

DOI: 10.20103/j.stxb.202409282369

倪梓桐, 徐贵青, 冯宏萌, 周显煜, 李彦, 李金瑶. 冻融胁迫对几种特色林果树种木质部水力性状的影响及其适应策略. 生态学报, 2025, 45(15):

Ni Z T Xu G Q, Feng H M, Zhou X Y, Li Y, Li J Y. Effects of freeze-thaw cycles on the hydraulic traits of branches in several horticulture species and their adaptation strategies. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(15):

# 冻融胁迫对几种特色林果树种木质部水力性状的影响及其适应策略

倪梓桐<sup>1,2,3</sup>, 徐贵青<sup>1,2,3,\*</sup>, 冯宏萌<sup>1,2,3</sup>, 周显煜<sup>1,2,3</sup>, 李彦<sup>1,2</sup>, 李金瑶<sup>4,5</sup>

1 中国科学院新疆生态与地理研究所, 干旱区生态安全与可持续发展全国重点实验室, 乌鲁木齐 830011

2 中国科学院阜康荒漠生态国家野外科学观测研究站, 阜康 831505

3 中国科学院大学, 北京 100049

4 新疆农业大学, 林学与风景园林学院, 乌鲁木齐 830052

5 新疆阿克苏森林生态系统国家定位观测研究站, 阿克苏 652901

**摘要:**冻融循环事件是温带落叶树种面临的最主要的环境压力,限制了树种的分布、存活和生长。冻融作用引起的栓塞导致水力衰竭是树木维持水力功能的主要风险之一。以南疆 4 种特色林果树种的 8 个栽培种(温 185、新新 2 号、红富士、王林 1 号、吊干杏、小白杏、恐龙蛋、味帝)为研究对象,对比分析了不同冻融期栽培种一年生枝条木质部在水分传输功能、非结构性碳和水分含量的差异和动态变化,探讨了栽培种木质部水力性状、导管结构特征和非结构性碳水化合物(Non-structural carbohydrate, NSC)之间的作用关系,以认识其对低温胁迫的响应和适应机理。研究发现:(1)冻融循环事件显著影响了木质部的水力性状,从 1 月份到 2 月份(冻融栓塞期),8 个栽培种的比导水率( $K_s$ )显著下降,而导水率损失率(PLC)显著上升,表明低温冻融胁迫对木质部导水系统造成了损伤,其中,温 185 和新新 2 号的导水率损失最大;(2)在 3 月份(冻融栓塞恢复期),不同栽培品种的导水率损失得到不同程度的恢复,但在栓塞修复能力上具有差异,其中温 185 和新新 2 号栓塞修复能力最强;(3)在冻融周期中,冻融胁迫引起的 PLC 与导管直径、导水率损失 50%(P50)和 88%(P88)对应的水势均呈显著正相关,具有较窄导管直径和较小栓塞脆弱性的树木具有较高的水力安全性,但栽培种在水力效率和安全性之间并不存在权衡关系;(4)在冻融栓塞期,淀粉含量、P50、导管直径、P88、水力直径、木材密度、导管密度和 NSC 对 PLC 的影响显著;在冻融恢复期,枝条含水量的增加与  $K_s$  提高和 PLC 的降低同时发生, $K_s$  与可溶性糖含量呈显著正相关,且枝条含水量与 PLC 呈显著负相关,表明 NSC 和枝条含水量在植物水力系统恢复过程中至关重要。研究表明 8 种特色林果栽培种在面对相同的冻融循环时表现出不同的适应策略。研究结果丰富了冻融胁迫对特色林果树种水力学和碳生理影响的理解,提供了不同栽培种在气候变化下响应和适应的新认识。

**关键词:**冻融栓塞;导管结构;水力效率;权衡;非结构性碳

## Effects of freeze-thaw cycles on the hydraulic traits of branches in several horticulture species and their adaptation strategies

NI Zitong<sup>1,2,3</sup>, XU Guiqing<sup>1,2,3,\*</sup>, FENG Hongmeng<sup>1,2,3</sup>, ZHOU Xianyu<sup>1,2,3</sup>, LI Yan<sup>1,2</sup>, LI Jinyao<sup>4,5</sup>

1 State Key Laboratory of Ecological Safety and Sustainable Development in Arid Lands, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Ürtmqi 830011, China

2 National Field Scientific Observation and Research Station of Desert Ecology, Chinese Academy of Sciences, Fukang, Xinjiang 831505, China

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

4 Xinjiang Agricultural University, College of Forestry and Landscape Architecture, Urumqi 830052, China

**基金项目:**2023 年度第二批重点研发专项——厅厅联动、厅地联动农业农村领域项目(2023B02026)

**收稿日期:**2024-09-29; **网络出版日期:**2025-00-00

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xugq@ms.xjb.ac.cn

5 Xinjiang Aksu National Positional Observatory for Forest Ecosystems, Aksu 652901, China

**Abstract:** Freeze-thaw cycles are the most significant environmental stressors to temperate deciduous tree species, limiting their distribution, survival, and growth. Hydraulic failure due to freeze-thaw induced embolism is one of the major risks to trees in maintaining hydraulic function. In this study, eight cultivars of four characteristic forest and fruit tree species (Wen 185, Xin Xin 2 Hao, Hong Fu Shi, Wang Lin 1 Hao, Diao Gan Xing, Xiao Bai Xing, Kong Long Dan, and Wei Di) from the southern part of Xinjiang were used as the target species of investigation. We compared and analyzed the differences between the plants in terms of their hydraulic function, conduit structural traits, and non-structural carbohydrates (NSC). Furthermore, we explored the relationship between the hydraulic function of the eight plants' branches and their conduit structural traits and NSC. Finally, we identified their response and adaptation mechanisms. The findings revealed that: (1) Freeze-thaw cycles significantly affected xylem hydraulic traits. From January to February (freeze-thaw embolism period), the specific hydraulic conductivity ( $K_s$ ) of the eight cultivars significantly decreased, while the hydraulic conductivity loss rate (PLC) significantly increased, indicating that low-temperature freezing and thawing stress damaged the xylem hydraulic conductivity system. The greatest hydraulic conductivity losses were observed in Wen 185 and Xin Xin 2 Hao; (2) In March (freeze-thaw embolism recovery period), the loss of hydraulic conductivity was recovered to different degrees in different cultivars, but there were differences in embolism repair capacity, with Wen 185 and Xin Xin 2 Hao having the strongest embolism repair capacity; (3) During the freeze-thaw cycle, PLC induced by freeze-thaw stress was significantly and positively correlated with conduit diameter and xylem water potential at 50% (P50) and 88% (P88) loss of hydraulic conductivity. Trees with narrower conduit diameters and less embolism vulnerability had higher hydraulic safety, but cultivars did not show a coordinated relationship between hydraulic efficiency and safety; (4) During the freeze-thaw embolism period, conduit diameter, starch content, P50, hydraulic diameter, P88, wood density, and conduit density significantly affected PLC; During the freeze-thaw recovery period, increased branch water content was associated with higher  $K_s$  and lower PLC, with  $K_s$  positively correlated to soluble sugar content and branch water content negatively correlated with PLC, highlighting the crucial role of NSC and water content in hydraulic recovery. Our results found that the 8 fruit cultivars showed different adaptation strategies when facing the same freeze-thaw cycle. The study enriches the understanding of the effects of freeze-thaw stress on the hydraulics and carbon physiology of temperate horticulture crops, and provides new insights into the responses and adaptations of different cultivars under climate change.

**Key Words:** free-thaw embolism; conduit structure; hydraulic efficiency; trade-offs; non-structural carbon

在温带森林生态系统中,越冬过程中频繁发生的冻融交替对树木水分传输功能造成严重的损伤,若不能及时修复,将影响树木在生长季的蒸腾用水和其它相关重要生理过程<sup>[1]</sup>。冻融诱导形成的栓塞被认为是引起植物损伤的重要因素<sup>[2-3]</sup>。由于气体不溶于冰,木质部中的树液受低温影响结冰时,气体便不断析出,并累积在木质部导管中,当温度回升,木质部中的树液解冻,随着木质部中张力的重新建立,这些气泡可以重新溶解或成核导致空穴化,如果后者发生,则导致木质部栓塞而失去水分运输功能<sup>[4-5]</sup>。多项研究表明,植物对栓塞的抗性不仅显著影响其在低温环境下的损伤程度和碳消耗<sup>[6-7]</sup>,且与植物在生长季节的水分供应能力有密切关系<sup>[3,8]</sup>。冻融造成的水力传输失败是我国北方地区树木受害的一个重要原因,与森林生产力降低、衰退死亡等制约林业发展的重大问题密切相关<sup>[7]</sup>。目前关于落叶栽培品种冬季低温期,木质部冻融栓塞的发展过程和种间差异,以及水力性状、水力结构和生化物质在其中的作用和贡献,仍然缺乏深入且全面的理解<sup>[7,9]</sup>。

木质部,作为维管植物内水分运输的主要组织,其独特结构是实现高效水分运输和保障水力安全性的物质基础<sup>[10-11]</sup>。其中,导管直径是信息量最大的木质部性状之一,不仅直接决定了木质部比边材面积的导水率( $K_s$ ),即植物水分运输效率,同时,也对冻融胁迫引发的木质部栓塞现象产生了显著影响<sup>[12]</sup>。冻融胁迫引起

的栓塞与导管直径呈正相关,即大尺寸的导管容易更受到栓塞影响<sup>[13]</sup>。对于某些物种而言,导管直径越大越容易形成栓塞<sup>[9,12]</sup>;但也有研究表明,树种导管直径大小与栓塞抗性强度无关<sup>[14-15]</sup>。因为,除导管直径外,导管间纹孔膜的大小、厚度、纹孔膜的弹性<sup>[16]</sup>以及木材密度<sup>[17]</sup>等解剖学特征均会影响植物栓塞抗性。木质部中的导管不仅承担植物的水分运输功能,同时也为植物提供机械支持,因此机械强度可能是限制导管大小的一个重要因素<sup>[18]</sup>。栓塞抗性强的树种通常具有高木材密度,而木材密度又与导管厚度跨度比密切相关<sup>[19]</sup>,且厚度跨度比会随着栓塞抗性的增强逐渐增加<sup>[20]</sup>。因此,尽管植物木质部水力结构与一系列与栓塞反应相关的性状密切相关,但目前对于木质部水力结构是否与冻融胁迫诱导产生的栓塞现象存在普遍相关性仍不清楚,需要在更大范围内,综合考虑树种和生境开展进一步的研究。

