

阳桃次生木质部导管分子及侵填体的研究

唐为萍, 陈树思

(韩山师范学院 生物系, 广东 潮州 521041)

摘 要: 运用细胞图像分析系统和显微照相的方法对阳桃次生木质部导管分子进行了观察研究。次生木质部导管分子类型有两端具尾导管、一端具尾导管和无尾导管。导管分子穿孔板存在着 2 种类型: 两端均为一个单穿孔板; 一端为一个单穿孔板, 另一端为具两个单穿孔的复穿孔板。48% 的导管分子具有囊状侵填体; 管间纹孔式为互列纹孔式。

关键词: 阳桃; 导管分子; 侵填体; 形态结构

中图分类号: Q944.5 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2008)01-0033-04

Study on the vessel elements and tylosis of secondary xylem in *Averrhoa carambola*

TANG Wei-Ping, CHEN Shu-Si

(Department of Biology, Hanshan Normal University, Chaozhou 521041, China)

Abstract: The vessel elements of secondary xylem in *Averrhoa carambola* are observed by bio-microscope image analysis system and micrography. Three types of vessel elements were found, a tail on each side, a tail on one of the side and no tail. Two types of perforation plates were present as follows: both ends of the vessel element are simple perforation plates; one end simple perforation, the other multiple perforation, in which there are two simple perforations. The 48 percent of vessel elements have vesicular tylosis. The intervacular pitting is alternate pitting.

Key words: *Averrhoa carambola*; vessel elements; tylosis; conformation and structure

阳桃 (*Averrhoa carambola*) 又名杨桃, 是酢浆草科 (Oxalidaceae) 阳桃属 (*Averrhoa*) 乔木, 高达 12 m, 原产马来西亚、印度尼西亚, 我国广东、广西、福建、云南、台湾均有栽培, 果生津止渴, 亦入药, 根、皮、叶止痛止血 (徐朗然等, 1998)。国内外学者对阳桃进行了诸多方面的研究, 我国学者成俊卿 (1985) 曾对阳桃的木材结构进行过报道, 但对阳桃导管分子的研究并不全面。对于植物的水分生理而言, 导管无疑是最主要的结构基础, 而结构与功能是相适应的, 只有将其结构基础了解清楚, 才有可能更好地解释其功能, 才有可能更深入地探讨其生理作用及对环境的适应。本文主要从解剖学角度对阳桃次生木质部导管分子进行了观察研究, 以期为基础理论

