

小兴安岭地区水曲柳纤维解剖特征对低温的响应

马荟^{1,2}, 陈满菊², 张晨晨², 仁青草², 杨丽英², 詹亚光^{1,3}, 曾凡锁^{1,3}, 辛颖^{1,2*}

(1. 林木遗传育种全国重点实验室(东北林业大学), 哈尔滨 150040; 2. 东北林业大学 林学院, 哈尔滨 150040; 3. 东北林业大学 生命科学学院, 哈尔滨 150040)

摘 要: 我国东北地区气候寒冷, 低温事件会严重影响树木生长。水曲柳是东北地区珍贵的用材树种, 目前关于其纤维解剖特征对低温的响应与适应策略还知之甚少。为此, 以小兴安岭地区水曲柳子代测定林为研究对象, 采用树轮年代学和木材解剖学方法, 研究水曲柳纤维解剖特征与主要气候因子之间关系, 明确低温对木材纤维解剖特征的影响。结果表明, 小兴安岭地区水曲柳木纤维解剖特征具有较大的年际变化, 木纤维细胞数量 (fiber cell number, FN)、木纤维细胞总面积 (total fiber cell area, TFA) 与年轮宽度 (ring width, RW) 存在极显著正相关关系, 在幼龄林阶段均呈现先升后降的变化趋势。木纤维细胞密度 (fiber density, FD) 和总体平均木纤维细胞壁增强指数 (square of the total-to-bound ratio, (T/B)²) 呈现逐年下降的趋势。平均木纤维细胞面积 (mean fiber cell area, MFA) 和木纤维细胞壁厚度 (overall mean thickness of all fiber cell walls, CWTall) 呈现逐年增加的趋势。水曲柳纤维解剖特征受温度影响较大, 尤其是生长季最低温。低温事件使水曲柳的径向生长受到抑制, 年轮宽度、木纤维细胞数量、平均木纤维细胞面积、木纤维细胞总面积和木纤维细胞占比 (mean percentage of fiber cell area within xylem, RFTA) 较非低温年分别显著下降 32.6%、20.3%、22.4%、45.9% 和 9.4%, 而木纤维细胞密度升高 11.6%。在面对低温事件时, 水曲柳会采取减少木纤维细胞数量、提高木纤维细胞密度这一相对保守的生存策略。研究结果为小兴安岭地区耐寒水曲柳选育提供科学依据。

关键词: 水曲柳; 树木年轮; 纤维解剖特征; 年轮宽度; 低温事件

中图分类号: S719

文献标识码: A

DOI: 10.7525/j.issn.1006-8023.2025.06.007

Response of the Xylem Fiber Anatomical Characteristics of *Fraxinus mandshurica* to Low Temperature in Xiao Xing'an Mountains

MA Hui^{1,2}, CHEN Manju², ZHANG Chenchen², REN Qingcao²,
YANG Liying², ZHAN Yaguang^{1,3}, ZENG Fansuo^{1,3}, XIN Ying^{1,2*}

(1. State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding (Northeast Forestry University), Harbin 150040, China; 2. College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China; 3. College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China)

Abstract: The climate in Northeast China is cold, and low-temperature events can severely affect the growth of trees. *Fraxinus mandshurica* is a precious timber tree species in Northeast China. Little was known about its fiber anatomical characteristics in responses to low temperatures and its adaptation strategies. The progeny test forest of *Fraxinus mandshurica* in Xiao Xing'an Mountains was selected as research object. Dendrochronology and wood anatomy methods were used to investigate the relationship between the fiber anatomical characteristics of *Fraxinus mandshurica* and the key climate factors, aiming to clarify the effect of low temperatures on wood fiber anatomical characteristics. The results showed that the fiber anatomical characteristics of *Fraxinus mandshurica* in Xiaoxing'an Mountains exhibited significant interannual variability. There was a highly significant positive correlation between the fiber cell number (FN), the total fiber cell area (TFA) and the ring width (RW). All of them showed a trend of 'first increase and then decrease' during the

收稿日期: 2025-03-11

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2021YFD2200303)。

第一作者简介: 马荟, 硕士研究生。研究方向为水土保持与荒漠化防治。E-mail: mahui628515@163.com

*** 通信作者:** 辛颖, 博士, 副教授。研究方向为水土保持与荒漠化防治。E-mail: xinying2004@126.com

引文格式: 马荟, 陈满菊, 张晨晨, 等. 小兴安岭地区水曲柳纤维解剖特征对低温的响应[J]. 森林工程, 2025, 41(6): 1164-1173.

MA H, CHEN M J, ZHANG C C, et al. Response of the xylem fiber anatomical characteristics of *Fraxinus mandshurica* to low temperature in Xiao Xing'an Mountains[J]. Forest Engineering, 2025, 41(6): 1164-1173.

young forest stage. The fiber density (FD) and square of the total-to-bound ratio ((T/B)²) showed a decreasing trend year by year. The mean fiber cell area (MFA) and the overall mean thickness of all fiber cell walls (CWTall) showed an increasing trend annually. The fiber anatomical characteristics of *Fraxinus mandshurica* were greatly affected by temperature, especially the minimum temperature during the growing season. Low-temperature events suppressed the radial growth of *Fraxinus mandshurica*. The ring width, the fiber cell number, the mean fiber cells area, the total fiber cell area, and the mean percentage of fiber cell area within xylem (RFTA) were significantly decreased by 32.6%, 20.3%, 22.4%, 45.9% and 9.4%, respectively, compared with non low-temperature years, while the fiber density increased by 11.6%. In response to low-temperature events, *Fraxinus mandshurica* adopted a relatively conservative survival strategy of reducing the fiber cell number and increasing the fiber density. In response to low-temperature events, *Fraxinus mandshurica* adopts a relatively conservative survival strategy by reducing the number of wood fiber cells and increasing fiber cell density. These findings provide a scientific basis for the breeding of cold-resistant *Fraxinus mandshurica* in the Xiao Xing'an Mountains region.

