

反季节杧果花器官结构对胚胎败育的影响

贺军虎^{1,2}, 马锋旺², 陈业渊¹, 赵小青¹, 陈华蕊¹, 栾爱萍¹

(1. 中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所, 海南儋州 571737; 2. 西北农林科技大学园艺学院, 陕西杨凌 712100)

摘要 [目的]研究反季节杧果花器官结构对胚胎败育的影响。[方法]观察反季节杧果生产中花器官和胚胎的结构,探索反季节杧果胚胎败育过程中“金煌”品种的细胞学结构变化,研究胚胎败育的细胞学机理。[结果]“金煌”雄蕊退化,花粉囊间发育差异十分显著,花粉囊小的花粉数量少,而花粉囊大的花粉数量多且发育至成熟,仅有少部分花粉囊的花粉退化,花粉生活力为76.9%。雌器官出现子房萎缩变形、胚珠横生现象;胚珠周围的输导组织断裂现象普遍;在胚囊8核期间,在同一或不同胚珠中出现极核细胞消失或者退化,反足细胞个别退化、助细胞个别或者全部退化的现象。[结论]以上因素都会影响胚珠受精,引起授粉受精不良。

关键词 杧果;反季节;器官;败育

中图分类号 S667.7 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2018)14-0055-05

Effects of Floral Structure on the Embryo Abortion of the Anti-season Mango**HE Jun-hu^{1,2}, MA Feng-wang², CHEN Ye-yuan¹ et al** (1. Tropic Crops Genetic Resources Institute, Chinese Academy of Tropic Agricultural Sciences, Danzhou, Hainan 571737; 2. College of Horticulture, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100)

Abstract [Objective] To research the effects of floral structure on the embryo abortion of the anti-season mango. [Method] We observed the floral organ and embryo structure of anti-season mango, explored the changes of cytology structure of mango cultivar Jinhuang during embryo abortion, and researched the cytological mechanism of embryo abortion. [Result] Jinhuang showed stamen degeneration, there were significant differences in anther development, the bigger anther possessed the more pollen quantity with higher maturity. Only a few pollen in sac showed degeneration. Pollen activity was 76.9%. In female organs, there were phenomena of ovary atrophy and hemitropous ovule; and the broken transmission tissue was common around the conducting tissue. When the megaspore developed in stage of eight nucleolus, polar nucleus cell disappeared or degenerated in the same or different ovules. [Conclusion] All these factors might affect the fertilization of the ovule, and lead to poor pollination and fertilization.

Key words Mango; Anti-season; Organ; Abortion

胚败育即种子败育,该现象普遍存在于园艺作物中。反季节杧果胚胎败育后在成熟的果实中只留下部分硬化的种痕,果实可以持续发育到成熟,但果实体积异常小。关于杧果胚胎的败育前人研究主要集中在两个方面。董军等^[1]和黄镜浩^[2]分别研究了因推迟开花和低温引起的芒果不同品种的胚胎败育。董军等^[1]认为,胚胎败育是由于雌蕊败育引起的,主要是8核时期胚囊中的各个组成如卵细胞、助细胞、极核和反足细胞退化引起的,从而导致胚囊败育、胚珠萎缩或种胚中途败育。黄镜浩^[2]认为,低温下(10~20℃)杧果花粉母细胞在进行减数分裂时期核仁行为异常,出现大量的微核仁、单价体和多价体现象,这些均可能导致雄性不育、子房或者胚珠畸形。雌配子发育成熟后卵细胞和助细胞全部降解。这些原因都不是胚胎败育的最根本原因,花粉管的生长缓慢和授粉受精成功率低导致了无籽果实的产生^[3]。海南的杧果反季节栽培,采用的栽培品种和措施不同于广东的“东镇”“台农一号”杧果,开花期在11月下旬—12月上旬,花期温度适宜。鉴于此,笔者对反季节杧果生产中花器官和胚胎的结构进行观察,试图探索反季节杧果胚胎败育过程中“金煌”品种的细胞学结构变化,研究胚胎败育的细胞学机理。

