



角质层而非气孔调控木兰科植物叶片最小导度

杜莉, 张天海, 廖良宁, 陈新兰, 刘慧, 秦新生, 梁星云

引用本文:

杜莉, 张天海, 廖良宁, 等. 角质层而非气孔调控木兰科植物叶片最小导度[J]. 热带亚热带植物学报, 2026, 34(3): 278–286.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.5021>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

不同原生境的6种棕榈科植物叶片水力性状的对比研究

Comparative Studies on Leaf Hydraulic Traits of Six Palm (Arecaceae) Species Originally Distributed in Different Habitats

热带亚热带植物学报. 2020, 28(5): 472–478 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4199>

云南木兰科48种野生植物资源的遗传多样性研究

Studies on Genetic Diversity of 48 Wild Species of Magnoliaceae in Yunnan

热带亚热带植物学报. 2020, 28(3): 277–284 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4161>

木兰科常绿与落叶物种叶片构建策略的差异

Different Leaf Construction Strategies in Evergreen and Deciduous Species of Magnoliaceae

热带亚热带植物学报. 2019, 27(3): 272–278 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3978>

南亚热带森林2种菌根类型树木水分传导和养分利用策略的对比研究

Comparison Studies on Water Transport and Nutrient Acquisition of Trees with Different Mycorrhiza Types in Subtropical Forest

热带亚热带植物学报. 2021, 29(6): 589–596 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4385>

不同种植模式下重金属污染对牧草叶片光合特性和重金属含量的影响

Effects of Heavy Metal Pollution on Photosynthetic Characteristics and Heavy Metal Contents in Forage Leaves under Different Planting Patterns

热带亚热带植物学报. 2021, 29(1): 31–40 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4244>

向下翻页，浏览PDF全文

角质层而非气孔调控木兰科植物叶片最小导度

杜莉¹, 张天海², 廖良宁³, 陈新兰³, 刘慧³, 秦新生¹, 梁星云^{3*}

(1. 华南农业大学林学与风景园林学院, 广州 510642; 2. 江西省德兴市林业局, 江西 德兴 334200; 3. 中国科学院华南植物园, 广州 510650)

摘要: 为了解森林植物对干旱的响应与适应机制, 对同质园中 26 种木兰科(Magnoliaceae)植物(16 种常绿、10 种落叶)的叶片最小导度($g_{\min}$)进行测定。结果表明, 常绿物种的 $g_{\min}$ [$6.5 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]显著低于落叶物种 [$11.6 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$], 且 $g_{\min}$ 总体上与叶片角质层厚度呈显著负相关, 但与气孔大小、密度和气孔指数无显著相关性。 $g_{\min}$ 随物种分布地的年均温(MAT)升高而降低, 而与年均降水(MAP)无显著相关性。然而, 在常绿物种中, $g_{\min}$ 随分布地 MAP 的降低而显著下降, 表明降低 $g_{\min}$ 是常绿物种(而非落叶物种)采取的干旱适应策略。此外, 常绿物种具有更厚的角质层, 这解释了 $g_{\min}$ 较低的原因。木兰科物种的 $g_{\min}$ 存在显著的种间变异性, 并主要受角质层特征而非气孔特征的调控。这为揭示植物干旱适应机制提供了新的视角。

关键词: 叶片最小导度; 干旱适应策略; 角质层; 气孔特征

doi: 10.11926/jtsb.5021

CSTR:32235.14.jtsb.5021

Cuticle, but not Stomata, Regulates Minimum Leaf Conductance in Magnoliaceae

DU Li¹, ZHANG Tianhai², LIAO Liangning³, CHEN Xinlan³, LIU Hui³, QIN Xinsheng¹, LIANG Xingyun^{3*}

(1. College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China; 2. Dexing Forestry Bureau, Dexing 334200, Jiangxi, China; 3. South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: To understand the response and adaptation mechanisms of forest plants to drought, the minimum leaf conductance ($g_{\min}$) of 26 Magnoliaceae species (16 evergreen and 10 deciduous) in a common garden was measured. The results showed that the $g_{\min}$ of evergreen species [$6.5 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] was significantly lower than that of deciduous species [$11.6 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$], and $g_{\min}$ was generally significantly negatively correlated with leaf cuticle thickness, but not significantly correlated with stomatal size, density, and stomatal index. The $g_{\min}$ decreased with the increase of mean annual temperature (MAT) of the species distribution area, but was not significantly correlated with mean annual precipitation (MAP). However, in evergreen species, the $g_{\min}$ decreased significantly with the decrease of MAP in distribution area, indicating that reducing $g_{\min}$ was an adaptation strategy to drought adopted by evergreen species (but not deciduous species). In addition, evergreen species had thicker cuticles, which explained the lower $g_{\min}$. There was significant interspecific variability in $g_{\min}$ of Magnoliaceae species, and it was mainly regulated by cuticle characteristics rather than stomatal characteristics. These would provide a new perspective for revealing the drought adaptation mechanisms of plants.

Key words: Minimum leaf conductance; Drought adaptation strategy; Cuticle; Stomatal trait

收稿日期: 2025-04-03

接受日期: 2025-05-06

基金项目: 国家自然科学基金项目(32171503); 广州市科技计划项目(2024A04J4347)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 32171503), and the Program for Science and Technology in Guangzhou (Grant No. 2024A04J4347).

作者简介: 杜莉(2000 年生), 女, 硕士研究生, 从事植物生理生态研究。E-mail: duli0029@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liangxingyun@scbg.ac.cn

联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)第六次评估报告指出, 全球气候变化将在未来数十年内呈现加剧趋势^[1]。随着全球温度的持续升高, 干旱事件愈发频繁, 且持续时间和强度都将不断加剧^[2-3]。干旱对植被生产力的影响尤为显著, 导致植被的生长速度显著减缓, 降低其生产力。同时, 干旱加剧了树木的死亡风险, 使得树木死亡率显著上升, 严重威胁森林生物多样性和生态系统功能^[4-9]。

