

睡莲科植物叶与陆生草本植物叶供耗水特征差异

胡昕怡¹ 许黎明^{2*} 覃伯韬¹ 安倚东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 陆生被子植物主要通过叶脉与气孔的协调来平衡供耗水, 表皮细胞在此过程中发挥重要作用。然而, 在睡莲科(Nymphaeaceae)植物中相关研究非常有限。该研究以7种睡莲科植物、6种陆生草本植物为对象, 通过量化分析花、叶的解剖特征, 探讨睡莲科种内及2类群间花、叶性状差异。结果表明: 睡莲科植物花比叶具更大的气孔、表皮细胞及更高的脉密度, 叶表现出更高的气孔密度、表皮细胞密度及气孔指数。睡莲科植物花的解剖性状与陆生草本植物相似, 叶的表皮细胞密度、气孔密度显著高于陆生草本植物叶, 气孔大小、表皮细胞大小、叶脉密度、气孔指数显著低于陆生草本植物叶。睡莲科植物花气孔密度与表皮细胞大小、花脉密度均无关; 叶中表皮细胞大小与气孔密度呈负相关, 气孔密度与叶脉密度解耦。主成分分析表明, 与陆生草本植物相比较, 睡莲科植物花具有表皮细胞密度优势; 叶性状区域完全分离, 睡莲科植物叶具有表皮细胞密度和气孔密度优势。综上, 睡莲科植物花因挺水特征表现出与陆生草本植物花相似的性状, 叶片中气孔与脉之间的解耦反映了其对水生环境的适应性演化。上述结果为研究水生植物水分利用特征及环境适应机制提供了重要依据。

关键词 睡莲科; 陆生草本; 供耗水; 气孔; 表皮细胞; 脉

中图分类号: Q945.79 文献标志码: A doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2025.05.003

Distinct Water Supply and Consumption Characteristics in Leaves between Nymphaeaceae and Terrestrial Herbs

HU Xinyi¹ XU Liming^{2*} QIN Botao¹ AN Yidong¹ 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; 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)

Abstract In terrestrial angiosperms, the balance between water supply and consumption is primarily regulated through the coordination of leaf veins and stomata, with epidermal cells playing a significant role in this process. However, research on Nymphaeaceae species remains very limited. In this study, seven species of Nymphaeaceae and six species of terrestrial herbaceous plants were selected as materials. Through quantitative analysis of floral and leaf anatomical traits, the intraspecific variation within Nymphaeaceae and the differences in floral and leaf characteristics between the two plant groups were examined. The results indicated that flowers of Nymphaeaceae plants exhibited larger stomatal size, epidermal cells size, and a higher vein density than leaves, whereas leaves displayed greater stomatal density, epidermal cell density, and stomatal index. The anatomical traits of Nymphaeaceae flowers were similar to those of terrestrial herbaceous flowers, except for epidermal cell size. However, the epidermal cell density and stomatal density of leaves were significantly higher than those of terrestrial herbs, while stomatal size, epidermal cell size, vein density and stomatal index were

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

第一作者简介: 胡昕怡(1997—), 女, 硕士研究生, 主要从事植物生理生态学研究。

* 通信作者: 许黎明, E-mail: dawn111305@163.com; 蒋国凤, E-mail: gfjiang@gxu.edu.cn。

收稿日期: 2025年3月6日。

notably lower than those of the terrestrial herbs. The stomatal density of Nymphaeaceae flowers had no correlation with either epidermal cell size or floral vein density; in leaves, epidermal cell size had a negative correlation with stomatal density, and no significant association was found between stomatal density and leaf vein density. Principal component analysis revealed that, compared to terrestrial herbaceous plants, Nymphaeaceae flowers had an advantage in epidermal cell density; meanwhile, leaf trait spaces were completely separated, with Nymphaeaceae leaves exhibiting higher epidermal cell density and stomatal density. In conclusion, the flowers of Nymphaeaceae exhibited the traits similar with terrestrial herbs, likely due to their water-retaining characteristics, while the decoupling of stomata and veins in leaves reflected adaptive evolution in the aquatic environment. These findings provided the valuable foundation for further research on water-use characteristics and environmental adaptation mechanisms in aquatic plants.

Key words Nymphaeaceae; terrestrial herbs; water relations; stomata; epidermal cell; veins

植物脉密度直接影响其导水能力^[1-3]。在陆生环境中,木质部气穴化导致的栓塞是植物导水率下降的原因之一,较高的叶脉密度表明植物拥有更多供水途径,使水分能够绕过栓塞区域输送至蒸腾部位^[3],从而维持气孔开放,保障光合作用的持续进行^[1]。此外,气孔大小与密度直接决定植物气孔导度。气孔大小和密度调节是植物对环境变化的适应策略,特别是在向阳植物和旱生植物中,高气孔密度现象已得到广泛证实^[4-6]。水生植物因处于水生环境,较少遭受陆生植物经历的干旱胁迫,叶脉和气孔之间的协调可能有所不同。已有研究^[7]表明,部分水生植物叶演化出比陆生植物更高的气孔密度,而脉密度却更低,关于睡莲科(Nymphaeaceae)植物的相关性状尚未见报道。

探讨叶脉与气孔之间的关系是理解植物供水机制的关键。气孔是植物气体交换的主要通道,在光合同化CO₂的同时也会导致水分散失,因此,需要叶脉持续提供水分以维持光合作用。已有研究^[8-11]表明,被子植物叶片表皮细胞大小变化受环境条件的影响,其变化直接决定气孔密度和叶脉密度,即叶片的扩张程度可通过表皮细胞的“稀释效应”驱动叶脉和气孔密度的协调变化。这一机制维持了被子植物多样化的气孔-叶脉关联策略^[12-13],使导管组织的投资与气孔分化达到平衡^[9,14],以保障光合作用。在不同栖息地的被子植物中,叶脉密度与气孔密度通常呈正相关关系^[9,15-16]。尽管许多物种表现出这一协调模式,仍有部分植物采用独特策略来维持水平衡。例如,在水环境中,由于干旱胁迫较低,水生植物的叶脉和气孔特征经历了不同的进化路径,以适应特定的水环境^[7-8,17]。

与叶片相比,花的寿命较短且不参与光合作用,因此,对气体交换的需求较低^[18],通常表现出

较少的气孔数量^[19-20]。此外,花的碳投资较少,脉密度也相对较低^[20-21]。研究^[20]表明,部分物种的花脉密度与表皮细胞大小的关系类似于叶片,然而,花瓣的气孔密度较低且可变,并未表现出与脉密度的显著相关性,甚至某些植物的花瓣具有脉但无气孔,表明气孔-脉协同关系可能缺失^[20,22]。在供水机制方面,韧皮部可为许多被子植物的花提供水分^[23-24],这一方式不同于叶片主要依赖木质部供水的模式,因此,可能导致花脉与需水之间的关系发生变化。这表明表皮组织、气孔与叶脉之间的关系可能支持不同的水分供耗模式^[20],影响植物在水平衡方面的适应策略,并进一步导致花与叶在水分供给与消耗成本上的差异。目前,关于这一机制的研究多集中于陆生植物,对于水生植物花的水分协调策略仍不明确。

