够保持完整, 但是维管束周围的薄壁细胞和果肉细胞出现破裂现象, 这可能导致果实细胞膨压下降, 水势增加, 引起果实木质部与果肉细胞间的水势差下降, 进而引起水分进入果实的水势驱动力下降。Clearwater等(2012)在研究猕猴桃成熟期果实水分运输时发现, 在果实发育后期, 果实维管束运输速率下降, 但木质部仍然在行使水分运输的功能, 但运输效率下降, 并认为该时期韧皮部和木质部对果实水分运输的贡献相当。

本文通过石蜡切片法观察了果实不同发育时期蓝莓果实维管束结构的变化, 在果实的整个发育期, 蓝莓果实内维管束木质部结构仍然保持完整, 这也与人们在葡萄果实上的研究结果存在差异(Bondada等2005)。对于果实发育后期水分运输效率下降的原因, 目前人们有3种观点, 一种观点认为由于木质部结构变化导致功能丧失, 另外一种观点认为由于果实内外水势差发生变化, 导致水分进入果实的驱动力下降, 还有一种观点认为由于果实发育后期果实木质部水分运输的阻力增大所致(Chatelet等2008a, b; Keller和Shrestha 2014;

Keller等2015)。从蓝莓果实糖酸积累的规律来看,果实发育的前期主要积累有机酸,随着果实进入第2次快速生长期,蓝莓果实中有机酸含量下降,糖分积累增加,糖分作为细胞质内主要的溶质在调控细胞内外水势差方面起着重要的作用,也对水分进出果实起着调控作用,同时蓝莓的两次膨大生长的原因也不同,第1次是因为细胞分裂引起,第2次是由细胞膨大生长所导致,糖分在果肉细胞膨大生长过程中还能作为能量物质参与果实膨大生长中去,因此果实内复杂的生理代谢和生长活动的变化对水分运输起到调控作用,但其中的机理还需进一步研究。

综上所述,本文通过染料示踪法揭示了蓝莓不同发育期果实维管束水分运输规律,从解剖结构观察上进一步研究表明蓝莓果实发育后期维管束结构仍然保持完整,引起果实水分运输效率下降的原因可能与果实生理代谢活动变化及维管束周围薄壁细胞和果肉细胞破裂引起的果实水势变化有关,但对引起蓝莓果实不同发育期维管束木质部水分运输变化的生理机制还需进一步深入研究。

