



•综述• 创刊30周年纪念专辑

生物多样性理论最新进展

王少鹏^{1*}, 罗明宇¹, 冯彦皓², 储诚进³, 张大勇⁴

1. 北京大学城市与环境学院生态研究中心, 地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871; 2. 兰州大学草地农业科技学院, 草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730000; 3. 中山大学生态学院, 有害生物控制与资源利用国家重点实验室, 广州 510275; 4. 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: 生物多样性是生态系统复杂性的重要特征, 理解多样性的形成和维持机制一直是理论生态学研究的核心议题。本文从三方面概述了生物多样性理论的最新进展。一是物种共存和群落构建, 总结了现代共存理论和基于过程的群落构建理论的新进展。二是物种相互作用, 综述了利用经验数据推断物种相互作用关系和强度的最新方法。三是生态-进化动态, 介绍了生态-进化模型的一般框架及其在生物多样性研究中的应用。最后对生物多样性理论的发展趋势做了展望, 特别是多尺度整合理论和全球变化下的预测理论。

关键词: 物种共存; 群落构建; 物种相互作用; 生态-进化动态

王少鹏, 罗明宇, 冯彦皓, 储诚进, 张大勇 (2022) 生物多样性理论最新进展. 生物多样性, 30, 22410. doi: 10.17520/biods.2022410.

Wang SP, Luo MY, Feng YH, Chu CJ, Zhang DY (2022) Theoretical advances in biodiversity research. Biodiversity Science, 30, 22410. doi: 10.17520/biods.2022410.

Theoretical advances in biodiversity research

Shaopeng Wang^{1*}, Mingyu Luo¹, Yanhao Feng², Chengjin Chu³, Dayong Zhang⁴

1 Institute of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, and Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871

2 State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems, College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020

3 School of Ecology, State Key Laboratory of Biocontrol, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275

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

ABSTRACT

Background & Aims: Biodiversity is a key feature of ecosystem complexity. Understanding the origination and maintenance of biodiversity has been a major task of theoretical ecology research. Here we reviewed recent advances in theoretical studies on biodiversity.

Progresses: We first summarized recent progress in modern coexistence theory and process-based community assembly theory. We then synthesized different approaches for inferring the presence and strengths of species interactions. Lastly, we introduced the general framework of eco-evolutionary models and their applications in biodiversity research.

Prospects: We ended with a brief discussion on future developments of biodiversity theory, particularly in integrating processes across scales and predicting biodiversity responses to global changes.

Key words: species coexistence; community assembly; species interactions; eco-evolutionary dynamics

生态学研究的核心任务是探寻自然生态系统中的模式, 揭示其背后的运行机制和规律, 从而预

测生态学过程、格局和动态(张大勇和王少鹏, 2020)。过去100多年来, 生态学研究从早期基于野

收稿日期: 2022-07-19; 接受日期: 2022-09-26

基金项目: 国家自然科学基金(31988102; 32122053; 31870505; 31925027)

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

外观测的归纳性总结, 逐渐转向归纳与演绎相结合的研究途径, 理论生态学方法应运而生。理论生态学研究立足经验数据的归纳性认识, 利用概念模型、数学模型、计算机模拟等手段推导各种生态过程和动态的逻辑后果, 阐释复杂生态系统中不同因子间的内在关联, 有助于探索生态学模式和规律。生物多样性是自然生态系统复杂性的重要表现形式, 理解生物多样性的形成和维持机制一直是理论生态学领域的核心议题。

《生物多样性》杂志于2020年组织出版了“二十一世纪的理论生态学”专辑, 针对从种群到生态系统的不同领域的相关理论和最新进展进行了综述(张大勇和王少鹏, 2020)。本文围绕“生物多样性”, 从3个方面概述近年来该领域的最新理论进展: 一是物种共存和群落构建, 该议题是理论生态学家最为关心的经典问题之一, 近些年在现代共存理论的推动下取得了诸多新的进展; 二是物种相互作用, 本文主要关注基于经验数据推断物种相互作用的强度和关系的研究进展, 这些研究是整合经验与理论分析、理解自然界中生物多样性模式和动态的基石; 三是生态-进化动态, 该议题是生态学理论研究的前沿之一, 为理解生物多样性格局提供了新的整合视角。对于近期已作综述的内容, 本文只作简要介绍, 并给出了相关文献, 以便读者参考。

1 物种共存和群落构建

1.1 物种共存理论

为了理解群落中物种的共存, 生态学家发展了一系列以生态位概念为核心的理论模型(Hubbell, 2001; Chase & Leibold, 2003; 储诚进等, 2017)。然而, 这些概念和模型往往偏重不同生物学过程与机制, 不利于形成统一化认识, 因此亟待一个整合理论框架。现代共存理论提供了一个这样的理论框架(Chesson, 2000, 2018, 2020)。现代共存理论是基于入侵准则(invasion criterion)建立的, 其核心思想是: 如果群落中任一物种在入侵由其他所有物种组成的处于稳态下的子群落时都有正的种群增长速率(称为入侵增长速率; invasion growth rate), 则所有物种可稳定共存(Chesson, 2000; Barabás et al, 2018; Grainger et al, 2019)。这是因为, 满足入侵准则意味着, 当群落中任一物种变得稀少时, 该物种都有正

的种群增长速率, 从而可以恢复到较高的种群大小, 因此竞争排除不会发生。那么, 物种入侵速率由什么决定? Chesson (2000)总结了两方面机制: 稳定化机制和均等化机制。稳定化机制(stabilizing mechanisms)指由于物种之间在利用资源、抵抗天敌等方面的生态位分化, 使得种间竞争弱于种内竞争, 从而当某一物种变得稀有时可以较快增长, 实现正的入侵速率; 均等化机制(equalizing mechanisms)指不同物种在环境中具有相似的平均适合度, 从而有相似的入侵速率。换言之, 稳定化机制对应着较大的生态位差异, 均等化机制对应着较小的适合度差异。特别地, 在两物种Lotka-Volterra竞争模型中, 稳定化机制定义为两物种的种间竞争系数相对于种内竞争系数的大小, 均等化机制定义为两物种受到(同种和异种)总体竞争强度的相似度。储诚进等(2017)对稳定化机制和均等化机制的理论定义、经验验证与应用做了详细阐述, 因此本文主要总结2017年以来现代共存理论的3个方面重要进展。

(1)拓展了稳定化机制和均等化机制的定义, 将其应用于不同生态系统和生态学问题的研究。稳定化和均等化机制作为物种相互作用的涌现特征, 通常是基于Lotka-Volterra模型定义的。近期研究将其扩展至资源竞争模型(Letten et al, 2016)、捕食模型(Chesson & Kuang, 2008; Chesson, 2018)、植物-土壤反馈模型(Kandlikar et al, 2019; Ke & Wan, 2020)、环境波动的竞争模型(Chesson, 2020)、优先者效应(priority effects; Ke & Letten, 2018; Grainger et al, 2019)、种间正相互作用(Johnson, 2021; Spaak et al, 2021)以及集合群落模型(metacommunity model; Luo et al, 2022)。这些进展加强了稳定化和均等化机制与具体生物学过程之间的联系。此外, 发展了适用于多物种群落的稳定化和均等化机制度量方法。通过量化不同物种的入侵速率, 稳定化机制可表示为不同物种的入侵速率的均值, 均等化机制可表示为各物种的入侵速率与均值的差异大小(Chesson, 2003; Carroll et al, 2011; Barabás et al, 2018)。但需要指出的是, 这一度量方法与传统的基于两物种Lotka-Volterra竞争模型的定义并不完全一致(Song et al, 2019)。基于类似思想, Spaak和de Laender (2020)从稳定化和均等化机制的内涵出发, 提出了物种水平的生态位差异和适合度差异度量

