

无核荔枝假种皮发育过程的研究

陈健辉, 杨俊慧, 潘坤清

(广州大学生物系, 广东广州 510405)

摘要: 无核荔枝是荔枝中较为珍贵的品系, 种子多退化, 故为无核品系。其胚珠在发育过程中由于胚囊败育而萎缩, 假种皮发生于珠脊外侧及外珠被外侧, 由于胚珠中部的表皮及表层下的几层细胞先后脱分化形成分生组织, 而在以后的发育中经历一个由“中层”假种皮发育到“平台”假种皮的过程, 当“平台”假种皮形成以后, 在其外侧边缘形成一个明显的“上翘”假种皮; 继而, 把发育缓慢的胚珠和珠柄包埋, 而形成“无核”。此外, 在其发育过程中, 外界温度对其影响较为明显: 扬花期的高温会产生大核、焦核, 低温则产生无核, 因此, 无核荔枝可能是低温敏感型。

关键词: 无核荔枝; 假种皮; 发育; 温度敏感

中图分类号: S667.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2001)04-0362-05

Study on developmental process of aril in seedless-litch

CHEN Jian-hui, YANG Jun-hui, PAN Kun-qing

(Department of Biology, Guangzhou University, Guangzhou 510405, China)

Abstract: The seedless-litchi is one of the valuable variety in *Litchi chinensis* Sonn. It has rich aril, and most of the seeds are degenerated, so it belongs to the seedless type. As the aril grew, ovule became atrophied as a result of embryo sac degeneration, the aril originates from the outside raphe and outside ovule integument, as the cells that in epidermis and under the epidermal layers of middle ovule dedifferentiated and formed the meristematic tissue. In the later period of aril's development, the aril originates from the "middle" aril to the "platform" aril, and after the "platform" aril were formed, it took shape a clearing "ascent" aril in the outside "platform" aril. After showed no obvious developmental changes, even though the aril had expanded greatly, wrapping up the underdeveloped ovule and funicle. In addition, during flowering period, the outside temperature has clear effect on seed's formation, the high temperature produce large-seeded and small-seeded fruits, and the low temperature produce seedless fruits. So the seedless-litchi may be a type of low sensitivity of temperature.

Key words: seedless-litchi; aril; development; sensiness of temperature

无核荔枝是荔枝 (*Litchi chinensis* Sonn.) 植物中的一个少见品系。在正常生长发育条件下, 果实 98% 以上完全无核; 果肉软, 带微香, 甜度中等, 且能单性结实; 部分双蒂果同时发育; 所谓“无核”是

在胚囊发育的各个阶段均可以出现败育现象, 结果导致无法形成胚; 而假种皮 (即果肉) 随果实发育而逐渐成熟, 最后成为丰厚的果肉。在花芽分化及开花期对温度有一定要求, 高于或低于其适宜温度均

收稿日期: 2000-06-29

作者简介: 陈健辉 (1966-), 男, 广东广州人, 副教授, 植物形态学专业。

会影响其正常结实,假种皮的形态也发生变化。我们通过植物解剖学、植物胚胎学等手段对该品系假种皮的发育过程与特点进行了研究,为其推广提供一个理论依据。

1 材料与方 法

观察用的无核荔枝材料,采自广东省东莞市林业科学研究所的成年植株。

按花的不同发育时期(1998年3~6月)采集花、果实,用乙醇:冰醋酸(3:1)固定液固定;花芽、花及除去果皮的果实,用爱氏苏木精整体染色,小块材料用常规石蜡法切片;较大的果实用解剖法,结合徒手切片法制片,观察。Nikon显微镜观察并摄影。

