

功能多样性及其研究方法

江小雷, 张卫国

(兰州大学草地农业科技学院, 兰州 730020)

摘要: 功能多样性是联系生物多样性和生态系统功能的关键性因素。植物群落内功能多样性的量化描述对于研究生物多样性响应环境变化及其对生物多样性-生态系统功能关系的影响至关重要。由于功能多样性的概念含混不清, 使得对其范围的确定、定量描述及其对生态系统功能的作用的评价存在较大的难度。在查阅大量文献的基础上, 以植物群落为例, 介绍了功能多样性的定义、计算方法及研究中应注意的问题。在植物群落功能多样性指数的选择和测定过程中, 对获取相关物种必要的功能特征信息、确定其权重、确定不同物种在群落中的相对丰富度、利用所得的功能多样性指数解释和预测生态系统过程的变化等问题, 进行了研究。

关键词: 功能多样性; 功能特征; 生物多样性; 生态系统功能; 相对丰度

Functional diversity and its research method

JIANG Xiaolei, ZHANG Weiguo

College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China

Abstract: Functional diversity is regarded as a key in understanding the link between ecosystem functioning and biodiversity. Quantifying the functional diversity in plant communities is very important for both studying the response of diversity to environmental change and the effects of diversity on ecosystem functioning. However, because the concept of functional diversity remain rather ambiguous, there are questions about how to define and measure it, how to evaluate the effects of it on ecosystem functioning. In this article, based on the review of the great deal of scientific literatures, which focus on plant communities, the definition and measurement of functional diversity were introduced. When quantify the functional diversity of plant communities, cares should be taken in the choice of various method such as how many and which traits to use according to its importance in plant growth and ecosystem functioning, how to weight them, how to quantify the species' relative abundances in a community, and how to interpret and predict changes of ecosystem processes by using it. This review will aid ecologists in examining the mechanisms controlling diversity-ecosystem functioning relationships.

Key Words: functional diversity; functional traits; biodiversity; ecosystem functioning; relative abundances

生物多样性-生态系统功能关系是当前备受生态学界关注的焦点问题^[1], 大量的理论和实验研究表明, 生物多样性对生态系统生产力, 养分循环, 稳定性有促进作用, 进而可减少入侵性^[2-6]。然而, 有关物种多样性与生态系统功能间的关系却引发了激烈的争论^[7-10]。在大多数生物多样性-生态系统功能关系的研究中, 人们常用物种多样性(或物种数目)来代替生物多样性^[11-12]。但是, 不同的物种在生理、生态、形态特征等方面存在极大的差别^[13-14], 因而, 简单的物种多样性指标难以真实地体现物种的特征对生态系统过程的重要作用。生态系统功能不仅依赖于物种的数目, 而且依赖于物种所具有的功能特征^[15-16]。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30770333)

收稿日期: 2009-03-07; **修订日期:** 2009-06-23

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jiangxl@lzu.edu.cn

近年来,生态学者们将研究重点集中在功能多样性的概念上^[11,17-24]。功能多样性所关注的是与生态系统功能密切相关的物种功能特征,该指标能够更加明确地反映群落中物种间资源互补的程度^[11,19,25-27]。功能多样性较高的系统,由于其能够对有效资源实现互补性利用,因而可使系统更加有效地运行^[2]。据此观点,生物多样性是通过群落内物种间功能特征的差异性,即功能多样性(Functional diversity)而对生态系统功能产生实质性的影响^[17,25]。许多研究表明,功能多样性才是与生态过程密切相关的生物多样性因素^[11,18-24]。但是,由于其概念的含混以及缺乏统一规范的测定方法,有关功能多样性的研究结果及其生态学意义的解释引起了广泛的争议^[11,18],因此,有必要充分了解功能多样性的研究方法,尤其是功能多样性指数的定量描述方法^[28]。本文以植物群落为例,就功能多样性的定义,测定指标,研究方法及存在问题等作一综述,以期对相关研究者提供科学参考。

