

文章编号: 1000-5692(2006)03-0275-05

喜树形成层的发育及周年活动

席梦利¹, 施季森¹, 包少康²

(1. 南京林业大学 国家林业局林木遗传和基因工程重点实验室, 江苏 南京 210037;

2. 西南师范大学 生物系, 重庆 630715)

摘要: 喜树 *Camptotheca acuminata* 具非叠生成层。形成层在进一步发育的过程中, 纺锤状原始细胞的长度随着枝龄的增加而变长, 射线原始细胞的长度随着枝龄的增加而变短。其形成层活动与大多数散孔材树种相似, 具有明显的周期性。3月份芽萌动以后, 形成层开始活动, 4~5月份形成层活动最为旺盛, 10月份以后进入休眠状态。淀粉储量的消长与形成层活动周期有很强的相关关系。3~4月份形成层恢复活动以后, 淀粉储量逐渐减少甚至消失。8月份淀粉开始积累, 9月份淀粉很快消失。11月份又重新积累, 直到翌年3月份以后才开始消失。图1表1参12

关键词: 植物学; 喜树; 形成层; 发育; 活动周期

中图分类号: S718.43 **文献标识码:** A

形成层是裸子植物和双子叶植物普遍存在的一种侧生分生组织, 它的活动促进树木不断增粗。研究形成层的活动不仅是植物学的基础理论问题, 而且对林业生产有重要的意义。喜树 *Camptotheca acuminata* 是21世纪最有前途的抗癌和抗病毒树种之一。文献[1]主要报道了喜树原形成层到形成层的转化过程, 该文主要报道喜树形成层的活动式样及其淀粉储量的季节消长, 旨在为形成层的基础理论研究提供资料, 同时也为合理有效地开发这种经济植物提供参考。

1 材料和方法

研究材料于当年3月1日至翌年1月1日取自西南师范大学校园内。每月1日和15日取材。每次主要取粗约1 cm左右的3年生枝, 取节间长约0.5 cm的一段, 然后将其纵向平分为2个材料块。5月15日取当年生枝、2年生枝及4年生枝。固定、抽气、切片方法与文献[1]相同。切片厚度为10~15 μm。部分材料作径向和切向纵切, 多数材料作横切。部分切片用番红-固绿对染, 其余用PAS法染色。形成层带、未成熟木质部和成熟木质部细胞的数目是随机统计20个径向细胞列, 取其平均值, 显微测量细胞的长度时, 测100个细胞, 取其平均值。

2 结果与分析

2.1 形成层的发育

当年生枝第1成熟叶之下的第2个和第3个节间及2, 3, 4年生枝的切向切面观察表明, 形成层

收稿日期: 2005-08-04; 修回日期: 2005-11-22

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30170745); 江苏省高校省级重点实验室开放项目(KJS03035)

作者简介: 席梦利, 讲师, 从事林木生物技术等研究。E-mail: xml2000@xinhua.net.com

在进一步发育的过程中, 射线原始细胞可以从已有的射线原始细胞中横向或纵向分裂产生, 使单列射线局部出现了2~3列的射线原始细胞。纺锤状原始细胞可以在其顶端横向或斜向分裂产生射线原始细胞, 也可在其侧面分裂产生射线原始细胞, 然后新产生的射线原始细胞经过横向分裂而形成矮射线(图1-a, b)。整个纺锤状原始细胞可以同时发生几次横向分裂而形成1列射线原始细胞。多列射线中的射线原始细胞可以伸长, 侵入生长而转变为纺锤状原始细胞, 从而将较宽的射线分隔成较窄的射线。纺锤状原始细胞通过假横向分裂而产生新的纺锤状原始细胞。纺锤状原始细胞可以侵入射线内生长, 把高射线分隔成较矮的射线。

从观察统计得知, 喜树形成层的纺锤状原始细胞的长度随着枝龄的增加而明显变长, 射线原始细胞的长度随着枝龄的增加而明显变短(表1), 这与 Iqbal 等^[2] 在 *Acacia nilotica* var. *telia* 中观察到的结果一致。而在刺桐 *Erythrina variegata* 中, 纺锤状原始细胞和射线原始细胞的平均长度在1~4年生老枝中基本上一致^[3~5]。

