

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2017.60940

孙梅, 田昆, 张贇, 王行, 管东旭, 岳海涛. 植物叶片功能性状及其环境适应研究[J]. 植物科学学报, 2017, 35(6): 940-949

Sun M, Tian K, Zhang Y, Wang H, Guan DX, Yue HT. Research on leaf functional traits and their environmental adaptation[J]. *Plant Science Journal*, 2017, 35(6): 940-949

植物叶片功能性状及其环境适应研究

孙梅, 田昆*, 张贇, 王行, 管东旭, 岳海涛

(西南林业大学, 湿地学院国家高原湿地研究中心, 昆明 650224)

摘要: 植物叶片是连接植物与外界环境的重要桥梁, 其功能性状变化受外界环境和系统发育的共同影响。充分了解不同环境下叶片功能性状的变化对探讨植物对环境的适应性具有重要意义。本文阐述了叶片功能性状的类型及其功能意义, 综述了影响叶片功能性状 2 个主要因素(环境因子和系统发育历史)的相关研究, 探讨了叶片功能性状对植物适应环境的意义。最后, 对叶片功能性状研究的现状及未来趋势进行了展望。

关键词: 环境适应; 系统发育; 叶片功能性状

中图分类号: Q944

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2017)06-0940-10

Research on leaf functional traits and their environmental adaptation

Sun Mei, Tian Kun*, Zhang Yun, Wang Hang, Guan Dong-Xu, Yue Hai-Tao

(National Plateau Wetlands Research Center, College of Wetland, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China)

Abstract: Plant leaves represent an important interface between a plant and the surrounding environment, and their functional traits are influenced by the external environment and phylogeny. Elucidating variations in leaf functional traits in different environments is crucial to understand plant adaptation. In this paper, the types and functional significance of the functional traits of leaves are summarized. Related studies on the two main factors affecting the functional traits of leaves (environmental factors and phylogenetic history), as well as involvement in plant adaptation, are also discussed. Finally, we propose prospective research directions based on the current situation and future tendency of leaf functional trait studies.

Key words: Environmental adaptation; Phylogeny; Leaf functional traits

植物功能性状是探索植物适应环境、进行全球变化研究的有力工具^[1]。植物生态学家们普遍认为: 植物功能性状是生态系统对全球气候变化响应的主要标记, 生态系统过程可能更多地受限于植物的功能多样性, 即植物功能性状的变化幅度和数量特征^[1]。植物功能性状用于研究植物的适应性主要有以下几个原因: (1) 植物功能性状的可塑性较强, 能够反映植物的生长和适应策略; (2) 植物功能性状具有种间差异, 促使不同植物适应并占据

多样的生态位; (3) 植物功能性状的种内差异显著, 同一物种的相同性状在不同生长环境下表现不同。通过对植物功能性状的可塑性及变异程度的研究, 能够在当今气候变化的背景下, 推测植物的适应策略及未来发展方向, 可为人类有效地开展植物保护和繁育、进行生态恢复、合理利用生态资源以及保持生态系统的可持续发展提供理论依据。

植物在漫长的进化和发展过程中, 形成了许多内在生理及外在形态结构方面的性状 (Traits), 以

收稿日期: 2017-05-05, 退修日期: 2017-05-31。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31760115); 云南省应用基础研究基金(2017FD103); 云南省创新团队项目(2012HC007)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (31760115), the Basic Research Foundation of Yunnan Province (2017FD103), and the Plateau Wetlands Science Innovation Team of Yunnan Province (2012HC007).

作者简介: 孙梅(1987-), 女, 博士, 助理研究员, 研究方向为生态学(E-mail: sm0510215@163.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: 13759559957@126.com)。

最大程度地减少环境带来的不利影响。植物性状的存在程度或大小反映了植物所处生态系统的功能特征及其对该生态系统的适应,因此这些性状也被称为植物功能性状(Plant functional traits)^[2]。

叶片是暴露在大气环境中最多的植物器官,叶片功能性状作为植物功能性状中的重要一员,与植物生物量及其对资源的获取和利用密切相关^[3]。另外,叶片功能性状具有测量简单、可操作性强、能较好反映植物的生理功能以及不同植物类群具有相似的性状关系等特点^[2]。因此,叶片功能性状能够将叶片水平的植物特征扩展到整个区域乃至全球生态系统,有助于我们进一步揭示植物与环境及生态系统的关系。

1 叶片功能性状的类型

植物叶片功能性状主要包括叶片的形态、结构和生理等一系列可测量的指标。

1.1 叶片形态性状及其研究

叶片形态性状主要包括叶片大小、形状、颜色、叶柄大小、叶片表面附属结构特征等叶片属性。这些叶片形态特征具有可直接观察、容易测定及能够较好地指示植物的适应性和表现等优势^[4]。叶片形态性状由基因决定,如焦磷酸酶基因(*AVP1*)、编码 miRNA 分子的 *JAW* 基因、植物类固醇受体激酶基因(*BRI1*)、与赤霉素代谢密切相关的 *GA2OX1* 基因、同源异型核基因 I 类(*KNOX1*)等基因的表达均可影响叶片的大小和形状^[5]。同时,该类性状的表现型也受外界环境的影响。同一个种的相同性状在不同光照、温度及水分等环境条件下显著不同^[6]。因此,叶片形态性状是基因和外界环境因子共同作用的结果,常被作为植物分类鉴定的重要指标,也常被用来直接反映植物对不同环境的适应性。

叶片形态性状也被广泛应用在古生物学研究中。叶片形态性状在化石类群中是一类特别容易测定的功能性状,古生物学家们常常根据叶片形态特征与环境因子的相关性推测古环境状况。例如,古生物学上常用的“叶缘分析法”(Leaf margin analysis)^[6]和“叶面积分析法”(Leaf area analysis)^[7];“叶片多变量分析程序”(Climate-Leaf Analysis Multivariate Program)^[8,9]。此外,叶片形态性状本身的功能属性还可用来推测地质时期化石类群的

功能状况。Royer 等^[10]通过测定一系列现生叶片形态性状和叶片干重、比叶重等经济性状,建立了“形态性状-比叶重”关系模型,用于推测地质时期化石类群的叶片经济收支状况。