非结构性碳水化合物,包括可溶性糖(葡萄糖、果糖、蔗糖等)和淀粉,其不仅在植物的萌发、生长、繁殖、防御和生存中起着重要作用<sup>[21-22]</sup>,而且还是植物在环境胁迫中维持自身代谢和生存的重要调节物质<sup>[23]</sup>。以往研究发现,植物能储存大量非结构性碳水化合物以应对低温环境<sup>[24-25]</sup>,降低过冷点<sup>[26-27]</sup>,并为修复栓塞导管提供物质基础<sup>[28]</sup>。在低温条件下,植物通过糖的积累降低冰点,增强细胞的保水能力,同时通过糖的代谢,产生其他具有保护形物质和能源对细胞的生命物质及生物膜起保护作用<sup>[29]</sup>。此外,可溶性糖对植物修复低温水力损伤具有关键作用<sup>[30-31]</sup>,植物能够将可溶性糖转移到栓塞导管中,产生渗透势梯度,驱动水分重新进入导管,进而修复栓塞<sup>[32-34]</sup>。Wang 等<sup>[31]</sup>发现在不同海拔高度红松的可溶性糖含量和 PLC 呈现显著的负相关关系,表明更高 NSC 储存能够降低水力系统的低温损伤。淀粉作为植物体内碳水化合物的主要储存形式,其通过转化为可溶性糖向植物提供代谢所需的能量和物质,间接影响植物应对低温环境的能力<sup>[33,35]</sup>。Mayr 等<sup>[35]</sup>发现,在积雪覆盖和土壤冻结的条件下,次生韧皮部中的淀粉积累显著,这种淀粉的积累对于提高植物在低温环境中的水力维持具有重要作用。目前,我们对 NSC 在冻融周期中的响应机制及其对树木水力功能的影响尚不完全了解,深入研究这一领域对于揭示春季树木如何适应冻融压力具有极其重要的意义<sup>[31,36]</sup>。

特色林果业已成为新疆优化农业结构、促进农民增收、扩大就业渠道、改善绿洲生态环境的支柱产业<sup>[37]</sup>。目前,有关新疆特色林果的研究多集中于栽培品种抗寒性与半致死温度、生理生化指标、矿质元素和外源激素间的关系等方面,而冻融胁迫对特色林果栽培种木质部水力性状的影响及其适应策略方面研究较少<sup>[38-39]</sup>。本研究以冬季低温冻融期新疆 4 种林果树种的 8 个栽培品种为研究对象,在冻融栓塞期进行枝条水力性状(比导水率、导水率损失率、木质部栓塞脆弱性曲线)、导管特征(导管密度、导管直径、水力直径)、机械强度(厚度跨度比、木材密度)、非结构性碳和含水量的测定,在冻融栓塞恢复期进行枝条水力性状(比导水率、导水率损失率)、非结构性碳和含水量的测定,旨在探讨:(1)在冻融循环的不同阶段(冻融栓塞期和冻融栓塞恢复期),水力性状、非结构性碳水化合物和木质部含水量的动态变化特征和种间差异;(2)水力性状与导管结构特征和非结构性碳含量之间的关系;(3)在冻融栓塞期和栓塞恢复期,对水力传输起作用的因素及其效应分异。以促进对温带林果树种对低温冻融胁迫的响应和适应机制的认识。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究地概况

本研究在新疆阿克苏地区新疆林科院佳木国家重点林木良种基地内进行,地理位置东经 80°32',北纬 41°15',基地海拔 1103.8m,地下水埋深 2.8—3.3m;属暖温带干旱气候,昼夜温差大;年均降水量不足 100mm;年均气温 10.1℃,历史极端低温-27.4℃,近三年(2019—2021 年)最低气温-18℃,年均日照时数 2747.7h,无霜期 205—219d。

### 1.2 研究材料

在 2024 年 1—5 月期间,选取立地条件基本一致且生长状况良好的温 185、新新 2 号、红富士、王林 1 号、吊干杏、小白杏、恐龙蛋、味帝为目标树种,进行样品采集及指标测定工作(表 1)。温 185、新新 2 号、吊干杏、

小白杏、恐龙蛋和味帝枝条于新疆林科院佳木国家重点林木良种基地内剪取。红富士和王林 1 号来自于距基地 35km 外五团的苹果园内。

表 1 8 个栽培品种的基本特征

Table 1 Basic characteristics of the 8 cultivars

品种 Cultivars	物种 Species	科 Family	树高/m Tree height	胸径/cm Diameter of chest	冠幅/m Crown width	缩写代码 Code
温 185	核桃	胡桃科	7.02±0.2	15.3±0.88	5.19±0.41	W185
新新 2 号	核桃	胡桃科	5.96±0.28	17.78±1.26	5.47±0.38	XX2
红富士	苹果	蔷薇科	4.26±0.16	9.58±0.59	3.64±0.27	HFS
王林 1 号	苹果	蔷薇科	4.54±0.09	9.91±0.52	3.25±0.15	WL
吊干杏	杏	蔷薇科	5.28±0.09	15.55±0.79	5.73±0.09	DGX
小白杏	杏	蔷薇科	3.24±0.18	11.42±0.23	4.01±0.15	XBX
恐龙蛋	杏李	蔷薇科	4.84±0.17	13.34±0.64	4.5±0.16	KLD
味帝	杏李	蔷薇科	4.68±0.15	16.31±0.71	4.86±0.27	WD

树高、胸径、冠幅数值为平均值±标准误( $n=5$ ); W185: 温 185 Wen 185; XX2: 新新 2 号 Xin Xin 2 Hao; HFS: 红富士 Hong Fu Shi; WL: 王林 1 号 Wang Lin 1 Hao; DGX: 吊干杏 Diao Gan Xing; XBX: 小白杏 Xiao Bai Xing; KLD: 恐龙蛋 Kong Long Dan; WD: 味帝 Wei Di

### 1.3 研究方法

#### 1.3.1 气象数据收集

气温数据来源于新疆阿克苏绿洲农田生态系统国家野外科学观测研究站(东经 80°51', 北纬 40°37')。利用 2018—2020 年 1 月到 3 月的日最高和最低气温数据的均值。以日最大气温值 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ , 且日最小气温均值 $\leq 0^{\circ}\text{C}$ 认为植物处于冻融循环。植物 1 月份有 16 天处于冻融循环, 2 月份有 28 天处于冻融循环, 3 月份有 8 天处于冻融循环(图 1)。本次实验 3 个月份的指标测定分别在不稳定冻融栓塞期、冻融栓塞期、冻融栓塞恢复期三个时期进行(图 1)。

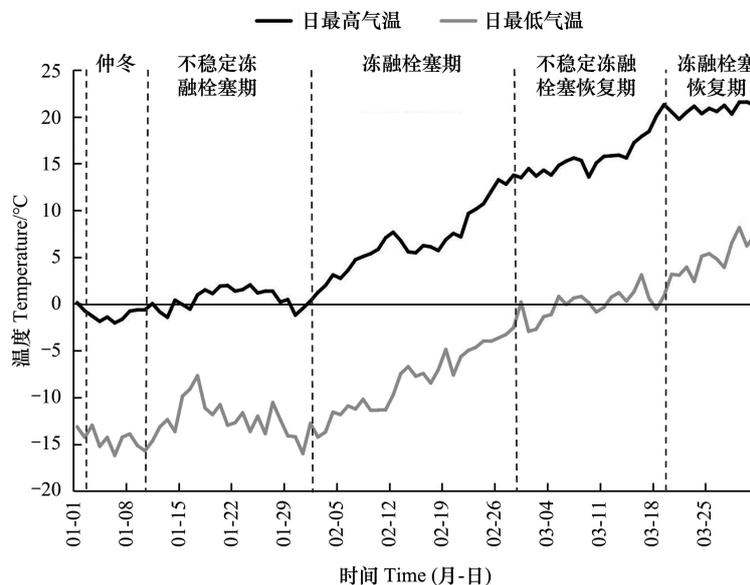


图 1 2018—2020 年 1 月—3 月日最高或最低气温平均值

Fig.1 The average of the maximum or minimum daily air temperature from January to March between 2018 and 2020

黑色代表日最高气温均值, 灰色代表日最低气温均值

#### 1.3.2 茎木质部导水率与栓塞抗性

每个树种选取 6 个成熟个体, 每个个体选取树冠层上方的无分支、阳生、长 1m 左右且长势良好的一年生

枝条。于清晨,用枝剪取下枝条并做好标记,迅速用水将枝条、叶片喷湿,套上黑色塑料袋并扎紧袋口,放入冷藏箱尽快带回实验室。到实验室之后,立即将枝条从塑料袋中取出,在水下剪去切口端 10cm 左右,并浸泡在水中至少 30min 释放因枝条离体而产生的不平衡的压力。在测定导水率前,于水下再次剪短样品,剪取枝段平均长度为 132.38mm (SE = 1.84),直径 6.37mm (SE = 0.08),并修平切口。根据 Chave 等<sup>[40]</sup>的研究,全球范围内的最大导管长度介于 0.1—1800cm 之间。本研究的茎段长度可能小于最大导管长度,存在开放导管的可能性。但因所有枝条长度一致且测定方法相同,结果仍可一定程度地反映栽培种茎段的水力特征差异。茎段两端用新刀片修边,两端剥去 2cm 左右的树皮,连接到导水测量装置中。该装置由一 70cm 高的水柱提供流速测定所需的压力,流速的测定使用栓塞测量系统 XYL'EM-Plus (Bronkhorst, Montigny-les-Cormeilles, France),由此可测得枝条的初始导水率 ( $K_0$ ,  $\text{kg s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ )。待枝条测完初始导水率,将茎段连接到冲洗装置上,对枝条进行冲洗,目的是消除自然栓塞。冲洗液为去气泡纯净水,冲洗压力为 0.2MPa,冲洗时间约为 20min,但是具体需要的时间根据电脑监测的水流通过枝条的流速确定,流速不再增加说明枝条内部已经没有栓塞。停止冲洗,并再次利用导水测量装置测定此时枝条的最大导水率 ( $K_{\max}$ ,  $\text{kg s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ )。枝条边材比导水率 ( $K_s$ ) 和导水率损失率 (PLC) 分别通过公式来计算,即:  $K_s = K_0$  ( $\text{kg s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ )  $\times$  样品长度 (m) / 样品横截面积 ( $\text{m}^2$ );  $\text{PLC} = (1 - K_0 / K_{\max}) \times 100\%$ 。

