

基于当年生枝木质部解剖结构的扁桃品种栓塞抗性分析

木巴热克·阿尤普, 杨 波, 艾沙江·买买提, 龚 鹏, 郭春苗*

(新疆农业科学院 园艺作物研究所, 新疆 乌鲁木齐 830011)

摘 要:以当年生枝木质部解剖结构特征分析扁桃不同栽培品种的抗栓塞能力,可为深入了解扁桃干旱胁迫适应机制提供理论参考。利用光学显微镜解析扁桃当年生枝木质部组织解剖结构特征,通过隶属函数方法对扁桃不同品种的抗栓塞能力进行初步评价。结果表明:1)不同生态类群扁桃品种当年生枝木质部导管直径(D)、导管水力直径(D_h)、导管密度(V_D)、单导管指数(V_s)和木材密度(WD)间存在极显著性差异($P<0.01$),美国品种当年生枝 WD 和 V_s 高于新疆地方品种,而新疆地方品种 D 和 V_D 极显著大于美国品种($P<0.01$)。2)抗栓塞能力由高到低排序为 $S3>M7>M2>M1>M8>S14>S1>S9>S12$,即美国品种的木质部抗栓塞能力高于新疆地方品种(除 $S3$ 以外)。

关键词:扁桃;木质部抗栓塞能力;木质部解剖结构;木材密度;单导管指数

中图分类号:S662.1

文献标志码:A

文章编号:1001-7461(2021)05-0099-07

Xylem Embolism Resistance of Different Almond Cultivars Based on the Xylem Anatomical Characteristics of Current-Year Shoot

AYOUPU Mu-ba-re-ke, YANG Bo, MAIMAITI Ai-sha-jiang, GONG Peng, GUO Chun-miao*

(Institute of Horticulture, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences, Urumqi 830091, Xinjiang, China)

Abstract: The xylem embolism resistance is one of the important indicators of drought resistance evaluation of woody plants, which is closely related to the anatomical structure of xylem. The embolism resistance abilities of 9 different almond (*Amygdalus communis*) cultivars were evaluated from the xylem anatomical structure of the current-year shoots to provide a theoretical references for further understanding the adaptation strategies of almond to drought stress environment. The xylem anatomical structures were observed by optical microscopy and the embolism resistance ability was evaluated by the subordinate function method. The results showed that 1) there was significant differences in some xylem anatomical features among different ecological groups ($P<0.01$), such as vessel diameter(D), vessel hydraulic diameter(D_h), vessel density(V_D), solitary vessel index (V_s) and wood density(WD). The xylem of current-year shoots of American varieties had higher WD and V_s values than those of Xinjiang local varieties ($P<0.05$); the D and V_D values of Xinjiang local varieties were higher than American varieties. 2) The order of embolism resistance ability was $S3>M7>M2>M1>M8>S14>S1>S9>S12$, and it was preliminarily determined that the current-year shoot xylem of American almond varieties had the higher ability of embolism resistance, while Xinjiang local varieties (except for $S3$) had the relatively vulnerable xylem of embolism.

Key words: almond; xylem embolism resistance; xylem anatomical structure; wood density; solitary vessel index

木质部栓塞是木本植物在干旱环境下遭受水分 胁迫时产生的木质部导管输水功能的障碍^[1]。众多

收稿日期:2020-10-08 修回日期:2021-01-13

基金项目:国家自然科学基金(31860538);新疆维吾尔自治区天山青年计划(2018Q044);新疆维吾尔自治区公益性科研院所基本科研项目(KY2020110);自治区重点研发项目(2018B01006-4)。

作者简介:木巴热克·阿尤普,博士。研究方向:果树逆境生理生态。E-mail:mubarek@ms.xjb.ac.cn

* 通信作者:郭春苗,副研究员。研究方向:扁桃栽培生理与种质创新。E-mail:122941600@qq.com

研究表明,植物的抗旱性与其木质部栓塞特性有关,树体的抗旱性在一定程度上可以由其栓塞抗性或栓塞修复能力所决定^[1-2],因此认为木质部抗栓塞能力和栓塞修复能力可以作为植物抗旱性鉴定指标之一。植物木质部栓塞形成是与木质部水柱张力的大小和木材理化性质有关的非生物过程^[3-4]。对木本被子植物而言,抗栓塞能力强的植物木质部一般具有导管直径偏小、木材密度高、导管壁厚等解剖结构特征。

扁桃(*Amygdalus communis*),又名巴旦姆,属于蔷薇科李亚科桃属扁桃亚属植物,是世界著名坚果和珍贵的经济林树种,同时具有良好的生态经济价值^[5-6]。我国栽培种植面积 95% 以上集中分布在南疆喀什地区(莎车县为中心)。根据美国农业部国家农业统计局公布数据,截至 2019 年,我国扁桃种植总面积 6.3 万 hm^2 ,总产量(带壳)约 4.3 万 t,占世界扁桃总产量的 3.3%^[7]。扁桃原产于干旱的中亚山地,其众多栽培品种按近代分布起源可分为地中海类群和中亚类群等 2 个生态类群,而这 2 种生态类群均具有夏季干燥炎热的夏干特征,因此而形成扁桃抗旱、耐热等抗性特点^[5]。

