

云南哀牢山 6 种常绿阔叶树木质部解剖特征的轴向和径向变化

范泽鑫^{1,2} 曹坤芳^{1*} 邹寿青¹

(1 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303) (2 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要 West、Brown 和 Enquist 提出的树木水分传导的分形网络模型(简称 WBE 模型)认为, 树木连续分枝之间的导管或管胞直径按照一定的比率均匀变细, 其总的水力阻力与水分传导的路径长度无关, 从而使不同部位叶片获得基本相当的水分供应。该模型对树木高生长的水力限制假说提出了置疑。为了验证 WBE 模型中树木导管或管胞均匀变细的假说, 该文研究了云南哀牢山中湿性常绿阔叶林中 6 种常绿阔叶树, 腾冲栲(*Castanopsis wattii*)、景东石砾(*Lithocarpus chintungensis*)、木果石砾(*L. xylocarpus*)、长尾青冈(*Cyclobalanopsis stewardiana*)、滇木荷(*Schima noronhae*)和舟柄茶(*Hartia sinensis*)木质部解剖特征随树高和年龄的变化。对这 6 个树种共 14 株样木进行了不同高度树干圆盘和边材生长轮取样, 样木的高度为 15 ~ 25 m, 按照常规木材解剖的处理和分析方法, 在显微镜下测定木材切片的导管直径和密度等特征。结果表明: 在 14 株样木中, 有 4 株树木导管直径随树木高度增加呈线性减小, 1 株没有明显变化, 其它 9 株树木导管直径在树冠以下的树干部分变化幅度较小或没有明显变化, 而从树冠基部往上直到树木顶端导管直径显著减小。同一植株随着高度的增加, 导管密度增加并且在树冠内增加更显著。有三分之一的树木导管占边材面积的比例随树高增加没有明显变化, 其余树木导管占边材面积比在树冠以上有所减小。多数树木理论比导率在树冠以下没有明显变化而在树冠基部往上显著降低。在从髓芯开始往外的 20 ~ 40 个年轮范围内导管直径增加显著, 但大部分植株导管直径在 40 个年轮后趋于稳定。不同高度圆盘导管直径随形成层发育时间的变化呈相似的趋势, 并且相同发育年龄的导管直径没有明显差异。该文的研究结果说明, 导管直径的轴向和径向变化一定程度上补偿了水分运输阻力随树木个体增大而增加的缺陷, 但是 6 种常绿阔叶树树干的导管基本不按一定比率均匀变细, 不支持 WBE 模型。

关键词 形成层 水力限制 WBE 模型 木质部解剖

AXIAL AND RADIAL CHANGES IN XYLEM ANATOMICAL CHARACTERISTICS IN SIX EVERGREEN BROADLEAVED TREE SPECIES IN AILAO MOUNTAIN, YUNNAN

FAN Ze-Xin^{1,2} CAO Kun- Fang^{1*} and ZOU Shou-Qing¹

(1 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China)

(2 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract The model of West, Brown and Enquist shows that total hydraulic resistance in trees can be independent of path length provided that vascular conduits taper upward sufficiently. This model contradicts the hydraulic limitation hypothesis on tree height growth. To test the validity of this model, we investigated axial and radial changes in xylem anatomical characteristics of six evergreen broadleaved tree species in a subtropical forest in Yunnan. The six species studied included *Castanopsis wattii*, *Lithocarpus chintungensis*, *L. xylocarpus*, *Cyclobalanopsis stewardiana*, *Schima noronhae*, and *Hartia sinensis*. The first four species are from the Fagaceae and the other two species are from Theaceae. Fourteen trees (15 – 25 m) were sampled from the six species. Sapwood cores were taken from each tree at intervals of 1 m along the trunk to study the axial variation in xylem anatomy. Stem cross sections were collected at three heights from the four Fagaceae species to characterize radial variation. Transverse sections of 50 – 80 μm thickness were made using a sliding microtome. Our analysis of transverse microscopic sections showed that the conduit lumen diameters increased from the top to the base of the crown in all trees and to the base of the bole in four trees. Conduit lumen diameter was approx-

收稿日期: 2004-11-17 接受日期: 2005-04-27

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-SW-116)

感谢中国科学院西双版纳热带植物园哀牢山生态站杨国平和刘玉洪等人在野外采样中的大力支持, 感谢 Peter Becker 和 Paul Schulte 等人在实验设计和数据分析中的热情帮助

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: caokf@xtbg.ac.cn

imately constant from the crown base to the tree base in the remaining trees. Vessel density increased with height, especially within the crown. The lumen/total sapwood area ratio was constant along the trunk in four of the twelve trees and decreased from the base of the crown to its top in most of the remaining trees. The theoretical specific hydraulic conductivity decreased substantially from the base of the crown to its top and was constant below the crown base in most trees. Conduit lumen diameters increased linearly for the first 20 – 40 years of cambial age and then stabilized in most of the eight trees of Fagaceae. There was no difference in conduit lumen diameter produced by the same aged cambium at different aboveground heights. Our results suggested that axial and radial trends in conduit lumen diameter of the six evergreen broadleaved species were consistent with partial buffering of hydraulic resistance from path length effects. The uniform size of conduit lumens below the crown base contradicted the critical assumption of constant conduit taper along the trunk in the model of WBE.