空气注入法 (Air Injection Method) 是测定植物木质部栓塞脆弱性曲线的常用技术,已广泛应用于木本植物研究,并与其他方法 (如离心法、自然干燥法) 具有较高一致性。参考已有文献,本研究中,所有样品测定均严格遵循标准化流程,包括控制枝条长度、注气压力梯度和稳定时间,以确保结果的精确性和可比性。具体流程如下:剪取一定长度的枝条茎段,用刀片在茎段中间轻划,以便让气体进入导管内,随后将茎段放入便携式植物水势气穴压力室 (Model 1505D-EXP, PMS Instrument Company, Albany, USA) 的双头压力套中加压 3—10min<sup>[41,42]</sup>。随后将加压完的枝条放入去气蒸馏水中平衡 30min<sup>[43]</sup>。再次将其连接到流速测定装置测定其导水率 ( $K_h$ )。然后,压力以 0.2—0.5MPa 的增量逐渐增大 (不同物种做相应调整),重复该过程直到枝条导水率损失率超过 90%。导水率损失率 ( $\text{PLC} = (1 - K_h / K_{\max}) \times 100\%$ ), PLC 和木质部水势的关系即为脆弱性曲线。利用 R 4.3.1 软件中的 'fitplc' 包将一系列木质部水势和相应的 PLC 拟合得到枝条导水率损失率曲线<sup>[44]</sup>,并计算出枝条木质部导水率丧失 50% 时的木质部水势 ( $P_{50}$ , MPa), 以及枝条木质部导水率丧失 88% 时的木质部水势 ( $P_{88}$ , MPa)。PLC 曲线采用 Sigmoid 公式拟合,具体如下:

$$\text{PLC} = 100 / (1 + \exp[ (a(\Psi - b)) ]) \quad (1)$$

式中,  $\Psi$  是压力室中加压数值,  $a$  是曲线的最大斜率,  $b$  为枝条木质部导水率丧失 50%、88% 时的木质部水势。

### 1.3.3 木质部导管特征和机械强度

运用 X 射线微计算机断层扫描仪 (Skyscan 1172micro-CT Scanner, Bruker Corporation, Kontich, Belgium) 实现枝条木质部结构可视化。选取每个物种的每个重复的照片各三张,使用 Image J 图像处理软件分析照片。测量参数包括导管密度 ( $N$ , 个/ $\text{mm}^2$ ), 导管直径 ( $D_v$ ,  $\mu\text{m}$ ), 导管水力直径 ( $D_h$ ,  $\mu\text{m}$ ), 导管所占比例 ( $A$ , %), 厚度跨度比 ( $T_{\text{lob}}$ )。导管密度通过测量每张照片中导管个数与其边材面积的比值获得。导管直径通过测量每张照片中所有导管直径,并计算其平均值来表示物种的一个重复。由于导管直径无法体现出导管的水力贡献,因此采用导管水力直径来衡量其水力贡献。与导管直径相比,水力直径能更好地表示植物木质部的水力传导效率<sup>[14,45]</sup>。水力直径可通过导管直径计算:  $D_h = \sum D^5 / \sum D^4$ ,  $D$  代表横截面上所有导管的直径<sup>[46]</sup>。对于管胞厚度跨度比,每张照片随机测量 15 个导管并计算其平均值,表示物种的一个重复。其中  $t$  为相邻导管的共同壁厚,可通过直接测量得到;  $b$  为导管腔直径,通过椭圆的主轴和次轴计算得到,计算公式为:  $T_{\text{lob}} = (t/b)^2$ <sup>[22]</sup>。

### 1.3.4 木材密度和含水量

从完成枝条导水率测定的枝条上剪取中间小段 (约 1cm 长) 测定其鲜重  $W_f$ 。用排水法测定木材小段体积,在烧杯中装满水并将其放到万分之一天平上,天平稳定后读数  $W_1$ ,然后用注射器针头将边材小块刚好没

入水下,并读取此时天平上的读数  $W_2$ 。根据阿基米德定律,  $W_2$  与  $W_1$  之差为边材所排开水的质量 (g), 在数值上与边材的体积 ( $\text{cm}^3$ ) 相等, 记为体积 ( $V$ )。将测定完体积的木材小段放入烘箱中在  $65^\circ\text{C}$  下烘 72h, 之后取出用天平称取其干重  $W_d$ 。木材密度 (Wood density,  $WD$ ) 为干重和体积的比值。枝条含水量由  $W_f$  与  $W_d$  的差值除以  $W_f$  获得。

### 1.3.5 非结构性碳

可溶性糖和淀粉浓度均采用改进的苯酚硫酸法测定<sup>[47,48]</sup>, 两者含量之和即为 NSC 含量。在测定枝条导水率后, 立即对枝条进行杀青处理, 以最大程度减少非结构性碳的流失。每个枝条导水率的测定时间控制在 20min 左右, 测量完成后, 迅速将样品放入烘箱中以  $105^\circ\text{C}$  加热 30min 以停止酶活性, 随后将烘箱温度调至  $65^\circ\text{C}$ , 继续烘干 48h 至恒重。烘至恒重的样品, 用球磨仪 (MM400, Retsch, Hann, Germany) 磨成粉状并装入自封袋中备用。

### 1.3.6 统计分析

使用双因素方差分析来分析不同月份和物种对枝条含水量、水力性状、非结构性碳影响的差异。通过单因素方差分析检验每个月物种间木材密度、导管结构和栓塞抗性的差异, 并通过 LSD 检验进行多重比较。采用回归分析分别建立水力性状与导管结构、栓塞抗性和非结构性碳之间的相关性。数据分析和作图均在 GraphPad Prism 中进行。使用 R 中的 randomForest 函数构建随机森林模型, 以 PLC 作为响应变量, 其他枝条性状作为预测变量, 使用 rf.significance 函数通过置换检验来评估模型的显著性, 使用 rfPermute 函数检验每个变量的重要性, 使用 ggplot2 和 tidyverse 包中的函数对变量重要性进行可视化。使用 R 中的结构方程模型 (SEM 模型) 来分析导管直径、枝条含水量、 $K_s$ 、P50、淀粉、可溶性糖和 NSC 对 PLC 的直接和间接影响, 并构建具体的路径图。

## 2 结果和分析

### 2.1 枝条木质部导水特征和栓塞抗性

相较于 1 月份, 本研究中 4 个林果树种的 8 个栽培品种枝条的  $K_s$  在 2 月份均显著下降, 从 2 月份到 3 月份,  $K_s$  又均显著上升 (图 2)。在冻融栓塞期 (1、2 月份), 恐龙蛋、味帝、红富士和王林 1 号的  $K_s$  均显著高于其它 4 个栽培品种; 其中, 在 2 月份吊干杏的  $K_s$  显著高于小白杏、温 185 和新新 2 号 (图 2)。在冻融栓塞恢复期 (3 月份) 不同栽培品种  $K_s$  的比较中, 红富士、王林 1 号、温 185 和新新 2 号的  $K_s$  显著高于恐龙蛋和味帝, 而恐龙蛋和味帝的  $K_s$  又显著高于吊干杏和小白杏 (图 2)。

相较于 1 月份, 本研究中的 8 个林果栽培品种枝条的 PLC 在 2 月份均显著上升, 从 2 月份到 3 月份, PLC 又均显著下降 (图 2)。在冻融栓塞期 (1、2 月份), 温 185 和新新 2 号的 PLC 显著高于其它 6 个林果栽培品种; 而在冻融栓塞恢复期 (3 月份), 恐龙蛋和味帝的 PLC 显著高于其他 6 个林果栽培品种, 其中, 吊干杏和小白杏的 PLC 又显著高于温 185 ( $27.58\% \pm 1.53\%$ ) 和新新 2 号 ( $29.28\% \pm 1.65\%$ )。

在 8 个栽培品种 P50 的比较中, 红富士、恐龙蛋和王林 1 号的 P50 显著低于其它 5 个林果栽培品种, 其中, 吊干杏和味帝显著低于温 185 和新新 2 号 (图 2)。在 8 个栽培品种 P88 的比较中, 红富士和王林 1 号的 P88 显著低于其它 6 个林果栽培品种, 恐龙蛋显著低于吊干杏、味帝、小白杏、新新 2 号和温 185, 吊干杏、味帝和小白杏显著低于新新 2 号和温 185 (图 2)。

### 2.2 枝条木质部导管特征

导管直径的分析结果显示, 温 185 ( $(32.79 \pm 0.46) \mu\text{m}$ ) 与新新 2 号 ( $(29.61 \pm 0.57) \mu\text{m}$ ) 的导管直径显著高于其他 6 个栽培品种 (图 3)。同时, 温 185 ( $(63 \pm 7.32) \mu\text{m}$ )、新新 2 号 ( $(55.87 \pm 2.64) \mu\text{m}$ ) 的水力直径也显著高于其他六种栽培品种 (图 3)。导管密度的分析表明, 温 185 ( $(128.3 \pm 8.05) \text{个}/\text{mm}^3$ ) 和新新 2 号 ( $(105.1 \pm 11.90) \text{个}/\text{mm}^3$ ) 的导管密度显著低于小白杏、味帝、红富士和王林 1 号 (图 3)。此外, 吊干杏的导管密度显著低于味帝和小白杏, 恐龙蛋的导管密度显著低于小白杏 (图 3)。在导管所占比例方面, 小白杏、温 185 和味帝

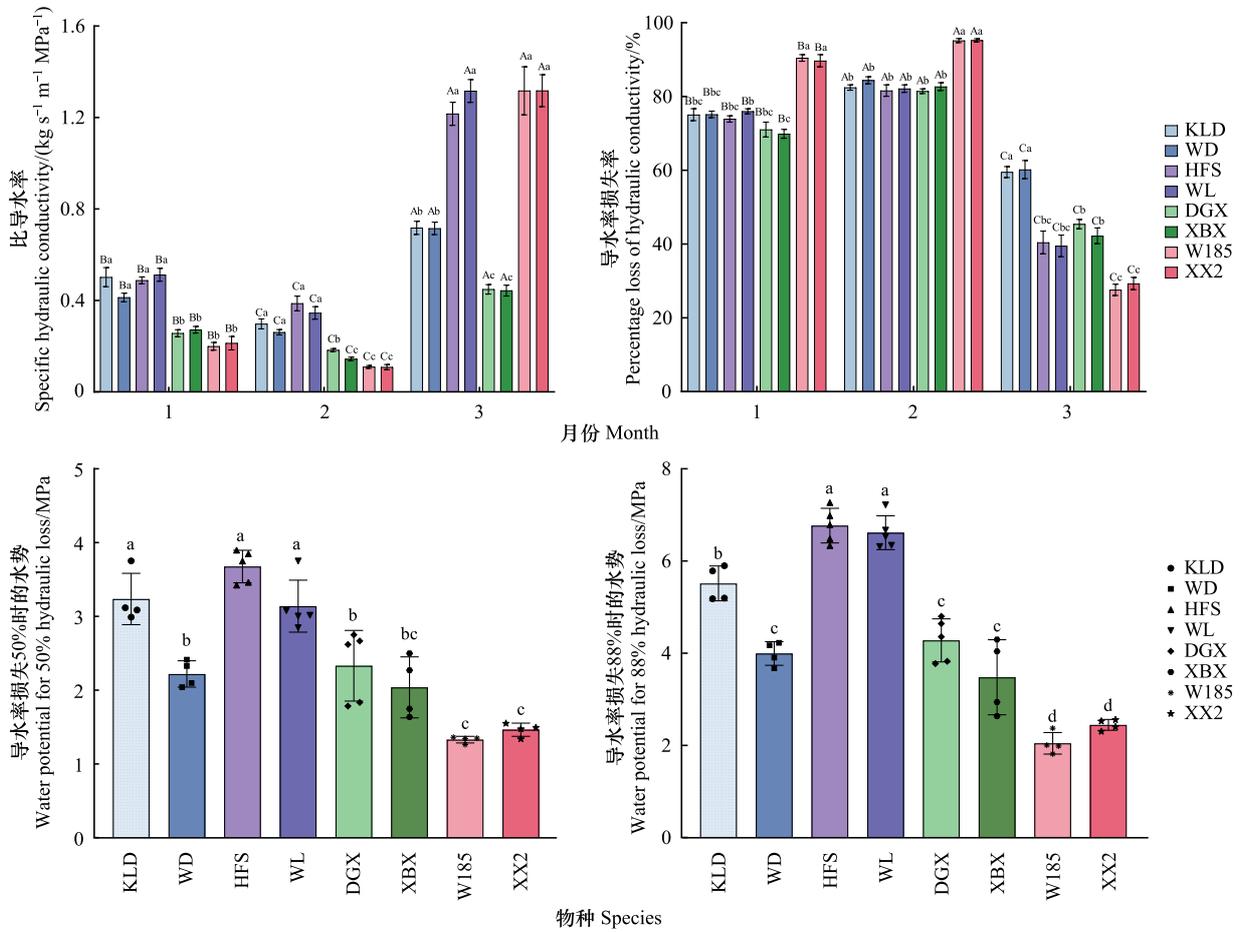


图2 枝条木质部的导水特征和栓塞抗性

Fig.2 Hydraulic characteristics and embolism resistance in branch xylem

图中数值为平均值±标准误,  $n=6$ ;不同大写字母表示同一物种在不同月份在  $P<0.05$  水平上差异显著;不同小写字母表示同一月份的不同物种在  $P<0.05$  水平上差异显著;W185:温 185 Wen 185;XX2:新新 2 号 Xin Xin 2 Hao;HFS:红富士 Hong Fu Shi;WL:王林 1 号 Wang Lin 1 Hao;DGX:吊干杏 Diao Gan Xing;XBX:小白杏 Xiao Bai Xing;KLD:恐龙蛋 Kong Long Dan;WD:味帝 Wei Di

