

物种多样性地理格局的能量假说

王志恒* 唐志尧 方精云

(北京大学城市与环境学院生态学系, 北京大学生态学研究教育中心,
北京大学地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871)

摘要: 物种多样性地理分布格局及其成因是生物地理学和宏观生态学研究的核心问题之一。为了解释物种多样性的分布格局, 人们提出了多种假说, 其中讨论最多的是能量假说。该假说认为, 物种多样性的变化受能量控制。根据能量的不同形式及其对物种多样性的影响机制, 能量假说包括以下几种形式: 生产力假说(productivity hypothesis)、水分—能量动态假说(water–energy dynamic hypothesis)、环境能量假说(ambient energy hypothesis)、寒冷忍耐假说(freezing tolerance hypothesis)以及生态学代谢假说(metabolic theory of ecology, MTE)。本文系统介绍了每种能量假说的含义、所使用的能量形式及表征变量, 以及对物种多样性的影响机制, 并对不同形式的能量假说进行了比较, 在此基础上, 分析了每种能量假说的优点和缺点以及各自面临的问题。

关键词: 物种多样性, 动能, 化学能, 温度, 生产力假说, 水分—能量动态假说, 环境能量假说, 寒冷忍耐假说, 生态学代谢假说

The species–energy hypothesis as a mechanism for species richness patterns

Zhiheng Wang*, Zhiyao Tang, Jingyun Fang

Department of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Center for Ecological Research & Education, and Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871

Abstract: Large-scale patterns of species diversity are one of the most important and attractive issues for ecology and biogeography. Many hypotheses have been proposed to understand the mechanisms that shape and maintain the diversity patterns. Among them, the energy hypothesis, which focuses on the influence of energy on species diversity, has generated the most attention. Based on the forms of energy and the mechanisms of energy effects on diversity patterns, five versions of the energy hypothesis have been recognized, i.e. productivity hypothesis, water–energy dynamic hypothesis, ambient energy hypothesis, freezing tolerance hypothesis, and metabolic theory of ecology. The current paper reviews the development of the energy hypothesis, and then presents the context, energy forms, variables, predictions, and underlying mechanisms for the five versions of the energy hypothesis. Furthermore, we discuss the advantages, shortcomings, and challenges of each version of the energy hypothesis.

Key words: species diversity, kinetic energy, thermal energy, productivity hypothesis, water–energy dynamic hypothesis, ambient energy hypothesis, freezing tolerance hypothesis, metabolic theory of ecology

物种多样性由赤道向两极的递减是地球表面最显著的生态格局之一, 对其成因的探讨一直吸引着生态学家和生物地理学家的兴趣(Rosenzweig, 1995; Brown & Lomolino, 1998)。在过去几十年中, 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(Palmer, 1994), 而且新的假说仍在不断地提出(Hubbell, 2001; Brown *et al.*, 2004; Colwell *et al.*, 2004)。其中, 以气候因素为基础的能量假说是目前讨论最多的假说之一。

生物地理学家很早就开始关注能量对物种多

收稿日期: 2009-06-22; 接受日期: 2009-11-30

基金项目: 国家自然科学基金(40638039, 90711002)

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

样性的可能影响, A. von Humboldt (1769–1859)在其植物地理学的研究中就认为, 能量影响着全球植物多样性的空间格局, 但他只给出了简单的描述, 而没有分析能量对物种多样性影响的机制(见Hawkins *et al.*, 2003a)。在20世纪50年代以后, 随着生态系统研究的深入, 能量对物种多样性的影响受到越来越多生态学家的关注。

早期关于物种多样性能量假说的分析, 起源于对生态系统营养级(trophic level)的研究。比如, Hutchinson(1959)认为, 由于生态系统的食物链长度受其能量输入的控制, 因此能量在不同营养级之间的转化过程可能会控制生态系统内的物种多样性。但第一次使用严格的统计方法定量地分析能量对物种多样性地理格局影响的学者, 当属J. H. Brown及其同事(Brown, 1981; Wright, 1983)。Brown(1981)认为, 能量对物种多样性的影响是通过两个途径实现的, 即能量的多少(capacity rule)以及能量在不同物种及不同个体之间的分配(allocation rule)。之后, Wright(1983)提出, 一个营养级的物种多样性受从低营养级中获得的能量控制, 而植物物种多样性则受太阳辐射能量的控制, 他据此修改了经典的岛屿生物地理学理论, 以能量代替面积, 即 $S = kE^z$ (其中, S 为物种多样性, E 为一个地区内某一营养级的能量输入, k 、 z 均为常数)。他研究了全球36个岛屿上的植物和鸟类物种多样性, 发现实际观测数据很好地支持了他的理论(Wright, 1983)。据此, 他首先使用“物种—能量假说(species-energy theory)”这一术语(Wright, 1983), 这被人们认为是能量假说的正式提出。在此后的20多年中, 人们开展了大量关于能量假说的理论和实证研究(Adams & Woodward, 1989; Cousins, 1989; Fraser & Currie, 1996; Guegan *et al.*, 1998; Kaspari *et al.*, 2000; Lennon *et al.*, 2000; Hurlbert, 2004; Storch *et al.*, 2006; Davies *et al.*, 2007; Evans *et al.*, 2008)。

本文基于已有的研究, 综述了影响物种丰富度分布格局的能量形式以及不同能量假说的基本假设、理论预测和已有实证检验, 并在此基础上分析了不同能量假说的可能机制以及将来有待解决的问题。

1 能量的不同形式

能量是生物的重要资源, 能量的多少决定了一

个地区对物种的承载能力(capacity) (Brown, 1981)。能量包括不同的形式, 而不同形式的能量对生物具有不同的作用。然而, 很多生态学家在研究中并没有区分不同能量形式之间的差异, 这可能是造成物种—能量假说研究中存在争议的原因之一。

Clarke和Gaston(2006)认为, 能量可以分为三种不同的形式: (1) 辐射能(radiation energy)或光合有效辐射(photosynthetically active radiation, PAR), 指波长介于400–700 nm的可见光, 可被植物用于光合作用; (2) 热能(thermal energy), 指一个地区的冷热气候特征, 通常用与温度相关的指标表征; (3) 吉布斯自由能(Gibbs free energy)或化学能(chemical energy), 指有机物被氧化所释放出来的能量, 通常指好氧生物的呼吸过程(对动物而言指分解代谢或异化作用), 是生物生长和各种生理活动的能量来源。

而Allen等(2007)则根据能量的作用机制, 将能量分为动能(kinetic energy)和势能(potential energy)两种形式。其中动能是指由于运动产生的能量。在生态学研究, 一般可以区分两种不同的动能: 一种是由分子运动产生的热量动能(thermal kinetic energy), 主要影响生物体内的化学反应过程, 通常用绝对温度(K)来衡量(Allen *et al.*, 2002); 另一种则是太阳辐射, 主要被植物用来进行光合作用。因此动能包括了Clarke和Gaston (2006)划分方法的辐射能和热能。而势能则指通过光合作用或同化作用储存在生物体内的化学能, 通常以净初级生产力(net primary production, NPP)或与之相关的指标来衡量, 如年实际蒸散量(actual annual evapotranspiration, AET) (Currie *et al.*, 2004)。

