

天童山阔叶木本植物叶片大小与叶脉密度及单位叶脉长度细胞壁干质量的关系

熊映杰* 于果* 魏凯璐 彭娟 耿鸿儒 杨冬梅 彭国全**

浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江金华 321004

摘要 叶片大小是植物生态策略中的一个关键性状, 而叶脉是叶内主要的支撑和输导结构, 对叶片的生长发育具有重要的影响。该研究以天童山38种阔叶木本植物为研究对象, 以叶片面积、干质量和周长表征叶片大小, 采用标准化主轴估计(SMA)方法和系统发育独立比较(PIC)分析主脉密度、细脉密度和总叶脉密度, 以及各级叶脉单位长度的细胞壁干质量与叶片大小之间的关系, 拟从叶片内部结构和资源分配策略的角度阐明叶片大小与叶脉结构之间的变化关系及生态学意义。研究结果显示: (1)叶片大小与主脉密度极显著负相关, 细脉密度以及总叶脉密度与叶片大小关系不显著, 表明叶片越小, 主脉密度越高, 而细脉密度与叶片大小无关; (2)单位主脉长度的细胞壁干质量与叶片大小极显著正相关, 单位细脉和总叶脉长度的细胞壁干质量与叶片大小的相关性均不显著, 表明随着叶片的增大, 单位主脉长度的细胞壁干质量显著增加, 而细脉的细胞壁干质量与叶片大小无关; (3)主脉密度与单位主脉长度的细胞壁干质量之间是斜率显著大于-1的负异速生长关系, 表明主脉密度随单位主脉长度的细胞壁干质量增加而显著下降, 两者之间存在权衡关系, 而单位细脉长度的细胞壁干质量与细脉密度关系不显著。上述结果表明, 与大叶片相比, 小叶中通常具有较高的主脉密度, 这不仅是叶片发育过程中叶形变化调控的结果, 也是单位叶脉长度的细胞壁干质量调控的结果, 单位叶脉长度的细胞壁干质量是导致叶片大小与主、细脉密度之间不同变化关系的直接因素。该研究结果为我们理解全球范围内叶片大小变化的生物地理分布模式以及植物对环境的适应策略提供了参考。

关键词 叶片大小; 叶脉密度; 叶脉细胞壁干质量; 异速生长; 阔叶木本植物

熊映杰, 于果, 魏凯璐, 彭娟, 耿鸿儒, 杨冬梅, 彭国全 (2022). 天童山阔叶木本植物叶片大小与叶脉密度及单位叶脉长度细胞壁干质量的关系. 植物生态学报, 46, 136-147. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0060

Relationships between lamina size, vein density and vein cell wall dry mass per unit vein length of broad-leaved woody species in Tiantong Mountain, southeastern China

XIONG Ying-Jie*, YU Guo*, WEI Kai-Lu, PENG Juan, GENG Hong-Ru, YANG Dong-Mei, and PENG Guo-Quan**

College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321004, China

Abstract

Aims Leaf size is a key determinant of plant ecological strategy, and leaf vein is the main support and transport structure in leaf, which has an important role in the growth and development of leaf. The purpose of this study was to explore the evolutionary mechanism of leaf size by analyzing the relationships among lamina size, vein density as well as vein cell wall construction cost.

Methods In this study, 38 broad-leaved woody species were selected from Tiantong Mountain, southeastern China. The leaf size was characterized by lamina area, lamina dry mass and lamina perimeter. The standardized major axis estimation (SMA) and phylogenetically independent contrasts (PIC) methods were used to analyze the relationships between lamina size and major vein density, minor vein density, total vein density, as well as the cell wall construction cost per unit length of each order vein.

Important findings Our results demonstrated that: (1) Lamina size was significantly and negatively correlated with major vein density, but not with minor vein density and total vein density, indicating that the small leaves are generally with higher major vein density than those of large leaves, by contrast, the density of minor veins were independent of the final leaf size as was the total vein density; (2) There was a significantly positive correlation

收稿日期Received: 2021-02-22 接受日期Accepted: 2021-09-27

基金项目: 国家自然科学基金(31770647)和浙江省“万人计划”科技创新领军人才项目(2019R52014)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31770647) and the Ten Thousand Talents Program of Zhejiang Province (2019R52014).

* 同等贡献Contributed equally to this work

** 通信作者Corresponding author (penggq@zjnu.cn)

between lamina size and the cell wall mass per unit length of major vein, while there were no significant correlations between lamina size and the cell wall mass per unit length of minor vein and total vein, indicating that the biomass investment in cell wall per unit length of major veins would increase significantly with the increase of lamina size, while the biomass investment in cell wall per unit length of minor vein was independent of lamina size; (3) There was an allometric relationship with the slope significantly greater than -1 between the major vein density and their cell wall mass per unit length, and there was no significant correlation between the minor vein density and their cell wall mass per unit length, indicating that the major vein density would decrease significantly with the increase of the construction cost of the major vein. This is a trade-off allometric relationship, while the minor vein density was not affected by their construction cost. These results indicated that the high density of major veins in small leaves is not only the result of leaf shape regulation during leaf development, but also the result of a cost-benefit trade-off of vein cell wall construction. The results of this study have unique and key implications for understanding the global plant biogeographical trends of leaf size and the adaptation strategies of plants to the environment.

Key words leaf size; vein density; vein cell wall dry mass; allometry growth; broad-leaved woody plant

Xiong YJ, Yu G, Wei KL, Peng J, Geng HR, Yang DM, Peng GQ (2022). Relationships between lamina size, vein density and vein cell wall dry mass per unit vein length of broad-leaved woody species in Tiantong Mountain, southeastern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 136-147. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0060

叶片是植物进行光合作用的主要器官, 负责陆地生态系统的碳同化。叶片大小不仅反映了植物对光的拦截效率和碳获取能力(Parkhurst & Loucks, 1972; Givnish & Vermeij, 1976), 直接影响植物对环境的适应能力, 而且反映了植物碳同化和水分利用效率之间的权衡, 对不同气候条件下的叶片温度调节至关重要(Michaletz *et al.*, 2014; Fauset *et al.*, 2018; Li *et al.*, 2020), 是植物生态策略中的一个关键性状。在全球范围内, 叶片大小的变化幅度达到了6个数量级(Milla & Reich, 2007), 且受诸多因素的影响。例如, 叶片大小随海拔的升高而降低, 随着年平均气温及年降水量的降低而减小(McDonald *et al.*, 2003; 杨冬梅等, 2012); 在湿润或者阴蔽的环境下, 大叶由于具有更强的资源获取能力, 使光合收益最大化而占有优势(Givnish, 1979; 杨冬梅等, 2012); 而在高温、干燥和高光环境下, 小叶因具有较高的边界层导度, 可通过对流快速进行热交换降温而较有优势(Ackerly *et al.*, 2002; Bragg & Westoby, 2002; McDonald *et al.*, 2003)。

叶脉是叶片中主要的物质传输结构, 具有供应水分、传输养分和糖以及为叶片提供生物机械支撑的功能(Tsukaya, 2003)。叶脉网络结构决定了叶片内部水分运输系统的结构, 为整个叶片提供水分, 通过影响叶片的水分供应状况直接影响叶片的碳收支。在其他条件相同的情况下, 更高的叶脉密度意味着单位叶面积上具有更多平行的木质部水流途径, 可以缩短水分在叶肉中的运输距离(Niklas, 1999), 提高叶片的水分导度, 进而使叶片具有更高的气孔

导度和光合速率(Sack & Frole, 2006)。理论上, 构建一个木质部导管直接插入到叶片蒸腾位点的叶脉网络可以达到一个最大的水分供应能力。但叶脉木质部的主要结构组分木质素是一种碳含量较高的物质(每克纤维素含6.5 mmol葡萄糖, 每克木质素含11.8 mmol葡萄糖, Lambers & Poorter, 2004), 要构建这样一个叶脉网络需要有很高的碳投资, 其构建和替换成本将总会高于光合作用所带来的收益(Brodribb & Feild, 2000)。很明显, 这样奢侈的木质部投资在植物中从来不会出现。

