

DOI: 10.5846/stxb202110072768

张明, 高慧蓉, 莫惟轶, 陈爽, 朱荣, 王小春, 王志波, 李丹洋, 王瑞丽. 黄土高原草地植物叶脉性状沿环境梯度的变化规律. 生态学报, 2022, 42(19): 8082-8093.

Zhang M, Gao H R, Mo W Y, Chen S, Zhu R, Wang X C, Wang Z B, Li D Y, Wang R L. Variation in leaf vein traits along environmental gradient in Loess Plateau grasslands. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(19): 8082-8093.

黄土高原草地植物叶脉性状沿环境梯度的变化规律

张 明¹, 高慧蓉¹, 莫惟轶¹, 陈 爽¹, 朱 荣¹, 王小春¹, 王志波^{2,3}, 李丹洋¹, 王瑞丽^{1,4,*}

1 西北农林科技大学, 杨凌 712100

2 西北农林科技大学水土保持研究所, 杨凌 712100

3 中国科学院水利部水土保持研究所, 杨凌 712100

4 陕西秦岭森林生态系统国家野外科学观测研究站, 杨凌 712100

摘要:叶脉在维持叶片水分和光合能力方面具有重要作用, 研究植物叶脉沿环境梯度的变化规律有利于从生理结构的角度探究植物叶片对环境变化的适应策略。以黄土高原中部为研究区域, 沿水分和养分梯度从东向西选取 10 个取样点, 涵盖了 3 种主要的植被带类型 (森林草原、典型草原和荒漠草原), 共获得 519 种植物叶片并测定其叶脉性状, 包括叶脉密度 (VLA, mm/mm²)、叶脉直径 (VD, μm) 和单位面积叶脉体积 (VV, μm³/mm²), 旨在探究不同脉型植物 (包括网状脉、平行脉和单叶脉) 叶脉性状的变异规律。结果表明: (1) 黄土高原植物 VD 和 VV 沿经度增加减小, 而 VLA 无明显变化 ($P>0.05$)。 (2) 在不同脉型植物中 VLA 和 VD 的负相关关系只在网状脉和平行脉中存在, VLA 和 VV 的正相关关系只在网状脉存在, VD 和 VV 的正相关关系在不同脉型植物中均存在。 (3) 黄土高原自东向西随经度减小, 网状脉植物的 3 种叶脉性状均显著增大 ($P<0.01$), 但变化趋势较弱 ($R^2=0.02-0.07$); 平行脉 VLA 无显著变化, VD 和 VV 显著减小 ($P<0.01$); 然而, 单叶脉植物的 3 种叶脉性状均无显著变化 ($P>0.05$)。 (4) 叶脉类型是影响叶脉性状变异的主要因素 (解释度为 27.84%—62.25%)。环境因子中, 土壤因子 (主要是土壤水分和养分含量) 对 3 种叶脉性状的解释度 (0.54%—2.91%) 大于气候因子 (0.02%—0.77%)。这些结果表明, 不同脉型植物具有不同的适应策略, 未来在研究叶脉对环境变化的响应和变异规律时要考虑到叶脉类型的影响。

关键词:黄土高原; 叶脉类型; 叶脉性状; 水分和养分梯度

Variation in leaf vein traits along environmental gradient in Loess Plateau grasslands

ZHANG Ming¹, GAO Huirong¹, MO Weiyi¹, CHEN Shuang¹, ZHU Rong¹, WANG Xiaochun¹, WANG Zhibo^{2,3}, LI Danyang¹, WANG Ruili^{1,4,*}

1 College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling 712100, China

2 Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling 712100, China

3 Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China

4 Qinling National Forest Ecosystem Research Station, Yangling 712100, China

Abstract: Leaf vein plays an important role in maintaining leaf water state and photosynthetic capacity. Knowledge of the variation in leaf vein traits along the environmental gradient is helpful for us to explore the plants' adaptive strategies to environmental changes from the perspective of plant physiological structure. In this study, we selected 10 sampling sites

基金项目:国家重点研发计划项目 (2017YFA0604803); 陕西省高校科协青年人才托举计划项目 (20200203); 陕西省自然科学基金基础研究计划一般项目 (2019JQ-028); 陕西省博士后科研资助项目 (2018BSHEDZZ141)

收稿日期: 2021-10-07; 网络出版日期: 2022-05-24

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangrl@nwafu.edu.cn

from east to west along the water and nutrient gradients in the middle of the Loess Plateau, which covered the three vegetation types, including forest grassland, typical grassland and desert grassland. In total, the leaves of 519 plant species were sampled and their leaf vein traits were measured, including vein length per leaf area (VLA, mm/mm^2), vein diameter (VD, μm), and vein volume per leaf area (VV, $\mu\text{m}^3/\text{mm}^2$). We aimed to explore the relationships among three leaf vein traits of different leaf vein types (i.e., reticulate vein, parallel vein and single vein) and their variation along environmental gradients. The results showed as follows: (1) In Loess Plateau, the VD and VV increased with the decrease of longitude, while VLA did not change significantly along the longitude ($P>0.05$). (2) In plants of different leaf vein types, the negative correlation between VLA and VD was only found in reticulate vein and parallel vein, the positive correlation between VLA and VV was only found in reticulate vein. However, the positive correlation between VD and VV was found in all leaf vein types. (3) As the longitude decreased from east to west, three leaf vein traits of reticulate vein plants significantly increased ($P<0.01$), but these variation trends were all weak ($R^2=0.02\text{--}0.07$). For parallel vein plants, VLA did not exhibit significantly trend along the longitude ($P>0.05$), while VD and VV decreased significantly as the longitude decreased ($P<0.01$). However, there were no significantly longitudinal patterns in the three leaf vein traits of single vein plants ($P>0.05$). (4) Vein type was the main factor driving the variation of leaf vein traits, with 27.84%—62.25% of the total variation explained. Among the environmental factors, the influences of soil factors, especially soil moisture and nutrient content, on the three leaf vein traits were greater than those of climate factors (0.54%—2.91% vs. 0.02%—0.77%). The results indicated that different leaf vein-type plants usually had different adaptive strategies. Therefore, the effect of leaf vein types should be taken into consideration when studying the response and variation of leaf vein to environmental changes in the future.

Key Words: the Loess Plateau; leaf vein types; leaf vein traits; water and nutrient gradients

叶脉由木质部和韧皮部组成^[1],根据在叶片中的分布形态,叶脉主要可以分为网状脉、平行脉、叉状脉和单叶脉。其中,双子叶植物多为网状脉,平行脉多存在于单子叶植物^[2],叉状脉在蕨类植物中最常见,而单叶脉类型的结构多存在于针叶树中^[3]。在网状脉中,一般将其较粗的中脉定义为一级,由中脉分出的为二级,依此类推,三级以上称为次级叶脉。次级叶脉的长度占到叶脉总长度的 80% 以上,在叶片的水分运输中发挥着极其重要的作用^[1]。平行脉植物由于其特殊的形成方式,并没有明显的等级之分,因此不区分主脉和次脉^[4]。

