



植物木质部水力学研究进展

王瑞庆, 张 莉, 郭连金, 朱 海

(上饶师范学院 生命科学院, 江西上饶 334001)

摘 要: 植物为适应陆地环境进化出木质部维管系统, 通过水力学机制高效安全的向光合器官长距离运输水分, 木质部水分运输对蒸腾、气孔运动、光合碳同化等生理过程有调控和协调作用, 被称为植物生理学的支柱。植物水力学作为木质部水分运输的研究内容和手段, 已成为整合植物与生态系统功能的中心枢纽。该文首先概述了植物水分运输的水力学机制、运输系统的局限性, 以及木质部结构与功能之间的关系; 其次, 阐述了木质部栓塞的形成机制并详细介绍了栓塞的诱导方法和测试技术, 分析了水分运输系统安全与效率之间的权衡关系, 总结了植物对环境的响应和干旱致死的预测模型, 讨论了测试技术问题及其引发的当前木质部逆压力修复和指数型木质部栓塞脆弱性曲线有效性的争议; 最后, 总结了目前植物木质部水力学研究的成果, 提出了尚待解决的主要问题, 探讨了研究机会与方向。

关键词: 木质部水力学; 栓塞脆弱性; 安全与效率权衡; 木质部修复; 水分关系

中图分类号: Q945.17⁺1 **文献标志码:** A

Advance in Plant Xylem Hydraulics

WANG Ruiqing, ZHANG Li, GUO Lianjin, ZHU Hai

(College of Life Sciences, Shangrao Normal University, Shangrao, Jiangxi 334001, China)

Abstract: Plant developed safty and efficient xylem vascular system to support long distance water transport so as to provide sufficient water to photothesis organs. Xylem water transportation play an important role in transpiration, stomental movement, carbon assimilation regulation, therefore be termed “backbone of plant physiology”. Plant hydraulics is the central hub integrating plant and ecosystem function. The present paper summarized the hydraulic mechanism of water transport and the limitation of transport system in plants, highlighted the relationship between the structure and function of xylem vascular. The formation mechanism and induce methods of xylem embolism were described. Trade-offs between safety and efficiency of water transport system were analyzed. The molecular biology of cavitation and the importance of aquaporin in xylem refilling were discussed. Prediction model as for plant response to environment and drought induced mortality were summarized. The methodological issues were introduced, and the debates on the validity of xylem against pressure refilling and exponential xylem embolization vulnerability curve were discussed. Finally, achievements in xylem hydraulics were summarized, and research chances and prospect were also discussed.

Key words: xylem hydraulics; embolism vulnerability; safety and efficiency; xylem refilling; water relations

4.7 亿年前,植物开始向陆地过渡,逐渐进化出越来越高效、复杂的木质部维管系统。后者确保了植物在陆地相对干旱的条件下,能够维持水分运输的安全性及效率的权衡,以实现光合作用的高碳收益。同时,有效促进了植物保持直立生长、增加树体高度以争夺更多资源,这从根本上塑造了当今维管植物的形态结构和功能^[1]。

由于植物的水分利用效率很低,固定 CO₂ 与蒸腾水分子的摩尔比通常在 1 : 200~400 范围^[2],所以植物的生存、生长需要消耗大量的水。通常一棵 21 m 的大树每天最大蒸腾量约在 10~200 L,而热带雨林中的大型树木可高达 1 180 L^[3]。植物的蒸腾作用将大约 39% 的降水返回到大气中,成为全球生态系统中水循环的重要组成部分^[4]。这些通过植物根系吸收的水在体内运输需要消耗巨大能量,靠主动运输机制无法满足需求,而使植物处于负的能量供应状态。维管植物已进化出一种高度特化的长距离水分运输组织,即木质部,通过被动的水力学机制向光合器官提供大量水分,无需代谢能量产生的驱动力参与。

植物木质部水分运输对蒸腾、气孔开闭、光合碳同化等生理过程有调控和协调作用^[5-6],被称为“植物生理学的支柱”^[1]。“植物水力学”作为木质部水分运输的研究内容和手段在植物水分关系中日益占据主导地位。植物水力学的早期研究可以追溯到 15~16 世纪,长久以来,植物水力学研究致力于水分沿植物维管系统运输机制的探索。随着 Zimmermann^[7] 的 *Xylem Structure and the Ascent of Sap* (1983) 一书的出版,该领域研究进入了新的发展时期,通过新的测试技术和模型已在木质部栓塞形成、栓塞分隔和复水等方面取得很大进展^[8]。目前,已对上千个树种的抗栓塞能力进行评估,建立了一系列水力学研究方法,可以更加深入地了解种内和种间水分运输变化,逐渐揭示环境与水分生理调控间潜在的相互作用和反馈。一些突破性技术,如 x 射线断层扫描等无损检测方法的应用,实现了树体原位水分运输与栓塞形成的直接观测,从而进一步深入探测植物水分关系的基本原理。同时,参与植物水力学领域的研究者及发表的论文数量呈指数级增长,“木质部水力学”(xylem hydraulic)被几个科学数据统计机构评定为最热门的研究领域之一^[9]。

本研究在阐述植物木质部水分运输的物理机制和结构特点的基础上,重点介绍了植物解剖学、生理学、生态学、生物物理和进化背景下植物水力学的

进展与新理论及存在的主要争议和问题,突出木质部水力学特殊的研究方法和主要技术进展,这些进步可更加深刻地揭示内聚力-张力学说的基本原理以及植物对水分亏缺适应的结构与功能基础,此外还根据现状探讨了植物水力学的研究机会与方向。

1 植物木质部水分运输的物理机制和结构特点

1.1 水分沿树体上升的水力学基础

当前用来解释水分沿树体上升的理论主要是“内聚力-张力”(cohesion-tension, CT)学说^[10-11]。根据该学说,水分以连续水柱的形式沿着水势梯度从土壤向叶片被动运输。驱动水分上升的能量最终来源于太阳,运输水分的驱动力是土壤与大气间的水分自由能差,这种能量差在木质部管腔内产生很大的张力,平衡了木质部内水柱的重力、摩擦力和毛细管力并抵抗了土壤孔隙对水的吸附。

内聚力-张力(CT)学说成立的一个前提是木质部内液流存在显著的负压(张力)和压力梯度。通常重力对压力梯度贡献较小,形成的压降(压力差)约为 -0.01 MPa · m⁻¹,即在 20 m 高的树体重力压降约为 0.2 MPa。而最重要的因素是土壤水势,因为木质部液汁压力(P_x)必须低于或等于土壤水势植物才能够吸水。植物能够生存的典型土壤水势范围约为 -10(干燥或盐渍化严重的土壤)~0(湿润土壤) MPa 以下, P_x 的极端负值可低达约 -14 MPa^[12]。影响 P_x 的另一个重要因素是摩擦力,摩擦力通常形成水势梯度($\Delta\phi$)的稳态压降,数值等于蒸腾速率(E)与土壤-叶片流动通路的水力导度(K)的比值,即 $\Delta\phi = E/K$ ^[13],数值通常在 1~2 MPa 之间。

1.2 木质部水分运输的结构基础

作为高效的水分运输通道,成熟的木质部由中空的死细胞壁骨架构成,减少了原生质体对水流的阻力。木质部管腔直径约 5~500 μm ,管壁次生加厚且木质化以承受其内部大的负压可能引起的坍塌^[14]。裸子植物的木质部管胞属原始类型,由单个细胞发育而来,长度通常小于 1 cm,而被子植物导管由一组连续排列、协同作用的导管分子发育而来,成熟后它们的共同端壁部分或完全消失,长度在几厘米到数米之间,差异较大^[15]。导管间或管胞间通过纹孔彼此连接,之间的纹孔膜将相邻管腔分隔。虽然纹孔膜对水流产生阻力,但对木质部水分运输的安全性起至关重要的作用。

