

菠萝蜜果肉的发育解剖学研究

吴钿, 叶春海, 丰锋, 叶昌辉

(广东海洋大学农学院, 广东 湛江 524088)

摘要: 为了解菠萝蜜(*Artocarpus heterophyllus* Lam.)果肉的发育过程,运用石蜡切片和水装片的方法对其进行解剖学观察。结果表明,菠萝蜜果肉由表皮、基本组织和维管束组成,花后 8 周表皮和基本组织细胞中出现淀粉粒,成熟时完全消失,贮藏作用明显;外表皮细胞形态较规则,而内表皮细胞壁的初生纹孔场相对较多;维管束不发达,发育过程中没有明显变化。菠萝蜜果实发育成熟在花后 18~19 周。这为菠萝蜜的解剖学基础研究积累了资料。

关键词: 菠萝蜜; 果肉; 发育; 石蜡切片; 解剖结构

doi: 10.11926/j.issn.1005-3395.2015.06.008

Development Anatomical Structure of Jackfruit (*Artocarpus heterophyllus* Lam.) Pulp

WU Tian, YE Chun-hai, FENG Feng, YE Chang-hui

(Agricultural College, Guangdong Ocean University, Zhanjiang 524088, Guangdong, China)

Abstract: In order to understand the development of jackfruit (*Artocarpus heterophyllus* Lam.) pulps, the anatomical structure of its pulps during development was observed under light microscope by using water slice and paraffin section. The results showed that jackfruit pulp consisted of epidermis, basis tissues and vascular bundles. Starch grains appeared in epidermis and basis tissues at 8 weeks after flowering and then degraded at mature stage, showing obvious storage function. The shape of outer epidermis cells are regular, and cell wall of inner epidermis cell has more primary pit fields than that of outer epidermis cells. The vascular bundles in pulp are undeveloped, and there is no significant change throughout development process. The mature of jackfruit pulps was at 18 to 19 weeks after flowering. These accumulate materials for anatomical studies of jackfruits.

Key words: *Artocarpus heterophyllus* Lam.; Pulp; Development; Paraffin section; Anatomical structure;

菠萝蜜(*Artocarpus heterophyllus* Lam.)为桑科(Moraceae)桂木属植物^[1],原产印度,引入我国已有一千多年的历史,其果肉味甜而有特殊香气,是优良的热带果树,除鲜食外,还可制作菜肴或进行深加工^[2]。现在海南、广东、广西、云南、福建和四川南部等热带和南亚热带地区均有栽培,以海南省种植最多,广东省雷州半岛有普遍分布^[3]。菠萝蜜作为一种具有独特风味的热带水果,日益受到人们的喜

爱和关注。国外开展菠萝蜜的研究较早,印度历经 7 年调查研究了近 1800 株菠萝蜜种质,筛选和保存了约 35 个优质株系;孟加拉国对菠萝蜜种质资源进行了分类^[4-5];在美国佛罗里达也开展了一些调查研究工作^[6]。近年来国内的研究多集中在菠萝蜜的种质资源^[7-8]、分子标记^[9-12]和营养成分^[13-14]等方面,对其形态、结构方面的研究较少。吴钿等曾对菠萝蜜叶和花的解剖结构、花药的发育和花粉萌发

收稿日期: 2015-01-28

接受日期: 2015-04-10

基金项目: 国家自然科学基金项目(1104285); 国家级大学生校外实践教学基地,广东省高等学校科技创新重点项目及专业综合改革试点项目;广东海洋大学植物学精品课程等项目(JP2010006)资助

作者简介: 吴钿(1963~),女,硕士,副教授,主要从事植物学的教学与研究工作。E-mail: wutian702@126.com

等进行了研究^[3,15],而果实的发育还未见研究报道。菠萝蜜的果为聚花果,由整个雌花序发育而来,食用的果肉部分由每朵小花的花被发育而成。本文对菠萝蜜果肉发育过程进行研究,旨在为菠萝蜜这一热带果树的解剖学基础研究积累资料,并为进一步调控果实发育、选育优良品种和确定采收时间提供理论依据。

