

DOI: 10.5846/stxb201401280206

薛倩妮, 闫明, 毕润成. 山西五鹿山森林群落木本植物功能多样性. 生态学报, 2015, 35(21): - .

Xue Q N, Yan M, Bi R C. Functional diversity research of tree and shrub layers in forest communities of the Wulu Mountains Nature Reserve in Shanxi, China. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(21): - .

山西五鹿山森林群落木本植物功能多样性

薛倩妮, 闫明*, 毕润成

山西师范大学生命科学学院, 临汾 041004

摘要:通过选取群落中木本植物种子的扩散方式、传粉方式、植株高度和盖度等 13 个功能性状, 计算出群落的 6 个功能多样性指数: 功能性状距离、功能性状平均距离、功能体积、功能均匀度、功能分散指数和 Rao 二次熵指数, 结合群落物种丰富度指数、香农-威纳指数和物种均匀度指数对山西五鹿山森林群落木本植物功能多样性进行研究。结果表明: (1) 功能性状距离、功能性状平均距离、功能体积与物种丰富度、香农-威纳指数显著正相关; 功能均匀度与香农-威纳指数、物种均匀度指数显著正相关; 功能分散指数、Rao 二次熵指数与物种均匀度指数、香农-威纳指数显著正相关; (2) 功能多样性的差异很大程度上是由于物种差异所引起的; (3) 6 个功能多样性指数可分为三类: 功能性状距离、功能性状平均距离、功能体积为功能丰富度指数; 功能均匀度为功能均匀度指数; 功能分散指数和 Rao 二次熵指数为功能离散度指数。该分类结果符合指数的计算方法和生态学意义, 以及相互独立的标准。

关键词:五鹿山; 功能多样性; 功能性状

Functional diversity research of tree and shrub layers in forest communities of the Wulu Mountains Nature Reserve in Shanxi, China

XUE Qianni, YAN Ming*, BI Runcheng

College of Life Sciences, Shanxi Normal University, Linfen 041004, China

Abstract: Functional diversity has been a hot topic in biodiversity research in recent years, addresses a wide range of important ecological questions while linking species and ecosystems through mechanisms such as complementary resource use and mutualism. Understanding plant functional diversity as a component of biodiversity is important understanding the link between ecosystem function and biodiversity. However, the concept itself remains rather ambiguous because of questions that remain related to defining, measuring, and assessing the performance of functional diversity. In view of the extensive literature on this topic, we systematically define functional diversity and subsequently introduce and compare six methods of measuring functional diversity. We selected 13 functional traits of various species: seed dispersal, pollination methods, plant height, coverage, vegetation type (such as herb, shrub, or tree), leaf shape, blade hardness, length of the flowering period, flowering period, fruit type, fruit shape, fruit ripening period, vegetation was stabbed. We used measures of these traits to calculate six functional diversity indices: functional attribute diversity, modified functional attribute diversity, convex hull hyper-volume, functional evenness, quadratic entropy, and functional dispersion, combined with a community species richness index the Shannon - Wiener index and a species evenness index. Functional diversity of tree and shrub layers studied in the Wulu Mountains National Nature Reserve in Shanxi, China. The study had two goals: to explore the relationship between species and functional diversity and to analyze characteristics of currently used functional diversity

基金项目:国家自然科学基金项目(30800133, 31270461); 山西师范大学校基金项目(ZR1211)资助

收稿日期:2014-01-28; **网络出版日期:**2015-04-14

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: mycorrhiza@sina.com

indices. unctional attribute diversity, modified functional attribute diversity and convex hull hyper-volume were positively correlated with species abundance and the Shannon-Wiener Index. Functional evenness was positively correlated with the Shannon-Wiener and species evenness indices. Quadratic entropy and functional dispersion were positively correlated with species evenness and Shannon-Wiener indices. We measured the functional diversity of forest communities in the Wulu Mountains Nature Reserve in Shanxi using the six functional diversity indices. We found that functional diversity is an increasing function of species richness and diversity. differences functional diversity were largely affected by differences in the 13 selected functional traits. Vegetation differed among communities reflecting variations among communities. Species abundance varied among communities, indicating that any variation in species leads to differences among communities. sing both Pearson correlation and principal component analysis (PCA), indices of functional diversity be divided into three main categories, each corresponding to a single aspect of functional diversity: functional richness (functional attribute diversity, modified functional attribute diversity, convex hull hyper-volume), functional evenness, and functional divergence (quadratic entropy functional dispersions). Each index reflected the definition of its properties, the different aspects of functional diversity independent each other. The results indicated all of these indices are significantly correlated with each other. these functional diversity indices provide effective measures functional diversity. In practical research, we propose researchers should use several indices simultaneously to evaluate functional diversity. Thus, research related to community functional diversity of the Wulu Mountains Nature Reserve significant vegetation recovery and protection because understanding functional diversity will allow land managers to protect and recover degraded communities.

