



基于叶性状的蕨类植物生理生态策略分析

王阳艳, 曾文豪, 项伟, 吴潇, 朱师丹

引用本文:

王阳艳, 曾文豪, 项伟, 等. 基于叶性状的蕨类植物生理生态策略分析[J]. 热带亚热带植物学报, 2025, 33(5): 513–522.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4937>

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>

元江干热河谷主要环境因子(气温和降水)变化规律及蕨类植物的分布响应

Variation of Major Environmental Factors (Temperature and Precipitation) in Yuanjiang Dry-hot Valley and the Response of Pteridophytes

热带亚热带植物学报. 2020, 28(6): 537–546 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4198>

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>

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>

广州市植物多样性现状调查与分析

Investigation and Analysis of Plant Diversity in Guangzhou

热带亚热带植物学报. 2021, 29(3): 229–243 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4241>

向下翻页，浏览PDF全文

基于叶性状的蕨类植物生理生态策略分析

王阳艳¹, 曾文豪¹, 项伟², 吴潇³, 朱师丹^{1*}

(1. 广西大学林学院, 广西森林生态与保育重点实验室, 南宁 530004; 2. 山东省生态环境规划研究院, 陆海统筹生态治理与系统调控重点实验室, 济南 250101; 3. 广西大明山国家级自然保护区管理局, 南宁 530115)

摘要: 为阐明蕨类植物对环境变化的适应性, 该研究选择热带、亚热带 30 种典型地生蕨类植物, 测定叶(羽片)形态结构、机械抗性和水分关系性状, 并以同区域 54 种木本被子植物的相关性状为参照, 结合系统发育和性状网络分析蕨类植物叶性状的相关关系。结果表明, 与木本被子植物相比, 蕨类植物穿刺力(F_p)较小, 抗栓塞能力($P50_{leaf}$)较弱, 膨压丧失点(Ψ_{tlp})较高, 说明蕨类植物对机械伤害和水分胁迫的抵御能力较低。蕨类植物叶片饱和含水量(SWC)与 Ψ_{tlp} 和 $P50_{leaf}$ 显著正相关, 说明蕨类植物通过提高叶贮水能力权衡其较弱的耐旱能力; 被子植物 SWC 与 $P50_{leaf}$ 不相关。被子植物叶片 F_p 与比叶质量、叶厚度以及最大导水率均显著正相关; 蕨类植物 F_p 仅与叶厚度显著正相关, 且两者协同进化。因此, 不同植物类群对环境适应策略具有多样性。

关键词: 蕨类; 形态解剖; 水力学; 机械阻力

doi: 10.11926/jtsb.4937

CSTR:32235.14.jtsb.4937

Analysis of Eco-physiological Strategies of Fern Species Based on Leaf Traits

WANG Yangyan¹, ZENG Wenhao¹, XIANG Wei², WU Xiao³, ZHU Shidan^{1*}

(1. Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, China; 2. Key Laboratory of Land and Sea Ecological Governance and Systematic Regulation, Shandong Academy for Environmental Planning, Jinan 250101, China; 3. Administration Bureau of Daming Mountain National Nature Reserve in Guangxi, Nanning 530115, China)

Abstract: To clarify the adaptability of ferns to environmental changes, thirty typical terrestrial fern species were selected from tropical and subtropical regions, measured their leaf (pinna) morphological structure, mechanical resistance and water relationship traits, and used the corresponding traits of 54 woody angiosperms in the same region as a reference. Combined with phylogenetic and trait network analysis, the correlations of leaf traits in ferns were analyzed. The results showed that compared with woody angiosperms, ferns had lower puncture force (F_p), weaker embolism resistance ($P50_{leaf}$), and higher turgor loss point (Ψ_{tlp}), indicating that ferns had lower resistance to mechanical damage and water stress. The saturated water content (SWC) of fern leaves was significantly positively correlated with Ψ_{tlp} and $P50_{leaf}$, suggesting that ferns balanced their relatively weak drought tolerance by increasing leaf water storage capacity; the SWC of angiosperm leaves was not correlated with $P50_{leaf}$. The F_p of angiosperm leaves was significantly positively correlated with leaf mass per area, leaf thickness and maximum leaf hydraulic conductance; the F_p of ferns was only significantly positively correlated with leaf thickness, and the two evolved in concert. Therefore, different plant groups have diverse strategies for adapting to the environment.

Key words: Fern; Morphology and anatomy; Hydraulics; Mechanical resistance

收稿日期: 2024-07-02 接受日期: 2024-11-07

基金项目: 国家自然科学基金项目(32171502)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 32171502).

作者简介: 王阳艳(2000 年生), 女, 硕士研究生, 主要从事植物生理生态研究。E-mail: 2909083156@qq.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhushidan@gxu.edu.cn

叶片性状是植物对资源的获取和利用能力的重要表征,包括叶片的结构性状和生理性状,性状间的相互关系反映植物的生态适应策略^[1-2]。Wright等^[3]提出“叶片经济学谱”的概念,反映植物偿还叶片养分和干物质投资时间的快慢,被广泛用于分析植物的生态适应策略^[4-6]。植物在对所处环境的长期适应过程中,逐渐形成了多样的性状组合,不同类型叶性状之间的关联性是植物功能性状研究的热点问题,有利于拓展植物性状型谱^[7-9]。例如,经济性状与水分关系性状^[10-11]以及机械抗性^[12-13]之间的相关性。但前期研究表明叶片经济学-水分关系-机械抗性之间并不具有一致的相关关系,在不同的植物类群或者不同生境下呈现显著的差异性^[11,14-16],体现了不同植物类群对环境适应策略的多样性。

蕨类植物广泛分布于热带亚热带地区,大部分以草本的形式生长在林下^[17],在森林演替以及生态系统的结构和功能中发挥重要作用^[18-19]。部分蕨类植物因其对生态环境反应敏感具有指示作用,很多蕨类植物具有药用或食用价值,在园林中也有广泛应用^[18,20]。目前对蕨类植物的叶性状研究集中在碳经济学性状^[5,21-22]和形态解剖特征^[23-24]。前期结果表明,蕨类植物具有与种子植物相似的叶经济谱^[21],但比叶质量(LMA)较低,意味着其生长策略可能与被子植物不同^[4,25]。

尽管热带亚热带地区雨水相对丰沛,但在以季节性干旱和极端高温加剧的气候变化背景下,开展植物如何响应和适应干旱的研究是必要的。蕨类植物对干旱较为敏感^[26-27],环境水分状况显著影响蕨类的形态和生长^[28],尤其孢子繁殖过程对水因子具有强烈的依赖性^[29]。另外,蕨类植物还经常面临着生物因素(动物的咀嚼和践踏)的胁迫和干扰^[30-31]。叶片机械阻力对于保护叶片免受物理和生物伤害至关重要,机械阻力大的叶片往往更厚且坚硬,对逆境的抵御能力高^[12,32]。与被子植物相比,目前对蕨类植物水分关系^[10,33-35]和机械抗性的相关研究仍较少。

