

AQPS和碳代谢表达与木质部栓塞修复的关系

赵梅

浙江师范大学生命科学学院, 浙江 金华

收稿日期: 2023年12月25日; 录用日期: 2024年1月9日; 发布日期: 2024年1月19日

摘要

木质部的管道分子是植物生长发育是植物运输水分的主要通道, 干旱发生以后会使植物木质部形成栓塞和空穴, 进一步阻碍或者阻断水分子的运输, 使植物失水死亡。木质部导管的栓塞和修复是植物在张力下处理水分运输的内在能力。虽然木质部栓塞的形成是一个非生物过程, 但在压力梯度下重新填充需要生物活性来提供能量和水, 以恢复木质部运输能力。导管“新的再充水”是人们认同的栓塞修复机制, 但它是一个需要能量代谢和精细协调的生理学过程, 涉及木质部溶质和水分的运输。水通道蛋白AQPS是一种在细胞膜上面的蛋白, 它能控制着水分的进出, 进而调节植物体内水分的平衡。非结构性碳水化合物具有能量代谢和渗透调节等功能, 并且为防御化合物的合成或与参与营养获取或防御的共生体进行交换提供底物。近年来, 随着对于木质部栓塞恢复的研究成为植物耐旱性研究的热点, 关于水通道蛋白和碳代谢与栓塞修复关系的研究很多。据此, 本文结合近年来的研究对木质部栓塞修复与水通道蛋白和非结构性碳之间的关系进行简单的阐述。

关键词

栓塞修复, AQPS, 碳代谢, 栓塞

Relationship between Carbon Metabolism and AQPS Expression and Xylem Embolization Repair

Mei Zhao

College of Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua Zhejiang

Received: Dec. 25th, 2023; accepted: Jan. 9th, 2024; published: Jan. 19th, 2024

Abstract

Fast and efficient recovery from water stress is a key determinant of plant adaptation to changing.

The main channels of water transport in plants are xylem conduit molecules (ducts or tracheids), which can be obstructed or blocked by embolization and cavitation in xylem under drought stress. Embolization and filling of xylem vessels is the inherent ability of plants to handle water transport under tension. Although the formation of xylem embolism is an abiotic process, refilling at a pressure gradient requires biological activity to provide energy and water to restore xylem transport capacity. The embolization of the catheteris a physiological process requiring energy metabolism and fine coordination, involving starch hydrolysis, solute and water transport. Aquaporins (AQPS) are proteins on the cell membrane that control the flow of water in and out of plants, thus regulating the water balance in plants. In recent years, the study of xylem embolism recovery has become a hot topic in the study of drought tolerance of plants, and there are many studies on the relationship between aquaporin and carbon metabolism and embolism repair. Therefore, the relationship between xylem embolization repair and aquaporin and non-structural carbon was briefly described in this paper.

Keywords

Embolization Repair, AQPS, Carbon Metabolism, Embolism

Copyright © 2024 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 研究背景

水分是影响植物生理功能和生态适应的重要因子之一。植物生存、生长和发育均需大量水分，水是一切生命活动的基础。在植物生长发育过程中水是营养物质运输的媒介，更是各种生理反应不可或缺的条件之一。近年来，全球气候变化加剧，极端气候事件频繁发生，降雨格局变化等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。目前越来越多的研究表明，植物缺水死亡的一个主要因素是水力失衡[1]。因此，研究木质部水力系统对植物响应和适应干旱环境的机制有重要意义。此外，我国是一个干旱面积较大的国家，干旱、半干旱地区总面积占全国土地总面积的一半，干旱造成环境恶化，因而对干旱地区进行生态修复十分重要。对于干旱、半干旱地区植被恢复的关键性限制因素是水分，水分的作用对植物的影响超过其他因素的总和[2]。水分从土壤经过植物根系进入树各个部位再进入大气的过程是一个动态且连续过程(Soil-Plant-Atmosphere Continuum, SPAC)，植物根系吸收土壤中的水分，然后沿着根和茎的导管运输到叶片，最后经过蒸腾作用从叶片到大气中去。木质部的导管分子是植物水分运输的主要通道，植物木质部发生栓塞，会阻碍或者阻断木质部内水分子的运输，严重时导致植物的死亡[3]。植物内发生空穴和栓塞是很常见的。因此栓塞修复对植物正常生长发育非常重要。一定范围内，植物一旦到合适条件就会恢复生长，栓塞就会得到修复。关于栓塞修复的假说非常多，影响栓塞修复的因素也有很多，但目前木质部栓塞修复真正机制尚不清楚，仍需要进一步研究。

