

• 综述 •

植物功能性状、功能多样性与生态系统功能：进展与展望

雷羚洁¹ 孔德良² 李晓明¹ 周振兴¹ 李国勇^{1*}¹ (河南大学生命科学学院, 河南开封 475004)² (沈阳农业大学生物科学与技术学院, 辽宁沈阳 110866)

摘要: 植物功能性状与生态系统功能是生态学研究的一个重要领域和热点问题。开展植物功能性状与生态系统功能的研究不仅有助于人类更好地应对全球变化情景下生物多样性丧失的生态学后果, 而且能为生态恢复实践提供理论基础。近二十年来, 该领域的研究迅速发展, 并取得了一系列的重要研究成果, 增强了人们对植物功能性状-生态系统功能关系的认识和理解。本文首先明确了植物功能性状的概念, 评述了近年来植物功能性状-生态系统功能关系领域的重要研究结果, 尤其是植物功能性状多样性-生态系统功能关系研究现状; 提出了未来植物功能性状与生态系统功能关系研究中应加强植物地上和地下性状之间关系及其与生态系统功能、植物功能性状与生态系统多功能性、不同时空尺度上植物功能性状与生态系统功能, 以及全球变化和消费者的影响等方面。

关键词: 生态系统过程; 功能多样性; 生态系统多功能性; 消费者; 全球变化

Plant functional traits, functional diversity, and ecosystem functioning: current knowledge and perspectives

Lingjie Lei¹, Deliang Kong², Xiaoming Li¹, Zhenxing Zhou¹, Guoyong Li^{1*}¹ College of Life Sciences, Henan University, Kaifeng, Henan 475004² Colleges of Bioscience and Biotechnology, Shenyang Agricultural University, Shenyang, 110866

Abstract: Increasing attention has recently been focused on the linkages between plant functional traits and ecosystem functioning. A comprehensive understanding of these linkages can facilitate to address the ecological consequences of plant species loss induced by human activities and climate change, and provide theoretical support for ecological restoration and ecosystem management. In recent twenty years, the evidence of strong correlations between plant functional traits and changes in ecosystem processes is growing. More importantly, ecosystem functioning can be predicted more precisely, using plant functional trait diversity (i.e., functional diversity) than species diversity. In this paper, we first defined plant functional traits and their important roles in determining ecosystem processes. Then, we review recent advances in the relationships between ecosystem functions and plant functional traits and their diversity. Finally, we propose several important future research directions, including (1) exploration of the relationships between aboveground and belowground plant traits and their roles in determining ecosystem functioning, (2) incorporation of the impacts of consumer and global environmental change into the correlation between plant functional traits and ecosystem functioning, (3) effects of functional diversity on ecosystem multifunctionality, and (4) examination of the functional diversity-ecosystem functioning relationship at different temporal and spatial scales.

Key words: ecosystem processes; functional diversity; ecosystem multifunctionality; consumers; global change

近年来, 关于植物功能性状的研究涉及到 从个体到生态系统等多个层次, 并延伸到生态学的

收稿日期: 2015-10-26; 接受日期: 2016-06-01

基金项目: 国家自然科学基金(31270564和31200344)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: lgy535@henu.edu.cn

多个研究领域, 已成为生态学家关注的热点之一。随着对植物功能性状理解的加深, 研究者们逐步认识到, 许多生态学问题都能够从植物功能性状角度得到较好的回答。全面深入地了解植物功能性状及其与生态系统功能之间的关系, 有助于更好地应对全球气候变化和人类活动干扰日益加剧情景下生物多样性丧失的生态学后果。越来越多的研究证据表明, 植物功能性状与生态系统功能关系密切, 并且一定程度上能够指示生态系统功能的变化。植物功能性状多样性是生物多样性的重要组成, 比物种多样性更能准确地预测生态系统的功能或过程变化, 是生态系统功能或过程的主要决定者(Díaz & Cabido, 2001; Díaz et al, 2007; Bernhardt- Römermann et al, 2011; Roscher et al, 2012)。

关于以往植物功能性状的研究成果, 已有多篇综述进行了详细报道(孟婷婷等, 2007; 冯秋红等, 2008; 杨冬梅等, 2012; 刘晓娟和马克平, 2015)。这些综述大多侧重讨论不同植物功能性状间的关系以及植物功能性状随外界环境变化的特点, 而针对植物功能性状及其多样性与生态系统功能关系研究的综述相对缺乏。基于此, 本文针对植物功能性状、功能多样性与生态系统功能的关系等方面的研究成果进行了系统分析和总结, 并展望该领域未来的研究方向。本综述的主要目的是增强人们对植物功能性状-生态系统功能关系的认识和理解, 同时期望为以后开展植物功能性状与生态系统功能关系的研究提供参考。

1 植物功能性状及其重要性

植物功能性状是指在植物个体水平上通过影响植物生长、繁殖和存活能力从而间接地影响其适合度的形态、生理以及生活史特征(Violle et al, 2007)。例如, 植株高度、生活型、叶片氮含量、比叶面积、叶寿命、比根长、根质量比、种子质量等。在自然生态系统中, 植物通过改变其功能性状如高度、叶面积、叶质量、叶寿命、种子大小及其传播方式等, 来适应外界环境条件的改变, 这种改变同时也体现了生态系统功能的变化(Díaz & Cabido, 2001; Li et al, 2008; Messier et al, 2010; Albert et al, 2012)。然而, 自然界植物种类繁多, 气候变化和人类活动干扰的类型、强度等又多种多样, 这使得利用植物功能性状来反映和预测植物群落和生态系

