

# 植物叶片性状对气候变化的响应研究进展

王常顺<sup>1,3</sup> 汪诗平<sup>1,2\*</sup>

<sup>1</sup>中国科学院青藏高原研究所高寒生态学与生物多样性重点实验室, 北京 100101; <sup>2</sup>中国科学院青藏高原地球科学卓越中心, 北京 100101; <sup>3</sup>中国科学院大学, 北京 100049

**摘 要** 叶片性状反映了植物对环境的高度适应能力及其在复杂生境下的自我调控能力。叶片性状如何响应和适应气候变化是植物适应性研究的重点内容。该文系统综述了叶片大小、比叶质量、叶片氮含量、碳同位素等指标对气候变化响应的最新研究结果。不同叶片性状对气候变化的响应结果存在差异, 所指示的生态学含义也有所不同。单一叶片性状不能全面地反映植物对气候变化的响应; 不同尺度的研究(如环境的修饰或筛选作用的研究)还存在很多不确定性。高寒地区的研究工作相对缺乏。该文有助于理解植物与气候之间的相互关系、植物对气候变化的响应与适应对策, 对了解植物演化、预测植物在未来气候变化条件下的变化特征具有一定意义。

**关键词** 叶片大小, 比叶质量, 叶氮含量, 碳同位素

**引用格式:** 王常顺, 汪诗平 (2015). 植物叶片性状对气候变化的响应研究进展. 植物生态学报, 39, 206–216. doi: 10.17521/cjpe.2015.0020

## A review of research on responses of leaf traits to climate change

WANG Chang-Shun<sup>1,3</sup> and WANG Shi-Ping<sup>1,2\*</sup>

<sup>1</sup>Key Laboratory of Alpine Ecology and Biodiversity, Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; <sup>2</sup>Center of Excellence of the Tibetan Plateau Earth Science, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; and <sup>3</sup>University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

### Abstract

Leaf traits reflect the highly adaptable and self-regulatory capacity of plants to complex environmental conditions. That how they respond to climate change is one of key topics in studies of plant adaptability. This review synthesizes the current understanding on the responses of leaf size, specific leaf mass, leaf nitrogen content and carbon isotopes to climate change. The responses of leaf traits to climate change vary with different leaf structures and ecological properties. Thus, a single leaf trait cannot be used to fully reflect the responses of plants to climate change. There are still a lot of uncertainties concerning the effects of climate change on leaf traits under different scales. Studies are relatively lacking in the alpine region. This review helps us to better understand the relationships between leaf traits and climate as well as the responses and adaptation of plants to climate change. It is critical to predict the variations and evolutionary strategies of plants in response to future climate change.

**Key words** leaf size, leaf mass per area, leaf nitrogen content, carbon isotope

**Citation:** Wang CS, Wang SP (2015). A review of research on responses of leaf traits to climate change. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 206–216. doi: 10.17521/cjpe.2015.0020

人类活动造成的气候变化已是不争的事实(IPCC, 2013)。气候变化以温室气体(CO<sub>2</sub>、CH<sub>4</sub>和N<sub>2</sub>O等)浓度持续上升、全球气候变暖为主要特征(Meinshausen *et al.*, 2009; Lobell *et al.*, 2011), 同时伴有气候波动(极端气候事件)(Jentsch *et al.*, 2007; Boucek & Rehage, 2014)和氮沉降加剧(Suding *et al.*, 2005; Lopez-Iglesias *et al.*, 2014)等现象。全球气候变

化对全球生态系统以及生物多样性造成的负面影响和潜在影响, 以及由此而引发的各种生态环境问题已引起了全社会的密切关注(Meinshausen *et al.*, 2009)。叶片性状对气候变化非常敏感, 反映了植物对环境的高度适应能力和在复杂生境下的自我调控能力, 故以植物叶片为研究对象, 更能反映植物对气候变化的响应与适应机制(Royer *et al.*, 2010;

Scoffoni *et al.*, 2011)。虽然国内外对叶片性状已有大量的研究(Rose *et al.*, 2013; Lopez-Iglesias *et al.*, 2014; Vitasse *et al.*, 2014), 但国内还缺乏较为系统的归纳总结。本文系统地综述了国内外有关叶片结构(如叶片大小)和功能(如比叶质量、氮含量和碳同位素等)等指标对气候变化响应与适应性的研究结果, 在此基础上试图指出存在的科学问题和未来的研究方向, 这将有助于理解植物与气候之间的相互关系以及植物对气候变化的响应与适应对策, 对系统了解植物演化、预测植物对未来气候变化的响应与适应具有一定的意义。

## 1 叶片功能性状对气候变化的响应

### 1.1 叶片大小对气候变化的响应

叶片大小直接影响着植物对光的截取和对碳的获取能力, 并且在不同生境和不同物种之间变化很大, 在全球范围内可达到6个数量级的差异, 表现出极大的可塑性(Milla & Reich, 2007)。

#### 1.1.1 叶片大小对温度和降水的响应

许多大尺度的研究发现, 叶片大小随着年平均气温及年降水量的降低而减小(Navarro *et al.*, 2010; Peppe *et al.*, 2011)。同一物种生境越干旱叶面积就越小(Geng *et al.*, 2012; Pierce *et al.*, 2012)。有研究表明, 澳大利亚东南部多年生植物的叶宽与降水量呈正相关(Fonseca *et al.*, 2000)。群落的平均叶片大小与降水量直接相关, 与温度的相关性次之(Peppe *et al.*, 2011)。这主要是因为大叶片需要更多的水分蒸腾来降低叶表面温度; 而水分供给不足时, 植物会通过减小叶面积来减少水分消耗, 同时可防止叶表面温度过高。叶面积减小可以改变叶片的气体传导率, 从而降低高蒸腾带来的伤害(Yates *et al.*, 2010)。但是控制实验的研究表明增温可显著增加叶面积(Hudson *et al.*, 2011; Yang *et al.*, 2011)。

#### 1.1.2 叶片大小对海拔高度的响应

叶片随着海拔的增高而变小(Hölscher *et al.*, 2002; McDonald *et al.*, 2003)。这可能是因为在高海拔的低温环境下, 叶片接受光能、同化CO<sub>2</sub>的时间缩短, 植物可能通过增加叶片的氮含量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 *et al.*, 1984), 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(Reich *et al.*, 1992)。另外, 在低温等不利的环境下,

植物小枝的茎更容易出现栓塞(McCulloh & Sperry, 2005), 导致传输效率降低, 只能满足较小叶片营养和水分传输的需求, 而额外的物理支撑结构投资, 可能会导致在叶片上的投资下降(Westoby *et al.*, 2002), 这有可能是导致叶片随海拔升高而减小的潜在原因。

在风速较大的环境中, 植物可能会选择小叶片, 使其不容易被风刮走; 在生长季随时可能出现大风的森林中, 小叶片可有效地减小与空气的接触面, 从而使植物免受损伤(Givnish *et al.*, 1984)。在食草动物采食比较频繁的生境中, 小叶片和相对较短的展叶时间可减少被食草动物取食的机会, 从而可避免意外损伤(Moles & Westoby, 2000)。总之, 叶片大小与植物的生长状态密切相关。当环境条件改善时, 植物叶片会变大, 反之亦然。

