

植物功能性状对全球变化的适应性策略

苏琳

浙江师范大学生命科学学院, 浙江 金华

收稿日期: 2025年2月28日; 录用日期: 2025年3月21日; 发布日期: 2025年3月28日

摘要

在当前人类活动与自然环境相互作用日益显著的背景下, 以大气CO₂升高、温度上升、干旱胁迫、土地利用转变及紫外辐射增强等为特征的全球变化正通过多维度生态位重构深刻影响陆地生态系统结构与功能。植物作为陆地生态系统的核心组分, 通过光合代谢通路调控、繁殖策略权衡、资源分配可塑性等多维响应机制, 不仅成为揭示全球变化生态效应的关键生物指示体, 更为气候韧性生态系统构建提供了理论锚点。本文系统综述了全球变化对植物群落结构及功能的影响, 并对植物功能性状指标的精细化以及在全球变化背景下植物功能性状动态响应机制的研究前景进行了深入探讨, 旨在为后续的生态学研究 and 生态系统管理提供理论支撑和科学指导。

关键词

植物功能性状, 全球变化, 气候变化, 大气CO₂升高, 土地利用改变

Adaptive Strategies of Plant Functional Traits to Global Change

Lin Su

College of Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua Zhejiang

Received: Feb. 28th, 2025; accepted: Mar. 21st, 2025; published: Mar. 28th, 2025

Abstract

Under the background that the interaction between human activities and natural environment is becoming more and more obvious, global changes characterized by elevated atmospheric CO₂, rising temperature, drought stress, land use change and enhanced ultraviolet radiation are profoundly affecting the structure and function of terrestrial ecosystem through multi-dimensional niche reconstruction. As the core component of terrestrial ecosystem, plants not only become the key biological indicators to reveal the ecological effects of global change, but also provide theoretical

anchors for the construction of climate-resilient ecosystem through multi-dimensional response mechanisms such as regulation of photosynthetic metabolic pathways, balance of reproductive strategies and plasticity of resource allocation. In this paper, the effects of global change on the structure and function of plant communities are systematically reviewed, and the refinement of plant functional traits indicators and the research prospect of dynamic response mechanism of plant functional traits under the background of global change are discussed in depth, in order to provide theoretical support and scientific guidance for subsequent ecological research and ecosystem management. Finally, a research framework integrating multi-scale observation and model prediction is proposed to provide theoretical basis for ecological restoration and climate change response.

Keywords

Plant Functional Traits, Global Change, Climate Change, Atmospheric CO₂ Rising, Land Use Change

Copyright © 2025 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

植物功能性状研究具有深厚的理论根基与学科传承。作为表征植物生活史策略与适应机制的核心指标,功能性状通过调控个体存活、生长繁殖及种群更新等关键生态过程,深刻影响着物种-环境互作关系及生态系统物质循环与能量流动[1]。近年来,近年来,该领域研究范式已突破传统个体生理生态学范畴,逐步向种群动态、群落构建及生态系统服务等多尺度拓展,并成为解析生态学核心问题的关键切入点。尤其值得注意的是,功能性状理论框架的不断完善,为揭示生物多样性维持机制、预测全球变化生态效应提供了重要的方法论革新。

当前研究已系统阐明植物功能性状对环境因子的多维响应规律,在叶片经济谱、根系资源权衡及繁殖策略可塑性等领域取得突破性进展。然而,目前针对全球变化背景下植物功能性状演变规律的系统整合仍显不足。本文旨在填补这一研究空白,通过系统的分析,探讨了全球变化对植物功能性状的影响,并对未来的研究方向进行了前瞻性探讨。本研究期望为推进植物功能性状与生态系统功能之间的相互影响研究提供科学依据和理论参考。

2. 植物功能性状的概念及其重要性

2.1. 植物功能性状的概念

植物功能性状是指植物在其生命周期中展现出的,能够反映其对生长环境响应和适应的性状。这些性状并非孤立存在,而是构成了一个复杂的性状网络,将环境因素、植物个体特性以及生态系统结构、过程与功能紧密地联系在一起。依据生态策略谱系分类,典型植物功能性状涵盖形态构建(如叶面积、木质密度)、生理代谢(如光合速率、水分利用效率)、繁殖策略(如种子传播模式、开花物候)以及地下资源交互(如根系构型、菌根共生效率)等维度[2]。

大量研究证据表明,植物功能性状与生态系统功能密切相关,在自然生态系统中,植物通过调整其功能性状,如高度、叶面积、叶质量、叶寿命等[3][4],来适应不同的环境条件。这些适应性调整不仅反映了植物对外界环境变化的应对策略,同时也标志着生态系统功能相应的转变[5]。植物功能性状的多样