Key words Cambium, Hydraulic limitation, WBE model, Xylem anatomy

水分在植物体内的传输主要通过木质部的管道系统(被子植物的导管和裸子植物的管胞)。木质部维持呼吸消耗相对较少,但是构建大量的厚壁运输管道需要消耗大量的碳水化合物,因此植物体理想的输水系统必然是以最少的碳投入达到最大的输水效率(Sperry, 2003)。但是这个系统并非是管道模型(Pipe-model)所能实现的,即木质部管道的大小和数目在每一级分枝都维持不变(Shinozaki *et al.*, 1964),而这样的系统必然是从植物体基部往上管道数目逐渐增多而直径逐渐减小(McCulloh *et al.*, 2003)。

WBE 的分形网络模型(Fractal-like networks model)认为:维管植物通过分形分枝管网进行物质运输。管网是自相似的分枝结构,每一级分枝是由管状分子彼此相连形成的一系列管道而组成,管道平行排列且分枝内管道直径维持不变。根据 Hagen-Poiseuille 定律:单一管道的阻力 $R_k = 8\eta l_k / \pi a_k^4$ (l_k 为第 k 级分枝长, a_k 为第 k 级分枝内管道直径, η 为水粘度)。如果管道直径(a_k)不变,总水力阻力随传输距离(L)增加而线形增加。但 a_k 的轻微增加会导致 R_k 成 4 次方指数下降。因此理论上可以认为,当导管有效地变细,即 $\bar{a} \geq 1/6$, (其中 $a_{k+1}/a_k = n^{-\bar{a}/2}$, n 是分枝数), $R_{TOT} = \sum_{k=0}^N R_k \approx R_N [1 - n^{(1/3 - 2\bar{a})}]$ (其中 R_{TOT} : 总水力阻力; R_N : 末端分枝即叶柄内管道阻力,其值不随植株个体大小而变化)。因此从上级分枝到下级分枝管道直径按一定的比例($\bar{a} \geq 1/6$)变小,使得管道内总的水力阻力只与末端分枝的管道阻力(R_N)有关,而与水分运输的路径长度和植株个体大小无关(West *et al.*, 1999; Becker & Gribben, 2001)。Becker 等(2003)发展了 WBE 模型,认为 WBE 模型的理论预测并不依赖于树木的分枝结构或者树干边材面积的不同。Ryan 和 Yoder (1997)提出了限制树木高生长的水力限制假说(Hy-

draulic limitation hypothesis),即水力阻力随运输路径增加而增加,导致了树木高生长到一定年龄后趋于停滞,而 WBE 模型对这一假说提出了置疑。木质部管网结构的进化适应使植物维管系统能以最小的阻力运输树液到更高更远的枝叶,使植物不同部位叶片获得基本相当的水分和营养供应(Enquist, 2003)。

有研究表明,从上部枝条到树干到根系,树木导管(或管胞)直径呈增加的趋势(Tyree & Zimmermann, 2002; McElorone *et al.*, 2004)。但是导管直径的变化是否符合 WBE 模型理论预测值,导管变细是否足以克服水力阻力的路径效应仍不清楚。Becker 等(2003)发现 18 m 高的花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)管胞直径从树木顶端往下逐渐增加但到树干中部趋于恒定,James 等(2003)对 4 种热带雨林阔叶树种的研究也有相似的结论,这对 WBE 模型中木质部管道分子均匀变细的假设提出了置疑。关于木质部管状分子直径随着树干直径和年龄变化的报道还很少(Mencuccini *et al.*, 1997; Noshiro & Suzuki, 2001),并且对不同树种的研究结果不一致。我们研究了 6 种亚热带常绿阔叶树木质部导管解剖特征随树木高度和年龄的变化,试图验证 WBE 模型树木木质部管道分子均匀变细的推测,并且探讨木质部解剖特征随个体发育的变化规律及其对水力阻力的补偿效应。

1 材料和方法

1.1 实验材料

我们在位于云南哀牢山中部森林生态系统定位站(24°32' N, 101°01' E, 海拔 2 400 m)附近的中山常绿阔叶林进行了取样,取样树木为 6 个常见的常绿乔木树种:腾冲栲(*Castanopsis watti*)、景东石砾(*Lithocarpus chintungensis*)、木果石砾(*L. xylocarpus*)、长尾青冈(*Cyclobalanopsis stewardiana*)、滇木荷

(*Schima noronhae*)和舟柄茶(*Hartia sinensis*)。前4种属于壳斗科,后2种属于山茶科,样木树高15~25 m。该地属中山湿性气候,年平均气温11.3℃,最热月均温15.4℃(8月),最冷月均温5.4℃(1月);干湿两季交替分明,年均降水量1931 mm,85%以上的降水集中分布于雨季(5~10月)(邱学忠,1998)。由于修路伐倒了许多树木,我们利用这些伐倒木每种选2~3株进行采样。采样前记录样木的树高和树干分枝高度。6种树木共14株样木,从树木基部往上沿主干同侧每隔1 m用生长锥钻取2个3~5 cm的样条。生长锥芯用塑料吸管装上并编号。选择4种共8株沿主干每隔4~5 m锯取1个完整树干圆盘。样品带回实验室后,将生长锥样条放入酒精甘油(1:1)溶液中软化3~4个月。将树干圆盘一面抛光,选年轮生长较快的一侧沿髓心向外连续切取1.5 cm×1.5 cm×2 cm的小木块,编号后放入酒精甘油溶液中软化。

