

# 元江箭竹维管束及韧皮部纤维细胞壁发育过程

何文志,王曙光,邓琳,牛兆辉,詹卉\*

(西南林业大学 生命科学院,云南 昆明 650224)

**摘要:**通过对5个不同龄级元江箭竹秆中维管束和导管形态结构进行观察,对韧皮纤维细胞壁厚度和层数进行分析,总结元江箭竹韧皮部纤维细胞壁的发育变化特征,建立纤维细胞壁增厚的相关模型。结果表明,元江箭竹维管束的长度和长宽比随秆龄的增长而先增大后显著减小,后生导管直径与维管束宽度随秆龄的增长而增大。细胞壁层数和厚度随秆龄的增加而增加。在成熟的元江箭竹秆中有6种纤维细胞类型,其中Type II所占比例最多。

**关键词:**元江箭竹;维管束;纤维细胞壁;纤维细胞类型;发育过程

**中图分类号:**S795.2      **文献标志码:**A      **文章编号:**1001-7461(2017)03-0225-08

## Developmental Process of the Vascular Bundles and Phloem Fiber Wall in *Fargesia yuanjiangensis*

HE Wen-zhi, WANG Shu-guang, DENG Lin, NIU Zhao-hui, ZHAN Hui\*

(College of Life Science, Southwest Forestry University, Kunming, Yunnan 650224, China)

**Abstract:** The morphological characteristics of vascular bundles and metaxylem vessels were observed in *Fargesia yuanjiangensis* culms, and the wall thickness and layers of phloem fibers were also analyzed, so as to summarize their developmental characteristics and to establish the fiber wall deposition pattern. The results showed that the length and length/width ratio of *F. yuanjiangensis* vascular bundles increased firstly with age and then decreased significantly, while the diameter of metaxylem vessels increased with age as well as the width of the vascular bundles. There were six fiber types in the mature *F. yuanjiangensis* culms, among which type II accounted for the highest proportion.

**Key words:** *Fargesia yuanjiangensis*; vascular bundle; fiber cell; fiber cell type; developmental process

竹子是世界上最重要的非木质森林产品和非一次性农业植物之一<sup>[1]</sup>。不同竹种的竹秆被广泛应用于各种经济目的,尤其是在木材缺乏的情况下,竹类植物的竹材结构性质及其生长快速、广泛分布和使用的多样性等特点使之成为不可或缺的替代者<sup>[2]</sup>。竹材解剖结构决定其物理和机械性质,对竹材的强度和使用具有重要的影响,与竹类植物的利用密切相关,因此,对竹秆解剖结构的研究受到重视<sup>[3]</sup>。随着竹秆的成熟,纤维细胞完成它们的长度生长和宽度生长,但纤维细胞壁由于逐年的次生加厚而逐年增厚形成多层壁结构<sup>[4]</sup>。竹秆内纤维细胞成熟的特

征之一是厚壁,而竹秆的高拉伸强度主要依靠纤维细胞的这种多层壁结构<sup>[5]</sup>。此外,通常认为成熟的纤维细胞是不具有活原生质体的细胞<sup>[6-7]</sup>,但也有研究认为竹纤维细胞在几个生长季节后仍具有活原生质体,能够为细胞壁持续加厚、次生壁的形成和木质化提供所需的营养物质<sup>[8-10]</sup>。除此之外,纤维细胞的直径、细胞壁厚度和细胞壁层数受其在竹秆和维管束内的位置以及秆龄而变化<sup>[10-13]</sup>。纤维细胞壁中的分层程度会受维管束内的位置和秆龄变化等影响,具有分层程度高的细胞一般在纤维鞘的外围或邻近维管束其他结构的部位,此现象在靠近韧皮部

收稿日期:2016-12-06 修回日期:2017-04-14

基金项目:国家自然科学基金(31560196)。

作者简介:何文志,男,在读硕士,研究方向:竹类植物生理。E-mail:476582685@qq.com

\* 通信作者:詹卉,女,硕士,讲师,研究方向:竹类植物。E-mail: zhanhui\_99@163.com

的纤维鞘中特别明显<sup>[13]</sup>。纤维细胞壁的加厚不仅与纤维细胞在纤维鞘的位置相关,也与纤维细胞自身的直径相关,直径越大,腔径也就越大,完成次生壁加厚所需要的时间也就越长<sup>[14]</sup>。目前,有关竹类植物纤维细胞的形态、发育及其细胞壁加厚的研究主要集中于毛竹(*Phyllostachys edulis*)、马来甜龙竹(*Dendrocalamus asper*)、云南箭竹(*Fargesia yunnanensis*)等竹种<sup>[5,15-16]</sup>,系统开展竹子纤维细胞次生壁加厚规律的报道仍较少,缺乏对不同竹种次生壁沉积模式的总结与对比研究。另外,R. J. Murphy<sup>[13]</sup>等根据纤维细胞壁层结构将 *Phyllostachys viridi-glaucescence* 的成熟秆纤维细胞总结为 4 种类型。成熟的马来甜龙竹秆纤维细胞的壁层结构有很大的异质性,根据纤维细胞壁层结构将纤维细胞总结为 6 种类型<sup>[5]</sup>,云南箭竹成熟秆分为 6 种纤维细胞类型<sup>[13]</sup>。但鲜见精确的描述纤维鞘中的纤维细胞壁层数增加模型及细胞壁加厚机制研究。元江箭竹(*F. yuanjiangensis*)又名秀叶箭竹,产于云南省元江、石屏,灌木状竹类,秆高为 3~5 m,为小型竹种<sup>[17]</sup>。通过解剖学方法对元江箭竹生长发育过程中维管束及韧皮部纤维细胞壁的发育和次生细胞壁加厚规律进行研究,总结并建立纤维细胞壁层沉积模型,可为深入理解竹的生长发育提供理论支持,为竹材的加工利用提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料

