

# 群落构建的中性理论和生态位理论

牛克昌<sup>1\*</sup> 刘恽宁<sup>1</sup> 沈泽昊<sup>1</sup> 何芳良<sup>2</sup> 方精云<sup>1</sup>

<sup>1</sup> (北京大学城市与环境学院生态学系, 北京大学地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871)

<sup>2</sup> (Department of Renewable Resources, University of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada T6G 2H1)

**摘要:** 物种共存和生物多样性维持一直是生态学研究的核心论题。基于物种生态位分化的群落构建理论已经发展了近一个世纪, 但我们对群落构建和生物多样性维持的机理仍然不清楚。近年来, 群落中性理论以其简约性和预测能力成为群落生态研究的焦点, 但由于其“物种在生态功能上等价”的假设与大量研究结果相悖, 同时对自然群落结构的准确预测也只限于少数的生态系统, 因而饱受质疑。如今, 越来越多的生态学家认为群落构建的生态位理论与中性理论之争的最终归宿应该是二者的整合。在本文中, 我们在简要回顾生态位理论和群落中性理论发展的基础上, 分析二者之间的主要分歧和互补性, 试图梳理二者整合的途径。我们认为, 尽管中性理论的发展极大地丰富了群落构建理论, 但二者的整合尚处于初级阶段; 群落构建零模型假说、中性—生态位连续体假说、随机生态位假说等都不失为有价值的尝试, 今后需要在其他类型的生态系统中进行实验验证, 以更好地理解确定性过程和随机过程在决定群落构建和生物多样性维持中的作用。

**关键词:** 物种特征, 生态等价, 随机, 物种相对多度, 物种多度分布

## Community assembly: the relative importance of neutral theory and niche theory

Kechang Niu<sup>1\*</sup>, Yining Liu<sup>1</sup>, Zehao Shen<sup>1</sup>, Fangliang He<sup>2</sup>, Jingyun Fang<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Department of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences and Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871, China

<sup>2</sup> Department of Renewable Resources, University of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada T6G 2H1

**Abstract:** Understanding species coexistence and the maintenance of biodiversity has long been the central interest of ecologists. The niche-based theory of community assembly has dominated community ecology for nearly a century, yet understanding of the mechanisms of species coexistence has remained elusive. The newly developed neutral theory of biodiversity has offered a promising alternative to the niche paradigm. The analytical elegance and simplicity of the neutral theory and its predictive power have made the theory widely popular. However, it is the very same simplicity of the theory (e.g. the symmetric assumption) that makes the theory vulnerable to stark criticisms. Widespread empirical evidence has shown that species in communities are not functionally symmetric; ecological equivalence is more a conceptual simplicity than a biological realism. Recognizing that niche and neutral processes do not have to diametrically oppose each other and a community is likely determined by the interplay of the two processes, ecologists currently are searching to reconcile the two theories by either incorporating drift into niche theory or niche into the neutral framework. However, this reconciliation process is still at its very early stage, we expect this direction will lead to a more complete understanding of community assembly mechanisms. In this paper, we provide a review on the brief histories of the niche and neutral theories, with the focus on comparing the distinct importance of the two theories in explaining community assembly. We discuss in details several integrated models that attempt to unify the niche and neutral theories. We argue that it is an essential step for any successful theory to withstand substantial experimental and field tests. The experimental tests of neutral theories are an important direction that has currently not received due attention.

收稿日期: 2009-06-03; 接受日期: 2009-12-06

基金项目: 国家自然科学基金(40638039)和国家科技支撑计划(2007BAC06B01)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: kechangniu@pku.edu.cn

**Key words:** species traits, ecological equivalence, stochasticity, species relative abundance, species abundance distribution

一个多世纪以来,生物多样性的形成和维持机理即群落构建(community assembly)机制一直是生态学研究的核心论题。传统的观点认为,各物种特征的权衡(trade-offs)和组合的不同决定了其生活史对策(life historical strategy,如资源利用方式)的不同,由此决定了各物种在群落中所占有的生态位(niche)不同,进而决定了多物种的稳定共存(Hutchinson, 1959; Vandermeer, 1972; Silvertown, 2004)。也就是说,物种在群落中的共存是以生态位的分化为前提的,生态位相同的物种可能因竞争共同的资源而发生竞争排除,不能稳定共存(Vandermeer, 1972)。然而,当解释生境中限制性资源不多,多物种生态位分化不明显,而依然稳定共存的现象(如热带雨林)时,传统的生态位构建理论遇到了巨大的挑战(Bell, 2000; Hubbell, 2001)。并且,以生态位理论为基础的确定性因素无法有效地预测群落结构动态,使得许多生态学家开始考虑非确定性因子的作用。

以Hubbell为代表的生态学家根据种群遗传学中的中性理论(neutral theory),提出了群落中性理论(Bell, 2000; Hubbell, 2001)。群落中性理论以其简约性和可预测能力迅速赢得许多生态学家的青睐,成为过去10多年来最受关注的生态学理论热点(Volkov *et al.*, 2003; Chave, 2004; Alonso *et al.*, 2006; Holt, 2006)。一些生态学家甚至认为,群落中性理论是将生物多样性和生物地理学相统一的理论(Hubbell, 2001; Bell, 2003)。然而,大量的实验研究表明,群落各物种并非如中性理论所假设的那样在生态功能上等价(functional equivalence),基于功能性状的物种生态位分化和种间作用在群落构建和多样性维持中有着决定性作用(Harpole & Tilman, 2006; Kraft *et al.*, 2008);而且由于中性理论的模型中群落大小难以界定,物种分化速率、迁移率和死亡率等各参数可变性很大,而模型模拟结果对这些参数设置的变化又极其敏感(Zhang & Lin, 1997; Yu *et al.*, 1998),因而该理论对群落结构的预测也只能是微弱的(weak test)(Wootton, 2005; McGill *et al.*, 2006)。因此,最近几年来,越来越多的生态学家倾

向于认为,在群落构建中生态位理论和中性理论并非对立,将生态位理论和中性理论整合可以更好地理解群落构建的机理(Tilman, 2004; Chase, 2005; Gravel *et al.*, 2006; Leibold & McPeck, 2006)。

本文试图在简要回顾群落中性理论和生态位理论发展的基础上,梳理其最新研究进展,并探讨整合生态位理论和中性理论,解释群落构建和多样性维持的可能途径。

## 1 群落构建的生态位理论

关于群落多样性的形成和维持机理,主要存在两类不同的观点。一种观点认为,在群落构建和多样性维持中,共存物种间的生态位分化等确定性因素占主导地位;而另一种观点则认为扩散和随机作用是主要决定因子。关于群落构建的确定性和非确定性因素,达尔文在其巨著《物种起源》中早有所提及。他认为看似偶然生长在一起的群落物种,其背后有着深刻的必然性。而对确定性因素和随机作用在群落构建中的地位较为系统的讨论,可以追溯到20世纪初的群落超有机体论(super-organism concept) (Clements, 1916; Tansley, 1935)和个体论(individualistic concept)(Gleason, 1926)的争论。以Clements为代表的群落有机体学派认为,群落构建是确定性过程,群落之间有着可分辨的边界,群落在受干扰后能够逐渐演变到原来的状态,即群落演替;在群落组分种的相互作用下,演替是从一个方向有规律地向另一个方向变化,演替的最后阶段是稳定的单元顶极(monoclimax)(Clements, 1916)或多元顶极(polyclimax)(Tansley, 1935)。对此,以Gleason为代表的群落个体学派提出了猛烈的批评,他们认为群落只是一些物种的随机组合,群落之间并没有明显的界限,群落结构变化也没有明确的方向性,各物种以其独特的方式响应着环境的时空变化。其后,岛屿生物地理学的出现、群落构建规则的提出以及群落中性理论的蓬勃发展,将群落构建中确定性作用和随机过程的相对重要性的讨论推向了高潮。

### 1.1 生态位和物种共存机制

早在1910年Johnson就率先提出了生态位概念。

之后, Grinnell正式定义生态位(niche)为正好被一个种(或亚种)所占据的环境限制性因子单元;其后Elton指出生态位不仅表现物种对其生活环境的需求(requirements), 而且表明物种在群落关系中的角色以及其对生境的影响(Chase & Leibold, 2003)。Gause(1934)提出竞争排除原理(competitive exclusion principle), 证实了生态位分化是维持物种共存的必要条件。Hutchinson(1957)从多维空间和资源利用等方面提出多维超体积生态位(N-dimensional hyper-volume niche), 并进一步区分了理想条件下的基础生态位(fundamental niche)和实际生境中的现实生态位(realized niche)。Grubb(1977)进一步补充提出更新生态位(regeneration niche)和时间生态位(time niche); 之后Pianka(1983)和Colinvaux(1986)等相继对Hutchinson的多维超体积生态位理论作了不同程度的修正和补充。Litvak和Hansell(1990)认为生态位重叠可以反映群落物种之间的关系。