1.2 测定方法

1.2.1 轴向变化

软化后的样条去除树皮,在靠近形成层一端切取0.5~1 cm的小条(约5~8个年轮)。将小样条嵌入有凹槽的木制模型内,再固定到滑走切片机上切片,对每样条作1个厚度约50~80 μm的横切片,用番红染色,中性树脂固定,在光学显微镜下镜检。每切片上最外3~4个年轮范围的早材处选择2~3个视野,测量视野内所有导管的数目和管腔直径。滇木荷和舟柄茶两种导管较小且呈圆形,在10×20倍下测量其导管单轴直径;每个视野大约15~25个导管,因此每个高度总共测量60~120个导管的直径。其余4种导管较大呈椭圆形,在10×10倍下测量其长短轴直径,每个视野大约8~20个导管,每个高度总共测量30~100个导管的直径。按照Schulte(1999)的方法计算椭圆形管腔直径:

$$d = (\frac{32 \times (ab)^3}{(a^2 + b^2)})^{\frac{1}{4}} \tag{1}$$

式中 *a* 和 *b* 分别为管腔的长短轴半径。

对每个视野用Becker等(2003)的方法计算平均导管直径:

$$\bar{d} = (\sum_{i=1}^n d_i^4 / n)^{\frac{1}{4}} \tag{2}$$

式中 *d_i* 为单个导管直径, *n* 为视野内所有导管数目。

根据James等(2003)的方法计算理论比导率:

$$k_s = \frac{\pi \rho}{128 \eta A} \sum_{i=1}^n d_{h,i}^4 \tag{3}$$

式中 ρ 为27℃时水密度($1.0 \times 10^3 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$), η 为水粘度($1.0 \times 10^{-9} \text{ MPa} \cdot \text{s}^{-1}$), *A* 为视野面积(m^2), *d_i* 为第*i*个导管的直径(m), *n* 为单位视野内导管总数, *k_s* 为理论比导率($\text{kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$)。

1.2.2 径向变化

每株树选取3个圆盘样品(基部、冠基部和冠中部)。从髓心到形成层依次对木块作横切片。每个木块1个切片,每个切片上每隔5~8年轮数作1次测量,在1~2年轮范围内的早材处选3个视野,测量方法同上,测量时记录视野中心离髓心的年轮数。

1.3 数据分析

对木质部导管直径、导管密度、导管占边材面积比和理论比导率的轴向变化,用Goudie和DiLucca(2002)的分段回归模型对数据进行模拟:

$$f = B_0 + (H - X_0) \times (B_1 + B_2 \times \text{TANH}(H - X_0)) \tag{4}$$

分段回归相当于两个线性回归的组合,式中*f*是因变量(导管直径或密度等),*H*为自变量(树高),*B₀*是第一条线的截距,*B₁*为第一条线的斜率,*B₂*为第二条线的斜率,*X₀*为两条回归线的交点(即拐点),TANH为双曲正切函数。

在拟合曲线时对*X₀*和*B₀*输入适当的初始值使得回归的残差平方和(*SEE*)最小。同时对上述数据以树高为自变量进行简单线性回归,并用*F*检验(Fisher's)检验分段回归的显著性:

$$F = \frac{(SEE_{sim} - SEE_{seg}) / (p_{seg} - p_{sim})}{SEE_{seg} / (n - p_{seg})} \tag{5}$$

式中 *SEE_{sim}* 和 *SEE_{seg}* 分别为线性回归和分段回归的残差平方和, *p_{sim}* 和 *p_{seg}* 分别为线性回归和分段回归的参数个数(这里 *p_{sim}* = 2, *p_{seg}* = 4), *n* 为样本数。查表求得 *F_{0.05}*, 如 *F* > *F_{0.05}*, 则认为分段回归显著并确定 *X₀* 为拐点。反之如果 *F* < *F_{0.05}*, 则分段回归不显著,如此时线性回归显著则认为曲线符合线性模型。

2 实验结果

2.1 木质部解剖的一般特征

6种树木生长轮明显。山茶科的滇木荷和舟柄茶为散孔材,导管分布均匀,导管直径较小,滇木荷导管直径为30~70 μm;舟柄茶为40~60 μm,导管直径变异幅度亦较小(图1)。壳斗科的腾冲栲、景东石栎、木果石栎和长尾青冈均为半环孔材或环孔材,导管沿髓射线方向呈束状分布,直径较大,其中木果石栎和腾冲栲最大导管直径超出240 μm,并且变异幅度较大(图1)。滇木荷和舟柄茶导管密度较

