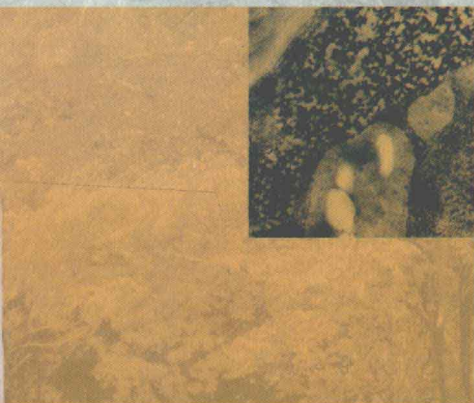


树木营养贮藏 蛋白质

田维敏 著



中国林业出版社

国家自然科学基金

农业部热带作物栽培生理学重点开放实验室专项基金 资助

华南热带农业大学植物学重点学科基金

树木营养 贮藏蛋白质

田维敏 著

中国林业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

树木营养贮藏蛋白质/田维敏著. - 北京: 中国林业出版社, 2003.5
ISBN 7-5038-3404-8

I. 树… II. 田… III. 木本植物-蛋白质-贮藏 IV. Q946.1

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2003) 第 023284 号

出版 中国林业出版社 (100009 北京西城区刘海胡同 7 号)

E-mail: cfphz@public. bta. net. cn 电话: 66184477

发行 新华书店北京发行所

印刷 北京地质印刷厂

版次 2003 年 6 月第 1 版

印次 2003 年 6 月第 1 次

开本 880mm×1230mm 1/32

印张 4.25

字数 123 千字

印数 1~800 册

定价 16.00 元

前言

植物氮代谢包括氮素的吸收、同化、运输、转化和贮藏几个环节。在植物的年生长发育周期中，土壤中的氮素含量及植物对氮素的吸收能力都在不断地变化。因此，植物营养器官的氮素贮藏 in 维持植物体内相对稳定的内环境及保证植物的正常生长发育方面具有重要意义。在 20 世纪 80 年代中期以前，人们对植物营养器官贮藏氮化物的性质还没有一个明确的认识。后来，在树木的营养器官里发现一类称为营养贮藏蛋白质的专门的贮藏蛋白质，这是植物营养器官氮贮藏研究的一个重要进展。但是，至今对营养贮藏蛋白质的认识受传统观念和种子贮藏蛋白质研究的影响，往往把营养贮藏蛋白质对于树木生长的作用与种子贮藏蛋白质对于幼苗生长的作用相类比。

我国学者郝秉中研究员和吴继林研究员在树木营养贮藏蛋白质研究领域做出了重要贡献。他们最先在巴西橡胶树中发现贮藏蛋白质细胞，这是世界上关于树木营养贮藏蛋白质细胞学研究的最早报道之一。他们同时也是我的硕士生导师，我们在树木营养贮藏蛋白质的研究领域合作多年。在将“树木营养贮藏蛋白质的细胞学、生物化学和生物学功能”确定为博士论文课题以后，在我的博士生导师胡正海教授的指导下，对树木营养贮藏蛋白质的研究在广度和深度方面都取得了较大进展。我们的研究揭示了树木营养贮藏蛋白质的若干特点，对树木营养贮藏蛋白质

的认识突破了传统观念。为此，以我完成的博士论文为基础，在本书中对这些研究成果作了系统地总结，旨在使人们对树木营养贮藏蛋白质有一种全新的认识。我的3位恩师为本书倾注了大量的心血和汗水，在此，我向他们表示衷心的感谢和崇高的敬意！

我们所进行的树木营养贮藏蛋白质的研究得到国家自然科学基金资助。

在本书写作过程中，还得到了西北农林科技大学李振歧院士、北京大学崔克明教授、中国科学院植物研究所林金星研究员、南京师范大学施国新教授、兰州大学王勋陵教授以及西北大学赵桂仿教授、任毅教授和贾敬芬教授的热情指导。在此，谨向关心、帮助我的各位老师表示衷心感谢！

