

红砂和珍珠在不同干旱强度下的死亡风险评估和反应策略

王红永¹ 解婷婷¹ 牛富荣¹ 何彩² 师亚婷¹ 单立山^{1*}

(1.甘肃农业大学林学院, 兰州, 730070; 2.甘肃省武威市林业科学研究院, 武威, 733000)

摘要:【目的】干旱引起树木水力失效或碳饥饿而导致死亡, 可能与干旱强度相关。然而, 有关荒漠树木在遭遇不同干旱胁迫时死亡的风险及其抗旱策略的报道仍然很少。【方法】本试验在遮雨棚中移植了红砂和珍珠进行盆栽试验, 并在经过 3 种水分处理(即, 充分供水, 慢速干旱和快速干旱)后测定了与水力和碳相关的生理性状。【结果】(1) 与充分供水处理相比, 慢速干旱处理下红砂的边材(K_S)和叶比导率(K_L)无显著变化, 而在快速干旱处理下显著降低, 珍珠的 K_L 有一致的变化。红砂和珍珠的导水率损失 50%的水势值(P_{50}) 在慢速和快速干旱处理下均显著大于充分供水, 但慢速和快速干旱处理间无显著差异。(2) 在 3 种水分处理下, 红砂和珍珠的水力安全阈值(HSM_{50}) 之间均存在显著差异, 且充分供水处理下的值最大, 快速干旱处理下的值最小。(3) 在慢速或快速干旱胁迫下, 红砂的 P_{50} 显著大于珍珠, HSM_{50} 显著小于珍珠。(4) 净光合速率、边材比导率和 P_{50} 、正午水势、叶片和茎可溶性糖是红砂性状变异的主轴, 充分供水处理下的树木有最大的净光合速率和水分运输效率, 快速干旱处理下的树木有最大的抗栓塞能力和渗透调节能力, 慢速干旱处理下的树木介于两者之间。正午水势、叶片和茎可溶性糖是珍珠性状变异的主轴, 3 种水分处理下的个体分布均与耐旱性状相关。【结论】水力失效可能是红砂和珍珠死亡的原因。它们在快速干旱胁迫下更容易发生水力失效, 其中红砂比珍珠更容易因过度栓塞而死亡。在抵抗干旱胁迫时, 红砂和珍珠的抗旱策略不同, 红砂采取一种避旱策略, 珍珠采取一种耐旱策略。这一研究证明结合水力性状、非结构性碳、光合特性可以很好的预测荒漠树木的死亡。

关键词: 水力性状; NSC; 水力失效; 碳饥饿; 抗旱策略

Mortality risk assessment and response strategies of *Reaumuria soongorica* and *Salsola passerina* under varied drought intensities

Abstract: 【Objective】 Drought-induced tree mortality, resulting from hydraulic failure or carbon starvation, is hypothesized to be modulated by specific drought intensities. However, there is a paucity of studies investigating the risk of mortality in desert trees under various drought stresses and the corresponding strategies employed for drought resilience. 【Method】 We conducted an experiment involving the transplantation of *Reaumuria soongorica* and *Salsola passerina* into pots within a rain shelter. Subsequently, these trees were subjected to three water treatments (i.e., control, slow drought, and rapid drought). Following these treatments, we assessed various physiological traits associated with water and carbon. 【Result】 (1) In response to drought, *R. soongorica* and *S. passerina* exhibited distinct changes in hydraulic traits. Under slow drought treatment, *R. soongorica* showed no significant alterations in marginal conductance (K_S) and leaf-specific conductance (K_L), while both K_S and K_L decreased significantly under rapid drought treatment. In contrast, *S. passerina* displayed consistent changes in K_L . The water potential at which the hydraulic conductivity decreased by 50% (P_{50}) was significantly higher in *R. soongorica* and *S. passerina* under both slow and rapid drought treatments compared to the sufficient water supply treatment, with no significant difference observed between the two drought treatments. (2) Notably, there were significant

基金项目: 国家自然科学基金(32160253); 甘肃省重点研发计划项目(22YF7FA117); 甘肃省重大专项(22ZD6FA052); 甘肃省自然科学基金(22JR5RA850); 甘肃农业大学青年导师扶持基金(GAU-QDFC-2022-0

8)

* 单立山为通讯作者

differences in the hydraulic safety margin (HSM_{50}) between *R. soongorica* and *S. passerina* under all three moisture treatments. The highest HSM_{50} was recorded in the sufficient water supply treatment, while the lowest value was observed in the rapid drought treatment. (3) Under both slow and rapid drought stress, *R. soongorica* exhibited a significantly higher P_{50} compared to *S. passerina*, indicating a higher resistance to embolism. In contrast, the HSM_{50} of *R. soongorica* was significantly lower than that of *S. passerina*, suggesting a lower hydraulic safety margin. (4) The main axes of variation in *R. soongorica* traits include net photosynthesis rate, K_s , P_{50} , midday water potential, and soluble sugars in leaves and stems. Trees under the sufficient water supply treatment demonstrated the highest net photosynthesis rate and K_s . Conversely, trees under the rapid drought treatment exhibited the highest P_{50} , and soluble sugars in leaves and stems. Trees under the slow drought treatment fell between these two extremes. Midday water potential, leaf-specific conductance, and soluble sugars in leaves and stems are the primary factors influencing the variation in *S. passerina* traits, and the distribution of individuals under the three moisture treatments correlates with drought tolerance traits. 【Conclusion】 This study reveals that hydraulic failure could potentially lead to mortality in both *R. soongorica* and *S. passerina*. Under rapid drought stress, these trees exhibited increased vulnerability to hydraulic failure, with *R. soongorica* displaying a higher susceptibility to excessive embolism compared to *S. passerina*. Notably, *R. soongorica* and *S. passerina* demonstrated distinct strategies in combating drought stress. *R. soongorica* adopted a drought avoidance strategy, while *S. passerina* adopted a drought tolerance strategy, allowing them to effectively cope with drought. These findings highlight the significance of considering hydraulic traits, non-structural carbon, and photosynthetic properties when assessing the risk of mortality in desert trees.

Keywords: hydraulic failure, carbon starvation, drought response strategies

干旱是全球最普遍的环境胁迫条件之一，限制了大多数陆地生态系统的生产力(Chen et al., 2021; Reichstein et al., 2013)。预计未来干旱发生的频率和强度将会增加(Chen et al., 2021)，这必将导致大规模树木死亡事件发生的可能性增加(Anderegg et al., 2019; Brodribb et al., 2020)。已有研究发现，水力破坏是干旱胁迫下导致树木死亡的主要机制(Adams et al., 2017; Brodribb et al., 2020; Choat et al., 2018)。也就是说，干旱胁迫致使树木导管内产生栓塞，从而极大地抑制水分运输，导致细胞脱水，最终通过水力失效死亡(Tyree and Sperry, 1988)。通常，这种现象发生在重度干旱胁迫条件(Duan et al., 2019)。当树木遭受轻度干旱胁迫时，气孔关闭导致的碳同化减少和持续碳需求之间的碳失衡，以及碳运输系统无法满足碳代谢的需求。渗透和防御需求可能导致植物因碳饥饿而死亡(Adams et al., 2017; Sala et al., 2010)。然而，很少有文献在一个实验中对不同干旱强度下树木的水和碳关系进行比较(Adams et al., 2017; Duan et al., 2019)，所以分析不同干旱强度下树木水力性状和非结构性碳的变化，能够科学地认识树木发生水力失效或碳饥饿的风险，并提高对干旱引起的树木死亡的理解。

气孔调节是树木用于最大限度地减少干旱胁迫负面影响的保护策略之一(Brodribb et al., 2003)，树木可通过降低气孔导度来减少水分流失，并延迟(但不能预防)木质部水力功能障碍的发生(Blackman et al., 2019; Hochberg et al., 2017)。此外，树木也可通过木质部再填充来修复栓塞的木质部(Ogasa et al., 2013; Secchi et al., 2021)，这与树木茎中非结构碳水化合物(NSC)的含量相关(Tomasella et al., 2019)。较高的茎NSC含量可能促进水力恢复，因为可溶性糖产生的渗透压是水从功能管道向栓塞管道移动的驱动力(Salleo et al., 2009; Zwieniecki and Holbrook, 2009)。

