

DOI: 10.13376/j.cbils/2014018

文章编号: 1004-0374(2014)02-0112-06

# 生态位分化与森林群落物种多样性维持研究展望

陈 磊\*, 米湘成, 马克平

(中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093)

**摘要:** 一直以来, 生态学家和进化生物学家对森林群落物种多样格局及其形成机制持有不同的观点。虽然 Robert Ricklefs 将进化和生态过程整合的观点已经被群落生态学家广泛接受, 但是区域物种进化历史以及局域群落微进化过程是否能够影响群落生态学过程以及这些过程如何影响群落结构和动态还有待商榷。经典的生态位理论同时强调了种间和种内生态位分化对群落多样性维持的影响。但是生态学家普遍认为种间差异足以代表群落内个体间的相互作用关系, 并且由于进化过程导致的种内分化往往涉及较长的时间尺度, 因此, 虽然种内差异是自然选择的重要材料, 物种对环境的适应性进化过程所导致的种内分化对群落构建的影响往往被生态学家所忽视。为此, 通过回顾种间和个体生态位分化的研究历史, 对两类研究分别进行简要阐述, 强调在今后的群落生态学研究中考考虑个体分化对局域群落构建的影响。

**关键词:** 物种共存; 生态位分化; 密度制约; 群落构建; 局域适应; 个体分化

中图分类号: Q1; S718.5

文献标志码: A

## Niche differentiation and its consequence on biodiversity maintenance in forest communities

CHEN Lei\*, MI Xiang-Cheng, MA Ke-Ping

(State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany,  
Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

**Abstract:** Until recently, ecologists and evolutionary biologists still posit different perceptions about the patterns of species richness in forest communities. Despite Ricklefs' concept on the integration of historical perspective with ecological processes was widely accepted by ecologists, considerable issues as to whether and how these processes influence local community structure remain unresolved. Classical niche-based coexistence theory has invoked niche variation both among species and individuals of same populations. However, the intraspecific heterogeneity has always been ignored by ecologists despite it is the natural material for natural selection and several recent studies have demonstrated its importance for species coexistence and community assembly. Herein, we review recent advances in both interspecific niche differentiation and individual specialization and emphasize the importance to incorporate evolutionary components in future ecological studies.

**Key words:** species coexistence; niche differentiation; density dependence; community assembly; local adaptation; individual specialization

森林作为地球生物多样性的载体, 不仅给人类提供了生存所必须的各种资源, 还间接向人类提供各种服务; 但是, 人类对自然界无节制的索取而导致的生物多样性大灭绝严重地影响森林生态系统的各项功能<sup>[1-2]</sup>。2012年, 英国生态学会年会回顾了100年生态学作为一门自然科学发展至今所取得的进展, 总结提出了当下最重要的100个基

础生态学问题, 其中许多都直接与生物多样性研究相关, 并且这些被提及的对未来研究具指导性意义

收稿日期: 2013-06-28

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(31270495)

