

木材结构与其 品质特性的相关性

江泽慧 姜笑梅 等 著



科学出版社
www.sciencep.com

木材结构与其品质特性的 相关性

江泽慧 姜笑梅 等 著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书是国家科技部资助的国家重点基础研究发展规划(973计划项目)“木材结构及化学组成与其品质特性的分子基础”课题的研究成果之一。本研究采用了国内外最新的木材科学的实验仪器和手段,以我国重要的两个人工林树种——杉木和杨树木材为研究对象,从研究木材微观结构特征、化学组成及变异规律和木材的物理力学性质的特点及其变异规律入手,在大量可靠的实验数据基础上,采用神经网络等分析方法,建立了揭示木材微观结构与其品质特性相关性的数学模型。为研究木材本身特性的规律和树木遗传育种提供材性科学数据和量化指标,尤其在树木遗传改良中对品质的早期预测有科学的指导作用,在木材科学研究方面有新的突破。

本书对从事木材科学研究与教学、林木培育和森工生产、加工和利用的工作者,高等院校师生以及政府管理等有关人员具有重要的参考价值。

图书在版编目(CIP)数据

木材结构与其品质特性的相关性/江泽慧,姜笑梅等著. —北京:科学出版社, 2008

ISBN 978-7-03-020153-9

I. 木… II. ①江…②姜… III. ①木材构造-研究②木材性质-研究
IV. S781

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2007) 第 176142 号

责任编辑:李秀伟 王国华 马学海 李 锋/责任校对:陈丽珠

责任印制:钱玉芬/封面设计:耕者设计工作室

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

北京佳信达艺术印刷有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2008 年 3 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2008 年 3 月第一次印刷 印张:28 1/4

印数:1—1 500 字数:652 000

定价:138.00 元

如有印装质量问题,我社负责调换

著者名单

主要著者：江泽慧 姜笑梅

著者：

第一章	殷亚方	刘晓丽
第二章	姜笑梅	殷亚方
第三章	秦特夫	黄洛华
第四章	吕建雄	赵有科
第五章	赵有科	吕建雄
第六章	费本华	任海青
第七章	江泽慧	任海青
第八章	江泽慧	余雁
第九章	周玉成	安源 赵辉

前 言

作为一种重要的生物材料,人工林木材具有可再生性和生态环境友好性双重性质。随着国家林业局六大重点林业建设工程和五大转变林业战略方针的实施,我国木材资源结构正在发生根本性转变,即以天然林为主转向以人工林为主。目前,中国已成林人工林约 5300 万 hm^2 ,居世界第一位;人工林蓄积量约 15.05 亿 m^3 ,占我国森林蓄积量的 12%;并且已经启动的“重点地区速生丰产林基地建设工程”计划将在 15 年内营造 1333 万 hm^2 速生丰产林,预期至 2015 年可以向国内提供 1.4 亿~1.5 亿 m^3 的木材,届时人工林木材可维持在提供木材总供给的 50%左右。可以预见,人工林木材将是我国 21 世纪国家经济建设用木材的主要来源。因此,人工林木材的生产和有效利用,将对解决困扰我国生存和发展的资源、能源、环境等重大科技问题,促进我国建立高效的循环经济社会,实现可持续发展发挥重要作用。

人工林生长速度快、轮伐期短,致使人工林木材所含幼龄材比例相当高,因而其材质性与天然林木材有较大差异,突出表现在材质松软、强度低、变异性大,这使得人工林木材的应用范围越来越小。同时,由于缺乏对人工林木材基本性质的科学认识,人们在选用半结构建筑材(如门、窗)、室内装饰装修材、家具材等实体木材产品时对其缺乏信心,仍以传统的红松、白松、水曲柳、椴木、柞木等天然林木材以及进口木材为主,因而人工林木材在建筑、室内装饰装修和家具行业上的应用严重滞后,与木材资源结构的变化极不相适应。

