

叶片吸收水分的研究进展

潘志立^{1,2,3}, 郭雯^{1,3}, 王婷¹, 李永萍², 杨石建^{1,3,*}

¹云南大学生态与环境学院, 昆明650500

²云南大学资源植物研究院, 昆明650504

³云南省植物繁殖适应与进化生态学重点实验室, 昆明650500

*通信作者(shijian.yang@ynu.edu.cn)

摘要: 叶片吸收水分(foliar water uptake, FWU)是植物通过叶片“逆蒸腾作用”吸收和利用空气水分的现象。近年来, FWU一直是植物生理生态学领域的研究热点, 几乎所有生态系统中的植物都存在FWU生理过程。FWU对植物个体、群落和生态系统的水分及碳平衡起到了不可忽视的作用, 尤其是在全球气候变暖导致干旱加剧的背景下, FWU备受关注。为此, 本文总结了国内外研究具有FWU现象的各科物种数量、FWU过程和影响因素: (1)降雨和云雾导致空气相对湿度上升或土壤水势降低等外界环境因素; (2)叶片表面结构对水分的渗透影响; (3)叶片内部结构和物质通过改变叶片吸水速率和通量进而影响FWU。同时, 本文归纳了FWU的生理生态学意义: FWU可通过提高植物叶片水势, 增加气孔导度和光合速率等, 促进植物的生存和生长发育。此外, 在极端情况下, 叶片吸收的水分还可以通过植物的维管系统进入到根系及根周的土壤中, 具有改善土壤水分平衡和保持水土等作用。

关键词: 叶片吸收水分; 水分平衡; 气孔; 角质层; 毛状体; 生理生态学意义

Research progress on foliar water uptake

PAN Zhili^{1,2,3}, GUO Wen^{1,3}, WANG Ting¹, LI Yongping², YANG Shijian^{1,3,*}

¹College of Ecology & Environmental Science, Yunnan University, Kunming 650500, China

²Economic Plant Institute, Yunnan University, Kunming 650504, China

³Yunnan Key Laboratory of Plant Reproductive Adaption and Evolutionary Ecology, Kunming 650500, China

*Corresponding author (shijian.yang@ynu.edu.cn)

Abstract: Foliar water uptake (FWU) is a phenomenon in which plants absorb and utilize water through the “reverse transpiration” of leaves. In recent years, FWU has always been one of research focuses in the field of plant ecophysiology due to this physiological process exists in the plants of almost all ecological systems. FWU plays an important role in the water and carbon balance of plant individuals, communities and ecosystems. Along with drought increase caused by global warming, it has attracted much attention. For this purpose, we summarized the number of species in each family with FWU phenomenon researched at home and abroad, and the process of FWU and the main factors influencing FWU: (1) external physical environmental factors that lead to an increase in the air relative humidity or a decrease in the soil water potential due to rain and cloud; (2) the effect of leaf epidermal structure on water penetration; (3) the internal

收稿 2020-08-12 修定 2020-11-04

资助 国家自然科学基金(31660118、31760114和31800334)、教育部“春晖计划”合作科研项目(230700120)、云南省科技厅基础研究计划青年项目(2019FD004)、云南大学“东陆中青年骨干教师”培养计划项目(2018YDDLQN69)和云南大学“双一流”建设项目中省优秀青年培育项目(2018YDJQ024)。

structure and material of the leaf which can change the leaf water absorption rate and flux during the FWU progress. At the same time, we further summarized the ecophysiological significances of FWU, and suggested that FWU is beneficial to the growth of plant through improving the water potential of leaf, increasing stomatal conductance and accelerating photosynthesis, etc. In addition, FWU can also be transported into plant roots as well as surrounding soil through vascular systems to improve water balance and preserve water and soil.

Key words: foliar water uptake; water balance; stomata; cuticle; trichome; ecophysiological significances

早在1676年, Mariotte就发现了叶片吸收水分(foliar water uptake, FWU)的现象, 并且提出了“叶片表面吸水理论”(Stone 1957)。但早期大多数生物学家认为降雨或降雪是陆地生态系统水分平衡和生产力的唯一重要水源, 并认为土壤水分才是植物水分的主要来源, 而叶片吸收的水分并不具有生理效应(Stephenson 1990)。自19世纪以来, 虽然人们普遍认为叶片能够吸收空气中的水分, 但因为处在湿润环境时, 叶片的吸水特征并不明显, 以及检测技术条件的限制, 所以当时的研究主要集中在叶片水分的截留量和蒸发量方面, 而忽略了叶片对水分的吸收(Liang等2009)。

20世纪50年代, FWU的现象再次引起植物生理生态学家们的注意(Stone 1957)。然而, 早期的研究仅认为FWU只对苔藓、地衣、凤梨科植物以及一些复苏蕨类植物具有显著的生理效应(Rundel 1982)。目前, 普遍认为FWU可能是一种常见的植物生理现象(Berry等2019)。很多研究表明FWU现象广泛存在于荒漠生态系统、地中海气候森林和灌木、热带山地云雾森林和灌丛和热带雨林等生态系统的植物物种中(表1), 并且具有一定的生理生态效应。在全球多种生态系统中, 叶片平均每年约120 d的时间处于湿润状态, 这将有利于植物进行FWU过程(Dawson和Goldsmith 2018)。因此, Goldsmith (2013)提出应考虑水分在土壤-植物-大气系统中的双向流动。

在全球降雨减少及极端天气频率增加的气候变化背景下, FWU对植物的整体水分补充、营养代谢、缓解蒸腾作用乃至生长发育、生态适应等方面均有很大影响(Boucher等1995; Simonin等2009)。进一步研究FWU的功能特性对深入理解植物生理

功能和生态适应机制具有极其重要的意义, 也能为植物体内根-茎-叶的水力传导模式提供新的理论基础(Breshears等2008; Goldsmith 2013)。尽管目前FWU在植物生理学和植物生态学等方面中受到越来越多的关注, 研究者也认识到FWU在植物个体、群落乃至生态系统功能中可能发挥重要作用, 但是我们对FWU的认识和理解并不全面。本文旨在系统总结国内外各个生态系统中具有FWU现象的各科物种数量(表1)、FWU过程、影响因素和生理生态学意义, 概述FWU的最新研究进展, 并展望FWU研究的未来发展方向。

1 FWU的定义与过程

“水势”通常被用来描述植物各个器官的水分状况, 而组织/器官间的水势差是水分在植物体内运输的重要驱动力。根据内聚力-张力学说(cohesion-tension theory), 当叶片内部水势高于大气水势时, 水分由叶片内部向外散失产生的蒸腾拉力起到“根系提水”的作用(图1-A), 这种水分传导运输方式称为土壤-植物-大气连续体(soil-plant-atmosphere continuum, SPAC) (Philip 1966)。水分若从空气中进入叶片就必须满足叶片水势低于外界大气水势的条件, 即植物产生“逆蒸腾作用”(Rundel 1982), 叶片吸收的水分被运输至植物木质部, 甚至是根周的土壤中, 从而导致水分从两个方向(根系和叶片)向茎木质部汇集(图1-B), 或SPAC被完全逆转(图1-C) (Goldsmith 2013; Boanares等2020)。

这种水分运输传导模式主要受叶片水分传导阻力(K_{FWU})和叶片与大气之间水势差($\Delta \Psi_{leaf-atm}$)的影响, 因此Binks等(2019a)应用类似于欧姆定律的公式对FWU进行定义:

表1 国内外研究FWU涉及各生态系统中各科种类及物种数量

Table 1 The families and number of species in each ecosystem involving FWU researches

