

# 植物属性地理的研究进展与展望

黄永梅<sup>1</sup>, 陈慧颖<sup>1</sup>, 张景慧<sup>2</sup>, 盛芝露<sup>1</sup>, 李恩贵<sup>1</sup>, 刘鸿雁<sup>3\*</sup>

(1. 北京师范大学地理科学学部, 地表过程与资源生态国家重点实验室, 北京 100875;  
2. 内蒙古大学生态与环境学院, 呼和浩特 010021; 3. 北京大学城市与环境学院, 北京 100871)

**摘要:**植物属性地理学是植物地理学的一个新兴研究方向, 研究植物属性的地理分布规律。目前与植物属性地理相关的研究热点主要集中在植物属性的多尺度表达、植物属性的权衡关系和属性多样性与生态系统功能三个方面。比叶面积、叶干物质含量、叶氮含量、种子质量、植物高度、茎密度是最受关注的植物属性。植物属性需要在植物个体水平上进行测量, 然后基于群落内物种相对优势度的加权平均上推到群落水平。植物属性权衡关系主要包括叶片经济型谱及属性与环境因子之间的权衡关系研究。全球植物属性数据库的丰富与共享, 推动着植物属性地理学的蓬勃发展。当前的植物属性空间连续分布主要利用全球属性数据库和空间统计建模方法实现, 但借助激光扫描和成像光谱技术直接对区域植物功能属性进行空间制图正成为植物属性地理学空间计算的新方法。植物属性的空间格局分析是植物属性地理学的重要内容之一, 不仅有助于解释植物物种的适应性与分布、群落构建等问题, 而且为预测全球气候变化对植物的影响提供了依据。用植物属性代替物种可以更好地解释植物分布和植物对环境适应的生理机制, 所以在全球植被模型研究中开始尝试将基于物种的植被动态模型发展为基于属性的植被动态模型, 这将会给全球变化下碳循环过程的模拟和陆面模式带来新的机遇和挑战。展望未来, 植物属性地理学仍然需要发展新的研究手段, 深化全球植物属性的空间分异规律及其与环境因子之间的关系研究, 以及完善全球和区域植物属性数据库建设。

**关键词:**植物属性; 属性多样性; 属性数据库; 空间格局分析

## 1 引言

生物属性地理学(trait biogeography)也称之为生物功能地理学(functional biogeography), 研究不同水平(种、群落、生态系统)的生物属性的地理分布规律(Violle et al, 2014), 其中植物属性地理学发展最快。植物地理学是研究生物圈中各种植物和植被的地理分布规律、生物圈各结构单元(各地区)的植物种类组成、植被特征及其与自然环境之间相互关系的科学(武吉华等, 2004; Violle et al, 2014)。植物属性(plant traits)反映植物对环境的响应和适应, 包括植物的生理和形态适应特征, 一直是植物地理

学的重要研究内容(孟婷婷等, 2007)。作为长期适应环境而发展出的相对稳定的特征, 植物属性与其所处环境密切相关(Wright et al, 2005), 并表现出一定的地理格局(Díaz et al, 2016), 为植物地理分布格局及机制的研究提供了基础。在众多的植物属性中, 与植物定植、存活、生长和死亡紧密相关的一系列核心植物属性称为植物功能属性(或植物功能性状), 可用来解释植物个体、种群、群落和生态系统的生态功能(Violle et al, 2014)。植物功能属性和生态功能关系的研究成为植物地理学发展的重要动力之一。全球变化和生态保护研究的强烈需求在近年来推动着多时空尺度生态系统服务评估和预

收稿日期: 2018-01-17; 修订日期: 2018-01-25。

基金项目: 国家自然科学基金项目(L1624026, 41730854); 中国科学院学部学科发展战略研究项目(2016-DX-C-02) [Foundation: National Natural Science Foundation of China, No.L1624026, No.41730854; Research Project on the Development Strategy of Chinese Academy of Sciences, No.2016-DX-C-02]。

作者简介: 黄永梅(1974-), 女, 内蒙古宁城人, 博士, 教授, 主要从事植物地理学和生态水文学研究, E-mail: ymhuang@bnu.edu.cn。

通讯作者: 刘鸿雁(1968-), 教授, 从事植物地理学与植被生态学、第四纪生态学与全球变化研究, E-mail: lhy@urban.pku.edu.cn。

引用格式: 黄永梅, 陈慧颖, 张景慧, 等. 2018. 植物属性地理的研究进展与展望[J]. 地理科学进展, 37(1): 93-101. [Huang Y M, Chen H Y, Zhang J H, et al. 2018. Advances and prospects of plant trait biogeography[J]. Progress in Geography, 37(1): 93-101.]. DOI: 10.18306/dlkxjz.2018.01.010

测研究快速发展,有越来越多的研究关注植物属性的空间分布特征,并在不同空间尺度上将植物属性与环境联系起来,使植物属性地理学发展成为生物地理学新的研究方向(Tilman et al, 1997; Vile et al, 2006; Violle et al, 2014)。本文试图通过文献分析,总结植物属性和植物属性地理学的国际研究前沿,并对未来发展趋势进行展望,希望能促进我国植物属性地理学的发展。