1 材料与方**1.1 材料** 开花期间在三亚市市南田农场龙楼队果园取

样,品种为8年生的“金煌”,树体已经连续4年经过反季节生产技术处理。

1.2 方法 从现蕾到盛花期,每2d取花朵样1次,每个时期的花朵取20个左右,大小分级,在卡诺固定液中固定,4℃保存备用。坐果后每10d左右采集1次幼果,每个时期的正常和败育果实至少各取10个。剥开胚,观察判断胚胎是否败育,并照相,直至胚胎败育完成。判断胚胎是否败育的方法为:剖开果实观察,胚珠苍白瘦小,胚体占据子房空间小,部分组织褐变的为胚胎败育果实,反之则为胚胎正常果实。花期采集充分成熟的花粉放入小瓶中并带回室内,用于花粉生活力调查试验。

1.2.1 杧果花粉活力调查。采用氯化三苯基四氮唑(TTC)方法^[4]处理,镜检并统计观察视野。

1.2.2 光镜观察。将材料均匀加入其体积20~50倍的100%酒精和冰醋酸按照3:1的溶液卡诺氏液中固定。经过酒精脱水、二甲苯透明后,进行浸蜡,包埋。番红固绿染色,封片观察。

2 结果与分析**2.1 雌蕊结构**

2.1.1 柱头、胚珠和子房结构。正常的杧果雌蕊为子房单室,其胚珠倒生、胚孔向下,外具单层珠被、珠心厚,其组织发达,为典型的蓇葖胚珠,柱头输导组织发达。

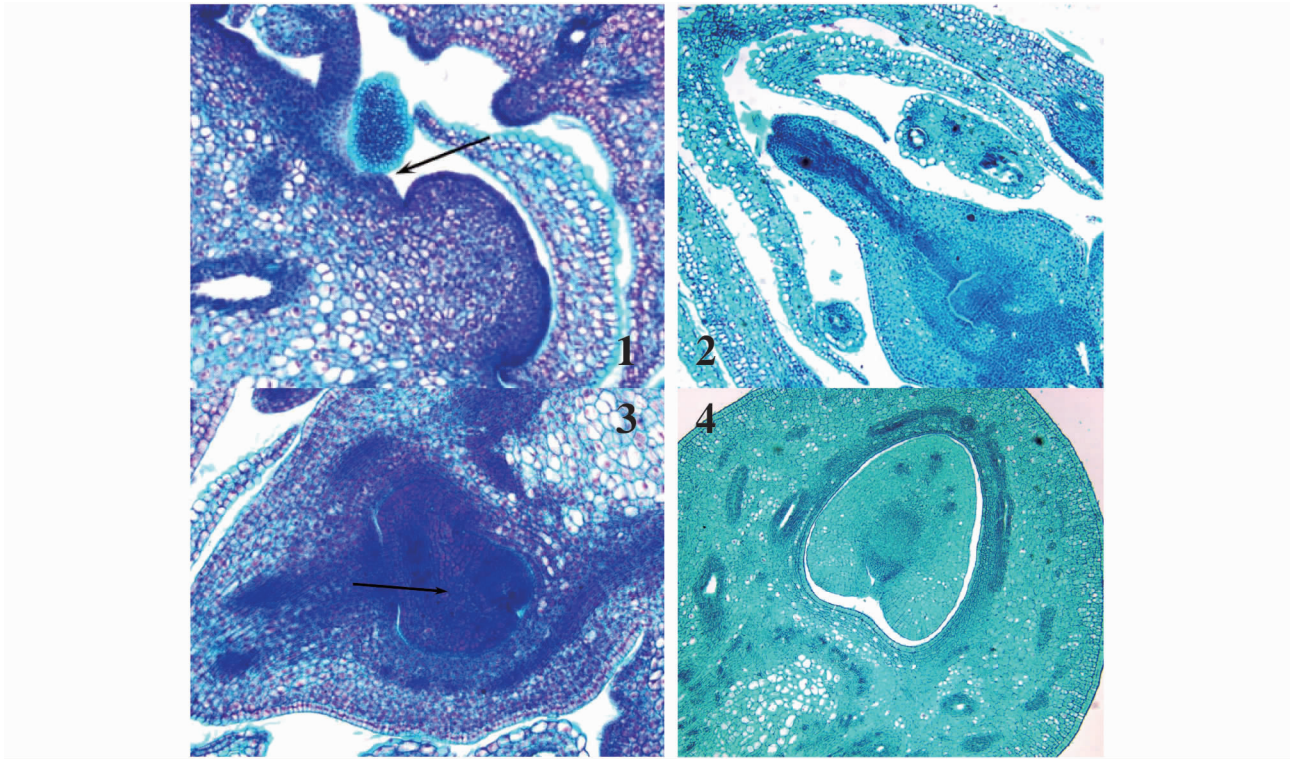
对反季节杧果雌蕊的观察表明,雌蕊存在着大量的雌蕊败育现象,如柱头表现为发育缓慢,或者停滞发育(图1-1),进一步观察其胚珠发现,有胚珠出现非典型的蓇葖胚珠现象,子房萎缩、畸形(图1-3)。同时研究还发现,

