

荔枝果实发育的研究^{*}

I. 对一个复杂的相关体系的剖析

邱云霞 黄辉白

(园艺系)

提 要

荔枝果实可视为具假种皮、结构特殊的一个复杂的相关体系。本研究中采用多种数理统计方法充分验证了黄辉白和许建楷^[6]关于种子—果皮—假种皮顺序性影响,果皮对假种皮的“球皮对球胆效应”,胚的存在对果皮发育无影响和胚对假种皮的抑制等论点。还进一步揭示了种皮对假种皮的直接促进作用;胚与果皮发育是一对相伴随的现象,从而解释了在果实的大群体中,大型果皮出现频率较高的事实;种子的过早败育导致空壳果中假种皮的停止发育。作者认为这些错综复杂的关系实质上与液体胚乳的发育和败育有关。

生长的相关性 (Growth correlation) 在生长中的植物体内是普遍存在的。植物体作为一个整体,能协调地发育,就是由于器官和器官,组织和组织,以及细胞和细胞之间相关影响的结果^[7]。果实作为一个器官,其各部组织之间也必然存在相关控制。Müller-Thurgau^[11]早在1898年就指出葡萄浆果大小与种子数之间的正相关。这种相关后来在草莓^[8]、苹果^[10]、枇杷^[3]等许多种果实中得到证实。黄辉白和许建楷^[6]发现结构特殊而复杂的荔枝果实各组织之间的相关控制远不止是种子对周围组织的影响。他们提出了种子—果皮—假种皮的顺序性影响,果皮为假种皮提供生长空间又限制其生长的球皮对球胆效应的假设,以及胚对假种皮的抑制作用等观点。本研究是在他们的研究的基础上,对荔枝这样一个复杂的相关系统,采用多种生物统计的方法,从各个角度去考察和验证各部组织之间的相关关系,以便对这样一个复杂的相关体系取得较深刻的认识和为进一步调控其生长发育提供理论依据。

材 料 和 方 法

1984年在广州罗岗,从同一株树上采集桂味荔枝的成熟果实。桂味荔枝是具有种子正常果和种子败育果的混合型品种。采集后尽快在室内用Sauter RL200电子秤称取每个果的全果及各部分组织的鲜重,设法在尽可能短的时间内完成对大样本的全过程操

^{*} 本文取材于第一作者的硕士论文的一部分内容。本文中的数理统计分析得到本校王润华、黎祖强等先生的指导,还承袁荣才、叶其蓝等同学的帮助,谨此致谢。

1985年9月23日收稿

作，使样本的蒸发减低至最低限度。称量精确度达 1 毫克。对所得数据用 PC—1500 袖珍电脑进行各项生物统计分析；用 TRS—80 微型电脑作果皮重量的分布图。

1983 年在华南农业大学果园中从 ‘M—选’ 荔枝树上采集到大量发育不全的空壳果（果小，种子极早败育而形极小，假种皮一般只有痕迹，从而形成果皮内面的空腔），进行了剖面的摄影。

结 果

〈一〉简单相关分析

桂味荔枝果实各组织间的简单相关列于表 1。

表 1 桂味荔枝果实各部组织间的简单相关系数

相 关 因 素	种子正常果 (n = 120)	种子败育果* (n = 120)
全 果——假种皮	0.9047***	0.9882***
全 果——果皮	0.7455***	0.7097***
全 果——种皮	0.5722***	0.4836***
全 果——胚	0.3459***	—
假种皮——果皮	0.5076***	0.5962***
假种皮——种皮	0.4173***	0.4360***
假种皮——胚	-0.0405 n. s.	—
果 皮——种皮	0.4965***	0.4427***
果 皮——胚	0.3486***	—
种 皮——胚	0.3690***	—

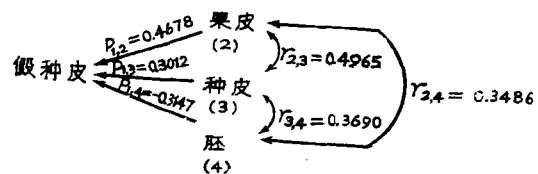
n. s. 相关不显著；* 败育种子只有种皮；*** 相关度达 $p < 0.001$ 。

由表 1 可见，尽管全果与胚之间呈正相关，但假种皮与胚无相关；全果、假种皮和果皮三者分别都与种皮呈正相关；全果与假种皮两者都分别与果皮呈正相关。两类果都表现一致。

