

植物功能多样性与功能群研究进展

孙国钧^{1,2}, 张 荣², 周 立¹

(1. 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001; 2. 兰州大学干旱农业生态实验室, 兰州 730000)

摘要:综述了植物功能多样性与功能群研究的最新进展。介绍了植物功能群的定义及植物功能群的划分方法。在功能多样性与生态系统资源动态关系方面, 抽样效应和生态位互补效应用来解释植物多样性在生态系统资源动态中的作用。功能多样性与生态系统的稳定性间的关系可以用生态冗余或生态保险概念来解释, 这两个概念是一个问题的两个侧面, 是多样性与生态系统功能争论的焦点。

关键词:多样性; 功能群; 生态系统功能与过程; 生态系统稳定性

Trends and advances in researches on plant functional diversity and functional groups

SUN Guo-Jun^{1, 2}, ZHANG Rong², ZHOU Li¹ (1. Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China; 2. The Laboratory of Arid Agroecology, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(7): 1430~1435.

Abstract: The paper reviewed the advances of studies on plant functional diversity and functional group related to ecosystem processes, function and stability. Classification of functional groups is mainly dependent upon physiology, morphology, life history, or other traits relevant to controls on an ecosystem process. Most functional classification schemes have their goals in predicting patterns in species distributions rather than in predicting the effects of diversity on the provision or maintenance of ecosystem function. In this sense, these schemes are more correctly labeled plant-ecology-strategy schemes than plant-function-strategy schemes. Although functional groups are not always clear-cut, they help to elucidate mechanisms by which plant species influence ecosystem processes, generalize such mechanisms across species, and simplify studies in systems with a high diversity of plant species. The links between plant diversity and ecosystem function remain highly controversial. There is a growing consensus, however, that functional diversity, rather than species numbers per se, strongly determines ecosystem function. Despite its importance, functional diversity has been studied in relatively few cases. Approaches based on both species richness and functional traits and types have been extremely productive in recent years, but attempts to connect their findings have been rare.

Major advances have been made in describing the relationship between species diversity and ecosystem processes and functions, in identifying functionally important species, and in revealing the underlying mechanisms. Differences in plant composition explained more of the variation in production and nitrogen dynamics than did the number of species at present. It is possible to identify and differentiate among

基金项目:国家自然科学基金资助项目(No. 30170149)

收稿日期:2003-02-25; **修订日期:**2003-05-10

作者简介:孙国钧(1965~), 男, 江苏扬州人, 博士, 副教授, 主要从事植物生态学研究。E-mail: sungj@lzu.edu.cn

Foundation item: the National Natural Science Foundation of China (No. 30170149)

Received date 2003-02-25 **Accepted date:** 2003-05-10

Biography: SUN Guo-Jun, Ph. D., Associate professor, main research field: plant ecology. E-mail: sungj@lzu.edu.cn

potential mechanisms underlying patterns of ecosystem response to variation in plant diversity with implications for resource management. Perhaps the most substantial contribution of the plant functional trait approach to ecosystem and community studies is that it would provide a much stronger insight into the links between community structure and ecosystem function than did the consideration of species richness alone. An integration of these two approaches is a promising way to gain mechanistic insight into the links between plant diversity and ecosystem processes and to contributing to practical management for the conservation of diversity and ecosystem services.

Key words: biodiversity; functional group; ecosystem function and processes; ecosystem stability

文章编号:1000-0933(2003)07-1430-06 中图分类号:Q143 文献标识码:A

当前全球水平的生物多样性正在以超出人们想象的速度降低,这一结果已经成为受人类影响的宏观生态过程及自然生态系统维持的威胁^[1]。一般认为生物多样性包括:特定生态系统中基因型、物种、功能群和景观单元的数量及其组成。然而在当前的研究中生物多样性常常等同于物种多样性,其他生物多样性组成部分往往被忽略^[2]。事实上,功能多样性在以往的研究中没有得到应有的重视,现在功能多样性作为决定生态系统过程至关紧要的概念被提出。

