物种多样性变化格局与时空尺度*

周红章 于晓东 罗天宏 何君觐
(中国科学院动物研究所 , 北京 100080)

摘 要 物种多样性时空格局作为生物多样性研究的重要内容 ,是针对物种的数量变化和物种的生物学多样性程度 ,在不同尺度范围内探讨物种多样性的时空格局及其变化规律。本文首先讨论物种多样性的空间格局 ,特别是不同尺度上的“物种 - 面积”模式 ,分析了纬度梯度、栖息地因素对物种多样性格局形成的作用。在时间尺度上 ,本文分析了物种多样性在不同时间尺度的变化格局 :从生物长期进化的地史时间看 ,物种多样性稳定增长受到周期性大绝灭事件中断。最新研究表明 ,物种多样性时间格局决定于最近一次大绝灭后的初始状态。在较短的时间范围内 ,如生态群落演替、季节周期等 ,物种多样性变化呈现特殊的模式。此外 ,也发现寄主上寄生物种的多样性有随着时间而增加的趋势。

关键词 物种多样性 ,时空变化格局

How does species diversity change ?Spatio-temporal patterns and scales/ZHOU Hong_Zhang , YU Xiao_Dong , LUO Tian_Hong , HE Jun_Jian

Abstract It is an important part of biodiversity research to discover the patterns of species diversity over space and time in different scales and to find the mechanisms that control the pattern forming. These are also considered to be the main goals of studies on species diversity , which lay special emphasis on how the number of species changes and how great the species diverse with different biological attributes. This paper discusses at first the spatial patterns of species diversity , especially the modes of “species_area” from different aspects. The factors like latitudinal changes and habitat heterogeneity are considered to see how they affect the pattern forming of species diversity. Secondly , the paper’s discussion is concentrated on the patterns of species diversity over time. In the long_term evolution of all organisms , the process of total species_diversity increase would be interrupted by a series of mass extinctions that occur periodically. The recent progresses show that the patterns of species diversity between any two mass extinctions would be determined by the initial status immediately after the former mass extinction. On short_time scales , e. g. ecological succession in a community , circannual rhythms and seasonality , some special patterns have been found in species_diversity changes. In addition , the results of some researches demonstrated that more species tended to live on a host if they had co_evolved for a longer time.

Key words species diversity , spatio-temporal patterns

Author’s address Institute of Zoology , Chinese Academy of Sciences , Beijing 100080

发现、描述生物物种的变化模式 ,识别不同类别的分布格局 ,探讨各种变化格局的形成原因和演变规律 ,是从博物学发展而来的宏观生物学的最基本内容 ,200 多年的科学发展历史充分证明了这一点。关于物种多样性的研究也同样如此。物种多样性是指物种及其集合体的生物学多样性。物种多样性研究的核心是物种的数量变化和物种的生物学多样性程度 ,主要内容应该是物种多样性时空变化在各种尺度范围的格局、成因及其规律。

生物多样性最早的概念实质上就是物种多样性。物种多样性研究在整个生物多样性研究

本项研究由国家自然科学基金“九五”重大项目资助 (No. 39893360)和中国科学院生物科学技术研究特别支持费项目(No. STZ97_1_03)资助
收稿日期 :1999 - 09 - 01 ;修改稿收到日期 :1999 - 12 - 23
周红章 e_mail 地址 :zhouhz@panda. ioz. ac. cn

中具有非常重要的地位。典型的物种多样性研究涵盖三个方面 :1)物种水平的生物多样性 (一个地区内物种的多样化(马克平等 ,1994) ,或一个生物门类的物种多样性) ,从物种形成与进化、分类学、系统学和生物地理学角度研究物种多样性 2)物种的受威胁现状和濒危物种的保护生物学研究(马克平等 ,1994) 3)生态学研究中的物种多样性 ,实质上是指生态群落中的物种多样性 ,以及物种多样性在生态系统中的功能 ,部分作者把这方面的内容看作是生态系统多样性。后两方面或者已发展成为独立学科(蒋志刚等 ,1997) ,或者覆盖在生物多样性的生态系统功能研究中 ,从而区别于第一种含义的物种多样性研究(马克平等 ,1994)。无论如何 ,这都充分说明从物种层次上研究多样性是非常活跃的 ,而且综合交叉了从种群到生态系统各个水平的物种多样性问题。

