

陆地生态系统植物功能群研究进展

胡 楠^{1,2,3}, 范玉龙^{1,2}, 丁圣彦^{1,2,*}, 廖秉华^{1,2}

(1. 河南大学生态科学与技术研究所, 河南开封 475001; 2. 河南大学生命科学学院, 河南开封 475001;
3. 南阳理工学院, 河南南阳 473000)

摘要:从植物功能群角度探讨陆地生态系统功能与稳定性维持机理、植物对环境变化的适应与响应以及水分、养分利用效率等成为当前生态系统生态学的主要技术路线。植物功能群的提出和研究, 为研究复杂的生态系统提供了一个良好的方法和途径。综述了陆地生态系统功能群方面的最新研究进展, 介绍了植物功能群定义的发展历程, 详细比较了植物功能群划分的依据及方法, 对于植物功能群与群落稳定性之间的关系、植物功能群对群落生产力的影响以及植物功能群与环境因子的动态关系等进行了深入讨论。这些研究资料表明, 植物功能群整合了功能及对环境响应相似的一类植物, 但植物功能特征不是绝对的、单一的, 所以对植物功能群就会有不同的理解, 会有不同的定义及划分方法。许多研究者从不同的角度、尺度来对植物功能群进行研究, 这些研究结果有不同的针对方向和目的, 使人们可以从不同的角度更全面的理解复杂的陆地生态系统。学者们在研究生态系统时, 或多或少地总要与植物功能群相联系, 这大大拓宽了植物功能群的应用范围。所有前人的研究使植物功能群的概念、划分、方向、应用等诸方面越来越清晰。这要求应有一个规范、统一、明确的植物功能群研究方案, 这样能使对植物功能群的研究更加深入, 能整合全球所有植物功能群的相关研究。

关键词:植物功能群; 陆地生态系统; 净初级生产力; 环境梯度; 动态稳定

文章编号: 1000-0933(2008)07-3302-10 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Progress in researches on plant functional groups of terrestrial ecosystems

HU Nan^{1,2,3}, FAN Yu-Long^{1,2}, DING Sheng-Yan^{1,2,*}, LIAO Bing-Hua^{1,2}

1 Institute of Ecological Science and Technology, Henan University, Kaifeng 475001, China

2 College of Life Science, Henan University, Kaifeng 475001, China

3 Nanyang Institute of Technology, Nanyang 473000, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(7): 3302 ~ 3311.

Abstract: Discussing the functioning and stability-maintaining mechanisms of terrestrial ecosystems, the adaptations and responses of plants to environmental changes, as well as water and nutrient use efficiency from the plant functional group perspective has become a major research approach in ecosystem ecology. The creation and subsequent studies of the plant functional group concept have provided an excellent research framework for investigating complex ecosystems. This paper summarizes the latest progress in researches on Plant functional groups (PFGs) of terrestrial ecosystems, introduces the evolution of the PFG concept, compares and appraises established definitions and classification methods of Plant functional groups. The relationship between PFGs and community stability, the influence of PFGs on community productivity, and the PFG-environment dynamics are discussed in depth. The research materials reviewed in this paper shows that PFG concept groups plant species into distinct clusters according to similarities in their functions and responses to environmental

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30570301)

收稿日期: 2007-09-08; 修订日期: 2008-04-01

作者简介: 胡楠(1968~), 男, 河南南阳人, 博士生, 副教授, 主要从事植被生态学研究. E-mail: hunan6@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: syding@henu.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by the National Natural Science Foundation of China(No. 30570301)

Received date: 2007-09-08; **Accepted date:** 2008-04-01

Biography: HU Nan, Ph. D. candidate, Associate Professor, mainly engaged in vegetation ecology. E-mail: hunan6@163.com

conditions. However, Plant functional characteristics are far from absolute and simple; therefore different definitions and classification methods of PFGs exist. Many researchers have studied Plant functional types from different perspectives and on varying scales. Focused on differing topics, these studies are designed to answer a wide range of scientific questions in relation with PFGs. Having conducted numerous studies on PFGs and thus accumulated large amounts of relevant data, researchers working on plant functional groups and related topics all over the world now need a universal, standardized, and unequivocal research protocol. Such a protocol will allow a comprehensive integration of research projects on PFGs globally, and can provide a significant boost to future researches on PFGs and deepen our understanding of plant functional groups.

Key Words: plant functional groups; terrestrial ecosystem; net primary productivity; environment gradients; dynamic stability

植物功能型(plant functional types)是具有确定的植物功能特征的一系列植物的组合,是研究植被随环境动态变化的基本单元^[1~2],植物功能群可以看作是对环境有相同响应和对主要生态系统过程有相似作用的组合。植物功能群是基于 IGBP 的核心计划 GCTE(global change and terrestrial ecosystem)提出来的。PFTs 和 PFGs 属同一个概念^[1],本文用 PFGs 来代替植物功能群。

GCTE 的目标是预测全球变化对陆地生态系统结构与功能的影响以及陆地生态系统的变化对气候的反馈作用^[3],预测陆地生态系统对全球变化响应的中心工作是构建全球植被动态模型,采用 PFGs 可以减少模型的复杂性。国际全球生物圈计划(IGBP)资助出版了《植物功能类型》(Plant Functional Types)一书,书中很大部分涉及了 PFGs 在植被变化动态模型研究中的应用^[1]。植物功能群将植物形态学、群落学和生态过程联系起来,为研究气候与植被间的动态变化提供了一个非常有用的工具。

