

# 局域和区域过程共同控制着群落的 物种多样性: 种库假说

方精云\* 王襄平 唐志尧

(北京大学城市与环境学院生态学系, 北京大学生态学研究教育中心,  
北京大学地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871)

**摘要:** 解释群落的物种多样性大小是生态学研究的一个重要的理论和实践问题。人们提出了群落物种多样性的多种假说, Zobel等人提出的种库假说(species pool hypothesis)是生物多样性理论研究的重要发展。该假说认为, 一个群落的物种多样性不仅与环境条件和生态过程(ecological process)(如竞争、捕食)有关, 也受区域种库(regional species pool)的限制。区域种库是指一个地区可进入某一群落的潜在物种数量, 它由地史过程(如冰期、地质年代)和区域过程(物种形成、迁移扩散以及消亡)所决定。按照种库假说, 某一生境类型的面积越大, 地质年代越古老, 物种形成的机会也就越多, 因而能适应和分布于该生境的物种也就越多, 实际群落中的物种丰富度也就越高。种库在空间上主要有两个层次: 区域种库和实际种库, 前者指某一生境所拥有的潜在物种数量, 主要由生物地理过程(biogeographic processes)所决定; 后者则为调查的群落中实际出现的物种数量, 主要由竞争等生态过程和区域种库共同决定。本文对种库假说的基本概念、主要内容、种库确定方法等作了介绍, 并阐述了作者对这些问题的理解和认识。

**关键词:** 竞争, 干扰, 物种丰富度, 物种库, 生境, 群落生产力, 局域过程, 区域过程

## Local and regional processes control species richness of plant communities: the species pool hypothesis

Jingyun Fang\*, Xiangping Wang, Zhiyao Tang

Department of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Center for Ecological Research & Education, and Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871

**Abstract:** Exploring the mechanisms underlying community species richness is a key issue in ecology and conservation biology, and many hypotheses based on small-scale, local processes have traditionally been used as explanations. The species pool hypothesis developed by Zobel *et al.* suggests that the variation in community species richness is not only associated with contemporary environmental factors and ecological processes (e.g. competition and predation), but also limited by the regional species pool. The regional species pool is the set of species in a certain region that are capable of coexisting in a target community, which is shaped by historical (e.g. glaciation and geological age) and regional processes (e.g. speciation, immigration, dispersion, and extinction). The species pool hypothesis suggests that the larger the area of a habitat type and the greater its geological age, the greater the opportunity for speciation and hence the larger the number of available species adapted to that particular habitat, which will in turn lead to higher community diversity. The species pool is generally studied at two spatial scales: the regional and the actual scales. While the regional species pool is primarily determined by biogeographic processes, the actual species pool (species present in the target community) is determined by both ecological processes (e.g. competition) and the regional pool. In this review, we introduce and discuss the concepts relating to, and evidence for the species pool hypothesis, together with methods for estimating the species pool.

收稿日期: 2009-06-03; 接受日期: 2009-11-30

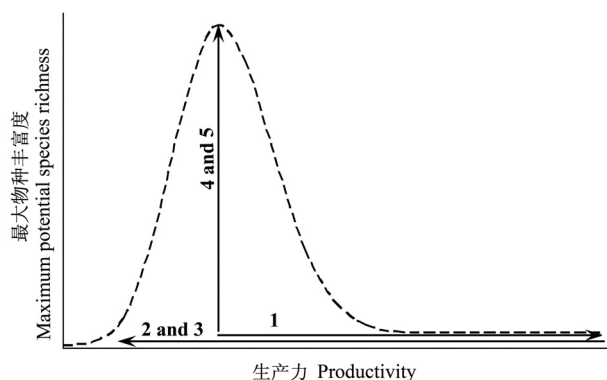
基金项目: 国家自然科学基金(40638039, 40871030, 90711002)

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

**Key words:** competition, disturbance, species richness, species pool, habitat, community productivity, local process, regional process

物种多样性是群落生态学的核心问题,是生物多样性的基本层次,也是生态学的中心议题之一。因此,关于物种多样性的解释长期以来一直受到关注。在早期的研究中,人们主要是从群落的生态学过程(如竞争、干扰等)来解释物种多样性的高低。但后来的研究发现,仅用局域过程(local processes)无法完全解释群落的物种多样性(Zobel, 1992)。本文先对早期的几种代表性的假说作简要的回顾(Grace, 1999)。