1 材料和方法

菠萝蜜(*Artocarpus heterophyllus* Lam.)采自广东海洋大学菠萝蜜研究基地,对盛花期(同一花序有50%以上的小花开放)的雌花序进行挂牌标记,从花后第4周果实开始膨大起,每周取1个雌花序,剥取不同发育阶段的果肉,切取宽8 mm,长5 mm的小块,用FAA固定液固定,采用常规的石蜡切片法切片,切片厚度12 μm,以番红-固绿对染,制成永久切片;同时撕取果肉的内、外表皮,用水装片法制作临时装片。所有制片均在Nikon ys100光学显微镜下观察并拍照记录。

2 结果和分析

2.1 表皮

菠萝蜜果肉的表皮由单层排列紧密的细胞组成,细胞外壁略厚,横切面大多呈近方形或略扁平状(图1: A, B);除表皮细胞外,还有极少数的气孔器(图1: C)。气孔器由两个半月形的保卫细胞组成,保卫细胞相对一侧的细胞壁较厚;与一般叶表皮的气孔器不同,其气孔较大呈张开状而类似于水孔,这种结构除了通气功能外,也可能与果肉内外的水分运输有关。内、外表皮细胞在形态上有一定的差异。

外表皮 菠萝蜜果肉的外表皮细胞多呈扁平的长方形,沿果肉伸长方向紧密排列,细胞壁厚度较均匀,初生纹孔场不明显。花后5周,表皮细胞中开始发育出较多的白色体(图1: D),这种白色体是淀粉积累的场所,说明菠萝蜜果肉的表皮除了具有保护作用外,还有积累淀粉的作用。花后8周,表皮细胞中的白色体明显增大,开始发育出淀粉粒(图1: E)。花后10周已发育出明显的淀粉粒(图1: F);花后12至16周淀粉粒明显增大、增多,几乎充满整个细胞,这些淀粉粒遇碘呈蓝色(图1: G)。1个造粉体中可以形成1至数个淀粉粒,当淀粉粒充

分增大后,造粉体形成1层薄膜包被着淀粉粒,因此,表皮细胞中的淀粉粒形态上多类似于复粒淀粉粒,而实际上,当这些淀粉粒散落于水中,绝大多数仍是单粒淀粉粒,只有极少数为复粒淀粉粒(图1: H)。淀粉粒的形态呈多面体状,未见明显的轮纹,这与陈福泉等^[13]报道菠萝蜜种子中的淀粉粒形态相同。花后17周,细胞中的淀粉粒逐渐变小、变少,至果肉完全发育成熟时,表皮细胞中的淀粉粒完全消失(图1: I),这是由于淀粉逐渐水解的缘故。

内表皮 菠萝蜜果肉的內表皮细胞形态相对不规则,细胞壁厚薄不均匀,侧壁的形态略呈串珠状,初生纹孔场较多(图1: J)。由于相邻两细胞的细胞壁在初生纹孔场区域非常薄,胞间连丝往往集中在这一区域,因此内表皮细胞之间的物质沟通可能比外表皮更为活跃。内表皮细胞中淀粉粒的形态和发育变化过程与外表皮细胞相同(图2: A, B)。

2.2 基本组织

位于两层表皮之间的是发达的基本组织,初期是一般的薄壁细胞,细胞间隙相对较小(图1: A);花后8周细胞中逐渐发育出淀粉粒(图2: C),而此时的表皮细胞中淀粉粒并不明显;说明基本组织细胞的淀粉粒发育比表皮细胞的略早。花后8~14周,基本组织的细胞和细胞间隙逐渐增大(图1: B),细胞中的淀粉粒比同时期的表皮细胞中明显增多、增大(图2: D),而淀粉粒的类型与表皮细胞的完全相同;从花后16周开始,基本组织细胞中的淀粉粒逐渐减少、变小(图2: E),至18~19周完全消失。基本组织细胞中淀粉粒的消长过程与表皮细胞的相同。

