

叶片结构的水力学特性对植物生理功能影响的研究进展

龚 容^{1,2} 高 琼^{1,2*}

¹北京师范大学地表过程与资源生态国家重点实验室, 北京 100875; ²北京师范大学减灾与应急管理研究院, 北京 100875

摘 要 叶片是植物进行光合、呼吸、蒸腾作用的主要器官, 早期的研究主要集中于水分在叶片中的运输路径, 而对叶脉结构及其生态学意义研究甚少。近年来关于叶片叶脉结构、气孔结构的功能及叶片水力学特性的意义研究已经成为植物生理生态的研究热点。该文综述了叶脉的结构性状的指标(叶脉密度、直径、间距等), 叶片水力学结构特性对植物生长、水分运输、气体交换、光合作用等生理功能的影响, 及其与植物对干旱适应性之间的关系。叶脉结构是决定叶片生理功能的基础, 因此在未来的工作中应分析比较不同种类植物叶脉结构形态与导水、光合、呼吸、同化作用之间的关系, 建立植物茎干-枝-叶系统水力传导的机理性模型, 用以探索不同植物功能结构和高效用水生理生态学机制, 据此评估不同种类植物在未来气候情景下的地位。

关键词 叶脉网络结构, 导水率, 干旱适应性, 生理功能, 生理生态学机制

引用格式: 龚容, 高琼 (2015). 叶片结构的水力学特性对植物生理功能影响的研究进展. 植物生态学报, 39, 300–308. doi: 10.17521/cjpe.2015.0029

Research progress in the effects of leaf hydraulic characteristics on plant physiological functions

GONG Rong^{1,2} and GAO Qiong^{1,2*}

¹State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, Beijing Normal University, Beijing 100875, China; and ²Academy of Disaster Reduction and Emergency, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Abstract

Leaf is the main organ for plant photosynthesis, respiration, and transpiration. Earlier studies mainly focused on water transportation pathway in leaves, but leaf vein architecture and its ecological significance have been rarely studied. Recently, studies of leaf vein architecture, functions of stomatal structure, and leaf hydraulic characteristics have become major focuses of plant ecological research. This paper reviews the index of leaf vein architectural traits (i.e., vein density, diameter, and distance between veins), the influence of leaf hydraulic characteristic on plant functions such as growth, water transportation, gas exchange, and the relationship between leaf hydraulic conductance and drought adaptability for plants. Leaf vein architecture is the foundation of leaf physiological functions, and future studies should explore various types of relationships between plant leaf vein architectural traits and functional characteristics such as hydraulic conductance, photosynthesis, and respiration. Future research might also aim at development of stem-branch-leaf continuum model to explore ecophysiological mechanisms of plant functional structures and efficiency of water transportation, and to assess the adaptation of plants to the future climate scenarios.

Key words leaf vein architecture, hydraulic conductance, drought adaptability, physiological function, physiological ecology mechanism

Citation: Gong R, Gao Q (2015). Research progress in the effects of leaf hydraulic characteristics on plant physiological functions. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 300–308. doi: 10.17521/cjpe.2015.0029

水分是植物生长的主要限制因子, 而叶片的水分传输是土壤-植物-大气连续体(SPAC)中水分迁移

的一个重要环节。有研究表明每年有超过 4×10^{13} m³的水流经植物叶片叶脉复杂的导水路径, 这些水

分占到地表蒸散的70%, 维持了陆地植物的生产力并影响到全球及局部地区的气候(Chapin III *et al.*, 2002)。国内早期对植物叶片结构的研究主要集中在叶片厚度(薛智德等, 2004)、气孔密度(韩刚, 2010; 常英俏等, 2012)、叶肉结构(栅栏组织、海绵组织、角质层)(李林芝等, 2009)等抗旱性指标上。而对叶脉分布和密度、数量、尺寸、级数等结构特点的研究开展得较少。近年来国内外对叶脉网络功能性状及水力学特性研究的关注越来越多(李乐等, 2013; 潘莹萍和陈亚鹏, 2014; 张志亮等, 2014)。叶脉系统的研究主要集中在叶脉结构如叶脉密度、叶脉间距、末端自由脉、叶脉级数、叶脉拓扑结构(网状脉、分叉脉、平行脉)对植物叶片经济谱(leaf economics spectrum)的影响(Sack *et al.*, 2013), 以及叶脉在植物学分类与叶脉化石在古植物学进化系统的应用等领域(Blonder *et al.*, 2011), 由此开展的叶脉结构对叶片导水率、光合作用以及叶片导水能力对植物适应环境的影响的研究非常多(Sack *et al.*, 2004; Nardini & Salleo, 2005; Zwieniecki *et al.*, 2007; Sellin *et al.*, 2008)。叶片导水占整个植物导水的30%–60%, 同时叶片的导水能力和其导管结构对干旱的脆弱性是决定植物生产力和竞争力的关键因素(Nardini & Luglio, 2014)。叶片的结构性状对叶片的导水、气体交换、光合作用、蒸腾作用乃至植物的生长、生态分布、生态系统的生产力等功能性状都有很大的影响(McGill *et al.*, 2006; Kattge *et al.*, 2011)。进一步研究叶片水力结构特性对环境的适应性以及叶脉结构对植物生理功能的影响具有极其重要的生态学意义, 也能为建立植物茎干、枝、叶系统水力传导的机理性模型奠定良好的理论基础。本文旨在基于叶脉系统网络结构-叶片生理功能-环境因子的影响之间的关系, 系统总结叶片水力学特性及叶脉结构对植物生理功能影响的最新研究进展, 并展望未来研究发展的方向。

1 叶片叶脉系统的网络结构特征

叶脉是木质部和韧皮部细胞嵌入到薄壁或厚壁组织中, 由维管束鞘细胞环绕生长发育形成的(Sack & Scoffoni, 2013)。不同植物类群的叶脉结构系统在导管的分布、密度、数量、大小、维管束鞘的几何结构上具有很大的差异(Roth-Nebelsick *et al.*, 2001), 但通常都具有等级化的网络结构特征,