显著大于吊干杏和恐龙蛋,排序为:小白杏>温 185>味帝>王林 1 号>红富士>新新 2 号>吊干杏>恐龙蛋(图 3)。木材密度的分析结果显示,吊干杏( $0.49\pm 0.029$ )  $\text{g}/\text{cm}^3$ 和小白杏( $0.49\pm 0.03$ )  $\text{g}/\text{cm}^3$ 的木材密度显著大于王林 1 号、味帝、恐龙蛋、温 185 和新新 2 号,其中,王林 1 号的木材密度又显著大于温 185;此外,红富士的木材密度显著大于恐龙蛋、新新 2 号 and 温 185(图 3)。厚度跨度比的分析结果显示,吊干杏的厚度跨度比( $1.52\pm 0.06$ )显著大于其他 7 个栽培品种;恐龙蛋( $0.79\pm 0.12$ )的厚度跨度比显著高于温 185、味帝、小白杏(图 3)。

### 2.3 枝条非结构性碳及含水量

从 1 月份到 2 月份,温 185 和新新 2 号的枝条淀粉含量无显著变化,而其他 6 个栽培品种的枝条淀粉含量均显著上升(图 4)。与此同时,所有 8 个栽培品种的枝条可溶性糖含量在 2 月份相较于 1 月份均显著下降(图 4)。从 2 月份到 3 月份,所有 8 个栽培品种的枝条淀粉含量均显著下降,而可溶性糖含量则表现出种间差异:恐龙蛋的可溶性糖含量显著下降,而红富士、王林 1 号和新新 2 号的可溶性糖含量显著上升(图 4)。此外,淀粉、可溶性糖、非结构性碳水化合物和枝条含水量均受到月份、物种两个因素及其交互作用的显著影响(表 2)。在枝条含水量方面,从 1 月份到 2 月份,除恐龙蛋、小白杏和新新 2 号外,其他 5 个栽培品种的枝条含水量显著下降,而从 2 月份到 3 月份,所有 8 个栽培品种的枝条含水量均显著上升(图 4)。

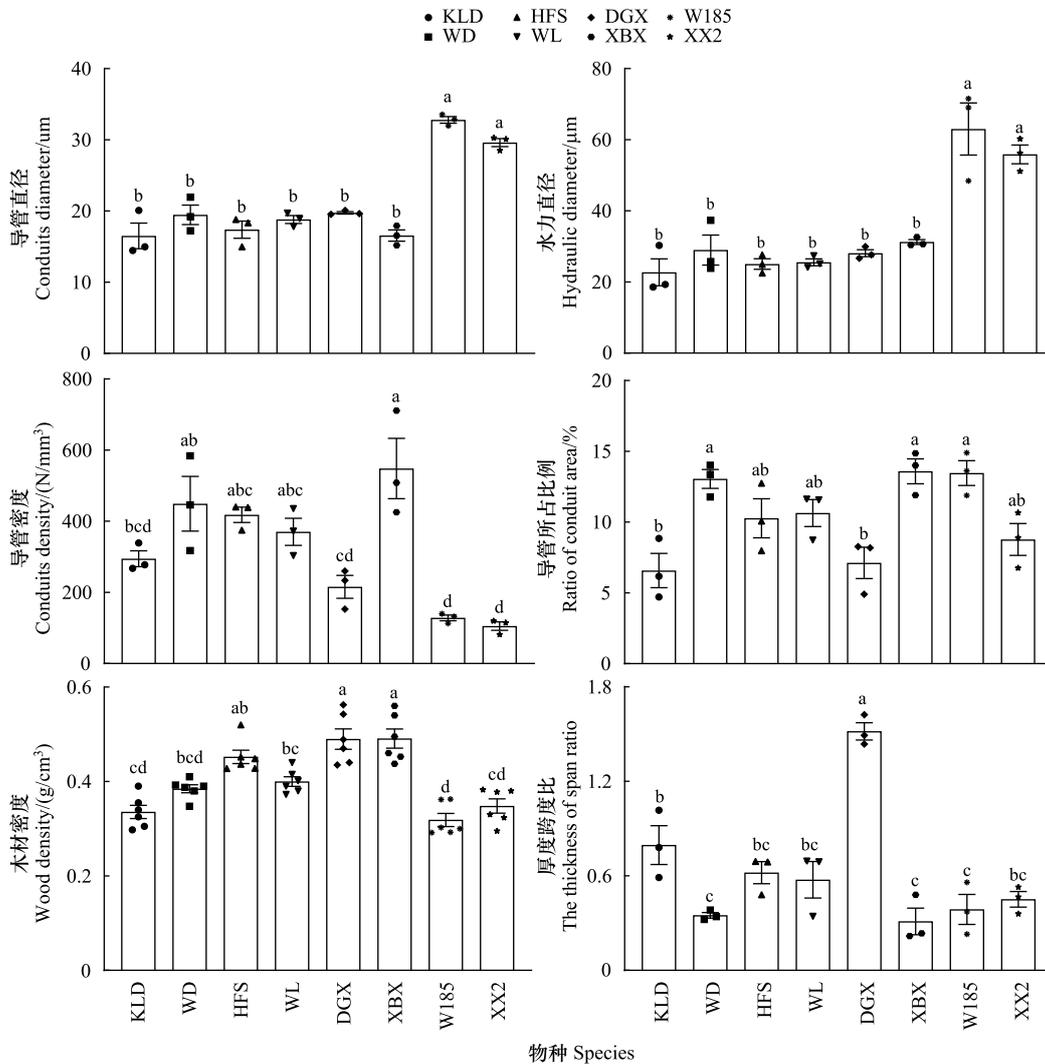


图3 木质部导管结构和机械强度图

Fig.3 Xylem conduit structure and mechanical strength

图中数值为平均值±标准误,  $n=3-6$ ; 不同小写字母表示在  $P<0.05$  水平上差异显著

表2 水力性状、非结构性碳水化合物和枝条含水量双因素方差分析

Table 2 Two-factor ANOVA for hydraulic traits, non-structural carbon and branch water content

性状 Traits	物种 Species	月份 Month	交互效应 Interaction
比导水率 Specific hydraulic conductivity	<0.01	<0.01	<0.01
导水率损失率 Percentage loss of hydraulic conductivity	<0.01	<0.01	<0.01
可溶性糖 Soluble sugar	<0.01	<0.01	<0.01
淀粉 Starch	<0.01	<0.01	<0.01
非结构性碳 Non-structural carbon	<0.01	<0.01	<0.01
枝条含水量 Water content of branches	<0.01	<0.01	<0.01

#### 2.4 枝条木质部水力特征与导管结构、生物物质的关系

综合8个栽培品种进行相关性分析发现, PLC 与水力直径呈显著正相关, 这意味着较大的水力直径可能导致更高的栓塞风险(图5)。与此同时, PLC 与  $K_s$  和导管密度呈显著负相关, 表明较高的  $K_s$  和导管密度可

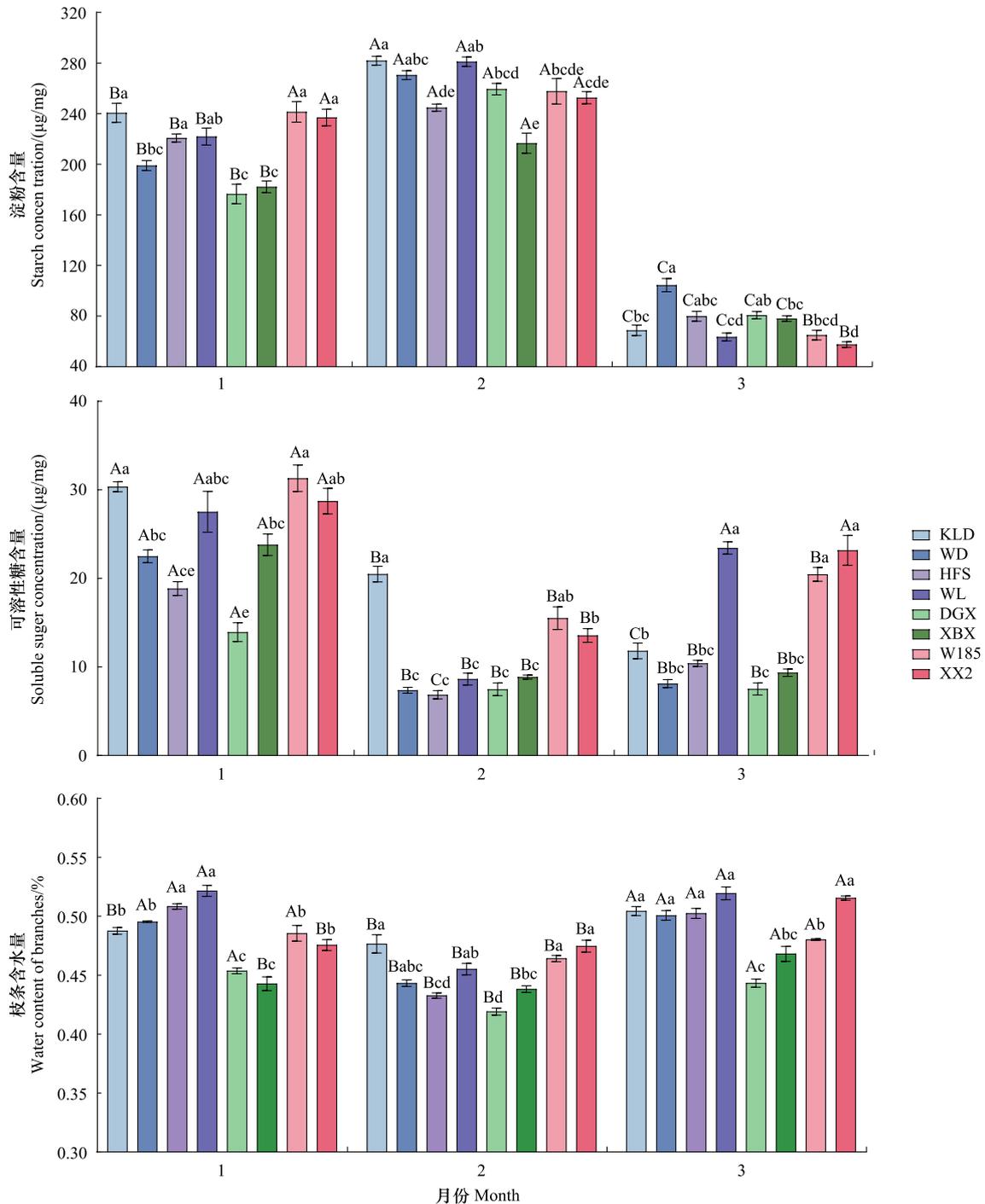


图4 枝条淀粉、可溶性糖含量和含水量在1—3月的变化趋势及品种间差异

Fig.4 Trends in branch starch, soluble sugar content, and water content from January to March and differences among cultivars

