

女贞和白蜡树的树皮结构及次生韧皮部发育的季节变化

张振珏 林锦仪^{*} 张永田

(福建省亚热带植物研究所, 厦门 361006)

摘要

女贞 (*Ligustrum lucidum* Ait.) 和白蜡树 (*Fraxinus chinensis* Roxb.) 是白蜡虫的两种主要寄主树。树皮由外向内为周皮, 皮层, 初生韧皮部的纤维束和次生韧皮部。它们的筛管分子具复筛板或单筛板, 具 P-蛋白质和筛管淀粉。伴胞为与筛管分子等长的一列或单个细胞。筛管寿命在女贞中最长为一年, 在白蜡树中则不超过 8 个月。形成层活动时间在女贞中是 3 月中下旬到 11 月中旬, 在白蜡树中是 3 月中下旬到 11 月下旬。两种树木的木质部和韧皮部在 3 月中旬已开始分化, 木质部和韧皮部分化停止的时间在女贞中分别是 11 月中旬和 12 月下旬; 在白蜡树中分别是 9 月下旬和 11 月下旬。两种树木在冬季都有部分分化的筛管分子, 白蜡树中的部分分化的筛管分子于秋季形成, 翌年 3 月中旬成熟, 同年 9—10 月瓦解。女贞枝条冬季平均保留 170.2 μm 的具功能韧皮部区; 而白蜡树在径向仅保留数列细胞宽的具功能韧皮部区越冬。

关键词: 女贞; 白蜡树; 树皮结构; 次生韧皮部; 季节变化

女贞 (*Ligustrum lucidum* Ait.) 和白蜡树 (*Fraxinus chinensis* Roxb.) 是白蜡虫的两种主要寄主树。已知白蜡虫在女贞枝条上是在具功能筛管中取食的^[1]。寄主树对白蜡虫来说不仅是生活的场所也是营养的来源。因此, 研究白蜡虫需要了解寄主树的树皮结构、次生韧皮部的季节变化及筛管寿命等。关于次生韧皮部发育的季节变化, 对温带植物已有较多的研究, 近年对热带植物也有一些报道^[2], 但对亚热带地区树木的工作则很少。女贞和白蜡树的自然分布是从温带到亚热带, 对亚热带地区的植株进行研究可增进对这类树木韧皮部发育与季节变化的了解。女贞和白蜡树的树皮均可入药^[3], 本工作可为药用部分的结构、生长和发育提供资料。

材料与方法

女贞和白蜡树样品采自本所植物园。取 2—5 年生的枝条。1990 年 6 月至 1991 年 5 月, 每个月采样 1 次, 其中 1990 年 11 月和 1991 年 4 月各采 2 次。1993 年 2、3 月间每周各采样 1

林坤瑞先生提供部分女贞样品, 特此致谢。

福建省自然科学基金资助的课题。

^{*}福建林学院

1993—11—16 收稿; 1994—03—14 修回

次。用 FAA 固定液固定。部分材料直接用滑走切片机切片，部分材料经软化后，用棉胶-石蜡双重包埋。番红-固绿、苏木精-间苯二酚蓝染色观察一般形态。PAS 法显示多糖^[1]；氯化汞-溴酚蓝法^[10]显示蛋白质。

观察结果

一、树皮结构

两种树木的树皮由外向内依次是周皮，皮层；初生韧皮部的纤维束和次生韧皮部。白蜡树在皮层内侧有纤维-石细胞带。次生韧皮部轴向系统由筛管、伴胞、韧皮薄壁组织细胞和纤维组成。纤维排成切向带与筛管、伴胞、韧皮薄壁组织细胞组成的切向带交错排列（图版 I : 1；图版 I : 11）。纤维带中有时夹有石细胞。韧皮薄壁组织细胞排成纵长行列，其中可含有淀粉。横向系统为射线（图版 I : 1；图版 I : 11），由单列到多列。在老韧皮部均为多列。周皮由木栓，木栓形成层和栓内层组成（图版 I : 2；图版 I : 12）。2—5 年生枝条的周皮木栓层较薄，在女贞中约 3—8 层，平均厚 111.6 μm；在白蜡树中约 5—14 层，平均厚 110.4 μm。

