

植物叶和根经济谱的研究进展

朱美齐¹, 王庆贵², 闫国永², 邢亚娟^{1,2*}

¹黑龙江大学现代农业与生态环境学院, 黑龙江 哈尔滨

²曲阜师范大学生命科学学院, 山东 曲阜

收稿日期: 2023年12月27日; 录用日期: 2024年1月10日; 发布日期: 2024年2月9日

摘要

以植物生态学为基础的研究引起了人们对植物叶片经济谱(LES)和根经济谱(RES)的兴趣。叶片经济谱的概念自提出以来一直受到广泛关注,它是植物叶片普遍存在的性状维度,体现了植物叶片对环境资源的权衡策略,叶片的各种性状间存在着一致的相关性。但目前证据表明LES和RES存在明显差异,LES是一维的,而RES可能是多维的。造成这种差异的两个根本原因是:(1)在资源吸收方面根系面临着一个更复杂的优化难题;(2)地下的多种资源可能会对根系的性状产生影响。总的来说,相比于LES,RES研究还存在很多不确定性。因此,本文通过总结LES研究方法和研究进展,指出了RES相关研究问题以及未来可能的研究方向,对于后续研究具有借鉴意义。本文再次强调了研究植物叶经济谱、根经济谱有助于我们构建全植株植物经济谱,对进一步研究全株植物的个体生存策略、植物群落生态学和生态系统功能具有重要意义。

关键词

叶经济谱, 功能性状, 菌根共生, 资源获取, 根系经济谱

Research Progress in Leaf and Root Economic Spectrum of Plants

Meiqi Zhu¹, Qinggui Wang², Guoyong Yan², Yajuan Xing^{1,2*}

¹College of Modern Agriculture and Ecological Environment, Heilongjiang University, Harbin Heilongjiang

²School of Life Sciences, Qufu Normal University, Qufu Shandong

Received: Dec. 27th, 2023; accepted: Jan. 10th, 2024; published: Feb. 9th, 2024

Abstract

Research based on plant ecology has aroused interest in plant leaf economic spectrum (LES) and

*通讯作者。

文章引用: 朱美齐, 王庆贵, 闫国永, 邢亚娟. 植物叶和根经济谱的研究进展[J]. 环境保护前沿, 2024, 14(1): 73-81.

DOI: 10.12677/aep.2024.141011

root economic spectrum (RES). The concept of leaf economic spectrum has been widely concerned since it was proposed. It is a common trait dimension of plant leaves, reflecting the tradeoff strategy of plant leaves on environmental resources, and there are consistent correlations among various traits of leaves. But the current evidence suggests a clear difference between LES and RES, with LES being one-dimensional and RES possibly multidimensional. There are two fundamental reasons for this difference: (1) The root system faces a more complex optimization problem in terms of resource absorption; (2) A variety of underground resources may have an impact on root characteristics. In general, compared with LES, there are still many uncertainties in RES research. Therefore, by summarizing the research methods and research progress of LES, this paper points out the research problems related to RES and the possible research directions in the future, which is of reference significance for the subsequent research. It is also emphasized that the study of leaf economic spectrum and root economic spectrum is helpful for us to construct the whole plant economic spectrum, and it is of great significance to further study the individual survival strategy, plant community ecology and ecosystem function of the whole plant.

Keywords

Leaf Economic Spectrum, Functional Traits, Mycorrhizal Symbiosis, Resource Acquisition, Root Economic Spectrum

Copyright © 2024 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

植物功能性状是指那些可以影响生长、繁殖和生存的性状[1],是预测植物在不同组织水平上(从器官到物种)如何响应和适应环境以及生态系统变化的重要指标[2]。植物性状——“植物及其器官的形态、解剖、生理、生化和物候特征”[3],基于性状的植物生态学的基本原则之一是植物生长和生存之间的权衡[4][5]。这种权衡指的是,植物为了适应逆境,更多地选择能够迅速地获取养分的性状,如碳(C)、氮(N)和磷(P),或者为了抵御逆境,而选择通过防御和保护以及获得的资源以适应逆境。植物经济谱是一种通过综合考虑植物各部分功能性状在资源获取与保守之间的平衡关系来理解植物适应策略的理论框架[6]。目前,大多数植物经济谱研究主要关注叶片,而对植物地上和地下器官经济谱之间的相互关系了解仍然有限。目前尚不清楚不同植物根系是否存在与叶相似的经济谱,以及植物根经济谱受到哪些内部和外部因素的影响。通过研究植物叶经济谱和根经济谱,我们可以更好地理解植物在整个植株水平上对环境变化的适应策略。这种研究有助于揭示植物在资源利用和生存方面的优势策略,从而为植物生态学、农业和生态系统管理提供重要的理论支持。深入了解植物经济谱的形成和调节机制将有助于优化植物的生长和产量,提高植物对环境胁迫的抗性,为可持续农业和生态保护提供指导。并有可能将这些因素与植物性能、群落生态学和生态系统功能联系起来。

国内研究多以实际应用为导向[7],旨在为农业生产、生态修复等方面提供理论支持,大多集中于对特定植物种类或区域的叶和根经济谱的测定和分析[8],而国外研究注重学术价值和理论意义[9],试图从叶和根经济谱的特征中揭示植物与环境之间的相互作用机制,比较不同植物种类的叶和根经济谱特征,以及探索其与环境因素的关系。此外,国外在研究方法上也相对更为先进,例如利用稳定同位素技术等方法对植物的碳、氮等元素进行更精确的测定[10]。国内和国外在植物叶和根经济谱的研究方面都取得了