2.3 维管束

维管束在花后5周基本分化完成,沿着果肉的伸长方向稀疏分布于基本组织中,绝大多数维管束的木质部靠内方,韧皮部靠外方,属于外韧维管束(图2: F),没有明显的束中形成层;偶见周韧维管束(图2: G)。纵切面观维管束的木质部只有输导能力相对较弱的螺旋导管(图2: H),这说明果肉的维管组织不发达。在果肉生长、发育的过程中,维管束在大小、组成成份上变化不明显。

3 讨论

以前对菠萝蜜的研究多集中在营养成分和资

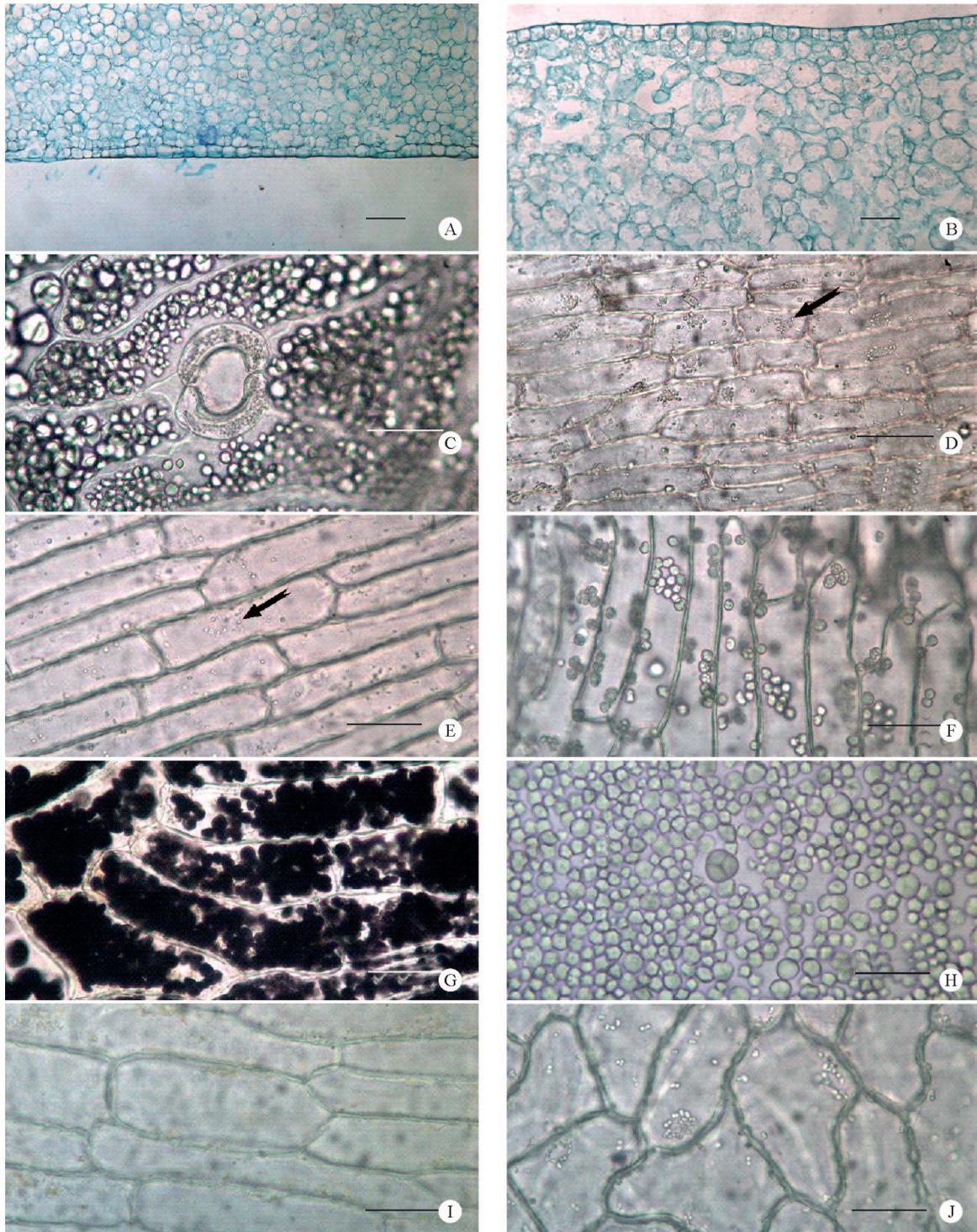


图1 菠萝蜜果肉的解剖结构。A: 花后7周果肉横切, 示内表皮; B: 花后13周果肉横切, 示外表皮; C: 花后15周果肉内表皮, 示气孔器; D: 花后5周果肉外表皮, 示白色体; E: 花后8周果肉外表皮, 示增大的白色体; F: 花后10周果肉外表皮, 示淀粉粒; G: 花后12周果肉外表皮, 示细胞中大量的淀粉粒及淀粉粒遇碘呈蓝色; H: 散落于水中的淀粉粒, 示淀粉粒类型; I: 花后18周(成熟期)果肉外表皮, 示淀粉粒消失; J: 花后8周果肉内表皮, 示细胞形态及初生纹孔场。标尺=100 μm

Fig. 1 Anatomical structure of *Artocarpus heterophyllus* pulps. A: Cross section of pulp in 7-week after flowering (WAF), showing endepidermis; B: Cross section of 13-WAF pulp, showing epidermis; C: Endepidermis of 15-WAF pulp, showing stomata apparatus; D: Epidermis of 5-WAF pulp, showing leucoplast; E: Epidermis of 8-WAF pulp, showing enlarged leucoplast; F: Epidermis of 10-WAF pulp, showing starch grains; G: Epidermis of 12-WAF pulp, showing a lot of iodine-stained blue starch grains in cells; H: Starch grains suspended on water, showing starch grain types; I: Epidermis of 18-WAF pulp (mature stage), showing degraded starch grains; J: Endepidermis of 8-WAF pulp, showing cell shape and primary pit field. Bars=100 μm