### 参考文献(References)

- Becker T, Knoche M (2011). Water movement through the surfaces of the grape berry and its stem. *Am J Enol Viticult*, 62 (3): 340–350
- Bondada BR, Matthews MA, Shackel KA (2005). Functional xylem in the post-veraison grape berry. *J Exp Bot*, 56 (421): 2949–2957
- Chatelet DS, Rost TL, Matthews MA, et al (2008b). The peripheral xylem of grapevine (*Vitis vinifera*) berries. 2. Anatomy and development. *J Exp Bot*, 59 (8): 1997–2007
- Chatelet DS, Rost TL, Shackel KA, et al (2008a). The peripheral xylem of grapevine (*Vitis vinifera*). 1. Structural integrity in postveraison berries. *J Exp Bot*, 59 (8): 1987–1996
- Clearwater MJ, Luo Z, Ong SE, et al (2012). Vascular functioning and the water balance of ripening kiwifruit (*Actinidia chinensis*) berries. *J Exp Bot*, 63 (5): 1835–1847
- Hao YY, Zhao LQ, Zhang PF, et al (2013). Studies on water uptake and apoplastic transport in detached Chinese jujube fruit. *Acta Horticult Sin*, 40 (3): 433–440 (in Chinese with English abstract) [郝燕燕, 赵丽琴, 张鹏飞等(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]
- Hall AJ, Minchin PE, Clearwater MJ, et al (2013). A biophysical model of kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) berry development. *J Exp Bot*, 64 (18): 5473–5483
- Hall GE, Bondada BR, Keller M (2011). Loss of rachis cell viability is associated with ripening disorders in grapes. *J Exp Bot*, 62 (3): 1145–1153
- Keller M, Shrestha PM (2014). Solute accumulation differs in the vacuoles and apoplast of ripening grape berries. *Planta*, 239 (3): 633–642
- Keller M, Zhang Y, Shrestha PM, et al (2015). Sugar demand of ripening grape berries leads to recycling of surplus phloem water via the xylem. *Plant Cell Environ*, 38 (6): 1048–1059
- Li YD, Liu HG, Zhang ZD, et al (2008). Development status and tendency of blueberry industry in China. *China Fruits*, 11 (6): 67–71 (in Chinese) [李亚东, 刘海广, 张志东等(2008). 中国蓝莓产业现状和发展趋势. *中国果树*, 11 (6): 67–71]
- Liu HJ, Liu XL, Zhou JZ (2009). The anthocyanins extracted and antioxidant activity of blueberry. *Jiangsu J Agric Sci*, 25 (6): 1347–1350 (in Chinese with English abstract) [刘红锦, 刘小莉, 周剑忠(2009). 蓝莓中花色苷提取及其抗氧化活性研究. *江苏农业学报*, 25 (6): 1347–1350]
- Morandi B, Manfrini L, Losciale P, et al (2001). Changes in vascular and transpiration flows affect the seasonal and daily growth of kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) berry. *Ann Bot*, 105 (6): 913–923
- Shackel KA, Greve C, Labavitch JM, et al (1991). Cell turgor changes associated with ripening in tomato pericarp tissue. *Plant Physiol*, 97 (2): 814–816
- Wang BM, Ding GX, Wang XY, et al (2014). Changes of anatomical structure of xylem vessels in stalk during Huping jujube fruit development and its relationship of fruit cracking. *Sci Agric Sin*, 47 (24): 4886–4894 (in Chinese with English abstract) [王保明, 丁改秀, 王小原等(2014). 壶瓶枣果实发育过程中果柄导管形态变化与裂果的关系. *中国农业科学*, 47 (24): 4886–4894]
- Wang YF, Ye Z, Liu H, et al (2015). Changes of vascular bundles structure and water transport of apple fruit in different development period. *Plant Physiol J*, 51 (9): 1414–1418 (in Chinese with English abstract) [王艳芳, 叶淄, 刘昊等(2015). 苹果果实不同发育期维管束结构及水分运输变化. *植物生理学报*, 51 (9): 1414–1418]
- Xie ZS, Cao HM, Li Bo, et al (2012). Changes of water transportation in berry vascular bundle at different developmental phases of Kyoho grape berry. *Sci Agric Sin*, 45 (1): 111–117 (in Chinese with English abstract) [谢兆森, 曹红梅, 李勃等(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]
- Xie ZS, Cao HM, Liu AL, et al (2011). The effects of root restriction on water transport in the vascular bundle of grape fruit during different stages of development. *Plant Physiol J*, 47 (9): 899–903 (in Chinese with English abstract) [谢兆森, 曹红梅, 刘爱玲等(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]
- Zhang Y, Keller M (2015). Grape berry transpiration is determined by vapor pressure deficit, cuticular conductance, and berry size. *Am J Enol Viticult*, 66 (4): 454–462
- Zhang Y, Keller M (2017). Discharge of surplus phloem water may be required for normal grape ripening. *J Exp Bot*, 68 (3): 585–595

## The changes of anatomical structure of vascular bundles and water transport in blueberry fruit during different growth and development stages

XIE Zhao-Sen\*, DU Hong-Ru, XIANG Dian-Fang, QI Yong-Shun

*College of Horticulture Science and Technology, Hebei Normal University of Technology and Science, Qinhuangdao, Hebei 066600, China*

**Abstract:** The objective of this paper was to explore the relationship of fruit growth and structure with its water transport pathway in blueberry by examining its vascular anatomy using xylem specific dye and accumulation pattern of sugars and acids. The blueberry fruit exhibited double sigmoid growth pattern wherein the growth stage I showed rapid and highest dye uptake resulting in an intense colored fruit. Thereafter, dye uptake into the fruit declined starting at the onset of lag phase (Stage II) and was found to be lowest during ripening (Stage IV). However, the vascular bundles remained structurally intact throughout all growth stages. During the second growth (Stage III), the parenchyma and flesh cells around vascular bundle lost their integrity while sugar contents increased and organic acids declined. During the final growth stage (Stage IV), despite structural integrity of vascular bundles, water import sharply decreased into the fruit. The decline in water import into the fruit was associated with a decrease in fruit water potential possibly due to loss of viable parenchyma and flesh cells around vascular bundle.

**Key words:** blueberry; fruit; vascular bundle; water transport

---

Received 2017-11-15 Accepted 2018-01-02

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31470104) and the Natural Science Foundation of Hebei (C2018407036).

\*Corresponding author (xiezhaozen@sina.com).