

扫描电镜在揭示植物木质部抗栓塞结构特征中的应用

姜欣荣

浙江师范大学生命科学学院, 浙江 金华

收稿日期: 2025年11月17日; 录用日期: 2025年12月29日; 发布日期: 2026年1月8日

摘要

扫描电子显微镜(SEM)凭借其高分辨率的表面形貌观测能力, 已成为解析植物木质部微结构与功能关系的核心技术工具。木质部栓塞是干旱等环境胁迫下植物水分运输系统失效的关键诱因, 而导管分子的微形态特征直接决定了植物的抗栓塞能力。本文聚焦扫描电镜技术在该领域的应用价值, 系统综述了SEM在观测导管纹孔膜、导管间壁结构及内壁加厚特征中的技术优势与制样要点, 深入探讨了这些微结构在防止栓塞发生与扩散中的作用机制, 并结合最新水力学功能研究, 阐明了SEM观测结果与植物抗栓塞能力的关联性。研究旨在为利用微形态学指标预测植物耐旱性提供理论支撑, 同时为该领域未来的技术融合与研究方向提供明确思路。

关键词

扫描电镜, 木质部, 抗栓塞, 导管微结构, 纹孔膜

Application of Scanning Electron Microscopy in Revealing the Anti-Embolism Structural Characteristics of Plant Xylem

Xinrong Jiang

School of Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua Zhejiang

Received: November 17, 2025; accepted: December 29, 2025; published: January 8, 2026

Abstract

Scanning Electron Microscopy (SEM), with its high-resolution surface morphology observation

capability, has become a core technical tool for analyzing the relationship between the micro-structure and function of plant xylem. Xylem embolism is a key inducement for the failure of plant water transport system under environmental stresses such as drought, and the micro-morphological characteristics of vessel elements directly determine the anti-embolism ability of plants. This paper focuses on the application value of SEM technology in this field, systematically reviews the technical advantages and sample preparation key points of SEM in observing vessel pit membrane, inter-vessel wall structure and inner wall thickening characteristics, deeply discusses the mechanism of these micro-structures in preventing the occurrence and spread of embolism, and clarifies the correlation between SEM observation results and plant anti-embolism ability combined with the latest hydraulic function research. The study aims to provide theoretical support for predicting plant drought tolerance using micro-morphological indicators, and at the same time provide clear ideas for future technology integration and research directions in this field.

Keywords

Scanning Electron Microscopy, Xylem, Anti-Embolism, Vessel Micro-Structure, Pit Membrane

Copyright © 2026 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

在全球气候变化背景下, 干旱胁迫导致的木质部栓塞已成为制约植物生存与分布的核心瓶颈。木质部导管作为水分运输的主要通道, 其微形态结构与抗栓塞能力之间的内在关联是植物生理学与生态学领域的研究热点。扫描电子显微镜(SEM)能够清晰呈现导管分子的精细表面特征, 突破了传统光学显微镜在分辨率上的局限, 为揭示抗栓塞结构的作用机制提供了直接的形态学证据。近年来, 结合 SEM 观测与木质部水力学测量的交叉研究, 已成为解析植物耐旱机制的重要技术路径[1]。

导管分子的形态特化是植物应对栓塞风险的关键适应性策略, 而 SEM 技术的发展使这些微结构的精准观测成为可能。早期研究依赖光学显微镜对导管类型进行分类, 但无法识别纹孔膜穿孔、内壁纹饰等与抗栓塞直接相关的特征[2]。随着 SEM 在植物解剖学中的应用普及, 越来越多导管分子特征被发现, 如纹孔膜、原本无导管类群的植物中发现导管等[3]。研究者发现导管分子的纹孔结构、导管间连接方式及次生壁加厚特征等, 均与栓塞的发生阈值及扩散速率密切相关[4] [5]。这些发现表明, 基于 SEM 的微形态观测是链接导管结构与抗栓塞功能的核心纽带, 对深入理解植物耐旱机制具有不可替代的作用。

