

代谢速率调控物种丰富度格局的研究进展

张 强 马仁义 姬明飞 邓建明*

(兰州大学干旱与草地农业生态教育部重点实验室, 兰州 730000)

摘要: 提出生物多样性分布格局的普适性理论和探索其内在形成机制一直是生态学家们研究的焦点之一。到目前为止, 已有很多假说被用来解释生物多样性分布规律, 但是这些假说的普适性均受到学者们的质疑。最新理论——代谢速率假说以能量相当法则和代谢分形分配网络模型为基础, 定量预测了个体及种群生态进化动态过程与群落生物多样性分布格局之间的关系, 以及物种丰富度和环境因子之间的关系。代谢速率假说解释了生物多样性的起源问题, 也回答了生物多样性如何维持的问题。该文重点综述了代谢生物多样性理论的发展及其相关研究进展。通过和其他假说比较、分析, 我们认为随着代谢理论假说的不断发展和完善, 代谢生物多样性理论将更具有普适性。同时我们也提出了进一步完善该假说需要解决的一些科学问题。

关键词: 生物多样性, 代谢速率假说, 物种丰富度, 代谢理论

Advances of species richness regulated by the metabolic rate

Qiang Zhang, Renyi Ma, Mingfei Ji, Jianming Deng*

Key Laboratory of Arid and Grassland Agroecology, Lanzhou University, Ministry of Education, Lanzhou 730000

Abstract: A fascinating issue for ecologists is to develop a general theory exploring the mechanisms of formation and stabilization of biodiversity. Although diverse hypotheses have been proposed to account for the geographic distribution of biodiversity, many of them are not applicable to all species or under a variety of conditions. The metabolic rate hypothesis is a recently-developed hypothesis that can quantify relationships between the dynamic processes of individual and population evolution and patterns of biodiversity, and between species richness and environmental factors. This theory is based on the energetic-equivalence rule and fractal-like distribution network models, and can not only explain the origin of biodiversity but also the maintenance of biodiversity. Herein, we analyze and compare this new hypothesis to other related hypotheses of metabolism-biodiversity theory. We suggest that this hypothesis is more likely to become a unified theory explaining the formation of biological diversity than others we assessed. We also discuss important issues relevant to further advancing the area of metabolism-biodiversity theory.

Key words: biodiversity, metabolic rate hypothesis, species richness, metabolic theory

地球表面的生物多样性分布极不均匀, 最明显的分布格局是随纬度和海拔梯度的变化, 即物种丰富度从热带到两极逐渐下降, 并且随着海拔的增加而下降(Wright, 1983; Gaston, 2000; Currie *et al.*, 2004)。形成物种多样性地理变化格局的因子是什么? 生物多样性的梯度格局怎样来维持? 这些问题困扰生态学家和地理学家已经长达100多年, 并且已发展了很多解释物种丰富度随地理梯度变化

的假说和机制(Waide *et al.*, 1999; Colwell & Lees, 2000; Gaston, 2000; Allen *et al.*, 2002; Willig *et al.*, 2003; Ricklefs, 2004; Evans & Gaston, 2005; Evans *et al.*, 2005; Scheiner & Willig, 2005; Mittelbach *et al.*, 2007)。这些假说及模型主要有: (1) 种—能量假说(species–energy hypothesis); (2) 进化假说(evolutionary hypothesis); (3) 几何地理边界限制模型(geometric constraint model); (4) 代谢速率假说

收稿日期: 2008-05-21; 接受日期: 2008-08-08

基金项目: 国家自然科学基金(30730020 和 30430560)和国家 863 项目(2006AA100202)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: dengjm@lzu.edu.cn

(metabolic rate hypothesis)。

(1)种-能量假说。按照能量度量标准不同,种-能量假说分为生产力假说和环境能量假说(Evans *et al.*, 2005)。生产力假说认为随着生产力的提高,总物种多度增加;随着多度的增加,丰富度也增加。多度影响丰富度的机制主要有两个方面:一是多度-灭绝机制,认为较高的生产力引起平均种群规模增大,因此将减小区域种群的灭绝(Wright, 1983; Srivastava & Lawton, 1998; Kaspari, 2000; Sanders *et al.*, 2007);二是样本机制,认为较高生产力增加了集合种群中的个体数目,个体数目越多,罕见种被标记的机会越大(Evans & Gaston, 2005; Carnicer *et al.*, 2007)。大多数研究认为在大尺度范围内生产力对丰富度有影响,但是对其影响机理并没有达成共识。多数研究认为物种丰富度和生产力关系呈单峰曲线(Waide *et al.*, 1999; Mittelbach *et al.*, 2001);也有研究指出丰富度-生产力是正或负线性关系(Willig *et al.*, 2003; Bai *et al.*, 2007; Laanisto *et al.*, 2008)。不过理论和实验研究均表明丰富度和生产力间的关系还依赖于空间尺度的大小(马文红和方精云, 2006; Gillman & Wright, 2006; Harrison & Grace, 2007; Pärtel *et al.*, 2007; Pärtel & Zobel, 2007)。环境能量假说认为太阳能的输入影响生物物理环境,生物通过生理反应产生对外部环境的适应。高纬度地区的环境条件比低纬度地区要恶劣,因而高纬度地区生物的适合度比较低(Kerr & Packer, 1997; Willig *et al.*, 2003)。

