

网络出版时间:2020-07-08 09:35 DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2021.01.006  
网络出版地址:<https://kns.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20200707.1537.006.html>

# 中山杉 302 与母本落羽杉树皮解剖结构及周皮形成的比较

李聪聪<sup>1</sup>, 郑欣欣<sup>1</sup>, 潘彪<sup>1</sup>, 石江涛<sup>1</sup>, 於朝广<sup>2</sup>

(1 南京林业大学 材料科学与工程学院, 江苏南京 210037; 2 江苏省中国科学院植物研究所, 江苏南京 210014)

**[摘要]** 【目的】比较研究中山杉 302 (*Taxodium hybridum* Zhongshanshan 302, *T. distichum* ♀ × *T. mucronatum* ♂) 与母本落羽杉树皮解剖构造及周皮形成的差异, 为中山杉品种选育提供依据。【方法】以 25 年生的同龄中山杉 302 和落羽杉为研究对象, 采用包埋切片技术和组织离析方法观察树皮解剖构造及周皮的形成。【结果】(1) 中山杉 302 韧皮部细胞组成类型与落羽杉相同, 二者轴向系统均包括韧皮纤维(PF)、筛胞(Se)和韧皮薄壁细胞(PP)。中山杉 302 的细胞排列方式多于落羽杉, 其细胞排列方式多数为“PF-Se-PP-Se-PF”和“PF-Se-PP-Se-PP-Se-PF”, 少数为“PF-Se-PP-Se-PP-Se-PP-Se-PF”, 偶见“PF-Se-PP-Se-PP-Se-PP-Se-PF”; 而落羽杉韧皮部细胞排列方式多数为“PF-Se-PP-Se-PF”, 少数为“PF-Se-PP-Se-PP-Se-PF”。(2) 中山杉 302 和落羽杉周皮细胞组成及排列类型相同, 均为 2 层木栓层细胞, 1 层木栓形成层细胞, 1~2 层栓内层细胞。(3) 中山杉 302 和落羽杉每年均产生新的周皮, 但形成时间及位置不同, 中山杉 302 于 8 月中旬韧皮部薄壁细胞出现脱分化, 8 月底木栓形成层向外分生出 2 层木栓层细胞, 向内分生出 1~2 层栓内层细胞, 周皮产生位置距上一年周皮约 5~10 层韧皮纤维带; 而落羽杉 7 月中旬韧皮部薄壁细胞出现脱分化, 7 月底木栓形成层向外分生出 2 层木栓层细胞, 向内分生出 1~2 层栓内层细胞, 周皮产生位置距上一年周皮约 10~15 层韧皮纤维带。【结论】中山杉 302 和落羽杉韧皮部细胞组成类型相同, 细胞排列方式相似; 周皮细胞组成及排列类型相同; 新生周皮产生时间较落羽杉更晚, 产生位置较落羽杉更近。

**[关键词]** 中山杉; 落羽杉; 韧皮部; 周皮; 解剖构造

**[中图分类号]** S791.270.01

**[文献标志码]** A

**[文章编号]** 1671-9387(2021)01-0048-07

## Comparison on bark anatomical and periderm formation of *Taxodium hybridum* Zhongshanshan 302 and *Taxodium distichum*

LI Congcong<sup>1</sup>, ZHENG Xinxin<sup>1</sup>, PAN Biao<sup>1</sup>, SHI Jiangtao<sup>1</sup>, YU Chaoguang<sup>2</sup>

(1 College of Materials Science and Engineering, Nanjing Forestry University, Nanjing, Jiangsu 210037, China;

2 Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences, Nanjing, Jiangsu 210014, China)

**Abstract:** 【Objective】The study compared bark anatomical structure and periderm formation between *Taxodium hybridum* Zhongshanshan 302 and *T. distichum* to provide basis for the breeding of *T. Zhongshanshan 302*. 【Method】Selecting 25-year-old *Taxodium hybridum* Zhongshanshan 302 and *T. distichum* as research plants, the paraffin embedded and Franklin dissociation methods were used to analyze bark anatomical and periderm formation. 【Result】(1) Cell composition types in secondary phloem of *Taxodium hybridum* Zhongshanshan 302 was the same as *T. distichum*, both including phloem fiber (PF), sieve cell (Se) and phloem parenchyma cell (PP) in axial system. *Taxodium hybridum* Zhongshanshan 302 had more cell alignment than *T. distichum*. The alignment of phloem cells in *Taxodium hybridum* Zhongshanshan 302

[收稿日期] 2019-12-17

[基金项目] 国家自然科学基金项目(31971585)

