

伏牛山森林生态系统灌木植物功能群分类

胡 楠¹, 范玉龙¹, 丁圣彦^{2,*}

(1. 河南南阳理工学院, 河南南阳 473000; 2. 河南大学生命科学学院, 河南开封 475001)

摘要: 伏牛山国家级自然保护区位于中国东部亚热带和暖温带的过渡区, 植被优势种明显, 以灌木优势种为主体进行植物功能群分类, 可以对森林生态系统的功能、框架结构及类群分布有一个明确的认识。采用群落生态学的调查方法, 在伏牛山南北坡设置 66 个典型样方。根据调查结果, 通过计算重要值, 选取优势度相对较大的灌木树种进行种间联结及相关性分析, 以 X^2 (卡方) 检验为基础, 结合联结系数 AC 和共同出现百分率 PC 来测定灌木优势种间的联结性, 根据优势种间的联结性及其在海拔梯度上的变化异同来划分植物功能群, 把灌木优势种划分为 7 组植物功能群。植物功能群间物种表现出显著正联结, 一起在同一生境中出现的几率较大, 在长期的生长演化过程中, 能适应相似的资源环境和对干扰有相似的响应, 所以将其划分同一组植物功能群。植物功能群内有一些重要的形态特征有相似之处, 功能群间的形态特征有明显的区别, 如叶片的大小、形状等, 功能群的这些相似及区别还需要生理生态学的进一步研究。

关键词: 功能群; 伏牛山自然保护区; 优势种; 种间联结

文章编号: 1000-0933 (2009) 08-4017-09 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Functional group classification of shrub species in the Funiu Mountain forest ecosystem

HU Nan¹, FAN Yu-Long¹, DING Sheng-Yan^{2,*}

¹ Nanyang Institute of Technology, Nanyang, China 473000, China

² College of Life Science, Henan University, Kaifeng 475001, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(8): 4017 ~ 4025.

Abstract: Straddling the subtropical and warm-temperate zones of East China, the *Funiu* Mountain National Nature Reserve is representative of north-south climatic transition zones. The vegetation of this area consists of conspicuous dominant groups. Looking for insight into the functions, structural framework, and species distributions of this forest ecosystem, we delimited plant functional groups according to dominant shrub species. Using community ecology techniques, we investigated plant assemblages in 66 representative sampling plots on both the north and south slopes of the mountain. We used the results of this investigation to calculate species importance values, which were used to identify dominant species. We used X^2 test, association coefficient (AC) and percentage co-occurrence (PC) to measure interspecific associations of the dominant shrub species. Seven PFTs were defined according to interspecific associations and altitudinal distributions of the dominant species. These PFTs appear to reflect vegetation-environment dynamics well. Co-PFT species have marked similarities in some important morphological characteristics. Such characteristics differ among the PFTs. Further eco-physiological studies are required to better understand these phenomena.

Key Words: plant functional groups; *Funiu* Mountain Natural Reserve; dominant species; interspecific association

植物功能群 (plant functional groups, PFGs) 研究, 可以把一系列植物归为一个功能团体, 使复杂的生态系

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30570301); 河南省基础与前沿科研资助项目 (082300430280)

收稿日期: 2009-02-24; 修订日期: 2009-05-19

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: syding@henu.edu.cn

研究得以简单化。PFGs 是具有确定的植物功能特征的一系列植物的组合,是研究植被随环境动态变化的基本单元^[1,2]。植物功能群是对环境因子有相似响应、在生态系统或者生物群区中起相似作用的所有植物的组合,这种相似性的基础就是它们趋于分享一套关键的植物功能性状^[3]。PFGs 的概念是由时间尺度、空间尺度及所要关注的问题 3 个方面决定的^[4~9],划分植物功能群有几点依据:进化历史、结构、资源利用、干扰响应、恢复能力及在生态系统中的角色等。研究的方向和目标不同,会采用不同的划分标准,但总体上还要能相互验证。如 Chantal 分析花粉粒中的碳氮稳定同位素比率以区分植物功能群^[10]。从结构与功能来划分功能群是比较方便的做法,而自然生态系统的结构和功能特点以及生产力和养分循环在更大程度上受优势植物的功能特性控制。在伏牛山自然保护区,灌木植物处在草本层与乔木层的中间,是森林生态系统的更新、发育和演替的后备资源,由于不同的坡度、坡位、坡向、土壤的影响,使得灌木层植物的分布规律多变,但是优势种相对突出,所以,对灌木进行以优势种为主体的植物功能群划分就具有较高的可行性和十分重要的意义。