统功能的变化成为一项具有重要意义的工作。

关于植物功能性状与生态系统过程或功能之间的关系, 大多数研究者认为植物群落中优势物种的相对生物量及其特定性状主导着生态系统过程的动态变化(Wardle, 1999; Smith & Knapp, 2003; Vile et al, 2006; Díaz et al, 2007), 即“生物量比”假说(mass-ratio hypothesis; Grime, 1998)。事实上, 该假说也意味着植物功能性状可以用来预测生态系统功能或过程(Grime, 1998; Garnier et al, 2004; Vile et al, 2006; Díaz et al, 2007)。

目前为止, 研究植物功能性状与生态系统功能的主要途径有两种: 一种是基于植物功能性状的群落功能参数(community functional parameter, Violle et al, 2007), 即植物功能性状的群落加权平均值, 一般采用物种的相对生物量或相对多度的加权平均来计算。另一种是植物功能性状多样性, 即在某一特定群落中植物功能性状值的大小、范围和分布状况, 被认为是生物多样性的一个重要组成部分(Petchey & Gaston, 2002; Díaz et al, 2007)。然而, 不管是哪一种方法, 筛选出与特定生态系统过程相关联的植物功能性状是关键。

基于植物功能性状的群落功能参数和植物功能性状多样性都能够强烈影响植物群落构建和生态系统功能或过程(McGill et al, 2006; Scherer-Lorenzen, 2008; Cornwell & Ackerly, 2009)。例如, Ruiz-Benito等(2014)通过比较7种不同类型的西班牙森林发现, 森林碳储量随着基于比叶重的群落功能参数增大而增加。Pakeman等(2011)对草地凋落物分解的研究发现, 优势物种的叶片干物质含量与凋落物质量丢失呈负相关, 是预测凋落物分解快慢的重要指标。此外, 研究发现, 植物功能性状多样性比物种多样性对环境胁迫或扰动更敏感, 更能指示生态系统功能的变化(Cadotte et al, 2009; Flynn et al, 2011), 而且植物功能性状多样性有助于人们理解为什么在不同的研究中物种多样性与生态系统功能之间关系会产生巨大的差异性。

2 基于植物功能性状的群落功能参数与生态系统功能

在植物群落水平上, 基于个体水平植物功能性状计算的群落功能参数(Grime, 1998; Díaz et al, 2007; Violle et al, 2007; Holdaway et al, 2011)与生态

系统功能存在着密切关系。日益增加的研究证据显示,在许多不同类型的生态系统中,植物功能性状,特别是优势物种的功能性状,可能影响种群的稳定性(Májeková et al, 2014),是生态系统过程和功能(如生产力、土壤碳库以及土壤养分动态等)的主要决定者(Wardle et al, 1998; Díaz et al, 2004; Hooper et al, 2005; De Deyn et al, 2008)。例如,优势物种中与碳获取相关的一些性状是生态系统初级生产力和次级生产力的主要决定者(Naeem & Wright, 2003; Pontes et al, 2007)。

植物群落中优势物种的叶片干物质含量(Kazakou et al, 2006; Fortunel et al, 2009; Pakeman et al, 2011)、养分含量、寿命、比叶面积(Cornelissen & Thompson, 1997; Santiago & Wright, 2007; Fortunel et al, 2009)、机械强度(Cornelissen & Thompson, 1997; Cornelissen et al, 1999; Kurokawa & Nakashizuka, 2008)、对昆虫的适口性(Cornelissen et al, 1999)和可消化性(Cornelissen et al, 2004)等性状都直接或间接地决定着凋落物的化学性质,与分解过程息息相关。例如,叶片干物质含量反映叶肉和结构性物质的比例,干物质含量少的叶片一般叶肉多而结构性物质少,对昆虫的适口性强,微生物也易分解,因而容易降解;反之亦然(Kazakou et al, 2006; Poorter et al, 2009; Pakeman et al, 2011)。在世界范围内通过对不同生物区植物群落凋落物分解速率的研究发现,植物叶片性状对不同生物区凋落物分解速率差异的贡献明显大于气候因素的贡献(Cornwell et al, 2008)。另外,根系中根枝末端的吸收根的功能性状,如直径、养分含量、分枝强度等往往影响到根的呼吸、水分和养分吸收以及根的分解等物质循环过程(McCormack et al, 2015),并最终改变物种间的相互作用和植物群落结构。此外,具有根瘤固氮特征的物种所固定的氮也可被其他植物所利用,从而提高植物群落氮素利用效率,导致较高的生态系统生产力。

此外,基于不同植物功能性状(或组合)的群落功能参数将影响着同一生态系统过程或功能(Wright et al, 2004)。例如,植物地上生物量随着相对生长率、比叶面积、株高和根深的增加而增加,却与单位叶面积所对应的根生物量呈负相关(江小雷等, 2009)。最近的一项研究发现,叶片的比叶面积和氮浓度决定植物对光和CO₂的获取能力,叶脉密

度及其气孔数目和大小决定叶片的水分通量,然而这两类植物功能性状组合具有一定的独立性(Li et al, 2015)。

3 植物功能性状多样性与生态系统功能

与物种分类多样性相比,植物功能性状多样性考虑了植物群落中冗余种和种间互补作用(Díaz & Cabido, 2001),把植物功能性状和生态系统功能连接起来(Petchey & Gaston, 2006),并且可以用多个植物功能性状描述生态系统功能(Schleuter et al, 2010)。因此,植物功能性状多样性能够更准确地预测生态系统功能(Hulot et al, 2000; Heemsbergen et al, 2004; Mokany et al, 2008; Milcu et al, 2013, 2014)。近20年来,关于功能性状多样性的研究论文数量一直稳定增加,植物功能性状多样性与生态系统功能的关系已成为生态学研究关注的焦点之一(Villéger et al, 2008; Schleuter et al, 2010)。然而,过去的大多数相关研究都集中在功能多样性指数构建和验证功能多样性的重要性方面,而关于植物功能性状多样性对生态系统功能的影响及其机制的研究相对缺乏。因此,目前为止人们对植物功能性状多样性-生态系统功能关系的认识并不十分清楚。

