



木本植物水力系统对干旱胁迫的响应机制

罗丹丹 王传宽* 金 鹰

东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040

摘 要 干旱导致树木死亡对生态系统功能和碳平衡有重大影响。植物水分运输系统失调是引发树木死亡的主要机制。然而, 树木对干旱胁迫响应的多维性和复杂性, 使人们对植物水分运输系统在极端干旱条件下的响应以及植物死亡机理的认识还不清楚。该文首先评述衡量植物抗旱性的指标, 着重介绍可以综合评价植物干旱抗性特征的新参数——气孔安全阈值(SSM)。SSM越高, 表明气孔和水力性状之间的协调性越强, 木质部栓塞的可能性越低, 水力策略越保守。然后, 阐述木本植物应对干旱胁迫的一般响应过程。之后, 分别综述植物不同器官(叶、茎和根)对干旱胁迫的响应机制。植物达到死亡临界阈值的概率和时间, 取决于相关生理和形态学特征的相互作用。最后, 介绍木本植物水力恢复机制, 并提出3个亟待开展的研究问题: (1) 改进叶片水分运输(木质部和木质部外水力导度)的测量方法, 量化4种不同途径的叶肉水分运输的相对贡献; (2) 量化叶片表皮通透性变化, 以便更好地理解植物水分利用策略; (3) 深入研究树木水碳耦合机制, 将个体结构和生理特征与群落/景观格局和过程相关联, 以便更好地评估和监测干旱诱导树木死亡的风险。

关键词 抗旱性; 木质部栓塞; 气孔调节; 树木死亡; 水力性状

罗丹丹, 王传宽, 金鹰 (2021). 木本植物水力系统对干旱胁迫的响应机制. 植物生态学报, 45, 925-941. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0111

Response mechanisms of hydraulic systems of woody plants to drought stress

LUO Dan-Dan, WANG Chuan-Kuan*, and JIN Ying

Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract

Drought-related tree mortality profoundly impacts the ecosystem functions and carbon budgets, in which one of the principal mechanisms involved is the catastrophic failure of the hydraulic systems. However, our understanding of tree hydraulic systems and the mechanisms of tree death under extreme drought conditions are limited because the responses of trees to drought stress are multi-dimensional and complex. In this review, we first expounded the indexes of measuring plant drought resistance, and focused on the stomatal safety margin (SSM) that can be used to comprehensively evaluate the drought tolerance of plants. A larger positive value of SSM indicates a stronger coordination between stomata and hydraulic traits, a lower possibility of xylem embolization, and a more conservative hydraulic strategy adopted. Second, we integrated general response processes of woody plants to drought stress. Third, we introduced response mechanisms of different plant organs (leaf, stem and root) to drought stress. The probability of reaching the critical threshold and the duration of tree death are determined by interactions between physiological and morphological traits. Finally, we discussed hydraulic recovery mechanisms of woody plants, and put forward three research priorities in the future: (1) to improve the methodology for measuring leaf hydraulic conductance, especially the xylem and outside-xylem hydraulic conductance, and quantify the relative contributions of the four water transport pathways in mesophyll tissues; (2) to quantify variations in the epidermal permeability for better understanding plant water-use strategies; and (3) to deepen the understanding of the water-carbon coupling mechanisms, and link individual-level structural and physiological traits with patterns and processes at the community and landscape levels, so as to better assessing and monitoring the potential risk of drought-induced tree mortality.

Key words drought resistance; xylem embolism; stomatal adjustment; tree mortality; hydraulic trait

收稿日期Received: 2021-03-25 接受日期Accepted: 2021-06-29

基金项目: 中央高校基本科研业务费专项资金项目(2572018AA07)、国家重点研发计划(2016YFD0600201)和教育部长江学者和创新团队发展计划(IRT_15R09)。Supported by the Fundamental Research Funds for the Central Universities (2572018AA07), the National Key R&D Program of China (2016YFD0600201), and the Program for Changjiang Scholars and Innovative Research Team in University (IRT_15R09).

* 通信作者Corresponding author (wangck-cf@nefu.edu.cn)

Luo DD, Wang CK, Jin Y (2021). Response mechanisms of hydraulic systems of woody plants to drought stress. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 925-941. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0111

随着全球气候变化的加剧, 极端气象事件频发、降雨格局变化等将加剧区域尺度的干旱程度, 造成全球范围内森林大面积死亡, 这对生态系统的功能和碳平衡产生了深远的影响(Urli *et al.*, 2013; Allen *et al.*, 2015; Anderegg *et al.*, 2015; Clark *et al.*, 2016; Choat *et al.*, 2018; Martinez-Vilalta *et al.*, 2019)。其中, 植物水力系统失调, 是干旱期间树木死亡的主要机制(Anderegg *et al.*, 2016; Adams *et al.*, 2017)。土壤水分有效性和大气蒸发需求变化显著影响植物水分运输能力, 因为叶片水分蒸腾和植物体内水分运输系统(从土壤到叶片)控制水分运输的效率。因此, 植物水力学可作为整合植物和生态系统功能的中心枢纽(Sack *et al.*, 2016)。然而, 树木对于干旱胁迫的响应非常复杂, 不同树种在干旱胁迫期间的调节对策和水力特征变化很大, 甚至同一地区的共存物种也存在类似现象(Johnson *et al.*, 2018)。因此, 不同树木对于干旱胁迫的响应对策, 以及不同植物水力特征如何延缓植物在干旱时死亡的时间, 降低干旱致死率等的机制备受关注(Choat *et al.*, 2018)。

干旱导致树木死亡的生理机制假设主要有2种: 1)水力失衡假说: 干旱诱导的栓塞导致木质部水力功能部分或完全丧失, 阻碍水分运输, 从而导致树木因水力衰竭而死亡; 2)碳饥饿假说: 由于干旱引起气孔关闭, 促使碳水化合物供需失衡导致碳饥饿, 这将无法满足渗透、代谢和防御性碳的需要(McDowell *et al.*, 2008, 2011, 2013; McDowell, 2011; Sevanto *et al.*, 2014; Roman *et al.*, 2015; Adams *et al.*, 2017)。但植物不同死亡机制是一个相互包容而非独立的过程(McDowell *et al.*, 2011)。大量研究表明, 水力失衡是干旱期间植被冠层枯梢或植物死亡的主要因子(Hoffmann *et al.*, 2011; McDowell *et al.*, 2011; Anderegg *et al.*, 2012, 2015, 2016); 但在水力系统还未被完全破坏的情况下, 植物应对水分运输能力降低的调节对策可能会导致储备碳水化合物因呼吸作用而被大量消耗, 使植物对病虫害胁迫的脆弱性增加, 最终导致死亡(McDowell *et al.*, 2011)。因此, 植物对于干旱具有复杂的多维响应机制。鉴于未来极端干旱事件的频率和强度可能随温度的升高而增加, 迫切需要更好地了解不同植物的干旱响应策略差异, 以及不同植物水力特征对死亡时间和机制的影响

(Choat *et al.*, 2018)。因此, 本文阐述了植物响应干旱胁迫的两个过程: 1)干旱胁迫期间植物的生理响应过程, 重点综述木本植物叶、茎和根水力性状的协调和变异, 以及对土壤-植物-大气连续体中水分运输的影响, 并评价衡量植物干旱抗性指标——气孔-水力安全阈值, 以提升对植物在干旱胁迫下死亡风险的预测; 2)干旱胁迫后的植物水力恢复过程, 主要包括树皮和叶表面吸水以及非结构性碳水化合物对栓塞修复的作用。

1 衡量植物抗旱性的水力指标

植物维持自身水力系统完整性的能力, 主要取决于其维管系统的物理极限以及植物维持自身水势的能力, 进而决定了植物在干旱胁迫期间的脱水速度以及相应的死亡阈值(Choat *et al.*, 2018)。叶膨压损失点水势(Ψ_{TLP}), 通常被用以直接量化植物叶片的耐旱性, 因为细胞膨压损失影响了细胞结构完整性、代谢和整个植物的性能, 是衡量植物生理耐旱性的经典指标。低 Ψ_{TLP} 的植物, 可以在较低叶水势(Ψ_{leaf})的情况下仍然维持叶片膨压及其功能, 如光合作用和生长。此外, Ψ_{TLP} 是与物种的相对等水程度关系最为密切的一个性状, Ψ_{TLP} 越高, 植物越趋向于等水调节。Meinzer等(2016)建议使用 Ψ_{TLP} 作为衡量等水调节程度的指标, 并已经被大量物种的研究所支持(Fu & Meinzer, 2019; Li *et al.*, 2019)。Bartlett等(2016)发现 Ψ_{TLP} 与叶和枝水力导度下降50%的水势(P_{50})呈正相关关系。Johnson等(2018)发现, 在干旱季节中, 非等水的物种能够更有效地调节其 Ψ_{TLP} 。这种 Ψ_{TLP} 的变化也与叶 P_{50} 的下降有关。

在干旱条件下, 植物木质部内的张力增加, 导致空穴化, 降低植物导水率。随着干旱加剧, 木质部空穴化的程度增加最终导致灾难性的水力失调(Tyree & Sperry, 1988)。因此, 拟合植物导水率随木质部水势(Ψ_x)变化的关系所得到的木质部栓塞脆弱性曲线, 以及水力导度损失50%或88%时对应的水势(P_{50} 和 P_{88})已成为与植物死亡率相关的关键生理指标(Brodribb & Cochard, 2009; Choat *et al.*, 2012)。当 Ψ_x 低于 P_{50} 时, 木质部栓塞加速扩散, 水分运输功能明显受损。在脆弱性曲线中, 通过 P_{50} 和栓塞扩散速率(斜率)可计算出木质部几乎完全失效的水势,

该水势下的导水率约占最大导水率的88% (Choat *et al.*, 2012)。 P_{50} 和 P_{88} 值越负, 木质部抵抗栓塞能力越强。研究表明, 不同树种 P_{50} 和 P_{88} 存在巨大差异, 并与其生长环境的年降水量和干旱程度有关(Choat *et al.*, 2012)。空穴化脆弱性的差异受木质部解剖学特征(导管或管胞的长度、直径和分布等)和纹孔结构(纹孔数量、纹孔膜厚度、孔隙度和纹孔腔深度等)(Lens *et al.*, 2011)影响, 这些特征决定了气体通过纹孔膜, 导致相邻导管(或管胞)空穴化、栓塞在木质部中扩散的临界水势。然而, 脆弱性曲线测定方法比较繁琐, 且技术上具有挑战性, 因此, 相对较容易测量的木材密度(WD)被作为表征树木耐旱性的重要指标(Liang *et al.*, 2021)。研究表明, 在热带森林中, WD 较高的树种, 不仅木质部饱和渗透势和膨压损失点渗透势均较低(De Guzman *et al.*, 2021), 其叶 Ψ_{TLP} 亦较低(Fu & Meinzer, 2019), 表明高 WD 的植物能够忍受更低的水势, 且在全球范围内, WD 较高的物种在干旱期间死亡率较低(Greenwood *et al.*, 2017)。但在相似的 WD 下, 裸子植物的致死水势要比被子植物更低。这种差异反映了两类植物不同木质部结构的功能特征(Liang *et al.*, 2021)。目前 WD 对致死水势的预测力仅在少数物种中进行了检验, 且数据主要来自幼树盆栽实验, 因此需要更多的工作来验证该模式的普遍性。

