

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2018.06.005

薄壳山核桃雌花发育的解剖学研究^①

刘 雨^{1,2,3}, 常 君¹, 任华东¹, 杨水平²,
姚小华¹, 王开良¹, 陈 宇⁴, 傅国林⁵, 周建光⁵

1. 中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江 富阳 311400; 2. 西南大学 资源环境学院, 重庆 400715;
3. 富阳区农林局, 浙江 富阳 311400; 4. 东台市木材检查站, 江苏 东台 224200; 5. 建德市林业局, 浙江 建德 311600

摘要: 为掌握薄壳山核桃(*Carya illinoensis*)雌花花芽发育规律, 应用了石蜡切片技术, 从显微水平上对浙江省建德市 12 年生薄壳山核桃花芽发育各阶段特征进行观察, 结果表明: 薄壳山核桃马罕(Mahan)雌花发育过程可分为 4 个时期, 分别是分化初期、花序分化期、雌花总苞形成期和雌蕊形成和发育期, 在分化初期雌花芽与叶芽无区别, 顶端呈圆球状; 花序分化期形成两个以上椭圆状小花原基; 雌花总苞形成期总苞略呈四方形, 中央部位形成雌蕊原基并进一步分化出胚珠原基; 雌蕊形成和发育期胚珠继续发育, 胚囊形成。准确确定薄壳山核桃马罕雌花发育各个关键时期可为合理品种配置及人工授粉提供依据。

关键词: 薄壳山核桃; 花芽发育; 形态解剖

中图分类号: Q949.735

文献标志码: A

文章编号: 1673-9868(2018)06-0032-06

薄壳山核桃(*Carya illinoensis* (Wangench.) K. Koch), 又名美国山核桃、薄皮山核桃, 为胡桃科(Julandaceae)山核桃属(*Carya* Nutt)的一种落叶乔木^[1-2]。天然分布于美国密西西比河流及其东、西两面支流的河谷地带, 20 世纪 20 年代我国正式从美国引进该树种。薄壳山核桃是集园林绿化与食用油料于一体的兼用优良树种, 果仁含多种维生素及人体所必需的不饱和脂肪酸, 营养价值巨大^[3-5], 人均消费量持续增加, 市场前景广阔。

花芽分化的早晚、数量、质量直接影响果树的早实性、丰产性、稳产性及果实的品质和商品价值^[6], 薄壳山核桃属雌雄同株异花异熟植物, 目前我国栽培的薄壳山核桃品种较为单一, 导致雌花的可授粉期与雄花的散粉期不一致, 使薄壳山核桃果用林大小年明显、产量不稳定^[7]。针对这一问题姚小华等^[8]研究了薄壳山核桃的物候开花习性, 为种植园品种搭配提供了理论依据, 张瑞等^[9]根据雌花柱头外部形态变化将薄壳山核桃柱头发育分为显蕾期、初开期、V 字期、倒八字期和变黑期 5 个阶段, 以期确定合理

① 收稿日期: 2017-09-16

基金项目: “十二五”国家科技支撑计划(2013BAD14B0104); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(CAFYBB2017ZA004-8); 浙江省农业(果品)新品种选育重大科技专项(2016C02052-13)。

作者简介: 刘 雨(1993-), 男, 硕士研究生, 主要从事森林培育的研究。

通信作者: 常 君, 助理研究员。

授粉配置品种. 在花芽分化解剖学研究方面, 黄有军等^[10]将山核桃(*Caryacathayensis* Sarg.) 雌花芽发育分为未分化期、分化初期、花序分化期、总苞形成期和雌蕊形成期 5 个时期, 李永涛等^[11]将早实核桃雌花发育详细划分为雌花形态分化临界期、雌花花序分化期、花柄原基和雌花原基分化期、花被原基分化期、苞片原基分化期、花瓣原基和雌蕊原基分化期、胚珠分化期、雌花成熟期、雌花开放期 9 个阶段并对各个时期做了详细描述. 但有关薄壳山核桃雌花发育的形态学方面研究尚不多见. 本文选取目前主要栽培品种马罕(Mahan)为研究对象, 采用石蜡切片法, 对其雌花发育过程进行解剖学研究, 探讨了雌花发育过程中外部形态与解剖结构之间的对应关系, 进一步确认薄壳山核桃雌花芽分化的各个时期, 为薄壳山核桃授粉品种配置及人工授粉提供参考.