关于群落物种多样性的假说起源于对多样性—生产力之间驼峰型关系的解释。Grime (1973a, b)根据大量草本植物群落样方和各种实验的结果,发现群落中物种多样性的高低具有以下3个共性: (1)在环境压力大的生境中,多样性较低; (2)在生产力高的生境中,多样性较低; (3)在竞争性较强的物种受到某种程度的控制(如适度的环境压力和干扰)的生境中,多样性较高。根据这一观察,他认为环境压力和干扰通过竞争影响群落的多样性,在中度竞争的生态生境中,多样性最高。这就是“驼峰模型”。在该模型中, Grime试图综合反映5种主要因素与多样性的关系(图1): 优势性(竞争排除, competitive exclusion)、环境压力、干扰、生态位分化, 以及侵入(colonization)(Grime, 1979)。驼峰模型又称“平衡假



**图1** Grime (1979)的驼峰模型。该模型反映了5种过程对多样性的影响: (1)优势性, (2)环境压力, (3)干扰, (4)生态位分化, (5)侵入。

Fig. 1 The “hump-backed” model of Grime (1979). The model incorporates five processes that affect community species richness: (1) dominance; (2) stress; (3) disturbance; (4) niche differentiation; and (5) colonization.

说”, 因为Grime认为物种间通过竞争达到平衡态, 这种平衡态最终决定了群落的多样性。

与Grime (1979)不同, Huston (1979)认为竞争者之间的平衡态对于多样性影响很小。他强调群落始终处于动态平衡中, 而由竞争替代和干扰导致的非平衡态对多样性有着重要影响(如产生更新生态位)。Huston(1979)提出的“动态平衡假说”(dynamic equilibrium model)认为, 高的生产力能够导致高的生长速度, 从而加速了竞争替代(competitive displacement)而使多样性降低; 中度干扰使竞争替代减弱, 从而维持高的多样性; 而高频度的干扰使多样性降低的原因是因为干扰直接减少了物种数量。

Tilman(1982)提出的“资源比率模型”(resource ratio model)也是一种平衡假说。他认为, 当两个竞争种具有不同的资源比例需求时, 就可能达到平衡共存(equilibrium coexistence)。资源比率在空间的异质性是导致多样性高的主要原因, 由于生产力较高时异质性较小, 因而能平衡共存的物种较少。但Tilman后来放弃了平衡态的观点, 又提出了一个基于非平衡动态的物种共存假说(Tilman, 1994)。

此外, Oksanen(1996)指出了植物密度对多样性—生产力关系的影响。他提出的零模型(null model)表明, 在没有任何物种间相互作用的情况下, 仅仅由于植物密度随环境条件改善而先上升、后下降的变化, 就可以形成多样性—生产力之间的驼峰型关系。这一模型虽然排除了物种间的相互作用, 但仍然是一种基于生态过程(自然稀疏)的假说(Grace, 1999)。不过, 已有研究表明, 即使排除了密度影响, 多样性和生产力之间仍为驼峰型关系, 表明竞争替代等局域过程确实对多样性产生了影响(如Zobel, 1997)。

## 1 种库假说的提出

上述的介绍说明, 以往提出的群落物种多样性的假说都是建立在生态过程(种间和种内相互作用)基础之上的。它们忽视了一个重要问题, 即能够适应不同生境条件的总物种数(即物种库)可能是不同的, 而这种因素会对群落的多样性构成重要限制(虽然Grime和Huston等都曾提到这种因素, 但并没

有给予足够的重视)。因此, 这些假说虽然在解释小尺度多样性中取得了较好的效果(Begon *et al.*, 2006), 但并不能完全解释群落物种多样性的差异。比如, 仅靠局域生态过程无法解释为什么在相似的环境条件下, 一些区域的群落物种数要显著高于另一些区域。例如, 东亚温带群落的物种数显著高于北美和欧洲, 而亚马逊热带雨林的物种数则高于非洲雨林(Latham & Ricklefs, 1993; Parmentier *et al.*, 2007)。人们开始考虑群落物种多样性的高低是否与区域过程(regional processes)有关(Ricklefs, 1987; Taylor *et al.*, 1990; Cornell & Lawton, 1992; Zobel, 1992)。于是, 一种新的假说——种库假说(species pool hypothesis)便应运而生。

Taylor等(1990)在检验Grime(1973a, 1979)的假说时, 提出了种库假说。Grime假说的基本前提是, 生产力越高, 竞争越激烈。但Taylor等(1990)的结果却并不支持这一假设(又如Goldberg *et al.*, 1999)。因此他们认为, 生产力较高时群落物种数减少是由于能适应肥沃生境的物种少而导致的(即物种库较小)。这是由于在历史上温带地区肥沃生境的面积相对于贫瘠生境要小得多, 因此物种形成(speciation)的机会也就较小。