(2)进化假说。关于进化假说主要有以下3种观点:第一,物种多样化速率在各个地区是相同的,但在热带地区物种多样化的时间比温带地区要长(Farrell *et al.*, 1992; Stephens & Wiens, 2003; Wiens & Donoghue, 2004);第二,热带地区的多样化速率比温带地区高是因为在热带地区物种的形成速率快(Fedorov, 1966; Rohde, 1992; Dynesius & Jansson, 2000; Mittelbach *et al.*, 2007);第三,热带地区的多样化速率比温带地区高是因为在热带地区物种的灭绝速率低(Rosenzweig, 1995)。很多古生物学和系统学方面的研究很好地证明了物种形成速率影响着生物多样性沿纬度梯度的分布格局,但在物种灭绝速率对其影响方面还知之甚少(Mittelbach *et al.*, 2007)。

(3)几何地理边界限制模型。Colwell等(2004)认

为地理区域限制对物种丰富度的分布格局有影响,这种影响被称作中部膨胀效应(mid-domain effect (MDE))。MDE模型指出由于空间限制,物种多样性呈单峰曲线,更多的物种分布在接近中心的区域而不是边缘区域(Jetz & Rahbek, 2001; Colwell & Lees, 2000; Colwell *et al.*, 2004; McClain *et al.*, 2007)。这一概念的提出备受争议,既有研究支持(Colwell *et al.*, 2004; Hawkins *et al.*, 2005; 冯建孟等, 2006),也有研究质疑(Willig *et al.*, 2003; McClain *et al.*, 2007)。Dunn等(2007)认为在大空间尺度地理分布范围内MDE模型能够解释物种丰富度格局,而在小空间尺度地理分布范围内物种丰富度格局不符合MDE的理论预测。

(4)代谢速率假说。代谢速率假说以能量相当法则(energetic-equivalence rule) (Enquist *et al.*, 1998)和代谢异速理论(metabolic scaling theory) (Gillooly *et al.*, 2001)为基础。该假说的主要观点为:(1)个体水平的参数对种群间的遗传分化速率的影响决定进化速率;(2)生态系统层次参数对群落中种群数量多少的影响决定物种形成速率;(3)物种形成速率影响物种丰富度(Allen *et al.*, 2002, 2003, 2006, 2007)。代谢速率假说是关于个体及种群进化动态过程和群落生物多样性格局之间联系的数量理论框架体系,是唯一的定量预测物种丰富度和环境因子之间比例关系的理论。代谢速率假说不但解释了生物多样性的起源问题而且也解释了生物多样性的维持问题,并试图统一对物种丰富度在生态学和进化上的解释(Allen & Gillooly, 2006)。

近年来,随着代谢理论不断发展,代谢-生物多样性理论作为代谢理论的分支也得到不断完善。本文将主要介绍该理论的内容、模型和最新研究动态以及争论焦点。通过比较代谢速率假说和其他相关假说,我们认为随着代谢速率假说的不断完善,该假说可能成为物种丰富度格局研究中更具普遍性的理论假说。同时我们也指出了该假说存在的一些不足或亟待解决的科学问题。

1 代谢-生物多样性理论的提出

新陈代谢是生物的最基本特征,是生物与非生物的根本区别,是生物生长、发育、繁殖、遗传、进化的基础。新陈代谢是生物物质与能量的代谢过程,因此它决定了生物对物质和能量的吸收与分

配过程。新陈代谢速率决定了几乎所有生命活动的速率。影响新陈代谢速率的主要因素是个体大小、温度、化学成分或化学计量(Brown *et al.*, 2004; 韩文轩和方精云, 2008)。代谢理论认为有机体新陈代谢速率与个体大小以及温度之间存在下列基本关系:

$$I = i_0 M^{3/4} e^{-E/kT} \quad (1)$$

同时得到单位质量(mass-specific)代谢速率(B)的表达式:

$$B = I/M = b_0 M^{-1/4} e^{-E/kT} \quad (2)$$

式中, I 是生物个体的新陈代谢速率, i_0 是不依赖于个体大小的常数, M 是个体大小, E 是活化能(大约是0.6–0.7 eV之间), k 是玻耳兹曼常数(8.62×10^{-5} eV/K), T 是绝对温度(Gillooly *et al.*, 2001; Allen *et al.*, 2002, 2003; Brown *et al.*, 2004; Allen *et al.*, 2006; Deng *et al.*, 2006; 邓建明等, 2006), b_0 是与分类群相关的不依赖于个体大小的标准常数。

Gillooly等(2005a)结合Kimura (1983)提出的分子进化中性学说(neutral theory of molecular evolution)得出分子进化速率或碱基替换速率与个体大小以及温度之间的关系方程:

$$\alpha = f\nu B = f\nu b_0 M^{-1/4} e^{-E/kT} \quad (3)$$

α 表示碱基替换速率, f 表示中性选择点突变发生的比例, ν 是每单位质量代谢能量、每一突变位点点突变数目(g mutations site⁻¹J⁻¹), $f\nu$ 是每单位质量代谢能量中性突变速率。当依赖于个体大小和温度的碱基替换速率仅仅决定于单位质量代谢速率时, $f\nu$ 就是与个体大小和温度无关的常数。

Enquist等(1998)的研究认为, 单位面积种群总能量通量和个体大小无关, 并满足关系式:

