

# 射线组织径向变异及其贮藏功能研究进展

周朝彬<sup>1,2</sup>, 胡霞<sup>3</sup>, 宋于洋<sup>2</sup>, 龚伟<sup>1\*</sup>, 胡庭兴<sup>1</sup>

(1. 四川农业大学 林学院 四川农业大学生态林业工程省级重点实验室, 四川 成都 611130; 2. 石河子大学 农学院, 新疆 石河子 832000;  
3. 乐山师范学院 生命科学学院, 四川 乐山 614004)

**摘要:**无射线结构是部分植物木质部的显著特征,无射线结构特征可分为永久性无射线或暂时性无射线。对于暂时性无射线结构重新分化射线组织的机制尚不清楚。在射线组织的径向变异及其与环境因子关系、射线组织贮藏物质的径向变异和季节动态等方面的研究,目前还存在不一致的结论。未来对射线组织的精确分离将使单独研究射线组织与环境因子之间的关系、射线组织形成的分子生物学机制成为可能,进而揭示木质部射线组织结构形成与功能过程及其对环境的响应。

**关键词:**射线组织;无射线结构;径向变异;激素;贮藏功能;非结构性碳水化合物

**中图分类号:**S718.47      **文献标志码:**A      **文章编号:**1001-7461(2016)06-0179-05

## Radial Variation and Its Storage Function of Ray Tissue

ZHOU Chao-bin<sup>1,2</sup>, HU Xia<sup>3</sup>, SONG Yu-yang<sup>2</sup>, GONG Wei<sup>1\*</sup>, HU Ting-xing<sup>1</sup>

(1. Sichuan Provincial Key Laboratory of Ecological Forestry Engineering, College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu, Sichuan 611130, China; 2. Department of Forestry, College of Agriculture, Shihezi University, Shihezi, Xinjiang 832000, China; 3. Life Sciences College, Leshan Normal University, Leshan, Sichuan 614004, China)

**Abstract:** The raylessness is a typical characteristic in xylem of some plants, which includes temporal and permanent absence of ray tissue. However, the redifferentiation mechanism of the temporal absence ray tissue remains unknown. The inconsistent conclusions are found between the radical variations and the environmental factors, as well as radical and seasonal variations of storage in ray tissue. The accurate separation of ray tissue makes the independent researches on the relations between ray tissue and environmental factors, as well as the molecular biological mechanisms of ray tissue formation possible, and then to reveal the structure formation and function of ray tissue responding to environments.

**Key words:** ray tissue; raylessness; radical variation; phytohormone; storage; nonstructural carbohydrate

射线组织(ray tissue)是指起源于射线原始细胞(ray initials)并从木质部形成层向髓心方向径向排列的条带状薄壁组织<sup>[1]</sup>。在木材横切面上,射线是可以看到的一些颜色较浅或略带有光泽的线条,它们沿着半径方向呈辐射状穿过生长轮。射线组织在水分和养分的贮存以及径向运输、气体的径向转移、切口不定根形成以及植株受伤后,细胞区室化过程中径向壁的形成中起着重要作用。同时,绝大部

分射线组织的细胞壁较薄,其比量的多少影响木材力学强度<sup>[2]</sup>,且木材干燥时常沿木射线方向开裂,降低使用价值,因此,射线组织特征对于木材生产具有重要意义。尽管射线组织与木质部导管(管胞)一样,在木质部物质储存、运输以及次生生长中起着重要作用<sup>[3]</sup>,然而,相对于导管而言,对射线组织的重视还不够。在射线组织分化、形成、调节和环境响应等方面的研究还很匮乏<sup>[4]</sup>。