网状叶脉结构进化时间比较长, 提高了水分在叶片细胞中的分布, 同时机械支撑和防虫害能力也较强(Roth-Nebelsick *et al.*, 2001; Sack *et al.*, 2008)。双子叶植物具有大量的网眼状空隙或闭合环状叶脉(Sack *et al.*, 2012); 单子叶植物具有典型的纹状叶脉(Ueno *et al.*, 2006)。

由于叶脉系统的复杂性, Blonder等(2011)定义了一系列性状指标来表征叶脉系统的结构特点, 包括叶脉密度(单位面积上的叶脉长度)、叶脉间距、叶脉闭合度、叶脉直径等。叶脉密度分为主脉密度和次脉密度, 主脉密度是指单位面积中一级、二级、三级叶脉长度的总和, 次脉密度是指单位面积上四级及四级以下叶脉长度的总和, 虽然叶脉密度是主脉密度和次脉密度的总和, 但主要(> 80%)是由次脉密度决定(Sack *et al.*, 2012; Sack & Scoffoni, 2013), 比如在温带和热带树木中次脉密度就占到总脉密度的86%–98% (Sack *et al.*, 2003a)。通常, 较高的次脉密度伴随着较高的水分供应能力或导水率, 其主要原因是增加了木质部与周围叶肉细胞水分交换的面积, 同时减小了水分传输距离。比较而言, 主脉的分布和密度与叶片最大导水率之间关系并不显著。但是主脉的排列对叶片系统的水分分配起着至关重要的作用, 并且冗余的主脉可以缓冲木质部栓塞造成的影响。叶脉密度越高物质成本也越高, 通常C₄植物的叶脉密度比C₃植物高(Ueno *et al.*, 2006), CAM植物的叶片多肉质, 因此其叶脉密度较低; 叶脉间距是叶脉在空间上分布距离的量度, 叶脉间距越小, 叶脉到气孔之间的距离越短, 水流速度和碳通量越大。叶脉闭合度是指叶片单位面积内闭合环状结构的个数, 闭合度越高表明植物具有越多的冗余途径使水分绕开受损害的部位运输至气孔蒸腾部位(Blonder *et al.*, 2011)。叶脉密度、直径、间距、闭合度等结构特点共同决定着叶片的水力学功能特性及其抗干扰能力(表1)。

2 叶片的水力学特性

叶片的水力学特性研究较多的是叶片的导水率。大量的实验结果表明物种间植物叶片的导水能力存在很大的差异, 在已有的文献中, 叶片导水率的最大值与最小值之间相差65倍(从小于1 mmol·m⁻²·s⁻¹·MPa⁻¹到接近50 mmol·m⁻²·s⁻¹·MPa⁻¹) (Sack & Holbrook, 2006), 通常农作物草本的导水率比被子

表1 叶脉网络功能性状指标体系
Table 1 An index system for leaf venation functional traits

叶脉结构指标 Index of leaf vein structure	叶脉系统功能 Vein system function
叶脉直径 Vein diameter	机械支持 Mechanical support (+)
	物质运输 Matter transport (+)
	虫害防御 Defense of insect damage (+)
	导水率 Hydraulic conductance (+)
叶脉密度 Vein density	栓塞脆弱性 Vulnerable to embolism (-)
	物质运输 Matter transport (+)
	机械支持 Mechanical support (+)
	虫害防御 Defense of insect damage (+)
	气孔密度 Stomatal density (+)
	气孔导度 Stomatal conductance (+)
	导水率 Hydraulic conductance (+)
	气体交换速率 Rate of gas exchange (+)
	抗旱能力 Tolerance of drought (+)
	叶脉网络构建成本 Costs to venation networks (-)
叶脉闭合度 Loopiness of veins	导水路径 Water pathways (+)
叶脉间距 Distance between veins	虫害防御 Defense of insect damage (+)
	物质运输 Matter transport (-)
叶脉分级 Vein hierarchy	碳、水通量 carbon and water fluxes (-)
	次脉密度 Minor vein density (+)
	叶脉网络构建成本 Costs to venation networks (+)

(+)代表叶脉结构与相应功能呈正相关关系; (-)代表代表叶脉结构与相应功能呈负相关关系。
 (+) means positive correlation between vein structure and corresponding functions; (-) means negative correlation between vein structure and corresponding functions.

植物的高, 温带与热带木本被子植物的导水率高于针叶和蕨类植物(Brodribb & Holbrook, 2003; Sack *et al.*, 2003b; Brodribb *et al.*, 2010)。物种间叶片导水率的差异说明叶柄和叶脉形态解剖学以及木质部水流路径的差异。植物叶片的导水率(K_{leaf})代表了植物运输系统的水分传送以及气孔为光合作用保持开放的能力(Scoffoni *et al.*, 2011)。它是指在叶片表面与大气之间蒸汽压差的驱动力下, 水流通过单位叶片面积的流量(Sack & Holbrook, 2006), 也可以表示为水分通过叶片时所受到的水力阻力的倒数($1/R_{\text{leaf}}$) (Scoffoni *et al.*, 2012)。植物导水阻力是植物气体交换和光合生产力的主要限制因子(Sperry, 2000), 而叶片是植物导水结构的一个重要组成部分, 尽管水分在叶片中的传输路径只占水分在整个植物体内流经路径长度的一小部分, 但是水分在叶片中遇到的导水阻力占整个植物的30%–80% (Nardini, 2001; Sack *et al.*, 2003b)。叶脉结构决定了 K_{leaf} 对外界环境因子(如温度(Sellin & Kupper, 2007)、水分有效性(Nardini & Salleo, 2005; Gortan *et al.*, 2009)、光照(Lo *et al.*, 2005; Tyree *et al.*, 2005))等胁迫的敏感性。叶脉系统的结构如叶脉密度和叶脉直径的大小则影响着叶片的导水能力(Sack & Holbrook, 2006; Sack &

