

植物比叶质量研究进展

刘明秀¹ 梁国鲁^{2*}

¹西南大学动物科技学院, 重庆 400715; ²西南大学园艺园林学院, 重庆 400715

摘要 比叶质量(*LMA*)是叶片经济型谱中最基础的叶功能性状,也是重要的复合型结构参数。*LMA*不仅与植物的许多生理反应密切相关,而且能定量测定光合产物在单位叶面积的投入,因而被认为是反映植物生态策略的重要指标。目前,有关*LMA*的深入研究已在植物生态学、农学、林学、植物生理学领域全面展开。该文系统阐述了*LMA*在叶片整体、组织、细胞三个水平的结构解析和计算方法;重点分析了*LMA*对光合作用的影响;讨论了*LMA*的内在遗传差异以及外部的环境胁迫因子(温度、水分、光照)对*LMA*的影响,以期梳理比叶质量研究的思路、策略和方法,为今后的研究提供借鉴和参考。

关键词 比叶质量; 叶片厚度; 叶片密度; 光合作用; 叶肉细胞导度; 环境胁迫

引用格式: 刘明秀, 梁国鲁 (2016). 植物比叶质量研究进展. 植物生态学报, 40, 847–860. doi: 10.17521/cjpe.2015.0428

Research progress on leaf mass per area

LIU Ming-Xiu¹ and LIANG Guo-Lu^{2*}

¹College of Animal Science and Technology, Southwest University, Chongqing 400715, China; and ²College of Horticulture and Landscape Architecture, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract

Leaf mass per area (*LMA*) is a composite structural parameter as well as a basic leaf functional trait in the leaf economics spectrum (*LES*). It is not only closely related to many physiological responses of plants, but also can measure the investment of dry mass per unit of light-intercepting leaf area. *LMA* is considered an important indicator of plant ecological strategies and has been studied widely in plant ecology, agronomy, forestry, and plant physiology. This paper elucidates the structural analysis and computational methods of *LMA* at the organizational scales of whole leaf, tissues and cells, examines the influence of *LMA* on photosynthesis, and discusses the inherent differences in *LMA* and the responses of *LMA* to environmental stresses (temperature, water and light), aiming for clarifying research frameworks and methods in studies of *LMA* and providing guidance on future research.

Key words leaf mass per area (*LMA*); leaf density; leaf thickness; photosynthesis; mesophyll conductance to CO₂ (*g_m*); environmental stress

Citation: Liu MX, Liang GL (2016). Research progress on leaf mass per area. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 847–860. doi: 10.17521/cjpe.2015.0428

自然界中的每一种植物都有自己独特的叶片形态和结构,这种特异性并不是偶然的,而是自然界选择进化的结果。每一种叶片的形态和组织结构都有与之相协调的生理过程紧密联系。因此,从叶片形态和结构入手揭示植物的生态策略和生理过程是一种行之有效的研究手段。在植物的叶片解剖研究过程中,大量研究资料显示比叶质量(*LMA*)是一个非常重要的反应植物功能的结构参数。*LMA*指叶片干质量与面积之间的比率($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$),是叶片众多解

剖结构特征的综合体,例如叶肉组织厚度、细胞壁厚度、细胞形状、细胞内含物等(Muir *et al.*, 2014)。在大量的叶片形态解剖结构参数中,*LMA*是最容易定量测定的参数之一,它能定量测定植物在单位叶面积的投入成本,因而被认为是反映植物生态策略的重要指标(Westoby *et al.*, 2002; Wright *et al.*, 2004)。*LMA*的高低反映了植物对资源的利用效率以及对环境的应对策略。总的来讲,低*LMA*的植物光合效率高,单位叶面积的投入成本低,显示出较快

收稿日期Received: 2015-11-28 接受日期Accepted: 2016-05-12

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: lianggl@swu.edu.cn)

的资源流动速度及回报效率; 而高 LMA 的植物光合效率低, 单位叶面积的投入成本高, 资源的流动速度及回报效率低(Niinemets *et al.*, 2007; Hikosaka & Shigeno, 2009)。

LMA 不仅决定植物潜在的生长速率, 反映植物生态策略, 而且与许多生理过程息息相关(Antúñez *et al.*, 2001; Villar *et al.*, 2006)。全球叶片经济型谱的研究明确了 LMA 与叶片单位干物质的最大光合能力(A_{mass})密切相关, A_{mass} 随 LMA 的增加有明显的下降趋势。 LMA 的大小主要由植物叶片的厚度和密度决定(Witkowski & Lamont, 1991), 两者的改变都会影响光的利用效率以及叶肉细胞导度(g_m)的大小, 最终导致光合效率的改变(Muir *et al.*, 2014)。当受到各种选择压力时, 植物能通过调节 LMA 来改变光合效率, 使植物的投入和收益重新达到最佳的平衡点。研究表明, LMA 是自然选择压力下的稳定遗传的结果, 反映了植物与环境共进化的过程, 具有遗传进化上的意义(Asner *et al.*, 2011; Aspinwall *et al.*, 2013; Flores *et al.*, 2014; Tsujii *et al.*, 2016)。因此, 研究 LMA 具有生理、生态及进化的重要意义。从目前已发表的文章来看, 国内还缺乏关于 LMA 较深入的综合性报道。本文系统梳理了 LMA 在叶片整体、组织、细胞三个水平的结构解析和计算方法; 重点分析了 LMA 对光合作用的影响; 讨论了 LMA 的内在的遗传差异以及外部的环境胁迫因子(温度、水分、光照)对 LMA 的影响, 以期今后更深入的研究提供借鉴和参考。

1 LMA 结构解析

LMA 是反映植物生长的重要指标。在20世纪中期, 植物的生长分析用 LMA 的倒数, 即比叶面积(SLA , $\text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$); SLA 与相对生长速率(RGR)相关, 因此经常被用于植物的生长分析(Coombe, 1960)。如果要进一步分析引起 SLA 变化的原因(如: 解剖结构、化学组成), 会导致分析变得异常复杂。 LMA 与植物在叶片上的投入呈线性正相关, 如果采用 LMA 则直接简单, 便于分析; 因此, 后来的大多文献均采用 LMA (Poorter *et al.*, 2009)。

LMA 是复合型结构参数, 与叶片的很多解剖结构有关。要分析引起 LMA 变化的原因, 必须对 LMA 进行分解。Villar等(2013)提出应该从叶片的个体、组织、细胞三个水平分解 LMA , 并提出了叶片 LMA

分解图(图1)。

从叶片的整体水平出发, Witkowski和Lamont (1991)最早提出将 LMA 分解为两部分: (1)叶片厚度(μm)。Poorter等(2009)对叶片厚度这一术语进行了讨论, 提出叶片厚度只适用于扁平叶片, 难以用于形状不规则的叶片, 如针形叶。并指出应该用单位叶面积的体积(LVA)代替叶片厚度。(2)叶片密度(LD), 指单位叶体积的干物质的数值。由此推导出以下公式:

$$LMA (\text{g} \cdot \text{m}^{-2}) = LVA (\text{mL} \cdot \text{m}^{-2}) \times LD (\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}) \quad (1)$$

20世纪90年代, 很多学者对不同植物的 LMA 做了大量研究, 并探讨了 LVA 和 LD 与 LMA 之间的关系。研究表明在同一可控环境条件下, 草本植物(Garnier & Laurent, 1994; van Arendonk & Poorter, 1994)和木本植物(Castro-Díez *et al.*, 2000)的 LMA 主要受 LD 的影响, Poorter等(2009)对这些数据作了统计和分析, 表明 LMA 差异的80%由 LD 决定, 20%由 LVA 决定。然而在复杂的自然环境条件下, LD 和 LVA 与 LMA 之间的关系是多样化的(Choong *et al.*, 1992; Niinemets, 1999; Wilson *et al.*, 1999)。由此可见, 仅仅把 LMA 分解为 LVA 和 LD 并不能很好地解释导致植物种类之间 LMA 差异的原因。

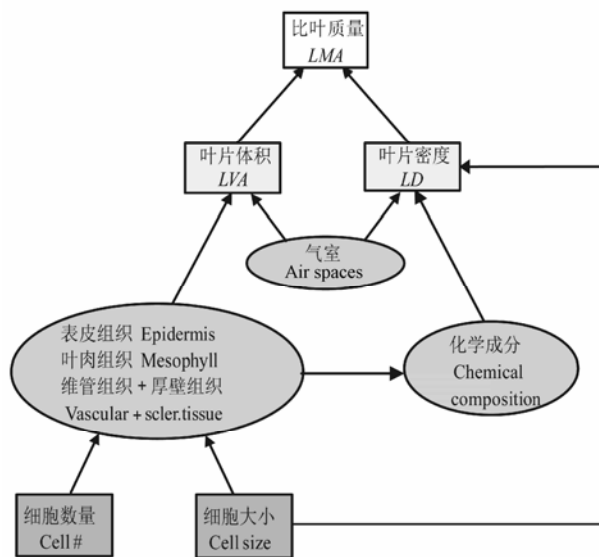


图1 比叶质量(LMA)在三种水平(叶片、组织、细胞)的分解概念图。引自Villar等(2013)。

Fig. 1 Conceptual diagram of the anatomical characteristics at three integration levels (leaf, tissue, and cell) (marked with different gray) to show variation in leaf mass per area (LMA). Cited from Villar *et al.* (2013). LD , leaf density; LVA , leaf volume per area.