早在 20 世纪 80 年代,有关人工林木材生物形成机理以及与其品质相互关系规律的研究就已被列为国际上新的研究方向和讨论热点。在 2005 年 8 月于澳大利亚召开的国际林联第 22 届世界大会上,林产品学部共设有 20 个专题,其中,直接涉及人工林木材生物形成机理以及与其品质相互关系规律研究的专题就有 10 个。由此可见,时至今日,关于人工林木材生物形成机理以及与其品质相互关系规律的研究依然是国际上的研究热点或前沿。其特点是:以人工林木材质量评价为中心,结合化学、物理学、力学、生物学、环境学、生态学、遗传学、育林学、加工学等学科进行多学科综合性研究,从研究木材化学、解剖学、物理学、力学与营林培育和加工利用关系的现象入手,进而综合、分析、归纳木材化学、物理和生物学特性与营林培育和加工利用的关系,为林业生物质材料的定向培育和优化加工利用提供科学依据。近些年来,通过“八五”、“九五”和“十五”科技攻关项目,对我国主要人工林木材的基本特性进行了深入系统的研究,研究了人工林幼龄材与天然林成熟材的比较解剖学、物理学、化学和力学性质,人工林木材性质与营林培育的关系,人工林木材性质与加工利用的关系,取得了一系列科研成果。在此基础上,国家进一步加大科研投入力度,在“十五”期间将“树木育种的分子基础研究”列为国家重大基础研究(973)项目(编号:1999016001)。作为该项目的重要组成部分,“木材结构及化学组成与其品质特性的分子基础”课题对木材结构及化学组成与其品质特性的关系进一步开展了系统深入的研究:以人工林杉木和杨树木材为实

验材料,揭示了其结构特征与化学组成,获得了解剖结构、微纤丝角等基本参数,木材主要化学组成与结构特征、纤维素相对结晶度等数据,木材密度、干缩湿胀系数、木材弹性模量、主要力学强度及断裂性质参数系统的全面的数据与信息;探讨了木材密度在各纹理方向的变异规律,建立了木材密度与木材解剖结构、化学主要成分等因子的相关模型,以及提出了木材密度影响木材干缩湿胀、木材弹性特性与力学强度的规律;研究了三个纹理方向木材弹性模量变化的规律,建立了可根据木材解剖结构参数、主要化学成分计算木材弹性模量的理论模型;揭示了木材主要力学强度特性及断裂行为,建立了根据木材解剖参数、主要化学成分预测其主要力学强度特性及断裂行为的理论模型;等等。通过全面揭示木材结构、组成与其物理、力学特性的内在联系规律,为树木木材品质形成的分子机理与调控及重要木材性状基因的定位和克隆提供了量化目标与指标,并为实现木材性质与树木培育的相互结合提供了科学指导。本书就是关于木材结构及化学组成与其品质特性关系的专著,是课题组五年研究工作的总结。

全书共分为9章:第一章树木形成层活动及其次生木质部的形成由殷亚方博士、刘晓丽博士撰写,第二章杉木和杨树木材定量解剖由姜笑梅研究员、殷亚方博士撰写,第三章杉木和杨树木材的化学组成和分子结构由秦特夫研究员、黄洛华副研究员撰写,第四章杉木和杨树木材的干缩性质由吕建雄研究员、赵有科副研究员撰写,第五章杉木和杨树木材生长轮结构的变异由赵有科博士、吕建雄研究员撰写,第六章杉木和杨树木材力学性质由费本华研究员、任海青研究员撰写,第七章木材断裂力学由江泽慧教授、任海青研究员撰写,第八章杉木管胞的纵向力学性质及其主要影响因子由江泽慧教授、余雁博士撰写,第九章木材结构及其品质特性的相关性由周玉成研究员、安源助理研究员、赵辉硕士撰写。全书由江泽慧教授、姜笑梅研究员统稿。

本书的出版,旨在向读者展示我国开展人工林木材生物形成机理以及与其品质相互关系规律基础研究的最新研究进展和成果,为优质树木的定向培育和人工林木材的高效利用提供理论基础。全书以科学实验数据为载体,语言朴实、结构严谨,不仅对世界主要人工林树种木材性质和利用研究有推动作用,而且对于科研、教学和生产单位均具有重要的参考价值。

