植物生态学报 2006, 30 (5) 868～877
Journal of Plant Ecology (formerly Acta Phytoecologica Sinica)

群落生态学的中性理论

周淑荣[1,2] 张大勇[1*]
(1 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)
(2 兰州大学干旱与草地生态教育部重点实验室,兰州 730000)

摘 要 生物多样性的分布格局和维持机制一直是群落生态学研究的核心问题,其中的关键是物种的共存机制。长期以来,生态位分化的思想在这一研究领域占据着主导地位。然而这一理论在解释热带雨林很高的物种多样性时遇到了困难。而以 Hubbell 为代表提出的群落中性漂变理论则假定在同一营养级物种构成的群落中不同物种的不同个体在生态学上可看成是完全等同的;物种的多度随机游走,群落中的物种数取决于物种灭绝和物种迁入/新物种形成之间的动态平衡。在这一假定之下,该理论预言了两种统计分布。一种是集合群落在点突变形成新物种的模式下其各个物种相对多度服从对数级数分布,而受扩散限制的局域群落以及按照随机分裂为新物种模式形成的集合群落则服从零和多项式分布。与生态位理论相反,中性理论不以种间生态位差异作为研究群落结构的出发点,而是以物种间在个体水平上的对等性作为前提。该理论第一次从基本生态学过程(出生、死亡、迁移、物种分化)出发,给出了群落物种多度分布的机理性解释,同时其预测的物种多度分布格局在实际群落中也得到了广泛的印证。因此,中性理论自诞生以来便在生态学界引发了极大的反响,也包括一些反对的声音。该文重点综述了关于中性理论的假设、预测和物种形成模式等方面的最新研究进展,包括中性理论本身的发展、关于中性理论的假设和预测的合理性检验以及在集合群落尺度上物种分化模式的讨论;并指出未来发展方向可能是在生态位理论和中性理论之间架起一座桥梁,同时发展包含随机性的群落生态位模型,以及允许种间差异的近中性模型。

关键词 中性理论 物种多样性 群落

NEUTRAL THEORY IN COMMUNITY ECOLOGY

ZHOU Shu-Rong[1,2] and ZHANG Da-Yong[1*]
(1 *Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science & Ecological Engineering, Beijing Normal University, Beijing* 100875, China)
(2 *Laboratory of Arid Agroecology, Lanzhou University, Lanzhou* 730000, China)

Abstract A central goal of community ecology is to understand the forces that maintain species diversity within communities. The traditional niche-assembly theory asserts that species co-occur in a community only when they differ from one another in resource use. But this theory has some difficulties to explaining the diversity often observed in species-rich communities such as tropical forests. As an alternative to niche theory, Hubbell and other ecologists introduced a neutral model. Hubbell argues that the number of species in a community is controlled by species extinction and immigration and speciation of new species. Assuming that all individuals of all species in a trophically similar community are ecologically equivalent, Hubbell's neutral theory predicts two important statistical distributions. One is the asymptotic log-series distribution for the metacommunity under point mutation speciation, and the other is the zero-sum multinomial distribution for both local community under dispersal limitation and metacommunity under random fission speciation. Unlike the niche-assembly theory, the neutral theory takes similarity in species and individuals as a departure for investigating species diversity. Based on the fundamental processes of birth, death, dispersal and speciation, the neutral theory first presented a mechanism that generates species abundance distributions remarkably similar to those observed in nature. Since the publication of the neutral theory, there has been much discussion of it, pro and con. In this paper, we summarize new progresses in research on assumption, prediction and speciation mode of neutral theory, including progress in the theory itself and tests about the theory's assumption, prediction and speciation mode at metacommunity level. We also suggest that the most important task in the future is to bridge the niche-assembly theory and the neutral theory, and to add niche-differences in neutral theory and more stochasticity into niche theory.

Key words Community, Neutral theory, Species diversity

收稿日期: 2006-02-06 **接受日期**: 2006-03-20
基金项目: 国家自然科学基金(30300045 和 30125008)
* **通讯作者** Author for correspondence E-mail: zhangdy@bnu.edu.cn

© 1994-2006 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

如何解释人们观察到的物种时空分布模式是群落生态学的一个核心研究内容。在这个领域内,最关键的问题是物种的共存机制 (Tokeshi, 1990; Tilman & Pacala, 1993; Chesson, 2000; Hubbell, 2001)。长期以来,受高斯的竞争排除法则影响,探询不同物种间生态位分化的各种可能途径一直是群落生态学家最为关注的焦点。生态位分化的共存理论主要考察确定性的过程以及少数物种之间如何在竞争排除法则限定的框架内相互作用。传统的物种共存理论认为,生态学上相同的物种不可能长期稳定共存。换句话说,群落内的不同物种如果要共存则必须有生态位的分化(张大勇等,2000)。

然而,传统的生态位理论在解释热带雨林的物种多样性时遇到了困难:热带雨林的物种多样性太高,无法用传统的生态位分化观点来解释,即没有足够数量的生态位容纳如此众多的雨林树种。以 BCI (Barro Colorado Island, 巴拿马) 乔木群落为例,3/4 的物种是耐荫树种,它们之间没有明显的生态位分化,无法根据生态位理论予以说明 (Hubbell, 2005a, 2005b, 2006)。与此不同,以美国生态学家 Stephen Hubbell 为代表的学者 (Hubbell, 1979, 2001, 2005a, 2005b, 2006; Hubbell & Foster, 1983, 1986) 提出了类似于种群遗传学中性理论的解释,认为生态学上相同的物种可以实现共存,物种多度的变化是随机的,而非确定性的;共存的物种数量取决于物种分化(或迁入)和随机灭绝之间的平衡;群落内物种的相对多度随时间表现为随机振荡的波动。之所以被称为中性理论,是因为这一理论假定群落中所有的个体在生态学上都是完全等同的(或者对称的):具有相同的出生率、死亡率、迁移率以及新物种形成的概率。

