

细枝木麻黄导管分子及穿孔板解剖学研究

陈树思

(韩山师范学院生物系, 广东潮州 521041)

摘要: 运用细胞图象分析系统和显微照相的方法对细枝木麻黄(*Casuarina cunninghamiana* Miq.)次生木质部导管分子进行了观察研究。细枝木麻黄次生木质部导管分子有3种类型,即两端具尾导管、一端具尾导管和无尾导管。导管分子穿孔板有4种类型:两端均为梯状穿孔板、一端为单穿孔板,另一端为梯状穿孔板、两端均为单穿孔板、一梯状穿孔板与一单穿孔板位于同一端壁两侧相互对应以及一些过渡类型穿孔板。根据观察结果,分析了各类型穿孔板之间的演化关系。

关键词: 细枝木麻黄; 解剖学; 导管分子; 穿孔板

中图分类号: Q944.5

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2006)05-0433-06

Anatomy of the Vessel Elements and Perforation Plates in the Secondary Xylem of *Casuarina cunninghamiana*

CHEN Shu-si

(Department of Biology, Hanshan Teachers College, Chaozhou 521041, China)

Abstract: The vessel element in the secondary xylem of *Casuarina cunninghamiana* was observed under an electron microscope. Three types of the vessel elements were found, a tail on each side, one tail only and no tail. Four types of perforation plates were present as follows: the scalariform perforation plate, the simple perforation plate, the scalariform-simple perforation plate, the simple and scalariform perforation plates symmetrically arranging on the same side of vessel, as well as some transitional types. The evolution of perforation plates in the vessel elements is discussed.

Key words: *Casuarina cunninghamiana*; Anatomy; Vessel element; Perforation plate

细枝木麻黄(*Casuarina cunninghamiana* Miq.)又名银线木麻黄,是木麻黄科(Casuarinaceae)木麻黄属(*Casuarina*)植物。该属植物有17种,主要分布于澳大利亚,少数种类分布到东南亚各国和太平洋岛屿。我国常见的3种为引种栽培种:木麻黄(*C. equisetifolia*)、细枝木麻黄和粗枝木麻黄(*C. glauca*),在广东及海南均有分布^[1]。该科植物常统称为“木麻黄”,由于具有抗旱、耐盐碱、速生的特点,所以广泛用于防风固沙、盐碱地改良和干旱区造林,是滨海重要的防风固沙树种。细枝木麻黄为常绿乔木,高达25-35 m,树形美观,常作为行道树栽植,木材可

作建筑用材。国内外对木麻黄从微观的分子生物学研究到宏观的木麻黄林的更新改造、生理生态等都进行过研究,有关木麻黄防护林的更新和改造技术的研究已作为国家“八五”和“九五”攻关项目^[2]。但对其导管分子的研究仅有零星报道^[3-4],很不全面。为了进一步了解木麻黄类植物导管分子的结构特征,本文对细枝木麻黄茎次生木质部中的导管分子进行了观察研究。

管状分子是木质部中最为特化的细胞,通常有管胞与导管分子两种,成熟后原生质体消失而成为一中空的管状死细胞。管胞是无穿孔的细胞,人们

通常认为导管分子是从管胞进化而来的。在大多数蕨类植物和裸子植物中,主要依靠管胞进行水分和矿质元素的运输,管胞兼有输导和支持两方面的作用。在长期的系统演化中,管胞的支持作用逐渐为纤维所取代,输导作用则为导管分子所取代。导管分子两端的壁穿通而形成穿孔板,有时在侧壁上也可形成穿孔板,往往首尾相连形成一纵向的细胞列而形成导管,因而极大地提高了水分的输导能力。穿孔板的出现是导管分子区别于管胞的最显著的特征^[5]。

一般认为导管是被子植物的特征,是绝大多数被子植物输导水分和矿质元素的主要器官,导管分子穿孔板的类型直接影响着导管的输导能力。穿孔板的类型与植物的进化有关,因此不同类型的穿孔板之间存在着一定的演化关系。由于导管分子具有许多恒定的和保守的特征,所以从穿孔板的类型可以推测导管的演化状态,进而推测具有该穿孔板类型的植物类群的演化水平。因此,导管及其穿孔板的形态特征是显示一个类群演化水平的重要证据^[5]。另一方面,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,只有将其结构基础探讨清楚,才有可能更好地解释其功能,进而深入探讨其生理作用及对环境的适应,无论是植物的系统演化还是植物的个体发育均已说明这一重要性。本文主要从解剖学角度对细枝木麻黄次生木质部导管分子进行了观察研究,为木麻黄的基础研究和生产实践提供解剖学的参考资料。