收稿日期:2016-01-17    修回日期:2016-08-11

基金项目:国家自然科学基金(31500471,31160158);石河子大学优秀青年基金(2013ZRKXUQ10)。

作者简介:周朝彬,男,在读博士,副教授,研究方向:荒漠木本植物木质部解剖、种群更新、繁殖生态。E-mail:zhcbsicau@126.com

\* 通信作者:龚伟,男,博士后,教授,研究方向:经济林高效栽培、经济林地水土保持。E-mail:gongwei@sicau.edu.cn

1 射线组织一般特征及无射线结构

依据射线组织宽度,分为单列射线、双列射线和多列射线,分别表示在宽度上仅包含 1 个、2 个和多个细胞<sup>[5]</sup>。射线细胞有多种形状:大部分射线薄壁细胞的长轴与径向平行,称为横卧细胞(procumbent cells);与径向垂直并拉长的称为直立细胞(upright cells);直径相等的则称为方形射线细胞(square cells)。如果射线组织仅由横卧细胞组成称为同形射线(homocellular ray),射线组织由超过一种射线细胞形状组成的则称为异形射线(heterocellular ray)<sup>[1]</sup>。在木质部中,射线组织可由单一类型细胞组成,也可由不同细胞类型组成。除此之外,还包括一些特殊射线类型如聚合射线(aggregated ray)、并合射线(interconnected ray)等。无射线可认为是射线组织的另一种特殊组成类型<sup>[1]</sup>。

双子叶植物中,无射线组织情况经常出现<sup>[1]</sup>。无射线组织对于增强植物的力学强度有积极的选择进化意义<sup>[6]</sup>。对于植物的无射线组织结构存在两种情况:一是植物的生命周期中均无射线组织结构;另一种情况是植物早期无射线组织,随着木质部径向生长加快,射线组织则出现在随后形成的次生木质部中<sup>[7-8]</sup>。*Suaeda monoica* 为高可达 4 m 的灌木,幼树期木质部无射线组织,但在成熟个体次生木质部中则有射线组织<sup>[9]</sup>,表明无射线组织现象在木质部中可短暂或永久存在<sup>[1]</sup>是射线组织发育的特征之一。当然,一些之前未发现射线组织的植物,随着取样样地范围的拓展或研究的深入,可能会发现有射线组织的存在。如藜科(Chenopodiaceae)的大部分物种中无射线<sup>[7]</sup>。而在随后的报道中,藜科的樟味藜属(*Camphorosma*)和刺果藜属(*Echinopsilon*)却发现了射线结构;近年来,藜科滨藜族(Atripliceae),甜菜族(Beteae),樟味藜族(Camphorosmeae),藜族(Chenopodieae),千针苋族(Hablitzieae)和猪毛菜族(Salsoleae)<sup>[7]</sup>、梭梭属(*Haloxylon*)<sup>[10-11]</sup>中的一些物种又证实有射线组织。

由于无射线组织一般发生于径向厚度较小的植物物种<sup>[1]</sup>,可能是由于木质部加厚生长后,径向水分和养分运输的需要:当径向厚度增加到一定程度,则容易出现射线。由于对射线形成和发育的遗传学因素或外在环境因子调节机制方面的研究不足,人们对一些物种在部分时期无射线结构的形成原因和过程知之甚少。在无射线结构时期是什么组织替代了射线组织的径向运输功能、射线产生与遗传和环境因子有何关系等问题有待进一步研究。

2 射线组织的径向变异

木材包括幼龄材(心材)和成熟材(边材),靠近髓心的木材称为幼龄材,靠近树皮的木材为成熟材<sup>[12]</sup>。由于大多数射线组织由形成层发育而来<sup>[1]</sup>,因此,随着形成层发展,形成层原始细胞随时间而变化,进而影响形成层衍生的木质部细胞形状、数量和大小<sup>[13]</sup>;木质部细胞是否表现出径向变异规律,射线数量和径向生长速率之间关系存在不一致的结论。一般认为木本植物从心材到边材,随着年龄的增长,射线大小增加。然而 40 年生欧洲栓皮栎(*Quercus suber*)射线组织径向差异不显著<sup>[14]</sup>。而桦树(*Zelkova serrata*)的射线组织则呈明显径向变异:从心材到边材,射线面积先增加,而后在一定值范围内波动;射线密度先降低,而后在一定值范围内变化<sup>[12]</sup>。射线密度的相似变化规律在其他物种上也有报道<sup>[15]</sup>。不同物种间射线组织特征径向变异规律的不一致表明,木材径向生长速率不是射线组织特征的调节机制,射线组织的径向变异特征不是由遗传决定。