树木在抵御干旱胁迫的能力以及抵御干旱胁迫的策略方面存在差异(Li et al., 2020; Zhang et al., 2017)。树木对干旱胁迫的抵抗力可分为两大类，避旱和耐旱，尽管这些策略并不相互排斥，植物可以采用一系列

反应(Brodribb et al., 2014; Oliveira et al., 2021; Wyse et al., 2013)。通常, 避旱的物种会提前关闭气孔, 以应对水分可用性下降(Brodribb et al., 2014; González-Rebeles et al., 2021), 而具有高度栓塞性木质部的物种可以在更负水势的条件下保持水分运输(Johnson et al., 2018)。这些物种通过在水势发生任何变化之前在干旱期尽早关闭气孔来防止损害(Wyse et al., 2013)。相比之下, 耐旱物种能够在干旱胁迫下维持光合作用, 并同时表现出气孔导度和水势的下降, 直到碳受到气孔闭合的限制。耐旱性涉及渗透调节和抗栓塞化能力(Chaves et al., 2003; Vargas G et al., 2021)。目前, 对于树木响应干旱的策略研究集中在热带和亚热带地区(Chen et al., 2021; Christoffersen et al., 2016), 有关干旱地区树木的抗旱策略依然很少。

本研究选择红砂和珍珠作为试验材料。红砂(*Reaumuria soongorica*)和珍珠(*Salsola passerina*)是中国西北干旱、半干旱区的优势种(Zhang et al., 2020), 由它们组成的植物群落在荒漠生态系统群落的演替过程扮演着重要角色(Su et al., 2012)。这为研究荒漠树木的抗旱策略, 以及预测发生水力失效或碳饥饿的风险提供了很好的试验材料。本研究的目的是扩展我们对不同叶习性荒漠树木在不同干旱强度下水和碳变化的了解, 并检验文献中出现的 2 个假设。假设是: (1) 无论是慢速干旱或是快速干旱, 红砂和珍珠可能均因水力失效死亡。在快速干旱胁迫下, 它们更容易发生水力失效, 且红砂比珍珠更容易因过度栓塞而死亡; (2) 红砂和珍珠的抗旱策略存在差异, 红砂表现出一种避旱策略, 珍珠表现出一种耐旱策略。

1. 材料方法

1.1. 材料和生长条件

试验在甘肃农业大学校内进行。于 2020 年春季进行红砂和珍珠的温室育苗, 苗木生长一个生长季后, 于 2021 年的 4 月分别选取长势良好、大小一致的红砂和珍珠各 15 株, 共计 30 株, 移植至上径 30 cm, 下径 18 cm, 高 38 cm 且底部有孔的花盆中, 每盆填装培养基质约 10 kg。培养基质由沙壤土和珍珠岩按照 4:1 的比例均匀混合, 田间持水量为 17.41%。其中, 沙壤土分别取自红砂和珍珠自然群落的表层土壤。最后, 将幼苗放置在透光的遮雨棚内。

1.2. 试验设计

处理开始于 2021 年 8 月, 本试验将红砂和珍珠幼苗分别随机分配到 3 个水分处理中: 充分供水、慢速干旱(即, 轻度干旱)和快速干旱(即, 重度干旱)。每个处理下 5 株, 包括 3 株试验苗和 2 株补充苗。补充苗补充意外死亡的试验苗, 补充苗参与水分处理, 但不测量其性状。使用称重控水的方法, 每 2 天控制所有树木的土壤含水量。这是考虑到单株植物耗水量的不同。

充分供水处理的树木土壤含水量维持在田间持水量的 80%。慢速干旱处理的树木每 2 天回浇失水量的 60%。快速干旱处理的树木不浇水, 使其自然干旱。持续水分处理 36 天后测定树木的性状。因为 Tomasella et al. (2019)对欧洲山毛榉幼苗茎水力学的研究发现, 持续重度干旱 36-66 天后, 幼苗的自然导水率损失百分比接近 88%。通常, 被子植物幼苗受到的压力大于导水率损失 88%的压力时, 可能发生水力失效而死亡(Urli et al., 2013)。所以本试验测定了树木的净光合速率, 发现它们的净光合速率大于零值, 证明树木存活。

1.3. 水关系和水力测定

1.3.1 叶水势

叶水势的测定分别选择在清晨(4:00-6:00)和正午(12:00-14:00), 用于表示树木的最大和最小叶水势。剪取树木上部 10cm 左右带叶顶梢, 用压力室(Model 1505D; PMS Instrument Company, Albany, OR, USA)测量。每株试验苗测量 1 次(n=3 每个处理)。

1.3.2 导水率

导水率的测定要求枝条的长度大于最大导管长度。使用注气法(Brodribb and Feild, 2000)分别测量 7-8 根红砂和珍珠枝条, 取平均值为最大导管长度, 分别为 23.5 和 7.8 cm。因此, 使用 25 cm 的红砂和 20 cm 的珍珠进行测定。首先, 在黎明前截取每盆健康的红砂幼苗枝条 30 cm、珍珠幼苗枝条 25 cm, 然后用湿毛巾包裹密封, 并在冷藏箱中立即带回实验室(20-25 °C)进行处理。在蒸馏水中重新切割末端分支, 并用锋利的刀片剪去两端 2-3 cm。最后, 使用低压液流技术对茎木质部导水率进行测定(Sperry et al., 1988)。每株试验苗取 1 根枝条测量 (n=3 每个处理)。

枝条连接到水力传导装置, 注入流的方向总是从茎的底部到顶部。使用 5 KPa 的净水压力驱动水流通过枝条, 测定 20 分钟水流通过枝条的质量, 计算出自然导水率 ($K_h, \text{kg}\cdot\text{m}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$)。

$$K_h=(m\times L)/(P\times t)$$

其中 m 是水流通过枝条的质量, $t=1200\text{s}$, $P=0.005\text{MPa}$, L 是测定样品长度 (红砂是 0.25 m, 珍珠是 0.20 m)。

1.3.3 栓塞脆弱性曲线和水力安全阈值

将上述测量结束后的枝条用 200 KPa 压力冲洗枝条木质部 20 分钟, 测定最大导水率 ($K_{\max}, \text{kg}\cdot\text{m}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$), 方法同上。然后将枝条置于两端突出的压力室 (PMS, Corvallis, OR, USA) 内, 通过逐梯度加压, 测量不同压力下的导水率 ($K_i, \text{kg}\cdot\text{m}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$), 计算导水率损失百分比 (PLC, %), 每次加压时间 20 分钟。

$$\text{PLC}=100(K_{\max}-K_i)/K_{\max}$$

栓塞脆弱性曲线使用以下公式拟合(Pammenter and Van der Willigen, 1998):

$$\text{PLC}_i=100/(1+\exp(a(\Psi-b)))$$

其中 PLC_i 是每次加压下茎的导水率损失百分比, Ψ 是木质部水势, 参数 a 和 b 分别是在导水率损失 50% 时曲线的最大斜率和木质部水势 (P_{50})。同时, 水力安全阈值 (HSM_{50}) 被以下公式计算, 用于评估树木的水力安全性:

$$\text{HSM}_{50}=\Psi_{\text{MD}}-P_{50}$$

1.3.4 边材比导率、叶片比导率

栓塞脆弱性曲线测量结束后, 用甲基蓝溶液冲洗枝条, 测量每根枝条的边材面积 (A_S, m^2), 计算出边材比导率 ($K_S, \text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$)。分别收集上述枝条的全部叶片, 用 WinRHIZO(Regent Instruments Inc., Quebec City, QC, Canada)对枝条全部叶片进行扫描, 得出该枝条上叶片的总叶面积 (A_L, m^2), 计算出叶比导率 ($K_L, \text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$)。再计算 Huber 值 ($H_v, \text{mm}^2\cdot\text{cm}^{-2}$), 反映可供单位茎末端叶面水分供应的边材横截面积。性状计算如下:

$$K_S=K_h/A_S$$

$$K_L=K_h/A_L$$

$$H_v=A_S/A_L$$

1.3.5 叶和茎含水量

本研究分别测定了每株试验苗的叶片 (LWC, %) 和茎含水量 (SWC, %), 每株试验苗测量 1 次 (n=3), 从另一个角度反映树木受水分胁迫的轻重。首先, 我们对鲜叶和鲜茎称重以得出鲜重 ($m_{\text{fresh-leaf}}$ 和 $m_{\text{fresh-stem}}$, g)。之后将叶片和茎装入信封袋, 用 105 °C 的烘箱 30 min 以除去生物活性。温度调至 75 °C 烘干至恒重, 称量叶片干重 ($m_{\text{dry-leaf}}$ 和 $m_{\text{dry-stem}}$, g)。最后叶片或茎含水量由以下公式计算:

$$LWC = (m_{\text{fresh-leaf}} - m_{\text{dry-leaf}}) / m_{\text{fresh-leaf}}$$

$$SWC = (m_{\text{fresh-stem}} - m_{\text{dry-stem}}) / m_{\text{fresh-stem}}$$

1.4. 光合和气体交换测定

在天气晴朗且测量叶水势的当天 (9:00-11:00), 使用便携式光合测定系统 (Licor □ 6400; Li □ Cor) 且配备红蓝光源 (6400 □ 2B), 测量饱和光照下树木的叶片净光合速率 (P_n , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 和气孔导度 (g_s , $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。每株试验苗测量 1 次 ($n=3$ 每个处理)。

1.5. NSC 测定

将收获后的每株试验苗分别分离为叶片和茎, 测定每株试验苗叶和茎的非结构性碳水化合物 ($n=3$)。所有收获的新鲜器官在 $105\text{ }^\circ\text{C}$ 下放入烤箱中 30 分钟以除去生物活性, 继续在 $75\text{ }^\circ\text{C}$ 烘干至恒重。之后将干燥的树木器官样品研磨成细粉。参考蒽酮比色法 (Osaki et al., 1991) 测定淀粉与可溶性糖含量。通常, 在聚乙烯管中用 4 毫升 80% 的含水乙醇提取 1.0 mg 样品。将混合物在 $80\text{ }^\circ\text{C}$ 的水浴中煮沸 30 分钟, 然后以 4000 rpm 离心 5 分钟, 收集上清液。重复上述操作 3 次。在剩余沉淀中加入 $9.2\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的高氯酸溶液萃取, 以 6000 rpm 离心 10 分钟, 收集上清液。同样重复操作 3 次。最后使用蒽酮-硫酸法在 620 nm 波长下测定可溶性糖含量 (SSC, $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) 和淀粉含量 (SC, $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)。非结构性碳含量 (NSC, $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) 为可溶性糖与淀粉含量之和。

1.6. 统计分析

为了分析树木在不同水分处理下功能性状的变化及物种间的差异, 使用 SPSS 26.0 软件中的单因素方差分析 (one-way ANOVA) 方法比较种内变化, 独立样本 t 检验方法比较种间差异, 显著性水平 0.05。

为了分析树木在不同水分处理下的抗旱策略, 使用 Origin 2022 分别对它们的性状进行了主成分分析。

为了进一步分析树木性状之间的直接和间接关系, 使用 R-4.2.1 中的 “piecewiseSEM” 包进行了分段结构方程建模, 并使用 Fischer’s C 统计量 (Duan et al., 2022) 测试了模型的整体拟合度, 选择了 AIC 评分低的模型。此外, 计算了每个路径的标准化路径系数和 R^2 。模型中每条路径都是独立的。

表 1 测量指标的缩写和定义

Table 1 Abbreviations used in this article.

Organ	Acronym	Definition	Units
Leaf	Ψ_{PD}	Predawn water potential	MPa
	Ψ_{MD}	Midday water potential	MPa
	LWC	Leaf water content	%
	L-SSC	Leaf soluble sugar content	$\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$
	L-SC	Leaf starch content	$\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$
	L-SSC/L-SC	Leaf soluble sugar content/Leaf starch content	-
	L-NSC	Leaf non-structural carbon content	$\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$
	P_n	Net photosynthetic rate	$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
g_s	Stomatal conductance	$\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	
Steam	K_S	Sapwood specific conductivity	$\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$
	K_L	Leaf specific conductivity	$\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$
	Hv	Huber value	$\text{mm}^2\cdot\text{cm}^{-2}$
	P_{50}	Pressure value in xylem at 50% loss of hydraulic conductivity	MPa
	HSM ₅₀	Threshold at which catastrophic hydraulic loss of stems occurs	MPa
	SWC	Steam water content	%
	S-SSC	Steam soluble sugar content	$\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$
	S-SC	Steam starch content	$\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$
S-SSC/S-SC	Steam soluble sugar content/ Steam starch content	-	
S-NSC	Steam non-structural carbon content	$\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$	

2. 结果分析

2.1. 水分关系的响应

就红砂而言，与充分供水处理相比，慢速干旱处理下的 K_S 和 K_L 无显著变化，但在快速干旱处理下显著降低（图 1a, b）。各水分处理下的 H_v 之间无显著差异（图 1c）。 P_{50} 在慢速和快速干旱处理下均显著大于充分供水，但慢速和快速干旱处理间无显著差异（图 1d）。与充分供水处理相比， Ψ_{PD} 仅在快速干旱处理下显著降低（图 1e）。各水分处理下的 Ψ_{MD} 或 HSM_{50} 之间均存在显著差异，且充分供水处理下的值最大，快速干旱处理下的值最小（图 1f, g）。观察红砂的 LWC 和 SWC，发现慢速和快速干旱均会显著降低红砂的 LWC 和 SWC，但慢速和快速干旱处理下红砂的 LWC 或 SWC 之间无显著差异（图 1h, i）。

就珍珠而言，各水分处理下的 K_S 之间无显著差异（图 1a）， K_L 、 H_v 和 P_{50} 的变化与红砂一致（图 1b, c, d）。各水分处理下的 Ψ_{PD} 之间均存在显著差异（图 1e）， Ψ_{MD} 的变化与红砂一致（图 1f）。同样， HSM_{50} 的变化也与红砂一致（图 1g）。观察珍珠的 LWC 和 SWC，发现与充分供水处理相比，LWC 仅在快速干旱处理下显著降低（图 1h），但各水分处理下的 SWC 之间均存在显著差异，且快速干旱处理下的值最小（图 1i）。

比较快速干旱处理下红砂和珍珠水力性状间的差异发现，红砂和珍珠的 K_S 、 K_L 、 H_v 、 Ψ_{PD} 、 Ψ_{MD} 和 SWC 无显著差异（图 1a, b, c, e, f, i），但红砂的 P_{50} 显著大于珍珠（图 1d），而 HSM_{50} 和 LWC 显著小于珍珠（图 1g, h），说明珍珠抵抗栓塞的能力可能高于红砂。

