

# 植物主要叶性状与微地形间相关性研究综述

郭传友<sup>1,2\*</sup>, 王珊珊<sup>2</sup>

<sup>1</sup>淮北师范大学信息学院, 安徽 淮北

<sup>2</sup>淮北师范大学生命科学学院, 安徽 淮北

Email: \*chyguo@126.com

收稿日期: 2021年8月19日; 录用日期: 2021年9月16日; 发布日期: 2021年9月26日

## 摘要

植物性状是植物在与环境之间相互作用过程中, 为更好地生存与发展而形成的适应性特征。微地形借助环境因子的变化影响着其中光、热、水、土壤理化性质等其它因素的时空分配, 从而形成相对异质性的微环境, 为群落中物种间共存创造了差异性条件。同一物种在异质性的微环境影响下, 逐渐会产生相应的性状变化, 形成相应的适应性策略。本文通过对植物主要叶性状, 包括比叶面积、叶干物质含量、叶片营养及叶数量与微地形之间关系的综述, 阐明植物主要叶性状对微地形的适应性变化, 为开展植物其它性状与微地形间的关系研究提供理论参考。

## 关键词

植物, 叶性状, 微地形, 相互关系

# Overviews on Research of the Interrelationships between Plant Main Leaf Characteristics and Micro-Topography Units

Chuanyou Guo<sup>1,2\*</sup>, Shanshan Wang<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Information College, Huaibei Normal University, Huaibei Anhui

<sup>2</sup>School of Life Science, Huaibei Normal University, Huaibei Anhui

Email: \*chyguo@126.com

Received: Aug. 19<sup>th</sup>, 2021; accepted: Sep. 16<sup>th</sup>, 2021; published: Sep. 26<sup>th</sup>, 2021

\*通讯作者。

## Abstract

Plant characteristics are the adaptive properties formed in the process of interaction between plants and their environment. These characteristics are for plants' better survival and development. Micro-topography controls the spatial redistribution of light, heat, water, soil physical and chemical properties and other environmental factors through the changes of surface morphology and geomorphic process which lead to form relative heterogenous micro-environment. It also creates heterogenous conditions for the coexistence of species in a community. The same species under the influence of heterogeneous habitats, it will gradually produce relevant characteristic changes and gradually form relevant adaptive strategy. In this paper, the interrelationships between plant main leaf characteristics and micro-topography units were reviewed. The main plant main leaf characteristics include specific leaf area (SLA), Leaf dry matter content (LDMC), foliar nutrition, and number of leaves. The adaptive changes of plant main leaf characteristics in response to micro-topography were clarified. This paper will provide a theoretical reference for the researches on the interrelationships between other plant characteristics and micro-topography units.

## Keywords

Plant, Leaf Characteristics, Micro-Topography, Interrelationship

Copyright © 2021 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 引言

生物在与环境之间相互影响中不断进化和发展,从而使得生物能够适应不断变化的环境。了解植物对于环境的适应,可以预测植物种群、群落乃至整个生态系统对环境变化的响应[1]。在不同的环境条件下,植物会以不同的性状特征与之相适应。植物性状反映了植物在进化过程当中,与环境相互作用而形成的适应对策[2]。多数植物生态学家认为,植物叶片与环境接触面积大,可塑性强,可以改变其性状特征以适应外界环境因素的变化。叶性状与植物的适应策略密切相关[3],其作为植物功能性状之一,可以体现在一个物种的形态、生理、生态及物候等方面的特征上,这些特征通常在个体水平上可测量,并通过影响其生长、繁殖和存活来影响植物的行为和适应性[4]。不同的微地形具有相对异质性的生境条件,微地形环境条件的变化会造成光、水、营养元素等因素的空间差异[5]。在不同的时间、空间内,外界资源状况会产生相应的变化,而对于同一种植物,其性状特征自然也会发生相应的改变,形成相应的适应机制。

## 2. 植物叶性状

植物功能性状(plant functional traits, PFTs)是植物与环境之间的连接桥梁,也是植物对环境适应能力的一种反映。研究不同水平上的植物功能性状与微地形的变化规律,对于认识不同植物物种在复杂地形条件下对多变环境的适应策略具有重要意义[6]。目前关于植物功能性状的研究主要集中在个体水平上可测量的形态、生理生化或物候等属性上,能够展现植物生长状态、对环境的适应性及其在所处生态系统中的功能特征,并能够将个体自身性状特征与环所处境、生态系统功能和结构等相联系。在近 100 年的