树体抗性强、矮化是扁桃品种选育的目标之一^[5]。目前,国内外扁桃抗旱性研究主要集中在蒙古扁桃(*Amygdalus mongolica*)、野生扁桃(*A. ledebouriana*)和长柄扁桃(*A. pedunculata*)等种类的耐旱生理及分子机理^[8-9],或者几种扁桃品种或砧木^[10-12]在干旱胁迫下形态和生理指标的变化方面,在扁桃木质部结构及栓塞特性方面的研究报告较少。H. Cochard *et al*^[2]对蔷薇科李亚科 10 种不同果树的茎木质部抗栓塞能力和抗旱性之间关系的研究表明,扁桃、杏子(*Armeniaca vulgaris*)等树种的抗栓塞能力比其他果树要高(P_{50} 值 < -6 MPa),抗旱性也较强。关于我国扁桃栽培品种资源(新疆地方品种和美国引进品种)当年生枝木质部解剖结构特征上的差异性,以及从当年生枝木质部结构特征角度探究其品种的栓塞抗性方面研究目前尚未见报道。

本研究以 9 个扁桃栽培品种为试材,解析当年生枝木质部解剖结构特征,并对不同品种的栓塞抗性进行初步评估,为了解扁桃木质部适应干旱胁迫的对策,以及为今后核果类果树分子设计育种提供抗旱材料有一定的理论意义和应用价值。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

供试材料分别采自新疆喀什地区莎车县英吾斯塘乡扁桃示范园和阿热斯兰巴格乡美国扁桃品种保存圃。该试验区属暖温带大陆性干旱气候,四季分

明,气候干燥,日照时间长,占全年日照数的 67%,年均气温 12.3℃,年均降水量 56.6 mm,年均蒸发量 2 259 mm^[13]。供试材料的树龄约 20 a,均以毛桃为砧,生长良好。于 2017 年 6 月 29 日—31 日分别采集 5 个新疆地方栽培品种(纸皮(S1)、大巴旦(S3)、双软(S9)、双果(S12)、叶尔羌(S14))和 4 个美国引种品种 Nonpareil(M1)、Sonora(M2)、Thompson(M7)、Ne Pulusultera(M8)的当年生枝。采样时,首先对每一个品种选取长势、树龄相近的 3 株,在每株树冠中部向阳方向剪取当年生枝(直径 2.2~2.8 mm)10 枝,在其从基部往上数第 4~5 间节部分取 1 个节间(1.5~2 cm)。样品再从节间两边剪去 0.5 cm,用自来水冲洗后放入 FAA 固定液(70%酒精:冰醋酸:甲醛=90:5:5,v/v)中保存。每品种随机选取 4~5 个样品制作石蜡切片。

1.2 测量指标与方法

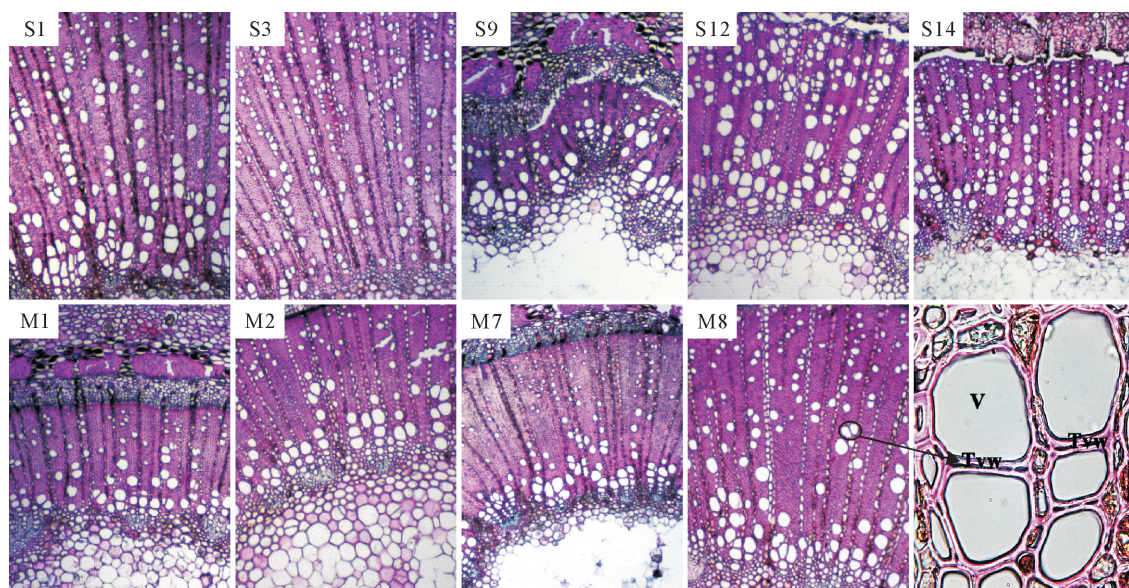
1.2.1 木质部解剖结构指标及测量方法 对扁桃当年生枝样品进行石蜡切片(切片厚度 8~10 μm),用番红(1%)-固绿对染(1%),每个品种重复 4~5 个样品。采用光学显微镜(Olympus, BX51, Japan)进行观察拍照(Olympus DP 70, Japan)。用 Image-J 图像处理软件对其进行测量分析。

