



5种蕨类植物的羽片与叶柄水力协调研究

姚梅菊, 许黎明, 庞玉堃, 张惠莹, 蒋国凤

引用本文:

姚梅菊, 许黎明, 庞玉, 等. 5种蕨类植物的羽片与叶柄水力协调研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2026, 34(3): 287–297.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.5025>

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>

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>

盐度、温度和光照强度对针叶蕨藻的生长及光合活性的影响

Effects of Salinity, Temperature and Light Intensity on Growth and Photo-synthetic Activity of *Caulerpa sertularioides*

热带亚热带植物学报. 2021, 29(6): 626–633 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4378>

岩溶与非岩溶区典型植物最适光合模型和光合特征研究

Studies on Optimal Photosynthetic Biochemical Model and Photosynthetic Characteristics of Typical Plants in Karst and Non-karst Regions

热带亚热带植物学报. 2021, 29(2): 187–194 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4269>

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

5 种蕨类植物的羽片与叶柄水力协调研究

姚梅菊¹, 许黎明^{2*}, 庞玉堃¹, 张惠莹¹, 蒋国凤^{1*}

(1. 广西大学林学院, 广西森林生态与保育重点实验室, 广西高校亚热带人工林培育与利用重点实验室, 南宁 530004; 2. 广西工业职业技术学院医药康养学院, 壮瑶医药药用生物产业技术工程研究中心, 壮瑶医药药用植物园, 大健康协同创新中心, 南宁 530001)

摘要: 为探究蕨类植物的羽片-叶柄水力协调机制, 对 5 种蕨类植物[毛蕨(*Cyclosorus interruptus*)、双盖蕨(*Diplazium donianum*)、肾蕨(*Nephrolepis cordifolia*)、松叶蕨(*Psilotum nudum*)、蜈蚣凤尾蕨(*Pteris vittata*)]羽片的压力-容积曲线进行测定, 并分析羽片和叶柄的形态结构及其水力功能之间的关联性。结果表明, 蜈蚣凤尾蕨的羽片和叶柄的水力效率(羽片理论导水率 K_{leaf} 和叶柄理论导水率 K_{th})和羽片水力安全性(膨压丧失点的水势 Ψ_{tlp})均高于其他物种。双盖蕨的羽片表现出最高的储水能力[绝对水容(C_T)和饱和含水量(SWC)], 但其安全性最低。双盖蕨有最密集且较小的气孔及最高的最小叶表导度(g_{min}), 松叶蕨则具有最稀疏且较大的气孔, 蜈蚣凤尾蕨的最大理论气孔导度($g_{\text{s,max}}$)高于其他物种。蕨类植物叶柄与羽片的供耗水存在协调关系。叶柄供水功能与气孔性状显著相关, 较高的 K_{th} 伴随较小且密集的气孔分布和较大的 $g_{\text{s,max}}$ 。此外, $g_{\text{s,max}}$ 与叶柄木质部面积呈显著正相关($P < 0.05$), 而 g_{min} 与 SWC 呈显著正相关($P < 0.05$)。羽片的水力效率与水力安全性存在协调关系($P < 0.01$), 即具有较高 K_{leaf} 的羽片具备更负的 Ψ_{tlp} 。这揭示了羽片与叶柄的水力协调机制, 表明蕨类植物通过结构-功能协调优化实现水分运输效率与蒸腾需求间的动态平衡, 这一适应性策略可能增强其对环境的适应能力。

关键词: 蕨类植物; 解剖结构; 水力协调机制; 水力性状; 功能性状

doi: 10.11926/jtsb.5025

CSTR:32235.14:jtsb.5025

Hydraulic Coordination Between Pinnae and Petioles in Five Fern Species

YAO Meiju¹, XU Liming^{2*}, PANG Yukun¹, ZHANG Huiying¹, JIANG Guofeng^{1*}

(1. Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, Guangxi Colleges and Universities Key Laboratory for Cultivation and Utilization of Subtropical Forest Plantation, College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, China; 2. Industrial Technology Engineering Center for Zhuang & Yao Medicinal Organisms, Botanical Garden of Zhuang & Yao Medicinal Plants, Collaborative Innovation Center of Great Health, College of Medicine and Health care, Guangxi Vocational & Technical Institute of Industry, Nanning 530001, China)

Abstract: To explore the hydraulic coordination mechanism between leaflets and petioles of ferns, the pressure-volume curves of leaflets of five fern species (*Cyclosorus interruptus*, *Diplazium donianum*, *Nephrolepis cordifolia*, *Psilotum nudum* and *Pteris vittata*) were measured, and the correlations between the morphological structures of leaflets and petioles and their hydraulic functions were analyzed. The results showed that the hydraulic efficiency [theoretical water conductivity of leaflets (K_{leaf}) and theoretical water conductivity of petioles (K_{th})] and the hydraulic safety [water potential at the loss of turgor pressure (Ψ_{tlp})] of *Pteris vittata* were higher than those of other species. The pinnae of *D. donianum* exhibited the highest water storage capacity [absolute water capacity (C_T) and saturated water content (SWC)], but its safety was the lowest. *Diplazium donianum* had

收稿日期: 2025-04-19 接受日期: 2025-07-14

基金项目: 国家自然科学基金项目(32460373); 广西自然科学基金项目(2022GXNSFDA035059); 亚热带农业生物资源保护与利用国家实验室开放课题(SKLCUSA-b201903); 广西巴马县科技人才计划项目(巴人科 20220011)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 32460373), the Project for Natural Science in Guangxi (Grant No. 2022GXNSFDA035059), the Open Project of National Laboratory of Subtropical Agricultural Bioresources Conservation and Utilization (Grant No. SKLCUSA-b201903), and the Project for Science and Technology Talent in Bama County, Guangxi (Grant No. 20220011).

作者简介: 姚梅菊(1996年生), 女, 硕士研究生, 主要从事植物生理生态研究。E-mail: 710330340@qq.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dawn111305@163.com; gjjiang@gxu.edu.cn

the most dense and smaller stomata and the highest minimum leaf surface conductance ($g_{\min}$), while *Psilotum nudum* had the most sparse and larger stomata. The maximum theoretical stomatal conductance ($g_{s,\max}$) of *Pteris vittata* was higher than that of other species. The supply and consumption of water by petioles and leaflets of ferns were coordinated. The water supply function of petioles was significantly correlated with the stomatal traits. Higher K_{th} was accompanied by smaller and denser stomatal distribution and larger $g_{s,\max}$. In addition, $g_{s,\max}$ was significantly positively correlated with the area of xylem in petiole ($P<0.05$), and $g_{\min}$ is significantly positively correlated with SWC ($P<0.05$). The hydraulic efficiency was coordinated with hydraulic safety in pinnae ($P<0.01$), meaning that pinnae with higher K_{leaf} have more negative Ψ_{tlp} . This revealed the hydraulic coordination mechanism between pinnae and petioles of ferns, indicating that ferns achieve a dynamic balance between water transport efficiency and transpiration demand through structural-functional coordination. This adaptive strategy might enhance their adaptability to the environment.