由于作者水平有限,错漏之处在所难免,敬请读者批评指正。

著 者

2007年6月

目 录

前言

第一章 树木形成层活动及其次生木质部的形成	1
第一节 树木形成层的活动规律	2
一、树木形成层的活动方式	2
二、形成层活动周期中过氧化物酶的变化	6
第二节 形成层细胞活动周期中超微结构的变化	8
一、形成层细胞的恢复活动期	8
二、形成层细胞的活动期	9
三、形成层细胞的休眠期	10
四、形成层细胞超微结构的变化	11
第三节 次生木质部细胞的分化过程	13
一、分化过程中细胞壁的变化	14
二、分化过程中原生质体的变化	15
三、射线细胞的分化	17
第四节 次生木质部细胞的木质化过程	18
一、木质素的沉积过程	18
二、过氧化物酶的分布对木质化过程的影响	21
第五节 次生木质部的结构与形成层活动的相互关系	22
一、活动期形成层细胞解剖特征的变化	23
二、活动期木质部细胞解剖特征随时间的变化	24
三、生长轮内木材密度在径向方向上的变化	27
四、形成层细胞与其次生木质部细胞解剖特征的关系	28
第六节 结束语	30
参考文献	30
图版说明	35
第二章 杉木和杨树木材定量解剖	53
第一节 试验材料和试验方法	53
一、试验材料	54
二、试验方法	56
第二节 解剖参数的径向变异	56
一、管胞/木纤维/导管分子长度径向变异	56
二、管胞/木纤维/导管宽度径向变异	61
三、管胞/木纤维/S ₂ 层微纤丝角径向变异	67
四、管胞/木纤维细胞壁厚度径向变异	70

五、组织比量径向变异	75
六、胞壁率径向变异	81
七、生长轮宽度径向变异	83
八、生材含水率径向变异	86
第三节 解剖参数的轴向变异	88
一、管胞/木纤维/导管分子长与宽度轴向变异	88
二、管胞/木纤维微纤丝角轴向变异	93
三、管胞/木纤维胞壁厚度轴向变异	95
四、组织比量轴向变异	98
五、胞壁率轴向变异	103
六、生长轮宽度径向变异	104
第四节 解剖参数与木材生长速度和年龄的关系	106
参考文献	110
第三章 杉木和杨树木材的化学组成和分子结构	111
第一节 木材的化学成分	111
一、纤维素	111
二、半纤维素	112
三、木质素	112
第二节 心、边材化学组成及其在不同高度的差别	113
一、化学组分的纵向变异规律	114
二、木材中综纤维素的纵向变异规律	115
三、木材中 α -纤维素的纵向变异规律	116
四、木材中半纤维素的纵向变异规律	116
五、木质素的纵向变异规律	117
六、酸溶木质素的纵向变异规律	117
七、综纤维素与木质素的比值变化	118
第三节 杉木、杨树木材主要化学组成和性质的径向差异	119
一、杉木主要化学组分及性质的径向变异规律	119
二、I-72 杨主要化学组分及性质的径向变异规律	123
第四节 杉木和杨树木材木质素性质的研究	128
一、杉木幼龄材与成熟材木质素的化学官能团和化学键特征研究	128
二、“I-214 杨”心、边材木质素的红外光谱、 ^1H 和 ^{13}C NMR 波谱特征研究	133
参考文献	140
第四章 杉木和杨树木材的干缩性质	142
第一节 木材的干缩特性概述	142
一、木材的线性干缩	142
二、木材体积干缩与线性干缩的关系	144
三、木材干缩的理论模型	144
四、关于木材干缩的研究现状	145

第二节 杉木和杨树木材干缩性质的径向变异·····	150
一、南北方向干缩率与基本密度的差异·····	150
二、不同径向位置干缩率与基本密度的差异·····	155
第三节 杉木和杨树木材干缩性质的轴向变异·····	180
参考文献·····	185
第五章 杉木和杨树木材生长轮结构的变异·····	188
第一节 生长轮结构的变异·····	188
一、木材的生长轮密度·····	188
二、木材的生长轮宽度·····	189
三、木材生长轮结构的研究现状·····	190
第二节 X射线仪微密度测量具体过程及标准体密度标准值的确定·····	192
一、X射线仪微密度测量具体过程·····	193
二、塑料标准体密度的确定·····	194
三、3种不同曝光条件下确立的标准体对应孔的标准密度·····	196
第三节 杉木和杨树木材生长轮结构的变异·····	198
一、密度的径向变异·····	199
二、生长轮宽度的径向变异·····	201
三、生长轮结构高度方向上的变异·····	202
四、生长轮结构因子的相互关系·····	203
参考文献·····	205
第六章 杉木和杨树木材力学性质·····	207
第一节 木材主要力学性质的径向变化·····	207
一、木材的各向异性·····	207
二、木材的径向特点·····	207
三、木材主要力学性质径向变化的研究现状·····	209
四、杉木和杨树木材主要力学性质的径向变化·····	210
第二节 木材主要力学性质的轴向变化·····	216
一、木材的轴向特点·····	216
二、木材主要力学性质的轴向变化的研究现状·····	217
三、杉木、杨树木材主要力学性质的轴向变化·····	218
第三节 木材生长速度对力学性质的影响·····	224
一、木材生长速度与生长轮密度之间关系·····	224
二、木材生长速度与幼龄材之间关系·····	226
三、木材生长速度对木材力学性质的影响的研究现状·····	226
第四节 木材密度和力学性质的相互关系·····	228
一、木材密度及其影响因子·····	228
二、木材密度与木材力学性质相互关系的研究现状·····	229
三、杉木和杨树木材的木材密度与力学性质的关系·····	231
四、中国标准和美国标准方差比较·····	235