### 1.2 比叶质量对气候变化的响应

比叶质量(leaf mass per area, *LMA*)即叶干质量与叶面积的比(其倒数即为比叶面积, special leaf area, *SLA*), 是植物生长的重要性状之一(Lambers & Poorter, 1992), 往往与植物的生长和生存对策有紧密的联系(Grime, 2001), 能反映植物对不同生境的适应特征, 使其成为植物生态学研究中的重要指标(Poorter *et al.*, 2009)。*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), 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, 对植物的相对生长速率具有重要影响。

#### 1.2.1 *LMA*对温度的响应

因研究尺度、区域和土壤的差异, *LMA*随着年平均温度(mean annual temperature, *MAT*)的变化呈现多种变化(He *et al.*, 2006; Ordoñez *et al.*, 2009)。在全球尺度上, *LMA*与*MAT*呈正相关(Wright *et al.*, 2005), 即随着*MAT*的降低, 生长季长度缩短, 叶寿命缩短, *LMA*随之降低; 常绿植物的*LMA*与*MAT*呈负相关关系, 但对落叶植物而言, *LMA*和*MAT*的关系却完全相反。一些中小尺度上的实验结果也不尽一致(Long *et al.*, 2011; Rose *et al.*, 2013): 法国地中海南部地区植物的*LMA*与平均最低气温负相关(Roche *et al.*, 2004); 长期生长在低温下的植物, *LMA*均比在高温度下的植物大(Atkins, 2005)。但是欧洲南部和北部地区的*Anemone nemorosa*的*LMA*与温度存在显著正相关关系, 这可能是因为*A. nemorosa*在北方肥沃的

土壤中生长快速或竞争力增强所致(de Frenne *et al.*, 2011)。也有人发现LMA与MAT无显著相关关系,这主要是因为土壤养分和土地利用方式极大地干扰了气候对叶片属性的影响(Pakeman, 2013)。

与大尺度上的研究结果相比,实验控制的增温对LMA的影响相对一致,LMA与MAT显著负相关(Poorter *et al.*, 2009),如发现增温因显著促进岷江冷杉(*Abies faxoniana*)幼苗的生长和物质积累而显著降低了其LMA(杨兵等, 2010)。青藏高原的有关增温实验也表明:增温降低了4种常见树木(Xu *et al.*, 2009)和小嵩草(*Kobresia pygmaea*)叶片的LMA(Yang *et al.*, 2011)。说明植物在增温条件下可能具备快速生长和高资源利用效率的适应机制。由于增温促进了细胞扩展,使单位面积的细胞数量减少,进而细胞壁变薄,细胞层数减少,因此增温能减少叶片的密度和厚度(Poorter *et al.*, 2009)。LMA降低表明幼苗捕获光能的能力增强(Scoffoni *et al.*, 2011)。北美的遮阴降温实验也表明降低温度可导致LMA增加。这是因为遮阴和降温抑制了植物的生长所致(Hudson *et al.*, 2011)。但也有相反的研究结论,如红外增温处理增加了贡嘎山冷杉(*Abies fabri*)幼苗的LMA(羊留冬等, 2011)。主要是因为增温降低了土壤含水量,对幼苗生长和生物量积累产生了明显的限制作用,对叶片生长的阻碍作用尤为突出。类似地,北极地区的增温实验也发现增温使得LMA增加,主要是因为增温使得叶面积增加,叶片支撑组织比例增加,从而引起LMA增加(Hudson *et al.*, 2011)。

### 1.2.2 比叶质量对降水量的响应

全球尺度上,LMA随年降水量的减少而增加,这可以解释为植物为获得最大的碳收入和最少的水消耗所采取的生存适应对策(Wright *et al.*, 2005)。干旱增加了植物叶片LMA,这主要是因为植物降低了蒸腾速率,以维持相对充足的体内水分(Aranda *et al.*, 2005)。可利用水较低时,叶生长和伸展缓慢,因此细胞更小更紧凑,细胞间空隙更少,因而LMA增加了(Poorter *et al.*, 2009)。

中小尺度的研究结果相对一致。澳大利亚东南部的多年生植物LMA与降水量呈负相关。对云南南部31种主要优势木本植物的研究表明,干旱生境中的LMA显著高于湿润生境(董廷发等, 2012)。这是因为从湿润到干旱生境,植物由快速生长转向以提高资源利用效率为主的适应策略(董廷发等, 2012)。研

究表明:干旱年份当年生樟子松(*Pinus sylvestris*)的针叶LMA显著高于湿润年份;在两种极端降水条件下,樟子松的水分利用效率没有明显变化,主要通过改变当年生针叶的SLA来适应降水量的变化(宋立宁等, 2012)。较高的LMA使得*Quercus suber*在干旱的年份取得较多的地上生长量(Ramírez-Valiente *et al.*, 2010)。对受水分胁迫的植物来说,较大的LMA有利于提高水分利用效率和降低植食性天敌以及风、霜和雪等的危害,延长叶片寿命,这样就能延长叶片碳积累的时间和提高资源利用效率(Valladares & Sánchez-Gómez, 2006)。

### 1.2.3 比叶质量对海拔高度的响应

随着海拔上升,气候条件变得越来越恶劣,导致LMA增高(Dunbar-Co *et al.*, 2009; Scheepens *et al.*, 2010)。这是植物对低温适应的结果,而不是光强和水分胁迫所致(Scheepens *et al.*, 2010)。具体表现在植物叶片厚度的增加和叶肉细胞密度的增大(张林和罗天翔, 2004),这不仅有利于高海拔植物叶片充分利用光能以增加固碳,而且也适当增强了叶片对强光的保护作用(宋璐璐等, 2011; 冯秋红等, 2013; Rose *et al.*, 2013)。随着海拔上升,昆仑山北坡LMA呈升高趋势(朱军涛等, 2010)。德国黑森州北部4个树种随海拔升高LMA增高(Hölscher *et al.*, 2002)。研究表明神农架落叶阔叶林的LMA随海拔升高而降低(罗璐等, 2011)。这是因为随着海拔的升高,森林中落叶树种组成比例增加,而落叶树种的LMA及叶片寿命均小于常绿树种。这与全球范围内不同山系研究的单一物种的LMA随海拔上升而增大的研究结果不同(罗璐等, 2011)。

### 1.2.4 比叶质量对氮添加的响应

氮添加会导致LMA的降低(Rose *et al.*, 2013),这可能是因为氮添加促进了植物的生长而提高了植物的光合效率(Ordoñez *et al.*, 2009; Palmroth *et al.*, 2014);或者是植物为了增加资源捕获和加速资源循环的结果(He *et al.*, 2010)。氮缺乏引起的植物生长速率下降要强于光合作用的下降,导致氮含量的积累,因此LMA增加(Poorter *et al.*, 2009)。瑞士高山草甸的氮添加实验表明:大多数植物叶片的LMA没有显著的变化,只有*Carex sempervirens*和*Potentilla aurea*的叶片LMA显著降低(Bassin *et al.*, 2009),这可能是导致群落物种变化的原因。大尺度调查表明土壤养分对叶片性状的影响微弱,这可能是因为物

