

环剥对红松 (*Pinus koraiensis*) 韧皮部和木质部碳水化合物的影响

王文杰, 胡 英, 王慧梅, 祖元刚*, 李雪莹

(东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室, 150040 哈尔滨)

摘要 树干环剥可以阻碍韧皮部光合产物的运输并进一步影响光合产物的分配。长时期内, 环剥能够导致环痕上部可溶性糖和淀粉的积累, 但对于短期内如何影响碳水化合物在木质部和韧皮部内的运输模式所知甚少。以 38 年生红松 (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) 为研究材料, 分别对环剥上部、下部每隔 1~2 d 采样, 区分木质部和韧皮部 (树皮) 进行可溶性糖和淀粉含量及树干糖呼吸消耗速率测定, 确定环剥后的日变化和周变化, 并对木质部可溶性糖、淀粉含量与韧皮部中相应指标进行相关关系的回归分析。结果发现: (1) 环剥后 4 周内, 在环剥痕上、下部间木质部可溶性糖和淀粉含量, 韧皮部中淀粉含量均不存在显著差异 ($p > 0.05$), 而韧皮部内可溶性糖含量, 环剥后第 2 周出现显著差异, 从第 4 周出现环剥上部显著高于下部的碳水化合物积累现象 ($p < 0.05$); (2) 环剥阻隔了韧皮部可溶性糖的纵向运输, 但是并不影响木质部的纵向运输, 而且环剥并没有影响木质部和韧皮部之间的糖和淀粉的相关关系; (3) 环剥第 1 周内环剥上部和下部呼吸消耗速率差异不显著, 第 2 周环剥上部显著高于环剥下部, 从第 3 周开始环剥下部呼吸消耗速率显著下降。推断认为, 在环剥处理的 4 周内, 环剥上部冠层新形成的碳水化合物很大一部分均被呼吸消耗掉, 导致环剥上部较环剥下部可溶性糖稍有增加, 红松胸高直径以下部分所储藏的碳水化合物足以保障 2 周内红松树干呼吸。

关键词 红松, 环剥, 可溶性糖, 淀粉, 横向运输, 纵向运输, 糖呼吸消耗速率

文章编号: 1000-0933 (2007) 08-3472-10 中图分类号: Q945.11 文献标识码: A

Effects of girdling on carbohydrates in the xylem wood and phloem bark of Korean pine (*Pinus koraiensis*)

WANG Wen-Jie, HU Ying, WANG Hui-Mei, ZU Yuan-Gang*, LI Xue-Ying

Key Laboratory of Forest Plant Ecology, Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (8) 3472~3481.

Abstract : Stem girdling treatment inhibits the axial transport of carbohydrates through the phloem and affects resource allocation to different organs of trees. Previous studies indicated that starch and soluble sugar may accumulate in the upper part but diminish in the lower part of the girdled stem in the long run. However, few studies so far have examined the short-term dynamics of starch and soluble sugar after the girdling and this information is important for understanding the functioning of carbohydrates for plant growth. For example, how much time does it take for girdling treatment to induce the

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30300271); 国家教育部留学归国基金资助项目 (2005-546); 国家科技部 973 前期资助项目 (2004CCA02700)

收稿日期: 2007-01-19; 修订日期: 2007-06-06

作者简介: 王文杰 (1974~), 男, 河北易县人, 副教授, 主要从事树木生理生态学与全球变化研究. E-mail: wwj225@mail. hl. cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zygorl@vip. hl. cn

Foundation item : The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30300271); The Project-sponsored by SRF for ROCS, SEM., China (No. 2005-546); "973" priority fund under the auspices of the National Science and Technology Department, China (No. 2004CCA02700)

Received date 2007-01-19; **Accepted date** 2007-06-06

Biography : WANG Wen-Jie, Associate professor, mainly engaged in tree ecophysiology and global warming. E-mail: wwj225@mail. hl. cn

accumulation or reduction of different carbohydrates and does girdling treatment affect the phloem-xylem transport of sugars ? How are the dynamics of carbohydrate reserves related to the respiratory consumption in stem ? To answer these questions , we carried out a stem girdling study on trees of Korean pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) (38-year-old). We measured respiratory consumption of sugars with a Li-6400 system at an interval of 1 — 2 days. We collected samples of xylem woods and phloem barks at the same interval for carbohydrate analysis with the colorimetric method (Anthrone-perchloric acid method). We found :

(1) During the 4 weeks of measurement , soluble sugar and starch in xylem and starch in phloem in the upper part of the girdled stems did not differ from those in the lower part ($p > 0.05$).

(2) Differences in soluble sugar in phloem between the upper and lower parts were first observed in the second week and substantially higher values in the upper part were observed during the 4th week ($p < 0.05$).

(3) Girdling treatment obstructed the axial transport of soluble sugar via phloem but did not affect the transport in xylem. Moreover , girdling treatment did not affect the correlation of soluble sugar between phloem and xylem.

(4) Girdling treatment strongly affected the respiratory consumption of carbohydrates in stems. During the first week , the sugar consumption rate in the upper part did not differ from that in the lower part ($p > 0.05$). However , the consumption rate in the upper part of the girdled stem sharply increased in the second week and became significantly higher than that in the lower part ($p < 0.05$). From the third week , the consumption rate in the lower part significantly decreased ($p < 0.05$).

We conclude that the most recently formed carbohydrates from canopy leaves were consumed by the enhanced respiration since we observed only slight increase in soluble sugar and no change in starch in the upper part of the girdled stems. Moreover , the stored carbohydrates could supply substrates about 2 weeks for the high respiration in the lower part of the girdled stems.