[作者简介] 李聪聪(1993—), 女, 河北邯郸人, 在读硕士, 主要从事木材解剖研究。E-mail: 976940379@qq.com

[通信作者] 潘彪(1964—), 男, 浙江浦江人, 教授, 主要从事木材材性改良及木材解剖研究。E-mail: panbiao@njfu.edu.cn

was mostly “PF-Se-PP-Se-PF” and “PF-Se-PP-Se-PP-Se-PF”, with a few “PF-Se-PP-Se-PP-Se-PP-Se-PF” and occasional “PF-Se-PP-Se-PP-Se-PP-Se-PP-Se-PF”. While, the alignment of phloem cells of *T. distichum* was mostly “PF-Se-PP-Se-PF” with a few “PF-Se-PP-Se-PP-Se-PF”. (2) The cell types and cell alignment in periderm of Zhongshanshan 302 were the same as *T. distichum*, and they all had 2 layers of cork layer cells, 1 layer of phellogen cells, and 1–2 layers of phelloderm cells. (3) Zhongshanshan 302 and *T. distichum* produced new periderm each year, with differences in formation time and location of periderms. Parenchyma cells of Zhongshanshan 302 dedifferentiated in the middle of August, and the phellogen divided two layers of cork cells outward and one or two layers of phelloderm inward at the end of August. The distance between new periderm and the periderm in previous year was about 5–10 layers of phloem fiber. Parenchyma cells of *T. distichum* dedifferentiated in the middle of July, and the phellogen divided two layers of cork cells outward and one or two layers of phelloderm inward at the end of July. The distance between new periderm and the periderm in previous year was about 10–15 layers of phloem fiber. 【Conclusion】 Zhongshanshan 302 and *T. distichum* had same phloem cell types, similar cell alignment and same periderm cell composition types and alignment. Zhongshanshan 302 produced new periderms later than *T. distichum*, and the distance between new periderm and the periderm in previous year of Zhongshanshan 302 was closer than that of *T. distichum*.

**Key words:** *Taxodium hybrid* Zhongshanshan 302; *Taxodium distichum*; phloem; periderm; anatomical structure

树皮是树木的重要组成部分,树皮由内到外包括韧皮部、周皮和落皮层(脱落树皮)。树木次生韧皮部承担着疏导和分配光合作用产物、合成与贮存有机物质等生理功能,韧皮部中的筛胞是输送植物生长发育所必需的有机养分的主要渠道,对植物的生长发育有极为重要的意义<sup>[1]</sup>。周皮是木栓形成层向内分生栓内层、向外分生木栓层所形成的次生组织,位于韧皮部最外侧。木栓层的主要成分是木栓质<sup>[2]</sup>,木栓质是一种高分子杂聚物,通常沉积于木栓层的细胞壁。木栓层作为一种保护性屏障,不仅在控制根系水分及营养元素的径向运输中发挥着重要作用,而且能有效抵御病原菌和有毒气体的入侵<sup>[3]</sup>,从而保护木材和韧皮部免受非生物和生物胁迫。周皮内还存在生物碱、萜类、酚类等具有较高应用价值的化合物和生物活性化合物<sup>[4]</sup>。新周皮形成后,随着新老周皮间韧皮部细胞的死亡而形成厚度更大的脱落树皮即落皮层<sup>[5]</sup>。落皮层的结构和次生韧皮部中纤维的排列,将直接影响树皮的表面形态、裂沟的深度、方向以及剥落类型等<sup>[6]</sup>。

中山杉302(*Taxodium hybrid* Zhongshanshan 302, *T. distichum* ♀ × *T. mucronatum* ♂)是以落羽杉(*T. distichum*)为母本、墨西哥落羽杉(*T. mucronatum* Tenore)为父本杂交选育的优良无性系,于1987年通过江苏省科技成果鉴定,2002年通过国家林业局林木品种审定<sup>[7]</sup>。目前,中山杉

系列品种因兼具速生、耐水、耐盐、抗风和观赏价值高等优点,成为湿地造林、沿海防护林和城乡绿化的热点树种,已在我国长江流域及周边省市大面积推广栽植<sup>[8]</sup>。落羽杉为杉科落羽杉属高大乔木,原产于北美及墨西哥,原生境为沼泽等低洼潮湿地带,在美国被称为“永不腐朽之木”<sup>[9]</sup>,20世纪初引种到我国,由于其生长快、材质优良、适应性强、耐涝渍和土壤瘠薄,已成为我国平原湖区和丘陵山地重要的造林树种和园林绿化植物<sup>[10]</sup>。目前,对中山杉品系的研究主要集中在抗逆性、耐涝性、育苗技术<sup>[11]</sup>以及木材的物理力学性能<sup>[12]</sup>、显微构造特征<sup>[13]</sup>等方面,关于其树皮解剖构造的相关研究尚不多见。为此,本研究分析了中山杉与母本树皮的解剖构造特征及新周皮的形成规律,以期为揭示其生长发育过程提供理论依据,并为树皮资源的高效利用提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

于南京市栖霞区八卦洲(30°10'N, 118°49'E)同一片林地内,选取25年生中山杉302及落羽杉作为取样株,中山杉302胸径为24.5 cm,落羽杉胸径为26.4 cm。于2018年10月至翌年9月,在活立木上取一个完整生长周期的样品,其中2019年3—9月每2周取样1次,其余时间1个月取样1次。相邻样本之间的距离在水平方向上至少为10 cm,以避