一定的进展,但在研究内容、方法、目的、资源和合作等方面存在一定差异。未来应加强国际合作和交流,引进先进技术和方法,提高我国在该领域的研究水平和影响力。

2. 植物叶经济谱

2.1. 植物叶经济谱研究进展

植物的功能性状对于预测物种的分布、生存率以及对气候变化的响应具有重要作用[11]。由于许多性状之间存在相互关联,近年来植物适应和环境响应研究中,多个性状之间的相互关系成为研究的焦点[12][13]。最新的研究涉及了广泛的植物功能性状组合[14],包括叶片、茎、根、生殖和整株综合性状。事实上,这些性状之间的关系被证明是普遍存在的。其中,叶片性状之间的关系尤为突出,包括比叶面积、叶片氮浓度、叶片寿命和净光合作用等,这被称为叶片经济谱(Leaf Economics Spectrum, LES) [15]。澳大利亚科学家 Wright 等人在 2004 年首次提出了叶经济谱(LES)的概念[16]。在这项开创性研究中, Wright 及其团队收集了全球范围内 2548 个物种和 175 个站点的叶片性状数据,包括氮、磷含量等化学性状,光合能力、呼吸速率等生理性状,以及比叶重等结构性状。通过对这些数据进行综合分析,他们描绘出了一个由关键的化学、结构和生理特性组成的通用叶片经济学光谱[17]。这一研究为理解植物适应策略提供了重要的理论基础。叶经济谱的提出使得科学家能够更全面地了解不同植物叶片性状之间的权衡关系,并为全球植被的生态学研究提供了新的框架。这一概念不仅对于解释植物的生长和适应机制有着深远的意义,还对生态系统的结构和功能有着重要的启示。

植物生长和生存之间的权衡在具备“快速投资-收益”能力的叶片到“缓慢投资-收益”能力的叶片性状已经得到证明[16][18]。一方面,具有快速投资-收益能力的叶片具有较高的比叶面积(每叶质量的叶面积, SLA)、较高的同化和呼吸速率,以及较高的营养浓度,这些特征增强了光能的捕获和碳的固定。然而,这些特性也意味着叶片具有较高的代谢率,从而导致大量资源的消耗、对草食动物更为敏感,并缩短叶片的寿命[19]。另一方面,具有缓慢投资-收益能力的保守叶片则具有高的组织密度和低的呼吸速率,能够长期保存资源[20][21],这些特性提高了它们的寿命,但降低了它们的光截留效率和光合速率[22]。这种权衡现象被称为叶经济学光谱(LES) [23]。叶经济谱具有一定的规律性、稳定性和普遍性,对于预测具体植物的性状和生态学表现具有重要意义[24]

叶片作为植物对外界环境变化反应最敏感的器官,其功能性状能够反映植物在外界环境变化时采取的生存策略[25]。LES 展现了来自不同生态系统和气候条件下叶片形态、功能、化学和寿命之间强大而一致的进化趋同关系,将这种多样性限制在一个单一的变异轴上。具体而言,LES 描述了单位面积叶质量、单位质量氮和磷含量、单位质量的同化率和呼吸速率,以及表征植物生理学和生态学的其他一些至关重要的功能性状[26][27]。这些性状的变化反映了植物在不同环境条件下的适应性调整,为揭示植物生态学和生理学的基本原理提供了有力的工具。

2.2. 叶经济谱理论研究面临的问题

在过去的二十年中,基于性状的生态学取得了显著的进展,而叶经济谱(LES)作为其中的重要组成部分发挥着关键作用。Wright 等[28]收集了全球大部分地区及其生态类型的植物性状数据,为 LES 提供了令人信服的证据,证明叶片经济性状之间存在一致和连续的关系,反映了在养分和其他资源的投资和使用方面从慢(保守)到快速(获取)策略的梯度。LES 已在全球范围内的不同植物生命形式和栖息地类型中得到验证,并且在很大程度上与气候无关。然而,在中国有关本土植物叶经济谱的研究数据和资料相对较为有限,对其理论和应用研究仍待进一步深入。尽管存在大量关于本土植物叶片功能性状的研究文献,但这些研究通常零散分布,资料信息未能充分挖掘和整合,也未能有效结合叶经济谱理论,以建立一个

基于中国实际生态环境的植物性状数据库[29] [30]。全球叶经济谱理论作为一种研究思路和方法,为解决我国生态学中的众多难题提供了新的思考角度和探索途径。深入研究本土植物的叶经济谱将有助于更全面地理解中国植物在不同环境条件下的生态适应性,为生态学和环境保护提供有力支持。在未来的研究中,加强对本土植物叶经济谱的系统性调查和数据整合,将为推动我国植物生态学领域的发展和 innovation 提供重要的科学基础。