1.2 叶片结构性状及其研究

叶片结构性状主要包括叶柄维管结构特征、叶脉特征、气孔性状、叶片横切面组织结构特征等叶片的解剖结构属性。与叶片形态性状类似,这些性状也受基因和外界环境条件的综合作用,并存在较大的种间和种内差异。叶片结构性状在很大程度上影响植物的光合生理,进而影响植物的生长状况。

1.2.1 叶柄研究

叶柄是连接植物叶片和茎干的通道,水分从茎干传输到叶片层必须经过叶柄导管,因此,叶柄导管直径和密度决定了叶片的水分供应状况^[11]。导管密度和直径均与叶片水力导度和光合速率存在显著正相关,较大的叶柄导管密度和直径支持较高的水力导度和传输速率,但这些叶柄特征也较容易产生导管气穴化和堵塞,因此,在增加叶片水力导度和减小叶片对气穴化的最弱性间必然也存在权衡关系^[11]。

1.2.2 叶脉研究

叶脉为植物提供支持、水分传递和光合碳水化合物以维持植物的水分状况和光合能力^[12]。被子植物的叶脉分为不同的级别,初级叶脉发生于叶片与叶柄的连接部位,而次级叶脉是发育后期初级叶脉的逐渐分支^[13,14]。根据整体外部表型可以将叶脉分为网状脉和平行脉 2 大模式类型,而根据二级叶脉在叶片边缘的表现,叶脉又分为开放型、中间型和闭合型 3 种类型^[13]。叶脉大小、密度和排列状况与叶片功能紧密相连^[14]。主脉是快速的水分分配网络,而次级脉则是链接叶肉和维管系统的交易站^[14]。次级脉密度占有叶脉总密度的 80% 以上,是驱动水分从叶柄传输到叶片层的主要结构^[12-14]。较进化类群的叶脉密度大于较古老的类群,叶脉密度从白垩纪被子植物进化的早期开始增加为原来的 3 ~ 4 倍,促使植物光合能力的显著提高,为被子植物在地球上扩散并最终统治整个地球提供了先决条件^[15]。

1.2.3 气孔研究

气孔是植物进行水汽和 CO₂ 交换的主要通道。化石记录中,气孔和角质层的出现是植物登陆成功

的关键因素,保证了植物在不断变化的环境中仍能保持一定的含水量^[16]。气孔的出现和进化对植物登陆后在变化较大的陆生环境中占领并适应一定的生态位,产生生态位分化,形成植物区系具有重大意义,因此气孔对物种形成和进化起着重要作用^[17]。气孔的形态、大小和密度在进化历史中发生了很大的变化,并且与地球上 CO₂ 浓度和水分变化相关,随着地球上 CO₂ 浓度的增大,气孔有密度变大,个体变小的趋势^[17,18]。气孔密度与植物叶片的水分蒸腾散失显著正相关,因而较高的气孔密度往往代表了较高的气孔导度和光合速率^[17,18]。而气孔的大小是气孔变化是否迅速的关键因素,大气孔关闭较慢,对应较低的气体交换速率,但是它们的慢动力学特性使它们在遭遇干旱等环境胁迫时更容易发生功能紊乱^[19]。

1.2.4 叶片组织结构研究

叶片横切面结构、叶片密度及比叶重 (Leaf mass per area, LMA) 与叶片的抗逆性、水分保持、CO₂ 传输以及叶片的光合效力都存在密切相关^[20]。叶片组织结构的最主要功能是为植物进行光合生理作用提供场所;另外,从宏观上讲,这些组织结构厚度加上叶片密度及其产物(比叶重)对植物的水分保持^[21]、保护植物防止紫外线的光化学伤害、以及维持植物的机械性能防止由于一些生物和非生物因素导致的损伤^[20]等起到关键作用。

1.2.5 比叶重研究

比叶重指单位面积的叶干重,是比叶面积 (Specific leaf area, SLA) 的倒数。该性状是对叶片质地的一种表达,与叶片构建投入密切相关,从一定程度上代表了植物对其所获取到资源的返还能力,是植物重要的叶片经济性状^[22,23]。研究表明,LMA 及其 2 个组分(叶片厚度和密度)与叶片寿命显著正相关,而与叶片氮含量和光合能力呈负相关^[22,23]。在资源胁迫(如水分和养分匮乏)环境条件下,植物往往具有较高的比叶重或者较厚、较致密的叶片。这种叶片拥有较高的叶片构建投入,因此必须拥有较长的叶片寿命,以便有效地增加资源投入的归还周期,使其在死亡之前达到资源利用的最大化^[22]。

1.3 叶片生理性状

叶片的生理指标直接代表了植物的功能和生长状况,在植物学和生态学上应用广泛。常测的叶片

生理指标主要有叶片的光合性状、叶片水分利用效率、叶片含水量、水势和叶片导水率等。

1.3.1 光合气体交换参数研究

植物光合性状直接代表植物的光合碳同化能力,高光合速率促使植物能够在短时间内吸收更多的 CO₂ 制造更多的有机物,但同时也通过蒸腾作用散失更多水分^[17,18]。因此,植物的水分传输能力和 CO₂ 吸收能力与植物光合速率正相关,即较高的光合速率对应着较高的气孔导度、蒸腾速率和叶片水力导度,但对应着较低的水分利用效率^[18]。一般来说生长在良好环境条件下的植物,水分和阳光充足,温度适宜,植物具有较高的光合速率;而环境条件不适于植物生长时,植物的光合碳同化能力也首先遭受胁迫,植物具有较低的光合速率和较高的水分利用效率^[17,24]。植物制造的有机物主要有 2 个去向,植物正常的生长消耗和增加抗逆性(如增加叶片的物理和机械韧性、比叶重和形成次生代谢物等)。很显然,植物遭受环境胁迫时,用于生长的有机物将会下降,而植物的次生代谢产物增加,植物较矮小,生长缓慢。