植物多样性在生态系统功能中的作用一直是争论的焦点^[3]。多数关于生物多样性与生态系统功能相互关系的研究均以不同的方式涉及生态系统中物种的生物量或生产量。一些研究表明,物种多样度的年度变化可以稳定群落生物量;另一些研究则仅考虑生态系统功能,而对不同物种的功能特征及其表现涉及较少。目前人们已认识到生态系统功能的形成可能与群落中的物种组成有关,而与物种的数量多样性的关系较小^[4]。因此为了促进对生态系统中生物多样性与功能多样性关系的了解,还需要按照是否具有一定的功能特征对物种重新分类,按植物群落中物种功能属性的差异将植物划分为不同功能群。

国内关于生物多样性与生态系统功能之间关系的争论已有较详细的介绍^[5,6]。近年来相关的实验研究也有很多,如用微宇宙实验研究方法探讨了生产力、可靠度与物种多样性之间的关系。用功能群分析的方法研究了内蒙古地区草原群落植物功能群组成对比及与群落初级生产力的关系^[7~9]。虽然国内外学者开始意识到功能多样性是解释多样性影响生态系统功能的关键,但仍没有标准的方法来进行定量研究。功能群的界定和区分、功能多样性的计测都有很多困难。这一局面造成的结果是,种多样性仍不恰当的被用来代替功能多样性。

1 植物功能群的定义及划分

功能群被定义为对特定环境因素有相似反应的一类物种(分类群)。它是基于生理、形态、生活史或它对某一生态系统过程相关以及与物种行为相联系的一些生物学特性来划分的,其生物学特性的选择应该基于野外调查。虽然功能群时常并未得到清晰的划分,它却能帮助解释物种对生态系统过程影响的机理,而且可以简化对具有众多物种生态系统的研究^[10]。

有关功能群的文献大都集中在预测植物类型的分布或物种如何在不同生态系统中长久存在。关于功能多样性对生态系统特定功能的影响方面的研究则较少。迄今为止,按物种在生态系统中的功能进行分类的研究论文还很少。大多数功能群分类方法均以预测物种分布模式为目标,从而忽略了功能多样性对生态系统功能的影响。多数植物功能群确定主要体现在植物-生态对策-类型划分(plant-ecology-strategy-schemes PESs)上,但从植物-功能-类型划分上却不是很理想(plant-function-type-schemes PFTs)。

Grime^[15]提出的三角形模型(triangular model)是描述植物适应环境最著名的模型。该模型基于下面 3 种通用的反应对策:竞争性(competitiveness)、速生性(weediness)和存活力(survival)^[11]。Westoby 1998 年提出了一个明确的三维 PFT 模型,即测量植物的叶面积、冠层高度和种子大小 3 个性状,以便能够准确、方便地进行植物种分类^[12]。这种分类方法的价值在于它的简单通用性;这种简单通用性是所有研究生态系统 PFT 模型所必需的特征,尽管 Westoby 的 3 个性状确实一定程度反映了物种的功能贡献,但其初衷主要是为了解释种群在环境中的形成、持续出现的普遍对策。这种持续出现的普遍对策,可能与植物的功

能属性有关。

Box 介绍了一个用来预测 90 个植物种的存在度 (presence) 的模型。该模型是根据 8 个生物气候学指标组成的“环境包层 (environment envelope)”得到的, 可用来描述植被的生长过程。这种描述与植物种群地理学相比确实能够更加有效地解释生态系统的功能。与此类似, Leishman 从澳大利亚新威尔士西北的半干旱围栏林地判定大约 300 个物种可分为 5 组与生长特性有关的功能群, 反映了植物对其生存环境的适应^[12]。

国际全球生物圈计划 (IGMP) 资助出版的《植物功能类型》一书, 其大部分涉及 PFTs 在植被变化动态模型研究中的应用。该书主旨就是获得描述全球植被变化的模型, 以增进人们对植被与大气相互作用的理解。该书中提出的一些模型和概念既包括种群统计学也兼有生态功能属性。Scholes 认为南非草原上 18 种牧草的功能属性可作为划分功能群的指标, 其组合特性与环境空间中杂草的分布、杂草对干扰的反应和生态系统功能 (如生产力) 有关^[12]。