叶脉结构性状在维持叶片水分和光合能力方面具有重要的作用^[1, 5–6]。叶脉密度(VLA)反映了水分、养分和光合产物等物质运输的效率^[7],叶脉直径(VD)决定了叶脉间的物质分配,影响植物叶片光合吸收最大化^[8–9]。Sack 等^[10]提出了一个新的性状指标即单位面积叶脉体积(VV),由叶脉密度和直径计算得到,来表征植物对叶脉的投资大小。许多研究发现,叶脉密度和直径间存在负相关关系^[11–13],这体现了植物在叶脉性状间资源投资的权衡^[14]。但也有研究发现两者间并未存在相关性,例如,Brodribb 等^[3]就发现单叶脉植物因为特殊的叶脉结构,密度和直径间并不存在显著的相关性。由此可见,叶脉性状间的关系可能因为叶脉类型的不同而存在很大差异。目前对于叶脉性状间关系研究多集中在网状脉植物,对于其他脉型植物中这种关系具有怎样的差异仍较少研究。

环境因子是影响叶脉性状变化的重要因素。通常干旱环境中,植物倾向于增加叶脉密度来提高供水能力,以便在降水期获得足够的水分供应^[15]。Sack 等^[1]分析全球 796 个植物叶片后发现叶脉密度和年降水量呈负相关。除了水分外,温度和光照也会对叶脉性状产生影响,一般随温度升高,植物的次级叶脉密度会增大。光照增强也会导致叶脉密度增大,通常阳生植物的叶脉密度要高于阴生植物^[1]。Uhl 等^[15]还发现土壤养分越贫瘠的地区,植物的叶脉密度往往越大。因此,叶脉性状对于不同的环境因子所做出的响应往往不同。此外,研究发现植物在进化的过程中,随气候和大气成分的不断改变,被子植物逐渐具有高的叶脉密度,而非

被子植物始终具有稳定的低叶脉密度^[16-18]。不同生长型植物的叶脉性状在适应环境的过程中也存在很大差异。例如,叶脉密度通常在乔木中最高,灌木次之,草本植物中最低^[1]。Wang 等^[11]研究发现乔木植物的次级叶脉直径随海拔升高显著增加,叶脉密度变化不明显,而灌木则呈相反趋势。从这些研究中可以发现,不同类型植物的叶脉性状对环境因子的响应不同。那么在不同叶脉类型植物中,随环境变化叶脉性状间的关系及叶脉沿环境梯度又会发生怎样的变化,却不得而知。

黄土高原位于我国的中北部,水土流失严重,生态环境脆弱,恶劣的环境条件使得植物生存和生长面临严峻考验。叶脉结构是植物保障水养运输和机械支撑的重要条件,对于植物在恶劣生境中的生存具有重要意义^[1]。目前研究发现叶脉性状随环境的变化呈现出一定的经度地带性规律^[12, 15],而黄土高原降水量和土壤养分含量从东向西均呈现出递减的趋势,在经度上形成了明显的梯度变化^[19],是研究不同脉型植物叶脉性状沿环境梯度变化的理想场所。因此本研究沿水分和养分梯度在黄土高原从东到西选取了 10 个样地,对样地内常见物种的叶片进行取样,考察不同脉型植物(包括网状脉、平行脉和单叶脉)叶脉性状间关系是否存在差异?其叶脉性状沿环境梯度如何变化?从大尺度上揭示叶脉在黄土高原水平方向上的变异规律,旨在从生理结构的角探究植物叶片对环境变化的适应策略,从而为黄土高原地区植被恢复提供理论参考。

1 研究区概况

黄土高原地处东经 101°00′—114°33′,北纬 34°00′—45°05′,横跨中国青、甘、宁、内蒙古、陕、晋、豫 7 省,面积 64 万 km²,海拔 200—3000 m。该地区年降雨量为 150—800 mm,且多集中于 6—9 月(占全年降水量的 55%—78%),年平均降水量从东南向西北递减,地跨干旱、半干旱和半湿润 3 个气候带。黄土高原中的植被由 5 种主要的自然植被组成,即沙漠、荒漠草原、草原、森林草原和森林,沿着高原从西北到东南逐渐增加的降水梯度分布。天然草地类型以白羊草(*Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng)、羊草(*Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel)、铁杆蒿(*Artemisia gmelinii* Web.ex Stechm)、针茅(*Stipa capillata* L.)、胡枝子(*Lespedeza bicolor* Turcz)等群落类型为主^[20]。

2 研究方法

2.1 取样方法

2.1.1 取样点设置

以干旱指数反映水分的变化,土壤全氮、全磷含量反映养分的变化,黄土高原水分和养分含量自东向西逐渐减少(图 1),形成了由东部湿润肥沃向西部干旱贫瘠逐渐过渡的环境,在经度上具有明显的梯度变化^[21],同时由于环境因子间具有一定自相关,因此以经度梯度来综合代表水分和养分梯度的变化。在经度上沿水分和养分梯度共选取 10 个取样点进行取样。

2.1.2 野外取样

2018 年 7—9 月在黄土高原中部对设置的 10 个取样点进行取样(图 2 和表 1)。取样点在经度上横跨整个黄土高原,相邻取样点之间间隔 100 km 左右,包括森林草原、典型草原和荒漠草原 3 种草地类型(基本信息见表 1)。

在每个取样点内,选取能够代表当地植被类型的区域,采用样线法布设样方。按照一定方向布设 100 m 的样线,等间隔设置 8 个 1 m×1 m 的样方进行群落结构调查,确保相邻样方间隔大于 10 m。在每个样地半径 2 km 范围内,对样地内出现的常见物种进行取样。选取每个样方内每一个物种的 3—5 个个体,每个个体上选择健康干净、完全展开的叶片 10—20 片,放入 10 号自封袋内保存,尽快带回室内。随后,将每个物种叶片避开主脉剪至 1 cm×1 cm 大小,用 FAA(5 mL 38%甲醛溶液;5 mL 冰醋酸;90 mL 50%乙醇;5 mL 甘油)固定液保存至 10 mL 离心管中。共获得 519 种植物的叶片,属于 57 科 156 属。