导管直径(arithmetic vessel diameter, D = 等效圆直径的平均值)、导管水力直径(hydraulic diameter, D_h , $D_h = \sum D^5 / \sum D^4$, 式中 D : 等效圆直径, N : 导管总数/导管组指数)(Vessel grouping index, V_G , $V_G = \frac{N_{\text{导管总数}}}{N_{\text{导管组总数}}}$, 式中 $N_{\text{导管组总数}}$ 包括单导管总数和导管组总数、单导管指数(Solitary vessel index, V_s , $V_s = \frac{N_{\text{单导管数}}}{N_{\text{导管组数}}}$)等指标均在 10X 下观察拍照并测

量计算;导管密度(vessel density, V_D , V_D = 导管总数/单位面积)指标在 4X 下(图 1),相互连接导管壁厚度(Intervessel wall thickness, T_{vw} , 测量为相邻连接导管中间的导管壁厚度)和导管壁理论机械强度[theoretical vessel implosion resistance, ($T_{vw}/D_{\text{连接导管}}$)², 式中 D 是相邻连接导管的平均直径]均在 100X 下观察拍照并进行相关计算(图 1),所有指标的测量分析按 A. Scholz *et al*^[14]的方法进行。分析时,在每个切片选取均匀分布的 3 个扇形面,每个扇面沿射线细胞由木质部外侧向髓心方向选取分析区域。

1.2.2 木材密度(wood density, WD)的测量方法

参考 U. G. Hacke *et al*^[15]和李荣等^[16]的方法,即每个当年生枝从基部往上数第 5~6 间节(第 4~5 间节用作石蜡切片)(1.5~2 cm),测定枝段干质量



注:放大倍数:所有当年生枝木质部横切面图的为4X,比例尺:50 μm ;木质部导管壁厚(Tvw)图为100X,比例尺:10 μm ;V:vessel,导管。

图1 扁桃不同品种当年生枝木质部横切面光学显微镜图

Fig. 1 Cross sectional light microscopy images of the current-year shoot anatomical structure of almond different cultivars

和鲜体积,则木材密度(WD) = 干质量/鲜体积,每个品种8~10个当年生枝的木材密度平均值即为每品种的平均木材密度。

1.3 当年生枝木质部抗栓塞能力评价结构指标的选取

相关研究结果显示,木本植物茎的木材密度(WD)^[15-21]、导管直径(D 、 D_h)和导管密度(V_D)^[16,18,21-23]、导管的分布(V_G , V_S)^[24-29]及导管壁厚度特征(T_{vw} , $T_{vw}/D_{\text{连接导管}}$)^{2[2,27,30-32]}均与其木质部的抗栓塞能力(P_{50} 值)相关。木质部高抗栓塞植物的木材密度高、相互连接的导管壁厚、导管壁理论机械强度值和单导管指数高。

1.4 数据处理与分析

采用Excel 2010和SPSS 19.0统计软件对所有数据进行处理和作图。各项指标在不同品种或不同生态类群间的差异性和各项指标间的关系分别采用SPSS 19.0的ANOVA过程、LSD多种比较和Pearson相关分析来完成;运用SPSS 19.0 Fuzzy数学中的隶属函数法^[33]对9个扁桃栽培品种当年生枝的栓塞抗性能力进行评价。根据公式^[34],计算各项解剖结构指标的平均隶属函数值,用平均隶属函数值的大小初步评价扁桃不同品种当年生枝的栓塞抗性,隶属函数值越大,抗栓塞能力越强。

2 结果与分析

2.1 不同扁桃品种当年生枝木质部解剖结构差异性

方差分析结果表明,不同品种扁桃当年生枝木质部解剖结构指标间存在不同程度的差异性($P <$

0.05)(表1)。品种S3、M7和M8的木材密度最高(WD, 0.49~0.50 $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$),而S9、S12和S14的为最低(0.4~0.42 $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$);导管直径(D)的变化范围为12.9~20.4 μm ,其中以S12最大,其次是S1、S3、S14、M8,最小是S9;品种S9的导管密度值为最高($1596 \pm 281 \text{ N} \cdot \text{mm}^{-2}$),S3的最低($464 \pm 34.3 \text{ N} \cdot \text{mm}^{-2}$),其他品种均为570~728 $\text{N} \cdot \text{mm}^{-2}$;单导管指数(V_s)的变化范围为0.54~0.75,其中4个美国引进品种(M1、M2、M7、M8)的 V_s 值均比较高,都在0.71~0.75,其次是S1、S3、S14,最低是S9和S12;相邻导管壁厚度(T_{vw})在4.4~5.3 μm ,差异较小,且S1的最高,其次是M8,其他品种为4.4~4.7 μm ;导管壁理论机械强度值($T_{vw}/D_{\text{连接导管}}$)²在品种之间的差异最小,除了品种S3(0.034 ± 0.003)之外,其他品种均在0.021~0.027,差异不显著($P > 0.05$)。