Key words: Fern; Anatomical structure; Hydraulic coordination mechanism; Hydraulic trait; Functional trait

蕨类植物是介于苔藓植物和种子植物之间的原始维管植物类群,是较早成功适应陆地生活的孢子植物之一。它们演化出以初生木质部为主的维管系统,并在世代交替中形成了以发达孢子体为优势的生活史^[1]。蕨类植物多达 12 000 种,凭借其耐弱光及高湿度环境的适应性,在全球各类生境中广泛分布^[2],其中在热带和亚热带森林中最为丰富^[3]。深入解析蕨类植物羽片与叶柄的水力协调机制,既可阐明早期维管植物适应陆生环境的关键水分调控策略,亦为理解整个维管植物类群水力系统演化的适应机制提供重要线索。

蕨类植物的叶柄是连接根系与羽片之间的关键部位,其解剖结构能直接影响水分运输能力。蕨类植物的木质部主要由管胞构成,导管数量少且直径较小,导致其水分输送能力较弱^[4]。同时,其水分运输功能主要由木质部承担,而机械支撑功能则由厚壁组织纤维负责^[5]。这种水分运输与机械支撑功能在结构上的解耦,与被子植物木质部兼具水分运输与机械支撑功能的特征形成鲜明对比。在被子植物中,木质部的壁厚、直径、长度及密度等性状,均能调节水分运输效率和结构稳定性^[6]。相比之下,蕨类植物则通过增大管胞直径与长度来降低水流阻力,使其水力运输效率高于针叶树种^[7]。研究表明,蕨类植物通过增加管胞密度来有效增强水分运输能力;同时,其形态多样的维管束有助于适应不同的生态环境^[8];而复杂排列和数量众多的维管束则能增强水力冗余度,确保在局部发生栓塞事件时维持系统运输功能,从而提升整体栓塞抗性^[9]。这种通过优化管胞和维管束结构来提升水力效率和栓塞抗性的综合策略^[10],虽然显著增强了蕨类植物的水分运输能力,但其叶柄的栓塞抗性总

体上仍较低。这种局限性可能源于其拥有与被子植物相似的木质部管道直径,以及比裸子植物更宽的管胞直径^[11]。正因存在这种栓塞脆弱性,蕨类植物很可能演化出了特殊的叶柄-羽片协调机制,通过动态调节局部水分分配来维持整体运输效率。

气孔调控机制在蕨类植物的水分平衡中具有关键作用。相较于被子植物,蕨类多具分裂状复叶,单叶类型稀少;其羽片叶脉多呈非网状结构,且脉密度仅为被子植物的四分之一^[12]。多数蕨类物种具有大尺寸、低密度的气孔特征,在干旱初期依靠保卫细胞失水而实现气孔关闭,从而抑制水分耗散并有效规避木质部栓塞风险^[13]。尽管部分蕨类植物(如 *Polystichum proliferum* 和 *Nephrolepis exaltata*)能像被子植物一样依赖 ABA 主动调控气孔关闭^[14],这种调控能力在种间存在显著差异:生长于低湿度环境的温带蕨类对 ABA 和 CO_2 的响应普遍较弱^[15]。值得注意的是,这种生理响应的分化与气孔形态的可塑性密切相关。具体而言,开阔生境物种通过增加气孔密度、缩短气孔长度等特征,获得快速响应光强波动的能力;相反,荫蔽林下物种则维持低密度大气孔,以迟缓响应策略获取光合收益最大化^[16]。植物体内水分主要经由气孔蒸腾散失,气孔开度的大小同时调控 CO_2 的同化与水分传输动态^[17],该过程通常用气孔导度(g_s)来量化表征^[18]。当面临严重干旱、极端温度或弱光环境时,植物通常通过关闭气孔以降低水分损失,但此时水分仍可通过角质层和未完全闭合或破损的气孔流失,该过程由最小叶表导度($g_{\min}$)来量化表征^[19-20]。因此,蕨类植物的木质部和气孔之间的供需关系研究对于理解其水分生理特征至关重要。

作为维管植物的早期演化分支, 蕨类植物形成了独特的水力系统适应性演化轨迹, 并在森林生态系统(尤其是林下层)中占据着关键的生态位^[21]。目前, 针对蕨类植物的研究主要集中在形态特征^[22-23]、水生理学^[24-25]和进化史^[26]等领域。值得注意的是, 近期研究揭示了蕨类植物水分运输与蒸腾结构间的结构协调性: 项伟^[27]证实羽片气孔性状与叶柄结构呈显著正相关; Huang 等^[22]则认为叶柄的管胞结构与气孔密度显著关联, 进一步支持了羽片与叶柄之间存在结构协调。然而, 这些结构协调背后的具体机制, 尤其是木质部水力特性与气孔调控的协调机制, 以及叶柄与羽片功能性状之间如何相互作用尚未深入探讨。

因此, 本研究以 5 种蕨类植物为研究对象, 通过测定其羽片的压力-容积曲线、羽片和叶柄的形态解剖结构特征等关键指标, 提出以下假设: (1) 蕨类植物的羽片和叶柄的水分供需关系存在协调机制; (2) 水力运输效率与安全性之间存在权衡关系, 将有助于深入理解蕨类植物的水力特征, 并为维管

植物的适应性演化提供新的研究视角。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本研究地点位于广西壮族自治区南宁市广西大学(108°17' E, 22°50' N), 属于亚热带季风气候, 年均温为 21.8 °C, 年均降水量为 1 290 mm。

1.2 实验材料

选取广西大学校园内的 5 种蕨类植物: 毛蕨(*Cyclosorus interruptus*)、双盖蕨(*Diplazium donianum*)、肾蕨(*Nephrolepis cordifolia*)、松叶蕨(*Psilotum nudum*)、蜈蚣凤尾蕨(*Pteris vittata*), 每物种选取 5 株叶片完整且健康的成熟植株, 并确保其携带完整羽片。采集后, 立即将植株置于盛水桶中, 迅速运回实验室进行水力学和解剖学测定。部分新鲜样品储存在 FAA 溶液(70%乙醇:甲醛:乙酸=90:5:5)中, 以供后续显微结构分析。本研究的实验测定于 2024 年 6 月完成, 各物种的主要解剖结构特征见表 1。

表 1 主要解剖结构特征

Tabel 1 Major anatomical features

部位 Part	缩写 Abbreviation	含义 Definition	单位 Unit
羽片 Pinna	S_s	气孔大小 Stomatal size	μm^2
	D_s	气孔密度 Stomatal density	num./mm ²
	VD	叶脉密度 Vein density	mm/mm ²
	$g_{s,\text{max}}$	最大理论气孔导度 Maximum theoretical stomatal conductance	mol/(m ² ·s)
	$g_{\text{min,area}}$	最小叶表导度(基于面积) Minimum diffusive conductance (normalized by area)	mmol/(m ² ·s)
	$g_{\text{min,mass}}$	最小叶表导度(基于质量) Minimum diffusive conductance (normalized by dry mass)	mmol/(g·s)
	K_{leaf}	羽片理论导水率 Theoretical hydraulic conductivity of pinna	mmol/(m ² ·s·MPa)
	SWC	饱和含水量 Saturated water content	g/g
	ψ_{tlp}	膨压丧失点的水势 Water potential at turgor loss point	MPa
	RWC _{tlp}	膨压丧失点的相对含水量 Relative water content at turgor loss point	%
	C	细胞弹性模量 Bulk elastic modulus	MPa
	C_T	绝对水容 Absolute capacitance	mol·kg/(s·MPa)
叶柄 Petiole	D_h	水力管胞直径 Hydraulically weighted tracheid diameter	μm
	K_{th}	叶柄理论导水率 Theoretical hydraulic conductivity of petiole	kg/(m·s·Mpa)
	A_{phl}	韧皮部面积 Phloem area	mm ²
	A_x	木质部面积 Xylem area	mm ²
	T_w	管胞壁厚度 Tracheid wall thickness	μm
	A_l	管胞腔面积 Tracheid lumen area	mm ²
	A_w	管胞间壁面积 Intertracheid wall area	mm ²
	A_p	叶柄横截面面积 Petiole cross section area	μm^2

