

· 专题论坛 ·

叶脉结构与功能及其对叶片经济谱的影响

吴一苓^{1,2}, 李芳兰^{1*}, 胡慧^{1,2}

¹中国科学院成都生物研究所, 山地生态恢复与生物资源利用重点实验室, 恢复与生物多样性保育四川省重点实验室,
中国科学院成都生物研究所, 成都 610041; ²中国科学院大学, 北京 100049

摘要 叶脉由贯穿于叶肉内部的维管组织及其外围机械组织构成, 多样化的脉序及网络结构使叶脉系统发生变异和功能分化。该文综述了叶脉系统结构与功能的最新研究进展。通过聚焦叶脉分级系统的结构与功能及其在叶片经济谱(LES)中的重要性, 解释叶脉性状与其它叶片功能性状之间的关系及机制。不同等级叶脉在机械支撑与水分运输方面存在功能分化, 其中1–3级粗脉在维持叶片形状和叶表面积以及物理支撑方面发挥重要作用, 有利于维持叶片最大受光面积; 4级及以上细脉具有水分调节功能, 它们与气孔相互协调, 影响叶片水分运输、蒸腾散热和光合作用速率。叶片生长过程与叶脉发育的动态变化模式决定叶脉密度, 并影响叶脉密度与叶片大小之间的关系: 叶面积与粗脉密度呈显著负相关, 与粗脉直径呈显著正相关, 而与细脉密度无关。与叶脉性状相关的叶片经济谱框架模型预测, 叶脉密度较高的叶片寿命短、比叶重较小, 叶片最大碳同化速率、代谢速率以及资源获取策略潜力较高。

关键词 脉序, 植物功能, 叶片经济谱, 叶片水分运输, 叶片形状

吴一苓, 李芳兰, 胡慧 (2022). 叶脉结构与功能及其对叶片经济谱的影响. *植物学报* 57, 388–398.

叶片功能性状是指与叶片主要功能紧密相关的一系列性状, 其影响植物存活、生长、繁殖和死亡等整个生活史以及植物对环境的适应性(Violle et al., 2007; 刘晓娟和马克平, 2015), 并在预测植物适应全球气候变化以及影响生态系统方面发挥重要作用。当前对叶片功能性状的研究不仅针对单一性状或组成性状间进行比较, 而且关注不同性状之间的内在联系及其反映的植物功能权衡关系(Wright et al., 2004, 2005; Osnas et al., 2013)。叶脉是贯穿在叶肉内部的维管组织及其外围机械组织, 其结构和功能直接或间接影响水分调节、光合作用和机械支撑等重要功能, 改变植物生活史和生态适应性, 进而影响植物的生态系统功能(Amakawa, 1981; Blonder et al., 2011)。因此, 探讨叶脉结构和功能及其与叶片功能性状之间的关系, 有助于深入剖析叶片表征的植物适应策略, 从而丰富和发展叶片经济谱(leaf economic spectrum, LES)理论和植物功能生态学的研究内容。此外, 基于古气候重建的植物“功能性状-环境关系”(trait-en-

vironment relationships, TER)理论表明, 利用叶脉性状定量数据可有效预测群落功能性状。例如, 叶脉总密度(单位叶面积上所有叶脉的总长度)可用于预测群落光合作用速率以及群落气候特征(Blonder and Enquist, 2014); 叶脉总体积可用于预测群落建设成本(Brodribb et al., 2007; Sack and Scoffoni, 2013; Blonder et al., 2014)。因此, 在个体、种群和群落水平上定量分析叶脉与其它叶片功能性状之间的关系, 阐明群落结构和功能维持机制, 不仅为理解生态系统的功能特点提供详细可靠的科学证据, 而且为揭示气候变化和人类干扰背景下植物在生态系统服务与功能权衡中发挥的重要作用提供新思路。

叶脉的直径、密度、分布模式及叶片大小直接影响植物的光合作用及水分输出等功能, 并通过长时间尺度的演变改变主导世界的植被谱系。在不同植物类群或者物种之间, 叶脉的形态和结构具有高度多样性, 不同叶脉的结构和功能及其与环境因子之间的关系引起了植物学和功能生态学领域学者们的研究兴

收稿日期: 2021-11-23; 接受日期: 2022-03-18

基金项目: 国家重大研发计划(No.2017YFC0505105)、第二次青藏高原综合考察研究(No.2019QZKK0301)和国家科技基础资源调查专项(No.2019FY202300)

* 通讯作者。E-mail: lifl@cib.ac.cn

趣。从宏观角度提出的TER理论表明, 叶脉网络几何结构与全球环境变化之间密切相关(Boyce et al., 2009; Brodribb and Field, 2010)。其中, 叶脉密度、气孔密度以及气孔导度被称为叶片水力性状。它们往往介导TER的强度和方向, 决定植物与环境之间的水分交换, 因此不可避免受到多种环境因子的反馈作用。例如, Blonder等(2014)预测, 叶片的水分供应与植物生长环境中的水分需求相匹配。他们的实验数据显示, 平均叶脉密度与海拔高度呈负相关; 温度、降水、水分可用性以及光照与叶脉密度似乎也存在联系。利用群落的平均叶脉密度可预测生长季节温度和大气CO₂浓度的变化特点。总体上, 来自温暖和干燥地区的物种趋向于更高的叶脉密度(Sack and Scoffoni, 2013; 朱济友等, 2019; 徐龙等, 2020), 弱光环境下物种或者叶片则趋向于低叶脉密度(Murphy et al., 2012)。但有些研究显示出相反的结论或相关性较弱(Dunbar-Co et al., 2009; Blonder et al., 2013; Jordan et al., 2013)。

