

娄 爽,霍俊伟,秦 栋,等. 蓝果忍冬不同品种果柄离区发育显微结构[J]. 江苏农业科学,2017,45(7):115-118.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2017.07.030

蓝果忍冬不同品种果柄离区发育显微结构

娄 爽,霍俊伟,秦 栋,刘 朋

(东北农业大学园艺学院/农业部东北地区园艺作物生物学与种质创制重点实验室,黑龙江哈尔滨 150030)

摘要:以蓝果忍冬品种蓓蕾、海参崴为材料,在田间观察记录果实、萼片及果柄发育过程的表现性状,并用石蜡切片法对其果柄离区发育过程进行系统观察,探究蓝果忍冬易落果原因。结果发现,蓝果忍冬离区内有若干层细胞,细胞小而致密。随果实发育,果柄次生结构进一步发育。幼果膨大及转色期,蓓蕾和海参崴的离区无差异。果熟初期,蓓蕾和海参崴的离区出现一定差异,海参崴部分离层细胞初步形成;随着果实变软,进入果熟中期,海参崴离区髓部开始出现比较明显的断裂;当果实完全软化时,海参崴离区髓部的裂痕更加清晰,果柄与果实之间的连接仅靠维管束维系。

关键词:蓝果忍冬;器官脱落;果柄离区;发育过程;次生结构;显微结构

中图分类号: S663.901 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2017)07-0115-04

蓝果忍冬 (*Lonicera cearulea* L.) 为忍冬科 (Caprifoliaceae) 忍冬属多年生落叶小灌木^[1],是继越橘、黑穗醋栗、树莓和沙棘之后的又一新兴小浆果树种。果实富含花青素、维生

收稿日期:2016-02-20

基金项目:国家自然科学基金(编号:31272130);公益性行业(农业)科研专项(编号:201103037)。

作者简介:娄 爽(1989—),黑龙江齐齐哈尔人,硕士研究生,主要从事小浆果栽培生理研究。E-mail:1041838123@qq.com。

通信作者:霍俊伟,教授,主要从事小浆果种质资源收集、评价与利用研究工作,E-mail:junweihuo@aliyun.com;秦 栋,副教授,主要从事小浆果栽培生理的研究,E-mail:dongq9876@126.com。

4 结论

综上所述,高盐处理对黄瓜种子萌发具有明显的抑制作用,同时低盐浓度处理对种子萌发的抑制作用不显著。在黄瓜引种栽培过程中,应充分考虑盐分因素,防止对植株的损伤。在植物不同的生长阶段对盐的耐受性不同,黄瓜在其他生长阶段抗盐性尚待进一步研究。

参考文献:

- [1] 王佳丽,黄贤金,钟太洋,等. 盐碱地可持续利用研究综述[J]. 地理学报,2011,66(5):673-684.
- [2] 杨霄乾,靳亚忠,何淑平. NaCl 盐胁迫对番茄种子萌发的影响[J]. 蔬菜,2008(4):31-33.
- [3] 王 涛. 温室白粉虱危害对无毛黄瓜次生代谢的影响[D]. 泰安:山东农业大学,2011.
- [4] 王春林,张玉鑫,陈年来. NaCl 胁迫对甜瓜种子萌发的影响[J]. 中国蔬菜,2006(5):7-10.
- [5] 卢艳敏,苏长青,李会芬. 不同盐胁迫对白三叶种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 草业学报,2013,22(4):123-129.
- [6] 杜景红,李北齐,薛庆喜. NaCl 浸种对水稻种子发芽的影响[J]. 中国农学通报,2013,29(3):33-35.
- [7] Jiao C J, Jiang J L, Li C, et al. β -ODAP accumulation could be

