doi:10.6041/j.issn.1000-1298.2018.11.024

叶生态特征及其相关性对下垫面热效应的生态权衡

朱济友[1]　于　强[1]　DI Yang[2]　何韦均[3]　徐程扬[1]　孔祥琦[1]

(1. 北京林业大学林学院, 北京 100083; 2. 弗罗里达大学地理系, 盖恩斯维尔 FL 32611; 3. 广西大学林学院, 南宁 530005)

摘要: 为研究植物叶性状及其相关关系对城市下垫面热效应的响应及其生态权衡策略,以生长在 6 种典型城市下垫面(沥青、水泥、荷兰砖、大理石、嵌草砖和自然地表)环境中的 3 种常见绿化树种(洋白蜡、国槐和臭椿)为研究对象,测定其叶功能性状指标。结果表明:比叶面积、叶绿素含量、气孔面积、气孔开度及叶氮磷比均随着环境地表温度的增大总体上呈现先增加、后减小的趋势,城市下垫面从大到小依次为嵌草砖地表、自然地表、大理石地表、水泥地表、荷兰砖地表、沥青地表。而叶干物质含量、叶组织密度、气孔密度及叶脉密度、叶氮含量、叶磷含量则呈相反的变化规律,城市下垫面从大到小依次为沥青地表、荷兰砖地表、水泥地表、大理石地表、自然地表、嵌草砖地表。叶性状间表现了一定的相关关系,其中,比叶面积与叶干物质含量、叶组织密度与气孔密度间呈极显著的负相关关系($P<0.01$),与叶氮含量、叶磷含量呈显著的正相关关系($P<0.01$)。叶干物质含量与叶组织密度、叶脉密度和叶氮含量存在极显著的正相关关系($P<0.01$)。气孔密度与气孔面积、气孔开度间存在显著的负相关关系($P<0.05$),而与叶脉密度间存在显著的正相关关系($P<0.05$)。气孔面积与叶氮含量间存在显著的正相关关系($P<0.05$),与叶组织密度呈极显著的正相关关系($P<0.01$)。随着地表温度的升高,植物叶性状间的相关性呈现先增、后减的趋势,小幅度升温总体上有利于加强叶功能性状间的相关性,而温度过高则明显降低其相关关系。城市生态系统中,植物叶片具有低的比叶面积、叶绿素含量、气孔面积、气孔开度和叶氮磷比,高的叶干物质含量、叶组织密度、气孔密度、叶氮含量和叶磷含量,进一步验证了城市生态系统中叶经济谱的存在,并在该谱系中属于“快速投资-收益”型。

关键词: 叶性状; 城市下垫面; 热环境; 生态权衡策略

中图分类号: S725.6　　**文献标识码**: A　　**文章编号**: 1000-1298(2018)11-0201-09

Ecological Balance of Leaf Ecological Characteristics and Their Correlation to Thermal Effects of Underlying Surfaces

ZHU Jiyou[1]　YU Qiang[1]　DI Yang[2]　HE Weijun[3]　XU Chengyang[1]　KONG Xiangqi[1]

(1. *College of Forestry*, *Beijing Forestry University*, *Beijing* 100083, *China*
2. *Department of Geography*, *University of Florida*, *Gainesville FL* 32611, *USA*
3. *College of Forestry*, *Guangxi University*, *Nanning* 530005, *China*)

Abstract: The object was to study the response of plant leaf traits and their related relationships to the thermal environment effect of urban underlying surface and its ecological trade-off strategy. Results showed that specific leaf area, chlorophyll content, stomatal area, stomatal aperture and leaf nitrogen-phosphorus ratio were all increased firstly and then decreased with the increase of environmental surface temperature, which was expressed as grass-planting bricks surface, grass surface, marble surface, cement surface, brick surface, asphalt surface from large to small. While the leaf dry matter content, leaf tissue density, stomatal density, leaf nitrogen content, leaf phosphorus content and leaf vein density showed opposite changes, which were expressed as asphalt surface, brick surface, cement surface, marble surface, grass surface and grass-planting brick surface from large to small. There was a certain correlation between plant leaf functional traits. Specific leaf area showed a significant negative correlation with leaf dry matter content, leaf tissue density and stomatal density ($P<0.01$), and a significant

收稿日期: 2018-09-29　修回日期: 2018-10-10

基金项目: 林业公益性行业科研专项(20140430102)

作者简介: 朱济友(1993—),男,博士生,主要从事生态林与城市林业理论与技术研究,E-mail: zhujiyou007@163.com

通信作者: 徐程扬(1964—),男,教授,主要从事公益林与城市林业研究,E-mail: cyxu@bjfu.edu.cn

positive correlation with leaf nitrogen content and leaf phosphorus content ($P<0.01$). Leaf dry matter content showed a significant positive correlation with leaf tissue density, leaf vein density and leaf nitrogen content ($P<0.01$). Stomatal density was significantly and negatively correlated with stomatal aperture and stomatal area ($P<0.05$), and significantly and positively correlated with leaf vein density ($P<0.05$). Leaf vein density was significantly and positively correlated with leaf nitrogen content ($P<0.05$) and leaf tissue density ($P<0.01$). With the increase of surface temperature, the correlation between plant leaf traits was firstly increased and then decreased. The small temperature increase was generally beneficial to strengthen the correlation between leaf functional traits, which significantly reduced its correlation relationship when the temperature was too high. In urban ecosystems, plant leaves showed low specific leaf area, chlorophyll content, stomatal area, stomatal aperture and leaf nitrogen-phosphorus ratio, and high leaf dry matter content, leaf tissue density, stomatal density, leaf nitrogen content and leaf phosphorus content. The research further verified the existence of the economics spectrum of the lower temperature of high temperature stress habitat on the underlying surface of the city, and it was a "quick investment-return" type in the global leaf economics spectrum, which provided an important theoretical basis for the selection and configuration of urban greening plants and urban planning. The study further validated the existence of economics spectrum in the urban system, which was a "quick investment-benefit" type.

