

木本植物茎叶功能性状及其关系随环境变化的研究进展^{*}

杨冬梅^{1**} 章佳佳² 周 丹² 钱敏杰² 郑 瑶² 金灵妙²

(¹浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江金华 321004; ²浙江师范大学行知学院, 浙江金华 321004)

摘 要 植物功能性状反映了植物对生长环境的响应和适应, 是植物与环境相互作用的结果。植物功能性状之间的关系决定了植物的生活史对策, 进而影响多物种的共存和生物多样性的维持。本文综述了叶大小、比叶面积、叶寿命和木质密度、叶大小-小枝大小、叶内生物量分配和叶大小-数量等随环境变化的研究进展, 并简述其变化机理。植物功能性状及其关系的研究已经取得了很多成果, 建立起了一套有效的研究方法和理论体系; 但在今后的研究中, 还需要对植物的地上部分和地下部分植物性状之间的协变关系、当年生末端小枝上功能性状间的关系的普遍性, 以及叶大小-数量的等速关系在整个被子植物中的保守程度等几个方面进行深入研究。我国常绿阔叶林物种的植物功能性状及其关系研究较少, 有待加强和系统化。

关键词 植物功能性状; 关系; 环境; 权衡

中图分类号 Q945 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2012)3-0702-12

Leaf and twig functional traits of woody plants and their relationships with environmental change: A review. YANG Dong-mei^{1**}, ZHANG Jia-jia², ZHOU Dan², QIAN Min-jie², ZHENG Yao², JIN Ling-miao² (¹College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, Zhejiang, China; ²College of Xingzhi, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, Zhejiang, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2012, **31**(3): 702–713.

Abstract: Plant functional traits reflect the response and adaptation of plants to their biotic and abiotic environments, being the consequences of the interactions between plant and environment. The correlations and trade-offs among the functional traits decide the life history strategy of plants, and further, affect the plant species coexistence, biodiversity maintenance, and ecosystem functioning. This paper reviewed the research progress on the leaf size, specific leaf area, leaf lifespan and woodiness density, leaf size-twig size, leaf biomass allocation, and leaf size-leaf number in response to environmental changes, and briefly introduced the underlying mechanisms. The researches on the plant functional traits are very fruitful, and a series of effective methodological and theoretical systems are established. Future researches should forward an integrative study on the trade-offs of the functional traits of plant above- and belowground parts, the generality of the relationships among the functional traits of present year top twigs, and the extent to which the isometrics of leaf size / leaf number relationship is conserved across angiosperm trees (and shrubs) and across habitat types. Few studies are made on the functional traits and their relationships of the plant species in evergreen broad-leaved forests in China, which should be strengthened and systematized.

Key words: plant functional trait; relationship; environment; trade-off.

植物功能性状 (plant functional traits) 是指一切对植物的定居、生存和适应有着潜在重要影响的, 或

与获取、利用和保存资源的能力有关的属性 (Reich *et al.*, 2003; Violle *et al.*, 2007)。如叶片大小和寿命、种子大小和扩散模式、冠层高度等 (Díaz *et al.*, 1998; Díaz & Cabido, 2001)。它是植物在漫长的进化和发展过程中, 与环境相互作用的结果, 能够反映

^{*} 国家自然科学基金青年基金项目 (31000193) 资助。

^{**} 通讯作者 E-mail: yangdm@zjnu.cn

收稿日期: 2011-09-26 接受日期: 2011-12-08

植物对外部环境的适应能力 (McIntyre *et al.*, 1999); 而某些植物性状的变化, 也反映了植物所在生态系统的功能属性 (Cornelissen *et al.*, 2003)。然而, 功能性状不应该被孤立地看待和分析, 因为多个性状之间经常是相互协调的。例如, 单位叶面积的氮含量 (N_{area}) 与比叶面积 (leaf area per mass, SLA) 成正比, 而这二者又与叶寿命 (leaf lifespan) 成反比, 并且这种关系几乎在全球范围内的所有植物种群和群落中都是普遍存在的 (Field & Mooney, 1983, 1986; Reich *et al.*, 1992), 反映出植物对环境的趋同适应特征 (Wright *et al.*, 2001, 2002)。各植物功能性状之间的权衡 (trade-offs) 和组合决定了植物的生活史对策 (life historical strategy) 以及各物种在群落中所占有的生态位 (niche), 进而影响到多物种的稳定共存 (Vandermeer, 1972; Silvertown, 2004)。而当两个或多个重要植物性状在不同物种都具有一致的相关性时, 这种性状变化可以被认为是形成了一个策略维度 (strategy dimension) (Wright *et al.*, 2006)。植物生态学研究的一个重要目的就是确定和量化各物种生态变量的主导维度 (leading dimensions), 并找出它们的机理。这不但可以帮助理解物种生活史特征在环境梯度上的权衡关系, 以及由此导致的种间生态位分离和多物种共存机理; 而且有助于认识环境筛选过滤对植物功能性状的作用以及由此产生的物种生物地理分布格局 (Wright *et al.*, 2007)。

本文旨在系统总结国内外对叶大小等几个重要植物功能性状及其关系随环境变化的研究进展, 简述其变化机理, 并探讨未来相关研究的发展方向, 为该领域的研究提供理论基础。

1 植物功能性状与环境的关系

长久以来, 植物生态学家对揭示植物功能性状与环境的关系一直都非常感兴趣。通过在全球尺度上对植物功能性状及其与环境之间关系的研究, 可以揭示气候-植被的关系, 从而为全球生产力变化模型的建立和验证提供依据 (Wright *et al.*, 2005, 2006)。

1.1 叶片大小与环境的关系

叶是种子植物制造有机养料的重要器官, 具有光合、蒸腾和呼吸的作用, 所以其形态-功能关系直接影响植物的物质生产。其中, 叶大小直接影响着植物对光的截取和碳获取的能力, 并且在不同生境

和不同物种之间变化很大 [在全球范围内达到 6 个数量级 (Milla & Reich, 2007)], 表现出较大的可塑性。有些研究根据与其他植物功能性状之间的共变关系对叶大小在物种之间的变化进行了各种解释, 其中包括植株高度 (Ackerly & Donoghue, 1998; Cornelissen, 1999), 木质密度 (Pickup *et al.*, 2005)、支撑枝条/小枝大小 (Brouat *et al.*, 1998; Westoby & Wright, 2003)、叶内支撑组织的分配和生理活性 (Niinemets *et al.*, 2006)、叶能量平衡 (Givnish, 1978)、叶寿命 (Ackerly & Reich, 1999; Westoby *et al.*, 2002)、展叶时间 (Moles & Westoby, 2000)、SLA (Shipley, 1995; Westoby & Wright, 2003) 以及果实或种子大小 (Ackerly & Donoghue, 1998; Cornelissen, 1999; Westoby & Wright, 2003) 等。这表明叶片大小与很多功能性状之间都存在着协变关系, 共同决定着植物对环境的响应, 及其适合度变化。