免伤口对下一次取样部位组织的影响,取样结束将试样立即投入 FAA 固定液中。

## 1.2 试验方法

1.2.1 切片制作 将在 FAA 固定液中固定 24 h 的样品,于蒸馏水中浸泡 24 h 后修成小块,石蜡包埋<sup>[14]</sup>,然后用滑走切片机分别切取 10 μm(用于光学显微镜观察)和 50 μm(用于扫描电镜观察)的切片备用。

1.2.2 显微观察及扫描电镜观察 将 10 μm 厚切片置于二甲苯中脱蜡、复水后,一部分放入质量分数 1% 的番红溶液中染色 2 h,置于光学显微镜下观察韧皮部;另一部分放入质量分数 0.1% 的苏丹 7B 溶液中染色 4 h<sup>[15]</sup>,于光学显微镜下观察木栓层;还有一部分未染色切片置于荧光显微镜下观察细胞荧光现象,并用荧光图片在 Image J 软件中测量细胞组织比量。

将 50 μm 厚切片用酒精梯度脱水、正丁醇透明、自然风干后,放入带导电胶的样品台上,喷金 100 s,在 Quanta 200 环境扫描电镜下观察。随机测量 30 个细胞的长度、宽度,结果取平均值。

1.2.3 细胞离析 将中山杉 302 和落羽杉试样切成火柴棍大小,放入试管中加热排出试材中的气泡,再加入解离液(体积分数 95% 冰醋酸和体积分数

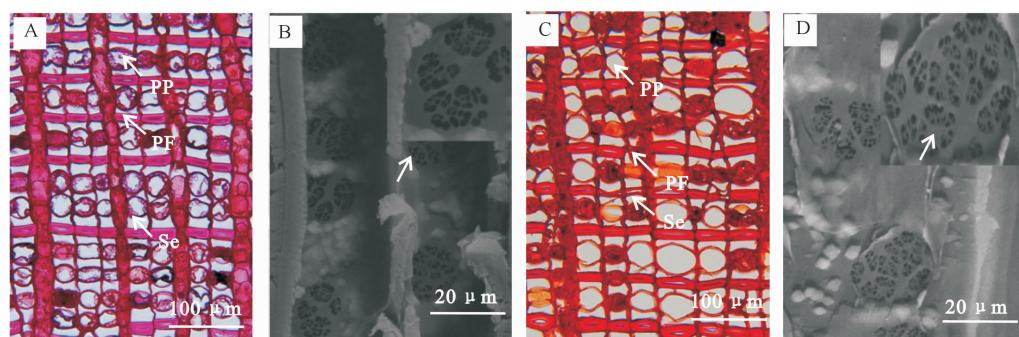
30% 双氧水按体积比 1:1 混合),65 °C 加热 6 h 至单个细胞完全解离,用蒸馏水将样品冲洗至中性,加番红试剂染色,振荡试管,将试材条振荡成悬浮液,取少量样品于载玻片上,盖上盖玻片,观察细胞。

## 2 结果与分析

### 2.1 中山杉 302 和落羽杉韧皮部的解剖构造

中山杉 302 和落羽杉韧皮部均由轴向系统与径向系统组成。轴向系统包括韧皮纤维、筛胞、韧皮薄壁细胞,径向系统由韧皮射线组成。韧皮部中具疏导功能的韧皮部和不具疏导功能的韧皮部之间界限不明显,具疏导功能的韧皮部,各细胞排列规则;不具疏导功能的韧皮部,薄壁细胞膨大,部分筛胞被薄壁细胞挤压变形,韧皮纤维形态完整,韧皮射线略有膨大。

中山杉 302 次生韧皮部径向宽度为 (2.80 ± 0.364) mm,韧皮部各细胞呈切向带交错排列,若以“PF”表示韧皮纤维、“Se”表示筛胞,“PP”表示薄壁细胞,则细胞排列多数为“PF-Se-PP-Se-PF”和“PF-Se-PP-Se-PP-Se-PF”,少数为“PF-Se-PP-Se-PP-Se-PP-Se-PF”,偶见“PF-Se-PP-Se-PP-Se-PP-Se-PP-Se-PF”(图 1-A)。



A. 中山杉 302 韧皮部构造特征;B. 中山杉 302 韧皮部筛胞侧壁筛域,箭头示侧壁筛域放大图;

C. 落羽杉韧皮部构造特征;D. 落羽杉韧皮部筛胞侧壁筛域,箭头示侧壁筛域放大图;PF. 韧皮纤维;Se. 筛胞;PP. 薄壁细胞

A. The anatomy feature of phloem in Zhongshanshan 302; B. The anatomy feature of sieve area, partial enlarged detail (arrow);

C. The anatomy feature of phloem in *T. distichum*; D. The anatomy feature of sieve area, partial enlarged detail (arrow);

PF. Phloem fibre; Se. Sieve cell; PP. Phloem parenchyma

图 1 中山杉 302 和落羽杉韧皮部的解剖构造特征

Fig. 1 Anatomical features of phloem in Zhongshanshan 302 and *Taxodium distichum*