对叶片取样的同时,在每个样方内进行土壤样品的采集,在去除土壤表面的杂物后,用内径为 5 cm 的土

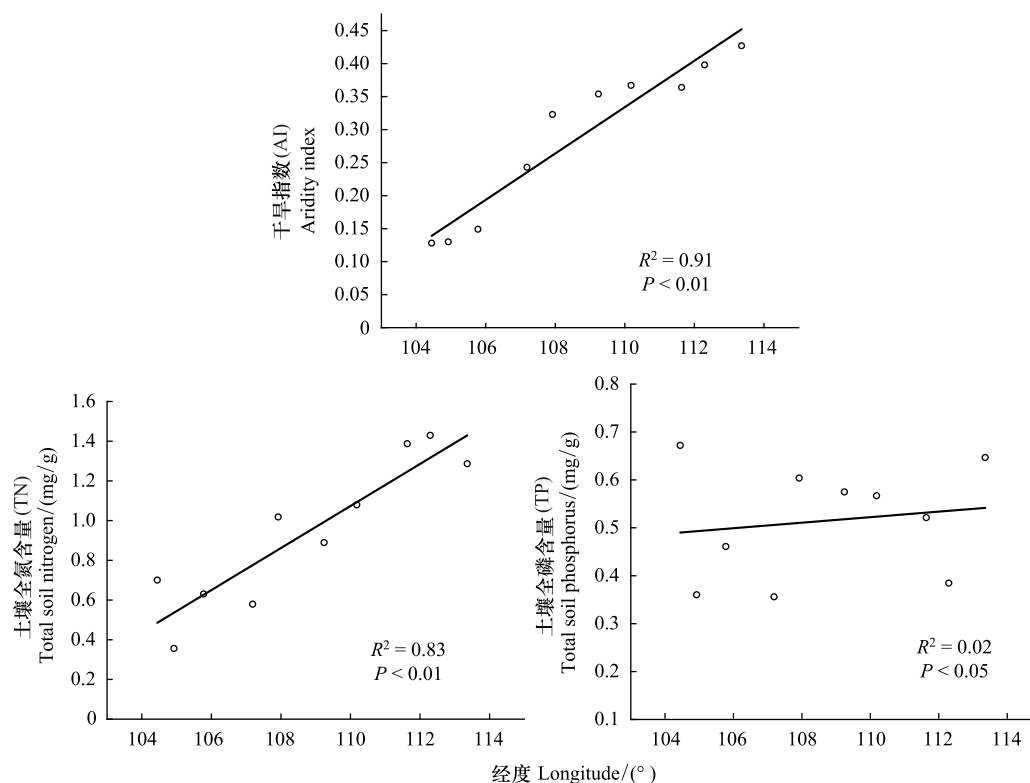


图1 黄土高原 AI、TN、TP 沿经度变化规律

Fig.1 Variation of AI, TN and TP along the longitude on the Loess Plateau

AI 越小,表明干旱程度越大,数据来源于 <https://cgiarcsi.community>

钻对 0—10 cm 的土层进行取样,每个样方随机各取 5 处,将取出的土样混合均匀带回室内处理。

2.2 室内测定

2.2.1 叶脉性状测定

叶脉密度 (VLA) 与叶脉直径 (VD) 的测定采用化学处理法。具体步骤为:每一个物种个体从固定液中随机选取 3—5 个叶片,使用 7% NaOH 溶液浸泡,且每 2—3 天更换一次溶液,可根据叶片变透明的情况适当增加 NaOH 的浓度,直到叶片透明。之后使用蒸馏水浸泡 30 min,再转入 5% NaClO 溶液中 5 min,后置于蒸馏水中浸泡 3 min,选择 3 个透明度较高的叶片制成临时切片并使用 1% 番红试剂染色。然后将切片置于 MOTIC 显微镜(型号:BA210,产地:厦门)下,并利用配置的摄像装置进行观测,网状脉与单叶脉样品在 20 倍物镜、10 倍目镜条件下观测,平行脉样品在 10 倍物镜、10 倍目镜条件下观测,每一个叶片随机选择 5 个视野拍照,每个样品共有 15 个视野,最后从中挑选 5 个视野,利用配套的分析软件测定次级叶脉的长度与直径。

不同叶脉类型的叶脉性状计算方法如下。其中,网状脉的次级叶脉直径 (VD, μm) 为所有次级脉直径的平均值,次级叶脉密度 (VLA, mm/mm^2) 为单位面积叶脉总长度(图 3)。计算公式如下:

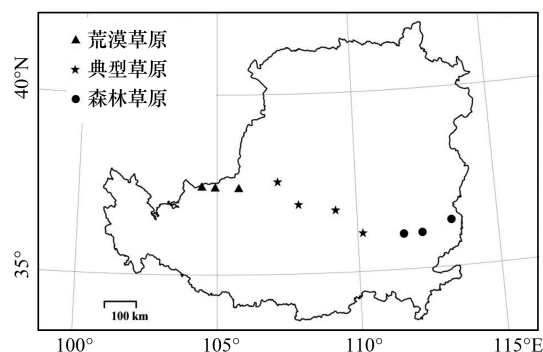


图2 黄土高原范围及取样点示意图

Fig.2 Schematic diagram of the Loess Plateau space and sampling points

表 1 取样点相关信息
Table 1 Information of sampling sites

取样地点 Sampling location	样地编号 Plot number	海拔 Altitude/m	经度 Longitude	纬度 Latitude	年均温 Mean annual Temperature/℃	年均降水量 Mean annual precipitation/mm	植被类型 Vegetation type	取样数 Species number	气候带类型 Climate belt type	优势种 Dominant species
潞城市	HT01	804	113.36	36.29	11.85	563.88	森林草原	61	半湿润区	白羊草、胡枝子、藁草
安泽县	HT02	894	112.29	35.99	9.96	591.18	森林草原	63	半湿润区	黄背草、白羊草、碱菀
卧虎山	HT03	833	111.64	35.99	10.66	566.12	森林草原	65	半湿润区	黄背草、胡枝子、白叶蒿
宜川县	HT04	966	110.18	36.07	10.72	533.36	典型草原	73	半干旱区	白羊草、碱菀、翻白草
安塞区	HT05	1268	109.24	36.74	9.50	498.89	典型草原	67	半干旱区	兴安胡枝子、白羊草、碱菀
吴起县	HT06	1383	107.92	36.93	7.46	438.09	典型草原	54	半干旱区	针茅、碱菀、蓝刺头、
盐池县	HT07	1535	107.19	37.58	5.23	395.14	典型草原	46	半干旱区	猪毛蒿、白羊草
中宁县	HT08	1293	105.78	37.42	5.87	320.35	荒漠草原	29	干旱区	红砂、看麦娘、隐子草
中卫市	HT09	1378	104.92	37.44	7.56	233.88	荒漠草原	40	干旱区	珍珠猪毛菜、红砂
中卫市	HT10	1714	104.44	37.46	7.71	215.50	荒漠草原	21	干旱区	盐爪爪、红砂

年均温和年降水数据来自中国气象站 (<http://www.cma.gov.cn/>)

VLA = 视野中的叶脉总长度/视野面积 (1)

叶脉体积 (VV, μm³/mm²) 采用 Sack 等^[10] 的方法:

VV = π × (VD/2)² × VLA (2)

平行脉具有大纵向脉、小纵向脉和横向脉之分,且不同等级叶脉性状差异较大,故将各等级叶脉密度分开测量,之后求其总和(图 3):

VLA = 大纵向脉密度 + 小纵向脉密度 + 横向脉密度 (3)

由于平行脉存在多个等级的叶脉直径且不同等级间的叶脉直径差别较大,以每个等级叶脉的相对长度为权重,计算得到不同等级的叶脉直径加权平均值:

VD = 大纵向脉直径 × (大纵向脉长度/总长度) + 小纵向脉直径 × (小纵向脉长度/总长度) + 横向脉直径 × (横脉长度/总长度) (4)

VV = 大纵向脉体积 + 小纵向脉体积 + 横向脉体积 (5)

对于单叶脉物种,其叶脉性状的测定方式与网状脉相同(图 3)。

2.2.2 土壤理化性质的测定

将土壤样品在室温条件下自然风干,去除植物根和石砾等杂物,过 2 mm 土壤筛后,用球磨仪 (MM400 ball mill, Retsch, Germany) 和玛瑙研钵 (RM200, Retsch, Haan, Germany) 研磨。研磨好的样品装入自封袋中用于测定土壤元素含量。用烘干法对土壤含水量 (SWC) 进行测定;使用容量分析法测定土壤有机碳 (TOC) 含量;土壤全氮 (TN) 含量采用元素分析仪 (Vario MAX CN Elemental Analyzer, Elementar, Germany) 测定,土壤全磷 (TP) 含量的测定采用电感耦合等离子体发射光谱仪 (ICP-OES, Optima 5300 DV, Perkin Elmer, Waltham, MA, USA), 土壤 pH 采用多参数电导/ pH 表 (MYRON L Ultrameter II TM, USA) 测定。