要进一步研究引起LMA变化的原因, 需要在组织水平进一步分解LMA。20世纪50年代以来, 很多学者在植物解剖结构方面开展了大量的研究, 表明不同的组织在整个叶片中的比例不一样, 同一组织在叶片中的比例受植物种类和环境的影响(Witkowski & Lamont, 1991; Garnier & Laurent, 1994; Poorter *et al.*, 2009; Villar *et al.*, 2013)。在环境梯度上, 植物种间的LMA与其叶片组织特征(叶厚度、叶密度)的变化趋势、变化程度不一致(Fajardo & Piper, 2010; Richardson *et al.*, 2013), 因此要想揭示种间LMA差异的原因, 必须分解LMA。在一些研究中, 常常将组织厚度当作组织体积, 这对于阔叶型的扁平状叶片的组织(叶肉组织或上表皮)是适当的, 但很多植物的叶片本身不规则(如松科、柏科), 而且叶片本身一些组织的形状也不规则, 例如维管组织, 因此将组织体积理解为组织厚度并不合适(Poorter *et al.*, 2009)。Roderick等(1999)提出LMA的计算公式中的体积应该是各部分组织的体积加上气室体积。Poorter等(2009)从组织水平提出LMA的计算公式:

$$LMA = \sum_i (LVA_i \times LD_i) \quad (2)$$

式中, LVA_i 为叶片不同类型的组织体积, LD_i 为相应的组织密度。该公式在计算过程中需要测出各组织的体积和密度, Poorter等(2009)曾用间接的方式对叶片各组织的密度进行测定, 表明表皮组织的密度最低, 其次是叶肉组织密度, 最高的是维管组织密度。但由于叶片各个组织不易分离, 难以直接测定各个组织密度, 大多数文献测定整个叶片的密度来代表各组织的平均密度。因此, 实际研究工作中只对叶片体积在组织水平进行了分解。Villar等(2013)提出LVA的具体计算公式:

$$LVA = VA_{\text{epi}} + VA_{\text{mes}} + VA_{\text{vst}} + VA_{\text{air}} \quad (3)$$

式中, VA_{epi} 为表皮组织体积, VA_{mes} 为叶肉组织体积, VA_{vst} 为维管组织与厚壁组织体积, VA_{air} 为气室体积。

近年来, 随着研究方法和手段的发展, 开始在细胞水平对LMA进行分解。LMA的细胞水平分解是将不同组织(t)的单位面积的体积(VA_t)分解为该组织单位叶面积(A)细胞数量(Cell#)乘以该组织细胞的平均大小(Cell size) (Villar *et al.*, 2013):

$$VA_t = [\text{Cell}\#_t / A] \times \text{Cell size}_t \quad (4)$$

目前植物解剖学的研究大多采用较薄的组织切片, 因此LMA的细胞水平的研究大多用横切切片中的细胞面积来代表细胞体积(Pyankov *et al.*, 1999;

Castro-Díez *et al.*, 2000; Villar *et al.*, 2013), 但采用这种方法很难准确反映细胞的真实的体积。随着技术的发展, 在近期的一些文献中也采用激光扫描共聚焦显微镜形成的3D图像计算叶肉细胞的体积(Xu *et al.*, 2012)。LMA的细胞水平的研究表明, 木本植物和草本植物的叶肉细胞增大是导致叶片增厚的主要原因, 同时细胞大小与LD呈负相关关系, 但细胞大小与LMA无明显的相关性(Pyankov *et al.*, 1999; Castro-Díez *et al.*, 2000)。Villar等(2013)研究发现, 常绿和落叶的木本植物的叶片LD相似, 常绿木本植物叶肉细胞增大引起的叶片增厚是导致其LMA值普遍高于落叶木本植物的原因。可见, 只有从细胞水平分解叶片, 才能更好地分析引起LMA变化的原因。

2 LMA与植物的光合作用

LMA是一个复合的结构参数, 与叶片的很多解剖结构有关, 因而对光合作用有潜在的影响(Niinemets *et al.*, 2009a; Scafaro *et al.*, 2011; Terashima *et al.*, 2011)。近年来, LMA对光合作用的影响引起了生理生态学家的广泛关注。全球叶片经济型谱的建立已明确LMA与叶片单位干物质的最大光合能力、叶龄、单位干物质的氮、磷含量等密切相关(Wright *et al.*, 2004)。LMA低的植物, 其叶片生命周期短、单位干物质营养元素含量高, 光合能力强、单位叶面积的经济投入较低, 导致植物资源的利用效率高而生长速度快; LMA高的植物, 其单位叶面积的投入较高, 尤其增加了叶片的维管组织和细胞壁的投入(Niinemets *et al.*, 2007; Hikosaka & Shigeno, 2009), 虽然增强了植物耐贫瘠、耐干旱的能力, 但导致较低的光合能力和缓慢的生长速率(Niinemets, 2001; Wright *et al.*, 2004)。近年的研究进一步表明, LMA与植物的单位叶面积的光合能力(A_{area})没有明显的相关性; 但随LMA的增加, 单位叶干质量的最大光合能力(A_{mass})有明显的下降趋势(Niinemets & Sack, 2006; Hassiotou *et al.*, 2010)。

据目前的文献报道总结, 多数学者认为高LMA往往伴随较低的叶肉细胞导度(g_m), 这是导致高LMA的植物光合作用下降的重要原因(Flexas *et al.*, 2008; Hassiotou *et al.*, 2009; Niinemets *et al.*, 2009a)。 g_m 指CO₂从气孔下腔到叶绿体羧化位点的扩散能力, 是限制植物光合能力的重要因素

(Hassiotou *et al.*, 2009, 2010; Niinemets *et al.*, 2009a)。Flexas等(2008)根据发表文献整理了不同植物的 LMA 所对应的 g_m (图2), 结果表明高 LMA 往往导致较低的 g_m 。

目前研究表明, 具有不同形态和生境的植物种间或种内的 g_m 差异很大(Flexas *et al.*, 2008; Warren, 2008; Niinemets *et al.*, 2009a, 2011), 而且特定种类或基因型的植物, 其最大 g_m 与其叶片的解剖学特征有很大的关系(Niinemets *et al.*, 2009a; Tosens *et al.*, 2012)。叶片内的 CO_2 的扩散路径主要由两种相组成, 一种是细胞间的气相, 另一种是细胞的液相(主要由水和脂类组成) (Niinemets & Reichstein, 2003; Evans *et al.*, 2009)。细胞间气相的变化对 CO_2 的扩散能力影响不大, 因此对整个光合能力没有显著的影响(Parkhurst & Mott, 1990; Evans *et al.*, 2009)。细胞相主要由细胞壁、质膜、胞液、叶绿体被膜、基质组成, 其中细胞壁和叶绿体被膜对 g_m 的限制最大(Terashima *et al.*, 2011)。据目前的研究估算, 细胞壁厚度(T_{cw})对 g_m 的影响占25%–50%, 两者呈负相关关系(Evans *et al.*, 2009; Terashima *et al.*, 2011; Tosens *et al.*, 2012)。高 LMA 的植物, 总是伴随细胞壁的增厚, g_m 下降, CO_2 的同化速率降低, 最终导致光合能力下降(Niinemets, 1999; Terashima *et al.*, 2006;

Niinemets *et al.*, 2007; Hassiotou *et al.*, 2009)。关于这一观点, 目前已在很多硬叶木本植物中得到广泛的证实, 如澳大利亚49种山龙眼科(Proteaceae)的植物(Hassiotou *et al.*, 2010), *Abies alba*和*Abies pinsapo* (Peguero-Pina *et al.*, 2012), 冬青栎(*Quercus ilex*)、柑橘(*Citrus reticulata*)、橡皮树(*Ficus elastica*)、海桐(*Pittosporum tobira*)、华盛顿棕榈(*Washingtonia filifera*) (Tomás *et al.*, 2013)。而且在冠层内, LMA 随树木高度增加而增加的过程中所伴随的最大光合效率的下降的主要因素也是 CO_2 的扩散阻力增加, g_m 下降(Han, 2011)。