## 2 植物属性地理相关的研究热点

### 2.1 不同生命组建水平植物属性之间的关系

近年来,随着植物属性标准测定手册的发表和完善(Cornelissen et al, 2003; Pérez-Harguindeguy et al, 2013),研究者们对全球多个区域的植物属性进行了规范的测定和整理(Díaz et al, 2004; Reich et al, 2004; Wright et al, 2004)。在进行属性地理学的研究时,首先应根据关注的科学问题和属性的生态学意义来选择适当的属性作为对象(Garnier et al, 2007)。

植物属性的生态学意义各有不同,目前最常用的植物属性包括比叶面积(specific leaf area, SLA)、叶干物质含量(leaf dry matter content, LD-MC)、叶片氮含量、种子重量、植物高度、茎密度等(Levine, 2016)。比叶面积是叶面积与对应叶片干重的比值,能够反映植物获取资源的能力,比叶面积较低的植物能更好地适应资源贫瘠和干旱的环境,比叶面积较高的植物保持体内营养物质的能力较强(Cornelissen et al, 2003)。叶干物质含量是叶干重与饱和鲜重的比值,能够反映植物生态行为差异及获取资源的能力,相对于叶面积来说更容易准确测量(Cornelissen et al, 2003)。植株高度可反映植物多方面的适应和平衡能力,在光资源为限制因子的生境里,植株高大的植物可以获取更多的光照,在群落中具有更强的竞争能力(Hodgson et al, 1999)。叶片中养分含量也是植物叶片的重要属性。植物叶片中养分含量的多少直接影响植物的生产能力和植物自身对胁迫的抵御能力(Cornelissen et al, 2003)。植物叶片氮含量还可以反映土壤的肥力状况(Sabaté et al, 1995),也是植物营养价值和喜食性的指示指标(Cingolani et al, 2005; Pérez-Harguindeguy et al, 2013)。许多研究表明植物碳和氮含量存在很强的耦合关系(任书杰等, 2006),碳氮

比会影响植物体的物质循环速率,进而影响整个生态系统的生物地球化学循环(李金花等, 2003)。种子重量或种子大小是植物重要的繁殖属性,是种子传播能力与幼苗成苗能力权衡的结果(Qi et al, 2015)。

根据测定难易程度的不同,可以将植物属性分为两类:硬属性(hard traits)和软属性(soft traits)(Lavorel et al, 2002)。硬属性是与植物功能直接相关但相对难以测量的属性,例如最大光合速率,直接控制植物的相对生长速率,但相对不易测定(Reich et al, 1992)。软属性是指相对容易快速测定的属性,如叶面积大小、植株高度等。研究发现,某些“软属性”与“硬属性”显著相关,例如比叶面积和叶片氮含量与最大光合速率具有显著的正相关关系(Reich et al, 1992, 1997; Wright et al, 2001)。基于此,大部分研究选取了软属性作为研究对象。尽管软属性与硬属性有一定的相关性,但两者不可完全替代,仍然需要加强对硬属性的研究(刘晓娟等, 2015)。

在借助属性分析植物对环境的响应时,人们最初关注的是叶片和物种水平(Díaz, Cabido, 2001; Díaz et al, 2004; Adler et al, 2004)。随着研究的深入,研究者们越来越认识到仅仅关注叶片和物种水平植物属性的变化是不够的。研究发现,在功能群水平,相同功能群植物存在相似的属性集合,可能会使这些植物对干扰的响应一致(Bai et al, 2004; Gamfeldt et al, 2008);在群落水平,由于物种间以及功能群间植物属性集合存在分异性,植物属性的生态位互补效应可能会对干扰(如草地利用)的影响起到缓冲作用(Loreau et al, 2001; Rusch et al, 2009; Schumacher et al, 2009)。因此在不同生命组建水平上对植物属性展开分析可能会获得新的认识(Zheng et al, 2010)。在群落水平对属性进行分析更能反映植物属性与生态系统功能间的关系,结合群落结构数据,可以将物种水平的植物功能属性向群落水平进行推算。其中群落平均属性和属性多样性(trait diversity)被越来越多的学者所关注(Petchey et al, 2002; Garnier et al, 2007; Mouchet et al, 2010)。

群落平均属性一般以物种在群落中的相对多度(或相对盖度、相对生物量)为权重对属性值进行加权平均(Garnier et al, 2004)。群落加权平均属性主要体现的是优势种的属性和策略(Mason et al, 2003; Mouillot et al, 2005)。属性多样性又称功能多

样性(functional diversity),是指群落中所有植物的功能属性的数值、范围和分布(Lavorel et al, 2008)。有研究者建议从三个方面来综合评价属性多样性,包括功能丰富度(functional richness)、功能均匀度(functional evenness)和功能离散度(functional divergence)(Mason et al, 2005; Villéger et al, 2008)。由于属性多样性的计算方法一直在发展,新的数学方法和公式层出不穷,研究者需要根据科学问题的不同对属性多样性指数进行选择(Mouchet et al, 2010; Perronne et al, 2017)。广义上,群落加权平均属性也属于属性多样性的范畴。有研究者提出将群落平均属性与属性多样性二者结合,可以较为全面地对群落水平的属性特征进行研究(Garnier et al, 2004; Ricotta et al, 2011)。近年来,这方面的研究开始逐渐开展(Pescador et al, 2016; Ali et al, 2017)。