由于物种多样性研究在整个生物多样性领域中的重要地位 ,以及近年来关于物种多样性研究的方法与理论的快速发展 ,本文主要讨论物种多样性的变化规律 ,分析在不同的尺度下物种多样性在空间维度和时间维度上形成的一些基本模式。至于这些分布格局形成的原因及相关理论 ,由于假说较多 ,本文不打算系统论述这方面的内容。

1 物种多样性的空间格局

物种多样性的空间分布格局是物种多样性的重要自然属性 ,主要分两大类 :一是自然界中的基本且具体的形式 ,包括面积、纬度和栖息地等 ;另一类是特殊的抽象形式 ,包括干扰、生产率、多倍体等方面。本节讨论这两方面的内容。

1.1 面积与物种多样性

面积对物种多样性的影响是显而易见的。“假如你选择一个面积更大的样地 ,你就会发现更多的物种 ” ,这一假设已经得到广泛的证实 ,体现了面积与物种多样性的密切关系。Dony (1963)和 Williams (1964)分别证实 ,Watson 早于 1859 年以前就运用物种 - 面积曲线解释了面积与物种多样性的关系。Gleason (1922)总结了“物种 - 面积”曲线。面积对物种多样性的影响涉及的面很广 ,本文不可能面面俱到 ,重点放在两方面 :一是面积与物种多样性研究的最普遍形式——物种 - 面积曲线 ;二是面积与物种多样性研究的经典模式——由于区域面积的不同而产生的大陆或岛屿上的不同物种多样性模式。

1.1.1 物种 - 面积曲线模式 Williams (1943)指出 ,物种多样性与面积的关系并非只有一种模式 ,而是有多种模式 ,但他只阐述了三种模式。Rosenzweig (1995)总结出四种模式。

(1)在大区域内单一生物区系中的物种 - 面积曲线 (2)在一群岛内众多岛屿中的物种 - 面积曲线 (3)在小区域内单一生物区系中的物种 - 面积曲线 (4)有不同进化历史的区域中的物种 - 面积曲线。

Williams 所提出的模式中没有明确区分(1)、(2)两种模式 ,其后是 Preston (1962a ,b)区分出这两种模式。

模式 1 :大区域内单一生物区系中的物种 - 面积曲线

动物生态学家采用一种标准方式 ,把面积 A 和物种数目 S 对数化 ,得出物种 - 面积的直线方程式 :

$$\log S = z \log A + \log C \dots\dots\dots (1)$$

其中 z 代表物种 - 面积对数曲线的斜率 ; $\log C$ 代表曲线的截距。

通过考证 ,Preston (1960)认为 Arrhenius 第一次运用此等式 ,因此称之为 Arrhenius 方程。

方程与实际情况不完全相符,但大多数研究者仍然喜欢使用这种简单方程,因为它所描述的趋势才是我们最关心的。方程(1)的另一种形式:

$$S = cA^z \dots\dots\dots (2)$$

关于(1)和(2)式的区别,Rosenzweig(1995)有比较详细的讨论。Rosenzweig(1995)利用Dony(1963)关于英国所有岛屿植物分布的数据,用物种-面积曲线来解释它的含义: $\log S = 1.96 + 0.192 \log A$,其中面积为 A ,物种数目(或平均数目)为 S ,利用不同面积内所对应的物种数目进行回归计算,最终得到一条直线。

当然,样方面积的选取工作也是十分重要的,因为太小或太大都不利于数据的统计处理。面积太大,工作量很大,也难以给出物种的数目;面积太小,恐怕无法包容足够的统计样本。一般来说,在取样时,每次取上一次面积的1/10,逐次递减,直到数理统计分析所能许可的最低限度。在把所取的最小样地累加成更大面积区域时,必须注意要保持样地的连续性,否则,采用聚集取样的方式将得到一条曲线,在原来均匀取样得到的直线上方凸起。此外,也要注意面积单元的变化引起的其他问题(邬建国,Jelinski,1995)。

模式 2 :在一群岛内众多岛屿中的物种 - 面积曲线

海洋中孤立存在的海岛不多,大多数都属于某一群岛。这些岛屿的面积都不相同。很久以前,生物地理学家就已经意识到,在群岛中一个岛屿上,物种的数目依赖于岛屿的面积大小(Darlington,1957;Preston,1962a,b)。Wright(1981)描述了两个经典的例子:西印度群岛上的爬行类和鸟类,数据构画出两条直线。

