

木本植物木质部栓塞脆弱性研究新进展

李 荣^{1*} 姜在民^{2*} 张硕新^{1,3} 蔡 靖^{1,3**}

¹西北农林科技大学林学院, 陕西杨凌 712100; ²西北农林科技大学生命科学院, 陕西杨凌 712100; ³陕西秦岭森林生态系统国家野外科学观测研究站, 陕西杨凌 712100

摘 要 木质部空穴化和栓塞是木本植物在干旱等条件下遭受水分胁迫时产生的木质部输水功能障碍, 在全球气候变化的大背景下, 栓塞脆弱性对干旱响应的研究已成为热点和重要内容。近年来有关木质部栓塞脆弱性与植物输水结构和耐旱性的关系已有大量研究并取得一定成果, 但是, 不同学者在不同地区对不同材料的研究结果存在很大不同。该文就近年来这一研究领域取得的成果及争议问题进行了概括和总结, 主要涉及木质部栓塞脆弱性(P_{50})及脆弱曲线的建立方法、木质部栓塞脆弱性与木质部结构(导管直径、导管长度、纹孔膜、木质部密度、纤维及纤维管胞)间的关系和木质部栓塞脆弱性与耐旱性的关系, 并对未来工作进行展望, 提出在未来的工作中应对同一树种使用Cochard Cavitron离心机法、Sperry离心机技术与传统方法建立的脆弱曲线进行比较验证、计算 P_{50} 值、分析植物个体器官水平差异(根、茎、叶)、测定树种生理生态指标, 探索植物栓塞脆弱性与输水结构和耐旱性的关系, 从而评估不同类型植物在未来气候变化下的耐旱能力。

关键词 木质部栓塞, 栓塞脆弱性, 输水结构, 耐旱性

引用格式: 李荣, 姜在民, 张硕新, 蔡靖 (2015). 木本植物木质部栓塞脆弱性研究新进展. 植物生态学报, 39, 838–848. doi: 10.17521/cjpe.2015.0080

A review of new research progress on the vulnerability of xylem embolism of woody plants

LI Rong^{1*}, JIANG Zai-Min^{2*}, ZHANG Shuo-Xin^{1,3}, and CAI Jing^{1,3**}

¹College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; ²College of Life Sciences, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; and ³Qinling National Forest Ecosystem Research Station, Yangling, Shaanxi 712100, China

Abstract

Xylem cavitation/embolism is the blockage of xylem conduits when woody plants suffer from water stress under drought and other environmental conditions, the study of embolism has become a hot and key topic under global climate change. Recent researches on the relationship between the vulnerability of xylem embolism and hydraulic architecture/drought tolerance have made some progress, however, scholars reached different conclusions based on results from different regions or different materials. This paper reviews the current achievements and controversial viewpoints, which includes indicator of xylem embolism vulnerability (P_{50}), method of vulnerability curve establishment, the relationship between embolism vulnerability and hydraulic architecture (vessel diameter, vessel length, pit area, wood density, fiber and fiber tracheid) and the relationship between embolism vulnerability and drought tolerance of woody plants. Future studies should use Cochard Cavitron centrifuge and Sperry centrifuge coupled with traditional methods to establish vulnerability curves, calculate P_{50} , analyze the difference among different organisms (root, stem, leaf), and measure physiological and ecological indexes. Future studies should be aimed to explore the relationship between the vulnerability of xylem embolism and hydraulic architecture/drought tolerance and to assess drought tolerance ability of different species under future climate change.

Key words xylem embolism, embolism vulnerability, hydraulic architecture, drought tolerance

Citation: Li R, Jiang ZM, Zhang SX, Cai J (2015). A review of new research progress on the vulnerability of xylem embolism of woody plants. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 838–848. doi: 10.17521/cjpe. 2015.0080

在植物生存和发挥功能所需的各种资源中, 水是最重要的, 同时也是对植物生长限制性最强的 (Johansson *et al.*, 2000; Kaldenhoff & Fisher, 2006)。

植物只有在含有一定量水分的条件下才能进行正常的生命活动, 否则生命活动就会受到阻碍, 甚至出现死亡 (Martre *et al.*, 2002; Quigley *et al.*, 2002; Cai

收稿日期Received: 2015-04-09 接受日期Accepted: 2015-06-30

* 共同第一作者 Co-first author

** 通讯作者 Author for correspondence (E-mail: cjcailing@163.com)

& Tyree, 2010)。而因干旱引起的木质部空穴化和栓塞则是影响树木正常生长发育的一个重要制约因子。

木质部空穴化和栓塞的发现为植物输水结构体系和植物耐旱机理研究提供了新的思路和方向, 植物对木质部栓塞的易受性可用“脆弱曲线(VC)”来描述(Tyree & Sperry, 1989), 该曲线是根据木质部导水率损失的百分数(PLC)与相对应水势绘制而成的曲线, 且已被广泛引用(Maherali *et al.*, 2004)。栓塞脆弱曲线的建立可以使学者们对植物抵御栓塞抗性的大小进行评估, 在研究了木质部栓塞脆弱性与输水结构间的关系(Wheeler *et al.*, 2005; Sperry *et al.*, 2006; Hacke & Jansen, 2009; Cai & Tyree, 2010; 张海昕等, 2013)及植物木质部栓塞脆弱性与耐旱性的关系(Tyree *et al.*, 2003; Maherali *et al.*, 2004; Awad *et al.*, 2010)后, 学者们认为由植物木质部空穴化和栓塞导致的木本植物输水结构功能障碍影响其自身耐旱能力。脆弱曲线与植物的部位、木质部结构、分布、抗旱性等存在一定关系, 因此能够提供许多抗旱信息(安锋和张硕新, 2005)。木质部栓塞脆弱性与输水结构间的关系可使人们评估植物对栓塞的抵抗力大小, 从而进一步探究木质部栓塞脆弱性和耐旱性的关系, 但各学者对不同树种研究所得结论不尽相同。

1 木质部栓塞脆弱性

1.1 木质部空穴和栓塞的定义

根据内聚力-张力学说(cohesion-tension theory)(Dixon, 1914), 在木本植物体内, 水分在木质部张力(负压)的作用下处于一个亚稳定状态, 水分以水柱的形式由木质部根的导管向上运输到茎的导管, 木质部被形象地称为“脆弱的管道”。从1966年开始, 许多研究便聚焦于多大的负压力阈值将会使林木导管系统发生空穴化(Milburn & Johnson, 1966; Milburn & McLaughlin, 1974), 普遍认为, 当水分压力降低到林木体内水分子之间的内聚力被破坏时, 空穴化现象将会发生。水柱一旦被破坏, 借助声学上的一些方法便可观测到一个真空空间填充导管系统并快速扩展的过程(Milburn & Johnson, 1966; Milburn & McLaughlin, 1974)。空穴发生后, 空气会填充进真空的导管内(栓塞化), 使原来连续的水柱断裂, 从而阻碍水分的运输。目前认为“空穴形成”有4

