

植物功能生态学研究进展

周道玮*

(中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春 130012)

摘要:植物功能生态学研究植物种类间或环境梯度内植物某一功能性状变化, 阐释其进化意义或生态意义的生态学分支学科; 围绕 3 个主题开展工作: (1) 利用功能性状作为研究解释的变量, (2) 在种类间, 清晰地性状比较, 表述一般趋势, (3) 在环境梯度内, 清晰或模糊地比较性状的变化。性状是指从细胞到整个有机体个体水平的可测度的任何形态、生理、物候特点, 不包括任何其它生物层次和环境因素。性状一般分为功能性状、表现性状等; 功能性状是指对有机体表现产生强烈影响的性状, 表现性状为反应功能性状作用和变化、并指示植物适合度的性状。功能性状研究不限于个体水平, 现在已广泛联系了群落和生态系统过程与功能, 正在开创植物生态学研究的一个崭新领域。比较是功能生态学的研究手段和途径。中国植物和植被研究基础丰富, 开展中国植物区系的植物功能性状研究将积极贡献于功能生态学发展, 种系发生途径和地理分布途径可能是功能生态学研究的全新视角。

关键词:功能生态学; 性状; 比较; 种系发生

文章编号: 1000-0933(2009)10-5644-12 中图分类号: Q14, Q948 文献标识码: A

A phylogenetic approach to comparative functional plant ecology

ZHOU Dao-Wei*

Northeast Institute of Geography and Agroecology, CAS, Changchun 130012, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(10): 5644 ~ 5655.

Abstract: Functional plant ecology is subdiscipline of ecology which studies plant traits variation among species and along an environmental gradient as well as its ecological and evolutionary significance. Traits are core central concept for functional ecology which can let us understand and predict plant performance and ecosystem processes and functioning. Comparison is an approach and methodology for functional ecology research. Functional ecology has three basic components and approach: (1) constructing trait matrices (i. e. traits linked to evolutionary fitness and that determine the ability of a plant to survive, reproduce or disperse) through screening as the explanatory variables, (2) exploring empirical relationships among these traits across many species in an attempt to elucidate general trends, (3) determining the relationships between traits and environments. China has a great diversity of plants and diverse vegetation in highly heterogeneous environments and we have good understanding on China flora and vegetation, so to explore China's floristic trait with phylogeny and distribution perspective (comparing among species in a genus or a family and comparing among species in a displacement distribution gradient) may produce further findings and new insight for functional ecology and plant ecology.

Key Words: functional ecology; traits; phylogeny; comparison; review

生态学有不同的子学科, 如个体生态学、种群生态学、群落生态学等。虽然这些子学科的界限不是很清晰, 但生态学家认可哪些研究属于哪个子学科, 这是由所研究的生物层次, 如个体、种群或群落及问题类型所

基金项目:国家重点基础研究发展计划(973 计划)(2005CB121101)

收稿日期: 2008-12-05; 修订日期: 2009-02-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhoudaowei@neigae.ac.cn

确限。由于这些子学科所研究的变量不同,所提问的问题不同,并分别在发展各自的理论体系和预测能力,因此,生态学显得有点支离破碎。如何整合不同生物层次的研究知识以促进生态学良好健康发展,生态学家面临挑战。功能生态学^[1]联系形态、生理、个体、种群、群落和生态系统,被赋予了整合不同层次的功能^[2]。

植物功能生态学不限定某一植物层次,任何一层次的研究问题都可能出现在一篇论文里,不表述与其他生态学科的联系和差异,不但重视研究了什么现象,更重视怎样研究。研究者公认,功能生态学为独立的生态学子学科^[1,3~5]。自 1987 年《functional ecology》创刊以来,功能生态学还没有一个如一般理解的标准化的定义,基本可以理解为研究植物某一功能性状的变化,阐释其进化意义或生态意义,并围绕下面 3 个主题开展工作:(1)利用功能性状,即联系进化适合度及决定植物存活、繁殖和扩散能力的性状)作为研究解释的变量,(2)在种类间,清晰地进行性状比较,表述一般趋势,(3)在环境梯度内,清晰或模糊地比较性状的变化^[2]。

植物功能生态学近似于植物生理生态学,但植物生理生态学在野外或实验室内,以植物的细胞或组织或部分生物体研究植物性状的功能特点,以推定植物总体的生理模式,预测植物在自然界的分布或表现。在自然界,由于植物新特点的不断产生及其相互协调作用,这种预测经常不充分。植物功能生态学为植物生理生态学的进一步发展,由于其在非常宽泛的植物类群间进行植物性状功能比较,研究方法连贯,对应的生物层次至少在个体以上,因此对植物表现具有较好的理解和预测^[4]。一般,植物功能生态学每次研究的性状少,但种类多,这不同于植物生理生态学。同样的信息,解释内容的些许变化,有作者将之标定为比较进化生态学^[6,7]。

现在,基于性状比较的植物功能生态学的研究已超越先前较多物种的个体水平,被赋予了广阔的研究空间,在解释群落或生态系统功能方面发挥了独特作用^[2,8,9]。植物功能生态学不是一门很新的学科,但研究途径新颖,30 多年来又得到了长足的发展。因此,全面概述其研究进展和各方面成就需要不同研究领域的共同努力,本文试图提纲挈领地对植物功能生态学的发展主线做一综述,梳理植物性状的研究范畴,勾勒植物功能生态学的研究脉络、走势及其与其它生态学研究内容的联系,以贡献于中国植物功能生态学的研究发展。

1 性状、功能性状、表现性状

性状一词源于人们的日常口语,后逐渐特化为不同学科领域的专门术语。Darwin 最初使用“性状”是为有机体表现的预测者或代言者^[10]。现在,“性状”一词非常混乱,在不同的生物层次所指的内容不同,甚至环境因子经常也被称为植物性状。曾经使用的相似或相联系的术语还有特征(性状组及其变化类别^[11~16])、属性(性状的不同状态^[17~19])、症状(反复出现的性状属性的组合^[20])。用同一术语表述不同的内容或同一内容用不同的术语表述势必会引起混乱,不利于学科发展。

