

潘俊峰, 王博, 李丁玉, 冯旗, 郭牧语, 李璐, 卢虹羽, 余丹, 余耀文, 赵天铭, 操瑜. 机械损伤对9种水生植物叶片的影响[J]. 植物科学学报, 2019, 37(2): 230~239

Pan JF, Wang B, Li DY, Feng Q, Guo MY, Li L, Lu HY, She D, Yu YW, Zhao TM, Cao Y. Effects of mechanical damage on leaf veins of nine aquatic plants [J]. *Plant Science Journal*, 2019, 37(2): 230~239

机械损伤对9种水生植物叶片的影响

潘俊峰¹, 王博², 李丁玉³, 冯旗², 郭牧语², 李璐²,
卢虹羽², 余丹², 余耀文², 赵天铭², 操瑜^{1*}

(1. 中国科学院武汉植物园, 武汉 430074; 2. 中国地质大学(武汉)环境学院, 武汉 430074; 3. 湖北大学资源环境学院, 武汉 430062)

摘要: 水生植物叶片的功能性状特征与陆生植物有所不同, 同时叶脉类型也显著影响叶片的功能性状。本研究选取9种具有不同叶脉类型的水生植物, 通过对叶脉进行直接损伤, 分析叶片性状(形态、色素含量和叶绿素荧光指标)在叶脉受损后的变化程度与叶脉类型的关系。结果显示: 具有平行脉的3种水生植物对叶脉损伤具有较强的耐受性; 具羽状脉的4种植物主脉受损后显著抑制叶片生长, 而侧脉受损的影响在不同物种间有所不同, 具有物种特异性。本研究可为大型湖泊水生植物修复的水生物种筛选提供参考。

关键词: 水生植物; 机械损伤; 叶脉; 光合色素; 叶绿素荧光参数

中图分类号: Q945 **文献标识码:** A

文章编号: 2095-0837(2019)02-0230-10

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2019.20230

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Effects of mechanical damage on leaf veins of nine aquatic plants

Pan Jun-Feng¹, Wang Bo², Li Ding-Yu³, Feng Qi², Guo Mu-Yu², Li Lu²,
Lu Hong-Yu², She Dan², Yu Yao-Wen², Zhao Tian-Ming², Cao Yu^{1*}

(1. Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China; 2. School of Environmental Studies, China University of Geosciences, Wuhan 430074, China; 3. Faculty of Resources and Environmental Science, Hubei University, Wuhan 430062, China)

Abstract: Aquatic plants are important primary producers in the littoral zone of lakes and wetlands. As aquatic plants have a close relationship with the aquatic environment, their leaves usually do not need to adapt to water shortages in the soil. Therefore, the leaf traits of aquatic plants are likely to be different from those of terrestrial plants. In addition, leaf vein type is the fundamental basis of leaf functional traits; however, previous studies on leaf vein types and functional traits have not yet been conducted for aquatic plants. In this study, nine aquatic plants with different vein type were selected to analyze the relationship between the changes in leaf traits (e.g., morphology, pigment content, and chlorophyll fluorescence) and vein type after vein cutting. Results showed that the three species with parallel veins exhibited strong tolerance to the main vein cut, whereas the four species with pinnate veins demonstrated significantly reduced pigment content and inhibited leaf growth following the main vein cut. In contrast, the side vein cuts had distinct effects on different species, indicating species-specific effects. Based on leaf vein type, this study provides theoretical guidance for species

收稿日期: 2018-10-05, 退修日期: 2018-11-14。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31870345); 中国科学院大学生创新实践计划项目。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (31870345) and Innovation Practice Program of CAS Students.

作者简介: 潘俊峰(1986-), 男, 助理研究员, 研究方向为水生植物的收集、保育及资源化利用(E-mail: panjfaau@163.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: caoyu@wbgcas.cn)。

selection in the re-establishment of aquatic plants in the littoral zone of large lakes.

Key words: Aquatic plants; Mechanical damage; Leaf veins; Photosynthetic pigments; Chlorophyll fluorescence parameters

水生植物作为湖泊主要的初级生产者之一, 对湖泊生态系统的结构和功能起到重要的作用^[1, 2]。水生植物通常生活在湖泊的沿岸带, 不仅可以吸收、拦截及过滤入湖污染物成为湖泊的缓冲带, 同时也为水鸟和其他水生动物提供食物来源和筑巢的场所^[3-5], 工程上也常常利用水生植物来修复退化湖泊的沿岸带^[6]。由于湖泊沿岸带风浪较大, 尤其是大型浅水湖泊, 沿岸带及其植被受水浪的冲击力较大, 水生植物叶片容易损伤, 例如 0.15 m 高的波浪处理 67 d 会显著抑制美洲苦草 (*Vallisneria americana* Michx.) 的叶片生长, 同时植物生物量减少了约一半^[7]。此外, 鸟类或其他动物的取食以及人类活动的影响, 也极易造成水生植物叶片的损伤^[8]。

植物叶片是最重要的光合器官和生物学的基本能量单元, 调节着生态系统中的资源和能量通量^[9]。由于生境特殊, 水生植物可能具备与陆生植物不同的抵抗机械损伤的性状特征, 如水生植物的叶片蜡质层较薄或无蜡质层^[10]。目前有关叶片功能性状的研究主要针对陆生森林和草甸植被^[9, 11, 12], 涉及水生植物的研究才刚刚起步^[10, 13]。Wright 等^[9]基于全球 2000 多种陆生植物的叶片性状提出了叶经济谱的概念, 该研究认为植物叶片在 2 种投资模式间存在权衡关系, 在经济谱一端的叶片光合速率高, 叶片薄而寿命短, 而另外一端的叶片光合速率低, 叶片厚且寿命长。

