

## 談樹的戰「站」「莖」競

文·圖／邱少婷

### 摘要

樹是屬於單一直立莖幹，多年不斷地生長。像竹類伸出土表直立的莖，在一年生長季中就完成伸展，不再長高和長粗，所以不能稱為樹。陸地上的植物從低矮草本演變成高大樹木，最早的森林出現於石炭紀，樹的演化初期，維管束形成層產生的木材量不多，以薄壁細胞為主要的結構性組織，直到古老銀杏和松杉類以產生大量木材為主，具有緻密木材的高大樹木成為森林的主角，呈現下粗上細的圓錐形樹幹。

活化石植物—蘇鐵（俗稱鐵樹）歸屬原始型的裸子植物，雖然持續長高，但是並不明顯長粗，它的維管束形成層向內產生的木材量少，因此支撐力量弱，必須依賴厚實的皮層組織、殘留葉基，以及較特殊的是可藉著皮層中旋繞葉跡（girdling leaf trace）的維管束補強莖部機械支撐力。

另一類持續長高，但是並不會長粗的樹，即以單子葉植物的棕櫚科植物為代表，也就是這類植物的莖並沒有維管束形成層，不會以增加木材量的方式加粗。頂芽隨著成長，擴增較粗的頂部，即上粗下細的頂部，以下莖部並無增生組織，呈現長圓柱形的堆疊，成熟的植株直挺挺的向天生長。

還有大草本被稱為樹者如：芭蕉樹，乃因植物不斷冒出葉子墊高，看似具長高的莖，實際上是香蕉、芭蕉的直立短莖，埋在地下，抽出的葉叢，是以肥厚葉鞘互相圍抱構成假莖，繁殖開花時，花序的莖從頂中央冒出生長，才能看到真正的莖。

陸上森林的樹形結構演化，首以向光性、抗重力、固著力的發展為主，其莖（枝塊 = telome）結構的可塑性與其適應固著、支撐、多形……等特性有密切關係，促使植物的莖在登陸演化舞台上立於不敗之地。

關鍵詞：樹、莖幹、樹形結構、莖組織、演化

樹的莖幹是「站立」的，纏繞的莖屬於蔓藤，倒木一定是橫臥的，這些認知反映了一般對植物的外貌形容包括：樹、灌木、草、藤等基本術語；樹是喬木，是單一莖幹生長的多年生直立型木本植物，像鐵樹、松樹、樟樹、欖樹、檳榔樹、椰子樹……等。這是一般人對「樹」的基本認知。但也有人不解為什麼桂竹、孟宗竹、綠竹……等竹類不稱為樹？

樹的莖幹屬於多年不斷地生長，但一支支竹類伸出土表直立的莖，在一年生長季中就完成伸展，不再長高和長粗，不具多年不斷地生長的特性，所以不能稱竹為樹。多數的樹莖不僅長高也會長粗，但某些一直長高，並不明顯長粗或不會長粗的樹，是怎麼支撐高瘦旗桿式的體型？

陸地上最早的森林出現於石炭紀，多是以孢子繁殖的古老蕨類，二疊紀以來，因其植物體越來越高大，繁殖構造及過程離水源越來越遠，乃漸漸由種子植物的樹木取而代之。當陸域植物的古老祖先剛從低矮草本演變成高大樹木，此時初期維管束形成層已發生，但是效能尚未演化至極致，所以多年生木本樹種的莖，木質部產生的木材量仍不多，而以皮層或髓為主要的結構性組織。直到古老銀杏和松杉類才以產生大量木材為主，具有緻密木材的高大樹木成為森林的主角，新一代演化的樹種呈下粗上細的圓錐形樹幹（圖 1AB），藉著維管束形成層向內產生大量的木材，因應的初生皮層組織，相對變得比例少而成為樹皮和木材間的緩衝區域（圖 2）。



圖 1A. 圓錐樹形-水杉  
(*Metasequoia spp.*)

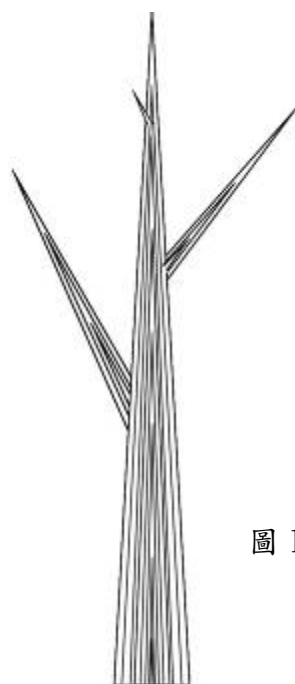


圖 1B. 圓錐樹形由連續增生的圓錐狀次生組織所構成

裸子植物的蘇鐵（俗稱鐵樹）歸屬原始型的裸子植物，此活化石植物就是持續長高，但是並不明顯長粗。不似一般的松樹或柏樹，蘇鐵的維管束形成層向內產生的木材量少，因此支撐力量弱。如不垂直向上生長又長太高時，經常會彎曲倒伏，故常見直立彎曲或倒伏匍匐的變型樹樣。其維管束中柱的外圈為厚實的皮層組織，較特殊的是由莖的維管束中柱延伸連貫達葉柄的維管束（稱為葉跡，leaf

trace) 呈現螺旋環繞，在皮層中葉跡可旋繞中柱一圈以上才進入葉柄，似乎木材產量少的樹莖，可藉著旋繞葉跡 (girdling leaf trace) 的維管束補強莖部機械支撐力 (圖 2)。