Key Words : Korean pine ; stem girdling ; soluble sugar ; starch ; axial transport ; phloem-xylem transport ; respiratory consumption rate of carbohydrates

环剥是指剥除树干或主枝的整圈韧皮部 ,这样就阻止了光合作用同化物的向下运输。环剥后使比较多的有机质分配给上部枝条的花和果实 ,进而促进果实的丰产。树干环剥后能够影响木材的质量 ,而且不同树种的表现差异很大^[1]。也有报道环剥能够导致木材包括韧皮部和木质部的水分含量降低 ,特别是环剥下部更为明显 ,并应用这一技术进行轻质木材定向培育^[2]。导致这些变化的原因是环剥能够影响导管栓塞的再次填充 ,进而降低导管的水分导通特性^[3,4]。环剥通常导致木材包括韧皮部和木质部内的淀粉及其它碳水化合物含量显著降低 ,进而使得植株更易遭受病虫害^[1] ,但也有研究表明短期内对碳水化合物的影响并不显著。Dann 等^[5]通过对 *Prunus persica* (L.) Batsch 树干分枝环剥试验发现 ,环剥能影响树木枝条激素含量水平的变化 ,改变枝条生殖生长和营养生长之间的平衡 ,而且没有引起环剥枝条上部的可溶性糖和淀粉的积累。可见环剥后短期内的碳水化合物动态变化更趋向于复杂。如环剥后多长时间能够产生可溶性糖和淀粉的显著差异 ? 环剥后的糖类呼吸消耗量与冠层供应碳水化合物和储藏碳水化合物之间的关系如何 ? 此外 ,横向运输对于植株个体的碳水化合物及氮素的经济利用尤为重要^[6,7] ,环剥能够阻碍纵向的韧皮部运输 ,并导致包括环剥上部和下部在内的树干呼吸速率显著增高^[8] ,但是环剥能否影响横向运输问题的直接讨论很少 ,尽管有报道认为在非正常状态下有可能刺激横向运输的增强^[9]。

红松 (*Pinus koraiensis*)是我国东北典型的地带性气候顶级群落建群种 ,有别于其它树种如云杉 (*Picea abies*)、黄桦 (*Betula alleghaniensis*)和红枫 (*Acer rubrum*)在环剥后迅速死亡^[10] ,对红松的环剥处理发现能够至少存活 2a 以上的时间 ,可以保证环剥后实验的时间。本文选择红松作为实验材料 ,实验目的是 : (1) 确认环剥处理导致环剥上部与下部可溶性糖和淀粉产生差异的时间 ; (2) 通过对韧皮部和木质部碳水化合物含量变

化分析,明确环剥是否影响韧皮部和木质部之间的碳水化合物横向运输以及木质部和韧皮部的纵向运输?
(3) 确认环剥对树干碳水化合物消耗速率的影响,并明确其与冠层碳水化合物供应、储藏碳水化合物的关系。

1 材料和方法

1.1 实验材料及环剥取样方法

取样地点位于东北林业大学老山实验站 (45°20'N, 127°34'E), 平均海拔高度为 340 m, 红松树龄为 38 a, 平均胸径为 16.4 cm (SD = 2.7), 平均树高为 13 m。环剥宽度为 2 cm, 环剥高度为离地 1.4 m 处。环剥处理 5 个重复。分别对环剥上部、下部取样, 每次取样大小为 2 cm × 2 cm, 深度 1.5 ~ 2 cm, 并分别保存木质部和韧皮部。为了避免取样对树干营养物质运输的影响, 取样点左右错开以保证树干内物质运输的畅通。采样时同时取样环剥上下两部的韧皮部和木质部样品, 并置 60℃ 烘 72h 至衡重。干样粉碎密闭保存用于可溶性糖和淀粉的测定。

为分析环剥对树干碳水化合物产生影响的差异时间, 实验布置在 7 月份, 每天 10:00 ~ 14:00 间取样, 7 月 1 日 ~ 19 日一天取样 1 次, 以后分别为 21 日、23 日、25 日、27 日和 31 日。

1.2 树干可溶性糖含量分析

采用蒽酮法测定可溶性糖含量^[11]。取 100 ~ 200mg 粉碎样品放入 10 ml 80% 酒精中, 倒入离心管中, 置于 80℃ 水浴加热 40 min, 离心, 收集上清液, 其残渣加 2 ml 80% 酒精重复提 2 次, 合并上清液。在上清液中加入 10 mg 活性炭, 80℃ 水浴脱色 30 min, 定容至 25 ~ 100 ml。吸取提取液 1 ml, 加入蒽酮 5 ml, 在 90℃ 水浴中加热 15 min, 冷却后用分光光度仪在 625 nm 处比色, 从标准曲线中得到提取液中可溶性糖的含量。

1.3 树干淀粉含量分析

将测定可溶性糖剩余残渣晾干后倒入锥形瓶中, 倒入 70% 高氯酸 35 ml, 慢速震荡 30 min, 过滤定容至 100 ml, 隔夜冷藏。吸取提取液 1 ml, 加入蒽酮 5 ml, 在 90℃ 水浴中加热 15 min, 冷却后用分光光度仪在 625nm 处比色, 从标准曲线中得到提取液中淀粉的含量^[12]。

1.4 树干糖呼吸消耗速率的测定

环剥处理对糖呼吸消耗速率的测定使用 Li-6400 光合测定系统配备土壤呼吸测定室进行测定^[13]。在每次采样前, 对环剥上部、下部进行呼吸测定。假设树干呼吸所释放的 CO₂ 均来自树干葡萄糖分解产生的, 这样根据呼吸作用过程可知, 每消耗 1 mol 葡萄糖能够生成 6 mol 的 CO₂, 据此转换呼吸速率为糖呼吸消耗速率^[14]。

1.5 数据分析

为了分析韧皮部和木质部的相关关系, 并对韧皮部和木质部之间的由于浓度差所导致扩散速度差异进行分析, 对韧皮部和木质部相关指标包括可溶性糖、淀粉的相关关系进行回归分析, 并进行显著性检验。数据的统计分析包括方差分析和多重比较使用 SPSS11.5 进行。变异系数 (CV) 计算为标准差与平均数的比值, 用以描述可溶性糖类和淀粉的变化程度。