近年来, 随着生态学趋向量化发展, 对生态位的定义和理解也更加量化和成熟。Shea和Chesson(2002)重新将生态位定义为物种对每个生态位空间点的反应和效应。生态位空间点是指特定空间中环境温度和湿度等物理因子与食物、被捕食者等生物因素的综合; 而种群数量变化则可以反映出物种对空间点的反应结果。Chase和Leibold(2003)在总结以往研究的基础上, 提出群落生态位研究中应该更加注重物种在大尺度时间和多维空间资源上的综合需求和影响; Silvertown(2004)则更

加强生态位的优先占据原则和种间竞争效应; Timan(2004)最近又提出了随机生态位理论(见后文)。

竞争排除原理证实由于对限制性环境资源的竞争, 生态位相似的物种不能够稳定共存(Gause, 1934); 因此, 在生态位理论的框架下研究者们发展了多种假说来解释群落多物种共存的现象。这些假说包括: Lotka-Volterra竞争模型(Leigh, 1968)、竞争-拓殖权衡(Levine & Rees, 2002)、资源比例假说(Tilman, 1982)、更新生态位理论(Grubb, 1977)、贮存效应(Chesson & Warner, 1981)、微生物介导假说(Zobel *et al.*, 1997), 详见Box 1。

总之, 如今坚持生态位理论的生态学家们认为, 除生境中的可利用资源外, 环境因子等其他因素也影响生态位分化, 促使多物种共存(Chase, 2003; Chase & Leibold, 2003)。这些因素如: (1) 时间的内在和外变化, 即时间生态位的分化(Grubb, 1977; Chesson, 2000); (2) 空间的内在和外变化, 当空间本身被看作一种资源时, 物种对空间资源的利用存在着权衡(Murrell & Law, 2003); (3) 干扰和环境波动阻碍竞争排除的发生, 从而促进物种的共存(Silvertown, 2004); (4) 环境因子以及以上各因素之间的交互作用使得多物种共存(Mouquet *et al.*, 2004)。然而, 在自然群落中, 这些确定性的因素依然远远不足以解释复杂的群落结构动态。这使得我们不得不考虑非确定性因素在群落结构动态中的作用。

#### Box 1. 基于生态位的几种植物物种共存假说

**Lotka-Volterra竞争模型**(Lotka-Volterra competition model): 通过种间竞争, 当物种对其同类种群个体的生长抑制大于对异类个体的抑制时, 两个竞争的物种就能够稳定共存。

**竞争-拓殖权衡**(competition-colonization trade-off): 在自然群落中, 当种间竞争能力很不对称时, 物种水平上竞争能力和拓殖的负相关关系, 能够使物种在群落中共存。

**资源比例假说**(resource ratio hypothesis): 认为植物生长由生境中最稀少的必需资源所决定, 养分之间没有相互作用, 如果生境内资源比例变化, 两个(或多个)资源的限制就能够使两个(或多个)物种共存。

**更新生态位假说**(regeneration niche hypothesis): 由于物种生活史对策各异, 使得各种植物在种子生产、传播和萌发时所需要的条件不同, 物种在其营养体竞争不利时, 通过有利的繁殖更新条件得以补偿, 即各物种的竞争优势在生活史周期上分散不同, 从而促成物种共存。

**贮存效应**(storage effect): 在气候变化下, 当植物遭遇不利于其生长更新的气候时, 多年生植物通过种库、芽库、幼苗和长寿命的成年体等方式贮存其繁殖潜力, 在有利环境中继续生长繁殖, 以达到共存。

**微生物介导假说**(microbial mediation hypothesis): 由于植物对营养资源的需求有特化性, 而与植物共生的微生物又往往能促进植物形成和利用特化的营养资源, 占据特定的营养生态位, 从而导致植物多物种共存。

## 1.2 基于生态位理论的群落构建规则

对于群落构建机理, Diamond(1975)首次正式提出了群落构建规则(*community assembly rules*), 认为群落构建是大区域物种库中物种经过多层环境过滤(*filtering*)和生物作用选入小局域的筛选过程。之后, Wilson和Gitay(1995)将植物群落构建规则定义为在特定生境中一系列限制物种(或一组物种)出现或增多的潜在规则。这些规则是由群落中生物间相互作用决定的非随机性模式(*non-random patterns*)。Keddy(1992)、Diaz(1998)以及 Weiher 和 Keddy(2001)都对群落构建规则的规范和完善做出了重要贡献。如Keddy(1992)所述, 群落构建可以被认为是物种的筛选过程, 环境条件和生物间的相互作用可以被看作是多个嵌套的筛子(*nested sieves*); 群落构建将区域物种库中的物种经过这些嵌套筛子的过滤, 只有那些具有特定性状并符合各环境筛的特定物种才能进入小局域群落。图1表示了这种群落构建的筛选过程。

局域植物群落组成既取决于环境因素的作用(如气候、土壤和地形条件以及干扰), 同时又受制于群落内生物间的相互作用。经局域环境筛选过的物种, 理论上都能够适应小生境的环境, 并能在其中建殖和更新。因此, 这个过程导致功能相似的物种被筛入相同的生态位, 使群落各物种的特征趋同(*trait convergence*)(Lavorel & Garnier, 2002); 而与此

相反, 群落内植物间的相互作用使得过于相似的物种间发生竞争排斥, 从而使各物种间的相似性受限, 即所谓的群落共存种间的极限相似性(*limiting similarity*)(MacArthur & Levins, 1967; Wilson & Gitay, 1995), 这个过程导致了群落物种的特征趋异(*trait divergence*)(MacArthur & Levins, 1967; Ackerly *et al.*, 2006; Grime, 2006)。由此, 环境筛选和物种极限相似性这两个相反的作用力, 共同组成群落构建的两个基本驱动力, 形成群落结构并维持生物多样性(Webb *et al.*, 2002)。

群落构建规则的提出使群落构建和多样性维持机理的框架更加明朗, 近年来的研究主要集中于环境筛选和生物相互作用在群落构建中的相对重要性。由于群落构建的直接作用对象是群落物种特征, 所以检验由随机过程导致的特征相似和离散性与实际群落中物种特征分布的异同, 即群落构建中的零检验(*null model*)(Harvey *et al.*, 1983), 成为20世纪七、八十年代群落构建研究的热点。一些科学家发现, 由随机作用导致的群落物种特征分布与现实群落中的物种特征分布之间没有明显差异, 这意味着随机作用可能是群落构建的决定性因子(Simberloff, 1976; Strong, 1983); 而另一些科学家根据实验研究证实, 这两种特征分布有着明显的差异, 说明物种间的相互作用才是群落构建中的主导因素(Díaz *et al.*, 1998; Ackerly *et al.*, 2006; Kraft

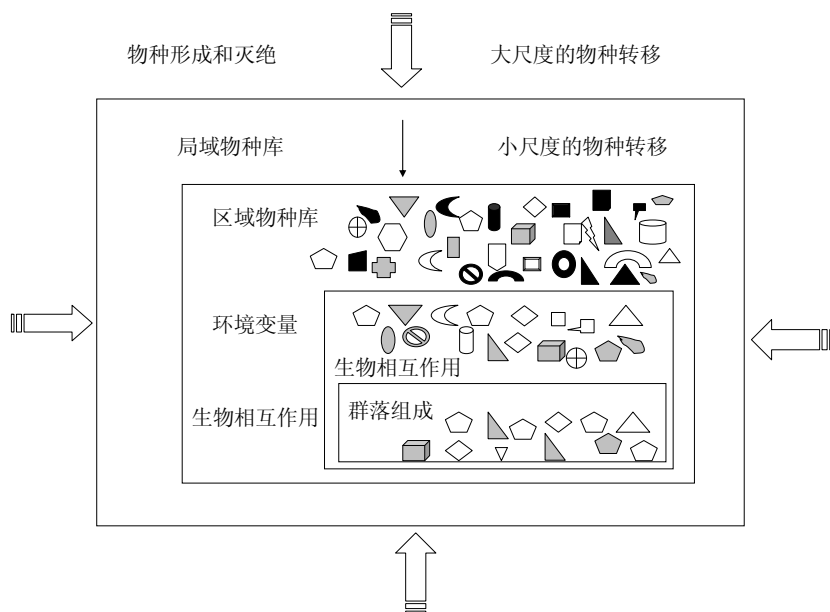


图1 图示群落构建的筛选过程 (仿自Keddy, 1992)

