



# 植物功能性状权衡关系的研究进展

何芸雨 郭水良 王 喆\*

上海师范大学生命科学学院, 上海 200234

**摘 要** 植物功能性状权衡关系反映了植物在资源获取与分配中采取的不同策略, 是近年来生态学研究的一个热点问题。该综述从研究范围、叶性状、器官和植物类群4个方面入手, 简要介绍植物功能性状关系研究在近10余年是如何在叶经济谱(LES)的基础上逐渐扩展和深入的。1) 相关研究拓展到全球更多极端环境与特殊气候地区, 发现在不同的气候环境条件下, 植物叶片功能性状关系相对稳定, 植物种内的功能性状关系已被证实与LES相似; 2) 功能性状网络从最初的6个经济性状扩展到叶片的分解、燃烧和水力等性状, 发现叶片的分解速率和可燃性均与叶片形态性状、养分含量等显著相关, 但叶片水力性状与经济性状的关系则取决于所研究的物种及生存环境的水分条件; 3) 研究对象从植物叶片拓展到了根、茎、花、种子及植株整体, 叶片的比叶质量与茎的木质密度、种子大小相耦合, 但叶片形态性状与根和花的相关性状却无显著相关关系, 证明这些器官可能是独立进化的; 4) LES可以很好地解释特殊维管植物的生存适应策略: 入侵植物具有较高的资源利用效率和更快的相对生长速率, 在LES中处于“低投入-快速回报”的一端; 食虫植物的叶片特化为捕食器官, 光合作用及生长速率相对较低, 居于LES “高投入-缓慢回报”的另一端, 此外, 无论是最古老的种子植物苏铁属(*Cycas*)植物, 或是蕨类和变水植物(苔藓和地衣), 其功能性状关系都与LES大致相同。该文梳理了功能性状关系研究的进展脉络, 提出了一些建议, 期望为未来植物功能性状关系研究的选题和发展提供一些参考。

**关键词** 功能性状; 叶经济谱; 尺度; 环境; 器官; 植物类群

何芸雨, 郭水良, 王喆 (2019). 植物功能性状权衡关系的研究进展. 植物生态学报, 43, 1021–1035. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0122

## Research progress of trade-off relationships of plant functional traits

HE Yun-Yu, GUO Shui-Liang, and WANG Zhe \*

College of Life Sciences, Shanghai Normal University, Shanghai 200234, China

### Abstract

Trade-offs among different plant functional traits reflect the different strategies of plants in resource acquisition and allocation and have been a hot topic in ecological research in recent years. Starting from research scales, leaf traits, organs, and plant groups, this review briefly introduces how the study of trait relationships has gradually expanded and deepened based on the leaf economic spectrum (LES) in recent decades. 1) Relevant studies have been focused on the species living in extremely harsh environments. LES is relatively stable along environmental gradients studied. Both intra- and inter-specific leaf trait relationships are similar. 2) Leaf decomposition rate and flammability are significantly related to the morphological traits and nutrient contents. The relationship between leaf economic traits and hydraulic traits depends on environmental water availability. 3) Leaf mass per area is coupled with wood density and seed size. However, the morphological traits of leaf are not related to relevant traits of root and flower, indicating that these organs may have evolved independently. 4) LES can well explain the growth/survival strategies of some special vascular plants: invasive plants have relatively high resource use efficiencies and fast relative growth rates, locating on the “low investment-quick returns” end in LES. In contrast, the leaves of the carnivorous plants are capable of catching prey, but have relatively low photosynthetic and growth rates, distributing on the other end of LES. Besides, LES pertains to not only the oldest seed plant cycads but also ferns and poikilohydric plants (bryophytes and lichens). This review summarizes the research progress of this topic and presents some suggestions, hoping to provide some new insights for future studies.

**Key words** functional traits; leaf economics spectrum; scale; environment; organ; plant group

收稿日期Received: 2019-05-24 接受日期Accepted: 2019-12-16

基金项目: 国家自然科学基金(31600316)和CSC-DAAD中德博士后项目(57165010)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31600316), and the Sino-German Postdoc Scholarship Program of the China Scholarship Council and the German Academic Exchange Service (DAAD) (57165010).

\* 通信作者Corresponding author (wangzhe@shnu.edu.cn)

He YY, Guo SL, Wang Z (2019). Research progress of trade-off relationships of plant functional traits. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 1021–1035. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0122

植物功能性状指显著影响植物体定植、存活、生长和死亡的一系列植物属性,体现了植物的生长状况及其对外部环境的适应性,也反映物种在生态系统中的功能特征,并将植物、环境、生态系统的结构、过程与功能联系起来(孟婷婷等, 2007; Violle *et al.*, 2007; Kattge *et al.*, 2011)。近年来,对植物功能性状的研究已经不仅仅局限于对单一或成组性状水平的研究,而是越来越多地关注性状间的内在联系与权衡关系(Wright *et al.*, 2004, 2005; Osnas *et al.*, 2013)。对植物功能性状关系进行深入研究有助于: 1) 揭示植物的生长策略及资源分配模式,探讨其生理生态过程的内在机制; 2) 根据已有的功能性状关系模型,可通过易于测定、应用广泛的“软性状”(如植物的形态学指标、生活型等)去推算那些测定方法复杂、耗时费力、对实验人员和仪器精度要求较高的“硬性状”(如生长速率、光合能力等),例如通过植物叶片的形态学指标,推测其氮、磷含量及固碳能力; 3) 通过对生长在不同气候条件下相同或不同的植物类群、植被类型的功能性状关系研究,辅以控制实验,可以为研究生态系统的能量流动、物质循环提供更加可靠的背景数据,有助于更加准确地预测气候变化对植物群落的影响及其响应(Wright *et al.*, 2004; Shipley *et al.*, 2006; 冯秋红等, 2008)。

Wright等(2004)首次系统地总结了全球尺度下的叶经济谱(LES)规律,分析了取自全球175个地点的2 548种维管植物叶片的功能性状关系,发现单位质量的最大光合能力( $A_{\text{mass}}$ )、暗呼吸速率( $R_{\text{dmass}}$ )与氮、磷含量( $N_{\text{mass}}$ 、 $P_{\text{mass}}$ )有显著的正相关关系,同时这些生理指标与比叶质量( $LMA$ )显著负相关。物种间 $LMA$ 的差异反映了叶片解剖学性状(如角质层、叶肉细胞的厚度及密度,细胞结构的稳定性等)的潜在变异。LES反映了植物在叶片结构成本与资源回报时间的权衡: 从 $LMA$ 低、单位质量的营养元素含量高、生长速率快,叶寿命( $LL$ )短的“低投入-快速回报”一端,到 $LMA$ 高、单位质量的营养元素含量低、生长速率慢、 $LL$ 长的“高投入-缓慢回报”另一端。生理代谢、营养元素含量及形态指标间的紧密联系体现了维管植物光合速率、结构成本与叶片寿命的进化权衡(Hikosaka, 2004; Shipley *et al.*, 2006)。

尽管也有一些学者对LES中采用单位干质量进

行性状标准化的可信度和生态学意义提出过质疑,并且展开过一系列的讨论: 如Edwards等(2014)发现五福花科落叶木本植物叶性状仅在单位面积上具有相关性,在单位质量上却没有显著关系; Lloyd等(2013)认为以质量为基础的叶片数据实质上反映的是 $LMA$ 的变化; Westoby等(2013)撰文强调了以单位质量为基础进行研究的意义,如涉及量化生长速率等性状时就应采用单位干质量进行标准化; Poorter等(2014)认为对不同物种应当采用灵活多样的测定标准。但毫无疑问, Wright等(2004)提出LES是植物功能性状关系研究的一个里程碑,大量后续相关工作围绕这一规律展开,自该文发表至今, Google学术数据库显示该文已被引用超过4 800次。

LES是一个针对维管植物(类群)叶片(器官)经济性状(性状)在全球尺度上的跨种(范围)研究所得出的普遍规律。本综述从研究范围、叶性状、器官和植物类群4个方面着眼,简要介绍植物功能性状关系研究在近10余年是如何在LES的基础上逐渐扩展和深入(图1): 1) 研究范围拓展到极端环境与特殊气候地区,越来越多的工作开始关注环境梯度变化对功能性状关系的影响,植物种内的功能性状关系已被证实与LES相似; 2) 叶片性状关系网络从最初的6个经济性状( $A_{\text{mass}}$ 、 $R_{\text{dmass}}$ 、 $N_{\text{mass}}$ 、 $P_{\text{mass}}$ 、 $LMA$ 、 $LL$ )扩展到叶片的分解、燃烧和水力输导等性状(表1); 3) 研究器官从植物叶片拓展到了根、茎、花和种子; 4) LES可以很好地解释特殊维管植物(如入侵植物、食虫植物)的生存适应策略,这一规律同样也适用于较原始的植物类群(蕨类、苔藓、地衣)。

## 1 维管植物叶经济谱的丰富和验证

过去对维管植物叶片功能性状的研究大多是在较小的尺度(以及组织层次)进行,然而目前亟待厘清和解决的生态学问题往往都体现在较大尺度上,在某一尺度得出的生态学规律未必适用于其他尺度(Schneider, 2001)。Feng和Dietze (2013)以25种草本植物为对象,在种间、功能组、分类群这3个层次上,分析了光合 $\text{CO}_2$ 响应曲线、光响应曲线、氮含量、比叶面积( $SLA$ )和叶绿素浓度这些光合性状的相关性,发现草原群落中无论种内还是种间,最大光合速率、氮浓度与叶绿素浓度都显著正相关,而最大