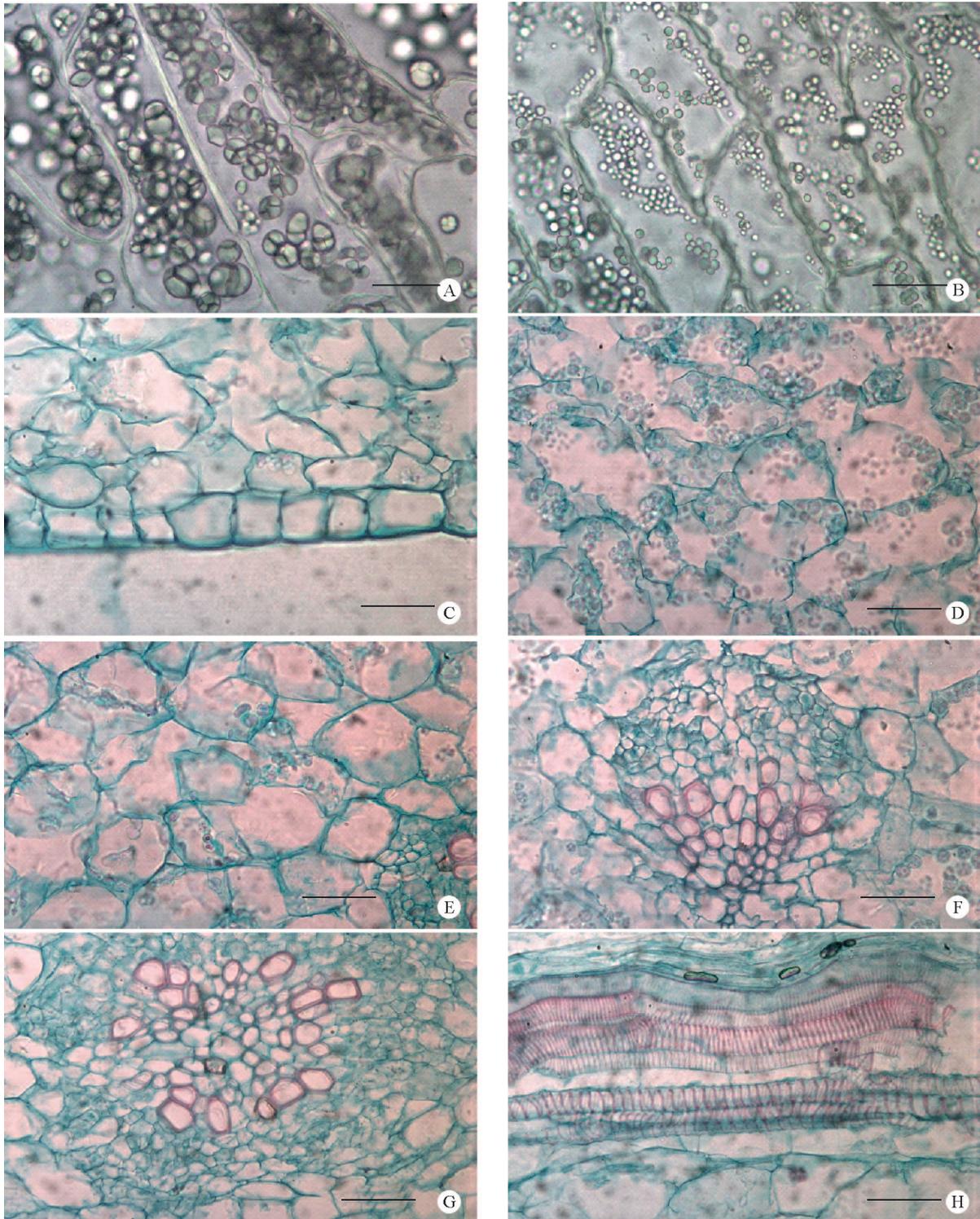


图2 菠萝蜜果肉的解剖结构。A: 花后 15 周果肉内表皮, 示淀粉粒的形态; B: 花后 17 周果肉内表皮, 示变小的淀粉粒和初生纹孔场; C: 花后 8 周果肉横切, 示基本组织和外表皮; D: 花后 10 周果肉横切, 示基本组织; E: 花后 16 周果肉横切, 示基本组织; F: 花后 13 周果肉横切, 示维管束; G: 花后 14 周果肉横切, 示周韧维管束; H: 花后 9 周果肉纵切, 示螺旋导管。标尺=100 μm

Fig. 2 Anatomical structure of *Artocarpus heterophyllus* pulps. A: Inner epidermis of pulp in 15-week after flowering (WAF), showing starch grains; B: Endoepidermis of 17-WAF pulp, showing decrescent starch grains and primary pit field; C: Cross section of 8-WAF pulp, showing basis tissue and epidermis; D: Cross section of 10-WAF pulp, showing basis tissue; E: Cross section of 16-WAF pulp, showing basis tissue; F: Cross section of 13-WAF pulp, showing vascular bundle; G: Cross section of 14-WAF pulp, showing amphicribal bundle; H: Vertical section of 9-WAF pulp, showing spiral vessels. Bars=100 μm