1 植物功能群定义的发展历程

植物功能群的概念自提出到逐步完善经历了一系列的过程。大量科学家对此做出了许多开创性研究。功能群是被定义为对特定环境有相似反应的一类物种^[4]。它是基于生理、形态、生活史或其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。功能群的划分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^[5](表 1)。

20 世纪 60 年代以来,生态学家相继提出了许多有关物种功能分类的概念,如 Guilds(共同体),Functional guilds(功能共同体),Structure guilds(结构共同体),Response guilds(响应共同体),Ecological species groups(生态种群),Adaptive syndromes(适应综合体),Strategy(对策),Functional groups(功能群),Functional type(功能型)等^[6~21]。许多研究者使用“guild”和“functional groups”来代表功能群,将这两个名词作为同义词使用,但不同的研究者存在不同的理解,有人认为,“guild”是指在环境竞争下物种对资源的分配机制,而“functional groups”是指不同的物种如何对资源和其它生态组分进行作用,进而提供特别的生态服务和功能^[22]。“guild”和“functional groups”是同一个问题的两个方面,“guild”是物种对相同资源的利用的一面,“functional groups”是指通过对资源的开发利用完成生态系统过程而使这些物种最终得以确定。有关植物功能群的这些概念可归纳为三类:一类是按利用的资源是否相同对物种进行功能分类;另一类则是按物种对特定扰动的响应进行分类;其次,还可依据物种对共享资源的利用途径,以及它们对特定扰动的响应机制是否相同进行进一步的划分。目前,植物功能群(plant functional groups 或 plant functional types)是大家一致公认的概念。

2 植物功能群划分的依据及方法

植物功能群的分类要考虑结构、功能特点和重要的限制因子,并与分类学是相互联系的。世界上各地区优势植物的水分、光合作用等功能特性与环境因素的关系资料缺乏,影响从纯功能角度划分 PFGs。植物功能群的划分一般来说有几点依据:进化历史、结构、资源利用、干扰响应、恢复能力、在生态系统中的角色等。从结构与功能来划分功能群是比较方便的做法。

表 1 植物功能群定义、比较与评价

Table 1 The definition, comparison and assessment of plant functional groups

名词 Term	评价 Assessment	参考文献 Reference
生活型 The life forms of plants	以生活型为分类系统	[6]
共同体 Guild	首次提出植物功能分类概念	[7]
对策 Strategy	分析了植物依据生存对策而进行分类的概念	[12]
对策 Strategy	分析了植物依据生态对策及植被过程而进行分类的概念	[13]
共同体管理 Guild management	通过植物在环境竞争下物种对资源的分配机制而划分的植物共同体, 是指是物种对相同资源的利用的一面	[8]
功能共同体 Functional guilds	同上。进一步明确功能属性在植物功能群中的意义	[9]
生态策略 Ecological strategy	按物种对特定扰动的响应进行分类	[11]
生态种群 Ecological species groups	依据物种对共享资源的利用途径, 以及它们对特定扰动的响应机制是否相同进行进一步的划分	[17]
植物功能类型 Plant functional types	植物功能群 (PFGs) 是基于 IGBP 的核心计划 GCTE (Global Change and Terrestrial Ecosystem) 提出来的	[16]
功能群 Functional groups	依据物种对共享资源的利用途径, 以及它们对特定扰动的响应机制是否相同进行进一步的划分	[19]
Functional types (功能型)	同上	[14]
功能型 Functional types	同上	[10]
功能型 Functional types	同上	[18]
植物功能型或植物功能群 Plant functional types	完善了以前关于生态对策的概念, 系统提出了植物功能群分类的方法	[21]

不同的科学家采用不同的方法、不同的角度对植物功能群进行了划分(表 2)。沈泽昊、张新时依据植物分布地形格局的不同来进行植物功能型划分^[23]。Renée Brooks 等用碳同位素比率及描述对 Saskatchewan(加拿大草原诸省之一)北部森林进行功能群划分, 这种手段能整合 CO₂ 和水分的信息, 而水分的流通和 CO₂ 又可以作为功能特性的指示^[24]。Grime 把植物分为 C-R-S 对策(竞争性-干扰性-胁迫忍耐力)^[25]; Kelly 认为在同一地区同一属的种具有相同的生态与功能特点, 对 PFGs 的划分很理想^[26]; Skarpe 在 Kalahar 稀树草原, 沿降水梯度设置了 1100 km 的样带, 在 20 个样点中, 选择与气候条件有关的结构功能特征如生活型、叶子大小、叶子类型、叶子寿命、光合途径与根深共 20 个特征对 65 个种利用 CA (correspondence analysis) 分成 11 个 PFGs^[27]; Chapin 选用影响生态系统主要过程的特征如对干扰的反应, 获得资源的速度, 相对生长速度, 木质, 叶寿命等对北阿拉斯加冻原带的 37 种植物用欧式距离计算相似系数进行分类^[28]; Woodward 和 Cram 认为 PFGs 在自然界中是真实存在的, 由普遍理解的生态系统重要过程或特性划分功能型^[29]; Shao 对 19 个植物群丛 (plant associations) 依据 6 个植物特点与 6 个环境因子, 采用聚类分析将弗吉尼亚海岸保护区植被划分成两类功能型: 木本与草本, 与依据生态过程和植物形态的主观分类(旱生中生草本、木本与水生-盐生草本) 结果不同^[30]。陈世莘等依照植物水分生态类群, 将内蒙古锡林河流域主要植物种划分为 6 个植物功能群: 旱生植物、中旱生植物、旱中生植物、中生植物、湿中生植物和湿生植物^[31]; Pahl 提出了测量功能重要性的方法, 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)”、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“营养动态模块 (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, 而且难以获得把它应用于任何一个生态系统时所需要的信息^[32]; Lavelle 发展了多元统计方法, 以功能属性为基础确定对干扰具有相似反应的功能群, 解释植物群落组成对干扰的响应。这种方法使得进一步用典型相关分析确定相关性状与环境变量相联系成为可能^[33]; 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、生活周期和枯落物等特性作变量, 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^[34](表 2)。