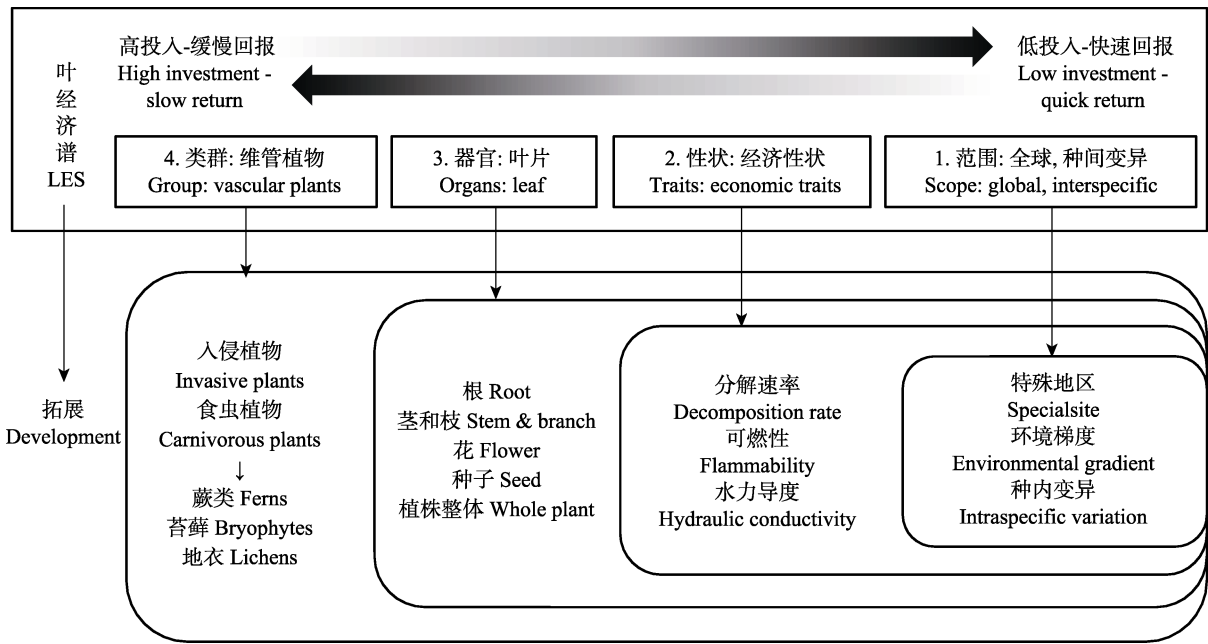


图1 植物功能性状权衡关系的研究进展。  
Fig. 1 Research progress of the trade-off relationships of plant functional traits.

表1 植物功能性状术语表  
Table 1 Glossary of plant functional traits

中文 Chinese	英文 English	缩写 Abbreviation	参考文献 Reference
叶寿命	Leaf life span	LL	Wright <i>et al.</i> , 2004
比叶质量	Leaf mass per area	LMA	Wright <i>et al.</i> , 2004
最大光合能力	Maximum assimilation rate	A	Wright <i>et al.</i> , 2004
暗呼吸速率	Dark respiration rate	R <sub>d</sub>	Wright <i>et al.</i> , 2004
比叶面积	Specific leaf area	SLA	Feng & Dietze, 2013
叶干物质含量	Leaf dry matter content	LDMC	Freschet <i>et al.</i> , 2010
种子质量	Seed mass	SM	Pierce <i>et al.</i> , 2014
种子数量	Seed number	SN	Pierce <i>et al.</i> , 2014
水力导度	Hydraulic conductance	K	Sack <i>et al.</i> , 2013
气孔导度	Stomatal conductance	g <sub>s</sub>	Sack <i>et al.</i> , 2013
叶脉密度	Vein length per unit leaf area	VLA	Sack <i>et al.</i> , 2013
气孔密度	Stomatal density	SD	Sack <i>et al.</i> , 2013
木质密度	Wood density	WD	Chave <i>et al.</i> , 2009
比根长	Specific root length	SRL	Luke McCormack <i>et al.</i> , 2012
花寿命	Flower longevity	FL	Zhang <i>et al.</i> , 2017a
花面积	Flower area	FA	Zhang <i>et al.</i> , 2017a

光合速率与SLA在有的物种中为正相关关系, 在有些物种中却并不相关。de la Riva等(2016)对地中海9个木本植物群落中38种优势植物的研究发现, 群落水平的功能性状关系比物种水平更显著, 随着组织层次下降, 不同器官间的关系会逐渐减弱直至

消失。全球尺度下的LES可能并不适用于局部尺度的“群落聚合”(Messier *et al.*, 2017), 因此在探究叶片功能性状关系时, 应该明确具体的研究范围, 不能简单地将某一尺度的研究结果直接套用到其他尺度。

### 1.1 在极端环境与特殊气候地区的补充验证

LES是基于全球植物性状网络(Global Plant Trait Network)总结出的叶片性状关系规律。而后,有大量研究报道了该数据库涵盖范围以外区域及一些极端气候地区维管植物群落的叶片功能性状关系,研究结论大多支持LES规律。例如He等(2006)研究了生长在青藏高原草地的维管植物叶片,发现极端环境下植物叶片有更高的氮浓度和更强的光合能力,叶片性状间关系与LES一致。Freschet等(2010)证实亚北极植物中碳、氮、磷以及叶干物质含量(LDMC)间的关系也符合LES规律。Rodríguez-Gallego等(2015)发现78种沿海沙丘植物叶片的SLA与氮、磷含量呈正相关关系。Díaz等(2016)将叶性状关系的分析范围进一步扩大到了全球423科46 085种维管植物。这些研究与发现均有力地证明了LES的规律性、稳定性和普遍性(陈莹婷和许振柱, 2014)。而全球植物性状数据库——TRY数据库的建立及不断完善、更新,也为未来进行更大尺度、更全面的分析工作提供了高质量的植物性状数据支持。

### 1.2 叶片功能性状关系沿环境梯度的变化研究

Wright等(2004)发现在全球总体格局上,气候对LMA和LL的协同变化有一定影响:如LMA相同的叶片,在降水量较少的地方,LL较短;当LMA增加时,在气候环境较恶劣的地区,LL增加较慢。Heberling和Fridley (2012)通过控制气候差异检验了植物叶片性状关系的变化,发现不同环境中植物在资源获取策略中采取不同权衡,如北半球的植物表现出更高的资源投资回报率。van de Weg等(2009)探讨了不同海拔植物的功能性状关系,发现在秘鲁的亚马孙-安第斯山脉中植物LMA随海拔增加而增加,叶片氮含量随海拔增加而降低。Luo等(2019)对几乎包含北半球所有植被类型的中国东部样带的研究表明,随着海拔的增加,叶片厚度和叶片面积减少, LDMC增加。Atkinson等(2010)与Xiang等(2013)分别研究温度对植物叶片功能性状关系的影响,发现不同的生长温度会影响 $A_{\text{mass}}$ 和LMA、 $N_{\text{mass}}$ 、 $P_{\text{mass}}$ 间的相互关系,代谢活跃的温带物种叶氮含量和LMA高于热带物种。揭胜麟等(2012)对三峡水库消落带植物叶片的研究发现,消落带植物叶片各性状关系与LES基本一致, $A_{\text{mass}}$ 、 $N_{\text{mass}}$ 、 $P_{\text{mass}}$ 和钾含量显著高于全球平均值,而LMA则较低,说明处于驯化阶段的消落带植物处在LES中“低投入-快速回报”的

一端。

### 1.3 种内的LES变异

LES规律是基于对跨种数据进行综合分析得出的,揭示了在资源梯度上叶片结构、化学和生理特征的协调变化,然而这一规律在很大程度上忽略了种内变异的作用(包括生态变异和可塑性变异)。Fajardo等(2013)对智利南部温带雨林中木本植物的叶片性状研究发现,LMA与氮含量负相关,种内叶片性状关系与种间和群落水平的性状关系一致。Niinemets (2015)发现地中海常绿阔叶植物冬青栎(*Quercus ilex*)氮含量、光合能力、气孔导度、胞间CO<sub>2</sub>浓度与LMA间存在相关关系,这种关系与LES相似,还发现植物(植株、叶片)大小可能会影响性状之间的比例关系。He和Yan (2018)对中国东部亚热带地区的常绿树种黄丹木姜子(*Litsea elongata*)的研究也发现这种比例关系:个体小的植株叶片更小、薄、长,但是氮含量较低,这可能说明较小个体具有“低投入-快速回报”的资源策略,而较大的植株则具有更高的结构性氮比例。