与叶片大小类似, 叶脉结构的变化也与众多环境因素密切相关。在同一植株个体上, 叶脉密度随着叶片所处冠层高度的增加而增加, 阴生叶的叶脉密度比阳生叶更低; 在土壤水分有效性和空气湿度较低、光照较强、强风以及养分缺乏等生境中, 叶脉密度往往较高(Roth-Nebelsick *et al.*, 2001)。另外, 叶片越大, 对中脉的生物量投资越多(Niinemets *et al.*, 2007), 单位叶面积的主脉体积也随叶片大小的增加而显著增加(Sack *et al.*, 2012, 2013)。上述叶片大小以及叶脉结构等与环境因素的相关性表明, 叶片大小的地理变异可能与叶脉结构变化密切相关, 在植物长期进化过程中两者有可能是协同变化的。

然而, 到目前为止, 关于叶脉结构特征与叶片大小之间关系的研究仍相对较少, 且结论不一致。在一些物种数较少(10种以下)的研究中, 普遍发现主脉密度与叶片大小负相关, 细脉密度与叶片大小不相关(Sack *et al.*, 2008; Dunbar-Co *et al.*, 2009; Scoffoni *et al.*, 2011)。而Price等(2012)采用分辨率较

低的图像自动分析技术对史密森研究所自然历史博物馆中收集的339个物种的叶脉进行扫描,测定整个叶片的叶脉网络结构,发现叶脉密度与叶片大小不相关。但是该研究只测定了叶脉系统的一部分,并且没有区分叶脉等级(Price *et al.*, 2012)。随后, Sack等(2012)采用一种新的高清叶脉系统测定方法并结合文献中公布的相关数据,对分布于全球的485个物种的不同等级叶脉特征参数与叶片大小之间的关系进行分析,发现主脉直径与叶片大小成正比,而主脉密度与叶片大小成反比,细脉密度或直径都与叶片大小之间没有明显的相关关系。由于细脉通常占叶脉总长度的绝大部分(平均为84%),导致总叶脉密度也与叶片大小无关(Sack *et al.*, 2012)。Sack等(2012)虽然证明了上述关系在全球范围内普遍存在,但没有进一步深入分析这些关系存在的原因,只是将主脉密度和细脉密度与叶片大小之间的不同关系归因于主、细脉分别形成于叶片发育的不同阶段。但是,叶脉作为一种碳成本较高的结构,植物选择构建什么样的叶脉网络,必然要受到叶脉构建成本的影响。虽然主脉的长度仅占叶脉总长度的一小部分(<20%),但由于其直径要比细脉大得多,主脉体积占单位叶面积上叶脉总体积的绝大部分(平均值 \pm 标准误, $82\% \pm 1.3\%$),导致其质量在叶脉系统总质量中的占比也显著高于细脉(Sack *et al.*, 2013)。关于叶脉构建成本与叶片大小及叶脉密度之间的变化关系,目前还鲜有人报道,叶片大小与叶脉结构之间的关系是否也会受到单位叶脉长度的构建成本(如叶脉细胞壁干质量)的调控目前还缺乏强有力的实验证据。

因此,本研究在浙江省天童国家森林公园选取38种生长环境相对一致的阔叶木本植物(常绿26种,落叶12种)为研究对象,以叶片面积、叶片干质量、叶片周长表征叶片大小;以主脉密度(单位叶面积上1°脉和2°脉的总长度)和细脉密度(单位叶面积上3°及以上叶脉的总长度)、总叶脉密度(单位叶面积上所有叶脉的总长度)表征叶脉结构特征;同时测定了各级叶脉木质部的细胞壁干质量,并以相应脉级的单位叶脉长度的细胞壁干质量作为叶脉的构建成本(即叶脉细胞壁干质量/叶脉长度)。采用标准化主轴估计(SMA)方法在物种水平上分析叶片大小特征参数、叶脉密度以及单位叶脉长度的细胞壁干质量之间的关系,拟从叶片自身的内部结构和资源分

配策略的角度深入探讨叶片大小与叶脉结构之间的关系及其原因,为理解叶片大小的适应进化及植物对环境的生态适应策略提供参考。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本研究样地位于浙江宁波天童国家森林公园(29.80° N, 121.78° E)。该地属浙东低山丘陵,土质为红黄壤,成土母质为中生代的沉积岩、部分酸性火成岩以及石英砂岩和花岗岩的残积风化物。土壤厚薄不一,一般在1 m以下。气候属于亚热带季风气候,雨量充沛,年平均气温16.2 °C,年降水量1 389.7 mm,年无霜期230–240天。主要植被类型为常绿阔叶林,其中木荷(*Schima superba*)林分布面积最多(赵琦琳等, 2020)。园区内自然植被保存较好,共有种子植物149科1 064种。该区域反映了亚热带东部低海拔森林生态系统的典型特征,也是我国东部植被的典型类型,更是代表了浙江东部丘陵地区地带性植被类型。

1.2 植物采样和性状测定

本研究于2019年7–8月,当枝条生长和叶片展叶完成时,选取区域内相对丰富度较高、优势度较大,且叶片大小差异较大的38种阔叶木本植物为研究对象(常绿26种,落叶12种),属于17科27属,物种间的亲缘关系及其进化过程和模式见系统发育树(图1; 附录I)。从系统发育树可以看出,本研究中包括进化枝较长的原始基部被子植物樟科和木兰科的多个物种。

样品采集时,每物种选取5–6株生长良好、健康成熟、生境类似的个体,用高枝剪(部分较高植株借助伸缩梯或攀爬)从每个个体树冠2/3以上的部位选取3个阳生当年生末端小枝,做好标志后迅速放入装有湿润纸球的大黑色塑料袋中带回实验室备用。主要性状测定如下:

(1)叶片大小相关的形态指标的测定。在每个小枝从顶端往下第3–4叶位处选取1片发育成熟、完全展叶且没有明显叶片面积损伤的叶片(即每物种共约15个叶片),轻轻擦拭表面污渍后用扫描仪对叶片进行扫描,设置分辨率为300 dpi,用ImageJ 18.0测定叶片面积和周长。然后将叶片装入信封中,70 °C烘48 h至恒质量,称干质量。

(2)叶脉结构性状的测定。本研究参考Leaf

量/体积)预冷丙酮、甲醇-氯仿混合物(体积比1:1)和甲醇对沉淀进行洗涤,弃去每次洗涤的上清液。最后一次去除上清液后,将沉淀置于70℃烘箱内烘干至恒质量即得叶脉木质部细胞壁干质量(Wang *et al.*, 2017)。

1.3 数据分析

对于叶片大小和叶脉相关性状依次在个体水平、物种水平上计算其平均值,然后在分析前进行对数转换,使之符合正态分布用于种间比较。各对性状间的关系采用方程 $y = bx^a$ 来描述,线性转换为 $\lg(y) = \lg(b) + a\lg(x)$,其中 x 和 y 分别表示两个性状变量, b 表示性状关系的截距, a 表示斜率,即异速生长指数($a = 1$ 时为等速生长, $a > 1$ 或 $a < 1$ 时为异速生长)(Harvey & Pagel, 1991)。采用SMA方法估计异速生长方程的参数(Warton *et al.*, 2006),由(S)MATR Version 2.0软件计算完成。按照Pitman (1939)记载的方法计算回归斜率的置信区间。

采用系统发育独立比较(PIC)方法分析不同功能性状间的相互关系是否随进化分歧而改变,即运用PIC方法去除系统发育对功能性状关系的影响。系统发育树是基于PhyloMatic 3 (<http://phylodiversity.net/phyloMatic/>)构建,PIC分析利用“ape”包(Paradis *et al.*, 2004)在R 4.1.0软件上运行计算。