五、我国标准合理性评价	236
参考文献	237
第七章 木材断裂力学	244
第一节 断裂力学在木材中的应用	244
一、断裂力学的基础理论	244
二、木材中的裂纹特点	245
三、断裂力学在木材学中的引用	247
四、应力强度因子计算	248
五、极限应力强度因子和相关参数的测量	250
六、木材断裂力学国内外研究现状	251
七、断裂力学在木材学中的实际应用	253
八、木材断裂力学的前景	255
第二节 木材断裂韧性的测试方法	255
一、断裂韧性的基本概念	255
二、木材断裂韧性	256
三、木材断裂韧性的测试方法	257
四、木材断裂韧性的各向异性	259
五、木材断裂韧性测试方法回顾	259
第三节 杉木的断裂韧性	260
一、测试 K_{Ic} 的原理	261
二、杉木紧凑拉伸试件的断裂韧性	261
三、杉木 WOL 试件的断裂韧性	262
四、杉木三点弯曲试件的断裂韧性	262
五、用柔度法标定杉木双悬臂梁试样的断裂韧性	262
六、杉木 CT、WOL、DCB 三种试样的测定结果比较分析	263
七、杉木断裂过程的研究	264
八、杉木部分弹性常数的测定	273
第四节 马尾松的断裂韧性	276
一、试验材料	276
二、试验方法与计算	276
三、试验结果与讨论	277
四、马尾松断裂过程的研究	277
第五节 木材横纹断裂及强度准则	279
一、木材横纹断裂存在的问题	279
二、试验材料及设备	280
三、木材横纹断裂韧性的测试	280
四、木材强韧的机理	283
五、木材横纹断裂结论	284
第六节 木材断裂韧性的影响因子	284

一、试件的几何尺寸对木材断裂韧性的影响	285
二、木材纹理对木材断裂韧性的影响	285
三、含水率、温度对木材断裂韧性的影响	286
四、密度、应力-应变率及其他因素对木材断裂韧性的影响	287
第七节 裂纹对木材强度的影响	287
一、裂纹对抗弯强度的影响	287
二、裂纹对抗弯弹性模量的影响	289
三、裂纹对冲击韧性的影响	289
四、裂纹对顺纹抗拉强度的影响	291
五、裂纹对抗劈力的影响	293
六、垂直纹理裂纹对木材常规强度的影响	295
七、裂纹对木材强度影响的评定	297
第八节 木材断裂过程的分形研究	298
一、分形基础理论	298
二、分形维数及测量	299
三、木材断裂裂纹扩展过程	299
四、木材断裂裂纹分形维数的求解	300
五、木材断裂过程中应力分布及分形研究	301
六、分形几何在木材断裂过程研究中的展望	301
第九节 数字散斑相关方法在木材断裂中的应用	301
一、数字散斑相关方法的基础理论	302
二、数字散斑相关方法在木材断裂中的应用	303
三、数字散斑相关方法在木材断裂中的研究现状	304
四、数字散斑相关方法在木材断裂力学中的前景	304
参考文献	305
第八章 杉木管胞的纵向力学性质及其主要影响因素	312
第一节 管胞纵向弹性模量的株内变异	312
一、管胞纵向弹性模量径向变异	314
二、管胞纵向弹性模量轮内变异	316
第二节 管胞纵向抗拉强度的株内变异	317
一、管胞纵向抗拉强度径向变异	319
二、管胞纵向抗拉强度纵向变异	320
三、管胞纵向抗拉强度轮内变异	321
第三节 管胞纵向力学性质的主要影响因素	323
一、细胞壁力学模型	324
二、理论计算	327
三、木材性质基因改良的目标	336
参考文献	337

第九章 木材结构及其品质特性的相关性	340
第一节 引言	340
第二节 神经网络建模及数据采集	341
第三节 数据预处理	344
一、杉木	344
二、杨树木材	387
第四节 建模原理及依据	421
一、木材结构与其品质特性的相关性的 GRNN 模型	421
二、木材化学组成与其品质关系的 RBF 模型	422
第五节 建模实现及结果	423
一、建模过程概述	423
二、总体模型建模	424
三、基于不同树龄的子模型建模	429
四、关键变量建模	429
五、人机交互程序界面的实现	431
参考文献	438

