

空心莲子草根中异常结构及不定芽的发育解剖学研究

娄远来¹, 王庆亚², 邓渊钰³, 魏 岚²

(1. 南京农业大学农业部农业病虫害监测与治理重点开放实验室, 江苏南京 210095; 2. 南京农业大学生命科学院, 江苏南京 210095; 3. 江苏省农业科学院植物保护研究所, 江苏南京 210014)

摘要: 运用光镜和扫描电镜的方法, 观察了空心莲子草根的结构及不定芽的结构, 结果表明: 根的初生木质部为二原型、三原型和四原型; 初生结构和早期次生结构正常, 异常的次生生长是由于次生韧皮部外侧发生的额外形成层所致, 后一轮额外形成层起源于前一轮向外产生的薄壁细胞, 结合组织为发达的薄壁细胞, 二至四轮三生维管束排成整齐的同心环类型, 不定芽主要起源于异常根的额外形成层, 芽外有二至三轮鳞片, 其内着生许多毛状物。

关键词: 空心莲子草; 三生结构; 不定芽; 解剖学

中图分类号: Q944 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2004)02-0125-03

The developmental anatomical study on anomalous in the root and adventitious buds of *Altemanthera philoxeroides*

LOU Yuan-lai¹, WANG Qing-ya², DENG Yuan-yu³, WEI-lan²

(1. Key Laboratory of Monitoring and Management of Plant Diseases and Insects, Ministry of Agricultural, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 2. College of Life Science, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 3. Institute of Plant Protection, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China)

Abstract: The structures of the root and adventitious bud of *Altemanthera philoxeroides* have been observed with light microscopy and electro-microscopy. The results showed that the primary xylem of the root is diarch, triarch and tetrarchy; the primary and early secondary structures are normal. The anomalous secondary thickening results from supernumerary cambium derived from the outmost elements of secondary phloem. The following supernumerary cambium initiates in the parenchyma derived from the outmost immediate preceding ring. The connective tissues are developing parenchyma with two-four regular and concentric rings of collateral tertiary bundles. Adventitious bud mainly originates from the supernumerary cambium of the anomalous root. There are two or three rings scales outside the bud, within which many hair-like things are insertional.

Key words: *Altemanthera philoxeroides*; tertiary structure; adventitious bud; developmental anatomy

空心莲子草(*Altemanthera philoxeroides*), 又名水花生, 为外来杂草, 50年代上海和浙江从国外引种作为青饲料。它的繁殖为典型的克隆繁殖, 地

下异常生长的肉质根上能产生大量的不定芽, 由不定芽产生许多植株, 适合水生和旱生, 现已逃逸而成为极难防除的恶性杂草(娄远来等, 2002)。目前, 对

收稿日期: 2003-05-26 修订日期: 2003-09-24

作者简介: 娄远来(1962-), 男, 江苏兴化人, 博士生, 副研究员, 多年从事杂草的研究和治理工作。

空心莲子草的研究主要为生物学特性(张格成, 1993)、分布(谭万忠, 1994)、不同生境叶的解剖(张彪, 2001)以及生物和化学防除(王韧等, 1988; 姚东瑞, 1997)等方面, 关于它根的正常结构的形成过程以及不定芽的结构, 至今尚未见有系统报道, 笔者对空心莲子草根的异常结构及不定芽的发生进行了解剖学研究, 旨在为空心莲子草的防除提供科学依据。

1 材料方法

研究材料于2001~2002年分数次采自江苏省农业科学院附近顾家营村。取材部位为空心莲子草的地下不定根和不定芽。FAA固定, 爱氏苏木精整染, 常规石蜡切片, 厚度6~8 μm, OLYMPUS BH-2显微镜下观察并摄影, 扫描电镜观察是将空心莲子草的不定芽粘贴在扫描电镜样品台上, 真空喷金镀膜, 最后在S-450型扫描电镜下观察并摄影。

2 观察结果

2.1 初生和次生结构

空心莲子草根的初生结构有表皮、皮层和中柱三部分组成(图版 I : 2)。表皮为一层细胞, 皮层由5~8层薄壁细胞组成, 细胞排列呈放射状, 有明显的细胞间隙, 皮层最内的一层排列紧密, 有凯氏带增厚。中柱由中柱鞘、初生木质部和初生韧皮部和薄壁细胞构成。中柱鞘为一层薄壁细胞, 不定根则起源于中柱鞘细胞, 在不定根附近常产生不定芽。初生木质部为二原型、三原型、四原型, 常为三原型, 辐射排列(图版 I : 1~3)。

