

# 构树次生韧皮部细胞组成与形态的季节性变化

石江涛, 刘海冲, 彭俊懿, 骆嘉言

(南京林业大学 材料科学与工程学院, 江苏 南京 210037)

**摘 要:**采用光学显微切片技术和组织解离的方法, 得出构树次生韧皮部解剖构造特征, 确定主要细胞尺寸并总结其季节变化规律。结果表明, 构树的次生韧皮部由纤维细胞、薄壁细胞、筛管、乳汁管和韧皮射线等细胞类型组成。在一个生长界限内韧皮部细胞排列不规整, 顺序为: 乳汁管-韧皮薄壁细胞-筛管-韧皮纤维-筛管-韧皮薄壁细胞-乳汁管。整个韧皮部中, 具输导功能的区域比例较小, 具有明显的季节规律。筛管长度平均值为 245.3~281.6  $\mu\text{m}$ , 随生长季先减小后增大; 筛管直径平均值 42.8~67.2  $\mu\text{m}$ , 生长季内呈先减小后增大的规律, 3—9 月直径逐渐增加至最大, 11 月略有降低。韧皮纤维量大, 细胞壁厚, 形似木质部胶质木纤维。纤维长度平均值 6 377.9~7 889.3  $\mu\text{m}$ , 3—11 月中, 呈先减小再增大后减小的模式, 3 月和 7 月达到最大值, 5 月最小; 纤维宽度平均值 13.91~19.54  $\mu\text{m}$ , 在整个生长季中, 呈先增大后减小的趋势, 9 月直径最大, 3 月最小。韧皮部包括大量晶体, 多存在于薄壁细胞中, 并且具有季节规律。乳汁管平均数量 14~28 个, 呈现季节差异, 为揭示构树皮发育及其高效利用提供理论依据。

**关键词:** 构树皮; 韧皮纤维; 构树筛管; 晶体

**中图分类号:** S718.43      **文献标志码:** A      **文章编号:** 1001-7461(2019)05-0202-06

## Seasonal Changes of Cell Types and Morphology in Secondary Phloem of *Broussonetia papyrifera*

SHI Jiang-tao, LIU Hai-chong, PENG Jun-yi, LUO Jia-yan

(College of Material Science and Engineering, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, Jiangsu, China)

**Abstract:** Secondary phloem anatomy characteristics and cell morphology of *Broussonetia papyrifera* (BP) and its seasonal changes were investigated. The results showed that BP phloem consisted of fiber cell, sieve tube, parenchymal cell, laticifer and ray cells. Different type cells were misarranged in one growth area and were in the order of laticifer-parenchymal-sieve tube-fiber-sieve-parenchymal-laticifer. In the whole phloem, conducting phloem accounted small proportion and presented significant seasonal changes. The average length of sieve tube was 245.3—281.6  $\mu\text{m}$  and decreased in July and September, but slightly increased in November. The average diameter of sieve tube was 42.8—67.2  $\mu\text{m}$ , increased from March, reached the peak value at September. More fibers were found in phloem which had thick cell wall and looked like gelatinous fiber. The average length of fiber was 6 377.9—7 889.3  $\mu\text{m}$  and changed as circuitous line in growth season but the width of fiber increased from March to the peak value at September. The average width of fiber was 13.91—19.54  $\mu\text{m}$  and increased from March to September, and then slightly decreased in November. A large number of crystals were observed in phloem parenchymal tissues. The average amount of laticifer was 14—28 and its distribution also changed seasonally. This work would provide foundation to reveal the development and efficient utilization of BP phloem.