韧皮纤维的组织比量为 16.12%,其横切面为扁平状厚壁细胞,在荧光显微镜下有自发荧光,细胞形态在径向有增大趋势,其在韧皮部中部的径向宽度为 (8.70 ± 0.58) μm,在靠近周皮处径向宽度为 (10.83 ± 0.73) μm,在落皮层内韧皮纤维仍保持完整形态,径向宽度为 (11.54 ± 0.86) μm。筛胞呈内

部中空状,侧壁有圆形筛域(图 1-B),筛域直径为 (13.36 ± 0.93) μm,圆形筛域上存在许多筛孔。筛胞在径向的变化较大,在靠近形成层处呈矩形;在不具疏导功能的韧皮部,部分筛胞被挤压变形,有些筛胞被膨大的韧皮部薄壁细胞挤到完全看不到腔;在落皮层内,筛胞径向宽度恢复为 (10.46 ± 1.45)

$\mu\text{m}$ 。韧皮薄壁细胞内部常充满棕色树脂,薄壁细胞在径向的变化也较大,在靠近形成层处呈扁平状,径向宽度为 $(13.88 \pm 0.80) \mu\text{m}$ ;在韧皮部中部呈圆形或椭圆形,径向宽度为 $(30.86 \pm 2.09) \mu\text{m}$ ;在靠近周皮处薄壁细胞膨大,径向宽度膨大为 $(34.60 \pm 1.76) \mu\text{m}$ ;在落皮层内,韧皮部薄壁细胞径向宽度降为 $(3.00 \pm 0.32) \mu\text{m}$ 。

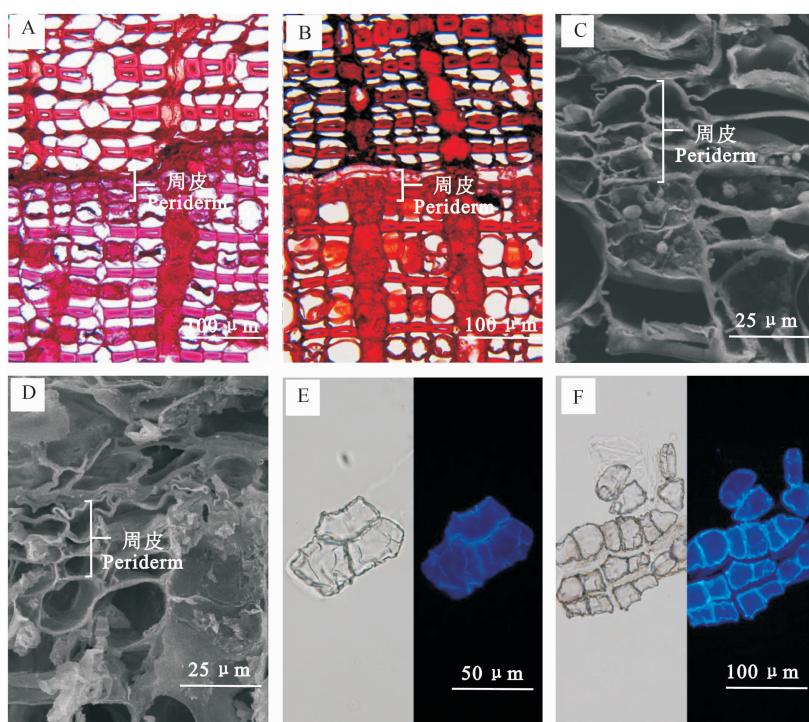
落羽杉次生韧皮部径向宽度为 $(2.34 \pm 0.30) \text{ mm}$ ,细胞组成类型与中山杉302相同,细胞排列方式多数为“PF-Se-PP-Se-PF”,少数为“PF-Se-PP-Se-PP-Se-PF”(图1-C)。韧皮部各细胞形态在径向的变化与中山杉302相同。韧皮纤维的组织比量为18.17%,其厚度在径向也有增大趋势,在靠近形成层处径向宽度为 $(9.65 \pm 0.83) \mu\text{m}$ ,在韧皮部中部径向宽度为 $(10.69 \pm 0.80) \mu\text{m}$ ,在落皮层内韧皮纤维仍保持完整形态,径向宽度为 $(10.73 \pm 1.13) \mu\text{m}$ 。筛胞呈内部中空状,侧壁也有圆形筛域(图1-D),筛域直径为 $(13.79 \pm 0.77) \mu\text{m}$ 。筛胞在靠近形成层处呈矩形;在不具疏导功能的韧皮部,有些筛胞

被膨大的韧皮部薄壁细胞挤到完全看不到腔;在落皮层内,筛胞径向宽度恢复为 $(12.45 \pm 1.50) \mu\text{m}$ 。韧皮薄壁细胞在靠近形成层处呈扁平状,径向宽度为 $(12.37 \pm 1.51) \mu\text{m}$ ;在不具疏导功能的韧皮部,径向宽度为 $(30.59 \pm 4.92) \mu\text{m}$ ;在落皮层内,韧皮部薄壁细胞被压溃,几乎看不到细胞腔,细胞径向宽度减少为 $(2.23 \pm 0.07) \mu\text{m}$ 。