Scoffoni, 2013)。而导水能力对植物的水分利用效率和光合能力都有一定的影响(Brodribb *et al.*, 2007; Brodribb & Jordan, 2008)。

在干旱条件下, K_{leaf} 下降主要是由于气蚀造成的木质部栓塞导致木质部水分运输能力的下降(Nardini *et al.*, 2003), 而叶脉密度越高则植物叶片就会有更多的水分运输路径, 从而绕过气蚀化的木质部把水分运输到蒸腾部位的细胞(Sack *et al.*, 2013)。同时叶脉结构对气孔由于光合作用保持开放而又不使叶片缺水具有很大的影响, 当水分亏缺时保证了蒸腾部位细胞的活性和气孔的开放, 有利于光合作用(Sack & Holbrook, 2006)。

3 叶片水力学结构特性对植物生理的影响

在特定的环境下, 植物为了生存适应的需求会形成不同的形态结构和特定的水分供应策略。比如, 许多灌木物种由于生存环境的胁迫而使生长速率较慢, 以确保植物自身保持碳、矿物质以及水分的收支平衡; 而生长在湿润环境中的植物由于干旱胁迫危害较低, 因此其导管直径更大, 有利于水分的供应, 使植物能以最大的光合速率进行碳的同化。植物个体在其生长发育期间可以通过自身的遗传和环境因子的影响和驯化(acclimation)改变水力结构来影响水分输送效率。所以树木个体之间由于水力结构的差异而产生的生理功能的变化可能会影响树种在生态竞争中的相对优势与劣势, 也可能影响整个树冠的水分关系和气体交换, 从而影响林木的产量及森林生产力(李吉跃和翟洪波, 2000)。

3.1 对植物水分运输的影响

乔木与灌木植物的导水路径主要是在木质部内, 木质部包含有导管或管胞, 因此导管或管胞的结构特性强烈影响着植物的水分传输效率。Sperry (2000)及Nardini和Salleo (2000)的研究结果已经表明: 植物木质部结构由于水分胁迫、冰冻等原因造成的木质部导管栓塞会导致导水率的快速下降(Sperry, 2000), 导水率降低50%时所对应的水势(P_{50} , MPa)是反映植物水分运输系统脆弱性的重要指标。 P_{50} 值越高则植物抗栓塞能力越弱, 在胁迫条件下水分的供应能力越差(Cai & Tyree, 2010)。Jacobsen等(2009)研究了地中海气候类型区域灌木的水分胁迫耐受性, 发现肉质植物比高山硬叶灌木植物物种间 P_{50} 的变异要大, 表明高山硬叶灌木比

干旱高原肉质植物对气候的变化更敏感, 因此能更充分地利用木质部特征来应对水分胁迫。

已有研究表明导管直径越大越有利于水分的运输。但是大的导管直径更容易由于水分胁迫或低温造成木质部导管栓塞, 小直径的导管水分运输效率较低, 但能承受导管内极低的负压而不产生栓塞(Pittermann & Sperry, 2003; Stuart *et al.*, 2007)。所以旱生或寒冷环境中的植物茎干在构造方面通常更多地偏重于安全结构的形成——即植物在低水势条件下为防止栓塞的产生而形成许多小半径的导管结构。根据Hagen-Poiseuille定律, 木质部单位水势梯度形成的导管水流量与导管半径的4次方成正比(Ewers & Fisher, 1989)。因此不同物种之间导管直径的小小差异就会对植物整体的水分运输效率产生显著影响; 如热带葡萄(*Vitis vinifera*)茎干的导水率以及树液流速要比针叶树大50–100倍(Lange *et al.*, 1982), 落叶阔叶林则介于两者之间。

通常次脉密度越高植物的最大导水能力越强, 主要是因为次脉为导管与周围叶肉细胞的水分提供了更多的交换面积, 并缩短了水分运输到蒸腾部位的距离(Roth-Nebelsick *et al.*, 2001; Sack & Frole, 2006)。而主脉决定了水分在叶片中的分布, 但是主脉密度与植物的导水能力并不相关(Zwieniecki *et al.*, 2002)。阳生被子植物的叶片导水率比阴生植物高(Nardini & Salleo, 2005; Sack *et al.*, 2005)。这是因为阳生植物比阴生植物具有更高的叶脉密度(Sack & Frole, 2006)和更大的导管直径(Nardini *et al.*, 2005), 而Nardini等(2012)测量了生长在不同生境中(阴生和阳生) *Quercus ilex*的导水率和形态学解剖特征, 发现单位面积的叶片导水率与叶脉密度并不相关。

3.2 与植物气孔导度之间的关系

有研究表明不同生长型和生态环境下的植物气孔导度与土壤-叶片连续体间的导水率正相关(Nardini & Salleo, 2005)。气孔导度直接影响了叶片中CO₂的交换速率和水分的蒸腾速率(Sack & Frole, 2006)。在维管植物中, 水分亏缺的第一效应是气孔变窄, 减少CO₂的交换。而高的气孔导度允许CO₂快速地扩散到CO₂同化位置, 因而具有很强的光合能力; 水分胁迫时, 植物主要通过3种方式调节蒸腾速率: 1)气孔导度调节(Sperry, 2000); 2)植物激素脱落酸(ABA)的调节(Ackerson & Radin, 1983); 3)导

水信号调节(Borghetti *et al.*, 1998; Tausend *et al.*, 2000)。Nardini和Salleo (2005)的研究表明, 植物通常在出现水分限制点时气孔导度会最大化。当导水率下降50%时, 叶片水势接近于产生气孔栓塞的水势, 水分的运输开始受到限制。