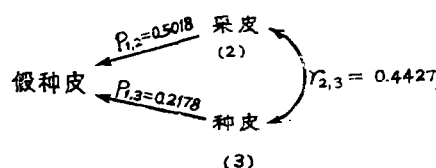
（二）通径分析

通径分析法一般系在遗传育种中用于估计不同因素对于某一因素作用的重要性〔3〕。分解桂味荔枝果实，以假种皮为倚变量，对有关因素作通径分析，其通径关系如右图。通径分析结果列于表 2。

由表 2 可见，果皮对假种皮的直接正作用是最明显的，其次是种皮对假种皮的



种子正常果实



种子败育果实

表2 通径分析法揭示的桂味荔枝果实不同组织对假种皮的作用 (通径系数) (n=120)

组 织	直 接 作 用	通过下列组织的间接作用			总 计
		果 皮	种 皮	胚	
种 子 正 常 果					
果 皮	0.4678	—	0.1495	-0.1097	0.5076
种 皮	0.3012	0.2322	—	-0.1161	0.4173
胚	-0.3147	0.1631	0.1111	—	-0.0405
种 子 败 育 果					
果 皮	0.5018	—	0.0946	—	0.5964
种 皮	0.2137	0.2222	—	—	0.4359

直接正作用。果皮对假种皮的总的作用由于种皮本身的作用而受到增强,但却被胚的负作用部分抵消了。种皮对假种皮起直接正作用,也通过影响果皮而对假种皮起相当份量的间接作用,胚的负作用也部分地抵消了种皮的正作用。胚对于假种皮起着直接的负作用。但在简单相关关系中,胚的这一负作用常被果皮及种皮的正作用所掩盖。

(三) 偏相关分析

对桂味荔枝果实各部分的偏相关分析结果列于表3。

表3 桂味荔枝果实各部组织的偏相关系数

相 关 因 素	种 子 正 常 果 (n=120)	种 子 败 育 果 (n=120)
假种皮——果皮	0.4494 ^{**}	0.4999 ^{**}
假种皮——种皮	0.3058 ^{**}	0.2387 ^{**}
假种皮——胚	-0.3407 ^{**}	—
果 皮——种皮	0.2218 ^{**}	0.2530 ^{**}
果 皮——胚	0.3253 ^{**}	—
皮 种——胚	0.3197 ^{**}	—

.. 相关度达 $P < 0.01$

表3的偏相关分析证明果皮与假种皮,种皮与假种皮之间的正相关关系和胚与假种皮之间的负相关关系,但也证明了胚与果皮、胚与种皮之间也存在着正相关关系。

(四) 以种皮鲜重相等的配对法进行各部组织的比较试验

表4是以自然大群体样本和以配对样本(40对果是从大群体样本中选出来的)对两类果实的比较。

表4 桂味荔枝两类果实的比较

因 素	种子正常果 $\bar{x}_1 \pm S.E. (g)$	种子败育果 $\bar{x}_2 \pm S.E. (g)$	$\bar{x}_1 - \bar{x}_2$	t 值	差异显著水平
大群体样本 (每类果n=120)					
全 果	14.13±0.17	13.03±0.20	1.10	4.14	0.001
果 皮	2.61±0.04	2.39±0.04	0.22	3.99	0.001
假种皮	9.31±0.14	10.45±0.18	-1.14	5.07	0.001
种 子	2.20±0.05	0.19±0.005	2.01	36.55	0.001
种 皮	0.23±0.004	0.19±0.005	0.04	6.03	0.001
配对样本 (每类果n=40)					
全 果	13.27±0.24	14.09±0.27	-0.82	3.12	0.01
果 皮	2.44±0.07	2.48±0.06	-0.04	0.65	n.s.
假种皮	8.89±0.19	11.43±0.24	-2.54	9.34	0.001
种 子	1.95±0.09	0.20±0.003	1.75	24.31	0.001
种 皮	0.20±0.003	0.20±0.003	0	—	—

表5 不同情况下果皮/种皮及全果/果皮比值

	大 群 体 样 本		配 对 样 本	
	果皮/种皮	全果/果皮	果皮/种皮	全果/果皮
种子正常果	$\frac{2.61}{0.23} = 11.3$	$\frac{14.13}{2.61} = 5.4$	$\frac{2.44}{0.20} = 12.2$	$\frac{13.27}{2.44} = 5.4$
种子败育果	$\frac{2.39}{0.19} = 12.6$	$\frac{13.03}{2.39} = 5.5$	$\frac{2.48}{0.20} = 12.4$	$\frac{14.09}{2.48} = 5.7$