叶大小的形成机制与适应价值普遍被认为是与叶的能量平衡变化有关 (Niinemets *et al.*, 2006)。叶大小的变化主要是通过影响叶边缘对热量、二氧化碳和水分的传导能力来影响整个植株的生长速率。通常情况下, 大叶具有更厚的叶边缘, 厚的叶边缘往往会阻止叶片与周围的空气进行热量交换, 减慢二氧化碳和水蒸汽进出叶片的扩散速率, 使大叶比小叶更容易过热, 大叶物种的呼吸和蒸腾成本更高 (Givnish, 1978)。这种影响也许有助于解释叶大小的群落平均值随环境的变化。例如, 通常情况下, 与小叶相比, 大叶内热量和物质通过叶边缘进行转运的阻力更大, 因此在冷凉、湿润或者荫蔽的环境下大叶由于能够使光合收益最大化而占有优势 (Givnish, 1979)。而相对小的叶片因为具有较高的热交换能力, 被认为在热、干、高光和低养分的环境下较有优势 (Ackerly *et al.*, 2002; Bragg & Westoby, 2002; McDonald *et al.*, 2003); 但也有许多研究发现, 叶大小随着海拔的增高而降低, 随着年均气温及年均降雨量的降低而减小 (Givnish, 1984; McDonald *et al.*, 2003)。这可能是因为高海拔低温环境下, 叶接受光能、同化二氧化碳的时间缩短, 植物可能通过增加叶片的氮含量 [许多研究都发现, 无论是单位面积的叶氮含量还是单位质量的叶氮含量, 都随海拔的升高而增加 (Friend *et al.*, 1989; Körner, 1989; Reich *et al.*, 1995)] 来保持稳定的光合碳获取能力; 而小叶的呼吸和蒸腾成本更低 (Givnish, 1978), 可以降低植株的维持消耗, 这种低温低代谢

有利于树木各器官寿命的延长 (Chapin, 1980; Field & Mooney, 1986; Reich *et al.*, 1992); 另外, 在低温等不利环境下, 植物小枝的茎更容易出现栓塞 (Cavender-Braes & Holbrook, 2001; McCulloh & Sperry, 2005), 导致传输效率降低, 只能满足较小叶片的营养和水分传输需求; 额外的物理支撑结构投资而导致在叶上的生物量投资下降 (Westoby *et al.*, 2002; Wright *et al.*, 2004) 等也有可能是导致叶大小随海拔升高而减小的潜在原因。此外, 在风大的环境中, 植物可能会选择小叶, 使其不容易被风清除; 在生长季中随时可能出现辐射的森林中, 小叶可以有效减小与天空的接触面, 从而使植物免受损伤 (Givnish & Vermeij, 1976)。在草食性动物破坏比较频繁的生态境中, 小叶和与之相关的较短的展叶时间可以减少被食草动物取食而导致意外损伤的可能性而对植物有利 (Moles & Westoby, 2000)。

1.2 比叶面积与环境的关系

比叶面积 (SLA), 即叶面积与叶干重的比例 (或者其倒数比叶质量 (leaf mass per area, LMA)), 所表示的是一定干物质投资所展开的捕光表面积数量 (Wright *et al.*, 2004)。所以, SLA 与植物的光拦截效率直接相关 (Milla & Reich, 2007), 可用来反映植物的碳获取策略 (Wright *et al.*, 2002), 对植物的相对生长速率具有重要影响。SLA 低的物种有更厚的叶边缘或者组织密度更大, 或者是这两者的综合 (Wright *et al.*, 2004), 叶中很大一部分物质用于构建保卫构造 (防虫食、防止过度失水等) 或者增加叶肉细胞密度, 常形成厚度较大而面积较小的叶片 (Reich *et al.*, 1998)。

SLA 与植物的生长和生存对策有紧密的联系, 是反映植物对不同生态境适应特性的一个指标。通常情况下, 分布在资源有限的生态境、生长缓慢的物种 SLA 都比较低 (Körner, 1999), 而高 SLA 的植物保持体内营养的能力较强 (潘红丽等, 2009)。通过对不同海拔植物 SLA 的跨区域比较可发现, 无论是双子叶草本植物、灌木还是乔木, 也不管是在极地、温带还是热带地区, 植物的 SLA 变化都是随着海拔的上升而呈现降低的趋势, 而且即使在辐射和温度出现剧烈局部变化的时候, 这种变化趋势也比较明显。低温是使植物 SLA 沿海拔梯度上升而下降的根本原因, 在高海拔低温环境下, 由于叶肉细胞增大和细胞壁特别是表皮细胞壁增厚, 导致叶片厚度增加, 所以 SLA 下降。除温度外, 生长季长度对 SLA 也有影

响。通常情况下, 生长季越长, SLA 越小。如, 从热带高山到极地高山, 植物 SLA 有升高的趋势。在温带地区, 融雪后期开始生长的植物其 SLA 比融雪早期就开始生长的植物的 SLA 高 (Körner, 1999)。对于同一树种, 植株冠层上部叶片的 SLA 通常比冠层下部小, 这不仅有利于冠层上部叶子截获更多的光, 也适当增强了叶片对于强光的防护作用。通常在冠层中最荫蔽的地方形成的叶子具有最高的 SLA (Ellsworth & Reich, 1993)。

1.3 叶寿命与环境的关系

叶寿命 (leaf lifespan) 是一个联系其他几乎所有植物功能性状的核心性状, 与 SLA、叶氮含量等重要特征参数相互作用而影响叶的最大光合速率以及叶的建成消耗, 进而影响植物的生长和分布。它是植物在长期的进化过程中为达到最大的光合碳获取所形成的适应策略, 综合反映了植物对光、温、水、营养、大气污染、草食动物的摄食等各种胁迫因子的生态适应性 (Reich *et al.*, 1992; 张林和罗天祥, 2004)。叶寿命短, 表明植物所处环境中的光、温、水等资源比较丰富, 树木各器官生长迅速, 相对生长速率高, 凋落物的分解速率较快, C、N 和 P 等元素循环的周期较短; 相反, 叶寿命长, 则表明生态境中的资源贫乏, 树木生长慢, 凋落物分解缓慢, 营养周转也慢 (Chapin, 1980)。所以, 延长叶寿命被认为对养分保存 (Chapin, 1980), 碳平衡 (Waring & Franklin, 1979), 养分使用效率 (Chapin, 1980) 有利; 而叶寿命短或者是落叶则被认为是对快速生长 (Coley, 1988), 避免干旱或者冬季低温等季节性胁迫的一种适应性反应 (Reich *et al.*, 1991)。

根据成本-收益分析理论, 对于生长在一个特定环境中的植物而言, 其叶寿命的长短主要是由构建并维持单位叶面积所需要的物质消耗和叶片碳获取之间的平衡关系决定的。植物的最佳叶寿命体现了植物为偿还叶建成消耗和维持消耗所必需的时间 (Kikuzawa, 1995a, 1995b)。植物要么以较高的光合速率在短时间内合成足够的光合产物, 要么以延长叶寿命增加叶片的光合碳获取时间的方式来增加光合产物, 用于偿还叶片的构建和维持消耗。所以, 叶寿命与日碳获取和叶建成消耗之比成反比 (Williams *et al.*, 1989; Cordell *et al.*, 2001)。不同种类的植物, 用于构建新叶所需要的碳、氮成本不同, 所以叶寿命也不一样。单位叶面积的构建成本大的物种, 其叶片通常较厚, 叶片通过自身的光合生产所形

