

DOI: 10.12326/j.2096-9694.2023030

白皮松木质部分化中轴向管胞和射线细胞的 微观构造与木质化研究

王杰, 马灵玉, 郭娟, 姜笑梅, 殷亚方

(中国林业科学研究院木材工业研究所; 中国林业科学研究院木材标本馆, 北京 100091)



摘要: 以白皮松 (*Pinus bungeana*) 为研究对象, 采用光学显微镜、偏光显微镜和扫描电子显微镜结合细胞壁组织化学染色等木材解剖学方法, 探究木质部分化中轴向管胞与射线细胞的微观构造特征变化及其木质化进程。组织离析与形态学分析结果表明: 木质部分化中轴向管胞在细胞扩大后其细胞长度基本稳定, 随着木质部的分化, 射线管胞的细胞壁厚度不断增加, 而在当年生木质部中未发现射线薄壁细胞的细胞壁加厚。木质素的自发荧光及其特异性染色分析结果表明: 轴向管胞的木质化进程始于次生壁 S₁ 层加厚阶段的胞间层与细胞角隅, 射线管胞的木质化进程与轴向管胞类似, 在当年生木质部内射线薄壁细胞未发生木质化。木质部分化过程中管胞 (轴向、射线) 与射线薄壁细胞的细胞壁加厚及木质化进程具有明显差异。

关键词: 木材解剖; 轴向管胞; 射线管胞; 射线薄壁细胞; 细胞壁; 木质化; 木质部分化

中图分类号: S781.1

文献标识码: A

文章编号: 2096-9694 (2023) 02-0016-09

Microstructure and Lignification of Axial Tracheids and Ray Cells during Xylem Differentiation of *Pinus bungeana*

WANG Jie, MA Lingyu, GUO Juan, JIANG Xiaomei, YIN Yafang

(Research Institute of Wood Industry, Chinese Academy of Forestry (CAF); Wood Collection, CAF, Beijing 100091, China)

Abstract: In this study, the microstructure and lignification of axial tracheid and ray cells during xylem differentiation of *Pinus bungeana* were investigated using optical microscopy, polarizing microscope, and scanning electron microscope combined with histochemical staining of cell walls. The results of tissue maceration and morphological analysis showed that the length of axial tracheids was stable after the cell expanded during xylem differentiation. The cell wall thickness of ray tracheids increased with xylem differentiation, while the cell wall thickness of ray parenchyma cells remained the same in the current-year xylem. The results of lignin autofluorescence and lignin-specific staining showed that the lignification process of axial tracheids began in the middle lamella and cell corner during the thickening of the S₁ layer. The lignification process of ray tracheids was similar to that of axial tracheids, but the ray parenchyma cells did not lignify in the current-year xylem. During xylem differentiation, the processes of

收稿日期: 2023-03-07; 修改日期: 2023-03-20

基金项目: 国家自然科学基金面上项目“树木管胞分化过程中细胞壁主成分堆积机制”(32071691); 国家林业和草原局林草青年拔尖人才项目“木材细胞壁的多层级结构”(2020132601)。

作者简介: 王杰 (1993—), 男, 博士研究生。Email: wangjie@caf.ac.cn

通讯作者: 殷亚方, 男, 研究员。Email: yafang@caf.ac.cn

cell wall thickening and lignification in tracheids (axial tracheids and ray tracheids) and ray parenchyma cells were significantly different.

Key words: wood anatomy; axial tracheid; ray tracheid; ray parenchyma; cell wall; lignification; xylem differentiation

树木维管形成层的活动向内产生次生木质部(木材), 木质部分化过程不仅关系木材的产量, 还决定木质部的结构特征, 从而影响木材质量^[1-2]。针叶树材形成层中的纺锤型原始细胞在活跃期经分裂分化形成木质部轴向管胞, 射线原始细胞经分裂分化形成木质部射线薄壁细胞, 部分针叶树材形成射线管胞^[3]。次生木质部整个发育过程可分为: 细胞分裂、细胞扩大或伸长、细胞壁增厚、木质化和细胞死亡等阶段^[3-5]。一旦形成层细胞失去分裂能力, 就开始分化并逐步成为次生木质部细胞。木质部各类型细胞的细胞壁加厚过程涉及纤维素、木质素和半纤维素等组分的合成和沉积, 细胞壁不同组分在木质部分化中的合成规律及其调控机制的研究已经比较丰富^[4, 6], 但木质部不同分化阶段的解剖学证据还有待进一步补充。同时木质部分化的已有研究多集中在轴向管胞, 在木质部中承担物质存储与运输功能^[7]以及对轴向细胞木质化发挥重要作用^[8]的径向射线细胞则很少被关注, 射线细胞的程序化死亡通常发生在边心材过渡区^[9], 对其微观构造变化及细胞壁木质化的研究主要围绕木质部边材区域开展^[10], 有关木质部分化中射线细胞的解剖学信息仍较匮乏。因此, 关于木质部分化过程中射线细胞的解剖学特征变化及其与轴向管胞发育轨迹的差异值得进一步研究。

白皮松(*Pinus bungeana*)是中国特有的针叶树种, 在我国分布广泛, 是重要的建筑家具用材树种和优良的庭园观赏树种^[11]。本研究选取白皮松为对象, 通过集合普通光学显微镜、偏光显微镜和扫描电镜观察以及细胞壁组分特异性染色的解剖学研究方法, 探究白皮松木质部的分化过程中轴向管胞与射线细胞的微观构造变化及其细胞壁木质化轨迹。研究结果将为木材形成的分子调控研究提供解剖学证据, 为林木定向培育提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

