

物种功能多样性及其研究方法

张金屯, 范丽宏

(北京师范大学生命科学学院, 北京 100875)

摘 要: 植物功能多样性是近年来生态研究的热点之一。综述了植物功能多样性的研究进展, 在前人研究的基础上, 提出了一个新的功能多样性概念; 论述了功能多样性与生态系统过程的关系; 介绍和评述了现有的功能多样性研究方法; 对功能多样性研究中的主要问题进行了分析讨论, 对以后的研究提出了展望。

关键词: 功能多样性; 群落结构; 生态系统功能; 数量分析方法

中图分类号: Q948

文献标识码: A

当前全球水平的生物多样性正在以超出人们想象的速度降低, 这一结果已经成为受人类影响的宏观生态过程及自然生态系统维持的威胁。物种多样性是生物多样性的最主要内容, 其是从分类学、系统学和生物地理学角度对一定区域内物种的状况进行研究^[1-2]。物种多样性的现状, 物种多样性的形成、演化及维持机制等是物种多样性的主要研究内容。物种多样性的存在并不仅仅是与物种的数目有关, 还与各个种的数量、分布、相互之间的关系有关, 也与物种的各自功能有关, 即与物种功能多样性 (Functional diversity) 有关。

近年来, 生物多样性与生态系统功能关系成为了生态学领域内的一个重大科学问题。随着全球性的物种灭绝速度的加快, 生态系统中物种的减少会对生态系统造成什么影响成为了备受关注的话题^[3]。针对物种多样性与生态系统功能的若干关键问题的观察、实验、理论研究已经广泛展开, 并且得出了一些有意义的结果。但目前还没有哪个结论得到普遍的认可, 在许多问题上还存在激烈的争论^[4]。对于物种多样性与生态系统功能之间关系的认识, 有的生态学家认为生态系统的功能受到物种多样性的影响或控制, 他们开展了一些实验模拟物

种多样性的丧失, 并监测系统功能 (系统生产力、营养维持力、分解速率等) 的变化^[5-6]。而另一些生态学家认为在物种多样性对生态系统的功能的影响研究中, 将伴随物种多样性共同变化的其他因素的效应与物种多样性的效应混淆了。可能是“抽样效应”, 而不是物种多样性本身导致生态系统功能的变化。他们还认为, 生态系统功能更多地是受到物种组成 (物种的生物学特征) 等因素的控制, 在物种多样性与系统功能之间可能不存在必然联系或存在不确定关系^[7]。这说明物种功能多样性更为重要。事实上, 功能多样性在以往的研究中没有得到应有的重视, 现在功能多样性作为决定生态系统过程至关重要的概念被提出。在过去的十年中, “功能多样性”这个专业术语的使用呈指数增长, 功能多样性的广泛使用表明在生态学的研究中功能多样性的概念正在获得日益重要的地位。

1 物种功能多样性的概念及其内涵

尽管功能多样性的重要性越来越被认同, 对功能多样性的研究也越来越多, 但是对功能多样性的定义仍存在很多争论, 不同学者有不同的理解。

收稿日期 (Received date): 2011 - 06 - 20。

基金项目 (Foundation item): 国家自然科学基金资助 (编号: 31170494, 30870399)。[The National Nature Science Foundation (No. 31170494, 30870399).]

作者简介 (Biography): 张金屯 (1957 -), 男, 博士, 教授, 博士生导师, 主要从事植物生态、数量生态、生物多样性的研究。[Zhang Jintun (1957 -), male, PhD, professor and PhD student supervisor. Research interests: plant ecology, quantitative ecology and biodiversity.]E-mail: Zhangjt@bnu.edu.cn

对于物种功能多样性, Tesfaye et al (2003)^[8] 将其定义为: 群落中的功能多样化。这一概念简单、清楚, 但没有详细的内涵界定, 难以量化分析。Diaz and Cabido (2001)^[9] 定义为: 生态系统中生物有机体所形成和执行的功能类型、数量分布; Tilman (2001)^[10] 将其定义为: 功能多样性是影响生态系统功能和运行的生物多样性的功能组分。他认为一个生境中的生物多样性的内涵较为丰富, 它包括该生境中的全部物种, 全部物种的所有基因型和表型的差异和全部物种在该群落和生态系统中的时间和空间的差异。根据该定义, 可以认为: 功能多样性较高的生态系统将会有较高的生产力, 较强的恢复力和较强的入侵抵抗力^[11]。但此概念含义较为复杂, 可以涵盖生物群落或生态系统的各个方面, 如微生物或植物功能特征的变化, 食物链的复杂性, 以及植物功能群的数量等, 根据此定义也难以对功能多样性进行定量的描述^[12]。

目前研究者较为广泛接受的一个功能多样性的定义是指特定生态系统中物种功能特征的数值和范围, 也叫功能特性多样性 (Functional trait diversity, FTD), 强调群落中物种功能的差异^[13-14]。据此, 可以说功能多样性是生物多样性的最重要的组成部分, 也是反映生态系统功能的重要特征^[9, 15]。