**Key words:** *Broussonetia papyrifera* bark; phloem fiber; *Broussonetia papyrifera* sieve tube; crystal

收稿日期: 2018-10-31    修回日期: 2018-12-06

基金项目: 国家自然科学基金青年项目(31600454); 江苏省高校优秀中青年骨干教师境外研修计划(2017061)。

作者简介: 石江涛, 男, 副教授, 研究方向: 木材性质与改良。E-mail: shijt@njfu.edu.cn

树木维管形成层向外分生出的次生韧皮部,承担着光合产物的输导和分配、有机物质的合成与贮存等生理功能。研究次生韧皮部的形成过程,不仅能为揭示树木生长发育机制提供原始资料,还有助于树皮资源的高效利用。半个多世纪以来,国内外学者针对松、杉、柏等针叶树种,开展了大量的韧皮部结构和发育方面的研究,明确了针叶树韧皮部的细胞结构,并存在明显的种间差异。早在1969年,K. Esau<sup>[1]</sup>综述了当时大量研究成果。2006年,R. F. Evert<sup>[2]</sup>再版的《Esau's Plant Anatomy》包含了许多韧皮部细胞分生、结构与功能。2016年,国际木材解剖者学会出版了《IAWA list of microscopic bark features》<sup>[3]</sup>。而对于阔叶树韧皮部的研究主要集中在少数树种。50年前,R. F. Evert *et al*<sup>[4]</sup>研究了椴树(*Tilia*)、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)<sup>[5]</sup>、美洲山杨(*Populus tremuloides*)<sup>[6]</sup>次生韧皮部的季节发育规律。张英伯等<sup>[7]</sup>报道了6种华北地区生长的阔叶树韧皮部形成规律;随后,张振珏等<sup>[8-9]</sup>研究了产于我国的黄檀属(*Dalbergia*)、女贞(*Ligustrum lucidum*)和白蜡树(*Fraxinus chinensis*)韧皮部的发育及季节规律。近些年来,K. Čufar *et al*<sup>[10]</sup>阐述了栗树(*Castanea sativa*)韧皮部的形成过程。赵猛等<sup>[11]</sup>、刘彩琴等<sup>[12]</sup>系统研究了漆树(*Toxicodendron vernici fluum*)不同品种的韧皮部结构与发育,提出了适宜的生漆采集工艺。王丰等<sup>[13]</sup>比较研究了几种鹅掌楸(*Liriodendron* spp.)的韧皮部结构,并总结了它们之间的进化关系。

构树(*Broussonetia papyrifera*)是桑科(Moraceae)构属(*Broussonetia*)落叶乔木,它的树皮是我国传统纸张(如宣纸)的优良抄造原料。由于该树环境适应能力强,繁殖快,生长周期短,是目前比较优势最明显的特种纸原料林树种<sup>[14-15]</sup>。此外,构树皮提取物具有一定的生物活性,是潜在的医药植物资源<sup>[16-19]</sup>。虽然早在20余年前,崔克明等<sup>[20]</sup>、魏令波等<sup>[21]</sup>研究了构树形成层细胞恢复活动中同工酶与超微结构的周期性变化。但对于构树韧皮部形成过程的细胞水平的观察尚未见报道。因此,本研究以韧皮部细胞类型与排列方式、细胞形态为主线,观察研究生长季节变化对韧皮部细胞水平的影响,为深入理解构树韧皮部的发育过程,合理利用构树韧皮资源提供科学参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 试材采集

构树取自南京林业大学北大山林场。选择3棵构树样木,平均直径17.5 cm,每2个月取样1次。

采用“回字型”取样法。取包含韧皮部、形成层和部分木质部的植物样品,迅速放入FAA固定液(90 mL 70%酒精、5 mL 30%~40%甲醛、5 mL 冰醋酸均匀混合),固定24 h以上。为避免株间差异,不同月份样品采用螺旋取样法,每次取样之间横向和竖向相隔10 cm(取样位置处于胸高处上下)。

### 1.2 显微切片制作

截取带有木质部、形成层、韧皮部的试样小块(大小为10 mm×10 mm×10 mm)排除试样内空气。然后制备石蜡切片。试材经50%、70%、85%、95%、100%酒精梯度脱水(每梯度60 min)。正丁醇透明,正丁醇1:1石蜡溶液,65℃浸蜡、纯石蜡浸渍,固定样品在模具上。Yamato REM-710滑走式切片机切片,切片厚度10 μm。二甲苯脱蜡,二甲苯1:1无水乙醇梯度复水,番红固绿、苯胺蓝和奈尔蓝染色,脱水、透明,中性树脂胶封片。用Olympus BX51荧光光学显微镜、Olympus BX41偏光光学显微镜观察切片,并使用DPC Controller和DPC Manager软件拍摄显微照片。

### 1.3 细胞形态测定

采用富兰克林离析法对韧皮细胞进行解离。取韧皮部内侧,厚度约1 mm,置于含水试管中,75℃水浴加热至试样沉底。去水加入适量冰醋酸和30%双氧水混合液(1:1, v/v),75℃解离12 h;用蒸馏水反复清洗样品至中性。加入适量蒸馏水,振荡至悬浮,滴入适量1%番红溶液,混合均匀。显微镜下拍照,用Motic Images Plus软件测量韧皮部细胞的尺寸,各类型细胞随机测定30个,取平均值,并计算标准差。