2.3 气象数据的获取

每个取样点的年均温 (MAT)、年降水 (MAP) 来自于中国气象站数据的插值结果。对国家气象局提供的研究区域及附近省份的气象台站数据,应用 ANUSPLINE 插值软件将其插值到 0.1° × 0.1° 经纬度网格上,根据样点经纬度从插值结果中提取样点的 1961—2010 年平均气温和年降水量数据 (<http://www.cma.gov.cn/>)^[20]。干旱指数数据 (Aridity index, AI, 降水量/蒸散量) 来源于全球栅格数据 (CGIAR-CSI, <https://cgiarcsi.community>), 从 CGIAR-CSI 数据库中提取 1970—2000 年干旱指数数据^[22]。

2.4 数据处理

首先,对所有叶脉性状进行以 10 为底的对数转换,使数据满足标准化正态分布。对水分和养分反应指标

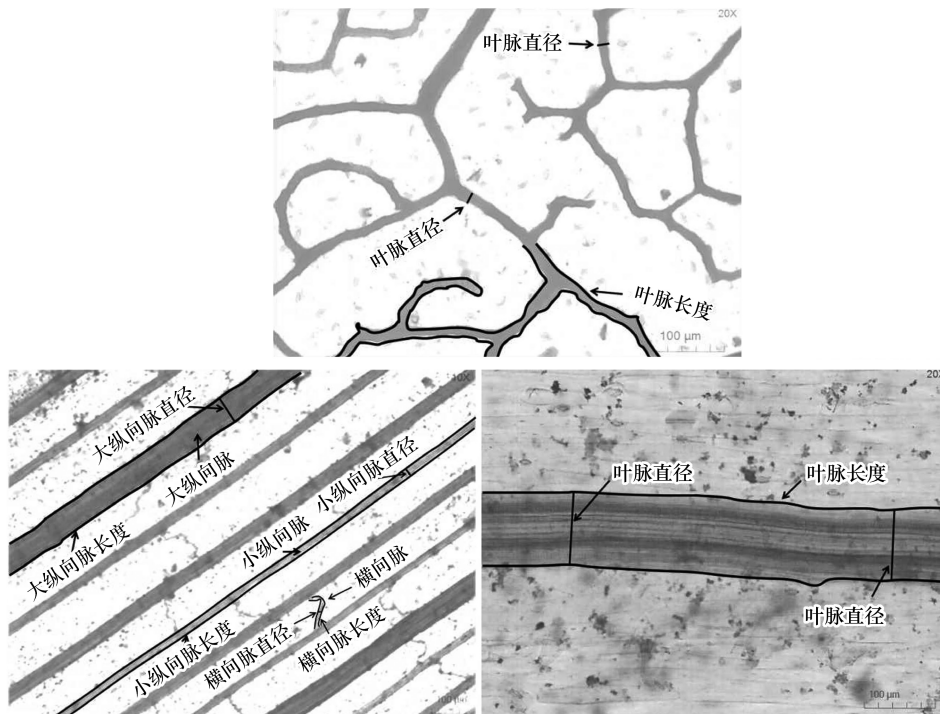


图3 不同脉型植物叶脉性状的测量

Fig.3 Measurement of leaf vein traits in plants with different vein types

叶脉直径每个视野测5个取其平均值,平行脉大纵向脉,小纵向脉和横向脉分开测量

与经度进行拟合,利用 Pearson 相关分析各指标间的相关性。使用单因素方差分析(one-way ANOVA)比较不同叶脉类型间叶脉性状的差异,针对存在显著($P < 0.05$)的性状关系采用标准化主轴估计(SMA)方法来分析叶脉性状关系是否在不同叶脉类型间存在显著差异。即利用方程 $y = bx^a$ 表示不同叶脉性状间的关系,线性转化为 $\log(y) = \log(b) + a\log(x)$, x, y 表示两个不同性状, b 代表性状关系的截距, a 表示相关性的斜率。该分析由软件(S)MATR Version 2.0 来计算完成。

通过回归分析对不同叶脉类型的叶脉性状与经度进行拟合来探究其沿环境梯度的变化,拟合时选取了 R^2 最大、 P 值显著($P < 0.05$)的回归方法进行拟合。使用冗余分析(RDA)来量化叶脉类型(网状脉、平行脉和单叶脉)、气候和土壤因子对叶脉性状的影响。在气候和土壤两组变量内,为了避免共线性,用逐步回归分析筛选出对叶脉性状影响显著的变量($P < 0.05$),并利用 anova 函数计算逐步回归分析筛选出来的单个因子贡献率。随后,利用 RDA 进一步分析这些具有显著影响的气候和土壤因子对叶脉性状的单独作用和交互作用。以上分析在 SPSS 20.0 与 R 3.5.2 软件 vegan 程序包中完成,文中所用到的数据图都采用 Origin 2017 软件绘制。

3 结果

3.1 黄土高原植物叶脉性状概况

在所有物种中,VLA、VD 和 VV 的平均值分别为 11.29 mm/mm^2 、 $22.05 \text{ } \mu\text{m}$ 、 $51.15 \times 10^5 (\text{ } \mu\text{m}^3/\text{mm}^2)$ 。碱蓬(*Suaeda glauca*)的 VLA 最大,刺柏(*Juniperus formosana*)最小,而 VD 最小的是铁苋菜(*Acalypha australis*),最大的是天门冬(*Asparagus cochinchinensis*)。VV 的最大值和最小值则分别出现在羽茅(*Achnatherum sibiricum*)和黄鹌菜(*Youngia japonica*)中。

其中,VLA(CV=0.38)的变异性小于 VD 和 VV 的变异性(CV 分别为 1.01 和 1.77,表 2)。不同叶脉类型其性状具有显著差异($P < 0.05$,表 2)。其中,网状脉的 VLA 显著大于平行脉和单叶脉($P < 0.05$),而 VD 和 VV

则相反。单叶脉的 VD 和 VV 的变异程度最大 (CV 分别为 0.5 和 0.92), 平行脉的 VLA 变异程度最大 (CV = 0.44)。

表 2 不同叶脉类型叶脉性状数据描述
Table 2 Data description of vein traits of different vein types

性状 Traits	叶脉类型 Vein type	样本量 Number N	平均值±标准误 Mean±SE	最小值 Minimum Min	最大值 Maximum Max	变异系数 Coefficient of variation CV
叶脉密度 (VLA)	网状脉	437	11.87±4.06a	4.12	26.60	0.34
Vein length per leaf area/ (mm/mm ²)	平行脉	71	9.12±4.03b	3.03	17.87	0.44
	单叶脉	11	1.94±0.33c	1.07	2.26	0.17
	全部	519	11.29±4.34	1.07	26.60	0.38
叶脉直径 (VD)	网状脉	437	15.04±5.35a	5.27	48.20	0.36
Vein diameter/μm	平行脉	71	51.02±23.50b	17.46	134.57	0.46
	单叶脉	11	113.39±57.05c	34.99	223.88	0.50
	全部	519	22.05±22.25	5.27	223.88	1.01
单位面积叶脉体积 (VV)	网状脉	437	22.32±18.12a	2.53	217.37	0.81
Vein volume per leaf area/ ×10 ⁵ (μm ³ /mm ²)	平行脉	71	199.77±137.21b	12.72	655.00	0.69
	单叶脉	11	237.37±219.07c	21.12	730.18	0.92
	全部	519	51.15±90.62	2.53	730.18	1.77

不同字母表示差异显著 ($\alpha=0.05$)