植物性状研究史中出现了多种分类方法, 包括响应性状(response traits)和效应性状(effect traits)、软性状(soft traits)和硬性状(hard traits)、形态性状(morphological traits)和生理性状(physiological traits)等, 其中软性状和硬性状的应用较为广泛。尤其是软性状, 由于其具备易于测量和定量描述的特性, 被许多研究广泛运用, 如生长型、叶片形态性状、繁殖体大小等。生长型具有较强的稳定性, 对于表征植物群落特征及其对环境的响应机制有着重要作用[7] [8]。

叶性状是植物功能性状研究中的重要组成部分, 主要包括叶片的形态、结构和生理等指标, 其中叶形态性状是最易于观察与测量的性状, 如叶质、叶缘、叶级等, 能与叶的结构性状相互协同, 有效反映生境变化, 影响生态系统功能。果实是被子植物独有的繁殖器官, 是植物为了适应生态环境而在漫长的历史演变中发育而来的。果实类型会影响种子的传播方式、有效性以及距离, 并且在一定程度上其多样性会造成不同植物类群在生态上的差异, 易观测的软性状指标能更直观地展现植物对环境条件变化的响应, 有助于揭示影响植物群落的主要环境因子以及群落外貌特征随环境变化的关系[9] [10]。

植物性状的空间异质性与环境条件密切相关, 尤其在小尺度研究下易受到如土壤、水分、温度等条件的影响。不同城市环境梯度下 6 种园林木本植物的茎、叶、果实相关的功能性状的研究发现, 除比叶面积和生物量分配外, 包括营养器官和生殖器官在内的性状也随乡—郊—城环境梯度发生显著变化; 对比嘉峪关草湖湿地不同生境条件(戈壁、沙丘、盐沼湿地、草本沼泽)下植物性状及其功能群组成, 结果表明随生境条件改变(土壤因子为主导), 植物功能群组成和性状都随之改变[11]。

叶性状在众多植物性状中最能反映植物对环境变化的适应性。其中, 叶大小直接影响着植物对光的截取和 C 获取与同化的能力, 并且在不同环境和物种之间变化很大, 具有明显的可塑性[12]。叶是植物的重要同化和营养器官, 在植物的光合、呼吸、蒸腾作用过程中发挥着重要作用, 其主要的形态和功能性状直接影响植物的初级生产[13]。

一般来说, 任一植物群落内部都具有微地形条件的差异。研究表明, 这种微环境的异质性有利于维持高水平的物种多样性和植物功能多样性。因而, 也有利于维持高水平的植物生态对策多样性[14]。具体来说, 在一个微地形异质性较高的植物群落中, 地形的凹凸程度会影响到土壤水分的供给状况, 地形低洼的凹型微环境一般比突起的凸型微环境具有更高的土壤保水性, 土壤将更加湿润。就植物叶片特征而言, 由于其是植物生活史策略的重要反映, 植物群落内部微地形的差异也会引起植物叶性状的变化。在凹型生境中, 土壤水分供应相对充足, 那么微环境选择有利于具有较大水分蒸腾能力的植株, 在对叶性状的物质投资策略中, 那些具有较大叶片扩展能力的植物个体将会更为有利。

### 3. 微地形

在宏观尺度上, 气候条件是决定植物生活型及其地理分布的关键因素[15]。同一气候区域内, 地形条件是影响植被分布格局的最重要的因子之一[16]。在中尺度上, 土地利用和干扰作用显著。中国西北地区, 群落水平上, 放牧能够显著降低比叶面积和株高, 在物种水平上, 放牧群落中多数杂草比叶面积较小, 放牧使得植物种间对光资源的竞争降低, 对土壤养分的竞争增大。而在小尺度上, 地形和土壤因子起主导作用。海拔和坡向是影响长白山地区森林植物功能性状的主要因子。对浙东常绿阔叶林的研究发现, 树高、树冠面积和叶片干物质含量与表层土壤含水量显著正相关, 而叶片净光合速率和蒸腾速率则与表层土壤含水量显著负相关。在不同尺度上, 决定植物功能性状分布的环境因子是不同的, 植物功能性状在特定地点的分布多是环境过滤, 多重因子综合作用的结果[17]。

微地形是研究小空间尺度上的微地形因素对植物分布产生的影响, 不同区域上的光照、水分、温度及土壤理化性质等生态因子均会影响植物对所在区域中资源的有效利用[18]。

林正雨等将微地形划分为 5 类, 即丘脚、丘腰上、中、下部和丘顶[19]。路保昌等将微地形划分为缓

坡、陡坡、沟头、切沟、浅沟、极陡坡 6 类[20]。朱清科等则将微地形其划为切沟、塌陷、缓台、浅沟和陆坎 5 类[21]。而日本学者 Kikuchi 将丘陵地区的坡面微地形划分为顶坡、上部边坡、下部边坡、麓坡、谷头凹地、冲积谷地和沟底 7 个单元, 谷头凹地、谷头陡坡的植物群落与顶坡、上部边坡的植物群落存在显著的差异性。在日本仙台的研究表明, 优势种木包栎林主要分布在坡顶的中下部位以及上部边坡, 但是谷头凹地基本无分布, 谷头凹地与坡面上部其它微地形单元的植物群落的差异性十分显著[14]。