成的碳水化合物来偿还其初始的构建成本所需要的时间也将更长,所以叶寿命增加(Kikuzawa, 1991, 1995a)。在群落水平上,一个合理的叶龄结构(即不同寿命叶片的合理比例)可以使植物群落中的资源利用效率最大化,从而达到最大的群体光合碳获取(Field, 1983)。

Kikuzawa 在 1991 年提出了最佳叶寿命模型,认为在不考虑光、温、水等外界环境因素的情况下,叶净光合速率、叶建成消耗和叶光合能力的下降速率是影响叶寿命的 3 个主要因素。叶寿命将随着叶片最大光合速率的增加、建成消耗的减少以及光合能力下降速率的增加而变短(Kikuzawa, 1991)。但这一模型只考虑了光合器官—叶的建成消耗,没有考虑植物根、茎等其他器官的呼吸消耗。于是,1999 年 Kikuzawa 等又把该因素加入模型中,认为叶寿命与植物的根、茎等非光合器官的维持消耗密切相关,植物个体越大,这种非光合器官的维持消耗就越多,植物必需要更长的叶寿命来弥补这些消耗。因此,叶寿命又与植株高度密切相关(Kikuzawa & Ackerly, 1999)。Kikuzawa 等(1999)的模型与自然界中实际观察到的植物生长和分布相一致。例如,在一定范围内,同一树种的叶寿命一般随海拔和纬度的增加而变长,这主要是因为随着海拔/纬度的增加,温度下降,一年中不利于植物生长的时期变长,植物的光合碳获取时间缩短,而植物维持冠层叶量所需要的消耗增大,有可能导致植物不能在一个生长季中合成足够的光合产物以补偿叶的建成消耗和整个植株的维持消耗,只有延长叶寿命通过长期积累的方式来弥补(Reich *et al.*, 1991; Kikuzawa, 1991, 1995a)。但是,当通过长期的积累也无法弥补叶的建成消耗和植株的维持消耗时,植物只能以落叶的方式生存,尽可能地降低叶的建成消耗和呼吸消耗(如北方落叶松(*Larix*)林等)(Kikuzawa, 1991)。另外,叶寿命较长的常绿植被通常分布在季节变化不明显、养分和水分贫乏、气温比较寒冷的地带(Chapin, 1980; Reich *et al.*, 1995),而落叶阔叶植被则往往分布在季节变化明显的温带和部分亚热带地区。其原因在于常绿植物比落叶植物具有更高的养分利用效率和再吸收效率,因为较高的叶寿命可以延长养分在植株上的存留时间,使植物在营养贫乏环境中最大限度地利用体内的氮素营养(Chapin, 1980)。在同一植株不同冠层部位,叶片寿命也不一样,通常情况下从植株冠层顶部往下叶寿命逐渐增加,老叶

位于树冠内部的荫蔽部分,而光合能力强、寿命短的叶片则位于光照充足的树冠外部或边缘(Ellsworth & Reich, 1993)。

1.4 茎的木质部与环境的关系

最近对功能性状的研究已经从之前主导的对叶片、种子和冠幅的研究扩展到小枝木质部的结构方面。植株的向上生长和保持长期的有效生长都需要密度较高的茎提供结构支撑。异速生长法则普遍显示树越高茎木质密度越大(Cornelissen *et al.*, 2003)。木质密度较低的物种通常都具有更高的单位枝条质量的展叶面积(即叶面积/枝条质量比率更高),而更高的叶面积/枝条质量比率可能会导致更快的生长速率(Wright *et al.*, 2006)。另外,低的木质密度通常与茎直径和体积的快速生长有关(Enquist *et al.*, 1999; Roderick, 2000; Muller-Landau, 2004; King *et al.*, 2005),但高的木质密度也有利于增加茎的机械强度和茎材料对病原体的抵抗能力(Loehle, 1988; Givnish, 1995)。因此,茎木质密度可能是植株相对生长速率(木质密度越低生长速率越高)与茎对病原体、草食性动物以及物理伤害等非生物因素抵抗能力(木质密度越高抵抗能力越强)之间权衡关系的结果(Cornelissen *et al.*, 2003)。木质密度也与植物的水力学参数相关。例如,随着木质密度的增加,对木质部气孔穴现象的抵抗能力也通常会增加,而边材的输导能力(K_s)和茎的水分贮存能力通常下降(Stratton *et al.*, 2000; Meinzer, 2003; Ackerly, 2004; Bucci *et al.*, 2004; Hacke *et al.*, 2005)。木质密度高的物种边材的水分输导能力通常更低是因为茎横截面积上导管内腔所占的比例更少,或者是因为单个导管的平均大小更小。另一方面,在极度负压的情况下(更高的水势梯度)对导管栓塞的抵抗力通常随着木质密度的增加而增加(Hacke & Sperry, 2001; Hacke *et al.*, 2005)。

也有研究报道了茎木质密度在环境梯度上物种之间的差异。Ackerly (2004) 和 Bucci 等(2005) 分别发现,在 20 种加利福尼亚丛林灌木和 6 种巴西热带草原木本植物在一年中最干旱季节,更高的木质密度与较低的叶水势强烈联系在一起。这些数据表明,木质密度更高的物种通常具有更浅的根系,或者至少是深植于更干的土壤中。这与当木质部水势下降的时候木质密度用于保护输导性的事实相一致(Westoby & Wright, 2006)。另一方面,在降雨量充足时,木质部密度降低,导管的传导性增加(Sack *et*

al., 2003)。在降雨量低的样地中木质部密度升高最有可能表明这些物种在不会有导管闭塞风险的情况下可以达到更低的茎水势(气孔穴保护程度也更高)(*Wright et al.*, 2006)。

除了上述植物性状以外,氮作为影响植物生长的主要限制因子之一(Chapin, 1980),其海拔响应趋势因氮的表示方式而异。基于单位叶片干重的氮含量(N_{mass})的海拔响应趋势在不同的研究中结果不一致,有随海拔的升高而明显降低(Vitousek *et al.*, 1990; Cordell *et al.*, 1999)、变化不明显(Kogami *et al.*, 2001)以及随海拔的升高先降低然后又升高(Morecroft *et al.*, 1992; Hikosaka *et al.*, 2002)等多种情况。但单位叶面积的氮含量(N_{area})在乔木、灌木和草本等不同生活型植物中几乎都随着海拔的升高而增加(Friend *et al.*, 1989; Körner, 1989; Vitousek *et al.*, 1990; Morecroft *et al.*, 1992; Cordell *et al.*, 1999; Kogami *et al.*, 2001; Hikosaka *et al.*, 2002)。