单一的指标无法准确表征植物在干旱胁迫下的生存力。例如, 对美国加州南部灌木的研究发现, 具有高栓塞抗性的浅根系灌木在干旱胁迫下的死亡率较高, 而木质部栓塞脆弱性高的深根物种死亡水平则较低(Pivovarovoff *et al.*, 2018), 这表明空穴化脆弱性和干旱在某些情况下是解耦的(Blackman *et al.*, 2012)。这种解耦现象是由于某些植物的避旱策略所致, 例如较深的根系、干旱落叶和气孔调节等。由于植物对空穴化的脆弱性不能决定其自身的在干旱环境下的生存能力, 因此, 近期通过水力安全阈值(HSM)来预测物种死亡率(Anderegg *et al.*, 2016; Adams *et al.*, 2017)。 HSM 是指一个物种在自然条件下经历的最小水势(Ψ_{min})与引起木质部功能障碍的水势(如 P_{50} 或 P_{88})之间的差值, 用来描述植物水力策略的保守程度(Skelton *et al.*, 2015), 其值越大, 表明植物经历栓塞的可能性越低, 意味着越安全(Choat *et al.*, 2012)。这里的 Ψ_{min} 被假定为植物气孔调节对 Ψ_x 的影响。植物通过气孔的开闭来限制蒸腾速率、

维持水势相对恒定, 是一种重要的水力调节策略。因此, 干旱胁迫下的气孔响应被用来指示植物的抗旱性。但是, 事实上 Ψ_{min} 集成体现了植物结构特征(如根深)和生理特征(例如气孔行为)对环境胁迫的多重响应(Choat *et al.*, 2012, 2018), 在经历不同程度干旱时的数据也不尽相同, 因此在自然条件下很难准确测量, 从而导致 HSM 预测能力的不确定性(Skelton *et al.*, 2015; Chen *et al.*, 2019)。

为了直接评估干旱胁迫下的气孔响应, Skelton等(2015)通过拟合气孔导度(g_s)随 Ψ_x 变化的响应曲线来定义标准化的临界点。其中, 最大气孔导度下降50%时的切线与 Ψ_x 轴的交点被定义为气孔闭合点, 且该点对应的 g_s 约损失了最大气孔导度的88%, 因此 $\Psi_{g_{88}}$ 被定义为气孔关闭所对应的水势, 而 $\Psi_{g_{88}}$ 与 P_{50} (或 P_{88})的差值被称为气孔安全阈值(SSM), 用于评价气孔和水力之间的协调能力(Skelton *et al.*, 2015)。该值越高, 表明植物气孔和水力之间的协调能力越强(Creek *et al.*, 2018)。有研究用 SSM_{50} ($\Psi_{g_{88}}$ 与 P_{50} 之差)作为指示植物等水调节程度的指标, 该值为正, 表明气孔关闭发生在水力导度下降到50%之前, 定义为等水调节行为; 而该值为负时则表明发生在 P_{50} 之后, 定义为非等水调节行为。并认为等水调节物种比非等水调节物种具有更大的水力和气孔安全阈值(Skelton *et al.*, 2015)。此外, 有研究表明, 只有少数物种气孔关闭与木质部栓塞形成初期的水势相等, 且随植物栓塞抗性的增加, SSM 增加(Martin-Stpaul *et al.*, 2017)。Chen等(2019)在对温带阔叶树种死亡率预测的研究中, 发现相比空穴化脆弱性(P_{50} 和 P_{88})和 HSM , SSM 能更好地预测干旱胁迫下植物的死亡风险。但该指标目前使用并不广泛, 需要更多的研究加以验证。

2 整株植物对干旱胁迫的水力响应过程

植物对干旱胁迫的响应过程主要分为两个阶段(图1)。第一阶段是干旱胁迫开始到气孔闭合期间, 持续时间主要取决于植物的水分获取能力; 第二阶段是气孔闭合到木质部完全栓塞期间, 持续时间主要取决于植物水分维持能力及其耐旱特征(Martin-Stpaul *et al.*, 2017)。在干旱期间, 降水减少导致土壤湿度下降, 并伴随着温度的升高和大气蒸发需求的增加, 导致植物 Ψ_x 下降。植物应对干旱胁迫的第一道防线是气孔调节(Martínez-Vilalta & García-Fórner,

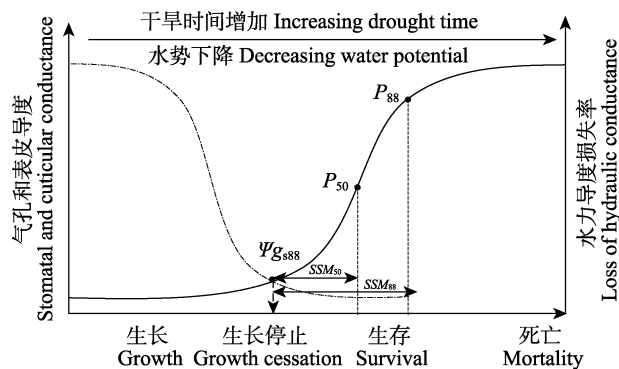


图1 植物对干旱胁迫的响应。随干旱胁迫增加, 虚线代表气孔和表皮导度变化趋势, 实线代表水力导度损失率; Ψ_{gs88} , 气孔导度下降88%的水势; P_{50} 和 P_{88} , 水力导度分别下降50%和88%的水势; SSM_{50} 和 SSM_{88} , 用 Ψ_{gs88} 分别减去 P_{50} 和 P_{88} 所计算的气孔安全阈值。

Fig. 1 Phases of drought response to drought stress in plants. With the increase of drought stress, the dotted curve represents the trend of stomatal and cuticular conductance, while the solid curve represents the loss of hydraulic conductance. Ψ_{gs88} , the water potential at 88% loss of stomatal conductance; P_{50} and P_{88} , the water potential at 50% and 88% loss of hydraulic function, respectively; SSM_{50} and SSM_{88} , the margins between Ψ_{gs88} and P_{50} or P_{88} , respectively.

2017)。随 Ψ_x 下降, 植物叶片失去膨压, 导致气孔关闭(Ψ_{gs88}), 这明显减缓了植物脱水 and Ψ_x 的下降速度。气孔关闭通常与水力功能失调的开始相吻合(Ishida *et al.*, 2008; Tombesi *et al.*, 2015; Buckley, 2019)。在较短时间尺度内, 气孔关闭会导致叶片温度调节能力的下降和光损伤概率的增加(Leigh *et al.*, 2017); 在较长时间下, 则会导致非结构性碳水化合物的耗尽, 从而干扰糖在韧皮部转运, 以及抵抗食草动物和病原体所需的防御化合物的合成(McDowell *et al.*, 2008; Mitchell *et al.*, 2013; Sevanto *et al.*, 2014)。尽管如此, 等水调节植物气孔关闭仍发生在空穴化产生之前, 表明避免木质部空穴化栓塞对此类植物的长期生存至关重要(Skelton *et al.*, 2015; Martin-Stpaul *et al.*, 2017; Choat *et al.*, 2018)。

气孔关闭后, 水仍会通过气孔渗漏, 以及表皮和树皮等其他组织流失, 使植物水势持续缓慢下降。而植物也会释放内部储存水来进一步缓冲 Ψ_x 的下降。与此同时, 植物水力导度会通过一系列生物物理和生理机制的改变而下降, 包括叶脉塌缩、植物水通道蛋白调节、细根皮层腔隙的形成等(Choat *et al.*, 2018)。当水势下降到一个临界点(P_{50})时, 栓塞便会在木质部中迅速增长, 这一过程会发生在包括根茎叶在内的整个植物水力系统中(Creek *et al.*, 2018; Rodriguez-Dominguez *et al.*, 2018)。由于气孔

长期关闭, 光合作用受到抑制, 而呼吸作用还在继续, 从而消耗大量储存的碳水化合物。此外, 植物需要利用碳水化合物来驱动韧皮部运输、维持膨压, 以及重新填充栓塞的木质部, 因此维持呼吸所需的碳水化合物进一步减少。而水和碳的限制又逐渐增加了木质部栓塞的比例, 限制了对冠层的水分输送, 导致分枝斑块性死亡, 冠层叶片面积显著减少(McDowell *et al.*, 2011)。随着栓塞逐渐遍布整个输水网络, 造成植物水力系统不可逆的损伤(P_{88}), 最终导致整个植株死亡(Anderegg *et al.*, 2012; Choat *et al.*, 2018)。事实上, 在干旱胁迫下, 植物达到死亡临界阈值的概率和时间最终取决于相关生理和形态学特征的相互作用(图2)。这种相互作用的多维性是维管植物能够生长在地球上几乎所有的陆地生态系统的有效策略, 并为抗旱提供了大量可能的形态和生理解决方案。

3 植物叶、茎和根对干旱胁迫的响应

3.1 叶片的干旱响应策略

3.1.1 叶片的气孔调节

在陆地植物中, 由于绝大多数气体交换是在气孔中进行的, 因此水分流失和 CO_2 吸收紧密耦合(Skelton *et al.*, 2015)。当气孔打开吸收 CO_2 时, 水分就会流失, 这可能使植物接近水力功能障碍阈值, 导致水力失衡(Pivovarov *et al.*, 2018)。因此, 气孔调节对植物水分状况以及水碳平衡具有重要意义(Meinzer *et al.*, 2017; Creek *et al.*, 2020)。已有研究系统地综述了植物应对干旱胁迫的气孔调节机制, 并阐述了气孔调节的演化过程, 及其与水力调节的关系(罗丹丹等, 2019)。植物在面对干旱导致的水力破坏的潜在风险时, 演化出不同的气孔调节策略。之前的研究以气孔动力学为基础, 将这种调节行为划分为等水调节与非等水调节。在大气水汽压亏缺(VPD)增加或土壤水势(Ψ_s)减少时, 等水调节植物通过严格的气孔调节, 迅速关闭气孔使最小叶水势(Ψ_{leaf})维持相对恒定(罗丹丹等, 2017)。但由于气孔完全关闭较早不能进行光合碳同化, 随着干旱的持续, 等水调节物种将更多地依赖储存的碳水化合物满足其呼吸、渗透调节或防御方面的碳需求, 因此在长期干旱胁迫下更容易死于碳饥饿。相反, 非等水植物气孔调节对环境变化不太敏感, 在干旱胁迫时, 气孔不会立刻关闭, 而是保持气体交换, 其 Ψ_{leaf}