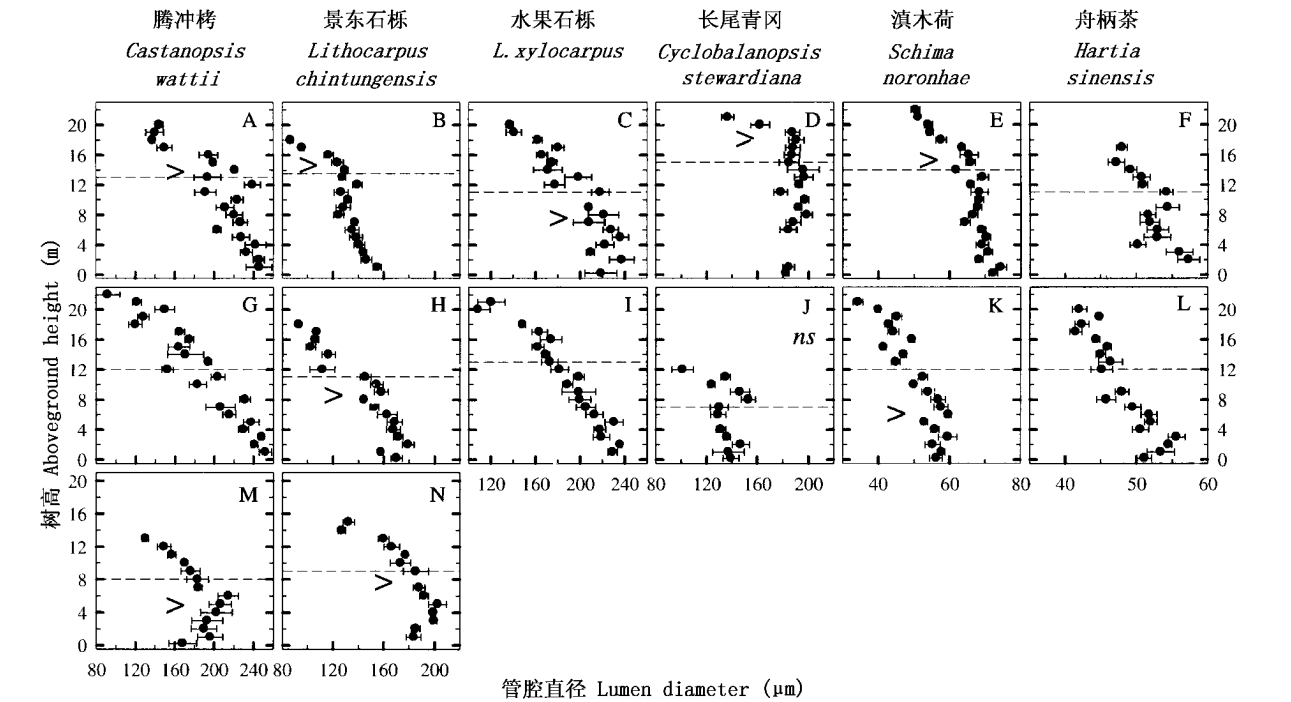


图 1 6 种常绿阔叶树导管管腔直径的轴向变化

Fig.1 Axial variations of mean lumen diameter in six evergreen broadleaved tree species

数据点为平均值 ± 标准误差 Data are means ± SE, $n = 4 - 6$ image fields 图中每个字母代表一个植株,虚线表示树冠基部所在位置 Each panel represents one tree. The dashed line indicates the base of the crown 箭头表示分段回归显著时 ($F > F_{0.05}$) 拐点所在树高的位置;如分段回归不显著 ($F < F_{0.05}$) 而线性回归显著 ($p < 0.05$) 则图中没有任何标识;如分段回归与线性回归均不显著则在树号字母正下方标“ns” The $>$ or $<$ indicated the position of the transition zone when the segmented regression was significant, there is no label in trees which the segmented regression was ns while the simple regression was significant, the “ ns ” was labeled centered below the tree letter when the simple and segmented regression were both ns

大 ($> 80 \text{ No.} \cdot \text{mm}^{-2}$) (图 2), 导管内径面积占边材面积的百分比亦较大 ($> 15\%$) (图 3), 但是由于这两种树木导管直径较小, 其理论比导率明显小于其余 4 种壳斗科树木 (图 4)。

2.2 导管特征的轴向变化

表 1 总结了图 1 ~ 4 中每个植株导管直径、密度、导管占边材面积比或理论比导率与树高的线性回归或分段回归的相关性和 F 检验结果。分段回归分析表明, 6 个树种共 14 株样本中有 4 株树木导管直径随树高增加呈线性减小 (图 1 F、G、I、L), 有 1 株样本导管直径随树高增加没有明显变化 (图 1 J), 剩余 9 株导管直径随树高的变化出现明显的拐点, 这个拐点与树冠基部的高度呈显著的正相关 ($R = 0.684, p = 0.043$), 说明导管直径在树冠以下的树干部分变化幅度较小或者没有明显变化, 而从树冠基部往上直到树木顶端导管直径显著减小, 即树干导管从下到上变细是不均匀的 (图 1)。12 株样本中有 5 株样本导管密度随树高增加呈线性增加, 其余植株导管密度在树冠以下变化不大, 而在树冠基部

以上增加更显著 (图 2)。12 株样本中, 2 株样本导管占边材面积比随树高增加呈线性减小, 6 株样本导管占边材面积比随树高变化呈现明显的拐点, 即在树冠基部以上显著减小, 剩余 4 株样本导管占边材面积比随树高增加没有明显变化 (图 3)。12 株样本中, 有 4 株样本理论比导率 (k_s) 随树高增加呈线性降低, 7 株样本理论比导率 (k_s) 在树冠以下没有明显变化, 而在树冠基本以上显著降低, 另有 1 株没有明显变化 (图 4)。

2.3 导管特征的径向变化

4 种树木共 8 株样本中, 树干基部从髓芯开始往外, 在起始 20 ~ 40 个年轮范围内导管直径随年轮数增加而显著增加。同种不同植株导管直径随年轮数增加而增加的快慢不同, 同一植株不同高度圆盘导管直径随年轮数增加而增加的速度及幅度呈相似的规律, 并且在不同高度上处于相同的形成层发育年龄 (离髓芯的年轮数) 的导管直径没有明显差异 (图 5)。从髓芯到形成层, 伴随导管直径增加, 导管密度减小, 理论比导率 (k_s) 增加。

