

四种单宁植物形成层的活动周期和 次生韧皮部的季节变化*

张振珏 林锦仪** 陈忠仁 张永田

(福建省亚热带植物研究所, 厦门 361006)

摘要 余甘子 *Phyllanthus emblica* L. 杨梅 *Myrica rubra*(Lour.) Sieb. et Zucc. 黑荆树 *Acacia mearnsii* De Wilde 形成层的活动有明显的季节性。形成层活动期分别为 5~11 月, 3~12 月, 2~10 月。其他时间休眠。细枝木麻黄 *Casuarina cunninghamiana* Miq. 的形成层周年都在活动, 1, 2 月的材料中也见到成膜体。4 种树木在冬季都保留相当数量的具功能韧皮部, 其宽度为 0.2~0.3 mm。

关键词 余甘子, 杨梅, 黑荆树, 细枝木麻黄, 形成层, 韧皮部

PERIODICITY OF CAMBIUM ACTIVITY AND SEASONAL CHANGES OF THE SECONDARY PHLOEM IN FOUR TANNIN PLANTS

Zhang Zhenjue, Lin Jinyi, Chen Zhongren, Zhang Yongtian

(Fujian Institute of Subtropical Botany, Xiamen 361006)

Abstract There is definitely seasonal activity in cambial growths in the *Phyllanthus emblica*, *Myrica rubra*, *Acacia mearnsii*. The periods of cambial activity are respectively from May to November, March to December and February to October. These cambia are dormant in other time in a year. The cambium of *Casuarina cunninghamiana* is active all year round. There are phragmoplasts in tangential sections of cambium in January and February. During dormancy of cambia, every species retains rather wide functional phloem (0.2~0.3 mm in width).

Key words *Phyllanthus emblica*, *Myrica rubra*, *Acacia mearnsii*, *Casuarina cunninghamiana*, Cambium, Phloem

温带树木形成层活动和韧皮部的分化已研究较多, 而在热带、亚热带树木方面工作较少(崔克明, 1993; 张振珏, 1991)。本文所做 4 种树木均原产热带、亚热带, 可为这方面的工作增添资料。同时这 4 种树木均是重要单宁植物, 其形成层的活动和韧皮部的季节变化与生产目的物——树皮的产出有直接关系。因此本文也可为单宁原料的生产提供参考资料。

1 材料和方法

余甘子 *Phyllanthus emblica* L. 杨梅 *Myrica rubra* (Lour.) Sieb. et Zucc. 细枝木麻黄 *Casuarina cunninghamiana* Miq. 材料采自厦门本所植物园。黑荆树 *Acacia mearnsii* De Wilde 材料采自南平福建林业

*福建省自然科学基金资助的课题。 ** 福建林学院。

院。采余甘子数年生苗主干,从1988年4月到1989年3月,1991年1月到12月每月1次,4月和11月各采2次。1993年3月采2次,4月采3次。从一人高处采杨梅数年生枝条,1991年2月到1993年3月每月1次,1993年3月采4次。采黑荆树2年生苗主干,1987年1月到12月每月1次。1992年1月到1993年1月采定植4年植株之2~3年生小枝条,每月1次。1993年5月到1995年5月采细枝木麻黄数年生苗之主干,每月1次,3,4,11月各采2次。纳瓦兴固定液或FAA固定液固定。部分新鲜材料直接用滑走切片机制片。大部分材料经软化后,棉胶-石蜡双重包埋。石蜡法切片。铁矾-苏木精-间苯二酚蓝染色,PAS-间苯二酚蓝染色。