基金项目 中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所基本科研业务费专项(1630032015037);海南省重大科技计划项目(ZDKJ2017003)。

作者简介 贺军虎(1967—),男,陕西蓝田人,研究员,博士,从事果树生理生态研究。

收稿日期 2018-01-24

无论何种类型的雌蕊异常,其珠被组织发育均正常。



注:1,3 为异常情况;2,4 为正常情况

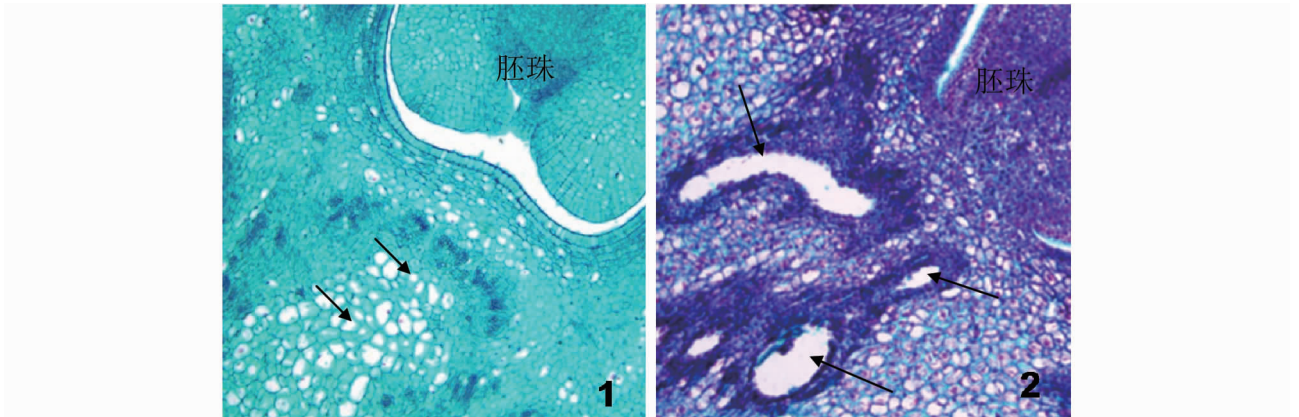
Note:1,3 were the abnormal situations;2,4 were the normal situations

图1 反季节杧果柱头和子房的异常情况

Fig.1 The abnormal situation of stigma and ovary of the anti-season mango

2.1.2 胎座输导组织结构。与发育正常胚胎的输导组织有个别细小的断裂现象比较(图 2-1),胚囊发育不正常的子房胎座输导组织发生的异常断裂明显增多(图 2-2)。这表明反季节杧果中胎座的组织发育不致密,这势必会减少通过胎座输导组织输导的营养物质的种类和数量,造成子房及其胚珠的发育障碍。考虑到当地开花时的温度比较适宜(均温