生态系统类型	FWU涉及的相关各科种类及物种数量	参考文献
苔原	杜鹃花科(Ericaceae) 4种	Moser等2016
温带森林生态系统	蕈树科(Altingiaceae) 1种、南洋杉科(Araucariaceae) 1种、铁角蕨科(Aspleniaceae) 1种、桦木科(Betulaceae) 2种、柏科(Cupressaceae) 1种、鳞毛蕨科(Dryopteridaceae) 3种、壳斗科(Fagaceae) 1种、锦葵科(Malvaceae) 1种、松科(Pinaceae) 4种、蔷薇科(Rosaceae) 1种、杨柳科(Salicaceae) 1种、岩蕨科(Woodsiaceae) 1种, 共18种	Boucher 1995; Berry和Smith 2014; Laur和Hacke 2014a; Cassana等2016; Schwerbrock和Leuschner 2017; Schreel等2019b; 刘子奇等2020
热带山地季节性云雾森林/灌丛生态系统	番荔枝科(Annonaceae) 1种、冬青科(Aquifoliaceae) 1种、五加科(Araliaceae) 4种、天门冬科(Asparagaceae) 1种、菊科(Asteraceae) 3种、桦木科(Betulaceae) 1种、凤梨科(Bromeliaceae) 1种、卫矛科(Celastraceae) 1种、金粟兰科(Chloranthaceae) 1种、梾叶树科(Clethraceae) 1种、藤黄科(Clusiaceae) 2种、合椿梅科(Cunoniaceae) 2种、Cyclantaceae 1种、杜鹃花科(Ericaceae) 2种、大戟科(Euphorbiaceae) 1种、壳斗科(Fagaceae) 3种、樟科(Lauraceae) 8种、金虎尾科(Malpighiaceae) 4种、野牡丹科(Melastomataceae) 12种、楝科(Meliaceae) 1种、桃金娘科(Myrtaceae) 1种、紫茉莉科(Nyctaginaceae) 1种、金莲木科(Ochnaceae) 1种、松科(Pinaceae) 2种、报春花科(Primulaceae) 3种、蔷薇科(Rosaceae) 1种、茜草科(Rubiaceae) 3种、清风藤科(Sabiaceae) 3种、无患子科(Sapindaceae) 1种、山榄科(Sapotaceae) 2种、苦木科(Simaroubaceae) 1种、茄科(Solanaceae) 1种、山矾科(Symplocaceae) 1种、椴树科(Tiliaceae) 1种、林仙科(Winteraceae) 1种, 共74种	Ohruai等2007; Goldsmith 2012; Eller等2013; Gotsch等2014, 2015; Eller等2016; Goldsmith等2017; Boanares等2018a, 2018b, 2019a, 2019b
热带雨林生态系统	爵床科(Acanthaceae) 1种、漆树科(Anacardiaceae) 2种、夹竹桃科(Apocynaceae) 1种、天南星科(Araceae) 3种、紫葳科(Bignoniaceae) 1种、橄榄科(Burseraceae) 2种、大麻科(Cannabaceae) 1种、可可李科(Chrysobalanaceae) 2种、藤黄科(Clusiaceae) 1种、使君子科(Combretaceae) 1种、鸭跖草科(Commelinaceae) 1种、鳞毛蕨科(Dryopteridaceae) 1种、杜英科(Elaeocarpaceae) 1种、大戟科(Euphorbiaceae) 2种、豆科(Fabaceae) 2种、玉蕊科(Lecythidaceae) 3种、千屈菜科(Lythraceae) 1种、竹芋科(Marantaceae) 1种、兰科(Orchidaceae) 5种、叶下珠科(Phyllanthaceae) 1种、胡椒科(Piperaceae) 1种、山榄科(Sapotaceae) 2种、荨麻科(Urticaceae) 1种, 共37种	Meidner 1954; Yates和Hutley 1995; 郑玉龙和冯玉龙 2006; 王博轶等2011; Fu等2016; Wu等2018; Binks等2019b
热带稀疏草原/沙漠生态系统	漆树科(Anacardiaceae) 1种、伞形科(Apiaceae) 1种、天门冬科(Asparagaceae) 2种、菊科(Asteraceae) 1种、小檗科(Berberidaceae) 1种、使君子科(Combretaceae) 1种、景天科(Crassulaceae) 9种、大戟科(Euphorbiaceae) 3种、豆科(Fabaceae) 1种、禾本科(Poaceae) 4种、茄科(Solanaceae) 1种, 共25种	Suárez和Gloser 1982; Martin和von Willert 2000; Pina等2016; Vitarelli 2016; Nadezhdina和Nadezhdin 2017; Cavallaro等2020
温带干旱/荒漠生态系统	苋科(Amaranthaceae) 24种、夹竹桃科(Apocynaceae) 1种、菊科(Asteraceae) 5种、藜科(Chenopodiaceae) 1种、柏科(Cupressaceae) 1种、	Breshears等2008; 郑新军等2011;

表1 (续)

生态系统类型	FWU涉及的相关各科种类及物种数量	参考文献
温带干旱/荒漠生态系统	麻黄科(Ephedraceae) 1种、豆科(Fabaceae) 7种、白刺科(Nitrariaceae) 2种、禾本科(Poaceae) 3种、蓼科(Polygonaceae) 2种、白花丹科(Plumbaginaceae) 2种、杨柳科(Salicaceae) 5种、苦木科(Simaroubaceae) 1种、茄科(Solanaceae) 1种、怪柳科(Tamaricaceae) 4种、蒺藜科(Zygophyllaceae) 1种, 共61种	李晶晶等2013; 车力木格等2018
地中海气候森林/灌木生态系统	菊科(Asteraceae) 2种、桦木科(Betulaceae) 2种、杜鹃花科(Ericaceae) 3种、柏科(Cupressaceae) 1种、鳞毛蕨科(Dryopteridaceae) 1种、壳斗科(Fagaceae) 3种、唇形科(Lamiaceae) 4种、松科(Pinaceae) 2种、车前科(Plantaginaceae) 1种、水龙骨科(Polypodiaceae) 1种、蔷薇科(Rosaceae) 2种、玄参科(Scrophulariaceae) 2种、茄科(Solanaceae) 1种、荨麻科(Urticaceae) 1种, 共26种	Leyton和Armitage 1968; Grammatikopoulos和Manetas 1994; Munné-Bosch等1999; Munné-Bosch和Alegre 1999; Gouvra和Grammatikopoulos 2003; Burgess和Dawson 2004; Limm等2009; Fernández等2014; Emery等2016; Guzmán-Delgado等2018
红树林生态系统	爵床科(Acanthaceae) 2种、使君子科(Combretaceae) 1种、红树科(Rhizophoraceae) 1种, 共4种	Steppe等2018; Hayes等2020
农业生态系统(作物)	五福花科(Adoxaceae) 2种、葫芦科(Cucurbitaceae) 2种、壳斗科(Fagaceae) 2种、胡桃科(Juglandaceae) 4种、桑科(Moraceae) 1种、禾本科(Poaceae) 2种、鼠李科(Rhamnaceae) 1种、蔷薇科(Rosaceae) 21种、茄科(Solanaceae) 1种、葡萄科(Vitaceae) 2种, 共38种	Brierley 1934; Breazeale等1950, 1951; Ketel等1972; Went和Babu 1978; 张鹏飞等2014

部分参考Schreel和Steppe (2020)并修改。

$$K_{FWU} = \frac{FWU}{\Delta \Psi_{leaf-atm}} \tag{1}$$

FWU的实现是通过增加叶片表面和空气中的水分来提升叶片外部水势或者通过降低叶片内部水势来逆转外界大气与叶片的水势梯度(Vesala等2017; Binks等2019a)。值得注意的是, 通常 K_{FWU} 在叶片吸水的初期是最低的, 叶片内部细胞随水分吸收逐渐变得饱满, 其 K_{FWU} 逐渐升高, 吸水率则降低至0, 最终叶片达到其最大含水量(Liang等2009)。若要将叶片吸收的水分运输至植物根系或土壤中,

该过程还会受其他水分传导阻力的影响, Schreel和Steppe (2020)对其进行了细化:

$$\frac{\Delta \Psi_{atm-plant-soil}}{R_{atm-plant-soil}} = \Delta \Psi_{atm-leaf} K_{FWU} + \frac{\Delta \Psi_{leaf-stem}}{R_{leaf-stem}} + \frac{\Delta \Psi_{stem-root}}{R_{stem-root}} + \frac{\Delta \Psi_{root-soil}}{R_{root-soil}} \tag{2}$$

其中 $\Delta \Psi_{atm-plant-soil}$ 、 $\Delta \Psi_{leaf-stem}$ 、 $\Delta \Psi_{stem-root}$ 和 $\Delta \Psi_{root-soil}$ 分别代表土壤-植物-大气、叶-茎之间、茎-根之间及根-土壤之间的水势差; $R_{atm-plant-soil}$ 、 $R_{leaf-stem}$ 、 $R_{stem-root}$ 和 $R_{root-soil}$ 分别代表土壤-植物-大气、叶-茎之间、茎-根之间及根-土壤之间的水分传导阻力。