\*通信作者: E-mail: chenlei@ibcas.ac.cn; Tel: 010-62836139

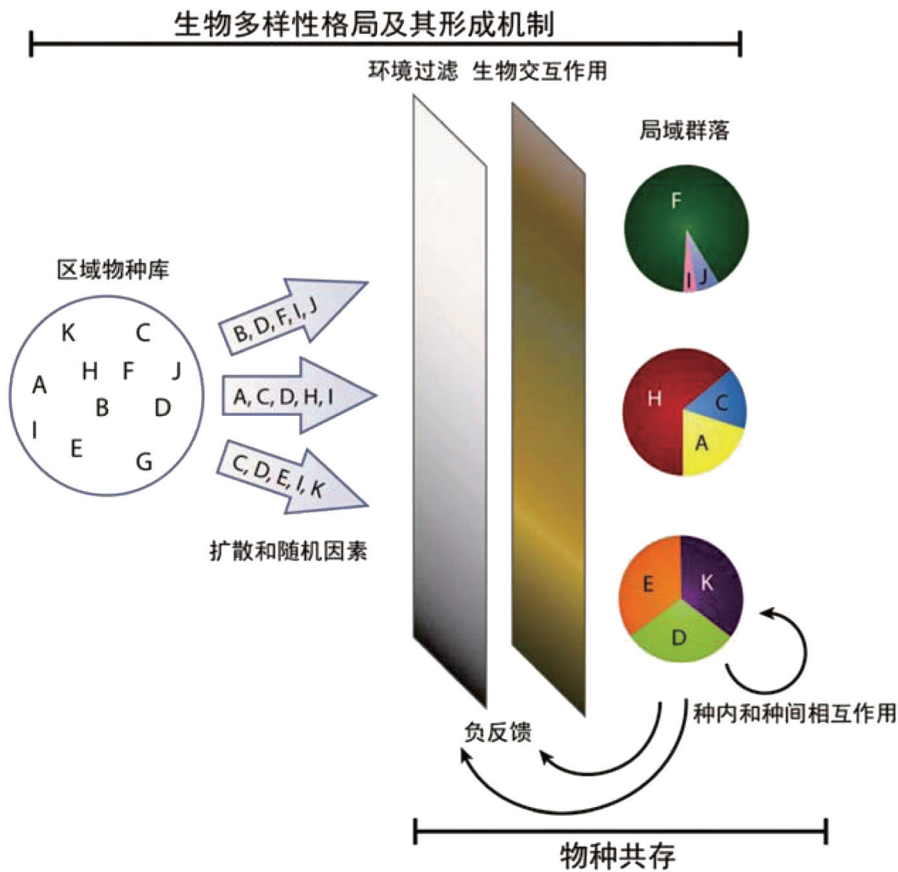
的问题大部分都是以保护生物多样性和生态系统功能的相关实践活动为目的<sup>[3]</sup>。因此, 作为群落生态学研究的核心内容, 了解生物多样性的产生、维持以及丧失机制就显得尤为重要。

目前, 大约有数百种生态学理论被用来解释森林群落的多样性维持, HilleRisLambers 等<sup>[4]</sup>分别总结归纳了可能起重要作用的相关生态学过程, 他们认为群落构建是多个尺度生态学过程共同作用的结果, 可看作是区域物种库中物种形成<sup>[5]</sup>、扩散限制和随机因素<sup>[6]</sup>以及局域群落生物与非生物因子共同作用的一种筛选过程, 其中生境过滤和生物间的相互作用组成了局域群落构建的两个基本驱动力<sup>[7-8]</sup>。虽然 Ricklefs<sup>[5]</sup>提出进化过程对群落多样性维持非常重要, 很多生态学家也接受了杜布赞斯基 (Dobzhansky) 关于“不考虑进化的生物学研究没有任何意义”的观点, 但是目前大部分研究仍然侧重于强调种间生态位分化以及物种库的进化历史对局域群落多样性格局的影响<sup>[9]</sup>。但是, 这种基于物种之间对环境和竞争不同适应能力 (种间生态位分化) 的

理论框架 (图 1) 往往忽略了同一种群内不同个体对环境的适应性进化和可塑性所导致的个体水平的生态位分化<sup>[10]</sup>。最新的研究表明, 物种的进化过程也可能非常迅速, 在生态学过程发生的时间尺度内, 同一种群内不同个体在自然选择的压力下短时间内就能够对环境和竞争产生适应性进化<sup>[11]</sup>, 并且这种个体分化还能够通过改变群落的结构和动态影响群落多样性维持<sup>[10]</sup>。因此, 本文通过回顾种间和种内生态位分化在近几年取得的研究进展, 着重探讨森林群落物种共存研究中种内分化, 特别是物种快速进化的潜在影响。

### 1 种间生态位分化

作为群落生物多样性维持的重要机制之一, 基于生态位分化的物种共存理论在过去的几十年中得到了广泛的关注。根据竞争排除假说, 具有相同生态位的物种不能稳定共存, 竞争能力强的物种必将淘汰竞争能力弱的物种<sup>[12]</sup>, 因此, 自然界中较高的生物多样性是不能够维持的。但是, 这种预测与人