3. 植物根经济谱

3.1. 植物根经济谱研究进展

基于上述器官和地下器官之间的性状协调假设,有假设认为根系功能性状也可以被归类为与资源快速获取或资源保护增强相关的性状综合征[31]。这种对与 LES 相似的 RES 的研究建立在这样一个前提上:具有高蒸发需求和光合速率的获取性叶片需要获取性根系,以确保充足的水分和养分供应来维持这些过程,并最终实现植物的快速生长[28] [32]。相反,叶片保守的植物,对水分和养分的需求较低,但光合作用速率也较低,应该保留资源的时间更长。所以,它们可能需要具有较低呼吸速率和吸收速率的长寿命根使植物生长缓慢。因此,假设叶片性状与获取性保守型资源谱上的平行根系性状相匹配[33] [34]。就像在 LES 中叶片的情况一样,这一 RES 的假设为植物、植被和生态系统过程以及对土壤环境和全球变化的响应提供了一个相关的框架。这种综合性的研究有望深化我们对于植物全身性状调节机制的理解,为生态学和环 境科学领域提供更加全面和细致的研究基础。

细根指的是直径 ≤ 2 mm 的根系,对于植物和生态系统的碳经济具有关键作用。光合作用固定的净碳中,有着 40% 分配给细根[35]。在碳循环中,根的呼吸速率和分解是两个关键过程,而这些过程随着根的形态和化学性状的变化而发生,因此可能存在根经济谱(Root Economics Spectrum, RES) [36]。根系性状分析的逻辑起点为地上部性状分析提供的坚实基础。叶片经济学谱概念是将植物置于一条轴上,从优化资源获取的叶片性状到优化资源保存的叶片性状。Weemstra [31]探讨了存在类似的根经济学谱的假设。然而,他们的文献综述显示没有一致的证据表明根经济学光谱与叶经济学光谱相一致。相反,根系性状的变异似乎是多维的,反映了与资源获取相关的各种环境驱动因素,并且这些因素不一定同时产生约束。事实上,de Vries 和 Bardgett [37]考虑了地上和地下性状对草地群落氮保持的影响,并得出结论,他们的结果并不支持根系经济谱的存在,因为被认为具有开发价值的地上性状与保守的地下性状之间存在很强的相关性。此外,菌根相互作用可以抵消根系性状,如皮层厚度,不容易纳入根系经济学谱系。Weemstra [31]认为,分析根系性状需要一种与分析地上性状完全不同的方法,这种方法包括了涉及资源吸收、以及与复杂土壤环境和菌根的相互作用的根系性状。然而,考虑到缺乏关于根的数据(尤其是与叶相比)和缺乏标准化的根观察方法,现在就放弃建立一个统一的根经济学谱系框架的可能性可能还为时过早。了解根系性状是如何沿着不同的变异轴排列的,已经通过跨物种和地理的广泛调查得到了指导。Poorter [38]探索了一个包含 1200 种植物的全球数据库,以测试叶、茎和根生物量之间的异速比例指数在植物大小上是否普遍一致;他们的结论是,在个体发育和进化过程中,异速生长常数随植物大小不断变化,物种间的差异更多地与功能有关,而不是系统发育。然而,在某些情况下,上述地下联系可能是正确的——例如,木材比重是树木生长速率、演序状态和生理功能的有用预测因子。而 Fortunel [39]将这一分析扩展到 113 种热带树木的比重和木本根系解剖,支持有关环境过滤器驱动亚马逊森林树木分布的结论。Roumet [40]等人对 74 种禾本科、草本和矮灌木细根的结构功能关系进行了分析。他们的分析支持了一个根系经济谱的存在,即根系呼吸与氮浓度和比根长呈正相关,与根系干物质含量、木质素氮比和分解后的剩余干物质呈负相关。Konget [41]分析了中国亚热带地区 96 种木本植物一级根的 14 个性状的变异。他们发现了两个主要的变化维度:一个是直径相关维度,它综合了根的构建、维持和菌根定植的持久性;一个是分

枝结构维度，它通过环境信号表达了根的可塑性。根系直径、皮层厚度和中柱直径在不同物种间均表现出较强的系统发育信号，这可能为模型中根系性状的表达提供了一种有价值的方法。

描述根系性状变异的一般模式的主要原因之一是为在陆地生物圈模型中纳入根系功能提供一个途径。Warren [42]指出，尽管根系的结构和功能对于不断变化的环境条件具有显著的可塑性，但在代表整个地球陆地表面生态系统响应的陆地生物圈模型中，根系动力学在很大程度上是缺失的。将根系引入模型时，它们的表现过于简化，主要是因为缺乏来自全球各地不同物种的根系性状数据。当前可用的细根性状的综合经验数据集相对有限，这成为模型参数化的主要限制因素。为了提高模型中地下过程的表示和整体模型性能，需要更全面地收集和整理来自不同生态系统和植物群落的根系性状数据。这样的努力将有助于更准确地模拟植物根系在不同环境条件下的响应，从而为生态系统模型提供更为精细和真实的描述，有助于更好地理解陆地生物圈的功能和相互关系。

3.2. 根系性状同时受到各种环境驱动因素的制约

根系性状同时受到各种环境驱动因素的制约，这些驱动因素不一定与资源吸收有关。植物根系具有吸收养分和水分的关键功能，为支持整个生态系统的初级生产力提供支持。根的吸收能力因植物物种而异，反映了不同物种在适应周围环境方面采取的特定策略。