PFGs 与植物的外貌密切相关,或多或少反映了植物在不同环境中的生存能力^[11]。Grime 认为:定义功能类型都需要参照统计学标准和植物对生物因素、土壤条件、土地利用方式、气候要素的反应及植物在生态系统中的地位、生活史、生理和资源动态特点^[12,13]。森林生态系统可以从结构和功能两个方面来描述,也可从结构和功能两方面进行分类^[14]。优势种控制着植被的结构,能更好的体现一个地区生态系统的状态,所以以优势种为主体来划分功能群具有很大的代表性。群落中的优势种,特别是演替顶极中的优势种,或者至少是特征种就比次要种能成为更有用的指示植物^[15],优势种的最终形成并稳定的生存下来,说明此种植物最能适应此处的生长环境,也最能代表此地段的植被。在优势种的周围,或多或少的生存着其它具有类似功能或作用的伴生种,他们与优势种组合在一起形成了稳定的群落类型。

植物功能群将植物形态学、群落学和生态过程联系起来,为植被与环境的动态关系研究提供了一个非常好的工具。通过区域尺度上功能群的变化研究,为全球植被动态变化研究提供基础资料;对伏牛山南北坡植物功能群的组成、变化进行研究,分析功能群在环境梯度下的动态变化,可以预测更南或更北地区的植被(预兆法则),对恢复已经破坏的森林生态系统提供了一个参照系;为预测全球变化对植被的影响做出区域尺度上的指标;还可以通过对人为影响引起的功能群组成、变化的研究,预测在全球尺度下人为干扰对植被的影响。

植物功能群研究的很多,但没有一个明确而统一的标准,希望通过本研究,为植物功能群分类提供一个简便、实用、合理的方法。伏牛山北坡的洛阳白云山和南坡的南阳宝天曼自然环境随海拔变化差异显著,群落类型变化梯度较大,优势种变化明显,环境梯度变化较大对于功能群的研究比较有利,因为这能在较短距离提供较为不同的生态环境,为此类研究提供了一个良好的天然场所。

1 研究地概况

伏牛山自然保护区位于河南省西部,是秦岭东西方向上的余脉,地理坐标为东经 110°30'~113°05',北纬 32°45'~34°00',地处暖温带向北亚热带过渡地带,植被属暖温带落叶阔叶林向亚热带常绿阔叶林的过渡型^[16](表 1)。

2 研究方法

2.1 样方设置

从南坡的宝天曼到北坡的白云山,在海拔 600m 至 2000m 的山体上,选择典型地段,每隔海拔 100m 确定至少 1 个 20m×20m 的样地,共设置样地 66 个,在样地的中心以及 4 个角分别设一个 2m×2m 灌木层样方和一个 1m×1m 草本层样方。其中包括乔木层样方(20m×20m)66 个,灌木层样方(2m×2m)共 330 个,草本层样方(1m×1m)共 330 个。

2.2 数据分析

2.2.1 功能指标的选取

划分标准和功能特性的选择是植物功能群划分的关键,Díaz 等认为应采用易测量特性(比如结构特征)

进行功能类型分类^[17],其优势在于可以很容易的对生态系统功能进行评价。本研究野外群落调查于 2006 年 5 月至 2006 年 11 月进行,调查指标包括:灌木层的盖度、种类、个体数量、树高、冠高、冠幅、基径等。

表 1 研究区自然地理概况
Table 1 Climate and geographical conditions in the experimental sites

位置 Location	水文 Hydrology	气候 Climate						土壤 Soil	植被 Vegetation
东经 E 110°30′ ~ 113°05′ 北纬 N 32°45′ ~ 34°00′ 面积 Area 10000km ²	黄河,淮河 和长江三大水 系的分水岭 和一些支流的 发源地	降水 (mm) Precipitation	平均温度 (℃) Average temperature				海拔 (m) Altitude	暖温带落叶 阔叶林向 亚热带常 绿阔叶林 过渡	
		800 ~ 1100	年均 Annual mean		最高 Max temp		最低 Min temp		
			南坡	北坡	南坡	北坡			
	14.1 ~	12.1 ~	26.5 ~28.5℃		1 ~	-1.5 ~			
	15.1	12.7			2	-2			

黄河,淮河和长江三大水系的分水岭和一些支流的发源地:It is the watershed of Yellow River, Huaihe River and the Yangtze River, and the birthplace of some major tributaries; 南坡 South slope 北坡 North slope; 山地棕壤,山地黄棕壤,山地褐土 Mountain brown soil, mountain yellow-brown soil, mountain cinnamon soil; 暖温带落叶阔叶林向亚热带常绿阔叶林的过渡型 Transition from warm temperate deciduous broad-leaved forest to subtropical evergreen broad-leaved forest

2.2.2 种间联结测定方法

选取优势度相对较大的灌木树种进行种间联结及相关性分析。建立 2 × 2 联列表,并根据原始资料矩阵,计算各种对的 a, b, c, d 值。以 X^2 检验为基础,结合联结系数 AC 和共同出现百分率 PC 等方法共同测定物种间的联结性^[18]。