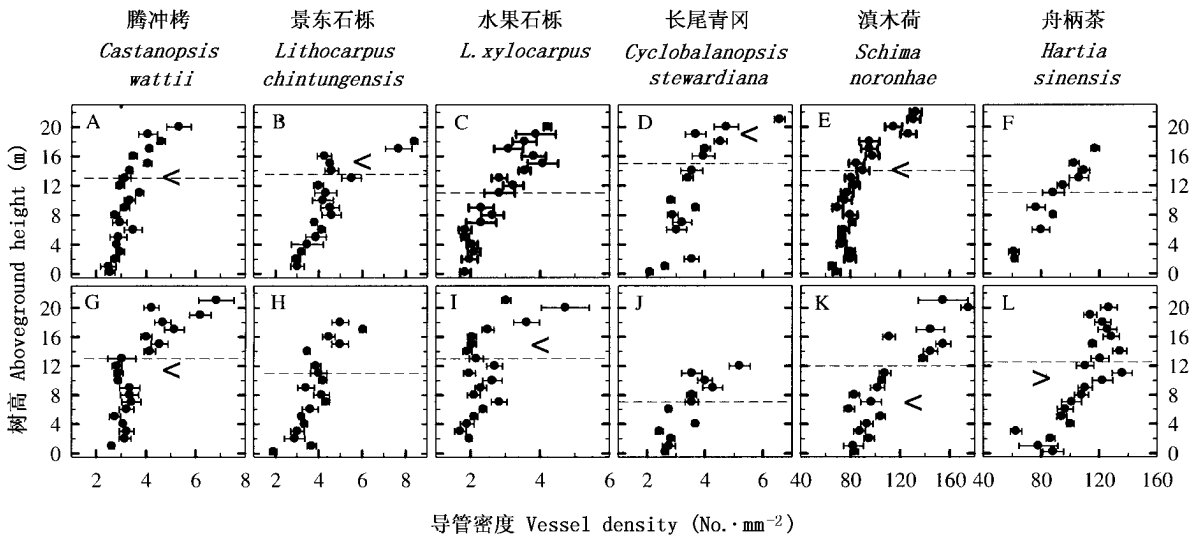


图2 6种常绿阔叶树导管密度的轴向变化

Fig.2 Axial variations of vessel density in the six evergreen broadleaved tree species
数据点为平均值 ± 标准误 Data are means ± SE, n = 4-6 图中树号和标识与图1相同 The tree letters and the labels are the same as Fig. 1

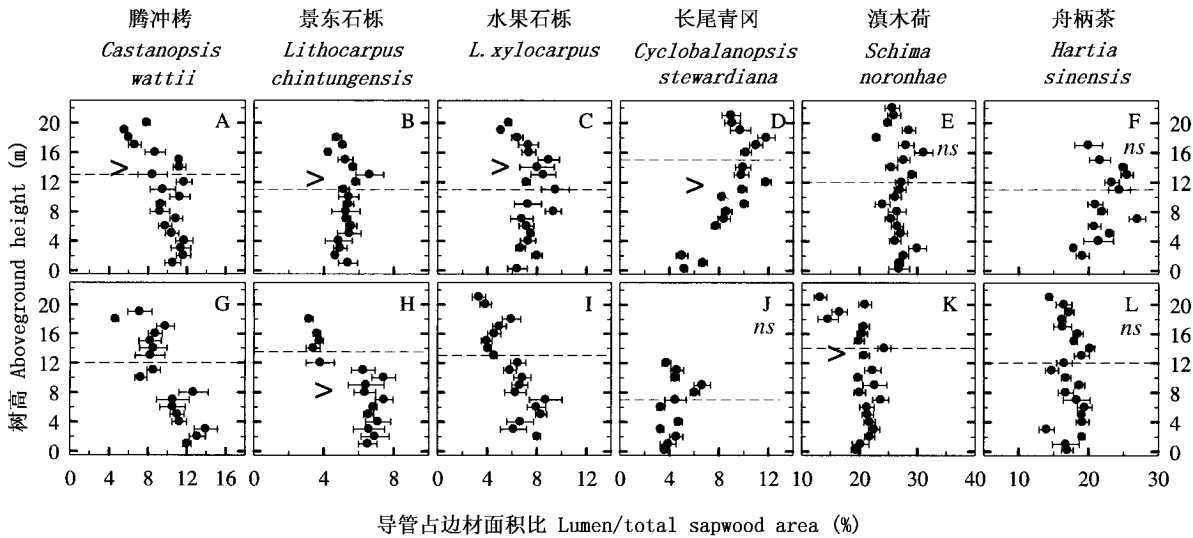


图3 6种常绿阔叶树导管占边材面积的百分比的轴向变化

Fig.3 Axial variations of lumen/total sapwood area in the six evergreen broadleaved tree species
数据点为平均值 ± 标准误 Data are means ± SE, n = 4-6 图中树号和标识与图1相同 The tree letters and the labels are the same as Fig. 1

3 讨论

植物木质部解剖特征影响其体内水分长距离运输,从而影响整个植株的形态和功能。类似于欧姆定律,植物水分运输速率(F)可以表示为: $F = K_h (\Delta P/L)$,其中 K_h 为导水率, L 为测量枝长度, ΔP 为压力差。随着树木生长,其下部枝条或树干产生更大的管道分子以提高导水率来维持一定的树液流

速,同时维持一定的叶片-土壤水势梯度以避免木质部张力过大引起的空穴化伤害(Tyree & Zimmermann, 2002)。本研究中,导管直径从树干到上部枝条减小了1.2~2倍(图1),即使导管密度逐渐增加,亦导致了其理论比导率(单位边材面积导水率)下降2~10倍(图3)。下部枝条和树干产生的大而疏的导管在一定程度上缓减了树木高生长引起的水力阻力的增加,但是木质部输水效率的提高是以增加空