Key words: leaf functional traits; urban underlying surface; thermal environment; ecological trade-off strategy

0 引言

植物功能性状是影响其个体生长、发育和繁殖,在形态、生理和物候上表现出来的一系列特性,间接地反映植物对不同生长环境的适应性[1-2]。其中,叶片作为植物响应环境最敏感的器官之一,与植物对资源的捕获和利用等方面关系密切,能很好地反映植物对环境变化的生态策略,是植物生长、生理和生物化学循环的决定性因素[3]。WRIGHT 等[4]在全球范围内研究了涵盖 175 个地区植物的功能性状,在 2004 年提出了全球叶经济谱概念,叶经济谱是指植物在形态结构及生理特征等性状间相互关联、协同变化的组合,能够将植物对资源的权衡策略科学量化。此后,国内外生态学者针对不同地区和不同物种的植物叶经济谱展开大量研究,主要涉及热带雨林、亚寒带植被、高原草甸等,均证实了叶经济谱的存在[4-7]。然而在国内的研究相对有限,尤其在城市生态系统中针对植物叶经济谱的研究仍存在较大空白。随着全球城市化进程的加速,城市热环境效应影响范围持续扩张[8],有数据显示,2017 年底中国的城市化率水平为 57.4%,预计 2020 年将达到 60%。城市化程度的不断深入,城市生态系统中"城市病"问题也随之凸显[9]。其中,城市热环境对城市植物影响的研究广受关注,植物与其生长环境的关系成为近年来城市生态学研究的热点问题之一。研究表明,城市热环境的变化与城市下垫面结构密切相关[10-12]。城市下垫面作为城市表层能量收支的重要载体,对城市生态系统中的水分和热量起着重要的调节作用[12]。植物作为城市生态系统中的重要组成部分,发挥着降温增湿、固碳释氧及防尘降噪等多种生态效能[13]。研究发现,城市下垫面的差异影响着城市热环境效应,进而引起城市绿化植物物候期及其生物量的改变[14]。

近年来,有学者针对城市下垫面热环境效应展开一系列研究,但多基于遥感技术反演的方法,难以精准获取地表温度信息,对温度特征无法实现精细化研究[15-17]。鉴于此,本文在城市化率较高的北京市开放环境下开展试验,以最大限度规避大田试验存在的缺陷。选取 6 种典型城市下垫面(自然地表、沥青地表、水泥地表、荷兰砖地表、大理石地表和嵌草砖地表)上生长的 3 种常见绿化树种(洋白蜡、国槐和臭椿)为研究对象,以叶性状指标为切入点,系统分析城市下垫面的热环境效应,以及它对植物功能性状及其相关关系的影响。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

北京市地处华北平原西北部,属典型暖温带半湿润大陆性季风气候,夏季高温多雨,冬季严寒干燥。全年中 1 月的平均温度最低,约为 -3.5℃,7 月的平均温度最高,约为 26.2℃。在北京奥林匹克森林公园景观大道、中关村广场、中华圣火广场进行对比试验,该区域主要绿化树种有国槐、洋白蜡、臭椿、栾树、紫叶李和毛白杨等。

1.2 指标测算

1.2.1 地表温度测定

在 3 个试验区分别选择 6 种典型城市下垫面:自然地表、沥青地表、水泥地表、荷兰砖地表、大理石

地表和嵌草砖地表。于 2017 年 5 月 1 日—10 月 1 日利用 IR Flexcam Ti55 型热红外热像仪(美国 Fluke 公司)进行地表温度监测,其主要参数为:探测器规格 320 × 240 像元,1 个像元代表 1 个温度,共 320 × 240 个地表温度;热灵敏度 0.05℃以内;视场为 23°(横向) × 17°(纵向),最小焦距为 15 cm;校准范围为 -20 ~ 600℃;误差度为 2%;观测波段为 8 ~ 14 μm。将其安装于 6 个研究区中心,分别对 6 种下垫面进行地表温度同步监测,于 08:00—17:00 设置每 1 h 记录一次数据,每次记录采集 3 幅热红外图像。利用热红外热像仪自带的数据分析软件(Fluke Smart View)提取出地表温度值[18]。

1.2.2　植物叶性状指标测定

叶绿素含量、比叶面积、叶干物质含量、叶组织密度及气孔特征是在植物资源利用轴上的典型变量[19-20]。在 3 个研究区,6 种不同的城市下垫面类型环境中,分别选择国槐、臭椿和洋白蜡各 30 株,共 1 620 株。于 2017 年 8 月中旬 10:00—12:00 晴朗天气,每株树随机采集中冠层叶子 30 片。将叶表面用脱脂棉擦拭干净后,利用电子天平称量叶鲜质量;放于清水中浸泡 12 h 后称取叶饱和鲜质量;叶绿素含量利用丙酮-乙醇浸提法测算;叶体积采用排水法测算;叶面积利用便携式叶面积扫描仪测算;叶厚度利用游标卡尺测量。最后,将叶样放于 105℃干燥箱杀青后干燥至质量恒定,称取叶干质量[21]。比叶面积是叶面积与叶干质量的比值[20],即

$$S_{LA} = L_A / L_{DW} \quad (1)$$

式中　S_{LA}——比叶面积,cm^2/g

L_A——叶面积,cm^2

L_{DW}——叶干质量,g

叶干物质含量(质量比)为叶干质量与叶饱和鲜质量的比值[21],即

$$L_{DMC} = L_{DW} / L_{SFW} \quad (2)$$

式中　L_{DMC}——叶干物质含量,g/g

L_{SFW}——叶饱和鲜质量,g

叶组织密度为叶干质量与叶体积的比值[21],即

$$L_{TD} = L_{DW} / L_V \quad (3)$$

式中　L_{TD}——叶组织密度,g/cm^3

L_V——叶体积,cm^3

在晴朗天气 06:00—08:30 时间段,每株树在其活体枝干上选取 10 张叶片,用印迹法制作临时玻片,并立即带回实验室在 LJ-CLP03 型光学显微镜下放大 100 倍后,每个玻片随机选取 5 个视野拍摄气孔显微图像,基于 eCognition 软件计算气孔指标[22-23]。