素、矿质元素、氨基酸等物质,具有极高的营养与保健价值^[2-5],倍受俄罗斯、日本、美国等国的喜爱。中国大兴安岭、小兴安岭地区蕴含着丰富的野生资源,然而这些野生资源与俄罗斯资源相比具有成熟极易落果的问题,严重制约了蓝果忍冬产业发展,给生产带来不便。因此,阐明蓝果忍冬落果机理具有重要的理论和实践意义。笔者所在课题组对蓝果忍冬的开花结果、授粉授精^[6]、组培^[7]、主要生理活性物质和挥发性化合物^[8]、酚类物质的提取鉴定^[9]等方面作了一定的研究。植物器官的脱落由相应的发育、激素、环境等因素诱导调控^[10-14]。一般情况下,把器官或组织脱落的组织区域及其邻近部分称为“离区”(abscission zone, AZ),而把此区域内仅发

related to low levels of superoxide anion and hydrogen peroxide in *Lathyrus sativus* L. [J]. Food and Chemical Toxicology, 2011, 49 (3):556-562.

- [8] 王激清,刘社平,白晓瑛. 盐胁迫对不同品种甜菜种子萌发特性的影响[J]. 江苏农业科学,2015,43(3):96-98.
- [9] 黄红英,窦新永,邓 斌,等. 不同次生种源码疯树对高温胁迫的响应[J]. 林业科学,2009,45(7):150-155.
- [10] 王娟娟,张文辉,刘新成. NaCl 胁迫对 3 种不同处理四翅滨藜种子萌发的影响[J]. 西北农业学报,2010,19(1):104-111.
- [11] 张小莉,王鹏程,宋纯鹏. 植物细胞过氧化氢的测定方法[J]. 植物学通报,2009,44(1):103-106.
- [12] 常琳琳,周守标,晁天彩,等. 盐胁迫对鸭儿芹种子萌发的影响[J]. 上海交通大学学报(农业科学版),2013,31(3):22-28.
- [13] 段才绪,何 平,谢英赞,等. 盐胁迫对决明种子萌发和幼苗生理特性的影响[J]. 西南师范大学学报(自然科学版),2013,38 (2):73-78.
- [14] 宋旭丽,侯喜林,胡春梅,等. NaCl 胁迫对超大甜椒种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 西北植物学报,2011,31(3):569-575.
- [15] 樊瑞苹,周 琴,周 波,等. 盐胁迫对高羊茅生长及抗氧化系统的影响[J]. 草业学报,2012,21(1):112-117.
- [16] 王清华,杨建平,张中华,等. 盐胁迫对不同品种辣椒种子萌发特性的影响[J]. 西北农业学报,2007,16(3):136-140.

生组织与细胞分离的数层细胞叫“离层”(abscission layer)^[15]。多年生植物如荔枝^[16]、葡萄^[17]等的营养和生殖器官易发生脱落,而 1 年生植物如拟南芥只有花器官和种子脱落。当拟南芥花柄基部、花茎以及茎生叶发生不自然脱落时,可以发现具有典型 AZ 细胞的细胞层^[18-19]。有研究表明,有些植物的脱落部分在接受诱导前无法辨认离层细胞与其他细胞的差异^[20]。同时,也有研究由形态学和解剖学可以清晰辨认出 AZ 细胞,它们是体积较小、细胞质致密、胞间联丝相连的相邻细胞^[10-14]。虽然,国内外对器官脱落的研究较多,但对蓝靛果忍冬的落果却尚未明确,特别是蓝果忍冬离区显微结构的研究未见报道。本试验以蓝果忍冬品种蓓蕾、海参崴为材料,采用石蜡切片法,分析不同品种蓝果忍冬果柄离区发育显微结构变化,旨在揭示果实脱落原因,为果实脱落机制研究奠定一定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

试验于 2014 年 4—7 月在东北农业大学蓝果忍冬种质资源圃内进行。以 8 年生、长势相对一致的不易落果品种蓓蕾、易落果品种海参崴为试材,各选 5 株,于坐果开始挂牌,每隔 5 d 取 1 次样。