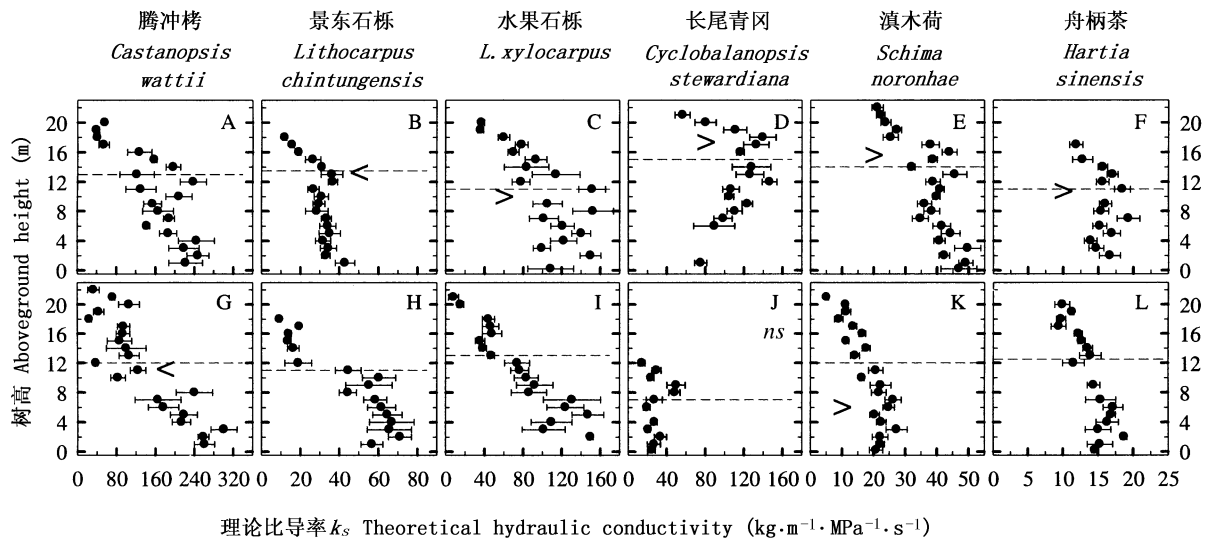


图4 6种常绿阔叶树理论比导率的轴向变化

Fig.4 Axial variations in the theoretical hydraulic conductivity in the six evergreen broadleaved tree species
数据点为平均值 ± 标准误差 Data are means ± SE, n = 4 – 6 图中树号和标识与图1相同 The tree letters and the labels are the same as Fig. 1

表1 简单线性回归与分段回归模型对图1~4中数据进行模拟的相关性及F检验结果
Table 1 Summary of correlations and F-tests of the simple linear regression (SimM) and segmented regression model (SegM) on the data of Figure 1 – 4

树号 Trees	导管直径 Lumen diameter			导管密度 Vessel density			导管占边材面积比 Lumen/total sapwood area			理论比导率 k_s		
	简单 SimM	分段 SegM	F 值 F(df)	简单 SimM	分段 SegM	F 值 F(df)	简单 SimM	分段 SegM	F 值 F(df)	简单 SimM	分段 SegM	F 值 F(df)
	R^2	R^2		R^2	R^2		R^2	R^2		R^2	R^2	
A	0.73	0.85	6.44(16)*	0.72	0.83	5.38(17)*	0.49	0.66	3.87(16)*	0.65	0.76	3.38(16)
B	0.73	0.92	16.77(14)*	0.61	0.90	20.48(14)*	0.00	0.45	5.74(14)*	0.56	0.83	10.76(14)*
C	0.81	0.88	4.28(15)*	0.86	0.88	1.61(15)	0.03	0.59	10.04(15)*	0.55	0.73	4.78(15)*
D	0.14	0.86	37.12(14)*	0.61	0.88	13.16(12)*	0.55	0.80	8.47(14)*	0.01	0.82	26.38(12)*
E	0.76	0.92	18.94(19)*	0.73	0.91	20.86(19)*	0.02	0.10	0.80(19)	0.65	0.79	6.19(19)*
F	0.59	0.63	0.66(10)	0.92	0.93	0.22(7)	0.13	0.43	2.57(10)	0.10	0.54	4.77(10)*
G	0.90	0.90	0.23(17)	0.61	0.80	8.07(17)*	0.46	0.63	3.34(15)	0.77	0.85	4.28(17)*
H	0.86	0.91	3.99(14)*	0.65	0.68	3.33(13)	0.67	0.84	5.96(12)*	0.83	0.87	2.16(13)
I	0.92	0.93	1.45(16)	0.36	0.59	4.20(15)*	0.66	0.71	1.45(15)	0.87	0.88	0.53(15)
J	0.19	0.56	3.32(8)	0.67	0.82	3.13(8)	0.13	0.48	2.61(8)	0.01	0.43	2.99(8)
K	0.80	0.87	4.25(17)*	0.83	0.89	3.93(14)*	0.24	0.55	5.30(17)*	0.75	0.85	6.04(17)*
L	0.84	0.85	0.34(15)	0.66	0.79	4.85(17)*	0.05	0.21	1.85(18)	0.75	0.75	0.72(14)
M	0.44	0.92	31.72(10)*	–	–	–	–	–	–	–	–	–
N	0.67	0.89	9.97(10)*	–	–	–	–	–	–	–	–	–

表中树号与图1~4中树号一一对应，F值栏括号内数值为分段回归的自由度(df = n - 4)，*表示F检验显著即F > F_{0.05} The tree letters parallel with the trees see Fig. 1 – 4. The number in the brackets in F-value column indicated the freedom degree of the segmented regression (df = n - 4), and the “*” after the F-value indicate the segmented regression was significant (F > F_{0.05})

穴化程度为代价的，因为大的管道分子更容易受到干旱或冻融循环引起的空穴化伤害(Tyree *et al.*, 1994; Domec & Gartner, 2002)。与树干相比，上部枝条较小的导管能够承受较大的水柱张力，使其在上部更大的水势差下仍能维持正常的水分传导功能。即使在空穴化发生的情况下，这样的管网结构使得空穴化伤害被限制在导管直径较小的少数顶端枝条内部，而不至于扩散到整个输水系统(Comstock & Sperry, 2000)。

WBE模型假设树木连续分枝之间木质部管道分子直径以一定的比例均匀变细，使其总的水力阻力与水分传导的路径长度无关，从而使不同部位的叶片水分和营养供应基本均衡。Becker等(2000a)指出即使导管变细不如WBE模型预测值显著，也能部分缓解水力阻力随运输路径的增加而增加。本研究发现6种常绿阔叶树大多数植株导管直径在树冠以下变化幅度很小或者没有明显变化，而在树冠基部到顶部变细更显著(图1)。因此本实验结果不支