二、筛管分子的特征

圆形或椭圆是非生长型的。两种树木筛管分子的排列也是半生长型的。筛管分子的平均长度在女贞和白蜡树中分别是 402.5 μm 和 211.9 μm。两种树木筛管分子的共同特征是：筛板倾斜到横向，复筛板或单筛板；具无定形的 P-蛋白质和筛管淀粉（图版 I : 3, 4；图版 I : 14, 15）；伴胞为与筛管分子等长的一列或是单个细胞（图版 I : 5；图版 I : 13）。生长旺盛季节产生的筛管分子径向直径较大，生长季末期产生的筛管分子径向直径较小（图版 I : 9）。白蜡树生长季结束时形成的部分分化的筛管分子，不仅径向直径小，而且多具两列伴胞（图版 I : 18—21），由此可区分不同时期产生的筛管，并划分年增长量。

三、形成层的活动周期与分化

女贞为常绿树木，无明显的落叶期，其形成层活动时间为 3 月中下旬到 11 月中旬。白蜡树于 11 月下旬落叶，翌年 3 月中旬先叶开花，3 月下旬萌生新叶。其形成层活动时间为 3 月中下旬到 11 月下旬。休眠时形成层区仅 2—6 层，活跃分裂时达 10—12 层。3 月中旬，女贞和白蜡树形成层两侧以未分化状态越冬的韧皮部母细胞和木质部母细胞径向扩展（图版 I : 22）。女贞已分化出新的较窄的筛管（图版 I : 10）。白蜡树中以部分分化状态越冬的筛管分子也已具 P-蛋白质（图版 I : 22）。3 月中下旬，形成层明显分裂，向木质部分裂较多。女贞到 5 月中旬向木质部已分裂 18—20 列细胞，向韧皮部仅 8—12 列。木质部到 11 月中旬已分化完成，韧皮部分化则持续到 12 月下旬。白蜡树到 4 月初向木质部分裂出 13—14 层细胞，向韧皮部仅 6—8 列细胞。木质部分化于 9 月下旬结束，韧皮部分化持续到 11 月下旬。

女贞和白蜡树冬季都有部分分化的筛管分子。在切向面可见已分裂出伴胞，但仍具细胞核，无 P-蛋白质（图版 I : 6, 图版 I : 19）。冬季，白蜡树部分分化的筛管分子紧靠休眠形成层，通常具两列伴胞，筛管分子的腔在横断面上常呈三角形（图版 I : 20, 21）。这些部分分化的筛管分子由梭形原始细胞横分裂形成，因而较短且端壁横向（图版 I : 18, 19）。女贞

在横切面上很难确定部分分化的筛管分子，但切向面很分明（图版 I : 6）。白蜡树的部分分化的筛管分子在秋季形成，翌年3月中旬成熟，可见P-蛋白质（图版 I : 22），同年9—10月瓦解。

四、具功能韧皮部区宽度的变化

两种树木周年都有具功能筛管。8月份，女贞的具功能韧皮部平均宽度为223.1 μm ，白蜡树为207.0 μm 。1月份，女贞枝条中保留的具功能韧皮部区为170.2 μm （图版 I : 7），而白蜡树在横切面径向仅保留数列细胞宽的具功能韧皮部区。白蜡树保留的筛管分子大多径向直径较小（图版 I : 17）。越冬的具功能筛管分子具P-蛋白质、筛管淀粉，筛域上只有少量胼胝质，可见联络索（图版 I : 16）。

五、筛管寿命

女贞在春天产生的大直径筛管到年底就已解体，寿命仅几个月。夏秋形成的筛管以具功能状态越冬，在翌年5—7月陆续死亡，寿命最长12个月。据此，女贞的筛管寿命不超过一年。

白蜡树在春、夏形成的径向直径较大的筛管分子到11月中旬解体，寿命最长为8个月。生长季末形成的径和直径较小的筛管分子到翌年5月瓦解，寿命至多8个月。形成层停止活动前形成的部分分化的筛管分子到翌年3月中旬成熟，9—10月瓦解，寿命约7个月。因此，白蜡树筛管寿命至多为8个月。

讨 论

1. 两种树木的2—5年生枝条的周皮均较薄，符合白蜡虫喜在薄皮枝条上取食的生活习性。这与云南紫胶虫寄主枝条周皮薄的报道一致^[3]。枝条周皮薄应是其成为寄主的条件之一。