性构成了生物多样性的关键要素，它相较于物种多样性，能更精确地预示生态系统的功能或过程动态，是生态系统功能或过程变化的主要决定因素[6]。

2.2. 植物功能性状的重要性

研究表明，相较于传统的基于植物分类和数量的研究方法，植物功能性状研究已成为解析种群、群落和生态系统层面关键生态问题的一种有效手段。功能性状帮助植物适应不断变化的环境条件，如气候、土壤和水分的变化，从而影响生态系统的生产力、稳定性和抵抗力等关键过程[6]。

本研究旨在探讨在全球变化背景下，特别是大气 CO₂ 浓度升高、温度上升、干旱胁迫加剧、土地利用转变和紫外辐射增强等因素影响下，植物功能性状的变化，提出植物功能性状研究的方向和存在的问题。功能性状的研究为预测和评估植物及生态系统对气候变化的响应提供了重要工具，这对于解释植物多样性的分布模式和生物地理学格局至关重要，同时也为预测生物多样性如何响应全球变化提供了科学依据。

3. 全球变化引起的植物功能性状的改变

3.1. 大气 CO₂ 浓度升高对植物功能性状的影响

工业革命以来，大气 CO₂ 浓度从约 280 ppm 升至 420 ppm (至 2023 年) [7] [8]。全球变化导致 CO₂ 浓度上升，直接影响植物光合途径与资源分配策略，植物的生理功能性状(包括叶的形态结构、比叶重、气孔密度、光合速率、叶片的氮含量等)随 CO₂ 浓度的升高而发生显著改变。

叶片不仅是植物进行光合作用的核心器官，而且其生理功能的变化还能敏感地反映环境状况的变化。在这个光合作用过程中，气孔扮演着至关重要的角色，作为叶片上的气体交换门户，它们负责调控空气和水蒸气的流通，参与碳同化、呼吸作用以及蒸腾作用等关键生理活动[9]。气孔的通行能力主要由保卫细胞的动态开闭行为所控制，这一精细的调节机制对于维持植物的水分利用效率和碳代谢的平衡具有决定性作用，因而在植物生理学研究中占据着极其重要的地位[9]。植物叶片气孔对于 CO₂ 浓度和干旱胁迫十分敏感，环境中高浓度 CO₂ 对细胞内 CO₂ 浓度没有影响，但其可诱导气孔开度变小，且对一些水蒸气的释放起到阻碍作用，使植物叶片蒸腾作用减弱，水份利用效率提高[10]。此外，CO₂ 浓度的升高一定程度上缓解了水分胁迫对植株的危害，Reich 等[11]对 8 种多年生草本植物(C3 和 C4 植物各 4 种)研究表明短期内 C3 植物叶片寿命随 CO₂ 浓度的升高而延长，CO₂ 浓度升高缓解光呼吸抑制，净光合速率显著增加，气孔密度和气孔导率降低，降低水分蒸腾[10]。而 C4 植物因 CO₂ 浓缩机制已饱和，光合速率无显著变化，光合增益有限。

在根系 - 地上部投资变化的变化中，Nie 等人通过对高 CO₂ 下大豆根系生物量分配的研究表明植物在高 CO₂ 减少细根投资，粗根比例上升[12]。Tresede 等人综合分析了 CO₂ 升高对菌根共生的影响：CO₂ 升高降低植物对菌根磷吸收的依赖(丛枝菌根真菌侵染率下降 15~30%)，菌根共生依赖性下降[13]。CO₂ 升高还会影响植物的防御与生长的权衡，使得植物次生代谢产物减少：植物将资源优先分配至生长，导致单宁、生物碱含量下降(如松树针叶单宁含量降低 25%) [14]，虫食压力加剧：叶片 C:N 比升高可能促使草食动物增加摄食量以补偿氮缺乏(“营养稀释效应”) [15]。CO₂ 升高对植物的花的种子也有影响，如通过加速发育周期，使拟南芥开花时间提前 3~5 天(光周期敏感物种更显著) [16]，使得小麦每穗粒数上升但单个种子质量下降 5~15% [17]。

CO₂ 浓度的提高，可以通过减少蒸腾，减缓土壤水分的流失，从而直接促进植物生物量的增加，或间接促进植物生长，从而提高光合率和光补偿点，降低叶的暗呼吸[18]。这看似有利于植物，但同时也提高了植物的呼吸成本，由于 CO₂ 浓度的提高，这种不良效应会部分抵消光合作用所带来的益处[19]。