干旱发生后, 植物会逐步关闭叶片表面的气孔, 从而降低水分蒸腾速率以保存水分^[10]。随着气孔关闭, 叶片的水分蒸腾速率逐步下降。但即使气孔已经最大程度关闭, 水分仍然会通过叶片角质层和未完全闭合的气孔持续丧失, 此时, 水分蒸腾的速率降至最低。在考虑蒸发需求(即饱和水汽压差)后, 该水分丧失速率被表述为叶片最小导度(minimum leaf conductance, $g_{\min}$)^[11]。 $g_{\min}$ 决定了植物在干旱条件下的水分丧失速率, 在很大程度上影响了植物的干旱适应能力^[12-13]。Brodribb 等^[14]对 42 种针叶物种的研究表明, $g_{\min}$ 随着降水量下降而显著下降, 只有 $g_{\min} < 5 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的物种能适应干旱降水量 $< 120 \text{ mm}$ 的生境。有研究表明 $g_{\min}$ 与植物在干旱条件下的存活时间密切相关^[15-16], 其变化亦会显著影响森林树木死亡率以及生态系统总初级生产力^[6]。因此, $g_{\min}$ 是衡量植物在干旱条件下水分保持能力及其干旱适应性的关键指标^[17], 同时也是基于过程的水力模型与动态植被模型(如新一代陆面模型 CliMA Land)的重要参数之一^[18]。

在作物中, $g_{\min}$ 长期以来一直被认为是一个关键的抗旱性状^[19-20]。通过比较不同品种的大豆(*Glycine max*)、高粱(*Sorghum bicolor*)、小麦(*Triticum aestivum*)等农作物的 $g_{\min}$ 来培育抗旱作物^[21-23]。然而, 在林学与生态学研究领域, $g_{\min}$ 的重要性直至近期才逐渐得到广泛的关注^[11]。当前研究表明, 不同物种的 $g_{\min}$ 具有显著差异, 但对 $g_{\min}$ 的变异性来源并没有一致结论。Garen 等^[24]在哥伦比亚大学植物园内研究了 11 种阔叶树种, 认为 $g_{\min}$ 的变异性主要与角质层厚度相关。然而, Machado 等^[16]在塞拉多保护区内研究了 30 种热带稀树草原, 认为 $g_{\min}$ 的变异性主要由气孔特征(如气孔大小、气孔密度和气孔面积指数)决定。而在全球变暖和干旱加剧背景下, 在更多生境条件和植物类群中, $g_{\min}$ 的变异性及其主要决定因素(角质层 vs 气孔特征)仍有待探究。

木兰科(Magnoliaceae)有 18 属, 约 335 种植物,

广泛分布于全球多个气候带, 涵盖热带、亚热带至温带的森林生态系统, 在生物多样性与生态系统功能方面发挥着重要作用^[25-26]。该科植物兼具经济价值与生态价值, 其中深山含笑(*Michelia maudiae*)和醉香含笑(*M. macclurei*)等常作为造林树种, 而白玉兰(*Yulania denudata*)和紫玉兰(*Y. liliiflora*)等则被广泛用于园林绿化。木兰科植物起源时间较早, 在漫长的演化过程中, 其叶片结构和适应性发生了多样化分化^[27]。然而, 当前超过 1/2 木兰科植物被列入了 IUCN 濒危物种名录^[28-29]。因此, 在气候变化背景下, 为了更好地保育木兰科植物, 亟需对其干旱适应性开展研究。本研究以华南国家植物园木兰园中的 26 种木兰科植物为研究对象, 测定了 $g_{\min}$ 和叶片结构性状, 探讨了 $g_{\min}$ 的变异性 and 影响因素。主要回答以下 3 个科学问题: (1) 木兰科植物 $g_{\min}$ 的变异性及其在常绿与落叶物种间的差异如何? (2) $g_{\min}$ 的变化是否是木兰科植物适应气候变化, 尤其是降水变化的策略之一, 即 $g_{\min}$ 与温度和降水的关系如何? (3) 叶片结构性状如何影响 $g_{\min}$ 的变异性?

1 材料和方法

1.1 材料

本研究以华南国家植物园木兰园(广东省广州市, 113.35° E, 23.18° N)内种植的 16 种常绿和 10 种落叶(共 26 种)木兰科植物为材料(表 1)。该地区属热带和亚热带的过渡地带, 年均温 23.7 °C, 年均降水量 1 933.6 mm, 降水集中在 4 月—9 月。在 2024 年 4 月—9 月, 每种植物选取 3~6 株健康成熟植株, 于早上 8:00—10:00 用枝剪在冠层部位采集长约 30 cm 的带叶枝条, 放入自封袋后迅速带回实验室备测。

1.2 方法

1.2.1 叶片最小导度

叶片最小导度($g_{\min}$)使用称重法进行测定^[11,20,30]。从每株植株枝条上选择 1 片完整的成熟叶片, 切除叶柄并在切口处涂上一薄层指甲油, 以防水分从切口处流失。用 Li-3000A 叶面积仪或 LiDE400 扫描仪测量叶面积(LA)后, 放入气候箱[光照强度 400 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 温度 25 °C, 相对湿度 70%, 饱和水汽压差 $\text{VPD}=0.96 \text{ kPa}$]中进行干燥, 并每隔 1 h 用万分之一天平称量叶片质量, 连续测定 10 h 后在

75 °C 下烘干并称量干重。根据叶片重量与干燥时间的关系计算水分流失速率,并计算 $g_{\min} [\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})] = (\text{水分流失速率}/18.01528 \text{LA}) \times (p/\text{VPD})$, 式中, p 为标准大气压(101 kPa), 为水的相对分子质量。植物通常在叶片相对含水量约为 80% 时最大程度关闭气孔。因此, 在计算 $g_{\min}$ 时, 选取叶片重量与干旱时间函数中相对含水量在 40%~80% 的点进行拟合^[11,31]。

1.2.2 叶片结构性状

本研究测定的叶片结构性状包括角质层厚度相关性状(上、下表皮角质层厚度, CT_{ad} 和 CT_{ab} ; 角质层总厚度, $\text{CT}_{\text{total}} = \text{CT}_{\text{ad}} + \text{CT}_{\text{ab}}$)、气孔相关性状(保卫细胞长度, GCL ; 气孔密度, SD ; 气孔面积指数, SPI)和叶片厚度相关性状(比叶重, LMA ; 上、下表皮厚度, T_{up} 和 T_{low} ; 栅栏组织厚度, T_{p} ; 海绵组织厚度, T_{s} ; 表皮总厚度, $T_{\text{epid}} = T_{\text{up}} + T_{\text{low}}$; 叶片厚度, $\text{LT} = T_{\text{p}} + T_{\text{s}} + T_{\text{epid}}$) (表 2)。LMA 根据上述测量 $g_{\min}$ 的叶片干重(DW)和叶面积(LA)来进行计算($\text{LMA} = \text{DW}/\text{LA}$), 其他性状通过复水后的叶片解剖进行测定。