从表4可见,大群体样本中,种子正常果的全果及果皮、种子、种皮都显著大于种子败育果,但是假种皮却是后者显著大于前者。配对样本的数据却表明,当种皮的发育程度相等时,胚的有无对于果皮的发育并无影响。相反,胚的存在使假种皮生长量减小,从而导致了全果重量减小。很有意思的是,不论何种情况下,果皮/种皮比值和全果/果皮的比值都相当稳定(表5),说明种皮的发育程度决定了果皮的发育程度,而果皮的发育程度决定了全果的发育程度。这个规律在不同情况下均起作用。

(五) 两类果的果皮重量分布曲线

图1是两类果的果皮重量分布曲线。以果皮重而不是以全果重作分布曲线的依据是: 1. 因为正常种子(有胚)和败育种子(无胚)差异大,所以全果重不适于互相比; 2. 果皮分别与全果、假种皮、种皮之间呈正相关(表1、表3),说明果皮在两类果中都可以作为种子效应的最适体现者。

由图1可见,种子败育果与种子正常果产生大型果皮的潜在能力很接近,只是出现频率不同,前者比后者较低,而出现小型果皮的频率,则前者比后者较高。因此,在大群体中,种子败育果果皮的平均重比种子正常果的小。

(六) 空壳果

空壳果果实异常地小,种子极早败育,成为超小型无胚种子,假种皮仅存有痕迹(图2)。空壳果能够在树上存留直至果皮变红成熟。无食用价值。

讨 论

通过几种生物统计学方法,对荔枝果实各部分之间关系的分析结果,都验证了黄辉白和许建楷^[6]关于种子—果皮—假种皮顺序性影响的推断是合理的。但是他们因为只采用简单相关法,未曾揭示出种皮本身对于假种皮也具有直接促进作用。

胚通过两种方式对假种皮起直接抑制作用: 1. 具胚的大种子占据了果皮提供给假种皮的有限生长空间的一部分。在自然大群体样本中,桂味的种子正常果虽然果皮的平均重较大,但假种皮仍小于种子败育果(表4)。不过妃子笑种子正常果的假种皮的平均重则比种子败育果大的(数据略),其原因是妃子笑属于大果皮型品种。2. 胚与假种皮之间可能存在着养分竞争。假种皮在胚迅速生长阶段受到抑制^[6],此时果皮尚未被充分撑大,假种皮还有充分的生长空间,由此可以推断,这种抑制具有养分争夺性质。

在种子发育前期,种腔充满液态胚乳,随着胚的发育,胚乳逐渐被胚吸收消耗。因此,荔枝种子属于无胚乳种子^[1]。Nitsch^[6]在引用许多作者的论述时指出,胚乳富含各种激素。Crane^[4]指出,种子具较高浓度的激素使之成为代谢中心,吸引养分供本身和果实其它部分生长发育之用。可以认为,荔枝的胚乳对种皮发育有密切关系,受精胚珠内胚乳停止发育的早晚是导致败育种子体积差异的原因。所以种皮不失为一个良好而有效的参数。

空壳果的事实说明,受精只是假种皮发端和发育的前提,只有当种子(主要是胚乳)发育进展到了相当程度,假种皮才能正常发育。然而,胚的正常发育对于胚乳发育程度的要求更强。一般的种子败育果(焦核果),可以具有正常发育的假种皮