3年生枝横切面上, 导管管孔的大小较为一致, 并且均匀地分布在整个生长轮内, 因而, 喜树木材属于散孔材。切向切面观, 射线多由35~61个细胞高的单列射线组成, 由于射线原始细胞的横分裂和垂周分裂, 单列射线局部出现了2~3列射线原始细胞。也可观察到2~5个细胞高的矮射线(图1-c)。径向纵切面观, 35~61个细胞高的射线为异型射线, 由直立和横卧的2类射线原始细胞构成(图1-d)。2~5个细胞高的矮射线由直立的射线原始细胞组成, 为同型射线。可见, 在喜树木材中, 既有同型射线, 又有异型射线。

2.2 形成层带的变化

3月1日, 芽开始萌动, 形成层带细胞径向扩张, 这是形成层开始活动的标志。此时, 形成层带由大约4层细胞组成(图1-e)。4月1日, 芽已展开, 形成层带细胞开始发生平周分裂, 由

大约5层细胞组成。此时, 树皮很容易从形成层处剥落。5月1日, 形成层带细胞数达到全年最高峰, 有6~7层(图1-f)。5月至6月, 形成层带细胞层数有所下降, 维持在5~6层。到7月1日, 形成层带细胞降到4~5层(图1-g), 以后的7月至10月4个月中, 形成层带都维持在4~5层(图1-h, i)。11月1日, 形成层带细胞降到大约4层, 具有了休眠期的特点。12月初, 喜树开始落叶, 到12月底全部落完。12月和翌年1月, 形成层带仍然保持着休眠期的特点(图1-j, k)。

2.3 木质部的形成

4月1日开始产生未成熟的木质部细胞, 5月1日其数目达到最大值。此时, 树皮很容易从未成熟的木质部细胞处剥落, 这是未成熟的木质部细胞已伸展到最大直径, 而其初生壁很薄弱之故(图1-f)。尔后, 未成熟的木质部细胞数目有所下降, 到8月中旬以后, 观察不到未成熟的木质部细胞。5月1日, 开始出现成熟的木质部细胞, 5月至8月4个月, 成熟木质部的增加速度很快, 9月至10月增长变慢, 12月到翌年1月, 其量基本维持不变。

2.4 淀粉储量的季节消长

3月, 喜树形成层各种薄壁组织中都有淀粉积累(图1-e)。到4月, 髓鞘细胞中的淀粉开始消失。5月至7月3个月, 各种薄壁组织中基本不含淀粉粒(图1-g)。8月初, 薄壁组织中开始积累淀粉, 可观察到较小的淀粉粒。8月中旬, 积累的淀粉粒明显增大, 但远没有3月份储藏的淀粉量多(图1-h, i)。9月初, 储藏淀粉全部消失(图1-j)。11月初, 各种薄壁组织中又开始积累淀粉。11月中旬以后, 淀粉颗粒明显增大, 一直到翌年3月都维持这种状态(图1-k, l)。

表1 不同年龄枝条中形成层原始细胞长度的比较

Table 1 Length comparison of the cambium initials in branches of different ages

| 枝龄 | 射线原始细胞的长度/ μm | 纺锤状原始细胞的长度/ μm |
|-----|--------------------------|---------------------------|
| 2年生 | 56.35 | 86.21 |
| 3年生 | 45.95 | 97.94 |
| 4年生 | 38.25 | 105.11 |