Keywords: *Fraxinus mandshurica*; tree ring; fiber anatomical characteristics; tree ring width; low-temperature events

0 引言

纤维细胞是树木次生木质部重要组成部分,在植物体结构中起机械支撑作用^[1],林木的水分储量受纤维性状的影响^[2],植物可以对木质部中的纤维细胞壁、纤维细胞管腔和轴向薄壁组织进行权衡提高环境适应性^[3],从而保证植物在恶劣环境下的生长发育。研究纤维细胞解剖特征在不同气候条件下的变化规律,为解析树木对气候变化的响应机制提供新支持。

温度是影响树木生长的重要因子^[4-5],低温事件会影响树木正常的生理生态活动。已有研究发现低温冻害显著降低油桐(*Vernicia fordii*)幼苗的光合效率^[6]。随着自然低温胁迫的加强,楸树(*Catalpa bungei*)通过增加细胞膜流动性和提高细胞液浓度等抵御机制提高自身抗寒性^[7]。树木长时间生长在寒冷环境中,会逐步演化出御寒机制以减轻低温胁迫^[8]。

水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)是木犀科(*Oleaceae*)白蜡树属(*Fraxinus*)阔叶乔木,主要分布在我国东北地区^[9],是珍贵的三大硬阔之一^[10],具有重要的经济价值。作为东北地区阔叶红松林的重要伴生树种,水曲柳在增加生态系统固碳能力^[11]、促进群落演替和维护生态系统稳定^[12]方面有重要作用。近年来,木材需求不断上升,水曲柳大径级材数量急剧减少,天然林资源几近枯竭^[13],营建优质人工林是缓解木材供需矛盾的重要途径。东北地区气候寒冷,目前该地区水曲柳对低温的响应与适应策略还知之甚少。了解低温事件对水曲柳木材纤维解剖特征的影响,对于东北地区水曲柳选育具有重要意义。本研究以小兴安岭地区水曲柳子代测定林为研究对象,采用树轮年代学和木材解剖学方法,研究水曲柳纤维解剖特征与主要气候因子之间关系,明确低温对木材纤维解剖特征的影响,为该地区耐寒水曲柳选育提供科学依据。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况

研究地点位于黑龙江省伊春市带岭区(47°10′—47°14′N, 128°53′—128°55′E),小兴安岭南麓,海拔280~1 090 m,属于大陆性季风气候,地势西北高、东南低。年均气温1.4℃,年均降水量661.5 mm,无霜期115 d左右。地带性土壤为暗棕壤,垂直地带性明显。主要植被类型为针阔混交林,树种有红松(*Pinus koraiensis*)、红皮云杉(*Picea koraiensis*)、冷杉(*Abies nephrolepis*)、水曲柳、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、黄菠萝(*Phellodendron amurense*)、山杨(*Populus davidiana*)和紫椴(*Tilia amurensis*)等^[14]。

1.2 样本采集及测定

于2023年4月在黑龙江省小兴安岭地区水曲柳子代测定林进行样品采集工作。水曲柳子代测定林于2002年采种育苗、2004年营建,采用完全随机区组设计,5次重复。各区组中的每个家系为一个小区,每个小区10株,双行排列,共计52个家系。根据国际树轮库的取样标准,每个家系选取20株以上生长良好的样树,使用内径为5.15 mm的生长锥,在每株样木胸高处(1.3 m)采集2根树芯^[15]。确保钻过髓心,树芯编号带回实验室后进行固定、风干、打磨。交叉定年后读取年轮宽度,制作年轮宽度标准年表。每个家系筛选出与主序列相关性最高的3根来自不同采样树的南向样芯,共156株树芯进行木质部纤维解剖特征的测定及分析。

样芯在75℃恒温水浴锅中软化,用GSL-1滑走式切片机切片^[16]。用番红乙醇试剂对切片进行染色,树脂封片,完全干燥后用XSP-6X6A光学显微镜在20倍物镜下观察并拍照,如图1所示。用Adobe Photoshop CC 2019裁剪处理图像,搭载Image-Pro Plus 6.0软件,

使用 Roxas 软件测定样芯年轮宽度 (ring width, RW, mm)、木纤维细胞数量 (fiber cell number, FN)、平均木纤维细胞面积 (mean fiber cell area, MFA, μm^2)、木纤维细胞总面积 (total fiber cell area, TFA, μm^2)、木纤维细胞密度 (fiber density, FD, 个/ mm^2)、木纤维细胞占比 (mean percentage of fiber cell area within xylem, RFTA,

%)、木纤维细胞壁厚度 (overall mean thickness of all fiber cell walls, CWTall, μm)、总体平均木纤维细胞壁增强指数 (square of the total-to-bound ratio, $(T/B)^2$) 数据。所采集的树芯能够有效判读的年份为 2008—2022 年。

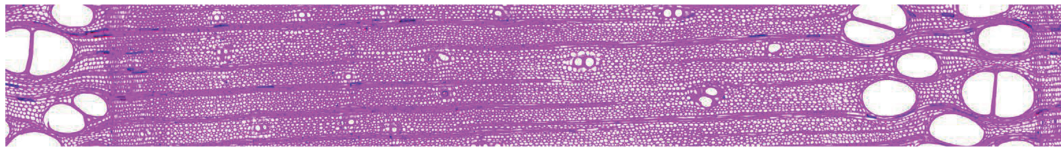


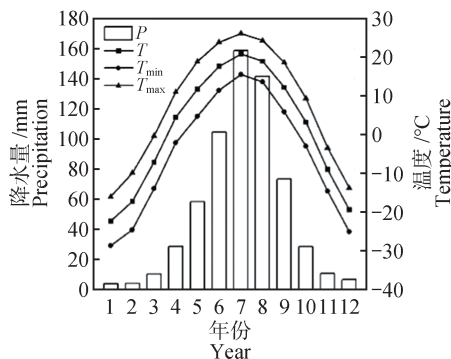
图1 小兴安岭地区水曲柳纤维解剖图像(20×)

Fig. 1 Anatomical image of *Fraxinus mandshurica* in Xiao Xing'an Mountains (20×)

1.3 气候数据

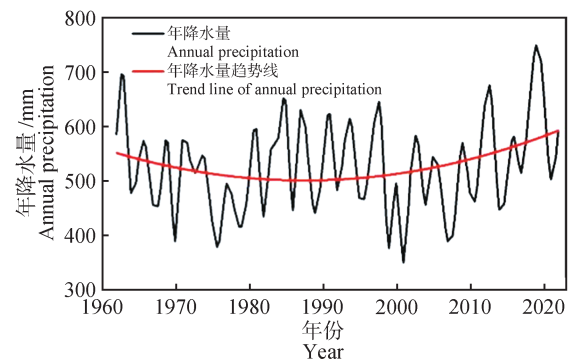
由 CRU (<https://crudata.uea.ac.uk/cru/data/hrg/>) 获取月平均气温 (T)、月平均最低气温 (T_{\min})、月平均最高气温 (T_{\max}) 和月降水量 (P), 分辨率为 $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ 。从中国气象局国家气象科学数据中心 (<http://data.cma.cn/>) 获得月相对湿度 (relative humidity, RH)。小兴安岭地区夏季高温多雨、冬季寒冷干燥, 1962—2022