22.3℃,由海南省气象局提供),推测可能由于喷施了高剂量的诱导成花物质刺激了花器官及其胎座输导组织的迅速发展,导致了输导组织发育不致密。在低温条件下,发现“台农一号”也有该现象。黄镜浩^[2]发现在低温条件下胚胎败育也有该类现象,这些组织的异常势必影响果实及胚胎的正常发育。



注:1. 输导组织正常;2. 输导组织断裂

Note: 1. Normal transport tissue;2. Transport tissue interrupt

图2 反季节杧果胎座组织发育情况

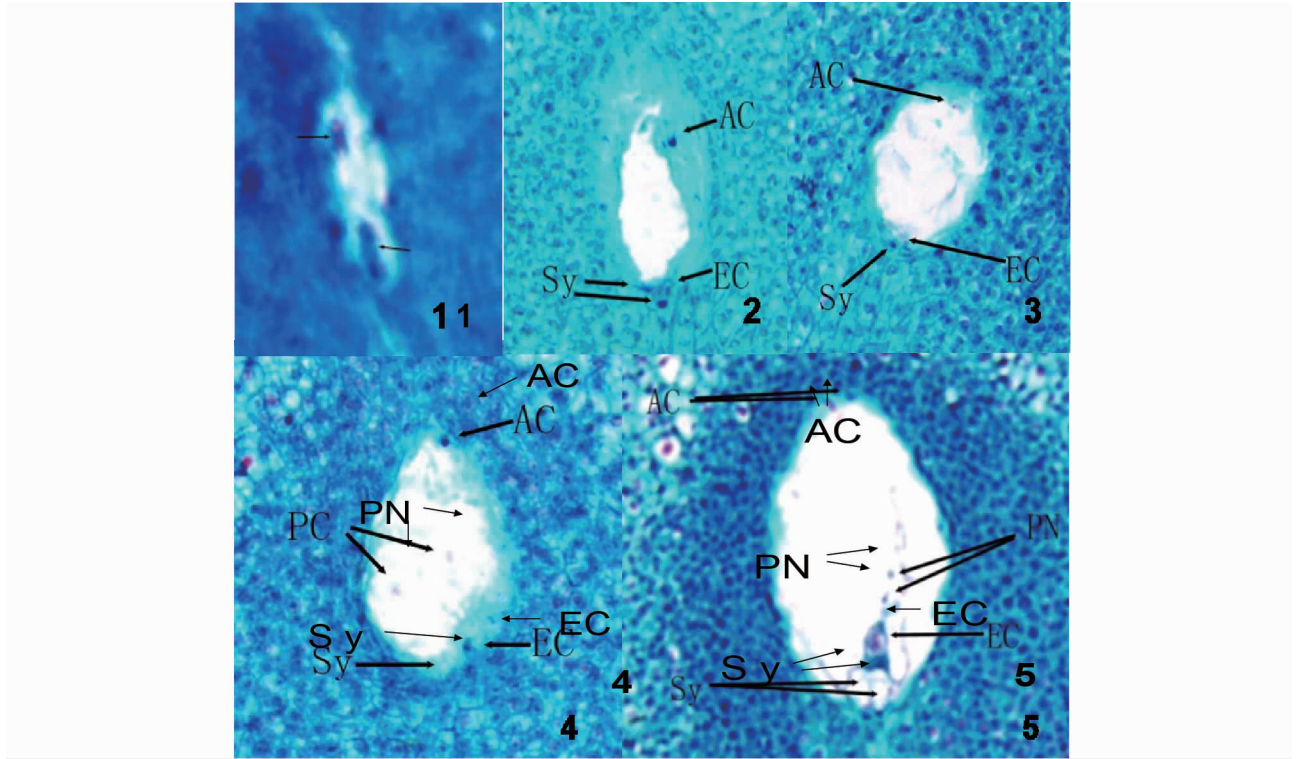
Fig.2 The development situation of placenta tissue