的一般性定义。该定义不依赖于具体模型形式,甚至可脱离模型、通过相应的实验设计直接从经验数据度量。以上这些扩展定义都是依赖于入侵速率的理论框架。[Saavedra等\(2017\)](#)突破了这一框架,基于结构稳定性理论给出结构生态位差异(structural niche differences)和结构适合度差异(structural fitness differences)的定义。关于结构稳定性理论的概念和应用,[宋础良\(2020\)](#)做了系统综述。简言之,结构稳定性度量的是给定群落结构(如相互作用系数矩阵)下,物种共存可允许的参数变异范围。在多物种Lotka-Volterra模型中,[Saavedra等\(2017\)](#)首先固定种间作用关系、给出了共存条件下物种内禀增长率的允许变异范围(称为共存域),然后以共存域的空间大小度量生态位差异,并以共存域的中心与物种的实际内禀增长率之间的差异度量适合度差异。该定义的一个优势是,可适用于任一物种数的群落,包括入侵准则不成立的群落([Barabás et al, 2018](#); [Schreiber et al, 2019](#)),并可用于探讨环境变化对物种共存的影响([宋础良, 2020](#))。

(2)发展了物种入侵速率的加性分解方法,有助于量化不同生态学过程与机制对物种共存的贡献。稳定化-均等化机制框架因其直观性和简洁性得到了广泛应用,但这一框架也存在一些局限性。一方面,两种机制都源于相同的、更为基本的生态学过程的影响,因此二者并不独立([Barabás et al, 2018](#); [Song et al, 2019](#));另一方面,稳定化机制和均等化机制均为概况性统计指标,难以将其与特定生态学过程联系起来,因此有学者提出这两个指标不应称为“机制”(mechanisms),而是“效应”(effects) ([Loreau et al, 2012](#); [Song et al, 2019](#))。近期有研究直接从入侵速率出发,通过量化不同生态学过程对物种入侵速率的影响,揭示物种共存的生态学机制([Barabás et al, 2018](#); [Ellner et al, 2019](#))。具体地,将入侵速率分解为不同模型参数组分,对应影响物种共存的不同机制,包括平均种群增长速率、相对非线性(relative nonlinearity)、储藏效应(storage effect)、空间协方差(spatial covariance)等([Chesson, 2000, 2018](#); [Barabás et al, 2018](#))。这一表达有利于将物种共存与相关生态学机制建立联系,但实际上由于其解析形式的复杂性而较少应用。最近[Ellner等\(2016, 2019\)](#)提出了利用数值模拟量化入侵速率的不同生

态学机制的方法。以温度波动对物种共存的影响为例,该方法的基本逻辑是,首先根据研究对象构造模型并利用经验数据拟合参数,然后分别模拟温度波动和温度恒定两种情形下的群落动态,比较两种情形下各个物种的入侵速率的差值。对于某一物种,如果该差值为正值,则表示温度波动可促进该物种的种群维持;反之,则不利于该物种的维持。如果温度波动对所有物种入侵速率的影响均为正值,并可减少不同物种入侵速率的差异,则温度波动可促进物种共存。基于这一方法,[Letten等\(2018\)](#)和[Hallett等\(2019\)](#)分别比较了相对非线性和时间储藏效应在酵母菌和植物群落共存中的相对贡献,[Shoemaker等\(2020\)](#)量化了环境资源和捕食者种群对消费者群落共存的影响。最近,[Ellner等\(2022\)](#)将该分解方法扩展至空间系统,解析种群空间分布的聚集性和统计随机性(demographic stochasticity)对物种共存的影响。

(3)开展了对现代共存理论的经验验证与应用。[Jonathan Levine](#)及其同事早期利用一年生草本植物拟合竞争模型计算两两物种生态位差异和适合度差异的方法([Levine & HilleRisLambers, 2009](#); [Kraft et al, 2015](#))得到了进一步推广和应用。例如,[Pérez-Ramos等\(2019\)](#)用10种地中海一年生草本植物研究了干旱对物种共存以及多样性-生产力关系的影响([Godoy et al, 2020](#)); [Hart等\(2019\)](#)用类似的方法研究了营养扩繁的水生植物浮萍(*Lemna minor*)和紫萍(*Spirodela polyrrhiza*),结果发现竞争导致适合度差异而非生态位差异的快速进化;基于植物-土壤反馈模型([Kandlikar et al, 2019](#)),最新的一项整合分析发现植物-土壤反馈主要通过影响适合度差异而非生态位差异影响共存([Yan et al, 2022](#))。此外,[Carroll等\(2011\)](#)提出的基于相互入侵实验计算生态位差异和竞争能力差异的方法在早期应用([Narwani et al, 2013](#))的基础上也得到了进一步的应用。例如,[Grainger等\(2019\)](#)以花粉酵母为研究对象,利用相互入侵实验发现低糖分提高了优先者效应而高pH值降低适合度差异;[Lyu和Alexander \(2022\)](#)利用14种草本植物研究发现,竞争使得不同海拔物种能够更好地适应自身海拔,而生态位差异促进其与其他物种共存;[Li等\(2019\)](#)以11种淡水细菌为对象,研究了外来种和土著种的亲缘关系、生态位差异和适合

度差异对细菌入侵及其危害程度的影响。关于现代共存理论在入侵生态学中的更多应用, 于文波和黎绍鹏(2020)作了系统综述。

1.2 群落构建理论

物种共存研究主要关注封闭的局域群落(local communities; 即无扩散和成种过程)中物种能否实现长期稳定存在。然而, 自然界中生态群落都不是封闭的, 而是与区域种库相连, 因此理解局域群落的物种多样性格局需从多尺度、动态框架下进行(Tilman & Kareiva, 1997; HilleRisLambers et al, 2012; Leibold & Chase, 2017)。比如, 即使两物种在封闭条件下无法在某一局地稳定共存, 但来自区域种库的持续扩散可使得两物种在局域群落中长期维持(Loreau & Mouquet, 1999)。这提出了一个新的问题, 区域尺度上物种多样性是如何维持的? Ricklefs (2008, 2015)提出了“区域群落”(regional community)的概念, 并指出区域尺度的物种多度和分布的主要影响因素是宿主与特异化的病原体之间的协同进化, 而非局域群落中起关键作用的竞争。总而言之, 局域和区域尺度的物种多样性受不同过程调控, 但二者之间又存在紧密联系。为了理解这一联系, Vellend (2010, 2016)提出了整合不同时空尺度过程的群落构建理论。朱璧如和张大勇(2011)对这一理论的基本思想做了概述, 本文基于Vellend (2016)专著的最新系统总结, 简要阐述这一理论。需要提到的是, 张健等将这一专著译成了中文(Vellend, 2021), 感兴趣的读者可参考。

Vellend (2016)将影响群落动态的生态学过程分为低层级和高层级过程, 其中低层级过程指资源竞争、植物-土壤反馈等驱动种群动态的基本过程, 高层级过程指由低层次过程所引起的宏观效应。Vellend认为群落生态学的一般性理论只能基于高层级过程构建, 而难以基于具体的、特异化的低层级过程构建。类比于种群遗传学, Vellend (2016)总结了群落生态学的4个高层级过程: 选择(selection)、漂变(drift)、扩散(dispersal)、成种(speciation)。

(1)选择。不同于进化生物学中的“选择”(作用于同种内的不同个体), 群落构建中的“选择”作用于不同物种的个体间的适合度差异。根据现代共存理论, 物种间的适合度差异会削弱均等化机制, 不利于物种共存(Chesson, 2000)。但是, 当选择过

程呈负密度或负频度依赖时, 稀有物种具有相对优势, 产生稳定化机制, 促进物种共存。因此, 选择作用的最终结果可由现代共存理论预测, 取决于均等化机制和稳定化机制之间的权衡(HilleRisLambers et al, 2012)。需要说明的是, 当选择过程呈正密度或正频度依赖时, 选择作用的最终结果可能因物种迁入群落的顺序不同而改变, 即优先者效应(Fukami, 2015)。实验研究表明优先者效应可显著改变实验群落的组成和功能(Fukami, 2015; Pu & Jiang, 2015)。近期的理论研究基于现代共存理论框架对两物种群落中优先者效应的发生机制做了分析(Ke & Letten, 2018; Grainger et al, 2019), 并发展了新的理论框架来理解多物种群落中优先者效应的多种可能形式及其关联(Song et al, 2022)。