表 2 植物功能群的划分方法
Table 2 The classification of plant functional groups

划分方法 Class method	评价 Assessment	参考文献 Reference
测量功能重要性 Measuring the importance of functions	按照“动态分类”、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。	[32]
多元统计方法 multivariate statistical method	以功能属性为基础确定对干扰具有相似反应的功能群	[33]
功能属性 Functional attributes	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。	[34]
植物对策理论 Plant strategy theory	把植物分为 C-R-S 对策	[25]
生态与功能特点 Ecological function characteristics	在一地区同一属的种具有相同的生态与功能特点,对 PFGs 的划分很理想。	[26]
归纳结构功能特征 Structural function characteristics	选择与气候条件有关的结构功能特征如生活型、叶子大小、叶子类型、叶子寿命、光合途径等特征来划分功能群。	[27]
归纳结构功能特征 Structural function characteristics	选用影响生态系统主要过程的特征如对干扰反应,获得资源速度等指标来划分功能群	[28]
主观经验与个人知识 Subjective experience and personal knowledge	PFGs 在自然界中真实存在的,由普遍理解的生态系统重要过程或特性划分功能型。可用在区域到全球尺度。	[29]
聚类分析 Cluster analysis	根据植物特点与环境因子的相互关系来划分功能群。	[30]
植物分布地形格局 Terrain pattern of plant distribution	基于植物分布的地形格局划分植物功能型。	[23]

全球尺度的 PFGs 的分类准则是:①植物功能型应代表世界上最主要陆地植被优势种或主要成分;②植物类型应由其功能特点来划分;③从整体上,植物功能型的分类应提供世界陆地完整的、地域上有代表的主要植被类型^[35]。对于不同目的与尺度划分的植物功能群的做法会稍有所差异,但是总体上还要能相互验证。

一般来说,功能群的划分是随研究尺度的变化而变化的,尺度大,功能群的划分就具有更广的适用性;尺度小,功能群的划分就更具地域性(图 1)。图 1 说明了功能群划分在研究尺度上的变化情况。从全球尺度到种群尺度,功能群的分类逐步细化,具体性增加而一般性下降。

研究植物功能群的一般过程大体相似(图 2)。其中“植物功能特性的选择与识别”还不是一个统一而明确的研究方法,不同的学者从不同的侧面对植物特性进行研究。只有对全球不同地域大部分植被进行功能群的划分才能建立全球范围的植物-环境动态模型,从而预测植被与环境的动态响应。

3 近年来国内外植物功能群相关研究

目前,国外这些研究多是以草原生态系统为对象,而以森林生态系统为对象的研究较少。Zhang & Valentine 建立树状结构图,并运用 GIS 等方法,研究了高山草原五个植物功能群与环境之间的关系^[36]。Navarro 研究了西班牙东南部半干旱地区植物功能群对放牧干扰的响应,把草原植物分为 6 个灌木植物功能群、4 个非禾本草植物功能群和 2 个草本植物功能群,并分析了它们在放牧条件下功能特性的响应^[37]。Michelle 用去除法研究了荒漠灌丛植物功能群对群落的影响^[38]。Maina 为了研究亚热带雨林植物直径生长

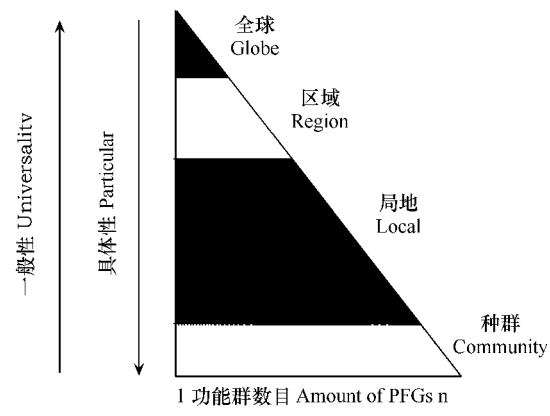


图 1 功能群等级结构图^[21]
Fig. 1 A hierarchy of plant functional groups

情况与环境的关系,按耐阴性的强弱将植被分为 5 个功能群^[39]。Foster 等通过对佛罗里达灌木林研究认为,从植物生理等结构特征来划分功能群组,是一个非常好的方法^[40]。