选取叶片的中间部位制成临时切片, 用 Leica DM2500 显微镜拍照后, 用 ImageJ 软件测量 LT 、 T_{up} 、 T_{p} 、 T_{s} 、 T_{low} 和 T_{epid} 。用 0.5% 的苏丹 III 染液对角质层进行染色, 再用 50% 酒精洗去浮色后, 在显微镜下拍照并测量 CT_{ad} 、 CT_{ab} 和 CT_{total} 。

气孔解剖性状用指甲油法进行测定。将无色透明指甲油均匀涂抹于叶片下表皮中部, 自然晾干后用透明胶带撕下, 置于显微镜下拍照并用 ImageJ 软件测定 GCL 、 SD , 并计算气孔面积指数($\text{SPI} = \text{GCL}^2 \times \text{SD} \times 10^{-4}$)。

1.2.3 气候生态位

从 GBIF 数据库(<https://www.gbif.org>)获取不同物种的分布地信息, 并结合 Plants of the World Online 数据库(<https://powo.science.kew.org>)剔除非自然分布区, 从而获得其自然分布地的经纬度。对于在 GBIF 查询不到的物种, 如广东含笑(*Michelia guangdongensis*)、木论木兰(*Lirianthe mulunica*)则在中国数字植物标本馆(<https://www.cvh.ac.cn>)和中国国家标本资源平台(<http://www.nsii.org.cn/2017/home.php>)中获取其分布地坐标。利用 R 包“raster”在 WorldClim 数据库(<https://www.worldclim.org/data/worldclim21.html>)中提取每个坐标点对应的年均温(MAT, °C)和年平均降水(MAP, mm)。最后计算所有分布地 MAT 和 MAP 的平均值, 表征每个物种的气候生态位。

1.3 数据的统计分析

通过独立样本 t 检验比较常绿种和落叶种之间的性状差异, 根据拟合优度采取线性回归或指数回归对 $g_{\min}$ 与气候和其它性状间的关系进行分析, 利用主成分分析(PCA)对多性状关系进行分析。在使用 t 检验之前, 所有原始数据都进行了 $\log_{10}$ 转换以满足正态性假设。在 PCA 之前, 所有性状数据都使用均值为 0, 标准差为 1 的方法进行标准化。为了检验每个性状的系统发育信号, 根据 Dong 等^[32]的木兰科系统发育树, 使用 R 包“phytools”包^[33]构建了系统发育树, 并利用 R 包“Picante”来计算各性状的 Blomberg's K 值^[34], K 值越大表明该性状的系统发育保守性越强^[35]。以上所有分析均在 R 4.4.0 中进行^[36]。

2 结果和分析

2.1 叶片性状的差异

26 种木兰科植物的 $g_{\min}$ 为 2.2~17.1 $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ (表 1), 并在不同习性叶片间存在显著差异($P < 0.01$, 表 2)。其中, 常绿植物的 $g_{\min}$ 为 2.2~13.1 $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 平均为 6.5 $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; 落叶植物的 $g_{\min}$ 为 4.3~17.1 $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 平均为 11.6 $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

不同习性物种的叶片结构也存在显著差异。常绿植物的角质层厚度(上表皮角质层厚度, $P < 0.001$; 下表皮角质层厚度, $P < 0.01$; 角质层总厚度, $P < 0.001$)、表皮厚度(上表皮厚度, $P < 0.01$; 下表皮厚度, $P < 0.001$; 表皮总厚度, $P < 0.001$)、海绵组织厚度($P < 0.05$)、叶片厚度($P < 0.01$)和 LMA ($P < 0.001$)均显著高于落叶植物, 而保卫细胞长度($P < 0.05$)和气孔面积指数($P < 0.05$)均显著低于落叶物种, 但二者在栅栏组织厚度和气孔密度上无显著差异(表 2)。

2.2 叶片最小导度与气候的关系

木兰科常绿物种分布地的 MAT 为 15 °C~22 °C, MAP 为 1 300~1 900 mm; 相比之下, 落叶物种分布地的 MAT 较低, 为 9 °C~17 °C, 而 MAP 则较广, 为 900~2 200 mm (表 1)。木兰科植物的 $g_{\min}$ 与 MAT 呈显著负相关关系($P < 0.05$), 而与 MAP 无显著相关性(图 1)。然而, 常绿物种的 $g_{\min}$ 随 MAP 下降而显著降低($P < 0.05$), 而落叶物种与 MAP 无显著相关性。

2.3 叶片性状间的关系及其系统发育保守性分析

木兰科植物的 $g_{\min}$ 与角质层厚度(上表皮角质

表 1 26 种木兰科植物的叶片最小导度($g_{\min}$)

Table 1 Minimum leaf conductance ($g_{\min}$) of 26 Magnoliaceae species

植物 Species	习性 Habit	年均温 MAT (°C)	年均降水量 MAP (mm)	$g_{\min}$ [mmol/(m ² ·s)]
荷花木兰 <i>Magnolia grandiflora</i>	常绿 Evergreen	17.9	1 314	2.2
绢毛木兰 <i>Lirianthe albosericca</i>	常绿 Evergreen	17.9	1 347	2.3
木论木兰 <i>L. mulunica</i>	常绿 Evergreen	17.7	1 381	6.1
红花木莲 <i>Manglietia insignis</i>	常绿 Evergreen	15.7	1 395	3.6
紫花含笑 <i>Michelia crassipes</i>	常绿 Evergreen	17.4	1 457	10.4
大叶木莲 <i>Manglietia dandyi</i>	常绿 Evergreen	17.9	1 493	6.6
焕镛木 <i>Woonyoungia septentrionalis</i>	常绿 Evergreen	18.9	1 494	4.5
香港木兰 <i>Lirianthe championii</i>	常绿 Evergreen	21.4	1 515	7.8
含笑花 <i>Michelia figo</i>	常绿 Evergreen	19.0	1 555	7.1
石碌含笑 <i>M. shiluensis</i>	常绿 Evergreen	20.0	1 581	7.8
广东木莲 <i>Manglietia kwangtungensis</i>	常绿 Evergreen	20.0	1 600	5.8
亮叶木莲 <i>M. lucida</i>	常绿 Evergreen	17.2	1 604	11.5
馨香木兰 <i>Lirianthe odoratissima</i>	常绿 Evergreen	18.1	1 639	7.6
广东含笑 <i>Michelia guangdongensis</i>	常绿 Evergreen	19.8	1 668	4.3
厚叶木莲 <i>Manglietia pachyphylla</i>	常绿 Evergreen	20.9	1 711	3.2
夜香木兰 <i>Lirianthe coco</i>	常绿 Evergreen	20.9	1 831	13.1
望春玉兰 <i>Yulania biondii</i>	落叶 Deciduous	13.9	927	8.3
宝华玉兰 <i>Y. zenii</i>	落叶 Deciduous	15.1	1 229	11.3
白玉兰 <i>Y. denudata</i>	落叶 Deciduous	16.4	1 293	4.3
紫玉兰 <i>Y. liliiflora</i>	落叶 Deciduous	15.6	1 386	12.2
天女花 <i>Oyama sieboldii</i>	落叶 Deciduous	9.3	1 396	17.1
落叶木莲 <i>Manglietia decidua</i>	落叶 Deciduous	17.1	1 411	12.7
鹅掌楸 <i>Liriodendron chinense</i>	落叶 Deciduous	16.5	1 421	15.4
日本辛夷 <i>Yulania kobus</i>	落叶 Deciduous	10.6	1 473	5.9
黄山玉兰 <i>Y. cylindrica</i>	落叶 Deciduous	16.5	1 597	13.3
星花玉兰 <i>Y. stellata</i>	落叶 Deciduous	13.0	2 152	15.4