3.2. 温度上升对植物功能性状的影响

由 CO₂ 驱动的代谢调整与温度上升对植物功能性状的影响形成复杂的交互作用[19]。从全球气候分布的角度来看,高纬度地区普遍温度较低,降水量也相对较少。在这些区域,温度的变化成为影响植物生长的关键因素,生长季节的温度及其持续时间的长短尤其对植物的生长发育起着决定性作用。低温条件限制了植物进行光合作用时所需的碳吸收能力,进而影响了光合作用的途径以及叶片的生理性状[20]。因此,这些因素共同决定了植物光合作用相关特性的地理分布模式。

温度影响植物的光合作用与碳代谢,在高温、干旱和强太阳辐射的环境条件下,植物为了减少水分蒸发并提高资源利用效率,往往会在单位面积的叶片上增加质量和叶氮含量,这种适应性变化通常伴随着叶片寿命的缩短和光合能力的降低[20]。叶片的氮、磷含量随着年平均气温的升高而不断降低。适度升温可能短期内提高 C3 植物的光合酶活性,但持续高温(>35℃)会导致光呼吸增强、叶绿体结构损伤,净光合速率下降[21]。C4 植物因 CO₂ 浓缩机制对高温耐受性更强。高温下植物倾向于将更多碳分配给根系而非地上部分,以增强水分吸收[22]。

在植物的水分关系与蒸腾作用中,高温通常伴随蒸腾需求增加,植物可通过缩小气孔孔径或减少气孔密度(stomatal density)降低水分流失,但会牺牲部分光合速率及水分利用效率[23]。部分物种的导管直径增大以提高水分运输效率,但可能增加栓塞风险[24]。

植物还可通过形态与结构性状的变化来适应高温。在光照不足的环境下,为了最大限度地截取光量,减少自我遮蔽,植物叶片增厚或变小以减少单位面积水分蒸发[25]平滑叶缘可降低边界层阻力,促进散热[26]。高温环境下,植物地下生物量比例增加,以优先保障资源获取[27]。另一方面,植物在光照较好的环境下、树木的垂直树冠结构较为复杂,而水平宽度相对紧凑,树干直径也较为细小。这种形态是为了竞争更多的光照资源,以获取更大的能量输入[27]。在光线充足的栖息地,植物的暗呼吸速度、比叶片面积、光合能力、叶片寿命都比光线不足的栖息地显著增加[25]。

高温对农作物也有明显的抑制效应。高温一方面直接导致作物的灌浆期缩短、粒重降低,另一方面间接影响作物生长。气候变暖主要是由于夜间最低气温的升高造成,夜间变暖不仅对植物影响很大,且日极端最高气温过高对有些作物产量也有负面影响[28]。

3.3. 干旱胁迫加剧对植物功能性状的影响

CO₂ 浓度升高以及温度上升迫使植物在气孔导度调节与水分利用效率之间做出新的权衡,这种水分平衡的挑战在干旱胁迫加剧对植物功能性状的影响中表现得尤为突出[28]。干旱影响植物的生长和代谢,气候变暖导致干旱加剧,是制约植物生长和产量的最不利的环境因素。

随着生长季节的温度和降水梯度变化,植物的生活型、叶形和光合途径都有显著变化[29],越靠近赤道,叶片的氮磷含量随着温度的升高和生长季节的延长而降低,氮磷比升高,且这种分布格局,对于针叶林、草丛植物、禾本科植物和木本植物来说,都是相似的[30]。

干旱胁迫下,植物通过降低比叶面积(SLA),增厚叶片(如仙人掌肉质化)或缩小叶片(如蒿属植物)以减少蒸腾表面积[31]。植物通过下调气孔发育基因(如 SPCH、MUTE)减少气孔密度,降低水分流失[32]。干旱环境下,植物倾向于增加根冠比(root-to-shoot ratio),并通过主根伸长(如豆科植物)或侧根分支增多(如玉米)增强深层土壤水分吸收[33]。根毛表面积扩大可提高水分吸收效率[34]。干旱胁迫与植物茎木质部水力安全性与栓塞修复密切相关,狭窄导管可降低栓塞风险,但牺牲水分运输效率[24]。部分植物(如葡萄)通过根压或茎部活细胞分泌水分修复栓塞[35]。

在干旱地区降水量较少,叶片氮磷含量较高,暗呼吸速度也较高,但光合效率和气孔水导率较低[36]。在植物生长发育的过程中,水是必需的。植物功能性状对水分的响应比其他因子更大。例如,干旱地区