1.3.2 叶片水力参数研究

叶片导水率或叶片水力导度 (K_{leaf}) 是指在一个固定流速下,水分从叶柄传导至蒸腾部位的潜在传导阻力 (R_{leaf}) 的倒数。在很多植物类群中, R_{leaf} 可以达到整个植物水分传导阻力的 30% 甚至更高,因此, K_{leaf} 决定了整株植物的水分利用效率^[25]。 R_{leaf} 与叶脉和叶肉组织的多样性相关,最近的研究将 R_{leaf} 分成 2 部分,一部分是木质部的水分传导阻力,包括水分在叶柄、主脉和次级脉之间传导的阻力;另一部分是水分在穿过维管束鞘和叶肉细胞到达水分蒸发部位的过程中产生的阻力^[25]。此外, K_{leaf} 与光系统 II 量子产额正相关,表明植物叶片光合能力受维管系统水分供应能力的影响^[12]。

叶片功能性状受生态学家关注的历史较长,人们对叶片功能性状的研究也越来越全面且深入。在叶片形态结构性状方面,由简单的形态观察逐渐倾向于更加关注细微的结构性状测定。比如,过去人们多从表观上观察并测定叶片大小、叶片形状、叶柄粗细长短、前两级叶脉类型、气孔类型等最直观的形态结构性状。近年来,随着对叶片形态性状研究的成熟以及对叶片结构功能研究的深入,则更倾向于测定细微的叶片结构特征,如叶脉的维管结

构、气孔口特征、气孔大小的多种表达等。在叶片生理功能性状方面,过去人们较为关注能够直接反映植物生产力的光合指标及其相关的指示参数,如叶绿素含量、叶绿素荧光参数、光响应参数、光化学参数等。随着对叶片结构功能的深入了解,水力学研究逐渐成为主流,水力传导性状(如叶片水力导度)的动态能够直接反映植物的生理状况。尤其是近两年来,最新水力学测定方法——原位冷冻测定法,更进一步弥补了过去水力学测定的不足,成为最新的叶片功能性状研究趋势^[26]。

2 环境因子对叶片功能性状的影响

植物适应性进化过程中,叶片功能性状对环境变化较为敏感且表现出较大的可塑性,是植物对外界环境因子长期适应的结果。叶片功能性状主要受光照、温度、尤其是水分状况的影响,大量研究显示这3个环境因子是影响植物功能和生长的最主要因素^[6,27]。植物叶片功能性状在不同的环境条件下,表现出不同的适应策略,“性状-环境”和“性状-性状”间的关系反映了植物在自然条件下生长和适应的最优“适应原则”^[15,28]。

2.1 光对叶片功能性状的影响

光照是植物进行光合作用的首要条件,光照强度和光质的差别显著影响植物的生理功能及光利用效率,在植物叶片功能性状上表现出显著的性状差异^[29,30]。通常来说,叶片大而薄,质地柔软,比叶重较小,具有较长的叶柄等特点是植物适应弱光环境的适应策略^[29,30]。较大的叶片有利于植物对光的捕获和吸收,从而降低光照不足对植物功能和生长的影响^[14,31]。对于生长于不同光照条件下的同一种植物来说,高光环境下植物的光饱和点、光补偿点以及植物的最大净光合速率(A_{max})均较高,而低光条件下的植物则表现为较低的 CO_2 补偿点和最大净光合速率,但更高的光强则可能表现出相反的趋势,因为高光强对应着较高的紫外线强度,导致较低的光合能力或较强的光抑制^[14,31]。

2.2 温度对叶片功能性状的影响

温度对植物功能性状的影响首先表现在对植物发育和大小的影响^[32]。长期监测结果显示,随着温度的升高,植物的枝条变长、叶片变大^[33]。短期温度控制实验也发现,低温限制叶片的扩展,导致较小、较厚的叶片和较高的比叶重^[24]。叶脉和

气孔作为维持叶片水分平衡的主要结构,也受温度变化的显著影响。在研究地中海气候下水犀科(Oleaceae)植物中发现,在寒冷潮湿的冬季生出的气孔比较大而平,并且随机分布在叶片上;相反地,在炎热干燥的夏季生出的气孔常常有褶皱和凹陷的腺窝,并且仅下表皮有气孔存在^[17]。另外,较低的温度也会显著阻碍植物内在的酶活性、水粘度等生理过程,导致植物的生理干旱,进而转化成植物的缺水胁迫问题。一般来说,低温导致的生理干旱主要体现在2个方面:首先是较低的空气温度致使植物地上部分(如茎干和叶片)内的酶活性和水粘度降低,甚至可以致使植物内部水分结冰,阻碍植物的光合作用等生理活动;其次,较低的土壤温度降低植物根部的酶活性和吸水运动及对养分的吸收,地下部分的功能抑制进一步作用于地上部分,导致植物整体缺水和缺养分^[34]。

2.3 水对叶片功能性状的影响

水分限制对植物的影响是生态学研究的重点。研究显示,水分状况可能是影响植物功能适应性最重要的因素^[6]。生长在干旱环境下的植物拥有较小、较厚、较致密的叶片并具有较高的比叶重和较小的木材导管直径,提示植物通过演化出一些能够阻止水分散失的组织来适应干旱胁迫^[22,35]。叶脉、气孔和叶片组织结构是主导水分在叶片中的传输、散失和保持,维持叶片乃至整株植物水分平衡的主要叶片结构,对水分限制十分敏感。例如,栓皮栎(*Quercus variabilis* Bl.)叶脉密度与年均降水强度显著正相关^[36];气孔性状与水分获得状况曲线相关,适度干旱将增加植物的气孔密度并减小气孔大小,但随着干旱的进一步加强,气孔密度将显著下降^[37]。此外,水分亏缺对植物最直接的作用表现在对其光合生产力的影响,但这种影响在不同植物中表现不同。

2.4 其他环境因子对叶片功能性状的影响

其他环境因子,如 CO_2 浓度、土壤养分含量等也对植物叶片功能性状具有一定影响。例如,气孔密度和叶片导度随 CO_2 浓度的下降而显著升高^[38];肥沃土壤上生长的藤本植物具有较大的叶面积、较小的比叶重和较快的生长速率^[39];草原植物的叶片寿命与氮供应负相关,而C3植物叶片寿命随 CO_2 浓度的升高而延长^[40]。Costa等^[32]指出,生长在土壤养分较匮乏生境中的植物与生长在

缺水环境下的植物有相似的表现,即叶片较小、较厚、较致密且比叶重较大。然而,近年来越来越多的研究发现,这些环境因子不如光照、温度和水分的影响显著,对植物叶片功能性状没有明显的决定作用,或者这些环境因子从一定程度上是通过影响后三者而间接影响叶片功能性状的表现。