睡莲科植物是典型的水生观赏植物,在进化分支中隶属基部被子植物群(系统发育上被子植物较早分化的类群),其花和叶分别为挺水与浮水生长状态,暴露于不同程度的水环境。水分状况差异会影响植物生理功能,如蒸腾作用、光合作用、水循环及矿物质吸收等^[25],这对于睡莲科植物的培育具有重要意义。然而,现有研究主要集中于该科植物花、叶的结构观察^[26-28],较少涉及解剖结构和水力学特征^[22,29-30],以及睡莲科植物组织分层、气孔发育、水力性状和碳投资,睡莲科植物气孔-脉协同关系研究鲜见报道。因此,本研究以同质园中生长的睡莲科植物为研究对象,并与陆生草本植物进行比较分析,探讨睡莲科植物解剖性状对水生环境的响应特征及其与陆生被子植物的差异。研究结果有助于深化对睡莲科植物水力学特征的认识,也可为理解被子植物在水生环境中的起源与演化提供新的视角。

1 材料与方法

1.1 植物材料

2023—2024年,在中国广西壮族自治区南宁植物园(22°47′14″N, 108°23′13″E)和广西大学(22°51′30″N, 108°17′53″E)采集植物。共选取13个物种作为研究对象,其中包括7种睡莲科植物作为核心研究物种,为控制植物生活型对结果的干扰,本研究仅选择草本植物作为陆生对照,因

此,另选6种陆生草本植物作为比较物种(表1)。研究区域生态环境一致,属于亚热带季风气候,年平均气温为21.8℃,年平均降水量为1290mm。每个物种随机选择3~5个成熟且无病害的个体进行采样。在上午09:00—11:00(当地标准时间)从每个植物个体上剪取带有花、叶的茎干,并立即置于盛有水的桶中(桶直径33cm,高34cm),随后运回广西大学林学院植物生理生态实验室进一步分析。

表1 研究物种
Table 1 List of studied species

序号 No.	物种名 Name	科 Family	属 Genus	生长型 Growth form
1	鬼针草 <i>Bidens pilosa</i>	菊科 Compositae	鬼针草属 <i>Bidens</i>	陆生草本 Terrestrial herb
2	蓝花草 <i>Ruellia simplex</i>	爵床科 Acanthaceae	芦莉草属 <i>Ruellia</i>	陆生草本 Terrestrial herb
3	水鬼蕉 <i>Hymenocallis littoralis</i>	石蒜科 Amaryllidaceae	水鬼蕉属 <i>Hymenocallis</i>	陆生草本 Terrestrial herb
4	韭莲 <i>Zephyranthes carinata</i>	石蒜科 Amaryllidaceae	葱莲属 <i>Zephyranthes</i>	陆生草本 Terrestrial herb
5	葱莲 <i>Zephyranthes candida</i>	石蒜科 Amaryllidaceae	葱莲属 <i>Zephyranthes</i>	陆生草本 Terrestrial herb
6	红掌 <i>Anthurium andraeanum</i>	天南星科 Araceae	花烛属 <i>Anthurium</i>	陆生草本 Terrestrial herb
7	睡莲 <i>Nymphaea tetragona</i>	睡莲科 Nymphaeaceae	睡莲属 <i>Nymphaea</i>	水生草本 Aquatic herb
8	喀麦隆睡莲 <i>Nymphaea zenkeri</i>	睡莲科 Nymphaeaceae	睡莲属 <i>Nymphaea</i>	水生草本 Aquatic herb
9	齿叶睡莲 <i>Nymphaea lotus</i>	睡莲科 Nymphaeaceae	睡莲属 <i>Nymphaea</i>	水生草本 Aquatic herb
10	蓝睡莲 <i>Nymphaea nouchali</i> var. <i>caerulea</i>	睡莲科 Nymphaeaceae	睡莲属 <i>Nymphaea</i>	水生草本 Aquatic herb
11	印度红睡莲 <i>Nymphaea rubra</i>	睡莲科 Nymphaeaceae	睡莲属 <i>Nymphaea</i>	水生草本 Aquatic herb
12	变色睡莲 <i>Nymphaea atrans</i>	睡莲科 Nymphaeaceae	睡莲属 <i>Nymphaea</i>	水生草本 Aquatic herb
13	萍蓬草 <i>Nuphar pumila</i>	睡莲科 Nymphaeaceae	萍蓬草属 <i>Nuphar</i>	水生草本 Aquatic herb

1.2 采样与组织处理

所有测量均在成熟且健康的植株上进行。每个物种随机选取3~5个不同个体的成熟花、叶。在每片叶片或花中剪取约1cm²的样本,避开边缘和中脉。

样本切片置于30%过氧化氢(H₂O₂)和100%无水乙酸(CH₃COOH)以体积比1:1配置的离析液中,后在水浴锅中70℃恒温加热,直至去除所有色素。随后,取出切片并用蒸馏水清洗3min,再用镊子将表皮与叶肉和脉分离。样品使用0.5%番红染料(Safranin O)染色5min,并用1%阿利新蓝染料(Alcian Blue)染色20s~5min。染色完成后,用蒸馏水洗涤,制成临时玻片在显微镜下观察。

1.3 显微观察与气孔相关指标测定

采用配备数码相机的复合显微镜(DM3000,

Leica,德国)拍摄图像,使用ImageJ软件测量所有图像。

1.3.1 脉测定

在5倍物镜下随机拍摄5个完整视野,以获取叶脉和花脉图像,并计算脉密度(D_v)。

1.3.2 气孔与表皮细胞测定

所有物种均统一在上午09:00—11:00(当地标准时间)采样,遮光处理后气孔处于关闭状态。在40倍物镜下随机拍摄5个完整视野的上表皮和下表皮图像,以观察物种是否具有两面气孔;对含气孔的物种,每张图像至少包含5个气孔和5个表皮细胞,测量气孔大小(S_s ,单个气孔面积)、表皮细胞大小(S_{ec} ,单个表皮细胞面积)、气孔口长度(l_p)、单个保卫细胞宽度(w_g)。

1.3.3 气孔相关指标测定

每个物种花、叶在10倍或20倍物镜下拍摄,3~5个重复,每个重复包含5张照片,以测量气孔密度(D_s ,单位面积内的气孔数量)和表皮细胞密度(D_{ec} ,单位面积内的表皮细胞数量),图片顶部和右侧边界分割的气孔与表皮细胞计入数量,图片底部和左侧边界分割的气孔与表皮细胞不计入统计。

依据 Salisbury^[6]的方法,计算气孔指数(SI,公式中记为 I_s),计算公式为

$$I_s = \frac{D_s}{D_s + D_{ec}} \quad (1)$$

依据 Franks 和 Farquhar^[31]、Franks 等^[32]的方法,计算得到最大气孔导度($g_{s,max}$):

$$g_{s,max} = \frac{D_s da'}{V \left(l + \frac{\pi}{2} \sqrt{\frac{a'}{\pi}} \right)} \quad (2)$$

