

• 研究报告 •

气候假说对内蒙古草原群落 物种多样性格局的解释

刘庆福¹ 刘 洋¹ 孙小丽¹ 张雪峰¹ 康萨如拉¹
丁 勇² 张 庆^{1,3*} 牛建明^{1,3*}

1 (内蒙古大学生命科学学院, 呼和浩特 010021)

2 (中国农业科学院草原研究所, 呼和浩特 010010)

3 (中美生态、能源及可持续性科学内蒙古研究中心, 呼和浩特 010021)

摘要: 物种丰富度的地理格局是宏观生态学和生物地理学的中心议题之一。本文基于内蒙古草原192个野外样地的调查数据, 结合各样地年平均气温、年降水量等9个气候因子, 探讨内蒙古草原物种丰富度格局及其主导因素, 以确定气候假说在该区的适用性。结果表明: (1)内蒙古草原物种丰富度经度格局显著, 呈现沿经度升高而增加的趋势, 同时由于经纬度的共线性, 也呈现出沿纬度升高而增加的趋势。(2)方差分解显示, 能量单独解释率为2.7%, 水分单独解释率为11.4%, 水分和能量共同解释率为46.3%, 未解释部分为39.6%, 可见能量与水分共同作用在物种丰富度格局形成中占主导地位, 支持水热动态假说。这说明水热动态假说适用于解释内蒙古草原物种丰富度格局。

关键词: 能量因子, 水分因子, 经度, 水热动态假说

The explanation of climatic hypotheses to community species diversity patterns in Inner Mongolia grasslands

Qingfu Liu¹, Yang Liu¹, Xiaoli Sun¹, Xuefeng Zhang¹, Sarula Kang¹, Yong Ding², Qing Zhang^{1,3*}, Jianming Niu^{1,3*}

1 School of Life Sciences, Inner Mongolia University, Hohhot 010021

2 Institute of Grassland Research, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Hohhot 010010

3 Sino-US Center for Conservation, Energy and Sustainability Science in Inner Mongolia, Hohhot 010021

Abstract: Understanding spatial pattern of species diversity is central to macroecology and biogeography. Based on species diversity and nine different climatic factors of 192 field sites, we explored geographic patterns of species richness and dominant factors in Inner Mongolia grassland, and further determined applicability of different climatic hypotheses in this area. Results indicated the species richness of the Inner Mongolia grassland exhibited significant longitudinal gradients, which increased from west to east. Meanwhile, because of the collinearity of latitude and longitude within the Inner Mongolia grassland, it also exhibited significant latitudinal gradients. Analysis of variance indicated that only 2.7% and 11.4% of the total variance were explained by energy and moisture factors, respectively, while 46.3% was simultaneously explained by the two groups of factors, 39.6% was explained by other undetermined factors. These results indicate that energy and moisture play a decisive role in the distribution patterns of species richness and support the water–energy dynamic hypothesis. We find the water–energy dynamic hypothesis is best suited for the Inner Mongolia grassland.

Key words: energy factors, moisture factors, longitude, water–energy dynamic hypothesis

收稿日期: 2015-01-14; 接受日期: 2015-06-12

基金项目: 国家自然科学基金(31200414)、国家重点基础研究发展计划(2012CB722201)、内蒙古自然科学基金(2015MS0302)、内蒙古高等学校创新团队计划(NMGIRT1302)及内蒙古大学高层次人才引进人才项目(125106)

* 共同通讯作者 Coauthors for correspondence. E-mail: qzhang82@163.com; jmnui2005@163.com

物种多样性是生态系统功能和服务的必然前提(Duffy, 2008; Bai *et al.*, 2010), 是自然生态系统和人类社会发展和维持的基本保障, 不仅能为人类社会提供直接的物质资源, 还为人类提供生态、科学、美学等间接价值(Wilson, 1988)。近些年来, 不合理的人类活动使生物多样性丧失严重加剧, 日益威胁到人类的生存和发展。物种多样性的分布格局及影响因素成为生态学和生物地理学研究的核心问题(Gaston, 2000; Chi *et al.*, 2014)。

