

KLARA GOLDSTEIN

*Zakład Ekologii Roślin i Ochrony Środowiska
Instytut Botaniki, Wydział Biologii
Centrum Nauk Biologiczno-Chemicznych
Uniwersytet Warszawski
Żwirki i Wigury 101, 02-089 Warszawa
E-mail: klara.goldstein@biol.uw.edu.pl*

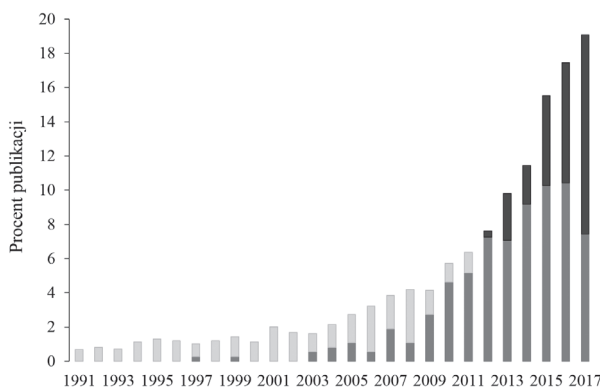
PUNKT WIDZENIA ROŚLIN – CZYLI EKOLOGIA FUNKCJONALNA ROŚLINNOŚCI

ZAINTERESOWANIE FUNKCJĄ

Znaczenie nauk ekologicznych, w tym ekologii roślin, jest nie do przecenienia w czasach gwałtownych globalnych zmian środowiska naturalnego. Jednak krytycy w ostatnich dekadach niejednokrotnie zarzucali ekologii roślinności słabość w tworzeniu teorii, wskazując na lokalne znaczenie odkryć (PETERS 1991). Sugerowano, że pośrednia skala, w której operuje ekologia roślin, utrudnia formułowanie ogólnych reguł (LAWTON 1999). Wskazywano, że podczas gdy makroekologia pozwala wykrywać zjawiska widoczne w dużej skali, a badania szczegółowe pojedynczych populacji umożliwiają dobrą kontrolę analizowanych czynników, to ekologia rozwijana w pośredniej skali przestrzennej (w skali zbiorowisk roślinnych) zmagają się z badaniem słabo widocznych prawidłowości przy olbrzymiej złożoności badanych systemów. Równoległe z ubolewaniem nad powierzchowną opisowością i niedostatecznie szybkim rozwojem dziedziny, formułowano programy naprawcze, jak np. zwrócenie się w stronę modelowania predykcyjnego czy przywiązywanie większej wagi do aspektu ewolucyjnego w ekologii (WEINER 1995). Zupełnie nową perspektywę mechanistycznego wyjaśniania procesów ekologicznych otworzyła propozycja „odbudowania” ekologii od podstaw, jakimi miałyby być cechy funkcjonalne (ang. functional traits) (MCGILL i współaut. 2006). Istotnie, choć podejście funkcjonalne do badań zbiorowisk wielogatunkowych ist-

niało od dziesięcioleci, począwszy od lat 90. ubiegłego wieku, obserwuje się jego bardzo szybki rozwój i wzrost popularności (Ryc. 1).

Z ekologicznego punktu widzenia gatunek jest zbiorem osobników posiadających fenotypowe i behawioralne cechy, które określają warunki jego występowania oraz interakcje z osobnikami innych gatunków (MCGILL i współaut. 2006). Podejście funkcjonalne skupia się na tych cechach, abstra-



Ryc. 1. Procent publikacji wyszukanych za pomocą serwisu Web of Science dla lat 1991-2017 zawierających „functional trait” razem z „ecology” w tytule, abstrakcie lub słowach kluczowych (czarne słupki), w porównaniu z procentem publikacji zawierających „community ecology” (jasne, półprzezroczyste słupki). Efekt nakładania się słupków jest widoczny jako pośredni szary kolor (patrz CADOTTE i współaut. 2011).

Tabela 1. Przykłady cech funkcjonalnych roślin i ich znaczenia dla występowania gatunku w zbiorowisku.

Cecha	Znaczenie
Wysokość	Zdolność do konkutowania o światło
Stosunek powierzchni liścia do jego masy (ang. specific leaf area, SLA)	Optymalizacja efektywności fotosyntezy
Wielkość nasion	Zdolność kiełkowania w zaciemieniu
Rozprzestrzenianie wegetatywne	Szybka kolonizacja przylegających obszarów; zwiększa szanse utrzymania się gatunku w środowisku, w którym rozmnażanie przez nasiona jest utrudnione
Rozprzestrzenianie przez wiatr	Zdolność kolonizacji nowych siedlisk

hując niejako od taksonomicznej przynależności badanych organizmów. W konsekwencji, podczas gdy w klasycznej ekologii roślin zbiorowisko widzimy jako złożone z osobników należących do poszczególnych gatunków (które z kolei mogą posiadać pewne cechy), to w ekologii funkcjonalnej zbiorowisko staje się zbiorem osobników posiadających pewne cechy (a przy okazji osobniki te należą do pewnych gatunków). W badaniu zbiorowisk roślinnych porzuca się więc pytanie „Ile jest gatunków i dlaczego?” na rzecz pytania „Jak zróżnicowane są funkcje gatunków w bioceozie i dlaczego?”. Oznacza to spojrzenie na środowisko niejako z punktu widzenia rośliny, czyli tych cech, które odpowiadają za kluczowe dla niej funkcje.

CECHY FUNKCJONALNE

Cechy funkcjonalne są to cechy morfologiczne, biochemiczne, fizjologiczne, strukturalne, fenologiczne czy behawioralne, mierzalne na poziomie osobnika, związane z odpowiedzią organizmu na warunki środowiska (VIOLE i współaut. 2007). W przypadku roślin są to cechy, które określają ich funkcjonowanie w środowisku, czyli zdolność do pozyskiwania zasobów oraz reakcji na konkurencję i stres siedliskowy (GRIME 2006a), przy czym stresem siedliskowym nazywa się niekorzystne warunki środowiska, ograniczające wzrost biomasy. Aby określić cechy, które uznamy za funkcjonalne w danym kontekście, należy zadać sobie pytanie o to, które cechy umożliwią gatunkowi przeżycie w danym siedlisku i dadzą mu przewagę nad innymi (Tabela 1). Warto wspomnieć, że, choć definicja cech funkcjonalnych mówi o poziomie osobnika, w praktyce badawczej zazwyczaj operuje się cechami gatunków, przyjmując naturalne założenie, że zmienność wewnątrzgatunkowa cech jest mniejsza niż międzygatunkowa (założenie to jest jednak coraz częściej krytykowane, patrz ALBERT i współaut. 2010).

Ekologia oparta na cechach (ang. trait-based ecology), jak również nazywa się ekologią funkcjonalną, opiera się więc na badaniu cech, a właściwie rozkładów ich wartości wśród gatunków tworzących zbiorowisko, odpowiadając przy tym na szereg pytań: Jak cechy funkcjonalne wpływają na obfitość gatunków w zbiorowisku? A jak wpływają interakcje cech? Jak cechy zmieniają się wzdłuż gradientów ekologicznych? Jakie cechy występują łącznie, jakie się wykluczają? Jak zestawy cech wpływają na procesy w ekosystemie? W końcu – jakie cechy nie mają w danym kontekście żadnego znaczenia?

Rozróżniono dwa aspekty wnioskowania przy użyciu cech funkcjonalnych (LAVOREL i GARNIER 2002). Po pierwsze zwrócono uwagę, że różne warunki środowiska sortują różne kombinacje cech gatunków. Są to więc cechy odpowiedzi (ang. response traits), czyli cechy, które odzwierciedlają przystosowania gatunków i warunkują ich odpowiedź na czynniki środowiska. Po drugie, różne kombinacje cech wpływają na środowisko, kształtują je. Nazywa się je cechami efektu (ang. effect traits), ponieważ kluczowe jest, jaki efekt wywołują w środowisku. Przykładem cechy odpowiedzi może być wczesny termin pierwszego kwitnienia, ponieważ pozwala wydać nasiona na siedlisku o wysokim natężeniu zaburzeń. Z kolei przykładami cech efektu u roślin są cechy tak zwanych inżynierów ekosystemowych (ang. ecosystem engineers), kształtujących swoje siedlisko, jak choćby zdolność części gatunków turzyc do tworzenia kęp, skutkująca specyficzną mikrotopografią opanowanych przez nie torfowisk niskich. Cechą efektu jest również skład chemiczny tkanek spowalniającego rozkład rośliny i sprzyjający odkładaniu się torfu. Niektóre cechy funkcjonalne mogą być interpretowane jako cechy odpowiedzi lub cechy efektu w zależności od kontekstu lub wartości cechy. Niewielki wzrost rośliny jest cechą odpowiedzi, gdy wskazuje reakcję rośliny na brak presji selekcyjnej, np.

w warunkach niskiej konkurencji. Ale duża wysokość rośliny jest już cechą efektu, gdy powoduje znaczne zacielenie innych roślin w otoczeniu. Cechy odpowiedzi mają znaczenie na poziomie zbiorowiska, podczas gdy cechy efektu nabierają kluczowego znaczenia na poziomie ekosystemu (VIOLLE i współaut. 2007). Skalowanie znaczenia cech od poszczególnych części roślin do całych ekosystemów ma kluczowe znaczenie dla wykrywania trendów globalnych. W ten sposób cechy funkcjonalne stają się ogniwem łączącym czynniki środowiskowe, roślinność i funkcje ekosystemu, również te kluczowe dla gospodarki człowieka (DÍAZ i współaut. 2007).