式中: d 为 $0.000\ 024\ 9\ \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ (25 °C时水蒸气在空气中的扩散系数); V 为 $22.4\ \text{L} \cdot \text{mol}^{-1}$ (空气摩尔体积); D_s 为气孔密度(No. m^{-2}); l 为气孔深度(即完全膨胀的保卫细胞宽度,本研究测量值为 w_g); a' 为平均气孔口面积(m^2 ,估算为 $l_p^2 \times \pi/4$)。

1.3.4 水力学参数测定

为分析花、叶水分输导特性,在花和叶的中部避开主脉和边缘,剪取约 $1\ \text{cm}^2$ 正方形样本,并利用白萝卜切片夹持叶片,使用刀片制备切片。样本经漂白水漂白后,用蒸馏水清洗,并按上述方法染色(染色时间为20 s~10 min),洗去浮色后制成

临时切片,并在光学显微镜下观察。

在5倍物镜下随机拍摄5个视野,并测定相邻花/叶脉边缘之间的距离(d_x)、花/叶脉边缘至下表皮的距离(d_y)。

根据 de Boer 等^[33]的方法计算脉到气孔的最小水力学路径(l_{H_2O})和导水率(K):

$$K_{\text{flower/leaf}} = 12\ 674 \cdot l_{H_2O}^{-1.26} \quad (3)$$

$$l_{H_2O} = \tau \sqrt{(0.56d_x)^2 + d_y^2} \quad (4)$$

式中: τ 是流经叶片内部的流路的曲率(或曲折度),假设为 $\pi/2$ ^[34]。

1.4 数据处理

使用 RGui 4.4.0 对数据统计分析^[35],采用独立样本 t 检验 (paired t -tests) 检验睡莲科植物和陆生草本植物种内或种间花与叶的性状差异显著性。使用 smart 软件包对性状关系进行线性回归分析。使用 procomp 函数对性状数据进行标准化处理,并绘制主成分分析图(PCA)。统计检验的显著性水平设定为 $P<0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 睡莲科植物与陆生草本植物花、叶的解剖特性比较

由表2可知,睡莲科植物的花和叶所有解剖指标均具显著差异;花具有更大的气孔和表皮细胞,叶有更高的表皮细胞密度、气孔密度和气孔指数。与睡莲科植物相同,陆生草本植物叶比花具有更

表2 睡莲科植物、陆生草本植物花和叶解剖指标均值

Table 2 Mean anatomical indexes of flowers and leaves of Nymphaeaceae and terrestrial herbs

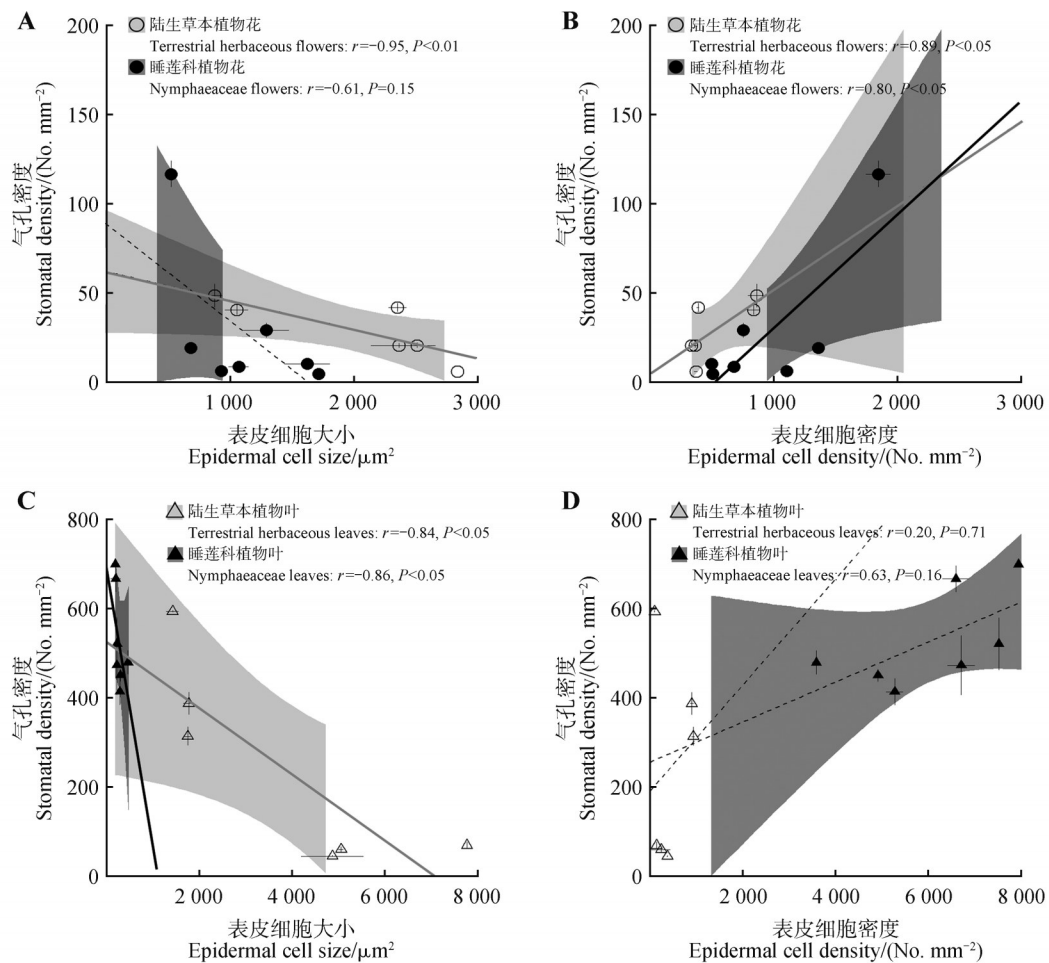
器官 Organ	植物类群 Plant group	气孔大小 Stomatal size/ μm^2	表皮细胞大小 Epidermal cell size/ μm^2	气孔密度 Stomatal density/ (No. mm^{-2})	表皮细胞密度 Epidermal cell density/(No. mm^{-2})	气孔指数 Stomatal index	脉密度 Vein density/ ($\text{mm} \cdot \text{mm}^{-2}$)
花 Flower	陆生草本植物 Terrestrial plants	864.12±124.02 ^{Aa}	2 003.17±335.16 ^{Aa}	26.65±6.42 ^{Ab}	528.40±102.49 ^{Aa}	5.09±1.09 ^{Ab}	1.91±0.25 ^{Ab}
	睡莲科植物 Nymphaeaceae	618.88±71.94 ^{Aa}	1 125.06±170.51 ^{Ba}	27.89±15.15 ^{Ab}	965.03±189.23 ^{Ab}	2.51±0.70 ^{Ab}	1.99±0.16 ^{Aa}
叶 Leaf	陆生草本植物 Terrestrial plants	1 088.04±243.97 ^{Aa}	3 779.24±1 039.91 ^{Aa}	244.85±91.55 ^{Ba}	221.02±76.53 ^{Bb}	41.93±10.46 ^{Aa}	5.45±1.39 ^{Aa}
	睡莲科植物 Nymphaeaceae	292.90±11.35 ^{Bb}	276.74±36.01 ^{Bb}	529.22±41.66 ^{Aa}	3 032.91±293.07 ^{Aa}	15.24±1.18 ^{Ba}	1.15±0.07 ^{Bb}

注:同列不同大写字母表示睡莲科植物和陆生草本植物两类群在同一植物器官(花或叶)具显著差异($P<0.05$),同列不同小写字母表示在同一类群内花与叶器官同一性状具显著差异($P<0.05$)。

Note: Different uppercase letters in the same column indicated significant differences ($P<0.05$) between the two groups (Nymphaeaceae and terrestrial herbs) for the same plant organ (flower or leaf), while different lowercase letters in the same column denoted significant differences ($P<0.05$) in the same trait between floral and leaf organs within the same group.