试验材料采于西南林业大学珍稀竹种园(25°03'N,102°45'E)。采 5 个不同龄级(1 个月、6 个月、12 个月、36 个月与 60 个月龄)的元江箭竹竹秆,各龄级分别取形态大小相近、无病虫害的竹秆 3 株。

1 月龄采于 2015 年 11 月 15 日,其余 4 个龄级采于 2016 年 4 月 15 日。从基部向上计数,分别从每株竹秆的第 7 节节间中部,截取约大小为 1.0×1.0×2.0 cm<sup>3</sup> 的小块为试验材料。第 7 节通常为该竹种最长节间之一。

1.2 方法

参考王曙光<sup>[18]</sup>的试验方法,将试验材料置于乙醇—甘油(1:1)软化剂软化预处理。幼嫩竹秆经用 Leica RM2165 石蜡切片机(德国莱卡)切片,其余成熟竹秆采用 Leica 滑走切片机切片。然后在 0.5%番红乙醇溶液中浸泡过夜,再置于 1%的阿利新蓝中染色 3 min。过蒸馏水、乙醇梯度脱水,中性树胶封片。

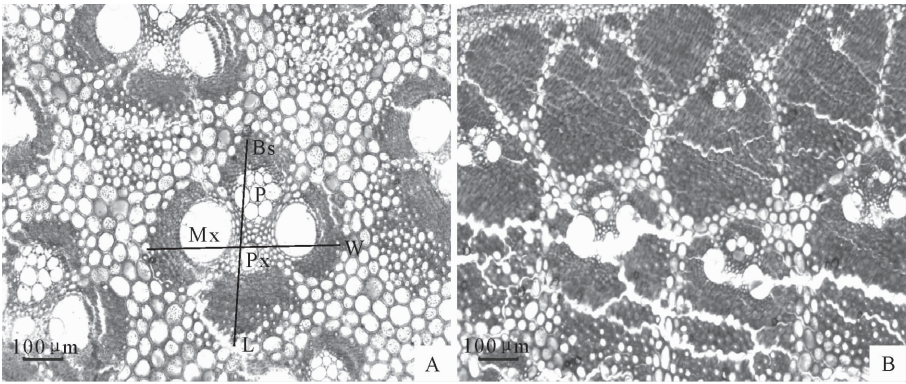
1.3 显微观测及摄影

尼康 E400 显微镜下选取秆壁从内向外的第 3 层的 3 个形状大小相近、位置靠近的完整维管束观察拍照。观察并测量维管束的长度、宽度和后生导管的直径,统计韧皮部纤维细胞壁层数和测量细胞壁的厚度。利用 Microsoft Excel 2010 和 SPSS 22.0 对数据进行分析,图像用 Microsoft Visio 2010 处理。

2 结果与分析

2.1 元江箭竹维管束的基本类型

60 月龄元江箭竹秆内壁的维管束形态稳定,单位面积内维管束的个数较外壁少,输导组织完全分化,属于开放型维管束(图 1A)。竹秆外壁的维管束属半分化型(图 1B),输导组织分化不完全,原生导管与后生导管的纤维鞘连在一起,维管束分布密集,个体较小。60 月龄竹秆内外壁维管束由内至外,维管束形态逐渐变小且分布密度增大,输导组织由完全分化到未完全分化,薄壁细胞数量逐渐减少,纤维细胞数量逐渐增多。



注:A:靠近竹壁内侧的维管束,为开放型,×20;B:靠近竹壁外侧的维管束,为半分化型,×20。Mx:后生导管;P:韧皮部;Px:原生导管;BS:维管束鞘;L:维管束长度;W:维管束宽度。

图 1 元江箭竹秆壁的维管束形态

Fig. 1 Morphology of vascular bundles in culm wall of *F. yuanjiangensis*

2.2 维管束的发育变化

不同龄级竹秆维管束的形态特征受秆龄变化的影响(表 1)。在 5 个龄级的元江箭竹秆中,维管束长度平均值的变化范围为 200.47~275.94  $\mu\text{m}$ ,平均为 234.84  $\mu\text{m}$ ;宽度平均值的变化范围为 137.63~226.35  $\mu\text{m}$ ,平均为 173.8  $\mu\text{m}$ ;长宽比平均为 1.07~1.78,总平均 1.43。

在 5 个龄级的元江箭竹秆中,维管束长度在 1~12 个月龄内增长显著,12 月龄达到最大值,为 275.94  $\mu\text{m}$ ,后随年龄的增加而减小。维管束宽度随秆龄的增加而显著增大。维管束长宽比的变化趋势与维管束长度变化趋势总体一致,先逐龄增大而后显著减小,均为 12 月龄时最大,长宽比最大值为 1.78。

元江箭竹不同龄级维管束后生导管的平均直径变化范围为 34.86~54.17  $\mu\text{m}$ (表 2)。后生导管的直径随竹秆年龄的增加而增加,不同龄级后生导管直径的最大值和最小值,也发生相同的变化,随秆龄增加而增加。

表 1 不同龄级的元江箭竹维管束的形态特征变化  
Table 1 Changes of the morphological characteristics of vascular bundles in *F. yuanjiangensis* culms with different ages

秆龄/月	长度/ $\mu\text{m}$	宽度/ $\mu\text{m}$	长/宽
1	200.47d	137.63d	1.44b
6	219.63cd	147.27cd	1.48ab
12	275.94a	164.50c	1.78a
36	247.69b	193.25b	1.36bc
60	230.47bc	226.35a	1.07c
平均值	234.84	173.8	1.43

注:同列相同字母示平均值差异不显著( $P=0.05$ ),下同。

表 2 后生导管的直径变化  
Table 2 The changes of the diameter of metaxylem vessels

秆龄/月	最大值/ $\mu\text{m}$	最小值/ $\mu\text{m}$	平均值/ $\mu\text{m}$
1	37.15	30.53	34.86c
6	38.73	31.73	35.45c
12	50.00	40.33	44.11b
36	51.25	44.91	47.84b
60	58.45	50.61	55.17a