Poszczególne cechy roślin nie występują w izolacji, lecz są powiązane kompromisami fizjologicznymi w ramach osobnika. Czynniki środowiskowe, a w szerszym kontekście ewolucja, działają więc na zestawy cech równocześnie. Pytanie, jak sztywno określone są relacje pomiędzy cechami oraz jak zmieniają się one w gradientach środowiskowych jest aktualnym przedmiotem zainteresowania badaczy (DWYER i LAUGHLIN 2017, LI i współaut. 2017). Ważnym dokonaniem w tej dziedzinie było odkrycie współzależności pomiędzy szeregiem chemicznych, strukturalnych i fizjologicznych cech liści, reprezentujących spektrum od liści szybko wymieniających, „taniach” energetycznie, do trwałych, których wytworzenie wymaga od rośliny dużych nakładów energii i składników odżywczych. Współzależności te, określone jako spektrum ekonomii liści (ang. leaf economics spectrum) (WRIGHT i współaut. 2004) okazały się niezależne od formy wzrostu rośliny czy biomu, w którym ona występuje.

TERMINOLOGIA

Niedużo jest publikacji w języku polskim dotyczących ekologii funkcjonalnej, dlatego dla wielu pojęć brakuje powszechnie przyjętego polskiego słownictwa. Już zastosowanie przymiotnika funkcjonalny w tym znaczeniu nie było zawsze oczywiste. Niektórzy badacze argumentowali, powołując się na SŁOWNIK JĘZYKA POLSKIEGO (2006), że „funkcjonalny” oznacza przede wszystkim „dobrze spełniający swoją funkcję, użyteczny”. Na określenie „związany z funkcją” w kontekście ekologii używali natomiast słowa „funkcyjny” (KNYSAK i współaut. 2003, KRASZEWSKI 2009). W literaturze naukowej utrwaliła się jednak forma „funkcjonalny” (patrz ZARZYCKI i MISZTAŁ 2015), prawdopodobnie poprzez analogię z „cechami funkcjonalnymi” opisywanymi w mikrobiologii, ekologii krajobrazu, geografii społecznej, rolnictwie czy inżynierii i budowie maszyn, a nawet w dietetyce.

CECHY FUNKCJONALNE A REGUŁY POWSTAWANIA ZBIOROWISK

Wykrycie ogólnych reguł występowania gatunków w gradientach środowiskowych, szczególnie zaś związek pomiędzy czynnikami abiotycznymi i konkurencją a występowaniem i cechami gatunków leży w głównych zainteresowaniach ekologii roślin (patrz LAVOREL i GARNIER 2002). Ekologia funkcjonalna otwiera na tym polu nowe możliwości, dostarczając nowych narzędzi do badania mechanizmów odpowiadających za osiedlenie się gatunków w danych warunkach i ich współwystępowanie, czyli reguł tworzenia się zbiorowisk roślinnych (ang. assembly rules). Jeśli stres abiotyczny (siedliskowy) jest głównym czynnikiem kształtującym skład gatunkowy zbiorowiska, czyli jest głównym filtrem środowiskowym (ang. environmental filter) ograniczającym pulę gatunków, to spodziewany zakres cech funkcjonalnych odpowiadających na ten stres będzie wąski (WEIHER i KEDDY 1995). Filtrowanie przez niszę (ang. niche filtering) wykluczy bowiem gatunki o cechach źle zaadaptowanych do danego ekosystemu. Badane zbiorowisko będzie miało zaś gatunki podobne do siebie, czyli funkcjonalnie redundantne (CORNWELL i współaut. 2006), a jego różnorodność funkcjonalną będzie charakteryzować zbieżność (ang. convergence). Zbieżność funkcjonalną obserwowano szczególnie w siedliskach niskoprodukcyjnych, niekorzystnych dla roślin (CORNWELL i ACKERLY 2009). Z kolei w warunkach silnej konkurencji, czyli filtra biotycznego oddziałującego na pulę gatunków, należy spodziewać się zwiększonego zróżnicowania gatunków, umożliwiającego pobieranie i wykorzystywanie zasobów mimo obecności konkurentów. Prawidłowość ta określana jest koncepcją ograniczonego podobieństwa (ang. limiting similarity) (MACARTHUR i LEVINS 1967). Wynikiem konkurencji staje się zatem rozbieżność funkcjonalna (ang. divergence), którą można określić jako duże zróżnicowanie względnych obfitości cech gatunków w ramach zbiorowiska. Przy pytaniu o względną siłę działania filtrów biotycznych i abiotycznych należy jednak brać pod uwagę skalę przestrzenną (NAVAS i VIOLLE 2009). Podczas gdy czynniki abiotyczne działają zazwyczaj w skali regionalnej (na przykład wysokość opadu), czynniki biotyczne mają znaczenie lokalne (na przykład konkurencja o światło dotyczy bezpośrednio sąsiadujących roślin).

Choć niekorzystne dla roślin warunki środowiska powodują zazwyczaj zbieżność cech w ramach wąskiego podzbioru optymalnych wartości, w pewnych sytuacjach mogą sprzyjać specyficznym specjalizacjom

(na przykład sukulenty liściowe), zwiększającym zróżnicowanie funkcjonalne zbiorowiska (FRESCHET i współaut. 2011). Co więcej, jedne gatunki mogą umożliwiać przetrwanie innym, funkcjonalnie różnym. Takie zjawisko, oparte na relacji ułatwiania (ang. facilitation) (CALLAWAY i WALKER 1997), może sprawiać, że rozbieżność cech funkcjonalnych nie będzie zmniejszać się wraz z rosnącym natężeniem stresu siedliskowego. Z kolei konkurencja, mimo że sprzyja rozbieżności cech (WILSON 2007), może również powodować zbieżność cech odpowiadających na konkurencję (NAVAS i VIOLLE 2009). Podobnie zaburzenia, czyli czasowe zmiany w środowisku, które powodują zakłócenie w funkcjonowaniu organizmów, choć ogólnie sprzyjają rozbieżności, mogą skutkować zbieżnością cech związanych specyficznie z odpowiedzią na ten czynnik (GRIME 2006b). Należy więc pamiętać, że rozróżnienie pomiędzy rozbieżnością a zbieżnością funkcjonalną zbiorowiska może być w niektórych sytuacjach trudne (PERRONNE i współaut. 2017).

Co więcej, procesy kształtujące skład zbiorowisk mogą dawać sprzeczne wzorce cech, czasem nieodróżnialne od losowego doboru gatunków do zbiorowiska. Niezależnie od cech gatunków, działają procesy losowe, takie jak efekt masy czy efekt pierwszeństwa, zakłócające obraz funkcjonalny analizowanych zbiorowisk (MASON i współaut. 2013). Efekt masy (ang. mass effect) zachodzi, gdy zróżnicowanie siedlisk i dynamika metapopulacji pozwalają gatunkom osiedlać się w małych pokryciach w warunkach, w których nie mogłyby one stworzyć trwałej populacji. RICHARDSON i współaut. (2012) zwracają uwagę, że obecność filtrów poznamy raczej po cechach dominujących gatunków, gdyż rzadkie gatunki o skrajnych cechach mogą się utrzymywać w niskich liczebnościach. Dominujące gatunki są natomiast poddane silniejszemu filtrowaniu niż rzadkie. Efekt pierwszeństwa (ang. priority effect) jest istotny zwłaszcza podczas sukcesji zbiorowisk, gdy kolejność kolonizowania siedliska wpływa na wynik konkurencji międzygatunkowej. W efekcie w podobnych warunkach siedliskowych obserwujemy różne zbiorowiska. Dlatego niektórzy badacze zalecają użycie komplementarnych metod badania mechanizmów kształtujących zbiorowiska roślinne, takich jak metody filogenetyczne czy analiza współwystępowania gatunków (CAVENDER-BARES i współaut. 2004).

Skład gatunkowy zbiorowiska zależy nie tylko od lokalnie działających filtrów ekologicznych, ale w dużym stopniu również od składu regionalnej puli gatunków, czyli wszystkich tych, które ze względu na historię ewolucyjną oraz biogeograficzną regio-

nu mają potencjał osiedlenia się w danym miejscu (ZOBEL 2016). Określanie pul gatunków umożliwia wykrycie ukrytej różnorodności (ang. dark diversity) (PÄRTEL i współaut. 2011), czyli zestawu gatunków należących do puli, a nieobecnych w danym siedlisku. Badanie tej różnorodności polega następnie na porównywaniu struktury funkcjonalnej gatunków obserwowanych w danych warunkach z gatunkami, które należą do puli, ale zostały wyeliminowane przez filtry. Uzyskane w ten sposób wnioski na temat czynników, które selekcionują lokalnie występujące gatunki, są cenną informacją również w praktyce ochrony przyrody, np. jako wskazówka w przewidywaniu inwazji biologicznych (LEWIS i współaut. 2017).