3.2 不同脉型植物叶脉性状关系的差异

VLA 和 VD 的负相关关系在网状脉和平行脉及全部物种中都存在 ($R^2=0.07-0.30, P<0.01$), 然而这一关系在单叶脉中并未发现 (图 4, $P>0.05$)。VLA 和 VV 在全物种中表现出负相关, 而在网状脉植物中表现出正相关 (图 4, $P<0.01$), 在平行脉和单叶脉中没有发现两者的相关性。VD 和 VV 的正相关关系在全物种和 3 种不同叶脉类型的植物中都存在 (图 4, $P<0.01$), 斜率和截距之间都存在显著差异 ($P<0.01$), 其中网状脉的斜率最大, 而平行脉的截距最小。

3.3 不同脉型植物叶脉性状沿经度的变化

叶脉性状沿经度的变化规律在不同叶脉类型的植物中存在差异 (图 5)。当考虑所有物种时, VD 和 VV 随经度增加而显著减小 ($P<0.01$), 而 VLA 随经度的增加并没有显著的变化 ($P>0.05$)。在网状脉植物中, VD 和 VV 随经度的增加均显著减小 ($P<0.01$), 虽然 VLA 随经度增加也减小, 但其变化较弱 ($R^2=0.02$)。与网状脉不同, 平行脉植物的 VD 和 VV 随经度的增加则显著增大 ($P<0.01$), 而 VLA 随经度的增加并没有显著变化 ($P=0.76$)。在单叶脉植物中, 三种叶脉性状沿经度变化均不显著 ($P>0.05$)。

3.4 环境因素对叶脉性状的影响

利用逐步回归分析筛选出对叶脉性状有显著影响的气候和土壤因子, 再利用冗余分析进一步分析这些环境因子对叶脉性状的独立和交互作用, 结果显示 (图 6): 气候因子、土壤因子和叶脉类型三者的总效应对叶脉密度、叶脉直径和体积的解释度分别为 30.15%、67.90% 和 56.96%。在独立效应中, 叶脉类型对性状变异的解释量最多, 其中对叶脉密度的影响最小 (28.74%), 而对叶脉直径的影响最大 (62.25%)。土壤因子解释了叶脉性状 0.54%—2.91% 的变异性, 其中影响叶脉密度的因子主要是土壤有机碳含量 (TOC) 和总磷含量 (TP), 而直径和体积的主要土壤因子是土壤含水率 (SWC); 气候因素解释了叶脉性状 0.02%—0.77% 的变异性, 影响叶脉密度的因子主要是年均温 (MAT), 影响直径和体积的是年降水量 (MAP) 和干旱指数 (AI)。气候、土壤、叶脉类型三者的交互作用解释了叶脉性状 -0.45%—3.56% 的变异性。

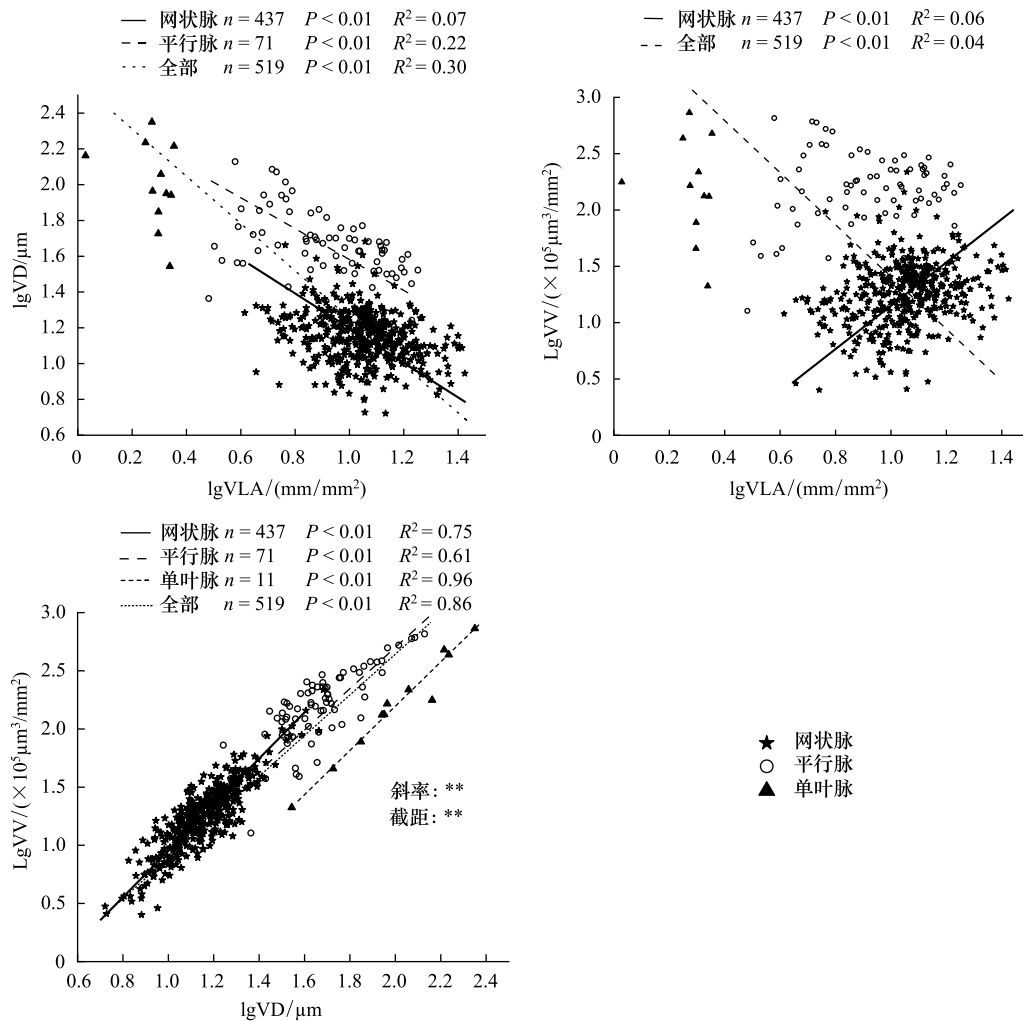


图 4 不同叶脉类型叶脉性状间关系的标准化主轴回归关系

Fig.4 Standardized major axis estimation regression among vein traits of different vein type plants

VLA:叶脉密度 Vein length per leaf area; VD:叶脉直径 Vein diameter; VV:单位面积叶脉体积 Vein volume per leaf area 只列出显著的回归关系 ($P < 0.05$); * * $P < 0.01$

4 讨论

4.1 不同脉型植物叶脉性状的关系

与全球叶脉性状数据相比,黄土高原网状脉、平行脉和单叶脉植物的平均叶脉密度(分别为 11.87、9.12、1.94 mm/mm²)均要高于全球平均水平(分别为 7.36、7.25、1.52 mm/mm²)^[1, 10],但叶脉直径均值(22.05 μm)低于全球平均水平(26.42 μm),而叶脉体积(51.15×10⁵ μm³/mm²)又高于全球平均水平(38.21×10⁵ μm³/mm²)^[1]。造成这种差异主要与黄土高原的气候条件有关,植物以细而长的叶脉来适应干旱生境,从而保证水分的运输和防止栓塞的产生^[23],同时较高的叶脉体积意味着黄土高原植物在适应环境的过程中对叶脉的高投资^[10]。

本研究中,网状脉和平行脉植物叶脉密度和直径存在显著负相关(图 4, $P < 0.01$),这与已有的研究成果相同^[10-12]。目前关于这种权衡关系的解释主要有投资收益和空间限制两种假说。投资收益假说认为,叶脉密度越大,叶片就会有更强的水分运输和光合能力^[24-25],但是高叶脉密度也意味着高的建造成本^[26],而空间限制假说认为,如果叶脉分布密集且直径很大,因为 CO₂无法通过木质部,就会导致气孔和光合组织之间的连接