该研究以 30 种典型北热带-亚热带蕨类植物为研究对象,测定其叶形态解剖结构、机械抗性以及水力学等性状。同时,收集同区域木本被子植物的相关数据作为参照。结合系统发育和性状网络分析蕨类植物叶片形态结构、水分关系性状及机械抗性指标的相关关系,揭示其叶片适应性策略。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本研究从以下 4 种森林类型下进行取样:(1) 广西大明山国家级自然保护区(23.17°~23.63° N, 108.30°~108.75° E)的山地常绿阔叶林(海拔 1 200 m),处于亚热带季风气候区,年平均气温 15 °C,年降水量 2 630 mm,土壤为黄壤^[36]。(2) 广西高峰林场界牌分场(22.93°~24.00° N; 108.35°~108.40° E)的人工林(海拔 70~600 m),处于亚热带季风气候区,年平均温度为 21.6 °C,年均降水量约 1 300 mm,土壤为赤红壤^[37]。(3) 中国林业科学研究院热带林业实验中心伏波试验场(22.03°~22.07° N, 106.85°~106.88° E)的人工林(海拔 600 m),处于亚热带季风气候区,具有亚热带和北热带气候特点,年平均气温 21 °C,年降水量 1 500 mm,土壤以红壤为主^[38]。(4) 广西十万大山国家级自然保护区(21.67°~22.07° N, 107.48°~108.22° E)的北热带季节性雨林(海拔 560 m),处于北热带季风气候区,年平均气温 21.6 °C,年降水量 2 200 mm,土壤为砖红壤^[39]。

1.2 材料

本研究共选取 30 种地生蕨类植物作为研究对象(表 1, 植物智 <http://www.iplant.cn/frps>)。每种选取 5 株以上健康成熟个体,于凌晨从每个植株的叶柄基部剪下一片健康成熟羽片,尽量选择无孢子的羽片,将叶柄的剪切口立即插入水桶中,在水下剪取 5 cm 的叶柄,并保持切口一直在水下,用黑色塑料袋遮光后带回实验室。

1.3 方法

形态解剖结构 从每片羽片中部选取 3 片小叶,用于测量叶片厚度和叶脉密度,测量时避开主脉和叶片边缘。取小叶片中上部位约 1 cm² 的样品,徒手切片并制作成叶片横切的临时装片。使用光学显微镜在 20 倍镜或 40 倍镜下随机拍摄 5 个清晰的视野(每种 25 个视野)。叶脉密度的测定需要配备过氧化氢(体积分数为 30%)与冰乙酸体积比为 1:1 的离析液。取小叶中部约 2 cm² 的 3 片浸泡在装有离析液的试管中,放入 70 °C 恒温水浴锅中 2~5 h。待叶片变白,可观察到明显的叶脉结构时,任意选取 1 片表皮未分离的小叶块,经清水漂洗后直接放在载玻片上,盖上盖玻片。在光学显微镜 5 倍镜下随机拍摄 5 个视野。对于叶片较小且叶脉较少的物种则拼接成 5 张完整的小叶片。叶脉长度和

表 1 热带亚热带 30 种蕨类植物

Table 1 Thirty tropical and subtropical fern species

植物 Species	科 Family	地点 Site	株高 Height (m)
背囊复叶耳蕨 <i>Arachniodes cavalerii</i>	鳞毛蕨科 Dryopteridaceae	大明山 Damingshan	0.45~1
渐尖毛蕨 <i>Cyclosorus acuminatus</i>	金星蕨科 Thelypteridaceae	大明山 Damingshan	0.7~0.8
里白 <i>Diplazium glaucum</i>	里白科 Gleicheniaceae	大明山 Damingshan	1.5
双扇蕨 <i>Dipteris conjugata</i>	双扇蕨科 Dipteridaceae	大明山 Damingshan	<2
蓝色鳞毛蕨 <i>Dryopteris polita</i>	鳞毛蕨科 Dryopteridaceae	大明山 Damingshan	0.75
栗蕨 <i>Histiopteris incisa</i>	碗蕨科 Dennstaedtiaceae	大明山 Damingshan	<2
华南鳞盖蕨 <i>Microlepia hancei</i>	碗蕨科 Dennstaedtiaceae	大明山 Damingshan	1.2
紫萁 <i>Osmunda japonica</i>	紫萁科 Osmundaceae	大明山 Damingshan	0.5~0.8
华中瘤足蕨 <i>Plagiogyria euphlebica</i>	瘤足蕨科 Plagiogyriaceae	大明山 Damingshan	0.45~1.25
镰羽瘤足蕨 <i>P. falcata</i>	瘤足蕨科 Plagiogyriaceae	大明山 Damingshan	0.25
蕨 <i>Pteridium aquilinum</i>	碗蕨科 Dennstaedtiaceae	大明山 Damingshan	1
井栏边草 <i>Pteris multifida</i>	凤尾蕨科 Pteridaceae	大明山 Damingshan	0.2~0.45
狗脊 <i>Woodwardia japonica</i>	乌毛蕨科 Blechnaceae	大明山 Damingshan	0.5~1.2
毛柄短肠蕨 <i>Diplazium dilatatum</i>	蹄盖蕨科 Athyriaceae	高峰 Gaofeng	1~1.5
乌蕨 <i>Odontosoria chinensis</i>	鳞始蕨科 Lindsacaceae	高峰 Gaofeng	0.65
半边旗 <i>Pteris semipinnata</i>	凤尾蕨科 Pteridaceae	高峰 Gaofeng	0.3~0.8
蜈蚣凤尾蕨 <i>P. vittata</i>	凤尾蕨科 Pteridaceae	高峰 Gaofeng	0.2~1.5
中华桫欏 <i>Alsophila costularis</i>	桫欏科 Cyatheaceae	伏波 Fubo	5
云南观音座莲 <i>Angiopteris yunnanensis</i>	合囊蕨科 Marattiaceae	伏波 Fubo	2
乌毛蕨 <i>Blechnopsis orientalis</i>	乌毛蕨科 Blechnaceae	伏波 Fubo	1~2
金毛狗 <i>Cibotium barometz</i>	金毛狗科 Cibotiaceae	伏波 Fubo	1.5~3
长叶实蕨 <i>Bolbitis heteroclita</i>	鳞毛蕨科 Dryopteridaceae	十万大山 Shiwandashan	0.25~0.3
芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i>	里白科 Gleicheniaceae	十万大山 Shiwandashan	0.45~1.2
厚叶双盖蕨 <i>Diplazium crassiusculum</i>	蹄盖蕨科 Athyriaceae	十万大山 Shiwandashan	0.6~1.0
中华里白 <i>Diplazium chinense</i>	里白科 Gleicheniaceae	十万大山 Shiwandashan	3
黑桫欏 <i>Gymnosphaera podophylla</i>	桫欏科 Cyatheaceae	十万大山 Shiwandashan	1~3
肾蕨 <i>Nephrolepis cordifolia</i>	肾蕨科 Nephrolepidaceae	十万大山 Shiwandashan	0.3~0.7
华南羽节紫萁 <i>Plenasium vachellii</i>	紫萁科 Osmundaceae	十万大山 Shiwandashan	0.8~1
红色新月蕨 <i>Pronephrium lakhimpurens</i>	金星蕨科 Thelypteridaceae	十万大山 Shiwandashan	1.5
条裂三叉蕨 <i>Tectaria phaeocaulis</i>	叉蕨科 Tectariaceae	十万大山 Shiwandashan	0.6~1.4