对韧皮部和木质部可溶性糖的线性相关分析中, 相关系数 (r^2) 和回归曲线斜率 (b) 及截距 (a) 分别表示了相关的密切程度、由于浓度差而导致的韧皮部向木质部的被动运输速率和当韧皮部可溶性糖消耗殆尽时木质部可溶性糖的理论值。因此需要对回归曲线斜率及截距进行统计学检验, 以便确认是否因为环剥而发生了变化。采用陈华豪等^[15]和 Wang 等^[16]所使用的 t -检验方法对二者进行检验 (图 2 ~ 图 3)。

2 结果

2.1 环剥对木质部、韧皮部碳水化合物含量的影响

图 1 为环剥 4 周内木质部和韧皮部环剥上部、下部可溶性糖和淀粉含量变化。木质部内可溶性糖和淀粉含量变化差异不明显, 而且变化的趋势也基本一致 (图 1a, b)。与此不同的是, 韧皮部内相应的变化比较剧烈。图 1c 中可以看出, 韧皮部可溶性糖含量在环剥最初 1 周内上下部含量几乎相等, 从环剥后第 7 天 (7 月 7 日) 含量开始出现波动, 直至 7 月 21 日 ~ 31 日间出现环剥上部高于下部的较一致的趋势。韧皮部环剥上部

淀粉含量在环剥后第 8 日至 11 日短期高于环剥下部 ,但其它时间里均未表现出上下部的差异。

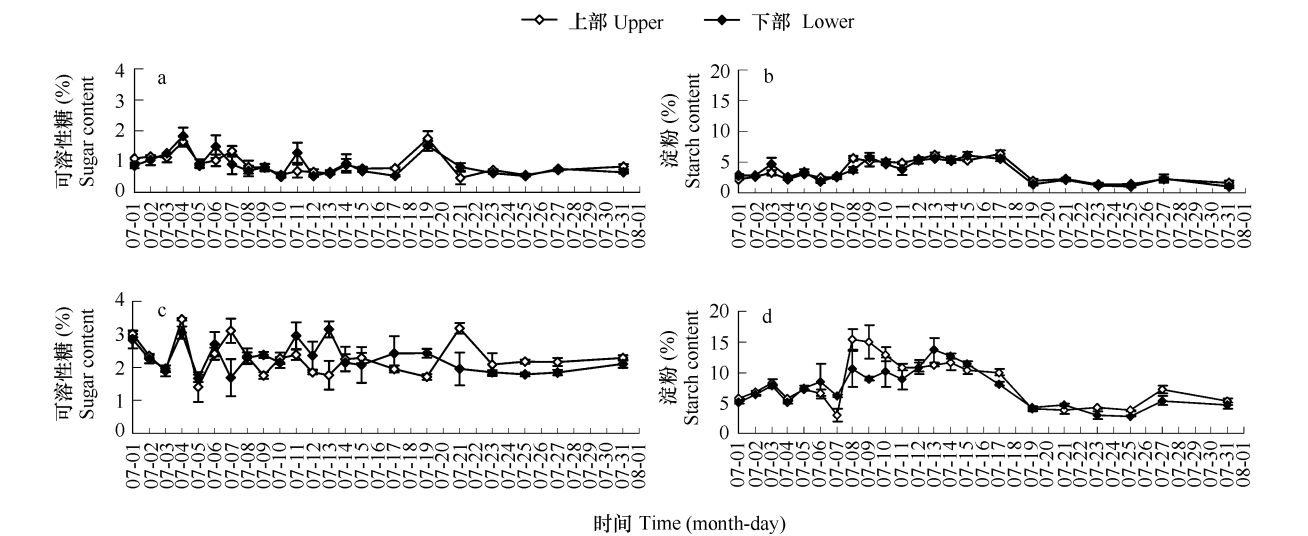


图 1 环剥 4 周内木质部和韧皮部中可溶性糖 (a c)和淀粉 (b d)含量变化. 竖线表示数据标准误

Fig.1 Daily changes (4 weeks) of soluble sugar content (a c)and starch content (b d) of the upper and lower parts of girdled stem. Vertical bars indicate standard error

a :木质部可溶性糖 ;b :木质部淀粉 ;c :韧皮部可溶性糖 ;d :韧皮部淀粉含量 a :soluble sugar in xylem wood ;b :starch in xylem wood ;c :soluble sugar in phloem bark ;d :starch in phloem bark

从环剥后第 2 周到第 4 周 ,韧皮部可溶性糖和淀粉含量均没出现显著的差异 ($p>0.10$)。与此相似 ,韧皮部内的淀粉也没有出现显著性变化 ,但是可溶性糖类含量出现了显著性变化 ,分别是环剥后第 2 周下部可溶性糖高于上部 ,环剥后第 4 周上部可溶性糖含量明显高于环剥下部 ($p<0.05$)。

表 1 环剥 4 周内环剥上、下部木质部及韧皮部中可溶性糖和淀粉含量

Table 1 Soluble sugar and starch content in xylem wood and phloem bark of the upper and lower parts of girdling stem during the 4 week treatment

部位 Position	可溶性糖 Soluble sugar content (% dw)				淀粉 Starch content (% dw)			
	1 周	2 周	3 周	4 周	1 周	2 周	3 周	4 周
	One week	Two week	Three week	Four week	One week	Two week	Three week	Four week
木质部 Xylem								
环剥上部	1.19	0.71	0.89	0.7	2.61	5.39	3.43	1.74
Upper part	(0.09)	(0.05)	(0.22)	(0.08)	(0.15)	(0.16)	(0.99)	(0.24)
环剥下部	1.18	0.77	0.83	0.64	2.97	4.86	3.25	1.43
Lower part	(0.14)	(0.10)	(0.17)	(0.07)	(0.33)	(0.31)	(1.05)	(0.44)
p 值 p-level	0.96	0.24	0.84	0.6	0.35	0.16	0.91	0.57
显著性 significance	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
韧皮部 Phloem								
环剥上部	2.51	2.08	2.23	2.20	6.13	12.53	6.46	4.67
Upper part	(0.27)	(0.11)	(0.25)	(0.04)	(0.63)	(0.73)	(1.51)	(0.49)
环剥下部	2.30	2.48	2.14	1.90	6.59	10.76	6.25	3.31
Lower part	(0.21)	(0.15)	(0.12)	(0.10)	(0.49)	(0.68)	(1.53)	(0.62)
p 值 p-level	0.56	0.05	0.74	0.05	0.58	0.104	0.92	0.16
显著性 significance	ns	*	ns	*	ns	ns	ns	ns