2 结果

2.1 叶片面积与叶片干质量及叶片周长的关系

在本研究中,物种水平的平均单叶面积变化范

围7.69–196.01 cm²;单叶干质量0.08–1.64 g;叶片周长14.77–57.08 cm。叶片面积和干质量的种间差异均达到2个数量级,表明叶片大小在所采集物种间具有较大的变化范围。本研究发现叶片面积与干质量及周长均呈极显著的正相关关系,其与叶片干质量关系的斜率为1.102 (95%置信区间: 0.953, 1.274),呈现与1无显著差异的等速生长关系(图2A; 表1);而与叶片周长关系的斜率为2.029 (95%置信区间: 1.821, 2.260),呈现与2无显著差异的异速生长关系(图2B; 表1)。系统发育独立比较分析结果显示,在剔除系统发育的影响后,叶片面积与干质量及周长之间的显著正相关关系仍然存在(表2),表明叶片大小性状之间在物种水平上具有明显的趋同进化现象。

2.2 叶片大小与叶脉密度的关系

在本研究的38个物种中,各级叶脉的平均值

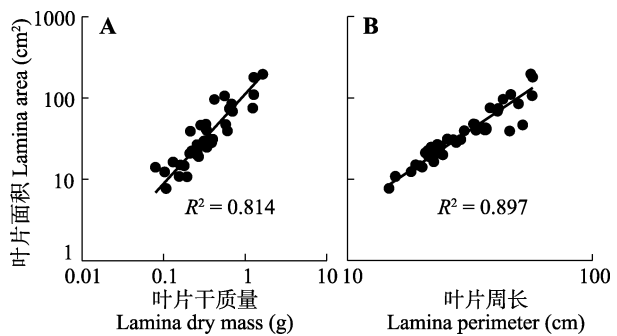


图2 天童国家森林公园38个阔叶木本植物叶片面积与叶片干质量(A)、叶片周长(B)的关系。

Fig. 2 Relationships between lamina area and lamina dry mass (A), lamina area and lamina perimeter (B) of 38 broad-leaved woody species in Tiantong National Forest Park.

表1 天童国家森林公园38个阔叶木本植物叶片大小与叶脉结构的标准化主轴估计回归关系

Table 1 Summary of standardized major axis estimation regression parameters for the scaling relationships between lamina size and vein architecture of 38 broad-leaved woody species in Tiantong National Forest Park

指标 (y轴-x轴) Index (y axis-x axis)	决定系数 Coefficient of determination (R^2)	斜率(95%置信区间) Slope (95% confidence interval)	P
叶片面积-叶片干质量 Lamina area-lamina dry mass	0.081	1.102 (0.953, 1.274)	<0.001
叶片面积-叶片周长 Lamina area-lamina perimeter	0.897	2.029 (1.821, 2.260)	<0.001
主脉密度-叶片面积 Major vein density-lamina area	0.893	-0.503 (-0.562, -0.451)	<0.001
主脉密度-叶片周长 Major vein density-lamina perimeter	0.705	-1.021 (-1.226, -0.851)	<0.001
主脉密度-叶片干质量 Major vein density-lamina dry mass	0.712	-0.555 (-0.664, -0.463)	<0.001
主脉密度-主脉单位长度的细胞壁干质量 Major vein density-cell wall dry mass per unit length of major vein	0.615	-0.699 (-0.861, -0.567)	<0.001
主脉单位长度的细胞壁干质量-叶片面积 Cell wall dry mass per unit length of major vein-lamina area	0.554	0.721 (0.576, 0.901)	<0.001
主脉单位长度的细胞壁干质量-叶片周长 Cell wall dry mass per unit length of major vein-lamina perimeter	0.445	1.462 (1.142, 1.872)	<0.001
主脉单位长度的细胞壁干质量-叶片干质量 Cell wall dry mass per unit length of major vein-lamina dry mass	0.412	0.794 (0.614, 1.026)	<0.001

为: 主脉密度(2.35 ± 0.14) $\text{cm} \cdot \text{cm}^{-2}$, 细脉密度(76.79 ± 3.39) $\text{mm} \cdot \text{mm}^{-2}$, 总叶脉密度(79.68 ± 3.59) $\text{cm} \cdot \text{cm}^{-2}$ 。各级叶脉(包括主脉、细脉和总叶脉)长度与叶片大小各特征参数(叶片面积、干质量以及周长)之间都存在极显著的正相关关系($p < 0.01$), 表明叶片越大, 叶片内各级叶脉的长度越长。各级叶脉长度以单位叶面积进行标准化后(即叶脉密度), 则与叶片大小各性状之间的关系略有不同。主脉密度与3个叶片大小性状之间均呈极显著的负相关关系($p < 0.001$)(图3; 表1), 其中与叶片面积、干质量的斜率分别为 -0.503 (95%置信区间: $-0.562, -0.451$)和 -0.555 (95%置信区间: $-0.664, -0.463$), 均呈大于 -1 的异速生长关系, 但与 -0.5 无显著差异(图3A、3B; 表1); 与叶片周长的关系斜率为 -1.021 (95%置信区间: $-1.226, -0.851$), 呈现与 -1 无显著差异的负等速生长关系(图3C; 表1)。

进一步的PIC分析结果显示, 主脉密度与叶片

大小之间的显著负相关关系在排除系统发育影响后仍然存在($p < 0.001$, 表2), 即主脉密度与叶片大小性状间存在趋异进化。上述关系表明, 不管叶片大小用哪种参数表征, 主脉密度与叶片大小之间均呈极显著的负相关关系, 即小的叶片具有较高的主脉密度; 而细脉密度与叶片面积、周长或干质量的变化无显著相关性。

2.3 叶片大小与单位叶脉长度的细胞壁干质量的关系

在本研究的38个物种中, 各级叶脉的单位长度细胞壁干质量的平均值为: 总叶脉的单位长度细胞壁干质量(0.0162 ± 0.0015) $\text{mg} \cdot \text{cm}^{-1}$, 主脉的单位长度细胞壁干质量(0.1788 ± 0.0195) $\text{mg} \cdot \text{cm}^{-1}$, 细脉的单位长度细胞壁干质量(0.0115 ± 0.0012) $\text{mg} \cdot \text{cm}^{-1}$ 。SMA分析结果显示, 单位主脉长度的细胞壁干质量与3个叶片大小性状均呈显著正相关关系(图4; 表1), 其中与叶片面积的关系斜率为 0.721 (95%置信区间:

表2 天童国家森林公园38种阔叶木本植物叶片大小与叶脉性状间的系统发育独立性比较及最小二乘法回归分析
Table 2 Results of phylogenetic independent contrasts and ordinary regression analyses of lamina size and vein architecture of 38 broad-leaved woody species in Tiantong National Forest Park

指标(y轴-x轴) Index (y axis-x axis)	斜率 Slope	决定系数 Coefficient of determination (R^2)
叶片面积-叶片干质量 Lamina area-lamina dry mass	1.164	0.952
叶片面积-叶片周长 Lamina area-lamina perimeter	2.046	0.989
主脉密度-叶片面积 Major vein density-lamina area	-0.440	0.985
主脉密度-叶片周长 Major vein density-lamina perimeter	-0.898	0.971
主脉密度-叶片干质量 Major vein density-lamina dry mass	-0.508	0.924
主脉密度-主脉单位长度的细胞壁干质量 Major vein density-Cell wall dry mass per unit length of major vein	-0.817	0.923
主脉单位长度的细胞壁干质量-叶片面积 Cell wall dry mass per unit length of major vein-lamina area	0.493	0.897
主脉单位长度的细胞壁干质量-叶片周长 Cell wall dry mass per unit length of major vein-lamina perimeter	1.010	0.889
主脉单位长度的细胞壁干质量-叶片干质量 Cell wall dry mass per unit length of major vein-lamina dry mass	0.562	0.819

回归关系均达极显著水平($p < 0.001$)。
All scaling relationships were significant ($p < 0.001$).