1 材料和方法

细枝木麻黄(*Casuarina cunninghamiana* Miq.)采自潮州市惠如公园(木材标本存放于韩山师范学院生物系标本室,采集、鉴定人均均为陈树思)。取材部位为树干胸径处(距地面 1.5 m 左右)的边材,取材

树龄为 15 a 以上。

将材料切成火柴棍大小,经离析液离析^[6],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。

测量导管分子 100 个,求平均值及标准误差。依据 Tippe^[7]描述双子叶植物木材所用鉴定特征表中的术语对导管进行描述。

2 观察结果

2.1 导管分子类型

在细枝木麻黄茎次生木质部的离析材料中,导管分子具尾或无(图版 I:1-6、9-14),采用细胞图像分析系统进行数据统计,两端具尾的导管分子约为 41%,一端具尾的导管分子约为 50%,无尾的导管分子约为 9%。导管分子穿孔板存在着 4 种类型及一些中间过渡类型(图版 I:1-16,12 为 11 的放大)(表 1)。所观察的导管分子均为孔纹导管,未见侵填体和螺纹加厚,其中梯状穿孔板上横条的数目从 2 到 23 条不等,平均约 9 条。端壁斜度的变化是从两端壁十分倾斜(图版 I:7-11)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:2-5)。

2.2 导管分子长度、宽度、端壁斜度

细枝木麻黄茎次生木质部导管分子长度为 $483.77 \pm 49.99 \mu\text{m}$,宽度为 $126.34 \pm 13.83 \mu\text{m}$,端壁斜度变化均在 $13^\circ - 90^\circ$ 范围之内。不同类型导管分子长度、宽度特征见表 2。

2.3 纹孔式

导管分子中,管间纹孔均为互列纹孔式(图版 I:6),纹孔口缝隙状外展,部分合生。与薄壁细胞相连的导管壁上为具缘纹孔或较小的单纹孔(图版 I:1-5、14)。

表 1 细枝木麻黄导管分子穿孔板类型

Table 1 Types of perforation plates in vessel elements of *Casuarina cunninghamiana*

穿孔板类型 Types of perforation plates	数量 Number
两端均为梯状穿孔板 Scalariform perforation plate	≈9%
一端单穿孔板另一端梯状穿孔板 Simple-scalariform perforation plate	≈6%
两端均为单穿孔板 Simple perforation plate	≈83%
梯状穿孔板与单穿孔板位于同一端壁两侧 Simple and scalariform perforation plates symmetrically arranging on the same side	≈2%

表2 细枝木麻黄不同类型导管分子特征
Table 2 Sizes of the vessel elements in *Casuarina cunninghamiana*

	长度 Length (μm)	宽度 Width (μm)
两端具尾的导管 A tail on each side	539.67 \pm 87.52	113.72 \pm 19.97
一端具尾的导管 A tail only	447.85 \pm 65.44	129.27 \pm 20.49
无尾的导管 No tail	428.63 \pm 78.45	136.17 \pm 20.75

3 讨论

3.1 导管分子结构及其演化

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是有着积极而重要的作用^[8-12]。

细枝木麻黄茎次生木质部的离析材料中,导管分子多为单穿孔,管间纹孔均为互列纹孔式,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以及梯状穿孔板等许多较原始的性状。这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同步发生。这种现象也表现在其它植物中,如芒果(*Mangifera indica*)、银桦(*Grevillea robusta*)以及沉香(*Aquilaria agallocha* Roxb.)^[13-15]。另一方面,细枝木麻黄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,但也似乎说明细枝木麻黄管状分子的个体发育重演了系统发育的历程,如尾的演化:从两端具长尾(图版 I:1)→一端具长尾,一端具短尾(图版 I:2-3)→一端具短尾,一端无尾(图版 I:4、13-14)→一端具残存尾,一端无尾(图版 I:5)→两端无尾(图版 I:6);如端壁的斜度:从十分倾斜的端壁(图版 I:7-11)→经过渡类型演化到端壁水平或近水平(图版 I:2-5);由表2也可以看出,细枝木麻黄导管分子个体发育中长度逐渐缩短而宽度逐渐加大,这似乎也反映了导管分子系统演化发