1 材料与方 法

1.1 试验地概况

试验取样地位于浙江省建德市更楼街道洪宅村, 地理位置 119°18'21"E, 29°34'42"N, 属中亚热带季风气候带, 年平均气温 16.9℃, 海拔 100~200 m, 平均坡度 25°, 土壤为紫砂土且土层深厚, 雨量丰沛, 年均降雨量 1 500 mm, 四季分明, 日照充足, 年均日照总时数为 1 760 h, 无霜期 254 d, 试验地每年进行常规抚育管理.

1.2 材料与方 法

选择立地条件, 生长状况较为一致的健壮、无病虫害的 12 年生薄壳山核桃马罕(Mahan)品种为试验材料, 从 2016 年 3 月 15 日至 6 月 1 日每隔 3~5 d 取样 1 次, 每次剪取 10~15 个带有顶花芽的短枝, 顶花芽取自树冠外围中部, 装入自封袋内后立即放置于冰袋泡沫箱中带回实验室. 从中取出 15~20 个花芽用 FAA 固定, 固定时间 24 h 以上, 制作石蜡切片, 石蜡切片的制作参照叶创兴等^[12]的方法, 经脱水、透明、浸蜡、包埋、切片(Thermo HM 325 切片机)、番红固绿染色、中性树胶封片等步骤制成切片(厚度 7~8 μm), Nikon DS-Ri2 荧光显微镜镜检和拍摄. 其余花芽用游标卡尺测量长度和宽度后置于-80℃的超低温冰箱中保存, 用于对比外部特征变化.

2 结果与分 析

2.1 薄壳山核桃雌花发育各个时期及其形态特征

根据花芽外部特征及显微镜镜检结果, 可将薄壳山核桃雌花芽的发育过程大致分为 4 个阶段: 分化初期、花序形成期、雌花总苞形成期、雌蕊形成和发育期.

分化初期: 3 月中旬, 薄壳山核桃混合芽萌动并开始萌芽, 新梢各节位腋芽不断增大, 内部生长点顶端尖而小, 花芽与叶芽为同源器官, 此时花芽形态分化尚未开始, 其形态特征与叶芽相同(图 1-1), 生长点逐步伸长生长, 顶端变宽呈圆球状突起, 花序原基高度和基部宽度随之增加, 侧芽内节数增多(图 1-2).

花序形成期: 4 月上旬, 顶端半球状突起下部进一步发育为花柄原基, 上部分化为雌花原基. 花柄原基由两个以上雌花原基构成, 并将发育形成多个雌花(图 1-3). 随后雌花原基发育明显顶端形成多个突起状小花原基(图 1-4), 随后花原基增大并呈椭圆状(图 1-5).

雌花总苞形成期: 4 月中旬, 此时薄壳山核桃雌花发育加速, 花原基上部进一步发育为总苞, 总苞略呈四方形, 中央部分为雌蕊原基. 雌蕊原基进一步分化出胚珠原基(图 1-6), 该部分细胞具有小而致密的特点且细胞质较浓, 切片染色较深.