生境过滤和生物间相互作用及其负反馈决定了局域群落生物多样性的时空格局的形成(修改自[4])。

图1 生物和非生物环境在局域群落构建过程中的作用

们对自然群落的认知通常是相违背的,自然群落中常常共存着大量差异较小的物种。以热带雨林中的木本植物为例,在婆罗洲 0.52 km<sup>2</sup> 的森林内存在着 1 175 个树种,在厄瓜多尔 0.25 km<sup>2</sup> 的森林内存在着 1 104 个树种<sup>[13]</sup>,即使在浙江古田山 0.24 km<sup>2</sup> 的亚热带森林内也存在着 159 个树种<sup>[14]</sup>。为什么森林具有较高的生物多样性呢?为什么这些看上去利用相同资源的树种能够共存呢?为了回答这些问题,生态学家提出了多种解释,其中大多数都是基于减弱或者避免竞争排除来实现的,这些理论可以分为基于生态位分化的稳定物种共存<sup>[15]</sup>和基于中性理论的非稳定物种共存<sup>[6]</sup>。前者主要强调群落内能够共存的物种具有生态位差异,从而使种内竞争远大于种间竞争,当物种由于竞争排除变得稀有以后,这种生态位的差异所导致的密度制约会使得稀有物种具有较强的竞争优势,从而避免灭绝<sup>[8,16]</sup>;而后者主要强调了随机性扩散对群落动态的影响,群落内的物种具有相同适合度,所有个体都是等价的,决定群落结构和动态的因素是扩散限制和生态漂变<sup>[6]</sup>。这两种理论的争论在过去的几十年中极大地促进了生物多样性研究的发展,由于中性理论的假设往往与我们的经验相违背,虽然该理论对群落结构具有很好的预测能力,但其一般被认为是研究物种共存的零模型。生态学家普遍认为生态位的分化才是物种能够共存的关键<sup>[17]</sup>。基于经典的共存理论,物种之间生态位的分化来源多种多样,如生活史差异<sup>[18]</sup>、资源利用方式和类型的差异<sup>[19]</sup>、病菌敏感度差异<sup>[20-21]</sup>等。微生物群落以及草地群落的控制实验表明,这些潜在的生态位差异确实能够对群落结构和多样性产生重要的影响<sup>[16,22]</sup>,但是单个生态位维度并不足以解释森林群落内物种共存;同时,由于森林群落内物种生活周期长、体量大,通过控制实验来研究生态位分化的影响具有耗时长、投入大、管理困难等特点,在这种情况下,野外长期观测实验成为了研究森林群落多样性维持的最有效的方法之一。

由于种间生态位分化的核心在于种间差异大于种内差异,如果生态位分化在群落中发生作用,那么必然能够发现种内竞争强于种间竞争这一现象。当某一物种种群数量不断增加时,竞争优势种会由于较强的种内竞争而导致其种间竞争优势下降,从而形成负的密度制约效应<sup>[23-24]</sup>。因此,要确定生态位分化对森林多样性维持的影响,首先,要确定密度制约现象在群落中的普遍性及其强度;其次,由

于密度制约主要由生态位分化导致,因此引起密度制约的机制就可能是生态位分化的来源;最后,要评估生态位分化对群落多样性的影响,就必须评估密度制约对多样性格局的影响。可以说,过去几十年森林群落多样性维持研究的进展主要得益于 Janzen 和 Connell 为群落生态学家提供了一个可以通过观测实验验证生态位分化的理论框架。目前,密度制约的普遍性已经为群落生态学家普遍接受,在较高的同种密度以及距离母树较近的环境中,幼苗的存活率都会显著降低<sup>[25-27]</sup>。这些研究采用的方法不同,一些关于密度制约的结论也是相互矛盾的<sup>[28]</sup>,但是这并没有阻碍密度制约研究的发展。随着世界范围内大型森林动态样地的建立,群落水平的密度制约验证得到了巨大的发展。生态学家利用大型动态监测样地的数据,集中探讨了群落内物种密度制约的普遍性,从以往限于种子和幼苗的密度制约验证转向了对群落水平以及植物整个生活史的验证<sup>[29-30]</sup>。同时,研究还发现密度制约不仅能在大尺度上形成群落补偿效应,还能提高群落的物种多样性<sup>[25,30-31]</sup>。另外,根据谱系保守性假说,谱系发生关系较近的物种具有较高的生态位相似性,因此,谱系亲缘关系接近的物种之间与谱系关系较远的物种相比更容易发生竞争,从而导致谱系密度制约<sup>[32]</sup>。这些基于野外观测实验的结果也得到了控制实验的证实: Gilbert 等<sup>[33]</sup>发现病菌能够侵染亲缘关系接近的木本植物; Liu 等<sup>[34]</sup>基于森林木本植物的病菌接种试验也证实了病菌确实是导致密度制约的重要因素。除此之外, Webb 等<sup>[35-36]</sup>提出了基于群落静态格局的研究框架,认为种间相互作用能够导致群落共存物种谱系和功能性状发散,而生境过滤能够导致共存物种谱系和功能性状聚集。虽然这种方法提供的关于生态位分化的证据并不是充分必要的,但是这种谱系和功能性状相关的群落学分析与密度制约研究一起极大地提高了人们对种间生态位分化在森林群落构建中重要性的认识<sup>[37-38]</sup>。