2 实验结果

无核荔枝能开花、结果,形成发达的假种皮,这

与其它桂味类型的荔枝品种^[1]无异。其假种皮从珠脊外侧及外珠被外侧发生,这种发生方式也与已经进行过研究的荔枝品种一致。这两部分假种皮发育起始时间不同步,在假种皮原基形成后,由于它们先各自以不等的速度分裂、生长;以至两者产生的假种皮高度一致。此后进入等速生长阶段,并逐渐将胚珠包围,直至发育为成熟假种皮。成熟假种皮多由薄壁细胞组成的组织,中部横切面观:厚度约36mm,具外表皮细胞和内表皮细胞两层,细胞形状为长方形,大小约 $68\mu\text{m}\times 20\mu\text{m}$;表皮细胞之内为内层细胞,内层细胞形状也为长方形,细胞一般大小约为 $75\mu\text{m}\times 38\mu\text{m}$,最大可达 $515\mu\text{m}\times 75\mu\text{m}$;纵向面观察:成熟假种皮高度约33mm,靠近果柄基部稍薄、中部厚,末端较薄,具两瓣状浅裂,并互相重叠(图1:1)。然而,由于其胚囊败育而导致胚珠萎缩,其发育进程与其它荔枝品种有所不同;其主要发育阶段的特点如下:



图 1 珠脊侧假种皮原基
Fig. 1 Showing the aril primordium in raphe



图 2 珠脊侧、珠被侧假种皮原基
Fig. 2 Showing the aril primordium in raphe and ovule integument



图 3 胚珠中部细胞脱分化形成假种皮原基
Fig. 3 Showing the cells in the middle ovule dedifferentiation formed the "middle" aril primordium



图 4 已形成的“中层”假种皮
Fig. 4 Showing the "platform" aril



图 5 已形成的“上翘”假种皮
Fig. 5 Showing "ascent" aril

2.1 假种皮的发生和发育

幼嫩珠被及珠脊在发育初期,均没有明显异常的变化。胚囊发育至四核胚囊时,珠被将珠心包围

以后,珠脊外侧近胎座一方,开始有分裂活跃的细胞产生,这部分细胞逐渐形成突起的细胞团(图1:2),并形成假种皮原基。接着,在外珠被外侧有几个

细胞明显膨大。在珠脊外侧形成宽 $36\ \mu\text{m}$ 、高 $150\ \mu\text{m}$ 的假种皮原基时,外珠被的外层有几个细胞进行分裂,开始出现假种皮原基(图 I:3,4,5)。可以看出:假种皮原基的出现是珠脊外侧的先于外珠被外侧的。

胚囊发育至成熟的八核胚囊时期以后,珠脊外侧基部的假种皮继续向外突出,同时在胚珠的中部以上的珠脊外侧,有一些细胞具明显分生特征(图 I:6,7);以后,这两部分分生细胞各自分裂形成假种皮,继而,在这两部分分生细胞的上部的细胞,在一段时间内分裂较快,形成“中层”假种皮。接着,外珠被外侧也按珠脊侧的分裂方式逐渐分裂形成“中层”假种皮(图 I:8)。经过近 1 个月,珠脊外侧的假种皮细胞已分裂出接近 20 层。此后,由于“中层”假种皮分裂较快,在胚珠纵切面观察可见在假种皮的“中层”逐渐形成一个“平台”状的结构(图 I:9),该结构的表皮层细胞具强烈的分裂能力,表皮层下方 6~8 层细胞为体积逐渐增大的薄壁细胞(图 I:10)。幼嫩的假种皮从胚珠下部(珠孔端)向胚珠上部(合点端)延伸(荔枝为倒生胚珠),胚珠逐渐被假种皮包埋。至胚珠的下部约 $1/3$ 被假种皮包埋时,假种皮已形成“上翘”的结构(图 I:11,12)。在胚珠外露 $150\ \mu\text{m}$ 时,“平台”状的假种皮与“上翘”的假种皮的连接较为厚实;该处的表皮细胞的细胞核较大,表皮下的 6~8 层细胞明显比其内层细胞大。经过几天的发育,假种皮逐渐发育形成完整的一圈,几乎把胚珠全部包围(图 I:13);此时,“平台”状的假种皮的表皮细胞的细胞壁加厚,表皮下部的 6~10 层的内层细胞染色较其它部分的细胞颜色深(图 I:14);而“上翘”的部位则不具这种现象;从横切面看,“平台”状假种皮的表皮层下方的细胞呈方形,大小可以达 $82\ \mu\text{m} \times 28\ \mu\text{m}$,中层的细胞横切面呈长圆形,具明显的胞间隙;“上翘”的假种皮细胞的横切面呈不规则型。“中层”、“平台”、“上翘”假种皮分别为在不同发育阶段分裂较快的假种皮的名称,“中层”假种皮发育形成“平台”假种皮,再由“平台”假种皮的边缘发育形成“上翘”假种皮。