## 2.2 植物属性的权衡关系

植物通过调节属性来实现其对环境的适应,而属性之间的关系变化则靠植物对资源的权衡(Trade-off)来调控。植物属性的权衡关系研究包括对初级权衡关系(Fundamental Trade-offs)和次级权衡关系(Secondary Trade-offs)的探讨。初级权衡是指植物属性之间的内在关系,反映了植物构建功能属性的一种内在基本方式(Reich et al, 1992, 1997; Suding et al, 2003)。初级权衡通常关注植物属性与属性之间的关系,最为人知的初级权衡被称作“叶片经济型谱”(Wright et al, 2004)。Wright等(2004)对全球范围内2548种植物的6种重要属性进行了分析,发现生长快速、获取资源效率高的植物往往具有较高的比叶面积和叶片氮含量,以及较低的叶片干物质含量,这些植物占据经济型谱的一端;相反,生长缓慢、储存资源效率高的物种一般具有较高的叶片干物质含量,以及较低的比叶面积和叶片氮含量,它们分布在经济型谱的另一端(Díaz et al, 2004; Garnier et al, 2004)。最近,Díaz等(2016)对46085种维管植物与植物生存、生长、繁殖密切相关的6种属性进行了维度分析,发现有两个维度可以解释属性变异量的75%,其中之一是叶片经济型谱,而另一维度则与植物全株及其器官的大小有关。

次级权衡是指植物属性的集合对生物和非生物因子的响应,关于属性与环境梯度间关系的研究更关注次级权衡(Suding et al, 2003; Wright et al, 2005)。许多研究发现植物属性是预测植物对土地

利用方式响应的有效指标。其中放牧干扰对植物叶片属性的影响受到较多关注(Díaz et al, 2007; Cruz et al, 2010),许多研究表明对放牧适应的物种在放牧后生长速度加快,比叶面积增大,植物氮含量增加。这些植物一般会具有高的比叶面积和低的叶片韧性,这些属性使得植株生长较快,同时也受到采食者的喜爱(Cingolani et al, 2005),而对放牧逃避的物种在放牧后,植株高度变矮、生长速度减缓、比叶面积降低(Adler et al, 2001)。王伟等(2000)发现植物在放牧等干扰下会出现植物个体小型化的现象,表现为植株变矮、叶片变小变窄、枝叶质地变硬等。叶片面积随着放牧强度的增大而变小,因为在给定叶质量下,叶片较大的植物更容易被啃食,而叶片较小的植物需要多次啃食。因此放牧逃避属性通常与较差的适口性相关,例如小的叶面积和高的干物质含量(Díaz, Noy-Meir, et al, 2001)。过度放牧也会使植物根冠比增加,使得植物从环境中获取资源和利用资源的策略发生改变(Westley, 1993; 王伟等, 2000)。此外,割草和弃耕等也会改变植物的属性。如果长期割草而又缺乏动物排泄物的补给,植物体中的氮含量会降低(Louault et al, 2005; Schönbach et al, 2011)。Garnier等(2004)发现植物的比叶面积和叶氮含量随着弃耕年限的增加而减小,叶片干物质含量的变化趋势则相反,存在明显的资源获取策略向资源储藏策略的转变。

## 2.3 植物群落属性多样性与生态系统功能

Chapin等(2000)提出了通过植物属性来研究生态系统功能的框架。随后,有关植物属性和生态系统功能的研究迅速成为研究热点(Díaz, Cabido, 2001; Garnier et al, 2004; He et al, 2008; Kattge et al, 2011; Díaz et al, 2016)。随着物种功能属性分异性的增加,物种获取资源的方式更加多样,使得物种生态位重叠程度降低,有助于植物功能互补(functional complementarity)(Tilman, 1997)。许多研究通过量化物种之间属性的分布特征来计算属性多样性,表明功能属性的多样性与生态系统功能有着直接关系(Petchey et al, 2006; Mouchet et al, 2010)。

在生物多样性和生态系统功能关系的研究中,生态学家发现生态系统功能不仅与物种数目有关,还与物种的功能属性有关(Hooper et al, 1997)。群落水平的加权属性与生态系统功能联系紧密(Suding et al, 2008)。质量比假说(mass ratio hypothesis)认为某一时间点的生态系统功能是由占群落生物



量比例大的优势种决定的(Grime, 1998)。基于这一假说,某些属性的群落加权平均值可以很好地预测一些生态系统功能,如地上净初级生产力、凋落物分解速率、土壤水分等(Cornelissen et al, 1996; Vile et al, 2006; Mokany et al, 2008; Fortunel et al, 2009)。在群落水平,群落平均属性的改变一方面来自于种内变异(Intraspecific Variability),另一方面来自于种间变异(Interspecific Variability)。不过,如果仅为了验证质量比假说,群落属性的变化是最重要的性质,不需要区分这一变化是由物种组成还是由属性变化引起的(Garnier et al, 2007)。