叶片厚度(LT, μm)均用 ImageJ 软件测量。叶脉密度(VD, mm/mm^2)为视野内总的叶脉长度与视野面积的比值。

水力学性状 通过自然干燥法测定压力容积曲线^[40]。待叶片复水至饱和后(大于-0.3 MPa), 剪下羽片中部的的小叶片, 测定不同水势下的叶片重量。将数据迅速录入 Excel 表并绘制水势与叶片重量的散点图, 观察到散点图出现明显拐点后, 再测 5 次水势和叶片重量则结束测定。将测定完成的叶片扫描后测量叶片面积, 最后将叶片放入 75 °C 的烘箱中 72 h 后测定叶片干质量。每物种至少测定 5 片小叶片(来自不同个体)。通过叶片压力-容积曲线分析程序^[41]可得到压力-容积曲线参数, 并计算得

到膨压丧失点水势(Ψ_{tp} , MPa)、水势为零时的叶饱和鲜重以及叶片膨压丧失点前、后的标准化水容 $[C, \text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{MPa})]$ 。叶饱和含水量(SWC, g/g)为水势为零时的水分含量与叶片干质量的比值。比叶质量(LMA, g/m^2)为叶片干质量与叶片面积的比值。叶片密度(LD, g/cm^3)为比叶质量与叶片厚度的比值。利用复水法测定叶片的导水率 $[K_{\text{leaf}}, \text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{MPa})]$ 和脆弱性曲线^[42]。羽片复水至饱和后, 将叶柄切口密封, 羽片放在实验室自然干燥, 以获取不同的叶片水势, 随后将羽叶置于黑色塑料袋内避光平衡 1 h。对于叶片失水较快的物种, 羽片直接在实验室黑色塑料袋内缓慢自然干燥。以 2 片相邻小叶片水势的平均值(差值小于 0.1 MPa)为初始叶片水势(Ψ_0)。在

蒸馏水中剪下相邻叶片进行复水，复水时间(t)为 10~120 s。把复水后的叶片迅速用纸巾擦干叶片表面的水分(纸巾不与切口接触)，并放入有湿纸巾(不与叶片直接接触)的自封袋避光平衡 5~30 min，初始水势越低，复水和平衡的时间越长，最后测定复水后的水势(Ψ_f)。 $K_{\text{leaf}}=C \times \ln(\Psi_0/\Psi_f)/t$ 。重复以上过程，获得不同 Ψ_0 下的 K_{leaf} ，直至 K_{leaf} 接近 0 则完成测定。使用 SigmaPlot 12.5 中的 Sigmoid 方程或线性方程拟合 Ψ_0 和 K_{leaf} 的相关关系，即为叶片脆弱性曲线。使用拟合方程的系数计算水势为零的叶片导水率即为叶片最大导水率($K_{\text{leaf_max}}$)，并计算 $K_{\text{leaf_max}}$ 降低至 50% 的叶片水势($P50_{\text{leaf}}$, MPa)，用于表征叶片抗栓塞能力。

机械抗性 从每片羽片中间部位选取 3 片新鲜成熟健康的小叶片，使用电动拉力试验机(ZQ-990A-9, 东莞, 中国)测定蕨类植物叶片机械抗性^[1]。设置力的方向向下，测试速度为 80 mm/min，精度为 0.001 N。使用直径为 0.5 mm 的平端金属棒刺穿小叶片中上部，并记录力(F)。测定时避开主脉和叶片边缘的位置，每片小叶片测定 3 次，每种测定来自不同个体的 3~5 片羽叶。计算 F 与金属棒周长的比值即为叶片穿刺力(F_p ; kN/m)。

1.4 数据统计和分析

本文收集了我国热带亚热带森林 54 种典型的冠层、亚冠层木本被子植物的叶性状数据(不包含喀斯特森林样本)^[16,43]，这些木本被子植物与本研究蕨类植物分布于同一气候区域，测定方法一致。

利用 SPSS 27.0.1 进行独立样本 t 检验比较蕨类植物与木本被子植物叶性状的差异，显著性水平为 0.05 (双尾检验)；通过协方差分析检测两类群叶性状相关性的差异性。系统发育分析和性状网络构建

在 R 4.4.1 中完成。利用 V.PhyloMake 包，基于 mega-tree GBOTB.extended 生成蕨类植物和木本被子植物的系统发育树^[44]。使用 ape 包中的 phylosig 公式计算 Blomberg's K 值，对叶性状进行系统发育信号检测^[45]。使用 ape 包中的 pic 公式进行系统发育独立比较，去除系统发育关系对叶性状的显著影响^[46]。将所有叶性状设置为性状网络的节点，性状之间达显著水平($P<0.05$)的相关关系设置为边^[47]，使用 igraph 包完成叶性状网络的可视化和节点特征的计算。分别对蕨类植物和木本被子植物物种进行 9999 次随机重抽样，为每个抽样建立性状网络并计算网络的整体特征，最后使用 multcomp 包的 Tukey 检验^[48]对所有整体特征进行多重比较。

2 结果和分析

2.1 热带、亚热带蕨类植物与木本被子植物叶性状的比较

比较蕨类植物和木本被子植物叶性状的平均值(表 2)，表明蕨类植物具有较高的 SWC、 Ψ_{tlp} 和 $P50_{\text{leaf}}$ ，较低的 LT、VD、LMA、LD、 F_p 和 $K_{\text{leaf_max}}$ 。表明与木本被子植物相比，蕨类植物叶片对机械损伤的抵御能力较低，水分运输能力和耐旱性较弱，但具有较高的储水能力。