选取中国林业科学研究院(40°N, 116° E, 北京)内树龄71年、生长正常的白皮松共3株。2021年5月20日使用微型树芯生长锥, 从树木主干胸高处采集包含韧皮部、形成层和部分边材在内的长约12 mm、直径约2 mm微树芯样本, 每棵树采集12个微树芯试样, 取下后快速固定在由质量分数2.5%戊二醛和2%多聚甲醛配置的混合固定液(0.1 M磷酸盐缓冲溶液配置, pH值7.2)中, 随后将试样转移并保存在4 °C冰箱。

1.2 试验设备

Trephor微型树芯生长锥、Leica RM 2245 轮转式切片机、3DHISTECH 数字病理切片扫描仪、Olympus BX50 光学显微镜、Leica CM3050S 冷冻切片机、Leica EM CPD300 临界点干燥仪、ZEISS Gemini SEM 300 扫描电子显微镜、Leica DM IRB2 共聚焦显微镜、Leica 1300 滑走切片机、Leica DMLB 光学显微镜。

1.3 试验方法

1.3.1 石蜡切片的制备与观察 试样在系列乙醇和D-柠檬烯溶液中(体积分数70%乙醇, 90%乙醇, 100%乙醇, 100%D-柠檬烯)进行脱水, 随后进行石蜡包埋。通过轮转式切片机切取厚度为8 μm的横切面和径切面切片, 采用番红溶液(95%乙醇配制, 质量分数0.5%)和星蓝溶液(95%乙醇配制, 质量分数0.5%)混合染色, 制备永久切片。经混合染色未木质化的细胞壁呈蓝色, 木质化的细胞壁呈红色^[10]。利用数字病理切片扫描仪在全自动模式下扫描切片, 并通过光学显微镜的偏光模式观察细胞壁结晶纤维素的双折射现象。

1.3.2 轴向管胞与射线细胞组织离析 试样经PBS缓冲液洗涤后置于体式显微镜下观察, 标记当年生木质部中处于分化的轴向管胞与成熟的轴向管胞之间的界限, 然后将其分割为两部分。置于冰

醋酸、过氧化氢（质量分数30%）和蒸馏水（体积比5:4:21）配置的混合溶液中，在80℃下解离48 h，随后用蒸馏水冲洗和番红溶液染色。在光学显微镜下分别进行观察，并使用ImageJ软件统计轴向管胞的长度和宽度，差异性分析经独立性样本 t 检验完成。

1.3.3 扫描电子显微镜观察 试样在PBS缓冲液中洗涤，观察前将其横截面用冷冻切片机进行表面抛光后，在系列乙醇中（体积分数30%、50%、70%、90%、95%和100%）依次脱水，再使用临界点干燥仪干燥，最后采用场发射扫描电子显微镜在3 kV电压下对表面喷金试样进行观察。

1.3.4 间苯三酚染色（Wiesner反应） 试样在PBS缓冲液中洗涤后，使用滑走切片机切取厚度为20 μm 横切面和径切面，切片放置于载玻片上使用质量分数5%间苯三酚乙醇溶液（phloroglucinol-HCl）进行染色，盖上盖玻片后使用光学显微镜观察并拍照。

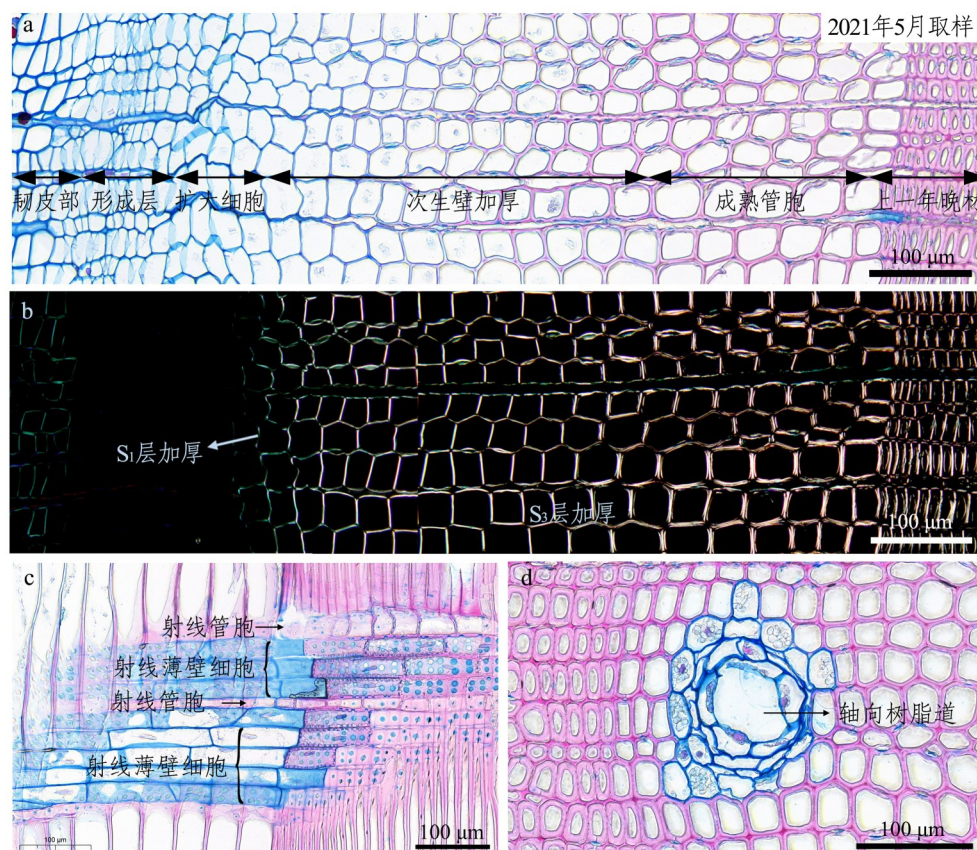
1.3.5 Mäule 染色 同1.3.4中制备厚度为20 μm 的横切面和径切面切片，先用质量分数1%高锰酸钾溶液处理5分钟，再用4 mol/L 盐酸处理5分钟，然后用氨水显色，在光学显微镜下观察并拍照。