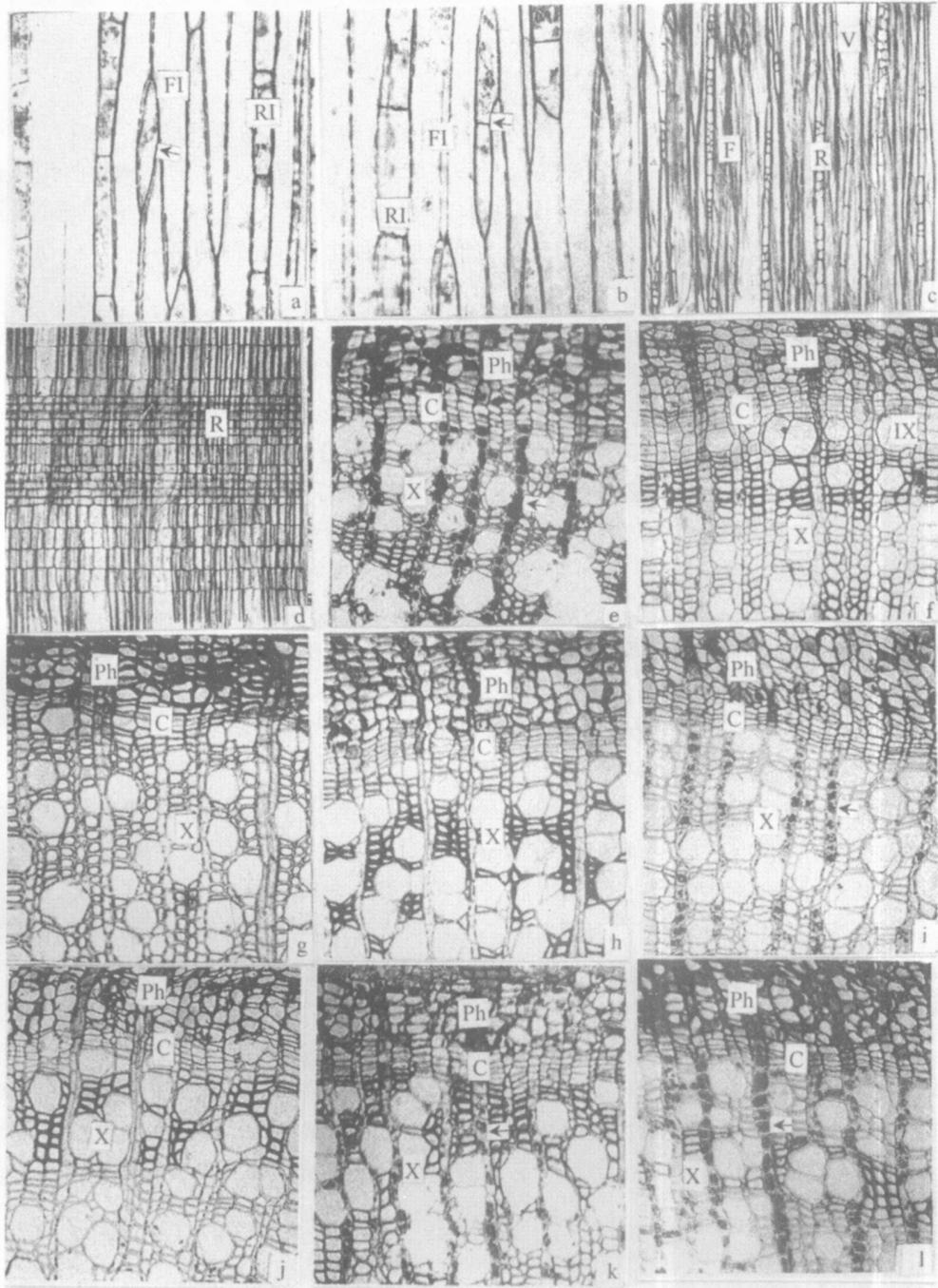


图 1 喜树茎段的石蜡切片

C. 形成层; F. 纤维; FI. 纺锤状原始细胞; IX. 未成熟木质部; Ph. 韧皮部; R. 射线; RI. 射线原始细胞; V. 导管; X. 木质部
 a. 示纺锤状原始细胞顶端分隔出一个射线原始细胞, 187×; b. 新产生的射线原始细胞进一步分裂, 187×; c. 木质部切向切面, 示射线结构, 73×; d. 木质部径向切面, 示异型射线, 73×; e~l. 不同时期 3 年生枝茎的部分横切面, 箭头示储藏淀粉, 104× (e. 03-01; f. 05-01; g. 07-01; h. 08-01; i. 08-15; j. 09-01; k. 11-15; l. 翌年 01-01)。