功能正常的木质部管腔被树液充满,才可以维持蒸腾流。如果它们被气体填充,当木质部负压低于一定阈值,空气-水界面由表面张力形成的弯液面无法支持木质部内的负压,水柱就会断裂^[16]。弯月面在毛细管中可承受的最低负压($P_{\min}$)由下式决定:

$$P_{\min} = \frac{4\Gamma \cos(\theta)}{D_c} \quad (\text{方程 1})$$

式中, Γ 为表面张力, θ 为液体和毛细管表面的接触角, D_c 为毛细管直径。当压力低于 $P_{\min}$ 时,管腔内液体连续性会遭到破坏。细胞壁主要成分纤维素和半纤维素是亲水性组分,具有小的 θ ($<60^\circ$) 和孔隙(约 1~10 nm)。典型的细胞壁孔隙中, $\theta=60^\circ$ 时, $P_{\min}$ 值在 -145.5(1 nm)~-14.5(10 nm)MPa 范围。而木质部管腔的典型直径范围为 5~500 μm ,其 $|P_{\min}|$ 通常小于 0.03 MPa。上述数据表明,CT 学说所需的毛细管力可以在细胞壁中形成并吸附水分,而导管中产生的毛细管力很小,液体在同一导管内的流动基本不受其束缚。管腔之间的纹孔膜有毛细管安全阀的作用,纹孔膜的纳米级孔隙通常足以阻止空气在管腔之间任意传播。

2 植物木质部栓塞发生机制及脆弱性曲线

2.1 栓塞发生机制

根据 CT 学说,植物木质部管腔内水分呈负压的亚稳定状态且以连续水柱的形式进行运输。在受到水分胁迫时,外来微气泡由纹孔膜进入木质部管腔,在负压作用下气泡膨胀充满管腔,造成空穴化(cavitation)破坏水流的连续性,最终使该腔室失去导水能力形成栓塞^[17]。引起木质部栓塞的因素比较复杂,多数研究将其归因于季节性干旱、病原菌寄生、物候期变化等^[18]。

2.1.1 干旱诱导栓塞形成的气种机制 “气种”(air-seeding)假说解释了木质部在干旱胁迫下的栓塞形成机制^[19]。具有正常功能的木质部管腔(树液填充, $P_x<0$)可通过纹孔膜吸入相邻已空穴化管腔内的气泡,形成气种。气泡构成了空穴化的核,在负压下逐渐膨胀,直至管腔气穴化形成栓塞。气泡通过纹孔膜所需的压力差可通过毛细管方程(方程 1)计算^[20]。针叶树和被子植物纹孔膜结构不同,气种现象的产生略有差异。针叶树种纹孔膜由中央空隙小的纹孔塞(torus)和外部环状多孔的塞缘(margo)构成。当管胞栓塞时,纹孔膜被推向相邻充满水的

管胞,纹孔塞与纹孔边界形成密封结构,避免气体在管胞间扩散。当两侧压力差足够大时,气体可穿过密封结构、纹孔塞空隙或塞缘上的大孔隙,相邻管胞就会发生气种^[21]。被子植物纹孔膜结构相对均匀,气种主要通过膜上最大的孔隙或纹孔膜破裂而发生。

目前气种假说已获得多方面证据的支持。理论上,吸引气泡通过纹孔膜所需的负压应等于推动气泡通过同一纹孔膜所需的正压力,正压力诱导栓塞的试验已证明这两个值是一致的^[22]。通过纳米球测定和扫描电子显微镜(SEM)及透射电子显微镜(TEM)图像分析,已成功估算空穴化压力和纹孔膜厚度及孔隙度之间的相关性^[3]。使用成像技术和高分辨率 X 射线断层扫描技术(HRCT)^[23]可观测到栓塞导管的空间聚集、分布方式,为气种假说预测的栓塞在导管间的扩散提供了有力证据。

2.1.2 冻融交替诱导栓塞 根据“融化膨胀”假说,当树液结冰时,溶解的气体会析出并在管腔内形成气泡。当树液解冻时,这些气泡可以重新溶解或成核导致空穴化,如果后者发生,则导致木质部栓塞而失去运输功能。决定气泡是否溶解的因素主要是气泡内部压强、气泡直径、树液表面张力和木质部汁液压力。在解冻期间较低的树液压力和较大的气泡将加大空穴化机率^[24]。此外,管腔直径也决定了冻融空穴化的敏感性^[25],冻结过程中靠近管壁先结冰液体内的气体先析出,并向中心推进,导管直径大会导致形成较大的气泡,在负压状态解冻时更容易膨胀。较细的导管通常需要更低的成冰核温度,因而抗冻融空穴化能力更强^[26]。影响冻融空穴化的其他因素包括冻融交替的速度、循环次数和最低温度。融化速度快可以减少气泡溶解时间,产生更大的栓塞^[27]。冻融循环的次数多可增加气泡的积累,而较低冰冻温度会因冻结引起水的重新分布,且冰水势与温度相关性会降低,影响了冰冻和气种期间气泡的形成^[25]。

2.1.3 病原菌侵染导致栓塞 木质部管腔内的病原菌可通过降解、阻塞管腔或改变液汁性质而破坏水分在树体的运输。榆树枯萎病是由真菌榆长喙壳菌(*Ophiostoma ulmi*)引起的导管性病害^[28],通过导管壁的酶促降解作用可促使气种通过次生壁或弱化的纹孔膜位点进入管腔引起空穴化。侵染还可以改变管壁纳米力学特性^[29],减少树液表面张力,导致在较小的负压下即可产生气种。病原体和降解物可直接阻塞导管,或由榆树作为防御反应产生侵填

体和凝胶物质也可导致导水率降低,进一步增强这些效应^[30]。木质部空穴化导致的干燥缺水是松树枯萎病导致树体死亡的最终原因,其侵染源是松材线虫,感染期间会产生并积累疏水的挥发性萜类化合物,其表面张力低于纯水,使气泡成核并导致管胞的空穴化和栓塞^[31]。由松树枯萎病引起的空穴化扩散已经通过磁共振成像以及其他技术得到证实^[32]。

2.1.4 木质部功能障碍的其他诱因 火灾会导致木质部功能障碍而降低、减缓树液流动,其机制主要是气种和机械损伤^[33]。由火灾引起的高温导致细胞壁物质软化与木质部结构变化^[34],降低了树液表面张力(方程 1),进而增大了树体的栓塞脆弱性^[35]。此外,火焰形成的热气流增加了蒸气压亏而使蒸腾加速,也会降低木质部压力并诱导气种^[34]。栓塞也经常由于木质部机械损伤而形成,如落叶、根系衰老、暴风雨、火灾或动物啃食,甚至植物正常生长产生的原生木质的内源性破裂也会产生气种,成为栓塞形成的诱因^[3]。

2.2 栓塞脆弱性曲线

由栓塞引起的导水率损失可以用脆弱性曲线(vulnerability curves, VCs)表示,该曲线是将导水率损失百分数(percentage loss of conductivity, PLC)随水势下降的关系拟合成的函数。VCs 及其特征参数 P_{50} 值(导水率损失 50% 时的 P_x)反映了植物木质部对栓塞的抵抗能力及植物对水分的利用能力和效率,是大多数植物水力学研究的核心^[3],此处详细介绍了其技术基础。建立 VCs 方法的不同之处在于如何诱导栓塞以及如何量化栓塞。