1.3 方法

羽片压力-容积曲线 采用自然干燥法测定压力-容积曲线(pressure-volume curve, P-V 曲线)。

在傍晚选取 5 株长势良好的成熟植株, 剪取其健康、成熟且完整的羽片, 置于黑色塑料袋中避光, 进行过夜复水(确保复水后的叶片水势均大于-0.3 MPa)。

复水完成后,使用电子天平(精度 $\pm 0.0001\text{ g}$, model ML204T, Mettler Toledo)测量羽片的鲜重(FW),并立即用压力室水势仪(PMS Instruments, Albany, OR, USA)测定羽片水势。为减少测量误差,压力室内放置湿纸巾,以维持湿度,防止水势测量过程中样品水分蒸发。在自然干燥中,据叶片水势下降的变化,定期测量其鲜重与水势变化,直至水势下降趋于稳定(即无显著变化)。干燥过程结束后,使用扫描仪获取羽片面积,放入 $70\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的烘箱烘 72 h , 得其干重(DW)。通过测定的数据,可构建单个个体的 P-V 曲线,并依据标准方法分析水势与含水量之间的关系^[28-30]。本研究计算的羽片水力特性指标包括膨压丧失点时的水势(Ψ_{tp})、细胞弹性模量(ϵ)和绝对水容(C_T)。羽片饱和相对含水量(SWC)=(FW-DW)/FW $\times 100\%$ 。

羽片形态解剖结构特征测定 避开羽片边缘和中脉,切取约 1 cm^2 的薄片,使样品完全浸入装有离析液[30%的过氧化氢溶液(H_2O_2):100%的乙酸(CH_3COOH)=1:1]的离心管中。然后将离心管放到 $70\text{ }^{\circ}\text{C}$ 水浴锅中 $6\sim 10\text{ h}$,直至叶片颜色变透明且表皮与叶肉组织分离。镊子取出切片,蒸馏水冲洗多次,轻轻剥开表皮和带叶脉的叶肉组织,对上表皮、下表皮以及带叶脉的叶肉组织进行染色。染色时,先用 0.5%番红染液染色 5 min ,期间用蒸馏水洗去浮色,再用 1%的阿利新蓝染液染色 20 s 至 1 min ,随后用蒸馏水洗去浮色。最后将样品制成临时装片进行光学显微镜(DM2500, Leica, Germany)观察。为确定物种是否有两面气孔,选取 10 倍或 20 倍拍摄 5 个完整视野的上下表皮图像,本研究物种的上表皮均无气孔。所有图像使用 Image J 软件^[31]测量,叶脉密度(VD)由 5 倍叶脉图像长度总和除以视野面积获得;气孔大小(S_s)、表皮细胞大小(S_{ec})、保卫细胞长度(l_g)由 40 倍图像获得;气孔和表皮细胞数量由 20 倍气孔和表皮细胞图像获得,数量除以视野面积得到气孔密度(D_s)和表皮细胞密度(D_{ec})。

据 Salisbury 的方法^[32],通过气孔密度(D_s)和表皮细胞密度(D_{ec})计算气孔指数(SI), $\text{SI}=D_s/(D_s+D_{\text{ec}})$ 。

据 Franks 等^[33]的模拟方法,通过气孔大小(S_s)和气孔密度(D_s)估算最大理论气孔导度($g_{s,\text{max}}$),

$$g_{s,\text{max}} = (D_s \cdot a_{\text{max}} d_{\text{H}_2\text{O}} / m_v) / (d_p + \frac{\pi}{2} \sqrt{a_{\text{max}} / \pi}), \text{ 式中,}$$

$d_{\text{H}_2\text{O}}$ 为水在 $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ 空气中的扩散系数($2.49 \times 10^{-5}\text{ m}^2/\text{s}$), m_v 为标准化到 $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的空气摩尔体积($0.0224\text{ m}^3/\text{mol}$),

D_s 为气孔密度(num./mm²), a_{max} 为最大气孔大小, d_p 为气孔腔的深度。 a_{max} 可近似计算为 $\pi(l_p/2)^2$, 其中 l_p 为气孔长度,计算为 $l_g/2$, l_g 为保卫细胞长度;而 d_p 与保卫细胞宽度相等,计算为 $0.36l_g$ ^[18]。

在暗室环境下,采集测量压力-容积曲线的同一植株中上部健康成熟的羽片,用电子天平($\pm 0.0001\text{ g}$, model ML204T, Mettler Toledo)称其鲜重,立即用胶水封住切口,再称其重量。在有空调实验室内进行,调节温度和湿度,风扇吹动样品增加周围空气流速,使其两面都被风吹到。在样品旁放一个小型的温湿度计,每隔 10 min 称 1 次重量,记录鲜重、温度和相对湿度,计算平均温度(T)和平均相对湿度(RH)。在 10 次测量后,先用扫描仪获取样品表面积,再放入 $70\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘箱烘 72 h , 可得样品的干重。

根据 Buck 方程^[34],通过平均温度(T)和平均相对湿度(RH)计算饱和水汽压差(VPD), $\text{VPD} =$

$$\left(1 - \frac{\text{RH}}{100}\right) \left(0.61121 \times e^{\frac{17.502T}{240.97+T}}\right)。$$

最小叶表导度(g_{min})根据 Bourbia 等^[35]的方法计算, $g_{\text{min}} = \text{WL} \cdot P_{\text{atm}} / \text{VPD}$, 式中, WL 为失水率[mmol/(m²·s)],即鲜重(g)与时间(s)的斜率,再以每个表面积(m²)或干重(g)为标准进行归一化。 P_{atm} 为大气压(101.3 kPa)。

采集测量压力-容积曲线的同一植株中上部成熟健康的羽片,使用双面不锈钢刀片进行徒手横切羽片,将切片在漂白水漂白 10 min ,漂至透明色。接着用蒸馏水清洗 3 次,去除残留漂白水。染色步骤如下:用 0.5%番红染液染色 5 min ,期间用蒸馏水冲洗去浮色,再用 1%的阿利新蓝染液染色 20 s 至 1 min ,再次去浮色,最后制成临时装片。置于光学显微镜(DM2500, Leica, Germany)下观察并拍摄 20 倍和 40 倍图像,分别用 ImageJ 软件测量近轴角质层厚度(A_{dc})、远轴角质层厚度(A_{bc})、叶脉间的最大水平距离(d_x)和叶脉到气孔的距离(d_y)。据 Brodribb 等^[36]的经验模型,计算羽片理论导水率(K_{leaf}), $K_{\text{leaf}} = 12674 \cdot l_{\text{H}_2\text{O}} \cdot \tau / (d_{\text{mx}}^2 + d_{\text{y}}^2)^{1/2}$, 式中, $l_{\text{H}_2\text{O}}$ 为叶脉到气孔的水力距离, τ 为流经叶片内部的路径曲率(或曲折度),取 $\pi/2$; d_{mx} 为距离周围叶脉最远的点,取 $d_{\text{mx}} = 0.56 \times d_x$; d_x 为叶脉间的最大水平距离; d_y 为叶脉到气孔的距离。

叶柄形态解剖结构特征测定 采集测量压力-容积曲线的同一植株的中下部叶柄,使用滑动切

片机(RM225, Leica Inc., Germany)制作 40~55 μm 的横切面切片, 并按羽片横切相同染色方法进行染色。

在光学显微镜(DM2500, Leica, Germany)下拍摄 5 倍和 10 倍图像, 并拼接叶柄横切面全貌图像(图 1:A)。

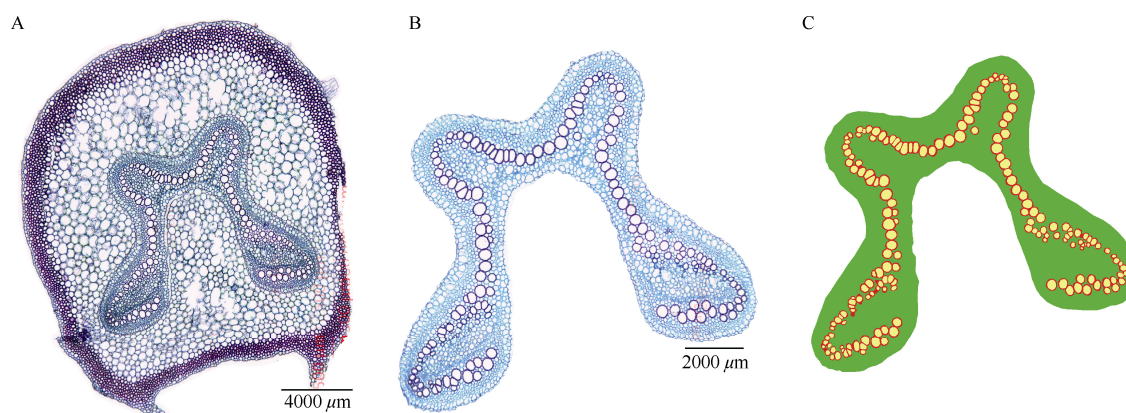


图 1 双盖蕨叶柄的光学解剖结构。A: 叶柄; B: 维管束; C: 韧皮部(绿色)、管胞管腔(黄色)和管胞细胞间壁(红色)。

Fig. 1 Optical anatomical structure of petiole of *Diplazium donianum*. A: Petiole; B: Vascular bundles; C: Phloem (green), tracheid lumen (yellow), and tracheid intercellular wall (red).