Violle 等鉴于性状一词的混乱用法,对其进行了梳理和界定^[21]。作者定义性状为:从细胞到整个有机体个体水平的可测度的任何形态、生理、物候特点,不包括任何其它生物层次和环境因素。环境的称为因子、种群水平的称为统计参数^[22],群落或生态系统的特点或过程,如群落多样性、生物量、分解、土壤资源有效性,可以用性质表述(表 1)。性状在某一地点某一时刻的特定值或状态称为属性,性状在不同时间不同地点表现的属性可能不同。这表明,一个物种没有单一的性状属性,因此,性状在种内或种间的比较将可以实现,区域环境内测定的信息(如平均值及其方差)可以用来解释性状的生态或进化意义^[9,23,24]。

植物性状分为功能性状和表现性状。文献对“功能性状”的使用各式各样,一般是指功能的代表(如比叶面积 SLA 代表光合)或功能本身(如光合),也被认为是强烈对有机体表现或个体适合度有影响的性状,也被认为是对生态系统功能形成产生影响的性状。简单地,植物功能性状可以定义为,直接影响植物表现,并间接影响植物适合度的植物的任何形态(M)、生理(p)、物候(p)的性状(M-P-P 性状)。Hodgson 等关于软性状和硬性状方案过于主观^[25]。

根据 Arnold 关于动物的“形态、表现、适合度”体系,形态性状(既功能性状之一)直接或间接影响表现性状,反过来,又直接或间接影响适合度,表现性状是直接受影响适合度的性状^[26]。在某一特定环境中,物种或个体表现可以通过生长、繁殖、存活能力(即达尔文适合度)确定,植物的适合度可以通过植物营养生物量、繁殖

输出和植物存活这 3 个表现性状测定并表达。

表 1 性状及其相关术语定义^[21]
Table 1 The definition of trait and associated terms

术语 Terms	定义 Definitions
个体水平	总定义
	性状: 从细胞到整个有机体, 在个体水平上表现出来的可测度的形态、生理或物候特点, 不涉及环境 和其它组织层次。
	属性: 性状在环境梯度某一点上表现出来的值或状态(modality)。
	功能性状: 通过影响生长、繁殖和存活而间接影响适合度的任何性状。
	表现性状: 适合度的直接度量(值)。对于植物, 认知的有三类表现性状: 营养生物量、繁殖输出(如种子生物量, 种子数量)和植物存活(率)。
	与环境相互作用
种群、群落或生态系统水平	响应性状: 对环境条件变化作出响应的任何性状属性。
	生态表现: 整个有机体对环境梯度表现出的响应, 由一个或几个表现性状(最大、最小或平均或方差)评定。
	影响性状: 表现对环境条件、群落或生态系统有影响的植物的任何性状。
	统计参数: 直接表明种群有限增长率特征, 特定年龄或阶段的存活率、繁殖率、生长率、和发育率。
	群落或生态系统性质: 群落或生态系统水平测定的任何特征或过程。
	群落功能参数: 功能性状在群落水平集合出的任何特征。

表现性状的鉴别对于统计分析非常重要, 表现性状与功能性状之间的关系是一直在探求研究的问题(图 1)。不同生物层次, 研究者确定的功能性状不同, 所讨论的表现性状也不一样, 这方面的研究现阶段方兴未艾。

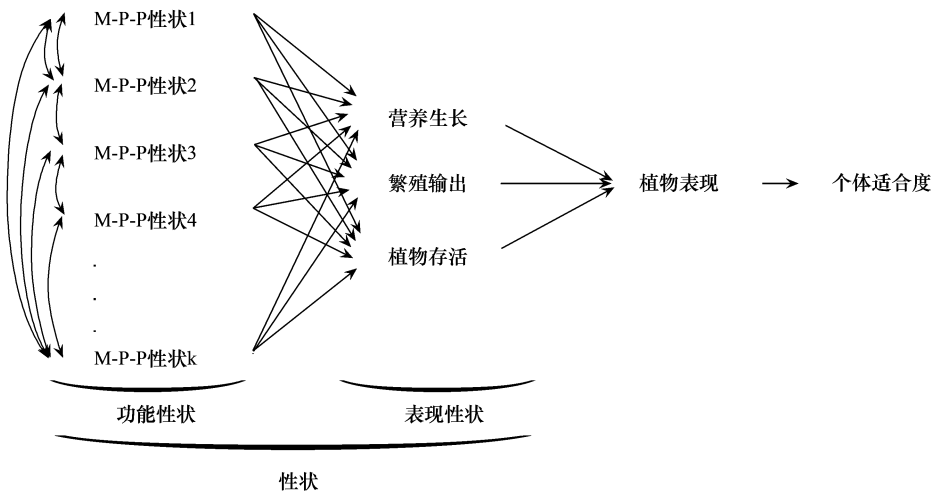


图 1 形态(M)、生理(P)和物候(P)性状(1 至 k) 相互作用, 影响 1 个或 3 个表现性状(营养生物量、繁殖输出或植物存活), 表现性状决定植物表现及其个体的适合度, 未标出表现性状的相互关系及功能性状与表现性状的正负反馈^[21,26]

Fig. 1 Interactions between morpho-physio-phenological (M-P-P) traits (from 1 to k), modulate one or three performance traits (vegetative biomass, reproductive output and plant survival), which determine plant performance and its individual fitness, interrelations among performance traits and feedbacks between performance and M-P-P traits are not represented^[21,26]

2 研究策略

2.1 理论思辨

生态学一直在纠缠一般趋势和精确描述的问题, 整合各生物层次的知识有助于加强理解生态学, 并产生新的研究点。功能生态学是一个相对可接受的联系不同生态学家思想、结果和技术的研究途径和学科。功能是什么? 怎样表述功能首先存在理论思考。

有机体是一个远离热动力平衡的开放系统, 通过吸收和输出物质或能量在一个环境中保持存在。生态学

中,生态学家使用功能一词,一般基于3层意义,(1)遵循原子理论,强调过程,兼顾特征,即物质与能量问题。(2)遵循人类社会的社区途径,重视各部分间的营养相互决定性及其对整体生产和消费的作用,即成本收益等经济学的途径,(3)遵循达尔文理论,认为生物体是自然选择所驱动的进化过程的结果。所有这3条基础遵循一个共同基本点:生物体是一个动态的东西,与环境相互作用,形成一个资源过程系统^[1]。

功能,即表现的作用,包括作用和作用方式,驱使一个物体或过程完成目的(标)。达尔文进化论对目标进行了解释:性状对有机体存活和繁殖力的贡献;当性状过去成功,并且当过去的环境条件能使它们重复出现时,它们依然能驱使这个过程成功;所以,功能几近于适应^[1,27]。

