

PSY1型叶片水势计在植物叶水势测定中的研究综述

项巾娉

浙江师范大学生命科学学院, 浙江 金华

收稿日期: 2025年4月29日; 录用日期: 2025年5月12日; 发布日期: 2025年5月20日

摘要

叶片对外界环境的响应十分敏感, 叶水势可用来反映植物水分状态, 量化植物受水分胁迫的程度。压力室法是目前应用最为广泛的叶片水势测定方法, 但随着植物水力学研究深入, 其耗时, 不易携带, 破坏性采样且无法长时间连续测量等缺点日益突显。为此, 我们阐述了一种用于评估叶水势的新技术—PSY1型叶片水势计, 相比于传统方法, 该方法具有对植物损伤小, 设备简单, 易操作, 可实现长时间自动测量等优势, 这些特点使得PSY1型叶片水势计在植物水力学研究中有着广阔的应用前景。本文重点介绍PSY1型叶片水势计测定植物叶水势的操作规范, 以确保数据的准确性和可靠性。

关键词

PSY1型叶片水势计, 叶片水势, 植物水分运输

Review of PSY1 Leaf Water Potential Meter in the Determination of Plant Leaf Water Potential

Jinsuo Xiang

College of Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua Zhejiang

Received: Apr. 29th, 2025; accepted: May 12th, 2025; published: May 20th, 2025

Abstract

Leaves are very sensitive to the response of the external environment. Leaf water potential can be used to reflect the water status of plants and quantify the degree of water stress in plants. The pressure chamber method is currently the most widely used method for measuring leaf water potential.

文章引用: 项巾娉. PSY1 型叶片水势计在植物叶水势测定中的研究综述[J]. 微生物前沿, 2025, 14(2): 53-58.
DOI: 10.12677/amb.2025.142007

However, with the deepening of plant hydraulics research, its shortcomings such as time-consuming, difficult to carry, destructive sampling, and inability to continuously measure for a long time have become increasingly prominent. To this end, we described a new technology for evaluating leaf water potential—PSY1 leaf water potential meter. Compared with traditional methods, this method has the advantages of less damage to plants, simple equipment, easy operation, and long-term automatic measurement. These characteristics make PSY1 leaf water potential meter have broad application prospects in plant hydraulics research. This paper focuses on the operation specification of PSY1 leaf water potential meter to determine the leaf water potential of plants, so as to ensure the accuracy and reliability of the data.

Keywords

PSY1 Leaf Water Potential Meter, Leaf Water Potential, Water Transport in Plants

Copyright © 2025 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. 植物的水分运输

在植物的生长进程中，水分运输系统的效率起着决定性作用，它直接关联着植物从土壤摄取水分，并向叶片输送的能力。叶片作为水分运输和气体交换的关键枢纽，承担着 30~80% 的水分运输阻力[1]。然而，当植物受到干旱胁迫时，随着土壤水势不断降低和饱和水汽压差不断升高所引发的叶片水势降低，叶片导水率也会出现不断降低的趋势，随着干旱程度的不断加深，会引发植物叶片木质部导管发生栓塞，从而引发叶片萎蔫脱落，乃至植物死亡[2]-[4]。

干旱期间有关植物死亡机制的假说主要包括水力失调和碳饥饿[5]-[8]。水力失调是指干旱发生时水分运输系统中发生气穴化，降低植物向叶片供应水分进行光合气体交换的能力，最终导致植物脱水死亡[5]。根据内聚力-张力理论，植物通过木质部将水分从根部输送至叶片，运输的水处于负压状态时，会发生由液态水到蒸汽的相变[5][9]。蒸腾过程中木质部负压超过纹孔所能承受的临界阈值时，会引发栓塞，阻碍导管中的水分运输[10]。植物形成较强的木质部栓塞抗性是防止水力失调的重要策略。木质部栓塞抗性在物种间差异很大，是由木质部结构的差异决定的[11]。虽然木质部在生长发育过程中能够适应环境的变化，但由于木质部导管在成熟时已经死亡，因此其抗栓塞能力不会发生驯化。因此，木质部栓塞抗性衡量木本植物耐旱极限的一个非常重要的性状[12]。树木应对干旱的另一个重要水力策略是碳饥饿。碳饥饿是指干旱诱导气孔关闭使光合作用下降，而呼吸作用持续消耗有机物导致的有机物供应不足[5][6]。光合作用消耗的 CO_2 和蒸腾作用损失的水分都需要通过叶片表面的气孔，通过关闭气孔减少蒸腾作用使得碳收益降低。因此木质部栓塞抗性和气孔调节与水力失调和碳饥饿密切相关[5][7][8][13]。

