

doi:10.16779/j.cnki.1003-5508.2019.05.020

## 植物叶功能性状间的权衡研究进展

靳 莎, 闫淑君\*, 黄柳菁, 陈 莹, 马雯雯, 王云霄, 王 喆  
(福建农林大学 园林学院, 福建 福州 350002)

**摘要:**叶功能性状(Leaf Functional Trait)是植物功能性状的重要组成部分,与植物生长发育过程及采取的生存策略紧密相关,并能够表征植物对环境的生态适应策略,在生态学研究中有重要意义。本文通过对国内外叶功能性状相关研究成果的收集与整理,总结了植物叶功能性状的类型、生态学意义以及叶功能性状间的权衡关系,同时分析了当前研究中的不足,并展望未来研究方向。

**关键词:**叶功能性状;生态适应策略;类型;权衡

中图分类号:Q948.1 文献标识码:A

文章编号:1003-5508(2019)05-0096-08

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



## Research Progress in Trade-offs Among Leaf Functional Traits

JIN Sha YAN Shu-jun\* HUANG Liu-jing CHEN Ying MA Wen-wen  
WANG Yun-xiao WANG Zhe

(Landscape Architecture College of Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

**Abstract:** Leaf functional traits were important components of plant functional traits, closely related to plant growth and development processes and survival strategies, which also characterized plant ecological adaptation strategies for the environment, being of great significance in ecological research. Through the collection and collation of researches related to leaf functional traits at home and abroad, a summary was given to the types of plant leaf functional traits, ecological significance and trade-off relationship between leaf functional traits, and the shortcomings and directions were analyzed respectively in current and future researches.

**Key words:** Leaf functional trait, Ecological adaptation strategies, Types, Trade-off

植物功能性状(Plant Functional Trait)是植物在漫长进化过程中长期适应外界环境后所呈现出来的能够客观反映植物对外界环境适应性的特征,对植物个体生长、生存和繁殖有重要意义<sup>[1]</sup>,是将植物与环境 and 生态系统连接起来的桥梁<sup>[2]</sup>。叶功能性状是植物功能性状的重要组成部分,与植物的生物量和植物对光照、水分、养分的吸收利用及利用程度

密切相关,能够反映植物为了最大限度减小环境带来的不利影响而形成的生态适应策略<sup>[3-5]</sup>。同时,植物叶性状的相对稳定性、对碳收获的重要性以及各因子间相互关系在各植物种群和群落中所具有的相似格局,对于将叶片微尺度上的研究结果扩展到群落、区域乃至全球尺度中有着重要的桥梁作用<sup>[6-7]</sup>。因此叶功能性状逐渐成为生态学研究的热

收稿日期:2019-06-09

基金项目:福建农林大学科技创新专项基金"福州市植物叶功能性状研究"(KFA18071A)

作者简介:靳莎(1993-),女,贵州毕节人,在读硕士研究生,研究方向为园林植物与应用,e-mail:1259523354@qq.com。

\*通讯作者:闫淑君(1975-),女,河南长葛人,教授,博士,主要从事园林生态学研究,e-mail:ysjch2000@gmail.com。

点之一。

对叶性状的研究最早可追溯到约 20 世纪 70 年代, Azizi 等<sup>[8]</sup>研究了不同温度和光照时长对紫花苜蓿(*Medicago sativa*)叶斑性状的影响。而植物功能性状第一次出现在植物学期刊中大约是 20 世纪末, 其被认为是能够反映植被响应环境变化的核心属性, 其中包含了叶性状, 而后开始被学者们用于生态学研究<sup>[9~11]</sup>。其中关于叶功能性状最著名的研究是由澳大利亚科学家 Wright 等<sup>[6]</sup>提出的叶经济谱(Leaf Economics Spectrum)的概念, 第一次在全球尺度上对植物叶的结构、生理等性状进行定量分析, 并探讨各性状之间的关系, 此后大量研究陆续涌现。近年来, 国内外有关植物叶片性状的研究涉及个体、群落、区域乃至全球尺度, 主要集中在通过对大量植物的对比研究, 分析叶性状的生态功能, 揭示叶性状的分异规律、不同叶性状之间、叶性状与环境因子之

间的相关关系<sup>[12]</sup>。本文旨在总结叶功能性状的生态作用及各功能性状间的权衡关系, 探讨当前研究中的不足并对未来研究方向做出展望, 以为今后研究提供参考。

## 1 叶功能性状的测定指标及其作用

叶片功能性状主要包括叶片的形态、结构和生理等一系列可测量的指标<sup>[13]</sup>。叶片形态性状一般指叶片表型特征, 叶片结构性状是植物叶片的生物化学结构特性, 而叶片生理性状主要表现植物的生长代谢情况<sup>[13~16]</sup>(见表 1)。从已有研究成果来看, 叶寿命、叶面积、叶厚度、比叶面积、叶干物质含量、比叶质量、叶脉性状以及叶片养分含量等指标因为容易测定且能比较好的反映植物的生长状况, 常被应用于植物叶功能性状的研究中<sup>[2,6,13,16]</sup>。