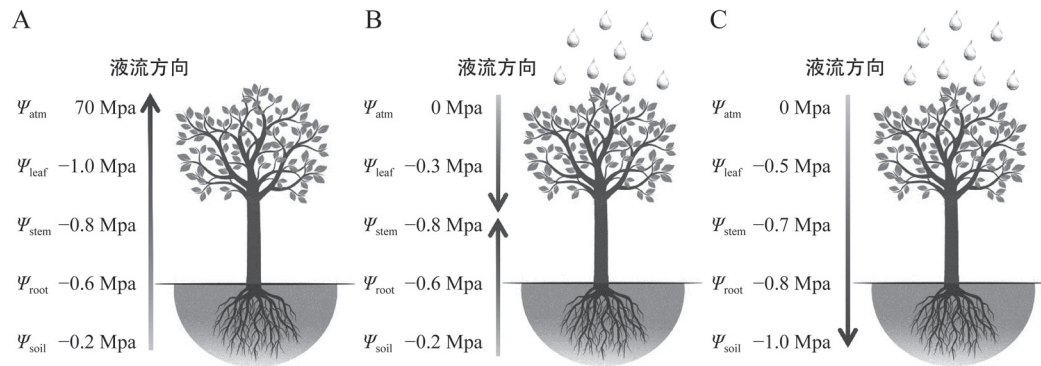


图1 植物根系吸水与叶片吸水的模式

Fig. 1 Patterns of plant roots absorbing water and FWU

A: 当土壤水分充足时, 土壤-植物-大气水势关系为 $\psi_{soil} > \psi_{plant} > \psi_{atm}$, 植物通过根系吸收土壤水分; B: 在大气存在云雾、露滴等降雨事件的初期, 土壤-植物-大气水势关系变为 $\psi_{soil} > \psi_{root} > \psi_{stem}$ 且 $\psi_{atm} > \psi_{leaf} > \psi_{stem}$, 此时水分从根系、叶片同时向茎运输; C: 当土壤水分不足且大气长时间存在云雾、露滴等降雨事件时, 土壤-植物-大气水势完全逆转为 $\psi_{soil} < \psi_{plant} < \psi_{atm}$, 植物通过叶片吸收空气中的水分并可运输至木质部, 甚至土壤中。箭头方向表示液流方向, 颜色深浅表示水势梯度由高到低, 该图部分参考Goldsmith (2013)。

值得注意的是, 基于以上假设, 在叶片持续湿润期间, FWU要保证持续且快速进行, 叶片吸收的水分需要较快地通过维管系统运输到植物的其他部位, 叶片到木质部的阻力可能也是影响FWU这一动态过程通量和速率的关键, 但其中具体的内在机制还有待深入研究。

2 FWU的影响因素

2.1 外界环境因素

较高的空气相对湿度是FWU的重要前提(Gong等2019)。Schreiber等(2001)认为当空气相对湿度增加后, FWU是一个自然过程。空气相对湿度或叶片表面湿度升高会促进气孔开放(Merilo等2014), 叶片表面的粘液(Westhoff等2009)、吸湿性气溶胶体的累积(Burkhardt 2010)也会改变叶片表面张力和疏水性, 从而促进气孔开放并吸收水分。此外, 空气相对湿度越高, 大气的蒸汽压越接近饱和, 且大气水势升高后大气中的水分多以液态存在并形成雾水或露水, 此时水分也会在叶片表面凝结并通过角质层和毛状体等结构被叶片吸收(Berry等2019)。

通常大气中的水分以非饱和水汽的形式存在, 可用空气相对湿度或者大气蒸汽压差间接反映大

气水势的高低。大气温度的变化直接影响大气蒸汽压差, 因此温度也是影响大气水势变化的主要因素之一。当大气温度高于叶片温度时, 较高的大气蒸汽压差导致植物发生蒸腾, 水分从叶片内部向外界流失; 当在大气温度较低且低于叶片温度时, 大气蒸汽压差也随之降低, 导致大气水势比叶片水势更高, 从而满足“逆蒸腾作用”的条件, 导致FWU (Berry等2019)。因此, 在存在FWU现象的植物中, 叶片内部的水分运输一般呈昼夜动态变化, 即白天温度较高为蒸腾作用, 夜晚温度较低且空气相对湿度较高时则为逆蒸腾作用并在茎和枝条中表现出“反向液流”的现象 (Burgess和Dawson 2004; Goldsmith等2013)。

除了空气相对湿度和温度的变化导致叶片吸水之外, 土壤水势的变化也会影响叶片吸水。当土壤处于极度干旱或长期干旱时, 土壤水势降低, 植物无法通过根压和蒸腾拉力从土壤中吸收水分, 导致植物整体水势降低; 此时, 若空气中存在吸收水源(或空气湿度足以启动FWU发生), 植物会通过FWU来缓解水分胁迫, 甚至可以将水分逆向运输至土壤中, 补充土壤水分(Cassana等2016)。因此, 目前也普遍认为夏季无雨或冬季干旱的外界环境更易诱导植物产生叶片吸收水分的现象(Simonin

等2009; Gotsch等2014), 这也导致了FWU具有季节性动态变化的特征。此外, Schreel等(2019b)研究表明除了土壤水势以外, 植物叶片本身的水势也显著影响着FWU, 一般情况下叶片水势越低, 其FWU潜力越大, 叶片水分亏缺越轻, FWU能力越弱。

总之, 不同环境因子组合的气候条件会给FWU带来不同影响。例如在海拔较高的山地环境中, 潮湿的气流向上抬升所形成云雾将植物浸没其中, 处在湿润生境下的叶片能够摄取空气中充足的水分(Berry和Smith 2014)。在这种生境下, 叶片的吸水速率降低, 但总体含水量较高。而在干旱缺水的条件下, 植物无法从土壤中获得足够水分, FWU的现象可能会相对比较明显(Stanton等2014)。Boanares等(2018b)研究表明, 在同一气候条件下较为裸露的生境与森林中生长的植物表现出不同的叶片吸水策略, 说明植物的FWU这一生理功能对外界环境因子具有明显的可塑性。

2.2 叶片表面结构因素

一直以来, 研究人员广泛关注水分吸收进入叶片的机理并提出了多种可能途径。叶片可通过气孔(Burkhardt等2012)、角质层(Yates和Hutley 1995)、叶片表面毛状体(Ohrui等2007)、排水器(Martin和von Willert 2000)和吸水孔(Wang等2016)等结构进行吸水。由于一些特殊结构(如排水器和吸水孔等)并不在大部分植物类群叶片上都存在, 因此目前普遍认为气孔、角质层和毛状体是FWU的主要通道(Berry等2019; Schreel等2020)。Fernández等(2017)认为叶片表面化学物质和结构组成的多样性对保持叶片表面湿润和吸水能力均有潜在影响。因此, 影响FWU的叶片结构因素往往是多方面的, 并不只局限于某一方面, 而是通过多方面的组合、相互协调和共同作用影响FWU。已有研究证明一种植物的FWU可能有多种途径和结构的影响因素(Boanares等2018b)。

2.2.1 气孔

气孔是植物叶片与大气进行水分和气体交换最重要的结构。通常气孔也被认为是叶片吸收水分的主要通道之一, 气孔开放可以促进叶片水分吸收(Burkhardt等2012)。虽然气孔能够在自然状态下吸收大气中的少量水蒸气, 但早期研究认为在

没有外界压力的作用下, 气孔很难将液滴等液态水吸收到叶片内部(Schonherr和Bukovac 1972)。Burkhardt (2010)提出了“气孔的水力活化”效应, 认为大气中的可溶性盐离子能在叶片表面积累并诱导产生液态水膜, 并通过气孔连接叶片内部实现水分双向流动。气孔吸收水分的过程由水中的盐离子或者其他小分子物质所介导, 它们降低了叶片表面张力, 从而促进叶片通过气孔吸收水分(Burkhardt等2012)。Pariyar等(2017)也进一步证明, 气孔中存在的盐离子并不会直接堵塞气孔, 反而可促进叶片湿润。此外, 在潮湿的生境中, 角质层延伸到气孔内形成气孔塞(stomatal plugs)结构, 能维持气孔在高湿度环境下开放, 从而促进FWU(Eller等2013)。

