

# 小麦旗叶叶脉特征对水氮供应的响应及其与叶水力生理功能的关系

徐慧敏<sup>1</sup>, 邵景侠<sup>2</sup>, 李秧秧<sup>3\*</sup>

(1 西北农林科技大学林学院, 陕西杨凌 712100; 2 西北农林科技大学生命学院, 陕西杨凌 712100;  
3 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室/西北农林科技大学水土保持研究所, 陕西杨凌 712100)

**摘要:**【目的】环境条件直接影响叶脉特征及其与叶生理功能的关系, 研究不同氮、水有效性下小麦叶脉系统的可塑性变化及其与叶生理功能的关系, 对于揭示其对不同生境的适应性有重要价值。【方法】采用三因素完全随机试验设计的盆栽试验, 设置 2 个品种: 水地品种郑麦 101 和旱地品种长旱 58; 2 个氮肥处理水平: 不施氮和底施 N 0.15 g/kg 干土; 3 个水分处理水平: 拔节期土壤含水量分别降至田间持水量的 70%~75%、50%~55%、30%~35%, 并维持 3 周。主要测定了小麦旗叶叶脉特征[主脉密度 ( $VLA_{major}$ )、细脉密度 ( $VLA_{minor}$ )、叶脉密度 (VLA) 和细脉所占比例 ( $Pro_{minor}$ )]和叶水力生理功能参数[叶水力导度 ( $K_{leaf}$ )、净光合速率 ( $P_n$ )、气孔导度 ( $g_s$ )、蒸腾速率 ( $E$ ) 及瞬时水分利用效率 (IWUE)]。【结果】长旱 58 旗叶的  $VLA_{major}$ 、 $VLA_{minor}$ 、VLA 和  $Pro_{minor}$  高于郑麦 101。随着氮肥或水分供应增加, 两个品种的  $VLA_{major}$  均出现降低趋势, 郑麦 101 的  $VLA_{minor}$  和 VLA 变化不大, 而长旱 58 的  $VLA_{minor}$  和 VLA 均降低, 两个小麦品种的  $VLA_{minor}$  和 VLA 对氮肥和水分表现出不同的反应。在 4 个叶脉特征与 5 个叶生理功能的相关关系中, 郑麦 101 有 5 组达到显著 ( $P < 0.05$ ) 或接近显著 ( $0.05 < P < 0.1$ ), 即  $VLA_{major}$  与  $K_{leaf}$ 、 $g_s$  呈负相关,  $Pro_{minor}$  与  $K_{leaf}$ 、 $g_s$  及  $E$  呈正相关; 长旱 58 有 14 组达到显著或接近显著, 即  $VLA_{major}$ 、 $VLA_{minor}$  和 VLA 均与  $K_{leaf}$ 、 $P_n$  和  $g_s$  呈负相关,  $VLA_{major}$  与 IWUE 呈负相关,  $VLA_{minor}$  和 VLA 与  $E$  呈负相关,  $Pro_{minor}$  与  $P_n$ 、 $E$  呈负相关。【结论】旱地品种长旱 58 叶脉特征对水氮供应表现出更高的可塑性, 且叶脉特征和叶生理功能的联系更为紧密; 水地品种郑麦 101 叶水力生理功能随细脉所占比例增加而增加, 而旱地品种长旱 58 叶水力生理功能受叶脉密度和细脉所占比例的直接制约, 这表明不同级别叶脉长度所占比例的优化是水地品种叶水力功能提升的一个重要原因, 而木质部导管直径和木质部以外水力导度对旱地品种叶水力生理功能的影响更大。

**关键词:** 小麦; 叶脉特征; 氮肥; 水分; 叶水力生理功能

## Responses of flag-leaf vein traits to nitrogen and water supplies and their correlations with leaf hydraulic-physiological function in wheat

XU Hui-min<sup>1</sup>, SHAO Jing-xia<sup>2</sup>, LI Yang-yang<sup>3\*</sup>

(1 College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2 College of Life Sciences, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 3 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau/Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

**Abstract:** 【Objectives】 Leaf vein traits affect leaf physiological function. We studied the plastic response of the leaf vein traits to different nitrogen and water supplies, and analyzed their correlation with leaf physiological function for demonstrating plant adaptation to different habitats. 【Methods】 A pot experiment with a three-factor complete random design was conducted. The two wheat cultivars were drought-sensitive Zhengmai 101 and drought-tolerant Changhan 58; the two nitrogen fertilizer levels were 0 and N 0.15 g/kg dry soil before sowing; the three water supplying levels were 70%–75%, 50%–55% and 30%–35% of field capacity at the

收稿日期: 2020-02-01 接受日期: 2020-07-24

基金项目: “十二五”国家科技支撑计划课题 (2015BAD22B01)。

联系方式: 徐慧敏 E-mail: 2466959600@qq.com; \* 通信作者 李秧秧 E-mail: yyli@ms.iswc.ac.cn

jointing stage, respectively. After the water treatments were maintained for about 3 weeks, the flag-leaf vein traits [major-vein density ( $VLA_{major}$ ), minor-vein density ( $VLA_{minor}$ ), vein density (VLA) and proportion of minor-vein density ( $Pro_{minor}$ )], and the leaf hydraulic-physiological function indices [leaf hydraulic conductance ( $K_{leaf}$ ), net photosynthetic rate ( $P_n$ ), stomatal conductance ( $g_s$ ), transpiration rate ( $E$ ) and instantaneous water use efficiency (IWUE)] were measured. **【 Results 】** Drought-tolerant cultivar Changhan 58 had higher  $VLA_{major}$ ,  $VLA_{minor}$ , VLA and  $Pro_{minor}$  than drought-sensitive cultivar Zhengmai 101. For Zhengmai 101,  $VLA_{major}$  decreased,  $VLA_{minor}$  and VLA kept unchanged with the increased nitrogen and water supplies, whereas for Changhan 58,  $VLA_{major}$ ,  $VLA_{minor}$  and VLA all decreased with the increased nitrogen and water supplies.  $VLA_{minor}$  and VLA of two wheat cultivars showed different responses to N and water supplies. In the twenty correlations between leaf vein traits and leaf hydro-physiological function parameters, five ones of Zhengmai 101 reached significant ( $P < 0.05$ ) or nearly significant levels ( $0.05 < P < 0.1$ ),  $VLA_{major}$  was negatively correlated with  $K_{leaf}$  and  $g_s$ , and  $Pro_{minor}$  was positively correlated with  $K_{leaf}$ ,  $g_s$  and  $E$ . And for Changhan 58, 14 correlations were significant or nearly significant,  $VLA_{major}$ ,  $VLA_{minor}$  and VLA were all negatively correlated with  $K_{leaf}$ ,  $P_n$  and  $g_s$ ,  $VLA_{major}$  were negatively correlated with IWUE,  $VLA_{minor}$  and VLA were negatively correlated with  $E$ , and  $Pro_{minor}$  was negatively correlated with  $P_n$  and  $E$ . **【 Conclusions 】** Leaf vein traits of drought-tolerant wheat cultivar are sensitive to nitrogen and water supplies, and more closely correlated with leaf hydraulic-physiological functions. Leaf hydraulic-physiological functions will be increased with the higher proportion of minor-vein length in drought-sensitive cultivar, while they will be constrained by vein density and proportion of minor-vein length in drought-tolerant cultivar, suggesting that drought-sensitive cultivar increase its leaf hydraulic-physiological function through optimization of vein length of different types of veins, and the drought-tolerant wheat cultivar through enlarged conduit diameter and extra-xylary hydraulic conductance.