(1) 检验两个种关联与否一般用 X^2 检验

由于取样为非连续性取样,因此,非连续性数据的 X^2 值用 Yates 的连续校正公式计算:

$$x^2 = \frac{(|ad - bc| - 0.5n)^2 n}{(a + b)(a + c)(b + d)(c + d)}$$

式中, n 为取样总数, a 为两物种均出现的样方数, b, c 分别为仅有 1 个物种出现的样方数, d 为两物种均未出现的样方数。当 $ad > bc$ 时为正联结, $ad < bc$ 时为负联结。若 $X^2 > 3.841 (0.01 < P < 0.05)$ 则表示种对间联结性显著,若 $X^2 > 6.635 (P < 0.01)$ 表示种对间联结性极显著。

(2) 联结系数 AC ^[18]

联结系数 AC 用来进一步检验由 X^2 所测出的结果及说明种间联结程度。其计算公式如下:

若 $ad \geq bc$, 则 $AC = (ad - bc) / [(a + b)(b + d)]$

若 $bc > ad$ 且 $d \geq a$, 则 $AC = (ad - bc) / [(a + b)(a + c)]$

若 $bc < ad$ 且 $d < a$, 则 $AC = (ad - bc) / [(b + d)(d + c)]$

AC 的值域为 $[-1, 1]$ 。 AC 值越趋近于 1, 表明物种间的正联结性越强; 相反, AC 值越趋近于 -1, 表明物种间的负联结性越强; AC 值为 0, 物种间完全独立。

(3) 共同出现百分率 PC ^[18]

共同出现百分率 PC 也是用来测度物种间正联结程度的, 其计算公式为:

$$PC = a / (a + b + c)$$

PC 的值域为 $[0, 1]$, 值越趋近于 1, 则表明该种对的正联结越紧密。

3 研究结果

3.1 研究区优势种分布情况

通过对伏牛山南北坡森林生态系统群落调查数据的分析, 通过计算重要值, 挑选出灌木层的 24 个主要优势种(表 2)。

表 2 研究区灌木层优势种与编号

Table 2 The name and number of shrub layer dominant species at the experimental sites

种号 No. of species	物种名 Species	种号 No. of species	物种 Species
1	胡枝子 <i>Lespedeza bicolor</i>	13	青皮槭(幼树) <i>Acer davidii</i> (Young)
2	栓皮栎(幼树) <i>Quercus variabilis</i>	14	椴树(幼树) <i>Tiliaceae</i> spp. (Young)
3	哥兰叶 <i>Celastrus gemmatus</i>	15	莢蒾 <i>Viburnum</i> spp.
4	连翘 <i>Forsythia suspensa</i>	16	山楂 <i>Crataegus cuneata</i>
5	锐齿栎(幼树) <i>Quercus acutidentata</i>	17	映山红 <i>Rhododendron simsii</i>
6	短柄枹(幼树) <i>Quercus glandulifera</i>	18	山胡椒 <i>Lindera glauca</i>
7	悬钩子 <i>Rubus</i> spp.	19	黄栌 <i>Cotinus coggygia</i>
8	山槐(幼树) <i>Albizia kalkora</i>	20	卫矛 <i>Euonymus alatus</i>
9	漆树(幼树) <i>Toxicodendron sylvestre</i>	21	绣线菊 <i>Spiraea trilobata</i>
10	槲栎(幼树) <i>Quercus dentata</i>	22	鹅耳枥(幼树) <i>Carpinus turczaninowii</i> (Young)
11	黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>	23	千金榆(幼树) <i>Carpinus cordata</i> (Young)
12	盐肤木(幼树) <i>Rhus chinensis</i>	24	三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>

3.2 种间联结测定的 X^2 值、PC 值和 AC 值的特征分析

X^2 统计度量值有明确的指标:若 $X^2 > 3.841$ ($0.01 < P < 0.05$) 则表示种对间联结性显著,若 $X^2 > 6.635$ ($P < 0.01$) 表示种对间联结性极显著,能比较准确客观地表现种间联结性;而联结系数 AC 和共同出现百分率 PC 却能体现出那些由 X^2 检验证明不显著的联结性来。AC 值和 PC 值虽能反映种间联结性的相对强弱,但对联结性强弱的等级划分缺少统一的标准;并且在物种出现次数较少,特别是当 $a = 0$ 时,AC 值和 PC 值均会夸大物种间的联结性,甚至会得出不同的结论。如黄栌、绣线菊等这些物种出现次数较少,和优势种间的 a 值等于零的几率比较大,用 AC、PC 值来评价就会产生误差。在种数较多和取样数目较大时,PC 值虽能避免联列表上的高 d 值所导致的联结系数 AC 偏高的缺点;但 PC 仅能较准确地反映物种间的正联结性的强弱,因为是在 a 值较小时,忽视 d 值的影响,就夸大了 a 、 b 、 c 值在联结性测定中的作用,就会夸大负联结性的强度。对于那些只在少数样方中出现的物种来说,这种现象比较明显,也就是说,AC、PC 值在物种分布相对均匀时所做出的结果比较可靠。