在自然生态系统以外,也有许多研究探讨了农作物的种内LES变异: Martin等(2017)发现咖啡(*Coffea Arabica*)的种内变异与LES规律大体一致,但氮与 $A_{\text{mass}}$ 的相关性明显弱于后者,可能是由于咖啡中一部分氮被用于合成与光合作用无关的氮基化合物(咖啡因); LMA与 $A_{\text{mass}}$ 的相关性也较弱,推测是由于农业生态系统中巨大的养分(尤其是氮)输入导致作物种内权衡关系不如LES强烈。对小麦(*Triticum aestivum* & *Triticum turgidum* var. *durum*)和玉米(*Zea mays*)的研究则发现,尽管这些作物驯化历史悠久,但是其不同种群在LES中广泛分布,并非占据在特定的某一端(Martin *et al.*, 2018)。而Hayes等(2019)的研究发现,大豆的叶片性状权衡关系也与LES一致。从豆荚形成到豆荚中豆子生长的阶段,大豆将更多的资源投入到繁殖器官中,因此叶片在LES中的位置从“低投入-快速回报”(高 $A_{\text{mass}}$ 和氮含量,低LMA)一端向“高投入-缓慢回报”(低 $A_{\text{mass}}$ 和氮含量,高LMA)一端移动。和套种相比,单一栽培时大豆叶片的光照条件较好, LMA和 $A_{\text{area}}$ 增大,  $A_{\text{mass}}$ 下降,叶功能性状关系偏向于“高投入-缓慢回报”一端。在农业生态系统中,由于长期的人工选择与驯化,以及大量的养分输入,农作物大多可以快速吸收、利用资源,在LES中占据“低投入-快速回报”的一端。

## 2 叶片功能性状的丰富和验证

### 2.1 叶片分解速率

叶片凋落物分解是生态系统碳和养分循环的重要过程, 叶片的养分含量、形态指标、气候环境以及土壤环境都会影响分解速率。Cornwell等(2008)对6大洲818种植物的叶和凋落物性状研究发现, 种间差异对叶片分解速率的影响大于气候差异。叶片凋落物的分解速率与叶片形态、营养元素含量(氮、磷、钾、木质素浓度、*LDMC*)具有显著相关性。Santiago (2007)对巴拿马低地热带森林的35种乔木、藤本和林下植物叶片的研究发现, 叶片分解速率与*SLA*、*N<sub>mass</sub>*、*P<sub>mass</sub>*、钾含量正相关。Fortunel等(2009)研究了欧洲和以色列草本植物群落, 发现凋落物分解速率与叶片氮浓度正相关, 与分解物中木质素浓度、*LDMC*负相关。Bakker等(2011)对玻利维亚低地湿润热带地区成熟林、次生林和农田中23种植物的叶片凋落物性状和分解速率的研究发现, 鲜叶养分含量、形态特征等性状水平的种间差异在凋落物中仍然存在, 相关性状间具有紧密联系, 表征“生长”快慢的LES同样可以反映叶片凋落物分解速率的快慢, 农田作物的平均氮含量、*SLA*及分解速率显著高于成熟林和次生林群落。其研究甚至发现, 相比凋落物性状, 一些鲜叶性状如氮含量、*SLA*和*LDMC*能够更准确地预测分解速率。

### 2.2 燃烧性状

除了自然分解及被消费者取食, 在许多生态系统中, 燃烧也是促使植物叶片(无论是鲜叶还是凋落物)所含有机物快速转化为无机物的重要过程。凋落物分解缓慢会导致可燃物累积, 形成火灾隐患。Schwilk和Caprio (2011)分析发现叶片长度可能影响落叶可燃性。Grootemaat等(2015)在400 °C的高温下对澳大利亚东部32种多年生常绿植物的新鲜、干燥和凋落叶片进行了燃烧试验, 测定了样品的引燃时间、火焰持续时间及火焰熄灭后的阴燃持续时间, 并且与叶片分解速率、形态和化学性状进行相关分析。研究发现叶片*SLA*和含水量决定了引燃时间, 而火焰和阴燃持续时间则主要取决于叶片干质量, 与叶片氮、磷及单宁含量也有一定关系。但是叶片的燃烧性状却与分解常数(表征分解速率的指标, 与木质素、养分含量相关)无关, 可燃性与可分解性之间并不耦合。Mason等(2016)在400 °C高温下对新西兰

115种草木和木本的新鲜和干燥叶片进行可燃性研究, 发现叶片可燃性随叶片相对表面积和养分含量的增加而增加, 随组织密度、木质素和次生代谢产物浓度的增加而降低, 证明了叶片可燃性与形态及资源获取策略之间的权衡关系, 如松柏科的叶具有较低的相对表面积与较高的组织密度, 最不易燃。探究植物功能性状特征与分解速率及可燃性的关系, 可以对森林火灾进行更加准确的预测和防控, 同时有助于建立更加完善的生态系统养分分解模型。

### 2.3 水力性状

植物的碳代谢离不开水, 叶片的光合、呼吸、散热、物质转运等功能均与其水分运输能力息息相关(Prentice *et al.*, 2014; 金鹰和王传宽, 2015)。水力性状的变异影响着叶片的经济性状及植物的生存和生长, Simonin等(2012)发现*LMA*、*LL*和单位质量的水力导度(*K<sub>leaf</sub>*)存在显著负相关关系。Villagra等(2013)对阿根廷东北部落叶林的研究也发现, 随着*LMA*和*LL*的增加, 水力导度损失50%时的水势(*P<sub>50</sub>*)呈线性下降。但也有研究认为水力性状与经济性状之间并不耦合: Sack等(2013)指出, 叶脉密度独立于*LMA*; Li等(2015)发现中国热带-亚热带森林地区的85种双子叶植物的叶片水力性状(气孔密度、叶脉密度)与经济性状(氮含量、*LMA*)并不耦合; Blackman等(2016)对澳大利亚广布的赤桉(*Eucalyptus camaldulensis*)的研究发现水力性状(叶脉密度)与经济性状(*LMA*、气孔导度)解耦。而Yin等(2018)对黄土高原半干旱地区的47种木本植物的研究发现, 水力性状与经济性状是耦合的: 气孔保卫细胞长度与叶片厚度、*LMA*显著正相关。他们认为这种相关性差异主要是水分有效性的不同造成的, 在干旱地区, 由于水资源的限制, 导致了物种多样性较低, 植物的经济性状与水力性状会协同调整以适应干旱条件; 而在水资源丰沛的森林中, 经济性状与水力性状相互独立使得植物的性状组合更多样, 多维度的性状权衡机制使得植物能更好地适应多种多样的生态位维度, 促进了植物生态策略的多样化, 有利于物种共存。

## 3 其他植物器官的功能性状关系及其与LES的联系

植物的不同器官各司其职、相互耦合, 维持和调节着个体的生命活动。以往对植物功能性状及其

相互关系的研究多聚焦于叶片, 对其他器官, 以及不同器官之间功能性状关系的研究还有待加强。将植物叶经济谱研究扩展联系到其他器官有助于阐明植物个体的生态策略, 揭示不同物种在群落内的分布及群落组成变化的机制, 评价其生态系统功能(Reich, 2014)。通过对植物不同器官的一系列功能上相互关联的性状进行综合研究, 才能够真实反映环境变化对植物的影响及其响应(Kleyer & Minden, 2015)。理论上, 植物根、茎等器官在养分和水分等资源的获取、转运及利用上应当是与叶片耦合的, 例如Freschet等(2010)发现在亚北极区系中, 植物资源利用策略在不同植物器官中是一致的: 木质素、碳含量、干物质含量和C:N在各植物器官之间均显著正相关。这是否是普遍规律, 因何而异? 还需要有更多的研究验证。当然, 进行多个器官的综合研究必然会影响研究对象的数量以及研究开展的尺度等, 因此研究人员需要对所研究的性状进行深思熟虑的筛选。深入探索不同器官性状之间的内在联系, 将器官水平的研究扩展到个体、种群甚至群落水平将是未来植物性状研究的机遇与挑战(何念鹏等, 2018)。

### 3.1 根

根在维管植物水分、养分吸收过程中发挥关键作用。与LES相似, 物种水平上的根经济谱反映了根在养分获取及资源维持之间的权衡: 养分吸收能力强的根较细, 比根长(SRL)和氮含量较高, 但是寿命较短; 相对来说, 寿命更长的粗根, 其SRL和氮含量较低, 资源利用也更加保守(Luke McCormack *et al.*, 2012)。Kong等(2016)进一步指出, 这种权衡关系在细根中更加明显。Ma等(2018)认为根有着两种截然不同的资源策略: 较粗的根依赖共生真菌获取土壤资源; 较细的根则能更高效地吸收土壤养分与水分。Li等(2019)则在群落水平上揭示了土壤养分对细根功能性状变化的驱动作用。他们发现在亚高山森林群落中, 养分丰富的林分细根直径小、SRL较大、氮含量高, 根系可以在短时间内快速汲取资源; 相反, 土壤贫瘠的林分细根通常较粗、SRL较大、组织氮含量低。林分结构虽然对群落水平细根生产力的影响较大, 但对细根经济谱特征参数的影响较小。针对根系性状与叶片性状关系的研究在不同地区、不同物种中得出了不同的结论: Cheng等(2016)对内蒙古草原55种草本植物的研究发现根系