1 功能多样性的定义

功能多样性一词的使用频率在近十年内的急剧增加,表明功能多样性在生态学研究占有重要地位^[29]。然而,由于功能多样性的概念含混不清^[11],使得对其范围的确定,定量描述及其对生态系统功能的作用的评价存在较大的难度。功能多样性的定义有多种多样,如“群落内的功能多样化^[30]”,“生态系统内生物所具有功能的数量,类型及其分布^[11]”。而 Tilman^[25]将功能多样性定义为“能够影响生态系统运作或行使功能的生物多样性的成分”。据此定义,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^[2],较强的恢复力^[31],和较强的入侵抵抗力^[32-33]。但此概念含义较为复杂,可以涵盖生物群落或生态系统结构的各个方面,如植物或微生物功能特征的变化^[17-19],食物链的复杂性^[34-35],以及植物功能群的数量等^[11-12],很难据此含义对功能多样性进行定量描述^[21]。而目前为研究者广为接受的定义为:功能多样性是指某一群落内物种间功能特征变化的范围^[17,25],或指特定生态系统中所有物种功能特征的数值和范围^[11]。据此定义,功能多样性的测定实质就是功能特征多样的测定^[21],而功能特征是指那些可影响生态系统功能过程的生物特征^[25]。对植物而言,功能特征值主要指如生长速率、叶面积、氮含量、植株高度、种子扩散和萌发特征、营养繁殖或有性繁殖、物候等特征或相对丰富度等。特征范围是指生态系统中不同植物所具有的功能特征极端值间的差异,如不同植物叶片的大小、植株的高度、根深等特征的范围^[11]。换言之,功能多样性是指群落内物种间功能特征的总体差别或多样性^[21]。两个具有相同物种数的群落,由于种间特征的相似/相异程度不同,很可能在功能多样性方面表现出较大差异^[36]。功能多样性通过资源的互补性利用而使物种与生态系统功能产生密切联系,许多重要的生态学问题均可利用功能多样性这一工具得到解决^[21]。

2 功能多样性指数

功能多样性可用多种体现群落内不同特征值的分布状况的指数定量描述^[21,37-38]。现主要介绍广为应用的几种。

2.1 功能分异(趋异)指数(Functional divergence index, FD_{var})

用以定量表示群落内特征值的异质性,反应群落中随机抽取的两个物种其特征值相同的概率有多少,同时也体现出物种间的生态位互补程度^[21,39],功能分异指数越高,表明种间生态位互补性越强,竞争作用则较弱。因此,功能分异性较高的群落,由于其对养分充分有效的利用,使得生态系统的功能增强^[39]。按照 Mason 等^[11]的方法,某一群落的功能分异指数可用体现每一物种的个体所占据的有效生态位的多维特征值及其丰富度求得,其计算方法如下:

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

式中, FD_{var} 为包含多项功能特征的功能分异性指数; C_i 为第 i 项功能特征的数值; A_i 为第 i 项功能特征的丰度比例; $\ln x$ 为物种特征值的自然对数; N 为群落中的物种数。或用下式表示^[11]:

$$FD = 2/\pi \arctan(5V)$$

$$V = \sum W_i (\ln x_i \pm \ln x)^2$$

$$\ln x = \sum W_i \times \ln x_i$$

$$W_i = a_i / \sum a_i$$

式中, a_i 为种 i 的丰富度(或生物量); N 为物种数; x_i 为种 i 的特征值。群落的功能分异指数由群落内各物种的功能分异指数的平均数表示。

2.2 Rao 指数

Rao 指数其实是 Simpson 多样性指数的一般形式^[38]。如群落中第 i 个物种的比例(相对丰富度)是 p_i , 种 i 和种 j 的相异性是 d_{ij} , 则 Rao 指数具有以下表达形式:

$$FD = \sum \sum d_{ij} p_i p_j$$

Rao 指数的计算分以下两个步骤: 第一步, 获得物种特征值的矩阵; 第二步, 不同样方(或样地)中物种的相对丰富度计算。式中, s 为群落中的物种数, 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。Rao 指数的计算关键在于物种间的趋异性的测定(以物种的功能特征为基础)及物种在群落中比例的表征^[36]。其详细计算方法见 Lepš 等的文章^[36]。

2.3 Petchey 和 Gaston 指数

该指数可定义为由群落中物种的功能特征信息所构建的功能系统树的分枝总长度^[17], 其计算过程分以下 4 步:

(1) 获得物种的功能特征矩阵; (2) 将特征矩阵转换为距离矩阵; (3) 将距离矩阵聚类生成树状分类图; (4) 计算树状分类图的分枝总长度。前 3 步为标准的多变量方法, 被广泛用于物种的分类。第 4 步由简单的矩阵运算完成。Petchey 和 Gaston 功能多样性指数难以用简洁的公式表达, 具体计算方法详见 Petchey 和 Gaston 的文章^[17]。

2.4 CWM 指数

植物特征的群落加权平均数指数 (community weighted mean, CWM), 定义为群落内植物特征的加权平均值^[40]。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^[41-45]。同功能趋异指数一样, CWM 的计算也是以各物种的特征值及物种相对丰富度及为基础而进行的^[40]。CWM 指数的计算公式如下:

$$CWM = \sum P_i \times \text{trait}_i$$

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。

2.5 其他功能多样性指数

同物种多样性指数一样, 功能多样性指数也可分解为功能丰富度指数和功能均匀度指数^[39]。

2.5.1 功能丰富度

功能丰富度是指物种在群落中所占据的功能空间的大小, 某群落的功能丰富度既取决于功能特征值的范围, 也取决于物种所占据的功能生态位^[39]。功能丰富度指数较低, 意味着潜在的有效资源未被完全利用, 从而使生产力水平降低^[46]。其计算公式如下:

$$FR_{ci} = SF_{ci} / R_c$$

式中, FR_{ci} 为群落 i 中特征 c 的功能丰富度; SF_{ci} 为群落内物种所占据的生态位; R_c 为绝对特征值范围。

2.5.2 功能均匀度

功能均匀度是指群落内物种功能特征在生态空间分布的均匀程度, 可体现群落内物种对有效资源全方位的利用效率^[39]。其计算公式为:

$$O = \sum \min (P_i, 1/S)$$

式中, S 为物种数, P_i 为种 i 的相对丰富度。

3 功能特征的选择和物种丰度的确定

各种功能多样性指数的计算都需要在物种特征和相应的物种丰富度数据的基础上方可进行。Mason 等^[18]认为, 功能多样性指数测定标准的制定应附合以下原则: 应明确体现物种的功能特征范围、具备该特征的物种在群落中的丰富度(盖度, 生物量, 频度等)、以及不受测量单位或物种数的限制。Petchey 和 Gaston^[21]认为, 功能多样性的测定方法需要满足下列条件:

(1) 获取相关物种必要的功能特征信息, 排除不必要的信息; (2) 按其功能重要性(相对丰富度)确定其权重^[17, 47-48]; (3) 功能特征多样性的统计学分析要具备理想的数学性质^[18, 37-38], 如考虑其属于连续变量还是不连续变量; (4) 所得功能多样性指数能够用于解释和预测生态系统过程的变化。在利用多种性状测定功能多样性指数时, 应当注意不要选无关紧要的重复性状, 以免造成过高或过低估计功能多样性的假像^[39]。

3.1 物种功能特征的选择与测定

就植物而言, 其功能特征是指那些影响生态系统属性或植物对环境条件变化应答对策的物种特征^[11, 49], 如叶片的大小、叶面积、叶的韧性和寿命; 种子大小、种子扩散模式; 植物高度、生长速度、萌发性能和固氮性能等^[11]。

功能特征的选择应根据研究所关注的生态系统功能而定^[21]。物种间的功能趋异性(或通常意义上的功能多样性)是以一系列物种特征(或功能特征)为基础而计算的, 这就引发了一个问题: 应该选择物种的哪些特征。最简单明了的回答是, 一切与研究所涉及的生态系统功能相关的物种特征。单个物种在群落中的功能主要由其获取和保存资源的能力、耐受竞争压力和环境胁迫的能力所决定的^[50]。然而, 对于许多物种而言, 这些硬性特征的直接测定通常难度较大。相反, 诸如物种的形态特征这样一些软性特征则比较容易获得, 而且与特定的生态系统功能有密切联系^[51]。因此, 在实践中常用这些软性特征来代替植物的硬性特征^[52-53]。例如, 植物的比叶面积(SLA)可作为植物光能利用率的替代指标, 叶片 N 含量可作为光合效率的替代指标, 而植物的高度可作为植物资源竞争力的替代指标^[50-52, 54-55]。由此可见, 功能多样性的诠释必须考虑, 也必需以物种有效的功能特征值为基础^[36]。