种间叶片性状的巨大差异掩盖了来自土壤的影响(He *et al.*, 2010)。

虽然气候变化对不同物种的作用结果不尽相同,但可以肯定的是, *LMA* 的变化可以指示植物对气候变化的响应策略。不同物种单位叶片质量的构成本基本相似(Villar & Merino, 2001), 所以高的 *LMA* 意味着单位叶面积消耗增加(Wright *et al.*, 2005)。因此, 无论是在实验室还是野外环境, *LMA* 的增加意味着环境条件的恶化, 不利于植物或群落的生长, 植物趋向于保守的生长策略, 反之亦然(Rose *et al.*, 2013)。高的 *LMA* 可以使得植物固持碳和氮的效率增加, 有益于抵抗不利的环境因素(Ryser, 1996), 或者说高 *LMA* 的物种或许居群在贫瘠的环境中更有竞争力(Aerts & Chapin, 2000), 但 *LMA* 的指示作用并不是在所有的情况下都适用(Lusk *et al.*, 2008)。

### 1.3 叶氮含量对气候变化的响应

氮是合成叶绿素和光合蛋白的重要成分(Ordoñez *et al.*, 2009), 植物体内75%的氮集中于叶绿体中(Rose *et al.*, 2013), 且大部分用于光合器官的构建, 因此氮是光合物质代谢和植物生长的关键性因子(Garnier *et al.*, 1997)。单位质量的叶氮含量(leaf nitrogen concentration per leaf mass,  $N_{\text{mass}}$ )作为最重要的叶片性状指标之一, 与叶片的光合能力(Wright *et al.*, 2004)和水分利用效率(Han *et al.*, 2005)密切相关, 因此,  $N_{\text{mass}}$  的高低对植物的生产力和对干旱环境的适应有重要影响(Boratyński *et al.*, 2009)。

#### 1.3.1 叶氮含量对气温变化的响应

全球尺度的相关研究发现: 随着年平均气温升高,  $N_{\text{mass}}$  呈下降趋势(Reich & Oleksyn, 2004)。这是因为与温度相关的植物生理化学过程和土壤基质生物地理梯度均受温度的影响。比如: 高氮酶的生物化学效应会在低温时效率降低, 植物通过提高氮含量来弥补效率的下降(Weih, 2001), 抵消低温带来的负面影响(Reich & Oleksyn, 2004)。在区域或定点研究中, 增温对叶片  $N_{\text{mass}}$  的影响没有一致的结果, 因不同生态系统和植物而异(Lilley *et al.*, 2001; Luomala *et al.*, 2003)。普遍的情况是, 温度的增加会导致叶片  $N_{\text{mass}}$  下降(An *et al.*, 2005)。如高山或北极草本植物在相对温暖生境中的叶片  $N_{\text{mass}}$  比寒冷生境中的低(Korner, 1999)。来自相对寒冷生境的种群, 即使是在相同的环境中, 其  $N_{\text{mass}}$  也比相对温暖生境

中的种群高(Oleksyn *et al.*, 2002)。野外的开顶式生长室(open top chamber, OTC)模拟增温实验也表明温度的增加会使得叶片的  $N_{\text{mass}}$  值显著降低(Day *et al.*, 2008; Xu *et al.*, 2009; Yang *et al.*, 2011)。同样在实验室环境中, 增温使得植物叶片  $N_{\text{mass}}$  下降(Tjoelker *et al.*, 1999)。这是因为增温促进了植物的生长, 生物量的增加稀释了叶片  $N_{\text{mass}}$ , 并抵销了氮矿化和植物吸收增加的作用(Day *et al.*, 2008)。但是也有研究认为增温增加了植物叶片  $N_{\text{mass}}$  (Oleksyn *et al.*, 2003), 或者  $N_{\text{mass}}$  没有显著的变化(Hudson *et al.*, 2011; 羊留冬等, 2011)。

#### 1.3.2 叶氮含量对水分和氮添加的响应

全球尺度的研究发现,  $N_{\text{mass}}$  随降水的减少而增加, 可以解释为植物为获得最大的碳收入和最少的水消耗所采取的生存适应对策(Wright *et al.*, 2004)。叶片  $N_{\text{mass}}$  反映了土壤中氮的可利用性(Hobbie *et al.*, 2002), 由于强烈的淋溶作用, 热带地区土壤中养分含量低于高纬度地区, 是全球尺度上湿润区域植物叶片  $N_{\text{mass}}$  低的原因之一(Reich & Oleksyn, 2004)。因此与淋溶作用直接相关的年降水量间接影响着叶片  $N_{\text{mass}}$ 。施肥使得叶片  $N_{\text{mass}}$  增加(Rose *et al.*, 2013), 这是因为土壤中可利用氮的增加所致(Ordoñez *et al.*, 2009; Palmroth *et al.*, 2014)。

#### 1.3.3 叶氮含量对海拔高度的响应

基于叶面积的植物叶片氮含量随海拔的上升而增加是普遍存在的现象, 但是基于叶片质量的氮含量对海拔的响应趋势却不尽一致(Cordell *et al.*, 1999; Kogami *et al.*, 2001)。比如: 随着海拔上升, 昆仑山北坡驼绒藜(*Ceratoides latens*)的叶氮含量呈升高趋势(朱军涛等, 2010)。从植物生理学角度来说, 这是因为高海拔环境下, 植物将矿质养分储存在叶片中, 其中很大一部分养分用于构建保卫组织。如分配较多的氮于非溶性蛋白纤维中, 这样可以增强叶片细胞壁韧性或者增加叶肉细胞密度, 同时防止过高的太阳辐射损伤或过度失水(Reich *et al.*, 1998); 再次, 植物体内积累的脯氨酸等可溶性高氮化合物可以降低植物的水势, 使得叶氮含量增加(Wright *et al.*, 2005)。

氮是大多数生态系统的限制因子(He *et al.*, 2008), 所以提高氮素的利用效率是植物获得更高生物量的必然选择。但由于环境胁迫, 植物不得不将有限的氮资源分配到抵抗胁迫环境的组织或结构

之中。所以叶片 $N_{\text{mass}}$ 的增加意味着环境胁迫的加剧。这显然是对胁迫生长环境的适应结果(Reich *et al.*, 1998), 但这也可能是对优越环境的积极响应, 从而可提高氮的利用效率。

#### 1.4 叶碳同位素含量对气候变化的响应

叶碳同位素含量(carbon isotope discrimination,  $\delta^{13}\text{C}$ )与胞间 $\text{CO}_2$ 分压和大气 $\text{CO}_2$ 分压的比值成反比, 因此与植物的光合能力密切相关(Farquhar *et al.*, 1989)。此外,  $\delta^{13}\text{C}$ 也是评估植物水分利用效率的可靠途径之一(von Caemmerer *et al.*, 1997)。