表 1

叶功能性状常用指标及其作用

Tab. 1

Common indicators of leaf functional traits and their effects

植物叶功能性状类型	叶功能性状指标	生态作用
叶片形态性状	叶形 Leaf Shape	与植物叶片的光合速率和水分利用效率相关。
	叶色 Leaf Color	与叶绿素含量、养分含量等相关, 反映植物叶片对可见光的吸收和反射。
	叶柄 Leaf Stalk	反映植物叶内支撑投资, 与植物叶大小相关。
叶片结构性状	叶寿命 Leaf Life-span	与植物生长发育相关, 反映植物最大光合产物的积累。
	叶面积 Leaf Area	决定植物吸收和转化太阳辐射的能力, 与植物光合作用的效率相关。
	叶厚度 Leaf Thickness	反映植物对资源的获取及水分的保存与同化。
	比叶面积 Special Leaf Area	反映植物资源获取的能力, 与植物光合速率相关。
	叶干物质含量 Leaf Dry Matter Content	与资源获取能力相关, 反映植物抵御外界的能力。
	比叶质量 Leaf Mass Per Area	与植物生理反应密切相关, 反映植物的光合碳同化能力。
	叶脉性状(叶脉密度 Vein Density、叶脉直径 Diameter of Vein、叶脉间距 Distance of Vein 等)	与水分与营养物质的运输相关, 是决定叶片生理功能的基础。
	叶碳含量 Leaf Carbon Content	
	叶氮含量 Leaf Nitrogen Content	与光合速率和植物的养分储存相关, 反映植物的生长及生理机制调节。
	叶磷含量 Leaf Phosphorus Content	
叶氮磷比 Ratio of Leaf Nitrogen and Phosphorus Concentration		
叶形指数 Leaf Lindex	反映叶片生长状况及生长规律。	
叶片生理性状	光合特性(蒸腾速率 Transpiration Rate、气孔导度 Stomatal Conductance、光合速率 Photosynthetic Rate、叶绿素荧光 Chlorophyll Fluorescence 等)	反映植物的碳同化能力, 光合速率高意味着短时间内制造的有机物多。
	呼吸速率 Respiration Rate	反映植物代谢情况的强弱, 受水分、光照等因素影响。
	水分利用效率 Water Use Efficiency	反映植物光合能力及对环境的适应性, 与叶片蒸腾速率和净光合速率密切相关。
	叶片导水率 Leaf Hydraulic Conductance	决定植物的水分利用效率, 与叶脉和叶肉组织的多样性相关。
	叶绿素含量 Chlorophyll Content	与植物光合作用能力相关, 反映植物对光能的吸收、传递和转化。
叶温 Leaf Temperature	反映植物失水速率, 与叶片吸收、储存和散失养分的速率相关。	

### 1.1 叶寿命

叶寿命是植物在长期适应自然选择的过程中,为获得最大光合产物而形成的一种综合性指标,能反映植物的生长发育状况和功能<sup>[17~18]</sup>。

叶寿命的长短直接影响植物干物质的积累,进而影响群落的功能和生产,甚至是生态系统中的物质循环和能量流动<sup>[19]</sup>。不同植物叶寿命存在差异,而生境改变时同种植物的叶寿命也不尽相同<sup>[20]</sup>。王希华等<sup>[20]</sup>研究了浙江天童主要阔叶树种的叶寿命,揭示了不同生活型植物的叶寿命表现为小乔木>灌木>中乔木,而王磊<sup>[21]</sup>对黄土高原常见落叶木本植物的研究却表明,灌木寿命通常比乔木更长,总体来说符合前人研究中光照强度与叶寿命负相关的研究结果<sup>[22]</sup>,但也有一定差异,造成这种差异的原因可能与植物的选择有关,前者研究对象为常绿阔叶树种,而后者为落叶植物,其叶片更新的周期有差异。同时,叶寿命会受到环境因素的影响,如青海云杉(*Picea asperata*)叶寿命在不同海拔之间存在极显著差异性,并且除在海拔 2 550 m 处之外,其寿命均为随海拔增加而增加,这种变异是一种非遗传的气候适应特征<sup>[23]</sup>;Hemminga 等<sup>[24]</sup>研究表明海草叶寿命从热带到温带逐渐增加,因为气温越低的地方水分有效性越差,植物叶寿命越长<sup>[23]</sup>。

### 1.2 叶面积

叶片是植物固碳的主要部位,叶片大小直接影响着植物对光的截取和对碳的获取能力,与植物的光合作用和蒸腾作用密切相关<sup>[25~26]</sup>。

叶面积的大小受叶柄限制,通常叶柄干重相同时,常绿树种的叶片小于落叶树种<sup>[26]</sup>,而在给定植物叶面积的情况下,常绿物种比落叶物种需要更高的叶柄生物量投资<sup>[27]</sup>。同时,叶面积的大小与叶片干重相关,如祝介东等<sup>[26]</sup>研究表明在相同叶片干重下,灌木较乔木、落叶植物较常绿植物的叶面积更大。此外,气候和地形因子也是引起植物叶面积变化的原因。许多大尺度的研究表明叶片面积与年均温、年降水量呈正相关<sup>[28~30]</sup>;Lebrija-Trejos 等<sup>[31]</sup>认为随海拔升高,大部分植物叶片面积会减小,但也有增大或先增大后减小的现象。通常海拔升高会导致气温降低,而低温使叶的生长季相对较短,细胞生长缓慢,因此叶片会普遍变小;但温度不是决定叶片性状的唯一限制因子,海拔的跨度在叶性状的构成中也起着关键作用,如辽东栎(*Quercus wutaishanica*)的叶面积在海拔约 1 400 m 以下时会随着海拔的升高而增大,海拔高于 1 400 m 时随海拔升高而减小,

而在海拔约 1 400 m 处为最大值<sup>[32]</sup>,可见只有海拔到达一定高度时温度才能成为植物生长的限制因子。同时,在高温干旱条件下,植物也会通过缩小叶面积的方式来降低叶温以适应干旱环境<sup>[33]</sup>,因为单位叶面积减小可以增加叶片保水性,减缓叶温升高的速率,从而提高植物的水分利用效率<sup>[34]</sup>。