源的调查上^[6-14],对其解剖结构的研究并不深入,仅对成熟期花粉粒进行了电镜分析^[16]。本文首次对不同发育时期的菠萝蜜果肉进行解剖学研究。

菠萝蜜的花被呈管状,受精作用以后,花被随着子房的发育而增大、增厚形成可食用的果肉,这与一般植物由子房壁发育而成的果肉有着本质上的差异^[17]。与花被的结构相似,菠萝蜜果肉由表皮、基本组织和维管束组成,但果肉组织贮藏作用特别明显^[18]。本研究结果表明,菠萝蜜果肉的表皮结构与叶表皮^[3]相似,但由于它所处的位置及执行的生理功能与叶不同,在果实的生长过程中表皮细胞发育出大量的白色体,进而形成大量的淀粉粒,说明菠萝蜜果肉的表皮不仅是一种保护结构,也是一种贮藏结构,其贮藏作用比保护作用更为重要。在内外表皮之间的基本组织同样发育出大量的淀粉粒,这对菠萝蜜种子的发育和以后的繁殖起着重要的营养作用。同时,菠萝蜜果肉中的淀粉粒没有明显的轮纹与脐点,并且遇碘呈深蓝色,由此推测这些淀粉粒主要由直链淀粉组成。由于淀粉是植物细胞的后含物,它可以在细胞周期的不同时期产生和消失^[19],因此菠萝蜜果肉细胞中淀粉粒从无到有,可以起暂时的贮藏作用,而在果实成熟时又因水解成简单的糖类而消失,这些小分子的糖类可供种子进一步生长发育,这对于菠萝蜜在自然环境中的繁殖是非常有利的。内、外表皮上都偶见气孔器的结构,这是由于发育成果肉的花被本来就是变态叶的缘故。因气孔器的数量极少,我们认为其在表皮上的作用相当有限。而内表皮的初生纹孔场相对较多,这种结构有利于细胞之间进行物质的沟通^[20],对果肉中的营养物质有效地转运到子房可能起着一定的作用。

本研究结果表明,花后 18~19 周果肉细胞中的淀粉已完全水解,果实在植株上发育成熟,此时采收的果实风味最佳,但如果需要较长时间的贮藏或长途运输,则采收时间可适当提早 3~5 d,因为采收过早,果肉尚未充分发育,糖分积累不足,影响风味;而采收过晚,果肉过分成熟而变软,不耐贮藏。

参考文献

- [1] Prakash O, Kumar R, Mishra A, et al. *Artocarpus heterophyllus* (jackfruit): An overview [J]. *Pharmacogn Rev*, 2009, 3(6): 353-358.
- [2] Baliga M S, Shivashankara A R, Haniadka R, et al. Phytochemistry, nutritional and pharmacological properties of *Artocarpus heterophyllus* Lam. (jackfruit): A review [J]. *Food Res Int*, 2011, 44(7): 1800-1811.
- [3] Wu T, Feng F, Ye C H, et al. Studies on the anatomical structures of the leaf and flowers of jackfruit (*Artocarpus heterophyllus*) [J]. *Guihaia*, 2008, 28(6): 746-749.
吴钿, 丰锋, 叶春海, 等. 菠萝蜜叶和花的解剖结构研究 [J]. *广西植物*, 2008, 28(6): 746-749.
- [4] Amzad Hossain A K M. Status report on genetic resources of jackfruit in Bangladesh [C]// Horticultural Research Centre, Bangladesh Agricultural Research Institute. IPGRI Project No. B06, Vol. 1. Bangladesh: Joydebpur, Gazipur, 1996: 3-10.