近年来关于植物叶片性状的研究逐步与叶脉特征相结合, 如李乐等^[14]研究发现, 末端叶脉密度 (Terminal vein density) 可用于指示叶片蒸腾能力的强弱, 叶片末端叶脉密度越大的植物, 其蒸腾水分能力越强。Holloway-Phillips^[15]研究发现, 叶脉对植物水分利用时的氧同位素分馏有显著影响。关于叶脉特征的经典研究将叶脉作为植物分类的主要特征之一, 如 Yu 和 Chen^[16]分析了中国南方 700 多种植物叶脉特征与系统发育的关系。随着叶经济谱的提出, Blonder^[17]基于对 2000 多种植物的叶脉特征分析, 指出叶脉网络 (Venation network) 是叶经济谱的基本依据。后续研究中, Sack 等^[18]通

过分析全球 485 个物种叶脉网络功能性状, 也发现叶脉与叶片大小存在显著地协同变异关系, 但至今国内关于水生植物叶脉的研究仍较为匮乏。

水生植物具有较多样化的叶脉类型, 如辐射脉、平行脉、羽状脉等^[10, 19]。本研究选取具有不同叶脉类型的 9 种水生植物, 以植物形态学和生理学指标的变化为基础, 通过对其叶片直接损伤, 研究植物叶片功能性状与叶脉特征的相关性, 以期为工程用水生植物的物种评估和筛选提供参考, 并为退化湖泊中水生植物的修复提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 实验材料

实验于 2018 年 6–7 月在中国科学院武汉植物园水生植物专类园进行。本实验以 9 种水生植物的气生叶片为对象, 按照喻诚鸿和陈泽濂^[19]的方法, 将植物分为以下 3 类。羽状脉 (主脉 1 个且明显) 4 种, 分别为: 芋 (*Colocasia esculenta* (L.) Schott)、三白草 (*Saururus chinensis* (Lour.) Baill.)、再力花 (*Thalia dealbata* Fraser)、萍蓬草 (*Nuphar pumilum* (Timm) de Candolle); 平行脉 (主脉与侧脉差异不显著) 3 种, 分别为: 皇冠草 (*Echinodorus amazonicus* Rataj)、变叶芦竹 (*Arundo donax* var. *versicolor* Stokes)、梭鱼草 (*Pontederia cordata* L.); 辐射脉 2 种, 分别为: 香菇草 (*Hydrocotyle vulgaris* L.) 和莲 (*Nelumbo nucifera* Gaertner)。9 种水生植物生活史详见表 1。

1.2 方法

1.2.1 材料处理

选取生境相同、生长状况健康且相似的若干植株进行损伤处理。选择生长位置相同、生理状况相似且健康的叶片, 于距离叶脉基部 1/4 处用解剖刀垂直于叶脉割开长 1 cm 的伤口。根据植物叶脉的分类, 对于羽状脉组的植物, 分别对主脉和侧脉做切断处理; 对于平行脉和辐射脉组的植物, 随机选取 1 个叶脉进行切割处理。对照组为不切割的健康叶片。设置 5 个重复。以上所有植株均挂牌, 记录植株选取地点、生境等信息。每周对实验材料进

表 1 9 种植物生活史
Table 1 Life history of nine aquatic plants

叶脉分类 Vein type	物种 Species	生活史 Life history
羽状脉	芋	多年生水生草本, 花期 7—9 月, 6—7 月为生长旺盛期
	三白草	多年生水生草本, 花期 4—6 月, 6—7 月为生长旺盛期
	再力花	多年生水生草本, 花果期 5—11 月, 6—7 月为生长旺盛期
	萍蓬草	多年生水生草本, 花期 5—7 月, 果期 7—9 月, 6—7 月为生长旺盛期
平行脉	皇冠草	多年生水生草本, 花期 5—9 月, 6—7 月为生长旺盛期
	梭鱼草	多年生水生草本, 花果期 5—10 月, 6—7 月为生长旺盛期
	变叶芦竹	多年生水生草本, 花果期 9—12 月, 6—7 月为生长旺盛期
辐射脉	莲	多年生水生草本, 花期 6—8 月, 果期 8—10 月, 6—7 月为生长旺盛期
	香菇草	多年生水生草本, 花期 6—8 月, 6—7 月为生长旺盛期

行形态学观察, 记录其颜色、形状、存活状况及其他形态学特征。实验持续 1 个月。

1.2.2 形态学观察

另选取植物叶片(切割位置与实验处理相同), 将其完全浸没在 FAA 固定液(甲醛: 冰乙酸: 70% 乙醇=1:1:18)中, 于常温下放置 3 d 以上进行固定, 固定完毕后依次使用 4 种不同乙醇和叔丁醇含量的脱水液进行脱水, 脱水结束后弃脱水液, 对叶片进行浸蜡、包埋、切片、贴片和脱蜡等处理, 然后使用番红/固绿染色液染色, 染色后将切片脱水、透明, 最后封片。在光学显微镜下观察并测量各切片中叶片厚度及维管束直径。每个物种选取 1 个最佳的切片。

1.2.3 光合参数测定

实验结束时, 采用调制型叶绿素荧光仪(PAM-2100)测定叶片的实际光合荧光效率^[20], 同时, 分别剪取实验组伤口处及对照组相应位置的叶片约 0.2 g, 测定叶片的叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素等色素含量^[21], 每个实验处理设置 3 个重复。为了进行不同物种(叶脉类型)间的比较, 将处理组的数值除以对照组, 计算实验处理后相关参数的变化。