3 射线组织的环境调节

在木质部径向生长中,射线组织特征的径向变异可能是外界环境因子变化所导致。伤害导致射线组织数量在几年内增加 115%,证明了射线组织可受外界环境调节<sup>[16]</sup>。例如,径向上,射线保持高和宽的特征有利于在干旱胁迫下,改善水分短缺状态<sup>[14]</sup>。干旱胁迫越重,射线比量越大,其贮水能力越强<sup>[17]</sup>。也有相反的报道认为环境越干燥,射线比量越少,可以减少由于射线而造成水分损失<sup>[18]</sup>。干旱胁迫往往导致乙烯的形成<sup>[19]</sup>,乙烯可促进纺锤状细胞垂周分裂,增加射线组织大小与频率<sup>[20]</sup>。污染也可能通过毒害作用,通过胁迫使植物产生乙烯,进而影响射线组织特征<sup>[21]</sup>。已有不少关于污染增加树木射线组织的报道<sup>[22-23]</sup>。其他因子如盐分通过改变细胞壁的伸展性能,使细胞壁的生长受到抑制,从而使植物生长受到抑制,随着盐胁迫增加(0.036%~0.289%),杨树木射线高度和频率先降后升,0.125%土壤含盐量是临界点<sup>[24]</sup>。

环境因子对射线组织的影响机制至今尚不清楚<sup>[25]</sup>。环境因子对射线组织的影响存在截然不同的结果,可能是由于未考虑环境因子的综合作用导致。未来研究应注重多因子综合效应,将木质部解剖结构和生理活动结合研究,可能有望获得更有意义的结果。

## 4 射线组织形成与激素关系

射线组织作为木质部重要组成部分,其发育过程受植物激素调控。目前的研究主要在激素对木质部的影响方面<sup>[26]</sup>。仅有少数学者研究了激素与射线组织之间的关系。随着年龄、距茎顶端距离的增加,从心材到边材、从茎顶端到根部,射线大小增加<sup>[27]</sup>,而这种增加被认为是从茎顶端到根部生长素浓度变化引起。另外研究表明,乙烯促进形成层纺锤状细胞分离,增加射线大小和频率<sup>[20]</sup>,如一些物理损伤促进乙烯形成,导致更多更大的射线形成。

激素的作用是以激素间相互交流影响的形式存在的,在木材形成过程中,生长素可以诱导山杨木质部内乙烯生物合成基因的表达<sup>[28]</sup>,充分说明激素间的相互作用是维管系统生长发育过程中重要的调节方式。在木质部中,射线薄壁组织与轴向薄壁组织、导管(管胞)以及纤维组织等是一个有机整体,影响木质部任一组织的激素会对其他组织结构产生影响。随着年龄的增加,从心材到边材、从茎顶端到底部,射线大小增加,同时伴随导管、管胞、纤维大小的增加,表明射线组织和木质部其它组织之间正相关。落叶松木质部中管胞和射线的数量关系约为1:2.5<sup>[29]</sup>,只有在这样的数量配比下,才能使活组织发挥正常的调节功能<sup>[3]</sup>,但也有相反的研究报道<sup>[9]</sup>。

尽管激素对木质部分化和生长的作用规律已比较清楚,但不能简单通过分析激素与木质部之间的作用来推测激素与射线组织之间的关系。目前,由于激素对木质部组织作用的综合性以及激素相互作用之间的复杂性,内源植物激素和特殊类型的木质部细胞分化之间相关性研究仍然依赖于新技术、新理论的出现。