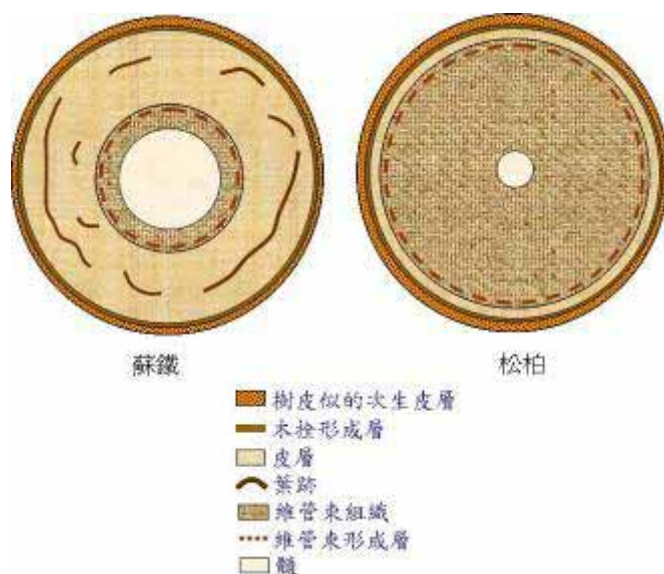


圖 2. 蘇鐵 (*Cycas spp.*) 與松柏莖的構造比較



圖 3. 短圓錐樹形-蘇鐵 (右) 與圓柱樹形-棕櫚樹 (左)

仔細探究各種樹的內在組織結構，發現在原始的裸子植物尚未演化成以緻密木材為主的樹幹時，常以倚靠殘留的粗壯葉柄基部或是皮層中複雜的葉跡維管束脈絡來強化站立莖幹的支撐力量。皮層由較多薄壁細胞基本組織所構成的莖，即使連續增生的木材量，相較於其他大量基本組織仍顯比例很小，無法形成明顯的上細下粗的樹形，外觀多為圓柱樹形 (圖 3)。

另一類持續長高，但是並不會長粗的樹，例如：產檳榔的俗稱檳榔樹 (beetle nut tree)、產椰子的俗稱椰子樹 (coconut tree)，即以單子葉植物的棕櫚科植物為代表，也就是這類植物的莖並沒有維管束形成層，不會以增加木材量的方式加粗。幼小時期莖細，頂芽隨著成長，分生組織的細胞量將擴增，形成類似頸肩狀或斗笠型的頂部，僅向上擴延到鄰近的有限範圍，因此形成擴增較粗的頂部，即上粗下細的頂部，以下莖部並無增生組織，成熟的植株直挺挺的向天生長，呈現長圓柱形的棕櫚樹幹 (圖 4)，而不似一般的榕樹、欖仁樹等雙子葉植物的樹幹，下粗上細呈現圓錐形 (圖 5)。



圖 4A. 旗桿式圓柱樹形-  
棕櫚科



圖 4B. 圓柱樹形莖生長示意圖



圖 5. 欖仁樹等雙子葉植物的  
圓錐形樹幹



圖 6. 香蕉樹的假莖

單子葉植物另外也有大草本，如芭蕉樹（banana tree），植物不斷冒出葉子墊高，看似具長高的莖，實際上香蕉、芭蕉的直立短莖，埋在地下，抽出的葉叢，以肥厚葉鞘互相圍抱構成假莖（圖 6），直到繁殖開花時，花序的莖從頂中央冒出生長，才能看到真正的莖。雖然假莖基部膨大、長出的鬚根粗大，這種依靠葉鞘層層重疊而成的構造，支撐力量仍然較弱，所以重力斜生，很容易因颱風強風

而傾倒。

陸上森林的樹形結構演化，首要趨勢是以向光性、抗重力、固著力的發展為主，高大直立生長的同時，頂芽必須兼顧主軸與側枝的生長平衡，生長的韻律、葉子排列伸展的秩序（圖 7、8）、在鬱閉森林中橫向和縱向的光線梯度（圖 1 和圖 5）……等等，都會影響生存策略與樹形結構。樹形美妙的欖仁樹（圖 5）主軸側枝層次清楚，是最早被注意、被研究的一種。雖然近年利用統計分析及三維虛擬程式逐步探索樹的形構學與演化道理，再加上探討生長與發育的分子生物學依據繁殖期和營養期生長的權衡、生長的速度方程式深入研究，但是因應這麼多樣性的環境差異，而衍生的複雜樹木架構，目前仍然很難用簡單的定律解開。因此植物演化至今，其莖（枝塊 = telom）結構的可塑性有如變形金剛，戰戰兢兢地組成各自不同的結構，以適應其固著、支撐、多形……等特性，此亦促使植物的莖也在登陸演化的舞台上立於不敗之地。



圖 7. 假檳榔屬  
(*Archtophoenix*  
*spp.*) 排成三縱行的互生



圖 8. 旅人蕉屬 (*Ravenala*  
*spp.*) 排成兩縱行的互  
生葉序

### 參考文獻

- Gifford, Ernest M. and Adriance S. Foster, 1988. *Morphology and evolution of vascular plants*. W. H. Freeman and Company.
- Tomlinson, P. Barry, 1987. Architecture of tropical plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18:1-21.
- Tomlinson, P. Barry, James W. Horn and Jack B. Fisher. 2011. *The Anatomy of Palms*. Areaceae – Palmae. Oxford University Press.