因此,以 X^2 检验为基础,把 AC、PC 值作为辅助参数,进行伏牛山森林生态系统灌木主要优势种种间联结分析。

物种间的联结性与其生态位重叠之间是密切相关的,优势种群间的正联结性越强,其生态位重叠值就越大;反之,种间的负联结性越强,其生态位重叠值就越小。生态位重叠值越大,物种间的功能与反应就越相似,相伴在同一生境中出现的几率就越大,所以物种间联结性强弱可以作为划分功能群的依据。

群落中生态习性相似的种可以联合为一个生态种组^[19],李新荣用 X^2 检验等方法将俄罗斯莫斯科西的针阔混交林群落灌木层植被划分为 4 个生态联结种组^[20]。灌木种群的生态习性不一致,而群落内的种间联结性揭示了群落中不同物种因受小生境影响而体现在空间分布上的相互关系^[21]。所以,以负联结性作为划分功能群的界限,同一功能群内的种,两两之间有尽可能大的正联结性为原则,如栓皮栎和盐肤木间是极显著正联结,可以归为一组功能群。

3.3 灌木层种间联结性分析

根据伏牛山南北坡的 66 个样地的调查结果,按各树种出现次数高低抽取前 24 个优势种进行种间联结性分析(图 1,图 2,图 3)。灌木层 24 个主要种组成了 276 个种对,呈正联结的 121 对,占总数的 43.84%;呈负联结的 155 对,占总数的 56.16%。通对 X^2 检验,极显著正联结的 16 对,如哥兰叶和锐齿栎,占 5.8%;显著正联结的 9 对,占 3.26%;极显著负联结的 12 对,占 4.35%;显著负联结的 10 对,占 3.62%。表现出正联结的种对,一起在同一生境中出现的几率较大,在长期的生长演化过程中,能适应相似的资源环境和对干扰有相似的响应,在生态系统过程中能相互利用、相互支撑,生态位重叠较大,可以作为划分为同一功能群组的依据。

表现为负联结的种对对生境的要求不同,对生活资源及外界的干扰有不同的响应,共同出现的几率较小,可以作为区分功能群组合的界限。除此,划分植物功能群还考虑了物种在海拔梯度上的分布变化,灌木层 4 个主要优势种在南北坡依海拔分布变化(图 4 ~ 图 6)。

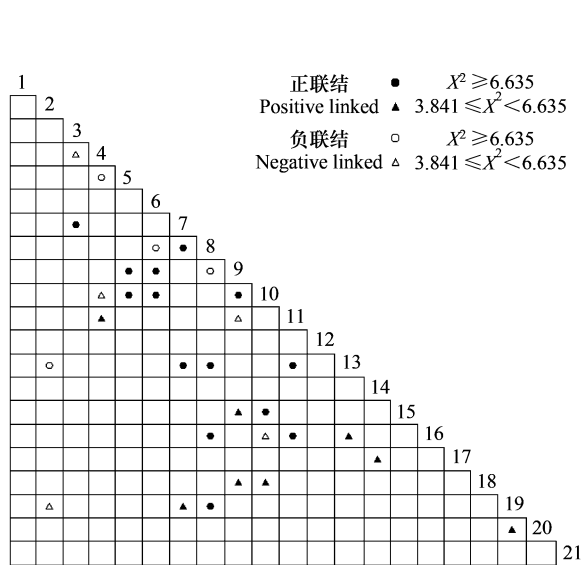


图 1 灌木优势种种间联结分析 X^2 值半矩阵图

Fig. 1 The X^2 value Semi-matrix graph of interspecific associations of dominant shrub species

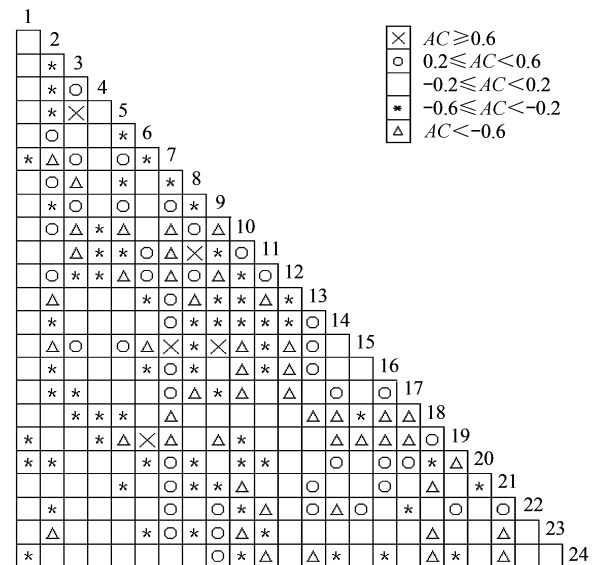


图 2 灌木优势种种间联结分析 AC 值半矩阵图

Fig. 2 The AC value Semi-matrix graph of interspecific associations of dominant shrub species

