

文章编号: 1001-411X(2000)03-0044-04

马尾松茎初生树脂道发生和发育研究

耿世磊¹, 吴玉荷², 赵 晟¹, 吴 鸿¹

(1 华南农业大学生物技术学院, 广东 广州 510642; 2 深圳大学生物系, 广东 深圳 518000)

摘要: 利用常规石蜡切片方法对马尾松茎初生结构中树脂道的结构、分布和发生、发育进行了研究, 结果表明: 树脂道分布在皮层和初生木质部中。皮层树脂道原始细胞起源于约距茎端生长点 $390\mu\text{m}$ 处, 原形成层两侧的基本分生组织中。其发育经过 5 个阶段: 原始细胞阶段, 细胞壁中层膨胀阶段, 胞间隙形成阶段, 腔道扩大阶段和树脂道成熟阶段; 初生木质部树脂道起源于原形成层细胞, 发育过程与皮层树脂道相同。文中对茎初生结构中 2 类树脂道结构的差异及与油松相比皮层树脂道原始细胞发生延迟的原因进行了分析和讨论。

关键词: 马尾松; 树脂道; 发生和发育

中图分类号: Q 944.68⁺4

文献标识码: A

马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.) 为松科松属植物, 在我国长江以南地区广泛分布, 不仅是重要的造林树种, 也是我国主要的树脂原料植物。其植物体内树脂道分泌的树脂具有密封伤口、抵御病虫害侵袭, 以及避免水分过分蒸发的作用。同时, 也是重要的医药和化工原料。因此, 研究马尾松树脂道的发生、发育过程对马尾松的栽培、树脂合理采收及资源的持续性利用等方面具有一定的理论和实践意义。

有关松科植物树脂道的结构、分布和发生发育研究已有大量报道; 张泓^[2]、吴鸿^[3-5]等曾分别对国产油松树脂道的发生、发育过程及组织化学变化等方面进行了深入的研究。关于马尾松的研究多集中于造林育种、病虫害防治等方面, 也有一些关于马尾松木材显微和超微结构的研究报道^[1]。然而, 涉及马尾松树脂道的系统研究, 国内外均缺乏相关资料。因此, 本文利用石蜡切片法对马尾松茎皮层和初生木质部树脂道的结构、分布和发生、发育过程进行了观察和研究。

1 材料和方法

研究材料于 1999 年 6 月采自华南农业大学校园内的马尾松栽培植株。切取 10 个不同植株的生长点和当年幼枝, 分割为 0.5 cm 长的小块, 经 FAA 固定, 酒精系列脱水, 石蜡包埋, 连续纵、横切片, 切片厚度为 8~10 μm , 番红—固绿双重染色^[9]。加拿大树胶封片。在 Olympus BH2 研究显微镜下观察并照相。