丘陵和山地等不同类型的微地形由不同的微地形单元构成, 这些不同的微地形单元提供的异质化微环境导致了不同生态需求的物种和高水平群落多样性的形成[22]。如在阳坡分布着山杨、辽东栎、元宝枫等耐旱植物, 而在阴坡则分布着耐阴植物, 在山顶处分布的是一些喜光、耐旱的植物, 说明植物物种多样性与微地形条件有着显著的相关性[23]。

#### 4. 植物主要叶性状与微地形间的相互关系

在研究植物性状与微地形的相互关系时, 选择合适的植物性状是开展相关研究的首要问题。长期以来, 在生态学研究领域, 对于植物功能性状与环境间关系的探究一直都是热点问题。通过在全球尺度上对植物功能性状及其与环境之间关系的研究, 可以揭示气候变化与植被响应之间的关系, 从而为全球生产力变化模型的建立和验证提供科学依据。

植物功能性状主要包括植物叶和根的 C、N、P 营养元素含量、比叶面积、叶干物质含量、叶组织密度、比根长和根组织密度等指标。从群落学角度看, 植物叶片功能性状与微地形的变化差异不显著, 但总体趋势为阴坡的比叶面积高于阳坡, 而叶组织密度和植物 C、N、P 含量在阳坡较高, 但在不同的坡位上并没有一致的变化趋势; 从分类学角度看, 不同科属植物的比叶面积、叶 N 含量、比根长及根 N 含量差异显著。

商侃侃研究发现, 在不同的微地形单元上, 植物叶性状指标呈现不同的配置格局, 叶面积大小在微地形单元间具有显著差异。多重比较结果表明, 谷坡、谷床与谷头凹地及坡地间存在显著差异。通过 Pearson 相关系数和 Spearman 相关系数检验, 不同地形因子对每种植物叶性状的影响程度不同, 其中微地形单元对不同植物叶性状指标的影响较大。微地形单元与比叶面积、N 含量均呈极显著负相关, 与干物质含量呈正相关, 而与比叶面积呈负相关。海拔与干物质含量呈正相关关系, 呈负相关, 仅与 N 含量之间达到显著水平。坡向与不同植物的叶面积、N 含量间呈负相关, 而坡向与比叶面积、干物质含量呈正相关, 且达到显著水平[24]。

王文颖等研究发现, 随着海拔高度的上升, 青藏高原几种常见植物叶片的叶绿素含量明显增加。祁建等研究发现, 辽东栎的叶性状随海拔高度的差异而变化, 其叶片叶绿素含量、气孔密度等生理生态指标与海拔高度等地形因子具有显著的相关性。辽东栎叶片的叶干物质含量与坡位变化呈现极显著的差异, 叶磷含量和坡度呈现显著的相关性, 而比叶面积与叶氮含量的变化并不显著[25]。李芳兰等研究发现, 生长在岷江上游干旱河谷的四川黄栌的叶片厚度随海拔上升而增大[26]。

##### 4.1. 植物比叶面积与微地形间的关系

比叶面积(SLA), 即叶面积与叶干物质重量的比例, 其倒数为比叶质量(LMA), 所表示的是一定干物质投资所展开的捕光表面积大小。所以, SLA 与植物的光拦截效率直接相关, 可以用来反映植物的 C 获取策略, 对于植物构件的相对生长速率具有重要影响。SLA 值低的物种具有更厚的叶边缘或者叶组织密度更大, 也可能是这两者的综合反映。叶中的很大一部分物质用于构建叶的防御构造, 以防止虫食、过度失水等问题。植物或者增加叶肉细胞密度, 通常形成厚度较高而面积较小的叶片。相关研究显示, 比叶面积与微地形单元间显著相关, 其相关性大小排列顺序为谷坡 > 顶坡 > 谷床 > 坡地。多重比较结果表明, 比叶面积在顶坡、谷床与坡地间, 均存在显著差异。