种模式: 1)气泡由纹孔进入导管形成空穴; 2)液体流动过程中自然发生的微小气核膨胀形成空穴; 3)驻留在导管内疏水区域的小气泡膨胀形成空穴; 4)导管壁上微小气核与疏水区脱离形成空穴(Tyree & Zimmermann, 2002)。气泡使得空穴化在两个相邻导管间扩散, 从而阻滞水分的运输, 最终导致栓塞(Tyree & Sperry, 1989)。这一理论得到学者的广泛支持(Tyree *et al.*, 2003; Angeles *et al.*, 2004)。

1.2 木质部栓塞脆弱性的表示方法

依据Domec理论(Domec & Gartner, 2001), 测定和分析导水率损失最大值时的枝条临界水势和导水率50%时对应的枝条水势(P_{50})值(P_{50} 为负值), 可以很好地描述不同树种木质部的栓塞脆弱性、比较不同树种木质部抵抗栓塞的能力(Choat *et al.*, 2012)。但也有研究表明, 植物栓塞后的剩余导水率可能比 P_{50} 值更适合描述植物在水分亏缺条件下抵抗栓塞的能力(Pammenter & van der Willigen, 1998; Swift *et al.*, 2008)。目前, 国际上大多数学者用 P_{50} 值来表示栓塞脆弱性。

1.3 木质部栓塞脆弱曲线的建立方法

栓塞脆弱性可通过栓塞脆弱曲线来反应, 该曲线的建立有许多方法, 早期常用的是自然干燥法(bench dehydration)、空气注入法(air-injection)和压力室法(pressure chamber)(Cochard *et al.*, 1992), 目前国际上常用的快速测定栓塞脆弱曲线的方法是Cochard Cavitron离心机法(Cochard, 2002; Cochard *et al.*, 2005)和Sperry离心机技术(Sperry *et al.*, 1988)。自然干燥法是最直接、最原始的诱导植物产生空穴化和栓塞的方法, 将植物(通常为带有叶片且长于1 m的枝条)不做任何处理直接放在空气中进行脱水干燥, 木质部压力可用压力势法测量未蒸腾的叶片而得(Tyree *et al.*, 1992)。空气注入法是将压缩的空气通过压力套注入木质部导管中, 木质部的导水率随压力的变化而变化, 从而建立枝条的栓塞脆弱曲线(Cochard *et al.*, 1992)。离心机法是将枝条放在离心机中旋转, 其原理是利用不断增大的离心力模拟活体植株中的木质部负压来诱导枝条产生栓塞, 从而测定枝条导水率损失值(PLC)(Pockman *et al.*, 1995)。不同之处是: 1)自然干燥法建立脆弱曲线需要数周时间和多个枝条才能得到, 因此比较费时, 而且原位诱导产生的栓塞可能影响导水率与木质部负压的关系, 并且最近研究发现, 在被切开的木质

部导管压力下该方法易于建立错误曲线(Li *et al.*, 2009; Wheeler *et al.*, 2013; Torres-Ruiz *et al.*, 2015)。

2)空气注入法的优势在于水分可以在几分钟内精确地调整到人为想要控制的程度, 相比于自然干燥法, 该方法可以在数小时内建立一条完整的脆弱曲线, 但实际操作中压力套在高压下会发生漏气现象, 同时注入导管内的空气很可能影响导水率, 所以需要等压力恢复到大气压时才能进行测定(Cochard *et al.*, 2010)。空气注入法和自然干燥法更适合于建立长导管植物脆弱曲线(Choat *et al.*, 2010)。

3) Cochard Cavitron离心机是在Pockman离心机(Pockman *et al.*, 1995)的基础上改装而来的, 它具有一个大转子(所容纳枝条长度为27.4 cm, 转子长27.5 cm), Sperry离心机具有一个小转子(所容纳枝条长度为14.5 cm), 不同之处是Cochard Cavitron离心机法仅需要一根枝条且通常在0.5 h内就可建立一条完整的脆弱曲线, 而Sperry离心机技术则需要3–5根枝条、一周时间才能建立一条完整的脆弱曲线, 离心机法具有空气注入法的优点, 且不用考虑由于已经存在的空气带来的不便, 此外, 离心机法还可以用于测定许多草本植物脆弱曲线, 这一点空气注入法是无法完成的(Tixier *et al.*, 2013)。离心机法所得脆弱曲线可将植物生理生态特性和木质部结构结合起来(Hacke *et al.*, 2001, 2006; Jacobsen *et al.*, 2005; Cai & Tyree, 2010; Lens *et al.*, 2011), 可筛选出杨属(*Populus*)和柳属(*Salix*)栓塞抗性强的树种(Cochard *et al.*, 2007; Arango-Velez *et al.*, 2011; Schreiber *et al.*, 2011), 可将抗旱性和生活史结合起来评估植物抵御干旱的能力(Pratt *et al.*, 2007), 也可用来探究干旱环境下植物的死亡率(Choat *et al.*, 2012; Plaut *et al.*, 2012; Anderegg *et al.*, 2013; Paddock *et al.*, 2013)。

离心机法建立栓塞脆弱曲线前是否需要对枝条进行冲洗还没有统一的认识。Wang等(2014)发现冲洗的枝条和未被冲洗的枝条在离心时没有区别, 原因是未被冲洗的枝条树液在旋转时很快被流动的液体所代替。相反, Choat等(2010)用离心方法对葡萄(*Vitis vinifera*)枝条研究时发现未被冲洗的枝条更不易栓塞。但与自然干燥法相比, 未被冲洗的枝条更易栓塞, 是因为气泡在浮力的作用下进入旋转的枝条, 导致导管发生栓塞(Hacke *et al.*, 2015)。目前, 用离心机法已经获得数百个树种的栓塞脆弱曲线

(Choat *et al.*, 2012), 其中, 绝大多数曲线可以用单威布尔累积分布函数拟合:

$$\frac{PLC}{100} = 1 - \exp\left[-\left(\frac{T}{b}\right)^c\right] \quad (1)$$

式中, PLC 是导水率损失值, T 是压力, b 和 c 是威布尔常量, 其中参数 b 是当最大导水率(K_{max})下降63.2%时对应的木质部的负压值, 参数 c 是曲线的斜率。单威布尔累积分布函数能够拟合很多树种的脆弱曲线, 包括“s”形和“r”形(Sperry *et al.*, 2012)。但有些树种脆弱曲线不能用单威布尔累积分布函数很好地拟合, 研究发现沙棘(*Hippophae rhamnoides*)的脆弱曲线用双威布尔函数比单威布尔函数拟合度更高(Cai *et al.*, 2014)。