作 者

2003年1月

目 录

前 言

第一章 综述	(1)
1 营养器官的氮贮藏是植物氮代谢研究的一个薄弱环节	(1)
2 贮藏氮化物对树木生长发育的作用	(2)
2.1 氮化物的贮藏量与果树新梢的生长高度相关, 花和果实的发育优先利用贮藏氮	(2)
2.2 贮藏氮化物与温带落叶树木抗寒有关	(3)
3 树木贮藏氮化物的性质	(3)
3.1 树木体内的氮化物是贮藏氮化物	(4)
3.2 在休眠组织中的某些高含量的特殊氨基酸和蛋白质是主要的贮藏氮化物, 它们的含量在树木春季生长时显著降低	(4)
3.3 在循环库外的多年生组织中积累的氮化物是贮藏氮化物	(5)
4 树木营养贮藏蛋白质	(6)
4.1 营养贮藏蛋白质的细胞形态学	(6)
4.2 营养贮藏蛋白质在不同类群树木中的分布	(8)

4.3	营养贮藏蛋白质的生物化学	(12)
4.4	营养贮藏蛋白质积累的调控机制	(17)
4.5	营养贮藏蛋白质对树木生长发育的作用	(17)
4.6	其他植物的营养贮藏蛋白质	(19)
第二章 大叶桃花心木营养贮藏蛋白质		(21)
1	大叶桃花心木的年生长周期	(21)
2	含贮藏蛋白质的细胞	(21)
3	营养贮藏蛋白质的分离鉴定	(22)
4	营养贮藏蛋白质在植株中的分布	(27)
5	营养贮藏蛋白质的季节变化	(30)
5.1	新梢生长发育与营养贮藏蛋白质的动用	(30)
5.2	新梢生长发育与营养贮藏蛋白质的积累	(31)
5.3	维管形成层的活动与营养贮藏蛋白质的动用和积累的关系	(34)
6	营养贮藏蛋白质的生物化学	(36)
第三章 巴西橡胶树营养贮藏蛋白质		(38)
1	贮藏蛋白质细胞的细胞学特点	(38)
2	贮藏蛋白质细胞与 67kDa 蛋白质的联系	(41)
2.1	贮藏蛋白质细胞和 67kDa 蛋白质在植株中分布的一致性	(41)
2.2	贮藏蛋白质细胞的液泡蛋白质内含物与 67kDa 蛋白质的 季节变化的一致性	(43)
2.3	67kDa 蛋白质是贮藏蛋白质细胞的液泡蛋白质的主要成分	(45)
3	67kDa 蛋白质与初生乳管黄色体中的微纤维蛋白质的关系 ..	(48)
4	67kDa 蛋白质与割胶和死皮的关系	(53)
第四章 荔枝营养贮藏蛋白质		(59)

1 贮藏蛋白质细胞	(60)
2 22kDa 蛋白质在植株中的分布及其与开花结实的关系	(60)
第五章 杨树营养贮藏蛋白质	(64)
1 营养贮藏蛋白质的积累和动用特点	(64)
2 营养贮藏蛋白质基因表达的时空差异	(66)
第六章 不同类群树木营养贮藏蛋白质	(70)
1 蔷薇科树木营养贮藏蛋白质	(70)
2 楝科树木营养贮藏蛋白质	(76)
3 豆科树木营养贮藏蛋白质	(84)
4 营养贮藏蛋白质在 13 科温带树木中的分布	(93)
5 营养贮藏蛋白质在 14 科热带树木中的分布	(97)
第七章 结论	(102)
1 营养贮藏蛋白质的细胞学和生物化学特点	(102)
1.1 具季节变化的液泡蛋白质是营养贮藏蛋白质在细胞学上的表现形式	(102)
1.2 在树木中存在两种类型的贮藏蛋白质细胞	(103)
1.3 营养贮藏蛋白质的形态多样, 不同形态的营养贮藏蛋白质存在于不同的细胞中	(104)
1.4 不同科树木的营养贮藏蛋白质缺乏免疫相关性, 同一属树木的营养贮藏蛋白质高度同源	(105)
2 营养贮藏蛋白质广泛分布于不同类群的树木中, 在同一属树木中的分布具有一致性	(105)
3 营养贮藏蛋白质的季节变化特点及其调控机制	(106)
4 营养贮藏蛋白质对树木生长发育的作用	(108)
参考文献	(110)