从20世纪90年代开始,基于植物功能性状的研究逐渐围绕功能多样性与生态系统功能关系展开,而且功能多样性被认为可能是多样性影响生态系统功能的主要机制(Loreau, 1998; Chapin et al, 2000; Tilman, 2000; Loreau et al, 2001)。过去的研究通常认为较高的物种丰富度会具有较高的功能丰富度,因此物种丰富度被看作是功能丰富度的指示。但是,Díaz和Cabido (2001)认为,只有生态位空间随着物种丰富度呈线性关系时,物种多样性才可以替代功能多样性。从理论上来讲,这种情况只有在两种条件下才能发生:一是物种随机地占据生态位空间从而增加了生态位空间的覆盖度;另一种是物种均匀地占据着生态位空间(Díaz & Cabido, 2001)。然而,这两种情况在自然界中是非常罕见的。相反,大多数自然群落中存在着较高的物种间生态位重叠和较大的种内变异。因此,在开展多样性-生态系统功能关系研究时不能简单地把物种多样性等同于植物功能性状多样性。相关实验结果也表明,植物群落中物种多样性的变化通常并不与植物功能性状

多样性的变化保持一致(Cowling et al, 1994; Vazquez & Givnish, 1998; Díaz et al, 1999)。尽管如此, 实践中仍然缺乏统一和便捷的测定植物功能性状多样性的方法(Díaz & Cabido, 2001; Tilman, 2001)。因此, 当前仍有许多研究采用物种丰富度这种简便易测的指标而非植物功能性状多样性来研究多样性-生态系统功能的关系。

关于植物功能性状多样性测定方法, 早期的研究通常是把植物群落中的物种根据某一特定功能性状的不同划分成不同功能类群, 而功能类群的丰富度即为植物功能性状多样性指标。例如, 把草地植物划分为C₄和C₃植物类群, 以及固氮植物和非固氮植物等(Hooper & Dukes, 2004; Petchey & Gaston, 2006; Wright et al, 2006)。研究发现, 植物功能类群丰富度增加可以促进生态系统初级生产(Tilman et al, 1997; Hooper & Dukes, 2004; Hooper et al, 2005), 抑制生物入侵(Dukes, 2001), 调控生态系统对干扰的响应(Hulot et al, 2000)。此外, 植物功能类群丰富度的大小也影响着生态系统内的资源利用效率和总量(Díaz & Cabido, 2001)。然而, 这种测定方法可能会丢失一些连续变量所呈现的信息(Gitay & Noble, 1997), 忽略了物种多样度的重要性(Díaz & Cabido, 2001), 并且在同一植物群落中, 用不同的功能类群划分方法会得到不同的研究结果(Wright et al, 2006)。最近十多年来研究者们发表了许多关于植物功能性状多样性的评价指数(Petchey & Gaston, 2002; Villéger et al, 2008; Schleuter et al, 2010; Casanoves et al, 2011), 弥补了上述划分方法的不足。首先, Mason等(2005)依据物种多样性的组成进行类推, 把植物功能性状多样性也划分为3个组成: 功能丰富度(functional richness)、功能均匀度(functional evenness)和功能离散度(functional divergence), 并推导出各个组成相应的计算方法。之后, Villéger等(2008)在上述研究的基础上通过综合功能丰富度、功能均匀度和功能离散度, 提出了多维度的功能多样性指数计算方法; Schleuter等(2010)在比较和总结前人提出的各种功能多样性指数的基础上, 将植物功能性状的种内差异考虑进去, 提出了新的功能丰富度、功能均匀度和功能离散度的计算方法。

由此可见, 植物功能性状多样性指数的构建仍然还处在不断发展和完善中。尽管目前为止没有一

种功能多样性指数被广泛地应用, 但是研究者们已经开始利用植物功能性状多样性的不同组分(功能丰富度、功能均匀度和功能离散度)来探讨植物多样性影响生态系统功能的潜在机制。此外, 关于上述植物功能性状多样性3个组分的具体计算方法, 已有研究进行了详细的综述和分析(宋彦涛等, 2011), 这里不再赘述。

随着植物功能性状多样性指数的构建和不断发展, 研究者们逐渐开始使用植物功能性状多样性指数探讨植物功能性状多样性与生态系统功能或过程之间的关系。Díaz等(2007)研究发现, 植物叶片性状(叶片氮、木质素含量和叶片抗拉强度)和植被高度的多样性共同决定了亚高山草地生态系统凋落物累积, 而该生态系统的土壤肥力的变异则由植被叶片和根系性状的多样性共同解释。Zhu等(2015)在位于中国黄土高原的16个半干旱恢复草地上研究了植被群落功能组成对土壤侵蚀的影响, 发现功能离散度与土壤侵蚀程度之间存在着较强的负相关关系, 这表明植物功能性状多样性在减少该地区土壤侵蚀方面的重要性。据此, 他们建议在制定该地区生态系统恢复策略时要考虑植物功能性状多样性的恢复。Flynn等(2011)通过对29个草地实验数据综合分析发现, 将植物功能性状多样性与谱系多样性(phylogenetic diversity)结合, 对生物多样性-生态系统生产力关系具有较好的预测能力。在森林生态系统中, Conti和Díaz (2013)通过对阿根廷16个不同类型的森林研究点的调查发现, 森林碳固持与树高度和木质密度的多样性之间存在显著的相关关系, 而与植物叶片性状的多样性无关。农田生态系统的监测实验证明, 提高农田生态系统植物多样性可以增加花性状的多样性, 而不同性状的花有利于吸引更多访花者, 进而可提高农作物产量(Carvalho et al, 2011)。可见, 在多样性高的群落中, 植物功能性状在生态位空间占据的范围越大, 群落在时空变异的环境中就越能高效地利用资源。

