

热带森林植物功能群及其动态研究进展

臧润国^{1,*}, 张志东^{2,1}

(1. 国家林业局森林生态环境重点实验室, 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 北京 100091;

2. 中国科学院烟台海岸带可持续发展研究所, 山东烟台 264003)

摘要: 热带森林极高的物种多样性和结构复杂性给生态学研究带来了很大挑战。植物功能群是对特定环境响应相似或对主要的生态过程具有相似作用的物种组合。应用植物功能群的方法是有效减少热带森林群落复杂性, 并揭示其格局和过程的良好途径。在介绍植物功能群概念和划分途径的基础上, 分析了热带森林植物功能群的时空动态规律。一般来讲, 划分植物功能群通常有 3 种途径, 并可通过 5 个步骤来完成。热带森林植物功能群的空间分布常受景观格局的制约, 而环境异质性往往是影响不同植物功能群组配比例变化的直接原因。不同类型的植物功能群随演替过程发生显著的替代, 而干扰体系和全球气候变化对功能群的动态过程具有重要的驱动作用。以功能群为基础的动态模型在模拟热带林群落动态和预测植被潜在分布等方面具有广阔的发展前景。探索有效的植物功能分类方法、构建完善的植物功能性状数据库、开发更为精确的功能群动态模型以及加强基于景观水平的植物功能群动态机制的认识等是未来热带森林植物功能群及其动态研究的重要方向。

关键词: 植物功能群; 森林动态; 响应机制; 预测模型; 热带森林

Plant functional groups and their dynamics in tropical forests: a review

ZANG Runguo^{1,*}, ZHANG Zhidong^{2,1}

1 Key Laboratory of Forest Ecology and Environment, the State Forestry Administration; Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

2 Yantai Institute of Coastal Zone Research for Sustainable Development, Chinese Academy of Sciences, Yantai, Shandong 264003, China

Abstract: The high species richness and complex community structure of tropical forests pose great challenges to ecologists interested in the function and structure of tropical forests. Plant functional groups (PFGs) are defined as groups of species that either exhibit similar responses to environmental perturbations or have similar effects on major ecosystem processes. PFGs analysis is an effective approach to reduce the complexity of plant communities and to reveal general patterns and processes in tropical forests. In this paper, the concept of PFGs is briefly introduced, the approaches and procedures of aggregation for PFGs are described, and the spatiotemporal dynamics of PFGs in tropical forests are reviewed. PFGs are identified by the functional traits of plants in forest ecosystems. Important functional traits of plants in tropical forests include growth form, potential maximum height, wood density, seed size and dispersal syndrome, leaf size and habits (evergreen or deciduous), and buttress size etc. There are three approaches in aggregating plants into PFGs: intuitive, deductive, and quantitative. Five steps are needed to complete the aggregation process. PFGs replace each other in different successional stages and their relative proportions in the communities change significantly with the process of succession in tropical forest. The assemblages of the PFGs are usually confined by the landscape configuration and environmental heterogeneity. Dynamics of the PFGs are greatly influenced by disturbance regimes and global climate change. In tropical forests, the models based on PFGs have been developed to simulate community dynamics and to predict the potential distribution of vegetations. More detailed studies on PFGs dynamics in tropical forests are needed in the future, in aspects of effective aggregation of PFGs, solid database construction for major functional traits, improvement of

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30430570); 国家“十一五”科技支撑计划资助项目(2008BADB0B02)

收稿日期: 2009-04-30; **修订日期:** 2009-07-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zangrung@caf.ac.cn

modeling based on PFGs, and PFGs-based planning at the landscape level. The PFGs approaches in tropical forests may be extended to other complex forests (e.g. subtropical evergreen-leaved forests).

Key Words: plant functional groups; forest dynamics; response mechanisms; prediction models; tropical forest

作为陆地上物种最丰富和结构最复杂的森林生态系统,热带森林在全球碳循环维持、生物多样性保护、商品生产以及气候调节等方面都发挥着重要的作用。同时,热带森林也是遭受干扰最严重的植被类型之一,长期破坏的结果,直接或间接的导致了生境质量、景观格局配置、物种组成和群落结构的变化,进而影响了生态系统功能的正常发挥,同时也成为引起生物多样性减少的主要威胁因素之一^[1]。基于热带林的多样性、复杂性和脆弱性等特征,开展热带森林恢复与保护以及生物多样性与生态系统功能关系等方面的研究面临着诸多问题和挑战。当群落的物种组成数量巨大时,将不同种类的物种按照其结构或功能进行功能群(functional groups, FGs)划分,在研究生态系统的结构、功能与动态时,显得非常必要。众多研究表明基于 FGs 途径的研究思想不仅简便,而且利于揭示生物多样性与生态系统功能的深层次机理,同时 FGs 也能起到在天然林管理和环境变化下森林植被动态良好的指示作用。构建基于 FGs 途径的热带森林动态理论将为更好的进行热带林生物多样性保护和受损生态系统恢复提供科学依据。

