

榉树叶片解剖构造和叶肉细胞超微结构的观察

赵旺兔, 彭 冶, 丁雨龙^①

(南京林业大学森林资源与环境学院, 江苏 南京 210037)

摘要: 对取自不同季节的榉树(*Zelkova schneideriana* Hand.-Mazz.)叶的解剖构造和叶肉细胞超微结构进行了观察。榉树叶表面被密集锥状单细胞毛, 幼叶则还有头状腺毛。气孔多分布在叶下表面, 为不规则型。上表皮细胞外壁具有明显的角质层加厚, 局部上表皮由2层细胞组成。叶肉细胞分化为栅栏组织和海绵组织; 栅栏组织1~2层细胞; 海绵组织发达, 常与气孔相连。叶内有含晶细胞存在。叶脉的维管束鞘明显, 是厚壁细胞。成熟叶肉细胞细胞器丰富, 有8~9个周壁叶绿体, 为巨大的长椭圆形, 基粒片层清晰, 有淀粉粒, 少量脂滴。叶片开始转变颜色时, 叶绿体由长椭圆形变得趋于圆形; 基粒片层逐渐变得杂乱至模糊不清; 脂滴数目增多。秋季叶色不同的榉树叶片解剖构造存在一定差异。

关键词: 榉树; 叶片; 解剖构造

中图分类号: Q944.56 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004-0978(2003)02-0052-06

Observation of anatomy structure of leaf and ultrastructure of mesophyll cell of *Zelkova schneideriana*
ZHAO Wang-tu, PENG Ye, DING Yu-long^① (Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China), *J. Plant Resour. & Environ.* 2003, 12(2):

Abstract: Microstructure and ultrastructure of leaf of *Zelkova schneideriana* Hand.-Mazz. are reported. The leaf blade is covered with single cell downy hairs, while young leaf was mixed with glandular hairs. Stomata are scattered over the lower-epidermis. The type of stomatal apparatuses is anomocytic. The outwalls of upper epidermis cell have obvious cuticular thickening. There are two layer cells somewhere on upper epidermis. The mesophyll was consisted of palisade and spongy tissue. There are 1-2 layer cells in palisade tissue. The spongy tissue is well developed with ventiating cavity which always link with stomata. Bundle-sheath of vein was composed of sclerenchyma cells. The crystal cells are found in mesophyll. Matural mesophyll cells have 8-9 oval chloroplasts, the grana lamellas is distinct, starch grains and a few lipid droplets could be seen. When the color of leaf is changed, chloroplast become ball. The grana lamellas vary disorder and blurring. The lipid droplets are more and more. The microstructure and ultrastructure show some distinguishes among the individuals which leaves in autumn have different colors.

Key words: *Zelkova schneideriana* Hand.-Mazz.; leaf; anatomy

榉树(*Zelkova schneideriana* Hand.-Mazz.)是榆科(Ulmaceae)榉属(*Zelkova* Spach)落叶大乔木,为我国特有植物,淮河流域以南各省区广泛分布。榉树树龄长,抗风、抗旱、抗病虫害能力强,木材致密坚硬,纹理美观,不易伸缩与变形,耐腐力强,是供造船、桥梁、车辆以及生产各类高档家具和工艺品的上等木材。榉树树形优美,树冠冠幅大,可提供大面积绿荫,叶片在秋季色彩丰富,因此,榉树又是深受人们喜爱的传统色叶园林树种。由于榉树具有较高的经济和景观利用价值,又因资源枯竭,现已被列为国家二级保护植物。近年来,榉树在困难地造林、城市园林绿化和开发利用高档木材制品方面愈来愈受到人们重视。有关榉树育苗和栽培技术以及木材解剖构

造等方面的研究已有许多报道,但叶片解剖构造的研究却很少。本文报道榉树叶表皮微形态观察以及不同季节叶解剖构造和叶肉细胞的超微结构变化,为榉树的推广种植提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

在南京林业大学校园内,选取生长健壮的样株

收稿日期: 2003-01-20

基金项目: 国家骨干教师基金资助项目

作者简介: 赵旺兔(1951-),男,安徽定远人,在读博士生,主要从事园林植物研究。

^① 通讯作者 corresponding author

4株,树龄20a以上,秋季叶色为暗红、红、银黄和绿色。根据长期观察,样株叶色变化性状比较稳定。2002年4月初、5月、9月和10月中旬取样固定。取样时,均取树冠中部,生长旺盛的枝条,随机摘取健康叶片固定。