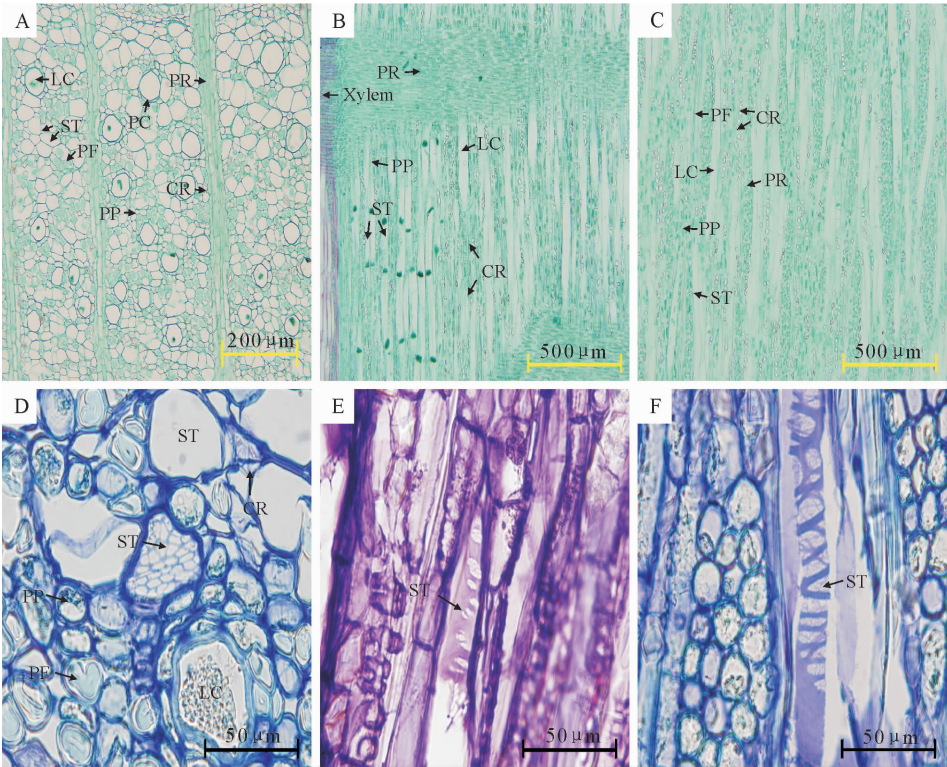
## 2 结果与分析

### 2.1 构树韧皮部细胞类型及其排列

构树韧皮部由纤维细胞、薄壁细胞、筛管、乳汁管和韧皮射线等细胞类型组成(图1A)。在横切面上,筛管分子壁薄,初期呈大圆形,生长过程中受到周围细胞的挤压多呈现出多边形、弦向排列(图1A);放大之后观察,筛板呈网状(图1D);径切面和弦切面上筛管呈纺锤形、细长中空(图1B,图1C),管间筛域密集,螺旋状(图1E,图1F)。相对于筛管,韧皮纤维细胞数多,壁厚、腔小,呈散状或数个排成弦列,宽1~2个细胞,次生壁加厚明显(图1A,图1D);径切面和弦切面上韧皮纤维细胞亦呈细长纺锤形,盲端(图1B,图1C)。与筛管相似,乳汁管壁薄,在横切面上呈大圆形,呈散状(图1A);放大后乳汁管内可见沉积物(图1D);径切面和弦切面上乳汁管亦呈细长中空管状(图1B,图1C)。韧皮薄壁

细胞纺锤形,端壁节状加厚不明显,晶体丰富(图1E),在横切面上呈饱满的圆形,面积小,星散状(图1A)。韧皮射线薄壁细胞非叠生,单列射线极少,主为多列射线,宽4~5个细胞,高20~50个细胞,同形射线(图1B,图1F)。构树韧皮部同一个生长界

限内细胞排列顺序为:乳汁管-韧皮薄壁细胞-筛管分子-韧皮纤维细胞-筛管分子-韧皮薄壁细胞-乳汁管。其中乳汁管与筛管分子垂直于韧皮射线成切线状排列。韧皮部细胞排列形式的季节差异不明显。而多数针叶材树种的韧皮部细胞排列整齐<sup>[22]</sup>。