2.2 叶性状的系统发育分析

系统发育信号和显著性检验结果表明，蕨类植物和木本被子植物叶性状受系统发育的影响程度不同(表 3)。蕨类植物 LT 的 K 值为 0.75 ($P=0.006$)， F_p 的 K 值为 1.20 ($P=0.001$)，表明性状 LT 和 F_p 受演化因素的影响。蕨类植物其他叶状均未表现出显著的系统发育信号($P>0.05$)。木本被子植物叶性状除

表 2 蕨类植物与木本被子植物叶性状的差异

Table 2 Difference in leaf traits between fern and woody angiosperms

性状 Trait	蕨类植物 Fern	被子植物 Angiosperm	P
叶片厚度 Leaf thickness (LT, μm)	183.88±12.93	255.22±14.02	0.001
叶脉密度 Vein density (VD, mm/mm^2)	1.44±0.15	7.71±0.37	0.000
比叶质量 Leaf mass per area (LMA, g/m^2)	50.06±2.33	106.48±5.41	0.000
叶饱和含水量 Saturated water content (SWC, g/g)	2.87±0.17	1.72±0.08	0.000
叶片密度 Leaf density (LD, g/cm^3)	0.30±0.03	0.43±0.02	0.000
膨压丧失点 Leaf turgor loss point (Ψ_{tlp} , MPa)	-1.53±0.05	-1.71±0.05	0.020
叶片最大导水率 Maximum leaf hydraulic conductance [$K_{\text{leaf_max}}$, $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{MPa})$]	8.92±1.14	15.14±1.12	0.000
抗栓塞能力 Leaf cavitation resistance ($P50_{\text{leaf}}$, MPa)	-0.85±0.04	-1.74±0.08	0.000
穿刺力 Leaf force to punch (F_p , kN/m)	0.22±0.01	0.74±0.06	0.000

表 3 蕨类植物和木本被子植物叶性状的系统发育信号

Table 3 Phylogenetic signal of leaf traits of fern species and woody angiosperms

性状 Trait	蕨类植物 Fern		被子植物 Angiosperm	
	Blomberg's <i>K</i>	<i>P</i>	Blomberg's <i>K</i>	<i>P</i>
LT	0.75	0.006	0.32	0.382
VD	0.24	0.728	0.14	0.968
LMA	0.29	0.523	0.28	0.478
SWC	0.49	0.058	0.33	0.392
LD	0.30	0.460	0.45	0.040
Ψ_{tlp}	0.28	0.583	0.34	0.291
$K_{\text{leaf_max}}$	0.30	0.405	0.33	0.319
$P50_{\text{leaf}}$	0.29	0.525	0.39	0.127
F_p	1.20	0.001	0.37	0.210

性状缩写见表 2。下同

Trait abbreviations are shown in Table 2. The same below

LD 具有显著的系统发育信号($K=0.45$, $P=0.040$)外, 其他叶性状均表现出弱的系统发育保守性。

2.3 叶片性状的相关关系

在蕨类植物叶性状网络中, LMA、SWC 和 LD 表现出较高的度, 是网络的“中心性状”。 $K_{\text{leaf_max}}$ 仅与 SWC 连接, 度较小(图 1: A, 附录 2)。蕨类植物和木本被子植物的 $P50_{\text{leaf}}$ 与 $K_{\text{leaf_max}}$ 的相关性均不显著(图 1), 即无水力权衡关系。蕨类植物 Ψ_{tlp} 和 $P50_{\text{leaf}}$ 均与 LMA 显著负相关; $K_{\text{leaf_max}}$ 与 LMA 和 VD 不相关(图 1: A)。木本被子植物 Ψ_{tlp} 与 LMA 和 LD 显著负相关; $P50_{\text{leaf}}$ 与其他性状均不相关; $K_{\text{leaf_max}}$ 分别与 LT、LMA 和 F_p 显著正相关, 与 VD 显著负相关(图 1: B)。

蕨类植物的 SWC 分别与 Ψ_{tlp} ($P<0.001$)、 $K_{\text{leaf_max}}$ ($P<0.05$)和 $P50_{\text{leaf}}$ ($P<0.05$)显著正相关; 木本被子植物 SWC 与 Ψ_{tlp} ($P<0.001$)显著正相关, 与 $P50_{\text{leaf}}$ ($P>0.05$)和 $K_{\text{leaf_max}}$ ($P>0.05$)均不相关(图 2)。说明蕨类植物通过提高叶贮水能力权衡其较弱的耐旱能力。协方差分析表明蕨类植物与木本被子植物的 SWC 与 Ψ_{tlp} 直线回归方程的斜率具有显著差异($P<0.05$, 图 2)。采用 pic 方法去除系统发育影响后, 蕨类植物 SWC 与水力性状的相关性仍然显著。

蕨类植物的机械抗性(F_p)仅与 LT 显著正相关, 与 LD 显著负相关, 与水力性状相关性不显著; 木本被子植物的 F_p 与 $K_{\text{leaf_max}}$ 、LT 和 LMA 显著正相关, F_p 与 VD 和 SWC 显著负相关(图 1)。斜方差分

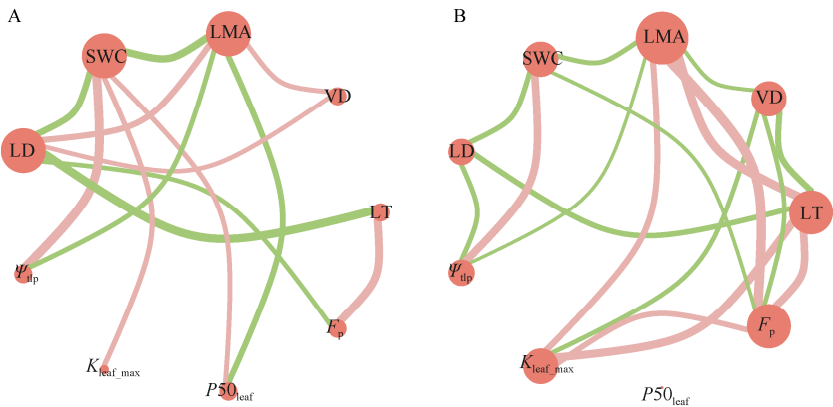


图 1 蕨类植物和木本被子植物的叶性状网络。A: 蕨类植物; B: 木本被子植物; 红色: 正相关关系; 绿色: 负相关关系($P<0.05$); 线条越粗代表相关性越强;节点越大表示连接度越高。Pearson 相关性见附录 1, 叶性状网络的整体特征和节点特征见附录 2。

Fig. 1 Leaf trait networks of fern species and woody angiosperms. A: Fern; B: Woody angiosperms. Red: Positive correlation; Green: Negative correlation ($P<0.05$). The thicker the lines, the stronger the correlation. The larger the node, the higher the connectivity. Pearson correlation, overall traits and node traits of leaf trait network see Supplement 1 and 2, respectively.

