

中南林业科技大学学报

Journal of Central South University of Forestry & Technology

ISSN 1673-923X，CN 43-1470/S

《中南林业科技大学学报》2026年第9期

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923X.2026.09.018

论文标题： 东方杉形成层和次生韧皮部解剖特征的季节变化

作　　者： 夏重阳，赵世超，潘 彪，等

收稿日期： 2025-07-10

引文格式： 夏重阳,赵世超,潘彪,等.东方杉形成层和次生韧皮部解剖特征的季节变化[J].中南林业科技大学学报,2026,46(9):201-208.

Xia C Y, Zhao S C, Pan B, et al. Seasonal variations in the cambium and secondary phloem anatomical characteristics of *Taxodium mucronatum*×*Cryptomeria fortunei*[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(9):201-208.

相关论文推荐

Recommended articles

木材科学与技术研究新进展

Newly advances in wood science and technology

林木心材形成的分子机理及调控研究进展

Research progress on molecular mechanisms and regulation of heartwood formation in trees

樟子松幼龄材的应力木解剖特征和化学组成

Anatomical characteristics and chemical composition of the reaction wood in juvenile wood of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* Litv.

红椿天然林木材解剖性质研究

Study on wood anatomical structure of natural *Toona ciliate* Roem. forests

杉木速生无性系30年生木材材性的比较

Comparative study on the physical and mechanical properties of fast-growing clones of Chinese fir in 30 years

33年生马尾松木材力学性质种源变异研究

Variation of wood mechanical properties of 33-year-old *Pinus massoniana* from different provenances

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923x.2026.09.018
http: //qks.csuft.edu.cn

东方杉形成层和次生韧皮部解剖特征的季节变化

夏重阳，赵世超，潘　彪，石江涛
（南京林业大学 材料科学与工程学院，江苏 南京 210037）

摘　要：【目的】揭示东方杉 *Taxodium mucronatum* × *Cryptomeria fortunei* 形成层活动及次生韧皮部解剖结构的季节性变化规律，为其树种培育和木材质量调控提供解剖学依据。【方法】在南京选取约 50 年生的东方杉为研究材料，于 4—11 月的每月中旬在胸高处取样，采用石蜡切片法制备茎段横切片，在荧光显微镜和偏光显微镜下观察形成层及次生韧皮部的结构特征，并统计形成层细胞层数、具输导功能次生韧皮部宽度和胼胝质沉积点数等指标。【结果】4—11 月东方杉形成层细胞层数为 3 ～ 12 层，4 月中旬为 3 ～ 4 层，5—6 月增至 8 ～ 12 层，为全年峰值，10—11 月降至约 3 层，显示出先增后减的单峰形年内变化规律。具输导功能次生韧皮部宽度随生长季的推进逐渐增加，11 月达到全年最大值，为（760.40±179.72）μm。筛胞间胼胝质沉积点数由 4 月的 10 个逐步增加到 11 月的 22 个，其中 9 月至 10 月平均 19 个且固定胼胝质明显增多，说明外围筛胞在秋末前后集中退出输导区。【结论】在南京亚热带季风性气候条件下，东方杉具有较长的形成层活动期，并在生长季后期保持较宽的具输导功能次生韧皮部带，通过筛胞功能逐步转换，实现对长生长季的适应。本研究从典型解剖指标及其季节性数据出发，揭示了东方杉年内形成层与次生韧皮部协同变化的基本特征。

关键词：东方杉；形成层；次生韧皮部；胼胝质；季节性变化
中图分类号：S718.47　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1673-923X(2026)09-0201-08

Seasonal variations in the cambium and secondary phloem anatomical characteristics of *Taxodium mucronatum*×*Cryptomeria fortunei*

Xia Chongyang, Zhao Shichao, Pan Biao, Shi Jiangtao

(School of Materials Science and Engineering, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, Jiangsu, China)

Abstract:【Objective】This study aimed to elucidate the seasonal patterns of cambial activity and the anatomical changes of the secondary phloem of *Taxodium mucronatum*×*Cryptomeria fortunei* and to provide anatomical evidence for its cultivation and wood-quality regulation.【Method】Approximately 50-year-old *T. mucronatum*×*C. fortunei* trees growing in Nanjing were sampled monthly from April to November at breast height. Stem transverse sections were prepared using the paraffin-embedding method and observed under fluorescence and polarized light microscopy. The number of cambial cell layers, the width of conductive secondary phloem, and the number of callose deposition sites were measured. 【Result】 The number of cambial cell layers ranged from 3 to 12 during April-November, with 3-4 layers in mid-April, an increase to 8-12 layers during May–June (the annual peak), and a decline to about 3 layers during October-November. This pattern showed a unimodal seasonal fluctuation. The width of conductive secondary phloem increased progressively throughout the growing season and reached its maximum in November (760.40 ± 179.72 μm). Callose deposition between sieve cells increased from 10 sites in April to 22 sites in November, with an average of 19 sites during September–October and a clear rise in fixed callose, indicating that peripheral sieve cells withdrew from the conductive zone toward the end of the growing season.【Conclusion】Under the subtropical monsoon climate of Nanjing, *Taxodium mucronatum*×*Cryptomeria fortunei* exhibits a prolonged cambial activity period and maintains a relatively wide belt of conductive secondary phloem during the late growing season. The seasonal progression of callose deposition reflects the gradual transition of sieve-cell function in response to the long growing season. Using representative anatomical indicators and their seasonal dynamics, this study revealed the coordinated annual changes of the cambium and secondary phloem in this species.