1.2 试验方法

1.2.1 组织学观察 叶片用70% FAA固定,梯度酒精脱水,GMA塑料包埋,美国AO旋转切片机制片,厚度为5 μ m,Gimsa染色,Olympus万能显微镜观察拍照。

1.2.2 透射电镜观察 在叶中部主脉附近切下2mm宽的叶片,以4%戊二醛(pH 7.2 PBS配制)前固定和1%锇酸(pH 7.2 PBS配制)后固定,PBS清洗,梯度酒精脱水,环氧丙烷置换,Epon 812渗透包埋,LKB-V型超薄切片机制片,醋酸铀-柠檬酸铅对染,日立Hitch-600透射电镜观察拍照。

1.2.3 扫描电镜观察 在叶中部切下5mm宽的叶片,以4%戊二醛(pH 7.2 PBS配制)前固定和1%锇酸(pH 7.2 PBS配制)后固定,PBS清洗,梯度酒精脱水后,逐级过渡到醋酸异戊酯,临界点干燥,真空喷金,菲利普SEM-505扫描电镜观察拍照。

2 观察结果

2.1 叶表皮微形态

榉树叶表皮细胞均被有较厚的角质层。表皮细胞垂周壁下陷,形成波浪形纹饰。叶两面有单细胞发育形成的非腺性刚毛(图版I-1,3)。在下表皮以及脉腋分布的表皮毛较多,上表皮较少。气孔集中分布在下表面,通常由几个不规则表皮细胞围绕1对肾形的保卫细胞形成椭圆形气孔,属于不规则型气孔。气孔外拱光滑,突出于表皮细胞,不下陷。气孔数目较多(图版I-2,4)。幼叶的叶表面除了单细胞毛以外,还有大量腺毛,二者均直立于叶表面。伴随叶片发育成熟,腺毛逐渐脱落消失或倒伏于叶表面,刚毛也倒伏于叶表面(图版I-3,4)。

2.2 叶解剖构造

榉树成熟叶由上下表皮、叶肉和叶脉3部分组成。在横切面上,叶片下表皮由1层生活细胞组成,细胞横切面近方形,有气孔(图版I-7,8,9)。上表皮细胞层数表现出异质性,即在某些区域上表皮细胞有2层,下层细胞染色较上层细胞浅,可能与其中

所含物质有关(图版I-8,9)。叶肉由栅栏组织和海绵组织组成,为典型的异面叶(图版I-8,9)。栅栏组织由长轴与上表皮垂直并排列整齐的柱状细胞组成。幼叶时期栅栏组织细胞排列紧密无胞间隙(图版I-7),叶片成熟后细胞之间却有一定的间隙。海绵组织甚为发达,为不规则或圆形的薄壁细胞,排列疏松,腔隙发达,并常与气孔相连,形成发达的通气系统(图版I-8,9)。叶肉组织中发现有含晶细胞(图版I-5),幼叶则无。主脉横切面上,整个维管束形态呈肾形,外围有维管束鞘包被,木质部位于近轴面,韧皮部位于远轴面(图版I-6)。幼叶期的维管束鞘由1层薄壁细胞组成(图版I-7),随着叶片成熟,维管束鞘细胞逐渐厚壁化,并且多数分布在近上表皮维管束最凹处(图版I-6)。幼叶的木质部与韧皮部之间有2~3层的形成层细胞,随着叶片成熟,形成层细胞最终消失。维管束外围是3~4层排列疏松的大型薄壁细胞;紧挨上下表皮处,幼叶期有2~3层厚角组织,成熟叶中无。叶肉中侧脉的横切面呈圆形,有明显的维管束鞘,幼叶为薄壁细胞,成熟叶已成为厚壁细胞。维管束有木质部和韧皮部,无形成层。维管束外围是厚壁细胞(图版I-7)。