尽管如此, 基于植物功能性状多样性的研究方法并非与基于植物物种多样性的研究方法并不是相互独立或平行的, 两者之间存在一定的联系。植物功能性状多样性可以被用于物种多样性影响生态系统功能的机制解释。例如, 选择效应(selection effect)和生态位互补效应(niche complementarity effect)被认为是物种多样性影响生态系统功能的两个

主要机制(Huston, 1997; Loreau, 1998, 2000; Tilman, 1999)。然而, 对于这两种机制来说, 不同物种间植物功能性状的差异均起着决定性的作用。选择效应机制强调物种多样性的增加促进了群落中最有效的物种成为优势物种的可能性(Cardinale et al, 2007), 而群落优势种的功能性状决定了生态系统功能(Grime, 1998; Mokany et al, 2008; Roscher et al, 2012)。生态位互补效应机制关注的是不同植物功能性状的范围和分布。在低生产力或严酷的环境条件下, 由于竞争排斥作用对种间交互作用影响较小, 生态位互补效应机制因而具有重要作用(Warren et al, 2009; Paquette & Messier, 2011)。但是, 另一些研究发现, 互补效应在不同的森林生物群落中具有相同作用(Zhang et al, 2012)。因此, 有研究者认为将基于植物功能性状多样性的方法与基于植物物种多样性的方法结合起来, 将有助于增加对植物多样性-生态系统功能关系的认识(Díaz & Cabido, 2001; Ruiz-Benito et al, 2014)。

4 展望

近年来, 基于植物功能性状组合而非物种组合的实验设计和方法越来越多地被用来探讨植物功能性状及其多样性对生态系统功能的影响机制。未来的研究应注重在过去的研究中被忽略或相对薄弱的方面, 例如植物地上和地下性状间的关系及其与生态系统功能的联系、生态系统多功能性、全球变化和消费者的影响, 以及不同生态学尺度上植物功能性状与生态系统功能关系等。

4.1 植物地上和地下功能性状之间的关系

植物的功能性状除了地上部分以外, 地下部分根系的功能性状, 如根的直径、比根长、组织密度、真菌侵染率、分枝比、相对生长速率等, 直接或间接地影响根系的生长、水分和养分的吸收以及根系死亡后的分解等众多生态系统过程(Kong et al, 2014; Eissenstat et al, 2015; Liu et al, 2015; McCormack et al, 2015)。相对于植物地上部分, 根系的结构和功能存在显著的异质性。例如, 根的末端部分具有吸收功能, 而根基部则具有支持、贮藏、运输等功能; 而且绝大部分的根系与菌根真菌形成共生关系(McCormack et al, 2015)。这些因素都增加了根系功能性状研究的复杂性和艰巨性。同时, 根系和叶片由于处于不同的环境(土壤vs.大气), 所受的选

择压力有很大的差异, 导致它们之间的功能性状可能不具协同性。例如, 比根长和比叶面积这两个关键性状被发现具有较弱的相关性(Withington et al, 2006; Chen et al, 2013; 詹书侠等, 2016)。这表明, 基于地上叶片功能性状与生态系统功能的研究结果可能不适用于地下根系的功能性状。因此, 未来还需要深入地根系功能性状与生态系统功能的关系及其与叶片功能性状与生态系统功能关系的对比研究。这对于深入理解植物功能性状以及功能多样性与生态系统功能的关系和生物进化具有重要意义。

4.2 多个功能性状vs.单一(多个)生态系统功能

生态系统功能通常受到多个植物功能性状的影响(Chown et al, 2004; Díaz et al, 2004)。例如, 植物叶物候和叶倾角都影响生态系统的功能特性。实验表明, 增加叶物候的时间互补性能够增加年生产力, 这种影响可能在物种丰富度低的群落中表现得更突出(Stevens & Carson, 2001)。叶倾角往往是向着能够使植物获得更大的光捕获能力的方向变化(Sonohat et al, 2002; Posada et al, 2009), 从而增加植物的光合作用和净初级生产力。此外, 随着对生态系统了解的加深, 研究者们逐渐认识到生态系统同时提供和维持多个生态系统功能, 即生态系统多功能性(ecosystem multifunctionality)。然而, 直到最近10来年研究者们才开始定量分析生态系统多功能性的测度及其与植物多样性的关系(徐炜等, 2016a, b)。其中, 关于植物功能性状及其多样性对生态系统多功能性的影响研究更是相对缺乏。过去的大多数研究主要集中在单个性状对单一生态系统功能的影响(Fortunel et al, 2009; Pakeman & Marriott, 2010), 以及如何量化植物功能性状多样性和生态系统多功能性等方面(Petchey & Gaston, 2002; Laliberté & Legendre, 2010)。因此, 未来研究需要更多关注多个植物功能性状以及功能多样性与单一生态系统功能或生态系统多功能性的关系。