叶片水力路径是水从叶片末端细脉到气孔之间的距离, 其长度取决于叶脉密度和叶肉厚度。理论上, 叶脉密度越大, 水力路径越短, 叶片水分运输效率越高(Brodribb et al., 2007)。然而, 叶脉与其它叶片功能性状之间存在相互制约的作用, 即功能权衡关系, 且影响水分运输效率。例如, 较密集的叶脉有利于增强抵抗伤害的能力, 从而延长叶片寿命。而较长的叶片寿命反映植物具有较长的碳同化周期, 这能够补偿较高的叶脉建设成本(Navas et al., 2003)。植物可通过相互关联的2个过程维持较长的叶片寿命: 其一, 增强叶片组织的机械强度, 从而降低非生物和生物损害的风险(Coley, 1983); 其二, 增加叶片厚度, 抵抗生物(动物取食)或环境因素(风或冷)造成的干扰(Niklas, 1999)。这2个过程都与叶脉结构密不可分, 并影响叶片水力路径长度。

国内外学者围绕叶脉与LES之间的关系进行了大量研究, 已有研究主要通过不同植物类群和不同环境条件下的比较分析, 试图从叶脉系统的结构与功能角度诠释LES。相关研究已取得较为突出的成果, 在全球(Blonder et al., 2011; Sack et al., 2013)和区域(Blonder et al., 2015; Li et al., 2018)尺度上形成了不同的学术观点。前期研究主要分析基因、激素和环境因子对叶脉发育的调控机理, 强调叶脉系统的构建和

系统学意义, 发现叶脉系统在遗传控制基础上由环境与碳投入共同调控建成(孙素静等, 2015)。在我国植物学和生态学研究领域, 基于叶脉性状对植物功能理论的认识非常有限。为了深入揭示叶脉与其它叶片功能性状之间的相互关系, 本文系统梳理了近20年叶脉系统结构与功能以及叶片经济谱性状的相关文献, 深入阐述了叶脉系统与LES之间的关系及其机制, 主要包括3个方面: (1) 叶脉在水力性状与机械功能间的分化和结构基础; (2) 叶脉密度与叶片形状之间的关系; (3) 叶脉系统与其它叶片功能性状之间的关系。本文重点论述叶脉结构与功能及其在LES性状权衡中的作用。同时, 基于上述分析我们提出当前叶脉结构和功能研究存在的关键问题, 以帮助同行学者提高对植物功能生态学理论的认识, 并为今后深入开展相关研究提供指导。

1 叶脉系统的类型、结构及其功能分化

叶脉系统在叶片中具有特定分布形式, 即脉序。维管植物的脉序通常有网状脉序和平行脉序两大类。其中网状脉序充分体现了叶脉的等级特征, 各级叶脉不断分支, 在叶片内连接形成网络结构(Hickey, 1973; Sack et al., 2012)。在网状系统中初级脉序(主脉)通常单独出现; 下一组明显细于初生脉的间隔分支脉为第2等级脉或称次级脉, 与之相接、更细的分支脉为第3等级脉, 以此类推至最末端脉。不同等级的叶脉结构差异明显, 主脉和较大的侧脉结构较为复杂, 中小型叶脉结构较为简单(表1)。平行脉序指叶脉之间分布方式近于平行, 主脉与侧脉(除主脉外的叶脉均为侧脉)间有细脉相连, 为单子叶植物叶脉类型。较为原始的二叉脉序普遍存在于蕨类植物和裸子植物中。蕨类植物和裸子植物的叶片通常具有较低的叶脉密度, 直到被子植物早期, 单子叶植物和双子叶植物才分别进化出平行脉和基于叶脉分支的网状脉。网状脉特有的结构使其具有显著高于其它脉序类型的叶脉密度, 并发展出相对较高建设成本的运输能力(Hickey, 1973; Beerling and Franks, 2010; Brodribb et al., 2010; McKown et al., 2010)。

本文将叶脉结构分为叶片脉序结构和叶脉网络结构, 前者多指粗脉(前3等级脉)与细脉(4级及以上等级脉)的等级分配与权衡; 后者侧重于体现细脉水

表1 植物不同等级叶脉的结构与功能

Table 1 Structure and function of different vein orders in plants

	粗脉	细脉
叶脉分级	1-3级	4级及以上
结构特征	结构复杂; 含有较多的厚壁组织、厚角组织或纤维细胞, 具有较高的机械阻力和弹性; 含有1个或多个维管束, 木质部和韧皮部间常具有形成层; 易发生木质部栓塞	结构简单; 缺少维管束周围的坚固厚壁组织; 一般不具有形成层; 不易发生木质部栓塞
主要功能	长距离水分运输; 机械支持, 维持叶形; 抵抗生物损害及非生物干扰	短距离水分运输; 与气孔协作限制水分蒸发, 从而影响蒸腾作用和光合作用; 形成闭环, 为水分运输提供备选路径

分运输能力, 其与叶脉末端细脉形成的叶脉闭环密切相关。叶脉的主要功能包括水分运输、有机物运输、机械支持和防御草食等(表1)。这些功能性状之间的权衡是叶片生理活动的主要决定因素。Kawai和Okada (2016)对壳斗科植物的研究表明, 粗脉和细脉存在功能分化, 其中粗脉密度与叶片结构性状(叶脉干质量密度等)和力学特性密切相关(Hua et al., 2020); 与粗脉相比, 细脉在更大程度上影响叶片水分运输(Sack and Holbrook, 2006), 进而对叶片气体交换和水分利用等具有潜在影响。在水分运输功能上, 细脉的解剖结构和化学性质具有将水分扩散到叶片和气孔中进行光合作用的优越性, 粗脉则主要在长距离运输中发挥作用(Turgeon, 2006)。