育的历程。

木质部管状分子是由维管形成层纺锤状原始细胞及其衍生细胞发育而来的。大量的实验研究证明,纺锤状原始细胞及其衍生细胞在分化发育为管状分子时必然受到某些因素的制约,内在因素如脱落酸、生长素等植物激素以及钙离子和全钙蛋白质(Calcium-binding protein),外在因素如阳光、水分、养分及温度等均可影响木质部细胞的分化^[16]; Carlquist 提出的木质部进化的生态学途径^[9]也认为,在现代生存的植物木质部中,结构上的差异是功能适应于生长环境的进化变化的结果,与水分的利用、蒸腾作用以及机械强度的需要有关。因此,细枝木麻黄茎次生木质部管状分子的分化和形成过程中,必然也受到这些因子的影响和制约,故出现了不同样式的导管。然而这些不同样式的形成,仅仅是形成层基因组在初级细胞分化活动中的可塑性表达造成的,其物种的基本结构特征仍然稳定。这正是遗传的稳定性与变异的规律性的统一的反映。细枝木麻黄具有抗旱、耐盐碱、速生的特点,因此,无尾的导管(约占9%,长宽比为3.15)和两端均为单穿孔板(约占83%)极大地提高了输导水分的效率,能加速其生长发育。当遭受水分胁迫时,对于旱生植物而言,孔径较大的导管又容易发生空穴化和栓塞化现象,从而直接影响导水率,正如 Zimmerman 所指出的那样“输水管道的安全性和有效性不可兼得”,孔穴化和栓塞化同时又是一种抗旱的适应现象,木质部有一套自身安全机制,虽然因部分的导水组织被阻塞,增加了木质部汁液运输的阻力,但其导水速率则会在其他未堵塞的导水组织中得以保持^[17]。因此,对细枝木麻黄而言,空穴化和栓塞化的形成则可避免因过强的蒸腾作用而丧失更多的水分,此时的导水功能则可能由两端具尾的导管(约占41%,长宽比为4.75)和具有梯状穿孔板的导管(共约占15%)等未堵塞的导水组织来完成,窄的导管和梯状穿孔板能防止栓塞化的形成。

3.2 穿孔板结构及其演化

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^[18-24]。通常认为,导管分子的穿孔板有如下几种类型:单穿孔板、梯状穿孔板、网状穿孔板、麻黄式(散孔式)穿孔板、买麻藤式穿孔板以及一些过渡的和奇特的样式^[18]。导管分子穿孔板的类型存在着一定的演化关系,Thompson^[19]最初认为,买麻藤属(*Gnetum*)植物与被子植物的导管分子有着各自独立的进化途径,买麻藤植物导管分子的单穿孔板是由麻黄式穿孔板上的穿孔彼此逐渐融合而来的,被子植物导管分子的单穿孔板则是由梯状穿孔板上横条的逐渐消失而演化来的。Macduffie^[20]则认为由管胞演化为导管的途径在买麻藤植物和被子植物中是一致的,如果管胞端壁纹孔有规律排列成横列,彼此融合就形成梯状穿孔板,然后逐步演化为单穿孔板;如果纹孔散生不为横列时,当纹孔演变为穿孔后,就形成麻黄式穿孔板;当麻黄式穿孔板上的穿孔彼此完全融合则形成单穿孔板;如果融合不完全中央为一大孔而周围仍为小孔时就成为买麻藤式穿孔板。陈永哲等^[21]在研究了毛茛科88种植物的穿孔板后也指出买麻藤式穿孔板是麻黄式穿孔板与单穿孔板之间的一种过渡类型。Thompson^[22]修正了自己最初的观点,提出了网状穿孔板的概念,并认为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,并指出梯状穿孔与单穿孔之间具有过渡类型。Frost^[10]和Bailey^[23]也认为单穿孔板是由梯状穿孔板演化来的,并且端壁水平的单穿孔板为进化类型。20世纪后期,Muhammad和Sattle^[24]在研究了买麻藤属的导管分子结构之后,提出了拟梯状穿孔板(Scalaroid perforation)的概念,并在买麻藤属的次生木质部中发现了拟梯状穿孔板、梯状穿孔板、麻黄式穿孔板和单穿孔板,以及介于上述各种类型之间的一些过渡类型。进而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。在细枝木麻黄导管分子中存在的穿孔板类型充分说明了由梯状穿孔板演化为单穿孔板的这一事实。其演化发育历程十分清晰,即两端同时具有梯状穿孔板(图版 I: 7),横条逐渐消失(图版 I: 8-9)→一端为一个单穿孔板另一端为梯状穿孔板(图版 I: 13),梯状穿孔板上的横条继续

