

文献著录格式: 王哲, 吴诗涵, 索金伟, 等. 香榧僵果调查与解剖学观察 [J]. 浙江农业科学, 2021, 62 (10): 1950-1952, 2026.  
DOI: 10.16178/j.issn.0528-9017.20211016

## 香榧僵果调查与解剖学观察

王哲, 吴诗涵, 索金伟, 吴家胜\*

(浙江农林大学 省部共建亚热带森林培育国家重点实验室, 浙江 杭州 311300)

**摘要:** 对香榧僵果发生情况进行研究表明, 僵果主要发生在授粉受精后的幼果发育初期, 种实膨大期僵果内部萎蔫, 组织降解。对香榧僵果发生的位置进行调查发现, 位于枝条下端的对果容易发生双僵果, 上端的对果主要发生单个僵果, 朝南方向僵果率最低, 树体下方僵果率较上方低, 总体位置效应不显著。

**关键词:** 香榧; 种实; 僵果; 位置效应; 组织学观察

**中图分类号:** S664.5 **文献标志码:** A **文章编号:** 0528-9017(2021)10-1950-03

香榧是红豆杉科榧树属雌雄异株的常绿乔木, 是经过无性繁殖选育出的产量高、风味好的优良栽培品种<sup>[1]</sup>。香榧属于裸子植物门, 没有真正的果实, 但由于其种实在形态上呈核果状, 一般将其划为坚果, 称为种实。相对于其他的榧树类型, 香榧种实的种仁(包含胚和胚乳)含有丰富的油脂、蛋白质、维生素等营养物质, 香脆可口, 具有很高的保健、药用和综合开发利用价值<sup>[2-3]</sup>。香榧种实具有绿色肉质假种皮, 上有纵棱纹, 外有白粉; 种实呈长圆形或橄榄形, 基部有宿存的苞鳞和珠鳞, 顶部有凸起的短尖头。假种皮内是骨质种皮、红色膜质种皮(俗称种衣), 胚乳具有褶皱, 呈乳白色至乳黄色<sup>[4]</sup>。

香榧种实发育成熟经历时间长, 从授粉到种实成熟需要跨年历时 17 个月, 当年 4 月开花授粉后至翌年 9 月采收前, 树上可同时看到大小 2 种种实(小的是当年授粉的种实, 大的是去年授粉的种实), 即所谓“二代果”现象<sup>[5]</sup>。香榧种实生长发育大致可分为以下几个时期: 当年 4 月中旬左右进行开花授粉, 授粉后幼果包裹于苞鳞和珠鳞中, 并于当年 9—10 月完成受精, 原胚形成<sup>[6-7]</sup>。此后, 幼果一直包裹于苞鳞和珠鳞中越冬, 体积没有明显增长, 外观和质量上几无变化。直到翌年 4 月初, 种实开始启动细胞分裂和膨大, 逐渐从种鳞中突破出来; 5 月初幼果开始进入旺盛的生长期, 含水率开始上升, 种实体积明显增大, 种实内干物质的积

累也加快。在快速生长初期, 种仁(包含胚和胚乳)呈液体状, 到 6 月中旬种仁呈凝胶状并逐渐硬化; 7 月初至 9 月初是种实内部充实阶段, 此时种实的体积不再有明显变化, 淀粉逐渐降解, 油脂含量不断升高。9 月初至秋分之间种实成熟, 假种皮由绿色转为黄绿色或淡黄色, 有的假种皮开裂, 少量种实落地, 此时便是采收时期<sup>[8]</sup>。人们长期观察发现, 香榧种实在发育初期会有大量种实无法突破种鳞而停止生长, 但仍宿存在结果枝上, 这类种实称为“僵果”。据调查, 部分香榧林分僵果率高达 95%, 严重制约香榧产量, 是当前香榧产业发展的关键瓶颈因素, 因此, 对香榧僵果的研究十分重要。对于香榧僵果的调查和研究还未见报道, 完善的观察是研究香榧僵果发生原因、提高香榧产量的重要前提。对香榧僵果的调查和解剖学观察可以为香榧种实发育研究提供参考, 对促进香榧产业持续发展具有重要意义。

### 1 材料与方法

#### 1.1 材料

于浙江省杭州市临安区浙江农林大学香榧种植基地随机选取 5 株长势良好的香榧作为观测对象。试验地为土质疏松、排水良好的山坡地, 基地采用统一的田间施肥管理, 3 月中旬施入速效肥, 9 月中旬采果以后施用化肥和有机肥。