2 植物功能性状之间的关系随环境的变化

植物功能性状间的相关性在生物学上是普遍的,这源于物种的发育机制与基本的适应关系的联合(Brouat *et al.*, 1998; West *et al.*, 1999; Preston & Ackerly, 2003)。近年来,在生态学上,一些重要的植物性状间的相关性愈来愈受到进化生态学家的广泛关注,因为它们可能反映2个截然不同的现象。第一,它们可能暗示一些物理的、生理的或发育的“约束(constraints)”,这些约束限制着主要性状的独立变化和进化。第二,植物性状间的相关性可能是自然选择选择了某些性状特定联合的适应结果,当两个或多个重要植物生态学性状在不同物种中都具有一致的相关性时,它们可以被认为是性状变化形成了一个策略维度(strategy dimension)(Westoby *et al.*, 2002; Wright *et al.*, 2006)。确定和量化植物中存在的生态变量的主导维度是生态学家面临的主要挑战。迄今为止,以性状为基础的策略维度主要集中在描述以下4个方面的变化:1) LMA-叶寿命(leaf mass per area-leaf life span); 2) 种子大小-种子产量(seed size-seed output); 3) 叶大小-小枝大小(twig size-leaf size spectrum); 4) 植物高度(plant height)(Westoby *et al.*, 2002)。下面详细介绍叶、茎性状的相关关系及其环境效应。

2.1 叶大小-小枝大小关系的环境效应

很久以前就观察到,在木本植物当中,茎的粗细

与单个叶片的大小以及茎上支撑叶片的总面积或质量相关。Corner法则(1949)是对叶大小-小枝大小关系的初探,即小枝越大,叶越大。根据Corner法则,大叶物种必须要有更大的枝条支撑它们,枝条较粗的物种通常比枝条纤细的物种分枝更少。因此,叶大小的增加要受到支撑它们的枝条大小的限制(Olson *et al.*, 2009)。在以后的许多研究中,通过种内和种间比较及系统进化独立性比较分析,都证明了叶大小与小枝大小之间存在显著的正相关关系(Brouat *et al.*, 1998; Preston & Ackerly, 2003; Westoby & Wright, 2003; Sun *et al.*, 2006),且这些相关性在群落内[如温带落叶树种(White, 1983a; Niklas, 1994)和常绿树种(White, 1983b)以及南非的灌木(Bond & Midgley, 1988)]、进化枝内(Bond & Midgley, 1988; Ackerly & Donoghue, 1998)和物种内(Bond & Midgley, 1988; Gartner, 1991)都是普遍存在的。但在不同的研究中,由于采样方法和研究对象不同,得出这两者之间的关系形式有差异。例如, Brouat 等(1998)在单叶水平上对叶枝关系的研究发现,小枝的茎横截面积与叶片面积之间是异速生长指数为1的等速生长关系;而 Westoby 和 Wright (2003)、Preston 和 Ackerly (2003)在小枝水平上的研究发现,小枝上的总叶面积与茎的横截面积之间是异速生长指数为1.5的异速生长关系,并且指明异速生长常量(y 轴截距)在不同生境下发生改变。Sun 等(2006)对不同群落中的多物种成熟个体的研究结果也得出了1.5的指数关系。可对于喜光植物的异速生长斜率却是 <1 的(Brouat & McKey, 2001)。可见,确定一个比较统一的采样和研究方法对于研究结果的可比性可能是一个比较重要的问题(Cornelissen *et al.*, 2003)。

小枝大小和叶片大小之间的相关性反映了叶片在生化和水力生物学方面的功能需求(Gartner, 1991; Niklas, 1994; Brouat & McKey, 2001),是由茎上的叶质量对茎的机械支撑与传导的需求所导致的,是植株冠层结构的结果(Westoby *et al.*, 2002)。虽然很多研究都发现,在不同生境及不同海拔梯度上的物种中,小枝上总叶面积与小枝横截面积的异速指数近似等于1.5不变(Preston & Ackerly, 2003; Westoby & Wright, 2003; Sun *et al.*, 2006),但叶大小-小枝大小比例关系的 y 轴截距会随环境的变化而改变。Sun 等(2006)把叶大小-小枝大小关系与其他环境因素如温度、养分供应同时考虑,通过对沿

着长白山(中国温带)不同海拔梯度上的 59 个木本物种的研究,发现异速生长常量(y 轴截距)沿着海拔梯度升高而降低。这可能是某一个或几个环境因子胁迫共同作用的结果。在干旱或低温生境中或者随海拔的增加,环境压力增加,在某一给定的小枝横截面积下物种将支撑较小的叶面积(Preston & Ackery, 2003; Westoby & Wright, 2003; Sun *et al.*, 2006; Wright *et al.*, 2006),许多学者都认为,在不同的生境下 y 轴截距的变化可以用一种基于水力模型(Niklas, 1994; Brouat *et al.*, 1998)的假说进行解释,该假说认为基于面积的水分传导和需求与叶片大小无关(Niklas, 1994; Brouat *et al.*, 1998; Sun *et al.*, 2006)。根据这个假说,在小枝上导管的横截面积应该与它支持的叶表面积成比例(proportional)(Shinozaki *et al.*, 1964)。而小枝上的导管在水分的传输效率和运输安全之间存在着普遍的权衡关系(Hacke *et al.*, 2001)。在竞争强度高和水分充足的最佳环境下,水力输导效率、气体交换和生长都将达到最大。然而在干旱和低温等胁迫生境中,为了最大化地抵抗气穴和冻融交替引起的栓塞等现象,确保水分运输的安全,水分输导效率将减小(Cavender-Bares & Holbrook, 2001)。所以在不同生境或不同海拔梯度上,小枝茎横截面积与总叶面积关系的 y 轴截距差异与该生境或海拔的水分供应有关,在水分供应较低环境中,单位茎横截面积所能支持的总叶面积相对较小。

2.2 叶内生物量分配的环境效应

在叶(leaf)内至少有 2 个组分,一个展开的叶片(lamina)和一个像柱状的叶柄(petiole)。有些时候,在单叶中的托叶和复叶物种中的小叶、小叶柄、叶轴和叶柄能够被区分开来。叶片是植株碳获取的主要功能构件,所以在进化过程中为提高光合收益,植株将尽可能地使分配到叶片中的生物量最大化而在叶片支撑结构(如叶柄)中的投资最小化。然而,这样的优化要受到叶片和叶柄之间生化和功能关系的限制。大叶片由于具有更大的拉力,负载的重量也更大,并传递给它们的支撑结构叶柄,从而需要叶柄具有更强的支撑和机械抵抗力(Niklas, 1992, 1999),所以大叶片在支撑结构上的投资也要相对多于小叶片(Niklas, 1999),有几个强调叶内生物量分配模式的种间比较研究已经证明了这一点(Niinemets & Kull, 1999; Niinemets *et al.*, 2006)。并且,在叶水平上,生物量在叶片和支撑结构之间的分