综上可知,中山杉302与落羽杉韧皮部细胞组成及细胞形态在径向的变化相同,主要细胞排列方式均为“PF-Se-PP-Se-PF”,差别主要是中山杉302还存在“PF-Se-PP-Se-PP-Se-PP-Se-PF”和“PF-Se-PP-Se-PP-Se-PP-Se-PP-Se-PF”2种细胞排列方式。

## 2.2 中山杉302和落羽杉周皮的解剖构造

中山杉302和落羽杉的周皮均是由木栓层、木栓形成层、栓内层组成的一种复合的次生保护组织,位于韧皮部最外侧,与韧皮部共同组成树皮。中山杉302周皮平均厚度为 $(46.52 \pm 4.84) \mu\text{m}$ (图2-A),落羽杉周皮平均厚度为 $(41.17 \pm 3.78) \mu\text{m}$ (图2-B)。



A. 中山杉302周皮解剖构造特征显微图片;B. 落羽杉周皮解剖构造特征显微图片;C. 中山杉302周皮解剖构造特征电镜图片;

D. 落羽杉周皮解剖构造特征电镜图片;E. 中山杉302周皮木栓层细胞解离图片;F. 落羽杉周皮木栓层细胞解离图片

A. The micrograph of the anatomical structure of the periderm in Zhongshanshan 302; B. The micrograph of the anatomical structure of the periderm in *T. distichum*; C. The electron microscope of the anatomical structure of the periderm in Zhongshanshan 302; D. The electron microscope of the anatomical structure of the periderm in *T. distichum*; E. The morphology of cork cell in Zhongshanshan 302; F. The morphology of cork cell in *T. distichum*

图2 中山杉302和落羽杉周皮的解剖构造特征

Fig. 2 Anatomical features of periderm in Zhongshanshan 302 and *Taxodium distichum*

木栓形成层在横切面上为单层扁平状细胞, 细胞大小均匀一致, 无胞间隙。中山杉 302 木栓形成层细胞弦向宽度为 $(19.38 \pm 0.77) \mu\text{m}$ , 径向宽度为 $(5.84 \pm 0.68) \mu\text{m}$ ; 落羽杉木栓形成层弦向宽度为 $(17.05 \pm 1.34) \mu\text{m}$ , 径向宽度为 $(7.43 \pm 0.67) \mu\text{m}$ 。

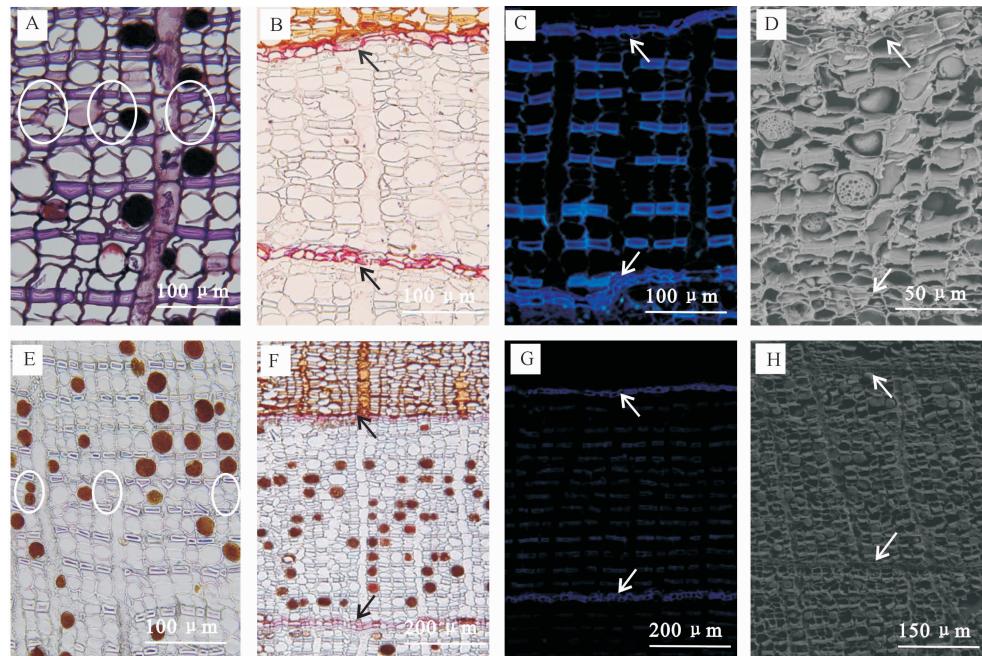
木栓层在横切面上呈扁平状, 与木栓形成层平行排列, 且排列紧密无胞间隙, 木栓层细胞的细胞壁栓质化, 成熟木栓层细胞可见其栓质化细胞壁的自发荧光, 苏丹 7B 也可将木栓层细胞的细胞壁木栓脂染成红色。中山杉 302 木栓层细胞为 2 层(图 2-C), 平均厚度 $(17.05 \pm 1.31) \mu\text{m}$ , 细胞弦向宽度为 $(21.18 \pm 2.36) \mu\text{m}$ , 径向宽度 $(8.83 \pm 0.45) \mu\text{m}$ ; 落羽杉木栓层为 2 层(图 2-D), 平均厚度 $(13.64 \pm 0.96) \mu\text{m}$ , 细胞弦向宽度 $(18.54 \pm 0.91) \mu\text{m}$ , 径向宽度 $(5.89 \pm 0.36) \mu\text{m}$ 。将木栓层细胞解离后, 观