研究和生产实际提供解剖学参考资料。

1 材料和方法

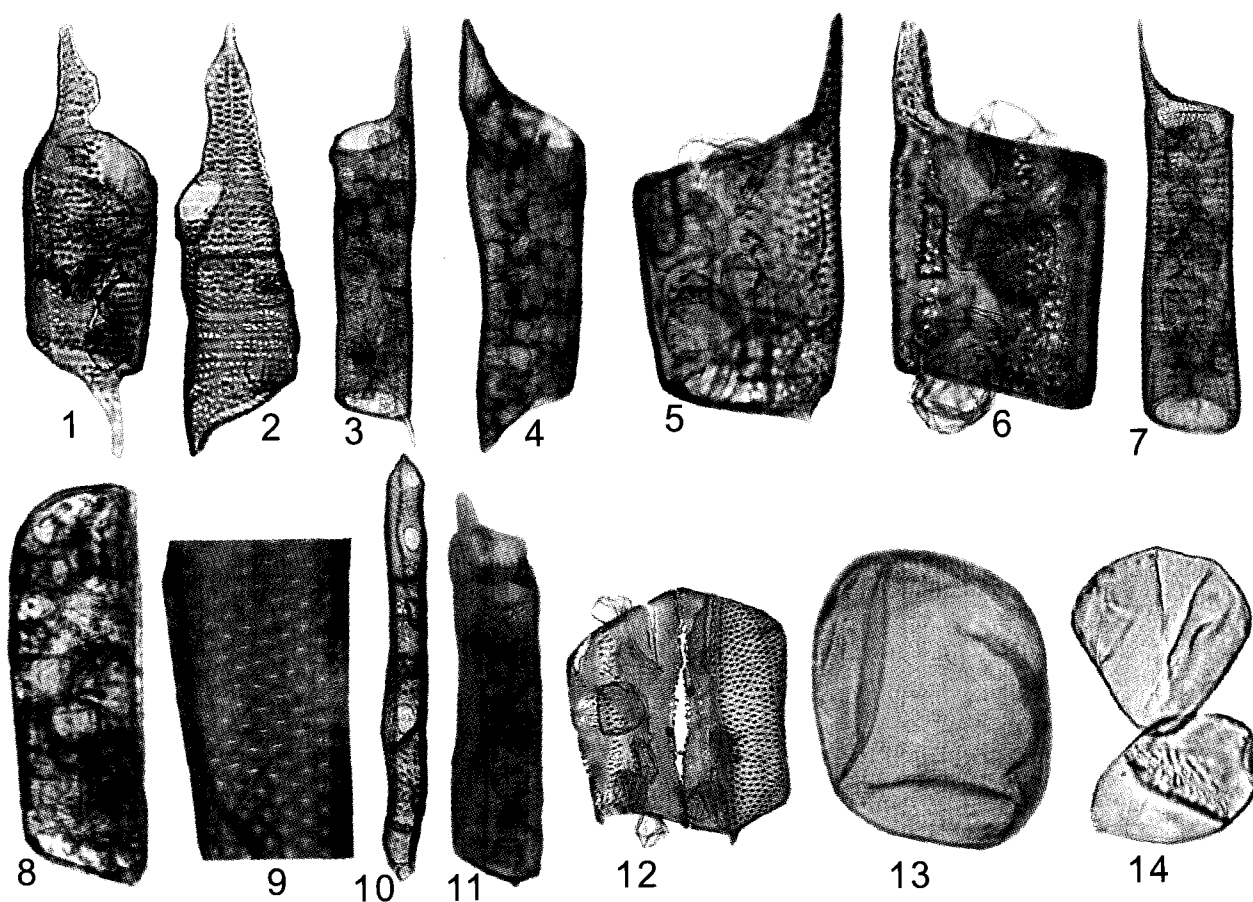
材料采自潮州市果树研究所。取材部位位于树干胸径处 (距地面 1.3 m 左右) 之边材, 取材树龄 10 年以上。材料经离析液离析 (李正理, 1996), 用 1% 番红水溶液染色, 制成临时装片。OLYMPUS CH30 型生物显微镜观察, 数码摄影显微镜拍摄, 放大倍数见图版。

导管分子测 100 个, 求平均值及标准误差。参考 Tippo (1941) 双子叶植物木材鉴定特征表和国际木材解剖学家协会 (IAWA, 1989) 阔叶材识别显微

收稿日期: 2007-04-16 修回日期: 2007-07-25

基金项目: 韩山师范学院科研基金 (2006) [Supported by Scientific Research Foundation of Hanshan Normal University (2006)]

作者简介: 唐为萍 (1964-), 女, 广西桂林人, 高级实验师, 主要从事植物生物学教学和研究, (E-mail) csl1030@hstc.edu.cn.



图版 I 1-5. 两端具尾的导管; 6-7. 一端具尾一端无尾的导管; 8. 两端无尾的导管; 9. 示互列纹孔式; 10-11. 示导管分子一端壁具一个单穿孔另一端壁具两个单穿孔; 1, 3-14. 示侵填体; 2. 无侵填体; 1-12. $\times 160$; 13-14. $\times 640$ 。

Plate I 1-5. Tail in the either of top wall; 6-7. Only one tail in vessel element; 8. No tail; 9. Showing the alternate pitting; 10-11. One end simple perforation, the other two simple perforations; 1, 3-14. Showing tylosis; 2. No tylosis; 1-12. $\times 160$; 13-14. $\times 640$.