Key Words: Wulu Mountains; Functional diversity; unctional trait

近年来基于物种功能特征的功能多样性研究方法在生态学领域倍受重视^[1]。物种功能多样性是以被视为物种功能多样性单位的功能特征为基础,是指特定生态系统中所有物种功能特征的数值和范围^[2,3]。功能多样性测定的实质就是功能性状多样的测定^[3],而功能性状是指那些可以影响生态系统属性或植物对环境条件变化应答的生物性状。如:植物的生活型、传粉类型和种子的扩散方式等。它直接统计性状,对性状层面的差异较为敏感,在体现群落差异性上也就更加准确^[4]。

对于功能多样性的研究,目前主要集中在以下几个方面:对于功能多样性指数的提出、验证和改进;确定功能多样性与生态系统功能、过程的关系;利用功能多样性揭示物种共存机制和组配法则。Mason 等人认为单一的指数无法准确的代表功能多样性,所以提出一个框架:将功能多样性分解为功能丰富度、功能均匀度和功能离散度三个相互独立的部分,并分别进行定量计算,为验证功能多样性的三个部分对生态系统的影响提供了理论基础^[5]。功能多样性实质是研究物种功能距离的多样性,因此研究功能多样性所用到的方法本身受物种丰富度和多样性的影响。Mason 等人的研究表明,随着物种多样性的增加功能多样性增加^[5];与此相反,Ricotta 则认为随着物种多样性的增加功能离散度逐渐减少^[6]。那么,功能多样性三类指数之间及其与物种多样性之间究竟存在怎样的关系,仍是一个值得深入探讨的问题。对山西五鹿山国家级自然保护区森林群落木本植物功能多样性和物种多样性的测定,探讨功能多样性指数间的区别和联系及功能多样性和物种多样性之间的内在联系。旨在为功能多样性指数的使用提供实践依据,并对五鹿山自然保护区森林群落的保护和管理提供科学依据。

1 研究区域与研究方法

1.1 自然概况

五鹿山自然保护区地处位于吕梁山脉的南面,山西省临汾市蒲县和隰县交界处。地理位置 36°28'45" N—36°38'20" N, 111°08'E—111°18'E。保护区总面积 20617.3 hm²^[6]。主峰五鹿山位于保护区西部,海拔 1946.3 m。保护区的气候属暖温带大陆性季风气候,年平均气温 8.7℃,极端最高气温 36.4℃,极端最低气温

-23.2℃。无霜期 150—180 d。降水量年均 500—560 mm 左右,最高 899.5 mm,最低 346.4 mm。保护区内的土壤呈明显的垂直分布,在区内自上而下土壤类型共分为棕壤、褐土、草甸土、山地草甸土 4 个土类^[7]。该区的地带性植被属于暖温带落叶阔叶林。主要群系类型有:辽东栎林、油松林、白皮松林、山地杨桦林和榆、槭杂木林等;建群种主要有辽东栎(*Quercus wutaishangensis*)、油松(*Pinus tabulaeformis*)、白皮松、山杨(*Populus davidiana*)和白桦(*Betula platyphylla*)、暴马丁香(*Syringa reticulata*)等;伴生种主要有茶条槭(*Acer ginnala*)、细裂槭(*Acer stenolobum*)、野山楂(*Crataegus pinnatifida*)和野胡桃(*Juglans cathayensis*)等。

1.2 研究方法

1.2.1 取样方法

2012 年 10 月在五鹿山采用典型的样地取样方法进行野外调查,选取 7 个代表性样地,样地的植被类型为辽东栎林、油松林、白皮松林、油松+辽东栎林、油松+白皮松林、山地杨桦林和榆、槭杂木林。每个样地包含 6 个 10 m×10 m 的乔木样方,每个乔木样方的对角线两个角上分别设一个 5 m×5 m 的灌木样方。其中包括乔木样方 42 个,灌木样方 84 个。记录每个样方中所有乔木、灌木编号、种名、株树、高度、胸径、冠幅、盖度。共记录了 30 个乔木物种,69 个灌木物种。

1.2.2 数据处理

1.2.2.1 重要值的计算

重要值是相对多度、相对高度、相对优势度的总和^[8]。

重要值 = (相对多度 + 相对高度 + 相对优势度) / 3

相对多度 = (某种的多度 / 所有种的多度和) × 100%

相对高度 = (某种的高度 / 所有种的高度和) × 100%

相对优势度 = (某种的胸径 / 所有种的胸径和) × 100%^[9]