1.4 木质部栓塞脆弱曲线的争议

目前, 对于一些树种的相同部位材料采用不同方法所得脆弱曲线不同, 特别是对离心机法建立的长导管植物的栓塞脆弱曲线正确与否存在很大争议(Cochard *et al.*, 2005, 2010, 2013; Sperry *et al.*, 2012; Torres-Ruiz *et al.*, 2015)。离心机法建立的脆弱曲线有两种形态, 一种为“r”形, 一种为“s”形, “r”形脆弱曲线意味着在水势较高(稍负)时或稍降时, 植物即产生很大的栓塞或导水率损失, “s”形脆弱曲线则表示只有当水分亏缺达到一定程度才会发生栓塞。因此, 脆弱曲线的形式直接影响导水率损失值(P_{50})。有关脆弱曲线的争议主要表现在以下几方面:

一种研究认为离心机法建立的“r”形脆弱曲线是错误的。Cochard等(2005)以针叶树、散孔材和环孔材为研究对象, 将离心机技术和标准方法(压力室脱水法和空气注入法)进行比较, 发现离心机技术并不适用于环孔材, 其原因可能是用于离心的环孔材木质部的长导管被切开, 被切开的导管不能发挥导水作用(Cochard *et al.*, 2005, 2010)。Choat等(2010)和Ennajeh等(2011)研究认为, 如果测量样本的长度大于最大导管长度, 则曲线倾向于“s”形, 如果小于最大导管长度, 则倾向于“r”形曲线, 因为开口的导管更容易栓塞, 这有可能过高地估计了枝条真实的脆弱性。Wang等(2014)对生长在陕西渭河边的具有长导管的刺槐(*Robinia pseudoacacia*)采用自然干燥法、空气注入法和离心机法测定木质部栓塞脆弱性所得 P_{50} 值差异较大, 空气注入法和自然干燥法所得曲线为“s”形, 离心机法所得曲线为“r”形,

研究认为离心机法所得“r”形曲线是因为在不断加剧的离心力作用下木质部压力降低、小气泡逐渐膨胀流向枝条中部、导管逐渐被空气所填充而形成,或是枝条在被离心前小气泡和小分子物质已经进入被切开的导管内。Rockwell等(2014)对被子植物研究得出相同结论。Torres-Ruiz等(2014)对具长导管的木犀榄(*Olea europaea*)利用离心机法和脱水法进行比较,发现当枝条样本的长度较短时,离心机建立的“r”形脆弱曲线是错误的。基于以上说法,有些学者认为不管采用哪种方法,“r”形脆弱曲线都是错误的(Cochard & Delzon, 2013; Cochard *et al.*, 2013)。

但还有一种研究认为离心机法建立的“r”形曲线是正确的。Sperry等(2012)研究表明采用脱水法、空气注入法与离心机法得到了相同的曲线,他们认为并不是所有的环孔材导管都被切开(Li *et al.*, 2008; Jacobsen & Pratt, 2012; Sperry *et al.*, 2012; Christman *et al.*, 2012)。Jacobsen等(2014)对10种植物(含长导管植物,最大导管长度>1 m)建立脆弱曲线,发现利用不同方法所得植物导水率损失 P_{50} 值无明显差异。Hacke等(2015)对具长导管的橄榄进行研究,发现利用离心机法和自然干燥法所得曲线均为“r”形,他认为离心机法是有效的。

也有研究认为离心机转子的设计可消除或最小化这种人为因素(Li *et al.*, 2008)。或是植物材料的年龄、解剖结构(导管长度的分布和导管间的连通性)和季节性栓塞疲劳导致脆弱曲线的不同形式(Christensen-Dalsgaard & Tyree, 2014)。但目前还没有学者采用同一树种(材料为相同年龄、相同部位、相同直径、最短时间范围)使用Cochard Cavitron离心机法、Sperry离心机技术与传统方法建立脆弱曲线进行比对,对于这一争议有待于进一步的研究。

2 木质部栓塞脆弱性与木本植物输水结构的关系

输水结构被用来描述整个树体上茎段导水率与其结构间的关系(Zimmermann, 1983)。栓塞使木质部管道中充有气泡而阻断了水分的运输,因此,输水结构的输水效率会受到木质部栓塞脆弱性的影响。木质部栓塞脆弱性与导管或管胞的解剖特征和纹孔超微结构密切相关(Wheeler *et al.*, 2005; Sperry *et al.*, 2006; Hacke & Jansen, 2009)。

2.1 木质部栓塞脆弱性与导管直径及 $(t/b)^2$ 的关系

木质部导管的导水率与导管直径的4次方成正比(D^4 , 源于Hagen-Poiseuille方程),若增加一倍的导管直径将导致单个导管上16倍的导水率和4倍的横截面积的增大(Tyree & Zimmermann, 2002),即导管直径越大,导管的输水效率越高。因此,多数研究认为木质部导管平均直径与栓塞脆弱性呈正相关关系,即同一树种内大径导管比小径导管更易发生栓塞(Hargrave *et al.*, 1994; Gullo *et al.*, 1995; Wheeler *et al.*, 2005; Hacke *et al.*, 2006; Cai & Tyree, 2010; 张海昕等, 2013),如:阔叶树种是环孔材或散孔材,环孔材导管直径较大、导管长度较长,运输水分速度快,从而容易发生栓塞;针叶树是无孔材,其管胞直径小、水分运输速度慢,因而不易发生栓塞;散孔材树种则导管直径较小、导管长度较短,运输水分阻力较大,栓塞发生的概率在环孔材树种和无孔材树种之间(李吉跃和翟洪波, 2000; 刘晓燕等, 2003)。也有研究认为栓塞脆弱性与木质部导管直径成反比(Lemoine *et al.*, 2002; Hacke *et al.*, 2009),或栓塞脆弱性与导管直径不相关(Rosner *et al.*, 2007; Fichot *et al.*, 2010)。Cai和Tyree (2010)以杨属(*Populus*)植物为例,按照植物导管直径级构建的栓塞脆弱曲线表明:随着导管直径增大, P_{50} 值增大(负值),即导管直径与 P_{50} 呈正相关关系(Markestijn *et al.*, 2011)。除导管直径外,木质部栓塞脆弱性与导管内径跨度(b)和导管壁的厚度(t)有关,但 $(t/b)^2$ 比 t 或者 b 与 P_{50} 相关性更好,研究表明导管壁 $(t/b)^2$ 与木质部抗栓塞能力有很紧密的比例关系,如:12种针叶树种 $(t/b)^2$ 与栓塞脆弱性的 $R^2 = 0.73$,36种被子植物二者 $R^2 = 0.81$,因此 $(t/b)^2$ 大的植物可避免植物在负压下木质部导管壁的破坏,从而防止栓塞的形成(Hacke *et al.*, 2001)。Cochard等(2008)对蔷薇科李属(*Prunus*)植物研究得出相同结论,并指出导管壁为37 μm 宽时, P_{50} 与 $(t^2/b^2)_{37}$ 相关性最好($R^2 = 0.76$, $p = 0.001$)。但树木在长期的对外界环境条件适应的进化过程中,可以通过形态和结构等自我调节来达到水分运输途中有效性与安全性的协调统一。在一些干旱半干旱地区,植物木质部导管直径变小,在一定程度上水分运输的有效性降低,但小径导管的导管壁加厚,在木质部压力很低时,导管坍塌和被破坏的几率降低,且导管密度增加,水分运输的有效