性状与叶片性状的关系主要取决于研究尺度和根序的选择, 随着根序等级的增大, SRL的种间变异增大、种内差异变小, 与SLA的关系从显著正相关变为显著负相关。Isaac等(2017)对小粒咖啡(*Coffea arabica*)不同地理种群7个根系性状(平均根系直径、SRL、比根面积、根系氮含量、根系碳氮比等)和相对应的4个叶片性状(LMA、叶片密度、最大光合速率及氮含量)的研究发现, 这些根系性状与叶片性状并无显著相关关系, 随环境改变, 该物种地上部分和地下部分的适应性演化彼此独立。Liese等(2017)对欧洲中部13种温带乔木的研究也得出LES并不能完全反映根系谱的结果。他们发现低级根系的分枝水平与菌根的结合方式息息相关, 实际控制着植物体的养分获取, 直接影响根系的C:N, 进而间接影响SLA和叶寿命等性状。

### 3.2 茎和枝

植物的茎和枝承载着进行光合作用的叶片, 并且在同化产物、养分及水分的运输与储存中发挥着重要作用。Reich等(2008)基于全球陆地287种草本及木本植物的研究发现, 与叶片类似, 单位质量下茎和根的氮浓度与暗呼吸速率也具有极强的相关性, 且这种相关关系的log-log回归方程的斜率在这3种器官中并无显著差异。但是在相同的氮浓度条件下, 叶片的呼吸速率平均值明显低于茎和根, 主要因为后两者需要将更多的氮投资到呼吸代谢中, 用于转化非结构性碳水化合物, 吸收和转运养分。Chave等(2009)提出了木质经济谱的概念, 认为具有较高木质密度的乔木相对生长速率较低, 但可以较好地抵御害虫和病原体, 寿命较长; 而木质密度较低的物种则含有更高的水分, 结构投资较少, 具有较快的相对生长速率。植物的叶片尺寸越大, 蒸腾作用所需的水分更多, 理论上讲, 其木质密度就应当较低。例如Bucci等(2004)和Ishida等(2008)分别发现热带萨王纳树种及小笠原群岛上抗旱物种的木质密度与叶片SLA显著负相关。Fu等(2012)对中国西南热带干旱喀斯特森林12种常绿和落叶乔木的研究也发现, 木质密度与茎的水分利用、叶片光合速率负相关, 而与LMA、LL正相关。de la Riva等(2016)对地中海地区森林与灌丛中38种木本植物的研究发现, 根、茎、叶的形态性状具有显著的相关关系, 且相比物种水平, 这种相关关系在群落水平上更加紧密。Apgaua等(2017)对热带雨林中90种乔木、灌木和藤



本植物的研究发现,不同功能群植物的木材性状差异很大,藤本植物和先锋树种的导管直径要比林下乔木和灌木高2-3倍,且导管直径能够很好地反映植物的内禀水分利用效率。然而由于植物作为构件生物的特性,并不能将其茎、枝性状直接推导到植株整体,例如Klimešová等(2016)对多年生草本植物的研究发现,速生物种往往出现在竞争较为激烈的环境中,无论是枝寿命还是植株寿命都比较短,然而这些植物的枝寿命与植株寿命却没有相关关系。

### 3.3 花

花是具有繁殖功能的变态短枝,对于花性状的研究主要集中在开花时间、花寿命(花期长短)、花的大小(面积)等。Cerabolini等(2010)对意大利506种本土维管植物的研究发现,那些体型较小,具有胁迫耐受型对策和杂草对策的植物,开花时间及花期与LES高度相关。开花早、花期长的种类其叶片往往具有较高的SLA和氮含量,而开花晚、花期短的种类往往叶片更小更厚,叶片中含有较多的碳。Zhang等(2017a)对11种兜兰属(*Paphiopedilum*)兰花的研究发现,花寿命与比花质量显著正相关,而与花的大小(面积)无关。与LL和叶水势的关系相似,寿命更长的花具有更强的保水能力,对于干旱胁迫的耐受性更强。然而无论是形态还是物候性状,叶片和花都没有显著相关关系,表明这两种器官的经济性状是独立进化的。

### 3.4 种子

不同植物的种子质量与数量差异悬殊,表面形状也各不相同,种子质量及数量和植株体型的相关关系是划分植物生活史对策的重要依据。一般来说,体型较小的植物无力负担大型种子,只有体型较大的植物才能长出大种子(Venable & Rees, 2009),虽然大型植物的种子也可以很小(例如北美红杉(*Sequoia sempervirens*))。Pierce等(2014)对意大利371种草本及木本植物的研究发现,种子质量与体积大小正相关,而与种子数量负相关。平均来说木本植物长得越高,其种子和叶片就越大,但这种关系在草本植物中比较微弱(Díaz *et al.*, 2016)。过去通常认为小种子比大种子传播得更远,但Thomson等(2011)对种子的传播距离、种子质量与株高进行了大规模、跨物种的量化之后发现,种子传播距离与株高的相关性强于与种子质量的相关性:个体较高的物种的种子比个体较矮的物种传播得更远,而种子质量对

扩散距离的影响较小。目前对植物种子性状与其他器官性状关系的研究还比较缺乏,Kraft等(2015)对巴拿马低地热带森林的研究发现,植物种子大小与叶片的坚硬程度正相关,但是与叶片的化学防御能力(多酚含量)无关。在群落水平上,木本植物的大小与根茎形态负相关,叶形态与种子质量正相关,但在物种水平上这些关系却并不显著(de la Riva *et al.*, 2016)。

## 4 特殊植物类群及低等植物类群的功能性状关系

LES是基于全球尺度多种维管植物数据得出的普遍性规律,但不同功能群植物的资源利用策略不同,叶片性状关系也有所不同:Santiago和Wright(2007)的研究发现在巴拿马中部低地森林中,木本植物和藤本植物性状关系与LES基本一致,当SLA相同时,藤本植物LL比木本植物更长,林下植物的SLA比木本植物和藤本植物大得多,更偏向LES中“低投入-快速回报”的一端。孑遗植物苏铁(*Cycas*)倾向于将更多的资源投资在叶片结构上,具有较高的LMA和C:N,但 $A_{mass}$ 较低(Zhang *et al.*, 2015)。Zhang等(2017b)对中国陕西38个地点60种水生和85种陆生植物的研究发现,SLA与水生植物和陆生植物根、茎、LDMC呈负相关关系,而LDMC和根干物质含量在水生植物中呈正相关关系,在陆生植物中呈负相关,水生植物具有更高的SLA和更低的LDMC、碳含量,性状关系与LES相似,处在“低投入-快速回报”的一端。在较为特别的维管植物类群中,对入侵植物及食虫植物的相关研究较为深入。在较低等的植物类群中,对蕨类、苔藓及地衣功能性状关系的认识也在逐步深入。

### 4.1 入侵植物

物种入侵对生态系统的结构与功能有深远影响,探究入侵种与本地种的功能性状及关系的差异,有助于揭示二者生存策略的差异,正确评估入侵植物的风险,对生态系统进行有效的管理与恢复(Drenovsky *et al.*, 2012)。Leishman等(2007)比较了澳大利亚本地和外来入侵植物的叶片性状数据,认为外来入侵物种与本土物种的碳捕获策略没有本质上的不同,只是外来入侵物种具有更快的相对生长速率;Osunkoya等(2010)对澳大利亚东南部藤本植物的研究与Leishman等(2007)的研究结果一致,他们

认为入侵种具有更低的叶片结构投资、较高的SLA和资源利用效率。Funk等(2017)认为,在全球尺度上,本地和入侵种的碳捕获策略类似,但是入侵种资源获取能力更强,在区域尺度可能受土壤养分、本地入侵种生活型影响导致差异。Heberling等(2016)调查了美国东部本土物种*Prunus serotina*和欧洲的本土物种*Rhamnus cathartica*,发现它们在对方地区作为入侵种出现时,入侵*P. serotina*的呼吸强度及叶氮浓度比本地*R. cathartica*更高,而入侵*R. cathartica*比本地*P. serotina*具有更高的呼吸速率及更低的光合氮利用效率(PNUE)。Tan等(2018)发现入侵种火炬树(*Rhus typhina*)同本地种荆条(*Vitex negundo* var. *Heterophylla*)与非入侵性外来种紫穗槐(*Amorpha fruticosa*)相比,也表现出较强的光合能力。总体来说,入侵种常常具有较高的SLA,更接近于LES中“低投入-快速回报”的一端,有更强的资源获取能力和更快的生长速率。

#### 4.2 食虫植物

食虫植物大多生长在阳光和水分充足但土壤养分(尤其是氮、磷、钾)贫瘠的地区,会将更多的资源投资到捕食器官,依靠捕捉猎物获得额外营养,叶片中营养元素含量、单位面积或单位质量的光合速率及生长速率常低于其他植物(Ellison, 2006)。猪笼草(*Nepenthes*)捕食器官的寿命与木质素含量、组织密度及叶片结构成本显著相关(Osunkoya *et al.*, 2008)。小猪笼草(*N. gracilis*)气孔密度大、叶片薄,气体扩散路径短,有利于气体交换,水分利用效率高,光合能力较强,但捕捉猎物的能力相对较弱(Osunkoya & Muntassir, 2017)。饲喂后*Sarracenia*的叶绿素含量、 $A_{\text{mass}}$ 以及PNUE均会增加,并且改变了磷含量与 $A_{\text{mass}}$ 、氮含量与LMA间的相关关系(Farnsworth & Ellison, 2008)。食虫植物在捕食能力与光合能力之间存在着权衡关系,因其光合速率极低,在LES中处于“高投入-缓慢回报”的一端(Karagatzides & Ellison, 2009)。