#### 1.2 方法

收稿日期: 2021-08-17

基金项目: 浙江省基础公益技术研究计划(LQ19C160008); 浙江省省院合作林业科技项目(2018SY06)

作者简介: 王哲(1996—), 男, 硕士, 研究方向为森林培育, E-mail: populus\_trichocarpa@foxmail.com。

通信作者: 吴家胜, 教授, 博士, 从事森林培育研究工作, E-mail: 164902334@qq.com。

### 1.2.1 香榧种实发育及僵果率调查

从2018年4月一年生枝上的营养芽抽梢、混合芽开花开始到9月采收结束, 每3~5 d观察香榧种实生长发育变化, 记录僵果发生情况。

### 1.2.2 败育香榧的组织切片观察

采集授粉后一年生和二年生枝条上的香榧僵果各6对, 按照常规石蜡制片法制片, 观察胚珠结构。具体方法如下。

**固定。**将香榧种实浸没于FAA固定液中固定24 h。

**脱水。**固定好的香榧材料取出后用70%乙醇稍加冲洗, 再依次用50%、70%、85%、95%、100%浓度梯度的乙醇浸没, 100%乙醇重复2次, 以完全置换掉组织内的水分, 每级1 h。

**透明。**将脱水的材料依次用不同比例的乙醇、二甲苯溶液(2:3、1:1、1:2)浸没, 再用纯二甲苯浸没2次, 每级1.5 h, 使组织中乙醇完全被二甲苯替代从而透明。

**浸蜡。**将材料取出, 转入到带刻度的50 mL离心管, 从不同比例的二甲苯和石蜡的溶液逐步过渡到纯蜡, 使材料中的二甲苯完全被石蜡置换。

**包埋。**将熔化的纯蜡倒入小纸盒中, 将小纸盒置于冰水上, 再将材料放入小纸盒, 使用加热过的镊子调整材料位置, 待小纸盒中的石蜡表面凝固后压入水中冷却。

**修蜡。**将蜡块中材料周边的蜡修整为长方体, 材料隐约可见。

**切片。**将材料置于Leica RM2235全自动切片机蜡座上, 切出蜡带, 切片厚度7~8 μm。

**黏片。**在干净的载玻片上加入1%明胶1滴并涂匀, 加入数滴展片剂(2%~4%甲醛溶液), 将

材料截断后平置于载玻片上, 将载玻片置于42℃烤片机上烘烤, 2 min后用吸水纸吸干水分, 再烘烤2 min, 装入切片盒中。染色前烘箱37℃继续烘烤1~2 d。

**脱蜡。**按100%二甲苯1→100%二甲苯2→1/2二甲苯+1/2乙醇→100%乙醇1→100%乙醇2→95%乙醇→85%乙醇→75%乙醇→50%乙醇→35%乙醇→蒸馏水的顺序依次浸没, 每级5 min。

**染色。**采用番红与固绿染色法。番红用1%的水溶液, 固绿用0.5%的乙醇液, 番红染色时间2~4 h, 固绿染色时间为20 s。

### 1.2.3 香榧僵果发生的位置效应

随机选取247根香榧一年生枝条, 将枝条分为上、中、下3段, 从最靠近主枝的对果位置开始, 依次编为1~11号, 统计不同位置形成不同类型对果的频率, 计数不同类型对果数目。随机选取香榧二年生枝条, 按其在树体上所处位置的高度分为上、下二类枝条, 按树体朝向分为东、南、西、北四类枝条, 按僵果数与幼果总数之比统计僵果率。

## 2 结果与分析

### 2.1 香榧种实败育的观察

在香榧种实发育过程中, 僵果始于授粉后翌年的4月下旬, 在部分种实迅速膨大的同时, 部分种实停止生长, 在体积上有明显差异。僵果主要发生在种鳞裂开时期和胚珠突破初期, 有些僵果的种鳞不会裂开, 有些僵果的种鳞裂开, 但胚珠的高度不会超过种鳞。香榧僵果按照对果的数目可分为双膨果、单僵果和双僵果3类, 僵果数目依次为0、1、2, 具体见图1。