Keywords: *Taxodium mucronatum*×*Cryptomeria fortunei*; cambium; secondary phloem; callose; seasonal variation

收稿日期（Received）：2025-07-10　　**修订日期**（Revised）：2025-12-11
基金项目：国家自然科学基金面上项目（31971585）；江苏高校“青蓝工程”项目（2024）。
第一作者：夏重阳（212226542@qq.com），硕士研究生。**通信作者：**石江涛（shijt@njfu.edu.cn），教授，博士，博士研究生导师。
引文格式：夏重阳 , 赵世超 , 潘彪 , 等 . 东方杉形成层和次生韧皮部解剖特征的季节变化 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2026,46(9):201-208.
Xia C Y, Zhao S C, Pan B, et al. Seasonal variations in the cambium and secondary phloem anatomical characteristics of *Taxodium mucronatum*×*Cryptomeria fortunei*[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(9):201-208.

东方杉 *Taxodium mucronatum*×*Cryptomeria fortunei* 是由墨西哥落羽杉 *Taxodium mucronatum* 与柳杉 *Cryptomeria fortunei* 杂交培育而成的速生、耐逆杉科树种，在我国南方湿热地区表现出良好的生长势和较强的环境适应能力 [1]。该品种于 1999 年由南京林业大学成功选育，并在 2000 年后逐步推广应用，广泛用于长江流域及华东地区的园林绿化和城市景观工程 [2-3]。在人工林优质高效培育的发展趋势下，东方杉在园林绿化、用材林营建与生态修复中的应用价值愈发凸显，针对其木材特性与材性调控的相关研究也备受重视 [4]。树种适应性、物质运输功能与木材形成机制的解析，需基于形成层与次生韧皮部的季节性动态过程，而非仅依靠最终年轮的静态结构特征。

形成层作为控制次生木质部和次生韧皮部形成的关键分生组织，其细胞分裂速率决定径向生长节律 [5-7]；而次生韧皮部承担着运输与贮藏糖分、调节季节生理活动和应对逆境的功能 [8-9]。筛胞功能转换、具输导功能韧皮部宽度变化和胼胝质沉积节律，均是反映树种适应季节环境的重要解剖指标 [10-12]。已有研究表明，形成层和次生韧皮部的结构变化在不同树种之间具有显著差异，尤其是在季节性变化方面，反映了树木对外界环境的适应策略 [13-14]。Pace 等 [15] 对白栎 *Quercus alba* 进行解剖，发现形成层在早春几乎同步启动次生韧皮部和次生木质部的分化，而晚期韧皮部和晚材在初夏已经形成，而非到生长季末期才出现，这表明树木会在适宜季节提前完成当年主要输导组织和支撑组织的构建。在针叶树研究中，已有大量文献揭示不同树种在形成层活动周期与韧皮部更新节律方面存在显著差异。Park 等 [16] 选取韩国高海拔的欧洲赤松 *Pinus sylvestris*、云杉 *Picea asperata* 等树种，逐周监测形成层细胞分裂和木质部分化进程，发现不同树种的形成层活跃期长度和达到峰值所需的温度并不相同，说明各树种对当地热量条件的需求具有明显差异性，也意味着这些树种对气候变暖的响应可能并不同步。而柳杉、池杉 *Taxodium distichum* var. *imbricarium*、落羽杉等亚热带树种的形成层活跃期更长，筛胞的固定胼胝质出现时间也不同，反映出树种对热量与水分条件的差异化适应策略 [17-20]。现有研究表明，不同树种在生长季中输导组织建成的时间点并不一致，有些树种甚至会在生长季早期完成当年主要输导组织的构建。

然而，作为杉科杂交树种的东方杉，其形成层活动节律、次生韧皮部的年内更新方式以及胼胝质沉积顺序等季节性解剖特征仍缺乏系统研究。因此，系统研究东方杉形成层与次生韧皮部的季节变化，有助于理解其生长发育节律、揭示筛胞功能转换过程，并为木材形成机制与材性调控研究提供理论依据。

基于此，以南京地区约 50 年生东方杉为研究对象，于 4—11 月开展连续取样，观察形成层细胞层数、具输导功能次生韧皮部宽度以及胼胝质沉积的季节变化，旨在描述东方杉形成层和韧皮部的年内季节性变化，揭示筛胞由输导向非输导功能转换的时间与顺序，为东方杉的培育、木材质量评价及人工林经营提供解剖学基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

选择种植在南京林业大学（118.82° E，32.08° N）内的东方杉为研究对象，树龄约 50 a。在同一林分内选取 5 株生长健壮、树冠完整、无明显病虫害且胸径接近的个体为采样树，平均胸径 55.3 cm。于 2022 年 4—11 月的每月中旬进行采样，于树干胸高 1.3 m 处按螺旋路径逐月更换取样点，相邻 2 次取样点在水平方向与垂直方向的间距均≥ 10 cm。采用“回”字取样法，从树皮外向内依次包含韧皮部、形成层及少量木质部，单块样品规格约 2 cm×2 cm×2 cm；每株每次采 1 个生物学重复；器具经 70% 乙醇消毒，取样后在创口处涂抹羊毛脂进行遮护。样品采下后立即置入 FAA 固定液（70% 乙醇 90 mL，37% ～ 40% 甲醛 5 mL，冰醋酸 5 mL；$v_{样品体积}$∶$v_{固定液}$≥ 1∶10）中进行固定（室温避光固定 24 ～ 48 h），以备包埋切片使用。