1.3 数据分析

采用 *t*-test 检验各处理组和对照组叶片的色素含量和叶绿素荧光参数的变化。当数据不满足正态分布时, 进行 $\log(x+1)$ 转换。

2 结果与分析

2.1 植物叶片的解剖特征及叶片受损后的形态学观察

本研究对 9 种水生植物叶片的横切切片进行了

观察(图版 I), 结果显示变叶芦竹(平行脉)的主叶脉厚度最小, 为 296 μm , 明显低于其它 8 个物种的主叶脉厚度($\geq 1000 \mu\text{m}$), 萍蓬草(羽状脉)的主叶脉厚度最大, 达 3083 μm 。

三类叶脉中, 主叶脉/叶片厚度比值最大的分别是芋、皇冠草和莲, 分别为 5.42、5.49 和 4.28; 主叶脉/叶片厚度比值最小的物种为变叶芦竹(平行脉), 比值为 1.57(表 2)。

莲(辐射脉)主叶脉维管束最大宽度与最小宽度在所有物种中均最小, 分别为 143 和 92 μm ; 三白草(羽状脉)主叶脉维管束最大宽度值最大(427 μm)(表 2)。

研究结果显示(图版 II、表 3), 除再力花外, 羽状脉类型的植物主脉受损后, 在实验结束时未观察明显的伤口修复。但侧脉受损后, 4 种羽状脉植物叶片的响应不一致, 再力花和萍蓬草的叶片均产生明显的愈伤组织, 而萍蓬草的叶片未观察到伤口修复。芋叶片主脉损伤后, 前端逐渐枯萎, 最终整个叶片枯萎死亡, 而侧脉损伤后仅侧脉延伸的部位变黄、枯萎。

3 平行脉植物中, 叶芦竹产生明显的愈伤组织, 而皇冠草和梭鱼草未产生明显的愈伤组织。具辐射脉的香菇草和莲均在伤口处产生愈伤组织。香菇草的叶片颜色几乎无变化, 而莲在受损叶脉延伸至叶缘处发黄、枯萎。

2.2 叶片色素含量和叶绿素荧光参数的变化

研究结果表明, 除再力花叶片的类胡萝卜素含量与对照组间无显著差异外($P > 0.05$), 羽状脉类型的植物叶片主脉损伤后, 叶片色素含量(叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素)均显著低于对照组

表2 基于植物叶片切片测定的叶脉指标
Table 2 Vein parameters based on leaf anatomy

叶脉分类 Vein type	物种 Species	主叶脉厚度 Main vein thickness (μm)	主叶脉/叶片厚度比值 Ratio of main vein and leaf thickness	主叶脉维管束最大宽度 Maximum width of main vascular bundle (μm)	主叶脉维管束最小宽度 Minimum width of main vascular bundle (μm)
羽状脉	芋	2092	5.42	238	125
	三白草	1051	3.45	427	374
	再力花	1648	5.15	224	145
	萍蓬草	3083	2.59	312	229
平行脉	皇冠草	1483	5.49	265	120
	梭鱼草	1184	2.48	404	200
	变叶芦竹	296	1.57	296	164
辐射脉	莲	1807	4.28	143	92
	香菇草	998	2.70	229	139

表3 叶片损伤处理后伤口愈伤组织、伤口修复和叶片整体症状
Table 3 Callus, wound recovery, and leaf symptoms after vein cut

叶脉分类 Vein type	物种 Species	损伤处理 Treatment	愈伤组织 Callus	伤口修复 Wound recovery	叶片症状 Leaf symptom
羽状脉	芋	主脉	较少	未修复	主脉前端逐渐枯萎, 直至整个叶片枯萎, 调落死亡
		侧脉	一般	修复	侧脉延伸至叶缘部位发黄、枯萎
	三白草	主脉	无	未修复	逐渐变黄, 出现黑色斑点
		侧脉	明显	修复	比主脉破坏处理的更黄, 出现黑色斑点
	再力花	主脉	明显	修复	颜色变黄, 但差别不大
		侧脉	明显	修复	颜色变黄, 但差别不大
	萍蓬草	主脉	较少	未修复	叶片上出现黑斑
		侧脉	较少	未修复	叶片上出现黑斑
平行脉	皇冠草	主脉	较少	未修复	逐渐变黄
	梭鱼草	主脉	无	未修复	伤口呈“H”形扩散, 后期叶片顶部中间位置出现较明显的黑褐色长条状斑, 且多数脱落导致叶片不完整
	变叶芦竹	主脉	明显	修复	颜色几乎无变化
辐射脉	莲	主脉	较明显	修复	叶脉延伸至叶缘处都有一定程度发黄、枯萎
	香菇草	主脉	明显	修复	颜色几乎无变化

($P < 0.05$) (图1、表4)。与主脉受损结果不同, 侧脉受损后, 三白草和萍蓬草叶片色素含量与对照组无显著差异; 芋叶片的叶绿素a和类胡萝卜素在受损后显著低于对照组, 而再力花的叶片叶绿素a和b显著升高。莲叶片的色素含量在受损后显著低于对照组, 而其余4种植植物的叶片色素含量在受损后无显著变化。