2.3 纤维细胞壁的发育

2.3.1 细胞壁层数变化 在 1 月龄的元江箭竹韧皮部纤维鞘中,纤维细胞壁层数平均为  $1.82 \pm 0.021$  层(图 2)。此年龄段的纤维细胞类型较单一,且细胞壁层数普遍较少,大部分为 1~2 层,占总纤维细胞数的 94.29%,而细胞壁为 3~4 层的纤维细胞数量较少(5.71%),且基本靠近韧皮部,此时期尚无更多细胞壁层数的纤维细胞(图 3)。6 月龄的韧皮部纤维细胞壁层数平均为  $2.19 \pm 0.041$  层(图

2),此年龄段细胞壁为 1~2 层的纤维细胞减少到 68.72%,而 3~4 层的由原来的 5.7%大幅度增加到了 30.95%,少量(0.34%)具 5~6 层细胞壁的纤维细胞(图 3)。12 月龄的纤维细胞壁层数平均为  $2.72 \pm 0.052$  层(图 2),此年龄段的 1~2 层细胞壁的纤维细胞数量快速减少到了 39.29%,具 3~4 层细胞壁的纤维细胞由 30.95%迅速上升到 56.78%,具有 5~6 层细胞壁的纤维细胞所占比例(3.93%)有所增加,仍未出现具有更高细胞壁层数的纤维细胞(图 3)。到 36 月龄时,韧皮部纤维细胞壁层数平均为  $3.97 \pm 0.056$  层(图 2),具 1~2 层的所占比例显著下降(11%),而 5~6 层细胞壁的纤维细胞则快速增加到了 36.08%,且出现了少量具 7~8 层细胞壁的纤维细胞(3.09%)(图 3)。到 60 月龄时,韧皮部纤维细胞壁层数平均为  $4.67 \pm 0.072$  层(图 2),此年龄段的纤维细胞类型最为丰富,异质性最高。具有 1~9 层细胞壁的纤维细胞,但 1~2 层和 9+ 层的纤维细胞数量较少,分别占 6.63%和 0.31%,且多分布于靠近韧皮部或纤维鞘外围等部位,具有 3~4 层的纤维细胞数量持续下降,具有 5~6 层和 7~8 层细胞壁的纤维细胞数量则持续增加。

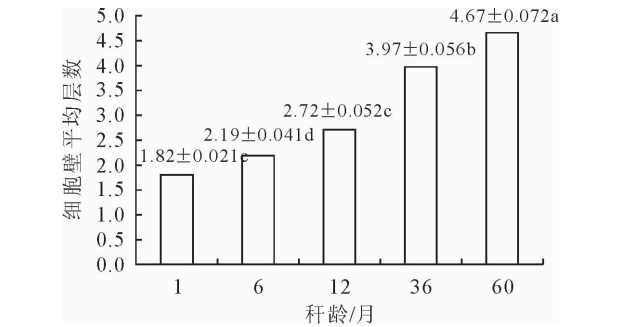


图 2 不同龄级元江箭竹韧皮部纤维细胞的细胞壁平均层数变化

Fig. 2 The changes of phloem fiber wall layers in *F. yuanjiangensis* culms with different ages

2.3.2 细胞壁厚度变化 元江箭竹 1 月龄秆韧皮部纤维鞘中靠近韧皮部及纤维鞘中央的纤维细胞首先开始加厚(图 4 A),大多数纤维细胞为 1~2 层壁,而纤维鞘外围的纤维细胞腔径较大,维持薄壁状态。在 6 月龄秆韧皮纤维鞘中,纤维鞘外围的纤维细胞仍维持薄壁状态,而纤维鞘中央的纤维细胞壁则加厚迅速,乃至完成加厚(图 4 B)。在 12 月龄秆的韧皮纤维鞘中,纤维鞘外围的纤维细胞仍具有较大的细胞腔,纤维鞘中央的纤维细胞基本完成加厚,而在紧靠韧皮部的部位可见许多大腔径的纤维细胞(图 4 C)。至 36 月龄时,元江箭竹韧皮部纤维鞘的大部分纤维细胞完成了加厚,同时许多纤维细胞的次生壁上可见纹孔道(图 4 D)。至 60 月龄时,纤维鞘



外围较多的纤维细胞仍然具有较大的腔径,未完成加厚(图 4 E),同时在紧靠韧皮部的纤维细胞中仍可见未完成加厚的纤维细胞。

总体而言,在各龄级的韧皮部纤维鞘中,首先开始加厚的多为小腔径的纤维细胞(图 4 A~C),这些小腔径的纤维细胞多位于韧皮部纤维鞘中央与内侧。纤维细胞从纤维鞘外围至韧皮部部位纤维细胞

逐渐变小,而贴近韧皮部部位的纤维细胞反而往往具有较大的腔径,该部分纤维细胞细胞壁的加厚程度或加厚速度低于或晚于纤维鞘中间部位的纤维细胞(图 4 D~E)。在各年龄段的韧皮部纤维细胞中,厚壁纤维细胞主要分布于纤维鞘中央部位,而具有大腔径的薄壁纤维细胞一般位于纤维鞘外围和贴近韧皮部部位。