年月平均气温为 $-22.20 \sim 20.91^\circ\text{C}$, 月平均最低气温为 $-28.56 \sim 15.65^\circ\text{C}$, 月平均最高气温为 $-15.89 \sim 26.24^\circ\text{C}$, 月降水量在 $4.16 \sim 158.95\text{ mm}$, 如图 2(a) 所示。年降水量有缓慢增高的趋势, 如图 2(b) 所示。年平均气温有显著增高的趋势, 如图 2(c) 所示。年相对湿度有下降的趋势, 如图 2(d) 所示。



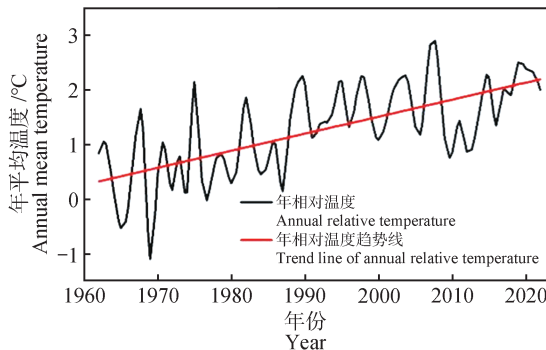
(a) 月降水量与月均温变化趋势

(a) The changing trends of monthly precipitation and monthly average temperature



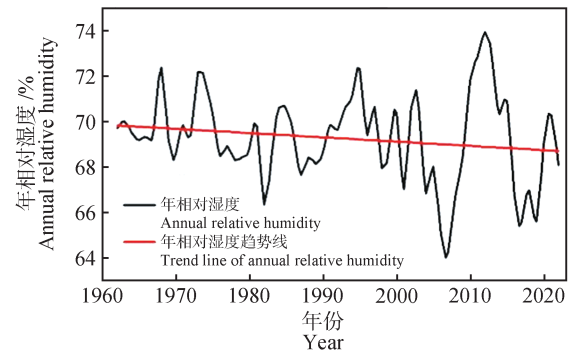
(b) 年降水量变化趋势

(b) The changing trend of annual precipitation



(c) 年平均温度变化趋势

(c) The changing trend of the annual average temperature



(d) 年相对湿度变化趋势

(d) The changing trend of annual relative humidity

T 为月平均气温; T_{\max} 为月最高气温; T_{\min} 为月最低气温; P 为降水量。

T , average monthly temperature; T_{\max} , monthly maximum temperature; T_{\min} , monthly minimum temperature; P , precipitation.

图2 小兴安岭地区 1962—2022 年气候变化

Fig. 2 Climate change in Xiao Xing'an Mountains region from 1962 to 2022

1.4 数据分析

采用样条函数去除树木生长中与年龄有关的生长趋势并进行标准化处理,将年轮宽度与主要纤维解剖参数进行相关分析。鉴于树木生长对气候因子的响应存在时间滞后效应^[17],为确保气候数据与树木生长周期的精准匹配,本研究选取 2007—2022 年间每年的上一年 10 月至当年 9 月的气候数据作为分析基数;同时纤维解剖特征原始数据标准化后进行主成分分析 (PCA),最终采用 Pearson 相关分析构建主成分与气候数据的关系。低温年采用相对(百分位)阈值法^[18]和累计距平法^[19]确定,通常极端气温事件百分位数值多取 90%(10%)或 95%(5%),本研究时间区间较短,因此以 85%(15%)来确定百分位数值。利用 IBM SPSS 27 软件和 R 语言进行统计分析,利用 Origin Pro 2021、R 4.2.3、Adobe Illustrator CC 2017 和 Excel 软件绘制图表。

2 结果与分析

2.1 水曲柳年轮宽度和纤维解剖特征

小兴安岭地区水曲柳子代测定林在 20 a 内年轮宽度和木质部纤维解剖特征表现出不同的变化趋势,如图 3 所示。年轮宽度在 6~20 a 表现出先升后降的变化趋势,在 13 a(2015 年)达到最高值,为 4.18 mm,较 6 a(2008 年)时的年轮宽度增长了 49.76%。木纤维细胞数量和木纤维细胞总面积变化趋势与年轮宽度相似,在 11、13 a 时达到最大值,分别达到了 2.294×10^3 个和 $9.05 \times 10^5 \mu\text{m}^2$,较 6 a 时分别上升 48.17% 和 116.32%。木纤维细胞密度与总体平均木纤维细胞壁增强指数均呈现逐年下降的趋势,20 a(2022 年)时木纤维细胞密度和总体平均木纤维细胞壁增强指数分别为 3.87×10^{-3} 个/ mm^2 和 0.9,比 6 a 时分别下降了 30.27% 和 20.35%。平均木纤维细胞面积和木纤维细胞壁厚度