新疆地方品种和美国引进品种当年生枝木质部解剖结构指标之间有显著性差异($P < 0.05$)(表1),即地中海类群扁桃品种的WD比中亚类群扁桃的高(美国 $0.46 \pm 0.01 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ 、新疆地方 $0.43 \pm 0.01 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$)、 D 值小(15 ± 0.1 , $17 \pm 0.3 \mu\text{m}$)、 V_D 值低(632 ± 20 , $803 \pm 48 \text{ N} \cdot \text{mm}^{-2}$)、单导管指数高(V_s , 0.73 ± 0.01 , 0.63 ± 0.01),但在相邻连接导管壁厚度(T_{vw})和($T_{vw}/D_{\text{连接导管}}$)²指标之间没有呈显著性差异($P > 0.05$)(表1,图1)。从木质部导管径级的分布来看,新疆地方品种的直径为5~25 μm 的导管数量占总导管数量的比例为70%~96%,而美国引进品种的占比为83%~89%,说明

当年生枝木质部导管径级的分布比例在地方品种间的变异程度较大,而其在美国品种的较小,导管径级分布比率较均匀(图 2)。

2.2 基于隶属函数的扁桃主栽品种栓塞抗性能力的初步评价

共获取 8 项与木质部栓塞抗性相关的解剖结构指标,各指标在品种间的差异性均达到极显著水平($P<0.01$),变异系数为 5.58%~44.66%,说明这 8 项指标对 9 个扁桃品种均具有较高灵敏度和代表

性。应用隶属函数法对 9 个品种的当年生枝木质部抗栓塞能力进行了综合评价(表 2)。平均隶属函数值越大表明抗栓塞能力越强,9 个品种当年生枝的抗栓塞能力由大到小排序为 $S3>M7>M2>M1>M8>S14>S1>S9>S12$ (表 2)。

从不同生态类群来看,地中海类群品种的平均隶属函数值为 0.613,高于中亚类群(0.574),说明美国引进扁桃品种当年生枝木质部栓塞抗性比新疆地方品种强(表 2)。

表 1 扁桃不同品种当年生枝木质部解剖结构之间的差异性

Table 1 Differences in the xylem anatomical structures of current year shoot of different almond Cultivars

品种	WD /(g·cm ⁻³)	D /μm	Dh /μm	V _D /(N·mm ⁻²)	V _S	V _G	T _{vw} /μm	(T _{vw} /D _{连接导管}) ²
S1 号	0.45±0.01cd	18.8±0.8 b	22.98±0.61a	620.0±33.9bc	0.65±0.03c	1.41±0.04 de	5.3±0.06a	0.025±0.002b
S3 号	0.49±0.01ab	16.3±0.6 c	18.16±0.28de	464.1±34.3 c	0.69±0.04 bc	1.36±0.06 e	4.6±0.07cde	0.034±0.003a
S9 号	0.40±0.03e	12.9±0.4 f	18.25±0.53de	1595.5±281 a	0.58±0.02 d	3.28±0.33 a	4.4±0.04e	0.023±0.001b
S12 号	0.40±0.01e	20.4±0.2 a	24.17±0.51a	608.3±39 bc	0.54±0.03 d	1.80±0.09 bcd	4.7±0.06bc	0.021±0.001b
S14 号	0.42±0.01de	16.4±1.0 c	19.66±0.45c	728.2±57 b	0.65±0.02 c	1.67±0.08 cde	4.5±0.04de	0.027±0.002b
M1	0.45±0.01bc	14.3±0.6 e	18.92±0.34cd	698.6±92 b	0.71±0.03ab	2.10±0.23b	4.5±0.05de	0.026±0.002b
M2	0.42±0.01de	14.2±0.2 ef	17.51±0.47e	680.4±34 b	0.75±0.01 ab	1.92±0.07bc	4.6±0.05cd	0.027±0.002b
M7	0.50±0.02a	15.0±0.5 de	19.29±0.38cd	570.2±82 bc	0.71±0.04ab	1.74±0.15 bcde	4.6±0.05cd	0.027±0.002b
M8	0.48±0.01abc	16.0±0.5 cd	21.53±0.47b	583.2±54 bc	0.75±0.01 a	2.1±0.12 b	4.8±0.05b	0.027±0.002b
品种间差异(P 值)	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.006
新疆地方品种	0.43±0.01a	16.97±0.33a	20.66±0.31a	803.22±48a	0.626±0.01a	1.91±0.1a	4.72±0.02a	0.026±0.001a
美国引进品种	0.46±0.01b	14.91±0.19b	19.35±0.21b	631.8±20b	0.731±0.01b	1.97±0.05a	4.65±0.02a	0.027±0.001a
不同生态类群间差异(P 值)	0.001	0.000	0.000	0.003	0.000	0.608	0.062	0.791

注:不同字母表示指标在品种间或不同生态类群间差异性显著($P<0.05$)。

表 2 基于隶属函数的扁桃 9 个品种当年生枝木质部栓塞抗性综合评分值及排序

Table 2 Subordinate function values of 9 Almond varieties and comprehensive appraisal on xylem cavitation resistance