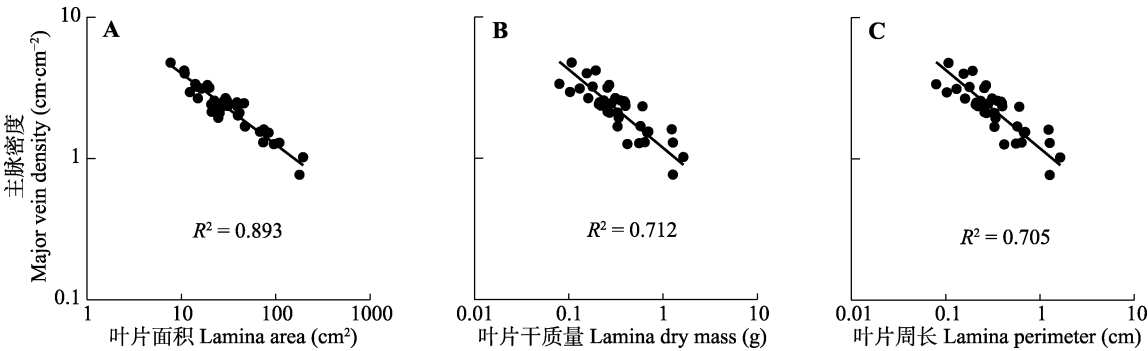


图3 天童国家森林公园38种阔叶木本植物叶片主脉密度与叶片面积(A)、叶片干质量(B)和叶片周长(C)的关系。
Fig. 3 Relationships between the major vein density and lamina area (A), lamina dry mass (B), and lamina perimeter (C) of 38 broad-leaved woody species in Tiantong National Forest Park.

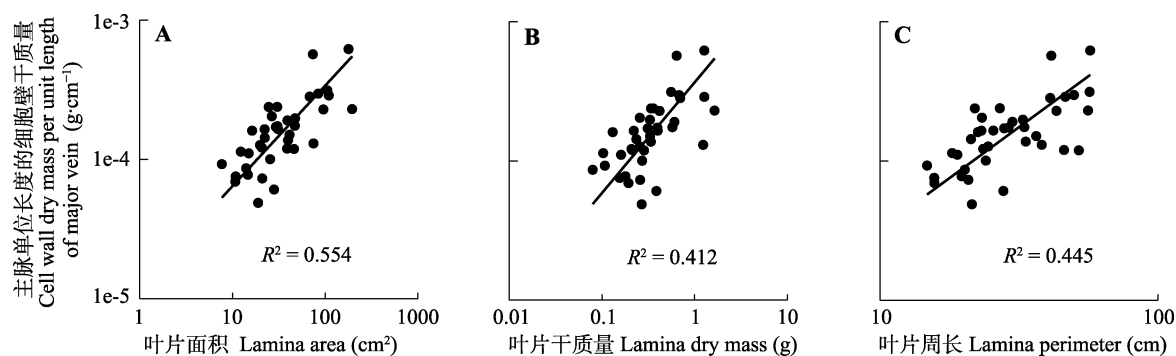


图4 天童国家森林公园38种阔叶木本植物叶片单位主脉长度的细胞壁干质量与叶片面积(A)、叶片干质量(B)和叶片周长(C)的关系。

Fig. 4 Relationships between the cell wall dry mass per unit length of major vein and lamina area (A), lamina dry mass (B), and lamina perimeter (C) of 38 broad-leaved woody species in Tiantong National Forest Park.

0.576, 0.901)(图4A; 表1), 呈现显著小于1的异速生长关系, 表明在叶片伸展过程中对主脉细胞壁的生物量投资增加的速率跟不上叶片面积增大的速率; 但与叶片干质量的关系斜率为与1无显著差异的等速生长关系(斜率=0.794, 95%置信区间: 0.614, 1.026)(图4B; 表1), 表明单位主脉长度的细胞壁干质量投资的增加可以获得等速的叶片干质量收益; 与叶片周长则是斜率与1.5无显著差异的异速生长关系(斜率=1.462, 95%置信区间: 1.142, 1.872)(图4C; 表1), 表明对主脉细胞壁的生物量投资将随着叶片周长的增加而急剧增加。而单位细脉和总脉长度的细胞壁干质量与所有叶片大小性状的相关性均不显著($p > 0.05$)。

PIC分析结果与SMA结果一致, 在排除系统发育影响后, 单位主脉长度的细胞壁干质量与3个叶片大小性状之间的正相关关系仍然显著(表2), 表明对主脉细胞壁的生物量投资与叶片大小存在趋同进化。

2.4 叶脉密度与单位叶脉长度的细胞壁干质量的关系

本研究中, 细脉和总叶脉的密度与单位叶脉长度的细胞壁干质量之间的关系不显著, 但主脉密度与其单位长度的细胞壁干质量之间呈极显著的负相关关系(表1), 两者之间为斜率(-0.699, 95%置信区间: -0.861, -0.567)显著大于-1的异速生长关系(图5; 表1), 表明主脉密度将随其细胞壁构建成本的增加而显著下降, 两者之间是相互权衡的异速生长关系。PIC分析结果显示, 在排除系统发育影响后, 主脉密度与其单位长度的细胞壁干质量之间的显著负相关关系仍然存在(表2)。

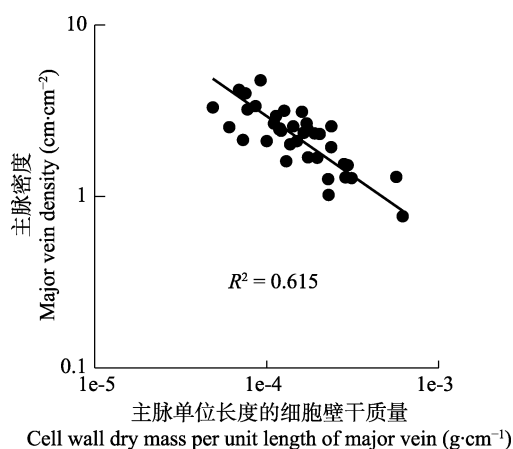


图5 天童国家森林公园38种阔叶木本植物主脉密度与单位主脉长度的细胞壁干质量的关系。

Fig. 5 Relationship between the major vein density and cell wall dry mass per unit length of major vein of 38 broad-leaved woody species in Tiantong National Forest Park.

3 讨论

本研究在对浙江天童38种阔叶木本植物的叶片大小与叶脉结构及单位叶脉长度的细胞壁干质量之间关系的研究中, 物种水平上的叶片大小平均值差异达到2个数量级, 能够代表较大的叶大小变化范围。叶片大小无论是用叶片面积、干质量还是周长来表征, 主脉密度均随着叶片大小的增加而逐渐降低(图2; 表1)。与此同时, 单位主脉长度的细胞壁干质量随着叶片大小的增加而增加(图4; 表1), 主脉密度则随着单位主脉长度的细胞壁干质量的增加而下降(图5; 表1)。这些结果表明, 主脉密度与叶片大小之间的负相关关系是受单位主脉长度的细胞壁构建成本调控的结果, 即随着叶片增大, 由于单位主脉长度的细胞壁干质量的增加导致主脉密度急剧下降。而细脉和总叶脉密度与叶片大小的相关性不显

著,也是由于单位细脉和总叶脉长度的细胞壁干质量与叶片大小及各自的叶脉密度之间的相关性均不显著所导致的。并且, PIC分析结果显示,在排除系统发育的影响后,上述关系依然成立(表2)。由此我们认为,叶片大小与主、细脉密度之间不同的变化关系,除了叶片发育对主脉和细脉的调控效应不同的原因外,也与单位叶脉长度的细胞壁干质量密切相关。这一研究有助于我们更好地理解叶片大小的适应进化及植物对环境的生态适应策略。

