

九种维管植物水力性状的演化趋势

赵乐文¹ 陈梓熠¹ 邹滢¹ 付子钊¹ 吴桂林^{2,3} 刘小容^{2,3} 罗琦^{2,3}
林忆雪^{4,2} 李雄炬¹ 刘智通¹ 刘慧^{2*}

¹广东实验中学, 广州 510375; ²中国科学院华南植物园退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 中国科学院华南植物园广东省应用植物学重点实验室, 广州 510650; ³中国科学院大学, 北京 100049; ⁴仲恺农业工程学院, 广州 510225

摘要 维管植物从蕨类植物、裸子植物到被子植物的演化过程中, 生理结构和功能都被认为更趋向于适应干旱的环境。但是关于3类植物是否提升了水分传导和水分利用效率的研究目前多基于叶脉和气孔的形态结构推断, 而对水分传导速率的直接测量则集中于被子植物内部。因此, 同时测定3类植物叶片和枝条尺度的水力性状, 可以研究维管植物水力性状的演化趋势和协同演化关系。该研究测定了中国科学院华南植物园内的蕨类植物(芒萁(*Dicranopteris pedata*)、华南毛蕨(*Cyclosorus parasiticus*)、乌毛蕨(*Blechnum orientale*)), 裸子植物(罗汉松(*Podocarpus macrophyllus*)、竹柏(*Podocarpus nagi*)、落羽杉(*Taxodium distichum*))和被子植物(海南木莲(*Manglietia fordiana* var. *hainanensis*)、东京油楠(*Sindora tonkinensis*)、羊蹄甲(*Bauhinia purpurea*))共9种植物的水力结构与功能的相关性状。发现9种植物从原始到更演化物种的枝条比导水率(K_S)、叶片比导水率(K_L)和叶片水力导度(K_{leaf})依次升高; 叶片蒸腾速率(E)和潜在水分利用效率(WUE_i)升高趋势不显著; 气孔面积指数(SP_i)和木材密度(WD)在3个类群间无明显变化趋势。水力功能性状在枝条(K_S)和叶片(K_L 、 K_{leaf} 和 E)尺度显著相关, 但和两个结构性状并无显著相关性。对显著相关的性状进行系统发育独立差分析发现相关性依然存在, 表明枝条导水和叶片导水、叶片失水的协同性独立于系统发育而存在。该文以9种维管植物为例, 发现演化过程中水分传导相关的功能性状有显著提升, 且导水和失水的性状存在着协同演化关系。上述维管植物水力性状演化趋势的结论需要对更多物种、更精细的水力结构性状的进行测定验证。

关键词 功能性状; 适应性; 水分传导; 系统发育独立差; 协同演化

赵乐文, 陈梓熠, 邹滢, 付子钊, 吴桂林, 刘小容, 罗琦, 林忆雪, 李雄炬, 刘智通, 刘慧 (2018). 九种维管植物水力性状的演化趋势. 植物生态学报, 42, 220–228. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0258

Changes in hydraulic traits of nine vascular plants from different evolutionary lineages

ZHAO Le-Wen¹, CHEN Zi-Yi¹, ZOU Ying¹, FU Zi-Zhao¹, WU Gui-Lin^{2,3}, LIU Xiao-Rong^{2,3}, LUO Qi^{2,3}, LIN Yi-Xue^{4,2}, LI Xiong-Ju¹, LIU Zhi-Tong¹, and LIU Hui^{2*}

¹Guangdong Experimental High School, Guangzhou 510375, China; ²Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; ³University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; and ⁴Zhongkai University of Agriculture and Engineering, Guangzhou 510225, China

Abstract

Aims As vascular plants evolve from ferns to gymnosperms and angiosperms, their physiological structures and functions are assumed more adaptable to arid environment. Whether the three plant groups from early to late evolved lineages have improved their water transport and use efficiency has been studied on the basis of the morphological structure of leaf veins and stomata. Moreover, the water transportation rate was directly measured in the angiosperms. Therefore, we measured structural and functional traits related to water relations in all three plant groups simultaneously, to test the hypothesis on the evolutionary process of plant hydraulics.

Methods We selected three species in each group grown in South China Botanical Garden, Guangzhou, China, including ferns (*Dicranopteris pedata*, *Cyclosorus parasiticus* and *Blechnum orientale*), gymnosperms (*Podocarpus macrophyllus*, *Podocarpus nagi* and *Taxodium distichum*) and angiosperms (*Manglietia fordiana* var. *hainanensis*, *Sindora tonkinensis* and *Bauhinia purpurea*).

Important findings Sapwood and leaf specific hydraulic conductivities (K_S and K_L , respectively), and leaf conductance (K_{leaf}) significantly increased from ferns, gymnosperms to angiosperms. However, no significant trends

收稿日期Received: 2017-10-10 接受日期Accepted: 2018-01-04

基金项目: 国家自然科学基金(31670411). Supported by the National Natural Science Foundation of China (31670411).

* 通信作者Corresponding author (hui.liu@scbg.ac.cn)

were found in transpiration rate (E) and intrinsic water use efficiency. Meanwhile, neither the size and density of stomata nor wood density showed significant difference among three plant groups. The hydraulic functional traits (K_S , K_L and K_{leaf}) had significantly positive correlations with each other, but had no relationships with the two measured structural traits. Phylogenetic independent contrasts analyses showed that the coordination between K_S and K_{leaf} , and between K_S and E were independent of the phylogeny. Based on the nine vascular species, this study demonstrated that water transport related traits are improved as vascular plants evolved, and the co-evolution between water transport and transpiration traits were identified. For further study, it is necessary to consolidate our data with investigations of more detailed water-transport structures in more species from different evolutionary lineages.