高的气孔密度和气孔指数。睡莲科植物的花脉比叶脉密度更高($P < 0.05$),与陆生草本植物表现出相反的趋势。除表皮细胞大小外,睡莲科植物花解剖性状与陆生草本植物均无差异;在睡莲科植物叶解剖性状中,所有性状与陆生草本植物均具显著差异,睡莲科植物叶气孔大小、表皮细胞大小、气孔指数、脉密度显著低于陆生草本植物叶,表皮细胞密度和气孔密度显著高于陆生草本植物叶。

因条件限制,采集的变色睡莲为园艺品种,在表皮细胞性状上与原生种存在差异,故去掉1个异常种后,在表皮细胞大小和气孔密度的关系中,仅叶中呈显著负相关($r = -0.86, P < 0.05$; $r = -0.84, P < 0.05$;图 1C),在花中均无相关性(图 1A)。在表皮细胞密度和气孔密度的相关性中,仅在花中呈显著正相关($r = 0.80, P < 0.05$; $r = 0.89, P < 0.05$;图 1B),而在叶中无相关性(图 1D)。



虚线及 r 表示线性拟合结果并展示显著性水平 P , 黑色代表睡莲科植物, 灰色代表陆生草本植物, 实线表示性状显著相关, 虚线表示无相关, 阴影区域为 95% 置信区间, 误差线代表标准误差。由于在单位面积下大小和密度存在量级差异, 为使数据表达更为直观, 选用不同单位进行表示。

The dashed lines and r values represented the linear regression results with significance levels (P), where black indicated Nymphaeaceae plants and gray denoted terrestrial herbaceous plants. Solid lines meant statistically significant trait correlations, while dashed lines indicated no significant correlation. The shaded areas represented 95% confidence intervals. Error bars indicated standard errors. Given the magnitude variations in size and density per unit area, different measurement units were adopted to facilitate more intuitive data visualization.

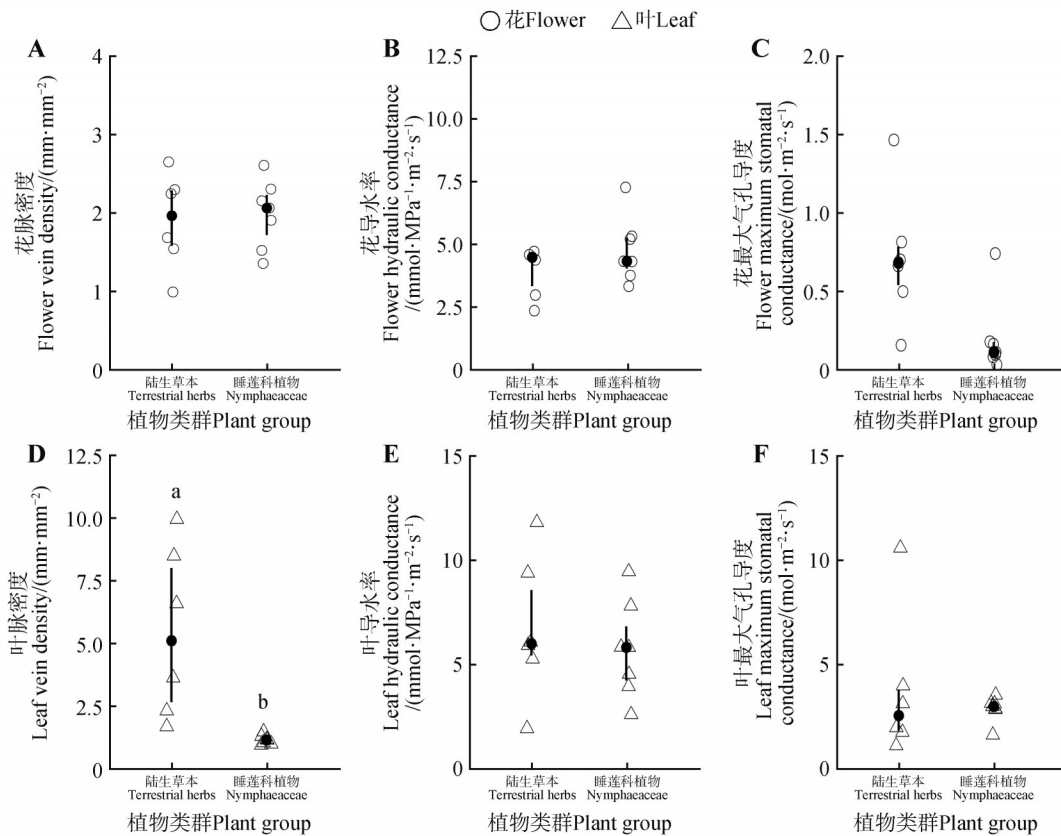
图 1 睡莲科植物和陆生草本植物花气孔密度 (D_s) 与表皮细胞大小 (S_{ec}) (A)、表皮细胞密度 (D_{ec}) (B) 及叶气孔密度 (D_s) 与表皮细胞大小 (S_{ec}) (C)、表皮细胞密度 (D_{ec}) (D) 相关性

Fig.1 The correlation diagrams of stomatal density (D_s) with epidermal cell size (S_{ec}) (A) and epidermal cell density (D_{ec}) (B) in flowers of Nymphaeaceae and terrestrial herbaceous plants, as well as stomatal density (D_s) with epidermal cell size (S_{ec}) (C) and epidermal cell density (D_{ec}) (D) in leaves

2.2 睡莲科植物与陆生草本植物花、叶供耗水关系比较

在花的供耗水指标中,睡莲科植物花脉密度、导水率、最大气孔导度与陆生草本植物花无显著

差异(图2A~2C)。在叶的供耗水指标比较中,两类群在导水率和最大气孔导度上无显著差异(图2E、2F),睡莲科植物的叶脉密度显著低于陆生草本植物叶(图2D)。



不同小写字母表示类群间存在显著差异,四分位间距和中位数由单个类群间黑圆点和误差线表示。通过独立样本 t 检验得到性状之间差异。

Different lowercase letters indicated significant differences between groups. The interquartile range (IQR) and median were displayed using solid black dots and error bars for each individual group. Differences between traits were obtained by independent samples t -test.