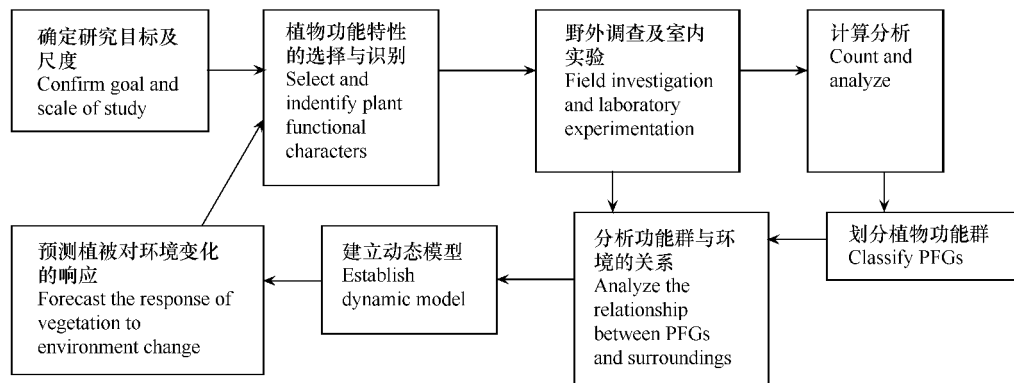


图2 植物功能群研究方案草图

Fig. 2 Protocol for researching plant functional groups

国外相关研究主要体现在定性研究自然或人为干扰背景下生态系统中植物功能群组成及动态变化,其研究结果尚难以说明植物功能群及其组成对生态系统过程的相对重要性,而且对功能群间的相互作用及其群落功能和稳定性的维持机制尚不太清楚,特别是对于自然生态系统运作机制的解释还一直缺乏令人信服的证据^[41]。

近年来,国内相关领域的学者对植物功能群开展了多方面的研究。白永飞、张全国等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及与群落初级生产力的关系^[42~44];白永飞等对内蒙古地区草原群落研究表明,生态系统稳定性(与群落生物量生产的可变性负相关)随机体水平等级(即从物种到功能群到整个生物群落)而逐渐增加,群落水平的稳定性可能是由物种和功能群水平上的主要成分的互补作用引起的^[45];王仁忠研究了中国北方典型草原生态系统中不同群落功能群和光合作用途径之间的关系^[46,47];韩梅、杨利民等对中国东北样带羊草群落 C3 和 C4 植物功能群生物量及其对环境变化的响应进行了研究,结果表明,植物的不同光合途径(C3、C4 和 CAM)从叶片组织结构到生理功能,从生态适应到地理分布均表现出对不同水、热、光环境的响应,是理想的植物功能群分类,并分析了中国东北样带以羊草(*Leymus chinensis*)为建群种或共建种的草原群落植物光合类型功能群生物量及其与群落初级生产力和环境变化的关系^[48];郑淑霞等把乔木、灌木和草本植物作为不同的功能型,得出这样的结论,随着气候干旱的加剧,乔木、灌木和草本植物的 LMA(比叶重)均呈增加趋势^[49];孟婷婷等论述了植物功能性状与环境 and 生态系统功能的关系^[50];和金生通过对中国草原群落的研究,表明群落叶片的碳氮含量更多是受地理及植物组合差异的影响,而不是单单温度直接对叶片的影响^[51],暗示着环境对植物群落的影响更大程度上是以功能植物组成为单位。

国内外生态学者对植物功能群做了大量开拓性的工作,研究者们尝试用不同的方法,从不同的角度,在不同的地点对不同的生态系统对植物进行功能群的划分,有关植物功能群的理论、方法逐渐形成,为植物功能群在生态系统动态和功能中的作用等进一步研究奠定了基础,但目前有关植物功能群研究尚存在的科学问题如下:①这些阶段性的研究是分散的,缺少一个整体的计划;②研究方法各种各样,功能指标的选取不一,计算方法各有差异,无法对研究成果进行整合;③研究地点分布零星,应该有一个先主后次的研究计划;④研究层次不一,从全球尺度、群落尺度到分子尺度都有,对植物功能群形成的机制及其对生态系统的贡献等方面的研究需进一步深入;⑤区域功能群研究没有能全面调查,一些研究只针对某一地点进行,这样势必会造成研究成果的不完整,对后继工作是一种浪费。

4 植物功能群与群落

4.1 植物功能群与群落稳定性之间的关系

植物群落的变异性和稳定性可以从植物种群和植物功能群两个方面进行考查,而从植物功能群来研究更

有优势。在任一时间内是全部物种决定资源动态还是少数代表物种的功能属性决定资源动态呢?理论和实验证明不同的物种对特定环境因子有不同的反应,特别是在自然条件下这种反应的差异维持着生态系统的功能^[52]。这一现象可以用生态冗余或生态保险来解释,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种^[52],这一概念曾经被 Walker 赋予多余的含义^[53],后来 Walker 和 Naeem 认为冗余种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^[54,55]。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活的概率也越大,生态系统稳定性越强。与功能冗余概念紧密联系的是保险假说,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^[52,54,55]。

白永飞在锡林河流域羊草草原群落连续 20a 的定位研究资料表明,从植物种群水平到植物功能群和群落水平,地上生物量的年度间变异性逐渐降低,而稳定性增加。均衡效应(portfolio effect)或统计平均效应(effects of statistical averaging)是高物种多样性群落具有高稳定性的原因之一,这是由于多样性增加了均衡效应,从而使整合变量(如功能群生物量或群落总生物量)的稳定性增加^[56~58]。生态补偿作用(ecological compensation)是生命实体对环境变化和干扰的一种响应对策,植物功能群组成对群落稳定性的影响是通过功能群间的补偿作用来实现的。植物功能群间的生态补偿作用尽管是有限的,但对维持生态系统结构与功能具有极其重要的作用^[59,60]。