使用 ImageJ 软件测量了叶柄横截面木质部结构(图 1: C)。管胞间壁厚度(T_w)、管胞长/短直径、管胞腔面积(A_l)、管胞壁面积(A_w)、韧皮部面积(A_{phl})、管胞数量(N)和管胞木质部面积(A_x), 叶柄横切面面积(A_p)。管胞直径(D)是通过测量管胞长/短直径, 并依据等效椭圆形公式进行计算而获得的。管胞密度(T_d)为单个横切面上的管胞数量。水力管胞直径(D_h)= $(\Sigma D^4/N)^{0.25}$, 式中, D 为椭圆公式计算的管胞直径, N 为管胞数量。

根据 Hagen-Poiseuille 定律^[37]计算叶柄理论导水率(K_{th}), $K_{th}=(\pi\rho/128\eta)\times T_d\times D_h^4$, 式中, T_d 为管胞密度(num./mm^2), ρ 为水密度(20 $^{\circ}\text{C}$ 时为 998.2 kg/m^3), η 为水粘度(20 $^{\circ}\text{C}$ 时为 $1.002\times 10^{-9} \text{ MPa}\cdot\text{s}$)。

1.4 数据的统计分析

所有数据用单因素方差分析(One-Way ANOVA)检验不同蕨类植物间的差异, 采用皮尔逊相关性分析评估性状间的相关性, 所有统计分析均在 R 软件中完成。统计检验的显著水平设定为 $P<0.05$ 。文中所有数据均表示为平均值 $\pm$ 标准误。

2 结果和分析

2.1 叶柄供水性状与解剖结构特征的关系

5 种蕨类植物叶柄管胞理论导水率(K_{th})、气孔密度(D_s)和气孔大小(S_s)见图 2。 K_{th} 表现为蜈蚣凤尾蕨>双盖蕨>毛蕨>肾蕨>松叶蕨, 为 $0.041\sim 1.715 \text{ Kg}/(\text{m}\cdot\text{s}\cdot\text{MPa})$;

D_s 为双盖蕨>毛蕨>蜈蚣凤尾蕨>肾蕨>松叶蕨, 为 $20.695\sim 171.76 \text{ num./mm}^2$; S_s 为松叶蕨>肾蕨>蜈蚣凤尾蕨>双盖蕨>毛蕨, 为 $397.656\sim 4\,552.134 \mu\text{m}^2$ 。相关性分析表明, K_{th} 与 D_s 呈显著正相关($r=0.944$, $P<0.05$); K_{th} 与 S_s 呈显著负相关($r=-0.882$, $P<0.05$)。结果表明在蕨类植物中, 叶柄的导水能力与气孔密度密切相关, 且气孔越大, 其导水率可能相对较低。

2.2 羽片耗水性状与解剖结构特征的关系

5 种蕨类植物的最大气孔导度($g_{s,max}$)、叶柄木质部面积(A_x)和叶柄韧皮部面积(A_{phl})以及 4 种蕨类植物基于面积的最小叶表导度($g_{min,area}$)见图 3。 $g_{min,area}$ 为双盖蕨>毛蕨>蜈蚣凤尾蕨>肾蕨, 为 $34.247\sim 45.328 \text{ mmol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$; $g_{s,max}$ 为蜈蚣凤尾蕨>双盖蕨>毛蕨>松叶蕨>肾蕨, 为 $0.550\sim 1.682 \text{ mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$; A_x 为双盖蕨>蜈蚣凤尾蕨>毛蕨>肾蕨>松叶蕨, 为 $0.031\sim 0.465 \text{ mm}^2$; A_{phl} 为双盖蕨>蜈蚣凤尾蕨>毛蕨>肾蕨>松叶蕨, 为 $0.037\sim 1.440 \text{ mm}^2$ 。相关性分析表明, $g_{min,area}$ 与 A_x 、 A_{phl} 均无显著相关性; $g_{s,max}$ 与 A_x 呈显著正相关($r=0.928$, $P<0.05$), 但 $g_{s,max}$ 与 A_{phl} 无相关性。结果表明蕨类植物的最大气孔导度与木质部面积紧密相关, 而韧皮部面积对其影响不显著。

2.3 供水功能与耗水功能的关系

4 种蕨类植物基于质量的最小叶表导度($g_{min,mass}$)以及 5 种蕨类植物的羽片绝对水容(C_T)和饱和含水量(SWC)见图 4。 $g_{min,mass}$ 为双盖蕨>毛蕨>蜈蚣凤尾蕨>肾蕨, 为 $0.644\sim 1.249 \text{ mmol}/(\text{g}\cdot\text{s})$; C_T 为双盖

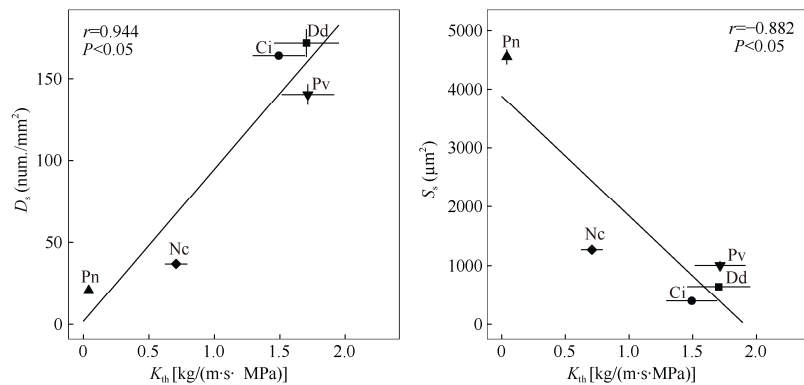


图 2 5 种蕨类植物的叶柄理论导水率(K_{th})与气孔密度(D_s)和气孔大小(S_s)的 Pearson 相关性。Ci: 毛蕨; Dd: 双盖蕨; Nc: 肾蕨; Pn: 松叶蕨; Pv: 蜈蚣凤尾蕨。下同

Fig. 2 Pearson correlations between theoretical hydraulic conductivity of petiole (K_{th}), stomatal density (D_s), and stomatal size (S_s) in five fern species.