功能可以被判断,如转化光量子 and 矿物质成为生物量的光合效率、产生ATP的呼吸过程的效率、最大化光截获和最小化输导水分损失的叶片形状的效应、最大化从周围环境吸收C₂的呼吸结构的效应。也就是说,通过对整体或器官系统的动态平衡或生产和消耗的贡献,结构和过程可以被评价判断,功能可以被认知。

达尔文适合度的组分,存活率、繁殖力、发育速度也可以相对地用于评价功能。增加适合度(最大化存活率和繁殖力,最小化发育速度)的那些功能如果在种群中的频次增加,某一功能变异或多或少是适应的。通过定义,可以问,只有过去在种群中扩展的那些性状(最大化存活率和繁殖力,最小化发育速度)才能表现在现在种群中,它们是哪些?适应主义者面临的挑战是:在特定环境条件下,确切地发现为什么一个性状的变异比另一些性状更好?这涉及联系生理性状的即时评估和最终评估。一个性状的完美适应不是最重要的,重要的是进化可能滞后于环境变化、进化变化的可能范围体现在各样的途径、某一特定性状可能不是适应,但对另一性状产生单方面影响,这些对适应主义者是重要的^[28]。

先验模型^[29]常用于评估功能。首先建立明确可信的生理功能和适合度的连接关系,有时外带额外假定,如最大化净能量回报等同于最大适合度(最优觅食理论^[30]),有时建立更多的直接假定,如生理过程与存活率、生殖力和发育速度关系之间的连接^[31]。这一领域的许多模型是减少代谢需求间资源分配过程的对立的生理知识。资源被假定有限(由于资源获取结构和过程的有限性质),所以权衡变成了模型的重要特点,最优化原理被用于预测有机体在真实世界的可能功能,如生活史周期理论中,假定父母的繁殖投资与繁殖后代的存活率相权衡。

理论上,模型中的假设及其后来的预测应该依据观察检验。这一途径,即假定推导模型途径^[32],是先确定假设,利用逻辑(适合的数学)预测,然后在控制条件下检验,也有在不同层次上进行检验的可能,即建立结构(假定)和总体可解释的模型(预测)。实际上,假设和预测比检验容易,所以,生活史理论对于获得精确的权衡信息和继续严格检验预测存在很多困难。另外,除了实际获得自然种群生命表信息很难以外,对于两个种群分离出生态原因也很难。

“理论是灰色的,生命的常绿之树是绿色的”,这是许多功能生态学家和生理学家的座右铭。意思是说他们的兴趣在于调查和建立这些生理过程,而不是建立抽象的过于简单的这些过程的模型。然而,通常存在的问题是,为什么某一特定生存环境条件下,某一特定生理性状适合于某一有机体。如果研究某单一有机体的某单一生理过程,可以可信地评说这一生理途径的适应过程,然后,明智或不明智地做出有价值的关系判断。但相同性状对不同环境或不同性状对相同环境的可能成功性,这需要明确或不明确地联系存活率、生殖力和发育速度。对这一联系的一个特殊有力的途径是比较研究:在不同环境中,对密切相关的种类间的性状分异进行比较;相似生态条件下,对相关有机体性状间的分异进行比较。Grime的植被对策分类^[13]是基于后一途径:判定对存活率、繁殖力和发育速度有重要和差异影响的环境因子,用于定义具有不同选择压力的生境,然后在这些生境内,鉴定出对策——性状组合及其它们在不同分类群间表现的趋同性。

比较途径存在问题,无论生理生态学家的的工作怎样详细,功能及其适合度意义之间的联系即使是明确,有时也不精细,存在循环证明问题。相关关系不足以证明特定的偶然关系。

遗传型或基因组表型是由基因控制的,先验途径(模型)或后验途径(实验)对此都没有贡献。生理过程的大量变化来源于环境。如果变化的可塑反应也是遗传控制的,那么什么条件有利于刚性生理过程中的可塑

问题就非常重要。实验是解决问题的最好办法,唯一的做法还是比较实验^[5]。

功能生态学涉及很多,主要是过程而不是特征,并关联适应。无论如何,功能生态学的基本问题是性状为什么发生变化,它对生物或生物系统生命的意义。功能或适应意义只有在比较时才能观察、测量、表述、讨论、证明。性状的适应并不一定是完善的,它们如何存在,只有可比较时,才知道一个比另一个更适应。适应完全是比较概念。性状是怎么产生的很难说清,那可能是过去历史的结果,但这不影响测量比较性状的适应值及适合度,但不可以解释性状产生的目的,否则,就陷入目的论的哲学难题^[33]。再次强调,功能与适应研究的基本手段是比较,但生态系统水平的功能定义存在模糊和歧义^[34]。

现在,许多研究主题涉及功能,功能生态学除了在个体水平讨论物种表现外,毫无疑问地也涉及有机体在群落中的功能,至少是功能形成,如生态位-有机体在群落中的“工作”^[35],这是因为有机体与群落环境及其他有机体相互发生作用。重要问题是有机体所作所为对群落生产与收益平衡的意义,这是评价选择的重要标准。但是,群落怎样平衡生产与收益?研究所选择性状组在群落内发生的频次如何?它们对生物或有机体的功能意义问题,还没有答案。

Keddy 认为功能生态学有 3 个基本组分和研究途径^[36], (1) 通过遴选构建性状模板或称矩阵, (2) 探究性状间的实验关系, (3) 探究性状与环境间的关系。功能生态学需要测量大量的物种,如果测量少,存在两个问题,一是不能提供足够大的样本,无法检验性状间或性状与环境间的关系是否有统计显著意义,二是无法知道所观察的关系状态是否是自然界的普遍存在,或仅是所观察几个物种的特有的关系。

2.2 研究途径

个体和种群生态学研究的是一个种或几个物种的一个或几个性状,比较生态学研究大量物种的一个或几个性状。哪些性状可被用作模板测量有广泛的思考和创新空间。人们首先思考有机体表现的基本功能,然后研究哪些性状可以简易测量并表述这些功能。一般,基于 3 项能力进行评价选择:资源获取能力,忍受极端环境能力,邻体的竞争能力。然后寻找哪些性状可以表现这些功能,也可以直接对这些能力进行生物鉴定^[36],利用一个或几个植物尺物种比较植物的相对竞争能力是邻体竞争能力的例子,这种办法的缺点是我们预先不知道从哪项功能或性状开始,如对食草动物的防御也许优先于竞争能力相关的性状。另外,某一物种的一个性状,可能在其它物种内也表现相同,人们很难解释与其相联系的功能,因为那是系统发育的结果。除了上述提到的模型途径外,功能生态学比较实验研究存在两种途径。