属性多样性体现了生态位互补假说(niche complementarity hypothesis)的思想,该假说主张植物属性可以调节生态位的分离,进而形成植物在空间中不同的资源利用策略(Petchey et al, 2006)。Tilman等(1997)发现生态系统功能属性的多样性越高,生态系统的稳定性越高;Dukes(2001)在微观实验中发现生态系统抵抗入侵的能力与物种丰富度没有关系,而与属性多样性的关系密切。土壤和水生系统的植物属性多样性可以提高系统捕获营养和光照资源的效率(Hodgson et al, 1996; Grime, 1997; Hooper et al, 1997; Tilman et al, 1997; Prieur-Richard et al, 2000; Nyström et al, 2001)。许多研究者通过比较分析发现在局部尺度的生态系统中,属性多样生态系统性比分类学多样性更重要,因为属性多样性可能是生态系统资源动态、稳定性和生产力的优良指示指标(Tilman, 2000; Díaz, Cabido, 2001; Cardinale et al, 2006; Díaz et al, 2007)。

### 3 植物属性的空间格局分析与模型模拟

#### 3.1 全球植物属性数据库和植物属性空间分布的表达

大型数据库的建立有助于植物属性地理学的快速发展(Violle et al, 2014)。全球植物属性数据库(TRY)已有超过300个数据集(Kattge et al, 2011),其中不仅包括原始数据集,也包括综合性数据库,如西北欧植物区系属性数据库(LEDA)、全球植物属性网络数据库(GloPNet)等,汇聚了全球范围内93个数据库的植物属性数据,涵盖全球300000种植物中的69000种(Reich et al, 2007; Kleyer et al, 2008)。最近,根系数据库(Iversen et al, 2017)的发表弥补了其他数据库中植物地下部分属性较少的不足。我国的植物属性数据库也已发表并共享,目

前包括来自122个样地的1215个物种(Wang et al, 2017),但该数据库中青藏高原地区的数据十分缺乏(He et al, 2006; Qi et al, 2015)。需要注意的是,属性数据库中的数据缺失在所难免,这种缺失不仅包括属性数据的缺失,更可能包括收录物种的缺失而导致的偏差,有研究者提出了针对性的检查和修正方法(Sandel et al, 2010)。

随着属性数据库的扩展,更加简单与规范的测量方法正在发展(Knevel et al, 2003; Wright et al, 2004),为植物属性的分布研究从点状向面状转换提供了可能。结合全球最大的植物属性数据库(TRY)(Kattge et al, 2011)和现代贝叶斯空间统计建模方法(Modern Bayesian Spatial Statistical Modeling Techniques),基于植物属性和环境因子之间的关系,研究者绘制了比叶面积、叶片氮、磷含量的全球分布图(Butler et al, 2017)。借助激光扫描和成像光谱技术,可以直接对区域植物功能属性多样性进行空间制图,研究发现属性丰富度随着面积的增大而呈指数增长,而功能均匀度和离散度则与面积无关,这项研究提出了对植物功能属性多样性进行空间计算的新方法(Schneider et al, 2017)。

#### 3.2 植物属性的环境梯度和空间格局分析

多个综述总结了植物功能属性在环境梯度上的分布和变化规律(孟婷婷等, 2007; 冯秋红等, 2008; 刘晓娟等, 2015)。从全球尺度到区域尺度,不同空间尺度植物属性的分布有不同的决定性影响因子(刘晓娟等, 2015)。物种水平的植物属性研究在不同的空间尺度上都有开展。由于群落水平的植物属性需要整合植物个体的属性数据和群落结构的数据,通常在小的空间尺度上进行,而全球尺度上群落属性的空间格局研究仍然受到一定限制(Funk et al, 2017)。

在全球和区域尺度上,物种水平植物功能属性均存在非常明显的空间格局,这种空间格局是气候因子空间格局的反映。基于全球植物属性数据的分析展现了全球尺度植物功能属性的分布格局:在更干旱、更炎热、太阳辐射更强烈的地区,植物的比叶重和叶片氮含量更高(Wright et al, 2004, 2005);随着干旱和寒冷程度增加,森林将更多的生物量分配给根系(Reich, Luo, et al, 2014);从两极向赤道,随着年均温的升高和生长季的增长,植物的氮磷含量逐渐降低而氮磷比升高(Reich et al, 2004)。中国国家尺度的研究也表明植物功能属性的地理分布与

气候因子有较好的关系(Han et al, 2005)。在中国不同地区沿环境因子梯度的研究也反映了植物功能属性与环境因子之间的关系:在青藏高原中部的东西长200 km的样带上,随着年平均温度的升高,植物的比叶重、单位面积的最大光合速率以及单位面积的氮含量增加,但这些属性随着年均降水量并没有显著的变化(He et al, 2006, 2018);随着寒冷程度的增加,中国东北森林植物比叶面积逐渐增加而叶片干物质含量随之降低(Wang et al, 2016);随着干旱程度的增加,中国温带草原样带不同功能群植物的形态、生理和解剖属性也呈现出明显的变化规律(Guo et al, 2017)。

群落水平的研究大体可以分为两类:海拔梯度的研究和水平梯度的研究。前者有两个经典的研究案例:青藏高原东北部高寒草甸群落平均种子质量和属性多样性随着海拔升高而下降(Qi et al, 2015);乞力马扎罗山的植物群落在高降水量的海拔有更高的比叶面积、叶片氮含量、冠层高度、叶面积,同时有更低的叶片干物质含量(Schellenberger et al, 2017)。后者也有两个经典研究案例:地中海地区随干旱程度的增加一年生植物和风媒传播的植物比例增加,但群落平均最大高度降低、平均开花时间缩短,同时功能离散度普遍降低(Nunes et al, 2017);在美国,随着降雨量的增加,群落平均种子大小增大,叶片氮含量下降,叶片寿命升高(Sandel et al, 2010)。

