

# 基于过程的群落生态学理论框架

朱璧如 张大勇\*

(北京师范大学生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 北京 100875)

**摘要:** 如何解释群落的物种多样性是群落生态学的核心问题之一, 贯穿于群落生态学的整个发展过程, 至今仍未得到圆满解决。与这个问题有关的理论层出不穷, 使得群落生态学研究产生了很多混乱, 这种状况促使一些生态学家开始反思群落生态学是否一定要从群落结构出发? 最近, 一个新的、基于过程的理论框架为群落生态学提供了更有前景的发展方向。该理论框架认为群落的形成只包含了选择、漂变、成种和扩散这四个过程, 不同的群落中四个过程的相对重要性不同, 而各种群落生态学理论间的差别就在于强调了不同的过程。本文在介绍该理论框架的基础上, 分析了已有的用于解释局域群落多样性的理论所包含的过程。其中, 与生态位有关的理论主要强调了平衡选择的过程; 局域与区域过程的共同作用理论强调了成种、扩散和选择的过程; 而与生态漂变有关的理论则强调了漂变、成种和扩散的过程, 但忽略了选择作用。在这个理论框架下, 这些理论本身及其相互之间的关系显得更加清晰。

**关键词:** 选择, 漂变, 成种, 扩散, 群落多样性

## A process-based theoretical framework for community ecology

Biru Zhu, Dayong Zhang\*

Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Beijing Normal University, Beijing 100875

**Abstract:** Understanding what maintains species diversity in a community is a central challenge in community ecology. However, consistent answers to this very question are not yet available. This dilemma has led some ecologists to call community ecology “a mess” and to rethink whether it is appropriate for community ecology to move only unidirectionally from patterns to processes. A new and promising theoretical framework is proposed. According to this new framework, there are four basic processes possible in a community: selection, drift, speciation, and dispersal. The relative importance of these four processes varies among communities. All current theories can be readily incorporated into this framework, because they individually consider a subset of the four processes. In this study we give a brief introduction to this process-based theoretical framework and use it to analyze the processes underlying existing community theories relating to niche, local and regional interactions, and ecological drift. Niche theory only considers balancing selection, whereas theories of local and regional interactions emphasize the role of speciation and dispersal, besides selection. Theories incorporating ecological drift focus on drift, dispersal and speciation but discount selection. We are confident that this new framework provides new insights that will help to integrate existing community theories.

**Key words:** selection, drift, speciation, dispersal, community diversity

为什么在一定的时空范围内总会有很多物种共存? 这个问题一直贯穿于群落生态学发展的各个阶段, 是群落生态学的核心问题之一。19世纪以

前人们对群落的研究仅停留在观察和描述各种各样的自然群落, 之后人们开始不断探索群落多样性的成因。达尔文在《物种起源》一书中提到, 将群

落中物种的种类和数量比例归因于偶然完全是错误的。20世纪初,超有机体论(superorganism)(Clements, 1916)与个体论(individualistic concept)(Gleason, 1926)分别强调了确定性与随机性对群落的影响,两者间的争论一直持续至今。虽然个体论大有后来居上的趋势,但超有机体论所强调的“种间相互作用对于群落结构具有重要影响”这个观点仍然广为生态学家认可(Ricklefs, 2008; Brooker *et al.*, 2009)。

20世纪中期,生态位理论开始形成并不断完善(Gause, 1934; Hutchinson, 1959; MacArthur & Levins, 1967; May, 1973)。在这一理论框架下,生态学家们发展了很多模型来解释物种共存。但同时生态位理论也面临着诸如“浮游生物悖论”(the paradox of the plankton)这样的难题(Hutchinson, 1961),即很难从一个物种、一个生态位的角度去解释为什么环境高度均一的水体中有那么多浮游藻类共存。另外,一场有关竞争是否存在以及竞争是否影响群落结构的论战也拉开了序幕(Diamond, 1975; Connor & Simberloff, 1979; Lawton & Strong, 1981)。

20世纪80–90年代,随着群落生态学研究的不积累,人们发现很难找到普适的理论来解释群落多样性,曾被寄予厚望的生态位理论也很难解释物种多样性极为丰富的群落(例如浮游生物、热带雨林、高山草甸等),层出不穷的理论模型和实验结果都只是特定群落中的特定结果,这使得群落生态学产生了很多混乱(Lawton, 1999)。Lawton (1999)认为这些混乱是由于过分关注局域群落中物种间以及物种与环境间的相互作用造成的,我们应该忽略这些细节,把注意力集中在更大尺度上,即从宏生态学(macroecology)的角度来解释群落结构。Ricklefs (1987)也持类似的观点,他认为必须同时考虑局域过程和区域过程对群落结构的作用。Hubbell (2001)则借鉴种群遗传学中的中性理论提出了生态学的中性理论。虽然Hubbell自己命名为统一中性理论,但由于完全忽视了生态位分化的作用,该理论未能得到生态学家的普遍认同。作为一个普适的理论,应该尽可能地把以前被认为是分离的或无联系的分支理论结合在一起。显然,不考虑生态位的中性理论并不具备这个特征。

群落生态学是否存在普适的理论?群落生态学发展至今仍然没有一个明确的答案。甚至要不要

致力于发展群落生态学的普适理论,生态学家都还没有达成共识(Roughgarden, 2009)。

## 1 基于过程的群落生态学理论框架

通常群落生态学首先关注的是自然界中存在的模式,然后再解释哪些过程能够产生这些模式。大量的研究表明自然群落确实存在一些比较普遍的模式,例如种–多度关系、种–面积关系、多样性–生产力关系等等。这些模式有一个共同点,就是虽然模式的普遍性不断被证实,但始终没有一个真正的普适的机制解释,人们总是发现多种过程都能产生相同的模式,而未能确定到底是哪个过程真正起了作用。例如McGill等(2007)总结了用于解释种–多度关系的五个类型的理论,每个类型里面又有若干理论,这些理论都能成功预测出与实际相符的种–多度关系。相同的模式不一定由相同的过程导致,而同一过程在不同的情形下也可能导致不同的模式(张大勇, 2000)。群落生态学中大量的争论正是由此而来。