消失(图版 I: 10-12),在端壁上只剩下两横条的残基(图版 I: 14)→两端壁均为单穿孔板(图版 I: 1-6)。在此过程中可以发现,横条的消失既可以从梯状穿孔板的两端开始(图版 I: 9),也可以从梯状穿孔板的中部进行(图版 I: 8)。细枝木麻黄导管分子穿孔板的个体演化发育过程似乎反映了导管分子系统演化发育的过程,为研究导管分子穿孔板的演化提供了新的证据。

细枝木麻黄导管分子穿孔板还存在着一种特殊的类型,即一梯状穿孔板与一单穿孔板位于同一端壁两侧且相互对应(图版 I: 15-16),这一方面除进一步说明演化速度的不一致性外,还说明导管分子穿孔板发生部位的多样性。这一现象在白木香(*Aquilaria sinensis*)^[25]、沉香^[15]、芒果^[13]、银桦^[14]、水同木(*Ficus fistulosa*)^[26]、木棉(*Bombax malabaricum*)^[27]等植物中均发现过。虽然导管分子穿孔板发生的位置与穿孔处细胞壁的结构及穿孔形成的过程有关^[9],但此处同一端壁两侧的两穿孔形成还应与导管的输导功能相适应,此种穿孔的形成可能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)有一定的联系,从而使一个导管分子一端同时与两个导管分子相连,改变水分等的运输方向而起到所谓的“弯头”作用,或者似乎说明导管分子除首尾相连外,尚存在着一种“肩并肩”的连接方式。

3.3 木麻黄的系统位置

恩格勒系统认为木麻黄属是双子叶植物中最孤立和最原始的属。根据假花理论,现代被子植物的原始类群是单性花的柔荑花序类植物,有人甚至认为,木麻黄科就是直接从裸子植物的麻黄科演变而来的原始被子植物^[28]。现代通行的观点认为木麻黄科是金缕梅类中高度简化的特化类群^[29]。导管分子为一种稳定的遗传性状,在细枝木麻黄导管分子中有9%的导管分子两端均为梯状穿孔板、6%的导管分子一端为单穿孔板另一端为梯状穿孔板,这一现象似乎说明木麻黄类植物仍保留部分的原始特征。

参考文献

- [1] South China Institute of Botany, Academia Sinica(中国科学院华南植物研究所). *Flora of Guangdong* Vol. 5 [M]. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press, 2003. 379-380. (in Chinese)
- [2] Guo Q R(郭启荣), Zhou H T(周涵滔), Lin Y M(林益明), et al.