$B_T = N_i I_i \propto M_i^{-3/4} M_i^{3/4} = M^0$, 即能量相当法则(韩文轩和方精云, 2003, 2008; Deng *et al.*, 2008)。该表达式中 $N_i \propto M_i^{-3/4}$ 、 $I_i \propto M_i^{3/4}$, B_T 表示单位面积种群总能量通量, N_i 是种群密度, I_i 是个体代谢速率。大量有关种群多度的实验数据都支持能量相当法则(Gillooly & Allen, 2007)。在生物群落中, 种群平均密度可以用关系式 $\bar{N} = J/AS$ 来表示, 该式中 \bar{N} 表示种群平均密度, A 表示区域面积, J 表示特定区域中个体总数, S 表示物种丰富度, 且 J 和 S 之间满足

$$\text{关系式 } J = \sum_{i=1}^S N_i A。$$

由代谢理论可以得出个体平均代谢速率表达式 $\bar{I} = i_0 \bar{M}^{3/4} e^{-E/kT}$, 若定义 $\bar{I}_0 = i_0 \bar{M}^{3/4}$ 可以得到 $\bar{B}_T = \bar{N} \bar{I} = (J/AS) \bar{I}_0 e^{-E/kT}$ 。进而推导出关于物种丰富度的表达式(Allen *et al.*, 2002):

$$S = (J/A)(\bar{I}_0/\bar{B}_T) e^{-E/kT} \quad (4)$$

该表达式中, \bar{B}_T 是单位面积种群平均总能量通量, 随分类单元的变化而变化, J/A 表示个体密度(多度)(Allen *et al.*, 2002; Gillooly & Allen, 2007)。

方程(4)中包含了温度和群落多度两个参数, 因此该方程涵盖了Rohde(1992)提出的进化速度假说和Wright(1983)提出的生产力假说。也就是说, 该表达式试图统一对物种丰富度在生态学和进化上的解释。而且该方程对变温动物和恒温动物的预测存在差异。对恒温动物来说, 若个体大小恒定, 且不考虑环境温度影响的情况下, 物种丰富度和单位面积总多度成线性正相关; 而对变温动物来说, 物种丰富度是多度、平均个体大小以及环境温度三者的函数。因此, 当多度(J/A)和平均个体大小为常数时, 由方程(4)可以得到对数转换的丰富度和倒数转换的温度之间的关系式:

$$\ln S = -E(kT)^{-1} + C$$

$$C = \ln[(\bar{I}_0/\bar{B}_T)(J/A)] \quad (5)$$

方程(5)主要包括相互联系的两个方面: 第一, 对数转换的丰富度和倒数转换的温度之间成线性关系; 第二, 该直线的斜率接近于理论预测值-0.65(Allen *et al.*, 2002; Brown *et al.*, 2004)。

Allen等(2002)提出用代谢生态学理论框架解释大尺度上生物多样性梯度变化的机制, 尤其是纬度梯度多样性, 即代谢—生物多样性理论。在后来的研究中(Allen *et al.*, 2003, 2006, 2007; Brown *et al.*, 2004), 该理论得到了不断的发展和完善。

该理论的目的是揭示多样性梯度的产生和维持的机制, 以能量对物种形成—灭绝动态的限制为基础, 并指出个体水平参数(比如个体大小、体温)对种群间遗传分化速率的影响和生态系统层次参数(如净初级生物量)对群落中种群数量多少的影响共同决定着物种形成过程(Gillooly & Allen, 2007)。与物种—能量假说不同的是, 代谢理论提出了能量

的两种形式: 动能和化学势能(Allen *et al.*, 2007)。这两种能量通过影响物种形成—灭绝速率以不同的方式调控生物多样性(图1)。

动能通过影响个体代谢速率进而影响生物多样性。因为代谢速率通过影响个体的周转速率和突变速率而限制进化速率。这一假设的相关研究证据主要有: (1) 个体流通速率、突变速率和代谢速率一样都表现出温度依赖性(Savage *et al.*, 2004; Gillooly *et al.*, 2005a, b; Allen *et al.*, 2006); (2) 海洋浮游生物的物种形成速率也表现出温度依赖性(Allen *et al.*, 2006); (3) 物种丰富度和物种形成速率成正相关(Emerson & Colm, 2005; Allen & Gillooly, 2006)。以上研究结果和Rohde(1992)提出的进化速度假说一致。

化学势能对物种形成速率的影响, 是通过净初级生产力(NPP)以及各种环境限制因子(水分、营养、温度)对群落总多度的影响来实现的, 并最终决定遗传分化的总种群数量。这和Wright(1983)提出的生产力假说以及Hubbell(2001)提出的中性理论相一致。因此, Allen等(2002, 2003, 2006, 2007)提出了个体及种群进化动态过程和群落生物多样性格局之间联系的数量理论框架体系。

2 相关的研究焦点

代谢理论作为一个崭新的理论体系, 自从提出以来就备受争议。代谢—生物多样性理论作为代谢理论的一部分, 同样也引起了相关学者的高度关注。目前对代谢—生物多样性理论的争论主要体现在两个方面: 一是温度—丰富度的关系(即对方程(5)的检验), 二是温度—进化速率—生物多样性三者之间的关系。

2.1 对温度—丰富度关系的检验

Sanders等(2007)通过对22个蚂蚁集合种群的研究, 认为经对数转换的丰富度和经倒数转换的温度之间成线性关系, 直线的斜率在小的样本空间中和代谢理论预测的斜率一致, 但具有较宽的斜率置信区(在-0.76至-0.23), 而在大样本空间中, 斜率值并不在理论预测值-0.6至-0.7之间。然而Algar等(2007)通过对北美和墨西哥北部的两栖类、爬行类、树木、虎甲虫、蝶类以及水泡甲虫大尺度温度—丰富度关系的研究发现, 6组数据中的5组斜率数值仅仅在很狭窄的温度范围内接近理论预测值只有水