从物种-面积的对数曲线来看,模式2与模式1的主要差别是曲线变化的趋势,往往是曲线的斜率(即 z 值)有明显的差别,模式2曲线的 z 值一般在0.25~0.35之间,模式1曲线的 z 值一般在0.12~0.18之间。

模式 3 :在小区域内单一生物区系中的物种 - 面积曲线

与模式1不同,在小区域内单一生物区系中,物种-面积对数曲线不是直线,而是曲线。如Pidgeon & Ashby(1940)在新南威尔士(New South Wales)的布罗肯希尔(Broken Hill)地区的三块样地进行采样,得出的物种多样性面积对数曲线是弧形的。与此相类似,Preston(1960)在美国东北部进行小片区域的鸟类多样性的调查,得到的结果也可以看出,整个区系及区系内小片样地的物种-面积对数曲线也是非线形的,不同于大片区域内物种面积对数曲线。

模式 4 :在有不同的独立进化历史的区域中的物种 - 面积曲线

地球上各部分区域有着不同的进化历史,生物也分布在不同进化阶段的地理区域内,即不同生物区系。动物界可以分为陆地动物和海洋动物两大区系。一般来说,又把动物陆地地理区域分为6个大区(或称为界):古北区、新北区、东洋区、非洲区、新热带区及大洋洲区。这些区系的形成与地球的大陆漂移历史直接相关,对地球上的生物起源及进化历史有关键的影响。各区系内包含着不同的物种,其物种多样性自然也比单一区系内的物种多样性丰富。所以,假如对不同生物区系进行物种多样性调查并画图,所得到的物种-面积对数曲线的斜率(即 z 值),应比单一区系内物种-面积对数曲线斜率高(Rosenzweig,1995)。

1.1.2 物种多样性与面积关系的经典模式 除了上述的物种-面积曲线模式,在物种多样性

与面积关系的研究中 ,比较经典的是大陆型模式和岛屿型模式。实际上 ,后两种模式与前几种模式并没有矛盾 ,前者是从取样及物种 - 面积曲线上的差异进行描述的 ,而后者是从区域和面积的不同来进行描述。下面简单介绍大陆型模式和岛屿型模式。

●大陆型模式

前面提到 “ 更大的面积拥有更大的物种多样性 ”。什么原因使面积很大的大陆拥有更多的物种呢 ? 以前的文献给出三种解释(Williams ,1964 ;Coleman et al. ,1982 ;Hart & Horwitz ,1991) :1)更大的面积内拥有更多的个体 2)更大的面积内拥有更多的栖息地(生境) 3)更大的面积内拥有更多的生物地理区系成份。这些假设都是正确的 ,但对物种多样性的贡献并不等价。

1)取样与个体数目 根据取样面积大小对物种多样性精确估计的影响 ,就要采取合适的方法尽量缩小面积到一个标准恒定的值 ,在这个样方内拥有最少的个体 ,这种方法称为稀疏标准化方法(Rare faction technique)(Sanders ,1968)。但稀疏标准化方法同样也面临难题 ,即不断降低样方内个体数目 ,一直到有标准个体面积的工作非常繁琐 ,而且在不得不减少个体数目的同时 ,也把被抛弃个体所携带的信息抛弃了 ,这也是研究者非常不愿意做的事情。幸好 ,研究者发现两个更直接的技术方法 ,Fisher 指数和 Simpson 指数 ,可以增补稀疏标准化方法的不足 ,从而使稀疏标准化方法得以简化并能广泛应用。

Fisher 指数(Fisher's α)是 Fisher 等(1943)提出来的。基于这样的假设 ,即物种的丰富度符合对数系列分布。Fisher 指数方程是 :

$$S = - \alpha \ln(1 - x) \dots\dots\dots (3)$$

S 是物种个体的数目 , α 是依赖于多样性的常数 , x 是依赖于样方大小的变量。 x 又满足方程 :

$$S/N = [(x - 1) / x] \ln(1 - x) \dots\dots\dots (4)$$

其中 S 和 x 与方程(3)中的含义相同 ,N 是整个物种个体的数目。

Simpson 指数与 Fisher 指数相似 ,是 Simpson (1949)提出的衡量物种多样性的方法。Simpson 指数不依赖于样本的大小 ,在计算 Simpson 指数前 ,必须计算每个物种的个体数目。Simpson 指数方程式是 :