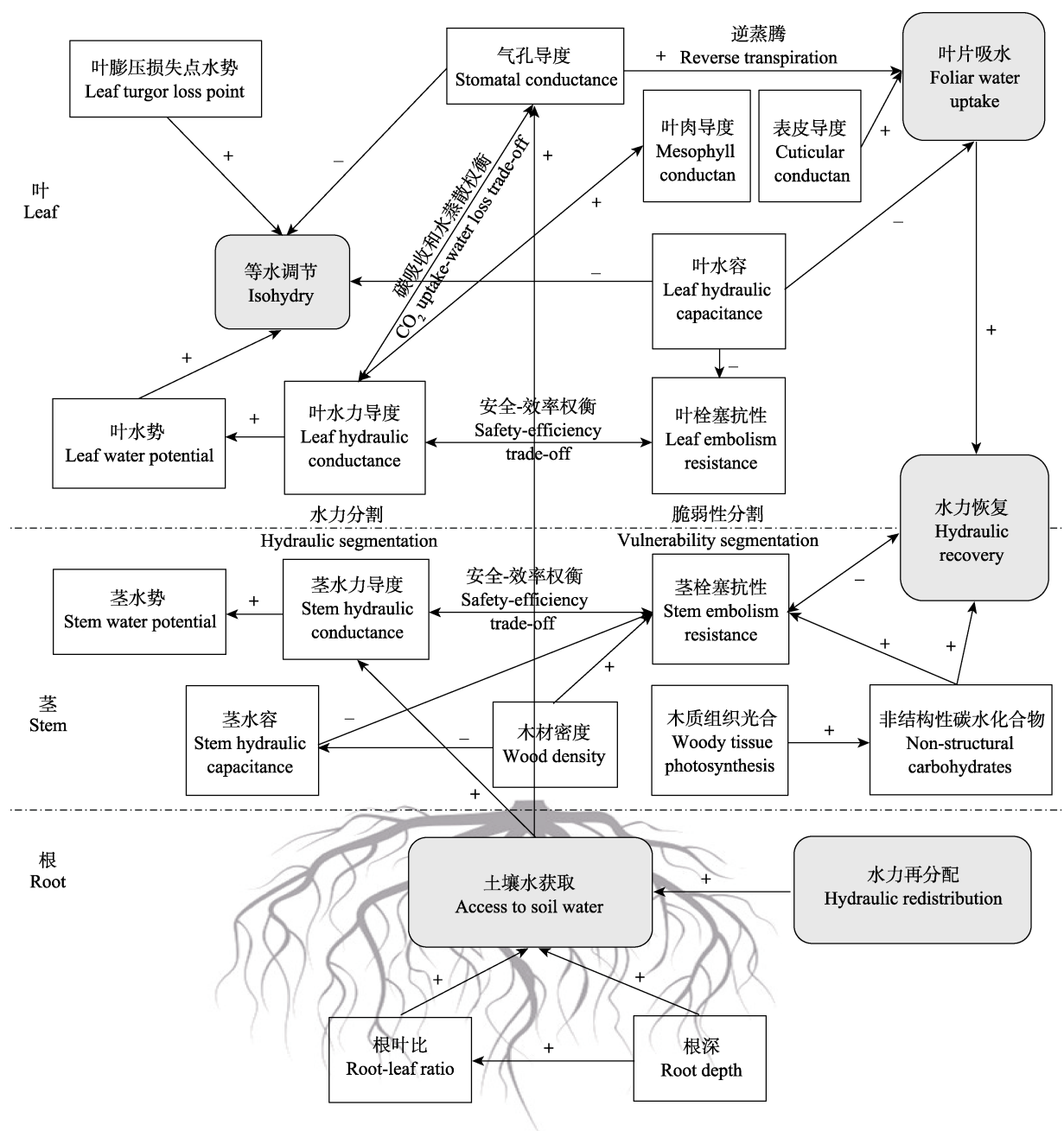


图2 植物水力学的影响因素及相互关系。图中“+”代表正相关,“-”代表负相关;单箭头代表因果关系,双箭头表示可能存在权衡关系;虚线代表关系不确定。

Fig. 2 Factors influencing plant hydraulics and their correlations. “+” represents positive relationship, “-” represents negative relationship; single-ended arrows indicate causal relationship, whereas double-ended arrows indicate potential trade-off relationship; dashed lines represent uncertain relationship.

随 VPD 的增加或 Ψ_s 减少而降低(Tardieu & Simonneau, 1998; Klein, 2014)。由于非等水植物在干旱时气孔完全关闭较晚,以水势下降为代价换取碳摄入,因而更易死于水力失衡。

3.1.2 叶片水力运输效率的调节

维管植物的叶片中,水通过木质部导管在叶柄和整个叶脉网络中运动,之后穿过维管束鞘、叶肉

和表皮细胞,扩散到细胞间隙,最后通过气孔扩散到叶片外(Buckley *et al.*, 2015)。叶水力导度(K_{leaf})代表了叶片中水分的运输效率,包括叶木质部水力导度(K_x)和木质部外水力导度(K_{ox})。木质部分运输是水在内聚力-张力机制下通过负压在木质部中移动的过程。 K_x 主要由叶脉密度、排列方式、形状和导管直径和长度等结构特征所决定(Venturas *et al.*,

2017)。在干旱胁迫下,木质部张力增加,形成空穴化栓塞,则导致 K_x 下降。木质部外水分运输路径较为复杂,是水通过质外体或共质体途径在活细胞内移动的过程。该水分运输途径涉及多种组织,而这些组织的导水阻力在很大程度上仍是未知的。

有研究发现, K_x 和 K_{ox} 均与 g_s 和蒸腾速率(E)呈正相关关系,但 K_{ox} 与 g_s (或 E)之间的相关性很弱,茎水力导度(K_{stem})与叶 K_x 呈正相关关系,但与 K_{ox} 不相关,表明叶片 K_{ox} 减弱了叶片水分运输和气体交换之间的协调能力以及茎和叶之间的水力联系,提出木质部水分运输效率是 g_s 和光合速率的重要决定因素(Liu *et al.*, 2019b)。叶柄和叶蒸发部位之间的水势梯度代表了水通过叶片输送的驱动力。一般来说,由于叶木质部外水力阻力较高,所以植物所需的木质部外水分运输驱动力($\Delta\psi_{ox}$)比木质部水力运输驱动力($\Delta\psi_x$)更大。高 $\Delta\psi_{ox}$ 能够补偿低 K_{ox} ,以达到所需的 g_s 或 E 。此外,在干旱胁迫条件下,具有高 $\Delta\psi_{ox}$ 的物种气孔关闭更早,以防止 ψ_{leaf} 过度下降和叶肉组织过度脱水(Liu *et al.*, 2019b)。这可能表明相对较低的 K_{ox} 、较高的 $\Delta\psi_{ox}$ 和保守的气孔调节策略可能是保护茎、叶木质部减少栓塞的有效措施。因此,在轻至中度干旱胁迫条件下,气孔可能是防止水力失衡的安全阀(Hochberg *et al.*, 2017)。然而,Wang等(2018b)研究显示, K_{leaf} 下降50%是在 g_s 和叶肉导度(g_m)下降50%之前发生的,表明在水稻(*Oryza sativa*)中,气孔没有起到安全阀的作用。Trifilò等(2016)和Scoffoni等(2017)研究表明,大多数物种在达到 ψ_{TLP} 之前,木质部外的水力脆弱性能够解释 K_{leaf} 下降的75%–100%。因此他们认为 K_{leaf} 的变化主要是由 K_{ox} 的变化所致(Trifilò *et al.*, 2016; Scoffoni *et al.*, 2017)。Albuquerque等(2020)的研究也表明, K_{leaf} 的下降与叶片木质部栓塞无关。对此我们认为,上述现象可能与植物应对水胁迫的不同水分调节策略有关(Tombesi *et al.*, 2014; Flexas *et al.*, 2018)。

3.1.3 叶水容的调节

除了 g_s 和 K_{leaf} 之外,叶水容(C_{leaf})被认为是决定 ψ_{leaf} 的第3个关键特征。水容(C)是植物组织储存水分并将其释放到蒸腾流的能力,在蒸腾速率增加后,可以暂时缓冲水势的变化(Tyree & Ewers, 1991; Sperry *et al.*, 2008)。 C_{leaf} 可以通过压力-体积曲线来确定。 C 对木质部压力的短暂缓冲效应可以用时间常数(τ)来量化,该值为水力阻力和水容的乘积,是

VPD 增加引起蒸腾速率增加后达到最终恒定水势值63%所需的时间(McCulloh *et al.*, 2019)。因此,在 VPD 增加时,高水容物种的 τ 较高,缓冲效应持续时间较长,并可通过降低气孔导度或改变液流离子浓度来提高局部水力导度(Martins *et al.*, 2016; Roddy *et al.*, 2018; McCulloh *et al.*, 2019)。

C_{leaf} 的缓冲作用可以在不同层次上体现。在针叶树和蕨类植物中,随 VPD 增加, C_{leaf} 越低,气孔关闭越快。这些植物类群一般表现为被动气孔控制(Brodribb & McAdam, 2011; Brodribb *et al.*, 2014),气孔直接响应于叶片的水分状况。因此,单位蒸腾损失增加时,低 C_{leaf} 可反映出较低的 ψ_{leaf} 和高 VPD 诱发的气孔迅速关闭(Cardoso *et al.*, 2019)。Martins等(2016)发现,在 C_{leaf} 较低的植物中,气孔迅速关闭并没有阻止 ψ_{leaf} 下降,这里暗示了一种受低 C_{leaf} 的低缓冲能力所驱动的被动水力响应。而在被子植物中, g_s 下降50%所需的时间(T_{50})均高于针叶树和蕨类植物,但 T_{50} 和 C_{leaf} 之间的关系仍随其等水调节程度而不同(Fu *et al.*, 2019)。被子植物对水分亏缺的主动调节机制使其对 ψ_{leaf} 下降具有高敏感性(Brodribb & McAdam, 2011, 2017)。高 C_{leaf} 会提供一种保护机制以避免 ψ_{leaf} 下降,另外,末端叶脉塌陷导致 K_{leaf} 下降,也能防止水分进一步流失,避免 ψ_{leaf} 下降(Zhang *et al.*, 2016; Lechthaler *et al.*, 2019)。

3.2 茎的干旱响应策略

3.2.1 茎水容的调节

茎水容(C_{stem})为给定水势区间内水含量变化的比率,是由水分释放曲线的斜率确定的(Sperry *et al.*, 2008)。茎水分释放曲线理论上分为3个阶段。第一阶段植物木质部水势相对较高,释放的水来自细胞间隙和开放的导管、管胞和纤维中,被称为毛细储水。毛细储水量主要取决于管腔空间,尤其是纤维腔。纤维腔越大,木质部密度越低,因此毛细储水量与木质部密度成反比。第二阶段中,水主要从薄壁组织、形成层和周皮组织等弹性活细胞中释放,被称为弹性储水。此时曲线的斜率相对平缓,且木质组织中弹性储水的体积一般很小。第三阶段的水主要来自栓塞的导管或管胞腔内,所释放的水量主要取决于栓塞导管或管胞的数量和大小,被称为空穴储水(Pratt & Jacobsen, 2017)。 C_{stem} 的范围在20–500 kg·m⁻³·MPa⁻¹,主要受边材密度和含水量的影响,反映了木质部水分运输受阻时蒸腾有效水分的

来源(Pratt & Jacobsen, 2017)。此外, C_{stem} 还取决于树的大小。树越大, 边材体积越大, 储水空间越大, 且大树相对更依赖于储存水来满足蒸腾需求。表明 C_{stem} 是一种与生物量分配模式相关的可塑性特征(McCulloh *et al.*, 2014)。 C_{stem} 的缓冲作用可以避免植物水势大幅度波动达到不可逆值。高 C_{stem} 物种具有更高的 Ψ_{min} , 且木质部栓塞抗性与 C_{stem} 呈反比(Meinzer *et al.*, 2009)。因此, C_{stem} 可能是与木质部安全-效率权衡相关的重要特征(Sperry *et al.*, 2008; McCulloh *et al.*, 2014; Pratt & Jacobsen, 2017)。有研究认为, “避旱”树种 WD 低、 C_{stem} 高、栓塞脆弱性高, 而“抗旱”树种 WD 高、 C_{stem} 低, 且在低水势下仍能维持木质部功能(Meinzer *et al.*, 2009; McCulloh *et al.*, 2014)。然而这种模式并不完全适用于种内水平。Barnard等(2011)的研究发现, 生长在干旱地区的花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)和黄松(*Pinus ponderosa*)具有更高的 C_{stem} 和栓塞脆弱性, 并认为在较干燥的条件下 C_{stem} 的增加一方面可能部分解释了与木质部栓塞相关结构特征的适应性的不足, 另一方面则表明生物量分配的结构调整(如降低叶与边材面积比)是优化用水的关键策略。Salomón等(2020)在对 *Quercus ilex*进行穿透雨排除实验后, 其水分释放曲线第一阶段的 C_{stem} 比对照组高, 而在其他阶段差异不显著。表明对于 *Q. ilex*这样的耐旱树种而言, C_{stem} 对水分亏缺的响应以优化碳增益为重。