图2 睡莲科植物和陆生草本植物脉密度(D_v)、导水率(K)、最大气孔导度($g_{s,max}$)比较

Fig.2 Comparison of vein density (D_v), water conductivity (K), and maximum stomatal conductance ($g_{s,max}$) between Nymphaeaceae and terrestrial herbs

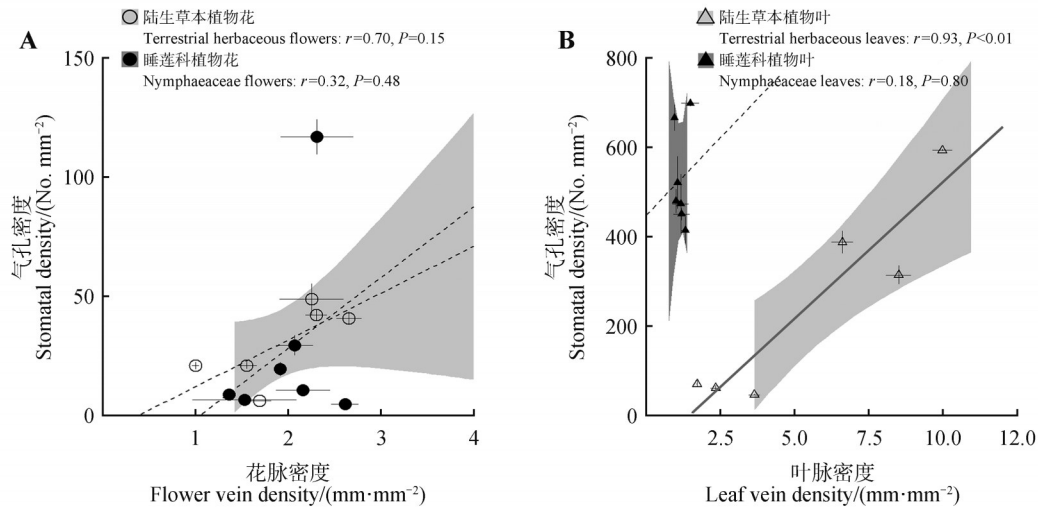
陆生草本植物叶中叶脉密度与气孔密度呈极显著正相关($r=0.93, P<0.01$;图3B),睡莲科植物花、叶和陆生草本植物花脉密度与气孔密度无相关(花: $r=0.32, P=0.48$; $r=0.70, P=0.15$ 。叶: $r=0.18, P=0.80$;图3)。

2.3 花、叶解剖性状主成分分析

花解剖性状主成分分析表明(图4A),前2个主成分分别解释总变异的40.23%和34.83%。第1主成分轴主要由密度相关指标驱动,气孔密度、表皮细胞密度、脉密度与第1主成分轴负半轴相关性最强,正半轴与导水率、表皮细胞大小相关;第2主

成分轴由气孔相关性驱动,与气孔大小、气孔指数、最大气孔导度相关性最强。睡莲科植物花与陆生草本植物花性状区域部分重叠,但在表皮细胞密度上具有突出优势。

叶解剖性状主成分分析表明(图4B),前2个主成分分别解释总变异的46.33%和35.51%。第1主成分轴与表皮细胞密度相关性最强,第2主成分轴与最大气孔导度、导水率相关性最强。睡莲科植物叶在气孔密度、表皮细胞密度上具有突出优势,与陆生草本植物叶性状区域完全分离,具明显差异。

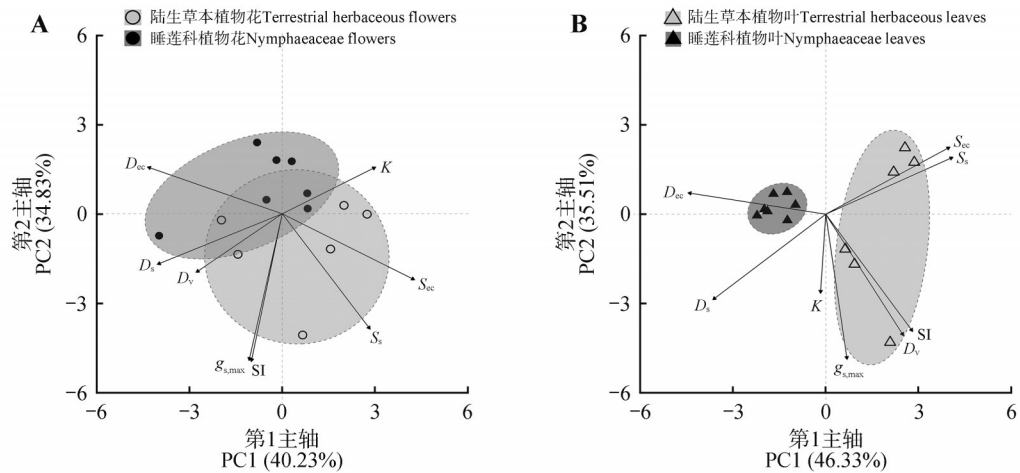


虚线及 r 表示线性拟合结果并展示显著性水平 P , 黑色代表睡莲科植物, 灰色代表陆生草本植物, 实线表示性状显著相关, 虚线表示无相关, 阴影区域 95% 置信区间, 误差线代表标准误差。

The dashed lines and r values represented the linear regression results with significance levels (P), where black indicated Nymphaeaceae plants and gray denoted terrestrial herbaceous plants. Solid lines meant statistically significant trait correlations, while dashed lines indicated no significant correlation. The shaded areas represented 95% confidence intervals. Error bars indicated standard errors.

图3 睡莲科植物、陆生草本植物器官气孔密度 (D_s) 与脉密度 (D_v) 相关性

Fig.3 Correlation between stomatal density (D_s) and vein density (D_v) of Nymphaeaceae and terrestrial herb organs



对应阴影区域表示睡莲科植物 ($n=7$) 和陆生草本植物 ($n=6$) 占据的性状空间总体积, 黑色箭头代表表皮细胞大小 (S_{ec})、气孔大小 (S_s)、表皮细胞密度 (D_{ec})、气孔密度 (D_s)、脉密度 (D_v)、气孔指数 (SI)、导水率 (K)、最大气孔导度 ($g_{s,max}$) 性状载荷。

The shaded areas represented the total trait space volume occupied by Nymphaeaceae ($n=7$) and terrestrial herbs ($n=6$). Black arrows indicated the loadings of traits, including epidermal cell size (S_{ec}), stomatal size (S_s), epidermal cell density (D_{ec}), stomatal density (D_s), vein density (D_v), stomatal index (SI), hydraulic conductivity (K), and maximum stomatal conductance ($g_{s,max}$).