(2)漂变。虽然生态学家早就认识到随机漂变在种群和群落动态中的作用, 但直至Hubbell (2001)提出生物多样性中性理论, 漂变才作为一个重要过程被纳入群落生态学研究中来。中性理论提出后的10年间, 引发了关于中性假定和随机漂变的很多争论和理论修正(周淑荣和张大勇, 2006; 牛克昌等, 2009)。但近年来, 学界不再争论中性假定下的随机漂变和生态位框架下的决定性机制孰对孰错, 而是认为两种过程都是群落动态的基本过程, 只是在不同群落中具有不同的重要性(Chase, 2014)。

(3)扩散。生物扩散将局域群落动态与区域过程联系起来, 并与局域群落中的选择作用和随机漂变产生交互作用, 是理解群落多样性格局不可或缺的过程(Tilman & Kareiva, 1997)。一方面, 扩散使得物种有机会进入不同的生境环境, 并最终在其适合度较高的生境中建殖; 另一方面, 局域群落中因选择作用和漂变而灭绝的物种, 可通过扩散过程重新入侵并在群落中长期维持。

(4)成种。从长时间尺度看, 选择和漂变作用最终使所有物种都难以逃脱灭绝的命运, 因此成种过程是物种多样性维持的最终原因。成种过程本身受到种群遗传学的4个基本过程(选择、漂变、迁移、突变)影响, 由此产生的新物种又影响着群落尺度的种群动态。这一过程将进化过程与生态过程联系起来, 在特定时间尺度上体现为生态-进化动态(见第3节)。

需要指出的是, Vellend (2016)提出的群落动态

理论是一个概念框架,以4个高层次过程作为理解群落动态的一般性语言,然而,针对某一生态系统的特定问题开展研究,特别是进行定量预测,还需构建相应的理论模型。为此,生态学家发展了集合群落模型,将局域尺度的种间作用和随机性过程、以及区域尺度的扩散过程和成种过程纳入统一模型中考虑(Leibold et al, 2004; Holyoak et al, 2005; Leibold & Chase, 2017)。早期关于集合群落模型的研究主要采用4类模型:斑块动态(patch dynamics)、中性模型(neutral models)、物种分选(species sorting)、源汇动态(source-sink dynamics)。这4类模型在物种间差异、环境异质性、扩散速率等方面具有较大差异,然而它们只代表了集合群落模型的部分可能性,难以有效地对经验系统进行归类(Logue et al, 2011)。因此,基于Vellend (2016)的概念框架,有学者提出从过程出发的集合群落模型(Chase et al, 2020; Thompson et al, 2020)。此外,近期研究尝试进一步将集合群落模型拓展至多营养级系统,理解空间过程如何影响食物网中的物种共存(Guzman et al, 2019; Wang et al, 2021)。

2 物种相互作用

物种相互作用(species interactions)是自然界中群落过程和动态的核心组分和关键驱动因素。群落呈现出的多样性模式可视为局域物种相互作用的涌现(Levin, 1992, 2005)。推断物种相互作用是结合生态学理论与经验研究的关键环节,对精确解析物种共存和群落构建机制具有重要意义。然而,基于经验数据准确推断物种相互作用一直是生态学领域的一个挑战(Ives et al, 2003; Maynard et al, 2019)。近期研究在认识和推断(同一营养级)物种相互作用方面取得了诸多进展,本文主要介绍三方面:一是在已知互作关系下推断物种相互作用强度,二是在高多样性的复杂生态系统中推断物种互作关系,三是关于物种相互作用的新认识。

2.1 物种相互作用强度的推断

为了推断物种相互作用强度,生态学家提出了多种不同方法,大致可分为相互作用指数、统计模型和动态竞争模型三大类(Carrara et al, 2015; Feng et al, 2020)。第一类方法基于相互作用指数,是推断物种互作强度的传统方法。从de Wit (1960)提出最

早的竞争指数至今,已有50余种相关指数被相继提出(Weigelt & Jolliffe, 2003),例如相对产量(relative yield, RY)、相对相互作用强度(relative interaction intensity, RII) (Armas et al, 2004)。这些多样的指数旨在量化和表征物种相互作用(主要为负相互作用,即竞争)的不同方面,包括相互作用的强度(intensity)、重要性(importance)、效应(effect)、响应(response)、结局(outcome)等(Weigelt & Jolliffe, 2003; Díaz-Sierra et al, 2017)。其中,绝大多数指数都基于混播与单播或单株生物量的对比,往往只需简单的盆栽实验数据即可计算。尽管这些指数能粗略指示物种间相互作用的正负、强弱等重要信息,且部分指数(如RII)已得到广泛应用(Díaz-Sierra et al, 2017; Yang et al, 2022),但该方法也受到了许多理论生态学家的严肃质疑(Freckleton & Watkinson, 1999; Hart et al, 2018)。主要原因是,相互作用指数只是基于某一时间点状态变量(state variable, 如生物量)的静态指标,在很多情况下只能反映瞬时现象,而无法预测物种相互作用的长期动态和结果。

第二类方法是统计模型的方法,主要基于群落构建法则(Diamond, 1975),借助统计学手段从物种多度的观测数据推断物种相互作用矩阵(process-from-pattern),包括逆向工程法(reverse-engineering approach)、棋盘分数(checkerboard score or C-score)和多变量回归等(Ulrich et al, 2014; Martin et al, 2018)。比如,逆向工程法利用马氏链模型通过拟合物种多度观测数据得出最佳物种相互作用矩阵,近年来在推断种间非传递竞争(见2.3节)方面得到了很多应用(Ulrich et al, 2014, 2016; Soliveres et al, 2015; Maynard et al, 2017)。虽然较之于指数方法,基于统计模型的方法能刻画物种相互作用的长期结果,但也只是基于稳态或近似稳态的物种多度进行统计推断,并未明晰物种相互作用的具体过程和动态。此外,统计模型方法的基本逻辑是基于格局推断过程,因此无法回避格局和过程并非一一对应的问题(如Chisholm & Pacala, 2010)。

第三类方法基于动态竞争模型,常见的模型包括经典的Lotka-Volterra竞争模型、Beverton-Holt竞争模型、多变量自回归模型(multivariate autoregressive, MAR)等(Ives et al, 2003; Ovaskainen et al, 2017;

Hart et al, 2018)。这类方法的特点是: (1)动态竞争模型能够精确地刻画物种相互作用(包含种内和种间竞争系数), 所以能更好地解释和预测群落多样性的动态和模式; (2)需要用竞争实验数据或时间序列数据对模型的所有参数进行估计(Chu & Adler, 2015; Kraft et al, 2015; Angulo et al, 2017; Godoy et al, 2017; Rosenbaum et al, 2019), 由于参数的数目会随着物种数增大急剧增加, 因此对数据量要求较大(Carrara et al, 2015; Hart et al, 2018; Feng et al, 2020), 且往往需要进行交叉验证(cross-validation)(Tredennick et al, 2017)。基于模型的预测和观测动态如果存在差异, 可能有以下几方面的原因(Maynard et al, 2019): 首先, 模型只是对生态学过程和动态的近似, 往往通过设置前提假定对真实世界进行简化, 因此选择和构建合适的模型至关重要, 如果一些重要的过程被所用的模型简化或忽略, 则会导致拟合和预测效果较差。其次, 误差可能影响模型拟合, 误差原因可能包括实验误差、非真实实验条件、违背模型假定的环境变异以及个体变异等。最后, 如果需要估计的参数数目较大, 可能出现过拟合, 从而导致拟合和预测能力不佳。为了解决这些问题, Maynard等(2019)提出可借助二次规划方法寻找能够预测观测物种多度的最优相互作用矩阵; Weiss-Lehman等(2022)利用稀疏先验进行贝叶斯参数选择, 只保留最关键的相互作用来降低需要估计的参数数目, 从而在模型复杂性和一般性之间寻找平衡(Clark et al, 2020)。