事实上,中性理论可溯源至 MacArthur 和 Wilson (1967) 首创的岛屿生物地理学理论。岛屿生物地理学认为岛屿上物种的数目取决于物种迁入岛屿的速率和定居在岛屿上物种的灭绝速率,不同岛屿上实际生存的物种数目受到离大陆距离和岛屿面积的强烈影响。该理论没有考虑物种之间的任何差异,也未考虑岛屿上共同出现物种之间的生态位分化问题。Hubbell 的群落中性理论将岛屿生物地理学加以扩展:不仅关心"岛屿"上的物种数量,同时还考虑物种的种群动态,并引入了"物种分化"这个进化时间尺度上的生物地理学过程,用于解释生态学时间尺度上局域群落 (Local community) 内以及进化时间尺度上集合群落 (Metacommunity) 内的物种多样性维持问题。这里,局域群落指的是生活在局域空间中竞争相似或相同有限资源的同一营养级的物种集合。而集合群落则是许多局域群落通过迁移连接而成的网络,同时允许在更大的生物地理学空间尺度和进化时间尺度上发生的过程。在大的集合群落尺度上,物种多样性取决于出生、死亡、物种灭绝和新物种分化之间的动态平衡;局域群落通过迁入与集合群落相连,出生、死亡和来自于集合群落的迁入决定了局域群落的结构。在考虑局域群落动态时,因为集合群落动态,相对于局域群落动态而言,发生在更大的空间尺度和更长的时间尺度上,因而集合群落可以看成是相对静止和不变的(Hubbell, 2001)。但中性理论并没有明确界定局域群落的范围,只指出局域群落要足够小以至于可以忽略物种分化的影响,而且在实际工作中局域群落和集合群落之间的界线在很多情况下是难以区分的(Hubbell, 2001)。

群落中性理论的两个基本假设是:1) 群落内生物个体总的数量固定,某一物种多度的上升必然伴随着其它物种个体数量同等程度的减少;2) 所有物种的个体都具有完全相同的出生率、死亡率和扩散率。在这些假定条件下,它预测局域群落内物种相对多度的分布符合"零和多项式分布"(Zero-sum multinomial distribution),而非先前普遍接受的"对数正态分布"。与对数正态分布相比,零和多项式分布曲线在稀少物种一侧的尾部较长,其长度取决于局域群落的大小和个体扩散速率。在解释热带雨林树种的相对多度分布以及种数-面积关系等方面,该理论获得了巨大的成功,尽管在绝大多数情况下不同物种不可能有完全相同的生育率、死亡率和扩散速率。事实上,Hubbell 本人也承认他所研究的雨林树种在生长速率和耐阴能力等方面存在着显著差异,但是他认为这些差异对群落结构的形成并不重要,而发生在个体水平上的统计随机性将成为最主要的决定因素 (Hubbell, 2001; Bell, 2000, 2001)。

中性理论包含了生态位理论忽视的很多方面(个体迁移、物种分化、群落大小等),强调随机过程的重要性,为在个体水平上探讨群落结构形成搭建了理论框架 (Chave, 2004)。以前,群落生态学家一直苦于缺少关于物种多样性和物种相对多度的一般性理论,中性理论则填补了这一空白,因而也备受关注,获得了学术界的一致好评。Hubbell (2001) 的专著出版后,*Nature*、*Science*、*Trends in Ecology & Evolution*、*Ecology*、*Evolution* 等生态学主流刊物相继发表书评,均给予了极高的评价,称之为群落生态学的

© 1994-2006 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

“一个里程碑”。

在本文内,我们将系统地介绍中性理论的假设、模型和预测,最新的理论和实验研究进展,以及相应的检验工作,并对今后的发展趋势进行了大致概括,以期能为我国开展有关研究提供一些必要的前沿动态信息。

1 物种多度分布模式和群落中性理论

群落生态学的一个重要内容就是探讨群落内物种相对多度的模式,并给出机理解释。早在20世纪40年代,统计模型就被用来描述观测到的物种多度分布模式(Fisher *et al*., 1943; Preston, 1948)。Fisher等把多度曲线 $F(n)$ 定义为在一个包含 J 个个体的样本中个体数为 n 的物种数,可用下面的公式来计算:

$$F_\alpha(n) = \alpha \frac{x^n}{n}, n > 0 \quad (1)$$

其中,$\alpha > 0, 0 < x < 1$ 是常数。由Taylor展开式有:

$$-\ln(1-x) = x + \frac{x^2}{2} + \frac{x^3}{3} + \frac{x^4}{4} + \cdots (1 \le x < 1)$$

由公式(1)定义的 $F_\alpha(n)$ 恰好正比于上述对数展开中的各项,故称此分布为对数级数分布或对数分布(Logarithmic distribution)。α 即著名的Fisher-α。因为

$$J = \sum_{n=1}^{\infty} nF_\alpha(n) = \alpha \sum_{n=1}^{\infty} n \frac{x^n}{n} = \alpha \sum_{n=1}^{\infty} x^n = \alpha \frac{x}{1-x}$$

则 $x = \frac{J}{\alpha + J}$,并且可得

$$S = \sum_{n=1}^{\infty} F_\alpha(n) = \sum_{n=1}^{\infty} \alpha \frac{x^n}{n} = -\alpha \ln\left(1 - \frac{J}{J+\alpha}\right) = \alpha \ln\left(1 + \frac{J}{\alpha}\right)$$

这里的多样性指数 α 曾被用来拟合个体数量大的昆虫和动物的数据,但是它的理论基础并不清楚。而且当应用于热带雨林时,人们发现它经常低估了物种数。

除了Fisher的物种多度模型之外,Preston(1948)提出了另外一个著名模型。他把物种的个体数转换成以2为底的对数,并进行合并,即按照物种的个体数分别为1、2~3、4~7、8~15等进行分组。在这种模式下,他认为观测到的数据符合钟形曲线,物种数-多度的最佳拟合分布是对数正态分布,而不是Fisher所说的对数级数分布。实际观测到的数据有很多符合对数正态分布(Tokeshi, 1990),但也并不都是如此。以BCI的数据为例,对数正态分布预言了太多非常丰富的物种以及太少的稀有物种(Chave, 2004)。