树根性状既不始终相互关联，也不与平行叶性状相关。非木本植物的根可能遵循 RES 预期的模式。Craine; Roumet [43] [44]的研究表明，在草和草本物种中，可能存在一种获取性状综合征，包括具有高 SRL、N 含量和呼吸速率的根，而保守性状综合征包括厚、长寿命、高组织密度和高 C:N 的根，尽管有研究也承认树根性状模式可能与在草本物种上观察到的性状相关性不同[44]，但迄今为止仍不清楚为什么这些性状模式会出现差异，以及树和草本根的功能和特性两者之间的主要差异是什么？对于树根而言，对 RES 缺乏支持的潜在原因是缺乏数据或研究方法的差异。例如，与地上特征相比，可用的树根数据要少得多，植物性状 TRY 数据库包括近 10,000 个叶片光合速率观测值，涵盖 1666 个植物物种，而同一数据库仅包括 24 个对 11 个不同物种根系 N 吸收率的观测值[31]。

3.2.1. 植物根经济谱面临复杂的优化难题

在资源吸收方面，叶片通过最大化光捕获，同时减少草食动物的资源损失，实现了高效的光合作用。相比之下，CO₂ 吸收的分化相对有限，因为这种资源在整个植物冠层中是可预见的。而根系面临着一个更为复杂的优化难题。首先，根系需要从土壤中获取水、碳等 15 种基本矿物质，而这些资源在土壤基质中的分布是高度可变的[45]。由于这些养分的流动性不同，不同的营养物质需要具备不同的性状才能最大程度地吸收。例如，对于可移动的营养物质如硝酸盐，通过增强比根长(SRL)或在资源丰富的斑块中增殖的能力来优化获取；而对于不可移动的营养物质如磷，可能需要较高的根毛密度、大量的根分枝或者与真菌的共生关系[46]。这表明，根系对于一种特定资源可能具有获取性特征，但对于另一种资源则可能具有不同的获取性特征。因此，根系性状属性不能简单地定义为获取性或保守性，因为不同的性状可能根据最有限的资源而优化，以同时吸收不同的资源。

3.2.2. 地下资源可能会对根系性状产生额外限制

除了地下的多种资源外，其他环境成分，如土壤质地和化学成分，可能会对地上部分不存在的根系性状产生额外的限制。地下资源的吸收不仅仅取决于根系特征，因为几乎所有树种都严重依赖菌根途径。而菌根吸收机制在地上没有平行的，并且不包含在 RES 假设中。Reich [47]提出，对菌根共生的更大依赖性(或对菌根共生的反应)代表了一种保守策略，因为它与保守的根特征(例如大直径、长寿命和低 SRL)相关。此外，在菌根植物中，外生菌根植物物种被认为比丛枝菌根植物物种更保守，因为它

们主要出现在选择保守策略的营养贫乏的生态系统中[48]。然而, Koele [49]观察到, 在将姐妹进化枝与丛枝菌根和外生菌根进行比较时, 外生菌根和丛枝菌根植物物种具有相似的叶片养分浓度(LES 中的一个关键性状)。此外, Comas [50]报道外生菌根树的根直径小于丛枝菌根树的根直径, 而 Kubisch [51]观察到丛枝菌根和外生菌根树种之间的根形态特征没有差异。因此, 这些研究与菌根或外生菌根依赖代表保守摄取策略的假设相矛盾。尽管菌根类型存在潜在的混杂影响, 但菌根类型中存在 RES 的证据也不清楚。Maherali [52]最近的一项 mate 分析表明, 就生长而言, 根部相对较细的植物与根部较粗的植物一样, 从菌根定植中受益更多。这些发现表明, 即使在菌根类型中的物种之间, 根性状及其菌根依赖性可能不会沿着 RES 始终如一地协调。

3.3. RES 面临的问题

根系生态学家仍在寻找一个共同的框架来理解我们脚下隐藏的世界。编制大型根系性状数据集对建立多维的根系性状谱具有重要意义。土壤环境的复杂性为根系性状变异提供了多种约束条件, 这为建立一种新的多维根系性状框架提供了明确的依据。这种复杂性在很大程度上是由于影响植物性能的多种关键土壤资源(即水、宏观和微量营养素)。在水分和养分的可得性和吸收之间, 以及在不同迁移率的养分之间, 存在着根本的差异。因此, 根特征不能沿着资源可用性的单一轴线定位, 而需要一个多维的框架。此外, 结构(如土壤压实度)和土壤化学性质(如土壤 pH 值)进一步混淆了根系性状的变化, 这也进一步解释为什么根系性状并不总是最优地适应土壤资源获取, 从而偏离了 RES 假说。为了了解不同物种和不同环境下根系性状的差异吸收策略, 需要研究不同土壤资源轴上根系性状的变化及其与土壤结构和化学特征的关系。应从机制的角度建立一个替代的根系性状框架, 以识别与植物资源吸收相关的功能根系性状。来自不同研究的汇编数据集应最好保持细根的共同定义, 采用一致和比较的采样和分析方法, 量化其土壤环境, 并测量功能相关的根系性状。想要结合不同物种采用的各种地下吸收策略, 目前的 RES 性状集是不完整的。

