

杨树越冬死亡的有效冻融伤害累积效应

杨成超

(辽宁省杨树研究所, 辽宁 盖州 115213)

摘要:为了阐明杨树越冬死亡机制,根据5 a田间定位观测结果,分析杨树越冬死亡、树干破腹与温度及光照的关系。采用室内控制试验的方法,研究低温和冻融循环对不同杨树无性系萌芽率、相对电导率的影响。结果表明,低温并非越冬死亡的充分条件,负积温与杨树越冬死亡无明确因果关系。冻融循环比持续低温对杨树造成的伤害更大。抗寒性不同的无性系耐冻融循环的能力不同。随着冻融循环次数的增加,杨树萌芽率逐渐降低。抗寒性较强的无性系相对电导率低。提出与杨树越冬死亡相关的抗冻度、有效冻融和抗冻融度3个概念及有效冻融伤害累积效应假说。

关键词:杨树;越冬死亡;机理;有效冻融;抗冻融度;冻害

中图分类号:S792.11

文献标志码:A

文章编号:1001-7461(2017)06-0012-06

Mechanism Underlying Overwintering Death in Poplar: the Cumulative Effect Hypothesis Involving Effective Freeze-thaw Damage

YANG Cheng-chao

(Liaoning Provincial Institute of Poplar, Gaizhou, Liaoning 115213, China)

Abstract: In order to understand the mechanism of poplar overwinter death, based on a 5-year field observation in fixed plots, the relationships between the overwinter death as well as trunk break and temperature and sunshine were investigated. Indoor controlled method was adopted to examine the effects of low temperature and freeze-thaw cycles on the bud burst rates and relative electrical conductivity. The results indicated that low temperature was not the necessary condition for overwintering death, and there was no clear causal relationship between negative accumulated temperature and overwintering death. Freeze-thaw cycles were more damaging than constant exposure to low temperature. Resistance to freeze-thaw cycles differed among clones, while the bud burst rate decreased with increasing exposure to freeze-thaw cycles. Cold-resistant clones had the lowest relative electrical conductivity levels. We proposed the cumulative effect hypothesis involving effective freeze-thaw damage and three concepts, such as effective freeze-thaw, freeze resistance degree, freeze-thaw resistance degree.

Key words: *Populus*; overwintering death; mechanism; effective freeze-thaw; freeze-thaw resistance degree; freeze injury

杨树(*Populus* spp.)是杨柳科(Salicaceae)杨属植物,是重要的平原绿化和用材树种。在中国北方,黑杨派(*Aigeiros*)速生杨树逐渐取代乡土杨树成为主栽树种。但在辽宁、河北、内蒙古等省区,速生杨常遭受冻害等越冬伤害。辽宁省位于中国东北

平原南部,处于暖温带到中温带过渡区,气候多变,是容易发生杨树越冬伤害的典型地区。仅2006年,辽宁省杨树发生越冬伤害面积达到4 000 hm²,经济损失超10亿元^[1]。

树木越冬伤害指日最低气温低于0℃时间内,

由冬季逆境直接造成树木全身、器官或组织死亡的可见伤害,包括冻害、光氧化等^[2]。越冬死亡是越冬伤害的一种极端类型。对越冬伤害研究较多的树种有红皮云杉^[3-5]和苹果^[6-7]等。

冻害指冰点以下低温造成的伤害。抗冻性是温带树木越冬存活的关键因子^[8]。当前对树木冻害发生机制的解释是树木因极端低温低于抗冻性^[9]或者低温持续时间^[10]导致系统发生不可逆变化、细胞间和细胞内结冰^[11]造成细胞膜结构损伤,细胞脱水,树木死亡。陶大立^[2]研究了51种木本植物的抗冻性,发现树木抗冻性存在着明显的季节变化,甚至同一时间树木的不同器官和组织的抗冻性也有明显的差别。抗冻性较强的树种,如红松的枝和顶芽可以忍耐-196℃的低温,山杨的枝和顶芽可以忍耐-60℃的低温。但在自然环境下,树木未达到此低温仍可能发生越冬死亡,越冬死亡存在除了抗冻性以外的影响因素。有学者认为,树木冻害不受极端低温条件的限制^[12],冻融循环与北方阔叶树顶梢枯死有关^[13-14]。V. M. Gross^[15]认为冻融循环加重挪威云杉越冬伤害。杨树越冬死亡的原因是低温还是冻融循环目前尚不清楚。