综 述

1 营养器官的氮贮藏是植物氮代谢研究的一个薄弱环节

除生物固氮外，植物体内的氮主要来自根系从土壤中吸收的 NO_3^- 和 NH_4^+ ，尤其是 NO_3^- (Beevers and Hageman, 1969; Marschner, 1986; Kato, 1986)。这些土壤中的氮素经植物的氮代谢转变成体内的各种有机含氮化合物，如酶、激素、维生素、氨基酸、核苷酸和生物碱等 (Kramer and Kozlowski, 1979)。因此，氮虽然只占植物体干重的 2 % 左右 (Beevers and Hageman, 1969)，氮代谢却涉及到植物生长发育的各个方面。

植物氮代谢包括氮素的吸收、同化、运输、转化和贮藏几个环节 (Kramer and Kozlowski, 1979; Andrews, 1986; Kato, 1986; Marschner, 1986)。这方面的研究一直受到高度重视 (Bollard, 1953; Fowden, 1967; Beevers and Hageman, 1969; Miflin and Lea, 1977; Pate 1980; Guerrero et al., 1981; Bray, 1983; Oaks and Hirel, 1985; Clarkson, 1985; Kato, 1986; Tingey et al., 1988; Vezina and Langlois, 1989; Oaks, 1994; Lam et al., 1996; Williams, 2001)。由于以往对植物氮代谢的研究主要以 1~2 年生植物 (如水稻、玉米、小麦、大豆、豌豆和拟

兰芥等)为材料,因此,研究的重点在氮的吸收、同化、运输及种子氮贮藏(Mertz et al., 1964; Millerd, 1975; Derbyshire et al., 1976; Higgins, 1984; Kreis et al., 1985)方面。近年来,氮素吸收和同化的研究取得较大进展(Tsai and Coruzzi, 1990; Hayakawa et al., 1990; Peterman and Goodman, 1991; Sakakibara et al., 1991; Sakakibara et al., 1992a, b; Cheng et al., 1992; Zehnacker et al., 1992; Tsay et al., 1993; Hayakawa et al., 1993; Imsande & Touraine, 1994; Oaks, 1994; Lam et al., 1994; Guyer et al., 1995; Lam et al., 1996; Youssefi et al., 2000; Williams, 2001; Neilsen et al., 2001)。但是,营养器官的氮贮藏依然是植物氮代谢研究的一个薄弱环节。

营养器官中的季节性氮贮藏是树木氮代谢的显著特征,在树木的生长发育及树木对逆境的反应方面起着重要作用(Kramer and Kozlowski, 1979)。因此,与1~2年生植物氮代谢研究的侧重点不同,营养器官氮贮藏的研究应当是树木氮代谢研究的一个重点内容。

2 贮藏氮化物对树木生长发育的作用

2.1 氮化物的贮藏量与果树新梢的生长高度相关,花和果实的发育优先利用贮藏氮

在1950年以前,对贮藏氮化物的重要性持怀疑态度。一般认为当年施氮对树木生长有显著影响,贮藏氮的作用不大(Steward and Thompson, 1950)。随后,在果树的栽培实践中逐渐认识到贮藏氮化物的重要性,并对以苹果和桃为代表的果树的贮藏氮化物与树木生长和开花结果的关系作了大量精细的研究工作。研究表明,氮化物的贮藏量与春季新梢生长高度相关(Harley et al., 1958; Taylor and May, 1967)。如果贮藏氮的水平较高,那么,当年施氮对新梢生长的影响发生在生长季节的末期(Oland, 1959; Millard and Neilsen, 1989)。大树的生长较幼树更依赖贮藏氮(Oland, 1959)。贮藏氮化物对花和果实的发育同样有重要作用,花和果实的发育优先利用贮藏的氮。因为,有证据表明,(1)果