生态学上对叶片功能性状研究的最直接的目的即直观反映环境变化对植物生长的影响以及植物对环境变化的响应和适应。理论上,由于叶片对环境变化的高度敏感性及叶片本身的强烈可塑性,叶片功能性状对环境变化均较为敏感。但是,不同植物对环境变化的响应和适应存在时间长短及敏感度高低的差异,且不同植物在适应环境变化过程中的作用性状也不尽相同,因此,常常表现出同一功能性状在应对相同环境变化时存在种间差异。尽管如此,光合、水力传导等瞬时生理特征都是维持植物生存的基本过程。环境变化对这些生理过程的影响都极其迅速,而形态和结构性状则在相同环境压力下,随生理过程的变化做出相应调节。从这个角度来说,光合参数、水势、水力导度等植物生理性状对环境变化更为敏感,与这些过程密切相关的形态结构性状则变化相对较慢,存在适应过程。

3 系统发育历史对叶片功能性状的影响

叶片性状受环境和进化历史的共同约束,其在响应环境变化时会表现出结构和功能上的关联进化^[41]。因此,不仅需要研究环境对植物性状施加的选择压力,而且要研究植物对选择压力的进化响应^[41,42]。但过去进行物种性状分析时,较少考虑系统发育的影响(即假设物种相互独立),而过高估计了独立观察值的数目并错误估计了性状间的联系,导致接受不存在的进化权衡^[41,42]。

系统发育独立比较方法(Phylogenetically independent contrasts, PIC)是近年来研究生物性状的进化适应和物种多样性的重要方法之一,在研究植物功能性状进化方面具有很强的优势^[28,43,44]。该方法认为:生物的系统发育存在时间序列上的自相关,如果物种的性状进化受系统发育影响,那么亲缘关系较近的物种在进化时间上也较相近,功能性状和生态适应性也更相似。该方法也可以用来检测 2 个性状间的进化关联^[43]。系统发育影响较强时,2 个性状的种平均值(Species means)相关关

系和 PIC 对比值(Contrasts)的相关关系一致;而当这 2 种关系不一致时,将意味着较重要的生物学意义,表明不同性状关系是辐射适应的结果^[41]。系统发育对比值间的关系可能更加有意义,因为这种关系是对演化历史的反映^[43]。总之, PIC 方法充分考虑了物种的进化历史,对于理解生物的适应辐射和性状趋异具有重要意义^[28,41]。

4 叶片功能性状在空间梯度上的环境适应

环境因子差异塑造了叶片功能性状的可塑性,任何能够代表环境变化的梯度或处理均有可能导致叶片功能性状的变异。目前生态学研究中的大空间尺度主要包括沿海拔和沿纬度 2 个方向,沿空间梯度进行精密采样,研究性状对环境变异的适应性,对探索在全球变化背景下的植物发展方向和生态系统功能具有深远影响。

4.1 叶片功能性状沿海拔梯度的变化

许多环境因子都随海拔梯度显著变化,随着海拔的升高,大气和土壤温度均显著降低,海拔每升高 1000 m,温度平均下降 6°C;总大气压差和所有大气组成气体(如: O₂, CO₂等)的大气压差均随着海拔的升高而明显下降;高海拔地区比低海拔地区拥有更强的太阳辐射和紫外线强度等;但降水的分布和海拔高度没有明显的相关^[45,46]。随海拔高度的升高,植物在叶片的形态、结构和生理功能上都发生相应的变化。如叶片大小显著降低^[47];叶片厚度和单位叶面积生物量显著增加^[28];叶片光合能力显著下降^[49]等。但气孔性状表现为随着海拔升高,气孔密度显著升高^[38]、或显著下降^[49]、又或先升高后下降^[50]等,体现了植物对环境变化响应的种间差异。

4.2 叶片功能性状沿纬度梯度的变化

以北半球为例,随着纬度由南至北地不断升高,温度、降水和空气相对湿度均显著下降^[22,36]。沿纬度梯度,植物也以一定的功能性状组合适应纬度环境变化,并且这种适应具有种间差异^[36]。例如,北半球由南至北,随着温度和降水的下降,栎属(*Quercus* L.)和栲属(*Castanopsis* (D. Don) Spach)植物的生长季随之缩短(叶片寿命缩短)、比叶重下降,这导致植物仅能在有限的时间内进行干物质生产,而植物通过光合能力的增加来提高干物质生产力以维持自身生长和生存的需要^[51]。随

着纬度的升高,东亚地区栓皮栎叶片面积、长度、宽度、叶柄长度、叶片长宽比、气孔密度和次级叶脉密度均显著下降,但气孔长度、宽度和气孔长宽比以及表皮毛密度随着纬度的升高而显著升高,这种变化趋势与温度和降水的降低显著相关^[36]。

上述研究揭示了叶片功能性状沿海拔和纬度2个空间梯度的可塑性格局,但具体哪些沿空间梯度变化的环境因子分别影响了叶片性状的可塑性却很少有报道。另外,一些关键叶片性状(例如叶片维管结构)在过去关于空间梯度上叶片性状变化的研究中很少被涉及,对这些性状的研究也亟待开展。

5 叶片功能性状间的协同相关

由于功能的相似性,很多植物叶片功能性状并不是孤立的,性状间存在关联,植物通过性状间的协同关联或者权衡关系适应外界多变的环境。几乎在所有的植物群落中,叶片氮和磷含量、比叶面积与光合速率间都存在显著正相关,并与比叶重和叶片寿命显著负相关,即著名的“叶片经济波普”^[22];叶脉密度和气孔密度显著正相关,反映了叶片水力供应和需求的匹配,即近年来备受关注的“叶片水力平衡”^[52];叶片厚度、叶片表皮大小和厚度等横切面组织结构都与叶脉和气孔性状间存在一定关联,反映了这些性状在维持水分平衡上也起一定作用^[53,54]。很多热带植物,叶片导水率(K_{leaf})与叶脉密度、气孔密度、叶片厚度、单位叶片面积的气孔面积以及最大气体交换速率呈正相关^[55],但与比叶重(LMA)相互独立^[25]。另外,值得一提的是,很多叶片结构性状,如气孔密度、主脉密度、木质部导管数目和直径等与叶片大小间存在几何相关,反映了叶片的发育过程对植物结构和功能的影响^[12,14,28]。总之,叶片功能性状间的协同关联是其对应生理策略协同相关的证据,揭示这些叶片功能性状间的关联性在功能和进化上的驱动力是了解植物进化适应策略的基础。