不同发育时期,各类细胞状态不同。幼叶期,表皮细胞以及叶肉细胞中细胞质浓,细胞核明显,不含无结构深色物质,而位于主脉韧皮部的一些薄壁细胞和各级侧脉维管束鞘的部分细胞含有无结构的深色物质(图版I-7)。成熟叶,多数表皮细胞中累积了致密的深色物质,叶肉仅有大液泡和周壁的叶绿体(图版I-8)。衰老叶,表皮和叶肉细胞均有深色物质累积(图版I-9)。

2.3 叶肉细胞超微结构

在不同发育阶段,榉树叶肉细胞的超微结构不同,其中叶绿体的变化最为明显,其次是液泡。幼叶期,叶肉细胞具较大的椭圆形细胞核,位于细胞中央。细胞质浓厚,无中央大液泡,仅有1~2个小液泡。各种细胞器丰富,可见内质网和线粒体等细胞器。叶绿体发育不同步,前质体以及处于不同发育时期且形态特征各异的叶绿体出现在同一细胞中(图版II-1)。前质体为巨大的球体,双层被膜清晰;膜中基质均匀,有少量的嗜饿小球或淀粉粒;有的前质体局部区域出现了短管状乃至电子密度较深的泡状结构,表明开始向叶绿体发育。叶绿体呈大形的橄榄状和透镜状,数目较多,有8~9个,沿细胞壁分

布。成熟叶绿体有大量的基质片层,基粒较多,基粒垛叠厚,结构清晰。片层中有较多的嗜锲质体小球。而有的叶绿体中,已有1~2个甚至3~4个被膜清晰、大小不同的淀粉粒。在这个时期,叶绿体中未发现脂滴。

成熟叶的叶肉细胞超微结构发生以下变化:小液泡并合形成大液泡,但液泡中未发现任何深色嗜锲累积物,有少量的吞噬泡。细胞核多在细胞一侧,细胞质为周壁的一薄层。叶绿体中的类囊体系统排列整齐、结构清晰、发育完善,基粒垛叠较厚,通常只有1个淀粉粒,片层中的嗜锲质体小球数目减少。此时,秋季叶色不同叶片的叶绿体结构有一定的区别。在秋季叶色为暗红、红和绿色的叶片叶绿体中观察到了脂滴(图版II-2),在银黄色叶片的叶绿体中未观察到(图版II-3)。

叶色呈暗红、红和银黄色的样株的叶片开始变化时,叶绿体开始出现衰老的迹象。叶绿体类囊体开始肿胀,片层结构清晰度下降,片层数减少,含有1个巨大的淀粉粒,而脂滴数目增加(图版II-4)。最终,衰老的叶绿体形成球形。细胞质以及中央大液泡中都充满了黑色嗜锲物质,细胞核的核物质电子密度较高,呈凝聚状态。此时,除了叶绿体,已观察不到其他细胞器(图版II-5)。榉树叶色变化持续时间较长,变化过程中,始终可观察到有片层的叶绿体存在,即使已积累了大量的淀粉或脂滴,表明叶绿体降解是缓慢的过程,并且同一细胞中叶绿体降解不同步(图版II-6)。这可能是榉树红叶期较长的原因。而叶色呈绿色的样株叶肉细胞的叶绿体片层结构稳定,淀粉粒数目较多,中央大液泡中有吞噬泡出现,明显不同于变色的样株叶片。不同叶色的样株叶片的超微结构存在一定差异。

3 讨论

3.1 叶解剖构造特点与抗旱性

榉树叶致密的表皮毛有2种类型;单细胞表皮毛和头状腺毛,与前人观察不同^[1]。伴随叶的成熟,头状腺毛逐渐脱落或倒伏。上表皮细胞多具有2层细胞。叶片机械组织发达,除了维管束中的韧皮纤维以外,叶脉中有较为发达厚壁细胞,在叶脉与上下表皮相连处也有类似的细胞团。研究表明,旱生植物的机械组织通常较为发达,表皮往往有多层细胞,

有发达的角质或者密集的表皮毛及下陷气孔以减少水分散失^[2,3]。榉树叶有密集的表皮毛,表皮细胞外壁有角质层,气孔集中在下表皮,并且多被表皮毛所掩盖。虽然榉树叶气孔不下陷,但往往与海绵组织形成的腔隙相连,形成类似于下陷气孔的孔下室,同样能起到降低局部叶表面的温度和提高湿度的效果,使榉树叶具一定的抗旱性。叶肉组织中有含晶细胞存在,一般认为在旱生植物的叶片中含晶细胞也是对环境适应的旱生特征^[4,5]。榉树叶解剖构造有向旱生叶结构演化的趋势。