Key words functional traits; adaptation; water transport; phylogenetic independent contrast; correlated evolution

Zhao LW, Chen ZY, Zou Y, Fu ZZ, Wu GL, Liu XR, Luo Q, Lin YX, Li XJ, Liu ZT, Liu H (2018). Changes in hydraulic traits of nine vascular plants from different evolutionary lineages. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 220–228. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0258

19世纪以来, 英国生物学家达尔文提出的生物进化论(现称演化)得到广泛认同。学说的主要观点为: 地球上所有生物起源于同一个祖先, 形成一个分支庞大的系统发育树; 在同一个种群中的个体存在着变异, 那些具有能适应环境的有利变异的个体将存活下来, 并繁殖后代, 不具有有利变异的个体就被淘汰(Darwin, 1859)。维管植物在从海洋到陆地漫长的演化过程中, 植物的生存环境在不断地改变, 因而其水分关系也应表现出逐步形成适应多样化生境如干旱环境的机制, 如提高水分传导效率, 增强抗旱性等(Brodribb *et al.*, 2016)。因此, 研究维管植物在演化过程中水力结构和功能的变化, 有助于我们评估植物在不同水分条件下的适应性, 并据此对现今维管植物的地理分布生境有更加深入的了解。

植物从根系吸收水分, 通过茎干木质部的维管运输至枝条和叶片, 最终通过气孔的蒸腾作用散失到空气中。这一过程中表征植物水分关系的功能性性状主要分为导水效率(如枝条比导水率、叶片比导水率、叶片水力导度和木质部边材密度)和失水效率(如叶片蒸腾速率、气孔导度和气孔面积指数)。枝条比导水率是指单位长度和边材面积的枝条在单位压力梯度下的水分传导速率, 是衡量枝条导水能力的最常用参数; 叶片比导水率是导水率除以该枝条上所有叶片的面积, 代表了枝条对叶片的水分供应能力(Santiago *et al.*, 2004)。木质部边材密度的大小直接受到其中维管组织比例的影响, 是衡量枝条导水率的基本结构指标。木材密度越大的植物, 一般具有越小的枝条导水率和更高的耐旱性(Hacke *et al.*, 2001)。叶片导水阻力是植物水分传输的瓶颈, 在整株阻力中具有较高的比重(>30%)(Escalona *et*

al., 1999), 因此叶片水力导度是反映植物水分传输速率和效率的关键指标(Brodribb & Holbrook, 2003a; Scoffoni *et al.*, 2012)。气孔导度是CO₂和水气进出气孔的速率, 与光合作用、呼吸作用及蒸腾作用密切相关, 光合速率与气孔导度的比值是潜在水分利用效率(WUE_i), 可以指示一个物种在不同水分条件下的适应能力(Nicotra & Davidson, 2010)。气孔面积指数综合了气孔密度和气孔大小的特征, 可以表征植物叶片通过气孔调控水分传导和光合速率的能力(Sack *et al.*, 2003)。

有关植物演化过程中植物生理结构和功能的变化, 国内外有许多基于被子植物内部类群的比较研究(Nicotra *et al.*, 2011; 张亚等, 2014)。研究方向包括水分运输系统的功能在演化过程中的加强(Boyce *et al.*, 2009), 如叶脉密度增加(Brodribb *et al.*, 2007); 以及水分散失调节能力在演化过程中的增强, 如气孔大小和密度的变化(Brodribb & Holbrook, 2003b), 从而影响相应的光合速率的大小(Santiago *et al.*, 2004); 并分析这些指标对生态环境变化的响应(Buckley & Kingsolver, 2012)。此外, 对于从蕨类植物、裸子植物再到被子植物的叶片生理结构和功能变化虽然也有相应研究, 但研究者没有进行茎干或枝条尺度的分析比较(Brodribb & Field, 2010)。然而, 上述研究都只是基于叶脉或导管的形态结构参数或者数学模型来推断其水分传导速率的大小, 并没有实际测定不同类群植物的水分传导速率。对从枝条到叶片, 从水分传导到散失连续过程中水力性状的一致性以及性状间是否存在协同演化的相关研究较少, 因此需要更多有关实验数据的积累和证明。

针对以上前期研究的几点不足, 本研究选取统

一生境下的3种蕨类植物、3种裸子植物和3种被子植物,测定它们和水分传导、水分散失相关的结构和功能性状。本研究目的包括: (1)分析这些功能性状在不同类群间的变化趋势; (2)探讨枝条导水和叶片导水、枝条导水和叶片失水是否具有相关性; (3)进一步检验这些相关性是否存在协同演化关系,从而评估这9种不同演化类群的植物对水分条件的适应能力。

1 材料和方法

1.1 研究地点与试验材料

本研究在中国科学院华南植物园(广东省广州市, 113.35° E, 23.18° N)开展, 研究地点属南亚热带季风气候, 年降水量1 700 mm, 其中80%的降水来自雨季(4–9月); 年平均气温21.2 °C, 1月平均气温13.6 °C, 7月平均气温28.9 °C。地形为丘陵河谷平原, 海拔20–30 m。

基于对华南植物园的前期物种调查, 按照蕨类植物、裸子植物到被子植物的演化顺序, 每个类群选取3个常见且个体数量充足的物种。通过Phylocom数据库找到3个被子植物带有枝长的系统发育树(Webb *et al.*, 2008), 并查阅相关文献获取蕨类植物(Testo & Sundue, 2016)和裸子植物(Quinn *et al.*, 2002)属水平的系统发育树, 从而获知每个类群内物种的原始性和系统发育位置, 并用于系统发育独立差(PIC)分析(表1)。

1.2 研究方法

水力性状测定于2016年8月在中国科学院华南植物园完成, 具体指标和方法如下。

1.2.1 枝条比导水率(K_S)和叶片比导水率(K_L)测定

导水率的测定要求取样枝条的长度超过最大导

管长度, 而蕨类和裸子植物的管胞长度在1–2 cm, 本实验室之前测定过3种被子植物的最大导管长度在47–70 cm, 所以本研究为保证所有物种测定结果的可靠性, 3种蕨类植物紧贴地面剪取叶柄长度在30 cm以上的大型羽状复叶(因为蕨类植物的根状茎直接接触土壤水分, 不是限制水分传导的主要因素, 为了和其他物种比较, 本研究用大于20 cm的叶柄来测量导水率), 裸子植物和被子植物分别剪取长度30–80 cm, 直径8–10 mm健康成熟的阳生枝条带回实验室。每个物种选取3–5株成年植株, 每株测量5个重复。