1.2.3　数据分析

用 Excel 2016、SPSS 12.5 分析软件进行数据整理和分析,并在 SigmaPlot 13.0 中制图。

2　结果与分析

2.1　不同下垫面类型地表温度特征

由表 1(每行不同字母表示数据差异显著,下同)、图 1 可知,城市下垫面对热环境效应的影响较显著。6 种下垫面地表温度日变化趋势基本一致,总体上呈先升后降的趋势。从 08:00 开始,随着太阳辐射的增强,地表吸收了热量而使得地表温度逐渐升高,到 14:00—15:00 达到峰值后逐渐下降。不同类型下垫面的地表温度间存在显著性差异($P < 0.05$)。总体来看,6 种下垫面全天及整个生长季地表温度最高均为沥青地表,并显著高于其他下垫面($P < 0.05$)。地表温度从大到小依次为沥青地表、荷兰砖地表、水泥地表、大理石地表、嵌草砖地表、自然地表。这说明了沥青地表对城市热环境的影响最大,大理石地表、嵌草砖地表和自然草地地表对城市热环境具有一定的缓解作用,且以中午时段最为显著。

表 1　6 种不同下垫面地表温度平均值

Tab.1　Average surface temperature of six different underlying surfaces　℃

参数	沥青	荷兰砖	水泥	大理石	嵌草砖	自然地表
日平均温度	55.35^{a}	51.22^{b}	46.53^{c}	44.82^{c}	41.23^{d}	38.21^{e}
日最高温度	64.71^{a}	59.34^{b}	52.12^{c}	48.54^{d}	46.12^{e}	45.65^{e}
日最低温度	41.83^{a}	39.02^{b}	35.42^{bc}	34.31^{c}	34.11^{c}	36.43^{bc}

2.2　城市下垫面热效应对叶功能性状的影响

如表 2 所示,除气孔开度外,比叶面积、叶绿素含量(质量比)、叶干物质含量、叶组织密度、气孔密度、气孔面积、叶脉密度、叶氮含量(质量比)、叶磷含量(质量比)及氮磷比在不同城市下垫面环境下具有显著差异($P < 0.05$)。除叶绿素含量、叶干物质含量和气孔面积外,国槐、臭椿和洋白蜡的比叶面积、叶组织密度、气孔密度、叶脉密度、气孔开度、叶氮含量、叶磷含量和叶氮磷比均存在显著性差异($P < 0.05$)。而在种内个体间,叶片功能性状差异均未达到显著水平。

2.2.1　比叶面积

如图 2a所示,在不同城市下垫面环境下,比叶

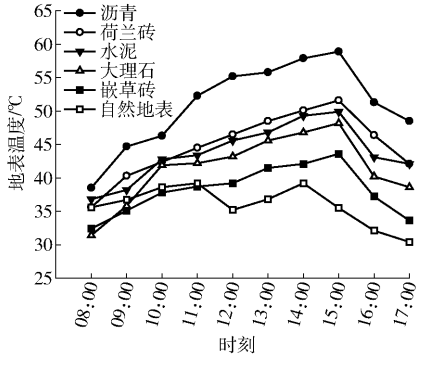

图 1 不同城市下垫面环境的地表温度

Fig. 1 Surface temperature of urban underlying surface environment

表 2 不同城市下垫面下植物功能性状的差异性分析(P 值)

Tab. 2 Difference analysis of functional traits of different urban underlying surfaces

参数	环境间	种间	种内
叶绿素含量	0.001 3	0.541 2	0.341 1
比叶面积	0.000 1	0.043 3	0.257 8
叶干物质含量	0.000 1	0.446 1	0.098 5
叶组织密度	0.008 0	0.033 4	0.582 2
气孔密度	0.000 9	0.013 8	0.071 6
气孔面积	0.002 1	0.712 4	0.099 2
叶脉密度	0.009 3	0.018 5	0.658 6
气孔开度	0.513 0	0.003 3	0.244 5
叶氮含量	0.005 4	0.025 2	0.086 3
叶磷含量	0.002 0	0.034 0	0.075 1
叶氮磷比	0.007 6	0.029 1	0.187 0

面积随着地表温度的减弱,总体上呈增加的趋势,从小到大依次为沥青地表、荷兰砖地表、水泥地表、大理石地表、嵌草砖地表、自然地表。自然地表和嵌草砖地表环境下比叶面积显著高于其他下垫面地表环境下的比叶面积($P<0.05$),自然地表和嵌草砖地表之间无显著差异。

2.2.2 叶绿素含量

如图 2b 所示,叶绿素含量随地表温度的增强总体上呈先增加后减小的变化趋势,从大到小依次为嵌草砖地表、自然地表、大理石地表、水泥地表、荷兰砖地表、沥青地表。与嵌草砖地表相比,沥青地表、荷兰砖地表、水泥地表和大理石地表环境下的叶绿素含量均显著降低($P<0.05$),国槐、臭椿和洋白蜡降幅分别为 0.269 ~ 0.733 mg/g、0.336 ~ 0.987 mg/g 和 0.422 ~ 0.718 mg/g。