我们认为功能多样性是指群落中物种功能的变化, 物种功能是物种为完成自身生命历程所表现出来的功能特征 (Functional trait), 这些功能特征的类型、变化幅度、稳定性等的差异反映了群落的物种功能多样性大小, 他们对群落或生态系统的功能起到一定的作用。因此, 群落或生态系统中物种功能多样性与生态系统功能是有联系的不同概念。

物种功能多样性也可以划分为功能丰富度 (functional richness) 和功能均匀性 (functional evenness)^[16]。丰富度和均匀度各自有独特的生态意义, 同时二者又共同表明了同一群落或生态系统的特性。Mason 等 (2005)^[15] 提出需要将功能多样性组分的划分与生态系统功能联系起来, 这样功能多样性可以有效地检验多样性和生态系统功能的机理。于是将功能多样性的内涵划分为功能丰富度、功能均匀度和功能分离度 (functional divergence)。

群落的功能丰富度既取决于物种所占据的功能生态位, 也取决于功能特征值的范围。功能丰富度表明了物种在群落中所占据的功能空间的大小。功能均匀度体现了群落内物种对有效资源的全方位的利用效率, 表明了生态空间中, 群落内物种功能特征分布的均匀程度^[16]。功能分离度反应了从一个

群落中随机抽取两个物种, 它们功能特征相同的概率, 同时也体现出了物种间的生态位的互补程度, 定量地表示了群落中特征值的异质性。较高的功能分离度暗示生态位重叠的效应较弱, 生态系统中的资源竞争比较弱。因此功能分离度较高的群落, 由于资源利用效率较高, 可以增加生态系统的功能。

2 功能多样性与生态系统过程的关系

植物功能多样性对生态系统功能的作用近年来一直是研究的热点, 主要是功能多样性对生态系统或群落生产力和资源动态的短期效应研究, 以及对生态系统稳定性和抵抗性的长期效应研究。实际研究中, 关于功能途径选择、功能特征选择、实验设计、结果的统计分析、实验中因素的控制以及尺度对实验的影响等是不同结果和结论的重要方面, 因此产生了不同的理论和机制^[9]。

2.1 功能多样性与生态系统生产力

群落生产力是生态系统功能的主要体现^[17], 多个研究表明物种功能群多样性是群落生产力的基础。Tilman et al. (1997, 2001)^[7, 10] 进行了物种丰富度、功能群多样性和功能组成对群落植物的初级生产力、植物的 N 比、植物的总 N 和光合速率等生态过程的探究。实验结果表明: 物种丰富度、功能多样性和功能组成 3 个因子对生态系统过程都有影响, 但是功能组成和功能多样性是其中的主导因子。Diaz 和 Cabido (2001)^[9] 分析总结了世界上科学家研究过的物种多样性、功能多样性和功能组成对生态系统过程效应的 25 个实验的结果, 其中 17 个实验是在人为构建的生态系统下进行的, 8 个实验是在人为控制的自然生态系统进行的。同样得出了这样的结论: 功能组成和功能丰富度与物种丰富度相比前二者对生态系统过程的影响作用更大^[9]。

功能多样性对生产力的潜在效应有两种主要的机理可以解释。其一为抽样效应 (selection effect)^[7], 即极端功能特征物种的抽取效应, 抽样效应模型假设物种在竞争力上存在差异, 竞争性强的物种具有较高的生产力, 群落功能多样性越高, 具有较强竞争功能特征的物种出现的几率也越高, 因此群落的生产力也会越高^[10]。在一个群落中物种之间的差异越大, 功能多样性对系统功能的影响就会越大^[18]。其二为生态位互补效应 (niche complementarity effect), 即生境具有时空的异质性, 物种功能特征的差异导致了它们对于异质性具有不同的反应。每个物种在最适的生态位空间上都是较优的竞争者, 较

强的生产者。因此在一个生境中允许有功能特征差异的大量物种共存,这就导致生态系统生产力的增加。例如:土壤pH值和土壤营养,会限制物种的丰富度。不同的物种对这两个环境因子值有不同的要求,在一个环境中环境因子的差异性允许不同的物种存在,单一的一个物种不可能完全利用环境中的全部有效资源。

抽样效应模型和生态位互补效应模型的差别在于:抽样效应模型中,物种综合特征竞争力最强的单一物种的样地的生产力最大,即不存在超产现象,该情况只出现在高生产力的农田生态系统中;生态位互补效应模型中,2个物种的功能特征多于单个物种的功能特征,因此2个物种样地的生产力高于单个物种的样地,3个物种的功能特征多于2个物种功能特征,前者生产力高于后者,依次类推,越是混合的系统生产力越大。该理论适合于所有的自然生态系统^[10]。