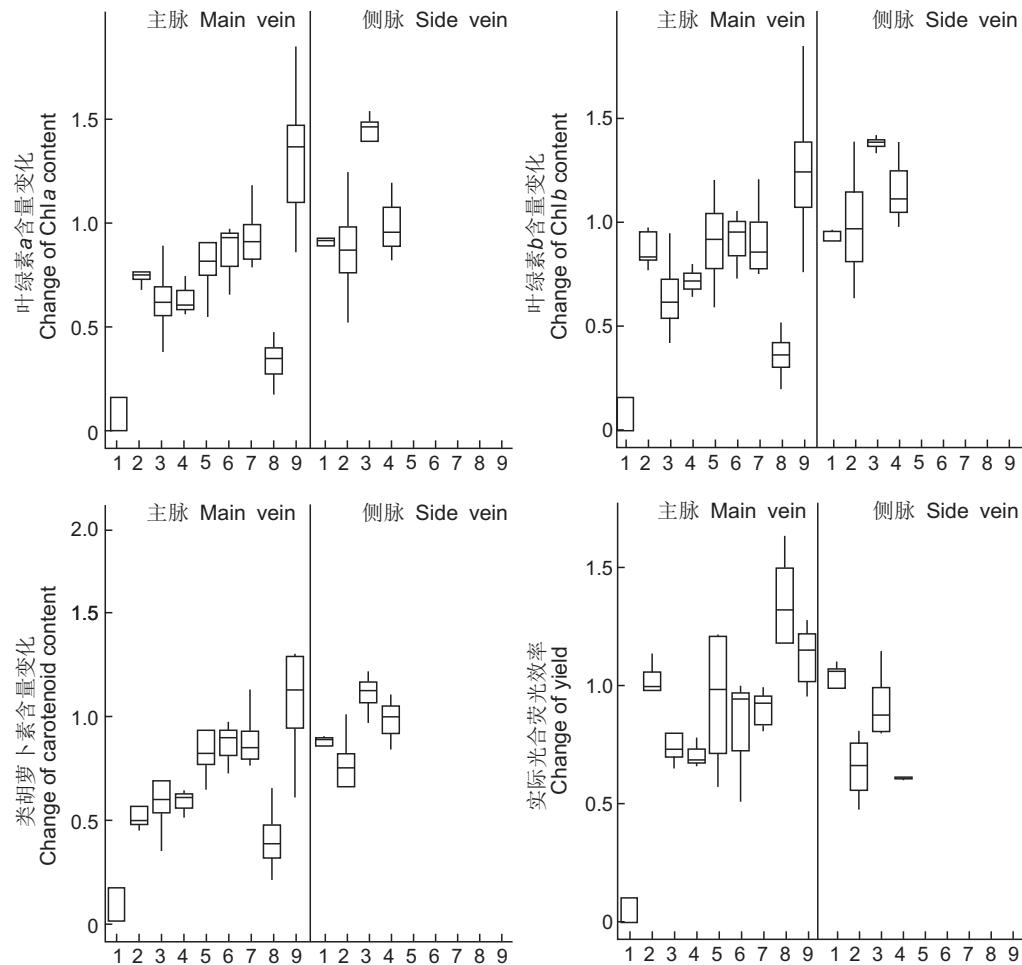
与对照组相比, 羽状脉的植物叶片损伤后叶片的实际光合荧光效率均呈降低趋势, 但芋的主脉、三白草的侧脉、萍蓬草的主脉和侧脉在损伤后存在显著差异($P < 0.05$)。

具平行脉的皇冠草与梭鱼草的叶片主脉损伤后, 实际光合荧光效率变化差异不显著($P > 0.05$), 但变叶芦竹的实际光合荧光效率显著降

低。具辐射脉的莲和香菇草主脉损伤后, 叶片的实际光合荧光效率显著增加。

3 讨论

本研究结果表明, 3种不同叶脉类型的水生植物对叶脉损伤的响应存在一定差异。具平行脉的3种植植物叶片对主脉损伤均具有较高的耐受性, 而具羽状脉的4种植植物叶片对主脉损伤均十分敏感。具平行脉的叶片主脉常常与其他脉间存在较强的可替代性, 在主脉损伤后叶脉网络(Venation network)可以提供替代性的营养运输通路^[14, 18], 因此叶片的色素含量和叶绿素荧光参数在主脉损伤后变化不显著, 同时叶片的形态学特征也较为稳定。其中, 变叶芦竹的实际量子荧光效率在主脉损伤后显著下



1: 芋; 2: 三白草; 3: 再力花; 4: 莼蓬草; 5: 皇冠草; 6: 梭鱼草; 7: 变叶芦竹; 8: 莲; 9: 香菇草。
 1: *Colocasia esculenta*; 2: *Saururus chinensis*; 3: *Thalia dealbata*; 4: *Nuphar pumilum*; 5: *Echinodorus amazonicus*;
 6: *Pontederia cordata*; 7: *Arundo donax* var. *versicolor*; 8: *Nelumbo nucifera*; 9: *Hydrocotyle vulgaris*.

图1 叶片损伤后9种水生植物叶片色素(叶绿素a, 叶绿素b和类胡萝卜素)含量及叶绿素荧光参数(实际光合荧光效率)的变化

Fig. 1 Changes in leaf pigment (chlorophyll a, chlorophyll b, and carotenoids) and leaf chlorophyll fluorescence (yield) after vein cut in nine aquatic plants

降, 这可能与该植物叶片主脉较细有关。

具羽状脉的植物对主叶脉依赖性较强, 在主脉受损后叶片的光合色素显著下降, 同时实际量子荧光效率也呈下降的趋势。Sack等^[18]通过分析全球485个物种叶脉网络功能性状发现大的叶片常常具有较粗的叶脉, 起较强的支撑作用。如本研究中水生植物芋的主脉与叶片厚度比值最大, 当主脉受损时, 叶片失去基本的物理支撑, 从而叶片发黄、衰亡。而具羽状脉植物在侧脉受损后, 叶片的色素含量和叶绿素荧光的变化呈现一定的物种差异性, 如再力花在侧脉损伤后色素含量升高, 这可能与植物叶脉多级分支下的网状结构有关。Sack等^[18]认为叶脉网状结构中存在大量的网眼状