过去几十年来, 人们提出了上百种关于物种多样性大尺度格局形成机制的假说, 而且新的假说仍在不断出现(Wang *et al.*, 2012), 其中目前又以现代气候因素为基础的假说讨论最多, 主要探讨现代气候对物种多样性格局的影响(王志恒等, 2009)。基于现代气候的假说主要有环境能量假说(Wright, 1983)、水热动态假说(O'Brien, 1998; O'Brien *et al.*, 2000)、寒冷忍耐假说(Currie & Francis, 2004)。环境能量假说认为, 能量通过对物种生理活动的直接控制影响物种多样性的格局(Turner, 2004); 水热动态假说最早由O'Brien (1998)提出, 其主要观点认为物种多样性的大尺度格局由水分和能量共同决定; 在寒冷忍耐假说中, 能量指热量动能, 该假说认为, 在寒冷地区, 很多物种由于不能忍受冬季的寒冷而无法生存, 因此, 随着冬季温度的降低, 其物种多样性逐渐减少(Janzen, 1967; Woodward *et al.*, 1990)。这些假说依据不同的气候因子类型来解释物种多样性大尺度分布格局。以往研究发现, 不同区域物种多样性格局的主导气候因素及各种假说的适用性存在很大差异(王志恒等, 2009), 因此, 衡量特定区域不同气候因素对物种多样性分布格局的相对贡献成为现阶段物种多样性格局研究的重点(Wang *et al.*, 2012)。

内蒙古草原是欧亚草原的重要组成部分(Suttie *et al.*, 2005), 由于其生境异质性及独特的演化历史, 形成了丰富的物种多样性。据不完全统计, 内蒙古草原现有2,300种以上的维管植物(马毓泉, 1995–1998), 仅次于非洲萨瓦纳(World Conservation Monitoring Centre, 1992)。本研究以整个内蒙古草原为研究对象, 共设置192个野外样地进行植被调查, 以探讨物种多样性分布格局及其与气候因子之间的关系, 希望验证上述3种现代气候假说在该区的适用性, 主要探讨两个问题: (1)分析内蒙古草

原群落物种多样性的分布格局; (2)确定不同气候因子对物种丰富度分布格局的相对贡献以及最适合解释内蒙古草原物种多样性格局的气候假说。

1 方法

研究区跨越整个内蒙古草原(41.21°–50.78° N, 108.16°–120.39° E), 海拔范围532–1,725 m, 包括平原、高原和山地3种典型地貌。年平均气温–3.0至6.7 °C; 年平均降水量150–450 mm, 由东南向西北递减。正是由于这种水热条件的差异, 形成了草甸草原、典型草原和荒漠草原3种草原类型, 并对应分布着3种地带性土壤类型: 黑钙土、栗钙土和棕钙土(中国科学院内蒙古宁夏综合考察队, 1985)。

1.1 植被调查

植被调查选择在内蒙古草原生物量高峰期进行, 即7月下旬至8月中旬。在整个内蒙古自治区草原范围内选择192个具有代表性的典型样地(图1), 所选样地包括3种草原类型的6种地带性植被: 小针茅(*Stipa klemenzii*)草原、短花针茅(*S. breviflora*)草原、克氏针茅(*S. krylovii*)草原、大针茅(*S. grandis*)草原、羊草(*Leymus chinensis*)草原和贝加尔针茅(*S. baicalensis*)草原。为尽量排除放牧对样地物种多样性的影响, 所有样地均设置在围封草场内, 且每个样地使用GPS (global position system)确定经度(LNG)、纬度(LAT)以及海拔高度(ALT)等地理信息。在每个10 m × 10 m的样地范围内随机设置10个1 m × 1 m的样方, 详细记录每个样方内出现的物种数, 以10个样方累计出现的物种数量代表该样地的物种丰富度。

1.2 气候数据

将气候数据分为能量因子和水分因子两类, 其中能量因子包括年平均气温(MAT)、最冷月平均气温(CMT)、最暖月平均气温(WMT)、气温年较差(ART)、潜在蒸散量(PET)和温暖指数(WI); 水分因子包括年降水量(MAP)、最干燥季降水量(PDQ)、最湿润季降水量(PWQ)。其中潜在蒸散量和温暖指数是以经度、纬度以及海拔高度作为自变量, 通过牛建明(2000)提供的内蒙古气候因子空间模拟模型获取的。其余气候因子来自世界气候数据网站(<http://www.worldclim.org/>)。同时, 引入大陆度指数(*K*)以判定某地的气候受大陆影响的程度。其通用的计算方法一般从气温年较差出发(Gorcynski, 1920)。