括号内为标准误 data in parenthesis is the standard error of the data ;ns 差异不显著 no-significant ($p>0.05$) ; * 差异显著 Significant $p<0.05$

2.2 环剥对木质部、韧皮部碳水化合物相关关系的影响

环剥上部和下部木质部可溶性糖的相关关系显著区别于韧皮部的相关关系 ,而在 4 周的测定期内淀粉的相关关系差异不明显 (图 2)。环剥上下部韧皮部内可溶性糖含量不存在相关关系 ($r^2 = 0.031$ $p > 0.10$) ,木质部环剥上下部内可溶性糖含量存在显著相关性 ($r^2 = 0.5935$ $p < 0.001$)。环剥上部木质部和韧皮部之间的可溶性糖含量相关关系与环剥下部对应关系差异不明显 ,均是弱相关水平 ($r^2 = 0.1043$, $p < 0.05$ 但 $p > 0.01$)。环剥上部木质部和韧皮部之间的淀粉相关关系与环剥下部对应关系差异不明显 ,均达到显著相关水平 ($r^2 = 0.7543$ $p < 0.001$) (图 3)。

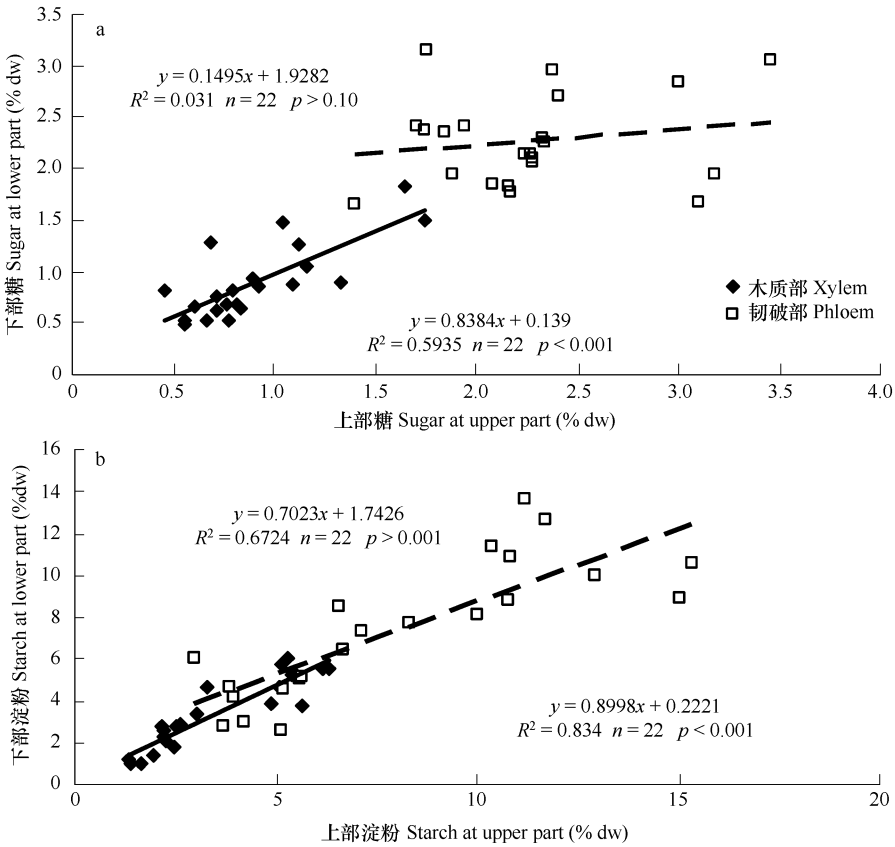


图 2 环剥对环剥上下部韧皮部和木质部中可溶性糖 (a)和淀粉 (b)的相关关系的影响

Fig. 2 Influences of girdling on the correlations of soluble sugar (a) and starch (b) in xylem and phloem between the upper part and lower part of girdling stems
a 中的差异达到显著水平 ($p < 0.05$) ;b 中斜率值差异显著性检验表明两个斜率差异不显著 ($p > 0.05$) ; while those in (a) was significantly differ ($p < 0.05$) ;Significance tests showed that the two slope values in (b) did not significantly differ ($p > 0.05$)

2.3 环剥对树干可溶性糖呼吸消耗的影响

环剥后树干呼吸消耗的可溶性糖显著增高 (表 2) ,在环剥后的 1 周内 ,环剥上下两部分树干可溶性糖呼吸代谢没表现出显著差异 ($p > 0.10$)。环剥第 2 周开始 ,环剥处上部树干呼吸消耗速率开始显著高于环剥下部 ($p < 0.001$)。从纵向的处理时间来看 ,环剥上部从第 1 周至第 2 周之间显著升高 ($p < 0.05$) ,而第 2 周至第 3 ~4 周之间的差异不显著 ($p > 0.05$)。环剥下部从第 1 周至第 2 周之间可溶性糖代谢量稍有增加 ,但是没有达到显著水平 ($p > 0.05$) ,而第 2 周到第 3 周以后显著下降 29% ($p < 0.05$)。