1.1 叶片水分运输、光合能力与叶脉系统结构的关系

叶片水力性状与叶脉系统密切相关(Brodribb et al., 2010; Sack and Scoffoni, 2013), 其中叶脉密度在决定叶片水分运输方面发挥重要作用, 且影响整个植株的环境适应性。高密度叶脉意味着叶片具有较发达的木质部通道, 用于运输光合作用和蒸腾作用所需的无机盐和水, 因此水分运输效率较高(Amakawa, 1981; Niklas, 1999; Roth-Nebelsick et al., 2001)。水分在叶片木质部组织外部的流动速率也与叶脉发达程度密切相关(Tyree et al., 1999; Sack et al., 2003, 2004)。Sack等(2013)对此解释为: 高叶脉密度的叶片维管束鞘表面积更大, 从而使水流出叶脉的总渗透性增高, 或者相关几何效应使水的蒸发距离减小。总体来说, 水分运输功能很大程度上取决于独立于叶片大小的细脉密度(Sack et al., 2012; Sack and Scoffoni, 2013), 原因为水从叶末端细脉流向气孔的距离会影响水分扩散速率, 这是水力路径的限速部分(Brodribb et al., 2007; Noblin et al., 2008; Brodribb

and Field, 2010)。相比细脉, 粗脉导管更容易产生栓塞(Scoffoni et al., 2011), 这对于干旱环境下的植物不利。在干旱胁迫下, 尽管植物可通过增加木质部组织等方式抵抗栓塞, 但是改变细脉结构或者增加细脉密度能更有效地提高植物对水势快速下降的忍耐能力(McKown et al., 2010; 姚广前等, 2018)。

气孔和叶脉是维管植物中影响叶片水分运输及光合速率的关键, 二者相互协调以维持叶片水分收支动态平衡, 形成物质和能量交换的结构单元。在该单元中, 气孔是控制叶片表面水分蒸发和气体交换的门户; 叶脉则与叶片供水功能紧密相关, 叶脉密度是叶片气体交换能力的重要决定因素。种内和种间的比较研究表明, 叶脉密度与单位叶面积最大碳同化速率(A_{area})呈显著正相关(Sack et al., 2003; Sack and Holbrook, 2006; 宋丽清等, 2015)。大多数维管植物存在自由末端细脉, 使气孔到最近叶脉的最小平均距离不因气孔大小而变化。对拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)突变体的研究发现, 仅气孔聚集并不能产生高效的气孔功能, 只有当叶脉和气孔在叶片中均匀分布、其密度保持协调并形成更密集的水力运输系统时, 才能够实现对资源的最佳利用(Dow et al., 2013)。Fiorin等(2016)基于图像编辑和地理信息系统处理方法研究了31种被子植物叶脉与气孔分布之间的定量关系, 发现气孔大小受水力供应的调节, 这种调节与叶脉网络末端细脉分布方式有关, 气孔与叶脉之间平均距离较短的物种能够支撑较高的气孔密度。这进一步说明被子植物网状脉序中高度分散的叶脉分布模式为有效缩短叶脉到蒸发部位的距离奠定了结构基础。这种模式提供了多条水力供应路径, 体现出被子植物叶脉系统最显著和最普遍的冗余性特征。

1.2 叶片机械功能与叶脉系统结构的关系

叶片的机械特性是决定植物能否抵御外部物理力量

的关键。这些特性通过机械强化和有效避免食草动物取食等方式延长叶片寿命, 因此反映了植物生活史策略(Kitajima and Poorter, 2010)。已有研究主要从建设成本的角度解释叶片机械特性在不同物种之间和物种内部的变化(Read and Sanson, 2003; Read and Stokes, 2006; Onoda et al., 2011), 对叶脉系统的影响作用则关注较少。叶脉影响叶片建设成本和结构(John et al., 2017), 对整个叶片的各种机械行为产生重要作用。粗脉含有较多的厚壁组织、厚角组织或纤维细胞, 具有较高的机械阻力和弹性, 这些特性均影响叶片的机械能力(Kawai and Okada, 2016)。例如, 主脉和次脉充当叶片的“承重梁”, 支撑叶片重量, 并提高抵抗机械负荷的能力, 确保叶片不下垂或变形, 从而呈现最大有效表面积, 充分利用光资源和进行蒸腾散热(Niklas, 1999)。细脉在叶片内部体积中的占比相对较小(Sack et al., 2013), 且缺少维管束周围的坚固厚壁组织。因此, 细脉的机械支持作用有限, 其在生物力学和保护方面的作用更多地体现在微小的横向叶脉可增强对弯曲力的抵抗(Niklas, 1999)。

在植物面临较大的草食及其它损害风险或特定的资源需求时, 进行分支并重新连接的叶脉网络可能对适应环境最有利(Durand, 2006; Katifori et al., 2010)。这种重新连接的叶脉网络提高了叶脉密度, 使动物取食时需要耗费更多的能量来切开更多叶脉(Read and Stokes, 2006), 从而提高植物的防御能力。然而, 当叶片质量一定时, 仅有分支而不重新连接的网络却具有更强的水分运输能力(Banavar et al., 1999; Durand, 2007; Dodds, 2010), 这可能适应外界干扰较小的环境。

2 叶片形状与叶脉密度的关系

叶片形状主要由叶片长度和宽度的比值及最宽处的位置来决定(Hickey, 1973), 与叶表面积密切相关。研究表明, 叶表面积、叶脉和气孔共同调节叶片水分流失。首先, 叶片进行蒸腾作用时, 气孔一旦关闭, 残留的水分损失在很大程度上取决于叶片表皮的渗漏。其次, 由于叶脉和气孔的分化在最终叶表面积确定之前进行, 因此叶表面积在调节叶脉密度和气孔密度中发挥作用(Schoch et al., 1980; Zwieniecki et al., 2004), 叶表面积增加导致叶脉密度和气孔密度降低

(Sack et al., 2003; Brodribb and Jordan, 2011)。双子叶植物叶片脉序及网络结构的高度多样性可能与其具有不同的叶片形状有关。叶片形状的差异为叶表面积和叶脉密度在不同物种间存在较大变化提供了条件, 这使双子叶植物具有更大的光合速率变化范围, 在资源丰富的环境中更具竞争力(Wright et al., 2004)。因此, 研究不同植物叶脉网络结构的变化可为理解叶片形状和功能多样性以及叶片碳平衡提供依据。