1 功能群及相关概念

FGs 的概念起源于多物种组成群落中物种共存机制和生态位的研究。FGs 的基本含义为在生态系统中具有相似功能的物种组合,也就是对某些环境因素具有相似响应或对某些生态过程具有相似作用的物种集合^[2-3],包括反应功能群和效应功能群。反应功能群是对特定环境因素(如资源可利用性、干扰或气候变化等)具有相似反应的物种组合^[4],而效应功能群则是对一个或几个生态系统功能具有相似影响的物种集合^[5]。20 世纪 60 年代以来,生态学家们先后又提出了许多有关物种功能分类的概念,如共同体^[6]、对策^[7]、生态种组^[8]、功能型^[9]等。功能型是根据国际地圈生物圈计划(IGBP)的核心计划 GCTE(Global Change and Terrestrial Ecosystem)提出来的^[9],是具有相似生物学特性且在生态系统中扮演相似角色的物种组合,与生物对环境的适应性密切相关^[10]。功能型概念常因时、空尺度及所要关注的问题而稍有不同^[10,11],它在全球尺度和草本植物中应用较为广泛。此外,在植物 FGs 研究中还常常涉及到功能性状和功能多样性的概念,植物功能性状是指影响物种存活、生长、繁殖和最终适合度的生物特征^[12],例如生长型、木材密度、板根大小、潜在最大高度、落叶与否、光合能力、固氮能力、叶片氮磷含量、种子大小和散布方式等。功能多样性是指那些影响生态系统功能的物种或个体性状的数值和范围^[13]。具体研究中如何应用不同的术语常常因研究的对象、目的、尺度甚至研究者的偏好等而异^[14]。在中、小尺度范围内功能型和 FGs 的差异很小,大多数学者也不对它们进行严格区分^[15]。在大多数热带林研究中 FGs 应用较多,为分析方便,本文也采用 FGs 的概念。

2 功能群划分

植物 FGs 的划分有不同的方法和途径。Gitay 和 Noble^[16]指出了 3 种类型的分类途径:即主观途径,演绎途径和数量分类途径。主观途径是在对群落或生态系统进行详细观察的基础上,根据生态系统的重要过程或特性划分 FGs。此途径简单实用,是被采用较多的方法。如根据生长型(乔木、灌木和草本等)的 FGs 划分,基于生活史策略和种子萌发、幼苗建立及生长不同阶段光需求差异的划分(如先锋种和顶级种)^[8]。此方法的缺点是需要对重要的生态过程或物种特性进行了解,因而需要大量的野外观察和参阅大量的相关资料,对有关特征的掌握在很大程度上取决于研究者的经验;演绎途径是对某一重要过程或特定的生态系统特性预先明确基础上的分类^[17]。如 Gitay 等^[17]基于种子生产和扩散机制、幼苗建立及生长条件以及二者的结合分别划分了 4、3 和 5 个 FGs。此途径的缺点是主要生态过程的选择常常随研究者的不同而侧重点不同,并且不同人对于物种在生态过程中所起作用的认识也不尽相同^[18];数量分类途径是用数量分类和排序技术(如判别分析、聚类分析、DCA 或 TWINSpan 等)对有关生态特性的数据集进行归类 and FGs 划分^[19]。此途径的客观性较

强,因此比上述两种途径更容易让人接受^[13]。最近,一些研究又把数量分类途径进一步细分为监督分类和非监督分类两部分,以能够同时对物种组成、环境梯度和功能属性数据集进行分析^[20-21]。此方法的缺点在于很难解释 FGs 分类结果,而且选择的用于分类的指标可能已经预先确定了结果,因此用此方法确定的功能分类也不完全是客观的^[17]。

FGs 划分通常包括 5 个步骤^[22],即(1)定义 FGs:通常有效应功能群和反应功能群两种定义;(2)选择物种集:也就是确定哪些物种用于划分 FGs;(3)选择所关注的功能:生态系统的功能很多,研究不同的功能作用,就可以划分不同的 FGs,因此,在进行 FGs 分类之前,首先应确定以哪些功能为基础;(4)选择性状集:在确定关注的功能后,选择那些能够反映相应功能的指标,如形态、生理等指标,构建指示生态过程的功能性状数据库;(5) FGs 分类:在构建功能性状数据库的基础上,就可以选择不同的分类途径和方法。