Fisher和Preston等的模型并不依赖于统计学过程。真正把统计理论和统计种群模型连系起来的是种群遗传学中Karlin和McGregor(1967)提出的中性模型。虽然这一模型的背景是种群遗传学,但只需用“物种”、“物种分化和迁移”、“群落”分别代替模型中的“基因型”、“突变”和“种群”,就很容易将它平移到生态学中来。在这个模型中,群落的大小是固定的,即包含 J 个个体,在每一代,新物种形成的速率为 ν。因此,新物种通过迁移或物种分化以速率为 ν 的泊松过程进入系统。群落中共有 S 个物种,第 i 个物种的多度 n_i 在单位时间内只能增加或减少1个单位。Karlin和McGregor(1967)研究了 $F(n)$,即当 $n_i = n$ 时,种 i 的期望多度,也就是群落生态学中的物种数-多度分布。假定有很多明显不同的物种,并且所有的物种都是小种群,则物种数-多度服从对数级数分布:

$$F(n) = \nu J \frac{(\lambda/\mu)^n}{n} \quad (2)$$

其中 λ 和 μ 分别是单位出生率和死亡率与种群大小的比值。和公式(1)相比较,νJ 相当于Fisher-α,而 λ/μ 相当于公式(1)中的 x。

Hubbell(1979,2001)发展了岛屿-生物地理学中MacArthur和Wilson(1963, 1967)的扩散装配理论,提出建立在个体水平上的群落生态学中性理论,第一次对群落中物种多度分布给出了基于基本生物学过程的解释。假定局域群落始终是充满的,群落中所有的个体在生态学上是相同的(或者对称的),即它们具有相同的出生、死亡、迁移的概率。并假定单位时间内死亡的个体数D = 1,即单位时间内有且只有一次死亡和出生事件发生。

在大小为 J 的局域群落中,种 i 增加一个个体,种 j 减少一个个体的概率为

$$\Pr\{N_i+1, N_j-1, N_k, \cdots, N_S \mid N_i, N_j, N_k, \cdots N_S\} = \frac{N_j}{J}\left[mP_i + (1-m)\left(\frac{N_i}{J-1}\right)\right]$$

相对物种多度不变的概率为

$$\Pr\{N_i, N_j, N_k, \cdots, N_S \mid N_i, N_j, N_k, \cdots N_S\} = \sum_{i=1}^{S} \frac{N_i}{J}\left[mP_i + (1-m)\left(\frac{N_i-1}{J-1}\right)\right]$$

其中 m 是单位迁移率,P_i 是种 i 在集合群落中的相对多度。这个转移概率矩阵的特征向量给出了局域群落中各种可能的相对多度组合(假设共有 C

© 1994-2006 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

个)的可能性,记第 k 个相对多度组合出现的可能性为 $\phi(k)$,则大小为 J 的局域群落中按多度排序后物种的期望多度为:

$$E_{\text{local}}\{r_i|J\} = \sum_{k=1}^{C} r_i(k) \cdot \phi(k) \tag{3}$$

其中 $r_i(k)$ 是相对多度排序为第 i 的物种在第 k 次相对多度组合中的多度。局域群落中的物种相对多度分布是一种零和多项式分布,它的形状取决于 θ,局域群落的大小 J,以及迁移率 m。它的优势度-多样性曲线在半对数刻度下是 S 型的。依赖于与集合群落的隔离度(m 的大小)以及物种多度,它的形状可以是似对数级数的、似对数正态的或者似几何形状的(图 1)。

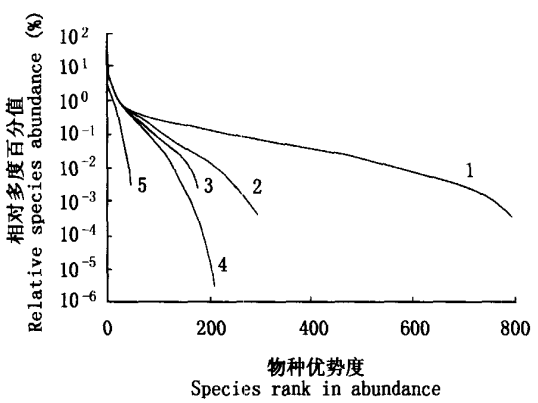

图 1　不同群落中的物种相对多度分布模式

Fig. 1　Patterns of relative species abundance in a diverse array of ecological communities

群落中的物种按照其相对多度从大(左)到小(右)排列。Y 轴采用对数刻度,表示物种相对多度的百分值 Species in each community are ranked in percentage relative abundance from the commonest (left) to the rarest (right). The percentage relative abundance is log transformed on the y-axis　1. 亚马逊潮湿的热带雨林 Tropical rain forest in Amazonia　2. 哥斯达黎加的热带干燥落叶林 Tropical dry deciduous forest in Costa Rica　3. 北太平洋旋涡的海洋桡脚类浮游生物群落 Marine planktonic copepod community from the North Pacific gyre　4. 英国的陆地鸟类群落 Terrestrial breeding birds of Britain　5. 巴拿马热带蝙蝠群落 (引自 Hubbell, 2001) Tropical bat community from Panama (from Hubbell, 2001)

对于集合群落,Hubbell 采用 Karlin 和 McGregor (1972) 的方法,假定新物种以点突变的方式形成,则对集合群落大小为 J 的抽样,其中包含 S 个物种,且各个物种包含的个体数分别为 $n_1, n_2, \cdots, n_S$, $J = \sum_{i=1}^{S} n_i$ 的概率为

$$P_r\{S, n_1, n_2, \cdots n_S\} = \frac{J!\,\theta^S}{1^{\phi_1}2^{\phi_2}\cdots J^{\phi_J}\phi_1!\,\phi_2!\cdots\phi_J!\,\Pi_{k=1}^{J}(\theta+k-1)}$$