3 讨论

3.1 环剥对树干碳水化合物的影响

环剥能够阻止光合同化物的向下运输。环剥后使比较多的碳水化合物分配给上部枝条 ,在经济林中运用

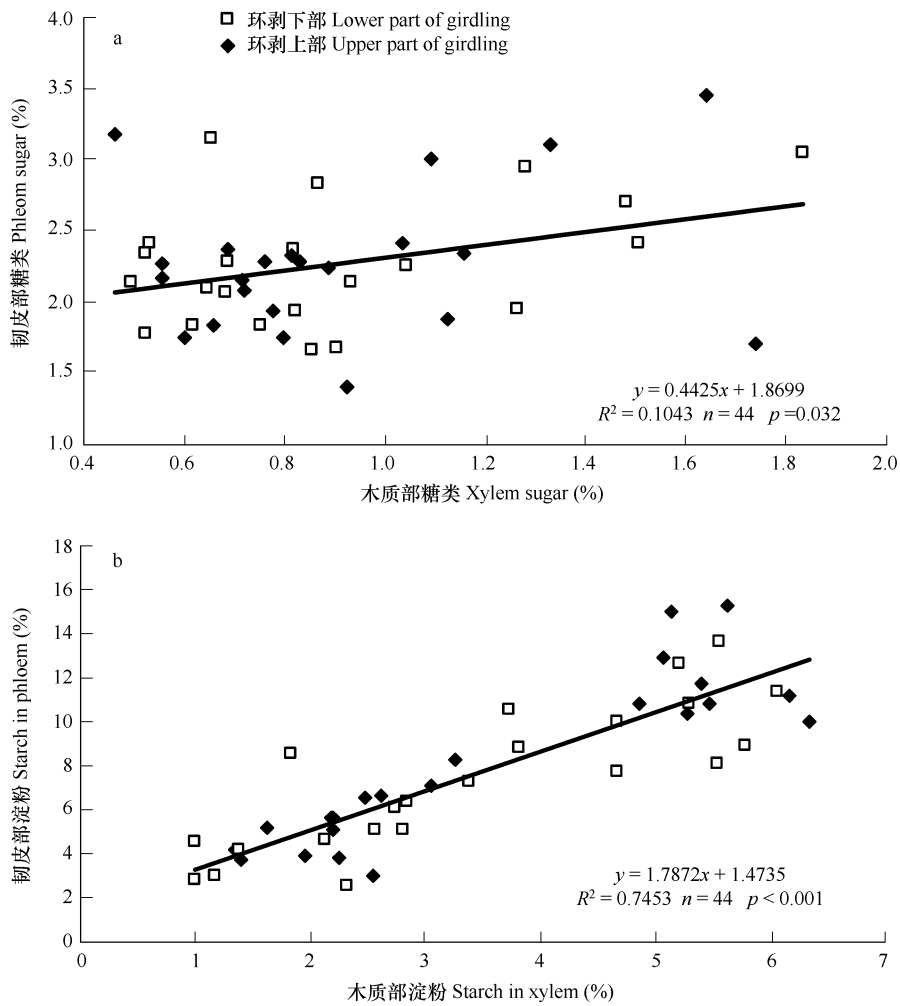


图3 环剥对木质部和韧皮部可溶性糖 (a)和淀粉 (b)相关关系的影响

Fig. 3 Influences of girdling on the correlations of soluble sugar (a) and starch (b) between xylem and phloem of girdling stems
分别 upper 和 lower 部拟合曲线发现 ,斜率及截距没有显著差异 ,所以在此仅显示综合两组数据的拟合直线 The regression line (both slope and intercept) for the lower part of girdling stems did not significantly differ from that of the upper parts of girdling stems ($p > 0.05$) , so here in the figure only showed the combined regression line of pooled data

表2 环剥 4 周内环剥上、下部呼吸可溶性糖消耗量的差异 (以葡萄糖为标准)

Table 2 Difference in the respiratory consumption of soluble sugar in the upper , lower parts of girdled stem during the 4 weeks treatment (based on glucose)

处理 Treatments	糖呼吸消耗速率 Respiratory consumption of soluble sugar ($\text{mg m}^{-2} \text{s}^{-1}$)			
	1 周 One week	2 周 Two week	3 周 Three week	4 周 Four week
环剥上部 Upper part of girdled stems	52.3 (8.5)a	82.1 (4.2)b	75.0 (2.9)b	65.5 (6.1)ab
环剥下部 Lower part of girdled stems	53.3 (4.2)a	54.0 (4.6)a	38.7 (2.1)b	25.8 (2.2)b
p 值 p-level	0.92	0.0007	<0.00001	0.0035
显著性 Significance	ns	***	***	**

括号内为标准误 ,字母表示同一处理组不同处理时间之间的差异水平 ,相同字母代表差异不显著 ,不同字母代表差异显著 ($p < 0.05$) ;环剥上部和下部的差异 ,ns :差异不显著 ;* $p < 0.05$;** : $p < 0.01$;*** : $p < 0.0001$

Data in parenthesis are the standard error of the mean value ;Different letters in the same row indicate the difference between the two treatment period is significant ($p < 0.05$) , or else the different is not significant ($p > 0.05$). the difference between the upper and the lower parts ;ns : not significant

环剥技术以提高产量和质量。例如 Goldschmidt 等^[17]指出秋季环剥提高花的形成,而 Monselise^[18]指出盛花期环剥提高结果量,夏季环剥提高果实的大小^[19,20]。Arakawa 等^[21]报道环剥能影响苹果树上部下部树干的生长。Sitton^[22]报道环剥上部树干直径的增长可能是由于树干积累碳水化合物而膨胀引起的, Schneider^[23]指出环剥阻碍了蔗糖通过韧皮部维管束从叶向根的区域流通,这种阻碍减少了根系中淀粉的含量并且使蔗糖在叶中积累。尽管从长期的角度来看,树干环剥引起碳水化合物的积累,尤其是环剥上部树木器官中淀粉的积累,但短期内的变化更趋向于复杂。Sharif Hossain 等^[24]通过对 2 年生梨树进行环剥 8 个星期的连续实验得出在新枝、老枝、叶和根中,无论是可溶性糖的总量还是单种糖(葡萄糖、蔗糖和山梨糖)的含量都比对照树(未环剥)的含量要低,淀粉的含量也是呈下降趋势,这说明可溶性糖的积累可能需要一段较长的时间。可见,环剥对不同树木生殖生长影响是一致的。但是因不同树种和个体的差异可能影响到环剥出现差异的时间,本文的研究是对红松这一树种的环剥时间问题的一个补充。