2. 植物木质部栓塞和空穴化的概述

2.1. 栓塞的形成

植物叶片蒸腾作用发生时，分水在木质部中运送是由于蒸腾拉力产生的，而根据内聚力-张力学说，植物体内水分子有很高的内聚力，这种内聚力维持着水分运输管道内水柱的连续性，处于亚稳定的状态。

当蒸腾拉力超过内聚的水柱的抗张能力时，水柱可能中断。气泡便会从气体填充的导管吸出，通过导管间的纹孔膜进入原本充水的管道，并逐渐扩张，阻碍导管的水分运输，最终形成栓塞[4]如图 1。

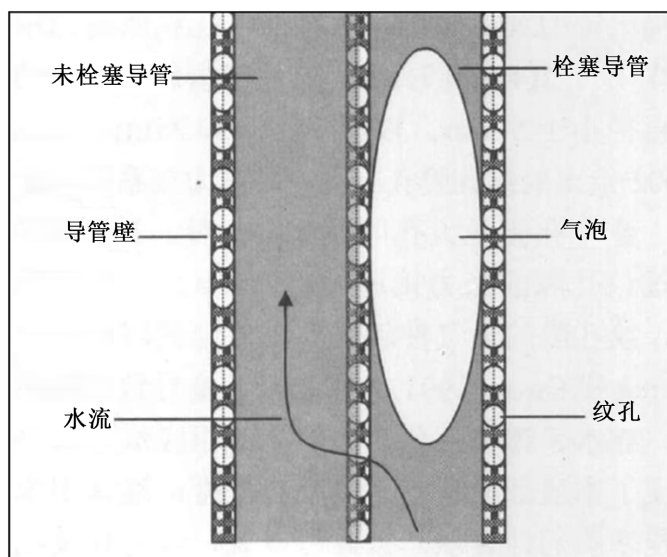


Figure 1. Embolism in xylem vessel of plants

图 1. 植物木质部栓塞

2.2. 植物栓塞脆弱性

Tyree MT & Sperry JS 提出植物木质部栓塞抵抗力可用“脆弱性曲线(vulnerability curves, VCs)”来表示[5]。脆弱性曲线通过拟合木质部水势与木质部导水率损失 PLC 之间的关系来表示。根据脆弱性曲线的形状，其大致可分为 3 类型，即“r 型”、“s 型”以及介于两个之间的“中间型”。各植物木质部栓塞脆弱性是不同的，是各物种特有的重要生理性状之一，它能表示植物对干旱胁迫的响应，随着全球变暖，它能作为一个重要特征来预测森林对全球气候变化反应。

2.3. 植物栓塞修复

植物栓塞最直接的影响是降低管道分子的导水率，导致木质部水分运输下降，从而影响植物正常的生长发育。当植物恢复供水后，木质部的水势会升高，栓塞导管内的空气泡逐渐坍塌，植物导水率恢复，即木质部栓塞后的恢复过程。栓塞修复过程依赖于通过渗透机制产生的压，促使溶质从周围的薄壁组织细胞进入栓塞的导管，水分进入栓塞导管是由水通道蛋白的促进或韧皮部驱动充水，使木质部栓塞修复。早期观点认为，木质部水势只有达到正压或稍负时木质部栓塞才能修复。而在干旱期间或生长季节是不可能发生的。根压能够驱动草本、灌木和低矮树木木质部栓塞的修复，却不能很好地解释高大乔木的栓塞修复现象[6]。随着学者对栓塞修复探索的不断深入，惊奇发现不只是负压下栓塞修复才会发生，当木质部处于负压下时栓塞也能修复。Salleo 利用木质部导管孔膜上预先设定的压力差诱导空化[7]。分别在在 1.13、1.75 和 2.26 Mpa 诱导栓塞，无论如何获得都是负压，在木质部恢复过程中，PLC 测不到正木质部压力电位。自然状态下浆果紫杉已栓塞化的木质部在水势为-1.62 MPa 的条件下 2 h 即可恢复，且恢复的程度随水势的升高而增大。近年来，负压下木质部栓塞修复得到越来越多学者的支持，据此提出了“新的再充水”栓塞修复机制。Salleo 对月桂(Laurusnobilis)栓塞修复过程研究发现，导管周围木薄壁细胞的盐分泌到管腔内，从而产生渗透压驱动栓塞导管重新恢复其输水功能[8]。