部分植物同时表现出低水势和低 C_{stem} , 这是由于植物器官栓塞抗性的强度与 WD 和细胞壁厚度相关。因为在一定的茎体积下, 较厚的导管(或管胞)壁和纤维壁会导致储水空间较小, 使得低水势物种具有较低的 C_{stem} 。因此, 这种机械联系导致 P_{50} 和 C_{stem} 之间有很强的正相关关系(McCulloh *et al.*, 2014)。对很多物种来说, C_{stem} 与由气孔调节所决定的日最小枝水势之间也存在着功能联系。高 C_{stem} 的物种往往更偏向等水调节, 但Fu等(2019)发现更偏向非等水的物种比等水调节物种有更大的 C_{leaf} 。因此, 叶和茎的水容可能呈负相关关系(Fu *et al.*, 2019), 这可能是因为高 C_{stem} 的物种一般具有高 K_{stem} , K_{leaf} 和 K_{stem} 一般呈正相关关系, 而 K_{leaf} 越高的物种, 叶片越薄(Brodribb *et al.*, 2007), 而较薄的叶片限制了其自身的 C_{leaf} 。

3.2.2 茎光合延缓木质部栓塞

当叶片C同化和韧皮部C运输受限时, 茎光合

作用成为一个重要的替代C源, 对树木在干旱胁迫下的生存至关重要(Cernusak & Cheesman, 2015; Vandegehuchte *et al.*, 2015; De Roo *et al.*, 2020a)。Ávila等(2014)将茎表皮上通过气孔或皮孔固定大气 CO_2 的净光合作用称为茎净光合作用(SNP), 而将非光合组织呼吸释放的 CO_2 通过茎皮层组织再同化的过程称为茎循环光合作用(SRP)。SNP通常需要植物茎的表皮上存在气孔或皮孔, 以促进 CO_2 从大气扩散到茎皮层的光合细胞中, 一般存在于一些沙漠灌木和早期演替豆科植物中, 且与叶光合作用有相似的特征, 如相似的环境响应曲线, 包括光量子通量密度、胞间 CO_2 浓度和 VPD 等(Ávila *et al.*, 2014)。SRP又称内部再同化作用, 是茎光呼吸速率和茎暗呼吸速率之差。茎内 CO_2 部分源于活细胞的局部呼吸作用, 其中包括地下根呼吸产物通过蒸腾流向上输送。树木通过光合作用将这些 CO_2 重新固定在含有叶绿素的细胞中, 这些细胞存在于树皮、木质部薄壁组织射线甚至茎髓中。Saveyn等(2010)将这个过程中称为木质组织光合作用(P_{wt}), 以表达 CO_2 被整个茎吸收的概念。

长时间的干旱通常伴随着高温。在高温下, SRP比叶光合作用更有优势, 因为木质部和树皮组织对气体扩散的阻碍导致茎内部 CO_2 浓度通常处于较高水平。这种 CO_2 与 O_2 的高比例补偿了核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶随温度升高而下降的专一性。因此, 在高温下, 叶光合作用几乎停止时, SRP仍可继续提供C源(Cernusak & Cheesman, 2015; De Baerdemaeker *et al.*, 2017)。干旱期间, 当大气 CO_2 吸收有限时, P_{wt} 将更加重要。干旱会导致叶片到木质组织的韧皮部运输停滞, 因此, 即使叶片中仍有碳水化合物, 植物也难以将其输送到木质组织。此时, P_{wt} 产生局部可用的碳水化合物, 可用于维持植物水力完整性(Sevanto *et al.*, 2014; De Baerdemaeker *et al.*, 2017; De Roo *et al.*, 2020a)。除局部呼吸 CO_2 外, 木质部运输 CO_2 的内部循环也对全碳同化有显著贡献, 这取决于小气候条件和控制蒸腾、呼吸和光合作用的生态生理因子。只要植物呼吸作用持续, 内部的 CO_2 底物便可用于 P_{wt} (Mitchell *et al.*, 2013)。因此, P_{wt} 可以被认为是干旱期间碳循环的重要来源(De Roo *et al.*, 2020b)。 P_{wt} 提高了非结构性碳水化合物(NSCs)的有效性, 可使木质部的结构特征具有更强的抗栓塞能力。De Baerdemaeker等(2017)研究表明,

P_{wt} 产生的糖降低了木质部空穴化栓塞脆弱性。Schmitz等(2012)对红树林中的13种植物进行研究,发现当 P_{wt} 受阻时, K_{stem} 显著降低。

3.3 根系的干旱响应策略

根系负责养分和水分的吸收,并在缓解营养和水分胁迫对植物生长和物种间相互作用的影响方面发挥重要作用(Fort *et al.*, 2016)。根系深浅可以影响植物的抗旱性。一般来说,在同一地区共存木本植物中,根系分布较浅树种其栓塞抗性较强;而根系分布较深的植物可以通过获取深层土壤水来缓冲植物水势的下降,从而避免干旱损伤(Johnson *et al.*, 2018)。不同土壤水分利用对策对生长在干旱环境中植物的生长和生存至关重要(Chen *et al.*, 2016)。此外,一些树种的主要水源在雨季为浅层土壤水,在旱季则转而利用深层土壤水,这是由于其根系特征的二态性决定的(Fort *et al.*, 2017)。浅层土壤中的细根一般直径较小,根组织密度较低,以适应较难预测的水分有效性,而深层土壤中的细根的中柱较粗,木质部管道较宽,以减少水力阻力(Fort *et al.*, 2016, 2017)。这种物种间的水文生态位划分对减少竞争、提高生态系统中群落结构的稳定性起着至关重要的作用(Yang *et al.*, 2015)。

植物根系的水力再分配(HR)使上述模式更加复杂化。HR是水通过根系由湿润土壤向较干旱区域分配的一种被动转移。这种现象在很多生态系统中被观察到,并影响了植物和生态系统的水分利用(Domec *et al.*, 2004)。深根植物的水力再分配可能导致相邻浅根植物具有较高的水势,并形成脆弱性较高的木质部。Domec等(2004)研究发现,在有深根植物并出现HR现象的地点,花旗松和黄松在干旱季节可维持更高的根水力功能,并具有较高的黎明前水势和中午水势,表明这些植物能够从HR中受益,并可能表现出不同的木质部脆弱性和气孔敏感性。

3.4 植物干旱响应的器官间协调

不同植物叶、茎和根性状之间的协调性差异也会导致其水力模式的不同。树木茎木质部是一项长期投资,碳水化合物投入成本较高,但叶和细根的成本相对较低。在干旱胁迫下,植物放弃末端器官(叶和细根),减少蒸腾耗水,有助于保持茎的水力完整性(Tyree & Ewers, 1991),以便在干旱胁迫得到缓解后促进其生理机制的恢复(Ishida *et al.*, 2008)。有两种假设解释了植物的这种保护机制。一些研究

认为,叶和茎的栓塞脆弱性是相似的,但叶片是植物水力运输的最远端,因此 Ψ_{leaf} 要比 Ψ_{stem} 更负,而植物不同器官的水势梯度差异会导致叶比茎更容易发生水力功能障碍(Skelton *et al.*, 2018)。而脆弱性分割假说则认为,叶的栓塞脆弱性比茎更高,这样可以保证在茎木质部出现大量栓塞前,叶片的水力失衡导致整体失水速率迅速下降。两种假说都在一些研究中得到支持(Bartlett *et al.*, 2016; Jin *et al.*, 2016; Rodriguez-Dominguez *et al.*, 2018; Skelton *et al.*, 2018)。此外,Hochberg等(2017)研究发现,葡萄(*Vitis vinifera*)植株的基生叶、顶端叶和茎的栓塞脆弱性均差异显著,且基生叶比顶端叶更容易栓塞,支持了脆弱性分割假说,并为不同位置叶片之间的分割增加了新的视角。

有研究表明,物种的脆弱性分割程度受气候、树种等的影响。在半干旱、温带和季节性干旱环境中,植物具有较强的脆弱性分割现象(Johnson *et al.*, 2016),而在湿润环境中缺少该机制(Zhu *et al.*, 2016)。Jin等(2019)在自然条件下的研究发现,温带森林中针叶树种存在脆弱性分割机制,而被子植物中不存在;但是我们进一步的干旱控制试验研究发现,温带阔叶树种水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)存在脆弱性分割现象(未发表数据);这可能与试验环境条件有关。在干旱环境下,脆弱性分割有利于树木长期生存。

此外,叶、茎和根性状的协调,决定树木应对干旱胁迫的水力策略和耐受范围。Creek等(2018)发现,导致*Eucalyptus coolabah*叶片气孔关闭的水势与根水力下降水势相吻合,表明其中可能存在一种与气孔关闭相关的水力信号。López等(2021)的研究表明,叶和茎的耐旱性既关联又相对独立,其功能权衡取决于系统发育阶段和水分有效性。其中,在茎叶性状变异轴上,一端是具有较低的栓塞脆弱性、较高的水分利用效率和胡伯尔值(H_v , 茎边材面积与叶面积之比)以及气孔关闭较晚的“慢”对策物种;而另一端是具有高栓塞脆弱性、低水分利用效率和 H_v 的“快”对策物种。这种生存对策的差异是由区域水分有效性所致。此外,植物性状变异是多维的(Powell *et al.*, 2017),不同的维度允许不同功能性状组合,因而解释了一些功能性状权衡未能反映在较低系统发育水平上的原因(Pivovarov *et al.*, 2014; López *et al.*, 2021)。

4 水力恢复机制

许多水力安全阈值较窄的木本植物经常处于接近栓塞临界阈值的水势下, 当可利用水分增加时, 其水势和水分运输能力会迅速恢复(Ogasa *et al.*, 2013), 表明很多植物具有水力恢复策略(Trifilò *et al.*, 2015; Klein *et al.*, 2018)。有研究表明, 高水力风险的物种具有较高的水力恢复能力, 而水力对策较保守的物种可能并不依赖水力恢复对策(Ogasa *et al.*, 2013)。因此Klein等(2018)将恢复力作为一个额外的维度, 加入“安全-效率”权衡中, 形成一个新的“安全-效率-恢复”框架。了解在干旱胁迫下存活树木的水力恢复过程同样重要。

在未致死的前提下, 当干旱造成植物相对严重的水力功能障碍时, 水力恢复可通过两种机制进行。一是形成新木质部, 二是木质部栓塞的修复。木质部的再生似乎是树木在干旱后恢复水力能力的主要途径(Brodribb *et al.*, 2010; Creek *et al.*, 2018)。通过维管束形成层的活动, 在木质部外部区域形成新的导管(或管胞), 以替代之前被树胶或侵填体永久堵塞并失去导水能力的部分。而在干旱造成植物地上部分大量死亡的情况下, 可通过芽或木质块茎的重新萌生促进恢复。在热带和温带森林物种中, 木质部再生的发生程度是高度可变的, 最终取决于植物分生组织的存活程度(Zeppel *et al.*, 2015)。对于栓塞修复, 某些植物可通过根压在木质部中形成“正压”以重填栓塞木质部的观点已被普遍接受(Nardini *et al.*, 2018); 而关于在负压下木质部再充水的机制以及用于检测和量化的方法仍然存在争论。

4.1 叶表面吸水

植物受干旱影响后的水力恢复速率在很大程度上取决于其水势下降的程度, 以及经历极限低水势的时间。轻度干旱胁迫通常不会导致高水平空穴化栓塞, 但叶脉中的导管塌缩和水通道蛋白对细胞膜通透性的调节机制可能导致植物水力运输能力瞬时而可逆的下降(Zhang *et al.*, 2016)。此时, 水力恢复会在降水后通过叶表面吸水(FWU)在很短的时间内发生(Binks *et al.*, 2019; Fuenzalida *et al.*, 2019)。FWU是一种几乎在所有植物中都存在的水分获取机制(Dawson & Goldsmith, 2018; Berry *et al.*, 2019a)。