1.2 石蜡包埋

将样品修成可以包埋的尺寸（8 mm×8 mm×2 mm）。样品经 50% 乙醇冲洗干净后浸泡在 70% 乙醇中过夜（12 h），随后分别用 85%、95% 和 100% 乙醇浸泡脱水各 3 h。脱水后进行透明化处理，利用溶液（$v_{无水乙醇}$∶$v_{正丁醇}$=1∶1）浸泡 3 h 后再用纯正丁醇浸泡 3 h。最后用混合液（$v_{石蜡}$∶$v_{正丁醇}$为 1∶2、1∶1、2∶1）和纯石蜡在 63 ℃条件下进行石蜡浸渍处理，保证石蜡完全填充木材细胞腔。将包埋盒放在烘片机（65 ℃）上，用滴管向包埋盒滴加融化的石蜡（铺满底层），将样品放入包埋盒并摆正位置后，倒入石蜡，盖上底膜并继续倾倒石蜡，关闭烘片机，等待包埋盒内的石蜡冷

却凝固，放入凉水中保存。

1.3　样品切片

将试样外面包裹的石蜡用滑走式切片机（Yamato TU-213）切除，直至露出样品，之后将样品泡入去离子水中（2 d），然后在室温下切制横切面，切片厚度设为 10 μm。将切片置于 40 ～ 45 ℃温水中进行展片后转移至预涂黏片剂（聚 -L- 赖氨酸）的载玻片，在 50 ℃的烘片机上过夜干燥；随后按常规流程脱蜡（苎烯 2×10 min），经梯度乙醇复水至纯净去离子水后进行染色或封片。

1.4　切片染色

使用苯胺蓝染色法对切片进行染色，观察次生韧皮部中胼胝质的数量及分布。苯胺蓝染液的配制：先制备 1/15 mol·L^{-1}、pH 值为 9.5 的磷酸盐缓冲液，用配好的缓冲液配制苯胺蓝染液（0.005%，*w*/*v*）。切片脱蜡染色后转移至 50% 乙醇溶液中浸泡 30 min，完成后转入 1×PBS 缓冲液中浸泡 30 min，之后使用配制好的苯胺蓝染液在室温避光条件下染色 1 h，染色完成后采用中性树胶进行封片。

1.5　显微观察

采用偏光和荧光显微镜分别观察次生韧皮部细胞的结构和化学特征。以上述 10 μm 厚横切面切片为材料，在显微镜下观察形成层的细胞形态及数量，并以显微镜自带的软件（STL-IMCS）进行拍照（物镜 10× 和 40×；同一放大倍数下统一曝光与白平衡）。使用偏光显微镜（Olympus BX41）在正交偏振（P // A 为 90°）条件下观察筛胞、韧皮纤维与薄壁细胞壁的消光特征并拍照。采用荧光显微镜（Olympus BX51）分别在 UV 通道（Ex，330 ～ 380 nm；Em ＞ 420 nm）与蓝光通道（Ex，450 ～ 490 nm；Em，515 ～ 565 nm）下观察成像并拍照。

1.6　数据处理

应用 SPSS 29.0 软件对数据进行统计学分析。符合正态分布的计量资料，应用均数 ± 标准差进行表示；不符合正态分布的计量资料，采用中位数（四分位间距）表示。计量资料符合正态分布且方差齐，采用单因素方差分析并利用 LSD 法进行事后多重比较；计量资料符合正态分布但方差不齐，则采用韦尔奇检验并利用塔姆黑尼 T2 模型进行事后多重比较。计量资料不符合正态分布时，采用非参数秩和检验，针对多项检验，采用 Bonferroni 校正法调整显著性水平。采用 Origin 2021 软件绘制相应的图表。

2　结果与分析

2.1　形成层特征与季节性变化

径向形成层带细胞层数被认为是评价形成层活跃程度的重要指标 [21]。2022 年 4—11 月东方杉的切片中形成层活动及韧皮部与物候特点记录如表 1 所示。选取 5 株样木开展形成层带细胞层数统计，单株随机测定 3 条径向细胞列。随机选取 20 个径向筛胞列，相邻筛胞间成对存在的胼胝质记为 1，统计不同月份胼胝质的分布情况。

表 1　东方杉形成层活动及韧皮部与物候的关系 †

Table 1　Relationships of cambial activity and phloem with phenology in *Taxodium mucronatum*×*Cryptomeria fortunei*

取样时间 Sampling date	形成层带细胞层数 Number of cambial zone cell layers	胼胝质数量 Number of callose deposits	具输导功能韧皮部宽度 Width of conducting phloem /μm	分化的组织 Differentiated tissues
2022-04-15	4(3.0 ～ 4.0) cde	10(9.0 ～ 11.0) f	462.14±90.55 c	韧皮部
2022-05-15	9(8.0 ～ 12.0) a	14(12.0 ～ 15.0) ef	552.50±110.60 bc	韧皮部 + 木质部
2022-06-15	7(7.0 ～ 7.8) ab	13(12.3 ～ 13.8) ef	595.44±82.81 abc	韧皮部 + 木质部
2022-07-15	5(4.3 ～ 6.4) abc	16(15.0 ～ 16.8) ce	640.48±115.36 ab	韧皮部 + 木质部
2022-08-15	5(4.0 ～ 5.0) bcd	18(17.0 ～ 19.0) bc	700.70±126.38 ab	韧皮部 + 木质部
2022-09-15	4(3.0 ～ 4.0) de	19(18.3 ～ 20.0) ab	685.30±167.89 ab	韧皮部 + 木质部
2022-10-15	3(3.0 ～ 3.8) de	19(18.3 ～ 20.0) ab	689.70±180.59 ab	木质部
2022-11-15	3(3.0 ～ 3.0) e	22(21.0 ～ 23.0) a	760.40±179.72 a	—
P	＜ 0.01	＜ 0.01	0.04	
F/*H*	98.918	146.481	2.437	

† 同列不同小写字母表示不同取样时间之间差异显著（$P < 0.05$），“—”表示未观察到正在分化的组织。
Different lowercase letters within the same column indicate significant differences among sampling times ($P < 0.05$); “—” indicates that no differentiating tissue was observed.