配是一个异速生长关系(Li *et al.*, 2008)。

叶内的生物量分配通常会随环境的变化而变化。在高光和强风的环境中,分配到叶片支撑结构中的生物量比例增加(Niklas, 1992, 1999; Niinemets & Kull, 1999)。干旱和低温通常导致更低的传输效率和出现栓塞的趋势,要求植株在传输结构中的投资更高(Westoby & Wright, 2003; Sun *et al.*, 2006),进而导致叶片支撑结构投资的质量分数增加。在不同海拔梯度上, Li 等(2008)研究发现,高海拔单叶落叶物种为支持相同叶面积而在叶柄中的投资增加,即高海拔的落叶物种在一定量的叶柄投资情况下具有更小的叶片面积。另外,不同植物功能型物种(常绿与落叶)的叶内生物量分配方式也不一样。温带常绿阔叶物种的叶片在叶柄中的投资比例比落叶物种更高,即常绿物种相同的叶柄投资支撑的叶片面积比落叶物种小(Li *et al.*, 2008)。这可能是由于在不利的生长季节,常绿阔叶物种需要比落叶物种具有更强的抵抗冰冻栓塞和干旱气孔穴的能力(Cavender-Bares *et al.*, 2005),以满足叶的水分需求和枝条的导管传导能力。因为叶柄中导管的横截面积非常小,从而导致要将水分传输到蒸腾活跃的叶片中的阻力非常大。而叶片寿命长的常绿物种叶柄中导管的直径通常更小,因为它们对冰冻栓塞的抵抗能力必须比共存的冬季叶片脱落的落叶物种更强(Cavender-Bares *et al.*, 2005)。另一方面,叶片表面积与植物的蒸腾速率直接相关,进而与导管的传输效率相关。常绿物种叶柄中较窄的导管所引起的传输效率的下降,也将导致在叶柄投资一定的情况下常绿物种的叶表面积比落叶物种更小。同时, Li 等(2008)的研究还发现,在所有物种中,无论是质量还是面积基础上的叶片大小与叶柄质量之间都是关系斜率 <1.0 的异速比例关系。这表明叶片投资的增加跟不上叶片支撑结构投资的增加,是一种收益递减(diminishing returns)的模式。

2.3 叶大小-数量的权衡关系的环境效应

权衡关系(trade-off)表示当有机体在一个特征获得收益的时候,另一个特征要付出适当的成本(Stearns, 1989)。所有生活在一个特定环境中的植物都面临的进化问题是如何去配置它们有限的资源,使它们的生存和繁殖的可能性最大化。叶大小与数量间的权衡关系是植物中存在的一个特别重要的权衡关系,是进化生态学中对策理论的一个基本原理,对于解释自然界中植物叶片大小的差异、同一

生境内的物种共存和生物多样性的维持具有重要意义 (Bonsall *et al.*, 2004)。

生长在同一生境中的大多数叶片,实际上是任何地方的大多数叶片都是相对小的叶片 (Kleiman & Aarssen, 2007)。自 Westoby 等 (2002) 提出在小枝水平上可以发现叶大小-数量间的权衡关系后, Falster 和 Westoby (2003)、Westoby 和 Wright (2003) 对木本植物中叶大小和数量间存在的权衡关系的研究,发现每个枝条上的叶片数量与单叶面积之间存在一个显著的负相关关系。但他们所采用的小枝是包含几年的生长成分在内的,选择的物种多数为硬叶常绿物种,且直接采用所选枝条上着生的叶数量来分析,并没有标准化这一参数,所得相关性只有 50% (Falster & Westoby, 2003),另一个则没有报道其相关性 (Westoby & Wright, 2003)。直到 2007 年, Kleiman 和 Aarssen (2007) 通过对 24 个落叶阔叶树种进行研究,并通过考虑所研究单元内的总生长量来标准化叶数量这一参数,提出“出叶强度 (leafing intensity)”这一概念,即单位小枝体积的叶数量。其研究表明,在植物当年生小枝水平上,出叶强度 (单位小枝体积的叶数量) 与单个叶大小 (面积) 间存在一个负的等速生长关系 (相关性达到 90%),即在叶大小与叶数量间存在一个权衡关系,并认为小叶可以通过选择小的叶子或者选择高的出叶强度来实现。同时,他们提出了“出叶强度优势 (leafing intensity premium)”假说,认为高的出叶强度的适应性收益超过了较大单叶干重的适应性收益,许多小叶 (即高的出叶强度) 的生产收益可能高于少量大叶的生产收益。大多数木本植物具有相对小的叶片,可能不是因为相对小的叶片比大叶的适应性更强,而是因为相对较高的出叶强度比低的出叶强度更具有适应性 (Kleiman & Aarssen, 2007)。之后, Yang 等 (2008) 通过对不同生活型和不同生境物种的叶面积和叶干重与出叶强度之间关系的研究也证实了叶大小-数量间存在等速的权衡关系。并且进一步提出,小枝大小对叶大小-数量关系的限制作用也许可以解释叶大小的变化。因为,叶大小、出叶强度和小枝大小均紧密相关,小叶可能是自然选择于小叶片,或高的出叶强度的结果,也可能是选择小的枝条的结果。最近,越来越多的研究表明,叶大小和出叶强度之间的权衡关系是木本植物 (Kleiman & Aarssen, 2007; Yang *et al.*, 2008; Milla, 2009)、草本植物 (Whitman & Aarssen, 2010),甚至是单个被子植物

Acer saccharum (Dombroskie & Aarssen, 2010) 所共有的一种权衡关系。并且, Ogawa (2008) 根据从枝条水平到整个森林群落水平上的叶大小与出叶强度之间的这种等速的比例关系,进一步预测当森林达到成熟阶段时,森林群落中的碳吸收、叶生物量和叶密度将保持在一个稳定的水平上。

根据出叶强度优势假说,叶大小-数量间的权衡关系可能是植物选择更高出叶强度的结果,而选择增加出叶强度又有可能与更大的侧枝分生组织的适应性收益有关。因为每个叶片正常情况下都附生一个腋芽分生组织 (或芽),在叶片更多的物种中,单位个体大小上的腋芽分生组织的密度将会更高 (Bell, 1993)。每个腋芽分生组织都有可能生长为一个新枝或者一个花,从而在植株大小和 (或) 生长型方面也有可能具有更大的可塑性潜力。另外,更大的芽库,由于有更多的部位具有再生能力,从而使植株在遭受物理损伤或草食性动物破坏后具有更高的更新复壮的能力。所以,出叶强度高的物种 (从而具有更小的叶片) 具有更多的适应性收益,叶大小-数量间的权衡关系可能是小枝大小对叶大小及出叶强度作用的一个副产物。但是,叶大小-数量间的权衡关系有可能还要受到物种所处环境条件的影响,因为在低温、低降雨量、低的土壤养分和高海拔等胁迫环境下,在小枝水平上分配给茎的生物量通常更多,并且叶片具有更高的 LMA (Westoby *et al.*, 2002; Wright *et al.*, 2002, 2005; Sun *et al.*, 2006)。因此,可以预测在胁迫环境下的物种在单位小枝大小上的叶数量一定时,应该会比正常环境下的物种具有更小的叶,但此方面还有待进一步证明。

除了上述几种重要的相关关系以外,许多植物学家和植物生态学家对其他植物功能性状之间的关系也进行了量化。比如, SLA 通常与叶寿命成负相关关系,与单位重量的叶氮含量成正相关关系,即具有较高 SLA 的物种,平均叶寿命较低,但其叶片的光捕获面积、单位质量的叶氮含量却较高,并由此导致较高的净光合速率 (Reich *et al.*, 1991, 1992; Wright *et al.*, 2004)。种子大小和种子数量之间也存在一种权衡关系 (Henery & Westoby, 2001; Moles *et al.*, 2004),一个物种要么是选择大的种子大小,要么是选择较高的结实率 (Aarssen, 2005; Kleiman & Aarssen, 2007)。种子较小的物种能够在已经被占领的生境中繁殖更多的种子 (Henery & Westoby, 2001),而种子较大物种的幼苗在植株建成过程中