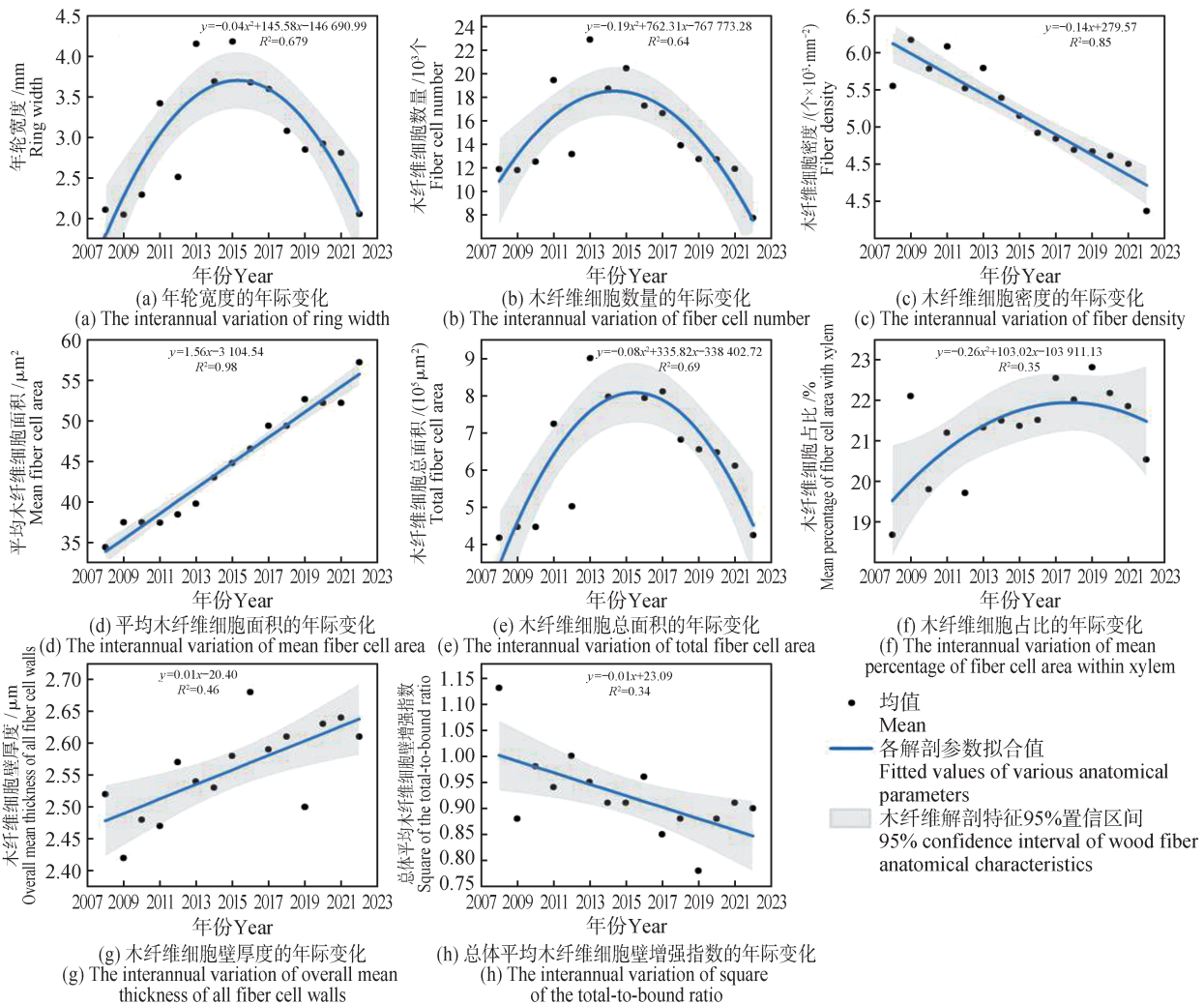


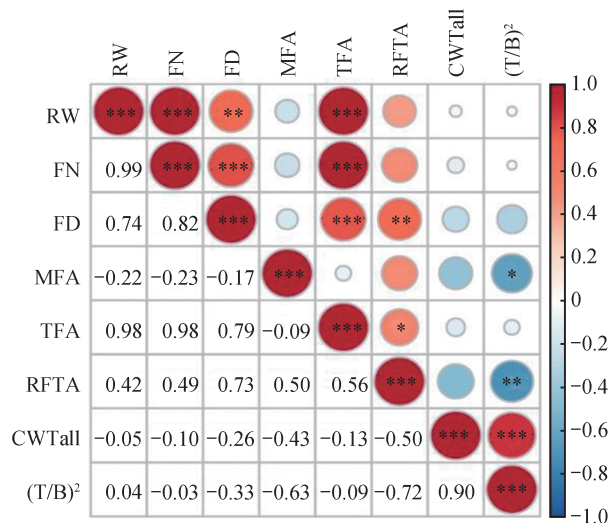
图 3 水曲柳年轮宽度与纤维解剖特征年际变化

Fig. 3 Interannual trend of ring width and xylem fiber anatomical characteristics of *Fraxinus mandshurica*

则呈现逐年增加的趋势,平均木纤维细胞面积年际增长速率较快,而木纤维细胞壁厚度的年际增长较为缓慢,20 a时平均木纤维细胞面积和木纤维细胞壁厚度较6 a时分别增加了66.26%和3.57%。

由图4可知,水曲柳年轮宽度与木纤维细胞数量、木纤维细胞密度和木纤维细胞总面积极其显著正相关($R=0.74\sim 0.99, P<0.001$)。木纤维细胞数量与木纤维细胞密度和木纤维细胞总面积极其显著正相关($R=0.82\sim 0.98, P<0.001$)。木纤维细胞密度与木纤维细

胞总面积极其显著正相关($R=0.79, P<0.001$),与木纤维细胞占比极显著正相关($R=0.73, P<0.01$)。平均木纤维细胞面积与总体平均木纤维细胞壁增强指数显著负相关($R=-0.63, P<0.05$)。木纤维细胞总面积与木纤维细胞占比显著正相关($R=0.56, P<0.05$)。木纤维细胞占比与总体平均木纤维细胞壁增强指数极显著负相关($R=-0.72, P<0.01$)。木纤维细胞壁厚度与总体平均木纤维细胞壁增强指数极显著正相关($R=0.90, P<0.001$)。



RW 为年轮宽度;FN 为木纤维细胞数量;FD 为木纤维细胞密度;MFA 为平均木纤维细胞面积;TFA 为木纤维细胞总面积;RFTA 为木纤维细胞占比;CWTall 为木纤维细胞壁厚度;(T/B)² 为总体平均木纤维细胞壁增强指数。*为 $P<0.05$, **为 $P<0.01$, ***为 $P<0.001$ 。

RW: ring width; FN: fiber cell number; FD: fiber density; MFA: mean fiber cell area; TFA: total fiber cell area; RFTA: mean percentage of fiber cell area within xylem; CWTall: overall mean thickness of all fiber cell walls; (T/B)²: square of the total-to-bound ratio. *, $P\leq 0.05$, **, $P<0.01$.

图4 水曲柳年轮宽度与木纤维解剖特征之间的关系

Fig. 4 Relationship between ring width and fiber anatomical characteristics of *Fraxinus mandshurica*

2.2 气候因子对水曲柳纤维解剖特征的影响

水曲柳纤维解剖参数可以概括为2个具有代表性的主成分,如图5所示。第1主成分(PC1)和第2主成分(PC2)的贡献率分别为52.83%和33.27%,2个主成分总共解释了水曲柳子代测定林木木质部纤维解剖参数变异86.10%的总方差,表明2个主成分已成功提取足够的信息,能够充分反映原始变量的特征。

PC1主要由木纤维细胞总面积、木纤维细胞数量、木纤维细胞密度和年轮宽度构成。4个参数因子载荷绝对值在0.87以上,均与PC1负相关,PC1是构成水曲柳木纤维细胞数量和径向生长量的复合因子。PC2主要由总体细胞壁增强指数、平均木纤维细胞面积和木纤维细胞壁厚构成。总体平均木纤维细胞壁增强指数和木纤维细胞壁厚度与PC2负相关,平均木纤维细胞面积与PC2正相关,总体平均木纤维细胞壁增强指数和木纤维细胞壁厚度与平均木纤维细胞面积负相