除温度外,光照也是与树木越冬伤害有关的因子。杨树的生长季终止被认为由光周期单独确定^[16-18]。然而,其它近来研究证明,即使光周期控制的树种,温度也能够改变关键物候学事件的时机^[18-20]。G. R. Strimbeck^[4]研究了太阳增温和相关的温度变化在红皮云杉冬季伤害中的作用。低温和强光能导致针叶脱色、叶绿体分解以及光合能力的抑制。光照对杨树越冬死亡的影响值得研究。

本研究根据5 a田间定位观测数据分析杨树越冬死亡和树干破腹与温度及光照的关系;采用室内控制试验的方法,研究低温和冻融循环对不同杨树无性系萌芽率、相对电导率的影响,探讨杨树越冬死亡的机制。

1 材料与方 法

1.1 田间试验

1.1.1 试验地点 在辽宁省凌海市营造杨树试验示范林,并建立杨树越冬伤害定位监测站(41°12′8.65″N,121°24′1.21″E,海拔16.85 m)。年均气温8.0~8.7℃,年≥10℃活动积温3 400~3 600℃,年降水量550~620 mm,无霜期160~180 d。

1.1.2 材料和方法 2007年4月,采用108(*P. × canadensis* ‘Guariento’)、中辽1号(*P. × canadensis* ‘Zhongliao 1’)、京2杨(*P. × deltooides* ‘Jing 2’)和3016杨(*P. × canadensis* ‘N3016’)1年生截

干苗营造杨树试验林,株行距2 m×6 m,随机区组设计,3次重复,计12个小区,每小区每品种110株。在试验地附近选择4个品种的与试验林相同林龄的林分并繁育杨树苗用于越冬伤害的补充调查。采用硬枝扦插技术繁育4个供试品种的1年生苗。为减小试验误差,各品种每年繁育3 000株。

2008—2012年,每年10月下旬用树木涂白剂对试验林4个品种的树干涂白,涂白高度1.0 m,每小区每品种涂白50株,设置未涂白对照。

2009—2013年的每年6月,调查4个品种涂白试验树木的树干破腹率;调查大树和繁育的4个品种的1年生苗的越冬死亡情况,每个品种的苗和大树各抽样调查100株,按照苗和大树分别计算死亡率(death rate, DR)。杨树死亡标准界定为>1/2茎干死亡。

树干破腹率=树干破腹树木数×100%/调查树木总数

(1)

死亡率=死亡树木数×100%/调查树木总数

(2)

负积温指某时段内低于0℃的逐日日平均气温总和,冬季负积温的时段从11月1日到第2年的3月31日,1月是试验所在地最冷的月份。负积温是反映寒冷程度的重要指标,负积温低说明某时间段气温低、低温持续时间长。

1.2 室内试验

1.2.1 试验材料 3月下旬,杨树萌芽前,选取抗寒、不抗寒及主栽无性系1年生枝条为试验材料,包括小叶杨(*P. simonii*)、小黑杨(*P. × xiaohei*)、中辽1号杨、中辽12杨(*P. deltooides* × (*P. nigra* var. *thevestina* × *P. nigra*))、108杨、辽育3号杨(*P. × deltooides* cv. ‘Liaoyu 3’)、渤丰3号杨(*P. × canadensis* ‘Bofeng3’)、L35杨(*P. × canadensis* ‘L35’)、小美旱(*P. × xiaojuanica* ‘Poplar’)、沙兰杨(*P. × canadensis* ‘Sacran-79’)、3016杨共11个无性系。