Evans等(2005)同样将能量划分为两种形式, 即太阳辐射能(solar energy matrices)和生产性能量(productive energy matrices)。前者指太阳辐射以及与之相关的其他变量, 比如年均温度和潜在蒸散量, 与Allen等(2007)的“动能”相对应; 后者则指一个地区NPP及与之相关的指标, 与Allen等(2007)的“势能”对应。

这三种对能量形式的区分方式在总体上来说是一致的, 这种区分有利于我们深入理解能量对物种多样性的影响机制。在下文的讨论中, 我们将更多地使用Allen等(2007)的划分(即动能和势能), 因为这种划分更具有物理学意义上的一般性。

一个地区的物种多样性是物种形成速率(speciation)、灭绝速率(extinction)、迁入速率以及迁出速率的直接结果。其中, 前两个过程在较长的时间尺度上起作用, 两者的差值被称为分化速率(diversification rate); 而后二者则在较短的时间尺度上起作用(Rosenzweig, 1995; Brown & Lomolino, 1998)。在物种多样性分布格局的研究中, 前两者受到了更多的关注, 所有的能量假说均试图建立能量与物种形成/灭绝速率的关系, 并以此解释物种多样性的地理格局。

虽然太阳辐射是植物乃至整个生物圈最根本的能量来源, 但实际上, 植物仅利用了到达地球表面的光合有效辐射的极小部分, 一般认为小于1% (Öpik & Rolfe, 2005)。这说明, 太阳辐射本身可能并不是限制物种多样性的因子。因此, 作为一个单独的因子, 太阳辐射很难解释地球表面物种多样性的地理格局(Clarke & Gaston, 2006)。比如赤道和北极的太阳辐射仅相差4倍, 但两个地区的物种多样性却相差数十倍(Barthlott *et al.*, 1996); 另一个极端的例子是世界屋脊——青藏高原地区, 虽然该地区太阳辐射很强, 且在东部的高寒草甸地区, 水分也不是明显的限制因子, 但物种多样性却很低(方精云等, 2004; 杨元合等, 2004)。由于太阳辐射本身难以解释物种多样性格局, 因而, 关于太阳辐射对物种多样性地理格局直接影响的研究较少, 大多研究集中在热量动能和势能(也即Clarke和Gaston (2006)提出的热能和化学能)对物种多样性格局的影响等方面。根据这两种能量形式对物种多样性的影响机制, 常见的能量假说包括以下五种类型: 生产力假说(productivity hypothesis)、水分—能量动态假说(water—energy dynamic hypothesis)、环境能量假说(ambient energy hypothesis)、寒冷忍耐假说(freezing tolerance hypothesis)以及生态学代谢假说(metabolic theory of ecology, MTE)。

2 生产力假说

生产力假说最早由J. H. Brown及其同事提出(Brown, 1981; Wright, 1983), 在有些研究中也称为更多个体假说(more individual hypothesis, MIH) (Gaston, 2000)或直接称为能量假说(Currie *et al.*, 2004)。其主要观点是: 环境能量的增加会提高一个地区的净初级生产力(NPP), 增加生物量的积累,

从而为动物提供更多的食物; 其结果就是使该地区动植物的种群规模(population size)增大, 使更多的个体能够共存, 从而提高了该地区的物种多样性(Brown, 1981; Wright, 1983; Gaston, 2000; Clarke & Gaston, 2006; Evans *et al.*, 2006)。因此, 这一假说中的能量是指一个地区的势能(Allen *et al.*, 2007)或化学能 (Clarke & Gaston, 2006)。在最近的研究中, 能量的这一作用机制被重新表述为: “大蛋糕能被分为更多块(the larger pie can be divided into more pieces) (Fuhrman *et al.*, 2008)”。

在对该假说的检验中, 一个地区的能量通常以NPP来表征(Adams & Woodward, 1989); 但由于NPP难以估算, 有的研究也用与之密切相关的其他指标来衡量, 比如实际蒸散量(AET) (Currie & Paquin, 1987)或干旱地区的年降雨/降水量(annual rainfall/precipitation) (Abramsky & Rosenzweig, 1984)以及归一化植被指数(normalized difference vegetation index, NDVI) (Hurlbert & Haskell, 2003; Evans *et al.*, 2006)等。实际蒸散量反映了一个地区在一年内, 由地表(植被、土壤和水表面)向大气输送的实际水量, 其数值大小受能量和水分的双重控制(Thornthwaite & Hare, 1955), 被认为是表征NPP的最好的单变量气候指标(Lieth & Box, 1972; Lieth, 1975)。归一化植被指数反映了一个地区的植被覆盖程度(或绿度, greenness), 通常与植被生产力具有良好的线性关系(Hurlbert & Haskell, 2003; Evans *et al.*, 2006)。

实测数据和模型模拟研究表明, 在全球尺度上, 群落的NPP由两极向赤道逐渐增加(Gurevitch *et al.*, 2002), 这与物种多样性的纬度梯度具有高度一致性, 在一定程度上支持了生物多样性的生产力假说(Mittelbach *et al.*, 2001; Willig *et al.*, 2003)。比如, Currie和Paquin(1987)对北美洲树木多样性的研究发现, 实际蒸散量是影响其地理格局的主导因子, 解释了其多样性变化的70%以上(图1); 同时, 他们发现, 利用北美洲树木多样性与实际蒸散量的关系能很好地预测爱尔兰和英国的树木多样性。在全球尺度上, 树木多样性与NPP成显著的指数关系, NPP解释了树木多样性变化的84–97%(Adams & Woodward, 1989)。对动物的研究也很好地支持了该假说。比如, Hawkins等(2003a)对全球鸟类多样性的研究发现, 其分布格局主要受年实际蒸散量的影响(图1)。

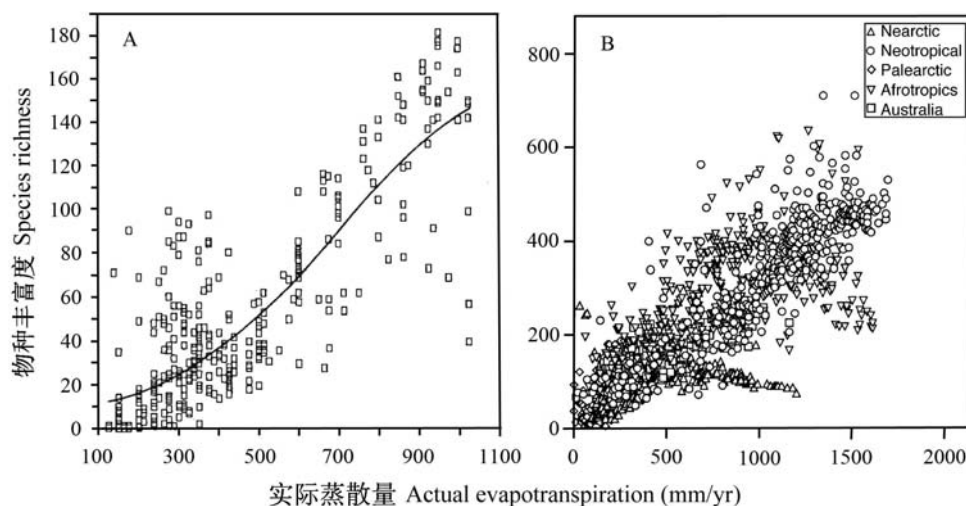


图1 北美洲树木(A, 引自Currie & Paquin, 1987)以及全球鸟类(B, 引自Hawkins *et al.*, 2003a)物种丰富度与实际蒸散量(AET)的关系。其中实际蒸散量反映了一个地区的净初级生产力; Nearctic, 新北区; Neotropical, 新热带区; Palearctic, 古北区; Afrotropics, 古热带区; Australia, 澳洲区。

Fig. 1 Relationships between species richness and actual evapotranspiration (AET) for North American trees (A, from Currie & Paquin, 1987) and global birds (B, from Hawkins *et al.*, 2003a). AET is a surrogate of net primary productivity (NPP).