$$SI_b = \sum n^2 / N^2 = \sum p_i^2 \dots\dots\dots (5)$$

$$SI = \sum [(n^2 - n) / (N^2 - N)] \dots\dots\dots (6)$$

$N = \sum n$ p_i 是样本个体在整个物种 I 中所占的比例 ,所以 ,

$$SI = [(N \times SI_b) - 1] / (N - 1) \dots\dots\dots (7)$$

在这三个方程中 (5)式是 Simpson 最初提出的指数形式 ,但有某些差异。关于 Fisher 指数和 Simpson 指数的具体运用 ,可以参看 Rosenzweig (1995)。

2) 生物区系的影响 生物区系对于物种 - 面积关系的影响是显而易见的 ,但如果仅在一个区系内进行调查 ,则不会有人相信物种多样性与面积成线性增长关系是由于包含了更多生物区系的结果 ,所以 ,要研究生物区系对物种多样性的影响 ,就必须调查更大的面积 ,可能需要包含几个大陆 ,甚至整个地球。关于生物区系对物种多样性的影响可以参看 “ 物种 - 面积曲线的模式 4 ”。

3) 栖息地(生境)的假设 几乎所有物种的栖息地都有一定的空间范围并有一定的变化 ,如果研究样地面积太小 ,就不可能完全包括某一物种所有的各类栖息地。这也就是说 ,如果我们期望调查一个地区的所有物种 ,样地的设计就要有足够大的空间 ,以便包含该地区物种所占据的各类栖息地。栖息地与面积作为两个不同的变量 ,都能在一定程度上解释大陆型模

式物种 – 面积曲线的增长趋势。然而,我们在实际研究中难以区分栖息地与面积的独立作用,两者是交叉作用的。

● 岛屿型模式

岛屿的定义很模糊,曾经有人用“被水所环绕的陆地”或“不能接近到达的地方”来描述它,Rosenzweig(1995)给岛屿一个更明确的解释,即岛屿是一个自我维持的区域,区域内的物种完全来源于从外部向内的迁移。关于岛屿生物学的研究内容非常丰富(韩兴国,1994;MacArthur & Wilson,1967),本文仅作简单介绍。

岛屿生物地理学理论的关键在于迁移。此处的迁移是指不在岛屿上生存的物种的种群在岛屿上出现。由此可见,迁移对岛屿上物种多样性非常重要,涉及到大陆物种库、迁移速度、能否成功定居几个关键因素。根据公式

$$I = \sum_{j=1}^p i_j \dots\dots\dots (8)$$

j 表示来自大陆库的一个物种, i_j 代表物种 j 的繁殖个体迁入岛屿的速率, I 代表所有物种迁入速率的和, p 代表了大陆库中有 p 个物种。

如果区分已迁入岛内的物种 s 和没有迁入岛内的物种 $p - s$, I 自然分为两部分:

$$I = \sum_{j=1}^s i_j + \sum_{j=s+1}^p i_j = \sum_{j=1}^p i_j \dots\dots\dots (9)$$

$$I_s = \sum_{j=s+1}^p i_j \leq \sum_{j=1}^p i_j (s \geq 0) \dots\dots\dots (10)$$

其中 I_s 代表流向岛屿的迁移率,它要小于所有物种的总迁移率。实际岛屿上如果有更多的物种,迁移率就会越来越小($\partial I_s / \partial s < 0$)。

除了迁移率外,灭绝率也是岛屿生物地理学要阐述的另一个方面。当物种 $s = 0$ 时,迁移率达最大值;然而,假如 $s = 0$,表示岛屿上没有物种存在,也就没有灭绝,灭绝率为 0。随物种数量 s 值的增大,灭绝率也随之增高,最后当 $s = p$ 时,达到最大值,此时 $I_s = 0$ 。岛屿系统的物种多样性自我调节机制将使之趋于平衡。这里没有考虑物种间相互影响,且假定所有物种都有相同的迁移率和灭绝率。当把这些因素纳入,平衡曲线就会成为另一种模式(MacArthur & Wilson,1963)。