3.4 以优势种为主体的功能群划分

植物功能群可以看作是对环境有相同响应和对主要生态系统过程有相似作用的组合。伏牛山自然保护区南北坡生境要素随海拔梯度升高变化明显,灌木树种生态习性的差异使这些物种在不同的生境中占居不同的生态位,对环境变化有着不同的响应和对生态系统有着不同的作用,在长期的自然筛选演替过程中,具有相似生态习性及其生态习性相互补充的物种形成了较为稳定的功能组合,这些树种间的联结性较强,经常相伴出现,且在海拔梯度上的变化较为一致。

根据 24 种灌木种间联结性(图 1 ~ 图 3)及灌木层优势种对环境的响应(图 4 ~ 图 6)来划分植物功能群。以正联结性的强弱($X^2 > 3.841$)为基础,以负联结($X^2 > 3.841$)为界限,并参考联结系数 AC 值半矩阵图和共同出现百分率 PC 值半矩阵图,大致可以将 24 个灌木树种划分为七组植物功能群。

第 1 组功能群为胡枝子。分布广,特别在中海拔最为常见。根系发达,适应性强,对土壤要求不严格。多分布在林缘、无林或在森林破坏后,遭反复砍伐和火烧,森林不能恢复的地区。

第 2 组功能群为栓皮栎,盐肤木,槲栎,短柄枹,黄檀,山槐。功能群内栓皮栎与短柄枹、槲栎、黄檀为极显著正联结,槲栎与盐肤木呈显著正联结。这一组分布在海拔 1100m 以下的地带,特别是在 800m 以下,人为影

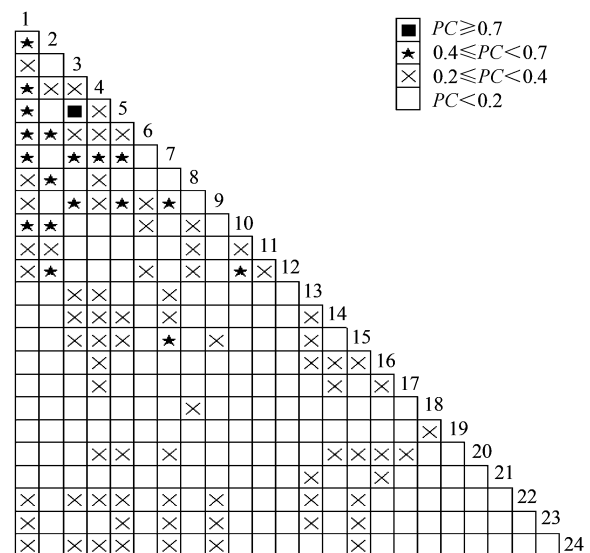


图 3 灌木优势种种间联结分析 PC 值半矩阵图

Fig. 3 The PC value Semi-matrix graph of interspecific associations of dominant shrub species

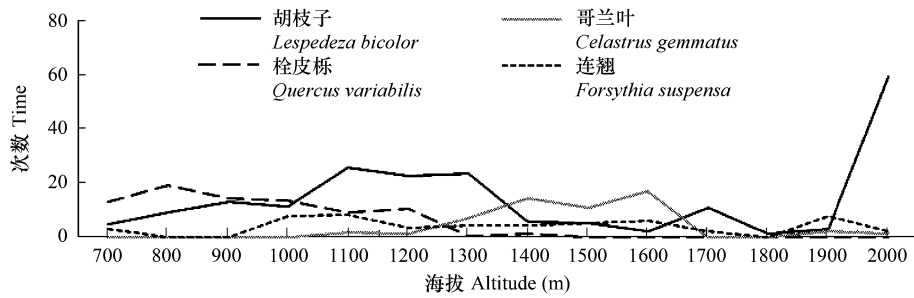


图4 灌木层主要优势种出现次数分布图(整个研究区)

Fig. 4 Distributions of dominant shrub species (all sites)

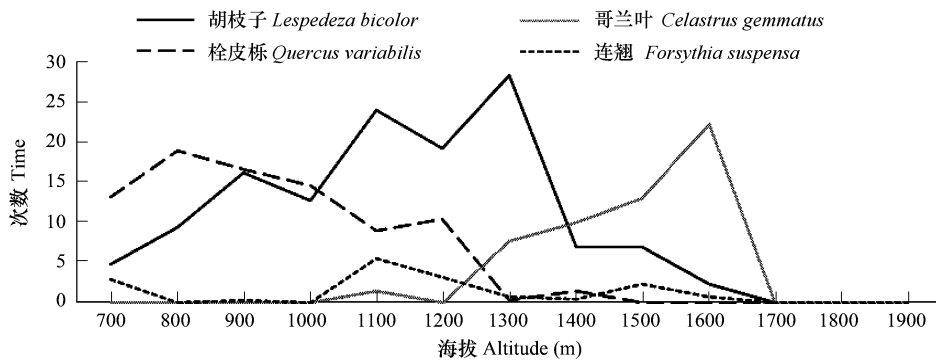


图5 灌木层优势种出现次数分布图(南坡)

Fig. 5 Distributions of dominant shrub species (the south slope)