2.2 功能多样性与生态系统资源动态

功能多样性的大小影响着生态系统内的资源动态,其机理也可以用抽样效应和生态位互补效应来解释。抽样效应认为:一个群落的物种丰富度越高,那么在群落中出现具有特殊性状并且支配生态系统的功能种的几率也会越高^[12],它强调的是某一特征种的价值;而互补效应认为:在物种丰富度较高的群落中,不同的植物种存在多种功能特征,有效利用了时空变化中的环境资源。生态位互补理论强调了特征种间的差异性,在量及速率上提高了环境资源的利用效率^[9]。

当一个生态系统中的所有物种的功能贡献都是独特的并且贡献度相等时,物种多样性的增加会导致生态系统过程的速率的线性增加。但是,如果不同的种(组)间对环境的反应以及对生态系统过程的影响有差异时,这时物种数量和生态系统的过程之间的关系不是线性的。因此,与单一功能类型相比,具有较多功能群的生态系统的资源利用的互补程度会增加,这时功能多样性对生态系统功能的影响更加显现。

在绝大多数情况下,少数的关键种影响着主要的生态系统功能,完全失去一个功能群与失去相同数量但来源于不同功能群的种相比,前者对生态系统造成的冲击更大。物种添加实验的结果也证明,生态系统中增加新功能群可以导致生态系统功能的显著的变化。由土地利用的“自然实验”得到的经验也支持这种理论上的推测。

2.3 功能多样性与生态系统的复杂性和稳定性

功能多样性与生态系统的复杂性和稳定性有密切关系,一般认为功能多样性越丰富,系统就越复杂,就越接近顶级类型,稳定性也就越强^[19]。但其影响过程仍然存在着争论。Mokany等(2008)^[19]研究了自然生态系统中物种多样性和物种功能特征对地上净初级生产力、枯枝落叶物分解速率、土壤湿度和植物的光合速率的影响效应,发现优势种的功能特征对上述生态系统过程和动态有显著的影响,即功能多样性对生态系统的复杂性和稳定性有重要作用。功能多样性对生态系统的复杂性和稳定性的作用机制存在着几点假说。

多样性-稳定性假说:由MacArthur(1955)^[18]提出,认为稳定性与特征多样性之间具有严格的线性关系,生态系统的稳定性将随着物种特征丰富度的增加而增加。

铆钉假说:由Ehrlich and Ehrlich(1981)^[20]提出。他们认为存在于生态系统中的每一个物种对该生态系统的功能贡献都是独特的,系统中全部的物种在功能的维持上都有虽小但十分重要的作用。任何一个生态系统的功能(机器)将会由于物种功能特征(铆钉)的丢失而受到影响,物种功能特征数量的减少,会导致系统受损害的程度逐渐加速地上升。

生态冗余或生态保险假说:这两个概念是一个问题的两个面,是多样性与生态系统功能关系问题争论的焦点。生态冗余:一个生态系统存在一个物种功能多样性的下限,这个下限是维持生态系统正常功能所必需的。当系统的多样性高于此下线时,物种数的增加或减少对系统的功能没有多少影响,这些增加或减少的物种被称为冗余物种^[21]。Walker et al.(1999)^[22]认为功能冗余起到了一种保险作用,其可以防止由于物种的丧失产生的功能丧失,在该意义上来说冗余并不是多余。群落中功能有异的物种越多,环境变化时可以存活的种的概率也越大,生态系统保持稳定的概率也越大^[7]。

与功能冗余概念紧密联系的是保险假说。物种间存在对环境响应的不同步性,也就是说有时间生态位的分化。当生态系统经受剧烈的环境变化时,物种间生态位差异可以使不同物种风险分摊^[18]。在这种情况下功能多样性具有保险作用,因为功能多样性的增加可以提高某些种在不同的条件下和环境动荡时有不同反应的几率^[7]。

功能冗余和功能保险反应了功能作用和功能反应间的区别,从根本上反映了功能多样性间联系的不同侧面,即对于特定生态系统功能作用类型存在

一定程度的冗余。丧失少量物种在短期不会造成生态系统功能的重大变化,这是因为留下的种会对环境的变化作出不同反应。虽然功能冗余对生态系统的剧烈变化起到缓冲器的作用,但不同功能作用类型的组合对维持生态系统功能的长期稳定起着重要作用^[3]。

3 功能多样性分析方法

近几年来基于物种功能特征的物种功能多样性研究方法在生态学受到重视,有不少研究开始这一方面的尝试^[23-24]。物种功能多样性测定方法不仅要计测功能多样性的大小,而且要能够预测功能多样性的变化对群落的组成、结构和生态系统生态功能过程的影响^[7, 11, 25]。现在已有几种功能多样性测定方法,主要是计算功能多样性指数,他们都是以各物种功能特征为基础的。