2.2 复杂生态系统中的物种作用推断

通过拟合模型参数来推断种间作用的方法需要已知种间互作关系, 而经验动态建模(empirical dynamic modelling)方法可以在不做具体模型假定的情况下利用时间序列数据去推断种间作用关系(Sugihara et al, 2012; Munch et al, 2019)。经验动态建模方法主要包含两类工具: 收敛交叉映射(convergent cross mapping, CCM)和多元S-映射(multivariate S-map)。CCM基于Takens定理, 可以推断复杂生态群落中的种间因果作用(Takens, 1981; Sauer et al, 1991; Deyle & Sugihara, 2011)。多元S-映射可以刻画种间作用随时间的变化, 研究生态系统对环境变化的响应(Dixon et al, 1999; Deyle et al, 2016)。不严格地说, Takens定理表明如果一个 n 维

的动力系统(比如 n 个耦合的物种构成的群落模型)有一个 d 维的吸引子(例如极限环就是一个一维的吸引子), 那么这个吸引子就可以嵌入到系统中的任一变量(物种) X_i 的 E 阶时滞系统的相空间($X_i(t), X_i(t-\tau), \dots, X_i(t-(E-1)\tau)$)中, 其中 τ 代表时滞的长度, $E \geq 2d+1$ 。因此, 通过比较生态系统中不同种群的时滞系统的相空间可判断物种之间有无种间作用。如果物种 X_j 对物种 X_i 存在种间作用, 那么用 X_i 的时滞系统的相空间可以预测 X_j 的时间动态。而如果 X_i 和 X_j 的时间动态由相同的外部变量驱动但二者之间没有种间因果作用, 则无法用CCM的方法互相预测。CCM方法只能推断物种之间有无相互作用, 但无法给出相互作用的正负和强度。S-映射利用局部加权线性模型的方法计算每个时间点的种间作用强度(系统的Jacobian矩阵), 可以研究种间作用随时间的变化, 并可利用对应的Jacobian矩阵特征值度量系统的稳定性。Deyle等(2016)利用经验动态建模方法研究了海洋中宇宙实验和湖泊观测数据中的种间作用并预测其变化。Ushio等(2018)基于15种鱼类的12年精细观测数据, 利用经验动态建模方法研究了种间作用, 并度量了群落的局部稳定性及其时间动态。一般地, 经验动态建模方法需要目标生态系统的长时间序列数据, 这限制了该方法在生态学中的应用。为此, Clark等(2015)提出了用空间重复代替时间重复的CCM算法, 即用多条短时间序列替代一条长时间序列。Ye和Sugihara (2016)提出了MVE (multiview embedding)方法, 可以改进经验动态建模基于短时间序列的预测效果。Cenci等(2019)引入了机器学习理论中的正则化(regularized)方法, 提出了正则化S-映射方法以提高在随机干扰下的预测精度。Chang等(2021)整合了MVE和正则化方法, 进一步提高了在有限数据下对于复杂系统种间作用的推断能力。

当群落具有极高多样性(比如微生物群落)时, 推断两两物种间相互作用的方法难以实现。Bashan等(2016)发展了基于横截面数据的不相似度-重叠度曲线(dissimilarity-overlap curve, DOC)方法。具体地, 横截面数据指的是同一群落的多个不同平衡状态, 这些状态的物种组成相似但又不相同。不相似度(dissimilarity)表征了两个平衡状态中共同出现的物种的相对多度在两状态之间的差异性, 重叠度

(overlap)指两个平衡状态中共同出现的物种的总多度在这两状态中的相对占比的平均值。DOC方法不给出两两物种间的相互作用强度,而是基于多个相似子群落的横截面数据差异度量群落中物种相互作用的平均强度。DOC方法度量平均种间作用强度的暗含假定是:这些相似子群落中的种群动态服从相同的模型,即在不同群落中物种的种内和种间作用相同。这个假设在一些微生物群落中得到了验证(Bashan et al, 2016),但对于更宏观的生态学系统,不同群落之间的环境差异可能导致这个条件难以满足。Yonatan等(2022)利用微生物群落的大量横截面数据和DOC方法,度量了复杂微生物群落的平均种间作用强度,验证了经典的复杂性-稳定性关系(李周园等, 2021)。

2.3 种间相互作用的新认识

传统群落模型往往建立于两两物种互作的基础上,但近期研究指出在多物种群落中,两两互作无法刻画物种间的间接作用。种间间接作用包含两大类:高阶相互作用(high-order interactions)和非传递性竞争(intransitive competition)。高阶相互作用指的是两物种间的相互作用强度并非恒定,而是受群落中其他物种存在与否和多度大小的影响。非传递性竞争指的是物种的竞争能力不具有可传递性,即无法将物种进行排序使得排序靠前的物种总比排序靠后的物种具有相对竞争优势。李远智等(2020)、黄正良等(2022)分别对高阶作用和非传递性竞争的定义、度量方法、生态学意义等作了详细归纳,本文不再赘述。

3 生态-进化动态下的生物多样性维持

传统观点认为,生态学过程的时间尺度远小于进化过程的时间尺度,因此生态学与进化生物学研究往往独立开展。但越来越多的研究表明,快速进化在自然界的多种类群中很常见(Endler, 1986; Siepielski et al, 2009)。比如,Grant夫妇在加拉帕戈斯群岛关于达尔文雀开展的长期研究表明,达尔文雀的喙的大小在过去40年间因气候变化和种间竞争作用产生了多次变化,且这种变化具有遗传性(Grant & Grant, 2006)。快速进化的发生使得生态和进化过程的耦合得到越来越多的关注,近年来多个生态学主流杂志组织相关专刊,包括2009年 *Philosophical Transactions of the Royal Society B*:

Biological Sciences 发表专刊“Eco-evolutionary Dynamics”,2019年 *Functional Ecology*和 *Journal of Animal Ecology* 合作发表专刊“Eco-Evolutionary Dynamics Across Scales”,2019年 *Ecology Letters* 编撰虚拟专刊 *The Joint Dynamics of Ecology and Evolution*, 并正筹备2023年发表专刊“Exploring the Border Between Ecology and Evolution”。此外, Hendry (2016) 出版了英文专著 *Eco-Evolutionary Dynamics*, 详细综述了生态-进化动态在种群、群落、生态系统等不同层次系统中的影响。本文简要介绍生态-进化模型的基本框架及其在生物多样性研究中的应用。

3.1 生态-进化模型框架

在生态学模型中,一般利用微分方程 $x'(t) = f(x, \theta)$ 刻画种群大小 x 随时间 t 的变化,其中模型参数 θ 为固定值,代表某些物种性状对种群动态的影响(Abrams, 2000)。而在自然界中,由于基因突变等作用,生物个体的性状 θ 可能发生变化。由于不同性状的个体可能具有不同的适合度,选择过程会改变种群的整体性状特征,当这种性状改变(以及遗传结构的改变)发生于较短的时间尺度时,其可对生态学过程形成反馈。因此,生态-进化模型的一般框架为:

$$\begin{cases} x'(t) = f(x, \theta) \\ \theta'(t) = g(x, \theta) \end{cases}$$

其中, $x'(t)$ 刻画物种的种群大小 x 的变化, $\theta'(t)$ 刻画物种性状的变化。注意 x 和 θ 可以是高维向量,对应多物种群落中的不同物种和多种性状。