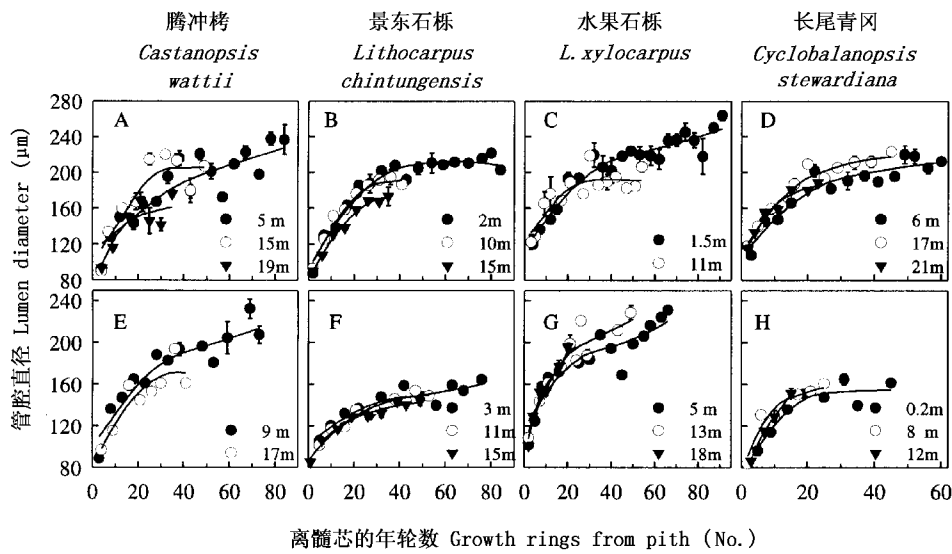


图5 4种壳斗科常绿阔叶树不同树干高度导管管腔直径随生长轮数的变化
Fig.5 Variation of mean lumen diameter with annual grown rings from pith at different heights aboveground in four evergreen broadleaved tree species (Fagaceae)

数据点为平均值 ± 标准误 Data are means ± SE, $n = 3$ 数据用 Lowess 回归拟合出平滑曲线 The curve were fitted by Lowess (locally weighted, piecewise, linear regression) with $F = 0.6 - 0.9$

持 WBE 模型中 \bar{a} 值在整个水分运输路径中恒定的假设,而是从树顶到树干中部 \bar{a} 值逐渐变小。Di Lucca (1989)关于幼龄材(Juvenile wood)向成熟材(Mature wood)转变的实验间接支持了树木导管在树冠基部往上迅速变细的结果。通常成熟材拥有比幼龄材更大更长的导管或管胞分子和更稳定的解剖特征(Spicer & Gartner 2001),Di Lucca (1989)用测定木材密度的方法研究幼龄材向成熟材转变,发现花旗松幼龄材向成熟材转变的过程与树冠的高度有关,人工砍除下部枝条后发现幼龄材立即向成熟材转变。WBE 模型中有关植物体多种相关生长关系的结论都是基于木质部管道均匀变细的假设(Enquist *et al.*, 1999; Niklas & Enquist, 2001),我们的研究结果不支持这一假设,因此根据木质部解剖结构的真实特征对该模型进行修改是必要的。

James 等(2003)认为从树冠基部以下边材面积增加可能补偿树干部分几乎恒定的导管直径。而我们认为导管变细是为了保证不同高度(长度)的枝条和叶片相对均衡的水分和营养分布,即不同枝条的水力阻力相当。而与树冠相比,树冠以下的树干导管较大,水势差足以克服重力作用以维持正常的水分运输,这使得树干导管继续增大成为多余。树木生长过程中下部枝条逐渐疏落,树冠高度逐年增加以获得光资源竞争优势,因此导管直径轴向变化也随树木的发育(树冠的抬高)而变化,但高大树木这种水力结构分布模式的生理意义还值得进一步探讨。

育(树冠的抬高)而变化,但高大树木这种水力结构分布模式的生理意义还值得进一步探讨。

本研究中导管直径随着形成层发育时间增加而增大 2 ~ 3 倍(图 5),并导致了理论比导率增加 2 ~ 10 倍(结果未列出)。随着树木年龄的增加,形成层产生更大的导管,一方面增加了单位边材面积导水率(Pothier *et al.*, 1989);另一方面降低了对木质部的碳投入,因为大而稀疏的导管需要的碳投入更少(Tyree *et al.*, 1994)。但是受空穴化脆弱性的影响导管不能无限增大,随着形成层的发育时间延长,其产生的导管逐渐达到其直径分布的上限(Comstock & Sperry, 2000)。树木导管直径的径向增大使其边材渗透性增加,这对树木高生长引起的水力限制具有补偿效应,但这种补偿是有一定限度的。本研究中大部分植株导管直径在起始 20 ~ 40 龄内随形成层发育时间增加而增加,但在之后趋于稳定(图 5),这与 Mencuccini 等(1997)对不同龄级的苏格兰松(*Pinus sylvestris*)树干边材管胞解剖的结果相似。导管直径在 20 ~ 40 龄后趋于稳定与幼龄材向成熟材的转变有关。Di Lucca (1989)发现多数树木在 20 ~ 30 龄时幼龄材向成熟材转化,与本研究的结果相符。Spicer 和 Gartner (2001)发现相同的发育时间下树冠中部(13 m)的导管直径比胸高处(1.3 m)要稍大一些,本实验没有发现相似的结果。

不同树种在其生长过程中存在不同的调节机制使其叶片能获得足够的水分供应。与具环孔材被子植物的相比,具散孔材的被子植物的导管直径和针叶树的管胞直径及其变化范围相对较小,这类树种不大可能靠导管(管胞)变细以完全补偿运输路径增加引起的阻力增加,要维持其叶片水分供应,必需有其它调节机制(如边材/叶面积比等)(李吉跃和翟洪波, 2000; Becker *et al.*, 2000b)。有证据表明树木边材/叶面积比随树木高度(年龄)增加而增加以补偿水力阻力的增加(McDowell *et al.*, 2002)。随着树木生长,木质部导管特征、边材/叶面积比、土壤-叶片水势差等随之发生变化以维持一定的叶比导率(LSC),使得不同部位叶片获得基本相当的水分供应,并且这些补偿特征的相对重要性亦随个体发育而变化。