##### 1.4.1 叶碳同位素含量对气温变化的响应

通常温度对 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响主要是通过调控叶片的气孔导度以及胞间 $\text{CO}_2$ 浓度来间接实现的(Cordell *et al.*, 1999)。研究发现在全球尺度上 $\delta^{13}\text{C}$ 值与温度无显著相关性(Diefendorf *et al.*, 2010)。但在青藏高原高寒草甸,  $\delta^{13}\text{C}$ 与温度显著负相关; 而高寒草原 $\delta^{13}\text{C}$ 与温度显著正相关。整个高寒草地生态系统中, 温度与 $\delta^{13}\text{C}$ 没有显著相关关系(周咏春, 2013)。在北极冻原和南极的增温实验表明, 增温增加了部分植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值(Day *et al.*, 2008; Hudson *et al.*, 2011)。这可能是因为增温促进了植物生长, 增加了光合速率, 提高了水分利用率。另外一个原因是, OTC中相对高的空气温度和相对低的空气湿度会导致叶片失水加速, 导致气孔导度下降(Hudson *et al.*, 2011)。

##### 1.4.2 叶碳同位素含量对降水变化的响应

在全球尺度上,  $\delta^{13}\text{C}$ 值与年降水量存在显著的负相关(Diefendorf *et al.*, 2010)。小尺度的研究也有相似的结果: 在夏威夷的研究表明,  $\delta^{13}\text{C}$ 值与年降水量显著负相关(Dunbar-Co *et al.*, 2009); 对北美 *Quercus suber* 的研究表明, 较低的 $\delta^{13}\text{C}$ 使得 *Q. suber* 在湿润的年份有更多的地上生长量(Ramírez-Valiente *et al.*, 2010)。当环境中的水分供应充分时, 植物无需浪费有限的资源或能量来维持较高的水分利用效率。这可能是叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与水分呈负相关关系的原因。

##### 1.4.3 叶碳同位素含量对海拔高度的响应

多数植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值随着海拔高度的增加而增加(张鹏等, 2010)(宋璐璐等, 2011)。随着海拔升高, 大气压强降低, 导致叶片扩散导度、气孔导度和叶肉细胞导度降低是叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔升高而升高的主要原因(周咏春等, 2013)。实验研究表明: 生长于北

极地区和欧洲南部低海拔地区(温度差异显著, 大气压强相似)的同一个属的植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 没有显著差异, 而生长于北极地区和欧洲南部高海拔地区(温度相似, 大气压强差异显著)的同一个属的植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 差异显著(Zhu *et al.*, 2010)。同时, 随着海拔升高而增加的LMA也在一定程度上促进了这种响应趋势(冯秋红等, 2011)。

基于以上研究可以认为, 在气压不变的前提下,  $\delta^{13}\text{C}$ 更多反映的是水分利用效率。水分利用效率与土壤中可利用水分和植物的生长状况密切相关。显然, 当水分条件充分时, 植物无需提高水分利用效率而将资源应用于其他方面, 此时 $\delta^{13}\text{C}$ 相对较低; 同时, 植物的生产力较高, 所以表现出 $\delta^{13}\text{C}$ 与生产力的负相关关系。温度增加会导致生产力提高, 但也会降低土壤水分, 从而使植物提高水分利用效率, 提高 $\delta^{13}\text{C}$ , 此时表现出 $\delta^{13}\text{C}$ 与生产力的正相关关系。叶片中 $\delta^{13}\text{C}$ 并不能像LMA和氮含量一样直接指示植物对环境变化的单向响应, 而是通过水分和气压对植物的影响来间接指示, 所以环境条件的改善与 $\delta^{13}\text{C}$ 的关系并不确定。

## 2 叶片性状之间相互关系对气候变化的响应

单个叶片在寿命期内固定的碳总量取决于其生产力和宿存时间。由于生理的制约机制, 叶片寿命时间长并且LMA高的物种叶片生产力和 $N_{\text{mass}}$ 往往较低, 反之亦然(Poorter & Bongers, 2006)。因此叶片生产力(回报)与寿命(投资)之间存在权衡关系(Wright *et al.*, 2004)。显然不同物种对环境适应性策略直接决定着两者之间的关系, 但是对具体改变或控制两者相互关系的机制尚不清晰。这主要是因为以往的大尺度研究中各个样点之间共有的物种较少(环境的变化伴随着物种的变化)(He *et al.*, 2008), 所以无法区分物种和环境的作用(Shipley *et al.*, 2006)。

相对于单一性状, 性状之间相互关系相对稳定(Wang, 2007)。但是性状之间相互关系的变化(斜率或截距)也能表现出植物对气候变化的总体策略, 即对气候变化带来的各种利弊的权衡结果(He *et al.*, 2009)。叶片性状之间关系的改变说明环境变化对叶片不同性状的作用程度不同, 植物依靠不同性状的改变最大程度地适应改变的环境(Atkinson *et al.*, 2010)。通过对比南、北半球植物叶片性状之间的线性关系发现, 北半球的斜率较大, 说明投资回报率

较大; 而东亚植物相对于北美东部叶片性状之间线性关系的截距较大, 说明环境条件较为优越(Heberling & Fridley, 2012)。对全球植物的研究表明, 随着降水的增加,  $LMA$ 与最大光合速率的截距减少(Wright *et al.*, 2005), 说明植物叶片在相等的最大光合速率时, 叶片的 $LMA$ 下降, 寿命缩短, 这加快了叶片的周转, 是对优越环境条件的积极适应。全球海拔梯度叶片性状变异的综述表明,  $LMA$ 与 $N_{mass}$ 的相关性在较低温度时增强(Read *et al.*, 2014), 可能与环境胁迫有关。对中国主要草地的研究表明, 在降水较多的地区,  $LMA$ 与 $N_{mass}$ 的相关性增强; 在土壤养分较高的地区,  $LMA$ 与光合氮素利用效率(photosynthetic nitrogen use efficiency,  $PNUE$ )的相关性增强。这可能是叶片生产力-寿命关系生理制约减轻所致(He *et al.*, 2009), 说明植物叶片性状之间的关系与环境中的限制因素直接相关。

### 3 存在的问题和研究展望

#### 3.1 时空尺度对研究结果的影响

从控制实验到区域尺度, 再到全球尺度的研究, 尺度不同的研究结果存在很大的差异。大尺度研究多是在物种水平上的结论, 表明植物叶片性状对气候变化响应的总体特征。但对于具体的某一物种或者某一特定群落, 其叶片性状对气候变化的响应可能不同于以上的基本规律。如 $LMA$ 和 $N_{mass}$ 在全球尺度上, 表现为与温度负相关(Reich & Oleksyn, 2004; Poorter *et al.*, 2009), 但是在区域尺度上的相关性较小(He *et al.*, 2006)。存在这种结果的原因是植物的趋同适应使得不同地域的植物类群表现出差异性的适应性进化(Royer *et al.*, 2009), 所以在全球尺度上叶片性状与环境存在一定的规律性。然而在同一区域内, 环境条件相对一致, 不同的植物由于共存机制的调节, 会产生生态位的分化(Cornwell & Ackerly, 2009)。导致这一结果的原因既包括物种的不同适应策略, 也包括种内和种间的相互作用。这必然使得不同植物适应环境的策略不同, 因而其叶片性状出现较大的种间差异, 这种种间差异淡化或掩饰了环境对植物叶片性状的作用, 所以大尺度研究的结论并不能直接应用于具体植物叶片性状对气候变化的响应研究。大尺度研究结果揭示的是环境条件差异巨大时的植物适应模式, 而控制实验揭示的是环境条件小幅度变化后植物的响应, 所以大尺