其中 $\theta = 2J_M{}^V$, J_M 是集合群落大小,v 是物种分化速率,ϕ_i 是大小为 J 的抽样中个体数为 i 的物种数。从而可得集合群落大小为 J 的抽样的优势度-多度分布为

$$E\{r_i|J\} = \sum_{k=1}^{C} r_i(k) \cdot P_r\{S, r_1, r_2, \cdots, r_S\}_k \tag{4}$$

其中 r_i 是对 n_i 按优势度排序后的结果。C 是相对多度组合的总数,$r_i(k)$ 是相对多度排序为第 i 的物种在第 k 次相对多度组合中的多度。$P_r\{S, r_1, r_2, \cdots, r_S\}_k$ 是第 k 次组合的概率。当 J 趋于无穷大的时候,集合群落的相对物种多度分布将趋于对数级数分布。θ 相当于对数级数分布中的 α,θ 不仅决定了平衡状态下物种丰富度,而且也决定了集合群落中的物种相对多度,Hubbell 称其为无量纲的基本多样性指数(Fundamental diversity number)。而如果新物种是以随机裂变的方式形成的,则集合群落的相对物种多度服从零和多项式分布。

在上面的讨论中,我们假定 $D = 1$。如果 $1 < D < J$,或者 D 不是一个常数,而是一个随机分布但期望值为 D 的随机变量,平衡状态下物种相对多度分布模式不受影响,但方差却不相同。大的 D 意味着群落更快地趋于平衡,也意味着方差更大。

Hubbell (2001) 认为他构建的中性理论是生物多样性和生物地理学的统一理论,也调和了经典的对数级数和对数正态分布之间的争论,即 Fisher 的对数级数分布是集合群落的抽样分布,而 Preston 的对数正态分布描述的是局域群落的分布。其预测的 S 型分布在实际群落中也得到了广泛的印证。在很多情况下,中性模型预言的分布能够很好地拟合实际群落的物种多度数据。但除 $m = 1$ 的情形外,Hubbell (2001) 都没有给出解析解,而是计算机模拟的。这给中性模型的实际应用带来了困难(McGill, 2003)。

Bell (2000, 2001) 提出了另外一个中性模型。在他的模型中,所有的个体具有相同的出生率 b 和死亡率 d,但 $b \geq d$。如果个体数超过了群落的固定大小 J,多余的个体将被随机去除。集合群落的物种数固定为 S。集合群落中的每一个物种,不管它的多度如何,都可以迁入局域群落。这两个假定与其它中性模型不同,也增加了数学计算的难度。而第二个假定当迁移率 m 比较大的时候,会导致只有一个个体的物种数增加。

除此之外,人们还发展了具有空间结构的中性模型,在这样的模型中,扩散是受限制的(Levin et

© 1994-2006 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

al., 2003)。在模拟中,空间可以假设是由规则的格子组成的,一个个体占据一个格子(Durrett & Levin, 1996; Chave *et al.*, 2002)。扩散限制可以通过假定个体只能迁移到最近的格子来模拟,或者用某个现实的扩散曲线来模拟(Chave & Leigh, 2002; Chave, *et al.*, 2002; Levin, *et al.*, 2003)。这些具有空间结构的中性模型具有一定的灵活性,但其计算机模拟和数学求解都比较困难。

2 群落中性理论的最新进展

继 Hubbell (2001)一书出版之后,中性模型从两个途径在理论上取得了很大进展。一种方法是前推法(Forward in time),这种方法采用马尔可夫链来描述状态和转移概率,用控制方程推导出大小为 J 的局域群落中包含特定个体数的期望物种数(Volkov *et al.*, 2003; Alonso & Mckane, 2004)。其中 Volkov 等(2003)从刻划种群简单生死过程的随机模型出发,推导出在集合群落中,物种的相对多度曲线符合 Fisher 的对数级数分布。所不同的是,公式(1)中的 $x = b/d$, 而 $\theta = S_M P_0 v/b$ 相当于 Fisher-α,其中 P_0 为灭种的概率, S_M 为集合群落中的物种数。至此 Fisher-α 也有了基于生物学的解释。而对于局域群落,包含 n 个个体的期望物种数为

$$(\phi_n) = \theta \frac{J!}{n!\,(J-n)!} \frac{\Gamma(\gamma)}{\Gamma(J+\gamma)} \int_0^{\gamma} \frac{\Gamma(n+y)}{\Gamma(1+y)} \frac{\Gamma(J-n+\gamma-y)}{\Gamma(\gamma-y)} \exp(-y\theta/\gamma)\, dy \quad (5)$$

其中 $\gamma = \frac{m(J-1)}{1-m}$。

对于给定的一组参数: J、θ 和 m,可以求公式(5)的数值解。对于比较大 n,上述积分可以用快速下降法快速而有效地求解(Morse & Feshbach, 1953)。Volkov 等就 BCI 数据对此分析解和对数正态分布的拟合结果做了比较。虽然中性模型的解析解只有 1 个参数而对数正态分布包含 3 个参数,中性理论的预测结果比对数正态分布更接近实际观测数据。

前推法由于可以直接得到给定多度的期望物种数,所以是研究模型行为的一个有效方法,但缺点是难以准确估计模型中的参数。研究中性模型解析解的另一种方法可以称为回推法(Backward in time),这种方法采用谱系连接的方法,对群落中的每个个体一直追溯到迁入群落的那个祖先为止。用这种方法得出的是多变元联合概率,即在大小为 J 的群落中, S 个物种的多度分别为 n_1, n_2, …, n_S 的概率为(Etienne & Olff, 2004a, 2004b; Etienne, 2005; Etienne & Alonso, 2005)

$$P[\vec{D} \mid \theta, m, J] = \frac{J!}{\prod_{i=1}^{S} n_i \prod_{j=1}^{J} \Phi_j!} \frac{\theta^S}{(I)_J} \sum_{A=S}^{J} K(D,A) \frac{I^A}{(\theta)_A} \quad (6)$$