## 5 射线的贮藏功能

木质部中射线组织的体积很难估算,但射线组织比量则可通过横切面或弦切面面积比例来估算,被子植物中射线组织比量一般为10%~20%<sup>[5]</sup>,有些极端情况如 *Ceiba aesculifolia* 的射线组织比量达42%。射线薄壁组织和轴向薄壁组织的贮藏功能与导管(管胞)的水分传导、纤维的力学支撑功能一样早就受到学者的关注。NSC(nonstructural carbohydrates,非结构性碳水化合物)是射线薄壁组织中含量最高的储存物质,多年前人们就已认识到NSC储存对树木生长和功能的重要性。最近,由于NSC含量可能是树木生长潜在的限制因子以及在干旱胁迫下影响树木存活,NSC库的动态和大小再次成为关注焦点<sup>[30]</sup>。

一般说来,射线薄壁组织大小可以衡量储存能力,但射线储存NSC的能力并不总是被充分利用,射线中NSC储存会随季节而变动,反映了碳生产和利用的平衡<sup>[5]</sup>。针叶树比被子植物木质部的NSC浓度低,是因为针叶树的薄壁组织比量低的缘故<sup>[31]</sup>。因此,是否NSC含量与射线比量之间有正相关关系,尚未得到充分验证;相反,在 *Picea abies* (针叶树种)、*Acer pseudoplatanus* (温带,散孔材树种)、*Terminalia catappa* (热带,旱季落叶树种)、*Quercus robur* (温带,环孔材树种)、*Ficus rubiginosa* (热带,常绿树种)和 *C. aesculifolia* (热带,旱季落叶树种)共6个物种中,薄壁组织比量差异可达3倍以上。在 *P. abies*、*A. pseudoplatanus*、*T. catappa* 和 *Q. robur* 的木质部薄壁细胞中可观察到密集的淀粉粒,其中 *T. catappa* 的木质部薄壁细胞中淀粉含量最高。*F. rubiginosa* 的木质部薄壁细胞中淀粉粒沉积的量则显著低,靠近形成层区域的一些薄壁组织中甚至无淀粉粒。*C. aesculifolia* 的木质部组织高度薄壁化,导管间几乎均由射线薄壁组织和轴向薄壁组织组成,射线薄壁组织和轴向薄壁组织比量最高,然而淀粉积累最少<sup>[5]</sup>。不同树种中NSC浓度有差异<sup>[32]</sup>,同一树种不同器官中NSC浓度也不同,表现为枝条中NSC浓度高于树干<sup>[33-34]</sup>。枝条更靠近光合同化物源的位置是枝条和树干的NSC差异的较合理解释。必须区分的是枝条为NSC的短期储存场所,而树干为NSC的长期储存场所。在薄壁细胞的储藏物质中,淀粉分子大,不能在细胞间自由移动,容易水解为可溶性糖;可溶性糖由单糖和寡糖组成,可自由移动,满足树木活跃的生理需求,因此,淀粉是NSC长期的储存形式<sup>[5]</sup>。

NSC浓度也存在径向变化。老树干中从边材到心材NSC浓度下降<sup>[32-33]</sup>。NSC浓度的径向变异似乎与心材位置薄壁细胞的死亡有关,在30~100 cm直径的树干中,NSC浓度在距形成层15~20 cm深处到达最低值<sup>[32-33]</sup>。从边材到心材,散孔材比环孔材的NSC浓度下降速度更快<sup>[33]</sup>。但并非所有树种都表现一致的规律,热带树种 *Luehea seemanii* 在整个12 cm厚的边材中,NSC浓度始终稳定不变<sup>[32]</sup>。