注:A.横切面普通光学显微镜观察;B.径切面普通光学显微镜观察;C.弦切面普通光学显微镜观察;D.横切面奈尔蓝染色;E.径切面番红-奈尔蓝染色;F.弦切面奈尔蓝染色。其中,PR:韧皮射线细胞;PF:韧皮纤维细胞;PP:韧皮薄壁细胞;ST:筛管细胞;LC:乳汁管细胞;CR:晶体;PC:伴胞。

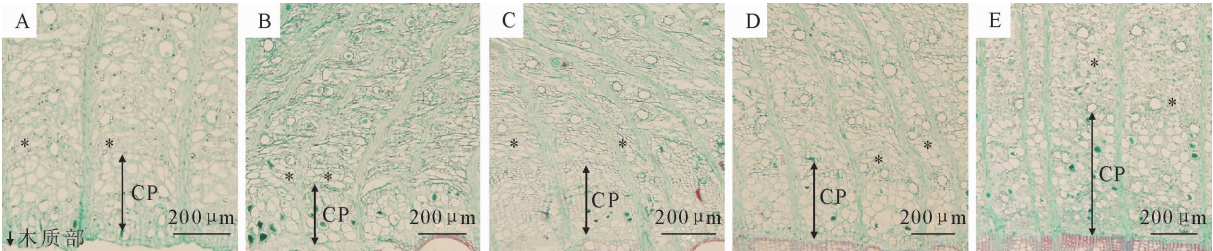
图1 构树次生韧皮部三切面普通光学显微镜图

Fig. 1 Images of optical microscope of secondary phloem anatomy of *Broussonetia papyrifera*

2.2 构树不同生长季节内功能区韧皮部的比较

构树韧皮部细胞类型在季节间并无明显差异。由于树木生长时期组织结构的特点,构树次生韧皮部由具有输导功能区和不具输导功能区组成。具输导功能的韧皮部紧靠于形成层外侧,是树木当年所产生的韧皮部组织(图2)。具输导功能韧皮部与不具输导功能韧皮部常萎缩挤压扁平的筛管为界限,

被弦向纤维带和弦向星散排列的乳汁管分隔(图2),5、7、9、11月较明显。在功能区韧皮部中,筛管细胞形态保持初始大圆形,未受周围细胞挤压变形;乳汁管处于分化期。不具输导功能韧皮部筛管被挤压变得扁平,但乳汁管呈大圆形(图2)。具输导功能韧皮部的厚度具有季节差异,可通过显微切片上测量韧皮部厚度来确定具输导功能的韧皮部<sup>[3,11]</sup>。