1.2 方法

1.2.1 蓝果忍冬果实及果柄表观性状 自落花时起,每 2~3 d 进行观察,确定蓓蕾与海参崴的果实幼果期(蓝果忍冬果实缓慢生长期)、果实转色期(蓝果忍冬果实由绿转至紫)、果熟期(蓝果忍冬果实由硬变软),并着重观察和记录不同时期蓝果忍冬的果实、萼片及果柄的形态特征。

1.2.2 蓝果忍冬果实膨大至脱落离区解剖结构观察 分别于幼果期、转色期、果熟期采集蓝果果柄,剪切含果柄离区上下 0.5 cm 范围的整段果柄,经 FAA 固定,采用石蜡切片技术处理所取样品(切片厚度为 8 μm),经番红-固绿滴染后封固^[21],利用 Olympus-BMF 光学显微镜观察并选择典型的结构进行拍照。显微照片采用 Photoshop cs5 分析、标注。

2 结果与分析

2.1 果实及果柄发育过程的观察

据田间观察,蓓蕾于 4 月末花落尽,5 月初现果,此时幼果生长到米长粒大小(0.046~0.057 g),果皮呈黄绿色;形状多为圆形和椭圆形;果表面较光滑,极少数不平;基部形状多圆形、拉长,少数扁平;萼片位于果表面居多、极少数半包于总苞;果柄呈浅绿色,果柄长度 3.89~5.43 mm。持续生长至 5 月下旬,果皮颜色由绿色转向紫红色,至 6 月中上旬果皮最终变为暗紫色。6 月下旬果实开始变软,此时果质量 0.453~0.560 g,果柄呈褐色,6 月末出现落果,至 7 月中旬果落尽。

易落果品种海参崴 5 月初现蕾,5 月中上旬结果,果实大小似绿豆(0.211~0.380 g);果皮颜色为黄绿色;果形多长椭圆形、罐形,少数椭圆形、纺锤形、荚果形;果表面多起伏不平,光滑相对较少;基部形状多扁平圆形、拉长,少数不平。萼片多位于表面,少数包于总苞;果柄浅绿色,长为 5.24~7.65 mm。5 月下旬至 6 月中上旬为果实转色期,果皮颜色依次由绿色变为紫红色、紫红色变为暗紫色。当果实转变为紫

色时,果实增大至 0.856~0.945 g,果柄颜色为褐色,此时果实开始脱落,持续至 7 月初果实落尽。

2.2 果柄脱离离区的确定

图 1 展示了蓝果忍冬果柄离区发育过程中离区组织的显微结构。蓝果忍冬果柄与果实相连接的区域有若干层细胞(图 2-c 中圈出的区域),细胞小而致密,此区域的细胞即为蓝果忍冬果柄离区组织部分。

2.3 果柄次生结构发育过程解剖学分析

2.3.1 幼果果柄次生结构解剖分析 蓝果忍冬的果柄在果实与果吊间构成其主要输导组织(图 1-A),果柄的表皮由 1 层扁平,近似矩形,彼此紧密镶嵌的小细胞组成(图 1-B)。表皮下有数层染色较浅的薄壁细胞,细胞较大,排列较紧密(图 1-B)。相邻的韧皮薄壁组织细胞中,分布有筛管(图 1-C),木质部中有螺纹导管(图 1-C)。在蓝果忍冬果柄中,由韧皮部与木质部组成维管系统(图 1-D),确保果柄中营养物质和水分有效输送到果实。

2.3.2 成熟果柄次生结构解剖分析 随着果实的生长,果柄次生结构也相应地递增(图 1-E)。果柄的外生周皮进一步发育,细胞壁木栓化加重,染色较深,整齐排列。其下薄壁细胞个体增大,紧密排列(图 1-F)。韧皮部增厚,染色较木质部浅,细胞个体较小,排列紧密、规则。木质部增厚,染色加深,细胞个头较韧皮部不小,细胞壁较厚,排列紧密、规则,其中分布的导管增多(图 1-G)。果柄中心为髓,细胞个体增大,呈束状排列(图版 I-H)。说明果柄输导能力下降,机械支持能力增强。