空隙(Areoles), 可以提高叶片对外部损伤的耐受性, 增加叶片抵御干扰的能力^[22,23]。4种羽状脉的植物在形态学观察上呈现一定的差异, 也可能与主(侧)叶脉下级的网状结构有关。

本研究中仅有的2种具辐射脉的水生植物在主脉损伤后, 虽然实际光合荧光效率均显著升高, 但二者叶片色素含量的变化不同。受条件限制, 实验中选取的物种数较少, 因此本研究的结果有一定局限性。Blonder等^[24]认为基于叶片中叶脉密度(Vein density), 网眼状空隙内最大圆形的直径, 单位面积网眼状空隙的数目(Loopiness)指示叶脉网络的特征, 可以作为水生植物叶脉与功能性状研究下一步的方向。

表4 损伤处理后叶片色素(叶绿素a, 叶绿素b和类胡萝卜素)含量和叶绿素荧光参数

(实际量子荧光效率)变化的统计分析

Table 4 Statistical analysis of changes in leaf pigment (chlorophyll a, chlorophyll b, and carotenoid) and leaf chlorophyll fluorescence (yield) after vein cut

叶脉分类 Vein type	物种 Species	损伤处理 Treatment	叶绿素a Chlorophyll a	叶绿素b Chlorophyll b	类胡萝卜素 Carotenoid	实际光合荧光效率 Yield				
			t值 t value	P值 P value						
羽状脉	芋	主脉	-5.188	0.014*	-5.478	0.012*	-4.745	0.018*	-8.973	0.003**
		侧脉	-3.265	0.047*	-2.393	0.097ns	-3.396	0.043*	-0.007	0.995ns
	三白草	主脉	-6.538	0.003**	-3.493	0.025*	-5.455	0.005**	-0.101	0.924ns
		侧脉	-0.850	0.458ns	-0.122	0.910ns	-1.821	0.166ns	-4.664	0.019*
	再力花	主脉	-3.564	0.038*	-3.244	0.048*	-2.688	0.075ns	-3.141	0.052ns
		侧脉	6.108	0.009**	21.155	0.000***	2.893	0.063ns	-0.943	0.415ns
平行脉	萍蓬草	主脉	-6.688	0.022*	-6.566	0.022*	-9.232	0.012*	-8.034	0.015*
		侧脉	-0.095	0.933ns	1.252	0.337ns	0.335	0.770ns	-109.240	0.000***
	皇冠草	主脉	-1.247	0.301ns	-0.800	0.482ns	-0.632	0.572ns	-0.391	0.722ns
		梭鱼草	-1.501	0.272ns	-1.1006	0.420ns	-1.224	0.345ns	-1.186	0.357ns
	变叶芦竹	主脉	-1.271	0.244ns	-1.402	0.204ns	-1.208	0.266ns	-3.906	0.006**
		莲	-10.685	0.002**	-9.805	0.002**	-5.913	0.010*	3.239	0.048*
辐射脉	香菇草	主脉	2.413	0.052ns	1.818	0.119ns	1.318	0.236ns	2.484	0.048*

注: *、**和***分别表示在0.05、0.01和0.001水平上差异显著; ns表示差异不显著。

Note: *, **, and *** mean significant differences at the 0.05, 0.01, and 0.001 level, respectively, ns means no significant differences.

对机械损伤耐受性强的物种叶片, 有助于植物应对环境胁迫。本研究结果有助于筛选耐机械损伤的植物类型, 为退化湖泊中水生植物的修复提供理论指导, 如在环境胁迫(风浪等)较强的条件下, 可优先选取具平行脉或者主脉不易损伤的羽状脉水生植物。