气孔对水势的变化十分敏感, 当叶片水势开始下降时气孔导度也呈现下降的趋势, 气孔关闭是导致植物水分利用效率和碳同化能力下降的直接原因。Sack和Frole (2006)的研究发现阳生植物的叶片导水率与气孔指数有关, 表明了气相和液相水分导度之间的协调性(Meinzer, 2002)。阳生植物的气体交换速率明显比阴生植物的高, 叶片气孔对水蒸气的导度与叶片导水率相关(Nardini & Salleo, 2005; Blackman *et al.*, 2009)。因此阳生被子植物具有更高的叶片导水率, 使得这些物种能够满足更高的水分要求, 从而使气孔保持开放充分利用光能(Lo Gullo *et al.*, 2010)。Sack等(2005)的研究结果已表明为了满足蒸腾作用的水分供应, 叶脉密度与单位叶片面积上的气孔面积正相关。叶脉密度越高, 叶片的气孔密度、气孔导度、气体交换速率也越高(Sack *et al.*, 2005)。因而叶脉密度与气孔密度的协同变异关系体现了气孔蒸腾对水分的需求和叶脉系统对水分的供给相互匹配(Brodribb & Jordan, 2011)。而Tyree等(2005)的研究发现光照对叶片导水率的影响主要是由于光强调节能刺激叶片导管组织的水通道蛋白, 而不是对气孔张开度产生影响。已有研究结果表明导水率在高光强下能明显提高, 原因是高光强改变了参与水分运输的水通道蛋白的表达与激活(Cochard *et al.*, 2007)。

3.3 与光合速率之间的关系

光合速率与叶片单位面积的导水率正相关。Nardini等(2012)的研究表明叶片结构的改变是为了适应不同的光照强度以促进水分运输到叶表面的蒸腾作用部位, 为叶肉细胞和水分运输系统以及碳的投入提供稳定的水分供应(Nardini *et al.*, 2012)。叶脉密度影响了水分通过叶肉间隙的距离(Nardini & Salleo, 2005), 长距离(低叶脉密度)使水分需要更多的运输时间, 因此降低了光合速率。短距离(高叶脉密度)缩短了水分的运输距离, 因此光合速率要高。叶脉密度的增加有利于被子植物的发育, 使其具有更高的生态优势度。光合速率高的物种通常生长速度也快, 因此需要消耗更多的碳水化合物来支持其

生长,但其木材密度低于生长速率慢的物种。

Blonder等(2011)的“叶片经济谱(LES)起源”假说中提出叶脉密度决定了植物叶片的比叶质量(LMA)以及其他LES特征(包括最大光合速率、暗呼吸、叶片含氮量、叶片寿命)。LMA的大小受叶片厚度和密度的影响,在一定程度上反映出叶片截获光的能力与自我保护能力(Witkowski & Lamont, 1991),LMA越高也就是单位叶面积所生产的干物质越多,表明碳的同化能力越强,可以为光合作用提供更多的能量和物质基础。但是LMA高的情况下,叶脉密度并不一定大,如南方常绿阔叶植物生长速率较慢,叶片厚度比较大,因此LMA也比较大,但其单位叶面积光合作用速率较小。Walls (2011)的研究结果也表明叶片最大光合速率与末端叶脉密度的关系并不显著。这体现了叶片光合能力与叶脉网络结构性状相互独立(Walls, 2011)。Sack等(2013)通过分析已发表文献中超过350个被子、草本植物的叶脉密度和LES特征之间的关系,提出了‘flux trait network’假说,该假说则指出总叶脉密度与LMA是相互独立的,但LMA对光合速率有很大的影响(Sack *et al.*, 2013)。因此,叶片光合作用与叶脉网络结构性状之间的关系还存在很大的不确定性。

3.4 与干旱适应性之间的关系

在干旱环境下导水率严重下降,主要原因有: 1)木质部导管的崩裂或栓塞(Cochard *et al.*, 2004; Johnson *et al.*, 2009); 2)叶肉细胞与维管束鞘细胞收缩导致质外体组织的渗透率损失(Trifilò *et al.*, 2003; Blackman *et al.*, 2010); 3)参与水分运输的水通道蛋白失活(Shatil-Cohen *et al.*, 2011)。由于在干旱环境中导水率会限制气体交换和光合速率,因此能够限制整个植物的生长,当干旱日渐严重和频繁时可能会决定物种的分布(Blackman *et al.*, 2012; Scoffoni *et al.*, 2012)。

植物茎干、叶脉的木质部导管水力结构与植物耐旱性密切相关,叶脉密度越高植物的抗旱能力越强(Scoffoni *et al.*, 2011)。生态生理上不同“结构型”的生产率与它们植物形态上和功能上对特定生境条件的生存适应性具有密切的关系。比如,许多灌木物种由于生存环境的胁迫而具有低而安全的生长速率,以确保植物自身保持碳、矿物质的水分收支平衡,这是植物对环境胁迫所产生的一种安全性策略。Lo Gullo和Salleo (1988)调查了包括环孔材(ring