种库假说的基本观点是: 一个群落的多样性不仅与所在地环境条件和生态过程(如竞争和捕食)有关, 也受其潜在的物种库即区域种库(regional species pool)所左右。区域种库是指一个地区可进入某一特定群落的潜在物种数量, 它由地史过程(如冰期、地质年代)和区域过程(物种的形成、迁移扩散以及消亡)所决定。某一生境类型的面积越大, 地质年代越古老, 物种形成的机会也就越多, 因而能适应和分布于该生境的物种也就越多, 实际群落中的物种丰富度也就越高。例如, 欧洲的温带森林拥有较少的物种数量在很大程度上与该地区相对较近且强烈的冰川作用有关。北美的Sonoran沙漠土壤贫瘠但却物种较多, 是由于它面积很大而且具有古老的、稳定的地质历史。亚马逊雨林拥有丰富的物种, 不仅是由于其立地生产力较高, 同样也与面积大、历史古老有关(Taylor *et al.*, 1990; Parmentier *et al.*, 2007)。

在Taylor等(1990)的基础上, Cornell和Lawton(1992)以及Zobel(1992)等进一步完善了种库假说。他们指出, 在区域和局域尺度上起主导作用的过程

是不同的。捕食、寄生、竞争以及环境变动(abiotic fluctuation, 即干扰)等生态过程的作用主要发生在局域水平上, 而物种的长距离扩散(long-distance dispersal)、物种形成、大范围的绝灭(wide-spread extinction)以及物种分布区的变化(fluctuation in species' distribution)等生物地理学过程主要发生在区域尺度。局域和区域过程共同作用于群落的结构和物种组成, 并且二者的相对作用大小随着群落和环境条件的不同而有差异。Zobel(1992)分析了7种解释物种共存的假说, 包括6种基于生态过程的假说和种库假说。他指出, 这些生态过程假说和种库效应本身都无法单独解释植物群落中的物种共存现象。他修正了Taylor等(1990)过于强调种库效应的观点, 提出群落的多样性决定于生态、地史和演化因素的共同作用。Eriksson(1993)正式提出了物种库的定义, 而且通过在竞争模型中引入种库的影响, 指出种库效应并不排斥竞争等生态过程, 只是对生态过程的作用大小构成了限制。

应该说, 在种库假说提出之前, 一些研究已经意识到区域种库可能对群落的多样性产生调节作用。如Grime(1979)就曾用“reservoir of species”来解释为什么热带森林的多样性要高于其“驼峰模型”的预测值。Ricklefs(1987)也认为一个群落的物种丰富度的高低不仅是物种竞争的产物, 也与区域过程, 如物种的扩散和迁移、物种形成和地史过程(如地质年代、末次冰期的时间)密切相关, 强调了区域过程对局域多样性的重要性。

## 2 种库假说的主要概念

种库假说中的种库是指在某一群落中能潜在共存的一群物种(Eriksson, 1993; Zobel, 1997)。按照空间尺度的大小, Pärtel(1996)提出了种库的三个层次(图2):

区域种库(regional species pool): 分布在某一区域的、能够在对象群落(target community)中潜在共存的一群物种。这里的“区域”指具有一定面积、相对较均匀的地貌(physiography)和气候的陆地表面; “对象群落”指生长在某一环境条件下能够提供合适的生态位给一些物种共存的植物群落。

局域种库(local species pool): 分布在某一局域(景观)尺度上、能够在对象群落中潜在共存的一群物种。这些物种能够在较短的时间(如若干年)内分

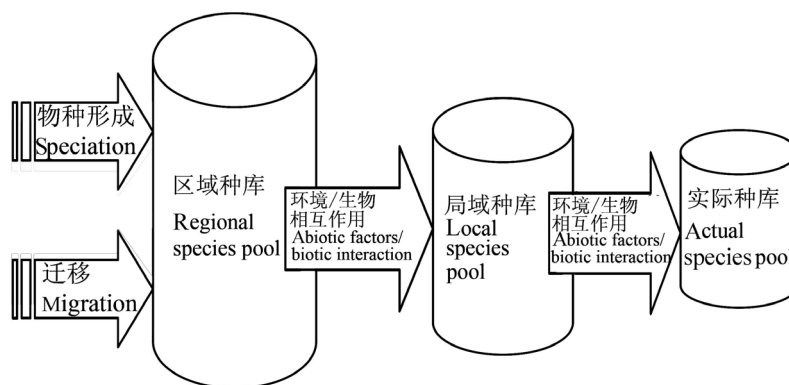


图2 不同尺度种库的关系。根据Zobel (1997)制作。

Fig. 2 Relationship between species pools at regional, local and community scales, adapted from Zobel (1997).