3.1 功能丰富度指数

某群落的功能丰富度(functional richness)既取决于物种所占据的功能生态位,也取决于功能特征值的范围。功能丰富度表明了物种在群落中所占据的功能空间的大小。其计算公式如下^[15]

$$FR_{ci} = \frac{SF_{ci}}{R_c} \quad (1)$$

式中 FR_{ci} 为群落 i 中植物功能特征 c 的功能丰富度, SF_{ci} 为群落 i 内物种所占据的生态位空间, R_c 为特征 c 的绝对值范围。

3.2 功能均匀度指数

功能均匀度体现了群落内物种对有效资源的全方位的利用效率,表明了生态空间中,群落内物种功能特征分布的均匀程度^[16]。对于一个功能特征来说,其计算公式如下

$$O = \sum_{i=1}^S \min(P_i, \frac{1}{S}) \quad (2)$$

式中 P_i 为种 i 的相对特征值, S 为物种数。对于具有 C 个功能组来说,其公式

$$FRO = \sum_{i=1}^C \min(P_i, \frac{1}{C}) \quad (3)$$

P_i 为第 i 功能组对群落的贡献率(生物量), C 为功能组数。

3.3 功能分歧度指数

Mason 等(2003)^[25]提出了以丰富度权重的平方和为基础的功能分歧度(functional divergence)计算方法。该方法使用了群落中每个物种特征的平均值^[26]。其公式如下

$$FD_{var} = \frac{2}{\pi} \arctan[5 \times \sum_{i=1}^N [(\ln C_i - \overline{\ln x})^2 \times A_i]] \quad (4)$$

式中 FD_{var} 为包含多项功能特征的功能分歧度指数, C_i 为第 i 项功能特征的数值; A_i 为第 i 项功能特征的相对丰富度, $\overline{\ln x}$ 为物种特征值自然对数的加权平均(即以种的多度为权重), N 为群落中的物种数。功能分离度反应了从一个群落中随机抽取两个物种,它们功能特征相同的概率,同时也体现了物种间的生态位的互补程度,定量地描述了群落中特征值的异质性。较高的功能分歧度暗示生态位重叠的效应较弱,生态系统中的资源竞争比较弱。因此功能分离度较高的群落,由于资源利用效率较高,可以增加生态系统的功能。

3.4 Walker 功能多样性指数(FAD)

Walker 功能多样性指数^[22]也叫功能属性多样性(functional attribute diversity)指数,属性是指功能特征,该指数是物种对之间的距离之和

$$FAD = \sum_{i,j} d_{ij} \quad (5)$$

d_{ij} 为物种之间的功能特征距离系数, d_{ij} 变化于 0 (两物种具有完全相同的特征) 与 1 (两物种具备完全不同的特征) 之间。这里距离矩阵 $D = \{d_{ij}\}$ 是用功能特征(N) 与种类(S) 组成的矩阵为基础而计算的,多个距离系数可以选择。

3.5 Rao's 二次方程指数

Rao's 二次方程整合了物种丰富度和物种对之间的功能特征差异的信息^[27]。

1. α 功能多样性指数

$$FD_{\alpha} = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S d_{ij} p_i p_j \quad (6)$$

式中 FD_{α} 为群落的 α 功能多样性指数, d_{ij} 为物种 i 和物种 j 功能特征距离。 p_i 和 p_j 分别为种 i 和种 j 的个体数占群落总物种个体数的比例。 S 为群落中总物种数。

Rao's 指数中物种丰富度的增加会导致 FD 值的降低,因为群落物种数量的增加会导致随机抽取的两个物种的特征差异平均距离减小。

2. γ 功能多样性指数

$$FD_{\gamma} = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S d_{ij} P_{ii} P_{jj} \quad (7)$$

其中, $P_{ii} = \sum_{k=1}^N P_{ik} / N$, $P_{jj} = \sum_{k=1}^N P_{jk} / N$

这里 FD_{γ} 是 γ 功能多样性指数, k 是样方的序号, N 是样方的数量。

3.6 Mason 功能多样性指数

1. Mason α 功能多样性指数(2003)^[26]

$$F_{\alpha} = \sum_{i=1}^S P_i (x_i - \bar{x}) \quad (8)$$

式中 \bar{x}_i 是第 i 个种特征指标的平均值, $\bar{x} = \sum_{i=1}^S P_i \bar{x}_i$, 是群落平均值。 p_i 为种 i 个体数占群落总物种个体数的比例。 S 为群落中总物种数。

2. Mason β 功能多样性指数 (2005) [15]

$$F_{\beta} = \sum_{k=1}^N \frac{1}{n} (\bar{x}_k - \bar{x}_{region})^2 \quad (9)$$