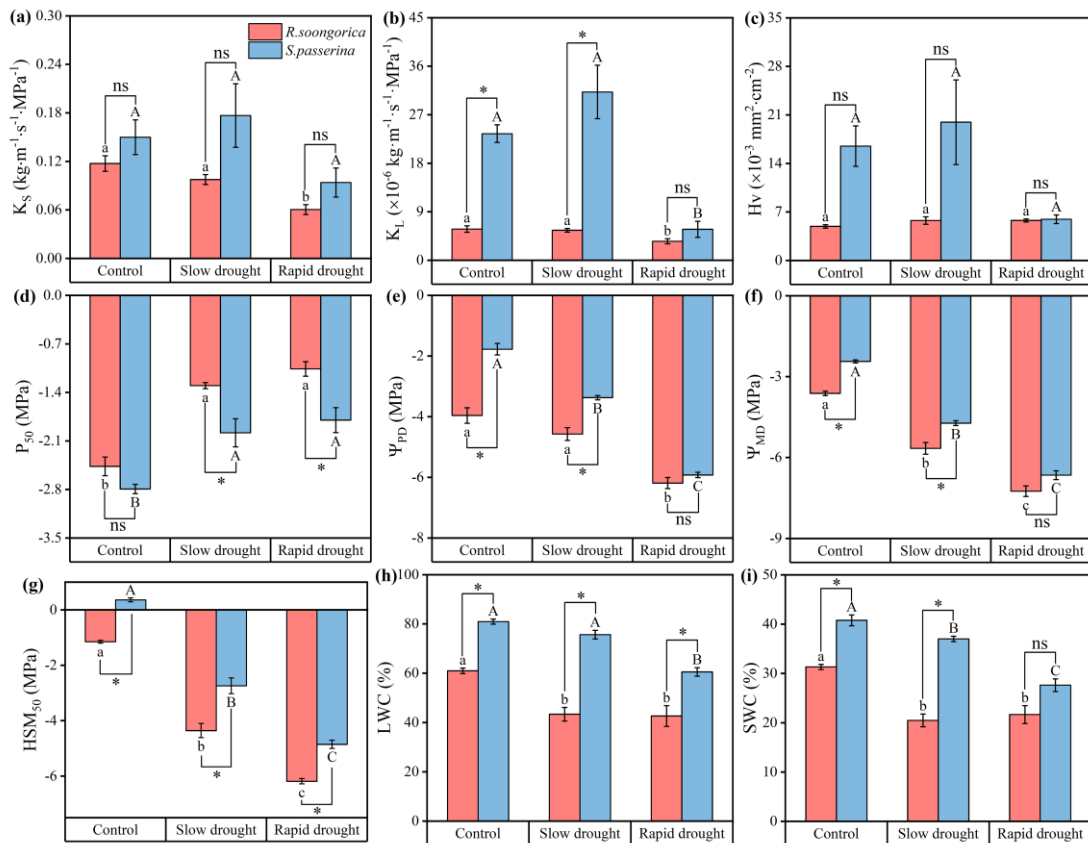


图 1 物种及处理间水关系的差异。

Fig. 1 Variation in the water relations between different species or treatment.

不同小写字母表示红砂的性状在处理间的差异 ($p < 0.05$)，不同大写字母表示珍珠的性状在处理间的差异 ($p < 0.05$)。*表示红砂和珍珠之间具有差异 ($p < 0.05$)，ns 表示不存在差异 ($p > 0.05$)。性状缩写见表 1。下同。Lowercase letters indicate the variation between treatments for *R. soongorica* traits ($p < 0.05$), and capital letters indicate the variation between treatments for *S. passerina* traits ($p < 0.05$). ‘*’ indicates significant differences between *R. soongorica*

and *S. passerina* ($p < 0.05$), and ns indicates no difference ($p > 0.05$). Abbreviations of traits are given in Table 1. The same below.

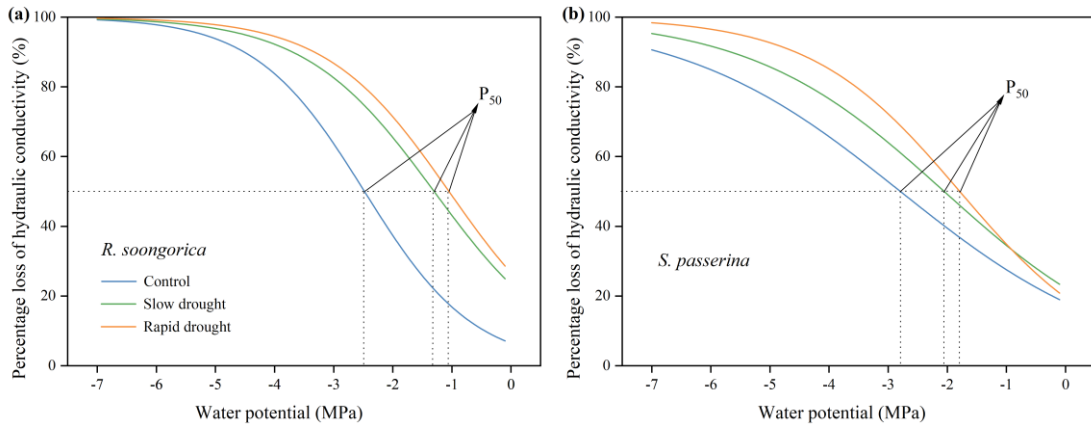


图 2 红砂 (a) 和珍珠 (b) 的栓塞脆弱性曲线。

Fig. 2 Vulnerability curves of *R. soongorica* (a) and *S. passerina* (b).

2.2. NSC 的响应

就红砂而言, 各水分处理下的 L-SSC、L-SC 或 L-SSC/L-SC 之间存在显著差异, 且 L-SSC 和 L-SSC/L-SC 在充分供水处理下的值最小, 快速干旱处理下的值最大, L-SC 的变化相反 (图 3a, b, c)。与充分供水处理相比, 慢速干旱处理下的 L-NSC 无显著变化, 而在快速干旱处理下显著降低, 慢速和快速干旱处理下的 L-NSC 之间无显著差异 (图 3d)。各水分处理下的 S-SSC、S-SSC/S-SC 或 S-NSC 之间存在显著差异, 且在充分供水处理下的值最小, 快速干旱处理下的值最大 (图 3e, g, h)。与充分供水处理相比, 慢速和快速干旱处理下的 S-SC 显著降低, 但两者之间无显著差异 (图 3f)。

就珍珠而言, L-SSC 的变化与红砂一致 (图 1a)。与充分供水处理相比, L-SC 仅在快速干旱处理下显著降低, 慢速干旱处理下无显著变化 (图 3b); 同样, L-SSC/L-SC 仅在快速干旱处理下显著增大, 慢速干旱处理下无显著变化 (图 3c)。L-NSC 的变化与红砂相似, 但 2 种干旱处理下的 L-NSC 之间存在显著差异 (图 3d)。S-SSC 的变化与红砂一致 (图 3e)。与充分供水处理相比, S-SC 仅在快速干旱处理下显著降低 (图 3f)。S-SSC/S-SC 的变化也与红砂一致 (图 3g)。与充分供水处理相比, S-NSC 仅在快速干旱处理下显著增加 (图 3h)。

比较快速干旱处理下红砂和珍珠非结构性碳水化合物的差异发现, 红砂和珍珠的 L-NSC 和 S-SC 无显著差异 (图 3d, f), 但红砂的 L-SSC、L-SSC/L-SC、S-SSC、S-SSC/S-SC、S-NSC 显著小于珍珠 (图 3a, c, e, g, h), 而 L-SC 显著大于珍珠 (图 3b), 说明珍珠的渗透调节能力高于红砂, 其耐旱性可能更强。