2.2.3 叶干物质含量

如图 2c 所示,随着 6 种下垫面热环境效应的增强,叶干物质含量总体上呈降低的趋势,以沥青地表和荷兰砖地表最大,嵌草砖地表和自然地表的最小。

2.2.4 叶组织密度

如图 2d 所示,随着下垫面热环境效应的增强,叶组织密度与叶干物质含量变化趋势相同,均呈降低的趋势。国槐、臭椿和洋白蜡的叶组织密度在不同城市下垫面环境下存在显著性差异($P<0.05$),变化幅度分别为 0.635 ~ 1.036 g/cm^3、0.712 ~ 1.127 g/cm^3、0.734 ~ 1.435 g/cm^3。

2.2.5 气孔特征

如图 2e ~ 2g 所示,在 6 种城市下垫面中,气孔密度随着地表温度的增高,总体上呈增大的趋势,气孔面积和气孔开度呈减小的趋势。气孔密度在沥青、荷兰砖、水泥和大理石地表环境下显著高于自然地表和嵌草砖地表($P<0.05$);气孔面积与气孔开度在不同下垫面环境下均存在显著性差异($P<0.05$),从小到大依次为沥青地表、荷兰砖地表、水泥地表、大理石地表、嵌草砖地表、自然地表,但气孔开度在 6 种下垫面环境下的差异不明显。

2.2.6 叶脉密度

如图 2h 所示,在 6 种城市下垫面环境下,叶脉密度随着地表温度的升高,总体上呈增大的趋势。在沥青、荷兰砖和水泥地表环境下的叶脉密度显著大于嵌草砖和自然地表($P<0.05$),嵌草砖地表和自然地表环境间的叶脉密度无显著差异。

2.2.7 叶氮、磷含量及氮磷比特征

如图 2i ~ 2k 所示,在不同城市下垫面环境中,城市典型绿化树种(国槐、臭椿和洋白蜡)的叶氮含量和叶磷含量有显著差异。叶氮含量和叶磷含量均随着地表温度的升高呈增大的趋势。叶氮磷比随着地表温度的升高,总体上呈降低的趋势,其中国槐的降幅最大,臭椿和洋白蜡的差异不明显。3 个树种的叶氮磷比均小于 12,说明在城市热环境下植物的生长主要受氮元素的限制。

2.3 叶片功能性状间的关系

对所有样本数据进行相关性分析,结果显示,植物叶功能性状间表现出了一定的相关关系(表 3)。其中,比叶面积与叶干物质含量、叶组织密度和气孔密度间存在极显著的负相关关系($P<0.01$),与叶氮含量、叶磷含量呈显著的正相关关系($P<0.01$)。叶干物质含量与叶组织密度、叶脉密度和叶氮含量存在极显著的正相关关系($P<0.01$)。气孔密度与气孔面积、气孔开度间存在显著的负相关关系($P<0.05$),而与叶脉密度间存在显著的正相关关系($P<0.05$)。叶脉密度与叶氮含量间存在显著的正相关关系($P<0.05$),与叶组织密度呈极显著的正相关关系($P<0.01$)。叶绿素含量与其他指标间不存在显著性差异。