porous)和散孔材(diffusive porous)树种在内很多树种输水结构与其抗旱性之间的关系,结果发现这些树种的抗旱特性与导管直径和长度有关。在干旱环境中,植物常由于水分胁迫而引起木质部栓塞,直接的结果是导致木质部导水率的下降,还会影响气孔运动及其抗旱能力。栓塞脆弱性与导管直径的大小正相关,因此干旱生境下的树种木质部导管直径通常较小,且叶片叶脉密度较湿润生境下高,这是为植物提供更多的水分运输路径,从而避开栓塞化的木质部运输水分到蒸腾部位的细胞。申卫军等(1999)认为木质部栓塞化是耐旱树种对水分胁迫的适应性反应,适当的木质部栓塞对植物节水和在干旱条件下生存有利。周洪华等(2012)研究了荒漠河岸林植物木质部的导水特性,发现不同的干旱胁迫程度下,植物具有不同的适应策略。当干旱胁迫较轻时,植物会限制木质部的水流速度来协调整株植物的均匀生长;干旱胁迫严重时,植物会牺牲劣势枝条的水流,增强优势枝条的水流来提高植株整体的生存机会。有人对常绿树木枝条水分传导对季节性干旱胁迫的响应进行了研究,发现叶比导率在旱季没有明显降低,揭示了常绿树种通过调整其水力结构来适应季节性干旱的策略(王爱英等, 2008)。针叶树种叶片在受到水分胁迫时其导水率下降不是因为木质部栓塞,而是由于在极低的负压下造成的木质部导管的崩裂(Cochard *et al.*, 2004; Brodribb & Holbrook, 2005)。Miranda等(2010)的研究指出,生长在半干旱地区的6种灌木种类的木质部抗栓塞能力较低,自然栓塞程度较高,说明植物对干旱的适应性并不一定表现为较强的抗栓塞能力。抗栓塞能力较低的植物可以通过其他水分利用策略来防止自身水分的过度流失(Miranda *et al.*, 2010)。植物的木质部结构决定了木质部栓塞对水势的敏感程度(安锋等, 2005),可以通过调节叶片水势来降低导水率以保证整个植物体导水系统的安全,这就表明植物导水系统对水分的运输能力与安全性是不可兼得的(Pockman & Sperry, 2000)。此外,通过导水率的下降来调节气孔导度和蒸腾速率是植物适应干旱环境的另一个有效途径。Nardini等(2003)的研究表明叶片对由于干旱引起的导水系统功能紊乱的抗性是植物能在恶劣环境中生存的关键,强调了由叶脉形态学解剖特征决定的导水功能对干旱极端环境抗性的重要性(Nardini *et al.*, 2003),同时叶脉结构是植物能

适应特定生态环境的一个重要影响因素。

4 问题与展望

目前,国内外关于叶片结构性状对植物生理功能影响的研究取得了一定的进展,但是关于叶片结构特征与生理功能之间的耦合机理等问题还未解释清楚。比如:气孔导度的变化机制既受叶脉特征(直径、密度、结构等)的影响,又受自身(如气孔结构等)的限制,那么气孔结构(如密度、大小、形状)与叶脉结构是如何协调来影响植物的气孔导度,进而影响植物的光合、呼吸、蒸腾等生理功能的。叶片蒸腾是叶脉特征和气孔特征及生理控制共同作用的结果,在控制叶片导水功能中,叶脉导管直径、叶脉结构、密度在不同环境条件下的相对重要性如何?蒸腾需要叶脉中的木质部导水,也需要叶脉中较多的韧皮部输送光合作用产物。不同植物种类的叶脉中,木质部和韧皮部的比例有变化吗?如果有,植物是如何改变木质部和韧皮部的比例来适应不同的环境呢?这些问题都需要我们进一步去探索研究。前人的很多研究是把植物根、茎、叶的水力学性状分开来进行研究,但是水分在根、茎、叶中的运输是一个连续体,因此应该将叶片的水力学性状与植株茎干、根部的木质部导管结构和导水能力进行耦合,在植物个体水平而不是局限于根、茎、叶器官水平上开展相关研究工作。

国内外对叶脉结构的特点及其水力学特性的研究缺乏长期处于干旱半干旱地区的灌木树种,这些树种由于长期受到水分的胁迫,其叶脉结构必定具有一定的特性。我国干旱半干旱地区总面积约占国土总面积的一半,该生境下灌木的生长与水分利用方式与湿润环境中必定有所差异。因此灌木植物形态结构与生理功能之间的关系是否也适应Blonder等(2011)提出的叶脉模型?这需要在未来的研究工作中去验证。目前,国内这方面的研究才刚刚起步,还没有建立像国外GLOPNET这样的数据库(Global Plant Trait Network: 这个数据库包括了全球175个研究位点219个科2548个树种的叶脉经济学谱特征)(Wright *et al.*, 2004)。因此在中国开展灌木植物叶脉及水力学特性的研究对完善GLOPNET数据库具有极其重要的意义。应根据全球叶脉结构的特点及其水力学特性定量了解一些重要植物的生理生态特点,建立植物茎干-枝-叶系统水力传导的

机理性模型,用以探索不同植物功能结构和高效用水的生理生态学机制,据此评估不同种类植物对未来气候变化的适应性。

基金项目 国家自然科学基金(41171445)。

参考文献

- Ackerson RC, Radin JW (1983). Abscissic acid accumulation in cotton leaves in response to dehydration at high pressure. *Plant Physiology*, 71, 432–433.
- An F, Zhang SX, Zhao PJ (2005). Relations between xylem embolisms and physiological indexes in eight woody plants I. Relationships with xylem water potentials. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 25, 1595–1600. (in Chinese with English Abstract) [安锋, 张硕新, 赵平娟 (2005). 8种木本植物木质部栓塞变化与生理生态指标关系的研究I. 与植物木质部水势的关系. 西北植物学报, 25, 1595–1600.]
- Blackman CJ, Brodribb TJ, Jordan GJ (2009). Leaf hydraulics and drought stress: Response, recovery and survivorship in four woody temperate plant species. *Plant, Cell & Environment*, 32, 1584–1595.
- Blackman CJ, Brodribb TJ, Jordan GJ (2010). Leaf hydraulic vulnerability is related to conduit dimensions and drought resistance across a diverse range of woody angiosperms. *New Phytologist*, 188, 1113–1123.
- Blackman CJ, Brodribb TJ, Jordan GJ (2012). Leaf hydraulic vulnerability influences species' bioclimatic limits in a diverse group of woody angiosperms. *Oecologia*, 168, 1–10.
- Blonder B, Violle C, Bentley LP, Enquist BJ (2011). Venation networks and the origin of the leaf economics spectrum. *Ecology Letters*, 14, 91–100.
- Borghetti M, Cinnirella S, Magnani F, Saracino A (1998). Impact of long-term drought on xylem embolism and growth in *Pinus halepensis* Mill. *Trees*, 12, 187–195.
- Brodribb TJ, Feild TS, Jordan GJ (2007). Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics. *Plant Physiology*, 144, 1890–1898.
- Brodribb TJ, Feild TS, Sack L (2010). Viewing leaf structure and evolution from a hydraulic perspective. *Functional Plant Biology*, 37, 488–498.
- Brodribb TJ, Holbrook NM (2003). Changes in leaf hydraulic conductance during leaf shedding in seasonally dry tropical forest. *New Phytologist*, 158, 295–303.
- Brodribb TJ, Holbrook NM (2005). Water stress deforms tracheids peripheral to the leaf vein of a tropical conifer. *Plant Physiology*, 137, 1139–1146.
- Brodribb TJ, Jordan GJ (2008). Internal coordination between hydraulics and stomatal control in leaves. *Plant, Cell & Environment*, 31, 1557–1564.
- Brodribb TJ, Jordan GJ (2011). Water supply and demand