因此人们开始注意到不能只根据模式的预测结果来评价一个理论的优劣(McGill *et al.*, 2007)。与此同时,人们开始反思这种总是从模式出发的研究思路是否合理。Roughgarden(2009)认为群落生态学研究总是先关注群落结构,然后才推测群落的形成过程,这种思路阻碍了群落生态学家找到普适的理论。同时,他提出应该借鉴进化生物学从过程出发的思路,从群落形成所包含的基本过程出发,建立普适的理论框架。Vellend(2010)将这一观点具体化,提出了一个综合的群落生态学理论框架。

按照Vellend(2010)的理论框架,群落构建只包含了四个基本过程:选择、漂变、成种和扩散,人们所观察到的各式各样的群落模式都是这四个过程作用的结果,只是在不同的群落中它们的相对重要性不同。这四个过程与种群遗传学中的四个过程(选择、漂变、突变和基因流)类似,只不过种群遗传学研究的对象是等位基因,而群落生态学的研究对象是物种(Antonovics, 1976; Hubbell, 2001; Hu *et al.*, 2006; Vellend & Orrock, 2009)。下面我们主要参考Vellend(2010)的工作逐一介绍群落生态学中的这四个基本过程。

### 1.1 选择(selection)

群落生态学中的选择是指隶属于不同物种的

个体具有不同的适合度。这里, 适合度可以定义为种群增长速率(per capita population growth rate)。需要注意, 这个定义虽然是最常用的, 但并不是普遍适用的; 对这个问题的一些初步讨论可以参见Lin等(2009)。为简化起见, 我们假定同一物种的所有个体具有相同的适合度, 也就是说忽略种内个体间的选择作用, 当然这只是为了使得问题不至于过分复杂(Vellend, 2010)。更现实的情形应该是同时考虑种间和种内个体的适合度差异。因此, 一个群落就等同于一个基因座(locus), 不同的物种则对应于该基因座上不同的等位基因, 自然选择会像偏好适合度高的等位基因那样偏好适合度高的物种(Vellend & Orrock, 2009)。

与种群遗传学一样, 群落中的选择也可以分为三种基本类型: 方向选择、平衡选择和分裂选择(Gillespie, 2004)。方向选择是指群落中各物种的适合度存在确定的大小等级关系; 虽然每个物种的适合度在不同情形下可能发生变化, 但物种间适合度的等级关系不会发生改变(图1a), 适合度最大的物种将最终排除其他物种, 在群落中被固定(形成单优群落)。平衡选择是指种群密度相对较小的物种具有更高的适合度(图1b), 也就是说当某个物种的个

体数量减少时, 其种群增长速率反而会增加, 从而避免灭绝(由于这个性质, 平衡选择有时也称为负密度或负频率依赖选择; Vellend, 2010)。平衡选择的最终结果是各个物种稳定共存于同一个群落中。生态位分化导致的物种共存具有一个标志性特征, 即稀有种优势(Siepielski & McPeck, 2010), 因此从选择类型上看, 生态位理论对应于平衡选择。与平衡选择相反, 分裂选择(又称为正密度依赖选择)则是指种群密度相对高的物种具有更高的适合度(图1c), 最终种群初始密度最大的物种将排除其他物种而在群落中被固定。

在这三种基本选择类型的基础上可以组合产生无限多的选择形式, 因为随着时间和空间的变化, 在方向选择中排名第一的物种可能会发生改变, 而不同的环境和物种密度的组合会影响密度(频率)依赖选择(Vellend, 2010)。

在这里要特别指出的是, 群落中的选择过程并不是必然存在的, 各个物种的适合度可以相同, 即出现中性的状态。进化生物学家很早就提出(Gould & Lewontin, 1979), 不能将任何微妙的生物表型变化都归因于自然选择, 而要用确切的证据来证明。同样, 在群落生态学中我们也不能只是默认选择过

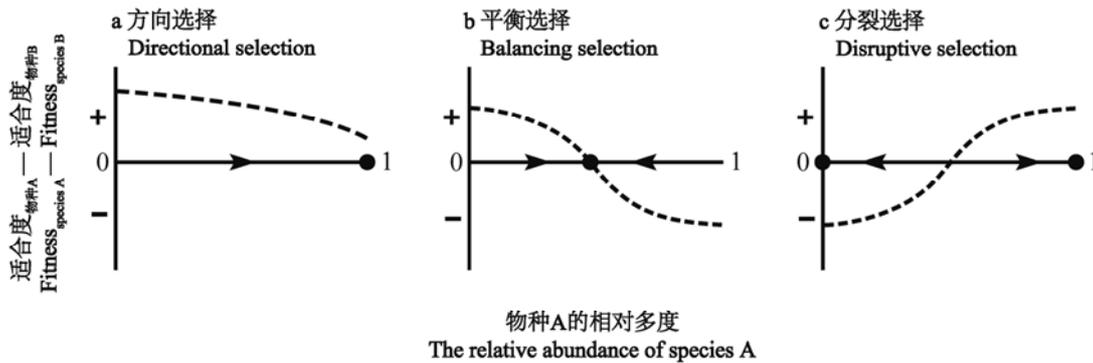


图1 有限群落中物种A和B在不同选择过程中的动态, 根据Vellend(2010)制作。(a)方向选择: 物种A的适合度总是大于物种B, 但两者之间的差值不一定保持恒定, 最终物种A被固定。(b)平衡选择: 如果物种A的相对多度较小, 则物种A的适合度大于物种B, 反之物种A的适合度小于物种B, 最终物种A与B稳定共存。(c)分裂选择: 如果物种A的相对多度较小, 则物种A的适合度小于物种B, 最终被淘汰; 反之物种A被固定。虚线表示物种A和B适合度的差值, 箭头表示物种A相对多度变化的方向, 黑点表示最终的稳定状态。

Fig. 1 Expected dynamics of two species, A and B, under different types of selection, adapted from Vellend (2010). (a) Directional selection. The fitness of species A is always higher than that of species B, though the difference could vary. At last, A would be fixed. (b) Balancing selection. The fitness of species A would be higher than that of species B while the relative abundance of species A is lower. On the contrary, the fitness of species A would be lower. A and B would coexist stably. (c) Disruptive selection. The fitness of species A would go below that of species B with the decrease of A's relative abundance. Species A would go extinct under low relative abundance or be fixed under high relative abundance. The dotted lines represent the fitness difference between A and B, the arrows show the direction of change in the relative abundance of species A, and the black dots denote the final steady states.