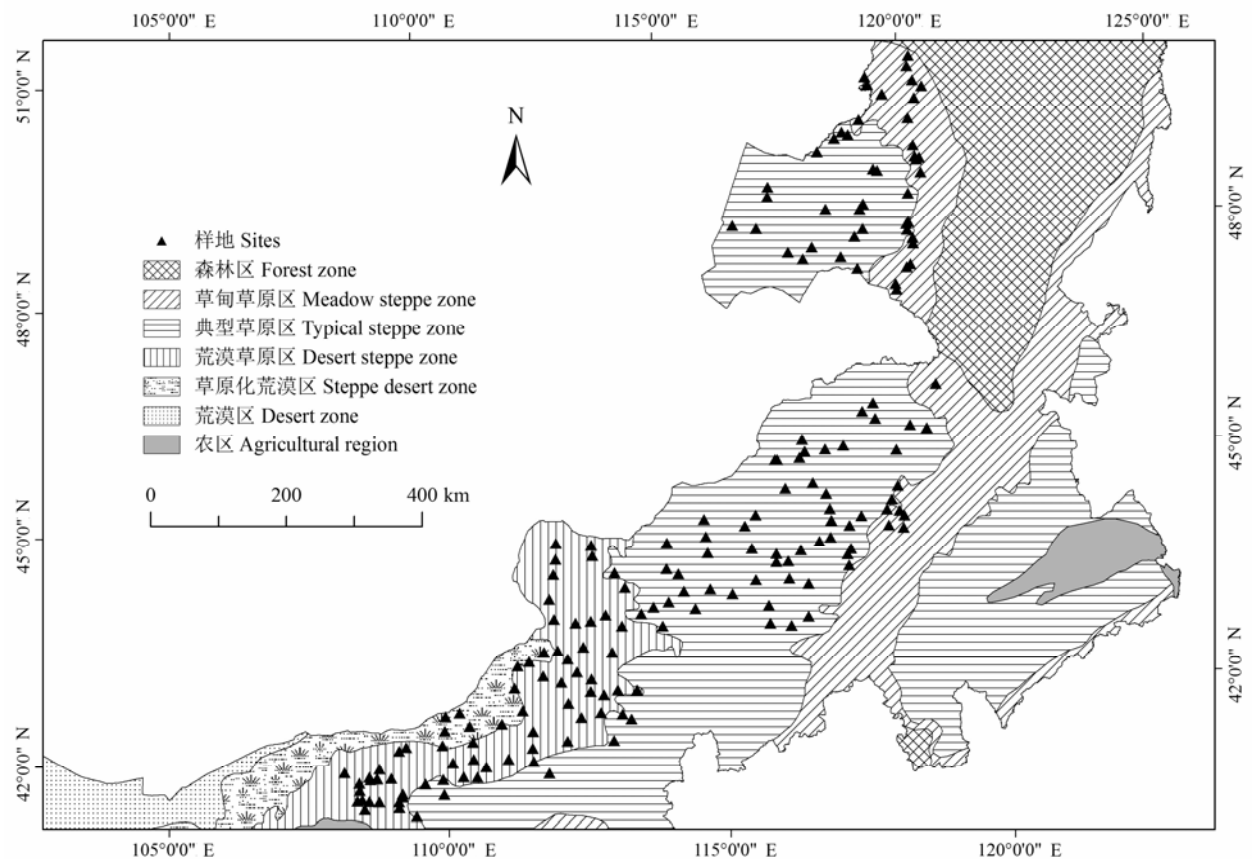


图1 内蒙古草原调查样地分布图
Fig. 1 Distribution of field sites in Inner Mongolia grassland

$$PET = 2855.35 - 21.8567LAT - 10.5883LNG - 0.231836ALT \quad (R^2 = 0.96) \quad (1)$$

$$WI = 478.188 - 3.340LAT - 2.008LNG - 0.042ALT \quad (R^2 = 0.96) \quad (2)$$

$$K = 1.7 \times (ART/\sin LAT) - 20.4 \quad (3)$$

不同气候假说采用的验证指标分别为: 能量类气候因子用于验证环境能量假说, 水分和能量两类气候因子用于验证水热动态假说, 寒冷忍耐假说采用最冷月平均气温(*CMT*)进行验证。

1.3 数据分析

对经、纬度与物种丰富度进行一元回归分析及偏相关分析, 以确定内蒙古草原物种丰富度沿经度和纬度的分布格局。偏相关分析是指当两个变量同时与第三个变量相关时, 剔除前两个变量之间的影响, 只分析这两个变量分别与第三个变量的独立相关程度的过程, 它能在控制其他变量的线性影响的

条件下分析两变量间的线性相关性(国志兴等, 2007)。对物种丰富度与经度进行偏相关分析时, 将纬度选择为控制变量; 反之将经度选择为控制变量, 即得到经度或纬度与物种丰富度的偏相关系数。

对物种丰富度与各气候因子进行一元回归分析, 并引入水热动态假说的表征指标潜在蒸散量(*PET*)的二次方, 以验证其与物种丰富度是否呈驼峰关系。通过MOS (Mitchell-Olds and Shaw)检验确定曲线峰值是否在实际观察范围之内, 若峰值在实际观察范围之内, 则*PET*的二次方与物种丰富度呈驼峰关系(Mitchell-Olds & Shaw, 1987; Bai *et al.*, 2007)。