4—11 月东方杉形成层细胞层数呈单峰形变化（表 1）。4 月形成层细胞层数仅 3 ～ 4 层，细胞体积较小，弦向壁较厚，可见初期的径向伸长及少量新生韧皮部细胞（图 1）。5—6 月形成层活性增强，细胞层数增至 8 ～ 12 层，形成层带明显加宽，细胞弦向壁变薄，分化出的次生木质部与次生韧皮部数量均显著增加，为全年形成层活动的高峰期（图 1）。之后，形成层带细胞层数逐渐下降，至 9 月中旬已降至与 4 月相近水平。10 月中旬形成层带细胞层数进一步降低，低于 4 月中旬水平，此时形成层不再分化新的韧皮部和木质部，但仍存在未成熟的次生木质部细胞（图 1）。11 月形成层带细胞层数与 10 月相比无显著差异，并达到年内最小值。此时形成层细胞呈扁平状，弦面壁厚，具有典型的休眠期特点，且未见新生的未成熟次生木质部细胞或次生韧皮部细胞。统计分析表明，东方杉形成层活动的季节性差异显著（$P < 0.01$）。

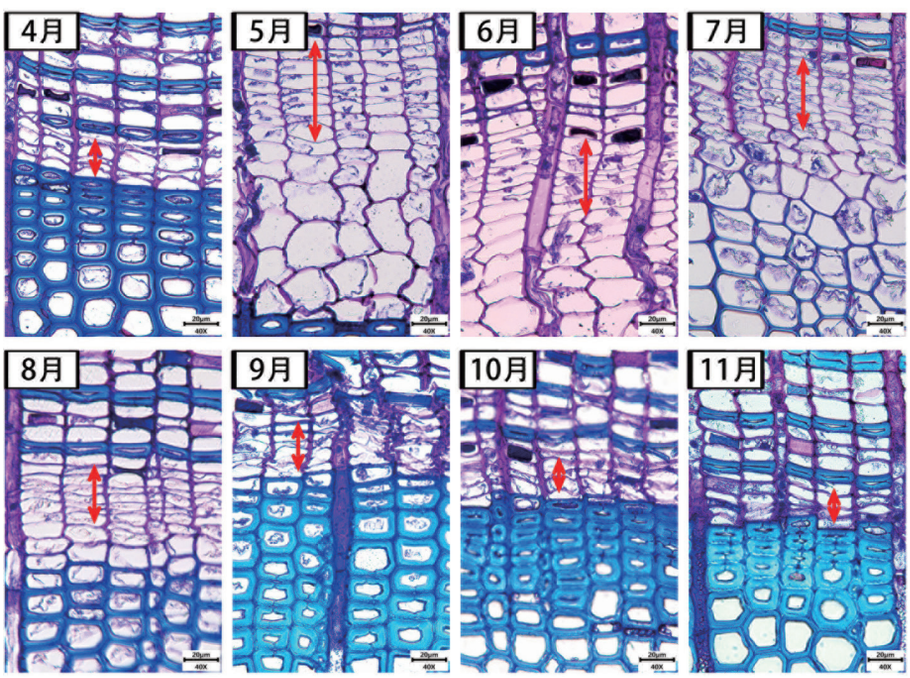


图 1　不同时期东方杉横切面的显微结构

Fig. 1　Cross-sectional micrographs of *Taxodium mucronatum*×*Cryptomeria fortunei* at different periods

2.2　次生韧皮部构造特征及季节性变化

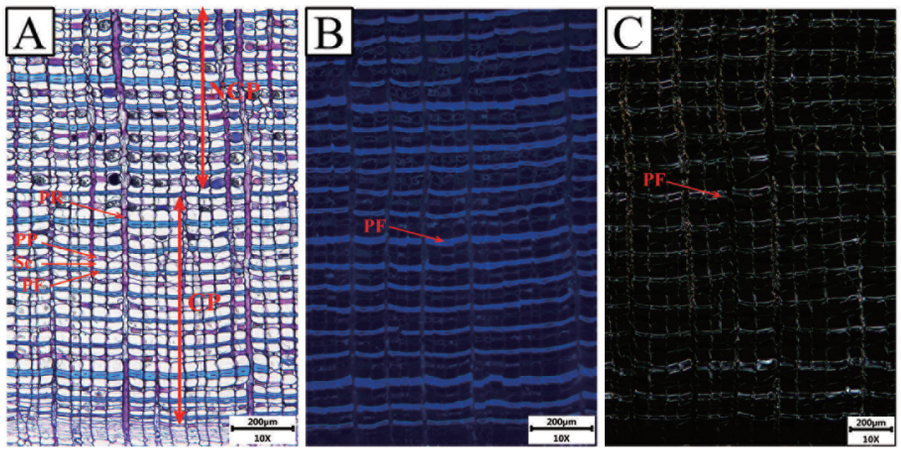
图 2 为东方杉次生韧皮部横切面的显微结构。图 2A 为甲酚紫染色的切片在光学显微镜下显示的次生韧皮部细胞结构及排列特征，能清晰地分辨具输导功能韧皮部和不具输导功能韧皮部。在荧光显微镜下，韧皮部组织显示淡蓝色荧光（图 2B），该荧光由木质素等自发荧光物质产生 [22]，据此能够清晰区分出韧皮组织中的筛胞分子。偏光显微照片显示，韧皮纤维和筛胞细胞壁存在明显的双折射现象，韧皮薄壁细胞未观察到双折射现象（图 2C）。