枝条木质部导水率用重力冲水法测定(Sperry *et al.*, 1988)。在较低压力下(0.1 MPa)以20 mmol·L⁻¹ KCl溶液冲洗枝条20 min以完全除去气泡。通过自制的测定装置, 在稳定的水流压力下(5.5 kPa)测定最大导水率(K_h)。枝条比导水率(K_S)为单位边材横截面积(A_S)的导水率。叶片比导水率(K_L)为 K_h 除以该枝条上所有叶面积(A_L)的导水率。由于枝条和叶比导水率(K_S 和 K_L)之间具有极强的正相关关系, 本研究中以 K_S 代表枝条尺度的导水效率和其他性状进行相关研究。

1.2.2 叶片水力导度(K_{leaf})测定

叶片水力导度用蒸腾流法测定(Guyot *et al.*, 2012)。剪取带叶小枝条装入黑色塑料袋带回实验室, 复水24 h, 使植物叶片水分达到饱和状态。在水下切取叶片, 迅速将叶柄连接到充满水的硅胶管-量筒-天平-计算机的装置, 该套自制装置同时配有大功率LED灯、隔热水盆和风扇以加快蒸腾速率(E), 计算机每30 s记录叶片的蒸腾失水情况。当叶片蒸腾约30 min后 E 趋于稳定, 在已经稳定的记录中选取最后10个点的平均值用于计算 K_{leaf} , 然后将叶片迅

表1 本试验中不同演化类群9种维管植物概况

Table 1 Summary of the nine species from three evolutionary lineages in this study

	物种 Species	缩略词 Abbreviation	科 Family
蕨类植物 Ferns	芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i>	Dp	里白科 Gleicheniaceae
	华南毛蕨 <i>Cyclosorus parasiticus</i>	Cp	金星蕨科 Thelypteridaceae
	乌毛蕨 <i>Blechnum orientale</i>	Bo	乌毛蕨科 Blechnaceae
裸子植物 Gymnosperms	罗汉松 <i>Podocarpus macrophyllus</i>	Pm	罗汉松科 Podocarpaceae
	竹柏 <i>Podocarpus nagi</i>	Pn	罗汉松科 Podocarpaceae
	落羽杉 <i>Taxodium distichum</i>	Td	杉科 Taxodiaceae
被子植物 Angiosperms	海南木莲 <i>Manglietia fordiana</i> var. <i>hainanensis</i>	Mh	木兰科 Magnoliaceae
	东京油楠 <i>Sindora tonkinensis</i>	St	豆科 Fabaceae
	羊蹄甲 <i>Bauhinia purpurea</i>	Bp	豆科 Fabaceae

速移开, 擦干叶柄水分放入袋中稳定20 min后测定最终水势(Ψ_{final})。并用叶面积仪(LI300C, LI-COR, Lincoln, USA)测量相应叶片的叶面积。 $K_{\text{leaf}} = E/(0 \text{ MPa} - \Psi_{\text{final}})$, 其中 E 用最后10个点的失水速率除以叶面积计算。每个物种选取3–5株成年植株, 每株测量3个重复。

1.2.3 蒸腾速率(E)和潜在水分利用效率(WUE_i)测定

测定在天气晴朗的9:00–11:00进行, 选取充分展开、健康向阳的叶片, 对植物的气体交换指标进行测定。采用LI-6400便携式光合测量系统(LI-COR, Lincoln, USA), CO_2 浓度设为 $400 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 光强设为 $1500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 达到测量植物的饱和光强。每个物种选取5株成年植株, 每株测量3个重复。测量指标包括光合速率(A)、气孔导度(g_s)和蒸腾速率(E), 并以 A/g_s 计算 WUE_i 。

1.2.4 气孔面积指数(SPI)测定

选取叶片背面中部, 用纸巾擦净后涂一层透明指甲油, 3 min后用镊子轻轻将指甲油膜揭下, 平铺于载玻片上, 盖上盖玻片于光学显微镜下观察并拍照, 每个物种选取3片健康成熟的叶子, 每个叶片拍摄10个视野。对照片用图形软件ImageJ 1.4.8处理, 直接测量保卫细胞的长度即为气孔长度(SL), 计算视野中单位叶面积的气孔数目即为气孔密度(SD)。计算气孔面积指数, $SPI = SL^2 \times SD$ (Sack *et al.*, 2003)。

1.2.5 木材密度(WD)测定

首先说明“木材密度”沿用了木本植物测量方法中的名称, 用于描述蕨类植物只是方便比较, 并不一定准确。从几种裸子植物和被子植物取下的大量枝条中, 剪取3–5 cm长的小段新鲜枝条, 剥除树皮和髓质, 在水中浸泡过夜。因为蕨类植物不存在树皮和髓质, 所以不需要剖开去髓, 直接剪取3–5 cm长的一段叶柄在水中浸泡过夜。测量时擦干表面, 用排水法(1/10 000天平上放置盛水烧杯, 物体完全浸入水中时天平读数增加的克数即为该物体的体积毫升数)测定其水分饱和时的体积(V)。样品在 70°C 烘箱中烘干72 h后测量干质量(M_{dry}), 则木材密度(WD)等于 M_{dry}/V 。每个物种选取3–5段枝条进行测量。

1.3 数据统计与分析

用Excel 2013、Origin软件和R软件(R Development Core Team, 2013)进行数据整理及作图。

针对本研究提出的3个目的, (1)为了分析水力

性状在不同类群间的变化趋势, 对不同性状在不同类群间的差异进行nest ANOVA分析, 并对差异显著的分组进行Turkey HSD多重比较。(2)为了检验枝条导水和叶片导水、枝条导水和叶片失水是否具有相关性, 采用Pearson相关分析获得相关系数。(3)为了检验性状间是否存在协同演化关系, 用系统发育独立差(PIC)对显著相关的性状进行分析。 PIC 以R软件中ape包的pic功能完成(Paradis *et al.*, 2004)。