3 热带森林植物功能群的时空动态规律

3.1 森林演替与功能群更替

在热带森林中,植物的功能性状如相对演替地位^[23-24]、耐荫能力^[25]、生长型^[26]等特征常常随群落演替的过程而发生显著更替,它们是用来划分热带林植物 FGs 的有效指标。不同类别 FGs 随时间的替换决定着森林演替的方向和速率。在热带森林群落演替初期,草本和灌木 FGs 占据显著优势,随着演替的进行,短寿命的先锋树木 FGs 逐渐增多,其后林冠层在相当长的一段时间内也由较长寿命的高大先锋树木 FGs 所控制^[23]。随着林冠的进一步郁闭,在演替初期阶段萌发和建立起来的具有较强耐荫特性的顶级树木 FGs 在演替中、后期逐渐更替先锋功能群^[25]。值得一提的是热带林一旦被破坏后,通过次生演替过程使其群落结构和 FGs 组成达到与原始老龄林相似的特征往往需要数百年甚至更长的时间^[27-28]。这在一定程度上表明,对现存热带原始林的保护比等到其破坏后再恢复更加重要。

3.2 景观格局与功能群分布

景观破碎化导致的热带林斑块在空间上的重新配置,对不同 FGs 在景观中的组成、结构、分布和维持等产生了深远影响。在巴西南部,热带林景观格局的改变对耐荫种以及动物传播种和自重传播种产生了较大影响,而对风传播种的影响不显著^[29]; Hill 和 Curran^[30]的研究表明,在加纳热带林景观中,相对于小的森林片断,大的森林片断中分布有较高比例的稀有种,同时常绿树种和耐荫种的比例也较大,但各 FGs 对隔离度的反应并没表现出明显的差异。景观格局对植物 FGs 的影响常常因所关注的植物类别、功能性状、环境条件、干扰体系和时空尺度等的不同而发生变化,它可能会为有关生态学理论的发展提供新的机遇。

3.3 环境异质性与功能群组配

环境(如土壤、光照、地形等)异质性在一定程度上塑造着植物个体的特征,同时也影响着物种之间的相互作用及其在不同空间范围内的组配比例。不同的物种对不同环境条件具有不同的适应能力,从而形成了不同的权衡策略^[31]。在光照充足的林隙中,短寿命、不耐荫种比长寿命、耐荫种具有更高的生长率^[32]。具有不同生态策略的 FGs 对环境梯度变化具有不同的反应,形成了不同的组配格局^[33]。在马来西亚 Sabah 热带山地森林,随着海拔梯度的变化,木本植物 FGs 在 600—900 m 海拔范围内,具有最高的物种多样性,蕨类和附生植物 FGs 在 1200—1500 m 海拔范围内,物种丰富度达到最高。不同 FGs 在海拔梯度上的分布格局,反映了它们对环境适应性的差异^[34]。另外不同的环境条件,也直接影响着 FGs 的生长和存活。如在加纳半落叶热带林中,先锋种在降雨量充沛但肥力不高生境中的生长速度就明显低于降雨量较少但土壤较肥沃的生境^[32];在澳大利亚亚热带雨林,从北向坡到平地再到南向坡的生境,乔木耐荫种的生长率逐渐增加,反映了对土壤水分梯度的适应;而喜光种从平地到东向坡再到西向坡生境生长率不断增加,则间接反映了对太阳辐射和温度变化的适应^[35]。不同 FGs 对环境梯度的响应差异反映了其对资源利用效率及生态位占有的差别^[36]。热带林高的生物多样性,是与其高的资源和环境异质性(如光、土壤肥力、水分等),为 FGs 的生长提供了足够的资源和环境生态位分不开的。生境异质性对 FGs 分布的影响程度也与研究的尺度紧密相关^[37]。在区域或较大的空间尺度上,环境异质性较高,进而为多个 FGs 的共存提供了可能;在局域或较小的空间尺度上,环境异质性

只解释 FGs 多样性的部分变异,更多的变异则可能取决于 FGs 之间的相互作用。

3.4 干扰体系与功能群变化

干扰是热带地区广泛存在的事件,而且其存在形式多样,包括大型自然干扰(如飓风、暴雨、滑坡、洪水等)、小型自然干扰(如树倒等)和不同类型与规模的人为干扰(如刀耕火种、森林采伐等)。干扰体系在不同的时空尺度上影响着热带林的物种组成和群落结构^[27],也导致了不同植物 FGs 更新、生长及分布随不同干扰梯度的差异^[38]。基于 FGs 途径探讨群落、生态系统以及生物多样性对干扰的响应有利于揭示热带林动态机理。如在墨西哥半落叶热带干旱林, Dickinson 等^[38]发现,喜光种在人为形成的林隙中占有显著优势,而在自然干扰形成的林隙中由于下木层干扰强度较低和期前更新的损失率较小,耐荫种更新较好。在尼加拉瓜加勒比海岸遭受飓风干扰的热带林中, Vandermeer 等^[39]发现在飓风造成的干扰生境为先锋种提供了良好的更新和补充空间,而非耐荫种更新不良。由于全球气候变暖,火灾在热带林的发生频率逐渐增加,对热带林的影响也进一步加强^[40]。火干扰对热带林的影响在很大程度上取决于火烧后物种的萌发能力以及土壤种子库的保存能力。Pausas 等^[41]将这两种特性进行了两两的组合,构建了 4 个 FGs,并通过研究表明这 4 个 FGs 对火干扰梯度具有不同的适应策略。采伐强度对 FGs 的分布格局有着明显影响,随着采伐强度的增大,热带森林先锋种显著增加,而顶级种则显著减小^[38]。自然和人为干扰通过改变生物多样性和 FGs 分布进而对生态系统功能产生影响。当生态系统 FGs 内的物种数较少时,如仅有一个关键种,这种影响程度将会进一步加强,甚至会引起整个系统的崩溃^[42]。针对这一现象, Naeem^[43]提出了保险假说,也就是说,由不同 FGs 组成的群落,当这些 FGs 内物种丰富度较高时,导致了 FGs 内物种的冗余度较高。由于干扰原因, FGs 内的一些物种消失,并不会引起某个生态功能的丧失,因为其它冗余种会马上补充。这样的群落可能受干扰的影响较小,稳定性较高。在此基础上, Vinebrooke 等^[44]进一步对生物多样性与生态系统功能的关系进行了深入剖析。了解 FGs 与生态系统功能的关系,有利于认识生态系统自身调节机制及其对外界干扰响应的机理。