在根发育到0.1 mm左右时, 可以观察到维管形成层和木栓形成层活动(图版 I : 3)。位于初生木质部和初生韧皮部之间的薄壁细胞特化成维管形成层的一部分, 维管形成层向内产生次生木质部, 向外产生次生韧皮部, 次生木质部远远多于次生韧皮部, 在周皮形成时, 中柱鞘细胞首先分裂形成2~3层细胞, 内层裂变为维管形成层一部分, 外层特变为木栓形成层, 向外产生4~5层的木栓层, 向内产生大的薄壁细胞构成的栓内层, 共同构成周皮, 此时, 表皮和皮层逐渐解体脱落, 根的中央为维管柱, 次生的维管组织被宽大的射线分隔成2~3束。次生木质部主要由导管、木纤维和少量薄壁细胞组成, 次生韧皮部由筛管、伴胞和韧皮薄壁细胞组成(图版 I : 4)。

2.2 三生构造

空心莲子草根除具有双子叶植物正常的初生和次生结构外, 还有由额外形成层分化产生的三生构造。以后, 由额外形成层分化产生多轮三生维管束和它们之间的薄壁结合组织。

2.2.1 额外形成层的产生 当根的直径约为0.2 mm时, 维管形成层逐渐停止活动, 在次生结构分化近完成时, 首先位于次生韧皮部外侧的薄壁细胞进行反分化, 经不定向分裂产生不整齐的细胞群。其中的某些细胞进行平周分裂形成额外形成层片段, 额外形成层初期呈不连续的弧状, 一般不连成一环(图版 I : 4)。以后额外形成层片段沿韧皮部外缘侧向延伸, 随后次生射线外方的薄壁细胞也转变为额外形成层, 额外形成层最初分裂的细胞尚未分化, 构形成层区, 以后逐渐分化产生第一轮三生结构(图版 I : 5)。切向纵切面上, 额外形成层细胞呈纺锤状, 叠生排列(图版 I : 6)。

2.2.2 三生维管束的形成 额外形成层首先向内向外分裂产生6~10层薄壁组织, 随后其中的局部区域的细胞开始分化, 向外产生三生韧皮部和向内产生三生木质部, 形成外韧型的三生维管束。三生木质部常由多个导管、导管四周的少量木纤维、木薄壁细胞组成; 三生韧皮部由筛管、伴胞、韧皮薄壁细胞组成。在三生维管束之间的额外形成层向内外两侧只产生薄壁组织细胞。这些细胞进一步长大形成三生维管束之间的径向薄壁结合组织, 最后形成了第一轮三生维管束(图版 I : 5)。当第一轮三生维管束分化接近完成、根的直径为0.4~0.6 mm时, 由第一轮额外形成层衍生的最外方基本组织细胞中某些部位的细胞产生第二轮额外形成层(图版 I : 7)。第二轮额外形成层进行平周和垂周分裂, 向内外两侧分别产生多层基本组织细胞。其中向内产生的基本组织细胞分化为第一轮和第二轮三生维管束之间的切向薄壁结合组织, 然后以同样的方式产生第二轮三生维管束及其间的径向薄壁结合组织。在异常维管束中, 薄壁组织细胞数量较少, 由于额外形成层不是同步发生, 所以, 同一轮中各个三生维管束处在不同的发育阶段。额外形成层的发生和活动可重复多次, 由于不断地分裂和分化可形成第三轮、第四轮的三生维管束(图版 I : 8)。空心莲子草根上部中最多可达四轮, 其三生结构属整齐的同心环状类型其间由薄壁结合组织细胞将三生维管束分隔开。

在空心莲子草的生长过程中, 根的加粗主要依

靠三生结构中各种组织的产生,特别是薄壁结合组织细胞数目的增多及体积的增大。空心莲子草根中三生维管束的轮数,随根的个体发育而增加,各相对部位的三生维管束轮数相对稳定;在同一生长期同一根中相应的不同部位,三生维管束的轮数一般是不同的,越靠近根上部,三生维管束的轮数越多,越靠近根下部,轮数越少;但外轮三生维管束数均多于其相邻的内轮。

2.3 不定芽的形态结构

空心莲子草的肉质根上可以产生许多不定根和不定芽,据统计,在直径为 1.2 cm 的肉质根上,每 10 cm 长平均有不定根 15 条,不定芽 6 个,由不定芽形成地上植株,每个不定芽的边上常形成 2 条不定根。肉质根上的不定芽比不定根发生迟,它起源于根中的维管形成层或额外形成层,由维管形成层或额外形成层细胞活动产生不定芽原基,以后不定芽原基进行细胞分裂、分化逐渐形成不定芽(图版 I:9),穿出根的皮肤和表皮,形成外生芽(图版 I:10,11)。不定芽由 1~2 层鳞片包裹,每层鳞片 2 枚,鳞片内有大量的毛状物,保护着幼芽(图版 II:12~19),以后生长锥不断生长,鳞片脱落,又形成植株。

