

叶片结构与植物水分生理的研究概况

陆依文

浙江师范大学生命科学学院, 浙江 金华

收稿日期: 2025年2月28日; 录用日期: 2025年3月21日; 发布日期: 2025年3月28日

摘要

叶片是植物进行光合、呼吸以及蒸腾作用的重要场所, 也是对外界环境变化最敏感的部位; 而水分对植物来说是至关重要的, 关乎其生存、生长和发育。对于叶片水力学特性的研究层出不穷, 本文从形态、解剖结构、气孔特征和叶脉特征这几个角度探究其对植物水分运输和安全的影响, 为以后作者研究其他植物的叶片水分生理提供依据。

关键词

叶片形态, 解剖结构, 叶脉密度, 气孔导度, 水分运输

Overview of Leaf Structure and Plant Water Physiology

Yiwen Lu

College of Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua Zhejiang

Received: Feb. 28th, 2025; accepted: Mar. 21st, 2025; published: Mar. 28th, 2025

Abstract

Leaf is an important place for photosynthesis, respiration and transpiration of plants, and is also the most sensitive part to changes in the external environment. Water is crucial to the survival, growth and development of plants. Studies on leaf hydraulics are endless. In this paper, the effects of leaf hydraulics on water transport and safety of plants are explored from the perspectives of morphology, anatomical structure, stomatal characteristics and vein characteristics, which will provide basis for future studies on leaf water physiology of other plants.

Keywords

Leaf Morphology, Anatomical Structure, Leaf Vein Density, Stomatal Conductance, Water Transport

Copyright © 2025 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

水分对于植物的重要性毋庸置疑,植物体中85%以上的水分存在于植物细胞中,水分参与光合作用、养分运输和代谢调节等过程,是影响植物生理功能和生态适应的重要因子。植物在水的滋润下才能生存、生长和发育,它对水的需求必须通过根的吸收,通过茎木质部的运输到植物的枝和叶,最终通过蒸腾作用散失到大气中。水分特性为植物水分利用的潜在能力,是植物水分生理研究的热点之一,包括栓塞脆弱性参数、压力-容积曲线参数和水力效率等。

叶片在土壤-植物-大气(Soil-Plant-Atmosphere Continuum, SPAC)这一连续体中扮演了关键的角色,是植物从土壤中吸收水分的动力,叶片贡献的水分运输阻力占据了整个植物的30%,有些甚至高达80%。此外,叶片是植物重要的碳收益器官,光合作用生成有机物还能为植物提供养分。作为植物与外界接触最大的器官,叶片能够及时迅速地对变化的外界环境做出改变,以更好地适应和生存。

理解植物叶片的水分生理机制脱离不了对叶片的形态性状探究,关键叶片性状能反映出其生理特性。叶片的形态特征和水分特性之间存在相关性[1]。叶片解剖结构的研究可以更好地理解生理指标的变化,不仅表现在不同物种的光合能力差异,又是植物水力功能和水分利用策略的基础。叶脉和气孔是叶片中水分运输和散失的关键通道。较高的叶脉密度能够提升水分运输的效率[2],气孔是叶片与外界进行气体交换的主要位置,负责调节水分和气体的交换过程,其密度和形态会影响植物的气孔导度以及蒸腾速率。

对此,本文将从植物叶片的形态结构、解剖结构、叶脉及气孔特征的角度,研究其与叶片水分特性之间的关系,探究植物是如何由宏观到微观地适应外界环境而作出变化,达到一定的协同性,为以后作者研究其他植物的叶片的水分生理提供依据。