王婧等研究发现, 比叶面积与海拔、坡位和土壤 N 均呈现显著的正相关关系, 与其他微地形因子间的相关性不显著[27]。

#### 4.2. 植物叶干物质含量与微地形间的关系

叶干物质含量(LDMC)表示植物叶片干重与鲜重之间的比例关系。这个指标可以反映植物从环境中获取资源的能力, 植物体叶的营养物质含量, 也可以反映不同类型植物对所处环境的适应性特征[28]。叶干物质含量还可以体现植物对快速同化与生长的权衡等方面的对策, 对植物在不同微环境中的水分获取、物理防御以及易燃性水平等相关指标具有重要的影响[29]。从全球尺度来看, 叶干物质含量和环境的干旱程度呈现正相关关系。原因是叶干物质含量的增加, 是水分从叶片内部到叶片表面的距离扩大了[30]。祁建等对辽东栎的研究表明, 植物叶片的叶干物质含量与微地形中的坡位之间呈现极显著的差异[31]。

#### 4.3. 植物叶片营养与微地形间的关系

生态化学计量学理论认为生物有机体都是由化学元素及其形成的化合物构成, 这些元素间的比例关系决定了生物有机体的本质特征。同时, 生物有机体内的化学元素也会受到所处环境中化学元素平衡状况的影响, 化学元素间的比例关系也反映了生物有机体对不同资源数量和种类的需求程度。植物体所含元素化学特征是生物地球化学循环的重要内容, 也能较好地反映和揭示其所生存的环境条件。

植物叶片化学成分及其含量可以直接反映植物体内的养分状况, 有效的养分利用策略可以促进植物持续健康快速的生长。同时, 植物在所处生境条件的影响下, 其叶片化学组成情况还可以揭示生存土壤的养分供应状况[32]。

植物叶片的 C、N、P 含量在植物各生长发育阶段具有较大的变异性。刘旻霞等人经过多年的研究发现, 在高维高寒地区, 植物叶片中 P 元素的含量在阳坡与阴坡的平均值分别为 $(1.371 \pm 0.34)$  mg/g 和 $(1.69 \pm 0.46)$  mg/g。通过对不同坡向的植物叶片中 P 元素含量的差异性比较, 植物叶片 P 元素含量在阴坡与阳坡上差异显著, 阴坡微地形环境下植物叶片的 P 元素含量明显大于阳坡微地形。植物叶片中 N 元素的含量在阳坡与阴坡的平均值分别为 $(23.06 \pm 6.86)$  mg/g 和 $(22.07 \pm 9.32)$  mg/g, 方差分析显示, 微地形坡向与植物叶片中 N 元素的含量之间没有显著的相关性[33]。

杨士梭等人的研究显示, 坡向与豆科植物叶片和根部的 N 元素含量呈显著正相关; 坡向与菊科植物叶片和根部 N 元素含量以及叶片的 C 含量之间存在显著的差异性。在新得克萨斯州的干旱地区, 人工改造过的谷地微地形环境中生存的仙人掌科植物叶片有机质含量远高于改造前自然微环境中的仙人掌科植物[34]。Han 等研究表明, 在 960 种陆生植物中, 随着纬度的不断升高, 其环境中所生存的植物叶片中 N、P 元素含量均随之增加, 但是叶片中总 N 元素与总 P 元素之间的比例关系变化不明显[34]。

植物在其生活史的不同阶段, 如种子萌发、幼苗生长、开花结果、衰败等时期具有不同的营养物质分配模式, 而且在植物生长过程中由于资源供应状况的改变、气候因子的变化、生活史进入不同阶段以及生长速率的差异都将导致营养物质的重新分配。如随着植物的生长, 对土壤中的 N 素不断消耗, N 素的限制程度也将随之增加。相应地, 植物叶片 C/N、N/P 比值也将对土壤营养供应状况的变化做出及时的反馈与调节[35]。春季土壤经过一段时间的植物休眠, 累积了较高水平的营养物质, 经过植物生长发育和繁殖, 到了秋季, 土壤中具有限制性的速效营养物质降低, 甚至达到植物根系难以吸收的水平[36]。这样的动态变化过程都与植物和土壤的化学计量学特征密切相关。

#### 4.4. 植物叶数量与微地形间的关系

史青茹等人的研究表明, 生活在坡地和谷地微地形环境中的植物, 其叶片数量与枝条的横截面积大小呈显著正相关, 并且在两种微地形环境中存在共斜率。说明枝条横截面积的增长幅度小于叶面积的增

长幅度, 在谷地这种微地形环境下的枝条横截面积与总叶面积回归方程的截距明显大于坡地这样微地形环境下的截距, 其主要原因在于谷地微地形环境中植物单位枝条横截面上需要支撑的总叶面积要比坡地微地形多。在坡地与谷地微地形生境中的枝条总横截面积与单片叶面积均呈显著正相关关系, 即枝叶总横截面积随着单片叶面积的增加而增加[37]。