### 1.3 叶厚度

叶厚度与植物资源获取、水分保存及同化有关。叶片厚度的增加,能降低植物内部水分散失,提高植物保水率;而叶片厚度减少能加强植物在微弱光线下的光合作用能力<sup>[35~37]</sup>。

研究表明厚叶的单位叶面积叶绿素含量与氮含量相对较高,有利于植物对光的吸收和转化<sup>[38~39]</sup>;雷蕾等<sup>[40]</sup>研究发现生长在高密度湿地和低密度湿地的黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*),自身分别采取了叶绿素含量高的厚叶片和叶绿素含量少的薄叶片两种适应模式;而在土壤水分饱和时,芦苇(*Phragmites australis*)叶片较薄,反之,叶片较厚<sup>[41]</sup>。以上研究反映了植物对光照、水分等异质性环境因子的资源利用策略。

### 1.4 比叶面积、叶干物质含量、比叶质量

比叶面积能反映植物的碳收获策略<sup>[42]</sup>,叶干物质含量与植物抵御外界的能力呈正相关,两种指标都能指示植物利用资源的能力,是植物适应外界环境变化的关键性状<sup>[43]</sup>。

比叶面积受光照影响较大,Meziane & Shipley<sup>[44]</sup>研究表明通常光线越弱的地方形成的叶子比叶面积越大,覃鑫浩<sup>[45]</sup>的研究结果与其一致。此外,比叶面积还与演替、海拔等因素相关,如胡耀升等<sup>[46]</sup>研究发现长白山森林植被比叶面积随演替的进行呈现明显增加的趋势,并且比叶面积与海拔、坡位和土壤氮含量均呈显著正相关。余华等<sup>[47]</sup>认为天然刨花楠(*Machilus pauhoi*)林下幼苗叶干物质含量会随着经度的增加而增加,而李宏伟<sup>[48]</sup>则发现黄土高原森林群落主要物种的叶干物质含量主要受坡向影响。

比叶质量与比叶面积互为倒数,目前研究表明各生活型植物及植物在不同生长时期的比叶质量均存在差异<sup>[49~51]</sup>,并且其大小与遗传物质和环境因子相关<sup>[52~54]</sup>。

### 1.5 叶脉性状

叶脉在植物生长过程中承担了水分与营养物质的运输,是决定叶片生理功能的基础<sup>[55]</sup>。目前研究中大多用叶脉密度、叶脉直径、叶脉间距及叶脉闭合

度等一系列性状指标来表征叶脉性状特点<sup>[56]</sup>。

关于叶脉的研究主要是将其与植物水分利用及光合作用相结合,探究对植物生理功能的影响和对环境的响应。相关研究表明叶脉密度与叶片的光合速率、水分运输与传导等紧密相关,体现了叶片蒸腾成本与光合收益之间的权衡<sup>[57~58]</sup>。韩玲等<sup>[59]</sup>发现荻茳草(*Achnatherum splendens*)在土壤水分充足和水分胁迫两种条件下,分别选择少量粗叶脉和大量细叶脉的构建模式,体现了其在资源异质性分布的生境中根据自身需求对资源进行优化配置。谢兆森等<sup>[60]</sup>研究显示葡萄(*Vitis vinifera*)叶片末端叶脉会随着葡萄叶片的生长而生长,从而使叶脉密度逐渐增加,提高树体的水分利用效率,表明植物在不同生长阶段对资源需求程度具有差异。而在干旱或半干旱区,年平均降雨量与叶脉密度呈显著负相关<sup>[61]</sup>,体现了植物在干旱环境下的适应策略。同时,游文娟等<sup>[62]</sup>解剖了不同光强下 14 种绿化植物的叶片,发现叶脉系统在全光照下比较发达,而在遮阴条件下发育较差,体现了植物在不同光环境下对自身结构的调节。

### 1.6 叶片养分含量

植物叶片中碳、氮、磷元素的化学计量特征对于解读陆地生态系统空间格局变化规律、未来变化趋势的预测和全球变化的响应具有重要作用<sup>[63]</sup>,因此近年来被频繁应用于植物叶功能性状的研究中。三种元素均对植物的生长及生理机制调节有重要作用,而三种元素两两之间的比值往往能反映植物的生态适应策略<sup>[64]</sup>。

植物在不同生长时期养分含量不同,且各生活型之间养分含量也有差异。如培植于温室大棚内的铁皮石斛(*Dendrobium officinale*)叶片碳含量在 3 月最高,随后逐渐降低,8 月以后则保持相对稳定,氮含量分别在 1 月和 12 月最高,而磷含量则在 8 月、12 月最高<sup>[65]</sup>;林恬等<sup>[66]</sup>发现福建万木林 12 种优势植物中,叶片碳、氮含量均表现为春夏高于秋冬,且各生活型间叶碳含量大小顺序为乔木层 > 灌木层 > 草本层,氮含量为灌木层 > 乔木层 > 草本层。同时,叶片养分含量会影响植物的生理功能,相关研究表明叶氮含量是决定光合能力强弱的重要指标<sup>[67]</sup>,而苗艳明等分析了不同功能型植物叶氮含量与光合特性的关系,指出单位质量植物叶片氮含量与光合速率显著正相关<sup>[68]</sup>。

植物叶片养分含量通常与其生长环境及遗传特性相关。王利平等<sup>[69]</sup>认为在低盖度条件下芦苇叶

片全碳、全氮、全磷含量最高,方怡然等<sup>[70]</sup>发现不同阔叶树种叶片养分浓度差异明显,且造成不同树种叶片氮、磷含量差异的主要原因是植物遗传特性。