3. 植物水通道蛋白研究概述

3.1. 水通道蛋白的发现

细胞膜上存在特异转运水的通道，美国约翰·霍普金斯大学从红细胞中克隆了第一个水通道蛋白CHIP28，证明该蛋白具有允许水分子进入的功能。其后，科学家陆续从哺乳微生物、植物、动物中鉴定出各种水通道蛋白，统称为“Aquaporins”(AQPS)。近年学者在许多植物种发现了AQPS的存在。比如拟南芥、烟草、玉米、豌豆、水稻、向日葵、油菜等。高等植物AQPS大致分为4种类型：质膜内在蛋白(PIPs)，液泡膜内在蛋白(TIPs)，内在蛋白和小的碱性内在蛋白。Kammerloher在植物体中发现有两个与主要内在蛋白(MIP)超家族相关的亚家族，被命名为质膜内在蛋白PIP1和PIP2[9]。大量研究人员观察到PIPs、TIPs在维管组织及其周围的细胞中表达积累，表明AQPS参与质外体途径，可能调节细胞间长距离的水分流动。

3.2. 水通道蛋白的功能

植物细胞吸水主要有3种方式：扩散、集流和渗透作用。植物体内水分的集流主要通过质外体途径，尤其是导管或管胞系统；细胞间水分集流则通过膜上的水通道蛋白。水通道蛋白在跨细胞途径中起主要作用，它负责水分的快速跨膜转运；植物体内水分的长距离运输是通过导管或管胞系统的水分的集流，根吸收的水分经过具有凯氏带的内皮层进入导管或管胞，最终运输到茎、叶，这些生理过程都有水通道蛋白的参与[10]。研究发现植物维管组织及薄壁细胞中大量积累的PIPs和TIPs[11]。在干旱胁迫研究中发现，水孔蛋白对已形成栓塞的导管的重新充注起着尤为重要的作用，水孔蛋白在木薄壁细胞中的表达有利于水分跨细胞流动，也使得这些薄壁细胞能控制水分进出木质部管状分子。另外，水通道蛋白活性变化会影响植物根系水导率[12]。通过比较NtAQP1表达被抑制的反义植物和对照植物，发现了NtAQP1在细胞与植物水分的关系。NtAQP1表达受损的植株根系水分传导性降低，水分胁迫抗性降低[13][14][15]。

3.3. 水通道蛋白活性调控

在水分的跨膜运输过程中，植物水通道蛋白起到非常重要的作用，是水进出细胞的主要途径。大多数研究表明，在干旱胁迫下植物水通道蛋白基因表达下调。干旱胁迫下对烟草研究结果表明，NtPIP1;1和NtPIP2;1在根系水分运输中发挥重要作用。NtPIP1;1和NtPIP2;1的表达下调是为了降低干旱胁迫下烟草植株根系的渗透水导[16]；橄榄树在遭受3周的干旱后嫩梢的OePIP2.1表达下调[17]。Lee研究表明干旱胁迫下水通道蛋白下调主要是由于泛素E3连接酶(Ram1H1)表达量增加，抑制水通道蛋白的运输和表达[18]。这可能是植物在干旱环境下形成的适应机制即通过下调水通道蛋白基因的表达来达到减少细胞的透水性的目的。然而，也有研究表明在干旱胁迫下水通道蛋白基因上调[19]。另外，Jang研究表明在干旱胁迫下，PIP基因表达显著上调或者下调，拟南芥地上部和地下部大多数PIP1s基因上调，PIP2s基因下调[20]。