特征术语对导管进行描述。

2 观察结果

2.1 导管分子类型

在阳桃茎次生木质部的离析材料中,多数导管分子具尾,其中 38% 的导管分子两端具尾(图版 I : 1-5), 53% 的导管分子一端具尾(图版 I : 6-7), 另 9% 的导管分子无尾(图版 I : 8)。

导管分子穿孔板存在着两种类型:两端均为一个单穿孔板(图版 I : 1-8); 一端为一个单穿孔板另一端为具两个单穿孔的复穿孔板(图版 I : 10-11)。

所观察的离析材料中的导管分子均为孔纹导管

(pitted vessel), 未见螺旋加厚(spiral thickening)。其中有 48% 的导管分子具有侵填体(图版 I : 1, 3-14)。导管分子端壁斜度变化很大,从两端壁十分倾斜(图版 I : 4, 10)经中间类型过渡到两端壁为横向(水平状态)或几近横向(图版 I : 3, 6-7)。

2.2 导管分子长度、宽度、端壁斜度

阳桃茎次生木质部导管分子长度为 $594.99 \pm 60.98 \mu\text{m}$, 宽度为 $109.87 \pm 11.53 \mu\text{m}$, 导管分子总体上长度大于宽度,长宽比为 $5.42 : 1$,端壁斜度变化在 $12^\circ \sim 90^\circ$ 范围之间。

不同类型导管分子长度、宽度特征见表 1。伴随着尾的消失,导管分子长度缩短而宽度增加,反映了阳桃导管分子个体发育的进化历程。

表 1 阳桃不同类型导管分子特征

Table 1 Characteristics of the various types of the vessel elements in *Averrhoa carambola*

	两端具尾的导管 A tail on each side	一端具尾的导管 A tail on one of the sides	无尾的导管 No tail
长度 Length(μm)	661.00 $\pm$ 110.07	561.00 $\pm$ 79.32	515.35 $\pm$ 103.93
宽度 Width(μm)	105.76 $\pm$ 18.04	107.49 $\pm$ 15.66	144.28 $\pm$ 25.23

2.3 纹孔式

导管分子中,管间纹孔均为互列纹孔式(图版I:9),纹孔口缝隙状内含。与薄壁细胞相连的导管壁上为具缘纹孔或较大的各种形状单纹孔(图版I:2)。

3 讨论

双子叶植物次生木质部导管分子系统演化趋势在许多文献中有着详尽的描述,通常认为,长的导管分子比短的导管分子原始;横切面直径(孔径)的演化从小到大;导管分子端壁斜度越大越原始,最进化的特征是近水平或横的端壁;导管分子具尾是原始的特征,无尾是进化的特征;梯状穿孔板是原始的类型,单穿孔板是进化的特征;管间互列纹孔式是一种最进化的特征等。这种导管分子的演化趋势是单向的,并且是不可逆转的,这在研究被子植物的起源以及不同类群的系统发育有着积极而重要的作用(俞诚鸿,1954;Fahn,1990;Frost,1930;伊稍等,1973;福斯特等,1983)。

阳桃茎次生木质部的离析材料中,导管分子绝大多数为单穿孔板,管间纹孔式均为互列纹孔式,且部分导管分子无尾并具有横向端壁,这些均为导管分子系统演化过程中较为进化的特征,但在不同类型的导管分子上仍存在着具有尾以及比较倾斜的端壁和复穿孔板等许多较原始的性状。这种现象表明在植物系统演化过程中,同种植物同一组织性状的进化不一定以相同的速度同步发生。这种情况在许多植物次生木质部的导管分子上存在,如银桦(*Grevillea robusta*)(陈树思等,2004a)、沉香(*Aquilaria agallocha*)(陈树思等,2004b)、芒果(*Mangifera indica*)(陈树思等,2005)以及荔枝(*Litchi chinensis*)(陈树思,2007)。另一方面,阳桃导管分子结构的多样性也许是导管分子在发育过程中以不同状态(发育程度)共存的表现,但也似乎说明阳桃管状分子的个体发育重演了系统发育的历程,如尾的演化:

从两端具尾(图版 I :1-5)→一端具尾,一端无尾(图版 I :6-7)→两端无尾(图版 I :8);如端壁的斜度:从十分倾斜的端壁(图版 I :4,10)→经过渡类型演化到端壁水平或近水平(图版 I :3,6-7);由表 1 也可看出,阳桃导管分子个体发育中长度逐渐缩短而宽度逐渐加大,这也反映了导管分子系统发育的演化历程。