表1 已有的解释局域群落多样性的各种理论中包含的基本过程。●表示含有该过程, ?表示可能含有该过程。  
Table 1 Processes included in the existing theories about biodiversity of local community. ● means that the process is included in a given theory, and ? means that the process is possibly included in a given theory.

理论 Theories	选择 Selection		漂变 Drift	成种 Speciation	扩散 Dispersal	相关文献 Relative references
	方向 Direc- tional	平衡 Balancing				
<b>与生态位有关的理论</b>						
<b>Theories related to niche</b>						
传统生态位分化 Classical niche differentiation		●				MacArthur & Levins (1967)
资源比率模型 Resource ratio model		●				Tilman (1982)
储藏效应 Storage effect		●				Chesson (2000)
Janzen-Connell假说 Janzen-Connell hypothesis		●				Wright (2002)
中度干扰假说 Intermediate disturbance hypothesis		●				Connell (1978); Roxburgh <i>et al.</i> (2004)
竞争-拓殖权衡 Competition-colonization tradeoff		●				Tilman (1994)
<b>与区域过程有关的理论</b>						
<b>Theories related to regional processes</b>						
岛屿生物地理学理论 The theory of island biogeography			?		●	MacArthur & Wilson (1967)
源汇效应 Source-sink effect	●				●	Shmida & Wilson (1985)
种库假说 Species pool hypothesis	?			●		Zobel (1997)
历史假说 Historical hypothesis				●	●	Ricklefs (1987)
区域群落 Regional community			?	●	●	Ricklefs (2008)
<b>与生态漂变有关的理论</b>						
<b>Theories related to ecological drift</b>						
Hubbell的中性理论 Hubbell's neutral theory			●	●	●	Hubbell (2001)
Bell的中性理论 Bell's neutral theory			●		●	Bell (2000)
随机生态位理论 Stochastic niche theory		●	●			Tilman (2004)
群落近中性理论 Nearly neutral theory of community	●		●	●	●	Zhou & Zhang (2008)
中性-生态位整合 Integration of neutral and niche theory		●	●	●	●	Zhang & Jiang (1997); Gravel <i>et al.</i> (2006); Chisholm & Pacala (2010)

程的存在, 而要进行严格地检验并区分选择的类型。方向选择和平衡选择更符合人们的直觉, 很容易想象; 但分裂选择可能不那么普遍, 虽然不能排除它在自然界中的存在(如Allele效应或植物-土壤正反馈; Bever *et al.*, 2010)。现有的各种群落生态学理论也几乎不涉及分裂选择(参见表1)。因此在下面的讨论中我们只考虑方向选择和平衡选择两种类型。

## 1.2 漂变(drift)

由于出生、死亡和后代生产都是内在的随机过程, 所以在个体数量有限的群落内每个物种数量的改变都必然包含有随机成分: 这就是所谓的生态漂变(Vellend, 2010)。如果在没有迁入迁出的封闭群落中不存在选择作用(即群落中的所有个体都具有相同的适合度), 那么群落中各个物种个体数量发生

改变的唯一驱动力就是漂变。漂变过程导致的最终结果是该群落内只剩下一个物种, 其他物种全部灭绝。每个物种都有达到单优状态(即被固定)的可能性, 这种可能性等于该物种在群落中的初始相对多度, 而最终达到固定所需要的时间与群落的大小成反比。与遗传漂变一样, 生态漂变的重要性也取决于群落大小: 群落越小, 漂变过程对群落动态的影响就越大。

群落漂变一直被人们忽略, 因为群落中的漂变过程很难被证明。因为物种间总是存在适合度差异, 人们找不到只受漂变过程作用的群落。另外即使人们发现了漂变产生的影响, 也经常只是将其归结为“噪音”。直到Hubbell(2001)提出生态学的中性理论, 群落漂变才引起人们的重视。从逻辑上讲, 漂变引

起的种群随机动态在任何一个群落中都是必然存在的,只是在不同的群落中其相对重要性不同。例如强烈的选择作用将掩盖漂变的作用。

### 1.3 成种(speciation)

群落生态学研究在很长一段时间内只关注局域群落内的各种相互作用,并认为在这一尺度上完全可以忽视成种的过程。但人们逐渐认识到,一个群落中具体有哪些物种不仅取决于群落内部的局域过程,而且取决于有哪些潜在的物种可以到达该群落(即物种库)。成种过程一定会对物种库的大小和组成有影响(Ricklefs, 1987, 2004),因此我们必须考虑成种对局域群落的影响。如果局域群落的结构完全由内部的种间相互作用所决定,那么群落结构应该与其所处的环境显著相关,相同环境中的群落结构应该趋于相似,而与区域物种多样性(物种库)无关(Ricklefs, 1987)。

但事实上,环境相同的不同区域中,区域和局域的物种数目可以有很大的差异(Ricklefs *et al.*, 2004)。例如,北美东部、东亚地区和欧洲三者的面积基本相当,环境条件基本一致,但东亚地区的乔木物种数大约是北美东部的六倍,而北美东部的乔木物种数大于欧洲,并且在局域尺度上多样性也有同样的高低之分。由于温带的东亚地区与热带的东南亚之间不存在任何阻隔,热带动植物能侵入东亚温带生态系统,使东亚温带落叶林中的热带成分占有相对较高的比例。但即使去除热带成分,东亚乔木的物种数和属数也比北美地区高。造成这种差异的一个可能原因是,与北美东部相比,东亚地区的地理条件更复杂,致使其第四纪物种形成的速率更高(Qian & Ricklefs, 2000)。另外,化石记录表明,在第三纪中期,欧洲的乔木属多样性与亚洲相当,但因为晚第三纪和更新世的气候变冷,以及冰期-间冰期的反复作用,欧洲的许多乔木消失了;北美的乔木多样性在第三纪并没有达到欧亚的水平,但其物种灭绝速率也相对较低。这是因为寒冷时期,北美的乔木树种可以南移至墨西哥湾附近避难。而当欧洲变冷时,阿尔卑斯山和地中海成为树种南移的有效屏障,许多不耐寒的植物分类群因此消亡(Latham & Ricklefs, 1993)。