草本植物与木本植物相比, 叶片薄而柔软, LMA 低, 有较高的 g_m 和光合速率(Flexas *et al.*, 2008; Scafaro *et al.*, 2011; Tomás *et al.*, 2013; Muir *et al.*, 2014)。Flexas等(2008)研究表明: LMA 低的植物, 其 g_m 较高且变化幅度较大, 也就是不同种类或功能群的低 LMA 植物的 LMA 与其 g_m 之间没有显著的相关性(Flexas *et al.*, 2008)。但是, 近年来也有不同的研究结果, 通过对番茄野生近缘种(*Solanum* sect. *Lycopersicon*, sect. *Lycopersicoides*) (Muir *et al.*, 2014)、水稻野生近缘种(*Oryza* spp.) (Scafaro *et al.*, 2011)、向日葵(*Helianthus annuus*)、辣椒(*Capsicum annuum*)、菜豆(*Phaseolus vulgaris*)、菠菜(*Spinacea oleracea*)、罗勒(*Ocimum basilicum*) (Tomás *et al.*, 2013)的研究表明草本植物的 LMA 与 g_m 也呈负相关关系, 但是导致 g_m 下降的原因却各有不同。Muir等(2014)通过对8种番茄的研究表明, LMA 与 g_m 的关系主要受细胞内含物和叶片厚度的调控。Scafaro等(2011)研究表明, 在3种水稻中, 叶肉细胞壁增厚是 g_m 下降, 并导致光合速率下降的重要原因。Tomás等(2013)对5种不同科属的草本植物的研究指出: 草本植物的细胞壁厚度对 g_m 没有显著的影响, 细胞质和基质对 g_m 影响约占60%, 是影响叶肉细胞导度的重要原因。由此来看, 导致草本植物 g_m 下降的原因应该与植物的种的特异性有关, 具体原因还需要进一步研究。总之, 根据目前的资料报道, 无论是木本植物还是草本植物, LMA 与 g_m 之间的负相关关系是导致高 LMA 的植物光合效率下降的主要原因。

其次, 高 LMA 植物叶片中氮浓度低可能也是植物光合能力(A_{mass})降低的原因。植物叶片中大部分的氮参与光合作用的运转, LMA 高的植物叶片中的关键营养元素的浓度都比较低, 例如氮、磷(Wright

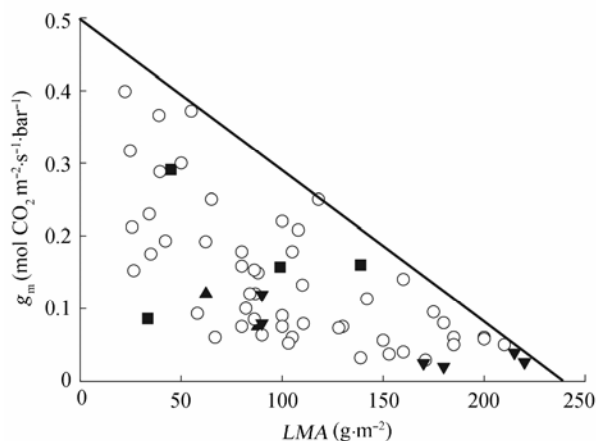


图2 不同植物的叶肉细胞导度(g_m)与其比叶质量(LMA)之间的关系(非胁迫条件下)。向上的实心三角形代表高海拔植物, 向下的实心三角形代表老叶, 实心的正方形代表阴生叶, 其他的叶用圆圈表示。引自Flexas *et al.* (2008)。

Fig. 2 The relationship between mesophyll conductance (g_m) and leaf mass per area (LMA) in different species, in the absence of stress. Data from high-altitude plants are indicated by filled upward triangles, old leaves by filled downward triangles and shade leaves by filled squares. Other leaves are indicated by open circles. Cited from Flexas *et al.* (2008).

et al., 2004)。目前研究表明, 植物叶片中氮的浓度低会导致光合作用的氮利用效率以及分配到核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)和类囊体的氮显著下降, 从而引起光合能力的下降(Hikosaka, 2004; Hassiotou *et al.*, 2010)。Niinemets等(2004)研究表明冬青栎的LMA随叶龄的增长而增加, 而氮含量随LMA增加而下降, 氮含量的降低导致Rubisco的最大羧化活性以及光合作用的电子传递能力下降。Xu等(2012)的研究表明柳叶桉(*Eucalyptus saligna*)的叶氮含量随LMA的增加而降低, 单位质量的最大光合效率随氮含量降低而降低。但并非所有情况下氮含量都随LMA增加而下降, Han (2011)发现LMA随赤松(*Pinus densiflora*)树高的增加而增加的过程中, N_{mass} 和 N_{area} 均表现出增加的趋势, 这可能是植物为了减少因高度引起的光合效率的下降而采取的补偿机制。

此外, LMA高的植物叶片通常具有一些特征, 如: 蜡质层增厚、表皮细胞增厚、表皮的毛状体、气孔隐窝以及一些特殊的细胞内含物, 如石细胞, 这些特征都有可能改变光在叶片内的传导途径(Myers *et al.*, 1994; Baldini *et al.*, 1997), 从而影响光合作用。

3 LMA的内在遗传差异

不同种类的植物, 其LMA也不相同, LMA究竟由环境决定还是植物的系统发育决定的呢? Asner等(2011)研究2 873株植物在不同地点、不同气候条件的LMA差异原因, 发现LMA主要由植物分类地位决定, 环境因素处于次要地位。当面对气候变化时, 植物种间LMA的适应性的改变也是有差异的, Aspinwall等(2013)认为这种差异主要由植物的遗传因素决定。Flores等(2014)通过建立5 401种维管植物的LMA数据资料库对LMA的进化历史进行了大规模的数据分析, 实验结果表明, LMA中系统发育的信号虽然低, 但却非常保守, 也就是具有亲缘关系的物种, 其LMA也会更相似。此外LMA的保守性与植物的生长型显著相关, 也就是选择强度与表型的进化速率是一致的, 木本植物比草本植物在稳定化选择方面表现出更高的保守性, 因此木本植物的进化速率比草本植物低(Flores *et al.*, 2014)。Tsujii等(2016)通过对夏威夷群岛的铁心木(*Metrosideros polymorpha*) LMA的研究表明环境梯度导致的表型

遗传变异是物种进化的主要驱动力。目前的研究均赋予了LMA遗传进化上的重要意义。由此可见, 植物的遗传基础是决定LMA的内在因素, 而环境是外在的推动力。据目前文献资料的报道分析, 5%–95%的陆生植物的LMA的分布范围为 $30 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 至 $330 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, 不同物种的LMA相差约100倍(Poorter *et al.*, 2009)。不同功能群植物LMA总的趋势为水生植物<蕨类植物<草本植物<落叶灌木或乔木<常绿灌木、乔木或多浆植物(郑淑霞和上官周平, 2007; Poorter *et al.*, 2009; Flores *et al.*, 2014)。

3.1 木本植物

从目前的研究结果来看, 木本植物比草本植物的LMA高, 在同一环境控制下, 两者之间的差异大约为35%; 在野外环境下, 两者之间的差异约83%(Poorter *et al.*, 2009)。LMA在叶片水平可分解为叶片密度和厚度。根据目前的研究文献报道, 密度和厚度都有可能是决定木本植物LMA高低的原因(Castro-Díez *et al.*, 2000; Wright & Cannon, 2001; Villar *et al.*, 2013)。LMA高的木本植物, 其硬化组织占整个叶片的比例高, 细胞小而紧凑、叶片含水量和氮含量较低(Wright & Cannon, 2001)。常绿木本植物普遍比落叶木本植物的LMA高(Castro-Díez *et al.*, 2000; Villar & Merino, 2001; Wright *et al.*, 2005; Li *et al.*, 2013; Villar *et al.*, 2013)。Castro-Díez (2000)和Villar等(2013)认为常绿和落叶木本植物的叶片密度之间没有显著的差异, 常绿木本植物较高的LMA主要与叶片厚度有关, 同科属中的常绿木本植物的叶片通常比落叶木本植物的叶片厚, 而叶肉组织增厚是导致叶片变厚的主要原因。然而, 不同科属的常绿和落叶植物之间的LMA也存在交差和重叠, 这主要是由植物的系统发育决定的; 也就是不同科属之间植物的LMA是有差异的, 而在同一科属中, 常绿植物比落叶植物的LMA高(Poorter *et al.*, 2009; Villar *et al.*, 2013)。

树木冠层内的LMA的差异也是森林生态系统研究的重要内容。LMA与叶片在冠层中的位置有关, 一般处于冠层顶部的叶片LMA值比冠层底部的高(Koch *et al.*, 2004; Lichtenthaler *et al.*, 2007; Poorter *et al.*, 2009; Weerasinghe *et al.*, 2014)。据Koch等(2004)报道100 m高的红杉(*Sequoia sempervirens*)的冠层底部LMA为 $150 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, 而冠层顶部LMA值达 $800 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, 这是比较极端的例子。一般来说, 不管

是木本植物还是草本植物,其冠层LMA大约是底层LMA的两倍(Poorter *et al.*, 2009)。这种底层和冠层之间的差异在一定程度上是由物种的特异性决定的(Lichtenthaler *et al.*, 2007)。此外,LMA还随叶寿命的不同表现出较大的差异。叶寿命是植物在长期适应环境的过程中为获得最大光合生产所形成的适应策略(Reich *et al.*, 1991; 张林和罗天祥, 2004)。LMA反映了植物单位叶面积的构建成本,通常与叶寿命呈正相关关系。LMA低的植物,其光合效率高,生长速度快,环境胁迫应答策略表现为逃避,因而用于防御投资的物质较少,叶寿命较短,如草本植物、落叶乔灌木;而LMA高的植物,光合效率慢,生长速度慢,环境胁迫应答的策略表现为抵御和耐受,需要不断积累更多的物质构建保卫构造,因此表现出较长的叶寿命,如常绿木本植物(Reich *et al.*, 1991; Wright *et al.*, 2004; Wyka *et al.*, 2012; 王瑞雪等, 2014)。常绿木本植物的LMA通常随叶龄的增长而逐渐增加,LMA的增加主要与叶肉细胞的细胞壁变厚、木质素含量增加、叶片变厚、叶片的机械组织含量增加有关(Castro-Díez *et al.*, 2000; Hanba *et al.*, 2002; Wright *et al.*, 2004)。Niinemets等(2005, 2006)报道地中海3种阔叶常绿树种月桂(*Laurus nobilis*)、油橄榄(*Olea europea*)、冬青栎(*Quercus ilex*)的LMA随叶龄的增长而增加。而且叶龄对LMA的影响还与叶片在冠层中的位置有关,Han等(2008)报道赤松冠层底部LMA随叶龄的增加而增加的幅度为27%,但叶龄对冠层顶部LMA无影响。此外,在常绿木本植物中,叶寿命不同的植物,其LMA也有较大的差异,Wyka等(2012)报道松柏类阔叶类植物的叶寿命长,其LMA也显著高于阔叶类植物。