这里 F_{β} 是 β 功能多样性指数, \bar{x}_k 第 k 样方的平均值, \bar{x}_{region} 是研究区的平均值, N 是样方的数量。

3.7 CWM 指数

群落的植物特征加权平均数指数 (Community Weighted Mean, CWM), 定义为群落内植物功能特征的加权平均值 [4]。CWM 的计算也是以各物种的特征值及物种相对丰富度为基础而进行的, 对于一个特征 (trait) 而言, 其公式如下

$$CWM = \sum_{i=1}^S p_i \times trait_i \quad (10)$$

式中 P_i 为种 i 的相对贡献率 (相对丰富度或相对生物量), $trait_i$ 为种 i 的特征值, S 为群落中物种数。研究表明, CWM 指数对于评价群落的动态及生态系统过程具有重要意义。

3.8 树状图距离功能多样性指数

Petchey 等 (2002) [14] 年提出了一种以树状图为基础的功能多样性的度量方法, 该方法包括 4 步: 首先获得功能特征矩阵 S , 该矩阵包含了所有的物种功能特征信息; 将物种特征矩阵 S 转化为 $S \times S$ 物种距离矩阵; 通过等级聚类方法对物种进行聚类分析, 得到物种功能聚类树状图; 植物的功能多样性 (FD) 就是功能树状图的分支长度的总和 [14]。如图 1 是 7 个物种的功能聚类树状图, 功能多样性 $FD = a + b + c + d + e + f + g + h + i + j + k + l$ 。

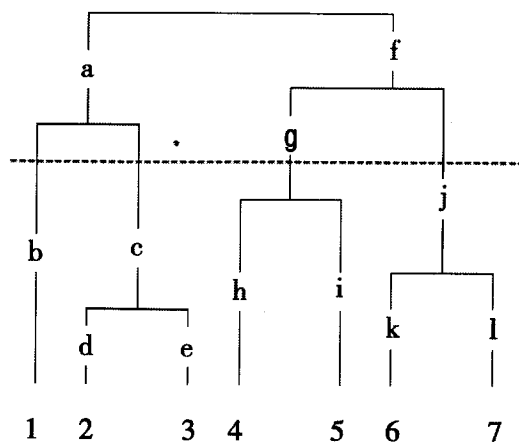


图 1 功能多样性树状图示例

Fig. 1 The dendrogram of functional diversity

该指数度量方法中对距离公式和聚类方法的选择有极大的争论, 因为距离公式和聚类方法种类较多, 距离公式和聚类方法计算的差异以及二者不同的组合方式会影响最终的功能多样性的值。在生态学中有很多的距离公式, Bray - Curtis 距离、Euclidean 距离 和 Gower 距离公式较为常用 [28]。

3.9 基于最小生成树的功能多样性指数

Ricotta and Moretti (2008) [29] 提出了以最小生成树 (minimum spanning tree, MST) 为基础的功能多样性度量方法。求最小生成树就是要在一个连通赋权网络中, 寻找最小权数的支撑树。现在求最小生成树的算法已经相当成熟, 经典的算法有破圈法、边割法、避圈法等。最小生成树 MST 也是通过物种之间的功能特征距离矩阵来计算。在 MST 中, 每一个节点有它的生物学意义, 代表了一个物种。 S 个物种的 MST 由 $S - 1$ 个边构成, 每个边的长度以种间距离为权重, MST 的总的边长和就是功能多样性指数。

以上是文献中出现的功能多样性分析方法, 它们的理论基础都是严密的, 理论上得到了大多数学者的认可 [29]。有些已在研究实践中应用过, 取得了较好的效果, 而有的只用模拟数据进行分析, 其应用效果有待于检验。物种功能多样性研究在实践中受到限制的一个原因就是有效的研究方法还不多, 近几年来基于物种功能特征的物种功能多样性研究方法在生态学受到重视, 有不少研究开始这一方面的尝试 [23-24]。

4 讨论与展望

4.1 物种功能特征的选择问题

物种功能多样性是以物种功能特征为基础的, 功能特征被定义为物种功能多样性的单位, 因此功能特征的选择在很大程度上影响着物种功能多样性的大小 [25, 30]。物种功能特征主要指植物种在生理上、形态上、生态上、物候上等方面的特异性 [31]。也有人认为个体大小 (生物量)、资源利用率、生长速度或生活史特征可以看作这样的功能特征 [32]。有人用实验的方法确定物种功能特征 [19], 也有人用理论模型确定功能特征 [20, 33]。一般植物功能特征有三类: 1. 植株形态特征: 如生长型、生活型、植株高度、克隆能力及地下的贮藏器官、植株被刺或被毛、易燃性、叶片的大小、叶硬度、叶的寿命、树皮的厚度、根长度和直径等。 2. 植物生殖特征: 如花粉数量与大小、传粉方式、种子的形状和大小、扩散方