1.2.2 试验材料处理 采用冷冻和冻融2种方式处理试验材料^[21]。

1.2.3 生长恢复 将处理后的苗干剪成15~20 cm长的枝段放入植物生长箱水培,每3 d换水1次,温度(25±2)℃,光照14 h/黑暗10 h,28 d后统计萌芽情况,计算各无性系的总萌芽率,用SPSS18.0软件做方差分析和LSD多重比较。

萌芽率=叶芽萌芽数×100%/某无性系叶芽总数

(3)

1.2.4 冻融处理后的相对电导率测定 根据2种处理方法的生长恢复结果,选择各无性系萌芽率差

异较大的 4 次冻融处理后的枝条测定相对电导率^[22],做方差分析和 LSD 多重比较,并与对应的萌芽率做相关性分析。

2 结果与分析

2.1 田间定位观测

2.1.1 负积温与杨树树干破腹及越冬死亡 试验 5 a 中,2012 年冬季负积温较低,是冷冬,杨树大树和苗木死亡率较高,分别为 41.3% 与 28.8%;2011 年冬季负积温和 1 月负积温最低,是冷冬,杨树却未死亡($DR=0$);2008 年冬季负积温最高,且 1 月负积温也最高,为暖冬,杨树大树($DR=54.5\%$)和苗

木($DR=37.2\%$)却发生了大量越冬死亡和树干破腹(表 1)。因而,冷冬不是杨树越冬死亡的充分条件,暖冬背景下杨树也可能越冬死亡,负积温与杨树越冬死亡没有明确的因果关系。近年杨树越冬死亡和树干破腹不是低温和持续时间造成的。

2011 年 1 月负积温较低,大树未死亡($DR=0$),而苗木出现整株死亡($DR=32.6\%$)现象。杨树苗木和 3016 大树越冬死亡年份不完全一致。4 个速生杨树品种抗寒性不同,3016 最抗寒(大树 $DR<5\%$),108 抗寒性最差(大树 $DR>60\%$);同一品种大树和苗木的抗寒性也不同。与其它品种不同,108 杨大树死亡率($DR>60\%$)比苗木死亡率($DR<10\%$)高。

表 1 凌海市 5 a 冬季负积温与杨树树干破腹率及越冬死亡率

Table 1 Overwintering death rates and trunk broken rates of poplar and negative accumulated temperatures from 2008 to 2012 in Linghai, China

年度	树干破腹率/%	大树死亡率/%	苗木死亡率/%	1 月负积温/℃	年负积温/℃	气象评价
2008—2009	58.0	54.5	37.2	-248.1	-589.4	暖冬
2009—2010	0	0	0	-326.7	-849.5	冷冬
2010—2011	0	0	32.6	-376.2	-791.1	正常
2011—2012	0	0	0	-381.8	-975.9	冷冬
2012—2013	45.7	41.3	28.8	-356.9	-972.4	冷冬

2.1.2 最低气温与杨树越冬死亡 5 a 中冬季气温最低的时间出现在 2010 年 1 月,达到 -29.2°C ,比发生越冬死亡的 2008 年和 2012 年冬季的最低气温低(表 2),但冬季杨树并无死亡,可见近年大规模杨树越冬死亡与冬季最低气温高低无直接关系。

表 2 5 年冬季的月最低温度

Table 2 Monthly minimum temperatures over five winters $^{\circ}\text{C}$

年度	11 月	12 月	1 月	2 月	3 月
2008—2009	-14.6	-21.5	-20.7	-21.5	-11.1
2009—2010	-13.5	-26.4	-29.2	-22.0	-16.3
2010—2011	-12.1	-28.0	-26.9	-19.7	-13.8
2011—2012	-14.7	-22.3	-24.2	-24.9	-13.5
2012—2013	-15.1	-24.0	-25.2	-23.5	-14.5