布到对象群落中。这里的局域尺度是指一个景观类型, 如一个有限的流域、海岸草地系统、森林复合体等。

实际种库(actual species pool), 又称群落种库(community species pool): 出现在对象群落中的实际物种, 也就是我们实际调查的群落中的物种。

这三个层次的种库的关系如图2所示。由于区域种库与局域种库在实际操作中难以明确划界, 因此, 人们后来在讨论种库假说时, 主要使用区域种库和实际种库两个层次(Huston, 1999; Zobel, 2001; Dupré *et al.*, 2002; Karlson *et al.*, 2004)。本文也采用两个层次的提法。

### 3 种库假说的主要证据

种库假说提出后, 虽然在早期被一些学者认为难以验证(如Wilson & Anderson, 2001), 但随着研究的深入, 得到了越来越多的支持。主要包括以下三个方面:

#### 3.1 多样性—土壤pH值关系

21世纪初期, 土壤pH值与多样性之间的关系引起了植物群落学家的极大兴趣。这是由于在高纬度, 历史上大面积分布着pH值较高、较为贫瘠的土壤, 而pH值较低、较肥沃的土壤很少, 因而喜钙植物要比喜酸植物多(Ewald, 2003; Chytrý *et al.*, 2007)。也就是说, pH值在某种程度上可以反映历史过程(物种形成机会的差异)。如果群落多样性受物种库限制, 那么物种丰富度与pH值之间应呈现正相关关系; 而在低纬度, 由于历史上未受冰川的影响, 情况则相反。Pärtel(2002)利用世界各地发表的

85个地点的群落物种丰富度和pH值的资料, 证实了高、低纬度之间这种关系的差异(图3)。他的研究还进一步表明, 在演化中心土壤pH值较高的地区, 物种丰富度和pH值多为正相关关系, 而在演化中心土壤pH值低的地区则正好相反, 从而为进化历史(区域种库)对群落物种多样性的影响提供了重要证据。

许多研究也都证实, 在中高纬度区域物种库和群落的多样性与pH值呈正相关(如Grubb, 1987; Ewald, 2003; Zinko *et al.*, 2006)。因此, 在中高纬度常见的多样性—生产力之间的驼峰型关系至少部

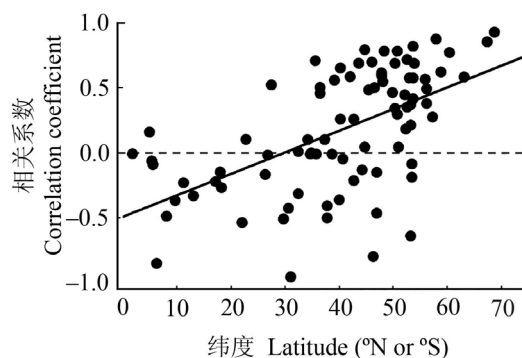


图3 维管植物丰富度与土壤pH值的相关系数与纬度的关系。在低纬度, 丰富度与土壤pH值之间多为负相关关系(虚线以下部分), 而在高纬度多为正相关关系(虚线以上部分)。修改自Pärtel(2002)。

Fig. 3 Changes in the correlation coefficient of the relationship between vascular plant species richness and soil pH with latitude. The relationship between species richness and soil pH shows a negative correlation at low latitudes (below the dashed line), while a positive relationship at high latitudes(Pärtel, 2002).

分是由于种库效应所导致的。应当指出, 正如局域过程不能完全解释群落的多样性一样, 种库效应自身也不能完全解释多样性与pH值的关系, 而必须考虑局域生物和非生物因素。如除了pH值之外, 多样性还受到很多环境因子影响。由于森林和草地群落分布的水分梯度的范围不同, 在森林群落中多样性与pH值多为正相关, 而在草地群落中则多呈驼峰型关系(Schuster & Diekmann, 2003; Chytry *et al.*, 2007)。此外, 生物因素如植物对pH值的耐受范围、竞争等对多样性与pH值关系的影响也是不可忽视的(Pärtel, 2002; Peet *et al.*, 2003; Schuster & Diekmann, 2003)。

### 3.2 多样性—生产力关系

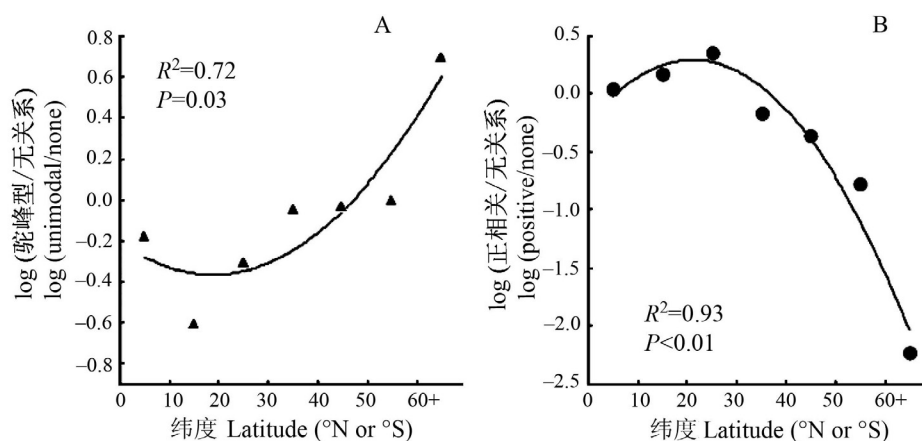
种库假说的另一个有力证据是来自对多样性—生产力关系的研究。Pärtel等(2007)分析了全球163组数据, 发现由于历史上温带地区贫瘠生境的分布广泛, 种库较大, 因而多样性—生产力关系多为驼峰型格局(图4A)。而在热带地区, 由于历史上生产力高的生境广布, 因而多样性—生产力关系多为正相关格局(图4B)。Jetz和Rahbek(2002)对鸟类的研究也得到了类似的结论。