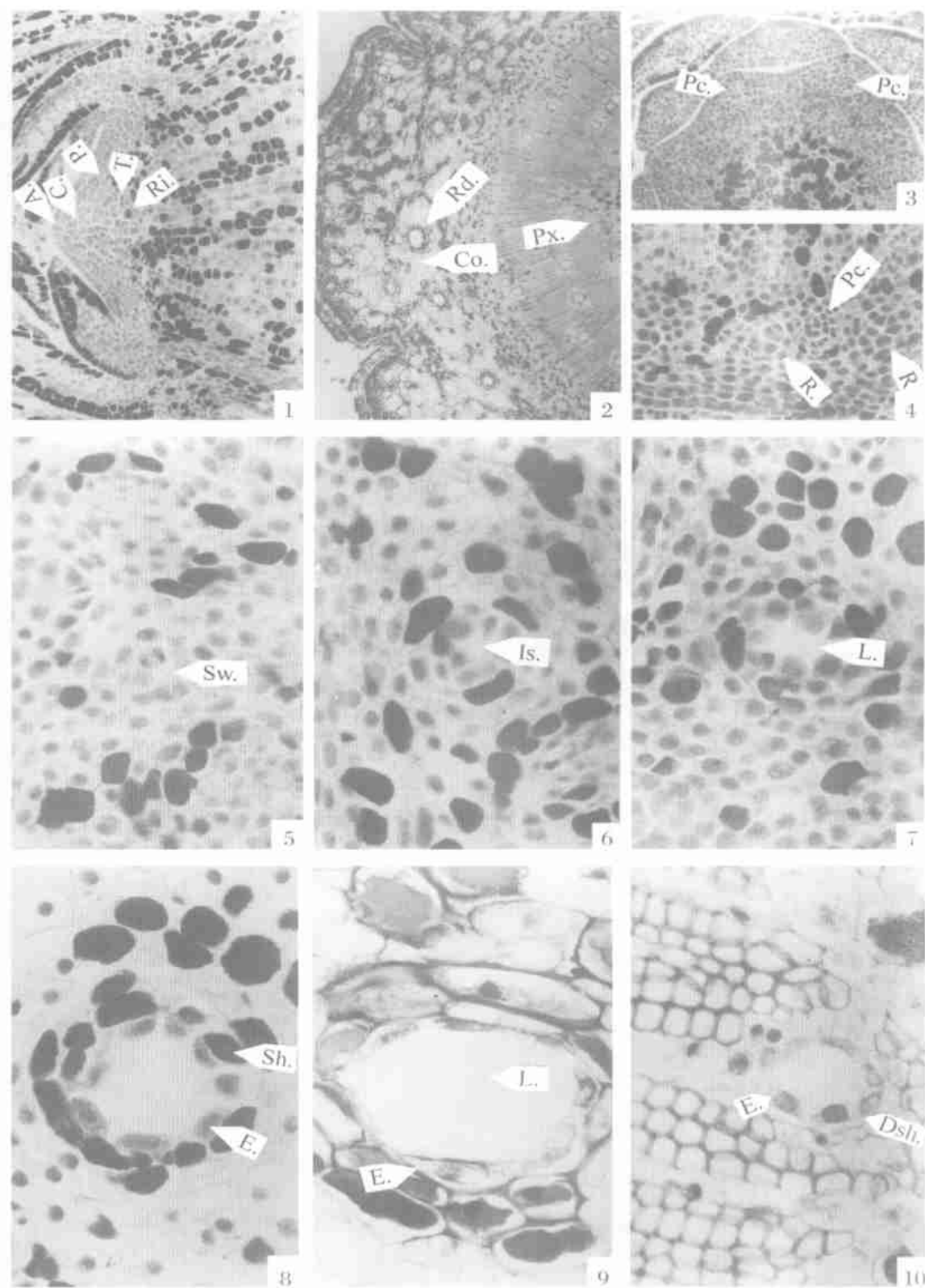
2 观察结果

马尾松茎的初生结构包括表皮、皮层、初生韧皮

部、初生木质部和髓。其中初生树脂道分布于皮层和初生木质部(图 1-1), 仅具有垂直树脂道。从营养茎端纵切面观察, 其外形扁平, 呈小丘状。基部宽约 $460\mu\text{m}$, 高约 $200\mu\text{m}$ 。其组织分区划分为 5 个区: 顶端原始细胞区、中央母细胞区、周围分生组织区、过渡区和肋状分生组织区(图 1-1)。顶端原始细胞区仅由茎端表面中央的一层细胞组成, 其组成细胞可进行垂周、平周和斜向分裂。因此其组成细胞大小不均匀, 排列也不十分规则。它的衍生细胞可以参与周围分生组织区和中央母细胞区的形成。中央母细胞区位于顶端原始细胞区正下方。其组成细胞具发达的液泡, 染色稍浅, 活动能力弱。它的衍生细胞可形成周围分生组织和肋状分生组织的内层细胞。周围分生组织区围绕于中央母细胞区周围, 由 2 层至多层细胞组成。其组成细胞形态小, 染色深, 具较高的分裂频率。此区为侧面器官发生的地方, 同时还衍生出表皮、皮层及茎的维管组织。过渡区是沿着中央母细胞区下方的 1、2 层细胞, 它在活动高潮时, 很象维管形成层, 通过横向分裂形成肋状分生组织。肋状分生组织, 细胞较大, 液泡化明显, 细胞形成纵向行列。其主要产生髓的部分和使苗端伸长。根据马尾松茎端连续横切面观察, 皮层树脂道起源于基本分生组织, 而初生木质部树脂道起源于原形成层细胞, 二者均以裂生方式发生。