4.3 环境因子改变和消费者对功能性状-生态系统功能关系的影响

过去的大多数研究均在人工群落或人为操纵的自然群落中开展, 而在野外自然条件下开展的实验研究相对缺乏。这是因为只有人为控制才能使不同群落的外界环境因子保持一致, 然后调控群落组成使之形成物种多样性或功能多样性梯度, 从而探

讨多样性与生态系统功能的关系。然而, 在自然生态系统中, 外界环境的差异性普遍存在。已有的研究结果证明环境因子与植物功能性状共同决定着自然条件下生态系统的功能, 而且植物功能性状也会受到外界环境因子的影响, 随环境因子的变化而改变(Guo et al, 2010; Harel et al, 2011)。此外, 消费者作为生态系统中能量传递的重要部分, 对植物功能性状和生态系统功能具有重要的影响。例如, 植物幼苗和叶片对取食动物的适口性跟植物体氮含量以及多种植物性状有关(Wardle et al, 1998)。因此, 在植物功能性状多样性-生态系统功能关系研究中考虑外界环境因子和消费者的影响, 既可以增强对植物多样性与生态系统功能关系的理解, 又能提高利用生物多样性预测生态系统功能变化的准确性。

4.4 不同时空尺度上植物功能性状与生态系统功能之间的关系

过去大多数研究所选择的植物功能性状值都是某一时间点上的特定值(比如最大高度、成熟叶片的比叶面积和氮含量等), 而没有考虑这些植物功能性状随时间或植物生活史阶段的动态变化。尽管这些植物功能性状的特定值能在一定程度上解释不同生态系统之间的功能差异, 但如果考虑其随植物生长的动态变化, 那么将可能增加其对生态系统功能变化的解释量, 同时也有利于了解植物功能性状改变对生态系统功能的影响机制。但是, 目前为止我们还不清楚植物功能性状及其多样性在时间尺度上的变化如何影响生态系统功能。

此外, 不同空间尺度上植物功能性状及其多样性与生态系统功能关系的研究是未来该领域重要研究方向之一。从最初的植物种内和种间性状的研究(Hudson et al, 2011), 到群落、生态系统尺度(Roscher et al, 2012)和全球尺度的研究(Harrison et al, 2006; Maestre et al, 2012), 人们已从不同空间尺度探究了植物功能性状及其对生态系统功能的作用。然而, 以往的大部分研究仍然集中于小尺度和单一生境条件下, 而大尺度、多生境条件下的研究较少。已有研究表明, 基于植物个体水平的植物功能性状不能完整地描述较大尺度上整个生态系统过程(Pasari et al, 2013)。此外, 气候变化和传统的植被分类方法不能很好地解释生态系统功能或其过程在生物地理学尺度上的差异, 而把植物功能性状

考虑进来被认为将有助于揭示生态系统功能在生物地理学上的变化机制(Reichstein et al, 2014)。因此, 我们建议未来该方向的研究工作重点放在解决不同空间尺度上植物功能性状或植被功能特征的测定与转换问题。例如, 基于植物功能性状的模型构建和推演, 以及先进的遥感技术应用都将有利于推动该研究方向的发展。

致谢: 感谢河南大学杨中领博士在本文成稿过程中提出的宝贵建议。

参考文献

- Albert CH, de Bello F, Boulangeat I, Pellet G, Lavorel S, Thuiller W (2012) On the importance of intraspecific variability for the quantification of functional diversity. *Oikos*, 121, 116–126.
- Bernhardt-Römermann M, Römermann C, Sperlich S, Schmidt W (2011) Explaining grassland biomass—the contribution of climate, species and functional diversity depends on fertilization and mowing frequency. *Journal of Applied Ecology*, 48, 1088–1097.
- Cadotte MW, Cavender-Bares J, Tilman D, Oakley TH (2009) Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PLoS ONE*, 4, e5695.
- Cardinale BJ, Wright JP, Cadotte MW, Carroll IT, Hector A, Srivastava DS, Loreau M, Weis JJ (2007) Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 18123–18128.
- Carvalho LG, Veldtman R, Shenkute AG, Tesfay GB, Pirk CWW, Donaldson JS, Nicolson SW (2011) Natural and within-farmland biodiversity enhances crop productivity. *Ecology Letters*, 14, 251–259.
- Casanoves F, Pla L, Di Rienzo JA, Díaz S (2011) FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2, 233–237.
- Chapin FS, Zavelata ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC, Díaz S (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234–242.
- Chen W, Zeng H, Eissenstat DM, Guo D (2013) Variation of first-order root traits across climatic gradients and evolutionary trends in geological time. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 846–856.
- Chown SL, Gaston KJ, Robinson D (2004) Macrophysiology: large-scale patterns in physiological traits and their ecological implications. *Functional Ecology*, 18, 159–167.
- Conti G, Díaz S (2013) Plant functional diversity and carbon storage—an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *Journal of Ecology*, 101, 18–28.
- Cornelissen JHC, Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Grime JP,