2 结果

2.1 K_S 、 K_L 和 K_{leaf} 的测定结果

9种植物的枝条和叶比导水率(K_S 和 K_L)从蕨类植物、裸子植物到被子植物逐渐升高, 且蕨类和被子植物之间的差异显著(图1A、1B)。在蕨类植物中,

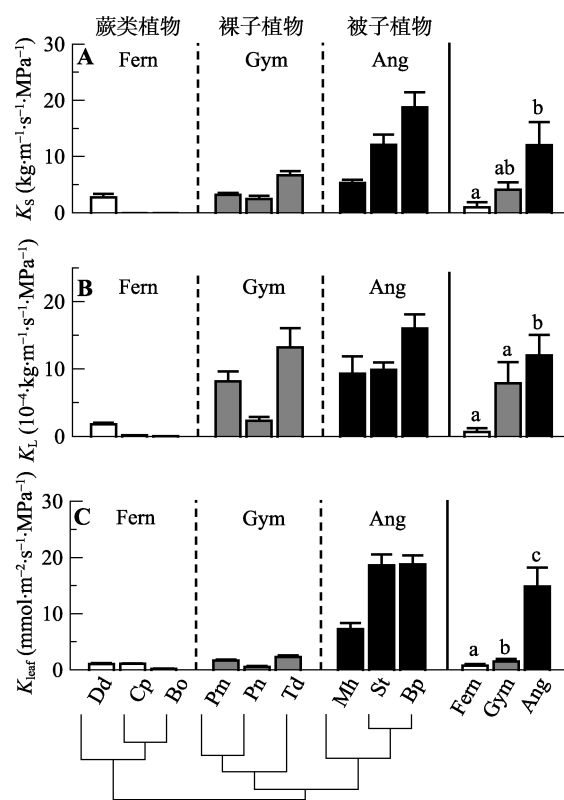


图1 不同演化类群9种植物的枝条比导水率(K_S)、叶片比导水率(K_L)和叶片水力导度(K_{leaf}) (平均值±标准误差, $n=3-5$)。最右图柱上不同字母是HSD多重比较的结果, 9个物种的系统发育树在柱状图最下方, 物种缩写见表1。Fern, 蕨类植物; Gym, 裸子植物; Ang, 被子植物。

Fig. 1 Comparison of sapwood-specific hydraulic conductivity (K_S), leaf-specific hydraulic conductivity (K_L) and leaf hydraulic conductance (K_{leaf}) among the nine species from three evolutionary lineages (mean ± SE, $n=3-5$). Letters on top of each bar in the right column are HSD multiple comparison results, the phylogenetic tree of the nine species is drawn at the bottom. See species abbreviations in Table 1. Fern, ferns; Gym, gymnosperms; Ang, angiosperms.

芒萁的 K_S 和 K_L 显著高于其他两个接近于0的物种; 裸子植物中, 罗汉松和落羽杉的 K_S 与竹柏相似, 但差异, 羊蹄甲具有最大的 K_S 和 K_L (图1A、1B)。叶片水力导度(K_{leaf})同样从蕨类植物、裸子植物到被子植物它们的 K_L 比竹柏显著更高, 表明它们单位边材面积支持的叶片面积更少; 被子植物也存在较大的种间物逐渐升高, 其中蕨类和裸子植物之间无显著差异, 两者和被子植物差异显著, 被子植物中东京油楠和羊蹄甲在9种植物中 K_{leaf} 最大(图1C)。

2.2 E 和 WUE_i 的测定结果

叶片 E 虽然表现出从蕨类植物、裸子植物到被子植物稍微升高的趋势, 但在3个演化类群间的差异并不显著(图2A)。与之类似, 叶片 WUE_i 也有从蕨类植物、裸子植物到被子植物升高的趋势, 但在3个演化类群间的差异并不显著(图2B)。在9种植物中, 这两个指标都是被子植物中的羊蹄甲具有最大值, 其他物种之间的差异并无规律。

2.3 SPI 和 WD 的测定结果

基于气孔密度及气孔长度综合计算得出的 SPI 在3个演化类群之间并未表现出明显的变化趋势, 且在类群内表现出较大的种间差异, 如被子植物中羊蹄甲具有最小的 SPI 值, 而裸子植物中竹柏具有最大的 SPI 值(图3A)。另一个结构指标 WD 在3个演化类群之间也没有明显的变化趋势, 但在类群内表现

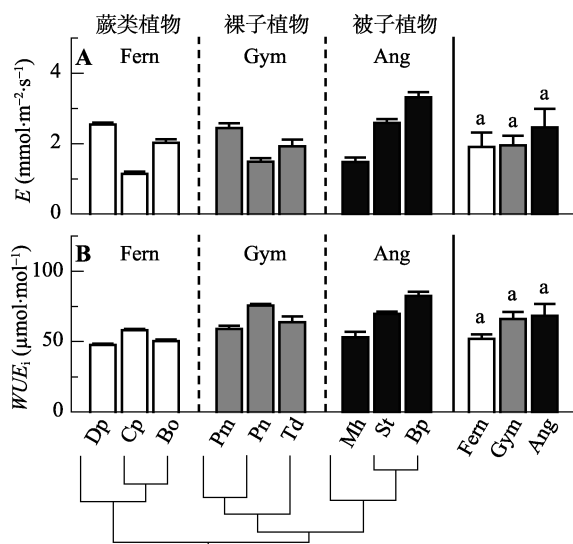


图2 不同演化类群9种植物的蒸腾速率(E)和潜在水分利用效率(WUE_i)(平均值±标准误差, $n = 3-5$)。缩写注释同图1。
Fig. 2 Comparison of leaf transpiration rate (E) and intrinsic water use efficiency (WUE_i) among the nine species from three evolutionary lineages (mean ± SE, $n = 3-5$). Notes are the same with Fig. 1.