Lavorel 在其综述文章中把植物功能属性分为 4 种, 其中之一就是关于植物的功能表现。具有这种功能属性的物种不仅与生态过程有关而且与环境变化相联系。根据 Walker 提出的“反应功能”与“反馈功能”的定义, 认为这两种功能存在差异显著, 正是这种差异保持了生态系统的稳定^[13]。组成群落的优势种和次要种在对生态系统功能的贡献上可能是相似的, 但其反应却是不同的。这样“恢复力库 (reservoir of resilience)”就能够在变化的条件下保持生态系统功能的稳定。Hurlburt 的研究表明, 优势种对“生物群落”具有重要的意义并提供了测量物种功能重要性的方法。他将物种功能定义为: 当某些特定功能种从生物群落中丧失时所有物种生产力变化的总和就是该种的功能, 但是他同时也指出这种功能值是不可能根据经验方法测定的^[14]。

2 功能群的划分方法

Pahl 提出了测量功能重要性的方法^[15], 即“功能多样性及其动力学测量”。提出了生态系统网络理论 (theory of ecosystems as networks), 并用信息论指导测量生态系统的组织层次 (即冗余度)。该理论认为, 所有有机体均属“功能重叠群 (overlapping groups)”, 按照“动态分类 (dynamic classes)”根据物种周转时间和“功能生态位”在多个“空间尺度”内是否共同出现来限定功能群的划分。尽管提出“营养动态单元 (trophic dynamic modules)”的概念, 但其多样性的测量却难以应用, 因为它与任何特定功能均没有联系, 而且难于获得把它应用于任何一个生态系统时所需要的信息^[15]。

Lavorel 发展了多元统计方法, 分析用物种功能属性来解释植物群落组成对干扰的响应, 以功能属性为基础确定对干扰具有相似反应的功能群。这种方法使得进一步用典型相关分析确定相关性状最终与环境变量相联系成为可能^[16]。

Walker 选用 5 个决定植物碳和水流量的功能属性——高度、生物量、叶面积、生活周期和枯落物特性作变量, 计算了澳大利亚南部一个轻度放牧和一个过度放牧草原中每种禾草的功能属性。功能相似性或生态距离是用物种间的功能属性空间距离, 即物种的几何距离来计量的。结果表明优势种间的功能差异以及功能相似物种在多重等级上的分离, 比原来想象的以群落中平均生态距离为基础而计算的结果更显著^[12]。

3 物种丰富度、功能丰富度和功能组成

某种植物功能属性的存在及其丰富度与生态系统过程的频率及强度存在着很强的关联, 这种联系在很多生态系统都有报道^[17]。例如: 具有复杂地上结构和广大根系的林木, 对水土保持、气候缓冲和动物多样性具有重要作用^[1]; 禾草和苔藓对冻原生态系统的 C、N 循环具有不同作用^[18]; 丰富的高草丛控制着半自然植被的火灾体系。生态系统的抗干扰力及恢复力强烈地受控于优势植物种的功能属性。群落优势种生长速度快生态系统就具有高的恢复力和低的抗干扰力; 相反群落优势种生长速度慢生态系统就具有高的抗干扰力和低的恢复力。目前这类知识已被合并于多样性的研究中, 其中物种多样性被当作主体 (通常是唯一的因素) 来研究。这反映出在 20 世纪的很长时期里生态学的研究存在两种平行的方式。其一, 以种为基础的方法强调物种的独特作用, 影响着多样性在生态系统功能中作用的研究设计; 其二, 以功能群为基础的方法关注许多不同亲缘关系的种对同一生态环境压力的共同适应方式^[4]。这种缺少交融的情

形可以部分说明当前争论出现的原因,以及虽然功能多样性是解释多样性影响生态系统功能的关键但仍没有满意的标准方法来定量研究。这一局面造成的结果是种多样性仍被不恰当地用来代表功能多样性。