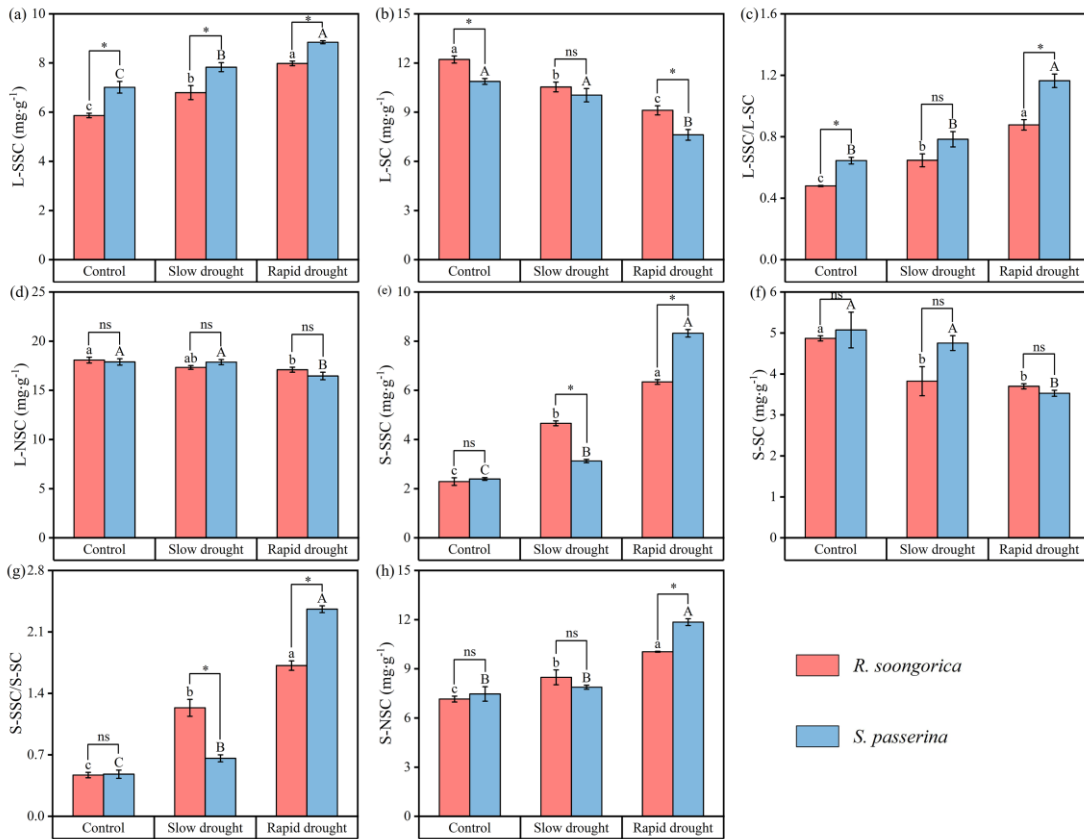


图 3 物种及处理间非结构性碳水化合物的差异。

Fig. 3 Variation in the non-structural carbohydrates between different species or treatment.

2. 3. 气体交换和光合作用的响应

在各水分处理下，红砂或珍珠的 g_s 和 P_n 均存在显著差异，且它们在充分供水处理下的值最大，快速干旱处理下的值最小，慢速干旱处理下的值介于两者之间（图 4a, b）。对比 2 个物种，发现在快速干旱处理下，它们的 g_s 和 P_n 均存在显著差异（图 4a, b）。

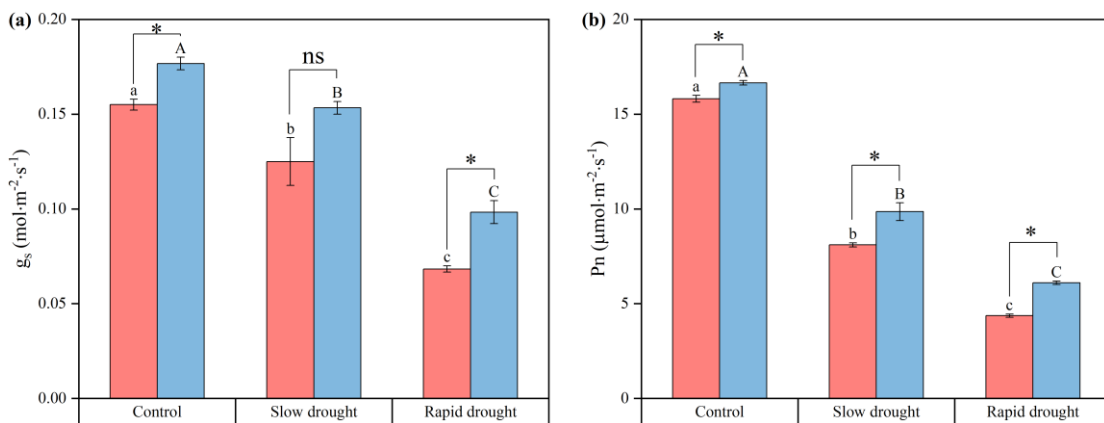


图 4 物种及处理间气体交换和光合的差异。

Fig. 4 Variation in the gas exchange or photosynthesis between species or treatments.

2. 4 抗旱策略

PCA 轴上多个性状的变异揭示了树木对水分的响应策略。PC1 轴用于区分不同水分处理下树木的响应策略（图 5）。

就红砂而言，前两个轴解释了性状总变异的 86.4%（图 5a）。其中，第一轴解释了总变异的 75.2%，并

与 K_S 、 Ψ_{MD} 、 HSM_{50} 、 $L-SC$ 、 g_s 、 P_n 正相关，而与 P_{50} 、 $L-SSC$ 、 $S-SSC$ 、 $S-NSC$ 呈负相关。第二轴解释了总变异的 11.2%，并主要与 K_L 、 SWC 和 $S-SC$ 有关。在 PC1 轴上，从左到右依次分布快速干旱、慢速干旱和充分供水的树木。充分供水处理下的个体有较大的水分利用效率和净光合速率，气体交换速率也最高。快速干旱处理下的个体具有最大的抗栓塞能力和渗透调节能力，慢速干旱处理下的个体介于两者之间。

就珍珠而言，前两个轴解释了性状总变异的 87.8%（图 5b）。其中，PC1 解释了总变异的 79.1%，并与 Ψ_{PD} 、 Ψ_{MD} 、 HSM_{50} 、 LWC 、 SWC 、 $L-SC$ 、 g_s 呈正相关，与 $L-SSC$ 、 $S-SSC$ 、 $S-NSC$ 呈负相关。PC2 轴解释了总变异的 8.7%，并主要与 K_L 、 H_v 、 P_{50} 、 HSM_{50} 、 P_n 有关。在 PC1 轴上，3 种水分处理下的树木分布均与耐旱性状相关。

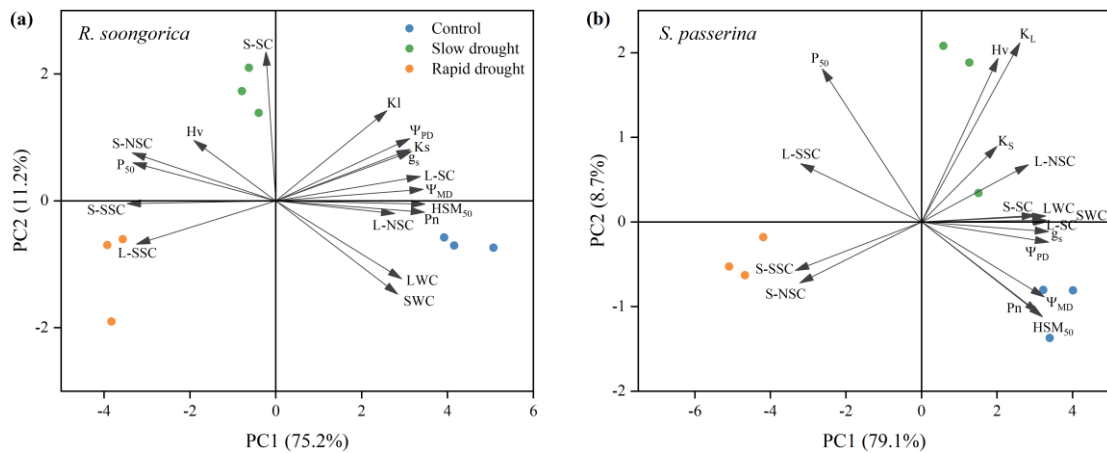


图 5 红砂 (a) 和珍珠 (b) 的性状进行主成分分析。

Fig. 5 Principal component analysis of *R. soongorica* (a) and *S. passerina* (b) traits.