这些都说明区域的物种组成会显著影响局域群落的物种组成。区域的物种组成由物种形成、扩散、历史等因素决定(唐志尧等, 2009),因此成种通

过影响区域物种组成而间接影响了局域群落结构。

### 1.4 扩散(dispersal)

扩散是指生物个体在空间的迁移。扩散的模型主要有两类:一类是大陆-岛屿模型,这类模型假设生物个体总是单向地从具有无限个体的大陆迁移到能容纳有限个体的岛屿;另一类是岛屿模型,这类模型假设生物个体在能容纳有限个体的岛屿间相互迁移,也就是“集合群落(metacommunities)”。扩散与其他过程共同作用,会对群落多样性产生各种不同的影响(Cadotte, 2006)。

岛屿生物地理学理论(MacArthur & Wilson, 1967)是一种只包含扩散过程的理论。该理论假设每个物种具有相同的迁移能力和在岛屿上成功建群的能力;随着物种迁移的增加,到达岛屿的物种数增加,但由于岛屿容纳量有限,物种数的增加必然导致每个物种的种群大小降低,从而增加了物种灭绝速率,最终岛屿上的物种数会平衡在某一个数值。这里,岛屿生物地理学理论假设所有物种,无论其种群大小如何,都具有相同的灭绝概率。这意味着岛屿生物地理学虽然忽略了不同物种之间的生态位差异,但并未真正考虑漂变过程的影响(在漂变作用下物种灭绝的概率与种群大小负相关)。因此岛屿生物地理学只能被视为自然群落组建的一个非常粗糙的近似解释,不能据此进行更为精细的定量分析,例如不能分析群落的种-多度关系。

## 2 局域群落多样性理论的分析

Lawton(1999)认为群落生态学包含的可能性(contingency)太多,因此不可能有普适的理论。但Vellend(2010)认为,如果从过程的角度出发,任何空间和时间尺度上的群落都只包含了上述的四个过程,而各种群落生态学理论的差别就在于它们强调了不同的过程或不同过程的组合。因此我们可以在这四个过程的框架下分析比较各种已有的群落生态学理论,并引导人们提出新的理论。

群落生态学中最核心的一个问题是什么群落内会有多个物种,并且为什么有的数量多、有的数量少?在不同的空间和时间尺度上,对这个问题的解释各不相同。在较短时间和局域群落的尺度上,观察和实验更具有可操作性,因而大量的研究聚焦于该尺度,下面我们的讨论也将限于局域群落。我们将利用上述的四个基本过程,在Vellend

(2010)分类的基础上,介绍已有的一些与局域群落生物多样性相关的理论(表1),并分析这些理论中包含的基本过程,针对这些理论的详细综述参见表1中列出的参考文献。

## 2.1 与生态位有关的理论

根据传统的竞争排除法则,相互竞争的物种只有占有不同的生态位才能稳定共存(Gause, 1934)。对每一个物种而言,当种群增大时,由于其生态位空间的限制,种内竞争加剧,种群大小受到限制;相反,当种群减小时,由于其他物种不能占用其特有的生态位,种内竞争减弱,种群增长速率增加,种群大小得以恢复。因此每个物种的生态位大小决定了该物种在群落中的多度,而群落中包含的生态位数量决定了有多少物种可以共存。

早期的生态位理论把注意力主要集中在资源利用上,物种通过资源瓜分(resource partitioning)而共存;在动物群落中这种观点很容易被接受,因为同一个群落中的动物常常具有不同的食性和觅食模式。但对植物群落来说这一理论很难解释,因为植物需要的资源及获取资源的方式相似,不同植物之间有限的差异很难解释植物群落如何维持那么高的多样性。探索这一问题一个办法就是扩展资源生态位概念的范畴,从更广的范围内寻找有可能导致物种共存的种间差异。

资源比率模型(resource ratio model)认为,是限制资源的比率而不是限制资源的数量导致了物种共存。如果物种对两种或两种以上限制资源的竞争能力存在权衡,而每一个物种只有在限制资源供应速率达到某一特定的比率时才具有最强的竞争力,那么异质环境中资源供应率的差异就可以使很多物种共存(Tilman, 1982)。资源比率假说要求群落内必须存在环境条件的空间异质性,因而不适用于环境均一的群落。另外资源比率假说的前提是至少有两种限制性资源,但某些群落可能只受一种资源限制;例如, Tilman(1994)本人研究的草地植物群落就只受氮资源限制,迫使他不得不从其他角度(即竞争-拓殖权衡)来解释这些草地植物的共存。

储藏效应(storage effect)假说认为,由于不同的物种对环境波动的响应不同,而不同的环境条件下最适应的物种也不同,那些不受环境选择的物种可以通过种子库等方式度过不利的时期,直到迎来最适宜的环境条件,然后种群迅速恢复(Chesson,

2000)。也就是说,在某一时间内种群数量减少的物种能在另一时间内得到恢复,从而达到物种稳定共存。储藏效应假说要求环境条件必须具有时间异质性,同时群落内的物种也必须具备某些能够缓冲不利环境影响的生活史特征,如长寿命、多次繁殖、休眠的种子库等(Chesson, 2000)。

Janzen-Connell假说认为,越接近同种成熟个体,专性天敌的密度就越高,而且同种后代的密度也越高,天敌压力和种内竞争的加剧都会导致该种的幼苗存活概率降低,使其他物种的存活率提高(Janzen, 1970; Connell, 1971; Wright, 2002; 祝燕等, 2009)。因此,对种群数量大的物种来说,其更新成功几率高的生境少,种群增长的速率就相对较低;反之,种群数量小的物种,其更新成功几率高的生境多,种群增长速率相对较高。这样,不同物种之间就可以实现稳定共存。Janzen-Connell假说要求三个条件:(1)天敌必须对植物的适合度产生显著影响;(2)天敌危害程度与物种多度负相关;(3)天敌对寄主植物必须具有专一性。目前还没有任何实际研究能严格验证Janzen-Connell假说,尤其是第三条,即使涉及的天敌是病原体也是如此(Mordecia, 2011)。