通常具有更高的抵御风险的能力(Westoby *et al.*, 2002)。成年植株上的叶片大小和种子大小之间是一种三角关系。中等大小的花序、小种子和大叶通常是在中等大小、快速生长、演替早期的落叶灌木中看到,而小的花序、小种子和小叶最有可能出现在容易遭受胁迫的顶级群落生境中的生长较慢的常绿物种中。大叶、大花、大种子出现在生长慢、潜在竞争能力强的演替后期物种中(Cornelissen, 1999)。

3 展 望

长期以来,植物生态学家对植物功能性状的种间和种内的差异已经有了较深的理解,通过对全球尺度上植被功能特征与气候对应关系的深入研究,揭示了气候-植被的关系(Wright *et al.*, 2005, 2006),并反映了植物的生态适应策略(Westoby *et al.*, 2002)。这些研究成果被广泛应用于全球变化、古植被恢复和古气候定量重建、环境监测与评价、生态保护和恢复等研究中,建立起了一套有效的研究方法和理论体系,但仍然有许多问题值得进一步深入研究。笔者认为,以下几方面将有可能成为今后植物功能生态学研究的热点问题:

1)植物地上部分和地下部分功能性状之间的协变关系研究。为了解叶形态和生理变化的适应性意义,必须考虑叶片与植物体上的其他部分,特别是与根和机械支撑组织之间的综合功能。许多能够提高光合效率的叶性状都和植物为吸收水分和营养、支撑林冠以及植物与捕食者和共生者之间的相互作用所消耗的成本联系在一起的,任何一个关于光合作用相关性状的完整定量理论都必须将相关的蒸腾作用消耗成本和根的功能性消耗成本结合起来。而目前植物功能性状的研究主要是以植物地上部分的小枝为研究对象,而对地下部分根系的功能性状变化及其与地上部分茎、叶功能性状之间关系的研究很少,这限制了我们全面认识植物的生活史策略和对环境变化的适应机制。所以,在今后的研究中需要采用一个综合的方法去研究植物的地上部分和地下部分植物性状之间的协变关系。

2)多年生小枝上植物功能性状随年龄的协变关系研究。到目前为止,大多数植物功能性状间关系都是在对当年生末端小枝及其附属物进行研究时得出的,并且多数都只是描述特定的两个性状之间的相互关系。事实上,在常绿阔叶林中,叶片和枝条的寿命通常都是在一年以上,多年生叶片和枝条所

占的比例也远多于一年生,更多的光合产物也都是由多年生叶片合成的,花和果实等小枝附属物也能着生在多年生小枝上,所以多年生叶片和枝条对植物的生活史策略和整个森林生态系统功能的影响具有举足轻重的作用。然而,当年生末端小枝与其下面的多年生枝条和茎在结构、养分、水分和碳水化合物等方面具有明显的差异。在当年生末端小枝及其附属物中所发现的植物功能性状之间的相互关系是否可以推及到多年生乃至所有着生叶片的枝条还未可知。在今后的研究中,需要加强对木本植物多年生枝条及其上附属物的功能性状及其关系的研究,验证在当年生末端小枝上所发现的功能性状间的关系是否具有普遍性,进一步探讨植物功能性状关系随年龄的协变规律,这必将拓宽和加深我们对植物生活史对策的理解和认识,有助于全面地了解植物的进化机制。

3)应加强植物功能性状关系随植株及其构件单元发育过程变化的研究。现在对植物功能性状的研究,多是探讨成年植株在一个特定时间(如茎叶完全发育成熟后)的功能性状之间的关系,是一个相对的“静态变量”,而忽略了在植株个体和构件单元(如茎和叶)的不同发育时期植物功能性状的动态变化。“静态变量”是否可以反映植物功能性状的总体变化规律,在整个发育过程中是否具有完全一致的性状变化关系仍未可知。所以,今后植物功能生态学研究的一个主要方向将是仔细研究不同发育阶段植株(如不同年龄和大小的植株)功能性状的变化,并结合物候观察,仔细监测植株构件单元在整个发育过程中(即从出芽到枝条和叶片发育成熟)植物功能性状及其关系的变化,这将有助于我们更深刻地认识控制植物功能性状变化的内在和外在环境因素,揭示植物对环境的适应机制。

另外,我国有着特殊的气候和植被条件,分布着多种植被类型,有着世界上面积最大的亚热带常绿阔叶林,在世界植被中都具有重要的地位,并且它的分布具有明显的地带性差异,为植物功能性状的研究提供了得天独厚的优势。但是,与全球范围其他生物群系相比,我国在相关领域的研究较少,植物功能性状间、功能性状与环境间的关系尚不清晰。为此,在今后的研究中,应逐步建立和完善适合于我国的植物功能性状研究方法和体系,在不同的时空尺度上开展植物性状及其关系的研究,更好地理解多物种共存及生物多样性的维持机制,为揭示我国