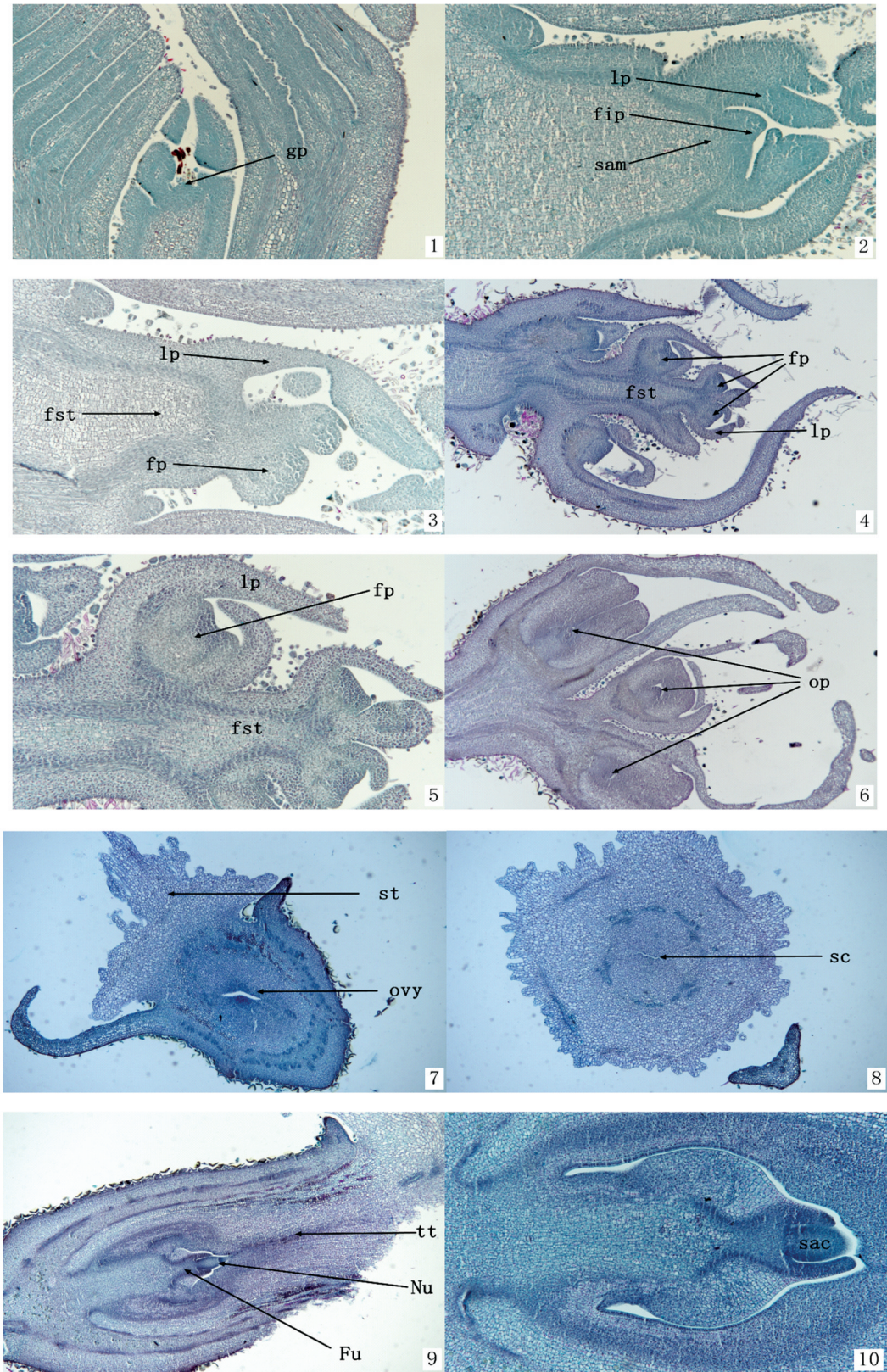


图 1-1(100×), 图 1-2(100×), 图 1-3(100×), 图 1-4(40×), 图 1-5(100×), 图 1-6(40×), 图 1-7(40×)为雌花序的纵切片; 图 1-8(40×)为花柱横切片; 图 1-9(100×), 图 1-10(100×)为胚珠的纵切片。gp: 生长点; lp: 叶原基; sam: 顶端分生组织; fip: 雌花花序原基; fp: 花原基; fst: 花柄; op: 胚珠原基; st: 花柱; ovy: 子房; sc: 空心花柱; tt: 引导组织; Nu: 珠心; Fu: 珠柄; sac: 胚囊。

图 1 薄壳山核桃雌花发育过程

雌蕊形成和发育期: 4 月下旬至 5 月中旬, 此时小花进一步发育, 体积增大, 子房明显(图 1-7). 顶端花柱呈嫩绿色表面具不规则突起, 横切有明显的空心花柱(图 1-8), 随后柱头加深向两侧张开, 逐渐呈倒八字形, 并产生分泌物. 胚珠发育迅速, 珠心、珠被、珠柄及引导组织发育明显(图 1-9). 珠心进一步发育形成胚囊(图 1-10).

2.2 薄壳山核桃外部形态及与解剖结构之间的相关性

薄壳山核桃雌花芽发育的不同阶段其内部解剖结构与外部形态特征均有一定的对应关系, 外部形态特征与内部花芽发育具有一定的相关性(表 1), 通过外部形态的观察和内部解剖结构的对比, 有利于确定各发育阶段的关键期, 从宏观上了解雌花的发育进程(图 2).