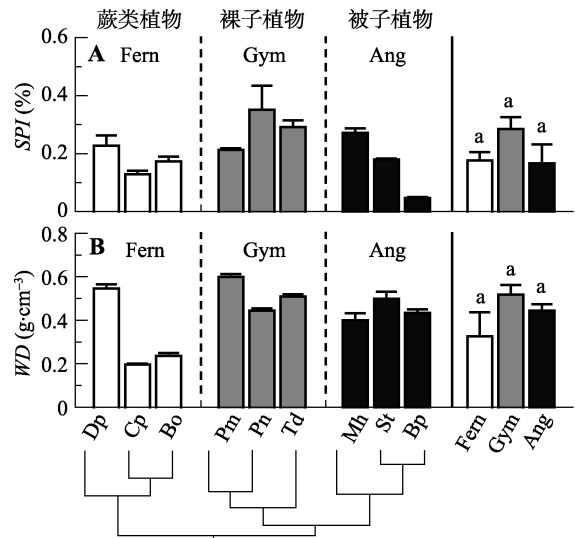


图3 不同演化类群9种植物的气孔面积指数(SPI)和木材密度(WD)(平均值±标准误差, $n = 3-5$)。缩写注释同图1。
Fig. 3 Comparison of stomatal area index (SPI) and wood density (WD) among the nine species from three evolutionary lineages (mean ± SE, $n = 3-5$). Notes are the same with Fig. 1.

出较大的种间差异, 如蕨类植物中芒萁的 WD 比华南毛蕨和乌毛蕨显著要高(图3B)。

2.4 水力性状之间的相关性

作为枝条尺度导水效率的衡量指标 K_S 和叶片尺度导水效率的 K_{leaf} , 叶片尺度失水效率的 E 之间均具有显著的正相关关系, 其中 K_S 和 K_{leaf} 的相关系数更是达到0.92 (图4A、4C)。系统发育独立差分析表明 K_S 和 K_{leaf} , K_S 和 E 之间的正相关关系不受系统发育背景的影响, 相关性依然显著(图4B、4D)。 K_S 和其他结构和功能指标中的 K_L 具有显著的正相关关系, 但和 WUE_i 、 SPI 和 WD 的相关性不显著。

3 讨论

3.1 九种植物水力功能性状的演化趋势

枝条和叶比导水率(K_S 和 K_L)、叶片水力导度(K_{leaf})反映植物输导组织的水分传导能力, 本研究所取的9个物种, 演化地位越高的物种, 其 K_S 、 K_L 和 K_{leaf} 普遍显著高于演化地位低的物种(图1), 这和人基于解剖结构指标发现的结论一致, 即在演化过程中维管植物输导组织的水分输送能力有大幅度的提高(Brodribb *et al.*, 2005)。本研究同时发现, 蕨类植物中较原始的芒萁, 其 K_S 和 K_L 显著高于另外两种蕨类, 这可能是该物种适应于特殊生境造成的。广东植物志记载乌毛蕨生于较阴湿的水沟旁及坑穴边缘, 华南毛蕨生于山谷密林下或溪边湿地, 而芒萁

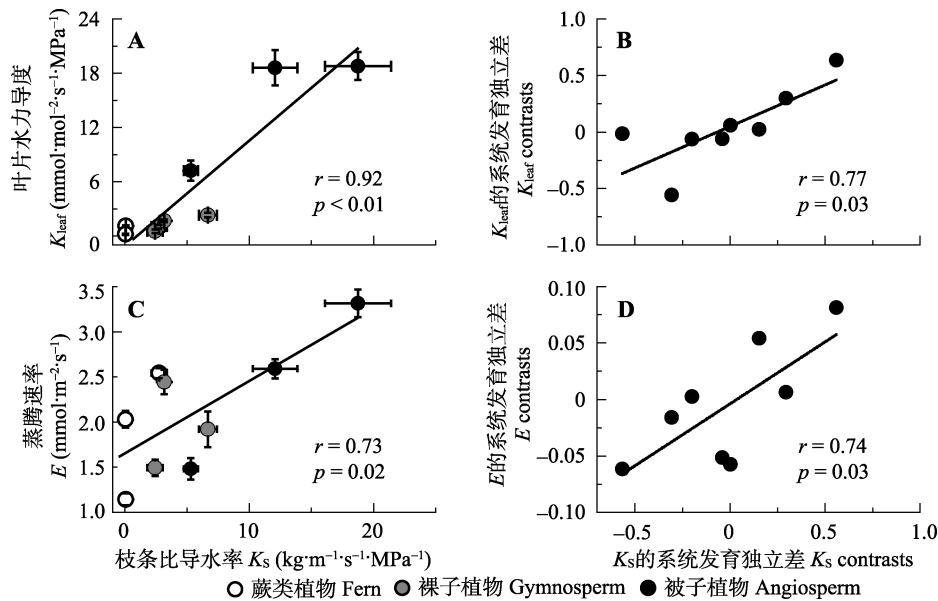


图4 不同演化类群9种植物的枝条比导水率(K_s)与叶片水力导度(K_{leaf})(A, B)和蒸腾速率(E)(C, D)的相关性。A、C是这两对性状的直接相关, B、D是这两对性状的系统发育独立差分析。A、C内数值为平均值 \pm 标准误差($n = 3-5$), A、B、C、D均报告Pearson相关系数(r)和显著性(p)。

Fig. 4 Correlations between sapwood-specific hydraulic conductivity (K_s) and leaf hydraulic conductance (K_{leaf})(A, B), and leaf transpiration rate (E)(C, D) among the nine species from three evolutionary lineages. A, C, traditional cross-species correlations; B, D, correlations among phylogenetically independent contrasts. In A and C, data are mean \pm SE ($n = 3-5$), Pearson correlation coefficients (r) and p values are reported.