的植物氮磷含量较高[37]。

常绿物种的叶绿素含量随降雨量的增加而降低，比叶重和叶密度增加。水分还会影响植物的光合速率，随着环境湿度的升高，植物的光合作用也会在区域尺度上有所降低[38]。水分也显著影响叶片性状，植物的叶宽和比叶面积(SLA)都与降水呈正相关。

值得关注的是，当干旱胁迫与土地利用转变对植物功能性状的影响相叠加时，生态系统的脆弱性显著增加——在自然生境破碎化、农业集约化等人类活动驱动下，植物群落原有的抗旱性状组合可能因生境异质性的丧失而难以维持，导致生态系统功能退化风险的倍增[39]。

3.4. 土地利用转变对植物功能性状的影响

随着人口数量的增加以及人类社会的持续进步，土地利用与土地覆盖的转变已成为一种不可逆转的趋势。土地利用转变，作为一种生态过程，涉及森林砍伐、农业扩张、城市化进程以及草地开垦等多种形式，其通过对生境条件的重塑和筛选压力的施加，驱动了植物功能性状的适应性演化和表型可塑性响应。这一过程不仅改变了植物个体的生存策略，而且深刻影响了生态系统的功能[39]。

土地利用转变对植物的不同器官及其群落结构产生了显著的影响。在光竞争与叶片性状方面，土地利用转变导致冠层开放度增加，植物为适应强光环境，表现出比叶面积(SLA)的升高，叶氮含量(LNC)的下降[40]，以及光保护色素的增加，这些变化是植物叶片对光照条件改变的适应[41]。防御与再生策略的适应性转变在植物的茎部表现明显。在破碎化生境中，草食动物压力的变化促使植物调整化学防御和次生代谢[42]，如减少次生代谢产物和改变挥发性有机化合物(VOCs)的组成[43]，这些变化影响了茎的防御能力和再生能力。

土地利用转变导致了土壤资源权衡与根系性状的适应性变化[44]。农业集约化使得土壤均质化，植物为提高资源吸收效率，细根直径减小，同时菌根共生依赖性降低[45]，这些变化反映了植物在根部的资源获取策略重构。一年生植物的开花时间提前，特别是在地中海灌丛转变为牧场的研究中[46]，揭示了植物从营养生长向生殖生长转换阈值的降低，Lavorel 等人的研究中也表明土地利用转变影响了植物的花部性状，尤其是繁殖策略的调整[47]。

在群落尺度上，功能多样性的变化尤为显著。土地利用集约化导致功能多样性降低[48]，克隆繁殖比例上升，以及外来物种入侵的性状优势[49]。这些变化反映了土地利用转变对植物群落结构和功能的影响[50]。土地利用转变的关键驱动机制可通过“干扰-筛选-适应”三联模型来解释[51]。物理干扰、资源脉冲和生物互作改变是驱动植物性状响应的主要因素[52]。功能性状阈值效应表明，当土地利用强度超过一定阈值时，植物性状响应将由可塑性调节转向遗传适应主导，这一模型为理解土地利用转变对植物器官和群落尺度的影响提供了理论框架。

3.5. 紫外辐射增强对植物功能性状的影响

全球变化还会导致紫外辐射(UV 辐射)增加，UV 辐射，其波长范围大约在 10~400 纳米之间，对生物的繁殖、分布以及次生代谢产生重要影响，并可能导致植物光合作用的降低[53]。研究表明，UV 辐射的增强对多数植物种类产生了抑制性效应，呈现出矮化现象，同时伴随着叶片重量和面积的降低，以及茎部重量的减轻[54]。

众多实验结果指出，植物通过调整生殖分配策略(如增加分枝和分蘖数)以适应增强的紫外线辐射，例如，在 12 种单子叶和双子叶作物及杂草物种中[55]，有 4 种显著增加了分枝或分蘖数。这种策略通过增加有效植株数量，部分补偿了紫外线对小麦花粉活力和萌发的抑制作用，尽管对繁殖效率的影响并不显著。然而，UV 辐射的增加对花椒种子的萌发产生了明显的负面影响[56]。在中国北方草原地区的研究发

现,随着紫外辐射强度的提升,草本植物的叶片面积和比叶重减少,叶片氮含量和光合速率亦有所下降。这些结果表明,紫外辐射的增强对草本植物的生长和生理功能产生了显著的负面影响。为了抵御紫外线辐射的潜在危害,植物采取了一种防御机制,即通过调整其次生代谢过程。这种调整导致植物体内紫外吸收物质和其他次生代谢产物的含量增加,这些物质有效地减少了紫外线对植物表皮的穿透,从而增强了植物对 UV-B 辐射的抵抗力[54]。这种生理上的适应策略,使得植物能够在紫外线较强的环境中生存和生长。