中度干扰假说(intermediate disturbance hypothesis)认为,一个局域群落内存在不断受到干扰的斑块,由于受到干扰的时间不同,这些斑块总是分别处于不同的演替阶段,演替后期斑块内处于劣势的先锋植物在其他处于演替前期的斑块内受到环境选择,种群增大。因此先锋种在这一局域群落内不会被完全排除(Connell, 1978; Roxburgh *et al.*, 2004)。如果扰动频率太低,竞争力强的演替后期种将在群落内取得优势;如果扰动频率太高,只有那些生长速度快、侵占能力强的先锋物种才能生存下来;仅当扰动频率中等时,不同物种共存的机会才是最大的,因而此时群落物种多样性最高。

竞争-拓殖权衡(competition-colonization trade-off)假说认为,如果群落内的物种存在适当的竞争-拓殖权衡,也就是说竞争能力强的物种拓殖能力弱,而竞争能力弱的物种拓殖能力反而强,那么群落中的空白生态位将被竞争能力弱而拓殖能力强的物种占据。不过要实现稳定共存,必须保证竞争能力最强的物种不会占据群落内的所有位置(Tilman, 1994)。需要注意的是,最早期的竞争-拓殖

权衡假说是应用在区域水平上的(Levins & Culver, 1971), 经过Tilman(1994)的进一步引申才用于解释局域群落的物种共存。

上述用于解释群落多样性的理论之间并不完全排斥, 而且都与生态位有关, 它们的要点在于群落中的每个物种都能从小种群中恢复, 从而避免在局域群落中灭绝, 只是关于导致这种恢复的原因, 不同的理论有不同的解释。这些理论实际上强调的都是平衡选择过程, 要证明这些理论首先就必须证明平衡选择过程的存在, 然后再说明其成因。然而Siepielski和McPeck (2010)统计的结果表明, 真正能证明平衡选择的证据不仅很少而且很不完整。事实上很多有关生态位理论的研究只是描述了物种间生理、形态、物候和生态的差异以及性状之间的权衡, 然后把这些差异和权衡作为生态位分化的证据, 却未能证明这些所谓的生态位分化是如何导致物种稳定共存的(Silvertown, 2004)。简单地将物种差异等同于生态位差异似乎是一个很常见的模糊认识。物种之间存在任何差异都被解释为占据了不同的生态位, 而没有进一步阐明这些种间差异如何保证了(平衡选择所要求的)稀有种优势。

## 2.2 区域与局域过程的共同作用

Gleason早在1926年就提出局域群落只不过是各种分布重叠的物种碰巧出现在同一地点的产物, 但在很长一段时间内人们认为局域过程(例如竞争、捕食和互利等)是局域群落多样性的主要决定因素, 因此可以忽略大尺度上进化、历史以及地理因素对局域群落多样性的影响(MacArthur, 1965)。大量解释生物多样性的理论也只关注局域过程(Palmer, 1994), 事实上把群落当成了不受外界影响的封闭系统。然而, 越来越多的证据表明, 区域群落的物种迁入是影响局域生物多样性的一个重要过程, 因而Gleason的“开放群落”观点重新得到重视(Ricklefs, 1987; Harrison & Cornell, 2008)。在这样一个背景下, 生态学家提出了许多局域与区域过程共同作用影响局域群落多样性的假说, 将成种、扩散、冰期-间冰期导致的物种分布区变迁等大尺度的区域过程纳入到对局域群落多样性的解释当中。

岛屿生物地理学理论(MacArthur & Wilson, 1967)认为岛屿上的物种数(也就是局域群落多样性)是控制迁入的区域过程与控制灭绝的局域过程之间达成的一个动态平衡。该理论假设生物个体的

迁入将增加岛屿上的物种数, 但物种数增加的同时必然导致物种灭绝速率上升, 最终岛屿上的物种数量达到某一平衡值。岛屿生物地理学假设, 一个岛屿上的所有物种无论其种群大小如何, 都具有相同的灭绝率。这作为一个初步的估算, 可以被接受, 但这种简化处理并未真正考虑前面我们所说的漂变过程。按照上述的过程框架, 岛屿生物地理学包含了扩散过程, 但未包含任何形式的选择过程。

源汇效应(source-sink effect)也叫空间数量效应(spatial mass effect), 强调了扩散对局域群落多样性的影响(Shmida & Wilson, 1985)。如果在区域尺度上存在很多异质性斑块(即局域群落), 每个斑块内物种受到方向选择的作用, 但不同斑块中具有最大适合度的物种不同, 这些物种将在该斑块内生存繁殖, 形成稳定的源种群, 然后源源不断地向其他斑块扩散, 通过大量的输入性补充使其在不受选择青睐的斑块中作为一个汇种群生存, 最终导致多个物种在每个斑块内共存(Shmida & Wilson, 1985)。按照源汇效应假说, 出现在同一个斑块(局域群落)内的不同物种并不存在生态位分化, 因而不是稳定共存的。对于这样的斑块, 如果我们设计一个群落封闭实验, 使个体迁入迁出无法正常进行, 那么最强的竞争者将成为该斑块的主宰, 其他的物种将消失。源汇效应虽然不要求存在局域生态位分化, 但要求区域生态位分化, 即每个物种都必须在某些斑块内具有最大的竞争力。