2.1.3 日较差与越冬死亡 阳面树皮平均温度高于平均气温,阳面树皮平均日较差明显高于气温平

均日较差。冬季阳面树皮日较差平均达到 26.5°C 以上,最大日较差 38.6°C ,温度变化大(表 3)。

2.2 室内试验结果

2.2.1 不同温度处理方式对杨树芽的伤害 梯度降温冷冻处理结果(表 4)表明,不同无性系的萌芽率在同一低温处理后差异不显著($P>0.05$),同一无性系萌芽率在各低温阶段也无差异, -50°C 处理 24 h 后,平均萌芽率仍达 90%。可见低温对杨树芽造成冻害,但伤害较小。1 次冻融处理对各无性系的萌芽率影响较小,差异不显著($P>0.05$);2 次和 3 次冻融后,大部分无性系间萌芽率差异显著,部分无性系间萌芽率差异不显著,2 次冻融处理后的 108 杨、3016 杨和沙兰杨间萌芽率无显著差异;4 次和 5 次冻融处理后各无性系间达显著差异,4 次冻融处理后 L35 杨萌芽率为 0,而小黑杨萌芽率为 91%。

表 3 2008—2009 年气温日较差与京 2 杨阳面树皮日较差冬季月变化

Table 3 DTR monthly variation of air temperatures and temperature of sunlight-exposed bark of *P. × deltoides* 'Jing2' in the winter of 2008—2009 $^{\circ}\text{C}$

类别	日较差	11 月	12 月	1 月	2 月	3 月
气温	平均气温	1.7±0.2	-6.9±0.5	-7.8±0.4	-5.0±0.3	2.1±0.3
	平均日较差	14.9±1.0	14.5±1.4	15.2±0.8	13.8±1.4	10.9±1.4
	最大日较差	21.5	21.2	20.1	19.6	17.4
阳面树皮	平均温度	4.7±0.3	-6.2±0.5	-6.6±0.7	-3.2±0.4	5.2±0.6
	平均日较差	27.5±2.1	26.5±2.8	29.2±3.1	27.9±3.0	26.5±2.4
	最大日较差	35.9	34.9	37.4	38.6	34.6

2.2.2 冻融处理后的相对电导率 4 次冻融处理后, 11 个杨树无性系不同程度地发生了冻融伤害, 不同无性系间相对电导率达到极显著差异(表 4)。抗寒

性较强的无性系相对电导率低, 萌芽率和相对电导率呈显著负相关($R=-0.9101$)。可见, 随着冻融循环次数增加, 萌芽率下降, 杨树芽受到严重伤害。

表 4 各杨树各无性系在冻融处理后的萌芽率和 4 次冻融后的相对电导率

Table 4 Bud burst rates after freeze-thaw and relative electric conductivity after 4 freeze-thaw cycles in poplar

无性系	冻融循环(次)后的叶芽萌发率					冻融循环 4 次后的相对电导率
	1	2	3	4	5	
小黑杨	100.00±0.000	98.61±0.006a	95.43±0.014a	91.67±0.009a	60.88±0.015a	25.85±0.007d
小叶杨	97.26±0.032	88.10±0.026b	69.79±0.028c	42.22±0.015d	20.68±0.014d	28.37±0.009cd
中辽 1 号	94.41±0.024	79.33±0.018e	50.98±0.027f	6.12±0.003h	0.00±0.000h	42.64±0.014b
中绥 12	98.45±0.019	96.09±0.019a	91.37±0.022a	84.44±0.012b	52.90±0.012b	27.38±0.005d
108 杨	95.05±0.026	86.11±0.020bc	67.97±0.024c	40.91±0.022d	19.78±0.015d	36.02±0.085bc
辽育 3 号	94.19±0.028	80.61±0.025e	51.43±0.017f	10.81±0.016g	2.88±0.012g	43.21±0.007b
渤海 3 号	93.85±0.019	81.57±0.021de	55.31±0.022ef	16.28±0.006f	3.86±0.010g	40.94±0.014b
L35	90.61±0.029	54.77±0.015f	17.48±0.030g	0.00±0.000i	0.00±0.000h	52.71±0.035a
小美旱	100.00±0.000	95.03±0.014a	85.29±0.013b	70.37±0.008c	47.86±0.002c	29.81±0.064cd
N3016	96.43±0.019	84.60±0.022bcd	60.95±0.018d	25.49±0.012e	13.75±0.015e	42.56±0.010b
沙兰杨	94.69±0.031	82.91±0.018cde	59.53±0.028de	24.44±0.012e	10.13±0.009f	38.67±0.035b

