



评述

植物功能性状研究进展

刘晓娟, 马克平*

中国科学院植物研究所, 植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093

* 联系人, E-mail: kpma@ibcas.ac.cn

收稿日期: 2014-09-26; 接受日期: 2014-12-10; 网络版发表日期: 2015-03-12

国家重大科学研究计划(批准号: 2014CB954104)和国家自然科学基金(批准号: 31300353)资助项目

doi: 10.1360/N052014-00244

摘要 植物功能性状是指植物体具有的与其定植、存活、生长和死亡紧密相关的一系列核心植物属性, 且这些属性能够显著影响生态系统功能, 并能够反映植被对环境变化的响应。越来越多的研究表明, 相比大多数基于植物分类和数量的研究, 植物功能性状在种群、群落和生态系统尺度上, 都已成为解决重要生态学问题的可靠途径。本文回顾了植物功能性状研究的发展历程, 总结了近 10 年来基于植物功能性状研究的前沿科学问题, 包括功能性状的全球分布格局和内在关联, 沿环境梯度的变化规律, 功能多样性的定义及应用, 与群落物种共存机制和群落动态变化的关系, 与系统发育的关系, 对生态系统功能的影响以及对各类干扰的影响和响应。尽管功能性状研究已经延伸到生态学领域的各个方面, 有力推动了各个前沿科学问题的研究发展, 仍然有很多值得关注和着重研究的方向。本文也对未来基于植物功能性状的研究, 从性状测量和选取、研究方法以及研究方向上提出了展望, 并指出, 在当前全球气候变化背景下, 功能性状也可应用于指导生物多样性保护和生态系统管理政策的制定。

关键词功能性状
群落构建
群落动态
环境
功能多样性
谱系关系
生态系统功能
干扰

“功能性状(functional trait)”第一次正式出现在植物学期刊中大约是在 20 世纪末, 被定义为能够强烈影响生态系统功能以及能够反映植被对环境变化响应的核心植物属性(core plant trait), 这些属性是大多数植物具有的共有或常见性状^[1-3]。继而, 生态学家认识到很多生态学关键问题都能够从基于功能性状的研究中得到很好的解释。由此给出了更为详细准确的定义, 即“植物功能性状”指对植物体定植、存活、生长和死亡存在潜在显著影响的一系列植物属性, 且这些属性能够单独或联合指示生态系统对环境变化的响应, 并且能够对生态系统过程产生强烈影响^[4,5]。

最常见的植物功能性状分类包括: 形态性状(morphological traits)和生理性状(physiological traits)、营养性状(vegetative traits)和繁殖性状(regenerative traits)、地上性状(aboveground traits)和地下性状(belowground traits)、影响性状(effect traits)和响应性状(response traits)^[6]以及后来被广泛接受的软性状(soft traits)和硬性状(hard traits)^[4]。软性状通常指相对容易快速测量的植物性状, 如繁殖体大小、形状、叶片面积、树高等; 而硬性状指相比软性状, 更能准确代表植物对外界环境变化的响应, 却很难直接大量测量的一类植物性状, 如叶片光合速率、植物耐寒性、耐阴性等。软性状和硬性状之间有很好的关联,

引用格式: 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展. 中国科学: 生命科学, 2015, 45: 325-339

Liu X J, Ma K P. Plant functional traits—concepts, applications and future directions. SCIENTIA SINICA Vitae, 2015, 45: 325-339, doi: 10.1360/N052014-00244

硬性状应对环境的变化往往和软性状密切相关。例如, 利用种子大小和形状(软性状)可以很好地推测种子在土壤种子库中的持久力(硬性状)。不同的植物功能性状和植物体新陈代谢的特定阶段以及生态系统的特定功能密切相关。大量研究表明, 木质密度和叶片干物质与生态系统的生物化学循环及植物的生长速率显著相关, 种子大小影响植物体的扩散和定植能力, 树高、比叶面积和冠层结构与植物邻体之间的竞争能力有关, 木质密度、树体结构和种子大小则与植物的耐受能力紧密相关^[4,6-11]。

过去 10 年间, 基于功能性状的研究涉及多个层次, 从个体到生态系统水平, 并延伸到生态研究的各个领域, 特别受到关注的前沿科学问题包括: (i) 功能性状间的内在联系以及权衡关系(trade-off); (ii) 功能性状在个体间、物种间以及地域间是否存在差异及其形成原因; (iii) 功能性状沿环境梯度的分布格局以及变化规律(与气候、地形、土壤养分等的关系); (iv) 基于功能性状的功能多样性研究; (v) 通过功能性状来研究局域群落物种共存机制(结构和格局)及群落动态变化规律(存活率、更新率、生长率、死亡率等); (vi) 功能性状与系统发育的关系; (vii) 以功能性状为手段, 研究植被对生物多样性及生态系统功能的影响; (viii) 功能性状对全球气候变化的响应和指示作用; (ix) 功能性状与植物入侵; (x) 功能性状对干扰的响应(包括土地利用变化、火烧、放牧等); (xi) 功能性状与森林经营和生态系统可持续管理的关系。本文就当前生态学家关注的前沿问题总结回顾过去 10 年间的发展历程, 并展望植物功能性状未来最有潜力的研究方向, 以供国内相关领域的同行参考。

1 植物功能性状全球分布格局及性状间的关联和平衡

1.1 重要功能性状的全球分布格局研究

随着科学家对全球环境变化研究的深入, 过去 10 年间, 对于能够响应和影响环境变化的重要植物功能性状在全球尺度上的研究受到了更大关注。其中最著名的是叶片经济型谱(leaf economics spectrum): 通过对全球从北极到热带 175 个地点收集的 219 科 2548 种植物的 6 种能够很好代表叶片形态、结构及

生理特性的性状进行分析, 发现这 6 种叶片性状间存在普遍性的规律, 即在养分循环速度间保持平衡。但是气候对叶片性状及性状间关系的影响在全球尺度上的规律并不明显^[12]。同年, Reich 和 Oleksyn^[13]通过对全球 452 个地区 1280 种植物叶片氮磷含量与温度和纬度梯度之间关系的研究, 提出了叶片氮磷含量的全球分布格局: 越靠近热带, 随着温度的升高和生长季的延长, 植物叶片氮磷含量下降, 氮磷比升高。而形成此格局的原因与植物生理化学计量及土壤基质的地理格局密切相关。除对叶片性状的全球格局进行研究外, Moles 等人^[14]收集了全球 11481 个物种和地点的种子重量数据, 通过与纬度梯度的回归分析发现, 从赤道到纬度 60°的地区间, 种子重量有 320 倍的差异, 但与纬度梯度不成线性相关。并且在热带边缘处, 种子重量呈 7 倍的骤变, 这种差异及骤变主要是由于植物生活型和植被类型不同而造成的。随后, Moles 等人^[15]又收集了全球 7084 种植物及其分布地点最大树高的数据。分析发现, 最大树高在南北半球沿纬度梯度都有十分明显的变化, 赤道附近的平均最大树高是北温带平均最大树高的 29 倍, 南温带的 31 倍, 且在南北半球的变化趋势无异。与种子全球分布类似, 在热带边缘处, 也同样发现了 2.4 倍的平均最大树高骤变, 再次证明物种在热带和温带间生活策略的转变。此外, 最大树高变异跨度比较大的植物通常都生长在干冷和低生产力地区。Chave 等人^[16]通过对全球尺度上包括木质密度(wood density)、机械强度(mechanical strength)、解剖特征(anatomical features)及分枝特征(clade-specific features)等树干性状间, 以及这些性状与生长率、死亡率及地理梯度间的关联分析, 建立了全球树干经济型谱(wood economics spectrum)。

1.2 功能性状间的内在联系和权衡关系

物种的功能性状间存在着各种各样的联系, 其中最普遍的是权衡关系(trade-off)。这种权衡关系是经过自然筛选后形成的性状组合, 也称“生态策略(ecological strategy)”, 即物种沿一定的生态策略轴排列于最适应或最具竞争力的位置^[7,9,11]。研究植物性状间的权衡关系不仅能够使生态学家了解植物生态策略在不同环境内和环境间的差异, 更可以深入探索生态位分化和物种共存的内在机理, 而且有助于理解生态系统净初级生产力和营养循环的发展和变

化. 这些权衡关系主要包括叶片性状间、叶片与枝条及树干性状间、繁殖性状与数量间、繁殖性状与幼苗叶片间、叶片与根性状间的权衡.