第一章 树木形成层活动 及其次生木质部的形成

树木的次生维管系统 (secondary vascular system, SVS) 由次生韧皮部、维管形成层和次生木质部组成, 是一个动态的“四维”发育系统 (Chaffey, 1999)。维管形成层是产生次生木质部和次生韧皮部的重要侧生分生组织, 通常所说的形成层是维管形成层的简称。在树木次生维管系统中, 形成层的纺锤形细胞与其衍生细胞构成了轴向系统, 形成层的射线细胞及其衍生细胞构成径向系统, 树木维管形成层向内侧分化形成次生木质部。

20 世纪初, 研究者就开始对树木次生维管系统的发育进行了许多基础性的研究工作 (Larson, 1994)。从 1998 年开始, 国际林业研究组织联合会 (以下简称国际林联, IUFRO) 的国际木材解剖学家协会 (IAWA) 每年都将“形成层的活动与木材形成” (cambial activity and wood formation) 单独列为重要主题, 举行国际研讨会。木材形成过程的研究已经成为木材科学研究领域新的热点。不过由于树木实验材料制备的难度大, 现有的木质部细胞分化理论主要来自体外培养模式系统等初生长系统 (primary growth system, PGS) 的研究结果。即使是直接采用树木作为研究对象, 也大多选择木质部细胞组成相对简单的针叶树种, 而不是木质部细胞类型多且木材结构复杂的阔叶树种。已有的研究对阔叶树种木材形成的过程和机理了解得还远远不够 (殷亚方等, 2001; 崔克明, 2007)。

形成层通过原始细胞的活动不断产生次生韧皮部和次生木质部 (Fahn, 1982)。虽然目前关于形成层原始细胞如何确定仍无定论, 但被普遍接受的是单层和多层复合理论 (uniseriate and multiseriate theory), 即认为形成层带 (cambial zone) 不仅包括单层永久性原始细胞, 而且还包括由具有分裂能力的母细胞组成的区域 (Hoster, 1974)。形成层正是通过母细胞的这种替代功能 (alternative function) 不断产生新的韧皮部细胞和木质部细胞。通常将包括母细胞在内的形成层带的细胞统称为形成层细胞 (cambial cell) (Larson, 1994)。本章中所指的形成层细胞包括形成层原始细胞及其衍生的母细胞, 并将其分为形成层纺锤形细胞 (cambial fusiform cell) 和形成层射线细胞 (cambial ray cell), 而形成层带是指形成层细胞所组成的整个区域。

木材 (次生木质部) 是树木维管形成层分化的产物。形成层的活动不仅影响木材的产量, 而且影响木材的结构和性质。但形成层原始细胞是如何发育成类型多样且结构特异的木质部细胞的? 在木质部细胞分化过程中细胞到底发生了哪些变化? 而这些变化又是受何种因素影响和调控的? 从组织和细胞水平上, 充分了解清楚木材形成过程中的这些问题, 将推动木材形成的分子生物学研究, 并为实现木材性质的生物改良和定向培育提供新的途径。另外, 从组织和细胞水平上探索木材的形成机理, 可以充分了解木材各种性质的生物学成因, 并能进一步加强对木材性质的认识与合理利用。

本章将以毛白杨 (*Populus tomentosa* Carr.) 形成层细胞向木质部细胞的分化为主

线,根据树木次生维管系统的发育特点,以形成层细胞及其产生的径向细胞列作为主要研究对象,在组织和细胞水平上,从形成层的活动规律和木质部细胞的分化过程以及形成层细胞与其次生木质部细胞在解剖形态上的关系这三个方面,系统地阐述阔叶树种的形成层活动及其次生木质部的形成过程。