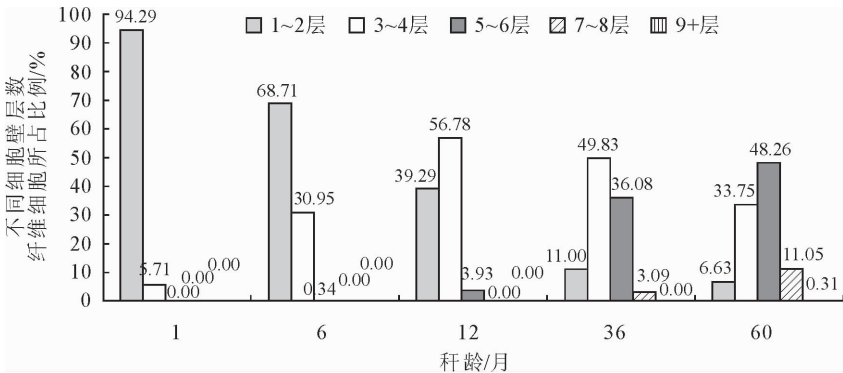
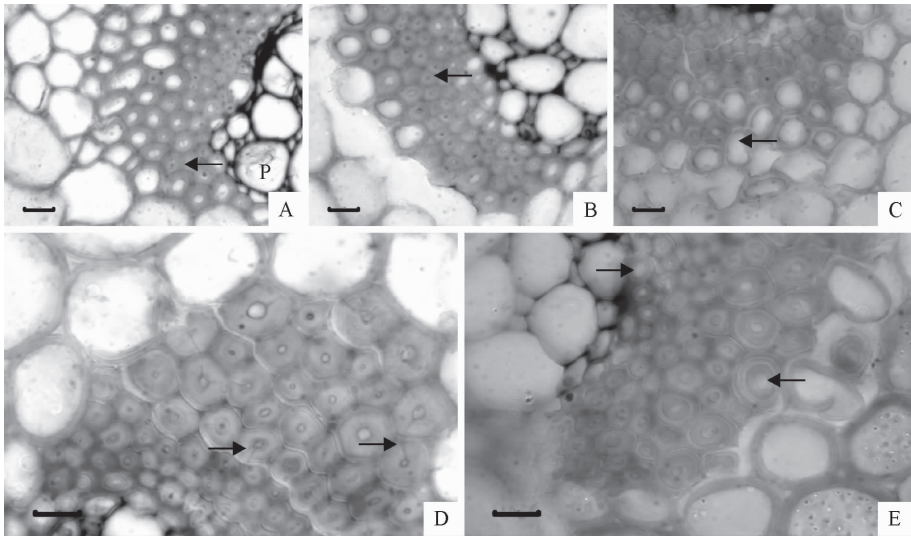


图 3 不同龄级元江箭竹秆中不同细胞壁层数的韧皮纤维细胞所占比例

Fig. 3 The percentage of phloem fibers with different wall layers in *F. yuanjiangensis* culms with different ages



注:A:1月龄秆靠近韧皮部(P)的纤维鞘,大部分纤维细胞含有1~2层细胞壁(箭头);B:6月龄秆靠近韧皮部的纤维鞘,维管束鞘中间的纤维细胞壁快速加厚(箭头);C:12月龄秆中靠近韧皮部纤维鞘,纤维鞘外围可以观察到大量具有大腔径的纤维细胞(箭头);D:36月龄秆韧皮部纤维鞘,纤维细胞壁显著增厚,次生壁上可见纹孔道(箭头);E:60月龄秆韧皮部纤维鞘,仍然可见许多大腔径的纤维细胞(箭头)。

图 4 光学显微镜下元江箭竹韧皮部不同壁厚纤维细胞的分布(×100)

Fig. 4 Distribution of fibers with different wall thickness in phloem fiber sheath of *F. yuanjiangensis* under optical microscope(×100)

元江箭竹竹笋出土到1月龄时,韧皮部纤维细胞壁平均厚度为 $0.90\pm0.018\text{ }\mu\text{m}$ ,细胞壁厚度未有超过 $2\text{ }\mu\text{m}$ 的纤维细胞(图 5),其中 $<1\text{ }\mu\text{m}$ 的占58.17%。6月龄时纤维细胞壁平均厚度为 $1.01\pm0.021\text{ }\mu\text{m}$ ,厚度 $<1\text{ }\mu\text{m}$ 和 $1\sim2\text{ }\mu\text{m}$ 的纤维细胞数量基本持平。12月龄时,细胞壁厚 $1\sim2\text{ }\mu\text{m}$ 的纤维细胞数量略高于 $<1\text{ }\mu\text{m}$ ,说明纤维细胞1a内持续加厚。从1月龄~12月龄细胞壁平均厚度增加缓慢,共增加 $0.15\text{ }\mu\text{m}$ ,暂未出现壁厚超过 $2\text{ }\mu\text{m}$ 的纤维

细胞。12月龄后,纤维细胞壁的增厚速度加快,到36月龄时,细胞壁厚度为 $1.43\pm0.030\text{ }\mu\text{m}$ ,纤维细胞壁平均增厚 $0.38\text{ }\mu\text{m}$ (图 6),细胞壁厚度 $<1\text{ }\mu\text{m}$ 的纤维细胞由47.33%显著下降到25.48%,同时出现细胞壁厚度为 $2\sim3\text{ }\mu\text{m}$ (占17.83%)和 $>3\text{ }\mu\text{m}$ (占1.28%)的纤维细胞。竹秆从36月龄继续生长到60月龄时,此阶段的细胞壁平均壁厚为 $1.59\pm0.038\text{ }\mu\text{m}$ ,增厚较缓慢,仅增加了 $0.16\text{ }\mu\text{m}$ ,其中纤维细胞壁厚度 $<1\text{ }\mu\text{m}$ 的所占比例继续下降,而壁

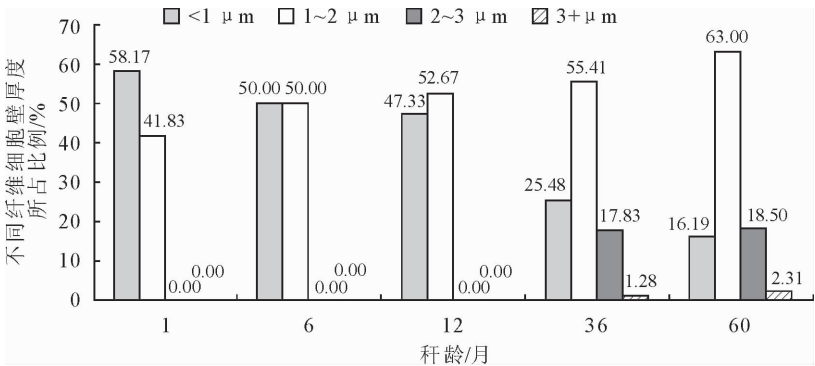


图 5 不同秆龄中各纤维细胞壁厚所占比例

Fig. 5 Percentage of fibers with different wall thickness in culms with different ages