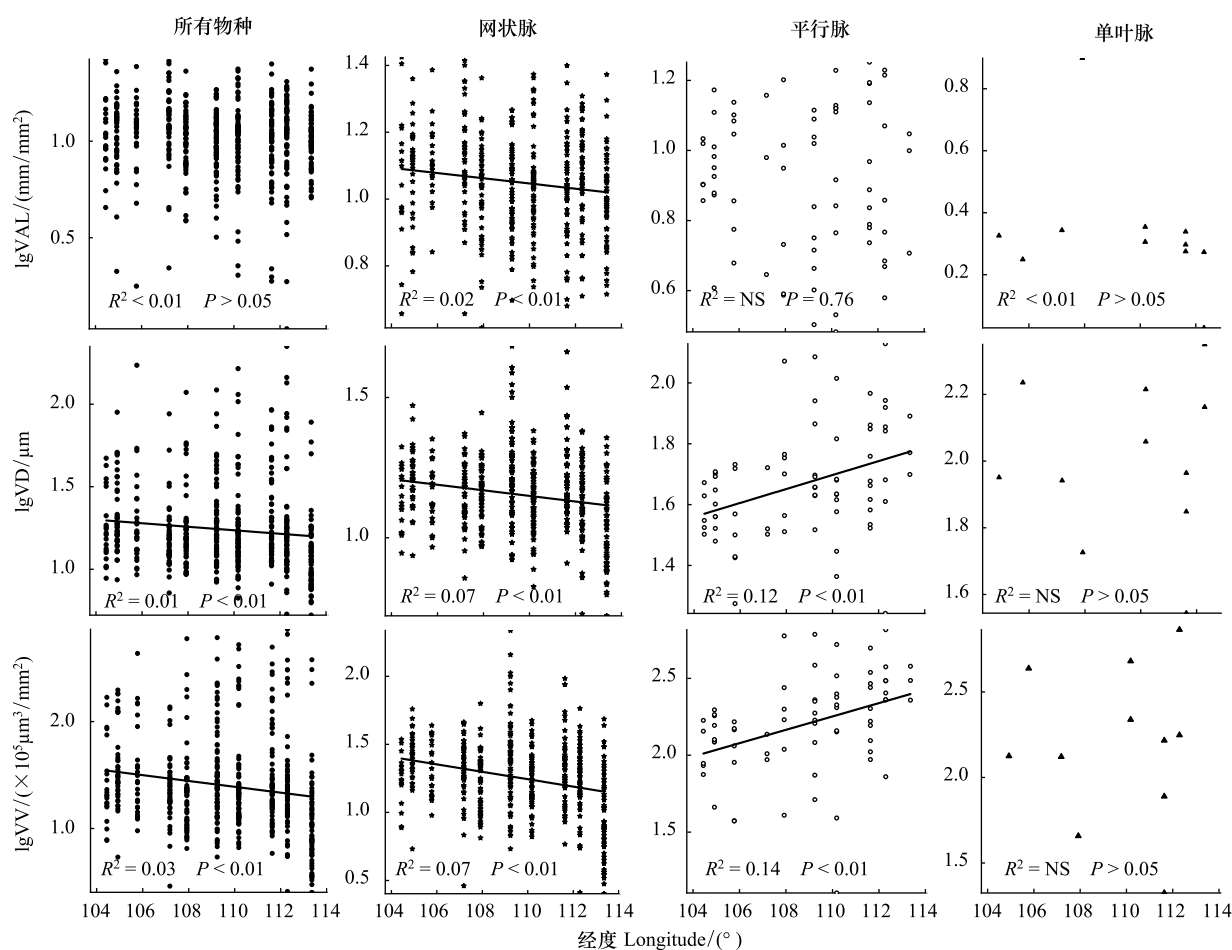


图5 不同叶脉类型植物叶脉性状沿经度变化规律

Fig.5 Variation in leaf vein traits of different vein type plants along the longitude

被切断^[27],因此,不管是从投资收益还是空间限制的角度来看,叶脉变细变长是植物收益最大化的最优选择^[6]。

与网状脉和平行脉不同,在单叶脉植物中,并未发现密度和直径间的相关性(图4, $P > 0.05$)。这可能是因为在样本中,单叶脉植物多数为裸子植物,与被子植物相比,许多裸子植物的叶肉组织含有充满水分的木质化细胞,如石细胞等^[28],它们穿插在整个叶肉组织中,作为水分运输到蒸发点的通道^[2],这意味着水分可以通过叶脉之外的其他途径来运输。其次,因为单叶脉植物只有一条直线的叶脉,在视野中的长度差距不大(本研究中单叶脉植物叶脉密度的变异系数为0.17),但各物种的直径差距较大($CV = 0.5$),从而造成了密度与直径的不相关。此外,与其他叶脉类型相比,本研究中单叶脉植物的数量较少($n = 11$),数据分析时不易达到显著水平。未来需要对单叶脉植物进行更多物种和更大空间上的取样,来检查叶脉性状间关系在不同叶脉类型植物中的普适性。

叶脉体积作为变异性最大的一个性状($CV = 1.77$),反映了叶脉能够运输水分的量以及植物对叶脉的碳投资大小^[10]。叶脉体积是由叶脉密度和叶脉直径计算得到的,理论上它应该和两者都存在正相关关系,但是在本研究中密度与体积的关系在不同叶脉类型植物中表现出较大差异。叶脉密度与体积之间的正相关关系只在网状脉植物存在,在所有物种中二者反而呈负相关,但这些关系均较弱($R^2 = 0.04—0.06$,图4)。与叶脉密度不同,叶脉体积与叶脉直径之间的正相关关系在不同叶脉类型植物中均存在,且相关性较强($R^2 = 0.61—0.96$,图4)。这表明叶脉体积主要受到叶脉直径,而不是叶脉密度的影响。

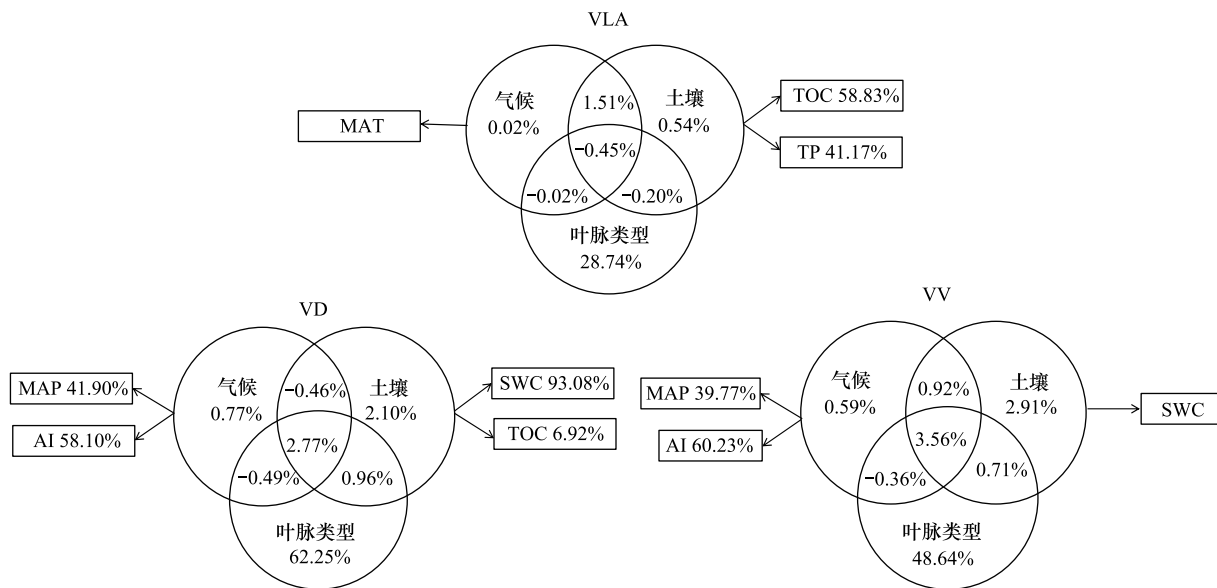


图6 气候、土壤和叶脉类型对叶脉性状变异的解释度

Fig.6 Variation of leaf vein traits explained by climate, soil and leaf vein types