2.4 果柄离区发育过程解剖学分析

2.4.1 幼果膨大及转色期(蓝果忍冬果实缓慢生长期和果实由绿转至紫期)解剖学分析 蓝果忍冬花期基本结束后,幼果继续保持生长,果实进入缓慢生长期,由图 2-1 和图 2-a 可以看出,这时蓓蕾和海参崴的果柄与果实连接处无明显差异。当果实发生转色,蓓蕾和海参崴的果柄与果实连接处仍无明显差别(图 2-2 和图 2-b)。

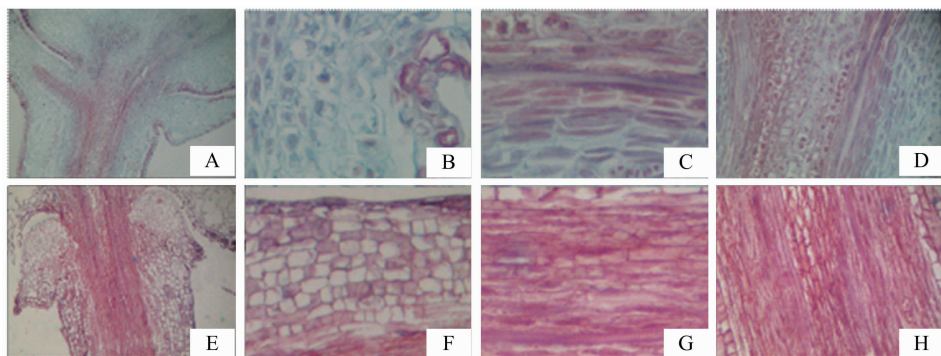
2.4.2 果熟期(蓝果果实由硬变软)解剖学分析 由蓝果忍冬果实生长进入果熟初期时(6 月中上旬),蓓蕾和海参崴的果柄与果实连接处出现一定差异。海参崴果柄与果实连接处部分离层细胞初步形成,在此时大部分细胞质染色较深(图 2-h),而蓓蕾果柄与果实连接处细胞质染色相对较浅(图 2-8)。

随着果实的变软,当蓝果忍冬进入果熟中期(6 月中旬),海参崴果实与果柄连接处髓部开始出现比较明显的断裂,大部分离层细胞裂解(图 2-g)。蓓蕾果实与果柄连接处细胞有序排列,并无明显断裂(图 2-7)。这说明离层细胞部分随着果实的发育而发生连续的细胞组织结构变化。

在果实完全软化时(6 月末至 7 月初),蓓蕾果实与果柄连接处细胞排列紧密有序,并无明显断裂出现(图 2-6)。海参崴离区髓部的裂痕更加清晰,延伸至木质部、皮层组织中,果柄与果实之间的连接仅靠维管束维系(图 2-f),此时加之外力作用影响,出现蓝果忍冬果实脱落现象。说明果实脱落主要是由果柄和果实间的离层形成导致的。