泡甲虫覆盖了所研究地理区域的45%, 表现出较宽的温度范围, 且与代谢理论预测值相一致。研究结果表明温度与丰富度之间是曲线关系, 而非直线关系, 这一结果不符合代谢理论的预测。从Sanders等(2007)和Algar等(2007)的研究结果中我们可以得出, 个体新陈代谢速率的温度依赖性并不是影响大尺度生物多样性分布梯度的唯一因素, 可能还存在其它环境因子(比如降雨量或者干燥度等)的影响, 但其影响机制尚待进一步研究。

Hawkins等(2007a)对46个大尺度物种丰富度的数据资料进行了Meta分析, 这些数据涵盖了世界各地的陆地植物、无脊椎动物和变温脊椎动物, 运用最小二乘法(RMA)与降轴法(OLS)数据回归方法, 分析表明不同数据之间回归的斜率具有显著差异, 斜率值大小明显低于代谢理论的预测值。他们认为, 作为普遍原理的代谢理论, 并不能很好地预测所观测到的大多数陆地生态系统多样性的分布梯度。随后Latimer(2007)用贝叶斯法则对其中23组数据重新进行了分析, 得出的结论和Hawkins等(2007a)的一致。然而Gillooly和Allen(2007)认为Hawkins等(2007a)所选择的数据不符合方程5的前提条件。不过Hawkins等(2007b)认为, 他们所用的数据都是代谢理论支持者所分析过的数据, 而且对这些数据是否符合方程(5)的前提从来没有检验过。如果Hawkins等(2007a)的数据遭到质疑的话, 那么Allen等(2002, 2003, 2006)应用的所有数据同样也将遭到质疑。

Casemiro等(2007)运用地理加权回归分析方法(geographically weighted regression (GWR) (Foody, 2004, 2005; Wang *et al.*, 2005; Jetz *et al.*, 2005)对新大陆的3019种两栖动物的温度与物种丰富度之间的关系进行了分析, 研究表明温度—丰富度关系随地区不同而变化。在中纬度地区局部回归斜率在-1.33至+0.97之间, 中间值为-0.64, 与代谢理论的预期值相一致。这一结果也很好地支持了Algar等(2007)对两栖类、树木、虎甲虫、水泡甲虫等数据分析的结果, 从而进一步拓展了对温度—丰富度关系的讨论。