种库假说(species pool hypothesis)强调了物种形成过程的影响(Zobel, 1997)。该假说认为, 一个局域群落的物种多样性不仅受当地环境条件和局域过程的作用, 也受区域物种库(即可能进入某一个特定群落的物种数量)的限制。大尺度的进化以及历史和地理因素决定了区域物种库的大小, 而真正能够进入这个群落的物种是由过滤作用决定的。过滤作用是指物种与生物、非生物因素间的相互作用(Zobel, 1997; 方精云等, 2009)。区域物种库的大小必然与成种速率相关, 例如前面提到的高成种速率导致东亚植物的种数远大于北美(Qian & Ricklefs, 2000)。种子添加实验表明局域群落多样性随着物种迁入强度的加大而增加(Turnbull *et al.*, 2000), 说明区域物种库通过扩散过程, 确实可以影响局域群落多样性。种库假说得到了很多证据的支持, 例如局域物种丰富度随区域物种丰富度的增加而呈线性

增加(Srivastava, 1999; Gaston, 2000)。现在人们争论的焦点不再是种库效应是否存在, 而是区域过程与局域过程各自所占的比例有多大(Harrison & Cornell, 2008; White & Hurlbert, 2010)。需要注意的是, 种库假说虽然承认选择过程, 但并未明确选择的类型是方向选择还是平衡选择。

历史假说(historical hypothesis)强调特殊历史事件对群落物种多样性具有持久的影响(Ricklefs, 1987; 唐志尧等, 2009)。例如, 第四纪冰期-间冰期反复更替可能造成高纬度地区物种的分布区处于不断变迁中, 尤其是末次冰期的作用。冰期来临时, 物种被迫南迁; 冰期结束后物种又开始向北方回迁。但是物种扩散速度可能跟不上冰川消退速度, 这种扩散限制使当前的群落多样性并未达到气候允许的最大值。另外, 某些历史事件也可以增加区域环境的异质性或新物种迁入速率, 如随着青藏高原的隆起, 横断山区形成了复杂的生境, 不仅使物种分化速率加快, 并且提供了更多的物种生存机会。与种库假说一样, 历史假说也不关心局域选择过程, 主要强调较长时间尺度上一些涉及成种和扩散过程的历史事件所造成的独特效果。

对于大尺度上区域历史过程的重视, 最终导致Ricklefs(2008)提出应该彻底放弃局域群落的概念而直接在区域尺度上分析群落多样性。这时研究的对象不再是人为划定的局域群落, 而是各个物种的种群在地理和生态梯度上的分布。只有理解了物种分布的成因才能理解局域尺度上物种的共存, 而对影响物种分布的进化、历史及生态因素的探索将会为群落生态学的发展注入新的活力。虽然Ricklefs(2008)的区域群落概念基于物种分布, 但物种的分布同样受到成种、扩散和选择的影响。Ricklefs(2011)应用区域群落的概念分析了北美东部森林鸟类的种群分布, 发现它是由随机过程以及鸟类与专性病原体间的相互作用决定的。

从上述的分析可以看出, 探讨区域与局域过程对局域生物多样性的相对重要性实际上就是在探讨成种、扩散和选择这三个过程对局域生物多样性的影响, 而要论证相关的理论就必须阐明这三个过程是如何影响生物多样性的。

### 2.3 与生态漂变有关的理论

群落生态学的中性理论很早就出现了, 例如Caswell(1976)和Hubbell(1979)提出的中性理论, 但

这些早期版本以及后来Bell(2000)提出的中性理论都缺少一些关键要素(尤其是成种过程), 因此直到2001年Hubbell出版了《生物多样性与生物地理学的统一中性理论》一书, 中性理论才真正引起生态学家们的关注。之后人们对中性理论的讨论也主要是基于Hubbell(2001)的理论框架(Chave, 2004)。MacArthur和Wilson(1967)创建的岛屿生物地理学有时被看成是生态学中性理论的鼻祖, 但它并未真正考虑由种群统计随机性(demographic stochasticity)导致的漂变过程, 因此本文不把它划入与漂变有关的理论中(表1)。

Hubbell(2001)的群落中性理论有两个基本假设: 一是中性假设(生态等同性), 即每个个体具有相同的出生、死亡、迁移和成种的概率, Lin等(2009)放宽了这个假设, 允许不同物种具有不同的出生率和死亡率, 只要出生与死亡之间的生活史权衡关系使不同物种的适合度相等即可。二是零和假设(群落总个体数量保持恒定), 即某物种个体数量的增加必然伴随着其他物种个体数量的减少。这一假设后来被放宽(Volkov *et al.*, 2003)。在此基础上, 群落中性理论解释了不同尺度的物种多样性: 在大尺度的集合群落中, 物种多样性取决于出生、死亡、物种灭绝和物种形成之间的动态平衡, 而在小尺度的局域群落中, 物种多样性则由出生、死亡和集合群落的迁入决定。中性理论中的生态等同性假设相当于假设不同物种的个体具有相同的适合度, 即没有选择过程, 而在个体总数有限的群落内只要有个体出生、死亡就会导致漂变。因此中性理论综合考虑了漂变、扩散和成种这三个基本过程对群落多样性的影响, 因此被Hubbell冠名为“统一中性理论”。

生态等同性的假设备受争议(Chave, 2004; Harpole & Tilman, 2006), 非中性的过程也可能导致中性的模式(Chave *et al.*, 2002; Chisholm & Pacala, 2010), 因此生态学家们在认同随机过程会影响群落多样性的同时, 也在试图发展中性理论以使其更符合实际(牛克昌等, 2009)。这些发展主要可以分为两类: 一类是将中性理论和生态位理论整合, 这一观点得到了很多生态学家的支持(Adler *et al.*, 2007)。例如Gravel等(2006)提出的生态位-中性连续体概念和Tilman(2004)提出的随机生态位理论(stochastic niche theory)。张大勇和姜新华(1997)甚至早在十多年前就提出把生态位理论和中性理论

结合的观点,即一个群落内包含不止一个生态位(即群落不是中性的),并且与传统的一个生态位内只能有一个物种不同,每个生态位内可能包含多个物种;这一理论与近期的一些工作不谋而合(见Chisholm & Pacala, 2010, 2011)。另一类则是借鉴种群遗传学中的近中性理论提出的群落近中性理论(Zhou & Zhang, 2008),它假设物种间的适合度存在微小差异(例如竞争力服从具有微小方差的正态分布),然后由漂变和扩散两个过程决定群落多样性。