叶片氮磷比作为描述群落水平上植被结构、功能和养分限制的重要指标<sup>[64]</sup>,在不同地域有所差异。Reich & Oleksyn<sup>[71]</sup>分析了全球范围内 5 078 份植物样品氮和磷的化学计量关系,发现氮磷比随纬度的上升呈减小趋势,因为一般热带土表现为磷缺乏,而温带土表现为氮缺乏<sup>[72]</sup>,使植物可吸收的养分受限。但国内研究者统计了我国 52 个采样区内 649 个湿地植物不同器官和全株样本氮、磷含量数据,表明氮磷比的几何平均值在热带地区最大,温带次之,亚热带最小,产生差异的原因可能与湿地复杂的生态系统有关<sup>[73]</sup>。同时,植物叶片或生物量中的氮磷比也可作为判断环境对植物生长的养分供应情况以及植物生长速率的重要指标<sup>[74]</sup>。研究表明植物生长受氮磷比限制的阈值为 14 和 16,当植物叶片氮磷比高于 16 时,植物生长主要受磷限制;当植物叶片氮磷比低于 14 时,植物生长主要受氮限制;处于两者之间时表示受两者共同限制<sup>[75]</sup>。而学者们在研究养分供应与维管植物生长速率关系时发现,桦树幼苗氮磷比在磷限制下与生长速率负相关,在氮限制下与生长速率正相关<sup>[76]</sup>。

## 2 叶功能性状间的权衡关系

### 2.1 叶片形态性状之间的权衡

对所有生长的植物而言,植物生长过程中对环境的适应不是通过单一性状的改变来完成的,而是多种性状共同协调,所以植物叶功能性状之间总是存在某种关联。

有学者在已建立的木本植物叶片形态、叶面积等与降雨量有关的模型研究中,表明叶片形态可应用于植物适应能力大小的判断<sup>[77]</sup>。郭琪等<sup>[78]</sup>通过对山西刺槐(*Robinia pseudoacacia*)种质资源叶片表型多样性的分析,指出复叶叶柄长度与其叶长和叶宽均呈极显著正相关关系。杨冬梅等<sup>[79]</sup>发现叶大小与叶数量之间存在某种权衡,资源的限制通常使植物很难同时增大叶大小与叶数量,在给定某一个叶片生物量时,植物可能会有较多的小叶片或较少的大叶片。

### 2.2 叶片形态性状与生理性状之间的权衡

植物叶片形态的改变,能在一定程度上能引起其生理性状的改变。如张玉洁等<sup>[80]</sup>以海岛棉(*Gos-*

*sygium barbadense*)叶片为材料,对叶片主脉两侧堆成部分的光照日辐射、净光合速率、叶绿素含量以及叶面积进行测试比较,结果表明海岛棉叶片卷翘引起不同方位叶片主脉两侧对称部分所截获的光能异质性,导致叶面积和叶绿素含量不同,进而共同导致了光合能力的差异,由此可见叶片形状与叶片光合作用之间存在某种关联;李永华等<sup>[81]</sup>认为叶片形态变化与叶片表面温度之间存在某种联系,在干旱区植物叶片变小能有利于降低植物叶片表面温度,而在高温低风速情况下叶片宽度减小也会使叶片温度降低,体现了植物对特殊生境的适应模式。

### 2.3 叶片结构性状之间的权衡

全球叶片经济型谱的建立明确了比叶质量与叶片单位干物质的最大光合能力、叶龄以及单位干物质的氮、磷含量等密切相关。比叶质量低的植物,其叶寿命较短、单位干物质营养元素含量较高,光合能力强、单位叶面积的经济投入较低,使植物资源的利用效率高而生长速度快<sup>[82-83]</sup>。Arredondo & Schnyder<sup>[84]</sup>认为禾本科植物的比叶面积与叶干物质含量呈负相关,这与张晶等<sup>[85]</sup>对科尔沁沙地典型草地植物的研究结果一致。洪陈洁等<sup>[86]</sup>研究了不同品系福建山樱花(*Cerasus campanulata*)叶功能性状,发现比叶面积与叶干物质含量存在极显著负相关关系,而与叶绿素含量呈极显著正相关。余华等<sup>[47]</sup>指出天然刨花楠林下幼苗叶比叶面积与叶组织密度、叶面积均呈显著负相关,而叶组织密度与叶干物质含量呈显著正相关。Wright等<sup>[6]</sup>通过对175个采样点2548种植物叶性状的研究,发现叶片的比叶面积、光合速率、暗呼吸速率、氮和磷含量彼此间呈正相关,而Reich等<sup>[87]</sup>认为叶寿命与比叶面积、光合速率、以及氮和磷含量均显著负相关。

叶脉作为影响植物水分供应和利用的重要结构,与其他叶性状之间关系紧密。韩玲等<sup>[88]</sup>研究发现张掖湿地芨芨草叶脉密度和叶脉直径在冠盖区、过渡区及空旷区分别呈现不同程度的负相关关系,而不同土壤水分条件下芨芨草叶片厚度与叶脉密度显著正相关,与叶脉直径显著负相关<sup>[59]</sup>。徐婷等<sup>[89]</sup>的研究揭示了不同坡向刺槐一级叶脉密度和二级叶脉密度与叶面积分别呈不同程度的负相关性。而龚容等<sup>[61]</sup>认为叶脉密度与比叶质量具有显著正相关关系。