- Marzano B, Cabido M, Vendramini F, Cerabolini B (1999) Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist*, 143, 191–200.
- Cornelissen JHC, Quested HM, Gwynn-Jones D, Van Logtestijn RSP, de Beus MAH, Kondratchuk A, Callaghan TV, Aerts R (2004) Leaf digestibility and litter decomposability are related in a wide range of subarctic plant species and types. *Functional Ecology*, 18, 779–786.
- Cornelissen JHC, Thompson K (1997) Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants. *New Phytologist*, 135, 109–114.
- Cornwell WK, Ackerly DD (2009) Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79, 109–126.
- Cornwell WK, Cornelissen JHC, Amatangelo K, Dorrepaal E, Eviner VT, Hoorens B, Kurokawa H, Pérez-Harguindeguy N, Quested HM, Santiago LS, Wardle DA, Wright IJ, Aerts R, Allison SD, van Bodegom P, Brovkin V, Chatain A, Callaghan TV, Díaz S, Garnier E, Gurvich DE, Kazakou E, Klein JA, Read J, Reich PB, Soudzilovskaia NA, Vaieretti MV, Westoby M (2008) Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, 11, 1065–1071.
- Cowling RM, Mustart PI, Laurie H, Richards MB (1994) Species diversity, functional diversity and functional redundancy in fynbos communities. *South African Journal of Science*, 90, 333–337.
- De Deyn GB, Cornelissen JHC, Bardgett RD (2008) Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters*, 11, 516–531.
- Díaz S, Cabido M (2001) Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 646–655.
- Díaz S, Cabido M, Zak M, Carretero EM, Aranibar J (1999) Plant functional traits, ecosystem structure, and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 10, 651–660.
- Díaz S, Hodgson JG, Thompson K, Cabido M, Cornelissen JHC, Jalili A, Montserrat-Martí G, Grime JP, Zarrinkamar F, Asri Y (2004) The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15, 295–304.
- Díaz S, Lavorel S, de Bello F, Quétier F, Grigulis K, Robson TM (2007) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 20684–20689.
- Dukes JS (2001) Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. *Oecologia*, 126, 563–568.
- Eissenstat DM, Kucharski JM, Zadworny M, Adams TS, Koide RT (2015) Linking root traits to nutrient foraging in arbuscular mycorrhizal trees in a temperate forest. *New Phytologist*, 208, 114–124.
- Feng QH, Shi ZM, Dong LL (2008) Response of plant functional traits to environment and its application. *Scientia Sinicae*, 44, 125–131. (in Chinese with English abstract) [冯秋红, 史作民, 董莉莉 (2008) 植物功能性状对环境的响应及其应用. *林业科学*, 44, 125–131.]
- Flynn D, Mirochnick N, Jain M, Palmer M, Naeem S (2011) Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity–ecosystem-function relationships. *Ecology*, 92, 1573–1581.
- Fortunel C, Garnier E, Joffre R, Kazakou E, Quested H, Grigulis K, Lavorel S, Ansquer P, Castro H, Cruz P, Doležal J, Eriksson O, Freitas H, Golodets C, Jouany C, Kigel J, Kleyer M, Lehsten V, Lepš J, Meier T, Pakeman R, Papatimitriou M, Papanastasis VP, Quétier F, Robson M, Sternberg M, Theau J, Thébaud A, Zarovali M (2009) Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology*, 90, 598–611.
- Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas ML, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neil C, Toussaint JP (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630–2637.
- Gitay H, Noble IR (1997) What are functional types and how should we seek them? In: *Plant Functional Types: Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change* (eds Smith TM, Shugart HH, Woodward FI), pp. 3–19. Cambridge University Press, Cambridge.
- Grime JP (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902–910.
- Guo H, Mazer SJ, Du G (2010) Geographic variation in seed mass within and among nine species of *Pedicularis* (Orobanchaceae): effects of elevation, plant size and seed number per fruit. *Journal of Ecology*, 98, 1232–1242.
- Harel D, Holzapfel C, Sternberg M (2011) Seed mass and dormancy of annual plant populations and communities decreases with aridity and rainfall predictability. *Basic and Applied Ecology*, 12, 674–684.
- Harrison S, Davies KF, Safford HD, Viers JH (2006) Beta diversity and the scale-dependence of the productivity–diversity relationship: a test in the Californian serpentine flora. *Journal of Ecology*, 94, 110–117.
- Heemsbergen DA, Berg MP, Loreau M, van Hal JR, Faber JH, Verhoef HA (2004) Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity. *Science*, 306, 1019–1020.
- Holdaway RJ, Richardson SJ, Dickie IA, Peltzer DA, Coomes DA (2011) Species- and community-level patterns in fine root traits along a 120000-year soil chronosequence in temperate rain forest. *Journal of Ecology*, 99, 954–963.
- Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3–35.