上述两类理论都是在中性理论的框架内加入了选择过程,所不同的是中性和生态位整合理论加入的是平衡选择,而近中性理论加入的则是方向选择。Du等(2011)甚至把这两种发展整合在一起,试图形成一个更完整更现实的群落理论框架。

### 3 结语

Vellend(2010)的过程框架并未提出任何新的概念或理论,相反它简化了群落生态学现有的各种概念和理论,将其归结为选择、漂变、成种和扩散四个基本过程。在这个框架下,各种群落生态学的理论本身及其相互之间的关系显得更加清晰。各种与生态位有关的理论中都存在平衡选择。生态位理论中强调的种间相互作用与种库假说中强调的过滤作用实际上都属于选择过程,不同的是种库假说更多地考虑了成种过程。中性理论则完全不考虑选择过程,只考虑另外三个过程尤其是漂变对群落多样性的影响。而近中性理论与中性-生态位整合理论是对中性理论的发展。

这四个基本过程穷尽了群落中可能出现的所有过程,在没有任何证据的情况下,我们不能先验性地强调或忽略某个过程,它们都可能对群落结构具有重要影响。但到目前为止,四个过程所受到的关注和研究深度不一样:选择和漂变过程得到了相对较为充分的研究,而对于成种和扩散过程的了解还很少,尤其是这些过程之间的相互作用对群落结构的影响更是基本上属于“黑箱”。一些初步的理论工作已经说明这些过程的作用不是相互独立的,例如,较高强度的外界物种的迁入可能会主导局域群落的结构形成,使得局域的生态位分化或漂变过程的重要性下降(Zillio & Condit, 2007)。Chisholm和Pacala(2011)利用生态位-中性整合模型发现:随着成种速率的增加,群落内物种相对多度分布从生态

位控制迅速转变为中性控制,据此他们推测,在多样性较低的生态系统(如温带森林)中,生态位过程占据主导地位,而在多样性较高的生态系统(如热带雨林)中,中性过程决定了群落结构。

虽然本文重点讨论了局域群落的多样性问题,但这并不表示这个基于过程的框架只适用于局域群落。正如前面所说,在任何的空间和时间尺度上都存在这四个过程,因此任何尺度的群落生态学理论都可以纳入这个框架,不同理论之间的区别就在于强调不同的过程。例如,Ricklefs(2008)认为在局域尺度上选择过程不重要、迁入很重要,而在区域群落尺度上选择过程很重要、扩散却不重要。Brooker等(2009)的观点则正好相反,他们认为在小尺度上生物相互作用决定了群落结构。

在群落生态学的发展过程中,不断有新的理论提出,然而,事实上很多新理论与已存在的理论并没有多大的区别,这种所谓的创新不过是重复发明(Graham & Dayton, 2002)。只有在共同的基础理论框架下我们才能真正厘清已有理论的异同,进而严格证明这些理论,并在此基础上提出真正的新理论。从这个意义上讲,一个普适的群落生态学理论框架是至关重要的。最后,我们要强调,普适的理论并不是单个过程的理论;相反,它往往包含多个过程的联合作用,而且在不同类型、不同尺度的群落中发挥主要作用的过程也不一样。事实上,任何只强调某个过程的群落生态学理论(如生态位理论)注定只能应用于非常有限的范围,而不具有普适性。

### 参考文献

- Adler PB, HilleRisLambers J, Levine JM (2007) A niche for neutrality. *Ecology Letters*, **10**, 95–104.
- Antonovics J (1976) The input from population genetics: “the new ecological genetics”. *Systematic Botany*, **1**, 233–245.
- Bell G (2000) The distribution of abundance in neutral communities. *The American Naturalist*, **155**, 606–617.
- Bever JD, Dickie IA, Facelli E, Facelli JM, Klironomos J, Moora M, Rillig MC, Stock WD, Tibbett M, Zobel M (2010) Rooting theories of plant community ecology in microbial interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, **25**, 468–478.
- Brooker RW, Callaway RM, Cavieres LA, Kikvidze Z, Lortie CJ, Michalet R, Pugnaire FI, Valiente-Banuet A, Whitham TG (2009) Don't diss integration: a comment on Ricklefs's disintegrating communities. *The American Naturalist*, **174**, 919–927.
- Cadotte MW (2006) Dispersal and species diversity: a meta-analysis. *The American Naturalist*, **167**, 913–924.