4.2 植物功能群对群落生产力的影响

功能群一般被认为是与系统的某种功能直接相关的物种群,功能群内的物种对系统的作用有很大的相似性,因而用功能群数作为物种多样性的指标研究多样性与生态系统功能的关系是值得肯定的^[61],功能群组成是影响草地生产力和稳定性的主要因子^[62~66]。王长庭等对不同类型草地功能群多样性及组成与植物群落之间的关系进行了研究^[62]。其结果表明,不同类型的草地,植物功能群的数量和对群落生产力所起的作用不同,功能群组成也有明显的差异。生态位互补效应使不同物种之间在资源利用上存在差异,当群落由于密度的增加引起优势度的增加而成为单优势种群落时,群落多样性降低,而均匀度和优势度增加。例如藏嵩草沼泽化草甸,藏嵩草是优势种^[62]。不同植物由于根深差异,这种互补作用可能发生在空间上,由于植物对资源利用的不同步性,这种互补效应也可能发生在时间上。Hooper 和 Vitousek 认为在一些生态系统中,组成种的功能特征和物种数一样,对维持生态系统的过程和服务功能起着同样重要的作用^[67]。

功能多样性应包括组成功能群的物种的数量及其本身的生物学特性多样性等,同一功能群中的物种功能也会有差异,对生态系统某个功能作用相似的物种对系统另一功能的作用可能差异很大^[42]。Wilsey 和 Potvin 在加拿大进行的试验中,人为控制群落中优势物种的组成比例而保持群落物种数目不变,其结果是群落总生物量和地上部分生物量随均匀度的增加而线性增加^[68]。当功能群内物种数增加到一定数量(中等水平)时,资源吸收和资源供给达到平衡状态,种间资源竞争趋于平稳状态,生产力水平达到最高。

5 植物功能群与环境因子的动态关系

植物对有限资源的捕获和利用,直接关系到生态系统的动态和初级生产力的高低,而生态系统的动态过程和功能的发挥与系统中起主要作用的植物功能群有着直接的联系。

复杂的环境因子对陆地生态系统植物功能群产生了不同的影响。环境因子在时间上和空间上的变化,表现为植物功能群在生理生态特性上和净初级生产力上的差别^[69]。揭示植物功能群及其组成在主要环境因子下的动态变化,对于分析陆地生态系统主要植物功能群对自然资源的捕获能力、退化生态系统的恢复重建、生物多样性保护等方面的研究具有重要意义。

5.1 水分对植物功能群的影响

水分是植物功能群的重要影响因子之一。沿着环境梯度的变化,植物功能群将不可避免地在生态系统功能中发生着变化。定量研究植物功能群分类模式与植物功能群沿着环境梯度的转化关系将具有现实的意义。

而环境梯度与植物功能群之间密切联系的要害之一是土壤水分蒸发损失总量^[70]。Kiona、Ogla 等人在前人的“two-layer”假说(认为两种重要的植物功能群——木本植物和草本植物之所以能共存在草原上,是由于它们利用着不同土层或深度的水的原因)和“pulse-reserve”假说(认为植物对生物重要性的天然降雨量事件产生响应,并促进植物的生长和繁殖,这些波动在长期的植物功能和生存中扮演着重要的角色)基础上,按照天然降雨量临界延迟植物功能群资源利用的划分策略,提出了“临界-延迟”模型^[71]。水分控制着土壤含水量和植被根系的深度,可以用测量土壤潜在水分和测定体积水分容量的方法,获得冠层对于逐渐缩小土壤湿度蒸发作用和蒸发比率的量化,在这个过程中,净辐射平衡也起着重要作用^[72]。在天然降雨量不变的情况下,暴雨频率减少而每次的降雨量增加,则会增加潮湿土壤上植物种间多样性的短暂变异性,而这种变异性又能快速改变碳循环过程和植物群落的组成^[73],进一步的影响到植物功能群净初级生产力的大小。

环境梯度与植物功能群间的联系,可以通过具有一定植物功能特性的指示种沿着水分梯度和演替梯度的变化来验证。植被演替梯度的连续变化与植物功能特性无关,但是植物功能特性对湿度梯度却产生了重要的响应^[74],NPP 对多雨年份的响应也大于干旱年份的响应,大部分生物群落对湿润季节比干旱季节的 NPP 响应更强,NPP 的最大变化发生在中度降雨量下的高潜能生长速率的草本植被中^[75]。

5.2 植物功能群光合作用类型及其动态

在以形态学特征分类的功能群(如乔木、灌木、多年生草本植物、多年生非禾本科的草本植物)和以光合作用途径分类的功能群(如 C3、C4 植物)同时存在的草原中,C3 植物的大部分种和多年生非禾本科的草本植物功能群占优势,而 C4 植物和具有其他形态学特征的功能群处于次要地位^[76]。在不同土地利用方式的群落交错区和强烈的盐度梯度下,C4 植物出现显著的增加^[77,78];C3 植物适合于混合草原和较干旱的地区,是稳定群落的主要植被类型。在森林生态系统中,由于纬度或高度的变化和种群的环境敏感性而显示出适应环境的变异,由于气候以空前的速度变化着,阻碍了基因的流动,气候变化可能通过阻断适应和迁移来影响初级生产力,并威胁着一些种的持续性^[79]。陆地 NPP 年变化常发生于草原和古老的原野中,在森林中变化最小,NPP 中的大量变异性发生在具有高潜在生产力的草本植物群落的功能群中,并与中等突发的变异相结合^[75]。