2.1.3 胚囊发育。在胚囊细胞的 4 核时期,细胞质溶质较多,胚囊核比较明显,未出现败育现象(图 3-1);8 核期间胚

囊退化现象非常明显,极核细胞消失,个别反足细胞退化,1 个助细胞退化,卵细胞清晰(图 3-2、3-3);也有 2 个近珠孔

端的助细胞全部退化,卵细胞清晰,极核细胞退化变淡,但是反足细胞仍有未完全退化的现象(图3-4)。在成熟的胚囊发育的8核期间,各个细胞清晰可见,但是助细胞全部退化(图3-5)。因此,在反季节杧果胚囊发育的8核期期间,同

一或不同的胚囊中出现极核细胞消失或者退化,反足细胞个别退化、助细胞个别或者全部退化的现象,这些影响了胚珠进一步的双受精过程以及胚胎的发育。



注:1.4核期正常胚囊;2~5.8核期反足细胞AC、卵细胞EC、助细胞Sy、极核细胞PN退化

Note:1. Normal embryo sac in four-nucleates;2-5. Degeneration of AC (antipodal cell), Sy (synergid), EC (egg cell), PN (polar nucleus) in eight-nucleates

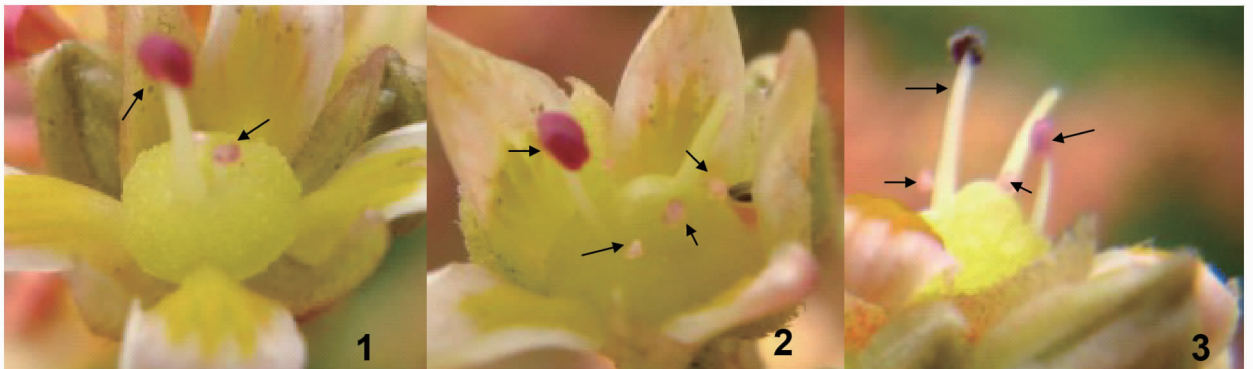
图3 反季节杧果胚囊发育

Fig.3 The development situation of embryo

2.2 雄蕊发育

2.2.1 花粉生活力。“金煌”品种同样存在着大量的雄蕊退化现象(图4)。由表1可知,通过对海南省3个主要栽培品种“金煌”“台农一号”“贵妃”进行调查表明,花粉生活力强的杧果品种按照比例从低到高依次为“贵妃”“台农一号”“金煌”,而花粉生活力一般的按照比例从低向高依次为“台

农一号”“金煌”“贵妃”,具有活力的花粉按照比例从低到高依次为“台农一号”“金煌”“贵妃”。黄镜浩^[2]的调查显示,低温下“台农一号”的异常花粉比例为23.16%,常温下为0.62%,因此低温严重影响了杧果的花粉活力。该研究采取的杧果花粉是在常温下,当地11月中旬采集(当地11月平均气温为22.3℃),此时气温正常,花粉生活力异常