3.5 气候变化与功能群响应

气候作为影响物种分布和生活史改变的主要驱动力,对种群动态、群落结构以及生态系统功能产生着深远的影响^[45]。利用 FGs 途径研究气候变化对生物多样性的影响被证明是最有效的途径之一。如在巴拿马 Barro Colorado 岛, Condit 等^[46]发现在干旱年份,落叶树种多度增加,而下层树种多度出现了下降趋势;在 Costa Rica 热带干旱低地森林,由木材密度和树干持水力划分的植物 FGs 分布与旱季干燥度紧密相关,同时在干燥高地生长的硬木是唯一表现为强失水且在整个旱季生长基本停滞的 FGs^[47]。全球气候变化在一定程度上加剧了大多数热带森林地区旱季和湿季的相对变化幅度,同时导致大的气候活动的异常,如厄尔尼诺-南方涛动(ENSO)活动。气候变化的异常直接影响了热带森林的组成、结构和 FGs 适应策略的变化。与此同时,气候变化也能在种群水平上影响物种的开花和结实^[48]、增加热带树木的死亡率^[49]、加速热带次生林动态变化等^[50],因而加大热带森林植物 FGs 对气候变化响应机制的研究,有助于了解热带林未来的动向,从而对热带林进行科学的保护和恢复。

3.6 基于功能群的动态模拟

3.6.1 热带森林群落的动态模拟

相对于其它植被类型,由于热带林的异质性、多样性、复杂性以及长期实验数据的相对缺乏,使得研究热带林群落动态非常困难。把数百种甚至上千种森林植物划分为几类或十几类 FGs,使得了解 FGs 之间的相互关系及其在群落动态中的作用成为了可能,从而可以将许多物种及其相互关系的动态模型应用到热带林群落动态模拟的研究中。近年来,一些学者从 FGs 途径出发对热带林进行了动态模拟,如 Gourellet-Fleury 和 Houllier^[51]依据耐荫性和潜在最大高度等指标将热带林树种划分为 15 个 FGs,并在此基础上构建了群落的径级增长模型; Chave^[52]利用基于 FGs 的空间明晰森林生长模型(TROLL)以及 Bossel 和 Krieger^[53]利用基于 FGs 的垂直和水平结构模型(FORMIX2)模拟了热带林的长期动态变化过程。研究表明,相对于单个物种(优势种)的途径,以 FGs 为基础进行热带森林动态模拟可以提高预测的精度和模拟的效率。

3.6.2 植被的潜在分布预测

到目前为止,人们仅掌握了少部分物种分布与气候及其它地理因子之间的关系^[54]。随着景观破碎化的加剧,原有的植被分布格局不断被改变。而对片断化植被的分布及其与环境因子之间的关系知之甚少^[55]。利用基于植被-环境关系构建的各种分布模型可以探究物种或植被在未知区域分布的可能性^[19]。在预测物种或植被潜在分布方面,生态学家构建了许多模型,如分类树模型^[56]、神经网络^[57]、广义线性模型^[58]以及基于遗传算法规则组合的预测模型^[59]等。然而,这些模型大多是在物种数量很少时才能应用,或者在对群落详细了解的基础上精确确定关键种并以其为基础进行模拟^[60]。在多样性极高的热带林中进行逐个物种的模拟以及精确确定关键种都是不太现实的。采用 FGs 途径使得处理的对象大大减少,也就是将物种数量进行“降维”,这样既可以使模型的应用成为可能,而且 FGs 的划分过程也考虑了热带林中的物种相互关系与冗余作用^[61]。随着群落水平模拟方法的发展,以物种集合或 FGs 为基本单元,利用模型途径预测其潜在分布成为了可能。如 Ferrier 等^[62]把多个物种先划分成 FGs,再用 FGs 为单元进行潜在分布预测。在热带林中利用 FGs 途径代替单一物种进行潜在分布预测,具有以下优点:(1)提高了模型的处理速度,增加了生态学家对生物多样性受环境变化响应机制的理解^[63];(2)高效的利用了物种调查数据,避免了由于统计原因稀有种数据不能在模型中使用情况^[64];(3)通过对相似分布的物种组合成一个基本单元从而对其进行预测,成功的解决了在物种丰富度较高的热带林区,基于物种水平分布模型的低效问题;(4)为自然植被分布图的绘制提供了一个新的思路;(5)有利于模拟并揭示生物多样性与生态系统功能的关系以及气候变化对生态过程的影响机制^[65]。基于以上优点,以 FGs 为基础的潜在分布模型代表着热带森林动态模拟发展的方向,正逐渐成为被关注最多、应用最广泛并有可能取代以物种为基础的潜在分布模拟技术^[63]。