许滔山等人研究发现, 随着微地形环境的坡向由北坡转向东坡进而转向南坡的变化, 侧柏、刺槐群落的高度呈现出先抑后扬的趋势, 侧柏、刺槐总叶面积和单叶面积呈现出先减小后增大的趋势。在东坡、南坡、西坡、北坡 4 个坡向中侧柏、刺槐的叶片总面积与枝条总截面积呈显著正相关, 而枝条的出叶强度与叶片总面积呈显著负相关。侧柏、刺槐在不同微地形单元上的生长规律反应了植物叶片功能性状对于微地形环境的适应性, 更好地诠释了植物在构型建造过程中的权衡机制[38]。

侯兆疆等人研究显示, 随着坡向由南坡向东坡、西坡、北坡的转变, 狼毒属植物的叶片数与单位枝条长度呈现出逐渐增加的趋势, 而总叶片数量与枝条长度呈显著负相关, 叶片总数量与叶面积的增长速度明显小于枝条长度的增长速度。总之, 微地形的坡向对狼毒属植物叶片数量、大小等主要性状有着重要的影响, 在 4 个坡向中, 北坡更适合狼毒属植物的生长, 由于南坡的土壤含水量及有机质含量都不如北坡, 使得生长在南坡植物的叶片小于生活在北坡植物的叶片。由于南坡的坡向及地理位置导致土壤中水分及养分状况远不及北坡。因此, 狼毒属植物的枝条及叶片比较小, 而且单位长度的枝条上需要支撑更多的叶片[39]。

## 5. 总结

植物功能性状反映植物对不同环境的适应及植物内部不同功能之间的生理或进化的权衡, 是联系植物、环境和生态系统功能的桥梁。叶、茎枝和根系性状及其组合能够反映植物对资源的利用和对环境的响应与生存对策。

从全球空间尺度来看, 具体地带性特征的气候条件是决定植物物种、生活型或植被类型地理分布格局的主导因素[40]。而在同一气候区域内, 地形因素是影响植被分布格局的最重要因子之一[41]。随着全球气候的不断变化, 在此背景下基于植物功能性状分析植被对环境变化的响应备受关注[42]。

地形通过地貌过程, 对植被类型和分布产生直接性的作用。此外, 通过微地形特征, 如微地形的起伏、配置等的变化, 控制微环境中光、热、水及土壤养分状况等微环境因子的时空分配[43]。

从小空间尺度来看, 微地形特征对植物的空间分布产生明显影响, 不同坡位上的光照、温度、水分、土壤理化性质等因素都会对植物的资源利用状况产生影响[44]。微地形环境中从山脊到沟谷, 是一个土壤水分和土壤养分从源到汇的渐变过程[45]。一般情况下, 微地形上部坡面的土壤较厚, 而下部坡面的土壤较肥沃。因此, 生活在山脊的植物形态和生理上会采取保护性的适应策略, 如根系较为发达、组织中氮含量相对减少、生长速度有所减慢等现象。一般叶小, 并且叶厚的植物适应生存于山脊贫瘠的土壤, 生活在微地形的沟谷环境中的植物则会出现相反的情况, 其通常会采取开拓性的资源利用策略, 主要表现为高的生长速率、叶面积大、可塑性强的特点。而在微地形环境中生活的植物, 在从坡顶到坡底的生境梯度变化过程中, 其比叶面积和叶营养物质含量均呈现出明显的上升趋势[46]。

叶性状等植物性状是植物在漫长进化中对外界环境的适应产物, 能够响应生存环境的变化并对群落和生态系统组成、结构及功能产生一定的影响。植物性状作为植物与环境之间的桥梁, 其变化主要表现在植物器官, 如叶、茎、根和生殖结构等之间营养元素分配及形态结构的差异上。因叶性状与植物生长速度、植物利用资源效率关系最密切的是, 叶性状研究受到更多关注[47] [48]。

叶作为植物最敏感的器官, 比叶面积、叶干物质、叶氮含量、叶磷含量等叶功能性状承载着较多环境变化信息, 与植物生物量及其资源获取和利用密切相关。作为植物光合作用的叶性状与作为吸收水分

和养分的根系性状是密切相关, 作为植物生长重要构件的茎枝性状与叶、根性状间也相关。这些相互关联的植物性状在适应环境的过程中会表现出不同的权衡策略, 如“投资-收益”的权衡[49] [50]。茎作为植物支撑组织、存储和运输器官, 茎组织密度、茎氮含量、茎磷含量等茎功能性状能够对植物的生长和分布具有重要的指示作用, 且反映植物的生长速率和抵御能力。以往研究多为叶功能性状与环境因子之间的关系, 综合叶、茎、根等营养器官和花、果实、种子等繁殖性状与环境之间的关系更能揭示植物对不同空间尺度环境的适应策略[49] [50]。