**Key words:** wheat; leaf vein traits; nitrogen fertilizer; water; leaf hydraulic-physiological function

叶脉由木质部和韧皮部构成的维管束及其外面包裹着的维管束鞘细胞共同组成, 担负着物质运输(水分、养分、光合产物)、机械支撑、防御虫害等重要生理功能<sup>[1-2]</sup>, 因而叶脉特征直接影响植物的生长发育乃至生产力<sup>[3-4]</sup>。

叶脉密度是指单位叶面积的叶脉长度, 是植物重要的叶脉特征和分类单元<sup>[5]</sup>。不同物种间和同一物种内叶脉密度明显不同, 被子植物的叶脉密度(平均为  $8 \text{ mm/mm}^2$ ) 高于非被子植物(平均为  $2 \text{ mm/mm}^2$ )<sup>[6]</sup>; 同属草本  $C_4$  植物的叶脉密度为  $C_3$  植物的 2.1 倍<sup>[7]</sup>; 小麦、水稻和拟南芥不同品种或基因型的叶脉密度也不同<sup>[8-10]</sup>。此外, 叶脉密度还受外界环境条件的影响。干旱显著增加植物的叶脉密度<sup>[1,6-7]</sup>。植物通过增加叶脉密度来增加水分运输通道和与叶肉水分交换的接触面积, 从而保证叶片内水分运输的安全性<sup>[11]</sup>。氮素亏缺对植物叶脉密度影响的研究很有限, 且报道的结果不一致。不同光合途径的禾本科草 ( $C_3$  途径的高羊茅、 $C_4$  途径的大黍和  $C_3$ - $C_4$  中间型的 *Panicum milioides*) 氮素亏缺会增加叶脉密度<sup>[12]</sup>, 但在不同基因型水稻上则发现单位叶面积的氮含量与叶脉密度无显著相关性, 随叶片氮含量增加, 细脉密度所占

比例增加<sup>[9]</sup>。尚未见到水分和氮素共同影响下植物叶脉变化特征的研究。

叶脉密度直接影响叶生理功能。大多数研究表明, 叶脉密度与叶水力导度呈正相关<sup>[1,13-17]</sup>。但也有些研究认为二者之间呈负相关或无相关性, 如 Leigh 等<sup>[18]</sup>研究发现银杏长枝叶的叶脉密度要低于短枝叶的叶脉密度, 但是长枝叶的叶水力导度仍较高; Nardini 等<sup>[11]</sup>研究发现槭属和栎属不同树种叶脉密度与叶水力导度呈负相关。在不同基因型的咖啡树<sup>[19]</sup>、水稻<sup>[9]</sup>和拟南芥<sup>[10]</sup>上发现叶脉密度与叶水力导度间无相关性。物种间研究表明叶脉密度与光合速率、气孔导度间呈正相关<sup>[20-22]</sup>, 但在澳大利亚 35 个常绿被子植物上, 叶脉密度和叶水力导度、光合速率及气孔导度并不存在相关关系<sup>[23]</sup>; 充分灌水的水稻不同基因型间叶脉密度和光合速率及气孔导度间亦不存在相关关系<sup>[9]</sup>; 水分胁迫下水稻叶脉密度和光合速率、气孔导度间呈负相关<sup>[24]</sup>。因此, 叶脉密度与叶水力导度、光合能力间关系仍然存在争议。湿地不同水分梯度下生长的旱柳叶脉密度和瞬时水分利用效率呈显著正相关关系<sup>[25]</sup>, 尚不清楚在其他生境中的植物上是否也如此。

水分和氮素亏缺是限制旱地作物生长的主要环境因子, 关于水分对植物叶脉系统及其生理功能的影响已有不少研究, 主要集中在木本植物上, 而对氮素及水氮耦合条件下草本植物的叶脉特征及其与叶生理功能关系研究相对不足。小麦 (*Triticum aestivum*) 是世界上种植面积最大的粮食作物, 80% 种植在雨养条件下<sup>[26]</sup>。研究小麦不同品种 (水地型和旱地型) 叶脉密度对氮肥和水分可塑性响应及其与叶生理功能的关系, 有助于揭示小麦对不同水分和氮素的适应机制, 为小麦水分传输模拟和抗旱育种提供理论依据。

## 1 材料与amp;方法

### 1.1 试验材料与amp;试验设计

供试冬小麦品种为水地品种郑麦 101 和旱地品种长旱 58, 在陕西省杨凌区的西北农林科技大学水土保持研究所盆栽试验场进行盆栽试验。试验用土采自附近农田耕层, 属瘠土, 经风干粉碎过筛后备用, 其基本理化性质为: 有机质 12.2 g/kg、全氮 0.60 g/kg、全磷 0.45 g/kg、无机态氮 32.6 mg/kg、速效磷 10.4 mg/kg、速效钾 188 mg/kg、pH 7.9、容重 1.28 g/cm<sup>3</sup>。试验设置两个氮肥处理: 不添加氮肥 (N<sub>0</sub>) 和播种前按每 kg 干土施 0.15 g N 施加尿素 (N<sub>1</sub>), 所有处理在播种前统一按每 kg 干土施 0.1 g P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 施加磷肥 (过磷酸钙, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 含量为 18%), 氮磷肥均与土壤充分混匀后施入。试验于 2018 年 10 月 17 日播种, 每盆播催芽后种子 13 粒, 待小麦长至三叶期时间苗, 每盆留 11 株, 然后在每盆土壤表面覆盖约 1 cm 厚珍珠岩以抑制土壤水分蒸发, 播种后土壤含水量一直维持在田间持水量的 70%~75%, 其他管理同大田。在播种 5 个月后, 即小麦拔节期进行控水处理, 水分处理设为 3 个水平: 充分灌水 (W<sub>2</sub>); 土壤含水量一致维持在田间持水量的 70%~75%; 中度水分胁迫 (W<sub>1</sub>); 土壤含水量自然降至田间持水量的 50%~55%, 然后维持此含水量约 3 周; 重度水分胁迫 (W<sub>0</sub>), 土壤含水量自然降至田间持水量的 30%~35%, 然后一直维持此土壤含水量约 3 周; 所有处理用称质量法控制每日浇水量。共 12 个处理 (2 个品种 × 2 个氮水平 × 3 个水分水平), 每个处理 8 盆。待小麦水分处理结束 (2019 年 4 月 14 日) 后, 进行小麦植株生长参数和小麦主茎旗叶叶形态、叶脉特征、生理参数的测定, 其中在 2019 年 4 月 15—20 日进行叶形态和生理参数测定, 在 2019 年 4 月 20—25 日采集叶脉特征图像, 2019 年 7 月进行

叶片氮含量和叶脉特征的图像分析。

### 1.2 测定项目和amp;方法

1.2.1 整株植物生长和水分利用 株高为茎基部到穗尖的距离, 用卷尺测量; 生物量为单株的地上部分和地下部分干物重之和, 耗水量为出苗到收获的总蒸腾量, 均用称质量法测定; 整株水分利用效率为生物量与蒸腾耗水量的比值。每个项目重复 4 次。

1.2.2 叶形态和叶脉特征 旗叶先用扫描仪扫描成图片, 后用 Image J 软件进行图像分析计算叶面积; 扫描完的叶片放进烘箱 105℃ 杀青 30 min, 75℃ 下烘至恒质量, 取出后用万分之一天平称其干质量, 叶干质量与叶面积之比即为比叶质量。测定叶干质量后, 叶片粉碎过筛, 用 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 法消煮, 凯氏定氮法测定其质量基础上的叶片氮含量<sup>[27]</sup>, 然后将其乘以比叶质量得到单位叶面积的氮含量 (N<sub>area</sub>), 每个项目均重复 4 次。

采用 Ueno<sup>[28]</sup> 方法测定叶脉密度。用 70% 乙醇煮叶片至白色, 用蒸馏水冲洗 2~3 次, 然后放入 85% 的乳酸煮 1~2 h, 用蒸馏水冲洗干净, 制成装片, 用显微镜观察并拍照, Image J 软件分析图片, 测定的叶脉性状包括 1°~4° 叶脉的叶脉密度。主脉密度为 1° 与 2° 叶脉密度之和, 细脉密度为 3° 与 4° 叶脉密度之和, 叶脉密度为主脉密度与细脉密度之和, 细脉密度所占比例为细脉密度/叶脉密度 × 100%, 每个处理重复 4 次。