3.2 叶肉超微结构变化

目前普遍认为,叶片衰老是植物细胞程序性死亡。在衰老过程中叶肉细胞有明显变化,叶绿体解体、染色质凝聚、细胞核降解。植物叶色变化是叶绿体退化、叶绿素降解导致叶黄素或液泡中累积的花青素显现出来的结果,是叶绿体退变为衰老质体,即类囊体退化,叶绿素降解,丧失光合能力的衰老过程^[6,7]。这与花瓣和果实中的杂色体不同。杂色体形成过程是质体的“脱分化-再分化”的过程,不仅有超微结构的重建,还有功能的转变,叶绿体由合成碳水化合物转向合成胡萝卜素^[8]。在观察中,榉树叶肉细胞的超微结构变化经历了叶绿体衰退、染色质凝聚,未发现榉树叶色变化过程中有典型的杂色体形成。榉树叶色的变化与叶片细胞中深色嗜锲物质的累积密切相关,叶色开始变化时,叶肉细胞的液泡和细胞质中有深色嗜锲物质累积,这种深色嗜锲物质究竟是叶肉细胞代谢产生的花青素,还是其他物质有待进一步研究。

3.3 不同叶色叶片的形态结构特点

观察结果表明,秋季叶色不同的榉树叶解剖构造存在一定差异。成熟叶的叶绿体超微结构有区别(图版II)。叶片变色过程中,叶色暗红的样株叶绿体降解较为缓慢;红色和银黄色叶片的叶绿体降解较快;叶色绿的样株叶肉细胞的衰老明显晚于前三者,这可能与个体间叶片衰老基因启动时间不同有关^[9]。这表明在自然演化过程中,榉树已形成性状稳定不同的品系,若能加以开发利用,能够形成具有不同观赏价值的色叶树种品系。

致谢 感谢南京林业大学电镜室甘习华同志的协助,感谢武建云硕士对部分工作的帮助。

参考文献:

- [1] 傅松玲,刘胜清.石灰岩地区几种树种抗旱特性的研究[J].

- 水土保持学报, 2001, 15(5): 89-94.
- [2] 黄振英, 吴 鸿, 胡正海. 30种新疆沙生植物的结构及其对沙漠环境的适应[J]. 植物生态学报, 1997, 21(6): 521-530.
- [3] 苏印泉, 李百莹. 刺槐叶亚显微结构与耐旱性的关系[J]. 西北植物学报, 1997, 17(5): 103-106.
- [4] 慕小倩, 安德荣, 杨淑性. 红豆草中含晶细胞的形态学研究[J]. 西北植物学报, 1994, 4(5): 4-6.
- [5] 张晓然, 吴 鸿, 胡正海. 毛乌素10种重要沙生植物叶形态结构与环境的关系[J]. 西北植物学报, 1997, 17(5): 54-60.
- [6] 沈成国, 张福锁, 毛达如. 植物叶片衰老过程中叶绿素降解代谢研究进展[J]. 植物学通报, 1998, 15(增刊): 41-46.
- [7] 李向东, 王晓云, 余松烈. 花生叶片衰老过程中光合性能及细胞微结构变化[J]. 中国农业科学, 2002, 35(4): 384-389.
- [8] 朱 激, 方昭希. 珊瑚豆果实成熟过程中叶绿体转化为杂色体的研究[J]. 植物学报, 1995, 37(2): 81-86.
- [9] 魏道智, 戴新宾, 许晓明. 植物叶片衰老机理的几种假说[J]. 广西植物, 1998, 18(1): 89-96.