分析 7 个新热带森林中 2134 种木本植物的 7 种功能性状间的关系发现, 种子大小、果实大小及树高间存在正相关, 叶片大小和果实大小正相关, 和木质密度负相关^[11]. Westoby 等人^[7]也定义了几个重要的权衡维度, 例如, 叶片单位面积质量与叶寿命、种子大小和数量、叶面积和小枝大小及树高与很多性状间的权衡, 而这些权衡维度在不同气候带、同一景观类型的不同区域间以及同一区域内的共存物种间都有变化, 由此推测, 同一地点内的物种共存其实是多种生活策略的稳定组合. 早在 1998 年, Westoby^[17]就已经定义过叶片-树高-种子(leaf-height-seed, LHS)这个重要的性状权衡维度. 他首先提出比叶面积、树高和种子大小是最能体现物种生存策略的重要性状, 即植物的生存策略可由它们处于三者组成的三维空间内的位置来表达. 随后这个概念无论在草原还是森林生态系统中都得到了证明^[18,19].

种子作为植物生活史中唯一可以移动的阶段, 种子大小、性状和数量, 以及后来形成的幼苗性状间都紧密相关^[20-22]. Moles 和 Westoby^[21]对种子性状的研究做出了卓越贡献. 例如, 通过对 128 种植物种子重量和数量及其他不同生活史阶段的性状进行相关分析发现, 植物并不是简单地通过产生一系列庞大数量的小种子或者小数量的大种子来维持生存策略, 种子重量应该与其他不同阶段的植物性状相结合而形成一定的生活策略, 如植株高度、幼苗存活率、林冠面积、生产和成熟的时间长度等. 对种子大小和幼苗性状分阶段的研究发现, 大种子植物的幼苗有较高的存活率, 这种关系在幼苗建立的最早阶段比较显著, 随着时间的推移, 对幼苗的存活率起重要作用的还有光照强度和单位面积产种量等其他因素^[22].

枝干在植物生活史中起着很重要的作用, 包括支撑地上组织、保存水分养分以及传导树液. 因而和树干相关的性状往往和植物的生理和结构权衡密切相关, 如木质密度、导水率等^[16,23,24]. 对玻利维亚热带森林中 30 种植物包括树冠透光率、木质密度、抗弯强度、抗压强度、韧性及最大树高等多种性状的研究发现, 共存的植物物种间木质密度有显著差异, 且木质密度和枝干的强度和硬度显著正相关. 树高和

木质密度的比值是衡量枝干安全度的重要指标. 耐阴性物种具有比较高的木质密度以增加在林下层的存活率; 先锋树种木质密度低以适应在林窗内的快速生长^[24]. 而对其中更多物种的研究发现, 树种的枝干性状主要有导管体积和数量间的权衡以及组织类型间的权衡 2 种权衡关系. 前一种权衡可以反映水分传导能力和支撑安全度, 后一种权衡则反映了植物对储存和枝干强度的分配比例. 而且植物生长率总是与导管直径和导水率成正相关, 而和木质密度成负相关^[23]. 也有研究对测量木质密度的不同方法进行比较, 发现枝条密度和树干密度显著正相关, 因而可以利用非破坏性的方法获得枝条密度来代替通常使用的带有破坏性的测量木质密度的方法^[25].

植物生长率和死亡率间的权衡被认为是植物生活史中最重要的权衡轴. 而生长率和死亡率间的权衡往往由植物的内在属性、光获取量及干扰共同决定^[8,26,27]. 因而, 研究与植物扩散能力、资源获取能力、耐阴性、抗压性等相关的功能性状与生长率、死亡率之间的关系都有助于了解植物的生活史以及物种共存的真谛. 对 5 个热带森林 240 个物种 4 种植物性状和树木生长率、死亡率的研究发现, 随着木质密度和种子体积的增大, 树木的生长率和死亡率都降低; 而随着树高的增加, 生长率增加, 死亡率降低. 其中, 木质密度是生长率和死亡率的最好指示性状^[26]. 在此基础上, Wright 等人^[8]进一步将这 5 个森林中的植物物种划分为不同的生长阶段, 更细致地研究了 5 种功能性状和植物生长率、死亡率之间的关系. 结果发现, 幼树性状与生长率、死亡率之间的关系密切, 而到成年树后趋势逐渐减弱. 也同样证明了木质密度是指示植物生长和死亡率的最好性状.

植物需要控制生长、开花、传粉和结果的时间以合理分配资源. 时间配置的不同不仅影响植物母株的生长, 也影响子代的存活率^[28,29]. 对瑞典北温带中 572 种植物开花时间、种子大小、扩散方式、植株高度及生活型的调查研究发现, 对于多年生草本植物, 大种子及比较低矮的植物开花时间早, 而一年生的植物却发现了相反的趋势^[28]. 对印度干旱热带森林中 24 种植物连续 2 年的开花、结果、展叶和凋落的时间进行观察, 及其与木质密度、叶片面积和资源利用率的关系研究发现, 植物通过改变各个阶段的起始时间来适应不同年份的恶劣天气以保证后代的

数量^[29].

2 功能性状沿环境梯度的分布格局及变化规律

植物功能性状与环境关系的研究由来已久, 植物功能性状决定植物的生长、存活和繁殖, 因此在物种沿环境梯度的分布格局中起重要作用. 研究两者之间的关系, 不仅有助于生态学家研究生态系统功能以及群落物种共存的原理, 而且为预测全球气候变化对植物分布的影响提供了有效的研究手段. 物种间形态和生理性状的迥异使植物形成了一系列生活策略. 这些策略最终在不同的生态系统和生物群落间表现为沿基础资源轴排列, 资源轴的一端聚集了资源快速获取的生活策略, 另一端则聚集资源高度保存的生活策略^[9]. 资源轴即代表了各种各样的环境因子. 而在不同尺度上, 对植物功能性状分布起决定性影响的环境因子是不同的. 功能性状在特定地点的分布往往是从大尺度到小尺度层层过滤、多重因子共同作用后的结果. 大部分研究都证实, 在全球尺度或大尺度上, 气候因子对植物功能性状的分布起决定性作用; 在中等尺度上, 土地利用和干扰起主要作用; 而在小尺度或局地范围内, 地形因子和土壤因子决定性状的分布.

2.1 与气候之间的关系

大尺度或是区域尺度上气候和性状关系的研究, 多是关于气候梯度下, 植被类型间的性状差异或性状对不同气候类型的响应^[30]. 气候因子一般包含温度(如年均温、生长积温、最高月均温等)、降水(降水量、潜在蒸散、空气湿度)、光照(太阳辐射)等.

温度往往和降水、光照等多种因子共同决定植物性状的分布. 就全球气候分布看, 往往在高纬度气温相对低的地方降水量也比较小. 气温的变化, 特别是生长季温度及其持续时间的长度, 是影响植物生长的重要因子. 低温限制光合作用所需要的碳吸收以及重要元素在植物体内的流动, 决定叶片很多生理性状的地理分布^[13]. 而温度的高低也影响水黏滞度、细胞渗透率及新陈代谢速率, 使得有机质的分解和矿化速率发生变化, 从而改变植物叶片和根系可吸收营养物质的成分和含量, 植物的形态生理结构及

化学物质含量也会发生适应性变化^[31]. 此外, 气温和地球各个地质时期的干扰也影响土壤肥力的分布, 最终影响位于土壤上层植物的功能性状分布. 对全球 2500 多种维管束植物的研究显示, 气温越高、越干旱、太阳辐射越强的地方, 植物每单位面积的叶片质量和叶氮含量越高, 叶寿命越短, 光合能力越弱^[32]. 对中国北部 404 个地点 800 多种植物的性状研究表明, 植物生活型、叶形和光合途径都沿生长季温度和降水梯度显著变化^[33]. 而对全球 452 个地点 1280 多种植物的观察比较发现, 越靠近赤道, 随着温度的增高和生长季的延长, 叶片氮磷含量减小, 氮磷比增加. 且这种分布格局对针叶林、草地植物、禾本科植物及木本植物都是相似的^[13]. 对全球范围内 182 个地点收集的 558 种阔叶树种和 39 种针叶树种的性状和气候间关系比较发现, 年最大月均温高且太阳辐射强的地方, 叶片较厚, 每单位面积的叶干物质高^[34]. 对澳大利亚豆科大豆属(*Glycine*) 34 种植物的研究表明, 种子重量和温度及太阳辐射紧密相关, 而和降水量无显著关系. 在纬度较低的地带, 随着温度升高和植物新陈代谢加快, 种子重量变大; 同样, 太阳辐射增大, 光合产物增多, 种子重量也变大^[35].