2.2.1 栓塞诱导技术 诱导栓塞的方法主要有 3 种:自然干燥法、空气注入法和离心法。自然干燥法可评估整株或离体枝条自然状态下失水至不同 P_x 时的栓塞程度,这种方法最接近干旱胁迫失水的自然状态,一定程度可避免样品差异引起的测试结果偶然性,且人为引入额外栓塞的几率小,常被称为“基准”方法^[36]。但栓塞诱导过程不易控制,需要大量样品,工作量相对较大且测试周期长(约 1 周)。空气注入法最早由 Crombie 等^[37]建立,通过一系列设定的正压力来逐步诱导木质部栓塞。Cochard 等^[38]根据相同原理建立了压力套法,该法将茎段穿过压力套,两端暴露于空气中,通过逐渐增加压力套内的压力来诱导不同程度的栓塞,是目前注气法中最常用的技术。该法较自然干燥法容易控制所诱导的栓塞程度,用一个茎段即可建立 VCs,缩短了测

试时间。离心法测试原理是将枝条置于转子经过改造的离心机内,通过转速调节,可以更精确地在枝条内部产生设定的负压来诱导栓塞。Cochard 等^[39]将离心方法进行改进,在离心的过程中,可以同时测定茎段的导水率,用一根枝条就可完成脆弱性曲线的建立,大大提升了测试速度,这种方法被称为 Cavitron 离心机法。

Choat 等^[40]对树木抗栓塞能力进行了统计,收集了已发表的 1 200 个关于植物的木质部栓塞脆弱性曲线,用于建立木质部功能特性数据库。这些脆弱性曲线中,约 95%(不含压力套法以外的注气法)用了上述 3 种方法。其中,自然干燥法占 24.4%,压力套法占 21.7%,离心法占 48.6%。由于自然干燥法费时费力,用压力套法和离心法建立脆弱性曲线的比例越来越大。

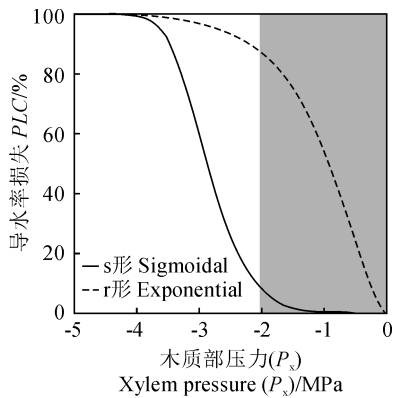
2.2.2 栓塞测量技术 目前已开发出多种技术来测定木质部栓塞。栓塞程度通常用导水率损失百分数(PLC)衡量, $PLC = 1 - K_i / K_{max}$, K_i 为植物材料自然导水率, K_{max} 为去除栓塞后的最大导水率。常用的测定植物导水率(K)的方法是低压液流计法,通过测定一定压力下液体通过材料木质部的流速($K = \text{流速} / \text{压差}$)来测量^[41]。而高压液流计常用于阻力比较大的植物材料(例如根、叶柄)的导水率的测定,但由于施加较大压力,存在逆转栓塞的可能,进而高估了栓塞植物的 K 值。 K 还可以通过叶片蒸腾来诱导水分流动进行测定^[42]。完整植株 K 可通过液流量除以土壤-叶片压降计算,该方法可以测量带叶片的离体枝条或单个叶片的 K 值,也可以建立整个植株的 VCs^[43]。然而,该技术可能由于木质部外渗透途径导致的 K 值变化引起人为栓塞。染色法是量化栓塞的另一种重要方法,当染料流过具有疏导功能的导管时,后者就会被染色,因而该法还可以判断哪些导管仍然具有疏导功能。当进行双重染色测定时(即在栓塞修复前、后分别进行染色),还可以确定非功能性导管是否因空穴化而栓塞或被凝胶和侵填体等永久堵塞。染色法的局限性是样品制备过程中染色液可能会发生扩散。

无损影像技术在研究木质部系统功能和树液流动状态上表现出较好的应用前景。这些技术包括磁共振成像(MRI)、高分辨率 X 射线断层扫描(HRCT)和中子射线放射显影等,它们可观察到完整植株和离体茎段中的栓塞导管。在这些方法中,使用最广泛的是具有高分辨率优势的 HRCT。另一种新的光学方法还可以通过评估由空穴化引起的

光透射影像的快速变化来可视化栓子通过叶脉网络的时空扩散^[44]。然而,这些技术往往受样品的尺寸、类型等的限制,且难以准确测量木质部水势和其他生理指标。此外,这些方法很难区分功能性导管与未成熟导管或被填充物堵塞的导管^[45]。

其他技术还包括一些基于声学原理、气流检测等测定空穴化的发生。声波发射(AE)监测是用于测量空穴化的最早的方法之一,该技术中VCs通常被绘制为各压力 P_x 下累积的AE百分比^[46]。AE方法可进行无损测定,但仅提供木质部栓塞的间接证据,因为无法量化每个AE产生PLC的值,而且除了空穴化之外很多其他因素也可能产生AE^[47]。另一组技术基于流经样品的气流来评估栓塞和构建VCs。单导管空气注入法记录了气泡通过导管端壁产生的气体压力,将VCs绘制为各压力下气种的累积频率^[48]。近期有人通过测定枝条切口末端气流速度测试了脱水枝条的栓塞状况^[49]。

2.2.3 曲线的类型与拟合 目前已建立的不同树种VCs中,典型的主要有s形和指数型(r形)两大类(图1)。s形曲线意味着栓塞在一定负压(数值为张力的负数)范围保持较低的水平,直到一定阈值,随着负压继续下降,栓塞迅速升高至100%附近。而指数型VCs的木质部栓塞在负压开始降低时,就开始快速升高,是高度栓塞脆弱性类型。上述两种类型的曲线都可以利用单威布尔函数进行拟合^[50]:



图中为两种典型的木质部栓塞脆弱性曲线,实线为s形,虚线为r形(指数型)。s形曲线表现出具有一定范围的安全边际(灰色区域),此压力范围内栓塞程度很低

图1 木质部栓塞与负压的关系

Schematic two typical shapes of VCs: sigmoidal with solid line and exponential with dashed line. Sigmoidal curves display a safe range of pressure (grey zone) where cavitation remains low

Fig. 1 Relationship between xylem embolism and negative pressure

$$\frac{PLC}{100} = 1 - \exp \left[- \left(\frac{T}{b} \right)^c \right] \quad (\text{方程 } 2)$$

式中, T 为张力(负压力), b 和 c 是威布尔常量,其中 b 是当最大导水率($K_{\max}$)下降63.2%时对应的 P_x 值, c 是曲线的斜率。 P_{50} 值通过公式 $P_{50} = b[\ln(2)]^{1/c}$ 计算。还有少量树种介于两者之间呈现直线形或双s形等,后者可以通过双威布尔函数进行拟合^[51]。VCs形状主要取决于木质部特征,其他一些因素如植物材料测试前是否复水等也会产生影响。

3 木质部安全性与效率权衡

木质部安全性指抵御栓塞形成与扩散的能力,效率指木质部水分运输能力,二者对植物具有重要的生理与生态学意义。效率高可以满足更大的蒸发量,进而提高光合效率,植株生长快、产量高。效率高还意味着运输相同的水分只需要形成较少的木质部,降低了木质部形态建成的消耗,因而叶片/木质部面积比高。更好的安全性则允许植物在更低的水势环境生存,或在相同的 P_x 下遭受栓塞的几率更小。安全性好的植物仅需相对少的根系生长投入,具有耐盐碱性,且在一定程度缺水时仍可保持一定的气孔开放进行 CO_2 固定。