RÓŻNORODNOŚĆ FUNKCJONALNA

W ostatnich dekadach niezwykle szybki spadek różnorodności biologicznej spowodował rozwój badań nad jej wpływem na funkcjonowanie ekosystemów (LOREAU i współaut. 2001, ROSCHER i współaut. 2012). Opracowywane są wciąż nowe narzędzia do badania różnorodności biologicznej, pozwalające na eksplorację przyczyn i skutków jej zmian. Klasyczne wskaźniki różnorodności opierają się występowaniu gatunków w środowisku. Do najpopularniejszych należą: bogactwo gatunkowe, udział poszczególnych gatunków w zbiorowisku (wskaźnik Shannona-Wienera) i wskaźniki określające prawdopodobieństwo, że dwa losowo wybrane osobniki należą do różnych gatunków (np. wskaźnik Simpsona). Wskaźniki te traktują wszystkie gatunki identycznie. Tymczasem funkcja ekologiczna (rozumiana jako wpływ na otoczenie) poszczególnych gatunków w ekosystemie jest różna (PETCHEY i GASTON 2002). Dlatego ważne miejsce wśród wskaźników różnorodności biologicznej zajęły w ostatnich latach wskaźniki różnorodności funkcjonalnej.

Różnorodność funkcjonalną (ang. functional diversity) określa się jako wartości i zakres tych cech gatunków, które wpływają na działanie ekosystemu (TILMAN i współaut. 1997). Inną definicję, analogiczną do hutchinsonowskiej definicji niszy ekologicznej, podał ROSENFELD (2002): różnorodność funkcjonalna jest rozmieszczeniem gatunków w wielowymiarowej przestrzeni funkcjonalnej, w której osiami są cechy funkcjonalne. Jest ona bardziej przydatna w kontekście definiowania wskaźników różnorodności funkcjonalnej, które opisują matematyczne własności tego rozmieszczenia. Analiza różnorodności funkcjonalnej jest więc badaniem składu gatunkowego zbiorowisk pod względem jakościowym, a nie tylko ilościowym, jak w przypadku klasycznych wskaźników

różnorodności biologicznej. O rosnącej popularności tego podejścia może świadczyć fakt, że od lat 90. liczba publikacji z określeniem „functional diversity” w tytule, abstrakcie lub słowach kluczowych gwałtownie się zwiększa (SCHLEUTER i współaut. 2010).

Koncepcja różnorodności funkcjonalnej stanowi bezpośredni łącznik pomiędzy procesami zachodzącymi w zbiorowiskach roślinnych a usługami ekosystemowymi (ang. ecosystem services) (COSTANZA i DALY 1992). Pochodzące z pogranicza ekologii i ekonomii pojęcie usług ekosystemowych pomaga ukazywać korzyści, jakie człowiek czerpie z funkcjonowania naturalnych ekosystemów. Są to na przykład: sekwestracja dwutlenku węgla, regulacja klimatu i cykli hydrologicznych czy produkcja pierwotna. Dostarczanie usług ekosystemowych może zostać zakłócone w wyniku zaburzeń, wymierania lub inwazji gatunków. Analiza różnorodności funkcjonalnej zbiorowisk bywa więc wykorzystywana do badania ekosystemów pod kątem ich odporności i zdolności do powrotu do poprzedniego stanu po zaburzeniach (ang. ecosystem resilience), aby struktura usług ekosystemowych pozostała niezmienną (PETCHEY i GASTON 2009). Uzupełnianie się nisz (ang. niche complementarity) jest jednym z mechanizmów łączących różnorodność funkcjonalną z procesami ekosystemowymi. Jeśli gatunki różnią się pod względem wykorzystania zasobów (nisza alfa, WILSON 1999), zbiorowisko będzie miało wyższą produktywność i odporność na inwazje (hipotetycznie nie będzie w nim niewykorzystanych zasobów, które mogłyby zostać łatwo wykorzystane przez gatunek inwazyjny). Z kolei, jeśli gatunki różnią się pod względem sposobów radzenia sobie ze stresem siedliskowym (nisza beta, WILSON 1999), zbiorowisko będzie miało hipotetycznie wyższą odporność na zmiany klimatyczne (ponieważ nawet jeśli warunki siedliskowe ulegną zmianie, w zbiorowisku będą obecne gatunki przystosowane również do nowych warunków). Ocena ryzyka w dostarczaniu usług ekosystemowych przy różnych scenariuszach zmian w środowisku (DÍAZ i współaut. 2013) jest przykładem ważnego osiągnięcia ekologii funkcjonalnej ostatnich lat.

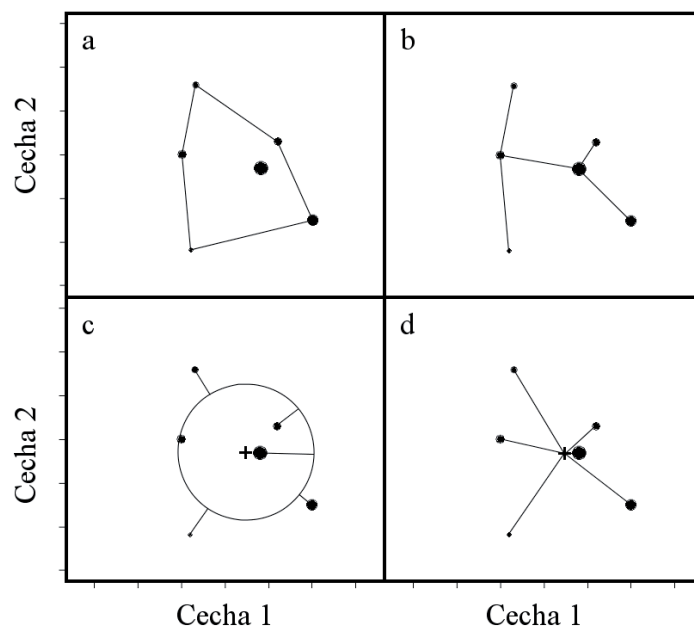
Istnieje wiele metod analizy różnorodności funkcjonalnej zbiorowiska. Najprostszą jest tworzenie grup funkcjonalnych, łączących gatunki o zbliżonych cechach. Klasyfikacja taka pozwala na szybkie i proste zastosowania, nie oddaje jednak rzeczywistej ciągłej zmienności różnorodności funkcjonalnej zbiorowisk (FONSECA i GANADE 2001). Innym sposobem jest konstrukcja dendrogramu, na którym umieszcza się gatunki według podobieństwa ich cech. Miara różnorod-

ności funkcjonalnej zbiorowiska jest wtedy suma długości gałęzi dendrogramu (PETCHEY i GASTON 2002). Jednak wyniki uzyskane poprzez taką analizę zależą w dużym stopniu od przyjętego algorytmu konstruowania dendrogramu (POOS i współaut. 2009). Bezpośrednią ciągłą miarą zmienności pojedynczej cechy jest jej średnia wartość ważona udziałem gatunków w całkowitym pokryciu (ang. community-level weighted mean, CWM) (LAVOREL i współaut. 2007). Na podstawie średnich wartości cech w zbiorowisku można wnioskować o sile oddziaływania czynników selekcyjnych poszczególnych cech.

WSKAŹNIKI RÓŻNORODNOŚCI FUNKCJONALNEJ

Oprócz średniej wartości cechy, istnieje szereg wskaźników opisujących rozkład cechy w zbiorowisku lub, mówiąc inaczej, rozmieszczenie gatunków wzdłuż osi wyrażającej wartości cechy. MASON i współaut. (2005) opracowali ich typologię, wyróżniając: bogactwo funkcjonalne (ang. functional richness), równomierność funkcjonalną (ang. functional evenness) oraz rozbieżność funkcjonalną (ang. functional divergence). Każdy z tych aspektów różnorodności funkcjonalnej może być opisany przez wskaźnik jednowymiarowy, charakteryzujący rozkład jednej cechy, lub przez wskaźnik wielowymiarowy. Wtedy każdej z kolejnych cech zostaje przypisana kolejna oś wielowymiarowej przestrzeni funkcjonalnej. Podczas gdy wskaźniki jednowymiarowe sprawdzają się lepiej przy badaniu prostych zależności, niektóre mechanizmy są możliwe do wykrycia wyłącznie przy użyciu wskaźników wielowymiarowych (VILLÉGER i współaut. 2011).