实验进一步验证了环剥处理对木质部和韧皮部产生影响的时间的差异(图 1,表 1)。在实验测定的 4 周内,木质部糖和淀粉以及韧皮部淀粉都未发现显著变化,但韧皮部糖的含量在第 2 周表现处下部高于上部的现象,这与环剥树干上部出现高呼吸代谢有关(表 2)。在第 4 周之后上部韧皮部出现了可溶性糖显著积累现象($p < 0.05$)。这说明环剥对树干碳水化合物的再分配的影响可能需要更长的时间来完成。今后应在长时间尺度上加强研究。

3.2 环剥对树干碳水化合物运输的影响

树干木质部和韧皮部的营养物质的运输是林木能够正常生长发育的关键。红松树干环剥后,环剥上下部的韧皮部内可溶性糖含量已经不存在相关关系了,这表明碳水化合物的树干韧皮部纵向运输已经被截断。但是环剥还没显著影响到树干内层的木质部导管系统的养分纵向运输,这一点可以从环剥后树干上下部木质部糖含量相关关系得以证明(图 2)。尽管木质部中可溶性糖含量明显低于韧皮部中,但这种营养物质的运输可能有助于边材木质部功能的正常发挥^[14,25]。此外,在环剥处理后的 4 个星期内,环剥对树干韧皮部和木质部之间淀粉含量没有显著影响(图 2),这就是说树干环剥上、下部之间淀粉没出现运输现象,产生这种现象的原因是否随着环剥时间的加长,而出现变化还需要进一步实验研究。植物体内淀粉是一种储藏物质,不同于植物体内的糖,植物体内碳水化合物主要以糖的形式进行长距离运输^[14]。

横向运输是林木正常生长发育的一个基础, Van Bel^[6]的研究认为林木木质部与韧皮部之间的运输往往是双向的,这种横向运输是植物有效利用资源和决定不同养分分布的重要因子。通常来讲,横向运输在正常状态下甚微,只有当纵向运输受阻时,横向运输才会加强^[9],但具体何种情况下横向运输加强。树干横向运输如何进行的研究甚少。据估计,当非原质体内的蔗糖浓度为 $3 \sim 100 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-3}$ 而筛管内为 $500 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-3}$ 时,被动扩散运输速度可以达到 $4 \sim 5 \text{ pmol} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,这样被动运输可以占到总运输量的 $60\% \sim 70\%$ ^[6]。自然状态下,报道比较多的横向运输是,秋季大量储存在木质部射线细胞内的淀粉在春季到来时能够大量扩散进入或者通过冻/融产生负压的机制进入导管内,形成大量的横向运输现象^[7]。环剥能够阻止碳水化合物的纵向运输,从而引起光合产物在不同器官间的再分配,但是环剥如何影响横向运输的研究并不多。已有研究表明,环剥的长期效果,可以使得木材密度下降、淀粉等碳水化合物含量下降,这可能和横向运输加强相关^[1,2]。在研究结果中,红松木质部和韧皮部之间可能存在一定程度的横向运输,其可溶性糖含量存在一定的相关(图 3),但是环剥后短期内并没有显著改变韧皮部—木质部可溶性糖的横向扩散能力,即环剥上下部的线性相关不存在明显的差异(图 3)。此外,木质部和韧皮部之间的淀粉含量存在显著的正相关关系,但是环剥上部和下部不存在差异(图 3)。因此可以说环剥处理短期内,没有显著影响碳水化合物的横向运输。

树干这种兼具纵向、横向碳水化合物运输功能,由于此功能导致了树干内碳水化合物积累有别于一般的储藏组织。如果实,往往其碳水化合物会随着时间的增长,而出现简单的上升趋势。结果可以看出,不论木质部还是韧皮部,其淀粉含量和可溶性糖含量的变化都不是单调上升的(图 1)。木质部可溶性糖类环剥上、下的变异系数为 37.1% 和 40.7%,木质部淀粉为 48.2% 和 49.4%,韧皮部可溶性糖类为 22.8% 和 19.4%,韧皮

部淀粉为 46.9% 和 43.7%。这一波动幅度与前人的研究是一致的。Barbaroux & Bréda^[26]发现栎树 (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) 和山毛榉树 (*Fagus sylvatica* L.) 木质部内可溶性糖分别在 8 ~ 20 mg·g⁻¹dw 和 5 ~ 18 mg·g⁻¹dw 之间,而淀粉变化分别在 18 ~ 40 mg·g⁻¹dw 和 5 ~ 16 mg·g⁻¹dw 之间。Würth 等^[27]研究热带森林树木干旱季节和湿润季节可溶性糖和淀粉发现更大的差异。对桦树的研究发现木质部中高达 5 倍的差异 (0.3% ~ 1.6%)^[28]。这种差异受多种环境因素的影响^[8, 26~28]。

3.3 环剥对树干糖呼吸代谢和碳水化合物储存的影响

研究结果表明环剥并没有迅速引起上部可溶性糖含量的积累,也没有引发木质部和韧皮部之间的横向运输发生变化,那么树冠新形成的碳水化合物经长途运输到树干形成层后是如何转化?可能有很大一部分因为环剥而改变了其运输方向,进而增加了果实的产量^[17~21]。但是还会有一部分碳水化合物继续向下运输到环剥部位。Sitton^[22]报道作为一种伤害处理,环剥往往提高了可溶性糖的呼吸消耗量,进而直接影响环剥后环剥上部的糖含量的积累^[8]。糖呼吸代谢研究发现,环剥导致环剥上部的呼吸显著高于下部(表 2),但其糖含量的变化并不与此完全一致(表 1),如此大量消耗的可溶性糖类可能是直接消耗了来自于冠层光合作用合成的糖类,已有研究表明冠层光合产物运输到胸高部位的时间大概需要 1d^[8]。在实验过程中发现,与环剥上部旺盛呼吸相对应的是,环剥上部形成了新的愈伤组织,试图修复环剥伤害。这种呼吸代谢增强、新形成的碳水化合物直接参加呼吸作用以及其运输过程的时间滞后等因素可能造成环剥上部和下部韧皮部波动较大,甚至出现下部高于上部的现象(图 1)。