就岛屿的物种 – 面积曲线变化趋势而言,岛屿生物地理学理论预测:大的岛屿将拥有更为丰富的物种多样性,这是因为大的岛屿将比小的岛屿有更多的栖息地和更大的繁殖群体;大的群体会降低灭绝率,栖息地的增多也能影响到灭绝率和迁移率。无论在什么情况下,更大的岛屿面积将拥有更高的平衡点。

当然,除了岛屿外物种向岛屿内的迁移率及岛屿内物种的灭绝率外,物种间的相互作用(如竞争、捕食)间接作用于迁移率与灭绝率,也会影响岛屿的物种多样性。

1.2 纬度梯度与物种多样性

面积对物种多样性的影响是研究物种多样性的开端,然而纬度变化对物种多样性的影响也很大。热带蕴含着世界上最丰富的物种,由赤道向极地推移,物种多样性逐步降低(Darlington,1959;Fisher,1960;Simpson,1964;Terent'ev,1963)。Pianka(1966)总结了这方面的进展,并详细介绍了物种多样性纬度梯度形成原因的各种理论解释。国内这方面的文献见贺金生和马克平(1997),郭勤峰(1995),Wu & Gao(1995),黄建辉(1994)等。

纬度梯度影响物种多样性的实例很多。例如,Rosenzweig(1992)在中北美地区对蝙蝠种类分布的调查,Rohde(1992)对海岸边鱼类分布的研究;Collins(1989)对白蚁分布的研究以

及 Specht (1988)对澳洲海滨沙丘植物分布的研究等。从这些例子可以看出 ,无论是植物、低等动物还是高等动物 ,都遵循了纬度梯度的规律 ,从低纬度地区到高纬度地区物种多样性逐步降低。纬度梯度也是一个古老的问题 ,地质学家通过估测岩石形成时的纬度 ,同时收集调查不同纬度地区的化石种类 ,就可以很好地判定这些化石物种的纬度分布趋势。海洋有孔目是世界范围海底分布最丰富而且化石记录最详尽的类群 ,其化石记录也比较可靠。Stehli 等 (1969)通过对化石记录的研究 ,得到非常好的有孔目物种多样性的纬度梯度趋势。

无论是现生还是化石生物都有这样的明显分布趋势 ,即低纬度地区(热带地区)蕴含着最大的物种多样性。然而 ,也有人对热带是否真的蕴含最丰富的物种表示怀疑(Richards , 1969)。现有的研究虽然不能打消这种疑虑 ,但对大多数类群的物种调查还是证明了这种趋势。为什么热带的物种最丰富呢 ? 可能有几方面原因 ,但面积是最好的一个解释 ,因为热带地区比其他地区包含更大的面积。面积如何转为物种多样性呢 ? Rosenzweig(1995)认为有四种原因 :

- 1)更大的面积将可能拥有更大的种群 ,降低了意外灭绝的概率 ;
- 2)更大的面积包含了更多的生态位 ,提供更多的避难所。由此 ,将降低由恶劣天气或灾难性气候等偶发事件导致的物种灭绝 ;
- 3)更大的面积将为地理隔离的形成提供更大的机会 ,有利于新种的形成 ;
- 4)更大的面积将提高物种特化形成的机率 ,因此 ,大范围内的物种进化速度更快。

当然 ,无论什么假设或理论都会有例外。例如 ,McGowan 和 Walker (1993)调查太平洋的物种多样性 ,发现某些水生动物的物种多样性分布不符合纬度梯度。

除了面积外 ,生物区系本身也影响物种多样性 ,生物地理区系愈多 ,拥有的物种多样性愈大。热带地区是全球生物区系最多且面积最大的地区 ,自然拥有最大的物种多样性。不可否认 ,目前关于热带的研究还存在问题 ,例如 ,大多数的研究结果来自丛林系统离地两米以上部分的调查。

1.3 栖息地与物种多样性

每个物种都需要一个或一系列合适的栖息地才能生存 ,才能得到生存所需要的食物和避难所。假如我们对物种生活史有足够的认识 ,就可以很好地评估栖息地对物种生存的重要性。栖息地变化越大 ,物种多样性就越大。