2 观察结果

2.1 余甘子 形成层为非迭生型。纺锤状原始细胞平均长度为 $514.9\mu\text{m}$ 。形成层的活动有明显的季节性。5~11月为活动期,12~4月为休眠期。形成层于5月中旬开始活动,切向面可见多个成膜体(图版I:4)。5~8月分裂活跃(图版I:1),以后渐缓,到11月上旬停止分裂。休眠时形成层仅1~2层,分裂高峰期可达5~8层。新的木质部、韧皮部均于5月份开始分化,向木质部产生的分子多于向韧皮部产生的。11月上旬韧皮部分化完毕,可见含单宁的韧皮薄壁组织细胞紧贴形成层(图版I:3)。木质部可延至11月下旬完成分化。韧皮部各年产生的分子间没有明显的界限。终年保持相当数量的具功能韧皮部。具功能韧皮部宽度在8月份约为 0.6mm ,12月份宽约 0.2mm 。在此区内,可见伴胞仍具核,筛管分子具P-蛋白质(图版I:2),筛域仅具少量胼胝质,只在无功能韧皮部区见到固定胼胝质团块。韧皮薄壁组织细胞,射线薄壁组织细胞终年含有单宁。

2.2 杨梅 形成层为非迭生型(图版I:6)。纺锤状原始细胞平均长度为 $603.4\mu\text{m}$ 。形成层活动有明显的季节性,3~12月为活动期,1~2月为休眠期。一般由3月下旬开始活动,切向面可见多个成膜体(图版I:5)。最早见2月下旬形成层已开始活动。4~8月为活跃分裂期,此时形成层可有5~6层,而休眠时仅1~2层。木质部和韧皮部都于3月下旬开始分化,向木质部分化的分子多于向韧皮部分化的。7月份可见在韧皮部分化出1个不甚连续的纤维带,年末韧皮部将停止分化时,也常有零星的纤维分化。形成层停止活动的时间最晚是12月中旬,此时韧皮部已完成分化,而木质部的分化可延迟至翌年1月方完成。有的枝条在9月下旬或10月下旬形成层已停止活动,木质部和韧皮部的分化均已完成。韧皮部完成分化时紧贴形成层的可是具单宁的韧皮薄壁组织细胞(图版I:8),单个或2~3个聚在一起的纤维细胞(图版I:9)。越冬时不存在部分分化的分子。冬季有相当多的具功能筛管越冬,可见筛管分子仍具P-蛋白质(图版I:7)。12月份具功能韧皮部宽度约为 0.3mm ,而8月份宽约 0.4mm 。韧皮薄壁组织细胞、射线薄壁组织细胞中终年都含有单宁。

2.3 黑荆树 形成层为非迭生型。纺锤状原始细胞平均长度为 $264.4\mu\text{m}$ 。形成层的活动有明显的季节性。在2年生苗木的主干中,形成层的活动时间是2~10月,切向面可见成膜体(图版I:10)。11~1月为休眠期。3~7月为活跃分裂期,此时形成层可有10~12层,休眠时仅2~3层。木质部、韧皮部的分化均于2月份开始。向木质部分化的量比向韧皮部分化的多。一年中韧皮部形成数个纤维带和韧皮薄壁组织细胞带。韧皮部与木质部均于10月中旬完成分化。韧皮部完成分化时常见具单宁的韧皮薄壁组织细胞(图版I:12)和已分化了的筛管分子(图版I:13)紧贴形成层。越冬时不存在部分分化的分子。越冬时保留相当多的具功能韧皮部(图版I:11),可见伴胞仍具核(图版I:13)。12月份具功能韧皮部宽约 0.2mm ,而8月份宽约 0.4mm 。

定植4年植株的2~3年生小枝条中,形成层的活动时间是4~9月,10~3月休眠。4月中旬形成层开始活动。5~8月为活跃分裂期,此时形成层可见7~8层,休眠时仅1~2层。形成层先向木质部产生分子。4月中旬,木质部已有5~6列新产生的分子,而韧皮部尚未有。9月中旬形成层停止活动,木质

部和韧皮部分化结束。越冬时保留较多具功能韧皮部。据测定, 12月份和8月份具功能韧皮部宽度均约0.2 mm。韧皮薄壁组织细胞、射线薄壁组织细胞周年都含有单宁。当年新产生的细胞中单宁含量少于去年形成的分子。