树的产量与树体中氮化物的贮藏量有关,与当年施氮无直接联系 (Dasberg, 1987); (2) 当年施 ^{15}N 时期越推迟,在叶和果中的 ^{15}N 就越少,但到下一年,在叶和果中的 ^{15}N 就越多 (Weinbaum et al., 1984; Weinbaum and Muraoka, 1986)。另一方面,Weinbaum 等 (1987) 认为当年施氮对果树当年的生长有重要作用。他们以 17 年生的巴旦杏树 (*Prunus dulcis*) 为材料, ^{15}N 标记后,连续 4 年测定新形成结构 (叶、花、胚) 中 ^{15}N 年衰竭百分比 (percent annual depletion, PAD), 结果表明 PAD 在 50 % 左右。据此,他们认为每年从土壤氮库进入树体中的氮占 50 % 左右。我们认为,该结果同样说明贮藏氮对果实发育具有重要作用。一方面,由于原来标记的 ^{15}N 大量进入果实,收获后从树体内流失,另一方面,在连续 4 年测定的时间内,前 3 年吸收的氮又成为体内贮藏的氮。对当年施氮的滞后效应,一般认为是由于当年根系吸收和同化的氮不能及时满足树木生长发育的需要造成的。

2.2 贮藏氮化物与温带落叶树木抗寒有关

桑树 (*Morus alba*) 在冬季大量积累脯氨酸,这对增强树木的抗寒性可能有重要作用 (Suzuki, 1984), 因为脯氨酸被看作是植物体内的一种“抗冻剂” (Withers and King, 1979)。在冷驯化时期,温带树木大量积累蛋白质 (Siminovitch and Briggs, 1949; Pomeroy et al., 1970; Pomeroy and Siminovitch, 1971; Riding and Little, 1984; Hummel et al., 1990; Arora and Wisniewski, 1992), 这些蛋白质与树木抗寒有直接联系 (Guy, 1990)。也有人认为植物在逆境条件下大量积累精氨酸和脯氨酸与解除 NH_3 的毒害有关 (Rabe and Lovatt, 1984; Rabe and Lovatt, 1986a, b; Rabe, 1990)。

3 树木贮藏氮化物的性质

由于氮是植物体内的一种可再利用的矿质元素,因此,体内的氮化物在某种意义上都可看作是贮藏氮化物。在 20 世纪 80 年代前,对树木贮藏氮化物的研究大多以蔷薇科果树 (尤其是桃和苹果) 为材料。这些

研究资料充分肯定了贮藏氮化物的作用，但对贮藏氮化物的性质还没有一个明确认识。归纳起来有 3 种观点。

3.1 树木体内的氮化物是贮藏氮化物

与土壤中的氮相对而言，植物体内已同化的氮就是贮藏氮 (Taylor et al., 1967; Weinbaum et al., 1978; Weinbaum and Muraoka, 1986)。这种对贮藏氮化物性质的认识至今在一次结实植物中仍然很普遍 (Rossato et al., 2001)，因为，在这类植物进入生殖生长阶段后，营养器官中的结构蛋白和功能蛋白都会降解，释放的氮化物向生殖器官转移。

3.2 在休眠组织中的某些高含量的特殊氨基酸和蛋白质是主要的贮藏氮化物，它们的含量在树木春季生长时显著降低

早在 1917 年，Butter 等就注意到苹果树在活跃生长停止时，多年生组织中的氮含量最低，在芽膨大时期，氮含量达到最高水平 (Oland, 1959 引用资料)。随后，对落叶树木中氮化物的季节变化作了大量研究 (Oland, 1954, 1959, 1963; Oland and Yemm, 1956; Tromp, 1970; Tromp and Ovaa, 1971, 1973; Spencer and Titus, 1972; Kang and Titus, 1980a, b, 1987; O'Kennedy and Titus, 1979; O'Kennedy et al., 1975; Taylor and May, 1967; Taylor et al., 1967; Leckstein and Liewellyn, 1975; Sagisaka, 1974; Suzuki and Kohno, 1983; Chapin and Kedrowski, 1983; Suzuki, 1984; Tan, 1975; Nsimba-Lubaki and Peumans, 1986)，导致树木氮贮藏的一个基本结论：树木在秋冬季节（或休眠季节）在树体中积累氮化物，它们在春天被新梢生长所消耗。常绿树木树体中氮化物含量的季节变化没有落叶树木明显，但仍表现出类似的季节波动 (Kramer and Kozlowski, 1979; Kato, 1981, 1986)。因此，通常把多年生组织中有明显季节变化的这部分氮化物看作是树木的贮藏氮化物。