2.4 城市下垫面对叶功能性状指标间关系的影响

如图 3 所示,在城市下垫面环境中,叶性状间普

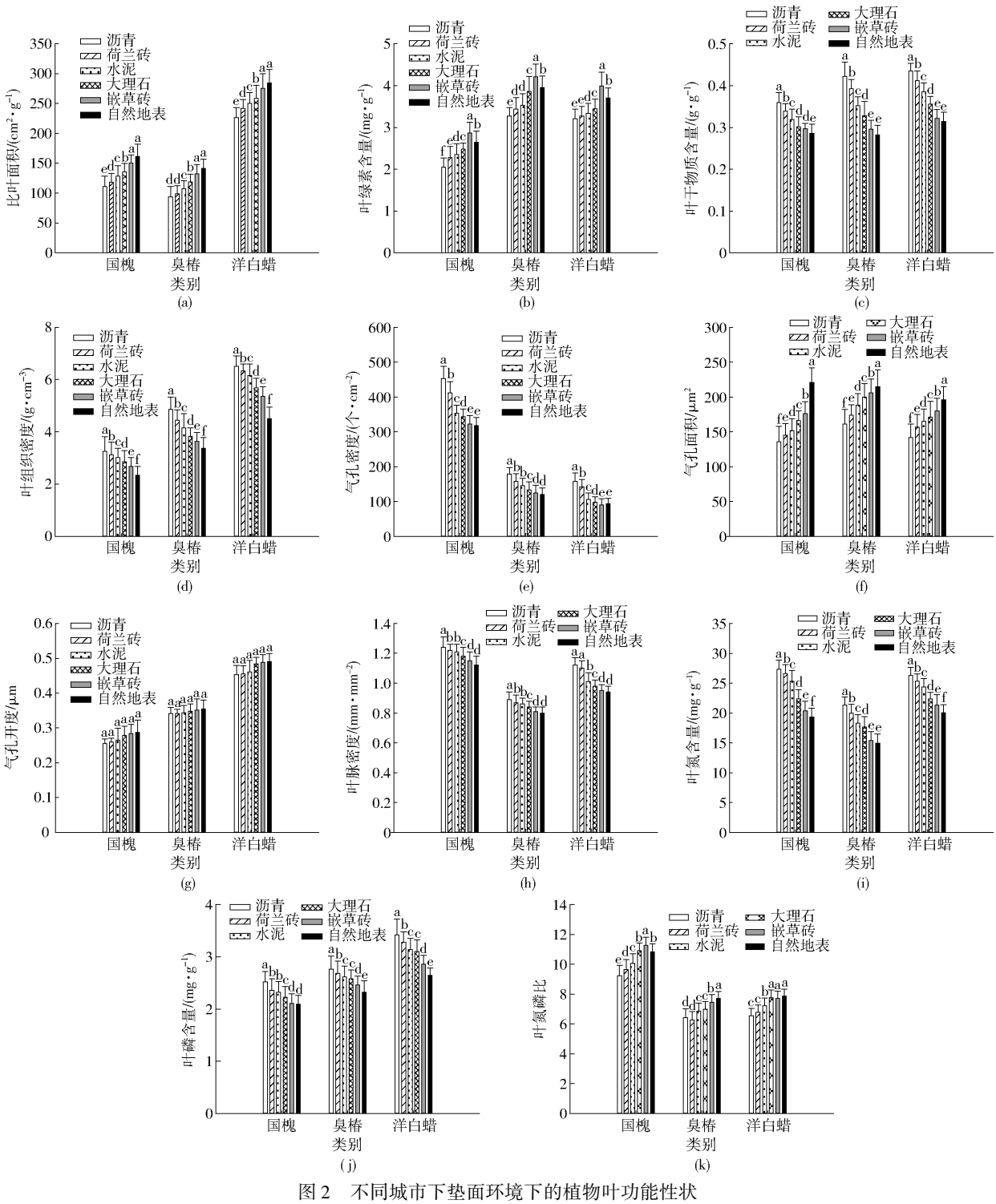

图 2　不同城市下垫面环境下的植物叶功能性状

Fig. 2　Plant leaf functional traits of urban underlying surface environment

遍存在显著的相关关系。而在不同下垫面环境中，叶性状间的相关关系大小也存在较大差异，相关程度从大到小依次为嵌草砖地表、自然地表、水泥地表、大理石地表、荷兰砖地表、沥青地表。这说明了在城市下垫面地表造成的热环境中，随着地表温度的升高，叶性状间的相关性呈先增大后降低的趋势，小幅度增温的叶性状间的 R^2 普遍高于对照（自然地表），显著性也有所增强，这说明了小幅度增温总体上有利于加强叶性状间的相关性。相反，大幅度增温则明显降低其相关关系。

3　讨论

3.1　城市下垫面对植物叶片功能性状的影响

已有的研究表明，在一定的范围内环境温度的升高有利于促进植物的生长，而形态结构特征及其生长特性能较好地反映其适应环境变化和不同资源水平下的权衡策略[24-26]。本研究中，叶功能性状指标大小在不同的城市下垫面环境中存在显著差异。

表 3 植物叶功能性状间的关系

Tab. 3 Relationship between plant leaf functional traits

	叶绿素含量	比叶面积	叶干物质含量	叶组织密度	气孔密度	气孔面积	气孔开度	叶脉密度	叶氮含量	叶磷含量	叶氮磷比
叶绿素含量	1										
比叶面积	0.254	1									
叶干物质含量	−0.329	−0.587 **	1								
叶组织密度	−0.227	−0.624 **	0.782 **	1							
气孔密度	0.225	−0.647 **	−0.564 **	0.221	1						
气孔面积	0.214	0.117	−0.224	−0.108	−0.414 *	1					
气孔开度	0.105	0.206	−0.243	−0.210	−0.488 *	0.213	1				
叶脉密度	−0.254	0.221	0.308	0.567 **	0.517 *	−0.256	−0.338	1			
叶氮含量	0.325	0.524 *	−0.538 *	0.356	0.108	0.112	0.135	0.534 *	1		
叶磷含量	0.204	0.318	0.278	0.254	0.216	0.106	0.107	0.247	0.098	1	
叶氮磷比	0.107	−0.254	0.108	−0.206	−0.147	0.108	−0.221	0.251	0.347	0.315	1