其中 $\vec{D} = (n_1, n_2, \cdots n_S)$;

$$K(D,A) = \sum_{\{a_1,\cdots a_S \mid \sum_{i=1}^{S} a_i = A\}} \prod_{i=1}^{S} \frac{\bar{s}(n_i, a_i)\,\bar{s}(a_i, 1)}{\bar{s}(n_i, 1)}$$

记 $(x)_y = \prod_{i=1}^{y}(x+i-1)$,则 $\bar{s}(y,i)$ 为 $(x)_y$ 展开式中 x^i 的系数。Φ_j 是实测数据中多度为 j 的物种数。而迁移率 m 与公式(6)中的参数 I 之间的关系为 $m = I/(I+J-1)$。这一概率使得从物种-多度数据出发,用极大似然估计法可以估计模型的参数,但却不能直接得到预测的物种-多度分布。实际上,前推法和后推法是密切相关的,二者可以互相表达(Etienne, 2005)。从而可以一方面比较容易地估计中性模型中的参数,另一方面就给定的物种-多度数据给出中性模型的预测分布。而中性模型的解析解的得出,不仅便于研究中性模型的行为,而且使得在中性模型的基础上考虑种间以及个体间的差异变得容易可行(Volkov *et al.*, 2005)。

3 中性理论的基本假设

所有物种的个体在生态学上的对等性或相等性是中性理论最基本的假设和出发点,然而同时也是中性理论遭到最多质疑之处。在一个中性群落中,所有的个体,不管属于哪一个物种,在生态学上都是相同的。这不仅意味着它们出生、死亡和迁移的可能性相同,同时意味着种间的竞争也是对称的。在这样的假定之下,物种间在生活史上的差异将不复存在,密度依赖以及其它使得群落趋于稳定的因素也不可能存在。比如就密度依赖来说,死亡率将随着种群大小的增加而增加,即稀有种相对常见种具有一定的优势(Armstrong, 1989; Chave *et al.*, 2002)。Hubbell (2003) 认为只要密度依赖的强度在各个种间相同,这样的模型就是中性的。然而如果有密度依赖存在,则一个稀有种的个体的死亡可能性就低于一个常见种的个体。因此,密度依赖和个体在生态学上相同的假定实际上是互相矛盾的。

Zhang 和 Lin (1997) 以及 Yu 等(1998)先后在中性模型的基础上假定物种间出生率或死亡率有微小差异。他们发现只要物种间竞争能力有微小差异,共存时间就会急剧下降,群落很快被竞争强者(出生

© 1994-2006 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

率高或死亡率低) 所统治。这说明个体在生态学上相同的假设对于中性理论至关重要,同时说明中性理论从这个角度来看是很脆弱的。另外,中性理论完全没有考虑 Allee 效应,即小种群由于交配机会的限制(或者其它因素) 所表现出的种群适合度下降。Allee 效应在具有很高物种多样性的群落如热带雨林中肯定是一个不可忽略的因素,因为很多种都是很稀少的。Allee 效应对稀有种不利,使得物种共存时间显著下降,并因而导致群落物种多样性和相对多度分布发生显著改变(Zhou & Zhang, 2006)。

那么,野外观测到的数据是否支持这一假定?我们可以从 BCI 野外数据来考察这一假设的合理性。从 1990～1995 年对胸径在 10 cm 以上的 63 个个体数大于 50 的树种的调查结果表明,树种每年的死亡率在 0.44 %～16.40 %之间变化,而更新替代率在 0.34 %～12.00 %之间变化 (Condit *et al*., 1995; Sheil *et al*., 2000)。Chave (2004) 为检验有多少物种偏离群落的平均替代率和死亡率计算了标准差,并对每个物种进行了 *t* 检验。结果表明,在 63 个种中只有 26 个种(占 41 %) 符合中性的假设。也就是说,大多数的物种都是非中性的。

Hubbell (2001) 声称生态位分化可能使得物种的相对适合度相同,从而只有生态漂变才是决定群落结构的唯一重要因素。也就是说,虽然中性理论的假设并不完全切合实际,但相对适合度的相同使得中性理论能够很好地预测现实群落中物种多度分布。然而中性模型并没有提到任何使得相对适合度相同的过程或机制。那么,同样是以 BCI 数据为例,个体的相对适合度是不是一致呢?植物的适合度可以用一个个体在其生活史中繁殖的新个体的数量来表示,即用出生率和死亡率的比值 $R_0 = b/d$ 来计算。$R_0 = 1$ 意味着所有的物种具有相同的适合度。Chave (2004) 计算了上述 63 个种的 R_0 值。发现 R_0 在 0.20～4.36 之间连续变化。

然而另一方面,Hubbell (2006) 构造了一个简单的、空间明晰的群落进化模型,并以热带耐荫树种的一组典型的生活史特征为例,说明了生态学上的对等性是很容易进化产生的,尤其在受扩散和更新限制的物种丰富的群落中更是如此。一旦能够进化出生态学上的对等性,则物种可以共存任意长的时间。比如 BCI 雨林,树种在很大程度上是扩散和更新限制的,一方面因为种子扩散有限,另一方面则是由于捕食者和病原体以及其它非生物因素(比如干旱) 的影响使得物种更新受到严重限制。所有这些因素以及群落的高物种多样性(丰富度) 很大程度上降低了功能相似物种的竞争排除的可能性,最终使得缓慢的物种分化速率足以补偿物种灭绝。在物种丰富的群落中,一个物种的不同个体的邻居往往大不相同。以 BCI 为例,一棵树的 20 个近邻中平均有 14 个不同的树种,而两个同种个体的 20 个近邻中平均只有 4 个物种相同 (Hubbell & Foster, 1986)。在这样的群落中,有方向性的进化不大可能会发生,有效的生态位分化(性状替代) 也就很难形成。相反,物种可能集中在相似的常见生活史策略上,以适应在它们的进化周期中最常遭遇的环境。耐荫树种数占总的物种数的 3/4,说明物种不是均匀地分布在生活史拓扑空间 (Life-history manifold),而是大多数物种集中在耐荫的一端。在这些物种的进化历史中,更多地经历了阴暗生境而非阳光充足的生境,因此大多数物种的生活史都朝着有利于在阴暗生境中生存和生长的方向进化,而不管有多少物种采取了相同的进化路线 (Hubbell, 2006)。