近期实验结果显示物种多样性与生态系统过程具有正相关关系,这一点在地上初级生产力方面尤其显著。然而这种关系并不是简单和普遍的,有计划的生态系统研究存在着时空格局的局限性(多数为人为组合的草本群落)^[19]。只有一小部分研究直接检验了功能多样性和功能组成在多样性中的作用;更少的研究专注于多样性的所有组成。造成以上结果的部分原因是物种多样性、功能多样性及功能组成在实验中造成的影响难于区分,并且它们的相对贡献也受实验设计的影响^[20]。一般来讲,涉及到以上3种组成的研究结果认为,功能多样性及功能组成对生态系统过程的影响大于物种多样性,功能组成被认为比功能多样性更易影响生态系统过程。这可能具有深远的生态学意义,也可能归结于功能多样性被关注的太少。研究结果还显现出以下趋势,植物所具有的功能属性及分类(例如:豆科固氮植物、丛状禾草及莲座状杂草)是生态系统过程的强驱动者,这种情况即使在那些功能类型少的地区,以及由人为维持的非自然群落中也是一样的^[21]。

4 功能多样性与资源动态

有两种主要机理可用来解释植物多样性在生态系统资源动态中的作用。其一为抽样效应“selection effect”:植物群落中种多样性越高具有特殊性状并且支配生态系统功能的种出现的几率也越高。其二为生态位互补效应“niche complementarity effect”:在种多样性高时植物群落中不同植物存在着多种功能属性,为有效利用时空变化环境中的资源提供了机会^[22]。对抽样效应存在争论的焦点是,这种效应是一种重要的生物学机理还是由人为取样造成的?多数学者认为生态位互补效应可以在量及速率上提高对资源的利用。理论与模型显示由种间功能属性差异造成的功能互补是所有机理的关键基础^[4]。抽样效应强调了某一特征的价值而互补效应强调了特征间的差异。与单一功能型相比随功能群的增加互补程度也增加,功能多样性对生态系统功能的影响更加显现。只有当每个种对生态系统功能的作用都是独特的并且贡献相等时,生态系统过程的速率才可能随种多样性线性增加。如果种对环境的反应以及对生态系统过程的影响在不同的种(组)间存在很大差异(生态位空间是以聚合种形式占据的),这时两者的关系不是线性的。多数情况下种对生态系统过程的贡献存在大的差异,少数关键种影响着大部分的生态系统功能^[23]。功能属性及其数量的差异使得在系统中增减一个种的反应是非线性的。完全失去一个功能群(例如:气候变化、干扰可以造成类型的完全不同)对生态系统造成的冲击,是失去相同数量但来源于不同功能群的种所造成影响所不能比的。在物种添加实验中结果也如此,物种结合形成的新功能群可以使生态系统功能产生剧烈的变化。由土地利用的“自然实验”得到的经验支持这种理论上的猜测。生态入侵的实例说明极小数量的物种(通常是一个种)增加可以造成生态系统过程产生剧烈的变化^[4]。

植物功能群数量与组成在初级生产力形成和土壤氮库动态变化中的作用已经被实验证实。物种组成上的不同说明了净初级生产力和氮动力学的变化关系,而且这种解释比功能群数目所能证明的更有效。因此在资源管理过程中对不同生态系统动态过程中的潜在机制进行鉴定和区别是可能的。生态系统中这些不同的机理正是对植物多样性变化的反应^[4]。

Hooper 的研究得到两个主要结论:第一,功能群的不同比仅在功能群多样性上的不同对生态系统过程有更大影响。成分的不同在农业作物间作和林学中的作用已经得到广泛认同。在这两个领域更多的时间和财力被投入到寻找新种或寻求基因变化上以增进农业生态系统多样性从而提高总产量^[24]。这表明特定的物种和功能群(及其成分)比多样性本身更能控制作物产量和营养使用。第二,因为物种成分的差异与物种多样性的差异相关联,所以需要既注意物种或功能群单独生长的情况,又要了解它们在更具多样性的混种条件下的情况,从而了解多样性对生态系统过程影响的机制。

5 功能多样性与生态系统的稳定性

现在对以下问题仍存在争论:在任一时间内通常是全部物种还是少数代表物种的功能属性决定着资源动态?理论^{与实验数据}表明不同的物种对特定环境因子有不同的反应,特别在自然条件下这种反应的差异维持着生态系统功能^[22]。这一现象已经用生态冗余或生态保险概念来解释。这两个概念是一个问题的两个侧