此外, 种库对多样性—生产力关系的影响也在不同植被类型的比较中得到了进一步支持。Cornwell和Grubb(2003)对中欧植被的分析表明, 森

林群落的多样性—生产力之间一般为正相关关系, 而草地群落则多为驼峰型关系。最近, Laanisto等(2008)进一步证实了这种差异, 并指出这种差异与进化历史有密切关系。木本植物多具热带起源, 并且由于其生态位保守性(niche conservatism), 仍然保留有其祖先的生态需求(Ricklefs, 2006; Pärtel *et al.*, 2007; Laanisto *et al.*, 2008)。因此, 森林群落在生产力较高的生境中拥有较大的种库, 因而表现出和草地群落不同的多样性—生产力关系。这种森林和草地群落之间的差异, 仅用局域生态过程是很难解释的, 有必要从演化历史(种库效应)的角度去分析。

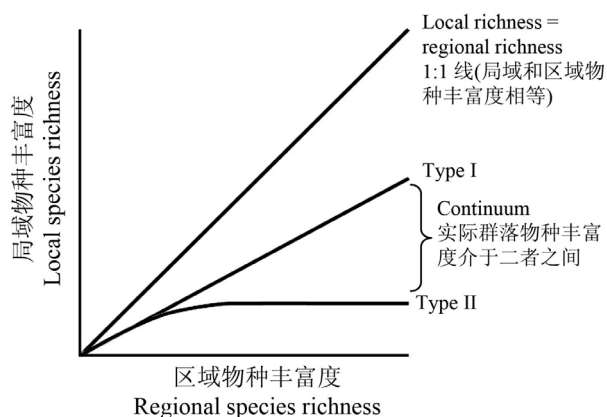
### 3.3 区域种库与实际种库之间的关系

Cornell和Lawton(1992)的理论分析认为, 在竞争较弱的群落中存在有足够的空余生态位, 群落的多样性随区域种库的增加而线性上升(非饱和关系, 图5); 而在竞争激烈的群落中生态过程起着主导作用, 由于空余生态位少, 群落的多样性随区域种库增加到一定大小后不再上升(饱和关系)。他们认为, 非饱和关系在自然界中是普遍存在的, 反映了区域种库对群落多样性的重要限制作用。生态过程控制物种多样性的方向是从区域到局域尺度。后续的研究证实了Cornell和Lawton(1992)的观点, 多数研究发现局域和区域多样性间呈非饱和关系, 即使是在物种极为丰富、竞争最为激烈的群落中(如热带珊瑚



**图4** 多样性—生产力关系随纬度的变化。图中, 纵坐标为每个纬度段(10°)内, 多样性—生产力关系呈驼峰型(A)或正相关型(B)的案例数与二者间无关系的案例数的比例。随着纬度的增加, 驼峰型关系的比例显著增加( $R^2 = 0.72$ ,  $P = 0.034$ ), 正相关型关系的比例显著下降( $R^2 = 0.93$ ,  $P = 0.002$ ) (引自Pärtel *et al.*, 2007)。

Fig. 4 Changes in productivity—plant diversity relationships with latitude. Y axis is the proportion of unimodal (A) and positive (B) relationships to cases in which no significant relations are found between productivity and diversity. With increasing latitude, the proportion of unimodal relationships increased remarkably ( $R^2 = 0.72$ ,  $P = 0.034$ ) while that of positive relationships decreased ( $R^2 = 0.93$ ,  $P = 0.002$ ) (Pärtel *et al.*, 2007).



**图5** 局域和区域多样性之间的理论关系。在非饱和关系中 (Type I), 群落的多样性不受竞争的影响, 而主要决定于区域种库; 在饱和关系 (Type II) 中, 由于竞争激烈导致的生态位限制, 群落的多样性在上升到一定水平后达到饱和。自然界中实际群落常介于二者之间 (引自 Gaston, 2000)。

Fig. 5 Two theoretical relationships between local and regional species richness. For the unsaturated relationship (Type I), community richness is not limited by biotic interactions in the local habitat and increases proportionately with regional richness. In the saturated relationship (Type II), however, biotic interactions limit community richness which saturates and becomes independent of regional species pool. Communities in the real world probably fall on a continuum between the two extremes (Gaston, 2000).