4. 结论

在碳循环中, 根的呼吸速率和分解是两个关键过程, 而这些过程随着根的形态和化学性状的变化而发生, 因此可能存在根经济谱(Root Economics Spectrum, RES) [53], 旨在协调茎、叶和根等功能性状, 以适应不同的资源利用环境, 避免资源短缺或过剩的功能限制。目前对植物根经济谱和叶经济谱的研究相对分散, 缺乏对全植物茎、叶和根等功能性状参数的耦合研究, 特别是对地下部分的根经济谱研究较为有限。本文对近几年有关植物叶经济谱和根经济谱的研究进行总结, 通过多层次的分析, 深入阐述植物叶经济谱和根经济谱的生态功能。提出采用统一的数据整合和标准化方法, 以解决现有研究中数据不一致性的问题, 从而更好地比较不同研究的结果。通过对植物叶经济谱和根经济谱的深入研究, 有望为生态学、农业和环境科学提供更全面的理论支持, 并为未来的植物适应性研究提供有益的启示。

根是植物生长在地下的重要组成部分, 具有吸收水分和矿物质、将养分储存并运输到茎的功能, 对植物的生长发育至关重要。在同一生态系统内, 对地上和地下部分的植物功能性状参数进行综合分析, 未来的研究可以加强地上和地下经济谱的关联性研究, 深入探讨植物叶和根的协同进化。通过对地上和地下植物功能性状参数的综合研究, 我们可以更全面地了解植物在资源获取与利用方面的权衡策略。未来的研究可以进一步加强对全植株的植物经济谱资源权衡策略的探究, 促使我们对植物在不同环境中的适应性有更深入、更全面的认识。