注：* 表示指标间在 $P<0.05$ 的水平上差异显著，** 表示指标间在 $P<0.01$ 的水平上差异极显著。

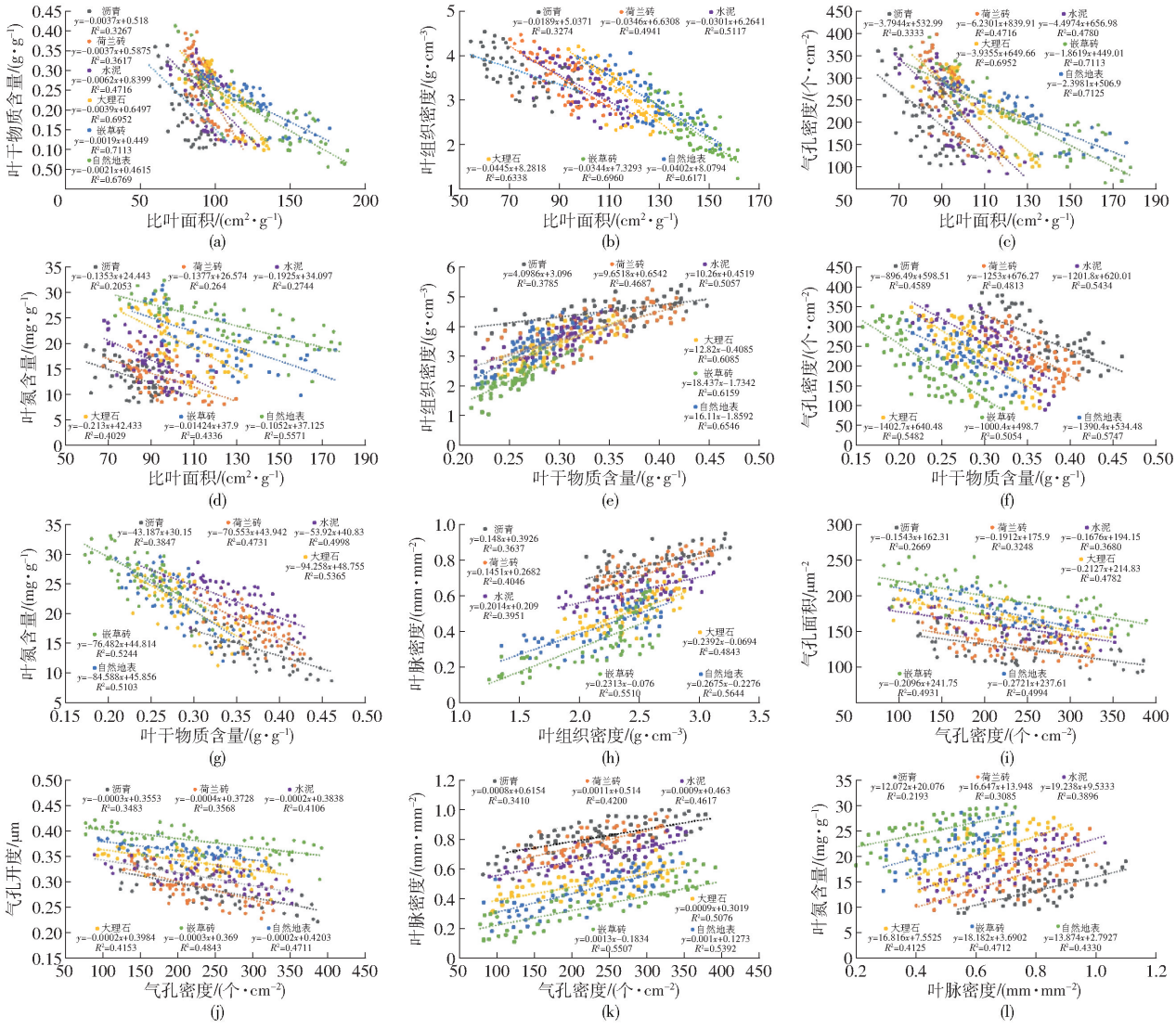

图 3 城市下垫面热环境对植物叶片功能性状间关系的影响

Fig. 3 Effect of thermal environment of urban underlying surface on relationship between plant leaf functional traits

其中比叶面积、叶绿素含量、气孔面积、气孔开度、叶氮含量、叶磷含量及叶氮磷比均随着地表温度的增大总体上呈先升后降的趋势。而叶干物质含量、叶组织密度、气孔密度及叶脉密度则呈相反的变化规律。以往的研究表明，比叶面积能够表征植物对资源获取的能力，在资源匮乏、干旱胁迫等逆境中，植

物往往具有较低的比叶面积，相反在资源丰富的环境中则具有较高的比叶面积以提高其对营养、资源的保存能力[27-28]。本研究中，随着城市下垫面热环境效应的增强，比叶面积总体上呈降低的趋势，说明植物在高温环境下通过减小比叶面积以降低蒸腾成本，避免水分过度流失，这与众多学者的研究结果基本一致[28-29]。叶干物质含量表征了植物对养分的保有能力，叶干物质含量较低的植物具备较强的生产能力[28]。叶组织密度反映了植物叶片的承载力和防御力，与叶片周转生长速度密切相关[4,30]。本研究中，温度大幅度升高显著增大了叶干物质含量和叶组织密度，表明植物在高温胁迫的不良环境下，增强了其叶片养分保有能力，以更高效地利用有限资源。叶组织密度的增大，有利于增强植物对非生物因素的防御能力[30]。叶绿素含量可以间接衡量植物光合能力，在不同的城市下垫面环境下随着温度的提高叶绿素含量呈先增加后减小的变化趋势，说明温度小幅度的升高有利于促进植物的光合作用，但极度高温环境下，光合能力明显减弱[31]。研究表明，在一定程度上增加叶片的含氮量可以有助于提高叶片的光合能力，叶磷含量也有助于提高羧化效率从而提高植物的光合能力[4,31]。因此，叶绿素含量的降低可能与叶氮磷含量的降低有关。叶氮含量、叶磷含量在不同下垫面环境下呈现显著差异，这可能与下垫面造成的热效应有关。高温致使土壤氮、磷元素有效性减弱，这不利于植物对氮、磷的吸收[32]。气孔是植物叶片表面承载水分平衡的重要组织构造。本研究中，气孔密度随着环境温度的不断升高而不断增大，这可能与叶面积的减小有关。研究表明，高温环境下，植物为了减小蒸腾的成本，植物采取了减小叶面积的策略以缩小蒸腾面积，与众多研究学者的研究结果基本一致[31-33]。

3.2　植物叶片性状间的相关关系及其生态权衡策略

叶性状与植物对资源的获得、利用及利用效率的关系最为密切，能够反映其为了适应环境而形成资源利用方面的生态对策[3,34]。叶经济谱揭示了植物在某种环境中，叶性状间形成“此消彼长”的权衡规律[35]。在这条连续变化的性状组合谱两端分别代表两种不同资源投资-收益策略谱：快速投资-收益型和缓慢投资-收益型[4]。一般来说，植物可利用资源的总量相对有限，它对某一功能性状的资源投入较多时，对其他性状的资源投入必然会随之减少[35-37]。本研究中，植物叶性状间表现出了明显的相关性，进一步说明其表现出了对环境的适应性及资源利用策略。同时，根据其所处生境的资源条件或不良干扰，转换、调整或补偿自身功能，尤其在不良环境的长期胁迫下，通过牺牲其他性状的构建和功能维持为代价，从而保证自身的生存与生长[37]。比叶面积与叶干物质含量、叶组织密度呈显著负相关，而与叶氮含量、叶磷含量呈显著的正相关关系，这种变化与植物在高温环境下的自我保护密切相关，在高温环境下植物往往把更多的合成物质用于增加保护组织的构建，以适应胁迫环境，这与众多学者研究结论一致[37-39]。高温环境下植物缩减叶片面积，有助于降低蒸腾面积和蒸腾成本，避免细胞水势和膨压的严重降低[39]。本研究中，比叶面积与气孔密度的负相关关系，可能与叶面积的减小有关，比叶面积降低导致了单位面积气孔密度增加。由于气孔密度的增加，必然致使植物通过气孔散失水分量的增加，因此，在这样的“高输出”形势下，气孔面积和气孔开度的降低可能是植物维系叶片水分平衡的重要策略之一。与此同时，本研究还发现气孔与叶脉间呈正相关关系，高温胁迫下气孔密度增大，水分散失剧烈，而此时叶脉密度的增大可能是为了增加水分运输的效率，保证叶片水分的正常供应，这样的性状组合也直观地体现了性状间的功能调节。本研究中，叶干物质含量与叶组织密度和叶脉密度存在极显著正相关，这进一步表明了绿化植物在城市高温胁迫环境中具有更高的资源获取利用能力和防御能力，有利于植物更好地利用贫瘠的资源。叶氮含量与植物资源利用的能力密切相关[38,40]。本研究结果表明，城市下垫面引起的热效应强度越大，3 种典型绿化植物的叶氮、叶磷含量越高，叶氮含量的提高有利于提高其对资源的利用率，从而适应高温、干旱贫瘠的环境；同时通过增加叶磷含量，降低了叶片氮磷比，进而加快了其生长速度、缩短繁殖期，以适应高温、干旱胁迫的贫瘠环境。此外，不同的城市下垫面环境下植物叶片功能性状间的相关关系存在较大的差异。地表温度小幅度的增大加强了叶片功能性状间的相关关系：嵌草砖地表环境下，叶片各性状间的 R^2 以及显著性总体上均高于其他下垫面类型，且随着温度的不断增大，它们之间相关显著性普遍降低，这可能是由于小幅增大的温度尚未超过植物生长的最适温度。