1.3.6 激光共聚焦显微镜观察 选取1.3.1中制备的横切面与径切面，通过激光共聚焦显微镜进行扫描，激发波长为405 nm，观察处于不同分化阶段的轴向管胞和射线细胞的细胞壁木质素自发荧光。

2 结果与讨论

2.1 木质部分化中轴向管胞与射线细胞的微观构造变化

如图1a所示，在活跃期白皮松形成层细胞经分裂分化形成了由超过20个细胞组成的当年生木质部早材细胞带，按照细胞形态可划分为形成层、细胞扩大、次生壁加厚及成熟管胞四个区域。经



a 形成层及分化中木质部横切面光学显微图；b 形成层及分化中木质部横切面偏光显微图；c 成熟早材管胞与上一年晚材区域径切面光学显微图；d 上一年早晚材交界处横切面轴向树脂道光学显微图。

图1 白皮松木质部分化的光学与偏光显微图

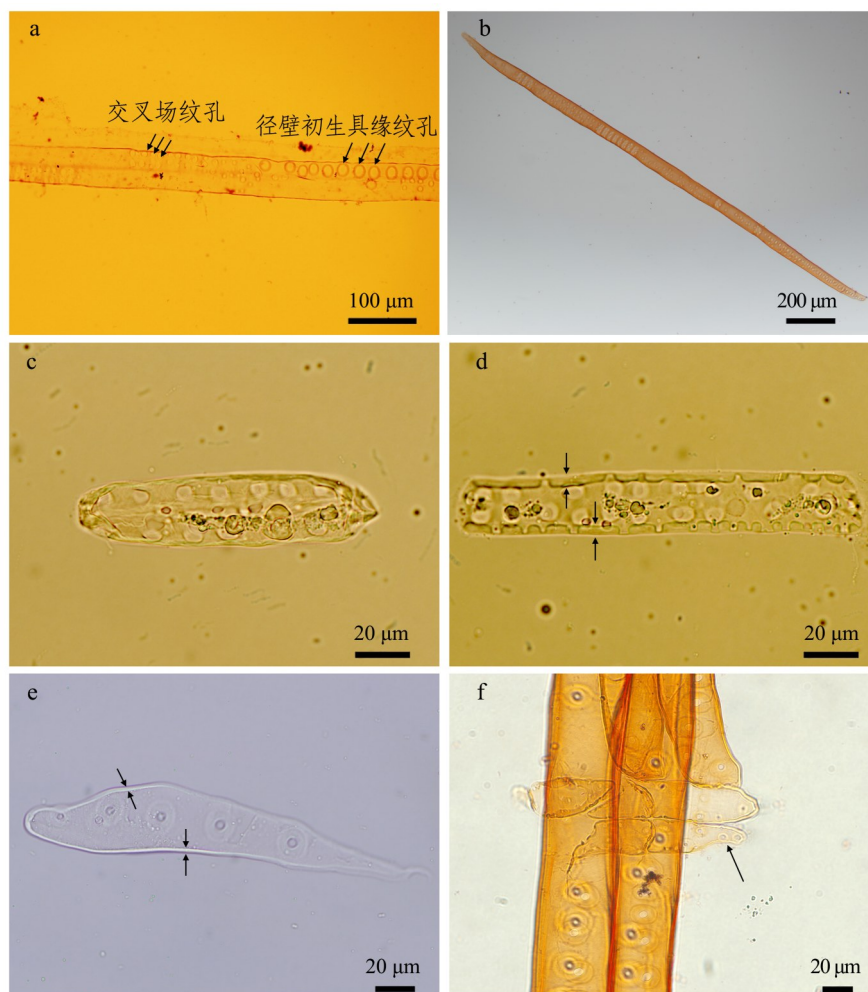
Fig.1 Optical and polarizing microscope images of the xylem differentiation of *P. bungeana*

番红溶液与星蓝溶液混合染色, 形成层与细胞扩大区域的细胞壁明显呈蓝色, 说明此时未发生木质化, 扩大区域细胞虽与形成层细胞一样具有较薄的初生壁, 但其细胞腔径明显增大。随着次生壁的不断加厚, 细胞壁逐渐呈现红色, 说明木质化逐渐发生。结合扫描电镜观察发现, 次生壁 S_3 层加厚完成后的几个细胞内壁出现明显的瘤状层, 标志了成熟轴向管胞的形成^[12]。

通过组织离析方法对分别处于次生壁加厚初期和成熟木质部的轴向管胞及射线细胞进行了对比, 如图2所示。次生壁加厚初期轴向管胞上初生具缘纹孔的纹孔口较大, 轴向管胞壁位于松木型交叉场纹孔区域的纹孔口较小 (图2a); 成熟早材

轴向管胞壁位于松木型交叉场纹孔区域的纹孔特征明显, 其纹孔口较分化中的轴向管胞增大, 径壁具缘纹孔明显, 纹孔口明显减小 (图2b)。

分化中的射线薄壁细胞的细胞壁较薄, 细胞壁上纹孔口明显 (图2c)。在当年生木质部离析的组织中未找到细胞壁加厚的射线薄壁细胞, 而通过对上一年晚材的离析, 观察到细胞壁加厚的射线薄壁细胞 (图2d), 此时其水平壁上纹孔特征明显。轴向管胞次生壁加厚初期区域的射线管胞的细胞壁开始出现加厚 (图2e), 水平壁较光滑, 壁上具缘纹孔特征明显; 成熟管胞区域内, 射线管胞水平壁及端壁上具缘纹孔明显, 略呈锯齿状 (图2f)。



a 次生壁加厚初期轴向管胞;b 成熟早材轴向管胞;
c 细胞壁未加厚射线薄壁细胞;d 细胞壁加厚射线薄壁细胞;
e 次生壁加厚初期射线管胞;f 成熟早材区域射线管胞。