礁和热带雨林), 群落的多样性仍然受到地史过程和生物地理过程的强烈影响, 随着区域多样性的增加而线性增加 (如 Gaston, 2000; Dupré *et al.*, 2002; Karlson *et al.*, 2004)。

此外, 一些研究也证实了群落物种多样性与区域种库之间的关系在不同群落、不同立地条件下存在差异。如在生产力水平较低时多为线性关系, 而在生产力高 (竞争较强) 时常呈现饱和的非线性关系, 表明生态过程和区域过程的相对重要性在不同环境条件下是不同的 (如 Huston, 1999; Pärtel *et al.*, 2000; Houseman & Gross, 2006)。随着研究的深入, 多数研究已不再怀疑种库效应是否存在, 而更多的是开始探索区域过程和局域过程的相对作用大小, 以及不同尺度、不同环境条件下种库过滤机制的不同 (如 Weiher *et al.*, 2004; Rajaniemi *et al.*, 2006; Ricklefs, 2006)。

#### 4 确定区域种库的方法及存在的问题

在种库假说中, 如何确定区域种库的大小是一个关键问题 (Zobel *et al.*, 1998), 也是最有争议的方

面 (Wilson & Anderson, 2001)。一般来说, 确定一个区域的植物种库, 需要有完整的植物区系资料和植物分布的环境信息。目前确定区域种库的方法主要有两类, 一类为生态学方法, 即基于物种的 Ellenberg 指数来确定种库, 另一种为植物社会学 (phytosociological) 方法。

Pärtelt 等 (1996) 最早提出采用生态学方法来估算种库。他们根据爱沙尼亚的维管植物名录和各物种的 Ellenberg 等 (1991) 环境指示指数 (根据物种在光、土壤水分、pH 以及养分等环境梯度上的分布范围, 为每个种确定了具体的数值, 分为 1-9 级), 来确定爱沙尼亚 14 种群落类型的种库。他们为各群落计算出所有物种的 4 种 Ellenberg 指数的平均值和生态幅度, 作为该群落的生境范围, 然后筛选出符合该范围的物种作为某一群落类型的物种库。

Dupré (2000) 则首先采用 Braun-Blanquet 的植物社会学方法来确定区域种库。他先确定各群落的特征种、区分种和伴生种作为群落的核心物种, 与该群落 (在空间和生态上) 相近的群落中出现的物种作为广域分布种 (wide-range species)。Dupré (2000) 采用了两种方法确定种库: 核心种法 (仅包含核心种) 和广域分布种法 (包含核心种和广域分布种)。同时他还对这两种方法的估算效果与 6 种生态学方法 (Pärtel *et al.*, 1996 方法的变型) 进行了比较。通过对瑞典 Oland 和 Uppland 两个地区的 3 种群落类型 (干燥的石灰岩草地、海岸草甸以及落叶阔叶林) 的研究, Dupré (2000) 发现不同方法之间所得的区域种库大小差异很大, 植物社会学方法的效果要好于基于 Ellenberg 指数的生态学方法, 其中广域分布种法的结果最为合理。

在目前确定区域种库的研究案例中, 大多都使用了 Ellenberg 的环境指示指数。但这一方法至少存在 4 方面的问题: (1) Ellenberg 指数只是给出了物种最适宜分布的、但不是反映整个分布区的数值 (Zobel *et al.*, 1998), 因此估计的种库误差较大 (Dupré, 2000); (2) 很多影响物种分布的因素在 Ellenberg 指数中无法体现, 如物种的扩散能力 (dispersal ability), 而这些因素对准确确定种库也很重要 (Zobel *et al.*, 1998; Dupré, 2000); (3) Ellenberg 的酸碱性指示值有较大偏差 (Wamelink *et al.*, 2002); (4) 除中欧外, 其他地区没有 Ellenberg 指数值, 因此, 该方法缺乏普适性, 也不能进行不同地区的比较。

因此, 寻找确定种库的新方法显得十分必要(Grace, 2001; Peet *et al.*, 2003)。如Peet等(2003)直接用物种分布的生境范围确定了美国南部Blue Ridge山区落叶阔叶林的区域种库大小。