1.2.3 叶水力导度 叶水力导度用蒸发通量法测定<sup>[29]</sup>。在水下切下带有叶鞘的叶片并测量叶长与叶宽以计算叶面积 (为避免扫描过程中叶片发生堵塞, 未采用图像扫描分析法测定叶面积), 然后用硅胶管把切下的叶片基部与装有经过 0.2 μm 滤膜过滤的蒸馏水的塑料瓶紧密连接在一起。为避免有空隙, 用实心的塑料棒固定叶鞘, 并用密封带缠绕。塑料瓶放置在万分之一天平上, 叶片水平固定在塑料筐中, 放置在有利于蒸腾的环境中 [PPFD 1200 μmol/(m<sup>2</sup>·s), 温度 (25 ± 1)℃, 相对湿度 (45 ± 5)%]。当叶片达到蒸腾稳态时, 记录天平读数, 计算蒸腾速率 (E)。最后把叶片置于黑暗中平衡 30 min 后, 用压力室测定叶水势 (Ψ<sub>leaf</sub>)。根据公式  $K_{leaf} = E / (0 - \Psi_{leaf})$  计算叶水力导度, 每个项目重复 3 次。

1.2.4 叶水势和叶气体交换参数 清晨日出之前用 PMS-1000 型压力室 (PMS Instruments, Albany, OR, US) 测定旗叶水势。晴朗无风天气的上午 9:00—12:00 用 Li-6800 型便携式光合仪 (Li-COR,



Lincoln, USA) 测定旗叶的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率等气体交换参数。测定时光照设为  $1200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,  $\text{CO}_2$  浓度为  $400 \mu\text{mol}/\text{mol}$ , 温度和相对湿度为大气湿度, 每个处理重复 4 次。叶瞬时水分利用效率为净光合速率与蒸腾速率的比值。

### 1.3 统计分析

采用三因素方差分析检验品种、氮肥和水分对小麦植株生长、水分利用、叶性状和叶生理功能、叶脉密度的效应。由于氮肥  $\times$  水分和品种  $\times$  氮肥  $\times$  水分对两个品种旗叶叶脉密度和叶生理功能参数影响不显著, 因而采用单因素方差分析检验两个品种氮肥或水分处理间的差异, 用 Tukey 法进行多重比较。用 Pearson 相关分析研究叶脉特征与叶面积、比叶质量、叶水势及叶片氮含量之间的相关性, 及叶脉特征和生理功能之间的关系。所有数据分析均用 SPSS 19.0 软件完成。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同氮素和水分供应下小麦生长和耗水

品种、氮肥和水分对株高、生物量、耗水量、整株水分利用效率均有显著影响 ( $P < 0.05$ ), 氮肥  $\times$  水分、品种  $\times$  氮肥的交互作用对这些植物生长和水分利用特征的影响也达到显著水平 ( $P < 0.05$ ), 品种  $\times$  水分的交互作用对生物量、耗水量和整株水分利用效率有极显著影响 ( $P < 0.01$ ), 品种  $\times$  氮肥  $\times$  水分三者的交互作用对株高和生物量的影响接近显著 ( $0.05 < P < 0.1$ ), 对耗水量和整株水分利用效率的影响显著 ( $P < 0.05$ ) (表 1)。长早 58 的株高、生物量、耗水量和整株水分利用效率分别比郑麦 101 高 23.5%、31.2%、14.7% 和 16.3% (图 1)。两个品种施氮处理的生物量、耗水量和整株水分利用效率显著高于不施氮处理 (郑麦 101 的耗水量例外), 长早 58 生物量、耗水量和整株水分利用效率对施氮的响应程度明显高于郑麦 101 (图 1)。两个小麦品种的株高、生物量和耗水量均随灌水量增加而增加, 长早 58 生物量和耗水量增加的幅度高于郑麦 101; 长早 58 的整株水分利用效率随灌水量增加呈现出下降的趋势, 郑麦 101 的整株水分利用效率则在中等水分条件下最高, 但二者不同水分处理间的整株水分利用效率均未达到显著差异水平 (图 1)。从两个小麦品种生物量和水分利用对氮肥和水分的响应来看, 长早 58 的响应程度明显超过郑麦 101, 表现出对氮肥和水分具有较高的可塑性。

### 2.2 不同氮素和水分供应下旗叶性状和生理功能

品种对旗叶叶面积、叶水势、叶片氮含量有显著影响 ( $P < 0.05$ ), 氮肥对叶面积、比叶质量、叶水势、叶片氮含量均有极显著影响 ( $P < 0.01$ ); 水分处理对叶面积、叶水势有极显著影响 ( $P < 0.01$ ), 对叶片氮含量的影响接近显著 ( $0.05 < P < 0.1$ ); 品种  $\times$  氮肥的交互作用对叶面积、比叶质量和叶水势的影响显著 ( $P < 0.05$ ), 品种  $\times$  水分的交互作用对叶面积的影响极显著 ( $P < 0.001$ ), 对叶水势的影响接近显著 ( $0.05 < P < 0.1$ ); 水分  $\times$  氮肥的交互作用对叶面积和氮含量的影响显著 ( $P < 0.05$ ); 品种  $\times$  水分  $\times$  氮肥三者间的交互作用对这些叶性状参数的影响均未达到显著水平 ( $P > 0.05$ ) (表 1)。郑麦 101 的叶面积、叶水势和氮含量高于长早 58 (图 2); 两个品种叶片氮含量均随施氮而增加, 长早 58 施氮处理的叶面积、比叶质量和叶水势要高于不施氮处理, 郑麦 101 施氮处理的叶面积、比叶质量、叶水势与不施氮处理差异不显著, 长早 58 叶面积、比叶质量和叶水势对施氮的响应程度大于郑麦 101; 随水分供应增加, 两个品种的叶面积整体呈现出增加的趋势, 长早 58 叶面积的增加程度高于郑麦 101, 叶水势郑麦 101 整体呈增加趋势, 而长早 58 先下降后上升 (图 2)。可见, 长早 58 旗叶的上述叶性状对氮肥和水分的响应程度要高于郑麦 101。

品种对叶水力导度和净光合速率没有显著影响 ( $P > 0.05$ ), 对气孔导度和蒸腾速率的影响接近显著 ( $0.05 < P < 0.1$ ), 对瞬时水分利用效率有极显著影响 ( $P < 0.01$ ); 氮肥和水分都对除瞬时水分利用效率外的所有叶水力生理功能参数有极显著影响 ( $P < 0.01$ ), 品种  $\times$  氮肥的交互作用对气孔导度和瞬时水分利用效率的影响显著 ( $P < 0.05$ ), 品种  $\times$  水分的交互作用仅对瞬时水分利用效率的影响显著 ( $P < 0.05$ ), 氮肥  $\times$  水分的交互作用对叶水力导度和气孔导度的影响接近显著 ( $0.05 < P < 0.1$ ), 品种  $\times$  氮肥  $\times$  水分的交互作用对叶水力生理参数的影响均不显著 (表 1)。郑麦 101 的气孔导度和瞬时水分利用效率高于长早 58, 但蒸腾速率稍低于长早 58 (图 2); 两个品种的叶水力导度、净光合速率、气孔导度和蒸腾速率均随着氮肥和水分供应的增加表现出增加的趋势, 郑麦 101 气孔导度对施氮响应的程度超过长早 58, 而二者气孔导度对灌水的响应程度没有明显差异; 随氮和水分供应的增加, 郑麦 101 的瞬时水分利用效率呈现降低的趋势, 而长早 58 的瞬时水分利用效率呈现增加的趋势, 在低氮 (N0) 和中等水分处

表 1 小麦植株生长、水分利用、旗叶叶性状、叶水力生理功能和叶脉特征的三因素方差分析  $F$  值  
 Table 1  $F$  values of three-way ANOVA for plant growth, water use, flag-leaf traits, leaf hydraulic-physiological functions and vein traits of wheat