在生态-进化模型中,物种的种群动态(生态过程)和性状动态(进化动态)都受到群落中所有物种的种群大小和性状影响。简单情形下,假定种群内所有个体的性状都相同,此时性状的变化可由梯度上升模型刻画(Dieckmann & Law, 1996; Branco et al, 2018, 2020),即物种的性状值会朝着使种群中平均个体适合度上升最快的方向变化。在更一般的情形下,种群内存在性状差异,此时需要用基于个体的模型(Maliet et al, 2020)或反应-扩散方程模型(Sauterey et al, 2017)刻画性状变化。基于个体的模型具体模拟了每一个生物体的出生、死亡、繁殖、突变等过程,在模拟复杂群落时会产生很大的计算量;反应-扩散方程模型则用偏微分方程刻画了种

群中性状分布受选择作用和突变作用影响下的变化。需要指出的是,这几类方法刻画的是群落中物种的性状变化,而不模拟新物种的产生。当在生态-进化框架下考虑群落构建过程时,可采用反复添加带有不同性状的新物种的方法来模拟群落动态(Loeuille & Loreau, 2006; Rossberg et al, 2008)。

3.2 生态-进化动态视角下的生物多样性研究

生态-进化模型为研究多样性格局的产生提供了一个更完整的框架,有助于从进化视角理解物种共存及其对环境变化的响应(Thuiller et al, 2013)。基于两物种的Lotka-Volterra竞争模型, Vasseur等(2011)发现考虑与竞争能力相关的性状的进化会显著改变物种种群动态。具体地,该模型考虑与种内和种间竞争相关的某一性状(比如植物产生抑制其他物种的毒素),性状值较大时表示物种对其他物种的竞争力强,取值较小时表示对同种竞争力强。理论结果表明,即使两物种在任一给定性状值下(即不发生性状进化)都无法共存,性状的进化可以使得两物种以震荡的方式长期共存。该模型为前期一个实验研究提供了理论解释(Lankau & Strauss, 2007)。在该实验中,黑芥(*Brassica nigra*)可产生化学物质黑芥子苷(属可遗传性状),抑制其竞争物种的共生真菌,但产生黑芥子苷也需耗费能量。这使得产生高量黑芥子苷的种群对其他物种有竞争优势,但相对于产生低量黑芥子苷的种群具有竞争劣势。因此,产生高量和低量黑芥子苷的黑芥种群及其竞争物种形成了类似“石头-剪刀-布”类型的非传递竞争,从而最终实现共存。Pastore等(2021)利用生态-进化模型在现代共存理论框架下研究了环境生态位宽度(环境中物种生态位可以变化的范围)对物种共存的影响。结果发现,在环境生态位宽度较大时,两物种朝着生态位重叠更小的方向演化,从而有利于共存;但在环境宽度较窄时,两物种的生态位重叠会增加,最终导致竞争排除,与经典的极限相似性理论的预测吻合。对于季节性环境波动的资源竞争模型,引入进化过程可对物种共存产生复杂作用(Kremer & Klausmeier, 2013, 2017)。比如,快速进化会使物种性状随着环境波动而震荡,使群落不容易实现稳定共存。Norberg等(2012)利用生态-进化模型研究了生态系统对环境变化的响应,指出生态-进化动态过程可以使短期的环境变化产生对生物多样性的

的长期影响。

近期研究还将生态-进化动态引入群落构建过程,理解其对不同时空尺度上的生物多样性格局的影响。虽然Vellend (2010, 2016)提出的群落构建框架同时包含了进化尺度的成种过程和生态尺度的选择、漂变和扩散过程,但由于将二者考虑为分隔的时间尺度,因此未能刻画生态和进化过程之间的反馈作用。Mittelbach和Schemske (2015)提出在传统的固定区域物种库的模型中引入生态-进化过程,从而将物种库的形成、扩散、环境筛选、物种选择等过程整合到统一框架。基于集合群落模型的研究发现,生态-进化过程可以显著改变空间群落动态和格局(Urban et al, 2008; Leibold & Chase, 2018)。比如,在斑块生境中,首先到达某一生境的物种可产生适应性进化,从而增强自身适合度并抑制其他物种的迁入,产生生态-进化动态下的优先者效应,被称为“群落垄断假说”(community monopolization hypothesis)(Urban & de Meester, 2009; de Meester et al, 2016)。Farkas等(2015)在岛屿生物地理学理论中考虑竞争和捕食压力驱动的进化过程,预测进化引起的反馈作用会改变生物多样性对岛屿面积和隔离程度的响应。Pontarp等(2019)在生态-进化模型框架下归纳了生物多样性纬度梯度格局的不同假说,指出应发展宏生态学的生态-进化模型来理解大尺度多样性格局。

此外,生态-进化过程在生物多样性-生态系统功能关系中的作用也得到越来越多的关注。Allhoff和Drossel (2016)研究了食物网中进化过程对生物多样性和生态系统功能的影响。该研究发现,食物网在演替的早期阶段呈现明显的多样性-功能关系,而在演替的晚期阶段生态系统功能在多样性变化时基本保持稳定,支持了复杂食物网中营养级联作用更弱的假说(Strong, 1992)。经典的多样性-稳定性理论预测复杂生态系统难以维持稳定(May, 1972),因此现实中的复杂生态系统需要通过某种机制维持其稳定性。Borrelli等(2015)认为在复杂群落中,进化过程可以选择出有利于群落稳定的部分,从而维持群落水平的稳定性。

4 结语

理论生态学研究为解析生态系统的复杂性提

供了重要途径。本文概述了近期关于生物多样性理论的最新进展,但限于篇幅主要涉及群落尺度的物种多样性维持。未来研究需进一步整合区域与局域过程,在统一理论框架下研究生物多样性的形成和维持机制,评估不同尺度的生态学过程在群落构建中的相对重要性。特别地,基于4个核心过程整合种群遗传学(选择、漂变、迁移、突变)和群落构建理论(选择、漂变、扩散、成种),有望形成生物多样性的多时空尺度理论。此外,理论研究需加强全球环境变化下的生物多样性响应研究,发展定量预测理论。例如,环境变化如何影响物种相互作用和共存、快速进化过程如何改变物种对环境变化的响应、物种能否通过生态位构建(niche construction)改变环境进而影响自身维持、环境变化和生态-进化反馈如何影响生物多样性与生态系统功能关系等。这些研究有利于构建生物多样性的预测理论,从而为理解和应对全球变化的生态效应提供科学参考。

致谢: 感谢主编马克平研究员的邀稿与建议。

ORCID

王少鹏  <https://orcid.org/0000-0002-9430-8879>
罗明宇  <https://orcid.org/0000-0002-2975-5218>
冯彦皓  <https://orcid.org/0000-0003-0460-4883>
储诚进  <https://orcid.org/0000-0002-0606-449X>
张大勇  <https://orcid.org/0000-0003-1056-8735>