第一节 树木形成层的活动规律

生长在温带地区的树种维管形成层活动具有明显的周期性,大多数落叶树种在秋季落叶前形成层停止活动进入休眠期,一直到第二年春天重新恢复活动,但不同树种形成层的活动规律存在较大差异(Fahn, 1982; 张英伯等, 1982; 崔克明等, 1992, 1993, 1995; Luo *et al.*, 1995; 张仲鸣等, 1997; 殷亚方等, 2002)。而对一些热带树木形成层活动规律的研究也表明,生长在热带地区的树种和生长在温带地区的树种形成层活动周期有较大差异(Catesson, 1980; Antonova *et al.*, 1995; Rao and Rajput, 1999)。有些热带树种一年中有两次发芽期,每次发芽期形成层恢复活动,每次分化形成的木质部组织,不仅细胞长度、直径不同,而且各种细胞的组成比例也不同(Venugopal and Krishnamurthy, 1987)。在形成层开始活动后,有的树种先分化形成韧皮部(Paliwal and Paliwal, 1990; 殷亚方等, 2002),有的先分化产生木质部(Ghouse and Hashmi, 1982),也有的树种同时分化出韧皮部和木质部细胞(Rao and Dave, 1983; Siddiqi, 1991; 崔克明等, 1993)。木质部生长所持续的时间和增长率同树种本身以及生长环境因子之间存在密切关系(Fahn and Werker, 1990; Venugopal and Krishnamurthy, 1987)。温度和光照期是影响木质部产物及其产量的重要因素(Waisel and Fahn, 1965),它们可能通过控制芽的萌发来影响形成层的活动及其衍生细胞的类型。形成层的活动还同主干组织的水分供应有关(Rao and Rajput, 1999)。

形成层的活动方式不但影响木材的产量,而且影响木材的结构和性质。研究形成层的活动周期,可了解树木生长的物候变化对形成层活动的影响,并掌握树木次生木质部分化的特性和持续时间。

一、树木形成层的活动方式

大多数松柏类和散孔材双子叶树木的形成层是从膨大展开的芽基部自上而下开始活动的(Fahn, 1982)。散孔材中的构树 [*Broussonetia papyrifera* (L.) Vent.] (崔克明等, 1993)及松柏类的欧洲赤松 (*Pinus sylvestris* Linn.) (崔克明等, 1992)和白皮松 (*Pinus bungeana* Zucc.) (张仲鸣等, 1997)的形成层在芽展开前就开始活动。生长在温带地区的毛白杨也属于散孔材树种,对枝条的组织解剖学观察发现,尽管在春季芽展开前一周其形成层细胞就已具备了不同于休眠期的特点,形成层进入恢复活动期,但是直到芽展开后一周形成层细胞才开始分裂,细胞层数也逐渐增加,同时分化出未成熟的韧皮部细胞(表 1-1-1)。

表 1-1-1 毛白杨形成层活动与其物候特点的关系

Tab. 1-1-1 Relationship of cambial activity with phenology of *Populus tomentosa* Carr. during a year

序号 Number	取材时间 Sampling time	形成层带 细胞的层数 Cambial cell number	分化的组织 Tissue differentiation	物候特点 Phenological features	形成层活动阶段 Different phase of cambial activity
1	1999-03-15	2~3(2.57)	—	芽膨大 Bud swelling	恢复活动期 Resuming phase
2	1999-03-22	2~3(2.35)	—	芽展开 Bud sprouting	恢复活动期 Resuming phase
3	1999-03-29	2~4(3.17)	韧皮部 Phloem	花序伸长 Anthotaxy elongation	活动期 Active phase
4	1999-04-14	3~6(4.12)	韧皮部 Phloem	幼叶生长 New foliar	活动期 Active phase
5	1999-04-21	4~6(5.10)	韧皮部+木质部 Phloem+Xylem	幼叶生长 New foliar	活动期 Active phase
6	1999-04-28	6~11(7.23)	韧皮部+木质部 Phloem+Xylem	幼叶生长 New foliar	活动期 Active phase
7	1999-05-28	4~6(4.66)	韧皮部+木质部 Phloem+Xylem	枝叶茂盛 Full foliage	活动期 Active phase
8	1999-06-28	4~5(4.32)	韧皮部+木质部 Phloem+Xylem	枝叶茂盛 Full foliage	活动期 Active phase
9	1999-08-04	3~5(4.32)	韧皮部+木质部 Phloem+Xylem	枝叶茂盛 Full foliage	活动期 Active phase
10	1999-08-18	4~6(4.75)	韧皮部+木质部 Phloem+Xylem	枝叶茂盛 Full foliage	活动期 Active phase
11	1999-09-08	3~5(3.88)	木质部 Xylem	枝叶茂盛 Full foliage	活动期 Active phase
12	1999-09-30	2~4(3.22)	—	树叶变黄 Yellow leaf	休眠期 Dormant phase
13	1999-10-19	3~5(3.38)	—	部分落叶 Leaf fall	休眠期 Dormant phase
14	1999-11-22	3~6(3.83)	—	树叶落光 Defoliation	休眠期 Dormant phase
15	1999-12-25	3~6(3.43)	—	树叶落光 Defoliation	休眠期 Dormant phase
16	2000-01-26	3~5(3.21)	—	树叶落光 Defoliation	休眠期 Dormant phase
17	2000-03-02	2~4(3.15)	—	芽膨大 Bud swelling	恢复活动期 Resuming phase
18	2000-03-23	3~6(3.26)	韧皮部 Phloem	花序伸长 Anthotaxy elongation	活动期 Active phase

注:括号内为平均值。

Note: Values within the parentheses indicate the average.