2.1.1 分析方法对结果的影响

在数据分析中回归分析方法的选择对实验结果有很大的影响(Hawkins *et al.*, 2007b), 目前在对温度—丰富度关系检验中用到的分析方法主要有

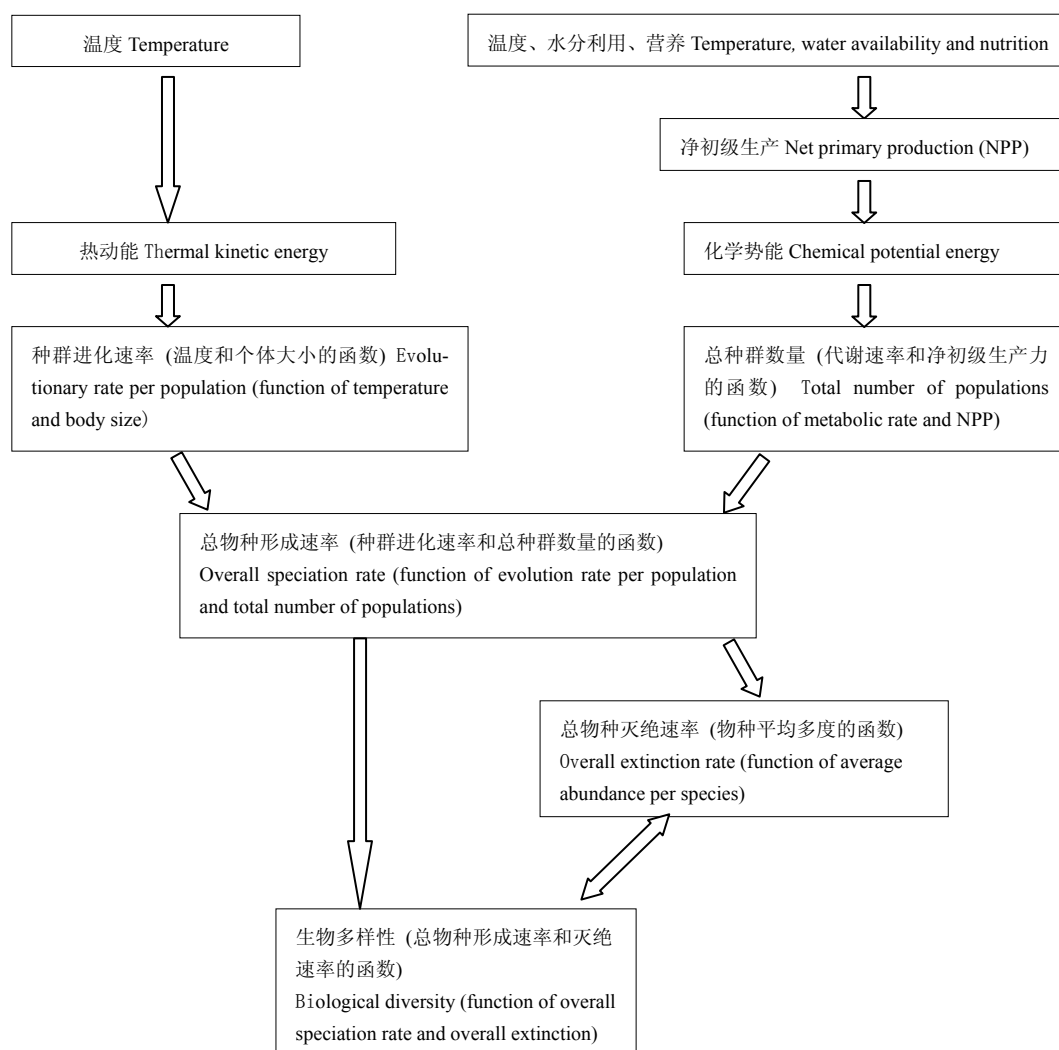


图1 代谢速率假说理论框架图解(修改自Gillooly and Allen, 2007)

Fig. 1 The theoretical framework for metabolic rate hypothesis (modified from Gillooly and Allen, 2007)

OLS线性回归(Brown *et al.*, 2004; Allen *et al.*, 2007; Sanders *et al.*, 2007; Algar *et al.*, 2007; Hawkins *et al.*, 2007a)和RMA线性回归(Allen *et al.*, 2002; Hawkins *et al.*, 2007a), 但是到底哪种分析方法比较适合并没有一致的意见。但Algar等(2007)用AIC准则(Akaike's information criterion)(Anderson & Burnham, 1994)选择最适合数据的模型时认为, 用RMA回归方法得到的斜率和预期斜率之间的差异很大; 并指出OLS回归分析方法是检验温度—丰富度关系的首选回归方法, 因为OLS回归方法只有一个独立的变量——年平均温度, 而年平均温度测定的误差

要比测定丰富度产生的误差小很多。

空间数据一般具有空间非平稳性的特征, 用一般线性回归模型(比如OLS和RMA)来拟合空间数据, 其分析结果不能全面反映空间数据的真实特征。地理加权回归模型(GWR)是一种相对简单而又有效的新方法, 属于局域空间分析模型。它允许不同的地理空间存在不同的空间关系, 其结果是局域而不是全域的参数估计, 因此能够探测到空间数据的空间非平稳性(Brunsdon *et al.*, 1996)。Casseiro等(2007)运用了GWR回归分析, 通过复杂的空间加权, 对每个取样地点都可以得出相对应的回归斜率

(即局部斜率),而不是对所有数据综合的单一的回归斜率,充分地考虑到温度和丰富度数据存在的空间非平稳性。Wang等(2005)也认为GWR可以揭示变量空间分布的局部格局,而OLS回归分析方法忽略了这一点,因而使空间非稳定变量之间产生错误关系。因此回归方法的选择对检验和评价该理论的正确性和普适性有很重要的意义(Ellison, 2007)。

2.1.2 温度差异对结果的影响

代谢理论对物种丰富度分布格局的预测是建立在假定变温动物的体温接近于环境温度的前提下。但是许多变温动物可以调节自身的体温接近于最佳状态,因此在大尺度检验中实际体温和环境温度之间的差异应该值得注意。实际体温和环境温度之间的差异为所观察到的结果和理论预测之间的偏差提供了解释。但是树木等植物体不能像动物一样调节自身的温度,因此植物数据的存在有力地支持了温度—丰富度关系(Algar *et al.*, 2007)。

2.1.3 物种扩散对温度—丰富度斜率的影响

Roy和Goldberg(2007)认为物种的扩散不仅影响区域丰富度格局而且影响该区域物种的平均年龄。从理论上讲,对物种扩散影响的忽略将导致对多样化速率评估的偏差,并对沿纬度以及其他梯度多样性差异的过程得出错误结论。因此在描述和检验有关大尺度多样性梯度的假说时,物种的扩散是一个非常关键的因素。生物体的扩散过程增加了较高纬度地区的物种数目,削弱了丰富度和温度的关系,在很大程度上减小了曲线的斜率,使曲线变平坦(Latimer, 2007)。

2.2 温度—物种形成速率—生物多样性三者之间关系

Rohde(1992)提出进化速度假说:认为物种丰富度的纬度梯度变化是由于温度引起物种形成速率的变化而造成的。也就是说,高温缩短了热带地区生物世代时间,增加了突变速率,加剧了选择压力,这三方面综合起来提高了热带地区物种的形成速率,从而增加物种丰富度。

Allen等(2006)对海洋浮游生物的研究中提出热动能和多样性的关系,指出遗传分化速率和物种形成速率受到代谢速率的调控,都表现出温度依赖的异速关系。按照模型的预测,物种形成速率向低纬度方向增加,结果表明个体代谢速率是进化速率的首要决定因素。Allen和Gillooly(2006)结合化石证据

运用新的分析方法对同一数据进行分析,发现纬度梯度的生物多样性和物种形成速率有显著的相关性。即使有严格的取样控制和生境面积控制,结果也是如此。由此我们可以看出代谢速率假说很好地支持了Rohde(1992)的观点,即温度影响物种形成速率,而物种形成速率影响生物多样性。此外,Barraclough和Savolainen(2001)对开花植物的种系发生数据分析表明开花植物的物种丰富度和中性分子进化速率成正相关。