4 问题与展望

综上所述,基于植物 FGs 研究思想,对于揭示热带林演替机制、生物多样性与生态系统功能的关系以及生物多样性对景观破碎化、环境异质性、自然和人为干扰、全球气候变化等的响应和适应机制提供了一个全新途径。但是在实际研究中对于不同植物 FGs 在热带林作用中的认识还不统一,在实际操作中还存在着诸多问题,主要体现在以下方面:(1)植物 FGs 数量与研究的适用性和普遍性之间存在着权衡。在植物 FGs 分类中,考虑的功能性状越多,所划分的 FGs 对外界环境变化或某一特定生态过程的预测可能更为准确。但同时也增加了分类中 FGs 的数量,这无疑增加了研究难度、减小了研究的适用范围、不利于推广应用。而考虑的功能性状越少,虽然所划分的 FGs 数量减少,但增加了同一 FGs 内物种间的变异,降低了对环境变化响应的一致性^[16];(2)热带林内物种功能性状数据库尚待补充和完善。由于热带林物种众多,截止到目前,生态学家只获得了部分物种的功能性状指标。鉴于此,众多研究多是采用间接的形态学指标(例如生长型、种子大小、木材密度等)对物种进行 FGs 划分,而这不利于对热带林内在规律的把握^[66];(3)目前,基于植物 FGs 研究思想在样地、群落、区域乃至全球尺度研究较多,基于景观水平的保护、规划和管理相关研究不多。Chabrerie 等^[67]认为基于植物 FGs 的景观生态途径在控制外来种入侵、设计管理计划等方面将发挥积极的作用。在景观水平上,基于植物 FGs 的现状和潜在植被斑块重构是将来努力的方向之一;(4)基于植物 FGs 的模拟技术仍需提高。目前,基于植物 FGs 的模型多只单纯考虑了环境因素的制约,忽略了生态因子之间的相互作用,而对 FGs 之间相互作用的考虑也不够充分。这种预测结果决定了只反映 FGs 的基础生态位,而不能反映其实际生态位^[64]。一般来讲,生态因子之间的相互作用存在两种情况,一种是生物间的相互作用,包括物种组内或组间的竞争、促进作用等;二是非生物间的相互作用,如单个环境因素对植物 FGs 分布的影响程度取决于其它的环境因素。对于非生物因子间的相互作用可通过模型技术(如广义线性回归、分类树等)较好的解决^[68],而对于生物之间相互作用的确定却存在相当大的难度,特别是在生物之间相互作用因素的选择和定量化方面。虽然在局域水平上采用控制实验的方法可以定量确定生物相互作用的影响(如种间竞争)^[69],但是随着空间尺度的增大,对生物相互作用因素的选择和定量化仍然没有较好的解决办法。

近年来,我国学者在植物 FGs 方面逐渐开展了一些研究工作,研究内容涉及生物多样性与生态系统功

能^[70]、FGs 划分^[71-73]、FGs 分布与环境因子的动态关系^[74-76]以及 FGs 对干扰的响应^[77]等方面。虽然我国有关植物 FGs 研究取得了较大进展,但仍有许多方面需要加强,主要体现在:(1) 大量工作集中在对草本植物的研究,对木本植物的研究较少;(2) 研究尺度以局域水平为主,基于景观及以上尺度研究较少;(3) 研究内容分散,系统性较差;(4) 研究方法多样,数据规范不统一,研究结果可比性较差;(5) 大多数有关植物 FGs 的研究集中在我国北方地区,在生物多样性较高的南方热带地区研究较少。为此,开展热带森林、兼顾多尺度、数据规范统一以及系统的植物 FGs 研究是目前亟需开展的工作。有关热带森林植物 FGs 研究的思路和方法对其它的复杂森林群落(如亚热带常绿阔叶林)也具有重要的借鉴作用。

References:

- [1] Wright S J. Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology and Evolution*, 2005, 20(10): 553-560.
- [2] Cummins K W. Structure and function of stream ecosystems. *Bioscience*, 1974, 24(11): 631-641.
- [3] Blondel J. Guilds or functional groups; does it matter?. *Oikos*, 2003, 100(2): 223-231.
- [4] Lavorel S, McIntyre S, Landsberg J, Forbes T D A. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*, 1997, 12(2): 474-478.
- [5] 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.
- [6] Root R B. The niche exploitation pattern of the blue-gray Gnatcatcher. *Ecological Monographs*, 1967, 37(4): 317-350.
- [7] Grime J P, Hodgson J G, Hunt R. *Comparative Plant Ecology: a Functional Approach to British Species*. London: Hyman, 1988.
- [8] Swaine M D, Whitmore T C. On the definition of ecological species groups in tropical forests. *Vegetatio*, 1988, 75(1/2), 81-86.
- [9] Walker B H. Landscape to regional scale response of terrestrial ecosystems to global change. *AMBIO*, 1994, 23(1): 67-73.
- [10] Skarpe C. Plant functional types and climate in a Southern African savanna. *Journal of Vegetation Science*, 1996, 7(3): 397-404.
- [11] Noble I R, Gitay H. A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. *Journal of Vegetation Science*, 1996, 7(3): 329-336.
- [12] Ackerly D D. Community assembly, niche conservatism and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences*, 2003, 164(3): S165-S184.
- [13] Petchey O L, Gaston K J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 2002, 5(3): 402-411.
- [14] Simberloff D, Dayan T. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1991, 22: 115-143.
- [15] Cook E R, Glitzenstein J S, Krusic P J, Harcombe P A. Identifying functional groups of trees in west gulf coast forest (U. S. A.): a tree-ring approach. *Ecological Applications*, 2001, 11(3): 883-903.
- [16] Gitay H, Noble I R. What are functional types and how should we seek them? // 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: 3-19.
- [17] Gitay H, Noble I R, Connell J H. Deriving functional types for rain-forest trees. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10: 641-650.
- [18] Tang H P, Jiang G M. Plant functional type and its significance in ecological research. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, 11(6): 461-464.
- [19] Woodward F I, Cramer W. Plant functional types and climatic changes: introduction. *Journal of Vegetation Science*, 1996, 7: 306-308.
- [20] Nygaard B, Ejrnaes R. A new approach to functional interpretation of vegetation data. *Journal of Vegetation Science*, 2004, 15(1): 49-56.
- [21] Deng F Y, Zang R G, Chen B P. Identification of functional groups in an old-growth tropical montane rain forest on Hainan Island, China. *Forest Ecology and Management*, 2008, 255(5/6): 1820-1830.
- [22] Fonseca C R, Ganade G. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology*, 2001, 89(1): 118-125.
- [23] Finegan B. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution*, 1996, 11(3): 119-124.
- [24] Rees M, Condit R, Crawley M, Pacala S, Tilman D. Long-term studies of vegetation dynamics. *Science*, 2001, 293(5530): 650-655.
- [25] Denslow J S, Guzman S. Variation in stand structure, light, and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. *Journal of Vegetation Science*, 2000, 11(2): 201-212.
- [26] Denslow J S. (1996) Functional groups diversity and recovery from disturbance // Orinas G H, Dirzo R, Cushman J H. *Biodiversity and Ecosystem Processes in Tropical Forests*. Berlin: Springer-Verlag Press, 1996: 127-152.
- [27] Guariguata M R, Ostertag R. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 2001, 148(1/3): 185-206.
- [28] Howorth R, Pendry C. Post-cultivation secondary succession in a Venezuelan lower montane rain forest. *Biodiversity and Conservation*, 2006, 15