在春季芽展开前一周,毛白杨形成层带有 2~3 层已具有恢复活动期特点的细胞,细胞径向直径增大,细胞壁特别是弦向壁变薄,细胞排列比较整齐(图版 1A),这一阶段形成层带细胞层数无明显变化(图 1-1-1, $P>0.05$);3 月底,在芽展开后一周形成层细胞开始分裂形成韧皮部细胞,形成层进入活动期;4 月中旬,随着幼叶的生长,形成层细胞层数开始显著增加(图 1-1-1, $P<0.05$);4 月底形成层处于活动旺盛期,细胞层数达到 6~11 层,由于细胞分裂频繁,此时形成层细胞的排列较不规则(图版 1D);6 月底的形成层细胞层数又恢复到 4 月中旬的水平;8 月中旬,形成层细胞的径向壁开始加厚(图版 1E);随后一直到 9 月底形成层活动期结束,形成层带细胞层数没有显著的变化(图 1-1-1、图版 1F);进入休眠期后,形成层细胞具有典型的休眠期特点,细胞形状扁平且径向壁变厚,细胞内含物丰富(图版 1G),细胞层数基本保持不变,直到翌年春天形成层重新恢复活动。

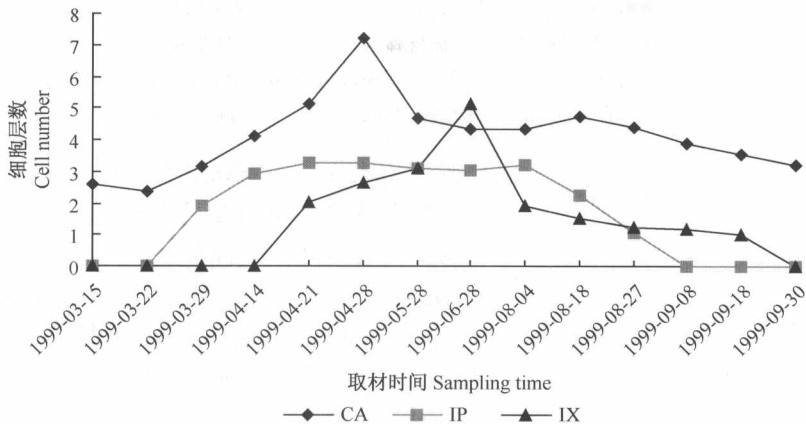


图 1-1-1 形成层带及未成熟木质部和韧皮部细胞层数的季节变化

CA. 形成层带; IP. 未成熟韧皮部; IX. 未成熟木质部

Fig. 1-1-1 Seasonal changes of cell number of cambial zone, immature xylem and phloem

CA. Cambial zone; IP. Immature phloem; IX. Immature xylem

3 月底,在芽展开后一周,出现未成熟韧皮部细胞(图版 1B),较木质部细胞的出现早约 20 天(表 1-1-1);4 月底,成熟的韧皮部细胞出现,未成熟韧皮部细胞数量达到最大值(3~5 层),并保持稳定,而韧皮部细胞总数一直缓慢增加;8 月中旬以后韧皮部细胞总数就不再明显增加(图 1-1-1, $P>0.05$);9 月初未成熟韧皮部细胞停止增加(图 1-1-1)。

未成熟木质部细胞(包括导管和木纤维)直到 4 月底才开始出现(表 1-1-1)(图版 1C);5 月底,未成熟的木质部细胞数量迅速增加(图 1-1-1, $P<0.05$);6 月底达到最大值,随后急剧减少($P<0.01$);8 月中旬,未成熟木质部细胞壁明显增厚(图版 1E);9 月底,未出现未成熟的木质部细胞。从 5 月底到 8 月初,成熟木质部细胞不断显著增加,木质部细胞总数的增长趋势一直保持到 9 月底(图 1-1-2, $P<0.01$)。