降水也是决定植物物种分布和群落组成的一个重要因子, 特别是在水分散失很快的地区, 降水是制约植物多样性最重要的因子. 因此, 沿降水梯度, 植物选择快速吸收水分还是更多地保存水分也成为一种策略. 水分的保存可以通过有效利用有限的水分资源或者通过避免干旱的策略来实现^[36]. 所以一般情况下, 耐干旱的植物叶片小而窄, 比叶面积较低而木质密度偏高^[34,37]; 不耐旱的物种则更多地选择落叶来减少干旱季节的叶片蒸散, 以及低的木质密度在茎干中储存水分^[36]. 对澳大利亚东南部 46 个地点 386 种多年生植物叶片宽度、比叶面积及林冠层高度沿降水和土壤全磷梯度的研究发现, 这 3 个性状都和降水量呈正相关关系^[38]. 对非洲西部热带雨林沿降雨梯度的分析发现, 该地区超过 80% 的植物物种性状分布格局和年降雨量显著相关. 而由性状组成的生活策略中, 起决定性作用的是耐荫性和抗旱性. 木质密度和落叶程度是植物物种沿降水梯度分布的最好指示性状^[39]. 对澳大利亚东部 4 个地点 70 种多年生植物生理性状和降水量及土壤肥力关系的研究发现, 光合能力、叶片暗呼吸速率、气孔导水率及叶氮磷含量和降雨量都表现出显著相关性. 降水量小

的干旱地区, 叶氮磷含量和叶片暗呼吸速率高, 而光合作用效率和气孔导水率低^[40]. 巴拿马 4 个低地森林的研究结果则表明, 随着降雨量的增大, 群落的常绿树种增多, 林冠层叶片单位重量的氮含量和光合速率增大; 而在降雨量小的地方, 植物具有更多寿命较短的叶片, 且叶片磷含量高^[41].

光照强度或光量的获取是制约植物生长的重要因素, 特别是在荫蔽环境较大的热带森林中尤其突出. 喜阳和喜阴植物无论在林冠形状、叶片结构、生理特征和枝干密度上都差异很大^[42,43]. 太阳辐射量的不同使植物的高度和树冠结构形成差异. 而树冠结构包括枝型、叶序、节间长度以及枝条角度, 这些都决定了叶片的数量、分布和几何结构. 进而可以影响光合作用效率和与此相关的生理形态性状^[44,45]. 在光线不足的环境中, 植物树冠宽大且叶层结构薄, 以最大限度地截取光量和减少自我荫蔽; 而生活在光线充足环境中的植物, 生长迅速、树冠垂直结构深、水平宽度和树干直径小, 以竞争更多的能量. 先锋植物的生长方式也与此类似, 需要在光照充足的生境中迅速生长至其邻体无法竞争的高度, 首先占据光照资源. 对利比亚 53 种热带雨林树种的树高、树冠厚度和直径与光照关系的研究发现, 树高和光照显著正相关. 在光照充足的地方, 树木形态细高^[45]. 对全球 20 个地点 208 种木本植物的研究显示, 在光线充足的生境中, 植物叶片暗呼吸速率、比叶面积、光合能力及叶寿命都显著高于光线较弱生境中的植物^[46].

2.2 与地理环境的关系

地理环境一般指植物所处的地理位置(经纬度)和地形因子(海拔、坡度、坡向)的环境特征. 植物所处的地理位置对其功能性状的影响主要是通过不同经纬度地区气候(温度、降水及光照条件)和土壤的差异来实现, 结果会形成不同类型的功能群, 即对地带性环境因子具有相同或相似响应机理的植物组合^[47,48]. 沿纬度梯度, 从热带到温带到寒带, 植物叶片、种子、树高等功能性状都表现出很大的差异^[12,14,15]. 并且全球大部分阔叶林中, 叶片形态性状和氮磷含量在各个植被类型间及相同植被类型内都有明显差异. 对中美洲和南美洲 2456 个树种木质密度和地理环境因子的研究发现, 随着海拔的增高, 木质密度显著降低; 而在低海拔的不同区域内, 湿热森林中的木质密度

要显著低于干旱森林. 其他位于不同纬度地带的森林间木质密度也有很大差异^[49].

地形因子对功能性状的影响则主要表现在小尺度上, 随着海拔、坡度、坡向的不同, 水热光照条件都会随之发生变化, 因而使植物形成不同功能性状组合的生活策略. 随着海拔的升高, 平均气温降低, 降水减少, 大气压变低, 太阳辐射增强, 植物生长季变短. 这样的环境条件会过滤掉一些抗压能力低的物种^[50,51]. 对瑞士森林和草原中 120 种植物 13 种功能性状沿 5 个海拔样带的研究发现, 在草原生态系统中, 随着海拔的升高, 风媒植物减少, 虫媒植物增多, 瘦果减少, 蒴果增多; 特别是在低海拔地区, 种子传播的方式多为动物传播和风力传播. 在森林生态系统中也发现了类似的结果^[52]. 对在夏威夷群岛上分布范围很广的桃金娘科植物多型铁心木 (*Metrosideros polymorpha*) 在 4 种不同海拔高度的树干导管直径的比较发现, 在高海拔地区的植株树干导管直径显著小于中等海拔地区的直径^[53]. 对新西兰 30 个地点 24 种草地植物叶和根性状沿海拔梯度变化的研究表明, 高海拔比低海拔地区叶和根中氮浓度显著偏低, 叶片偏厚, 根系偏粗^[54]. 随着坡度和坡向的变化, 太阳辐射量、垂直光强以及土壤水分、养分含量都会发生很大变化. 对日本南部屋久岛上常绿阔叶林群落中物种性状的研究发现, 山脊上的植物叶氮含量和比叶面积显著高于中坡和坡底植物^[55]. 对美国加利福尼亚海岸群落中 311 个地点灌木丛木本植物的性状研究发现, 在物种水平上, 植物叶面积在南坡的变化显著大于北坡; 而在群落水平上, 叶面积大小和光照强度呈显著正相关^[56].

2.3 与土壤营养之间的关系

相比气候和地理因子, 土壤和植物性状间的研究更多集中在局域尺度的同种植被类型内. 土壤肥力是决定群落物种组成的主要因子之一. 而植物因个体迥异又能反作用于土壤营养循环. 一般来说, 尽管同一地点内的物种生活策略千差万别^[12,38], 但生长在土壤肥沃环境中的植物会产生大量枯落物, 这些枯落物产生的大量营养元素返回到土壤中, 从而土壤可以维持高的肥力水平; 与之相反, 生活在贫瘠环境中的植物物种, 会把更多的营养保存在寿命长且抗性高的植物组织中, 产生的凋落物少, 土壤肥力水平也无法提高^[31]. 植物和土壤之间的这种作用和

反馈关系是生长与营养留存之间的一种权衡, 这种权衡在将植物的功能性状排列在土壤肥力轴上时看得更清楚^[12,31]. 能够快速吸收养分、生长迅速但是寿命较短的植物通常出现在营养丰富的土壤中, 与此相关的性状特征为高的叶面积、比叶面积、光合速率、呼吸速率等; 而在营养供给不足的土壤中, 能够保留养分的性状特征往往更重要, 如小的叶面积、比叶面积, 高的木质密度、比根长、根系深度等. 对全球 99 个地点 474 种植物比叶面积、叶氮磷浓度和氮磷比沿土壤梯度的分布研究发现, 土壤肥力与植物比叶面积和叶氮磷浓度成正比; 土壤肥力更多地决定了植物叶片性状, 而气候条件则更多地决定了植物的生活型^[57]. 对非洲南部近海地带银叶树属(*Leucadendron*) 88 种植物的研究表明, 贫瘠土壤中的植物叶面积偏小, 且种子扩散能力低, 生长缓慢^[30]. 而利用控制实验对拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 在养分高、养分低、中等酸碱度、碱性土壤中的性状变化的研究发现, 不同基因型间的植物叶片性状和叶寿命表现出显著差异. 高的土壤养分会使植物的比叶面积偏高, 种子偏大. 在中等酸碱度且高养分土壤中的植株产种量最大^[58].