NSC浓度表现出季节动态。射线组织中贮存的淀粉物质可能与植物突然发生的生长、开花和结实有关,如冬季落叶型的植物在春季突然展叶就与轴向薄壁组织和射线组织中淀粉水解(彻底水解产物为葡萄糖)有关。春季来临时,秋季大量贮存在射线细胞内的淀粉通过扩散或其他机制进入导管,形成径向运输。有机、无机养分分解、运输等过程导致

射线细胞中养分物质的季节变化。例如,温带冬季落叶树的总 NSC 含量在生长季末达到高峰,从冬天开始下降,芽萌发时或萌发后降到最低值。淀粉在冬季时几乎完全水解为可溶性糖。淀粉和 NSC 在生长季又重新积累。与落叶树不同的是温带和北方针叶树的 NSC 在芽萌发前达到峰值,在整个生长季节保持较低值<sup>[33]</sup>。然而,另一些报道却与以上的研究结果相异:有些被子植物在芽萌发后,并未发现 NSC 浓度大量减少<sup>[33]</sup>;某些年份 3 月份橡树和枫树的 NSC 浓度甚至比 11 月的还高<sup>[35]</sup>。可见边材 NSC 的季节变化反应了光同化产物形成、贮存和利用的生理平衡过程,树干内薄壁组织的总体积(比量)只是反应季节 NSC 最大储存量的参数,射线和轴向薄壁组织内的 NSC 动态还受萌芽、展叶、开花、结实、形成层发育、环境胁迫等多因素调控,NSC 积累和消耗的平衡、不同形式 NSC 的转化(如淀粉水解)的诱导等机制尚需进一步研究。

## 6 研究展望

树木中射线组织结构和类型研究已取得一定的有意义的进展,但对于射线形成、功能及其对环境因子的响应等研究结果还存在争议。由于射线组织大小是植物适应特定环境(尤其是干旱恶劣环境)的一种策略,反映了不同时期植物将养分和水分用于储藏或生长的权衡,此过程中植物体的根、茎和枝条等器官均参与其中;而已有的研究是把植物的根、茎和枝的射线组织分开来观测,因而把射线组织特征与环境之间的关系放入整个植株系统中来开展研究可能会得到更客观的结果。

在一些物种中,已有研究发现如 *Melia azedarach*、*Haloxylon ammodendron*<sup>[11]</sup>、*Symbolanthus macranthus*<sup>[36]</sup> 的射线薄壁组织的细胞壁具有加厚特征。细胞壁加厚的组织,其力学性质将增加<sup>[37]</sup>,因此,研究射线细胞壁加厚的调控基因,并将其基因应用到人工林品种培育中,对于研究木质部特殊结构的环境适应性、提高人工林木材力学性质具有重要实践价值。

在射线组织的贮藏和运输功能方面,仅有少数学者初步探讨了射线组织的径向运输功能,环境条件的变化可能会导致细胞体积、排列方式和纹孔特征发生改变,从而对运输功能有影响。未来除了在研究时要考虑植物的整体性外,研究还可借鉴木质部水力学试验方法如灌注试验(perfusion experiments)、纹孔结构分析(analysis of pit structure)、同位素示踪、放射性标记、分子生物学、射线组织的外科分离<sup>[38]</sup>等方法来研究射线的功能的作用过程,

进而深入揭示木质部射线组织结构形成与功能过程及其对环境的响应机制。

## 参考文献:

[1] CARLQUIST S. Comparative wood anatomy: systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood[M]. Berlin, New York: Springer Berlin Heidelberg, 2001: 174-213.

[2] 汪佑宏, 肖成宝, 刘杏娥, 等. 淹水程度对枫杨木材力学性质与气干密度、解剖特征间关系的影响[J]. 西北林学院学报, 2003, 18(2): 80-83.

WANG Y H, XIAO C B, LIU X E, et al. Effect of flooding degree on the relation between the mechanic properties and air-dry density, anatomy features of *Pterocarya stenptera* [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2003, 18(2): 80-83. (in Chinese)

[3] SPICER R. Symplasmic networks in secondary vascular tissues: parenchyma distribution and activity supporting long-distance transport[J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(7): 1829-1848.