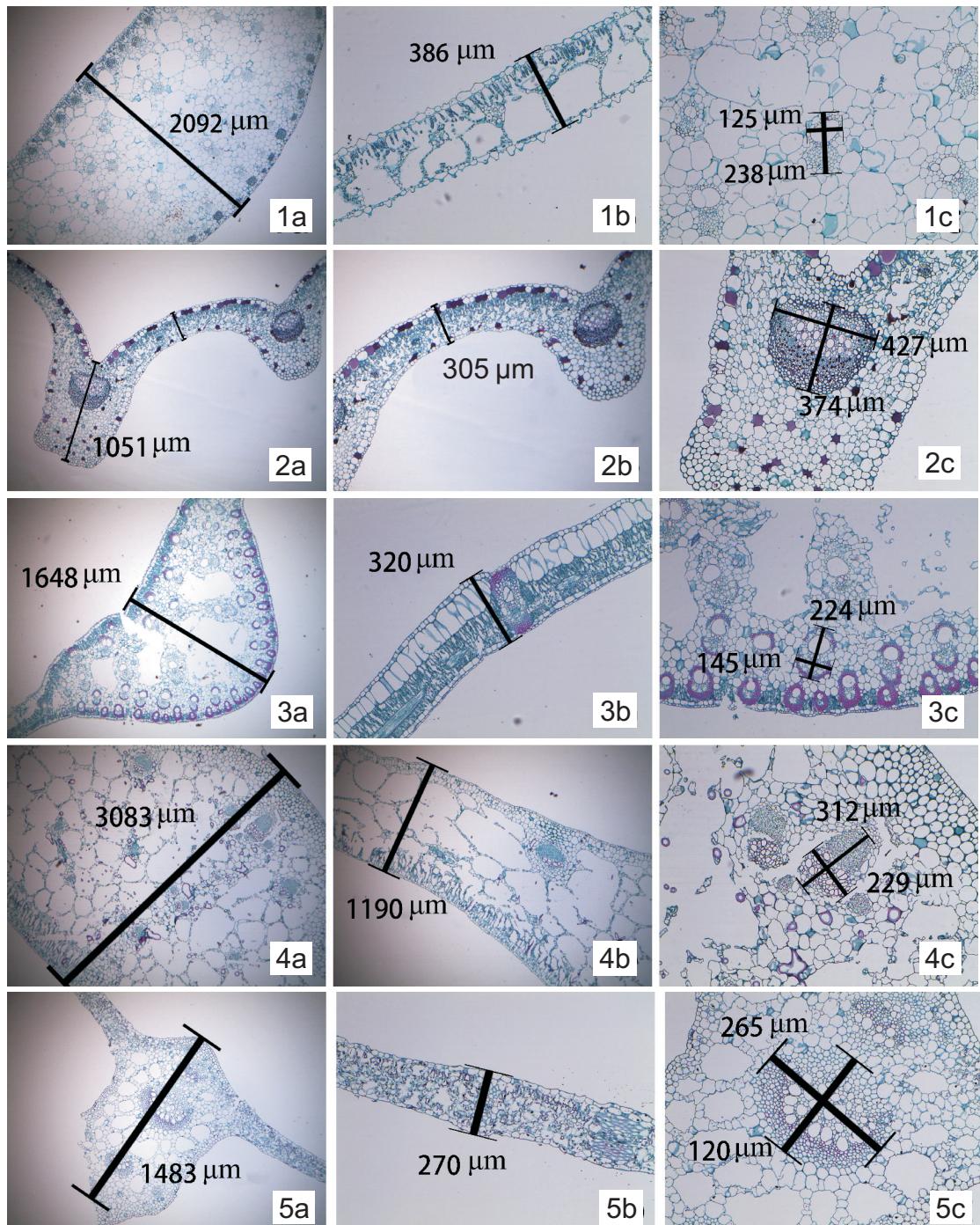
参考文献:

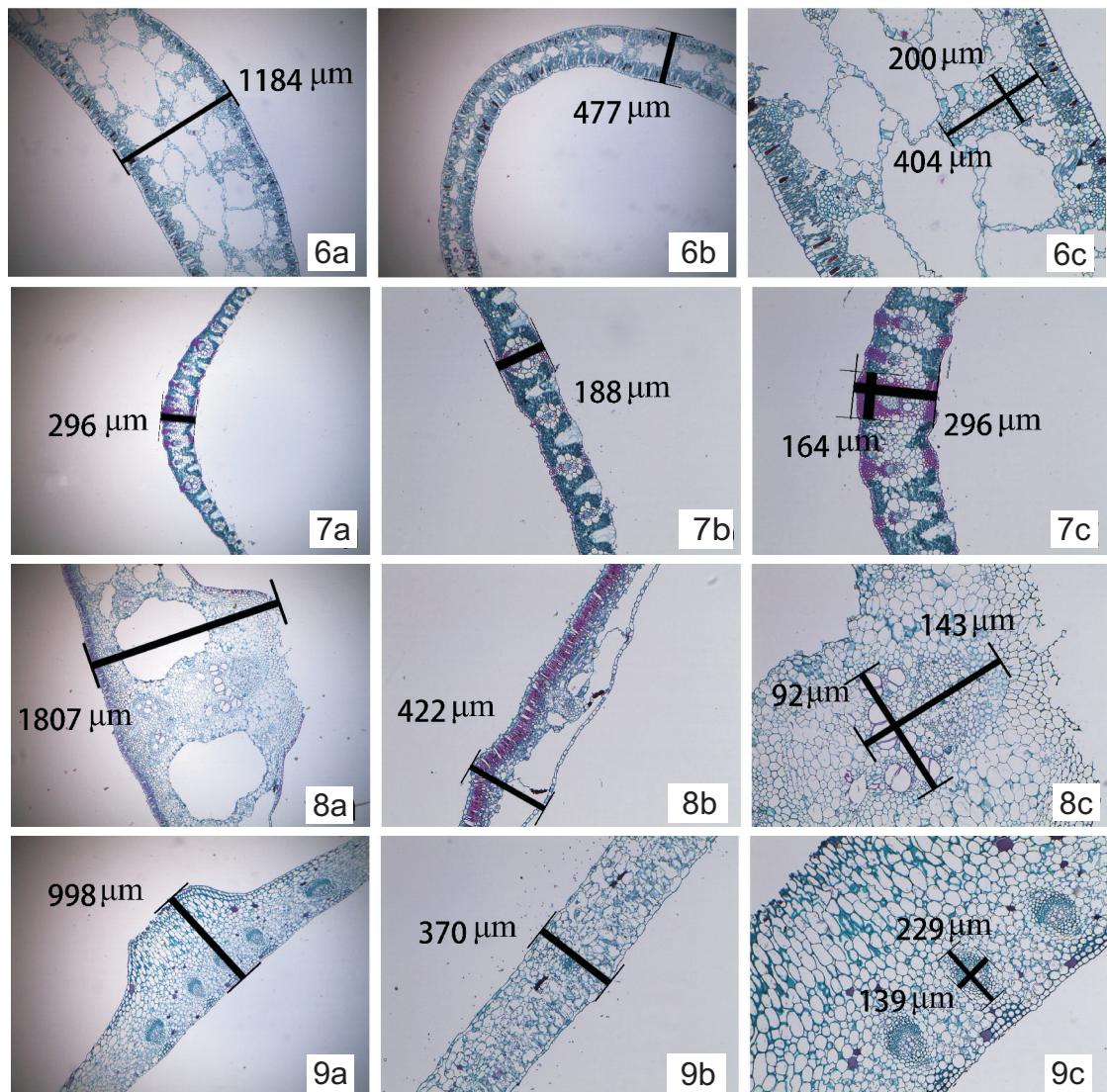
- Scheffer M, Hosper SH, Meijer ML, Moss B, Jeppesen E. Alternative equilibria in shallow lakes [J]. *Trends Ecol Evol*, 1993, 8(8): 275–279.
- Jeppesen E, Sondergaard M, Søndergaard M, Christoferson K. The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes [M]. New York: Springer-Verlag, 1998.
- Krull JN. Aquatic plant-macroinvertebrate associations and waterfowl [J]. *J Wildlife Manage*, 1970, 34(4): 707.
- He Y, Rui H, Chen C, Chen Y, Shen Z. The role of roots in the accumulation and removal of cadmium by the aquatic plant *Hydrilla verticillata* [J]. *Environ Sci Pollut R*, 2016, 23(13): 13308–13316.
- Veisberg EI. Species structure of plant groupings in the shallow coastal zone of piedmont lake Bolshoe Miassovo (Southern Urals) [J]. *Inland Water Biol*, 2017, 10(3): 275–285.
- 李伟. 富营养化湖泊水生植物群落恢复重建的理论与方法 [D].
- [7] Doyle RD. Effects of waves on the early growth of *Vallisneria americana* [J]. *Freshwater Biol*, 2010, 46(3): 389–397.
- [8] Marco-Méndez C, Prado P, Ferrero-Vicentelm, Ibáñez C, Sánchez-Lizaso JL. Seasonal effects of waterfowl grazing on submerged macrophytes: The role of flowers [J]. *Ann Bot*, 2015, 120(B): 275–282.
- [9] Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, et al. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 2004, 428(6985): 821–827.
- [10] 刘洋, 付文龙, 操瑜, 李伟. 沉水植物功能性状研究的思考 [J]. 植物科学学报, 2017, 35(3): 444–451.
- Liu Y, Fu WL, Cao Y, Li W. Study on the functional traits of submerged macrophytes [J]. *Plant Science Journal*, 2017, 35(3): 444–451.
- [11] Westoby M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme [J]. *Plant Soil*, 1998, 199 (2): 213–227.
- [12] Klimešová J, Tackenberg O, Herben T. Herbs are different: clonal and bud bank traits can matter more than leaf-height-seed traits [J]. *New Phytol*, 2016, 210 (1): 13–17.
- [13] Fu H, Yuan GX, Lou Q, Dai TT, Xu J, et al. Functional