3 植物功能性状与功能多样性

功能多样性(functional diversity)指影响生态系统功能的物种所具有的功能性状的大小、范围及分布^[59,60], 其表示方法随着对“功能”定义的不同而不同, 最有代表性的功能多样性指数包括: (i) 群落中的功能群数量; (ii) 功能性状形成的多维空间中, 两两物种的距离之和; (iii) 功能性状树中所有枝长的总和^[60]. 也有人进一步将基于连续功能性状数据的功能多样性指数分为功能丰富度(functional richness)、功能均匀度(functional evenness)、功能相异度(functional divergence)及功能发散度(functional dispersion)^[61,62].

相比只包括物种有或无的物种多样性, 功能多样性更能直接体现植物体在生态系统中所起的作用, 因而一经提出, 马上受到关注, 用以预测和解释若干重要的生态学问题. 例如, 功能多样性沿纬度梯度的变化规律, 基于功能多样性的种间竞争机制及群落结构形成机制, 功能多样性对生态系统过程和功能的影响. 长白山阔叶红松林的功能丰富度随着演替阶段而下降, 群落间功能多样性的差异则是遗传和

环境共同作用形成的^[63]. 而在亚热带森林的类似研究, 却未能在不同演替阶段间发现功能多样性的显著差异, 功能均匀度反而更加显著^[64]. 对美洲 550 万条木本植物分布数据的研究发现, 赤道附近的功能多样性要高于温带地区, 并且在局地范围内, 功能多样性在热带地区比随机模拟的高, 而在温带地区比随机模拟的低, 也说明了生境过滤限制了温带森林群落的功能性状分布^[65]. 也有生态学家将个体水平的功能性状纳入功能多样性指数的计算中, 发现其比通常基于物种水平的功能多样性指数对群落格局的预测更加敏感准确^[66]. 对阿根廷亚热带森林功能多样性对森林碳储量的预测研究表明, 基于树高和木质密度计算的功能多样性具有最佳预测能力^[67]. 对 29 个草原生态系统的研究结果显示, 几种功能性状相结合的功能多样性指数和谱系多样性指数一起构成了解释生态系统-生物多样性关系的强力途径^[68]. 而综合全球众多关于生物多样性丧失对土地利用响应的研究表明, 功能多样性的变化规律和物种多样性的变化规律并无明显差异^[69].

功能多样性是组成生物多样性众多元素中关键且重要的一员, 但是它也是复杂和多面的. 目前, 还没有普适性的功能多样性测度方法. 因此, 在预测和评估生态系统不同功能时应选择最合适的功能多样性指数.

4 功能性状与群落物种共存机制及群落动态变化

4.1 与群落物种共存机制的关系

功能性状沿纬度梯度或在大尺度上的分布规律大都源于小尺度上局地群落内的功能性状差异. 有研究将木本植物的功能性状差异分离为群落间和群落内两部分, 发现功能性状不仅沿土壤水分梯度分布, 而且在同一土壤梯度内的共存物种间也存在差异^[70]. 研究和比较不同局地群落内功能性状的分布格局、共存机制以及动态变化有助于理解大尺度物种分布格局的成因^[12].

在局地群落内, 功能性状通过影响物种沿环境梯度的排列、种间竞争以及群落内的资源分配而影响群落的物种共存格局. 具有相似功能性状的物种间具有相似的资源需求, 竞争更加激烈, 因而在群落

中的多度不高; 另一方面, 具有最适合某类生境功能性状的物种或种群得以在该生境下大量存活繁殖, 因而在群落中会具有很高的多度^[71]. 进一步研究表明, 决定物种在群落中有无和多少的功能性状不一定相同, 因此在使用功能性状验证不同的群落形成机制时, 应同时将物种的存在与多度数据纳入影响因素中^[72].

近年来, 大量涌现出通过分析功能性状在空间和时间上的离散格局来验证和量化生境过滤、生态位分化以及中性过程在群落物种共存中的相对重要性的研究. 支持生境过滤理论的研究, 往往集中于验证基于物种水平的功能性状沿环境梯度的分布以及功能性状差异造成的竞争作用; 支持生态位分化理论的研究, 往往集中于验证功能性状在不同群落间存在显著差异以及群落内共存物种间的性状距离比随机模型模拟的性状格局更加发散; 而支持中性理论的研究, 则往往集中于验证群落的实际功能性状格局是否和模拟的由扩散限制引起的空间聚集格局相吻合^[73~79]. 大量研究结果表明, 三种理论在解释群落物种共存机制时都起着比较重要的作用, 未来还需更有力的证据来验证和量化其相对重要性.

4.2 与群落动态变化的关系

群落的动态变化由群落内植物个体的繁殖、存活、生长、死亡等一系列动态过程组成, 这些动态过程取决于植物体在群落中的适合度(fitness). 已有研究表明, 植物体具有的形态性状和生理性状及这些性状的组合都显著影响植物体在群落中的表现, 即适合度. 因此, 通过植物功能性状来探讨群落动态变化规律已经成为有力且可靠的方式^[8,26,80]. 相比大量关于功能性状与群落格局的研究, 功能性状与群落动态变化的研究远远不够, 特别是生活史周期比较长的森林群落, 需要很长时间来获取动态数据.

植物通过调节自身的资源配置来保持在群落中的最大适合度. 具体来说, 生活在资源相对丰富环境中的植物体具有较高的扩散和定植能力, 以快速抢夺生存所必需的资源, 因而植物体会将更多的能量分配给繁殖和生长, 从而形成一系列经济型的器官结构. 例如, 大量快速扩散的小种子、光合速率较高且比叶面积较大的叶片、生长迅速而木质密度较低的植株茎干及较短的生命周期等. 与之相反, 生活在资源限制环境中的植物体会将更多的能量分配给维

持植物在不利环境中生存和抵抗逆境胁迫所需的物质储存, 如少量大体积的种子、肥厚的叶片、坚硬的茎干等, 这些植物体通常存活率高、生长缓慢、耐受能力强且死亡率低^[5,8,10,16,26,81]. 这些理论推测得到了实践证明, 无论是在地理位置不同的热带森林群落^[26,81], 在植物体不同的生活史时期^[8], 径级大小不同的个体间^[82], 还是分别基于个体和物种水平的研究都有案例发表^[82~84].

5 功能性状与谱系亲缘关系

近年来, 越来越多的科学家将植物进化史(evolutionary history)和谱系亲缘关系(phylogenetic relationship)带入到生态学研究, 这使得生态学家能将短时期内局地尺度的生态学过程和全球尺度进化史上发生的生态学过程联系在一起, 用于揭示群落物种共存和生物多样性的形成机制. 实际上, 生境过滤、中性过程以及谱系亲缘关系已经逐渐成为解释群落物种共存的三大核心理论. 特别是将植物间的亲缘关系和功能性状整合在一起, 不仅可以增强对多尺度上生物区系分布和功能理解, 而且有助于预测物种间相互作用及其对生态系统和进化过程的影响^[85].

植物功能性状往往用来检验植物生长繁殖和资源获取等生态策略是否相同. 如果 2 个物种生态位重叠, 它们应该具有相似的生理、生殖和防御性状. 然而只有一小部分性状能够用来验证植物沿环境梯度的分布, 证明生境过滤作用对形成多样性群落的贡献^[10,86]. 如何准确测量这些有限的性状, 特别是种间性状的差异, 限制了基于功能性状研究的发展. 而过去 10 年间, 随着利用植物 DNA 序列重建谱系关系逐渐变得容易, 基于谱系方法来验证群落物种共存理论的研究得到了越来越多的应用, 物种间的谱系关系同样被用来验证它们的生态位重叠^[87~89]. 这的确弥补了由于性状数据获取难而带来的不足, 特别是对于那些有显著谱系信号(phylogenetic signal)的性状. 而基于谱系的方法也同样证明了生境过滤以及密度制约在促进物种共存中的重要作用^[74,90,91]. 基于谱系的研究都预先假定谱系距离能很好地指示植物种间的生态位重叠程度; 然而, 如果群落内谱系聚集或高度分化, 谱系距离便不能很好地指示物种间的生境相似性^[92,93]. 由此可见, 单独基于两者的研究都有一

定的缺陷. 在验证群落物种共存原理时, 应该将基于测量多物种多个体植物性状的方法和基于分子技术建立谱系关系的方法相结合.