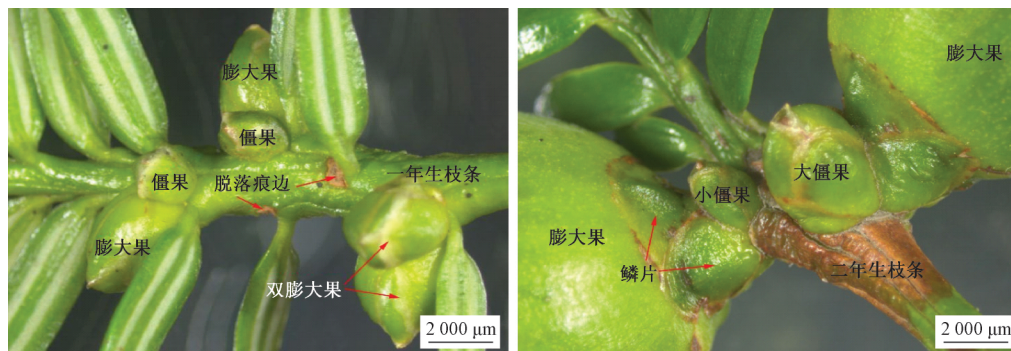


图1 一年生枝条和二年生枝条上的双僵果、单僵果和双膨果

### 2.2 香榧雌花和种实发育阶段败育的组织观察

如图2所示, 香榧僵果自4月初开始, 其幼果

珠心组织萎缩, 同时僵果细胞显示出更多的红色, 表明木质化程度更高。5月初正常发育种实的胚乳

发育良好, 体积增大, 胚乳细胞丰富饱满; 而僵果

无胚乳分化, 萎蔫, 内部组织降解。

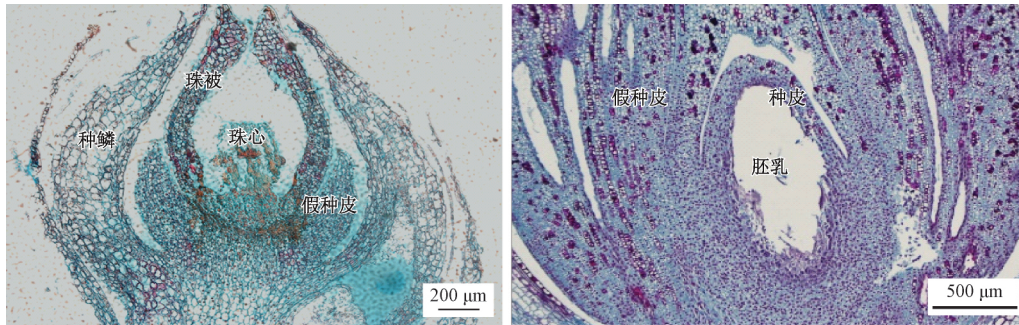


图2 一年生枝条和二年生枝条上僵果结构

### 2.3 香榧种实败育的位置效应

不同类型对果在枝条上的分布如表1所示。在247根一年生枝条上, 共有双膨果158对, 单僵果753对, 双僵果690对, 比例分别是10%、47%、43%。在1号位置上, 双膨果、单僵果和双僵果的数目依次为44、118、85, 频率依次为0.178、0.478、0.433。从每对果的位置来看, 2号位置的双膨果数目最少, 双僵果数目最多; 从对果在枝条上的位置来看, 枝条下端的双僵果数目最多。

表1 一年生枝条上香榧不同类型对果的分布情况

位置	编号	双膨果		单僵果		双僵果	
		果数	频率	果数	频率	果数	频率
下	1	44	0.178	118	0.478	85	0.433
	2	12	0.049	97	0.399	134	0.551
	3	24	0.099	97	0.402	120	0.498
中	4	26	0.112	114	0.489	93	0.399
	5	22	0.102	103	0.477	91	0.421
	6	22	0.125	90	0.511	64	0.363
上	7	15	0.109	67	0.485	56	0.406
	8	9	0.106	43	0.506	33	0.388
	9	6	0.171	16	0.451	13	0.371
	10	0	-	9	-	1	-
	11	0	-	0	-	2	-

注: -表示由于样本太少而未统计频率。

不同方位和不同单株二年生枝条上僵果率情况如表2所示, 统计幼果总数5571个, 各方向至少统计1200颗, 平均僵果率为89%, 朝南的僵果率最低, 下方僵果率比上方低。