现实中,木质部栓塞的安全性往往会降低木质部的水力传导效率,从而降低适宜条件下的生长速率和竞争力^[52],该现象被称为水力学“安全性与效率”的权衡。有数据显示 P_{50} 的绝对值与 $K_{\max}$ 存在负相关性(但相当微弱),支持了这一假说^[53]。木质部安全性与效率的权衡是由纹孔特征及木质部立体结构特点决定的。纹孔特征,如膜厚度、膜直径、腔室深度和孔径大小是安全性和效率的决定因素。对于被子植物,当导管上具有更多的纹孔对和纹孔膜或具有大型纹孔时,端壁透性大,因而更容易栓塞。木质部性状,如导管尺寸大、导管间连通性强及连接程度高都是被子植物运输效率高的重要特征^[54],也可能导致安全性降低。与此类似,在裸子植物中,纹孔尺寸以及纹孔塞和塞缘的相对尺寸(即重叠程度)与安全性相关^[21]。然而,木质部管腔的端壁纹孔数量差异很大,且木质部抗栓塞能力还与其他性状有关,使安全性与效率之间的权衡更加复杂。例如,大型高效的导管也可以不通过端壁与其他导管相连来保持安全性,而是将它们与小导管或管胞甚至“纤维桥”连接起来^[51],其多种端壁形式大大降低了大型导管之间气种传播的可能性。对于藤本植物,木质

部安全性与效率之间的权衡相对较弱,其水力学效率发挥着主导作用且与植株形态、功能特性关系密切^[55]。

植物木质部水力学安全性还受气孔调节的影响。不同树种或基因型根据气孔对水分亏敏感性及气孔调控的程度和策略不同,可分为等水调节行为(isohydric behavior)和非等水调节行为(anisohydric behavior)两大类^[56]。等水调节行为受严格的气孔控制,在中度缺水的情况下,它们即减少蒸腾和碳同化。相比之下,非等水调节树种在一定范围能够保持更长时间的蒸腾作用(即气孔开放),进而更长时间地保持正碳平衡^[57]。通常,气孔关闭和蒸腾调节发生在栓塞启动之前^[58]。

对于冻融交替诱导的栓塞而言,安全性与效率之间的权衡更为直接。冰冻诱导栓塞的脆弱性随着导管直径的增大而增加,与理论预期一致。根据Hagen-Poiseuille 方程,导管的导水力随其直径增大呈 4 次方增加,因此,对冰冻诱导的栓塞的抵抗必然以管腔导水效率为代价。这种权衡与环孔材树种直径大的导管更容易受冰冻威胁的总体趋势一致^[59]。

除了栓塞安全性之外,安全性与效率权衡的机制还包括机械安全性。抗栓塞能力强,意味着管腔内部可能经历更大的负压,因而管腔也必须更坚韧,具有更大的厚度-跨度比^[60]。管壁厚度的上限因限制了其强度而限制了导管直径进而限制了 $K_{\max}$ ^[61]。这种强度与效率之间的权衡可能是针叶树种 P_{50} 与 $K_{\max}$ 关系的主导因素^[62]。针叶树种木质部比重大,管胞可占 95% 以上(体积比),因而管腔强度和木材强度高度相关。被子植物导管比重通常小于 20%,导管特性与木材特征间关系有更多的变数,剩余的 80% 主要是纤维和木质部薄壁组织,也会对密度、强度、水分储存和木质部填充产生较大影响。

不同的森林类型和功能类群植物的安全性与效率权衡可能存在较大差异,甚至植物可能调整整体的抗旱策略,导致在木质部不存在水力权衡关系。总之,木质部结构和功能的多重权衡涉及了多种策略,这样即使解剖上存在很大差异,生态上也接近了平衡,是自然选择的结果^[63]。

4 植物干旱致死的水力学模型

全球已有大量关于干旱胁迫引起的树木枯萎和死亡的报道,目前已提出 3 种主要的干旱致死机制:木质部维管系统水力功能障碍、碳饥饿以及由于受

胁迫引起植物的活力降低而导致的病虫害侵染。对不同环境或物种而言,起主要作用的机制可能存在差异,三者也可能同时发生^[64-65]。其中,水力系统功能障碍或损伤是与干旱死亡率最相关和普遍认同的因素^[9, 66]。

然而,也有一些研究表明,在严重干旱条件下木质部抗性非常强的树种存活率并不总是最高^[12]。这与所有树种不论生境如何都保持大致相似的水力学安全边际相一致,部分原因是植物通过气孔控制蒸腾和木质部水势进行的调节,使木质部水势维持在栓塞产生以上来降低导水力的损失^[67]。此外,气候干旱可以在同一地区的物种之间诱导差异很大的 P_x 值,这主要是由于活动生根区分布位置(如深浅等)差异,与水文介导的土壤水分分布有关。因此,为了预测树种对干旱的脆弱性,至少需要明确其 VCs,根系分布及气孔对环境的响应,后者决定了蒸腾(E)和木质部负压(P_x)。

由于气孔运动受土壤湿度、大气蒸气压亏、光照和 CO_2 浓度等多种环境因素的影响,其调控机制模型非常复杂,目前还远未完善。因此,与气孔调节相关的生态系统或陆地表面系统的模拟通常采用经验模型,需要根据树种和环境因素进行校准。这些模型预测效果相对有限,并且在干旱条件下往往表现不佳^[68]。另一种方法假设光合与蒸腾消耗之间的权衡受气孔运动的调节,因而可利用光合与蒸腾建立气孔运动调控模型,但由于缺乏蒸腾消耗的定量模型,使模拟进程受阻^[69]。植物 VCs 和相关的水力学理论的发展使蒸腾消耗能够被量化为栓塞和根际干旱引起的水力功能障碍的风险,新的优化模型利用土壤到叶片 VCs 来计算一定时间的“供水函数”(E 与 P_x 关系)。该模型明确了当气孔开放和 E 上升时,植物降低水力学功能损失的机制^[70]。供水函数结合叶片能量平衡和光合作用的生化模型,可用于计算同期相应“即时碳增益”函数,当相对增益与相对水力风险二者差值最大时,植物气孔导度及 E 、 P_x 、同化速率 A 达到最佳^[71]。这种相对简单的优化模型可预测在各种环境条件下(光、 CO_2 、土壤干旱程度、大气湿度的组合)的气孔响应趋势,且无需明确气孔的调控机制。该方法表明,植物水力学研究可以提供环境因子和气孔响应之间的“缺失环节”,以改善地表模型的预测^[72],由于可以预测植物水力障碍的程度,从而预测了死亡风险。

5 植物水力学领域的主要争议

目前在植物水力学领域存在两个主要的争议,

即负压下木质部栓塞的主动修复是否存在以及指数型木质部栓塞脆弱性曲线(VCs)的有效性。

5.1 木质部栓塞逆压力修复

具有次生生长的植物可以生长新的导管或管胞为植物供水,但潜在的更经济、快捷的替代方案是栓塞的自我修复(复水)。在一年中的特定时期或夜间,木质部中可以产生较高甚至正压力(根压),当超过导管的毛细管力阈值时(方程 1),允许栓塞导管吸收水分并将气体压缩到大气压以上,最终导致气泡的溶解^[73],这种无争议的修复类型称为“木质部压力修复”(refilling by xylem pressure)。然而,并非所有的修复都可以用这种原理解释。二十多年前就已有报道,木质部液流压力低于毛细管力阈值时便发生了修复^[74]。若真实情况如此,则说明或者方程 1 并非适用所有情况,或者水被泵送到栓塞导管中,并且在低于毛细管力阈值的压力下保持足够长以重新填充导管,即“逆压力修复”(refilling against xylem pressure)。

由于后来发现了许多测量方法产生的假象,因此逆压力修复的证据也被质疑。早期关于逆压力修复的报道是通过注气法诱导完整植株产生栓塞的,然而,一些证据显示,在这些实验中栓塞和修复循环可能是通过空气注入过程中木质部内水的过饱和或样品处理时引入的杂质和微气泡人为产生的^[75]。最近的 HRCT 成像技术支持这种质疑,即在对处于负压的木质部茎段进行切割时,人为引入了栓塞^[76]。切割过程中的木质部压力越负,人为假象越明显,因此昼夜压力循环表面上像栓塞-修复循环的假象,因而导致一些研究者认为不存在木质部逆压力修复现象。