在干旱条件下植物存在一个水势极限，超过这个极限时，气孔必须关闭[14]。导致气孔关闭的水势和木质部栓塞形成开始时的水势对于少数物种是相等的，并且这两个性状之间的差值(即安全边际)随着栓塞抵抗力的增加而不断增加[14]。

2. 植物水势的生态意义与测量技术演进

2.1. 植物水势的生态意义

植物在应对干旱胁迫时会通过水势的调节来影响生理活动的调节。当水势降低引起叶片水分传导

速率降低时, 叶片会出现明显的收缩, 包括叶片卷缩[15]。因此叶片收缩在轻度脱水期间的水力下降中起作用, 对细胞和叶片的干旱适应有潜在影响, 影响植物的生态分布。叶片萎蔫时的水势称为膨压丧失点(Ψ_{TLP}), 是植物对水分胁迫响应的主要生理决定因子。Bartlett 等人[16]对来自 72 个研究的 317 个物种的 meta 分析表明, Ψ_{TLP} 与生物群落内和生物群落间的水分可利用性有很强的相关性, 表明 Ψ_{TLP} 具有预测干旱响应的能力, Ψ_{TLP} 更负表示该物种能在水势更负时失去膨压, 能够维持较长时间的水分传导速率和气孔导度, 以及在更加干旱的环境下生长。并且受到水分胁迫时, 植物可以通过积累溶质(即渗透调节)来改变 Ψ_{TLP} [17]。饱和膨压渗透势(Ψ_0)是指植物叶片含水量达到饱和时, 由于细胞溶质浓度引起的渗透势, 反映水分吸收和调节能力。研究表明 Ψ_0 是 Ψ_{TLP} 的主要驱动因素。而弹性膜量(ϵ_{mean})与耐旱性方面没有直接作用, 但是可以维持 Ψ_{TLP} 的相对含水量(RWC_{TLP}), 防止细胞脱水, 并额外保护营养、机械和食草胁迫的作用。叶片水容是除失水(通过气孔进行蒸腾作用)和水分进入叶片(以水分传导速率量化)外, 决定叶片整体水势的关键特征。类比电路, 水容表现为一个电容器, 即一个可以充放电的存储室, 作为防止功率波动的缓冲器[18]。Sack 等人[19]报道了叶片水容与水分传导速率的相关性, 在水分充足的条件下, 不同物种叶片水分传导速率与叶片水容之间的正相关关系。

2.2. 植物水势测量技术演进

水的化学势反映了水在给定状态下的自由能。植物细胞的水势通常为负值。水势对于植物生长至关重要, 它直接影响着植物的水分吸收、养分运输和细胞结构稳定性, 调节着诸如光合作用、呼吸作用以及开花结果等关键生理过程。这些因素共同影响着植物的生长发育、抗逆性和产量表现, 显示出水势在植物生命活动中的重要地位。传统上, 通常使用压力室测量植物水势, 该方法具有高准确性和实时性强的优点, 但在使用时需要熟练的技术操作并进行破坏性采样, 费时费力, 且由于体积大且重量较重, 不便于在野外携带和操作[20]。相比之下, PSY1 型叶片水势计(PSY1 Psychrometer)作为一种连续的、非破坏性的原位测水势设备, 专门用于测量植物的水势或评估其水分胁迫状态[21]。它通过精确测量干球和湿球温度的差异, 利用温度梯度和水蒸气扩散原理, 来连续(每 10 分钟)测量植物水势, 为研究和评估植物水分状态提供了一种准确且可重复的方法, 具有显著的操作便利性和适用性。PSY1 型叶片水势计的时间序列数据可以与其他数据(如 SFM1x 和 SFM1 液流计)结合使用, 用于持续测量土壤-植物-大气连续体, 从而更好地理解和分析生态系统中水分的动态变化, 以及控制多种植物功能的水势梯度[22]。陆生植物面临着失水和脱水的风险。植物必须利用它们的根系吸水并在植物体内运输以确保植物不受脱水的威胁, 因此, 监测植物的水分状态对了解植物的生理过程至关重要。