- [5] Khan R, Zerega N, Hossain S, et al. Jackfruit (*Artocarpus heterophyllus* Lam.) diversity in Bangladesh: Land use and artificial selection [J]. *Econ Bot*, 2010, 64(2): 124-136.
- [6] Campbell C W. Tropical fruit crops in Florida: A rapidly changing situation [J]. *State Hort Soc*, 1986, 99: 217-219.
- [7] Mao Q, Ye C H, Li Y Z, et al. The present situation and progress of jackfruit research [J]. *Chin Agri Sci Bull*, 2007, 23(3): 439-443.
毛琪, 叶春海, 李映志, 等. 菠萝蜜研究进展 [J]. *中国农学通报*, 2007, 23(3): 439-443.
- [8] Ye C H, Wu T, Feng F, et al. Canonical correlation analysis of jackfruit germplasm collected in Leizhou Peninsula, South China [J]. *Chin J Trop Crops*, 2006, 27(1): 29-32.
叶春海, 吴钿, 丰锋, 等. 菠萝蜜种质资源调查及果实性状的相关分析 [J]. *热带作物学报*, 2006, 27(1): 29-32.
- [9] Ye C H, Li Y Z, Feng F. Analysis of genetic diversity of jackfruit germplasm grown in Leizhou Peninsula, China, using RAPD marking method [J]. *Acta Hort Sin*, 2005, 32(6): 1088-1091.
叶春海, 李映志, 丰锋. 雷州半岛菠萝蜜种质遗传多样性的 RAPD 分析 [J]. *园艺学报*, 2005, 32(6): 1088-1091.
- [10] Ye C H, Li Y Z, Feng F. A method of jackfruit leaf DNA extraction for RAPD and AFLP analysis [J]. *Chin J Trop Crops*, 2005, 26(4): 64-66.
叶春海, 李映志, 丰锋. 一种利用菠萝蜜叶片提取高质量 DNA 的方法 [J]. *热带作物学报*, 2005, 26(4): 64-66.
- [11] Ye C H, Wang Y H, Li Y Z, et al. Analysis of genetic diversity of jackfruit germplasm using ISSR marking method [J]. *J Fruit Sci*, 2009, 26(5): 659-665.
叶春海, 王耀辉, 李映志, 等. 菠萝蜜遗传多样性的 ISSR 分析 [J]. *果树学报*, 2009, 26(5): 659-665.
- [12] Li Y Z, Wu C H, He C Y, et al. Isolation of total RNA from leaf