析表明蕨类植物与木本被子植物的 F_p 与 LT 直线回归方程的斜率具有显著差异 ($P < 0.05$, 图 3)。去除系统发育影响后, 蕨类植物 LT 与 F_p 仍然显著正相关 (图 3)。

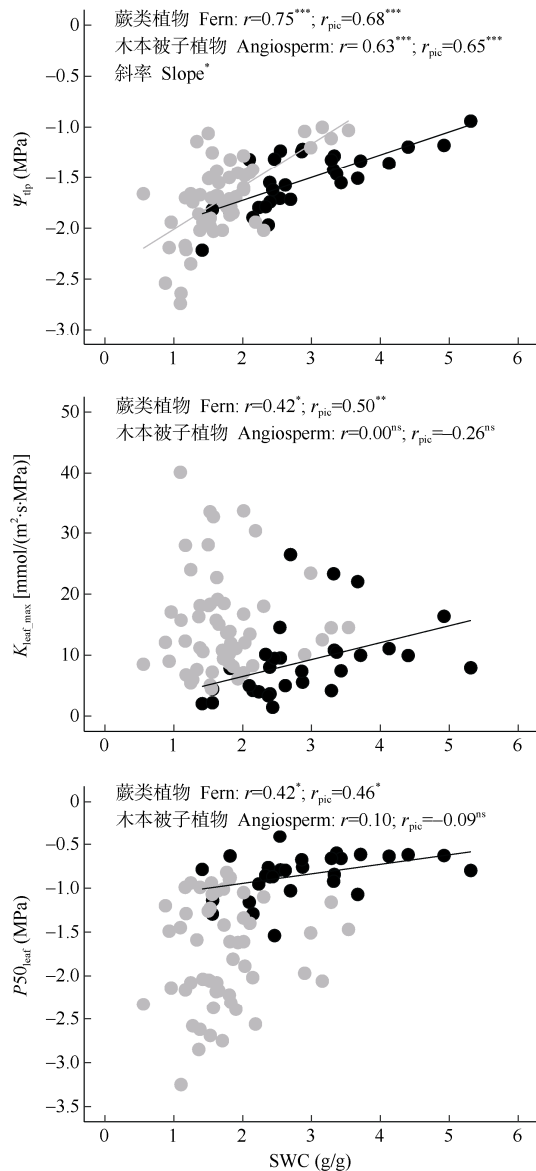


图 2 蕨类植物(●)和木本被子植物(●)的叶水力性状与饱和含水量(SWC)的相关性。 Ψ_{tlp} : 膨压丧失点水势; K_{leaf_max} : 叶最大导水率; $P50_{leaf}$: 叶导水率损失 50% 的水势; ns: $P > 0.05$; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$; r_{pic} : 通过系统发育独立差分析的 Pearson 相关性。下同

Fig. 2 Correlations of leaf hydraulic traits with saturated water content (SWC) in fern (●) and woody angiosperms (●). Ψ_{tlp} : Leaf water potential at turgor loss point; K_{leaf_max} : Maximum leaf hydraulic conductance; $P50_{leaf}$: Leaf water potential at 50% loss of hydraulic conductance; ns: $P > 0.05$; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$; r_{pic} : Pearson correlation of phylogenetic independent contrast. The same below

3 讨论和结论

3.1 蕨类植物具有较低的叶导水率、机械抗性和较弱的耐旱性

与木本被子植物相比, 蕨类植物的 K_{leaf_max} 较低, 这与 Brodribb 等^[33]对热带干性森林蕨类和被子植物水力性状的比较结果一致。蕨类植物的 Ψ_{tlp} 较高, 表明蕨类植物叶片耐失水能力较低, 可能与大部分蕨类植物叶片的角质层和皮层较薄有关^[43,49-50]。蕨类植物的 $P50_{leaf}$ 低于被子植物, 说明热带亚热带蕨类植物的叶片抗栓塞能力较弱, 这与前期报道美国加州地中海气候区蕨类植物叶柄具有较强的抗栓塞能力($P50 = -5.74$ MPa)的结果不一致^[51], 但与对哥斯达黎加热带湿润森林下蕨类植物的研究结果($-2 \sim -1$ MPa)^[34]接近, 说明蕨类植物抗栓塞能力显著受环境影响(弱的系统发育信号)。全球变化导致热带亚热带地区极端干旱加剧, 生长在较湿润环境的蕨类植物也可能受到严重的干旱胁迫。最近的研究表明, 蕨类植物会通过牺牲叶片的水力功能从而避免多年生的地下茎发生严重栓塞^[35,52], 这是其适应严重干旱的重要水力策略。研究还表明蕨类植物的 F_p 平均值较低, 与其叶片薄、LMA 低的特点一致, 说明蕨类植物对防御投资较少, 更容易受到虫食和踩踏等机械损伤。林下蕨类植物与草本被子植物具有相似的生态位, 下一步可开展这 2 个类群叶片策略的比较研究。

3.2 蕨类植物叶水分关系指标的相关性

蕨类植物的 Ψ_{tlp} 与 SWC 正相关, 与 LMA 负相关。这与人^[11,14]的研究结果一致, 在蕨类植物中验证了叶片碳经济性性状与 Ψ_{tlp} 的关系。SWC 与 Ψ_{tlp} 的相关性最强, 支持 Nadal 等^[11]提出的 LMA 影响 Ψ_{tlp} 来源于 SWC, 而不是 LMA 直接影响 Ψ_{tlp} , SWC 可以作为预测蕨类植物碳投资与水力性状关系的关键性状。蕨类植物高的 SWC 可能是其应对输水和保水短板的策略之一。肾蕨(*Nephrolepis cordifolia*)的耐失水能力较低($\Psi_{tlp} = -0.94$ MPa), 但是 SWC (5.31 g/g) 最高, 有助于其广泛分布在开阔地带、林缘等高光环境以及喀斯特等水分相对缺乏的生境^[5,53]。

本研究蕨类植物和木本被子植物 K_{leaf_max} 和 $P50_{leaf}$ 均不权衡, 可能是因为 K_{leaf_max} 和 $P50_{leaf}$ 受不同的性状影响。Watkins 等^[34]对蕨类植物叶柄的研