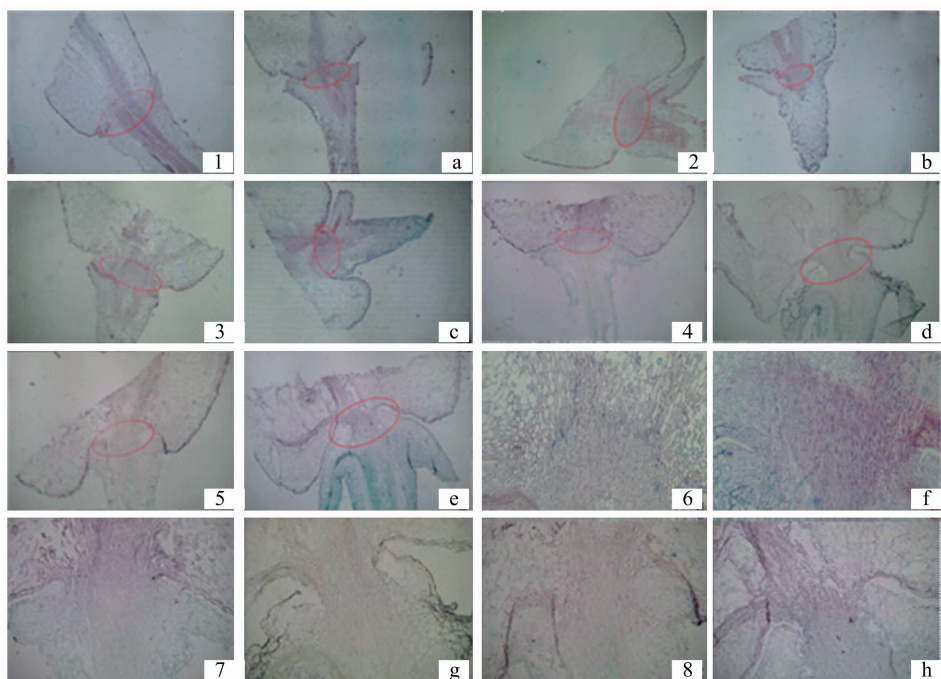
3 讨论与结论

近年来,人工栽培蓝果忍冬的品种数量和面积在不断增



A、B、C、D—幼果果实和果柄连结处(40×, 纵切面); 幼果果柄表皮细胞(400×, 纵切面); 幼果果柄韧皮部细胞和筛管, 木质部导管(400×, 纵切面); 幼果果柄韧皮部、木质部和髓部整体观(100×, 纵切面)。E、F、G、H—成熟果果实和果柄连结处(40×, 纵切面); 成熟果果柄周皮(400×, 纵切面); 成熟果果柄韧皮部细胞和筛管, 木质部导管(400×, 纵切面); 成熟果果柄韧皮部、木质部和髓部整体观(100×, 纵切面)

图1 幼果果柄与成熟果果柄次生结构对比



1、2、3、4、5—蓇葖 T 的离层发育过程(4×); a、b、c、d、e—海参崴 T 的发育过程(4×)。

6、7、8—蓇葖(CK); 3、4、5 的离区(10×); h、g、f—海参崴 c、d、e 的离区(10×)

图2 蓇葖品种与海参崴品种离层解剖对比

加,但由于蓝果忍冬果实易落,使其经济价值受到较大影响,从而阻碍了蓝果忍冬大面积栽植和推广。事实上,农民在实际生产中总是挑选不易落果的品种。这种器官脱落的驯化延续至今并且扩展到园艺和果树作物,如 jointless - stem 番茄品种^[22]和晚熟品种甜橙^[23]。笔者发现,海参崴品种在果实完全软化时,AZ 髓部的裂痕扩大至木质部、皮层,果柄与果实之间的连接仅靠维管束维系,且据田间观察可知,海参崴果质量明显大于蓇葖,此时加之外力作用影响,海参崴极易出现果实脱落现象。就果实采收而言,海参崴应在果熟中期(6月中旬)。

器官脱落不同植物上的表现不尽相同,近年来人们已对器官脱落的部位有了深入的研究。脱落发生在“离区”这一细胞功能特定化的区域内,该区分为初级 AZ 和次级

AZ^[10]。初级 AZ 分化位置定义在脱落器官与植物之间的边界,如模式植物拟南芥的花器官 AZ 和种子 AZ^[24],桃花的 AZ^[25]和柑橘叶 AZ^[26]。但是,番茄^[27]和柑橘^[28] AZ 的位置在器官边界。由解剖图片(图2)可知,蓝果忍冬果柄与果实相连接的区域内有若干层细胞,细胞小而致密,属于初级 AZ。