- and inflorescence of jackfruit [J]. *Chin J Trop Crops*, 2009, 30(2): 167–169.
- 李映志, 吴成焕, 何楚仪, 等. 用改良CTAB法提取菠萝蜜叶和花序总RNA [J]. *热带作物学报*, 2009, 30(2): 167–169.
- [13] Chen F Q, Zhang B S. Study on physicochemical characteristics of jack-fruit seeds starch [J]. *Sci Techn Food Ind*, 2009, 30(10): 65–67.
- 陈福泉, 张本山. 菠萝蜜种子淀粉颗粒的物化特性研究 [J]. *食品工业科技*, 2009, 30(10): 65–67.
- [14] Guo F Y, Ji M H, Shu H M, et al. Extraction and GC-MS analysis of volatile oil from fruits of *Artocarpus heterophyllus* Lam. grown in Hainan Island [J]. *Food Sci*, 2010, 31(2): 168–170.
- 郭飞燕, 纪明慧, 舒火明, 等. 海南菠萝蜜挥发油的提取及成分鉴定 [J]. *食品科学*, 2010, 31(2): 168–170.
- [15] Wu T, Ye C H, Feng F, et al. Anther development and pollen germination of jackfruit [J]. *Bull Bot Res*, 2011, 31(2): 169–174.
- 吴钊, 叶春海, 丰锋, 等. 菠萝蜜花药发育及花粉萌发研究 [J]. *植物研究*, 2011, 31(2): 169–174.
- [16] Moncur M W. Floral ontogeny of the jackfruit, *Artocarpus heterophyllus* Lam. (Moraceae) [J]. *Aust J Bot*, 1985, 33(5): 585–593.
- [17] Theißen G, Saedler H. Plant biology: Floral quartets [J]. *Nature*, 2001, 409(6819): 469–471.
- [18] Pushpakumara D K N G. Reproductive biology [M]// Valavi S G, Peter K V, Thottappilly G. *The Jackfruit*. Houston: Studium Press LLC, 2011: 41–59.
- [19] Raven P H, Evert R F, Eichhorn S E. *Biology of Plants* [M]. Macmillan: W. H. Freeman and Company, 2005: 1–135.
- [20] Mauseth J D. *Botany: An Introduction to Plant Biology* [M]. Sudbury, Massachusetts: Jones & Bartlett Publishers, 2014: 1–72.