对东方杉不同月份次生韧皮部的观察显示，次生韧皮部一般区分为具输导功能和不具输导功能的区域，可通过甲酚紫染色对其进行区分，结果如图 3 所示。

具输导功能韧皮部宽度从生长季早期到晚期逐渐增加，秋季达到最大值（760.40 μm）。4 月中旬形成层刚解除休眠，此时具输导功能韧皮部宽度较小（462.14 μm），随后宽度逐渐增加，8 月的宽度（700.70 μm）是 4 月的 1.5 倍。尽管 9 月和 10 月形成层活动减弱，具输导功能韧皮部宽度略有减小，但变化不显著。至 11 月中旬，形成层进入休眠状态，具输导功能韧皮部宽度达到全年最大值（760.40 μm）。统计分析表明，4—11 月具输导功能韧皮部宽度差异显著（P=0.04）。

2.3　胼胝质的季节变化

东方杉在具输导功能韧皮部中胼胝质主要分布在靠近形成层的筛胞之间，在荧光显微镜下为黄绿色亮点，且成对出现（图 4）。筛胞与韧皮射线相邻处以及木质部、形成层带中均未观察到胼胝质，不具输导功能韧皮部偶见少量固定胼胝质。胼胝质沉积与筛胞功能密切相关，随筛胞老化逐渐积累，最终阻塞筛孔，导致输导功能的丧失 [23]。



A 为甲酚紫染色的光镜照片，B 为荧光照片，C 为偏光照片。CP，具输导功能韧皮部；NCP，不具输导功能韧皮部；PR，韧皮射线细胞；PP，韧皮薄壁细胞；Se，筛胞；PF，韧皮纤维。

A: Light micrograph stained with cresol purple; B: Fluorescence micrograph; C: Polarized light micrograph. CP: Conducting phloem; NCP: Non-conducting phloem; PR: Phloem ray cells; PP: Phloem parenchyma cells; Se: Sieve cells; PF: Phloem fibers.

图 2　东方杉次生韧皮部的构造特征

Fig. 2　Anatomy features of secondary phloem of *Taxodium mucronatum*×*Cryptomeria fortunei*

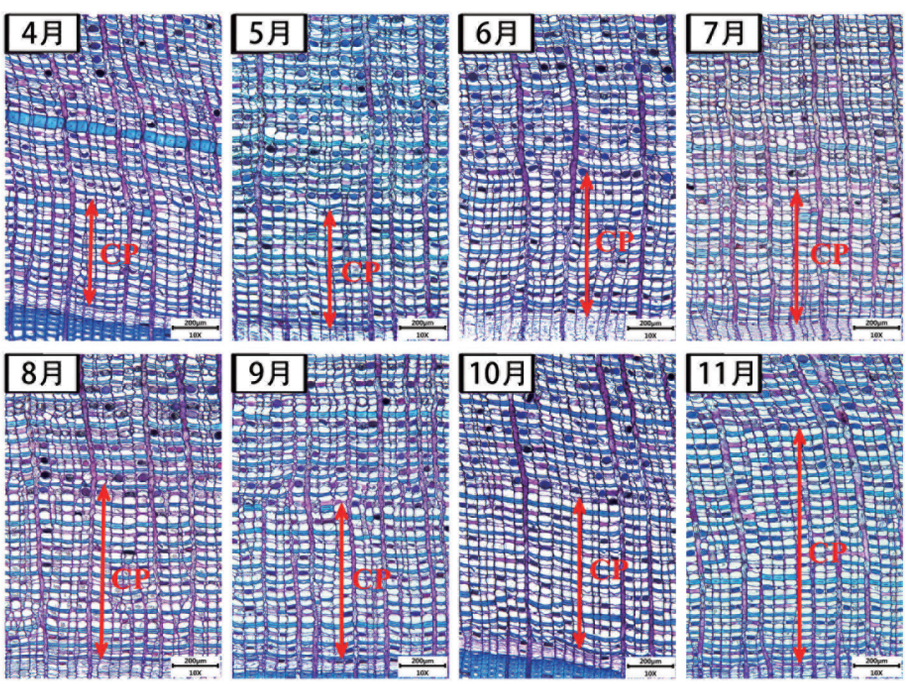


图 3　不同时期东方杉韧皮部横切面示意

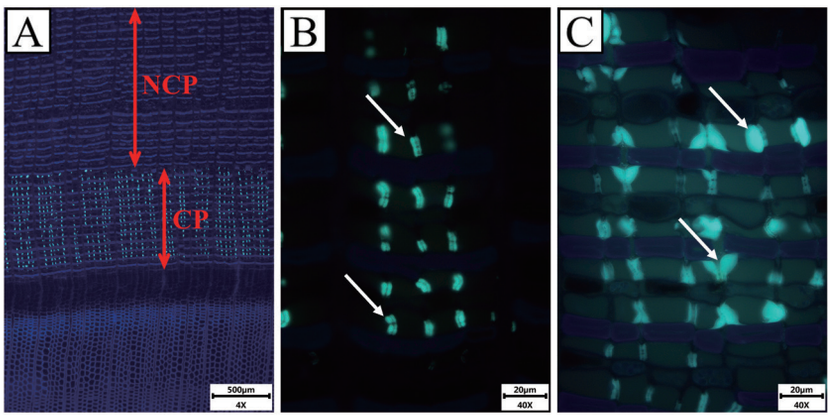
Fig. 3　Schematic diagram of the cross-section of the phloem of *Taxodium mucronatum*×*Cryptomeria fortunei* at different periods