项目 Item	品种 (C) Cultivar	氮 (N) Nitrogen	水分 (W) Water	品种 × 氮 C × N	品种 × 水 C × W	氮 × 水 N × W	品种 × 氮 × 水 C × N × W
植株生长及耗水 Plant growth and water use							
株高 Height (cm)	279.89***	35.67***	338.97***	17.11***	1.14	10.32***	3.178#
干生物量 Biomass (g/plant)	93.85***	876.93***	129.60***	37.55***	5.33**	106.62***	2.90#
耗水量 Water use (kg/pot)	77.75***	497.75***	390.78***	27.75***	10.27***	85.90***	7.54**
WUE <sub>wp</sub> (g/kg)	36.02***	504.90***	3.84*	6.52*	7.38**	22.63***	4.89*
旗叶性状 Flag leaf traits							
叶面积 LA (cm <sup>2</sup> )	6.25*	52.98***	37.54***	5.75*	9.61***	5.18**	2.16
比叶质量 LMA (g/m <sup>2</sup> )	0.07	15.62***	2.16	4.17*	0.68	1.28	0.78
叶水势 $\Psi_{leaf}$ (MPa)	49.66***	11.75**	5.83**	6.59*	2.77#	0.88	0.73
氮含量 $N_{area}$ (g/m <sup>2</sup> )	15.92***	112.38***	2.55#	2.51	0.11	3.40*	0.64
旗叶水力生理功能 Flag leaf hydraulic-physiological functions							
叶水力导度 $K_{leaf}$ [mmol/(m <sup>2</sup> ·s·MPa)]	0.52	27.26***	9.07**	0.67	0.57	3.10#	0.86
光合速率 $P_n$ [ $\mu$ mol/(m <sup>2</sup> ·s)]	2.10	94.56***	25.58***	1.09	0.167	1.18	2.22
气孔导度 $g_s$ [mol/(m <sup>2</sup> ·s)]	3.09#	41.71***	29.57***	5.57*	0.88	2.65#	1.25
蒸腾速率 $E$ [mmol/(m <sup>2</sup> ·s)]	3.44#	34.85***	8.53**	2.56	2.36	0.13	1.03
IWUE ( $\mu$ mol/mmol)	9.92**	0.71	1.73	5.13*	5.24*	1.37	0.75
旗叶叶脉特征 Flag leaf vein traits							
主脉密度 VLA <sub>major</sub> (mm/mm <sup>2</sup> )	22.68***	3.45#	5.00*	0.01	0.04	1.85	0.48
细脉密度 VLA <sub>minor</sub> (mm/mm <sup>2</sup> )	300.94***	11.51**	5.47**	16.33***	9.62***	0.36	0.23
叶脉密度 VLA (mm/mm <sup>2</sup> )	334.96***	15.20***	7.98**	15.08***	9.34**	0.89	0.06
细脉所占比例 Pro <sub>minor</sub> (%)	34.82***	0.01	1.85	4.26*	2.47#	0.79	0.75

注 (Note): WUE<sub>wp</sub>—整株水分利用效率 Water use efficiency based on whole-plant level; IWUE—叶瞬时水分利用效率 Leaf instantaneous water use efficiency ( $P_n/E$ ). #— $0.05 < P < 0.1$ ; \*— $P < 0.05$ ; \*\*— $P < 0.01$ ; \*\*\*— $P < 0.001$ .

理 (W1) 下, 两个品种间的叶瞬时水分利用效率有显著差异, 但在高氮 (N1) 和充分灌水 (W2) 下, 品种间的叶瞬时水分利用效率无显著差异 ( $P > 0.05$ ) (图 2)。

### 2.3 不同氮素和水分供应下旗叶叶脉密度特征

品种对主脉密度、细脉密度、叶脉密度、细脉所占比例均有极显著影响 ( $P < 0.001$ ); 氮处理对主脉密度的影响接近显著 ( $0.05 < P < 0.1$ ), 对细脉密度和叶脉密度有极显著影响 ( $P < 0.01$ ), 但对细脉所占比例无显著影响 ( $P > 0.05$ ); 水分处理对主脉密度、细脉密度和叶脉密度均有显著影响 ( $P < 0.05$ ), 但对细脉所占比例无显著影响 ( $P > 0.05$ )。品种 × 氮肥、品种 × 水分的交互作用对主脉密度没有显著影响 ( $P > 0.05$ ), 但对其余叶脉特征有显著 ( $P < 0.05$ ) 或接近显著的影

响 ( $0.05 < P < 0.1$ ), 氮肥 × 水分、品种 × 氮肥 × 水分的交互作用对所有叶脉密度特征都没有显著影响 ( $P > 0.05$ ) (表 1)。郑麦 101 的主脉密度、细脉密度、叶脉密度和细脉所占比例均低于长旱 58 (图 3), 施氮和灌水均导致主脉密度出现降低的趋势; 长旱 58 的细脉密度和叶脉密度亦随氮和水分供应增加而降低, 但郑麦 101 的细脉密度和叶脉密度并未随氮和水分供应增加而发生明显变化; 对细脉所占比例而言, 长旱 58 随氮和水分供应的增加出现降低的趋势, 而郑麦 101 则随氮和水分供应的增加出现增加的趋势, 两个品种表现出不同的反应模式 (图 3)。

不同处理的叶脉特征与其叶性状存在相关性。郑麦 101 的主脉密度与叶面积间呈显著负相关 ( $P <$

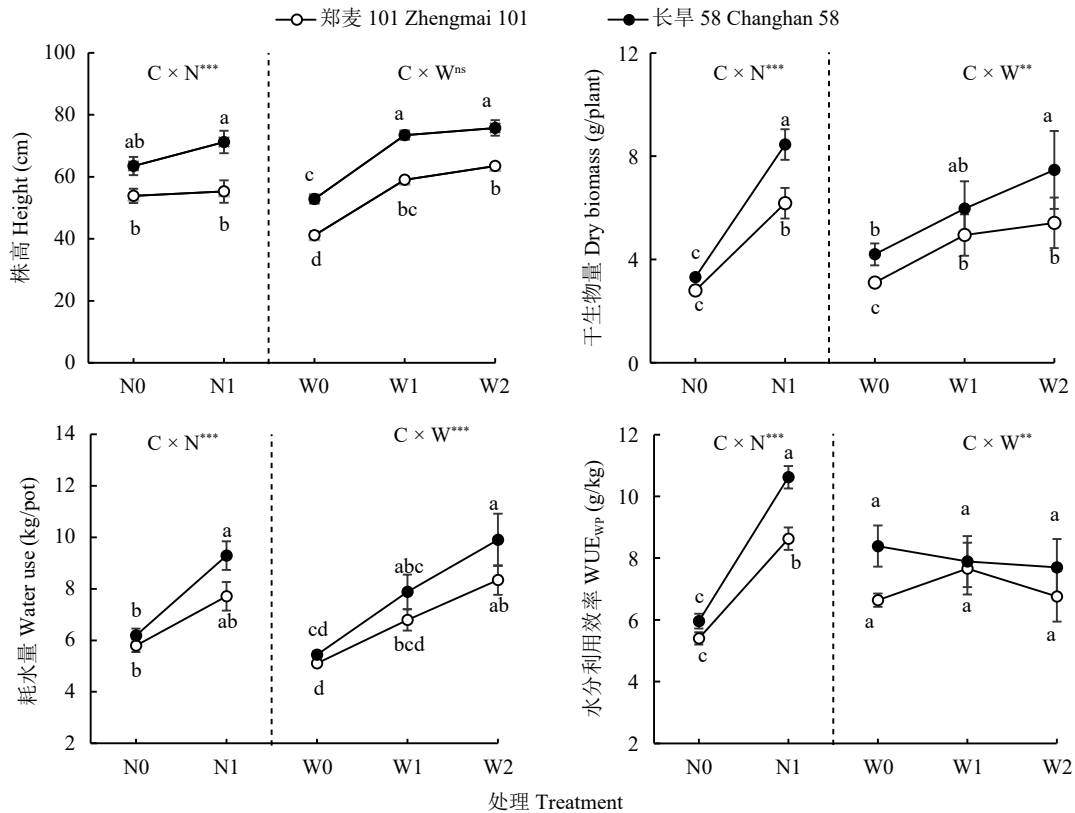


图 1 不同氮肥和水分处理下两个品种小麦植株生长和水分利用

Fig. 1 Plant growth and water use of two wheat cultivars under different nitrogen and water supplying treatments

[注 (Note): 数据为平均值  $\pm$  标准误 Data are mean  $\pm$  SE ( $n = 12$  and  $8$  for nitrogen and water treatments, respectively); 图中不同小写字母表示处理间差异显著 ( $P < 0.05$ ), ns 和星号为品种  $\times$  氮或品种  $\times$  水分间交互作用的差异显著性,  $C \times N$  或  $C \times W$  分别代表品种与 N 或品种与水分处理间的交互作用。Different lowercase letters in the figures indicate significantly different among treatments ( $P < 0.05$ ); ns and asterisks indicate significance of interaction of cultivar  $\times$  nitrogen or cultivar  $\times$  water,  $C \times N$  or  $C \times W$  represent interactions between cultivar and N or cultivar and water. ns— $P > 0.05$ ; \*\*— $P < 0.01$ ; \*\*\*— $P < 0.001$ .]