气孔的一些叶内生真菌也被认为有助于FWU(Eichert等2008)。Wu等(2018)利用扫描电镜发现在西双版纳热带森林中的禾叶贝母兰(*Coelogyne viscosa*)和铁草鞋(*Hoya pottsii*)这两种附生植物的叶片上具有内生真菌菌丝穿过气孔进入叶片内部。这些内生真菌可能降低了叶片表面的疏水性并在叶片内部与外部之间形成连接通道, 水分可以通过该通道进入叶片内部, 形成“灯蕊效应”并促进FWU(Burgess和Dawson 2004)。然而, 由于目前对这些微生物因素的研究不够彻底, 需要进一步研究来阐明这些微生物在FWU中的作用及重要性。

此外, Binks等(2019a)研究证明气孔导度与FWU之间存在一定的相关性, 这表明在自然状态下, 较多的气孔或较大的气孔可能有利于叶片吸水。与其他结构相比, 气孔对水分具有相对较高的通透性, 故通过气孔的叶片吸水通量较大。因此, 若气孔处于开放状态并且叶片与大气间存在较大的蒸汽压差时, 气孔应该是FWU的主要途径(Berry等2019)。

2.2.2 角质层

大部分高等植物的叶片表面都覆盖着一层脂肪性物质, 被称为角质膜或角质层。当植物发生蒸腾作用时, 叶片内部的水分能通过具有一定透水性的角质层散失出去(即角质层蒸腾)。由于角质层对水分的渗透作用是双向的, 空气中水分也可以通过角质层直接进入叶片(Yates和Hutley 1995;

Gouvra和Grammatikopoulos 2003), 通过角质层吸收的叶片吸水量甚至能占到叶片总含水量的42% (Eller等2013)。

为减少由于蒸腾造成的叶片水分损失并防止叶片气孔被液态水堵塞, 叶片角质层通常为蜡质并具有一定的疏水性。因此, 角质层(特别是较厚的角质层)通常被认为会降低叶片的吸水能力(李晶晶等2013)。除此之外, 不同物种的角质层的物理化学性质(如角质层组织的疏密、厚薄、角质层表面亲水基团等)不同也会导致其透水性差异(Koch和Barthlott 2009; Yang等2016), 进而影响叶片的吸水能力。随植物生境和气候条件的不同, 角质层对水分的渗透性和角质层对水分的渗透性也会发生变化(Schreiber和Riederer 1996; Limm和Dawson 2010; Goldsmith等2017)。由于叶片角质层会随叶龄增加发生损伤和降解, 故角质层的渗透性也随叶龄发生变化, 这可能会对叶片吸水有一定的影响(Schreiber等2001)。Burgess和Dawson (2004)研究表明北美红杉(*Sequoia sempervirens*)叶龄较大的叶片比叶龄较小的叶片能吸收更多的水分, 并推测可能是由于叶片角质层损伤所造成的。此外, 叶片角质层的粗糙程度也可能对FWU有一定的影响。已有研究表明由于角质层表面高密度的三维蜡质晶体结构与其折叠形状会导致角质层表面亲水性降低(Koch等2008), 因此较光滑的角质层会显著地提高叶片表面湿润性, 而叶片表面湿润时间越长、水分通过角质层等结构被吸收的时间越长, 对FWU越有利(Koch和Barthlott 2009; Aparecido等2017)。值得注意的是, 当叶片具有较低水势时, 表明植物叶片正在经历高温或者干旱胁迫, 较低的气孔导度可能会限制叶片通过气孔吸收水分。此时, 角质层应该是FWU的主要途径。

2.2.3 叶片毛状体

毛状体是植物叶片表面比较常见的结构之一。亲水性毛状体被认为有利于FWU (Grammatikopoulos和Manetas 1994)。叶片毛状体能够增加叶片与空气中水分的接触面积, 也能将水分有效地保留在叶片表面上, 减少蒸腾并增加叶片表面润湿性, 促进叶片水分的吸收(刘艳霞等2018)。Schwerbrock和Leuschner (2016)研究发现高湿生植物布朗

耳蕨(*Polystichum braunii*)的毛状体密度随着空气湿度地升高而增加, 毛状体密度的增加显著提升了叶片表面边界层密度, 有可能增加了其叶片表面湿润性。这些均表明毛状体对叶片的水分平衡起着一定的作用。

除了毛状体对叶片表面水分截留有促进作用外, 毛状体还是植物吸收水分和养分的主要通道之一(Benzing等1978)。毛状体对于大部分附生凤梨科植物的FWU极其重要(Benzing 2000)。Leroy等(2019)对叶片表面密被毛状体的凤梨科植物*Aechmea aquilega*和*Lutheria splendens*进行了不同的处理(只对根浇水、只对叶浇水、对根叶都浇水以及都不浇水), 发现只对叶片浇水比只对根系浇水处理下的*L. splendens*表现出了更强的光合和生长能力, 这说明相对于根系, *L. splendens*的叶片及叶片毛状体对水分吸收更加敏感。此外, Schreel等(2020)利用荧光和离子示踪剂以及微型计算机断层扫描技术(microcomputed tomography, MicroCT)证明了相对于气孔和角质层等结构, 叶片毛状体是欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*) FWU的主要途径。值得注意的是, Fernández等(2014)认为毛状体脱落留下的疤痕组织可能也是FWU的途径之一。然而, 关于叶片毛状体导致叶片吸水含量增加以及其占整片叶片吸水含量的比重等仍有待进一步研究。

2.3 叶片内部因素

叶片储水量可以改变FWU的通量和持续时间。有研究观察到叶片较厚和储水能力较强的物种, 其吸水能力较低。相比之下, 具有高吸水能力的物种可以承受较低的水势, 但其储水能力较低(Gotsch等2015)。具有较高储水量的物种表现出较低的叶片吸水速率, 但持续时间较长。李晶晶等(2013)对陕北沟壑地区6种常见树种叶片吸水能力的研究也得出了相类似的结论: 比叶面积越大, 叶片越薄, 叶片吸水能力越强。郑新军等(2011)在对准噶尔盆地荒漠地区植物的研究中则发现在肉质多汁、革质、草质到退化叶片这4种不同质地类型的叶片中, 叶片吸水量呈现依次下降趋势。

叶片细胞中物质的种类和含量对叶片吸水能力有着至关重要的影响。由于植物细胞中的水分主要储存在液泡中, 大液泡的细胞数量越多, 则细

胞的储水量越大,也就表现为叶片的饱和含水量越大,其FWU潜力越高(Boanares等2018b)。果胶和纤维素都是植物细胞壁的重要组成部分,但它们在FWU方面却有不同作用。果胶可以确保细胞壁上有足够多的孔隙,提高了FWU的速率(Boanares等2018a)。纤维素与水相互作用形成凝胶状的物质,可以促进水分吸收,但却会减缓水分吸收的速率(Paakko等2007)。Boanares等(2018a)研究证明,具有较大叶片吸水通量的物种在其细胞壁中具有较多的果胶,而具有较低吸水速率的物种则具有较多的纤维素,表明果胶和纤维素这些物质可以通过改变叶片内部与表面的连接通道导致叶片孔隙度和疏水性差异,进而影响FWU。此外,作为一种信号分子的 H_2O_2 在叶片吸水通量较高的物种叶片中含量较高,而在叶片吸水速率较高的物种叶片中 H_2O_2 含量较少。这可能是由于 H_2O_2 提高了纤维素合酶活性并产生较多纤维素,从而导致叶片吸水通量较高的物种具有较低叶片吸水速率(Boanares等2019a)。