在养分含量方面,已有研究结果显示在大多数植物种群和群落中,植物叶片的氮含量都会随比叶面积的增加而增加<sup>[87,90]</sup>。张继光等<sup>[91]</sup>研究了南亚

热带16种木本植物,认为成熟叶片的氮和磷含量之间存在极显著正相关关系,氮磷比与氮有弱的正相关关系,与磷呈显著负相关。彭阿辉<sup>[92]</sup>研究了贡嘎山5种常绿树种的叶功能性状,发现叶片的碳含量会随比叶面积的增加而降低,且叶片碳含量与氮、磷含量均呈显著负相关,而张晶等<sup>[85]</sup>对科尔沁沙地长期封育草地19种植物的研究表明,叶片碳含量与氮含量呈极显著正相关。其中贡嘎山位于青藏高原东南部,地处中国东部湿润季风区与青藏高原寒冷气候的过渡带,而科尔沁沙地位于内蒙古东部,地处我国温带半干旱草原区,两地在海拔、降水、气温以及土壤类别等方面差异较大,再加上两地植被类型不同,因此可能造成叶功能性状上的差异性,也侧面反映了植物对环境的适应策略

### 2.4 叶片生理性状与结构性状之间的权衡

国外学者通过对不同生态系统的大量植物叶片性状研究结果综合分析,表明光合速率、暗呼吸速率、叶片的氮和磷含量彼此之间成正相关性,而叶寿命与光合速率、叶片氮和磷含量呈显著的负相关关系<sup>[6,87,93]</sup>。徐婷等<sup>[94]</sup>认为植物叶脉密度与水分利用效率的关联性影响着植物水分的供需平衡。韩玲等<sup>[88]</sup>发现芨芨草的水分利用效率、光合有效辐射、蒸腾速率、净光合速率均与叶脉密度和叶脉直径呈显著的相关性。

## 3 问题与展望

植物叶功能性状的研究已经取得了比较多的成果,使得学者们重新审视植物应对环境变化的适应机制。目前关于叶功能性状的研究已涵盖个体尺度、群落尺度和全球尺度,但主要集中在自然生境下,且对叶片结构性状的研究偏多,对全球尺度上的研究较少。虽然目前的研究已在一定程度上推动了生态学的发展,但仍存在一些问题有待进一步深入研究:

(1)研究对象 鉴于植物叶功能性状的表达是植物长期适应环境变化的结果,目前关于叶功能性状的研究主要是针对成年树木,虽然张曦等<sup>[95]</sup>通过盆栽试验探索了不同生育时期紫花苜蓿叶性状对不同程度干旱的响应,余华等<sup>[47]</sup>分析了不同种源刨花楠林下幼苗对地理环境变化的适应机制,但总体来说对幼苗的研究相对较少。通过对成年树木叶片性状指标的测定可以看出植物在适应环境的过程中哪一些性状发生改变,但无法估计叶片性状从哪一阶

段发生变化及变化的过程,因此对于幼苗或自幼苗生长至成年树木阶段叶功能性状的研究或许可以充实前人的相关研究结果。

(2) 研究区域 国内关于叶功能性状的研究大多针对野外植物,少有涉及对人工林或城市绿化植物的研究。虽有朱济友等<sup>[96]</sup>研究表明在城市热环境中叶性状关系与全球尺度基本一致,但个别研究不足以概括整体情况,且南北方城市环境存在差异,因此对于城市环境中植物叶功能性状的研究还有待深入。

(3) 性状选择 在叶功能性状指标的选择上,大多数研究偏向于选择容易测定的叶片形态和结构性状,对生理性状和解剖形态等研究较少,导致某些研究结果相悖而无法解释其原因,由此可见关于叶片生理性状功能和解剖形态特征的研究亟待补充以弥补当前的不足。