6 不同植物类群的叶片功能性状

不同植物类群,尤其是不同生长型或者生活型的植物叶片功能性状间也存在显著差异。例如,双子叶植物气孔均匀分散在叶片表面,而单子叶植物气孔往往在叶片上成行排列^[56]。Beaulieu等^[53]对41种草本、26种灌木和34种乔木被子植物的叶

片表皮细胞大小和气孔密度的比较发现,草本植物拥有最大的表皮细胞大小和最小的气孔密度,灌木次之,乔木的表皮细胞最小而气孔密度最大。Hudson等^[33]的研究也发现,常绿和落叶灌木对全球气候变暖的敏感性最高,而草本植物对温度升高的响应相对不频繁。

前人关于低海拔地区木本双子叶被子植物的叶片功能性状适应性的研究已比较成熟,然而,生态学家们注意到,一些生长在特殊生境下的植物对环境变化更为敏感,如湿地植物、高山植物、维管附生植物、藤本类群等^[57-60]。这些类群在其生境中有着至关重要的作用,但近年来随着原始森林等自然生境的破坏和人类活动的影响,这些类群受到采集和破坏是不可逆的。加强特殊生境植物类群的研究,不仅有助于对其进行科学地保护和利用,更有助于准确灵敏地预测环境变化的生态结果,但关于这些植物类群的叶片功能性状适应意义的研究却还很少。

7 叶片功能性状与分子生物学

叶片功能性状受多种基因与环境的相互作用所控制。在农作物方面,基因如何调控每个性状的机制已有深入研究,然而野生植物功能性状的分子调控机制研究尚处于初步阶段。单一基因或多基因联合作用可以调控植物组织的碳源供应能力、影响组织之间同化物的运输能力、叶片光合作用以及植物对养分元素的利用效率,进而影响整株植物的株高、基茎等性状。另外,基因通过调控叶片细胞的抗渗透胁迫能力,可以提高水分利用效率。例如,光敏色素是叶片感受外界环境变化最重要的光受体之一。在光敏色素基因家族中,*phyA*在远红光信号转导中起主要作用,*phyB*负责调节短暂和持续红光照射下的反应,*phyC*参与对持续和红光的反应。拟南芥(*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.)体内的*phyB*基因过表达后,可以提高与叶片气孔导度相关的功能性状^[61]。另外,玉米(*Zea mays* L.)中的*sut1*突变体可以使蔗糖转运效率降低,导致叶片提前萎黄、衰老以及花期推迟,可见*sut1*基因可能控制与叶片衰老有关的一系列功能性状^[62]。Rubisco激酶是Rubisco活性的一个关键调节因子,将耐热的Rubisco激酶基因转入拟南芥中,叶面积等功能性状将显著增加。功能基因与

叶片功能性状之间具有普遍且显著的关联性,然而目前从分子水平揭示叶片功能性状的研究仍较为复杂。从遗传水平来看,叶片功能性状受多种基因与环境的共同控制,生境异质性对叶片具有很强的可塑性,进而改变基因本身的调控结果。现有叶片功能性状研究应借鉴农作物产品已有的分子水平研究基础,揭示植物生理生化过程中关键的代谢网络途径,以及代谢途径关键节点上的调控基因,明晰关键调控基因在相关植物蛋白上的作用位点,从而解析叶片功能性状变化背后的基因调控策略。

8 展望

综上所述,植物叶片功能性状是一根链接植物与环境的纽带,包含了一系列可测定、可塑性强且对植物的功能和适应性均至关重要的叶片属性。叶片功能性状受环境因子和系统发育历史的双重影响,在进行亲缘关系较近的植物适应性研究时需在系统发育的背景下进行。环境因子沿空间梯度显著变化,叶片功能性状也随之变化。植物叶片功能性状并不是相互孤立的,性状间往往通过协同作用协调植物对环境的适应过程。在全球变化背景下,一些生长在特殊生境下的植物类群对环境变化更为敏感,对这些植物叶片功能性状的研究更为重要。深入探讨植物叶片功能性状的适应性,及其对个体、种群、群落、生态系统的影响,需要在不同的生态系统和植物类群中建立关系,揭示隐藏在复杂现象背后的普遍性规律。

尽管已有的研究成果有力地推动了基于植物功能性状的生态科学的发展,但基于目前叶片功能性状的研究现状,还需开展以下方面的研究。这些工作将有利于人们进一步了解植物叶片功能性状及其在植物应对环境变化过程中的意义:

(1)加强湿地植物适应性研究。湿地保护是近年来我国政府乃至世界各国人们关注的重点,而由于过去人们对湿地生态系统的研究较少,现有的湿地理论知识远不能满足目前的保护和管理需求。例如,之前对功能性状研究主要集中在陆生木本植物,尚无对沉水植物(沉水草本)功能性状的研究^[63]。因此,各国政府和社会组织纷纷加大对湿地研究的项目和资金支持,针对湿地的研究将是未来很长一段时间内生态学研究的焦点。湿地植物是湿地生态系统功能发挥的重要载体,加强对湿地植

物功能性状的研究,对人们有效了解湿地生态系统的功能维持机制,应对人类活动和气候变化等干扰湿地的因素,保护湿地的健康安全等方面具有重要意义。根据目前的湿地保护需要,湿地生态系统有怎样的生物多样性维持和退化机制、湿地生态系统的变迁历史和气候变化间有怎样的关联、针对湿地生态系统的保护和修复措施怎样、如何协调湿地保护和利用之间的平衡等科学问题是目前亟需研究的方向。由于每一块湿地都有其独特的生态环境和生物多样性组成等特点,因此专门针对湿地研究的重点和突破点在于综合考虑每块湿地的特殊性,探索每块湿地独特的湿地保护和修复方案。