性即得到了一定的有效补偿。

2.2 木质部栓塞脆弱性与导管长度的关系

有研究认为导管长度与导管直径呈正相关关系 (Zimmermann & Potter, 1982; Ellmore & Ewers, 1986; Ewers & Fisher, 1989; Kolb & Sperry, 1999; Hacke & Jansen, 2009), 张海昕等(2013)通过对4个杨树无性系的研究得出相同结论。Tyree 和 Zimmermann (2002)研究认为平均导管长度随平均导管直径的增加而增加, Ewers等(1990)通过对藤本植物和灌木研究发现最大导管直径与最大导管长度呈线性关系($R^2 = 0.62$, $p = 0.001$)。Hacke等(2006)通过对28个树种进行比对, 得出平均导管直径和平均导管长度二者的斜率为1.48, $R^2 = 0.63$ 。Cai等(2010b)对杨属无性系研究表明大径级导管其长度也长。同时, 导管长度对木本植物木质部导管水分运输的有效性与抗栓塞的安全性有一定的权衡, 这种权衡性可能是水分有效运输的最佳值, 且导管长度是与陆生植物从土壤到叶片水分运输途径的独特性紧密相关的(Cai & Tyree, 2014), 导管长度也可解释植物发生栓塞时所参与导管组的特征(Lens *et al.*, 2011)。

2.3 木质部栓塞脆弱性与纹孔膜的关系

纹孔是贯穿于导管分子间次生细胞壁的窄通道。纹孔分为单纹孔和具缘纹孔。单纹孔是次生壁上普遍存在的纹孔形式, 由纹孔腔和纹孔膜组成。具缘纹孔的构造较单纹孔复杂, 主要存在于木质部的组成分子中, 是导管或管胞的重要特征。每一个纹孔的中央是相对较薄的纹孔膜, 纹孔膜是由初生壁形成, 且由亲水性纤维素聚合物构成。纹孔膜在木质部水分运输传导上具有很重要的作用, 其上有大量的微孔, 是水流横向运输从一个导管(管胞)流向另一个导管(管胞)的入口(Choat *et al.*, 2008; Loepfe *et al.*, 2007)。

纹孔膜的稳定性来源于纹孔膜的微孔中空气-水界面的表面张力, 增强这种稳定性的特征包括纹孔直径和纹孔膜的亲水性。纹孔直径越小, 气泡通过纹孔时的张力越大, 导管越不易栓塞; 纹孔直径越大, 纹孔膜的透性越好, 木质部就越易发生栓塞。Wheeler等(2005)提出纹孔面积假说(pit area hypothesis), 表明在任意一个给定的导管中, 栓塞的概率随着该导管上纹孔总面积的增加而增加($R^2 = 0.75$)。纹孔面积假说是气种假说(air-seeding hypothesis)的

必然结果, 按照气种假说, P_{50} 的值由导管上所有纹孔面积中具有最大孔洞的纹孔决定, 一个导管上纹孔所占面积越大, 纹孔膜上拥有“易漏”的微孔的几率越高, 植物越易栓塞。Christman等(2009)提出并验证了“稀有纹孔假说”(rare pit hypothesis): 他指出连接相邻导管间的纹孔的平均面积与植物的栓塞脆弱性(P_{50})呈正相关, 每个导管上具有的纹孔越多, 导管上易“气种”的纹孔的几率越大, 引起栓塞的阈值越低, 植物越易栓塞。该假说随后在更多的树种得到了进一步的证实(Christman *et al.*, 2012; 张海昕等, 2013)。纹孔的数量、纹孔膜的表面积的增加可以提高木质部输水效率, 但削弱或降低了管腔的机械承受能力, 使其在较高的木质部负压下产生内褶和破碎(Zimmermann, 1983)。

近年来的研究表明, 除了纹孔面积, 纹孔的质量特征在决定栓塞抗性中起着很重要的作用。Christman等(2009)和Jansen等(2009)分别以3种槭树属(*Acer*)树木和其他26种阔叶树为研究对象, 发现纹孔膜的厚度、孔隙度和纹孔腔的深度与栓塞脆弱性具有很强的相关性, 纹孔膜的厚度与最大孔径之间的相关性($R^2 = 0.7$, $p = 0.002$)表明纹孔膜越薄、纹孔越多、植物越易栓塞; 通过木质部解剖结构观察发现减少孔隙度即可增加膜的厚度, “易漏”的微孔数量减少, 可见孔隙度在一定程度上决定了导管栓塞的脆弱性; 纹孔腔的深度与栓塞脆弱性呈线性增长关系($R^2 = 0.56$, $p = 0.001$), 即纹孔腔的深度越深, 植物越易栓塞(Christman *et al.*, 2009; Hacke & Jansen, 2009; Jansen *et al.*, 2009; Lens *et al.*, 2011)。

2.4 木质部栓塞脆弱性与木质部密度的关系

有研究表明纹孔膜的厚度和整个细胞壁厚度的协同性可能对木质部密度有一定影响(Jansen *et al.*, 2009; Plavcová *et al.*, 2011)。Hacke等(2001)对来自不同科的48种植物进行研究, 发现12种针叶树种木质部密度和栓塞脆弱性的 $R^2 = 0.73$, 36种被子植物二者 $R^2 = 0.62$, 因此得出木质部密度与栓塞脆弱性有很强的相关性, 木质部密度越大, P_{50} 值越小(越负), 对栓塞抵抗力越强, 植物越不易栓塞。该结论随后又得到了进一步的验证(Jacobsen *et al.*, 2005)。但Cochard等(2008)对蔷薇科李属的10个树种研究发现木质部密度与 P_{50} 的 $R^2 < 0.4$, 其认为利用木质部密度作为评价李属不同种栓塞脆弱性的指标是不现实的。

2.5 木质部栓塞脆弱性与纤维或纤维管胞的关系

Cochard等(2008)对李属植物研究发现纤维壁的厚度在不同植物之间差异很大, 纤维与木质部栓塞脆弱性没有相关性。但有研究发现木质部栓塞脆弱性与导管的纤维管胞有一定关系, Cai等(2014)对木本植物沙棘研究发现, 沙棘的栓塞脆弱曲线符合双威布尔累积分布函数, 第一条威布尔曲线是通过相邻的导管间的纹孔进行运输而形成, 第二条威布尔曲线是通过导管间的纤维管胞进行运输而形成, 并提出“纤维桥假说”(fiber bridge hypothesis), 其认为纤维桥比纹孔输水更高效, 安全, 且更加抗栓塞。

木质部栓塞脆弱性与导管直径、导管长度、纹孔质量特征、木质部密度和纤维管胞的结构特征有关, 近20年来国内外对此做了大量研究, 但植物对水分的运输是经由土壤到达植物根系, 被根的导管吸收, 通过细胞传输, 进入茎的导管, 由植物木质部导管或管胞运输到达叶片, 最后由叶片气孔扩散到大气中, 即形成土壤-植物-大气连续体(soil-plant-atmosphere continuum, SPAC), 所以今后应该将根的导管结构和叶的解剖结构协同起来进行研究, 从而系统讨论栓塞脆弱性与植物输水结构的关系。