表2 不同方位二年生枝条上香榧僵果率

方位	僵果率/%							
	东上	东下	南上	南下	西上	西下	北上	北下
树1	88.3	86.5	82.7	86.6	84.2	87.0	86.7	85.7
树2	94.1	87.3	94.2	85.2	96.0	88.6	90.3	91.0
树3	92.5	90.1	89.6	88.1	87.1	90.6	89.0	86.4
树4	89.2	90.6	93.1	91.0	90.7	89.7	92.7	93.4
树5	89.2	93.4	84.6	84.8	89.0	87.2	84.7	83.9
平均	90.5	89.6	88.8	87.2	89.4	88.6	88.7	88.1

### 3 小结与讨论

种实败育是植物普遍存在的一种现象, 导致败育的因素包括授粉受精不良, 营养缺乏, 环境胁迫等<sup>[9]</sup>。授粉期的珠心败育是授粉不良导致的, 目前通过人工授粉已经可以显著提高香榧授粉期的挂果数量<sup>[10]</sup>。香榧种实败育(僵果)主要发生在幼果开始膨大时, 此时僵果率很高。本次观察到的僵果率达89%, 对香榧产量有很大影响, 同时也表明香榧还有很大的增产空间。已有田间试验发现, 通过在香榧花期和幼果期喷施提高细胞活性的植物生长调节剂能有效提高香榧产量<sup>[11]</sup>, 但是幼果期具体的调节机制还有待进一步研究。

通过对香榧僵果发生的位置调查发现, 位于枝条下端(基端)的对果容易发生双僵果, 上端的对果主要发生单个僵果; 朝南方的僵果率最低, 树体下方僵果率比上方低, 但总体上差异不显著, 位置效应不明显。有研究发现, 光照是气候因子中影响香榧产量的主要因素<sup>[12]</sup>, 同时光合同化物对于植物种实的正常发育至关重要<sup>[13]</sup>。因此, 枝条下端(基端)对果双僵果更多发生可能是由于遮挡导致的光照相对不足, 朝南方向枝条上僵果率较低可能是朝南方向光照更充足所致。

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: 第七卷[M]. 北京: 科学出版社, 1978.
- [2] 黎章矩, 程晓建, 戴文圣, 等. 香榧品种起源考证[J]. 浙江林学院学报, 2005, 22(4): 443-448.
- [3] 潘昌平, 夏松养, 林敏莉, 等. 香榧高产高效栽培技术研究进展[J]. 浙江农业科学, 2015, 56(7): 1018-1023, 1044.
- [4] 何祯, 王宗星, 张骏, 等. 浙江省香榧产业发展现状与对策[J]. 浙江农业科学, 2020, 61(7): 1345-1347.

(下转第2026页)

梨黑斑病、高感梨黑斑病4个类群。莱克拉克、威宁大黄聚为一类，病情指数最高，叶片发病率为100%，为高感梨黑斑病品种；海兰特、阿巴特、李克特、考密斯、哈依兰德聚为一类，病情指数24.75~32.32，叶片发病率90%以上，为感梨黑斑病品种；大巴梨、凯斯凯德、路易斯、秋洋梨、青松、绿云、spalding、保9、贵妃、砀山酥梨聚为一类，病情指数6.67~15.70，叶片发病率37.50%~73.64%，为中抗梨黑斑病品种；剩余保利阿斯卡、盘克汉姆、巴梨、长把梨、雪花、早酥、金水1号、黄金、丰水、安梨、伏香等79份梨品种聚为一类，病情指数在5.44以下，叶片发病率41.67%以下，为抗梨黑斑病品种。

### 2.3 不同种类梨对黑斑病的田间抗性

由图1、表2可以看出，新疆梨、秋子梨、白梨均被聚类在抗和中抗梨黑斑病品种，可能是本身抗病性较强，也可能与调查品种较少有关；83.3%的砂梨品种属于抗性品种，尤其是日韩砂梨及近年选育的砂梨品种普遍抗性较强，仅威宁大黄等老的砂梨品种抗性较弱；西洋梨抗性品种仅占67.5%，15%属于感病和高感品种；砂梨抗性整体强于西洋梨；种间杂交品种均被聚类在抗梨黑斑病品种上，因此种间杂交是一个获得高抗黑斑病品种的途径。

表2 不同种类梨对黑斑病的田间抗性比较

类型	各区间品种数量/个				各区间品种比例/%			
	R	MR	S	HS	R	MR	S	HS
西洋梨	27	7	5	1	67.5	17.5	12.5	2.5
白梨	9	1	0	0	90.0	10.0	0	0
砂梨	15	2	0	1	83.3	11.1	0	5.6
秋子梨	2	0	0	0	100.0	0	0	0
新疆梨	1	0	0	0	100.0	0	0	0
种间杂交品种	25	0	0	0	100.0	0	0	0