虽然生产力假说得到了很多实际数据的支持, 但该假说仍面临两个关键问题。首先, 较高的生产力(或生物量)是否会增加一个地区的种群规模? 这一问题对不同的类群可能有不同的答案(Gaston, 2000)。研究发现, 脊椎动物, 特别是鸟类和哺乳动物的种群规模呈现明显的纬度梯度, 由赤道向两极逐渐递减(Storch, 2003), 这与陆地表面植被被NPP的纬度格局具有一致性。Evans等(2006)对北美洲鸟类种群大小与NDVI关系的研究也发现, 随NDVI增加, 鸟类种群增大。而对于植物, 一些生态学家认为, 森林群落的种群密度(指单位面积的个体总数)并没有明显的纬度梯度(Allen *et al.*, 2002, 2007)。并且, 还有研究显示, 随着单位面积内生物量的提高, 成熟个体的数量并非增加而是减少(Tilman & Pacala, 1993), 这些发现均不符合生产力假说的预测。

第二, 为什么更大的种群(即更多的个体)会分化成更多的物种来分享能量等资源, 而不是形成一个“超级”物种(Wright, 1983; Blackburn & Gaston, 1996; Clarke & Gaston, 2006)。对这个问题, 以往的研究已经提出了多种不同的观点。Brown(1981)和Wright(1983)认为, 较大的种群规模会提高一个地区每个物种的种群大小, 使更多的物种能够抵御环境波动, 从而降低物种的灭绝概率(也见Terborgh &

Winter, 1980; Lande, 1993; Srivastava & Lawton, 1998)。还有一些研究认为, 较大的种群规模包含更多的基因多样性, 使不同种群(或不同个体)能适应更多的新环境, 并进而可能在一定程度上增加不同种群之间的隔离程度; 从而提高了该地区的物种形成速率, 最终导致物种多样性的提高(Connell & Orias, 1964; Hubbell, 2001)。其他一些解释则认为, 一个群落的物种多样性与群落内的个体在不同种之间的分配有关。研究发现, 群落内的种群大小呈对数正态分布(Preston, 1962, 1968); 据此, 有些研究认为物种多样性是群落内的个体总数和最小生存种群的函数(Chave, 2004)。

在生产力假说提出之后, 很多生态学家开始研究生物多样性和生产力之间的关系(Guo & Berry, 1998; Weiher, 1999; Tilman *et al.*, 2001; Schmid, 2002; Allcock & Hik, 2003; Hawkins *et al.*, 2003a; Rajaniemi, 2003; Mulder *et al.*, 2004; Hoffmann & Dodson, 2005; Grace *et al.*, 2007; Sanders *et al.*, 2007; Zobel & Pärtel, 2008); 同时, 由于物种多样性的维持受到越来越大的威胁, 而物种多样性的丧失可能会严重危及全球生态系统功能, 也使生态学家对生物多样性与生态系统生产力关系的讨论越来越多。但以往的研究并未发现生物多样性与生产力之间的统一关系(Loreau, 1998, 2000; Loreau *et al.*,

2001)。在实际的观测中,物种多样性沿生产力梯度的变化趋势大体可以分为四类:单峰曲线、单调上升曲线、单调下降曲线以及没有显著关系(Waide *et al.*, 1999; Mittelbach *et al.*, 2001; Hunt *et al.*, 2005)。同时,物种多样性沿生产力梯度的格局存在明显的尺度效应,不同的类群之间也具有差异。在局地(local)尺度(比如局地的生物多样性实验)至景观尺度,植物多样性与生产力多呈单峰曲线关系,动物多样性与生产力则大多没有显著关系;而在洲际至全球尺度,植物和动物多样性与生产力的关系均以单调上升格局最为普遍(Waide *et al.*, 1999)。

在物种多样性—生产力关系的研究中,单调上升的曲线支持了生产力假说,但单峰曲线的右半部分(即随生产力增加,物种多样性下降的部分)以及多样性随生产力单调下降的格局,并不符合生产力假说的预测,因而在局地至景观尺度,物种多样性与生产力的关系可能并不支持生产力假说。比如, Tilman(1982)通过施肥实验发现,随着生产力的提高,群落物种丰富度先呈现快速的增加,但达到一个最大值之后则开始下降,而非如理论预测继续上升。Abramsky和Rosenzweig(1984)对以色列干旱地区的啮齿类动物多样性的研究同样发现,物种多样性与生产力(以降雨量作为一个替代指标)呈单峰关系。

对于物种多样性随生产力的提高而逐渐减小的现象,人们提出了多种解释,但尚未形成一致结论。比如, D. Tilman等人认为,生产力提高到一定程度之后,会导致一个地区生境和资源异质性的降低,从而导致物种多样性的下降(Tilman, 1982; Tilman & Pacala, 1993);而Abramsky和Rosenzweig(1984)则认为,沿着生产力的梯度存在一个干扰梯度,干扰的减弱使多样性呈现先增大后减小的单峰曲线格局(也见Rosenzweig, 1995);另外,物种多样性随生产力的提高而下降的格局也可能与竞争改变有关(Rosenzweig, 1995)。

3 环境能量假说

环境能量假说认为,物种丰富度的地理格局主要是由能量对物种生理活动的直接控制引起的(Turner, 2004),其主要代表人物有J. R. G. Turner和D. J. Currie等。这一假说有时也被称为“体温调节假说(thermoregulatory loads hypothesis)”(Lennon *et al.*,

2000)或“分布区限制假说(range limitation hypothesis)”(Evans *et al.*, 2005)。Currie(1991)则把这一假说总结为“良好的环境适合更多的物种生存(benign conditions permit more species)”。在这一假说中,能量指热量动能(Allen *et al.*, 2007),通常以年均温、最大潜在蒸散量(potential evapotranspiration, PET)、太阳辐射或日照时数等指标来衡量。

与生产力假说不同,环境能量假说认为,能量(指势能或化学能)并非通过在营养级之间的流动影响物种多样性(间接影响),而是通过直接影响生物个体的生理调节机制而改变物种多样性(Turner *et al.*, 1987, 1988; Currie, 1991; Currie *et al.*, 2004)。一般认为,在环境能量较高的地区,变温动物(比如两栖动物和爬行动物)的生理活动更加活跃,繁殖及养育后代过程中的能量利用效率更高;而在环境能量较低的地区,其生理活动所消耗的能量增加,从而降低繁殖及养育后代过程中的能量分配。与变温动物不同,恒温动物需要消耗大量的能量维持其体温,随着环境能量的提高,这一过程消耗的能量逐渐降低,从而使得这些物种能分配更多的能量用于繁殖和养育后代;其结果可能会提高物种的种群规模,降低物种的灭绝概率,从而增加物种多样性(Terborgh & Winter, 1980; Brown, 1981; Srivastava & Lawton, 1998)。