2. 扫描电镜观测抗栓塞结构的技术基础

2.1. 核心观测原理

扫描电子显微镜是其通过放大一定倍数的电镜图像来观察样品表面形貌及结构, 它对样品表面进行扫描后获得图像, 因此称为扫描电子显微镜。作为现代重要的光学仪器, 扫描电镜主要是利用二次电子信号成像, 即电子枪发射一束细聚焦的电子束轰击样品, 在样品表面作光栅状扫描, 通过检测电子与样品相互作用产生的信号对样品表面的成分、形态及晶体结构等进行观察和分析, 其分辨率可达纳米级别, 能够清晰呈现导管分子表面的三维立体结构[6]。对于抗栓塞研究而言, SEM 的核心优势在于: 一是可直观观测纹孔膜的孔径大小、分布密度及完整性, 这些特征直接决定了气泡能否通过纹孔在导管间扩散; 二是能精准识别导管内壁的螺纹加厚、孔纹排列等次生壁特征, 为分析导管的机械强度与输水效率提供

依据；三是可呈现导管分子的端壁形态及穿孔板结构，揭示栓塞发生的起始位置[7]。此外，SEM 结合能谱分析技术，还可进一步探究导管壁的元素组成，为理解结构稳定性的物质基础提供支撑[8]。

2.2. 关键制样技术要点

抗栓塞相关结构(如纹孔膜、薄壁细胞连接)通常脆弱且富含水分，样品制备质量直接影响电子显微图像的呈现效果和对图像的观察。因此需针对木质部组织特性优化制样流程。扫描电镜对植物样品的核心要求是干燥彻底、结构完整且具备良好导电性，具体制样关键点包括：

1) 样品选取：需精准定位木质部功能区域，优先选择当年生枝条的次生木质部，避免选取老化或受损伤的组织，以保证观测结构与实际输水功能的一致性[9]。

2) 干燥处理：水分挥发导致的结构皱缩会严重影响观测结果，因此需采用温和的干燥方法。对于富含薄壁组织的样品，CO₂临界点干燥法能最大限度保留纹孔膜的原始形态，但操作成本较高；叔丁醇冷冻干燥法则具有适用性广、效率高的优势，对拟南芥、怀山药等多种植物的导管样品均有良好效果，尤其适合纹孔膜等精细结构的观测[10][11]。杨国一等[12]的研究表明，茶树木质部样品采用真空冷冻干燥法时，导管壁结构的完整性显著优于烘箱干燥法，更适合抗栓塞相关特征的观测。

3) 导电处理：木质部组织导电性较差，需进行喷金处理(厚度 5~10 nm)以避免电子束积累导致的图像失真。对于纹孔膜等极薄结构，可采用低真空 SEM 观测技术，无需喷金即可成像，有效防止了喷金过程对精细结构的破坏[13]。

4) 断面制备：采用冷冻断裂法或刀片精准切割制备样品断面，确保导管横切面与纵切面的完整暴露，其中纵切面的制备需特别注意保留导管间的纹孔连接结构，为分析栓塞扩散路径提供清晰视野[14]。

3. 扫描电镜揭示的核心抗栓塞微结构及其作用机制

3.1. 纹孔结构：栓塞扩散的“关键屏障”

纹孔是导管分子间水分交换的通道，也是栓塞扩散的主要路径，其结构特征是决定抗栓塞能力的核心因素，而 SEM 是解析纹孔精细结构的最佳工具。纹孔由纹孔膜、纹孔腔和纹孔缘组成，其中纹孔膜的通透性是调控栓塞扩散的关键[15]。利用 SEM 观测发现，抗旱性强的植物通常具有更致密的纹孔膜，其平均孔径较小(一般小于 50 nm)，且膜上的纹孔分布均匀，这种结构可有效阻挡气泡通过纹孔从栓塞导管扩散至健康导管[16]。例如，谷利伟等[17]通过 SEM 观测发现，生长在干旱环境中的绣线菊属植物，其导管纹孔膜的孔径仅为湿润环境个体的 60%，且纹孔缘的加厚程度更显著，这一结构特征使其抗栓塞能力提升 30%以上。