表 2 木兰科植物的叶片性状和系统发育信号

Table 2 Leaf traits and phylogenetic signals of Magnoliaceae species

性状 Trait	缩写 Abbreviation	单位 Unit	独立样本 <i>t</i> 检验 Independent sample <i>t</i> -test		系统发育信号 Phylogenetic signal		
			常绿 Evergreen	落叶 Deciduous	<i>P</i>	Blomberg's <i>K</i>	<i>P</i>
叶片最小导度 Minimum leaf conductance	<i>g</i> _{min}	mmol/(m ² ·s)	6.5	11.6	0.005	0.27	0.312
比叶重 Leaf mass per area	LMA	g/m ²	112.2	62.0	<0.001	0.45	0.066
保卫细胞长度 Guard cell length	GCL	μm	23.7	27.8	0.043	0.27	0.358
气孔密度 Stomatal density	SD	mm ⁻²	277.2	293.0	0.970	0.18	0.681
气孔面积指数 Stomatal pore area index	SPI	%	16.1	20.7	0.033	0.48	0.026
叶片厚度 Leaf thickness	LT	μm	307.0	219.6	0.007	0.45	0.044
上表皮厚度 Upper epidermis thickness	<i>T</i> _{up}	μm	32.5	19.7	0.003	0.36	0.179
栅栏组织厚度 Palisade mesophyll thickness	<i>T</i> _p	μm	94.8	69.2	0.082	0.37	0.137
海绵组织厚度 Spongy mesophyll thickness	<i>T</i> _s	μm	159.9	117.6	0.020	0.31	0.197
下表皮厚度 Lower epidermis thickness	<i>T</i> _{low}	μm	19.7	13.0	<0.001	0.22	0.474
表皮总厚度 Total epidermis thickness	<i>T</i> _{epid}	μm	52.2	32.8	<0.001	0.29	0.289
上表皮角质层厚度 Adaxial cuticular thickness	<i>CT</i> _{ad}	μm	1.80	0.67	<0.001	0.46	0.200
下表皮角质层厚度 Abaxial cuticular thickness	<i>CT</i> _{ab}	μm	0.78	0.31	<0.001	0.72	0.028
角质层总厚度 Total cuticular thickness	<i>CT</i> _{total}	μm	2.58	0.97	<0.001	0.52	0.096

层厚度, $P<0.05$; 下表皮角质层厚度, $P<0.001$; 角质层总厚度, $P<0.001$)呈显著的非线性关系, 即 $g_{\min}$

随角质层厚度增加而显著下降(图 2)。然而, 这些植物的 $g_{\min}$ 与气孔特征没有显著相关性, 包括保卫细

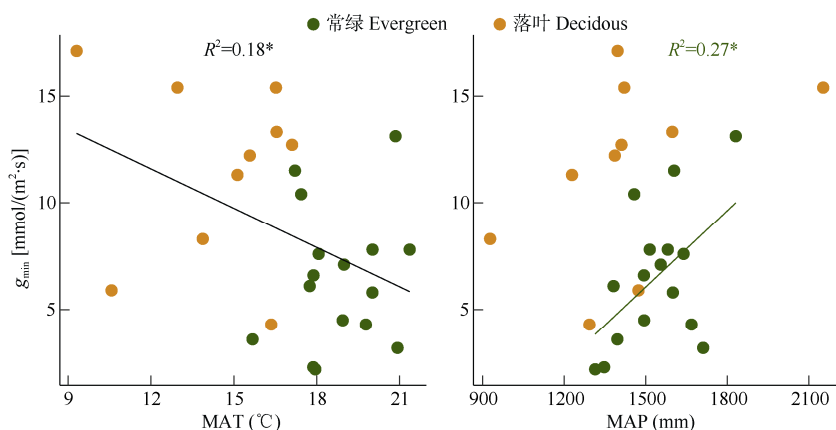


图 1 木兰科植物叶片最小导度与分布地年均温(MAT)和年均降水量(MAP)的关系。黑线为 26 种植物的回归拟合线, 绿线为常绿物种($n=16$)的拟合结果; *: $P<0.05$ 。下同

Fig. 1 Relationship between minimum leaf conductance and mean annual temperature (MAT), mean annual precipitation (MAP) of 26 Magnoliaceae species. Black line show regression model for pooled species, while green line for evergreen species. *: $P<0.05$. The same below

