



新生物学丛书

新生物学年鉴

2014

《新生物学年鉴2014》编委会 主编

- ▶ 植物功能性状研究
- ▶ 植物蛋白质激酶研究
- ▶ 抗原受体V(D)G基因
- ▶ 脂肪细胞的发育与代谢
- ▶ 用于神经科学的斑马鱼
- ▶ 哺乳动物全脑神经的测量



科学出版社

新生物学丛书

新生物学年鉴 2014

《新生物学年鉴 2014》编委会 主编

科学出版社

北 京

内 容 简 介

《新生物学年鉴 2014》为一本由《新生物学丛书》6 位编委组稿并把关、各地大学及研究所骨干研究人员撰写,包括植物功能性状研究、植物蛋白激酶在生态学领域的应用、免疫生物学研究、神经科学研究,以及哺乳动物全脑神经测量等内容,共 6 篇文章。这些文章的内容均为撰写者的最新研究成果,因此年鉴可以在一定程度上体现出我国生物学领域的发展现状。

《新生物学年鉴 2014》秉承了之前两本的制作理念,并扩充了涉及的生物学子学科,有更多的中国生物学研究领域的中坚力量参与撰写,务求使相关领域的研究人员获得第一手权威的综述性文章。本书适合各相关领域的高年级本科生、研究生、专业研究人员学习参考。对于希望了解生物学发展现状的科研爱好者,本书也可作为很好的阅读材料。

图书在版编目(CIP)数据

新生物学年鉴. 2014 / 《新生物学年鉴 2014》编委会主编. —北京: 科学出版社, 2015. 2

(新生物学丛书)

ISBN 978-7-03-043260-5

I. ①新… II. ①新… III. ①生物学—文集 IV. ①Q-53

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2015)第 017996 号

责任编辑: 岳漫宇 / 责任校对: 韩 杨

责任印制: 肖 兴 / 封面设计: 北京美光制版有限公司

科学出版社出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

北京通州皇家印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2015 年 2 月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

2015 年 2 月第一次印刷 印张: 13 1/2 插页: 8

字数: 300 000

定价: 98.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)

《新生物学丛书》专家委员会

主 任：蒲慕明

副 主 任：吴家睿

专家委员会成员(按姓氏汉语拼音排序)

昌增益	陈洛南	陈晔光	邓兴旺	高 福
韩忠朝	贺福初	黄大昉	蒋华良	金 力
康 乐	李家洋	林其谁	马克平	孟安明
裴 钢	饶 毅	饶子和	施一公	舒红兵
王 琛	王梅祥	王小宁	吴仲义	徐安龙
许智宏	薛红卫	詹启敏	张先恩	赵国屏
赵立平	钟 扬	周 琪	周忠和	朱 楨

《新生物学年鉴 2014》编委会

主 编：蒲慕明

副 主 编：吴家睿

编 委(按姓氏汉语拼音排序)

杜久林	中国科学院上海生命科学研究院神经科学研究所
刘小龙	中国科学院上海生命科学研究院生物化学与细胞生物学研究所
骆清铭	华中科技大学生物医学工程系
马克平	中国科学院植物研究所
汤其群	复旦大学上海医学院生物化学与分子生物学系
薛红卫	中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所

丛 书 序

当前，一场新的生物学革命正在展开。为此，美国国家科学院研究理事会于 2009 年发布了一份战略研究报告，提出一个“新生物学”(New Biology)时代即将来临。这个“新生物学”，一方面是生物学内部各种分支学科的重组与融合，另一方面是化学、物理、信息科学、材料科学等众多非生命学科与生物学的紧密交叉与整合。

在这样一个全球生命科学发展变革的时代，我国的生命科学研究也正在高速发展，并进入了一个充满机遇和挑战的黄金期。在这个时期，将会产生许多具有影响力、推动力的科研成果。因此，有必要通过系统性集成和出版相关主题的国内外优秀图书，为后人留下一笔宝贵的“新生物学”时代精神财富。