3. PSY1 型叶片水势计的热力学原理与方法

3.1. PSY1 型叶片水势计的热力学原理

干湿计头由两个焊接的铬-康铜热电偶组成, 它们串联在镀铬黄铜腔内。在测量过程中, 一个热电偶接触到植物组织, 用于测量样品表面的温度, 而另一个则测量腔室内的空气温度。测定时, 帕尔贴冷却电流被施加到腔室, 导致水蒸气在热电偶表面凝结, 随后水蒸气逐渐蒸发回腔室中[23]。由于植物组织与其周围环境存在不同的水蒸气压力, 水分子会通过扩散从高浓度向低浓度移动, 导致周围环境中水蒸气含量的变化。当植物组织与周围环境的水蒸气扩散达到平衡时, 测量 PSY1 型叶片水势计中湿球温度的降低量, 就可以推断出植物的水势[24]。综上所述, PSY1 型叶片水势计通过精确测量干球和湿球温度的差异, 利用温度梯度和水蒸气扩散原理来确定植物水势, 为研究和评估植物水分状态提供了一种准确且可重复的方法。

3.2. PSY1 型叶片水势计的测定叶片水势的方法

使用 PSY1 型叶片水势计测定叶片水势前, 需要用 600 目砂纸轻轻打磨叶片表面, 用蒸馏水轻轻洗去表面碎屑, 晾干, 将木质部导管暴露在热电偶腔中, PSY1 型叶片水势计(除热电偶腔以外)用封口膜包裹, 以最大程度增加叶片与 PSY1 型叶片水势计的接触面积, PSY1 型叶片水势计与叶片之间使用真空密封胶, 并且在叶片脱水过程中, 定期拧紧, 保证腔室的密封性, 在叶片组织周围覆盖泡沫胶, 以保护木质部组织结构[25]。当水势较高时(0~2 MPa), PSY1 型叶片水势计的测量结果可能不准确, 因此, 开始干燥时, 用压力室测定临近叶片的水势, 以检查 PSY1 型叶片水势计的正确安装[25]。干旱过程中, 每隔 2~60 min 测量一次植物水势, 同时使用 PSY1 型叶片水势计每隔 10 min 自动监测一次植物水势, PSY1 型叶片水势计的水势通过压力室与之校正[26][27]。PSY1 型叶片水势计设置为每 10 min 测定一次叶片水势, 冷却时间 5 s, 等待时间 10 s, 随干燥过程, 延长冷却时间[28]。

4. PSY1 型叶片水势计的应用前景

4.1. PSY1 型叶片水势计在光学可视化法中的应用

在干旱诱导的脱水过程中, 水分传导速率下降, 会导致气孔关闭并最终导致叶片死亡。叶片的水分传导速率在饱和膨压和膨压丧失点之间下降较快, 当受到严重的水分胁迫时, 水分传导速率会迅速下降[29]。因为水分首先通过叶脉木质部运动, 然后通过维管束鞘细胞离开木质部, 并流经叶肉, 然后通过气孔扩散到叶片之外。因此, 在干旱过程中, 水分传导速率的下降是由叶脉木质部导水率(Hydraulic Conductivity of Xylem, K_x)和木质部外导水率(Hydraulic Conductivity of Outside-Xylem, K_{ox})共同驱动的, 其中木质部外的水分传导途径包括通过维管薄壁组织、维管束鞘和其余叶肉组织的途径[30]。以前的研究倾向于将水分传导速率的降低归因于叶脉木质部的栓塞, 而 X 射线显微计算机断层扫描(X-Ray Micro-Computed Tomography)显示在轻度至中度土壤和大气干旱下, 木质部外部水力脆弱性可以保护木质部免受张力的影响, 这些张力会诱发栓塞和水分运输中断, 因此确定木质部外部组织是干旱期间控制植物水分运输的重要基础[30]。目前有一种简单的新的光学可视化(Optical Vulnerability, OV)技术[26], 可用于记录水分胁迫叶片叶脉中首次栓塞形成的时间[26]。这种方法可以将干旱胁迫下叶片水分运输系统的失效与叶片木质部栓塞的形成联系起来, 揭示了极端水分胁迫下气孔关闭后栓塞的发生[26][31]。研究表明在干燥过程中栓塞形成的动态与水分传导速率的下降之间有很强的一致性。