0.05), 细脉所占比例与叶面积呈显著正相关 ( $P < 0.05$ ), 与叶水势的正相关亦接近显著 ( $0.05 < P < 0.1$ )。长旱 58 的主脉密度、细脉密度和叶脉密度均与叶面积呈极显著负相关 ( $P < 0.01$ ), 细脉密度、叶脉密度与叶片氮含量的负相关接近显著 ( $0.05 < P < 0.1$ ) (表 2), 表明两个品种叶脉特征主要受叶面积的影响。此外, 水地品种细脉所占比例还受叶水势的影响, 而旱地品种细脉密度和叶脉密度还受叶片氮含量的影响。

#### 2.4 叶脉特征与叶水力生理功能的关系

郑麦 101 的主脉密度与叶水力导度、气孔导度呈显著负相关 ( $P < 0.05$ ), 但与净光合速率、蒸腾速率、瞬时水分利用效率无显著相关性 ( $P > 0.05$ ); 其细脉密度、叶脉密度与叶水力导度、净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、瞬时水分利用效率均无显著相关性 ( $P > 0.05$ ); 细脉所占比例则与叶水力导度及气孔导度呈显著正相关 ( $P < 0.05$ ), 与蒸腾速率的正

相关亦接近显著 ( $0.05 < P < 0.1$ )。长旱 58 的主脉密度与叶水力导度、净光合速率、瞬时水分利用效率呈显著负相关 ( $P < 0.05$ ), 与气孔导度的负相关亦接近显著 ( $0.05 < P < 0.1$ ); 其细脉密度和叶脉密度均与叶水力导度、净光合速率、蒸腾速率呈显著负相关 ( $P < 0.05$ ), 与气孔导度的负相关亦接近显著 ( $0.05 < P < 0.1$ ); 细脉所占比例与蒸腾速率呈显著负相关 ( $P < 0.05$ ), 与净光合速率的负相关也接近显著 ( $0.05 < P < 0.1$ ) (表 3)。20 组叶脉特征与叶水力生理功能的相关关系中, 郑麦 101 有 5 组达到显著或接近显著, 而长旱 58 则有 14 组达到显著或接近显著 (表 3), 长旱 58 叶脉特征和叶生理功能的联系更为紧密。

### 3 讨论

#### 3.1 不同小麦品种叶脉密度对氮肥和水分响应

小麦旱地品种长旱 58 的主脉密度、细脉密度、叶脉密度和细脉所占比例 (分别为  $1.01 \text{ mm/mm}^2$ 、

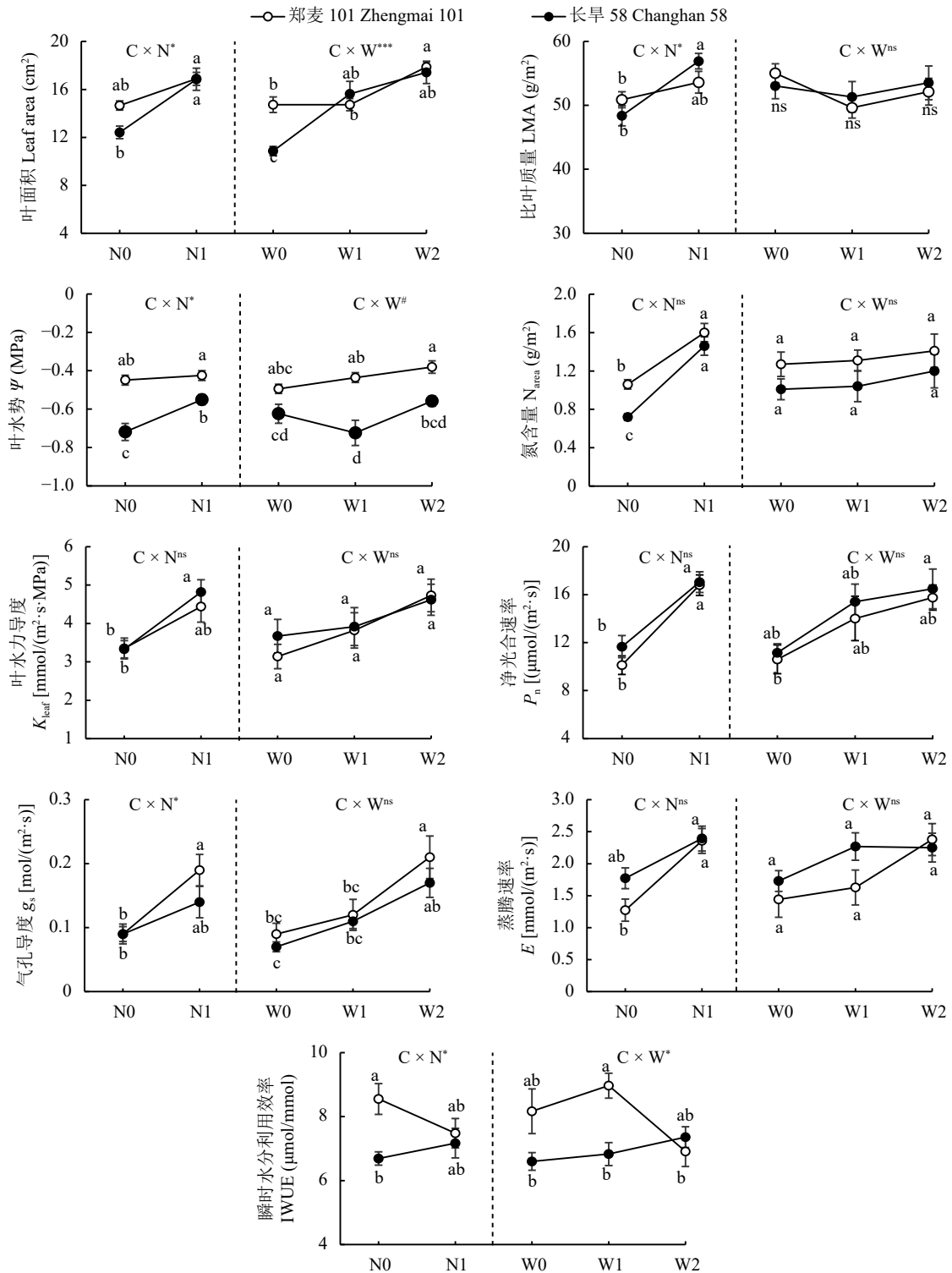


图 2 不同氮肥和水分处理下两个小麦品种旗叶的性状和生理功能

Fig. 2 Flag leaf traits and physiological function of two wheat cultivars under different nitrogen fertilizer and water treatments

[注 (Note) : 数据为平均值 ± 标准误 Data are mean ± SE ( $n = 12$  and  $8$  for N and water treatments, respectively). 图中不同小写字母表示处理间差异显著 ( $P < 0.05$ ), ns 和星号为品种 × 氮或品种 × 水分间交互作用的差异显著性, C × N 或 C × W 分别代表品种与 N 或品种与水分处理间的交互作用 Different lowercase letters in the figures indicate significantly difference among treatments ( $P < 0.05$ ), ns and asterisks indicate the significance of the interaction of cultivar × nitrogen or cultivar × water, C × N or C × W represent interactions between cultivar and N or cultivar and water. ns— $P > 0.05$ ; #— $0.05 < P < 0.1$ ; \*— $P < 0.05$ ; \*\*\*— $P < 0.001$ .]