- remain balanced during leaf acclimation of *Nothofagus cunninghamii* trees. *New Phytologist*, 192, 437–448.
- Cai J, Tyree MT (2010). The impact of vessel size on vulnerability curves: Data and models for within-species variability in saplings of aspen, *Populus tremuloides* Michx. *Plant, Cell & Environment*, 33, 1059–1069.
- Chang YQ, Xu WY, Mu LQ, Jiang XH, Chai CR (2012). Effects of drought stress on anatomical structure of leaves of three species of shrubs and their drought resistances. *Journal of Northeast Forestry University*, 40(3), 36–40. (in Chinese with English Abstract) [常英俏, 徐文远, 穆立嵩, 姜雪昊, 柴春荣 (2012). 干旱胁迫对3种观赏灌木叶片解剖结构的影响及抗旱性分析. 东北林业大学学报, 40(3), 36–40.]
- Chapin FS III, Matson PA, Mooney HA (2002). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer-Verlag, New York.
- Cochard H, Froux F, Mayr S, Coutand C (2004). Xylem wall collapse in water-stressed pine needles. *Plant Physiology*, 134, 401–408.
- Cochard H, Venisse JS, Barigah TS, Brunel N, Herbette S, Guillot A, Tyree MT, Sakr S (2007). Putative role of aquaporins in variable hydraulic conductance of leaves in response to light. *Plant Physiology*, 143, 122–133.
- Ewers FW, Fisher JB (1989). Techniques for measuring vessel lengths and diameters in stems of woody plants. *American Journal of Botany*, 76, 645–656.
- Gortan E, Nardini A, Gasco A, Salleo S (2009). The hydraulic conductance of *Fraxinus ornus* leaves is constrained by soil water availability and coordinated with gas exchange rates. *Tree Physiology*, 29, 529–539.
- Han G (2010). *Drought Resistant Physiological Basis of Six Xerophilous Shrubs*. PhD dissertation, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi. (in Chinese with English Abstract) [韩刚 (2010). 六种旱生灌木抗旱生理基础研究. 博士学位论文, 西北农林科技大学, 陕西杨凌.]
- Jacobsen AL, Esler KJ, Pratt RB, Ewers FW (2009). Water stress tolerance of shrubs in Mediterranean-type climate regions: Convergence of fynbos and succulent karoo communities with California shrub communities. *American Journal of Botany*, 96, 1445–1453.
- Johnson DM, Meinzer FC, Woodruff DR, McCulloh KA (2009). Leaf xylem embolism, detected acoustically and by cryo-SEM, corresponds to decreases in leaf hydraulic conductance in four evergreen species. *Plant, Cell & Environment*, 32, 828–836.
- Kattge J, Diaz S, Lavorel S, Prentice IC, Leadley P, Bönisch G, Garnier E, Westoby M, Reich PB, Wright IJ, Cornelissen JHC, Violle C, Harrison SP, van Bodegom PM, Reichstein M, Enquist BJ, Soudzilovskaia NA, Ackerly DD, Anand M, Atkin O, Bahn M, Baker TR, Baldocchi D, Bekker R, Blanco CC, Blonder B, Bond WJ, Bradstock R, Bunker DE, Casanoves F, Cavender-Bares J, Chambers JQ, Chapin FS III, Chave J, Coomes D, Cornwell WK, Craine JM, Dobrin BH, Duarte L, Durka W, Elser J, Esser G, Estiarte M, Fagan WF, Fang J, Fernández-Méndez F, Fidelis A, Finegan B, Flores O, Ford H, Frank D, Freschet GT, Fyllas NM, Gallagher RV, Green WA, Gutierrez AG, Hickler T, Higgins SI, Hodgson JG, Jalili A, Jansen S, Joly CA, Kerkhoff AJ, Kirkup D, Kitajima K, Kleyer M, Klotz S, Knops JMH, Kramer K, Kühn I, Kurokawa H, Laughlin D, Lee TD, Leishman M, Lens F, Lenz T, Lewis SL, Lloyd J, Llusià J, Louault F, Ma S, Mahecha MD, Manning P, Massad T, Medlyn BE, Messier J, Moles AT, Müller SCM, Nadrowski K, Naeem S, Niinemets Ü, Nöller S, Nüske A, Ogaya R, Oleksyn J, Onipchenko VG, Onoda Y, Ordoñez J, Overbeck G, Ozinga WA, Patiño S, Paula S, Pausas JG, Peñuelas J, Phillips OL, Pillar V, Poorter H, Poorter L, Poschlod P, Prinzing A, Proulx R, Rammig A, Reinsch S, Reu B, Sack L, Salgado-Negret B, Sardans J, Shiodera S, Shipley B, Siefert A, Sosinski E, Soussana JF, Swaine E, Swenson N, Thompson K, Thornton P, Waldram M, Weiher E, White M, White S, Wright SJ, Yguel B, Zaehle S, Zanne AE, Wirth C (2011). TRY—A global database of plant traits. *Global Change Biology*, 17, 2905–2935.
- Lange OL, Nobel PS, Osmond CB (1982). *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag, New York.
- Li JY, Zhai HB (2000). Hydraulic architecture and drought resistance of woody plants. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 11, 301–305. (in Chinese with English Abstract) [李吉跃, 翟洪波 (2000). 木本植物水力结构与抗旱性. 应用生态学报, 11, 301–305.]
- Li L, Zeng H, Guo DL (2013). Leaf venation functional traits and their ecological significance. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 691–698. (in Chinese with English Abstract) [李乐, 曾辉, 郭大立 (2013). 叶脉网络功能性状及其生态学意义. 植物生态学报, 37, 691–698.]
- Li LZ, Shao LH, Yu YW, Chen JG, Zhang DG (2009). Study on leaf dissection structure and drought resistance of four shrubs growing in desert steppe in Tsaidam. *Grassland and Turf*, (3), 20–23. (in Chinese with English Abstract) [李林芝, 邵麟惠, 于应文, 陈建纲, 张德罡 (2009). 柴达木荒漠草原4种灌木叶片解剖结构与其抗旱性的研究. 草原与草坪, (3), 20–23.]
- Lo GM, Nardini A, Trifilò P, Salleo S (2005). Diurnal and seasonal variations in leaf hydraulic conductance in evergreen and deciduous trees. *Tree Physiology*, 25, 505–512.
- Lo Gullo MA, Raimondo F, Crisafulli A, Salleo S, Nardini A (2010). Leaf hydraulic architecture and water relations of three ferns from contrasting light habitats. *Functional Plant Biology*, 37, 566–574.
- Lo Gullo MA, Salleo S (1988). Different strategies of drought resistance in three Mediterranean sclerophyllous trees growing in the same environmental conditions. *New*