Hubbell (2006) 在最近的研究中还提供了间接的经验证据支持中性假设。如果物种在功能上或生态学上完全或近似地相同,则增加物种多样性不会增加群落的稳定性或生产力,因为增加生态学上相同的物种不会增加功能多样性。如果群落的多样性和稳定性正相关,则多样性高的区域个体周转率应该较低(用绝对多度平均变化百分率来衡量),但 Hubbell 发现 BCI 数据并不支持这个预测,多样性高的区域周转速率不仅不低而且还有增大的趋势。Hubbell 同时还发现,物种数量和生产力之间不存在正相关关系。

4　检验中性理论的预测

全世界的热带雨林大约有 1 700 万 km^2,胸径 10 cm 以上的树木大约 10^{12}棵,共计大约有 10 000 个树种,是地球上生物多样性的主要组成部分 (Novotny *et al*., 2002)。这也是用热带雨林检测多样性假设的原因。但也有来自于其它群落的验证。

Pandolfi (1996, 2002) 对新几内亚的巴布亚岛的古珊瑚礁进行了跨度为 95 000 年以上的重构,他发现尽管气候在不断地重复波动,但最常见种始终是一致的。即最常见种也最能抵御环境的变化。而 Clark 和 MacLachlan (2003) 更进一步把时间和空间尺度结合起来,他们对加拿大安大略湖南部边长 400 km 的区域内 10 000 年以上的树木孢粉记录做了分析,结果表明,与中性理论的预测不符,一个种

© 1994-2006 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

的多度不随地点变化。也就是说,现实生态群落比中性理论预言的要更均匀一些。

McGill (2003) 用来自北美鸟类调查(BBS)以及BCI的数据对中性理论做了验证。结果表明,对数正态分布比 Hubbell (2001) 的中性理论预测的分布更吻合实际数据。而 Volkov 等 (2003) 在得出 Hubbell (2001) 中性模型的解析解之后,针对 McGill (2003) 的结论,他们认为就 BCI 数据来说,中性模型的解析解比对数正态分布拟合得更好。但由于二者之间的差异很微妙,所以仅仅由这一检验说谁对谁错都是不公平的。

几乎在同时,Magurran 和 Henderson (2003) 用历时 21 年对英国布里斯托尔海峡鱼类群落调查数据做了物种多度分布分析。他们发现物种可以分成两大类:在记录中存在 10 年以上的永久种,以及少于 10 年的瞬时种。他们还发现这两类物种的物种多度分布不一样:永久种服从对数正态分布,而瞬时种则服从对数级数分布。所以,只有稀有种可能是中性的,而常见种则不是,这与 Bell (2000) 得出的结论类似。Bell (2000) 把物种分成"迁入种"('Immigrant' species(即在最后 100 步模拟中进入群落的物种))和"长驻种"('Long-resident' species) 两类。对这两类物种构建物种多度分布的结果与 Magurran 和 Henderson (2003) 相一致。

以沙捞越 Lambir 山地国家公园内 52 km^2 样地的树木群落的相对多度数据为例(图 2),中性模型拟合的结果是对 1 100 以上的树种 $r^2 = 0.996$。Hubbell (2006) 称这一精度在他的科学生涯里是很少见的,即使生态位理论能够产生类似的相对多度曲线(Chave, *et al*., 2002; Tilman, 2004),这样精确的拟合结果也是难以解释的,因为在众多理论中,中性模型是最简约的。

另一方面,Chave 等 (2002) 对中性模型和非中性模型预测的物种多度分布模式进行了比较,发现这两种模型预言了相似的物种多度分布模式。他们分别对包含和不包含扩散限制的空间结构化中性模型以及 6 个非中性模型(包括密度依赖和/或种间替换、包含或不包含扩散限制)进行了模拟。结果表明,扩散限制在很大程度上影响物种多度分布,而密度依赖对物种多度分布的影响较小。其它研究也表明非中性模型和中性模型所预测的模式难以区分(McGill, 2003; Mouquet & Loreau, 2003; Sugihara *et al*., 2003)。但由此并不能推翻中性理论。用 Hubbell (2006) 的话说,即使如此,中性模型也是最简约的。从这一角度如果想推翻中性理论,就得证明非中性模型的复杂性是必要的。

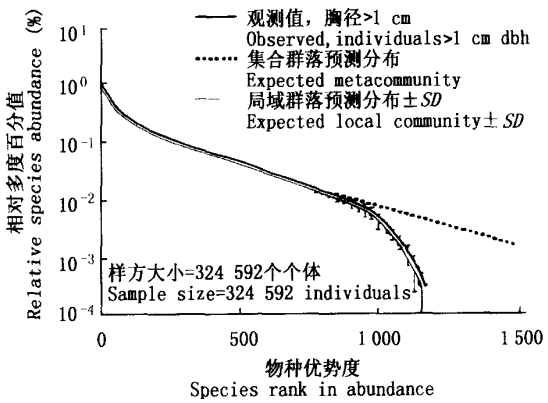

图 2 中性模型对沙捞越 Lambir 山地国家公园内热带树种群落优势度-多样性曲线的拟合

Fig. 2 The fit of the UNT to the dominance-diversity curve for the tropical tree community in Lambir Hills National Park, Sarawak (Borneo)