基金项目

国家自然科学基金重点项目(42230703)资助。

参考文献

- [1] 陈莹婷, 许振柱. 植物叶经济谱的研究进展[J]. 植物生态学报, 2014, 38(10): 1135-1153.
- [2] He, N., Liu, C., Piao, S., Sack, L., Xu, L., Luo, Y., He, J., Han, X., Zhou, G., Zhou, X., Lin, Y., Yu, Q., Liu, S., Sun, W., Niu, S., Li, S., Zhang, J. and Yu, G. (2019) Ecosystem Traits Linking Functional Traits to Macroecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **34**, 200-210. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.11.004>
- [3] Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönsch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P.B., Wright, I.J., Cornelissen, J.H., Violle, C., Harrison, S.P., van Bodegom, P.M., Reichstein, M., Enquist, B.J., Soudzilovskaia, N.A., Ackerly, D.D., Anand, M., Atkin, O.K., Bahn, M., Baker, T.R., Baldocchi, D.D., Bekker, R.M., Blanco, C.C., Blonder, B.W., Bond, W.J., Bradstock, R.A., Bunker, D.E., Casanoves, F., Cavender-Bares, J.M., Chambers, J.Q., Chapin, F.S., Chave, J., Coomes, D.A., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Dobrin, B.H., Duarte, L., Durka, W., Elser, J.J., Esser, G., Estiarte, M., Fagan, W.F., Fang, J., Fernandez-Mendez, F., Fidelis, A., Finegan, B., Flores, O., Ford, H., Frank, D., Freschet, G.T., Fyllas, N.M., Gallagher, R.V., Green, W.A., Gutiérrez, Á.G., Hickler, T., Higgins, S.I., Hodgson, J.G., Jalili, A., Jansen, S., Joly, C.A., Kerkhoff, A.J., Kirkup, D., Kitajima, K., Kleyer, M., Klotz, S., Knops, J., Kramer, K., Kühn, I., Kurokawa, H., Laughlin, D.C., Lee, T., Leishman, M.R., Lens, F., Lenz, T.I., Lewis, S.L., Lloyd, J.D., Llusià, J., Louault, F., Ma, S., Mahecha, M.D., Manning, P., Massad, T.J., Medlyn, B.E., Messier, J., Moles, A.T., Müller, S.C., Nadrowski, K., Naeem, S., Niinemets, Ü., Nöllert, S., Nüske, A.G., Ogaya, R., Oleksyn, J., Onipchenko, V.G., Onoda, Y., Ordoñez, J.C., Overbeck, G.E., Ozinga, W.A., Patiño, S., Paula, S., Pausas, J.G., Peñuelas, J., Phillips, O.L., Pillar, V.D., 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, É.E., Soussana, J., Swaine, E., Swenson, N.G., Thompson, K.A., Thornton, P.E., Waldram, M.S., Weiher, E., White, M., White, S., Wright, S.J., Yguel, B., Zaehle, S., Zanne, A.E. and Wirth, C. (2011) TRY—A Global Database of Plant Traits. *Global Change Biology*, **17**, 2905-2935. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x>
- [4] Kobe, R.K., Pacala, S.W., Silander, J.A. and Canham, C.D. (1995) Juvenile Tree Survivorship as a Component of Shade Tolerance. *Ecological Applications*, **5**, 517-532. <https://doi.org/10.2307/1942040>
- [5] Comas, L.H. and Eissenstat, D.M. (2009) Patterns in Root Trait Variation among 25 Co-Existing North American Forest Species. *The New Phytologist*, **182**, 919-928. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02799.x>
- [6] 曲鹏, 邢亚娟, 王庆贵. 植物经济谱研究进展[J]. 中国农学通报, 2018, 34(10): 88-94.
- [7] 李弘毅, 张兴, 曲彦婷, 高飞, 李雨桐, 张昊. 苏州市 10 种行道树植物叶经济谱性状对土壤重金属污染的响应[J]. 中国城市林业, 2023, 21(3): 7-16.
- [8] 朱济友, 徐程扬, 覃国铭, 等. 3 种典型绿化植物叶功能性状对大气污染的响应及其叶经济谱分析——以北京市为例[J]. 中南林业科技大学学报, 2019, 39(3): 91-98. <https://doi.org/10.14067/j.cnki.1673-923x.2019.03.015>
- [9] de la Riva, E.G., Querejeta, J.I., Villar, R., Pérez-Ramos, I.M., Marañón, T., Galán Díaz, J., de Tomás Marín, S. and Prieto, I. (2021) The Economics Spectrum Drives Root Trait Strategies in Mediterranean Vegetation. *Frontiers in Plant Science*, **12**, Article 773118. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.773118>
- [10] Wang, R., Wang, Q., Zhao, N., Xu, Z., Zhu, X., Jiao, C., Yu, G. and He, N. (2018) Different Phylogenetic and Environmental Controls of First-Order Root Morphological and Nutrient Traits: Evidence of Multidimensional Root Traits. *Functional Ecology*, **32**, 29-39. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12983>
- [11] Pollock, L.J., Morris, W.K. and Veski, P.A. (2012) The Role of Functional Traits in Species Distributions Revealed through a Hierarchical Model. *Ecography*, **35**, 716-725. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.07085.x>
- [12] Bruehlheide, H., Dengler, J., Purschke, O., Lenoir, J., Jiménez-Alfaro, B., Hennekens, S.M., Botta-Dukát, Z., Chytrý, M., Field, R., Jansen, F., Kattge, J., Pillar, V.D., Schrod, F., Mahecha, M.D., Peet, R.K., Sandel, B., van Bodegom, P.M., Altman, J., Alvarez-Davila, E., Arfin Khan, M.A., Attorre, F., Aubin, I., Baraloto, C., Barroso, J., Bauters, M., Bergmeier, E., Biurrun, I., Bjorkman, A.D., Blonder, B.W., Čarni, A., Cayuela, L., Černý, T., Cornelissen, J.H., Craven, D., Dainese, M., Derroire, G., De Sanctis, M., Díaz, S.M., Doležal, J., Farfán-Ríos, W., Feldpausch, T.R., Fenton, N.J., Garnier, E., Guerin, G.R., Gutiérrez, Á.G., Haider, S., Hattab, T., Henry, G.H., Hérault, B., Higuchi, P., Hölzel, N., Homeier, J., Jentsch, A., Jürgens, N., Kačák, Z., Karger, D.N., Kessler, M., Kleyer, M., Kollnóvá, I., Korolyuk, A.Y., Kühn, I., Laughlin, D.C., Lens, F., Loos, J., Louault, F., Lyubenova, M., Malhi, Y.S., Marcenó, C., Mencuccini, M., Müller, J.V., Munzinger, J., Myers-Smith, I.H., Neill, D.A., Niinemets, Ü., Orwin, K.H., Ozinga, W.A., Peñuelas, J., Pérez-Haase, A., Petřík, P., Phillips, O.L., Pärtel, M., Reich, P.B., Römermann, C., Rodrigues, A.V., Sabatini, F.M., Sardans, J., Schmidt, M., Seidler, G., Silva Espejo, J.E., Silveira, M., Smyth, A.K., Sporb, M., Svenning, J., Tang, Z., Thomas, R.S., Tsiropidis, I., Vassilev, K., Violle, C., Virtanen, R., Weiher, E., Welk, E., Wesche, K., Winter, M., Wirth, C. and Jandt, U. (2018) Global Trait-Environment Relationships of Plant Communities. *Nature Ecology & Evolution*, **2**, 1906-1917. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0699-8>
- [13] de la Riva, E.G., Olmo, M.P., Poorter, H., Uberta, J.L. and Villar, R. (2016) Leaf Mass per Area (LMA) and Its Relationship with Leaf Structure and Anatomy in 34 Mediterranean Woody Species along a Water Availability Gradient.