- Phytologist*, 108, 267–276.
- Mcgill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178–185.
- Meinzer FC (2002). Co-ordination of vapour and liquid phase water transport properties in plants. *Plant, Cell & Environment*, 25, 265–274.
- Miranda JDD, Padilla FM, Martínez-Vilalta J, Pugnaire FI (2010). Woody species of a semi-arid community are only moderately resistant to cavitation. *Functional Plant Biology*, 37, 828–839.
- Nardini A (2001). Are sclerophylls and malacophylls hydraulically different? *Biologia Plantarum*, 44, 239–245.
- Nardini A, Gortan E, Salleo S (2005). Hydraulic efficiency of the leaf venation system in sun- and shade-adapted species. *Functional Plant Biology*, 32, 953–961.
- Nardini A, Luglio J (2014). Leaf hydraulic capacity and drought vulnerability: Possible trade-offs and correlations with climate across three major biomes. *Functional Ecology*, 28, 810–818.
- Nardini A, Pedá G, Salleo S (2012). Alternative methods for scaling leaf hydraulic conductance offer new insights into the structure-function relationships of sun and shade leaves. *Functional Plant Biology*, 39, 394–401.
- Nardini A, Salleo S (2000). Limitation of stomatal conductance by hydraulic traits: Sensing or preventing xylem cavitation? *Trees*, 15, 14–24.
- Nardini A, Salleo S (2005). Water stress-induced modifications of leaf hydraulic architecture in sunflower: Co-ordination with gas exchange. *Journal of Experimental Botany*, 56, 3093–3101.
- Nardini A, Salleo S, Raimondo F (2003). Changes in leaf hydraulic conductance correlate with leaf vein embolism in *Cercis siliquastrum* L. *Trees*, 17, 529–534.
- Pan YP, Chen YP (2014). Recent advances in leaf hydraulic traits. *Chinese Journal of Ecology*, 33, 2834–2841. (in Chinese with English Abstract) [潘莹萍, 陈亚鹏 (2014). 叶片水力性状研究进展. *生态学杂志*, 33, 2834–2841.]
- Pittermann J, Sperry JS (2003). Tracheid diameter is the key trait determining the extent of freezing-induced embolism in conifers. *Tree Physiology*, 23, 907–914.
- Pockman WT, Sperry JS (2000). Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonoran Desert vegetation. *American Journal of Botany*, 87, 1287–1299.
- Roth-Nebelsick A, Uhl D, Mosbrugger V, Kerp H (2001). Evolution and function of leaf venation architecture: A review. *Annals of Botany*, 87, 553–566.
- Sack L, Cowan PD, Holbrook NM (2003a). The major veins of mesomorphic leaves revisited: Tests for conductive overload in *Acer saccharum* (Aceraceae) and *Quercus rubra* (Fagaceae). *American Journal of Botany*, 90, 32–39.
- Sack L, Cowan PD, Jaikumar N, Holbrook NM (2003b). The ‘hydrology’ of leaves: Co-ordination of structure and function in temperate woody species. *Plant, Cell & Environment*, 26, 1343–1356.
- Sack L, Dietrich EM, Streeter CM, Sanchez-Gomez D, Holbrook NM (2008). Leaf palmate venation and vascular redundancy confer tolerance of hydraulic disruption. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 1567–1572.
- Sack L, Frole K (2006). Leaf structural diversity is related to hydraulic capacity in tropical rain forest trees. *Ecology*, 87, 483–491.
- Sack L, Holbrook NM (2006). Leaf hydraulics. *Annual Review of Plant Biology*, 57, 361–381.
- Sack L, Scoffoni C (2013). Leaf venation: Structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future. *New Phytologist*, 198, 983–1000.
- Sack L, Scoffoni C, John GP, Poorter H, Mason CM, Mendez-Alonzo R, Donovan LA (2013). How do leaf veins influence the worldwide leaf economic spectrum? Review and synthesis. *Journal of Experimental Botany*, 64, 4053–4080.
- Sack L, Scoffoni C, McKown AD, Frole K, Rawls M, Havran JC, Tran H, Tran T (2012). Developmentally based scaling of leaf venation architecture explains global ecological patterns. *Nature Communications*, 3, 837.
- Sack L, Streeter CM, Holbrook NM (2004). Hydraulic analysis of water flow through leaves of sugar maple and red oak. *Plant Physiology*, 134, 1824–1833.
- Sack L, Tyree MT, Holbrook NM (2005). Leaf hydraulic architecture correlates with regeneration irradiance in tropical rainforest trees. *New Phytologist*, 167, 403–413.
- 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.
- Scoffoni C, Rawls M, McKown A, Cochard H, Sack L (2011). Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: Relationship to leaf size and venation architecture. *Plant Physiology*, 156, 832–843.
- Sellin A, Kupper P (2007). Temperature, light and leaf hydraulic conductance of little-leaf linden (*Tilia cordata*) in a mixed forest canopy. *Tree Physiology*, 27, 679–688.
- Sellin A, Öunapuu E, Kupper P (2008). Effects of light intensity and duration on leaf hydraulic conductance and distribution of resistance in shoots of silver birch (*Betula pendula*). *Physiologia Plantarum*, 134, 412–420.
- Shatil-Cohen A, Attia Z, Moshelion M (2011). Bundle-sheath cell regulation of xylem-mesophyll water transport via aquaporins under drought stress: A target of xylem-borne ABA? *The Plant Journal*, 67, 72–80.
- Shen WJ, Zhang SX, Zhang CX (1999). Progress of studies on xylem embolism in woody plants. *Journal of Northwest Forestry University*, 14, 33–41. (in Chinese with English Abstract) [申卫军, 张硕新, 张存旭 (1999). 木本植物