3.2 草本植物

草本植物的LMA普遍比木本植物的低,叶片生长速度快,资源获取和流动的速度快,进化程度比木本植物高(Flores *et al.*, 2014)。一般来说,多年生草本植物比一年生草本植物的LMA高。但在双子叶草本植物中,一年生与多年生植物之间的LMA差异不大;而单子叶植物中,禾本科多年生植物比一年生植物的LMA平均高60% (Poorter *et al.*, 2009)。而且同一片叶不同部位的LMA也不同,Niinemets等(2007)研究了大量的草本植物叶片,表明叶片中脉部分的LMA比叶片其余部分的LMA高,之间的差异约为6倍。然而,这种差异可能是由物种的特异性决

定的,小麦叶片中脉的LMA与叶片其余部分的LMA差异不大(Rawson *et al.*, 1987)。而且大多数禾本科植物基部叶片的LMA比末端叶片的LMA高(Poorter *et al.*, 2009)。Pinto等(2015)的研究表明C₄禾本科植物的LMA主要与其亚型有关。但目前关于草本植物的LMA的相关的研究还不是很多,尤其是关于禾本科植物的研究。

4 LMA与环境

LMA不仅与植物的内在的遗传特性有关,还与环境有密切的关系,植物在适应环境的过程中通过改变自身的形态解剖结构和生理反应更好地适应环境。植物的生长过程中会遭遇各种环境胁迫,如:光照、温度、水分的胁迫等都会影响LMA。一般情况下,LMA高的植物单位叶面积投入成本高,生长速度慢,其耐(非)生物胁迫的能力较强;而LMA低的植物单位叶面积投入成本低,叶片的光能利用效率高,生长速度快,但其耐胁迫的能力相对较差(Poorter & Bongers, 2006; Poorter *et al.*, 2009)

4.1 LMA与温度

生长在低温环境中的植物相比常温环境会有更高的LMA。在低温环境中,细胞体积的增长受到限制,导致细胞变小,细胞内含物增加,细胞数量增多,细胞层数增加,由此导致LD的增加及LVA的增长(Tardieu & Granier, 2000; Atkin *et al.*, 2006),不管是LD增加还是LVA增长,最终都会导致较高的LMA。Xiang等(2013)研究发现温带植物比热带植物的平均LMA高。Gorsuch等(2010)研究了拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)在低温下的叶片表型变化,随着低温胁迫的时间的延长,叶片的栅栏组织和海绵组织层数增多,叶片增厚,其LMA显著增加。Cohu (2014)的研究表明,无论是夏季一年生(向日葵、西葫芦(*Cucurbita pepo*))还是冬季一年生(拟南芥、菠菜)植物,其LMA随环境温度的降低呈上升趋势。

在低温环境中,植物的LMA增加是适应环境的表现。Ball等(2002)的研究表明,拥有较高的LVA的植物可以通过减缓冰冻速率来减少冻害的发生和减轻冻害胁迫。此外,细胞层数和数量增多导致单位叶面积的蛋白质含量以及次生化合物(例如:脯氨酸)增加,这些物质的增加有助于提高植物的耐寒能力(Usadel *et al.*, 2008)。

生长在温度较高的环境中的植物通常拥有较

低的LMA, 但LMA与温度并不呈线性相关($p < 0.01$) (Atkin *et al.*, 2006; Poorter *et al.*, 2009)。温度升高引起LMA降低的直接原因是叶片变薄。目前大量实验表明, 生长在高温环境中的植物, 叶面积增大但叶片显著变薄, 这与叶片的表皮层、栅栏组织、海绵组织的细胞层数减少及细胞变小引起的叶组织厚度的降低有关(Hartikainen *et al.*, 2009; Jin *et al.*, 2011)。杨兵等(2010)研究发现长期模拟增温条件下, 岷江冷杉(*Abies faxoniana*)幼苗LMA显著下降。Xu等(2012)通过模拟温室效应来研究气温升高对柳叶桉形态解剖结构的影响, 结果表明随温度的升高柳叶桉叶片LMA呈下降趋势。Zhang等(2015)的研究表明长期热胁迫会导致云杉属(*Picea*)植物的LMA下降。

4.2 LMA与水分胁迫

短时间的水分胁迫对植物的叶片解剖结构没有影响, 植物只有处于长期缺水状态才会使叶片的解剖结构发生实质性的改变(Poorter *et al.*, 2009)。目前, 大多数学者的研究表明耐旱性强的植物一般表现出较高的LMA, 这与叶片厚度和密度的增加有关(Niinemets *et al.*, 2009b)。龚春梅和王根轩(2010)通过研究干旱半干旱地区植物群落特征发现植物的LMA随干旱胁迫的加剧而增大。董廷发等(2012)的研究表明在植物群落水平上, 干旱生境中植物的LMA显著高于湿润生境。在长期水分胁迫条件下, 叶片的各组织和细胞结构的改变是导致LMA增加的直接原因。植物经过长期的水分胁迫, 叶片的厚度显著增加, 这与叶片上表皮组织、栅栏组织、海绵组织的增厚有关, 尤其是栅栏组织(Boughalleb & Hajlaoui, 2011; Galmés *et al.*, 2013)。此外, 叶片细胞的大小和结构也会发生适应性改变。水分胁迫下发育的叶片其扩展速率较低, 细胞因此更小, 更紧凑, 气室变小(Shield, 1950)。Zhang等(2011)的研究发现水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)幼苗叶片在长期水分胁迫下, 其叶肉细胞及上表皮细胞显著变小。细胞结构的改变主要表现为细胞壁增厚, 木质素含量增加(Sobrado, 1992; Henry *et al.*, 2000)。以上这些叶片组织和细胞的改变最终表现为叶片的LD及LMA逐渐增加(Nogués & Baker, 2000; Boughalleb & Hajlaoui, 2011)。即使水分胁迫解除, 植物仍然会维持叶片解剖结构的适应性的改变; 而且经过干旱胁迫后的植物拥有更强韧的叶片及更高的LMA (Kalapos *et al.*,

1996; Niinemets *et al.*, 2009b; Boughalleb & Hajlaoui, 2011)。这种适应性的改变最终对植物的生理过程尤其是光合作用产生较大的影响。很多研究表明植物遭受干旱胁迫后的光合速率会显著下降, 即使胁迫解除后也很难再恢复到胁迫前的值, 这与叶片解剖结构适应性的改变有关(Flexas *et al.*, 2001; Gallé *et al.*, 2009; Galmés *et al.*, 2011)。近年来的研究强调 g_m 在限制植物光合速率从水分胁迫恢复中扮演重要角色; 而且大多研究认为叶片解剖学的适应性的改变是引起 g_m 下降的重要原因, 如水分胁迫引起的LMA、LD增加、尤其是细胞壁增厚(Gallé *et al.*, 2009; Boughalleb & Hajlaoui, 2011; Galmés *et al.*, 2013)。

水涝是水分胁迫的另一种表现形式。植物遭受水涝时, 蒸腾作用保持不变, 而根系处于厌氧环境而导致根系水分吸收受到阻碍, 植物的枝叶处于与干旱胁迫同样的状态(Poorter *et al.*, 2009)。Mommer等(2005a, 2005b)的研究发现长期处于水淹胁迫下的蓼科酸模属植物*Rumex palustris*的沉水叶片的LMA显著下降; LMA的降低除了与叶片厚度、表皮细胞壁及角质层变薄引起的LD降低有关, 还与细胞中的淀粉含量的急剧下有关。揭胜麟等(2012)的研究发现三峡库区消落带植物(水淹时间约200天)与对照带相比, 其LMA下降, 而 A_{mass} 有显著提高。Mommer等(2007)通过对7个科的9种植物的研究表明, 陆生植物在水淹胁迫条件下的沉水叶片形态发生了较一致的可塑性应答反应, 主要表现为LMA、叶片厚度、叶表皮细胞壁及角质层厚度显著下降, 但其叶片应答反应的程度与耐水淹能力无关。总体来看, 水淹耐受性好的植物其LMA较低、叶片及细胞壁总是较薄, 这与植物在水淹条件下为增大其 g_m 在解剖学上的适应性表现有关(Mommer *et al.*, 2007)。