植物功能性状在种间和种内的变异是物种共存、群落构建的重要前提, 对植物个体、功能群、群落和生态系统水平以及区域和全球尺度的研究发现, 不同群落间、群落内乃至功能群内的种内与种间性状变异可更真实地反映物种对环境变化和资源竞争的响应, 而且种内变异与种间变异同等重要[50], 这对基于性状的群落与生态系统研究具有重大的实践指导意义。研究表明, 种内性状变异对于物种存活以及群落动态发挥着重要作用, 分离并量化植物种内性状变异、物种组成变化及二者的协变效应至关重要[51] [52]。因此, 植物各性状之间表现出普遍的相关性与变异性, 进化背景和环境变化驱动植物的性状变异, 并通过一系列功能性状组合和权衡来适应环境, 从而决定植物的生长对策[53]。

目前, 关于植物性状的研究主要集中在基于个体水平的植物叶性状这类单一性状的研究, 且多数研究集中在叶性状对光照、温度、水分、CO<sub>2</sub> 浓度、土壤理化性质等单一生态因子的响应, 而忽视了多个环境因子综合效应的影响, 开展叶、茎、根等多个功能性状对微地形因子的综合响应研究将能够更好地揭示植物对所处环境的适应机制[54]。

植物个体本身是一个有机联系的整体, 其各性状之间既有关联, 又有分离。今后一方面应进一步充实除叶性状外的其它单一植物性状, 如根、茎、株高等营养性状和果实、种子等繁殖性状对微地形的响应研究, 另一方面, 应加强在个体水平上, 包括叶性状在内的不同植物关联性状对微地形的综合响应研究。同时, 今后还应进一步拓展研究层次, 从植物个体层面逐步向植物功能群、群落和生态系统等不同尺度和水平延伸, 以期取得具有更高科学价值和影响力的研究成果。

## 基金项目

安徽省高校省级自然科学研究重点项目(KJ2018A0681)资助。

## 参考文献

- [1] Meinzer, F.C. (2003) Functional Convergence in the Environment. *Ecologia*, **134**, 1-11. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1088-0>
- [2] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境 and 生态系统功能[J]. 植物生态学报, 2007, 31(1): 150-165.
- [3] Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., et al. (2004) The Worldwide Leaf Economics Spectrum. *Nature*, **428**, 821-827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- [4] 向响, 黄永梅, 杨崇曜, 李泽卿, 陈慧颖, 潘莹萍, 霍佳璇, 任梁. 海拔对青海湖流域群落水平植物功能性状的影响[J]. 植物生态学报, 2021, 45(5): 456-466.
- [5] Nagamatsu, D. and Miura, O. (1997) Soil Disturbance Regime in Relation to Micro-scale Landforms and Its Effects on Vegetation Structure in a Hilly Area in Japan. *Plant Ecology*, **133**, 191-200. <https://doi.org/10.1023/A:1009743932202>
- [6] 李博, 赵斌. 陆地生态系统生态学原理[M]. 彭容豪, 译. 北京: 高等教育出版社, 2005.
- [7] 黄小, 姚兰, 王进. 土壤养分对不同生活型植物叶功能性状的影响[J]. 西北植物学报, 2018, 38(12): 2293-2302.
- [8] 何雅琴, 曾纪毅, 陈国杰. 福建省连江县 6 个海岛维管植物资源调查与分析[J]. 热带作物学报, 2021, 42(7): 2102-2108.
- [9] 王鑫, 杨磊, 赵倩, 张钦弟. 半干旱黄土小流域草地群落功能性状空间异质性及环境驱动[J]. 草业科学, 2019, 36(9): 2201-2211.
- [10] 赵连春, 秦爱忠, 赵成章, 段凯祥, 王继伟, 文军. 嘉峪关草湖湿地植物功能群组成及其性状对不同生境的响应