参 考 文 献

- Becker P, Gribben RJ, Lim CM (2000a). Tapered conduits can buffer hydraulic conductance from path-length effects. *Tree Physiology*, 20, 965 – 967.
- Becker P, Meinzer FC, Wullschlegel SD (2000b). Hydraulic limitation of tree height: a critique. *Functional Ecology*, 14, 4 – 11.
- Becker P, Gribben RJ (2001). Estimation of conduit taper for the hydraulic resistance model of West *et al.*. *Tree Physiology*, 21, 697 – 700.
- Becker P, Gribben RJ, Schulte PL (2003). Incorporation of transfer resistance between tracheary elements in hydraulic resistance models for tapered conduits. *Tree Physiology*, 23, 1009 – 1019.
- Comstock JP, Sperry JS (2000). Theoretical considerations of optimal conduit length for water transport in vascular plants. *New Phytologist*, 148, 195 – 218.
- Di Lucca CM (1989). Juvenile-mature wood transition. In: Kellogg RM ed. *Second Growth Douglas-fir: Its Management and Conversion for Value*. Forintek Canada Corp., Vancouver BC, 23 – 38.
- Domec JC, Gartner BL (2002). Age- and position-related changes in hydraulic versus mechanical dysfunction of xylem: inferring the design criteria for Douglas-fir wood structure. *Tree Physiology*, 22, 91 – 104.
- Enquist BJ, West GB, Charnov EL, Brown JH (1999). Allometric scaling of pruction and life-history variation in vascular plants. *Nature*, 401, 907 – 911.
- Enquist BJ (2003). Cope's rule and the evolution of long-distance transport in vascular plants: allometric scaling, biomass partitioning and optimization. *Plant, Cell and Environment*, 26, 151 – 161.
- Goudie JW, DiLucca CM (2002). Modelling the relationship between crown morphology and wood characteristics of coastal western hemlock in British Columbia. In: Nepveu G ed. Fourth workshop on the connection between silviculture and wood quality through modelling approaches and simulation software. INRA, Nancy, 308 – 319.
- James SA, Meinzer FC, Goldstein G, Woodruff D, Jones T, Restom T, Mejia M, Clearwater M, Campanello P (2003). Axial and radial water transport and internal water storage in tropical forest canopy trees. *Oecologia*, 134, 37 – 45.
- Li JY (李吉跃), Zhai HB (翟洪波) (2000). Hydraulic architecture and drought resistance of wood plants. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 11, 301 – 305. (in Chinese with English abstract).
- McCulloh KA, Sperry JS, Adler FR (2003). Water transport in plants obeys Murray's law. *Nature*, 421, 939 – 942.
- McDowell N, Barnard H, Bond BJ, Hinckley T, Hubbard RM, Ishii H, Köstner B, Magnani F, Marshall JD, Meinzer FC, Phillips N, Ryan MG, Whitehead D (2002). The relationship between tree height and leaf area: sapwood area ratio. *Oecologia*, 132, 12 – 20.
- McElorone AJ, Pockman WT, Martínez-Vilalta J, Jackson RB (2004). Variation in xylem structure and function in stems and roots to 20 m depth. *New Phytologist*, 163, 507 – 517.
- Mencuccini M, Grace J, Fioravanti M (1997). Biomechanical and hydraulic determinants of tree structure in Scots pine: anatomical characteristics. *Tree Physiology*, 17, 105 – 113.
- Niklas KJ, Enquist BJ (2001). Invariant scaling relationships for interspecific plant biomass production rates and body size. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 98, 2922 – 2927.
- Noshiro S, Suzuki M (2001). Ontogenetic wood anatomy of tree and subtree species of Nepalese *Rhododendron* (Ericaceae) and characterization of shrub species. *American Journal of Botany*, 88, 560 – 569.
- Pothier D, Margolis HA, Waring RH (1989). Patterns to change of saturated sapwood permeability and sapwood conductance with stand development. *Canadian Journal of Forest Research*, 19, 432 – 439.
- Qiu XZ (邱学忠) (1998). *Studies on the Forest Ecosystem on Ailao Mountains, Yunnan, China* (哀牢山森林生态系统研究). Yunnan Science and Technology Press, Kunming, 1 – 100. (in Chinese with English abstract)
- Ryan MG, Yoder BJ (1997). Hydraulic limits to tree height and tree growth. *BioScience*, 47, 235 – 242.
- Schulte PJ (1999). Water flow through a 20-pore perforation plate in vessels of *Liquidambar styraciflua*. *Journal of Experimental Botany*, 50, 1179 – 1187.
- Shinozaki TK, Yoda K, Hozumi K, Kira T (1964). A quantitative analysis of plant form: the pipe model theory. I. Basic analysis. *Japanese Journal of Ecology*, 14, 97 – 105.
- Sperry JS (2003). Evolution of water transport and xylem structure. *International Journal of Plant Science*, 164, 115 – 127.
- Spicer R, Gartner BL (2001). The effects of cambial age and position within the stem on specific conductivity in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) sapwood. *Trees*, 15, 222 – 229.
- Tyree MT, Davis SD, Cochard H (1994). Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff hydraulic efficiency for vulnerability of dysfunction? *International Association of Wood Anatomists Journal*, 15, 355 – 360.
- Tyree MT, Zimmermann MH (2002). *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. 2nd edn. Springer-Verlag, Berlin, 283.
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (1999). A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature*, 400, 664 – 667.