对这类氮化物的性质采用层析技术作了进一步鉴定，发现其主要成

分是少数几种氨基酸。例如,在桑树中是脯氨酸 (Suzuki, 1984); 苹果中是精氨酸和天冬酰胺 (Oland, 1963) 或精氨酸 (O' Kennedy et al., 1975; Tromp, 1970; O' Kennedy and Titus, 1979); 在杨树 (Sagisaka, 1974) 和桃树 (Taylor and May, 1967) 中是精氨酸。据此, Oland (1959) 及 Taylor 和 May (1967) 认为树木的贮藏氮化物主要是游离氨基酸, 蛋白质是次要的。但是, 随后的大量研究证明, 苹果的主要贮藏氮化物是蛋白质而不是游离氨基酸 (Tromp, 1970; Tromp and Ovaa, 1971, 1973; O' Kennedy et al., 1975; O' Kennedy and Titus, 1979; Kang and Titus, 1980a; Titus and Kang, 1982; Millard and Neilsen, 1989)。Tromp 和 Ovaa (1973) 甚至推测苹果树皮中存在一种富含精氨酸的特殊贮藏蛋白质。

3.3 在循环库外的多年生组织中积累的氮化物是贮藏氮化物

大量资料表明, 在植物维管组织结构中存在一个循环的氨基酸库 (Simpson et al., 1982, 1983; Lambers et al., 1982; Dickson et al., 1985; Vogelmann et al., 1985; Keltjens et al., 1986; Rowland, 1986; Vessey and Layzell, 1987; Touraine et al., 1988; Cooper and Clarkson, 1989; van Bel, 1990; Larsson et al., 1991; Parsons and Baker, 1996; Youssefi et al., 2000), 循环库中的氨基酸不与周围组织中的氨基酸相混合 (Cooper and Clarkson, 1989; Larsson et al., 1991)。虽然该循环库中的氨基酸种类在不同类群植物中存在明显差异 (Miettinen and Virtanen, 1952; Oland, 1959; Pate, 1980; Marschner, 1986; Ruamrungsri et al., 2001), 但主要的氨基酸其 N/C 比率一般都大于 0.4, 这被认为与提高 N 的运输效率有关 (Marschner, 1986)。如果我们把循环库周围的多年生组织中积累的蛋白质和氨基酸相应的称为氮贮藏库, 那么, 贮藏库中主要的氨基酸其 N/C 比率一般都大于 0.4, 这与提高 N 的贮藏效率有关。

有证据表明, 贮藏库中的主要氨基酸不同于循环库中的主要氨基酸。

Sagisaka (1974) 研究了杨树 1 年生枝条的树皮和木质部中 α -酮戊二酸家族氨基酸（谷氨酰胺、谷氨酸、脯氨酸和精氨酸）的季节变化。在休眠季节，精氨酸是主要的氨基酸，在木质部中，精氨酸占该家族氨基酸的 90%，在树皮中占 40%~60%。在活跃生长期，谷氨酰胺和谷氨酸是主要的，在树皮和木质部中，谷氨酰胺和谷氨酸占该家族氨基酸的 90%。这一结果表明，精氨酸是主要的贮藏氮化物，而谷氨酸和谷氨酰胺是氮化物的主要运输形式。我们认为，这两种形式的氮化物在枝条中的分布很可能是组织特异性的。从 Millard 等 (1998)、Schmidt 和 Stewart (1998) 以及 Malaguti (2001) 的研究来看，已经形成了“在循环库外的贮藏库中积累的氮化物是贮藏氮化物”的概念。常绿针叶树在施氮条件下，组织中大量积累精氨酸，而木质部液中则以酰胺为主 (Stoerner et al., 1997; Plassard et al., 2000)。可见，贮藏氮化物精氨酸是积累在贮藏库中，而运输形式的酰胺（谷氨酰胺和天冬酰胺）则存在于循环库中。

4 树木营养贮藏蛋白质

正如碳水化合物有多种贮藏形式一样，树木营养器官中的贮藏氮化物的形式可能也是多种多样的。在 20 世纪 80 年代中期以前，虽然已认识到贮藏库中的蛋白质或某些高含量的氨基酸是树木营养器官中的主要贮藏氮化物，但是，还不知道存在专门用于氮素贮藏的蛋白质。后来，在若干树木的营养器官中发现了这类专门的贮藏蛋白质，与种子贮藏蛋白质相对应，称之为营养贮藏蛋白质 (Stepien et al., 1994)。营养贮藏蛋白质的发现为深入研究树木氮贮藏的机制和作用提供了一条有效途径。