Fig. 1 A graphic representation of community assembly process (Simulated from Keddy, 1992)

**Box 2. 种群遗传学中的中性理论和近中性理论**

**中性理论:** 分子进化的中性学说(neutral theory of molecular evolution)的简称。一种解释分子进化现象的学说, 由日本遗传学家Kimura(1968)提出。他根据分子生物学证据表明, 在分子水平上发生的突变多是中性的, 它们对生物的生存和繁殖既非有利, 亦非有害, 不涉及被保留或被淘汰的问题, 所以自然选择对它们不起作用; 这类中性突变在群体中的保存、扩散或消失, 完全决定于随机的遗传漂变。尽管他的学说被冠以“非达尔文进化”(non-darwinian evolution), 即否定了达尔文的自然选择学说(King & Jukes, 1969)。但Kimura本人并未赞同这一看法, 相反, 他一再表示, 在个体(表型)水平上, 自然选择还是起到主导作用。

**近中性理论:** Ohta(1992)在中性理论基础上提出分子进化的近中性理论(nearly neutral theory of molecular evolution), 认为近中性突变作为一种突变效应的随机涨落, 形成一些弱的具有正向或负向适合度效应(或选择系数)的突变, 在特定机制作用下可能被放大而突破选择瓶颈, 从而产生形态或功能进化的后果, 以接受自然选择的作用。近中性理论认为轻微有害的边界性突变在氨基酸置换中可能很普遍。如果近中性突变在新突变中占相当比例, 则近中性理论对进化和多态速率的理论预测就与中性理论预测不同; 最重要的是进化速率与物种的种群大小之间存在负相关关系; 而对于中性突变, 进化速率与种群大小是无关的。近中性理论作为中性理论的一个改进, 可以解释的现象更为广泛。

*et al.*, 2008)。但近年来群落中性理论的发展则为从根本上否定群落构建中种间关系的决定性作用, 证明随机过程的主导性提供了理论支持。

## 2 群落中性理论的主要内涵及发展

早在1968年, 种群数量遗传学家Kimura就指出, 在等位基因上发生的突变绝大多数是中性的, 不受环境选择的作用。他认为大多数的宏观进化结果都来自于中性等位基因在遗传漂变中的随机固定(见Box 2)。可以说, Hubbell (2001)的群落中性理论是分子进化中性理论在宏观层次上的推广(Hu *et al.*, 2006)。Hubbell的群落中性理论与分子进化中性理论的不同之处只是在于: 种群遗传学中的中性理论不寻求推翻或替代适应性进化的重要性, 而是采用随机过程来补充或完善进化过程中确定性突变-选择理论所不能够解释的环节; 而Hubbell的群落中性理论则试图在忽略达尔文以来建立的“生物性状的适应性分化”思想的前提下解释群落构建机理, 与传统生态位构建思想形成对立(Leigh, 2007)。此外, 这种不依赖物种属性和环境选择来解释群落物种多样性的思想, 还可以追溯到MacArthur和Wilson(1967)的岛屿生物地理学理论。岛屿生物地理学预测, 岛屿(或类似生境)上的物种数取决于物种迁入速率与岛屿上物种灭绝速率之间的动态平衡。迁入速率由岛屿和大陆的距离决定, 灭绝速率由岛屿的面积决定。该理论假设不同物种具有相同的出生/死亡率、迁入/灭绝速率, 并且不考虑物种属

性差异以及种间竞争和生态位差异。

### 2.1 群落中性理论的基本内涵

群落中性理论有两个基本假设: (1)个体水平的生态等价性: 群落中相同营养级所有个体在生态上等价, 更确切的说是有等同的统计(demographic)属性, 即在群落动态中, 所有个体具有相同的出生、死亡、迁入和迁出概率, 甚至物种形成概率; (2) 群落饱和性: 群落动态是一个随机的零和(zero-sum)过程, 也就是说群落中某个个体死亡或迁出马上会伴随着另外一个随机个体的出现以填充其空缺, 这样群落大小不变, 景观中每个局域群落都是饱和的(此后, 中性理论的解析解放宽了这个假设, 详见Volkov *et al.*, 2003)。基于这两个基本假设, Hubbell(2001)认为群落动态实际上是在随机作用下个体的随机生态漂变过程。由此, 群落中性理论能够得出两个主要理论推测: (1) 群落物种多度分布符合零和多项式分布(zero-sum multinomial distribution, ZSM); (2) 扩散限制对群落结构有着决定性作用(图2)。群落中性理论认为其物种多度分布的零和多项式分布综合了Fisher对数级数分布与Preston对数正态分布, 即在区域集合群落(region)中, 物种—多度关系符合对数级数分布; 而在局域(local)群落内, 该关系接近对数正态分布, 数学表达见Box 3。

群落中性模型明确了Fisher提出的参数 $\alpha$ 的意义, 即区域个体数与物种形成速率的乘积。另一个参数 $m$ 则是扩散限制程度的指标。局域群落物种多

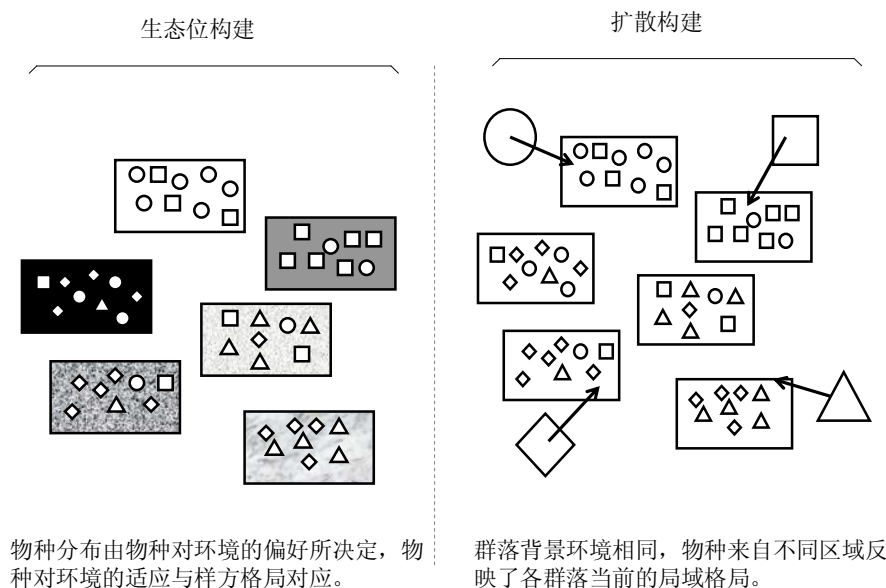


图2 生态位构建和扩散构建下的物种理论分布示意(其中○□◇△代表4个不同的物种, 6种局域群落用大方框表示, 仿自Chave, 2008)。

Fig. 2 A graphic representation of species distribution in different local community (○□◇△ indicate four species and six communities and larger rectangles indicate six communities, respectively. Simulated from Chave, 2008)

### Box 3. 群落中性模型的数学表达

在数学形式上, Hubbell(2001)的群落中性模型源于Ewens(1972)提出的无限等位基因模型。群落中性模型认为在满足物种等价和群落饱和两个基本假设的条件下, 区域群落和局域群落的种-多度分布可分别预测如下:

**区域水平:** 群落物种多度分布符合Fisher对数级数分布, 模型为:

$$\langle \phi_n^M \rangle = S_M P_0 \frac{b_0 b_1 \dots b_{n-1}}{d_1 d_2 \dots d_n} = \theta \frac{x^n}{n} \quad (1)$$

其中M指区域集合群落S中的个体数,  $x = b/d$ 以及 $\theta = S_M P_0 v/b$ 为生物多样性参数(也称Fisher指数  $a$ 值)。 $x$ 为平均出生率( $b$ )和均死亡率( $d$ )的比率, 与个体出生、死亡、迁入和迁出都有关;  $\theta$  为基本生物多样性数量,  $v$ 为物种形成速率, 详见Volkov等(2003)。