4　结论

（1）城市下垫面热效应环境中，随着环境地表温度的提高，城市典型绿化植物（国槐、臭椿和洋白蜡）在叶生态特征上表现出相对一致的权衡策略：比叶面积、叶绿素含量、气孔面积、气孔开度和叶氮磷比总体上呈降低的趋势，而叶干物质含量、叶组织密度、气孔密度、叶脉密度、叶氮含量和叶磷含量呈

增大的趋势。

(2)城市下垫面热效应环境中,植物叶生态特征性状间存在一定的相关关系,其中比叶面积与叶干物质含量、叶组织密度和气孔密度间存在极显著的负相关关系,与叶氮含量、叶磷含量呈显著的正相关关系;叶干物质含量与叶组织密度、叶脉密度和叶氮含量存在极显著的正相关关系;气孔密度与气孔面积、气孔开度存在显著的负相关关系,而与叶脉密度存在显著的正相关关系;叶脉密度与叶氮含量存在显著的正相关关系,与叶组织密度呈极显著的正相关关系。但温度的大幅度升高会显著降低其相关关系。

(3)城市生态系统中,植物叶片具有低的比叶面积、叶绿素含量、气孔面积、气孔开度和叶氮磷比,高的叶干物质含量、叶组织密度、气孔密度、叶氮含量和叶磷含量的特点,说明全球叶经济谱在城市生态系统中也同样存在,且偏向于“快速投资-收益”型一端。

参 考 文 献

1 CORNELISSEN J H C, LAVOREL S, GARNIER E, et al. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide [J]. Australian Journal of Botany, 2003, 51(4): 335 - 380.

2 DIAZ S, CABIDO M. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes [J]. Irish Historical Studies, 2001, 16(11): 646 - 655.

3 VIOLLE C, NAVAS M L, VILE D, et al. Let the concept of trait be functional[J]. Oikos, 2007, 116(5): 882 - 892.

4 WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, et al. The worldwide leaf economics spectrum [J]. Nature, 2004, 428(6985): 821.

5 WRIGHT I J, WESTOBY M, REICH P B. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span [J]. Journal of Ecology, 2002, 90(3): 534 - 543.

6 DAVID D, ACKERLY D D. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments [J]. International Journal of Plant Sciences, 2010, 164(Supp. 3): 165 - 184.

7 SHIPLEY B, LECHOWICZ M J, WRIGHT I, et al. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum [J]. Ecology, 2006, 87(3): 535 - 541.

8 PRIYADARSINI R, HIEN W N, DAVID C K W. Microclimatic modeling of the urban thermal environment of Singapore to mitigate urban heat island [J]. Solar Energy, 2008, 82(8): 727 - 745.

9 DHAKAL S, HANAKI K. Improvement of urban thermal environment by managing heat discharge sources and surface modification in Tokyo [J]. Energy & Buildings, 2002, 34(1): 13 - 23.

10 GORCHAKOV G I, KOPROV B M, SHUKUROV K A. Wind effect on aerosol transport from the underlying surface [J]. Izvestiya Atmospheric & Oceanic Physics, 2004, 40(6): 679 - 694.

11 STONE B, NORMAN J M. Land use planning and surface heat island formation: a parcel-based radiation flux approach [J]. Atmospheric Environment, 2006, 40(19): 3561 - 3573.

12 TAHA H. Meso-urban meteorological and photochemical modeling of heat island mitigation [J]. Atmospheric Environment, 2008, 42(38): 8795 - 8809.

13 KONIJNENDIJK C C, RANDRUP T B. Urban forestry & urban greening [J]. Urban Forestry & Urban Greening, 2002,1(1):1 - 4.

14 CASE J L, CROSSON W L, KUMAR S V, et al. Impacts of high resolution land surface initialization on regional sensible weather forecasts from the WRF model [J]. Journal of Hydrometeorology, 2008, 9(6): 1249 - 1266.

15 DASH P, GÖTTSCHE F M, OLESEN F S, et al. Separating surface emissivity and temperature using two-channel spectral indices and emissivity composites and comparison with a vegetation fraction method [J]. Remote Sensing of Environment, 2005, 96(1): 1 - 17.

16 HURTALOVÁ T, MATEJKA F. Surface characteristics and energy fluxes above different plant canopies [J]. Agricultural & Forest Meteorology, 1999, 99(22): 491 - 499.