式、种子的重量、萌蘖能力等。3. 植物生理特征: 叶 N 和 P 含量、叶绿素含量、光合速率、呼吸速率、生物量、植物的固氮能力等。有人认为植物生理特征是最好的功能特征,但在一个群落中对所有植物种类同时测定生理特征是困难的。另外,生理指标很容易受到环境因子的影响,不太稳定。在种类较少的实验群落中应用较多,比如微生物群落研究方面生理特征用的较多。在自然植物群落中,植株形态特征和生殖特征用的较多^[25]。实际研究中选用什么特征指标,应根据所研究群落的类型、复杂性等综合考虑。选用不同特征指标进行比较研究是今后研究的一个课题^[30, 34]。

4.2 物种功能多样性与物种丰富度关系

物种功能多样性与物种丰富度是不同的概念,前者是指群落中物种功能的变化大小,物种功能是物种为完成自身生命历程所表现出来的功能特征;后者是指群落中物种数量的多少。有的学者认为物种功能多样性与物种丰富度是一致的,这显然不符合二者的定义和内涵^[29]。另有学者认为,功能多样性与物种丰富度是相互独立的,没有必然联系。因此,功能多样性分析方法也应独立于物种丰富度,也就是说功能多样性的大小不能与物种丰富度有显著的相关关系^[29],现有方法测定的功能多样性与物种丰富度大多都有相关关系,他们认为这在理论上是明显的缺点^[29, 35]。这一点我们认为,群落中没有任何两个种具有完全相同的功能特征,因此物种数量越多,群落功能特征的变化就必然越大,功能多样性也越大,所以功能多样性与物种丰富度应该是相互关联的,这一点将在未来的研究中逐步被证实。

4.3 物种功能多样性方法的发展

物种功能多样性研究是目前研究热点之一,但所有学者都接受的有效研究方法还较少,发展新的分析方法是未来的一个方向^[24]。在数学理论方面,模糊数学和 SOFM 神经网络理论可能会提供新的较理想的功能多样性研究方法,因为在理论上它们最适合于研究复杂的生态系统^[36-38]。另外,多种方法的应用与比较是必要的。

参考文献 (References)

- [1] Thompson K, Hillier S, Grime J, et al. A functional analysis of a limestone grassland community [J]. *Journal of Vegetation Science*, 1996, 7(3): 371-380
- [2] Westoby M, Falster D, Moles A, et al. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 125-159
- [3] Sun Guojun, Zhang Rong, Zhou Li. Progress in studies of plant functional diversity and functional groups [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(7): 1430-1435 [孙国钧, 张荣, 周立. 植物功能多样性与功能群研究进展 [J]. *生态学报*, 2003, 23(7): 1430-1435]
- [4] Lavorel S, Grigulis K, McIntyre S, et al. Assessing functional diversity in the field-methodology matters [J]. *Functional Ecology*, 2008, 22(1): 134-147
- [5] Lawton J. Concluding remarks: a review of some open questions [M]. Cambridge: Cambridge Univ Press, 2003: 401
- [6] Naeem S. Disentangling the impacts of diversity on ecosystem functioning in combinatorial experiments [J]. *Ecology*, 2002, 83(10): 2925-2935
- [7] Tilman D, Knops J, Wedin D, et al. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes [J]. *Science*, 1997, 277(5330): 1300
- [8] Tesfaye M, Dufault N S, Dormbusch M R, et al. Influence of enhanced malate dehydrogenase expression by alfalfa on diversity of rhizobacteria and soil nutrient availability [J]. *Soil Biol. Biochem.*, 2003, 35, 1103-1113
- [9] Diaz S, Cabido M. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2001, 16(11): 646-655
- [10] Tilman D. Functional diversity [J]. *Encyclopedia of Biodiversity*, 2001, 3: 109-120
- [11] Petchey O, Gaston K. Functional diversity: back to basics and looking forward [J]. *Ecology Letters*, 2006, 9(6): 741-758
- [12] Wong Xiaolei, Zhang Weiguo. Functional diversity and its research methods [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(10): 2766-2773 [汪小雷, 张卫国. 功能多样性及其研究方法 [J]. *生态学报*, 2010, 30(10): 2766-2773]
- [13] Tilman D, Reich P, Knops J, et al. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment [J]. *Science*, 2001, 294(5543): 843-845
- [14] Petchey, Gaston K. Functional diversity (FD), species richness and community composition [J]. *Ecology Letters*, 2002, 5(3): 402-411
- [15] Mason N, Mouillot D, Lee W, et al. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity [J]. *Oikos*, 2005, 111(1): 112-118
- [16] Mouillot D, Mason W H N, Dumay O, et al. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity [J]. *Oecologia*, 2005, 142(3): 353-359
- [17] Zhang Jintun. *Applied ecology* [M]. Beijing: Science Press, 2003 [张金屯. *应用生态学* [M]. 北京: 科学出版社, 2003]
- [18] Zhang Quanguo, Zhang Dayong. Biodiversity and ecosystem function: progress and debates [J]. *Biodiversity Research*, 2002, 10(1): 49-60 [张全国, 张大勇. 生物多样性与生态系统功能: 进展与争论 [J]. *生物多样性*, 2002, 10(1): 49-60]
- [19] Mokany K, Ash J, Roxburgh S. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland [J]. *Journal of Ecology*, 2008, 96(5): 884-893
- [20] Zhang Jintun. *Quantitative Ecology* (2nd edition) [M]. Beijing:

- Science Press, 2011 [张金屯. 数量生态学(第二版)[M]. 北京:科学出版社, 2011]
- [21] Huang Jianhui, Bai Yongfei, Han Xingguo. Species diversity and ecosystem function: mechanism and hypotheses [J]. Biodiversity Research, 2001, 9(1): 1-7 [黄建辉, 白永飞, 韩兴国. 物种多样性与生态系统的功能:影响机制及有关假说[J]. 生物多样性, 2001, 9(1): 1-7]
- [22] Walker B H, Kinzig A, Langridge J L. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species [J]. Ecosystems, 1999, (2): 95-113
- [23] Ackerly D, Cornwell W. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components [J]. Ecology Letters, 2007, 10(2): 135-145
- [24] Suding K, Lavorel S, Chapin III F, et al. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants [J]. Global Change Biology, 2008, 14(5): 1125-1140
- [25] Wacker L, Baudois O, Eichenberger-Glinz S, et al. Diversity effects in early- and mid-successional species pools along a nitrogen gradient [J]. Ecology, 2009, 90(3): 637-648
- [26] Mason N W H, MacGillivray K, Steel J B, et al. An index of functional diversity [J]. Journal of Vegetation Science, 2003, 571-578
- [27] Rao C R. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach [J]. Theor Popul Biol, 1982, 21: 24-43
- [28] Podani J, Schmera D. On dendrogram based measures of functional diversity [J]. Oikos, 2006, 115(1): 179-185
- [29] Ricotta C, Moretti M. Quantifying functional diversity with graph-theoretical measures: advantages and pitfalls [J]. Community Ecology, 2008, 9(1): 11-16
- [30] Cadotte M, Cavender-Bares J, Tilman D, et al. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity [J]. PLoS One, 2009, 4(5): 843-845
- [31] Grime J. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects [J]. Journal of Ecology, 1998, 86(6): 902-910
- [32] Litchman E, Klausmeier C. Trait-based community ecology of phytoplankton [J]. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2008, 39(1): 615
- [33] Zhang J-T, Dong YR. Factors affecting species diversity of plant communities and the restoration process in the loess area of China [J]. Ecological Engineering, 2010, 36: 345-350
- [34] Zhang J-T, Li S, Li M. A comparison of Self-Organizing Feature Map clustering with TWINSpan and fuzzy C-means clustering in the analysis of woodland communities in the Guancen Mts, China [J]. Community Ecology, 2010, 11: 120-126
- [35] Ricotta C. A note on functional diversity measures [J]. Basic and Applied Ecology, 2005, 6(5): 479-486
- [36] Zhang Jintun, Yang Hongxiao. Self-organizing feature map neural network and its application to classification of plant [J]. Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(3): 1005-1010 [张金屯, 杨洪晓. 自组织特征人工神经网络在庞泉沟自然保护区植物群落分类中的应用[J]. 生态学报, 2007, 27(3): 1005-1010]
- [37] Zhang J-T, Dong YR, Xi YX. A comparison of SOFM ordination with DCA and PCA in gradient analysis of plant communities in the midst of Taihang Mountains, China [J]. Ecological Informatics, 2008, 3: 367-374
- [38] Zhang J-T, Li S Q. Fuzzy SOFM and its application to the classification of plant communities in the Taihang Mountains of China [G]//K Elleithy (Ed), Innovations and Advanced techniques in Systems, Computing Sciences and Software Engineering, Springer, 2008, PP: 254-259

Development of Species Functional Diversity and Its Measurement Methods

ZHANG Jintun, FAN Lihong

(College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875, China)

Abstract: Plant functional diversity in community is a key point in ecology study recently. The development of species functional diversity was reviewed in the present work. Based on the former studies, a new definition for functional diversity was put forward; the relationships between functional diversity and ecological process in ecosystems was stated; the present quantitative methods for functional diversity analysis were introduced and evaluated; the questions and problems in functional diversity studies were discussed; and the perspectives for functional diversity research in the future were also discussed.