科学出版社联合国内一批有志于推进生命科学发展的专家与学者，联合打造了一个 21 世纪中国生命科学的传播平台——《新生物学丛书》。希望通过这套丛书的出版，记录生命科学的进步，传递对生物技术发展的梦想。

《新生物学丛书》下设三个子系列：科学风向标，着重收集科学发展战略和态势分析报告，为科学管理者和科研人员展示科学的最新动向；科学百家园，重点收录国内外专家与学者的科研专著，为专业工作者提供新思想和新方法；科学新视窗，主要发表高级科普著作，为不同领域的研究人员和科学爱好者普及生命科学的前沿知识。

如果说科学出版社是一个“支点”，这套丛书就像一根“杠杆”，那么读者就能够借助这根“杠杆”成为撬动“地球”的人。编委会相信，不同类型的读者都能够从这套丛书中得到新的知识信息，获得思考与启迪。

《新生物学丛书》专家委员会

主 任：蒲慕明

副主任：吴家睿

2012 年 3 月

前 言

当前, 生命科学正处于革命性变化的前夜, “新生物学时代” 已经到来。创立《新生物学丛书》的一个主要目的, 就是要及时总结当下最新的科研成果, 展望未来的发展方向。为此, 《新生物学丛书》专家委员会决定打造中国的生命科学年度报告——《新生物学年鉴》(以下简称《年鉴》)。《年鉴》以综述性文集的形式出版, 系统总结国内外生命科学的研究成果, 重点追踪和评述近年来生命科学各个领域的研究热点和前沿进展。《年鉴》的编委每年从《新生物学丛书》专家委员会中产生, 负责撰写或组织相关领域的专家学者进行评述。

《年鉴》每年出版一本, 涉及的研究领域都是当今生命科学最热点的前沿领域, 参与文章撰写的所有人员均是活跃在科研第一线的权威专家学者, 每篇文章都可以很好地体现出相关领域的前沿进展。我们希望能够将《年鉴》打造成与美国 *Annual Review* 系列一样高水平的中文版综述平台, 及时地报道生命科学的成果和进步。

第一本《新生物学年鉴 2012》于 2013 年 1 月顺利出版, 涉及了生物学的 7 个领域, 共 12 篇文章。《新生物学年鉴 2013》于 2013 年 12 月出版, 扩充了涉及的生物学子学科, 涉及 9 个领域, 共 10 篇文章。

在以上两本年鉴的基础上, 2014 年的《新生物学年鉴 2014》也邀请了相关领域的 6 位专家组织并撰写。本书涉及生物学与生态学的 6 大领域, 包括植物功能性状研究、植物蛋白激酶在生态学领域的应用、免疫生物学研究、神经科学研究, 以及哺乳动物全脑神经测量等内容, 共 6 篇文章。通过这些精彩的综述性文章, 可以了解到该学科的前沿发展、国际动向, 开阔了视野, 更为中国科学研究人员在该领域中的发展树立了信心。

本《年鉴》从动物到植物、从微观到宏观, 全面地介绍了新生物学的多个热点学科的最新动向。适合各相关领域的高年级本科生、研究生, 以及专业研究人员学习参考。对于希望了解生物学发展现状和动态的科研爱好者, 本书也是一本很好的阅读材料。