2. 叶片形态及生理指标

植物叶片存在多种形态,主要是根据其大小、形状、叶缘、叶尖、叶基和叶脉而区分,目前对于叶形态的研究,存在叶片形态与外界环境之间的相关性。在不同的环境下,叶片能够表现出截然不同的特征,例如,热带雨林中的植物拥有更大更薄的叶片,而荒漠或是严寒地带的植物则分化出更小的肉质叶。所以,叶形态的变化能够一定程度上反映出植物生境的差异。此外,还存在叶形态、结构和生理性状之间的关系。叶片的基本形态特征包括了叶面积(LS)、叶长叶宽(LL、LW)、叶周长(LP),叶鲜重(FW)、叶干重(DW),通过计算,可获得叶干物质含量(LDMC)、比叶面积(SLA)、比叶重(LMA)等参数。关于叶导水率和叶面积,二者表现出正相关性[3]或是无关[4]。比叶重是叶片光合能力的有效指示器[5],其与水分利用率存在正相关关系,叶片导水率与比叶重之间也存在很强的正相关关系[3]。已有研究发现,叶片水力性状和形态特征之间存在一定的耦合关系,且二者都和解剖结构密切相关[1]。

3. 叶片解剖结构及参数

叶片从宏观角度来看,分为表皮、叶肉和叶脉三部分,每部分各自执行自己的功能,保证植物的正常生存。叶片的解剖结构可以更好的帮助我们深入理解叶片的生理功能,常用的方法有石蜡切片法和徒手切片法,将切片经过一系列处理之后置于显微镜下观察,可以获得以下参数:叶片厚度(LT)、上表皮厚度(E)、下表皮厚度(H)、栅栏组织厚度(PT)、海绵组织厚度(ST)、栅海比(PT/ST)、主脉厚度(TV)、主脉突

起度(TV/LT)等。叶片表皮越厚,其机械强度越高,能够有效减少水分散失,并减轻因失水对内部储水组织造成的压力影响。栅栏组织厚度与叶片的保水能力密切相关,发达的栅栏组织可以提高水分从维管束到表皮的运输效率[6],有效保持水分,且具备较强的光合作用能力[7];在干旱地区的植物(如某些肉质植物)中,栅栏组织通常比较厚,有助于它们在干旱环境中维持水分。例如,多肉植物(如景天科植物)的栅栏组织非常发达,能够在缺水环境中储存大量的水分。海绵组织位于叶片的下部,细胞排列较为松散,主要负责气体交换和水分蒸腾,海绵组织的厚度影响叶片的气体交换效率,厚度越大越有利于气体交换以及水分的蒸腾。栅海比反映出了植物生长环境的水分状态[8],较高的栅海比通常意味着叶片更倾向于保持水分和进行高效的光合作用。较厚的主脉能够提供更强的机械支持,帮助叶片在强风或干旱条件下保持形状,减少水分流失,主脉厚度还与叶片的水分运输效率相关。

叶导水率受解剖结构(叶片厚度、叶肉厚度、束鞘细胞大小等)的影响。叶片厚度与植物的储水能力呈正相关[9][10],因此叶片越厚其抗旱性越强。叶片导水率和叶肉厚度呈正相关关系,解剖结构对供水平衡具有重要的作用[11];但也有研究认为,最大导水率与叶肉性状无关[12]。叶肉细胞壁厚度对压力-体积曲线参数有很大影响,饱和渗透势(π_0)和膨压丧失点的水势(π_{up})与细胞壁厚度(T_{cw})呈正相关,而弹性模量(ϵ)与细胞壁厚度(T_{cw})呈负相关[12]。干旱胁迫下叶片相对含水量与叶片厚度、上下表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度呈现较一致的相关性[13]。海绵组织可以积极地提高植物光合作用效率和水分利用率,因为其疏松多孔的结构可以促进CO₂扩散和运输[14],提高水分利用效率。栅栏组织越厚,叶片水分保存能力越强,蒸发量越小,栅栏组织越发达,叶片水分利用效率越高。海绵组织厚度与叶片气孔导度、蒸腾速率相关,且海绵组织较厚时气体交换效率会增加;但同时海绵组织较厚可能导致蒸腾速率增高,水分流失增加。

叶片解剖结构可以解释植物的水力学特性并可以影响水力学特性,在不同环境条件下植物通过调整叶脉密度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、叶片厚度、气孔密度、主脉厚度等解剖结构优化水分利用策略以适应不同环境条件,这些解剖结构与水力学特性之间的关联为理解植物生态适应机制奠定了重要的理论基础。