从假种皮原基细胞萌动以后,至 60~85 d 时,假种皮“上翘”部分迅速增厚,从幼果的纵切面看该部分与“平台”状假种皮相连接处的细胞较小,排列较紧密(图 I:15),“上翘”部分假种皮的表皮细胞

大小从约 $28\ \mu\text{m} \times 18\ \mu\text{m}$ 增至 $68\ \mu\text{m} \times 20\ \mu\text{m}$,内层细胞大小从约 $40\ \mu\text{m} \times 22\ \mu\text{m}$ 增至 $75\ \mu\text{m} \times 38\ \mu\text{m}$ 。而“平台”状假种皮增厚缓慢,其中层细胞的胞间隙发达(图 I:16),细胞大小可以达 $515\ \mu\text{m} \times 75\ \mu\text{m}$ 。假种皮内层细胞大小可达 $135\ \mu\text{m} \times 40\ \mu\text{m}$ 。以后,假种皮迅速增大;珠柄、胚珠的组成细胞生长逐渐减慢甚至不变。直至假种皮发育形成丰厚的果肉,包裹着败育的胚珠和珠柄。

2.2 假种皮发生的特点

从其发育进程可以看出:(1)无核荔枝的假种皮发生在四核胚囊至八核胚囊时期,先在珠脊侧形成,以后在珠被侧发生;(2)在假种皮分化初期到形成完整一圈假种皮这一阶段,假种皮的表面一层细胞具分生细胞的特点,且在一定的发育时期(如:4月20~24日)分裂较快,产生的细胞较多。在形成完整一圈假种皮后,细胞的分裂发生在表皮层下的几层细胞处;(3)在假种皮发育中、后期,假种皮表面与内部的细胞出现明显的分化,由开始时的“表层细胞小、核大质浓”到后来的“表层细胞较大、细胞壁较薄”,直至最后成熟时“表层细胞较内层细胞大,细胞壁较内层的厚”过度;表皮层细胞也由“具分裂功能”到“无分裂功能”过度;(4)假种皮的发育经历一个“中层”发生及“平台”形成过程,这段时间假种皮的发育较快,而在这个时期胚囊产生各种败育现象^[2],胚珠的发育较慢,细胞的分裂和生长较慢,从而产生在胚珠的纵切面看见胚囊逐渐“下陷”入假种皮的现象;(5)此外,无核荔枝的“无核”现象的产生是假种皮、胚珠、珠柄在发育的不同阶段,由于细胞分裂和组织形成的快慢不同而形成的,如胚珠由开始时的高 $427\ \mu\text{m}$ 到 5 月高峰时的 $1\ 788\ \mu\text{m}$,然后到果实成熟前仅露出 $650\ \mu\text{m}$ 。但胚珠无论是高还是宽,其绝对值仍处于一个增长的态势;与此同时假种皮的发育迅速,其中有些果肉细胞由开始时的约 $82\ \mu\text{m} \times 28\ \mu\text{m}$,到后来的约 $515\ \mu\text{m} \times 75\ \mu\text{m}$ 。从该过程可以看出,其无核实质是由于胚囊的败育,胚珠、珠柄的缓慢增大,假种皮的迅速增大而形成。

2.3 温度对假种皮形态的影响

果实中的假种皮的厚度、大小等形态特征与核的大小又有直接的关系,无核荔枝的发育出现异常的情况下,假种皮也发生相应的变化;在 1998 年的

测试中,无核率为 65%,焦核率为 23%,大核率为 12%;这与历年无核率达 98% 有较大的区别。但在 1998 年测试中无核荔枝的单果重,果实的横、纵切面的长度与历年相比,差距不明显。分析其栽培管理等各种因素发现:植株、管理等因素,与无核荔枝在东莞栽培以来无核率高的历年相比相差不远,但气温差距较大。表 1 为 1998 年 4、5 月的旬平均温度与历年同期记录的对照表。