#### 4.3 蕨类

蕨类是现存最原始的陆生维管植物,对温带落叶林下蕨类的研究发现,其LMA、 $A_{\text{area}}$ 和 $N_{\text{area}}$ 远低于种子植物的中值,但二者的叶经济谱变化趋势相似(Karst & Lechowicz, 2007)。Tosens等(2016)对35种不同科、原始生境和生活习性的蕨类和拟蕨植物的研

究得出了相似的结论。此外,他们发现蕨类植物的LDMC、LMA和 $N_{\text{mass}}$ 较低。同时,其叶肉细胞导度较低,并且将更多比例的氮投资到非光合化合物(如化学防御)中,使得它们的 $A_{\text{mass}}$ 和PNUE也比较低。Zhu等(2016)对中国南部亚热带森林中16种多年生陆生蕨类的研究发现,LL与 $A_{\text{mass}}$ 、PNUE、光合磷利用效率(PPUE)负相关,与资源回报时间正相关,而与SLA和结构成本没有相关性,他们认为这是在局部尺度上的特异性。相比于自然林,在频繁受到干扰的森林中生长的蕨类具有更高的 $A_{\text{area}}$ 、PNUE、PPUE,同时资源回报时间更短,LL更短,在LES中处在“低投入-快速回报”一端,有利于尽快抢占更多资源,快速完成生长和繁殖过程;而自然林中的蕨类光合速率较低,其“高投入-缓慢回报”的资源策略有助于更好地适应原始森林林下的阴暗环境。

#### 4.4 苔藓

苔藓是高等植物中最原始的类群,生理生态特征与维管植物差异巨大。由于体型微小、代谢能力弱,对其生理生态学的研究往往难以在叶片水平上开展,而是聚焦于植株或种群尺度(Rice *et al.*, 2013),因此维管植物LES的已知规律并不一定适用于苔藓;相反,加强苔藓功能性状关系的研究对未来进一步探索维管植物个体、种群的功能性状权衡具有重要的借鉴意义。

不同苔藓类群个体(种群)的形态结构差异巨大,反映出其多样的环境适应策略,并且在一定程度上影响着它们的光合效率(光截获、 $\text{CO}_2$ 扩散)和养分分配模式(Niinemets & Tobias, 2014)。这些差异也导致对不同地区、不同类群苔藓的功能性状关系研究产生了迥异的结果。Rice等(2008)对10种泥炭藓新枝的研究发现的 $N_{\text{area}}$ 、 $N_{\text{mass}}$ 均与A无显著相关关系,这主要是因为泥炭藓植株下层有很大一部分组织虽然储存了大量的氮,然而泥炭藓枝干构型复杂、排列紧密,导致下层组织无法吸收足够的光照,从而影响了藓丛整体的光合能力。Waite和Sack (2010)对夏威夷热带林下10种地上、树干和树枝栖息藓类的研究也未发现 $N_{\text{mass}}$ 与 $A_{\text{mass}}$ 具有显著相关关系,但二者分别与藓丛的比冠层质量显著负相关。其他一些叶片性状,如中肋长度、叶长宽比、叶面积等则与 $A_{\text{mass}}$ 紧密相关,暗示着藓类或具有类似“叶经济谱”中的性状协调关系。而对四川西部40种林下常见苔藓的研究则证明该地区苔藓具有与维管植物叶片类似的



功能性状权衡关系( $N_{\text{mass}}$ 、 $P_{\text{mass}}$ 、 $A_{\text{mass}}$ 和 $R_{\text{dmass}}$ 紧密正相关, 并且与苔藓比枝质量负相关), 但二者的性状关系回归方程参数具有很大差异, 苔藓倾向于将更高比例的氮、磷养分分配到代谢活动中(Wang *et al.*, 2014, 2017)。对川西老龄冷杉(*Abies fabri*)林下12种直立型及16种平伏型苔藓的对比研究则发现二者的 $N_{\text{mass}}$ 与 $A_{\text{mass}}$ 回归关系的斜率相同, 但前者将更多的氮投资于合成光合色素, 而后的形态结构则更有利于捕获光能。此外, 在相同的比枝质量、 $N_{\text{mass}}$ 、 $R_{\text{dmass}}$ 以及磷含量的基础上, 直立型苔藓具有更强的 $A_{\text{mass}}$  (Wang *et al.*, 2016), 说明不同苔藓形态结构的差异与分化导致它们具有明显不同的光合-养分利用模式, 是苔藓功能进化适应的重要动力。

苔藓是植物由水生向陆生的一种过渡形式, 其变水植物的特性使得它们的光合代谢非常依赖于环境水分条件, 进而影响着苔藓的碳平衡(Wagner *et al.*, 2013; Song *et al.*, 2015)。苔藓在全球广泛分布, 既有定居在沼泽中的湿生种类, 又有能够在荒漠、岩石上生存的旱生苔藓, 不同种类间存在着巨大的形态结构和水分利用差异。随着环境湿度的增加, 泥炭藓(*Sphagnum*)个体的头部(capitulum)大小、代谢速率明显增加, 藓丛个体数量则有所下降(Laing *et al.*, 2014)。Bengtsson等(2016)指出在实验室条件下, 泥炭藓的光合能力、生产力及分解速率是相关联的, 但是在野外实际情况下, 以上性状的水平在很大程度上取决于当年的气候, 特别是水分条件。Wang和Bader (2018)提出了苔藓光合-持水能力权衡谱的假说: 认为在谱一端的苔藓需要尽量保持植株湿润, 延长有效的光合作用时间; 而在另一端的苔藓则会尽量减少植株外部水分, 但具有较高的潜在光合能力以确保在较短的有效光合作用时间内高效地进行碳同化。换言之, 苔藓的水分性状和它们的光合光响应性状及光合水分响应性状应当是相互关联的。其实验结果部分支持以上假说, 证明藓类的光合作用最适含水量、水分区间与它们的储水、持水能力相匹配(光合作用对水分利用的适应), 但不同藓类类群最大光合速率与最大含水量的关系则有很大差异。Mazziotta等(2019)综合了他们在瑞典泥炭地对泥炭藓的一系列研究, 在生态系统过程的层面指出, 生长环境水分状况变化频繁的泥炭藓往往具有更快的光合与生长速率, 相对而言, 定居在水分充足环境下的种类则代谢速率较慢, 资源获取策略相对

保守。

#### 4.5 地衣

地衣是由多种真菌与绿藻或蓝细菌组成的共生光合生物, 在生态系统的原生演替、水土保持等方面发挥着重要作用(Nash, 2008)。同样作为变水生物, 环境水分条件显著制约着地衣光合速率与碳收支。地衣特殊的共生结构使得其体内很大一部分氮是以几丁质的形式存在于真菌菌丝的细胞壁, 而没有参与到光合物质代谢中, 因此其光合养分利用效率较低(Palmqvist, 2000)。Palmqvist等(2002)对南极、北极、加拿大、瑞典、南非和日本的温带与亚热带森林中75种地衣的研究发现, 地衣叶状体的叶绿素a、几丁质和麦角固醇的含量与其氮含量正相关, 而氮和叶绿素a含量较高的地衣种类也具有较强的净光合速率与呼吸速率。相比叶状念珠藻(*Nostoc*)地衣, 枝状绿藻地衣将更多的氮投资到叶绿素a中, 提高了最大净光合速率并降低了呼吸速率, 具有更高的光合作用效率。

### 5 总结和展望

LES是在全球尺度上、跨物种的维管植物叶片经济性状权衡关系的一般规律, 作为目前生态学研究热点问题, 世界各地的科学家不断补充、完善已有的植物性状数据库, 使得我们对功能性状及功能性状关系的认识日趋深入。

1) LES在全球更多特殊生境中得到验证, 在不同的气候环境条件下, 植物叶片功能性状关系相对稳定, 种内的性状关系规律也符合LES, 并且对群落水平上性状关系的变异具有不容忽视的影响。

2)除原有的6大经济性状, 维管植物叶片功能性状网络进一步扩展, 对分解速率、燃烧、水力性状等其他功能性状及关系有了更深入的认识。叶片的分解速率和可燃性均与叶片形态性状、LDMC、木质素、氮、磷含量等显著相关; 然而叶片经济性状与水力性状的关系则取决于所研究的物种及生存环境的水分条件。

3)除叶片性状, 越来越多的研究开始关注植物其他器官及整体功能性状关系的协变规律, 根、茎、花等植物器官与叶片共同维持和调节个体的生命活动, 但不同器官相关性状的联系却不尽相同。研究人员相继提出了与LES相似的木质经济谱、根经济谱等普遍规律。叶片的LMA与茎的木质密度、种子

大小相耦合,但叶片形态性状与根和花的相关性状却无显著相关关系,证明这些器官可能是独立进化的。

4) LES规律可以很好地解释一些特殊植物类群的环境适应策略,并且适用于较原始、简单的植物类群:入侵植物具有较高的资源利用效率和更快的相对生长速率,在LES中处于“低投入-快速回报”的一端;与之相对,食虫植物的叶片特化为捕食器官,叶片的光合能力与生长速率较低,居于LES的另一端。此外,无论是最古老的种子植物苏铁,或是蕨类和变水植物(苔藓和地衣),其功能性状关系都与LES大致相同,证明这种权衡关系是植物类群中的普遍规律。