图2 白皮松木质部分化中不同类型细胞的离析图片

Fig.2 The maceration of different type of cells in the xylem differentiation of *P. bungeana*

通过组织离析,对次生壁加厚初期轴向管胞和成熟早材轴向管胞的基本解剖参数进行了测量,结果如图3所示。

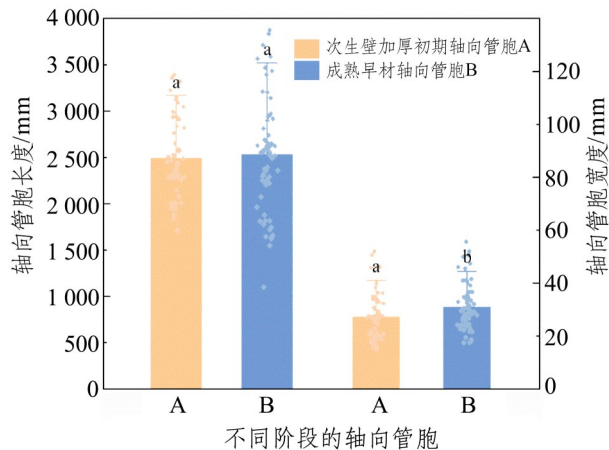


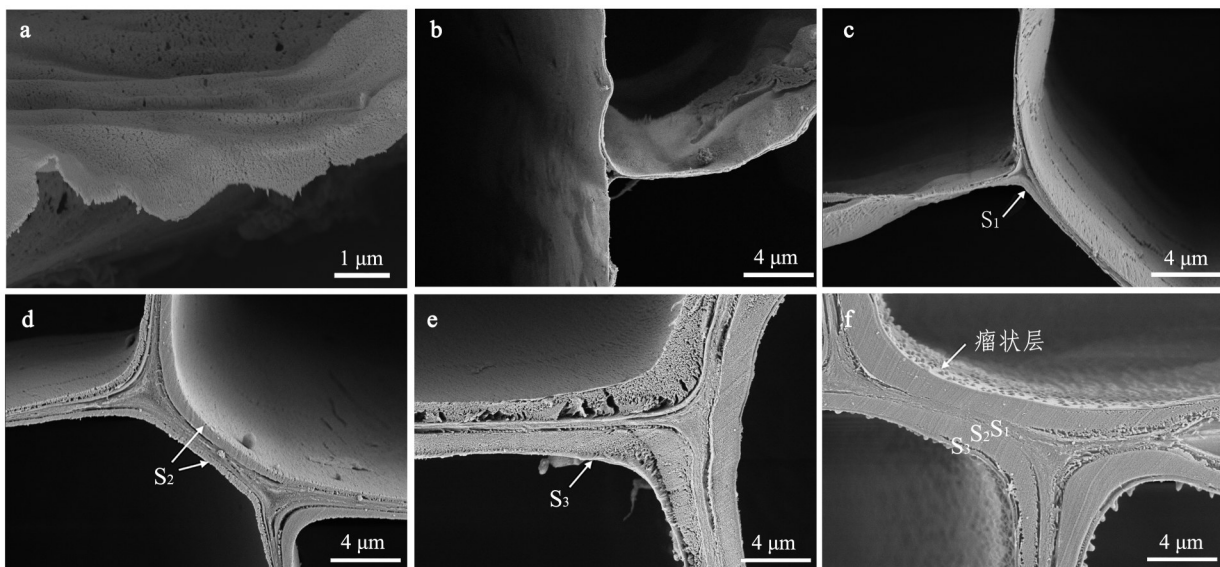
图3 白皮松木质部次生壁加厚初期轴向管胞(A)与成熟早材轴向管胞(B)的长度和宽度比较

Fig.3 Comparison of axial tracheid length and width between the early stage of secondary thickening (A) and the mature tracheids stage (B) of *P. bungeana*

次生壁加厚初期轴向管胞细胞长度为2 494.2 μm ,成熟早材管胞的细胞长度为2 532.3 μm ,两个阶段的细胞长度差异性不显著 ($P>0.05$),说明细胞扩大阶段之后次生壁加厚初期的轴向管胞长度保持稳定,轴向管胞的纵向伸长在细胞扩大阶段已完成。次生壁加厚初期的轴向管胞宽度为27.3

μm ,成熟早材轴向管胞的宽度为31.0 μm 。轴向管胞在扩大生长阶段结束后,次生壁加厚开始,细胞尺寸一般不再发生变化^[13]。本研究轴向管胞宽度增加的结果,受到采用离析样品测量细胞宽度的影响,离析后轴向管胞宽度测量值可能来自径向或弦向宽度,从而导致现有结果难以反映木质部分化中轴向管胞宽度变化的真实情况。