注: 同列不同字母示差异显著($P=0.05$)。

3 结论与讨论

极端低温被认为是发生冻害的根本原因^[2], 是不是最低气温造成杨树越冬死亡呢? 南方型美洲黑杨即使在正常年份也不能在辽宁越冬, 说明杨树的适生区存在温度限制。在引起细胞外结冰的降温条件下, 不同植物材料都有其确定的冰冻致死温度范围, 称为抗冻性^[2,9]。冬季的绝对低温低于杨树的最低抗冻性, 即能忍耐的最低温度, 杨树就可能死亡。低温是树木分布的限制因子, 已得到学术界的广泛认可。

树木耐低温能力(抗冻性)是不断变化的^[23], 不同树种的抗冻性不同。同一树种在不同年龄、不同季节、不同组织的抗冻性也不同, 休眠期的抗冻性最低。北美山茱萸花试验材料以 $5^{\circ}\text{C}\cdot\text{h}^{-1}$ 的速度从 0°C 降到 -60°C 冷冻, 细胞内冰晶形成温度为冬季 -20°C 、春季 -10°C 、夏季 -5°C ^[11]。因此, 在休眠期间未发生寒、冻害的情况下, 杨树仍可在其它时期发生冻害。抗冻锻炼期间和脱锻炼期间的杨树抗冻性高于休眠期, 但当温度突降于此时的抗冻性之下时, 冻害发生。倒春寒就属于该种冻害类型。然而, 在 2010 年 3 月, 气温达到 5 年来当月最低 (-16.3°C), 并未发生杨树越冬死亡, 说明低温不是越冬死亡的充分条件, 1 次低温会造成冻害, 但不一定造成杨树越冬死亡。

一般认为低温程度和持续时间^[19]是 2 个重要的限制因子。本研究数据表明, 对可在正常年份越冬的杨树品种而言, 不是遭遇低温或者负积温低(从某种意义上说明低温持续时间较长)就一定发生越

冬死亡。2011 年冬季负积温为 5 年来最低, 2010 年 1 月出现 5 年来最低温, 但都未发生杨树越冬死亡; 长时间持续低温冷冻试验也未对杨树枝条萌芽率造成显著影响。表明杨树越冬死亡原因并非低温持续时间。一般认为, 树木遭遇冰冻低温而未死亡是因为存在两种抗冻模式: 一是细胞外结冰, 二是深度过冷却乃至玻璃化现象^[24]。苹果树木木质部薄壁细胞一般利用过冷却来避免冻害^[9], 该策略已在许多温带树种中报道^[25]。由于水的均匀核化作用, 过冷却的范围限制到 -40°C ^[26]。鉴于此, 本研究冻融循环试验的最低温度为 -40°C , 既要保证冻害发生, 又要考虑到自然界存在此温度。

田间树体的温度变化幅度显著高于气温变化, 2009 年 2 月杨树阳面树皮的最大日较差达到 38.6°C , 这种剧烈冻融会对杨树越冬产生重要影响。室内试验表明, 0°C 上下剧烈的温度变化比持续的低温造成更大的伤害。抗寒性不同的无性系耐冻融循环的能力不同, 抗寒性较强的无性系相对电导率低。随着冻融循环次数的增加, 萌芽率逐渐降低, 杨树芽受到伤害更重。即每个无性系均存在耐冻融循环的度。2008 年冬季是相对意义上的暖冬, 108 杨等发生了大面积的越冬死亡, 其原因不是极端低温, 可能与冻融循环有关。

据此提出 3 个概念: 1) 抗冻度: 树木组织在某一时间可以忍耐的不发生不可逆伤害的最低温度。2) 有效冻融: 树木组织受到低于抗冻度的低温, 导致细胞结冰, 之后完全融化, 组织因而受到不可逆伤害。3) 抗冻融度: 树木组织在某一时间能抵抗有效冻融循环的累积伤害而不死亡的最高次数。继而, 提出