3 木质部栓塞脆弱性与耐旱性的关系

栓塞脆弱曲线的建立使得人们可以评估植物对栓塞的抵抗力, 有些学者分析了植物木质部栓塞脆弱性与耐旱性的关系(Sperry & Tyree, 1990; Cochard *et al.*, 1992, 2008, 2013; Tyree *et al.*, 2003; Maherali *et al.*, 2004), 认为由植物木质部空穴化和栓塞导致的植物输水结构功能障碍影响了植物的气孔运动及耐旱能力(Sperry *et al.*, 1988; Salleo *et al.*, 2000)。栓塞脆弱性决定了干旱地区生态系统中不同物种的生存模式(Davis *et al.*, 1998; Pockman & Sperry, 2000), 但栓塞抗性在不同物种和不同森林生态系统的表现不同(Maherali *et al.*, 2004; Delzon *et al.*, 2010), 因此, 在严重干旱情况下裸子植物和被子植物存活率也不同(Brodribb & Cochard, 2009; Brodribb *et al.*, 2010)。

目前针对不同树种不同生态环境所开展的研究得出的结论不同: Cochard等(1992)以7种针叶树种为研究对象并建立了其栓塞脆弱曲线, 发现耐旱的树种在水势较低时木质部不容易产生栓塞, 即导水能力较强, 并认为树种的耐旱性与其木质部栓塞的

脆弱性密切相关, 耐旱的树种就是栓塞脆弱性小的, 即对空穴和栓塞抗性强的树种。Sperry和Tyree(1990)研究了3种针叶树的脆弱曲线, 发现最适应干旱的树种*Juniperus virginiana*脆弱性最小, 即栓塞抗性最大, 是最不易发生栓塞的树种。Pockman和Sperry(2000)认为干旱地区生长的植物对栓塞抵抗能力高于湿润地区生长的植物, 干旱地区植物能在最低负水势条件下正常生长。Li等(2009)对玉米的研究表明, 耐旱性强的玉米品种的栓塞抗性也较强。Cochard等(1992)在对几种耐旱的栎类树种栓塞脆弱性研究中发现, 有几种栎类树种在水分运输和传导结构上具有降低其导管内空穴化和栓塞危险性的特征, 但有一个很耐旱的树种(*Quercus robur*)具有很少的抗空穴化和栓塞的结构特征。张硕新等(1997)对我国北方5种抗旱树种在自然条件下的栓塞脆弱性进行了测定, 发现刺槐(*Robinia pseudoacacia*)和沙棘(*Hippophae rhamnoides*)是栓塞脆弱性较大的树种, 这些树种在土壤水势下降后, 枝条木质部的导水能力急剧下降, 即木质部立即发生栓塞。Ewers等(2000)认为植物导管防止形成栓塞的能力与植物对水分的利用效率无明显关系。Nardini等(2001)对一种蔷薇科的树种研究发现, 切断叶片中脉只降低30%的水分通过, 由于叶片内传输水分的通道数量很多, 水分可绕过中脉运输, 暗示植物栓塞脆弱性和抗旱性关系不明显。Vilagrosa(2001)和Vilagrosa等(2003)对*Pistacia lentiscus*和*Quercus coccifera*研究发现较高的抗空穴化能力与较高存活率之间没有相关性。

但近年来多数研究发现木质部栓塞抗性可作为抗旱性的一个指标。Cochard等(2008)和Awad等(2010)通过对蔷薇科李属的10个树种和杨属的2个树种进行栓塞脆弱曲线的测定以及不同干旱条件的处理, 发现栓塞抗性可以作为抗旱性的一个指标。Anderegg等(2013)和Choat等(2012)研究认为栓塞抗性是森林生产力和干旱诱导的死亡率的一项重要生理指标, 树木栓塞抗性的研究将会有长足的发展, 这些研究也将被运用到模型当中, 以估算植物生产力(生理生态模型)以及物种分布(生物地理学模型)。Cochard等(2013)研究认为栓塞抗性是植物适应干旱策略的一种机制, 一旦找到调控树种栓塞形成和恢复的基因, 即可将其基因修改应用到整个森林生态系统中, 而树木对干旱的抗性表明, 许多树种在

水力学安全线边缘, 在全球气候变化的大背景下, 栓塞脆弱性对于干旱影响的研究将越来越重要。

4 问题与展望

目前, 国内外关于木质部栓塞脆弱性与植物输水结构和耐旱性的研究取得了一定的进展, 但是, 有关栓塞脆弱性的研究仍存在很大争议。比如: Cochard Cavitron离心机是否适用于建立长导管植物的脆弱曲线? “r”形脆弱曲线正确与否? 因此有必要对同一树种(长导管植物)使用Cochard Cavitron离心机法、Sperry离心机技术和传统方法建立脆弱曲线进行比较, 从而确定Cochard Cavitron离心机是否适用于建立长导管植物栓塞脆弱曲线并测定植物的导水率损失值(P_{50})。木质部栓塞脆弱性与植物根、茎、叶的结构密切相关, 前人的大量研究是把植物根、茎、叶的水力学性状分开来进行研究, 但是水分在根、茎、叶中的运输是一个连续体, 因此应该将栓塞脆弱性与植株根的木质部导管、茎的木质部导管和叶的解剖结构协同起来进行研究, 从植物个体水平而不仅仅局限于根、茎、叶器官水平上开展研究工作。木质部栓塞脆弱性大小是否能有力地证明耐旱性强弱? 树木的耐旱能力是其在干旱环境下长期适应的一种复杂的遗传特性, 它不仅与植物形态解剖结构特征相关, 还与植物内部生理生化活动和外界条件等有关, 因此可将它们作为一个系统去研究, 这样才能更加深刻地认识木质部栓塞脆弱性和耐旱性之间的关系。栓塞的发生是植物适应干旱的一种策略, 如何找到树种栓塞形成和恢复所调控的基因, 并将其基因修改应用到整个森林生态系统中? 在干旱环境水力学安全线边缘, 植物栓塞后修复能力如何? 这都有待于进一步的研究。

国内外学者在栓塞脆弱性方面做了大量研究, 但对我国干旱半干旱地区的植物研究相对较少, 生长在这些地区的木本植物因干旱而引起的木质部空穴化和栓塞影响木质部输水功能, 从而影响整个植物的生理活动, 限制其正常生长发育, 因此有必要对这些地区的植物做出进一步的研究, 探明该地区植物栓塞脆弱性与输水结构和耐旱性之间的关系, 为干旱半干旱地区植被恢复提供理论指导。