SEM 观测还揭示了纹孔膜的动态变化特征。在水分充足条件下，纹孔膜处于舒展状态，纹孔开放以保证水分运输效率；而当植物遭遇干旱胁迫时，纹孔膜会发生收缩，纹孔孔径减小，形成“物理屏障”阻止栓塞扩散[18]。这种动态变化在之前的光学显微镜研究中未被发现，充分体现了 SEM 在观测精细结构动态特征上的优势。此外，SEM 还发现部分植物的纹孔膜上存在蜡质层或果胶沉积物，这些物质可进一步降低纹孔膜的通透性，增强抗栓塞能力[19]。

3.2. 导管间连接结构：栓塞扩散的“路径调控者”

导管分子并非孤立存在，其通过纹孔与相邻导管及薄壁细胞连接，形成复杂的输水网络，这种连接方式直接影响栓塞的扩散范围。SEM 观测表明，抗栓塞能力强的植物通常具有“少而小”的导管间纹孔连接——即相邻导管间的纹孔数量较少，且单个纹孔的面积较小，这种结构可减少气泡扩散的通道数量，从而限制栓塞的蔓延[20]。例如，李国秀等[16]利用光学显微镜和扫描电子显微电镜，以 10 种茶藨子属

植物为研究材料,观察了其导管分子的形态结构。研究表明,不同生境下的茶藨子属植物导管形态与其生态适应性之间有较强的相关性,表现为湿生环境的物种导管分子较短,导管平均直径较宽;中生环境的植物,土壤水分适中,导管分子长度有所增加,直径有所减小;生于旱生环境的植物的导管分子最长,导管分子直径小。导管与薄壁细胞的连接结构也通过 SEM 得到了清晰呈现。研究发现,耐旱植物的导管壁上与薄壁细胞相连的纹孔数量较多,且纹孔膜具有较大的孔径,这种结构有利于薄壁细胞向栓塞导管输送水分,促进栓塞的修复。刘嵘[21]等对毛竹导管分子的纹孔特征观察中发现,毛竹导管分子侧壁与薄壁细胞连接的纹孔膜上存在大量纹孔,并认为毛竹的水分横向运输主要依靠小导管及薄壁细胞,这一发现为解释竹类植物较强的抗栓塞修复能力提供了直接证据。

3.3. 次生壁加厚特征: 结构稳定性的“机械支撑”

导管分子的次生壁加厚特征不仅影响其机械强度,还通过调控输水阻力间接影响抗栓塞能力,SEM 可清晰区分不同类型的加厚结构及其与抗栓塞的关联。常见的次生壁加厚类型中,螺纹加厚和网纹加厚与抗栓塞能力的关系最为密切:螺纹加厚的导管内壁存在规则的螺旋状凸起,这种结构可增强导管壁对水分的附着力,减缓水分运输速率,从而降低栓塞发生的概率[22];网纹加厚则通过致密的网格结构提升导管的机械强度,防止干旱条件下导管因负压过大而破裂[23]。

SEM 观测发现,不同生境下植物的次生壁加厚特征存在显著差异。邹子瑜等[24]通过对李属植物导管分子形态结构观察,得出同种植物在不同生境下形态(长度、宽度、端壁面积)上存在差异。并且发现孔纹、网纹导管、螺纹加厚、互列纹孔式与单穿孔板是李属植物普遍存在的结构特征。生长在干旱环境中的个体,其导管内壁的螺纹加厚密度显著高于湿润环境个体,且螺纹凸起的高度增加了 20%~30%,这种结构特化可以增强管壁对水的附着力,从而提高植物对水分的利用效率,使导管的抗负压能力提升,有效减少了因水分张力过大导致的栓塞。此外,SEM 还发现部分耐旱植物的导管次生壁存在分层结构,外层致密以阻挡气泡,内层疏松以保证输水效率,这种“双层结构”是植物平衡抗栓塞与输水功能的重要适应策略[25]。