图中数值为平均值±标准误,  $n=6$ ; 不同大写字母表示同一物种在不同月份在  $P<0.05$  水平上差异显著; 不同小写字母表示同一月份的不同物种在  $P<0.05$  水平上差异显著

能有助于降低栓塞风险(图5)。此外, PLC与导管所占比例呈正相关, 但未达到显著性水平(图5)。进一步分析显示,  $K_s$ 与P50和P88呈显著负相关, 即随着 $K_s$ 增大木质部栓塞抗性逐渐增大(图6)。相反, PLC与P50和P88呈显著正相关, 说明木质部栓塞越严重, 其抵抗栓塞的能力就越弱(图6)。综合4个林果树种的8个栽培品种枝条在1月、2月和3月份的淀粉和可溶性糖含量与 $K_s$ 和PLC进行相关性分析发现, 在1月份,

PLC 与可溶性糖和可溶性糖均呈显著正相关(图 7)。此外,在 3 月份,  $K_s$  与可溶性糖呈显著正相关(图 7)。

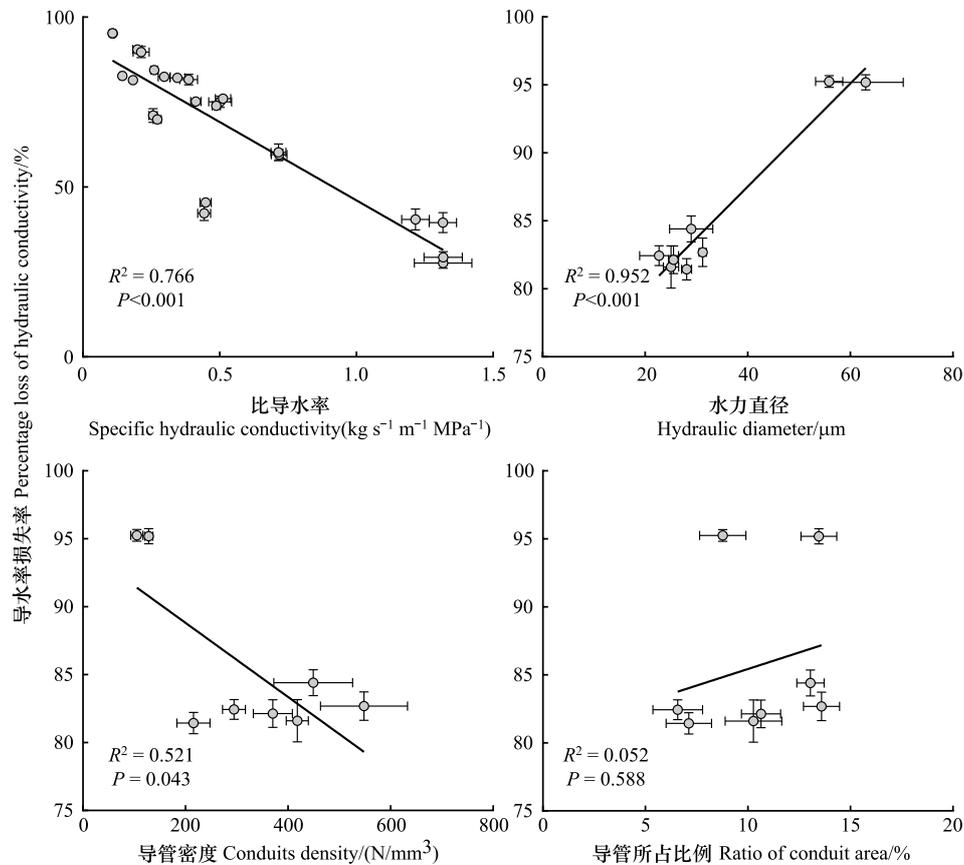


图 5 木质部导管结构与水力特征的相关关系

Fig.5 The relationships between xylem anatomical structure and hydraulic characteristics

在冻融栓塞期,各枝条性状包括,淀粉含量、P50、导管直径、P88、水力直径、木材密度、导管密度和 NSC 对 PLC 具有显著影响,意味着它们在预测水力失效方面起着关键作用(图 8)。其中,淀粉含量对 PLC 有显著的直接效应,总效应值为 0.63;导管直径对 PLC 有显著的间接效应,间接效应值为 0.53,总效应值为 0.88(图 8)。导管直径对 P50、 $K_s$  有显著的直接效应,效应值分别为 0.77、-0.6,淀粉对 NSC 有显著的直接效应,效应值为 0.82(图 8)。在冻融栓塞恢复期,各枝条性状对 PLC 的影响发生了显著变化(图 9)。其中, $K_s$  对 PLC 的影响是显著的,意味着它在植物枝条水力恢复期间方面起着关键作用。此外,导管直径对 P50 有显著的直接效应,效应值为 -0.77;枝条含水量和 P50 对比导水率均有显著的直接效应,效应值分别为 0.79、-0.82(图 9)。

### 3 讨论

#### 3.1 冻融周期水力性状变化及其和导管结构的关系

植物枝条木质部导水能力因物种和环境而异,本研究中  $K_s$  和 PLC 受月份、物种两个因素及其交互作用影响显著(表 2)。与 1 月份相比,2 月份 8 个栽培品种的  $K_s$  值显著下降,PLC 值显著上升(图 2),这可能与冬季低温导致的水分胁迫和休眠期间植物生理活动的减缓有关<sup>[49-50]</sup>。在品种间的比较中,1 月和 2 月份,恐龙蛋、味帝、红富士和王林 1 号的  $K_s$  值显著高于其他品种(图 2),这可能反映了这些品种一年生枝条在冬季冻融循环期维持了较高的水分传导能力或更好的耐寒性;而温 185 和新新 2 号在冻融期导度损失高达 90%,预示着枝条无法从冻融栓塞中恢复(图 2),这可能也是核桃一年生枝条有较高的抽干死亡率的原因<sup>[51]</sup>。相较于其他林果树种,作为半环孔材的核桃树,拥有更高的导管直径(图 3),这可能是其在冬季更容易受到栓塞的影

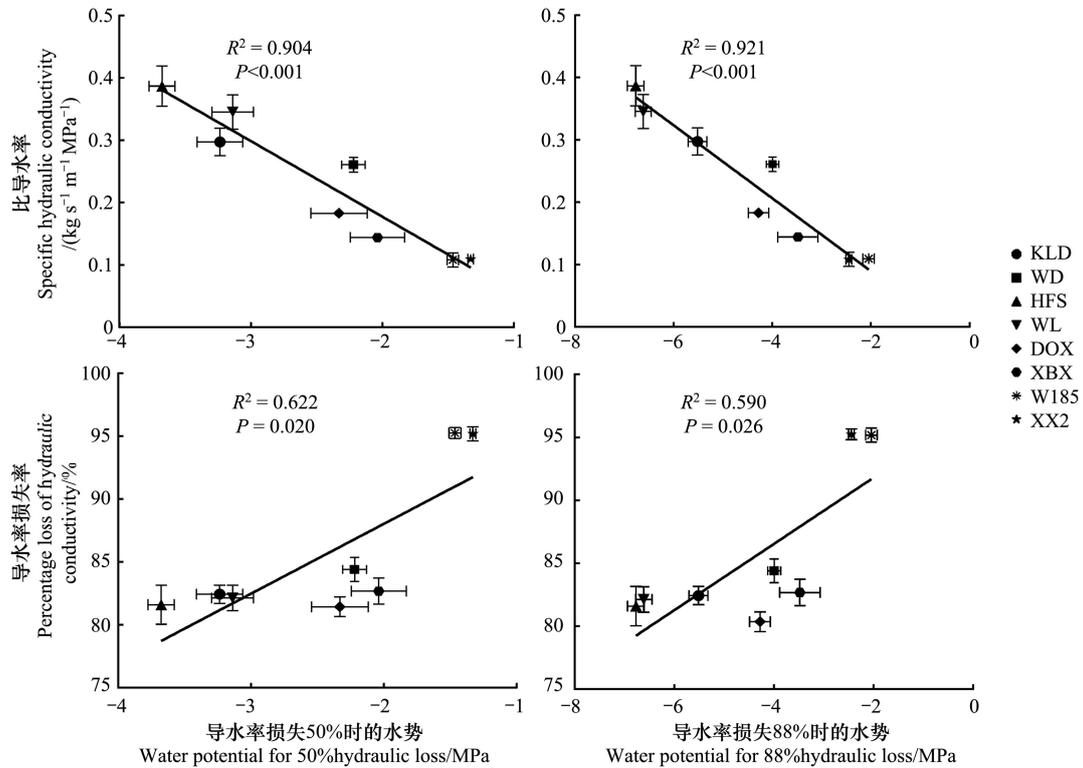


图 6 冻融栓塞期木质部栓塞抗性与水力特征的相关关系

Fig.6 The relationships between xylem embolism resistance and hydraulic characteristic during freeze-thaw embolism period

响的原因<sup>[52-53]</sup>。在3月底,温185和新新2号的PLC显著低于其它6个栽培品种(图2),这意味着它们具有较强的栓塞修复能力,这可能是由于其可以通过产生根压、茎压等一系列修复机制来恢复受损组织的功能<sup>[54-55]</sup>。

植物导管是木质部水力运输的主要通道,其结构和功能可以反映植物生长过程中经历的环境变化,对植物在冻融周期中的生存策略有重要影响<sup>[45,56]</sup>。本研究中,冻融胁迫引起的栓塞与导管直径呈显著正相关,即大尺寸的导管容易更受到栓塞影响(图5)。这可能是因为,在冻融周期中,较窄的导管中形成的气泡更小,且当树液解冻时,小气泡更容易重新溶解到水中<sup>[52,57]</sup>。同时,较窄的导管与较低冰核温度相关联,这意味着水在这些导管中更不易冻结,较低的冰点减少了冰的形成,从而减少了因冰晶生长导致的导管损伤和栓塞<sup>[26,58]</sup>。此外,在较窄的导管中,纹孔膜的结构可能更为致密,有助于防止气体在导管间的扩散,从而减少栓塞的产生<sup>[59-60]</sup>。本研究中,冻融胁迫引起的栓塞与P50和P88均呈显著正相关,即木质部栓塞越严重,其抵抗栓塞的能力就越弱(图6)。由此可见,红富士、王林1号和恐龙蛋具有较强的抗冻融栓塞能力,而温185和新新2号抗冻融栓塞能力较弱(图2)。有研究表明,P50对PLC有主要和直接的影响,其次是导管直径<sup>[36]</sup>。本研究中,在冻融栓塞期,导管直径对PLC有显著的直接影响,且导管直径可以通过影响P50和K<sub>s</sub>间接影响PLC(图8)。综上结果表明,在冻融周期中,具有较窄导管直径和较小栓塞脆弱性的树木具有较高的水力安全性<sup>[36]</sup>。