有效冻融伤害累积效应假说:1)低温是树木越冬死亡发生的必要而非充分条件;2)抗冻度高于或等于抗冻性;3)达到抗冻度的低温对树木组织形成不可逆伤害;4)多次发生的有效冻融循环,造成树木组织不可逆伤害的累积,当累积伤害超过组织的抗冻融度时,树木组织死亡。

本假说与抗冻性和冻害的区别是本假说强调冻融伤害的累积效应,即树木越冬死亡不仅需要低温还需要融化,不一定是1次受冻致死,多次有效冻融伤害的累积效应也可导致死亡。本假说不否定抗冻性的存在,它的内涵包含冻害。

植物冻害的确存在可逆伤害和不可逆伤害。被认为是发生冻害主要位置的质膜有4种不同的程度冻害^[27]:轻微的(可逆的)、部分的(部分可逆)、大量的和完全的(不可逆)。诱导冰冻渗透紧缩导致质膜的囊泡形成是不可逆的^[28]。膜脂相变理论^[10,29-30]认为,温度诱导的膜拟脂部分的相变是完全可逆的,因而短时间的低温并不造成不可逆的伤害。只有当低温持续时间足够长,以致整个系统发生了退化变质时才会变的不可逆。质膜ATP酶失活理论和自由基理论^[31-32]认为,质膜H⁺-ATP酶失活和脂膜脱脂作用在早期阶段是可逆的。当冰冻胁迫进一步发展导致自由基清除系统崩溃时,上述伤害将变得不可逆并最终导致细胞死亡。低温半致死温度是指在该温度时,植物达到半致死状态,当温度继续低于该温度时,植物所受的伤害将不可恢复甚至死亡。以半致死温度为核心指标测定植物抗寒性方面的研究较多,曹佳乐^[33]和李萍^[34]分别以白杨和紫叶稠李为材料做了抗寒性测定,取得预期结果。可以认为,测定半致死温度是抗冻度的一种测定方法。不同的是,抗冻度是个动态指标,随着季节的变化而变化,同时,同一时期、同一树种的不同组织抗冻度也不一定相同。而半致死温度是否也是动态的还需要进一步研究。这些研究与假说均为本假说的依据。

对越冬杨树来说,连续的气温剧烈变化可导致有效冻融多次发生。尤其是在强光照条件下,阳光和地面热辐射使树木西南面近地表组织温度升高,造成树木局部组织发生脱锻炼,抗冻能力降低。夜晚降温后树木冻结,次日融化,形成有效冻融(有的一日就形成有效冻融,有的在几天之内形成有效冻融)。多次有效冻融的累积伤害超过形成层的抗冻融度,杨树死亡。杨树冻裂和破腹型伤害多发生于杨树的西南面,这与光照密切相关。乍暖还寒的短时间回暖所造成的脱锻炼是杨树越冬的主要危险,有效冻融累积伤害超过抗冻融度是杨树越冬死亡的主要原因。大多数杨树越冬死亡发生在脱锻炼期

间,而休眠季节的温度变化对杨树越冬影响不大。

在当前全球气候变暖的大背景下,黑杨派速生杨的栽培界限在向北移。然而,由于气候变化造成抗冻锻炼和脱锻炼不规律,树木的越冬生存受到威胁^[35],特别是温度为主要控制因子的时候^[36]。植物在冬季的存活是相当复杂的一些事件相互作用的结果,对其中许多已知的现象还远不能进行定量的描述和因果关系的推理,杨树越冬死亡机制还需进一步研究。

参考文献:

- [1] 杨成超,孙良岩,李荣全.辽宁省杨树越冬伤害发生规律调查研究[J].辽宁林业科技,2016(2):10-11.
YANG C C,SUN L Y,LI R Q. Research on occurrence regularity of poplar winter injury in Liaoning Province[J]. Liaoning Forestry Science and Technology, 2016 (2): 10-11. (in Chinese)
- [2] 陶大立,靳月华.树木越冬伤害[M].北京:科学出版社,2005:1,90.
- [3] STRIMBECK G R,VANN D R,JOHNSON A H. *In situ* experimental freezing produces symptoms of winter injury in red spruce foliage[J]. Tree Physiology,1991,9(3):359-367.
- [4] STRIMBECK G R,JOHNSON A H,VANN D R. Midwinter needle temperature and winter injury of montane red spruce [J]. Tree Physiology,1993,13(2):131-144.
- [5] STRIMBECK G. R. & DEHAYES D. H. Rapid freezing injury in red spruce seasonal changes in sensitivity and effects of temperature range[J]. Tree Physiology,2000,20(3):187-194.
- [6] LARCHER W. Physiological basis of evolutionary trends in low temperature resistance of vascular plants[J]. Plant Syst. Evol.,1981,137(3):145-180.
- [7] PRAMSOHLER M,HACKER J,NEUNER G. Freezing pattern and frost killing temperature of apple (*Malus domestica*) wood under controlled conditions and in nature[J]. Tree Physiology,2012,32(7):819-828.
- [8] KO J H,PRASSINOS C,KEATHLEY D, *et al.* Novel aspects of transcriptional regulation in the winter survival and maintenance mechanism of poplar[J]. Tree Physiology,2011,31(2):208-225.
- [9] SAKAI A. LARCHER W. Frost survival of plants[M]. Springer Verlag, Tokyo. 1987.
- [10] LYONS J M. Chilling injury in plants[J]. Ann. Rev. Plant Physiol.,1973,24:445-466.
- [11] RISTIC Z. ASHWORTH E N. Ultrastructural evidence that Intracellular ice formation and possibly cavitation are the sources of freezing injury in supercooling wood tissue of *Cornus florida* L. [J]. Plant Physiol.,1993,103(3):753-761.
- [12] COX R M,ZHU X B. Effects of simulated thaw on xylem cavitation, residual embolism, spring dieback and shoot growth in yellow birch[J]. Tree Physiology,2003,23(9):615-624.
- [13] AUCLAIR A N D,LILL J,REVENGA C. The role of climate variability and global warming in the dieback of northern