Grime 和 Hunt^[37] 及 Grime^[38] 遴选途径:遴选,在一个或多个实验条件下,同时测量大量物种的某一个性状的反应,即生态性状的一种测量方法。一般是联系生活史的性状,如个体大小、繁殖输出、代谢率等,以对性状进行生物鉴定。典型工作是 Grime 和 Hunt^[37] 的 132 种植物的最大生长率研究。但是,他们的工作有两项不足:所有物种都处在相同条件下,不可能都表现出最大相对生长率,所以微环境和物种间的差异被忽略了;数据分析简单,遴选系统地测定了大量数据,但分析不透彻,影响力下降。《Comparative Plant Ecology》第二版出版^[39],遴选途径走过了近 50a 的研究,进入了一个新的阶段。

Peters^[40] 和 Rigler^[41] 的经验主义途径:认为自然界是持续进化慢慢积累的过程,每个细节都有利于存在,进化输出的多样性是重要的,很难有理论和模型对此作出预测。因此强调,寻求可测度的自变量和因变量之间的数量关系,进行测度表述,此方法的局限是人们只能寻找性状与环境之间的关系。这一途径的研究在近 10a 得到了长足发展,人们不但比较研究了物种间及不同生境间性状的差异及其进化和生态意义,同时,人们做了大量联系性状与群落组成、物种共存及性状与生态系统功能的研究。

比较方法可以做到寻求性状间及性状与环境间的关系,这两种方法现在也已经逐渐结合,并产生了灿烂的结果。有效的途径是通过测量大量物种的多量性状,探究其存在格局。不这样做,人们经常争论从哪入手,怎么做,做什么的问题^[36]。

3 研究进展

利用性状,而不是植物种类及其名称,产生了许多预测范式。利用种类组成的变化产生不出普遍意义的

预测,如美国湿地研究结果不能预测东南亚湿地的可能变化。性状间的关系研究及其性状与环境关系的研究有很多成功经典的例子。对于不同的研究问题,遴选哪些性状进行研究,不同的研究者选取的不同。Cornelissen 等^[42]认为植物生活型等 28 个性状可以用于研究植物功能群(PFTs)的划分并用以预测生态系统过程和反映(表 2)。同时,分析了这些性状的指示意义及其研究途径^[43],并倡议作为方法论和国际间共同遵守的研究协议。

表 2 植物功能性状及其对四类环境变化、植物竞争强度、植物对草食动物和病源的防御及植物对生物地化循环和干扰状况的影响及响应联系^[42]

Table 2 Plant functional traits and their influences on and association with four classes of environmental change, plant competitive strength and plant defence against herbivores and pathogens, and biogeochemical cycles and disturbance regimes^[42]

	气候反映	CO ₂ 反映	对土地资源的反映	对干扰的反映	竞争强度	植物防御/保护	对生物地化的影响	对干扰状况的影响
全株植物性状								
生长型	*	*	*	*	*	*	*	*
生活型	*	*	*	*	*	*	*	*
植物高	*	*	*	*	*	*	*	*
分蘖性	*	?	*	*	*			?
长刺度		?			*	*		?
可燃性		?			*	?	*	*
叶片性状								
比叶面积	*	*	*		*	*	*	
叶片大小	*	?	*		*	*	*	
干物质量	*	?	*			*	*	*
N、P 含量	*	*	*	*	*	*	*	
物理强度	*	?	*	*		*	*	
叶片寿命	*	*	*	*	*	*	*	*
叶片物候	*		*		*		*	*
光合途径	*	*			*			
叶片耐霜力	*				*	*		
茎和地下性状								
比密度	*	?	?	*		*	*	*
枝条干物质量	*	?	?	?		*	*	*
枝条干燥时间	*	?	?				?	*
树皮厚度			*	*		*		?
比根长	*	?	*		*	*		?
细根直径	*	?	*					
根深度分布	*	*	*	*	*		*	*
95% 的根深度	*	?	*		*			*
营养吸收策略	*	*	*	*	*		*	
更新性状								
扩散模式				*				
扩散体的形状和大小				*				
种子重量			*	*	*	*		
抽条能力		*	*	*			*	

* 有影响 With effects; ? 不清楚 With or Without effects

最初,功能生态学关于性状的研究凝聚于单一性状的分布变化、组合性状的变化及其关系、以及利用性状解释群落及其生态系统过程和功能的意义^[44]。

英国的 J. P. Grime 等人^[17,44~47]代表了种类间植物功能性状的比较学派,发展了 C-S-R 植物对策理论^[48]。Shipley 和 Keddy^[49]扩展了 Grime 和 Hunt^[37]的研究方法,比较富营养和贫营养条件下物种的相对生长速率,发现最大生长率和胁迫敏感度密切相关。遴选哪些性状,怎么遴选等还有许多工作要做。此途径对假

说进行检验的能力还有待发展,如贫营养库中的植物能增加对草食动物防御的分配,因为研究表明,可食性与相对生长率之间不相关。相对生长速率联系植物竞争能力、物种共存、生态系统功能,尽管其概念所涉及的研究简单,但一直倍受研究者关注和重视,并在反复进行检验研究。

澳大利亚的 M. Westoby 代表了全球视角的植被类型间性状比较的植物功能研究方向,发展了 LHS(植物叶片、高度、种子大小)植物对策学说^[50~52]。Wright 等比较了 175 个地点 219 个科的 2548 种植物的 6 个叶片性状(LMA ,单位面积重量; A_{mass} ,光合同化率; N ,叶片中的氮含量; P ,叶片中的磷含量; R_{mass} ,暗呼吸率; LL ,叶片寿命),称为世界叶片经济谱^[53],世界范围内揭示了叶片投资效率,性状间的关系及性状与植被型和气候的关系(图 2,图 3),发展了“表型空间”思想^[54]。