图4 所有物种 ($n=13$) 花 (A) 和叶 (B) 8 个性状的主成分分析

Fig.4 Principal component analysis (PCA) of eight traits for flowers (A) and leaves (B) of all species ($n=13$)

3 讨论

3.1 睡莲科植物花、叶解剖结构差异

通过睡莲科植物花、叶的解剖特征对比 (表 2), 可见睡莲科植物叶片经历了更显著的细胞分化过程, 由更小且数量更多的细胞紧密排列形成表皮

层。小型化的细胞通常能加速气体交换, 从而促进光合作用^[36-37]。此外, 与较大的细胞相比, 较小的细胞能增强叶片抗机械弯曲能力^[38], 提高叶片抗性。结合睡莲科植物花、叶生长分别处于不同程度的水分环境的差异 (花器官整体脱离淹水环境, 叶以浮水状态生长于水面上), 叶片的表皮细

胞、气孔特征可视为对浮水生境的一种适应性生理策略。

睡莲科植物花脉密度高于叶脉密度(表2),表现出与陆生植物相反的趋势,这一差异可能也与两者所处的水分环境密切相关。睡莲科植物花未直接接触水分,处于高出水面的环境,高脉密度利于提高植物供水能力及器官结构支撑能力^[2,39],增强植物的抗旱性。睡莲科植物叶处于水分充足的浮水环境,对供水需求较低,因此,对脉密度的选择压力相对较小。此外,在高湿度环境下,气孔的发育和功能可能会受到抑制,进而削弱叶片光合作用^[40],因此,睡莲科植物叶片可能通过降低脉构建成本,将资源更多地投入到气孔分化,以适应浮水生境。

3.2 睡莲科植物与陆生草本植物花解剖性状相关性比较

3.2.1 表皮细胞与气孔密度的关联

睡莲科植物花与陆生草本植物花解剖性状不同,气孔密度仅受到表皮细胞密度的影响(图1A、1B),表明睡莲科植物花表皮细胞对气孔的协调控制能力可能弱于陆生植物花。在植物表皮中,除了气孔外还存在表皮细胞、毛状体和水孔等分化组织,这些不同类型的细胞在发育过程中相互影响,并通过基因调控机制协同作用,共同形成功能性表皮^[41-42]。睡莲科植物花的表皮层兼具表皮细胞、气孔、水孔和毛状体,多结构共存揭示水孔和毛状体可能共同参与调控气孔密度,使其成为多种分化细胞协同作用的结果。虽然表皮细胞大小与气孔密度无直接相关性,但仍可能存在表皮细胞扩增协调气孔形成的现象。

3.2.2 气孔与花脉的解耦现象

睡莲科植物花与陆生草本植物气孔与花脉均解耦(图3),表明睡莲科植物花可能具有与陆生草本植物类似的供耗水差异^[20]。目前,陆生植物花气孔和脉解耦的原因有2种:一是花主要由韧皮部而非木质部提供所需水分^[43-44],供水方式的不同导致花脉密度和水供应的关系与叶片不一致;二是花非光合作用的主要场所,不需要产生更多的气孔以进行气体交换,因此,气孔密度和脉没有很强的相关性^[20]。然而,研究^[45]表明,基部被子植物花主要由木质部供水,许多睡莲科植物花中形成的含水、低糖的花柱可能是木质部流动分泌物,为睡莲科植物花由木质部供水提供了佐证。因此,睡

莲科植物的花与陆生草本植物的花在气孔与脉的关联性上表现出一致的无关现象,更可能是受低气孔密度的影响。此外,睡莲科植物与陆生草本植物的花在气孔大小、气孔密度、气孔指数、最大气孔导度、脉密度、导水率上无显著差异(表2、图2A、2C),睡莲科植物花器官整体脱离水面,生长环境更接近陆生环境,因此,水分供需状况与陆生草本植物花相似,导致二者在气孔、脉相关解剖性状上无显著差异(表2)。

睡莲科植物花的气孔指标上与陆生草本植物虽无统计学上的差异,但其分布整体偏低,仅1个睡莲科物种的最大气孔导度高于 $0.5 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (图2C),这可能与存在水下发育阶段相关。水下环境可能对睡莲科植物花气孔形成具有抑制作用^[40],导致多数睡莲科植物气孔相关指标数值偏低。

3.2.3 睡莲科植物花与陆生草本植物花的相似性

花解剖性状主成分分析(图4A)表明,睡莲科植物与陆生草本植物在供水与水分消耗方面具有一定的组间相似性,但睡莲科植物花主要受密度相关指标(表皮细胞密度、气孔密度、脉密度)的影响,在表皮细胞密度上具有突出优势,陆生草本植物则主要受细胞大小(气孔大小、表皮细胞大小)的影响。

3.3 睡莲科植物与陆生草本植物叶解剖性状相关性比较

3.3.1 表皮细胞与气孔密度相关性

睡莲科植物叶与陆生草本植物叶在气孔密度与表皮细胞大小的关系上趋同(图1)。在相同条件下,较小的细胞能抵抗更强的细胞张力和机械力^[38,46]。因此,小且密集的表皮细胞对叶片具有更好的支撑作用^[46],从而有助于构建气室等水生植物特有结构。此外,两类群表皮细胞大小之间具有显著差异,睡莲科植物气孔密度与表皮细胞大小相关性拟合直线斜率更陡峭(图1),因此,通过表皮的协调,睡莲科植物叶能够获得比陆生草本植物更高的气孔密度(表2),与之前研究^[45,47]结果一致。已有研究^[8,11]表明,在低蒸汽压差条件下,植物叶片表面积大小可能通过调节表皮细胞数量来实现,二者呈正相关。在最大气孔导度无显著差异的情况下(图2F),睡莲科植物更高的表皮细胞密度可能形成大的叶片,进而获得更高的单叶气体交换量。

3.3.2 气孔与叶脉的解耦现象

与陆生草本植物相反,睡莲科植物叶脉密度与气孔密度无关(图3),且叶脉密度显著低于陆生草本植物(图2D、图3)。低叶脉密度的形成主要有两方面原因,一方面是由于睡莲科植物叶生长于水生环境,脉几乎不会存在因干旱而导致的细胞死亡或导管栓塞的现象,叶脉的供水压力更小,从而选择降低脉的构建成本;而陆生植物在旱季通常比水生植物承受更多的干旱胁迫,因此,会投入更多资源在叶中构建更密集的脉来维持水分供应^[2,7]。另一方面则是睡莲科植物有脉之外的水流通径影响植物的水力传导来满足蒸腾需求^[48-49],通过叶表或叶肉层中其他结构将水输送到气孔周围。解剖研究发现,睡莲科植物叶背面不具气孔,具密集的水孔。这些水孔由复杂细胞结构和丰富的胞间连丝组成,适用于物质高效运输,可作为供水通道减轻木质部供水压力^[45,50-52],因此,水孔在睡莲科植物水分和矿物质运输中发挥重要作用。

此外,尽管睡莲科植物的叶脉密度与陆生草本植物存在显著差异,但导水率与陆生草本植物无差别(图2D、2E)。研究表明,水生植物会通过扩大脉直径和调整叶厚度,而非提高脉密度,来适应水生条件^[7],叶脉密度和脉直径共同决定叶片水分运输效率并反映蒸腾特性^[2-3,53],这都有可能使睡莲科植物获得更理想的导水效果。