将功能性状与谱系结合的研究主要集中在: (i) 利用系统发育比较方法(phylogenetic comparative methods)去除种间水平比较时物种性状或环境变量样本非独立的影响, 以得到排除谱系关系后物种性状间或物种与环境变量间的真实关系^[28,94]. 例如, 利用系统发育独立比较分析(phylogenetically independent contrasts)和广义估计方程(generalized estimating equations)对瑞典东南部北温带植物开花时间、种子重量和植株高度之间的关系进行了分析^[28]. (ii) 比较基于性状方法和基于谱系方法得到结果的异同. 例如, 对哥斯达黎加干旱热带森林中多个尺度上, 功能性状与谱系关系沿主要生活策略梯度分布格局异同的比较发现, 当同一群落内共存物种的性状同时发生功能聚集和发散时, 谱系关系对植物功能性状分布的指示作用会减小; 并且当群落谱系发散时, 谱系信号也不能用来推断植物性状的分布格局^[78]. Prinzing 等人^[95]将荷兰植物数据库中物种分布、16种功能性状分布以及物种谱系关系数据相结合进行研究, 发现 2 种不同的趋势, 即在区域尺度上, 谱系保守使得来自同一谱系的物种间性状高度相似; 而在小尺度或群落尺度上, 谱系保守只发生在其中的少数谱系上, 群落内物种间的功能性状相异程度很高. (iii) 将性状与谱系, 或性状、谱系、环境相结合来共同解释群落物种共存机理. 例如, 利用圭亚那热带雨林中 668 种植物的 17 种功能性状以及这些物种的谱系关系, 对群落形成过程的探究发现, 共存物种比随机产生的物种间具有更高的功能相似性和谱系相似性, 很好地验证了生境过滤在形成群落物种多样性中的重要作用^[96]. 对亚马逊 25 hm² 热带雨林中 1100 多种植物的性状分布和谱系关系分布格局的多个尺度分析发现, 在小尺度到中等尺度上, 生境过滤对群落构建(community assembly)起重要作用. 基于两者的比较也发现, 由于谱系数据没有性状数据精确, 因而基于谱系关系的分析虽能验证生境过滤作用的存在, 却很难验证由于密度制约效应造成的均匀分布效应. 而基于性状的方法却可以同时发现两个过程的存在^[74]. 通过对阿尔及利亚东南部 10000 hm² 沿海沼泽地内 97 个地点 10 种植物性状、谱系关系、土壤因子和空间相对位置的调查, 并利用性状

结合谱系、环境结合空间的方法进行分析, 发现生境过滤对群落构建的作用, 并能具体到究竟在植物进化史的哪个时间段, 发生了由环境过滤作用形成的性状聚集^[97].

6 功能性状与生态系统功能

大部分关于生物多样性与生态系统功能的研究都利用物种丰富度作为预测变量. 近年来, 科学家逐渐发现, 植物体在生态系统所起的作用可能是由于该植物体具有的某类功能性状使得它可以获取更多有效资源; 而不同植物体功能性状的相异性使得它们具有不同获取和利用资源的策略, 从而减少了生态位重叠, 增加了多样性及维持生态系统功能的稳定性^[9,98-100]. 因此, 利用功能性状的多度、多样性和分布能更好地解释和预测生物多样性对生态系统功能的影响.

近几十年的研究表明, 多样性高的生态系统具有高的生产力, 机理之一是由于物种多样性高的生态系统通常也具有丰富的功能性状多样性, 而功能性状和物种获取资源的能力息息相关, 使得物种能够获得更多的资源(养分、水、传粉者、共生菌等), 并且允许更多的竞争者共存于丰富的资源内^[99-101]. 虽然在补偿效应中很难分辨生态位分化与物种间的交互作用, 但是由于物种功能性状的种内和种间变异能够更有效地描述物种间的相互关系, 越来越多的证据表明, 基于功能性状的研究方法有助于阐明生物多样性效应的潜在机制^[102].

对德国不同草原多年的控制实验数据表明, 群落功能性状组成相比物种丰富度能更好地解释群落生产力和凋落物分解速率, 特别是基于群落水平的性状平均值能够解释不同多样性水平下群落生产力差异的 80%^[100,103]. 对欧洲 3 个不同草原地带功能性状与地下微生物对群落生产力和养分储存和循环的研究显示, 功能性状能显著解释地上生物量和地下土壤有机质含量的差异. 具有高比叶面积和叶片氮含量及低叶片干物质含量的植物通常能产生更多的地上生物量, 但这类植物所处的土壤环境通常碳氮含量低, 反之亦然^[104]. 在美国明尼苏达草原生态系统中却发现, 植物功能性状对群落生产力的解释力不如谱系关系的解释力高, 也说明未来需要探索关键的植物功能性状并与植物的进化关系结合起来共

同解释群落生产力的差异^[92]. 而对巴拿马热带森林的研究显示, 功能性状在预测森林碳储量时, 在自然生态系统和控制实验系统间存在很大差异, 因此不能简单根据自然森林的单一结果而进行碳储量恢复的人工林种植^[105]. 也有研究表明, 同一生态系统过程受功能性状组合的影响, 而某一重要功能性状则在多个生态系统过程中起关键作用^[106].

7 功能性状与干扰

干扰对生态系统的影响机制一直是保护生态学关注的热点. 传统的通过分析群落物种组成和变化来探究这些机制的方法已经不能满足需要, 而功能性状研究的逐渐兴起使得生态学家可以量化和预测干扰对生物多样性格局的影响, 从而有助于制定生物有效保护和资源可持续利用策略. 尽管很多理论研究认为, 中度干扰可以促进生态系统的可持续发展, 但这一理论并未在实际研究中得到大量证实^[107]. 因此, 利用植物功能性状来解释和预测受干扰生态系统中的系列变化是必要的.

7.1 火

火被认为是影响陆地生态系统的全球性干扰, 是影响生态系统中植被动态的重要因子之一. 它主要将生态系统中的有机物质转化为无机物质, 不仅可以改变群落物种组成, 也强烈影响群落的功能性状结构. 火灾后, 草原群落中物种功能性状的改变趋向于个体变小, 如 C_4 植物和豆科植物增加^[108,109], 而功能性状数量的变化则取决于火干扰的强度和频度^[110,111]. 在北美高草草原连续 22 年的火干扰控制实验结果表明, 火的干扰加快了群落中植物功能性状范围的收敛, 而收敛的程度取决于火烧的频度^[112]. 对于冠层火干扰后群落恢复最有利的是具有高的再次萌芽能力和能保留一定土壤种子库的植物物种^[113].

7.2 放牧

除火以外, 家畜或野生有蹄类动物的采食被认为是第二大影响植被动态的干扰行为, 特别是对于植被面积和生态系统生产力的影响. 而放牧对植被的干扰程度不仅受生态系统中植物功能性状差异的强烈影响, 同时也影响功能性状自身的变化. 放牧和植物功能性状的这种相互作用的结果将反馈在生态

系统的物种组成及养分循环上. 对草原生态系统的研究表明, 放牧程度低的群落中植株个体更加高大、产种量更高、开花时间更晚; 叶片干物质含量、叶面积、株高以及开花时间对放牧的影响最大^[114]; 在全球尺度, 综合了涉及 197 个典型群落的研究结果发现, 放牧对植被的影响程度受植被功能性状类型的显著影响, 普遍趋于一年生大于多年生, 个体矮小大于个体高大, 植株倒伏大于直立, 匍枝和环状结构大于束状结构^[115].

7.3 植物入侵

全球气候变化及频繁的人类活动加速了入侵植物对生态系统的干扰和对生物多样性的影响. 对于植物群落可入侵性产生的原因已有几十年的研究历史, 多归因于本土植物的群落具有高的可入侵性、自然或人为干扰、时空上的资源在时间和空间上的波动以及群落或种群内存在可利用的空缺生境^[116-119]. 与植物开花、扩散、定植、萌芽、生长、抵抗啃食、调节生物量分配等能力相关的功能性状都和物种的入侵能力密不可分^[120-122]. 探究影响植物入侵的机理时, 通常在较大尺度上寻找入侵植物所具有的共同功能性状, 比较入侵物种和本土物种在局地尺度上的性状差异以及环境异质空间下的入侵植物在功能性状上的区别. 来自野外观测和控制实验的大量结果表明, 高的植物结实率和种子萌芽速度是提高入侵性的重要性状^[123,124]; 来自全球的综合数据也表明, 入侵植物和本土植物相比, 往往具有更大的株高、叶面积、枝条数以及生长率^[125,126]; 而入侵植物和非入侵植物相比, 具有和入侵生态系统本土植物更相似的功能性状^[127]. 这些研究都使得功能性状成为推测植物潜在入侵性的有效途径.