**局域水平:** 物种相对多度分布接近Preston对数正态分布, 在个体数量为  $J$  的局域群落中, 模型为:

$$\phi_n(x) = \theta \frac{J!}{n!(J-n)!} \frac{\Gamma(\gamma)}{\Gamma(J+\gamma)} \int_0^\gamma \frac{\Gamma(n+y)}{\Gamma(1+y)} \frac{\Gamma(J-n+\gamma-y)}{\Gamma(\gamma-y)} \exp(-y\theta/\gamma) dy \quad (2)$$

其中:  $\Gamma(\gamma)$ 为 $\gamma$ 函数;  $\theta = 2J_v m$ ;  $\theta$  为基本生物多样性数量;  $J_v$  为局域群落的个体总数;  $m$ 为个体扩散速率。详见Volkov等(2003)。

样性一方面取决于种库的多样性水平(即 $\gamma$ 多样性), 另一方面受物种空间分布的不均匀性(即 $\beta$ 多样性)影响。群落中性理论明确强调扩散限制对群落物种多样性的影响, 并通过参数模拟(区域多样性由 $\theta$ 表

示, 扩散过程由 $m$ 表示), 将局域群落物种多样性的两种影响因素区分开来。在此基础上, 群落中性理论推导出物种-多度曲线和物种-面积曲线, 以及 $\beta$ 多样性格局(Hubbell, 2001)。

## 2.2 群落中性理论的验证

群落中性理论的提出, 激发了一大批针对特定生态系统群落构建的验证。根据对中性理论检验的角度不同, 我们总结了近年来的一些主要验证研究, 发现相关验证主要集中在中性理论物种等价性假设、零和多项的物种多度分布预测和扩散限制这样三个方面(表1)。

**物种生态等价性:** 中性理论假设群落内所有个体在生态功能上等价, 这一假设与传统的生态位理论相悖, 也因此受到了多方面的质疑。根据群落内个体的生态等价性假设, 可以推测各物种在生态上也是等价的(如群落物种入侵和拓殖机会同等)(Hubbell, 2001, 2006)。但大量前人研究和针对中性理论物种生态等价性的验证都表明各群落组分种的生态功能并不对称, 各组分种对环境变化的响应也不尽相同, 群落结构维持和变化与组分种的属性密切相关(表1)。

**零和多项模型:** 在物种等价和群落饱和的基本假设以及物种扩散限制前提下, 群落中性理论预测群落多度应该符合零和多项分布。由于比较群落物种多度分布是否与零和多项分布预测相符, 直观而又易操作, 使其成为早期中性理论验证的重要方面。早期简单的比较发现对于大部分的群落, 零和多项模型都能给出较好的预测(Hubbell, 2001; Bell, 2000)。但McGill等(2003, 2006, 2007)对以往检验采取更为严格多模型比较重新评估后, 发现多种模型都能对种多度做出预测, 零和多项模型的拟合并不总是占优势。在此, 值得我们思考的是, 模型预测与实际群落格局是否符合可能并不是判断群落是否中性的充分条件, 而只是一种必要条件, 因为不同的机制可能导致同样的格局(He, 2005; Purves & Pacala, 2005; Hubbell, 2006)。此外, 按中性理论的零和多项分布预测, 群落物种之间将会出现负的时间相关, 然而, Houlahan等(2007)分析了大量的数据后发现, 自然群落中物种间并不存在负的时间相关。

**扩散限制:** 中性理论的一个重要推论是扩散限制(距离效应)显著影响群落结构: 随着空间距离的增加, 群落的相似性降低, 两者具体的数量关系可以由种子扩散曲线所推导出, 这种扩散限制对于每个物种都是相同的(Hubbell, 2001; Condit *et al.*, 2002)。与此对应, 生态位理论认为, 每个物种生活

在其最适宜的环境内, 即拥有自己的生态位, 因而物种间的生态位分化将导致不同环境条件下的群落组成不同, 两个群落环境条件越相似, 则其群落组成越相似(两种不同模式构建群落的方式如图2示意)。近来, 研究者越来越倾向于认为生态位分化与扩散限制对群落的构建都有作用, 而两者的相对贡献与研究尺度和生态系统类型有关(Legendre *et al.*, 2009)(详见表1及图3)。

## 2.3 群落中性理论的改进

在Hubbell提出群落中性理论之后, 学者们提出了十多个类似的群落中性模型。这些模型在对零和假设的定义、集合群落模式以及模型参数的模拟途径等方面进行了不同程度的改进和修正, 发展了群落中性理论。其中Volkov等(2003)使用前推法, 采用马尔可夫链描述状态和转移概率, 以主方程(master equation)控制模型, 分别推导出集合群落和局域群落物种—多度分布的解析解。解析解的求出为预测给定参数的种群结构和种群动态提供了便利(Vallade & Houchmandzadeh, 2003; Alonso & McKane, 2004; McKane *et al.*, 2004)。Etienne等则利用后推法(即在扩散限制条件下, 每个个体都被追溯到迁入群落时的祖先, 从而得到模型参数的概率分布, 也可得到给定群落物种—多度分布的中性模型参数)提出了多元联合模型(multivariate coalescence model)和抽样规则(sampling formula)(Etienne & Olff, 2004b; Etienne, 2005)。前推法和后推法从各自不同的角度完善了Hubbell(2001)中性模型的解析分析。

此外, 基于对热带雨林的持续观测和实验结果, Hubbell等(2008)对早期的中性理论模型进行了修正和拓展。Volkov等(2005)将密度限制因子 $c$ 加入中性模型, 以替代原模型中的扩散因子 $m$ , 发现拟合效果与原模型不相上下。密度限制属于经典的生态位理论, 反映了资源环境容量限制, 或自上而下的捕食者控制。因此, 这个模型将群落模式和关键物种的种群动态联系起来, Hubbell (2008)坚持认为只要密度制约效应(density dependence effect)对每个物种的作用相同, 群落仍然可以被看作是中性的。

与以前对模型的参数修正不同, 近几年的研究主要致力于群落中性模型的“真实化”。如一些科学家以种子扩散曲线反映扩散限制, 提出更接近真

表1 群落中性理论的检验总结  
Table 1 Summary of the empirical tests of community neutral theory

验证项	待检验假设	检验区域	主要结论	相关文献
物种等 价性	检验群落物种的出生率、死亡率和拓殖能力是否相同	热带雨林乔木	大部分物种的出生率、死亡率和拓殖能力不符合中性假设	Chave, 2004; Hubbell, 2006
	自然群落中, 物种的功能属性与群落结构是否有关	高寒草地、温带草原、热带雨林	群落组分种对环境响应各异, 物种功能性状与群落结构变化有关, 不符合中性假设	Fargione <i>et al.</i> , 2003; Adler, 2004; Harpole & Tilman, 2006; Chu <i>et al.</i> , 2007; Kraft <i>et al.</i> , 2008; Niu <i>et al.</i> , 2008
	物种是否可相互替代以及物种间相互作用是否等价性	热带雨林乔木	物种不可替代, 种间作用不等价, 如同属内物种相互作用强于异属物种。	Kelly <i>et al.</i> , 2008
	物种入侵和拓殖成功率是否与入侵物种的属性以及群落结构有关	各类入侵物种和被入侵植物群落	大多研究表明物种的成功拓殖与物种本身属性和入侵群落属性有密切关系; 也有研究表明入侵与物种和群落属性无关。	Fargione <i>et al.</i> , 2003; Cadotte <i>et al.</i> , 2006; MacDougall <i>et al.</i> , 2009
零和 多项 模型	自然群落物种分布模式是否与中性理论预测一致。	热带雨林、温带针叶林、亚高寒草地、鱼类、腕足类生物化石、鸟类。	大多数的群落中, 物种多度分布符合中性理论预测。	Condit <i>et al.</i> , 2002; Volkov <i>et al.</i> , 2003; Alonso & McKane, 2004; Etienne & Olff, 2004a; Olszewski & Erwin, 2004; He, 2005; Houlihan <i>et al.</i> , 2007; Volkov <i>et al.</i> , 2007; Muneepeerakul <i>et al.</i> , 2008; 杜晓光和周淑荣, 2008
	比较中性模型和其他模型种对物种多度分布的拟合。	重新检验之前经验检验数据	中性模型的拟合符合程度并不比其他模型拟合的好。	McGill, 2003; McGill <i>et al.</i> , 2006; Volkov <i>et al.</i> , 2007
扩 散 限 制	扩散对现实群落构建有作用	热带雨林、亚热带常绿阔叶林乔木、温带落叶阔叶林	不同的群落类型、不同研究尺度, 生态位构建和扩散限制相对作用贡献不同, 如图4所示。	Condit <i>et al.</i> , 2002; Tuomisto, 2003; Gilbert <i>et al.</i> , 2004; Karst <i>et al.</i> , 2005; Jones <i>et al.</i> , 2006; Cielo <i>et al.</i> , 2007; Chave, 2008; Jones <i>et al.</i> , 2008; Legendre <i>et al.</i> , 2009
	岛屿中的物种数是否与物种属性有关。	岛屿生物的重新拓殖, 植物和蝴蝶种群等。	岛屿植物拓殖能力与其叶片坚韧程度相关; 蝴蝶多度与其寄主植物生物量相关	Yamamoto <i>et al.</i> , 2007; Burns & Neufeld, 2009