3.1 叶片大小与叶脉结构的变化关系

在叶片大小各表征性状与叶脉结构之间关系的分析中,叶片大小与各级叶脉长度(即实际测得的叶脉长度值)均存在极显著的正相关关系($p < 0.01$),表明叶片越大,需要的各级叶脉长度越长。为了使不同大小叶片的叶脉长度具有可比性,将叶脉长度以单位叶面积进行标准化,得到各级叶脉的密度,并按Bühler等(2015)的方法将1°和2°脉统称为主脉,将3°及以上叶脉统称为细脉,再分析它们与叶片大小特征性状之间的关系。结果显示,主脉密度与叶片面积、周长和干质量都极显著负相关,与其他学者在不同研究尺度上发现的叶片大小与主脉密度都显著负相关的研究结果(Sack *et al.*, 2008; Dunbar-Co *et al.*, 2009; Scoffoni *et al.*, 2011)一致。值得一提的是,本研究中叶片面积和干质量与主脉密度之间的关系斜率分别为-0.503和-0.555(图3A、3B;表1),与Sack等(2012)在全球尺度上分析的1°和2°脉密度与叶片大小的关系斜率(分别为-0.40和-0.53, 95%置信区间: -0.57, -0.38)基本一致,都与-0.5无显著差异。细脉密度与叶片面积、周长和干质量均无显著相关关系,与Sack等(2012)研究中细脉密度与叶片大小不相关的结果一致。

此外,本研究中主脉密度与3个叶片大小性状之间关系的指数不完全相同,其主要原因是3个叶片大小性状具有不同的几何维度,使得三者间具有不同的函数关系。叶片面积(LA)与叶片周长(Perimeter)之间关系为斜率与2无显著差异的异速生长关系($LA \propto \text{Perimeter}^2$),主脉密度(VD)与叶片面积之间关系为斜率与-0.5无显著差异的异速生长关系($VD \propto LA^{-0.5}$),导致主脉密度与叶片周长呈指数为-1的负等速的生长关系($VD \propto \text{Perimeter}^{-1}$);而叶片面积与叶片干质量间存在等速的生长关系(图2A;表1)则导致了主脉密度和叶片干质量的关系斜

率与主脉密度和叶片面积的斜率相同,并且都是与-0.5无显著差异的异速生长关系。

3.2 叶片大小与单位叶脉长度的细胞壁干质量的变化关系

尽管本研究中各物种不同等级叶脉的细胞壁总干质量都随着叶片大小的增加而增加,即对叶脉细胞壁的生物量分配随着叶片的增大而增加,但单位叶脉长度的细胞壁干质量在叶片长大过程中并不是固定不变的,且主、细脉表现出不同的变化规律。单位主脉长度的细胞壁干质量与各叶片大小性状之间均存在极显著正相关关系(图4;表1),而单位细脉长度的细胞壁干质量与所有叶片大小性状之间的相关性都不显著。由于细脉通常占叶脉总长度的绝大部分,导致单位总叶脉长度的细胞壁干质量总体上也与叶片大小性状无显著相关性。主、细脉之间的这种差异是由叶片发育过程中主脉和细脉的直径生长变化不同所导致的。1°脉直径随叶片大小的增加呈几何级的增大(斜率=0.45, 95%置信区间: 0.43, 0.48),在整个展叶期的大部分时间内始终保持增粗生长;2°和3°脉直径随叶片大小增加而增大的速率则相对保守,其斜率分别为0.37 (95%置信区间: 0.34, 0.39)和0.22 (95%置信区间: 0.20, 0.25);而3°以上细脉在形成后其直径很快达到最大值,所以与叶片大小不相关(Sack *et al.*, 2012)。主脉直径的增粗导致单位叶面积上的主脉体积增加,必然导致对主脉的细胞壁生物量投资增加(Niinemets *et al.*, 2007; Niklas *et al.*, 2007)。上述结果表明,随着叶片增大,延长主脉所需要付出的代价越来越大,而延长细脉的代价则相对稳定。

本研究结果显示单位主脉长度的细胞壁干质量与叶片面积呈显著小于1的异速生长关系(图4A;表1),表明在展叶过程中对主脉的生物量分配增加的速率跟不上叶片面积增大的速率,也就是说对主脉的生物量投资所能获得的叶片面积随着叶片大小的增加而增加,即收益递增。而单位主脉长度的细胞壁干质量与叶片干质量间的关系也呈斜率与1无显著差异的等速生长关系,即叶片的碳收益随着对主脉生物量投资的增加而等速增加。因此,如果单纯从单位主脉长度的细胞壁干质量与叶片大小之间的关系来看,增加对主脉的生物量投资可以获得等额比例甚至更高的叶片收益回报,对植株生长更有利。然而,事实上植物对叶片的主脉细胞壁投资不

可能无限制的增大,这主要是由于叶脉密度的相关制约,详见下文讨论。

3.3 叶片大小与主脉密度显著负相关的主要原因及生态学意义

叶片大小与主脉密度显著负相关,而与细脉及总脉密度之间关系不显著,以前的相关研究认为其中的一个主要原因是由于主、细脉分别形成于叶片发育的不同阶段所导致的。在叶片发育过程中,最先形成的是1°和2°脉,然后是3°脉。这些低级主脉都是在叶片发育初期的“缓慢”展叶阶段(即细胞增殖阶段)开始形成,然后随着叶片的伸展逐渐延长,到原形成层形成时随着其发育信号的衰弱或消失达到最大值(Sack *et al.*, 2012)。在叶片发育后期的“快速”展叶阶段(即细胞增大阶段),这些叶脉随着叶片的增大而被逐渐推开,叶脉之间的间距拉大,导致单位叶面积上的叶脉长度(即叶脉密度)被“稀释”,所以叶片大小与主脉密度显著负相关。与主脉不同,3°以上的细脉则主要形成于叶片发育后期的“快速”展叶阶段,伴随着叶片的“快速”伸展不断形成新的细脉,细脉之间的间距比较稳定,所以细脉密度与叶大小无关(Sack *et al.*, 2012)。

除了上述原因,我们在本研究中的实验结果表明叶脉的细胞壁构建成本(单位长度的细胞壁干质量)也是导致叶片大小与主脉密度显著负相关的一个重要原因。叶脉是一个悬臂结构,叶内最大的机械应力位于叶片的纵轴上,叶片的机械稳定性主要取决于低级主脉(Kull & Herbig, 1994; Roth-Nebelsick *et al.*, 2001)。随着叶片的不断增大,需要更大的主脉为其提供更强有力的机械支撑,再加上提高主脉的粗度进而提高其水分运输效率是提高整个叶片水分运输效率的前提(McKown *et al.*, 2010)。因此,随着叶片增大,主脉直径需要不断增粗,在对主脉的细胞壁生物量投资一定的情况下,植物将首先选择增加主脉的粗度而非延长其长度,导致单位主脉长度的体积增大,进而导致单位主脉长度的细胞壁干质量随叶片大小增加而增加(图4)。更多的主脉生物量被用于粗度生长,必然导致叶脉的长度生长受限,所以主脉密度又随单位主脉长度的细胞壁干质量增加而显著下降(图5; 表1),两者是相互权衡的关系。所以,叶片大小、单位主脉长度的细胞壁干质量和主脉密度三者之间是密切相关、相互影响的,单位主脉长度的细胞壁干质量是导致叶片大小与主

脉密度显著负相关的直接原因。

单位主脉长度的细胞壁干质量和主脉密度相互权衡的关系对叶大小的优化具有重要的意义,因为较粗的主脉内通常具有更长更粗的导管(Choat *et al.*, 2005),水分运输效率较高,主脉密度的减小会导致水分在主脉内的运输距离缩短,而在主脉外的运输距离增长,直接影响到整个叶片的水分传输效率,进而影响整个植株的光合收益和生产力。因此,尽管增加对主脉的生物量投资可以获得的叶片增大收益是随叶大小的增加而递增的(图4A、4B),貌似单位主脉长度的细胞壁投资越大越好,但由于主脉的增粗生长会限制其长度生长,导致主脉密度减小,所以为了保持高效的水分运输效率,叶片不可能通过无限的增加单位主脉长度的细胞壁投资来增加叶片大小,而是处于一个最优的状态,与主脉密度相权衡并获得合理的叶片大小。