2.5 水力性状、气体交换与 NSC 之间的关系

根据我们假设的关系，红砂的 $L-SC$ 与 $L-SSC$ 负相关， $L-SSC$ 与 $S-SSC$ 正相关， $S-SSC$ 与 Ψ_{MD} 和 K_S 均呈负相关；珍珠的 $L-SC$ 与 $L-SSC$ 负相关， $L-SSC$ 与 Ψ_{MD} 负相关， Ψ_{MD} 与 g_s 呈正相关。它们的其它解释变量之间的关系不受模型的支持。

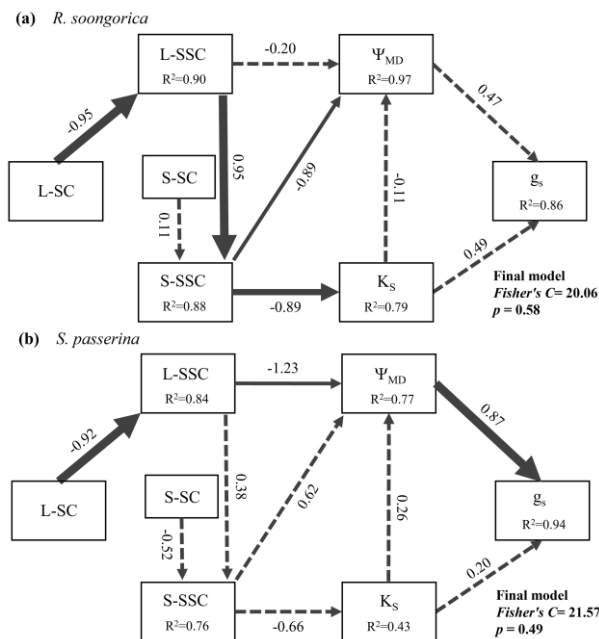


图 6 分段结构方程模型 (pSEM) 的路径结果分别展示了红砂和珍珠性状之间的关系。

Fig. 6 Results of pathways from piecewise structural equation models (pSEM) demonstrating the relationship between the

R.soongorica (a) or *S.passerina* (b) traits, respectively.

实线箭头的厚度对应 p 值, 其中最厚 < 0.001 , 中间 < 0.01 , 最薄 < 0.05 。虚线箭头对应 $p > 0.05$ 。每个箭头上的值表示每个路径的标准化参数系数估计值。最终模型显示了 Fischer's C 值和 p 值以及每条路径的 R^2 。性状缩写见表 1。The weights of the solid arrows correspond to p values where the thickest is < 0.001 , intermediate < 0.01 , and thinnest is < 0.05 . The dotted arrows correspond to $p > 0.05$. Values on each arrow indicate the standardized parameter coefficient estimates for each pathway. The final model shows Fischer's C and p values as well as R^2 for each pathway. Abbreviations of traits are given in Table 1.

3. 讨论

3.1 树木性状对干旱的响应

在本研究中, 在慢速或快速干旱胁迫下, 红砂和珍珠仍可进行光合和气体交换 (图 4a, b), 表明树木仍然存在碳同化。此外, 与充分供水处理相比, 珍珠仅在快速干旱处理下的 L-NSC 显著降低, S-NSC 显著增加 (图 3d, h); 红砂的 L-NSC 也有一致的变化规律, 但 S-NSC 在慢速和快速干旱处理下均显著增加 (图 3d, h), 表明 2 个物种将 NSC 偏向分配给茎, 维持或提高木质部水分运输能力。Rowland et al. (2015) 对热带森林树木死亡的研究发现, 水力失效是热带森林死亡的原因, 而不是碳饥饿。因为树木通过这种补偿作用减少碳饥饿的概率, 但持续的高耗水会增加茎的负担, 可能发生水力失效和死亡 (Birami et al., 2018)。

本研究也发现, 与充分供水处理下的树木相比, 在慢速干旱处理下, 红砂和珍珠的 K_S 和 K_L 无显著变化, 而在快速干旱处理下红砂的 K_S 和 K_L 显著降低, 珍珠的 K_L 也显著降低 (图 1a, b), 表明在快速干旱胁迫下红砂和珍珠的水分运输效率减小。这一结果与之前的结果一致 (Duan et al., 2019; Li et al., 2020; Pangle et al., 2015)。例如, Duan et al. (2019) 对中国亚热带地区优势种 (即, 红枝蒲桃、锥和木荷) 的研究发现, 与低强度的干旱 (即, 慢速干旱) 相比, 树木往往对高强度的干旱 (即, 快速干旱) 反应迅速, 其水分运输效率更小。因为快速干旱加速了木质部导管空穴化程度的增加, 从而大幅度的降低了树木的水分运输 (Choat et al., 2018)。树木为了防止过度蒸腾失水和木质部栓塞, 一方面选择降低气孔导度 (图 4a); 另一方面, 通过提高叶和茎的淀粉水解速率 (图 3c, g), 增加可溶性糖含量以提高细胞渗透调节能力 (图 3a, e), 从而维持水分运输效率 (图 6, Duan et al., 2022)。同时, 叶片可溶性糖的增加使它们具有更小的 Ψ_{PD} 和 Ψ_{MD} (图 1e, f), 这样才能从土壤含水量不断降低的环境中吸取更多的水分 (图 6, Sevanto et al., 2014)。

P_{50} 的大小可以反映树木的栓塞抗性 (Chen et al., 2021; Luo et al., 2022), HSM 可以预测物种的死亡 (Adams et al., 2017; Anderegg et al., 2016; Chen et al., 2021)。在本研究中, 红砂和珍珠的 P_{50} 在慢速或快速干旱处理下显著大于充分供水 (图 1d), 表明干旱降低树木抵抗栓塞化的能力。虽然慢速和快速干旱处理下红砂或珍珠的 P_{50} 无显著差异, 但慢速干旱处理下的 HSM_{50} 显著大于快速干旱处理 (图 1d, g), 表明慢速干旱胁迫下的树木水力安全更高。然而, Li et al. (2019) 对生长在暖湿、暖干和冷湿条件下的锯齿佛塔树的对比研究发现, 树木的 P_{50} 没有差异。因为在一些物种中, 栓塞脆弱性的调整仅发生在其分布范围的非常干燥的边缘 (López et al., 2016; Stojnić et al., 2018)。本研究的树木在 3 个处理下的土壤水分存在明显差异, 这可能是 P_{50} 发生种内变异的原因。

已有研究发现, 低 P_{50} 和高 HSM_{50} 的物种更能抵抗外源胁迫的损伤, 树木的存活时间更长 (Shao et al., 2023; Smith - Martin et al., 2022)。这里, 在快速干旱处理下, 红砂的 P_{50} 显著大于珍珠 (图 1d), HSM_{50} 相反 (图 1g), 说明珍珠比红砂的耐旱性更强。这些观察结果共同验证了假设 1, 即水力失效是红砂和珍珠死亡的原因, 而不是碳饥饿, 且与干旱强度无关。在快速干旱胁迫下, 它们更容易发生水力失效, 且红砂比珍珠脆弱。

3.2 树木的抗旱策略

本研究发现, 资源获取 (P_n)、水分运输效率 (K_S) 和耐旱性 (P_{50} 、 Ψ_{MD} 、L-SSC、S-SSC) 是红砂性

状变异的主轴，充分供水处理下的树木有最大的净光合速率和水分运输效率，快速干旱处理下的树木有最大的抗栓塞能力和渗透调节能力，慢速干旱处理下的树木介于两者之间（图 5a），说明红砂可能采取避旱策略以应对干旱（即，慢速和快速干旱）。这一结果与之前的研究结果一致(Fu et al., 2012; Kondoh et al., 2006; Mota-Gutiérrez et al., 2020)。例如，Mota-Gutiérrez et al. (2020)对墨西哥中部落叶树种的研究发现，树木在旱季可通过落叶来减少对水分的需求。因为在干旱胁迫条件下，树木为了减少蒸腾和代谢消耗，一方面，它降低了气孔导度。另一方面，它开始落叶以减少蒸腾面积，最大限度的防止植物脱水(Choat et al., 2005; Ramírez-Valiente and Cavender-Bares, 2017)。红砂具有一致的叶片习性，即落叶习性。落叶树木的这种机制不仅反映其有较高的避旱性，而且可以保持较高的导水率，其落叶习性也可以防止导管内的高压和由此产生的栓塞(Kondoh et al., 2006)。