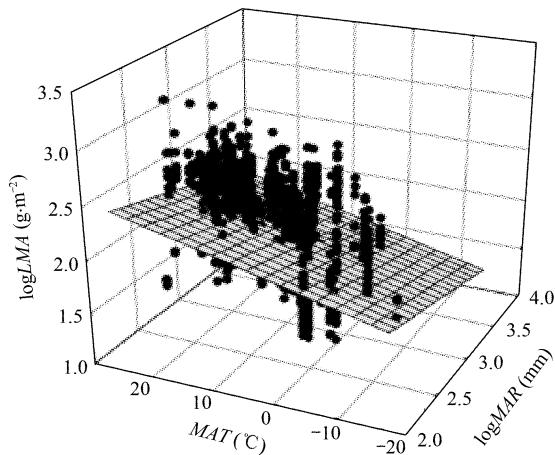


图 2 全球范围内(163 个地点,2370 种植物)叶片单位面积重量(LMA)与年平均温度(MAT)和年平均降雨(MAR)的关系($P < 0.0001$)^[53]

Fig. 2 LMA as a function of MAT and MAR within a global range (2370 species from 163 sites) ($P < 0.0001$)^[53]

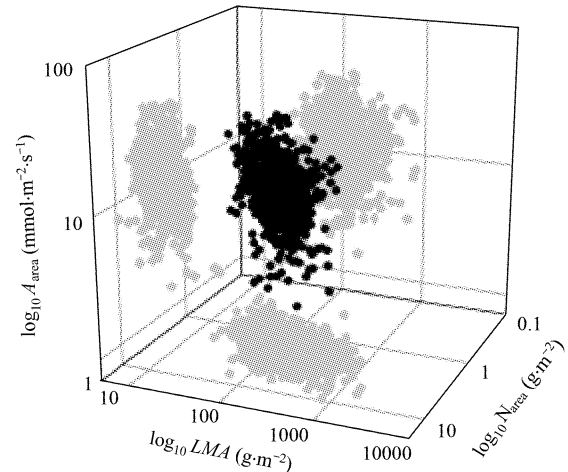


图 3 单位叶面积重量(LMA)与叶片中 N 及光合速率(A_{area})的关系(706 种)^[53]

Fig. 3 Three-way relationships among LMA , A_{area} and N_{area} (706 species)^[53]

加拿大的 P. Keddy 依据植物竞争理论和湿地植物,发展了性状与环境梯度关联分析的功能生态学研究途径^[55~57]。Gaudet 和 Keddy 发展了竞争能力的生物鉴定方法^[58],发现与体积相关的性状是最重要的,植物体积与叶片形状是植物相对竞争能力的最好指示^[56]。

美国的 D. Tilman 等基于资源和竞争联系了植物功能性状与生态系统营养的关系研究,整合了性状与生态系统功能的关联(图 4)^[59,60]。Tilman 证明植物耐荫与耐低氮水平呈负相关,即地上与地下的觅养能力呈负相关^[61,62],再一项重要工作就是发现生长率与地上和地下分配的关系,Shipley 和 Peters 对此作了进一步检验^[63]。Fornara 和 Tilman 进一步研究了植物功能群对土壤 C、N 积累的影响^[64]。

美国的 P. B. Reich^[65~69]等发展了群落性状分析及其功能关联研究,整合了性状与群落生态学及进化研究,开辟了功能生态学研究新领域,作为典型的代表人物,他们的研究很宽泛。利用功能性状发展的“性状-环

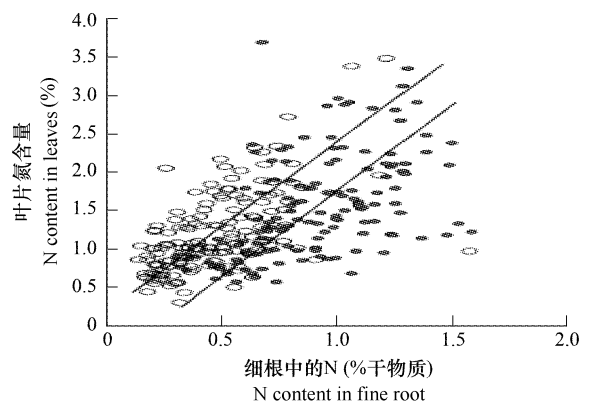


图 4 叶片性状(N)与细根性状(N)的相关关系^[59]

Fig. 4 Correlation between leaf traits (N) and fine root traits (N)^[59]
空心点为 C4 草本植物,实心点为 C3 草本植物,两条线分别为标准化的主轴 Open and filled symbols are C4 and C3 grass species respectively, lines are standardized major axes

境”相互作用模型可以奇妙地预测种群及群落动态,Ackerly 进一步论述了群落性性状与群落聚合(assembly)的联系^[70~75]。Garnier 等证明,个体功能性状可以用于大尺度生态系统对土地利用的反应^[24],Lavorel 和 Garnier 分析了干扰与性状及利用性状预测群落组成和生态系统功能的途径和可能^[75,76]。叶片作为重要的功能性状备受瞩目,并且与光合等密切相联系的叶片中的 N、P 含量及其变化研究非常广泛,Kerkhoff 等关于叶片中 N:P 随地理纬度变化是为代表^[78](图 5)。

Petchey 和 Gaston 依据植物功能性状进行的植物功能群分类,为避免利用种类名录研究植物群落并进一步预测群落对全球变化的响应奠定了基础,同时推动了第三代植被模型的发展^[79~81]。

赫胥黎证明,生物体大小与各部分之间存在异速关系,相互间的对数斜率为 2/3^[82],后来证明这一常数更接近 3/4,如植物体积(M)与代谢率(B)关系的普适模型 $B \propto M^{3/4}$ ^[83,84],可谓性状间关系研究的最为经典例子和发现,被称为万物之理^[82]。基于异速的思考和原理,各形态性状间的研究也发现了其间各种稳定不变的相互关系^[85~88]。植物体内元素,特别是 N、P 含量关系及其与植物光合和生长的关系研究深化发展了这一理论体系,并推动了植物计量学的发展^[89~92](图 6)。

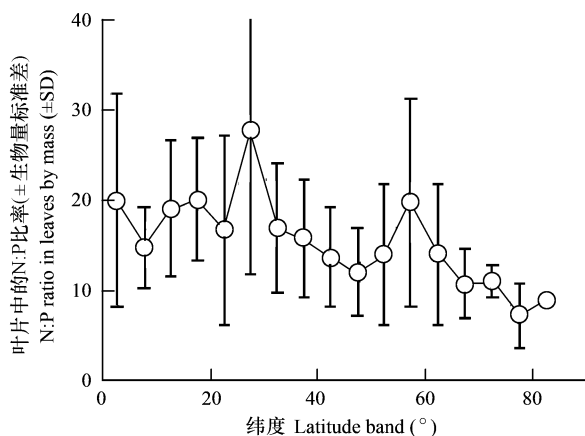


图 5 不同纬度带植物叶片中的 N:P 变化格局^[77]