参考文献

- Abrams PA (2000) The evolution of predator-prey interactions: Theory and evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 79–105.
- Allhoff KT, Drossel B (2016) Biodiversity and ecosystem functioning in evolving food webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371, 20150281.
- Angulo MT, Moreno JA, Lippner G, Barabási AL, Liu YY (2017) Fundamental limitations of network reconstruction from temporal data. *Journal of the Royal Society, Interface*, 14, 20160966.
- Armas C, Ordiales R, Pugnaire FI (2004) Measuring plant interactions: A new comparative index. *Ecology*, 85, 2682–2686.
- Barabás G, D’Andrea R, Stump SM (2018) Chesson’s coexistence theory. *Ecological Monographs*, 88, 277–303.
- Bashan A, Gibson TE, Friedman J, Carey VJ, Weiss ST, Hohmann EL, Liu YY (2016) Universality of human microbial dynamics. *Nature*, 534, 259–262.
- Borrelli JJ, Allesina S, Amarasekare P, Arditi R, Chase I, Damuth J, Holt RD, Logofet DO, Novak M, Rohr RP, Rossberg AG, Spencer M, Tran JK, Ginzburg LR (2015) Selection on stability across ecological scales. *Trends in Ecology & Evolution*, 30, 417–425.
- Branco P, Egas M, Elser JJ, Huisman J (2018) Eco-evolutionary dynamics of ecological stoichiometry in plankton communities. *The American Naturalist*, 192, E1–E20.
- Branco P, Egas M, Hall SR, Huisman J (2020) Why do phytoplankton evolve large size in response to grazing? *The American Naturalist*, 195, E20–E37.
- Carrara F, Giometto A, Seymour M, Rinaldo A, Altermatt F (2015) Inferring species interactions in ecological communities: A comparison of methods at different levels of complexity. *Methods in Ecology and Evolution*, 6, 895–906.
- Carroll IT, Cardinale BJ, Nisbet RM (2011) Niche and fitness differences relate the maintenance of diversity to ecosystem function. *Ecology*, 92, 1157–1165.
- Cenci S, Sugihara G, Saavedra S (2019) Regularized S-map for inference and forecasting with noisy ecological time series. *Methods in Ecology and Evolution*, 10, 650–660.
- Chang CW, Miki T, Ushio M, Ke PJ, Lu HP, Shiah FK, Hsieh CH (2021) Reconstructing large interaction networks from empirical time series data. *Ecology Letters*, 24, 2763–2774.
- Chase JM (2014) Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. *Journal of Vegetation Science*, 25, 319–322.
- Chase JM, Jeliaskov A, Ladouceur E, Viana DS (2020) Biodiversity conservation through the lens of metacommunity ecology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1469, 86–104.
- Chase JM, Leibold MA (2003) *Ecological Niches: Interspecific Interactions*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 343–366.
- Chesson P (2003) Quantifying and testing coexistence mechanisms arising from recruitment fluctuations. *Theoretical Population Biology*, 64, 345–357.
- Chesson P (2018) Updates on mechanisms of maintenance of species diversity. *Journal of Ecology*, 106, 1773–1794.
- Chesson P (2020) Species coexistence. In: *Theoretical Ecology: Concepts and Applications* (eds McCann KS, Geller G), pp. 5–27. Oxford University Press, Oxford.
- Chesson P, Kuang JJ (2008) The interaction between predation and competition. *Nature*, 456, 235–238.
- 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.
- Chu CJ, Adler PB (2015) Large niche differences emerge at the recruitment stage to stabilize grassland coexistence.

- Ecological Monographs, 85, 150123174739008.
- Chu CJ, Wang YS, Liu Y, Jiang L, He FL (2017) Advances in species coexistence theory. *Biodiversity Science*, 25, 345–354. (in Chinese with English abstract) [储诚进, 王酉石, 刘宇, 蒋林, 何芳良 (2017) 物种共存理论研究进展. *生物多样性*, 25, 345–354.]
- Clark AT, Ann Turnbull L, Tredennick A, Allan E, Harpole WS, Mayfield MM, Soliveres S, Barry K, Eisenhauer N, Kroon H, Rosenbaum B, Wagg C, Weigelt A, Feng YH, Roscher C, Schmid B (2020) Predicting species abundances in a grassland biodiversity experiment: Trade-offs between model complexity and generality. *Journal of Ecology*, 108, 774–787.
- Clark T, Ye H, Isbell F, Deyle ER, Cowles J, Tilman GD, Sugihara G (2015) Spatial convergent cross mapping to detect causal relationships from short time series. *Ecology*, 96, 1174–1181.
- de Meester L, Vanoverbeke J, Kilsdonk LJ, Urban MC (2016) Evolving perspectives on monopolization and priority effects. *Trends in Ecology & Evolution*, 31, 136–146.
- de Wit CT (1960) On competition. *Verslagen Landbouwkundige Onderzoekingen*, 66, 1–82.
- Deyle ER, May RM, Munch SB, Sugihara G (2016) Tracking and forecasting ecosystem interactions in real time. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283, 20152258.
- Deyle ER, Sugihara G (2011) Generalized theorems for nonlinear state space reconstruction. *PLoS ONE*, 6, e18295.
- Diamond JM (1975) The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation*, 7, 129–146.
- Díaz-Sierra R, Verwijmeren M, Rietkerk M, Dios VR, Baudena M (2017) A new family of standardized and symmetric indices for measuring the intensity and importance of plant neighbour effects. *Methods in Ecology and Evolution*, 8, 580–591.
- Dieckmann U, Law R (1996) The dynamical theory of coevolution: A derivation from stochastic ecological processes. *Journal of Mathematical Biology*, 34, 579–612.
- Dixon PA, Milicich MJ, Sugihara G (1999) Episodic fluctuations in larval supply. *Science*, 283, 1528–1530.
- Ellner SP, Snyder RE, Adler PB (2016) How to quantify the temporal storage effect using simulations instead of math. *Ecology Letters*, 19, 1333–1342.
- Ellner SP, Snyder RE, Adler PB, Hooker G (2019) An expanded modern coexistence theory for empirical applications. *Ecology Letters*, 22, 3–18.
- Ellner SP, Snyder RE, Adler PB, Hooker G (2022) Toward a “modern coexistence theory” for the discrete and spatial. *Ecological Monographs*, e1548.
- Endler JA (1986) *Natural Selection in the Wild*. Princeton University Press, Princeton.
- Feng YH, Soliveres S, Allan E, Rosenbaum B, Wagg C, Tabi A, de Luca E, Eisenhauer N, Schmid B, Weigelt A, Weisser W, Roscher C, Fischer M (2020) Inferring competitive outcomes, ranks and intransitivity from empirical data: A comparison of different methods. *Methods in Ecology and Evolution*, 11, 117–128.
- Freckleton RP, Watkinson AR (1999) The mis-measurement of plant competition. *Functional Ecology*, 13, 285–287.
- Fukami T (2015) Historical contingency in community assembly: Integrating niches, species pools, and priority effects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46, 1–23.
- Godoy O, Gómez-Aparicio L, Matías L, Pérez-Ramos IM, Allan E (2020) An excess of niche differences maximizes ecosystem functioning. *Nature Communications*, 11, 4180.
- Godoy O, Stouffer DB, Kraft NJB, Levine JM (2017) Intransitivity is infrequent and fails to promote annual plant coexistence without pairwise niche differences. *Ecology*, 98, 1193–1200.
- Grainger TN, Letten AD, Gilbert B, Fukami T (2019) Applying modern coexistence theory to priority effects. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 116, 6205–6210.
- Grant PR, Grant BR (2006) Evolution of character displacement in Darwin’s finches. *Science*, 313, 224–226.
- Guzman LM, Germain RM, Forbes C, Straus S, O’Connor MI, Gravel D, Srivastava DS, Thompson PL (2019) Towards a multi-trophic extension of metacommunity ecology. *Ecology Letters*, 22, 19–33.
- Hallett LM, Shoemaker LG, White CT, Suding KN (2019) Rainfall variability maintains grass-forb species coexistence. *Ecology Letters*, 22, 1658–1667.
- Hart S, Freckleton R, Levine J (2018) How to quantify competitive ability. *Journal of Ecology*, 106, 1902–1909.
- Hart S, Turcotte M, Levine J (2019) Effects of rapid evolution on species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 116, 2112–2117.
- Hendry AP (2016) *Eco-evolutionary Dynamics*. Princeton University Press, Princeton.
- HilleRisLambers J, Adler P, Harpole W, Levine J, Mayfield M (2012) Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43, 227–248.
- Holyoak M, Leibold MA, Holt RD (2005) *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- Huang ZL, Liu HL, Chu CJ, Li YZ (2022) Advances in intransitive competition between organisms. *Biodiversity Science*, 30, 21282. (in Chinese with English abstract) [黄正良, 刘翰伦, 储诚进, 李远智 (2022) 生物间非传递性竞争研究进展. *生物多样性*, 30, 21282.]
- Hubbell SP (2001) *A Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Ives AR, Dennis B, Cottingham KL, Carpenter SR (2003)