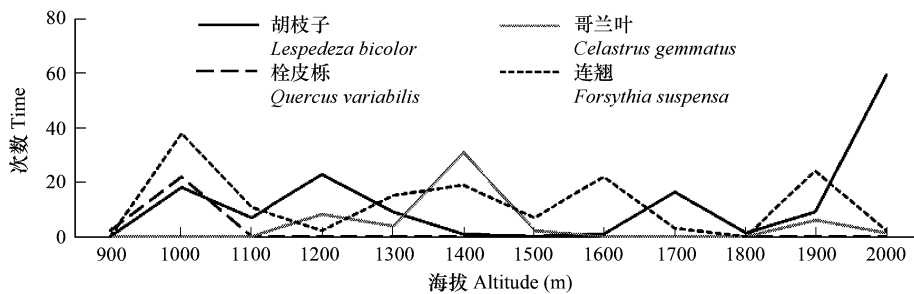


图6 灌木层优势种出现次数分布图(北坡)

Fig. 6 Distributions of dominant shrub species (the north slope)

响较大,有些地方属于正处在发育中的幼林区,群落层次变化较大,结构相对单一,处在森林生态系统的演替初期。

第3组功能群为哥兰叶,悬钩子,荚蒾,漆树,锐齿栎。本组功能群分布在中高海拔,大约1200~1800m是其分布的最佳地带。喜光、喜温暖湿润,也耐阴。

第4组功能群为连翘,椴树。它们之间呈显著正联结。耐阴。

第5组功能群为青皮槭,绣线菊,鹅耳枥,三桠乌药。多生于中高海拔的杂木林中。

第6组功能群为映山红,山楂,卫矛。常是山脊出现,喜光。

第7组功能群为山胡椒。分布在低海拔樟科的,为阳性树种,喜光照,也稍耐阴湿。

灌木形态介于乔木和草本之间,适应环境的能力也介于两者之间。在森林生态系统中,灌木层包含了乔木的幼树,也包含本身就是灌木的种类,对森林生态系统的重建和恢复起到重要作用,在稳定的森林生态系统

中,灌木的替代作用和联结作用更不可忽视。

在伏牛山森林生态系统,胡枝子、栓皮栎、哥兰叶和连翘这 4 种植物是灌木层的最大优势种,但灌木植物优势种比较多,在不同的小气候下存在不同的优势种,而且灌木层受乔木层的影响较大,使灌木植物的分布不如乔木和草本植物那么集中。灌木植物这种多样出现使得整个森林生态系统更加稳定。比如,在某个乔木建群种相对单一的群落,灌木层会比较多样,这样就保证了在环境变动的情况下有足够多样的后备资源,使整个群落能够长期稳定演替。

4 结论与讨论

在森林生态系统中,以优势种为主体划分的植物功能群能较好的反映出植被与环境的动态关系^[22,23]。灌木作为森林生态系统进化与演替的后备资源,也可以作为森林生态系统恢复与重建的先锋植被,对其进行植物功能群的划分具有重要意义。种间联系法可以研究种树种间的联结性强弱,为划分功能群提供了一个很好的依据。功能群内种间正联结显著,经常相伴出现,优势种随海拔梯度的变化说明自然选择使植物本身根据自己的生态习性选择了一定的生态位,生态习性相近的种相伴出现的几率较大,种间联结性较高,且随海拔梯度变化相似,已有研究表明^[24~27],生态位重叠较大的种群,或者有相近的生物生态学特性,或者对生境因子有互补性的要求,可以划分为一个功能群。根据优势种种间联结性的强弱,并结合优势种在海拔梯度上的变化,将伏牛山森林生态系统灌木植物以优势种为主体划分为 7 组功能群。

植物功能群是对环境因子有相似响应、在生态系统或者生物群区中起相似作用的所有植物种的组合,这种相似性的基础就是它们趋于分享一套关键的植物功能性状,在长期的生长演化过程中,能适应相似的资源环境和对干扰有相似的响应,有相近的生物生态学特性,对生境因子有互补性的要求,而一些植物经常相伴出现,种间联结性高且随海拔梯度变化相似,说明这些植物生态位重叠较大,有相近的生物生态学特性,所以以种间联系性强弱做为划分植物功能群是科学的、可行的,也是对植物功能群划分的一个尝试。

在对大量的植物分布、生态对策与环境因子的分析中^[28~31],发现有什么样的环境就会有什么样的植物功能类群。植物随环境条件的变化会从形态、生理生态特性上表现出相应的功能对策。在研究中发现,叶片形态特征类似的物种分布相近,这是否可以作为功能群划分的依据需要验证。以优势种为主体结合种间联结法划分植物功能群,是综合其功能性状的外部表现来划分,并没有明确同一植物功能群的关键性状是什么,这些关键性状之间的关系是什么,探讨功能群对环境因子的适应性和生态对策的内部生理机制还需要进一步研究,南北坡灌木功能群组成在海拔梯度上略有不同,这些变化还需要生理生态机制的进一步检验。