3 讨 论

3.1 关于三生结构的组织起源问题

对三生结构的组织起源,有不同的观点,一种观点把额外形成层、副形成层、三生形成层、次生形成层作为相同的三生分生组织,把其产生的结构称为三生结构(陈机,1992;卫云等,1997)。也有把最初的额外形成层当作次生分生组织,产生次生构造;以后相继产生的额外形成层当作三生分生组织,产生三生构造(茹科夫斯基,1953)。此外,还有把全部的额外形成层都当作次生分生组织,把根中的三生结构称为异常的次生结构(张泓,1988;伊稍,1982)。我们认为,把分生组织分为原生、初生、次生和三生分生组织 4 类比较合理。因此,把产生和分化晚于形成层、由次生构造中薄壁组织细胞反化产生的分生组织归为三生分生组织,把产生的结构称三生结构更合适些。

3.2 额外形成层的活动式样和维管束轮数

额外形成层的活动式样曾有不同报道(胡正海等,1993)。主要有以下几种类型:(1)由一个分生组

织区单向活动,向内产生结合组织和三生维管束;(2)由一个分生组织区持续活动,向内产生木质部和结合组织,在分生组织区内形成韧皮部。当木质部韧皮部之间的分生组织细胞停止分裂,分成厚壁或薄壁细胞之后,韧皮部外侧的分生组织细胞重复上述的分生活动;(3)多轮形成层参与三生生长,每一轮形成层向内产生木质部和结合组织,向外产生韧皮部和结合组织。而新的形成层在前个形成层向外分化的薄壁组织中产生。空心莲子草根中额外形成层的发生与活动方式属于第三种类型。

空心莲子草根的三生结构属于整齐的同心环状类型,其分化方向离心式,其根中三生维管束轮数随个体生长发育而增加,但并非同步进行,在一定生长期其轮数保持不变,根中薄壁结合组织占的比例大,根的加粗与三生结构中薄壁结合组织中细胞数目的增加及体积的增大有很大关系。

3.4 空心莲子草根的解剖特征与营养繁殖能力的关系

研究表明,空心莲子草的根不仅进行正常的初生和次生生长,而且还产生异常的三生结构,在三生结构中,含有大量的径向和切向的薄壁结合组织,这些结构特点可以使水分和营养物质能够迅速地疏导,并且将营养物质贮藏在地下的薄壁细胞结合组织中,因此当地下的肉质根即使互相切断,也可以有足够的营养供给不定芽的生长,为不定芽的发育提供了充分的营养,这是水花生难以防除的重要原因之一(水花生的肉质根上不定芽较多,每 10 cm 根上有 6 个不定芽,15 条不定根,说明植株的吸收能力强,促进了地上部分的光合,同时也促进了地下部分的积累,使其具有很强的克隆繁殖能力)。所以在空心莲子草根中额外形成层开始发生活动时,即在 8 月底之前采取防除措施,无疑对控制空心莲子草的繁殖能力有重要意义。对已形成了肉质根的,在防除上应该在肉质根营养将要耗尽,新的肉质根还没有形成时铲除,效果较好,因为该时期产生不定根、不定芽的能力相对较弱。

参 考 文 献:

- 陈 机. 1992. 植物发育解剖学(上册)[M]. 济南: 山东大学出版社, 52-60.
胡正海, 张 泓. 1993. 植物异常结构解剖学[M]. 北京: 高等教育出版社, 80-85.

(下转第 138 页 Continue on page 138)