大多数气候因子间都有显著的相关性, 为了避免各气候因子间强烈的线性关系对回归模型的影响, 本研究对水分和能量两类气候因子分别进行主成分分析(principal component analysis, PCA), 将提

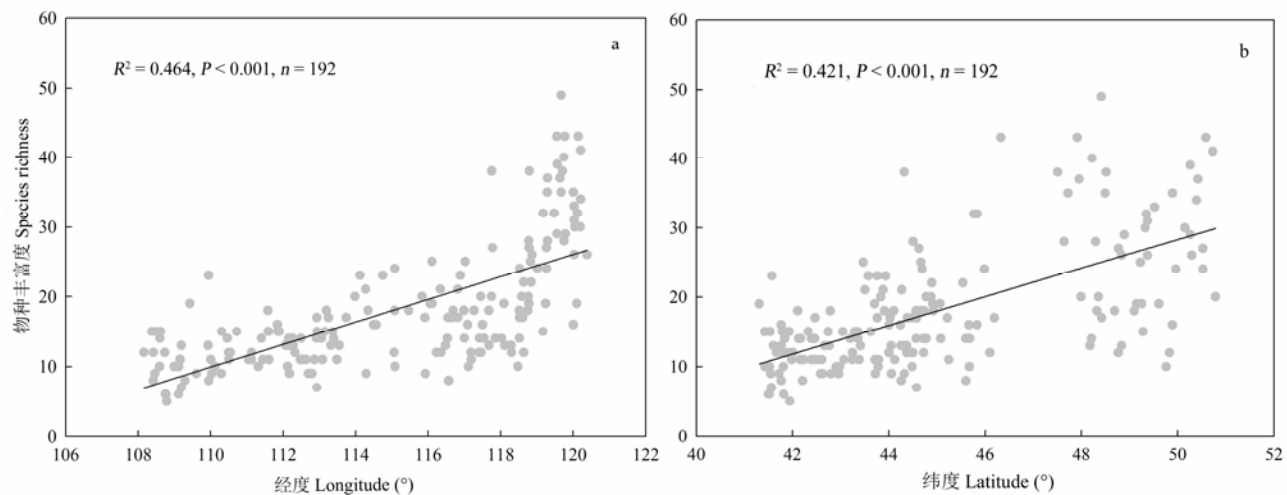


图2 内蒙古草原物种丰富度随经度(a)和纬度(b)的变化
Fig. 2 Trend of species richness in Inner Mongolia grassland along longitude (a) and latitude (b)

取的主成分作为各气候因子的替代因子,并进一步采用方差分解法对所得主成分进行分析,以确定能量因子和水分因子的独立作用以及共同作用,从而对相应假说进行验证(Wang *et al.*, 2012)。

所有统计分析均采用SPSS 21完成。

2 结果

2.1 物种丰富度空间分布格局

内蒙古草原物种丰富度具有明显的空间异质性,与经度和纬度均成显著正相关,即随经度和纬度升高,物种丰富度均呈增加的趋势(图2)。从偏相关分析的结果来看,物种丰富度与经度和纬度的相关性均呈降低趋势,且与纬度的相关性降低更为明显($R_{\text{经度}} = 0.314, P_{\text{经度}} < 0.001; R_{\text{纬度}} = 0.166, P_{\text{纬度}} = 0.022$)。

2.2 物种丰富度与气候因子的关系

内蒙古草原群落物种丰富度分别与年降水量(MAP)、最湿润季降水量(PWQ)、最干燥季降水量(PDQ)成显著正相关,与潜在蒸散量(PET)、年平均气温(AMT)、最暖月平均气温(WMT)、最冷月平均气温(CMT)、温暖指数(WI)、大陆度指数(K)呈显著负相关(图3)。潜在蒸散量(PET)的二次方与物种丰富度的关系未通过MOS检验,故驼峰关系不成立。

2.3 气候因子对物种丰富度格局的影响

通常累积贡献率在70%以上便能反映事物的基本面貌(徐克学, 1999; 范玮熠等, 2006)。主成分分

析中,能量因子第一个主成分包含了能量因子所有变异的82.525% (表1),水分因子第一个主成分包含了水分因子所有变异的94.363% (表1),所以二者均取第一个主成分,其成分矩阵见表2。方差分解显示,能量因子和水分因子对物种丰富度的单独解释率分别为2.7%和11.4%,两者的共同解释率为46.3%,未解释部分为39.6% (图4)。