基金项目 国家自然科学基金面上项目(31270-646)。

参考文献

- An F, Zhang SX (2005). Studies of roots and shoots vulnerability to xylem embolism in seven woody plants. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 1928–1933. (in Chinese with English abstract) [安锋, 张硕新 (2005). 7种木本植物根和小枝木质部栓塞的脆弱性. *生态学报*, 25, 1928–1933.]
- Anderegg WRL, Plavcová L, Anderegg LDL, Hacke UG, Berry JA, Field CB (2013). Drought's legacy: Multiyear hydraulic deterioration underlies widespread aspen forest die-off and portends increased future risk. *Global Change Biology*, 19, 1188–1196.
- Angeles G, Barbara B, Boyer JS, Brodribb T, Brooks JR, Burns MJ, Cavender-Bares J, Clearwater M, Cochard H, Comstock J, Davis SD, Domec JC, Donovan LA, Ewers FW, Gartner BL, Hacke UG, Hinckley TM, Holbrook NM, Jones HG, Kavanagh K, Law B, López-Portillo J, Lovisolo C, Martin T, Vilalta JM, Mayr S, Meinzer FC, Melcher P, Mencuccini M, Mulkey S, Nardini A, Neufeld H S, Passioura J, Pockman W, Pratt RB, Rambal S, Richter H, Sack L, Salleo S, Schubert A, Schulte P, Sparks JP, Sperry J, Teskey RO, Tyree MT (2004). The cohesion-tension theory. *New Phytologist*, 163, 451–452.
- Arango-Velez A, Zwiazek JJ, Thomas BR, Tyree MT (2011). Stomatal factors and vulnerability of stem xylem to cavitation in poplars. *Physiologia Plantarum*, 143, 154–165.
- Awad H, Barigah T, Badel E, Cochard H, Herbette S (2010). Poplar vulnerability to xylem cavitation acclimates to drier soil conditions. *Physiologia Plantarum*, 139, 280–288.
- Brodribb TJ, Bowman DJMS, Nichols S, Delzon S, Burlett R (2010). Xylem function and growth rate interact to determine recovery rates after exposure to extreme water deficit. *New Phytologist*, 188, 533–542.
- Brodribb TJ, Cochard H (2009). Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. *Plant Physiology*, 149, 575–584.
- Cai J, Li S, Zhang HX, Zhang SX, Tyree MT (2014). Recalcitrant vulnerability curves: Methods of analysis and the concept of fibre bridges for enhanced cavitation resistance. *Plant, Cell & Environment*, 37, 35–44.
- Cai J, Tyree MT (2010). The impact of vessel size on vulnerability curves: Data and models for within-species variability in saplings of aspen, *Populus tremuloides* Michx. *Plant, Cell & Environment*, 33, 1059–1069.
- Cai J, Tyree MT (2014). Measuring vessel length in vascular plants: Can we divine the truth? History, theory, methods, and contrasting models. *Trees*, 28, 643–655.
- Cai J, Zhang SX, Tyree MT (2010b). A computational algorithm addressing how vessel length might depend on vessel diameter. *Plant, Cell & Environment*, 33, 1234–1238.

- Choat B, Cobb AR, Jansen S (2008). Structure and function of bordered pits: New discoveries and impacts on whole-plant hydraulic function. *New Phytologist*, 177, 608–626.
- Choat B, Drayton WM, Brodersen C, Matthews MA, Shackel KA, Wada H, McElrone AJ (2010). Measurement of vulnerability to water stress-induced cavitation in grapevine: A comparison of four techniques applied to a long-vesseled species. *Plant, Cell & Environment*, 33, 1502–1512.
- Choat B, Jansen S, Brodribb TJ, Cochard H, Delzon S, Bhaskar R, Bucci SJ, Feild TS, Gleason SM, Hacke UG, Jacobsen AL, Lens F, Maherali H, Martínez-Vilalta J, Mayr S, Mencuccini M, Mitchell PJ, Nardini A, Pittermann J, Pratt RB, Sperry JS, Westoby M, Wright IJ, Zanne AE (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491, 752–755.
- Christensen-Dalsgaard KK, Tyree MT (2014). Frost fatigue and spring recovery of xylem vessels in three diffuse-porous trees *in situ*. *Plant, Cell & Environment*, 37, 1074–1085.
- Christman MA, Sperry JS, Adler FR (2009). Testing the ‘rare pit’ hypothesis for xylem cavitation resistance in three species of *Acer*. *New Phytologist*, 182, 664–674.
- Christman MA, Sperry JS, Smith DD (2012). Rare pits, large vessels and extreme vulnerability to cavitation in a ring-porous tree species. *New Phytologist*, 193, 713–720.
- Cochard H (2002). A technique for measuring xylem hydraulic conductance under high negative pressures. *Plant, Cell & Environment*, 25, 815–819.
- Cochard H, Badel E, Herbette S, Delzon S, Choat B, Jansen S (2013). Methods for measuring plant vulnerability to cavitation: A critical review. *Experimental Botany*, 64, 4779–4791.
- Cochard H, Barigah ST, Kleinhentz M, Eshel A (2008). Is xylem cavitation resistance a relevant criterion for screening drought resistance among *Prunus* species? *Journal of Plant Physiology*, 165, 976–982.
- Cochard H, Bréda N, Granier A, Aussenac G (1992). Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Q. pubescens* Willd, *Q. robur* L). *Annals of Forest Science*, 49, 225–233.
- Cochard H, Casella E, Mencuccini M (2007). Xylem vulnerability to cavitation varies among poplar and willow clones and correlates with yield. *Tree Physiology*, 27, 1761–1767.
- Cochard H, Damour G, Bodet C, Tharwat I, Poirier M, Améglio T (2005). Evaluation of a new centrifuge technique for rapid generation of xylem vulnerability curves. *Physiologia Plantarum*, 124, 410–418.
- Cochard H, Delzon S (2013). Hydraulic failure and repair are not routine in trees. *Annals of Forest Science*, 70, 659–661.
- Cochard H, Herbette S, Barigah T, Badel E, Ennajeh M, Vilagrosa A (2010). Does sample length influence the shape of xylem embolism vulnerability curves? A test with the Cavitron spinning technique. *Plant, Cell & Environment*, 33, 1543–1552.
- Davis SD, Kolb KJ, Barton KP (1998). Ecophysiological processes and demographic patterns in the structuring of California chaparral. In: Rundel PW, Montenegro G, Jaksic F eds. *Landscape Degradation and Biodiversity in Mediterranean Type Ecosystems*. Springer, Berlin. 297–310.
- Delzon S, Douthe C, Sala A, Cochard H (2010). Mechanism of water-stress induced cavitation in conifers: Bordered pit structure and function support the hypothesis of seal capillary-seeding. *Plant, Cell & Environment*, 33, 2101–2111.
- Dixon HH (1914). *Transpiration and the Ascent of Sap in Plants*. Macmillan, New York.
- Domec JC, Gartner BL (2001). Cavitation and water storage capacity in bole xylem segments of mature and young Douglas-fir trees. *Trees-Structure and Function*, 15, 204–214.
- Ellmore GS, Ewers FW (1986). Fluid flow in the outermost xylem increment of a ring-porous tree, *Ulmus americana*. *American Journal of Botany*, 73, 1771–1774.
- Ennajeh M, Simoes F, Khemira H, Cochard H (2011). How reliable is the double-ended pressure sleeve technique for assessing xylem vulnerability to cavitation in woody angiosperms? *Physiologia Plantarum*, 142, 205–210.
- Ewers BE, Oren R, Sperry JS (2000). Influence of nutrient versus water supply on hydraulic architecture and water balance in *Pinus taeda*. *Plant, Cell & Environment*, 23, 1055–1066.
- Ewers FW, Fische JB, Chiu ST (1990). A survey of vessel dimensions in stems of tropical lianas and other growth forms. *Oecologia*, 84, 544–552.
- Ewers FW, Fisher JB (1989). Variation in vessel length and diameter in stems of six tropical and subtropical lianas. *American Journal of Botany*, 76, 1452–1459.
- Fichot R, Barigah TS, Chamaillard S, Le Thiec D, Laurans F, Cochard H, Brignolas F (2010). 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*, 33, 1553–1568.
- Gullo MA, Salleo S, Piaceri EC, Rosso R (1995). Relations between vulnerability to xylem embolism and xylem conduit dimensions in young trees of *Quercus corris*. *Plant, Cell & Environment*, 18, 661–669.
- Hacke UG, Jacobsen AL, Pratt RB (2009). Xylem function of arid-land shrubs from California, USA: An ecological and evolutionary analysis. *Plant, Cell & Environment*, 32, 1324–1333.
- Hacke UG, Jansen S (2009). Embolism resistance of three boreal conifer species varies with pit structure. *New*