另外一个问题是根系及树干内碳水化合物的储存量的变化。研究发现,环剥后在测定的一个月,环剥下部的呼吸消耗仍能维持在较高的水平,说明使用了储藏碳水化合物,在糖和淀粉的数据方面表现为也出现了糖和淀粉升高的现象(图 1,表 1),并随环剥时间而下降。2000 年,瑞典科学家建立了 9 个 900 m²的树干环剥区(欧洲赤松 *Pinus sylvestris*)进行对照实验,发现环剥对包括土壤在内的根系呼吸降低 37%,2 ~ 3 个月降低 54%,两年时间降低 63%。这一实验证明冠层光合形成的碳水化合物对非同化器官糖呼吸代谢的重要性,而以往储藏的碳水化合物对呼吸影响相对较小^[29]。但研究结果并不完全一致,Binkley 等^[30]研究结果认为,非同化器官包括根系和茎具有很大的库容能力,对桉树半环剥和全环剥实验都说明环剥对土壤呼吸的影响很小(16% ~ 24%),说明光合同化的新碳水化合物对呼吸的贡献是有限的。Langley 等^[31]的通过同位素示踪栎树 (*Quercus geminata*) 实验发现 33% 的新形成根系并不是依赖新近形成的光合产物。树干碳水化合物存储也较大,能够显著增强呼吸糖消耗量,但与新形成碳水化合物来看,其影响呼吸的能力还是较弱的^[8]。

糖类是树木生长发育的基础,对树干等木质化器官内糖类动态研究有利于解释糖类对个体发育等问题的生态学理解。Johnson^[32]报道指出灌木叶中制造的光合作用产物由于环剥部分或完全被阻止通向根系。根系向幼枝和幼芽及叶提供水分和营养物质,然而得到很少甚至无法得到补给^[33, 34]。环剥后根系活性降低,矿营养运输受阻,叶绿素含量降低,使叶片和根系的联系切断,使叶片光合产物向库器官的供应产生障碍,在这种情况下,光合产物的输出受到抑制,造成反馈抑制,而影响光合作用^[35],同时研究表明,环剥后一个月内冠层新形成可溶性糖并没有产生积累,而且环剥未影响木质部纵向运输,Högborg 等^[29]研究结果认为当根系缺乏新形成光合产物供给,5 d 内根系及真菌菌根的呼吸作用迅速降低,因此环剥打破了树木原有的碳循环平衡,使其处于相对不稳定状态,而我们的研究从时间角度出发对该项广泛运用于经济树种的丰产措施的生理生态学机理进行了补充。

4 结论

树干环剥处理在短期内能够影响韧皮部和木质部碳水化合物积累和消耗出现规律性变化。在处理 1 个月期间,仅有韧皮部糖含量出现显著差异,而韧皮部淀粉、木质部糖和淀粉差异不明显。环剥处理显著影响韧皮部的纵向运输,但是对于木质部纵向运输以及并木质部和韧皮部之间的横向运输并没有明显的影响。环剥上部在环剥 1 周后糖呼吸代谢的速率显著增强,而下部则在 2 周后显著下降,通过韧皮部纵向运输的冠层新形成可溶性糖大部分被呼吸直接消耗,导致糖含量在 4 周后出现少量积累,淀粉没有变化,环剥下部呼吸消耗

为储藏碳水化合物 ,淀粉等储藏物质并没有出现明显降低 ,显示出红松树干具有很大的碳水化合物库容。

References :

[1] Taylor A M. The Effect of Stem Girdling on Wood Quality. M. Sc. Thesis. Univ. New Brunswick , Fredericton ,1999.

[2] Noel A R A. The girdled tree. Bot. Rev. ,1970. 36 :162 — 195.

[3] Salleo S ,Lo Gullo M A , De Paoli D , Zippo M. Xylem recovery from cavitation-induced embolism in young plants of *Laurus nobilis* :a possible mechanism. New Phytologist ,1996 ,132 :47 — 56.

[4] Zwieniecki M A , Hutya L , Thompson M V , Holbrook N M. Dynamic changes in petiole specific conductivity in red maple (*Acer rubrum* L.) , tulip tree (*Liriodendron tulipifera* L.) and northern fox grape (*Vitis labrusca* L.). Plant , Cell & Environment ,2000 ,23 :407 — 414.

[5] Dann ,Jerie P H , Chalmers D J. Short-Term Changes in Cambial Growth and Endogenous IAA Concentrations in Relation to Phloem Girdling of Peach ,*Prunus persica* (L.) Batsch. Australian Journal of Plant Physiology ,1985 ,12 (4) :395 — 402.

[6] Van Bel A J E. Xylem-phloem exchange via the rays :the undervalued route of transport. Journal of Experimental Botany ,1990 ,41 ,631 — 644.

[7] Baker D A , Milburn J A. Photoassimilate transport. In :Basra AS. ed. Mechanisms of plant growth and improved productivity :modern approaches. New York :M. Dekker ,1994. 1 — 38.

[8] Wang W J ,Zu Y G , Wang H M , Li X Y , Hirano T , Koike T. Newly-formed photosynthates and the respiration rate of girdled stems of Korean pine (*Pinus koraiensis* sieb. et Zucc). Photosynthetica ,2006 ,44 (1) :147 — 150.