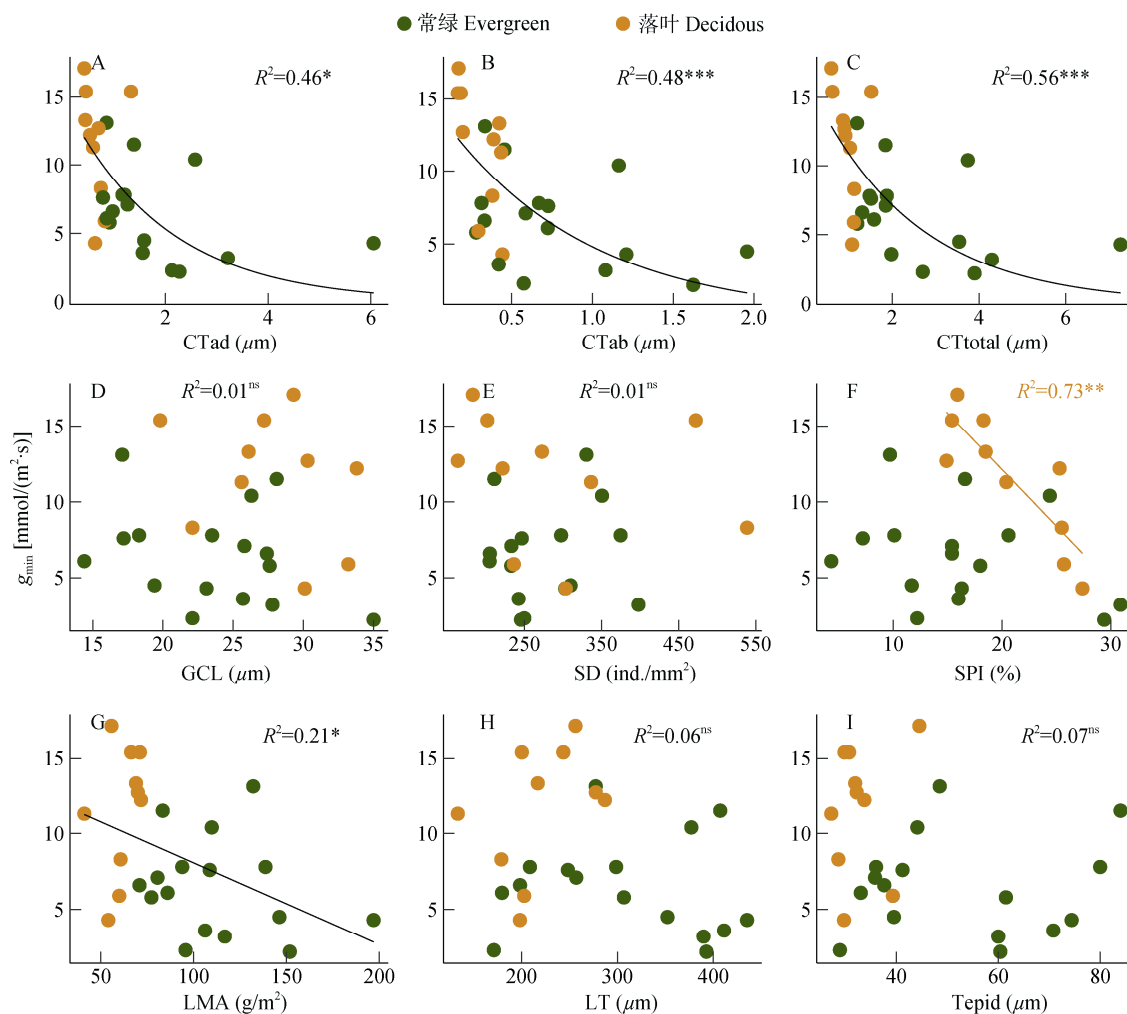


图 2 叶片最小导度与角质层(A~C)、气孔(D~F)和叶片形态特征(G~I)的关系。缩写见表 2; 黄线为落叶物种的拟合结果; **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$; ns: 不显著。下同

Fig. 2 Relationship between minimum leaf conductance and cuticular traits (A~C), stomatal traits (D~F), and leaf morphological traits (G~I). Abbreviation see Table 2. Yellow line show regression model for deciduous species. **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$; ns: Not significant. The same below

胞长度、气孔密度和气孔面积指数。此外, $g_{\min}$ 与 LMA 呈显著负关系($P<0.05$), 而与叶片厚度和表皮总厚度无显著关系。

主成分分析(PCA)结果表明, 前 2 个主成分共解释了叶片功能性状总变异的 62.1% (图 3)。与相关性分析结果一致, PCA 分析表明, 木兰科植物的 $g_{\min}$ 与角质层厚度和 LMA 呈负相关关系, 而与气孔特征和叶片厚度呈正交关系(图 3: A)。常绿物种与

落叶物种在 $g_{\min}$ 、角质层厚度和 LMA 构成的主成分空间上产生了分离(图 3: B)。

Blomberg's K 值分析表明, 木兰科植物的气孔面积指数($K=0.48$)、叶片厚度($K=0.45$)、上表皮角质层厚度($K=0.72$)表现出显著的系统发育保守性信号($P<0.05$), 即亲缘关系越近的物种在这些性状上越相似(表 2)。其余性状均无显著的系统发育信号。

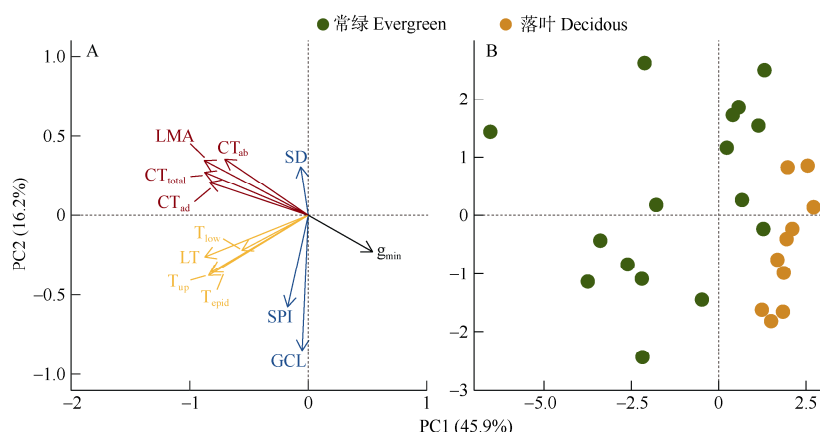


图3 木兰科植物叶片最小导度及相关性状的主成分分析。A: 性状载荷; B: 物种得分。

Fig. 3 Principal component analysis of minimum leaf conductance and related traits in Magnoliaceae. A: Trait loading; B: Species score.