度研究是控制实验在时间和空间上的延续, 如北极地区增温实验发现增温时间的长短对群落性状的影响存在差异, 不同群落对增温时间的响应模式也不尽相同(Hollister *et al.*, 2005)。目前增温时间的长短对叶片性状影响的研究较少, 在北极16年的增温实验表明, 增温对部分植物的某些叶片性状具有显著影响(Hudson *et al.*, 2011), 但是对植物叶片性状的时间序列的响应过程没有详细研究。一些研究表明, 植物叶片并不都是“对环境高度适应”, 有些植物容易受到环境的修饰(或对环境的可塑性响应), 而有些植物则表现出保守性, 主要体现出环境的筛选作用, 即植物本身变化不大, 能适应环境的植物被保留下来, 不能适应的则在环境中消失。因此, 应该在不同时空尺度上从遗传水平上揭示这些叶片性状的响应与适应机理。

环境作用于关键的叶片性状, 从而改变不同物种生长状态, 进而引起种间关系、群落物种组成或者生态系统的能量流动和物质循环(Long *et al.*, 2011)。从器官水平的研究过渡到群落水平和生态系统水平, 如何建立不同研究尺度之间的联系? 比如利用某个或几个叶片性状模拟群落生产力、物质循环和演替, 相关模型的建立势在必行。目前已有的研究表明,  $\delta^{13}C$ 可以很好地指示青藏高原海拔梯度上森林净初级生产力(Luo *et al.*, 2009)。欧洲湿润草地生产力与鲜叶N含量显著负相关, 与 $LMA$ 无关(Pontes *et al.*, 2007)。由于很多叶片性状之间存在关联(Wright *et al.*, 2004), 模型中应该考虑这种关联对输出结果的影响。显然, 不同的土地利用方式和气候条件下, 叶片性状之间的关联亦会改变(Rose *et al.*, 2013), 所以普适性强的模型建立必然要基于多种因素条件。

#### 3.2 高山地区研究缺乏

在高山区域内, 由于特殊的热力学特性, 由冰川、积雪、永久冻土层和多种高度特化生命形式构成的“冷界”生态系统被列为对气候变化以及自然风险、灾害和生态系统变迁最为敏感的一个地区(Kim & Donohue, 2013)。气候变暖导致高山生境内生物与非生物环境因子发生不同程度的改变, 从而引起高山植物从不同层面做出不同的变化或响应(陈建国等, 2011)。高山生态系统处于气候地带的边缘, 而很多植物种群仅适应于特殊的高山环境, 因此其物种灭绝的风险也最大(Engler *et al.*, 2011)。值得关

注的是: 气候变化可能减少高山生态系统的宝贵资源, 无论是在生物多样性方面, 还是在提供的生态系统服务上。

在青藏高原, 有关植物叶片功能性状对气候变化响应的研究很少(He *et al.*, 2006; Zhang *et al.*, 2012), 尤其是在由气候变暖导致的高山生境多层次变化背景下, 植物叶片功能性状响应研究更为稀少。当温度升高、CO<sub>2</sub>浓度增加、土壤营养状况改变、物种间竞争加剧等一系列生物与非生物环境因素发生改变后, 植物叶片各功能性状及其在群落中的性状组成将会发生怎样的转变? 何种情况下出现变化? 哪些性状的变化程度更大? 何种因素起关键作用? 这些问题还未得到充分的认知。高寒草原生态系统对气候变化的响应与适应性研究才刚刚开始, 还无法获知高寒草甸与高寒草原植物叶片性状对气候变化的敏感性, 这将是未来气候变化生态学的关键研究内容, 也是认识气候变化对草地生态系统的影响、发展适应性的管理措施的核心内容之一。阐明叶片性状的响应机制, 将有助于有针对性地选择物种对日益遭到自然及人为破坏的脆弱的高山生态系统进行保护和修复, 采取相应的措施应对气候变化, 保证对高山植物资源的有效和持续性利用。

**基金项目** 国家自然科学基金面上项目(31272488)和重点项目(41230750)。

## 参考文献

- Aerts R, Chapin FS III (2000). The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1–67.
- An YA, Wan SQ, Zhou XH, Subedar AA, Wallace LL, Luo YQ (2005). Plant nitrogen concentration, use efficiency, and contents in a tallgrass prairie ecosystem under experimental warming. *Global Change Biology*, 11, 1733–1744.
- Aranda I, Castro L, Pardos M, Gil L, Pardos JA (2005). Effects of the interaction between drought and shade on water relations, gas exchange and morphological traits in cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings. *Forest Ecology and Management*, 210, 117–129.
- Atkins RF (2005). The LMA is a critical rescue device in airway emergencies. *Anesthesia & Analgesia*, 101, 1888–1889.
- Atkinson LJ, Campbell CD, Zaragoza-Castells J, Hurry V, Atkin OK (2010). Impact of growth temperature on scaling relationships linking photosynthetic metabolism to leaf functional traits. *Functional Ecology*, 24, 1181–1191.
- Bassin S, Werner RA, Sörgel K, Volk M, Buchmann N, Fuhrer J (2009). Effects of combined ozone and nitrogen deposition on the in situ properties of eleven key plant species of a subalpine pasture. *Oecologia*, 158, 747–756.
- Boratyński A, Jasińska A, Boratyńska K, Iszkuło G, Piórkowska M (2009). Life span of needles of *Pinus mugo* Turra: Effect of altitude and species origin. *Polish Journal of Ecology*, 57, 567–572.
- Boucek RE, Rehage JS (2014). Climate extremes drive changes in functional community structure. *Global Change Biology*, 20, 1821–1831.
- Chen JG, Yang Y, Sun H (2011). Advances in the studies of responses of alpine plants to global warming. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 17, 435–446. (in Chinese with English abstract) [陈建国, 杨扬, 孙航 (2011). 高山植物对全球气候变暖的响应研究进展. *应用与环境生物学报*, 17, 435–446.]
- Cordell S, Goldstein G, Meinzer FC, Handley LL (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.
- Cornwell WK, Ackerly DD (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79, 109–126.
- Day TA, Ruhland CT, Xiong FS (2008). Warming increases aboveground plant biomass and C stocks in vascular-plant-dominated Antarctic tundra. *Global Change Biology*, 14, 1827–1843.
- de Frenne P, Graae BJ, Kolb A, Shevtsova A, Baeten L, Brunet J, Chabrerie O, Cousins SAO, Decocq G, Dhondt R, Diekmann M, Gruwez R, Heinken T, Hermy M, Öster M, Saguez R, Stanton S, Tack W, Vanhellefont M, Verheyen K (2011). An intraspecific application of the leaf-height-seed ecology strategy scheme to forest herbs along a latitudinal gradient. *Ecography*, 34, 132–140.
- Diefendorf AF, Mueller KE, Wing SL, Koch PL, Freeman KH (2010). Global patterns in leaf  $^{13}\text{C}$  discrimination and implications for studies of past and future climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107, 5738–5743.
- Dong TF, Feng YL, Lei YB, Zhang LK (2012). Comparison on leaf functional traits of main dominant woody species in wet and dry habitats. *Chinese Journal of Ecology*, 31, 1043–1049. (in Chinese with English abstract) [董廷发, 冯玉龙, 类延宝, 张丽坤 (2012). 干旱和湿润生境中主要优势树种叶片功能性状的比较. *生态学杂志*, 31, 1043–1049.]
- Dunbar-Co S, Sporck MJ, Sack L (2009). Leaf trait diversification and design in seven rare taxa of the Hawaiian *Plantago* radiation. *International Journal of Plant Sciences*, 170, 61–75.
- Engler R, Randin CF, Thuiller W, Dullinger S, Zimmermann