4. 叶片叶脉特征

叶脉分布于叶片内部,主要发挥水分运输的作用,此外还能运送一些营养物质,对整个叶片提供机械支撑作用。由叶脉介导的物质运输占据叶片的很大一部分,叶脉与光合作用、蒸腾作用都相关。叶片生长与叶脉发育的动态变化决定了叶脉密度,叶脉密度受海拔、温度、降水和光照等因子的影响,同时它又能对植物群落的生长季节温度和大气二氧化碳浓度进行预测[15]。根据叶脉的位置和宽度,可分为粗脉(1~3级脉)和细脉(4级及以上),二者在功能上也存在差异。粗脉和力学特性密切相关[16],主要承担长距离水分运输,机械支持,维持叶形,抵抗生物损害及非生物干扰的功能;而细脉则更多涉及叶片内的水分运输[17],其在短距离水分运输中,与气孔协同限制水分蒸发,并为水分传输提供替代通道方面起到重要作用。

总体而言,叶脉的密集程度在水分运输中起着关键作用, $K_{leaf-max}$ 与叶脉有关,叶脉越密集,叶片的导水能力越强[2]。在光照条件略苛刻的环境下,植物则偏向较低的叶脉密度[18]。在高温、干燥的外界环境下,植物更趋向于高叶脉密度[19][20],如荒漠植物(如仙人掌)和地中海气候区的植物(如橄榄树),因为叶脉密度越高就说明其木质部水分运输通道越多,运输弥补植物所缺失的水分和营养物质时更通畅,在水分稀缺的环境中维持较高的水分运输效率。然而,有研究人员指出,单位面积叶片的导水能力与叶脉的密集程度之间并无关联性[21]。对于粗脉中的主脉而言,它又和导水率为50%的水势(P_{50})密切相关[12]。而当水分从细脉末端流向气孔时,其途径很大程度上限制了运输速率,是最大的限速部分,故细脉

密度才是叶片水分运输功能真正意义上的决定性因素。粗脉相较于细脉，有着更大直径的导管，运输阻力小，与此同时带来的水力安全性也小，更容易发生栓塞威胁植物，所以叶脉密度越高植物的抗旱能力越强[22]。

5. 叶片气孔特征

叶片上的气孔在水分传输和光合作用中起着重要作用，气孔与叶脉相互配合，共同保持叶片内的水分平衡。叶片光合作用时吸收二氧化碳以及蒸腾作用时水分的散失都是通过气孔，所以它是控制叶片与外界交流的重要门户，也是气体交换速率和水分蒸腾速率的关键因子。当遭遇水分胁迫，叶片通过气孔减小来降低气体交换；当导水率下降到一半时，叶水势达到气孔栓塞的水势，水分运输也受阻。

气孔导度是气孔张开的程度，有研究表明植物气孔导度与叶片的导水率呈正相关[23]。气孔对水势的变化十分敏感，气孔导度会随着叶片水势的下降而及时作出反应，严重时气孔会出现关闭现象，从而植物的水分利用效率也受到影响。气孔对气相水分导度与叶片导水率也息息相关[24]。叶片具有高导水率的植物，能够满足更高的水分要求，气孔也能够保持充足的开放，来更好地利用光能为自身获取资源[25]。

6. 总结

植物的叶子是植物和环境交换物质和能量的部位，其水分生理特性影响植物的生长、发育、生态适应力。叶片水分生理方面包括对水分的吸收、运输、利用与散失等多个方面，是植物生理学和植物生态学的重要研究内容。叶片作为植物体进行光合作用过程中气孔开放，捕获二氧化碳的组织，需要有叶片液压系统持续的水流来取代蒸腾损失的水分，在这就需要叶片内部有叶脉作为叶片内部的水分运输网络，将水分分配到叶片各个部位。