1.2.2.2 物种多样性计算

在对群落物种多样性指数测定估计的过程中,为了综合考虑,避免单一选取造成的不足,本文选取了 3 个常见的物种多样性指数^[10]。物种丰富度 S 指群落中物种数目的多寡,多样性 H 是物种丰富度和均匀度的综合指标,均匀度 E 指群落中物种数目分配的均匀程度。

丰富度指数 S = 样方物种数

Shannon-Wiener 多样性指数: $H = -\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$

Pielou 均匀度指数: $J = \frac{H}{\ln S}$

以上 P_i 表示第 i 个种的多度比例; S 为种 i 所在样方的物种总数。

1.2.2.3 功能特征数据的选择和获取

本研究中共选取 13 个功能特征类型^[11],具体特征种类和特征数据类型等见表 1。植物的高度和盖度这两个功能特征数据通过野外调查获得,其余 11 个功能特征主要通过查阅《中国植物志》获得。

1.2.2.4 功能多样性指数计算

本文选取了常用的 6 个常用的功能多样性指数:功能性状距离、功能性状平均距离、功能体积、功能均匀度、功能分散指数、Rao 二次熵指数并利用常见物种功能性状对其计算。根据计算方法,可将这 6 个功能多样性指数大致分为三类:功能丰富度指数(功能性状距离、功能性状平均距离、功能体积)、功能均匀度指数(功能均匀度)、功能离散度指数(功能分散指数、Rao 二次熵指数)。以上指数均使用 R2.15.2 软件进行计算。

(1) 功能丰富度指数

功能性状距离

FAD(Functional Attribute Diversity) 为多为功能丰富度指数,可同时处理多个性状,其值为物种对在性状空间内的距离之和,通常计算其欧式距离^[12,13]。具体公式如下:

$$d_{ij} = \frac{\sum_{i=1}^n W_{ijk} S_{ijk}}{\sum_i^n W_{ijk}}$$
$$FAD = \sum_{i,j \in \Delta} d_{ij}$$

式中 d_{ij} 为物种之间的功能特征距离, 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)。

表 1 植物功能特征类型
Table 1 The plant functional trait

功能特征类型 Functional trait type	数据类型 Data type	功能特征 Functional trait
种子的扩散方式 Seed dispersal	名称数据	1. 自动散播; 2. 重力散播; 3. 风力散播; 4. 动物散播
传粉方式 Pollination methods	名称数据	1. 风媒; 2. 虫媒
植株高度 Plant height	数值数据	以米为单位
盖度 Coverage	数值数据	盖度百分比
生长型 Vegetative type	名称数据	1. 乔木; 2. 灌木
叶片形状 Leaf shape	名称数据	1. 倒卵形; 2. 卵状椭圆形; 3. 卵状披针形; 4. 宽卵; 5. 三角状卵形; 6. 窄条形; 7. 鳞形; 8. 长圆形
叶片硬度 Blade hardness	名称数据	1. 纸质; 2. 革质; 3. 肉质; 4. 膜质
果实类型 Fruit type	名称数据	1. 坚果; 2. 核果; 3. 浆果; 4. 梨果; 5. 翅果; 6. 双翅果; 7. 球果; 8. 假核果; 9. 花果
果实形状 Fruit shape	名称数据	1. 椭圆形; 2. 卵圆形; 3. 球形; 4. 扁球形; 5. 圆球形
果熟期 Fruit ripening period	数值数据	果实成熟的月份
开花期 Flowering period	数值数据	开花的月份
开花时长 Length of the flowering period	数值数据	开花的月份数量
植株被刺 Vegetation was stabbed	二元数据	0. 有; 1. 无

功能性状平均距离

MFAD (Modified *FAD*) 为多维功能丰富度指数, 由 Schmera 等人将 *FAD* 指数改进后的得出的, 其解决了 *FAD* 总随着物种丰富度的增加而上升的缺点。

$$MFAD = \frac{\sum_{i,j \in \Delta} d_{ij}}{N}$$

式中 d_{ij} 为物种之间的功能特征距离, N 为物种数。

功能体积

FRic (Convex hull hyper-volume) 为多维功能丰富度指数。 *FRic* 利用最小凸多边形 (convex hull) 来计算, 即性状空间内存在一个最小凸多边, 使所有物种的点在其范围内或边上。首先, 依据具有性状极值的物种确定端点; 然后将其连接生成最小凸多边形; 最后计算其面积或体积^[14]。

(2) 功能均匀度

FEve (Functional evenness) 为多维功能均匀度指数。 *FEve* 计算所有物种对间的距离, 并按相对多度权重, 进而生成一个最小生成树, 将所有物种在空间多维性状空间内联系起来。这一指数不但能衡量最小生成树分支长度的均一性, 还能测定物种多度的均匀程度。计算公式如下^[14]:

$$EW_l = \frac{dist(i,j)}{w_i + w_j}$$
$$PEW_l = \frac{EW_l}{\sum_{l=1}^{s-1} EW_l}$$

$$FEve = \frac{\sum \min(PW_i, \frac{1}{S-1} - \frac{1}{S-1})}{1 - \frac{1}{S-1}}$$