3 讨论和结论

3.1 木兰科常绿和落叶物种叶片最小导度的差异

本研究结果表明常绿物种的 $g_{\min}$ 显著低于落叶物种, 这与常绿物种需在旱季维持体内水分的需求相一致。Schuster 等^[37]研究温带和地中海地区木本植物时发现常绿木本植物的 $g_{\min}$ 中位数低于落叶木本植物, 但由于 2 类植物内部差异较大, 因此差异并不显著。他们在一项更大尺度的 meta 分析中得出了类似结论, 即常绿和落叶木本植物的 $g_{\min}$ 差异并不显著^[38]。但是本研究针对木兰科植物的分析表明, 常绿物种的 $g_{\min}$ 更低, 这与人^[16,39]对热带树种的研究结论一致。同时, Burghardt 等^[40]对 3 种落叶和 2 种常绿植物的对比研究表明, 常绿植物的角质层渗透性显著低于落叶植物(相差 10 倍), 这进一步证实不同叶习性物种在水分利用上的特定适应策略。

从进化适应的角度来看, $g_{\min}$ 的降低需要植物投入更多的碳资源来构建更厚的角质层和更高的 LMA, 从而形成水分保持的保守策略。这一策略通常与资源保守型植物的碳投资模式相联系^[41-42], 即高 LMA 和厚角质层的植物往往具有较低的光合能

力, 但在水分利用上更加保守。相较之下, 落叶物种往往采用快速的碳同化策略, 其叶片寿命较短, 需要较高的光合速率来满足生长和繁殖需求^[43]。这与本研究的落叶物种 $g_{\min}$ 与气孔面积指数呈负相关的结论一致, 表明落叶物种通常具有较大的气孔面积指数, 能够促进光合作用的进行, 但同时也增加了水分散失的风险。这种策略的权衡关系反映了碳同化效率与脱水耐受性之间的生态适应取舍。

3.2 木兰科植物叶片最小导度与结构性状的关系

本研究结果表明 $g_{\min}$ 与角质层厚度存在显著负相关关系。根据气体扩散的基本物理学原理, 膜的厚度与气体扩散速率成反比, 因此较厚的角质层会增加扩散阻力, 从而降低 $g_{\min}$ ^[37]。角质层主要由疏水的角质和蜡质构成, 其物理屏障特性从理论上支持了这一关系, 即较厚的角质层通过延缓水分散失, 帮助植物在干旱条件下维持水分含量。然而, 尽管理论支持这一点, 过去的研究对角质层厚度与 $g_{\min}$ 之间的关系仍存在争议。一种解释为限制水分扩散的主要屏障可能是角质层表面的蜡质层, 而非角质层整体厚度^[11,37,44]。

气孔闭合后的残留开口程度直接影响干旱状

况下的叶片水分流失, 因此理论上认为 $g_{\min}$ 可能与气孔性状(比如气孔大小、气孔密度)相关, 已有研究得出类似结果^[16,22,31]。但是本研究结果表明气孔性状与 $g_{\min}$ 之间并没有直接的相关性。在落叶物种中, 气孔面积指数与 $g_{\min}$ 呈显著负相关, 与 Machado 等^[16]对巴西热带稀树草原常绿物种的研究结果一致。这可能是因为不同地区的水分限制状况不同, 可能导致植物采取不同的适应机制。在不利环境下, 落叶植物更倾向于通过脱落叶片来减少水分散失, 而非依赖降低 $g_{\min}$, 这一策略可能掩盖了气孔性状对 $g_{\min}$ 的直接影响。此外, 在非落叶物种中, 气孔面积指数与 $g_{\min}$ 并未表现出普遍相关性, 表明其作用可能因物种的生长策略而异。

由于 $g_{\min}$ 直接影响植物的水分利用策略, 部分研究认为其可能与叶片经济策略中的关键性状(如 LMA)相关^[39,45]。本研究结果表明 $g_{\min}$ 与 LMA 之间存在显著的负相关性, 这与前人^[24,39,46]的研究结果一致, 但与 Wang 等^[31]的研究结果有所不同。这可能是由于后者的研究对象是 6 种落叶阔叶树种, 且样本量不多, 故而可能削弱了 $g_{\min}$ 与 LMA 之间的相关性。

3.3 木兰科植物叶片最小导度与干旱适应策略

木兰科常绿与落叶物种的 $g_{\min}$ 差异反映其资源利用策略的分化。整体上来看, 木兰科常绿物种多分布在温暖湿润、养分有限的环境(如热带、亚热带雨林), 其长叶寿命可提高养分利用效率, 根据叶经济谱的观点, 处于叶经济谱的慢端, 具有更保守的资源利用策略; 落叶物种则多适应季节性干旱或寒冷环境, 通过冬季落叶或旱季落叶减少水分损失和能量消耗, 其叶寿命短, 处于叶经济谱的快端, 具有激进的资源利用策略^[42-43]。不同生长策略物种的 $g_{\min}$ 显著不同, 与用水策略较为保守的常绿物种相比, 快速生长的落叶物种的碳同化率较高, 蒸腾量大。因此, 在水分充足的条件下, 为允许更多二氧化碳流入而必须进行叶结构的调整, 导致在干旱条件下即使气孔关闭, 也不可避免地会通过最小蒸腾作用损失更多水分。此外, 本研究中常绿与落叶物种的 $g_{\min}$ 差异显著, 但两者的气孔性状差异较小, 与 Machado 等^[16]对热带稀树草原植物的研究不同, 推测是因为落叶物种原产北亚热带和温带, 被移栽到全年气候稳定的南亚热带地区所做的策略调整。

木兰科常绿物种的低 $g_{\min}$ 与其干旱生存策略密切相关。Burghardt 等^[40]研究表明在无水供应条件下, 常绿物种[如冬青(*Ilex aquifolium*)、常春藤(*Hedera*

helix)]的存活时间是落叶物种[如欧洲水青冈(*Fagus sylvatica*)、栓皮槭(*Acer campestre*)]的 7~10 倍。此外, 前人^[16,47]的研究表明植物水力失败时间差异与 $g_{\min}$ 大小相关。本研究结果表明 $g_{\min}$ 随树种分布地的年均温升高而降低, 而与年均降水无显著相关性。然而, 在常绿树种中, $g_{\min}$ 随分布地年均降水的降低而显著下降。这表明常绿物种的低 $g_{\min}$ 可能是一种生存保障策略, 使其在长期或季节性缺水环境下维持叶片存活, 避免水力失败。相比之下, 落叶物种虽然在短期内具备较高的水分利用效率, 但在长期干旱下可能更易受损。

常绿与落叶物种的 $g_{\min}$ 具有显著差异, 但是 $g_{\min}$ 无系统发育信号, 与前人^[39,43,48]的研究结果一致, 表明没有系统发育保守性, 其变异性可能更多受到外部因素的调控。此外, $g_{\min}$ 与角质层厚度和气孔等结构性状密切相关, 而这些结构性状却具有显著的系统发育信号。这一关联性表明 $g_{\min}$ 的实际取值可能由遗传因素与环境因素共同决定, 遗传决定了叶片解剖结构的基本框架, 为 $g_{\min}$ 限定潜在范围, 而环境因子则在此范围内影响具体数值。该调控模式与 Challis 等^[49]对美叶桉(*Corymbia calophylla*)的干旱适应性研究结果高度一致, 即不同生境种群间的 $g_{\min}$ 存在显著分异, 且经水分梯度处理后部分种群的 $g_{\min}$ 差异表现出环境诱导的可塑性响应, 进一步佐证了遗传约束下环境驱动的调节模式。