注:箭头所示为雄蕊

Note: Arrow indicated stamen

图4 反季节杧果雄蕊退化

Fig.4 The stamen degeneration

表1 杧果花粉性活力比较

Table 1 Comparison of pollen viability of mango

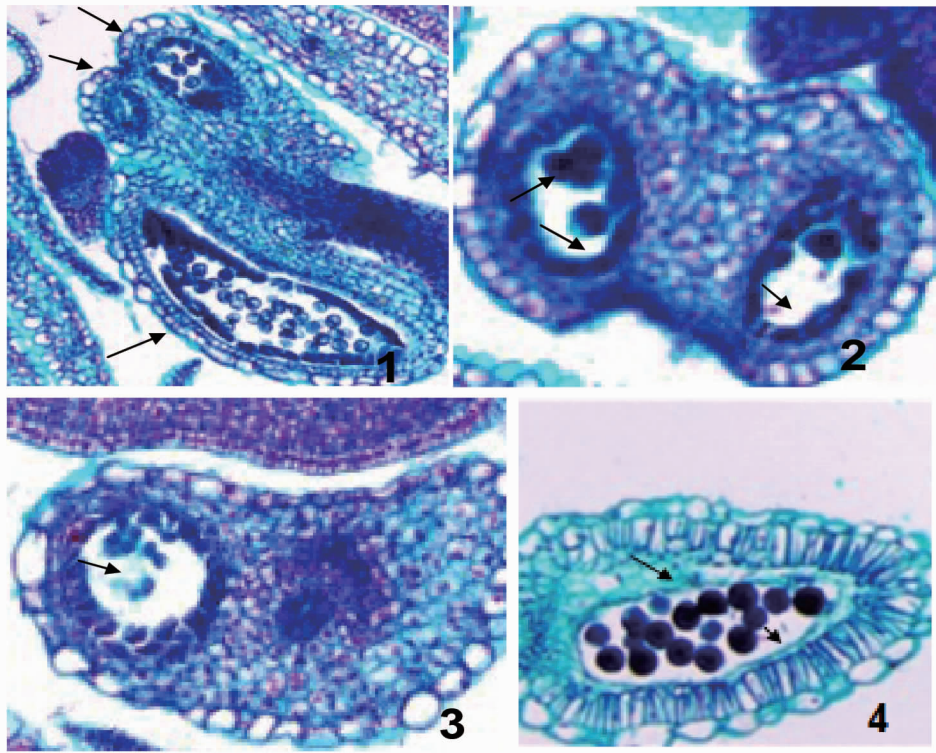
品种名称 Variety name	花粉粒数目 Pollen number 个	活力 Viability//%			
		强 Strong	一般 Common	具有活力 Viable	失去活力 Lost
台农一号 Tainong 1	509	25.6 a	40.5 b	66.1 b	33.7 a
贵妃 Guifei	530	16.2 b	71.3 a	87.5 a	12.2 b
金煌 Jinhuang	560	29.7 a	47.2 b	76.9 b	23.2 a

注: 同列不同小写字母表示 0.05 水平差异显著

Note: Different lowercases in the same column indicated significant differences at 0.05 level

(33.7%) 可能与反季节杧果的生产技术措施有密切关系。前人研究认为, 多效唑处理能显著降低雄花数量, 而两性花数量变化不大, 从而提高了两性花比例。由于多年施用多效唑、乙烯利、硝酸钾的累计效应及其结合乙烯利和硝酸钾催化后对花粉活力的影响尚未有报道, 因而难以比较。但反季节生产条件下的“台农一号”花粉失去活力的比例比黄镜浩^[2]研究低温下其活力的下降程度有所增加, 说明反季节生产中采取的控梢、催花措施对于杧果的花粉生活力有一定的影响^[5]。该研究及其后继研究选用的“金煌”品种的花粉生活力为 76.9%, 因此可以顺利进行授粉受精。