式中 EW 为均匀度, $dis(i, j)$ 是物种 i 与物种 j 间的欧式距离, w_i 为物种 i 的相对多度。

(3) 功能离散度指数

功能分散指数

$FDis$ (Functional dispersion) 为多维功能离散度指数, 是计算在多维性状空间内每个物种与重心的平均加权距离, 其中重心是所有物种构成的重心。计算方法如下:

$$c = \frac{\sum a_j x_{ij}}{\sum a_j}$$

$$FDis = \frac{\sum a_j z_j}{\sum a_j}$$

式中 a_j 是物种 j 的相对多度, x_{ij} 是物种 j 第 i 个性状值。 Z_j 是物种 j 到重心 c 的加权距离。

Rao 二次熵指数

FD_Q (Quadratic entropy) 为多维功能离散度指数, FD_Q 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^[15]:

$$d_{ij} = \frac{\sum_i^n = 1 W_{ijk} S_{ijk}}{\sum_i^n = 1 W_{ijk}}$$

$$FD_Q = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S d_{ij} p_i p_j$$

式中 d_{ij} 为物种 i 和物种 j 功能特征距离。 p_i 为种 i 的个体数占群落中总物种个体数的比例。

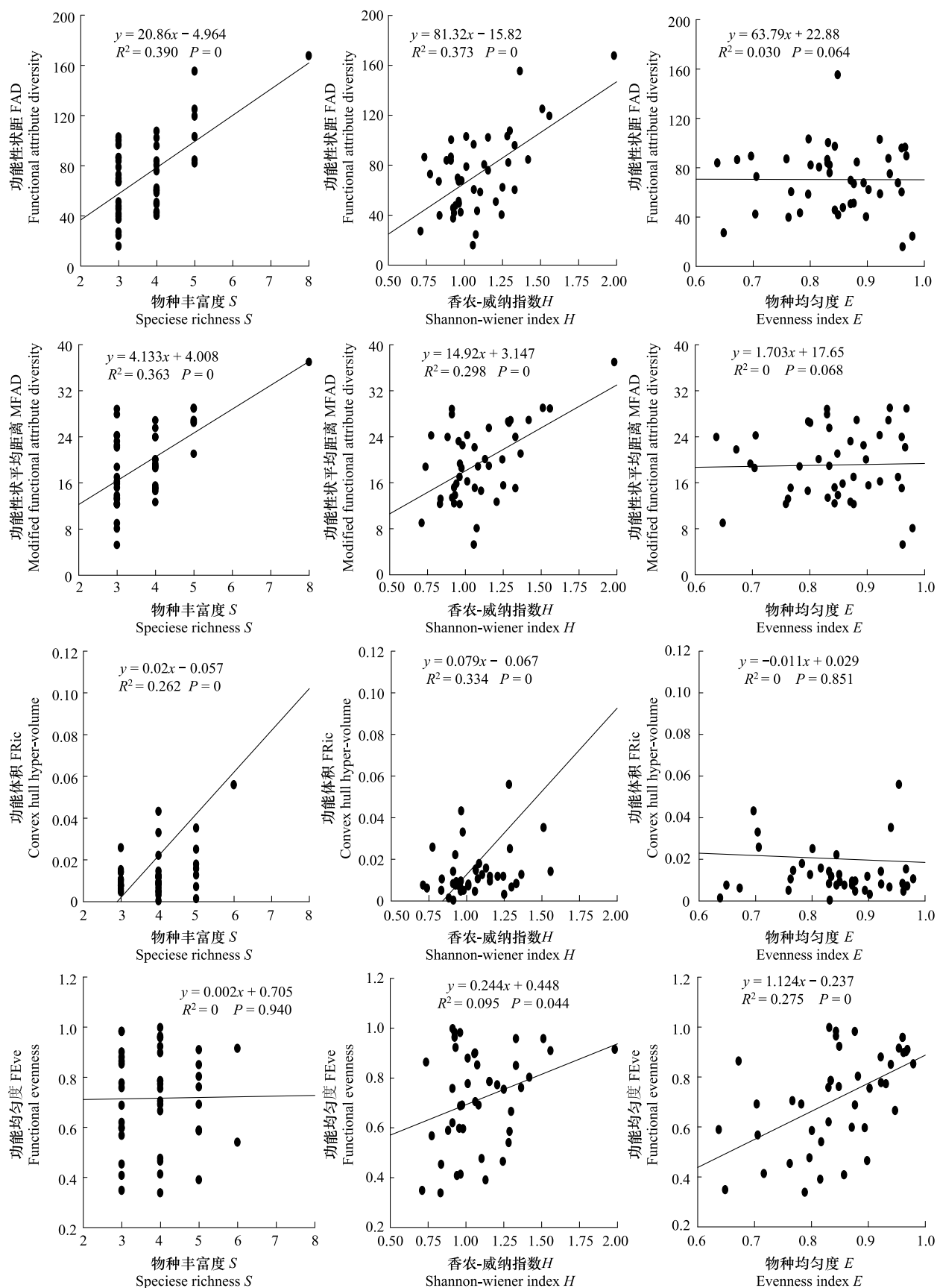
1.2.2.5 相关分析、逐步回归分析、主成分分析

使用 SPSS16.0 统计软件对功能多样性指数之间进行相关分析; 以物种多样性指数对功能多样性指数进行回归分析, 并建立回归方程; 使用 CANOCO4.5 软件主成分分析法对 6 个功能多样性指数进行分类。

2 结果与分析

2.1 功能多样性与物种多样性的关系

研究功能多样性所用到的功能性状距离、功能性状平均距离、功能体积、功能均匀度、功能分散指数、Rao 二次熵指数方法本身受物种多样性的影响, 为了精确的反应他们的关系, 本文用回归的方法进行了研究, 并给出了拟合效果图 (图 1)。从图 1 中我们可以看出功能多样性值随着物种的丰富度、物种多样性的增加而增加, 是物种丰富度和物种多样性的线性增函数。但是不同指数法计算的功能多样性随物种多样性的增加在程度上具有一定的差异。从线性回归方程的斜率上比较对于功能多样性随物种丰富度增加的变化, 功能丰富度 (功能性状距离、功能性状平均距离、功能体积) 随物种丰富度增加程度最大, 其他功能多样性指数随物种丰富度没有明显变化; 功能丰富度 (功能性状距离、功能性状平均距离、功能体积) 随物种多样性增加程度最大, 功能均匀度指数随物种多样性指数增加最小; 功能离散度 (功能分散指数、Rao 二次熵指数) 随物种均匀度增加程度最大, 功能丰富度 (功能性状距离、功能性状平均距离、功能体积) 与物种均匀度关系不显著。从上述分析可以看出, 不论哪种方法计算的功能多样性都随着物种丰富度和物种多样性增加而增加, 这是因为物种丰富度和多样性大的群落出现物种功能差异性的概率也较大。