植被由于环境的异质性而产生的分布、策略和特征是划分功能群的重要标准。功能群间这种松散的联系,既可以使它们在行使功能的时候相互补充,也能够干扰下保持一个相对稳定的状态,这对生态系统的稳定起到很大作用,对于受环境因子正常波动干扰的系统而言,持久性和变异性是衡量其稳定性的主要指标^[32,33],功能群内各物种在对生态系统稳定的贡献如何还需进一步深入研究。功能群间是一个的整体,并没有什么严格的区分,各个功能群就像人体的组织器官,相互协调,行使不同的功能。所有前人的研究使植物功能群的概念、划分、方向、应用等诸方面越来越清晰。这要求应有一个规范、统一、明确的植物功能群研究方案,这样能使对植物功能群的研究更加深入,能整合全球所有植物功能群的相关研究^[34]。

References:

- [1] Smith T M, Woodward F I, Shugart H H eds. Plant Function Types. Cambridge: Cambridge University Press, 1996.
- [2] Woodward F I, Cramer W. Plant functional types and climatic changes: Introduction. Journal of Vegetation Science, 1996, 7: 306—308.
- [3] Diaz S, Cabido M. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. Trends in Ecology & Evolution, 2001, 16, 646—655.
- [4] Bugmann H. Functional types of trees in temperate and boreal forests: classification and testing. Journal of Vegetation Science, 1996, 7: 359—370.
- [5] Noble I R, Gitay H. Functional classification for predicting the dynamics of landscapes. Journal of Vegetation Science, 1996 7: 329—336.

- [6] Shao Guofan, Shugart H H, Hayden B P. Functional classification of coastal barrier island vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 1996, 7: 391 — 396.
- [7] Lauenroth W K, Coffin D P, Burke I C, *et al.* Interactions between demographic and ecosystem processes in a semi-arid and an arid grassland: a challenge for plant functional types. In: Smith T M, Shugart H H, Woodward F I. *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. 234 — 254.
- [8] Shugart H H. Plant and ecosystem functional types. In: Smith T M, Shugart H H & Woodward F I. *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*. Cambridge: Cambridge University Press, 1997, 20 — 43.
- [9] Thompson K, Hillier S H, Grime J P, *et al.* A functional analysis of a limestone grassland community. *Journal of Vegetation Science*, 1996, 7: 371 — 380.
- [10] Chantal Descolas. Stable isotope ratios of carbon and nitrogen in pollen grains in order to characterize plant functional groups and photosynthetic pathway types. *New Phytologist*, 2007, 176: 390 — 401.
- [11] Ni J. Plant Functional Types and Biomes of China at a Regional Scale. *Acta Botanica Sinica*, 2001, 43 (4): 419 — 425.
- [12] Grime J P. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 1974, 250: 26 — 31.
- [13] Grime J P. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Chichester: John Wiley & Sons, 1979.
- [14] Liu Z W. Nutritional principle of forest ecosystem stability. *Journal of Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry (Natural Science)*, 2006, 34, 12: 129 — 134.
- [15] Box E O. Factors determining distributions of tree species and plant functional types. *Vegetation*, 1995, 121: 101 — 116.
- [16] Shang F D, Wang P J, Feng G P, *et al.* Study on the Characteristics and Causes of Formation of Plant Diversity in the Funiushan Transition Region. *Journal of Henan University (natural science)*, 1998, 28(1): 54 — 60.
- [17] Diaz Barradas M C, *et al.* Plant functional types and ecosystem function in a Mediterranean shrubland. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10: 709 — 716.
- [18] Wang B S, Peng S L. Studies on the Measuring Techniques of Interspecific Association of Lower-Subtropical Evergreen-Broadleaved Forests. I. The Exploration and the Revision on the Measuring Formulas of Interspecific Association. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 1985, (4): 274 — 279.
- [19] Mueller-dombois D, Ellenberg H. Translated by Bao X C, *et al.* *Goal and measures of vegetation ecology*. Beijing: Sciences Press, 1986. 26 — 87.
- [20] Li R X. Interspecific association and correlation of shrub layer in the coniferous-broad leaved mixed geobotanical zone of Russia plain. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, 19(1): 55 — 60.
- [21] Yang Y C, Zhuang P, Li X R. Ecological studies on the forest community of *castanopsis platy Acanthi-schima sinensis* on emei mountain. *Acta Phytocologica Sinica*, 1994, 18(2): 105 — 120.
- [22] Fan Y L, Hu N, Ding S Y, *et al.* A Study on the classification of plant functional types based on the dominant herbaceous species in forest ecosystem at FuNiu Mountain National Natural Reserve. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(7): 3092 — 3101.
- [23] Hu N, Fan Y L, Ding S Y, *et al.* A Study on the tree classification of plant functional types in forest ecosystem at FuNiu Mountain. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2008, 32 (5): 1104 — 1115.
- [24] Wang G. On the definition of niche and the improved formula for measuring niche overlap. *Acta Ecologica Sinica*, 1984, 4 (2): 119 — 127.
- [25] Liu J F, Hong W. A study on the community ecology of *Castanopsis kawakamii*, study on the niche of the main tree population in *Castanopsis kawakamii* community. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, 19 (3): 347 — 352.
- [26] Qian L W, Wu C Z, Hong W. The niche of the dominant species in the regeneration layer of *Tsuga longibracteata* forest gaps and non-gaps. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition)*, 2005, 34(3): 330 — 333.
- [27] Shang Y C. The theory of niche in the contemporary ecology. *Progress of Ecology*, 1988, 5 (2): 77 — 84.
- [28] Zhou X Y, Wang B S, Li M G, *et al.* An analysis of interspecific associations in secondary succession forest communities in Heishiding Natural Reserve, Guangdong Province. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24 (3): 332 — 339.
- [29] Walker B H. Functional types in no equilibrium systems. In: Smith T M, Shugart H H, Woodward F I, eds. *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*. Cambridge: Cambridge University Press (IGBP book series, I.), 1997. 255 — 270.
- [30] Aguiar M R, Paruelo J M, Sala O E, *et al.* Ecosystem responses to changes in plant functional type composition: an example from the Patagonian steppe. *Journal of Vegetation Science*, 1996, 7: 381 — 390.
- [31] Castro Diez P, Villar Salvador P and Perez Rontome C, *et al.* Leaf morphology and leaf chemical composition in three *Quercus* (Fagaceae) species along a rainfall gradient in NE Spain. *Trees*, 1997, 11: 127 — 134.
- [32] Wang G H. Further thoughts on diversity and stability in ecosystems. *Chinese Biodiversity*, 2002, 10 (1): 314 — 321.