木质部的效率-安全权衡往往会反映为组织水平的高效输水和低栓塞抗性的权衡<sup>[61]</sup>,即水分运输效率高的物种易发生栓塞安全性低;而水分运输效率低的物种则栓塞抗性高<sup>[12]</sup>。在许多研究中,效率-安全权衡并不总是存在<sup>[62-63]</sup>,约75%的研究发现效率和安全性之间的相关性并不显著<sup>[68]</sup>。本研究中,温185和新新2号的安全和效率均处于低范畴,且跨物种水平上8个林果栽培树种随着K<sub>s</sub>减小木质部栓塞抗性逐渐减小,即木质部不存在效率-安全权衡(图6)。一项全球荟萃分析也发现,低效率低安全的物种普遍存在,且通过其他

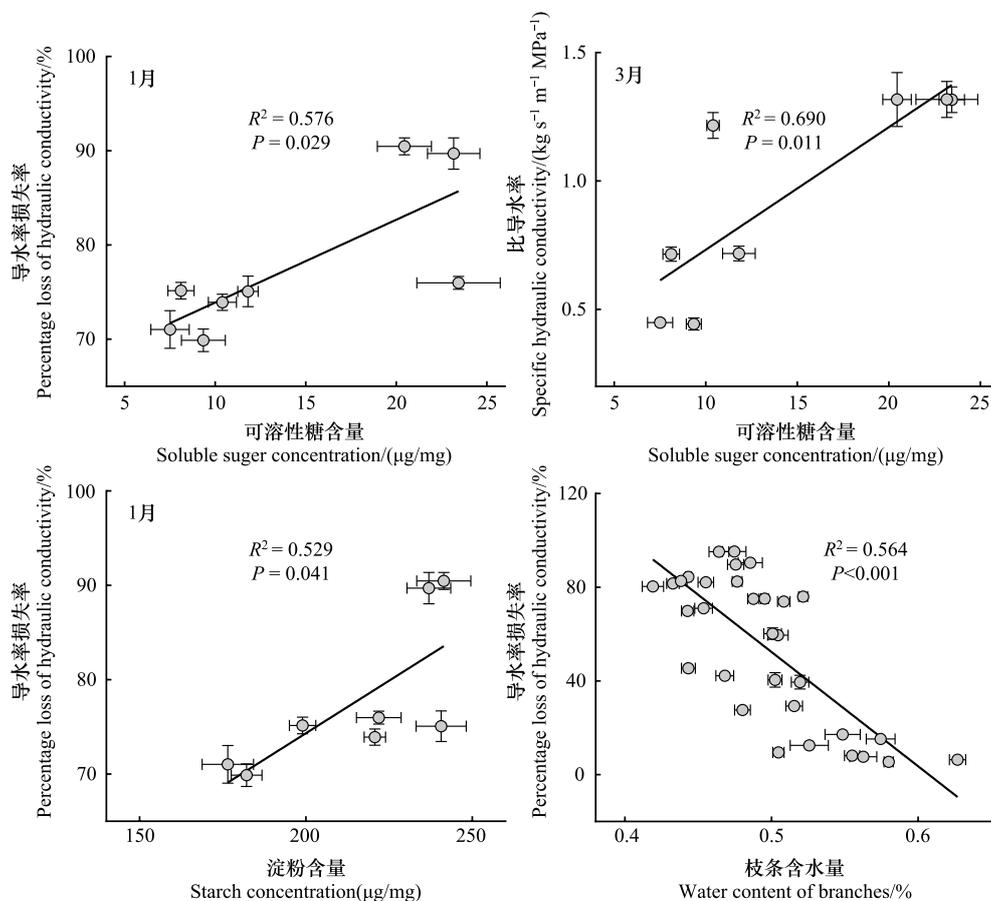


图 7 枝条木质部水力特征与非结构性碳水化合物组分和含水量相关关系

Fig.7 Relationships between xylem hydraulic traits and nonstructural carbohydrate fractions and branch water content

木质部性状或气候变量都不能解释这一现象<sup>[64]</sup>。跨物种水平的水力效率-安全解耦可能是受研究尺度的影响,例如方菁等<sup>[11]</sup>在被子植物种内研究中发现效率-安全解耦现象,认为可能是同一生境的比导水率和栓塞抗性变化范围较小,掩盖了其中的权衡。Martínez-Vilalta 等<sup>[65]</sup>利用负幂曲线拟合导水率和栓塞抗性关系,证实了 9 种木本植物种间效率-安全权衡关系的存在,但同时也揭示仅当研究物种的比导水率和栓塞抗性处于曲线中心处或变化范围相对较大时,权衡关系才会显著。相较于生长在相同生境、存在系统发育相关的类群或种内研究<sup>[14,66]</sup>,针对不同生境植物的种间研究<sup>[67]</sup>,更可能出现效率-安全权衡关系。

### 3.2 非结构性碳在冻融周期水力功能变化中的作用

NSC 含量的动态变化具有明显的季节动态,从秋季到冬季,NSC 大幅度上升且组分间发生变化,淀粉浓度下降伴随着可溶性糖浓度上升,以帮助树木抵御寒冷<sup>[68,69]</sup>。有研究表明,淀粉在发生冻融循环事件之前就已经水解成可溶性糖<sup>[36]</sup>。可溶性糖的增加,通过产生渗透梯度降低冰的成核温度,以阻止木质部薄壁细胞中冰的形成<sup>[70-71]</sup>。本研究中,从 1 月到 2 月份,8 个栽培品种的可溶性糖含量均显著下降(图 4),鉴于休眠期植物除维持呼吸代谢,无其它消耗,可溶性糖含量的大幅度降低可能被用来预防冻融循环诱导产生导管栓塞<sup>[54,72]</sup>。尽管 1 月至 2 月可溶性糖含量下降可能用于预防栓塞,但 2 月份的 PLC 仍最大,这可能与多种因素相关。首先,2 月极端低温可能导致导管内冰晶大量形成,引发严重栓塞,即使可溶性糖含量较高,也无法完全抵消其损伤。其次,冻融交替发生的频率较高,加剧了栓塞程度(图 1)。此外,木质部栓塞的形成不仅受可溶性糖浓度影响,还与木质部结构脆弱性、细胞内水分状态等其他生理因素相关。1 月份 PLC 与可溶性糖和淀粉显著正相关(图 7),表明低温初期其积累可能增加栓塞风险。相较于 2 月份,3 月份 8 个栽培品种的淀粉

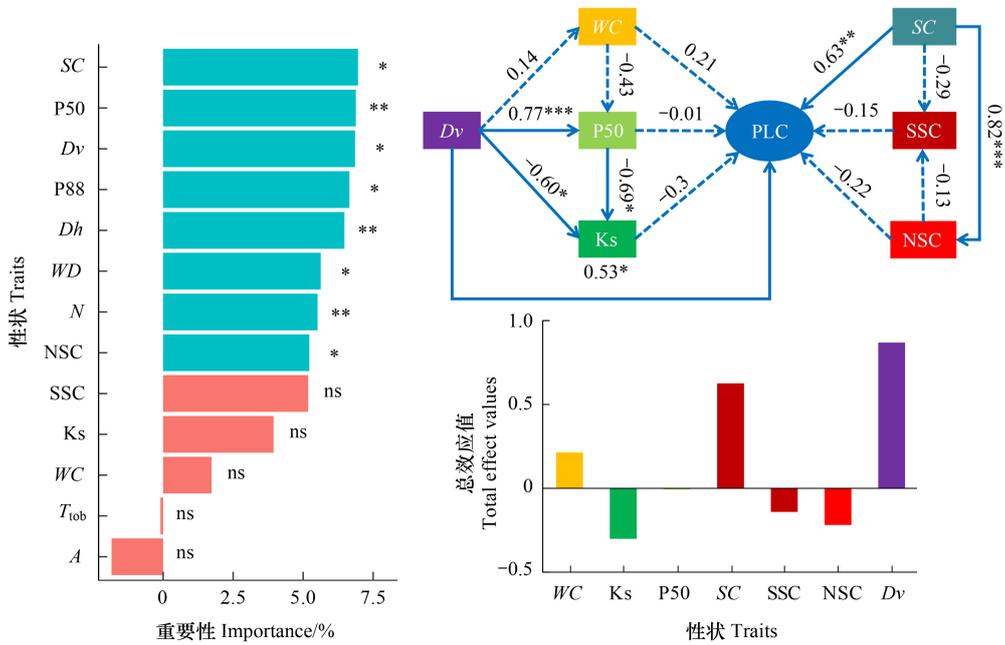


图 8 冻融栓塞期枝条性状对 PLC 直接和间接影响的结构方程模型

Fig.8 Structural equation modelling of direct and indirect effects of branch traits on PLC during freeze-thaw cycles

\*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.001$ , \*\*\*  $P < 0.005$ , ns 不显著。Ks:比导水率 Specific hydraulic conductivity; PLC:导水率损失率 Hydraulic conductivity loss rate; P50:导水率损失 50% 对应的水势 Xylem water potential at 50% loss of hydraulic conductivity; P88:导水率损失 88% 对应的水势 Xylem water potential at 88% loss of hydraulic conductivity; Dv:导管直径 Conduit diameter; Dh:水力直径 Hydraulic diameter; N:导管密度 Conduit density; A:导管面积所占比例 Ratio of conduit area; WD:木材密度 Wood density; T<sub>lob</sub>:厚度跨度比 Thickness of span ratio; SC:淀粉含量 Starch concentration; SSC:可溶性糖含量 Soluble sugar concentration; NSC:非结构性碳 Non-structure carbohydrate; WC:枝条含水量 Water content of branches

含量普遍下降,而可溶性糖含量没有太大变化(图 4),可能是因为随着温度回升,植物会分解储存的淀粉,将其转化为可溶性糖,以支持芽膨大、新叶生长、开花等生长活动<sup>[73-74]</sup>。