综上, 本研究结果表明木兰科常绿物种的叶片最小导度显著低于落叶物种, 这与常绿物种具更厚的角质层和更大的比叶重密切相关。常绿物种的 $g_{\min}$ 随分布地年均降水的降低而显著降低, 表明其通过降低 $g_{\min}$ 主动适应干旱生境, 而落叶物种可能依赖其他策略应对水分胁迫。 $g_{\min}$ 与角质层厚度和比叶重呈显著负相关, 而与气孔大小、密度和气孔指数均无显著相关性, 这支持了角质层作为水分扩散阻力的理论, 并表明 $g_{\min}$ 与植物的经济策略相关。这为理解木兰科植物如何适应不同的干旱环境提供了重要见解。

致谢 感谢中国科学院大学生创新实践训练计划之中国科学院华南植物园科创计划参与人员李庆伟、宋凌洁、刘与进, 以及李铨年、周佳怡、王星宇等在样品采集和性状测定方面提供的帮助。

参考文献

[1] IPCC. Summary for Policymakers [R]// Climate Change 2022: Mitigation

- of Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2022.
- [2] AULT T R. On the essentials of drought in a changing climate [J]. Science, 2020, 368(6488): 256–260. doi: 10.1126/science.aaz5492.
- [3] DAI A G. Increasing drought under global warming in observations and models [J]. Nat Clim Change, 2013, 3(1): 52–58. doi: 10.1038/nclimate1633.
- [4] ALLEN C D, MACALADY A K, CHENCHOUNI H, et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests [J]. For Ecol Manag, 2010, 259(4): 660–684. doi: 10.1016/j.foreco.2009.09.001.
- [5] ANDEREGG W R L, SCHWALM C, BIONDI F, et al. Pervasive drought legacies in forest ecosystems and their implications for carbon cycle models [J]. Science, 2015, 349(6247): 528–532. doi: 10.1126/science.aab1833.
- [6] BRODRIBB T J, POWERS J, COCHARD H, et al. Hanging by a thread? Forests and drought [J]. Science, 2020, 368(6488): 261–266. doi: 10.1126/science.aat7631.
- [7] VAN DER MOLEN M K, DOLMAN A J, CIAIS P, et al. Drought and ecosystem carbon cycling [J]. Agric For Meteorol, 2011, 151(7): 765–773. doi: 10.1016/j.agrformet.2011.01.018.
- [8] ZHAO M S, HEINSCH F A, NEMANI R R, et al. Improvements of the MODIS terrestrial gross and net primary production global data set [J]. Remote Sens Environ, 2005, 95(2): 164–176. doi: 10.1016/j.rse.2004.12.011.
- [9] ZHAO M S, RUNNING S W. Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009 [J]. Science, 2010, 329(5994): 940–943. doi: 10.1126/science.1192666.
- [10] CHOAT B, BRODRIBB T J, BRODERSEN C R, et al. Triggers of tree mortality under drought [J]. Nature, 2018, 558(7711): 531–539. doi: 10.1038/s41586-018-0240-x.
- [11] DUURSMA R A, BLACKMAN C J, LOPÉZ R, et al. On the minimum leaf conductance: Its role in models of plant water use, and ecological and environmental controls [J]. New Phytol, 2019, 221(2): 693–705. doi: 10.1111/nph.15395.
- [12] BLACKMAN C J, LI X M, CHOAT B, et al. Desiccation time during drought is highly predictable across species of *Eucalyptus* from contrasting climates [J]. New Phytol, 2019, 224(2): 632–643. doi: 10.1111/nph.16042.
- [13] COCHARD H. A new mechanism for tree mortality due to drought and heatwaves [J]. Peer Community J, 2021, 1: e36. doi: 10.24072/peerjournal.45.
- [14] BRODRIBB T J, MCADAM S A M, JORDAN G J, et al. Conifer species adapt to low-rainfall climates by following one of two divergent pathways [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2014, 111(40): 14489–14493. doi: 10.1073/pnas.1407930111.
- [15] BURLETT R, TRUEBA S, BOUTELLER X P, et al. Minimum leaf conductance during drought: Unravelling its variability and impact on plant survival [J]. New Phytol, 2025, 246(3): 1001–1014. doi: 10.1111/nph.270052.
- [16] MACHADO R, LORAM-LOURENÇO L, FARNESE F S, et al. Where do leaf water leaks come from? Trade-offs underlying the variability in minimum conductance across tropical savanna species with contrasting growth strategies [J]. New Phytol, 2021, 229(3): 1415–1430. doi: 10.1111/nph.16941.
- [17] LIANG X Y, YE Q. Integrating dehydration tolerance and avoidance in drought adaptation [J]. J Plant Ecol, 2024, 17(6): rtac073. doi: 10.1093/jpe/rtac073.
- [18] WANG Y, BRAGHIÈRE R K, LONGO M, et al. Modeling global vegetation gross primary productivity, transpiration and hyperspectral canopy radiative transfer simultaneously using a next generation land surface model: CliMA Land [J]. J Adv Model Earth Syst, 2023, 15(3): e2021MS002964. doi: 10.1029/2021MS002964.
- [19] BENGTSON C, LARSSON S, LILJENBERG C. Effects of water stress on cuticular transpiration rate and amount and composition of epicuticular wax in seedlings of six oat varieties [J]. Physiol Plant, 1978, 44(4): 319–324. doi: 10.1111/j.1399-3054.1978.tb01630.x.
- [20] SINCLAIR T R, LUDLOW M M. Influence of soil water supply on the plant water balance of four tropical grain legumes [J]. Funct Plant Biol, 1986, 13(3): 329–341. doi: 10.1071/PP9860329.
- [21] JAMES A T, LAWN R J, COOPER M. Genotypic variation for drought stress response traits in soybean. I. Variation in soybean and wild *Glycine* spp. for epidermal conductance, osmotic potential, and relative water content [J]. Austr J Agric Res, 2008, 59(7): 656–669. doi: 10.1071/AR07159.
- [22] MUCHOW R C, SINCLAIR T R. Epidermal conductance, stomatal density and stomatal size among genotypes of *Sorghum bicolor* (L.) Moench [J]. Plant Cell Environ, 1989, 12(4): 425–431. doi: 10.1111/j.1365-3040.1989.tb01958.x.
- [23] REBETZKE G J, CONDON A G, RICHARDS R A, et al. Gene action for leaf conductance in three wheat crosses [J]. Austr J Agric Res, 2003, 54(4): 381–387. doi: 10.1071/AR02151.
- [24] GAREN J C, MICHALETZ S T. Temperature governs the relative contributions of cuticle and stomata to leaf minimum conductance [J]. New Phytol, 2025, 245(5): 1911–1923. doi: 10.1111/nph.20346.
- [25] LIU Y H. *Magnolias* of China [M]. Beijing: Beijing Science and Technology Press, 2004. [刘玉壶. 中国木兰 [M]. 北京: 北京科学

技术出版社, 2004.]