然而,与主脉不同,细脉的直径在叶片的整个生长发育过程中没有显著的变化(Sack *et al.*, 2012),导致单位细脉长度的细胞壁干质量与叶片大小和细脉密度之间的相关性都不显著。细脉长度的增加不会导致其单位长度的细胞壁构建成本增加,但却可以缩短水分在叶肉组织中的扩散距离,极大地提高叶片的水分运输效率,对叶片的光合生理和生长极为有利(Sack & Frole, 2006; Brodribb *et al.*, 2007; Boyce *et al.*, 2009; McKown *et al.*, 2010)。换言之,对细脉的生物量投资可以获得更好的收益回报,所以植物会选择在展叶后期仍不断形成新的细脉,从而有利于不同大小叶片的物种适应不同的环境。

叶片大小与各级叶脉密度之间不同的变化关系,不管是叶片发育调控的结果还是受单位叶脉长度的细胞壁干质量介导调控的结果,都为解释在干燥和更开阔的生境中小叶占优势这一最著名的全球植物生物地理分布模式(Givinish, 1987; Peppe *et al.*, 2011)提供了直接的、水力学方面的证据,具有重要的生态意义。在最优环境下叶片的最大水分运输效率与叶脉密度以及水分在叶肉组织中运输路径长度(即从叶脉末端到蒸腾位点之间的传输距离)密切相关,而后两者本身也是彼此相关的(Sack & Frole, 2006; Brodribb *et al.*, 2007; Noblin *et al.*, 2008)。根据Brodribb等(2007)的研究结果显示,在特定环境条件下,叶肉组织的水分运输阻力在不同物种间的变化是比较保守的,叶片水分导度的变化主要取决于

叶脉密度。网状叶脉结构的理论模型研究显示, 只有在低级主脉的水分传输效率较高时, 较高的叶脉密度对叶片而言才是比较经济有利的(McKown *et al.*, 2010), 所以主脉通常较粗并具有更长更宽的导管(Choat *et al.*, 2005), 这使主脉在获得较高的水分传输效率的同时对于干旱或低温胁迫诱导的气穴化栓塞也更脆弱。而叶片的水分导度(K_{leaf})、气孔导度和光合作用都对大的主脉的损伤非常敏感(Nardini *et al.*, 2001; Hüve *et al.*, 2002; Nardini & Salleo, 2003; Sack *et al.*, 2003; Salleo *et al.*, 2003)。小叶中更高的主脉密度为叶内的水分运输提供了冗余的“高速公路”, 当部分主脉因干旱或低温胁迫而发生栓塞导致水分传输失败时, 在栓塞导管周围可以有更多的水流通道继续维持水分运输功能(Sack *et al.*, 2008), 有助于提高叶片和植株的抗旱能力, 更好地保护水分运输系统免受叶脉损伤所造成的伤害(Sack *et al.*, 2008; Scoffoni *et al.*, 2011)。所以, 在高温、干燥和高光环境下, 叶片通常更小(Ackerly *et al.*, 2002; Bragg & Westoby, 2002; McDonald *et al.*, 2003), 并且叶大小随着年平均气温及年降水量的降低而减小(McDonald *et al.*, 2003)。

总之, 本研究通过对亚热带常绿阔叶林相同群落下38种阔叶木本植物的叶片大小、不同等级叶脉的密度以及单位叶脉长度的细胞壁干质量等性状之间的关系进行研究, 验证了有关学者在全球尺度上发现的叶片大小与主脉密度显著负相关, 与细脉和总叶脉密度相关性不显著的变化规律在群落内部依然存在; 发现了单位主脉长度的细胞壁干质量与主脉密度是相互权衡的关系, 而单位细脉或总叶脉长度的细胞壁干质量与相应的细脉密度或总叶脉密度之间关系不显著, 由此证明了单位叶脉长度的细胞壁干质量是导致叶片大小与主、细脉密度之间不同变化关系的直接因素。本研究从叶片内部的主要输水系统生物量分配的角度探明了叶片大小与叶脉结构协同变化的主要原因, 对于我们理解全球范围内叶片大小变化的生物地理分布模式以及植物对环境的适应策略具有重要的意义。

致谢 在浙江天童国家森林公园野外工作期间, 得到了华东师范大学浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站工作人员的大力支持和帮助, 浙江师范大学化学与生命科学学院本科生朱思丽、宋志

雯、郑宁静、唐翔翔、徐佳禾几位同学也参与了部分实验研究工作, 在此一并表示感谢!

参考文献

- Ackerly D, Knight C, Weiss S, Barton K, Starmer K (2002). Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, 130, 449-457.
- Boyce CK, Brodribb TJ, Feild TS, Zwieniecki MA (2009). Angiosperm leaf vein evolution was physiologically and environmentally transformative. *Proceedings Biological Sciences*, 276, 1771-1776.
- Bragg JG, Westoby M (2002). Leaf size and foraging for light in a sclerophyll woodland. *Functional Ecology*, 16, 633-639.
- Brodribb TJ, Feild TS (2000). Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. *Plant, Cell & Environment*, 23, 1381-1388.
- Brodribb TJ, Feild TS, Jordan GJ (2007). Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics. *Plant Physiology*, 144, 1890-1898.
- Bühler J, Rishmawi L, Pflugfelder D, Huber G, Scharr H, Hülkamp M, Koornneef M, Schurr U, Jahnke S (2015). PhenoVein—A tool for leaf vein segmentation and analysis. *Plant Physiology*, 169, 2359-2370.
- Choat B, Lahr EC, Melcher PJ, Zwieniecki MA, Holbrook NM (2005). The spatial pattern of air seeding thresholds in mature sugar maple trees. *Plant, Cell & Environment*, 28, 1082-1089.
- Dunbar-Co S, Sporck MJ, Sack L (2009). Leaf trait diversification and design in seven rare taxa of the Hawaiian *Plantago* radiation. *International Journal of Plant Sciences*, 170, 61-75.
- Fauset S, Freitas HC, Galbraith DR, Sullivan MJP, Aidar MPM, Joly CA, Phillips OL, Vieira SA, Gloor MU (2018). Differences in leaf thermoregulation and water use strategies between three co-occurring Atlantic forest tree species. *Plant, Cell & Environment*, 41, 1618-1631.
- Givnish TJ (1987). Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytologist*, 106, 131-160.
- Givnish T (1979). On the adaptive significance of leaf form//Solbrig OT, Jain S, Johnson GB, Raven PH. *Topics in Plant Population Biology*. Palgrave, London. 375-407.
- Givnish TJ, Vermeij GJ (1976). Sizes and shapes of liane leaves. *The American Naturalist*, 110, 743-778.
- Harvey PH, Pagel MD (1991). *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford. 239.