2.1 皮层树脂道的发育过程

根据皮层树脂道发生和发育过程中树脂道细胞形态和结构变化的特点, 将马尾松皮层树脂道发育过程划分为 5 个阶段: 原始细胞阶段、细胞壁中层膨胀阶段、胞间隙形成阶段、腔道扩大阶段和树脂道成



A. 顶端原始细胞区; C. 中央母细胞区; Co. 皮层; Dsh. 死鞘细胞; E. 上皮细胞; Is. 胞间隙; L. 树脂道腔; Pc. 原形成层; P. 周围分生组织区; Px. 初生木质部; R. 莲座状细胞团; Rd. 树脂道; Ri. 肋状分生组织区; Sw. 膨胀的细胞壁; Sh. 鞘细胞; Tr. 过渡区

1. 马尾松茎纵切面 (100×), 示顶端原始细胞区、中央母细胞区、周围分生组织区、过渡区和肋状分生组织区; 2. 马尾松茎横切面, 示皮层和初生木质部中成熟树脂道的分布 (20×); 3. 皮层树脂道原始细胞阶段 (50×); 4. 皮层树脂道原始细胞阶段 (100×); 5. 皮层树脂道中层膨胀阶段 (200×); 6. 皮层树脂道胞间隙形成阶段 (200×); 7. 皮层树脂道腔道扩大阶段 (200×); 8. 皮层树脂道腔道扩大阶段 (200×); 9. 皮层树脂道成熟阶段 (200×); 10. 成熟的初生木质部树脂道 (200×)

A. Apical initial zone; C. Central mother cell zone; Co. Cortex; Dsh. Dead sheathed cell; E. Epithelial cell; Is. Intercellular space; L. Lumen; P. Peripheral zone; P.c. Primary cambium; Px. Primary xylem; R. Rosette; Rd. Resin duct; Ri. Rib meristem; Sw. Swelling duct; Sh. Sheathed cell; T. Transition zone

Explanation of plate. 1. a longitudinal section of shoot apex of *Pinus massoniana* (100 $\times$), showing an apical initial zone, a central mother cell zone, a transition zone, a peripheral zone and a rib meristem; 2. a cross section of stem in *Pinus massoniana*, showing the distribution of mature resin duct of primary xylem (20 $\times$); 3, 4. Showing the early developmental stage of cortical resin duct. fig. 3 (50 $\times$), fig. 4 (100 $\times$); 5. showing swelling middle layer of cell wall among initial cells of resin duct (200 $\times$); 6. showing developing intercellular space among initial cells (200 $\times$); 7, 8. showing an enlarging lumen of resin duct (200 $\times$); 9. Showing the structure of mature resin duct (200 $\times$); 10. showing the structure of mature resin duct of primary xylem in stem (200 $\times$)

图 1 马尾松茎初生树脂道发生和发育研究

Fig. 1 The initiation and development of resin ducts of the primary structure of stem in *Pinus massoniana* Lamb.

熟阶段.

原始细胞阶段: 根据马尾松茎端连续横切片观察, 距生长点 260 μm 处, 茎内开始分化出原表皮、原形成层和基本分生组织(图 1-3). 原形成层细胞较小, 每个细胞 $d=6\ \mu\text{m}$ 左右, 但其原生质浓厚, 染色较深, 成束出现于基本分生组织中. 约在距生长点顶端 390 μm 处, 每个原形成层束外面两侧的基本分生组织中, 各出现 1 个由 9~12 个细胞组成的细胞团, 其细胞排列呈莲座状, $d=74\ \mu\text{m}$. 此种细胞的大小与周围基本分生组织细胞相近, 但细胞核较大, 染色深(图 1-4), 此即为皮层树脂道原始细胞. 此时, 原形成层已有部分筛胞分化.

细胞壁中层膨胀阶段: 距生长点约 480 μm 处, 位于莲座状排列的皮层树脂道原始细胞群中央的细胞壁中层开始膨胀(图 1-5). 同时, 由于原始细胞继续分裂, 莲座状结构变得更为明显.