临界点干燥处理方法较好地保存了分化中木质部细胞的天然结构,利用扫描电镜可清晰观察到不同分化阶段轴向管胞的细胞壁层特征。横切面上可见轴向管胞在木质部分化过程中壁层结构的连续变化:形成层细胞弦壁切口不均匀,出现变形(图4a),这可能是由于其薄且软的特性导致;扩大细胞的细胞壁与形成层类似,在细胞扩大阶段后期,其弦壁较形成层细胞略致密,壁上空隙减少,相邻两个细胞共用初生壁,径壁有明显胞间层结构,相邻两个细胞各有初生壁(图4b);次生壁 S_1 层沉积时,胞间层两侧的壁层明显增厚,且侧面内壁上有明显的微纤丝取向(图4c);次生壁 S_2 层沉积时,出现明显增厚的次生壁(图4d);次生壁 S_2 层为最厚的壁层,其外侧沉积的一层较薄的次生壁为 S_3 层(图4e);最终形成的成熟早材轴向管胞的细胞壁上,除以上各壁层结构清晰可见以外,管胞内壁上的瘤状凸起明显(图4f)。



a 形成层细胞弦壁;b 扩大细胞角隅;c 次生壁 S_1 层加厚细胞角隅;
d 次生壁 S_2 层加厚细胞壁及角隅;e 次生壁 S_3 层加厚细胞角隅;f 成熟早材管胞细胞壁及角隅。

图4 白皮松木质部不同分化阶段轴向管胞的细胞壁壁层结构SEM图

Fig.4 SEM images of axial tracheid wall structure at different stages during the xylem differentiation of *P. bungeana*

2.2 木质部分化中轴向管胞的纤维素微纤丝排列变化

细胞壁中纤维素晶体取向可以使光线折射指数随偏振光方向改变, 从而在偏光显微镜中产生双折射现象^[14]。木质部成熟轴向管胞壁中可观察到结晶纤维素产生的双折射现象^[14-15], 次生壁 S_1 层与 S_3 层的纤维素微纤丝排列与细胞轴向近乎垂直, 在偏振光下具有较高的双折射率从而呈明层, 而 S_2 层上微纤丝的排列与细胞轴向平行则呈暗层。

白皮松木质部分化过程中, 通过偏光显微镜可观察到横切面上轴向管胞细胞壁双折射现象的变化过程(图1b)。细胞扩大末期或次生壁 S_1 层加厚阶段的轴向管胞壁上仅单个明层, 表明此阶段细胞壁中纤维素晶体取向与横切面(切片平面)近乎平行^[12]。单个明层一直持续至轴向管胞次生壁加厚阶段后期, 此时次生壁上出现两个明层, 明层区域分别为次生壁 S_1 和 S_3 层。明层之间的暗层区域为次生壁 S_2 层, 表明该区域的纤维素晶体取向与横切面(切片平面)基本垂直。因此通过偏光显微镜分析纤维素微纤丝排列变化, 可对轴向管胞不同次生壁层的加厚阶段进行区分。

2.3 木质部分化中轴向管胞与射线细胞的木质化

细胞壁木质化是木质部分化的重要阶段, 针对木质素的特异性组织化学方法比较成熟, 结合利用多种染色方法, 可以了解木质部分化中木质素的沉积轨迹。星蓝-番红溶液混合染色的切片, 其木质部分化中形成层与扩大细胞呈未木质化的蓝色, 而次生壁加厚过程中轴向管胞的细胞壁逐渐被染为红色(图1), 说明细胞壁逐渐发生木质化。上一年晚材区域内轴向树脂道周围薄壁的泌脂细胞及辅助细胞呈现与轴向管胞截然不同的蓝色(图1d), 说明其细胞壁并未出现木质化。在上一年晚材区域射线薄壁细胞的颜色由蓝色转变为红色, 表明射线薄壁细胞开始出现木质化。

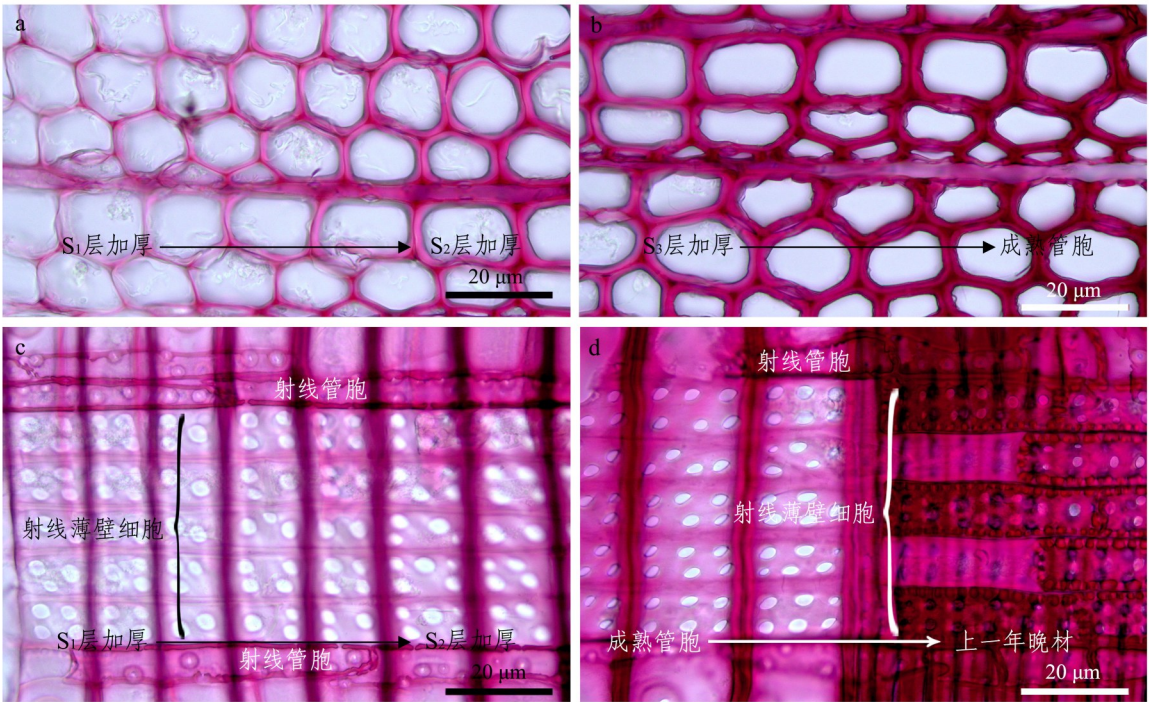
Weisner 反应对木质素中紫丁香基(syringyl, S)单元和愈创木基(guaiacyl, G)单元都具有适用性, 有木质素分布的细胞壁会被染成红色^[16]。白皮松木质部的分化中, 次生壁 S_1 层加厚阶段轴向管胞被染成了淡红色(图5a), 随着次生壁不断加厚红色变深, 且胞间层与角隅颜色最深(图5b)。