Price等(2012)利用低分辨率图像对339个物种进行分析, 发现叶脉密度与叶表面积无关。但该研究仅测量了部分叶脉系统, 且未区分粗脉与细脉。Sack等(2012)发现叶脉等级越高, 其直径及密度与叶表面积的关系越弱, 细脉密度与叶表面积无显著相关性。然而, 粗脉生物量投资却对叶表面积起决定性作用, 显示出叶脉直径与叶表面积呈显著正相关, 以及粗脉密度与叶表面积呈负相关(Sack et al., 2012; 罗丽莹等, 2021)。粗脉密度与叶表面积之间的相关性为小叶片能够更好地适应干燥及强光环境提供了有力的解释。小叶片的粗脉密度较高, 这为水分运输提供了充足的高通量路径, 能有效提高植物的耐旱性。如前所述, 冗余的路径使水分运输能够避开由干旱诱导的木质部栓塞(Choat et al., 2005; Nardini et al., 2008), 同时保护水力系统免受叶脉损伤的影响(Brodribb and Jordan, 2011; Scoffoni et al., 2011)。

叶片伸展和叶脉发育过程及其相互作用可解释叶脉密度与叶表面积之间的相关性。被子植物在维管多样性的基础上, 叶片具有共同的结构框架和发育模式(Kang and Dengler, 2004; Kang et al., 2007; Rolland-Lagan et al., 2009; Sack et al., 2012)。在展叶初期, 分生组织形成的叶原基主要经历2个阶段: 由于细胞增殖而较缓慢的扩张阶段和由于细胞变大而极其迅速的扩张阶段。在此期间, 不同等级的叶脉在发育起始时间和空间位置上发生分离。在叶发育缓慢期, 首先形成1和2级叶脉, 接着形成3级叶脉, 最后在快速发育期形成4级以上的细脉。当原形成层分化成维管组织, 且维管组织成熟时, 这些新生的叶脉将随着持续的叶片扩张而延伸, 因此在叶片内部不同空间形成独特的排布模式。1-3级粗脉的密度随着原形成层的形成而达到峰值, 之后随着叶脉的扩张逐渐下降; 而4级以上细脉的密度则在叶脉扩张过程中稳定下来, 维持在一定数值。研究发现, 在叶片发育后

期, 修饰细脉能够促进形成额外的主脉, 但这种情况仅在少数成熟叶脉系统中出现(Kang and Dengler, 2004)。由于在叶片快速扩张阶段细脉不断地形成分支, 使得细脉密度不受叶面积影响。作为完整脉序形成的最后环节, 一般细脉可在叶片大小确定后继续扩张。

3 叶脉性状对叶片经济谱的影响

叶片经济谱(LES)最初描述叶片功能性状之间的关系及其沿环境梯度的变化格局, 包括叶单位质量最大碳同化速率(A_{mass})、叶片寿命、比叶重和叶含氮量(Wright et al., 2004; Chen et al., 2020), 部分解释了植物资源获取策略, 这种模式在全球尺度和区域尺度上都存在, 并在种内、种间和群落水平上也有类似的格局(Fajardo and Siefert, 2018)。叶脉作为陆地生态系统能量和物质流动过程的基本组成部分, 其对陆地生态系统营养流动的限制机制由LES所描述的植物策略变化反映(Reich et al., 1997; Wright et al., 2005)。研究表明, 叶片功能性状及其与LES性状的关系受叶片脉序及网络结构约束。国外学者用多个模型解释LES中的功能性状关系(Meziane and Shipley, 2001; Wright et al., 2004; Shipley et al., 2006), 探讨了叶脉与LES之间可能的关联机制以及对植物的影响(Blonder et al., 2011, 2013; Sack et al., 2013)。各模型基于多种可能的因果关系, 对叶脉与LES之间的关系做出不同预测, 从而得出功能性状之间的相关性。近几年, 关于LES和叶脉的研究不断发展并取得一些新成果, 但关于LES的研究侧重于LES性状表型可塑性的相关机制(Ji et al., 2020; Martin and Isaac, 2021), 对于叶脉的研究则侧重于不同尺度叶脉与叶功能性状的联系(Kawai and Okada, 2019; Blonder et al., 2020; Xu et al., 2020), 而对叶脉在LES中的影响及其机理的理解尚停留在模型预测层面, 相关实验结果及论证还很欠缺。

Blonder等(2011)提出基于脉源假说(vein origin hypothesis)的定量模型(图1), 并引入叶脉密度、叶脉间距(叶脉闭环中内接圆的直径)和环度(单位叶面积叶脉闭环数) 3个变量来解释LES, 认为叶脉密度与 A_{mass} 和叶含氮量呈正相关, 与叶片寿命和比叶重呈负相关。这3个变量的关系受叶脉网络几何形状的限制, 叶脉密度和叶脉间距在种内和种间存在负相关

(Uhl and Mosbrugger, 1999)。叶脉密度是该模型的关键变量。叶脉密度较高的叶片水分供给能力强, 最大碳同化速率和代谢速率均较高, 因此需要较高的含氮量。叶脉间距与叶片厚度呈正相关(Noblin et al., 2008)。例如, 景天科肉质叶特有的大细胞将叶脉分隔得更远。叶片密度和厚度越大, 比叶重越高, 叶片韧性越大、寿命越长(Wright and Westoby, 2002; Onoda et al., 2011)。因此, Blonder等(2011)认为, 叶脉密度、叶脉间距和环度等叶脉性状与比叶重和叶片厚度在结构上存在关联性, 并决定LES相关性状, 介导LES性状之间的关系。研究还发现, 水力路径长度在LES形成中可能发挥比叶脉密度更重要的作用(Blonder et al., 2013), 它能更准确地反映叶片内的水分运输过程(Brodribb et al., 2007)。在结构方程模型中, 由于水力路径长度难以测量, 常通过实测(潜在)变量和叶脉密度代替。潜在变量可能与细胞质与细胞壁的体积比有关(Blonder et al., 2013)。根据叶脉相关模型, 潜在变量值升高, 导致叶脉密度、 A_{mass} 及叶含氮量升高, 叶片寿命和比叶重降低。Blonder等(2015)对拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)突变体LES性状变异的研究也支持该预测结果。此外, Blonder等(2016)对银剑菊类群叶功能性状的研究发现, 叶脉密度与叶含氮量之间的相关性比理论预测的弱甚至完全不存在相关性。