胞间隙形成阶段: 距茎端生长点约 640 μm 处, 莲座状原始细胞群中央膨胀的细胞壁中层逐渐溶解, 细胞壁分离形成间隙. 随后, 胞间隙沿细胞壁向外延伸, 胞间隙扩大, 从而形成由 4~5 个相邻细胞围绕的不规则的胞间隙(图 1-6), 其 $d=6\ \mu\text{m}$ 左右, 细胞呈等径状. 此时, 原形成层内部分管胞已开始分化.

腔道扩大阶段: 随着原始细胞群中央胞间隙的形成, 其周围细胞的细胞壁中层继续溶解, 胞间隙沿细胞壁进一步向外延伸, 腔隙扩大, $d=32\ \mu\text{m}$, 形成 6~7 个细胞围成的腔(图 1-7). 而围绕腔隙的一圈细胞即为未成熟的上皮细胞, 其外围的 2~3 层细胞将发育成鞘细胞. 此后, 一些相邻的上皮细胞之间的径向壁也裂开, 外围的部分鞘细胞沿此处插入上皮细胞之间, 从而成为上皮细胞的组成分子, 增加了上皮细胞的数目. 同时, 上皮细胞自身还通过切向延长以及垂周分裂来适应腔道扩大. 当树脂道成为 9~10 个上皮细胞围绕的腔时, 树脂道横切面呈长椭圆形, 其长轴约 50 μm , 上皮细胞呈切向延长, 其体积

明显小于鞘细胞. 此时, 鞘细胞中有大量单宁类物质沉积(图 1-8).

树脂道成熟阶段: 成熟的皮层树脂道由 1 层上皮细胞和 2~3 层鞘细胞围绕腔道组成. 其大小不尽相同, $d=52\sim106\ \mu\text{m}$. 上皮细胞 12~30 个, 呈切向延长的扁平细胞, 原生质淡薄, 具 1 个明显的中央大液泡, 细胞核变小, 占细胞体积的 1/3 左右. 大部分鞘细胞中充满大量单宁类物质(图 1-9). 另外, 虽然树脂道原始细胞的出现较最早出现的筛胞分化晚, 但树脂道分化完成却较初生维管组织为早. 皮层树脂道随周皮的产生而逐渐破毁.

2.2 初生木质部树脂道的结构、分布和发育

茎初生维管组织中树脂道仅存在于初生木质部(图 1-10), 而每个维管束中仅有 1 个树脂道分布. 初生木质部树脂道起源于原形成层细胞, 发育方式与皮层树脂道基本相同, 也可划分成上述 5 个发育阶段. 成熟的初生木质部树脂道同样也是由 1 层上皮细胞和 2~3 层鞘细胞围绕, 其腔道较皮层树脂道小, $d=30\sim50\ \mu\text{m}$. 上皮细胞 8~15 个, 呈切向延长的扁平细胞, 原生质浓厚; 鞘细胞部分死亡, 细胞壁木栓化加厚.

3 讨论

根据我们对马尾松茎初生树脂道的结构、分布及其发生发育过程的观察, 与张泓^[1]、吴鸿^[2~5]等人对油松茎初生树脂道的观察结果基本相同, 二者都是经过原始细胞形成阶段, 形成莲座状结构, 然后通过中央细胞相邻的细胞壁中层膨胀、溶解, 形成胞间隙, 继而腔道进一步扩大, 形成成熟的树脂道. 究其原因, 可能是二者同为松科松属植物, 亲缘关系上极为相近, 而具有相似的系统发育过程. 另外, 二者分布区的环境虽有差异但不至于导致其结构和发育过程发生显著变化, 然而也产生了一些细微的差异. 如在相同季节采集的油松和马尾松材料, 二者皮层树脂道原始细胞的发生位置有所不同: 油松皮层树

脂道原始细胞在距生长点 140 μm 处即发生, 而马尾松通常在距生长点 390 μm 处才发生. 究其原因, 一方面可能是因为广东地处热带亚热带地区, 气候适宜, 降雨量丰富, 适合植物生长. 因而, 马尾松茎端生长点分生组织细胞分裂速度较快, 产生大量细胞, 使得皮层树脂道原始细胞的发生位置后移. 相对而言, 油松普遍分布的北方地区的环境条件较为恶劣, 影响到细胞分裂速度和数量. 另一方面可能是由于皮层树脂道分泌的树脂主要是起保护植物幼体的作用, 在环境条件较差的情况下, 较早产生保护性的结构, 也是植物适应不良环境的一种最佳途径.