Mäule 反应可以显示不同类型的木质素分布, 木质素S单元分布的细胞壁经染色后呈红色或紫红色, 而G单元经染色后不产生正反应而是呈黄褐色^[17]。针叶树材的木质素主要为G型, 所以Mäule染色后细胞壁呈黄褐色(图6), 轴向管胞在 S_1 层加厚时被染色呈浅黄褐色(图6a), 随分化进程颜色加深, 胞间层与细胞角隅颜色较深(图6b)。

在径切面上, 通过细胞壁组分特异性染色可见不同类型的射线细胞呈现不同的木质化进程。在轴向管胞次生壁加厚初期, 位于射线组织上下两端的射线管胞经Weisner反应后明显呈红色, 端壁与水平壁上具缘纹孔明显, 呈浅或中等锯齿状加厚(图5c), 同时Mäule反应显示, 在 S_1 层加厚阶段位于射线组织上下两端及中间的射线管胞被染成了浅褐色(图6c), 说明分化过程中射线管胞的木质化与轴向管胞基本一致; 在 S_1 加厚至当年生成成熟管胞区域, 射线薄壁细胞都未出现木质素显色反应(图6c)。而上一年晚材区域内则呈明显变化, 射线薄壁细胞被染上颜色, 此时其细胞壁明显加厚, 端壁纹孔明显呈节状, 水平壁纹孔明显, 射线薄壁细胞的木质化明显晚于射线管胞(图5d和6d), 这与星蓝-番红溶液混合染色的结果一致(图1c)。

细胞壁中木质素具有自发荧光的特性, 通过观察自发荧光可进一步了解木质部分化中的细胞壁木质化进程^[18-19]。如图7所示, 形成层与扩大细胞阶段未出现木质素荧光, 自次生壁 S_1 层加厚开始, 细胞角隅与胞间层最先出现较弱荧光, 之后在整个细胞壁出现且强度不断增大。次生壁加厚阶段, 在横切面射线管胞壁上出现荧光, 而射线薄壁细胞中未见(图7c), 径切面进一步确认该结果(图7f)。上一年晚材区域射线薄壁细胞壁加厚后出现荧光, 与组织化学研究结果一致。轴向管胞径壁具缘纹孔纹孔缘的木质化与径壁一致, 而纹孔膜并未出现木质化(图7d)。

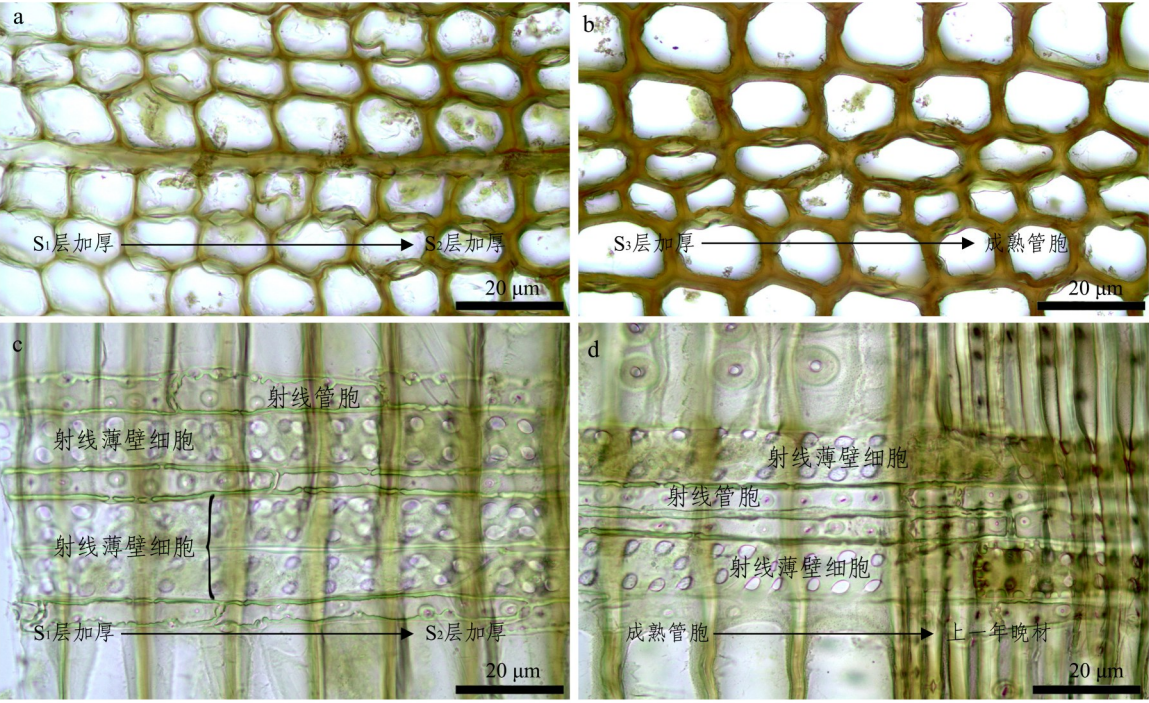
射线细胞中的射线管胞与射线薄壁细胞的细胞壁加厚与木质化进程存在差异。射线薄壁细胞在木质部中通常会存活数年, 其细胞死亡与距形成层的距离有关^[20], 而在死亡之前射线薄壁细胞先发生形态变化和细胞器消失^[21], 其细胞壁加厚与木