- Estimating community stability and ecological interactions from time-series data. *Ecological Monographs*, 73, 301–330.
- Johnson CA (2021) How mutualisms influence the coexistence of competing species. *Ecology*, 102, e03346.
- Kandlikar GS, Johnson CA, Yan X, Kraft NJB, Levine JM (2019) Winning and losing with microbes: How microbially mediated fitness differences influence plant diversity. *Ecology Letters*, 22, 1178–1191.
- Ke PJ, Letten AD (2018) Coexistence theory and the frequency-dependence of priority effects. *Nature Ecology & Evolution*, 2, 1691–1695.
- Ke PJ, Wan J (2020) Effects of soil microbes on plant competition: A perspective from modern coexistence theory. *Ecological Monographs*, 90, e01391.
- Kraft NJ, Godoy O, Levine JM (2015) Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Annals of Saudi Medicine*, 112, 797–802.
- Kremer CT, Klausmeier CA (2013) Coexistence in a variable environment: Eco-evolutionary perspectives. *Journal of Theoretical Biology*, 339, 14–25.
- Kremer CT, Klausmeier CA (2017) Species packing in eco-evolutionary models of seasonally fluctuating environments. *Ecology Letters*, 20, 1158–1168.
- Lankau RA, Strauss SY (2007) Mutual feedbacks maintain both genetic and species diversity in a plant community. *Science*, 317, 1561–1563.
- Leibold M, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase J, Hoopes M, Holt R, Shurin J, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A (2004) The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7, 601–613.
- Leibold MA, Chase JM (2018) *Metacommunity Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Letten AD, Dhami MK, Ke PJ, Fukami T (2018) Species coexistence through simultaneous fluctuation-dependent mechanisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 115, 6745–6750.
- Letten AD, Ke PJ, Fukami T (2016) Linking modern coexistence theory and contemporary niche theory. *Ecological Monographs*, 87, 161–177.
- Levin SA (1992) The problem of pattern and scale in ecology: The Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology*, 73, 1943–1967.
- Levin SA (2005) Self-organization and the emergence of complexity in ecological systems. *BioScience*, 55, 1075–1079.
- Levine JM, HilleRisLambers J (2009) The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature*, 461, 254–257.
- Li SP, Tan JQ, Yang X, Ma C, Jiang L (2019) Niche and fitness differences determine invasion success and impact in laboratory bacterial communities. *The ISME Journal*, 13, 402–412.
- Li YZ, Xiao JL, Liu HL, Wang YS, Chu CJ (2020) Advances in higher-order interactions between organisms. *Biodiversity Science*, 28, 1333–1344. (in Chinese with English abstract) [李远智, 肖俊丽, 刘翰伦, 王酉石, 储诚进 (2020) 生物间高阶相互作用研究进展. *生物多样性*, 28, 1333–1344.]
- Li ZY, Ye XZ, Wang SP (2021) Ecosystem stability and its relationship with biodiversity. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 1127–1139. (in Chinese with English abstract) [李周园, 叶小洲, 王少鹏 (2021) 生态系统稳定性及其与生物多样性的关系. *植物生态学报*, 45, 1127–1139.]
- Loeuille N, Loreau M (2006) Evolution of body size in food webs: Does the energetic equivalence rule hold? *Ecology Letters*, 9, 171–178.
- Logue JB, Mouquet N, Peter H, Hillebrand H (2011) Empirical approaches to metacommunities: A review and comparison with theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 482–491.
- Loreau M, Mouquet N (1999) Immigration and the maintenance of local species diversity. *The American Naturalist*, 154, 427–440.
- Loreau M, Sapijanskas J, Isbell F, Hector A (2012) Niche and fitness differences relate the maintenance of diversity to ecosystem function: Comment. *Ecology*, 93, 1482–1487.
- Luo MY, Wang SP, Saavedra S, Ebert D, Altermatt F (2022) Multispecies coexistence in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 119, e2201503119.
- Lyu SM, Alexander JM (2022) Competition contributes to both warm and cool range edges. *Nature Communications*, 13, 2502.
- Maliet O, Loeuille N, Morlon H (2020) An individual-based model for the eco-evolutionary emergence of bipartite interaction networks. *Ecology Letters*, 23, 1623–1634.
- Martin BT, Munch SB, Hein AM (2018) Reverse-engineering ecological theory from data. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285, 20180422.
- May RM (1972) Will a large complex system be stable? *Nature*, 238, 413–414.
- Maynard DS, Bradford MA, Lindner DL, van Diepen LTA, Frey SD, Glaeser JA, Crowther TW (2017) Diversity begets diversity in competition for space. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 156.
- Maynard DS, Wootton JT, Serván CA, Allesina S (2019) Reconciling empirical interactions and species coexistence. *Ecology Letters*, 22, 1028–1037.
- Mittelbach GG, Schemske DW (2015) Ecological and evolutionary perspectives on community assembly. *Trends in Ecology & Evolution*, 30, 241–247.
- Munch SB, Brias A, Sugihara G, Rogers TL (2019) Frequently asked questions about nonlinear dynamics and empirical dynamic modelling. *ICES Journal of Marine Science*, 77, 1463–1479.
- Narwani A, Alexandrou MA, Oakley TH, Carroll IT, Cardinale

- BJ (2013) Experimental evidence that evolutionary relatedness does not affect the ecological mechanisms of coexistence in freshwater green algae. *Ecology Letters*, 16, 1373–1381.
- Niu KC, Liu YN, Shen ZH, He FL, Fang JY (2009) Community assembly: The relative importance of neutral theory and niche theory. *Biodiversity Science*, 17, 579–593. (in Chinese with English abstract) [牛克昌, 刘怿宁, 沈泽昊, 何芳良, 方精云 (2009) 群落构建的中性理论和生态位理论. *生物多样性*, 17, 579–593.]
- Norberg J, Urban MC, Vellend M, Klausmeier CA, Loeuille N (2012) Eco-evolutionary responses of biodiversity to climate change. *Nature Climate Change*, 2, 747–751.
- Ovaskainen O, Tikhonov G, Dunson D, Grøtan V, Engen S, Sæther BE, Abrego N (2017) How are species interactions structured in species-rich communities? A new method for analysing time-series data. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284, 20170768.
- Pastore AI, Barabás G, Bimler MD, Mayfield MM, Miller TE (2021) The evolution of niche overlap and competitive differences. *Nature Ecology & Evolution*, 5, 330–337.
- Pérez-Ramos IM, Matías L, Gómez-Aparicio L, Godoy Ó (2019) Functional traits and phenotypic plasticity modulate species coexistence across contrasting climatic conditions. *Nature Communications*, 10, 2555.
- Pontarp M, Bunnefeld L, Cabral JS, Etienne RS, Fritz SA, Gillespie R, Graham CH, Hagen O, Hartig F, Huang S, Jansson R, Maliet O, Münkemüller T, Pellissier L, Rangel TF, Storch D, Wiegand T, Hurlbert AH (2019) The latitudinal diversity gradient: Novel understanding through mechanistic eco-evolutionary models. *Trends in Ecology & Evolution*, 34, 211–223.
- Pu ZC, Jiang L (2015) Dispersal among local communities does not reduce historical contingencies during metacommunity assembly. *Oikos*, 124, 1327–1336.
- Ricklefs RE (2008) Disintegration of the ecological community: American Society of Naturalists Sewall Wright award winner address. *The American Naturalist*, 172, 741–750.
- Ricklefs RE (2015) Intrinsic dynamics of the regional community. *Ecology Letters*, 18, 497–503.
- Rosenbaum B, Raatz M, Weithoff G, Fussmann GF, Gaedke U (2019) Estimating parameters from multiple time series of population dynamics using Bayesian inference. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6, 234.
- Rosberg AG, Ishii R, Amemiya T, Itoh K (2008) The top-down mechanism for body-mass-abundance scaling. *Ecology*, 89, 567–580.
- Saavedra S, Rohr RP, Bascompte J, Godoy Ó, Kraft NJB, Levine J (2017) A structural approach for understanding multispecies coexistence. *Ecological Monographs*, 87, 470–486.
- Sauer T, Yorke JA, Casdagli M (1991) Embedology. *Journal of Statistical Physics*, 65, 579–616.
- Sauterey B, Ward B, Rault J, Bowler C, Claessen D (2017) The implications of eco-evolutionary processes for the emergence of marine plankton community biogeography. *The American Naturalist*, 190, 116–130.
- Schreiber SJ, Yamamichi M, Strauss SY (2019) When rarity has costs: Coexistence under positive frequency-dependence and environmental stochasticity. *Ecology*, 100, e02664.
- Shoemaker LG, Barner AK, Bittleston LS, Teufel AI (2020) Quantifying the relative importance of variation in predation and the environment for species coexistence. *Ecology Letters*, 23, 939–950.
- Siepielski AM, DiBattista JD, Carlson SM (2009) It's about time: The temporal dynamics of phenotypic selection in the wild. *Ecology Letters*, 12, 1261–1276.
- Soliveres S, Maestre FT, Ulrich W, Manning P, Boch S, Bowker MA, Prati D, Delgado-Baquerizo M, Quero JL, Schöning I, Gallardo A, Weisser W, Müller J, Socher SA, García-Gómez M, Ochoa V, Schulze ED, Fischer M, Allan E (2015) Intransitive competition is widespread in plant communities and maintains their species richness. *Ecology Letters*, 18, 790–798.
- Song CL (2020) Structural stability: Concepts, methods, and applications. *Biodiversity Science*, 28, 1345–1361. (in Chinese with English abstract) [宋础良 (2020) 结构稳定性: 概念、方法和应用. *生物多样性*, 28, 1345–1361.]
- Song CL, Barabás G, Saavedra S (2019) On the consequences of the interdependence of stabilizing and equalizing mechanisms. *The American Naturalist*, 194, 627–639.
- Song CL, Simmons BI, Fortin MJ, Gonzalez A, Saavedra S (2022) Rapid monitoring for ecological persistence. *bioRxiv*, doi:10.1101/2022.07.02.498308.
- Spaak JW, de Laender F (2020) Intuitive and broadly applicable definitions of niche and fitness differences. *Ecology Letters*, 23, 1117–1128.
- Spaak JW, Oscar G, Frederik DL (2021) Mapping species niche and fitness differences for communities with multiple interaction types. *Oikos*, 130, 2065–2077.
- Strong DR (1992) Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. *Ecology*, 73, 747–754.
- Sugihara G, May R, Ye H, Hsieh CH, Deyle E, Fogarty M, Munch S (2012) Detecting causality in complex ecosystems. *Science*, 338, 496–500.
- Takens F (1981) Detecting strange attractors in turbulence. In: *Dynamical Systems and Turbulence*, Warwick 1980 (eds Rand D, Young LS), pp. 366–381. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Thompson PL, Guzman LM, De Meester L, Horváth Z, Ptacnik R, Vanschoenwinkel B, Viana DS, Chase JM (2020) A process-based metacommunity framework linking local and regional scale community ecology. *Ecology Letters*, 23, 1314–1329.