- NE, Araújo MB, Pearman PB, le Lay G, Piedallu C, Albert CH, Choler P, Coldea G, De Lamo X, Dirnböck T, Gégout JC, Gómez-García D, Grytnes JA, Heegaard E, Høistad F, Nogués-Bravo D, Normand S, Puşcaş M, Sebastià MT, Stanisci A, Theurillat JP, Trivedi MR, Vittoz P, Guisan A (2011). 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. *Global Change Biology*, 17, 2330–2341.
- Farquhar GD, Ehleringer JR, Hubick KT (1989). Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 40, 503–537.
- Feng QH, Cheng RM, Shi ZM, Liu SR, Liu XL, He F, Cao HM (2011). Response of foliar  $\delta^{13}\text{C}$  of *Quercus spinosa* to altitudinal gradients. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 3629–3637. (in Chinese with English abstract) [冯秋红, 程瑞梅, 史作民, 刘世荣, 刘兴良, 何飞, 曹慧明 (2011). 巴郎山刺叶高山栎叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 对海拔高度的响应. 生态学报, 31, 3629–3637.]
- Feng QH, Cheng RM, Shi ZM, Liu SR, Wang WX, Liu XL, He F (2013). Response of leaf functional traits and the relationships among them to altitude of *Salix dissa* in Balang Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 2712–2718. (in Chinese with English abstract) [冯秋红, 程瑞梅, 史作民, 刘世荣, 王卫霞, 刘兴良, 何飞 (2013). 巴郎山异型柳叶片功能性状及性状间关系对海拔的响应. 生态学报, 33, 2712–2718.]
- Fonseca CR, Overton JM, Collins B, Westoby M (2000). Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. *Journal of Ecology*, 88, 964–977.
- Garnier E, Cordonnier P, Guillermin JL, Sonié L (1997). Specific leaf area and leaf nitrogen concentration in annual and perennial grass species growing in mediterranean old-fields. *Oecologia*, 111, 490–498.
- Geng Y, Wang ZH, Liang CZ, Fang JY, Baumann F, Kühn P, Scholten T, He JS (2012). Effect of geographical range size on plant functional traits and the relationships between plant, soil and climate in Chinese grasslands. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 416–427.
- Givnish TJ, Burkhardt EL, Happel RE, Weintraub JD (1984). Carnivory in the bromeliad *Brocchinia reducta*, with a cost/benefit model for the general restriction of carnivorous plants to sunny, moist, nutrient-poor habitats. *The American Naturalist*, 124, 479–497.
- Grime JP (2001). Plant functional types, communities and ecosystems. In: Press MC, Huntly WJ, Levin S eds. *Ecology: Achievement and Challenge: 41st Symposium of the British Ecological Society*. Blackwell Science, Oxford, UK. 161–181.
- Han WX, Fang JY, Guo DL, Zhang Y (2005). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 168, 377–385.
- He JS, Wang L, Flynn DFB, Wang XP, Ma WH, Fang JY (2008). Leaf nitrogen: Phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. *Oecologia*, 155, 301–310.
- He JS, Wang XP, Flynn DFB, Wang L, Schmid B, Fang JY (2009). Taxonomic, phylogenetic, and environmental trade-offs between leaf productivity and persistence. *Ecology*, 90, 2779–2791.
- He JS, Wang XP, Schmid B, Flynn DFB, Li XF, Reich PB, Fang JY (2010). Taxonomic identity, phylogeny, climate and soil fertility as drivers of leaf traits across Chinese grassland biomes. *Journal of Plant Research*, 123, 551–561.
- He JS, Wang ZH, Wang XP, Schmid B, Zuo WY, Zhou M, Zheng CY, Wang MF, Fang JY (2006). A test of the generality of leaf trait relationships on the Tibetan Plateau. *New Phytologist*, 170, 835–848.
- Heberling JM, Fridley JD (2012). Biogeographic constraints on the world-wide leaf economics spectrum. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 1137–1146.
- Hobbie SE, Miley TA, Weiss MS (2002). Carbon and nitrogen cycling in soils from acidic and nonacidic tundra with different glacial histories in northern Alaska. *Ecosystems*, 5, 761–774.
- Hollister RD, Webber PJ, Tweedie CE (2005). The response of Alaskan arctic tundra to experimental warming: Differences between short- and long-term responses. *Global Change Biology*, 11, 525–536.
- Hölscher D, Schmitt S, Kupfer K (2002). Growth and leaf traits of four broad-leaved tree species along a hillside gradient. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 121, 229–239.
- Hudson JMG, Henry GHR, Cornwell WK (2011). Taller and larger: Shifts in Arctic tundra leaf traits after 16 years of experimental warming. *Global Change Biology*, 17, 1013–1021.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2013). Working group I contribution to the IPCC fifth assessment report climate change 2013: The physical science basis. In: Thomas FS, Dahe Q, Gian-Kasper P, Melinda MBT, Simon KA, Judith B eds. *Observations: Atmosphere and Surface*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Jentsch A, Kreyling J, Beierkuhnlein C (2007). A new generation of climate change experiments: Events, not trends. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5, 365–374.
- Kim E, Donohue K (2013). Local adaptation and plasticity of *Erysimum capitatum* to altitude: Its implications for responses to climate change. *Journal of Ecology*, 101, 796–805.
- Kogami H, Hanba YT, Kibe T, Terashima I, Masuzawa T (2001).  $\text{CO}_2$  transfer conductance, leaf structure and carbon isotope composition of *Polygonum cuspidatum* leaves from low and high altitudes. *Plant, Cell & Environment*, 24, 529–538.
- Körner C (1999). *Physiological Plant Ecology*. 2nd edn. Springer.