实群落的空间显式中性模型(spatially explicit neutral models), 来替代Hubbell(2001)对扩散限制的空间隐性处理(Chave & Leigh, 2002; Zillio & Condit, 2007)。Rosindell和Cornell(2007)又完善了显式中性模型在大区域集合群落抽样面积问题。但由于空间显式模型的复杂性, 而且模型没有解析解, 甚至还没有较好的模拟方法, 使其实用性受到限制, 有待进一步发展。

由于中性模型中群落个体生态等价假设与实际状况不符, Zhou和Zhang(2008)以及Lin等(2009)最近提出近中性模型(nearly neutral models), 通过在模型参数中纳入微小的随机种间差别来放宽该假设, 使得群落中性模型更为稳定。Zhou和Zhang(2008)在其近中性模型中, 让群落中新迁入或新种的竞争力(以结实率表达)不再严格遵守中性

假设, 而是服从具有微小方差的正态分布。这样在不引进生态位分化的前提下, 随机波动与扩散限制一起维持了近中性群落的物种结构。Lin等(2009)假定物种的出生率和死亡率等统计参数在权衡上存在种间差异, 但最终使种间的适合度一致; 当在一个近中性抽彩模型(lottery model)中包含出生一死亡率权衡和种间差异的情况下模拟适合度等同的物种共存动态, 结果发现这种权衡使得物种共存的时间更长, 并且群落中稀有种的死亡率往往低于那些优势种。这一结果与Volkov等(2007)在热带雨林中的研究是一致的。

3 中性理论与生态位理论的整合

群落中性理论作为对生态学基本概念最激进的挑战之一, 就目前的发展来看并未颠覆经典的生



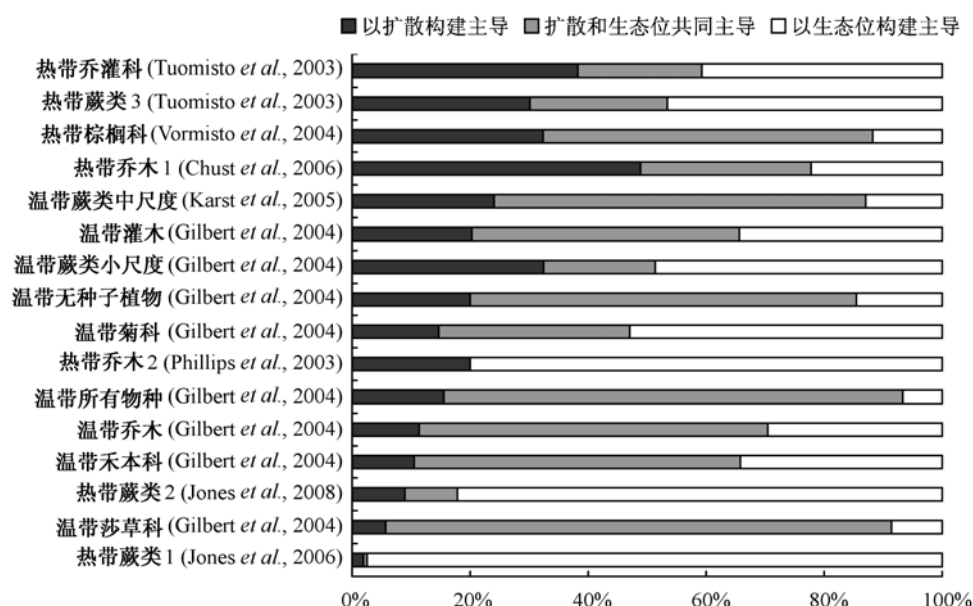


图3 扩散限制验证的8个生态系统的16个研究对象中扩散主导、生态位主导以及两者共同作用的相对贡献  
Fig. 3 Summary of the relative importance of dispersal and niche assembly in 16 ecosystems from eight studies

态位群落构建理论,但它揭示了随机过程对群落构建的影响,进而对群落构建理论产生了重大影响。近年来,越来越多的批评者开始接受群落中性理论的合理部分,如通过群落构建的零模型来检验随机作用对群落构建的影响。生态位理论的支持者试图将中性理论的合理部分整合至基于生态位的群落构建理论体系中(见下文),而中性理论也在简约原则下纳入确定性因子,以弥补其关键的缺陷(Hubbell, 2006; Zhou & Zhang, 2008; Lin *et al.*, 2009)。如今,我们看到群落生态学中已经产生了一种明显的趋势,即通过整合中性理论与生态位理论来完善群落构建的机理探讨(Alonso *et al.*, 2006; Adler *et al.*, 2007)。

### 3.1 群落中性理论的质疑

群落中性理论以其简约结构和预测能力,对群落构建机理的生态位理论提出了重大的挑战,甚至可以说为群落生态学带来了一场革命。但由于中性理论的物种生态等价性假设与实际不符,使其饱受质疑。由于否定物种差别,群落中性理论至少无法解释如下事实:(1)群落组分种对环境变化的响应因种而异,尤其是物种对生境破碎化的响应;(2)不同物种生物入侵能力有显著差异,群落抗入侵能力也各不相同(Cadotte *et al.*, 2006; MacDougall *et al.*, 2009);(3)物种多样性与生态系统功能之间的正相

关关系,如生产力因物种数增加而上升的现象(Naeem *et al.*, 2002)。此外,如表1所示,群落中性理论对群落模式的预测结果也值得商榷(McGill *et al.*, 2006)。

上述质疑以及群落中性理论面对现实生态问题时的无能为力,使其有效性和理论价值被严重削弱。如在过去10年里,有关中性理论的讨论一方面成为理论生态学界的焦点,另一方面却很少得到 *Conservation Biology* 这类应用性刊物的关注(Clark, 2009)。最近,Clark等(2007, 2009)从认识论的角度对群落中性理论提出了批评。认为在对随机性的认识和处理方式上,群落中性理论错误地以随机论掩盖未知过程(stochasticity stands in for ignorance)。他们认为,科学认识的一般途径是通过挖掘确定性过程(即机制),来降低模型预测的随机误差;而中性理论放弃关于过程的现有知识,用随机动态来替代未知过程。这种剥离过程(process-free)的方法论可能会对群落生态学乃至整个生态学的发展带来负面影响(Clark *et al.*, 2007; Clark, 2009)。但Clark的这种说法也值得商榷,因为群落中性理论对种群动态的概率假设并不意味着就是剥离过程(即并不是增加误差项)。另外,Clark等的质疑还主要针对关于中性理论的“生态等同性”前提,他认为其中存在三种概念混淆,即用等价化机制(equalizing mechanism)

解释竞争物种的共存,用模型的对称性推断自然群落的中性,将扩散限制视为功能或统计等价性。

### 3.2 中性理论与生态位理论的整合

如前所述,尽管群落中性理论饱受争议,但依然显示出强大的生命力,这不仅是由于群落中性理论的简约性和预测力,为追求简约通则的现代生态学带来了一丝曙光,更重要的是它强调了群落构建中随机过程的作用。如今许多生态学家认为这两种理论其实是相容互补而不是绝对对立的,两者从不同的侧面反映和描述了群落的内禀特征。群落构建是随机的生态漂变和生态位分化共同作用的过程,如今更多的研究开始重视整合生态位和中性理论探究群落构建中随机作用和确定性作用的相对贡献。研究者们从不同的视角试图将中性理论的合理部分整合到生态位的框架中,以期推动理解群落构建的机理。例如,一些研究者主张将中性理论作为群落构建的零模型(Harte, 2004; Gaston & Chown, 2005; Gotelli & McGill, 2006); Gravel(2006)等则提出中性-生态位连续体假说。