对于物种多样性丰富的群落而言, 功能特征的测定是一项烦琐而艰巨的工作, 而且技术性很强。一般而言, 每个群落测定 5—20 个种, 其相对丰富度累计达 80%, 就能够体现关键性生态过程^[41]。对于每个物种而言, 既可测定单个特征, 也可同时测定多项特征。在测定多项特征时, 要尽量避免相似特征的重复^[18]。关于物种功能特征测定的标准方法详见 Cornelissen 等的研究^[56]。此外, Lavorel 等^[40]提出了两类功能特征的测定方法: 一类是在对物种进行明确分类的前提下进行, 另一种是不需要进行物种的分类, 而直接以植物个体为单位进行。前一种方法需要对群落内的物种进行不同水平(种或其他分类单位)的分类, 要求研究者具备较全面的植物分类知识和技能, 且是一种强度较大的工作。后者则不需要对植物进行准确的分类, 只需针对植物个体直接进行相关特征的测定, 是一种省时省力的快速测定方法, 适合于物种多样性程度较高的群落^[40]。

3.2 物种丰富度的测定

物种的功能特征与物种在群落中的丰富度共同决定群落(或生态系统)的功能多样性。因此, 功能多样性指数的量化过程不仅要考虑物种的功能特征, 而且还要涉及物种的丰富度。物种的丰富度对各种生态系统功能有重要的影响^[21], 群落中优势种或非优势种对功能多样性有不同的贡献(权重)^[36]。常用的物种丰富度替代指标主要有生物量, 盖度, 密度和频度^[36, 40]。

3.2.1 生物量

生物量是衡量功能特征分布状况(权重)重要的质量指标^[57], 与生态系统物质交换与能量流通(如生

物化学过程,可燃性,可食性与养分品质等)关系最为密切^[36]。对于生物地球化学过程、草地生产力和物质分解研究而言,生物量是反映植物功能特征分布状况最为贴切的指标^[42]。当研究内容涉及初级生产力、物质分解或土壤养分利用等生态过程时,建议使用生物量作为丰富度的替代指标^[41]。生物量比例理论认为,在特定的时间内,生态系统功能主要由生物量占优势的物种的特征所决定^[41,57-58]。据此观点,当涉及到相关生态系统功能研究时,只用少数优势种的特征值及其生物量即可反映群落的功能多样性。用生物量表征群落中物种特征的分布在群落演替^[41,59]、草地管理^[42]、氮肥效果^[60]以及抗入侵性^[61-62]等研究中均有广泛应用。生物量的测定当以收获法应用最广,最准确,也最费工费时^[40]。

3.2.2 盖度

盖度相当于生物量的近似值,同生物量一样,也可用于功能多样性指数的计算^[36]。一般而言,盖度常用于与水平空间占据相关的生态过程的研究中,如抗入侵性、蒸发、土壤保护等。与此相关的功能特征主要包括植物的伸展性、叶面积指数等^[36]。在植被响应环境变化、干扰^[63-64]、气候变化^[65]、草原管理^[45,52,66]、生态系统恢复与重建^[67-69]等研究中,盖度被广泛用于植被特征的测定与描述中。最精确的盖度测定方法当数点样方法^[70]。目测法也不失为一种有效的方法。

3.2.3 频度

频度所反映的是物种在样方中出现的频次^[71],广泛用于与物种的数量、空间分布相关的生态系统过程,如草地恢复、干扰^[43,72-73]、演替^[74]、竞争(如对光能的不对称竞争)、气候变化^[75]及土地利用^[76]等研究中。频度还适合于体现生物量和盖度均在群落中无足轻重,而对生态系统具有长期功效的非优势种(或稀有种)的地位和作用^[57]。而群落中的非优势种和稀有种所特有的功能特征对生态系的稳定性有不可低估的作用。理论研究表明,稳定性对于生物多样性的保护和维持均有重要作用^[28,47]。进行频度测定时,一定要注意样方的大小,当群落内物种的密度较大时,可使用较小的样方,而当群落物种密度较小时,则适宜采用较大的样方,以免造成有效信息的损失。频度由于不受单位的限定,被广泛应用于有关物种丰富度的调查中,尤其是不同植物类型的研究中^[77]。