目前有研究表明,植物能够在水分运输障碍时通过韧皮部或薄壁组织细胞中 NSC 的水解进行栓塞修复<sup>[75]</sup>,可见,NSC 在栓塞修复过程中可能起到关键作用。本研究中,在 3 月份,Ks 与可溶性糖含量呈显著正相关(图 7),表明在栽培品种水力恢复过程阶段,可溶性糖起到了关键性的作用。有研究表明,在水力恢复阶段,可溶性糖引发栓塞信号的同时,还可以通过渗透调节作用,使水从木质部薄壁细胞移向栓塞部位,在管壁上形成水滴<sup>[76]</sup>。当液滴逐渐聚集变多时,“再冲水”导管内压力增加,促使气体变成微小气泡而消散,或通过纹孔进入细胞间隙<sup>[77]</sup>。随着再冲水导管内的溶质浓度降低到栓塞前水平时,栓塞信号关闭,再冲水过程完成,水力隔离解除<sup>[78]</sup>。相较于 2 月份,3 月份枝条含水量的增加与 Ks 提高和 PLC 的降低同时发生(图 2、图 4),此外,在冻融栓塞恢复期,枝条含水量对 Ks 有显著的直接影响(图 9),这表明枝条的水分状态对于树木水力系统的恢复至关重要<sup>[35]</sup>。水分的增加可能有助于减少木质部的张力,从而减少栓塞的风险,有研究表明,水通道蛋白的上调与茎木质部的栓塞修复具有一致性<sup>[79]</sup>。本研究中,8 个栽培品种的枝条含水量与 PLC 呈显著负相关(图 7),与 Earles 等人<sup>[49]</sup>的研究一致,进一步证实了水分在植物水力恢复过程的作用<sup>[35]</sup>。

### 4 结论

本研究果表明:(1)频发的冻融循环事件显著影响了温带落叶特色林果树种枝条的水力性状,造成导水率不同程度的损失;(2)在冻融周期中,具有较窄导管直径和较小栓塞脆弱性的树木具有较高的水力安全性,导管结构特征在决定不同栽培种抵御冻融胁迫的能力上起到了关键作用;(3)冻融循环期间,8 个栽培种的水

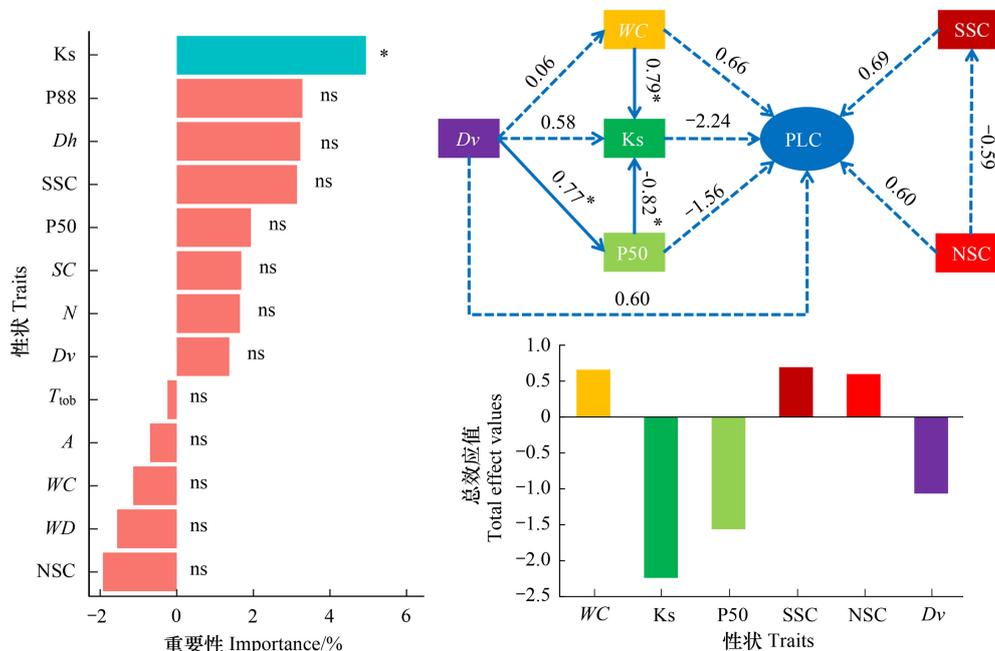


图9 冻融恢复期枝条性状对 PLC 直接和间接影响的结构方程模型

Fig.9 Structural equation modelling of direct and indirect effects of branch traits on PLC during recovery from freeze-thaw cycles

\*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.001$ , \*\*\*  $P < 0.005$ , ns 不显著

力效率 and 安全性之间并不存在权衡关系;4) NSC 和枝条含水量在其水力系统恢复过程中起到了关键性作用,不同栽培种在栓塞恢复过程中表现出差异,其中温 185 和新新 2 号栓塞修复能力最强;在冻融栓塞期和栓塞恢复期,对 PLC 起作用的因素及其效应并不相同,需要今后进一步深入探讨。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Niu C Y, Meinzer F C, Hao G Y. Divergence in strategies for coping with winter embolism among co-occurring temperate tree species; the role of positive xylem pressure, wood type and tree stature. *Functional Ecology*, 2017, 31(8): 1550-1560.
- [ 2 ] Zanne A E, Tank D C, Cornwell W K, Eastman J M, Smith S A, FitzJohn R G, McGlenn D J, O'Meara B C, Moles A T, Reich P B, Royer D L, Soltis D E, Stevens P F, Westoby M, Wright I J, Aarssen L, Bertin R I, Calaminus A, Govaerts R, Hemmings F, Leishman M R, Oleksyn J, Soltis P S, Swenson N G, Warman L, Beaulieu J M. Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, 2014, 506(7486): 89-92.
- [ 3 ] Zhang W, Feng F, Tyree M T. Seasonality of cavitation and frost fatigue in *Acer mono* Maxim. *Plant, Cell & Environment*, 2018, 41(6): 1278-1286.
- [ 4 ] Lemoine D, Granier A, Cochard H. Mechanism of freeze-induced embolism in *Fagus sylvatica* L. *Trees*, 1999, 13(4): 206-210.
- [ 5 ] Pittermann J, Sperry J S. Analysis of freeze-thaw embolism in conifers. The interaction between cavitation pressure and tracheid size. *Plant Physiology*, 2006, 140(1): 374-382.
- [ 6 ] Bowling D R, Logan B A, Hufkens K, Aubrecht D M, Richardson A D, Burns S P, Anderegg W R L, Blanken P D, Eiriksson D P. Limitations to winter and spring photosynthesis of a Rocky Mountain subalpine forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, 252: 241-255.
- [ 7 ] Yin X H, Sterck F, Hao G Y. Divergent hydraulic strategies to cope with freezing in co-occurring temperate tree species with special reference to root and stem pressure generation. *New Phytologist*, 2018, 219(2): 530-541.
- [ 8 ] Feng F, Ding F, Tyree M T. Investigations concerning cavitation and frost fatigue in clonal 84K poplar using high-resolution cavitron measurements. *Plant Physiology*, 2015, 168(1): 144-155.
- [ 9 ] Choat B, Medek D E, Stuart S A, Pasquet-Kok J, Egerton J J G, Salari H, Sack L, Ball M C. Xylem traits mediate a trade-off between resistance to freeze-thaw-induced embolism and photosynthetic capacity in overwintering evergreens. *The New Phytologist*, 2011, 191(4): 996-1005.
- [ 10 ] 陆世通, 陈森, 李彦, 王忠媛, 潘天天, 叶琳峰, 谢江波. 罗汉松科 3 种植物茎和根木质部水分运输、解剖结构与机械强度之间的关系。

- 植物生态学报, 2021, 45(6): 659-669.
- [11] 方菁, 叶琳峰, 陈森, 陆世通, 潘天天, 谢江波, 李彦, 王忠媛. 自然和人工生境被子植物枝木质部结构与功能差异. 植物生态学报, 2021, 45(6): 650-658.
- [12] Hacke U G, Spicer R, Schreiber S G, Plavcová L. An ecophysiological and developmental perspective on variation in vessel diameter. *Plant, Cell & Environment*, 2017, 40(6): 831-845.
- [13] Davis S D, Sperry J S, Hacke U G. The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freezing. *American Journal of Botany*, 1999, 86(10): 1367-1372.
- [14] Schuldt B, Knutzen F, Delzon S, Jansen S, Müller-Haubold H, Burlett R, Clough Y, Leuschner C. How adaptable is the hydraulic system of European beech in the face of climate change-related precipitation reduction? *New Phytologist*, 2016, 210(2): 443-458.
- [15] Schumann K, Leuschner C, Schuldt B. Xylem hydraulic safety and efficiency in relation to leaf and wood traits in three temperate *Acer* species differing in habitat preferences. *Trees*, 2019, 33(5): 1475-1490.
- [16] Schulte P J, Hacke U G, Schoonmaker A L. Pit membrane structure is highly variable and accounts for a major resistance to water flow through tracheid pits in stems and roots of two boreal conifer species. *The New Phytologist*, 2015, 208(1): 102-113.
- [17] Lachenbruch B, McCulloh K A. Traits, properties, and performance: how woody plants combine hydraulic and mechanical functions in a cell, tissue, or whole plant. *The New Phytologist*, 2014, 204(4): 747-764.
- [18] Jacobsen A L, Ewers F W, Brandon Pratt R, Paddock W A 3rd, Davis S D. Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? *Plant Physiology*, 2005, 139(1): 546-556.
- [19] Yasue K, Funada R, Kobayashi O, Ohtani J. The effects of tracheid dimensions on variations in maximum density of *Picea glehnii* and relationships to climatic factors. *Trees*, 2000, 14(4): 223-229.
- [20] Hacke U G, Sperry J S, Pockman W T, Davis S D, McCulloh K A. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 2001, 126(4): 457-461.
- [21] Kozłowski T T. Carbohydrate sources and sinks in woody plants. *Botanical Review*, 1992, 58(2): 107-222.
- [22] Dietze M C, Sala A N, Carbone M S, Czimczik C I, Mantooth J A, Richardson A D, Vargas R. Nonstructural carbon in woody plants. *Annual Review of Plant Biology*, 2014, 65: 667-687.
- [23] Hartmann H, Trumbore S. Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees—from what we can measure to what we want to know. *New Phytologist*, 2016, 211(2): 386-403.
- [24] 张海燕, 王传宽, 王兴昌. 温带 12 个树种新老树枝非结构性碳水化合物浓度比较. 生态学报, 2013, 33(18): 5675-5685.
- [25] Furze M E, Huggert B A, Aubrecht D M, Stolz C D, Carbone M S, Richardson A D. Whole-tree nonstructural carbohydrate storage and seasonal dynamics in five temperate species. *The New Phytologist*, 2019, 221(3): 1466-1477.
- [26] Lintunen A, Hölttä T, Kulmala M. Anatomical regulation of ice nucleation and cavitation helps trees to survive freezing and drought stress. *Scientific Reports*, 2013, 3: 2031.
- [27] Arias N S, Bucci S J, Scholz F G. Freezing avoidance by supercooling in *Olea europaea* cultivars: the role of apoplastic water, solute content and cell wall rigidity. *Plant, Cell & Environment*, 2015, 38(10): 2061-2070.
- [28] Ogasa M Y, Taneda H, Ooeda H, Ohtsuka A, Maruta E. Repair of severe winter xylem embolism supports summer water transport and carbon gain in flagged crowns of the subalpine conifer *Abies veitchii*. *Tree Physiology*, 2019, 39(10): 1725-1735.
- [29] 孙永梅, 刘丽杰, 冯明芳, 王军虹, 苍晶, 李速, 包雨卓, 王秀田. 植物在低温胁迫下的糖代谢研究进展. 东北农业大学学报, 2015, 46(7): 95-102, 108.
- [30] Morin X, Améglio T, Ahas R, Kurz-Besson C, Lanta V, Lebourgeois F, Miglietta F, Chuine I. Variation in cold hardiness and carbohydrate concentration from dormancy induction to bud burst among provenances of three European oak species. *Tree Physiology*, 2007, 27(6): 817-825.
- [31] Wang A Y, Han S J, Zhang J H, Wang M, Yin X H, Fang L D, Yang D, Hao G Y. The interaction between nonstructural carbohydrate reserves and xylem hydraulics in Korean pine trees across an altitudinal gradient. *Tree Physiology*, 2018, 38(12): 1792-1804.
- [32] Mayr S, Charra-Vaskou K. Winter at the alpine timberline causes complex within-tree patterns of water potential and embolism in *Picea abies*. *Physiologia Plantarum*, 2007, 131(1): 131-139.
- [33] Salleo S, Trifilò P, Esposito S, Nardini A, Lo Gullo M A. Starch-to-sugar conversion in wood parenchyma of field-growing *Laurus nobilis* plants: a component of the signal pathway for embolism repair? *Functional Plant Biology*, 2009, 36(9): 815-825.
- [34] Nardini A, Lo Gullo M A, Salleo S. Refilling embolized xylem conduits: is it a matter of phloem unloading? *Plant Science*, 2011, 180(4): 604-611.
- [35] Mayr S, Schmid P, Laur J, Rosner S, Charra-Vaskou K, Dämon B, Hacke U G. Uptake of water via branches helps timberline conifers refill embolized xylem in late winter. *Plant Physiology*, 2014, 164(4): 1731-1740.