2.4 细枝木麻黄 形成层为非迭生型(图版 I: 14)。纺锤状原始细胞平均长度为329.9 μm 。形成层周年都在活动, 没有明显的休眠期。3~12月为活跃分裂期。按照 Evert (1963)的意见, 只有看到有丝分裂相或成膜体才说明形成层在活动。我们在1, 2月份的材料中都见到成膜体(图版 I: 16、17), 但数量较少, 3月份后数量增多。周年都有处于分化中的木质部和韧皮部。形成层的层数在1, 2月份也相当多(图版 I: 18)。3, 6, 10月在韧皮部形成新的纤维带, 但不甚连续。在冬季保留相当多的具功能韧皮部, 筛管分子仍具P-蛋白质(图版 I: 15)。12月份具功能韧皮部宽约0.2 mm, 而8月份宽约0.5 mm。

韧皮薄壁组织细胞和射线组织细胞中终年含有单宁。

3 讨论

Deshpande等(1985)曾概括:“整年存在具功能韧皮部可能是热带植物的一般特征。”他列举的例外情况是 Lawton等(1971)报道尼日利亚的热带树木 *Ricinodendron* 和 *Tecton* 两个属在干季没有活动的韧皮部。关于亚热带树木 Schneider (1952, 1954)曾报道: 甜橙、酸橙在冬季分别保留0.5~1 mm, 0.5 mm宽的具功能韧皮部。原产热带、亚热带的树木如南岭黄檀、思茅黄檀(张振珏等, 1994a); 聚果榕、光腺合欢、火绳树(林锦仪等, 1991); 大叶千斤拔、瓦氏葛藤、青果榕、蒙自合欢、雨树、宝树、滇刺枣、久树(张振珏等, 1994b); 本文观察的余甘子、杨梅、黑荆树在形成层休眠时都保留较多的具功能韧皮部, 其宽度约为0.2~1.0 mm。原产温带到亚热带的枫杨(张振珏等, 1992)、女贞和白蜡树(张振珏等, 1994c)在形成层越冬休眠时, 也保留有具功能韧皮部, 但量较少。枫杨和白蜡树只保留几列细胞宽的具功能韧皮部, 女贞保留约170.2 μm 的具功能韧皮部。可见在形成层休眠时韧皮部保留具功能筛分子不只是热带树木的特点, 在研究过的亚热带树木中是普遍存在的。在温带树木中也有报道(张振珏, 1991)只是所占比例较小而已。

Fahn和Werker(1990)(见崔克明, 1993)总结形成层活动的式样有3类: (1)北温带和地中海树种, 春季恢复活动, 夏末秋初进入休眠, 形成清楚的年轮; (2)一些热带荒漠灌木, 雨季活动, 旱季休眠, 有或无年轮; (3)生长在有限区域的热带、亚热带树种全年都在活动, 有或无年轮。我们观察过的原产热带、亚热带的树木如南岭黄檀、思茅黄檀(张振珏等, 1994a); 本文观察的余甘子、杨梅, 原产温带到亚热带的枫杨(张振珏等, 1992), 女贞和白蜡树(张振珏等, 1994c)都有明显的年轮, 但它们的形成层是春季或夏初开始活动, 而于秋末冬初进入休眠。印度也有一些热带树木的形成层于5月或6月开始活动, 到11月停止活动(Ghouse *et al.*, 1983, 1979)。我们认为随着研究范围的扩大, 可能会发现新的形成层活动式样。

参 考 文 献

- 张振珏, 1991. 多年生植物韧皮部发育的季节变化和筛分子寿命. 植物学通报, 8: 21~25
- 张振珏, 陈忠仁, 林锦仪等, 1992. 枫杨次生韧皮部发育的季节变化及其与紫胶虫取食的关系. 植物学报, 34: 682~687
- 张振珏, 陈忠仁, 张永田, 1994a. 黄檀属两种树木形成层的活动周期和次生韧皮部的季节变化. 植物学报, 36: 300~304
- 张振珏, 陈忠仁, 林锦仪等, 1994b. 云南紫胶虫八种寄主树次生韧皮部与周皮的解剖. 云南植物研究, 16: 362~366
- 张振珏, 林锦仪, 张永田, 1994c. 女贞和白蜡树的树皮结构及次生韧皮部发育的季节变化. 热带亚热带植物学报, 2: 28