- 转化系统建立研究初报[J]. *Guihaia*(广西植物), 20(1): 47-51.
- Hooykaas PJJ, Beijersbergen AGM. 1994. The virulence system of *Agrobacterium trmefaciens*[J]. *Annu Rev Phytopathol*, 32: 157-179.
- Hidaka T, Omura M. 1993. Transformation of citrus protoplasts by electroporation[J]. *J Japan Soc Hort Sci*, 62: 371-376.
- Hidaka T, Omura M, Ugaki M, et al. 1990. Agrobacterium-mediated transformation and regeneration of *Citrus* spp. from suspension cells[J]. *Japan J Breed*, 40: 199-207.
- Kaneyoshi J, Kobayashi S, Nakamura Y, et al. 1994. A simple and efficient gene transfer system of trifoliolate orange (*Poncirus trifoliolate* Raf.)[J]. *Plant Cell Rep*, 13: 541-545.
- Kobayashi S, Uchimiya H. 1989. Expression and integration of a foreign gene in orange (*Citrus sinensis* Osb.) protoplasts by direct DNA transfer[J]. *Jpn J Genet*, 64: 91-97.
- Lessl M, Lanka E. 1994. Common mechanisms in bacterial conjugation and Ti-mediated T-DNA transfer to plant cells [J]. *Cell*, 77: 321-324.
- Mestre PF, Asins MJ, Pina JA, et al. 1997a. Molecular markers flanking a citrus tristeza virus resistance gene from *Poncirus trifoliolate* (L.) Raf. [J]. *Theor Appl Genet*, 94: 458-464.
- Mestre PF, Asins MJ, Carbonell EA, et al. 1997b. New gene(s) involved in the resistance of *Poncirus trifoliolate* (L.) Raf. To citrus tristeza virus[J]. *Theor Appl Genet*, 95: 691-695.
- Moore GA, Jacono CC, Neidigh JL, et al. 1992. Agrobacterium-mediated transformation of citrus stem segments and regeneration of transgenic plants[J]. *Plant Cell Rep*, 11: 238-243.
- Pena L, Cervera M, Juarez J, et al. 1995a. High efficiency agrobacterium-mediated transformation and regeneration of citrus[J]. *Plant Sci*, 104: 183-191.
- Pena L, Cervera M, Juarez J, et al. 1995b. Agrobacterium-mediated transformation of sweet orange and regeneration of transgenic plants[J]. *Plant Cell Rep*, 14: 616-619.
- Pena L, Cervera M, Juarez J, et al. 1997. Genetic transformation of lime (*Citrus aurantifolia* Swing.): factors affecting transformation and regeneration [J]. *Plant Cell Rep*, 16: 731-737.
- Pena L, Cervera M, Juarez J, et al. 1998. Genetic transformation as a tool for the introduction of agronomically important genes into citrus plants[J]. *Acta Horticult*, 463: 61-68.
- Shimoda N, Toyoda-Yamamoto A, Nagamine J, et al. 1990. Control of expression of *Agrobacterium vir* genes by synergistic action of phenolic signal molecules and monosaccharides[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 87: 6 684-6 688.
- Vardi A, Bleichman S, Aviv D. 1990. Genetic transformation of citrus protoplasts and trgeneration of transgenic plants[J]. *Plant Sci*, 69: 199-206.
- Yao JL, Wu JH, Gleave AP, et al. 1996. Transformation of citrus embryogenic cells using particle bombardment and production of transgenic embryos[J]. *Plant Sci*, 113: 175-183.
- Yoshida Y. 1996. Graft compatibility of citrus with plants in the Aurantioideae and their susceptibility to cityrus tristeza virus[J]. *Plant Disease*, 80: 414-417.

(上接第 127 页 Continue from page 127)

- 娄远来, 邓渊钰, 沈纪冬, 等. 2002. 我国空心莲子草的研究现状[J]. *江苏农业科学*, (4): 46-48.
- 茹科夫斯基. 王道济译. 1953. 普通植物学(上册)[M]. 北京: 高等教育出版社, 181-188.
- 谭万忠. 1994. 空心莲子草在我国的水平和垂直分布[J]. *杂草学报*, 8(2): 30-33.
- 王 韧, 王 远. 1988. 我国南方水花生发生危害及生物防治调查[J]. *杂草学报*, 2(1): 384.
- 姚东瑞. 1997. 农达对水花生的防效试验报告[J]. *杂草科学*, (4): 27-28.
- 张 彪. 2001. 两种生境条件下空心莲子草叶片解剖结构比较[J]. *杂草科学*, (4): 6-7.
- 张格成. 1993. 空心莲子草主要生物学特性研究[J]. *杂草科学*, (2): 10-12.
- 张 泓. 1988. 药用植物牛膝根中异常次生结构的发育解剖学研究[J]. *西北植物学报*, (2): 85-89.
- K. 伊稍. 李正理译. 1982. 种子植物解剖学(第二版)[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 177-185.
- Wei Y(卫 云), Guo QM(郭庆梅), Ma ST(马书太), et al. 1997. 怀牛膝根内部结构的研究 (An anatomical study of the *achyanthus bidentata*) [J]. *Journal of Shandong University of TCM*(山东中医药大学学报), 21(6): 452-455.