## 2 种内生态位分化

在自然群落中,很难找到两个完全相同的个体(即使这些个体属于同一个物种),但是在大多数群落学研究中,种内差异往往被忽视,同种个体一般被认为具有完全相同的生态学特性<sup>[10]</sup>。在过去一个世纪,这种简化一方面促进了生态学的快速发展,而另一方面也阻碍了人们对群落结构和动态的正确认知。随着人们对种内差异的日益关注,越来越多

的生态学家意识到种内差异不仅仅是物种进化的基础, 其对一些重要的生态学过程以及群落、种群动态都具有非常重要的意义<sup>[39]</sup>。Van Valen<sup>[40]</sup>通过对岛屿和大陆鸟类种群的观测, 首次提出了种内生态位分化假说, 他认为同一种群内个体在利用资源方面存在差异, 并且在种间竞争缺失的情况下这种种内的生态位分化会更加显著。但是, 在该理论提出以后, 由于缺乏理论和实证数据的支持, 个体生态位分化假说在人们的视野逐渐消失<sup>[41-42]</sup>。直到21世纪初, 由于人们对物种适应性进化和生态成种的关注, 种内生态位分化才重新得到学界的重视<sup>[43]</sup>。目前, 关于种内生态位分化的研究还在起步阶段, 大部分研究主要集中于描述种内生态位分化的程度。基于Roughgarden<sup>[41,44]</sup>提出的理论框架, 大量用于描述种内生态位分化的方法被提出。Bolnick等<sup>[45]</sup>通过对大量动物种群的分析研究发现, 种内生态位分化在自然界是非常普遍的, 但是由于这些研究主要通过零模型的方法来验证同一种群的个体是否利用完全相同的资源, 只能说明种内生态位确实存在分化, 但无法对种内生态位分化的强度进行评估。为此, 一些进化生态家, 特别是在Bolnick等的推动下, 开始尝试利用定量的方法来评估种内生态位分化, 如Araujo等<sup>[46]</sup>对2003年以来的种内生态位分化研究的综合分析发现, 种内生态位分化在所研究物种中尽管普遍存在, 但是这些研究对象在分类单元上具有非常明显的非均衡性, 如其分析的107个研究案例中93个属于脊椎动物, 13个是无脊椎动物, 植物仅有1个案例。这些研究表明, 营养级越高的物种, 其种内生态位分化越明显, 但是由于有关植物的案例非常缺乏, 通过物种所处营养级来预测种内分化强度可能存在问题<sup>[47]</sup>。

与种间生态位分化的来源相似, 种内生态位分化主要来源于对资源利用和对种内和种间竞争的反应, 而这些差异能够直接或间接地通过个体功能性状的差别得到反映, 如繁殖能力、对天敌的敏感性、外形以及生理特征等<sup>[39]</sup>; 同时, 根据这些种内差异的遗传特性又可以将其分为可遗传的种内差异和个体可塑性差异。这两种种内差异都能够对种群和群落动态产生重要影响, 但它们发生作用的方式具有较大的区别。Bolnick等<sup>[39]</sup>根据大量的理论和实验研究提出了6种假说来解释种内差异如何影响群落结构和动态, 这些机制根据种内差异的遗传特性可以分成两大类: (1) 种内差异的直接生态学作用; (2) 由生态-进化过程相互作用所导致的间接生态后果。