环境能量对物种多样性的影响已经得到多个研究的支持。比如,英国蝴蝶和蛾类的多样性均受夏季(5–9月)平均温度以及夏季日照的影响,这可能是因为较高的环境温度和较强的光照,会增强蝴蝶的生理活动(Turner *et al.*, 1987)。而Turner等(1988)对英国鸟类的研究则发现,夏候鸟的多样性随夏季均温升高而增大,但与冬季均温不相关;而冬候鸟的多样性则随冬季均温升高而增大,与夏季温度不相关。这说明,候鸟只受生活期内的温度影响,而其他时间的温度对其影响很小;随着生活期环境温度的提高,其用于维持体温等过程的能量消耗降低,这在另一个方面支持了环境能量假说。Currie(1991)对北美洲脊椎动物分布的研究发现,最大潜在蒸散量(PET)对其多样性格局的解释量远高于实际蒸散量(AET),他认为, PET主要是通过影响动物调节体温的过程,进而影响其多样性的变化。这说明,相对于生产力假说而言,环境能量假说能更好地解释北美洲脊椎动物的多样性格局。对

于伊比利亚半岛爬行动物(Schall & Pianka, 1977)以及北美蜥蜴多样性(Schall & Pianka, 1978)的研究, 也很好支持了环境能量假说。一些关于植物多样性的研究也同样支持环境能量假说。例如, 南非树木多样性与最冷月的潜在蒸散量(PET)呈显著的抛物线关系, 即随最冷月PET增大, 树木多样性先增大至某一值后再逐渐减小(O'Brien, 1993, 1998; O'Brien *et al.*, 1998; Field *et al.*, 2005); 而温度和PET对全球种子植物科多样性的地理格局具有很大影响, 但其关系受水分的调节(Francis & Currie, 2003; Currie & Francis, 2004)。

虽然环境能量假说得到了大量实际研究支持, 但仍存在一些关键问题尚待解决。实际观测数据显示, 多样性与温度或PET之间的关系并非线性。很多研究发现, 随着环境能量的提高, 多样性逐渐增加, 但在环境能量达到某一个阈值后, 物种多样性也会达到一个上限; 此后, 随能量提高, 多样性或变化很小, 或逐渐下降。比如, 北美洲脊椎动物多样性(Currie, 1991)、南非树木多样性(O'Brien, 1993,

1998; O'Brien *et al.*, 1998; Field *et al.*, 2005)以及全球种子植物科多样性(Francis & Currie, 2003; Currie & Francis, 2004)沿环境能量梯度的变化均呈非线性趋势(图2)。合理解释这一关系, 将增进我们对于物种多样性格局成因的理解。

另外, 一些生态学家认为, 虽然温度对物种多样性具有重要影响, 但温度是衡量生物体获得或失去能量的趋势, 并不等同于能量(Huston, 2003; Clarke & Gaston, 2006)。对动物来说, 即使有合适的温度, 如果没有食物他们也无法生存。但值得说明的是, 绝大部分生态学研究的对象均存在于单一介质中, 也即大气(如鸟类、陆生哺乳动物, Jetz & Rahbek, 2002; Hawkins & Porter, 2003; McCain, 2004, 2005, 2007)、水(如鱼类、浮游生物, Macpherson & Duarte, 1994; Zhao *et al.*, 2006; Walker & Cyr, 2007; Reyjol *et al.*, 2007; Fuhrman *et al.*, 2008)或土壤(如土壤动物, Andre *et al.*, 2002)。虽然不同介质之间的比热相差很大, 但其自身的比热在不同地区相差很小, 因此在单独研究某一种介质

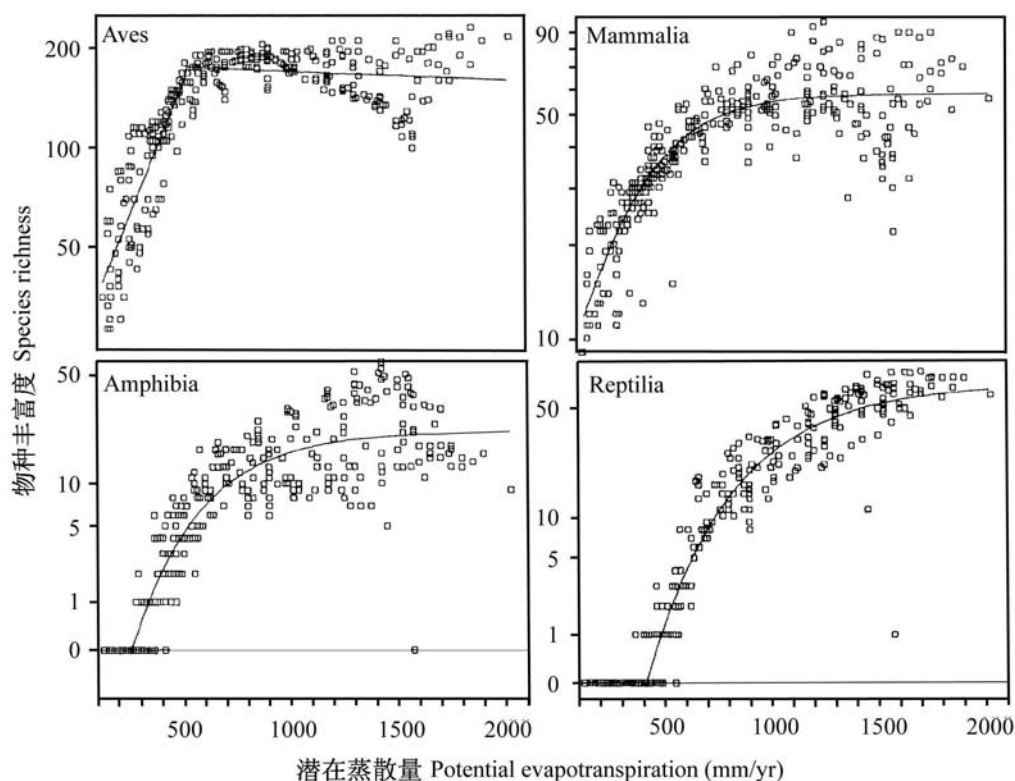


图2 北美洲脊椎动物多样性与环境能量(以最大潜在蒸散表示, PET)的关系(引自Currie, 1991)。Aves: 鸟类; Mammalia: 哺乳动物; Amphibia: 两栖动物; Reptilia: 爬行动物。

Fig. 2 Relationships between species richness of North American vertebrates and ambient energy measured by potential evapotranspiration (PET) (from Currie, 1991).