表1 能量类与水分气候因子主成分的特征值和贡献率
Table 1 Eigenvalues and contribution rates of the energy and moisture climate factors

类型 Class	成分 Component	特征值 Eigenvalue	方差贡献率 Contribution rate of variance (%)	方差累计贡献率 Cumulative contribution rate of variance (%)
能量 Energy	1	4.126	82.525	82.525
	2	0.749	14.972	97.497
	3	0.100	2.006	99.502
	4	0.024	0.470	99.973
	5	0.001	0.027	100.000
水分 Moisture	1	2.831	94.363	94.363
	2	0.168	5.588	99.951
	3	0.001	0.049	100.000

3 讨论

3.1 物种丰富度的经纬度格局

在内蒙古草原,物种丰富度格局与经纬度呈显著正相关。偏相关分析表明,物种丰富度与经度和纬度的相关性均呈降低趋势,这表明内蒙古草原的

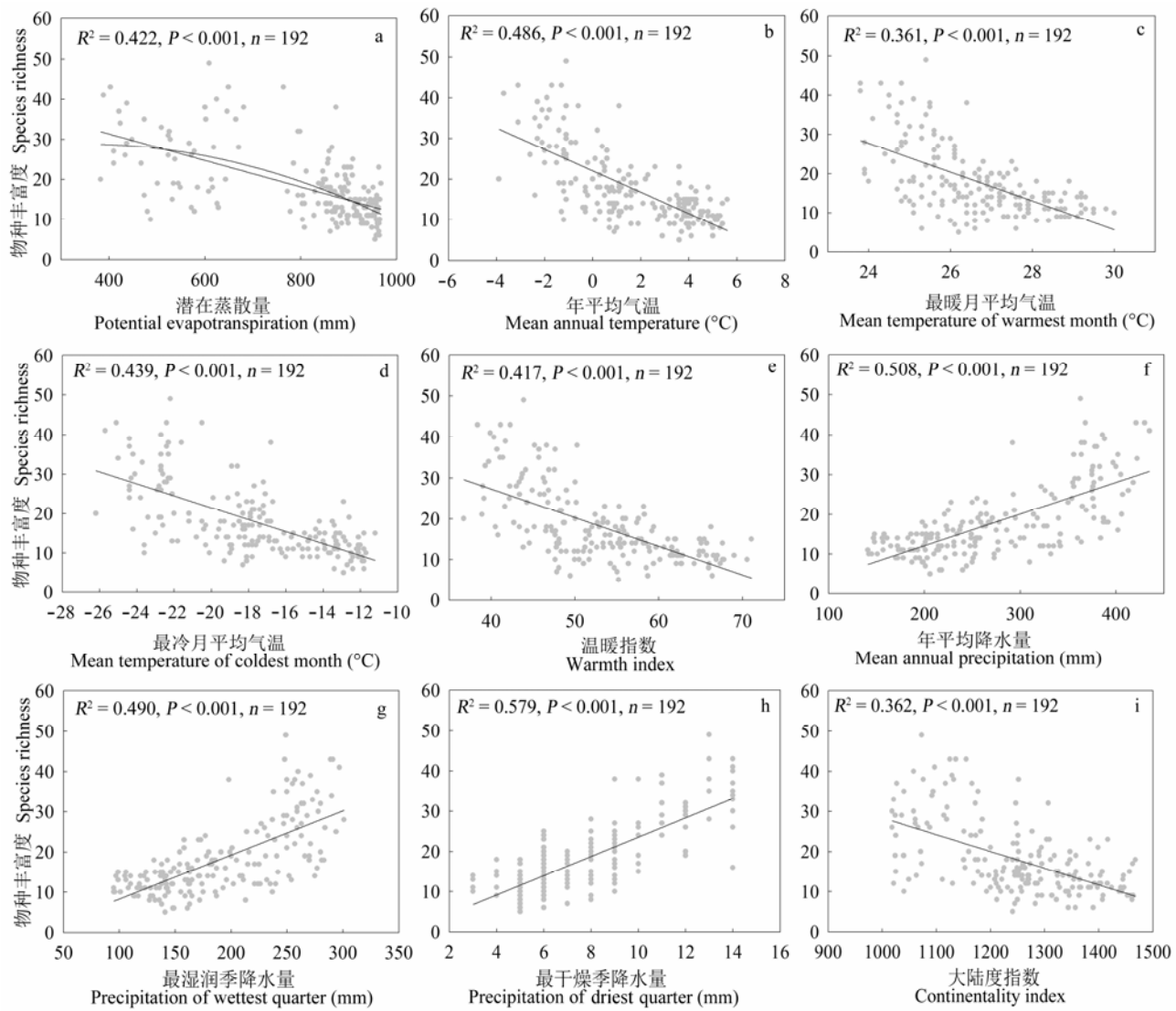


图3 内蒙古草原物种丰富度与气候因子的一元回归分析
Fig. 3 Regression analyses of the relationship between species richness in Inner Mongolia grasslands and climatic factors