4. 研究展望

4.1. 当前研究存在的问题

在过去的二十年中,功能性状的发展为生态学家提供了一个全新的视角,以重新审视生态过程的复杂性。功能性状已被证实为探讨各类生态学前沿问题的一种有效且可靠的方法[57]。尤其是在近期,功能性状的考量已上升为预测全球气候变化及生物多样性下降对陆地生态系统影响的核心手段,这一工具的应用贯穿了从个体、种群、群落直至整个生态系统层次的生态学研究。尽管现有研究显著推动了生态科学的进展,但仍有众多领域等待未来的深入探索和发展。植物功能性状研究已建立起初步框架,但其普适性尚需进一步扩展,为了深入探究植物功能性状与生态系统功能的关联,需对现有数据库进行系统的扩充与细化。包括增强数据库中关于关键功能性状的数据,如植物的根系结构、茎的物理特性、种子特性、冠层结构以及植物整体生理生态性状。此外,研究范畴应当扩展至包括在极端环境条件下对植物生长的实验研究,以揭示植物在这些挑战性环境中的适应机制。且全球变化研究通常涉及更广阔的空间和时间尺度,这使得将全球变化与种群和群落水平的动态变化联系起来颇具挑战。大多数研究集中在小尺度上进行,缺乏大尺度上的综合分析。短期研究较多,长期研究较少,限制了我们对于植物功能性状如何在全球范围内适应环境变化的理解,导致对植物功能性状适应性的长期动态认识不足。

此外,对气候变化在个体、种群、群落乃至生态系统层面的研究[58],由于物种相互作用的复杂性,其进展亦显得尤为艰难。不同的研究可能选择不同的功能性状,缺乏统一的测量标准和规范,导致结果之间难以比较和整合。全球变化涉及多种环境因子的相互作用,如温度、降水、CO₂浓度等,但现有研究往往关注单一或少数几个环境因子,忽视了因子间的协同作用。植物功能性状的适应性策略不仅受环境因素的影响,还受到物种间相互作用的影响。当前研究对物种间竞争、共生等相互作用的研究不够深入。现有研究在数据整合和模型应用方面存在不足,难以全面预测和评估植物功能性状在全球变化下的适应性策略。

4.2. 展望

随着全球变化研究的持续深入,探讨全球变化风险与响应策略、评估其对资源环境因子及生态系统时空配置的影响,已成为全球变化领域内促进社会可持续发展应用研究的新动向。植物功能性状作为生态学研究的核心议题,这不仅有助于我们更有效地应对全球变化背景下生物多样性减少所带来的生态影响,同时也为生态恢复的实际操作提供了科学的理论支撑。功能性状的研究极大地推动了生态学前沿问题的探索与发展,尽管其已渗透至生态学的多个领域,但仍有许多方面亟待关注。

植物功能性状研究是揭示生态系统功能与生物多样性响应全球变化的关键,为预测和量化生态过程提供了科学基础。未来的研究应当考虑以下方向:建立更为完善的植物功能性状数据库,包括对特定性状数据库的补充和对研究对象的精细化处理。加强生态学家、气候学家、环境科学家等不同学科领域的合作,以深化对全球变化影响植物功能性状机制的理解。重视全球变化对生态系统功能影响的研究,例如,探究植物功能性状变化如何影响生态系统的生产力、养分循环和碳循环。着力于揭示生态系统关键

过程, 关注生物多样性的变化, 并在多个尺度上进行研究, 以获得全面的理解。为植物适应全球变化的策略构建提供生态学理论基础, 并在明确全球变化生态效应的基础上, 探究这些影响对气候环境变化的反馈机制。将全球变化导致的环境因子变化与植物功能性状的动态变化相结合, 关注环境因子的多重交互作用及其对植物功能性状适应性的影响。利用先进的数据分析和模型工具, 提升对植物功能性状适应性策略的预测能力。通过这些措施, 我们能够对未来全球变化进行更为可靠的预测, 并据此制定切实可行的应对策略。