尽管一些数据支持代谢速率假说提出的温度—物种形成速率—生物多样性关系,但毕竟代谢速率假说还是一个崭新的理论,因此也有很多研究不支持该假说。Bromham和Cardillo(2003)通过对鸟类种系发生数据分析得出,分子进化速率和纬度梯度多样性格局没有关系。Escarguel等(2008)运用Brayard等(2005)提出的生物地理种系发生模型,模拟大西洋环境,对进化假说进行检验,得出的结论不支持Rohde(1992)的观点。他们认为纬度梯度的多样性和物种形成速率在时间上的共变是由于二者都与温度变化相关。Lanfear等(2007)对300多个后生动物的12个不同基因的进化速率研究发现,分子进化速率是变化的,但是没有证据表明分子进化速率和单位质量代谢速率有关。

综上所述,我们可以看出对不同的分类单元得出的研究结果不同。Allen等(2006)对海洋浮游生物以及Barraclough和Savolainen(2001)对开花植物的研究支持Rohde(1992)的观点, Bromham和Cardillo(2003)对鸟类的研究以及Lanfear等(2007)对后生动物的研究不支持Rohde等(1992)的观点。同样是对海洋浮游生物研究, Allen等(2006)经验数据的研究结果和Escarguel等(2008)的模拟研究得出的结果也有很大差异,说明经验研究和模拟研究得出的结论不能很好的相互印证。对温度—进化速率—生物多样性三者关系的探讨目前还较少,尚需要更多的研究去证实。

3 小结

Allen等(2002)以及后来相继发表的文章提出了关于短期的物种共存与长期的物种形成以及灭绝之间动态联系的理论体系。他们认为基于温度对生物代谢速率影响的代谢理论,是任何一个解释大尺度生物多样性格局(比如纬度梯度)理论的重要组成

部分(Allen *et al.*, 2002; Brown *et al.*, 2003)。显然, 代谢速率—丰富度假说是以生物个体能量代谢分配网络模型(West *et al.*, 1997, 1999)为基础的, 这与运用统计模型描述多样性格局的假说有着本质的区别。统计模型的特点是包含有几个或多个变量, 并用尽可能多的变量来达到解释物种丰富度分布规律的目的。统计模型能够解释生物多样性变化的实质以及确定起重要作用的环境因子, 但是它不能揭示生物多样性分布格局的根本机理, 而且不能对多样性分布格局做出预测。

另一方面, 代谢速率假说的完善也需要结合更多其他有关生物多样性的研究方法, 使其能更切合实际地预测生物多样性分布规律。随着代谢速率假说的不断发展和完善, 代谢速率假说有可能成为解释生物多样性分布规律的普适性原理。

自从代谢速率假说提出以来就受到许多挑战。正像Hubbell(2001)提出的中性理论需要更多的实验数据来支持一样, Allen等(2002)所提出的代谢—生物多样性理论也需要大量的关于个体大小、群落多度和生物多样性数据来进行验证, 并进一步地完善该理论。我们认为, 生物尤其植物群落多样性的分布格局除受环境温度调控外, 对年降雨量或干燥度的依赖性也很强。那么水分或干燥度、土壤质地以及其他因素对群落多度的影响机制又是怎样的呢? 群落多度是怎样影响物种形成和灭绝动态过程的? 要回答这些问题, 显然尚需生态学家们的进一步研究, 进而探索能阐释生物多样性分布格局的普适性模型。因此代谢速率假说未来的研究空间仍然非常广阔。

参考文献

- Algar AC, Kerr JT, Currie DJ (2007) A test of metabolic theory as the mechanism underlying broad-scale species richness gradients. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 170–178.
- Allen AP, Brown JH, Gillooly JF (2002) Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science*, **297**, 1545–1548.
- Allen AP, Gillooly JF (2006) Assessing latitudinal gradients in speciation rates and biodiversity at the global scale. *Ecology Letters*, **9**, 947–954.
- Allen AP, Gillooly JF, Brown JH (2003) Response to comment on “Global biodiversity, biochemical kinetics and the energetic-equivalence rule”. *Science*, **299**, 346c.
- Allen AP, Gillooly JF, Brown JH (2007) *Recasting the Species–Energy Hypothesis: the Different Roles of Kinetic and Potential Energy in Regulating Biodiversity*. Scaling biodiversity (eds Storch D, Marquet PA, Brown JH), pp. 283–299. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Allen AP, Gillooly JF, Savage VM, Brown JH (2006) Kinetic effects of temperature on rates of genetic divergence and speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **103**, 9130–9135.
- Anderson DR, Burnham KP (1994) AIC model selection in overdispersed capture–recapture data. *Ecology*, **75**, 1780–1793.
- Bai YF, Wu JG, Pan QM, Huang JH, Wang QB, Li FS, Buyantuyev A, Han XG (2007) Positive linear relationship between productivity and diversity: evidence from the Eurasian steppe. *Journal of Applied Ecology*, **44**, 1023–1034.
- Barracough TG, Savolainen V (2001) Evolutionary rates and species diversity in flowering plants. *Evolution*, **55**, 677–683.
- Brayard A, Escarguel G, Bucher H (2005) Latitudinal gradient of taxonomic richness: combined outcome of temperature and geographic mid-domains effects? *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **43**, 178–188.
- Bromham L, Cardillo M (2003) Testing the link between the latitudinal gradient in species richness and rates of molecular evolution. *Journal of Evolutionary Biology*, **16**, 200–207.
- Brown JH, Allen AP, Gillooly JF (2003) Heat and biodiversity: response. *Science*, **299**, 512–513.
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, **85**, 1771–1789.
- Brunsdon C, Fotheringham AS, Charlton M (1996) Geographically weighted regression: a method for exploring spatial nonstationarity. *Geographical Analysis*, **28**, 281–298.
- Carnicer J, Brotons L, Sol D, Jordano P (2007) Community-based processes behind species richness gradients: contrasting abundance–extinction dynamics and sampling effects in areas of low and high productivity. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 709–719.
- Cassemiro FAS, Barreto BS, Rangel TFLVB, Diniz-Filho JAF (2007) Non-stationarity, diversity gradients and the metabolic theory of ecology. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 820–822.
- Colwell RK, Lees DC (2000) The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 70–76.
- Colwell RK, Rahbek C, Gotelli NJ (2004) The mid-domain effect and species richness patterns: what have we learned so far? *The American Naturalist*, **163**, e1–e23.
- Currie DJ, Mittelbach GG, Cornell HV, Field R, Guegan JF, Hawkins BA, Kaufman DM, Kerr JT, Oberdoeff T, O'Brien E, Turner JRG (2004) Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters*, **7**, 1121–1134.
- Deng JM, Li T, Wang GX, Liu J, Yu ZL, Zhao CM, Ji MF,