4 结语

综上所述,功能多样性是生物多样性重要的组成部分之一,可通过资源的互补性利用而使物种与生态系统功能产生密切联系,许多重要的生态学问题均可利用功能多样性这一工具得到解决。功能多样性可用多种体现群落内不同特征值和分布状况的指数定量描述。各种功能多样性指数的计算都需要在物种特征和相应的物种丰富度数据的基础上方可进行。虽然功能多样性指数只涉及物种的功能特征和相对丰富度两个方面,但由于计算方法的多样化,且受多种因素的影响,其选择与测定存在较大的灵活性与难度。目前还没有一个非常完善的功能多样性的测定指标,每一种指数所反应的生态系统过程其侧重点不同,各种功能多样性指数间存在一定的互补作用。此外,生态系统功能远非各种功能特征的简单叠加效应,特定生态系统中物种的功能特征对物种的共存,竞争,食物链关系及关键性物种间相互关系均有强烈的影响,而这种影响又会对局部物种的特征值和丰富度(即功能多样性)产生反馈作用,进而影响到具体的生态过程。目前,功能多样性对生态系统功能影响的实验证据尚不多见,已有的研究大多集中于物种资源需求的功能差异对生态系统过程的影响,而对于其他功能特征,如授粉类型,抗入侵性等对相关生态系统过程的影响则知之甚少。除此而外,功能多样性随有效资源、时空尺度的变化模式及作用机理,以及在人类干预下其变化特点,都将是今后该领域所要涉及的极为重要并具有创新性的研究课题。

References:

- [1] Cameron T. The year of the 'diversity-ecosystem function' debate. *Trends in Ecology & Evolution*, 2002, 17 (11): 495-496.
- [2] Tilman D, Knops J, Weldin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 1997, 277 (5330): 1300-1302.
- [3] Naeem S, Knops J M H, Tilman D, Howe K M, Kennedy T, Gale S. Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying

- extrinsic factors. *Oikos*, 2000, 91(1): 97-108
- [4] Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime J P, Hector A, Hooper D U, Huston M A, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle D A. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 2001, 294 (5543): 804-808.
- [5] Engelhardt K A M, Ritchie M E. The effect of aquatic plant species richness on wetland ecosystem processes. *Ecology*, 2002, 83 (10): 2911-2924.
- [6] Kinzig A P, Pacala S W, Tilman D. The functional consequences of biodiversity: empirical progress and theoretical extensions. Princeton University Press, Princeton. 2002.
- [7] Huston M A. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, 1997, 110 (4): 449-460.
- [8] Wardle D A. Biodiversity, ecosystems and interactions that transcend the interface. *Trends in Ecology & Evolution*, 1999, 14 (4): 125-127.
- [9] Wardle D A. Is "sampling effect" a problem for experiments investigating biodiversity-ecosystem function relationships? *Oikos*, 1999, 87 (2): 403-407.
- [10] Schmid B. The species richness-productivity controversy. *Trends in Ecology & Evolution*, 2002, 17 (3): 113-114.
- [11] Díaz S, Cabido M. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, 16 (11): 646-655.
- [12] Luo X Q, Hao X H, Chen T, Deng C J, Wu J S, Hu R G. Effects of long-term different fertilization on microbial community functional diversity in paddy soil. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(2): 0740-0748.
- [13] Hooper D U, Vitousek P M. Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs*, 1998, 68 (1): 121-149.
- [14] Lepš J, Brown V K, Diaz L T A, Gormsen D, Hedlund K, Kailová J, Korthals G W, Mortimer S R, Rodriguez-Barrueco C, Roy J, Santa Regina I, van Dijk C, van der Putten W H. Separating the chance effect from other diversity effects in the functioning of plant communities. *Oikos*, 2001, 92 (1): 123-134.
- [15] Hooper D U, Vitousek P M. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 1997, 277 (5330): 1302-1305.
- [16] Díaz S, Hodgson J G, Thompson K, Cabido M, Cornelissen J H C, Jalili A, Montserrat-Mart G, Grime J P, Zarrinkamar F, Asri Y, Band S R, Basconcelo S, Castro-Díez P, Funes G, Hamzeheh B, Khoshnevi M, Pérez-Harguindeguy N, Pérez-Rontom M C, Shirvany F A, Vendramini F, Yazdani S, Abbas-Azimi R, Bogaard A, Boustani S, Charles M, Dehghan M, de Torres-Espuny L, Falczuk V, Guerrero-Campo J, Hynd A, Jones G, Kowsary E, Kazemi-Saeed F, Maestro-Martínez M, Romo-Díez A, Shaw S, Siavash B, Villar-Salvador P, Zak R. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 2004, 15(3): 295-304.
- [17] Petchey O L, Gaston K J. Functional diversity (FD), species richness, and community composition. *Ecology Letters*, 2002, 5 (3): 402-411.
- [18] Mason N W H, McGillivray K, Steel J B, Wilson J. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science*, 2003, 14 (4): 571-578.
- [19] Hu C J, Fu B J, Liu G H, Jin T T, Liu Y. Soil microbial functional and diversity under typical artificial woodlands in the hilly area of the Loess Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(2): 727-733.
- [20] Petchey O L, Hector A, Gaston K J. How do different measures of functional diversity perform? *Ecology*, 2004, 85 (3): 847-857.
- [21] Petchey O L, Gaston K J. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 2006, 9 (6): 741-758.
- [22] Jiang X L, Zhang W G, Wang G. Effects of different components of diversity on productivity in artificial plant communities. *Ecological Research*, 2007, 22 (4): 629-634.
- [23] Petchey O L, Gaston K J. Dendrograms and measuring functional diversity. *Oikos*, 2007, 116 (8): 1422-1426.
- [24] Walker S C, Poos M S, Jackson D A. Functional rarefaction: estimating functional diversity from field data. *Oikos*, 2008, 117 (2): 286-296.
- [25] Tilman D. Functional diversity. *Encyclopedia of Biodiversity*//S. Levin ed. Academic Press, San Diego, 2001: 109-120.
- [26] Hooper D U, Solan M, Symstad A J, Díaz S, Gessner M O, Buchmann N, Degrande V, Grime J P, Hulot F D, Merillod-Blondin F, Roy J, Spehn E M, Van Peer L. Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning//Loreau M, Naeem S, Inchausti P eds. *Biodiversity and ecosystem functioning: syntheses and perspectives*. Oxford: Oxford University Press, 2002.
- [27] Grime J P. Trait convergence and trait divergence in the plant community: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 2006, 17 (2): 255-260.
- [28] Mason W H N, Dumay O, Wilson J B. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia*, 2005, 142 (3): 353-359.
- [29] Naeem S. Disentangling the impacts of diversity on ecosystem functioning in combinatorial experiments. *Ecology*, 2002, 83(10), 2925-2935.
- [30] Tesfaye M, Dufault N S, Dornbusch M R, Allan D L, Vance C P, Samac D A. Influence of enhanced malate dehydrogenase expression by alfalfa on diversity of rhizobacteria and soil nutrient availability. *Soil Biology & Biochemistry*, 2003, 35 (8), 1103-1113.
- [31] Nystrom M, Folke C. Spatial resilience of coral reefs. *Ecosystems*, 2001, 4 (5): 406-417.
- [32] Prieur-Richard A H, Lavorel S. Invasions: The perspective of diverse plant communities-a review. *Austral Ecology*, 2000, 25 (1): 1-7.