叶片吸水以液相和气相两种形式出现。如果水以气相进入叶片, 则需要叶表皮内细胞间隙具有低于周围空气的蒸汽压, 此时的FWU则是由水蒸气浓

度梯度所驱动(Vesala *et al.*, 2017)。由于气孔相较于其他结构而言, 水的通量相对较高, 因此在气孔开放时, 该结构是FWU的主导途径, 且将这种现象称为“逆向蒸腾”(Binks *et al.*, 2020)。当气孔关闭时, 表皮是FWU的主要途径。不同的叶表皮特性(表皮蜡质层的化学结构、气孔结构、毛状体、刺毛和内生菌等)和叶结构(叶表皮、叶肉细胞和细胞间隙的大小和形状等)均会影响FWU(Boanares *et al.*, 2018; Berry *et al.*, 2019a)。通过FWU进入叶片的水首先到达细胞间隙或表皮细胞, 并继续沿着水势梯度移动。在细胞内, 水分移动是通过质外体或共质体途径, 其中质外体途径占主导作用(Buckley *et al.*, 2015)。对于FWU来说, 气相水分输送可能是叶片内水分运动的常规途径, 并与细胞中的液相输送同时发生。之后, 这些水可以进入叶肉并用于光合作用或补充水容(Lehmann *et al.*, 2018), 或进入导管系统(Berry *et al.*, 2019a), 也有可能蒸发到大气中。Steppe等(2018)发现, FWU在细胞膨压变化的驱动下诱导植物茎的径向生长, 表明FWU水也可以补充木材储水。Cassana等(2016)通过同位素示踪分析($\delta^2\text{H}$)发现, 在干旱胁迫后的南洋杉(*Araucaria angustifolia*)中, 叶片吸收的水分可以通过木质部输送到靠近根部的土壤中, 以改善植物水分状况。但Berry等(2014)对冷杉(*Abies fraseri*)和云杉(*Picea rubens*)进行了类似的研究, 并未在土壤中发现FWU的水同位素信号($\delta^{18}\text{O}$ 和 $\delta^2\text{H}$)。此外, 有研究认为叶片和大气之间可能会双向交换水同位素, 所以仅靠水同位素无法确定FWU的净吸收量, 需要开发更多维度和更高分辨率的方法来验证(Goldsmith *et al.*, 2017; Berry *et al.*, 2019a)。Vesala等(2017)对红杉(*Sequoia sempervirens*)的研究中, 用蒸腾速率和FWU建立叶片水分的模型, 并发现FWU通量可以用 Ψ_{leaf} 来解释。因为 Ψ_{leaf} 降低会增加叶片和大气边界层的水势梯度, 所以较低的 Ψ_{leaf} 会导致FWU通量较高。但这里有一个潜在的权衡: Ψ_{leaf} 较低时会导致叶片传导率(g_s 和 g_m)下降, 限制FWU。Gotsch等(2015)发现叶片较厚且 C_{leaf} 较大的物种FWU较低, 而高FWU的物种能承受较低的水势, 但其储水能力较弱。此外, C_{leaf} 也会改变FWU的持续时间。在FWU条件下, C_{leaf} 会影响水势的增长。高 C_{leaf} 物种水势变化较慢, 水势梯度持续时间较长, 导致FWU持续时间较长, 表明叶片水分储存和叶片吸水可能是相互

联系的。Eller等(2016)发现, FWU能力较低的物种, 会更依赖替代策略, 如更等水的气孔调节, 以在干旱胁迫下维持叶膨压。而非等水调节物种则显示出更高的FWU频率, 并且FWU可作为一个短暂的水源, 以降低其水力风险。但同时, 非等水调节物种对FWU的依赖性使其更容易受到干旱和气候变化的影响(Eller *et al.*, 2016; Berry *et al.*, 2019b; Fuenzalida *et al.*, 2019)。

4.2 树皮吸水

木质部栓塞可以通过树皮吸水来修复(Mason Earles *et al.*, 2016)。根据Mason Earles等(2016)对红杉的研究, 树皮最外层主要由死去的韧皮部和皮层细胞组成。当水接触到树皮后, 会迅速填充外皮亲水毛细导管空间, 使其水势接近于0。在这一层的下方, 水流遇到木栓组织, 其水力阻力的大小因木栓厚度、质量和密度的不同而相异。水主要通过亲水的、未栓化的木栓细胞壁流动。在渗透梯度的驱动下, 水可能通过水通道蛋白(Laur & Hacke, 2014)和细胞膜扩散进入薄壁组织细胞。在红杉中, 每个管胞至少与一个射线薄壁细胞直接相连, 使水从共质体进入管胞。此外, 红杉木质部汁液在射线-管胞界面可能存在较高浓度梯度, 驱使水从共质体移动到栓塞的管胞中(Zwieniecki & Holbrook, 2009)。在张力下, 栓塞恢复是一个耗能的过程, 因此需要充足NSCs供应以形成必要的渗透梯度, 使栓塞导管再充水。而修复栓塞所需的糖可通过 P_{wt} 来提供(Liu *et al.*, 2019a)。

4.3 栓塞修复机制

有研究认为栓塞木质部导管的再充水可在相对较短的时间内修复栓塞, 分为两种不同的情况: (1)当木质部压力接近大气压时, 或由根或茎形成正压时, 导管内的气泡溶解; (2)木质部压力仍为负, 通过渗透作用驱动木质部回填——新的再充水。正压驱动栓塞修复的过程需要较低的蒸腾速率和较高的土壤有效水分, 从而使栓塞的木质部管道充填, 恢复根到叶片的水力连续性。对某些物种的研究证实了根压对栓塞的修复作用, 如对葡萄(*Vitis labrusca*和*Vitis riparia*)、竹子(*Sinarundinaria nitida*)等的研究表明这些植物可以通过其较高的根压在一定条件下修复栓塞的导管(Nardini *et al.*, 2018)。但是研究发现, 在干旱导致栓塞的情况下, 根压驱动的修复机制在木本植物中的作用有限。一些树木不会产生根

压, 且大多数物种的正压力较小, 导致树木似乎很难通过根压修复地表数米以上的组织中的栓塞, 因此通过根压来完成栓塞再充水不太可能是干旱后迅速恢复水力功能的一种常见机制(Brodersen & McElrone, 2013)。但也有研究发现, 在没有根压的情况下, 一些树木可通过“茎压”所产生的正压修复栓塞, 如糖槭(*Acer saccharum*)、胡桃(*Juglans regia*)、桦树(*Betula pendula*)等, 这种正压的产生可能基于导管中糖的释放和积累所产生的渗透机制(Laur & Hacke, 2014; Nardini *et al.*, 2018)。在某些木本植物中, 木质部空穴化和栓塞再充水循环较常见(Taneda & Sperry, 2008)。根据亨利定律, 当 $\Psi_x > -2\tau/r$ (τ 是水的表面张力, r 是栓塞管道的半径)时, 便能够修复栓塞。然而越来越多的证据表明, 在 $\Psi_x < -2\tau/r$ 的情况下, 木质部栓塞可以恢复。但木本植物新的再充水以及用于检测和量化充填过程的方法, 仍存在较大争论。Wheeler等(2013)对之前实验性证据的有效性提出质疑。关于方法论问题的争论以及与修复机制相关的假说, 金鹰等(2016)已经进行了详细讨论, 这里不再赘述。最终结果表明植物可有规律地进行栓塞和修复, 但并非所有物种都能修复栓塞, 这可能与物种的解剖结构有关(金鹰等, 2016)。

尽管人们对栓塞导管再充水的实际情况持怀疑态度, 但仍有大量研究对相关机制进行了详细探索。研究发现, 木质部栓塞修复常常伴随着淀粉降解和糖在导管中的释放(Tomasella *et al.*, 2017, 2019b; Wang *et al.*, 2018a), 与此同时, 一些参与NSCs代谢和运输的基因以及水通道蛋白的表达均增强, 表明干旱复水后, 栓塞再充水是基于释放在管道中的糖和离子产生的渗透梯度驱动水流入木质部、韧皮部和薄壁组织完成的(Trifilò *et al.*, 2019)。在这种情况下, 淀粉降解似乎在提供渗透梯度方面发挥了关键作用。因此, NSCs贮存量可能直接影响干旱胁迫后植物的水力恢复能力(Tomasella *et al.*, 2019a; Trifilò *et al.*, 2019)。Savi等(2016)发现, 被子植物茎木质部可溶性糖含量与水力恢复程度相关。针叶树种中, 水力恢复会伴随着茎木质部中NSCs的耗竭(Tomasella *et al.*, 2017)。因此, 高NSCs含量可以支持干旱胁迫缓解后的水力恢复, 而较低NSCs可利用性则会限制栓塞导管修复, 导致植物水力功能退化(Savi *et al.*, 2016)。此外, 有研究表明, 边材中淀粉和可溶性糖的相互转化与栓塞的形成和

修复周期有关(Yoshimura *et al.*, 2016)。但Tomasella等(2019b)对欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)的研究发现, 尽管该物种发生了淀粉到糖的转化, 但补水后栓塞导管并未恢复水力功能。而在第二次干旱循环后, 其木质部中NSCs总量较高。表明山毛榉不能从高水平栓塞恢复, 但多次干旱可能提高茎NSCs的可用性。

另一方面, 具有低WD和高 C_{stem} 的物种, 水力恢复能力通常较强, 而WD较高的树种在补水后往往无法完全恢复其木质部功能(Ogasa *et al.*, 2013; Trifilò *et al.*, 2015)。WD与 C_{stem} 呈负相关关系, 且与薄壁组织占木材体积的百分比有关(Pratt & Jacobsen, 2017)。Trifilò等(2019)对12种木本植物栓塞恢复能力进行研究, 证明栓塞导管修复主要靠NSCs提供的渗透势推动, 且薄壁组织比例更高的物种, 水力恢复能力更强。表明薄壁组织丰度、NSCs含量和木质部栓塞恢复能力之间相互关联。Trifilò等(2017)在不同干旱胁迫时间下月桂(*Laurus nobilis*)的水力恢复和NSCs研究中发现, 长期干旱条件下, 植物NSCs库耗竭, 导致其水力恢复能力下降。而NSCs耗竭主要是由于光合作用对碳的吸收与对碳底物的需求之间的不平衡(Trifilò *et al.*, 2017)。对*Fraxinus ornus*和*Ostrya carpinifolia*的研究表明, 两物种在干旱胁迫和复水期间具有不同的水分调节对策和NSCs浓度(Tomasella *et al.*, 2019a)。Ostrya carpinifolia由于其更高的气孔敏感性(等水调节), 避免木质部栓塞增长。而非等水调节的*Fraxinus ornus*在干旱胁迫时水力导度下降, NSCs浓度升高, 而在补水后木质部水力功能完全恢复初始水平, 且仅在植株死亡时耗尽NSCs (Tomasella *et al.*, 2019a)。表明NSCs储量对干旱胁迫的响应具有物种特异性。根据McDowell等(2008)提出的框架, 干旱胁迫期间等水调节植物更容易发生碳饥饿, 而非等水调节植物更易死于栓塞导致的水力失衡。然而, 最近的研究发现, C_{stem} 和NSCs存储量之间存在一种权衡, 且随等水调节程度的下降(C_{stem} 下降), NSCs存储量耗损增加(Jiang *et al.*, 2021)。更趋向于等水调节的植物在干旱期间表现出NSCs的积累, 表明等水调节植物可能并不会受到更高的碳限制。相反地, 非等水调节植物可能更依赖于淀粉转化为糖, 以通过渗透调节改变 Ψ_{TLP} 来应对 Ψ_{leaf} 的下降(Martínez-Vilalta & García-Forner, 2017; Hartmann *et al.*, 2021)。这为我们