- [33] Ma J M, Li K. Current situation of research and prospects on forest ecosystem stability. *World Forestry Research*, 2004, 2 (1): 15—19.
- [34] Hu N, Fan Y L, Ding S Y, *et al.* Progress in researches on plant functional groups of terrestrial ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(7): 3302—3311.

参考文献:

- [11] 倪健. 区域尺度的中国植物功能型与生物群区. *植物学报*, 2001, 43 (4): 419 ~ 425.
- [14] 刘增文. 森林生态系统稳定性的养分原理. *西北农林科技大学学报*, 2006, 34, 12: 129 ~ 134.
- [16] 尚富德. 伏牛山南北自然过渡地带植物多样性的特征及其成因分析. *河南大学学报(自然科学版)*, 1998, 28(1): 54 ~ 60.
- [18] 王伯荪, 彭少麟. 南亚热带常绿阔叶林种间联结测定技术研究——种间联结测试的探讨与修正. *植物生态学与地植物学丛刊*, 1985, 9 (4): 274 ~ 285.
- [20] 李新荣. 俄罗斯平原针阔混交林群落的灌木层植物种间相关研究. *生态学报*, 1999, 19(1): 55 ~ 60.
- [21] 杨一川. 峨眉山峨眉栲、华木荷群落研究. *植物生态学报*, 1994, 18(2), 105 ~ 120.
- [22] 范玉龙, 胡楠, 丁圣彦. 伏牛山自然保护区森林生态系统草本植物功能群的分类. *生态学报*, 2008, 28(7): 3092 ~ 3101.
- [23] 胡楠, 范玉龙, 丁圣彦. 伏牛山自然保护区森林生态系统乔木植物功能型分类. *植物生态学报*, 2008, 32(5): 1104 ~ 1115.
- [24] 王刚. 植物群落学中生态位重叠的计测. *植物生态学与地植物学丛刊*, 1984, 8(4): 329 ~ 335.
- [25] 刘金福, 洪伟. 格氏栲群落生态学研究 II. 格氏栲主要种群生态位的研究. *生态学报*, 1999, 19 (3): 347 ~ 352.
- [26] 钱莲文, 吴承祯, 洪伟. 长苞铁杉林林隙内外更新层主要树种生态位. *福建农林大学学报: 自然科学版*, 2005, 34(3): 330 ~ 333.
- [27] 尚玉昌. 现代生态学中的生态位理论. *生态学进展*, 1988, 5(2): 77 ~ 84.
- [28] 周先叶, 王伯荪, 李鸣光, 等. 广东黑石顶自然保护区森林次生演替过程中群落的种间联结性分析. *植物生态学报*, 2000, 24 (3): 332 ~ 339.
- [32] 王国宏. 再论生物多样性与生态系统的稳定性. *生物多样性*, 2002, 10 (1): 314 ~ 321.
- [33] 马姜明, 李昆. 森林生态系统稳定性研究的现状与趋势. *世界林业研究*, 2004, 2(1): 15 ~ 19.
- [34] 胡楠, 范玉龙, 丁圣彦. 陆地生态系统植物功能群研究进展. *生态学报*, 2008, 28(7): 3302 ~ 3311.