- [33] Dukes J S. Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. *Oecologia*, 2001, 126 (4) : 563-568.
- [34] Hulot F D, Lacroix G., Lescher-Moutoué F O. Functional diversity governs ecosystem response to nutrient enrichment. *Nature*, 2000, 405 (6784) : 340-344.
- [35] Li Y, Li G Y, Mu J P, Sun S C. Effects of consumer diversity on food web structure and ecosystem functioning: current knowledge and perspectives. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(1) : 388-398.
- [36] Lepš J, de Bello F, Lavorel S, Berman S. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia*, 2006, 78(4) : 481-501.
- [37] Botta-Dukát Z. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 2006, 16(5) : 533-540.
- [38] Ricotta C. A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology*, 2005, 6(5) : 479-486.
- [39] Mason N W H, Mouillot D, Lee W G, Wilson J B. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 2005, 111(1) : 112-118.
- [40] Lavorel S, Grigulis K, McIntyre S, Williams N S G, Garden D, Dorrough J, Berman S, Qu tier F, Th bault A, Bonis A. Assessing functional diversity in the field-methodology matters!. *Functional Ecology*, 2008, 22(1) : 134-147.
- [41] Garnier E, Cortez J, Bill s G, Navas M L, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint J P. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 2004, 85(9) : 2630-2637.
- [42] Garnier E, Lavorel S, Ansquer P, Castro H, Cruz P, Dolezal J, Eriksson O, Fortunel C, Freitas H, Golodets C, Grigulis K, Jouany C, Kazakou E, Kigel J, Kleyer M, Lehsten V, Lepš J, Meier T, Pakeman R, Papadimitriou M, Papanastasis V, Quedstedt H, Qu tier F, Robson T M, Roumet C, Rusch G, Skarpe C, Sternberg M, Theau J P, Th bault A, Vile D, Zarovali M P. A standardized methodology to assess the effects of land use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands. *Annals of Botany*, 2007, 99(5) : 967-985.
- [43] de Bello F, Lepš J, Sebastià M T. Predictive value of plant traits to grazing along a climatic gradient in the Mediterranean. *Journal of Applied Ecology*, 2005, 42(5) : 824-833.
- [44] Louault F, Pillar V D, Aufr e J, Garnier E, Soussana J F. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a seminatural grassland. *Journal of Vegetation Science*, 2005, 16(2) : 151-160.
- [45] Qu tier F, Th bault A, Lavorel S. Linking vegetation and ecosystem response to complex past and present land use changes using plant traits and a multiple stable state framework. *Ecological Monographs*, 2007, 77(1) : 33-52.
- [46] Petchey O L. Integrating methods that investigate how complementarity influences ecosystem functioning. *Oikos*, 2003, 101(22) : 323-330.
- [47] Walker B, Kinzig A, Langridge J. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*, 1999, 2(2) : 95-113.
- [48] Roscher C, Schumacher J, Baade J, Wilcke W, Gleixner G, Weisser W W. The role of biodiversity for element cycling and trophic interactions: and experimental approach in a grassland community. *Basic and Applied Ecology*, 2004, 5(2) : 107-121.
- [49] Hooper D U, Chapin III F S, Ewel J J, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton J H, Lodge D M, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Set l H, Symstad A J, Vandermeer J, Wardlen D A. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 2005, 75(1) : 3-35.
- [50] Grime J P. Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties. John Wiley & Sons, Chichester. U. K., 2001.
- [51] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985) : 821-827.
- [52] Weiher E, von der Werf A, Thompson K, Roderick M, Garnier E, Eriksson O. Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10(5) : 609-620.
- [53] McIntyre S, Lavorel S, Landsberg J, Forbes T D A. Disturbance response in vegetation towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10(5) : 621-630.
- [54] Westoby M, Falster D S, Moles A T, Vesk P A, Wright I J. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33(1) : 125-159.
- [55] Cingolani A M, Posse G, Collantes M B. Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 2005, 42(1) : 50-59.
- [56] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich D E, Reich P B, ter Steege H, Morgan H D, van der Heijden M G A, Pausas J G, Poorter H. Handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51(4) : 335-380.
- [57] Grime J P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 1998, 86(6) : 902-906.