### 3.3 全球变化影响下植物属性和生态功能的模型模拟

植物属性研究的发展为全球变化影响下碳循环过程的模拟和陆面模式的发展带来新的机遇和挑战(Reich, Rich, et al, 2014)。传统的植物地理学是以物种为研究对象,21世纪植物地理学的巨大挑战之一则是将物种组成与生态功能与服务相联系,如用植物属性代替物种来解释世界上的物种多样性机制,并基于植物属性来预测未来全球气候变化下的物种迁移(Levine, 2016)。有研究表明裸子植物针叶属性的种间差异反映了其沿纬度梯度对温度和湿度的适应,该研究从植物属性出发进一步解释了植物分布和植物对环境适应的生理机制,为全球变化下的针叶林碳循环过程的精确模拟提供了可能性(Reich, Rich, et al, 2014)。地球科学模型直接关注在全球尺度下生物地球化学循环的变化,但在大多数情况下只用了极简化的生物多样性模式:

少量的植物功能型和平均的生理生态学特征用来模拟模型中每个生物群区的生物地球化学循环过程对全球变化的响应(van Bodegom et al, 2014)。一个生态系统的物种组成是生态系统功能的关键驱动因子,生物多样性的功能组成,如形态和属性多样性,已被认为是生物多样性类型和生物地球化学循环之间的重要联系,而且也许是生态系统服务的核心驱动力(Violle et al, 2014),这将进一步推动全球变化对生物多样性和生态系统服务的模型模拟研究。

## 4 植物属性地理学的研究展望

植物属性地理学在全球变化和地学研究中将起到重要作用,有助于更好地认识地球系统对全球变化的响应机制,为地球系统的可持续发展服务(Violle et al, 2014)。未来重点研究方向包括:

(1) 植物属性地理学研究手段的提升。目前植物属性地理学的研究方法还集中在属性测量的标准化、物种和群落水平属性的计算方法等基础研究上。通过遥感和GIS技术开展属性的空间连续表达研究刚刚兴起(Butler et al, 2017)。随着遥感科学技术的迅猛发展,借助激光扫描和成像光谱技术直接对区域植物功能属性多样性进行空间制图将是未来植物属性地理学的重要研究手段(Schneider et al, 2017; Su et al, 2017)。

(2) 植物属性的空间分异与环境因子之间的关系研究。在全球植被模型研究中,基于物种的植被动态模型发展为基于属性的植被动态模型有助于更加准确地认识植被在陆地生态系统能量流动、水和碳循环过程中的作用,是未来重要的研究内容(Suding et al, 2008; van Bodegom et al, 2014)。为了实现这一目标,认识全球植物属性的空间分异规律及其与环境因子之间的关系仍将是未来的重点。

(3) 植物属性数据库的完善。植物属性地理学的核心是揭示植物属性的空间分异规律及其影响机制(Kattge et al, 2011; Violle et al, 2014),这将有赖于区域乃至全球尺度的植物属性数据支持。无论是全球尺度还是区域尺度的数据库仍然是个案研究的汇总,缺少在植物地理分布规律的基础上进行顶层设计。基于顶层设计的国家和全球植物属性数据库的建设将是植物属性地理学发展的方向。