#### 参考文献:

- [1] Viole C, Navas M L, Vile D, et al. Let the concept of traits be functional[J]. *Oikos*, 2007, 116(5): 882~892.
- [2] 李超, 赵广东, 王兵, 等. 中亚热带樟科 3 种植物幼苗叶结构型性状的中间差异及其相关性[D]. *植物科学学报*, 2016, 34(1): 27~37.
- [3] Craine J M, Froehle J, Tilman D G, et al. The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients[J]. *Oikos*, 2001, 93(2): 274~285.
- [4] Garnier E, Shipley B, Roumet C, et al. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content [J]. *Functional ecology*, 2001, 15(5): 688~695.
- [5] Westoby M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme[J]. *Plant and soil*, 1998, 199(2): 213~227.
- [6] Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The world-wide leaf economics spectrum[J]. *Nature*, 2004, 428(6985): 821~827.
- [7] Schulze E-D, Kellihfer F M, Körner C. Relationships among maximum stomatal conductance, ecosystem surface conductance, carbon assimilation rate, and plant nitrogen nutrition: a global ecology scaling exercise[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1994, 25(1): 629~660.
- [8] Azizi M R, Barnes D K. Characterization and inheritance of a spotted leaf trait in alfalfa[J]. *Crop Science*, 1977, 17(1): 126~132.
- [9] Díaz S, Cabido M, Casanoves F. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale[J]. *Journal of Vegetation Science*, 1998, 9(1): 113~122.
- [10] Díaz S, Cabido M, Zak M, et al. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina [J]. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10(5): 651~660.
- [11] Weiher E, Werf A V D, Thompson K, et al. Challenging Theophrastus: A Common Core List of Plant Traits for Functional Ecology[J]. *Journal of vegetation science*, 1999, 10(5): 609~620.
- [12] 刘宏伟. 两种不同生态系统中植物叶片功能性状及养分再吸收比较研究[D]. 重庆: 西南大学, 2014.
- [13] 孙梅, 田昆, 张赞, 等. 植物叶片功能性状及其环境适应研究[J]. *植物科学学报*, 2017, 35(6): 940~949.
- [14] Xu F, Guo W, Xu W, Wei Y, Wang R. Leaf morphology correlates with water and light availability: what consequences for simple and compound leaves? [J]. *Prog NatSci*, 2009, 19(2): 1789~1798.
- [15] 张林, 罗天祥. 植物叶寿命及其相关性状的生态学研究进展[J]. *植物生态学报*, 2004, 28(6): 844~852.
- [16] 毛伟, 李玉霖, 张铜会, 等. 不同尺度生态学中植物叶性状研究概述[J]. *中国沙漠*, 2012, 32(1): 33~41.
- [17] 王瑞雪, 张光福, 孙晶晶. 江苏宝华山主要常绿植物叶寿命与虫食频度相关性[J]. *生态学杂志*, 2014, 33(6): 1459~1466.
- [18] Lamppu J, Huttunen S. Relations between Scots pine needle element concentrations and decreased needle longevity along pollution gradients[J]. *Environmental Pollution*, 2003, 122(1): 119~126.
- [19] 田玉鹏. 亚热带常绿阔叶林植物发育的生态学研究[D]. 上海: 华东师范大学, 2007.
- [20] 王希华, 张婕, 张正祥. 浙江天童国家森林公园主要常绿阔叶树种叶子寿命的研究[J]. *植物生态学报*, 2000, 24(5): 625~629.
- [21] 王磊. 黄土高原常见落叶木本植物叶物候及功能性状研究[D]. 西安: 西北大学, 2018.
- [22] Williams K, Mooney F H A. Relationships among leaf construction cost, leaf longevity, and light environment in rain-forest plants of the genus piper[J]. *The American Naturalist*, 1989, 133(2): 198~211.
- [23] 吴琴, 胡启武, 郑林, 等. 青海云杉叶寿命与比叶重随海拔变化特征[J]. *西北植物学报*, 2010, 30(8): 1689~1694.
- [24] Hemminga M A, Marbà N, Stapel J. Leaf nutrient resorption, leaf lifespan and the retention of nutrients in seagrass systems [J]. *Aquatic Botany*, 1999, 65(1): 141~158.
- [25] 赵夏纬, 王一峰, 马文梅. 高寒草地不同坡向披针叶黄华蒸腾速率与叶性状的关系[J/OL]. *生态学报*, 2019(07): 1~7. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.2031.Q.20190110.0910.046.html>.
- [26] 祝介东, 孟婷婷, 倪健, 等. 不同气候带间成熟林植物叶性状间异速生长关系随功能型的变异[J]. *植物生态学报*, 2011, 35(7): 687~698.
- [27] 潘少安, 彭国全, 杨冬梅. 从叶内生物量分配策略的角度理解叶大小的优化[J]. *植物生态学报*, 2015, 39(10): 971~979.
- [28] Navarro T, Oualidi J E, Taleb M S, et al. Leaf patterns, leaf size and ecologically related traits in high Mediterranean mountain on the Moroccan High Atlas [J]. *Plant ecology*, 2010, 210(2):