《新生物学年鉴 2014》编委会

2014 年 1 月

目 录

丛书序

前言

植物功能性状研究进展 1

刘晓娟、马克平

植物中的蛋白磷酸化 24

薛红卫、谭树堂、晏萌

抗原受体 V(D)J 基因重排 77

邓子木、许可、刘小龙

脂肪细胞的发育分化与代谢 104

黄海艳、汤其群

以透明脑，观澄明心：斑马鱼神经功能研究进展 141

尚春峰、穆宇、杜久林

基于直接测量的哺乳动物全脑神经——血管网络精细结构及三维可视化 171

龚辉、李向宁、袁菁、吕晓华、李安安、陈尚宾、杨孝全、曾绍群、骆清铭

图版

* 策划编辑: 马克平 中国科学院植物研究所

植物功能性状研究进展

作 者: 刘晓娟 马克平

中国科学院植物研究所 北京

- ▶ 1. 植物功能性状全球分布格局及性状间的关联和平衡 / 3
- ▶ 2. 功能性状沿环境梯度的分布格局以及变化规律 / 6
- ▶ 3. 植物功能性状与功能多样性 / 9
- ▶ 4. 功能性状与群落物种共存机制及群落动态变化 / 10
- ▶ 5. 功能性状与谱系亲缘关系 / 11
- ▶ 6. 功能性状与生态系统功能 / 13
- ▶ 7. 功能性状与干扰 / 14
- ▶ 8. 展望 / 15

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。尽管功能性状的研究已经延伸到生态学领域的各个方面,有利地推动了对各个前沿科学问题研究的发展,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。我国幅员辽阔,天然的数据库给未来基于植物功能性状的研究提供了广阔的平台。

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的时间大约是在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(Diaz et al., 1998; Diaz et al., 1999; Weiher et al., 1999)。继而,生态学家们认识到过去很多仅从植物分类学角度无法理解的生态学关键问题,却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”是指对植物体定植、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(Cornelissen et al., 2003; Reich et al., 2003)。

最常见的植物功能性状分类包括:形态性状(morphological trait)和生理性状(physiological trait)、营养性状(vegetative trait)和繁殖性状(regenerative trait)、地上性状(aboveground trait)和地下性状(belowground trait)、影响性状(effect trait)和响应性状(response trait)(Lavorel and Garnier, 2002),以及后来被广泛接受的软性状(soft trait)和硬性状(hard trait)(Cornelissen et al., 2003)。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;而硬性状是指相比软性状而言,更能准确地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着很好的关联,硬性状对于环境的变化往往和软性状紧密相连,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,种子大小影响着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(Lavorel and Garnier, 2002; Westoby et al., 2002; Cornelissen et al., 2003; Diaz et al., 2004; Westoby and Wright, 2006; Wright et al., 2007; Wright et al., 2010)。

过去 10 年间,基于功能性状的研究已经横跨从个体水平到生态系统水平,延伸到了生态学研究的各个领域,特别受到关注的前沿科学问题包括:①功能性状之间的内在联系及权衡关系(trade-off);②功能性状在个体之间、物种之间,以及地域之间是否存在差异及造成差异的原因;③功能性状沿环境梯度的分布格局及变化规律(气候、地形、土壤养分等);④基于功能性状的功能多样性研究;⑤通过功能性状来研究局域群落物种共存机制(结构及格局)及群落动态变化规律(存活率、更新率、生长率、死亡率等);⑥功能性状与系统发育的关系;⑦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;⑧功能性状对全球气候变化的响应和指示作用;⑨功能性状与植物入侵;⑩功能性状对干扰的响应(包括土地利用变化、火烧、放牧等);⑪功能性状对于森林经营和生态系统可持续发展的作用。本文将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,过去的 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的关注。其中最著名的叶片经济型谱(leaf economics spectrum),即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 种叶片性状间存在着普遍性的规律,即在养分循环速率间保持平衡。但是气候对叶片性状及性状间关系的影响在全球尺度上并不明显(Wright et al., 2004)。同年,Reich 等通过对全球 452 个地区 1280 种植物的叶片氮、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。即越靠近热带,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和植物生理化学计量及土壤基质的地理格局密切相关(Reich and Oleksyn, 2004)。除对叶片性状的全球格局研究外,Moles 等(2007)收集了来自全球 11 481 个物种和地点的种子质量数据,通过与纬度梯度的回归分析发现从赤道到纬度 60°的地区之间,种子质量有 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,种子质量呈 7 倍的骤变,这种差异及骤变主要由于植物生活型和植被类型的不同而造成的。随后, Moles 等(2009)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寒带平均最大树高的 29 倍,南温带的 31 倍,且在南北半球的变化趋势无异。和种子全球分布类似,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(2009)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 feature)以及分枝特征(clade-specific feature)等树干性状之间,以及这些性状与生长率、死亡率及地理梯度的关联分析,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平衡关系