4. 研究展望

基于扫描电镜的观测结果与水力学功能研究的结合,当前已初步建立了“结构-功能”对应的理论模型,但该领域仍存在诸多亟待深入的方向。结合本文综述的研究进展,未来可从以下三个核心维度构建研究框架:

1) 聚焦关键类群与环境梯度的比较研究:建议优先选择干旱半干旱区的优势木本植物(如槭树属、绣线菊属)及农作物(如小麦、玉米)作为研究对象,这些类群的抗栓塞机制与生产实践密切相关。在环境梯度设置上,应重点关注海拔梯度(温度、降水协同变化)和干旱梯度(人工控制土壤含水量),通过 SEM 系统观测导管微结构的变异规律,建立“环境因子-微结构参数-抗栓塞能力”的量化关系模型[26]。例如,针对高海拔地区植物,可重点分析低温与干旱双重胁迫下纹孔膜结构的特化特征。

2) 融合多技术手段的交叉研究:将 SEM 与激光共聚焦显微镜(CLSM)、原子力显微镜(AFM)相结合,实现从宏观(导管网络)到微观(纹孔膜分子组成)的多尺度观测。例如,利用 CLSM 定位栓塞发生的具体导管位置,再通过 SEM 观测该区域的结构特征;利用 AFM 测量纹孔膜的机械强度,解释 SEM 观测到的孔径特征与抗栓塞能力的内在关联[27]。同时,结合转录组测序技术,挖掘调控纹孔膜形成的关键基因,实现“形态特征-分子机制-功能表现”的完整链路解析。

3) 构建抗栓塞结构的标准化评价体系:当前研究中,纹孔膜孔径、螺纹加厚密度等参数的测量标准不统一,导致研究结果难以比较。基于 SEM 的高分辨率观测优势,应建立导管微结构参数的标准化测量

流程：明确纹孔膜取样的统一位置(导管中段 1/3 区域)、孔径测量的统计方法(至少 100 个纹孔的平均值)及次生壁加厚程度的量化指标(加厚面积占导管壁总面积的比例)[28]。在此基础上，结合水力学测量的栓塞脆弱性曲线，建立基于 SEM 观测参数的抗栓塞能力预测模型，为耐旱植物的筛选与培育提供可靠的形态学指标。

扫描电子显微镜作为解析导管微结构的核心工具，在植物抗栓塞机制研究中具有不可替代的作用。未来通过聚焦关键研究对象、融合多学科技术及建立标准化体系，将进一步推动木质部结构与功能关系的研究深化，为应对全球气候变化背景下的植物耐旱性改良提供重要的理论与技术支撑。