\* 表示被压溃的筛管。

图2 构树具输导功能(CP)韧皮部的光学显微图

Fig. 2 Conducting phloem (CP) in BP and its seasonal changes under microscope

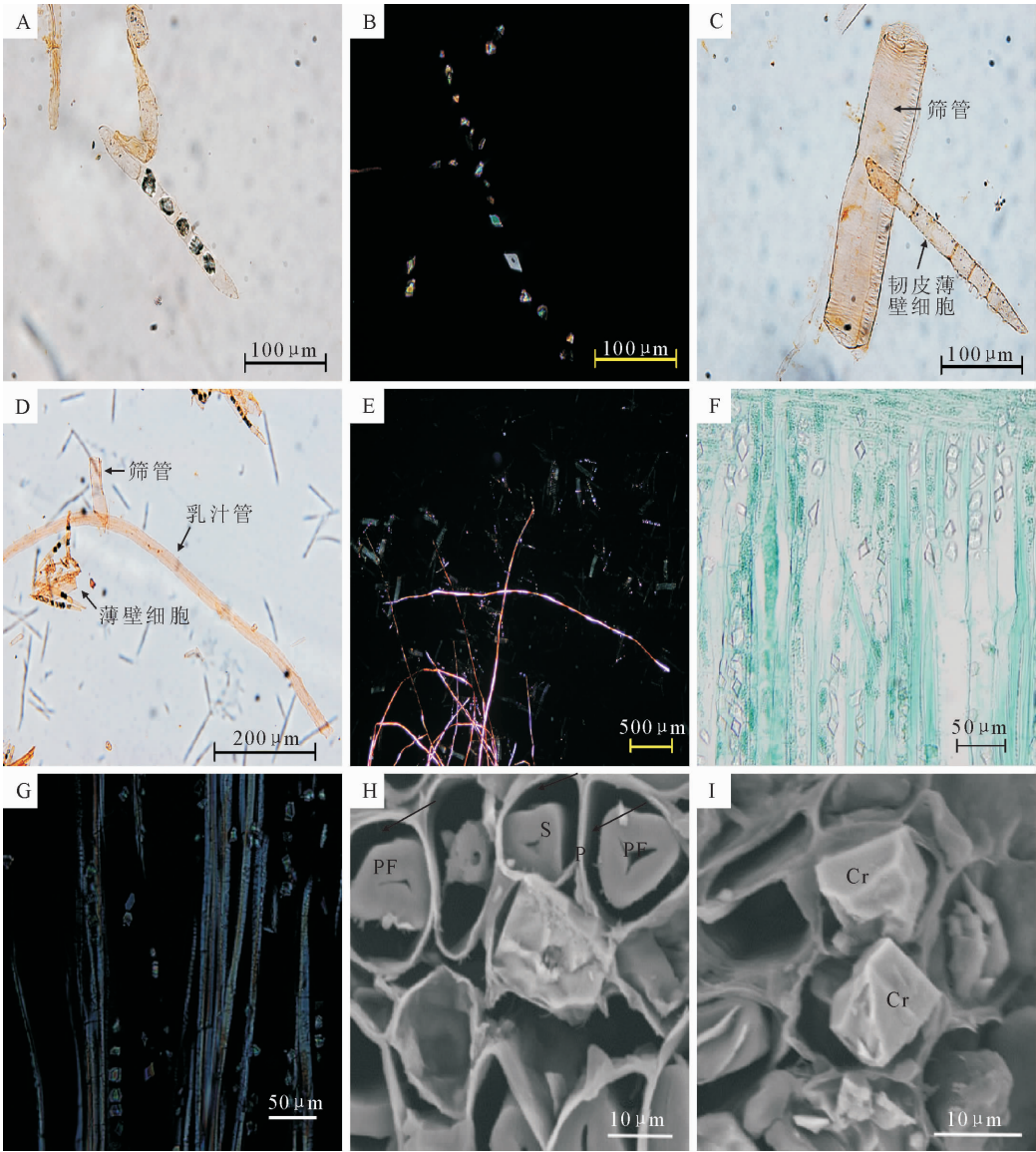


3 月为  $234.95 \pm 10.34 \mu\text{m}$ 、5 月为  $232.52 \pm 25.74 \mu\text{m}$ 、7 月为  $280.69 \pm 27.46 \mu\text{m}$ 、9 月为  $315.04 \pm 23.35 \mu\text{m}$ 、11 月为  $586.93 \pm 30.81 \mu\text{m}$ 。构树属于落叶乔木,3 月树木处于芽膨胀时期,形成层恢复活动期,韧皮部处于休眠状态,具输导功能的韧皮部包含了上一年度部分韧皮部组织。而到 5 月和 7 月,树木枝叶茂盛,形成层处于旺盛活动期,形成当年生韧皮组织,其厚度也有了明显的增大;进入 9 月和 11 月,虽然树木形成层分生能力下降,但由于整个生长季的韧皮部累积,具输导功能韧皮部厚度持续增大。随着下一个生长季的来临,筛管逐渐失去输导功能,部分被挤压变形,韧皮部逐渐失去输导功能。但是在松属(*Pinus*)、落叶松属(*Larix*)等树种

中整个生长季中都具有输导功能。欧洲白蜡树(*Fraxinus excelsior*)、美洲落叶松(*Pinus* spp.)等少数树种,冬季还保留有少量具功能的筛分子。

2.3 韧皮部细胞形态及其季节变化

构树韧皮细胞主要由筛管分子、韧皮纤维、韧皮薄壁细胞和乳汁管等细胞组成。通过解离之后观察主要细胞形态(图 3)。筛管分子形态为两端倾斜的细长管状分子,两端存在筛板,筛板为不规则网状。筛管分子壁薄,相邻的筛管分子形成联络索通过筛域连接彼此,筛管分子的细胞壁上筛域呈梯状(图 3C)。由于筛管分子只有初生壁,木质化程度不高,在偏光显微镜下不易观察。韧皮轴向薄壁细胞常与筛管相伴而生。轴向薄壁细胞细长,未木质化,分隔