- Hüve K, Remus R, Lüttschwager D, Merbach W (2002). Water transport in impaired leaf vein systems. *Plant Biology*, 4, 603-611.
- Kull U, Herbig A (1994). Leaf venation patterns and principles of evolution. *Evolution of Natural Structures*, 167-175.
- Lambers H, Poorter H (2004). Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*, 34, 283-362.
- Leaf Architecture Working Group (1999). *Manual of Leaf Architecture—Morphological Description and Categorization of Dicotyledonous and Net-veined Monocotyledonous Angiosperms*. Smithsonian Institution, Washington D.C.
- Li Y, Reich PB, Schmid B, Shrestha N, Feng X, Lyu T, Maitner BS, Xu X, Li Y, Zou D, Tan ZH, Su X, Tang Z, Guo Q, Feng X, Enquist BJ, Wang Z (2020). Leaf size of woody dicots predicts ecosystem primary productivity. *Ecology Letters*, 23, 1003-1013.
- McDonald PG, Fonseca CR, Overton JM, Westoby M (2003). Leaf-size divergence along rainfall and soil-nutrient gradients: Is the method of size reduction common among clades? *Functional Ecology*, 17, 50-57.
- McKown AD, Cochard H, Sack L (2010). Decoding leaf hydraulics with a spatially explicit model: principles of venation architecture and implications for its evolution. *The American Naturalist*, 175, 447-460.
- Michaletz ST, Cheng D, Kerkhoff AJ, Enquist BJ (2014). Convergence of terrestrial plant production across global climate gradients. *Nature*, 512, 39-43.
- Milla R, Reich PB (2007). The scaling of leaf area and mass: the cost of light interception increases with leaf size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 2109-2114.
- Nardini A, Salleo S (2003). Effects of the experimental blockage of the major veins on hydraulics and gas exchange of *Prunus laurocerasus* L. leaves. *Journal of Experimental Botany*, 54, 1213-1219.
- Nardini A, Tyree MT, Salleo S (2001). Xylem cavitation in the leaf of *Prunus laurocerasus* and its impact on leaf hydraulics. *Plant Physiology*, 125, 1700-1709.
- Niinemets Ü, Portsmouth A, Tobias M (2007). Leaf shape and venation pattern alter the support investments within leaf lamina in temperate species: a neglected source of leaf physiological differentiation? *Functional Ecology*, 21, 28-40.
- Niklas KJ (1999). A mechanical perspective on foliage leaf form and function. *New Phytologist*, 143, 19-31.
- Niklas KJ, Cobb ED, Niinemets Ü, Reich PB, Sellin A, Shipley B, Wright IJ (2007). “Diminishing returns” in the scaling of functional leaf traits across and within species groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 8891-8896.
- Noblin X, Mahadevan L, Coomaraswamy IA, Weitz DA, Holbrook NM, Zwieniecki MA (2008). Optimal vein density in artificial and real leaves. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 9140-9144.
- Paradis J (2004). The relevance of specific language impairment in understanding the role of transfer in second language acquisition. *Applied Psycholinguistics*, 25, 67-82.
- Parkhurst DF, Loucks OL (1972). Optimal leaf size in relation to environment. *Journal of Ecology*, 60, 505-537.
- Peppe DJ, Royer DL, Cariglino B, Oliver SY, Newman S, Leight E, Enikolopov G, Fernandez-Burgos M, Herrera F, Adams JM, Correa E, Currano ED, Erickson JM, Hinojosa LF, Hoganson JW, *et al.* (2011). Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications. *New Phytologist*, 190, 724-739.
- Pitman EJG (1939). A note on normal correlation. *Biometrika*, 31, 9-12.
- Price CA, Wing S, Weitz JS (2012). Scaling and structure of dicotyledonous leaf venation networks. *Ecology letters*, 15, 87-95.
- Qin X, Zhu JJ, Guan XY, Yu TH, Cao KF (2017). The correlations of leaf anatomical characteristics with photosynthetic capacity and drought tolerance in seven sugarcane cultivars. *Plant Physiology Journal*, 53, 705-712. [秦茜, 朱俊杰, 关心怡, 于天卉, 曹坤芳 (2017). 七个甘蔗品种叶片解剖结构特征与光合能力和耐旱性的关联. 植物生理学报, 53, 705-712.]
- 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 (2003). 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, Dietrich EM, Streeter CM, Sánchez-Gómez 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, 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. DOI:

- 10.1038/ncomms1835.
- Salleo S, Raimondo F, Trifilò P, Nardini A (2003). Axial-to-radial water permeability of leaf major veins: a possible determinant of the impact of vein embolism on leaf hydraulics? *Plant, Cell & Environment*, 26, 1749-1758.
- 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.
- Tsukaya H (2003). Organ shape and size: a lesson from studies of leaf morphogenesis. *Current Opinion in Plant Biology*, 6, 57-62.
- Wang SY, Yuan SL, Su LT, Lv AM, Zhou P, An Y (2017). Aluminum toxicity in alfalfa (*Medicago sativa*) is alleviated by exogenous foliar IAA inducing reduction of Al accumulation in cell wall. *Environmental and Experimental Botany*, 139, 1-13.
- Warton DI, Wright IJ, Falster DS, Westoby M (2006). Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 81, 259-291.
- Yang DM, Zhang JJ, Zhou D, Qian MJ, Zheng Y, Jin LM (2012). Leaf and twig functional traits of woody plants and their relationships with environmental change: a review. *Chinese Journal of Ecology*, 31, 702-713. [杨冬梅, 章佳佳, 周丹, 钱敏杰, 郑瑶, 金灵妙 (2012). 木本植物茎叶功能性状及其关系随环境变化的研究进展. 生态学报, 31, 702-713.]
- Zhao QL, Tian WB, Zheng Z, Shi QR, You WH, Yan ER (2020). Hydraulic architecture associated with tree height across woody plants in Tiantong, Zhejiang Province. *Acta Ecologica Sinica*, 40, 6905-6911. [赵琦琳, 田文斌, 郑忠, 史青茹, 由文辉, 阎恩荣 (2020). 浙江天童木本植物水力结构与树高的关联性. 生态学报, 40, 6905-6911.]

责任编辑: 何念鹏 编辑: 赵航

附录I 天童国家森林公园38个阔叶木本植物叶片大小与叶脉结构性状数据

Supplement I Lamina size and vein architecture traits of 38 broad-leaved woody species in Tiantong National Forest Park
<https://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2021.0060-S1.pdf>

熊映杰, 于果, 魏凯璐, 彭娟, 耿鸿儒, 杨冬梅, 彭国全 (2022). 天童山阔叶木本植物叶片大小与叶脉密度及单位叶脉长度细胞壁干质量的关系. 植物生态学报, 46, 136-147. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0060

Xiong YJ, Yu G, Wei KL, Peng J, Geng HR, Yang DM, Peng GQ (2022). Relationship between lamina size, vein density and vein cell wall dry mass per unit vein length of broad-leaved woody species on Tiantong Mountain, southeastern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 136-147. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0060
<https://www.plant-ecology.com/CN/10.17521/cjpe.2021.0060>

附录 I 天童国家森林公园 38 个阔叶木本植物叶片大小与叶脉结构性状数据(平均值±标准误)

Supplement I Lamina size and vein architecture traits (mean ± SE) of 38 broad-leaved woody species in Tiantong National Forest Park