除了叶片内部的一些物质能有效促进FWU,叶片内水通道蛋白(AQPs)活性的升高也能促进FWU。PIPs(质膜内在蛋白)作为AQPs的重要亚类,在促进植物水分运输和维持细胞水平衡方面发挥重要作用(孙天旭等2014)。Ohrui等(2007)研究表明,PIPs的转录表达水平提高,不仅能促进叶片内部的水分传导,而且能促进FWU。另外,Yan等(2015)对荒漠植物多枝柽柳(*Tamarix ramosissima*)的研究也表明,其叶片内 $PIP2-I$ 基因的表达量会随着相对空气湿度的增加而上调。这种基因表达模式的改变可以使荒漠植物调节叶片水分的吸收,以适应极端干旱生境。此外,Laur和Hacke(2014a)研究表明,在叶片湿润且进行FWU期间,木质部的PIPs基因表达量也会升高,这有助于促进木质部气穴化栓塞修复。

3 FWU的生理生态学意义

在FWU研究的早期,由于缺乏相对应的实验方法和精密的实验仪器,对FWU的了解并不深入,因而导致对FWU生理生态学意义的认识存在一些争议(Yang等2010)。然而,近年来的研究逐渐打破

了此前固有的看法,一致认为FWU能够有效改善植物的水分状况,增加叶片水势,促进植物光合、生长发育和生态适应等(Dawson和Goldsmith 2018; Berry等2019)。

3.1 FWU能促进植物光合和生长发育

FWU在植物生长过程中有着重要意义。首先,FWU可以抵消一部分由于蒸腾造成的水分损失;其次,FWU可以保持叶片湿润。有许多研究观察到被叶片吸收的水分可被运输至栅栏组织、海绵状叶肉细胞以及表皮细胞壁中(Munné-Bosch等1999; Gouvra和Grammatikopoulos 2003; Ohrui等2007),从而增加叶片水势。水势的增加会进一步带来许多生理益处,例如增加气孔导度,促进气体交换,增强呼吸作用,充足的水分也保证了光合作用的效率(Boucher等1995; Emery 2016; Berry等2019)。Lehmann等(2018)研究证明了被叶片吸收的水分进入叶肉细胞中并参与了光合作用。Zhang等(2019)研究了胡杨(*Populus euphratica*)幼苗的叶片对模拟凝结水的响应,结果表明模拟凝结水显著提高了其幼苗叶片的生长发育能力和叶绿素荧光参数。

值得注意的是,尽管大多数研究认为FWU对植物光合作用有积极作用,但当叶片表面湿润时会导致 CO_2 进入叶片受阻,在一定程度上也会抑制植物光合作用。Gerlein-Safdi等(2018)研究结果表明,露水的存在能减少蒸腾作用25%的水分损失,但同时也减少了12%的 CO_2 同化。Boanares等(2019b)研究也得出了类似的结论:FWU对 CO_2 的同化有短暂的负面干扰,但在干旱季节FWU抑制了蒸腾作用并补充了水分,这实际上有利于植物生存,即说明FWU是植物在补充水分和减弱光合作用之间的一种权衡策略。然而,这种权衡关系会随环境因子改变发生变化。已有研究表明,北美云杉(*Picea sitchensis*)的FWU会随树高增高而增加,并且较高部位的叶片具有较大的比叶面积和单位气孔指数,这最大限度地提高了光捕获、 CO_2 的吸收和FWU能力,以保证其快速的生长(Chin和Sillett 2017; Kerhoulas等2020)。Aparecido等(2017)研究也表明,与热带半干旱稀树草原中的植物物种相比,热带雨林中的植物光合作用强度受叶片湿润程度的影响较小。综上证明了FWU对遭受水分胁迫植物的

光合作用有潜在的生理价值,但目前很难进一步量化叶片吸水量多少被用于光合作用及其长期的净效益。

植物进行FWU能降低植物对土壤水分供应的依赖,改善整个植株的水分状况,从而提高植物的生长发育能力和抗逆性等(Burgess和Dawson 2004)。以红木森林植物为例,FWU能促进其木质部的复水,从而使其生长出更多根系(Boucher等1995)。Zhuang和Ratcliffe (2012)对雾冰藜(*Bassia dasyphylla*)进行控制凝结水有无和不同浇水方式(正常和干旱)的实验处理,发现凝结水的存在显著增加了其枝条的相对含水量(RWC)和植株总生物量。Steppe等(2018)和Schreel等(2019a)研究均证明在有FWU的情况下,海榄雌(*Avicennia marina*)的茎干径向生长速度加快,表明了FWU对其木质部生长发育有至关重要的影响。

3.2 FWU是受水分胁迫植物的重要水分来源

在干旱半干旱地区,FWU是植物获取水分的重要来源,因此FWU对这些地区植物的生存和生态适应尤为重要。由于干旱半干旱地区的降雨较少,土壤含水量较低,植物很难利用根系直接从土壤中获取充足水分,而FWU能够抵消部分蒸腾作用产生的水分损失,保持叶面湿润,维持植株含水量(Yang等2010)。因此,FWU可以在一定程度上缓解干旱对植物的负面影响,从而使植株能够进行正常生理活动(Schreel和Steppe 2020)。由于水势的微小增加也能促进植株生长,因此被叶片吸收的水分对根系生长起到了决定性的作用,而根系越深,植株就越有可能获得地下水,从而进一步促进植物生长(Boucher等1995),这样的良性循环也进一步放大了FWU在植物生存、生长发育和生态适应方面的益处。

此外,有研究认为在降雨越少的地区,植物以雾水作为水分来源的依赖程度就越高(Gotsch等2014),一些植物甚至会改变叶片性状(如叶片表面毛状体密度,角质层渗透性等),以便从空气中截取并吸收更多水分。Hayes等(2020)认为FWU是受海水生理干旱胁迫的红树林树种的重要淡水来源,未来气候变化包括雨雾天气的频率和范围将严重影响其生态分布范围(Schreel和Steppe 2019)。在

夏季无雨期,北美红杉(*Sequoia sempervirens*)通过叶片吸收空气中的雾水以维持自身生理代谢功能,FWU对其生存至关重要(Simonin等2009)。此外,已有研究发现在热带山地云雾森林的附生植物中,FWU在旱季约占蒸腾水量的30% (Darby等2016),在雨季约占70% (Gotsch等2015)。岑宇和刘美珍(2017)的研究也证明在干旱胁迫下,内蒙古半干旱区草原优势植物种羊草(*Leymus chinensis*)和冰草(*Agropyron cristatum*)的叶片能够有效地利用空气中的雾水或凝结水,以充分改善其生理状况。Schreel和Steppe (2019)也认为在干旱少雨期间,FWU对树木的生存和生长有重要影响,甚至可能有助于修复植物木质部栓塞,增加水分传导率。

3.3 FWU能够改善土壤水分平衡和水土保持

Laur和Hacke (2014a, b)的研究表明叶片吸收的水分可以进入植物维管系统中,甚至可以运输至土壤中(Goldsmith 2013)。在土壤水分缺乏的地区和干旱少雨的时间段,像类似云雾等频繁发生的量级较小的降雨事件就显得尤为重要,其通常只能湿润植物茎、叶的表面或土壤表层,并不会显著的提升土壤水分(Loik等2004),但其能诱导植物进行FWU,若FWU可能较高频率地将水分运输到土壤中,则能有效地改善土壤的水分平衡(Berry等2019)。Cassana等(2016)利用水同位素示踪的方法证明FWU被运输到南美杉(*Araucaria angustifolia*)幼苗的土壤中。但是FWU流入土壤的现象目前并不常见,其中涉及到的机理并不完全清楚,这可能与植物本身在不同环境或状态下的木质部阻力与水分传导率有关,还需要进一步研究。

种植FWU能力较强且耐旱的树种和作物,不仅能有效利用土壤贫瘠、水分缺乏的土地,而且对土壤有固着作用的根系也能起到一定的水土保持作用。此外,叶片的吸水量和吸水速率也是影响树冠截留的重要因素(王馨和张一平2006)。因此,叶片吸水能力较强的植物能够有效地阻挡雨水对土地的冲刷,减少地表径流,在保持水土方面发挥重要作用(李晶晶等2013)。综上所述,对FWU的研究成果可以被广泛运用在农业、林业、水资源利用等多个方面,并对荒漠生态系统及水土流失严重区域的作物和林木树种的选择有着重要指导意义。

4 展望

FWU已经逐渐成为植物生理学和生态学领域的研究热点之一。尽管近年来在FWU相关方面的研究取得了一些新的突破,但我们仍然对FWU的理解有限,存在一些尚未解决的问题值得进一步探索:

(1)目前我们对于FWU机理和途径的了解并不透彻,需要进一步研究和探讨叶片中的哪些结构在吸水功能中起到了关键作用和各个结构所吸收水分的比例。因此,在今后的研究中需要充分运用分子/细胞生物学、植物生理学、生理生态学等研究技术手段,开展多层次的综合研究,以便我们对FWU的机制有更深入的理解和认识。

(2)要理解FWU在植物整体水平上的水分平衡和生理生态价值,除了研究叶片本身因素以外,还要进一步研究FWU进入茎干和根系及周围土壤的内在机制和影响因素,选择并驯化出一些FWU能力强且耐旱的树种和作物,对荒漠生态系统及水土流失严重区域的树种选择和修复有着重要的意义。

(3)FWU的研究广度应该扩大。目前为止,大多数有关FWU的报道都集中在热带雨林植物、热带云雾森林植物和荒漠植物等几种生态系统类型上(表1)。因此,我们有必要开展更广泛的研究,来确定FWU的现象是否在全球各种生态系统所有植物类群中都普遍存在。

(4)FWU的研究尺度也需要扩大。虽然已有研究建立了简单的模型并估计了亚马逊树林中FWU对碳增量的影响(Binks等2019b),但仍然存在许多不确定因素,并且对FWU如何大尺度影响碳水平衡的认识仍十分有限。后续研究可以通过建立更完整的模型来模拟大尺度下(如植物群落或生态系统)叶片对水分的吸收和利用,这对进一步理解在大尺度下FWU对碳水平衡的影响有着重要意义。

(5)FWU是一种重要的植物生理现象,该过程对于处于干旱胁迫中植物的生理与生长发育有重要意义。在以后的植物水分生理模型和生态水文模型中应充分考虑FWU这一过程的影响,系统地评估FWU对植物个体和生态系统水分平衡的影响。

参考文献(References)

- Aparecido LMT, Miller GR, Cahill ATW, et al (2017). Leaf surface traits and water storage retention affect photosynthetic responses to leaf surface wetness among wet tropical forest and semiarid savanna plants. *Tree Physiol*, 37: 1285–1300
- Benzing DH (2000). *Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation*. Cambridge, UK: Cambridge University Press
- Benzing DH, Seemann J, Renfrow A (1978). The foliar epidermis in *Tillandsioideae* (Bromeliaceae) and its role in habitat selection. *Am J Bot*, 65: 359–365
- Berry ZC, Emery NC, Gotsch SG, et al (2019). Foliar water uptake: Processes, pathways, and integration into plant water budgets. *Plant Cell Environ*, 42: 410–423
- Berry ZC, Smith WK (2014). Experimental cloud immersion and foliar water uptake in saplings of *Abies fraseri* and *Picea rubens*. *Trees-Struct Funct*, 28: 115–123
- Binks O, Coughlin I, Mencuccini M, et al (2019a). Equivalence of foliar water uptake and stomatal conductance? *Plant Cell Environ*, 43: 524–528
- Binks O, Mencuccini M, Rowland L, et al (2019b). Foliar water uptake in Amazonian trees: Evidence and consequences. *Glob Change Biol*, 25: 2678–2690
- Boanares D, da-Silva CJ, Isaias RMD, et al (2019a). Oxidative metabolism in plants from Brazilian rupestrian fields and its relation with foliar water uptake in dry and rainy seasons. *Plant Physiol Biochem*, 146: 457–462
- Boanares D, Ferreira BG, Kozovits AR, et al (2018a). Pectin and cellulose cell wall composition enables different strategies to leaf water uptake in plants from tropical fog mountain. *Plant Physiol Biochem*, 122: 57–64
- Boanares D, Isaias RRMS, de Sousa HC, et al (2018b). Strategies of leaf water uptake based on anatomical traits. *Plant Biol*, 20: 848–856
- Boanares D, Kozovits AR, Lemos JP, et al (2019b). Foliar water-uptake strategies are related to leaf water status and gas exchange in plants from a ferruginous rupestrian field. *Am J Bot*, 106: 935–942
- Boanares D, Oliveira RS, Isaias RMS, et al (2020). The neglected reverse water pathway: atmosphere–plant–soil continuum. *Trends Plant Sci*, 25: 1073–1075
- Boucher JF, Munson AD, Bernier PY (1995). Foliar absorption of dew influences shoot water potential and root-growth in *Pinus strobus* seedlings. *Tree Physiol*, 15: 819–823
- Breazeale EL, McGeorge WT, Breazeale JF (1950). Moisture absorption by plants from an atmosphere of high humidity. *Plant Physiol*, 25: 413–419
- Breazeale EL, McGeorge WT, Breazeale JF (1951). Water absorption and transpiration by leaves. *Soil Sci*, 72: 239–

- 244
- Breshears DD, McDowell NG, Goddard KL, et al (2008). Foliar absorption of intercepted rainfall improves woody plant water status most during drought. *Ecology*, 89: 41–47
- Brierley WG (1934). Absorption of water by the foliage of some common fruit species. *Am Soc Hortic Sci*, 32: 277–283
- Burgess SSO, Dawson TE (2004). The contribution of fog to the water relations of *Sequoia sempervirens* (D. Don): Foliar uptake and prevention of dehydration. *Plant Cell Environ*, 27: 1023–1034
- Burkhardt J (2010). Hygroscopic particles on leaves: nutrients or desiccants? *Ecol Monogr*, 80: 369–399
- Burkhardt J, Basi S, Pariyar S, et al (2012). Stomatal penetration by aqueous solutions – an update involving leaf surface particles. *New Phytol*, 196: 774–787
- Cassana FF, Eller CB, Oliveira RS, et al (2016). Effects of soil water availability on foliar water uptake of *Araucaria angustifolia*. *Plant Soil*, 399: 147–157
- Cavallaro A, Silletta LC, Pereyra DA, et al (2020). Foliar water uptake in arid ecosystems-seasonal variability and eco-physiological consequences. *Oecologia*, 193: 337–348
- Cen Y, Liu MZ (2017). Effects of dew on eco-physiological traits and leaf structures of *Leymus chinensis* and *Agropyron cristatum* grown under drought stress. *Chin J Plant Ecol*, 41 (11): 1199–1207 (in Chinese with English abstract) [岑宇, 刘美珍(2017). 凝结水对干旱胁迫下羊草和冰草生理生态特征及叶片形态的影响. *植物生态学报*, 41 (11): 1199–1207]
- Che LMG, Liu XP, He YH, et al (2018). Characteristics on direct foliar rainwater absorption of several common plants in Horqin sandy land. *J Desert Res*, 38 (5): 1017–1023 (in Chinese with English abstract) [车力木格, 刘新平, 何玉惠等(2018). 科尔沁沙地几种常见植物茎叶吸水特征. *中国沙漠*, 38 (5): 1017–1023]
- Chin ARO, Sillett SC (2017). Leaf acclimation to light availability supports rapid growth in tall *Picea sitchensis* trees. *Tree Physiol*, 37: 1352–1366
- Darby A, Draguljic D, Glunk A, et al (2016). Habitat moisture is an important driver of patterns of sap flow and water balance in tropical montane cloud forest epiphytes. *Oecologia*, 182: 357–371
- Dawson TE, Goldsmith GR (2018). The value of wet leaves. *New Phytol*, 219: 1156–1169
- Eichert T, Kurtz A, Steiner U, et al (2008). Size exclusion limits and lateral heterogeneity of the stomatal foliar uptake pathway for aqueous solutes and water-suspended nanoparticles. *Physiol Plant*, 134: 151–160
- Eller CB, Lima AL, Oliveira RS (2013). Foliar uptake of fog water and transport belowground alleviates drought effects in the cloud forest tree species, *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). *New Phytol*, 199: 151–162
- Eller CB, Lima AL, Oliveira RS (2016). Cloud forest trees with higher foliar water uptake capacity and anisohydric behavior are more vulnerable to drought and climate change. *New Phytol*, 211: 489–501
- Emery NC (2016). Foliar uptake of fog in coastal California shrub species. *Oecologia*, 182: 731–742
- Fernández V, Bahamonde HA, Peguero-Pina JJ, et al (2017). Physico-chemical properties of plant cuticles and their functional and ecological significance. *J Exp Bot*, 68: 5293–5306
- Fernández V, Sancho-Knapik D, Guzmán P, et al (2014). Wettability, polarity, and water absorption of holm oak leaves: Effect of leaf side and age. *Plant Physiol*, 166: 168–180
- Fu PL, Liu WJ, Fan ZX, et al (2016). Is fog an important water source for woody plants in an Asian tropical karst forest during the dry season? *Ecohydrology*, 9: 964–972
- Gerlein-Safdi C, Koochkan MC, Chung M, et al (2018). Dew deposition suppresses transpiration and carbon uptake in leaves. *Agr Forest Meteorol*, 259: 305–316
- Goldsmith GR (2012). Plant-water relations in seasonally dry tropical montane cloud forests (dissertation). Berkeley, USA: University of California, Berkeley
- Goldsmith GR (2013). Changing directions: the atmosphere-plant-soil continuum. *New Phytol*, 199: 4–6
- Goldsmith GR, Bentley LP, Shenkin A, et al (2017). Variation in leaf wettability traits along a tropical montane elevation gradient. *New Phytol*, 214: 989–1001
- Goldsmith GR, Matzke NJ, Dawson TE (2013). The incidence and implications of clouds for cloud forest plant water relations. *Ecol Lett*, 16: 307–314
- Gong XW, Lu GH, He XM, et al (2019). High air humidity causes atmospheric water absorption via assimilating branches in the deep-rooted tree *Haloxylon ammodendron* in an arid desert region of northwest China. *Front Plant Sci*, 10: 573
- Gotsch SG, Asbjornsen H, Holwerda F, et al (2014). Foggy days and dry nights determine crown-level water balance in a seasonal tropical montane cloud forest. *Plant Cell Environ*, 37: 261–272
- Gotsch SG, Nadkarni N, Darby A, et al (2015). Life in the treetops: Ecophysiological strategies of canopy epiphytes in a tropical montane cloud forest. *Ecol Monogr*, 85: 393–412
- Gouvra E, Grammatikopoulos G (2003). Beneficial effects of direct foliar water uptake on shoot water potential of five chasmophytes. *Can J Bot*, 81: 1280–1286
- Grammatikopoulos G, Manetas Y (1994). Direct absorption of