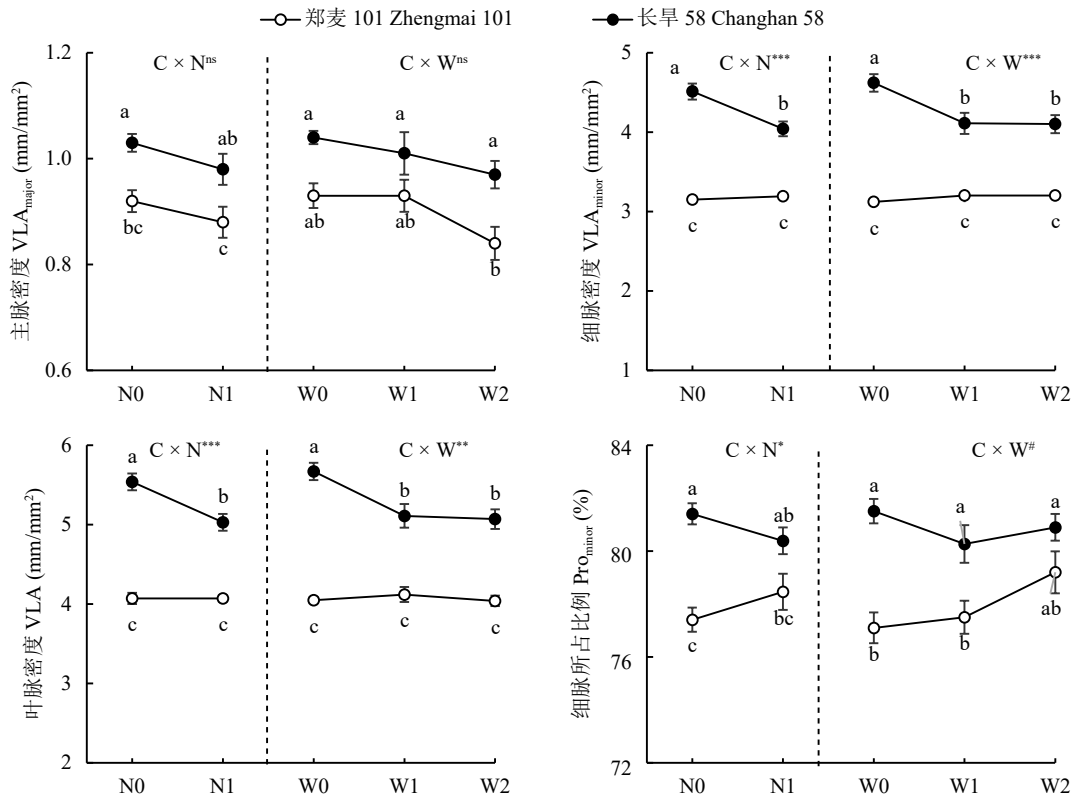


图 3 不同氮肥和水分处理下两个小麦品种旗叶的叶脉特征

Fig. 3 Flag leaf vein traits of two wheat cultivars under different nitrogen and water treatments

[注 (Note): 数据为平均值 ± 标准误 Data are mean ± SE ( $n = 12$  and  $8$  for N and water treatments, respectively). 图中不同小写字母表示处理间差异显著 ( $P < 0.05$ ), ns 和星号为品种 × 氮或品种 × 水分间交互作用的差异显著性, C × N 或 C × W 分别代表品种与 N 或品种与水分处理间的交互作用 Different lowercase letters in the figures indicate significantly difference among treatments ( $P < 0.05$ ), ns and asterisks indicate significance of the interaction of cultivar × nitrogen or cultivar × water, C × N or C × W represent interaction between cultivar and N or cultivar and water. ns— $P > 0.05$ ; #— $0.05 < P < 0.1$ ; \*— $P < 0.05$ ; \*\*\*— $P < 0.001$ .]

表 2 两个小麦品种叶脉特征与叶性状间的 Pearson 相关系数

Table 2 Pearson correlation coefficients of two wheat cultivars between leaf vein characteristics and leaf traits under different nitrogen and water treatments

叶性状 Leaf traits	郑麦 101 Zhengmai 101				长旱 58 Changhan 58			
	VLA <sub>major</sub>	VLA <sub>minor</sub>	VLA	Pro <sub>minor</sub>	VLA <sub>major</sub>	VLA <sub>minor</sub>	VLA	Pro <sub>minor</sub>
叶面积 LA	-0.906*	0.374	-0.406	0.889*	-0.951**	-0.938**	-0.960**	-0.638
比叶质量 LMA	-0.357	0.078	-0.225	0.332	-0.595	-0.624	-0.634	-0.461
叶水势 $\Psi_{leaf}$	-0.690	0.573	-0.039	0.756#	-0.592	-0.461	-0.487	-0.199
叶片氮含量 $N_{area}$	-0.642	0.512	-0.056	0.702	-0.680	-0.770#	-0.776#	-0.612

注 (Note): VLA<sub>major</sub>—主脉密度 Major-vein density; VLA<sub>minor</sub>—细脉密度 Minor-vein density; VLA—叶脉密度 Total vein density ( $\text{mm}/\text{mm}^2$ ); Pro<sub>minor</sub>—细脉密度占叶脉密度的百分比 Percentage of minor vein density in total vein density (%),  $n = 6$ , #— $0.05 < P < 0.1$ ; \*— $P < 0.05$ ; \*\*— $P < 0.01$ .

4.27  $\text{mm}/\text{mm}^2$ 、5.28  $\text{mm}/\text{mm}^2$ 、80.87%) 高于水地品种郑麦 101 (分别为 0.90  $\text{mm}/\text{mm}^2$ 、3.17  $\text{mm}/\text{mm}^2$ 、4.07  $\text{mm}/\text{mm}^2$ 、77.94%), 且以细脉密度的增加幅度 (达 31.2%) 最高。这与目前大多数研究<sup>[1,14-17]</sup>认为的干旱生境中的植物有较高的叶脉密度一致。高的主脉密

度增加了碳投资成本, 但同时提供了水分传输额外的通道, 因而旱地小麦长旱 58 可更好地抵抗因外界干旱、冻融和病虫害引起的栓塞<sup>[30]</sup>。其次, 干旱生境中植物叶主脉含有较高比例富含木质素的厚壁组织、厚角组织和纤维细胞, 从而为植物叶片提供强



表 3 两个小麦品种叶脉特征和叶水力导度、气体交换参数的 Pearson 相关系数

Table 3 Correlation coefficients between leaf vein traits and leaf hydraulic conductance, gas exchange parameters in two wheat cultivars

品种 Cultivar	叶脉特征 Vein traits	叶水力导度 $K_{leaf}$	净光合速率 $P_n$	气孔导度 $g_s$	蒸腾速率 $E$	瞬时水分利用率 IWUE
郑麦 101 Zhengmai 101	主脉密度 $VLA_{major}$	-0.878*	-0.602	-0.865*	-0.717	0.661
	细脉密度 $VLA_{minor}$	0.291	0.428	0.485	0.443	-0.221
	叶脉密度 $VLA$	-0.460	-0.102	-0.268	-0.183	0.345
	细脉所占比例 $Pro_{minor}$	0.841*	0.645	0.886*	0.748#	-0.636
长旱 58 Changehan 58	主脉密度 $VLA_{major}$	-0.833*	-0.854*	-0.757#	-0.651	-0.937**
	细脉密度 $VLA_{minor}$	-0.844*	-0.971**	-0.787#	-0.942**	-0.605
	叶脉密度 $VLA$	-0.860*	-0.978**	-0.801#	-0.928**	-0.658
	细脉所占比例 $Pro_{minor}$	-0.589	-0.769#	-0.556	-0.895*	-0.145

注 (Note): #— $0.05 < P < 0.1$ ; \*— $P < 0.05$ ; \*\*— $P < 0.01$ .