关于导管分子穿孔板的系统演化,人们曾进行过广泛而深入的研究(Frost,1930;Bailey,1944;俞诚鸿,1954;伊稍,1973;Muhammad等,1982;福斯特等,1983;陈永哲等,1990;Fahn,1990;李正理,1993;李红芳等,2005)。通常认为,导管分子穿孔板的类型存在着一定的演化关系,被子植物导管分子的单穿孔板是由管胞经梯状或网状穿孔板演化而来,并且端壁水平的单穿孔板为进化类型。20 世纪后期,Muhammad等(1982)在研究了买麻藤属(*Gnetum*)的导管分子结构之后,认为各种不同类型的穿孔板的形成是由于圆形纹孔和圆形穿孔(或在胞壁物质和横条破坏之前的梯状纹孔和梯状穿孔)经侧面、纵向或斜向融合的结果。阳桃导管分子的个体发育为这种观点提供了一定的证据,即穿孔板的演化是沿着一端十分倾斜的壁具有 1 个单穿孔板,另一端十分倾斜的壁具有 2 个单穿孔板(图版 I :10)→一水平端壁具有 1 个单穿孔板,另一较倾斜端壁具有 2 个单穿孔的复穿孔板(图版 I :11)→两水平端壁各具有 1 个单穿孔板(图版 I :6,7)路线进行的。这应该至少反映了导管分子的某种系统演化的历程,即在单穿孔板形成之前,还存在有导管分子同一个端壁上具多穿孔的复穿孔板类型,当这些穿孔经纵向融合便形成高度特化的导管分子端壁单穿孔板。这种现象为研究被子植物导管分子穿孔板的系统演化提供了新的证据。导管分子的多穿孔板现象在维管植物中报道不多,主要集中在蕨类植物中,在被子植物中报道更少(李红芳等,2005)。但在沉香、银桦、荔枝的导管中曾报道过多穿孔板的现象,在阳桃导管分子中也出现了多穿孔板现象(图版 I :10)。Carlquist 和 Schneider 认为,多穿孔板的发生可能与管状分子间的相互位置有关,在蕨类植物中导管端部与相邻分子接触的几个面都可能形成穿孔板,侧壁也应该是这样的(李红芳等,2005)。笔者认为,多穿孔板的形成与纺锤状原始细胞的滑走生长(尤其是在非叠生型形成层中)似乎有一定的联系,因为沉香、银桦、荔枝以及阳桃的多穿孔板均发

生在十分倾斜的端壁上甚至是侧壁上,同时与导管的输导功能也应该是相适应的,尤其是导管分子中部的穿孔板似乎说明导管分子不仅首尾相连,也可通过第三个穿孔侧向连接形成分枝系统。

导管分子内最常见的内含物分为两类(成俊卿, 1985):(1)侵填体;(2)无定形的树胶、树脂或白垩质。姜笑梅等(1995)曾对国产的 49 种阔叶树材导管中的侵填体进行过研究,依据在导管中的状况,认为侵填体的形态有四种方式,即泡沫状、梯状、坍塌状和圆球状。通过观察,阳桃离析材料中约 48% 的导管分子内具有侵填体,其形态应介于坍塌状和圆球状之间,壁薄,有些侵填体可以继续分裂,产生的新壁上具有纹孔(图版 I:12-14),它可部分地(图版 I:6-7)或全部地(图版 I:4,8)充满导管腔。Bonsen 等认为,在生活的植物体中侵填体有如下两个方面的功能,一是堵塞导管抵抗微生物入侵,二是防止导管中液流栓塞的发生(姜笑梅等,1995)。侵填体通常发生于正在变成心材的部位,但也可存在于水分的输导作用被减少的边材之中,阳桃边材中侵填体的大量存在正说明了这一点,这与阳桃生长的生物学特性即较耐阴,忌阳光直射,喜高温多湿,忌干旱和寒冷保持了一致。