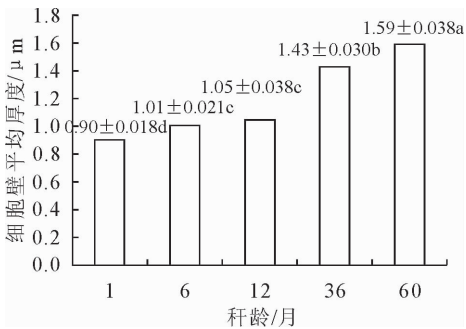


图 6 元江箭竹韧皮部纤维细胞壁厚随年龄增长的动态变化

Fig. 6 Dynamic changes of fiber wall thickness in phloem of

*F. yuanyangensis* with age

厚>1 μm 的纤维细胞数量都有不同程度的增加(图 6)。总体而言,在元江箭竹竹秆 5 个年龄段中,韧皮部纤维细胞壁厚度的变化范围在 0~3 μm,其中壁厚为 1~2 μm 的纤维细胞数量随秆龄的增加而增多,在 60 月龄秆中所占百分比最大。

2.4 细胞壁结构

纤维细胞的类型随秆龄的增加而更加丰富,细胞壁层数和厚度受秆龄影响(图 3、图 6)。通过光学显微镜对 60 月龄的元江箭竹秆韧皮部纤维观察(图 4 E),在成熟的元江箭竹秆韧皮部纤维鞘中,纤维细胞具有很大的异质性(图 3)。

根据纤维细胞壁层数和壁层宽窄分布的不同,可将纤维细胞总结为 6 种类型(图 7)。Type I 的纤维细胞壁通常包含一层窄壁层和两层宽壁层,其中靠细胞腔的内围壁层宽度明显大于细胞外围壁层宽度。Type II 与 Type I 相比,纤维细胞壁外围壁层数量增加,而 Type III 为细胞壁内围较 Type I 细胞壁内围的层数增加的纤维细胞类型。Type I-III 3 种类型的纤维细胞数量最多,主要分布于靠近韧皮部的位置。其中 Type II 的纤维细胞数量最多,约占 42.32% (图 8),其次为 Type III 和 I 类型的纤维细胞,所占比例分别约为 22.52% 和 18.61%。Type

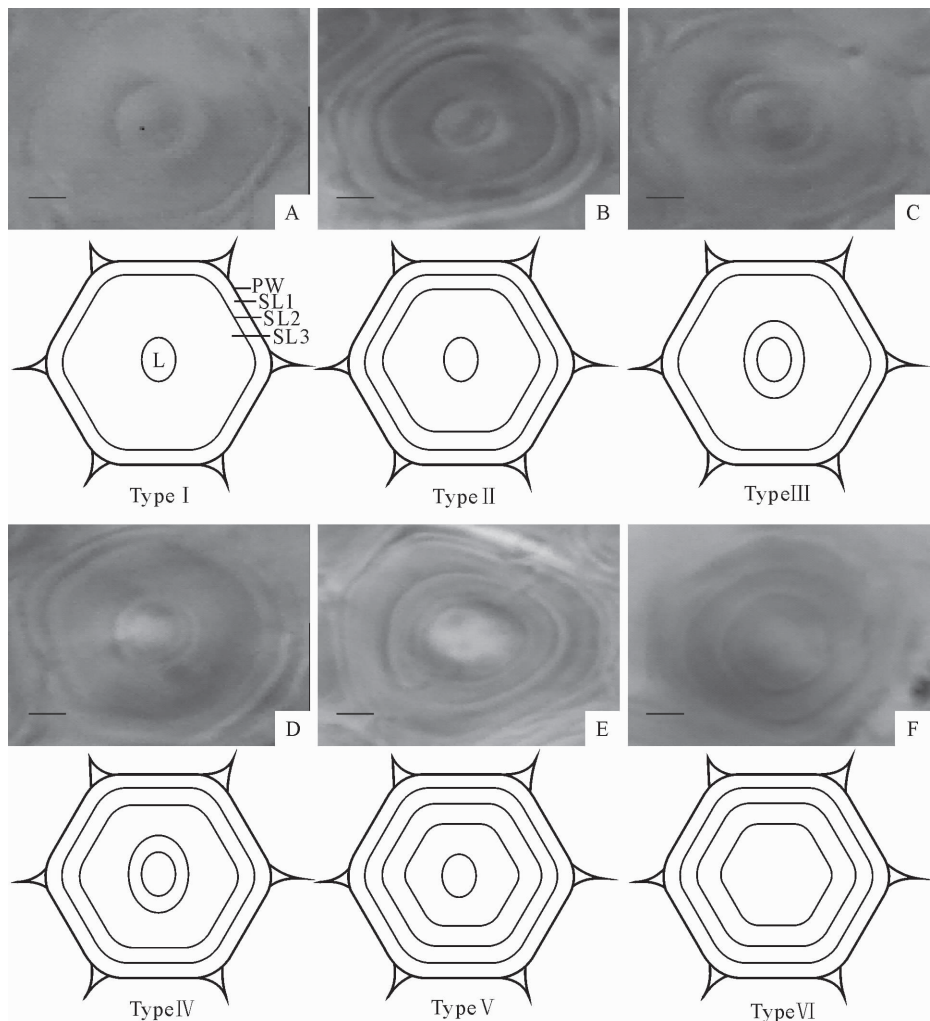
IV 纤维细胞壁层数较 Type I 显著增加。Type V 纤维细胞为纤维细胞壁充分完成加厚的纤维细胞,其纤维细胞壁的宽窄壁层均匀交替加厚。Type IV 和 Type V 2 种类型的纤维细胞数量最少,分别约占总比例的 1.98% 和 2.32%,其中 Type IV 数量更少,一般存在于韧皮部中间部位。Type VI 为细胞壁未完成加厚的纤维细胞,该类型纤维细胞通常位于纤维鞘的外围,具有较大的直径和腔径,其数量约占总比例的 12.25%,随着秆龄的增加可能最终发育成 Type V。