品种编号	WD /(g·cm ⁻³)	D /μm	Dh /μm	V _D /(N·mm ⁻²)	V _S	V _G	T _{vw} /μm	(T _{vw} /D _{连接导管}) ²	总隶属 函数值	均隶属 函数值	栓塞 抗性排序
S1	0.700 8	0.476 1	0.524 0	0.834 9	0.608 5	0.894 1	0.303 2	0.256 5	4.598 1	0.574 8	7
S3	0.814 5	0.587 5	0.754 9	0.908 0	0.682 9	0.908 7	0.223 2	0.353 3	5.233 0	0.654 1	1
S9	0.552 0	0.742 0	0.750 5	0.425 7	0.486 1	0.540 0	0.209 3	0.221 3	3.926 8	0.490 8	9
S12	0.570 0	0.406 6	0.467 0	0.840 4	0.423 1	0.788 0	0.236 9	0.201 8	3.933 9	0.491 7	8
S14	0.607 5	0.582 7	0.683 1	0.784 2	0.607 3	0.824 3	0.217 6	0.301 3	4.607 9	0.576 0	6
M1	0.732 0	0.676 9	0.718 4	0.798 0	0.712 3	0.705 5	0.217 7	0.270 2	4.830 9	0.603 9	4
M2	0.626 3	0.685 1	0.786 4	0.807 2	0.760 3	0.756 4	0.224 1	0.281 4	4.927 2	0.615 9	3
M7	0.868 2	0.647 6	0.700 6	0.858 2	0.700 8	0.804 5	0.231 8	0.291 3	5.103 0	0.637 9	2
M8	0.781 9	0.600 7	0.593 4	0.852 1	0.697 5	0.705 9	0.248 6	0.288 2	4.768 4	0.596 0	5

3 结论与讨论

不同生态类群扁桃品种在当年生枝木质部解剖结构上存在显著差异。地中海类群扁桃木质部木材密度和单导管指数均比中亚类群高,而导管直径和导管密度比其低。从当年生枝木质部解剖结构角度来看,地中海类群-美国扁桃品种的栓塞抗性能力较高,而中亚类群-新疆地方品种的栓塞抗性较低(除 S3 以外);新疆地方品种 S3、美国品种 M7、M2、M1、

M8 的栓塞抗性较强(平均隶属函数值均在 0.60~0.65),而新疆地方品种 S14、S1、S12 和 S9 的抗栓塞能力最低(0.49~0.58)。

栓塞的形成是与木质部水柱张力的大小和木材理化性质有关的非生物过程^[3-4],本研究发现,扁桃当年生枝木质部解剖结构特征在地方品种之间变异较大,而其在美国品种之间的差异较小。前期的研究中发现,新疆地方品种和美国品种扁桃在叶片的组织结构上也有相似的变化^[6]。

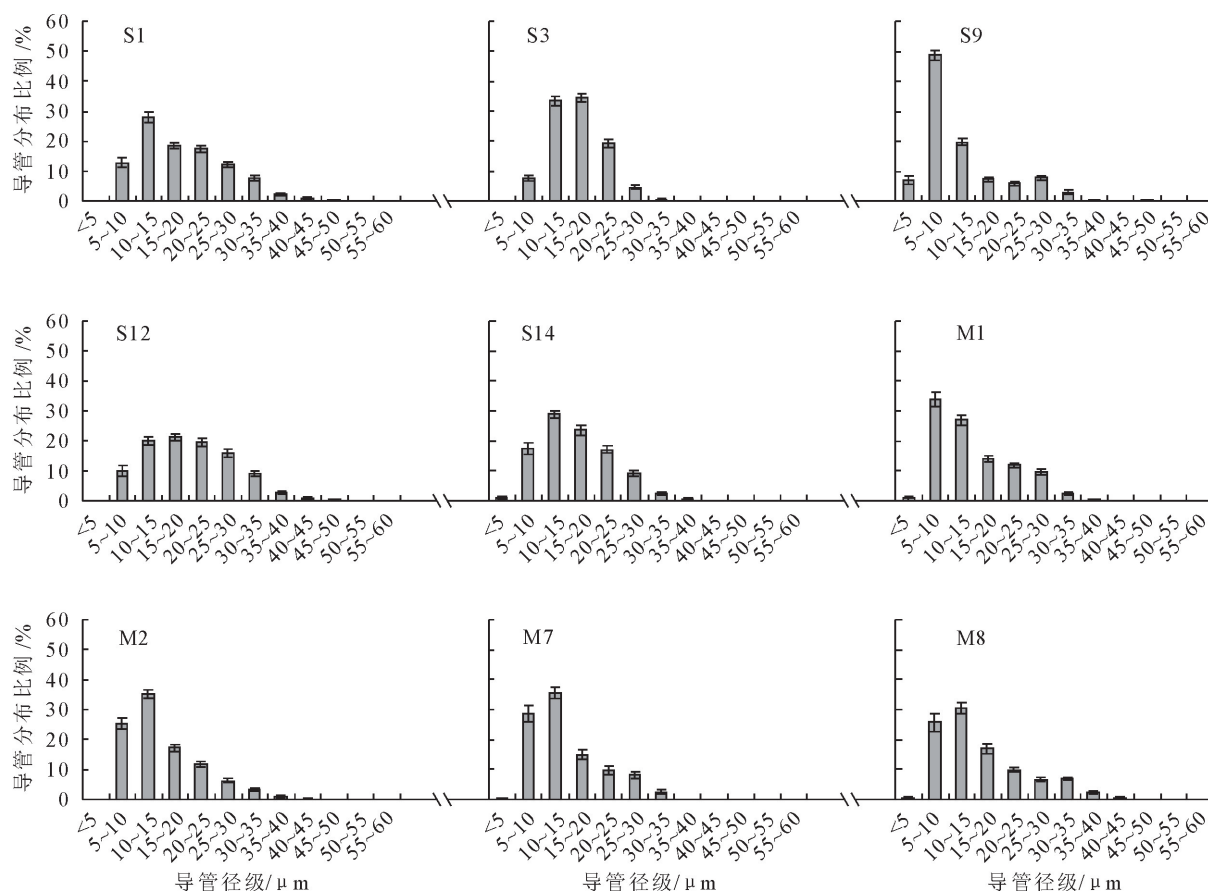


图 2 扁桃不同品种当年生枝木质部导管直径分布比例

Fig. 2 Current-year shoot xylem vessel diameter distribution ratio of Almond different cultivars