#### 3.2.1 中性理论作为群落构建的零模型

群落生态学中零模型的说法由来已久(Caswell, 1976; Harvey *et al.*, 1983),而将中性理论作为群落构建的零模型则是由Harte(2004)正式提出的。他认为群落中性理论可能因其许多缺陷而是“错误”的,然而由于中性理论所表述的是在纯随机作用下的群落构建状态,所以可以被看作群落构建理论的零模型。此后,Gaston和Chown(2005)也指出,中性理论由于忽视实际存在的物种生态对策和生态位分化在群落构建中的作用,显然是错误的,然而群落中性模型的预测与许多观测结果相符,这也意味着群落中性理论所描述的随机作用在群落构建中也有着相应的作用,只是它仅在特定的条件下适用,故可以被作为群落构建的零模型。

Gotelli和McGill(2006)则较为系统地分析了群落中性理论和零模型之间的异同,认为虽然由于群落中性理论考虑了随机过程的作用并且可以检验实际数据,可以被当作是一种特殊的零模型,但是中性理论与标准零模型之间存在三个重要的不同:(1)多数零模型包含了一些基于生态位分化的物种水平参数,而中性理论则假设所有物种在功能上等价;(2)零模型中的一些参数从实际数据本身直接获得,而中性模型中的物种形成和灭绝率以及转移率

几乎都不可能直接测得,只能通过拟合或推测;(3)零模型常被认为只是一种统计描述式,而中性理论则明确指出随机作用下的生态漂变是群落构建的机理性过程。

总之,从定性来看,中性理论确实与典型的零模型相似,然而由于中性理论重要参数的不可测性,它作为零模型用于实验验证的价值就非常有限。尽管如此,将中性模型拟合的模式与其他非中性机理模型拟合的结果作比较,仍有助于促进对群落构建机理的理解,同时,以简单的零模型评估中性模型就显得很重要。

#### 3.2.2 群落生态位—中性连续体

Gravel等(2006)在整合群落中性理论和生态位理论的基础上提出生态位—中性连续体。他们认为:(1)竞争和随机漂变可以同时作用于群落构建和群落动态中,它们作用的相对大小决定了群落构建是一个从纯生态位构建到纯中性构建的连续体;(2)竞争和扩散的共同影响足以产生这种连续体,物种间的竞争不对称性决定了种群动态对繁殖体供给的影响程度;(3)竞争和随机排除之间的平衡决定了群落内物种相对多度的分布模式。在相对独立的群落中,从集合群落中的迁入并不足以平衡这两种排除过程。在物种多样性低的群落中,生态位分化是影响物种多度分布的主导因子,物种之间生态位重叠很少或几乎没有,物种相对多度决定于环境资源的分布状况;而在多样性高的群落内,物种间生态位重叠极大,高迁入率又使得群落限制性和相似性增加,也抑制了物种丰富度的增大,群落动态则由随机排除所主导。中性—生态位连续体模型预测,生态位重叠的增加和群落中性会有助于物种丰富度的增加;而低的环境异质性同样能够使物种数目不多的群落中物种生态位重叠增大,使群落趋于中性。总之,Gravel等(2006)预测当生态位互补使群落达到饱和时,繁殖体迁入维持了物种冗余(redundancy),生态漂变能够增加群落的物种丰富度。生态位重叠和扩散限制的交互作用是中性—生态位连续体的基本特征。

值得一提的是,许多实验研究为这种中性—生态位连续体假说提供了有力的支持。Hubbell(2001)指出温带森林—热带森林的群落动态表现了这种连续状态;青藏高原高寒草地上的次生演替也为此提供了有力的支持(Chu *et al.*, 2007)。当然,关于中

性—生态位连续体的实验验证依然十分缺乏, 其内在机理尚有待于进一步的探究(图3表示了已有的相关验证)。

### 3.2.3 其他整合假说

Tilman(2004)从研究群落物种入侵的问题出发, 提出随机生态位理论(stochastic niche theory), 将随机过程的作用加入到生态位权衡的群落动态中。随机生态位理论认为, 群落的构建过程实质是一个繁殖体不断入侵的过程。物种入侵群落的过程是随机的, 而是否在群落中成功拓殖则取决于入侵种和已有物种之间的资源竞争等。Tilman(2004)认为其随机生态位理论能够很好地解释群落多样性维持、物种多度分布和物种入侵等现象, 弥补了经典生态学物种权衡理论和中性理论的许多不足。

Purves和Pacala(2005)提出中性作用存在于生态位群落构建中, 认为群落构建的生态位理论和中性理论之争, 是由于错误地以群落结构是否与中性模型预测一致作为判断群落是否中性的标准(也有一些科学家认为这种做法仅仅是验证中性理论的必要条件, 但不是充分条件, 详见McGill *et al.*, 2006; McGill *et al.*, 2007)。Purves和Pacala(2005)在Hubbell经典的零和多项中性漂变模型中加入演替生态位、抽彩生态位和生境特化后, 发现在生物多样性高的群落中, 中性漂变模型模拟的物种多度分布依然符合实际的群落结构。他们认为这一结果揭示, 群落随机漂变中存在生态位分化依然能够产生中性群落; 反之, 随机漂变可以发生在生态位群落构建过程中, 群落的中性格局并不意味着物种在生态学上是等价, 更并不意味着群落动态是中性的。他们预测在多样性高的群落中, 物种多度分布决定于生态漂变, 而不依赖于生态位结构; 与此相反, 生态系统生物地化循环功能则完全取决于群落的物种生态位结构, 并不依赖于生态漂变。Purves和Pacala的这些观点看似新颖有理, 但是缺乏直接的实验支持。

Hérault(2007)提出了资源群(emergent group)概念, 试图调和生态位和中性整合之间的矛盾。他定义资源群为一系列功能上相似并且生态对策趋同的物种, 群落由为数不多的功能群组成。在功能群内, 物种数量和多度的变化更倾向于中性的过程, 物种丰富度由零和多项式下的个体随机丧失和迁入平衡决定; 而在功能群间, 由于功能差异明显,

生态位构建是决定物种丰富度的主导作用。虽然这种资源群的提法由来已久(Lavorel & Garnier, 2002), 然而, 这一理论为我们以物种功能性状量化生态位和中性作用在群落构建中的相对贡献提供了非常有价值的新思路。

此外, Adler等(2007)认为群落中性过程类似于多物种共存中的同一化(equaling)机制, 而基于生态位的群落构建与多物种共存中的稳定化(stablizing)机制类似。这两种过程相互补充, 相互作用, 共同决定着物种共存和生物多样性维持(Chesson, 2000; Adler *et al.*, 2007)。这更意味着在群落构建的实验验证中, 我们不应评价生态位或中性过程各自的重要性, 而应检验二者的相对重要性。如McGill等(2006)以量化的物种属性指标, 如基础代谢率、种子或卵的大小、植物元素的化学计量学等替代描述性的“种”的分类指标等等。因此, 检验物种性状如何促进群落的稳定化和同一化就显得更加重要, 这些思想都体现了这种整合的思路。

综上所述, 在两种理论融合的问题上, 倾向于生态位理论的学者认为, 中性的模式属于缺少稳定机制并且各物种拥有相同适合度的特殊状态(Adler *et al.*, 2007); 倾向于中性理论的学者则认为生态位决定的状态是群落动态过程处于平衡点的特殊状态, 一旦这个暂时的平衡状态被打破, 群落又会向平衡点两侧变化(Gewin, 2006)。融合生态位分化和中性作用的假说都认为, 环境变化是驱动连续体从一极向另一极移动的主要驱动力。例如在土壤贫瘠、物种组成相对简单的草地生态系统中, 生态位分化的贡献可能更大; 而在物种丰富的热带雨林群落中, 多样性的维持可能主要由中性作用所决定(Gravel *et al.*, 2006)。总之, 生态位和中性理论争论的核心问题是生态位分化和随机作用在群落构建和生物多样性维持中的相对贡献大小问题; 换言之, 就是在环境梯度上, 物种功能性状和随机作用在决定群落物种相对多度分布中的相对贡献问题。

## 4 总结

关于群落构建机理的探究由来已久, 与许多宇宙现象和生命现象本身一样, 随机作用和确定性因素相互依存, 共同决定了生命形式和多样性的维持。基于物种生态位分化的群落构建理论虽然历经了长达近一个世纪的发展, 但依然不完善, 尤其对