- Thuiller W, Münkemüller T, Lavergne S, Mouillot D, Mouquet N, Schiffrers K, Gravel D (2013) A road map for integrating eco-evolutionary processes into biodiversity models. *Ecology Letters*, 16, 94–105.
- Tilman D, Kareiva PM (1997) *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions*. Princeton University Press, Princeton.
- Tredennick AT, Hooten MB, Adler PB (2017) Do we need demographic data to forecast plant population dynamics? *Methods in Ecology and Evolution*, 8, 541–551.
- Ulrich W, Soliveres S, Kryszewski W, Maestre FT, Gotelli NJ (2014) Matrix models for quantifying competitive intransitivity. *Oikos*, 123, 1057–1070.
- Ulrich W, Zaplata MK, Winter S, Schaaf W, Fischer A, Soliveres S, Gotelli NJ (2016) Species interactions and random dispersal rather than habitat filtering drive community assembly during early plant succession. *Oikos*, 125, 698–707.
- Urban MC, de Meester L (2009) Community monopolization: Local adaptation enhances priority effects in an evolving metacommunity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 4129–4138.
- Urban MC, Leibold MA, Amarasekare P, de Meester L, Gomulkiewicz R, Hochberg ME, Klausmeier CA, Loeuille N, de Mazancourt C, Norberg J, Pantel JH, Strauss SY, Vellend M, Wade MJ (2008) The evolutionary ecology of metacommunities. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 311–317.
- Ushio M, Hsieh CH, Masuda R, Deyle ER, Ye H, Chang CW, Sugihara G, Kondoh M (2018) Fluctuating interaction network and time-varying stability of a natural fish community. *Nature*, 554, 360–363.
- Vasseur DA, Amarasekare P, Rudolf VH, Levine JM (2011) Eco-evolutionary dynamics enable coexistence via neighbor-dependent selection. *The American Naturalist*, 178, E96–E109.
- Vellend M (2010) Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85, 183–206.
- Vellend M (2016) *The Theory of Ecological Communities (MPB-57)*. Princeton University Press, Princeton.
- Vellend M (translated by Zhang J, Zhang ZC, Wang YZ, Liu XY, Song HJ, Gao ZW, Wang X, Zhang R) (2021) *The Theory of Ecological Communities (MPB-57)*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [张健, 张昭臣, 王宇卓, 刘翔宇, 宋厚娟, 高志文, 王昕, 张然 (译) (2021) 生态群落理论. 高等教育出版社, 北京.]
- Wang SP, Brose U, van Nouhuys S, Holt RD, Loreau M (2021) Metapopulation capacity determines food chain length in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 118, e2102733118.
- Weigelt A, Jolliffe P (2003) Indices of plant competition. *Journal of Ecology*, 91, 707–720.
- Weiss-Lehman CP, Werner CM, Bowler CH, Hallett LM, Mayfield MM, Godoy O, Aoyama L, Barabás G, Chu C, Ladouceur E, Larios L, Shoemaker LG (2022) Disentangling key species interactions in diverse and heterogeneous communities: A Bayesian sparse modelling approach. *Ecology Letters*, 25, 1263–1276.
- Yan XY, Levine JM, Kandlikar GS (2022) A quantitative synthesis of soil microbial effects on plant species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 119, e2122088119.
- Yang X, Gómez-Aparicio L, Lortie CJ, Verdú M, Cavieres LA, Huang Z, Gao R, Liu R, Zhao Y, Cornelissen JHC (2022) Net plant interactions are highly variable and weakly dependent on climate at the global scale. *Ecology Letters*, 25, 1580–1593.
- Ye H, Sugihara G (2016) Information leverage in interconnected ecosystems: Overcoming the curse of dimensionality. *Science*, 353, 922–925.
- Yonatan Y, Amit G, Friedman J, Bashan A (2022) Complexity–stability trade-off in empirical microbial ecosystems. *Nature Ecology & Evolution*, 6, 693–700.
- Yu WB, Li SP (2020) Modern coexistence theory as a framework for invasion ecology. *Biodiversity Science*, 28, 1362–1375. (in Chinese with English abstract) [于文波, 黎绍鹏 (2020) 基于现代物种共存理论的入侵生态学概念框架. 生物多样性, 28, 1362–1375.]
- Zhang DY, Wang SP (2020) Theoretical ecology in the 21st century. *Biodiversity Science*, 28, 1301–1303. (in Chinese) [张大勇, 王少鹏 (2020) 二十一世纪的理论生态学. 生物多样性, 28, 1301–1303.]
- Zhou SR, Zhang DY (2006) Neutral theory in community ecology. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 868–877. (in Chinese with English abstract) [周淑荣, 张大勇 (2006) 群落生态学的中性理论. 植物生态学报, 30, 868–877.]
- Zhu BR, Zhang DY (2011) A process-based theoretical framework for community ecology. *Biodiversity Science*, 19, 389–399. (in Chinese with English abstract) [朱璧如, 张大勇 (2011) 基于过程的群落生态学理论框架. 生物多样性, 19, 389–399.]

(责任编辑: 蒋林 责任编辑: 周玉荣)