对整株植物水分调节和干旱机制的理解提供了一个新视角。

5 研究问题与展望

植物水分生理学对理解树木如何应对干旱胁迫以及干旱致死途径至关重要。树木死亡对生态系统的碳和水循环有重大影响, 而植物水力运输系统通过气孔调节与碳平衡相联系, 成为整合植物和生态系统功能的中心枢纽。因此, 加强对植物水力功能的理解可以改善干旱胁迫下的植被动力学模型。目前仍有部分问题需要进一步研究。

5.1 量化木质部外水分运输能力

水分在木质部中的运输已有了大量的研究, 但对叶木质部外水分运输了解甚少。木质部外水分运输路径涉及多种组织, 包括维管束鞘、叶肉和表皮, 这些组织的导水阻力在很大程度上仍是未知的, 并且目前还没有直接测量木质部外导水率的方法, 需要进一步探索。此外, 水在叶肉部分通过4个平行途径流动: 质外体途径、胞间连丝、水通道蛋白, 以及气相状态下在细胞之间转运, 并且在不同的环境下, 主要运输途径可能会发生变化。因此, 这4种运输途径对 K_{ox} 的贡献也需要进行量化。

5.2 量化叶片表皮通透性变化

叶片表皮导度在植物干旱响应模型中对冠层水通量的估算有重要影响, 目前已有研究讨论了已发表文献中不同方法所测量的叶片表皮导度在植物水分利用模型中的作用(Duursma *et al.*, 2019; Lanning *et al.*, 2020)。但是环境条件的变化可能会导致表皮导度的变异, 这意味着目前的研究结果和模型可能低估了表皮导度在未来气候中的影响。因此, 在之后的研究中, 需要将表皮导度的测量和估算纳入研究范畴, 以更好地理解植物水分利用策略, 并更准确地预测森林对干旱胁迫的响应。

5.3 深入研究树木碳水耦合机制

水和碳的交互作用(García-Forner *et al.*, 2016), 以及干旱响应的时空格局(Martin-Stpaul *et al.*, 2017)使植物死亡机制异常复杂。McDowell等(2008)的经典死亡机制模型认为等水调节物种更易死于碳饥饿。但在Adams等(2017)的研究中, 部分植物在干旱期间NSCs并不下降, 且有研究发现, 干旱期间等水调节程度更高的物种NSCs浓度更高, 而非等水调节物种的NSCs多用于渗透势的调节(Jiang *et al.*,

2021)。因此,等水调节植物是否会受到更高的碳限制?在水势值为多少时淀粉开始转化为可溶性糖?干旱期间有多少碳用于渗透调节,又有多少碳用于呼吸作用?这些问题都需要我们更深入地了解。此外,植物水分生理学中对不同器官的研究有助于检验水力特征的协调与权衡,而综合分析整株植物的水力特征,可以更全面地理解水对植物生长和生存的限制过程(Martinez-Vilalta *et al.*, 2019; López *et al.*, 2021)。为了更好地理解植物水力学是如何影响生态系统功能的,我们还需要将个体的结构和生理特征与群落和景观联系起来,通过基于过程和特征的模型提高评估和监测干旱诱导死亡风险的能力。

参考文献

- Adams HD, Zeppel MJB, Anderegg WRL, Hartmann H, Landhäusser SM, Tissue DT, Huxman TE, Hudson PJ, Franz TE, Allen CD, Anderegg LDL, Barron-Gafford GA, Beerling DJ, Breshears DD, Brodribb TJ, *et al.* (2017). A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nature Ecology Evolution*, 1, 1285-1291.
- Albuquerque C, Scoffoni C, Brodersen CR, Buckley TN, Sack L, McElrone AJ (2020). Coordinated decline of leaf hydraulic and stomatal conductances under drought is not linked to leaf xylem embolism for different grapevine cultivars. *Journal of Experimental Botany*, 71, 7286-7300.
- Allen CD, Breshears DD, McDowell NG (2015). On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere*, 6, 1-55.
- Anderegg WRL, Berry JA, Smith DD, Sperry JS, Anderegg LDL, Field CB (2012). The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109, 233-237.
- Anderegg WRL, Flint A, Huang CY, Flint L, Berry JA, Davis FW, Sperry JS, Field CB (2015). Tree mortality predicted from drought-induced vascular damage. *Nature Geoscience*, 8, 367-371.
- Anderegg WRL, Klein T, Bartlett M, Sack L, Pellegrini AF, Choat B, Jansen S (2016). Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113, 5024-5029.
- Ávila E, Herrera A, Tezara W (2014). Contribution of stem CO₂ fixation to whole-plant carbon balance in nonsucculent species. *Photosynthetica*, 52, 3-15.
- Barnard DM, Meinzer FC, Lachenbruch B, McCulloh KA, Johnson DM, Woodruff DR (2011). Climate-related trends in sapwood biophysical properties in two conifers: avoidance of hydraulic dysfunction through coordinated adjustments in xylem efficiency, safety and capacitance. *Plant, Cell & Environment*, 34, 643-654.
- Bartlett MK, Klein T, Jansen S, Choat B, Sack L (2016). The correlations and sequence of plant stomatal, hydraulic, and wilting responses to drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113, 13098-13103.
- Berry ZC, Emery NC, Gotsch SG, Goldsmith GR (2019a). Foliar water uptake: processes, pathways, and integration into plant water budgets. *Plant, Cell & Environment*, 42, 410-423.
- Berry ZC, Espejel X, Williams-Linera G, Asbjornsen H (2019b). Linking coordinated hydraulic traits to drought and recovery responses in a tropical montane cloud forest. *American Journal of Botany*, 106, 1316-1326.
- Berry ZC, White JC, Smith WK (2014). Foliar uptake, carbon fluxes and water status are affected by the timing of daily fog in saplings from a threatened cloud forest. *Tree Physiology*, 34, 459-470.
- Binks O, Coughlin I, Mencuccini M, Meir P (2020). Equivalence of foliar water uptake and stomatal conductance? *Plant, Cell & Environment*, 43, 524-528.
- Binks O, Mencuccini M, Rowland L, da Costa ACL, de Carvalho CJR, Bittencourt P, Eller C, Teodoro GS, Carvalho EJM, Soza A, Ferreira L, Vasconcelos SS, Oliveira R, Meir P (2019). Foliar water uptake in Amazonian trees: evidence and consequences. *Global Change Biology*, 25, 2678-2690.
- Blackman CJ, Brodribb TJ, Jordan GJ (2012). Leaf hydraulic vulnerability influences species' bioclimatic limits in a diverse group of woody angiosperms. *Oecologia*, 168, 1-10.
- Boanares D, Ferreira BG, Kozovits AR, Sousa HC, Isaias RMS, França MGC (2018). Pectin and cellulose cell wall composition enables different strategies to leaf water uptake in plants from tropical fog mountain. *Plant Physiology and Biochemistry*, 122, 57-64.
- Brodersen CR, McElrone AJ (2013). Maintenance of xylem network transport capacity: a review of embolism repair in vascular plants. *Frontiers in Plant Science*, 4, 108. DOI: 10.3389/fpls.2013.00108.
- 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.
- Brodribb TJ, Feild TS, Jordan GJ (2007). Leaf maximum

- photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics. *Plant Physiology*, 144, 1890-1898.
- Brodrribb TJ, McAdam SAM (2011). Passive origins of stomatal control in vascular plants. *Science*, 331, 582-585.
- Brodrribb TJ, McAdam SAM (2017). Evolution of the stomatal regulation of plant water content. *Plant Physiology*, 174, 639-649.
- Brodrribb TJ, McAdam SAM, Jordan GJ, Martins SCV (2014). Conifer species adapt to low-rainfall climates by following one of two divergent pathways. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 14489-14493.
- Buckley TN (2019). How do stomata respond to water status? *New Phytologist*, 224, 21-36.
- Buckley TN, John GP, Scoffoni C, Sack L (2015). How does leaf anatomy influence water transport outside the xylem? *Plant Physiology*, 168, 1616-1635.
- Cardoso AA, Randall JM, McAdam SAM (2019). Hydraulics regulate stomatal responses to changes in leaf water status in the fern *Athyrium filix-femina*. *Plant Physiology*, 179, 533-543.
- Cassana FF, Eller CB, Oliveira RS, Dillenburg LR (2016). Effects of soil water availability on foliar water uptake of *Araucaria angustifolia*. *Plant and Soil*, 399, 147-157.
- Cernusak LA, Cheesman AW (2015). The benefits of recycling: How photosynthetic bark can increase drought tolerance. *New Phytologist*, 208, 995-997.
- Chen WL, Koide RT, Adams TS, DeForest JL, Cheng L, Eisenstat DM (2016). Root morphology and mycorrhizal symbioses together shape nutrient foraging strategies of temperate trees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113, 8741-8746.
- Chen ZC, Li S, Luan JW, Zhang YT, Zhu SD, Wan XC, Liu SR (2019). Prediction of temperate broadleaf tree species mortality in arid limestone habitats with stomatal safety margins. *Tree Physiology*, 39, 1428-1437.
- Choat B, Brodrribb TJ, Brodersen CR, Duursma RA, López R, Medlyn BE (2018). Triggers of tree mortality under drought. *Nature*, 558, 531-539.
- Choat B, Jansen S, Brodrribb 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, *et al.* (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491, 752-755.
- Clark JS, Iverson L, Woodall CW, Allen CD, Bell DM, Bragg DC, D'Amato AW, Davis FW, Hersh MH, Ibanez I, Jackson ST, Matthews S, Pederson N, Peters M, Schwartz MW *et al.* (2016). The impacts of increasing drought on forest dynamics, structure, and biodiversity in the United States. *Global Change Biology*, 22, 2329-2352.
- Creek D, Blackman C, Brodrribb TJ, Choat B, Tissue DT (2018). Coordination between leaf, stem and root hydraulics and gas exchange in three arid-zone angiosperms during severe drought and recovery. *Plant, Cell & Environment*, 41, 2869-2881.
- Creek D, Lamarque LJ, Torres-Ruiz JM, Parise C, Burlett R, Tissue DT, Delzon S (2020). Xylem embolism in leaves does not occur with open stomata: evidence from direct observations using the optical visualization technique. *Journal of Experimental Botany*, 71, 1151-1159.
- Dawson TE, Goldsmith GR (2018). The value of wet leaves. *New Phytologist*, 219, 1156-1169.
- De Baerdemaeker NJF, Salomón RL, De Roo L, Steppe K (2017). Sugars from woody tissue photosynthesis reduce xylem vulnerability to cavitation. *New Phytologist*, 216, 720-727.
- De Guzman ME, Acosta-Rangel A, Winter K, Meinzer FC, Bonal D, Santiago LS (2021). Hydraulic traits of Neotropical canopy liana and tree species across a broad range of wood density: implications for predicting drought mortality with models. *Tree Physiology*, 41, 24-34.
- De Roo L, Salomón RL, Oleksyn J, Steppe K (2020a). Woody tissue photosynthesis delays drought stress in *Populus tremula* trees and maintains starch reserves in branch xylem tissues. *New Phytologist*, 228, 70-81.
- De Roo L, Salomón RL, Steppe K (2020b). Woody tissue photosynthesis reduces stem CO₂ efflux by half and remains unaffected by drought stress in young *Populus tremula* trees. *Plant, Cell & Environment*, 43, 981-991.
- Domec JC, Warren JM, Meinzer FC, Brooks JR, Coulombe R (2004). Native root xylem embolism and stomatal closure in stands of Douglas-fir and ponderosa pine: mitigation by hydraulic redistribution. *Oecologia*, 141, 7-16.
- Duursma RA, Blackman CJ, López R, Martin-StPaul NK, Cochard H, Medlyn BE (2019). On the minimum leaf conductance: Its role in models of plant water use, and ecological and environmental controls. *New Phytologist*, 221, 693-705.
- Eller CB, Lima AL, Oliveira RS (2016). Cloud forest trees with higher foliar water uptake capacity and anisohydric behavior are more vulnerable to drought and climate change. *New Phytologist*, 211, 489-501.
- Flexas J, Carriqui M, Nadal M (2018). Gas exchange and hydraulics during drought in crops: Who drives whom? *Journal of Experimental Botany*, 69, 3791-3795.
- Fort F, Cruz P, Lecloux E, Bittencourt de Oliveira L, Stroia C, Theau JP, Jouany C, Pugnaire F (2016). Grassland root functional parameters vary according to a community-level resource acquisition-conservation trade-off. *Journal of Vegetation Science*, 27, 749-758.
- Fort F, Volaire F, Guillioni L, Barkaoui K, Navas ML, Roumet C (2017). Root traits are related to plant water-use among rangeland Mediterranean species. *Functional Ecology*, 31, 1700-1709.