耐旱性 (Ψ_{MD} 、L-SSC、S-SSC) 是珍珠性状变异的主轴，3 种水分处理下的个体分布均与耐旱性状相关（图 5b），说明在 2 种干旱胁迫下珍珠均可能采取耐旱策略。这一结果与之前有关常绿物种的研究结果一致(Chen et al., 2021; Zhang et al., 2017)。例如，Chen et al. (2021)对西双版纳热带植物园常绿物种的研究发现，叶片习性决定了植物的抗旱策略，常绿物种表现出耐旱策略。珍珠是肉质化程度高且不落叶的荒漠灌木。Dai et al., (2018)对不落叶的裸子植物的研究发现，植物在不同干旱强度下的反应均相对保守，水势和导水率下降较慢，栓塞化程度也是缓慢增加，植物抵抗栓塞的能力增强。因此，耐旱性可能是珍珠抵抗干旱胁迫的主要性状。鉴于快速干旱对荒漠树木的危害，今后应关注快速干旱下树木的水分变化，以及应对干旱胁迫的策略。

以上结果共同验证了假设 2，即在 2 种干旱胁迫下，红砂均可能采取避旱策略，珍珠采取耐旱策略来抵抗干旱逆境。然而，以树木的茎水力性状评价其抗旱策略存在局限，因为在快速干旱条件下，树木可能会根据水力脆弱性分割来“牺牲”更脆弱的和具有消耗性的器官，如叶子和根，从而支持茎的存活(Creek et al., 2018)。因此，结合叶、茎和根的水力性状来研究树木的抗旱策略，从而更详细的了解树木对不同干旱的响应。

4. 结论

本研究表明，在慢速或快速干旱胁迫下，红砂和珍珠均容易发生水力失效和死亡。在快速干旱胁迫下，2 个物种的水分运输效率和水力安全阈值最小，发生水力失效的风险最高。其中，红砂比珍珠更容易因过度栓塞而死亡。在抵抗干旱胁迫的过程中，红砂采取一种避旱策略，珍珠采取一种耐旱策略。值得注意的是，这项研究是在盆栽幼苗上进行的，因此在将该结果外推到成熟树时应该谨慎，因为幼苗可能比成熟树更容易受到干旱胁迫(Anderegg and Anderegg, 2013; Duan et al., 2022)。尽管如此，在未来干旱更加频繁的气候条件下，本研究提供了红砂和珍珠抗旱潜力的认识，以及荒漠树木在不同干旱强度下发生水力失效或碳饥饿的风险以及反应策略。

参考文献

- Adams, H.D., Zeppel, M.J., Anderegg, W.R., Hartmann, H., Landhäusser, S.M., Tissue, D.T., Huxman, T.E., Hudson, P.J., Franz, T.E., Allen, C.D., 2017. A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nature ecology & evolution* 1(9), 1285-1291.
- Anderegg, W.R., Anderegg, L.D., 2013. Hydraulic and carbohydrate changes in experimental drought-induced mortality of saplings in two conifer species. *Tree Physiology* 33(3), 252-260.

- Anderegg, W.R., Anderegg, L.D., Kerr, K.L., Trugman, A.T., 2019. Widespread drought - induced tree mortality at dry range edges indicates that climate stress exceeds species' compensating mechanisms. *Global change biology* 25(11), 3793-3802.
- Anderegg, W.R., Klein, T., Bartlett, M., Sack, L., Pellegrini, A.F., 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* 113(18), 5024-5029.
- Birami, B., Gattmann, M., Heyer, A. G., Rüdiger Grote, & Ruehr, N. K. (2018). Heat waves alter carbon allocation and increase mortality of Aleppo pine under dry conditions. *Frontiers in Forests and Global Change*, 1(Article 8), 1-17.
- Blackman, C.J., Creek, D., Maier, C., Aspinwall, M.J., Drake, J.E., Pfautsch, S., O'grady, A., Delzon, S., Medlyn, B.E., Tissue, D.T., 2019. Drought response strategies and hydraulic traits contribute to mechanistic understanding of plant dry-down to hydraulic failure. *Tree Physiology* 39(6), 910-924.
- Brodribb, T., Feild, T., 2000. Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. *Plant, Cell & Environment* 23(12), 1381-1388.
- Brodribb, T., Holbrook, N., Edwards, E., Gutiérrez, M., 2003. Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. *Plant, Cell & Environment* 26(3), 443-450.
- Brodribb, T.J., McAdam, S.A.M., Jordan, G.J., Martins, S.C.V., 2014. Conifer species adapt to low-rainfall climates by following one of two divergent pathways. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111(40), 14489-14493.
- Brodribb, T.J., Powers, J., Cochard, H., Choat, B., 2020. Hanging by a thread? Forests and drought. *Science* 368(6488), 261-266.
- Chaves, M.M., Maroco, J.P., Pereira, J.S., 2003. Understanding plant responses to drought—from genes to the whole plant. *Functional plant biology* 30(3), 239-264.
- Chen, Y.J., Choat, B., Sterck, F., Maenpuen, P., Katabuchi, M., Zhang, S.B., Tomlinson, K.W., Oliveira, R.S., Zhang, Y.J., Shen, J.X., 2021. Hydraulic prediction of drought - induced plant dieback and top - kill depends on leaf habit and growth form. *Ecology letters* 24(11), 2350-2363.
- Choat, B., Ball, M.C., Luly, J.G., Holtum, J.A., 2005. Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. *Trees* 19(3), 305-311.
- Choat, B., Brodribb, T.J., Brodersen, C.R., Duursma, R.A., López, R., Medlyn, B.E., 2018. Triggers of tree mortality under drought. *Nature* 558(7711), 531-539.
- Christoffersen, B.O., Gloor, M., Fauset, S., Fyllas, N.M., Galbraith, D.R., Baker, T.R., Kruijt, B., Rowland, L., Fisher, R.A., Binks, O.J., 2016. Linking hydraulic traits to tropical forest function in a size-structured and trait-driven model (TFS v. 1-Hydro). *Geoscientific Model Development* 9(11), 4227-4255.
- Creek, D., Blackman, C.J., Brodribb, T.J., Choat, B., Tissue, D.T., 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(12), 2869-2881.
- Dai, Y., Wang, L., Wan, X., 2018. Relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality caused by drought. *AoB Plants* 10(1), plx069.
- Duan, H., Li, Y., Xu, Y., Zhou, S., Liu, J., Tissue, D.T., Liu, J., 2019. Contrasting drought sensitivity and post-drought resilience among three co-occurring tree species in subtropical China. *Agricultural and Forest Meteorology* 272, 55-68.
- Duan, H., Resco de Dios, V., Wang, D., Zhao, N., Huang, G., Liu, W., Wu, J., Zhou, S., Choat, B., Tissue, D.T., 2022. Testing the limits of plant drought stress and subsequent recovery in four provenances of a widely distributed subtropical tree species. *Plant, Cell & Environment* 45(4), 1187-1203.
- Fu, P.-L., Jiang, Y.-J., Wang, A.-Y., Brodribb, T.J., Zhang, J.-L., Zhu, S.-D., Cao, K.-F., 2012. Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. *Annals of Botany* 110(1), 189-199.
- González-Rebeles, G., Terrazas, T., Méndez-Alonzo, R., Paz, H., Brodribb, T.J., Tinoco-Ojanguren, C., 2021. Leaf water relations reflect canopy phenology rather than leaf life span in Sonoran Desert trees. *Tree Physiology* 41(9), 1627-1640.
- Hochberg, U., Windt, C.W., Ponomarenko, A., Zhang, Y.-J., Gersony, J., Rockwell, F.E., Holbrook, N.M., 2017. Stomatal closure, basal leaf embolism, and shedding protect the hydraulic integrity of grape stems. *Plant Physiology* 174(2), 764-775.