(2)深入研究地质历史中的植被更替机制。低等维管植物被子植物取代的原因一直是生态学家和植物学家关注的焦点,至今仍无一致定论。加强对低等维管植物和一些基部被子植物叶片水力和光合生理功能的进一步研究,了解水力原因是否是低等维管植物在竞争中败退的主要原因。另外,该研究结合地质历史中的大尺度气候变化,将有望揭示导致植物类群更替的主要环境原因。针对这一方面研究的主要科学问题即在地质历史中,什么原因导致低等维管植物被高等被子植物取代?研究重点在于综合考虑生物因素和非生物因素在这一过程中发挥的作用,研究创新点和突破点在于跨越学科局限,利用多学科的技术方法,更真实全面地考虑影响因素。

(3)加强高海拔地区植物的研究。高海拔地区植物对气候变化十分敏感,充分研究高海拔地区的各植物类群,包括木本、草本、藤本等的叶片功能性状,并加强这些类群的生理功能研究,不仅能进一步促进人们对植物叶片功能性状适应意义的了解,更能够在当今气候变化条件下,准确预测气候变化的生态影响。在高海拔地区,植物叶片功能性状及其生态适应意义方面可重点针对:高海拔地区植物水力学特征及其对环境变化的适应机制怎样?全球变化对高海拔地区生态系统的影响方向及程度如何?等科学问题,研究创新点在于从纵向尺度上进行长期观测,充分利用高海拔地区独特的地理位置,以空间和时间相互转变的方式,窥探植物适应环境变化的奥秘。

(4)开展大尺度生态适应性研究。从较大尺度上研究叶片功能性状的适应性是生态学研究的趋

势。虽然大尺度研究势必带来大量且繁琐的工作量,但这种研究最能揭示隐藏在复杂现象背后的叶片性状随环境变化的一般规律,也能够为将来开展其他领域的各种研究积累最基本的资料。从地质、地区、区域、乃至国家地理尺度上开展包括叶片形态、结构和生理指标的多种叶片功能性状的研究,将具有长期且深远的意义。大尺度研究在近年来一直有报道,由于大尺度上的大量数据对解释适应性问题较为准确,该方面研究仍具有较大的研究价值。随着全球变化环境问题的突出,创新点在于将大尺度研究与气候变化相结合,解释气候变化对植物具体方面的影响。如最近的一项研究强调了全球气候对叶片大小的驱动,即在大尺度上进行研究^[64]。

(5)将生态学与分子生物学结合研究。分子生物学技术结合叶片功能性状的研究也是生态学研究的发展趋势。叶片功能性状随空间梯度或者环境变化的可塑性终究只是表象,在分子水平上深入探索引起叶片变异的分子机制,将为了了解叶片功能性状适应性提供更内在的解释。该方面研究的科学问题往往针对具体变化现象,如植物光合生产力随温度变化的分子机制是什么?研究的重点和难点首先在于从宏观上解释影响光合的因素,然后寻找表达这些因素的基因,并进行功能验证。

(6)与古生物学结合研究。化石类群中,由于化石鉴定或者重建古环境的需要,常需要测定包括叶片形态、气孔、叶脉、木材导管或者管胞的密度和大小等一系列植物功能性状。将把现在发现的这些植物功能性状的生理功能,应用在化石类群中,能够有效估计化石类群的对应功能,为解释化石类群灭绝原因等提供有效证据。与古生物学研究结合的重点在于对化石类群与现在类群相同的性状测定,研究假设围绕某具体功能性状的功能演化历史怎样?这些功能演化的原因及意义如何?其中的创新点在于与化石结合,反映的演化历史和过程真实可靠,而难点在于针对化石研究的技术方法操作较为复杂,效果也不尽如人意,很多化石类群的功能性状并不容易提取。随着近年来古生物学研究在很多技术方法上的创新,这一难点正逐步地被解决。

参考文献:

[1] Guittar J, Goldberg D, Klanderud K, Telford RJ, Vandvik

- V. Can trait patterns along gradients predict plant community responses to climate change? [J]. *Ecology*, 2016, 97: 2791–2801.
- [2] Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Pausas, JG. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide [J]. *Aust J Bot*, 2003, 51(4): 335–380.
- [3] Zirbel CR, Bassett T, Grman E, Brudvig LA. Plant functional traits and environmental conditions shape community assembly and ecosystem functioning during restoration [J]. *J Appl Ecol*, 2017, 54(4): 1070–1079.
- [4] Xu F, Guo W, Xu W, Wei Y, Wang R. Leaf morphology correlates with water and light availability: what consequences for simple and compound leaves? [J]. *Prog Nat Sci*, 2009, 19(2): 1789–1798.
- [5] Rodriguez RE, Debernardi JM, Palatnik JF. Morphogenesis of simple leaves: regulation of leaf size and shape [J]. *Wiley Interdiscip Rev Dev Biol*, 2014, 3(1): 41–57.
- [6] Peppe DJ, Royer DL, Cariglino B, Oliver SY, Correa E. Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications [J]. *New Phytol*, 2011, 190(3): 724–739.
- [7] Su T, Xing Y, Liu Y, Jacques FMB, Chen W, et al. Leaf margin analysis: a new equation from humid to mesic forests in China [J]. *Palaios*, 2010, 25(4): 234–238.
- [8] Jacques FMB, Guo S, Su T, Xing Y, Huang Y, et al. Quantitative reconstruction of the late Miocene monsoon climates of southwest China: a case study of the Lincang flora from Yunnan province [J]. *Palaeogeogr Palaeoclimatol*, 2011, 304(3): 318–327.
- [9] Su T, Jacques FMB, Spicer RA, Liu Y, Huang Y, et al. Post-Pliocene establishment of the present monsoonal climate in SW China: evidence from the late Pliocene Longmen megafauna [J]. *Clim Past*, 2013, 9(2): 1675–1701.
- [10] Royer DL, Miller IM, Peppe DJ, Hickey LJ. Leaf economic traits from fossils support a weedy habit for early angiosperms [J]. *Am J Bot*, 2010, 97(3): 438–445.
- [11] McKown AD, Dengler NG. Shifts in leaf vein density through accelerated vein formation in C4 *Flaveria* (Asteraceae) [J]. *Ann Bot*, 2009, 104(6): 1085–1098.
- [12] Sack L, Scoffoni C, John GP, Poorter H, Mason CM, et al. How do leaf veins influence the worldwide leaf economic spectrum? Review and synthesis [J]. *J Exp Bot*, 2013, 64(13): 4053–4080.
- [13] Roth-Nebelsick A, Uhl D, Mosbrugger V, Kerp H. Evolution and function of leaf venation architecture: a review [J]. *Ann Bot*, 2001, 87(5): 553–566.
- [14] Sack L, Scoffoni C, McKown AD, Frole K, Rawls M, et al. Developmentally based scaling of leaf venation architecture explains global ecological patterns [J]. *Nat Commun*, 2012, 3(837): 1–10.