面是多样性与生态系统功能关系问题争论的焦点处。

如果去除一个或多个种不显著影响生态系统过程,留下的种可以补偿它们的作用,这些去除种被称作是冗余的^[22]。这一概念曾经被 Walker 赋予多余的含义^[25]。后来 Walker 和 Naeem 认为冗余是增加系统恢复力的一种方法。在这种含义上冗余不是多余,功能冗余起到了一种保险作用可以防止由于物种的丧失产生的功能丧失^[26,27]。一群落中功能相似的物种越多,环境变化时至少有一些种可以存活概率也越大,生态系统保持稳定的概率也越大。与功能冗余概念紧密联系的是保险假说,一群落中物种间的差异越大物种多样性所需的生态系统缓冲越少。在这种情况下功能多样性(这里指种间反应差异)具有保险作用,因为功能多样性的增加可以提高至少某些种在不同的条件下和环境动荡时有不同反应的几率^[22,26,27]。

功能冗余和功能保险从根本上反应了功能多样性间联系的不同侧面,即功能作用和功能反应间的区别。对于特定生态系统过程功能作用类型存在一定程度的冗余。丧失少量物种在短期不会造成生态系统功能的重大变化,这是因为留下的种会对环境的变化作出不同反应。虽然功能冗余对生态系统的剧烈变化起到缓冲器的作用,但不同功能作用类型的组合对维持生态系统功能的长期稳定起着重要作用^[1,26]。有作者指出虽然多数生态系统的资源动态在一具体时间内受少数优势种支配,各功能群中的次优种在维持生态系统的资源动态方面也具有相似的作用。同时这些次优种对气候与干扰因子又具有不同反应,暗示它们对生态系统稳定具有重要作用^[15,23]。

6 结语

由上面的论述可以看出对植物功能群的研究越来越受到研究者的重视。但存在的问题是,大多数研究者的研究对象是人为组成群落,其研究重点为功能群在生态系统中的营养作用。只有一小部分研究直接检验了功能多样性和功能组成在多样性中的作用;更少的研究专注于多样性的所有组成。造成以上结果的部分原因是物种多样性、功能多样性及功能组成在实验中造成的影响难于区分,并且它们的相对贡献也受实验设计的影响。虽然国内外学者已经意识到功能多样性是解释多样性影响生态系统功能的关键,但仍没有标准的方法来定量研究。功能群的界定和区分、功能多样性的计测都有很多困难。这一局面造成的结果是,种多样性仍不恰当地被用来代替功能多样性。在研究生物多样性与生态系统关系时不能只是单独的去处理“物种多样性”的问题,这种由种丰富度或香农-威纳指数所衡量的方法忽略了物种组成因素。因为任何生态系统的组成物种,其功能特征在维持具决定性的生态系统过程和生态系统服务功能上,至少和物种的数量有同样重要的作用。在这一领域今后的研究重点是建立标准的方法来定量功能多样性、功能群界定和区分,从而使功能群组成与生态系统功能之间关系的研究得到进一步发展。

References:

- [1] Chapin F S III, Zavaleta E S, Eviner V T, et al. Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 2000, **405**, 234~242.
- [2] Tilman D. Functional diversity. In: Levin, S. A., ed. *Encyclopedia of Biodiversity*, 3th, Academic Press, 2001, 109~120.
- [3] Lawton J H. Biodiversity and ecosystem function: getting the Ecotron experiment in its correct context. *Funct. Ecol.*, 1998, **12**, 848~852.
- [4] Díaz S and Cabido M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes, *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, **16**(11):646~655.
- [5] Huang J H, Bai Y F, Han X G. Effects of species diversity on ecosystem functioning: mechanism and hypotheses. *Biodiversity Science*, 2001, **9**(1):1~7.
- [6] Zhang Q G and Zhang D Y. Biodiversity and ecosystem functioning: recent advances controversies, *Biodiversity Science*, 2002, **10**(1):49~60.
- [7] Zhang Q G and Zhang D Y. Productivity, reliability and species diversity in aquatic microcosms, *Biodiversity Science*, 2002, **10**(2):135~142.
- [8] Bai Y F, Zhang L X, Zhang Y, et al. Changes in plant functional composition along gradients of precipitation and