表2 能量类与水分气候因子的主成分矩阵
Table 2 Matrix of principal components of energy and moisture climate factors

能量因子 Energy factors		成分 Component				
		1	2	3	4	5
潜在蒸散量	Potential evapotranspiration (PET, mm)	0.864	-0.451	0.220	-0.039	-0.001
年平均气温	Mean annual temperature (MAT, $^{\circ}\text{C}$)	0.989	-0.095	-0.095	0.051	-0.027
最暖月平均气温	Mean temperature of warmest month (WMT, $^{\circ}\text{C}$)	0.832	0.536	0.127	0.074	0.009
最冷月平均气温	Mean temperature of coldest month (CMT, $^{\circ}\text{C}$)	0.932	-0.328	-0.148	0.028	0.023
温暖指数	Warmth index (WI)	0.917	0.376	-0.070	-0.115	-0.001

水分因子 Moisture factors		成分 Component		
		1	2	3
年平均降水量	Mean annual precipitation (MAP, mm)	0.350	-0.791	-19.410
最湿润季降水量	Precipitation of wettest quarter (PWQ, mm)	0.347	-1.133	17.474
最干燥季降水量	Precipitation of driest quarter (PDQ, mm)	0.333	2.014	2.211

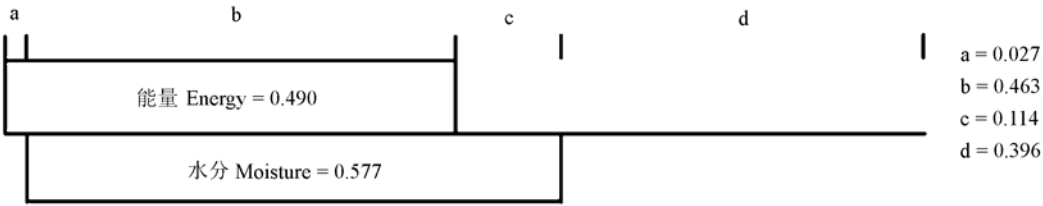


图4 能量类和水分类气候因子对内蒙古草原物种丰富度格局的解释。**a**为能量因子单独解释率, **b**为能量因子与水分因子共同解释率, **c**为水分因子单独解释率, **d**为未解释部分。
Fig. 4 The explanation of energy and moisture climate factors to species diversity patterns in Inner Mongolia grassland. **a** is the independent component attributed to energy factors, **b** is the covarying component of energy factors and moisture factors, **c** is the independent component attributed to moisture factors, **d** is residual deviance.

物种丰富度格局并不是由经度或者纬度一种地理因素决定的, 也不是其中一种地理因素所影响的气候因子决定的, 而是由二者共同影响的气候因子所决定。究其原因有两方面: 其一, 内蒙古草原从西南到东北呈狭长状, 导致取样范围内样点的经纬度本身就具有较强的自相关, 即从西南到东北的走向上, 经度升高的同时纬度也升高, 因此, 从统计分析角度来看, 二者间将会呈现明显的正线性关系。其二, 水热条件是植物生长的必须条件, 且在大的空间尺度上, 水热条件是形成植被地带性和生物多样性差异的主导因素, 同时, 热量与纬度间又存在明显的相关性。内蒙古草原处于亚洲干旱半干旱地区, 受到太平洋季风的影响, 降水格局呈现明显的近海性, 与经度间具有显著相关性, 物种丰富度与大陆度指数的一元回归分析显示两者呈显著的负相关关系, 也很好地验证了这一点。随着经度的增加, 大陆度指数呈降低趋势, 植被受海洋气候的影响增多, 所以内蒙古草原由西南向东北呈逐渐增多的物种丰富度格局。

3.2 适用于内蒙古草原的气候假说——水热动态假说

水热动态假说认为水分和能量共同决定物种多样性的大尺度格局。在植物生理活动中, 液态水不仅是生物化学过程的重要溶剂, 也是光合作用的重要反应物, 水分和能量的多少共同决定了植物光合作用的强弱以及生物量的积累, 进而影响植物多样性格局。由于水分的作用, 能量对物种多样性的影响呈现单峰曲线形式, 即随能量升高, 多样性先升高后下降(O'Brien, 1998, 2006)。这一假说中的能量通常用潜在蒸散量来表示, 水分一般使用一个地