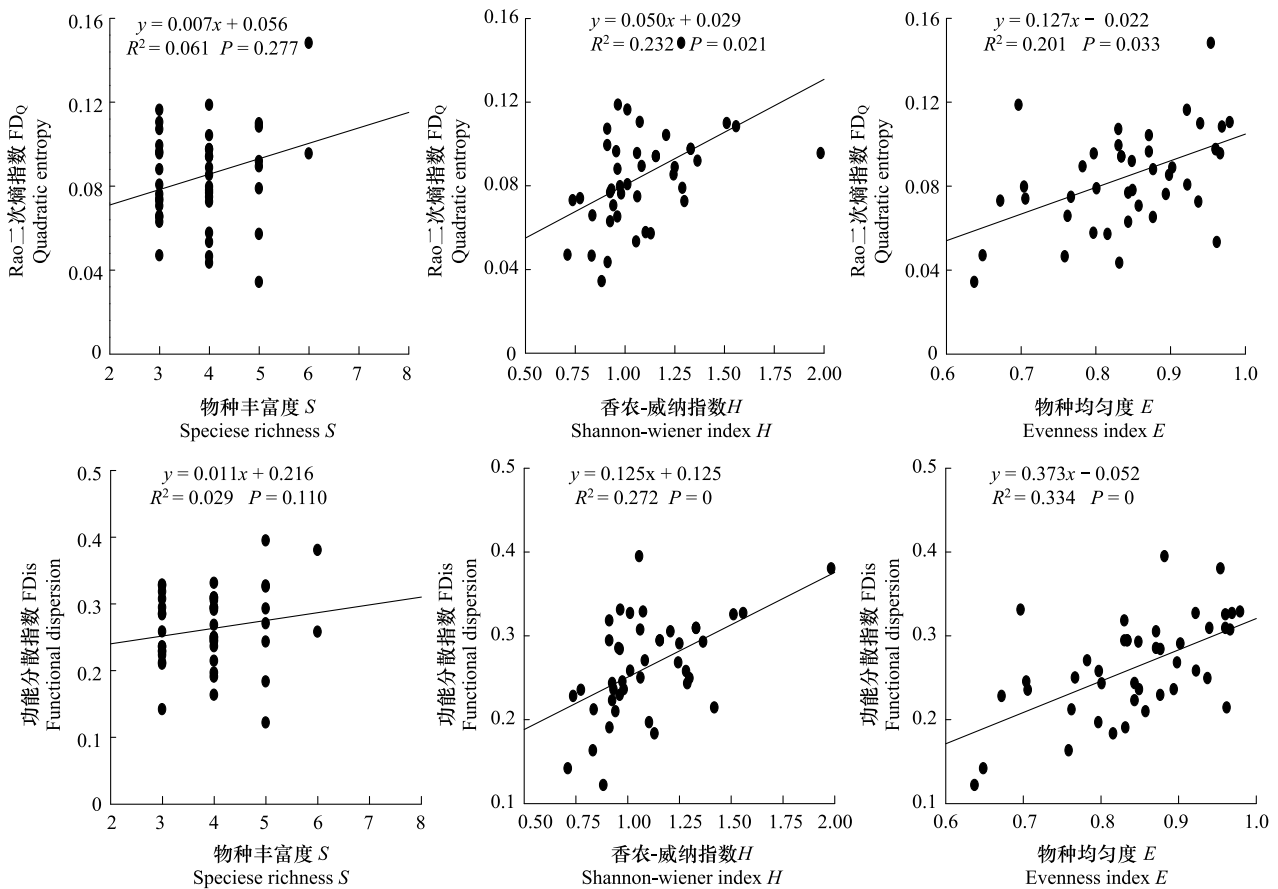


图 1 功能多样性与物种多样之间的回归图

Fig. 1 The relationship between the functional diversity and species diversity

2.2 功能多样性指数间的相关性

对群落的功能多样性指数进行 Pearson 相关检验,选取功能丰富度(功能性状距离、功能性状平均距离、功能体积)功能均匀度指数、功能离散度指数(功能分散指数、Rao 二次熵指数)6 个功能多样性指数进行分析(表 2)。从表 2 中可以看出功能性状距离与功能性状平均距离、功能体积在 0.01 水平呈现显著正相关;功能

表 2 功能多样性指数与物种多样性指数 Pearson 相关系数

Table 2 Pearson correlation coefficients between functional diversity indices and species diversity indices

功能多样性 Functional diversity	功能性状 距离(FAD) Functional Attribute diversity	功能性状平 均距离(MFAD) Modified FAD	功能体积 (FRic) Convex hull hyper-volume	功能均匀度 (FEve) Functional evenness	Rao 二次熵 指数(FDQ) Quadratic entropy	功能分散指数 (FDis) Functional dispersion
功能性状距离(FAD) Functional Attribute diversity	1	0.858 **	0.532 **	0.163	0.258	0.236
功能性状平均距离(MFAD) Modified FAD	0.858 **	1	0.689 **	0.204	0.065	0.061
功能体积(FRic) Convex hull hyper-volume	0.532 **	0.689 **	1	0.261	0.074	0.057
功能均匀度(FEve) Functional evenness	0.163	0.204	0.261	1	0.333	0.298
Rao 二次熵指数(FDQ) Quadratic entropy	0.258	0.065	0.074	0.333	1	0.963 **