Bogactwo odzwierciedla zakres wartości cech spotykanych w zbiorowisku. Został wykazany jego związek z natężeniem stresu siedliskowego, który ogranicza spektrum możliwych strategii w danym siedlisku (MCGILL i współaut. 2006). Przykładem wskaźnika jednowymiarowego dla bogactwa jest FR (zakres funkcjonalny, ang. functional range) (MASON i współaut. 2005). Jest to zakres cech gatunków należących do zbiorowiska, podzielony przez zakres cech istniejących w całej regionalnej puli gatunków. Wielowymiarowym odpowiednikiem tego wskaźnika jest FRic (bogactwo funkcjonalne, ang. functional richness) (VILLÉGER i współaut. 2008), które można określić jako objętość, w wielowymiarowej przestrzeni cech, otoczki wypukłej (ang. convex hull), czyli najmniejszego zbioru wypukłego zawierającego gatunki tworzące dane zbiorowisko (Ryc. 2a). Określa, w jakim stopniu zbiorowisko wypełnia przestrzeń funkcjonalną i tradycyjnie był traktowany



Ryc. 2. Schemat ilustrujący konstrukcję wielowymiarowych wskaźników różnorodności funkcjonalnej na dwuwymiarowej płaszczyźnie cech (wg VILLÉGER i współaut. 2008, LALIBERTÉ i LEGENDRE 2010). Kropki przedstawiają hipotetyczne 6 gatunków należących do zbiorowiska, o wartościach cech określonych przez położenie wzdłuż osi i obfitości proporcjonalnej do wielkości kropki. Krzyżyk na panelach c) i d) oznacza środek ciężkości zbioru gatunków. Linie przedstawiają obiekty matematyczne służące do obliczenia kolejnych wskaźników: a) Otoczka wypukła obejmująca wszystkie gatunki. b) Minimalne drzewo rozpinające łączące wszystkie gatunki. c) Okrąg wyznaczony przez średnią odległość gatunków do ich środka ciężkości oraz odległości gatunków od tej średniej. d) Odległości gatunków od środka ciężkości.

jako miara całkowitego filtrowania w zbiorowisku, zarówno przez czynniki biotyczne, jak i abiotyczne.

Równomierność funkcjonalna wskazuje na równomierność rozkładu biomasy (lub innych miar obfitości) gatunków wzdłuż gradientu cech. W przeciwieństwie do bogactwa uwzględnia zatem względną ilościowość gatunków. W zbiorowiskach roślinnych ma związek z intensywnością zaburzeń (PAKEMAN 2011). Jednowymiarowym wskaźnikiem równomierności jest FRO (regularność funkcjonalna, ang. functional regularity) (MOUILLOT i współaut. 2005). Jego wartości wzrastają, jeśli gatunki i ich obfitość są równomiernie rozłożone wzdłuż osi cech, a spadają, gdy obfitsze gatunki są zgrupowane w jednej części gradientu. Wielowymiarowym wskaźnikiem równomierności funkcjonalnej jest FEve (równomierność funkcjonalna, ang. functional evenness) (VILLÉGER i współaut. 2008), obliczana na podstawie minimalnego drzewa rozpinającego (ang. minimum spanning tree) w przestrzeni cech, łączącego gatunki należące do zbiorowiska (Ryc. 2b). FEve może być miarą zachodzenia nisz gatunków na siebie oraz wysycenia przestrzeni nisz gatunkami. Wskaźnik ten oddaje więc stopień komplementarności nisz (ang. niche comple-

mentarity), wpływająca na skuteczność wykorzystania zasobów przez gatunki danego zbiorowiska (PETCHEY i GASTON 2006).

Rozbieżność funkcjonalna opisuje, jak daleko dominujące gatunki są rozrzucone w stosunku do średniej wartości cechy w zbiorowisku. Jednowymiarowym wskaźnikiem rozbieżności jest Fvar (wariancja funkcjonalna, ang. functional variance) (MASON i współaut. 2003). Jest to wariancja wartości cech w zbiorowisku, w której kwadraty odchyleń ważone są ilościowością danego gatunku. Wielowymiarowym odpowiednikiem tego wskaźnika jest FDiv (rozbieżność funkcjonalna, ang. functional divergence) (VILLÉGER i współaut. 2008), obliczany analogicznie w wielowymiarowej przestrzeni cech (Ryc. 2c). Wysokie wartości FDiv związane są więc z dużym zróżnicowaniem nisz wśród gatunków tworzących zbiorowisko: oznaczają, że dominujące gatunki są bardzo niepodobne do siebie i słabo konkurują (MOUCHET i współaut. 2010).

Jako rozszerzenie koncepcji wspomnianych wskaźników wielowymiarowych LALIBERTÉ i LEGENDRE (2010) opracowali wskaźnik FDis (rozproszenie funkcjonalne, ang. functional dispersion). Jest on średnią odległością gatunków od centroidu wyznaczo-

nego na ich podstawie w przestrzeni cech (Ryc. 2d). Podobnie jak FEve i FDiv, wskaźnik ten uwzględnia ilościowość gatunków. Dzięki temu rzadkie gatunki o skrajnych cechach nie mają na niego tak dużego wpływu jak w przypadku FRic. FDis może być więc rozumiany jako miara bogactwa funkcjonalnego ważona względną obfitością gatunków (np. udziałem w biomacie lub w pokryciu powierzchni). FDis przyjmuje podobne wartości do indeksu różnorodności funkcjonalnej RaoQ (ang. Rao's quadratic entropy Q) (BOTTA-DUKÁT 2005); symulacje wykazały wysoką korelację obu wskaźników, jednak konstrukcja matematyczna FDis daje szersze możliwości jego stosowania (LALIBERTÉ i LEGENDRE 2010). W przeciwieństwie do pozostałych wymienionych wskaźników, indeks RaoQ opiera się na macierzy odległości pomiędzy gatunkami, a nie bezpośrednio na wartościach cech. Bazuje na sumie odległości pomiędzy parami gatunków, ważonych ich udziałem w zbiorowisku i wskazuje, jaka jest średnia różnica cech funkcjonalnych pomiędzy dwoma losowo wybranymi ze zbiorowiska osobnikami.

Wielu badaczy uważa, że wskaźniki różnorodności funkcjonalnej są bardziej czułym narzędziem w badaniu zbiorowisk roślinnych niż klasyczne wskaźniki różnorodności gatunkowej i pozwalają na bardziej szczegółowe wnioskowanie (np. TILMAN i współaut. 1997, MOKANY i współaut. 2008). Powstało wiele prac przeglądowych porównujących działanie poszczególnych wskaźników i porządkujących ich klasyfikacje (MOUCHET i współaut. 2010, PAVOINE i BONSAILL 2011 – w zestawieniu ze wskaźnikami różnorodności gatunkowej i filogenetycznej). Wykazano też, że wnioskowanie o procesach ekologicznych jest pełniejsze, gdy pod uwagę bierze się zestaw różnych wskaźników zamiast ich indywidualną analizę (ROSCHEER i współaut. 2012). Wciąż jednak trudno jest jednoznacznie wskazać najlepszy wskaźnik do konkretnego pytania badawczego. Należy też mieć na uwadze, że wskaźniki wielowymiarowe przyjmują bardzo różne wartości dla jednego zbiorowiska w zależności od zestawu cech, który uwzględni się w obliczeniach (ZHU i współaut. 2017). Dlatego wyniki uzyskane przy pomocy tych metod należy interpretować wyłącznie w kontekście mechanizmów ekologicznych związanych z cechami wybranymi do analiz. W przyszłych badaniach należałoby się też zastanowić, na ile wyniki analiz symulacyjnych, w których cechy są generowane losowo (np. MASON i współaut. 2013, FONTANA i współaut. 2016), odzwierciedlają odpowiedź wskaźnika na modelowany mechanizm kształtowania się zbiorowiska, a na ile cechy jego matematycznej konstrukcji,

i jak wnioski z takich analiz powinny rzutować na interpretację badań opartych na danych obserwowanych w naturze.

MODELOWANIE

Uważa się, że zdolność predykcji jest papierkiem lakmusowym każdej teorii naukowej (PETERS 1991). W przypadku ekologii roślin byłoby to przewidywanie struktury funkcjonalnej zbiorowisk czy też przewidywanie funkcjonowania ekosystemu o znanym składzie gatunkowym. Opisywanie złożoności zbiorowisk przy pomocy cech funkcjonalnych i prognozowanie ich reakcji na zmiany w środowisku nazywane jest wręcz Świętym Graalem ekologii roślin (SUDING i GOLDSTEIN 2008). Dorobkiem ostatnich dekad jest bogate scharakteryzowanie strategii gatunków przy pomocy cech i ich współzależności (np. WRIGHT i współaut. 2005), które mogłyby być jednak uznane za analogiczne do klasycznego podejścia klasyfikująco-opisowego, tym razem przy pomocy cech funkcjonalnych. Prawdziwie obiecujące jest natomiast mechanistyczne zrozumienie wpływu cech na funkcjonowanie organizmów, zbiorowisk i ekosystemów i przejście od badań opisowych do predykcyjnych (VERBERK i współaut. 2013). Wielu badaczy podkreśla rolę modelowania zbiorowisk roślinnych jako sposobu podsumowania dotychczasowej wiedzy i drogi do formułowania uogólnień (patrz WARTON i współaut. 2015b). Do rozwoju modelowania przyczynił się w ostatnich latach rozwój metod numerycznych i możliwości obliczeniowych powszechnie dostępnych komputerów, jak również wzrost popularności cyfrowych baz danych, przechowujących ogromne zasoby informacji o roślinności. W literaturze wspomina się o milionach zdigitalizowanych zdjęć fitosocjologicznych (SCHAMINÉE i współaut. 2009), czyli schematycznych opisów płatów roślinności. Dostępne są również olbrzymie bazy danych siedliskowych, klimatycznych i funkcjonalnych (baza TRY, w obecnie dostępnej wersji 4 zawiera niemal 7 milionów rekordów danych) (KATTGE i współaut. 2011).