由于构树在形成层活动开始阶段,韧皮部和木质部细胞同时分化形成,而毛白杨的形成层活动开始阶段,是先分化形成韧皮部细胞,后分化木质部细胞。毛白杨形成层的这一特点,保证了在形成层活动期开始阶段细胞分裂频率较低的情况下,新分裂产生形

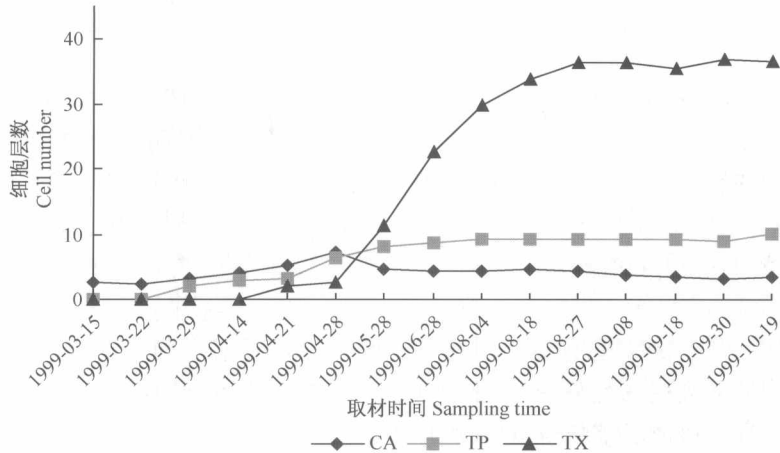


图 1-1-2 形成层带及总的木质部和韧皮部细胞层数的季节变化

CA. 形成层带; TP. 韧皮部总数; TX. 木质部总数

Fig. 1-1-2 Seasonal changes of cell number of cambial zone, total phloem and total xylem

CA. Cambial zone; TP. Total phloem; TX. Total xylem

成层细胞数量能够略多于分化形成的韧皮部细胞数。同时韧皮部细胞的较早分化,也有利于春季树木迅速生长所需营养物质的运输和储藏物质的重新分配 (Evert, 1963)。所以,毛白杨形成层细胞的数量并不像构树那样发生减少的现象,而是从活动期伊始就持续增加。生长素流理论 (Sachs, 1981) 认为,由芽和幼叶产生的呈波状的吲哚-3-乙酸 (indole-3-acetic acid, IAA) 流,沿着形成层带及其周围分化中的维管组织向基部运输 (Little, 1981; Wodzicki *et al.*, 1987),从而控制形成层细胞的形态、分裂和排列。形成层细胞的首次分裂发生在芽展开之后约一周,也说明由芽产生的生长激素可能影响了形成层细胞的首次分裂。

进入形成层活动期后,毛白杨未成熟韧皮部细胞的出现比未成熟木质部要提前约 3 周,与张英伯等 (1982) 的研究结果基本一致。比较整个活动期中未成熟韧皮部和未成熟木质部细胞数量的变化过程发现,未成熟韧皮部细胞的数量在形成层活动初期快速增长 (3 月底到 4 月下旬),随后是一个持续而缓慢的过程,一直到韧皮部停止分化前 20 天,才逐渐减少;未成熟的木质部细胞层数在活动初期变化不大,到 5 月底至 6 月底,增长速度明显高于前期,随后便急剧下降。值得注意的是,不同于对欧洲赤松、构树、杜仲和白皮松等树种的研究结果 (崔克明等, 1992; 1993; Luo *et al.*, 1995; 张仲鸣等, 1997),毛白杨在 4 月底到 6 月底这一阶段,形成层细胞层数迅速下降,未成熟韧皮部细胞也略有减少,而未成熟和成熟的木质部细胞则大量增加。这可能与幼叶快速生长期大量新合成的 IAA 有关。研究表明,IAA 对韧皮部的影响主要是促进未成熟细胞的分化过程,而不影响形成层细胞分裂;但对木质部的作用,则包括形成层细胞的分裂及其后续的分化过程 (李正理和崔克明, 1984; Sundberg *et al.*, 1991; 崔克明等, 1992)。IAA 向基部的不断运输形成高浓度 IAA 流,诱导了毛白杨形成层活动期末成熟木质部细胞的大量产生及其向成熟木质部细胞的分化,但并未促进未成熟韧皮部细胞的产生;同时由于新分裂产生的形成层细胞数量小于新分化的木质部细胞数量,形成层细胞数量迅速减少。