- traits mediated cascading effects of water depth and light availability on temporal stability of a macrophyte species [J]. *Ecol Indic*, 2018, 89: 168–174.
- [14] 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, and Guo DL. Leaf venation functional traits and their ecological significance [J]. *China Journal of Plant Ecology*, 2013, 37(7): 691–698.
- [15] Holloway-Phillips M, Cernusak LA, Barbour M, Song X, Cheesman A, et al. Leaf vein fraction influences the Pécelt effect and ^{18}O enrichment in leaf water [J]. *Plant Cell Environ*, 2016, 39(11): 2414–2427.
- [16] Yu CH, Chen ZL. Leaf Architecture of the Woody Dicotyledons From Tropical and Subtropical China [M]. Beijing: International Academic Publishers, 1991.
- [17] Blonder B, Violette C, Bentley LP, Enquist BJ. Venation networks and the origin of the leaf economics spectrum [J]. *Ecol Lett*, 2011, 14(2): 91–100.
- [18] Sack L, Scoffoni C, Mckown AD, Froel K, Rawls M, et al. Developmentally based scaling of leaf venation architecture explains global ecological patterns [J]. *Nat Commun*, 2012, 3: 837.
- [19] 喻诚鸿, 陈泽濂. 华南木本双子叶植物叶宏观结构资料 I. 术语与方法 [J]. 中国科学院华南植物研究所集刊, 1986, 2: 83–97.
- [20] Zhi Y, Cao Y, Sun J, Li W, Jeppesen E. Indirect effects of extreme precipitation on the growth of *vallisneria dens-serrulata* makino [J]. *Environ Exp Bot*, 2018, 153: 229–235.
- [21] 黄祥飞. 湖泊生态调查观测与分析 [M]. 北京: 中国标准出版社, 1999.
- [22] Sack L, Dietrich EM, Streeter CM, Sánchezgómez D, Holbrook NM. Leaf palmate venation and vascular redundancy confer tolerance of hydraulic disruption [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105(5): 1567–1572.
- [23] Roth-Nebelsick A, Uhl D, Mosbrugger V, Kerp H. Evolution and function of leaf venation architecture: a review [J]. *Ann Bot*, 2001, 87(5): 553–566.
- [24] Blonder B, Violette C, Bentley LP, Enquist BJ. Venation networks and the origin of the leaf economics spectrum [J]. *Ecol Lett*, 2011, 14(2): 91–100.