7.4 土地利用变化

土地利用的变化显著影响生态系统功能和生物多样性, 特别是在经济快速发展的地区, 原来复杂的自然生态系统逐渐被简单的农田、道路、建筑等取代. 越来越多的研究发现, 功能性状可以代表植物在生态系统中的作用, 以及可以用来评估植物丧失后的生态影响. 对热带和温带生态系统的研究表明, 利用植物功能性状多样性来评估土地利用对生态系统与生物多样性关系的影响和利用植物体的丰富度来评估同样重要^[69]. 此外, 叶片干物质含量和比叶面积

被认为和生态系统抵抗干扰的韧性显著相关^[128]; 幼树比叶面积和叶绿素较干扰前含量降低, 叶片氮含量增加^[129]。

8 展望

功能性状的研究在近 20 年的发展使得生态学家从新的角度重新审视复杂的生态学过程。从个体、种群、群落到生态系统, 功能性状已被证明是探索各类生态学前沿问题的有效可靠手段。特别是近几年来, 随着测量技术的发展以及大尺度数据电子化的进程, 功能性状更是成为预测全球气候变化以及生物多样性丧失对陆地生态系统影响的重要工具。尽管已有的研究成果有力地推动了生态科学的发展, 但细观每一方面都仍然有很多值得未来大力发展和探索的空白区域。

(1) 在功能性状的选取和测量方面, 绝大部分的研究都偏向于选择易于大量测量的软性状, 尽管软性状和硬性状紧密相关, 但并不是可以完全代替的。这也导致很多研究结果的相悖性及大量无法解释的部分。未来需要测量更多与植物新陈代谢相关的硬性状(如生理性状)来弥补目前的不足。此外, 对地上部分功能性状的研究也远大于地下性状, 造成研究的不平衡。然而, 地下部分性状对于研究植物的生长发育、生态系统的养分循环、地上地下生态系统的相互作用至关重要。全球气候变化背景下, 物候性状也是未来值得关注的重要功能性状, 其季节性波动对群落动态有着强烈的影响。而随着激光雷达技术在生态学中的逐渐推广应用, 快速且大范围测量各类形态性状成为可能。

(2) 在功能性状的研究方法上, 应结合谱系亲缘关系。大部分的功能性状被认为和植物的系统发育

史息息相关, 可以说是先天遗传因素和后天环境因素共同作用的结果。因此未来在利用功能性状探索各类生态学问题时, 应同时将谱系分析整合进来, 以增强解释力。此外, 近年来全球性大型野外研究平台的建立, 如全球森林监测网络(forest global earth observatories, ForestGEO; <http://www.forestgeo.si.edu/>)和全球森林生物多样性的生态系统功能实验网(global network of tree diversity experiments, TreeDivNet; <http://www.treedivnet.ugent.be/>), 包括中国亚热带森林生物多样性与生态系统功能实验平台(the biodiversity ecosystem functioning experiment in China, BEF-China; <http://www.bef-china.de/>)等^[130], 以及生物多样性信息学的发展, 如全球生物多样性数据网络(the global biodiversity information facility, GBIF; <http://www.gbif.org/>)和植物性状数据库(TRY; <http://www.try-db.org/>)等, 使得利用功能性状研究国家尺度、洲际尺度、全球尺度等大尺度上生态学问题成为热点。尝试用基于个体水平的功能性状重新检验基于物种水平功能性状发现的结果, 往往会得到不同的答案, 也是未来值得关注的方向。

总体而言, 在基于功能性状的研究方向上, 有几个科学问题值得特别重视: (i) 全球气候变化背景下功能性状在时间尺度上的变化规律; (ii) 功能性状与群落动态的关系; (iii) 功能性状与种间竞争的关系; (iv) 地上地下功能性状的相互作用及其对群落结构和动态的影响; (v) 功能多样性与谱系多样性对生态系统功能的影响; (vi) 功能性状分布的聚散性在不同植被类型间的差异和全球的变化规律。

(3) 基于功能性状的研究也应该与生物多样性保护和生态系统管理紧密结合。例如, 根据功能性状的指示作用来制定生物多样性保护策略、植被恢复方案、保护区设定规则以及生态环境规划方案等。

参考文献

- 1 Diaz S, Cabido M, Casanoves F. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *J Veg Sci*, 1998, 9: 113–122
- 2 Diaz S, Cabido M, Zak M, et al. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *J Veg Sci*, 1999, 10: 651–660
- 3 Weiher E, van der Werf A, Thompson K, et al. Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *J Veg Sci*, 1999, 10: 609–620
- 4 Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot*, 2003, 51: 335–380
- 5 Reich P B, Wright I J, Cavender-Bares J, et al. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *Int J Plant Sci*, 2003, 164: S143–S164

- 6 Lavorel S, Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct Ecol*, 2002, 16: 545–556
- 7 Westoby M, Falster D S, Moles A T, et al. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annu Rev Ecol Syst*, 2002, 33: 125–159
- 8 Wright S J, Kitajima K, Kraft N J B, et al. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*, 2010, 91: 3664–3674
- 9 Diaz S, Hodgson J G, Thompson K, et al. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *J Veg Sci*, 2004, 15: 295–304
- 10 Westoby M, Wright I J. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends Ecol Evol*, 2006, 21: 261–268
- 11 Wright I J, Ackerly D D, Bongers F, et al. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven Neotropical forests. *Ann Bot*, 2007, 99: 1003–1015
- 12 Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428: 821–827
- 13 Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101: 11001–11006
- 14 Moles A T, Ackerly D D, Tweddle J C, et al. Global patterns in seed size. *Glob Ecol Biogeogr*, 2007, 16: 109–116
- 15 Moles A T, Warton D I, Warman L, et al. Global patterns in plant height. *J Ecol*, 2009, 97: 923–932
- 16 Chave J, Coomes D, Jansen S, et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol Lett*, 2009, 12: 351–366
- 17 Westoby M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil*, 1998, 199: 213–227
- 18 Golodets C, Sternberg M, Kigel J. A community-level test of the leaf-height-seed ecology strategy scheme in relation to grazing conditions. *J Veg Sci*, 2009, 20: 392–402
- 19 Laughlin D C, Leppert J J, Moore M M, et al. A multi-trait test of the leaf-height-seed plant strategy scheme with 133 species from a pine forest flora. *Funct Ecol*, 2010, 24: 493–501
- 20 Moles A T, Falster D S, Leishman M R, et al. Small-seeded species produce more seeds per square metre of canopy per year, but not per individual per lifetime. *J Ecol*, 2004, 92: 384–396
- 21 Moles A T, Westoby M. Seed size and plant strategy across the whole life cycle. *Oikos*, 2006, 113: 91–105
- 22 Moles A T, Westoby M. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *J Ecol*, 2004, 92: 372–383
- 23 Poorter L, McDonald I, Alarcon A, et al. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytol*, 2010, 185: 481–492
- 24 van Gelder H A, Poorter L, Sterck F J. Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. *New Phytol*, 2006, 171: 367–378
- 25 Swenson N G, Enquist B J. The relationship between stem and branch wood specific gravity and the ability of each measure to predict leaf area. *Am J Bot*, 2008, 95: 516–519
- 26 Poorter L, Wright S J, Paz H, et al. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. *Ecology*, 2008, 89: 1908–1920
- 27 Kraft N J B, Metz M R, Condit R S, et al. The relationship between wood density and mortality in a global tropical forest data set. *New Phytol*, 2010, 188: 1124–1136
- 28 Bolmgren K, Cowan P D. Time-size tradeoffs: a phylogenetic comparative study of flowering time, plant height and seed mass in a north-temperate flora. *Oikos*, 2008, 117: 424–429
- 29 Kushwaha C P, Tripathi S K, Singh K P. Tree specific traits affect flowering time in Indian dry tropical forest. *Plant Ecol*, 2011, 212: 985–998
- 30 Thuiller W, Lavorel S, Midgley G, et al. Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for 88 *Leucadendron* taxa. *Ecology*, 2004, 85: 1688–1699
- 31 Aerts R, Chapin F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Adv Ecol Res*, 2000, 30: 1–67
- 32 Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, et al. Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytol*, 2005, 166: 485–496
- 33 Meng T T, Ni J, Harrison S P. Plant morphometric traits and climate gradients in northern China: a meta-analysis using quadrat and flora data. *Ann Bot*, 2009, 104: 1217–1229
- 34 Niinemets U. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 2001, 82: 453–469
- 35 Murray B R, Brown A H D, Dickman C R, et al. Geographical gradients in seed mass in relation to climate. *J Biogeogr*, 2004, 31: 379–388