我们建议未来的植物功能性状关系研究可以关注以下几方面:

1)关注较为低等的植物类群。已有的功能性状关系研究大多只关注维管植物,但是在许多生态系统,特别是在极端环境中,较为低等的植物类群往往成为优势物种,承担着不可替代的生态功能。此外,我们对水生植物,特别是水生藻类功能性状权衡关系的认识非常匮乏。进一步收集较低等植物类群的功能性状数据,探索、比较其功能性状关系,有助于揭示它们特殊的适应进化策略,加强我们对特殊生态系统能量流动和物质循环规律的认识。

2)开展持续观测与调查。目前的研究多是基于单次采样、测定所得的数据,对功能性状关系随时间变化的动态发展缺乏了解。在个体和种群层次上,未来应关注植物在不同生长发育阶段多种功能性状间的协同变化,有助于阐明物种的适应进化机制;在群落层次上开展定位研究,持续观测人为干扰或自然恢复等演替过程中,功能多样性及群落内跨种功能性状关系的演变,为阐明植物物种的共存机制提供了新的方法;在生态系统及更高层次上,持续研究植被功能多样性及功能性状关系的动态变化有助于更加准确地评估生态系统的生产力以及碳、水、养分循环,结合气候数据及野外控制实验,更加全面、准确地预测气候变化对生态系统功能的影响及其响应。

3)完善性状关系数学模型。功能性状关系研究的一个重要意义是通过“软性状”去推测“硬性状”。已有的功能性状关系研究大多止于“关系”和“趋势”,尚缺乏对模型构建的探索。结合环境变异,对不同

性状关系的数理模型进行更加细致的推导和验证,有助于在实际工作中,提高大范围数据获取的工作效率。此外,植物功能性状不仅反映植物对环境变化的响应,并且与生态系统的结构和功能密切相关,对于构建物种分布、群落结构、全球植被动态、生物入侵、生态系统服务等模型均可以起到重要作用。用功能性状代替物种建模,改进过去以生活型等传统分类学标准对植被进行归类的办法,可以使得对植被功能多样性的研究覆盖更多的物种,更易量化,降低了模型模拟生态系统过程的复杂性,提高了模型精度。但具体的模型参数要选择哪些性状,性状对生态功能的预测能力,以及性状对环境变化的响应等问题都是因地制宜,仍然需要开展大量在不同尺度上相结合的研究进行探索。

**致谢** 感谢上海师范大学陈孚博士在本文成稿过程中提出的宝贵建议。

## 参考文献

- Apgau DMG, Tng DYP, Cernusak LA, Cheesman AW, Santos RM, Edwards WJ, Laurance SGW (2017). Plant functional groups within a tropical forest exhibit different wood functional anatomy. *Functional Ecology*, 31, 582–591.
- 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.
- Bakker MA, Carreño-Rocabado G, Poorter L (2011). Leaf economics traits predict litter decomposition of tropical plants and differ among land use types. *Functional Ecology*, 25, 473–483.
- Bengtsson F, Granath G, Rydin H (2016). Photosynthesis, growth, and decay traits in *Sphagnum*—A multispecies comparison. *Ecology and Evolution*, 6, 3325–3341.
- Blackman CJ, Aspinwall MJ, de Dios VR, Smith RA, Tissue DT (2016). Leaf photosynthetic, economics and hydraulic traits are decoupled among genotypes of a widespread species of eucalypt grown under ambient and elevated CO<sub>2</sub>. *Functional Ecology*, 30, 1491–1500.
- Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Scholz FG, Franco AC, Bustamante M (2004). Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: From leaf to whole plant. *Tree Physiology*, 24, 891–899.
- Cerabolini BEL, Brusa G, Ceriani RM, de Andreis R, Luzzaro A, Pierce S (2010). Can CSR classification be generally applied outside Britain? *Plant Ecology*, 210, 253–261.
- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE (2009). Towards a worldwide wood economics

- spectrum. *Ecology Letters*, 12, 351–366.
- Chen YT, Xu ZZ (2014). Review on research of leaf economics spectrum. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 1135–1153. [陈莹婷, 许振柱 (2014). 植物叶经济谱的研究进展. *植物生态学报*, 38, 1135–1153.]
- Cheng JH, Chu PF, Chen DM, Bai YF (2016). Functional correlations between specific leaf area and specific root length along a regional environmental gradient in inner Mongolia grasslands. *Functional Ecology*, 30, 985–997.
- Cornwell WK, Cornelissen JHC, Amatangelo K, Dorrepaal E, Eviner VT, Godoy O, Hobbie SE, Hoorens B, Kurokawa H, Pérez-Harguindeguy N, Quested HM, Santiago LS, Wardle DA, Wright IJ, Aerts R, Allison SD, van Bodegom P, Brovkin V, Chatain A, Callaghan TV, Díaz S, Garnier E, Gurvich DE, Kazakou E, Klein JA, Read J, Reich PB, Soudzilovskaia NA, Vaieretti MV, Westoby M (2008). Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, 11, 1065–1071.
- de la Riva EG, Tosto A, Pérez-Ramos IM, Navarro-Fernández CM, Olmo M, Anten NPR, Marañón T, Villar R (2016). A plant economics spectrum in Mediterranean forests along environmental gradients: Is there coordination among leaf, stem and root traits? *Journal of Vegetation Science*, 27, 187–199.
- Díaz S, Kattge J, Cornelissen JHC, Wright IJ, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Colin Prentice I, Garnier E, Bönsch G, Westoby M, Poorter H, Reich PB, Moles AT, Dickie J, Gillison AN, Zanne AE, Chave J, Joseph Wright S, Sheremet'ev SN, Jactel H, Baraloto C, Cerabolini B, Pierce S, Shipley B, Kirkup D, Casanoves F, Joswig JS, Günther A, Falczuk V, Rüger N, Mahecha MD, Gorné LD (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529, 167–171.
- Drenovsky RE, Grewell BJ, D'Antonio CM, Funk JL, James JJ, Molinari N, Parker IM, Richards CL (2012). A functional trait perspective on plant invasion. *Annals of Botany*, 110, 141–153.
- Edwards EJ, Chatelet DS, Sack L, Donoghue MJ (2014). Leaf life span and the leaf economic spectrum in the context of whole plant architecture. *Journal of Ecology*, 102, 328–336.
- Ellison AM (2006). Nutrient limitation and stoichiometry of carnivorous plants. *Plant Biology*, 8, 740–747.
- Fajardo A, Piper FI, Hoch G (2013). Similar variation in carbon storage between deciduous and evergreen treeline species across elevational gradients. *Annals of Botany*, 112, 623–631.
- Farnsworth EJ, Ellison AM (2008). Prey availability directly affects physiology, growth, nutrient allocation and scaling relationships among leaf traits in 10 carnivorous plant species. *Journal of Ecology*, 96, 213–221.
- Feng QH, Shi ZM, Dong LL (2008). Response of plant functional traits to environment and its application. *Scientia Silvae Sinicae*, 44(4), 125–131. [冯秋红, 史作民, 董莉莉 (2008). 植物功能性状对环境的响应及其应用. *林业科学*, 44(4), 125–131.]
- Feng XH, Dietze M (2013). Scale dependence in the effects of leaf ecophysiological traits on photosynthesis: Bayesian parameterization of photosynthesis models. *New Phytologist*, 200, 1132–1144.
- Fortunel C, Garnier E, Joffre R, Kazakou E, Quested H, Grigulis K, Lavorel S, Ansquer P, Castro H, Cruz P, Doležal J, Eriksson O, Freitas H, Golodets C, Jouany C, Kigel J, Kleyer M, Lehsten V, Lepš J, Meier T, Pakeman R, Papadimitriou M, Papanastasis VP, Quétier F, Robson M, Sternberg M, Theau JP, Thébaud A, Zarovali M (2009). Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology*, 90, 598–611.
- Freschet GT, Cornelissen JHC, van Logtestijn RSP, Aerts R (2010). Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. *Journal of Ecology*, 98, 362–373.
- Fu PL, Jiang YJ, Wang AY, Brodribb TJ, Zhang JL, Zhu SD, Cao KF (2012). Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. *Annals of Botany*, 110, 189–199.
- Funk JL, Nguyen MA, Standish RJ, Stock WD, Valladares F (2017). Global resource acquisition patterns of invasive and native plant species do not hold at the regional scale in Mediterranean type ecosystems. *Biological Invasions*, 19, 1143–1151.
- Grootemaat S, Wright IJ, van Bodegom PM, Cornelissen JHC, Cornwell WK (2015). Burn or rot: Leaf traits explain why flammability and decomposability are decoupled across species. *Functional Ecology*, 29, 1486–1497.
- Hayes FJ, Buchanan SW, Coleman B, Gordon AM, Reich PB, Thevathasan NV, Wright IJ, Martin AR (2019). Intraspecific variation in soy across the leaf economics spectrum. *Annals of Botany*, 123, 107–120.
- He D, Yan ER (2018). Size-dependent variations in individual traits and trait scaling relationships within a shade-tolerant evergreen tree species. *American Journal of Botany*, 105, 1165–1174.
- 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.
- He NP, Liu CC, Zhang JH, Xu L, Yu GR (2018). Perspectives and challenges in plant traits: From organs to communities. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 6787–6796. [何念鹏, 刘聪聪, 张佳慧, 徐丽, 于贵瑞 (2018). 植物性状研究的机遇与挑战: 从器官到群落. *生态学报*, 38, 6787–6796.]