- [36] Li Z M, Luo D D, Ibrahim M M, Hou E Q, Wang C K. Adaptive strategies to freeze-thaw cycles in branch hydraulics of tree species coexisting in a temperate forest. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2024, 206: 108223.
- [37] Ilniyaz O, Du Q Y, Kurban A, Kasimu A, Azadi H. An explanatory spatio-temporal pattern analysis of the fruit industry in Xinjiang, China, between 1988 and 2017. *Transactions in GIS*, 2022, 26(5): 2383-2409.
- [38] 徐功勋, 周佳, 吕德国, 秦嗣军. 4个苹果品种的抗寒性评价. *果树学报*, 2023, 40(4): 669-679.
- [39] Manasa S L, Panigrahy M, Panigrahi K C S, Rout G R. Overview of cold stress regulation in plants. *The Botanical Review*, 2022, 88(3): 359-387.
- [40] Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis S L, Swenson N G, Zanne A E. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 2009, 12(4): 351-366.
- [41] Awad H, Barigah T, Badel E, Cochard H, Herbette S. Poplar vulnerability to xylem cavitation acclimates to drier soil conditions. *Physiologia Plantarum*, 2010, 139(3): 280-288.
- [42] 孙逸翔, 张静, 周晓兵, 陶冶, 张元明. 伊犁河谷退化野果林中新疆野苹果茎的水力结构. *应用生态学报*, 2020, 31(10): 3340-3348.
- [43] Rosner S, Klein A, Wimmer R, Karlsson B. Extraction of features from ultrasound acoustic emissions: a tool to assess the hydraulic vulnerability of Norway spruce trunkwood? *The New Phytologist*, 2006, 171(1): 105-116.
- [44] Duursma R, Choat B. Fitplc-an R package to fit hydraulic vulnerability curves. *Journal of Plant Hydraulics*, 2017, 4: e002.
- [45] Sperry J S, Hacke U G, Pittermann J. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *American Journal of Botany*, 2006, 93(10): 1490-1500.
- [46] Sperry J S, Nichols K L, Sullivan J E M, Eastlack S E. Xylem embolism in ring-porous, diffuse-porous, and coniferous trees of northern Utah and interior Alaska. *Ecology*, 1994, 75(6): 1736-1752.
- [47] Buysse J, Merckx R. An improved colorimetric method to quantify sugar content of plant tissue. *Journal of Experimental Botany*, 1993, 44(10): 1627-1629.
- [48] 于丽敏, 王传宽, 王兴昌. 三种温带树种非结构性碳水化合物的分配. *植物生态学报*, 2011, 35(12): 1245-1255.
- [49] Mason Earles J, Stevens J T, Sperling O, Orozco J, North M P, Zwieniecki M A. Extreme mid-winter drought weakens tree hydraulic-carbohydrate systems and slows growth. *New Phytologist*, 2018, 219(1): 89-97.
- [50] Tomasella M, Petrucci E, Petruzzellis F, Nardini A, Casolo V. The possible role of non-structural carbohydrates in the regulation of tree hydraulics. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 21(1): 144.
- [51] 阿力木·阿木提. 温 185 和新新 2 号早实核桃结果枝抽干和抗寒性差异分析[D]. 阿拉尔:塔里木大学, 2017.
- [52] Venturas M D, Sperry J S, Hacke U G. Plant xylem hydraulics: What we understand, current research, and future challenges. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2017, 59(6): 356-389.
- [53] Jacobsen A L, Valdovinos-Ayala J, Brandon Pratt R. Functional lifespans of xylem vessels: development, hydraulic function, and post-function of vessels in several species of woody plants. *American Journal of Botany*, 2018, 105(2): 142-150.
- [54] Améglio T, Ewers F W, Cochard H, Martignac M, Vandame M, Bodet C, Cruiziat P. Winter stem xylem pressure in walnut trees: effects of carbohydrates, cooling and freezing. *Tree Physiology*, 2001, 21(6): 387-394.
- [55] Améglio T, Bodet C, Lacoite A, Cochard H. Winter embolism, mechanisms of xylem hydraulic conductivity recovery and springtime growth patterns in walnut and peach trees. *Tree Physiology*, 2002, 22(17): 1211-1220.
- [56] Fonti P, von Arx G, García-González I, Eilmann B, Sass-Klaassen U, Gärtner H, Eckstein D. Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *The New Phytologist*, 2010, 185(1): 42-53.
- [57] Pittermann J, Sperry J S. Analysis of freeze-thaw embolism in conifers. The interaction between cavitation pressure and tracheid size. *Plant Physiology*, 2006, 140(1): 374-382.
- [58] Zhang Y J, Bucci S J, Arias N S, Scholz F G, Hao G Y, Cao K F, Goldstein G. Freezing resistance in Patagonian woody shrubs: the role of cell wall elasticity and stem vessel size. *Tree Physiology*, 2016, 36(8): 1007-1018.
- [59] Choat B, Cobb A R, Jansen S. Structure and function of bordered pits: new discoveries and impacts on whole-plant hydraulic function. *The New Phytologist*, 2008, 177(3): 608-626.
- [60] Choat B, Pittermann J. New insights into bordered pit structure and cavitation resistance in angiosperms and conifers. *New Phytologist*, 2009, 182(3): 557-560.
- [61] Hacke U G, Sperry J S, Wheeler J K, Castro L. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology*, 2006, 26(6): 689-701.
- [62] Fichot R, Barigah T S, Chamailard S, LE Thiec D, Laurans F, Cochard H, Brignolas F. Common trade-offs between xylem resistance to cavitation and other physiological traits do not hold among unrelated *Populus deltoides* × *Populus nigra* hybrids. *Plant, Cell & Environment*, 2010, 33(9):

1553-1568.

- [63] 叶琳峰. 天目山典型树种木质部解剖结构效率与安全权衡[D]. 杭州:浙江农林大学, 2021.
- [64] Gleason S M, Westoby M, Jansen S, Choat B, Hacke U G, Pratt R B, Bhaskar R, Brodribb T J, Bucci S J, Cao K F, Cochard H, Delzon S, Domec J C, Fan Z X, Feild T S, Jacobsen A L, Johnson D M, Lens F, Maherali H, Martínez-Vilalta J, Mayr S, McCulloh K A, Mencuccini M, Mitchell P J, Morris H, Nardini A, Pittermann J, Plavcová L, Schreiber S G, Sperry J S, Wright I J, Zanne A E. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytologist*, 2016, 209(1): 123-136.
- [65] Martínez-Vilalta J, Prat E, Oliveras I, Piñol J. Xylem hydraulic properties of roots and stems of nine Mediterranean woody species. *Oecologia*, 2002, 133(1): 19-29.
- [66] Hajek P, Kurjak D, von Wühlisch G, Delzon S, Schuldt B. Intraspecific variation in wood anatomical, hydraulic, and foliar traits in ten European beech provenances differing in growth yield. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 791.
- [67] Tissier J, Lambs L, Peltier J P, Marigo G. Relationships between hydraulic traits and habitat preference for six *Acer* species occurring in the French Alps. *Annals of Forest Science*, 2004, 61(1): 81-86.
- [68] Walters M B, Reich P B. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *New Phytologist*, 1999, 143(1): 143-154.
- [69] Barbaroux C, Bréda N. Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. *Tree Physiology*, 2002, 22(17): 1201-1210.
- [70] Jacobsen S E, Monteros C, Corcuera L J, Bravo L A, Christiansen J L, Mujica A. Frost resistance mechanisms in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *European Journal of Agronomy*, 2007, 26(4): 471-475.
- [71] Hoermiller I I, Ruschhaupt M, Heyer A G. Mechanisms of frost resistance in *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 2018, 248(4): 827-835.
- [72] Nardini A, Lo Gullo M A, Salleo S. Refilling embolized xylem conduits: is it a matter of phloem unloading? *Plant Science*, 2011, 180(4): 604-611.
- [73] Landhäusser S M, Lieffers V J. Seasonal changes in carbohydrate reserves in mature northern *Populus tremuloides* clones. *Trees*, 2003, 17(6): 471-476.
- [74] Schädel C, Blöchl A, Richter A, Hoch G. Short-term dynamics of nonstructural carbohydrates and hemicelluloses in young branches of temperate forest trees during bud break. *Tree Physiology*, 2009, 29(7): 901-911.
- [75] Jin Y, Wang C K, Zhou Z H. Mechanisms of xylem embolism repair in woody plants: Research progress and questions. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2016, 40(8): 834-846.
- [76] Zwieniecki M A, Holbrook N M. Bordered pit structure and vessel wall surface properties. Implications for embolism repair. *Plant Physiology*, 2000, 123(3): 1015-1020.
- [77] Trifilò P, Nardini A, Lo Gullo M A, Barbera P M, Savi T, Raimondo F. Diurnal changes in embolism rate in nine dry forest trees: relationships with species-specific xylem vulnerability, hydraulic strategy and wood traits. *Tree Physiology*, 2015, 35(7): 694-705.
- [78] Vesala T, Hölttä T, Perämäki M, Nikinmaa E. Refilling of a hydraulically isolated embolized xylem vessel: model calculations. *Annals of Botany*, 2003, 91(4): 419-428.
- [79] Laur J, Hacke U G. Exploring *Picea glauca* aquaporins in the context of needle water uptake and xylem refilling. *The New Phytologist*, 2014, 203(2): 388-400.