随机作用的关注不足,对现实自然群落的预测力不强,更不能对生物多样性模式、物种多度分布、物种—面积关系等群落模式作出准确的预测,这就给群落中性理论的发展留下了空间。群落中性理论虽因其基本假设和预测不尽符合实际而饱受争议,却因其结构的简约性和预测能力受到了生态学家的重视。更重要的是,群落中性理论激发了人们对随机作用在群落构建和生物多样性维持中作用的新思考和定位,科学家们也越来越认识到群落构建是随机漂变和生态位构建的共同作用。例如,尽管 Hubbell(2001)最初宣称中性理论是“群落与生物地理的统一理论”,但后来也不得不接受物种不可能生态等价的事实(Hubbell, 2005, 2006)。

我们发现,经过了近20年的争论,生态学中群落中性理论和生态位理论之争的声音已经是那么的微弱,更多的生态学家则在致力于将二者整合于一体,以更好地理解群落构建机理。然而,复杂的自然世界又为我们提出了新的科学难题,即基于生态位分化的确定性过程和中性作用的随机过程怎样耦合在一起,共同形成和维持物种多样性?在这个问题上,人们的探索才刚刚开始,而群落构建的零模型、中性—生态位连续体以及随机生态位等假说的提出为尝试这种整合建立了良好的开端,今后的研究可能需要更加关注将检验拓展到除植物以外的其他生物群落,如土壤动物和微生物群落当中。在不同类型群落的检验可以帮助我们更好地理解确定性过程和随机过程在决定群落构建中的作用。

**致谢:** 北京师范大学张大勇教授以及两位匿名审稿人对本文初稿修改提供了具有建设性的意见,特致谢忱!

## 参考文献

- Ackerly D, Schwilk D, Webb C (2006) Niche evolution and adaptive radiation: testing the order of trait divergence. *Ecology*, **87**, 50–61.
- Adler PB (2004) Neutral models fail to reproduce observed species–area and species–time relationships in Kansas grasslands. *Ecology*, **85**, 1265–1272.
- Adler PB, HilleRisLambers J, Levine JM (2007) A niche for neutrality. *Ecology Letters*, **10**, 95–104.
- Alonso D, Etienne RS, McKane AJ (2006) The merits of neutral theory. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 451–457.
- Alonso D, McKane AJ (2004) Sampling Hubbell's neutral theory of biodiversity. *Ecology Letters*, **7**, 901–910.
- Bell G (2000) The distribution of abundance in neutral communities. *The American Naturalist*, **155**, 606–617.
- Bell G (2003) The interpretation of biological surveys. *Proceedings of the Royal Society of London: Series B*, **270**, 2531–2542.
- Burns KC, Neufeld CJ (2009) Plant extinction dynamics in an insular metacommunity. *Oikos*, **118**, 191–198.
- Cadotte M, McMahon S, Fukami T (2006) *Conceptual Ecology and Invasion Biology: Reciprocal Approaches to Nature*. Springer Verlag, Dordrecht.
- Caswell H (1976) Community structure: a neutral model analysis. *Ecological Monographs*, **46**, 327–354.
- Chase JM (2003) Community assembly: when should history matter? *Oecologia*, **136**, 489–498.
- Chase JM (2005) Towards a really unified theory for meta-communities. *Functional Ecology*, **19**, 182–186.
- Chase JM, Leibold MA (2003) *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. University of Chicago Press, Chicago.
- Chave J (2004) Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, **7**, 241–253.
- Chave J (2008) Spatial variation in tree species composition across tropical forests: pattern and process. In: *Tropical Forest Community Ecology* (eds Carson WP, Schnitzer SA). Wiley-Blackwell, Oxford.
- Chave J, Leigh EG (2002) A spatially explicit neutral model of beta-diversity in tropical forests. *Theoretical Population Biology*, **62**, 153–168.
- Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**, 343–366.
- Chu CJ, Wang YS, Du GZ, Maestre F, Luo YJ, Wang G (2007) On the balance between niche and neutral processes as drivers of community structure along a successional gradient: insights from alpine and sub-alpine meadow communities. *Annals of Botany*, **100**, 807–812.
- Cielo R, Gneri MA, Martins FR (2007) Position on slope, disturbance, and tree species coexistence in a seasonal semideciduous forest in SE Brazil. *Plant Ecology*, **190**, 189–203.
- Clark JS (2009) Beyond neutral science. *Trends in Ecology and Evolution*, **24**, 8–15.
- Clark JS, Dietze M, Chakraborty S, Agarwal PK, Ibanez I, LaDeau S, Wolosin M (2007) Resolving the biodiversity paradox. *Ecology Letters*, **10**, 647–659.
- Clark JS, LaDeau S, Ibanez I (2004) Fecundity of trees and the colonization–competition hypothesis. *Ecological Monographs*, **74**, 415–442.
- Clements FE (ed.) (1916) *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Institution of Washington, Washington.
- Colinvaux P (1986) *Ecology*. Wiley, New York.
- Condit R, Pitman N, Leigh EGJ, Chave J, Terborgh J, Foster RB, Nunez P, Aguilar S, Valencia R, Villa G, Muller-Landau HC, Losos E, Hubbell SP (2002) Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, **295**, 666–669.

- Daleo P, Alberti J, Iribarne O (2009) Biological invasions and the neutral theory. *Diversity and Distributions*, **15**, 547–553.
- Díaz S, Cabido M, Casanoves F (1998) Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, **9**, 113–122.
- Diamond JM (1975) Assembly of species communities. In: *Ecology and Evolution of Communities* (eds Cody ML, Diamond JM), pp. 342–444. Belknap Press of Harvard University, Cambridge, MA.
- Du XG (杜晓光), Zhou SR (周淑荣) (2008) Testing the neutral theory of plant communities in subalpine meadow. *Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **32**, 347–354. (in Chinese with English abstract)
- Etienne RS (2005) A new sampling formula for neutral biodiversity. *Ecology Letters*, **8**, 253–260.
- Etienne RS, Olff H (2004a) How dispersal limitation shapes species-body size distributions in local communities. *The American Naturalist*, **163**, 69–83.
- Etienne RS, Olff H (2004b) A novel genealogical approach to neutral biodiversity theory. *Ecology Letters*, **7**, 170–175.
- Ewens WJ (1972) Sampling theory of selectively neutral alleles. *Theoretical Population Biology*, **3**, 87–112.
- Fargione J, Brown CS, Tilman D (2003) Community assembly and invasion: an experimental test of neutral versus niche processes. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **100**, 8916–8920.
- Gaston KJ, Chown SL (2005) Neutrality and the niche. *Functional Ecology*, **19**, 1–6.
- Gause GF (ed.) (1934) *The Struggle for Existence*. Williams and Wilkins, Baltimore.
- Gewin V (2006) Beyond neutrality: ecology finds its niche. *PLoS Biology*, **4**, 1306–1310.
- Gilbert B, Lechowicz MJ (2004) Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **101**, 7651.
- Gleason HA (1926) The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **53**, 7–26.
- Chesson PL, Warner RR (1981) Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *The American Naturalist*, **117**, 923–943.
- Gotelli NJ, McGill BJ (2006) Null versus neutral models: what's the difference? *Ecography*, **29**, 793–800.
- Gravel D, Canham CD, Beaudet M, Messier C (2006) Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters*, **9**, 399–409.
- Grime J (2006) Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, **17**, 255–260.
- Grubb PJ (1977) The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, **52**, 107–145.
- Harpole WS, Tilman D (2006) Non-neutral patterns of species abundance in grassland communities. *Ecology Letters*, **9**, 15–23.
- Harte J (2004) The value of null theories in ecology. *Ecology*, **85**, 1792–1794.
- Harvey P, Colwell R, Silvertown J, May R (1983) Null models in ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **14**, 189–211.
- He F (2005) Deriving a neutral model of species abundance from fundamental mechanisms of population dynamics. *Functional Ecology*, **19**, 187–193.
- Hérault B (2007) Reconciling niche and neutrality through the emergent group approach. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **9**, 71–78.
- Hu XS, He F, Hubbell SP (2006) Neutral theory in population genetics and macroecology. *Oikos*, **113**, 548–556.
- Holt RD (2006) Emergent neutrality. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 531–533.
- Houlahan JE, Currie DJ, Cottenie K, Cumming GS, Ernest SKM, Findlay CS, Fuhlendorf SD, Gaedke U, Legendre P, Magnuson JJ, McArdle BH, Muldavin EH, Noble D, Russell R, Stevens RD, Willis TJ, Woivod IP, Wondzell SM (2007) Compensatory dynamics are rare in natural ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **104**, 3273–3277.
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- Hubbell SP (2005) Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, **19**, 166–172.
- Hubbell SP (2006) The neutral theory and evolution of ecological equivalence. *Ecology*, **87**, 1387–1398.
- Hubbell SP (2008) Approaching ecological complexity from the perspective of symmetric neutral theory. In: *Tropical Forest Community Ecology* (eds Carson WP, Schnitzer SA), pp. 144–159. Blackwell Publishing Ltd., Oxford.
- Hutchinson GE (1957) Concluding remarks: population studies, animal ecology and demography. *Cold Spring Harbor Symposium of Quantitative Biology*, **22**, 415–427.
- Hutchinson GE (1959) Homage to santa rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, **93**, 145–159.
- Jones M, Tuomisto H, Borcard D, Legendre P, Clark DB, Olivas PC (2008) Explaining variation in tropical plant community composition: influence of environmental and spatial data quality. *Oecologia*, **155**, 593–604.
- Jones M, Tuomisto H, Clark DB, Olivas PC (2006) Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of Ecology*, **94**, 181–195.
- Karst J, Gilbert B, Lechowicz MJ (2005) Fern community assembly: the roles of chance and the environment at local and intermediate scales. *Ecology*, **86**, 2473–2486.
- Keddy PA (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 157–164.
- Kelly CK, Bowler MG, Pybus O, Harvey PH (2008) Phylogeny, niches, and relative abundance in natural communities. *Ecology*, **89**, 962–970.