比叶重与叶片的导水能力相关而叶片的导水能力与叶面积的相关性尚未可知。从解剖学的角度来看，叶片厚度影响植物的储水能力，叶细胞壁的厚度与叶的膨压丧失点的水势和饱和渗透势正相关，与弹性模量是负相关。栅栏组织和海绵组织的厚度影响叶片水分利用的效率。叶片表皮的厚度影响水分散失和机械强度。叶脉的密集程度决定植物对水分的高效运输，叶脉越密集水分运输效率越高，尤其是在干旱环境中。木质部的导管的栓塞作用导致水分运输的中断。叶片水力安全性与否取决于叶脉的结构和导管抗栓塞能力。叶片表面的气孔是气体交换和水分蒸腾的关键场所。植物面临水分胁迫时，通过降低气孔导度来降低水分的损失。气孔密度和气孔形态(如：气孔大小、形状)与植物水分利用的效率关系密切，气孔密度高可能对应高蒸腾速率，但同时也可能导致水的流失多。

由于植物的水分生理与环境适应有着密切关系，干旱环境下的植物通常通过增加叶脉密度、降低气孔密度、加厚叶片等来适应水分短缺，而多光环境下的植物通常具有更厚的栅栏组织和更高的叶脉密度，以便更有效地进行光合作用和水分运输，低温环境下的植物通常通过增加叶片的厚度和减少气孔密度来减少水分的流失，以维持细胞的水平衡。通过对植物生境的气候特征了解植物的结构特征，对以后不同物种的水分特性研究提供了一定的依据，随着全球变暖和淡水减少的趋势日益明显，植物叶片水分生理研究将是越来越重要的研究领域，同时也可以为农业生产可持续发展和生态系统稳定性提供一定的科学支撑。

参考文献

- [1] Tan, F., Cao, W., Li, X. and Li, Q. (2024) Characteristics, Relationships, and Anatomical Basis of Leaf Hydraulic Traits and Economic Traits in Temperate Desert Shrub Species. *Life*, **14**, Article 834. <https://doi.org/10.3390/life14070834>
- [2] Brodribb, T.J. and Jordan, G.J. (2011) Water Supply and Demand Remain Balanced during Leaf Acclimation of *Nothofagus Cunninghamii* Trees. *New Phytologist*, **192**, 437-448. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03795.x>
- [3] Xiong, D., Yu, T., Zhang, T., Li, Y., Peng, S. and Huang, J. (2014) Leaf Hydraulic Conductance Is Coordinated with