- ger-Verlag, New York. 297–311.
- Lambers H, Poorter H (1992). Inherent variation in growth rate between higher plants: A search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*, 23, 187–261.
- Lilley JM, Bolger TP, Peoples MB, Gifford RM (2001). Nutritive value and the nitrogen dynamics of *Trifolium subterraneum* and *Phalaris aquatica* under warmer, high CO<sub>2</sub> conditions. *New Phytologist*, 150, 385–395.
- Lobell DB, Schlenker W, Costa-Roberts J (2011). Climate trends and global crop production since 1980. *Science*, 333, 616–620.
- Long WX, Zang RG, Schamp BS, Ding Y (2011). Within- and among-species variation in specific leaf area drive community assembly in a tropical cloud forest. *Oecologia*, 167, 1103–1113.
- Lopez-Iglesias B, Villar R, Poorter L (2014). Functional traits predict drought performance and distribution of Mediterranean woody species. *Acta Oecologica*, 56, 10–18.
- Luo L, Shen GZ, Xie ZJ, Yu J (2011). Leaf functional traits of four typical forests along the altitudinal gradients in Mt. Shennongjia. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 6420–6428. (in Chinese with English abstract) [罗璐, 申国珍, 谢宗强, 喻杰 (2011). 神农架海拔梯度上4种典型森林的乔木叶片功能性状特征. 生态学报, 31, 6420–6428.]
- Luo TX, Zhang L, Zhu HZ, Daly C, Li MC, Luo J (2009). Correlations between net primary productivity and foliar carbon isotope ratio across a Tibetan ecosystem transect. *Ecography*, 32, 526–538.
- Luomala EM, Laitinen K, Kellomäki S, Vapaavuori E (2003). Variable photosynthetic acclimation in consecutive cohorts of Scots pine needles during 3 years of growth at elevated CO<sub>2</sub> and elevated temperature. *Plant, Cell & Environment*, 26, 645–660.
- Lusk CH, Falster DS, Jara-Vergara CK, Jimenez-Castillo M, Saldana-Mendoza A (2008). Ontogenetic variation in light requirements of juvenile rainforest evergreens. *Functional Ecology*, 22, 454–459.
- McCulloh KA, Sperry JS (2005). Patterns in hydraulic architecture and their implications for transport efficiency. *Tree Physiology*, 25, 257–267.
- McDonald PG, Fonseca CR, Overton JMC, Westoby M (2003). Leaf-size divergence along rainfall and soil-nutrient gradients: Is the method of size reduction common among clades? *Functional Ecology*, 17, 50–57.
- Meinshausen M, Meinshausen N, Hare W, Raper SCB, Frieler K, Knutti R, Frame DJ, Allen MR (2009). Greenhouse-gas emission targets for limiting global warming to 2 °C. *Nature*, 458, 1158–1196.
- Milla R, Reich PB (2007). The scaling of leaf area and mass: The cost of light interception increases with leaf size. *Proceedings of the Royal Society B*, 274, 2109–2114.
- 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.
- Navarro T, El Oualidi J, Taleb MS, Pascual V, Cabezudo B, Milla R (2010). Leaf patterns, leaf size and ecologically related traits in high Mediterranean mountain on the Moroccan high atlas. *Plant Ecology*, 210, 275–290.
- Oleksyn J, Reich PB, Zytowskiak R, Karolewski P, Tjoelker MG (2002). Needle nutrients in geographically diverse *Pinus sylvestris* L. populations. *Annals of Forest Science*, 59, 1–18.
- Oleksyn J, Reich PB, Zytowskiak R, Karolewski P, Tjoelker MG (2003). Nutrient conservation increases with latitude of origin in European *Pinus sylvestris* populations. *Oecologia*, 136, 220–235.
- Ordoñez JC, van Bodegom PM, Witte JPM, Wright IJ, Reich PB, Aerts R (2009). A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 137–149.
- Pakeman RJ (2013). Intra-specific leaf trait variation: Management and fertility matter more than the climate at continental scales. *Folia Geobotanica*, 48, 355–371.
- Palmroth S, Holm Bach L, Nordin A, Palmqvist K (2014). Nitrogen-addition effects on leaf traits and photosynthetic carbon gain of boreal forest understory shrubs. *Oecologia*, 175, 457–470.
- Peppe DJ, Royer DL, Cariglino B, Oliver SY, Newman S, Leight E, Enikolopov G, Fernandez-Burgos M, Herrera F, Adams JM, Correa E, Currano ED, Erickson JM, Hinojosa LF, Hoganson JW, Iglesias A, Jaramillo CA, Johnson KR, Jordan GJ, Kraft NJB, Lovelock EC, Lusk CH, Niinemets U, Penuelas J, Rapson G, Wing SL, Wright IJ (2011). Sensitivity of leaf size and shape to climate: Global patterns and paleoclimatic applications. *New Phytologist*, 190, 724–739.
- Pierce S, Brusa G, Sartori M, Cerabolini BEL (2012). Combined use of leaf size and economics traits allows direct comparison of hydrophyte and terrestrial herbaceous adaptive strategies. *Annals of Botany*, 109, 1047–1053.
- Pontes LDS, Soussana JF, Louault F, Andueza D, Carrère P (2007). Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Functional Ecology*, 21, 844–853.
- Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, Wright IJ, Villar R (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis. *New Phytologist*, 182, 565–588.
- Poorter L, Bongers F (2006). Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 87, 1733–1743.
- Ramírez-Valiente JA, Sánchez-Gómez D, Aranda I, Valladares F (2010). Phenotypic plasticity and local adaptation in leaf ecophysiological traits of 13 contrasting cork oak populations under different water availabilities. *Tree Phy-*