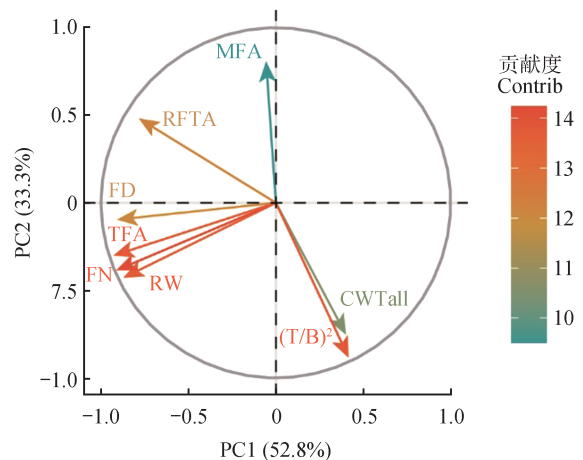


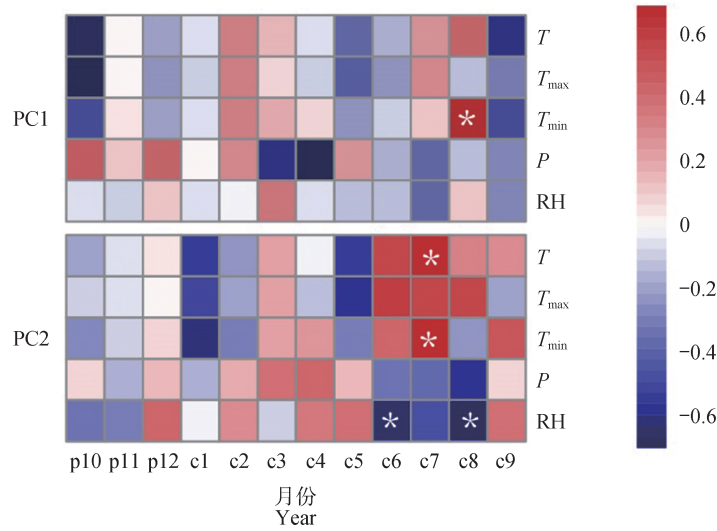
图5 水曲柳木纤维解剖参数主成分分析

Fig. 5 Principal component analysis of fiber anatomical parameters of *Fraxinus mandshurica*

关,PC2是构成水曲柳木纤维细胞面积和厚度的复合因子。

由水曲柳纤维解剖参数主成分与主要气候因子相关性如图6所示。由图6可知,PC1与上一年10、12月以及当年1、5、6、9月的温度因子负相关,与2、3、7月的

温度因子正相关。PC1与8月平均温度正相关,与8月最低温度显著正相关($P<0.05$)。PC2与上一年10、11月以及当年1、2、5月温度因子负相关,与6、7月的温度因子正相关,其中与7月平均温度和最低温度显著正相关($P<0.05$)。



p为前一年;c为当年;T为月平均气温; T_{max} 为月最高气温; T_{min} 为月最低气温;P为降水量;RH为相对湿度。* $P<0.05$ 。

p: previous year; c: Current year; T: average monthly temperature; T_{max} : monthly maximum temperature; T_{min} : monthly minimum temperature; P: precipitation; RH: relative humidity. *: $P<0.05$.

图 6 小兴安岭地区水曲柳木纤维解剖参数主成分与气候因子的关系

Fig. 6 Correlation between the principal component of wood fiber anatomical parameters and climate factors of *Fraxinus mandshurica* in Xiao Xing'an Mountains

PC1与3、4月和6—9月的降水量负相关,与5月份降水量正相关。PC1与3、8月相对湿度正相关,与5—7月和9月相对湿度负相关。PC2与上一年11月和6—8月降水量负相关,与6、8月相对湿度显著负相关($P<0.05$),与4—5月和9月的降水量和相对湿度正相关。小兴安岭地区水曲柳子代测定林木纤维解剖特征受温

度影响较大,尤其是生长季最低温。

2.3 低温事件对水曲柳纤维解剖特征的影响

由2008—2022年小兴安岭地区年平均气温、年平均最高气温和年平均最低气温距平值可知,2010年和2012年发生了低温事件,使水曲柳的径向生长减小,如图7所示。

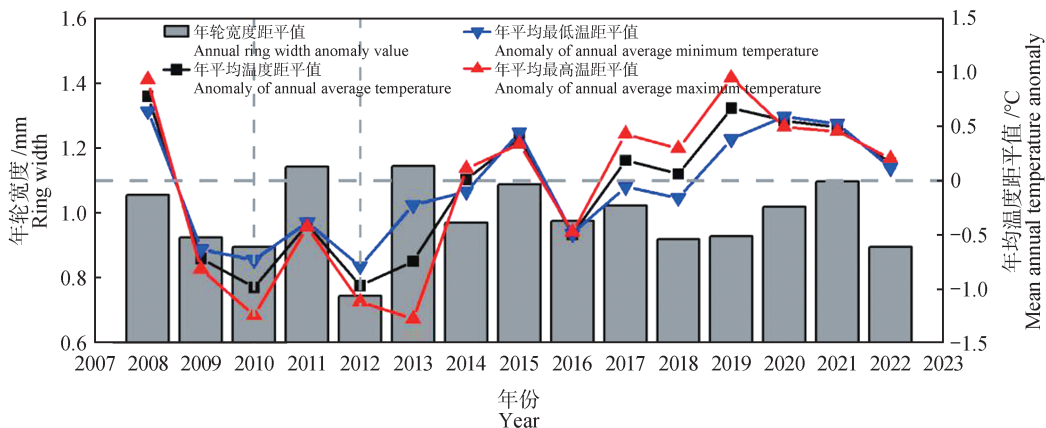


图 7 小兴安岭地区低温事件

Fig. 7 Low-temperature events in Xiao Xing'an Mountains region

由图8可知,在低温事件下,水曲柳年轮宽度、木纤维细胞数量、平均木纤维细胞面积、木纤维细胞总面积、木纤维细胞占比极显著低于非低温年($P < 0.01$),分别下降了24.6%、16.9%、18.3%、31.5%、8.6%。低温年木纤维细胞密度和总体平均木纤维细胞壁增强指

数显著高于非低温年($P < 0.05$),分别升高11.6%和9.2%,其中,木纤维细胞密度极显著高于非低温年($P < 0.01$)。水曲柳通过减少木纤维细胞数量,提高木纤维细胞密度这一相对保守的生存策略来适应低温胁迫。