- 36 Markesteijn L, Poorter L. Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. *J Ecol*, 2009, 97: 311–325
- 37 Poorter L, Markesteijn L. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica*, 2008, 40: 321–331
- 38 Fonseca C R, Overton J M, Collins B, et al. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. *J Ecol*, 2000, 88: 964–977
- 39 Maharjan S K, Poorter L, Holmgren M, et al. Plant functional traits and the distribution of West African rain forest trees along the rainfall gradient. *Biotropica*, 2011, 43: 552–561
- 40 Wright I J, Reich P B, Westoby M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Funct Ecol*, 2001, 15: 423–434
- 41 Santiago L S, Kitajima K, Wright S J, et al. Coordinated changes in photosynthesis, water relations and leaf nutritional traits of canopy trees along a precipitation gradient in lowland tropical forest. *Oecologia*, 2004, 139: 495–502
- 42 Niinemets U. The controversy over traits conferring shade-tolerance in trees: ontogenetic changes revisited. *J Ecol*, 2006, 94: 464–470
- 43 Rozendaal D M A, Hurtado V H, Poorter L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Funct Ecol*, 2006, 20: 207–216
- 44 Sterck F J, Bongers F. Crown development in tropical rain forest trees: patterns with tree height and light availability. *J Ecol*, 2001, 89: 1–13
- 45 Poorter L, Bongers F, Sterck F J, et al. Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. *Ecology*, 2003, 84: 602–608
- 46 Wright J P, Naeem S, Hector A, et al. Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning. *Ecol Lett*, 2006, 9: 111–120
- 47 冯秋红, 史作民, 董莉莉. 植物功能性状对环境的响应及其应用. *林业科学*, 2008, 44: 125–131
- 48 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
- 49 Chave J, Muller-Landau H C, Baker T R, et al. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 Neotropical tree species. *Ecol Appl*, 2006, 16: 2356–2367
- 50 Cornwell W K, Schwikl D W, Ackerly D D. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 2006, 87: 1465–1471
- 51 Cornwell W K, Ackerly D D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecol Monogr*, 2009, 79: 109–126
- 52 Pellissier L, Fournier B, Guisan A, et al. Plant traits co-vary with altitude in grasslands and forests in the European Alps. *Plant Ecol*, 2010, 211: 351–365
- 53 Fisher J B, Goldstein G, Jones T J, et al. Wood vessel diameter is related to elevation and genotype in the Hawaiian tree *Metrosideros polymorpha* (Myrtaceae). *Am J Bot*, 2007, 94: 709–715
- 54 Craine J M, Lee W G. Covariation in leaf and root traits for native and non-native grasses along an altitudinal gradient in New Zealand. *Oecologia*, 2003, 134: 471–478
- 55 Hanba Y T, Noma N, Umeki K. Relationship between leaf characteristics, tree sizes and species distribution along a slope in a warm temperate forest. *Ecol Res*, 2000, 15: 393–403
- 56 Ackerly D D, Knight C A, Weiss S B, et al. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, 2002, 130: 449–457
- 57 Ordonez J C, van Bodegom P M, Witte J P M, et al. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Glob Ecol Biogeogr*, 2009, 18: 137–149
- 58 Bonser S P, Ladd B, Monro K, et al. The adaptive value of functional and life-history traits across fertility treatments in an annual plant. *Ann Bot*, 2010, 106: 979–988
- 59 Diaz S, Cabido M. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol Evol*, 2001, 16: 646–655
- 60 Petchey O L, Gaston K J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecol Lett*, 2002, 5: 402–411
- 61 Villegger S, Mason N W H, Mouillot D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 2008, 89: 2290–2301
- 62 Laliberte E, Legendre P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 2010, 91: 299–305
- 63 旭阳, 胡耀升, 刘艳红. 长白山阔叶红松林不同群落类型的植物功能性状与功能多样性. *西北农林科技大学学报*, 2014, 42: 77–84
- 64 Bohnke M, Krober W, Welk E, et al. Maintenance of constant functional diversity during secondary succession of a subtropical forest in China. *J Veg Sci*, 2014, 25: 897–911
- 65 Swenson N G, Enquist B J, Pither J, et al. The biogeography and filtering of woody plant functional diversity in North and South America. *Glob Ecol Biogeogr*, 2012, 21: 798–808

- 66 Albert C H, de Bello F, Boulangeat I, et al. On the importance of intraspecific variability for the quantification of functional diversity. *Oikos*, 2012, 121: 116–126
- 67 Conti G, Diaz S. Plant functional diversity and carbon storage—an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *J Ecol*, 2013, 101: 18–28
- 68 Flynn D F B, Mirotchnick N, Jain M, et al. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem-function relationships. *Ecology*, 2011, 92: 1573–1581
- 69 Flynn D F B, Gogol-Prokurat M, Nogeire T, et al. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecol Lett*, 2009, 12: 22–33
- 70 Ackerly D D, Cornwell W K. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecol Lett*, 2007, 10: 135–145
- 71 Moullot D, Mason N W H, Wilson J B. Is the abundance of species determined by their functional traits? A new method with a test using plant communities. *Oecologia*, 2007, 152: 729–737
- 72 Cingolani A M, Cabido M, Gurvich D E, et al. Filtering processes in the assembly of plant communities: are species presence and abundance driven by the same traits? *J Veg Sci*, 2007, 18: 911–920
- 73 Kraft N J B, Valencia R, Ackerly D D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an amazonian forest. *Science*, 2008, 322: 580–582
- 74 Kraft N J B, Ackerly D D. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecol Monogr*, 2010, 80: 401–422
- 75 Lebrija-Trejos E, Perez-Garcia E A, Meave J A, et al. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*, 2010, 91: 386–398
- 76 Liu X J, Swenson N G, Zhang J L, et al. The environment and space, not phylogeny, determine trait dispersion in a subtropical forest. *Funct Ecol*, 2013, 27: 264–272
- 77 Adler P B, Fajardo A, Kleinhesselink A R, et al. Trait-based tests of coexistence mechanisms. *Ecol Lett*, 2013, 16: 1294–1306
- 78 Swenson N G, Enquist B J. Opposing assembly mechanisms in a Neotropical dry forest: implications for phylogenetic and functional community ecology. *Ecology*, 2009, 90: 2161–2170
- 79 Paine C E T, Baraloto C, Chave J, et al. Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. *Oikos*, 2011, 120: 720–727
- 80 Enquist B J, Kerkhoff A J, Stark S C, et al. A general integrative model for scaling plant growth, carbon flux, and functional trait spectra. *Nature*, 2007, 449: 218–222
- 81 Ruger N, Wirth C, Wright S J, et al. Functional traits explain light and size response of growth rates in tropical tree species. *Ecology*, 2012, 93: 2626–2636
- 82 Sterck F J, Martinez-Vilalta J, Mencuccini M, et al. Understanding trait interactions and their impacts on growth in Scots pine branches across Europe. *Funct Ecol*, 2012, 26: 541–549
- 83 Herault B, Bachelot B, Poorter L, et al. Functional traits shape ontogenetic growth trajectories of rain forest tree species. *J Ecol*, 2011, 99: 1431–1440
- 84 Martinez-Vilalta J, Mencuccini M, Vayreda J, et al. Interspecific variation in functional traits, not climatic differences among species ranges, determines demographic rates across 44 temperate and Mediterranean tree species. *J Ecol*, 2010, 98: 1462–1475
- 85 Cavender-Bares J, Kozak K H, Fine P V A, et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecol Lett*, 2009, 12: 693–715
- 86 McGill B J, Enquist B J, Weiher E, et al. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol Evol*, 2006, 21: 178–185
- 87 Webb C O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *Am Nat*, 2000, 156: 145–155
- 88 Cavender-Bares J, Ackerly D D, Baum D A, et al. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *Am Nat*, 2004, 163: 823–843
- 89 Losos J B. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecol Lett*, 2008, 11: 995–1003
- 90 Uriarte M, Swenson N G, Chazdon R L, et al. Trait similarity, shared ancestry and the structure of neighbourhood interactions in a subtropical wet forest: implications for community assembly. *Ecol Lett*, 2010, 13: 1503–1514
- 91 Hardy O J, Couteron P, Munoz F, et al. Phylogenetic turnover in tropical tree communities: impact of environmental filtering, biogeography and mesoclimatic niche conservatism. *Glob Ecol Biogeogr*, 2012, 21: 1007–1016
- 92 Cadotte M W, Cavender-Bares J, Tilman D, et al. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PLoS One*, 2009, 4: e5695