谈及栖息地与物种多样性的关系 ,就不能不提 MacArthur 对鸟类栖息地的研究。从 1958 年开始 ,MacArthur 系统研究鸟类的栖息地模式。他设想 ,不同的鸟类会取食不同层次的食物 ,而这种取食习惯将决定鸟类对不同栖息地的依赖性 ,不同的栖息地环境将有可能决定鸟类分布的多样性。因此 ,他设计将栖息地根据高度分为三层 :草地层、灌木层及树冠层 ,然后测量每层的密度 ,并换算成统一单位的叶总含量。最后统计每个层次所生存的鸟种类 ,检验鸟类多样性与栖息地变化的关系。后来对美国东北部森林草地系统中鸟类多样性的研究证实了他的假设(MacArthur ,1964)。Recher (1969)对澳洲鸟类栖息地的研究结果与 MacArthur 的预测完全相同 ,以后越来越多的栖息地研究证实了 MacArthur 的预测。

2 物种多样性的时间格局

物种多样性的时间格局是指物种多样性在时间维度的变化规律。从生命的出现到现在 ,在生物进化的历史长河中 ,新的物种不断地产生 ,已存在的物种也不断地消失 ,几乎所有生物类群的物种 ,都经历发生、发展、分化或绝灭的过程。在研究这一自然过程的科学规律时 ,所选

的时间尺度可以小到如季节变换、世代更替以及生态演替,也可在数亿年的大范围内寻找物种数量变化的周期性或随机性规律。因而,由于时间尺度不同,所得到的物种多样性变化的时间格局也会不同。

2.1 进化尺度的时间格局

2.1.1 物种多样性增加与大绝灭的影响 生物是从共同的祖先经过不断的进化发展而来的。生命从无到有,所有的类群都经历了起源与分化的发展过程(陈世骧,1987),很明显这是一个物种多样性不断增加的过程,现已发现的化石记录充分证明了这个结论(Sepkoski,1984; Rosenzweig,1995)。Bambach(1977)提出海洋物种多样性是不断增加的,但增加不太多,其中较好的例子是奥陶纪末期形成了一系列特殊物种,它们定居于海底,生活在缺氧的海底泥沅中。

然而事物的发展总是有反复的,总的趋势是物种多样性增加,但也有减少的时候,表1列出了地质年代史上几次大规模的绝灭事件,可以看出这种大规模绝灭具有一定的周期性(Sepkoski,1989)。

表 1 大绝灭发生的概率(自 Sepkoski,1989)
Table 1 Mass extinction probabilities (from Sepkoski,1989)

年代 Time	年龄(百万年) Age(in 10 ⁶ years)	灭绝概率(%) Extincion probability (%)
中新世中期 (Middle Miocene)	11.6	24
始新世晚期 (Late Eocene)	35.4	35
白垩纪末期 (End Cretaceous)	65.0	76
森诺曼阶晚期 (Late Cenomanian)	90.4	53
阿普第阶 (Aptian)	116.3	41
侏罗纪末期 (End Jurassic)	145.6	46
普利斯巴阡阶 (Pliensbachian)	187.0	53
三叠纪晚期 (Late Triassic)	208.0	76
二叠纪晚期 (Late Permian)	245.0	96
泥盆纪晚期 (Late Devonian)	367.0	82
奥陶纪晚期 (Late Ordovician)	439.0	85

从地质历史尺度看生物分化与绝灭的模式,Benton(1995)认为,物种多样性呈指数增长,没有必要给全球物种多样性设定平衡点(多样性水平),也不必用逻辑斯谛模型来限定地质史上的分化模式,大绝灭在生物的分化过程中并没有特殊的作用。与此相反,Courtillot & Gaude-mer(1996)的分析发现,长期的分化增长模式符合逻辑斯谛模型,但这种增长过程会被大绝灭事件中中断,某一次大绝灭后,当时的多样性初始值、初始增长率和随后的平衡点(多样性水平)决定了该阶段的增长曲线模式。正是由于紧随大绝灭的初始状态对物种多样性变化的决定作用,当前对大绝灭后生物复苏的研究相当活跃(戎嘉余等,1996;Erwin,1998a,b)。

2.1.2 物种多样性的稳定性与生态位 物种会相互限制彼此的生态位宽度,有时这种限制会决定它们的地理分布。当物种的分布范围减小时,物种的隔离成种率会降低;由此推论,当物种多样性增加时地理成种率应该是下降的。这是因为,物种扩展的第一步是要得到更宽的生态位,当所有的生态位都充满时,扩展也应该停止,因此,当物种多样性上升时竞争使成种减慢或完全停止。另一方面,物种越多则生物灭绝率越高,因为物种越多意味着每个物种的个体越小,并且物种因物种之间相互作用而灭绝的机会就越大,从而可认为:①每个物种的成种率随