2.2.2 花粉囊发育。光镜观察结果显示, “金煌”花粉囊中由外向内依次分为表皮细胞、药室内壁、中层细胞、绒毡层和内部的花粉粒。试验中花粉囊以 2 个居多, 偶尔有 3 个(图 5-1)。花粉母细胞发育正常, 四分体时期绒毡层尚未明显退化(图 5-2, 5-3)。花粉囊发育不一致现象普遍, 个别花粉囊中花粉数量极少、药隔壁厚。花粉数量之间差异较大(图 5-3), 成熟的花粉囊花粉多且发育正常, 花粉中细胞质含量大, 偶尔可见个别花粉粒退化(图 5-3)。成熟花粉粒数量多, 药隔相对较薄, 绒毡层退化(图 5-4)。



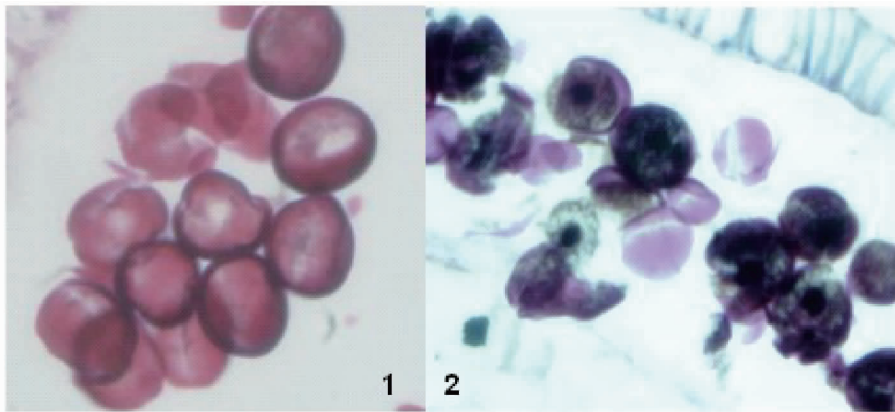
注: 1. 花粉囊出现; 2, 3. 四分体时期花粉囊; 4. 成熟时期花粉囊

Note: 1. Appearance of pollen sac; 2-3. Pollen sac in tetra stage; 4. Pollen sac at mature stage

图5 反季节杧果花粉囊发育
Fig.5 Development of pollen sac

花粉囊中的花粉少或者花粉囊停滞发育是反季节杧果“金煌”品种雄蕊败育的主要表现形式(图 5-1, 5-3)。这与黄镜浩在低温对导致杧果的影响有所不同, 在低温条件下, “台农一号”品种花粉母细胞会发生细胞融合, 形成双核结构^[2]。在反季节条件下“金煌”杧果花粉囊中的花粉细胞

多数出现退化现象(图 6)。而且, 花粉细胞会发生退化, 花粉囊不同, 退化现象之间的差异很大, 类似于温敏型花粉败育。有些花粉囊花粉非常少, 有些花粉囊停止发育, 而有些花粉囊花粉数量多而且发育完全(图 5-1)。



注:1. 正常花粉;2. 退化花粉

Note: Normal pollen;2. Degenerated pollen

图6 “金煌”品种正常与退化花粉比较

Fig. 6 Comparison of normal and degenerated pollen of cultivar Jinhuang

3 结论与讨论

通过研究多种作物的胚胎败育原因总结得出,胚胎的败育原因多是胚乳的异常生长、胚乳核停止分裂、胚乳提前解体、退化导致胚乳衰败和枯竭,受精卵难以获得营养,严重影响正常胚胎发育,造成胚胎中途退化^[6-8]。

芒果花朵存在雄蕊退化不育现象。雄花花丝短小、花药萎缩。雄性不育有退化、温敏2种。其中退化型花药透明,其花粉母细胞在减数分裂前已经全数败育;而温敏型花粉败育在发育的各个时期均有发生,以四分体一小孢子形成大液泡之前败育为主,低温可以造成小孢子和绒毡层发育异常,芒果花粉母细胞微核明显增加,导致败育。