- 93 Mayfield M M, Levine J M. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecol Lett*, 2010, 13: 1085–1093
- 94 Felsenstein J. Phylogenies and the comparative method. *Am Nat*, 1985, 125: 1–15
- 95 Prinzing A, Reiffers R, Braakhekke W G, et al. Less lineages—more trait variation: phylogenetically clustered plant communities are functionally more diverse. *Ecol Lett*, 2008, 11: 809–819
- 96 Baraloto C, Hardy O J, Paine C E T, et al. Using functional traits and phylogenetic trees to examine the assembly of tropical tree communities. *J Ecol*, 2012, 100: 690–701
- 97 Pavoine S, Vela E, Gachet S, et al. Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: a novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. *J Ecol*, 2011, 99: 165–175
- 98 Petchey O L, Gaston K J. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecol Lett*, 2006, 9: 741–758
- 99 Roscher C, Schumacher J, Lipowsky A, et al. A functional trait-based approach to understand community assembly and diversity-productivity relationships over 7 years in experimental grasslands. *Perspect Plant Ecol Evol Syst*, 2013, 15: 139–149
- 100 Roscher C, Schumacher J, Gubsch M, et al. Using plant functional traits to explain diversity-productivity relationships. *PLoS One*, 2012, 7: e36760
- 101 Reich P B, Tilman D, Naeem S, et al. Species and functional group diversity independently influence biomass accumulation and its response to CO₂ and N. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101: 10101–10106
- 102 卜文圣, 马克平. 基于功能性状探讨生物多样性与生态系统功能关系. 见: 马克平, 主编. 中国生物多样性保护与研究进展 X. 北京: 气象出版社, 2014. 175–182
- 103 Mouillot D, Villegier S, Scherer-Lorenzen M, et al. Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *PLoS One*, 2011, 6: e17476
- 104 Grigulis K, Lavorel S, Krainer U, et al. Relative contributions of plant traits and soil microbial properties to mountain grassland ecosystem services. *J Ecol*, 2013, 101: 47–57
- 105 Ruiz-Jaen M C, Potvin C. Can we predict carbon stocks in tropical ecosystems from tree diversity? Comparing species and functional diversity in a plantation and a natural forest. *New Phytol*, 2011, 189: 978–987
- 106 de Bello F, Lavorel S, Diaz S, et al. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodivers Conserv*, 2010, 19: 2873–2893
- 107 Mouillot D, Graham N A J, Villegier S, et al. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends Ecol Evol*, 2013, 28: 167–177
- 108 Diaz S, Noy-Meir I, Cabido M. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *J Appl Ecol*, 2001, 38: 497–508
- 109 Noy-Meir I, Kaplan D. Species richness of annual legumes in relation to grazing in Mediterranean vegetation in northern Israel. *Israel J Plant Sci*, 2002, 50: S95–S109
- 110 Briggs J M, Knapp A K, Brock B L. Expansion of woody plants in tallgrass prairie: a fifteen-year study of fire and fire-grazing interactions. *Am Midl Nat*, 2002, 147: 287–294
- 111 Heisler J L, Briggs J M, Knapp A K. Long-term patterns of shrub expansion in a C₄-dominated grassland: fire frequency and the dynamics of shrub cover and abundance. *Am J Bot*, 2003, 90: 423–428
- 112 Spasojevic M J, Aicher R J, Koch G R, et al. Fire and grazing in a mesic tallgrass prairie: impacts on plant species and functional traits. *Ecology*, 2010, 91: 1651–1659
- 113 Pausas J G, Bradstock R A, Keith D A, et al. Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology*, 2004, 85: 1085–1100
- 114 Louault F, Pillar V D, Aufrere J, et al. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *J Veg Sci*, 2005, 16: 151–160
- 115 Diaz S, Lavorel S, McIntyre S, et al. Plant trait responses to grazing—a global synthesis. *Global Change Biol*, 2007, 13: 313–341
- 116 Bruno J F, Stachowicz J J, Bertness M D. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends Ecol Evol*, 2003, 18: 119–125
- 117 Mack R N, Simberloff D, Lonsdale W M, et al. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol Appl*, 2000, 10: 689–710
- 118 Davis M A, Grime J P, Thompson K. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *J Ecol*, 2000, 88: 528–534
- 119 Levine J M, D'Antonio C M. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos*, 1999, 87: 15–26
- 120 Kolar C S, Lodge D M. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends Ecol Evol*, 2001, 16: 199–204
- 121 Grotkopp E, Rejmanek M, Rost T L. Toward a causal explanation of plant invasiveness: seedling growth and life-history strategies of 29

- pine (*Pinus*) species. *Am Nat*, 2002, 159: 396–419
- 122 van Kleunen M, Richardson D M. Invasion biology and conservation biology: time to join forces to explore the links between species traits and extinction risk and invasiveness. *Prog Phys Geog*, 2007, 31: 447–450
- 123 Daehler C C. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2003, 34: 183–211
- 124 Chrobok T, Kempel A, Fischer M, et al. Introduction bias: cultivated alien plant species germinate faster and more abundantly than native species in Switzerland. *Basic Appl Ecol*, 2011, 12: 244–250
- 125 Lamarque L J, Delzon S, Lortie C J. Tree invasions: a comparative test of the dominant hypotheses and functional traits. *Biol Invasions*, 2011, 13: 1969–1989
- 126 van Kleunen M, Weber E, Fischer M. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecol Lett*, 2010, 13: 235–245
- 127 Knapp S, Kuehn I. Origin matters: widely distributed native and non-native species benefit from different functional traits. *Ecol Lett*, 2012, 15: 696–703
- 128 Bernhardt-Roemermann M, Gray A, Vanbergen A J, et al. Functional traits and local environment predict vegetation responses to disturbance: a pan-European multi-site experiment. *J Ecol*, 2011, 99: 777–787
- 129 闵鹏, 齐代华, 贺丽, 等. 四川山矾幼树叶功能性状在毛竹干扰下的响应. *林业科学*, 2013, 49: 70–77
- 130 马克平. 生物多样性与生态系统功能的实验研究. *生物多样性*, 2013, 21: 247–248

Plant Functional Traits—Concepts, Applications and Future Directions

LIU XiaoJuan & MA KePing

State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Plant functional traits are plant core attributes closely related to plant colonization, survival, growth and mortality. These core attributes could significantly affect ecosystem functions and reflect the response of vegetation to environmental change. There is growing recognition that many ecological questions at various levels can be addressed effectively with key functional traits. In this paper, we review key research progress over the last 10 years addressing important ecological issues based on functional traits, including global distribution patterns of functional traits and their associations, variation of traits distribution along environmental gradients, functional diversity and its application, mechanisms of community assembly and dynamics regarding functional traits, the relationship between traits and phylogeny, the effect and response of functional traits to ecosystem functions and disturbance. In addition, we also provide a future outlook, including research directions, methods and applications based on functional traits in plant science. Specially, we propose that functional traits can also be used as indicators or reference for biodiversity conservation and management of ecosystems under the current global climate change. China has a huge territory, which brings great natural recourses of geography and plants, providing a huge natural database for research on functional traits.

functional traits, community assembly, community dynamics, environment, functional diversity, phylogeny, ecosystem function, disturbance

doi: 10.1360/N052014-00244