除脉源假说以外, Sack等(2013)提出了通量性状网络假说(flux trait network hypothesis), 从叶脉水分运输功能的角度解释叶脉功能及其在LES中的作用(图1)。该假说认为, 在种间水平, 叶脉性状与叶水分运输、光合作用以及叶解剖成分之间的相关性很强, 这些性状通常与叶片水分和碳通量有关。该假说得到大部分与LES有关的实验证据支持(Wright et al., 2004; Sack and Holbrook, 2006; Brodribb et al., 2007; Dunbar-Co et al., 2009)。实验结果显示, 比叶重作为叶片经济谱中的主要变量, 其相关性状(叶片密度和厚度)的变化由细胞层及细胞壁和原生质碳水化合物决定(Vanarendonk and Poorter, 1994; Roderick et al., 1999; Shipley et al., 2006), 而与叶脉密度及叶脉间距无直接关系(Sack et al., 2013)。因此, LES不是由叶脉性状直接驱动, 而是由其它性状(如叶片密度和厚度)决定比叶重; 比叶重较高表明细

密度作为该系统的关键特征,在以往研究中多笼统地体现包括1级和2级粗脉以及更高等级细脉的总特征,并未将粗脉与细脉分开。粗脉与细脉的独立研究将为基于LES的植物功能研究提供新视角。不同等级的叶脉密度可能独立影响叶片的多种功能。例如,粗脉与细脉不仅在维持叶形和叶表面积方面功能差异明显,而且在水分运输上也存在分工。叶片主要由较大的低级叶脉支撑,而高级叶脉的作用主要体现在增加叶脉与叶肉组织接触,从而影响水分和次生代谢物质的短距离运输。考虑到叶脉密度在很大程度上由细脉决定,粗脉对其影响很小,因此未来对于叶脉密度的描述需要明确界定脉序,以加深对不同等级叶脉功能的理解,尤其是叶末端细脉形态及其与气孔均匀分配的驱动模式。

虽然多数物种的细脉密度与叶表面积相对独立,但是细脉密度高的物种细脉密度与其叶片大小的关系尚不明确,需要收集分析更广泛的研究对象。此外,叶表面积与粗脉直径(正)和密度(负)之间的相关性是简单的空间结构关联还是功能权衡关系,目前尚不明确。

4.2 基于叶脉的LES模型发展

基于叶脉性状相关权衡的LES定量模型对叶脉的研究已经扩大到其对LES和整个植物功能的影响,强调叶脉在LES框架中的作用。该模型对全球LES具有一定的预测能力,但是测量性状较为单一,难以描述多个叶脉性状与叶片功能之间的关系。仅关注叶脉密度难以解释LES的所有相关变异,因此,未来模型扩展应考虑量化更多的叶脉性状,并扩充叶脉性状数据库,对模型涉及的参数进行详细测量。此外,需要关注不同组织对叶片多种功能的相对贡献。例如,Niinemets等(2007)发现叶肉组织和叶脉组织之间的权衡影响叶片的结构以及化学和生理过程。叶片维管和非维管组织的质量密度变化或许可以提供新的LES性状变异来源(Blonder et al., 2014)。同时,LES描述需要注重建立更加完整的因果关系,为叶脉在LES中扮演的角色提供更精准的解释。

4.3 LES性状质量标准化

LES性状质量标准化的有效性是植物功能生态学研究争论的焦点(Lloyd et al., 2013; Osnas et al., 2013)。LES性状研究多集中在基于质量的性状类型,

而忽视了基于面积的性状,或者并未对二者进行区分。以质量为基础研究叶片性状能够准确捕获植物生理和生活史差异,更有助于理解植物的碳平衡(Westoby et al., 2013; Blonder et al., 2014)。在其它条件相同的情况下,如果引起叶片厚度变化的是光合组织,则比叶重与单位面积含氮量和 A_{area} 呈正相关(Niinemets, 1999; Poorter et al., 2009)。如果影响比叶重的因素归结于细胞壁和细胞中与光合作用无关的碳水化合物的增加,则与比叶重联动的性状为 A_{mass} 和单位质量含氮量。由于细胞质的相对减少降低了代谢速率,因此驱动的是负相关关系。虽然在叶面积和质量基础上获得的与比叶重相关性状的关系可以通过数学运算转换,但转换后的性状联系可能并非机制性的功能关联。通常情况下,在面积基础上的LES关系与在质量基础上的LES关系不太可能同时存在(Niinemets and Sack, 2006; Lloyd et al., 2013; Osnas et al., 2013)。

4.4 利用叶脉响应环境变化推测植物的演变过程及机理

研究叶脉对环境变化的响应,利用叶脉性状识别物种跨气候梯度分布的机制仍然是生态学研究的核心问题。植物调节水分的方式非常复杂,包括多性状的协调和对环境的反馈,也涉及自然环境选择下的全球植物谱系变化。例如,产生于环境选择的叶脉密度与气孔密度具有相关性,二者通过可塑性实现水分的快速交换,使得具有网状脉的被子植物在生态系统中独具优势。环境因子对叶脉的驱动作用则使脉序选择与环境变量的耦合能够应用于对古气候的预测,有助于理解叶片形状与功能的耦合关系及其机制。通过区分单脉针状叶的裸子植物、平行脉的单子叶植物及具有网状冗余脉的双子叶被子植物,可推测维管植物的宏观进化轨迹。