a S₁层加厚至S₂层加厚区域横切面;b S₃层加厚至成熟早材管胞区域横切面;
c S₁层加厚至S₂层加厚区域径切面;d 成熟早材管胞与上一年晚材区域径切面。

图5 白皮松木质部分化 Wiesner 反应的光学显微图

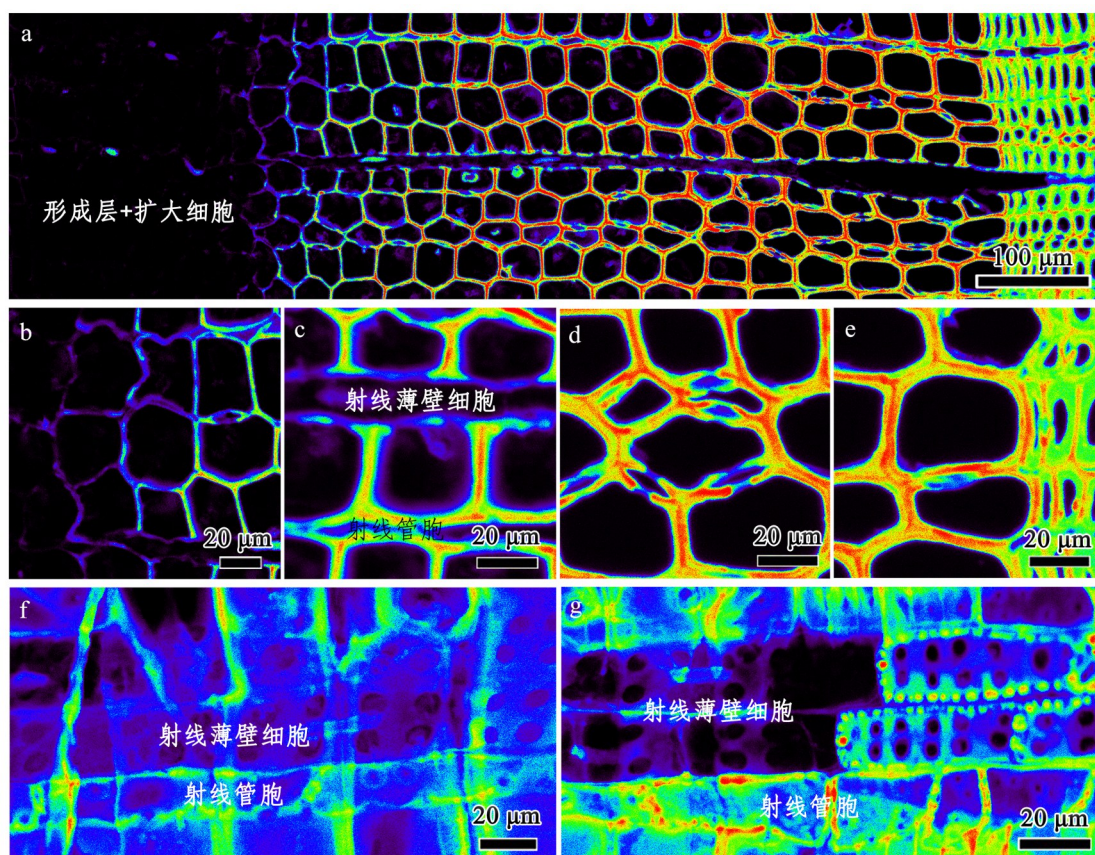
Fig.5 Optical microscope images of Wiesner reaction during the xylem differentiation of *P. bungeana*



a S₁层加厚至S₂层加厚区域横切面;b S₃层加厚至成熟早材管胞区域横切面;
c S₁层加厚至S₂层加厚区域径切面;d 成熟早材管胞与上一年晚材区域径切面。

图6 白皮松木质部分化 Mäule 反应的光学显微图

Fig.6 Optical microscope images of Mäule reaction during the xylem differentiation of *P. bungeana*



a 形成层与分化中木质部横切面;b 细胞扩大至 S_1 层加厚区域横切面;c S_2 层加厚区域横切面;d S_3 层加厚区域横切面;
e 成熟早材管胞与上一年晚材区域横切面;f S_1 层加厚至 S_2 层加厚区域径切面;g 成熟早材管胞与上一年晚材区域径切面。

图7 白皮松木质部分化中木质素自发荧光的共聚焦显微成像

Fig. 7 Confocal microscopic imaging of lignin autofluorescence during the xylem differentiation of *P. bungeana*

质化通常发生在边材或边材外侧^[10],在白皮松木质部中射线薄壁细胞的细胞壁加厚与木质化出现于上一年晚材区域。

3 结论

1) 白皮松木质部分化过程中轴向管胞在细胞扩大后其长度基本稳定;射线细胞中射线管胞的细胞壁随木质化进程加厚,而在当年生木质部中射线薄壁细胞未出现细胞壁加厚。

2) 通过偏光显微镜观察可确定木质部分化中轴向管胞次生壁各壁层结晶纤维素的沉积阶段,次生壁 S_1 层与 S_3 层加厚阶段因其纤维素微纤丝排列取向与细胞轴向垂直,而次生壁 S_2 层纤维素微纤丝取向与细胞轴向平行,因此在横切面上可观察到次生壁加厚过程中细胞壁双折射现象的变化过程。