功能分散指数(FDis) Functional dispersion	0.236	0.061	0.057	0.298	0.963 **	1

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

性状平均距离与功能体积在 0.01 水平呈现显著正相关;Rao 二次熵指数与功能分散指数在 0.01 水平显著正相关。三类指数内部自相关,且与其他指数相互独立。

2.3 功能多样性指数的主成分分析

Mouchet 等利用模拟数据对三类功能多样性指数的特点和关系进行了验证,证明其符合功能多样性指数分类原则和特性^[16]。利用五鹿山实测数据,用主成分分析法对其进行验证。对群落的功能性状距离、功能性状平均距离、功能体积、功能均匀度、功能分散指数、Rao 二次熵指数 6 个功能多样性指数进行主成分分析(表 3)。从表 3 中可以看出,前 3 个特征根大于 0.8,前三个主成分占有所有主成分的比例分别为 54.405%、20.250%、16.513%,共占有所有主成分的 91.196%。

表 3 功能多样性指数因子分析表

Table 3 Total variance explained of functional diversity indices			
Component 成分	初始特征值 Initial Eigenvalues		
	合计 Total	百分比 /% of Variance	累计百分比 Cumulative/%
1	2.649	54.405	54.405
2	0.986	20.250	74.655
3	0.804	16.513	91.196
4	0.362	7.435	98.603
5	0.048	0.986	99.589
6	0.020	0.411	100.00

表 4 主成分系数矩阵

功能多样性 Functional diversity	成分 Component		
	1	2	3
功能性状距离 <i>FAD</i>	0.903	-0.152	0.083
功能性状平均距离 <i>MFAD</i>	0.895	-0.348	-0.046
功能体积 <i>FRic</i>	0.823	-0.243	-0.243
功能均匀度 <i>FEve</i>	0.416	0.324	-0.827
Rao 二次熵指数 <i>FD_Q</i>	0.438	0.851	0.214
功能分散指数 <i>FD_{is}</i>	0.453	0.824	0.186