图版说明 Explanation of Plates

DR、R、Y、G: 依次表示秋季叶色为暗红、红、银黄和绿色样株。DR: The leaf of *Zelkova schneideriana* is dark red in autumn; R: The leaf of *Z. schneideriana* is red in autumn; Y: The leaf of *Z. schneideriana* is yellow in autumn; G: The leaf of *Z. schneideriana* is still green in deep autumn. do: 毛状体 down; co: 厚角组织 collenchyma; cr: 晶体 crystal; ep: 表皮 epidermis; lv: 侧脉 lateral vein; me: 叶肉组织 mesophyll; gh: 腺毛 glandular hair; p: 前质体 plastid; pa: 栅栏组织 palisade tissue; par: 薄壁组织 parenchyma; ph: 韧皮部 phloem; xy: 木质部 xylem; ac: 厚壁组织 sclerenchyma; sp: 海绵组织 spongy tissue; ch: 叶绿体 chloroplast; n: 细胞核 nucleus; sg: 淀粉粒 starch grain; gl: 基粒片层 grana lamellas; ld: 脂滴 lipid drop; v: 液泡 vascular; w: 细胞壁 wall

图版 I 1. G 幼叶上表面, 有腺毛、刚毛。×100; 2. G 幼叶下表面, 有密集的气孔, 以及腺毛、刚毛。×400; 3. G 成熟叶上表面, 腺毛、刚毛已倒伏。×60; 4. G 成熟叶下表面, 倒伏的腺毛、刚毛。×200; 5. G 成熟叶叶肉细胞中的晶体。×2 000; 6. Y 成熟叶主脉横切面。×250; 7. R 幼叶横切面。×250; 8. R 成熟叶横切面。×500; 9. DR 衰老叶横切面。×500