Ci: *Cyclosorus interruptus*; Dd: *Diplazium donianum*; Nc: *Nephrolepis cordifolia*; Pn: *Psilotum nudum*; Pv: *Pteris vittata*. The same below

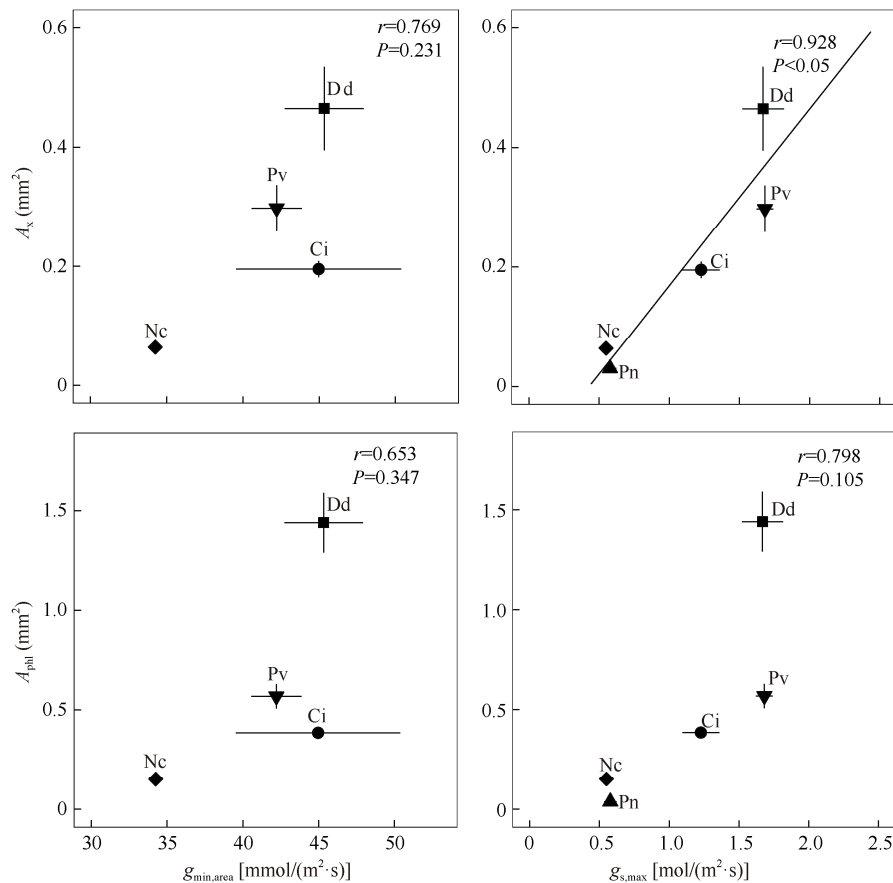


图 3 5 种蕨类植物基于面积的最小叶表导度($g_{min,area}$)和最大理论气孔导度($g_{s,max}$)与木质部面积(A_x)和韧皮部面积(A_{phl})的 Pearson 相关性。由于松叶蕨没有真正的羽片, g_{min} 中只有 4 种的数据。下同。

Fig. 3 Pearson correlations of minimum diffusive conductance normalized by area ($g_{min,area}$) with maximum theoretical stomatal conductance ($g_{s,max}$), xylem area (A_x) and phloem area (A_{phl}) in five fern species. Since *Psilotum nudum* lacks true pinnae, there are only four species data in g_{min} . The same below.

蕨>毛蕨>蜈蚣凤尾蕨>松叶蕨>肾蕨, 为 6.744~27.158 mol·kg/(s·MPa); SWC 为双盖蕨>松叶蕨>毛蕨>肾蕨>蜈蚣凤尾蕨, 为 2.619~5.720 g/g。相关性

分析表明, $g_{min,mass}$ 与 SWC 间存在显著正相关性($r=0.966$, $P<0.05$), $g_{min,mass}$ 与 C_T 、 K_{th} 均无显著相关性, $g_{s,max}$ 与 K_{th} 间存在显著正相关性($r=0.921$, $P<0.05$),

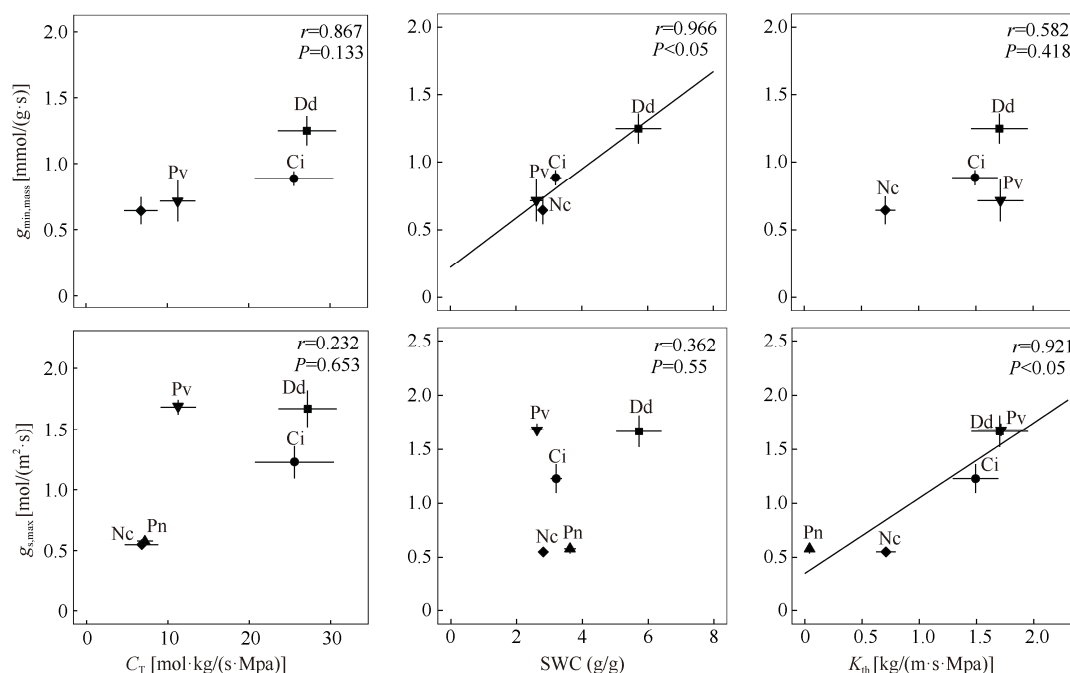


图 4 5 种蕨类植物的绝对水容(C_T)、饱和含水量(SWC)、叶柄理论导水率(K_{th})、基于质量的最小叶表导度($g_{min, mass}$)、最大理论气孔导度($g_{s, max}$)间的 Pearson 相关性

Fig. 4 Pearson correlations among absolute capacitance (C_T), saturated water content (SWC), theoretical hydraulic conductivity of petiole (K_{th}), minimum diffusive conductance normalized by t dry mass ($g_{min, mass}$), maximum theoretical stomatal conductance ($g_{s, max}$) across five fern species

$g_{s, max}$ 与 SWC 、 C_T 均无显著相关性。这表明供水能力对羽片的耗水能力有一定影响, 但羽片的水容特性与最大气孔导度关系不显著。

2.4 水力运输效率与安全性的关系

4 种蕨类植物的羽片理论导水率(K_{leaf})及膨压丧失点的水势(Ψ_{tlp})见图 5。 K_{leaf} 为蜈蚣凤尾蕨>肾蕨>毛蕨>双盖蕨, 为 1.652~9.642 mmol/(m²·s·MPa); Ψ_{tlp} 为蜈蚣凤尾蕨>肾蕨>毛蕨>双盖蕨, 为 -1.810~-1.214 MPa。相关性分析表明, K_{leaf} 与 Ψ_{tlp} 间存在极显著正相关($r=0.999$, $P=0.01$)。结果表明蕨类植物羽片的水力运输效率与安全性呈协调关系, 即水力输导能力越强, 羽片对水分亏缺的耐受能力越高。

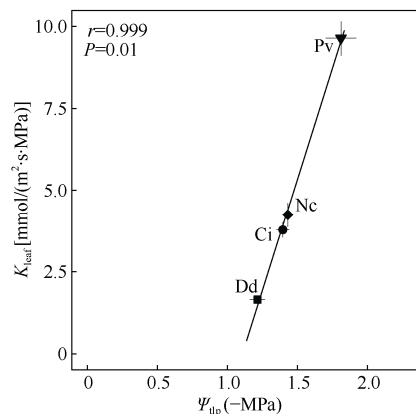


图 5 4 种蕨类植物的膨压丧失点的水势(Ψ_{tlp})与羽片理论导水率(K_{leaf})的 Pearson 相关性

Fig. 5 Pearson correlation between water potential at turgor loss point (Ψ_{tlp}) and theoretical hydraulic conductivity of pinnae (K_{leaf}) in four fern species