- Phytologist*, 182, 675–686.
- Hacke UG, Sperry JS, Pockman WT, Davis SD, McCulloh KA (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126, 457–461.
- Hacke UG, Sperry JS, Wheeler JK, Castro L (2006). Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology*, 26, 689–701.
- Hacke UG, Venturas MD, MacKinnon ED, Jacobsen AL, Sperry JS, Pratt RB (2015). The standard centrifuge method accurately measures vulnerability curves of long-vesselled olive stems. *New Phytologist*, 205, 116–127.
- Hargrave KR, Kolb KJ, Ewers FW, Davis SD (1994). Conduit diameter and drought-induced embolism in *Salvia mellifera* Greene (Labiatae). *New Phytologist*, 126, 695–705.
- Jacobsen AL, Ewers FW, Pratt RB, Paddock WA III, Davis SD (2005). Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? *Plant Physiology*, 139, 546–556.
- Jacobsen AL, Pratt RB (2012). No evidence for an open vessel effect in centrifuge-based vulnerability curves of a long-vesselled liana (*Vitis vinifera*). *New Phytologist*, 194, 982–990.
- Jacobsen AL, Pratt RB, Davis SD, Tobin MF (2014). Geographic and seasonal variation in chaparral vulnerability to cavitation. *Madrono*, 61, 317–327.
- Jansen S, Choat B, Pletsers A (2009). Morphological variation of intervessel pit membranes and implications to xylem function in angiosperms. *American Journal of Botany*, 96, 409–419.
- Johansson I, Karlsson M, Johanson U, Larsson C, Kjellbom P (2000). The role of aquaporins in cellular and whole plant water balance. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1465, 324–342.
- Kaldenhoff R, Fisher M (2006). Aquaporins in plants. *Acta Physiologica*, 187, 169–176.
- Kolb KJ, Sperry JS (1999). Transport constraints on water use by the Great Basin shrub, *Artemisia tridentata*. *Plant, Cell & Environment*, 22, 925–936.
- Lemoine D, Cochard H, Granier A (2002). Within crown variation in hydraulic architecture in beech (*Fagus sylvatica* L): Evidence for a stomatal control of xylem embolism. *Annals of Forest Science*, 59, 19–27.
- Lens F, Sperry JS, Christman MA, Choat B, Rabaey D, Jansen S (2011). Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. *New Phytologist*, 190, 709–723.
- Li JY, Zhai HB (2000). Hydraulic architecture and drought resistance of woody plants. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 11, 301–305. (in Chinese with English abstract) [李吉跃, 翟洪波 (2000). 木本植物水力结构与抗旱性. 应用生态学报, 11, 301–305.]
- Li YY, Sperry JS, Shao MA (2009). Hydraulic conductance and vulnerability to cavitation in corn (*Zea mays* L.) hybrids of differing drought resistance. *Environmental and Experimental Botany*, 66, 341–346.
- Li YY, Sperry JS, Taneda H, Bush SE, Hacke UG (2008). Evaluation of centrifugal methods for measuring xylem cavitation in conifers, diffuse- and ring-porous angiosperms. *New Phytologist*, 177, 558–568.
- Liu XY, Li JY, Zhai HB, Zhu GB (2003). Discussion on drought resistance through hydraulic architecture of trees. *Journal of Beijing Forestry University*, 25(3), 48–54. (in Chinese with English abstract) [刘晓燕, 李吉跃, 翟洪波, 朱国彬 (2003). 从树木水力结构特征探讨植物耐旱性. 北京林业大学学报, 25(3), 48–54.]
- Loepfe L, Martinez-Vilalta J, Piñol J, Mencuccini M (2007). The relevance of xylem network structure for plant hydraulic efficiency and safety. *Journal of Theoretical Biology*, 247, 788–803.
- Maherali H, Pockman WT, Jackson RB (2004). Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*, 85, 2184–2199.
- Markestijn L, Poorter L, Paz H, Sack L, Bongers F (2011). Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant, Cell & Environment*, 34, 137–148.
- Martre P, Morillon R, Barrieu F, North GB, Nobel PS, Chrispeels MJ (2002). Plasma membrane aquaporins play a significant role during recovery from water deficit. *Plant Physiology*, 130, 2101–2110.
- Milburn JA, Johnson RPC (1966). The conduction of sap: II. Detection of vibrations produced by sap cavitation in *Ricinus* xylem. *Planta*, 69, 43–52.
- Milburn JA, McLaughlin ME (1974). Studies of cavitation in isolated vascular bundles and whole leaves of *Plantago major* L. *New Phytologist*, 73, 861–871.
- Nardini A, Tyree MT, Salleo S (2001). Xylem cavitation in the leaf of *Prunus laurocerasus* and its impact on leaf hydraulics. *Plant Physiology*, 125, 1700–1709.
- Paddock WAS III, Davis SD, Pratt RB, Jacobsen AL, Tobin MF, López-Portillo J, Ewers FW (2013). Factors determining mortality of adult chaparral shrubs in an extreme drought year in California. *Aliso*, 31, 49–57.
- Pammenter NW, van der Willigen C (1998). A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree Physiology*, 18, 589–593.
- Plaut JA, Yezpe EA, Hill J, Pangle R, Sperry JS, Pockman WT, McDowell NG (2012). Hydraulic limits preceding mortality in a piñon-juniper woodland under experimental drought. *Plant, Cell & Environment*, 35, 1601–1617.
- Plavcová L, Hacke UG, Sperry JS (2011). Linking irradiance-induced changes in pit membrane ultrastructure with xylem vulnerability to cavitation. *Plant, Cell & Environment*, 34, 501–513.