芒果雌蕊败育表现为子房萎缩、畸形,胚珠异常,胚囊未必发生异常。在低温条件下,“台农一号”品种两性花的胚囊在4核期有部分异常,细胞壁将4核分隔,核退化解体,而正常温度下无此现象^[2]。东镇红杧雌蕊败育主要表现为胚囊在8核时期卵细胞、助细胞、极核、反足细胞退化,导致授粉受精不良产生胚胎败育^[1]。

在该研究中,反季节芒果雄蕊退化多而复杂,花粉囊之间发育差异十分显著,花粉囊小的花粉数量少,而花粉囊大的花粉数量大而发育成熟。除了部分花粉囊花粉退化外,发育正常的花粉生活力没有影响到授粉受精,花粉生活力尚在76.9%。雌配子发育过程中,输导组织中间断裂,进而引起雌配子出现多种退化,如子房萎缩变形、胚珠横生,同一或不同胚珠中出现极核、助细胞及其反足细胞的退化现象,这些都可以影响此后授粉受精和胚胎的发育。

董军等^[1]观察发现,“东镇”芒果8核期雌蕊败育、胚珠发育不正常,在胚胎发育初期营养竞争不力造成无仁果实。

然而,不同品种、不同胁迫之间可能有差异。该研究尚未发现雌性器官完全退化的现象,只是在“金煌”芒果胚囊8核期间,极核细胞退化、消失,助细胞1个或者2个全部退化、反足细胞个别退化,而卵细胞尚在。成熟胚囊的这种发育情况对于授粉受精会造成不良的影响,胚囊退化严重的会引起授粉受精不良,导致第1次生理落果,胚囊发育正常的可以完成受精,但是由于营养竞争能力不强形成无籽果实。

反季节芒果生产中,“金煌”品种雄蕊退化,花粉囊之间发育差异十分显著,花粉囊小的花粉数量少,而花粉囊大的花粉数量多且发育成熟;雌器官出现子房萎缩变形、胚珠横生现象;胚珠周围的输导组织断裂现象普遍;在胚囊8核期间,在同一或者不同胚珠中出现极核细胞消失或者退化,反足细胞个别退化、助细胞个别或者全部退化的现象,这些都会影响此后的胚珠受精,引起授粉受精不良。

参考文献

- [1] 董军,陈大成,胡桂兵,等. 芒果无仁和小仁果实产生机理研究[J]. 华南农业大学学报,1997,18(4):42-46.
- [2] 黄镜浩. 低温对杧果(*Mangifera indica* L.) 开花、坐果的影响及无胚果实形成机理研究[D]. 重庆: 西南大学,2007.
- [3] HUANG J H, MA W H, LIANG G L, et al. Effects of low temperatures on sexual reproduction of “Tainong 1” mango (*Mangifera indica*) [J]. *Scientia horticulturae*, 2010, 126(9): 109-119.
- [4] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [5] 贺军虎, 陈华蕊, 朱敏, 等. 海南反季节芒果生产中存在的问题和解决的思路[J]. *热带农业科学*, 2013, 33(6): 75-78.
- [6] 邱德勃, 谢石文, 孔维明. 橡胶树成熟胚囊超微结构研究[J]. *热带作物学报*, 1995, 16(1): 10-16.
- [7] 蒋文君, 杨文学, 匡晓东, 等. 安农无核蜜香柚无核机理的研究[J]. *浙江柑橘*, 2000, 17(2): 47-48.
- [8] 王飞, 王跃进, 周会玲, 等. 无核葡萄与中国野生葡萄杂种胚发育和败育的细胞学研究[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2005, 33(3): 61-65.

科技论文写作规范——结果

利用图、表及文字进行合乎逻辑的分析。务求精练通顺。不需在文字上重复图或表中所具有的数据,只需强调或阐述其重要发现及趋势。