可以使用 PSY1 型叶片水势计测定光学可视化法中的叶片实时水势。每次采集完叶片, 立即用胶水将茎上留下的切口密封, 防止空气进入。PSY1 型叶片水势计应安装在靠近扫描叶片的位置(10~20 cm), 每隔 10 min 自动监测一次叶片水势, 持续 3 天, 直至叶片完全脱水(指栓塞现象停止 12 h)。由于栓塞现象是在气孔关闭($G_s < 5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)后开始的, 因此认为扫描叶片时温度的略微升高不足以在植物体内产生水势梯度[27]。由于植物是在弱光环境下扫描, 叶片蒸腾作用很弱, 预实验表明枝条各个部位水势基本保持一致, 所以用压力室定期测量 2~3 片枝条上部、中部和下部的叶片水势以确保同质性, 与 PSY1 型叶片水势计测得的水势差在 ± 0.5 MPa 以内, 表明整株植物的水势是平衡的[32]。记录叶片水势和每次采样的时间。最后采用最佳对数模型对时间和水势关系进行拟合[33]。

4.2. PSY1 型叶片水势计在水势日动态测定中的应用

植物叶片水势的日动态变化是反映植物水分运输与胁迫响应的核心指标, 其昼夜波动直接关联气孔行为、光合效率及碳-水交换过程。传统压力室法因破坏性采样与离散测量的局限, 难以捕捉水势的连续动态, 而 PSY1 型干湿球计(Psychrometer)凭借非破坏性原位监测与高时间分辨率(可至 10 分钟/次), 正成为解析水势日动态的革新工具。

5. 总结与展望

5.1. 总结

PSY1 型叶片水势计基于蒸气压差原理,通过干湿球温度梯度计算水势值,其技术优势体现在三方面:

1、非破坏性与连续性:无需离体采样,可原位连续监测叶片水势,有效避免传统方法因切断枝条引发的木质部栓塞误差。

2、高时间分辨率与多参数整合:PSY1 型叶片水势计与液流计、气象站的协同使用,可构建土壤-植物-大气连续体(SPAC)的水势梯度模型。

3、标准化操作与误差控制:通过三点校准(0、-2.5、-5.0 MPa NaCl 溶液)与红外热成像检漏技术,PSY1 型叶片水势计将测量误差控制在 ± 0.03 MPa 以内,显著提升了数据的可靠性。

5.2. 展望

尽管 PSY1 型叶片水势计已展现出显著优势,其广泛应用仍需突破以下技术瓶颈并拓展应用场景:

1、微型化与智能化升级:当前 PSY1 型叶片水势计探头直径(约 3 mm)仍限制其在微区水势(如单细胞或根系-土壤界面)中的应用。

2、多学科交叉融合:PSY1 型叶片水势计与光学可视化技术(OV)的整合已初步揭示木质部栓塞形成与水势下降的同步性,未来可进一步结合 X 射线断层扫描与同位素示踪技术,解析水分运输的时空异质性。

3、标准化与全球化监测网络:当前 PSY1 型叶片水势计校准流程的差异导致跨研究数据可比性不足。国际植物表型组学协会(IPPN)正推动建立统一校准协议,并构建全球水势数据库。

4、环境适应性与耐久性提升:针对极端环境(如高温、高湿)下的传感器漂移与密封失效问题,开发耐候性材料(如石墨烯涂层热电偶)和自供电系统(集成柔性太阳能电池)是未来重点。