注：R—抗性品种，MR—中抗品种，S—感病品种，HS—高感品种。

### 3 小结

96份梨品种黑斑病叶片发病率和病情指数差异较大。采用欧氏距离聚类平均法连锁聚类分析被分为抗梨黑斑病、中抗梨黑斑病、感梨黑斑病、高感梨黑斑病4个类群。其中，莱克拉克、威宁大黄为高感梨黑斑病品种；海兰特、阿巴特、李克特、考密斯、哈依兰德为感梨黑斑病品种；大巴梨、凯斯凯德、路易斯、秋洋梨、青松、绿云、spalding、保9、贵妃、砀山酥梨为中抗梨黑斑病品种；保利阿斯卡、盘克汉姆、巴梨、长把梨、雪花、早酥、金水1号、黄金、丰水、安梨、伏香等79份梨品种为抗梨黑斑病品种。不同种类梨对黑斑病抗性也存在差异，砂梨整体抗性强于西洋梨，种间杂交品种表现出对黑斑病较高的抗性，因此，种间杂交是一个获得高抗黑斑病品种的途径。

#### 参考文献：

- [1] 王国平. 梨主要病虫害识别手册 [M]. 武汉: 湖北科学技术出版社, 2012.
- [2] 杨晓平, 陈启亮, 张靖国, 等. 梨黑斑病及抗病育种研究进展 [J]. 果树学报, 2017, 34 (10): 1340-1348.
- [3] 杨晓平. 梨黑斑病菌 *Alternaria* 鉴定及砂梨抗黑斑病分子机制初探 [D]. 武汉: 武汉大学, 2015.
- [4] 刘永生, 吴四宝, 周忠良, 等. 砂梨主要推广品种对黑斑病、黑星病和轮纹病的抗性调查 [J]. 湖北植保, 1995: 14-15.
- [5] 胡红菊, 王友平, 甘宗义, 等. 梨种质资源对黑斑病的抗性评价 [J]. 湖北农业科学, 2002, 41 (5): 113-115.
- [6] 盛宝龙, 李晓刚, 蔺经, 等. 不同梨品种对黑斑病的田间抗性调查 [J]. 中国南方果树, 2004, 33 (6): 76-77.
- [7] 蔺经, 杨青松, 李小刚, 等. 砂梨品种对黑斑病的抗性鉴定和评价 [J]. 金陵科技学院学报, 2006, 22 (2): 80-85.
- [8] 刘邮洲, 常有宏, 陈志谊, 等. 不同梨品种对黑斑病抗性鉴定 [J]. 江苏农业科学, 2009, 37 (3): 125-127.
- [9] 曹玉芬. 梨种质资源描述规范和数据标准 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2006.

(责任编辑: 张瑞麟)

#### (上接第1952页)

- [5] 汤仲坝, 陈祖铿, 王伏雄. 香榧有性生殖周期的研究 [J]. 中国科学院大学学报, 1986, 24 (6): 447-453.
- [6] 张晓兰, 肖龙洋. 香榧果实生长发育规律观测 [J]. 湖南林业科技, 2011, 38 (3): 36-38.
- [7] 黎章矩, 戴文圣. 中国香榧 [M]. 北京: 科学出版社, 2007: 44-45.
- [8] 刘志敏. 香榧雌配子体的发育过程和败育研究 [D]. 杭州: 浙江农林大学, 2015.
- [9] 梁春莉, 刘孟军, 赵锦. 植物种子败育研究进展 [J]. 分子植物育种, 2005, 3 (1): 117-122.
- [10] 余水生, 黄爱华. 人工授粉对初果期香榧挂果数量的影响 [J]. 浙江林业科技, 2016, 36 (4): 46-49.
- [11] 童品璋. 香榧保果增产技术试验 [J]. 林业科技开发, 2004, 18 (5): 69-70.
- [12] 叶玮, 李建武, 阮丽. 香榧高产区自然环境因子浅析 [J]. 湖南农业科学, 2009 (3): 54-57.
- [13] YAMAKI S. Metabolism and accumulation of sugars translocated to fruit and their regulation [J]. Journal of the Japanese Society for Horticultural Science, 2010, 79 (1): 1-15.

(责任编辑: 张瑞麟)