[4] ECKSTEIN D, SCHWEINGRUBER F. Dendrochronologia-a mirror for 25 years of tree-ring research and a sensor for promising topics[J]. Dendrochronologia, 2009, 27(1): 7-13.

[5] HACKE U. Functional and ecological xylem anatomy[M]. New York: Springer Cham, 2015: 212-219.

[6] CARLQUIST S, ECKHART V M, MICHENER D C. Wood and anatomy of Hydeophyllaceae[J]. Aliso, 1984, 10(4): 547-572.

[7] HEKLAU H, GASSON P, SCHWEINGRUBER H, et al. Wood anatomy of Chenopodiaceae (Amaranthaceae s. l.) [J]. IAWA Journal, 2012, 33(2): 205-232.

[8] RAJPUT K S, MARCATI C R. Stem anatomy and development of successive cambia in *Hebanthe eriantha* (Poir.) Pedersen: a neotropical climbing species of the Amaranthaceae[J]. Plant Systematics & Evolution, 2013, 299(8): 1449-1459.

[9] LEV-YADUN S, ALONI R. Polycentric vascular rays in *Suaeda monoica* and the control of ray initiation and spacing[J]. Trees, 1991, 5(1): 22-25.

[10] 周朝彬, 辛慧慧, 宋于洋. 梭梭次生木质部解剖特征及其可塑性[J]. 西北林学院学报, 2014, 29(2): 207-212.

ZHOU C B, XIN H H, SONG Y Y. Secondary xylem anatomical structure and its plasticity of *Haloxylon ammodendron* [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2014, 29(2): 207-212. (in Chinese)

[11] SONG Y Y, ZHOU C B. Multiple bands characteristics of tree-ring and age of *Haloxylon ammodendron* in Gurbantunggut Desert[J]. Pakistan Journal of Botany, 2015, 47(2): 615-622.

[12] TSUCHIYA R, FURUKAWA I. Relationship between the radial variation of ray characteristics and the stages of radial stem increment in *Zelkova serrata* [J]. Journal of Wood Science, 2010, 56(6): 495-501.

[13] FROMM J. Xylem development in trees: from cambial divisions to mature wood cells, cellular aspects of wood formation, vol 20[M]. Berlin Heidelberg: Springer, 2013: 3-39.

[14] LEAL S, SOUSA V B, PEREIRA H. Within and between-

tree variation in the biometry of wood rays and fibres in cork oak (*Quercus suber* L.) [J]. Wood Science & Technology, 2006, 40(7): 585-597.

[15] TSUCHIYA R, FURUKAWA I. Radial variation pattern of the sizes and the frequencies of vessels and rays within a single trunk of *Acanthopanax sciadophylloides* [J]. Mokuzai Gakkaishi, 2007, 53(53): 180-186. (in Japanese)

[16] ARBELLAY E, FONTI P, STOFFEL M. Duration and extension of anatomical changes in wood structure after cambial injury [J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(8): 3271-3277.

[17] MARTIN J A, ESTEBAN L G, DE PALACIOS P, *et al.* Variation in wood anatomical traits of *Pinus sylvestris* L. between Spanish regions of provenance [J]. Trees, 2010, 24(6): 1017-1028.

[18] MARGARIS N S, PAPADOGIANNI P. The ratio of ray and fusiform initials in some plants dominating Mediterranean formations in Greece [J]. Flora, 1977, 166: 219-222.

[19] TAI Z L, ZEIGER E. Fisiologia vegetal [M]. 4<sup>th</sup> ed. Porto Alegre: Artmed, 2013.

[20] PRAMOD S, PATEL P B, RAO K S. Influence of exogenous ethylene on cambial activity, xylogenesis and ray initiation in young shoots of *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit [J]. Flora, 2013(208): 549-555.