参考文献

- [1] Scoffoni, C. and Sack, L. (2017) The Causes and Consequences of Leaf Hydraulic Decline with Dehydration. *Journal of Experimental Botany*, **68**, 4479-4496. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx252>
- [2] Brodribb, T.J., Holbrook, N.M., Zwieniecki, M.A. and Palma, B. (2004) Leaf Hydraulic Capacity in Ferns, Conifers and Angiosperms: Impacts on Photosynthetic Maxima. *New Phytologist*, **165**, 839-846. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01259.x>
- [3] Sack, L. and Frole, K. (2006) Leaf Structural Diversity Is Related to Hydraulic Capacity in Tropical Rain Forest Trees. *Ecology*, **87**, 483-491. <https://doi.org/10.1890/05-0710>
- [4] Hao, G., Hoffmann, W.A., Scholz, F.G., Bucci, S.J., Meinzer, F.C., Franco, A.C., *et al.* (2007) Stem and Leaf Hydraulics of Congeneric Tree Species from Adjacent Tropical Savanna and Forest Ecosystems. *Oecologia*, **155**, 405-415. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0918-5>
- [5] McDowell, N., Pockman, W.T., Allen, C.D., Breshears, D.D., Cobb, N., Kolb, T., *et al.* (2008) Mechanisms of Plant Survival and Mortality during Drought: Why Do Some Plants Survive While Others Succumb to Drought? *New Phytologist*, **178**, 719-739. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x>
- [6] McDowell, N.G. (2011) Mechanisms Linking Drought, Hydraulics, Carbon Metabolism, and Vegetation Mortality. *Plant Physiology*, **155**, 1051-1059. <https://doi.org/10.1104/pp.110.170704>
- [7] Choat, B., Brodribb, T.J., Brodersen, C.R., Duursma, R.A., López, R. and Medlyn, B.E. (2018) Triggers of Tree Mortality under Drought. *Nature*, **558**, 531-539. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0240-x>
- [8] Brodribb, T.J., Powers, J., Cochard, H. and Choat, B. (2020) Hanging by a Thread? Forests and Drought. *Science*, **368**, 261-266. <https://doi.org/10.1126/science.aat7631>
- [9] Trugman, A.T., Anderegg, L.D.L., Anderegg, W.R.L., Das, A.J. and Stephenson, N.L. (2021) Why Is Tree Drought Mortality So Hard to Predict? *Trends in Ecology & Evolution*, **36**, 520-532. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.02.001>
- [10] Tyree, M. and Zimmermann, M. (2002) Xylem Structure and the Ascent of Sap. Springer.
- [11] Delzon, S., Douthe, C., Sala, A. and Cochard, H. (2010) Mechanism of Water-Stress Induced Cavitation in Conifers:

- Bordered Pit Structure and Function Support the Hypothesis of Seal Capillary-Seeding. *Plant, Cell & Environment*, **33**, 2101-2111. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02208.x>
- [12] Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T.J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., *et al.* (2012) Global Convergence in the Vulnerability of Forests to Drought. *Nature*, **491**, 752-755. <https://doi.org/10.1038/nature11688>
- [13] Blackman, C.J., Li, X., Choat, B., Rymer, P.D., de Kauwe, M.G., Duursma, R.A., *et al.* (2019) Desiccation Time during Drought Is Highly Predictable across Species of *Eucalyptus* from Contrasting Climates. *New Phytologist*, **224**, 632-643. <https://doi.org/10.1111/nph.16042>
- [14] Martin-StPaul, N., Delzon, S. and Cochard, H. (2017) Plant Resistance to Drought Depends on Timely Stomatal Closure. *Ecology Letters*, **20**, 1437-1447. <https://doi.org/10.1111/ele.12851>
- [15] Scoffoni, C., Vuong, C., Diep, S., Cochard, H. and Sack, L. (2013) Leaf Shrinkage with Dehydration: Coordination with Hydraulic Vulnerability and Drought Tolerance. *Plant Physiology*, **164**, 1772-1788. <https://doi.org/10.1104/pp.113.221424>
- [16] Bartlett, M.K., Scoffoni, C. and Sack, L. (2012) The Determinants of Leaf Turgor Loss Point and Prediction of Drought Tolerance of Species and Biomes: A Global Meta-Analysis. *Ecology Letters*, **15**, 393-405. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01751.x>
- [17] Bartlett, M.K., Zhang, Y., Kreidler, N., Sun, S., Ardy, R., Cao, K., *et al.* (2014) Global Analysis of Plasticity in Turgor Loss Point, a Key Drought Tolerance Trait. *Ecology Letters*, **17**, 1580-1590. <https://doi.org/10.1111/ele.12374>
- [18] Tyree, M.T. and Ewers, F.W. (1991) The Hydraulic Architecture of Trees and Other Woody Plants. *New Phytologist*, **119**, 345-360. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1991.tb00035.x>
- [19] Sack, L., Cowan, P.D., Jaikumar, N. and Holbrook, N.M. (2003) The 'Hydrology' of Leaves: Co-Ordination of Structure and Function in Temperate Woody Species. *Plant, Cell & Environment*, **26**, 1343-1356. <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2003.01058.x>
- [20] 柏新富, 卜庆梅, 谭永芹, 等. 植物4种水势测定方法的比较及可靠性分析[J]. 林业科学, 2012, 48(12): 128-133.
- [21] 付爱红, 陈亚宁, 李卫红, 等. 干旱、盐胁迫下的植物水势研究与进展[J]. 中国沙漠, 2005(5): 744-749.
- [22] 刘欣. 植物水势研究与应用综述[J]. 吉林林业科技, 2015, 44(4): 35-37.
- [23] 林军. 干湿球湿度计测量原理与影响因素研究[J]. 中国计量, 2008(10): 80-81.
- [24] Turner, N.C., 李凌浩, 张岁岐. 植物水分状况的测定技术[J]. 麦类作物学报, 1989(5): 23-26.
- [25] Corso, D., Delzon, S., Lamarque, L.J., Cochard, H., Torres-Ruiz, J.M., King, A., *et al.* (2020) Neither Xylem Collapse, Cavitation, or Changing Leaf Conductance Drive Stomatal Closure in Wheat. *Plant, Cell & Environment*, **43**, 854-865. <https://doi.org/10.1111/pce.13722>
- [26] Bourbia, I. and Brodribb, T.J. (2023) A New Technique for Monitoring Plant Transpiration under Field Conditions Using Leaf Optical Dendrometry. *Agricultural and Forest Meteorology*, **331**, Article 109328. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2023.109328>
- [27] Johnson, K.M., Jordan, G.J. and Brodribb, T.J. (2018) Wheat Leaves Embolized by Water Stress Do Not Recover Function Upon Rewatering. *Plant, Cell & Environment*, **41**, 2704-2714. <https://doi.org/10.1111/pce.13397>
- [28] Harrison Day, B.L. and Brodribb, T.J. (2023) Resistant Xylem from Roots to Peduncles Sustains Reproductive Water Supply after Drought-Induced Cavitation of Wheat Leaves. *Annals of Botany*, **131**, 839-850. <https://doi.org/10.1093/aob/mcad048>
- [29] Scoffoni, C., Albuquerque, C., Brodersen, C.R., Townes, S.V., John, G.P., Cochard, H., *et al.* (2016) Leaf Vein Xylem Conduit Diameter Influences Susceptibility to Embolism and Hydraulic Decline. *New Phytologist*, **213**, 1076-1092. <https://doi.org/10.1111/nph.14256>
- [30] Scoffoni, C., Albuquerque, C., Brodersen, C.R., Townes, S.V., John, G.P., Bartlett, M.K., *et al.* (2017) Outside-Xylem Vulnerability, Not Xylem Embolism, Controls Leaf Hydraulic Decline during Dehydration. *Plant Physiology*, **173**, 1197-1210. <https://doi.org/10.1104/pp.16.01643>
- [31] Brodribb, T.J., Skelton, R.P., McAdam, S.A.M., Bienaimé, D., Lucani, C.J. and Marmottant, P. (2016) Visual Quantification of Embolism Reveals Leaf Vulnerability to Hydraulic Failure. *New Phytologist*, **209**, 1403-1409. <https://doi.org/10.1111/nph.13846>
- [32] Creek, D., Lamarque, L.J., Torres-Ruiz, J.M., Parise, C., Burlett, R., Tissue, D.T., *et al.* (2019) 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. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz474>
- [33] Hochberg, U., Windt, C.W., Ponomarenko, A., Zhang, Y., Gersony, J., Rockwell, F.E., *et al.* (2017) Stomatal Closure, Basal Leaf Embolism, and Shedding Protect the Hydraulic Integrity of Grape Stems. *Plant Physiology*, **174**, 764-775. <https://doi.org/10.1104/pp.16.01816>