6 结语

当今生态学研究热点——全球变化的研究,需要用植物功能群来整合功能相近的植物种类。生态学者正在研究在全球变化条件不同尺度上植物功能群及其与环境相互作用的普遍模式。植物功能群的研究越来越受到重视,目前国内外该领域主要以草原生态系统和森林生态系统为主要研究对象。从群落生态学角度研究生态系统植物功能群的分类、组成、动态变化对整个生态系统的动态过程和功能的研究较多,而从植物生理生态学的角度研究生态系统植物功能群及其动态变化机制与环境间的关系研究更少。植物功能群的共存机理,是通过引入特征和机制而获得的(如时间尺度下的环境变化和干扰)。然而,很多的研究并没有说明植物功能型之间的是如何竞争和更替的。因此,今后需要加强这方面的研究工作,明确植物功能群在环境梯度下的响应及生态过程中的作用。总之,全球变化将会在分子水平、叶片水平、个体水平、功能群水平、群落水平、陆地生态系统水平及至全球水平上产生广泛而深远的影响,开展植物功能群的生理生态学的研究,揭示植物功能群及其组成在主要环境因子影响下的动态变化与环境相关性的生理生态学机制,对于理解植物功能群对变化环境的适应机制和植物多样性保护具有理论意义和现实意义。

关于生态系统植物功能群的研究,以下几个方面亟待加强:(1)在不同尺度(如全球尺度和区域尺度)上、对植物功能群的研究提出几个重要的、统一的划分标准及方法(如可以以叶片生理生态特征为研究对象来划分植物功能群,也可以以优势种的分布特征为对象来划分植物功能群),明确研究目标及内容;(2)在区域尺度上对植被进行调查研究,建立各地植物功能属性数据库与环境因素数据库,在全球范围内有计划的开展植物功能群的相关研究;(3)找出各地植物群落中的植物功能群组合规律;(4)分析功能群内植物间稳定共存的内在联系,是互利还是竞争?分析功能群对群落稳定性及保持最大初级生产力的贡献,这也需要从生理生态上进行解释;(5)分析不同区域相似植物功能群的组合差异,从这些相对小的差异上比较不同区域植被对

环境的响应。

References:

- [1] Smith T M, Woodward F I, Shugart H H. Plant Function Types. Cambridge, Cambridge University Press, 1996.
- [2] Woodward F I, Cramer W. Plant functional types and climatic changes: Introduction. *Journal of Vegetation Science*, 1996, 7: 306 — 308.
- [3] Walker B H. Landscape to regional scale response of terrestrial ecosystems to global change. *AMBIO*, 1994, 23 (1): 67 — 73.
- [4] Zhang G J, Zhang R, Zhou L. Trends and advances in researches on plant functional diversity and functional groups. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(7): 1430 — 1435.
- [5] Vitousek, Hooper D U. Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry. In: Schulze E D, Mooney H A, eds. *Biodiversity and Ecosystem Function*, Berlin: Springer Verlag, 1993. 3 — 14.
- [6] Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford: Oxford University Press, 1934.
- [7] Root R B. The niche exploration pattern of a blue grey gnatcatcher. *Ecological Monographs*, 1967, 37: 317 — 350.
- [8] Szaro R C. Guild management: an evaluation of avian guilds. *Environmental Management*, 1986, 10: 681 — 688.
- [9] Friedel M H, Bastin, Griffin. Range assessment and monitoring of arid lands: the derivation of functional groups to simplify vegetation data. *Journal of Environmental Management*, 1988, 27: 85 — 97.
- [10] Gitay Noble. What are functional types and how should we seek them? In: Smith, T. M., H. H. Shugart, Woodward Eds. *Plant functional types*. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. 3 — 19.
- [11] Grime Hodgson R Hunt. *Comparative plant ecology: a functional approach to British species*. London, Unwin Hyman, 1988.
- [12] Grime J P. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 1974, 250: 26 — 31.
- [13] Grime J P. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Chichester: John Wiley & Sons, 1979.
- [14] Noble, H Gitay. Functional classification for predicting the dynamics of landscapes. *Journal of Vegetation Science*, 1996, 7: 329 — 336.
- [15] Noble I R. Attributes of invaders and the invading process: terrestrial and vascular plants. In: Drake, J. A., H. A. Mooney, F. di Castri, R. H. Groves, F. G. Kruger, M. Rejmanek & M. Williamson eds. *Biological invasions: a global perspective*. Chichester: Scientific Committee on Problems of Environment, 1989.
- [16] Steffen, B H Walker, Ingram *et al.* Global change and terrestrial ecosystems: the operational plan. Stockholm: IGBP and ICSU, 1992.
- [17] Swaine, Whitmore. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, 1988, 75: 81 — 86.
- [18] Wilson J B. Guilds, functional types and ecological groups. *Oikos*, 1999, 86: 507 — 522.
- [19] Walker B H. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, 1992, 6: 18 — 23.
- [20] Golluscio R A, Sala O E. Plant functional types and ecological strategies in *Patagonian forbs*. *Journal of Vegetation Science*, 1993, 4: 839 — 846.
- [21] Grime J P. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. Chichester: John Wiley & Sons, 2001.
- [22] Jacques Blondel. Guilds or functional groups; does it matter? *OIKOS*, 2003, 100: 223 — 231.
- [23] Shen Z H, Zhang X S. A study on the classification of the plant functional types based on the topographical pattern of plant distribution. *Acta Botanica Sinica*, 2000, 42 (11): 1190 — 1196.
- [24] Renée Brooks, Lawrence B, Flanagan, *et al.* Carbon isotope composition of boreal plants: functional grouping of life forms. *Oecologia*, 1997, 110: 301 — 311.
- [25] Grime J P, Hodgson J G, Hunt R, *et al.* Functional types: testing the concept in Northern England. In: Smith T M, Shugart H H, Woodward F I. *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. 122 — 150.
- [26] Kelly C K. Identifying plant functional types using floristic data bases: ecological correlates of plant range size. *Journal of Vegetation Science*, 1996, 7: 417 — 424.
- [27] Skarpe C. Plant functional types and climate in a southern African savanna. *Journal of Vegetation Science*, 1996, 7: 397 — 404.
- [28] Chapin F S, Bret-Harts M S, Hobbie S E, *et al.* Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. *Journal of Vegetation Science*, 1996, 7: 347 — 358.
- [29] Woodward F Ian, Cramer W. Plant Functional types and climatic changes: Introduction. *Journal of Vegetation Science*, 1996, 7: 306 — 308.
- [30] Shao G F, Shugart H H, Hayden B P. Functional classification of coastal barrier island vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 1996, 7: 391 — 396.
- [31] Chen S P, Bai Y F, Han X G. Variations in Composition and Water Use Efficiency of Plant Functional Groups Based on Their Water Ecological Groups in the Xilin River Basin. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45 (10): 1251 — 1260.
- [32] Pahl W C. *The dynamic nature of ecological: chaos and order entwined*. New York: John Wiley, 1995.