4. 植物非结构性碳的概述

碳水化合物提供了植物结构的基石以及代谢过程的多种资源。非结构碳水化合物(non-structural carbohydrate, NSC)主要是糖和淀粉，具有不同的功能，包括运输、能量代谢和渗透调节，并为防御化合物的合成或参与营养获取或防御的共生体进行交换提供底物。非结构性碳水化合物是植物赖以生长、生存和繁殖的能量物质[21]，可溶性糖为植物生长、呼吸、防御以及渗透调节等生理活动提供可直接利用的底物和能量[22][23]，而淀粉则作为短暂或长期的贮藏碳源，可水解为可溶性糖，供给植物所需[24]。许多研究发现植物主动提高体内非结构性碳水化合物的浓度，以提高植物抗环境胁迫的能力。例如，淀粉含量的升高增强了木本植物的抗旱能力而可溶性糖含量升高则提高了植物在盐胁迫条件下的渗透调节能力[25]。

5. AQPS 和碳代谢对植物栓塞修复的作用

植物体内水分的大量运输是通过维管系统的长距离运输，根系吸收的水分经由凯氏带进入导管，再输送至茎、叶部位，这些生理过程都有水孔蛋白的参与。水孔蛋白主要存在于液泡膜或原生质膜中。水孔蛋白在跨细胞途中起主要作用，负责水分的快速跨膜运转，也可能参与短距离或长距离的胞间水分流动以及液泡和胞质间、胞质与质外体间的渗透调节。虽然植物木质部导管中水分的流动不涉及水孔蛋白，但水孔蛋白有利于水分跨细胞流动[26]，对栓塞恢复可能也有一定的作用。在植物重新获得水分时，木质部周围的木薄壁细胞的原生质膜水孔蛋白能够调控水分输入的数量与速度。植物栓塞修复机制假设之一“韧皮部装载增加”是目前较认可的修复机制。Brodersen 提出了一种使用高分辨率 x 射线计算机断层扫描(HRCT)来成像导管功能状态的新方法，并提出假设：栓塞修复是一个动态过程，在水、溶质、压力梯度和导管表面润湿性的局部变化条件下运行。进入栓塞的木质部导管，使木质部的渗透势降低，同时木质部周边薄壁细胞的水通道蛋白表达增加或活性增加，促进更多的水分进入导管，使木质部栓塞修复。然而，无论是韧皮部装载增加还是减少导致的栓塞导管水势降低，都需要薄壁细胞水通道蛋白表达增加或活性增加，也就是说植物栓塞修复中，水通道蛋白是必不可少的，干旱会引起植物体内许多变化，一些水孔蛋白或水孔蛋白同源物的表达就是植物适应干旱的一种积极反应。那么水通道蛋白家族的哪个成员在修复过程起到关键作用以及此过程是否存在水通道蛋白间，还是与 H⁺-ATPase 间的交互作用(López-Pérez; Illarionova)等问题都是解说栓塞修复机制的关键[27]。目前，关于水通道蛋白与栓塞修复关系的研究很多。如：研究拟南芥质膜水通道蛋白(PIP1)和 PIP2 水通道蛋白(PIP2)在水分关系中的作用结果表明，PIPs 在拟南芥水分亏缺的恢复过程中发挥了重要作用，观察到拟南芥 PIPs 表达的减少会削弱其从水分胁迫中恢复的能力[28]。Sakr 研究表明胡桃(*Juglans regia*) PIP2 水通道蛋白主要定位于导管相关细胞，在薄壁细胞和木质部导管之间发挥着重要的控制溶质通量的作用[29]。PIP2 水通道蛋白可能在木质部薄壁细胞和栓塞血管之间的水分运输中发挥作用；Secchi & Zwieniecki 研究表明毛果杨(*Populus trichocarpa*)的 PIP1.1 和 PIP1.3 在木质部栓塞修复时上调，表明这两个基因与栓塞修复相关[17]。冷华妮等在对 84K 杨的研究中发现，其木质部栓塞修复是从上方和下方两个方向同时进行，是根压和导管周边薄壁细胞中的水通道蛋白共同作用的结果[30]。