导管中侵填体的存在与否以及形态特征在木材鉴别上常有价值,是区分阔叶树材的特征之一,对木材识别和分类有一定意义,还有人认为导管侵填体的出现应该是一种进化的趋势(吴勇辉等,2003)。Airy-Shaw 将阳桃属从酢浆草科分出来独立成科—阳桃科(Averrhoaceae),该属植物的性状和果实的形态特征与酢浆草属(*Oxalis*)的区别较大,把它分成一科的根据也是比较充分的(徐朗然等,1998)。导管分子作为一种稳定的遗传性状,阳桃的导管分子特征为该类植物的分类研究提供了新的证据。

参考文献:

- 成俊卿. 1985. 木材学[M]. 北京:中国林业出版社:65—91
- 李正理. 1996. 植物组织制片学[M]. 北京:北京大学出版社:91—92
- 俞诚鸿. 1954. 次生木质部的进化与植物系统发育的关系[J]. 植物学报,3(2):183—194
- Fahn A. 1990. 吴树明,刘德议译. 植物解剖学[M]. 天津:南开大学出版社:102—113
- 伊稍著 K. 1973. 李正理译. 种子植物解剖学[M]. 上海:上海人民出版社:76—85
- 徐朗然,黄成就. 1998. 中国植物志(第 43 卷第 1 分册)[M]. 北京:科学出版社:4—6
- 福斯特 A. S. 等. 1983. 李正理等译. 维管植物比较形态学[M]. 北京:科学出版社:473—479
- Bailey IW. 1944. The development of vessels in angiosperms and its significance in morphological research[J]. *Am J Bot*,31(7):421—428
- Chen SS(陈树思). 2007. Study on the vessel elements and perforation plate of secondary xylem in *Litchi chinensis* (荔枝次生木质部导管分子及穿孔板观察研究)[J]. *Guihaia* (广西植物),27(3):397—400
- Chen SS(陈树思),Tang WP(唐为萍). 2004a. Observation and study on the vessel elements of secondary xylem in *Grevillea robusta* (银桦次生木质部导管分子观察研究)[J]. *Guihaia* (广西植物),24(4):380—382
- Chen SS(陈树思),Tang WP(唐为萍). 2004b. Observe and study of vessel elements of secondary xylem in *Aquilaria agallocha* (沉香次生木质部导管分子观察研究)[J]. *J Central China Normal Univ(Nat Sci)* (华中师范大学学报·自然科学版),38(4):486—489
- Chen SS(陈树思),Tang WP(唐为萍). 2005. Observation of vessel elements of secondary xylem in *Mangifera indica* (芒果次生木质部导管分子的观察)[J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究),27(6):644—648
- Chen YZ(陈永哲),Li ZL(李正理). 1990. Comparative studies of perforation plate structures of vessel in Anunculiaceae(毛茛科植物导管穿孔板结构的比较观察)[J]. *Acta Bot Sin* (植物学报),32(40):245—251
- IAWA Committee. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification[J]. *IAWA Bull*,10(3):219—332
- Jiang XM(姜笑梅),Zhang LF(张立非),Zhou Y(周崑). 1995. A study on tyloses and gums in the vessels of Chinese Hardwood (国产阔叶树材导管中侵填体和树胶的研究)[J]. *Sci Silv Sin* (林业科学),31(2):155—159
- Li HF(李红芳),Tian XH(田先华),Ren Y(任毅). 2005. Research progress in vessel and perforation plate of vascular plants and some considerations for future research (维管植物导管及其穿孔板的研究进展)[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin* (西北植物学报),25(2):419—424
- Li ZL(李正理). 1993. Perforation plates of vessels in dicotyledon woods(阔叶材导管的穿孔板)[J]. *Chin Bull Bot* (植物学通报),10(supplement):18—25
- Muhammad A F,Sattle R. 1982. Vessel structure of Gnetum and the origin of angiosperms[J]. *Am J Bot*,69(6):1 004—1 021
- Tippo O. 1941. A list of diagnostic characteristics for descriptions of dicotyledonous woods[J]. *Trans Illinois Acad Sci*,34:105—106
- Wu YH(吴勇辉),You JH(由继红),Liang ZB(梁泽本),et al. 2003. Study on the different types of inclusion in vessel elements of *Glycine* (大豆属植物导管分子中不同类型内含物的研究)[J]. *J Northeast Normal Univ* (东北师大学报自然科学版),35(4):94—96