区的年平均降水量来表示(O'Brien, 2006)。本研究中能量因子和水分因子分别解释了物种丰富度分布格局变异的2.7%和11.4%, 而共同解释率达到46.3%, 体现了水分和能量对物种丰富度分布格局的决定作用, 从而支持了水热动态假说。

物种丰富度与潜在蒸散量二者的单峰曲线在全球或大陆尺度得到了很好的验证, 但在本研究区并未呈现出预期的单峰曲线形式, 而是负线性关系。Guo和Berry (1998)通过对单峰曲线模型的分离, 认为单峰曲线模型是不同梯度或区域下正线性、不相关及负线性模型的汇总。而内蒙古草原属于干旱半干旱地区, 降水量相对较少(中国科学院内蒙古宁夏综合考察队, 1985), 这可能导致地区水分亏缺, 而能量的增多加剧了水分亏缺, 导致物种多样性下降, 从而出现物种多样性与能量的负相关关系。这一现象也在其他一些研究中得到证实(González-Espinosa *et al.*, 2004; Phillips *et al.*, 2010; Li *et al.*, 2013)。

能量因子的独立解释率仅2.7%, 所以环境能量假说并不适于解释内蒙古草原物种丰富度格局。其原因与物种丰富度与潜在蒸散量(*PET*)呈显著负相关相同, 因为在水分为限制因子时能量的增多会加剧水分亏缺, 导致物种丰富度降低。物种丰富度与最冷月平均气温(*CMT*)呈显著负相关关系, 即随着冬季低温的升高物种丰富度逐渐降低, 所以寒冷忍耐假说同样不适于解释内蒙古草原物种丰富度格局。其原因可能在于, 内蒙古草原植被多为多年生根茎禾草, 属于地下芽植物, 更新芽位于较深土层中, 一般不易被冻死, 而冬季低温对物种丰富度的影响小于水分限制, 才使得物种丰富度随着冬季温

度的升高而降低。

3.3 物种丰富度格局成因的其他因素

对内蒙古草原物种丰富度分布格局来说, 能量因子与水分因子均未能解释的部分为39.6%, 其未能解释的部分可能来源于以下两方面: (1)本研究旨在确定最适于解释内蒙古草原物种丰富度格局的假说, 因此主要考虑了温度、降水等气候因子, 并没有引入土壤因子。虽然对于生物多样性格局的形成来说, 土壤是一个重要影响因素(Whittaker *et al.*, 2001), 但考虑到我们的研究是在大尺度上进行, 而在大尺度上土壤是水热衍生的产物, 对物种丰富度分布格局产生的影响相对有限。(2)为尽量排除放牧对样地物种多样性的影响, 所有样地均设置在当时围封的草场内, 但没有考虑样地更早时间的土地利用方式。研究表明, 早期土地利用及景观历史会对物种多样性分布格局产生影响(Foster, 1992; Schrott *et al.*, 2005)。所以, 如果样地在围封前有放牧, 会对此样地物种多样性分布格局产生一定影响。

综上所述, 水热动态假说对于解释内蒙古草原物种丰富度格局具最强的适用性, 但并不能完全解释现有的物种丰富度格局, 所以在未来应该开展其他方面的研究工作, 如土壤以及人类活动对物种丰富度分布格局的影响, 从而全面揭示内蒙古草原物种多样性格局。