3.3.3 睡莲科植物叶与陆生草本植物叶差异性

分析发现,睡莲科植物叶片无需通过耦合耗水与供水来满足生理需求,小表皮细胞可能为组织和器官功能的多样化提供了空间支持。叶解剖性状主成分分析结果表明,睡莲科植物与陆生草本植物在性状空间区域上完全分离(图4B),睡莲科植物叶片在表皮密度和气孔密度上表现尤为突出(表2,图4B)。综上,睡莲科植物叶片展现出适应水生环境的特殊性,通过协调表皮细胞与气孔密度及利用水孔作为辅助供水结构,成功适应了水生环境的生态要求,同时,在一定程度上与陆生草本植物叶维持了相似的气体交换能力。

4 结论

睡莲科植物的花与叶由于生长在不同的水分环境中,表现出显著的解剖差异。相比叶片,睡莲科植物花更高的脉密度提高了花的供水能力并有助于维持花的结构支撑。而睡莲科植物叶片的表

皮层由小且密集的细胞组成,表皮细胞小型化具多重功能优势,包括快速的气体交换、增强叶片抗性及为更多组织和器官的发生提供可能性。虽在表皮细胞上具分化差异,但由于环境水分条件的相似性使睡莲科植物的花在解剖性状及供耗水的关联性上与陆生草本植物的花趋于一致。水环境的差异导致睡莲科植物与陆生草本植物的叶片在解剖性状和供耗水关系上区别明显。睡莲科植物叶片的解剖特点反映了其对水生环境的适应性进化,这种适应性改变了睡莲科植物供耗水之间的关系。研究表明,在水生环境中,睡莲科植物叶片的供水与耗水不需要像陆生草本植物那样进行耦合协调。

参 考 文 献

- [1] SACK L, HOLBROOK N M. Leaf hydraulics [J]. Annual Review of Plant Biology, 2006, 57: 361-381.
- [2] 龚容, 高琼. 叶片结构的水力学特性对植物生理功能影响的研究进展 [J]. 植物生态学报, 2015, 39(3): 300-308.
GONG R, GAO Q. Research progress in the effects of leaf hydraulic characteristics on plant physiological functions [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2015, 39(3): 300-308.
- [3] SACK L, SCOFFONI C. Leaf venation: structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future [J]. New Phytologist, 2013, 198(4): 983-1000.
- [4] GINDEL I. Stomatal number and size as related to soil moisture in tree xerophytes in Israel [J]. Ecology, 1969, 50(2): 263-267.
- [5] CLIFFORD S C, BLACK C R, ROBERTS J A, et al. The effect of elevated atmospheric CO₂ and drought on stomatal frequency in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) [J]. Journal of Experimental Botany, 1995, 46(7): 847-852.
- [6] SALISBURY E J. On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with special reference to the woodland flora [J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, 1928, 216: 1-65.
- [7] ZHAO W L, FU P L, LIU G L, et al. Difference between emergent aquatic and terrestrial monocotyledonous herbs in relation to the coordination of leaf stomata with vein traits [J]. AoB Plants, 2020, 12(5): plaa047.
- [8] CARINS MURPHY M R, JORDAN G J, BRODRIBB T J. Acclimation to humidity modifies the link between leaf size and the density of veins and stomata [J]. Plant, Cell & Environment, 2014, 37(1): 124-131.
- [9] CARINS MURPHY M R, JORDAN G J, BRODRIBB T J.

- Cell expansion not cell differentiation predominantly coordinates veins and stomata within and among herbs and woody angiosperms grown under sun and shade [J]. *Annals of Botany*, 2016, 118(6): 1127-1138.
- [10] CARINS MURPHY M R, 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.
- [11] CARINS MURPHY M R, JORDAN G J, BRODRIBB T J. Differential leaf expansion can enable hydraulic acclimation to sun and shade [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2012, 35(8): 1407-1418.
- [12] BRODRIBB T J, JORDAN G J, CARPENTER R J. Unified changes in cell size permit coordinated leaf evolution [J]. *New Phytologist*, 2013, 199(2): 559-570.
- [13] 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 Phytologist*, 2017, 214(1): 473-486.
- [14] BLONDER B, SALINAS N, PATRICK BENTLEY L, *et al.* Predicting trait-environment relationships for venation networks along an Andes-Amazon elevation gradient [J]. *Ecology*, 2017, 98(5): 1239-1255.
- [15] ZHAO W L, CHEN Y J, BRODRIBB T J, *et al.* Weak coordination between vein and stomatal densities in 105 angiosperm tree species along altitudinal gradients in southwest China [J]. *Functional Plant Biology*, 2016, 43(12): 1126-1133.
- [16] 张亚, 杨石建, 孙梅, 等. 基部被子植物气孔性状与叶脉密度的关联进化 [J]. *植物科学学报*, 2014, 32(4): 320-328.
- ZHANG Y, YANG S J, SUN M, *et al.* Stomatal traits are evolutionarily associated with vein density in basal angiosperms [J]. *Plant Science Journal*, 2014, 32(4): 320-328.
- [17] HOVENDEN M J, VANDER SCHOOR J K, OSANAI Y. Relative humidity has dramatic impacts on leaf morphology but little effect on stomatal index or density in *Nothofagus cunninghamii* (Nothofagaceae) [J]. *Australian Journal of Botany*, 2012, 60(8): 700-706.
- [18] RODDY A B, DAWSON T E. Determining the water dynamics of flowering using miniature sap flow sensors [J]. *Acta Horticulturae*, 2011, 951: 47-53.
- [19] RODDY A B, BRODERSEN C R, DAWSON T E. Hydraulic conductance and the maintenance of water balance in flowers [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2016, 39(10): 2123-2132.
- [20] ZHANG F P, CARINS MURPHY M R, CARDOSO A A, *et al.* Similar geometric rules govern the distribution of veins and stomata in petals, sepals and leaves [J]. *New Phytologist*, 2018, 219(4): 1224-1234.
- [21] RODDY A B, GUILLIAMS C M, LILITTHAM T, *et al.* Uncorrelated evolution of leaf and petal venation patterns across the angiosperm phylogeny [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(13): 4081-4088.
- [22] KE Y, ZHANG F P, ZHANG Y B, *et al.* Convergent relationships between flower economics and hydraulic traits across aquatic and terrestrial herbaceous plants [J]. *Plant Diversity*, 2023, 45(5): 601-610.
- [23] DE LA BARRERA E, NOBEL P S. Nectar: properties, floral aspects, and speculations on origin [J]. *Trends in Plant Science*, 2004, 9(2): 65-69.
- [24] 武晓倩, 何旭, 高境焱, 等. 转 *PsnNAC007* 高耐旱性小黑杨种质创制及其特性分析 [J]. *植物研究*, 2024, 44(3): 349-360.
- WU X Q, HE X, GAO J H, *et al.* Germplasm innovation and characteristic analysis of transgenic *PsnNAC007* *Populus simonii* × *P. nigra* with high drought tolerance [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2024, 44(3): 349-360.
- [25] GISLERØD H R, MORTENSEN L M. Relative humidity and nutrient concentration affect nutrient uptake and growth of *Begonia* × *hiemalis* [J]. *HortScience*, 1990, 25(5): 524-526.
- [26] 孙媛媛, 杨添琪, 艾星梅, 等. 热带睡莲展叶前后叶片形态结构差异与叶脐胎芽发育的关系 [J]. *植物研究*, 2024, 44(4): 528-539.
- SUN Y Y, YANG T Q, AI X M, *et al.* Relationship between the differences in leaves morphology and structure and epiphyllous bud development of tropical water lily before and after leaf expansion [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2024, 44(4): 528-539.
- [27] 周庆源. 睡莲科的花的生物学和生殖形态学研究 [D]. 北京: 中国科学院植物研究所, 2005.
- ZHOU Q Y. *Floral biology and reproductive morphology of the Nymphaeaceae* [D]. Beijing: Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, 2005.
- [28] 胡光万, 刘克明, 雷立公. 睡莲科三属植物叶的比较解剖学研究 [J]. *生命科学研究*, 2003, 7(3): 243-248.
- HU G W, LIU K M, LEI L G. Comparative study on leaf anatomy of three genera in Nymphaeaceae [J]. *Life Science Research*, 2003, 7(3): 243-248.
- [29] 刁英, 胡蓉, 游永宁, 等. 莲属植物叶片及花瓣的比较解剖学研究 [J]. *湖北农业科学*, 2013, 52(13): 3059-3061.
- DIAO Y, HU R, YOU Y N, *et al.* Comparative anatomy