3 讨论和结论

3.1 蕨类植物叶柄与羽片的供耗水性状存在协调关系

植物维持正常生理功能依赖于气孔开放, 这一过程在吸收 CO_2 进行光合作用的同时, 也伴随着不可避免的水分蒸腾散失。研究表明, 在大多数被子植物和部分蕨类植物中, 气孔密度(D_s)与叶脉密度(VD)之间存在着协调关系^[38-40]。这种协调性源于植

物的“被动稀释”假说, 叶片表皮细胞的大小和密度的扩张会同步稀释叶脉和气孔, 从而维持叶脉密度与气孔密度的恒定比例, 从而优化蒸腾水分散失与叶脉水分供应功能之间的平衡^[41]。然而, 本研究 5 种蕨类植物羽片的 D_s 与 VD 间无显著相关性(附录 1), 这与 Huang 等^[22]报道的一致, 表明其羽片的蒸腾散失与叶脉水分供应之间缺乏协调关系。造成此

现象的原因可能有两方面：首先，蕨类植物普遍具有较大的基因组，这可能限制了表皮细胞的扩张能力，从而削弱了气孔密度增加时的被动稀释机制^[42]；其次，蕨类植物羽片的边缘发育导致分叉的维管系统缺乏被子植物复杂多层次网络结构^[43]。这种简化的维管系统可能导致气孔空间分布紊乱，进而削弱了叶脉水力输送效率与气孔蒸腾需求之间的功能关联。有研究表明茎的水力特性与叶片光合作用密切相关^[44-45]。本研究进一步支持了这一观点，发现最大理论气孔导度($g_{s,max}$)与叶柄理论导水率(K_{th})和叶柄木质部结构性状(叶柄横截面面积 A_p 、管胞腔面积 A_l 、管胞间壁面积 A_w 、木质部面积 A_x)均呈显著正相关。这些结果表明，蕨类植物中存在一个水力-气孔正向耦合机制：高效的水分运输(通过高 K_{th} 和优化的木质部结构实现)为气孔开放提供支持，从而促进光合作用；反过来，气孔开放导致的蒸腾拉力驱动木质部水分输送。这种耦合机制确保了水分高效输送至羽片，维持了光合碳同化的稳定。该策略与被子植物水力和光合的协调模型一致^[46]，表明即使维管系统相对简单，蕨类也演化出了协调水分与气体交换的机制，以优化光合和水分利用效率。

即使在气孔关闭状态下(如干旱条件下)，植物叶片仍会以最小叶表导度(g_{min})的速率持续失水。在被子植物中，较高的 g_{min} 值通常与较高密度和小的气孔相关联^[47]。本研究表明 D_s 与基于面积的最小叶表导度($g_{min,area}$)呈显著正相关。这一现象可能源于 D_s 的增加会导致单个保卫细胞及其孔隙尺寸减小，但相对孔径长度增大，导致通过气孔孔隙的水分渗漏增加。然而，在本研究中气孔大小(S_s)和 g_{min} 未表现出显著相关性，这可能是由于所研究的物种数量较少以及气孔形态在种间存在较大差异所致。本研究结果表明，近轴角质层厚度与远轴角质层厚度均与 g_{min} 无显著相关性，这与前人^[47-48]研究结果一致。其机制可能在于角质层对水分渗透的阻力主要受蜡质层的完整性和化学成分调控，而非角质层厚度本身^[48-49]。但有研究表明在高温环境适应的物种中，角质层厚度与 g_{min} 的相关性可能增强^[50]。因此，未来研究有必要着重探究环境差异(特别是温度)对角质层特性(如蜡质成分与结构)调控 g_{min} 的机制。值得注意的是，本研究观察到基于质量的最小叶表导度与饱和含水量呈显著正相关，这一关联表明在水分胁迫下，羽片能够通过维持较高的叶水含

量来保持细胞膨压，从而有效缓解水分亏缺带来的生理胁迫，此水分保持策略与前人^[51]的研究结论相似。此外，本研究的 5 种蕨类植物的 g_{min} 值显著高于被子植物^[51]和针叶植物^[20]的报道值，这可能是由于这些蕨类植物采用了类似于百生蕨(*Pleopeltis polypodioides*)的策略^[52]，即在遭遇轻度干旱时适度维持较高的 g_{min} 以促进水分散失，该策略有助于避免叶片过量积水，从而维持其正常生理活动。

本研究结果表明 5 种蕨类植物羽片的耗水性状($g_{s,max}$ 、 g_{min} 和 D_s)与叶柄供水性状(K_{th} 及木质部结构性状)呈显著正相关，表明其叶柄供水能力与羽片耗水需求之间存在协调关系，证实了本研究的初始假设。然而，进一步分析，蒸腾作用与叶脉输水能力之间却未表现显著的协调关系。综上，本研究揭示了蕨类植物水分调控中一个关键环节——叶柄供水与羽片耗水的协调，为理解其水分利用策略提供了新证据，并为深入探究植物水分利用机制奠定了基础。

3.2 蕨类植物羽片水力运输效率与安全性存在协调关系

本研究结果表明蕨类植物羽片的水力运输效率(羽片理论导水率 K_{leaf})与安全性(膨压丧失点的水势 Ψ_{tip})呈显著正相关，即存在协调关系，这与 Yao 等^[53]的研究结果一致。此结果表明 Ψ_{tip} 越负导致叶片水势越低，从而增强土壤-植物水势梯度，使蕨类植物更有效地吸收水分，并通过叶柄输送到羽片，最终实现水力运输效率，也增强了水力系统的安全性。这种机制有助于蕨类植物应对季节性干旱或者短暂干旱期间维持水分平衡；一方面，提高水力安全阈值以抵御水力胁迫能力，另一方面较高的水力运输能力则确保在水分供应充足时高效输送水分^[7]。

在羽片水力运输方面，研究发现蕨类植物的叶柄木质部理论导水率与羽片气孔密度呈正相关，而与气孔大小和保卫细胞长度呈显著负相关。这表明这些蕨类植物主要采用“低密度和大气孔”策略^[54]，通过降低蒸腾速率并维持相对较低的导水率，有效平衡水分供应与蒸腾需求。这种结构特征是对林下弱光高湿生境的适应性调节，体现了环境选择对物种水力性状的塑造作用。在热带季节性干旱森林的蕨类植物表现出保守的水力策略，在胁迫初期优先关闭气孔以保护木质部导水系统^[55]。此策略虽能有效规避水力衰竭风险，却以牺牲碳同化收益为代价。这种保守策略与其偏好阴凉潮湿生境的生态分布特征高度一致。此外，这些

蕨类植物拥有较高饱和含水量及水容, 强化水分储备和干旱缓冲能力, 通过提升水力安全性来增强应对水力胁迫的能力, 并依靠高效的水力运输系统确保在水分充足时实现水分输送的最优化。这种策略有助于该类群同温带蕨类、热带蕨类在季节性干旱或突发短暂干旱早期维持水分平衡^[7]。

在羽片水力安全方面, 研究观察到膨压丧失点的相对含水量(RWC_{tlp})与细胞弹性模量(E)呈显著正相关, 表明较高的E能更有效地限制细胞收缩, 减少低水势下的水分丧失, 从而维持较高的RWC_{tlp}, 提高水力安全性^[56]。在本研究中, 蕨类植物更负的细胞渗透势直接关联更低的膨压丧失点, 这归因于溶质积累驱动的渗透调节, 该机制是其核心抗旱机制, 与多数陆生蕨类的生理耐受策略相符合^[57]。截然不同, 附生蕨类仅依赖结构节水策略, 即通过缩短叶柄、增厚叶片及减少气孔等形态改良直接延缓脱水, 而非渗透调节或细胞弹性调整, 实现节水优先的抗旱策略^[25]。有研究表明, 为应对干旱胁迫, 生长于阴湿林下的温带和热带蕨类植物演化出一种分级水力调节机制: 在干旱条件下, 羽片(相较于根与根状茎)优先发生栓塞并脱落, 以减少水分蒸腾损失; 同时, 叶柄维持水力连续性, 待干旱解除后, 植物则通过这套完整的叶柄-根茎系统实现高效水分补给, 并促进新羽片的再生^[58]。