Celem modelowania zbiorowisk roślinnych może być między innymi przewidywanie występowania i obfitości gatunków w zadanych warunkach siedliskowych, biorąc pod uwagę cechy funkcjonalne tych gatunków. Opisane w literaturze modele różnią się poziomem szczegółowości przewidywanej charakterystyki zbiorowiska: od rozstrzygnięcia pomiędzy dwoma typami roślinności, poprzez zastosowanie regresji logistycznej (TONER i KEDDY 1997), do przybliżania rozkładu ilościowości poszczególnych gatunków w gradiencie środowiskowym (BAASTRUP-SPOHR

i współaut. 2015). Różnią się też specyfiką uwzględnianych parametrów, m.in. cech funkcjonalnych. Przypisywanie uśrednionych potencjalnych charakterystyk gatunkom roślin na podstawie baz danych jest stosowane przy badaniach filtrowania abstrakcyjnej puli gatunków. Natomiast uwzględnienie plastyczności fenotypowej i interakcji między osobnikami wymaga pomiarów cech gatunków w terenie, dla próby osobników z określonego miejsca analizowanego gradientu. Najbardziej zaawansowane modele tworzenia się zbiorowisk roślinnych uwzględniają zmienność wewnątrzgatunkową i plastyczność cech roślin, niektóre biorą pod uwagę również interakcje międzygatunkowe.

Model CATS (ang. community assembly through trait selection) (SHIPLEY i współaut. 2006) opiera się na koncepcji maksymalnej entropii i przewiduje względną obfitość gatunków na podstawie ich cech funkcjonalnych. Maksymalizuje on równomierność rozkładu cech w zbiorowisku biorąc pod uwagę nałożone na nie ograniczenia. Model TRAIT-SPACE (LAUGHLIN i współaut. 2012) pozwala wziąć pod uwagę zmienność wewnątrzgatunkową cech. Przyjmuje niskie prawdopodobieństwo występowania każdego gatunku, którego rozkład cechy nie odpowiada określonemu filtrowi środowiskowemu. Modelowanie równań strukturalnych (ang. structural equations modeling, SEM) jest również wykorzystywane w ekologii roślin (LAUGHLIN i ABELLA 2007). Podobnie jak w modelu CATS, w podejściu SEM nie uwzględnia się zmienności wewnątrzgatunkowej, ale jest możliwość badania współzależności cech funkcjonalnych w ramach gatunków. Interakcje pomiędzy osobnikami i zmienność cech w populacji mogą być natomiast brane pod uwagę w modelowaniu osobniczym (ang. individual-based modelling, IBM). Są to zazwyczaj modele przestrzenne (ang. spatially explicit), w których możliwe jest prześledzenie dynamiki populacji złożonej z poszczególnych osobników, podlegających modelowanym regułom dotyczącym przetrwania czy rozsiewania, a także presji środowiska (WEISS i JELTSCH 2015). Modele indywidualne mają również potencjał szczegółowego badania wpływu konkurencji w skali, w jakiej ona działa w rzeczywistości, czyli na poziomie sąsiadujących osobników (WYSZOMIRSKI i WEINER 2009).

Ważną grupą modeli są modele regresyjne, spośród których najbardziej zaawansowane są uogólnione liniowe modele mieszane (ang. generalized linear mixed models, GLMM). Ich użycie dla zbiorowisk wielogatunkowych zostało sformalizowane w metodzie wspólnych modeli rozmieszczenia gatunków (ang. joint species distribution mo-

dels, JSDM) (WARTON i współaut. 2015a). Metoda JSDM rozbudowana została następnie przez hierarchiczne podejście bayesowskie i opisana jako hierarchiczne modelowanie zbiorowisk (ang. hierarchical modelling of species communities, HMSC) (OVASKAINEN i współaut. 2017). Modele HMSC uwzględniają czynniki środowiska oraz cechy funkcjonalne roślin, biorąc pod uwagę wzorce współwystępowania gatunków. W zależności od kontekstu, mogą odpowiedzieć na szereg pytań badawczych. Pozwalają badać przede wszystkim, jak cechy gatunków wpływają na ich występowanie w gradientach środowiskowych oraz jakie grupy gatunków są związane z poszczególnymi częściami gradientów. Pozwalają śledzić następnie, jak warunki środowiska wybierają pomiędzy strategiami gatunków, rozumianymi jako zestawy cech, określone przez wewnętrzne kompromisy ewolucyjne. Modele takie umożliwiają też określenie proporcji czynnika losowego (lub też niewytłumaczonego w danym modelu) w tworzeniu się zbiorowisk w stosunku do filtrowania siedliskowego i interakcji biotycznych.

PRAKTYCZNE ASPEKTY PRACY Z CECHAMI

W miarę rozwoju ekologii funkcjonalnej pojawiają się kolejne prace przeglądowe, które podsumowują dorobek metodologiczny dziedziny i mogą służyć jako podręczniki dla osób rozpoczynających pracę z cechami funkcjonalnymi (LEPS i współaut. 2006, MOUCHET i współaut. 2010, FUNK i współaut. 2017). Metodyka ekologii funkcjonalnej obejmuje kilka etapów. Pierwszym jest dobór odpowiednich cech funkcjonalnych do danego pytania badawczego i ustalenie źródła, z którego będą uzyskane. Znane są liczne bazy danych o cechach funkcjonalnych gatunków z różnych części świata. W niektórych z nich dane są dostępne publicznie (dla gatunków roślin Europy Środkowej są to przede wszystkim Leda) (KLEYER i współaut. 2008), Bioflor (KLOTZ i współaut. 2002) czy Clo-pla (KLIMEŠOVÁ i DE BELLO 2009). W innych wymagane jest złożenie wniosku z uzasadnieniem prośby o dostęp do cech (TRY) (KATTGE i współaut. 2011). Pewnym ułatwieniem w korzystaniu z publicznie dostępnych baz może być pakiet TR8 (BOCCI 2015) napisany w środowisku R (R CORE TEAM 2016). Funkcje dostępne w ramach tego pakietu pozwalają na zautomatyzowane przeszukiwanie najpopularniejszych baz, sprawdzanie dostępności danych dla zadanej listy gatunków, importowanie danych i administrowanie ich źródłami. Należy jednak pamiętać, że automatyczne tworzenie tabel

cech używanych w dalszych analizach niesie ze sobą duże ryzyko błędów. Może być to niezgodność protokołów eksperymentalnych, według których zbierane były różne dane istniejące w ramach jednej bazy, powodujące systematyczny błąd związany z pewną częścią gatunków. Następnie może być to nieprawidłowe zaimportowanie przez program formatu danych, skutkujące np. brakiem danych dla gatunków, dla których wartości liczbowe zostały odczytane jako tekst. Dużym problemem są nieścisłości w jednostkach, w których podawane są wartości cech oraz rozbieżne typy danych w ramach jednej cechy. Dla przykładu kwerenda w danych z bazy TRY, dotycząca binarnej cechy „wiązanie azotu” dla 1300 gatunków niżowej Europy, daje 23 różne unikatowe wartości (dane udostępnione przez TRY na podstawie wniosku z 25.04.2014). Przypisanie im jednej z dwóch możliwych wartości logicznych, które może przybierać ta cecha, pozostaje sprawą intuicji wyszukującego. W końcu, nawet przy założeniu poprawnie podanej wartości cechy i dokładnych metadanych, pozostaje problem różnego pochodzenia geograficznego danych i możliwych różnic między wikariankami (dwa blisko spokrewnione ze sobą gatunki występujące w podobnych, ale geograficznie oddzielonych od siebie środowiskach).

Alternatywą dla korzystania z baz danych jest oczywiście pomiar cech funkcjonalnych wybranych gatunków w warunkach eksperymentalnych lub w terenie. Dane uzyskane w ten sposób są zazwyczaj bardziej wiarygodne i lepiej dopasowane do konkretnych pytań badawczych, jednak z powodów technicznych nie będą nigdy dotyczyć tak wielu gatunków i różnych cech, jak dane zgromadzone w bazach jako wieloletni dorobek wielu zespołów badawczych z całego świata. W przypadku badań dotyczących plastyczności gatunków, ich odpowiedzi na czynnik eksperymentalny, własne pomiary są jedyną możliwością. Natomiast w przypadku badań mechanizmów kształtujących zbiorowiska roślinne i czynników filtrujących abstrakcyjną regionalną pulę gatunków, dane z baz danych mogą dobrze spełnić swoją rolę, obrazując potencjalny, uśredniony fenotyp gatunku. Istnieją opublikowane protokoły do pomiaru cech funkcjonalnych, a dane zbierane w standardowy sposób zgodnie z ich wytycznymi mogą być włączone do istniejących baz i łatwo dostępne do wykorzystania przez innych naukowców (CORNELISSEN i współaut. 2003).