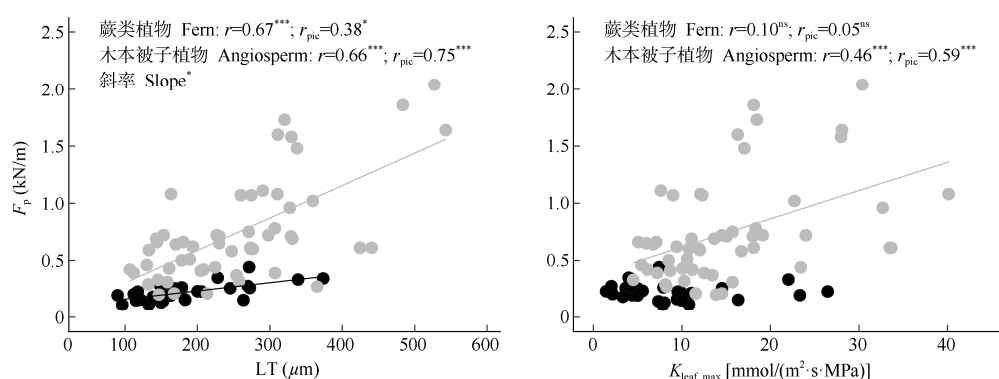


图3 蕨类植物(●)和木本被子植物(○)的叶厚度(LT)和叶最大导水率($K_{\text{leaf_max}}$)与机械抗性(F_p)的相关性

Fig. 3 Correlations of leaf thickness (LT) and maximum leaf hydraulic conductance ($K_{\text{leaf_max}}$) with leaf force to punch (F_p) in ferns (●) and woody angiosperms (○)

究也表明导水率和抗栓塞能力不权衡。Wang 等^[15]对亚热带季风林的研究表明 $K_{\text{leaf_max}}$ 和 $P50_{\text{leaf}}$ 存在弱权衡关系, 而相同气候区更大样本量(热带季节性雨林和亚热带季风林)的 $K_{\text{leaf_max}}$ 和 $P50_{\text{leaf}}$ 不权衡^[16], 与本研究结果一致。可能是因为本研究所选物种来自热带亚热带湿润森林, 研究地点整体并不干旱, 低的水分胁迫可能弱化了水力学的权衡关系。此外, 蕨类植物的 $K_{\text{leaf_max}}$ 与 VD 解耦, 可能是因为羽叶水分运输在一定程度上依靠木质部外途径的运输方式^[54], 与其较低的 VD 适应。

3.3 蕨类植物机械抗性与结构和水力学性状的相关性

木本被子植物 F_p 与 $K_{\text{leaf_max}}$ 显著相关, 可能是因为 F_p 和 $K_{\text{leaf_max}}$ 均受叶结构性状(LT 和 VD)和碳经济性性状(LMA)的影响, 增加碳构建成本的同时也增加了水分运输能力和机械阻力^[55]。蕨类植物 F_p 与 $K_{\text{leaf_max}}$ 不相关, 可能是因为两者与 VD 和 LMA 不相关。蕨类植物 F_p 与 Ψ_{tlp} 和 $P50_{\text{leaf}}$ 不相关, 可能是因为 Ψ_{tlp} 和 $P50_{\text{leaf}}$ 均与 LMA 负相关, 但 F_p 与 LMA 相关性不显著, 表明蕨类植物增加叶片碳投资并不能同时提高机械抗性和耐旱性。以上结果说明蕨类植物的机械抗性和耐旱性状不协同可能是由叶结构决定的。

蕨类植物叶水力学性状和大部分结构性状未表现出系统发育保守性, 这与 Zhang 等^[56]对蕨类叶性状的研究结果相似, 反映了异质生境的选择结果。但是, 蕨类植物 LT 和 F_p 则均具有显著的系统发育信号, 说明这 2 个性状受环境的影响较小。相关性分析发现蕨类植物叶片越厚, 机械阻力越强, 这是因为厚叶细胞层数更多, 细胞壁更为发达, 增加了叶片的强度和刚性。去除系统发育影响后, 蕨

类植物 LT 与 F_p 仍然显著正相关, 表明两者协同进化。另外, 由于蕨类植物叶片细脉少或无细脉, 导致 VD 与 F_p 的相关关系不显著^[57-58]。

综上, 本研究基于叶性状进一步揭示了热带亚热带蕨类植物的生态策略。对比木本被子植物, 蕨类植物对机械伤害的抵御能力较低, 抗栓塞能力较弱, 水分运输效率较低; 但叶贮水能力较高, 补偿了其较弱的耐旱能力。蕨类植物叶机械抗性与水力学性状不相关, 水力效率性和安全性之间也无权衡关系。蕨类植物叶性状表现出对热带亚热带森林林下阴湿环境的适应。植物的生态适应策略是多器官的协作, 下一步可结合地下性状从整株水平上阐明蕨类植物的生态适应。

参考文献

- [1] ONODA Y, WESTOBY M, ADLER P B, et al. Global patterns of leaf mechanical properties [J]. *Ecol Lett*, 2011, 14(3): 301–312. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01582.x.
- [2] POORTER H, NIINEMETS Ü, POORTER L, et al. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis [J]. *New Phytol*, 2009, 182(3): 565–588. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x.
- [3] 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.
- [4] EDWARDS E J, CHATELET D S, SACK L, et al. Leaf life span and the leaf economic spectrum in the context of whole plant architecture [J]. *J Ecol*, 2014, 102(2): 328–336. doi: 10.1111/1365-2745.12209.
- [5] ZHU S D, LI R H, SONG J, et al. Different leaf cost-benefit strategies of ferns distributed in contrasting light habitats of sub-tropical forests [J]. *Ann Bot*, 2016, 117(3): 497–506. doi: 10.1093/aob/mcv179.