- PLOS ONE*, **11**, e0148788. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0148788>
- [14] Medeiros, C.D., Scoffoni, C., John, G.P., Bartlett, M.K., Inman-Narahari, F.M., Ostertag, R., Cordell, S., Giardina, C.P. and Sack, L. (2018) An Extensive Suite of Functional Traits Distinguishes Hawaiian Wet and Dry Forests and Enables Prediction of Species Vital Rates. *Functional Ecology*, **33**, 712-734. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13229>
- [15] Neufeld, H.S. (1999) Plant Physiological Ecology. *Ecology*, **80**, 1785-1787.
- [16] Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J.M., Chapin, T., Cornelissen, J.H., Diemer, M.W., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulías, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T.D., Lee, W., Lusk, C.H., Midgley, J.J., Navas, M., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L.D., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J. and Villar, R. (2004) The Worldwide Leaf Economics Spectrum. *Nature*, **428**, 821-827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- [17] 张姗姗, 张兴, 曲彦婷, 等. 留园植物叶性状及其叶经济谱研究[J]. 北方园艺, 2022(14): 57-65.
- [18] Li, F.L., Liu, X. and Bao, W. (2016) Leaf Lifespan Is Positively Correlated with Periods of Leaf Production and Reproduction in 49 Herb and Shrub Species. *Ecology and Evolution*, **6**, 3822-3831.
- [19] Funk, J.L. and Cornwell, W.K. (2013) Leaf Traits within Communities: Context May Affect the Mapping of Traits to Function. *Ecology*, **94**, 1893-1897. <https://doi.org/10.1890/12-1602.1>
- [20] Reich, P.B., Ellsworth, D.S., Walters, M.B., Vose, J.M., Gresham, C.A., Volin, J.C. and Bowman, W.D. (1999) Generality of Leaf Trait Relationships: A Test across Six Biomes. *Ecology*, **80**, 1955-1969. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1955:GOLTRA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1955:GOLTRA]2.0.CO;2)
- [21] Ordonez, A. and Olff, H. (2013) Do Alien Plant Species Profit More from High Resource Supply than Natives? A Trait-Based Analysis. *Global Ecology and Biogeography*, **22**, 648-658. <https://doi.org/10.1111/geb.12019>
- [22] Heberling, J.M. and Fridley, J.D. (2013) Resource-Use Strategies of Native and Invasive Plants in Eastern North American Forests. *The New Phytologist*, **200**, 523-533. <https://doi.org/10.1111/nph.12388>
- [23] Liu, Y., Zhang, X.J. and Kleunen, M.V. (2018) Increases and Fluctuations in Nutrient Availability Do Not Promote Dominance of Alien Plants in Synthetic Communities of Common Natives. *Functional Ecology*, **32**, 2594-2604. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13199>
- [24] Sack, L. and Scoffoni, C. (2013) Leaf Venation: Structure, Function, Development, Evolution, Ecology and Applications in the Past, Present and Future. *The New Phytologist*, **198**, 983-1000. <https://doi.org/10.1111/nph.12253>
- [25] Mahmood, J., Lee, E.K., Jung, M., Shin, D., Jeon, I., Jung, S., Choi, H., Seo, J., Bae, S., Sohn, S., Park, N., Oh, J.H., Shin, H. and Baek, J. (2015) Nitrogenated Holey Two-Dimensional Structures. *Nature Communications*, **6**, Article No. 6486. <https://doi.org/10.1038/ncomms7486>
- [26] Anten, N.P.R. (2016) Optimization and Game Theory in Canopy Models. In: Hikosaka, K., Niinemets, Ü. and Anten, N., Eds., *Canopy Photosynthesis: From Basics to Applications*, Springer, Dordrecht, 355-377. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7291-4_13
- [27] Chen, X., Sun, J., Wang, M., Lyu, M., Niklas, K., Michaletz, S.T., Zhong, Q. and Cheng, D. (2020) The Leaf Economics Spectrum Constrains Phenotypic Plasticity across a Light Gradient. *Frontiers in Plant Science*, **11**, Article 530545. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00735>
- [28] Wright, I.J., Westoby, M. and Reich, P.B. (2002) Convergence towards Higher Leaf Mass per Area in Dry and Nutrient-Poor Habitats Has Different Consequences for Leaf Life Span. *Journal of Ecology*, **90**, 534-543.
- [29] Lavorel, S. (2013) Plant Functional Effects on Ecosystem Services. *Journal of Ecology*, **101**, 4-8. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12031>
- [30] Xu, X., Medvigy, D.M., Joseph Wright, S., Kitajima, K., Wu, J., Albert, L.P., Martins, G.A., Saleska, S.R. and Pacala, S.W. (2017) Variations of Leaf Longevity in Tropical Moist Forests Predicted by a Trait-Driven Carbon Optimality Model. *Ecology Letters*, **20**, 1097-1106. <https://doi.org/10.1111/ele.12804>
- [31] Weemstra, M., Mommer, L., Visser, E.J., van Ruijven, J., Kuyper, T.W., Mohren, G.M. and Sterck, F.J. (2016) Towards a Multidimensional Root Trait Framework: A Tree Root Review. *The New Phytologist*, **211**, 1159-1169. <https://doi.org/10.1111/nph.14003>
- [32] Eissenstat, D.M. (2000) Root Structure and Function in an Ecological Context. *The New Phytologist*, **148**, 353-354. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00781.x>
- [33] Liu, G., Freschet, G.T., Pan, X., Cornelissen, J.H., Li, Y. and Dong, M. (2010) Coordinated Variation in Leaf and Root Traits across Multiple Spatial Scales in Chinese Semi-Arid and Arid Ecosystems. *The New Phytologist*, **188**, 543-553. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03388.x>
- [34] Valverde-Barrantes, O.J., Smemo, K.A. and Blackwood, C.B. (2015) Fine Root Morphology Is Phylogenetically Structured, But Nitrogen Is Related to the Plant Economics Spectrum in Temperate Trees. *Functional Ecology*, **29**, 796-807. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12384>