Następnie dane dotyczące cech funkcjonalnych muszą zostać przygotowane do obróbki statystycznej bądź do włączenia do obliczeń wskaźników różnorodności funkcjonalnej. Wartości cech mierzonych w różnych

jednostkach muszą być przeskalowane do wspólnego zakresu. Niektórzy autorzy praktykują standaryzowanie cech do wspólnej wartości średniej i odchylenia standardowego (VILLÉGER i współaut. 2008), inni zalecają wyłącznie transformowanie skal (LEPS i współaut. 2006, SCHLEUTER i współaut. 2010). Ważną decyzją jest określenie puli gatunków, w ramach której dokonuje się standaryzacji bądź transformacji cech. Gatunek o skrajnej wartości cechy istotnie wpływający na przebieg analiz, może nie być tak odstający w kontekście innej puli gatunków. Co więcej, wartości wskaźników, oparte na cechach transformowanych w ramach puli gatunków występujących w danej analizie, nie będą porównywalne z wartościami obliczonymi w ramach innej puli gatunków, choćby cała metodyka badania była identyczna. Cechy dotyczące wzrostu, takie jak wysokość części wegetatywnych, generatywnych czy wielkość nasion rośliny, bywają często logarytmowane ze względu na multiplikatywny raczej niż addytywny charakter tych cech.

Istnieją różne podejścia do współzależności cech uwzględnianych w jednej analizie. Korelacja różnych cech w ramach puli gatunków może wynikać z nieuniknionych kompromisów ewolucyjnych, mimo że ekologiczne znaczenie każdej z nich jest inne (na przykład ujemna korelacja masy nasion i liczby nasion). Szczegółowo do zagadnienia korelacji cech odnoszą się LEPS i współaut. (2006). Proponują oni przypisywanie wag cechom i zmniejszanie w ten sposób znaczenia cech w zależności od ich obserwowanej redundancji. Przestrzegają jednak przed cechami, które są niezwiązane zupełnie z analizowanym ekologicznym procesem, nie należą do kontekstu analizy i dlatego są nieskorelowane z innymi, przez co mogą dostać największe wagi. Podobnie jak w przypadku transformacji cech, przypisywanie im wag w zależności od stopnia korelacji w ramach danych badań czyni wyniki analizy trudnymi do zestawienia z wynikami uzyskanymi w innych badaniach, na przykład w innych zbiorowiskach roślinnych, w których macierz korelacji cech może kształtować się inaczej. Inny sposób wyboru cech funkcjonalnych polega na wykonaniu analizy głównych składowych dla tabeli cech danej puli gatunków i określeniu grup cech związanych z kolejnymi osiami, po czym wybranie jednej cechy z każdej grupy (BUTTERFIELD i SUDING 2013). Pewnym wyjściem jest też dobranie cech reprezentujących zestaw LHS (ang. leaf-height-seed), czyli charakterystyki liści, wysokości i nasion rośliny. Te trzy aspekty obejmują podstawowe procesy w funkcjonowaniu rośliny i pozwalają syntetycznie opisać zmien-

ność zbiorowisk w gradiencie środowiskowym (WESTOBY 1998).

Różne jest też podejście badaczy do kompletności danych na temat gatunków występujących w danym zbiorowisku. Zwłaszcza w przypadku badań prowadzonych w większej skali przestrzennej lub na zbiorowiskach bardzo bogatych gatunkowo zgromadzenie pełnego zestawu cech funkcjonalnych nastrocza trudności. Pojawiają się nieuniknione braki danych, ewentualnie różne sposoby imputacji brakujących danych (TAUGOURDEAU i współaut. 2014). Można się spodziewać, że przy dużej liczbie gatunków główne trendy w cechach funkcjonalnych można zaobserwować prawidłowo analizując jedynie kilka dominujących gatunków. Jednak w przypadku cech, które mają zazwyczaj dużą zmienność w obrębie zbiorowiska, jak np. cechy związane z regeneracją, analiza wyłącznie dominujących gatunków nie wystarcza (GARNIER i współaut. 2004). Wskazuje się też na duże znaczenie rzadkich gatunków dla struktury funkcjonalnej zbiorowiska, rozumianej jako wskaźnik stabilności i odporności zbiorowisk (LEITÃO i współaut. 2016). Wraz z rozwojem badań różnorodności funkcjonalnej badacze są coraz bardziej świadomi, jak silnie wyniki analiz zależą od wszystkich wyborów metodologicznych na kolejnych etapach pracy z cechami funkcjonalnymi (PERRONNE i współaut. 2017).

PODSUMOWANIE

Mimo że koncepcja cech funkcjonalnych roślin, jako ich właściwości mierzalnych na poziomie osobnika, odpowiadających za oddziaływanie rośliny z otoczeniem, jest bardzo intuicyjna, formalna ekologia funkcjonalna roślinności jest dorobkiem ostatnich dekad (MCGILL i współaut. 2006). Polega w uproszczeniu na odczytywaniu funkcjonowania ekosystemów na podstawie zróżnicowania cech organizmów. Obejmuje zarówno analizę poszczególnych cech, jak również opisywanie i badanie zróżnicowania funkcjonalnego wielogatunkowych zbiorowisk przy pomocy zaawansowanych matematycznie wskaźników (np. LALIBERTÉ i LEGENDRE 2010). Ekologia funkcjonalna może umożliwić śledzenie mechanizmów kształtowania się zbiorowisk roślinnych, będące w kręgu zainteresowań ekologii teoretycznej. Próbuje również odpowiadać na pytania ekologii stosowanej i ochrony przyrody. Bada odporność i stabilność ekosystemów na zmiany w środowisku, czyli zagadnienia będące w ostatnich latach w centrum zainteresowania ekologów. Szczególnie istotny jest wkład analiz funkcjonalnych w zrozumienie procesów warunkujących dostarczanie usług ekosystemowych

(DÍAZ i współaut. 2013), również w skali globalnej. Chociaż predykcja funkcjonowania gatunków w gradientach środowiskowych pozostaje wciąż wyzwaniem ekologii roślin, to ukazują się prace, które dowodzą, że analiza cech funkcjonalnych wyjaśnia pewną proporcję zmienności w działaniu ekosystemu (np. emisji metanu z obszarów podmokłych, SUTTON-GRIER i MEGONIGAL 2011).

Najbardziej obiecująca wydaje się jednak możliwość mechanistycznego wyjaśniania związków cecha-środowisko, pozwalającego na fizyczne zrozumienie obserwowanych zależności ekologicznych (np. znaczenie hydrauliki liści w kontekście gradientów środowiskowych, BLONDER i współaut. 2017). To właśnie zdolność wyjaśniania procesów kształtujących ekosystemy jest sprawdzianem dla ekologii funkcjonalnej. Odsiewa nowopowstałe pojęcia i narzędzia, które pozostają bez zastosowania, tak jak na przykład szereg wskaźników różnorodności funkcjonalnej, spośród których tylko niektóre oczekiwały się jasnych ekologicznych interpretacji, potwierdzonych przez dane empiryczne (MOUCHET i współaut. 2010).

Warto wspomnieć na koniec o znaczeniu ekologii funkcjonalnej dla edukacji przyrodniczej. Pozwala ona na intuicyjne podejście do zbiorowisk roślinnych i wyjaśnianie zależności ekologicznych na podstawie prostych obserwacji terenowych bez konieczności rozpoznawania gatunków, będąc przy tym nowoczesną metodą naukową, rozwijaną w skali międzynarodowej przez najwyższej klasy naukowców.

Streszczenie

Ekologia funkcjonalna roślinności jest nowoczesną i dynamicznie rozwijającą się dziedziną wiedzy. Niniejsza praca ma na celu przegląd podstawowych teorii ekologii funkcjonalnej, może służyć również jako zestawienie kluczowych publikacji z tej dziedziny i rezerwar polskich tłumaczeń pojęć powszechnie używanych w literaturze anglojęzycznej. Zaczynam od opisu koncepcji ekologii funkcjonalnej i podstaw analizy cech funkcjonalnych. Następnie wskazuję przykłady mechanizmów regulujących skład zbiorowisk roślinnych, które można dzięki tej metodzie analizować. Opisuję ideę różnorodności funkcjonalnej oraz jej klasyczne wskaźniki i przedstawiam ich rolę w badaniach zbiorowisk roślinnych. Wspominam o możliwościach modelowania zbiorowisk przy użyciu cech funkcjonalnych, które może być kolejnym krokiem naprzód w rozumieniu procesów rządzących zbiorowiskami roślinnymi. Na koniec odnosi się do praktycznych aspektów stosowania cech funkcjonalnych w badaniach naukowych.