- [6] BISON N N, MICHALETZ S T. Variation in leaf carbon economics, energy balance, and heat tolerance traits highlights differing timescales of adaptation and acclimation [J]. *New Phytol*, 2024, 242(5): 1919–1931. doi: 10.1111/nph.19702.
- [7] WESTOBY M, FALSTER D S, MOLES A T, et al. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species [J]. *Annu Rev Ecol Syst*, 2002, 33(1): 125–159. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452.
- [8] SHIPLEY B, LECHOWICZ M J, WRIGHT I, et al. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum [J]. *Ecology*, 2006, 87(3): 535–541. doi: 10.1890/05-1051.
- [9] JIN Y, WANG C K. Trade-offs between plant leaf hydraulic and economic traits [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2015, 39(10): 1021–1032. [金鹰, 王传宽. 植物叶片水力与经济性状权衡关系的研究进展 [J]. 植物生态学报, 2015, 39(10): 1021–1032. doi: 10.17521/cjpe.2015.0099.]
- [10] BRODRIBB T J, MICHELE H N, ZWIENIECKI M A, et al. Leaf hydraulic capacity in ferns, conifers and angiosperms: Impacts on photosynthetic maxima [J]. *New Phytol*, 2005, 165(3): 839–846. doi: 10.1111/j.1469-8137.2004.01259.x.
- [11] NADAL M, CLEMENTE-MORENO M J, PERERA-CASTRO A V, et al. Incorporating pressure-volume traits into the leaf economics spectrum [J]. *Ecol Lett*, 2023, 26(4): 549–562. doi: 10.1111/ele.14176.
- [12] KITAJIMA K, POORTER L. Tissue-level leaf toughness, but not lamina thickness, predicts sapling leaf lifespan and shade tolerance of tropical tree species [J]. *New Phytol*, 2010, 186(3): 708–721. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03212.x.
- [13] HE P C, WRIGHT I J, ZHU S D, et al. Leaf mechanical strength and photosynthetic capacity vary independently across 57 subtropical forest species with contrasting light requirements [J]. *New Phytol*, 2019, 223(2): 607–618. doi: 10.1111/nph.15803.
- [14] ZHU S D, CHEN Y J, YE Q, et al. Leaf turgor loss point is correlated with drought tolerance and leaf carbon economics traits [J]. *Tree Physiol*, 2018, 38(5): 658–663. doi: 10.1093/treephys/tpy013.
- [15] WANG Y Q, NI M Y, ZENG W H, et al. Co-ordination between leaf biomechanical resistance and hydraulic safety across 30 sub-tropical woody species [J]. *Ann Bot*, 2021, 128(2): 183–191. doi: 10.1093/aob/mcab055.
- [16] WAN C Y, YU J R, ZHU S D. Differences in leaf traits and trait correlation networks between karst and non-karst forest tree species [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2023, 47(10): 1386–1397. [万春燕, 余俊瑞, 朱师丹. 喀斯特与非喀斯特森林乔木叶性状及其相关性网络的差异 [J]. 植物生态学报, 2023, 47(10): 1386–1397. doi: 10.17521/cjpe.2022.0469.]
- [17] SCHNEIDER H, SCHUETTELPELZ E, PRYER K M, et al. Ferns diversified in the shadow of angiosperms [J]. *Nature*, 2004, 428(6982): 553–557. doi: 10.1038/nature02361.
- [18] YANG L, HUANG Y H, LIMA L V, et al. Rethinking the ecosystem functions of *Dicranopteris*, a widespread genus of ferns [J]. *Front Plant Sci*, 2021, 11: 581513. doi: 10.3389/fpls.2020.581513.
- [19] JIN D M, ZHOU X L, SCHNEIDER H, et al. Functional traits: Adaptation of ferns in forest [J]. *J Syst Evol*, 2021, 59(5): 1040–1050. doi: 10.1111/jse.12669.
- [20] ZHANG K M, SHEN Y, ZHOU X L, et al. Analysis of fern research article trends across the Web of Science in the 21st century [J]. *Biodiv Sci*, 2019, 27(11): 1245–1250. [张开梅, 沈羽, 周晓丽, 等. 21 世纪以来蕨类植物研究论文的发表情况: 基于 Web of Science 的数据统计 [J]. 生物多样性, 2019, 27(11): 1245–1250. doi: 10.17520/biods.2018293.]
- [21] KARST A L, LECHOWICZ M J. Are correlations among foliar traits in ferns consistent with those in the seed plants? [J]. *New Phytol*, 2007, 173(2): 306–312. doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01914.x.
- [22] LIN D M, YANG S F, DOU P P, et al. A plant economics spectrum of litter decomposition among coexisting fern species in a sub-tropical forest [J]. *Ann Bot*, 2020, 125(1): 145–155. doi: 10.1093/aob/mcz166.
- [23] 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 Plant*, 2024, 176(2): e14253. doi: 10.1111/ppl.14253.
- [24] LASKAR S, GHOSHAL U, SEN K. Vessel elements of two thelypteroid ferns: Part I [J]. *Bot Stud*, 2020, 61(1): 3. doi: 10.1186/s40529-020-0281-y.
- [25] ONODA Y, WRIGHT I J, EVANS J R, et al. Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum [J]. *New Phytol*, 2017, 214(4): 1447–1463. doi: 10.1111/nph.14496.
- [26] BICKFORD S A, LAFFAN S W. Multi-extent analysis of the relationship between pteridophyte species richness and climate [J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 2006, 15(6): 588–601. doi: 10.1111/j.1466-8238.2006.00250.x.
- [27] POUTEAU R, MEYER J Y, BLANCHARD P, et al. Fern species richness and abundance are indicators of climate change on high-elevation islands: Evidence from an elevational gradient on Tahiti (French Polynesia) [J]. *Climat Change*, 2016, 138(1): 143–156. doi: 10.1007/s10584-016-1734-x.
- [28] SCHWERBROCK R, LEUSCHNER C. Air humidity as key determinant of morphogenesis and productivity of the rare temperate woodland fern *Polystichum braunii* [J]. *Plant Biol*, 2016, 18(4): 649–657. doi: 10.1111/plb.12444.
- [29] YANG F C, MAO X Y, LIU J X, et al. Variation of major environ-