- [33] Sandra L, Blaise T, Jean D L, *et al.* Identifying functional groups for response to disturbance in an abandoned pasture. *Acta Oecologica*, 1998, 19 (3): 227—240.
- [34] 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.
- [35] Box E O. Plant functional types and climate at the global scale. *Journal of Vegetation Science*, 1996, 7: 309—320.
- [36] Baisen Zhang, Ian Valentine. A decision tree approach modeling functional group abundance in a pasture ecosystem. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2005, 110: 279—288.
- [37] Navarro T. Changes in plant functional types in response to goat and sheep grazing in two semi-arid scrublands of SE Spain. *Journal of Arid Environments*, 2006, 64: 298—322.
- [38] Michelle Buonopane. Community response to removals of plant functional groups and species from a Chihuahuan desert shrubland. *OIKOS*, 2005, 110: 67—80.
- [39] Maina Kariuki. Diameter growth performance varies with species functional group and habitat characteristics in subtropical rainforests. *Forest Ecology and Management*. 2006, 225: 1—14.
- [40] Tammy E. Foster and J. Renée Brooks. Functional groups based on leaf physiology: are they spatially and temporally robust? *Oecologia*, 2005, 144: 337—352.
- [41] Mc Cann. The diversity-stability debate. *Nature*, 2000, 405: 228—233.
- [42] Zhang Q G, Zhang D Y. Productivity, reliability and species diversity in aquatic microcosms. *Biodiversity Science*, 2002, 10 (2): 135—142.
- [43] Bai Y F, Zhang L X, Zhang Y. Changes in plant functional composition along gradients of precipitation and temperature in the Xilin River basin, Inner Mongolia. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26 (3): 308—316.
- [44] Bai Y F, Li L H, Huang J H. The influence of plant diversity and functional composition on ecosystem stability of four Strip communities in the Inner Mongolia Plateau. *Acta Botanica Sinica*, 2001, 43 (3): 280—287.
- [45] Bai Y F, Han X G, Wu J, Chen Z, Li L. Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland. *Natural*, 2004, 431: 181—184.
- [46] Wang R Z. Photosynthetic pathway and morphological types in the steppe vegetation from Inner Mongolia, North China. *Photosynthetica*, 2003, 41: 143—150.
- [47] Wang R Z. Photosynthetic and morphological functional from different communities in the Inner Mongolia, north China. *Photosynthetica*, 2004, 42: 493—503.
- [48] Han M, Yang L M. The biomass of C3 and C4 plant function groups in *Leymus chinensis* communities and their response to environmental change along northeast China transect. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(6): 1825—1832.
- [49] Zheng S X, Shangguan Z P. Photosynthetic characteristics and their relationships with leaf nitrogen content and leaf mass per area in different plant functional types. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27 (01): 0171—0181.
- [50] Meng T T, Ni J. Plant functional traits, environments and ecosystem functioning. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31 (1): 150—165.
- [51] He J S, *et al.* Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grass and biomes of China. *Oecologia*, 2006, 149: 115—122.
- [52] Loreau M. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, 2000, 91: 3—17.
- [53] Grime J P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Ecology*, 1998, 86: 902—910.
- [54] Naeem S. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology*, 1998, 12: 39—45.
- [55] Walker B H. Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conservation Biology*, 1995, 9: 747—752.
- [56] Doak, Bigger, Harding, *et al.* The statistical inevitability of stability diversity relationships in community ecology. *American Naturalist*, 1998, 151: 264—276.
- [57] Tilman D. The ecological consequences of changes in biodiversity: a research for general principles. *Ecology*, 1999, 80: 1455—1474.
- [58] Tilman, Lehman, Bristow. Diversity stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence? *American Naturalist*, 1998, 151: 277—282.
- [59] Bai Y F, Wang W J, Zhang Z R. Study fluctuation of *Stipa grandis* communities in southeast Inner Mongolia. *Grassland of China*, 1992, (4): 1—5.
- [60] Bai Y F. The influence of seasonal distribution of precipitation on primary productivity of *Stipa krylovii* community. *Acta Phytocologica Sinica*, 1999, 23: 155—160.
- [61] Bengtsson. Which species? What kind of diversity? Which ecosystem function? Some problems in studies of relations between biodiversity and ecosystem function. *Applied Soil Ecology*, 1998, 10: 191—199.