中的物种多样性梯度时, 温度能在一定程度上反映不同地区热量动能的多少; 但当研究对象跨越不同的介质时, 温度也许不能很好地反映环境热量动能的变化梯度。

4 寒冷忍耐假说

寒冷忍耐假说认为, 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(Hawkins, 2001; Hawkins *et al.*, 2003a)。这一假说可能来源于人们对环境“好坏”的直觉。很多人认为, 对于物种的生存来说, 冬季严寒的气候使北方地区的环境变得更加“恶劣”; 与此相反, 南方地区温暖的气候更适合物种的生存(Hutchinson, 1959; Clarke & Gaston, 2006)。这一假说有时也被称为“生理容忍假说(physiological tolerance hypothesis)”(Currie *et al.*, 2004)或“低温限制假说”, 也有些生态学家将这一假说作为环境能量假说的一种。在寒冷忍耐假说中, 能量指热量动能, 通常用一个地区的冬季平均温度、最冷月均温或年极端低温表示。与前两类能量假说相比, 对于这一假说的研究相对较少。

对植物分布的研究为该假说提供了很多证据。如Sakai和Weiser(1973)研究发现, 北美洲部分树木的分布区主要受冬季低温的控制。在东亚地区, Sakai和Malla(1981)认为喜马拉雅山地区物种的垂直分布可能也受冬季低温的影响; Fang和Yoda(1991)指出中国的常绿阔叶林不能分布到平均极端最低温低于 -3°C 至 -2°C 的地区。Woodward(1987)总结了不同物种对冬季低温的忍耐性, 发现大部分热带木本植物无法在 0°C 以下的地区生存; 热带干旱地区落叶植物的生存温度下限介于 $0-10^{\circ}\text{C}$ 之间; 亚热带和温带地区的常绿阔叶木本植物虽然能忍受较低的温度, 但也无法忍受低于 -15°C 的冬季温度; 温带落叶阔叶树种能忍受 -40°C 的冬季低温; 针叶树种的生存温度下限则更低, 可达到 -45°C ; 一些温带树种或针叶树种甚至不存在低温限制, 因而能够在极端的低温环境下生存, 如杨属(*Populus*)、桦属(*Betula*)以及落叶松属(*Larix*)的某些物种(也见Sakai, 1979; Prentice *et al.*, 1992)。

与此相反, Hawkins等(2003a)发现, 最冷月均温对全球鸟类多样性地理格局的解释量远低于实际

蒸散量(AET)。因此他们认为鸟类多样性并不受冬季严寒的影响, 而受能量(指势能或化学能)输入的限制。Turner等(1987)的研究则显示, 英国蛾类多样性与冬季均温呈负相关关系, 即随冬季均温下降, 蛾类多样性逐渐增加, 这一结果也不支持寒冷忍耐假说。这可能是由于蛾在冬季处于冬眠状态, 较高的冬季温度会提高其呼吸速率, 减少其储存的能量, 并最终影响其物种多样性(Turner *et al.*, 1987)。

环境的“恶劣”与否是相对的, 与水生生物进化为陆生生物时所面临的由水体到陆地的环境变化相比, 冬季严寒的恶劣程度可能远低于前者。因此, 这一假说面临的一个问题是: 既然某些物种能适应严寒的气候, 为什么其他物种不能(Hutchinson, 1959)? 这一问题质疑了寒冷忍耐假说的一般性, 而这一问题的答案则可能涉及物种的进化历史以及研究的时间尺度。最近的一些研究认为, 在始新世(Eocene)以前, 地球的气候类似于湿热的热带/亚热带地区, 在早第三纪(Paleogene)晚期, 全球的气候才逐渐变冷(Latham & Ricklefs, 1993; Qian & Ricklefs, 2000); 由于绝大部分物种的祖先在湿热环境中进化, 不具备抵御寒冷的机制, 因而分布受低温的控制(Latham & Ricklefs, 1993; Wiens & Donoghue, 2004; Ricklefs, 2007; Hawkins & DeVries, 2009)。

5 生态学代谢假说

最近, J. H. Brown及其同事提出了生态学代谢理论(也称代谢理论, Gillooly *et al.*, 2001; Allen *et al.*, 2002; Brown *et al.*, 2004), 并尝试利用这一理论从机制上解释物种多样性的地理格局(包括纬度格局和海拔格局)与温度的关系。这种机制性解释主要基于个体新陈代谢速率(metabolic rate, B)与体形大小(M)及绝对温度(T)的关系(Allen *et al.*, 2002; 也见Brown *et al.*, 2004)。人们将这一基于代谢理论的物种多样性假说称为生态学代谢假说(或称代谢假说), 假说中的能量指热量动能, 一般用绝对温度来表示。该理论预测物种丰富度的对数与绝对温度的倒数($1/kT$, k 为Boltzmann常数)呈线性关系, 其斜率在 -0.70 至 -0.60 之间, 即:

$$\ln(S) = C - E \times (1/kT)$$

其中 S 为物种数量, T 为绝对温度, E 为生物进行新陈

代谢的活化能, k 为 Boltzmann 常数 ($k = 8.62 \times 10^{-5} \text{ eV K}^{-1}$)。该假说提出之后, 引起了生态学家的广泛关注和争论 (Allen *et al.*, 2003; Brown *et al.*, 2003; Huston, 2003; Storch, 2003; Gillooly & Allen, 2007; Hawkins *et al.*, 2007a, b)。对于生态学代谢理论的详细内容, 我们将另文详细论述(见王志恒等, 2009)。

6 水分—能量动态假说

水分—能量动态假说(有时简称为水热动态假说或水分假说)最早由 E. M. O'Brien 及其同事们提出, 其主要观点是认为物种多样性的尺度格局由水分和能量共同决定 (O'Brien, 1993; Hawkins *et al.*, 2003b)。这一假说中的能量指热量动能(或热能) (Clarke & Gaston, 2006; Allen *et al.*, 2007), 通常用潜在蒸散量 (O'Brien, 1993, 1998; O'Brien *et al.*, 1998) 或温度表示; 而水分一般指液态水, 通常用一个地区的年降雨量表示 (O'Brien, 1993, 2006)。近年来, 有些研究用实际蒸散量 (AET) 来衡量一个地区的水热动态 (Kreft & Jetz, 2007)。实际蒸散量受能量和水分的共同影响, 在水分充足时(也即有足够的水分用于蒸散), 其大小受能量控制, 而在水分不足时则受水分控制。因此, 实际蒸散量反映了一个地区的水热动态平衡 (O'Brien, 1993; Hawkins *et al.*, 2003a)。

水热动态假说主要基于水分对生物体能量利用过程的影响。研究发现, 在植物的生理活动中, 液态水不仅是生物化学过程重要的溶剂, 也是很多生化反应(比如光合作用和呼吸作用等)的重要反应物或产物 (Gurevitch *et al.*, 2002; Clarke & Gaston, 2006; O'Brien, 2006)。同时, 液态水的运动是植物吸收和运输营养物质的动力 (Gurevitch *et al.*, 2002); 这些过程均对植物的能量利用过程(比如光合作用和呼吸作用)具有重要的影响。水在不同的能量条件下呈现不同的状态, 当能量太低时(温度 0°C 以下), 水以冰的形式存在; 当能量太高时(温度 100°C 以上), 水变为水蒸汽。以这两种状态存在的水分无法作为溶剂和反应物参与植物的能量利用过程。只有当水分以液态的形式存在时, 才能影响植物的能量利用过程。因此, O'Brien 等人认为, 由于水分的作用, 能量对物种多样性的影响呈现抛物线形式, 即随能量升高, 多样性先升高后下降 (O'Brien, 1993, 1998, 2006; O'Brien *et al.*, 1998), 因而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, 并进而影响植物多样性格局 (O'Brien, 1993; Gurevitch *et al.*, 2002)。比如, 在沙漠地区, 虽然能量充足, 但由于水分的限制, 植物无法利用这些能量进行光合作用 (O'Brien, 2006), 从而解释了为什么沙漠地区拥有极低的物种多样性。