[21] DE RAINHO C R, CORRA S M, MAZZEI J L, *et al.* Genotoxicity of polycyclic aromatic hydrocarbons and nitro-derived in respirable airborne particulate matter collected from urban areas of Rio de Janeiro (Brazil) [J]. Biomed Research International, 2013, 2013(5): 354-355.

[22] WANI B A, KHAN A. Effect of cement dust pollution on the vascular cambium of *Juglans regia* (L.) [J]. Journal of Ecology and the Natural Environment, 2010, 2(10): 225-229.

[23] DE VASCONCELLOS T J, CUNHA M D, CALLADO C H. A comparative study of cambium histology of *Ceiba speciosa* (A. St.-Hil.) Ravenna (Malvaceae) under urban pollution [J]. Environmental Science and Pollution Research, 2016: 1-14.

[24] 李国旗, 张纪林, 安树青, 等. 土壤盐胁迫下杨树次生木质部的解剖特征 [J]. 林业科学, 2003, 39(4): 89-98

LI G Q, ZHANG J L, AN S Q, *et al.* The anatomical characteristics of *Populus deltoids* (Lux) under stress of various soil salinities [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2003, 39(4): 89-98. (in Chinese)

[25] ECKSTEIN D. ‘A new star’-but why just parenchyma for dendroclimatology? [J]. New Phytologist, 2013, 198(2): 328-330.

[26] KLEE H J, ROMANO C P. The roles of phytohormones in development as studied in transgenic plants [J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 1994, 13(13): 311-324.

[27] BHAT K M, BHAT K V, DHAMODARAN T K. Fibre length variation in stem and branches of eleven tropical hardwoods [J]. IAWA Bulletin, 1989, 10(1): 63-70.

[28] NILSSON J, KARLBERG A, ANTTI A, *et al.* Dissecting the molecular basis of the regulation of wood formation by auxin in hybrid aspen [J]. Plant Cell, 2008, 20(4): 843-855.

[29] FONTI P, TABAKOVA M A, KIRDYANOV A V, *et al.* Variability of ray anatomy of *Larix gmelinii* along a forest productivity gradient in Siberia [J]. Trees, 2015, 29(4): 1165-1175.

[30] PALACIO S, HOCH G, SALA A, *et al.* Does carbon storage limit tree growth? [J]. New Phytologist, 2014, 201(4): 1096-1100.

[31] JOHNSON D M, MCCULLOH K A, WOODRUFF D R, *et al.* Hydraulic safety margins and embolism reversal in stems and leaves: why are conifers and angiosperms so different? [J]. Plant Science, 2012, 195(3): 48-53.

[32] WÜRTH M K, PELAEZ-RIEDL S, WRIGHT S J, *et al.* Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest [J]. Oecologia, 2005, 143(1): 11-24.

[33] HOCH G, RICHTER A, KÖRNER C. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees [J]. Plant Cell & Environment, 2003, 26(7): 1067-1081.

[34] SALA A, HOCH G. Height-related growth declines in ponderosa pine are not due to carbon limitation [J]. Plant Cell & Environment, 2009 32(1): 22-30.

[35] RICHARDSON A D, CARBONE M S, KEENAN T F, *et al.* Seasonal dynamics and age of stemwood nonstructural carbohydrates in temperate forest trees [J]. New Phytologist, 2013, 197(3): 850-861.

[36] CARLQUIST S, GRANT J R. Wood anatomy of Gentianaceae, tribe Helieae, in relation to ecology, habit, systematics, and sample diameter [J]. Brittonia, 2005, 57(3): 276-291.

[37] ALVES E, ANGYALOSSY-ALFONSO V. Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. 2. axial parenchyma, rays and fibres [J]. IAWA Journal, 2002, 23(4): 391-418.

[38] BURGERT I, ECKSTEIN D. The tensile strength of isolated wood rays of beech (*Fagus sylvatica* L.) and its significance for the biomechanics of living trees [J]. Trees, 2001, 15(3): 168-170.