- Pockman WT, Sperry JS (2000). Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonoran desert vegetation. *American Journal of Botany*, 87, 1287–1299.
- Pockman WT, Sperry JS, O'Leary JW (1995). Sustained and significant negative water pressure in xylem. *Nature*, 378, 715–716.
- Pratt RB, Jacobsen AL, Golgotiu KA, Sperry JS, Ewers FW, Davis SD (2007). Life history type and water stress tolerance in nine California chaparral species (Rhamnaceae). *Ecological Monographs*, 77, 239–253.
- Quigley F, Rosenberg JM, Shachar-Hill Y, Bohnert JH (2002). From genome to function: The *Arabidopsis* aquaporins. *Genome Biology*, 3, research0001.1–research0001.17.
- Rockwell FE, Wheeler JK, Holbrook NM (2014). Cavitation and its discontents: Opportunities for resolving current controversies. *Plant Physiology*, 164, 1649–1660.
- Rosner S, Klein A, Müller U, Karlsson B (2007). Hydraulic and mechanical properties of young Norway spruce clones related to growth and wood structure. *Tree Physiology*, 27, 1165–1178.
- Salleo S, Nardini A, Pitt F, Lo Gullo MA (2000). Xylem cavitation and hydraulic control of stomatal conductance in Laurel (*Laurus nobilis* L.). *Plant, Cell & Environment*, 23, 71–79.
- Schreiber SG, Hacke UG, Hamann A, Thomas BR (2011). Genetic variation of hydraulic and wood anatomical traits in hybrid poplar and trembling aspen. *New Phytologist*, 190, 150–160.
- Sperry JS, Christman MA, Torres-Ruiz JM, Taneda H, Smith DD (2012). Vulnerability curves by centrifugation: Is there an open vessel artefact, and are 'r' shaped curves necessarily invalid? *Plant, Cell & Environment*, 35, 601–610.
- Sperry JS, Donnelly JR, Tyree MT (1988). A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell & Environment*, 11, 35–40.
- Sperry JS, Hacke UG, Pittermann J (2006). Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *American Journal of Botany*, 93, 1490–1500.
- Sperry JS, Tyree MT (1990). Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. *Plant, Cell & Environment*, 13, 427–436.
- Swift CC, Jacobs SM, Esler KJ (2008). Drought induced xylem embolism in four riparian trees from the Western Cape Province: Insights and implications for planning and evaluation of restoration. *South African Journal of Botany*, 74, 508–516.
- Tixier A, Cochard H, Badel E, Dusotoit-Coucaud A, Jansen S, Herbet S (2013). *Arabidopsis thaliana* as a model species for xylem hydraulics: Does size matter? *Journal of Experimental Botany*, 64, 2295–2305.
- Torres-Ruiz JM, Cochard H, Mayr S, Beikircher B, Diaz-Espejo A, Rodriguez-Dominguez CM, Badel E, Fernández JE (2014). Vulnerability to cavitation in *Olea europaea* current-year shoots: Further evidence of an open-vessel artifact associated with centrifuge and air-injection techniques. *Physiologia Plantarum*, 152, 465–474.
- Torres-Ruiz JM, Jansen S, Choat B, McElrone A, Cochard H, Brodribb TJ, Badel E, Burlett R, Bouche PS, Brodersen CR, Li S, Morris H, Delzon S (2015). Direct micro-CT observation confirms the induction of embolism upon xylem cutting under tension. *Plant Physiology*, 167, 40–43.
- Tyree MT, Alexander J, Jose-Luis M (1992). Loss of hydraulic conductivity due to water stress in intact juveniles of *Quercus rubra* and *Populus deltoides*. *Tree Physiology*, 10, 411–415.
- Tyree MT, Engelbrecht BMJ, Vargas G, Kursar TA (2003). Desiccation tolerance of five tropical seedlings in Panama. Relationship to a field assessment of drought performance. *Plant Physiology*, 132, 1439–1447.
- Tyree MT, Sperry JS (1989). Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 40, 19–36.
- Tyree MT, Zimmermann MH (2002). *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer, Berlin. 45–56.
- Vilagrosa A, Bellot J, Vallejo VR, Gil-Pelegrín E (2003). Cavitation, stomatal conductance, and leaf dieback in seedlings of two co-occurring Mediterranean shrubs during an intense drought. *Journal of Experimental Botany*, 54, 2015–2024.
- Vilagrosa CA (2001). *Estrategias de resistencia al déficit hídrico en Pistacia lentiscus L. y Quercus coccifera L. Implicaciones en la repoblación forestal*. PhD dissertation, Universidad De Alicante, Spain.
- Wang RQ, Zhang LL, Zhang SX, Cai J, Tyree MT (2014). Water relations of *Robinia pseudoacacia* L.: Do vessels cavitate and refill diurnally or are R-shaped curves invalid in *Robinia*? *Plant, Cell & Environment*, 37, 2667–2678.
- Wheeler JK, Huggett BA, Tofte AN, Rockwell FE, Holbrook NM (2013). Cutting xylem under tension or supersaturated with gas can generate PLC and the appearance of rapid recovery from embolism. *Plant, Cell & Environment*, 36, 1938–1949.
- Wheeler JK, Sperry JS, Hacke UG, Hoang N (2005). Inter-vessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vesselless plants: A basis for a safety versus efficiency trade-off in xylem transport. *Plant, Cell & Environment*, 28, 800–812.
- Zhang HX, Li S, Zhang SX, Xiong XY, Cai J (2013). Relationships between xylem vessel structure and embolism vulnerability in four *Populus* clones. *Scientia Silvae Sinicae*, 49(5), 54–61. (in Chinese with English abstract) [张海昕, 李珊, 张硕新, 熊晓燕, 蔡靖 (2013). 4个杨树无性系木质部导管结构与栓塞脆弱性的关系.

林业科学, 49(5), 54–61.]

Zhang SX, Shen WJ, Zhang YY, Zhou XX (1997). The vulnerability of xylem embolism in twigs of some drought-resistant tree species. *Journal of Northwest Forestry College*, 12(2), 1–6. (in Chinese with English abstract) [张硕新, 申卫军, 张远迎, 周新霞 (1997). 几个抗旱树种木质部栓塞脆弱性的研究. 西北林学院学报, 12(2), 1–6.]

Zimmermann MH (1983). Xylem structure and the ascent of sap. In: *Wood Science*. Springer, Berlin. 169–216.

Zimmermann MH, Potter D (1982). Vessel-length distribution in branches, stem and roots of *Acer rubrum* L. *International Association of Wood Anatomists Bulletin*, 3, 103–109.

责任编委: 王根轩 责任编辑: 李 敏