物种的功能性状之间存在着各种各样的联系,其中最普遍的就是功能性状间的平衡关系(trade-off)。这种平衡关系是经过自然筛选后形成的性状组合,也称之为“生态策略”(ecological strategy),即物种沿着一定的生态策略轴排列于最适应或最具竞争力的位置(Westoby et al., 2002; Diaz et al., 2004; Wright et al., 2007)。研究植物性状间的平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制,而且有助于理解生态系统的净初级生产力和营养循环的发展和变化。这些平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、叶片与根性状间的平衡。

对 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分析发现,种子大小、果实大小,以及树高间存在着正相关,叶片大小和果实大小正相关,和木质密度负相关(Wright et al., 2007)。Westoby 等(2002)也定义了几个重要的平衡维度,如叶片单位面积质量与叶寿命、种子大小和数量、叶面积与小枝大小,以及树高与很多性状间的平衡,而这些平衡维度在不同气候带、同一景观类型的不同区域间及同一区域内的共存物种间都有变化,由此推测出同一地点内的物种共存其实是多种生活策略的稳定组合。其实,早在 1998 年,Westoby 就已经定义过叶片-树高-种子(leaf-height-seed, LHS)这个重要的性状平衡维度。他首先提出了比叶面积、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(Golodets et al., 2009; Laughlin et al., 2010)。

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(Moles et al., 2004; Moles and Westoby, 2004, 2006)。Moles 等对于种子性状的研究做出了卓越的贡献,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,种子质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(Moles and Westoby, 2006)。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(Moles and Westoby, 2004)。

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平衡密切相关,如木质密度、导水率等(van Gelder et al., 2006; Chave et al., 2009; Poorter et al., 2010)。通过对玻利维亚热带森林中 30 种物种包括树冠透光率、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(van Gelder et al., 2006)。而对其中更多物种的研究发现,树种的枝干性状主要有两种平衡关系,一种是导管体积和数量间的平衡,另外一种则是组织类型间的平衡;前一种平衡可以反映水分传导能力和支撑安全度,后一种平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和导管直径和导水率成正相关关系,而和木质密度成负相关关系(Poorter et al., 2010)。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(Swenson and Enquist, 2008)。

植物生长率和死亡率之间的平衡被认为是植物生活史中最重要的平衡轴。而生长率死亡率间的平衡往往由植物的内在属性、光获取量及干扰来共同决定(Poorter et al., 2008; Kraft et al., 2010; Wright et al., 2010)。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。通过对来自 5 个热带森林中 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(Poorter et al., 2008)。在此基础上,Wright 等(2010)进一步将这 5 个森林中的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和死亡率之间的关系。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会影响到植物母株的生长,也会影响到子代的存活率(Bolmgren and Cowan, 2008; Kushwaha et al., 2011)。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(Bolmgren and Cowan, 2008)。通过对印度干旱热带森林中 24 种植物连续两年的开花、结果、叶片萌发和凋落的时间进行观察,以及其与木质密度、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(Kushwaha et al., 2011)。

2. 功能性状沿环境梯度的分布格局以及变化规律

植物功能性状与环境关系的研究由来已久,植物功能性状决定着植物的生长、存活和繁殖,因此在物种沿环境梯度的分布格局中起着很重要的作用。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(Diaz et al., 2004)。资源轴即代表了各种各样的环境因子。而在不同的尺度上,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。大部分的研究都证实,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着性状的分布。