表 4 为主成分系数矩阵,图 2 是功能多样性指数分析图。由表 4 和图 2 可知,第一主成分表明和功能性状距离、功能性状平均距离、功能体积高度正相关;第二个主成分表现出与功能分散指数、Rao 二次熵指数高度正相关;第三个主成分与功能均匀度高度负相关。第一主成分在功能性状距离、功能性状平均距离、功能体积有较大的载荷,可看作是功能丰富度因子;第二主成分在功能分散指数、Rao 二次熵指数上有较大的载荷,可看作是功能离散度因子;第三主成分则在功能均匀度上有较大的载荷,可看作是功能均匀度因子。该结果说明三类指数相对独立,进一步证明这分类的合理性。

3 结论与讨论

通过计算功能多样性指数,根据 Pearson 相关分析和主成分分析法,将所研究的功能多样性指数可分为三类。第一类为功能性状距离、功能性状平均距离、功能体积,代表功能丰富度;第二类为功能均匀度指数,代表功能均匀度第三类为功能分散指数和 Rao 二次熵指数,代表功能离散度。指数的分类情况符合各指数的计算方法和意义。三类功能多样性指数内部表现出较高的一致性;3 个功能丰富度指数均与物种丰富度、香农-威纳指数呈现显著正相关关系;2 个功能离散度也均与香农-威纳指数、物种均匀度显著正相关(图 1)。功能性状距离、功能性状平均距离在 0.01 水平呈现显著正相关;功能性状距离、功能体积在 0.01 水平呈现显著正相关;功能性状平均距离与功能体积在 0.01 水平呈现显著正相关;功能分散指数与 Rao 二次熵指数在 0.01 水

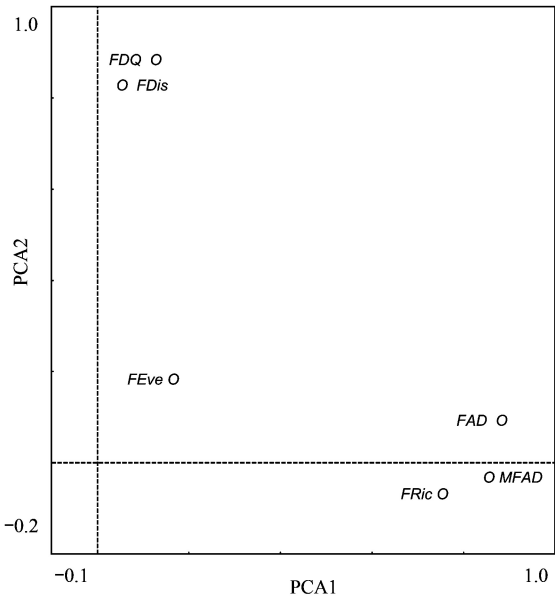


图 2 6 个功能多样性指数主成分分析图

Fig. 2 Component of functional diversity indices

平显著正相关(表 2)。三类指数内部自相关,且相互独立。

Mason 和 Mouillot 分别提出和展示了功能多样性应具有三个层面(丰富度、均匀度、离散度)的单变量框架^[5]。对山西五鹿山森林群落的研究对比了功能多样性指数,并证明指数的确代表功能多样性的不同层面。计算的功能多样性指数可分为三类,并分别与功能多样性的三个独立成分相关。功能丰富度、功能均匀度、功能离散度指数的目的是描述功能多样性的不同方面,因此,这三类指数应当相互独立^[17]。学者们提出的功能多样性指数,大致可分为两类。第一类指数有以下直观上的特点:去除种群中某一物种,这些指数不会上升,也不会随着物种增加而减少^[18]。这类指数随物种丰富度增加而单调增加,被称为 MSR 指数(*be monotonically increasing with species richness*)。该类指数包括功能丰富度指数。如功能性状距离、功能性状平均距离等。第二类指数则增加了物种相对多度的权重,称为权重指数。比起 MSR 指数,权重指数与物种丰富度的相关性较弱。功能均匀度指数和功能离散度指数多为该类指数,如功能分散指数和 Rao 二次熵指数等。

功能丰富度旨在衡量群落中现有物种占据性状空间(生态位空间)的面积/体积,所以往往与物种丰富度呈正相关,因为当性状随机分布时,物种越多,物种占据的性状空间也就越大。这类指数可作为潜在使用或未使用生态位空间的指示。低的功能丰富度意味着群落中部分资源未被利用(可利用生态位未被占据),以致生产力降低。曾有模拟数据分析研究表明,功能丰富度随物种丰富度增加而上升,对五鹿山森林群落木本植物功能多样性的研究结果也符合这一点^[16,17]。因为物种数量的增加会使物种的功能特征值增加,进而增加群落所占据的功能空间值的范围。山西五鹿山木本植物群落功能丰富度指数与功能均匀度指数和功能离散度指数没有显著相关性(表 2),结果符合功能多样性指数独立性的标准。