- 275 ~ 290.
- [29] Peppe D J, Royer D L, Cariglino B, et al. Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications[J]. *New Phytologist*, 2011, 190(3): 724 ~ 739.
- [30] 任红剑, 丰震, 乔谦, 等. 元宝枫叶片形态特征的地理变异[J]. *西北林学院学报*, 2017, 32(6): 113 ~ 119.
- [31] Lebrija-Trejos E, Pérez-García, Eduardo A, Meave J A, et al. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system[J]. *Ecology*, 2010, 91(2): 386 ~ 398.
- [32] 祁建, 马克明, 张育新. 辽东栎(*Quercus liaotungensis*)叶特性沿海拔梯度的变化及其环境解释[J]. *生态学报*, 2007, 27(3): 930 ~ 937.
- [33] 刘明虎, 辛智鸣, 徐军, 等. 干旱区植物叶片大小对叶表面蒸腾及叶温的影响[J]. *植物生态学报*, 2013, 37(5): 436 ~ 442.
- [34] Knight C A, Ackerly D D. Evolution and plasticity of photosynthetic thermal tolerance, specific leaf area and leaf size: congeneric species from desert and coastal environments[J]. *New Phytologist*, 2003, 160(2): 337 ~ 347.
- [35] 于文英, 高燕, 逢玉娟, 等. 山东银莲花叶片形态结构对异质生境和海拔变化的响应[J/OL]. *生态学报*, 2019, 39(12): 1 ~ 7. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.2031.Q.20190401.0913.002.html>.
- [36] 李永华, 罗天祥, 卢琦, 等. 青海省沙珠玉治沙站 17 种主要植物叶性因子的比较[J]. *生态学报*, 2005, 25(5): 994 ~ 999.
- [37] Gonzalez-Paleo L, Ravetta D A. Relationship between photosynthetic rate, water use and leaf structure in desert annual and perennial forbs differing in their growth [J]. *Photosynthetica*, 2018, 56(4): 1177 ~ 1187.
- [38] Terashima I, Hanba Y T, Taoze Y, et al. Irradiance and phenotype: comparative eco-development of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO<sub>2</sub> diffusion[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57(2): 343 ~ 354.
- [39] Peng S, Cassman K G, Kropff M J. Relationship between leaf photosynthesis and nitrogen content of field-grown rice in tropics [J]. *Crop Sci*, 1995, 35(6): 1627 ~ 1630.
- [40] 雷蕾, 赵成章, 李雪萍, 等. 密度制约下尔海湿地黄帚橐吾叶绿素与叶面积、叶厚度间的关系[J]. *生态学杂志*, 2018, 37(12): 3647 ~ 3653.
- [41] 李群, 赵成章, 姚文秀, 等. 张掖湿地芦苇蒸腾速率与叶性状关系对土壤水分的响应[J]. *生态学杂志*, 2018, 37(4): 1095 ~ 1101.
- [42] Wright I J, Westoby M, Reich P B. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span[J]. *Journal of Ecology*, 2002, 90(3): 534 ~ 543.
- [43] Mária M, Franceso D B, Ji? í D, et al. Plant functional traits as determinants of population stability[J]. *Ecology*, 2014, 95(9): 2369 ~ 2374.
- [44] Meziane D, Shipley B. Components of Interspecific Relative Growth Rate; Constancy and Change Under Differing Condition of Light and Nutrient Supply [J]. *Functional Ecology*, 2002, 13(5): 611 ~ 622.
- [45] 覃鑫浩. 辽东栎冠层叶建成消耗与比叶面积的空间异质性[J]. *林业资源管理*, 2015(04): 145 ~ 150 + 178.
- [46] 胡耀升, 么旭阳, 刘艳红. 长白山森林不同演替阶段比叶面积及其影响因子[J]. *生态学报*, 2015, 35(5): 1480 ~ 1487.
- [47] 余华, 钟全林, 黄云波, 等. 不同种源刨花楠林下幼苗叶功能性状与地理环境的关系[J]. *应用生态学报*, 2018, 29(2): 449 ~ 458.
- [48] 李宏伟, 黄土高原子午岭森林群落叶功能性状与功能多样性研究[D]. 西安: 陕西师范大学, 2012.
- [49] 杨芳, 王振孟, 朱大海, 等. 常绿阔叶林林下 6 种木本植物叶片非结构性碳水化合物的动态特征[J/OL]. *应用与环境生物学报*: 1 ~ 13. <https://doi.org/10.19675/j.cnki.1006-687x.2018.11018>.
- [50] 郑淑霞, 上官周平. 不同功能型植物光合特性及其与叶氮含量、比叶重的关系[J]. *生态学报*, 2007, 27(1): 171 ~ 181.
- [51] Poorter H, Niinemets ü, Poorter L, et al. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis[J]. *The New phytologist*, 2009, 182(3): 565 ~ 88.
- [52] Flores O, Garnier E, Wright I J, et al. An evolutionary perspective on leaf economics: Phylogenetics of leaf mass per area in vascular plants[J]. *Ecology and Evolution*, 2014, 4(14): 2799 ~ 2811.
- [53] Xiang S, Reich P B, Sun S, et al. Contrasting leaf trait scaling relationships in tropical and temperate wet forest species [J]. *Functional Ecology*, 2013, 27(2): 522 ~ 534.
- [54] 温韦华, 陈燕, 刘东焕, 等. 10 种园林植物的耐阴性比较研究[J]. *中国园林*, 2018, 34(09): 104 ~ 108.
- [55] 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.
- [56] Blonder B, Violle C, Bentley L P, et al. Venation networks and the origin of the leaf economics spectrum. [J]. *Ecology letters*, 2011, 14(2): 91 ~ 100.
- [57] Sack L, Scoffoni C, McKown AD, et al. Developmentally based scaling of leaf venation architecture explains global ecological patterns[J]. *Nature Communications*, 2012, 3(837): 1 ~ 10.
- [58] Brodribb T J, Jordan G J. Water supply and demand remain balanced during leaf acclimation of *Nothofagus cunninghamii* trees [J]. *New Phytologist*, 2011, 192(2): 437 ~ 448.
- [59] 韩玲, 赵成章, 徐婷, 等. 不同土壤水分条件下洪泛平原湿地芨芨草叶片厚度与叶脉性状的关系[J]. *植物生态学报*, 2017, 41(5): 529 ~ 538.
- [60] 谢兆森, 杜鸿儒, 李建宝, 等. 组织透明法观察葡萄叶片生长过程中气孔与叶脉形态结构特征变化[J]. *植物生理学报*, 2018, 54(2): 237 ~ 246.
- [61] 龚容, 徐霞, 江红蕾, 等. 干旱半干旱区几种典型灌木半灌木茎叶水分传导系统的结构特征[J]. *北京师范大学学报(自然科学版)*, 2018, 54(04): 534 ~ 542.
- [62] 游文娟, 张庆费, 夏樵. 城市绿化植物叶片结构对光强的响应[J]. *西北林学院学报*, 2008, 23(5): 22 ~ 25.