- Zhang Q, Liu JQ (2008) Trade-offs between the metabolic rate and population density of plants. *PLoS One*, **3**, e1799.
- Deng JM, Wang GX, Morris EC, Wei XP, Li DX, Chen BM, Zhao CM, Liu J, Wang Y (2006) Plant mass–density relationship along a moisture gradient in north-west China. *Journal of Ecology*, **94**, 953–958.
- Deng JM (邓建明), Wang GX (王根轩), Wei XP (魏小平) (2006) The advance of metabolic regulation studies for macroscopical ecology processes. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **26**, 3413–3423. (in Chinese with English abstract)
- Dunn RR, McCain CM, Sanders NJ (2007) When does diversity fit null model predictions? Scale and range size mediate the mid-domain effect. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 305–312.
- Dynesius M, Jansson R (2000) Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **97**, 9115–9120.
- Ellison AM (2007) Metabolic theory and patterns of species richness. *Ecology*, **88**, 1889.
- Emerson BC, Colm M (2005) Species diversity can drive speciation. *Nature*, **434**, 1015–1017.
- Enquist BJ, Brown JH, West GB (1998) Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature*, **395**, 163–165.
- Escarguel G, Brayard A, Bucher H (2008) Evolution rates do not drive latitudinal diversity gradients. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **46**, 82–86.
- Evans KL, Gaston KJ (2005) Can the evolutionary-rates hypothesis explain species–energy relationships? *Functional Ecology*, **19**, 899–915.
- Evans KL, Warren PH, Gaston KJ (2005) Species–energy relationships at the macroecological scale: a review of the mechanisms. *Biological Reviews*, **80**, 1–25.
- Farrell BD, Mitter C, Futuyma DJ (1992) Diversification at the insect–plant interface. *BioScience*, **42**, 34–42.
- Fedorov AA (1966) The structure of tropical rain forest and speciation in the humid tropics. *Journal of Ecology*, **54**, 1–11.
- Feng JM (冯建孟), Wang XP (王襄平), Li J (李晶), Fang JY (方精云) (2006) Effects of area and mid-domain effect on altitudinal pattern of seed plants richness in Lijiang, Yunnan, China. *Biodiversity Science* (生物多样性), **14**, 107–113. (in Chinese with English abstract)
- Foody GM (2004) Spatial non-stationarity and scale-dependency in the relationship between species richness and environmental determinants for the sub-Saharan endemic avifauna. *Global Ecology and Biogeography*, **13**, 315–320.
- Foody GM (2005) Clarifications on local and global data analysis. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 99–100.
- Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**, 220–227.
- Gillman LN, Wright SD (2006) The influence of productivity on the species richness of plants: a critical assessment. *Ecology*, **87**, 1234–1243.
- Gillooly JF, Allen AP (2007) Linking global patterns in biodiversity to evolutionary dynamics using metabolic theory. *Ecology*, **88**, 1890–1894.
- Gillooly JF, Allen AP, West GB, Brown JH (2005a) The rate of DNA evolution: effects of body size and temperature on the molecular clock. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **102**, 140–145.
- Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB, Brown JH (2005b) Response to Clarke and Fraser: effects of temperature on metabolic rate. *Functional Ecology*, **20**, 400–404.
- Gillooly JF, Brown JH, West GB, Savage VM, Charnov EL (2001) Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, **293**, 2248–2251.
- Han WX (韩文轩), Fang JY (方精云) (2003) Allometry and its application in ecological scaling. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis* (北京大学学报), **39**, 583–593. (in Chinese with English abstract)
- Han WX (韩文轩), Fang JY (方精云) (2008) Review on the mechanism models of allometric scaling laws: 3/4 vs. 2/3 power. *Journal of Plant Ecology* (Chinese version) (植物生态学报), **32**, 951–960. (in Chinese with English abstract)
- Harrison S, Grace JB (2007) Biogeographic affinity helps explain productivity–richness relationships at regional and local scales. *The American Naturalist*, **170**, S5–S15.
- Hawkins BA, Albuquerque FS, Araújo MB, Beck J, Bini LM, Cabrero-Saúdo FJ, Castro-Parga I, Diniz-Filho JAF, Ferrer-Castán D, Field R, Gómez JF, Hortal J, Kerr JT, Kitching IJ, León-Cortés JL, Lobo JM, Montoya D, Moreno CJ, Olalla-tárraga MÁ, Pausas JG, Qian H, Rahbek C, Rodríguez MÁ, Sanders NJ, Williams P (2007a) A global evaluation of metabolic theory as an explanation for terrestrial species richness gradients. *Ecology*, **88**, 1877–1888.
- Hawkins BA, Diniz-Filho JAF, Bini LM, Araújo MB, Field R, Hortal J, Kerr JT, Rahbek C, Rodríguez MÁ, Sanders NJ (2007b) Metabolic theory and diversity gradients: where do we go from here? *Ecology*, **88**, 1898–1902.
- Hawkins BA, Diniz-Filho JAF, Weis AE (2005) The mid-domain effect and diversity gradients: is there anything to learn? *The American Naturalist*, **166**, e140–e143.
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Jetz W, Rahbek C (2001) Geometric constraints explain much of the species richness pattern in African birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **98**, 5661–5666.
- Jetz W, Rahbek C, Lichstein JW (2005) Local and global approaches to spatial data analysis in ecology. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 97–98.