3) 轴向管胞木质化进程最先开始于次生壁 S_1 层加厚时期,胞间层与细胞角隅最先出现木质化,射线管胞的木质化进程与轴向管胞类似,射线薄壁细胞的木质化晚于轴向管胞和射线管胞。木质部分化过程中管胞(轴向、射线)与射线薄壁细胞的木质化进程具有明显差异。

4) 本文解析了白皮松木质部分化中轴向管胞和射线细胞的微观构造变化与木质化进程,为树木木质部分化的分子调控研究提供了解剖学数据信息。

参考文献:

- [1] 胡先骕. 国产木材之研究与中国农林工程及军备建设上之关系[J]. 江西教育, 1934(1): 147-154.
- [2] EVERT R F. Esau's plant anatomy: Meristems, cells, and tissues of the plant body: Their structure, function, and development[M]. Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons, Inc., 2006.
- [3] FUNADA R, YAMAGISHI Y, BEGUM S, et al. Xylogenesis in trees: from cambial cell division to cell death[M]//Secondary Xylem

- Biology. Amsterdam: Elsevier, 2016: 25-43.
- [4] 李慧, 郭晓蕊, 刘雅琳, 等. 木材形成过程中次生壁沉积和细胞程序性死亡的分子调控机制[J]. 中国科学(生命科学), 2020, 50(2): 123-135.
- LI H, GUO X R, LIU Y L, et al. The molecular mechanism in secondary wall deposition and programmed cell death of wood formation[J]. Scientia Sinica(Vitae), 2020, 50(2): 123-135.
- [5] 殷亚方, 姜笑梅, 刘晓丽. 毛白杨枝条木质部细胞分化的动态变化及其与形成层活动的相互关系[J]. 林业科学, 2004, 40(2): 119-125.
- YIN Y F, JIANG X M, LIU X L. Dynamic changes in cambial anatomy and xylem cell differentiation of shoots in *Populus tomentosa* [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2004, 40(2): 119-125.
- [6] 郭亚玉, 许会敏, 赵媛媛, 等. 植物木质化过程及其调控的研究进展[J]. 中国科学(生命科学), 2020, 50(2): 111-122.
- GUO Y Y, XU H M, ZHAO Y Y, et al. Research progress of plant lignification process and its regulation[J]. Scientia Sinica (Vitae), 2020, 50(2): 111-122.
- [7] HARTMANN H, TRUMBORE S. Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees - from what we can measure to what we want to know[J]. The New Phytologist, 2016, 211(2): 386-403.
- [8] ABREU I N, JOHANSSON A I, SOKOŁOWSKA K, et al. A metabolite roadmap of the wood-forming tissue in *Populus tremula*[J]. The New Phytologist, 2020, 228(5): 1559-1572.
- [9] ARAKAWA I, FUNADA R, NAKABA S. Changes in the morphology and functions of vacuoles during the death of ray parenchyma cells in *Cryptomeria japonica*[J]. Journal of Wood Science, 2018, 64(3): 177-185.
- [10] ZIMMER K, TREU A. Lignification and cell wall thickening of ray parenchyma cells in Scots pine sapwood[J]. IAWA Journal, 2021, 42(3): 235-243.
- [11] 中国科学院中国植物志委员会. 中国植物志 第7卷[M]. 北京: 科学出版社, 1978.
- [12] 周崑, 姜笑梅. 中国裸子植物材的木材解剖学及超微构造[M]. 北京: 中国林业出版社, 1994.
- [13] PLOMION C, LEPROVOST G, STOKES A. Wood formation in trees [J]. Plant Physiology, 2001, 127(4): 1513-1523.
- [14] 刘嵘, 安鑫, 韦鹏练, 等. 偏光显微镜下毛竹材纤维细胞的分类[J]. 东北林业大学学报, 2017, 45(8): 57-60, 65.
- LIU R, AN X, WEI P L, et al. Classifying fiber cells in moso bamboo with PLM[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2017, 45(8): 57-60, 65.
- [15] ABE H, FUNADA R, OHTANI J, et al. Changes in the arrangement of cellulose microfibrils associated with the cessation of cell expansion in tracheids[J]. Trees, 1997, 11(6): 328-332.
- [16] LIU B, TANG L N, CHEN Q, et al. Lignin distribution on cell wall micro-morphological regions of fibre in developmental *Phyllostachys pubescens* culms[J]. Polymers, 2022, 14(2): 312.
- [17] 王健, 甄彩云, 魏练平, 等. 铁皮石斛茎多糖、木质素积累规律及木质素单体类型鉴定 [J]. 植物科学学报, 2021, 39(3): 306-15.
- [18] DONALDSON L. Autofluorescence in plants[J]. Molecules, 2020, 25(10): 2393.
- [19] MICCO V D, ARONNE G. Combined histochemistry and autofluorescence for identifying lignin distribution in cell walls[J]. Biotechnic & Histochemistry, 2007, 82(4/5): 209-216.
- [20] NAKABA S, KUBO T, FUNADA R. Differences in patterns of cell death between ray parenchyma cells and ray tracheids in the conifers *Pinus densiflora* and *Pinus rigida*[J]. Trees, 2008, 22(5): 623-630.
- [21] NAKABA S, SANO Y, FUNADA R. Disappearance of microtubules, nuclei and starch during cell death of ray parenchyma in *Abies sachalinensis*[J]. IAWA Journal, 2013, 34(2): 135-146.
- (本文编校 向 琴)