- Fu XL, Meinzer FC (2019). Metrics and proxies for stringency of regulation of plant water status (iso/anisohydry): a global data set reveals coordination and trade-offs among water transport traits. *Tree Physiology*, 39, 122-134.
- Fu XL, Meinzer FC, Woodruff DR, Liu YY, Smith DD, McCulloh KA, Howard AR (2019). Coordination and trade-offs between leaf and stem hydraulic traits and stomatal regulation along a spectrum of isohydry to anisohydry. *Plant, Cell & Environment*, 42, 2245-2258.
- Fuenzalida TI, Bryant CJ, Ovington LI, Yoon HJ, Oliveira RS, Sack L, Ball MC (2019). Shoot surface water uptake enables leaf hydraulic recovery in *Avicennia marina*. *New Phytologist*, 224, 1504-1511.
- Garcia-Forner N, Sala AN, Biel C, Savé R, Martínez-Vilalta J (2016). Individual traits as determinants of time to death under extreme drought in *Pinus sylvestris* L. *Tree Physiology*, 36, 1196-1209.
- Goldsmith GR, Lehmann MM, Cernusak LA, Arend M, Siegwolf RTW (2017). Inferring foliar water uptake using stable isotopes of water. *Oecologia*, 184, 763-766.
- Gotsch SG, Nadkarni N, Darby A, Glunk A, Dix M, Davidson K, Dawson TE (2015). Life in the treetops: ecophysiological strategies of canopy epiphytes in a tropical montane cloud forest. *Ecological Monographs*, 85, 393-412.
- Greenwood S, Ruiz-Benito P, Martínez-Vilalta J, Lloret F, Kitzberger T, Allen CD, Fensham R, Laughlin DC, Kattge J, Bönsch G, Kraft NJB, Jump AS (2017). Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. *Ecology Letters*, 20, 539-553.
- Hartmann H, Link RM, Schuldt B (2021). A whole-plant perspective of isohydry: stem-level support for leaf-level plant water regulation. *Tree Physiology*, 41, 901-905.
- Hochberg U, Windt CW, Ponomarenko A, Zhang YJ, Gersony J, Rockwell FE, Holbrook NM (2017). Stomatal closure, basal leaf embolism, and shedding protect the hydraulic integrity of grape stems. *Plant Physiology*, 174, 764-775.
- Hoffmann WA, Marchin RM, Abit P, Lau OL (2011). Hydraulic failure and tree dieback are associated with high wood density in a temperate forest under extreme drought. *Global Change Biology*, 17, 2731-2742.
- Ishida A, Nakano T, Yazaki K, Matsuki S, Koike N, Lauenstein DL, Shimizu M, Yamashita N (2008). Coordination between leaf and stem traits related to leaf carbon gain and hydraulics across 32 drought-tolerant angiosperms. *Oecologia*, 156, 193-202.
- Jiang PP, Meinzer FC, Fu XL, Kou L, Dai XQ, Wang HM (2021). Trade-offs between xylem water and carbohydrate storage among 24 coexisting subtropical understory shrub species spanning a spectrum of isohydry. *Tree Physiology*, 41, 403-415.
- Jin Y, Wang CK, Zhou ZH (2016). Mechanisms of xylem embolism repair in woody plants: research progress and questions. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 834-846. [金鹰, 王传宽, 周正虎 (2016). 木本植物木质部栓塞修复机制: 研究进展与问题. 植物生态学报, 40, 834-846.]
- Jin Y, Wang CK, Zhou ZH (2019). Conifers but not angiosperms exhibit vulnerability segmentation between leaves and branches in a temperate forest. *Tree Physiology*, 39, 454-462.
- Jin Y, Wang CK, Zhou ZH, Li ZM (2016). Co-ordinated performance of leaf hydraulics and economics in 10 Chinese temperate tree species. *Functional Plant Biology*, 43, 1082-1090.
- Johnson DM, Domec JC, Carter Berry Z, Schwantes AM, McCulloh KA, Woodruff DR, Wayne Polley H, Wortemann R, Swenson JJ, Scott Mackay D, McDowell NG, Jackson RB (2018). Co-occurring woody species have diverse hydraulic strategies and mortality rates during an extreme drought. *Plant, Cell & Environment*, 41, 576-588.
- Johnson DM, Wortemann R, McCulloh KA, Jordan-Meille L, Ward E, Warren JM, Palmroth S, Domec JC (2016). A test of the hydraulic vulnerability segmentation hypothesis in angiosperm and conifer tree species. *Tree Physiology*, 36, 983-993.
- Klein T (2014). The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Functional Ecology*, 28, 1313-1320.
- Klein T, Zeppel MJB, Anderegg WRL, Bloemen J, Kauwe MG, Hudson P, Ruehr NK, Powell TL, Arx G, Nardini A (2018). Xylem embolism refilling and resilience against drought-induced mortality in woody plants: processes and trade-offs. *Ecological Research*, 33, 839-855.
- Lanning M, Wang LX, Novick KA (2020). The importance of cuticular permeance in assessing plant water-use strategies. *Tree Physiology*, 40, 425-432.
- Laur J, Hacke UG (2014). Exploring *Picea glauca* aquaporins in the context of needle water uptake and xylem refilling. *New Phytologist*, 203, 388-400.
- Lechthaler S, Colangeli P, Gazzabin M, Anfodillo T (2019). Axial anatomy of the leaf midrib provides new insights into the hydraulic architecture and cavitation patterns of *Acer pseudoplatanus* leaves. *Journal of Experimental Botany*, 70, 6195-6201.
- Lehmann MM, Goldsmith GR, Schmid L, Gessler A, Saurer M, Siegwolf RTW (2018). The effect of ^{18}O -labelled water vapour on the oxygen isotope ratio of water and assimilates in plants at high humidity. *New Phytologist*, 217, 105-116.
- Leigh A, Sevanto S, Close JD, Nicotra AB (2017). The influence of leaf size and shape on leaf thermal dynamics: Does theory hold up under natural conditions? *Plant, Cell & Environment*, 40, 237-248.

- 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 XM, Blackman CJ, Peters JMR, Choat B, Rymer PD, Medlyn BE, Tissue DT (2019). More than iso/anisohydry: hydrosapies integrate plant water use and drought tolerance traits in 10 eucalypt species from contrasting climates. *Functional Ecology*, 33, 1035-1049.
- Liang XY, Ye Q, Liu H, Brodribb TJ (2021). Wood density predicts mortality threshold for diverse trees. *New Phytologist*, 229, 3053-3057.
- Liu JX, Gu L, Yu YC, Huang P, Wu ZG, Zhang Q, Qian YQ, Wan XC, Sun ZY (2019a). Corticular photosynthesis drives bark water uptake to refill embolized vessels in dehydrated branches of *Salix matsudana*. *Plant, Cell & Environment*, 42, 2584-2596.
- Liu XR, Liu H, Gleason SM, Goldstein G, Zhu SD, He PC, Hou H, Li RH, Ye Q (2019b). Water transport from stem to stomata: the coordination of hydraulic and gas exchange traits across 33 subtropical woody species. *Tree Physiology*, 39, 1665-1674.
- López R, Cano FJ, Martin-StPaul NK, Cochard H, Choat B (2021). Coordination of stem and leaf traits define different strategies to regulate water loss and tolerance ranges to aridity. *New Phytologist*, 230, 497-509.
- Luo DD, Wang CK, Jin Y (2017). Plant water-regulation strategies: isohydric versus anisohydric behavior. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 1021-1032. [罗丹丹, 王传宽, 金鹰 (2017). 植物水分调节对策: 等水与非等水行为. *植物生态学报*, 41, 1020-1032.]
- Luo DD, Wang CK, Jin Y (2019). Stomatal regulation of plants in response to drought stress. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 30, 4333-4343. [罗丹丹, 王传宽, 金鹰 (2019). 植物应对干旱胁迫的气孔调节. *应用生态学报*, 30, 4333-4343.]
- Martin-Stpaul N, Delzon S, Cochard H (2017). Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. *Ecology Letters*, 20, 1437-1447.
- Martínez-Vilalta J, Anderegg WRL, Sapes G, Sala AN (2019). Greater focus on water pools may improve our ability to understand and anticipate drought-induced mortality in plants. *New Phytologist*, 223, 22-32.
- Martínez-Vilalta J, García-Forner N (2017). Water potential regulation, stomatal behaviour and hydraulic transport under drought: deconstructing the iso/anisohydric concept. *Plant, Cell & Environment*, 40, 962-976.
- Martins SCV, McAdam SAM, Deans RM, DaMatta FM, Brodribb TJ (2016). Stomatal dynamics are limited by leaf hydraulics in ferns and conifers: results from simultaneous measurements of liquid and vapour fluxes in leaves. *Plant, Cell & Environment*, 39, 694-705.
- Mason Earles J, Sperling O, Silva LCR, McElrone AJ, Brodersen CR, North MP, Zwieniecki MA (2016). Bark water uptake promotes localized hydraulic recovery in coastal redwood crown. *Plant, Cell & Environment*, 39, 320-328.
- McCulloh KA, Domec JC, Johnson DM, Smith DD, Meinzer FC (2019). A dynamic yet vulnerable pipeline: integration and coordination of hydraulic traits across whole plants. *Plant, Cell & Environment*, 42, 2789-2807.
- McCulloh KA, Johnson DM, Meinzer FC, Woodruff DR (2014). The dynamic pipeline: hydraulic capacitance and xylem hydraulic safety in four tall conifer species. *Plant, Cell & Environment*, 37, 1171-1183.
- McDowell NG (2011). Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiology*, 155, 1051-1059.
- McDowell NG, Beerling DJ, Breshears DD, Fisher RA, Raffa KF, Stitt M (2011). The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 523-532.
- McDowell NG, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG, Yezzer EA (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, 178, 719-739.
- McDowell NG, Ryan MG, Zeppel MJB, Tissue DT (2013). Feature: improving our knowledge of drought-induced forest mortality through experiments, observations, and modeling. *New Phytologist*, 200, 289-293.
- Meinzer FC, Johnson DM, Lachenbruch B, McCulloh KA, Woodruff DR (2009). Xylem hydraulic safety margins in woody plants: coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. *Functional Ecology*, 23, 922-930.
- Meinzer FC, Smith DD, Woodruff DR, Marias DE, McCulloh KA, Howard AR, Magedman AL (2017). Stomatal kinetics and photosynthetic gas exchange along a continuum of isohydric to anisohydric regulation of plant water status. *Plant, Cell & Environment*, 40, 1618-1628.
- Meinzer FC, Woodruff DR, Marias DE, Smith DD, McCulloh KA, Howard AR, Magedman AL (2016). Mapping “hydrosapies” along the iso- to anisohydric continuum of stomatal regulation of plant water status. *Ecology Letters*, 19, 1343-1352.
- Mitchell PJ, O'Grady AP, Tissue DT, White DA, Ottenschlaeger ML, Pinkard EA (2013). Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. *New Phytologist*, 197, 862-872.
- Nardini A, Savi T, Trifilò P, Lo Gullo MA (2018). Drought stress and the recovery from xylem embolism in woody plants. *Progress in Botany*, 79, 197-231.
- Ogasa M, Miki NH, Murakami Y, Yoshikawa K (2013).