有力的生物力学支持<sup>[31]</sup>。细脉密度是叶水力导度和光合速率的主要决定者，高的细脉密度增加了木质部水和周围叶肉细胞的交换面积，缩短了木质部以外水分传输的距离<sup>[1]</sup>，有利于水分运输和碳水化合物的快速收集等。长旱 58 细脉所占比例增加，意味着相对于叶内水分供应能力（主脉）的叶局部水分扩散能力（细脉）增加，从而有利于水分在其叶内部快速传输。

随着氮素或水分供应增加，两个品种主脉密度均呈现下降趋势，水地品种郑麦 101 的细脉密度和叶脉密度变化不大，而旱地品种长旱 58 细脉密度和叶脉密度均降低（图 3），两个品种叶脉特征对氮肥或水分表现出不同的响应。前人研究中有氮素亏缺增加了叶脉密度<sup>[12]</sup>和叶脉密度不随叶片氮含量发生变化<sup>[9]</sup>的结论，关于水分的影响均认为干旱增加了叶脉密度<sup>[1,6-7]</sup>。本研究结果表明，即使同一物种，不同品种的叶脉特征对氮肥或水分的响应方式也不同。长旱 58 叶脉特征对氮肥或水分的响应可由 Sack 等<sup>[30]</sup>提出的叶脉发育生物学原理得到解释，即主脉（ $1^\circ \sim 3^\circ$  叶脉）密度随叶面积增大而下降，而细脉（ $> 3^\circ$  叶脉）密度不随叶面积增大而发生变化，小麦的叶脉分为 4 级，其中  $3^\circ$  叶脉占总叶脉密度的 65% 左右，施氮或灌水导致长旱 58 的叶面积增大，因而其主脉（本研究中为  $1^\circ + 2^\circ$  叶脉）密度、细脉（本研究中为  $3^\circ + 4^\circ$  叶脉）密度和叶脉密度均随施氮或灌水而下降。郑麦 101 的主脉密度（ $1^\circ + 2^\circ$  叶脉）亦随施氮或灌水而下降，但细脉密度（ $3^\circ + 4^\circ$  叶脉）和总叶脉密度变化不大，原因与  $3^\circ$  叶脉的叶脉密度并未随叶面积发

生变化有关，其叶脉发育可能受其他因素的影响。施氮或灌水对两个品种细脉所占比例影响不大，这与在水稻上的研究结果<sup>[9]</sup>不同，原因可能与物种或氮水供应程度不同有关。

旱地品种长旱 58 的植株生长指标如株高、生物量、耗水量和整株水分利用效率对氮肥和水分供应的响应程度均比水地品种郑麦 101 强，其旗叶叶面积、叶水势和瞬时水分利用效率，及叶脉参数细脉密度和叶脉密度对氮肥和水分供应的响应程度也较强。旱地品种这种强的可塑性，可能增加了其对氮素或水分亏缺的适应性，有助于逆境条件下作物产量维持稳定<sup>[32]</sup>。

### 3.2 小麦旗叶叶脉密度与叶水力生理功能的关系

叶脉特征与叶水力导度间的关系，是植物水力学研究的重要课题。本研究发现，水地品种郑麦 101 的主脉密度与叶水力导度呈显著负相关，而细脉密度和叶脉密度与叶水力导度无显著相关性，细脉密度所占比例与叶水力导度呈显著正相关；旱地品种长旱 58 的主脉密度、细脉密度和叶脉密度均与叶水力导度呈显著负相关（表 3），反映了影响不同生态型小麦叶水力导度的结构因素并不同。叶水力导度由木质部水力导度和木质部以外水力导度两部分组成，前者主要受叶脉特征的影响，而后者主要受维管束鞘和叶肉组织中水分传输阻力的影响，二者对叶水流阻力的相对贡献因研究方法、物种和环境条件的差异而不同<sup>[33]</sup>。小麦的主脉（ $1^\circ$  和  $2^\circ$  叶脉）直接与叶鞘相连，低的主脉密度意味着通过主脉运输的水分丢失较少，从而减小了叶基部与叶尖的水势

差, 使叶维持高的水分传输能力<sup>[34]</sup>。郑麦 101 叶水力导度与细脉密度和叶脉密度无显著相关性, 而与细脉所占比例呈正相关(表 3), 这与在湿生环境下水稻(亦为平行脉)上的研究结果<sup>[9]</sup>相同, 说明郑麦 101 叶水力导度可能主要受叶横截面传导率和叶木质部以外水力导度的影响。而对旱地品种长旱 58 而言, 其叶水力导度与主脉密度、细脉密度和叶脉密度呈显著负相关(表 3), 意味着其叶水力导度主要受木质部导管直径、木质部栓塞和木质部以外水力导度等的影响。Nardini 等<sup>[11]</sup>在 6 个槭属和栎属树种上亦发现叶水力导度与叶脉密度呈显著负相关, 他们认为木质部导管直径与叶脉密度呈负相关可能导致叶水力导度与叶脉密度呈负相关关系。旱地品种不同氮水供给下导管直径与叶脉密度之间是否存在负相关值得进一步研究。此外, 氮素或水分亏缺导致的木质部栓塞增加, 或木质部以外水分传输阻力的增加, 均可能导致叶水力导度与叶脉密度呈负相关关系。

尽管物种间研究大多表明, 叶脉密度与气孔导度、光合速率进化过程中存在协同关系<sup>[20-22]</sup>, 但也有研究得出相反结论, 认为叶脉密度与叶光合能力之间不存在显著的协同变异关系<sup>[23]</sup>; 在同一植物水稻上也有无相关性<sup>[9]</sup>或负相关<sup>[24]</sup>的报道。本研究发现, 水地品种郑麦 101 的主脉密度与气孔导度呈显著负相关, 细脉所占比例与气孔导度、蒸腾速率间呈显著或接近显著的正相关, 表明影响郑麦 101 不同处理气孔导度的主要因素可能是主脉木质部导管直径和细脉所占比例等。旱地品种长旱 58 的主脉密度、细脉密度和叶脉密度均与净光合速率、气孔导度呈显著负相关, 这与在水分胁迫下水稻叶脉密度与净光合速率、气孔导度呈负相关的结果<sup>[24]</sup>一致, 表明氮素或水分亏缺时, 长旱 58 气孔导度和净光合速率主要受主脉木质部导管直径、木质部栓塞及木质部以外水流阻力等的影响。水地品种郑麦 101 的叶脉特征均与瞬时水分利用效率无明显相关性, 而旱地品种长旱 58 主脉密度和瞬时水分利用效率呈极显著负相关, 反映了旱地品种碳投资(主脉)和水分利用(瞬时水分利用效率)存在一种权衡关系, 这与前人研究中报道的叶脉密度和瞬时水分利用效率呈正相关<sup>[25]</sup>不同, 可能与不同植物适应资源梯度的策略有关。旱地品种长旱 58 叶脉密度特征和叶生理功能间的联系更为密切, 这有利于其通过叶水力性状间的紧密耦合来获得更多资源和有效抵御环境胁迫, 从而更好地适应环境变化<sup>[35]</sup>。这与物种间研究发现降雨量低的地区植物叶水力性状(包括叶脉性状)和经济性状(光

合性状等)联系更为紧密<sup>[36]</sup>一致。

本研究的一个局限是所用水地品种和旱地品种均只有 1 个, 因而得到的结论是否适合水地型和旱地型小麦, 仍需要大量的研究去验证。

## 4 结论

1) 水地品种郑麦 101 随氮素和水分供应增加, 其主脉密度呈现下降趋势, 细脉密度和叶脉密度变化不大, 而旱地品种长旱 58 主脉密度、细脉密度和叶脉密度均降低。旱地品种细脉密度和叶脉密度对施氮和灌水的响应强度高于水地品种, 表现出较强的可塑性。

2) 水地品种郑麦 101 主脉密度和叶水力导度、气孔导度呈显著负相关, 细脉所占比例与叶水力导度、气孔导度和蒸腾速率呈显著或接近显著正相关; 旱地品种长旱 58 主脉密度、细脉密度和叶脉密度均与叶水力导度、气孔导度和净光合速率呈显著或接近显著负相关, 主脉密度与叶瞬时水分利用效率亦呈极显著负相关, 细脉密度和叶脉密度与蒸腾速率之间亦呈极显著负相关, 细脉所占比例与净光合速率、蒸腾速率呈接近显著或显著负相关。旱地品种叶脉特征和叶水力生理功能的联系更为紧密。