17 SALAMANCA F, MARTILLI A. A new building energy model coupled with an urban canopy parameterization for urban climate simulations—part II. validation with one dimension off-line simulations [J]. Theoretical and Applied Climatology, 2010, 99(3/4): 345 - 356.

18 JOHNSON J D, O'CONNOR K A, HANSEN M K, et al. Effects of prior stress on LPS-induced cytokine and sickness responses [J]. Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol., 2003, 284(2): 22 - 32.

19 KATTGE J, DÍAZ S, LAVOREL S, et al. TRY—a global database of plant traits [J]. Global Change Biology, 2011, 17(9): 2905 - 2935.

20 LOEUILLE N. Consequences of adaptive foraging in diverse communities [J]. Functional Ecology, 2010, 24(1): 18 - 27.

21 ROSSATTO D R, TAKAHASHI F S C, SILVA L D C R, et al. Leaf functional traits in sun and shade leaves of gallery forest trees in Distrito Federal, Brazil [J]. Acta Botanica Brasilica, 2010, 24(3): 640 - 647.

22 朱济友, 于强, 刘亚培, 等. 植物功能性状及其叶经济谱对城市热环境的响应 [J]. 北京林业大学学报, 2018, 40(9): 1 - 10.
ZHU Jiyou, YU Qiang, LIU Yapei, et al. Response of plant functional traits and leaf economics spectrum to urban thermal

environment[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2018, 40(9): 1 – 10. (in Chinese)

23 朱济友, 徐程扬, 吴鞠. 基于 eCognition 植物叶片气孔密度及气孔面积快速测算方法 [J]. 北京林业大学学报, 2018, 40(5): 37 – 45.
ZHU Jiyou, XU Chengyang, WU Ju. Fast estimation of stomatal density and stomatal area of plant leaves based on eCognition [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2018, 40(5): 37 – 45. (in Chinese)

24 张大龙, 张中典, 李建明. 环境因子对温室甜瓜蒸腾的驱动和调控效应研究 [J/OL]. 农业机械学报, 2015, 46(11): 137 – 144. http://www.j-csam.org/jcsam/ch/reader/abstract_view.aspx? file_no = 20151119&flag = 1&journal_id = jcsam. DOI:10.6041/j.issn.1000-1298.2015.11.019.
ZHANG Dalong, ZHANG Zhongdian, LI Jianming. Co-ordination of environmental factors in driving and regulating transpiration rate of greenhouse grown muskmelon [J/OL]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2015, 46(11): 137 – 144. (in Chinese)

25 DIAZPEREZ J C, PHATAK S C, GIDDINGS D, et al. Root zone temperature, plant growth, and fruit yield of tomatillo as affected by plastic film mulch [J]. Hortscience, 2005, 40(5): 1312 – 1319.

26 DODD I C, HE J, TURNBULL C G, et al. The influence of supra-optimal root-zone temperatures on growth and stomatal conductance in *Capsicum annuum* L [J]. Journal of Experimental Botany, 2000, 51(343): 239 – 248.

27 KRAFT N J B, ACKERLY D D. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest [J]. Ecological Monographs, 2010, 80(3): 401 – 422.

28 YANG J, CI X, LU M, et al. Functional traits of tree species with phylogenetic signal co-vary with environmental niches in two large forest dynamics plots [J]. Journal of Plant Ecology, 2014, 7(2SI): 115 – 125.

29 PEASE A A, WINEMILLER K O. Functional diversity and trait-environment relationships of stream fish assemblages in a large tropical catchment [J]. Freshwater Biology, 2012, 57(5): 1060 – 1075.

30 WALKER A P, BECKERMAN A P, GU L, et al. The relationship of leaf photosynthetic traits V_{cmax} and J_{max} to leaf nitrogen, leaf phosphorus, and specific leaf area: a meta analysis and modeling study [J]. Ecology & Evolution, 2014, 4(16): 3218 – 3235.

31 KIMM H, RYU Y. Seasonal variations in photosynthetic parameters and leaf area index in an urban park [J]. Urban Forestry & Urban Greening, 2015, 14(4): 1059 – 1067.

32 WESTOBY M, FALSTER D S, MOLES A T, et al. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species [J]. Annual Review of Ecology & Systematics, 2002, 33(1): 125 – 159.

33 LAVOREL S, GARNIER E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail [J]. Functional Ecology, 2010, 16(5): 545 – 556.

34 ORDOÑEZ J C, BODEGOM P M V, WITTE J P M, et al. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility [J]. Global Ecology & Biogeography, 2010, 18(2): 137 – 149.

35 GENG Y, WANG Z, LIANG C, et al. Effect of geographical range size on plant functional traits and the relationships between plant, soil and climate in Chinese grasslands [J]. Global Ecology & Biogeography, 2012, 21(4): 416 – 427.

36 LIENIN P, KLEYER M. Plant leaf economics and reproductive investment are responsive to gradients of land use intensity [J]. Agriculture Ecosystems & Environment, 2011, 145(1): 67 – 76.

37 REICH P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto [J]. Journal of Ecology, 2014, 102(2): 275 – 301.

38 FRESCHET G T, CORNELISSEN J H C, VAN LOGTESTIJN R S P, et al. Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora [J]. Journal of Ecology, 2010, 98(2): 362 – 373.

39 WILSON K B, BALDOCCHI D D, HANSON P J. Spatial and seasonal variability of photosynthetic parameters and their relationship to leaf nitrogen in a deciduous forest [J]. Tree Physiology, 2000, 20(9): 565 – 578.

40 ADLER P B, SALGUEROGÓMEZ R, COMPAGNONI A, et al. Functional traits explain variation in plant life history strategies [J]. Proceedings of the National Academy of Science, 2014, 111(2): 740 – 745.