物种 Species	拉丁文名 Latin name	叶片面积 ILA (cm ²)	叶片周长 ILP (cm)	叶片干质量 ILM (g)	总叶脉密度 TVD (cm·cm ⁻²)	主脉密度 M _a VD (cm·cm ⁻²)	细脉密度 M _i VD (cm·cm ⁻²)	主脉单位长度 细胞壁干质量 WMPMVL (μg·cm ⁻¹)
枹栎	<i>Quercus serrata</i>	19.88 ± 1.66	24.51 ± 1.20	0.26 ± 0.02	96.80 ± 1.87	3.15 ± 0.16	93.48 ± 1.76	126.51 ± 6.13
檫木	<i>Sassafras tzumu</i>	106.01 ± 16.43	56.78 ± 6.05	0.56 ± 0.08	91.24 ± 2.93	1.28 ± 0.06	90.81 ± 2.88	311.68 ± 14.18
麻栎	<i>Quercus acutissima</i>	84.46 ± 6.67	49.91 ± 1.48	0.68 ± 0.05	101.51 ± 1.41	1.52 ± 0.07	100.1 ± 1.38	296.09 ± 10.10
毛脉槭	<i>Acer pubinerve</i>	46.29 ± 6.16	51.97 ± 4.44	0.29 ± 0.04	103.46 ± 4.95	2.46 ± 0.10	101.19 ± 4.94	118.66 ± 5.87
山鸡椒	<i>Litsea cubeba</i>	14.03 ± 0.64	20.19 ± 1.24	0.08 ± 0.01	79.51 ± 6.92	3.36 ± 0.03	76.02 ± 6.94	86.19 ± 0.71
天童锐角槭	<i>Acer acutum</i> var. <i>tientungense</i>	39.00 ± 1.10	45.97 ± 1.51	0.21 ± 0.01	100.33 ± 2.44	2.49 ± 0.06	98.03 ± 2.46	119.29 ± 2.50
小果冬青	<i>Ilex micrococca</i>	47.57 ± 3.88	32.7 ± 1.05	0.33 ± 0.03	80.44 ± 1.06	1.68 ± 0.06	78.67 ± 1.03	196.86 ± 7.59
香果树	<i>Emmenopterys henryi</i>	179.47 ± 29.00	57.08 ± 3.81	1.27 ± 0.21	52.92 ± 0.94	0.77 ± 0.03	52.06 ± 0.95	617.87 ± 34.15
玉兰	<i>Magnolia denudata</i>	96.05 ± 14.98	43.17 ± 3.05	0.42 ± 0.07	36.21 ± 2.04	1.26 ± 0.08	35.00 ± 2.08	227.83 ± 16.35
油桐	<i>Vernicia fordii</i>	196 ± 32.54	56.07 ± 4.91	1.64 ± 0.27	90.71 ± 6.96	1.02 ± 0.09	89.84 ± 6.99	229.22 ± 17.36
枳椇	<i>Hovenia acerba</i>	74.99 ± 11.17	38.22 ± 3.08	1.24 ± 0.18	83.83 ± 2.55	1.60 ± 0.15	82.58 ± 2.63	129.90 ± 11.96
薄叶山矾	<i>Symplocos anomala</i>	14.99 ± 1.26	18.97 ± 0.93	0.16 ± 0.01	67.00 ± 1.65	2.66 ± 0.08	58.41 ± 1.72	110.42 ± 2.79
杜英	<i>Osmanthus decipiens</i>	22.29 ± 2.56	23.17 ± 1.15	0.22 ± 0.03	80.85 ± 1.08	2.35 ± 0.13	78.36 ± 1.17	164.14 ± 9.49
木樨	<i>Osmanthus fragrans</i>	25.59 ± 2.23	24.04 ± 1.12	0.27 ± 0.02	78.21 ± 2.44	2.10 ± 0.09	76.11 ± 2.44	100.13 ± 8.57
港柯	<i>Lithocarpus harlandii</i>	39.33 ± 3.14	29.98 ± 1.33	0.61 ± 0.05	76.56 ± 1.94	2.33 ± 0.10	74.49 ± 1.93	189.99 ± 8.55
广玉兰	<i>Magnolia grandiflora</i>	109.65 ± 15.02	46.43 ± 3.19	1.28 ± 0.17	60.80 ± 1.61	1.29 ± 0.10	59.37 ± 1.61	287.60 ± 42.87
光叶石楠	<i>Photinia glabra</i>	10.83 ± 1.66	15.68 ± 1.09	0.16 ± 0.02	91.41 ± 0.87	3.99 ± 0.29	87.49 ± 0.97	75.31 ± 5.28
红楠	<i>Machilus thunbergii</i>	30.45 ± 2.46	27.01 ± 1.40	0.36 ± 0.03	78.01 ± 4.30	2.56 ± 0.13	75.5 ± 4.33	238.11 ± 11.2
交让木	<i>Daphniphyllum macropodum</i>	22.36 ± 1.65	21.26 ± 0.97	0.24 ± 0.02	56.26 ± 1.26	2.56 ± 0.10	53.72 ± 1.21	142.70 ± 6.06
栲	<i>Castanopsis fargesii</i>	29.55 ± 0.40	28.01 ± 0.64	0.31 ± 0.01	102.27 ± 2.60	2.67 ± 0.05	99.60 ± 2.62	170.74 ± 2.77
罗浮柿	<i>Diospyros morrisiana</i>	21.05 ± 1.90	20.80 ± 0.55	0.26 ± 0.02	83.47 ± 5.48	2.13 ± 0.15	81.41 ± 5.58	72.80 ± 4.92
老鼠矢	<i>Symplocos stellaris</i>	28.17 ± 3.57	27.82 ± 2.28	0.39 ± 0.05	65.95 ± 2.09	2.53 ± 0.20	26.30 ± 2.27	60.64 ± 9.39
木荷	<i>Schima superba</i>	31.12 ± 3.25	25.59 ± 1.72	0.40 ± 0.04	71.38 ± 7.10	2.34 ± 0.06	68.81 ± 7.10	164.46 ± 4.31
米槠	<i>Castanopsis carlesii</i>	7.69 ± 1.00	14.77 ± 1.01	0.11 ± 0.01	116.15 ± 2.35	4.75 ± 0.35	111.59 ± 2.35	92.16 ± 6.35
青冈栎	<i>Cyclobalanopsis glauca</i>	18.99 ± 1.45	21.41 ± 1.02	0.27 ± 0.02	114.88 ± 3.69	3.30 ± 0.12	111.56 ± 3.67	48.68 ± 3.31
山茶	<i>Camellia japonica</i>	24.73 ± 1.34	21.96 ± 0.60	0.34 ± 0.02	51.9 ± 1.14	1.94 ± 0.10	50.10 ± 1.14	237.46 ± 10.47
山矾	<i>Symplocos sumuntia</i>	39.88 ± 3.84	33.49 ± 0.94	0.34 ± 0.03	60.47 ± 1.49	2.01 ± 0.13	58.41 ± 1.39	136.92 ± 8.61
珊瑚树	<i>Viburnum odoratissimum</i>	47.32 ± 2.01	33.08 ± 1.14	0.58 ± 0.02	40.10 ± 0.57	1.69 ± 0.03	38.45 ± 0.56	174.30 ± 3.24
苦槠	<i>Castanopsis sclerophylla</i>	30.63 ± 1.58	29.04 ± 1.21	0.40 ± 0.02	92.76 ± 1.45	2.47 ± 0.08	90.64 ± 1.45	172.62 ± 5.85
深山含笑	<i>Michelia maudiae</i>	74.02 ± 7.06	41.37 ± 3.78	0.64 ± 0.06	28.84 ± 1.04	1.30 ± 0.07	27.54 ± 0.99	567.61 ± 25.70
细叶青冈	<i>Cyclobalanopsis gracilis</i>	14.65 ± 1.32	19.66 ± 1.36	0.18 ± 0.02	101.81 ± 2.73	3.21 ± 0.15	98.57 ± 2.60	77.38 ± 6.59
小叶青冈	<i>Cyclobalanopsis myrsinifolia</i>	16.32 ± 2.17	22.52 ± 1.24	0.13 ± 0.02	91.77 ± 2.82	3.12 ± 0.21	88.82 ± 2.93	160.50 ± 25.38
杨梅	<i>Myrica rubra</i>	20.76 ± 2.32	23.51 ± 1.43	0.21 ± 0.02	55.61 ± 0.94	2.41 ± 0.12	53.20 ± 0.94	121.38 ± 11.44
云山青冈	<i>Cyclobalanopsis sessilifolia</i>	10.74 ± 1.30	15.7 ± 0.99	0.19 ± 0.02	94.16 ± 2.30	4.18 ± 0.15	89.95 ± 2.27	69.17 ± 4.53
浙江楠	<i>Phoebe chekiangensis</i>	41.49 ± 2.42	36.5 ± 0.95	0.33 ± 0.02	122.54 ± 1.38	2.10 ± 0.09	120.44 ± 1.38	150.01 ± 6.49
樟	<i>Cinnamomum camphora</i>	26.64 ± 4.42	23.27 ± 1.82	0.26 ± 0.04	85.41 ± 2.90	2.31 ± 0.15	83.09 ± 2.86	203.62 ± 15.08
樟叶槭	<i>Acer cinnamomifolium</i>	12.32 ± 0.93	18.19 ± 0.91	0.10 ± 0.01	68.8 ± 1.06	2.94 ± 0.06	65.81 ± 1.02	113.42 ± 2.32
木莲	<i>Manglietia fordiana</i>	68.28 ± 6.15	41.02 ± 2.95	0.70 ± 0.06	71.06 ± 1.85	1.54 ± 0.08	69.53 ± 1.80	281.77 ± 14.85

ILA, individual lamina area; ILM, individual lamina mass; ILP, individual lamina perimeter; M_aVD, major vein density; M_iVD, minor vein density; TVD, total vein density; WMPMVL, cell wall dry mass per unit length of major vein.