生于强酸性土的开阔地、荒坡或林缘(吴德邻, 2006)。长期适应于开阔地充足的光环境, 芒萁具有较强的光合速率维持其快速的生长从而占领生态位(宋娟等, 2013), 较强的光合性状往往和较大的水分供给相协同, 由此演化出较强的水分传导能力。而 K_{leaf} 的测定由于给予了充分的光照和吸水源, 阴生性的蕨类也可以打开气孔表现出较大的水力导度, 因此并未在3种蕨类 K_{leaf} 之间发现显著差异(图1C)。与之类似, 3种华南地区的裸子植物均不受水分来源的限制, 不同的水力性状均是为了适应各自独特的生境演化而来。相对于在阴湿的林下生长的常绿小灌木(罗汉松和竹柏), 落羽杉虽然多生长于水边, 但其为高大的落叶乔木, 强阳生性, 强烈的光照和蒸腾需求是驱动其提高水分运输能力的主要因素(Oren *et al.*, 2001)。在3种被子植物中, 常绿乔木海南木莲是基部被子植物中木兰科物种的典型代表, 而东京油楠和羊蹄甲分别是豆科中甘豆亚科的常绿乔木(豆科中更原始)和蝶形花亚科的落叶乔木(豆科中更演化)的代表(Azani *et al.*, 2017)。前人研究指出落叶现象是对季节性干旱生境的一种适应, 为了补偿落叶带来的物质损耗, 落叶植物一般比常绿植物具有更高的生长速率, 并具有更高的光合效率和水分传导能力(Givnish, 2002)。

E 反映了植物水分散失的效率。本研究中演化地位高的几种植物的 E 比演化地位低的几种植物稍有提高, 但差异并不显著(图2A)。因此可以推测, 在演化中维管植物叶片的 E 有小幅提高。这可能是因为演化过程中维管植物叶片光合作用的适应能力提高, 对气孔的调节能力增大, 使得光合作用和蒸腾作用的协同性提高, 在水分充足的前提下 E 会有所提高(Tuzet *et al.*, 2003)。 WUE_i 反映了植物利用水分、同化 CO_2 的综合能力(Nicotra & Davidson, 2010; 展小云等, 2012)。本研究中9种维管植物的 WUE_i 虽然有提高的趋势, 但差异并不显著(图2B)。虽然可以推测演化地位越高的物种 WUE_i 也越高, 即利用同样的水分, 同化更多的 CO_2 , 更能适应在干旱条件下生存, 但本实验测定的植物都生长在植物园水分充足的生境中, 因此 WUE_i 的差异并不显著, 需要进一步加强对抗旱性指标如叶片的膨压丧失点的测定和比较。

本研究通过比较9种植物的水力性状, 发现不同生境对植物输导组织水分传导能力具有一定的影响, 物种可能采取不同的策略来应对不同的水分条件。然而来自不同演化类群植物水力功能性状的变化趋势是可预测的, 即较原始的物种导水效率较低, 其分布范围更容易被水分条件限制(水分充足

时, 导水率高是满足植物生长的前提; 水分不足时, 抗旱性高是保证植物生存的因素), 而被子植物具有更快的导水和失水效率, 从而具备对更多多样化的水分条件的适应潜力。

3.2 九种植物水力结构性状的演化趋势

*SPI*由气孔密度及气孔长度综合计算得出, 是叶片结构性状中的重要指标, 一定程度上体现出植物光合作用与蒸腾作用的强度(Sack *et al.*, 2003)。本研究的9种植物, 不同演化地位物种的*SPI*并未表现出明显的变化趋势, 这并不符合前人发现的规律。前人发现演化过程中, 叶片气孔变小、气孔密度变大, 最终*SPI*和气孔导度都有变大的趋势, 这是被子植物在古气候 CO_2 降低过程中增强适应性, 从而竞争排除掉蕨类植物和裸子植物, 在全球范围内扩大生境的关键一步(Franks & Beerling, 2009)。同时, 大量前人研究也表明, 不同种类的植物或植物生长的不同时期气孔的指标差异较大(Sack *et al.*, 2003), 并且气孔的各项指标受本世代物种生长地环境的强烈影响。如本实验中9种植物均来自水分充足的生境, 气孔发育过程中不受干旱胁迫, 且本实验在不同演化类群所取的物种数较少, 也会掩盖可能存在的趋势。

*WD*在9种植物中没有明显的变化趋势, 而且在类群内存在较大的种间差异。虽然*WD*越小表明茎干中的维管比例越多, 植物的导水效率可能会越高(Hacke *et al.*, 2001)。但另一方面, 在演化过程中, 枝干的机械支撑能力也在逐渐增强(如蕨类多是林下草本, 仅有很少的树蕨种类; 但裸子和被子植物则以高大乔木的形态成为很多生境的优势种), 会降低相应的维管组织在枝干中的比例, 两种作用平衡之下, 导致本研究结果变化趋势不明显, 且有较大的种间差异。此外也有前人研究指出, *WD*并不能很好地衡量维管占比的多少, 因此需要直接测量维管的直径和密度来作为枝条水分传导能力的结构指标(Fan *et al.*, 2012)。在叶片尺度, 除了叶脉密度和叶脉直径如何影响 K_{leaf} 的研究, 最新的研究把关注点也投向了叶肉结构的测量, 以及叶脉阻力和叶肉阻力如何共同影响 K_{leaf} (Trifiló *et al.*, 2016)。因此需要通过更多物种的枝条木质部、叶脉和叶肉组织导水结构如叶肉水力导度的研究, 得出不同类群植物水力性状演化趋势的更清晰结论。

3.3 九种植物枝条和叶片水力性状之间的相关性

本研究中9种植物枝条尺度(K_S)和叶片尺度(K_L 、 K_{leaf} 和 E)的水力功能性状之间存在显著的协同效应, 这符合植物水分运输和散失的平衡关系, 即更大的水分蒸腾需要更大的枝条和叶片导水来支撑, 和前人在被子植物中的研究结论相一致(Ishida *et al.*, 2008; Liu *et al.*, 2015b)。而且枝条和叶片水力性状的协同性不受系统发育的影响, 即此相关性是协同演化的结果, 是系统发育树基部节点(如科)的分异比末端节点(如属)的分异更大导致(Freckleton *et al.*, 2002)。这意味着枝条和叶片的水力性状的协同性更趋向于一种物理性规律, 而与取样物种来自哪一个演化类群关系不大。