- mental factors (temperature and precipitation) in Yuanjiang dry-hot valley and the response of pteridophytes [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2020, 28(6): 537–546. [杨逢春, 毛晓叶, 刘景欣, 等. 元江干热河谷主要环境因子(气温和降水)变化规律及蕨类植物的分布响应 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2020, 28(6): 537–546. doi: 10.11926/jtsb.4198.]
- [30] READ J, STOKES A. Plant biomechanics in an ecological context [J]. *Am J Bot*, 2006, 93(10): 1546–1565. doi: 10.3732/ajb.93.10.1546.
- [31] FUENTES-JACQUES L J, HANSON-SNORTUM P, HERNÁNDEZ-ORTIZ V, et al. A global review and network analysis of phytophagous insect interactions with ferns and lycophytes [J]. *Plant Ecol*, 2022, 223(1): 27–40. doi: 10.1007/s11258-021-01187-5.
- [32] BALSAMO R A, VANDER WILLIGEN C, BAUER A M, et al. Drought tolerance of selected *Eragrostis* species correlates with leaf tensile properties [J]. *Ann Bot*, 2006, 97(6): 985–991. doi: 10.1093/aob/mcl068.
- [33] BRODRIBB T J, MICHELE H N. 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.
- [34] WATKINS JR J E, MICHELE H N, ZWIENIECKI M A. Hydraulic properties of fern sporophytes: Consequences for ecological and evolutionary diversification [J]. *Am J Bot*, 2010, 97(12): 2007–2019. doi: 10.3732/ajb.1000124.
- [35] 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.
- [36] HUANG Y, WANG B, YAN L M, et al. Observations on the spatial and temporal patterns of amphibian diversity in Damingshan, Guangxi [J]. *J Ecol Rural Environ*, 2020, 36(8): 968–974. [黄勇, 王波, 颜琳妙, 等. 广西大明山两栖动物多样性时空格局观测 [J]. *生态与农村环境学报*, 2020, 36(8): 968–974. doi: 10.19741/j.issn.1673-4831.2020.0129.]
- [37] NONG D H, WEI H H, PAN S H, et al. Classification of forest management types in Jiepai Sub-farm of Gaofeng Forest Farm [J]. *Guangxi For Sci*, 2020, 49(2): 229–236. [农东红, 韦海航, 潘尚慧, 等. 高峰林场界牌分场森林经营类型划分 [J]. *广西林业科学*, 2020, 49(2): 229–236. doi: 10.19692/j.cnki.gfs.2020.02.013.]
- [38] YOU Y M, XU J Y, CAI D X, et al. Environmental factors affecting plant species diversity of understory plant communities in a *Castanopsis hystrix* plantation chronosequence in Pingxiang, Guangxi, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2016, 36(1): 164–172. [尤业明, 徐佳玉, 蔡道雄, 等. 广西凭祥不同年龄红椎林林下植物物种多样性及其环境解释 [J]. *生态学报*, 2016, 36(1): 164–172. doi: 10.5846/stxb201411242332.]
- [39] HE T P, TAN W F, WEN Y G, et al. Diversity of rare and endangered plants in Shiwandashan Mountain National Natural Reserve [J]. *J Guangxi Agric Biol Sci*, 2007, 26(2): 125–131. [和太平, 谭伟福, 温远光, 等. 十万大山国家级自然保护区珍稀濒危植物的多样性 [J]. *广西农业生物科学*, 2007, 26(2): 125–131.]
- [40] TYREE M T, HAMMEL H T. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique [J]. *J Exp Bot*, 1972, 23(1): 267–282. doi: 10.1093/jxb/23.1.267.
- [41] BARTLETT M K, SCOFFONI C, SACK L. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: A global meta-analysis [J]. *Ecol Lett*, 2012, 15(5): 393–405. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01751.x.
- [42] BRODRIBB T J, MICHELE H N. Stomatal closure during leaf dehydration, correlation with other leaf physiological traits [J]. *Plant Physiol*, 2003, 132(4): 2166–2173. doi: 10.1104/pp.103.023879.
- [43] HUANG C Y, ZHANG F, ZHU S D. Comparative analysis of leaf traits of evergreen broad-leaved forest tree species from different elevations in lower-subtropical region [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2024, 32(2): 151–160. [黄昶吟, 张峰, 朱师丹. 南亚热带不同海拔常绿阔叶林树种叶性状的比较分析 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2024, 32(2): 151–160. doi: 10.11926/jtsb.4730.]
- [44] JIN Y, QIAN H. V. PhyloMaker: An R package that can generate very large phylogenies for vascular plants [J]. *Ecography*, 2019, 42(8): 1353–1359. doi: 10.1111/ecog.04434.
- [45] BLOMBERG S P, THEODORE G J R, 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.
- [46] PARADIS E, CLAUDE J, STRIMMER K. APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language [J]. *Bioinformatics*, 2004, 20(2): 289–290. doi: 10.1093/bioinformatics/btg412.
- [47] KLEYER M, TRINOGGA J, CEBRIÁN-PIQUERAS M A, et al. Trait correlation network analysis identifies biomass allocation traits and stem specific length as hub traits in herbaceous perennial plants [J]. *J Ecol*, 2019, 107(2): 829–842. doi: 10.1111/1365-2745.13066.
- [48] HOTHORN T, BRETZ F, WESTFALL P. Simultaneous inference in general parametric models [J]. *Biom J*, 2008, 50(3): 346–363. doi: 10.1002/bimj.200810425.
- [49] WEI Y, LIU H, HE P C, et al. Coordination between leaf construction cost and mechanical resistance of dominant woody species in subtropical forests at different successional stages [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2022, 30(4): 483–491. [韦伊, 刘慧, 贺鹏程, 等. 南亚热带不同演替阶段森林优势树种叶片构建成本与机械抗性的协同关系 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2022, 30(4): 483–491. doi: 10.11926/jtsb.4502.]

- [50] 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.]
- [51] HOLMLUND H I, LEKSON V M, GILLESPIE B M, et al. Seasonal changes in tissue-water relations for eight species of ferns during historic drought in California [J]. *Am J Bot*, 2016, 103(9): 1607–1617. doi: 10.3732/ajb.1600167.
- [52] SUISSA J S, AGBLEKE A A, FRIEDMAN W E. A bump in the node: The hydraulic implications of rhizomatous growth [J]. *Am J Bot*, 2023, 110(1): e16105. doi: 10.1002/ajb2.16105.
- [53] WANG C Y, WANG S J, RONG L, et al. Analyzing about characteristics of calcium content and mechanisms of high calcium adaptation of common pteridophyte in Maolan karst area of China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2011, 35(10): 1061–1069. [王程媛, 王世杰, 容丽, 等. 茂兰喀斯特地区常见蕨类植物的钙含量特征及高钙适应方式分析 [J]. *植物生态学报*, 2011, 35(10): 1061–1069. doi: 10.3724/SP.J.1258.2011.01061.]
- [54] SCOFFONI C, RAWLS M, MCKOWN A, et al. Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: Relationship to leaf size and venation architecture [J]. *Plant Physiol*, 2011, 156(2): 832–843. doi: 10.1104/pp.111.173856.
- [55] NARDINI A, PEDÀ G, LA ROCCA N. Trade-offs between leaf hydraulic capacity and drought vulnerability: Morpho-anatomical bases, carbon costs and ecological consequences [J]. *New Phytol*, 2012, 196(3): 788–798. doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04294.x.
- [56] 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.
- [57] ZWIENIECKI M A, BOYCE C K. Evolution of a unique anatomical precision in angiosperm leaf venation lifts constraints on vascular plant ecology [J]. *Proc Roy Soc B Biol Sci*, 2014, 281(1779): 20132829. doi: 10.1098/rspb.2013.2829.
- [58] HUA L, HE P, GOLDSTEIN G, et al. Linking vein properties to leaf biomechanics across 58 woody species from a subtropical forest [J]. *Plant Biol*, 2020, 22(2): 212–220. doi: 10.1111/plb.13056.

附录 1 蕨类植物与木本被子植物叶片性状的 Pearson 相关性分析

附录 2 叶片性状网络的整体特征和节点特征

http://jtsb.ijournals.cn/ajax/common/download_attache_file.aspx?seq_id=20250214120959002&file_no