- 林锦仪, 陈忠仁, 张振珏, 1991. 紫胶虫四种优良寄主树思茅黄檀等次生韧皮部与周皮的解剖. 武夷科学, 8: 237~243
- 崔克明, 1993. 维管形成层的活动式样. 植物学通报, 10(增刊): 101~109
- Deshpande B P, Rajendrababu T, 1985. Seasonal changes in the structure of the secondary phloem of *Grewia tiliae folia*, a deciduous tree from India. *Ann Bot*, 56: 61~71
- Evert R F, 1963. The cambium and seasonal development of the phloem in *Pyrus malus*. *Amer J Bot*, 50: 149~159
- Ghouse A K M, Hashmi S, 1979. Cambium periodicity in *Polyalthia longifolia*. *Phytomorphology*, 29: 64~67
- Ghouse A K M, Hashmi S, 1983. Periodicity of cambium and the formation of xylem and phloem in *Mimusops elengi* L. an evergreen member of tropical India. *Flora*, 173: 479~487
- Lawton J R, Lawton J R S, 1971. Seasonal variation in the secondary phloem of some forest trees from Nigeria. *New Phytol*, 70: 187~196
- Schneider H, 1952. The phloem of the sweet orange tree trunk and the seasonal production of xylem and phloem. *Hilgardia*, 21: 331~366
- Schneider H, 1954. Condition of phloem of sour orange tree trunk in Winter. *Hilgardia*, 22: 583~591

图版说明

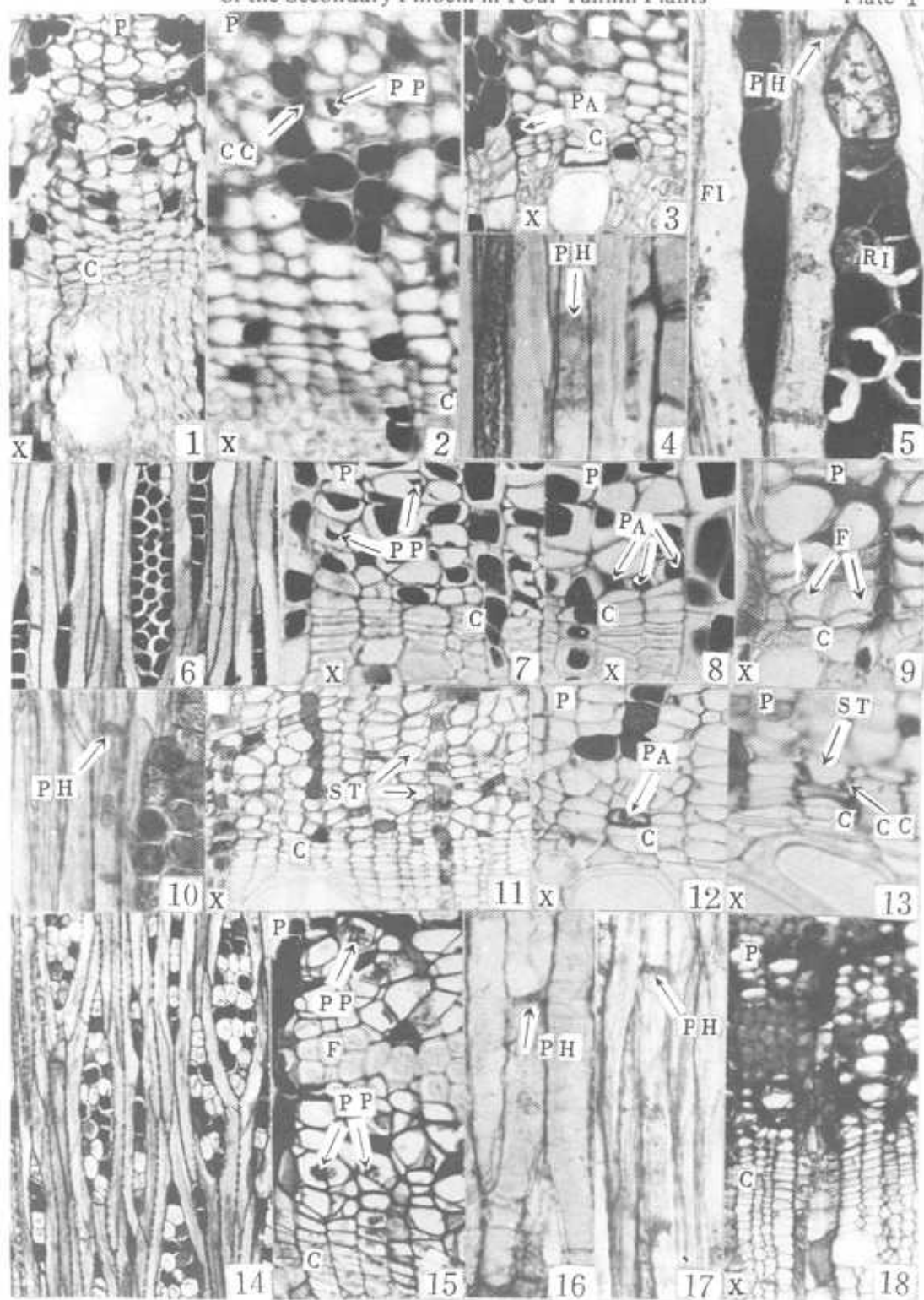
C 形成层; CC 伴胞; F 纤维; FI 纺锤状原始细胞; P 韧皮部; PA 韧皮薄壁组织细胞; PH 成膜体; PP P-蛋白质; RI 射线原始细胞; ST 筛管分子; X 木质部