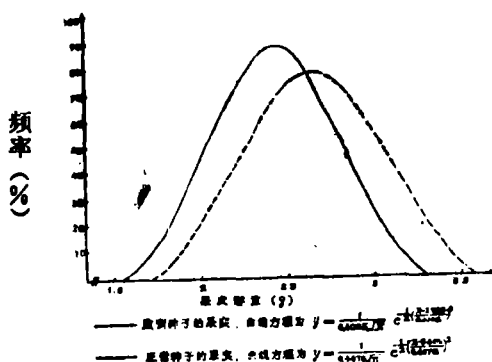


图1 桂味荔枝两类果的果皮鲜重分布曲线图

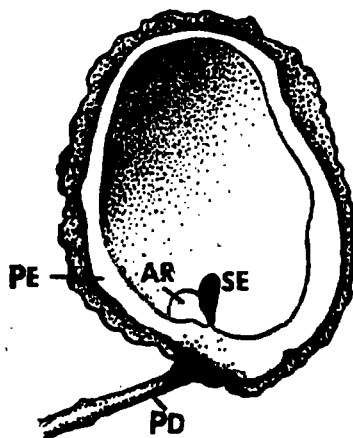


图2 成熟时的空壳果的纵剖面, SE—很早败育的褐色小种子, AR—停止生长的假种皮, PE—小型的果皮, PD—果柄。

却不具有胚或仅有胚的痕迹,就是很好的说明。Goodwin^[1]指出,胚的生长依赖于胚乳的生长,到目前为止,还没有早期球状胚组织培养成功的例证。果皮与种子是同步生长发育的组织,较长的胚乳发育期对于果皮的充分发育也是有利的,所以在种子正常果实的群体出现大型果皮的频率比种子败育果实的群体这一频率高。果皮与胚是平行生长的关系而非因果关系。从理论上讲,人们可以利用胚和假种皮对于胚乳生活期限(Life-span)的要求不同的原理,研究制定既能抑制胚的发育又不过早引起种子败育的技术,在人为诱导焦核果的实践中,充分发挥果皮和假种皮发育的潜能。

参 考 文 献

- [1] 李正理、张新英:《植物解剖学》,317,高等教育出版社。1983年。
- [2] 俞世蓉、郭葛平,作物育种研究中通径系数分析法的应用,《农学文摘》,(8)1981:1—3。
- [3] Blumenfeld,A. 1980. Fruit Growth of Loquat. J.Amer.Soc.Hort.Sci.105(5):747-50。
- [4] Crane, J.C. 1969. The Role of Hormones in Fruit Set and Development. HortScience 4(2):8-11。
- [5] Goodwin, P. B. 1978. Phytohormones and fruit Growth. In: Phytohormones and Related Compounds—A Comprehensive Treatise. Vol. I, pp.175-214. Letham, Goodwin and Higgins (eds.). Elsevier/North-Holland Biomedical Press。
- [6] Huang, H. (黄辉白) and xu, J. (许建楷) 1983. The Developmental Patterns of Fruit Tissues and Their Correlative Relationships in *Litchi chinensis* Sonn. Scientia Horticulturae, 19: 335-342。
- [7] Meyer, B. S., Anderson, D. B., Bohning, R. H., 1973. Introduction to Plant Physiology. D. van Nostrand Co. p. 507。
- [8] Nitsch, J. P. 1950. Growth and Morphogenesis of the Strawberry as Related to Auxin. Amer. J. Bot. 37: 211-215。
- [9] Nitsch, J. P. 1953. The Physiology of Fruit Growth. Ann. Rev. Pl. Physiol. 4: 199-236。
- [10] Visser, T. 1955. Germination and Storage of Pollen. Meded. Landbouwhogeschool Wageningen, 55: 1-68. Cited from Leopold, A. C. and Kriedemann, P. E. 1975. Plant Growth and Development. McGraw-Hill。
- [11] Winkler, A. J., Cook, A. J., Kliewer, W. M. and Lider, L. A. 1974. General Viticulture. Univ. Calif. Press. p. 132。

STUDIES ON FRUIT DEVELOPMENT OF LITCHI (*LITCHI CHINENSIS*
SONN.) I. An Exploration of a Complex Correlative System

Qiu Yunxia

Huang Huibai

(Department of Horticulture)

ABSTRACT

Litchi (*Litchi chinensis* Sonn.) is a unique kind of fruit having aril as its edible flesh. It can be regarded as a complex system of correlation among its various tissues. Biostatistic methods such as simple correlation, path coefficient, partial correlation etc. were used in exploring the complexity of the system. The main results were as follows :

The stimulative effects exerted by seedcoat on aril consisted of both direct effect by the seedcoat per se and indirect effect through pericarp (peel) .

Embryo exerted direct inhibition on aril growth not only by occupying the growing space provided by the peel, but also through competition of nutrients. On the other hand, embryo demonstrated indirect facilitation of aril growth through the peel and seedcoat.

The embryo demonstrated a two-fold effect on peel growth i. e. (1) the presence of embryos in normal-seeded fruits did not stimulate the peel growth when measured on an equal basis of seedcoat fresh weights, (2) fruits with aborted seeds potentially produced large-sized peels but the frequency of occurrence was lower than normal-seeded fruits when investigation was made through natural large population of different-sized fruits.

The fact of "hollow fruits" showed that very early abortion of liquid endosperm might lead to formation of extra-small-sized peels and termination of aril growth in its rudimentary state. Large-sized peels resulted from normal development or late abortion of seeds, or in other words, prolonged life-span of liquid endosperm in essence.

The positive correlation between peel and embryo was a non-causal relationship showing two parallel phenomena.