4.3 LMA与光照

植物的LMA随光照强度的增加而增加, 但LMA由总的光照度/天(DPI)决定, 而不是瞬时的光照强度决定(Chabot *et al.*, 1979; Niinemets *et al.*, 2004)。LMA随DPI的增加而显著增加, 但这种响应呈非线性相关, 因为在低光条件下LMA随DPI的增加而显著增加, 但是当DPI超过 $20 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 时, 其LMA的增加会变缓慢(Poorter *et al.*, 2009)。LMA随光照度增加而增加的过程中, LD和LVA均扮演重要角色。Coble和Cavaleri (2014)的研究表明, 光照增加导致LMA的增加主要与LVA的增加有关。但在LVA

增加的过程中,并不是所有的叶片组织的体积都增加,一般情况下,栅栏组织的体积随光强度的增加而显著增加,而表皮组织的体积保持不变(Hanson, 1917; Onoda *et al.*, 2008)。而高光条件下,*LD*的增加与叶脉密度的显著增加有关(Carins Murphy *et al.*, 2012);此外,在一定程度上还与栅栏组织细胞排列的紧密度的增加及总的非结构性碳水化合物(TNC)浓度的增加有关(Niinemets *et al.*, 1998; Poorter *et al.*, 2009)。

关于植物与光照的关系,目前研究的比较多的是森林生态系统中光照不足对植物产生的影响。在森林生态系统中,对光的需求的差异是决定植物生长和生存的主要因素(Hanba *et al.*, 2002)。大多研究表明植物在适应光环境的过程中主要通过调节叶片形态和结构适应光照的变化,主要表现在*LMA*的增大或减小(Niinemets, 2007; Lusk *et al.*, 2008; Coble & Cavaleri, 2015)。目前的研究表明,对于同一种植物,遮阴导致叶片*LMA*、厚度、密度下降,而单位干质量的叶面积增加,增大了其叶片捕光面积,利于在弱光环境下生存(冯玉龙等, 2002; Lusk *et al.*, 2008; 柳凤娟等, 2010; 王博轶等, 2012; Coble & Cavaleri, 2015)。在植物的冠层内部,阴生叶比阳生叶的*LMA*低,差异可达2–4倍,*LMA*降低主要与叶肉细胞层厚度减少,叶片变薄,叶片密度显著降低,细胞内含物显著下降有关(Niinemets, 2007; Lusk *et al.*, 2010; Chen *et al.*, 2014)。Meng等(2013, 2014)的研究发现,遮阴不仅会导致叶片的*LMA*下降,还会使叶片倾角变小,以截获更多的光照。值得关注的是,在很多胁迫条件下(比如干旱、低温),叶片*LMA*的增加伴随细胞壁的增厚,然而在遮阴条件下,虽然*LMA*降低了,但其细胞壁反而增厚,这可能是植物在低光条件下为增强其叶片硬度和韧度,避免食草动物的取食而采取的防御机制(Hanba *et al.*, 2002; Coble & Cavaleri, 2015)。此外,很多学者在对热带常绿和落叶木本植物的研究中发现,在同一低光环境中,耐阴性强的植物与需光植物相比,具有较低的光合能力和较高的*LMA*,*LMA*的增加在一定程度上与叶肉细胞组织孔隙度的下降、叶片表皮毛密度的增加有关(Hanba *et al.*, 2002; Lusk *et al.*, 2008)。*LMA*的增加使叶片更加强韧,可增强植物对食草动物和病原菌的防御能力,提高其在弱光下的生存几率(Kitajima *et al.*, 1994)。

5 小结与展望

*LMA*反映了植物在单位叶面积上的投入成本,是叶片经济型谱中最基础的叶功能性状。植物*LMA*也是最易定量测定的复合结构参数,与植物学的很多研究领域紧密相关。*LMA*在农艺学中可作为反映作物生产力的指标;在生态学中是反映植物生态策略的重要指标;在生理学上与植物的光合作用及抗逆生理生化反应密切相关。*LMA*在个体水平与植物的细胞结构及生理反应相关;而在群落水平可以通过改变群落的初级生产力、凋落物的分解速率、碳氮的循环对生态系统功能产生重要的影响(Díaz *et al.*, 2004; Poorter *et al.*, 2009)。因此,无论从植物的个体还是群落水平研究*LMA*均具有重要意义。到目前为止,关于植物*LMA*已在解剖结构、生理生态学方面展开了深入的研究,但还有一些问题值得进一步关注和继续完善研究。

(1)植物*LMA*并不是完全由遗传或者环境来决定的,而是由内在的遗传基础和外在的环境共同作用形成的。因此,*LMA*的大小在很大程度上由植物的内在遗传基础决定。不同功能群、种间、科属的植物*LMA*存在较大的差异,而通过在叶片水平、组织解剖水平、细胞水平的比较研究能进一步解释造成不同科属或功能群的植物*LMA*差异的原因。目前已经针对不同科属的植物做了很多组织解剖学方面的比较研究,但在细胞水平的比较研究还很有限,主要由于实验技术方面的原因,难以对不同组织的细胞大小和数量的改变做定量比较研究。传统的组织切片只能反映细胞某个横截面的面积,难以真实反映细胞的体积、形状、数量,而采用3D成像技术与计算机空间模型(Xu *et al.*, 2012; Kubínová *et al.*, 2014)的结合能展现叶片组织、细胞的立体结构,这可能成为未来定量研究细胞和细胞器的重要手段。

(2)植物*LMA*反映了碳资源的获取能力和资源的利用方式,与其生态位息息相关。当环境发生改变时,植物通过调节*LMA*的大小来改变调整资源的获取方式和生存对策,最终可能导致其生态位的改变,由此对整个生态群落产生较大的影响(Garnier *et al.*, 2004; Díaz *et al.*, 2007)。因此,面对全球高温、干旱、水涝等极端气候的频繁出现,研究逆境条件下植物的生理生化反应及生存策略对于预测气候变化对植物生态的系统的影响具有重要意义。目前,关于逆境条件下植物*LMA*的研究相对较少,逆境引

起的LMA的改变最终导致生理反应的改变, 尤其对光合作用的影响最大。研究表明, g_m 是限制光合作用的一个重要因素, 而LMA的改变总伴随 g_m 的改变。LMA高、叶片厚的植物, 其细胞壁导度是限制 g_m 的主要因素; 而LMA低、叶片薄的植物, 其限制 g_m 的主要因素各不相同, 其机制仍然不是很清楚。有学者提出, 水通道蛋白(aquaporins)和碳酸酐酶(carbonic anhydrases)可能对低LMA植物的 g_m 具有重要调控作用(Tomás *et al.*, 2013)。关于两者对 g_m 的调节机制已有一些初步的报道(Perez-Martin *et al.*, 2014; Boudichevskaia *et al.*, 2015), 但是还需要进一步完善研究以明确其调控机理。此外, 研究环境改变对植物LMA、 g_m 、光合效率的影响及三者之间的相互的调控机制对于理解植物的进化适应性以及气候变化对植物的影响具有重要价值, 这不仅是目前研究的重点, 也是将来研究的重要内容。

(3) 禾本科植物是草地生态系统中的优势种群, 其进化程度高, 分布范围广, 地理条件跨度大, 生态类型丰富。但是, 目前国内外对禾本科植物LMA的系统研究相对较少。在将来的研究工作中, 可以通过禾本科特定种属的不同地理位置、不同生态类型的植物LMA来研究其叶片形态结构的进化适应性, 以及环境变化导致的种间、种内的LMA及相关叶功能性状的差异, 这对预测气候变化对草地植物的影响有重要意义, 而且在草地生态系统的修复工作中具有指导价值。

基金项目 国家科技支撑项目(2013BAD02B02)、重庆市应用开发计划重点项目(CSTC2014yykfb-50001)和中央高校基本科研业务费专项(XDJK-2012CO92)。