3 结论与讨论

3.1 维管束形态特征比较

在元江箭竹成熟秆中,维管束主要是开放型(秆内部)和半分化型(秆外部)2 种类型,与文献报道一致<sup>[14]</sup>。竹秆中维管束通常由原生导管、后生导管、韧皮部及纤维鞘组成,主要起水分和营养物质的运输及支持作用<sup>[18-19]</sup>。云南箭竹竹笋时期,竹秆中水分、矿物质等营养物质的运输主要由原生导管负责,随着竹秆的生长发育,原生导管受到挤压逐渐失去功能,后生导管取代了其在秆中的运输功能;在成熟的竹秆中,秆壁外部的维管束主要起支持作用,而秆壁中间、内部的主要起运输作用<sup>[19]</sup>。竹秆中维管束的分布密度、细胞形态及纤维的含量因在竹秆中处于不同部位而存在显著差异<sup>[20]</sup>。车筒竹(*Bambusa sinospinosa*)的维管束弦向直径和密度都是由内向外逐渐增大<sup>[21]</sup>,这与元江箭竹中观察到的现象一致,但秆龄对其是否有影响尚未阐明。

在元江箭竹秆中,维管束的长度和长宽比的变化趋势一致,即随秆龄的增加而先增加后显著下降,而维管束的宽度和后生导管的直径变化趋势一致,随秆龄的增加而增加。元江箭竹维管束受秆龄影响的形态变化,与 *Gigantochloa scoretechinii* 中维管束的变化规律一致<sup>[9]</sup>。然而云南箭竹的维管束的形



注：A：Type I；B：Type II；C：Type III；D：Type IV；E：Type V；F：Type VI。PW：初生细胞壁；SL1，SL2，SL3：次生细胞壁；L：细胞腔。

图 7 不同类型纤维细胞及其细胞壁沉积模型(×100)

Fig. 7 Different fiber types and their wall deposition models(×100)

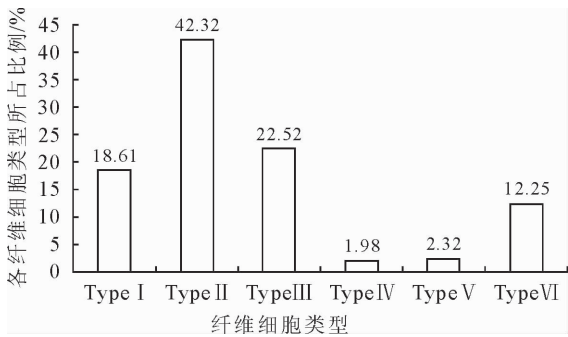


图 8 元江箭竹 60 月龄成熟竹秆中韧皮部不同纤维细胞壁的增厚类型所占比例

Fig. 8 Percentage of different fiber wall thickening types in the phloem of 60-month-old *F. yuanjiangensis* culms

态变化基本不受秆龄的影响<sup>[18-19]</sup>。不同竹种之间的这种维管束大小差异可能是由于取材不同造成的，由于不同龄级样本在取材的时候，无法在同一株竹子上取材，而不同龄级的竹子所萌发时当年气候、环境不一致会造成不同龄级的竹子直径存在差异，对

维管束形态大小的测定造成显著影响。

3.2 纤维细胞壁厚度变化

云南箭竹纤维细胞壁增厚主要发生在生长的第 1 年，其后开始增厚缓慢<sup>[18]</sup>。而毛竹纤维细胞次生细胞壁的增厚主要集中在每年的 3—6 月，细胞壁增厚主要集中在前 3 a<sup>[3]</sup>。此外，云龙箭竹(*F. papyrifera*)从 1~3 a 内，纤维细胞壁的加厚程度较为明显<sup>[22]</sup>。在元江箭竹秆维管束中，观察到韧皮部纤维细胞壁的厚度会逐龄增加，但在第 1 年内增厚并不显著，而在 1~3 a 内纤维细胞壁的增厚较为显著。因此，不同竹种纤维细胞次生壁沉积的主要发生时期并不完全一致，可能是由于竹种间差异造成的。

通过观察维管束中的纤维细胞发育动态发现，元江箭竹纤维细胞的发育还与其在纤维鞘中的分布位置和其自身直径大小相关。纤维鞘中央部位的纤维细胞壁的加厚要早于其他部位，直径小的纤维细胞壁的加厚程度要早于直径大的纤维细胞。纤维鞘中央部位的纤维细胞壁在竹秆生长发育 6 个月加

厚已基本完成,这种细胞壁快速完成加厚的现象可能与秆的机械作用有关。而在成熟的秆中韧皮部纤维鞘外围和贴近韧皮部纤维细胞壁加厚完成较缓慢,同时在已完成加厚的纤维细胞次生壁可观察到大量纹孔道,可能与物质运输有关。此外,在 60 月龄的成熟元江箭竹竹秆纤维鞘中,仍可以观察到 12.25%具有大腔径的纤维细胞(Type VI),说明此阶段元江箭竹的纤维细胞仍具有继续增厚的潜力,与文献结果一致<sup>[5,14]</sup>。