- (2): 693-715.
- [29] Metzger J P. Tree functional group richness and landscape structure in a Brazilian tropical fragmented landscape. *Ecological Applications*, 2000, 10 (4): 1147-1161.
- [30] Hill J L, Curran P J. Area, shape and isolation of tropical forest fragments: effects on tree species diversity and implications for conservation. *Journal of Biogeography*, 2003, 30: 1391-1403.
- [31] Grubb P J. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 1977, 52 (9): 107-145.
- [32] Baker T R, Swaine M D, Burslem D F. Variation in tropical forest growth rates: combined effects of functional group composition and resource availability. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2003, 6(1/2): 21-36.
- [33] Tilman D. Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos*, 1990, 58(1): 3-15.
- [34] Grytnes J A, Beaman J H. Elevational species richness patterns for vascular plants on Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Biogeography*, 2006, 33 (10): 1838-1849.
- [35] Kariuki M, Rolfe M, Smith R G B, Vancley J K, Kooyman R M. Diameter growth performance varies with species functional-group and habitat characteristics in subtropical rainforests. *Forest Ecology and Management*, 2006, 225(1/3): 1-14.
- [36] Yamada T, Zuidema P A, Itoh A, Yamakura T, Ohkubo T, Kanzaki M, Tan S, Ashton P S. Strong habitat preference of a tropical rain forest tree does not imply large differences in population dynamics across habitats. *Journal of Ecology*, 2007, 95(2): 332-342.
- [37] Pausas J G, Austin M P. Patterns of plant species richness in relation to different environments: an appraisal. *Journal of Vegetation Science*, 2001, 12(2): 153-166.
- [38] Dickinson M B, Whigham D F, Hermann S M. Tree regeneration in felling and natural treefall disturbances in a semideciduous tropical forest in Mexico. *Forest Ecology and Management*, 2000, 134(1/3): 137-151.
- [39] Vandermeer J, Granzow de la Cerda I, Boucher D, Perfecto I, Ruiz J. Hurricane disturbance and tropical tree species diversity. *Science*, 2000, 290(5492): 788-791.
- [40] Cochrane M A. Fire science for rainforests. *Nature*, 2003, 421(6926): 913-919.
- [41] Pausas J G, Bradstock R A, Keith D A, Keeley J E. Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology*, 2004, 85(4): 1085-1100.
- [42] Scheffer M, Carpenter S, Foley J A, Folke C, Walker B. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 2001, 413(6856): 591-596.
- [43] Naeem S. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology*, 1998, 12(1): 39-45.
- [44] Vinebrooke R D, Cottingham K L, Norberg J, Scheffer M, Dodson S I, Maberly S C, Sommer U. Impacts of multiple stressors on biodiversity and ecosystem functioning: the role of species co-tolerance. *Oikos*, 2004, 104(3): 451-457.
- [45] Harrington R, Woiod I, Sparks T. Climate change and trophic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 1999, 14(4): 146-150.
- [46] Condit R, Hubbell S P, Foster R B. Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *Journal of Vegetation Science*, 1996, 7: 405-416.
- [47] Borchert R. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, 1994, 75(5): 1437-1449.
- [48] Wright S J, Calderon O. Seasonal, El Niño and longer term changes in flower and seed production in a moist tropical forest. *Ecology Letters*, 2006, 9(1): 35-44.
- [49] Curran L M, Caniago I, Paoli G D, Astianti D, Kusneti M, Leighton M, Nirarita C E, Haeruman H. Impact of El Niño and logging on canopy tree recruitment in Borneo. *Science*, 1999, 286(5447): 2184-2188.
- [50] Chazdon R L, Brenes A R, Alvarado B V. Effects of climate and stand age on annual tree dynamics in tropical secondary-growth rain forests. *Ecology*, 2005, 86(7): 1808-1815.
- [51] Gourlet-Fleury S, Houllier F. Modelling diameter increment in a lowland evergreen rain forest in French Guiana. *Forest Ecology and Management*, 2000, 131(1/3): 269-289.
- [52] Chave J. Study of structural, successional and spatial patterns in tropical rain forests using TROLL, a spatially explicit forest model. *Ecological Modelling*, 1999, 124(2/3): 233-254.
- [53] Bossel H, Krieger H. Simulation of multi-species tropical forest dynamics using a vertically and horizontally structured model. *Forest Ecology and Management*, 1994, 69(1/3): 123-144.
- [54] Guisan A, Zimmerman N E. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 2000, 135(2/3): 147-186.
- [55] Leathwick J R. New Zealand's potential forest pattern as predicted from current species-environment relationships. *New Zealand Journal of Botany*, 2001, 39(3): 447-464.
- [56] Breiman L, Friedman J H, Olshen R A, Stone C G. *Classification and Regression Trees*. Belmont: Wadsworth International Group, 1984.
- [57] Mastrorillo S, Lek S, Dauba F, Belaud A. The use of artificial neural networks to predict the presence of small-bodied fish in a river. *Freshwater Biology*, 1997, 38(2): 237-246.
- [58] McCullagh P, Nelder J A. *Generalized Linear Models*. London: Chapman and Hall, 1989.