另一方面,有研究者提出切除假象在一定程度上可以避免。首先,并非所有树种都表现出这个现象^[77]。其次,通过多次水下切除至目标长度,逐步释放木质部压力,可消除由一次性切割引起的额外栓塞。最近在月桂树中使用 HRCT 进行的研究也表明,在适当的切除方式下(即多次水下切割后),PLC 没有增加,并且在水力学和成像技术之间表现出良好的一致性^[78]。在某些树种中,如果在最终样品切除之前茎段在水中浸泡过久,则会导致另一方面问题即被动栓塞修复^[77]。然而,最近基于 MRI 的研究表明,在紫葛中产生的切除后再复水可忽略^[79],并且可通过缩短材料在水中的压力释放时间而尽量避免被动修复现象。

树木原位成像技术已经能够捕获栓塞修复现

象,但是这种修复是否真正“逆”木质部压力还需要进一步证实修复的管腔与 P_x 相关。在对葡萄藤的研究中,可以看到水从邻近的活细胞渗出到栓塞的导管中^[80],渗透作用可能是在栓塞导管的残留水中积累蔗糖或其他渗透物质驱动的^[81]。近期, Melanie 等^[82]发现,木质部修复能力与夜间气孔导度正相关,后者可能在木质部复水中起到关键作用。

5.2 指数型栓塞脆弱性曲线

自 Cochard 等^[83]通过不同方法分别建立相同植物的脆弱性曲线得到的形状有明显差异,指数型曲线是否由于测试方法人为造成,其可信性开始受到质疑,并且成为水力学领域争议最热点问题之一^[84]。因为植物在蒸腾旺盛的情况下,通常木质部内负压在 $-3 \sim -1$ MPa 之间,干旱条件下压力还会更低,这就意味着具有指数型 VCs 树种长期处于严重栓塞的状态而无法满足正常的生理活动需求。而这与一些具有指数型 VCs 的植物如刺槐等相对耐旱的实际情况不符。Cochard 根据已发表的不同技术建立的 VCs 进行统计,发现曲线类型与测试技术有很大的关系^[85]。指数型主要出现在用离心方法和少量注气法建立的长导管植物材料的 VCs 中,这些导管长度达到或超出离心机转子直径的一半^[86]。长导管材料包括环孔材树种的茎,以及藤本植物和许多被子植物的根。由于自然干燥法很少出现指数型 VCs,因而猜测指数型曲线的产生是测量方法造成的人为假象,并提出“粒子填充假说”,认为指数型曲线的产生可能是由于离心过程中,颗粒或者气泡沿被切开的长导管移动,到达茎段中间时,受到的张力达到最大,此时颗粒或气泡膨胀堵塞导管,引起 PLC 升高产生的^[86]。Wang 等^[87]通过试验现象证实了该假说,试验将刺槐茎段置于低转速的离心机内,在恒定转速下(P_x 恒定),刺槐茎段的 PLC 随着离心时间延长而增大,且增大的幅度与茎段长度正相关。而在具有短导管的树种中,这些杂质在到达样品中间之前被纹孔膜拦截。根据这些结果,部分研究者提出指数型 VCs 不符合植物水分关系的基本原理,以往建立的指数型曲线需要用标准方法进行验证,甚至目前其他的测试方法也很难避免这些人为因素^[85]。

而有些观点认为指数型 VCs 的存在是可能的。Cavitron 转子设计可能特别容易出现开放式导管假象,而当使用标准转子设计和程序时,大量测试未发现明显的人为假象^[88]。与 Cavitron 不同,在标准转子中,旋转过程中没有液流流过样品,且在旋转期间

不需要向样品添加测试液,而加液是一种可能产生不稳定微气泡的湍流过程。并且使用其他方法如单导管注气法或末端注气法建立的VCs,以及作为基准方法的自然干燥法都曾出现指数型VCs^[48]。还有研究证明,木质部栓塞的夜间恢复是可能发生的^[89],此时同样可以满足植物代谢的需求。还有观点认为,植物体为保证足够的气体交换能力,形成的水力学结构相对于水力学功能需求是有盈余的。一定程度的栓塞积累存在时,即使栓塞修复很少发生,剩余结构的导水能力仍能满足植物水分需求^[88]。也有研究采用自然干燥法、空气注入法等传统方法得到了与离心机法相同的脆弱性曲线^[90]。

除导管尺寸以外,其他的因素也会影响VCs形状,使争议更加复杂。根据建立曲线前是否进行栓塞复水,相同的材料可能呈现指数或S形曲线。指数型VCs通常在复水的材料上测得,非复水样品往往具有S形VCs,因为所有脆弱的导管都已经被栓塞^[36]。具有S形VCs的短导管植物在经历空穴化和复水循环后也可以转变为指数型VCs,主要由于栓塞后纹孔膜的弱化导致“栓塞疲劳”(cavitation fatigue)现象所致^[91]。此外,当样品受到胁迫后被凝胶或侵填体永久堵塞导管后, K_{max} 下降,也会改变VCs形状。

6 总结与展望

由于水力学调控了植物的水分摄取与运输,为植物呼吸、蒸腾、碳循环等许多过程提供必要的支撑,木质部功能日益构成植物生理学的主干。当前在植物水力学的研究方法、结构与功能关系以及生理生态作用方面取得了很大进展。例如,不断设计和改进新的、更加科学的水力学结构和功能的测试方法,可以来交叉检验VCs的有效性。在木质部水力学很多领域形成普遍一致的认知,包括内聚力-张力机制的有效性、气种引起的空穴化和纹孔膜的作用、短导管植物的VCs(即所有针叶树和大量的散孔材被子植物)、气孔调节与空穴化之间的协调以及抗栓塞能力、水力障碍与干旱致死之间的关系等。

尽管对水力学领域的研究取得快速进展,一些突出问题仍待解决。例如:在水力学结构与功能方面,二者关系尚未明确,远远无法仅通过植物木质部结构来预测其功能(如VCs);木质部导管长度是植物上亿年进化过程变化最显著的特征之一,揭示了其重要的生理生态学意义,然而受到测试技术限制(耗时耗力),目前鲜有其直接生理生态学意义的报

道,仍然是被严重低估的参数;被子植物中环孔材树种、藤本植物及根系中大型导管的栓塞脆弱性及水力学功能特性还存在争议;一些木质部结构与功能关系的宏观统计,往往基于不同方法的测试结果,而不同方法的结果不尽一致,使统计结果的有效性受到限制。在机理方面,一些水力学重要的现象和作用机制仍处于假说和猜想阶段(如粒子填充假说、气种假说等),除需要大量的试验数据的验证之外,一些测定方法的有效性还需进一步评估;负压下木质部修复现象的存在及生物学重要性仍未明确;糖代谢在栓塞迁移、修复中的作用尚不明确。其他方面,如VCs的可塑性及区域和季节性变化引起的VCs变化尚未明确;木质部栓塞导致水力功能丧失的关键阈值的判断仍存在困难,等等。

上述众多问题、争议和不确定性,也为今后植物木质部水力学研究提供了众多机会。首先,新仪器和新技术的迅速发展将使我们对于植物水力学的探索能力大大提升,对完整植株的无损影像技术和常规测定技术的交叉验证将是向前突破的重要手段。在应对干旱胁迫时,植物不同的器官之间可能存在“协同”作用,也可能表现出明显差异,例如,植物的死亡率可能与根系的水力障碍有关,而与枝条和叶片的水力特征无关^[92]。其次,植物不同器官水力特征之间的差异化响应和相互联系是一个重要的研究方向。在当前全球变暖、干旱频发的环境下,利用植物水力学特性对植物生长和生产进行预测和管理,是维持粮食生产和全球碳循环稳定的重要手段和努力方向。此外,了解参与水分运输系统调节基因的调控和表达是未来研究的关键挑战,若能揭示VCs表型背后的遗传学和分子生物学基础将会为木质部水力学研究提供开创性的前景。