Plate I 1. Upper-epidermis of young leaf in G, showing down and glandular hair. ×100; 2. Low-epidermis of young leaf in G, showing stomata, down and glandular hair. ×400; 3. Upper-epidermis of mature leaf in G, showing down and glandular hair. ×60; 4. Upper-epidermis of mature leaf in G, showing stomata, down and glandular hair. ×200; 5. Mesophyll of mature leaf in G, showing crystals in cell. ×2 000; 6. The transverse sections of mature leaf in Y, showing mid-vein. ×250; 7. The transverse sections of young leaf in R, showing epidermis cell and differentiating mesophyll. ×250; 8. The transverse sections of mature leaf in R, showing epidermis cell and mature mesophyll. ×250; 9. The transverse sections of old leaf in DR, showing degrading epidermis cell and mesophyll. ×250

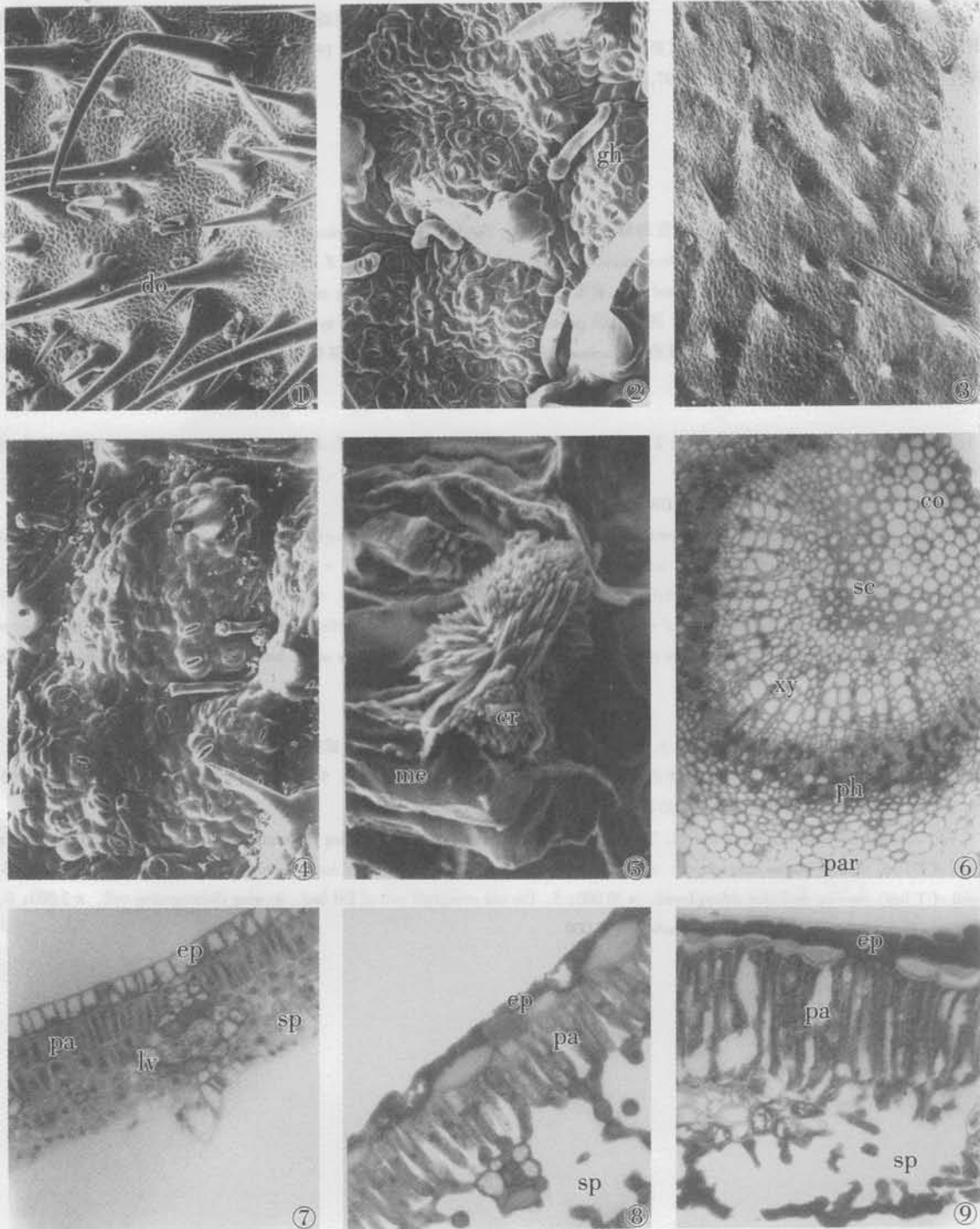
图版 II 1~6 均为横切面。1. G 幼叶叶肉细胞, 示不同发育时期的叶绿体。×8 000; 2. R 成熟叶叶肉细胞, 示成熟叶绿体。×17 000; 3. Y 成熟叶叶肉细胞, 示成熟叶绿体。×25 000; 4. Y 衰老叶叶肉细胞, 示衰退叶绿体。×30 000; 5. DR 衰老叶叶肉组织, 示衰老的叶肉细胞。×3 500; 6. DR 衰老叶叶肉细胞, 示衰退叶绿体。×20 000