- [59] Stockwell D R B, Beach J H, Stewart A, Vorontsov G, Vieglais D, Pereira R S. The use of the GARP genetic algorithm and Internet grid computing in the Lifemapper world atlas of species biodiversity. *Ecological Modelling*, 2006, 195(1/2): 139-145.
- [60] Gili J M. Variability of the keystone species concept in marine ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 2002, 17(11): 499-499.
- [61] Berlow E L. Strong effects of weak interactions in ecological communities. *Nature*, 1999, 398(3756): 330-334.
- [62] Ferrier S, Drielsma M, Manion G. Extended statistical approaches to modelling spatial pattern in biodiversity in northeast New South Wales. II. Community-level modelling. *Biodiversity and Conservation*, 2002, 11(12): 2309-2338.
- [63] Ferrier S, Guisan A. Spatial modelling of biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology*, 2006, 43(3): 393-404.
- [64] Guisan A, Lehmann A, Ferrier S, Austin M, Overton J M C, Aspinall R, Hastie T. Making better biogeographical predictions of species' distributions. *Journal of Applied Ecology*, 2006, 43(3): 386-392.
- [65] Pausas J G. The effect of landscape pattern on Mediterranean vegetation dynamics: a modelling approach using functional types. *Journal of Vegetation Science*, 2003, 14(3): 365-374.
- [66] McGill B J, Enquist B J, Weiher E, Westoby M. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 2006, 21(4): 178-185.
- [67] Chabrierie O, Roulier F, Hoeblich H, Sebert-Cuvillier E, Closset-Kopp D, Leblanc I, Jaminon J, Decocq G. Defining patch mosaic functional types to predict invasion patterns in a forest landscape. *Ecological Applications*, 2007, 17(2): 464-481.
- [68] Maggini R, Lehmann A, Zimmermann N E, Guisan A. Improving generalized regression analysis for the spatial prediction of forest communities. *Journal of Biogeography*, 2006, 33(10): 1729-1749.
- [69] Leathwick J R, Austin M P. Competitive interactions between tree species in New Zealand's old-growth indigenous forests. *Ecology*, 2001, 82(9): 2560-2573.
- [70] Bai Y F, Chen Z Z. Effects of long-term variability of plant species and functional groups on stability of a *Leymus chinensis* community in the Xilin River basin, Inner Mongolia. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24(6): 641-647.
- [71] Shen Z H, Zhang X S. A study on the classification of the plant functional types based on the topographical pattern of plant distribution. *Acta Botanica Sinica*, 2000, 42(11): 1190-1196.
- [72] Weng E S, Zhou G S. Defining plant functional types in China for global change studies. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(1): 81-97.
- [73] Li Y D, Xu H, Chen D X, Luo T S, Mo J H, Luo W, Chen H Q, Jiang Z L. Discussing on the ecological species groups and functional groups division based on the interspecific association-A case study on the arbor layer data in tropical lowland rain forest of Jianfengling, Hainan Island, China. *Scientia Silvae Sinicae*, 2007, 43(4): 9-16.
- [74] Bai Y F, Zhang L X, Zhang Y, Chen Z Z. Changes in plant functional composition along gradients of precipitation and temperature in the Xilin River basin, Inner Mongolia. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26(3): 308-316.
- [75] Han M, Yang L M, Zhang Y G, Zhou G S. The biomass of C3 and C4 plant function groups in *Leymus chinensis* communities and theirs response to environmental change along Northeast China transect. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(6): 1825-1832.
- [76] Zhang Z D, Zang R G. Influence of ecological factors on distribution of woody plant functional types in a natural tropical forest landscape, Bawangling, Hainan Island, south China. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(6): 1092-1102.
- [77] Wang G J, Wang S P, Hao Y B, Cai X C. Effect of grazing on the plant functional group diversity and community biomass and their relationship along a precipitation gradient in Inner Mongolia steppe. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(7): 1649-1656.

参考文献:

- [18] 唐海萍, 蒋高明. 植物功能型及其生态学意义. *应用生态学报*, 2000, 11(6): 461-464.
- [70] 白永飞, 陈佐忠. 锡林河流域羊草草原植物种群和功能群的长期变异性及其对群落稳定性的影响. *植物生态学报*, 2000, 24(6): 641-647.
- [71] 沈泽昊, 张新时. 基于植物分布地形格局的植物功能型划分研究. *植物学报*, 2000, 42(11): 1190-1196.
- [72] 翁恩生, 周广胜. 用于全球变化研究的中国植物功能型划分. *植物生态学报*, 2005, 29(1): 81-97.
- [73] 李意德, 许涵, 陈德祥, 骆士寿, 莫锦华, 罗文, 陈焕强, 蒋忠亮. 从植物种群联结性探讨生态种组与功能群划分——以尖峰岭热带低地雨林乔木层数据为例. *林业科学*, 2007, 43(4): 9-16.
- [74] 白永飞, 张丽霞, 张焱, 陈佐忠. 内蒙古锡林河流域草原群落植物功能群组成沿水热梯度变化的样带研究. *植物生态学报*, 2002, 26(3): 308-316.
- [75] 韩梅, 杨利民, 张永刚, 周广胜. 中国东北样带羊草群落 C3 和 C4 植物功能群生物量及其对环境变化的响应. *生态学报*, 2006, 26(6): 1825-1832.
- [76] 张志东, 臧润国. 海南岛霸王岭热带天然林景观中木本植物功能型分布的影响因素. *植物生态学报*, 2007, 31(6): 1092-1102.
- [77] 王国杰, 汪诗平, 郝彦宾, 蔡学彩. 水分梯度上放牧对内蒙古主要草原群落功能群多样性与生产力关系的影响. *生态学报*, 2005, 25(7): 1649-1656.