4.1 营养贮藏蛋白质的细胞形态学

采用石蜡切片和树脂半薄切片并结合蛋白质专一性的组织化学染色方法，我国学者吴继林和郝秉中与国外学者 Greenwood 等人几乎同时在树木的营养器官中发现了含蛋白质的专门结构。吴继林和郝秉中 (1986) 在热带落叶树木巴西橡胶树 (*Hevea brasiliensis*) 次生韧皮部中发现贮藏

蛋白质细胞, Greenwood 等 (1986) 在温带落叶树木西洋接骨木 (*Sambucus nigra*) 次生韧皮部的薄壁细胞中发现类似种子蛋白体的结构, 他们的工作是关于树木营养贮藏蛋白质细胞学研究的首次报道。随后, 在其他若干热带树木和温带树木中都发现了类似的结构 (表 1-1)。

根据已有的资料, 在越冬季节的温带树木中, 营养贮藏蛋白质积累在众多的小液泡里, 在落叶期的热带树木中, 它们积累在中央大液泡中 (表 1-1)。但是, 液泡的细分不是温带树木积累营养贮藏蛋白质的前提 (Greenwood et al., 1990)。例如, 在 9 月中旬, 小红柳 (*Salix microstachya*) 的一些形成层细胞的中央大液泡已开始积累贮藏蛋白质 (Greenwood et al., 1990); 在非休眠槐树 (*Sophora japonica*) 的次生韧皮薄壁细胞的中央大液泡里也观察到有凝集素 (一种贮藏蛋白质) 的积累 (Herman et al., 1988)。可见, 温带树木含蛋白质的专门结构在形态上存在明显的季节变化: 在越冬季节呈蛋白体形态, 在非休眠季节的形态与热带树木休眠季节的形态一样, 为含蛋白质的中央大液泡。

在不同类群树木中, 液泡蛋白质内含物的超微结构存在明显差异。在降香黄檀 (*Dalbergia odorifera*) 中, 蛋白质内含物大致可区分出电子致密的团块状、均一状和纤维状 3 种形态, 它们分别存在于不同的细胞中 (Hao and Wu, 1993)。巴西橡胶树的营养贮藏蛋白质呈纤维状 (直径约 7 nm), 它们常常比较整齐地排列着, 与长柱形的韧皮薄壁组织细胞大略平行 (Wu and Hao, 1987)。楝科的非洲楝 (*Khaya senegalensis*)、麻楝 (*Chukrasia tabularis*) 和苦楝 (*Melia azedarach*) 的营养贮藏蛋白质呈颗粒状, 结构均一, 常常粘连聚合成团块状 (Wu and Hao, 1991)。美国椴树 (*Tilia americana*) 有高电子密度和低电子密度两种形态的蛋白体, 分别存在于不同的细胞中 (Wetzel et al., 1989a)。关于杨树营养贮藏蛋白质的超微结构, 就是同一研究者所得出的观察结果也有差异 (Sauter and Kloth, 1987; Sauter et al., 1988; Sauter and van Cleve, 1990), 这可能是由于采样时期不同造成的, 因为杨树营养贮藏蛋白质的超微结构存在明显的季节变化 (Sauter and van Cleve, 1990)。虽然材料、取样时期和部位以及处理方法和切片方向的不同可能会影响到营养贮藏蛋白质的超微结构, 但超微结构的差异在本质上应当是营养贮藏蛋白质