察到木栓层细胞短小, 有强荧光现象(图 2-E,F)。

栓内层细胞是活细胞, 细胞壁不会栓质化, 与木栓形成层细胞平行排列, 细胞形态与木栓形成层相似。中山杉 302 栓内层为 1~2 层, 栓内层细胞弦向宽度为 $(23.78 \pm 1.69) \mu\text{m}$ , 径向宽度为 $(8.75 \pm 0.68) \mu\text{m}$ ; 落羽杉栓内层细胞 1~2 层, 栓内层细胞弦向宽度为 $(20.23 \pm 0.96) \mu\text{m}$ , 径向宽度为 $(8.83 \pm 0.46) \mu\text{m}$ 。

### 2.3 中山杉 302 和落羽杉新周皮的产生

树种不同则周皮产生的频率不同, 有的树种年年产生周皮, 有的树种则多年产生一次新的周皮; 产生时间在各个树种中也不相同<sup>[16]</sup>。对 25 年生中山杉 302 和落羽杉韧皮部的周皮形成情况进行连续观察, 结果如图 3 所示。



A. 中山杉 302 在 8 月中旬韧皮部薄壁细胞出现脱分化; B. 中山杉 302 8 月底新生周皮的显微图片; C. 中山杉 302 新生周皮成熟木栓层荧光显微图片; D. 中山杉 302 新生周皮电镜图片; E. 落羽杉在 7 月中旬韧皮部薄壁细胞出现脱分化; F. 落羽杉 7 月底形成新生周皮解剖显微图片; G. 落羽杉新生周皮成熟木栓层荧光显微图片; H. 落羽杉新生周皮电镜图片; 红色圈示薄壁细胞脱分化, 红色箭头示新生周皮, 白色箭头示上一年形成的周皮

- A. The micrograph pictures of the parenchyma cells of Zhongshanshan 302 dedifferentiate in the middle of August;
- B. The micrograph pictures of the new periderm in Zhongshanshan 302; C. The fluorescent pictures of the new periderm in Zhongshanshan 302; D. The electron microscope pictures of the new periderm in Zhongshanshan 302; E. The micrograph pictures of the parenchyma cells of *T. distichum* dedifferentiate in the middle of July; F. The micrograph of the new periderm in *T. distichum*; G. The fluorescent pictures of the new periderm in *T. distichum*; H. The electron microscope pictures of the new periderm in *T. distichum*; The red circle shows the dedifferentiation of parenchyma cells, the red arrow showed new periderm, and the white arrow showed the periderm formed in the previous year

图 3 中山杉 302 和落羽杉新生周皮的解剖构造特征

Fig. 3 Anatomical features of a newly formed periderm in ‘Zhongshanshan 302’ and *Taxodium distichum*  
中山杉 302 韧皮部中新生周皮年年产生, 且形  
成时间为 8 月中下旬, 形成位置在上一年周皮外

( $325.93 \pm 24.88$ )  $\mu\text{m}$ (5~10层韧皮纤维带)处。8月中旬,在不具输导功能的韧皮部可观察到薄壁细胞体积较大,平均直径为( $16.14 \pm 1.31$ )  $\mu\text{m}$ ,局部出现由大薄壁细胞脱分化成的较小细胞(图3-A);8月底,木栓形成层向外分生了2层木栓层细胞,向内分生1~2层栓内层细胞,苏丹7B将木栓细胞壁的木栓脂染成红色(图3-B),木栓脂大分子是木栓细胞细胞壁的主要成分,可使木栓层细胞具有屏障作用<sup>[17]</sup>,说明8月底木栓脂已沉积在细胞壁上。同时期木栓细胞在荧光下有特殊自发荧光(图3-C)。在扫描电镜下可更清晰地观察到木栓层的细胞形态(图3-D)。木栓细胞分生完成后,由于细胞壁不透水,隔断了外侧薄壁细胞的水分和营养供应,将韧皮部同新生周皮外韧皮部及上一年形成的周皮割裂开来<sup>[18]</sup>,加之维管形成层的周期性分裂,使树干的直径不断增大,最初产生的周皮连同原来的木栓形成层一起死亡而形成落皮层并最终脱落<sup>[19]</sup>。