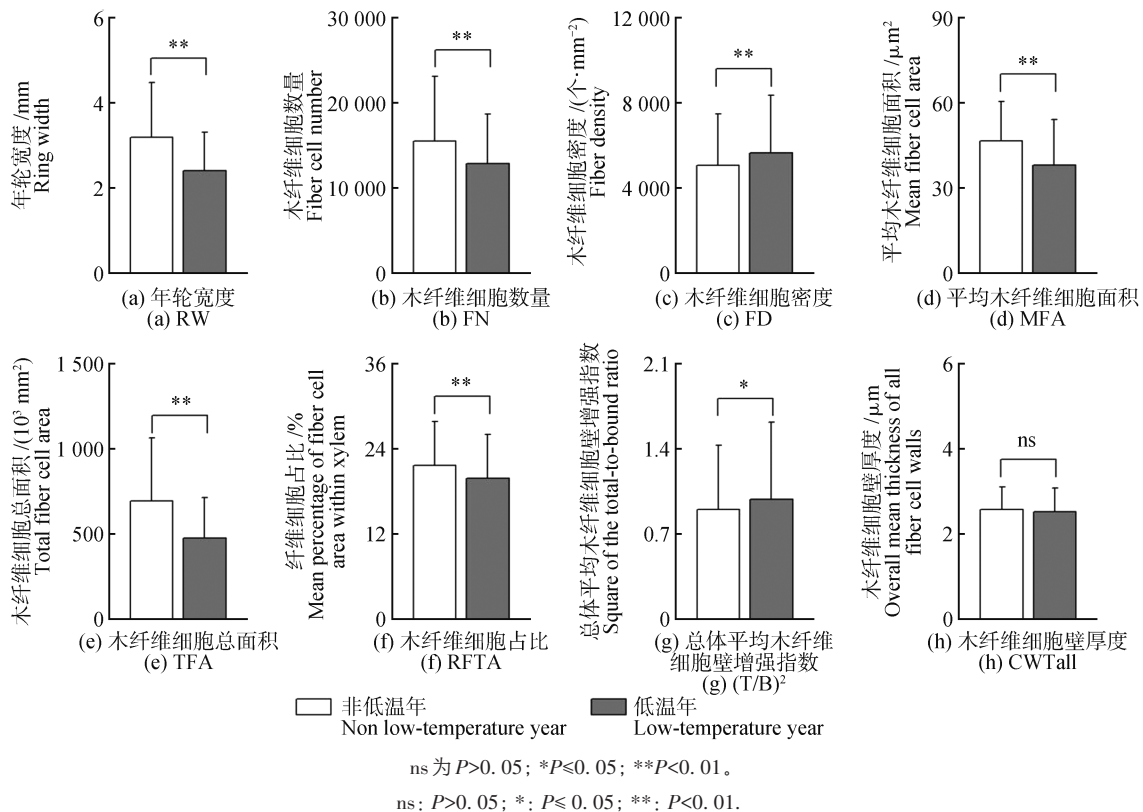


图8 低温事件下水曲柳纤维解剖特征差异

Fig. 8 The difference of fiber anatomical characteristics of *Fraxinus mandshurica* after low-temperature events

3 讨论

3.1 水曲柳年轮宽度与木纤维解剖特征的关系

年轮是木质部解剖特征的宏观表现,能够反映出树木生长的速度,其特征的变化是对自身生长状态和外界环境的综合响应^[20]。小兴安岭地区水曲柳子代测定林在幼龄林阶段,水曲柳的年轮宽度与纤维细胞数量、木纤维细胞总面积年际变化趋势一致,且存在极显著的正相关关系,表明纤维细胞数量和木纤维细胞总面积是影响年轮宽度的重要因子。幼龄林阶段水曲柳年轮宽度年际变化呈现先升后降的趋势,与杨树的年轮宽度径向变异规律相似^[21-22],符合林木径向生长速率沿半径梯度遵循典型的单峰模式^[23],是受到林木个体生长发育趋势控制的表现。在发育初期林木生长旺盛,形成层细胞分裂活跃,能够增殖形成较多的纤维细胞。此外,幼龄林木生长受环境因子的限制较

小^[24],能够满足细胞生长发育的物质需求,加速细胞发育成熟,进而提高木纤维细胞的总面积,使得年轮宽度在生长发育初期有较大的年际增长。林木的生长发育过程中,植物体叶片和根系的功能逐渐成熟^[25],能够吸收更多的水分和矿质养分^[26],合成更多的光合同化物并用于细胞的发育,平均纤维细胞的面积逐渐增大,木纤维密度减小,但细胞数量减少和平均面积增大存在差异,导致木纤维占比的减少。在林木的发育过程中,纤维细胞厚度不断增加,与平均纤维细胞面积表现出一致的变化趋势,但与年轮宽度和平均细胞面积的相关性较弱,对其影响较小。

3.2 气候因子对小兴安岭地区水曲柳纤维解剖特征的影响

林木的径向生长是一个复杂的过程,其中木质部细胞经历了细胞分裂、增大、细胞壁增厚、木质化和程序性细胞死亡5个阶段^[27],受气候因子的影响^[28],其

中气温和水分状况对林木生长和木质部解剖特征的影响尤为显著^[29-30]。小兴安岭地区水曲柳径向生长和纤维解剖特征受生长季气温和水分状况影响。以往的研究表明,气温是影响高寒地区的树木生长的主要气候因子^[31-32],对木材解剖特征的影响存在一定的迟滞性^[33],上一年10月的温度与年轮宽度呈现负相关关系,可能是低温增加了树木对生长季积累养分的消耗,进而对来年的木材径向生长产生不利影响。8月的月均最低气温与年轮宽度和纤维细胞数量显著正相关,最低温度的升高能够使光合酶等植物生理活动更长时间处于活跃状况,有利于营养物质的积累。初春时期的降水与水曲柳径向生长负相关,这是由于形成层活性对温度比较敏感^[34],林木在此阶段逐渐解除休眠^[35],降水增加容易对植物产生冻害,会抑制纤维细胞的分裂和发育,最终造成林木当年径向生长量的减少。

低温是限制植物生长的重要因素^[36],严重时会导致林木的死亡。小兴安岭地区的低温事件对水曲柳子代测定林木纤维解剖特征存在显著影响,抑制了水曲柳的径向生长,使其较非低温年下降了32.6%,纤维细胞数量和平均纤维细胞面积减小,木纤维细胞密度有所增加。低温对树木根、茎和叶的发育存在消极的影响,既会直接损伤树木组织与器官,还会改变环境状况,间接影响树木的生长发育^[37]。为适应低温环境,植物会消耗储藏的营养物质用于维持正常的生命活动,进而阻碍了林木的生长^[38]。已有研究表明东北地区水曲柳对极端低温具有较高的抵抗力,能够适应一定的低温环境^[5],这可能与木质部解剖特征的改变具有一定的关系。低温导致形成层细胞分裂能力下降^[39],木纤维细胞数量减少,同时平均纤维细胞面积的下降提高了木纤维细胞密度。木纤维密度是木材密度的重要组成部分,木材密度与植物对抗重力、风力等环境力的支撑作用有关^[40],高的木材密度与植物维持高存活状态有关^[41],较高的木纤维密度一定程度上有利于林木在低温环境下的生存。减少纤维细胞数量、增强木材密度是水曲柳抵抗低温事件的保守生存策略。