## 5 结语

种库假说是生物多样性理论的重要发展。以往人们主要从环境条件、群落内部的生态学过程来解释群落的结构、组成和多样性。事实证明, 这些因素并不能完全解释群落物种多样性的差异(如Dupré *et al.*, 2002)。种库假说的重要意义在于揭示了地史和区域过程对物种多样性的影响, 该假说并不否认竞争等生态过程对于物种多样性的作用, 但强调生态过程受种库大小的限制(瓶颈效应, Ewald, 2003)。因此, 研究群落的多样性不能局限于群落本身, 而必须综合考虑环境条件、种间关系和区域(地史)过程(Cornell & Lawton, 1992; Ricklefs, 2004, 2006)。

种库假说在保护生物学上也有指导意义(Zobel *et al.*, 1998)。例如, Pärtel等(2004)应用种库假说来探讨自然保护区的设计, Brudvig和Mabry (2008)则利用种库假说试图重建局域种库以实现衰退群落的生态恢复。Zobel(1998)指出, 有效的生物多样性保护要求准确地估计区域种库, 而后者则依赖于对植物群落的全面调查。

种库假说还是一个新兴的理论, 许多重要的问题, 如区域和局域过程的相对作用、不同尺度(环境条件)的种库过滤机制等尚需要作进一步的探讨(Ricklefs, 2004; Houseman & Gross, 2006; Rajaniemi *et al.*, 2006)。在种库理论的应用中, 关键问题是需要建立一个具有普遍意义的、确定种库大小的方法(Grace, 2001)。Ellenberg指数法虽然可能适合于中欧国家, 但没有普遍性。我们认为, 由于种库与生境(植被)类型有关, 而植被类型主要受气候控制(虽然其他因素如地形、土壤等也很重要, 但最终都可以反映在气候上), 因此用气候指标来确定种库大小的方法是可行的。由于气候因子容易获得, 其研究方法也比较成熟, 并且地球上几乎所有区域都有气候资料, 因此, 方法一旦确立, 就容易形成统一的标准。这样还可以使不同地区、不同大陆之间相似的群落具有可比性。至于用气候因子来确定种库的方法所存在的问题, 如同气候分类或植被分类本身一样, 需要作进一步的研究。

## 参考文献

- Begon M, Townsend CA, Harper JL (2006) *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Brudvig LA, Mabry CM (2008) Trait-based filtering of the regional species pool to guide understory plant reintroductions in midwestern oak savannas, U.S.A. *Restoration Ecology*, **16**, 290–304.
- Chytrý M, Danihelka J, Ermakov N, Hajek M, Hajkova P, Koci M, Kubesova S, Lustyk P, Otypkova Z, Popov D, Roleček J, Reznickova M, Smarda P, Valachovic M (2007) Plant species richness in continental southern Siberia: effects of pH and climate in the context of the species pool hypothesis. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 668–678.
- Cornell HV, Lawton JH (1992) Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology*, **61**, 1–12.
- Cornwell WK, Grubb PJ (2003) Regional and local patterns in plant species richness with respect to resource availability. *Oikos*, **100**, 417–428.
- Dupré C (2000) How to determine a regional species pool: a study in two Swedish regions. *Oikos*, **89**, 128–136.
- Dupré C, Wessberg C, Diekmann M (2002) Species richness in deciduous forests: effects of species pools and environmental variables. *Journal of Vegetation Science*, **13**, 505–516.
- Ellenberg H, Weber HE, Duell R, Wirth V, Werner W, Paulissen D (1991) *Indicator Values of Plants in Central Europe*. Goltze, Goettingen.
- Eriksson O (1993) The species-pool hypothesis and plant community diversity. *Oikos*, **68**, 371–374.
- Ewald J (2003) The calcareous riddle: why are there so many calciphilous species in the central European flora? *Folia Geobotanica*, **38**, 357–366.
- Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**, 220–227.
- Goldberg DE, Rajaniemi T, Gurevitch J, Stewart-Oaten A (1999) Empirical approaches to quantifying interaction intensity: competition and facilitation along productivity gradient. *Ecology*, **80**, 1118–1131.
- Grace JB (1999) The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **2**, 1–28.
- Grace JB (2001) Difficulties with estimating and interpreting species pools and the implications for understanding patterns of diversity. *Folia Geobotanica*, **36**, 71–83.
- Grime JP (1973a) Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, **242**, 344–347.
- Grime JP (1973b) Control of species diversity in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management*, **1**, 151–167.
- Grime JP (1979) *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley & Sons, London.
- Grubb PJ (1987) Global trends in species-richness in terrestrial vegetation: a view from the northern hemisphere. In: *Or-*