Plate II 1-6. all are transverse sections of leaf. 1. The mesophyll cell of young leaf in G, showing differentiating chloroplastid. ×2 000; 2. The mature mesophyll cell of R leaf, showing mature chloroplastid. ×17 000; 3. The mature mesophyll cell of Y leaf, showing mature chloroplastid. ×25 000; 4. The old mesophyll cell of Y leaf, showing declining chloroplastid. ×30 000; 5. The old mesophyll cell of DR leaf, showing disintegrating cell. ×3 500; 6. The old mesophyll cell of DR leaf, showing declining chloroplastid. ×25 000

赵旺兔等: 榉树叶片解剖构造和叶肉细胞超微结构的观察
 ZHAO Wang-tu *et al*: Observation of anatomy structure of leaf
 and ultrastructure of mesophyll cell of *Zelkova schneideriana*

图版 I

Plate I

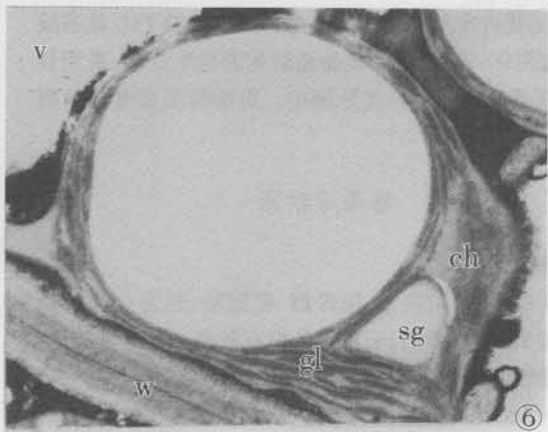
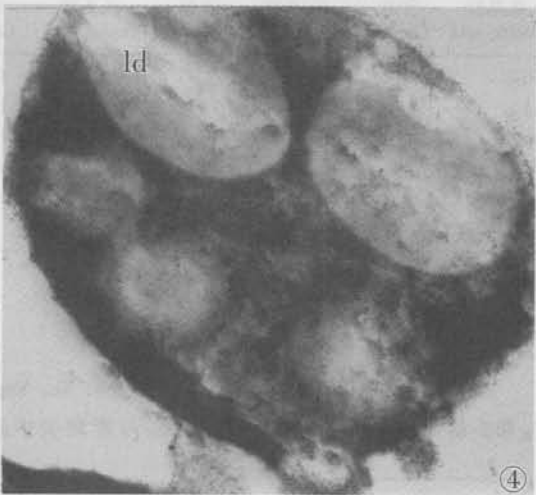
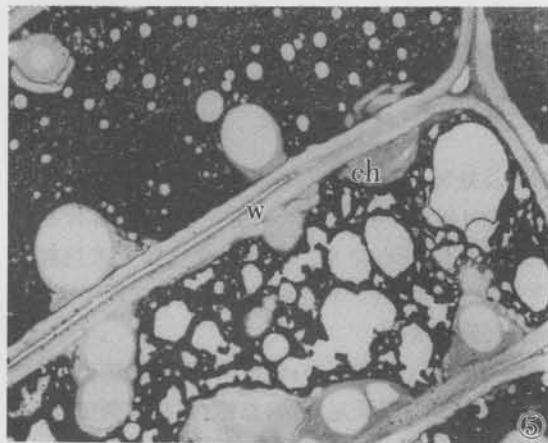
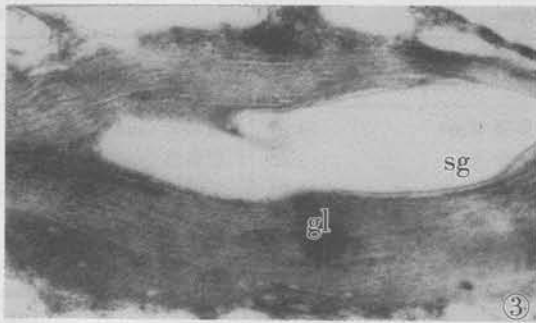
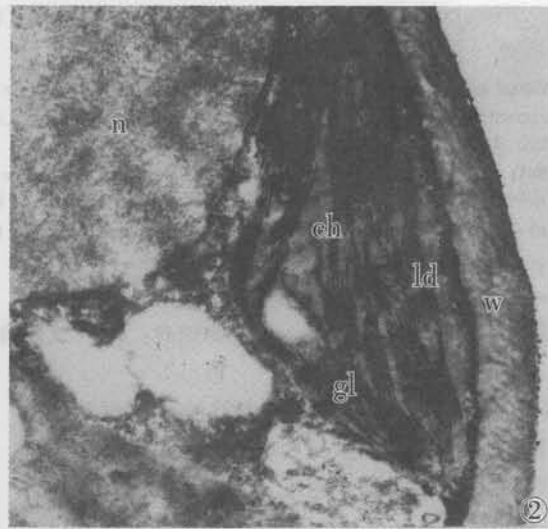
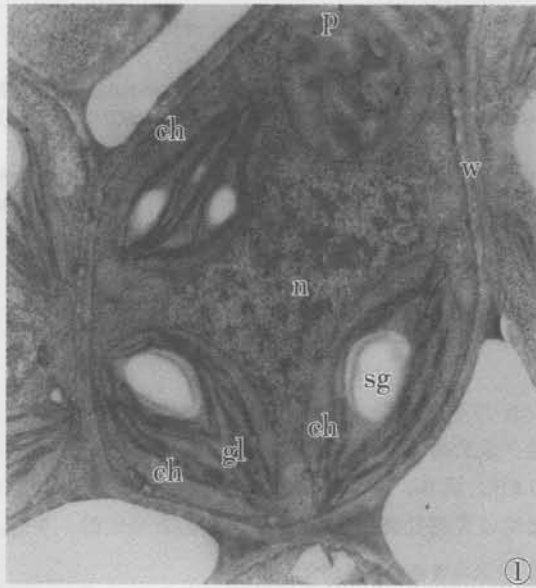


See the explanation of the end of text

赵旺兔等: 榉树叶片解剖构造和叶肉细胞超微结构的观察
ZHAO Wang-tu *et al*: Observation of anatomy structure of leaf
and ultrastructure of mesophyll cell of *Zelkova schneideriana*

图版 II

Plate II



See the explanation of the end of text