MAT:年均温;TOC:土壤有机碳含量;TP:土壤总磷含量;MAP:年降水量;AI:干旱指数;SWC:土壤含水率

4.2 植物叶脉性状沿环境梯度的变化规律因叶脉类型而异

从黄土高原东部到西部,随着经度降低,所有物种中叶脉直径和体积均增大 ($P < 0.01$),但密度并没有显著变化 ($P > 0.05$,图5)。叶脉类型差异是影响叶脉性状变异的主要因素,解释了叶脉性状 27.84%—62.25%的变异性(图6)。环境因子中,土壤因子(主要是土壤水分和养分含量)对3种叶脉性状的解释度(0.54%—2.91%)大于气候因子(0.02%—0.77%)。

不同脉型植物的叶脉性状沿经度的变化趋势差异较大(图5),反映了不同脉型植物适应环境的不同策略。其中,网状脉次级叶脉密度的变化趋势与其他研究结果一致,即在水分较少的环境中次级叶脉密度会增大^[15, 29]。黄土高原自东向西随经度减小,降水量逐渐减少(表1),次级叶脉密度逐渐增大(图5),这主要是因为随环境干旱程度增大,蒸腾需求增加,植物通过增大叶脉密度来保障水分的供应^[5]。同时,随经度减小,土壤养分含量逐渐减少,土壤变得贫瘠,植物通过增加次级叶脉密度来获得更大的养分运输能力,提高植物对养分的吸收和利用,这与 Uih 等^[15]的研究结果一致。

导管直径大小与栓塞脆弱性正相关,因此普遍认为干旱生境下树种的木质部导管直径较小^[30]。然而,在本研究中干旱地区的网状脉植物直径却更大(图5)。这可能是因为黄土高原环境条件特殊,属于干旱半干旱地区^[31],物种多具有抗旱耐旱的能力^[32]。木质部栓塞是耐旱树种对水分胁迫的一种适应性反应^[33],适当的木质部栓塞对植物的节水和在干旱环境中生存是有利的,这是植物在长期发展中形成的一种节水策略^[34—35]。申卫军等^[33]发现即使发生栓塞,在降雨或其他条件使水势升高时,栓塞能够很快恢复。黄土高原水土流失严重,土壤水分、养分补充能力较差,补给很大部分来自于降水^[36],而降水主要集中在6—9月,这种水热并存的气候条件对植物的生长是极为有利的^[37]。因此,在此期间,木质部栓塞对水分运输所造成的损失可能要小于增加木质部对树木导水所带来的收益,因此植物选择通过增大次级叶脉直径来获得最大的生长速率。

值得注意的是,尽管网状脉植物叶脉性状沿经度具有显著的地理格局,但这些变化趋势均较弱 ($R^2 = 0.02—0.07$, $P < 0.01$,图5),这可能是由于叶脉性状具有高的系统发育保守性^[11, 16, 38]。以往对网状脉的研究结果表明,其叶脉性状相比于其他叶片性状,系统发育信号更强,对环境变化的可塑性较小^[39],尤其是次级叶脉密度在叶脉发育的过程中基本始终保持稳定^[10]。这种系统发育保守性可能掩盖了环境对网状脉植物叶脉性状的可塑性。

平行脉植物随经度增加叶脉密度变化不显著(图 5, $P>0.05$), 而叶脉直径和体积表现为极显著的增大($P<0.01$), 即在养分和水分相对丰富的地区, 平行脉植物具有更高的叶脉直径和体积。这主要是因为平行脉植物多为 C_4 植物, 光合能力较强, 叶脉密度相对偏大^[40]。并且多数平行脉植物的叶片相对较窄, 对叶脉进行投资时, 因为空间的限制, 很难再对叶脉密度进行投资, 这也符合空间限制假说。所以, 黄土高原平行脉植物在适应干旱环境的过程中更多的去调整叶脉直径的变化。与之类似, Wang 等^[41]对青藏高原不同叶脉类型植物的研究中也发现了这一规律。单叶脉植物的 3 种性状随经度的变化均不显著(图 5, $P>0.05$), 这可能是由于本研究中单叶脉植物种类较少, 且分布较为零散。此外, 单叶脉具有特殊输水组织如石细胞等, 因此单叶脉植物在应对水分短缺时可能会采取改变叶脉性状之外的适应方式。这些原因可能导致了黄土高原单叶脉植物叶脉性状未表现出明显的地理格局。

5 结论

黄土高原不同叶脉类型植物的叶脉密度和体积均高于全球平均水平, 但叶脉直径均值低于全球平均水平, 表明黄土高原植物整体上具有细而长的叶脉。黄土高原植物叶脉密度和直径存在显著负相关, 且自东向西随经度减小, 叶脉直径和体积均增大, 而密度则无显著变化。但在不同脉型植物中, 叶脉密度和直径的负相关关系只在网状脉和平行脉中存在($P<0.01$), 密度和体积的正相关则只在网状脉中存在($P<0.01$), 而直径和体积的正相关关系在 3 种脉型植物中都存在($P<0.01$)。

不同脉型植物的叶脉性状沿环境梯度变化存在差异。黄土高原自东向西随经度减小, 网状脉植物叶脉直径和体积均增大, 而平行脉则减小, 这说明对网状脉植物而言, 木质部的增加对导水所带来的收益要大于栓塞的损害, 因此在干旱生境中植物选择增大直径来保证生长, 与之不同, 平行脉则选择减少木质部的投入, 降低叶脉直径, 防止栓塞来适应干旱环境。在单叶脉植物中, 3 种叶脉性状沿经度均无显著变化。这些结果表明, 不同叶脉类型的植物在适应环境变化时采取了不同的生态策略。

参考文献(References):