LITERATURA

ALBERT C. H., THULLER W., YOCCOZ N. G., DOUZET R., AUBERT S., LAVOREL S., 2010. *A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspeci-*

- fic variability in plant traits. *Funct. Ecol.* 24, 1192-1201.
- BAASTRUP-SPOHR L., SAND-JENSEN K., NICOLAJSEN S. V., BRUUN H. H., 2015. *From soaking wet to bone dry: predicting plant community composition along a steep hydrological gradient.* *J. Vegetat. Sci.* 26, 619-630.
- BLONDER B., SALINAS N., PATRICK BENTLEY L., SHENKIN A., CHAMBI PORROA P. O., VALDEZ TEJEIRA Y. i współaut., 2017. *Predicting trait-environment relationships for venation networks along an Andes-Amazon elevation gradient.* *Ecology* 98, 1239-1255.
- BOCCI G., 2015. *TR8: an R package for easily retrieving plant species traits.* *Meth. Ecol. Evol.* 6, 347-350.
- BOTTA-DUKÁT Z., 2005. *Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits.* *J. Vegetat. Sci.* 16, 533-540.
- BUTTERFIELD B. J., SUDING K. N., 2013. *Single-trait functional indices outperform multi-trait indices in linking environmental gradients and ecosystem services in a complex landscape.* *J. Ecol.* 101, 9-17.
- CADOTTE M. W., CARSCADDEN K., MIROTCZNICK N., 2011. *Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services.* *J. Appl. Ecol.* 48, 1079-1087.
- CALLAWAY R. M., WALKER L. R., 1997. *Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities.* *Ecology* 78, 1958-1965.
- CAVENDER-BARES J., ACKERLY D. D., BAUM D. A., BAZZAZ F. A., 2004. *Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities.* *Am. Natural.* 163, 823-843.
- CORNELISSEN J. H. C., LAVOREL S., GARNIER E., DIAZ S., BUCHMANN N., GURVICH D. E. i współaut., 2003. *A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide.* *Austr. J. Bot.* 51, 335-380.
- CORNWELL W. K., ACKERLY D. D., 2009. *Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California.* *Ecol. Monogr.* 79, 109-126.
- CORNWELL W. K., SCHWILK D. W., ACKERLY D. D., 2006. *A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume.* *Ecology* 87, 1465-1471.
- COSTANZA R., DALY H. E., 1992. *Natural Capital and Sustainable Development.* *Conserv. Biol.* 6, 37-46.
- DÍAZ S., LAVOREL S., DE BELLO F., QUÉTIER F., GRIGULIS K., ROBSON T. M., 2007. *Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments.* *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104, 20684-20689.
- DÍAZ S., PURVIS A., CORNELISSEN J. H. C., MACE G. M., DONOGHUE M. J., EWERS R. M. i współaut., 2013. *Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability.* *Ecol. Evol.* 3, 2958-2975.
- DWYER J. M., LAUGHLIN D. C., 2017. *Selection on trait combinations along environmental gradients.* *J. Vegetat. Sci.* 28, 672-673.
- FONSECA C. R., GANADE G., 2001. *Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems.* *J. Ecol.* 89, 118-125.
- FONTANA S., PETCHAY O. L., POMATI F., 2016. *Individual-level trait diversity concepts and indices to comprehensively describe community change in multidimensional trait space.* *Funct. Ecol.* 30, 808-818.
- FRESCHET G. T., DIAS A. T. C., ACKERLY D. D., AERTS R., VAN BODEGOM P. M., CORNWELL W. K. i współaut., 2011. *Global to community scale differences in the prevalence of convergent over divergent leaf trait distributions in plant assemblages.* *Global Ecol. Biogeogr.* 20, 755-765.
- FUNK J. L., LARSON J. E., AMES G. M., BUTTERFIELD B. J., CAVENDER-BARES J., FIRN J. i współaut., 2017. *Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes.* *Biol. Rev.* 92, 1156-1173.
- GARNIER E., CORTEZ J., BILLÈS G., NAVAS M.-L., ROUMET C., DEBUSSCHE M. i współaut., 2004. *Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession.* *Ecology* 85, 2630-2637.
- GRIME J. P., 2006a. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties.* Chichester: John Wiley Sons Ltd.
- GRIME J. P., 2006b. *Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences.* *J. Vegetat. Sci.* 17, 255-260.
- KATTGE J., DIAZ S., LAVOREL S., PRENTICE I. C., LEADLEY P., BÖNISCH G. i współaut., 2011. *TRY—a global database of plant traits.* *Global change biology* 17, 2905-2935.
- KLEYER M., BEKKER R. M., KNEVEL I. C., BAKKER J. P., THOMPSON K., SONNENSCHNEIN M. i współaut., 2008. *The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora.* *J. Ecol.* 96, 1266-1274.
- KLIMESOVÁ J., DE BELLO F., 2009. *CLO-PLA: the database of clonal and bud bank traits of Central European flora.* *J. Vegetat. Sci.* 20, 511-516.
- KLOTZ S., KÜHN I., DURKA W., BRIEMLE G., 2002. *BIOLFLOR: Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland.* T. 38. Bundesamt für Naturschutz Bonn.
- KNYSAK R., JAKIMIUK S., BRANDLMAIER H., 2003. *Chrońmy ostatnie puszcze Europy zanim będzie za późno! Zielone Brygady.* Pismo ekologów 188.
- KRASZEWSKI M., 2009. *Związki pomiędzy produktywnością siedliska, penetracją światła w runi i różnorodnością biologiczną zbiorowisk łąkowych.* Praca magisterska. Uniwersytet Warszawski, Archiwum Wydziału Biologii.
- LALIBERTÉ E., LEGENDRE P., 2010. *A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits.* *Ecology* 91, 299-305.
- LAUGHLIN D. C., ABELLA S. R., 2007. *Abiotic and biotic factors explain independent gradients of plant community composition in ponderosa pine forests.* *Ecol. Model.* 205, 231-240.
- LAUGHLIN D. C., JOSHI C., VAN BODEGOM P. M., BASTOW Z. A., FULÉ P. Z., 2012. *A predictive model of community assembly that incorporates intraspecific trait variation.* *Ecol. Lett.* 15, 1291-1299.
- LAVOREL S., GARNIER E., 2002. *Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail.* *Funct. Ecol.* 16, 545-556.
- LAVOREL S., GRIGULIS K., MCINTYRE S., WILLIAMS N. S. G., GARDEN D., DORROUGH J. i współaut., 2007. *Assessing functional diversity in the field – methodology matters!* *Funct. Ecol.* 22, 134-147.
- LAWTON J. H., 1999. *Are there general laws in ecology?* *Oikos* 84, 177-192.
- LEITÃO R. P., ZUANON J., VILLÉGER S., WILLIAMS S. E., BARALOTO C., FORTUNEL C. i współaut., 2016. *Rare species contribute disproportionately*