在过去10年中, 种内生态位分化研究取得了巨大的进展, 但是与有关种间生态位分化的研究相比还处在初级阶段, 很多问题仍然悬而未决。首先, 由于研究手段的局限, 大部分研究主要通过个体间功能性状的差别来探讨种内生态位的分化。虽然这种方式非常简单, 在某些生物类群中的研究也是行之有效的, 但是由于性状是环境所导致的可塑性和遗传进化共同作用的结果, 人们很难区分这两种过程对种内分化的影响, 因此影响对其生态后果的预测。其次, 目前关于种内分化的研究都是基于群落内单个物种, 缺乏对群落内共存物种种内分化强度的了解。最后, 现有种内分化研究体系不适用于对植物种内分化研究, 大部分研究主要侧重于较高营养级物种, 例如动物、鱼类等, 而对植物, 特别是木本植物种内分化的研究非常缺乏。

### 3 生态位分化研究前景展望

如果将Clements的整体论<sup>[48]</sup>和Gleason的个体论<sup>[49]</sup>之间的争论作为群落生态学的开端, 其从一门基于经验的探索性研究逐渐到成为一门具有独立理论体系的科学, 发展至今还不到100年。虽然与其他学科几百, 甚至上千年的发展历史相比, 这还是一个相对年轻的学科, 但是其在短短的时间内取得了一系列重要的进展, 这主要归功于群落生态学在提出之初就提出了关键的科学问题, 并围绕该问题提出了一系列可被检验的理论和假说。而生态位分化假说作为物种共存理论体系中最重要的一部分, 对群落生态学的发展起到了至关重要的作用, 可以说没有生态位分化假说就没有现在的群落生态学。基于Gause的竞争排除法则<sup>[12]</sup>, 生态位分化假说用来解释群落内为什么会有那么多物种能够稳定共存, 在早期的理论体系中, 生态位分化为种间和种内差异。在MacArthur和Levines<sup>[50]</sup>提出的经典共存理论中, 物种的稳定共存不仅取决于物种之间生态位的差异, 还受到种内生态位分化程度的影响, 但是随着群落生态学的发展, 个体之间的差异逐渐被忽略了, 这主要可能有以下几方面的原因。首先, 很多的生态学家认为同种个体之间的差异很小, 因此种内生态位分化对生态学过程影响很小<sup>[45]</sup>; 其次, 种内的差异相对而言更难度量, 物种的数量是有限的, 但是个体数目庞大, 定量描述个体差异不现实; 另外, 即使种内存在这种差异, 由于种间差异远大于种内差异, 那么在考虑种间差异以后种内差异是可以忽略的<sup>[10]</sup>。

随着近些年个体分化研究的发展,生态学家开始意识到群落内普遍存在的种内分化不仅能影响种群和群落的进化过程,还能够影响种群的稳定性、多度、灭绝概率以及与其他物种的共存能力<sup>[39]</sup>。同时,人们很早就认识到生态学过程会通过自然选择影响物种的进化过程,但是很少考虑进化过程对生态学过程的影响。最新关于物种快速进化的研究表明,物种的适应性进化能够在短时间内快速发生,进化过程在某种程度上是可以被观测的。与以往认为的进化过程可能需要以百万年为单位相比,很多物种在几代之内就能够产生适应性进化<sup>[11]</sup>。例如,Lipowsky等<sup>[51]</sup>通过对5种草本进行为期5年的驯化以后,发现植物会对种内和种间竞争产生适应性进化。但是,在目前群落构建理论框架中,人们往往仅限于关注种间差异对群落构建的影响,对进化过程的研究也往往仅限于其对区域物种库的影响,很少考虑局域群落物种的种内差异以及快速进化对群落构建的影响。基于以上考虑,以下几个问题可能是在群落生态学中引入个体分化所急需解决的。首先,生态位分化一般被认为与功能性状直接相关,因此,研究生态位分化必然涉及功能性状的测定。由于Cornelissen等<sup>[52]</sup>提出的植物功能性状测定方法主要强调物种之间的差异而尽可能降低了种内差异影响,因此,发展基于个体功能性状的测定体系就显得尤为迫切。其次,由于基于功能性状的群落学研究方法主要考虑种间功能性状差异对群落结构的影响,因此,有必要发展基于个体功能性状的群落生态学研究框架,同时考虑种间和种内功能性状的差异<sup>[10]</sup>。最后,由于个体差异并不是一成不变的,个体之间差异的分布会随着物种快速进化而改变,因此,有必要通过群落遗传学的方法将生态-进化动态过程纳入群落生态学研究当中。总之,正如Violle等<sup>[10]</sup>所说的那样,现在不应该再争论种内差异重要与否,人们要关注的是如何建立一套基于个体的群落生态学理论体系,因为群落内部的所有生态学过程都是通过个体间的相互作用来实现的。