参考文献

- [1] Violle, C., Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., *et al.* (2007) Let the Concept of Trait Be Functional! *Oikos*, **116**, 882-892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- [2] Lavorel, S. and Garnier, E. (2002) Predicting Changes in Community Composition and Ecosystem Functioning from Plant Traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, **16**, 545-556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- [3] Li, G., Yang, D. and Sun, S. (2008) Allometric Relationships between Lamina Area, Lamina Mass and Petiole Mass of 93 Temperate Woody Species Vary with Leaf Habit, Leaf Form and Altitude. *Functional Ecology*, **22**, 557-564. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01407.x>
- [4] Messier, J., McGill, B.J. and Lechowicz, M.J. (2010) How Do Traits Vary across Ecological Scales? A Case for Trait-based Ecology. *Ecology Letters*, **13**, 838-848. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01476.x>
- [5] Albert, C.H., de Bello, F., Boulangeat, I., Pellet, G., Lavorel, S. and Thuiller, W. (2011) On the Importance of Intraspecific Variability for the Quantification of Functional Diversity. *Oikos*, **121**, 116-126. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19672.x>
- [6] 何芸雨, 郭水良, 王喆. 植物功能性状权衡关系的研究进展[J]. 植物生态学报, 2019, 43(12): 1021-1035.
- [7] Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) (2021) Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press.
- [8] National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) (2023) Trends in Atmospheric Carbon Dioxide. Global Monitoring Laboratory.
- [9] Kruijt, B., Witte, J.M., Jacobs, C.M.J. and Kroon, T. (2008) Effects of Rising Atmospheric CO₂ on Evapotranspiration and Soil Moisture: A Practical Approach for the Netherlands. *Journal of Hydrology*, **349**, 257-267. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2007.10.052>
- [10] 王秋玲, 周广胜. 春玉米持续干旱过程中常用气孔导度模型的比较研究[J]. 生态学报, 2018, 38(19): 6846-6856.
- [11] Reich, P.B., Hobbie, S.E., Lee, T.D. and Pastore, M.A. (2018) Unexpected Reversal of C₃ versus C₄ Grass Response to Elevated CO₂ during a 20-Year Field Experiment. *Science*, **360**, 317-320. <https://doi.org/10.1126/science.aas9313>
- [12] Nie, M., Lu, M., Bell, J., Raut, S. and Pendall, E. (2013) Altered Root Traits Due to Elevated CO₂: A Meta-Analysis. *Global Ecology and Biogeography*, **22**, 1095-1105. <https://doi.org/10.1111/geb.12062>
- [13] Treseder, K.K. (2004) A Meta-Analysis of Mycorrhizal Responses to Nitrogen, Phosphorus, and Atmospheric CO₂ in Field Studies. *New Phytologist*, **164**, 347-355. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01159.x>
- [14] Lindroth, R.L. (2010) Impacts of Elevated Atmospheric CO₂ and O₃ on Forests: Phytochemistry, Trophic Interactions, and Ecosystem Dynamics. *Journal of Chemical Ecology*, **36**, 2-21. <https://doi.org/10.1007/s10886-009-9731-4>
- [15] Robinson, E.A., Ryan, G.D. and Newman, J.A. (2012) A Meta-Analytical Review of the Effects of Elevated CO₂ on Plant-Arthropod Interactions Highlights the Importance of Interacting Environmental and Biological Variables. *New Phytologist*, **194**, 321-336. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04074.x>
- [16] Springer, C.J. and Ward, J.K. (2007) Flowering Time and Elevated Atmospheric CO₂. *New Phytologist*, **176**, 243-255. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02196.x>
- [17] Fernando, N., Panozzo, J., Tausz, M., Norton, R., Fitzgerald, G., Khan, A., *et al.* (2015) Rising CO₂ Concentration Altered Wheat Grain Proteome and Flour Rheological Characteristics. *Food Chemistry*, **170**, 448-454. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2014.07.044>
- [18] Hättenschwiler, S. (2001) Tree Seedling Growth in Natural Deep Shade: Functional Traits Related to Interspecific Variation in Response to Elevated CO₂. *Oecologia*, **129**, 31-42. <https://doi.org/10.1007/s004420100699>
- [19] 张凯, 张勃, 王润元, 等. CO₂ 浓度升高对半干旱区春小麦光合作用及水分生理生态特性的影响[J]. 生态环境学