- ganization of Communities: Past and Present (eds Gee JHR, Giller PS), pp. 99–118. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Houseman GR, Gross KL (2006) Does ecological filtering across a productivity gradient explain variation in species pool–richness relationships? *Oikos*, **115**, 148–154.
- Huston MA (1979) A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, **113**, 81–101.
- Huston MA (1999) Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos*, **86**, 393–401.
- Jetz W, Rahbek C (2002) Geographic range size and determinants of avian species richness. *Science*, **297**, 1548–1551.
- Karlson RH, Cornell HV, Hughes TP (2004) Coral communities are regionally enriched along an oceanic biodiversity gradient. *Nature*, **429**, 867–870.
- Laanisto L, Urbas P, Partel M (2008) Why does the unimodal species richness–productivity relationship not apply to woody species: a lack of clonality or a legacy of tropical evolutionary history? *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 320–326.
- Latham RE, Ricklefs RE (1993) Global patterns of tree species richness in moist forests: energy diversity theory does not account for variation in species richness. *Oikos*, **67**, 325–333.
- Oksanen J (1996) Is the humped relationship between species richness and biomass an artefact due to plot size? *Journal of Ecology*, **84**, 293–295.
- Parmentier I, Malhi Y, Senterre B, Whittaker RJ, A. T. D N, Alonso A, Balinga MPB, Bakayoko A, Bongers F, Chatelain C, Comiskey JA, Cortay R, Kamdem M-ND, Doucet J-L, Gautier L, Hawthorne WD, Issembe YA, Kouame FN, Kouka LA, Leal ME, Lejoly J, Lewis SL, Nusbaumer L, Parren MPE, Peh KSH, Phillips OL, Sheil D, Sonke B, Soesef MSM, Sunderland TCH, Stropp J, Ter Steege H, Swaine MD, Tchouto MGP (2007) The odd man out? Might climate explain the lower tree  $\alpha$ -diversity of African rain forests relative to Amazonian rain forests? *Journal of Ecology*, **95**, 1058–1071.
- Pärtel M (2002) Local plant diversity patterns and evolutionary history at the regional scale. *Ecology*, **83**, 2361–2366.
- Pärtel M, Helm A, Ingerpuu N, Reier Ü, Tuvi E-L (2004) Conservation of Northern European plant diversity: the correspondence with soil pH. *Biological Conservation*, **120**, 525–531.
- Pärtel M, Laanisto L, Zobel M (2007) Contrasting plant productivity–diversity relationships across latitude: the role of evolutionary history. *Ecology*, **88**, 1091–1097.
- Pärtel M, Zobel M, Liira J, Zobel K (2000) Species richness limitations in productive and oligotrophic plant communities. *Oikos*, **90**, 191–193.
- Pärtel M, Zobel M, Zobel K, van der Maarel E (1996) The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities. *Oikos*, **75**, 111–117.
- Peet RK, Fridley JD, Gramling JM (2003) Variation in species richness and species pool size across a pH gradient in forests of the southern Blue Ridge Mountains. *Folia Geobotanica*, **38**, 391–401.
- Rajaniemi TK, Goldberg DE, Turkington R, Dyer AR (2006) Quantitative partitioning of regional and local processes shaping regional diversity patterns. *Ecology Letters*, **9**, 121–128.
- Ricklefs RE (1987) Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, **235**, 167–171.
- Ricklefs RE (2004) A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, **7**, 1–15.
- Ricklefs RE (2006) Evolutionary diversification and the origin of the diversity–environment relationship. *Ecology*, **87**, S3–S13.
- Schuster B, Diekmann M (2003) Changes in species density along the soil pH gradient: evidence from German plant communities. *Folia Geobotanica*, **38**, 367–379.
- Taylor DR, Aarssen LW, Loehle C (1990) On the relationship between  $r/K$  selection and environmental carrying capacity: a new habitat template for plant life history strategies. *Oikos*, **58**, 239–250.
- Tilman D (1982) *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman D (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, **75**, 2–16.
- Wamelink GWW, Joosten V, van Dobben HF, Berendse F (2002) Validity of Ellenberg indicator values judged from physico-chemical field measurements. *Journal of Vegetation Science*, **13**, 269–278.
- Weiher E, Forbes S, Schauwecker T, Grace JB (2004) Multivariate control of plant species richness and community biomass in blackland prairie. *Oikos*, **106**, 151–157.
- Wilson JB, Anderson BJ (2001) Species-pool relations: like a wooden light bulb? *Folia Geobotanica*, **36**, 35–44.
- Zinko U, Dynesius M, Nilsson C, Seibert J (2006) The role of soil pH in linking groundwater flow and plant species density in boreal forest landscapes. *Ecography*, **29**, 515–524.
- Zobel K (2001) On the species-pool hypothesis and on the quasi-neutral concept of plant community diversity. *Folia Geobotanica*, **36**, 3–8.
- Zobel M (1992) Plant species coexistence: the role of historical, evolutionary and ecological factors. *Oikos*, **65**, 314–320.
- Zobel M (1997) The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 266–269.
- Zobel M, van der Maarel E, Dupré C (1998) Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration. *Applied Vegetation Science*, **1**, 55–66.