- Kaspari M, O'Donnell S, Kercher JR (2000) Energy, density, and constraints to species richness: ant assemblages along a productivity gradient. *The American Naturalist*, **155**, 280–293.
- Kerr JT, Packer L (1997) Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high-energy regions. *Nature*, **385**, 252–254.
- Kimura M (1983) *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Laanisto L, Urbas P, Pärtel M (2008) Why does the unimodal species richness–productivity relationship not apply to woody species: a lack of clonality or a legacy of tropical evolutionary history? *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 320–327.
- Lanfear R, Thomas JA, Welch JJ, Brey T, Bromham L (2007) Metabolic rate does not calibrate the molecular clock. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **104**, 15388–15393.
- Latimer AM (2007) Geography and resource limitation complicate metabolism-based predictions of species richness. *Ecology*, **88**, 1895–1898.
- Ma WH (马文红), Fang JY (方精云) (2006) The relationship between species richness and productivity in four typical grasslands of northern China. *Biodiversity Science* (生物多样性), **14**, 21–28. (in Chinese with English abstract)
- McClain CR, White EP, Hurlbert AH (2007) Challenges in the application of geometric constraint models. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 257–264.
- Mittelbach GG, Schemske DW, Cornell HV, Allen AP, Brown JM, Bush MB, Harrison SP, Hurlbert AH, Knowlton N, Lessio HA, McCain CM, McCune AR, McDade LA, McPeck MA, Near TJ, Price TD, Ricklefs RE, Roy K, Sax DF, Schluter D, Sobel JM, Turelli M (2007) Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, **10**, 315–331.
- Mittelbach GG, Steiner CF, Steiner SM, Gross KL, Reynolds HL, Waide RB, Willig MR, Dodson SI, Gough L (2001) What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, **82**, 2381–2396.
- Pärtel M, Laanisto L, Zobel M (2007) Contrasting plant productivity–diversity relationships across latitude: the role of evolutionary history. *Ecology*, **88**, 1091–1097.
- Pärtel M, Zobel M (2007) Dispersal limitation may result in the unimodal productivity–diversity relationship: a new explanation for a general pattern. *Journal of Ecology*, **95**, 90–94.
- Ricklefs RE (2004) A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, **7**, 1–15.
- Rohde K (1992) Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos*, **65**, 514–527.
- Rosenzweig ML (1995) *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Roy K, Goldberg EE (2007) Origination, extinction, and dispersal: integrative models for understanding present-day diversity gradients. *The American Naturalist*, **170**, S71–S85.
- Sanders NS, Lessard JP, Fitzpatrick MC, Dunn R. (2007) Temperature, but not productivity or geometry, predicts elevational diversity gradients in ants across spatial grains. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 640–649.
- Savage V M, Gillooly JF, Brown JH, West GB, Charnov EL (2004) Effects of body size and temperature on population growth. *The American Naturalist*, **163**, 429–441.
- Scheiner SM, Willig MR (2005) Developing unified theories in ecology as exemplified with diversity gradients. *The American Naturalist*, **166**, 458–469.
- Srivastava DS, Lawton JH (1998) Why more productive sites have more species: experimental test of theory using tree-hole communities. *The American Naturalist*, **152**, 510–529.
- Stephens PR, Wiens JJ (2003) Explaining species richness from continents to communities: the time for speciation effect in emydid turtles. *The American Naturalist*, **161**, 112–128.
- Waide RB, Willig MR, Steiner CF, Mittelbach G, Gough L, Dodson SI, Juday GP, Parmenter R (1999) The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **30**, 257–300.
- Wang Q, Ni J, Tenhunen J (2005) Application of a geographically-weighted regression analysis to estimate net primary production of Chinese forest ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 379–393.
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (1997) A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, **276**, 122–126.
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (1999) A general model for the structure, function, and allometry of plant vascular systems. *Nature*, **400**, 664–667.
- Wiens JJ, Donoghue MJ (2004) Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 639–644.
- Willig MR, Kaufman DM, Stevens RD (2003) Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **34**, 273–309.
- Wright DH (1983) Species–energy theory: an extension of species–area theory. *Oikos*, **41**, 496–506.

(责任编辑: 张大勇 责任编辑: 周玉荣)