Bannan^[7]的研究指出, 围绕上皮细胞的死鞘细胞可能起空气隔膜的作用, 能阻止水分迅速从管胞进入渗透势较强的上皮细胞, 从而起调节树脂分泌速度的作用. 在成熟的马尾松茎初生树脂道结构中, 皮层树脂道鞘细胞都是薄壁的生活细胞, 细胞内有大量的单宁类物质, 而初生木质部树脂道的鞘细胞的壁加厚并栓化形成死鞘细胞. 原因可能是在初生结构时, 生长体尚处于较幼嫩的阶段, 皮层树脂道位于茎的较外方, 其分泌的树脂具有保护作用, 可防止病虫害的侵袭, 而鞘细胞中的单宁类物质使这种保护作用得到进一步加强. 由于皮层树脂道周围均由薄壁细胞组成, 其水分供应可通过生活组织主动调节, 因此不需要发育出“空气隔层”. 而初生木质部树

脂道鞘细胞发育出死的“空气隔层”的目的, 完全可用 Bannan 的上述观点来解释.

参考文献:

[1] 安徽农学院林学院编. 马尾松[M]. 北京: 中国林业出版社, 1980. 1—254.
[2] 张泓, 胡正海. 油松茎初生结构中树脂道研究[J]. 西北植物学报, 1984, 4(2): 78—87.
[3] 吴鸿, 胡正海, 景汝勤. 油松茎次生结构中树脂道的结构、分布和发育研究[J]. 西北植物学报, 1987, 7(3): 157—162.
[4] 吴鸿. 油松树脂道的发生和发育研究[J]. 武汉植物研究, 1990, 3(4): 311—316.
[5] 吴鸿, 胡正海. 油松树脂道的发育过程和组织化学研究[J]. 林业科学, 1995, 31(1): 51—55.
[6] 李正理. 植物组织制片学[M]. 北京: 北京大学出版社, 1996, 130—139.
[7] Bannan M W. Vertical resin ducts in the secondary wood of the abietineae[J]. The New Phytologist, 1936, 35: 11—47.
[8] Fahn A, Benayoun J. Ultrastructure of resin ducts in *Pinus halepensis* development. Possible sites of resin synthesis and mode of its elimination from the protoplast[J]. Ann Bot, 1976, 40: 851—636.
[9] Wu H, Hu Z H. Ultrastructure of resin duct development of *Pinus tabulaeformis* Carr. [J]. Chinese J Bot, 1994, 6(2): 123—128.

The Initiation and Development of Resin Ducts of the Primary Structure of Stem in *Pinus massoniana* Lamb

GENG Shi-lei¹, WU Yu-he², ZHAO Sheng¹, WU Hong¹

(1 College of Biotechnology, South China Agric. Univ., Guangzhou 510642, China;

2 Department of Biology, Shenzhen Univ., Shenzhen 51800, China)

Abstract: With the help of traditional paraffin-section method, the structure, distribution, initiation and development of resin ducts of the primary structure of stem in *Pinus massoniana* were investigated. The results were as follows: the resin ducts were found in both cortex and primary xylem. At the level 390 micrometer from the shoot tip, a group of the cortical duct initials developed from the ground meristematic cells which are located at both sides of the procambium bundle. The development can be divided into 5 stages: the initial stage, the intercellular layer swelling stage, the intercellular space forming stage, the duct expanding stage and the mature stage. In the primary xylem, the duct initial cells developed from the procambium cells. The style of development was similar to that of the resin ducts of cortex. The difference of structure between two kinds of resin ducts in stem primary structure and the reason for delaying initiation of cortical resin ducts in *P. massoniana*, compared with *P. tabulaeformis*, were analyzed and discussed.

Key words: *Pinus massoniana*; resin ducts; initiation and development

【责任编辑 李玲】