- Leaf Morpho-Anatomical Traits and Nitrogen Status in the Genus *Oryza*. *Journal of Experimental Botany*, **66**, 741-748. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru434>
- [4] Simonin, K.A., Limm, E.B. and Dawson, T.E. (2012) Hydraulic Conductance of Leaves Correlates with Leaf Lifespan: Implications for Lifetime Carbon Gain. *New Phytologist*, **193**, 939-947. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.04014.x>
- [5] Martin, B. and Thorstenson, Y.R. (1988) Stable Carbon Isotope Composition ($\delta^{13}\text{C}$), Water Use Efficiency, and Biomass Productivity of *Lycopersicon esculentum*, *Lycopersicon pennellii*, and the F₁ Hybrid. *Plant Physiology*, **88**, 213-217. <https://doi.org/10.1104/pp.88.1.213>
- [6] 刘明光. 中国自然地理图集[M]. 北京: 中国地图出版社, 2010.
- [7] 高新生, 胡欣欣, 李廷, 李维国, 黄肖. 巴西橡胶树 5 个主栽品种幼苗叶片的解剖结构及光合特性研究[J]. 西南林业大学学报(自然科学), 2021, 41(3): 31-36.
- [8] 陈雪梅, 王友保. 浅谈叶片结构对环境的适应[J]. 安徽农学通报, 2007, 13(19): 80-81.
- [9] 曹佳乐, 樊军锋, 周永学, 等. 4 个白杨派新无性系叶片解剖结构的研究[J]. 西北林学院学报, 2016, 31(4): 129-133.
- [10] 李晓储, 黄利斌, 张永兵, 等. 四种含笑叶解剖性状与抗旱性的研究[J]. 林业科学研究, 2006, 19(2): 53-57.
- [11] Oliveira, I., Meyer, A., Afonso, S. and Gonçalves, B. (2018) Compared Leaf Anatomy and Water Relations of Commercial and Traditional *Prunus dulcis* (Mill.) Cultivars under Rain-Fed Conditions. *Scientia Horticulturae*, **229**, 226-232. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.11.015>
- [12] Xiong, D. and Flexas, J. (2022) Safety-Efficiency Tradeoffs? Correlations of Photosynthesis, Leaf Hydraulics, and Dehydration Tolerance across Species. *Oecologia*, **200**, 51-64. <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05250-4>
- [13] 何小三, 王玉娟, 徐林初, 龚春, 俞元春. 干旱胁迫对不同油茶品种叶片解剖结构的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2020, 40(10): 1-17.
- [14] Mediavilla, S., Escudero, A. and Heilmeyer, H. (2001) Internal Leaf Anatomy and Photosynthetic Resource-Use Efficiency: Interspecific and Intraspecific Comparisons. *Tree Physiology*, **21**, 251-259. <https://doi.org/10.1093/treephys/21.4.251>
- [15] 吴一苓, 李芳兰, 胡慧. 叶脉结构与功能及其对叶片经济谱的影响[J]. 植物学报, 2022, 57(3): 388-398.
- [16] Hua, L., He, P., Goldstein, G., Liu, H., Yin, D., Zhu, S., et al. (2019) Linking Vein Properties to Leaf Biomechanics across 58 Woody Species from a Subtropical Forest. *Plant Biology*, **22**, 212-220. <https://doi.org/10.1111/plb.13056>
- [17] Sack, L. and Holbrook, N.M. (2006) Leaf Hydraulics. *Annual Review of Plant Biology*, **57**, 361-381. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.56.032604.144141>
- [18] Carins Murphy, M.R., Jordan, G.J. and Brodribb, T.J. (2012) Differential Leaf Expansion Can Enable Hydraulic Acclimation to Sun and Shade. *Plant, Cell & Environment*, **35**, 1407-1418. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02498.x>
- [19] Sack, L., Scoffoni, C., John, G.P., Poorter, H., Mason, C.M., Mendez-Alonzo, R., et al. (2013) How Do Leaf Veins Influence the Worldwide Leaf Economic Spectrum? Review and Synthesis. *Journal of Experimental Botany*, **64**, 4053-4080. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert316>
- [20] 徐龙, 贺鹏程, 张统, 刘慧, 叶清. 不同原生境的 6 种棕榈科植物叶片水力性状的对比研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2020, 28(5): 472-478.
- [21] Nardini, A., Pedá, G. and Salleo, S. (2012) Alternative Methods for Scaling Leaf Hydraulic Conductance Offer New Insights into the Structure—Function Relationships of Sun and Shade Leaves. *Functional Plant Biology*, **39**, 394-401. <https://doi.org/10.1071/fp12020>
- [22] Scoffoni, C., Rawls, M., McKown, A., Cochard, H. and Sack, L. (2011) Decline of Leaf Hydraulic Conductance with Dehydration: Relationship to Leaf Size and Venation Architecture. *Plant Physiology*, **156**, 832-843. <https://doi.org/10.1104/pp.111.173856>
- [23] Nardini, A. and Salleo, S. (2005) Water Stress-Induced Modifications of Leaf Hydraulic Architecture in Sunflower: Coordination with Gas Exchange. *Journal of Experimental Botany*, **56**, 3093-3101. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri306>
- [24] Blackman, C.J., Brodribb, T.J. and Jordan, G.J. (2009) Leaf Hydraulics and Drought Stress: Response, Recovery and Survivorship in Four Woody Temperate Plant Species. *Plant, Cell & Environment*, **32**, 1584-1595. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02023.x>
- [25] Lo Gullo, M.A., Raimondo, F., Crisafulli, A., Salleo, S. and Nardini, A. (2010) Leaf Hydraulic Architecture and Water Relations of Three Ferns from Contrasting Light Habitats. *Functional Plant Biology*, **37**, 566-574. <https://doi.org/10.1071/fp09303>