- [58] Pakeman R J, Quested H M. Sampling plant functional traits: what proportion of the species need to be measured? *Applied Vegetation Science*, 2007, 10(1): 91-96.
- [59] Vile D, Shipley B, Garnier E. A structural equation model to integrate changes in functional strategies during old-field succession. *Ecology*, 2006, 87(2): 504-517.
- [60] Suding K N, Collins S L, Gough L, Clark C, Cleland E E, Gross K L, Milchunas D G, Pennings S. Functional- and abundance-based mechanisms explain diversity loss due to N fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences (U. S. A.)*, 2005, 102(12): 4387-4392.
- [61] Prieur-Richard A H, Lavorel S, Dos Santos A, Grigulis K. Mechanisms of resistance of Mediterranean annual communities to invasion by *Conyza bonariensis*: effects of native functional composition. *Oikos*, 2002, 99(2): 338-346.
- [62] McIntyre S, Martin T G, Heard K M, Kinloch J. Plant traits predict impact of invading species: an analysis of herbaceous vegetation in the sub-tropics. *Australian Journal of Botany*, 2005, 53(8): 757-770.
- [63] Diaz B M C, Zunzunegui M, Tirado R, Ain-Lhout F, Novo G. Plant functional types and ecosystem function in Mediterranean shrubland. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10(5): 709-716.
- [64] Vandvik V, Birks H J B. Partitioning floristic variance in Norwegian upland grasslands into within-site and between-site components: are the patterns determined by environment or by land-use?. *Plant Ecology*, 2002, 163(2): 233-245.
- [65] Díaz S, Cabido M. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*, 1997, 8(4): 463-474.
- [66] Sternberg M, Gutman M, Perevolotsky A, Ungar E D, Kigel J. Vegetation response to grazing management in a Mediterranean herbaceous community: a functional group approach. *Journal of Applied Ecology*, 2000, 37(2): 224-237.
- [67] Kahmen S, Poschold P, Schreiber K F. Conservation management of calcareous grasslands. Changes in plant species composition and response of functional traits during 25 years. *Biological Conservation*, 2002, 104(3): 319-328.
- [68] Maurer K, Durka W, Stocklin J. Frequency of plant species in remnants of calcareous grassland and their dispersal and persistence characteristics. *Basic and Applied Ecology*, 2003, 4(4): 307-316.
- [69] Hérault B, Honnay O, Thoen D. Evaluation of the ecological restoration potential in Norway spruce plantations using a life-trait based approach. *Journal of Ecology*, 2005, 42(3): 536-545.
- [70] Vittoz P, Guisan A. How reliable is the monitoring of permanent vegetation plots? A test with multiple observers. *Journal of Vegetation Science*, 2007, 18(3): 413-422.
- [71] Mannerje L, Jones R M. *Field and Laboratory Methods for Grassland and Animal Production Research*. CAB International, Wallingford, U. K, 2000.
- [72] Díaz S, Noy-Meir I, Cabido M. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology*, 2001, 38(3): 497-508.
- [73] del Pozo A, Ovalle C, Casado M A, Acosta B, de Miguel J M. Effects of grazing intensity in grasslands of the Espinal of central Chile. *Journal of Vegetation Science*, 2006, 17(6): 791-798.
- [74] Dahlgren J P, Eriksson O, Bolmgren K, Strindell M, Ehrlén J. Specific leaf area as a superior predictor of changes in field layer abundance during forest succession. *Journal of Vegetation Science*, 2006, 17(5): 577-582.
- [75] Díaz S, Cabido M, Zak M, Martínez Carretero E, Aranibar J. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10(5): 651-660.
- [76] Verheyen K, Honnay O, Motzkin G, Hermy M, Foster D. Response of forest plant species to land use change: a life history trait-based approach. *Journal of Ecology*, 2003, 91(4): 563-577.
- [77] Morrison D A, Le Brocq A F, Clarke P J. An assessment of improved techniques for estimating the abundance (frequency) of sedentary organisms. *Vegetatio*, 1995, 120(2): 131-145.

参考文献:

- [12] 罗希茜,郝晓晖,陈涛,邓婵娟,吴金水,胡荣桂. 长期不同施肥对稻田土壤微生物群落功能多样性的影响. *生态学报*, 2009, 29(2): 740-748.
- [19] 胡婵娟,傅伯杰,刘国华,靳甜甜,刘宇. 黄土丘陵沟壑区典型人工林下土壤微生物功能多样性. *生态学报*, 2009, 29(2): 727-733.
- [35] 李妍,李国勇,慕军鹏,孙书存. 消费者多样性对食物网结构和生态系统功能的影响. *生态学报*, 2008, 28(1): 388-398.