#### [参 考 文 献]

- [1] Lyons KG, Brigham CA, Traut BH, et al. Rare species and ecosystem functioning. *Conserv Biol*, 2005, 19(4): 1019-24
- [2] Duffy JE. Why biodiversity is important to the functioning of real-world ecosystems. *Front Ecol Environ*, 2008, 7(8): 437-44
- [3] Sutherland WJ, Freckleton RP, Godfray HC, et al. Identification of 100 fundamental ecological questions. *J Ecol*, 2013, 101(1): 58-67
- [4] HilleRisLambers J, Adler P, Harpole W, et al. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2012, 43: 227
- [5] Ricklefs RE. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 1987, 235(4785): 167-71
- [6] Hubbell SP. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography[M]. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2008: 448
- [7] Diamond J M. Assembly of species communities [M]//Cody ML, JM Diamond. Ecology and evolution of communities. Cambridge, Massachusetts, USA: Harvard University Press, 1975: 342-444
- [8] Chesson P. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu Rev Ecol Syst*, 2000, 31: 343-66
- [9] Kraft NJ, Comita LS, Chase JM, et al. Disentangling the drivers of  $\beta$  diversity along latitudinal and elevational gradients. *Science*, 2011, 333(6050): 1755-8
- [10] Violle C, Enquist BJ, McGill BJ, et al. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends Ecol Evol*, 2012, 27(4): 244-52
- [11] Schoener TW. The newest synthesis: understanding the interplay of evolutionary and ecological dynamics. *Science*, 2011, 331(6016): 426-9
- [12] Gause GF. The struggle for existence[M]. Baltimore, MD: Williams and Wilkins, 1934
- [13] Wright JS. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 2002, 130(1): 1-14
- [14] 祝燕, 赵谷风, 张俐文, 等. 古田山中亚热带常绿阔叶林动态监测样地——群落组成与结构. *植物生态学报*, 2008, 32(2): 262-73
- [15] Silvertown J. Plant coexistence and the niche. *Trends Ecol Evol*, 2004, 19(11): 605-11
- [16] Levine JM, HilleRisLambers J. The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature*, 2009, 461(7261): 254-7
- [17] Harpole W. Neutral theory of species diversity. *Nat Educ Knowl*, 2012, 3: 60
- [18] Grubb PJ. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol Rev*, 1977, 52(1): 107-45
- [19] Tilman D. Resource competition and community structure[M]. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1982
- [20] Comita LS, Muller-Landau HC, Aguilar S, et al. Asymmetric density dependence shapes species abundances in a tropical tree community. *Science*, 2010, 329(5989): 330-2
- [21] Mangan SA, Schnitzer SA, Herre EA, et al. Negative plant-soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest. *Nature*, 2010, 466(7307): 752-5
- [22] Dumbrell AJ, Nelson M, Helgason T, et al. Relative roles of niche and neutral processes in structuring a soil