有研究认为栓塞恢复机理的一个重要进展可能是木质部薄壁细胞中可溶性糖的积累，这能够产生栓塞导管修复所需的渗透压，增加碳水化合物的储存量。结果表明木质部压力与木质部汁液渗透压有相关[31]。这些可溶性糖被认为是木薄壁细胞内的淀粉转化来的。Salleo 在月桂(*Laurus nobilis*)研究表明，淀粉降解产生的糖作为渗透活性物质提高薄壁细胞的膨压，使得水分进入栓塞的导管。淀粉解聚作用作为一个信号，以韧皮部卸载糖栓塞导管，从而产生必要的渗透梯度驱动再充血。Bucci 发现在叶柄内糖含量的增加可以增大植物导水率，这些糖是由木质部维管束周围细胞中的淀粉降解转化而来[32]。很多研究者也有类似的发现[33]。Perroneet 等发现水分胁迫下的恢复引起了糖复杂的转录组反应[34]。在细胞水平上观察到的增加可能代表了一个信号，触发了应激后的补水反应的激活。淀粉转化成糖过程中，能够引起木质部周围细胞水势的降低，从而产生水势差促使水分流入，导致组织体积和膨压增加。外围包裹的皮层部分能够限制膨压的增长，导致瞬时的压力失衡。这种失衡可能会驱栓塞导管内水流的径向移动，促使水分重新注入栓塞的导管，使其恢复导水能力。

6. 总结与展望

在木质部栓塞修复的再充水过程中，碳代谢和水通道蛋白表达起到重要作用[35]。碳水化合物代谢的增加可促进糖的释放，为再充水提供能源。糖作为渗透剂转移到邻近的栓塞导管，建立渗透梯度，驱动

水分流入栓塞导管, 因此非结构性碳水化合物是植物抵抗干旱诱导栓塞的重要特性, 可提高植物对水分亏缺的容忍度。但非结构性碳水化合物储量与栓塞修复能力的关系尚不清楚。对于植物在栓塞修复过程中如何启动淀粉转化成可溶性糖目前也尚不清楚。同时还应强化非结构性碳水化合物浓度、淀粉和糖的比例及其在根、茎、叶器官上的分配与栓塞修复之间关系的研究。

此外, 水通道蛋白表达增加或活性增加, 可促进更多的水分进入栓塞导管, 使木质部栓塞修复。薄壁细胞中水通道蛋白的表达和激活, 可促进韧皮部的卸载。尤其当韧皮部卸载伴随着糖进入栓塞木质部导管的过程, 在韧皮部到木质部的路径上, 水通道蛋白的上调作用是必要条件; 这样可增加径向的水力导度, 显著缩短栓塞再充水需要的时间。然而, 在再充水过程中, 水通道蛋白家族的哪个成员在修复过程起到关键作用、水通道蛋白的激活和表达的精确位置在哪儿, 尚未可知。水孔蛋白在已经形成栓塞的木质部导管的修复过程中的作用还有待进一步研究。