- hardwoods[J]. *Water Air Soil Pollut.*, 1996, 91(3/4): 163-186.
- [14] AUCLAIR A N D, EGLINTON P D, MINNEMERER S L. Principal forest dieback episodes in northern hardwoods: development of numeric indices of areal extent and severity[J]. *Water Air Soil Pollut.*, 1997, 93(1-4): 175-198.
- [15] GROSS V M, RAINER I, TRANQUILLINI W. Über die frostresistenz der fichte mit besonderer berücksichtigung der zahl der gefrierzyklen und der geschwindigkeit der temperaturänderung beim frieren und auftauen[J]. *Forstwiss. Centralbl.*, 1991, 110(1): 207-217.
- [16] HOWE G T, GARDNER G HACKETT W P, *et al.* Phytochrome control of short-day-induced bud set in black cottonwood[J]. *Physiol. Plant.*, 1996, 97(1): 95-103.
- [17] BOHLENIUS H, HUANG T, CHARBONNEL-CAMPAA L, *et al.* CO/FT regulatory module controls timing of flowering and seasonal growth cessation in trees[J]. *Science*, 2006, 312, 1040-1043.
- [18] FRACHEBOUD Y, LUQUEZ V, BJORKEN L, *et al.* The control of autumn senescence in European aspen[J]. *Plant Physiol.*, 2009, 149(4): 1982-1991.
- [19] MÖLMANN J A, ASANTE D K A, JENSEN J B, *et al.* Low night temperature and inhibition of gibberellin biosynthesis override phytochrome action and induce bud set and cold acclimation, but not dormancy in PHYA overexpressors and wild-type of hybrid aspen[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2005, 28(12): 1579-1588.
- [20] TANINO K K, KALCSITS L, SILIM S, *et al.* Temperature-driven plasticity in growth cessation and dormancy development in deciduous woody plants: a working hypothesis suggesting how molecular and cellular function is affected by temperature during dormancy induction[J]. *Plant Mol. Biol.*, 2010, 73(1/2): 49-65.
- [21] 李晓宇, 杨成超, 彭建东, 等. 杨树苗期抗寒性综合评价体系的构建[J]. *林业科学*, 2014, 50(7): 44-51.
- LI X Y, YANG C C, PENG J D, *et al.* Establishment of an integrated assessment system on cold resistance of poplars at the seedling stage[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2014, 50(7): 44-51. (in Chinese)
- [22] 王晶英, 敖红, 张杰, 等. 植物生理生化实验技术与原理[M]. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 2003, 11-13; 132-133.
- [23] MARTZ F, SUTINEN M L, KIVINIEMI S, *et al.* Changes in freezing tolerance, plasma membrane H⁺ - ATPase activity and fatty acid composition in *Pinus resinosa* needles during cold acclimation and de-acclimation [J]. *Tree Physiology*, 2006, 26(6): 783-790.
- [24] STRIMBECK G R, KJELLENSEN T D, SCHABERG P G. Dynamics of low-temperature acclimation in temperate and boreal conifer foliage in a mild winter climate[J]. *Tree Physiology*, 2008, 28(9): 1365-1374.
- [25] BURKE M J, GUSTA L V, QUAMME HA, *et al.* Freezing and injury in plants[J]. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1976, 27(1): 507-528.
- [26] MALONE S R, ASHWORTH E N. Freezing stress response in woody tissues observed using low-temperature scanning electron microscopy and freeze substitution techniques[J]. *Plant Physiol.*, 1991, 95(3): 871-881.
- [27] ISWARI S, PALTA J P. Plasma membrane ATPase activity following reversible and irreversible freezing injury[J]. *Plant Physiol.*, 1989, 90(3): 1088-1095.
- [28] WEBB M S, UEMURA M, STEPONKUS P. A comparison of freezing injury in oat and rye: two cereals at the extremes of freezing tolerance[J]. *Plant Physiol.*, 1994, 104(2): 467-478.
- [29] STEPONKUS P L, WIEST S C. Plasma membrane alterations following cold acclimation and freezing//LI P H. *Plant cold hardiness and freezing stress*[M]. Londong Academic Press, 1978: 75-91.
- [30] STEPONKUS P L. Role of the plasma membrane in freezing injury and cold acclimation[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1984, 35(1), 543-584.
- [31] HEBER U. Freezing injury and uncoupling of phosphorylation from electron transport in chloroplasts[J]. *Plant Physiology*, 1967, 42(10): 1343-1350.
- [32] ASADA K, KANEMATSU S. Reactivity of thiols with superoxide radicals[J]. *Agr. Biol. Chem.*, 1976, 40(9): 1891-1892.
- [33] 曹佳乐, 延娜, 樊军峰, 等. 4个白杨派新无性系抗寒性鉴定和综合评价[J]. *西北林学院学报*, 2016, 31(2): 132-134
- CAO J L, YAN N, FAN J F, *et al.* Determination and comprehensive evaluation on cold-tolerance of four new *Populus* clones[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2016, 31(2): 132-134. (in Chinese)
- [34] 李萍, 刘晓芳, 黄闽敏, 等. 紫叶稠李抗寒性研究[J]. *西北林学院学报*, 2009, 24(4): 16-18
- LI P, LIU X F, HUANG G M, *et al.* Cold resistance research of *Padus racemosa* [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2009, 24(4): 16-18. (In Chinese)
- [35] HÄNNINEN H, TANINO K. Tree seasonality in a warming climate[J]. *Trends Plant Sci.*, 2011, 16(8): 412-416.
- [36] HEIDE O M, PRESTRUD A K. Low temperature, but not photoperiod, controls growth cessation and dormancy induction and release in apple and pear[J]. *Tree Physiology*, 2005, 25(1): 109-114.