- Johnson, D.M., Domec, J.C., Carter Berry, Z., Schwantes, A.M., McCulloh, K.A., Woodruff, D.R., Wayne Polley, H., Wortemann, R., Swenson, J.J., Scott Mackay, D., 2018. Co - occurring woody species have diverse hydraulic strategies and mortality rates during an extreme drought. *Plant, Cell & Environment* 41(3), 576-588.
- Kondoh, S., Yahata, H., Nakashizuka, T., Kondoh, M., 2006. Interspecific variation in vessel size, growth and drought tolerance of broad-leaved trees in semi-arid regions of Kenya. *Tree physiology* 26(7), 899-904.
- Li, M.-Y., Fang, L.-D., Duan, C.-Y., Cao, Y., Yin, H., Ning, Q.-R., Hao, G.-Y., 2020. Greater risk of hydraulic failure due to increased drought threatens pine plantations in Horqin Sandy Land of northern China. *Forest Ecology and Management* 461, 117980.
- Li, X., Blackman, C.J., Choat, B., Rymer, P.D., Medlyn, B.E., Tissue, D.T., 2019. Drought tolerance traits do not vary across sites differing in water availability in *Banksia serrata* (Proteaceae). *Functional Plant Biology* 46(7), 624-633.
- López, R., Cano, F.J., Choat, B., Cochard, H., Gil, L., 2016. Plasticity in vulnerability to cavitation of *Pinus canariensis* occurs only at the driest end of an aridity gradient. *Frontiers in Plant Science* 7, 769.
- Luo, D., Wang, C., Jin, Y., Li, Z., Wang, Z., 2022. Different hydraulic strategies under drought stress between *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii* seedlings. *Journal of Forestry Research* 34, 99-111.
- Mota-Gutiérrez, D., Arreola-González, G., Aguilar-Romero, R., Paz, H., Cavender-Bares, J., Oyama, K., Gonzalez-Rodriguez, A., Pineda-García, F., 2020. Seasonal variation in native hydraulic conductivity between two deciduous oak species. *Journal of Plant Ecology* 13(1), 78-86.
- Ogasa, M., Miki, N.H., Murakami, Y., Yoshikawa, K., 2013. Recovery performance in xylem hydraulic conductivity is correlated with cavitation resistance for temperate deciduous tree species. *Tree physiology* 33(4), 335-344.
- Oliveira, R.S., Eller, C.B., Barros, F.d.V., Hirota, M., Brum, M., Bittencourt, P., 2021. Linking plant hydraulics and the fast-slow continuum to understand resilience to drought in tropical ecosystems. *New Phytologist* 230(3), 904-923.
- Osaki, M., Shinano, T., Tadano, T., 1991. Redistribution of carbon and nitrogen compounds from the shoot to the harvesting organs during maturation in field crops. *Soil Science and Plant Nutrition* 37(1), 117-128.
- Pammenter, N.v., Van der Willigen, C., 1998. A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree physiology* 18(8-9), 589-593.
- Pangle, R.E., Limousin, J.M., Plaut, J.A., Yopez, E.A., Hudson, P.J., Boutz, A.L., Gehres, N., Pockman, W.T., McDowell, N.G., 2015. Prolonged experimental drought reduces plant hydraulic conductance and transpiration and increases mortality in a piñon-juniper woodland. *Ecology and evolution* 5(8), 1618-1638.
- Ramírez-Valiente, J.A., Cavender-Bares, J., 2017. Evolutionary trade-offs between drought resistance mechanisms across a precipitation gradient in a seasonally dry tropical oak (*Quercus oleoides*). *Tree physiology* 37(7), 889-901.
- Reichstein, M., Bahn, M., Ciais, P., Frank, D., Mahecha, M.D., Seneviratne, S.I., Zscheischler, J., Beer, C., Buchmann, N., Frank, D.C., 2013. Climate extremes and the carbon cycle. *Nature* 500(7462), 287-295.
- Rowland, L., da Costa, A.C., Galbraith, D.R., Oliveira, R.S., Binks, O.J., Oliveira, A.A., Pullen, A., Doughty, C.E., Metcalfe, D., Vasconcelos, S.S., 2015. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. *Nature* 528(7580), 119-122.
- Sala, A., Piper, F., Hoch, G., 2010. Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. *The New Phytologist* 186(2), 274-281.
- Salleo, S., Trifilò, P., Esposito, S., Nardini, A., Gullo, M.A.L., 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(9), 815-825.
- Secchi, F., Pagliarani, C., Cavalletto, S., Petruzzellis, F., Tonel, G., Savi, T., Tromba, G., Obertino, M.M., Lovisolo, C., Nardini, A., 2021. Chemical inhibition of xylem cellular activity impedes the removal of drought - induced embolisms in poplar stems—new insights from micro - CT analysis. *New Phytologist* 229(2), 820-830.
- Sevanto, S., McDowell, N.G., Dickman, L.T., Pangle, R., Pockman, W.T., 2014. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant, cell & environment* 37(1), 153-161.
- Shao, J., Zhou, X., Zhang, P., Zhai, D., Yuan, T., Li, Z., He, Y., McDowell, N.G., 2023. Embolism resistance explains mortality and recovery of five subtropical evergreen broadleaf trees to persistent drought. *Ecology* 104(2), e3877.

- Smith - Martin, C.M., Muscarella, R., Ankori - Karlinsky, R., Delzon, S., Farrar, S.L., Salva - Sauri, M., Thompson, J., Zimmerman, J.K., Uriarte, M., 2022. Hurricanes increase tropical forest vulnerability to drought. *New Phytologist* 235(3), 1005-1017.
- Sperry, J., Donnelly, J., Tyree, M., 1988. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell & Environment* 11(1), 35-40.
- Stojnić, S., Suchocka, M., Benito-Garzón, M., Torres-Ruiz, J., Cochard, H., Bolte, A., Coccozza, C., Cvjetković, B., De Luis, M., Martínez-Vilalta, J., 2018. Variation in xylem vulnerability to embolism in European beech from geographically marginal populations. *Tree Physiology* 38(2), 173-185.
- Su, P., Yan, Q., Xie, T., Zhou, Z., Gao, S., 2012. Associated growth of C3 and C4 desert plants helps the C3 species at the cost of the C4 species. *Acta Physiologiae Plantarum* 34(6), 2057-2068.
- Tomasella, M., Nardini, A., Hesse, B.D., Machlet, A., Matyssek, R., Häberle, K.-H., 2019. Close to the edge: effects of repeated severe drought on stem hydraulics and non-structural carbohydrates in European beech saplings. *Tree Physiology* 39(5), 717-728.
- Tyree, M.T., Sperry, J.S., 1988. Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? Answers from a model. *Plant physiology* 88(3), 574-580.
- Urli, M., Porté, A.J., Cochard, H., Guengant, Y., Burlett, R., Delzon, S., 2013. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree physiology* 33(7), 672-683.
- Vargas G, G., Brodribb, T.J., Dupuy, J.M., González - M, R., Hulshof, C.M., Medvigy, D., Allerton, T.A., Pizano, C., Salgado - Negret, B., Schwartz, N.B., 2021. Beyond leaf habit: generalities in plant function across 97 tropical dry forest tree species. *New Phytologist* 232(1), 148-161.
- Wyse, S.V., Macinnis-Ng, C.M., Burns, B.R., Clearwater, M.J., Schwendenmann, L., 2013. Species assemblage patterns around a dominant emergent tree are associated with drought resistance. *Tree Physiology* 33(12), 1269-1283.
- Zhang, S.-B., Zhang, J.-L., Cao, K.-F., 2017. Divergent hydraulic safety strategies in three co-occurring Anacardiaceae tree species in a Chinese savanna. *Frontiers in Plant Science* 7, 2075.
- Zhang, Z., Shan, L., Li, Y., Wang, Y., 2020. Belowground interactions differ between sympatric desert shrubs under water stress. *Ecology and Evolution* 10(3), 1444-1453.
- Zwieniecki, M.A., Holbrook, N.M., 2009. Confronting Maxwell's demon: biophysics of xylem embolism repair. *Trends in plant science* 14(10), 530-534.