点虚线是 $\theta = 310$ 且没有扩散限制 ($m = 1$) 的集合群落最佳拟合。52 km^2 样地的树木群落的相对丰富度数据的最佳拟合是 $\theta = 310$ 和 $m = 0.15$。误差条是 ±标准差。粗线是观测到的优势度-多样性曲线。中性模型对实测数据的 1 197 个种拟合得非常好 ($r^2 = 0.996$) (引自 Hubbell, 2006) The dotted line extending diagonally down to the right is the best-fit metacommunity curve for $\theta = 310$ assuming no dispersal limitation ($m = 1$). The distribution of relative tree species abundance for the 52 ha plot was best fit with $\theta = 310$ and $m = 0.15$. The error bars are ±one standard deviation. The heavy solid line is the observed dominance-diversity curve. The agreement between the fitted line and the observed line for 1 197 species excellent ($r^2 = 0.996$) (from Hubbell, 2006)

Poulin (2004) 研究了脊椎动物肠内寄生虫群落的多样性分布模式。其物种相对多度分布模式与 Hubbell 的中性理论预测相吻合。但问题在于寄生虫群落却明显不满足中性模型的假设。一方面寄生虫在寄主种群中没有饱和,另一方面也不满足个体在生态学上相同的假定,因为寄生虫的体积存在很大差异。

上述研究针对的是中性模型预测的优势度-相对多度是不是与实际群落的实验数据相吻合。然而 Wootton 认为,这种检测只能算是一种弱检测。因为实际上对于群落动态至关重要的集合群落大小、物种分化速率以及迁移率和死亡率等参数几乎不可能度量。而且中性模型中决定物种相对多度分布的参数 θ 和 m 在很大范围内是可以调节的,这使得中性模型可以与很大范围内的函数形式相一致。一个强检测意味着能从系统动态中得到模型参数的估计值,从而对取得参数值的模型的预测结果与实际数

© 1994-2006 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

据相比较(Wootton ,2005) 。

5　新物种形成模式

在 Hubbell (2001) 的中性理论中,假定了两种新物种形成模式。一种是"点突变"模式(Point mutation mode) ,也就是一个个体生成一个新物种的概率。这种模式类似于多倍体隔离后的情况。另一种模式叫做"裂变"模式(Fission mode) ,指的是一个物种突然分裂成两个物种。Ricklefs (2003) 考察了物种分化速率为 v 时中性理论的预测结果。在第一种模式下,新物种的初始个体数为 1,从而可能很快灭绝,这意味着将有很多寿命短暂以至分类学家难以识别的物种。中性理论预言物种的平均寿命大约为 $T \sim 2\ln(1/(2v))$ 。用上面我们列举的热带雨林的数据来计算,可得 θ 大约为 100,或者物种分化速率大约为 $v = \theta/N = 10^{-10}$ 。从而用上面的公式可以算出物种的平均寿命为 44 代,或者 4 400 年(假定一代是 100 年) 。Ricklefs 指出这将意味着在 BCI 每 100 年会产生 25 个新树种,即存在大量的用经典的分类方法难以识别的隐性种。另一方面,在裂变模式下,又会导致太多的常见种以及太少的稀有种。为了回应 Ricklefs 的说法,Hubbell (2003) 指出,只有那些古老而又丰富的世系才被分类学家认为是物种。因此,Ricklefs 所说的隐性种可能只是种内的变异,而这在种群遗传学中是常见的。Hubbell (2003) 认为,他在 2001 年提出的两种物种分化模式代表了物种分化连续体的两个极端。他提出了一种介于二者之间的物种分化模式,即"周边隔离物种分化"(Peripheral isolate speciation) 。在这种模式下,物种的寿命将取中间值,新物种的初始种群大小也将介于前两者之间。并以模拟的方式说明新物种的初始大小对物种多度分布模式有着深刻的影响。

6　总　结

生物多样性的分布格局和维持机制一直是群落生态学研究的核心问题。围绕着这一问题,生态位理论和群落中性理论的争论还将继续。中性理论就现在来看也许不是现实群落的一个精确反映。但它的确包含了其它理论所忽略的成分,它强调了随机性的重要作用,把发生在局域尺度上的生态学过程和发生在区域大尺度上的进化和生物地理学过程(比如物种分化和谱系地理学)联系起来了。它至少提供了一个不同时空尺度上群落动态的数值化的零假设。也许我们最需要做的,是在生态位理论和中性理论之间架起一座桥梁,同时发展包含随机性的生态位模型,以及允许种间差异的半中性(Semi-neutral) 或者近中性(Nearly neutral) 模型[1)] 。Volkov 等(2003) 提供的新框架将有助于构建同时包含随机性和确定性过程的综合模型。当前的中性理论并不要求共存物种间有生态位分化,因而生态位在这里没有发挥作用的空间。如果能够把中性理论和生态位理论的关键要素结合起来解释群落多样性模式,那么这将是一次真正的生态学突破(Chase , 2005) 。

群落中性理论本身还处在发展初期,它的进一步发展和完善将依赖于理论和实验研究两方面的进展。目前关于中性理论的检验也主要集中在热带雨林,只有少数例外(Pandolfi , 2002 ; Magurran & Henderson , 2003 ; McGill , 2003 ; Poulin , 2004) ,未来一个很重要的工作是将对中性理论的检验拓展到其它群落。而关于中性理论的假设、预测以及物种分化模式等都还有很多工作要做。其中包括扩散限制和更新限制在群落装配中的作用,具体地说,即扩散和更新替代限制是不是能够使得种群动态和竞争排除足够缓慢,从而使缓慢的新物种形成能够补偿物种灭绝造成的损失? 另外,进化的证据是不是足以解释生态学上的对等性是很容易形成的? 而构建合适的统计模型以检验中性模型及其预测也是未来的一个重要方向。

参　考　文　献

Alonso D , McKane AJ (2004) . Sampling Hubbell's neutral theory of biodiversity. *Ecology Letters* , 7 , 901 - 910 .