## 参考文献(References)

- 冯秋红, 史作民, 董莉莉. 2008. 植物功能性状对环境的响应及其应用[J]. 林业科学, 44(4): 125-131. [Feng Q H, Shi Z M, Dong L L. 2008. Response of plant functional traits to environment and its application[J]. Scientia Silvae Sinicae, 44(4): 125-131.]
- 李金花, 李镇清, 王刚. 2003. 不同放牧强度对冷蒿和星毛委陵菜养分含量的影响[J]. 草业学报, 12(6): 30-35. [Li J H, Li Z Q, Wang G. 2003. Effect of different grazing intensities on the nutrient contents of *Artemisia frigida* and *Potentilla acaulis*[J]. Acta Prataculturae Sinica, 12(6): 30-35.]
- 刘晓娟, 马克平. 2015. 植物功能性状研究进展[J]. 中国科学: 生命科学, 45(4): 325-339. [Liu X J, Ma K P. 2015. Plant functional traits-concepts, applications and future directions[J]. Scientia Sinica Vitae, 45(4): 325-339.]
- 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 2007. 植物功能性状与环境与生态系统功能[J]. 植物生态学报, 31(1): 150-165. [Meng T T, Ni J, Wang G H. 2007. Plant functional traits, environments and ecosystem functioning[J]. Journal of Plant Ecology, 31(1): 150-165.]
- 任书杰, 曹明奎, 陶波, 等. 2006. 陆地生态系统氮状态对碳循环的限制作用研究进展[J]. 地理科学进展, 25(4): 58-67. [Ren S J, Cao M K, Tao B, et al. 2006. The effects of nitrogen limitation on terrestrial ecosystem carbon cycle: A review[J]. Progress in Geography, 25(4): 58-67.]
- 王炜, 梁存柱, 刘钟龄, 等. 2000. 草原群落退化与恢复演替中的植物个体行为分析[J]. 植物生态学报, 24(3): 268-274. [Wang W, Liang C Z, Liu Z L, et al. 2000. Analysis of the plant individual behaviour during the degradation and restoring succession in steppe community[J]. Acta Phytocologica Sinica, 24(3): 268-274.]
- 武吉华, 张绅, 江源, 等. 2004. 植物地理学[M]. 4版. 北京: 高等教育出版社. [Wu J H, Zhang S, Jiang Y, et al. 2004. Zhiwu dilixue[M]. Beijing, China: Higher Education Press.]
- Adler P, Raff D, Lauenroth W. 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation[J]. Oecologia, 128(4): 465-479.
- Adler P B, Milchunas D G, Lauenroth W K, et al. 2004. Functional traits of graminoids in semi-arid steppes: A test of grazing histories[J]. Journal of Applied Ecology, 41(4): 653-663.
- Ali A, Yan E-R, Chang S X, et al. 2017. Community-weighted mean of leaf traits and divergence of wood traits predict aboveground biomass in secondary subtropical forests[J]. Science of the Total Environment, 574: 654-662.
- Bai Y, Han X, Wu J, et al. 2004. Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland[J]. Nature, 431(7005): 181-184.
- Butler E E, Datta A, Flores-Moreno H, et al. 2017. Mapping local and global variability in plant trait distributions[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 114(51): E10937-E10946.
- Cardinale B J, Srivastava D S, Duffy J E, et al. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems[J]. Nature, 443: 989-992.
- Chapin III F S, Zavaleta E S, Eviner V T, et al. 2000. Consequences of changing biodiversity[J]. Nature, 405: 234-242.
- Cingolani A M, Posse G, Collantes M B. 2005. Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands[J]. Journal of Applied Ecology, 42(42): 50-59.
- Cornelissen J H C, Diez P C, Hunt R. 1996. Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types[J]. Journal of Ecology, 84(5): 755-765.
- Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, et al. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide[J]. Australian Journal of Botany, 51(4): 335-380.
- Cruz P, De Quadros F L F, Theau J P, et al. 2010. Leaf traits as functional descriptors of the intensity of continuous grazing in native grasslands in the south of Brazil[J]. Rangeland Ecology & Management, 63(3): 350-358.
- Díaz S, Cabido M. 2001. Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes[J]. Trends in Ecology & Evolution, 16(11): 646-655.
- Díaz S, Hodgson J G, Thompson K, et al. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents[J]. Journal of Vegetation Science, 15(3): 295-304.
- Díaz S, Kattge J, Cornelissen J H C, et al. 2016. The global spectrum of plant form and function[J]. Nature, 529: 167-171.
- Díaz S, Lavorel S, McIntyre S, et al. 2007. Plant trait responses to grazing- a global synthesis[J]. Global Change Biology, 13(2): 313-341.
- Díaz S, Noy-Meir I, Cabido M. 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits[J]. Journal of Applied Ecology, 38(3): 497-508.
- Dukes J S. 2001. Biodiversity and invasibility in grassland microcosms[J]. Oecologia, 126(4): 563-568.
- Fortunel C, Garnier E, Joffre R, et al. 2009. Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe[J]. Ecology, 90(3): 598-611.
- Funk J L, Larson J E, Ames G M, et al. 2017. Revisiting the Holy Grail: Using plant functional traits to understand ecological processes[J]. Biological Reviews, 92(2): 1156-