- microbial community. *ISME J*, 2009, 4(3): 337-45
- [23] Janzen DH. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am Nat*, 1970, 104(94): 501-28
- [24] Connell JH. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees [M]// den Boer PJ, Gradwell GR. Dynamics of populations. Wageningen, The Netherlands: Centre for Agricultural Publishing & Documentation, 1971: 298-312
- [25] Connell JH, Tracey J, Webb LJ. Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. *Ecol Monogr*, 1984, 54(2): 141-64
- [26] Webb CO, Peart DR. Seedling density dependence promotes coexistence of Bornean rain forest trees. *Ecology*, 1999, 80(6): 2006-17
- [27] Gilbert GS, Harms KE, Hamill DN, et al. Effects of seedling size, El Niño drought, seedling density, and distance to nearest conspecific adult on 6-year survival of *Ocotea whitei* seedlings in Panamá. *Oecologia*, 2001, 127(4): 509-16
- [28] Hyatt LA, Rosenberg MS, Howard TG, et al. The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis. *Oikos*, 2003, 103(3): 590-602
- [29] Condit R, Hubbell SP, Foster RB. Short-term dynamics of a neotropical forest. *Bioscience*, 1992, 42(11): 822-8
- [30] Harms KE, Wright SJ, Calderón O, et al. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature*, 2000, 404(6777): 493-5
- [31] Chen L, Mi X, Comita LS, et al. Community-level consequences of density dependence and habitat association in a subtropical broad-leaved forest. *Ecol Lett*, 2010, 13(6): 695-704
- [32] Webb CO, Gilbert GS, Donoghue MJ. Phylodiversity-dependent seedling mortality, size structure, and disease in a Bornean rain forest. *Ecology*, 2006, 87(7 Suppl): S123-S31
- [33] Gilbert GS, Webb CO. Phylogenetic signal in plant pathogen-host range. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104(12): 4979-83
- [34] Liu X, Liang M, Etienne RS, et al. Experimental evidence for a phylogenetic Janzen-Connell effect in a subtropical forest. *Ecol Lett*, 2012, 15(2): 111-8
- [35] Webb CO. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *Am Nat*, 2000, 156(2): 145-55
- [36] Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, et al. Phylogenies and community ecology. *Annu Rev Ecol Syst*, 2002, 33: 475-505
- [37] Cornwell WK, Ackerly DD. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecol Monogr*, 2009, 79(1): 109-26
- [38] Cavender-Bares J, Ackerly DD, Kozak KH. Integrating ecology and phylogenetics: the footprint of history in modern-day communities. *Ecology*, 2012, 93(8): S1-S3
- [39] Bolnick DI, Amarasekare P, Araújo MS, et al. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends Ecol Evol*, 2011, 26(4): 183-92
- [40] Van Valen L. Morphological variation and width of ecological niche. *Am Nat*, 1965, 99: 377-90
- [41] Roughgarden J. Niche width: biogeographic patterns among *Anolis* lizard populations. *Am Nat*, 1974, 108: 429-42
- [42] Taper ML, Chase TJ. Quantitative genetic models for the coevolution of character displacement. *Ecology*, 1985, 66(2): 355-71
- [43] Halama KJ, Reznick DN. Adaptation, optimality, and the meaning of phenotypic variation in natural populations [M]// Orzack SH, Sober E. *Adaptationism and optimality*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001: 242-72
- [44] Roughgarden J. Evolution of niche width. *Am Nat*, 1972, 106: 683-718
- [45] Bolnick DI, Svanbäck R, Fordyce JA, et al. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *Am Nat*, 2003, 161(1): 1-28
- [46] Araújo MS, Bolnick DI, Layman CA. The ecological causes of individual specialisation. *Ecol Lett*, 2011, 14(9): 948-58
- [47] Matthews B, Marchinko KB, Bolnick DI, et al. Specialization of trophic position and habitat use by sticklebacks in an adaptive radiation. *Ecology*, 2010, 91(4): 1025-34
- [48] Clements FE. Nature and structure of the climax. *J Ecol*, 1936, 24: 252-84
- [49] Gleason HA. The individualistic concept of the plant association. *Bull Torrey Botanical Club*, 1926, 53: 7-26
- [50] MacArthur R, Levins R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Am Nat*, 1967, 101: 377-85
- [51] Lipowsky A, Schmid B, Roscher C. Selection for monoculture and mixture genotypes in a biodiversity experiment. *Basic Appl Ecol*, 2011, 12(4): 360-71
- [52] Cornelissen J, Lavorel S, Garnier E, et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot*, 2003, 51(4): 335-80