- Relationship analysis among four plants of Casuarinaceae by RAPD [J]. *J Xiamen Univ (Nat Sci)*(厦门大学学报 自然科学版), 2003, 42(3):378-383.(in Chinese)
- [3] 成俊卿. 木材学 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1985. 1073-1074.
- [4] 何天相. 华南阔叶树木材识别 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1985. 66-67.
- [5] Li H F(李红芳), Ren Y(任毅). The variation of perforation plates of vessels in the secondary xylem of *Euptelea pleiosperma* (Eupteleaceae) [J]. *Acta Phytotax Sin*(植物分类学报), 2005, 43(1):1-11.(in Chinese)
- [6] 李正理. 植物组织制片学 [M]. 北京: 北京大学出版社, 1996. 91-92.
- [7] Tippe O. A list of diagnostic characteristics for descriptions of dicotyledonous woods [J]. *Trans III Acad*, 1941, 34:105-106.
- [8] 俞鸿涛. 次生木质部的进化与植物系统发育的关系 [J]. *植物学报*, 1954, 3(2):183-194.
- [9] Fahh A. 吴树明, 刘德仪译. 植物解剖学 [M]. 天津: 南开大学出版社, 1990. 102-113.
- [10] Frost F H. Origin of vessels [J]. *Bot Gaz*, 1930, 89:67-94.
- [11] 伊稍 K. 李正理译. 种子植物解剖学 [M]. 上海: 上海人民出版社, 1973. 76-85.
- [12] 福斯特 A S, 小吉福德 E M. 李正理, 张新英, 李荣放, 等译. 维管植物比较形态学 [M]. 北京: 科学出版社, 1983. 473-479.
- [13] Chen S S(陈树思), Tang W P(唐为萍). Observation of vessel elements of secondary xylem in *Mangifera indica* [J]. *Acta Bot Yunnan*(云南植物研究), 2005, 27(6):644-648.(in Chinese)
- [14] Chen S S(陈树思), Tang W P(唐为萍). Observation and study on the vessel elements of secondary xylem in *Grevillea robusta* [J]. *Guihaia*(广西植物), 2004, 24(4):380-382.(in Chinese)
- [15] Chen S S(陈树思), Tang W P(唐为萍). Observe and study of vessel elements of secondary xylem in *Aquilaria agallocha* [J]. *J C Chin Norm Univ (Nat Sci)*(华中师范大学学报 自然科学版), 2004, 38(4):486-489.(in Chinese)
- [16] Fan R W(樊汝汶), Yin Z F(尹增芳), Zhou J(周坚). A review of the study on the developmental biology of xylem [J]. *Chin Bull Bot*(植物学通报), 1999, 16(4):387-397.(in Chinese)
- [17] An F(安锋), Lan G Y(兰国玉), Zhao P J(赵平娟). Effects of xylem cavitation and embolism on plants [J]. *Chin J Trop Agri*(热带农业科学), 2004, 24(6):53-58.(in Chinese)
- [18] Li Z L(李正理). Perforation plates of vessels in dicotyledon woods [J]. *Chin Bull Bot*(植物学通报), 1993, 10(Suppl.):18-25.(in Chinese)
- [19] Thompson W P. Independent evolution of vessels in Gnetales and Angiosperms [J]. *Bot Gaz*, 1918, 65(1):83-90.
- [20] Macduffie R C. Vessels of Gnetalean type in Angiosperms [J]. *Bot Gaz*, 1921, 71(6):438-445.
- [21] Chen Y Z(陈永哲), Li Z L(李正理). Comparative studies of perforation plate structures of vessel in Ranunculaceae [J]. *Acta Bot Sin*(植物学报), 1990, 32(40):245-251.(in Chinese)
- [22] Thompson W P. The relationships of the different types of angiospermic vessels [J]. *Ann Bot*, 1923, 37:183-191.
- [23] Bailey I W. The development of vessels in Angiosperms and its significance in morphological research [J]. *Amer J Bot*, 1944, 31(7):421-428.
- [24] Muhammad A F, Sattle R. Vessel structure of *Gnetum* and the origin of Angiosperms [J]. *Amer J Bot*, 1982, 69(6):1004-1021.
- [25] Chen S S(陈树思), Tang W P(唐为萍). Observe and study of vessel elements of secondary xylem in *Aquilaria sinensis* [J]. *J Hanshan Teach Coll*(韩山师范学院学报), 2004, 25(3):81-84.(in Chinese)
- [26] Tang W P(唐为萍), Chen S S(陈树思). Observe and study of vessel elements of secondary xylem in *Ficus harlandii* [J]. *Subtrop Plant Sci*(亚热带植物科学), 2005, 34(3):5-7.(in Chinese)
- [27] Tang W P(唐为萍), Chen S S(陈树思). Observe and study of vessel elements of secondary xylem in *Bombax malabaricum* [J]. *J Hanshan Teach Coll*(韩山师范学院学报), 2005, 26(3):81-83.(in Chinese)
- [28] 吴国芳, 冯志坚, 马炜梁, 等. 植物学(下册) [M]. 第二版. 北京: 高等教育出版社, 1992. 365.
- [29] Lu A M(路安民), Li J Q(李建强), Xu K X(徐克学). A phylogenetic analysis of families in the Hamamelidae [J]. *Acta Phytotax Sin*(植物分类学报), 1991, 29(6):481-493.(in Chinese)

图版说明

图版 I

- 1-3, 9-11. 两端具尾的导管;
4, 5. 一端具尾一端无尾的导管;
6. 两端无尾的导管;
7-9. 示两端壁为梯状穿孔板;
10-12, 14. 示过渡类型穿孔板, 12 为 11 的放大;
13. 示一端为单穿孔板另一端为梯状穿孔板的导管;
15, 16. 示单穿孔板与梯状穿孔板相互对应, 为同一导管的不同面观;
1-11, 13-16, $\times 160$; 12, $\times 640$

Explanation of Plate

Plate I

- 1-3, 9-11. A tail on each side;
4, 5. One tail only;
6. No tail;
7-9. Scalariform perforation plates;
10-12, 14. Transitional types, and 12 showing the enlarged view of 11;
13. Simple-scalariform perforation plates;
15, 16. Simple and scalariform perforation plates arranging on the same side of the vessel element, with different views of the same vessel element.
1-11, 13-16, $\times 160$; 12, $\times 640$.