不同月份胼胝质分布如图 5 所示。不同月份筛胞胼胝质数量存在极显著差异（$P < 0.01$），且其数量和分布呈现出明显的时序规律。4 月中旬，在形成层外侧第 5 ～ 15 层筛胞中共观察到胼胝质沉积点 10 个，同时在最外层筛胞中可见固定的胼胝质。5 月，胼胝质数量上升到 14 个，分布位置略微向形成层方向推进，相对较晚生成的筛胞也开始出现胼胝质沉积（6 月 13 个，7 月 16 个，8 月 18 个），但此时胼胝质荧光亮度较低，多为尚未完全固化的沉积形态，说明这些筛胞仍具备输导能力。9 月后，胼胝质数量显著增多（9 月 19 个，10 月 19 个），且胼胝质与韧皮部荧光与早期相比呈现出明显的高亮现象。这种现象在 11 月达到极致，且胼胝质数量达到最高值（22 个）。

3　讨　论

3.1　形成层季节性变化规律

南京地区东方杉形成层活动在 4—11 月呈现出明显的阶段性规律。4 月中旬形成层带细胞层数仅为 3 ～ 4 层，细胞开始径向扩张，外侧可见新生韧皮部细胞，未观察到明显的新生木质



CP，具输导功能韧皮部；NCP，不具输导功能韧皮部；B 中箭头所示相邻两筛胞间成对出现的胼胝质；C 中箭头所示固定胼胝质。
CP: Conducting phloem; NCP: Non-conducting phloem; In B, the arrows indicate callose deposited between adjacent sieve cells in pairs; In C, the arrows indicate permanent callose.

图 4 东方杉次生韧皮部中的胼胝质

Fig. 4 The callose in some secondary phloem of *Taxodium mucronatum*×*Cryptomeria fortunei*

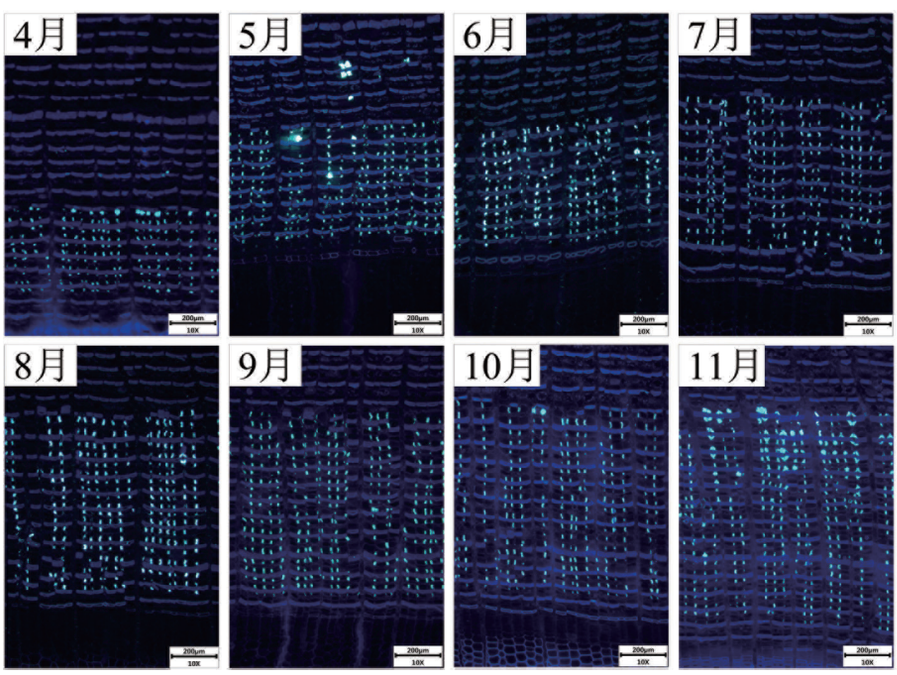


图 5 不同月份东方杉次生韧皮部中的胼胝质分布

Fig. 5 Distribution of callose in the secondary phloem of *Taxodium mucronatum*×*Cryptomeria fortunei* in different months

部细胞，由此判断东方杉已初步解除休眠 [19]。5—6 月形成层活性达到整个生长季的高峰，此时形成层细胞壁变薄并同时向外侧分化次生韧皮部、向内侧分化次生木质部。此后，形成层活动逐月下降，7 月以后细胞层数持续减少，9 月已降至与 4 月接近的水平，10 月和 11 月仅保持约 3 层细胞，且不再产生新的木质部和韧皮部细胞，逐步进入休眠状态。东方杉形成层细胞层数随时间呈现“快速升高—达到峰值—随后稳步下降至休眠”的季节动态 [24]。这种季节性规律与亲本柳杉和墨西哥落羽杉显示出高度的一致性 [25-26]。

与典型高海拔或高纬度针叶树相比，东方杉形成层活动表现出较长的活动周期。亚高山针叶树（如冷杉 *Abies fabri*、红松 *Pinus koraiensis*、云杉 *Picea asperata* 等）在海拔 1 500 m 以上的环境中，形成层活跃期往往仅维持 100 ～ 130 d，且主要集中在 4—9 月，并在 9 月前后迅速终止 [16]。而东方杉从 4 月中旬开始出现形成层解除休眠的迹象，至 11 月中旬才呈现典型休眠状态，表现出远长于高海拔针叶树的活跃周期。这一特征与南京地区的亚热带季风气候条件相一致，当地年平均气温 16 ～ 18 ℃，春季暖湿，夏季高温高湿，秋季仍相对温暖，提供了较长的生长季。东方杉在 6 月中旬前后形成层细胞层数开始下降，恰逢气温进入盛夏高温阶段，有助于减轻高温条件下形成层持续高水平活动所带来的代谢负担。