- Hooper DU, Dukes JS (2004) Overyielding among plant functional groups in a long term experiment. *Ecology Letters*, 7, 95–105.
- Hudson JMG, Henry GHR, Cornwell WK (2011) Taller and larger: shifts in Arctic tundra leaf traits after 16 years of experimental warming. *Global Change Biology*, 17, 1013–1021.
- Hulot FD, Lacroix G, Lescher-Moutoué F, Loreau M (2000) Functional diversity governs ecosystem response to nutrient enrichment. *Nature*, 405, 340–344.
- Huston MA (1997) Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, 110, 449–460.
- Jiang XL, Li WQ, Zhang WG (2009) Relationship between plant functional traits and productivity. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)*, 45, 37–41. (in Chinese with English abstract) [江小雷, 李伟琦, 张卫国 (2009) 植物功能性状与生产力的关系. 兰州大学学报(自然科学版), 45, 37–41.]
- Kazakou E, Vile D, Shipley B, Gallet C, Garnier E (2006) Co-variations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old-field succession. *Functional Ecology*, 20, 21–30.
- Kong D, Ma C, Zhang Q, Li L, Chen X, Zeng H, Guo D (2014) Leading dimensions in absorptive root trait variation across 96 subtropical forest species. *New Phytologist*, 203, 863–872.
- Kurokawa H, Nakashizuka T (2008) Leaf herbivory and decomposability in a Malaysian tropical rain forest. *Ecology*, 89, 2645–2656.
- Laliberté E, Legendre P (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299–305.
- Li G, Yang D, Sun S (2008) Allometric relationships between lamina area, lamina mass and petiole mass of 93 temperate woody species vary with leaf habit, leaf form and altitude. *Functional Ecology*, 22, 557–564.
- Li L, McCormack ML, Ma C, Kong D, Zhang Q, Chen X, Zeng H, Niinemets U, Guo D (2015) Leaf economics and hydraulic traits are decoupled in five species-rich tropical-subtropical forests. *Ecology Letters*, 18, 899–906.
- Liu B, Li H, Zhu B, Koide RT, Eissenstat DM, Guo D (2015) Complementarity in nutrient foraging strategies of absorptive fine roots and arbuscular mycorrhizal fungi across 14 coexisting subtropical tree species. *New Phytologist*, 208, 125–136.
- Liu XJ, Ma KP (2015) Plant functional traits—concepts, applications and future directions. *Scientia Sinica Vitae*, 45, 325–339. (in Chinese with English abstract) [刘晓娟, 马克平 (2015) 植物功能性状研究进展. 中国科学: 生命科学, 45, 325–339.]
- Loreau M (1998) Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 95, 5632–5636.
- Loreau M (2000) Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, 91, 3–17.
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle DA (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294, 804–808.
- Maestre FT, Quero JL, Gotelli NJ, Escudero A, Ochoa V, Delgado-Baquerizo M, Garcia-Gomez M, Bowker MA, Soliveres S, Escolar C, Garcia-Palacios P, Berdugo M, Valencia E, Gozalo B, Gallardo A, Aguilera L, Arredondo T, Blones J, Boeken B, Bran D, Conceicao AA, Cabrera O, Chaieb M, Derak M, Eldridge DJ, Espinosa CI, Florentino A, Gaitan J, Gatica MG, Ghiloufi W, Gomez-Gonzalez S, Gutierrez JR, Hernandez RM, Huang X, Huber-Sannwald E, Jankju M, Miriti M, Monerris J, Mau RL, Morici E, Naseri K, Ospina A, Polo V, Prina A, Pucheta E, Ramirez-Collantes DA, Romao R, Tighe M, Torres-Diaz C, Val J, Veiga JP, Wang D, Zaady E (2012) Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. *Science*, 335, 214–218.
- Májeková M, de Bello F, Doležal J, Lepš J (2014) Plant functional traits as determinants of population stability. *Ecology*, 95, 2369–2374.
- Mason NWH, Mouillot D, Lee WG, Wilson JB (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 112–118.
- McCormack ML, Dickie IA, Eissenstat DM, Fahey TJ, Fernandez CW, Guo D, Helmisaari H, Hobbie EA, Iversen CM, Jackson RB, Leppälampi-Kujansuu J, Norby RJ, Phillips RP, Pregitzer KS, Pritchard SG, Rewald B, Zadworny M (2015) Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, 207, 505–518.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178–185.
- Meng TT, Ni J, Wang GH (2007) Plant functional traits, environments and ecosystem functioning. *Journal of Plant Ecology*, 31, 150–165. (in Chinese with English abstract) [孟婷婷, 倪健, 王国宏 (2007) 植物功能性状与环境与生态系统功能. 植物生态学报, 31, 150–165.]
- Messier J, McGill BJ, Lechowicz MJ (2010) How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters*, 13, 838–848.
- Milcu A, Allan E, Roscher C, Jenkins T, Meyer ST, Flynn DF, Bessler H, Buscot F, Engels C, Gubsch M, König S, Lipowsky A, Loranger J, Renker C, Scherber C, Schmid B, Thébaud E, Wubet T, Weisser WW, Scheu S, Eisenhauer N (2013) Functionally and phylogenetically diverse plant communities key to soil biota. *Ecology*, 94, 1878–1885.
- Milcu A, Roscher C, Gessler A, Bachmann D, Gockele A, Guderle M, Landais D, Piel C, Escape C, Devidal S, Ravel O, Buchmann N, Gleixner G, Hildebrandt A, Roy J (2014) Functional diversity of leaf nitrogen concentrations drives grassland carbon fluxes. *Ecology Letters*, 17, 435–444.