本研究中9种植物的 K_S 与*SPI*和*WD*的相关性不显著, 和前人研究结果略有不同。在被子植物中基于多个物种的研究中, *WD*越小, 植物枝条木质部具有越多的导管, 一般和 K_S 呈显著的负相关关系(Liu *et al.*, 2015a)。本研究中的维管植物中同时包含了蕨类植物和裸子植物, 这两类植物并没有演化出成熟的导管, 而利用管胞组织进行导水, 所以即使3种蕨类植物的叶柄具有较低的密度, 它们相应的导水效率依然低下, 造成本研究中 K_S 和*WD*的脱节。如芒萁具有较高的*WD*但 K_S 很小, 这提示我们应当加强对维管的解剖研究, 找出影响 K_S 的关键结构性状。另一方面, *SPI*越大的叶片, 气孔具有更大的开张和蒸腾潜力, 因此也会拉动更大的 K_{leaf} (Sack *et al.*, 2003)。但本研究的9种植物中, 不但没有发现*SPI*与叶片尺度的 K_L 、 E 和 K_{leaf} 的相关性, 还发现被子植物中的羊蹄甲在9种植物中具有最高的 K_L 、 E 和 K_{leaf} , 却具有最小最稀疏的气孔, 这一反常的现象值得进一步探讨。推测可能原因是另外几种植物的气孔在阴生环境下并未全部打开(如前所述, 蕨类中的华南毛蕨和乌毛蕨, 裸子植物中的罗汉松和竹柏, 被子植物中的海南木莲都是偏阴生环境), 或者是另外几种植物气孔的大小和密度之间的权衡导致气孔最大导度的调节能力有限(Franks *et al.*, 2009)。最后, 本研究基于9种维管植物发现的水力功能性状之间的协同, 以及水力结构和功能性状不匹配的现象, 提示我们测定更多物种更精细的指标, 如木质部维管大小和密度、叶脉和叶肉导度等来解释功能性状随演化类群的变化趋势。

4 结论

本研究通过测量9种维管植物水力功能和结构相关的性状,发现水分传导相关的功能性状(K_S 、 K_L 和 K_{leaf})从蕨类植物、裸子植物到被子植物呈现逐渐升高的趋势,符合植物演化过程中调节能力和适应性更强的假说。但水分散失相关的功能性状(E 和 WUE_i)和结构性状(SPI 和 WD)并无明显的演化趋势,这可能是受到物种不同的生境以及取样物种较少的影 响。枝条和叶片尺度的导水和失水相关的性状间存在着较好的协同性,且此协同性受系统发育关系的影响较小。本研究的结论需要通过对更多物种和更精细和直接的水力结构性状的测定,及物种对不同生境适应性的相关研究来进一步验证。

致谢 感谢广州市珠江科技新星(Pearl River S&T Nova Program of Guangzhou)专项(201806010083)资助。感谢广东实验中学钟南山科学人才培养班的石乐义老师在研究中给予的大力支持。

参考文献

- Azani N, Babineau M, Bailey CD, Banks H, Barbosa AR, Pinto RB, Boatwright JS, Borges LM, Brown GK, Bruneau A, Candido E, Cardoso D, Chung K-F, Clark RP, Conceição AdS, Crisp M, Cubas P, Delgado-Salinas A, Dexter KG, Doyle JJ, Duminil J, Egan AN, De La Estrella M, Falcão MJ, Filatov DA, Fortuna-Perez AP, Fortunato RH, Gagnon E, Gasson P, Rando JG, Azevedo Tozzi AMGd, Gunn B, Harris D, Haston E, Hawkins JA, Herendeen PS, Hughes CE, Iganci JRV, Javadi F, Kanu SA, Kazempour-Osaloo S, Kite GC, Klitgaard BB, Kochanowski FJ, Koenen EJM, Kovar L, Lavin M, Roux MI, Lewis GP, de Lima HC, López Roberts MC, Mackinder B, Maia VH, Malécot V, Mansano VF, Marazzi B, Mattapha S, Miller JT, Mitsuyuki C, Moura T, Murphy DJ, Nageswara-Rao M, Nevado B, Neves D, Ojeda DI, Pennington RT, Prado DE, Prenner G, de Queiroz LP, Ramos G, Ranzato Filardi FL, Ribeiro PG, Rico-Arce MdL, Sanderson MJ, Santos-Silva J, São-Mateus WMB, Silva MJS, Simon MF, Sinou C, Snak C, de Souza ÉR, Sprent J, Steele KP, Steier JE, Steeves R, Stirton CH, Tagane S, Torke BM, Toyama H, Cruz DTd, Vatanparast M, Wieringa JJ, Wink M, Wojciechowski MF, Yahara T, Yi T, Zimmerman E (2017). A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny, The Legume Phylogeny Working Group (LPWG). *Taxon*, 66, 44–77.
- Boyce CK, Brodribb TJ, Feild TS, Zwieniecki MA (2009). Angiosperm leaf vein evolution was physiologically and environmentally transformative. *Proceedings of the Royal Society B*, 276, 1771–1776.
- Brodribb TJ, Bienaimé D, Marmottant P (2016). Revealing catastrophic failure of leaf networks under stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113, 4865–4869.
- Brodribb TJ, Feild TS (2010). Leaf hydraulic evolution led a surge in leaf photosynthetic capacity during early angiosperm diversification. *Ecology Letters*, 13, 175–183.
- Brodribb TJ, Feild TS, Jordan GJ (2007). Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics. *Plant Physiology*, 144, 1890–1898.
- Brodribb TJ, Holbrook NM (2003a). Changes in leaf hydraulic conductance during leaf shedding in seasonally dry tropical forest. *New Phytologist*, 158, 295–303.
- Brodribb TJ, Holbrook NM (2003b). Stomatal closure during leaf dehydration, correlation with other leaf physiological traits. *Plant Physiology*, 132, 2166–2173.
- Brodribb TJ, Holbrook NM, Zwieniecki MA, Palma B (2005). Leaf hydraulic capacity in ferns, conifers and angiosperms, impacts on photosynthetic maxima. *New Phytologist*, 165, 839–846.
- Buckley LB, Kingsolver JG (2012). Functional and phylogenetic approaches to forecasting species responses to climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43, 205–264.
- Darwin C (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray, London.
- Escalona JM, Flexas J, Medrano H (1999). Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis under water stress in field-grown grapevines. *Functional Plant Biology*, 26, 421–433.
- Fan ZX, Zhang SB, Hao GY, Ferry Slik JW, Cao KF (2012). Hydraulic conductivity traits predict growth rates and adult stature of 40 Asian tropical tree species better than wood density. *Journal of Ecology*, 100, 732–741.
- Franks PJ, Beerling DJ (2009). Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size and density over geologic time. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 10343–10347.
- Franks PJ, Drake PL, Beerling DJ (2009). Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density, an analysis using *Eucalyptus globulus*. *Plant, Cell & Environment*, 32, 1737–1748.
- Freckleton RP, Harvey PH, Pagel M (2002). Phylogenetic analysis and comparative data, a test and review of evidence. *The American Naturalist*, 160, 712–726.
- Givnish TJ (2002). Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves, solving the triple paradox. *Silva Fennica*, 36, 703–743.
- Guyot G, Scoffoni C, Sack L (2012). Combined impacts of