- siology*, 30, 618–627.
- Read QD, Moorhead LC, Swenson NG, Bailey JK, Sanders NJ (2014). Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species. *Functional Ecology*, 28, 37–45.
- Reich PB, Oleksyn J (2004). Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 11001–11006.
- 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, Walters MB, Ellsworth DS, Vose JM, Volin JC, Gresham C, Bowman WD (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.
- Roche P, Díaz-Burlinson N, Gachet S (2004). Congruency analysis of species ranking based on leaf traits: Which traits are the more reliable? *Plant Ecology*, 174, 37–48.
- Rose L, Rubarth MC, Hertel D, Leuschner C (2013). Management alters interspecific leaf trait relationships and trait-based species rankings in permanent meadows. *Journal of Vegetation Science*, 24, 239–250.
- Royer DL, Meyerson LA, Robertson KM, Adams JM (2009). Phenotypic plasticity of leaf shape along a temperature gradient in *Acer rubrum*. *PLoS ONE*, 4, e7653.
- Royer DL, Miller IM, Peppe DJ, Hickey LJ (2010). Leaf economic traits from fossils support a weedy habit for early angiosperms. *American Journal of Botany*, 97, 438–445.
- Ryser P (1996). The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots: A comparison of five ecologically contrasting grasses. *Functional Ecology*, 10, 717–723.
- Scheepens JF, Frei ES, Stöcklin J (2010). Genotypic and environmental variation in specific leaf area in a widespread alpine plant after transplantation to different altitudes. *Oecologia*, 164, 141–150.
- Scoffoni C, Rawls M, McKown A, Cochard H, Sack L (2011). Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: Relationship to leaf size and venation architecture. *Plant Physiology*, 156, 832–843.
- Shipley B, Lechowicz MJ, Wright I, Reich PB (2006). Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology*, 87, 535–541.
- Song LN, Zhu JJ, Li MC, Yan T, Zhang JX (2012). Needles stable Carbon isotope composition and traits of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* in sparse wood grassland in South edge of Keerqin Sandy Land under the conditions of different precipitation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23, 1435–1440. (in Chinese with English abstract) [宋立宁, 朱教君, 李明财, 闫涛, 张金鑫 (2012). 不同降水条件下科尔沁沙地南缘疏林草地樟子松针叶 $\delta^{13}\text{C}$ 和叶性状特征. 应用生态学报, 23, 1435–1440.]
- Song LL, Fan JW, Wu SH (2011). Research advances on changes of leaf traits along an altitude gradient. *Progress in Geography*, 30, 1431–1439. (in Chinese with English abstract) [宋璐璐, 樊江文, 吴绍洪 (2011). 植物叶片性状沿海拔梯度变化研究进展. 地理科学进展, 30, 1431–1439.]
- Suding KN, Collins SL, Gough L, Clark C, Cleland EE, Gross KL, Milchunas DG, Pennings S (2005). Functional- and abundance-based mechanisms explain diversity loss due to N fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 4387–4392.
- Tjoelker MG, Oleksyn J, Reich PB (1999). Acclimation of respiration to temperature and  $\text{CO}_2$  in seedlings of boreal tree species in relation to plant size and relative growth rate. *Global Change Biology*, 5, 679–691.
- Valladares F, Sánchez-Gómez D (2006). Ecophysiological traits associated with drought in Mediterranean tree seedlings: Individual responses versus interspecific trends in eleven species. *Plant Biology*, 8, 688–697.
- Villar R, Merino J (2001). Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. *New Phytologist*, 151, 213–226.
- Vitasse Y, Lenz A, Kollas C, Randin CF, Hoch G, Körner C (2014). Genetic vs. non-genetic responses of leaf morphology and growth to elevation in temperate tree species. *Functional Ecology*, 28, 243–252.
- von Caemmerer S, Ludwig M, Millgate A, Farquhar GD, Price D, Badger M, Furbank RT (1997). Carbon isotope discrimination during  $\text{C}_4$  photosynthesis: Insights from transgenic plants. *Australian Journal of Plant Physiology*, 24, 487–494.
- Wang GH (2007). Leaf trait co-variation, response and effect in a chronosequence. *Journal of Vegetation Science*, 18, 563–570.
- Weih M (2001). Evidence for increased sensitivity to nutrient and water stress in a fast-growing hybrid willow compared with a natural willow clone. *Tree Physiology*, 21, 1141–1148.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ (2002). Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125–159.
- Wright IJ, Reich PB, Cornelissen JHC, Falster DS, Groom PK, Hikosaka K, Lee W, Lusk CH, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Warton DI, Westoby M (2005). Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography*, 14, 411–421.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC,

- Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Xu ZF, Hu TX, Wang KY, Zhang YB, Xian JR (2009). Short-term responses of phenology, shoot growth and leaf traits of four alpine shrubs in a timberline ecotone to simulated global warming, eastern Tibetan Plateau, China. *Plant Species Biology*, 24, 27–34.
- Yang B, Wang JC, Zhang YB (2010). Effect of long-term warming on growth and biomass allocation of *Abies faxoniana* seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 5994–6000. (in Chinese with English abstract) [杨兵, 王进闯, 张远彬 (2010). 长期模拟增温对岷江冷杉幼苗生长与生物量分配的影响. 生态学报, 30, 5994–6000.]
- Yang LD, Yang Y, Wang GX, Guo JY, Yang Y (2011). Short-term effects of warming on growth and stoichiometrical characteristics of *Abies fabiri* (Mast.) Craib seedling in Gongga Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 3668–3676. (in Chinese with English abstract) [羊留冬, 杨燕, 王根绪, 郭剑英, 杨阳 (2011). 短期增温对贡嘎山峨眉冷杉幼苗生长及其CNP化学计量学特征的影响. 生态学报, 31, 3668–3676.]
- Yang Y, Wang GX, Klanderud K, Yang LD (2011). Responses in leaf functional traits and resource allocation of a dominant alpine sedge (*Kobresia pygmaea*) to climate warming in the Qinghai-Tibetan Plateau permafrost region. *Plant and Soil*, 349, 377–387.
- Yates MJ, Verboom GA, Rebelo AG, Cramer MD (2010). Ecophysiological significance of leaf size variation in Proteaceae from the Cape Floristic Region. *Functional Ecology*, 24, 485–492.
- Zhang L, Luo TX (2004). Advances in ecological studies on leaf lifespan and associated leaf traits. *Acta Phytocologica Sinica*, 28, 844–852. (in Chinese with English abstract) [张林, 罗天翔 (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, 844–852.]
- Zhang L, Luo TX, Liu XS, Wang Y (2012). Altitudinal variation in leaf construction cost and energy content of *Bergenia purpurascens*. *Acta Oecologica*, 43, 72–79.
- Zhang P, Wang G, Zhang T, Chen NL (2010). Responses of foliar  $\delta^{13}\text{C}$  in *Sabina przewalskii* and *Picea crassifolia* to altitude and its mechanism in the Qilian Mountains, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 125–133. (in Chinese with English abstract) [张鹏, 王刚, 张涛, 陈年来 (2010). 祁连山两种优势乔木叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的海拔响应及其机理. 植物生态学报, 34, 125–133.]
- Zhou YC, Fan JW, Zhong HP, Zhang WY (2013). Relationships between altitudinal gradient and plant carbon isotope composition of grassland communities on the Qinghai-Tibet Plateau, China. *Science China: Earth Sciences*, 56, 311–320. [周咏春, 樊江文, 钟华平, 张文彦 (2013). 青藏高原草地群落植物碳同位素组成与海拔梯度的关系. 中国科学: 地球科学, 43, 120–130.]
- Zhu JT, Li XY, Zhang XM, Zeng FJ, Yang SG (2010). Leaf functional traits of *Ceratoides latens* in northern slope of Kunlun mountain and its regional difference with the altitude. *Journal of Desert Research*, 30, 1325–1330. (in Chinese with English abstract) [朱军涛, 李向义, 张希明, 曾凡江, 杨尚功 (2010). 昆仑山北坡驼绒藜叶片功能性状及其海拔差异性. 中国沙漠, 30, 1325–1330.]
- Zhu Y, Siegwolf RTW, Durka W, Körner C (2010). Phylogenetically balanced evidence for structural and carbon isotope responses in plants along elevational gradients. *Oecologia*, 162, 853–863.

责任编委: 贺金生 责任编辑: 王 薇