4 结论

运用木材解剖学方法探究小兴安岭地区水曲柳子代测定林对低温事件响应的研究中发现,年轮宽度是由木质部纤维解剖特征的动态变化调控的,其中木纤维细胞数量、木纤维细胞总面积与年轮宽度年际变化趋势一致,显著正相关,是年轮宽度的决定因子。在幼龄林阶段,水曲柳木纤维细胞密度和总体平均木纤维

细胞壁增强指数逐年下降,平均木纤维细胞面积和木纤维细胞壁厚度逐年增加。低温事件使水曲柳径向生长受到抑制,使年轮宽度、木纤维细胞数量、平均木纤维细胞面积、木纤维细胞总面积和木纤维细胞占比显著下降32.6%、20.3%、22.4%、45.9%、9.4%,而木纤维细胞密度升高11.6%。低温事件发生时,水曲柳会采取减少木纤维细胞数量、提高木纤维细胞密度这一相对保守的生存策略,研究结果为小兴安岭地区耐寒水曲柳选育提供科学依据。

参 考 文 献

- [1] PLAVCOVÁ L, GALLENMÜLLER F, MORRIS H, et al. Mechanical properties and structure-function trade-offs in secondary xylem of young roots and stems [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(14): 3679-3691.
- [2] CARVALHO E C D, SOUZA B C, SILVA M S, et al. Xylem anatomical traits determine the variation in wood density and water storage of plants in tropical semiarid climate [J]. *Flora*, 2023, 298: 152185.
- [3] JANSSEN T A J, HÖLTTÄ T, FLEISCHER K, et al. Wood allocation trade-offs between fiber wall, fiber lumen, and axial parenchyma drive drought resistance in neotropical trees [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2020, 43(4): 965-980.
- [4] 庄炳莉. 自然降温过程中5个常绿阔叶树种的耐寒性研究[D]. 南京:南京林业大学, 2008.
ZHUANG B L. Study on cold tolerance mechanism of five evergreen broad-leaved species as temperature fell [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2008.
- [5] 李士杰. 东北地区天然水曲柳径向生长对气候变化的响应[D]. 哈尔滨:东北林业大学, 2024.
LI S J. Response of radial growth of natural *Fraxinus mandshurica* to climate change in northeast China [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2024.
- [6] ZHANG F, LU K, GU Y, et al. Effects of low-temperature stress and brassinolide application on the photosynthesis and leaf structure of tung tree seedlings [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 10: 1767.
- [7] 魏兰波,董佳慧,史文佳,等. 自然低温胁迫过程中4种楸树苗期抗寒性综合评价[J]. *分子植物育种*, 2024, 22(19): 6493-6499.
WEI L B, DONG J H, SHI W J, et al. Comprehensive evaluation of cold resistance of four *Catalpa* spp. seedlings during natural low temperature stress period [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2024, 22(19): 6493-6499.
- [8] 庞家举. 林木抗寒性鉴定研究进展[J]. *辽宁林业科技*, 2024(3): 54-57.
PANG J J. Research progress on identification of cold resis-

- tance of forest trees [J]. Liaoning Forestry Science & Technology, 2024(3): 54–57.
- [9] 林士杰, 张忠辉, 谢朋, 等. 中国水曲柳基因资源的保护与利用[J]. 中国农学通报, 2009, 25(24): 158–162.
LIN S J, ZHANG Z H, XIE P, et al. Conservation and application of the genetic resource of *Fraxinus mandshurica* in China [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2009, 25(24): 158–162.
- [10] 汲昌昊, 杨妮, 郭超, 等. 不同针叶树混交对水曲柳吸收根和运输根形态与生物量垂直分布的影响[J]. 东北林业大学学报, 2024, 52(7): 25–30.
JI C H, YANG N, GUO C, et al. Effects of mixed coniferous tree plantation on the morphology of absorption and transportation roots and vertical distribution of biomass in *Fraxinus mandshurica* [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2024, 52(7): 25–30.
- [11] 孙晓阳, 刘婷岩, 那萌, 等. 水曲柳和落叶松人工纯林与混交林的碳储量[J]. 森林工程, 2018, 34(4): 15–20, 26.
SUN X Y, LIU T Y, NA M, et al. Carbon storage of pure and mixed stands of *Fraxinus mandshurica* and *Larix olgensis* plantation [J]. Forest Engineering, 2018, 34(4): 15–20, 26.
- [12] 杨岚, 寇旭阳, 付晓, 等. 长白山温带森林生态系统关键要素耦合及演替过程动态模拟[J]. 生态学报, 2024, 44(12): 5377–5388.
YANG L, KOU X Y, FU X, et al. Coupling key elements and simulating the succession dynamic in the Changbai Mountain temperate forest ecosystem [J]. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(12): 5377–5388.
- [13] 何金有, 贾炜玮, 张小勇, 等. 应用 PROSAIL 模型对森林冠层叶面积指数遥感估测[J]. 东北林业大学学报, 2023, 51(11): 86–94.
HE J Y, JIA W W, ZHANG X Y, et al. Remote sensing estimation of forest canopy LAI using different algorithms of PROSAIL model [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2023, 51(11): 86–94.
- [14] 杨康, 徐晓萱, 孙海龙, 等. 修枝强度对水曲柳人工林生长和干形的影响[J]. 东北林业大学学报, 2024, 52(11): 10–16.
YANG K, XU X X, SUN H L, et al. The impact of pruning intensity on the growth and stem form of *Fraxinus mandshurica* plantations [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2024, 52(11): 10–16.
- [15] YUAN S, JIANG Y, CUI M, et al. Age-specific response to climate factors and extreme drought events in radial growth of *Picea likiangensis* [J]. Science of the Total Environment, 2024, 946: 174257.
- [16] GÄRTNER H, LUCCHINETTI S, SCHWEINGRUBER F H. New perspectives for wood anatomical analysis in dendrosciences: The GSL1-microtome [J]. Dendrochronologia, 2014, 32(1): 47–51.
- [17] 李士杰, 王丽, 杜英军, 等. 长白山天然水曲柳径向生长对气候的响应[J]. 植物生态学报, 2024, 48(8): 1011–1020.
LI S J, WANG L, DU Y J, et al. Radial growth response of natural *Fraxinus mandshurica* to climate in the Changbai Mountains [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2024, 48(8): 1011–1020.
- [18] 李娇, 任国玉, 战云健. 浅谈极端气温事件研究中阈值确定方法[J]. 气象科技进展, 2013, 3(5): 36–40.
LI J, REN G Y, ZHAN Y J. Discussion on threshold determination in defining extreme temperature indices [J]. Advances in Meteorological Science and Technology, 2013, 3(5): 36–40.
- [19] 刘小宝, 易磊, 马喆, 等. 格尔木河流域水文气象要素变化特征及其遥相关分析[J]. 盐湖研究, 2023, 31(4): 39–52.
LIU X B, YI L, MA Z, et al. Characteristics of changes in hydrometeorological elements of the Golmud River Basin and their teleconnection analysis [J]. Journal of Salt Lake Research, 2023, 31(4): 39–52.
- [20] ORTEGA RODRIGUEZ D R, HEVIA A, SÁNCHEZ-SALGUERO R, et al. Exploring wood anatomy, density and chemistry profiles to understand the tree-ring formation in Amazonian tree species [J]. Dendrochronologia, 2022, 71: 125915.
- [21] 吕瑶, 刘智, 郭梦杰. 不同树龄 107 杨次生木质部解剖特征及径向变化[J]. 林业与生态科学, 2023, 38(4): 399–410.
LYU Y, LIU Z, GUO M J. Radial variation and anatomical structures in secondary xylem for different tree ages of *Populus×euramericana* cv. “74/76” [J]. Forestry and Ecological Sciences, 2023, 38(4): 399–410.
- [22] 石传喜. 人工林杨木解剖特征和物理性质变异规律研究[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2021.
SHI C X. Study on the variation of anatomical characteristics and physical properties of poplar [D]. Hefei: Anhui Agricultural University, 2021.
- [23] YAO Y, SHU S M, FENG J, et al. Convergence and differentiation of tree radial growth in the Northern Hemisphere [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2025, 360: 110300.
- [24] 孙奔, 周运超, 邓梅, 等. 不同林龄油茶林土壤酶化学计量特征及微生物养分限制因素[J]. 应用生态学报, 2024, 35(5): 1233–1241.
SUN B, ZHOU Y C, DENG M, et al. Variations in soil en-