- irradiance and dehydration on leaf hydraulic conductance, insights into vulnerability and stomatal control. *Plant, Cell & Environment*, 35, 857–871.
- Hacke UG, Sperry JS, Pockman WT, Davis SD, McCulloh KA (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126, 457–461.
- Ishida A, Nakano T, Yazaki K, Matsuki S, Koike N, Lauenstein D, Shimizu M, Yamashita N (2008). Coordination between leaf and stem traits related to leaf carbon gain and hydraulics across 32 drought-tolerant angiosperms. *Oecologia*, 156, 193–202.
- Liu H, Xu QY, He PC, Santiago LS, Yang KM, Ye Q (2015a). Strong phylogenetic signals and phylogenetic niche conservatism in ecophysiological traits across divergent lineages of Magnoliaceae. *Scientific Reports*, 5, 12246. DOI: 10.1038/srep12246.
- Liu YY, Song J, Wang M, Li N, Niu CY, Hao GY (2015b). Coordination of xylem hydraulics and stomatal regulation in keeping the integrity of xylem water transport in shoots of two compound-leaved tree species. *Tree Physiology*, 35, 1333–1342.
- Nicotra AB, Davidson A (2010). Adaptive phenotypic plasticity and plant water use. *Functional Plant Biology*, 37, 117–127.
- Nicotra AB, Leigh A, Boyce CK, Jones CS, Niklas KJ, Royer DL, Tsukaya H (2011). The evolution and functional significance of leaf shape in the angiosperms. *Functional Plant Biology*, 38, 535–552.
- Oren R, Sperry JS, Ewers BE, Pataki DE, Philips N, Megonigal JP (2001). Sensitivity of mean canopy stomatal conductance to vapor pressure deficit in a flooded *Taxodium distichum* L. forest: Hydraulic and non-hydraulic effects. *Oecologia*, 126, 21–29.
- Paradis E, Claude J, Strimmer K (2004). APE, analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20, 289–290.
- Quinn CJ, Price RA, Gadek PA (2002). Familial concepts and relationships in the conifer based on *rbcL* and *matK* sequence comparisons. *Kew Bulletin*, 57, 513–531.
- Sack L, Cowan PD, Jaikumar N, Holbrook NM (2003). The ‘hydrology’ of leaves, co-ordination of structure and function in temperature woody species. *Plant, Cell & Environment*, 26, 1343–1356.
- Santiago LS, Goldstein G, Meinzer FC, Fisher JB, Machado K, Woodruff D, Jones T (2004). Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. *Oecologia*, 140, 543–550.
- Scoffoni C, McKown AD, Rawls M, Sack L (2012). Dynamics of leaf hydraulic conductance with water status, quantification and analysis of species differences under steady state. *Journal of Experimental Botany*, 63, 643–658.
- Song J, Li RH, Zhu SD, Ye Q (2013). Leaf functional traits of ferns from different habitats in monsoon evergreen broad-leaved forest in Dinghushan Mountain. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 21, 489–495. [宋娟, 李荣华, 朱师丹, 叶清 (2013). 鼎湖山季风常绿阔叶林不同生境蕨类植物的叶片功能性状研究. 热带亚热带植物学报, 21, 489–495.]
- Sperry JS, Donnelly JR, Tyree MT (1988). A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell & Environment*, 11, 35–40.
- Testo W, Sundue M (2016). A 4000-species dataset provides new insight into the evolution of ferns. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 105, 200–211.
- Trifiló P, Raimondo F, Savi T, Lo Gullo MA, Nardini A (2016). The contribution of vascular and extra-vascular water pathways to drought-induced decline of leaf hydraulic conductance. *Journal of Experimental Botany*, 67, erw268. DOI: 10.1093/jxb/erw268.
- Tuzet A, Perrier A, Leuning R (2003). A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. *Plant, Cell & Environment*, 26, 1097–1116.
- Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW (2008). Phylocom, software for the analysis of phylogenetic community structure trait evolution. *Bioinformatics*, 24, 2098–2100.
- Wu DL (2006). *Floral of Guangdong*. Guangdong Science & Technology Press, Guangzhou. [吴德邻(2006). 广东植物志. 广东科技出版社, 广州.]
- Zhan XY, Yu GR, Sheng WP, Fang HJ (2012). Foliar water use efficiency and nitrogen use efficiency of dominant plant species in main forests along the North-South Transect of East China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23, 587–594. [展小云, 于贵瑞, 盛文萍, 方华军 (2012). 中国东部南北样带森林优势植物叶片的水分利用效率和氮素利用效率. 应用生态学报, 23, 587–594.]
- Zhang Y, Yang SJ, Sun M, Cao KF (2014). Stomatal traits are evolutionarily associated with vein density in basal angiosperms. *Plant Science Journal*, 32, 320–328. [张亚, 杨石建, 孙梅, 曹坤芳 (2014). 基部被子植物气孔性状与叶脉密度的关联演化. 植物科学学报, 32, 320–328.]

责任编辑: 岳明 责任编辑: 李敏



扫码加入读者圈
听语音, 看问答