参考文献

- 刘晓娟, 马克平 (2015). 植物功能性状研究进展. 中国科学: 生命科学 45, 325–339.
- 罗丽莹, 陈楠, 王云龙, 王光军 (2021). 闽楠叶形态与叶脉网络性状关系对城市生长环境的响应. 生态学报 41, 7838–7847.
- 宋丽清, 胡春梅, 侯喜林, 石雷, 刘立安, 杨景成, 姜闯道

- (2015). 高粱、紫苏叶脉密度与光合特性的关系. *植物学报* **50**, 100–106.
- 孙素静, 李芳兰, 包维楷 (2015). 叶脉网络系统的构建和系统学意义研究进展. *热带亚热带植物学报* **23**, 353–360.
- 徐龙, 贺鹏程, 张统, 刘慧, 叶清 (2020). 不同原生境的6种棕榈科植物叶片水力性状的对比研究. *热带亚热带植物学报* **28**, 472–478.
- 姚广前, 魏阳, 毕敏慧, 聂争飞, 方向文 (2018). 干旱胁迫下4种锦鸡儿属植物叶脉密度与最低水势关系. *中国沙漠* **38**, 1252–1258.
- 朱济友, 徐程扬, 刘亚培, 李金航, 黄涛, 覃国铭, 崔哲浩 (2019). 基于遥感的植物叶脉功能性状计算及其生态学意义. *生态科学* **38**, 209–216.
- Amakawa T (1981). Studies on the character of leaves for distinguishing tree-species in the field, 2. The venation of leaves of dicotyledons. *Bulletin of Nakamura Gakuen University and Nakamura Gakuen Junior College* **14**, 13–22.
- Banavar JR, Maritan A, Rinaldo A (1999). Size and form in efficient transportation networks. *Nature* **399**, 130–132.
- Beerling DJ, Franks PJ (2010). The hidden cost of transpiration. *Nature* **464**, 495–496.
- Blonder B, Baldwin BG, Enquist BJ, Robichaux RH (2016). Variation and macroevolution in leaf functional traits in the Hawaiian silversword alliance (Asteraceae). *J Ecol* **104**, 219–228.
- Blonder B, Both S, Jodra M, Xu H, Fricker M, Matos IS, Majalap N, Burslem DFRP, Teh YA, Malhi Y (2020). Linking functional traits to multiscale statistics of leaf venation networks. *New Phytol* **228**, 1796–1810.
- Blonder B, Enquist BJ (2014). Inferring climate from angiosperm leaf venation networks. *New Phytol* **204**, 116–126.
- Blonder B, Vasseur F, Violle C, Shipley B, Enquist BJ, Vile D (2015). Testing models for the leaf economics spectrum with leaf and whole-plant traits in *Arabidopsis thaliana*. *AoB Plants* **7**, plv049.
- Blonder B, Violle C, Bentley LP, Enquist BJ (2011). Venation networks and the origin of the leaf economics spectrum. *Ecol Lett* **14**, 91–100.
- Blonder B, Violle C, Bentley LP, Enquist BJ (2014). Inclusion of vein traits improves predictive power for the leaf economic spectrum: a response to Sack et al. (2013). *J Exp Bot* **65**, 5109–5114.
- Blonder B, Violle C, Enquist BJ (2013). Assessing the causes and scales of the leaf economics spectrum using venation networks in *Populus tremuloides*. *J Ecol* **101**, 981–989.
- Boyce CK, Brodribb TJ, Feild TS, Zwieniecki MA (2009). Angiosperm leaf vein evolution was physiologically and environmentally transformative. *Proc Biol Sci* **276**, 1771–1776.
- Brodribb TJ, Feild TS (2010). Leaf hydraulic evolution led a surge in leaf photosynthetic capacity during early angiosperm diversification. *Ecol Lett* **13**, 175–183.
- Brodribb TJ, Feild TS, Jordan GJ (2007). Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics. *Plant Physiol* **144**, 1890–1898.
- Brodribb TJ, Feild TS, Sack L (2010). Viewing leaf structure and evolution from a hydraulic perspective. *Funct Plant Biol* **37**, 488–498.
- Brodribb TJ, Jordan GJ (2011). Water supply and demand remain balanced during leaf acclimation of *Nothofagus cunninghamii* trees. *New Phytol* **192**, 437–448.
- Chen XP, Sun J, Wang MT, Lyu M, Niklas KJ, Michaletz ST, Zhong QL, Cheng DL (2020). The leaf economics spectrum constrains phenotypic plasticity across a light gradient. *Front Plant Sci* **11**, 735.
- 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 Environ* **28**, 1082–1089.
- Coley PD (1983). Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecol Monogr* **53**, 209–234.
- Dodds PS (2010). Optimal form of branching supply and collection networks. *Phys Rev Lett* **104**, 048702.
- Dow GJ, Berry JA, Bergmann DC (2013). The physiological importance of developmental mechanisms that enforce proper stomatal spacing in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol* **201**, 1205–1217.
- Dunbar-Co S, Sporck MJ, Sack L (2009). Leaf trait diversification and design in seven rare taxa of the Hawaiian plantago radiation. *Int J Plant Sci* **170**, 61–75.
- Durand M (2006). Architecture of optimal transport networks. *Phys Rev E* **73**, 016116.
- Durand M (2007). Structure of optimal transport networks subject to a global constraint. *Phys Rev Lett* **98**, 088701.
- Fajardo A, Siefert A (2018). Intraspecific trait variation and the leaf economics spectrum across resource gradients and levels of organization. *Ecology* **99**, 1024–1030.
- Fiorin L, Brodribb TJ, Anfodillo T (2016). Transport efficiency through uniformity: organization of veins and sto-