综上, 本研究的5种蕨类植物的叶柄与羽片在水分供给与消耗存在协调关系, 同时, 羽片水力运输效率与安全性之间存在显著的协调作用, 即蕨类植物在保证高效水分运输的同时, 也增强了水力安全性。研究结果揭示了蕨类植物通过结构优化实现水分运输与蒸腾需求的动态平衡, 并实现羽片水力效率与安全性的共同提升, 以适应多变的生境条件。阐明了蕨类植物水分供需调节机制具有重要意义, 且更深入地研究蕨类植物水力特性能够为维管植物原始类群的适应性演化提供新的理论依据。此外, 本研究强调了羽片水力特性在蕨类植物整体水力策略中的重要作用。蕨类植物的生境多样, 其适应环境的过程涉及复杂的水力调节机制, 仅从单一器官层面研究水分调控可能难以全面揭示其水力适应策略。因此, 未来研究应进一步结合不同环境条件下蕨类植物的地上与地下器官, 尤其是根系水力调节及其解剖结构基础, 与叶柄和羽片的水力特性相结合, 从全株水平探讨蕨类植物的水力调节机制, 以深入理解其不同生态环境中的适应策略。

同时, 得益于蕨类植物庞大的类群规模, 未来研究可通过纳入更多关键类群的物种, 构建更为详尽的演化序列。这将为系统阐明蕨类植物内部水分运输系统的协调性演化机制提供更坚实的基础和更完整的图景。

参考文献

- [1] RATHINASABAPATHI B. Ferns represent an untapped biodiversity for improving crops for environmental stress tolerance [J]. *New Phytol*, 2006, 172(3): 385–390. doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01889.x.
- [2] SCHNEIDER H, SCHUETTPELZ E, PRYER K M, et al. Ferns diversified in the shadow of angiosperms [J]. *Nature*, 2004, 428(6982): 553–557. doi: 10.1038/nature02361.
- [3] WATKINS JR J E, CARDELÚS C L. Ferns in an angiosperm world: Cretaceous radiation into the epiphytic niche and diversification on the forest floor [J]. *Int J Plant Sci*, 2012, 173(6): 695–710. doi: 10.1086/665974.
- [4] CARLQUIST S, SCHNEIDER E L. Vessels in ferns: Structural, ecological, and evolutionary significance [J]. *Am J Bot*, 2001, 88(1): 1–13. doi: 10.2307/2657121.
- [5] PITTERMANN J, BRODERSEN C, WATKINS JR J E. The physiological resilience of fern sporophytes and gametophytes: Advances in water relations offer new insights into an old lineage [J]. *Front Plant Sci*, 2013, 4: 285. doi: 10.3389/fpls.2013.00285.
- [6] SPERRY J S, HACKE U G, PITTERMANN J. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels [J]. *Am J Bot*, 2006, 93(10): 1490–1500. doi: 10.3732/ajb.93.10.1490.
- [7] PITTERMANN J, LIMM E, RICO C, et al. Structure-function constraints of tracheid-based xylem: A comparison of conifers and ferns [J]. *New Phytol*, 2011, 192(2): 449–461. doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03817.x.
- [8] PITTERMANN J, WATKINS JR J E, CARY K L, et al. The structure and function of xylem in seed-free vascular plants: An evolutionary perspective [M]// HACKE U. *Functional and Ecological Xylem Anatomy*. Cham: Springer, 2015: 1–37. doi: 10.1007/978-3-319-15783-2_1.
- [9] BRODERSEN C R, RICO C, GUENNI O, et al. Embolism spread in the primary xylem of *Polystichum munitum*: Implications for water transport during seasonal drought [J]. *Plant Cell Environ*, 2016, 39(2): 338–346. doi: 10.1111/pce.12618.
- [10] MA B L, LIAO S H, LV Q Z, et al. Seasonal plasticity of stem embolism resistance and its potential driving factors in six temperate woody species [J]. *Physiol Plant*, 2024, 176(4): e14421. doi: 10.1111/pp1.14421.
- [11] JIANG G F, QIN B T, PANG Y K, et al. Limited effects of xylem anatomy on embolism resistance in cycad leaves [J]. *New Phytol*, 2024,

- 243(4): 1329–1346. doi: 10.1111/nph.19914.
- [12] ZWIENIECKI M A, BOYCE C K. Evolution of a unique anatomical precision in angiosperm leaf venation lifts constraints on vascular plant ecology [J]. *P Roy Soc B Biol Sci*, 2014, 281(1779): 20132829. doi: 10.1098/rspb.2013.2829.
- [13] MCADAM S A M, BRODRIBB T J. Fern and lycophyte guard cells do not respond to endogenous abscisic acid [J]. *Plant Cell*, 2012, 24(4): 1510–1521. doi: 10.1105/tpc.112.096404.
- [14] CAI S G, CHEN G, WANG Y Y, et al. Evolutionary conservation of ABA signaling for stomatal closure [J]. *Plant Physiol*, 2017, 174(2): 732–747. doi: 10.1104/pp.16.01848.
- [15] HÖRAK H, KOLLIST H, MERILO E. Fern stomatal responses to ABA and CO₂ depend on species and growth conditions [J]. *Plant Physiol*, 2017, 174(2): 672–679. doi: 10.1104/pp.17.00120.
- [16] XIONG H, MA C E, LI L, et al. Stomatal characteristics of ferns and angiosperms and their responses to changing light intensity at different habitats [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2014, 38(8): 868–877. [熊慧, 马承恩, 李乐, 等. 不同生境条件下蕨类和被子植物的气孔形态特征及其对光强变化的响应 [J]. *植物生态学报*, 2014, 38(8): 868–877. doi: 10.3724/SP.J.1258.2014.00081.]
- [17] BRODRIBB T J, MCADAM S A, MURPHY M R C. Xylem and stomata, coordinated through time and space [J]. *Plant Cell Environ*, 2017, 40(6): 872–880. doi: 10.1111/pce.12817.
- [18] DE BOER H J, PRICE C A, WAGNER-CREMER F, et al. Optimal allocation of leaf epidermal area for gas exchange [J]. *New Phytol*, 2016, 210(4): 1219–1228. doi: 10.1111/nph.13929.
- [19] 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.
- [20] 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.
- [21] PAGE C N. Ecological strategies in fern evolution: A neopteridological overview [J]. *Rev Palaeobot Palyno*, 2002, 119(1/2): 1–33. doi: 10.1016/S0034-6667(01)00127-0.
- [22] HUANG D L, XIANG W, LIU H, et al. Coordination of pinna, petiole, and root anatomical traits in 24 tropical-subtropical fern species [J]. *Physiol Plantarum*, 2024, 176(2): e14253. doi: 10.1111/pp.14253.
- [23] WANI S A, ZARGAR S A, DAR F A, et al. Elevational patterns and drivers of taxonomic and phylogenetic diversity of pteridophytes: A case study from the Himalaya [J]. *Flora*, 2025, 323: 152654. doi: 10.1016/j.flora.2024.152654.
- [24] HANBA Y T, NISHIDA K, TSUTSUI Y, et al. Leaf optical properties and photosynthesis of fern species with a wide range of divergence time in relation to mesophyll anatomy [J]. *Ann Bot*, 2023, 131(3): 437–450. doi: 10.1093/aob/mcad025.
- [25] CAMPANY C E, PITTERMANN J, BAER A, et al. Leaf water relations in epiphytic ferns are driven by drought avoidance rather than tolerance mechanisms [J]. *Plant Cell Environ*, 2021, 44(6): 1741–1755. doi: 10.1111/pce.14042.
- [26] CLARK J, HIDALGO O, PELLICER J, et al. Genome evolution of ferns: Evidence for relative stasis of genome size across the fern phylogeny [J]. *New Phytol*, 2016, 210(3): 1072–1082. doi: 10.1111/nph.13833.
- [27] XIANG W. Anatomical traits of 26 tropical-subtropical fern species [D]. Nanning: Guangxi University, 2022. [项伟. 热带亚热带 26 种蕨类植物解剖特征研究 [D]. 南宁: 广西大学, 2022. doi: 10.27034/d.cnki.ggxu.2022.000235.]
- [28] BRODRIBB T J, COCHARD H. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers [J]. *Plant Physiol*, 2009, 149(1): 575–584. doi: 10.1104/pp.108.129783.
- [29] RODDY A B, JIANG G F, CAO K F, et al. Hydraulic traits are more diverse in flowers than in leaves [J]. *New Phytol*, 2019, 223(1): 193–203. doi: 10.1111/nph.15749.
- [30] JIANG G F, LI S Y, LI Y C, et al. Coordination of hydraulic thresholds across roots, stems, and leaves of two co-occurring mangrove species [J]. *Plant Physiol*, 2022, 189(4): 2159–2174. doi: 10.1093/plphys/kiac240.
- [31] RUEDEN C T, SCHINDELIN J, HINER M C, et al. ImageJ2: ImageJ for the next generation of scientific image data [J]. *BMC Bioinform*, 2017, 18(1): 529. doi: 10.1186/s12859-017-1934-z.
- [32] SALISBURY E J. I. On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with special reference to the woodland flora [J]. *Philos Trans Roy Soc B Biol Sci*, 1928, 216(431–439): 1–65. doi: 10.2307/92126.
- [33] FRANKS P J, BEERLING D J. Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size and density over geologic time [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106(25): 10343–10347. doi: 10.1073/pnas.0904209106.
- [34] BUCK A L. New equations for computing vapor pressure and enhancement factor [J]. *J Appl Meteor Climatol*, 1981, 20(12): 1527–1532. doi: 10.1175/1520-0450(1981)020<1527:necvvp>2.0.co.
- [35] BOURBIA I, CARINS-MURPHY M R, GRACIE A, et al. Xylem cavitation isolates leaky flowers during water stress in pyrethrum [J]. *New Phytol*, 2020, 227(1): 146–155. doi: 10.1111/nph.16516.
- [36] BRODRIBB T J, FEILD T S. Leaf hydraulic evolution led a surge in leaf photosynthetic capacity during early angiosperm diversification [J]. *Ecol*