- ly to the functional structure of species assemblages. *Proc. Royal Soc. B, Biol. Sci.* 283.
- LEPS J., DE BELLO F., LAVOREL S., BERMAN S., 2006. *Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter.* *Preslia* 78, 481-501.
- LEWIS R. J., DE BELLO F., BENNETT J. A., FIBICH P., FINERTY G. E., GÖTZENBERGER L. i współaut., 2017. *Applying the dark diversity concept to nature conservation.* *Conserv. Biol.* 31, 40-47.
- LI X., PEI K., KÉRY M., NIKLAUS P. A., SCHMID B., 2017. *Decomposing functional trait associations in a Chinese subtropical forest.* *PLoS One* 12.
- LOREAU M., NAEEM S., INCHAUSTI P., BENGTSSON J., GRIME J. P., HECTOR A. i współaut., 2001. *Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges.* *Science* 294, 804-808.
- MACARTHUR R., LEVINS R., 1967. *The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species.* *Am. Natural.* 101, 377-385.
- MASON N. W., MACGILLIVRAY K., STEEL J. B., WILSON J. B., 2003. *An index of functional diversity.* *J. Vegetat. Sci.* 14, 571-578.
- MASON N. W., MOUILLOT D., LEE W. G., WILSON J. B., 2005. *Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity.* *Oikos* 111, 112-118.
- MASON N. W. H., DE BELLO F., MOUILLOT D., PAVOINE S., DRAY S., 2013. *A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients.* *J. Vegetat. Sci.* 24, 794-806.
- MCGILL B., ENQUIST B., WEIHER E., WESTOBY M., 2006. *Rebuilding community ecology from functional traits.* *Trends Ecol. Evol.* 21, 178-185.
- MOKANY K., ASH J., ROXBURGH S., 2008. *Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland.* *J. Ecol.* 96, 884-893.
- MOUCHET M. A., VILLEGIER S., MASON N. W. H., MOUILLOT D., 2010. *Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules.* *Funct. Ecol.* 24, 867-876.
- MOUILLOT D., MASON N. W. H., DUMAY O., WILSON J. B., 2005. *Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity.* *Oecologia* 142, 353-359.
- NAVAS M., VIOLLE C., 2009. *Plant traits related to competition: how do they shape the functional diversity of communities?* *Comm. Écol.* 10, 131-137.
- OVASKAINEN O., TIKHONOV G., NORBERG A., GUILLAUME BLANCHET F., DUAN L., DUNSON D. i współaut., 2017. *How to make more out of community data? A conceptual framework and its implementation as models and software.* *Ecol. Lett.* 20, 561-576.
- PAKEMAN R. J., 2011. *Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly: Drivers of functional diversity.* *J. Ecol.* 99, 1143-1151.
- PÄRTEL M., SZAVA-KOVATS R., ZOBEL M., 2011. *Dark diversity: shedding light on absent species.* *Trends Ecol. Evol.* 26, 124-128.
- PAVOINE S., BONSAILL M. B., 2011. *Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach.* *Biol. Rev.* 86, 792-812.
- PERRONNE R., MUNOZ F., BORGY B., REBOUD X., GABA S., 2017. *How to design trait-based analyses of community assembly mechanisms: Insights and guidelines from a literature review.* *Persp. Plant Ecol. Evol. Syst.* 25, 29-44.
- PETCHEY O. L., GASTON K. J., 2002. *Functional diversity (FD), species richness and community composition.* *Ecol. Lett.* 5, 402-411.
- PETCHEY O. L., GASTON K. J., 2006. *Functional diversity: back to basics and looking forward.* *Ecol. Lett.* 9, 741-758.
- PETCHEY O. L., GASTON K. J., 2009. *Effects on ecosystem resilience of biodiversity, extinctions, and the structure of regional species pools.* *Theoret. Ecol.* 2, 177-187.
- PETERS R. H., 1991. *A critique for ecology.* Cambridge University Press.
- POOS M. S., WALKER S. C., JACKSON D. A., 2009. *Functional-diversity indices can be driven by methodological choices and species richness.* *Ecology* 90, 341-347.
- R CORE TEAM., 2016. *R: A language and environment for statistical computing.* Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- RICHARDSON S. J., WILLIAMS P. A., MASON N. W. H., BUXTON R. P., COURTNEY S. P., RANCE B. D. i współaut., 2012. *Rare species drive local trait diversity in two geographically disjunct examples of a naturally rare alpine ecosystem in New Zealand.* *J. Vegetat. Sci.* 23, 626-639.
- ROSCHER C., SCHUMACHER J., GUBSCH M., LIPOWSKY A., WEIGELT A., BUCHMANN N., ... SCHULZE E.-D., 2012. *Using plant functional traits to explain diversity-productivity relationships.* *PLoS One* 7.
- ROSENFELD J. S., 2002. *Functional redundancy in ecology and conservation.* *Oikos* 98, 156-162.
- SCHAMINÉE J. H., HENNEKENS S. M., CHYTRÝ M., RODWELL J. S., 2009. *Vegetation-plot data and databases in Europe: an overview.* *Preslia* 81, 173-185.
- SCHLEUTER D., DAUFRESNE M., MASSOL F., ARGILLIER C., 2010. *A user's guide to functional diversity indices.* *Ecol. Monogr.* 80, 469-484.
- SHIPLEY B., VILE D., GARNIER E., 2006. *From plant traits to plant communities: a statistical mechanistic approach to biodiversity.* *Science* 314, 812-814.
- SŁOWNIK JEZYKA POLSKIEGO, 2006. Warszawa: PWN.
- SUDING K. N., GOLDSTEIN L. J., 2008. *Testing the Holy Grail framework: using functional traits to predict ecosystem change.* *New Phytol.* 180, 559-562.
- SUTTON-GRIER A. E., MEGONIGAL J. P., 2011. *Plant species traits regulate methane production in freshwater wetland soils.* *Soil Biol. Biochem.* 43, 413-420.
- TAUGOURDEAU S., VILLERD J., PLANTUREUX S., HUGUENIN-ELIE O., AMIAUD B., 2014. *Filling the gap in functional trait databases: use of ecological hypotheses to replace missing data.* *Ecol. Evol.* 4, 944-958.
- TILMAN D., KNOPS J., WEDIN D., REICH P., RITCHIE M., SIEMANN E., 1997. *The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes.* *Science* 277, 1300-1302.
- TONER M., KEDDY P., 1997. *River hydrology and riparian wetlands: a predictive model for ecological assembly.* *Ecol. Appl.* 7, 236-246.
- VERBERK W. C. E. P., VAN NOORDWIJK C. G. E., HILDREW A. G., 2013. *Delivering on a promise: integrating species traits to transform descriptive community ecology into a predictive science.* *Freshwater Sci.* 32, 531-547.
- VILLEGIER S., MASON N. W., MOUILLOT D., 2008. *New multidimensional functional diversity indi-*

- ces for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89, 2290-2301.
- VILLÉGER S., NOVACK-GOTTSHALL P. M., MOUILLOT D., 2011. *The multidimensionality of the niche reveals functional diversity changes in benthic marine biotas across geological time*. *Ecol. Lett.* 14, 561-568.
- VIOLLE C., NAVAS M.-L., VILE D., KAZAKOU E., FORTUNEL C., HUMMEL I., GARNIER E., 2007. *Let the concept of trait be functional!* *Oikos* 116, 882-892.
- WARTON D. I., BLANCHET F. G., O'HARA R. B., OVASKAINEN O., TASKINEN S., WALKER S. C., HUI F. K. C., 2015. *So many variables: joint modeling in community ecology*. *Trends Ecol. Evol.* 30, 766-779.
- WARTON D. I., FOSTER S. D., DE'ATH G., STOKLOSA J., DUNSTAN P. K., 2015. *Model-based thinking for community ecology*. *Plant Ecol.* 216, 669-682.
- WEIHER E., KEDDY P. A., 1995. *Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns*. *Oikos* 74, 159-164.
- WEINER J., 1995. *On the practice of ecology*. *J. Ecol.* 83, 153-158.
- WEISS L., JELTSCH F., 2015. *The response of simulated grassland communities to the cessation of grazing*. *Ecol. Model.* 303, 1-11.
- WESTOBY M., 1998. *A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme*. *Plant Soil* 199, 213-227.
- WILSON J. B., 1999. *Guilds, functional types and ecological groups*. *Oikos* 86, 507-522.
- WILSON J. B., 2007. *Trait-divergence assembly rules have been demonstrated: limiting similarity lives! A reply to Grime*. *J. Vegetat. Sci.* 18, 451-452.
- WRIGHT I. J., REICH P. B., WESTOBY M., ACKERLY D. D., BARUCH Z., BONGERS F. i współaut., 2004. *The worldwide leaf economics spectrum*. *Nature* 428, 821-827.
- WRIGHT I. J., REICH P. B., CORNELISSEN J. H. C., FALSTER D. S., GARNIER E., HIKOSAKA K. i współaut., 2005. *Assessing the generality of global leaf trait relationships*. *New Phytol.* 166, 485-496.
- WYSZOMIRSKI T., WEINER J., 2009. *Variation in local density results in a positive correlation between plant neighbor sizes*. *Am. Natur.* 173, 705-708.
- ZARZYCKI J., MISZTAŁ A., 2015. *Zmiany składu gatunkowego łąki górskiej i cech funkcjonalnych roślin spowodowane różnymi sposobami ekstensywnego użytkowania i nawożenia*. *Łąkarstwo w Polsce* 18.
- ZHU L., FU B., ZHU H., WANG C., JIAO L., ZHOU J., 2017. *Trait choice profoundly affected the ecological conclusions drawn from functional diversity measures*. *Sci. Rep.* 7, 3643.
- ZOBEL M., 2016. *The species pool concept as a framework for studying patterns of plant diversity*. *J. Vegetat. Sci.* 27, 8-18.

KOSMOS Vol. 67, 4, 767-779, 2018

KLARA GOLDSTEIN

Department of Plant Ecology and Environmental Conservation, Institute of Botany, Faculty of Biology, Biological and Chemical Research Centre, University of Warsaw, 101 Żwirki i Wigury Str., 02-089 Warszawa, E-mail: klara.goldstein@biol.uw.edu.pl

THE PLANTS' POINT OF VIEW – FUNCTIONAL ECOLOGY OF VEGETATION

Summary

Functional ecology develops vigorously since last decades. The present review provides an overview of fundamental theories building functional ecology. It contains references to the most important papers from that domain. Furthermore, it can serve as a collection of Polish translations of the scientific terms widespread in English literature. First, I describe the general idea of the functional approach. I present the basic concepts of functional traits analysis and trait-based analyses of plant community assembly rules. Next, I describe the notion of functional diversity, the classical functional diversity indices and their interpretation in community ecology studies. I report the progress in plant communities modelling using different model types. Finally, I discuss practical aspects of applying functional approach in scientific research.

Key words: assembly rules, functional divergence, functional diversity, functional traits, multi-trait indices