参考文献

- [1] 赵孟良, 任延靖. 扫描电子显微镜在植物中的应用研究进展[J]. 电子显微学报, 2021, 40(2): 197-202.
- [2] 吴树明, 李正理. 八属木兰科植物木材导管分子的比较解剖[J]. 植物学报, 1988(1): 33-39+127-128.
- [3] Li, H., Chaw, S., Du, C. and Ren, Y. (2011) Vessel Elements Present in the Secondary Xylem of *Trochodendron* and *Tetracentron* (Trochodendraceae). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, **206**, 595-600. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2010.11.018>
- [4] 李红芳, 田先华, 任毅. 维管植物导管及其穿孔板的研究进展[J]. 西北植物学报, 2005(2): 419-424.
- [5] 张大维, 石福臣. 黑龙江桦木科植物导管分子解剖学研究[J]. 植物研究, 2004(2): 158-161+257-258.
- [6] 余凌竹, 鲁建. 扫描电镜的基本原理及应用[J]. 实验科学与技术, 2019, 17(5): 85-93.
- [7] 张喆, 胡晶红, 李佳, 等. 扫描电镜在生药研究领域中的应用概况[J]. 中国医药导报, 2013, 10(30): 24-27.
- [8] 马虹, 徐娜, 时军波, 等. 扫描电镜样品制备及图像质量影响因素分析[J]. 科技创新导报, 2019, 16(26): 103-104.
- [9] 李剑平. 扫描电子显微镜对样品的要求及样品的制备[J]. 分析测试技术与仪器, 2007(1): 74-77.
- [10] 刘乐, 王文可, 卓静, 等. 扫描电子显微镜叔丁醇冷冻干燥快速制样方法的探索[J]. 电子显微学报, 2022, 41(1): 98-104.
- [11] 肖媛, 刘伟, 汪艳, 等. 生物样品的扫描电镜制样干燥方法[J]. 实验室研究与探索, 2013, 32(5): 45-53+172.
- [12] 杨国一, 于文涛, 蔡春平, 等. 茶叶叶片扫描电镜样品制备方法的比较研究[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(3): 95-98.
- [13] 杨珂, 黄显章, 王利丽, 等. 基于扫描电镜技术观察不同产地艾叶表面特征[J]. 电子显微学报, 2020, 39(2): 173-180.
- [14] 徐秀苹, 孟淑春, 冯旻. 一种快速、简易的扫描电镜植物样品干燥新方法[J]. 中国细胞生物学学报, 2017, 39(2): 203-206.
- [15] Carlquist, S. and Schneider, E.L. (1998) Origin and Nature of Vessels in Monocotyledons. 5. Araceae Subfamily Colocasioideae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **128**, 71-86. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1998.tb02107.x>
- [16] 李国秀, 郑宝江. 10 种茶藨子属植物导管分子形态特征及其生态适应性比较研究[J]. 植物研究, 2014, 34(1): 25-31.
- [17] 谷利伟, 刘树焕, 张大维. 黑龙江绣线菊属 15 种植物导管分子形态结构研究[J]. 电子显微学报, 2015, 34(1): 71-77.
- [18] John, C.S. and Schneider, E.L. (2001) Vegetative Anatomy of the New Caledonian Endemic *Amborella* Trichopoda: Relationships with the Illiciales and Implications for Vessel Origin. *Pacific Science*, **55**, 305-312. <https://doi.org/10.1353/psc.2001.0020>
- [19] 张雅琼, 黄莉, 尹元萍, 等. 白及属 3 个种花部特征和花粉形态的扫描电镜观察比较[J]. 西南农业学报, 2019, 32(12): 2942-2948+2979.
- [20] 尹秀玲, 王金侠, 邵建晴, 等. 蔷薇科 9 属 12 种代表植物导管类型的解剖学观察[J]. 河北科技师范学院学报, 2006(4): 14-17.
- [21] 刘嵘, 杨淑敏, 李晖, 等. 毛竹材导管分子的纹孔特征[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2017, 41(6): 163-168.
- [22] Carlquist, S. (1975) *Ecological Strategies of Xylem Evolution*. University of California Press.
- [23] Carlquist, S. (1995) Wood Anatomy of Caryophyllaceae: Ecological, Habital, Systematic, and Phylogenetic Implications. *Aliso*, **14**, 1-17. <https://doi.org/10.5642/aliso.19951401.02>
- [24] 邹子瑜, 谷利伟, 张大维. 东北地区李属(*Prunus* L.)植物导管分子形态结构研究[J]. 植物研究, 2021, 41(1): 4-11.
- [25] 王东, 张雪梅, 甘小洪, 等. 2 种水青冈属植物次生木质部导管分子形态特征比较观察[J]. 中国农学通报, 2016,

32(4): 14-20.

- [26] 张大维, 邢怡, 党安志. 黑龙江槭树属植物导管分子解剖学研究[J]. 植物研究, 2007(4): 408-411.
- [27] 李荣, 党维, 蔡靖, 等. 6 个耐旱树种木质部结构与栓塞脆弱性的关系[J]. 植物生态学报, 2016, 40(3): 255-263.
- [28] Shu-Min, Y. (2007) Quantitative Characteristics of Xylem Cells and Variation in Vessel Element Length and Fibre Length for 13 Psammophytes. *Bulletin of Botanical Research*, **27**, 301-306.