注: A. 韧皮薄壁细胞光学显微镜图; B. 2 韧皮薄壁细胞偏光显微镜图; C. 筛管和韧皮薄壁细胞光学显微镜图; D. 乳汁管光学显微镜图; E. 韧皮纤维偏光显微镜图; F. 韧皮部 11 月径切面光学显微镜图; G. 韧皮部 11 月弦切面偏光显微镜图; H. 韧皮纤维 11 月 SEM 图; I. 晶体 11 月 SEM 图。白色箭头为韧皮纤维细胞的初生壁与次生壁分离; PF: 韧皮部纤维, S: 次生壁, P: 初生壁, Cr: 晶体。

图 3 构树韧皮细胞形态

Fig. 3 The phloem cells of *B. papyrifera*

成室,每一个室都含有单一晶体或者其他物质,在普通光学显微镜下晶体颜色黑灰色(图 3A),而在偏光显微镜下晶体色彩各异(图 3B)。根据细胞内含物的不同,将韧皮薄壁细胞分为含晶薄壁细胞和不含晶薄壁细胞<sup>[23]</sup>。构树轴向韧皮薄壁细胞中存在大量晶体,晶体多为菱形(Prismatic crystals)(图 3F,图 3G,图 3I),晶体数量具有季节规律,据推测多为含钙无机质<sup>[24]</sup>。构树的韧皮纤维末端尖锐,厚壁,在偏光显微镜下双折射现象明显。在横切面上,构树韧皮纤维次生壁与初生壁脱离明显(图 3H),该显微结构类似应拉木中的胶质木纤维(Gelatinous fibers)。构树的乳汁管为无节乳汁管,细胞壁为初生壁,较厚。乳汁管是由单个细胞发育而来,通常在其端部有分支,未木质化。韧皮纤维的次生壁加厚过程主要出现在 9 月以后(结果未呈)。

筛管是树木生长中光合产物的输导细胞,供应非光合组织的物质代谢和能量需求。韧皮纤维是构树皮工业利用的基本细胞类型。因此,本研究测定了筛管和韧皮纤维细胞形态与尺寸,并揭示其季节变化模式。筛管分子长度在 3 月和 5 月时较大,平均约为 280 μm,随着生长季筛管分子长度略有降低,7 月和 9 月分别为 245 μm 和 251 μm,11 月时又有增大。筛管分子直径在 3 月至 9 月生长季中逐渐

增大,9 月达到最大值,为 67. 25±8. 2 μm;11 月时筛管直径相比 9 月有较明显减小。3 月时筛管分子直径最小,为 42. 8±9. 3 μm。与漆树<sup>[11]</sup>相比,构树筛管直径较大。构树韧皮纤维末端尖锐,细胞壁厚而胞腔狭窄。在 3 月至 11 月的生长季中,韧皮纤维长度先减小后增大再减少的规律,而其宽度先增加后减少。纤维长度的最大值出现在 3 月,约为 7 889. 3 μm;最小值出现在 5 月,为 6 377. 95 μm。纤维宽最大值出现在 9 月,19. 54±4. 9 μm;3 月宽度最小,为 13. 91±5. 2 μm。所以,3 月纤维长宽比最大。构树韧皮纤维量大,细胞壁厚,形似木质部胶质木纤维。类胶质韧皮纤维在非洲箭毒木(*Antiaris africana*)、黑椰豆木(*Brya ebenus*)、花榈木(*Pterocarpus marsupium*)等树种也有记载<sup>[3]</sup>,A. Crivellaro 等<sup>[25]</sup>认为韧皮类胶质木纤维比较常见,其功能类似应拉木中的胶质木纤维<sup>[26]</sup>。此外,韧皮纤维的尺寸也与树龄有一定关系<sup>[27]</sup>。测定单位面积上乳汁管的数量发现,树木生长旺盛的 5 月、7 月和 9 月均有较多的乳汁管,3 月和 11 月树木生长缓慢时期乳汁管数量较少(表 1)。构树乳汁管数量和分布呈现季节差异,这与赵中奇<sup>[28]</sup>对橡胶树乳汁管的研究结果相一致。

表 1 韧皮部细胞尺寸的季节变化(平均值±标准差)  
Table 1 Seasonal changes of cell size in phloem(mean±SD)