- [1] Sack L, Scoffoni C. Leaf venation: structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future. *New Phytologist*, 2013, 198(4): 983-1000.
- [2] Sack L, Frole K. Leaf structural diversity is related to hydraulic capacity in tropical rain forest trees. *Ecology*, 2006, 87(2): 483-491.
- [3] Brodribb T J, Feild T S, Jordan G J. Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics. *Plant Physiology*, 2007, 144(4): 1890-1898.
- [4] Horn J W, Fisher J B, Tomlinson P B, Lewis C E, Laubengayer K. Evolution of lamina anatomy in the palm family (Arecaceae). *American Journal of Botany*, 2009, 96(8): 1462-1486.
- [5] Brodribb T J, Feild T S. Leaf hydraulic evolution led a surge in leaf photosynthetic capacity during early angiosperm diversification. *Ecology Letters*, 2010, 13(2): 175-183.
- [6] Beerling D J, Franks P J. The hidden cost of transpiration. *Nature*, 2010, 464(7288): 495-496.
- [7] 李乐, 曾辉, 郭大立. 叶脉网络功能性状及其生态学意义. *植物生态学报*, 2013, 37(7): 691-698.
- [8] McCulloh K A, Johnson D M, Petitmermet J, Mcnellis B, Meinzer F C, Lachenbruch B. A comparison of hydraulic architecture in three similarly sized woody species differing in their maximum potential height. *Tree Physiology*, 2015, 35(7): 723-731.
- [9] 赵延涛, 许焰山, 张志浩, 周刘丽, 张晴晴, Arshad A, 宋彦君, 阎恩荣. 浙江天童常绿阔叶林不同演替阶段木本植物的水力结构特征. *植物生态学报*, 2016, 40(2): 116-126.
- [10] Sack L, Scoffoni C, McKown A D, Frole K, Rawls M, Havran J C, Tran H, Tran T. Developmentally based scaling of leaf venation architecture explains global ecological patterns. *Nature Communications*, 2012, 3(1): 1-10.
- [11] Wang R L, Chen H X, Liu X R, Wang Z B, Wen J W, Zhang S X. Plant phylogeny and growth form as drivers of the altitudinal variation in woody leaf vein traits. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 10: 1735.
- [12] 韩玲, 赵成章, 冯威, 徐婷, 郑慧玲, 段贝贝. 张掖湿地芨芨草叶脉密度和叶脉直径的权衡关系对 3 种生境的响应. *植物生态学报*, 2017, 41(8): 872-881.
- [13] Feild T S, Brodribb T J. Hydraulic tuning of vein cell microstructure in the evolution of angiosperm venation networks. *New Phytologist*, 2013, 199

- (3): 720-726.
- [14] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301.
- [15] Uhl D, Mosbrugger V. Leaf venation density as a climate and environmental proxy: a critical review and new data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 1999, 149(1/4): 15-26.
- [16] Boyce C K, Brodribb T J, Feild T S, Zwieniecki M A. Angiosperm leaf vein evolution was physiologically and environmentally transformative. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2009, 276(1663): 1771-1776.
- [17] 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. 九种维管植物水力性状的演化趋势. *植物生态学报*, 2018, 42(2): 220-228.
- [18] McElwain J C, Yiotis C, Lawson T. Using modern plant trait relationships between observed and theoretical maximum stomatal conductance and vein density to examine patterns of plant macroevolution. *New Phytologist*, 2016, 209(1): 94-103.
- [19] Fu B J, Wang S, Liu Y, Liu J B, Liang W, Miao C Y. Hydrogeomorphic ecosystem responses to natural and anthropogenic changes in the Loess Plateau of China. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 2017, 45(1): 223-243.
- [20] 孙天雨, 王雪, 牡丹洋, 刘欣蕊, 王瑞丽, 张硕新. 黄土高原草地根系生物量沿环境梯度变化规律. *生态学报*, 2021, 41(15): 6234-6244.
- [21] Zhang Y, Li Y, Wang R M, Xu L, Li M X, Liu Z G, Wu Z L, Zhang J H, Yu G R, He N P. Spatial variation of leaf chlorophyll in northern hemisphere grasslands. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 1244.
- [22] Trabucco A, Zomer R J. Global aridity index and potential evapotranspiration (ET0) climate database v2. CGIAR Consort Spat Inf, 2018, 10.
- [23] Nardini A, Salleo S, Raimondo F. Changes in leaf hydraulic conductance correlate with leaf vein embolism in *Cercis siliquastrum* L. *Trees*, 2003, 17(6): 529-534.
- [24] Noblin X, Mahadevan L, Coomaraswamy I A, Weitz D A, Holbrook N M, Zwieniecki M A. Optimal vein density in artificial and real leaves. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(27): 9140-9144.
- [25] Hu J, Yang Q Y, Huang W, Zhang S B, Hu H. Effects of temperature on leaf hydraulic architecture of tobacco plants. *Planta*, 2014, 240(3): 489-496.
- [26] Blonder B, Violle C, Bentley L P, Enquist B J. Venation networks and the origin of the leaf economics spectrum. *Ecology Letters*, 2011, 14(2): 91-100.
- [27] Blonder B, Salinas N, Bentley L P, Shenkin A, Porroa P O C, Tejeira Y V, Violle C, Fyllas N M, Goldsmith G R, Martin R E, Asner G P, Díaz S, Enquist B J, Malhi Y. Predicting trait-environment relationships for venation networks along an Andes-Amazon elevation gradient. *Ecology*, 2017, 98(5): 1239-1255.
- [28] Brodribb T J, Holbrook N M, Zwieniecki M A, Palma B. Leaf hydraulic capacity in ferns, conifers and angiosperms: impacts on photosynthetic maxima. *New Phytologist*, 2005, 165(3): 839-846.
- [29] 韩玲, 赵成章, 徐婷, 冯威, 段贝贝, 郑慧玲. 张掖湿地芨芨草叶大小和叶脉密度的权衡关系. *植物生态学报*, 2016, 40(8): 788-797.
- [30] 龚容, 高琼. 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*, 2015, 39(3): 300-308.
- [31] 张耀宗, 张勃, 刘艳艳, 张多勇. 1960-2013 年黄土高原地区干湿界线时空变化特征. *中国农业资源与区划*, 2019, 40(6): 1-7.
- [32] 王乃江, 侯庆春, 张文辉, 侯娜. 黄土高原乡土树种光合作用及抗旱性研究. *西北林学院学报*, 2006, 21(3): 26-29, 44-44.
- [33] 申卫军, 张硕新, 张存旭. 木本植物木质部栓塞研究进展. *西北林学院学报*, 1999, 14(1): 33-41.
- [34] Tyree M T, Dixon M A. Cavitation events in *Thuja occidentalis* L.: Ultrasonic acoustic emissions from the sapwood can be measured. *Plant Physiology*, 1983, 72(4): 1094-1099.
- [35] 安锋, 张硕新. 7 种木本植物根和小枝木质部栓塞的脆弱性. *生态学报*, 2005, 25(8): 1928-1933.
- [36] 周梦华, 程积民, 万惠娥, 王丽学, 赵凌平. 云雾山本氏针茅群落根系分布特征. *草地学报*, 2008, 16(3): 267-271.
- [37] 余卫东, 闵庆文, 李湘阁. 黄土高原地区降水资源特征及其对植被分布的可能影响. *资源科学*, 2002, 24(6): 55-60.
- [38] Brodribb T J, Feild T S, Sack L. Viewing leaf structure and evolution from a hydraulic perspective. *Functional Plant Biology*, 2010, 37(6): 488-498.
- [39] Zhang S B, Guan Z J, Sun M, Zhang J J, Cao K F, Hu H. Evolutionary association of stomatal traits with leaf vein density in *Paphiopedilum*, *Orchidaceae*. *PLoS One*, 2012, 7(6): e40080.
- [40] Marshall D M, Muhaidat R, Brown N J, Liu Z, Stanley S, Griffiths H, Sage R F, Hibberd J M. *Cleome*, a genus closely related to *Arabidopsis*, contains species spanning a developmental progression from C₃ to C₄ photosynthesis. *The Plant Journal*, 2007, 51(5): 886-896.
- [41] Wang C S, Lyu W W, Jiang L L, Wang S P, Wang Q, Meng F D, Zhang L R. Changes in leaf vein traits among vein types of alpine grassland plants on the Tibetan Plateau. *Journal of Mountain Science*, 2020, 17(9): 2161-2169.