- zyme stoichiometry and microbial nutrient limitations in *Camellia oleifera* plantations with different ages [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2024, 35(5): 1233–1241.
- [25] 马文涛, 武胜利. 不同林龄胡杨净光合速率对生态因子和生理因子的响应[J]. 云南大学学报(自然科学版), 2020, 42(5): 1004–1013.
- MA W T, WU S L. Responses of net photosynthetic rate of *Populus euphratica* at different ages to ecological and physiological factors [J]. Journal of Yunnan University: Natural Sciences Edition, 2020, 42(5): 1004–1013.
- [26] 崔克明. 植物生长调节剂在控制形成层活动中的作用[J]. 植物学通报, 1991(1): 22–29.
- CUI K M. The role of plant growth regulators in the control of cambial activity [J]. Chinese Bulletin of Botany, 1991(1): 22–29.
- [27] GRIČAR J, PRISLAN P, DE LUIS M, et al. Plasticity in variation of xylem and phloem cell characteristics of Norway spruce under different local conditions [J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 730.
- [28] 程瑞梅, 刘泽彬, 封晓辉, 等. 气候变化对树木木质部生长影响的研究进展[J]. 林业科学, 2015, 51(6): 147–154.
- CHENG R M, LIU Z B, FENG X H, et al. Advances in research on the effect of climatic change on xylem growth of trees [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2015, 51(6): 147–154.
- [29] LI X, ROSSI S, SIGDEL S R, et al. Warming menaces high-altitude Himalayan birch forests: Evidence from cambial phenology and wood anatomy [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2021, 308–309: 108577.
- [30] CAMARERO J J, COLANGELO M, RODRIGUEZ-GONZÁLEZ P M. Tree growth, wood anatomy and carbon and oxygen isotopes responses to drought in Mediterranean riparian forests [J]. Forest Ecology and Management, 2023, 529: 120710.
- [31] 郭滨德, 钟瑞, 张耀明, 等. 小兴安岭红皮云杉径向生长对气候变化的响应[J]. 温带林业研究, 2023, 6(4): 31–34.
- GUO B D, ZHONG R, ZHANG Y M, et al. Response of the radial growth of *Picea koraiensis* to climate change in Xiaoxing'an Mountains [J]. Journal of Temperate Forestry Research, 2023, 6(4): 31–34.
- [32] LI X X, LIANG E Y, GRIČAR J, et al. Critical minimum temperature limits xylogenesis and maintains treelines on the southeastern Tibetan Plateau [J]. Science Bulletin, 2017, 62(11): 804–812.
- [33] 李肖, PIALUANG BOUNTHONG, 康文辉, 等. 近几十年来冀西北山地白桦次生林径向生长对气候变化的响应[J]. 植物生态学报, 2022, 46(8): 919–931.
- LI X, PIALUANG B, KANG W H, et al. Responses of radial growth to climate change over the past decades in secondary *Betula platyphylla* forests in the mountains of northwest Hebei, China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2022, 46(8): 919–931.
- [34] MICHALETZ S T, JOHNSON E A. How forest fires kill trees: A review of the fundamental biophysical processes [J]. Scandinavian Journal of Forest Research, 2007, 22(6): 500–515.
- [35] 许瞳, 邵灵梅, 王小斌, 等. 多年生单子叶植物的越冬休眠研究进展[J]. 园艺学报, 2022, 49(12): 2703–2721.
- XU T, SHAO L M, WANG X B, et al. Research progress on winter dormancy of perennial monocots [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2022, 49(12): 2703–2721.
- [36] 杨晓燕, 熊炆, 宫雪, 等. 亚热带地区主要阔叶用材树种的非生物胁迫研究进展[J]. 西南林业大学学报(自然科学), 2023, 43(3): 191–204.
- YANG X Y, XIONG Y, GONG X, et al. Advances in abiotic stress of main broad-leaved timber species in subtropical regions [J]. Journal of Southwest Forestry University (Natural Sciences), 2023, 43(3): 191–204.
- [37] REICH P B, LUO Y, BRADFORD J B, et al. Temperature drives global patterns in forest biomass distribution in leaves, stems, and roots [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2014, 111(38): 13721–13726.
- [38] 容文婷, 邢福武, 易绮斐. 澳门5种植物叶变色盛期对气候因子的响应[J]. 热带亚热带植物学报, 2020, 28(6): 574–582.
- RONG W T, XING F W, YI Q F. Effects of climatic factors on leaf discoloration peak period of 5 species in Macao [J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2020, 28(6): 574–582.
- [39] KANG J, SHISHOV V V, TYCHKOV I, et al. Response of model-based cambium phenology and climatic factors to tree growth in the Altai Mountains, Central Asia [J]. Ecological Indicators, 2022, 143: 109393.
- [40] HACKE U G, SPERRY J S, POCKMAN W T, et al. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure [J]. Oecologia, 2001, 126(4): 457–461.
- [41] POORTER L, MCDONALD I, ALARCÓN A, et al. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species [J]. New Phytologist, 2010, 185(2): 481–492.