Fig. 5 Patterns of leaf N:P ratio change in species grouped in different latitude bands

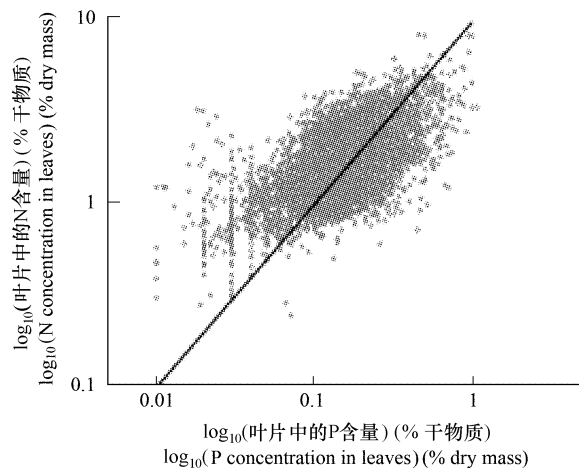


图 6 叶片中 N、P 相互关系及其比例趋势^[89]

Fig. 6 Log-log relationship between leaf N and P concentrations and patterns in leaf N:P relations

Moles 等比较了世界范围内 12669 种被子植物和 318 种裸子植物的种子大小^[93],发现物种间种子大小和生长型密切成正相关,种子大小和植物高度有显著的正相关,不同类群间种子大小特征具有明显的系统发育的进化意义,据此构筑了预测外来种侵入的新框架^[94]。

比较植物功能生态学的基本假设之一是植物个体的功能性状,而不是植物种类,可以用于预测种群、群落和生态系统过程及功能,如物质循环。这一假设的关键是选取哪些重要的功能性状。Cornelissen 等综述了附生植物功能性状与生物地化循环的关系,并列出了更多的性状单,指出了研究方向^[95]。Diaz 等人分析了全球草本植物性状对牧食的反映及利用植物性状预测牧食的可能^[96,97],通过 3 个大陆植物的性状证明植物功能性状可以用于预测群落与生态系统过程^[98]。

Ackerly 和 Cornwell 将性状值累加降解为 α 组分和 β 组分(β 值为物种在群落水平性状平均值的梯度的位置, α 值为某一物种的性状值与共存物种性状平均值的差)^[73],建立了群落水平基于性状的环境梯度分析。这一基于性状的途径分析试图整合功能生态学、梯度分析、群落生态学及物种共存。

4 展望

功能生态学即比较生态学或称比较功能生态学,走过了 30 多年的研究历史,从最初的区域个体种类研究到全球视角的种类研究,为理解植物分布及其功能以及生态意义和进化意义提供了全新的视角和基础,我国

这方面的一些研究多将性状作为观测值,缺少些理论指导和研究目标驱动,一直处于边缘状态,有待于振兴发展。

知道性状在某一环境条件下发生,就可以将性状与群落生态学联系起来,如世界植被类型及海洋植物区系分带的植物特征及环境条件被描述了很多很多,但一直缺失环境与植物性状关系的数量化连接研究^[35]。与任何一个国家和地区相比较,中国的植物和植被都具有更多的多样性和复杂性,因此说,研究中国的植物功能生态学具有得天独厚的条件。同时,中国具有非常好的植物分类和植被研究成果,因此开辟中国的植物功能生态学研究具有非常好的基础。

Lawton 认为,群落生态学犹如一团乱麻^[99],McGill 倡议依据功能性状重建群落生态学研究,认为凝聚于 4 个主题,既性状、环境梯度、相互作用本底、表现通量可以解开这团乱麻^[9]。这里所说的性状包括基础代谢率、种子大小、营养浓度、植株个体大小、潜在光和速率、单位面积叶片重量等。结合现实生态位和功能生态位分析,性状及其他 3 个主题可以对群落存在产生较普遍意义的预测。传统的物种相互作用的主流经验研究、群落矩阵研究^[100]及最近兴起的中性理论研究^[101]等(如群落资源模型^[102]、宏观生态学^[103])对于群落生态学的发展起到了积极的推动作用,各有千秋。基于功能性状的群落生态学研究不以物种名录为基础,被寄予了预测群落普遍性规律的期望^[8,9],依据功能性状的第三代植被模型在孕育产生,这将是群落生态学近段时期发展的主线之一,性状及其进化观点将得到全面体现,功能生态学研究内容也将变得更为丰富。

泛泛的种类间的性状研究产生了对自然界的诸多新认识^[104],依据植物分类系统的研究将是全新的视角,特别是以分类系统和地理分布为基础的种类间及空间的功能性状的比较研究可能对于推动功能生态学的发展将起到积极作用。同时,这既结合传统分类研究、种系发生研究又结合了植物群落生态和物种进化研究,在中国具有非常好的基础和发展前景,同时将积极贡献功能生态学的发展,并开创中国植物生态学研究特色。

References:

- [1] Calow P. Towards a definition of functional ecology. *Functional Ecology*, 1987, 1: 57–61.
- [2] Shipley B. Comparative plant ecology as a tool for integrating across scales- Preface. *Annals of Botany*, 2007, 99: 965–966.
- [3] Grime J P. Research philosophies in functional ecology. *Functional Ecology*, 1987, 1: 71–72.
- [4] Duarte C M, Sand-Jensen K, Nielsen S L, *et al.* Comparative functional plant ecology: rationale and potentials. *Trends in Ecology and Evolution*, 1995, 10: 418–421.
- [5] Bradshaw A D. Functional ecology = comparative ecology? *Functional Ecology*, 1987, 1: 72–73.
- [6] Westoby M, Jurado E, Leishman M. Comparative Evolutionary Ecology of Seed Size. *Trends in Ecology & Evolution*, 1992, 7: 368–372.
- [7] Westoby M, Leishman M, Lord J. Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 1996, 351: 1309–1317.
- [8] Westoby M, Wright I J. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 2006, 21: 261–268.
- [9] McGill B J, Enquist B J, Weiher E, *et al.* Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 2006, 21: 178–184.
- [10] Darwin C. On the origin of species. John Murray, 1859.
- [11] Campbell B D, Stafford S D M, Ash A J. A rule-based model for the functional analysis of vegetation change in Australasian grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10: 723–730.
- [12] Grime J P. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 1974, 250: 26–31.
- [13] Grime J P. Plant strategies and vegetation process. Wiley, Chichester, 1979.
- [14] Grubb P J. A reassessment of the strategies of plants which cope with shortages of resources. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1998, 1: 3–31.
- [15] McIntyre S, Lavorel S, Landsberg J, *et al.* Disturbance response in vegetation-towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10: 621–630.
- [16] Kleyer M. Distribution of plant functional types along gradients of disturbance intensity and resource supply in an agricultural landscape. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10: 697–708.
- [17] Thompson K, Hillier S H, Grime J P, *et al.* A functional analysis of a limestone grassland community. *Journal of Vegetation Science*, 1996, 7:

- 371—380.
- [18] Skarpe C. Plant functional types and climate in a southern African savanna. *Journal of Vegetation Science*, 1996, 7: 397—404.
- [19] Pillar V D. On the identification of optimal plant functional types. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10: 631—640.
- [20] Semanova G V, van der Maarel E. Plant Functional Types: A Strategic Perspective. *Journal of Vegetation Science*, 2000, 11: 917—922.
- [21] Violle C, Navas M L, Vile D, *et al.* Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 2007, 116: 882—892.
- [22] Caswell H. Second derivatives of population growth rate: calculation and applications. *Ecology*, 1996, 77: 870—879.
- [23] Chapin F S, Autumn K, Pugnaire F. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist*, 1993, 142: S78—S92.
- [24] Garnier E, Lavorel S, Ansquer P, *et al.* Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: a standardized methodology and lessons from an application to 11 European Sites. *Annals of Botany*, 2006, 99: 967—985.
- [25] Hodgson J G, Wilson P J, Hunt R, *et al.* Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos*, 1999, 85: 282—294.
- [26] Arnold S J. Morphology, performance and fitness. *American Zoologist*, 1983, 23: 347—361.
- [27] Darwin C. *The origin of species*, 6ed.. John Murry, 1911.
- [28] Galliard J F L, Clobert J, Ferrière R. Physical performance and darwinian fitness in lizards. *Nature*, 2004, 432: 502—505.
- [29] Calow P, Sibly R. Physiological trade-offs and the evolution of life cycles. *Science Progress*, 1983, 68: 177—188.
- [30] Krebs J R, Davies N B. *Behaviour Ecology: Evolutionary Approach*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1984.
- [31] Sibly K, Calow P. *Pant physiological Ecology of Animals: An Evolutionary Approach*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1986.
- [32] Cousens K. Theory, hypothesis and experimental design in ecology. *British Ecological Society Bulletin*, 1985, 16: 76—77.
- [33] Kuang R P, Huang J F, Chen H. Some Important Problems in Evolutionary Ecology. *Nature Explore*, 1994, 13: 32—38.
- [34] Jax K. Function and “functioning” in ecology: what does it means? *Oikos*, 2005, 11: 641—648.
- [35] Elton C S. *Animal Ecology*. London: Macmillan, 1927.
- [36] Keddy P A. A pragmatic approach to functional ecology. *Functional Ecology*, 1992, 6: 621—626.
- [37] Grime J P, Hunt R. Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology*, 1975, 63: 393—422.
- [38] Grime J P, Curtis A V, Curtis A V. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology*, 1981, 69: 1017—1059.
- [39] Grime J P, Hodgson J G, Hunt R. *Comparative Plant Ecology* (2nd edition). Castlepoint Press, Colvend, 2007.
- [40] Peters R H. From natural history to ecology. *Perspectives in Biology and Medicine*, 1980, 23: 191—203.
- [41] Rigler F H. Recognition of the possible: an advantage of empiricism in ecology. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1982, 39: 1323—1331.
- [42] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, *et al.* A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51: 335—380.
- [43] Meng T T, Ni J, Wang G H. Plant functional traits, environments and ecosystem functioning. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2007, 31: 150—165.
- [44] Grime J P. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 2006, 17: 255—260.
- [45] Campbell B D, Grime J P. An Experimental Test of Plant Strategy Theory. *Ecology*, 1992, 73: 15—29.
- [46] Thompson K, Askew A P, Grime J P, *et al.* Biodiversity, ecosystem function and plant traits in mature and immature plant communities. *Functional Ecology*, 2005, 19: 355—358.
- [47] Hodgson J G, Montserrat-Mart G, Cerabolini B, *et al.* A functional method for classifying European grasslands for use in joint ecological and economic studies. *Basic and Applied Ecology*, 2005, 6: 119—131.
- [48] Grime J P. Plant strategy theories: a comment on Craine (2005). *Journal of Ecology*, 2007, 95: 227—230.
- [49] Shipley B, Keddy P A. The relationship between relative growth rate and sensitivity to nutrient stress in twenty-eight species of emergent macrophytes. *Journal of Ecology*, 1988, 76: 1101—1110.
- [50] Westoby M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 1998, 199: 213—227.
- [51] Westoby M, Falster D S, Moles A T, *et al.* Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 125—159.
- [52] Westoby M. Plant ecological strategies. *South African Journal of Botany*, 2007, 73: 275—276.
- [53] Wright I J, Reich P B, Westoby M, *et al.* The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428: 821—827.