- [15] Blonder B, Baldwin BG, Enquist BJ, Robichaux RH, Lau J. Variation and macroevolution in leaf functional traits in the Hawaiian silversword alliance (Asteraceae) [J]. *J Ecol*, 2016, 104(1): 219–228.
- [16] Raven JA, Beardall J. The ins and outs of CO₂ [J]. *J Exp Bot*, 2016, 67(1): 1–13.
- [17] Hetherington AM, Woodward FI. The role of stomata in sensing and driving environmental change [J]. *Nature*, 2003, 42(6591): 901–908.
- [18] Franks PJ, Beerling DJ. Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size and density over geologic time [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106(25): 10343–10347.
- [19] Bertolde F, Talon M, Navarro L, Ollitrault P, Gesteira A, Morillon R. Evaluation of the impact of the polyploidy on plant gas exchanges and the expression of genes involved in stomata size and density [EB/OL]. [2017–05–05]. <http://agritrop.cirad.fr/583566/>, 2016.
- [20] Onoda Y, Richards L, Westoby M. The importance of leaf cuticle for carbon economy and mechanical strength [J]. *New Phytol*, 2012, 196(2): 441–447.
- [21] Watkins Jr JE, Cardelús CL. Ferns in an angiosperm world: cretaceous radiation into the epiphytic niche and diversification on the forest floor [J]. *Int J Plant Sci*, 2012, 173(6): 695–710.
- [22] Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Flexas J, et al. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 2004, 428(6985): 821–827.
- [23] Enrique G, Olmo M, Poorter H, Ubersa JL, Villar R. Leaf mass per area (LMA) and its relationship with leaf structure and anatomy in 34 Mediterranean woody species along a water availability gradient [J]. *PLoS One*, 2016, 11: e0148788.
- [24] Bjorkman AD, Elmendorf SC, Beamish AL, Vellend M, Henry GH. Contrasting effects of warming and increased snowfall on Arctic tundra plant phenology over the past two decades [J]. *Glob Change Biol*, 2015, 21: 4651–4661.
- [25] Sack L, Cowan PD, Jaikumar N, Holbrook NM. The ‘hydrology’ of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species [J]. *Plant Cell Environ*, 2003, 26(8): 1343–1356.
- [26] Zhang YJ, Sack L, Cao KF, Wei XM, Li N. Speed versus endurance tradeoff in plants: leaves with higher photosynthetic rates show stronger seasonal declines [J]. *Sci Rep*, 2017, 7: 42085.
- [27] Hagedorn F, Shiyatov SG, Mazepa VS, Devi NM, Grigor'ev AA, et al. Treeline advances along the Urals mountain range-driven by improved winter conditions? [J]. *Glob Change Biol*, 2014, 20: 3530–3543.
- [28] Dunbar-Co S, Sporck MJ, Sack L. Leaf trait diversification and design in seven rare taxa of the Hawaiian *Plantago* radiation [J]. *Int J Plant Sci*, 2009, 170(1): 61–75.
- [29] Baldissera TC, Frak E, Carvalho PC, Louarn G. Plant development controls leaf area expansion in alfalfa plants competing for light [J]. *Ann Bot*, 2014, 113(1): 145–157.
- [30] Coble A, Fogel M, Parker G. Canopy gradients in leaf functional traits for species that differ in growth strategies and shade tolerance [J]. *Tree Physiol*, 2017, 37(10): 1415–1425.
- [31] Nicotra AB, Cosgrove MJ, Cowling A, Schlichting CD, Jones CS. Leaf shape linked to photosynthetic rates and temperature optima in South African *Pelargonium* species [J]. *Oecologia*, 2008, 154(4): 625–635.
- [32] Costa DS, Classen A, Ferger S, Helbig-Bonitz M, Peters M, et al. Relationships between abiotic environment, plant functional traits, and animal body size at Mount Kilimanjaro, Tanzania [J]. *PLoS One*, 2017, 12: e0174157.
- [33] Hudson JMG, Henry GHR, Cornwell WK. Taller and larger: shifts in Arctic tundra leaf traits after 16 years of experimental warming [J]. *Glob Chang Biol*, 2011, 17(2): 1013–1021.
- [34] Li F, Bao W. Elevational trends in leaf size of *Campylotropis polyantha* in the arid Minjiang River valley, SW China [J]. *J Arid Environ*, 2014, 108: 1–9.
- [35] Wang R, Huang W, Chen L, Ma L, Guo C, Liu X. Anatomical and physiological plasticity in *Leymus chinensis* (Poaceae) along large-scale longitudinal gradient in northeast China [J]. *PLoS One*, 2011, 6(11): e26209.
- [36] Zhu Y, Kang H, Xie Q, Wang Z, Yin S, Liu C. Pattern of leaf vein density and climate relationship of *Quercus variabilis* populations remains unchanged with environmental changes [J]. *Trees*, 2012, 26(2): 597–607.
- [37] Xu Z, Zhou G. Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass [J]. *J Exp Bot*, 2008, 59(12): 3317–3325.
- [38] Kouwenberg LLR, Kurschner WM, McElwain JC. Stomatal frequency change over altitudinal gradients: prospects for paleoaltimetry [J]. *Rev Mineral Geochem*, 2007, 66(1): 215–241.
- [39] Sinclair TR, Zwieniecki MA, Holbrook NM. Low leaf hydraulic conductance associated with drought tolerance in soybean [J]. *Physiol Plantarum*, 2008, 132(4): 446–451.
- [40] Craine JM, Froehle J, Tilman DG, Wedin DA, Chapin Iii FS. The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients [J]. *Oikos*, 2001, 93(2): 274–285.
- [41] Ackerly DD. Conservatism and diversification of plant functional traits: evolutionary rates versus phylogenetic signal [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106(S2): 19699–