图版 I 1~4 余甘子 1. 茎横切面示活跃分裂的形成层。×150 2. 茎横切面, 示越冬具功能韧皮部区 (1月)。×300 3. 茎横切面, 示休眠形成层。×200 4. 茎切向面, 示成膜体 (5月)。×400 5~9 杨梅 5. 茎切向面, 示成膜体 (3月)。×400 6. 茎中形成层切向面。×150 7. 茎横切面, 示越冬具功能韧皮部区 (2月)。×300 8~9. 茎横切面, 示休眠形成层。×400 10~13 黑荆树 10. 茎切向面, 示成膜体 (3月)。×400 11. 茎横切面, 示越冬具功能韧皮部区 (10月)。×200 12~13. 茎横切面, 示休眠形成层。×400 14~18 细枝木麻黄 14. 茎的形成层切向面。×150 15. 茎横切面, 示越冬具功能韧皮部区 (1月)。×300 16. 茎切向面, 示成膜体 (1月)。×400 17. 茎切向面, 示成膜体 (2月)。×400 18. 茎横切面, 示冬季形成层在活动中 (1月)。×200

Explanation of plate

C: Cambium; CC: Companion cell; F: Fibre; FI: Fusiform initial; P: Phloem; PA: Phloem parenchyma cell; PH: Phragmoplast; PP: P-protein; RI: Ray initial; ST: Sieve tube member; X: Xylem.

Plate I 1~4 *Phyllanthus emblica*. 1. Transection of stem, showing cambium in active division. ×150; 2. Transection of stem, showing overwintering functional phloem zone (January) ×300; 3. Transection of stem, showing cambium in dormancy. ×200; 4. Tangential section of stem, showing phragmoplast (May). ×400. 5~9 *Myrica rubra*. 5. Tangential section of stem, showing phragmoplast (March). ×400; 6. Tangential section of cambium in stem. ×150; 7. Transection of stem, showing functional phloem zone of overwintering (February). ×300; 8~9. Transection of stem, showing cambium in dormancy. ×400; 10~13 *Acacia mearnsii*. 10. Tangential section of stem, showing phragmoplast (March). ×400; 11. Transection of stem, showing functional phloem zone of overwintering (October). ×200; 12~13. Transection of stem, showing cambium in dormancy ×400. 14~18 *Casuarina cunninghamiana*. 14. Tangential section of cambium in stem. ×150; 15. Transection of stem, showing functional phloem zone of overwintering (January). ×300; 16. Tangential section of stem, showing phragmoplast (January). ×400; 17. Tangential section of stem, showing phragmoplast (February). ×400; 18. Transection of stem, showing the cambium is active in winter (January). ×200



See explanation at the end of text