- [J]. 生态学报, 2020, 40(3): 822-833.
- [11] 吴雅华, 王伟耀, 管诗敏, 刘燕, 刘兴诏, 黄柳菁. 平潭岛 3 种生境类型灌草丛植物性状特征[J]. 森林与环境学报, 2021, 41(1): 35-43.
- [12] Milla, H. and Reich, P.B. (2007) The Scaling of Leaf Area and Mass: The Cost of Light Interception Increases with Leaf Size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**, 2109-2115. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0417>
- [13] Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M., *et al.* (2003) The Evolution of Plant Functional Variation Traits, Spectra and Strategies. *International Journal of Plant Sciences*, **164**, 143-164. <https://doi.org/10.1086/374368>
- [14] Kikuchi, F.T. (2001) *Vegetation and Landforms*. University of Tokyo Press, Tokyo.
- [15] 张益望, 程积民, 贺学礼. 半干旱区人工林生长与水分生态研究[J]. 水土保持通报, 2006, 26(3): 18-22.
- [16] Sakai, A. and Ohsawa, M. (1993) Vegetation Pattern and Microtopography on a Landslide Scar of Mt Kiyosumi. *Ecological Research*, **8**, 47-56. <https://doi.org/10.1007/BF02348606>
- [17] 陈思思, 黄秀清. 中国东部海岛植物功能性状及其影响因子[J]. 生态学报, 2018, 38(21): 7699-7707.
- [18] 邝高明, 朱清科, 赵磊磊, 常存 郑学良. 黄土丘陵沟壑区陆坡微地形分布研究[J]. 干旱区研究, 2012, 29(6): 1083-1088.
- [19] 林正雨, 高雪松, 邓良基, 李亨伟, 郭燕梅. 微地形土壤颗粒分形维数的空间变异特征研究[J]. 土壤通报, 2009, 40(3): 471-475.
- [20] 路保昌, 薛智德, 朱清科, 李会科. 干旱阳坡半阳坡微地形土壤水分的分布的研究[J]. 水土保持通报, 2009, 29(1): 62-65.
- [21] 朱清科, 朱金兆. 黄土源面农林复合系统的生态位特征[J]. 中国水土保持科学, 2003, 1(1): 49-52.
- [22] 杨永川, 达良俊, 由文辉. 浙江天童国家森林公园微地形与植被结构的关系[J]. 生态学报, 2005, 25(11): 2830-2840.
- [23] 马宝霞, 李景侠. 东灵山植物群落(乔木)物种多样性与微地形关系的研究[J]. 西北林学院学报, 2006, 21(6): 47-49.
- [24] 商侃侃. 中国东部亚热带微地形上子遗落叶阔叶树种分异格局及其成因与维持机制[D]. [博士学位论文]. 上海: 华东师范大学, 2011.
- [25] 王文颖, 王启基, 王刚. 高寒草甸土地退化及其恢复重建对土壤碳氮含量的影响[J]. 生态环境, 2006, 15(2): 362-366.
- [26] 李芳兰, 包维楷, 吴宁. 岷江上游干旱河谷矮探春叶片特征与环境因子的关系[J]. 热带亚热带植物学报, 2007, 15(4): 315-323.
- [27] 王婧, 温仲明, 张春梅. 延河流域植物群落高度变化与群落构建[J]. 水土保持通报, 2011, 31(2): 181-185.
- [28] 李玉霖, 崔建垣, 苏永中. 不同沙丘生境主要植物比叶面积和叶干物质含量的比较[J]. 生态学报, 2005, 25(2): 304-311.
- [29] Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Gamier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., *et al.* (2003) A Hand Book of Protocols for Standardized and Easy Measurement of Plant Functional Traits World Wide. *Australian Journal of Botany*, **51**, 335-380. <https://doi.org/10.1071/BT02124>
- [30] Niinemets, U., Portsmouth, A., Tena, D., Tobias, M., Matesanz, S. and Valladares, F. (2007) Do We Underestimate the Importance of Leaf Size in Plant Economics? Disproportional Scaling of Support Costs within the Spectrum of Leaf Physiology. *Annals of Botany*, **100**, 283-303. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm107>
- [31] 祁建, 马克明, 张育新. 辽东栎(*Quereus liaotungensis*)叶特性沿海拔梯度的变化及其环境解释[J]. 生态学报, 2007, 27(3): 930-937.
- [32] Gupta, H.G., Huang, X.E., Yang, X.E., Razafindrabe, B.H.N. and Inouhe, M. (2009) The Detoxification of Lead in *Sedum alfredii* H. Is Not Related to Phytochelatins but the Glutathione. *Journal of Hazardous Materials*, **177**, 434-444. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2009.12.052>
- [33] 刘旻霞, 马建祖. 阴阳坡植物功能性状与环境因子的变化特征[J]. 水土保持研究, 2013, 20(1): 102-106.
- [34] 杨士梭, 温仲明, 苗连朋, 戚德辉, 花东文. 黄土丘陵区植物功能性状对微地形变化的响应[J]. 应用生态学报, 2014, 25(12): 3413-3149.
- [35] Han, W., Fang, J.Y., Guo, D. and Zhang, Y. (2005) Leaf Nitrogen and Phosphorus Stoichiometry across Terrestrial Plant Species in China. *New Phytologist*, **168**, 377-385. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01530.x>