- 1173.
- Gamfeldt L, Hillebrand H, Jonsson P R. 2008. Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning[J]. *Ecology*, 89(5): 1223-1231.
- Garnier E, Cortez J, Billès G, et al. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession[J]. *Ecology*, 85(9): 2630-2637.
- Garnier E, Lavorel S, Ansquer P, et al. 2007. 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 plots [J]. *Annals of Botany*, 99(5): 967-985.
- Grime J P. 1997. Biodiversity and ecosystem function: The debate deepens[J]. *Science*, 277: 1260-1261.
- Grime J P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects[J]. *Journal of Ecology*, 86(6): 902-910.
- Guo C Y, Ma L N, Yuan S, et al. 2017. Morphological, physiological and anatomical traits of plant functional types in temperate grasslands along a large-scale aridity gradient in northeastern China[J]. *Scientific Reports*, 7: 40900.
- Han W X, Fang J Y, Guo D L, et al. 2005. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China[J]. *New Phytologist*, 168(2): 377-385.
- He J-S, Wang L, Flynn D F B, et al. 2008. Leaf nitrogen: Phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes[J]. *Oecologia*, 155(2): 301-310.
- He J-S, Wang Z H, Wang X P, et al. 2006. A test of the generality of leaf trait relationships on the Tibetan Plateau[J]. *New Phytologist*, 170(4): 835-848.
- He N P, Liu C C, Tian M, et al. 2018. Variation in leaf anatomical traits from tropical to cold-temperate forests and linkage to ecosystem functions[J]. *Functional Ecology*, 32: 10-19.
- Hodgson J G, Illius A W. 1996. The ecology and management of grazing systems[M]. Wallingford, Oxon, Connecticut: CAB International.
- Hodgson J G, Wilson P J, Hunt R, et al. 1999. Allocating C-S-R plant functional types: A soft approach to a hard problem [J]. *Oikos*, 85(2): 282-294.
- Hooper D U, Vitousek P M. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes[J]. *Science*, 277: 1302-1305.
- Iversen C M, McCormack M L, Powell A S, et al. 2017. A global fine-root ecology database to address below-ground challenges in plant ecology[J]. *New Phytologist*, 215(1): 15-26.
- Kattge J, Díaz S, Lavorel S, et al. 2011. TRY-a global database of plant traits[J]. *Global Change Biology*, 17(9): 2905-2935.
- Kleyer M, Bekker R M, Knevel I C, et al. 2008. The LEDA Traitbase: A database of life-history traits of the Northwest European flora[J]. *Journal of Ecology*, 96(6): 1266-1274.
- Knevel I C, Bekker R M, Bakker J P, et al. 2003. Life-history traits of the Northwest European flora: The LEDA database [J]. *Journal of Vegetation Science*, 14(4): 611-614.
- Lavorel S, Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail[J]. *Functional Ecology*, 16(5): 545-556.
- Lavorel S, Grigulis K, McIntyre S, et al. 2008. Assessing functional diversity in the field-methodology matters![J]. *Functional Ecology*, 22(1): 134-147.
- Levine J M. 2016. Ecology: A trail map for trait-based studies [J]. *Nature*, 529: 163-164.
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, et al. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges[J]. *Science*, 294: 804-808.
- Louault F, Pillar V D, Aufrère J, et al. 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland[J]. *Journal of Vegetation Science*, 16(2): 151-160.
- Mason N W H, MacGillivray K, Steel J B, et al. 2003. An index of functional diversity[J]. *Journal of Vegetation Science*, 14(4): 571-578.
- Mason N W H, Mouillot D, Lee W G, et al. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity[J]. *Oikos*, 111(1): 112-118.
- Mokany K, Ash J, Roxburgh S. 2008. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland[J]. *Journal of Ecology*, 96(5): 884-893.
- Mouchet M A, Villéger S, Mason N W H, et al. 2010. Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules[J]. *Functional Ecology*, 24(4): 867-876.
- Mouillot D, Mason W H N, Dumay O, et al. 2005. Functional regularity: A neglected aspect of functional diversity[J]. *Oecologia*, 142(3): 353-359.
- Nunes A, Köbel M, Pinho P, et al. 2017. Which plant traits respond to aridity? A critical step to assess functional diversity in Mediterranean drylands[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 239: 176-184.
- Nyström M, Folke C. 2001. Spatial resilience of coral reefs[J]. *Ecosystems*, 4(5): 406-417.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, et al. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide[J]. *Australian Journal of Botany*, 61(3):

- 167.
- Perronne R, Munoz F, Borgy B, et al. 2017. How to design trait-based analyses of community assembly mechanisms: Insights and guidelines from a literature review[J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 25: 29-44.
- Pescador D S, Sierra-Almeida Á, Torres P J, et al. 2016. Summer freezing resistance: A critical filter for plant community assemblies in Mediterranean high mountains[J]. *Frontiers in Plant Science*, 7: 194.
- Petchey O L, Gaston K J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition[J]. *Ecology Letters*, 5(3): 402-411.
- Petchey O L, Gaston K J. 2006. Functional diversity: Back to basics and looking forward[J]. *Ecology Letters*, 9(6): 741-758.
- Prieur-Richard A-H, Lavorel S. 2000. Invasions: The perspective of diverse plant communities[J]. *Austral Ecology*, 25(1): 1-7.
- Qi W, Zhou X, Ma M, et al. 2015. Elevation, moisture and shade drive the functional and phylogenetic meadow communities' assembly in the northeastern Tibetan Plateau[J]. *Community Ecology*, 16(1): 66-75.
- Reich P B, Luo Y J, Bradford J B, et al. 2014. Temperature drives global patterns in forest biomass distribution in leaves, stems, and roots[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(38): 13721-13726.
- Reich P B, Oleksyn J. 2004. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(30): 11001-11006.
- Reich P B, Rich R L, Lu X J, et al. 2014. Biogeographic variation in evergreen conifer needle longevity and impacts on boreal forest carbon cycle projections[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(38): 13703-13708.
- Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems[J]. *Ecological Monographs*, 62(3): 365-392.
- Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94(25): 13730-13734.
- Reich P B, Wright I J, Lusk C H. 2007. Predicting leaf physiology from simple plant and climate attributes: A global GLOPNET analysis[J]. *Ecological Applications*, 17(7): 1982-1988.
- Ricotta C, Moretti M. 2011. CWM and Rao's quadratic diversity: A unified framework for functional ecology[J]. *Oecologia*, 167(1): 181-188.
- Rusch G M, Skarpe C, Halley D J. 2009. Plant traits link hypothesis about resource-use and response to herbivory[J]. *Basic and Applied Ecology*, 10(5): 466-474.
- Sabaté S, Sala A, Gracia C A. 1995. Nutrient content in *Quercus ilex* canopies: Seasonal and spatial variation within a catchment[J]. *Plant and Soil*, 168-169(1): 297-304.
- Sandel B, Goldstein L J, Kraft N J B, et al. 2010. Contrasting trait responses in plant communities to experimental and geographic variation in precipitation[J]. *New Phytologist*, 188(2): 565-575.
- Schellenberger Costa D, Gerschlaue F, Pabst H, et al. 2017. Community-weighted means and functional dispersion of plant functional traits along environmental gradients on Mount Kilimanjaro[J]. *Journal of Vegetation Science*, 28(4): 684-695.
- Schneider F D, Morsdorf F, Schmid B, et al. 2017. Mapping functional diversity from remotely sensed morphological and physiological forest traits[J]. *Nature Communications*, 8: 1441.
- Schönbach P, Wan H W, Gierus M, et al. 2011. Grassland responses to grazing: Effects of grazing intensity and management system in an Inner Mongolian steppe ecosystem [J]. *Plant and Soil*, 340(1-2): 103-115.
- Schumacher J, Roscher C. 2009. Differential effects of functional traits on aboveground biomass in semi-natural grasslands[J]. *Oikos*, 118(11): 1659-1668.
- Su Y J, Ma Q, Guo Q H. 2017. Fine-resolution forest tree height estimation across the Sierra Nevada through the integration of spaceborne LiDAR, airborne LiDAR, and optical imagery[J]. *International Journal of Digital Earth*, 10(3): 307-323.
- Suding K N, Goldberg D E, Hartman K M. 2003. Relationships among species traits: Separating levels of response and identifying linkages to abundance[J]. *Ecology*, 84(1): 1-16.
- Suding K N, Goldstein L J. 2008. Testing the Holy Grail framework: Using functional traits to predict ecosystem change[J]. *New Phytologist*, 180(3): 559-562.
- Tilman D. 1997. Distinguishing between the effects of species diversity and species composition[J]. *Oikos*, 80(1): 185.
- Tilman D. 2000. Causes, consequences and ethics of biodiversity[J]. *Nature*, 405: 208-211.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, et al. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes[J]. *Science*, 277: 1300-1302.
- van Bodegom P M, Douma J C, Verheijen L M. 2014. A fully