潘俊峰等: 图版 I

Pan Jun-Feng et al.: Plate I



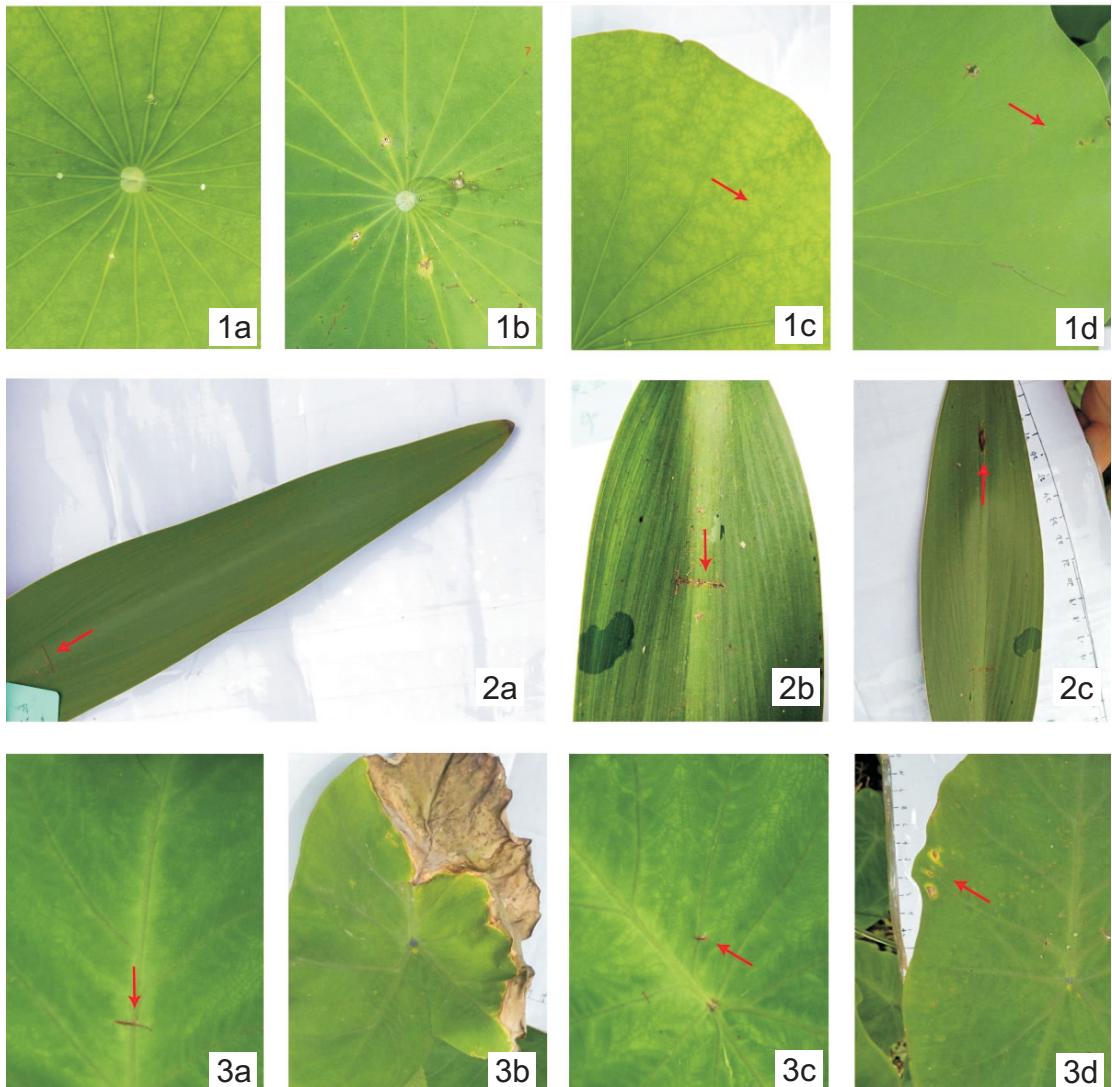


9种水生植物叶片的解剖特征。1: 芋; 2: 三白草; 3: 再力花; 4: 莼莲草; 5: 皇冠草; 6: 梭鱼草; 7: 变叶芦竹; 8: 莲; 9: 香菇草。a: 主叶脉厚度; b: 叶片厚度; c: 主叶脉维管束最大宽度与最小宽度。

Leaf anatomy of nine aquatic plants in this study. 1: *Colocasia esculenta*; 2: *Saururus chinensis*; 3: *Thalia dealbata*; 4: *Nuphar pumilum*; 5: *Echinodorus amazonicus*; 6: *Pontederia cordata*; 7: *Arundo donax* var. *versicolor*; 8: *Nelumbo nucifera*; 9: *Hydrocotyle vulgaris*. a: Main vein thickness; b: Leaf thickness; c: Maximum and minimum width of main vascular bundle.

潘俊峰等: 图版II

Pan Jun-Feng et al.: Plate II



叶脉损伤后3种不同叶脉类型水生植物叶片的形态学变化(箭头所指处为切口)。1: 莲; a: 辐射脉切口; b: 切口处的形态变化; c: 正常叶片叶缘; d: 切口延伸叶缘发黄。2: 梭鱼草; a: 平行脉切口; b: 切口处的形态变化; c: 叶脉末端黑斑; d: 叶脉切口; e: 叶片大面积死亡; f: 侧脉切口; g: 侧脉延伸边缘发黄。

Changes in leaf morphology after vein cut in three aquatic plants with different vein types (arrow indicates cut site). 1: *Nelumbo nucifera*; a: Cut on radiate vein; b: Morphological changes of cut; c: Intact leaf edge; d: Decayed leaf edge after vein cut. 2: *Pontederia cordata*; a: Cut on parallel vein; b: Morphological changes of cut; c: Dark spot near tip of main vein. 3: *Colocasia esculenta*; a: Cut on main vein; b: Massive decay of whole leaf; c: Cut on side vein; d: Decayed leaf edge after side vein cut.

(责任编辑:周媛)