早期, 这一假说主要被用来解释维管束植物, 特别是木本植物的多样性分布格局。比如, E. M. O'Brien 及其同事利用这一假说解释南非树木物种丰富度的地理格局, 发现水热动态(降雨量和最冷月蒸散量)解释了南非树木多样性变化的 79% (O'Brien, 1993; O'Brien *et al.*, 1998)。她们利用南非树木数据建立了水热动态模型, 并用该模型预测了南、北美洲和中国木本植物的分布格局 (O'Brien, 1998; O'Brien *et al.*, 1998; Field *et al.*, 2005)。但需要说明的是, 虽然这一模型解释了南非树木多样性格局, 但模型中的最冷月蒸散量在北温带大部分地区均为 0, 因而无法反映实际的能量输入, 因此 Hawkins 等人建议使用其他的指标(比如最冷月均温等)代替最冷月蒸散量 (Hawkins *et al.*, 2007)。对北美、欧洲树木多样性以及全球种子植物科多样性的研究也很好地支持了这一假说 (Francis & Currie, 2003; Currie & Francis, 2004; Hawkins *et al.*, 2007c; Montoya *et al.*, 2007)。如 Francis 和 Currie 等人对全球种子植物科多样性地理格局的分析显示, 水分亏缺 (water deficit, WD, 反映了一个地区的干旱程度) 和潜在蒸散量共同决定了种子植物的多样性格局, 且多样性与能量(以温度或潜在蒸散量表示)之间呈抛物线关系, 从而支持了这一假说 (Francis & Currie, 2003; Currie & Francis, 2004)。在最近的研究中, Hawkins 等 (2003a, 2005) 用这一假说解释了鸟类多样性的分布格局, 但他们认为, 水热动态对动物的影响可能是间接的, 是通过对植物生产力和生物量的影响实现的。

虽然水分和能量均对物种多样性具有显著的影响, 但二者的相对重要性在不同地区具有很大差异。Hawkins 等 (2003b) 对 85 个关于能量和水分效应的研究发现, 在能量较低的北方地区, 能量是限制物种多样性的主导因子; 而在南方地区, 能量并不对物种的生理活动构成限制, 因而不是多样性格局的主导因子, 相反, 水分则成为主导因子。Whittaker 等 (2007) 对欧洲鸟类和蝴蝶多样性的研究很好地支持了这一结论。

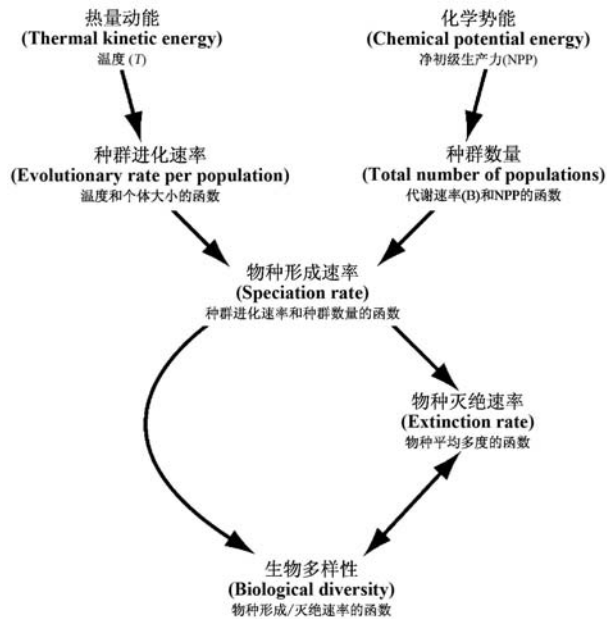


图3 热量动能和势能对物种多样性的影响机制(引自Allen et al., 2007)

Fig. 3 Collective mechanisms for influences of thermal kinetic energy and potential energy on species diversity (from Allen et al., 2007).

7 小结

我们对5种不同的能量假说进行了简单的描述。在已有的研究中,每一种假说都在不同程度上得到了实际观测数据的支持;同时,每种假说都存在自身的优点以及有待解决的问题。因此,对于不同假说的优劣,目前尚未形成一致结论。已有研究发现,对于不同的生物类群,主导其物种多样性地理格局的能量形式以及能量对多样性的影响机制可能是不同的,因而不同假说的适用性可能也是不同的。Gaston(2000)认为,植物可能受能量和水分的共同影响;而动物则主要受能量的影响,水分的作用较小。Allen等(2007)认为,物种多样性的地理格局是由动能和势能共同决定的,但二者通过两个不同的机制影响多样性格局;同时,对不同的类群,二者的相对重要性也有很大差异(图3)。由于恒温动物的体温在不同地区基本保持不变,其代谢速率不随环境温度而变化,从而无法用生态学代谢理论解释其物种多样性格局;而较高的生产力为恒温动物提供了更多的食物资源,从而会提高种群规模,因而其多样性格局可能主要受势能,即不同地区的生产力控制。对变温动物和植物而言,其新陈代谢速

率随环境温度升高而升高,直接结果就是缩短物种的世代时间和提高突变速率,进而提高物种形成速率和物种多样性,因此,热量动能可能主导了变温动物和植物的多样性格局。基于此,构建包含动能和势能的统一模型,研究二者如何共同影响物种多样性,将有助于我们理解物种多样性格局的成因。