目前,在植物木质部栓塞特性研究中,被公认的抗栓塞能力相关指标包括木质部导管大小、相邻连接导管壁厚度及理论机械强度、木材密度等。但导管空间分布特征与栓塞抗性的关系方面的研究较少,结论也不一致。部分学者认为,相对于单导管,栓塞在导管团(grouped vessels)内更容易被消除^[31,33,35-36];也有学者认为,随着导管间接触面积的增大,栓塞在导管团内的扩展速度会加快,从而降低其木质部的抗栓塞能力^[24-29]。A. Scholz *et al.*^[37]的研究表明,蔷薇科李亚科 10 种不同果树中栓塞抗性高树种的单导管数量比例也高。木本植物茎的木材密度越高木质部抗栓塞能力越强^[15-16]。本研究发现,扁桃当年生枝木材密度与单导管指数呈显著正相关($r=0.670, P<0.05$),因此,本研究支持第 2 种假设,即木质部单导管数量越多,栓塞在导管间不易扩散,其木质部抗栓塞能力也越强。美国引进扁桃品种当年生枝木质部具有木材密度高、导管直径小、导管密度低、单独分布的导管数量多而导管径级分布比例较均匀等高抗栓塞植物具有的结构特征,而新疆地方扁桃(除 S3 以外)表现为木材密度较低、导管直径偏大、导管密度高和单导管指数偏低等抗栓塞能力较弱植物的木质部结构特征。

新疆地方品种和美国引进品种木质部解剖结构及栓塞抗性差异的主要原因之一可能是两地气候特征的差异性导致的。我国扁桃主产区喀什地区是典型的夏季炎热、冬季严寒(极端低温为 -24.1°C)、降雨少的暖温带大陆性干旱气候,而美国加州扁桃主产区是夏季炎热干燥、冬季温和多雨(冬季气温很少低于 0°C),属于地中海气候类型^[5]。因此可以推测美国品种抗栓塞能力较强,干旱条件下不容易发生栓塞。而新疆地方品种(除 S3 以外)木质部在干旱胁迫条件下较容易发生栓塞,但其木质部可能具备一定的栓塞修复能力。

有关研究显示,适当的木质部栓塞可能对植物在干旱胁迫下生长是有利,是植物在干旱环境下节约水分的一种耐旱策略^[38]。前人研究报道,植物对于干旱胁迫环境的适应性不仅仅是通过形成高抗栓塞能力的木质部,而且具备栓塞修复能力强的组织结构特征^[18-19]。木材密度较低的植物,其木质部具备较高的储水能力,有利于栓塞木质部导管的修复^[18-19]。栓塞修复还跟木质部导管直径的大小有关,导管越大,其产生的气泡就越易被溶解,栓塞导管也越易修复^[39]。党维等^[18]对 6 个耐旱树种木质部水力特征与栓塞修复能力之间的关系进行研究时

发现,木质部栓塞脆弱性(P_{50})和导管直径与栓塞修复能力之间有良好的正相关关系,木质部抗栓塞能力较低的树种,其栓塞修复能力也越强。对本研究而言,新疆地方扁桃品种(除S3以外)的抗栓塞能力低于美国品种,但它具备栓塞修复有利的解剖结构特征。前期研究表明新疆地方品种扁桃抗旱能力大于美国引进品种^[6],推测原因是其栓塞的修复能力强于美国引进品种。

参考文献:

- [1] ZHANG S X, RICHTER H. Cavitation and embolization in the xylem of woody plants [J]. Journal of Northwest Forestry College, 1996, 11(3): 19-30.
- [2] COCHARD H, BARIGAH S T, KLEINHENTZ M, *et al.* Is xylem cavitation resistance a relevant criterion for screening drought resistance among *Prunus* species? [J]. Journal of Plant Physiology, 2008, 165(9): 976-982.
- [3] 金鹰, 王传宽, 周正虎. 木本植物木质部栓塞修复机制: 研究进展与问题[J]. 植物生态学报, 2016, 40(8): 834-846.
JIN Y, WANG C K, ZHOU Z H. Mechanisms of xylem embolism repair in woody plants: research progress and questions [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2016, 40(8): 834-846. (in Chinese)
- [4] SECCHI F & ZWIENIECKI M A. Patterns of pip gene expression in *Populus trichocarpa*, during recovery from xylem embolism suggest a major role for the pip1 aquaporin subfamily as moderators of refilling process [J]. Plant, Cell and Environment, 2010, 33(8): 1285-1297.
- [5] 田建保, 何勇, 称恩明. 中国扁桃[B]. 北京: 中国农业出版社, 2008: 255.
- [6] 木巴热克·阿尤普, 艾沙江·买买提, 郭春苗, 等. 基于叶片显微及亚显微结构的新疆扁桃 10 个主栽品种抗旱性综合评价[J]. 果树学报, 2019, 36(3): 347-358.
- [7] United States department of Agriculture. Tree Nuts: World Markets and Trade[R]. Foreign agricultural service, 2018.
- [8] 郭改改, 封斌, 麻保林, 等. 不同区域长柄扁桃叶片解剖结构及其抗旱性分析[J]. 西北植物学报, 2013, 3(4): 720-728.
GUO G G, FENG B, MA B L, *et al.* Leaf anatomical structures of different regional *Amygdalus pedunculata* Pall. and their drought resistance analysis [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2013, 33(4): 720-728. (in Chinese)
- [9] WANG J, ZHENG R, BAI S, *et al.* Mongolian almond (*Prunus mongolica* Maxim): the morpho-physiological, biochemical and transcriptomic response to drought stress [J]. Plos One, 2015, 10(4): e0124442.
- [10] TORRECILLAS A, ALARCON J J, DOMINGO R, *et al.* Strategies for drought resistance in leaves of two almond cultivars [J]. Plant Science, 1996, 118(2): 135-143.
- [11] YADOLLAHI A, ARZANI K, EBADI A, *et al.* The response of different almond genotypes to moderate and severe water stress in order to screen for drought tolerance [J]. Scientia Horticulturae, 2011, 129(3): 403-413.
- [12] EHSAN A, ALI L, SHAHIN F Y. Physiological and morphological responses of Almond cultivars under in vitro drought stress [J]. Journal of Nuts, 2017, 8(1): 61-72.
- [13] 满苏尔·沙比提, 艾克拜尔·艾尔肯, 迪里夏提·司马义. 近 50 年来新疆莎车县气候变化特征及其成因[J]. 干旱区研究, 2009, 26(5): 621-627.
- [14] SCHOLZ A, KLEPSCH M, KARIMI Z, *et al.* How to quantify conduits in wood? [J]. Frontiers in Plant Science, 2013, 4(2): 56.
- [15] HACKE U G, SPERRY J S, PITTERMANN J. Drought experience and cavitation resistance in six shrubs from the Great Basin, Utah [J]. Basic and Applied Ecology, 2000, 1(1): 31-41.
- [16] 李荣, 党维, 蔡靖, 等. 6 个耐旱树种木质部结构与栓塞脆弱性的关系[J]. 植物生态学报, 2016, 40(3): 255-263.
LI R, DANG W, CAI J, *et al.* Relationships between xylem structure and embolism vulnerability in six species of drought tolerance trees [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2016, 40(3): 255-263. (in Chinese)
- [17] JACOBSEN A L, PRATT R B, EWERS F W, *et al.* Cavitation resistance among 26 chaparral species of southern California [J]. Ecological Monographs, 2007, 77(1): 99-115.
- [18] 党维, 姜在民, 李荣, 等. 6 个树种 1 年生枝木质部的水力特征及与栓塞修复能力的关系[J]. 林业科学, 2017, 53(3): 49-59.
DANG W, JIANG Z M, LI R, *et al.* Relationship between hydraulic traits and refilling of embolism in the xylem of one-year-old twigs of six tree species [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2017, 53(3): 49-59. (in Chinese)
- [19] OGASA M, MILI N H, MURAKAMI Y, *et al.* Recovery performance in xylem hydraulic conductivity is correlated with cavitation resistance for temperate deciduous tree species [J]. Tree Physiology, 2013, 33(4): 335-344.
- [20] MARKESTEIJN L, POORTER L, PAZ H, *et al.* Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits [J]. Plant Cell & Environment, 2015, 34(1): 137-148.
- [21] LI Y Y, CHEN W Y, CHEN J C, *et al.* Vulnerability to drought-induced cavitation in shoots of two typical shrubs in the southern Mu Us sandy Land, China [J]. Journal of Arid Land, 2016, 8(1): 125-137.
- [22] BAROTTO A J, MONTEOLIVA S, GYENGE J, *et al.* Functional relationships between wood structure and vulnerability to xylem cavitation in races of *Eucalyptus globulus* differing in wood density [J]. Tree Physiology, 2017, 38(2): 243-251.
- [23] 殷笑寒, 郝广友. 长白山阔叶树种木质部环孔和散孔结构特征的分化导致其水力学性状的显著差异[J]. 应用生态学报, 2018, 29(2): 352-360.
YIN X H, HAO G Y. Divergence between ring-and diffuse-porous wood types in broadleaf trees of Changbai Mountains results in substantial differences in hydraulic traits [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(2): 352-360. (in Chinese)
- [24] SPERRY J S, SALIENDRA N Z. Intra- and inter-plant variation in xylem cavitation in *Betula occidentalis* [J]. Plant, Cell & Environment, 1994, 17: 1233-1241.
- [25] TYREE M T, ZIMMERMANN M H. Xylem structure and