中国在植物木质部水力学研究领域相对薄弱,主要技术、理论源于国外。与国际上不断出现的新的水力学研究方法比较,系统的常规研究方法尚未普及完善,先进的高分辨率无损测试技术鲜有应用。该领域特殊的研究方法,需要设计专门的仪器装置和操作、计算机软件,通常需要物理、机械、计算机与植物学、生理学和生态学等多学科的联合,因而尚需要培养相关学科全面发展的人才和多学科的协作,才有利于技术与方法的创新以获取突破性发现。中国植物水力学研究内容尚未形成系统性的研究体系,许多重要基础领域如原产林木、主栽园艺树种的水力学结构、功能体系尚未建立。此外,一些水力学基本术语、定义、原理等相关表述尚待规范,例如,对

于 hydraulic failure 的表述则包括水力缺失、水力障碍、水力紊乱、水力失衡、水力失败等,不利于该领域学术的交流和规范。而中国存在丰富的物种尤其是裸子植物资源,且植物的生境多样相应形成多样化

的表型,对于进行植物木质部水力学结构和功能关系研究提供了必要的资源材料基础。因此,中国在植物水力学研究领域正面对更多的机遇与挑战。

参考文献:

[1] BRODERSEN C R, RODDY A B, WASON J W, *et al.* Functional status of xylem through time[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2019, **70**: 407-433.

[2] HACKE U G, SPERRY J S. Functional and ecological xylem anatomy[J]. *Perspectives in Plant Ecology Evolution & Systematics*, 2001, **4**(2): 97-115.

[3] VENTURAS M D, SPERRY J S, HACKE U G. Plant xylem hydraulics: What we understand, current research, and future challenges[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2017, **59**(6): 356-389.

[4] SCHLESINGER W H, JASECHKO S. Transpiration in the global water cycle[J]. *Agricultural & Forest Meteorology*, 2014, **189-190**(6): 115-117.

[5] 龚 容, 徐 霞, 田晓宇, 等. 三种锦鸡儿属植物水力结构特征及其干旱适应策略[J]. *生态学报*, 2018, **38**(14): 4 984-4 993.

GONG R, XU X, TIAN X Y, *et al.* Hydraulic architecture characteristics and drought adaption strategies for three *Caragana* genus species[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(14): 4 984-4 993.

[6] 陈丽茹, 李秧秧. 沙柳和柠条茎水力学特性对模拟降雨改变的响应[J]. *应用生态学报*, 2018, **29**(2): 507-514.

CHEN L R, LI Y Y. Responses of stem hydraulic traits in *Salix psammophila* and *Caragana korshinskii* to manipulated precipitation variation[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, **29**(2): 507-514.

[7] ZIMMERMANN M H. Xylem structure and the ascent of sap[M]. Springer Science & Business Media, 2013.

[8] MCDOWELL N G, BRODRIBB T J, NARDINI A. Hydraulics in the 21st century[J]. *New Phytologist*, 2019, **224**: 537-542.

[9] ROWLAND L, DA COSTA A C L, GALBRAITH D R, *et al.* Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation[J]. *Nature*, 2015, **528**: 119-122.

[10] DIXON H. On the ascent of sap[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 1895, **186**(4): 563-576.

[11] 何春霞, 李吉跃, 郭 明. 树木树液上升机理研究进展[J]. *生态学报*, 2007, **27**(1): 329-337.

HE C X, LI J Y, GUO M. Research progresses of the mechanism of the sap flow in trees[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, **27**(1): 329-337.

[12] VENTURAS M D, MACKINNON E D, DARIO H L, *et al.* Chaparral shrub hydraulic traits, size, and life history types relate to species mortality during California's historic drought of 2014[J]. *PLoS One*, 2016, **11**(7): 1-22.

[13] TSUDA M, TYREE M T. Plant hydraulic conductance measured by the high pressure flow meter in crop plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2000, **51**(345): 823-828.

[14] SPERRY J S, HACKE U G, PITTERMANN J. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels[J]. *American Journal of Botany*, 2006, **93**(10): 1 490-1 500.

[15] 程向芬, 马 晋, 赵 涵, 等. 木本植物水力学结构之导管长度研究进展[J]. *植物生态学报*, 2018, **42**(6): 609-618.

CHENG X F, MA J, ZHAO H, *et al.* Vessel length as a key hydraulic structure in woody plants: a review[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2018, **42**(6): 609-618.

[16] 金 鹰, 王传宽, 周正虎. 木本植物木质部栓塞修复机制: 研究进展与问题[J]. *植物生态学报*, 2016, **40**(8): 834-846.

JIN Y, WANG C K, ZHOU Z H. Mechanisms of xylem embolism repair in woody plants: research progress and questions[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2016, **40**(8): 834-846.

[17] 李卫民, 张佳宝. 植物木质部导管栓塞[J]. *植物生理学报*, 2008, **44**(3): 581-584.

LI W M, ZHANG J B. Embolism in xylem vessel of plants[J]. *Plant Physiology Communications*, 2008, **44**(3): 581-584.

[18] 张硕新, 申卫军, 张远迎. 六种木本植物木质部栓塞化生理生态效应的研究[J]. *生态学报*, 2000, **20**(5): 788-794.

ZHANG S X, SHEN W J, ZHANG Y Y. Ecophysiological effect of xylem embolism in six tree species[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, **20**(5): 788-794.

[19] SPERRY J S, TYREE M T. Mechanism of water stress-induced xylem embolism[J]. *Plant Physiology*, 1988, **88**(3): 581-587.

[20] SCHENK H J, ESPINO S, ROMO D M, *et al.* Xylem surfactants introduce a new element to the cohesion-tension theory[J]. *Plant Physiology*, 2017, **173**(2): 1 177-1 196.

[21] BOUCHE P S, LARTER M, DOMEK J C, *et al.* A broad survey of hydraulic and mechanical safety in the xylem of conifers[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, **65**(15): 4 419-4 431.