- [62] Hooper, Vitousek. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 1997, 277: 1302—1305.
- [63] Hooper. The role of complementary and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity. *Ecology*, 1998, 79: 704—719.
- [64] Naeem, Li S. Biodiversity enhance ecosystem reliability. *Nature*, 1997, 390: 507—509.
- [65] Tilman, Wedin, Knops. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystem. *Nature*, 1996, 379: 718—720.
- [66] Tilman, Downing. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 1994, 367: 363—365.
- [67] Hooper D U, Vitousek P M. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 1997, 277: 1302—1305.
- [68] Wilsey, Potvin C. Biodiversity and ecosystem functioning: importance of species evenness in an old field. *Ecology*, 2000, 81: 887—892.
- [69] Alan K K, Melinda D. Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science*, 2001, 291: 481—484.
- [70] Wang G H, Ni J. Responses of plant functional types to an environmental gradient on the Northeast China Transect. *Ecological Research*, 2005, 20: 563—572.
- [71] Kiona, Reynolds. Plant responses to precipitation in desert ecosystems: integrating functional types, pulses, thresholds, and delays. *Ecology*, 2004, 141: 282—294.
- [72] Dennis, Liukang Xu, Nandy King. How plant functional type, weather, seasonal drought, and soil physical properties alter water and energy fluxes of an oak-grass savanna and annual grassland. *Agriculture and Forest Meteorology*, 2004, 123: 13—39.
- [73] Alan K Knapp, Philip A, John M, *et al.* Rainfall variability, carbon cycling, and plant species diversity in a Mesic grassland. *Science*, 2002, 298: 2202—2205.
- [74] Sara Cousins, Regina Lindborg. Assessing changes in plant distribution patterns-indicator species versus plant functional types. *Ecological Indicators*, 2004, 4: 17—27.
- [75] Alan K Knapp, Melinda D, Smith. Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science*, 2001, 291: 481—484.
- [76] Wang R Z, Liu X Q, BAI Y F. Photosynthetic and morphological functional types for native species from mixed prairie in Southern Saskatchewan. *Photosynthetica*, 2006, 44 (1): 17—25.
- [77] Liu X Q, Wang R Z. Photosynthetic pathway and morphological functional types in the vegetation from North Beijing agropastoral ecotone, China. *Photosynthetica*, 2006, 44 (3): 365—386.
- [78] Wang R Z. Plant functional types and their ecological responses to salization in saline grasslands, Northeastern China. *Photosynthetica*, 2004, 42: 511—519.
- [79] Margaret Davis, Shaw R G. Range Shifts and Adaptive Responses to Quaternary Climate Change. *Science*, 2001, 292: 673—679.

参考文献:

- [4] 张国钧, 张荣, 周立. 植物功能多样性与功能群研究进展. *生态学报*, 2003, 23(7): 1430~1435.
- [23] 沈泽昊, 张新时. 基于植物分布地形格局的植物功能型划分研究. *植物学报*, 2000, 42(11): 1190~1196.
- [31] 陈世苹, 白永飞, 韩兴国. 内蒙古锡林河流域植物功能群组成及其水分利用效率的变化——依水分生态类群划分. *植物学报*, 2003, 45(10): 1251~1260.
- [42] 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.
- [43] 白永飞, 张丽霞, 张焱, 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.
- [44] 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.
- [48] 韩梅, 杨利民. 中国东北样带羊草群落 C3 和 C4 植物功能群生物量及其对环境变化的响应. *生态学报*, 2006, 26(6): 1825~1832.
- [49] 郑淑霞, 上官周平. 不同功能型植物光合特性及其与叶氮含量、比叶重的关系. *生态学报*, 2007, 27(01): 0171~0181.
- [50] 孟婷婷, 倪健. 植物功能特性与环境 and 生态系统功能. *植物生态学报*, 2007, 31(1): 150~165.
- [59] 白永飞, 王文江, 张振仁. 内蒙古东南部大针茅草原群落波动性研究. *中国草地*, (4): 1~5.
- [60] 白永飞. 降水量季节分配对克氏针茅草原群落初级生产力的影响. *植物生态学报*, 1999, 23: 155~160.