功能均匀度衡量物种性状平均值在已占据的性状空间中是否分布规律。这类指数一般用来作为资源利用程度的指标(未充分利用或利用过度),进而作为生产力、稳定性、对入侵的抵御能力等指标。功能均匀度高则说明资源利用较充分、均匀、各种资源都用被利用到,且利用程度接近;低则说明某资源利用过度,而其他资源尚未利用或利用很少。功能均匀度与香农-威纳指数、物种均匀度呈显著的正相关关系。因为该指数衡量物种某个性状分布的均匀程度,所以与物种丰富度之间没有显著关系^[16,17]。同功能丰富度指数一样,山西五鹿山木本植物群落的功能均匀度指数也与其他类指数不相关(表 2),具有独立性。

功能离散度描述物种功能和性状空间中物种簇(若干物种聚集在一起)所处位置的差异程度。这类指数可作为群落资源差异程度,乃至竞争的指标。高的功能离散度意味着物种簇分布在性状空间内的边缘。功能离散度与香农-威纳指数、物种均匀度呈显著的正相关关系,因为该类指数是通过物种相对多度来计算各物种间的距离,旨在衡量性状空间内物种簇间的距离,所以不受物种丰富度的影响。功能分散指数与 Rao 二次熵指数显著正相关,而与功能丰富度指数和功能均匀度指数均不相关(表 2)^[19],具有独立性。

综上所述,功能多样性的三类指数都随着物种丰富度和物种多样性增加而增加,因为物种丰富度和多样性大的群落出现物种功能差异性的概率也较大。这说明功能多样性的差异很大程度上是由于物种差异所引起的。值得指出的是,本文中的功能多样性指数主要用到了个体营养特征和生殖特征中的部分功能特征,由于条件限制,缺乏植物生理指标上的特征。在以后的研究期望对植物生理特征指标进行全面的测定,并筛选出能够体现物种不同层面的物种功能特征指标,使物种功能多样性研究真正反映物种功能特征和差异。

参考文献 (References):

- [1] Ackerly D, Cornwell W. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within-and among-community components. *Ecology Letters*, 2007, 10(2): 135-145.
- [2] Cadotte M, Cavender-Bares J, Tilman D. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PLoS ONE*, 2009, 4(5): 843-845.
- [3] Tilman D. Functional diversity. *Encyclopedia of Biodiversity*, 2001, 3:109-120.
- [4] Diaz S, Cabido M. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, 2001, 16(11): 646-655.

- [5] Mason N W H, Mouillot D, Lee W G. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary component of functional diversity. *Oikos*, 2005, 111(1):112-118.
- [6] Ricotta C. A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology*, 2005, 6(5): 479-486.
- [7] 王丽丽, 毕润成, 闫明, 祁建春. 山西五鹿山白皮松群落乔灌层的种间分离. *生态学报*, 2012, 32(17): 5494-5501.
- [8] 刘维璋, 王杰, 王勇, 杨帆. 三峡水库消落区不同海拔高度的植物群落多样性差异. *生态学报*, 2012, 32(17): 5454-5466.
- [9] 索安宁, 巨天珍, 张俊华, 王勤花. 甘肃小陇山锐齿栎群落生物多样性特征分析. *西北植物学报*, 2004, 24(10): 1877-1881.
- [10] 许彬, 张金屯, 杨洪晓, 姜海凤. 百花山植物群落物种多样性研究. *植物研究*, 2007, 27(1): 112-118.
- [11] 曾建飞, 霍春雁. *中国植物志*. 北京: 北京科学出版社, 2012.
- [12] Podani J, Schmera D. On dendrogram based measures of functional diversity. *Oikos*, 2006, 115(1): 179-185.
- [13] 范丽宏. 植物功能多样性的度量方法及应用[D]. 北京: 北京师范大学, 2011.
- [14] Villegger S, Mason N, Mouillot D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 2008, 89(8): 2290-2301.
- [15] 张金屯, 范丽宏. 物种功能多样性及其研究方法. *山地学报*, 2011, 29(5): 513-519.
- [16] Mouchet M A, Villegger S, Mason N W H. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 2010, 24(4): 867-876.
- [17] Schleuter D, Daufresne M, Massol F. A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, 2010, 80(3): 469-484.
- [18] Petchey O L, Gaston K L. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 2006, 9(6): 741-758.
- [19] Laliberte E, Legendre P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 2010, 91(1): 299-305.