参考文献

- Antúnez I, Retamosa EC, Villar R (2001). Relative growth rate in phylogenetically related deciduous and evergreen woody species. *Oecologia*, 128, 172–180.
- Asner GP, Martin RE, Tupayachi R, Emerson R, Martinez P, Sinca F, Powell GV, Wright SJ, Lugo AE (2011). Taxonomy and remote sensing of leaf mass per area (LMA) in humid tropical forests. *Ecological Applications*, 21, 8598.
- Aspinwall MJ, Lowry DB, Taylor SH, Juenger TE, Hawkes CV, Johnson MV, Kiniry JR, Fay PA (2013). Genotypic variation in trait linked to climate and aboveground productivity in a widespread C_4 grass: Evidence for a functional trait syndrome. *New Phytologist*, 199, 966–980.
- Atkin OK, Loveys BR, Atkinson LJ, Pons TL (2006). Phenotypic plasticity and growth temperature: Understanding interspecific variability. *Journal of Experimental Botany*, 57, 267–281.
- Baldini E, Facini O, Nerozzi F, Rossi F, Rotondi A (1997). Leaf characteristics and optical properties of different woody species. *Trees*, 12, 73–81.
- Ball MC, Wolfe J, Canny M, Hofmann M, Nicotra AB, Hughes D (2002). Space and time dependence of temperature and freezing in evergreen leaves. *Functional Plant Biology*, 29, 1259–1272.
- Boudichevskaia A, Heckwolf M, Kaldenhoff R (2015). T-DNA insertion in aquaporin gene at PIP1;2 generates transcription profiles reminiscent of a low CO_2 response. *Plant, Cell & Environment*, 38, 2286–2298.
- Boughalleb F, Hajlaoui H (2011). Physiological and anatomical changes induced by drought in two olive cultivars (cv Zalmati and Chemlali). *Acta Physiologiae Plantarum*, 33, 53–65.
- Carins Murphy MR, Jordan GJ, Brodribb TJ (2012). Differential leaf expansion can enable hydraulic acclimation to sun and shade. *Plant, Cell & Environment*, 35, 1407–1418.
- Castro-Díez P, Puyravaud JP, Cornelissen JHC (2000). Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia*, 124, 476–486.
- Coble AP, Cavaleri MA (2014). Light drives vertical gradients of leaf morphology in a sugar maple (*Acer saccharum*) forest. *Tree Physiology*, 34, 146–158.
- Coble AP, Cavaleri MA (2015). Light acclimation optimizes leaf functional traits despite height-related constraints in a canopy shading experiment. *Oecologia*, 177, 1131–1143.
- Cohu CM, Muller O, Adams WW 3rd, Demmig-Adams B (2014). Leaf anatomical and photosynthetic acclimation to cool temperature and high light in two winter versus two summer annuals. *Physiologia Plantarum*, 152, 164–173.
- Coombe DE (1960). An analysis of the growth of *Trema guineensis*. *Journal of Ecology*, 48, 219–231.
- Chabot BF, Jurik TW, Chabot JF (1979). Influence of instantaneous and integrated light-flux density on leaf anatomy and photosynthesis. *American Journal of Botany*, 66, 940–945.
- Chen A, Lichstein JW, Osnas JL, Pacala SW (2014). Species-independent down-regulation of leaf photosynthesis and respiration in response to shading: Evidence from six temperate tree species. *PLOS ONE*, 9, e91798. doi: 10.1371/journal.pone.0091798.
- Choong MF, Lucas PW, Ong JSY, Pereira B, Tan HTW, Turner IM (1992). Leaf fracture toughness and sclero-phylly: Their correlation and ecological implications. *New Phytologist*, 121, 597–610.
- Díaz S, Hodgson JG, Thompson K, Cabido M, Cornelissen JHC, Jalili A, Montserrat-Martí G, Grime JP, Zarrinkamar F, Asri Y, Band SR, Basconcelo S, Castro-Díez P, Funes

- G, Hamzehee B, Khoshnevi M, Pérez-Harguindeguy N, Pérez-Rontomé MC, Shirvany FA, Vendramini F, Yazdani S, Abbas-Azimi R, Bogaard A, Boustani S, Charles M, Dehghan M, de Torres-Espuny L, Falczuk V, Guerrero-Campo J, Hynd A, Jones G, Kowsary E, Kazemi-Saeed F, Maestro-Martínez M, Romo-Díez A, Shaw S, Siavash B, Villar-Salvador P, Zak MR (2004). The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15, 295–304.
- Díaz S, Lavorel S, de Bello F, Quétier F, Grigulis K, Robson MT (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 20684–20689.
- Dong TF, Feng YL, Lei Y B, 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. 生态学报, 31, 1043–1049.]
- Evans JR, Kaldenhoff R, Genty B, Terashima I (2009). Resistances along the CO₂ diffusion pathway inside leaves. *Journal of Experimental Botany*, 60, 2235–2248.
- Fajardo A, Piper F (2010). Intraspecific trait variation and co-variation in a widespread tree species (*Nothofagus pumilio*) in southern Chile. *New Phytologist*, 189, 259–271.
- Feng YL, Cao KF, Feng ZL, Ma L (2002). Acclimation of lamina mass per unit area, photosynthetic characteristics and dark respiration to growth light regimes in four tropical rainforest species. *Acta Ecologica Sinica*, 22, 901–910. (in Chinese with English abstract) [冯玉龙, 曹坤芳, 冯志立, 马玲 (2002). 四种热带雨林树种幼苗比叶重, 光合特性和暗呼吸对生长光环境的适应. 生态学报, 22, 901–910.]
- Flexas J, Gulías J, Jonasson S, Medrano H, Mus M (2001). Seasonal patterns and control of gas exchange in local populations of the Mediterranean evergreen shrub *Pistacia lentiscus* L. *Acta Oecologica*, 22, 33–43.
- Flexas J, Ribas-Carbó M, Diaz-Espejo A, Galmés J, Medrano H (2008). Mesophyll conductance to CO₂: Current knowledge and future prospects. *Plant, Cell & Environment*, 31, 602–621.
- Flores O, Garnier E, Wright IJ, Reich PB, Pierce S, Diaz S, Pakeman RJ, Rusch GM, Bernard-Verdier M, Testi B, Bakker JP, Bekker RM, Cerabolini BEL, Ceriani RM, Cornu G, Cruz P, Delcamp M, Dolezal J, Eriksson O, Fayolle A, Freitas H, Golodets C, Gourlet-Fleury S, Hodgson JG, Brusa G, Kleyer M, Kunzmann D, Lavorel S, Papanastasis VP, Pérez-Harguindeguy N, Vendramini F, Weiher E (2014). An evolutionary perspective on leaf economics: Phylogenetics of leaf mass per area in vascular plants. *Ecology and Evolution*, 4, 2799–2811.
- Gallé A, Flórez-Sarasa ID, Tomás M, Pou A, Medrano H, Ribas-Carbo M, Flexas J (2009). The role of mesophyll conductance during water stress and recovery in tobacco (*Nicotiana sylvestris*): Acclimation or limitation? *Journal of Experimental Botany*, 60, 2379–2390.
- Galmés J, Conesa MÀ, Ochogavía JM., Perdomo JA, Francis DM, Ribas-Carbó M, Cifre J (2011). Physiological and morphological adaptations in relation to water use efficiency in Mediterranean accessions of *Solanum lycopersicum*. *Plant, Cell & Environment*, 34, 245–260.
- Galmés J, Ochogavía JM, Gago J, Roldán EJ, Cifre J, Conesa MÀ (2013). Leaf responses to drought stress in Mediterranean accessions of *Solanum lycopersicum*: Anatomical adaptations in relation to gas exchange parameters. *Plant, Cell & Environment*, 36, 920–935.
- Garnier E, Laurent G (1994). Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytologist*, 128, 725–736.
- Garnier E, Cortez J, Billes G, Navas ML, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630–2637.
- Gong CM, Wang GX (2010). Leaf and stem traits of plant communities along rainfall gradient in arid and semi-arid areas. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 28, 69–75. (in Chinese with English abstract) [龚春梅, 王根轩 (2010). 干旱半干旱区降水量梯度下植物群落的叶、茎属性特征. 干旱地区农业研究, 28, 69–75.]
- Gorsuch PA, Pandey S, Atkin OK (2010). Temporal heterogeneity of cold acclimation phenotypes in *Arabidopsis* leaves. *Plant, Cell & Environment*, 33, 244–258.
- Hassiotou F, Ludwig M, Renton M, Veneklaas EJ, Evans JR (2009). Influence of leaf dry mass per area, CO₂ and irradiance on mesophyll conductance in sclerophylls. *Journal of Experimental Botany*, 60, 2303–2314.
- Hassiotou F, Renton M, Ludwig M, Evans JR, Veneklaas EJ (2010). Photosynthesis at an extreme end of the leaf trait spectrum: How does it relate to high leaf dry mass per area and associated structural parameters? *Journal of Experimental Botany*, 61, 3015–3028.
- Hartikainen K, Nerg AM, Kivimaenpää M, Kontunen-Soppela S, Maenpää M, Oksanen E, Rousi M, Holopainen T (2009). Emissions of volatile organic compounds and leaf structural characteristics of European aspen (*Populus tremula*) grown under elevated ozone and temperature. *Tree Physiology*, 29, 1163–1173.
- Hanba YT, Kogami H, Terashima I (2002). The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. *Plant, Cell & Environment*, 25, 1021–1030.
- Han Q (2011). Height related decreases in mesophyll