Armstrong RA (1989) . Competition , seed predation , and species coexistence. *Journal of Theoretical Biology* , 141 , 191 - 195 .

Bell G (2000) . The distribution of abundance in neutral communities. *American Naturalist* , 155 , 606 - 617 .

Bell G (2001) . Neutral macroecology. *Science* , 293 , 2413 - 2418 .

Chave J (2004) . Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* , 7 , 241 - 253 .

Chave J , Leigh EG (2002) . A spatially explicit neutral model of beta-diversity in tropical forests. *Theoretical Population Biology* , 62 , 153 - 168 .

1) Zhou SR , Zhang DY. The nearly neutral theony of biodiversity. (Unpublished)

© 1994-2006 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

Chave J, Muller-Landau HC, Levin SA (2002). Comparing classical community models: theoretical consequences for patterns of diversity. *American Naturalist*, 159, 1 - 23.

Chesson P (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 343 - 366.

Clark JS, MacLachlan JS (2003). Stability of forest biodiversity. *Nature*, 423, 635 - 638.

Condit R, Hubbell SP, Foster RB (1995). Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs*, 65, 419 - 439.

Durrett R, Levin SA (1996). Spatial models for species area curves. *Journal of Theoretical Biology*, 179, 119 - 127.

Etienne RS (2005). A new sampling formula for neutral biodiversity. *Ecology Letters*, 8, 253 - 260.

Etienne RS, Alonso D (2005). A dispersal-limited sampling theory for species and alleles. *Ecology Letters*, 8, 1147 - 1156.

Etienne RS, Olff H (2004a). How dispersal limitation shapes species-body size distributions in local communities. *American Naturalist*, 163, 69 - 83.

Etienne RS, Olff H (2004b). A novel genealogical approach to neutral biodiversity theory. *Ecology Letters*, 7, 170 - 175.

Fisher RA, Corbet AS, Williams CB (1943). The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample from an animal population. *Journal of Animal Ecology*, 12, 42 - 58.

Hubbell SP (1979). Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science*, 203, 1299 - 1309.

Hubbell SP (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.

Hubbell SP (2003). Modes of speciation and the lifespans of species under neutrality: a response to the comment of Robert E. Ricklefs. *Oikos*, 100, 193 - 199.

Hubbell SP (2006). Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology*, 87, 1387 - 1398.

Hubbell SP (2005a). Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, 19, 166 - 172.

Hubbell SP (2005b). The neutral theory of biodiversity and biogeography and Stephen Jay Gould. *Paleobiology*, 31, 122 - 132.

Hubbell SP, Foster RB (1983). Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. In: Sutton SL, Whitmore TC, Chadwick AC eds. *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 25 - 41.

Hubbell SP, Foster RB (1986). Biology, chance and history and the structure of tropical rain forest tree communities. In: Diamond JM, Case TJ eds. *Community Ecology*. Harper and Row, New York, 314 - 329.

Karlin S, McGregor J (1967). The number of mutants maintained in a population. *Proceedings of 5th Berkely Symposium on Mathematical Statistics and Probability*, IV, 415 - 438.

Levin SA, Nathan R, Muller-Landau HC, Chave J (2003). The ecology and evolution of dispersal: a theoretical perspective. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 34, 575 - 604.

MacArthur RH, Wilson EO (1963). An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17, 373 - 387.

MacArthur RH, Wilson EO (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.

Magurran AE, Henderson PA (2003). Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature*, 422, 714 - 716.

McGill BJ (2003). A test of the unified neutral theory of biodiversity. *Nature*, 422, 881 - 885.

Morse PM, Feshbach H (1953). *Methods of Theoretical Physics*. McGraw-Hill, New York.

Mouquet N, Loreau M (2003). Coexistence in metacommunities: the regional similarity hypothesis. *American Naturalist*, 162, 544 - 557.

Novotny V, Basset Y, Miller SE, Weiblen GD, Bremer B, Cizek L, Drozd P (2002). Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature*, 416, 841 - 844.

Pandolfi JM (1996). Limited membership in Pleistocene reef coral assemblages from the Huon Peninsula, Papua New Guinea: constancy during global change. *Paleobiology*, 22, 152 - 176.

Pandolfi JM (2002). Coral community dynamics at multiple scales. *Coral Reefs*, 21, 13 - 23.

Poulin R (2004). Parasites and the neutral theory of biodiversity. *Ecography*, 27, 119 - 123.

Preston FW (1948). The commonness and rarity of species. *Ecology*, 29, 254 - 283.

Ricklefs RE (2003). A comment on Hubbell's zero-sum ecological drift model. *Oikos*, 100, 185 - 192.

Sheil D, Jennings S, Savill P (2000). Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in Budongo, a Ugandan rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 16, 765 - 800.

Sugihara G, Bersier L, Southwood TRE, Pimm SL, May RM (2003). Predicted correspondence between species abundance and dendrograms of niche similarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 5246 - 5251.

© 1994-2006 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

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 of the United States of America*, 101, 10854 - 10861.

Tilman D, Pacala S (1993). The maintenance of species richness in plant communities. In: Ricklefs RE, Schluter D eds. *Species Diversity in Ecological Communities*. Chicago University Press, Chicago, 13 - 25.

Tokeshi M (1990). Niche apportionment or random assortment: species abundance patterns revisited. *Journal of Animal Ecology*, 59, 1129 - 1146.

Volkov I, Banavar JR, Hubbell SP, Maritan A (2003). Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature*, 424, 1035 - 1037.

Yu DW, Terborgh JW, Potts MD (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.

Zhang DY(张大勇) (2000). *Researches on Theoretical Ecology* (理论生态学研究). Higher Education Press, Beijing. (in Chinese)

Zhou SR, Zhang DY (2006). Allee effects and the neutral theory of biodiversity. *Functional Ecology*, 20, 509 - 513.

责任编委: 马克平 责任编辑:张丽赫

© 1994-2006 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net