- 报, 2021, 30(2): 223-232.
- [20] Wright, I.J., Reich, P.B., Cornelissen, J.H.C., Falster, D.S., Garnier, E., Hikosaka, K., *et al.* (2005) Assessing the Generality of Global Leaf Trait Relationships. *New Phytologist*, **166**, 485-496. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01349.x>
 - [21] Way, D.A. and Oren, R. (2010) Differential Responses to Changes in Growth Temperature between Trees from Different Functional Groups and Biomes: A Review and Synthesis of Data. *Tree Physiology*, **30**, 669-688. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq015>
 - [22] Poorter, H., Niklas, K.J., Reich, P.B., Oleksyn, J., Poot, P. and Mommer, L. (2011) Biomass Allocation to Leaves, Stems and Roots: Meta-Analyses of Interspecific Variation and Environmental Control. *New Phytologist*, **193**, 30-50. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x>
 - [23] Chaves, M.M., Maroco, J.P. and Pereira, J.S. (2003) Understanding Plant Responses to Drought—From Genes to the Whole Plant. *Functional Plant Biology*, **30**, 239-264. <https://doi.org/10.1071/fp02076>
 - [24] Anderegg, W.R.L., Klein, T., Bartlett, M., Sack, L., Pellegrini, A.F.A., Choat, B., *et al.* (2016) Meta-Analysis Reveals That Hydraulic Traits Explain Cross-Species Patterns of Drought-Induced Tree Mortality across the Globe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **113**, 5024-5029. <https://doi.org/10.1073/pnas.1525678113>
 - [25] Wright, I.J., Dong, N., Maire, V., Prentice, I.C., Westoby, M., Díaz, S., *et al.* (2017) Global Climatic Drivers of Leaf Size. *Science*, **357**, 917-921. <https://doi.org/10.1126/science.aal4760>
 - [26] Royer, D.L., Wilf, P., Janesko, D.A., Kowalski, E.A. and Dilcher, D.L. (2008) Correlations of Climate and Plant Ecology to Leaf Size and Shape: Potential Proxies for the Fossil Record. *American Journal of Botany*, **95**, 925-933.
 - [27] Reich, P.B., Hobbie, S.E. and Lee, T.D. (2014) Plant Growth Enhancement by Elevated CO₂ Eliminated by Joint Water and Nitrogen Limitation. *Nature Geoscience*, **7**, 920-924. <https://doi.org/10.1038/ngeo2284>
 - [28] 孟凡超, 郭军, 周莉, 等. 气温、CO₂ 浓度和降水交互作用对作物生长和产量的影响[J]. 应用生态学报, 2017, 28(12): 4117-4126.
 - [29] Meng, T., Ni, J. and Harrison, S.P. (2009) Plant Morphometric Traits and Climate Gradients in Northern China: A Meta-Analysis Using Quadrat and Flora Data. *Annals of Botany*, **104**, 1217-1229. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp230>
 - [30] Reich, P.B. and Oleksyn, J. (2004) Global Patterns of Plant Leaf N and P in Relation to Temperature and Latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **101**, 11001-11006. <https://doi.org/10.1073/pnas.0403588101>
 - [31] Wright, I.J., Dong, N., Maire, V., Prentice, I.C., Westoby, M., Díaz, S., *et al.* (2017) Global Climatic Drivers of Leaf Size. *Science*, **357**, 917-921. <https://doi.org/10.1126/science.aal4760>
 - [32] Bertolino, L.T., Caine, R.S. and Gray, J.E. (2019) Impact of Stomatal Density and Morphology on Water-Use Efficiency in a Changing World. *Frontiers in Plant Science*, **10**, Article 225. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00225>
 - [33] Lynch, J.P. (2018) Rightsizing Root Phenotypes for Drought Resistance. *Journal of Experimental Botany*, **69**, 3279-3292. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery048>
 - [34] Bengough, A.G., McKenzie, B.M., Hallett, P.D. and Valentine, T.A. (2011) Root Elongation, Water Stress, and Mechanical Impedance: A Review of Limiting Stresses and Beneficial Root Tip Traits. *Journal of Experimental Botany*, **62**, 59-68. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq350>
 - [35] Brodersen, C.R., Knipfer, T. and McElrone, A.J. (2019) *In vivo* Visualization of the Final Stages of Xylem Vessel Refilling in Grapevine (*Vitis Vinifera*) Stems. *New Phytologist*, **222**, 864-872.
 - [36] Wright, I.J., Reich, P.B. and Westoby, M. (2001) Strategy Shifts in Leaf Physiology, Structure and Nutrient Content between Species of High- and Low-Rainfall and High- and Low-Nutrient Habitats. *Functional Ecology*, **15**, 423-434. <https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2001.00542.x>
 - [37] Santiago, L.S., Kitajima, K., Wright, S.J. and Mulkey, S.S. (2004) Coordinated Changes in Photosynthesis, Water Relations and Leaf Nutritional Traits of Canopy Trees along a Precipitation Gradient in Lowland Tropical Forest. *Oecologia*, **139**, 495-502. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1542-2>
 - [38] 温琦, 赵文博, 张幽静, 等. 植物干旱胁迫响应的研究进展[J]. 江苏农业科学, 2020, 48(12): 11-15.
 - [39] Turner, B.L., Lambin, E.F. and Reenberg, A. (2007) The Emergence of Land Change Science for Global Environmental Change and Sustainability. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 20666-20671. <https://doi.org/10.1073/pnas.0704119104>
 - [40] Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J. and Villar, R. (2009) Causes and Consequences of Variation in Leaf Mass per Area (LMA): A Meta-Analysis. *New Phytologist*, **182**, 565-588. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x>
 - [41] 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>