维管组织除机械支持以外,在植物体内主要起着输导作用。其中,韧皮部负责对参与植物生长发育及生物抗性等生理活动的碳水化合物、蛋白及 mRNA 的转运。木质部则负责水分及矿物质从根到叶的运输以及多种植物激素在植物体内的运送^[29-30]。结合果柄结构的变化分析可知,果熟后期维管结构染色深红,说明输导能力下降,机械支持能力增强。这与荔枝^[12]、葡萄^[13]等落粒与果柄结构发育的关系不同,海参崴次生输导组织匀速生长、周皮木栓加重时果实落果,这可能是

由于海参崴柄较细,而果实相对较重导致。

器官脱落是细胞结构、生理生化代谢及基因表达等过程共同作用的结果^[31],如生长素极性运输抑制剂能够增加苹果果实的脱落率^[32];植物叶片脱落与内源乙烯含量关系不明显,但是喷施乙烯能够显著地促进植物叶片脱落^[33];烟草叶柄离区中果胶甲酯酶活性升高能够推迟叶片脱落时间^[34]。另外,利用酶免疫定位法对菜用大豆叶片脱落过程中离区纤维素酶进行定位,结果发现等电点为 9.5 的纤维素酶主要分布在离区皮层的 2~3 层细胞^[35]。对于蓝果忍冬果实脱落与内源激素、相关酶活性的关系需要进一步研究,这对于调控蓝果忍冬果实脱落和提高产品品质有重要意义。

参考文献:

- [1] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志(第七十二卷) [M]. 北京: 科学出版社, 1988: 194-196.
- [2] 姜晓坤, 范杰英, 索 蓓. 蓝靛果忍冬天然色素提取及稳定性的研究[J]. 吉林农业科学, 2013, 38(5): 89-92.
- [3] Jin X, Ohgami K, Shiratori K, et al. Effects of blue honeysuckle (*Lonicera caerulea* L.) extract on lipopolysaccharide-induced inflammation *in vitro* and *in vivo* [J]. Experimental Eye Research, 2006, 82(5): 860-867.
- [4] Zdarilova A, Svobodova A R, Chytilova K, et al. Polyphenolic fraction of *Lonicera caerulea* L. fruits reduces oxidative stress and inflammatory markers induced by lipopolysaccharide in gingival fibroblasts [J]. Food and Chemical Toxicology, 2010, 48(6): 1555-1561.
- [5] Jurgonski A, Juskiewicz J, Zdunczyk Z. An anthocyanin-rich extract from Kamchatka honeysuckle increases enzymatic activity within the gut and ameliorates abnormal lipid and glucose metabolism in rats [J]. Nutrition, 2013, 29(6): 898-902.
- [6] 郭 爱, 霍俊伟. 蓝果忍冬开花结实特性的研究[J]. 东北农业大学学报, 2009, 40(5): 37-41.
- [7] 赵 佳, 霍俊伟. 蓝果忍冬总黄酮提取工艺研究[J]. 食品工业科技, 2010, 31(11): 242-244.
- [8] 赵 毅, 霍俊伟, 辛秀兰, 等. 蓝果忍冬果实中主要糖酸组分的高效液相色谱法测定[J]. 安徽农业大学学报, 2015, 42(6): 937-942.
- [9] 于婷乔, 秦 栋, 霍俊伟, 等. 不同灭菌条件对蓝果忍冬组培苗成活率的影响[J]. 南方农业学报, 2014, 45(2): 259-265.
- [10] Addicott F T. Abscission [M]. Berkeley: University of California Press, 1982.
- [11] Leslie M E, Lewis M W, Liljegren S J. Organ abscission [M]//Roberts J A, Gonzalez-Carranza Z. Annual plant reviews volume 25: plant cell separation and adhesion. Oxford: Blackwell Publishing Ltd, 2007: 106-036.
- [12] Osborne D J, Morgan P W. Abscission critical reviews in plant sciences [J]. 1989, 8: 103-129.
- [13] Roberts J A, Elliott K A, Gonzalez-Carranza Z H. Abscission, dehiscence, and other cell separation processes [J]. Annual Review of Plant Biology, 2002, 53(1): 131-158.
- [14] Sexton R, Roberts J A. Cell biology of abscission [J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33: 133-162.
- [15] 张大鹏. 荔枝果柄结构发育与落果的关系[J]. 园艺学报, 1997, 24(2): 105-110.
- [16] 周会玲, 李嘉瑞. 葡萄浆果耐压力、耐拉力与果实结构的关系 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2007, 35(2): 106-109, 114.
- [17] Van G W, Stead A D. Abscission of flower and floral parts [J]. Journal of Experimental Botany, 1997, 48: 821-837.
- [18] Mckim S M, Stenvik G E, Butenko M A, et al. The Blade-on-petiole genes are essential for abscission zone formation in *Arabidopsis* [J]. Development, 2008, 135(8): 1537-1546.
- [19] Stenvik G, Butenko M, Urbanowicz B, et al. Overexpression of inflorescence deficient in abscission activates cell separation in vestigial abscission zones in *Arabidopsis* [J]. The Plant Cell, 2006, 18(6): 1467-1476.
- [20] Maekenzic K A D. The structure of the fruit of the red raspberry in relation to abscission [J]. Annals of Botany, 1979, 43: 355-362.
- [21] 胡宝忠, 常 纓. 植物学实验 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2003.
- [22] Zahara M B, Scheuerman R W. Hand-harvesting jointless vs. jointed-stem tomatoes [J]. California Agriculture, 1998, 42(3): 14.
- [23] Gallasch P T. Evaluating new selections of late hanging navelorange [J]. Proceedings of the International Society of Citriculture, 1996(1): 193-197.
- [24] Bleecker A, Patterson S. Last exit: senescence, abscission, and meristem arrest in *Arabidopsis* [J]. The Plant Cell, 1997, 9(7): 1169-1179.
- [25] Zanchin A, Marcato C, Trainotti L, et al. Characterization of abscission zones in the flowers and fruits of peach (*Prunus persica* L. Batsch) [J]. New Phytologist, 1995, 129(2): 345-354.
- [26] Goren R. Anatomical, physiological, and hormonal aspects of abscission in citrus [J]. Horticultural Reviews, 1993, 145-182.
- [27] Szymkowiak E J, Irish E E. Interactions between jointless and wild-type tomato tissues during development of the pedicel abscission zone and the inflorescence meristem [J]. Plant Cell, 1999, 11: 159-175.
- [28] Tadeo F R, Cercos M, Colmenero-Flores J M, et al. Molecular physiology of development and quality of citrus [J]. Advances in Botanical Research, 2008, 147-223.
- [29] 宋东亮, 沈君辉, 李来庚. 植物维管系统形成的调节机制 [J]. 植物生理学通讯, 2010, 46(5): 411-422.
- [30] Furuta K, Hellmann E, Helariutta Y. Molecular control of cell specification and cell differentiation during procambial development [J]. Annual Review of Plant Biology, 2014, 65(1): 607-638.
- [31] Brown K M. Ethylene and abscission [J]. Plant Physiology, 1997, 100: 567-576.
- [32] Drazeta L, Lang A, Cappellini C, et al. Vessel differentiation in the pedicel of apple and the effects of auxin transport inhibition [J]. Physiologia Plantarum, 2004, 120(1): 162-170.
- [33] Abeles F B, Morgan P W, Saltveit M E. Ethylene in plant biology [M]. New York: Academic Press, 1992: 135-159.
- [34] Yager R. Possible role of pectic enzymes in abscission [J]. Plant Physiology, 1960, 35(2): 157-162.
- [35] Sexton R, Durbin M L, Lewis L N, et al. Use of cellulase antibodies to study leaf abscission [J]. Nature, 1980, 283(5750): 873-874.