2. 已研究的云南紫胶虫寄主树在冬季都保留具功能韧皮部^[3]，女贞和白蜡树在冬季也都保留有具功能筛管，这应是它们能用于冬季育虫的条件之一。

3. 据报道，大多数温带树木在冬季到来时韧皮部的筛分子死亡，只有少数温带树木在冬季保留具功能筛分子。其中包括一些常绿树木，如胶松（*Abies balsamea*）^[6]，黑云杉（*Picea mariana*）^[6]，*Pinus resinosa*^[5]。亚热带常绿植物甜橙（*Citrus sinensis*）^[11]，酸橙（*Citrus aurantium*）^[12]冬季平均保留有0.5—1.0mm具功能韧皮部区。女贞是常绿树木，从温带分布到亚热带，1月份保留的具功能韧皮部区为8月份的76%。但据报道，有些温带常绿树在冬季虽有成熟的筛分子，但处于休眠状态，到春天才恢复活动，如花旗松（*Pseudotsuga taxifolia*）^[10]，美国五针松（*Pinus strobus*）^[8]，可见以上常绿树虽都有筛分子活过冬天，但越冬时所处的状态却不一定相同。

4. 白蜡树自温带分布到亚热带，冬季在径向方向只保留几个细胞宽的具功能韧皮部区。同属的欧洲白蜡树（*Fraxinus excelsior*）是温带植物，其生长季末期产生的小筛管在冬季仍具有功能^[7]。美国白蜡树（*Fraxinus americana*）从温带分布到北亚热带，生长季末形成的筛管于冬季休眠，春季恢复活动^[13]。这三种处于不同地理位置的同属树木都有筛管活过冬天，但越冬时的状态却有差异。

参考文献

- 1 江苏新医学院编. 中药大辞典. 上海人民出版社, 1977; 239, 750
- 2 张振珏. 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, 1991; 8 (4): 21—25
- 3 张振珏, 高信曾. 紫胶虫四种寄主树次生韧皮部与周皮的解剖学观察. 植物学报, 1987; 29 (5): 475—479
- 4 张振珏, 林锦仪, 张永田. 白蜡虫在女贞树上的取食部位及寄生对寄主组织的影响. 植物学报, 1993; 35 (增刊): 19—23
- 5 Alfieri F J, Evert R F. Seasonal development of the secondary phloem in *Pinus*. Amer J Bot, 1986; 55: 518—528
- 6 Alfieri F J, Evert R F. Structure and seasonal development of the secondary phloem in the *Pinaceae*. Bot Gaz, 1973; 134: 17—25
- 7 Gill N. The phloem of ash (*Fraxinus excelsior* Linn.), its differentiation and seasonal variation. Proc Leeds Phil Soc, Sci Sect, 1932; 2: 347—355
- 8 Grillose S J, Smith F H. The secondary phloem of Douglas fir. Forest Sci, 1959; 5: 377—388
- 9 Jensen W A. Botanical Histochemistry. W. H. Freeman and Company, San Francisco and London, 1962, 205—206
- 10 Mazia D, Brewe P A, Alfert M. The cytochemical staining and measurement of protein with mercuric bromphenol blue. Biol Bull, 1953; 104: 57—67
- 11 Schneider H. The phloem of the sweet orange tree trunk and the seasonal production of xylem and phloem. Hilgardia, 1952; 21: 331—366
- 12 Schneider H. Condition of Phloem of sour orange tree trunk in winter. Hilgardia, 1954; 22: 583—591
- 13 Zamski E, Zimmermann M H. Sieve tube longevity in white ash (*Fraxinus americana*) studied with a new histochemical test for the identification of sugar. Can J Bot, 1979; 57: 650

BARK STRUCTURE AND SEASONAL VARIATIONS OF SECONDARY PHLOEM DEVELOPMENT IN *LIGUSTRUM* *LUCIDUM* AND *FRAXINUS CHINENSIS*

Zhang zhenjue Lin Jinyi Zhang Yongtian

(Fujian Institute of Subtropical Botany, Xiamen 361006)

Abstract

Ligustrum lucidum and *Fraxinus chinensis* are two species of the major host trees for wax insect (*Ericerus pala*). From external to internal parts, the bark structure of both species includes periderm, cortex, fibre bundles of primary phloem and secondary phloem. Their sieve tube members exist with compound or simple sieve plates, and they all contain P-protein and sieve tube starch. Companion cells arrange in a row or single cell as long as the sieve tube member. The longevity of sieve tube in *Ligustrum lucidum* lasts 12 months, while in *Fraxinus chinensis* 8 months at the most. Obvious divi-

sion of cambia in both species begins in mid to late March, but ends in mid November in *Ligustrum lucidum* and in late November in *Fraxinus chinensis*. The differentiation of xylem and phloem of both species begins in mid March, but ends in mid November and late December in *Ligustrum lucidum*, and in late September and late November in *Fraxinus chinensis*. In winter, there are partially differentiated sieve elements in phloem of both species. These partially differentiated sieve elements in *Fraxinus chinensis* appear in autumn, mature in mid March of next year, and collapse during September and October. In branches of *Ligustrum lucidum* there is a overwintering and functional zone with average thickness of 170.2 μ m in phloem, while the zone in *Fraxinus chinensis* is only several cell rows thick.