- Heberling JM, Fridley JD (2012). Biogeographic constraints on the world-wide leaf economics spectrum. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 1137–1146.
- Heberling JM, Kichey T, Decocq G, Fridley JD (2016). Plant functional shifts in the invaded range: A test with reciprocal forest invaders of Europe and North America. *Functional Ecology*, 30, 875–884.
- Hikosaka K (2004). Interspecific difference in the photosynthesis-nitrogen relationship: Patterns, physiological causes, and ecological importance. *Journal of Plant Research*, 117, 481–494.
- Isaac ME, Martin AR, de Melo Virginio Filho E, Rapidel B, Roupsard O, van den Meersche K (2017). Intraspecific trait variation and coordination: Root and leaf economics spectra in coffee across environmental gradients. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1196. DOI: 10.3389/fpls.2017.01196.
- Ishida A, Nakano T, Yazaki K, Matsuki S, Koike N, Lauenstein DL, Shimizu M, Yamashita N (2008). Coordination between leaf and stem traits related to leaf carbon gain and hydraulics across 32 drought-tolerant angiosperms. *Oecologia*, 156, 193–202.
- Jie SL, Fan DY, Xie ZQ, Zhang XY, Xiong GM (2012). Features of leaf photosynthesis and leaf nutrient traits in reservoir riparian region of Three Gorges Reservoir, China. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 1723–1733. [揭胜麟, 樊大勇, 谢宗强, 张想英, 熊高明 (2012). 三峡水库消落带植物叶片光合与营养性状特征. 生态学报, 32, 1723–1733.]
- Jin Y, Wang CK (2015). Trade-offs between plant leaf hydraulic and economic traits. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 1021–1032. [金鹰, 王传宽 (2015). 植物叶片水力与经济性状权衡关系的研究进展. 植物生态学报, 39, 1021–1032.]
- Karatzides JD, Ellison AM (2009). Construction costs, pay-back times, and the leaf economics of carnivorous plants. *American Journal of Botany*, 96, 1612–1619.
- Karst AL, Lechowicz MJ (2007). Are correlations among foliar traits in ferns consistent with those in the seed plants? *New Phytologist*, 173, 306–312.
- Kattge J, Díaz S, Lavorel S, Prentice IC, Leadley P, Bönisch G, Garnier E, Westoby M, Reich PB, Wright IJ, Cornelissen JHC, Violle C, Harrison SP, van Bodegom PM, Reichstein M, Enquist BJ, Soudzilovskaia NA, Ackerly DD, Anand M, Atkin O, Bahn M, Baker TR, Baldocchi D, Bekker R, Blanco CC, Blonder B, Bond WJ, Bradstock R, Bunker DE, Casanoves F, Cavender-Bares J, Chambers JQ, Chapin FS, Chave J, Coomes D, Cornwell WK, Craine JM, Dobrin BH, Duarte L, Durka W, Elser J, Esser G, Estiarte M, Fagan WF, Fang J, Fernández-Méndez F, Fidelis A, Finegan B, Flores O, Ford H, Frank D, Freschet GT, Fyllas NM, Gallagher RV, Green WA, Gutierrez AG, Hickler T, Higgins SI, Hodgson JG, Jalili A, Jansen S, Joly CA, Kerkhoff AJ, Kirkup D, Kitajima K, Kleyer M, Klotz S, Knops JMH, Kramer K, Kühn I, Kurokawa H, Laughlin D, Lee TD, Leishman M, Lens F, Lenz T, Lewis SL, Lloyd J, Llusià J, Louault F, Ma S, Mahecha MD, Manning P, Massad T, Medlyn BE, Messier J, Moles AT, Müller SC, Nadrowski K, Naeem S, Niinemets Ü, Nöller S, Nüske A, Ogaya R, Oleksyn J, Onipchenko VG, Onoda Y, Ordoñez J, Overbeck G, Ozinga WA, Patiño S, Paula S, Pausas JG, Peñuelas J, Phillips OL, Pillar V, Poorter H, Poorter L, Poschlod P, Prinzing A, Proulx R, Rammig A, Reinsch S, Reu B, Sack L, Salgado-Negret B, Sardans J, Shiodera S, Shipley B, Siefert A, Sosinski E, Soussana JF, Swaine E, Swenson N, Thompson K, Thornton P, Waldram M, Weierher E, White M, White S, Wright SJ, Yguel B, Zaehle S, Zanne AE, Wirth C (2011). TRY—A global database of plant traits. *Global Change Biology*, 17, 2905–2935.
- Kleyer M, Minden V (2015). Why functional ecology should consider all plant organs: An allocation-based perspective. *Basic and Applied Ecology*, 16, 1–9.
- Klimešová J, Nobis MP, Herben T (2016). Links between shoot and plant longevity and plant economics spectrum: Environmental and demographic implications. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 22, 55–62.
- Kong DL, Wang JJ, Kardol P, Wu HF, Zeng H, Deng XB, Deng Y (2016). Economic strategies of plant absorptive roots vary with root diameter. *Biogeosciences*, 13, 415–424.
- Kraft TS, Wright SJ, Turner I, Lucas PW, Oufiero CE, Nur Supardi Noor M, Sun IF, Dominy NJ (2015). Seed size and the evolution of leaf defences. *Journal of Ecology*, 103, 1057–1068.
- Laing CG, Granath G, Belyea LR, Allton KE, Rydin H (2014). Tradeoffs and scaling of functional traits in *Sphagnum* as drivers of carbon cycling in peatlands. *Oikos*, 123, 817–828.
- Leishman MR, Haslehurst T, Ares A, Baruch Z (2007). Leaf trait relationships of native and invasive plants: Community- and global-scale comparisons. *New Phytologist*, 176, 635–643.
- Li FL, Hu H, Luke McCormack M, Feng DF, Liu X, Bao WK (2019). Community-level economics spectrum of fine-roots driven by nutrient limitations in subalpine forests. *Journal of Ecology*, 107, 1238–1249.
- Li L, McCormack ML, Ma CG, Kong DL, Zhang Q, Chen XY, Zeng H, Niinemets Ü, Guo DL (2015). Leaf economics and hydraulic traits are decoupled in five species-rich tropical-subtropical forests. *Ecology Letters*, 18, 899–906.
- Liese R, Alings K, Meier IC (2017). Root branching is a leading root trait of the plant economics spectrum in temperate trees. *Frontiers in Plant Science*, 8, 315. DOI: 10.3389/fpls.2017.00315.
- Lloyd J, Bloomfield K, Domingues TF, Farquhar GD (2013). Photosynthetically relevant foliar traits correlating better