- [35] Jones, D.L., Nguyen, C. and Finlay, R.D. (2009) Carbon Flow in the Rhizosphere: Carbon Trading at the Soil-Root Interface. *Plant and Soil*, **321**, 5-33. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-9925-0>
- [36] Kong, D., Wang, J., Wu, H., Valverde-Barrantes, O.J., Wang, R., Zeng, H., Kardol, P., Zhang, H. and Feng, Y. (2019) Nonlinearity of Root Trait Relationships and the Root Economics Spectrum. *Nature Communications*, **10**, Article No. 2203. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-10245-6>
- [37] de Vries, F.T. and Bardgett, R.D. (2016) Plant Community Controls on Short-Term Ecosystem Nitrogen Retention. *The New Phytologist*, **210**, 861-874. <https://doi.org/10.1111/nph.13832>
- [38] Poorter, H., Jagodzinski, A.M., Ruiz-Peinado, R., Kuyah, S., Luo, Y., Oleksyn, J., Usoltsev, V., Buckley, T.N., Reich, P.B. and Sack, L. (2015) How Does Biomass Distribution Change with Size and Differ among Species? An Analysis for 1200 Plant Species from Five Continents. *The New Phytologist*, **208**, 736-749. <https://doi.org/10.1111/nph.13571>
- [39] Fortunel, C., Ruelle, J., Beauchêne, J., Fine, P.V. and Baraloto, C. (2014) Wood Specific Gravity and Anatomy of Branches and Roots in 113 Amazonian Rainforest Tree Species across Environmental Gradients. *The New Phytologist*, **202**, 79-94. <https://doi.org/10.1111/nph.12632>
- [40] Roumet, C., Birouste, M., Picon-Cochard, C., Ghestem, M., Osman, N., Vrignon-Brenas, S., Cao, K. and Stokes, A. (2016) Root Structure-Function Relationships in 74 Species: Evidence of a Root Economics Spectrum Related to Carbon Economy. *The New Phytologist*, **210**, 815-826. <https://doi.org/10.1111/nph.13828>
- [41] Kong, D., Wang, J., Zeng, H., Liu, M., Miao, Y., Wu, H. and Kardol, P. (2017) The Nutrient Absorption-Transportation Hypothesis: Optimizing Structural Traits in Absorptive Roots. *The New Phytologist*, **213**, 1569-1572. <https://doi.org/10.1111/nph.14344>
- [42] Warren, J.M., Hanson, P.J., Iversen, C.M., Kumar, J., Walker, A.P. and Wullschleger, S.D. (2015) Root Structural and Functional Dynamics in Terrestrial Biosphere Models—Evaluation and Recommendations. *The New Phytologist*, **205**, 59-78. <https://doi.org/10.1111/nph.13034>
- [43] Craine, J.M., Lee, W.G., Bond, W.J., Williams, R.J. and Johnson, L. (2005) Environmental Constraints on a Global Relationship among Leaf and Root Traits of Grasses. *Ecology*, **86**, 12-19. <https://doi.org/10.1890/04-1075>
- [44] Erktan, A., Roumet, C. and Munoz, F. (2022) Dissecting Fine Root Diameter Distribution at the Community Level Captures Root Morphological Diversity. *Oikos*.
- [45] Clark, L., Whalley, W.R., Barraclough, P.B. and Clark, L. (2004) How Do Roots Penetrate Strong Soil? *Plant and Soil*, **255**, 93-104. <https://doi.org/10.1023/A:1026140122848>
- [46] Comas, L.H., Mueller, K.E., Taylor, L., Midford, P.E., Callahan, H.S. and Beerlingz, D.J. (2012) Evolutionary Patterns and Biogeochemical Significance of Angiosperm Root Traits. *International Journal of Plant Sciences*, **173**, 584-595. <https://doi.org/10.1086/665823>
- [47] Reich, P.B., Walters, M.B. and Ellsworth, D.S. (1992) Leaf Life-Span in Relation to Leaf, Plant, and Stand Characteristics among Diverse Ecosystems. *Ecological Monographs*, **62**, 365-392. <https://doi.org/10.2307/2937116>
- [48] Cornelissen, J.H., Aerts, R., Cerabolini, B.E., Werger, M.J. and Heijden, M.V. (2001) Carbon Cycling Traits of Plant Species Are Linked with Mycorrhizal Strategy. *Oecologia*, **129**, 611-619. <https://doi.org/10.1007/s004420100752>
- [49] Koele, N., Dickie, I.A., Oleksyn, J., Richardson, S.J. and Reich, P.B. (2012) No Globally Consistent Effect of Ectomycorrhizal Status on Foliar Traits. *The New Phytologist*, **196**, 845-852. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04297.x>
- [50] Comas, L.H., Callahan, H.S. and Midford, P.E. (2014) Patterns in Root Traits of Woody Species Hosting Arbuscular and Ectomycorrhizas: Implications for the Evolution of Belowground Strategies. *Ecology and Evolution*, **4**, 2979-2990. <https://doi.org/10.1002/ece3.1147>
- [51] Kubisch, P., Hertel, D. and Leuschner, C. (2015) Do Ectomycorrhizal and Arbuscular Mycorrhizal Temperate Tree Species Systematically Differ in Root Order-Related Fine Root Morphology and Biomass? *Frontiers in Plant Science*, **6**, Article 121858. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00064>
- [52] Maherali, H. (2014) Is There an Association between Root Architecture and Mycorrhizal Growth Response? *The New Phytologist*, **204**, 192-200. <https://doi.org/10.1111/nph.12927>
- [53] Reich, P.B., Walters, M.B., Tjoelker, M.G., Vanderklein, D.W. and Buschena, C. (1998) Photosynthesis and Respiration Rates Depend on Leaf and Root Morphology and Nitrogen Concentration in Nine Boreal Tree Species Differing in Relative Growth Rate. *Functional Ecology*, **12**, 395-405. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00209.x>