- [63] 李玉霖,毛伟,赵学勇,等. 北方典型荒漠及荒漠化地区植物叶片化学计量特征研究[J]. 环境科学, 2010, 31(8): 1716 ~ 1725.
- [64] Güsewell S. N : P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance[J]. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243 ~ 266.
- [65] 史骥清,滕士元,闫道良,等. 不同生长期铁皮石斛碳氮磷生态化学计量学特征[J]. 西南林业大学学报(自然科学), 2018, 38(04): 64 ~ 69.
- [66] 林恬,郑怀舟,王健,等. 福建万木林自然保护区 12 种优势植物叶碳、氮含量及其与热值的关系[J]. 福建师范大学学报(自然科学版), 2018, 34(05): 56 ~ 66.
- [67] Takahashi K, Miyajima Y. Relationships between leaf lifespan, leaf mass per area, and leaf nitrogen cause differential altitudinal changes in leaf  $\delta^{13}C$  between deciduous and evergreen species [J]. *Botany*, 2008, 86(11): 1233 ~ 1241.
- [68] 苗艳明,吕金枝,毕润成. 不同功能型植物叶氮含量与光合特性的关系研究[J]. 植物研究, 2012, 32(4): 425 ~ 429.
- [69] 王利平,张剑,耿亚军,等. 渥洼池湿地芦苇叶片碳、氮、磷生态化学计量学特征及其影响因素[J]. 湿地科学, 2018, 16(3): 417 ~ 423.
- [70] 方怡然,蔡金桓,李洁,等. 加勒比松纯林混交改造阔叶树种叶片的养分和光合特性研究[J]. 西南林业大学学报(自然科学), 2018, 38(02): 30 ~ 36.
- [71] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2004, 101(30): 11001 ~ 11006.
- [72] 任书杰,于贵瑞,陶波,等. 兴安落叶松(*Larix gmelinii* Rupr.) 叶片养分的空间分布格局[J]. 生态学报, 2009, 29(4): 1899 ~ 1906.
- [73] 胡伟芳,章文龙,张林海,等. 中国主要湿地植被氮和磷生态化学计量学特征[J]. 植物生态学报, 2014, 38(10): 1041 ~ 1052.
- [74] 林小涛,梁海含,梁华,等. 澳门路氹湿地芦苇氮磷含量的季节变化[J]. 生态学杂志, 2007, 26(1): 5 ~ 8.
- [75] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation [J]. *Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441 ~ 1450.
- [76] Agren G I. The C:N:P stoichiometry of autotrophs-theory and observations[J]. *Ecology letters*, 2004, 7(3): 185 ~ 191.
- [77] Gregry-Wodzicki K M. Relationship between leaf morphology and climate, Bolivia; Implications for estimating paleoclimate from fossil floras[J]. *Paleobiology*, 2000, 26(4): 668 ~ 688.
- [78] 郭琪,李秀宇,董黎,等. 山西刺槐种质资源的叶片表型多样性分析[J/OL]. 分子植物育种: 1 ~ 12. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20180928.0902.002.html>.
- [79] 杨冬梅,占峰,张宏伟. 清凉峰不同海拔木本植物小枝叶内叶大小-数量权衡关系[J]. 植物生态学报, 2012, 36(4): 281 ~ 291.
- [80] 张玉洁,韩吉梅,雷长英,等. 海岛棉叶片翘曲导致叶片光和能力的异质性[J]. 石河子大学学报(自然科学版), 2018, 36(4): 437 ~ 442.
- [81] 李永华,李臻,辛智鸣,等. 形态变化对叶片表面温度的影响[J]. 植物生态学报, 2018, 42(2): 202 ~ 208.
- [82] Niinemets ü, Portsmouth A, Tena D, et al. Do we underestimate the importance of leaf size in plant economics? Disproportionate scaling of support costs within the spectrum of leaf physiognomy [J]. *Annals of Botany*, 2007, 100(2): 283 ~ 303.
- [83] Hikosaka K, Shigeno A. The role of Rubisco and cell walls in the interspecific variation in photosynthetic capacity[J]. *Oecologia*, 2009, 160(3): 443 ~ 451.
- [84] Arredondo J T, Schnyder H. Components of leaf elongation rate and their relationship to specific leaf area in contrasting grasses [J]. *New Phytologist*, 2003, 158(2): 305 ~ 314.
- [85] 张晶,左小安,吕朋,等. 科尔沁沙地典型草地植物功能性状及其相互关系[J]. 干旱区研究, 2018, 35(1): 137 ~ 143.
- [86] 洪陈洁,林晗,洪伟,等. 不同品系福建山樱花叶功能性状研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2015, 23(2): 191 ~ 196.
- [87] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. Leaf life-span in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems[J]. *Ecological Monographs Ecological*, 1992, 62(3): 365 ~ 392.
- [88] 韩玲,赵成章,冯威,等. 张掖湿地芨芨草叶脉密度和叶脉直径的权衡关系对 3 种生境的响应[J]. 植物生态学报, 2017, 41(8): 872 ~ 881.
- [89] 徐婷,赵成章,段贝贝,等. 兰州北山刺槐不同等级叶脉密度与叶大小关系的坡向差异性[J]. 生态学杂志, 2016, 35(1): 41 ~ 47.
- [90] Wright I J, Groom P K, Lamont B B. Leaf traits relationships in Australian plant species[J]. *Functional Plant Biology Functional*, 2004, 31(5): 551 ~ 558.
- [91] 张继光,傅声雷,温达志,等. 南亚热带人工林 16 种木本植物重要叶特征参数的相互关系[J]. 热带亚热带植物学报, 2009, 17(4): 395 ~ 400.
- [92] 彭阿辉,王根绪,罗辑,等. 贡嘎山常绿落叶阔叶混交林主要树种叶功能性状[J]. 生态学杂志, 2016, 35(10): 2599 ~ 2605.
- [93] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C. Assessing the generality of global leaf trait relationships[J]. *New Phytologist*, 2005, 166(2): 485 ~ 496.
- [94] 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.
- [95] 张曦,王振南,陆姣云,等. 紫花苜蓿叶性状对干旱的阶段响应[J]. 生态学报, 2016, 36(9): 2669 ~ 2676.
- [96] 朱济友,于强,刘培亚,等. 植物功能性状及其叶经济谱对城市热环境的响应[J]. 北京林业大学学报, 2018, 40(9): 72 ~ 81.