Key words: functional diversity; community structure; ecosystem function; quantitative methodology

作者: 张金屯, 范丽宏, ZHANG Jintun, FAN Lihong
作者单位: 北京师范大学生命科学院, 北京, 100875
刊名: 山地学报 **ISTIC** **PKU**
英文刊名: Journal of Mountain Science
年, 卷(期): 2011, 29(5)

参考文献(38条)

1. Thompson K; Hillier S; Grime J [A functional analysis of a limestone grassland community](#) [外文期刊] 1996(03)
2. Westoby M; Falster D; Moles A [Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species](#) [外文期刊] 2002(0)
3. 孙国钧; 张荣; 周立 [植物功能多样性与功能群研究进展](#) [期刊论文] - [生态学报](#) 2003(07)
4. Lavorel S; Grigulis K; McIntyre S [Assessing functional diversity in the field—methodology matters](#) [外文期刊] 2008(01)
5. Lawton J [Concluding remarks: a review of some open questions](#) 2003
6. Naeem S [Disentangling the impacts of diversity on ecosystem functioning in combinatorial experiments](#) [外文期刊] 2002(10)
7. Tilman D; Knops J; Wedin D [The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes](#) [外文期刊] 1997(5330)
8. Tesfaye M; Dufault N S; Dornbusch M R [Influence of enhanced malate dehydrogenase expression by alfalfa on diversity of rhizobacteria and soil nutrient availability](#) [外文期刊] 2003(8)
9. Diaz S; Cabido M [Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes](#) [外文期刊] 2001(11)
10. Tilman D [Functional diversity](#) [外文期刊] 2001
11. Petchey O; Gaston K [Functional diversity: back to basics and looking forward](#) [外文期刊] 2006(06)
12. 汪小雷; 张卫国 [功能多样性及其研究方法](#) [期刊论文] - [生态学报](#) 2010(10)
13. Tilman D; Reich P; Knops J [Diversity and productivity in a long-term grassland experiment](#) [外文期刊] 2001(5543)
14. Petchey; Gaston K [Functional diversity \(FD\), species richness and community composition](#) [外文期刊] 2002(03)
15. Mason N; Mouillot D; Lee W [Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity](#) [外文期刊] 2005(01)
16. Mouillot D; Mason W H N; Dumay O [Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity](#) [外文期刊] 2005(03)
17. 张金屯 [应用生态学](#) 2003
18. 张全国; 张大勇 [生物多样性与生态系统功能: 进展与争论](#) [期刊论文] - [生物多样性](#) 2002(01)
19. Mokany K; Ash J; Roxburgh S [Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland](#) [外文期刊] 2008(05)
20. 张金屯 [数量生态学](#) 2011
21. 黄建辉; 白永飞; 韩兴国 [物种多样性与生态系统的功能: 影响机制及有关假说](#) [期刊论文] - [生物多样性](#) 2001(01)
22. Walker B H; Kinzig A; Langridge J L [Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species](#) 1999(02)
23. Ackerly D; Comwell W A [A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among community components](#) [外文期刊] 2007(02)
24. Suding K; Lavorel S; Chapin III F [Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-effect framework for plants](#) [外文期刊] 2008(05)
25. Wacker L; Baudois O; Eichenberger-Glinz S [Diversity effects in early- and mid-successional species pools along a nitrogen gradient](#) [外文期刊] 2009(03)

26. [Mason N W H;MacGillivray K;Steel J B An index of functional diversity 2003](#)
27. [Rao C R Diversity and dissimilarity coefficients:a unified approach\[外文期刊\] 1982](#)
28. [Podani J;Schmera D On dendrogram based measures of functional diversity\[外文期刊\] 2006\(01\)](#)
29. [Ricotta C;Moretti M Quantifying functional diversity with graphtheoretical measures:advantages and pitfalls\[外文期刊\] 2008\(01\)](#)
30. [Cadotte M;Cavender-Bares J;Tilman D Using phylogenetic,functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity\[外文期刊\] 2009\(05\)](#)
31. [Grime J Benefits of plant diversity to ecosystems:immediate,filter and founder effects\[外文期刊\] 1998\(06\)](#)
32. [Litchman E;Klausmeier C Trait-based community ecology of phytoplankton\[外文期刊\] 2008\(01\)](#)
33. [Zhang J-T;Dong YR Factors affecting species diversity of plant communities and the restoration process in the loess area of China 2010](#)
34. [Zhang J-T;Li S;Li M A comparison of Self-Organizing Feature Map clustering with TWINSpan and fuzzy C-means clustering in the analysis of woodland communities in the Guancen Mts,China\[外文期刊\] 2010\(1\)](#)
35. [Ricotta C A note on functional diversity measures\[外文期刊\] 2005\(05\)](#)
36. [张金屯;杨洪晓 自组织特征人工神经网络在庞泉沟自然保护区植物群落分类中的应用\[期刊论文\]-生态学报 2007\(03\)](#)
37. [Zhang J-T;Dong YR;Xi YX A comparison of SOFM ordination with DCA and PCA in gradient analysis of plant communities in the midst of Taihang Mountains,China\[外文期刊\] 2008](#)
38. [Zhang J-T;Li S Q Fuzzy SOFM and its application to the classification of plant communities in the Taihang Mountains of China 2008](#)

本文链接: http://d.wanfangdata.com.cn/Periodical_sdx201105001.aspx