参考文献

- [1] 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(1): 329-337.
- [2] 于界芬. 树木蒸腾耗水特点及解剖结构的研究[D]: [硕士学位论文]. 南京: 南京林业大学, 2003.
- [3] 申卫军. 木本植物木质部空穴和栓塞化研究[J]. 热带亚热带植物学报, 1999(3): 257-266.
- [4] Tyree, M.T. and Sperry, J.S. (1989) Vulnerability of Xylem to Cavitation and Embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **40**, 19-38. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.40.060189.000315>
- [5] Tyree, M.T. and Zimmermann, M.H. (2002) Xylem Structure and the Ascent of Sap. 2nd Edition, Springer Verlag, New York, 127. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-04931-0>
- [6] Sperry, J.S., Donnelly, J.R. and Tyree, M.T. (1988) A Method for Measuring Hydraulic Conductivity and Embolism in Xylem. *Plant, Cell & Environment*, **11**, 35-45. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1988.tb01774.x>
- [7] Salleo, S., Gullo, M.A.L., Paoli, D.D. and Zippo, M. (1996) Xylem Recovery from Cavitation-Induced Embolism in Young Plants of *Laurus nobilis*, a Possible Mechanism. *New Phytologist*, **132**, 47-56. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1996.tb04507.x>
- [8] Salleo, S., Trifilco, P., Esposito, S., Nardini, A. and Lo Gullo, M.A. (2009) Starch-to-Sugar Conversion in Wood Parenchyma of Field-Growing *Laurus nobilis* Plants: A Component of the Signal Pathway for Embolism Repair? *Functional Plant Biology*, **36**, 815-825. <https://doi.org/10.1071/FP09103>
- [9] Kammerloher, W., Fischer, U., Piechotka, G.P. and Schäffner, A.R. (1994) Water Channels in the Plant Plasma Membrane Cloned by Immunoselection from a Mammalian Expression System. *Plant Journal*, **6**, 187-199. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.1994.6020187.x>
- [10] 于秋菊, 吴铸, 林忠平, 李景富. 植物水孔蛋白研究进展[J]. 北京大学学报(自然科学版), 2002(6): 855-866.
- [11] 刘迪秋, 王继磊, 葛锋, 李文娴. 植物水通道蛋白生理功能的研究进展[J]. 生物学杂志, 2009(5): 63-66.
- [12] Javot, H. and Maurel, C. (2001) The Role of Aquaporins in Root Water Uptake. *Annals of Botany*, **90**, 1-13. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf199>
- [13] Wan, X., Landhäusser, S.M., Zwiazek, J.J., et al. (2004) Stomatal Conductance and Xylem Sapproperties of Aspen (*Populus tremuloides*) in Response to Low Soil Temperature. *Physiologia Plantarum*, **122**, 79-85. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2004.00385.x>
- [14] Siefritz, F., Tyree, M.T., Lovisolo, C., et al. (2002) PIP1 Plasma Membrane Aquaporins in Tobacco: From Cellular Effects to Function in Plants. *The Plant Cell*, **14**, 869-876. <https://doi.org/10.1105/tpc.000901>
- [15] Martre, P., Morillon, R. and Barrieu, F. (2002) Plasma Membrane Aquaporins Play a Significant Role during Recovery from Water Deficit. *Plant Physiology*, **130**, 2101-2110. <https://doi.org/10.1104/pp.009019>
- [16] Mahdiah, M., Mostajeran, A. and Horie, T. (2008) Drought Stress Alters Water Relations and Expression of PIP-Typeaquaporin Genes in *Nicotiana tabacum* Plants. *Plant and Cell Physiology*, **49**, 801-813. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcn054>
- [17] Secchi, F. and Zwieniecki, M.A. (2010) Patterns of PIP Gene Expression in *Populus trichocarpa* during Recovery from Xylem Embolism Suggest a Major Role for the PIP1 Aquaporin Subfamily as Moderators of Refilling Process. *Plant, Cell & Environment*, **33**, 1285-1297. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02147.x>
- [18] Lee, S. and Kim, Y. (2008) *In Vivo* Visualization of the Water-Refilling Process in Xylem Vessels Using X-Ray Mi-