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是性状对不同气候类型的响应(Ackerly, 2004; Thuiller et al., 2004)。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着植物性状的分布。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,特别是生长季的温度及其持续时间的长度,是影响植物生长所需的重要因子。低温限制了光合作用所需要的碳吸收及重要元素在植物体内的流动,决定了叶片很多生理性状的地理分布(Reich and Oleksyn, 2004)。而温度的高低也影响了水黏滞度、细胞渗透率,以及新陈代谢速率,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的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(Aerts and Chapin, 2000)。此外,气温和地球各个地质时期的干扰也影响了土壤肥力的分布,最终影响到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(Wright et al., 2005)。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(Meng et al., 2009)。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 (Reich and Oleksyn, 2004)。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的关系比较发现, 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 (Niinemets, 2001)。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 (Murray et al., 2004)。

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了一种策略。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 (Markesteijn and Poorter, 2009)。所以一般情况下, 耐干旱的物种叶片小而窄, 比叶面积较低而木质密度偏高 (Niinemets, 2001; Poorter and Markesteijn, 2008); 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 (Markesteijn and Poorter, 2009)。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 (Fonseca et al., 2000)。通过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% 的物种性状分布格局和年降雨量显著相关。而有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。木质密度和叶片落叶程度是物种沿降水梯度分布的最好指示性状 (Maharjan et al., 2011)。对澳大利亚东部 4 个地点 70 多种多年生植物的一些生理性状和降水量及土壤肥力的关系研究发现, 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 (Wright et al., 2001)。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 (Santiago et al., 2004)。

光照强度或光量的获取是制约植物生长的重要因子, 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 (Niinemets, 2006; Rozendaal et al., 2006)。太阳辐射量的不同使得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。进而可以影响到光合作用效率和与此相关的生理形态性状 (Sterck and Bongers, 2001; Poorter et al., 2003)。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分析发现, 树高和光照显著正相关。在光照充足的地方, 树木形态细高 (Poorter et al., 2003)。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、光合能力以及叶寿命都显著高于光线较弱生境中的植物 (Wright et al., 2006)。

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途径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制的植物组合(冯秋红等, 2008; 孟婷婷等, 2007)。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(Wright et al., 2004; Moles et al., 2007; Moles et al., 2009)。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,以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(Chave et al., 2006)。

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,因而使得植物形成不同功能性状组合的生活策略。随着海拔的升高,平均气温会降低,降水会减少,大气压变低,太阳辐射增强,植物的生长季变短。这样的环境条件会过滤掉一些抗压能力低的物种(Cornwell et al., 2006; Cornwell and Ackerly, 2009)。通过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,而虫媒植物增多,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(Pellissier et al., 2010)。对在夏威夷群岛上分布范围很广的植物 *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中的直径(Fisher et al., 2007)。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(Crane and Lee, 2003)。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的变化。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(Hanba et al., 2000)。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(Ackerly et al., 2002)。

2.3 与土壤营养之间的关系

相比气候和地理因子,土壤和植物性状之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(Fonseca et al., 2000; Wright et al., 2004),但生长在土壤肥沃环境中的植物会产生大量的枯落物,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(Aerts and Chapin, 2000)。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平衡，而这种平衡是通过将植物的功能性状排列在土壤肥力轴上来实现的(Aerts and Chapin, 2000; Wright et al., 2004)。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。通过对全球 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(Ordóñez et al., 2009)。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(Thuiller et al., 2004)。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(Bonser et al., 2010)。

3. 植物功能性状与功能多样性

功能多样性(functional diversity)是指影响生态系统功能的物种或有机体所具有的功能性状的大小、范围及分布(Díaz and Cabido, 2001; Petchey and Gaston, 2002)，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：①群落中的功能群数量；②功能性状形成的多维空间中，两两物种的距离之和；③功能性状树中所有枝长的总和(Petchey and Gaston, 2002)。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)(Villegger et al., 2008; Laliberté and Legendre, 2010)。

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，如：①功能多样性沿纬度梯度的变化规律；②基于功能多样性的种间竞争机制及群落结构形成机制；③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，而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(么旭阳等, 2014)。而对亚热带森林的类似研究，却未能在不同的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(Bohnke et al., 2014)。对南北美洲 5 亿多木本植物的研究发现，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