Key words: *Ligustrum lucidum*; *Fraxinus chinensis*; Bark structure; Secondary phloem; Seasonal variation

图版说明

CC——伴胞；CS——联络索；F——纤维；N——细胞核；PP——P-蛋白质；R——射线；ST——筛管分子；X——木质部。

图版 I

1—10. 女贞。1. 次生韧皮部横切面； $\times 140$ 2. 周皮横切面； $\times 200$ 3. 径向面，示复筛板与筛管淀粉。 $\times 500$ 4. 径切面，示P-蛋白质。 $\times 500$ 5. 切向面，示筛管分子与伴胞。 $\times 250$ 6. 切向面，示冬季部分分化的筛分子。 $\times 250$ 7. 横切面，示越冬的具功能韧皮部区。 $\times 280$ 8. 横切面，冬季近形成层筛管分化成熟。 $\times 500$ 9. 横切面，示生长季末产生的筛管较窄。 $\times 500$ 10. 横切面，三月中旬近形成层已分化出具P-蛋白质的筛管分子。 $\times 500$

图版 II

11—22 白蜡树 11. 次生韧皮部横切面； $\times 140$ 12. 横切面示周皮； $\times 200$ 13. 切向面，示筛管分子与伴胞； $\times 250$ 14. 径向面，示P-蛋白质； $\times 500$ 15. 径向面，示复筛板与筛管淀粉； $\times 500$ 16. 径切面，示越冬筛管分子的筛板上的联络索； $\times 800$ 17. 横切面，示冬季越冬具功能韧皮部区，未标明的箭头示部分分化的筛管分子； $\times 500$ 18. 切向面，示梭形原始细胞横分裂，产生冬季部分分化的筛管分子（未标字箭头）； $\times 250$ 19. 切向面，示越冬的部分分化的筛管分子（未标字箭头）已具伴胞但仍具细胞核； $\times 400$ 20—21. 横切面，示冬季部分分化的筛管分子（未标字箭头）贴近形成层，注意都具两列伴胞； $\times 500$ 22. 横切面，示三月中旬越冬的部分分化的筛管分子已成熟，含P-蛋白质。 $\times 500$

Explanation of Plates

CC——Companion cell; CS——Connecting strand; F——Fiber; N——Nucleus; PP——P-protein; R——Ray;
ST——Sieve tube member; X——Xylem.

Plate I

1—10. *Ligustrum lucidum*. 1. Transection of secondary phloem; $\times 140$ 2. Transection of periderm. $\times 200$ 3. Radial section, showing compound sieve plates and starch in sieve tube members; $\times 500$ 4. Radial section, showing P-protein in sieve tube member; $\times 500$ 5. Tangential section, showing sieve tube member and companion cell; $\times 250$ 6. Tangential section, showing partially differ-

entiated sieve tube member in winter; $\times 250$ 7. Transection, showing overwintering functional zone of phloem; $\times 280$ 8. Transection, showing the fully differentiated sieve tube members near cambium; $\times 500$ 9. Transection, showing the narrowing sieve tube member differentiated in late growing season; $\times 500$ 10. Transection, showing the sieve tube member having P-protein differentiated near cambium in mid March. $\times 500$

Plate I

11—22. *Fraxinus chinensis*. 11. Transection of secondary phloem; $\times 140$ 12. Transection of periderm; $\times 200$ 13. Tangential section, showing sieve tube member and companion cell; $\times 250$ 14. Radial section, showing P-protein; $\times 500$ 15. Radial section, showing compound sieve plate and starch in sieve tube member; $\times 500$ 16. Radial section, showing connecting strands on sieve plate of overwintering sieve tube member; $\times 800$ 17. Transection, showing zone of overwintering functional sieve tube (unlabeled arrows indicating the partially differentiated sieve tube members); $\times 500$ 18. Tangential section, showing that the fusiform initials have transversely divided and formed partially differentiated sieve tube members in winter (unlabeled arrows); $\times 250$ 19. Tangential section, showing overwintering and partially differentiated sieve tube members (unlabeled arrows) which have produced companion cells but still possessed nucleus; $\times 400$ 20—21. Transection, showing overwintering and partially differentiated sieve tube members (unlabeled arrows) near cambium having two rows of companion cells; $\times 500$ 22. Transection, showing the overwintering and partially differentiated sieve tube members matured and containing P-protein in mid March. $\times 500$