- mata in angiosperm leaves. *New Phytol* **209**, 216–227.
- Hickey LJ** (1973). Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *Am J Bot* **60**, 17–33.
- Hua L, He P, Goldstein G, Liu H, Yin D, Zhu S, Ye Q** (2020). Linking vein properties to leaf biomechanics across 58 woody species from a subtropical forest. *Plant Biol J* **22**, 212–220.
- Ji WL, LaZerte SE, Waterway MJ, Lechowicz MJ** (2020). Functional ecology of congeneric variation in the leaf economics spectrum. *New Phytol* **225**, 196–208.
- John GP, Scoffoni C, Buckley TN, Villar R, Poorter H, Sack L** (2017). The anatomical and compositional basis of leaf mass per area. *Ecol Lett* **20**, 412–425.
- Jordan GJ, Brodribb TJ, Blackman CJ, Weston PH** (2013). Climate drives vein anatomy in Proteaceae. *Am J Bot* **100**, 1483–1493.
- Kang J, Dengler N** (2004). Vein pattern development in adult leaves of *Arabidopsis thaliana*. *Int J Plant Sci* **165**, 231–242.
- Kang J, Mizukami Y, Wang H, Fowke L, Dengler NG** (2007). Modification of cell proliferation patterns alters leaf vein architecture in *Arabidopsis thaliana*. *Planta* **226**, 1207–1218.
- Katfori E, Szöllösi GJ, Magnasco MO** (2010). Damage and fluctuations induce loops in optimal transport networks. *Phys Rev Lett* **104**, 048704.
- Kawai K, Okada N** (2016). How are leaf mechanical properties and water-use traits coordinated by vein traits? A case study in Fagaceae. *Funct Ecol* **30**, 527–536.
- Kawai K, Okada N** (2019). Leaf vascular architecture in temperate dicotyledons: correlations and link to functional traits. *Planta* **251**, 17.
- Kitajima K, Poorter L** (2010). Tissue-level leaf toughness, but not lamina thickness, predicts sapling leaf lifespan and shade tolerance of tropical tree species. *New Phytol* **186**, 708–721.
- Li FL, McCulloh KA, Sun SJ, Bao WK** (2018). Linking leaf hydraulic properties, photosynthetic rates, and leaf lifespan in xerophytic species: a test of global hypotheses. *Am J Bot* **105**, 1858–1868.
- Lloyd J, Bloomfield K, Domingues TF, Farquhar GD** (2013). Photosynthetically relevant foliar traits correlating better on a mass vs an area basis: of ecophysiological relevance or just a case of mathematical imperatives and statistical quicksand? *New Phytol* **199**, 311–321.
- Luo LY, Chen N, Wang YL, Wang GJ** (2021). Response of leaf morphology and vein network traits of *Phoebe bournei* to urban growth environment. *Acta Ecol Sin* **41**, 7838–7847.
- Martin AR, Isaac ME** (2021). The leaf economics spectrum's morning coffee: plant size-dependent changes in leaf traits and reproductive onset in a perennial tree crop. *Ann Bot* **127**, 483–493.
- McKown AD, Cochard H, Sack L** (2010). Decoding leaf hydraulics with a spatially explicit model: principles of venation architecture and implications for its evolution. *Am Nat* **175**, 447–460.
- Meziane D, Shipley B** (2001). Direct and indirect relationships between specific leaf area, leaf nitrogen and leaf gas exchange. Effects of irradiance and nutrient supply. *Ann Bot* **88**, 915–927.
- Murphy MRC, Jordan GJ, Brodribb TJ** (2012). Differential leaf expansion can enable hydraulic acclimation to sun and shade. *Plant Cell Environ* **35**, 1407–1418.
- Nardini A, Pedà G, La Rocca N** (2012). Trade-offs between leaf hydraulic capacity and drought vulnerability: morpho-anatomical bases, carbon costs and ecological consequences. *New Phytol* **196**, 788–798.
- Nardini A, Ramani M, Gortan E, Salleo S** (2008). Vein recovery from embolism occurs under negative pressure in leaves of sunflower (*Helianthus annuus*). *Physiol Plant* **133**, 755–764.
- Navas ML, Ducout B, Roumet C, Richarte J, Garnier J, Garnier E** (2003). Leaf life span, dynamics and construction cost of species from Mediterranean old-fields differing in successional status. *New Phytol* **159**, 213–228.
- Niinemets Ü** (1999). Research review. Components of leaf dry mass per area-thickness and density-alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytol* **144**, 35–47.
- 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? *Funct Ecol* **21**, 28–40.
- Niinemets Ü, Sack L** (2006). Structural determinants of leaf light-harvesting capacity and photosynthetic potentials. In: Esser K, Lüttge U, Beyschlag W, Murata J, eds. Progress in Botany. Berlin, Heidelberg: Springer. pp. 385–419.
- Niklas KJ** (1999). A mechanical perspective on foliage leaf form and function. *New Phytol* **143**, 19–31.
- Noblin X, Mahadevan L, Coomaswamy IA, Weitz DA, Holbrook NM, Zwieniecki MA** (2008). Optimal vein density in artificial and real leaves. *Proc Natl Acad Sci USA* **105**, 9140–9144.