表 1 薄壳山核桃雌花发育的外部形态变化

日期/ 月—日	雄花序均长/ cm	叶均长/ cm	外部形态描述	解剖结构
4—04			芽锈黄色, 并膨大伸长	苞片分化, 芽体呈塔形, 花序顶部呈馒头状
4—13	0.8	2.0	小花原始体发育	总苞片原基分化
4—18	3.6	4.5	小花可见, 叶片完全展开	胚珠原基形成
4—22	4.9	6.7	小花体积增大, 二裂柱头合拢, 颜色青绿	胚珠进一步发育
4—30	6.1	7.1	柱头颜色加深	胚珠进一步发育, 珠被、珠心、珠柄明显
5—07	7.2	8.9	柱头向两侧张开, 呈倒八字形	珠被、珠心进一步分化
5—10	脱落	11.4	柱头颜色变为褐色	胚囊发育

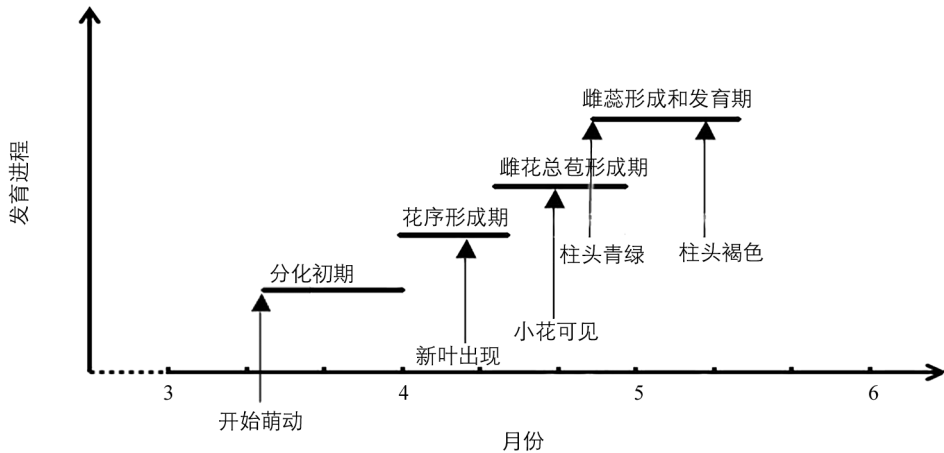


图 2 薄壳山核桃雌花芽发育时期过程示意图

3 结果与讨论

薄壳山核桃花芽分化是一个连续过程, 各相邻分化时期可能存在一定的重叠现象. 本研究的结果表明, 薄壳山核桃马罕(Mahan)品种雌花芽发育过程从 3 月中下旬开始到 5 月中旬基本完成, 历时约 45 d, 整个过程可分为: 分化初期(3 月中下旬)、花序形成期(4 月上旬)、雌花总苞形成期(4 月中旬)、雌蕊形成和发育期(4 月下旬至 5 月中旬)4 个阶段, 其花芽分化基本与黄有军等^[10]、谷澎芳^[13]的报道相似, 但是自花序原基出现以后的各发育阶段时间均比山核桃的要稍早一些, 且各个花期的分化始期、间隔时间也不规律. 黄有军等^[10]对浙江临安山核桃花芽分化进程的研究表明, 山核桃雌花芽

3月末开始分化,历时35d左右;而谷澎芳^[13]对浙江天目山地区山核桃花芽分化进程的研究表明,雌花芽一般在4月上旬开始分化,5月中、下旬雌花发育基本完成.这说明品种和环境条件不同可能会导致薄壳山核桃花芽发育进程的不同.

通常以季节或时期来判断花芽分化存在局限性,不够准确,多数研究结果认为花芽分化过程中外部特征变化与内部形态之间存在一定的相关性^[14],可以作为分化时期的判断标准.如高英等^[15]对早实核桃(*Juglans regia* L.)的研究认为,雌花芽外部的变化可以直观反映内部结构的变化,为研究早实核桃花芽分化时期提供直观参考;黄有军等^[10]认为可以通过外部形态特征判断山核桃雌花花芽的分化程度,以便确定取材时间.本文研究结果表明,薄壳山核桃雌花花芽发育过程中的外部形态特征与其解剖结构也存在一定的对应关系.当芽锈黄色并且小花原始体可见,则表明花芽总苞片原基分化;当小花出现,叶片完全展开时则表明胚珠原基形成;当柱头颜色加深则表示内部胚珠进一步发育,珠被、珠心、珠柄出现;当柱头颜色变为褐色则说明胚囊发育完成.因此依据薄壳山核桃的外部形态特征判断花芽分化发育阶段是可行的,可为花芽分化、人工授粉等相关研究的适时取材提供科学依据.