- 木质部栓塞研究进展. 西北林学院学报, 14, 33–41.]
- Sperry JS (2000). Hydraulic constraints on plant gas exchange. *Agricultural and Forest Meteorology*, 104, 13–23.
- Stuart SA, Choat B, Martin KC, Holbrook NM, Ball MC (2007). The role of freezing in setting the latitudinal limits of mangrove forests. *New Phytologist*, 173, 576–583.
- Tausend PC, Meinzer FC, Goldstein G (2000). Control of transpiration in three coffee cultivars: The role of hydraulic and crown architecture. *Trees*, 14, 181–190.
- Trifilò P, Nardini A, Lo Gullo MA, Salleo S (2003). Vein cavitation and stomatal behaviour of sunflower (*Helianthus annuus*) leaves under water limitation. *Physiologia Plantarum*, 119, 409–417.
- Tyree MT, Nardini A, Salleo S, Sack L, El Omari B (2005). The dependence of leaf hydraulic conductance on irradiance during HPFM measurements: Any role for stomatal response? *Journal of Experimental Botany*, 56, 737–744.
- Ueno O, Kawano Y, Wakayama M, Takeda T (2006). Leaf vascular systems in C_3 and C_4 grasses: A two-dimensional analysis. *Annals of Botany*, 97, 611–621.
- Walls RL (2011). Angiosperm leaf vein patterns are linked to leaf functions in a global-scale data set. *American Journal of Botany*, 98, 244–253.
- Wang AY, Jiang YJ, Hao GY, Cao KF (2008). The effect of seasonal drought to plant hydraulics and photosynthesis of three dominant evergreen tree species in seasonal tropical rainforest of Xishuangbanna limestone area. *Acta Botanica Yunnanica*, 30, 325–332. (in Chinese with English Abstract) [王爱英, 姜艳娟, 郝广友, 曹坤芳 (2008). 季节性干旱胁迫对石灰山三种常绿优势树种的水分和光合生理的影响. 云南植物研究, 30, 325–332.]
- Witkowski ETF, Lamont BB (1991). Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, 88, 486–493.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JH, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004). The world-wide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Xue ZD, Han RL, Hou QC, Wang SQ, Zhang ZS (2004). Anatomical study of xeromorphism of leaves in cutting for five brushes in Yan'an region. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 24, 1200–1206. (in Chinese with English Abstract) [薛智德, 韩蕊莲, 侯庆春, 王胜琪, 张振师 (2004). 延安地区5种灌木叶旱性结构的解剖研究. 西北植物学报, 24, 1200–1206.]
- Zhang ZL, Liu GD, Zhang FC, Zheng CX, Kang YH (2014). Research progress of plant leaf hydraulic conductivity. *Chinese Journal of Ecology*, 33, 1663–1670. (in Chinese with English Abstract) [张志亮, 刘国东, 张富仓, 郑彩霞, 康银红 (2014). 植物叶片导水率的研究进展. 生态学杂志 33, 1663–1670.]
- Zhou HH, Li WH, Aypu M, Xu Q (2012). Xylem hydraulic conductivity and embolism properties of desert riparian forest plants and its response to drought stress. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 19–29. (in Chinese with English Abstract) [周洪华, 李卫红, 木巴热克·阿尤普, 徐茜 (2012). 荒漠河岸林植物木质部导水与栓塞特征及其对于旱胁迫的响应. 植物生态学报, 36, 19–29.]
- Zwieniecki MA, Brodribb TJ, Holbrook NM (2007). Hydraulic design of leaves: Insights from rehydration kinetics. *Plant, Cell & Environment*, 30, 910–921.
- Zwieniecki MA, Melcher PJ, Boyce CK, Sack L, Holbrook NM (2002). Hydraulic architecture of leaf venation in *Laurus nobilis* L. *Plant, Cell & Environment*, 25, 1445–1450.

责任编辑: 王根轩 责任编辑: 李 敏