- Kimura M (1968) Evolutionary rate at the molecular level. *Nature*, **217**, 624–626.
- King JL, Jukes TL (1969) Non-Darwinian evolution. *Science*, **164**, 788–798.
- Kraft NJB, Valencia R, Ackerly DD (2008) Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, **322**, 580–582.
- Laliberte E, Paquette A, Legendre P, Bouchard A (2009) Assessing the scale-specific importance of niches and other spatial processes on beta diversity: a case study from a temperate forest. *Oecologia*, **159**, 377–388.
- Lavorel S, Garnier E (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, **16**, 545–556.
- Leibold MA, McPeck MA (2006) Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*, **87**, 1399–1410.
- Leigh EG (1968) Ecological role of Volterra's equations. In: *Some Mathematical Problems in Biology* (ed. Gerstenhaber M). American Mathematical Society, Providence.
- Leigh EG (2007) Neutral theory: a historical perspective. *Journal of Evolutionary Biology*, **20**, 2075–2091.
- Lin K, Zhang DY, He F (2009) Demographic trade-offs in a neutral model explain death-rate-bundance-rank relationship. *Ecology*, **90**, 31–38.
- Litvak M, Hansell R (1990) A community perspective on the multidimensional niche. *Journal of Animal Ecology*, **59**, 931–940.
- Legendre P, Mi XC, Ren HB, Ma KP, Yu MJ, Sun YF, He FL (2009) Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology*, **90**, 663–674.
- Levine JM, Rees M (2002) Coexistence and relative abundance in annual plant communities: the roles of competition and colonization. *The American Naturalist*, **160**, 452–467.
- MacArthur R, Levins R (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, **101**, 377.
- MacDougall AS, Gilbert B, Jonathan M, Levine JM (2009) Plant invasions and the niche. *Journal of Ecology*, **97**, 609–615.
- McGill BJ (2003) A test of the unified neutral theory of biodiversity. *Nature*, **422**, 881–885.
- McGill BJ, Maurer BA, Weiser MD (2006) Empirical evaluation of neutral theory. *Ecology*, **87**, 1411–1423.
- McGill BJ, Etienne RS, Gray JS, Alonso D, Anderson MJ, Benecha HK, Dornelas M, Enquist BJ, Green JL, He F, Hurlbert AH, Magurran AE, Marquet PA, Maurer BA, Ostling A, Soykan CU, Ugland KI, White EP (2007) Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters*, **10**, 995–1015.
- McKane A, Alonso D, Solé R (2004) Analytic solution of Hubbell's model of local community dynamics. *Theoretical Population Biology*, **65**, 67–73.
- Mouquet N, Leadley P, Meriguet J, Loreau M (2004) Immigration and local competition in herbaceous plant communities: a three-year seed-sowing experiment. *Oikos*, **104**, 77–90.
- Muneepeerakul R, Bertuzzo E, Lynch HJ, Fagan WF, Rinaldo A, Rodriguez-Iturbe I (2008) Neutral metacommunity models predict fish diversity patterns in Mississippi–Missouri basin. *Nature*, **453**, 220–222.
- Murrell DJ, Law R (2003) Heteromyopia and the spatial coexistence of similar competitors. *Ecology Letters*, **6**, 48–59.
- Naeem S, Loreau M, Inchausti P (2002) *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives*. Oxford University Press, Oxford.
- Niu KC, Luo YJ, Choler P, Du GZ (2008) The role of biomass allocation strategy on diversity loss due to fertilization. *Basic and Applied Ecology*, **9**, 485–493.
- Ohta T (1992) The nearly neutral theory of molecular evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **23**, 263–286.
- Olszewski T, Erwin D (2004) Dynamic response of Permian brachiopod communities to long-term environmental change. *Nature*, **428**, 738–741.
- Pianka ER (ed.) (1983) *Evolutionary Ecology*. Harper and Row, New York.
- Purves DW, Pacala SW (2005) Ecological drift in niche-structured communities: neutral pattern does not imply neutral process. In: *Biotic Interactions in the Tropics* (eds Burslem D, Pinard M, Hartley S), pp. 107–138. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rosindell J, Cornell SJ (2007) Species–area relationships from a spatially explicit neutral model in an infinite landscape. *Ecology Letters*, **10**, 586–595.
- Shea K, Chesson P (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 170–176.
- Silvertown J (2004) Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 605–611.
- Simberloff D (1976) Species turnover and equilibrium island biogeography. *Science*, **194**, 572.
- Strong D (1983) Natural variability and the manifold mechanisms of ecological communities. *The American Naturalist*, **122**, 636–660.
- Tansley A (1935) The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, **16**, 284–307.
- Tilman D (1982) *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman D (2004) Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **101**, 10854–10861.
- Tuomisto H, Ruokolainen K, Yli-Halla M (2003) Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, **299**, 241.
- Vallade M, Houchmandzadeh B (2003) Analytical solution of a neutral model of biodiversity. *Physical Review E*, **68**, 61902.
- Vandermeer JH (1972) Niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **3**, 107–132.
- Volkov I, Banavar J, He F, Hubbell SP, Maritan A (2005) Den-

- sity dependence explains tree species abundance and diversity in tropical forests. *Nature*, **438**, 658–661.
- Volkov I, Banavar JR, Hubbell SP, Maritan A (2003) Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature*, **424**, 1035–1037.
- Volkov I, Banavar JR, Hubbell SP, Maritan A (2007) Patterns of relative species abundance in rainforests and coral reefs. *Nature*, **450**, 45–49.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 475–505.
- Weiher E, Keddy PA (2001) *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wilson J, Gitay H (1995) Limitations to species coexistence: evidence for competition from field observations, using a patch model. *Journal of Vegetation Science*, **6**, 369–376.
- Wootton J (2005) Field parameterization and experimental test of the neutral theory of biodiversity. *Nature*, **433**, 309–312.
- Yamamoto N, Yokoyama J, Kawata M (2007) Relative resource abundance explains butterfly biodiversity in island communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **104**, 10524.
- Yu D, Terborgh J, Potts M (1998) Can high tree species richness be explained by Hubbell's null model? *Ecology Letters*, **1**, 193–199.
- Zhang DY, Lin K (1997) The effects of competitive asymmetry on the rate of competitive displacement: How robust is Hubbell's community drift model? *Journal of Theoretical Biology*, **188**, 361–367.
- Zhou SR, Zhang DY (2008) A nearly neutral model of biodiversity. *Ecology*, **89**, 248–258.
- Zillio T, Condit R (2007) The impact of neutrality, niche differentiation and species input on diversity and abundance distributions. *Oikos*, **116**, 931–940.
- Zobel M, Moora M, Haukioja E (1997) Plant coexistence in the interactive environment: arbuscular mycorrhiza should not be out of mind. *Oikos*, **78**, 202–208.

(责任编辑: 张大勇 责任编辑: 时意专)