- Mokany K, Ash J, Roxburgh S (2008) Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology*, 96, 884–893.
- Naeem S, Wright JP (2003) Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters*, 6, 567–579.
- Pakeman RJ, Eastwood A, Scobie A (2011) Leaf dry matter content as a predictor of grassland litter decomposition: a test of the ‘mass ratio hypothesis’. *Plant and Soil*, 342, 49–57.
- Pakeman RJ, Marriott CA (2010) A functional assessment of the response of grassland vegetation to reduced grazing and abandonment. *Journal of Vegetation Science*, 21, 683–694.
- Paquette A, Messier C (2011) The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 170–180.
- Pasari JR, Levia T, Zavaletaa ES, Tilman D (2013) Several scales of biodiversity affect ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 110, 10219–10222.
- Petchey OL, Gaston KJ (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5, 402–411.
- Petchey OL, Gaston KJ (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9, 741–758.
- Pontes LDS, Soussana JF, Louault F, Andueza D, Carrère P (2007) Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Functional Ecology*, 21, 844–853.
- Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, Wright IJ, Villar R (2009) Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 182, 565–588.
- Posada JM, Lechowicz MJ, Kitajima K (2009) Optimal photosynthetic use of light by tropical tree crowns achieved by adjustment of individual leaf angles and nitrogen content. *Annals of Botany*, 103, 795–805.
- Reichsteina M, Bahn M, Mahechaa MD, Kattgea J, Baldocchi DD (2014) Linking plant and ecosystem functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 13697–13702.
- Roscher C, Schumacher J, Gubsch M, Lipowsky A, Weigelt A, Buchmann N, Schmid B, Schulze ED (2012) Using plant functional traits to explain diversity–productivity relationships. *PLoS ONE*, 7, e36760.
- Ruiz-Benito P, Gómez-Aparicio L, Paquette A, Messier C, Kattge J, Zavala MA (2014) Diversity increases carbon storage and tree productivity in Spanish forests. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 311–322.
- Santiago LS, Wright SJ (2007) Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. *Functional Ecology*, 21, 19–27.
- Scherer-Lorenzen M (2008) Functional diversity affects decomposition processes in experimental grasslands. *Functional Ecology*, 22, 547–555.
- Schleuter D, Daufresne M, Massol F, Argillier C (2010) A user’s guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, 80, 469–484.
- Smith MD, Knapp AK (2003) Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. *Ecology Letters*, 6, 509–517.
- Song YT, Wang P, Zhou DW (2011) Methods of measuring plant community functional diversity. *Chinese Journal of Ecology*, 30, 2053–2059. (in Chinese with English abstract)
- [宋彦涛, 王平, 周道玮 (2011) 植物群落功能多样性的计算方法. *生态学杂志*, 30, 2053–2059.]
- Sonohat G, Sinoquet H, Varlet-Grancher C, Rakocevic M, Jacquet A, Simon JC, Adam B (2002) Leaf dispersion and light partitioning in three-dimensionally digitized tall fescue-white clover mixtures. *Plant, Cell and Environment*, 25, 529–538.
- Stevens MHH, Carson WP (2001) Phenological complementarity, species diversity, and ecosystem function. *Oikos*, 92, 291–296.
- Tilman D (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology*, 80, 1455–1474.
- Tilman D (2000) Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature*, 405, 208–211.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E (1997) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277, 1300–1302.
- Tilman D (2001) Functional diversity. In: *Encyclopedia of Biodiversity* (ed. Levin SA), pp. 109–120. Academic Press, San Diego, CA.
- Vazquez JA, Givnish TJ (1998) Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlan. *Journal of Ecology*, 86, 999–1020.
- Vile D, Shipley B, Garnier E (2006) Ecosystem productivity can be predicted from potential relative growth rate and species abundance. *Ecology Letters*, 9, 1061–1067.
- Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290–2301.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Wardle DA (1999) Is sampling effect a problem for experiments investigating biodiversity–ecosystem function relationships? *Oikos*, 87, 403–407.
- Wardle DA, Barker GM, Bonner KI, Nicholson KS (1998) Can comparative approaches based on plant ecophysiological traits predict the nature of biotic interactions and individual plant species effects in ecosystems? *Journal of Ecology*, 86, 405–420.
- Warren J, Topping C, James P (2009) A unifying evolutionary theory for the biomass–diversity–fertility relationship. *Theoretical Ecology*, 2, 119–126.
- Withington JM, Reich PB, Oleksyn J, Eissenstat DM (2006) Comparisons of structure and life span in roots and leaves among temperate trees. *Ecological Monographs*, 76,

- 381–397.
- Wright IJ, Groom PK, Lamont BB, Poot P, Prior LD, Reich PB, Schulze ED, Veneklaas EJ, Westoby M (2004) Short communication: leaf trait relationships in Australian plant species. *Functional Plant Biology*, 31, 551–558.
- Wright JP, Naeem S, Hector A, Lehman C, Reich PB, Schmid B, Tilman D (2006) Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning. *Ecology Letters*, 9, 111–120.
- Xu W, Jing X, Ma ZY, He JS (2016a) A review on the measurement of ecosystem multifunctionality. *Biodiversity Science*, 24, 72–84. (in Chinese with English abstract) [徐炜, 井新, 马志远, 贺金生 (2016a) 生态系统多功能性的测度方法. *生物多样性*, 24, 72–84.]
- Xu W, Ma ZY, Jing X, He JS (2016b) Biodiversity and ecosystem multifunctionality: advances and perspectives. *Biodiversity Science*, 24, 55–71. (in Chinese with English abstract) [徐炜, 马志远, 井新, 贺金生 (2016b) 生物多样性与生态系统多功能性: 进展与展望. *生物多样性*, 24, 55–71.]
- Yang DM, Zhang JJ, Zhou D, Qian MJ, Zheng Y, Jin LM (2012) Leaf and twig functional traits of woody plants and their relationships with environmental change: a review. *Chinese Journal of Ecology*, 31, 702–713. (in Chinese with English abstract) [杨冬梅, 章佳佳, 周丹, 钱敏杰, 郑瑶, 金灵妙 (2012) 木本植物茎叶功能性状及其关系随环境变化的研究进展. *生态学杂志*, 31, 702–713.]
- Zhan SX, Zheng SX, Wang Y, Bai YF (2016) Response and correlation of above- and below-ground functional traits of *Leymus chnensis* to nitrogen and phosphorus additions. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 36–47. (in Chinese with English abstract) [詹书侠, 郑淑霞, 王扬, 白永飞 (2016) 羊草的地上–地下功能性状对氮磷施肥梯度的响应及关联. *植物生态学报*, 40, 36–47.]
- Zhang Y, Chen HYH, Reich PB (2012) Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of Ecology*, 100, 742–749.
- Zhu H, Fu B, Wang S, Zhu L, Zhang L, Jiao L, Wang C (2015) Reducing soil erosion by improving community functional diversity in semi-arid grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 52, 1063–1072.

(责任编辑: 贺金生 责任编辑: 时意专)