物种的增多而下降 ;②每个物种的灭绝率随物种的增多而升高 ;③如果灭绝率持续高于成种率 ,则不可能有物种的存在 ;如果成种率持续高于灭绝率 ,则地球上的物种是无限扩张的。但事实和数据证明了并非如此(Courtillot & Gaudemer ,1996)。

所以 ,从大的地质历史尺度角度看成种率与灭绝率必须应该是很接近的 ,整个物种的数目处于一个稳定的状态(当然 ,从生命起源到各大门类的产生 ,在整个进化史尺度上 ,物种多样性是增加的)。其他的化石数据也说明 ,在这一时间尺度内物种多样性是处于稳定状态的。例如 ,Nicholson & Pollock (1983)分析了 Schankler 搜集的来自 Wyoming 渐新世哺乳动物的数据 ,他们运用了对开放种群估计的 Jolly-Seber 方法 ,把这一结果以 50 万年的时间间隔表示出来(在这样长的时间间隔内 Jolley-Seber 模型非常适合)。结果可以看出 ,这期间有大量的灭绝和物种的形成 ,物种多样性发生了许多大的变动 ,但总的来说 ,生物多样性并未增加或减少。

用传统的方法 ,许多生态学家也得出相同的结论。如 Webb (1969)对哺乳动物的研究也得出物种多样性稳定的结论 ;van Valkenburgh & Janis (1993)用过去 4500 万年哺乳动物的数据作了推测 ,得出的结论与 Webb 的完全相同 ;Allmon 等(1993)用大西洋西部热带近 400 万年的软体动物数据也得出了同样的结论。然而 ,最早发现这一结论的是 Watkins & Boucot (1978) ,他们用的数据是志留纪和泥盆纪时期约 4000 万年腕足动物(brachiopods)数据。在古生代 ,世界海洋动物区系中处于主要地位的是腕足动物 ,大约占 80% ,因此 ,从它们的物种多样性时间格局中可以找出当时整个生物界物种多样性变化的规律和趋势。这一时期 ,腕足动物的进化是十分活跃的 ,许多物种不断地形成 ,同时又有许多物种绝灭 ,但从整体来看 ,它们的物种多样性在世界范围内是稳定的。

这里需要指出的是 ,生物总体在整个进化历史中呈增长态势 ,但特定的门类 ,在特定的时段会保持相对的稳定。这里可能有个尺度问题 ,这也可能就是为什么 Benton (1995)与 Courtillot & Gaudemer (1996)的研究会出现相反的结果。

2.1.3 化石数据分析与时间模式 在大的生物进化时间尺度上认识物种多样性的分布格局 ,取决于化石记录的完整性。测量化石记录的完整性 ,就成为这方面研究的重要方法。根据 Foote & Septkoski (1999)的总结 ,这类分析可以根据化石单元在地层分布范围中的缺失 (gap) ,或者基于进化树中的假定线系。在该项研究中 ,他们提出化石记录完整性的两种绝对量度 :一是估计每一地层间隔中属的保存概率 ,一是计算现生科具有化石记录的比例。

捕获 - 重捕法是借鉴于种群数量统计中的捕获 - 重捕分析技术。其基本思想是把一系列岩层按年代顺序排列起来 ,年代最早的在下面 ,第一层中物种数作为首次标记的物种数 ,在下一层中发现的曾在本层中出现过的物种作为下一层重捕到的物种 ,以此类推。传统的捕获 - 重捕法假定每个个体被捕获的机会相等 ,但物种的分布和丰富度是不同的 ,因而它们被捕获的机会也不会相同。同样道理 ,在化石样本中被发现的机会是不完全相同的。后来 ,生物统计学家又发明了特殊的、用于相近种群的、以计算机为辅助手段的捕获 - 重捕分析技术 ,它允许个体的被捕获机会不等 ,如 Burnham & Overton 的刀切法(Burnham and Overton's jack_knifing technique ,1979)。如果有一个时间上相互靠得很近的样本系列 ,用刀切法可以得到物种多样性的一个较好估计。