参考文献:

- [1] 常君,姚小华,邵慰忠,等.薄壳山核桃不同砧木对嫁接成活率及生长指标的影响[J].中南林业科技大学学报,2016(2):56-60.
- [2] 常君,姚小华,杨水平,等.美国山核桃不同品种接穗对嫁接苗木根系生长发育影响的研究[J].西南大学学报(自然科学版),2007,29(10):104-108.
- [3] 姚小华,常君,王开良,等.中国薄壳山核桃[M].北京:科学出版社,2014:3-5.
- [4] 胡芳名,谭晓风,刘惠民,等.中国主要经济树种栽培与利用[M].北京:中国林业出版社,2006.
- [5] 常君,李川,姚小华,等.薄壳山核桃无性系含油率及脂肪酸组成分析[J].西南师范大学学报(自然科学版),2017,42(8):51-57.
- [6] 李平,杨风,熊远新,等.核桃花芽形态分化研究进展[J].安徽农业科学,2015,43(27):25-26,60.
- [7] 韩明慧,彭方仁,邓秋菊,等.薄壳山核桃雌雄花芽分化外部形态与内部结构的关系[J].南京林业大学学报(自然科学版),2017,41(6):1-7.
- [8] 姚小华,王开良,任华东,等.薄壳山核桃优新品种和无性系开花物候特性研究[J].江西农业大学学报,2004,26(5):675-680.
- [9] 张瑞,李晖,彭方仁,等.薄壳山核桃开花特征与可授性研究[J].南京林业大学学报(自然科学版),2014,38(3):50-54.
- [10] 黄有军,夏国华,王正加,等.山核桃雌花发育的解剖学研究[J].江西农业大学学报,2007,29(5):723-726.
- [11] 李永涛,赵勇刚,杨克强,等.早实核桃花器官发育的解剖学研究[J].园艺学报,2011,38(3):434-440.
- [12] 叶创兴,马虎元.植物学实验指导[M].北京:高等教育出版社,2006:201.
- [13] 谷澎芳.山核桃雌花芽的分化与雌花发育的观察[J].浙江林学院学报,1984,1(1):23-28.
- [14] 许自龙,汪阳东,陈益存,等.山胡椒雄花花芽发育形态解剖特征观察[J].植物科学学报,2017(2):152-163.
- [15] 高英,董宁光,张志宏,等.早实核桃雌花芽分化外部形态与内部结构关系的研究[J].林业科学研究,2010,23(2):241-245.

A Study on Anatomy of Development of Female Flower in *Carya illinoensis*

LIU Yu^{1,2,3}, CHANG Jun¹, REN Hua-dong¹,
YANG Shui-ping², YAO Xiao-hua¹, WANG Kai-liang¹,
CHEN Yu⁴, FU Guo-lin⁵, ZHOU Jian-guang⁵

1. Research Institute of Subtropical Forestry, CAF, Fuyang Zhejiang 311400, China;
2. School of Resources and Environment, Southwest University, Chongqing 400715, China;
3. Fuyang Agriculture and Forestry Bureau, Fuyang Zhejiang 311400, China;
4. Dongtai Timber Inspection Station, Dongtai Jiangsu 224200, China;
5. Jiande Forestry Bureau, Jiande Zhejiang 311600, China

Abstract: Accurate determination of the critical stages of flower-bud differentiation is necessary for proper variety allocation and manual pollination of pecan (*Carya illinoensis*). In a study reported herein, the paraffin-sectioning method was employed to observe, under a microscope, the development process of flower-bud differentiation in a 12-year-old pecan tree in Jiande city of Zhejiang province so as to solve the problem of its low yield and inferior quality. The results showed that development process of the female bud of the pecan variety Mahan could be divided into four stages, i. e. the initial differentiation stage, the stage of inflorescence formation and development, the stage of involucre formation and the stage of pistil formation and development. At the first stage, the exterior appearance of the pistillate flower bud was no different from that of the leaf bud, and their top was sphere-like in shape. At the second stage, two or more oblong floret primordia were formed. At the third stage, a square-shaped involucre was formed, and at the center of the involucre a pistil primordium was detected, from which an ovule primordium was differentiated. At the fourth stage, the ovule continued to develop and, eventually, the embryo sac was formed.

Key words: pecan (*Carya illinoensis*); female flower bud differentiation; morphology and anatomy

责任编辑 周仁惠