3.2　具输导功能韧皮部变化规律

偏光与荧光显微观察显示，所有具输导功能韧皮部的纤维壁木质化程度均一，微纤丝排列较为一致，说明其韧皮部组织更为规则、均质。这种均一化可提高东方杉韧皮部的机械性能。偏光显微镜下，韧皮纤维横切面和筛胞径向壁均出现明显双折射，而韧皮薄壁细胞内未见双折射，这说明薄壁细胞内的颗粒并非淀粉。文献 [27-28] 表明，这类颗粒由蛋白质包裹的非淀粉多糖构成。据此推测，东方杉韧皮薄壁细胞和韧皮射线细胞内的颗粒属于此类物质，其性质与杜仲 *Eucommia ulmoides*、白皮松 *Pinus bungeana*、池杉等树种中的颗粒相似。具输导功能韧皮部宽度在 4—11 月呈持续增厚趋势。虽然总体差异在统计学上显著，但相邻月份之间的差异并不显著，尤其是 6—10 月表现为缓慢而稳定的增厚，这一过程与胼胝质沉积数量的逐月累积高度一致。6—10 月东方杉具输导功能韧皮部宽度缓慢而持续增厚，同时胼胝质在外层筛胞中逐步累积。9 月以后固定的胼胝质大量出现，说明两个过程是同步推进的。即内侧不断补充新生的、仍保持通透性的筛胞，使具输导功能韧皮部带整体继续加厚；而外侧早期形成的筛胞则通过胼胝质沉积逐步退出输导区，变成不具输导功能的韧皮部。

许多高纬度或高海拔针叶树在生长季末（9—10 月）具输导功能韧皮部带会明显收缩，因为大量筛胞在秋末以前就已经塌陷或被胼胝质封闭，输导区开始提前收缩 [29]。而在本研究条件下，11 月东方杉仍保持较大的具输导功能韧皮部宽度，同时在外围筛胞中观测到大量固定胼胝质。这表明东方杉在生长季后期，一方面通过内侧新生筛胞维持一定的输导带宽度，另一方面外围较早形成的筛胞逐步退出输导区。该特征与南京地区较长生长季相适应，有利于在生长季末维持物质运输并在休眠前完成筛胞功能由输导向非输导的转换。

4　结　论

东方杉的形成层与次生韧皮部呈现出典型的季节性变化规律：在春季迅速解除休眠并在 5—6 月达到活动高峰，秋季逐步减弱直至休眠；具输导功能韧皮部在整个生长季持续增厚，表现出较长的输导维持期；胼胝质沉积随月份逐渐增加，秋末明显加速，反映出外围筛胞由输导向非输导功能的逐步转换。东方杉通过时间上的资源调配形成了一种前瞻性的适应方式：春季和初夏快速建立当年主要的输导组织和支撑组织；在真正进入盛夏高温前，提前下调形成层分裂活性；在生长季后期保持较宽的具输导功能韧皮部，并于休眠前集中完成胼胝质的沉积。该模式体现出东方杉对南京长生长季、高温高湿夏季和缓慢入冬过程的适应性，而不是单纯的被动耐受。本研究结果为理解其木材形成过程提供了解剖学依据，但仍需结合不同立地及多树种对比进一步验证。

参考文献：

[1] 张建军 , 潘士华 , 沈烈英 , 等 . 东方杉的树种特征与生态价值 [J]. 上海农业学报 ,2003,19(3):56-59.
Zhang J J, Pan S H, Shen L Y, et al. The characteristics and ecological value of *Taxodium mucronatum*×*Cryptomeria fortunei*[J]. Acta Agriculturae Shanghai,2003,19(3):56-59.

[2] 华建峰 , 殷云龙 , 周冬琴 , 等 . 不同水分条件对中山杉 406 生长与生理的影响 [J]. 生态与农村环境学报 ,2011,27(6):50-54.
Hua J F, Yin Y L, Zhou D Q, et al. Effects of soil water conditions on growth and physiology of *Taxodium* 'Zhongshanshan 406'[J]. Journal of Ecology and Rural Environment,2011,27(6):50-54.

[3] 朱旺生 , 沈永宝 , 张晓琴 . 论城市绿地系统中的外来树种规划 [J]. 南京林业大学学报 (自然科学版),2010,34(5):142-148.
Zhu W S, Shen Y B, Zhang X Q. Discussion on alien tree species planning in the urban green space ecosystem[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition),2010,34(5):142-148.

[4] 朱建军 , 马灵飞 , 张彦娟 , 等 . 东方杉的材质研究 [J]. 上海农业学报 ,2008,24(4):5-8.
Zhu J J, Ma L F, Zhang Y J, et al. Studies on growth and wood properties of *Taxodium mucronatum*×*Cryptomeria fortunei*[J]. Acta Agriculturae Shanghai,2008,24(4):5-8.

[5] 田敏 , 夏琼梅 , 李纪元 . 植物的次生生长及其分子调控 [J]. 遗传 ,2007,29(11):1324-1330.
Tian M, Xia Q M, Li J Y. The secondary growth in plant and its molecular regulation[J]. Hereditas,2007,29(11):1324-1330.

[6] 陈升侃 , 卢有伟 , 邓紫宇 , 等 . 大花序桉径向生长相关基因表达分析 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2024,44(10):149-156.
Chen S K, Lu Y W, Deng Z Y, et al. Analysis of gene expression related to radial growth of *Eucalyptus cloeziana*[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2024,44(10):149-156.

[7] 王洁华 , 卢孟柱 . 木本植物次生维管系统形态建成的基因调控与信号转导研究进展 [J]. 林业科学 ,2009,45(11):127-134.
Wang J H, Lu M Z. Progress in study on the gene regulation and the signal transduction in the morphogenesis of secondary vascular system in woody plants[J]. Scientia Silvae Sinicae,2009, 45(11):127-134.