- water by hairy leaves of *Phlomis fruticosa* and its contribution to drought avoidance. *Can J Bot*, 72: 1805–1811
- Guzmán-Delgado P, Earles JM, Zwieniecki MA (2018). Insight into the physiological role of water absorption via the leaf surface from a rehydration kinetics perspective. *Plant Cell Environ*, 41: 1886–1894
- Hayes MA, Chapman S, Jesse A, et al (2020). Foliar water uptake by coastal wetland plants: a novel water acquisition mechanism in arid and humid subtropical mangroves. *J Ecol*, 108: 2625–2637
- Kerhoulas LP, Weisgrau AS, Hoeft EC, et al (2020). Vertical gradients in foliar physiology of tall *Picea sitchensis* trees. *Tree Physiol*, 40: 321–332
- Ketel DH, Dirkse WG, Ringoet A (1972). Water uptake from foliar-applied drops and its further distribution in the oat leaf. *Acta Bot Neerl*, 21: 155–166
- Koch K, Barthlott W (2009). Superhydrophobic and superhydrophilic plant surfaces: An inspiration for biomimetic materials. *Philos T R Soc A*, 367: 1487–1509
- Koch K, Bhushan B, Barthlott W (2008). Diversity of structure, morphology and wetting of plant surfaces. *Soft Matter*, 4: 1943–1963
- Laur J, Hacke UG (2014a). Exploring *Picea glauca* aquaporins in the context of needle water uptake and xylem refilling. *New Phytol*, 203: 388–400
- Laur J, Hacke UG (2014b). The role of water channel proteins in facilitating recovery of leaf hydraulic conductance from water stress in *Populus trichocarpa*. *PLOS One*, 9: e111751
- Lehmann MM, Goldsmith GR, Schmid L, et al (2018). The effect of ^{18}O -labelled water vapour on the oxygen isotope ratio of water and assimilates in plants at high humidity. *New Phytol*, 217: 105–116
- Leroy C, Gril E, Ouali LS, et al (2019). Water and nutrient uptake capacity of leaf-absorbing trichomes vs. roots in epiphytic tank bromeliads. *Environ Exp Bot*, 163: 112–123
- Leyton L, Armitage IP (1968). Cuticle structure and water relations of the needles of *Pinus radiata* (D. Don). *New Phytol*, 67: 31–38
- Li JJ, Bai GS, Zhang R (2013). Water absorption of common trees leaves in loess hilly and gully region of Northern Shaanxi. *Sci Soil Water Conserv*, 11 (1): 99–102 (in Chinese with English abstract) [李晶晶, 白岗栓, 张蕊(2013). 陕北丘陵沟壑区常见树种叶片的吸水性能. *中国水土保持科学*, 11 (1): 99–102]
- Liang X, Su DR, Yin SX, et al (2009). Leaf water absorption and desorption functions for three turfgrasses. *J Hydrol*, 376: 243–248
- Limm EB, Dawson TE (2010). *Polystichum munitum* (Dryopteridaceae) varies geographically in its capacity to absorb fog water by foliar uptake within the redwood forest ecosystem. *Am J Bot*, 97: 1121–1128
- Limm EB, Simonin KA, Bothman AG, et al (2009). Foliar water uptake: a common water acquisition strategy for plants of the redwood forest. *Oecologia*, 161: 449–459
- Liu YX, Ma YL, Lan HY (2018). Advance in morphology and function of plant non-glandular trichomes. *Plant Physiol J*, 54 (10): 1527–1534 (in Chinese with English abstract) [刘艳霞, 马亚丽, 兰海燕(2018). 植物非腺毛形态发生及其功能研究进展. *植物生理学报*, 54 (10): 1527–1534]
- Liu ZQ, Wang YS, Zhang H, et al (2020). Characteristics and processes of reverse sap flow of *Platycladus orientalis* based on stable isotope technique and heat ratio method. *J Appl Ecol*, 31 (6): 1817–1826 (in Chinese with English abstract) [刘子奇, 王渝淞, 张欢等(2020). 基于稳定同位素和热比率技术的侧柏水分逆向运移特征与过程. *应用生态学报*, 31 (6): 1817–1826]
- Loik ME, Breshears DD, Lauenroth WK, et al (2004). A multi-scale perspective of water pulses in dryland ecosystems: Climatology and ecohydrology of the western USA. *Oecologia*, 141: 269–281
- Martin CE, von Willert DJ (2000). Leaf epidermal hydathodes and the ecophysiological consequences of foliar water uptake in species of *Crassula* from the Namib desert in southern Africa. *Plant Biol*, 2: 229–242
- Meidner H (1954). Measurements of water intake from the atmosphere by leaves. *New Phytol*, 53: 423–426
- Merilo E, Jõesaar I, Brosche M, et al (2014). To open or to close: Species-specific stomatal responses to simultaneously applied opposing environmental factors. *New Phytol*, 202: 499–508
- Moser JG, Oberbauer SF, Sternberg LDSL, et al (2016). Water uptake of Alaskan tundra evergreens during the winter-spring transition. *Am J Bot*, 103: 298–306
- Munné-Bosch S, Alegre L (1999). Role of dew on the recovery of water-stressed *Melissa officinalis* L. plants. *J Plant Physiol*, 154: 759–766
- Munné-Bosch S, Nogues S, Alegre L (1999). Diurnal variations of Photosynthesis and dew absorption by leaves in two evergreen shrubs growing in Mediterranean field conditions. *New Phytol*, 144: 109–119
- Nadezhdina N, Nadezhdin V (2017). Are *Dracaena nebulophytes* able to drink atmospheric water? *Environ Exp Bot*, 139: 57–66
- Ohrui T, Nobira H, Sakata Y, et al (2007). Foliar trichome and aquaporin-aided water uptake in a drought-resistant epiphyte *Tillandsia ionantha* Planchon. *Planta*, 227: 47–56
- Paakko M, Ankerfors M, Kosonen H, et al (2007). Enzymatic hydrolysis combined with mechanical shearing and high-pressure homogenization for nanoscale cellulose