Figure 1 Paraffin sections of shoot in *Camptotheca acuminata*

C: cambium; F: fiber; FI: fusiform initial; IX: immature xylem; Ph: phloem; R: ray; RI: ray initial; V: vessel; X: xylem
 a: by the cutting off one new ray initial cell to one end of a fusiform initial (arrow), ×187; b: the new ray initial has divided further as show (arrow), ×187; c: tangential section of xylem, showing the ray structure; ×73; d: radial section of xylem, showing the heterocellular ray; ×73; e-l: partial transverse sections of three-year-old shoot at various time, arrows showing stored starch. ×104 (e: on March 1; f: on May 1; g: on July 1; h: on Aug. 1; i: on Aug. 15; j: on Sep. 1; k: on Nov. 15; l: on Jan. 1 of the next year)

3 讨论

3.1 喜树的系统地位

喜树筛分子侧壁上有大量网状筛域。大部分筛分子底壁的筛板有不同程度的倾斜,为网状复筛板。导管分子次生壁加厚的方式为螺旋状和梯状,其底壁倾斜为复穿孔,木材结构为散孔材。喜树的形成层为非叠生成层,纺锤状原始细胞较长,在4年生枝中长为1 052.11 μm。从喜树筛分子、导管分子、木材结构及形成层结构的特征可以看出,喜树是一种比较原始的树种。

3.2 喜树形成层活动的式样

大多数松柏类和散孔材双子叶树木,通常春天芽萌动以后,由芽基部开始,形成层自上而下逐步开始活动。绝大多数环孔材则是在芽萌动前一周和几周,形成层就恢复了活动。有的散孔材和松柏类树木,形成层活动的恢复与环孔材一样,如构树 *Broussonetia papyrifera*^[5] 和欧洲赤松 *Pinus sylvestris*^[6]。

喜树和一般散孔树木一样,3月芽萌动后,形成层带细胞开始径向扩张,到4月初开始平周分裂。4月份形成层带细胞层数明显增多,到5月1日达到最高峰。未成熟木质部细胞层数在5月1日也达到全年最大值。说明芽中新合成的生长素通过形成层区域下运,形成层原始细胞分裂加快,从而使较多的细胞维持形成层细胞的形态^[7]。同时,高浓度生长素的存在,诱导了木质部的分化^[6]。形成层带厚度的变化与形成层的活动相关联,形成层活动期间形成层带较厚^[8]。喜树从4月中旬到7月底,形成层带及未成熟木质部细胞层数较多,说明这一段时间内形成层活动旺盛。8月以后,形成层维持在一定水平。成熟木质部细胞层数5月到7月间增长较快。8月以后,增长速度减慢。观察发现,喜树形成层10月到11月间进入休眠状态。

3.3 淀粉储量的消长与形成层活动周期的关系

Fischer 和 Holl^[9,10] 以及 Essiamahn 和 Eschrich^[11] 的研究都表明,生长季后期积累的淀粉,到了休眠期开始又很快消失,并把淀粉的消失解释为提高抗寒性。崔克明^[12] 在研究构树的淀粉储量消长时发现,秋季形成层活动减弱,特别是停止活动以后,淀粉积累,立冬后消失,但到了严冬1月,各种薄壁组织中又开始了淀粉的积累,初春达到最大值。崔克明认为这种淀粉的消长与从生理休眠到被动休眠的转化有关。研究发现,喜树在生长季后期(8月)开始积累淀粉,形成层休眠之前(9月)淀粉消失,形成层休眠以后(11月)再次积累淀粉。直到翌年形成层开始活动之前,各种薄壁组织中都积累有丰富的淀粉。作者更倾向于 Fischer 和 Holl 以及 Essiamahn 和 Eschrich 的观点,并且认为,至少在喜树中,生长季后期积累的淀粉的快速消失,可能与形成层从活动期到休眠期的转化有关。翌年3月以后,随着形成层开始活动,各种薄壁组织中积累的淀粉开始消失。到形成层活动旺盛的5月份,积累的淀粉全部消失。因此,在喜树中,形成层的活动状态与薄壁组织中淀粉储量的消长有很强的相关关系。