- [36] Arizza, V., Di Fazio, G., Celi, M., Parrinello, N. and Vazzana, M. (2010) Cadmium, Copper and Tributyltin Effects on Fertilization of *Paracentrotus Lividus*. *Italian Journal of Animal Science*, **8**, 839-841. <https://doi.org/10.4081/ijas.2009.s2.839>
- [37] 史青茹, 许沼山, 赵延涛, 周刘丽, 张晴晴, 马文济, 等. 浙江天童木本植物 Corner 法则的检验: 微地形的影响[J]. 植物生态学报, 2014, 38(7): 665-674.
- [38] 许沼山, 黄海侠, 史青茹, 杨晓东, 周刘丽, 赵延涛, 等. 浙东常绿阔叶林植物功能性状对土壤含水量变化的响应[J]. 植物生态学报, 2015, 39(9): 857-866.
- [39] 侯兆疆, 赵成章, 李钰, 张茜, 马小丽. 不同坡向高寒退化草地狼毒株高和枝条数的权衡关系[J]. 植物生态学报, 2014, 38(3): 281-288.
- [40] 宋永昌. 植被生态学[M]. 上海: 华东师范大学出版社, 2001.
- [41] 张溢, 熊高明, 陈志刚, 樊大勇, 谢宗强. 神农架米心水青-曼青冈群落的地形异质性及其生态影响[J]. 生态学报, 2004, 24(12): 2686-2692.
- [42] 黄永梅, 陈慧颖, 张景慧, 盛芝露, 李恩贵, 刘鸿雁. 植物属性地理的研究进展与展望[J]. 地理科学进展, 2018, 37(1): 93-101.
- [43] 沈泽昊, 张新时, 金义兴. 三峡大老岭森林物种多样性的空间格局分析及其地形解释[J]. 植物学报, 2000, 42(6): 620-627.
- [44] 祁建, 马克明, 张育新. 北京东灵山不同坡位辽东栎(*Quercus liaotungensis*)叶属性的比较[J]. 生态学报, 2008, 28(1): 122-128.
- [45] 方精云. 探索中国山地植物多样性的分布规律[J]. 生物多样性, 2004, 12(1): 1-4.
- [46] Tateno, R. and Takeda, H. (2003) Forest Structure and Tree Species Distribution in Relation to Topography-Mediated Heterogeneity of Soil Nitrogen and Light at the Forest Floor. *Ecological Research*, **18**, 559-571. <https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2003.00578.x>
- [47] 王雪艳, 曹建军, 张小芳, 孔莹莹, 田泓, 李梦天, 许雪赞, 龚毅帆. 地形因子对黄土高原山杏叶片功能性状的影响[J]. 应用生态学报: 2019, 30(8): 2591-2599.
- [48] Messier, J., Lechowicz, M.J., McGill, B.J., Violle, C. and Enquist, B.J. (2017) Interspecific Integration of Trait Dimensions at Local Scales: The Plant Phenotype as an Integrated Network. *Journal of Ecology*, **105**, 1775-1790. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12755>
- [49] 张增可, 郑心炫, 林华贞, 林欣, 黄柳菁. 海岛植物不同演替阶段植物功能性状与环境因子的变化规律[J]. 生态学报, 2019, 39(10): 3749-3758.
- [50] 盘远方, 陈兴彬, 姜勇, 梁士楚, 陆志任, 黄宇欣, 倪鸣源, 覃彩丽, 刘润红. 桂林岩溶石山灌丛植物叶功能性状和土壤因子对坡向的响应[J]. 生态学报, 2018, 38(5): 1581-1589.
- [51] Bu, W.S., Schmid, B., Liu, X.J., Li, Y., Hardtle, W., von Oheimb, G., Liang, Y., Sun, Z.K., Huang, Y.Y., Bruelheide, H. and Ma, K.P. (2017) Interspecific and Intraspecific Variation in Specific Root Length Drives aboveground Biodiversity Effects in Young Experimental Forest Stands. *Journal of Plant Ecology*, **10**, 158-169. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw096>
- [52] Mitchell, R.M., Ames, G.M. and Wright, J.P. (2020) Intraspecific Trait Variability Shapes Leaf Trait Response to Altered Fire Regimes. *Annals of Botany*, **126**, mcaa179. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa179>
- [53] 钟巧连, 刘立斌, 许鑫, 杨勇, 郭银明, 许海洋, 蔡先立, 倪健. 黔中喀斯特木本植物功能性状变异及其适应策略[J]. 植物生态学报, 2018, 42(5): 562-572.
- [54] Hanba, Y.T., Noma, N. and Umeki, K. (2000) Relationships between Leaf Characteristics, Tree Sizes and Species Distribution along a Slope in a Warm Temperate Forest. *Ecological Research*, **15**, 393-403. <https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2000.00360.x>