- temperature in the Xilin river basin, Inner Mongolia. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2002, **26**(3):308~316.
- [9] Bai Y F, Li L H, Huang J H, *et al.* The influence of plant diversity and functional composition on ecosystem stability of four *Stipa* communities in the Inner Mongolia plateau. *Acta Botanica Sinica*, 2001, **43**(3):280~287.
- [10] Vitousek P M and Hooper D U. Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry. In:Schulze E D, Mooney H A,eds. *Biodiversity and Ecosystem Function*, Springer-Verlag, Berlin, 1993. 3~14.
- [11] Grime J P. *Plant strategies and vegetation processes*. Chichester (UK):John Wiley, 1979.
- [12] Walker B H, Ann K, Jenny L. Plant attribute Diversity, resilience, and Ecosystem function: the nature and significance of Dominant and minor species. *Ecosystems*, 1999, **2**:95~113.
- [13] Walk B H. Functional types in nonequilibrium systems. In: Smith TM, Shugart HH, Woodward FI,eds. *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*. Cambridge: Cambridge University Press(IGBP book series, I.), 1997. 255~270.
- [14] Hurb S H. Functional importance vs keystoneess: reformulating some questions in theoretical biocenology. *Aust. J. Ecol.*, 1997, **22**:369~382.
- [15] Pahl W C. *The dynamic nature of ecological: chaos and order entwined*. New York: John Wiley, 1995.
- [16] Sandra L, Blaise T, Jean-Dominique L, *et al.* Identifying functional groups for response to disturbance in an abandoned pasture. *Acta Oecologica*, 1998, **19**(3):227~240.
- [17] Díaz S. Functional implications of trait-environment linkages in plant communities. In:Weiher, E. and Keddy, P. A., eds. *The Search for Assembly Rules in Ecological Communities*. Cambridge University Press, 1999. 338~362.
- [18] Hobbie S E. Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra. *Ecol. Monogr.*, 1996, **66**: 503~522.
- [19] Schläpfer F. and Schmid, B. Ecosystem effects of biodiversity: a classification of hypotheses and exploration of empirical results. *Ecol. Appl.*, 1999, **9**: 893~912.
- [20] Allison G W. The implications of experimental design for biodiversity manipulations. *Am. Nat.*, 1999, **153**: 26~45.
- [21] Hector A. Consequences of the reduction of plant diversity for litter decomposition: effects through litter quality and microenvironment. *Oikos*, 2000, **90**: 357~371.
- [22] Loreau M. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, 2000, **91**: 3~17.
- [23] Grime J P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *J. Ecol.*, 1998, **86**: 902~910.
- [24] Hooper D U and Vitousek P M. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 1997, **277**: 1302~1305.
- [25] Walker B H. biodiversity and ecological redundancy. *Conserv. Biol.*, 1992, **6**: 18~23
- [26] Naeem S. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conserv. Biol.*, 1998, **12**: 39~45.
- [27] Walker B H. Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conserv. Biol.*, 1995, **9**: 747~752.

参考文献:

- [1] 黄建辉,白永飞,韩兴国. 物种多样性与生态系统功能:影响机制及有关假说. 生物多样性, 2001, **9**(1):1~7.
- [2] 张全国,张大勇. 生物多样性与生态系统功能:进展与争论. 2002, **10**(1):49~60.
- [3] 张全国,张大勇. 生产力、可靠度与物种多样性:微宇宙试验研究. 生物多样性, 2002, **10**(2):135~142.
- [4] 白永飞,张丽霞,张炎,等. 内蒙古锡林河流域草原群落植物功能群组成沿水热梯度变化的样带研究. 植物生态学报, 2002, **26**(3):308~316.
- [5] 白永飞,李凌浩,黄建辉,等. 内蒙古高原针茅草原植物多样性与植物功能群组成对群落初级生产力稳定性的影响. 植物学报, 2001, **43**(3):280~287.