- fibrils and strong gels. *Biomacromolecules*, 8: 1934–1941
- Pariyar S, Chang SC, Zinsmeister D, et al (2017). Xeromorphic traits help to maintain photosynthesis in the perhumid climate of a Taiwanese cloud forest. *Oecologia*, 184: 609–621
- Philip J (1966). Plant water relations: Some physical aspects. *Annu Rev Plant Physiol*, 17: 245–268
- Pina ALCB, Zandavalli RB, Oliveira RS, et al (2016). Dew absorption by the leaf trichomes of *Combretum leprosum* in the Brazilian semiarid region. *Funct Plant Biol*, 43: 851–861
- Rundel PW (1982). *Encyclopedia of Plant Physiology Plant Ecology II : Water Relations and Carbon Assimilation*. Berlin: Springer, 111–134
- Schonherr J, Bukovac MJ (1972). Penetration of stomata by liquids: dependence on surface tension, wettability, and stomatal morphology. *Plant Physiol*, 49: 813–819
- Schreel JDM, Leroux O, Goossens W, et al (2020). Identifying the pathways for foliar water uptake in beech (*Fagus sylvatica* L.): a major role for trichomes. *Plant J*, 103: 769–780
- Schreel JDM, Steppe K (2019). Foliar water uptake changes the world of tree hydraulics. *NPJ Clim Atmos Sci*, 2: 1
- Schreel JDM, Steppe K (2020). Foliar water uptake in trees: negligible or necessary? *Trends Plant Sci*, 25: 590–603
- Schreel JDM, Van de Wal BAE, Hervé-Fernández P, et al (2019a). Hydraulic redistribution of foliar absorbed water causes turgor-driven growth in mangrove seedlings. *Plant Cell Environ*, 42: 2437–2447
- Schreel JDM, von der Crone JS, Kangur O, et al (2019b). Influence of drought on foliar water uptake capacity of temperate tree species. *Forests*, 10: 562
- Schreiber L, Riederer M (1996). Ecophysiology of cuticular transpiration: Comparative investigation of cuticular water permeability of plant species from different habitats. *Oecologia*, 107: 426–432
- Schreiber L, Skrabs M, Hartmann KD, et al (2001). Effect of humidity on cuticular water permeability of isolated cuticular membranes and leaf disks. *Planta*, 214: 274–282
- Schwerbrock R, Leuschner C (2016). Air humidity as key determinant of morphogenesis and productivity of the rare temperate woodland fern *Polystichum braunii*. *Plant Biol*, 18: 649–657
- Schwerbrock R, Leuschner C (2017). Foliar water uptake, a widespread phenomenon in temperate woodland ferns? *Plant Ecol*, 218: 555–563
- Simonin KA, Santiago LS, Dawson TE (2009). Fog interception by *Sequoia sempervirens* (D. Don) crowns decouples physiology from soil water deficit. *Plant Cell Environ*, 32: 882–892
- Stanton DE, Armesto JJ, Hedin LO (2014). Ecosystem properties self-organize in response to a directional fog-vegetation interaction. *Ecology*, 95: 1203–1212
- Stephenson NL (1990). Climatic control of vegetation distribution-the role of the water-balance. *Am Nat*, 135: 649–670
- Steppe K, Vandegehuchte MW, Van de Wal BAE, et al (2018). Direct uptake of canopy rainwater causes turgor-driven growth spurts in the mangrove *Avicennia marina*. *Tree Physiol*, 38: 979–991
- Stone EC (1957). Dew as an ecological factor: I. A review of the literature. *Ecology*, 38: 407–413
- Suárez AG, Gloser J (1982). Time course of foliar absorption of water in *Panicum* and *Paspalum*. *Biol Plant*, 24: 226–230
- Sun TX, Li YH, Zhang Y (2014). Advance in a role of PIP aquaporins under adversity condition. *Plant Physiol J*, 50 (6): 749–757 (in Chinese with English abstract) [孙天旭, 李玉花, 张旻(2014). 逆境条件下水孔蛋白PIPs作用的研究进展. *植物生理学报*, 50 (6): 749–757]
- Vesala T, Sevanto S, Grönholm T, et al (2017). Effect of leaf water potential on internal humidity and CO₂ dissolution: Reverse transpiration and improved water use efficiency under negative pressure. *Front Plant Sci*, 8: 54
- Vitarelli NC, Riina R, Cassino MF, et al (2016). Trichome-like emergences in *Croton* of Brazilian highland rock outcrops: Evidences for atmospheric water uptake. *Perspect Plant Ecol Evol Syst*, 22: 23–35
- Wang BY, Zhou Y, Ma HJ (2011). Leaf absorption of plants of different types to fog in Xishuangbanna region. *J Anhui Agr*, 39 (10): 5677–5680 (in Chinese with English abstract) [王博轶, 周远, 马洪军 (2011). 西双版纳地区不同类型植物叶片对雾水的吸收. *安徽农业科学*, 39 (10): 5677–5680]
- Wang X, Zhang YP (2006). Canopy rainfall storage capacity of tropical seasonal rain forest and rubber plantation in Xishuangbanna. *J Appl Ecol*, 17 (10): 1782–1788 (in Chinese with English abstract) [王馨, 张一平(2006). 西双版纳热带季节雨林与橡胶林林冠的持水能力. *应用生态学报*, 17 (10): 1782–1788]
- Wang XH, Xiao HL, Cheng YB, et al (2016). Leaf epidermal water-absorbing scales and their absorption of unsaturated atmospheric water in *Reaumuria soongorica*, a desert plant from the northwest arid region of China. *J Arid Environ*, 128: 17–29
- Went FW, Babu VR (1978). The effect of dew on plant water balance in *Citrullus vulgaris* and *Cucumis melo*. *Physiol Plant*, 44: 307–311
- Westhoff M, Zimmermann D, Zimmermann G, et al (2009). Distribution and function of epistomatal mucilage plugs.

- Protoplasma, 235: 101–105
- Wu Y, Song L, Liu WY, et al (2018). Fog water is important in maintaining the water budgets of vascular epiphytes in an Asian tropical karst forests during the dry season. *Forests*, 9: 260
- Yan X, Zhou MX, Dong XC, et al (2015). Molecular mechanisms of foliar water uptake in a desert tree. *AoB Plants*, 7: plv129
- Yang Q, Xiao L, Zhao LJ, et al (2010). Research progress on water uptake through foliage. *Acta Ecol Sin*, 30: 172–177
- Yang SJ, Sun M, Yang QY, et al (2016). Two strategies by epiphytic orchids for maintaining water balance: thick cuticles in leaves and water storage in pseudobulbs. *AoB Plants*, 8: plw046
- Yates DJ, Hutley LB (1995). Foliar uptake of water by wet leaves of *Sloanea woollsii*, an Australian subtropical rain-forest tree. *Aust J Bot*, 43: 157–167
- Zhang PF, Gao MY, Ji W, et al (2014). Effect of leaf and fruit water abosbing on fruit cracking in Chinese jujube. *J Nucl Agr Sci*, 28 (12): 2269–2274 (in Chinese with English abstract) [张鹏飞, 高美英, 纪薇等(2014). 叶片和果实吸水力对枣裂果的影响研究. *核农学报*, 28 (12): 2269–2274]
- Zhang Y, Hao XM, Sun HT, et al (2019). How *Populus euphratica* utilizes dew in an extremely arid region. *Plant Soil*, 443: 493–508
- Zheng XJ, Li S, Li Y (2011). Leaf water uptake strategy of desert plants in the Junggar Basin, China. *J Plant Ecol*, 35 (9): 893–905 (in Chinese with English abstract) [郑新军, 李嵩, 李彦(2011). 准噶尔盆地荒漠植物的叶片水分吸收策略. *植物生态学报*, 35 (9): 893–905]
- Zheng YL, Feng YL (2006). Fog water absoption by the leaf epiphytes and non-epiphytes in Xishuangbanna. *J Appl Ecol*, 17 (6): 977–981 (in Chinese with English abstract) [郑玉龙, 冯玉龙(2006). 西双版纳地区附生与非附生植物叶片对雾水的吸收. *应用生态学报*, 17 (6): 977–981]
- Zhuang YL, Ratcliffe S (2012). Relationship between dew presence and *Bassia dasyphylla* plant growth. *J Arid Land*, 4: 11–18