参考文献

- Abramsky Z, Rosenzweig ML (1984) Tilman's predicted productivity-diversity relationship shown by desert rodents. *Nature*, **309**, 150-151.
- Adams JM, Woodward FI (1989) Patterns in tree species richness as a test of the glacial extinction hypothesis. *Nature*, **339**, 699-701.
- Allcock KG, Hik DS (2003) What determines disturbance-productivity-diversity relationships? The effect of scale, species and environment on richness patterns in an Australian woodland. *Oikos*, **102**, 173-185.
- Allen AP, Brown JH, Gillooly JF (2002) Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science*, **297**, 1545-1548.
- Allen AP, Brown JH, Gillooly JF (2003) Response to comment on "global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule". *Science*, **299**, 346.
- Allen AP, Gillooly JF, Brown JH (2007) Recasting the species-energy hypothesis: the different roles of kinetic and potential energy in regulating biodiversity. In: *Scaling Biodiversity* (eds Storch D, Marquet PA, Brown JH), pp. 283-299. Cambridge University Press, Cambridge.
- Andre HM, Ducarme X, Lebrun P (2002) Soil biodiversity: myth, reality or conning? *Oikos*, **96**, 3-24.
- Barthlott W, Lauer W, Placke A (1996) Global distribution of species diversity in vascular plants: towards a world map of phytodiversity. *Erdkunde*, **50**, 317-327.
- Blackburn T, Gaston K (1996) A sideways look at patterns in species richness, or why there are so few species outside the tropics. *Biodiversity Letters*, **3**, 44-53.
- Brown J (1981) Two decades of homage to Santa Rosalia: toward a general theory of diversity. *Integrative and Comparative Biology*, **21**, 877-888.
- Brown JH, Lomolino MV (1998) *Biogeography*, 2nd edn. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Brown JH, Allen AP, Gillooly JF (2003) Response: heat and biodiversity. *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.
- Chave J (2004) Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, **7**, 241-253.
- Clarke A, Gaston KJ (2006) Climate, energy and diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **273**, 2257-2266.
- 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.
- Connell JH, Orias E (1964) The ecological regulation of species diversity. *The American Naturalist*, **98**, 399–414.
- Cousins SH (1989) Species richness and the energy theory. *Nature*, **340**, 350–351.
- 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.
- Currie DJ, Paquin V (1987) Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature*, **329**, 326–327.
- Currie DJ (1991) Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *The American Naturalist*, **137**, 27–49.
- Currie DJ, Mittelbach GG, Cornell HV, Field R, Guegan JF, Hawkins BA, Kaufman DM, Kerr JT, Oberdorff 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.
- Davies RG, Orme CDL, Storch D, Olson VA, Thomas GH, Ross SG, Ding TS, Rasmussen PC, Bennett PM, Owens IPF, Blackburn T, Gaston KJ (2007) Topography, energy and the global distribution of bird species richness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**, 1189–1197.
- 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.
- Evans KL, Newson SE, Storch D, Greenwood JJD, Gaston KJ (2008) Spatial scale, abundance and the species–energy relationship in British birds. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 395–405.
- Evans KL, Warren PH, Gaston KJ (2005) Species–energy relationships at the macroecological scale: a review of the mechanisms. *Biological Reviews*, **80**, 1–25.
- Fang JY (方精云), Kanzaki M, Wang XP (王襄平), Yoda K, Sun SZ (孙世洲), Shimota K (2004) Community structure of alpine sparse vegetation and effects of microtopography in Pushila, Everest-Choyu region, Tibet, China. *Biodiversity Science* (生物多样性), **12**, 190–199. (in Chinese with English abstract)
- Fang JY, Yoda K (1991) Climate and vegetation of China V: effects of climate factors on the upper limit of distribution of evergreen broadleaf forest. *Ecological Research*, **6**, 113–125.
- Field R, O'Brien EM, Whittaker RJ (2005) Global models for predicting woody plant richness from climate: development and evaluation. *Ecology*, **86**, 2263–2277.
- Francis AP, Currie DJ (2003) A globally consistent richness–climate relationship for angiosperms. *The American Naturalist*, **161**, 523–536.
- Fraser RH, Currie DJ (1996) The species richness–energy hypothesis in a system where historical factors are thought to prevail: coral reefs. *The American Naturalist*, **148**, 138–159.
- Fuhrman JA, Steele JA, Hewson I, Schwalbach MS, Brown MV, Green JL, Brown JH (2008) A latitudinal diversity gradient in planktonic marine bacteria. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **105**, 7774–7778.
- Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**, 220–227.
- Gillooly JF, Allen AP (2007) Linking global patterns in biodiversity to evolutionary dynamics using metabolic theory. *Ecology*, **88**, 1890–1894.
- Gillooly JF, Brown JH, West GB, Savage VM, Charnov EL (2001) Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, **293**, 2248–2251.
- Grace JB, Anderson TM, Smith MD, Seabloom E, Andelman SJ, Meche G, Weiher E, Allain LK, Jutila H, Sankaran M, Knops J, Ritchie M, Willig MR (2007) Does species diversity limit productivity in natural grassland communities? *Ecology Letters*, **10**, 680–689.
- Guegan J-F, Lek S, Oberdorff T (1998) Energy availability and habitat heterogeneity predict global riverine fish diversity. *Nature*, **391**, 382–384.
- Guo Q, Berry WL (1998) Species richness and biomass: dissection of the hump-shaped relationships. *Ecology*, **79**, 2555–2559.
- Gurevitch J, Scheiner S, Fox G (2002) *The Ecology of Plants*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA.
- Hawkins BA (2001) Ecology's oldest pattern? *Trends in Ecology and Evolution*, **16**, 470.
- Hawkins BA, Albuquerque FS, Araújo MB, Beck J, Bini LM, Cabrero-Sanudo FJ, Castro-Parga I, Diniz-Filho JAF, Ferrer-Castán D, Field R, Gómez J, Hortal J, Kerr JT, Kitching IJ, León-Cortés JL, Lobo JM, Montoya D, Moreno JC, Olalla-Tárraga M, Pausas JG, Qian H, Rahbek C, Rodríguez M, 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, DeVries PJ (2009) Tropical niche conservatism and the species richness gradient of North American butterflies. *Journal of Biogeography*, **36**, 1698–1711.
- Hawkins BA, Diniz-Filho JAF, Bini LM, Araújo MB, Field R, Hortal J, Kerr JT, Rahbek C, Rodríguez MA, Sanders NJ (2007b) Metabolic theory and diversity gradients: where do we go from here? *Ecology*, **88**, 1898–1902.
- Hawkins BA, Diniz-Filho JAF, Soeller SA (2005) Water links the historical and contemporary components of the Australian bird diversity gradient. *Journal of Biogeography*, **32**, 1035–1042.
- Hawkins BA, Field R, Cornell HV, Currie DJ, Guegan J-F, Kaufman DM, Kerr JT, Mittelbach GG, Oberdorff T, O'Brien EM, Porter EE, Turner JRG (2003b) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, **84**, 3105–3117.
- Hawkins BA, Montoya D, Rodríguez M, Olalla-Tárraga M, Zavala M (2007c) Global models for predicting woody plant richness from climate: comment. *Ecology*, **88**, 255–259.
- Hawkins BA, Porter EE (2003) Relative influences of current and historical factors on mammal and bird diversity patterns in deglaciated North America. *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 475–481.