3.3 纤维细胞壁层数的变化

成熟的竹秆中可观察到具有多层细胞壁结构的纤维细胞和薄壁细胞<sup>[2,5,8-14]</sup>,竹类植物纤维细胞壁的多层结构是由宽窄层次交替构成的,且这种多层结构具有类似树木年轮的生长规律,并由细胞外向内增厚<sup>[3]</sup>;竹类植物纤维细胞壁的发育主要在 2 个阶段,第 1 个阶段主要是纤维细胞壁的发育的前 2 a,第 2 个阶段即随后的几年,细胞壁额外层数的增加<sup>[23]</sup>;纤维细胞壁的多层结构主要在秆生长的第 1 年内形成<sup>[5]</sup>。在元江箭竹生长的前 12 个月中,纤维细胞壁的层数增加并不显著,而在 36~60 月龄阶段,元江箭竹纤维细胞壁的厚度和层数均显著增加。因此,不同竹种纤维细胞次生壁的加厚规律并不一致。同时,随着秆龄的增长,元江箭竹具有不同细胞壁层数的纤维细胞类型越为丰富,其异质性越高。

云南箭竹纤维细胞壁的加厚方式主要有 2 种:细胞壁层数的增加和单层壁宽的增加<sup>[18]</sup>。在元江箭竹中,Type I-III 的纤维细胞壁层数较少,其加厚方式主要是单层壁宽的增加,而 Type V、VI 的纤维细胞具有更多的细胞壁层数,纤维细胞壁层宽稳定,推测其次生壁的加厚主要以壁层数的增加为主。

纤维细胞壁的层数变化受纤维细胞在维管束中的位置和维管束在竹壁中的位置等因素的影响<sup>[13]</sup>。与云南箭竹和毛竹中报道类似<sup>[3,14]</sup>。在元江箭竹中,位于韧皮部纤维鞘中央部位的纤维细胞要早于其他部位的纤维细胞开始细胞壁加厚并完成加厚,与前人结论一致。

3.4 韧皮部纤维细胞壁沉积模型

依据 *P. virideglaucons* 纤维细胞壁层的形态特征,将纤维细胞总结成 4 种类型方便进行识别<sup>[13]</sup>。马来甜龙竹和云南箭竹中总结了 6 种纤维细胞壁沉积类型<sup>[5,14]</sup>。在 60 月龄成熟的元江箭竹秆中,也有 6 种纤维细胞壁沉积类型,并绘出相应的细胞壁层沉积模型图。然而,不同竹种的纤维细胞类型并不完全相同,在马来甜龙竹成熟秆中未发现元江箭竹的 Type VI 纤维细胞类型,而在云南箭竹成熟秆中有此纤维细胞类型。除此之外,在元江箭竹

6 种细胞壁沉积类型中所占比例最多的 Type II,在上述 2 种竹种中未有报道,可能是由于不同竹种间的差异所造成的。不同竹种是否具有该竹种所独有的纤维细胞类型,并能否将其作为该竹种的分类识别的一个特征,需做进一步的研究。

参考文献:

[1] LYBEER B,VAN A J,GOETGHEBEUR P. Variability in fibre and parenchyma cell walls of temperate and tropical bamboo culms of different ages [J]. Wood Science and Technology, 2006,40(6): 477-492.

[2] ALVIN K L,MURPHY R J. Variation in fiber and parenchyma wall thickness in culms of the bamboo *Sinobambusa tootsik* [J]. IAWA Journal,1988,9(4): 353-361.

[3] 甘小洪,丁雨龙. 毛竹茎秆纤维发育过程中细胞壁的变化规律研究[J]. 林业科学研究,2004,21(2): 180-188.

GAN X H,DING Y L. Investigation on the variation of fiber wall in *Phyllostachys edulis* culms[J]. Forest Research,2004,21(2): 180-188. (in Chinese)

[4] WANG S G,PU X L,DING Y L,et al. Anatomical and chemical properties of *Fargesia yunnanensis* [J]. Journal of Tropical Forest Science,2011,23(1): 73-81.

[5] GRITSCH C S,KLEIST G,MURPHY R J. Developmental changes in cell wall structure of phloem fibers of the bamboo *Dendrocalamus asper* [J]. Annals of Botany,2004,94(4): 497-505.

[6] FAHN A,LESHEM B. Wood fibres with living protoplasts [J]. New Phytologist,1963,62(1): 91-98.

[7] 崔克明. 植物细胞程序死亡的机理及其与发育的关系[J]. 植物学报,2000,17(2): 97-107.

CUI K M. Mechanisms of programmed cell death and its relation to development in plants [J]. Chinese Bulletin of Botany, 2000,17(2): 97-107. (in Chinese)

[8] LIESE W. The anatomy of bamboo culms [M]. Brill; Inbar Technical Report,2002.

[9] MURPHY R J,ALVIN K L. Fibre maturation in the bamboo *Gigantochloa scortechinii* [J]. IAWA Journal, 1997, 18 (2): 147-156.

[10] MURPHY R J,ALVIN K L. Fibre maturation in the bamboo (NO. 19) [M]. London: Academic Press,1997: 93-303.

[11] 甘小洪,丁雨龙. 一种特殊的长寿细胞: 毛竹茎秆纤维细胞(英文)[J]. 云南植物研究,2008,30(2): 151-158.

GAN X H,DING Y L. A special long-lived cell: the culm fiber cell of *Phyllostachys edulis* (Gramineae) [J]. Acta Botanica Yunnanica,2008,30(2): 151-158.

[12] PARAMESWARAN N,LIEZE W. On the fine structure of bamboo fibers [J]. Wood Science and Technology, 1976,10 (4): 231-246.

[13] MURPHY R J,ALVIN K L. Variation in fibre wall structure in bamboo [J]. IAWA Journal,1992,13(4): 403-410.

[14] WANG S G,LIN S Y,PU X L,et al. Developmental changes in cell wall of bundle sheath fibers close to phloem of *Fargesia yunnanensis* [J]. Botanical Studies,2012,53(3): 353-362.