- Recovery performance in xylem hydraulic conductivity is correlated with cavitation resistance for temperate deciduous tree species. *Tree Physiology*, 33, 335-344.
- Pivovarov AL, Cook VMW, Santiago LS (2018). Stomatal behaviour and stem xylem traits are coordinated for woody plant species under exceptional drought conditions. *Plant, Cell & Environment*, 41, 2617-2626.
- Pivovarov AL, Pasquini SC, De Guzman ME, Alstad KP, Stemke JS, Santiago LS (2016). Multiple strategies for drought survival among woody plant species. *Functional Ecology*, 30, 517-526.
- Pivovarov AL, Sack L, Santiago LS (2014). Coordination of stem and leaf hydraulic conductance in southern California shrubs: a test of the hydraulic segmentation hypothesis. *New Phytologist*, 203, 842-850.
- Powell TL, Wheeler JK, de Oliveira AAR, da Costa ACL, Saleska SR, Meir P, Moorcroft PR (2017). Differences in xylem and leaf hydraulic traits explain differences in drought tolerance among mature Amazon rainforest trees. *Global Change Biology*, 23, 4280-4293.
- Pratt RB, Jacobsen AL (2017). Conflicting demands on angiosperm xylem: tradeoffs among storage, transport and biomechanics. *Plant, Cell & Environment*, 40, 897-913.
- Roddy AB, Simonin KA, McCulloh KA, Brodersen CR, Dawson TE (2018). Water relations of *Calycanthus* flowers: hydraulic conductance, capacitance, and embolism resistance. *Plant, Cell & Environment*, 41, 2250-2262.
- Rodriguez-Dominguez CM, Carins Murphy MR, Lucani C, Brodribb TJ (2018). Mapping xylem failure in disparate organs of whole plants reveals extreme resistance in olive roots. *New Phytologist*, 218, 1025-1035.
- Roman DT, Novick KA, Brzostek ER, Dragoni D, Rahman F, Phillips RP (2015). The role of isohydric and anisohydric species in determining ecosystem-scale response to severe drought. *Oecologia*, 179, 641-654.
- Sack L, Ball MC, Brodersen C, Davis SD, Des Marais DL, Donovan LA, Givnish TJ, Hacke UG, Huxman T, Jansen S, Jacobsen AL, Johnson DM, Koch GW, Maurel C, McCulloh KA, *et al.* (2016). Plant hydraulics as a central hub integrating plant and ecosystem function: meeting report for "Emerging Frontiers in Plant Hydraulics" (Washington DC, May 2015). *Plant, Cell & Environment*, 39, 2085-2094.
- Salomón RL, Steppe K, Ourcival JM, Villers S, Rodríguez-Calcerrada J, Schapman R, Limousin JM (2020). Hydraulic acclimation in a Mediterranean oak subjected to permanent throughfall exclusion results in increased stem hydraulic capacitance. *Plant, Cell & Environment*, 43, 1528-1544.
- Saveyn A, Steppe K, Ubierna N, Dawson TE (2010). Woody tissue photosynthesis and its contribution to trunk growth and bud development in young plants. *Plant, Cell & Environment*, 33, 1949-1958.
- Savi T, Casolo V, Luglio J, Bertuzzi S, Trifilo P, Lo Gullo MA, Nardini A (2016). Species-specific reversal of stem xylem embolism after a prolonged drought correlates to endpoint concentration of soluble sugars. *Plant Physiology Biochemistry*, 106, 198-207.
- Schmitz N, Egerton J, Lovelock C, Ball M (2012). Light-dependent maintenance of hydraulic function in mangrove branches: Do xylary chloroplasts play a role in embolism repair? *New Phytologist*, 195, 40-46.
- Scoffoni C, Albuquerque C, Brodersen CR, Townes SV, John GP, Bartlett MK, Buckley TN, McElrone AJ, Sack L (2017). Outside-xylem vulnerability, not xylem embolism, controls leaf hydraulic decline during dehydration. *Plant Physiology*, 173, 1197-1210.
- Sevanto S, McDowell NG, Dickman LT, Pangle R, Pockman WT (2014). How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant, Cell & Environment*, 37, 153-161.
- Skelton RP, Dawson TE, Thompson SE, Shen YZ, Weitz AP, Ackerly D (2018). Low vulnerability to xylem embolism in leaves and stems of north American oaks. *Plant Physiology*, 177, 1066-1077.
- Skelton RP, West AG, Dawson TE (2015). Predicting plant vulnerability to drought in biodiverse regions using functional traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112, 5744-5749.
- Sperry JS, Meinzer FC, McCullon KA (2008). Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant, Cell & Environment*, 31, 632-645.
- Steppe K, Vandegehuchte MW, van de Wal BAE, Hoste P, Guyot A, Lovelock CE, Lockington DA (2018). Direct uptake of canopy rainwater causes turgor-driven growth spurts in the mangrove *Avicennia marina*. *Tree Physiology*, 38, 979-991.
- Taneda H, Sperry JS (2008). A case-study of water transport in co-occurring ring- versus diffuse-porous trees: contrasts in water-status, conducting capacity, cavitation and vessel refilling. *Tree Physiology*, 28, 1641-1651.
- Tardieu F, Simonneau T (1998). Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany*, 49, 419-432.
- Tomasella M, Casolo V, Aichner N, Petruzzellis F, Savi T, Trifilò P, Nardini A (2019a). Non-structural carbohydrate and hydraulic dynamics during drought and recovery in *Fraxinus ornus* and *Ostrya carpinifolia* saplings. *Plant Physiology Biochemistry*, 145, 1-9.
- Tomasella M, Häberle KH, Nardini A, Hesse B, Machlet A, Matyssek R (2017). Post-drought hydraulic recovery is accompanied by non-structural carbohydrate depletion in the stem wood of Norway spruce saplings. *Scientific Reports*, 7, 14308. DOI: 10.1038/s41598-017-14645-w.

- Tomasella M, Nardini A, Hesse BD, Machlet A, Matyssek R, Häberle KH (2019b). Close to the edge: effects of repeated severe drought on stem hydraulics and non-structural carbohydrates in European beech saplings. *Tree Physiology*, 39, 717-728.
- Tombesi S, Nardini A, Farinelli D, Palliotti A (2014). Relationships between stomatal behavior, xylem vulnerability to cavitation and leaf water relations in two cultivars of *Vitis vinifera*. *Physiologia Plantarum*, 152, 453-464.
- Tombesi S, Nardini A, Frioni T, Soccolini M, Zadra C, Farinelli D, Poni S, Palliotti A (2015). Stomatal closure is induced by hydraulic signals and maintained by ABA in drought-stressed grapevine. *Scientific Reports*, 5, 12449. DOI: 10.1038/srep12449.
- Trifilò P, Casolo V, Raimondo F, Petrusa E, Boscutti F, Lo Gullo MA, Nardini A (2017). Effects of prolonged drought on stem non-structural carbohydrates content and post-drought hydraulic recovery in *Laurus nobilis* L.: the possible link between carbon starvation and hydraulic failure. *Plant Physiology Biochemistry*, 120, 232-241.
- Trifilò P, Kiorapostolou N, Petruzzellis F, Vitti S, Petit G, Lo Gullo MA, Nardini A, Casolo V (2019). Hydraulic recovery from xylem embolism in excised branches of twelve woody species: relationships with parenchyma cells and non-structural carbohydrates. *Plant Physiology and Biochemistry*, 139, 513-520.
- Trifilò P, Nardini A, Lo Gullo MA, Barbera PM, Savi T, Raimondo F (2015). Diurnal changes in embolism rate in nine dry forest trees: relationships with species-specific xylem vulnerability, hydraulic strategy and wood traits. *Tree Physiology*, 35, 694-705.
- Trifilò P, Raimondo F, Savi T, Lo Gullo MA, Nardini A (2016). The contribution of vascular and extra-vascular water pathways to drought-induced decline of leaf hydraulic conductance. *Journal of Experimental Botany*, 67, 5029-5039.
- Tyree MT, Ewers FW (1991). The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, 119, 345-360.
- Tyree MT, Sperry JS (1988). Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? Answers from a model. *Plant physiology*, 88, 574-580.
- Urli M, Porté AJ, Cochard H, Guengant Y, Burlett R, Delzon S (2013). Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree Physiology*, 33, 672-683.
- Vandegheuchte MW, Bloemen J, Vergenst LL, Steppe K (2015). Woody tissue photosynthesis in trees: salve on the wounds of drought? *New Phytologist*, 208, 998-1002.
- Venturas MD, Sperry JS, Hacke UG (2017). Plant xylem hydraulics: What we understand, current research, and future challenges. *Journal of Integrative Plant Biology*, 59, 356-389.
- Vesala T, Sevanto S, Grönholm T, Salmon Y, Nikinmaa E, Hari P, Hölttä T (2017). Effect of leaf water potential on internal humidity and CO₂ dissolution: reverse transpiration and improved water use efficiency under negative pressure. *Frontiers in Plant Science*, 8, 54. DOI: 10.3389/fpls.2017.00054.
- Wang AY, Han SJ, Zhang JH, Wang M, Yin XH, Fang LD, Yang D, Hao GY (2018a). The interaction between non-structural carbohydrate reserves and xylem hydraulics in Korean pine trees across an altitudinal gradient. *Tree physiology*, 38, 1792-1804.
- Wang XX, Du TT, Huang JL, Peng SB, Xiong DL (2018b). Leaf hydraulic vulnerability triggers the decline in stomatal and mesophyll conductance during drought in rice. *Journal of Experimental Botany*, 69, 4033-4045.
- 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.
- Yang B, Wen XF, Sun XM (2015). Seasonal variations in depth of water uptake for a subtropical coniferous plantation subjected to drought in an East Asian monsoon region. *Agricultural and Forest Meteorology*, 201, 218-228.
- Yoshimura K, Saiki ST, Yazaki K, Ogasa MY, Shirai M, Nakano T, Yoshimura J, Ishida A (2016). The dynamics of carbon stored in xylem sapwood to drought-induced hydraulic stress in mature trees. *Scientific Reports*, 6, 24513. DOI: 10.1038/srep24513.
- Zeppel MJB, Harrison SP, Adams HD, Kelley DI, Li G, Tissue DT, Dawson TE, Fensham R, Medlyn BE, Palmer A, West AG, McDowell NG (2015). Drought and resprouting plants. *New Phytologist*, 206, 583-589.
- Zhang YJ, Rockwell FE, Graham AC, Alexander T, Holbrook NM (2016). Reversible leaf xylem collapse: a potential “circuit breaker” against cavitation. *Plant Physiology*, 172, 2261-2274.
- Zhu SD, Liu H, Xu QY, Cao KF, Ye Q (2016). Are leaves more vulnerable to cavitation than branches? *Functional Ecology*, 30, 1740-1744.
- Zwieniecki MA, Holbrook NM (2009). Confronting Maxwell's demon: biophysics of xylem embolism repair. *Trends in Plant Science*, 14, 530-534.

责任编辑: 陈世莘 责任编辑: 李 敏