- [54] Pigliucci M. Finding the way in phenotypic space: the origin and maintenance of constraints on organismal form. *Annals of Botany*, 2007, 100: 433 — 438.
- [55] Boutin C, Keddy P. A functional classification of wetland plants. *Journal of Vegetation Science*, 1993, 4: 591 — 600.
- [56] Keddy P, Nielsen K, Weiher E, *et al.* Relative competitive performance of 63 species of terrestrial herbaceous plants. *Journal of Vegetation Science*, 2002, 13: 5 — 16.
- [57] Fraser L H, Keddy P. Can competitive ability predict structure in experimental plant communities? *Journal of Vegetation Science*, 2005, 16: 571 — 578.
- [58] Gaudet C L, Keddy P. Predicting competitive ability from plant traits: a comparative approach. *Nature*, 1988, 334: 242 — 243.
- [59] Craine J M, Tilman D, Wedin D, *et al.* Functional traits, productivity and effects on nitrogen cycling of 33 grassland species. *Functional Ecology*, 2002, 16: 563 — 574.
- [60] Fargione J, Tilman D. Plant species traits and capacity for resource reduction predict yield and abundance under competition in nitrogen-limited grassland. *Functional Ecology*, 2006, 20: 533 — 540.
- [61] Tilman D. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, New Jersey, 1982.
- [62] Tilman D. *Plant Strategies and the Structure and Dynamics of Plant Communities*. Princeton University Press, New Jersey, 1988.
- [63] Shipley B, Peters R H. A test of the Tilman model of plant strategies: relative growth rate and biomass partitioning. *American Naturalist*, 1990, 136: 139 — 153.
- [64] Fornara D A, Tilman D. Plant functional composition influences rates of soil carbon and nitrogen accumulation. *Journal of Ecology*, 2008, 96: 314 — 322.
- [65] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, 1992, 62: 365 — 392.
- [66] Reich P B, Ellsworth D S, Walters M B, *et al.* Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. *Ecology*, 1999, 80: 1955 — 1969.
- [67] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *PNAS*, 2004, 30: 11001 — 11006.
- [68] Reich P B, Oleksyn J, Modrzyński J, *et al.* Linking litter calcium, earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species. *Ecology Letters*, 2005, 8: 811 — 818.
- [69] Reich P B, Wright I J, Lusk C H. Predicting leaf physiology from simple plant and climate attributes: A global GLOPNET analysis. *Ecological Applications*, 2007, 17: 1982 — 1988.
- [70] Ackerly D D, Dudley S A, Sultan S E, *et al.* The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. *BioScience*, 2000, 50: 979 — 995.
- [71] Ackerly D D. Community assembly, niche conservation, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences*, 2003, 164: S165 — S184.
- [72] Ackerly D D, Monson R. Waking the sleeping giant: the evolutionary foundations of plant function. *International Journal of Plant Sciences*, 2003, 164: S1 — S6.
- [73] Ackerly D D, Schwikl D W, Webb C O. Niche evolution and adaptive radiation: testing the order of trait divergence. *Ecology*, 2006, 87: S50 — S61.
- [74] Ackerly D D, Cornwell W K. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, 2007, 10: 135 — 145.
- [75] Hunt R, Colasanti R L. Self-assembling plants and integration across ecological scales. *Annals of Botany*, 2007, 99: 1023 — 1034.
- [76] Lavorel S, McIntyre S, Landsberg J, *et al.* Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*, 1997, 12: 474 — 478.
- [77] Lavorel S, Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 2002, 16: 545 — 556.
- [78] Kerkhoff A J, Enquist B J. Ecosystem allometry: the scaling of nutrient stocks and primary productivity across plant communities. *Ecology Letters*, 2006, 9: 419 — 427.
- [79] Petchey O L, Gaston K J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 2002, 5: 402 — 411.
- [80] Petchey O L, Gaston K J. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 2006, 9: 741 — 758.
- [81] Petchey O L, Hector A, Gaston K J. How do different measures of functional diversity perform? *Ecology*, 2004, 85: 847 — 857.
- [82] Niklas K J. Plant allometry: is there a grand unifying theory? *Biological Reviews*, 2004, 79: 871 — 889.
- [83] West G B, Brown J H, Enquist B J. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 1997, 276: 122 — 126.
- [84] West G B, Brown J H, Enquist B J. The fourth dimension of life: fractal geometry and allometric scaling of organisms. *Science*, 1999, 284: 167

— 169.

- [85] Niklas K J. Plant Allometry. Chicago: University of Chicago Press, 1994.
- [86] Niklas K J, Enquist B J. On the vegetative biomass partitioning of seed plant leaves, stems, and roots. *American Naturalist*, 2002, 159: 482 — 497.
- [87] Niklas K J, Enquist B J. An allometric model for seed plant reproduction. *Evolutionary Ecology Research*, 2003, 5: 79 — 58.
- [88] West G B, Brown J H. The origin of allometric scaling laws in biology from genomes to ecosystems: towards a quantitative unifying theory of biological structure and organization. *Journal of Experimental Biology*, 2005, 208: 1575 — 1592.
- [89] Navas M L, Moreau-Richard J. leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry, and interspecific trends in annual growth rates. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, 2005, 27: 107 — 114.
- [90] Niklas K J, Cobb E D. N, P, and C stoichiometry of *Eranthis hyemalis* (Ranunculaceae) and the allometry of plant growth. *American Journal of Botany*, 2005, 92: 1256 — 1263.
- [91] Niklas K J. Plant allometry, leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry, and interspecific trends in annual growth rates. *Annals of Botany*, 2006, 97: 155 — 163.
- [92] Niklas K J, Cobb E D. Biomass partitioning and leaf N,P-stoichiometry: comparisons between tree and herbaceous current-year shoots. *Plant, Cell and Environment*, 2006, 29: 2030 — 2042.
- [93] Moles A T, Ackerly D D, Webb C O, *et al.* A brief history of seed size. *Science*, 2005, 307: 576 — 580.
- [94] Moles A T. A new framework for predicting invasive plant species. *Journal of Ecology*, 2008, 96: 13 — 17.
- [95] Cornelissen J H C, Lang S I, Soudzilovskaia N A, *et al.* Comparative cryptogam ecology: a review of bryophyte and lichen traits that drive biogeography. *Annals of Botany*, 2007, 99: 987 — 1001.
- [96] Diaz S, Noy-Meir I, Cabido M. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology*, 2001, 38: 497 — 508.
- [97] Diaz S, Lavorel S, McIntyre S, *et al.* Plant trait responses to grazing—a global synthesis. *Global Change Biology*, 2007, 13: 313 — 341.
- [98] Diaz S, Hodgson J G, Thompson K, *et al.* The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 2004, 15: 295 — 304.
- [99] Lawton J H. Are there general laws in ecology? *Oikos*, 1999, 84: 177 — 192.
- [100] Whittaker R H. *Communities and Ecosystems*. London: Macmillan, 1975.
- [101] Hubbell S P. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. New Jersey: Princeton University Press, 2001.
- [102] Tilman D. Ecological competition between algae: experimental confirmation of resource-based competition theory. *Science*, 1976, 192: 463 — 465.
- [103] Brown J H. *Macroecology*. Chicago: University of Chicago Press, 1995.
- [104] Körner C. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer-Verlag, 2003

参考文献:

- [1] 况荣平, 黄京飞, 陈洁. 进化生态学中的若干问题. *大自然探索*, 1994, 13: 32 ~ 38.
- [2] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境 and 生态系统功能. *植物生态学报*, 2007, 31: 150 ~ 165.