- on a mass vs an area basis: Of ecophysiological relevance or just a case of mathematical imperatives and statistical quicksand? *New Phytologist*, 199, 311–321.
- Luke McCormack M, Adams TS, Smithwick EAH, Eissenstat DM (2012). Predicting fine root lifespan from plant functional traits in temperate trees. *New Phytologist*, 195, 823–831.
- Luo YK, Hu HF, Zhao MY, Li H, Liu SS, Fang JY (2019). Latitudinal pattern and the driving factors of leaf functional traits in 185 shrub species across eastern China. *Journal of Plant Ecology*, 12, 67–77.
- Ma ZQ, Guo DL, Xu XL, Lu MZ, Bardgett RD, Eissenstat DM, McCormack ML, Hedin LO (2018). Evolutionary history resolves global organization of root functional traits. *Nature*, 556, 135.
- Martin AR, Hale CE, Cerabolini BEL, Cornelissen JHC, Craine J, Gough WA, Kattge J, Tirona CKF (2018). Inter- and intraspecific variation in leaf economic traits in wheat and maize. *AoB Plants*, 10, ply006. DOI: 10.1093/aobpla/ply006.
- Martin AR, Rapidel B, Roupsard O, van den Meersche K, de Melo Virginio Filho E, Barrios M, Isaac ME (2017). Intraspecific trait variation across multiple scales: The leaf economics spectrum in coffee. *Functional Ecology*, 31, 604–612.
- Mason NWH, Frazao C, Buxton RP, Richardson SJ (2016). Fire form and function: Evidence for exaptive flammability in the New Zealand flora. *Plant Ecology*, 217, 645–659.
- Mazziotta A, Granath G, Rydin H, Bengtsson F, Norberg J (2019). Scaling functional traits to ecosystem processes: Towards a mechanistic understanding in peat mosses. *Journal of Ecology*, 107, 843–859.
- Meng TT, Ni J, Wang GH (2007). Plant functional traits, environments and ecosystem functioning. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 31, 150–165. [孟婷婷, 倪健, 王国宏 (2007). 植物功能性状与环境 and 生态系统功能. 植物生态学报, 31, 150–165.]
- Messier J, McGill BJ, Enquist BJ, Lechowicz MJ (2017). Trait variation and integration across scales: Is the leaf economic spectrum present at local scales? *Ecography*, 40, 685–697.
- Nash TH (2008). *Lichen Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 1–8.
- Niinemets Ü (2015). Is there a species spectrum within the world-wide leaf economics spectrum? Major variations in leaf functional traits in the Mediterranean sclerophyll *Quercus ilex*. *New Phytologist*, 205, 79–96.
- Niinemets Ü, Tobias M (2014). Photosynthesis in bryophytes and early land plants. In: Hanson D, Rice S eds. *Photosynthesis in Bryophytes and Early Land Plants*. Springer, Dordrecht. 151–171.
- Osnas JLD, Lichstein JW, Reich PB, Pacala SW (2013). Global leaf trait relationships: Mass, area, and the leaf economics spectrum. *Science*, 340, 741–744.
- Osunkoya OO, Bayliss D, Panetta FD, Vivian-Smith G (2010). Leaf trait co-ordination in relation to construction cost, carbon gain and resource-use efficiency in exotic invasive and native woody vine species. *Annals of Botany*, 106, 371–380.
- Osunkoya OO, Daud SD, Wimmer FL (2008). Longevity, lignin content and construction cost of the assimilatory organs of *Nepenthes* species. *Annals of Botany*, 102, 845–853.
- Osunkoya OO, Muntassir NA (2017). Comparative anatomy of the assimilatory organs of *Nepenthes* species. *Australian Journal of Botany*, 65, 67–79.
- Palmqvist K (2000). Carbon economy in lichens. *New Phytologist*, 148, 11–36.
- Palmqvist K, Dahlman L, Valladares F, Tehler A, Sancho LG, Mattsson JE (2002). CO<sub>2</sub> exchange and thallus nitrogen across 75 contrasting lichen associations from different climate zones. *Oecologia*, 133, 295–306.
- Pierce S, Bottinelli A, Bassani I, Ceriani RM, Cerabolini BEL (2014). How well do seed production traits correlate with leaf traits, whole-plant traits and plant ecological strategies? *Plant Ecology*, 215, 1351–1359.
- Poorter H, Lambers H, Evans JR (2014). Trait correlation networks: A whole-plant perspective on the recently criticized leaf economic spectrum. *New Phytologist*, 201, 378–382.
- Prentice IC, Dong N, Gleason SM, Maire V, Wright IJ (2014). Balancing the costs of carbon gain and water transport: Testing a new theoretical framework for plant functional ecology. *Ecology Letters*, 17, 82–91.
- Reich PB (2014). The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102, 275–301.
- Reich PB, Tjoelker MG, Pregitzer KS, Wright IJ, Oleksyn J, MacHado JL (2008). Scaling of respiration to nitrogen in leaves, stems and roots of higher land plants. *Ecology Letters*, 11, 793–801.
- Rice SK, Aclander L, Hanson DT (2008). Do bryophyte shoot systems function like vascular plant leaves or canopies? Functional trait relationships in *Sphagnum* mosses (Sphagnaceae). *American Journal of Botany*, 95, 1366–1374.
- Rice SK, Hanson DT, Portman Z (2013). Structural and functional analyses of bryophyte canopies. In: Hanson DT, Rice SK eds. *Photosynthesis in Bryophytes and Early Land Plants*. 37, 173–185.
- Rodríguez-Gallego C, Navarro T, Meerts P (2015). A comparative study of leaf trait relationships in coastal dunes in southern Spain. *Plant Ecology and Evolution*, 148, 57–67.
- Sack L, Scoffoni C, John GP, Poorter H, Mason CM, Mendez-Alonzo R, Donovan LA (2013). How do leaf veins influence the worldwide leaf economic spectrum?

- Review and synthesis. *Journal of Experimental Botany*, 64, 4053–4080.
- Santiago LS (2007). Extending the leaf economics spectrum to decomposition: Evidence from a tropical forest. *Ecology*, 88, 1126–1131.
- Santiago LS, Wright SJ (2007). Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. *Functional Ecology*, 21, 19–27.
- Schneider DC (2001). The rise of the concept of scale in ecology: The concept of scale is evolving from verbal expression to quantitative expression. *Bioscience*, 51, 545–553.
- Schwilk DW, Caprio AC (2011). Scaling from leaf traits to fire behaviour: Community composition predicts fire severity in a temperate forest. *Journal of Ecology*, 99, 970–980.
- Shipley B, Lechowicz MJ, Wright I, Reich PB (2006). Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology*, 87, 535–541.
- Simonin KA, Limm EB, Dawson TE (2012). Hydraulic conductance of leaves correlates with leaf lifespan: Implications for lifetime carbon gain. *New Phytologist*, 193, 939–947.
- Smith AJE (2012). *Bryophyte Ecology*. Springer Science & Business Media, Dordrecht. 45–58.
- Song L, Zhang YJ, Chen X, Li S, Lu HZ, Wu CS, Tan ZH, Liu WY, Shi XM (2015). Water relations and gas exchange of fan bryophytes and their adaptations to microhabitats in an Asian subtropical montane cloud forest. *Journal of Plant Research*, 128, 573–584.
- Tan XF, Guo X, Guo WH, Liu SN, Du N (2018). Invasive *Rhus typhina* invests more in height growth and traits associated with light acquisition than do native and non-invasive alien shrub species. *Trees*, 32, 1103–1112.
- Thomson FJ, Moles AT, Auld TD, Kingsford RT (2011). Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. *Journal of Ecology*, 99, 1299–1307.
- Tosens T, Nishida K, Gago J, Coopman RE, Cabrera HM, Carrique M, Laanisto L, Morales L, Nadal M, Rojas R, Talts E, Tomas M, Hanba Y, Niinemets Ü, Flexas J (2016). The photosynthetic capacity in 35 ferns and fern allies: Mesophyll CO<sub>2</sub> diffusion as a key trait. *New Phytologist*, 209, 1576–1590.
- van de Weg MJ, Meir P, Grace J, Atkin OK (2009). Altitudinal variation in leaf mass per unit area, leaf tissue density and foliar nitrogen and phosphorus content along an Amazon-Andes gradient in Peru. *Plant Ecology & Diversity*, 2, 243–254.
- Venable DL, Rees M (2009). The scaling of seed size. *Journal of Ecology*, 97, 27–31.
- Villagra M, Campanello PI, Bucci SJ, Goldstein G (2013). Functional relationships between leaf hydraulics and leaf economic traits in response to nutrient addition in sub-tropical tree species. *Tree Physiology*, 33, 1308–1318.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Wagner S, Zotz G, Allen NS, Bader MY (2013). Altitudinal changes in temperature responses of net photosynthesis and dark respiration in tropical bryophytes. *Annals of Botany*, 111, 455–465.
- Waite M, Sack L (2010). How does moss photosynthesis relate to leaf and canopy structure? Trait relationships for 10 Hawaiian species of contrasting light habitats. *New Phytologist*, 185, 156–172.
- Wang Z, Bader MY (2018). Associations between shoot-level water relations and photosynthetic responses to water and light in 12 moss species. *AoB Plants*, 10, ply034. DOI: 10.1093/apbpla/ply034.
- Wang Z, Bao WK, Feng DF, Lin HH (2014). Functional trait scaling relationships across 13 temperate mosses growing in wintertime. *Ecological Research*, 29, 629–639.
- Wang Z, Liu X, Bader MY, Feng DF, Bao WK (2017). The “plant economic spectrum” in bryophytes, a comparative study in subalpine forest. *American Journal of Botany*, 104, 261–270.
- Wang Z, Liu X, Bao WK (2016). Higher photosynthetic capacity and different functional trait scaling relationships in erect bryophytes compared with prostrate species. *Oecologia*, 180, 359–369.
- Westoby M, Reich PB, Wright IJ (2013). Understanding ecological variation across species: Area-based vs mass-based expression of leaf traits. *New Phytologist*, 199, 322–323.
- 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.
- Xiang S, Reich PB, Sun SC, Atkin OK (2013). Contrasting leaf trait scaling relationships in tropical and temperate wet forest species. *Functional Ecology*, 27, 522–534.
- Yin QL, Wang L, Lei ML, Dang H, Quan JX, Tian TT, Chai YF, Yue M (2018). The relationships between leaf economics and hydraulic traits of woody plants depend on water availability. *Science of the Total Environment*, 621, 245–252.



- Zhang FP, Yang YJ, Yang QY, Zhang W, Brodribb TJ, Hao GY, Hu H, Zhang SB (2017a). Floral mass per area and water maintenance traits are correlated with floral longevity in *Paphiopedilum* (Orchidaceae). *Frontiers in Plant Science*, 8, 501. DOI: 10.3389/fpls.2017.00501.
- Zhang YJ, Cao KF, Sack L, Li N, Wei XM, Goldstein G (2015). Extending the generality of leaf economic design principles in the cycads, an ancient lineage. *New Phytologist*, 206, 817–829.
- Zhang YJ, Sack L, Cao KF, Wei XM, Li N (2017b). Speed versus endurance tradeoff in plants: Leaves with higher photosynthetic rates show stronger seasonal declines. *Scientific Reports*, 7, 42085. DOI: 10.1038/srep42085.
- Zhu SD, Li RH, Song J, He PC, Liu H, Berninger F, Ye Q (2016). Different leaf cost-benefit strategies of ferns distributed in contrasting light habitats of sub-tropical forests. *Annals of Botany*, 117, 497–506.

责任编辑: 岳 明 实习编辑: 赵 航