- [26] XIE H H, TANG Y G, FU J, et al. Diversity patterns and conservation gaps of Magnoliaceae species in China [J]. *Sci Total Environ*, 2022, 813: 152665. doi: 10.1016/j.scitotenv.2021.152665.
- [27] LIU H, LUNDGREN M R, FRECKLETON R P, et al. Uncovering the spatio-temporal drivers of species trait variances: A case study of Magnoliaceae in China [J]. *J Biogeogr*, 2016, 43(6): 1179–1191. doi: 10.1111/jbi.12707.
- [28] IUCN. The IUCN Red List of Threatened Species, Version 2024–2 [EB/OL]. [2025-03-01]. <https://www.iucnredlist.org/>.
- [29] LINSKY J, COFFEY E E D, BEECH E, et al. Assessing Magnoliaceae through time: Major global efforts to track extinction risk status and ex situ conservation [J]. *Plants People Planet*, 2023, 5(4): 496–501. doi: 10.1002/ppp3.10285.
- [30] KERSTIENS G. Cuticular water permeability and its physiological significance [J]. *J Exp Bot*, 1996, 47(12): 1813–1832. doi: 10.1093/jxb/47.12.1813.
- [31] WANG S W, HOCH G, GRUN G, et al. Water loss after stomatal closure: Quantifying leaf minimum conductance and minimal water use in nine temperate European tree species during a severe drought [J]. *Tree Physiol*, 2024, 44(4): tpac027. doi: 10.1093/treephys/tpac027.
- [32] DONG S S, WANG Y L, XIA N H, et al. Plastid and nuclear phylogenomic incongruences and biogeographic implications of *Magnolia* s.l. (Magnoliaceae) [J]. *J Syst Evol*, 2022, 60(1): 1–15. doi: 10.1111/jse.12727.
- [33] REVELL L J. Phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things) [J]. *Methods Ecol Evol*, 2012, 3(2): 217–223. doi: 10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x.
- [34] KEMBEL S W, COWAN P D, HELMUS M R, et al. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology [J]. *Bioinformatics*, 2010, 26(11): 1463–1464. doi: 10.1093/bioinformatics/btq166.
- [35] BLOMBERG S P, GARLAND JR T, IVES A R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile [J]. *Evolution*, 2003, 57(4): 717–745. doi: 10.1111/j.0014-3820.2003.tb00285.x.
- [36] R Core Team. The R project for statistical computing [CP/OL]. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2024. <https://www.R-project.org/>.
- [37] SCHUSTER A C, BURGHARDT M, ALFARHAN A, et al. Effectiveness of cuticular transpiration barriers in a desert plant at controlling water loss at high temperatures [J]. *Aob Plants*, 2016, 8: plw027. doi: 10.1093/aobpla/plw027.
- [38] SCHUSTER A C, BURGHARDT M, RIEDERER M. The ecophysiology of leaf cuticular transpiration: Are cuticular water permeabilities adapted to ecological conditions? [J]. *J Exp Bot*, 2017, 68(19): 5271–5279. doi: 10.1093/jxb/erx321.
- [39] SLOT M, NARDWATTANAWONG T, HERNÁNDEZ G G, et al. Large differences in leaf cuticle conductance and its temperature response among 24 tropical tree species from across a rainfall gradient [J]. *New Phytol*, 2021, 232(4): 1618–1631. doi: 10.1111/nph.17626.
- [40] BURGHARDT M, RIEDERER M. Ecophysiological relevance of cuticular transpiration of deciduous and evergreen plants in relation to stomatal closure and leaf water potential [J]. *J Exp Bot*, 2003, 54(389): 1941–1949. doi: 10.1093/jxb/erg195.
- [41] REICH P B, WALTERS M B, ELLSWORTH D S. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, 94(25): 13730–13734. doi: 10.1073/pnas.94.25.13730.
- [42] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, et al. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 2004, 428(6985): 821–827. doi: 10.1038/nature02403.
- [43] HOU H, LIU H, HE P C, et al. Different leaf construction strategies in evergreen and deciduous species of Magnoliaceae [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2019, 27(3): 272–278. [侯皓, 刘慧, 贺鹏程, 等. 木兰科常绿与落叶物种叶片构建策略的差异 [J]. 热带亚热带植物学报, 2019, 27(3): 272–278. doi: 10.11926/jtsb.3978.]
- [44] RIEDERER M. Thermodynamics of the water permeability of plant cuticles: Characterization of the polar pathway [J]. *J Exp Bot*, 2006, 57(12): 2937–2942. doi: 10.1093/jxb/erl053.
- [45] REICH P B. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto [J]. *J Ecol*, 2014, 102(2): 275–301. doi: 10.1111/1365-2745.12211.
- [46] ZAILAA J, SCOFFONI C, BRODERSEN C R. Stomatal closure as a driver of minimum leaf conductance declines at high temperature and vapor pressure deficit in *Quercus* [J]. *Plant Physiol*, 2024, 197(1): kiae551. doi: 10.1093/plphys/kiae551.
- [47] MAX A C, LORAM-LOURENÇO L, SILVA F G, et al. A bitter future for coffee production? Physiological traits associated with yield reveal high vulnerability to hydraulic failure in *Coffea canephora* [J]. *Plant Cell Environ*, 2023, 46(3): 764–779. doi: 10.1111/pce.14514.
- [48] HARTILL G E, BLACKMAN C J, HALLIWELL B, et al. Cold temperature and aridity shape the evolution of drought tolerance traits in Tasmanian species of *Eucalyptus* [J]. *Tree Physiol*, 2023, 43(9): 1493–1500. doi: 10.1093/treephys/tpad065.
- [49] CHALLIS A, BLACKMAN C, AHRENS C, et al. Adaptive plasticity in plant traits increases time to hydraulic failure under drought in a foundation tree [J]. *Tree Physiol*, 2022, 42(4): 708–721. doi: 10.1093/treephys/tpab096.