[8] Wang H Z. Endogenous and environmental signals in regulating

vascular development and secondary growth[J]. Frontiers in Plant Science,2024,15:1369241.

[9] Haghighat M, Zhong R Q, Ye Z H. WUSCHEL-RELATED HOMEOBOX genes are crucial for normal vascular organization and wood formation in poplar[J]. Plant Science,2024,346:112138.

[10] Wang Y, Li X F, Fan B F, et al. Regulation and function of defense-related callose deposition in plants[J]. International Journal of Molecular Sciences,2021,22:2393.

[11] Chen J S, Xu X F, Liu W, et al. Plasmodesmata function and callose deposition in plant disease defense[J]. Plants,2024,13:2242.

[12] Liu Z X, Ruonala R, Helariutta Y. Control of phloem unloading and root development[J]. Journal of Plant Physiology,2024,295: 154203.

[13] 王玲玲 , 勾晓华 , 夏敬清 , 等 . 树木形成层活动及其影响因素研究进展 [J]. 应用生态学报 ,2021,32(10): 3761-3770.
Wang L L, Gou X H, Xia J Q, et al. Research progress on cambial activity of trees and the influencing factors[J]. Chinese Journal of Applied Ecology,2021,32(10):3761-3770.

[14] 王悦桐 , 张军周 , 刘俊俊 , 等 . 针叶树形成层活动及径向生长监测研究进展 [J]. 应用生态学报 ,2024,35(5):1223-1232.
Wang Y T, Zhang J Z, Liu J J, et al. Research progress on cambium activity and radial growth dynamics monitoring of coniferous species[J]. Chinese Journal of Applied Ecology,2024,35(5): 1223-1232.

[15] Pace M R, Dutra R, Marcati C R, et al. Seasonal cambial activity and formation of secondary phloem and xylem in white oaks (*Quercus alba* L.)[J]. Forests,2023,14:920.

[16] Park J H, Choi E B, Park H C, et al. Intra-annual dynamics of cambial and xylem phenology in subalpine conifers at Deogyusan national park in the Republic of Korea[J]. Journal of Wood Science,2021,67:22.

[17] Montwé D, Hacke U, Schreiber S G, et al. Seasonal vascular tissue formation in four boreal tree species with a focus on callose deposition in the phloem[J]. Frontiers in Forests and Global Change,2019,2:58.

[18] Therrell M D, Elliott E A, Meko M D, et al. Streamflow variability indicated by false rings in bald cypress (*Taxodium distichum* L. Rich.)[J]. Forests,2020,11:1100.

[19] Xu Y M, Liu C, Lin H, et al. Development of the vascular cambium of *Taxodium ascendens* and its seasonal activities in subtropical China[J]. Forests,2023,14:1071.

[20] Rahman M H, Kudo K, Yamagishi Y, et al. Winter-spring temperature pattern is closely related to the onset of cambial reactivation in stems of the evergreen conifer *Chamaecyparis pisifera*[J]. Scientific Reports,2020,10:14341.

[21] Gričar J, Zupančič M, Čufar K, et al. Regular cambial activity and xylem and phloem formation in locally heated and cooled stem portions of Norway spruce[J]. Wood Science and Technology, 2007,41:463-475.

[22] 邓建华 , 管梦灵 , 刘美芹 . 高粱茎杆中木质素分布的显微技术研究 [J]. 植物学研究 ,2014,3(5):188-194.
Deng J H, Guan M L, Liu M Q. Study on microscopy techniques for identifying lignin distribution in the stem of sorghum[J]. Botanical Research,2014,3(5):188-194.

[23] Li S, Li X, Yin Y F, et al. Seasonal structural changes of phloem cells in *Ginkgo biloba* L.[J]. Pakistan Journal of Botany,2022, 54(6):2311-2319.

[24] Prislan P, Gričar J, de Luis M, et al. Annual cambial rhythm in *Pinus halepensis* and *Pinus sylvestris* as indicator for climate adaptation[J]. Frontiers in Plant Science,2016,7:1923.

[25] Begum S, Nakaba S, Oribe Y, et al. Cambial sensitivity to rising temperatures by natural condition and artificial heating from late winter to early spring in the evergreen conifer *Cryptomeria japonica*[J]. Trees,2010, 24:43-52.

[26] Cabral-Alemán C, Villanueva-Díaz J, Quiñonez-Barraza G, et al. Reconstruction of the standardized precipitation-evapotranspiration index for the western region of Durango state, Mexico[J]. Forests,2022,13:1233.

[27] 刘聪 . 池杉维管形成层季节性变化及不同环境材性差异研究 [D]. 武汉 : 华中农业大学 ,2009:8-15.
Liu C. The study on seasonal activity of vascular cambium and difference of wood properties among three different environments in *Taxodium ascendens* Brongn.[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University,2009:8-15.

[28] 张仲鸣 , 崔克明 , 李举怀 . 白皮松形成层的活动周期及其多糖贮量和淀粉酶同工酶的变化 [J]. Acta Botanica Sinica, 1997,39(10):926-932.
Zhang Z M, Cui K M, Li J H. Changes of polysaccharide grain content and amylase isozyme in relation to periodicity of cambial activity in *Pinus bungeana* shoots[J]. Acta Botanica Sinica,1997, 39(10):926-932.

[29] Swidrak I, Gruber A, Oberhuber W. Xylem and phloem phenology in co-occurring conifers exposed to drought[J]. Trees,2014,28: 1161-1171.

[本文编校：谢荣秀]