- Lett, 2010, 13(2): 175–183. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01410.x.
- [37] TYREE M T, ZIMMERMANN M H. Xylem Structure and the Ascent of Sap [M]. 2nd ed. Berlin: Springer, 2013.
- [38] SCHNEIDER J V, HABERSETZER J, RABENSTEIN R, et al. Water supply and demand remain coordinated during breakdown of the global scaling relationship between leaf size and major vein density [J]. New Phytol, 2017, 214(1): 473–486. doi: 10.1111/nph.14382.
- [39] ZHANG F P, MURPHY M R C, CARDOSO A A, et al. Similar geometric rules govern the distribution of veins and stomata in petals, sepals and leaves [J]. New Phytol, 2018, 219(4): 1224–1234. doi: 10.1111/nph.15210.
- [40] ZHANG S B, SUN M, CAO K F, et al. Leaf photosynthetic rate of tropical ferns is evolutionarily linked to water transport capacity [J]. PLoS One, 2014, 9(1): e84682. doi: 10.1371/journal.pone.0084682.
- [41] MURPHY M R C, JORDAN G J, BRODRIBB T J. Ferns are less dependent on passive dilution by cell expansion to coordinate leaf vein and stomatal spacing than angiosperms [J]. PLoS One, 2017, 12(9): e0185648. doi: 10.1371/journal.pone.0185648.
- [42] BRODRIBB T J, JORDAN G J, CARPENTER R J. Unified changes in cell size permit coordinated leaf evolution [J]. New Phytol, 2013, 199(2): 559–570. doi: 10.1111/nph.12300.
- [43] ROTH-NEBELSICK A, UHL D, MOSBRUGGER V, et al. Evolution and function of leaf venation architecture: A review [J]. Ann Bot, 2001, 87(5): 553–566. doi: 10.1006/anbo.2001.1391.
- [44] SANTIAGO L S, GOLDSTEIN G, MEINZER F C, et al. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees [J]. Oecologia, 2004, 140(4): 543–550. doi: 10.1007/s00442-004-1624-1.
- [45] ZHU S D, CHEN Y J, CAO K F, et al. Interspecific variation in branch and leaf traits among three *Syzygium* tree species from different successional tropical forests [J]. Funct Plant Biol, 2015, 42(4): 423–432. doi: 10.1071/FP14201.
- [46] HAO G Y, GOLDSTEIN G, SACK L, et al. Ecology of hemiepiphytism in fig species is based on evolutionary correlation of hydraulics and carbon economy [J]. Ecology, 2011, 92(11): 2117–2130. doi: 10.1890/11-0269.1.
- [47] 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.
- [48] GRÜNHOFER P, HERZIG L, SENT S, et al. Increased cuticular wax deposition does not change residual foliar transpiration [J]. Plant Cell Environ, 2022, 45(4): 1157–1171. doi: 10.1111/pce.14274.
- [49] JETTER R, RIEDERER M. Localization of the transpiration barrier in the epi- and intracuticular waxes of eight plant species: Water transport resistances are associated with fatty acyl rather than alicyclic components [J]. Plant Physiol, 2015, 170(2): 921–934. doi: 10.1104/pp.15.01699.
- [50] 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.
- [51] AN Y D, RODDY A B, ZHANG T H, et al. Hydraulic differences between flowers and leaves are driven primarily by pressure-volume traits and water loss [J]. Front Plant Sci, 2023, 14: 1130724. doi: 10.3389/fpls.2023.1130724.
- [52] MOORE A F P, ANTOINE J, BEDOYA L I, et al. Drought decreases water storage capacity of two arboreal epiphytes with differing ecohydrological traits [J]. Sci Total Environ, 2023, 894: 164791. doi: 10.1016/j.scitotenv.2023.164791.
- [53] YAO G Q, NIE Z F, TURNER N C, et al. Combined high leaf hydraulic safety and efficiency provides drought tolerance in *Caragana* species adapted to low mean annual precipitation [J]. New Phytol, 2021, 229(1): 230–244. doi: 10.1111/nph.16845.
- [54] HOMMEL R, SIEGWOLF R, SAURER M, et al. Drought response of mesophyll conductance in forest understory species—impacts on water-use efficiency and interactions with leaf water movement [J]. Plantarum, 2014, 152(1): 98–114. doi: 10.1111/ppl.12160.
- [55] BRODRIBB T J, HOLBROOK N M. Stomatal protection against hydraulic failure: A comparison of coexisting ferns and angiosperms [J]. New Phytol, 2004, 162(3): 663–670. doi: 10.1111/j.1469-8137.2004.01060.x.
- [56] JIN Y, WANG C K, ZHOU Z H, et al. Leaf hydraulic traits of larch and ash trees in response to long-term nitrogen addition in northeastern China [J]. J Plant Ecol, 2021, 14(6): 1105–1114. doi: 10.1093/jpe/rtab054.
- [57] MARTIN C E, LIN T C, LIN K C, et al. Causes and consequences of high osmotic potentials in epiphytic higher plants [J]. J Plant Physiol, 2004, 161(10): 1119–1124. doi: 10.1016/j.jplph.2004.01.008.
- [58] SUISSA J S, FRIEDMAN W E. From cells to stems: The effects of primary vascular construction on drought-induced embolism in fern rhizomes [J]. New Phytol, 2021, 232(6): 2238–2253. doi: 10.1111/nph.17629.

附录1 蕨类植物水力性状的 Pearson 相关性分析

http://jtsb.ijournals.cn/ajax/common/download_attache_file.aspx?seq_id=20250723125505002&file_no