- 19706.
- [42] Burns JH, Strauss SY. Effects of competition on phylogenetic signal and phenotypic plasticity in plant functional traits[J]. *Ecology*, 2012, 93(8): S126-S137.
- [43] Zhang SB, Sun M, Cao KF, Hu H, Zhang JL. Leaf photosynthetic rate of tropical ferns is evolutionarily linked to water transport capacity [J]. *PLoS One*, 2014, 9(1): e84682.
- [44] Zhang FP, Yang YJ, Yang QY, Zhang W, Brodribb TJ, et al. Floral mass per area and water maintenance traits are correlated with floral longevity in *Paphiopedilum* (Orchidaceae)[J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 501.
- [45] Körner C. The use of 'altitude' in ecological research[J]. *Trends Ecol Evol*, 2007, 22(11): 569-574.
- [46] Thomas SC. Genetic vs. phenotypic responses of trees to altitude[J]. *Tree Physiol*, 2011, 31(11): 1161-1163.
- [47] Sun M, Su T, Zhang S, Li S, Anberree-Lebreton J, Zhou Z. Variations in leaf morphological traits of *Quercus guyavifolia* (Fagaceae) were mainly influenced by water and ultraviolet irradiation at high elevations on the Qinghai-Tibet Plateau, China[J]. *Int J Agric Biol*, 2016, 18: 266-273.
- [48] Feng Q, Centritto M, Cheng R, Liu S, Shi Z. Leaf functional trait responses of *Quercus aquifolioides* to high elevations[J]. *Int J Agric Biol*, 2013, 15: 69-75.
- [49] Wang X, Li R, Li X, Ma F, Sun B, et al. Variations in leaf characteristics of three species of angiosperms with changing of altitude in Qilian mountains and their inland high-altitude pattern[J]. *Sic China Earth Sci*, 2014, 57(4): 662-670.
- [50] Li C, Zhang X, Liu X, Luukkanen O, Berninger F. Leaf morphological and physiological responses of *Quercus aquifolioides* along an altitudinal gradient[J]. *Silva Fenn*, 2006, 40(1): 5-13.
- [51] 董莉莉, 刘世荣, 史作民, 冯秋红. 中国南北样带上栲属树种叶功能性状与环境因子的关系[J]. *林业科学研究*, 2009, 22(4): 463-469.
- Dong L, Liu S, Shi Z, Feng Q. Relationships between leaf traits of *Castanopsis* species and the environmental factors in the North-South transect of eastern China [J]. *Forest Research*, 2009, 22(4): 463-469.
- [52] 田尚青, 朱师丹, 朱俊杰, 申智骅, 曹坤芳. 红树林植物叶片形态和解剖特征对叶肉导度、叶片导水率的影响[J]. *植物科学学报*, 2017, 34(6): 909-919.
- Tian SQ, Zhu SD, Zhu JJ, Shen ZH, Cao KF. Impact of leaf morphological and anatomical traits on mesophyll conductance and leaf hydraulic conductance in mangrove plants[J]. *Plant Science Journal*, 2017, 34(6): 909-919.
- [53] Beaulieu JM, Leitch IJ, Patel S, Pendharkar A, Knight CA. Genome size is a strong predictor of cell size and stomatal density in angiosperms[J]. *New Phytol*, 2008, 179(4): 975-986.
- [54] Brodribb TJ, Jordan GJ, Carpenter RJ. Unified changes in cell size permit coordinated leaf evolution[J]. *New Phytol*, 2013, 199(2): 559-570.
- [55] Sack L, Tyree MT, Holbrook NM. Leaf hydraulic architecture correlates with regeneration irradiance in tropical rainforest trees[J]. *New Phytol*, 2005, 167(2): 403-413.
- [56] Dalal LP. Stomatal variation in dicot and monocots—a case study[J]. *Asia J Biotech Resour*, 2012, 3(10): 1473-1477.
- [57] Bertel C, Schönswetter P, Frajman B, Holzinger A, Neuner G. Leaf anatomy of two reciprocally non-monophyletic mountain plants (*Heliosperma* spp.): does heritable adaptation to divergent growing sites accompany the onset of speciation? [J]. *Protoplasma*, 2017, 254: 1411-1420.
- [58] Sun M, Yang S, Zhang J, Bartlett M, Zhang S. Correlated evolution in traits influencing leaf water balance in *Dendrobium* (Orchidaceae) [J]. *Plant Ecol*, 2014, 215: 1255-1267.
- [59] Xiao D, Zhang C, Tian K, Liu G, Yang H, An S. Development of alpine wetland vegetation and its effect on carbon sequestration after dam construction: a case study of Lashihai in the northwestern Yunnan plateau in China[J]. *Aquat Bot*, 2015, 126: 16-24.
- [60] 丁凌子, 陈亚军, 张教林. 热带雨林木质藤本植物叶片性状及其关联[J]. *植物科学学报*, 2014, 32(4): 362-370.
- Ding LZ, Chen YJ, Zhang JL. Leaf traits and their associations among liana species in tropical rainforest [J]. *Plant Science Journal*, 2014, 32(4): 362-370.
- [61] 沈亚欧, 李淑君, 林海建, 张志明, 江舟, 等. 通过转基因手段改善作物产量性状[J]. *农业生物技术学报*, 2011, 4(19): 753-762.
- Shen YO, Li SJ, Lin HJ, Zhang ZM, Jiang Z, et al. Improving crop yield by genetic engineering [J]. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2011, 4(19): 753-762.
- [62] Wittek A, Dreyer I, Al-Rasheid KA, Sauer N, Hedrich R, Geiger D. The fungal UmSrt1 and maize ZmSUT1 sucrose transporters battle for plant sugar resources[J]. *J Int Plant Biol*, 2017, 59(6): 422-435.
- [63] 刘洋, 付文龙, 操瑜, 李伟. 沉水植物功能性状研究的思考[J]. *植物科学学报*, 2017, 35(3): 444-451.
- Liu Y, Fu WL, Cao Y, Li W. Study on the functional traits of submerged macrophytes [J]. *Plant Science Journal*, 2017, 35(3): 444-451.
- [64] Wright IJ, Dong N, Maire V, Prentice IC, Westoby M, et al. Global climatic drivers of leaf size [J]. *Science*, 2017, 357(6354): 917-921.