- conductance, leaf photosynthesis and compensating adjustments associated with leaf nitrogen concentrations in *Pinus densiflora*. *Tree Physiology*, 31, 976–984.
- Han Q, Kawasaki T, Nakano T, Chiba Y (2008). Leaf-age effects on seasonal variability in photosynthetic parameters and its relationships with leaf mass per area and leaf nitrogen concentration within a *Pinus densiflora* crown. *Tree Physiology*, 28, 551–558.
- Hanson HC (1917). Leaf structure as related to environment. *American Journal of Botany*, 4, 533–560.
- Henry DA, Simpson RJ, Macmillan RH (2000). Seasonal changes and the effect of temperature and leaf moisture content on intrinsic shear strength of leaves of pasture grasses. *Australian Journal of Agricultural Research*, 51, 823–831.
- Hikosaka K (2004). Interspecific difference in the photosynthesis–nitrogen relationship: Patterns, physiological causes, and ecological importance. *Journal of Plant Research*, 117, 481–494.
- Hikosaka K, Shigeno A (2009). The role of Rubisco and cell walls in the interspecific variation in photosynthetic capacity. *Oecologia*, 160, 443–451.
- 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. (in Chinese with English abstract) [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 B, Wang L, Wang J, Jiang KZ, Wang Y, Jiang XX, Ni CY, Wang YL, Teng NJ (2011). The effect of experimental warming on leaf functional traits, leaf structure and leaf biochemistry in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biology*, 11, 35.
- Kalapos T, van den Boogaard R, Lambers H (1996). Effect of soil drying on growth, biomass allocation and leaf gas exchange of two annual grass species. *Plant and Soil*, 185, 137–149.
- Kitajima K (1994). Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, 98, 419–428.
- Koch GW, Sillett SC, Jennings GM, Davis SD (2004). The limits to tree height. *Nature*, 428, 851–854.
- Kubínová Z, Janáček J, Lhotáková Z, Kubínová L, Albrechtová J (2014). Unbiased estimation of chloroplast number in mesophyll cells: Advantage of a genuine three-dimensional approach. *Journal of Experimental Botany*, 65, 609–620.
- Li Y, Yang D, Xiang S, Li G (2013). Different responses in leaf pigments and leaf mass per area to altitude between evergreen and deciduous woody species. *Australian Journal of Botany*, 61, 424–435.
- Lichtenthaler HK, Babani F, Langsdorf G (2007). Chlorophyll fluorescence imaging of photosynthetic activity in sun and shade leaves of trees. *Photosynthesis Research*, 93, 235–244.
- Liu FJ, Xiang S, Yang XC, Sun SC (2010). Comparison of leaf mass per area, photosynthetic capacity and chemical defense traits of four evergreen broad-leaved tree species under contrasting light conditions. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 16, 462–467. (in Chinese with English abstract) [柳凤娟, 向双, 阳小成, 孙书存 (2010). [两种光照生境下4种常绿阔叶树的单位叶面积干重、光合能力与化学防御物质含量比较. *应用与环境生物学报*, 16, 462–467.]
- Lusk CH, Reich PB, Montgomery RA, Ackerly DA, Cavender-Bares J (2008). Why are evergreen leaves so contrary about shade? *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 299–303.
- Lusk CH, Onoda Y, Kooyman R, Gutiérrez-Girón A (2010). Reconciling species-level vs plastic responses of evergreen leaf structure to light gradients: Shade leaves punch above their weight. *New Phytologist*, 186, 429–438.
- Meng F, Cao R, Yang D, Niklas KJ, Sun S (2013). Within-twig leaf distribution patterns differ among plant life-forms in a subtropical Chinese forest. *Tree Physiology*, 33, 753–762.
- Meng F, Cao R, Yang D, Niklas KJ, Sun S (2014). Trade-offs between light interception and leaf water shedding: A comparison of shade- and sun-adapted species in a subtropical rainforest. *Oecologia*, 174, 13–22.
- Mommer L, de Kroon H, Pierik R, Bögemann GM, Visser EJW (2005a). A functional comparison of acclimation to shade and submergence in two terrestrial plant species. *New Phytologist*, 167, 197–206.
- Mommer L, Pons TL, Wolters-Arts M, Venema JH, Visser EJ (2005b). Submergence-induced morphological, anatomical, and biochemical responses in a terrestrial species affect gas diffusion resistance and photosynthetic performance. *Plant Physiology*, 139, 497–508.
- Mommer L, Wolters-Arts M, Andersen C, Visser EJW, Pedersen O (2007). Submergence-induced leaf acclimation in terrestrial species varying in flooding tolerance. *New Phytologist*, 176, 337–345.
- Muir CD, Hangarter RP, Moyle LC, Davis PA (2014). Morphological and anatomical determinants of mesophyll conductance in wild relatives of tomato (*Solanum* sect. *Lycopersicon*, sect. *Lycopersicoides*; Solanaceae). *Plant, Cell & Environment*, 37, 1415–1426.
- Myers DA, Vogelmann TC, Bornman JF (1994). Epidermal focusing and effects on light utilization in *Oxalis acetosella*. *Physiologia Plantarum*, 91, 651–656.
- Niinemets Ü (1999). Components of leaf dry mass per area-thickness and density alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytologist*, 144,

35–47.

- Niinemets Ü, Kull O, Tenhunen JD (1998). An analysis of light effects on foliar morphology, physiology, and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Tree Physiology*, 18, 681–696.
- Niinemets Ü (2001). Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 82, 453–469.
- Niinemets Ü, Reichstein M (2003). Controls on the emission of plant volatiles through stomata: A sensitivity analysis. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 108, 4211. doi:10.1029/2002JD002626.
- Niinemets Ü, Kull O, Tenhunen JD (2004). Within canopy variation in the rate of development of photosynthetic capacity is proportional to integrated quantum flux density in temperate deciduous trees. *Plant, Cell & Environment*, 27, 293–313.
- Niinemets Ü, Cescatti A, Rodeghiero M, Tosens T (2005). Leaf internal diffusion conductance limits photosynthesis more strongly in older leaves of Mediterranean evergreen broad-leaved species. *Plant, Cell & Environment*, 28, 1552–1566.
- Niinemets Ü, Cescatti A, Rodeghiero M, Tosens T (2006). Complex adjustments of photosynthetic potentials and internal diffusion conductance to current and previous light availabilities and leaf age in Mediterranean evergreen species *Quercus ilex*. *Plant, Cell & Environment*, 29, 1159–1178.
- Niinemets Ü, Sack L (2006). Structural determinants of leaf light-harvesting capacity and photosynthetic potentials. *Progress in Botany*, 67, 385–419.
- Niinemets Ü, Portsmouth A, Tena D, Tobias M, Matesanz S, Valladares F (2007). Do we underestimate the importance of leaf size in plant economics? Disproportionate scaling of support costs within the spectrum of leaf physiognomy. *Annals of Botany*, 100, 283–303.
- Niinemets Ü (2007). Photosynthesis and resource distribution through plant canopies. *Plant, Cell & Environment*, 30, 1052–1071.
- Niinemets Ü, Wright IJ, Evans JR (2009a). Leaf mesophyll diffusion conductance in 35 Australian sclerophylls covering a broad range of foliage structural and physiological variation. *Journal of Experimental Botany*, 60, 2433–2449.
- Niinemets Ü, Díaz-Espejo A, Flexas J, Galmés J, Warren CR (2009b). Role of mesophyll diffusion conductance in constraining potential photosynthetic productivity in the field. *Journal of Experimental Botany*, 8, 2249–2270.
- Niinemets Ü, Flexas J, Penuelas J (2011). Evergreens favored by higher responsiveness to increased CO₂. *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 136–142.
- Nogués S, Baker NR (2000). Effects of drought on photosynthesis in Mediterranean plants grown under enhanced UV-B radiation. *Journal of Experimental Botany*, 51, 1309–1317.
- Onoda Y, Schieving F, Anten NPR (2008). Effects of light and nutrient availability on leaf mechanical properties of *Plantago major*: A conceptual approach. *Annals of Botany*, 101, 727–736.
- Parkhurst DF, Mott KA (1990). Intercellular diffusion limits to CO₂ uptake in leaves: Studies in air and helox. *Plant Physiology*, 94, 1024–1032.
- Peguero-Pina JJ, Flexas J, Galmés J, Sancho-Knapik D, Barredo G, Villarroya D, Gil-Pelegrín E (2012). Leaf anatomical properties in relation to differences in mesophyll conductance to CO₂ and photosynthesis in two related Mediterranean *Abies* species. *Plant, Cell & Environment*, 35, 2121–2129.
- Perez-Martin A, Michelazzo C, Torres-Ruiz JM, Flexas J, Fernández JE, Sebastiani L, Diaz-Espejo A (2014). Regulation of photosynthesis and stomatal and mesophyll conductance under water stress and recovery in olive trees: Correlation with gene expression of carbonic anhydrase and aquaporins. *Journal of Experimental Botany*, 65, 3143–3156.
- Pinto H, Powell JR, Sharwood RE, Tissue DT, Ghannoum O (2015). Variations in nitrogen use efficiency reflect the biochemical subtype while variations in water use efficiency reflect the evolutionary lineage of C₄ grasses at inter-glacial CO₂. *Plant, Cell and Environment*, doi: 10.1111/pce.12636.
- Poorter L, Bongers F (2006). Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 87, 1733–1743.
- 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.
- Pyankov VI, Kondratchuk AV, Shipley B (1999). Leaf structure and specific leaf mass: The alpine desert plants of the Eastern Pamirs, Tadjikistan. *New Phytologist*, 143, 131–142.
- Rawson HM, Gardner PA, Long MJ (1987). Sources of variation in specific leaf area in wheat grown at high temperature. *Australian Journal of Plant Physiology*, 14, 287–298.
- Reich PB, Uhl C, Walters MB, Ellsworth DS (1991). Leaf life-span as a determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. *Oecologia*, 86, 16–24.
- Richardson SJ, Allen RB, Buxton RP, Easdale TA, Hurst JM, Morse CW, Smissen RD, Peltzer DA (2013). Intraspecific relationships among wood density, leaf structural traits and environment in four co-occurring species of *Nothofagus* in New Zealand. *PLOS ONE*, 8, e58878. doi: 10.1371/journal.pone.0058878.
- Roderick ML, Berry SL, Saunders AR, Noble IR (1999). On the relationship between the composition, morphology and function of leaves. *Functional Ecology*, 13, 696–710.
- Scafaro AP, von Caemmerer S, Evans JR, Atwell B (2011).