名称	3 月	5 月	7 月	9 月	11 月
筛管长度/μm	280. 4±35. 6	281. 6±32. 5	245. 3±34. 1	251. 2±41. 8	277. 6±38. 9
筛管直径/μm	42. 8±9. 3	63. 8±7. 7	65. 17±6. 0	67. 2±8. 2	58. 8±9. 6
韧皮纤维长度/μm	7889. 3±632. 2	6377. 9±781. 0	7486. 5±685. 5	7475. 9±552. 7	6416. 3±868. 1
韧皮纤维宽度/μm	13. 91±3. 01	16. 26±3. 08	17. 58±3. 01	19. 54±1. 94	14. 71±1. 80
韧皮纤维长宽比	567. 2±65. 3	392. 2±49. 8	425. 8±53. 2	382. 6±44. 1	436. 2±35. 6
乳汁管数量/(个·mm <sup>-2</sup> )	14±3	21±2	28±4	27±2	19±3

3 结论与讨论

构树次生韧皮部由纤维细胞、薄壁细胞、筛管、乳汁管和韧皮射线等细胞类型组成。生长季初期,筛管分子壁薄,大圆形;随生长时间延长,早期形成的筛管位置逐步外移,并被挤压变形。筛管细胞壁的增厚过程主要出现在生长季后期。韧皮纤维细胞数多,壁厚,腔小。韧皮薄壁细胞纺锤形,晶体丰富,星散状。韧皮射线细胞非叠生,单列射线极少,主为多列射线,宽 4~5 个细胞,高 20~50 个细胞,同形射线。乳汁管壁薄,整个生长季中呈大圆形,星散状。在一个生长界限内韧皮部细胞排列不规整,顺序为:乳汁管-韧皮薄壁细胞-筛管-韧皮纤维-筛管-韧皮薄壁细胞-乳汁管。

构树整个次生韧皮部中,具输导功能的区域比例较小,有明显的季节规律。具输导功能韧皮部宽度的季节变化主要是新韧皮部的产生于老韧皮部的破坏速率的季节差异引起的。在 5 月到 11 月期间,具输导功能韧皮部厚度累积增大,11 月达到最大值。随后当年早期形成的韧皮部逐渐失去输导功能。构树次生韧皮部细胞形态季节变化明显。细胞形态尺寸在生长季节内是一个动态变化过程。筛管长度在整个生长季中呈先减小后增大的规律;直径在 3—9 月逐渐增加至最大,11 月略有降低。韧皮纤维量大,细胞壁厚,形似木质部胶质木纤维。韧皮纤维长度在 3—11 月中,呈先减小再增大后减小的模式,3 月和 7 月达到最大值,5 月最小;纤维宽度在整个生长季中,呈先增大后减小的趋势,9 月直径最

大,3 月最小。薄壁细胞中晶体丰富,具有季节规律。乳汁管数量和分布呈现季节差异。

参考文献:

[1] ESAU K. The phloem [M]. Berlin & Stuttgart:Gebrüder Borntraeger,1969.

[2] EVERT R F. Esau's plant anatomy:meristems,cells,and tissues of the plant body;their structure,function,and development [M]. The 3rd ed. New Jersey:Published by John Wiley Sons,Inc. Hoboken,2006.

[3] ANGYALOSSY V,PACE M R,EVERT R F,*et al.* IAWA list of microscopic bark features [J]. IAWA Journal,2016,37(4):517-615.

[4] EVERT R F,MURMANIS L. Ultrastructure of the secondary phloem of *Tilia*[J]. American Journal of Botany,1965,52:95-106.

[5] DERR W F,EVERT R F. The cambium and seasonal development of the phloem in *Robinia pseudoacacia* [J]. American Journal of Botany,1967,54,147-153.

[6] DAVIS J D,EVERT R F. Seasonal development of the secondary phloem in *Populus tremuloides* [J]. Botanical Gazette,1968,129:1-8.

[7] 张英伯,郑槐明,龙瑞之,等. 八种华北树木形成层活动及韧皮部与木质部形成的研究[J]. 林业科学,1982,18(4):366-379,451-453.

[8] 张振珏,陈忠仁,张永田. 黄檀属两种树木形成层的活动周期和次生韧皮部的季节变化[J]. 植物学报,1994,36(4):300-304,332.

[9] 张振珏,林锦仪,张永田. 女贞和白蜡树的树皮结构及次生韧皮部发育的季节变化[J]. 热带亚热带植物学报,1994,2(3):28-33.

[10] ČUFAR K,CHERUBINI M,GRICAR J,*et al.* Xylem and phloem formation in chestnut (*Castanea sativa* Mill.) during the 2008 growing season [J]. Dendrochronologia,2011,29,127-134.

[11] 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.

[12] 刘彩琴,赵猛,魏朔南,等. 陕西 4 个漆树品种外部形态及次生韧皮部结构的比较[J]. 西北植物学报,2010,30(2):0269-0274.