-
- [42] Karban, R. and Baldwin, I.T. (1997) *Induced Responses to Herbivory*. University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226424972.001.0001>
- [43] Dicke, M. and Baldwin, I.T. (2010) The Evolutionary Context for Herbivore-Induced Plant Volatiles: Beyond the 'Cry for Help'. *Trends in Plant Science*, **15**, 167-175. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.12.002>
- [44] Bardgett, R.D., Mommer, L. and De Vries, F.T. (2014) Going Underground: Root Traits as Drivers of Ecosystem Processes. *Trends in Ecology & Evolution*, **29**, 692-699. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.10.006>
- [45] Heijden, M.G.A.V.D., Martin, F.M., Selosse, M., *et al.* (2015) Mycorrhizal Ecology and Evolution: The Past, the Present, and the Future. *The New Phytologist*, **205**, 1406-1423. <https://doi.org/10.1111/nph.13288>
- [46] Matesanz, S., Gianoli, E. and Valladares, F. (2010) Global Change and the Evolution of Phenotypic Plasticity in Plants. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **1206**, 35-55. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05704.x>
- [47] Hu, X., He, Y., Gao, L., *et al.* (2023) Strategy Trade-Off of Predominant Stress Tolerance Relative to Competition and Reproduction Associated with Plant Functional Traits under Karst Forests. *Forests*, **14**, Article No. 1258. <https://doi.org/10.3390/f14061258>
- [48] Gossner, M.M., Lewinsohn, T.M., Kahl, T., Grassein, F., Boch, S., Prati, D., *et al.* (2016) Land-Use Intensification Causes Multitrophic Homogenization of Grassland Communities. *Nature*, **540**, 266-269. <https://doi.org/10.1038/nature20575>
- [49] Pakeman, R.J. (2011) Functional Diversity Indices Reveal the Impacts of Land Use Intensification on Plant Community Assembly. *Journal of Ecology*, **99**, 1143-1151. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01853.x>
- [50] Han, T., Tang, X., Ren, H., Wang, J., Liu, N. and Guo, Q. (2021) Community/Ecosystem Functional Diversity: Measurements and Development. *Acta Ecologica Sinica*, **41**, 3286-3295. <https://doi.org/10.5846/stxb201903080442>
- [51] Wang, G. and Huang, X. (2007) A Review of Land Use Change Models in China. *Journal of Land Science*, **2**, 1-10.
- [52] Díaz, S. and Cabido, M. (2001) Vive la différence: Plant Functional Diversity Matters to Ecosystem Processes. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 646-655. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(01)02283-2)
- [53] Jiang, H. and Qiu, B. (2010) Inhibition of Photosynthesis by UV-B Exposure and Its Repair in the Bloom-Forming Cyanobacterium *Microcystis Aeruginosa*. *Journal of Applied Phycology*, **23**, 691-696. <https://doi.org/10.1007/s10811-010-9562-2>
- [54] Bhandari, R.R. and Sharma, P.K. (2010) Photosynthetic and Biochemical Characterization of Pigments and UV-Absorbing Compounds in *Phormidium Tenue* Due to UV-B Radiation. *Journal of Applied Phycology*, **23**, 283-292. <https://doi.org/10.1007/s10811-010-9621-8>
- [55] Barnes, P.W., Flint, S.D. and Caldwell, M.M. (1990) Morphological Responses of Crop and Weed Species of Different Growth Forms to Ultraviolet-B Radiation. *American Journal of Botany*, **77**, 1354-1360. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1990.tb11387.x>
- [56] Li, H., Pan, K., Liu, Q. and Wang, J. (2009) Effect of Enhanced Ultraviolet-B on Allelopathic Potential of *Zanthoxylum Bungeanum*. *Scientia Horticulturae*, **119**, 310-314. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2008.08.010>
- [57] Asshoff, R., Zotz, G. and Körner, C. (2006) Growth and Phenology of Mature Temperate Forest Trees in Elevated CO₂. *Global Change Biology*, **12**, 848-861. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01133.x>
- [58] Pasari, J.R., Levi, T., Zavaleta, E.S. and Tilman, D. (2013) Several Scales of Biodiversity Affect Ecosystem Multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **110**, 10219-10222. <https://doi.org/10.1073/pnas.1220333110>