## 参 考 文 献:

- [1] Sack L, Scoffoni C. Leaf venation: structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future[J]. *New Phytologist*, 2013, 198: 983-1000.
- [2] 李乐, 曾辉, 郭大立. 叶脉网络功能性状及其生态学意义[J]. *植物生态学报*, 2013, 37(7): 691-698.  
Li L, Zeng H, Guo D L. Leaf venation functional traits and their ecological significance[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2013, 37(7): 691-698.
- [3] Feldman A B, Leung H, Baraoidan M, et al. Increasing leaf vein density via mutagenesis in rice results in an enhanced rate of photosynthesis, smaller cell sizes and can reduce interveinal mesophyll cell number[J]. *Frontier in Plant Science*, 2017, 8: 1883.
- [4] Nawarathna R N, Dassanayake K B, Nissanka S P, et al. Is phenotypic variability in leaf vein density in rice associated with grain yield?[J]. *Journal of Rice Research Development*, 2017, 1: 1-9.
- [5] Uhl D, Mosbrugger V. Leaf venation density as a climate and/or environmental proxy: A critical review and new data[J]. *Palaoclimatology, Palaogeography, Palaeoecology*, 1999, 149: 15-26.
- [6] Boyce C K, Brodribb T J, Feild T S, et al. Angiosperm leaf vein evolution was physiologically and environmentally transformative[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2009, 276: 1771-1776.
- [7] Ueno O, Kawano Y, Wakayama M, et al. Leaf vascular systems in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grasses: a two-dimensional analysis[J]. *Annals of Botany*,

- 2006, 97: 611–621.
- [8] 陈伟月, 刘存海, 李秧秧, 等. 冬小麦品种(系)旗叶叶脉性状及其与气孔性状间的关联性[J]. 生态学杂志, 2014, 33(7): 1839–1846.  
Chen W Y, Liu C H, Li Y Y, *et al.* Flag leaf vein traits in winter wheat varieties (lines) and their correlation with stomatal traits[J]. Chinese Journal of Ecology, 2014, 33(7): 1839–1846.
- [9] Xiong D L, Yu T T, Zhang T, *et al.* Leaf hydraulic conductance is coordinated with leaf morphoanatomical traits and nitrogen status in the genus *Oryza*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(3): 741–748.
- [10] Caringella M A, Bongers F J, Sack L. Leaf hydraulic conductance varies with vein anatomy across *Arabidopsis thaliana* wild-type and leaf vein mutants[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2015, 38: 2735–2746.
- [11] Nardini A, Pedà G, Rocca N L. Trade-offs between leaf hydraulic capacity and drought vulnerability: morpho-anatomical bases, carbon costs and ecological consequences[J]. *New Phytologist*, 2012, 196: 788–798.
- [12] Bolton J K, Brown R H. Photosynthesis of grass species differing in carbon dioxide fixation pathways. V. Response of *Panicum maximum*, *Panicum milioides*, and tall fescue (*Festuca arundinacea*) to nitrogen nutrition[J]. *Plant Physiology*, 1980, 66: 97–100.
- [13] Tabassum M A, Ye Y H, Yu T T, *et al.* Rice (*Oryza sativa* L.) hydraulic conductivity links to leaf venation architecture under well-watered condition rather than PEG-induced water deficit[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2016, 38(92): 1–11.
- [14] McKown A D, Cochard H, Sack L. Decoding leaf hydraulics with a spatially explicit model: principles of venation architecture and implications for its evolution[J]. *American Naturalist*, 2010, 175: 447–460.
- [15] Carins Murphy M R, Jordan G J, Brodribb T J. Differential leaf expansion can enable hydraulic acclimation to sun and shade[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2012, 35: 1407–1418.
- [16] 宋丽清, 胡春梅, 侯喜林, 等. 高粱、紫苏叶脉密度与光合特性的关系[J]. *植物学报*, 2015, 50(1): 100–106.  
Song L Q, Hu C M, Hou X L, *et al.* Relationship between photosynthetic characteristics and leaf vein density in *Sorghum bicolor* and *Perilla frutescens*[J]. *Bulletin of Botany*, 2015, 50(1): 100–106.
- [17] McElwain J C, Charilaos Y, Tracy L. Using modern plant trait relationships between observed and theoretical maximum stomatal conductance and vein density to examine patterns of plant macroevolution[J]. *New Phytologist*, 2016, 209: 94–103.
- [18] Leigh A, Zwieniecki M A, Rockwell F E, *et al.* Structural and hydraulic correlates of heterophylly in *Ginkgo biloba*[J]. *New Phytologist*, 2011, 189: 459–470.
- [19] Nardini A, Öunapuu-Pikas E, Savi T. When smaller is better: leaf hydraulic conductance and drought vulnerability correlate to leaf size and venation density across four *Coffea arabica* genotypes[J]. *Functional Plant Biology*, 2014, 41: 972–982.
- [20] Sack L, Frole K. Leaf structural diversity is related to hydraulic capacity in tropical rain forest trees[J]. *Ecology*, 2006, 87: 483–491.
- [21] Brodribb T J, Feild T S, Jordan G J. Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics[J]. *Plant Physiology*, 2007, 144: 1890–1898.
- [22] Walls R L. Angiosperm leaf vein patterns are linked to leaf functions in a global-scale data set[J]. *American Journal of Botany*, 2011, 98: 244–253.
- [23] Gleason S M, Blackman C J, Chang Y, *et al.* Weak coordination among petiole, leaf, vein, and gas-exchange traits across Australian angiosperm species and its possible implications[J]. *Ecology and Evolution*, 2016, 6(1): 267–278.
- [24] Tabassum M A, Zhu G L, Hafeez A, *et al.* Influence of leaf vein density and thickness on hydraulic conductance and photosynthesis in rice (*Oryza sativa* L.) during water stress[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 36894.
- [25] 徐婷, 赵成章, 韩玲, 等. 张掖湿地旱柳叶脉密度与水分利用效率的关系[J]. *植物生态学报*, 2017, 41(7): 761–769.  
Xu T, Zhao C Z, Han L, *et al.* Correlation between vein density and water use efficiency of *Salix matsudana* in Zhangye Wetland, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2017, 41(7): 761–769.
- [26] Food and Agriculture Organization of the United Nations. Agriculture, food and water[M]. [http://www.fao.org/3/Y4683E/y4683e00.htm#P-1\\_0](http://www.fao.org/3/Y4683E/y4683e00.htm#P-1_0), 2003.
- [27] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版)[M]. 北京: 中国农业出版社, 2007.  
Bao S D. Soil and agricultural chemistry analysis (3rd Edition)[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2007.
- [28] Ueno O. Occurrence of distinctive cells in leaves of  $C_4$  species in *Arthraxon* and *Microstegium* (Andropogoneae-Poaceae) and the structural and immunocytochemical characterization of these cells[J]. *International Journal of Plant Sciences*, 1995, 156: 270–289.
- [29] Sack L, Melcher P J, Zwieniecki M A, *et al.* The hydraulic conductance of the angiosperm leaf lamina: A comparison of three measurement methods[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53(378): 2177–2184.
- [30] Sack L, Scoffoni C, McKown A D, *et al.* Developmentally based scaling of leaf venation architecture explains global ecological patterns[J]. *Nature Communications*, 2012, 3: 837.
- [31] Kawai K, Okada N. How are leaf mechanical properties and water-use traits coordinated by vein traits? A case study in Fagaceae[J]. *Functional Ecology*, 2016, 30: 527–536.
- [32] Bradshaw A D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants[J]. *Advance in Genetics*, 1965, 13: 115–155.
- [33] Sack L, Holbrook N M. Leaf hydraulics[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2006, 57: 361–381.
- [34] Zwieniecki M A, Melcher P J, Boyce C K, *et al.* Hydraulic architecture of leaf venation in *Laurus nobilis* L[J]. *Plant Cell and Environment*, 2002, 25: 1445–1450.
- [35] van Kleunen M, Fischer M. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants[J]. *New Phytologist*, 2005, 166: 49–60.
- [36] Yin Q L, Wang L, Lei M L, *et al.* The relationships between leaf economics and hydraulic traits of woody plants depend on water availability[J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 621: 245–252.