参考文献:

- [1] 席梦利, 包少康. 喜树原形成层到形成层转化的研究[J]. 西北植物学报, 1997, 17(5): 83-87.
- [2] IQBAL M, GHOUSE A K M. Anatomy of the vascular cambium of *Acacia nilotica* (L.) Del. var. *telia* Troup (Mimosaceae) is relation to age and season [J]. *Bot J Linn Soc*, 1987, 94: 385-398.
- [3] 兰利琼, 魏多, 傅华龙, 等. 刺桐维管分生组织原形成层的发育[J]. 四川大学学报: 自然科学版, 2001, 38(1): 95-99.
- [4] 兰利琼, 包少康, 李平, 等. 刺桐原形成层向维管形成层转化的研究[J]. 四川大学学报: 自然科学版, 2002, 39(3): 528-533.
- [5] 崔克明, 罗海龙, 李举怀, 等. 构树形成层的恢复活动及其过氧化物酶同工酶的变化[J]. 植物学报, 1993, 35(8): 580-687.
- [6] 崔克明, 利特尔 C H A, 宗德贝格 B. 欧洲赤松茎部形成层活动和外源 IAA 对它的影响[J]. 植物学报, 1992, 34(7): 515-522.
- [7] 崔克明. 植物生长调节剂在控制形成层活动中的作用[J]. 植物学通报, 1991, 8(1): 22-29.
- [8] 吴继林, 郝秉中. 巴西橡胶树形成层活动和次生韧皮部发育的季节变化[J]. 植物学报, 1986, 28(2): 156-160.

- [9] FISCHER C. HOLL W. Food reserves of scots pine (*Pinus sylvestris* L.) (I) Seasonal changes in the carbohydrate and fat reserves of pine needles [J]. *Trees*, 1991, 5 (4): 187—195.
- [10] FISCHER C. HOLL W. Food reserves of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) (II) Seasonal changes and radial distribution of carbohydrate and fat reserves of pine wood [J]. *Trees*, 1992, 6 (3): 147—155.
- [11] ESSIAMAHN S, ESCHRICH W. Changes of starch content in the storage tissues of deciduous trees during winter and spring [J]. *IAWA Bullns*, 1985, 6: 97—106.
- [12] 崔克明, 魏令波, 李举怀, 等. 构树形成层的活动周期及其淀粉贮量的变化 [J]. *植物学报*, 1995, 37 (1): 53—57.

Development and activity periodicity of cambium in *Camptotheca acuminata*

XI Meng-li¹, SHI Ji-sen¹, BAO Shao-kang²

(1. The Key Laboratory of Forest Tree Genetics and Gene Engineering, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, Jiangsu, China; 2. Department of Biology, Southwest Normal University, Chongqing 630715, China)

Abstract: The cambium of *Camptotheca acuminata* is non-stratified. In the subsequent development of cambium, with the increasing stem age, the length of fusiform initials increases and the length of ray initials decreases. The cambial activity is similar to that in most trees of diffuse-porous wood and with an evident periodicity. In March, the cambial activity starts after bud sprouting, and it becomes the most vigorous in April and May. After October, it begins dormancy. Increasing and decreasing of stored starch are closely related to the periodicity of cambial activity. After cambial activity is resumed in March, starch decreases progressively until it disappears. In August, starch accumulates progressively and disappears quickly in September. The stored starch accumulates again in November until the next March, and starts to decrease after that. [Ch, 1 fig. 1 tab. 12 ref.]

Key words: botany; *Camptotheca acuminata*; cambium; development; periodicity of cambial activity