- cro-Imaging. *Annals of Botany*, **101**, 595-602. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm312>
- [19] Yamada, S., Komori, T., Myers, P.N., *et al.* (1997) Expression of Plasma Membrane Water Channel Genes under Water Stress in *Nicotiana glauca*. *Plant and Cell Physiology*, **38**, 1226-1231. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a029109>
- [20] Jang, J.K., Kim, D.G., Kim, Y.O., *et al.* (2004) An Expression Analysis of a Gene Family Encoding Plasma Membrane Aquaporins in Response to Abiotic Stresses in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Molecular Biology*, **54**, 713-725. <https://doi.org/10.1023/B:PLAN.0000040900.61345.a6>
- [21] Hüve, K., Bichele, I., Ivanova, H., Keerberg, O., Parnik, T., Rasulov, B., Tobias, M. and Niinemets, Ü. (2012) Temperature Responses of Dark Respiration in Relation to Leaf Sugar Concentration. *Physiologia Plantarum*, **144**, 320-334. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2011.01562.x>
- [22] Hartmann, H. and Trumbore, S. (2016) Understanding the Roles of Nonstructural Carbohydrates in Forest Trees—From What We Can Measure to What We Want to Know. *New Phytologist*, **211**, 386-403. <https://doi.org/10.1111/nph.13955>
- [23] Macneill, G.J., Mehrpouyan, S., Minow, M.A., Patterson, J.A., Tetlow, I.J. and Emes, M.J. (2017) Starch as a Source, Starch as a Sink: The Bifunctional Role of Starch in Carbon Allocation. *Journal of Experimental Botany*, **68**, 4433-4453. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx291>
- [24] 吴楚, 何开平. 植物水孔蛋白的生理功能及其基因表达调控的研究进展[J]. 湖北农学院学报, 2001(4): 376-381.
- [25] Liu, M., Korpelainen, H. and Li, C.Y. (2021) Sexual Differences and Sex Ratios of Dioecious Plants under Stressful Environments. *Journal of Plant Ecology*, **14**, 920-933. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtab038>
- [26] Brodersen, C.R., McElrone, A.J., Choat, B. and Matthews, M.A. (2010) The Dynamics of Embolism Repair in Xylem: *In Vivo* Visualizations Using High-Resolution Computed Tomography. *Plant Physiology*, **154**, 1088-1095. <https://doi.org/10.1104/pp.110.162396>
- [27] López-Pérez, L., Martínez-Ballesta, M.C. and Maurel, C. (2009) Changes in Plasma Membrane Lipids, Aquaporins and Proton Pump of Broccoli Roots, as an Adaptation Mechanism to Salinity. *Phytochemistry*, **70**, 492-500. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2009.01.014>
- [28] Illarionova, N.B., Gunnarson, E., Li, Y., *et al.* (2010) Functional and Molecular Interactions between Aquaporins and Na, K-ATPase. *Neuroscience*, **168**, 915-925. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2009.11.062>
- [29] Sakr, S., Alves, G. and Morillon, R. (2003) Plasma Membrane Aquaporins Are Involved in Winter Embolism Recovery in Walnut Tree. *Plant Physiology*, **133**, 630-641. <https://doi.org/10.1104/pp.103.027797>
- [30] 冷华妮. 植物栓塞修复机制与质膜内在水通道蛋白基因的克隆、表达和转基因研究[D]: [博士学位论文]. 北京: 中国林业科学研究院, 2012.
- [31] Améglio, T., Ewers, F.W., Cochard, H., Martignac, M., *et al.* (2001) Winter Stem Xylem Pressure in Walnut Trees: Effects of Carbohydrates, Cooling and Freezing. *Tree Physiology*, **21**, 387-394. <https://doi.org/10.1093/treephys/21.6.387>
- [32] Bucci, S.J., Scholz, F.G., Goldstein, G., Meinzer, F.C. and Sternberg, L.D.S.L. (2003) Dynamic Changes in Hydraulic Conductivity in Petioles of Two Savanna Tree Species: Factors and Mechanisms Contributing to the Refilling of Embolized Vessels. *Plant Cell and Environment*, **26**, 1633-1645. <https://doi.org/10.1046/j.0140-7791.2003.01082.x>
- [33] Nardini, A., Lo Gullo, M.A. and Salleo, S. (2011) Refilling Embolized Xylem Conduits, Is It a Matter of Phloem Unloading? *Plant Science*, **180**, 604-611. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2010.12.011>
- [34] Perrone, I., Pagliarani, C., Lovisolò, C., Chitarra, W., Roman, F. and Schubert, A. (2012) Recovery from Water Stress Affects Grape Leaf Petiole Transcriptome. *Planta*, **235**, 1383-1396. <https://doi.org/10.1007/s00425-011-1581-y>
- [35] Brodersen, C.R. and Mc Elrone, A.J. (2013) Maintenance of Xylem Network Transport Capacity: Are View of Embolism Repair in Vascular Plants. *Frontiers in Plant Science*, **4**, 63-64. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00108>