- Caswell H (1976) Community structure: a neutral model analysis. *Ecological Monographs*, **46**, 327–354.
- Chave J (2004) Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, **7**, 241–253.
- Chave J, Muller-Landau HC, Levin SA (2002) Comparing classical community models: theoretical consequences for patterns of diversity. *The American Naturalist*, **159**, 1–23.
- Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**, 343–366.
- Chisholm RA, Pacala SW (2010) Niche and neutral models predict asymptotically equivalent species abundance distributions in high-diversity ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **107**, 15821–15825.
- Chisholm RA, Pacala SW (2011) Theory predicts a rapid transition from niche-structured to neutral biodiversity patterns across a speciation-rate gradient. *Theoretical Ecology*, **4**, 195–200.
- Clements FE (1916) *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Institution of Washington, Washington, DC.
- Connell JH (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: *Dynamics of Populations* (eds den Boer PJ, Gradwell GR), pp. 298–313. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
- Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, **199**, 1302–1310.
- Connor EF, Simberloff D (1979) The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology*, **60**, 1132–1140.
- Diamond JM (1975) Assembly of species communities. In: *Ecology and Evolution of Communities* (eds Cody ML, Diamond JM), pp. 342–444. Harvard University Press, Cambridge.
- Du XG, Zhou SR, Etienne RS (2011) Negative density dependence can offset the effect of species competitive asymmetry: a niche-based mechanism for neutral-like patterns. *Journal of Theoretical Biology*, **278**, 127–134.
- Fang JY (方精云), Wang XP (王襄平), Tang ZY (唐志尧) (2009) Local and regional processes control species richness of plant communities: the species pool hypothesis. *Biodiversity Science (生物多样性)*, **17**, 605–612. (in Chinese with English abstract)
- Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**, 220–227.
- Gause GF (1934) *The Struggle for Existence*. Williams and Wilkins, Baltimore.
- Gillespie JH (2004) *Population Genetics: A Concise Guide*, 2nd edn. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Gleason HA (1926) The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **53**, 7–26.
- Gould SJ, Lewontin RC (1979) The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London*, **B 205**, 581–598.
- Graham MH, Dayton PK (2002) On the evolution of ecological ideas: paradigms and scientific progress. *Ecology*, **83**, 1481–1489.
- Gravel D, Canham CD, Beaudet M, Messier C (2006) Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters*, **9**, 399–409.
- Harpole WS, Tilman D (2006) Non-neutral patterns of species abundance in grassland communities. *Ecology Letters*, **9**, 15–23.
- Harrison S, Cornell H (2008) Toward a better understanding of the regional causes of local community richness. *Ecology Letters*, **11**, 969–979.
- Hu XS, He FL, Hubbell SP (2006) Neutral theory in macroecology and population genetics. *Oikos*, **113**, 548–556.
- Hubbell SP (1979) Tree dispersion, abundance and diversity in a dry tropical forest. *Science*, **203**, 1299–1309.
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biogeography and Biodiversity*. Princeton University Press, Princeton.
- Hutchinson GE (1959) Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, **93**, 145–159.
- Hutchinson GE (1961) The paradox of the plankton. *The American Naturalist*, **95**, 137–145.
- Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, **104**, 501–528.
- 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.
- Lawton JH (1999) Are there general laws in ecology? *Oikos*, **84**, 177–192.
- Lawton JH, Strong DR (1981) Community patterns and competition in folivorous insects. *The American Naturalist*, **118**, 317–338.
- Levins R, Culver D (1971) Regional coexistence of species and competition between rare species. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **68**, 1246–1248.
- Lin K, Zhang DY, He FL (2009) Demographic trade-offs in a neutral model explain death-rate-abundance-rank relationship. *Ecology*, **90**, 31–38.
- MacArthur RH (1965) Patterns of species diversity. *Biological Reviews*, **40**, 510–533.
- MacArthur RH, Levins R (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, **101**, 377–385.
- MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- May R (1973) *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton.
- McGill BJ, Etienne RS, Gray JS, Alonso D, Anderson MJ, Benecha HK, Dornelas M, Enquist BJ, Green JL, He FL, 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.
- Mordecai EA (2011) Pathogen impacts on plant communities: unifying theory, concepts, and empirical work. *Ecological Monographs*, **81**, in press.
- 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.
- Niu KC (牛克昌), Liu YN (刘怿宁), Shen ZH (沈泽昊), He FL (何芳良), Fang JY (方精云) (2009) Community assembly: the relative importance of neutral theory and niche theory. *Biodiversity Science* (生物多样性), **17**, 579–593. (in Chinese with English abstract)
- Palmer MW (1994) Variation in species richness: towards a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica*, **29**, 511–530.
- Qian H, Ricklefs RE (2000) Large-scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants. *Nature*, **407**, 180–182.
- 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 (2008) Disintegration of the ecological community. *The American Naturalist*, **172**, 741–750.
- Ricklefs RE (2011) Applying a regional community concept to forest birds of eastern North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **108**, 2300–2305.
- Ricklefs RE, Qian H, White PS (2004) The region effect on mesoscale plant species richness between eastern Asia and eastern North America. *Ecography*, **27**, 129–136.
- Roughgarden J (2009) Is there a general theory of community ecology? *Biology and Philosophy*, **24**, 521–529.
- Roxburgh SH, Shea K, Wilson JB (2004) The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology*, **85**, 359–371.
- Shmida A, Wilson MV (1985) Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, **12**, 1–20.
- Siepielski AM, McPeck MA (2010) On the evidence for species coexistence: a critique of the coexistence program. *Ecology*, **91**, 3153–3164.
- Silvertown J (2004) Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 605–611.
- Srivastava DS (1999) Using local-regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 1–16.
- Tang ZY (唐志尧), Wang ZH (王志恒), Fang JY (方精云) (2009) Historical hypothesis in explaining spatial patterns of species richness. *Biodiversity Science* (生物多样性), **17**, 635–643. (in Chinese with English abstract)
- 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.
- 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.
- Turnbull LA, Crawley MJ, Rees M (2000) Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos*, **88**, 225–238.
- Vellend M (2010) Conceptual synthesis in community ecology. *Quarterly Review of Biology*, **85**, 183–206.
- Vellend M, Orrock JL (2009) Genetic and ecological models of diversity: lessons across disciplines. In: *The Theory of Island Biogeography Revisited* (eds Losos JB, Ricklefs RE), pp. 439–461. Princeton University Press, Princeton.
- Volkov I, Banavar JR, Hubbell SP, Maritan A (2003) Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature*, **424**, 1035–1037.
- White EP, Hurlbert AH (2010) The combined influence of the local environment and regional enrichment on bird species richness. *The American Naturalist*, **175**, E35–E43.
- Wright SJ (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, **130**, 1–14.
- Zhang DY (张大勇) (2000) An introduction to theoretical ecology. In: *Research on Theoretical Ecology* (理论生态学研究) (ed. Zhang DY (张大勇)), pp. 1–20. Higher Education Press, Beijing, and Springer-Verlag, Heidelberg. (in Chinese)
- Zhang DY (张大勇), Jiang XH (姜新华) (1997) A hypothesis for the origin and maintenance of within-community species diversity. *Chinese Biodiversity* (生物多样性), **5**, 161–167. (in Chinese with English abstract)
- Zhou SR, Zhang DY (2008) A nearly neutral model of biodiversity. *Ecology*, **89**, 248–258.
- Zhu Y (祝燕), Mi XC (米湘成), Ma KP (马克平) (2009) A mechanism of plant species coexistence: the negative density-dependent hypothesis. *Biodiversity Science* (生物多样性), **17**, 594–604. (in Chinese with English abstract)
- Zillio T, Condit R (2007) The impact of neutrality, niche differentiation and species input on diversity and abundance distribution. *Oikos*, **116**, 931–940.
- 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.