- Temperature response of mesophyll conductance in cultivated and wild *Oryza* species with contrasting mesophyll cell wall thickness. *Plant, Cell & Environment*, 34, 1999–2008.
- Sobrado MA (1992). The relationship between nitrogen and photosynthesis in relation to leaf age in a tropical xerophytic tree. *Photosynthetica*, 26, 445–448.
- Shield LM (1950). Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *Botanical Review*, 16, 399–447.
- Tardieu F, Granier C (2000). Quantitative analysis of cell division in leaves: Methods, developmental patterns and effects of environmental conditions. *Plant Molecular Biology*, 43, 555–567.
- Terashima I, Hanba YT, Tazoe Y, Vyas P, Yano S (2006). Irradiance and phenotype: comparative eco-development of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO₂ diffusion. *Journal of Experimental Botany*, 57, 343–354.
- Terashima I, Hanba YT, Tholen D, Niinemets Ü (2011). Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis. *Plant Physiology*, 155, 108–116.
- Tomás M, Flexas J, Copolovici L, Galmés J, Hallik L, Medrano H, Ribas-Carbó M, Tosens T, Vislap V, Niinemets Ü (2013). Importance of leaf anatomy in determining mesophyll diffusion conductance to CO₂ across species: Quantitative limitations and scaling up by models. *Journal of Experimental Botany*, 64, 2269–2281.
- Tosens T, Niinemets Ü, Vislap V, Eichelmann H, Castro-Díez P (2012). Developmental changes in mesophyll diffusion conductance and photosynthetic capacity under different light and water availabilities in *Populus tremula*: How structure constrains function. *Plant, Cell & Environment*, 35, 839–856.
- Tsujii Y, Onoda Y, Izuno A, Isagi Y, Kitayama, K (2016). A quantitative analysis of phenotypic variations of *Metrosideros polymorpha* within and across populations along environmental gradients on Mauna Loa, Hawaii. *Oecologia*, 180, 1049–1059.
- Usadel B, Bläsing OE, Gibon Y, Poree F, Höhne M, Günter M, Trethewey R, Kamlage B, Poorter H, Stitt M (2008). Multilevel genomic analysis of the response of transcripts, enzyme activities and metabolites in *Arabidopsis* rosettes to a progressive decrease of temperature in the nonfreezing range. *Plant, Cell & Environment*, 31, 518–547.
- van Arendonk JJCM, Poorter H (1994). The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate. *Plant, Cell & Environment*, 17, 963–970.
- Villar R, Merino JA (2001). Comparison of leaf construction cost in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. *New Phytologist*, 151, 213–226.
- Villar R, Robledo JR, Jong Y, Poorter H (2006). Differences in construction costs and chemical composition between deciduous and evergreen woody species are small as compared to differences between families. *Plant, Cell & Environment*, 29, 1629–1643.
- Villar R, Ruiz-Robledo J, Uberta JL, Poorter H (2013). Exploring variation in leaf mass per area (LMA) from leaf to cell: An anatomical analysis of 26 woody species. *American Journal of Botany*, 100, 1969–1980.
- Wang BY, Ma HJ, Su TW, Liu T, Wang Q (2012). Physiological response and acclimation to changes in light regimes in two tropical rainforest species. *Plant Physiology Journal*, 48, 232–240. (in Chinese with English abstract) [王博轶, 马洪军, 苏腾伟, 刘涛, 王齐 (2012). 两种热带雨林树苗对环境光强变化的生理响应和适应机制. 植物生理学报, 48, 232–240.]
- Wang RX, Zhang GF, Sun JJ (2014). Correlation of leaf life-span of major evergreen trees with herbivory frequency in Baohuashan, Jiangsu Province. *Chinese Journal of Ecology*, 33, 1459–1466. (in Chinese with English abstract) [王瑞雪, 张光富, 孙晶晶 (2014). 江苏宝华山主要常绿植物叶寿命与虫食频度相关性. 生态学杂志, 33, 1459–1466.]
- Warren C (2008). Stand aside stomata, another actor deserves centre stage: The forgotten role of the internal conductance to CO₂ transfer. *Journal Experimental Botany*, 59, 1475–1487.
- Weerasinghe LK, Creek D, Crous KY, Xiang S, Liddell MJ, Turnbull MH, Atkin OK (2014). Canopy position affects the relationships between leaf respiration and associated traits in a tropical rainforest in Far North Queensland. *Tree Physiology*, 34, 564–584.
- 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, Cannon K (2001). Relationships between leaf life-span and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. *Functional Ecology*, 15, 351–359.
- 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 M, 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.
- Wright IJ, Reich PB, Cornelissen JHC, Falster DS, Garnier E, Hikosaka K, Lamont BB, Lee W, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Villar R, Warton DI, Westoby M (2005). Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist*, 166, 485–496.
- Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of

plant strategies. *New Phytologist*, 143, 155–162.

Witkowski ETF, Lamont BB (1991). Leaf specific mass con-
founds leaf density and thickness. *Oecologia*, 88, 486–493.

Wyka TP, Oleksyn J, Zytkowski R, Karolewski P, Jagodziński
AM, Reich PB (2012). Responses of leaf structure and
photosynthetic properties to intra-canopy light gradients:
A common garden test with four broadleaf deciduous an-
giosperm and seven evergreen conifer tree species.
Oecologia, 170, 11–24.

Xiang S, Reich PB, Sun S, Atkin OK (2013). Contrasting
leaf trait scaling relationships in tropical and temperate spe-
cies. *Functional Ecology*, 27, 520–532.

Xu CY, Salih A, Ghannoum O, Tissue DT (2012). Leaf struc-
tural characteristics are less important than leaf chemical
properties in determining the response of leaf mass per
area and photosynthesis of *Eucalyptus saligna* to indus-
trial-age changes in [CO₂] and temperature. *Journal of
Experimental Botany*, 63, 5829–5841.

Yang B, Wang JC, Zhang YB (2010). Effect of long-term
warming on growth and biomass allocation of *Abies faxo-
niana* 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.]

Zhang XW, Wang JR, Ji MF, Milne RI, Wang MH, Liu JQ, Shi
S, Yang SL, Zhao CM (2015). Higher thermal acclimation
potential of respiration but not photosynthesis in two al-
pine *Picea* taxa in contrast to two lowland congeners.
PLOS ONE, 10, e0123248. doi: 10.1371/journal.pone.
0123248.

Zhang L, Luo TX (2004). Advances in ecological studies on
leaf lifespan and associated leaf traits. *Acta Phy-
toecologica Sinica*, 28, 844–852. (in Chinese with English
abstract) [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, 844–
852.]

Zhang Y, Equiza MA, Zheng Q, Tyree MT (2011). The impact
of long-term water stress on relative growth rate and mor-
phology of needles and shoots of *Metasequoia glyptostro-
boides* seedlings: Research toward identifying mechanistic
models. *Physiologia Plantarum*, 143, 10–20.

Zheng SX, Shangguan ZP (2007). Photosynthetic charac-
teristics and their relationships with leaf nitrogen content and
leaf mass per area in different plant functional types. *Acta
Ecologica Sinica*, 27, 171–181. (in Chinese with English
abstract) [郑淑霞, 上官周平 (2007). 不同功能型植物
光合特性及其与叶氮含量、比叶重的关系. 生态学报,
27, 171–181.]

责任编辑: 何维明 责任编辑: 李 敏

附录1 文章中涉及的名词术语的缩写、含义、单位
Table 1 Abbreviations and associated meanings and units used in this paper

缩写 Abbreviation	含义 Meaning	单位 Unit
LMA	比叶质量 Leaf mass per area	g·m ⁻²
SLA	比叶面积 Specific leaf area	m ² ·kg ⁻¹
LD	叶片密度 Leaf density	g·mL ⁻¹
VA	叶片不同组织及气室单位面积体积 Volume per area of different tissues and air spaces	mL·m ⁻²
LVA	叶片体积 Leaf volume per area	mL·m ⁻²
T _{cw}	细胞壁厚度 Mesophyll cell wall thickness	μm
g _m	叶肉细胞导度 Mesophyll conductance to CO ₂	mol CO ₂ m ⁻² ·s ⁻¹ ·bar ⁻¹
A _{area}	单位叶面积光合速率 Net CO ₂ assimilation rate per unit leaf area	mol·m ⁻² ·s ⁻¹
A _{mass}	叶片单位质量光合速率 Net CO ₂ assimilation rate per unit leaf mass	mol·g ⁻¹ ·s ⁻¹
N _{area}	单位叶面积氮含量 Nitrogen per unit leaf area	%
N _{mass}	叶片单位质量氮含量 Nitrogen per unit leaf mass	%
air	气室 Air spaces	—
epi	表皮层与角质层 Epidermis and cuticle	—
mes	叶肉细胞 Mesophyll (spongy and palisade parenchyma)	—
vst	维管组织与厚壁组织 Vascular tissue plus sclerenchymatous tissue	—



植物生态学报官网



微信订阅号
期刊及学科
相关信息发布



微信服务号
稿件状态查询
全文检索浏览