- traits-based approach to modeling global vegetation distribution[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(38): 13733-13738.
- Vile D, Shipley B, Garnier E. 2006. Ecosystem productivity can be predicted from potential relative growth rate and species abundance[J]. *Ecology Letters*, 9(9): 1061-1067.
- Villéger S, Mason N W H, Moullot D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology[J]. *Ecology*, 89(8): 2290-2301.
- Violle C, Reich P B, Pacala S W, et al. 2014. The emergence and promise of functional biogeography[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(38): 13690-13696.
- Wang H, Harrison S P, Colin Prentice I, et al. 2017. The China plant trait database: Toward a comprehensive regional compilation of functional traits for land plants[J]. *Ecology*, doi: 10.1002/ecy.2091. (in press)
- Wang R L, Yu G R, He N P, et al. 2016. Latitudinal variation of leaf morphological traits from species to communities along a forest transect in eastern China[J]. *Journal of Geographical Sciences*, 26(1): 15-26.
- Westley L C. 1993. The effect of inflorescence bud removal on tuber production in *Helianthus tuberosus* L. (Asteraceae) [J]. *Ecology*, 74(7): 2136-2144.
- Wright I J, Reich P B, Westoby M. 2001. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high-and low-rainfall and high-and low-nutrient habitats [J]. *Functional Ecology*, 15(4): 423-434.
- Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, et al. 2005. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 14(5): 411-421.
- Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum[J]. *Nature*, 428: 821-827.
- Zheng S X, Ren H Y, Lan Z C, et al. 2010. Effects of grazing on leaf traits and ecosystem functioning in Inner Mongolia grasslands: scaling from species to community [J]. *Biogeosciences*, 7(3): 1117-1132.

## Advances and prospects of plant trait biogeography

HUANG Yongmei<sup>1</sup>, CHEN Huiying<sup>1</sup>, ZHANG Jinghui<sup>2</sup>, SHENG Zhilu<sup>1</sup>, LI En'gui<sup>1</sup>, LIU Hongyan<sup>3\*</sup>

(1. State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, Faculty of Geographical Science, Beijing Normal University, Beijing 100875, China; 2. School of Ecology and Environments, Inner Mongolia University, Hohhot 010021, China; 3. College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China)

**Abstract:** Plant trait biogeography is an emerging field in plant geography and it is about the geographical distribution of plant traits. At present, there are three hotspots in plant trait research, including performance of traits at multiple levels, trade-offs among traits and the relationship between trait diversity (functional diversity) and ecosystem functioning. Important traits include, for example, specific leaf area, leaf dry matter content, leaf nitrogen concentration, seed mass, plant height and stem density. Traits are measured with individual plants and can be scaled up to the community level (community weighted means and trait diversity). Trade-offs contain not only the leaf economics spectrum, but also relationships between traits and the environment. The development of global trait database largely enhances the progress of plant trait biogeography. Mapping plant traits mainly relies on the global database and spatial statistical modeling techniques, but a new method using combined laser scanning and imaging spectroscopy has been developed recently to map regional patterns of plant trait diversity. Spatial pattern analysis is an important part of plant trait biogeography. It helps to explain the distribution of plants, plant adaptability and patterns of community assembly, and then provides evidence to predict how global climate changes would influence plants. By examining plant traits instead of species, the physiological mechanisms behind plant adaptability and distribution can be better explained. Therefore, replacing species with plant traits in global vegetation models would bring new opportunities and challenges for global carbon cycle models and land surface models under global climate changes.

**Key words:** plant traits; trait diversity; trait database; spatial pattern analysis