[15] 徐明,任海青,郭伟,等. 竹类植物纤维及其细胞超微结构的研究进展[J]. 经济林研究,2007,25(4): 82-89.

[16] 贺新强,王幼群,胡玉熹,等. 毛竹茎纤维次生壁形成过程的超微结构观察[J]. 植物学报,2000,42(10): 1003-1008.  
HE X Q,WANG Y Q,HU Y X,*et al.* Ultrastructural study of secondary wall formation in the stem fiber of *Phyllostachys pubescens*[J]. Acta Botanica Sinica, 2000, 42 ( 10 ): 1003-1008. (in Chinese)

[17] 易同培,史军义,马丽莎,等. 中国竹类图志[M]. 北京: 科学出版社,2008: 500.

[18] 王曙光. 云南箭竹的生物学特性研究[D]. 南京: 南京林业大学,2009: 70-86.

[19] 李培,王曙光,赵石华,等. 不同地理种源云南箭竹维管束及导管形态特征研究[J]. 竹子研究汇刊,2011,30(4): 47-51.  
LI P,WANG S G,ZHAO S H,*et al.* Morphological characteristics of vascular bundles and vessels of *Fargesia yunnanensis* among different provenances [J]. Journal of Bamboo Research,2011,30(4): 47-51. (in Chinese)

[20] 温太辉,周文伟. 中国竹类维管束解剖形态的研究初报(之一)[J]. 竹子研究汇刊,1981,3(1): 1-21.

[21] 鲁瑾,刘杏娥,汪佑宏,等. 车筒竹主要解剖特征的研究[J]. 西北林学院学报,2014 29(1): 51-54.  
LU J,LIU X E,WANG Y H,*et al.* Main anatomical characteristics of *Bambusa sinospinosa* [J]. Journal of Northwest Forestry University,2014,29(1): 51-54. (in Chinese)

[22] 唐国建,杨金梅,王曙光,等. 云龙箭竹纤维形态、化学成分及用作造纸原料可行性研究[J]. 西北林学院学报,2015,30(4): 240-245.  
TANG G J,YANG J M,WANG S G,*et al.* Fiber morphologies,chemical components of *Fargesia papyrifera* and feasibility for paper making [J]. Journal of Northwest Forestry University,2015,30(4): 240-245. (in Chinese)

[23] LIESE W,WEINER G. Ageing of bamboo culms, a review [J]. Wood Science and Technology,1996(30): 77-89.

(上接第 224 页)

山棕单纤维性状与纤维束的断裂强度、杨氏模量、断裂伸长率的相关关系均不显著表明山棕纤维的各项性状在遗传上可能是相互独立的,受不同遗传因素的控制,这些性状可以独立选择培育,进而可获得所期望的性状较好的种源。

参考文献:

[1] 李渝黔,韦贵菊,朱利军,等. 床垫用山棕纤维材料的基础研究[J]. 家具,2013,34(5): 21-28.

[2] 赵淑秋,马瑞芬,余小领. 棕榈的食用和药用价值及加工展望[J]. 江苏调味副食品,2011,28(2): 41-43.

[3] SUDIYANI Y,STYARINI DYAH,TRIWAHYUNI E,*et al.* Utilization of biomass waste empty fruit bunch fiber of palm oil for bioethanol production using pilot-scale unit [J]. Energy Procedia,2013,32: 31-38.

[4] 张同华,李晓龙,程岚,等. 棕榈纤维的性能及其应用现状[J]. 产业用纺织品,2010,28(6): 35-37.

[5] 肖兴富,李文奇,常佩丽,等. 棕榈纤维垫法恢复水库岸边植被施工技术[J]. 南水北调与水利科技,2005,3(4): 26-28.

[6] 陶佳,朱润晔,王家德,等. 棕纤维复合生物填料床净化三甲胺和臭气的研究[J]. 中国环境科学,2008,28(2): 111-115.  
TAO J,ZHU R Y,WANG J D,*et al.* Full-scale test on the treatment of trimethylamine by biofilter packed with palm fibre combined media [J]. China Environmental Science, 2008, 28 (2): 111-115. (in Chinese)

[7] 曾昭乾,朱利军. 棕榈纤维弹性材料产业现状与发展趋势[J].

中国西部科技,2006(1): 23-24.

[8] 翟胜丞. 棕榈类纤维的结构、化学、物理性能[D]. 南京: 南京林业大学,2010.

[9] ZHAI S C,LI D G,PAN B,*et al.* Tensile strength of windmill palm (*Trachycarpus fortunei*) fiber bundles and its structural implications[J]. Journal of Materials Science,2012,47(2): 949-959.

[10] SILVA F DE AE,CHAWLA N,FILHO R D DE T. Tensile behavior of high performance natural (sisal) fibers[J]. Composites Science and Technology,2008,68: 3438-3443.

[11] 李晓龙. 棕榈纤维的基本性能研究[D]. 重庆: 西南大学,2012.

[12] COROLLER G,LEFEUVRE A,DUIGOU A L,*et al.* Effect of flax fibres individualisation on tensile failure of flax/epoxy unidirectional composite [J]. Composites: Part A, 2013, 51: 62-70.

[13] BELAADI A,BEZAZI A,BOURCHAK M,*et al.* Tensile static and fatigue behaviour of sisal fibers[J]. Materials and Design,2013,46: 76-83.

[14] 郭敏. 棕榈纤维结构与力学性能研究[D]. 重庆: 西南大学,2014.

[15] 刁均艳,潘志娟. 黄麻、苎麻及棕榈纤维的聚集态结构与性能[J]. 苏州大学学报: 工科版,2008,28(6): 39-43.  
DIAO J Y,PAN Z J. The aggregation structure and mechanical performance of jute ramie and palm fibre[J]. Journal of Suzhou University: Engineering Science Edition, 2008, 28 (6): 39-43. (in Chinese)