[22] SPERRY J S, SALIENDRA N Z, POCKMAN W T, *et al.*

- New evidence for large negative xylem pressures and their measurement by the pressure chamber method[J]. *Plant Cell & Environment*, 1996, **19**(4): 427-436.
- [23] CHOAT B, BRODERSEN C R, MCELDRONE A J. Synchrotron X-ray microtomography of xylem embolism in *Sequoia sempervirens* saplings during cycles of drought and recovery [J]. *New Phytologist*, 2015, **205**(3): 1 095-1 105.
- [24] DAVIS S D, JS H U S. The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freezing[J]. *American Journal of Botany*, 1999, **86**(10): 1 367-1 372.
- [25] CHARRIER G, CHARRA-VASKOU K, KASUGA J, *et al.* Freeze-thaw stress: effects of temperature on hydraulic conductivity and ultrasonic activity in ten woody angiosperms [J]. *Plant Physiology*, 2014, **164**(2): 992-998.
- [26] LINTUNEN A, HÖLTÄ T, KULMALA M. Anatomical regulation of ice nucleation and cavitation helps trees to survive freezing and drought stress [J]. *Scientific Reports*, 2013, **3**(6): 2 031.
- [27] SEVANTO S, HOLBROOK N M, BALL M C. Freeze/Thaw-induced embolism: probability of critical bubble formation depends on speed of ice formation[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2012, **3**(3): 107.
- [28] BRASIER C M. Intercontinental Spread and Continuing Evolution of the Dutch Elm Disease Pathogens[M]// The Elms. Springer, Boston, MA. 2000: 61-72.
- [29] DURKOVIC J, KACIK F, MAMONOVA M, *et al.* New insights into Dutch elm disease: cell wall compositional, eco-physiological, vascular and nanomechanical assessments[J]. *Baltic Forestry*, 2019, **25**(1): 10-14.
- [30] LI M, LÓPEZ R, VENTURAS M, *et al.* Physiological and biochemical differences among *Ulmus* minor genotypes showing a gradient of resistance to Dutch elm disease[J]. *Forest Pathology*, 2016, **46**(3): 215-228.
- [31] ZHEN W, WANG C Y, FANG Z M, *et al.* Advances in research of pathogenic mechanism of pine wilt disease[J]. *African Journal of Microbiology Research*, 2010, **4**(6): 437-442.
- [32] SHIN U, KENJI F, DAISUKE S. Use of magnetic resonance microscopy for the nondestructive observation of xylem cavitation caused by pine wilt disease[J]. *Phytopathology*, 2005, **95**(7): 737.
- [33] BAR A, MICHALETZ S T, MAYR S. Fire effects on tree physiology[J]. *New Phytologist*, 2019, **223**(4): 1 728-1 741.
- [34] WEST A G, NEL J A, BOND W J, *et al.* Experimental evidence for heat plume-induced cavitation and xylem deformation as a mechanism of rapid post-fire tree mortality[J]. *New Phytologist*, 2016, **211**(3): 828-838.
- [35] BÅR A, NARDINI A, MAYR S. Post-fire effects in xylem hydraulics of *Picea abies*, *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica*[J]. *New Phytologist*, 2017, **217**(4): 1 484-1 493.
- [36] HACKE U G, VENTURAS M D, MACKINNON E D, *et al.* The standard centrifuge method accurately measures vulnerability curves of long-vesselled olive stems[J]. *New Phytologist*, 2015, **205**(1): 116-127.
- [37] CROMBIE D S, HIPKINS M F, MILBURN J A. Gas penetration of pit membranes in the xylem of rhododendron as the cause of acoustically detectable sap cavitation[J]. *Functional Plant Biology*, 1985, **12**(5): 445-453.
- [38] COCHARD H, BRÉDA N, GRANIER A, *et al.* Vulnerability to air embolism of three European oak species [*Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Q. pubescens* Willd, *Q. robur* L.] [J]. *Annales des Sciences Forestières*, 1992, **49**(3): 225-233.
- [39] COCHARD H, BODET C, AMÉGLIO T, *et al.* Cryo-scanning electron microscopy observations of vessel content during transpiration in walnut petioles. Facts or artifacts? [J] *Plant Physiology*, 2000, **124**(3): 1 191-1 202.
- [40] CHOAT B, JANSEN S, BRODRIBB T J, *et al.* Global convergence in the vulnerability of forests to drought[J]. *Nature*, 2012, **491**: 752-755.
- [41] 陈志成, 姜丽娜, 冯锦霞, 等. 木本植物木质部栓塞测定技术的争议与进展[J]. *林业科学*, 2018, **54**(5): 146-154.
- CHEN Z C, JIANG L N, FENG J X, *et al.* Progress and controversy of xylem embolism determination techniques in woody plants[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2018, **54**(5): 146-154.
- [42] YANG S, TYREE M T. Hydraulic resistance in *Acer saccharum* shoots and its influence on leaf water potential and transpiration[J]. *Tree Physiology*, 1993, **12**(3): 231-242.
- [43] BAERT A, DE S V, STEPPE K. Variable hydraulic resistances and their impact on plant drought response modelling [J]. *Tree Physiology*, 2015, **35**(4): 439-449.
- [44] BRODRIBB T, BIENAIMÉ D, MARMOTTANT P. Revealing catastrophic failure of leaf networks under stress[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2016, **113**(17): 4 865-4 869.
- [45] JACOBSEN A L, RODRIGUEZ-ZACCARO F D, LEE T F, *et al.* Grapevine Xylem Development, Architecture, and Function[M]// Functional and Ecological Xylem Anatomy. Springer, Cham, 2015: 133-162.
- [46] ROSNER S, KLEIN A, WIMMER R, *et al.* Extraction of features from ultrasound acoustic emissions: a tool to assess the hydraulic vulnerability of Norway spruce trunkwood? [J] *New Phytologist*, 2006, **171**(1): 105-116.
- [47] KIKUTA S B, LOGULLO M A, NARDINI A, *et al.* Ultrasound acoustic emissions from dehydrating leaves of deciduous and evergreen trees[J]. *Plant Cell & Environment*, 1997, **20**(11): 1 381-1 390.
- [48] VENTURAS M D, RODRIGUEZZACCARO F D, PERCOLLA M I, *et al.* Single vessel air injection estimates of xylem resistance to cavitation are affected by vessel network characteristics and sample length[J]. *Tree Physiology*, 2016, **36**

- (10): tpw055.
- [49] PEREIRA L, BITTENCOURT P R, OLIVEIRA R S, *et al.* Plant pneumatics: stem air flow is related to embolism-new perspectives on methods in plant hydraulics[J]. *New Phytologist*, 2016, **211**(1): 357-370.
- [50] 李 荣, 姜在民, 张硕新, 等. 木本植物木质部栓塞脆弱性研究新进展[J]. 植物生态学报, 2015, **39**(8): 30-34.
- LI R, JIANG Z M, ZHANG S X, *et al.* A review of new research progress on the vulnerability of xylem embolism of woody plants[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, **39**(8): 838-848.
- [51] CAI J, LI S, ZHANG H X, ZHANG S X, *et al.* Recalcitrant vulnerability curves: methods of analysis and the concept of fibre bridges for enhanced cavitation resistance[J]. *Plant Cell & Environment*, 2014, **37**(1): 35-44.
- [52] PRATT R B, JACOBSEN A L. Conflicting demands on angiosperm xylem: Tradeoffs among storage, transport and biomechanics[J]. *Plant Cell & Environment*, 2017, **40**(6): 897-913.
- [53] GLEASON S M, WESTOBY M, JANSEN S, *et al.* Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species[J]. *New Phytologist*, 2016, **209**(1): 123-136.
- [54] MARTINEZ-VILALTA J, MENCUCCINI M, ALVAREZ X, *et al.* Spatial distribution and packing of xylem conduits [J]. *American Journal of Botany*, 2012, **99**(7): 1 189-1 196.
- [55] VAN DER SANDE M T, POORTER L, SCHNITZER S A, *et al.* The hydraulic efficiency-safety trade-off differs between lianas and trees[J]. *Ecology*, 2019, **100**(5): e02666.
- [56] 罗丹丹, 王传宽, 金 鹰. 植物水分调节对策: 等水与非等水行为[J]. 植物生态学报, 2017, **41**(9): 1 020-1 032.
- LUO D D, WANG C K, JIN Y. Plant water-regulation strategies: Isohydic versus anisohydic behavior[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2017, **41**(9), 1 020-1 032.
- [57] MEINZER F C, WOODRUFF D R, MARIAS D E, *et al.* Mapping 'hydroscares' along the iso- to anisohydic continuum of stomatal regulation of plant water status[J]. *Ecology Letters*, 2016, **19**(11): 1 343-1 352.
- [58] CHARRIER G, TORRES-RUIZ J M, BADEL E, *et al.* Evidence for hydraulic vulnerability segmentation and lack of xylem refilling under tension[J]. *Plant Physiology*, 2016, **172**(3): 1 657-1 668.
- [59] HACKE U G, SPICER R, SCHREIBER S G, *et al.* An eco-physiological and developmental perspective on variation in vessel diameter[J]. *Plant Cell & Environment*, 2017, **40**(6): 831-845.
- [60] JACOBSEN A L, EWERS F W, R BRANDON P, *et al.* Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? [J]. *Plant Physiology*, 2005, **139**(1): 546-556.
- [61] CARY, K L, RANIERI G M. *et al.* Xylem form and function under extreme nutrient limitation: an example from California's pygmy forest[J]. *New Phytologist*, 2020, **226**(3): 760-769.
- [62] PITTERMANN J, SPERRY J S, WHEELER J K, *et al.* Mechanical reinforcement of tracheids compromises the hydraulic efficiency of conifer xylem[J]. *Plant Cell & Environment*, 2006, **29**(8): 1 618-1 628.
- [63] PFAUTSCH S, ASPINWALL M J, DRAKE J E, *et al.* Traits and trade-offs in whole-tree hydraulic architecture along the vertical axis of *Eucalyptus grandis*[J]. *Annals of Botany*, 2018, **121**(1): 129.
- [64] CHOAT B, BRODRIBB T J, BRODERSEN C R, *et al.* Triggers of tree mortality under drought[J]. *Nature*, 2018, **558**: 531-539.
- [65] ANDEREGG W R L, WILLIAM R L, BADGLEY G, *et al.* Climate-driven risks to the climate mitigation potential of forests[J]. *Science*, 2020, **368**: 6 497.
- [66] RODRIGUEZ-CALCERRADA J, LI M, LOPEZ R, *et al.* Drought-induced shoot dieback starts with massive root xylem embolism and variable depletion of nonstructural carbohydrates in seedlings of two tree species[J]. *New Phytologist*, 2017, **213**(2): 597-610.
- [67] CHARRIER G, DELZON S, DOMECEC J C, *et al.* Drought will not leave your glass empty: Low risk of hydraulic failure revealed by long-term drought observations in world's top wine regions[J]. *Science Advances*, 2018, **4**(1): eaao6969.
- [68] POWELL T L, GALBRAITH D R, CHRISTOFFERSEN B O, *et al.* Confronting model predictions of carbon fluxes with measurements of Amazon forests subjected to experimental drought[J]. *New Phytologist*, 2013, **200**(2): 350-365.
- [69] BUCKLEY T N, SACK L, FARQUHAR G D. Optimal plant water economy[J]. *Plant Cell & Environment*, 2017, **40**(6): 881-896.
- [70] VENTURAS M D, SPERRY J S, LOVE D M, *et al.* A stomatal control model based on optimization of carbon gain versus hydraulic risk predicts aspen sapling responses to drought[J]. *New Phytologist*, 2018, **220**(3): 836-850.
- [71] SPERRY J S, VENTURAS M D, ANDEREGG W R L, *et al.* Predicting stomatal responses to the environment from the optimization of photosynthetic gain and hydraulic cost [J]. *Plant Cell & Environment*, 2017, **40**(6): 816-830.
- [72] TAI X, MACKAY D S, ANDEREGG W R L, *et al.* Plant hydraulics improves and topography mediates prediction of aspen mortality in southwestern USA[J]. *New Phytologist*, 2017, **213**(1): 113-127.
- [73] 郭建荣, 万贤荣, 杨树根昼夜周期性及其影响因子[J]. 植物生态学报, 2017, **41**(3): 369-377.
- GUO J R, WAN X C. Circadian rhythm of root pressure in poplar and its driving factors[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2017, **41**(3), 369-377.
- [74] BORGHETTI M, EDWARDS W R N, GRACE J, *et al.*