的种类不同造成的。

4.2 营养贮藏蛋白质在不同类群树木中的分布

一般认为树木贮藏氮化物的主要来源是衰老叶片中回运的氮。因为, 叶中的氮占植物体内氮素总量的大部分 (Tan, 1975; Kramer and Kozlowski, 1979), 在秋季, 温带树木衰老的叶普遍发生叶氮的转移 (Oland, 1963; Kramer and Kozlowski, 1979; Kang and Titus, 1980a, b; Drossopoulos and Nivis, 1988; 曾骧, 1992), 此时树体中氮含量明显增加 (Kramer and Kozlowski, 1979; Suzuki, 1984)。所以, 在确定树木中是否存在营养贮藏蛋白质时, 通常采用显微技术观察处于落叶期 (或休眠季节) 的枝条 (表 1-1)。在表 1-1 中列出的树种是目前已检查过的树木。在不同的软材树种之间, 营养贮藏蛋白质的有无存在一定差异 (Wetzel et al., 1991)。在研究的几种软材树种中, 多数树种的茎和针叶中都有营养贮藏蛋白质, 但在香脂冷杉 (*Abies balsamea*) 的茎、云杉属 (*Picea*) 的两种裸子植物的叶以及针叶当年脱落的欧洲落叶松 (*Larix decidua*) 的叶中都没有观察到。相反, 硬材树种普遍具有营养贮藏蛋白质, 虽然其丰富程度在不同树种间有明显差异, 但至今还没有报道过不存在营养贮藏蛋白质的硬材树种 (Wetzel et al., 1989a)。

在软材树种中, 茎的内层树皮是积累营养贮藏蛋白质的主要部位, 同时, 在常绿针叶中也有分布 (Wetzel et al., 1991)。温带落叶硬材树种, 其茎的各种组织细胞均可积累营养贮藏蛋白质。例如, 在杨树和柳树的皮层薄壁细胞、次生韧皮部、次生木质部, 甚至形成层细胞中都曾观察到蛋白体 (van Cleve et al., 1988; Sauter et al., 1988; Sauter and Wellenkamp, 1988; Sauter and van Cleve, 1989; Wetzel and Greenwood, 1991)。类似的情况也见于除巴西橡胶树以外的其他几种热带树木, 但是, 形成层细胞无液泡蛋白质内含物 (Wu and Hao, 1991; Hao and Wu, 1993), 这可能与温带树木和热带树木不同的生长发育特性有关 (郝秉中等, 1997)。在巴西橡胶树中, 含贮藏蛋白质的细胞仅分布于茎的有输导功能的次生韧皮部 (吴继林和郝秉中, 1986)。值得注意的是, 这些研究绝大多数都是以枝条为材料 (表 1-1), 对营养贮藏蛋白质在整株树木中

的分布还了解得很少。

表 1-1 营养贮藏蛋白质在树木中的分布

植物名称	取材部位	积累部位	蛋白体/ 蛋白贮藏 大液泡	光镜/ 电镜	参考文献
欧洲落叶松 <i>Larix decidua</i>	1~2 年生 枝条	茎皮层、形成 层	蛋白体	电镜	Wetzel et al., 1991
美国五针松 <i>Pinus strobus</i>	1~2 年生 枝条	叶、茎内层树 皮	蛋白体	电镜	Wetzel et al., 1991
欧洲赤松 <i>Pinus sylvestris</i>	1~2 年生 枝条	叶、茎内层树 皮	蛋白体	电镜	Wetzel et al., 1991
挪威云杉 <i>Picea abies</i>	1~2 年生 枝条	茎内层树皮	蛋白体	电镜、光镜	Wetzel et al., 1991
白云杉 <i>Picea glauca</i>	1~2 年生 枝条	茎内层树皮	蛋白体	电镜、光镜	Wetzel et al., 1991
加拿大胶树 <i>Abies balsamea</i>	1~2 年生 枝条	叶	蛋白体	电镜	Wetzel et al., 1991
美国侧柏 <i>Thuja occidentalis</i>	1~2 年生 枝条	叶、茎内层树 皮	蛋白体	电镜	Wetzel et al., 1991
小红柳 <i>Salix microstachya</i>	2~3 年生 枝条	茎内层树皮	蛋白体	光镜	Wetzel et al., 1989a
三角叶杨 <i>Populus deltoides</i>	2~3 年生 枝条	茎内层树皮	蛋白体	光镜	Wetzel et al., 1989a
黑糖槭 <i>Acer saccharum</i>	2~3 年生 枝条	茎内层树皮	蛋白体	光镜	Wetzel et al., 1989a
橡树 <i>Quercus rubra</i>	2~3 年生 枝条	茎内层树皮	蛋白体	光镜	Wetzel et al., 1989a
刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i>	2~3 年生 枝条	茎内层树皮	蛋白体	光镜	Wetzel et al., 1989a
美洲槲 <i>Tilia Americana</i>	2~3 年生 枝条	茎内层树皮	蛋白体	光镜	Wetzel et al., 1989a