通过对25年生落羽杉韧皮部的连续观察,可知落羽杉韧皮部中新生周皮也是每年产生,且周皮形成时间为7月中下旬。新生周皮形成于距树皮外表深度( $631.79 \pm 10.11$ )  $\mu\text{m}$ (10~15层韧皮纤维带)处。7月中旬,在不具输导功能的韧皮部,同一弦向带位置观察到薄壁细胞体积较大,细胞直径为( $20.29 \pm 1.24$ )  $\mu\text{m}$ (图3-E);韧皮薄壁细胞在径向脱分化为2~3层细胞,木栓形成层形成后向外分生木栓层,向内分生栓内层,周皮层数不断增多。7月底观察到有2层木栓层细胞及1~2层栓内层形成,苏丹7B将木栓细胞壁的木栓脂染成红色(图3-F),在荧光下,可见栓质化细胞壁的自发荧光(图3-G),扫描电镜下可以观察到新形成的周皮外侧仍存在细胞形态完整的韧皮薄壁细胞和筛胞(图3-H)。说明周皮形成后,周皮外隔绝的细胞不会立刻死亡,但由于木栓层细胞的次生壁高度栓质化,相对来说水分不会渗透出去,因此栓外的组织最终会死亡。树皮脱落时,剩余的木栓层与栓内层将会成为韧皮部外侧新的保护组织<sup>[20]</sup>。

粗大树干外部组织不断死亡剥落,树皮不但未变薄而且在缓慢增厚,正是因为维管形成层向外形成韧皮部,以及木栓形成层不断活动形成新的周皮所致<sup>[21]</sup>。通过试验观察得知,中山杉302与落羽杉周皮形成存在差异,首先是形成时间不同,中山杉302在8月中下旬形成完整的周皮结构,而落羽杉在7月中下旬形成;其次是周皮形成位置不同,中山杉302新形成周皮距上一年周皮5~10层韧皮纤维

带,落羽杉新形成周皮距上一年周皮10~15层韧皮纤维带。中山杉302新周皮产生时间晚于落羽杉,新形成的周皮距上一年周皮间的宽度小于落羽杉,这可能与中山杉302形成层活动周期晚且一个活动周期内分生韧皮部细胞层数较少有关。

### 3 结 论

1)中山杉302与落羽杉树皮从内到外依次由次生韧皮部、周皮、落皮层(脱落树皮)组成;次生韧皮部均由韧皮纤维、筛胞、薄壁细胞呈切向带交错排列,但二者韧皮部细胞排列方式存在一定差异;周皮厚度均较薄,由1~2层栓内层、1层木栓形成层和2层木栓层组成,二者细胞排列无明显差异。

2)中山杉302与落羽杉周皮的形成规律既存在遗传上的相似性又存在一定的差异。中山杉302和落羽杉每年均产生新的周皮,但产生的时间和位置均不相同。中山杉302周皮形成于每年8月中下旬,新形成的周皮距上一年周皮5~10层韧皮纤维带,二者相距( $325.93 \pm 24.88$ )  $\mu\text{m}$ ;落羽杉周皮形成于每年7月中下旬,新形成周皮距上一年周皮10~15层韧皮纤维带,距树皮外表深度为( $631.79 \pm 10.11$ )  $\mu\text{m}$ 。根据本研究结果,能够预测中山杉302与落羽杉下一年周皮的发生时间与发生位置,可为树皮综合利用提供参考。

### 〔参考文献〕

- [1] 彭治,樊汝汶,黄金生,等.杉木次生韧皮部筛胞发育中的超微结构变化[J].南京林业大学学报(自然科学版),2008,32(6):47-51.  
Peng Y,Fan R W,Huang J S,et al.Ultrastructure change during the development sieve cell of secondary phloem in *Cunninghamia lanceolata* [J].Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition),2008,32(6):47-51.
- [2] 陈慧,苑一丹,宋孝周.初生和再生软木特性及化学组成对比分析[J].木材加工机械,2016,27(4):40-44.  
Chen H,Yuan Y D,Song X Z.Comparison and analysis of characteristics and chemical composition of virgin and reproduction cork [J].Wood Processing Machinery,2016,27(4):40-44.
- [3] 高丽,杨海莉,王沛,等.木栓质及其生理功能[J].草业科学,2018,35(5):1218-1231.  
Gao L,Yang H L,Wang P,et al.Suberin and its physiological function [J].Pratacultural Science,2018,35(5):1218-1231.
- [4] Ana C,Kaisa N,Laura R.The development of the periderm: the final frontier between a plant and its environment [J].Current Opinion in Plant Biology,2020,53:10-14.
- [5] Gricar J,Jagodic Š,Prislan P.Structure and subsequent season-