- Hawkins BA, Porter EE, Diniz-Filho JAF (2003a) Productivity and history as predictors of the latitudinal diversity gradient of terrestrial birds. *Ecology*, **84**, 1608–1623.
- Hoffmann MD, Dodson SI (2005) Land use, primary productivity, and lake area as descriptors of zooplankton diversity. *Ecology*, **86**, 255–261.
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Hunt G, Cronin TM, Roy K (2005) Species–energy relationship in the deep sea: a test using the quaternary fossil record. *Ecology Letters*, **8**, 739–747.
- Hurlbert AH, Haskell JP (2003) The effect of energy and seasonality on avian species richness and community composition. *The American Naturalist*, **161**, 83–97.
- Hurlbert AH (2004) Species–energy relationships and habitat complexity in bird communities. *Ecology Letters*, **7**, 714–720.
- Huston MA (2003) Heat and biodiversity. *Science*, **299**, 512.
- Hutchinson GE (1959) Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, **93**, 145–159.
- Jetz W, Rahbek C (2002) Geographic range size and determinants of avian species richness. *Science*, **297**, 1548–1551.
- 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.
- Kreft H, Jetz W (2007) Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **104**, 5925–5930.
- Lande R (1993) Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *The American Naturalist*, **142**, 911–927.
- Latham RE, Ricklefs RE (1993) Global patterns of tree species richness in moist forests: energy–diversity theory does not account for variation in species richness. *Oikos*, **67**, 325–333.
- Lennon JJ, Greenwood JJD, Turner JRG (2000) Bird diversity and environmental gradients in Britain: a test of the species–energy hypothesis. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 581–598.
- Lieth H, Box E (1972) Evapotranspiration and primary productivity: CW Thornthwaite memorial model. *Publications in Climatology*, **25**, 37–46.
- Lieth H (1975) Modeling the primary productivity of the world. *Primary Productivity of the Biosphere*, **14**, 237–263.
- Loreau M (1998) Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **95**, 5632–5636.
- Loreau M (2000) Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, **91**, 3–17.
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle DA (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, **294**, 804–808.
- MacPherson E, Duarte CM (1994) Patterns in species richness, size, and latitudinal range of East Atlantic fishes. *Ecography*, **17**, 242–248.
- McCain CM (2004) The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. *Journal of Biogeography*, **31**, 19–31.
- McCain CM (2005) Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology*, **86**, 366–372.
- McCain CM (2007) Area and mammalian elevational diversity. *Ecology*, **88**, 76–86.
- Mittelbach GG, Steiner CF, Scheiner 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.
- Montoya D, Rodríguez MA, Zavala MA, Hawkins BA (2007) Contemporary richness of Holarctic trees and the historical pattern of glacial retreat. *Ecography*, **30**, 173–182.
- Mulder CPH, Bazeley-White E, Dimitrakopoulos PG, Hector A, Scherer-Lorenzen M, Schmid B (2004) Species evenness and productivity in experimental plant communities. *Oikos*, **107**, 50–63.
- O'Brien EM (1993) Climatic gradients in woody plant species richness: towards an explanation based on an analysis of southern Africa's woody flora. *Journal of Biogeography*, **20**, 181–198.
- 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, Whittaker RJ, Field R (1998) Climate and woody plant diversity in southern Africa: relationships at species, genus and family levels. *Ecography*, **21**, 495–509.
- Öpik H, Rolfe S (2005) *The Physiology of Flowering Plants*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Palmer M (1994) Variation in species richness: towards a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica*, **29**, 511–530.
- Prentice IC, Cramer W, Harrison SP, Leemans R, Monserud RA, Solomon AM (1992) A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography*, **19**, 117–134.
- Preston FW (1962) The canonical distribution of commonness and rarity, Part I. *Ecology*, **43**, 185–215.
- Preston FW (1968) On modeling islands. *Ecology*, **49**, 592–594.
- Qian H, Ricklefs RE (2000) Large-scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants. *Nature*, **407**, 180–182.
- Rajaniemi TK (2003) Explaining productivity–diversity relationships in plants. *Oikos*, **101**, 449–457.
- Reyjol Y, Hugueny B, Pont D, Bianco PG, Beier U, Caiola N, Casals F, Cowx I, Economou A, Ferreira T, Haidvogel G, Noble R, de Sostoa A, Vigneron T, Virbickas T (2007) Patterns in species richness and endemism of European freshwater fish. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 65–75.
- Ricklefs RE (2007) History and diversity: explorations at the

- intersection of ecology and evolution. *The American Naturalist*, **170**, S56–S70.
- Rosenzweig ML (1995) *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Sakai A, Malla SB (1981) Winter hardiness of tree species at high altitudes in the east Himalaya, Nepal. *Ecology*, **62**, 1288–1298.
- Sakai A, Weiser CJ (1973) Freezing resistance of trees in North America with reference to tree regions. *Ecology*, **54**, 118–126.
- Sakai A (1979) Freezing avoidance mechanism of primordial shoots of conifer buds. *Plant and Cell Physiology*, **20**, 1381–1390.
- Sanders NJ, Lessard J-P, Fitzpatrick MC, Dunn RR (2007) Temperature, but not productivity or geometry, predicts elevational diversity gradients in ants across spatial grains. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 640–649.
- Schall J, Pianka E (1977) Species densities of reptiles and amphibians on the Iberian Peninsuls. *Doñana, Acta Vertebrata*, **4**, 27–34.
- Schall JJ, Pianka ER (1978) Geographical trends in numbers of species. *Science*, **201**, 679–686.
- Schmid B (2002) The species richness–productivity controversy. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 113–114.
- Srivastava D, Lawton J (1998) Why more productive sites have more species: an experimental test of theory using tree-hole communities. *The American Naturalist*, **152**, 510–529.
- Storch D (2003) Comment on “global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule”. *Science*, **299**, 346b.
- Storch D, Davies RG, Zajicek S, Orme CDL, Olson V, Thomas GH, Ding T-S, Rasmussen PC, Ridgely RS, Bennett PM, Blackburn TM, Owens IPF, Gaston KJ (2006) Energy, range dynamics and global species richness patterns: reconciling mid-domain effects and environmental determinants of avian diversity. *Ecology Letters*, **9**, 1308–1320.
- Terborgh J, Winter B (1980) Some causes of extinction. In: *Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective* (eds Soule ME, Wilcox BA), pp. 119–134. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA
- Thorntwaite CW, Hare FK (1955) Climatic classification in forest. *Unasylva*, **9**, 51–59.
- Tilman D, Pacala S (1993) The maintenance of species richness in plant communities. In: *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives* (eds Ricklefs RE, Schluter D). University of Chicago Press, Chicago.
- Tilman D (1982) *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman D, Reich PB, Knops J, Wedin D, Mielke T, Lehman C (2001) Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, **294**, 843–845.
- Turner JRG (2004) Explaining the global biodiversity gradient: energy, area, history and natural selection. *Basic and Applied Ecology*, **5**, 435–448.
- Turner JRG, Gatehouse CM, Corey CA (1987) Does solar energy control organic diversity? Butterflies, moths and the British climate. *Oikos*, **48**, 195–205.
- Turner JRG, Lennon JJ, Lawrenson JA (1988) British bird species distributions and the energy theory. *Nature*, **335**, 539–541.
- Walker SC, Cyr H (2007) Testing the standard neutral model of biodiversity in lake communities. *Oikos*, **116**, 143–155.
- Wang ZH (王志恒), Tang ZY (唐志尧), Fang JY (方精云) (2009) Metabolic theory of ecology: an explanation for species richness patterns based on the metabolic processes of organisms. *Biodiversity Science* (生物多样性), **17**, 625–634. (in Chinese with English abstract)
- 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.
- Weiher E (1999) The combined effects of scale and productivity on species richness. *Journal of Ecology*, **87**, 1005–1011.
- Whittaker RJ, Nogues-Bravo D, Araujo MB (2007) Geographical gradients of species richness: a test of the water–energy conjecture of Hawkins *et al.* (2003) using European data for five taxa. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 76–89.
- 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.
- Woodward FI (1987) *Climate and Plant Distribution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wright DH (1983) Species–energy theory: an extension of species–area theory. *Oikos*, **41**, 496–506.
- Yang YH (杨元合), Rao S (饶胜), Hu HF (胡会峰), Chen AP (陈安平), Ji CJ (吉成均), Zhu B (朱彪), Zuo WY (左闻韵), Li XR (李轩然), Shen HH (沈海花), Wang ZH (王志恒), Tang YH (唐艳鸿), Fang JY (方精云) (2004) Plant species richness of alpine grasslands in relation to environmental factors and biomass on the Tibetan Plateau. *Biodiversity Science* (生物多样性), **12**, 200–205. (in Chinese with English abstract)
- Zhao S, Fang J, Peng C, Tang Z, Piao S (2006) Patterns of fish species richness in China’s lakes. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 386–394.
- Zobel M, Pärtel M (2008) What determines the relationship between plant diversity and habitat productivity? *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 679–684.