LIU C Q,ZHAO M,WEI S N,*et al.* Comparative anatomy of secondary phloem and morphology among 4 varieties of *Toxicodendron vernicifluum* in Shaanxi [J]. Acta Bot. Boreal. - Occident. Sin. ,2010,30(2):0269-0274. (in Chinese)

[13] 王丰,潘彪,李伊乐,等. 鹅掌楸属 3 个树种次生韧皮部显微构造的比较[J]. 南京林业大学学报:自然科学版,2013,37(5):113-118.

WANG F,PAN B,LI Y L,*et al.* Comparison of micro-structure of secondary phloem in *Liriodendron*[J]. Journal of Nanjing Forestry University: Natural Sciences Edition,2013,37(5):113-118. (in Chinese)

[14] QU L,TIAN M,GUO X,*et al.* Preparation and properties of

Natural cellulose fibres from *Broussonetia papyrifera* (L.) Vent. Best [J]. Fibres & Textiles in Eastern Europe,2014,4(106):24-28.

[15] 魏媛,喻理飞. 一年生构树幼苗对水分胁迫的生理响应[J]. 西北林学院学报,2010,25(4):40-44.

WEI Y,YU L F. Physiological response of one-year-old *Broussonetia papyrifera* seedlings to water stress [J]. Journal of Northwest Forestry University,2010,25(4):40-44.

[16] XU M L,WANG L,HU J H,*et al.* Antioxidant activities and related polyphenolic constituents of the methanol extract fractions from *Broussonetia papyrifera* stem bark and wood [J]. Food Sci. Biotechnol. ,2010,19(3):677-682.

[17] GUO F J,FENG L,HUANG C,*et al.* Prenylflavone derivatives from *Broussonetia papyrifera*, inhibit the growth of breast cancer cells in vitro and in vivo[J]. Phytochemistry Letters,2013,6:331-336.

[18] WANG L,SON H J,XU M L,*et al.* Anti-inflammatory and anticancer properties of dichloromethane and butanol fractions from the stem bark of *Broussonetia papyrifera*[J]. J. Korean Soc. Appl. Biol. Chem. ,2010,53(3):297-303.

[19] 李维英,苏印泉,孙润仓,等. 光叶楮叶成分测定与分析[J]. 西北林学院学报,2007,22(3):141-143.

LI W Y,SU Y Q,SUN R C,*et al.* Determination and analysis of leaf composition of *Broussonetia papyrifera*[J]. Journal of Northwest Forestry University,2007,22(3):141-143.

[20] 崔克明,罗海龙,李举怀,等. 构树形成层的恢复活动及其过氧化物同工酶的变化[J]. 植物学报,1993,35(8):580-587.

[21] 魏令波,林金星,蔡雪. 构树形成层细胞超微结构的周期性变化[J]. 应用基础与工程科学学报,1995,3(3):3270-329.

[22] 王乃雯. 针叶树次生韧皮部构造特征的比较研究[D]. 南京:南京林业大学,2014.

[23] KOTINA E L,STEPANOVA A V,OSKOLSKI A A,*et al.* Crystal types and their distribution in the bark of African genistoid legumes (Fabaceae tribes Sophoreae,Podalyrieae,Crotalarieae and Genisteae) [J]. Botany Journal of Linnea Society,2015,178:620-632.

[24] HE H,BLEBY T M,VENEKLAAS E J,*et al.* Morphologies and elemental compositions of calcium crystals in phyllodes and branchlets of *Acacia robeorum* (Leguminosae: Mimosoideae) [J]. Annals Botany,2012,109:887-896.

[25] CRIVELLARO A,SCHWEINGRUBER F H. Stem anatomical features of dicotyledons; xylem, phloem, cortex and periderm characteristics for ecological and taxonomical analyses [M]. Remagen-Oberwinter, Germany, Kessel Publishing House,2015.

[26] TOMLINSON P B. Development of gelatinous (reaction) fibers in stems of *Gnetum gnemon* (Gnetales) [J]. American Journal of Botany,2003,90,965-972.

[27] 廖声熙,李昆,杨振寅,等. 不同年龄构树皮的纤维、化学特性与制浆性能研究[J]. 林业科学研究,2006,19(4):436-440.

[28] 赵中奇. 巴西橡胶树在不同生态条件下乳汁管发育的研究[J]. 生态学杂志 1987,6(4):1-3.