参考文献

- Bai Y, Wu J, Clark CM, Naeem S, Pan Q, Huang J, Zhang L, Han X (2010) Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: evidence from Inner Mongolia Grasslands. *Global Change Biology*, **16**, 358–372.
- Bai Y, Wu J, Pan Q, Huang J, Wang Q, Li F, Buyantuyev A, Han X (2007) Positive linear relationship between productivity and diversity: evidence from the Eurasian Steppe. *Journal of Applied Ecology*, **44**, 1023–1034.
- Chi XL, Tang ZY, Fang JY (2014) Patterns of phylogenetic beta diversity in China's grasslands in relation to geographical and environmental distance. *Basic and Applied Ecology*, **15**, 416–425.
- Currie DJ, Francis AP (2004) Regional versus climatic effect on taxon richness in angiosperms: reply to Qian and Ricklefs. *The American Naturalist*, **163**, 780–785.
- Duffy JE (2008) Why biodiversity is important to the functioning of real-world ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **7**, 437–444.
- Evans KL, James NA, Gaston KJ (2006) Abundance, species richness and energy availability in the North American avifauna. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 372–385.
- Fan WY (范玮熠), Wang XA (王孝安), Guo H (郭华) (2006) Analysis of plant community successional series in the Ziwoing area on the Loess Plateau. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **26**, 706–714. (in Chinese with English abstract)
- Foster DR (1992) Land-use history (1730–1990) and vegetation dynamics in central New England, USA. *Journal of Ecology*, **80**, 753–771.
- Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**, 220–227.
- González-Espinosa M, María Rey-Benayas J, Ramírez-Marcial N, Huston MA, Golicher D (2004) Tree diversity in the northern Neotropics: regional patterns in highly diverse Chiapas, Mexico. *Ecography*, **27**, 741–756.
- Gorcynski W (1920) Sur le calcul du continentalisme et son application dans la climatologie. *Geografiska Annaler*, **2**, 324–331. (in French)
- Guo QF, Berry WL (1998) Species richness and biomass: dissection of the hump-shaped relationships. *Ecology*, **79**, 2555–2559.
- Guo ZX (国志兴), Wang ZM (王宗明), Song KS (宋开山), Zhang B (张柏), Li F (李方), Liu DW (刘殿伟) (2007) Correlations between forest vegetation NDVI and water/thermal condition in Northeast China forest regions in 1982–2003. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), **26**, 1930–1936. (in Chinese with English abstract)
- Inner Mongolia-Ningxia Complex Expert Team of the Chinese Academy of Sciences (中国科学院内蒙古宁夏综合考察队) (1985) *Vegetation of Inner Mongolia* (内蒙古植被). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Janzen DH (1967) Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist*, **101**, 233–249.
- Li L, Wang Z, Zerbe S, Abdusalih N, Tang Z, Ma M, Yin L, Mohammad A, Han W, Fang J (2013) Species richness patterns and water-energy dynamics in the Drylands of Northwest China. *PLoS ONE*, **8**, e66450.
- Ma YQ (马毓泉) (1995–1998) *Flora of Inner Mongolia* (内蒙古植物志). Inner Mongolia People's Publishing House, Hohhot. (in Chinese)
- Mitchell-Olds T, Shaw RG (1987) Regression analysis of natural selection: statistical inference and biological interpretation. *Evolution*, **41**, 1149–1161.
- Niu JM (牛建明) (2000) Relationship between main vegetation types and climatic factors in Inner Mongolia. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **11**, 47–52. (in Chinese with English abstract)
- O'Brien EM (1998) Water-energy dynamics, climate, and prediction of woody plant species richness: an interim general model. *Journal of Biogeography*, **25**, 379–398.
- O'Brien EM (2006) Biological relativity to water energy dynamics. *Journal of Biogeography*, **33**, 1868–1888.
- O'Brien EM, Field R, Whittaker RJ (2000) Climatic gradients in woody plant (tree and shrub) diversity: water-energy dynamics, residual variation, and topography. *Oikos*, **89**,

- 588–600.
- Palmer M (1994) Variation in species richness: towards a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, **29**, 511–530.
- Phillips LB, Hansen AJ, Flather CH, Robison-Cox J (2010) Applying species–energy theory to conservation: a case study for North American birds. *Ecological Applications*, **20**, 2007–2023.
- Schrott GR, With KA, King AW (2005) On the importance of landscape history for assessing extinction risk. *Ecological Applications*, **15**, 493–506.
- Suttie JM, Reynolds SG, Batello CB (2005) *Grasslands of the World*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Turner JR (2004) Explaining the global biodiversity gradient: energy, area, history and natural selection. *Basic and Applied Ecology*, **5**, 435–448.
- Wang ZH, Fang JY, Tang ZY, Lin X (2012) Relative role of contemporary environment versus history in shaping diversity patterns of China's woody plants. *Ecography*, **35**, 1124–1133.
- Wang ZH (王志恒), Tang ZY (唐志尧), Fang JY (方精云) (2009) The species–energy hypothesis as a mechanism for species richness patterns. *Biodiversity Science* (生物多样性), **17**, 613–624. (in Chinese with English abstract)
- Whittaker RJ, Willis KJ, Field R (2001) Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, **28**, 453–470.
- Wilson E (1988) *Biodiversity*. The National Academies Press, Washington, DC.
- Woodward F, Fogg G, Heber U (1990) The impact of low temperatures in controlling the geographical distribution of plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **326**, 585–593.
- World Conservation Monitoring Centre (1992) *Global Biodiversity: Status of the Earth's Living Resources*. Chapman & Hall, London.
- Wright DH (1983) Species–energy theory: an extension of species–area theory. *Oikos*, **41**, 496–506.
- Xu KX (徐克学) (1999) *Biomathematics* (生物数学). Science Press, Beijing. (in Chinese)

(责任编辑: 王志恒 责任编辑: 黄祥忠)