植被格局变化的机制、更好地进行生态保护和恢复提供理论依据。

参考文献

- 潘红丽, 李迈和, 蔡小虎, 等. 2009. 海拔梯度上的植物生长与生理生态特性. *生态环境学报*, **18**(2): 722–730.
- 张林, 罗天祥. 2004. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展. *植物生态学报*, **28**(6): 844–852.
- Aarssen LW. 2005. Why don't bigger plants have proportionately bigger seeds? *Oikos*, **111**: 199–207.
- Ackerly D, Knight C, Weiss SB, *et al.* 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: Contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, **130**: 449–457.
- Ackerly DD, Donoghue MJ. 1998. Leaf size, sapling allometry, and Corner's rules: Phylogeny and correlated evolution in maples (*Acer*). *American Naturalist*, **152**: 767–791.
- Ackerly DD, Reich PB. 1999. Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: A comparative test using independent contrast. *American Journal of Botany*, **86**: 1272–1281.
- Ackerly DD. 2004. Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs*, **74**: 25–44.
- Bell AD. 1993. *Plant Form: An Illustrated Guide to Flowering Plant Morphology*. New York: Oxford University Press.
- Bond WJ, Midgley J. 1988. Allometry and sexual differences in leaf size. *American Naturalist*, **131**: 901–910.
- Bonsall MB, Jansen VAA, Hassell MP. 2004. Life history trade-offs assemble ecological guilds. *Science*, **306**: 111–114.
- Bragg JG, Westoby M. 2002. Leaf size and foraging for light in a sclerophyll woodland. *Functional Ecology*, **16**: 633–639.
- Brouat C, Gibernau M, Amsellem L, *et al.* 1998. Corner's rules revisited: Ontogenetic and interspecific patterns in leaf-stem allometry. *New Phytologist*, **139**: 459–470.
- Brouat C, McKey D. 2001. Leaf-stem allometry, hollow stems, and the evolution of caulinary domatia in myrmecophytes. *New Phytologist*, **151**: 391–406.
- Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, *et al.* 2004. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: From leaf to whole plant. *Tree Physiology*, **24**: 891–899.
- Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, *et al.* 2005. Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in neotropical savanna trees. *Trees: Structure and Function*, **19**: 296–304.
- Cavender-Bares J, Cortes P, Rambal S, *et al.* 2005. Summer and winter sensitivity of leaves and xylem to minimum freezing temperatures: A comparison of co-occurring Mediterranean oaks that differ in leaf lifespan. *New Phytologist*, **168**: 597–612.
- Cavender-Bares J, Holbrook NM. 2001. Hydraulic properties and freezing-induced xylem cavitation in evergreen and deciduous oaks with contrasting habitats. *Plant, Cell and Environment*, **24**: 1243–1256.
- Chapin FS. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**: 233–260.
- Coley PD. 1988. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of antiherbivore defense. *Oecologia*, **74**: 531–536.
- Cordell S, Goldstein G, Meinzer FC, *et al.* 1999. Allocation of nitrogen and carbon in leaves of *Metrosideros polymorpha* regulates carboxylation capacity and $\delta^{13}\text{C}$ along an altitudinal gradient. *Functional Ecology*, **13**: 811–818.
- Cordell S, Goldstein G, Meinzer FC, *et al.* 2001. Regulation of leaf life-span and nutrient-use efficiency of *Metrosideros polymorpha* trees at two extremes of a long chronosequence in Hawaii. *Oecologia*, **127**: 198–206.
- Cornelissen J, Lavorel S, Garnier E, *et al.* 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**: 335–380.
- Cornelissen JHC. 1999. A triangular relationship between leaf size and seed size among woody species: Allometry, ontogeny, ecology and taxonomy. *Oecologia*, **118**: 248–255.
- Corner E. 1949. The durian theory or the origin of the modern tree. *Annals of Botany*, **13**: 367–414.
- Díaz S, Cabido M, Casanoves F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, **9**: 113–122.
- Díaz S, Cabido M. 2001. Vive la difference: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**: 646–655.
- Dombroskie SL, Aarssen LW. 2010. Within-genus size distributions in angiosperms: Small is better. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **12**: 283–293.
- Ellsworth DS, Reich PB. 1993. Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia*, **96**: 169–178.
- Enquist BJ, West GB, Charnov EL, *et al.* 1999. Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature*, **401**: 907–911.
- Falster DS, Westoby M. 2003. Leaf size and angle vary widely across species: What consequences for light interception?

- New Phytologist*, **158**: 509–525.
- Field C, Mooney HA. 1983. Leaf age and seasonal effectson light, water, and nitrogen use efficiency in a California shlub. *Oecologia*, **56**: 348–355.
- Field C, Mooney HA. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants// Givnish TJ, ed. *On the Economy of Plant form and Function*pp, Cambridge: Cambridge University Press: 25–55.
- Field C. 1983. Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: Leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia*, **56**: 348–355.
- Friend AD, Woodward FI, Switsur VR. 1989. Field measurements of photosynthesis, stomatal conductance, leaf nitrogen and $\delta^{13}\text{C}$ along altitudinal gradients in Scotland. *Functional Ecology*, **3**: 11–122.
- Gartner BL. 1991. Stem hydraulic properties of vines *vs.* shrubs of western poison oak, *Toxicodendron diversilobum*. *Oecologia*, **87**: 180–189.
- Givnish TJ, Vermeij G. 1976. Sizes and shapes of liane leaves. *The American Naturalist*, **110**: 743–778.
- Givnish TJ. 1978. Ecological aspects of plant morphology: Leaf form in relation to environment. *Acta Biotheoretica*, **27**: 83–142.
- Givnish TJ. 1979. On the adaptive significance of leaf form// Solbrig OT, Jain S, Johnson GB, eds. *Topics in Plant Population Biology*. New York: Columbia University Press: 375–407.
- Givnish TJ. 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical forests// Medina E, Mooney HA, Vazquez-Yanez C, eds. *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. Hague: Junk Press: 51–84.
- Givnish TJ. 1995. Plant stems: biomechanical adaptation for energy capture and influence on species distributions// Gartner BL, ed. *Plant Stems: Physiology and Functional Morphology*. New York: Chapman and Hall Press: 3–49.
- Hacke UG, Sperry JS, Pittermann J. 2005. Efficiency versus safety tradeoffs for water conduction in angiosperm vessels versus gymnosperm tracheids// Holbrook NM, Zwieniecki MA, eds. *Vascular Transport in Plants*. Oxford: Elsevier Academic Press: 333–354.
- Hacke UG, Sperry JS, Pockman WT, *et al.* 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, **126**: 457–461.
- Hacke UG, Sperry JS. 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **4**: 97–115.
- Henery ML, Westoby M. 2001. Seed mass and seed nutrient content as predictors of seed output variation between species. *Oikos*, **92**: 479–490.
- Hikosaka K, Nagamatsu D, Ishii HS, *et al.* 2002. Photosynthesis-nitrogen relationships in species at different altitudes on Mount Kinabalu, Malaysia. *Ecological Research*, **17**: 305–313.
- Kikuzawa K, Ackerly D. 1999. Significance of leaf longevity in plants. *Plant Species Biology*, **14**: 39–45.
- Kikuzawa K. 1991. A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *The American Naturalist*, **138**: 1250–1263.
- Kikuzawa K. 1995a. Leaf phenology as an optimal strategy for carbon gain in plants. *Canadian Journal of Botany*, **73**: 158–163.
- Kikuzawa K. 1995b. The basis for variation in leaf longevity of plants. *Vegetatio*, **121**: 89–100.
- King DA, Davies SJ, Nur Supardi MN, *et al.* 2005. Tree growth is related to light interception and wood density in two mixed dipterocarp forests of Malaysia. *Functional Ecology*, **19**: 445–453.
- Kleiman D, Aarssen LW. 2007. The leaf size/number trade-off in trees. *Journal of Ecology*, **95**: 376–382.
- Kogami H, Hanba YT, Kibe T, *et al.* 2001. CO_2 transfer conductance, leaf structure and carbon isotope composition of *Polygonum cuspidatum* leaves from low and high altitudes. *Plant, Cell and Environment*, **24**: 529–538.
- Körner C. 1989. The nutritional status of plants from high altitudes. *Oecologia*, **81**: 379–391.
- Körner C. 1999. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Berlin: Springer-Verlag Press.
- Li GY, Yang DM, Sun SC. 2008. Allometric relationships between lamina area, lamina mass and petiole mass of 93 temperate woody species vary with leaf habit, leaf form and altitude. *Functional Ecology*, **22**: 557–564.
- Loehle C. 1988. Tree life history strategies: The role of defences. *Candian Journal of Forest Research*, **18**: 209–222.
- Mcculloh KA, Sperry JS. 2005. Patterns in hydraulic architecture and their implications for transport efficiency. *Tree Physiology*, **25**: 257–267.
- McDonald PG, Fonseca CR, McCoverton J, *et al.* 2003. Leaf-size divergence along rainfall and soil-nutrient gradients: Is the method of size reduction common among clades? *Functional Ecology*, **17**: 50–57.
- McIntyre S, Lavorel S, Landsberg J, *et al.* 1999. Disturbance response in vegetation: Towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science*, **10**: 621–630.
- Meinzer FC. 2003. Functional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia*, **134**: 1–11.
- Milla R, Reich PB. 2007. The scaling of leaf area and mass: The cost of light interception increases with leaf size. *Pro-*

- ceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, **274**: 2109–2115.
- Milla R. 2009. The leafing intensity premium hypothesis tested across clades, growth forms and altitudes. *Journal of Ecology*, **97**: 972–983.
- Moles AT, Falster DS, Leishman MR, *et al.* 2004. Small-seeded species produce more seeds per squaremeter of canopy per year, but not per individual per life-time. *Journal of Ecology*, **92**: 384–396.
- Moles AT, Westoby M. 2000. Do small leaves expand faster than large leaves, and do shorter expansion times reduce herbivore damage? *Oikos*, **90**: 517–524.
- Morecroft MD, Woodward FI, Marris RH. 1992. Altitudinal trends in leaf nutrient contents, leaf size and $\delta^{13}\text{C}$ of *Alchemilla alpina*. *Functional Ecology*, **6**: 730–740.
- Muller-Landau HC. 2004. Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica*, **36**: 20–32.
- Niinemets Ü, Kull O. 1999. Biomass investment in leaf lamina versus lamina support in relation to growth irradiance and leaf size in temperate deciduous trees. *Tree Physiology*, **19**: 349–358.
- Niinemets Ü, Portsmouth A, Tobias M. 2006. Leaf size modifies support biomass distribution among stems, petioles and mid-ribs in temperate plants. *New Phytologist*, **171**: 91–104.
- Niklas KJ. 1992. Petiole mechanics, light interception by lamina, and ‘Economy in Design’. *Oecologia*, **90**: 518–526.
- Niklas KJ. 1994. The allometry of safety-factors for plant height. *American Journal of Botany*, **81**: 345–351.
- Niklas KJ. 1999. Research review: A mechanical perspective on foliage leaf form and function. *New Phytologist*, **143**: 19–31.
- Ogawa K. 2008. The leaf mass/number trade-off of Kleiman and Aarssen implies constancy of leaf biomass, its density and carbon uptake in forest stands: Scaling up from shoot to stand level. *Journal of Ecology*, **96**: 188–191.
- Olson ME, Aguirre-Hernandez R, Rosell JA. 2009. Universal foliage-stem scaling across environments and species in dicot trees: Plasticity, biomechanics and Corner’s Rules. *Ecology Letters*, **12**: 210–219.
- Pickup M, Westoby M, Basden A. 2005. Dry mass costs of deploying leaf area in relation to leaf size. *Functional Ecology*, **19**: 88–97.
- Preston KA, Ackerly DD. 2003. Hydraulic architecture and the evolution of shoot allometry in contrasting climates. *American Journal of Botany*, **90**: 1502–1512.
- Reich PB, Koike T, Gower ST, *et al.* 1995. Causes and consequences of variation in conifer leaf life span// Smith WK, Hinckley TM, eds. *Ecophysiology of Coniferous Forest*. San Diego: Academic Press; 225–254.
- Reich PB, Uhl C, Walters MB, *et al.* 1991. Leaf life-span as a determinant of leaf structure and function among 23 Amazonian tree species. *Oecologia*, **86**: 16–24.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS, *et al.* 1998. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: A test across biomes and functional groups. *Oecologia*, **114**: 471–482.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS. 1992. Leaf life span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, **62**: 365–392.
- Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, *et al.* 2003. The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, **164**: 143–164.
- Roderick ML. 2000. On the measurement of growth with applications to the modelling and analysis of plant growth. *Functional Ecology*, **14**: 244–251.
- Sack L, Cowan PD, Jaikumar N, *et al.* 2003. The ‘hydrology’ of leaves: Coordination of structure and function in temperate woody species. *Plant, Cell and Environment*, **26**: 1343–1356.
- Shinozaki K, Yoda K, Hozumi K, *et al.* 1964. A quantitative analysis of plant form-the pipe model theory. I. Basic analyses. *Japanese Journal of Ecology*, **14**: 97–105.
- Shipley B. 1995. Structured interspecific determinants of specific leaf area in 34 species of herbaceous angiosperms. *Functional Ecology*, **9**: 312–319.
- Silvertown J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**: 605–611.
- Stearns SC. 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology*, **3**: 259–268.
- Stratton L, Goldstein G, Meinzer FC. 2000. Stem water storage capacity and efficiency of water transport: Their functional significance in a Hawaiian dry forest. *Plant, Cell and Environment*, **23**: 99–106.
- Sun SC, Jin DM, Shi PL. 2006. The leaf size-twig size spectrum of temperate woody species along an altitudinal gradient: An invariant allometric scaling relationship. *Annals of Botany*, **97**: 97–107.
- Vandermeer JH. 1972. Niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **3**: 107–132.
- Violle C, Navas ML, Vile D, *et al.* 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**: 882–892.
- Vitousek PM, Field CB, Matson PA. 1990. Variation in foliar $\delta^{13}\text{C}$ in Hawaiian *Metrosideros polymorpha*: A case of internal resistance? *Oecologia*, **84**: 362–370.
- Waring RH, Franklin JF. 1979. Evergreen coniferous forests of

- Pacific Northwest. *Science*, **204**: 1380–1386.
- West GB, Brown JH, Enquist BJ. 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature*, **400**: 664–667.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, *et al.* 2002. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**: 125–159.
- Westoby M, Wright IJ. 2003. The leaf size-twigh size spectrum and its relationship to other important spectra of variation among species. *Oecologia*, **135**: 621–628.
- Westoby M, Wright IJ. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**: 261–268.
- White PS. 1983a. Corner's rules in eastern deciduous trees: Allometry and its implications for the adaptive architecture of trees. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **110**: 203–212.
- White PS. 1983b. Evidence that temperate east North American evergreen woody plants follow Corner's rules. *New Phytologist*, **95**: 139–145.
- Whitman T, Aarssen LW. 2010. The leaf size/number trade-off in herbaceous angiosperms. *Journal of Plant Ecology*, **3**: 49–58.
- Williams K, Field CB, Mooney HA. 1989. Relationships among leaf construction costs, leaf longevity, and light environment in rain-forest plants of the genus *Piper*. *The American Naturalist*, **133**: 198–211.
- Wright IJ, Ackerly DD, Bongers F, *et al.* 2007. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven Neotropical forests. *Annals of Botany*, **99**: 1003–1015.
- Wright IJ, Falster, DS, Pickup M, *et al.* 2006. Cross-species patterns in the coordination between leaf and stem traits, and their implications for plant hydraulics. *Physiologia Plantarum*, **127**: 445–456.
- Wright IJ, Reich PB, Cornelissen JHC, *et al.* 2005. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography*, **14**: 411–421.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, *et al.* 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**: 821–827.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M. 2001. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, **15**: 423–434.
- Wright IJ, Westoby M, Reich PB. 2002. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats consequences for leaf life span. *Journal of Ecology*, **90**: 534–543.
- Yang DM, Li GY, Sun SC. 2008. The generality of leaf size versus number trade-off in temperate woody species. *Annals of Botany*, **102**: 623–629.

作者简介 杨冬梅,女,1981年生,博士,讲师,主要从事植物功能生态学研究。E-mail: yangdm@zjnu.cn
责任编辑 王伟