- Onoda Y, Westoby M, Adler PB, Choong AMF, Clissold FJ, Cornelissen JHC, Díaz S, Dominy NJ, Elgart A, Enrico L, Fine PVA, Howard JJ, Jalili A, Kitajima K, Kurokawa H, McArthur C, Lucas PW, Markesteijn L, Pérez-Harguindeguy N, Poorter L, Richards L, Santiago LS, Sosinski EE Jr, Van Bael SA, Warton DI, Wright IJ, Wright SJ, Yamashita N** (2011). Global patterns of leaf mechanical properties. *Ecol Lett* **14**, 301–312.
- Osnas JLD, Lichstein JW, Reich PB, Pacala SW** (2013). Global leaf trait relationships: mass, area, and the leaf economics spectrum. *Science* **340**, 741–744.
- Poorter H, Niinemets U, Poorter L, Wright IJ, Villar R** (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytol* **182**, 565–588.
- Price CA, Wing S, Weitz JS** (2012). Scaling and structure of dicotyledonous leaf venation networks. *Ecol Lett* **15**, 87–95.
- Read J, Sanson GD** (2003). Characterizing sclerophylly: the mechanical properties of a diverse range of leaf types. *New Phytol* **160**, 81–99.
- Read J, Stokes A** (2006). Plant biomechanics in an ecological context. *Am J Bot* **93**, 1546–1565.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS** (1997). From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proc Natl Acad Sci USA* **94**, 13730–13734.
- Roderick ML, Berry SL, Noble IR, Farquhar GD** (1999). A theoretical approach to linking the composition and morphology with the function of leaves. *Funct Ecol* **13**, 683–695.
- Rolland-Lagan AG, Amin M, Pakulska M** (2009). Quantifying leaf venation patterns: two-dimensional maps. *J Plant* **57**, 195–205.
- Roth-Nebelsick A, Uhl D, Mosbrugger V, Kerp H** (2001). Evolution and function of leaf venation architecture: a review. *Ann Bot* **87**, 553–566.
- Sack L, Cowan PD, Jaikumar N, Holbrook NM** (2003). The ‘hydrology’ of leaves: coordination of structure and function in temperate woody species. *Plant Cell Environ* **26**, 1343–1356.
- Sack L, Holbrook NM** (2006). Leaf hydraulics. *Annu Rev Plant Biol* **57**, 361–381.
- Sack L, Scoffoni C** (2013). Leaf venation: structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future. *New Phytol* **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. *J Exp Bot* **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. *Nat Commun* **3**, 837.
- Sack L, Streeter CM, Holbrook NM** (2004). Hydraulic analysis of water flow through leaves of sugar maple and red oak. *Plant Physiol* **134**, 1824–1833.
- Schoch PG, Zinsou C, Sibi M** (1980). Dependence of the stomatal index on environmental factors during stomatal differentiation in leaves of *Vigna sinensis* L. 1. Effect of light intensity. *J Exp Bot* **31**, 1211–1216.
- 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 Physiol* **156**, 832–843.
- Shipley B, Lechowicz MJ, Wright I, Reich PB** (2006). Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology* **87**, 535–541.
- Turgeon R** (2006). Phloem loading: how leaves gain their independence. *BioScience* **56**, 15–24.
- Tyree MT, Sobrado M, Stratton LJ, Becker P** (1999). Diversity of hydraulic conductance in leaves of temperate and tropical species: possible causes and consequences. *J Trop For Sci* **11**, 47–60.
- Uhl D, Mosbrugger V** (1999). Leaf venation density as a climate and environmental proxy: a critical review and new data. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* **149**, 15–26.
- Van Arendonk JJCM, Poorter H** (1994). The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate. *Plant Cell Environ* **17**, 963–970.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E** (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**, 882–892.
- Westoby M, Reich PB, Wright IJ** (2013). Understanding ecological variation across species: area-based vs mass-based expression of leaf traits. *New Phytol* **199**, 322–323.
- Wright IJ, Reich PB, Cornelissen JHC, Falster DS, Groom PK, Hikosaka K, Lee W, Lusk CH, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Warton DI, Westoby M** (2005). Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Glob Ecol Biogeogr* **14**, 411–421.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, 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 worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**, 821–827.

Wright IJ, Westoby M (2002). Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology.

New Phytol **155**, 403–416.

Xu H, Blonder B, Jodra M, Malhi Y, Fricker M (2021). Automated and accurate segmentation of leaf venation networks via deep learning. *New Phytol* **229**, 631–648.

Zwieniecki MA, Boyce CK, Holbrook NM (2004). Hydraulic limitations imposed by crown placement determine final size and shape of *Quercus rubra* L. leaves. *Plant Cell Environ* **27**, 357–365.

The Structure and Function of Leaf Veins and Their Influence on Leaf Economic Spectrum

Yiling Wu^{1,2}, Fanglan Li^{1*}, Hui Hu^{1,2}

¹Ecological Restoration and Biodiversity Conservation Key Laboratory of Sichuan Province, CAS Key Laboratory of Mountain Ecological Restoration and Bioresource Utilization, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract Vascular tissues inside the mesophyll and peripheral mechanical tissues constitute the veins. The diverse orders and network structures of veins contribute to their functional diversification and differentiation. In this review, we summarized the research progresses on the structure and function of the leaf vein system. We reviewed three aspects of veins and critically evaluated the characteristics of the leaf vein hierarchy system and its important role in leaf economic spectrum (LES), and explained the mechanisms linking vein traits and other functional traits of the leaf. Leaf veins of different orders show obvious functional differentiation in terms of hydraulic conduction and mechanical support. Among them, the first three orders of veins (major veins) play a major role in maintaining leaf shape, leaf surface area and physical support, and which is conducive to the growth of leaves with the largest light-receiving area. The higher order veins (minor veins) have the function of water regulation, and their coordination with the stomata determines the rate of leaf water transport, transpiration and photosynthesis. The patterns of dynamic variation in leaf spread and leaf vein development explain the relationship between vein density and leaf size. Leaf surface area is negatively correlated with the density of main veins and positively correlated with the diameter of main veins, but independent of the density of minor veins. The framework model of LES linking with vein traits predicts that leaves with higher vein density have short lifespan and smaller leaf mass per area, which explains the better leaf carbon assimilation rate, metabolism rate and resource acquisition strategy with higher leaf vein density.

Key words leaf vein orders, plant function, leaf economic spectrum, leaf hydraulic properties, leaf shape

Wu YL, Li FL, Hu H (2022). The structure and function of leaf veins and their influence on leaf economic spectrum. *Chin Bull Bot* **57**, 388–398.

* Author for correspondence. E-mail: lifl@cib.ac.cn

(责任编辑: 白羽红)