从观察结果可以看出:4 月上旬为成熟胚囊形成时期,而表 1 显示 1998 年这一段时期的平均温度高于历年平均温度的 4.2 °C;但 4 月下旬以后的旬平均温度与历年相比变化在 1.5~0.4 °C 范围内。

3 讨 论

荔枝各种类型的果实的假种皮的发生、发育是一致的,由于种子的发育程度的不同,故影响到假种皮的形态。无核荔枝与同类型的其他桂味品种一样,具有相似的开花、结果期^[1],也能发育形成发达的假种皮;然而作为一个特殊品种,又有其特殊的发育特点:

表 1 1998 年 4、5 月的旬平均温度与历年同期的对照表
Table 1 The contrast table from ten-day average temperature with the April, May of 1998 and the corresponding period of the years

年份 Years	四月 April			五月 May		
	上旬 The first ten day of month	中旬 The second ten day of month	下旬 The last ten day of month	上旬 The first ten day of month	中旬 The second ten day of month	下旬 The last ten day of month
	1998 年 A. D. 1998	24.8	24.6	25.4	26.4	26.9
历年同期 The corresponding period of the years	20.6	22.1	23.9	25.0	25.5	26.2

(1) 胚胎发育具各种的败育途径,导致无法形成胚,也没有种子^[2],故属于无核类型,这是区别于同类型的其他品种的一大特点。其果肉中非食用的结构主要是由珠柄发育而来的;胚珠仅发育形成一个很小或近似无的结构。

(2) 无核荔枝的胚珠由于胚囊的败育而萎缩,假种皮的发育出现明显的“中层”阶段;“中层”假种皮的发生是由于假种皮原基形成以后,在其上部的外珠被及珠脊的表层及表层下的几层细胞先后脱

分化形成分生组织而形成,以后该部分的假种皮分裂较快,加上胚珠的萎缩而产生“平台”状的结构,这与其他荔枝的假种皮发生有所不同^[3,4]。这是否由于胚珠萎缩刺激而产生变化,还有待进一步的实验研究。

(3) 关于假种皮的发育,无核荔枝具“中层”假种皮的现象与严楚江^[5]、Pijl^[6] 所描述的部位有些相似,但他们没提出该部分的特殊性,这是否在其他品种也存在“中层”假种皮,还有待进一步研究。

(4) 从观察结果可以看出:4 月上旬胚珠的发育处于八核期,此时在珠脊侧有 4 层细胞形成假种皮,而外珠被侧仅具 1 层细胞外突形成假种皮;而到了 4 月中旬胚珠、假种皮的发育都进入一个迅速发育阶段,其它桂味类型品种此时为胚发育阶段,无核荔枝则为胚囊的增生阶段^[2];在 1998 年 4 月上旬的平均气温比历年的升高 4.2 °C,中旬的平均气温比历年的升高 2.5 °C;而栽培管理的其它条件基本一致,因此,我们认为扬花期的温度对果实的发育有较大的影响,在历年平均温度范围内形成无核果实,高于该温度则倾向形成焦核或大核果实;故我们初步认为无核荔枝可能属于低温敏感型。这与海南的无核荔枝有相似之处^[7]。

参考文献:

- [1] 广东省农业科学院. 广东荔枝志[M]. 广州: 广东省科学出版社, 1978. 16—28.
- [2] 陈健辉, 杨俊慧, 潘坤清. 无核荔枝胚胎异常发育的研究[J]. 植物学通报, 1998, 15(增刊): 95—100.
- [3] 叶秀艸, 钱南芬, 王伏雄. 荔枝的胚胎学研究[J]. 云南植物研究, 1992, 14(1): 59—65.
- [4] 李金珠. 荔枝大孢子发生和雌配子体发育过程的观察[J]. 亚热带植物通讯, 1985, 1: 1—5.
- [5] Yan tsu-Kiang. Preliminary observation on the vascular anatomy of the flowers and fruits of *Litchi chinensis* and *Euphoria longana*[J]. *Peking Natural History Bulletin*, 1951, 19(4): 417—425.
- [6] Pijl Van Der L. On the arilloids of *Nejbelium*, *Euphoria*, *Litchi* and *Aesculus* and seeds of *Sapindaceae* in general [J]. *Acta Botanica Neerlandica*, 1957, 6: 618—641.
- [7] 王廷标. 无核荔枝新株系的发现及温敏无核理论与无核技术研究[J]. 热带作物科技, 1997, 5: 1—7.

图版说明

1. 成熟的果实的纵切面, 箭头示退化的种子, 黑边为果皮 $\times 0.4$; 2. 珠脊外侧基部的表皮细胞 $\times 240$; 3. 珠被外侧与珠脊外侧的假种皮原基 $\times 30$; 4. 图“3”箭头“A”所指部分放大, 示珠被外侧假种皮原基 $\times 183$; 5. 图“3”箭头“B”所指部分放大, 示珠脊外侧假种皮原基 $\times 183$; 6. 珠脊侧的假种皮原基, 及胚珠中部具明显分生能力的细胞(箭头所示部位) $\times 110$; 7. 图“6”箭头所指部分放大, 示胚珠中部具分生能力的表皮细胞及其下层细胞 $\times 340$; 8. 已形成“中层”假种皮的胚珠(箭头所示) $\times 128$; 9. 已形成“平台”假种皮的结构 $\times 128$; 10. 图“9”箭头所指部分放大, 示具分生能力的表皮细胞 $\times 353$; 11. 已形成“上翘”假种皮的结构 $\times 110$; 12. 图“11”箭头所指部分放大, 示具分生能力的表皮细胞及其下的几层细胞 $\times 240$; 13. 具成环假种皮的幼果(示假种皮及退化胚珠) $\times 20$; 14. 图“13”箭头“A”所指部分放大, 示假种皮的表层及深层细胞 $\times 240$; 15. 图“13”箭头“B”所指部分放大, 示“平台”假种皮与“上翘”假种皮的连接 $\times 240$; 16. 胚珠停止发育时, “平台”假种皮深处的薄壁细胞具发达的胞间隙, 左上方为假种皮中心的细胞层 $\times 125$ 。

Explanation

1. the vertical section of the mature fruit, the arrow pointing is the degenerate seed, the black edges are the pericarp $\times 0.4$; 2. the epidermal cells of outer raphe $\times 240$; 3. the aril primordial cells of the outer raphe and outer intergument $\times 30$; 4. the part of the arrow points out of "A" in fig. 3, showing the aril primordial of outer intergument $\times 183$; 5. the part of the arrow points out of "B" in fig. 3, showing the aril primordial of outer raphe $\times 183$; 6. the aril primordial of outer raphe, the arrow points is the fissioning cells in the middle ovule $\times 110$; 7. the part of the arrow points out in fig. 6, showing the fissioning epidermal cells in the middle ovule $\times 340$; 8. the ovule cells arrow pointed are the "middle" aril $\times 128$; 9. the structure had the "platform" aril $\times 128$; 10. the part of the arrow points out in fig. 9, showing the infating epidermal cells and the deed layers cells $\times 353$; 11. the structure had the "ascent" aril $\times 110$; 12. the part of the arrow points out in fig. 11, showing the infating cells that in epidermis and under the epidermal layers $\times 240$; 13. the young fruit had encirclement aril (showing the aril and degenerated ovule) $\times 20$; 14. the part of the arrow points out of "A" in fig. 13, showing the epidermal cells and deep layer cells $\times 240$; 15. the part of the arrow points out of "B" in fig. 13, showing the area join together of the "platform" aril and the "ascent" aril $\times 240$; 16. during the ovule didn't crease, showing the parenchyma in the deed layers of the "platform" aril had the intercellular space. the upper left layers are the cells on centre $\times 125$.