The refilling of embolized xylem in *Pinus-sylvestris* [J]. *Plant Cell & Environment*, 1991, **14**(4): 357-369.

[75] WHEELER J K, HUGGETT B A, TOFTE A N, *et al.* Cutting xylem under tension or supersaturated with gas can generate PLC and the appearance of rapid recovery from embolism[J]. *Plant Cell & Environment*, 2013, **36**(11): 1 938-1 949.

[76] TORRES-RUIZ J M, JANSEN S, CHOAT B, *et al.* Direct X-ray microtomography observation confirms the induction of embolism upon xylem cutting under tension[J]. *Plant Physiology*, 2015, **167**(1): 40-43.

[77] VENTURAS M D, MACKINNON E D, JACOBSEN A L, *et al.* Excising stem samples underwater at native tension does not induce xylem cavitation[J]. *Plant Cell & Environment*, 2015, **38**(6): 1 060-1 068.

[78] NARDINI A, SAVI T, LOSSO A, *et al.* X-ray microtomography observations of xylem embolism in stems of *Laurus nobilis* are consistent with hydraulic measurements of percentage loss of conductance[J]. *New Phytologist*, 2017, **213**(3): 1 068-1 075.

[79] OGASA M Y, UTSUMI Y, MIKI N H, *et al.* Cutting stems before relaxing xylem tension induces artefacts in *Vitis coignetiae*, as evidenced by magnetic resonance imaging[J]. *Plant Cell & Environment*, 2016, **39**(2): 329-337.

[80] KNIPFER T, CUNEO I F, BRODERSEN C R, *et al.* In situ visualization of the dynamics in xylem embolism formation and removal in the absence of root pressure: a study on excised grapevine stems[J]. *Plant Physiology*, 2016, **171**(2): 1 024-1 036.

[81] TRIFILO P, KIORAPOSTOLOU N, PETRUZZELLIS F, *et al.* Hydraulic recovery from xylem embolism in excised branches of twelve woody species: Relationships with parenchyma cells and non-structural carbohydrates [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, **139**: 513-520.

[82] MELANIE J, ANDEREGG W R L, ADAMS H D, *et al.* Embolism recovery strategies and nocturnal water loss across species influenced by biogeographic origin[J]. *Ecology and Evolution*, 2019, **9**(9): 5 348-5 361.

[83] COCHARD H, DAMOUR G, BODET C, *et al.* Evaluation of a new centrifuge technique for rapid generation of xylem vulnerability curves[J]. *Physiologia Plantarum*, 2005, **124**(4): 410-418.

[84] JANSEN S, SCHULDT B, CHOAT B. Current controversies and challenges in applying plant hydraulic techniques[J]. *New Phytologist*, 2015, **205**(3): 961-964.

[85] COCHARD H, DELZON S. Hydraulic failure and repair are not routine in trees[J]. *Annals of Forest Science*, 2013, **70**(7): 659-661.

[86] PIVOVAROFF A L, BURLETT R, LAVIGNE B, *et al.* Testing the ‘microbubble effect’ using the cavitron technique to measure xylem water extraction curves[J]. *Aob Plants*, 2016, **8**: plw011.

[87] WANG R, ZHANG L, ZHANG S, *et al.* Water relations of *Robinia pseudoacacia* L.: do vessels cavitate and refill diurnally or are R-shaped curves invalid in *Robinia*? [J]. *Plant Cell & Environment*, 2015, **37**(12): 2 667-2 678.

[88] PRATT R B, MACKINNON E D, VENTURAS M D, *et al.* Root resistance to cavitation is accurately measured using a centrifuge technique[J]. *Tree Physiology*, 2015, **35**(2): 185-196.

[89] YANG S J, ZHANG Y J, SUN M, *et al.* Recovery of diurnal depression of leaf hydraulic conductance in a subtropical woody bamboo species: embolism refilling by nocturnal root pressure[J]. *Tree Physiology*, 2012, **32**(4): 414-422.

[90] SPERRY J S, CHRISTMAN M A, TORRES-RUIZ J M, *et al.* Vulnerability curves by centrifugation: is there an open vessel artefact, and are ‘r’ shaped curves necessarily invalid? [J]. *Plant Cell & Environment*, 2012, **35**(3): 601-610.

[91] HILLABRAND R M, HACKE U G, LIEFFERS V J. Drought-induced xylem pit membrane damage in aspen and balsam poplar[J]. *Plant Cell & Environment*, 2016, **39**(10): 2 210-2 220.

[92] JOHNSON D M, DOMECH J C, CARTER BERRY Z, *et al.* Co-occurring woody species have diverse hydraulic strategies and mortality rates during an extreme drought[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2018, **41**(3): 576-588.

(编辑:裴阿卫)