- al changes in the bark of sessile oak (*Quercus petraea*) [J]. Trees, 2015, 29(3): 747-757.
- [6] Paula R. An introduction to plant structure and development; plant anatomy for the twenty-first century [J]. Systematic Botany, 2011, 36(2): 520.
- [7] 严晓红,潘彪,施建中,等.海岸防风林中山杉木材生长特性[J].林业科技开发,2010,24(6):72-74.  
Yan X H, Pan B, Shi J Z, et al. Research on the wood growth characteristics of *Taxodium hybrid* ‘Zhongshansha 302’ planted for coastal windbreak [J]. China Forestry Science and Technology, 2010, 24(6): 72-74.
- [8] 殷云龙,於朝广,华建峰.‘中山杉’的选育和利用及相关研究进展 [J].植物资源与环境学报,2019,28(4):99-106.  
Yin Y Y, Yu C G, Hua J F. Breeding, utilization and related research progress of *Taxodium* ‘Zhongshanshan’ [J]. Journal of Plant Resources and Environment, 2019, 28(4): 99-106.
- [9] 韩路弯,施钦,宣磊,等.淹水胁迫下中山杉及落羽杉的生长特性研究 [J].浙江林业科技,2017,37(3):1-8.  
Han L W, Shi Q, Xuan L, et al. Growth traits of *Taxodium* ‘Zhongshanshan’ and *T. distichum* under different waterlogging stress [J]. Journal of Zhejiang Forestry Science & Technology, 2017, 37(3): 1-8.
- [10] 朱小楼,曹嵘,朱曼华,等.氮素指数施肥对落羽杉苗木生长及养分积累的影响 [J].浙江林业科技,2018,38(6):59-64.  
Zhu X L, Cao R, Zhu M H, et al. Effect of N exponential fertilization on growth and nutrient accumulation of *Taxodium distichum* seedlings [J]. Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology, 2018, 38(6): 59-64.
- [11] 王会方,何梅,於朝广,等.优良速生树种中山杉的国内外研究现状 [J].南方林业科学,2015,43(3):17-21,29.  
Wang H F, He M, Yu C G, et al. Review on research status of *Taxodium* ‘Zhongshanshan’ clones [J]. South China Forestry Science, 2015, 43(3): 17-21, 29.
- [12] 丁次平,杨丽森,李军章,等.江汉平原水杉、池杉、落羽杉物理力学性能比较研究 [J].湖北林业科技,2012(6):34-38.  
Ding C P, Yang L S, Li J Z, et al. Study on the physical and mechanical properties of *Metasequoia glyptostroboides*, *Taxodium ascendens*, *Taxodium distichum* in Jianghan Plain [J]. Hubei Forestry Science and Technology, 2012(6): 34-38.
- [13] 虞华强,费本华,赵荣军,等.中山杉和落羽杉木材解剖性质研究 [J].林业科学研究,2007(2):213-217.
- Yu H Q, Fei B H, Zhao R J, et al. Anatomical characteristics of *Taxodium* ‘zhongshanshan 302’ and *Taxodium distichum* wood [J]. Forest Research, 2007(2): 213-217.
- [14] 权金娥,朱海兰,张春霞,等.四倍体刺槐茎段组织石蜡切片的制作方法 [J].西北林学院学报,2014,29(3):140-144.  
Quan J E, Zhu H L, Zhang C X, et al. Preparation of paraffin section of tetraploid *Robinia pseudoacacia* stem segment tissue [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2014, 29(3): 140-144.
- [15] 张霞,胡露洁,周存宇,等.植物细胞壁组织化学定位染色方法和技术的比较研究 [J].植物研究,2017,37(1):147-154.  
Zhang X, Hu L J, Zhou C Y, et al. Comparative study on staining methods and techniques of cell wall histochemistry [J]. Bulletin of Botanical Research, 2017, 37(1): 147-154.
- [16] Itoh T, Kang K D. The occurrence of calcium oxalate crystals in the cell walls of the secondary phloem of Taxodiaceae [J]. Holzforschung-International Journal of the Biology, Chemistry, Physics and Technology of Wood, 1993, 47(6): 465-472.
- [17] Wunderling A, Ripper D, Barra-Jimenez A, et al. A molecular framework to study periderm formation in *Arabidopsis*. [J]. The New Phytologist, 2018, 219(1): 216-229.
- [18] 郭东升,罗建举.厚荚相思树皮解剖构造初探 [J].广西农业生物科学,2007(2):159-164.  
Guo D S, Luo J J. Preliminary study on anatomical structure of *Acacia crassicarpa* bark [J]. Journal of Guangxi Agricultural & Biological Science, 2007(2): 159-164.
- [19] 赵猛,魏朔南,胡正海.漆树韧皮部的结构与发育 [J].林业科学,2012,48(9):36-41,187-189.  
Zhao M, Wei S N, Hu Z H. Structure and development of phloem in *Toxicodendron vernicifluum* [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2012, 48(9): 36-41, 187-189.
- [20] 刘喜明,陈瑞英,陈居静,等.巨尾桉韧皮部周皮形成过程的研究 [J].福建林学院学报,2013,33(3):262-266.  
Liu X M, Chen R Y, Chen J J, et al. Study on the periderm forming process in *Eucalyptus grandis* × *E. urophylla* phloem [J]. Journal of Fujian College of Forestry, 2013, 33(3): 262-266.
- [21] 鲁开功.植物的形成层 [J].湖北民族学院学报(自然科学版),1990(1):57-62.  
Lu K G. The cambium of plant [J]. Journal of Hubei Institute for Nationalities(Natural Sciences Edition), 1990(1): 57-62.