- the ascent of sap[M]. 2nd. Berlin:Springer Verlag, 2002.
- [26] LOEPFE L, MARTINEZ-VILALTA J, PINOL J, *et al.* The relevance of xylem network structure for plant hydraulic efficiency and safety [J]. *Journal of Theoretical Biology*, 2007, 247:788-803.
- [27] JACOBSEN A L, PRATT R B, EWERS F W, *et al.* Cavitation resistance among 26 chaparral species of southern California[J]. *Ecological Monographs*, 2007, 77(1):99-115.
- [28] JACOBSEN A L, PRATT R B. Going with the flow: structural determinants of vascular tissue transport efficiency and safety [J]. *Plant Cell Environment*, 2018, 41:2715-2717.
- [29] MARTINEZ-VILALTA J, MENCUCCINI M, ALVAREZ X, *et al.* Spatial distribution and packing of xylem conduits[J]. *American Journal of Botany*, 2012, 99(7):1189-1196.
- [30] 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, 126:457-461.
- [31] LENS F, SPERRY J S, CHRISTMAN M A, *et al.* Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *acer*[J]. *New Phytologist*, 2011, 190:709-723.
- [32] FICHOT R, BARIGAH T S, CHAMAILLARD S, *et al.* Common trade-offs between xylem resistance to cavitation and other physiological traits do not hold among unrelated *Populus deltoides* × *Populus nigra* hybrids[J]. *Plant Cell & Environment*, 2010, 33(9):1553-1568.
- [33] CARLQUIST S. Vessel grouping in dicotyledonous wood: Significance and relationship to imperforate treachery elements [J]. *Aliso*, 1984, 10:505-525.
- [34] 刘彬, 麻文俊, 王军辉, 等. 基于叶片解剖结构的砂生槐群体抗旱性评价[J]. *植物研究*, 2017, 37(3):325-333.
- LIU B, MA W J, WANG J H, *et al.* Drought-resistance of *Sophora moorcroftiana* from different population from leaf anatomical structure[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2017, 37(3):325-333. (in Chinese)
- [35] CARLQUIST S. Non-random vessel distribution in woods: patterns, modes, diversity, correlations [J]. *Aliso*, 2009, 27:39-58.
- [36] HOLT T, COCHARD H, NIKINMAA E. Capacitive effect of cavitation in xylem conduits: results from a dynamic model [J]. *Plant, Cell Environment*, 2009, 32:10-21.
- [37] SCHOLZ A, RABAEY D, STEIN A, *et al.* The evolution and function of vessel and pit characters with respect to cavitation resistance across 10 *Prunus* species [J]. *Tree Physiology*, 2013, (7):684.
- [38] 张硕新, 申卫军, 张远迎, 等. 几个抗旱树种木质部栓塞脆弱性的研究[J]. *西北林学院学报*, 1997, 12(2):1-6.
- ZHANG S X, SHEN W J, ZHANG Y Y, *et al.* The vulnerability of xylem embolism in twigs of some drought-resistant tree species[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 1997, 12(2):1-6. (in Chinese)
- [39] 安锋, 张硕新. 7 种木本植物根和小枝木质部栓塞的脆弱性[J]. *生态学报*, 2005, 25(8):1928-1933.
- AN F, ZHANG S X. Studies of roots and shoots vulnerability to xylem embolism in seven woody plants [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(8):1928-1933. (in Chinese)

(上接第 62 页)

- [15] 王晓丽, 杨再国, 曹梦涵, 等. 蓝桉及直干桉超级苗初步选择研究[J]. *西南林业大学学报*, 2018, 38, (4):89-93.
- WANG X L, YANG Z G, CAO M H, *et al.* The pilot research on the superior seedlings selection of *Eucalyptus globules* and *Eucalyptus maideni*[J]. *Journal of Southwest Forestry University*, 2018, 38, (4):89-93. (in Chinese)
- [16] 及利, 卢艳, 杨雨春, 等. 施肥方式对核桃楸容器苗生长及根系养分累积的影响[J]. *西北林学院学报*, 2020, 35(4):76-83.
- JI L, LU Y, YANG Y C, *et al.* Effects of fertilization methods on the growth and root nutrient accumulation of *Juglans mandshurica* container seedlings[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2020, 35(4):76-83. (in Chinese)
- [17] 侯利涵, 黄孝风, 陈慧晶, 等. 水培条件下毛竹幼苗的氮响应研究[J]. *西北林学院学报*, 2019, 34(6):49-54.
- HOU L H, HANG X F, CHEN H J, *et al.* Growth response of *Phyllostachys edulis* seedlings to different nitrogen concentrations under hydroponic conditions[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2019, 34(6):49-54. (in Chinese)
- [18] 周丽, 徐杨, 邓丽丽, 等. 云南松不同群体苗木生物量与生长分析[J]. *林业科技开发*, 2015(6):148-153.
- [19] 魏国余, 亢亚超, 廖曦, 等. 配方施肥对红锥幼林生理及叶片养分含量的影响[J]. *西北林学院学报*, 2020, 35(4):32-36.
- WEI G Y, KANG Y C, LIAO X, *et al.* Effects of formula fertilization on the physiology characteristics and leaf nutrition contents of young *Castanopsis hystrix* stands[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2020, 35(4):32-36. (in Chinese)
- [20] 国家质量技术监督局. GB6000-1999 主要造林树种苗木质量分级[S]. 北京:中国标准出版社, 1999.