[9] Pan R C. Plant Physiology. Beijing :Higher Education Press ,2004 ,321.

[10] Brayton F , Wilson ,Barbra L Gartner. Effects of phloem girdling in conifers on apical control of branches growth allocation and air in wood. Tree Physiology ,2002 ,22 :347 — 353

[11] Jiang Y Z. Modern Plant Physiology experiment direction. Beijing Science Press ,1999. 127.

[12] Rose R , Rose C L , Omi S K , Forry K R , Durall D M , Bigg W L. Starch determination y perchloric acid vs. enzymes :evaluating the accuracy and precision of six colorimetric methods. J Agric Food Chem ,1999 ,39 :2-11

[13] Wang W J , Yang F J , Zu Y G , Wang H M , Takagi K , Sasa K , Koike T. Stem respiration of a larch (*Larix gmelinii*) plantation in Northeast China. Acta Botanica Sinica ,2003 ,45 (12) :1387 — 1397.

[14] Kozlowski T T , Pallardy S G. Physiology of woody plants (2nd edition). San Diego :Academic Press ,1997. 411.

[15] Chen H H , Ding S T , Hong W. Applied mathematical statistics in forestry. Dalian :Dalian Maritime College Press ,1988.

[16] Wang W J , Zu Y G , Wang H M , Matsuura Y , Sasa K , Koike T. Plant biomass and productivity of *Larix gmelinii* forest ecosystems in Northeast China :intra- and inter-species comparison. Eurasia Journal of Forest Research ,2005 ,8 (1) :21 — 41.

[17] Goldschmidt E E , Aschkenazi N , Herzano Y , Schaffer A A , Monselise S P. A role for carbohydrate levels in the control of flowering in citrus. Sci. Hort ,1985 ,26 :159 — 166.

[18] Monselise S P , Goren R , Wallerstein I. Girdling effect on orange fruit set and young fruit abscission. HortScience ,1972 ,7 (5) :14 — 515.

[19] Fishler M , Goldschmidt E E , Monselise S P. Leaf area and fruit size in girdled grapefruit branches. J. Am. Soc. Hort. Sci. ,1983 ,108 :218 — 221

[20] Cohen A . Effect of girdling date on fruit size in Marsh seedless grapefruit. J. Hort. Sci. ,1984 ,59 :567 — 573.

[21] Arakawa O , Kanno K , Kanetsuka A and Shiozaki Y. Effect of girdling and bark inversion on tree growth and fruit quality of apple. Proc. 6. Int. Symp. on Integrating Canopy. Acta Hort. ,1997 ,451 :79 — 586.

[22] Sitton B G. The effect of different methods of girdling bearing and defruited tung branches. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. ,1949 ,53 ,119 — 124.

[23] Schneider H. Effect of trunk girdling on phloem of trunk of sweet orange trees on sour orange rootstocks. Hilgardia ,1954 ,22 ,593 — 601.

[24] Sharif Hossain A B M , Mizutani F , Onguso J M. Effect of partial and complete ringing on carbohydrates , mineral content and distribution pattern ¹³C-photoassimilates in young peach trees. Asian Journal of Plant Sciences ,2004 ,3 (4) :498 — 507.

[25] John S Pate , W Dieter Jescke. Role of stems in transport storage and circulation of ions and metabolites by the whole plant. Plant Stems :Physiology and Functional Morphology. San Diego :Academic Press ,1995 ,177 — 204.

[26] Barbaroux C , Bréda N. Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and

diffuse-porous beech trees. *Tree Physiology* ,2002 ,22 :1201 — 1210.

[27] Würth M K R ,Peláez-Riedl S ,Wright S J ,Körner C. Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. *Oecologia* ,2005 ,143 :11 — 24.

[28] Piispanen R ,Saranpää P. Variation of non-structural carbohydrates in silver birch (*Betula pendula* Roth) wood. *Trees* ,2001 ,15 :444 — 451.

[29] Höglberg P ,Nordgren A ,Buchmann N ,Taylor A F S ,Ekblad A ,Höglberg M N ,Nyberg G ,Ottoosson-L fvenius M ,Read D J. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature* ,2001 ,411 :789 — 792.

[30] Binkley D ,Stape J L ,Takahashi E N ,Ryan M G. Tree-girdling to separate root and heterotrophic respiration in two Eucalyptus stands in Brazil. *Oecologia* ,2006 ,148 :447 — 454.

[31] Langley J A ,Drake B G ,Hungate B A. Extensive belowground carbon storage supports roots and mycorrhizae in regenerating scrub oaks. *Oecologia* ,2002 ,131 :542 — 548.

[32] Johnson G. Plant health care update. A Newsletter. Minnesota University ,Extension Service ,Glenwood Ave. ,Minneapolis ,1998 ,1 — 3.

[33] Elfving D C ,Lougheed E C ,Cline R A. Daminozide root pruning ,trunk scoring and trunk ringing effects on fruit ripening and storage behaviour of McIntosh apple. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* ,1991 ,116 :195 — 200.

[34] Greene D W ,Lord W J ,Effect of dormant pruning ,summer pruning ,scoring and growth regulators on growth ,yield and fruit quality of Delicious and Cortland apple trees. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* ,1983 ,108 :590 — 595.

[35] Li B G ,W Y H ,Effects of Some Cultural Methods on Photosynthesis of Chinese Jujube. *Journal of Agricultural University of Hebei* ,1991 ,15 (3) :33 — 37.

参考文献：

[9] 潘瑞炽. 植物生理学. 北京 :高等教育出版社 ,2004. 321.

[11] 姜岳忠. 现代植物生理学实验指南. 北京 :科学出版社 ,1999. 127.

[14] 陈华豪 ,丁思统 ,洪伟 ,等. 林业应用数理统计. 大连 :大连海运学院出版社 ,1988.

[35] 李保国 ,王永惠. 增施氮肥和环剥对枣树光合速率的影响. *河北农业大学学报* ,1991 ,14 (3) :33 ~37.