- studies on leaves and petals of *Nelumbo* [J]. Hubei Agricultural Sciences, 2013, 52(13): 3059-3061.
- [30] 许梅芝. 睡莲气孔细胞结构进化的分子机制[D]. 福州: 福建农林大学, 2018.
XU M Z. The molecular basis of the evolution of stomatal complex in *Nymphaea colorata* [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2018.
- [31] FRANKS P J, FARQUHAR G D. The effect of exogenous abscisic acid on stomatal development, stomatal mechanics, and leaf gas exchange in *Tradescantia virginiana* [J]. Plant Physiology, 2001, 125(2): 935-942.
- [32] FRANKS P J, DRAKE P L, BEERLING D J. Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: an analysis using *Eucalyptus globulus* [J]. Plant, Cell & Environment, 2009, 32(12): 1737-1748.
- [33] DE BOER H J, DRAKE P L, WENDT E, *et al.* Apparent overinvestment in leaf venation relaxes leaf morphological constraints on photosynthesis in arid habitats [J]. Plant Physiology, 2016, 172(4): 2286-2299.
- [34] BRODRIBB T J, FEILD T S. Leaf hydraulic evolution led a surge in leaf photosynthetic capacity during early angiosperm diversification [J]. Ecology Letters, 2010, 13(2): 175-183.
- [35] 周勇, 操粮骏, 何泽娟, 等. 超低温对咖啡豆中非挥发性风味品质及超微结构的影响 [J]. 食品科学技术学报, 2025, 43(3): 89-101.
ZHOU Y, CAO L J, HE Z J, *et al.* Effect of ultra-low temperature on non-volatile flavor quality and ultrastructure of coffee beans [J]. Journal of Food Science and Technology, 2025, 43(3): 89-101.
- [36] THÉROUX-RANCOURT G, RODDY A B, EARLES J M, *et al.* Maximum CO₂ diffusion inside leaves is limited by the scaling of cell size and genome size [J]. Proceedings of the Royal Society B, 2021, 288(1945): 20203145.
- [37] KÖRNER C. Leaf diffusive conductances in the major vegetation types of the globe [M] // SCHULZE E D, CALDWELL M M. Ecophysiology of Photosynthesis. Berlin: Springer, 1995: 463-490.
- [38] TERASHIMA I, MIYAZAWA S I, HANBA Y T. Why are sun leaves thicker than shade leaves? — consideration based on analyses of CO₂ diffusion in the leaf [J]. Journal of Plant Research, 2001, 114(1): 93-105.
- [39] SACK L, DIETRICH E M, STREETER C M, *et al.* Leaf palmate venation and vascular redundancy confer tolerance of hydraulic disruption [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105(5): 1567-1572.
- [40] RAVEN J A. Selection pressures on stomatal evolution [J]. New Phytologist, 2002, 153(3): 371-386.
- [41] JAVELLE M, VERNOUD V, ROGOWSKY P M, *et al.* Epidermis: the formation and functions of a fundamental plant tissue [J]. New Phytologist, 2011, 189(1): 17-39.
- [42] TORII K U. Stomatal development in the context of epidermal tissues [J]. Annals of Botany, 2021, 128(2): 137-148.
- [43] NOBEL P S. Biophysical plant physiology and ecology [M]. San Francisco: W.H. Freeman & Company, 1983.
- [44] GALEN C. It never rains but then it pours: the diverse effects of water on flower integrity and function [J]. Reproductive Allocation in Plants, 2005: 77-95.
- [45] FEILD T S, CHATELET D S, BRODRIBB T J. Ancestral xerophobia: a hypothesis on the whole plant ecophysiology of early angiosperms [J]. Geobiology, 2009, 7(2): 237-264.
- [46] JIANG G F, LI S Y, DINNAGE R, *et al.* Diverse mangroves deviate from other angiosperms in their genome size, leaf cell size and cell packing density relationships [J]. Annals of Botany, 2023, 131(2): 347-360.
- [47] KAUL R B. Anatomical observations on floating leaves [J]. Aquatic Botany, 1976, 2: 215-234.
- [48] DING L, CHAUMONT F. Are aquaporins expressed in stomatal complexes promising targets to enhance stomatal dynamics? [J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 458.
- [49] BUCKLEY T N. The contributions of apoplastic, symplastic and gas phase pathways for water transport outside the bundle sheath in leaves [J]. Plant, Cell & Environment, 2015, 38(1): 7-22.
- [50] CATIAN G, SCREMIN-DIAS E. Phenotypic variations in leaf anatomy of *Nymphaea gardneriana* (Nymphaeaceae) demonstrate its adaptive plasticity [J]. Journal of the Torrey Botanical Society, 2015, 142(1): 18-26.
- [51] KORDYUM E, MOSYAKIN S, IVANENKO G, *et al.* Hydropotes of young and mature leaves in *Nuphar lutea* and *Nymphaea alba* (Nymphaeaceae): formation, functions and phylogeny [J]. Aquatic Botany, 2021, 169: 103342.
- [52] DOS SANTOS TOZIN L R, RODRIGUES T M. Revisiting hydropotes of Nymphaeaceae: ultrastructural features associated with glandular functions [J]. Acta Botanica Brasiliica, 2020, 34(1): 31-39.
- [53] 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, 2009, 276(1663): 1771-1776.