Rosenzweig & Taylor (1980)把刀切法运用于从 Nicolet 河谷中收集到的一个化石组合中。这个组合由 232 层岩石组成 ,代表了 500 万年地质年代 ,在这一时间段内大约 100 个物种经历了 40 次灭绝高峰期 ,数量相对比较稳定。利用 CAPTIVE 软件 ,以 10 个岩层作为一个间隔进行分析 ,结果说明物种多样性首先是增加 ,随后有相当大幅度的波动 ,但不明确显现增加或减

少的趋势。

2.2 寄主与寄生者的年代模式

有一种观点认为,寄主物种越古老,寄生在这个物种上的种类就越多。这也是一种时间格局,但可靠性如何还需要探讨。通过统计特定寄主上聚集寄生者及相关物种的时间长短,再计算每一宿主物种上这些寄生者的数目,就可以得出寄主与寄生物之间的时间格局。

Southwood (1961)提出一种寄主与寄生物之间的年代模式,许多年来关于这种模式一直得不到肯定,但 Birks (1980)通过仔细研究英国更新世的历史后支持这种模式。

然而,时间尺度作用也有矛盾的方面。自从冰川消退以来,尽管有些树种一直生活在英国本土,但由于一些与时间无关的原因,这些树种仅有非常少的昆虫寄生。Strong (1974)认为,英国的树种有不同的地理范围,各表现不同的模式,覆盖大部分岛屿的树种应有较多的昆虫,而分布受到严格限制的树种有非常少的昆虫。Opler (1974)在加利福尼亚的一种橡树上发现了潜叶昆虫,经研究,这类潜叶昆虫繁衍了1800年之久,同时也发现一个树种的地理分布对它上面的寄生昆虫生物多样性有显著影响。Kennedy & Southwood (1984)用认知的昆虫生物多样性统计方法,分析了 Southwood 和 Birks 的数据,发现 Strong 是对的,对昆虫生物多样性的影响主要源于地理分布,面积变量决定约60%的方差。

但是,一些研究者用大的时间尺度观察寄主与寄生物的年代模式都未发现上述结论,如 Bush 等(1990)研究了脊椎动物消化道的寄生性蠕虫,比较主要脊椎动物类群中蠕虫的物种多样性,如果在这个尺度上有寄主与寄生者年代模式存在,那么可以期望,在比较古老的鱼类中每个个体的寄生虫,应比相对年轻的鸟类和哺乳动物个体上的数量要多;水生种类应比陆生种类有较多的寄生虫物种。然而,结果并非如此,水栖哺乳动物和鸟类的寄生蠕虫物种多样性最高,鱼类的寄生蠕虫多样性最低。

2.3 生态学时间尺度

2.3.1 生态演替模式

在一个特定的区域,一次干扰(如火灾或农业耕作)后动植物种类(以及其他生物)重新在那里定居,所有的物种形成一个基本有序的定居次序,而且有一部分形成相互替代,这一过程称作演替。关于演替过程中物种多样性的变化及其生态功能,许多生态学家进行了研究。

Tilman (1988)在明尼苏达的22块废弃田里完成一项研究,这些田地的废弃时间分别是在20世纪20年代或80年代。通过观察和一定时间的研究,Tilman 认识到,随着演替的进行,植物的物种多样性是逐渐升高的。Bazzaz (1975)从伊利诺伊一些废弃长达40年之久的田地中得到了同样的结论。Nicholson & Monk (1974)提供了最长时间的数据,其中的一些田地废弃以后未受干扰的时间长达200年,结果与 Tilman 相同。

然而,也有与此相反的研究结论。Houssard 等(1980)检验了法国 Monellierais 地区的物种多样性,发现经过长达10年的稳定后,植物的多样性开始下降。Whittaker (1970)发现在纽约 Brookhaven 地区一片松林的物种多样性经过6年后达到顶峰,在随后的6年降低约50%。需要指出的是,许多植物的调查是在 0.1 hm^2 的范围内进行的,在这个范围内观察植物物种多样性,能否充分地反映较大地区物种多样性的特征还需商讨。物种多样性与样本的大小有关,样本越大,个体越多,多样性也就越高,这是否是多样性下降的原因还不能肯定。但可以肯定是在生态演替过程的最初几年物种多样性是升高的。

2.3.2 Preston 的时间模式

如果在一个固定的地方逐年累积统计结果,那么所列物种数一定是增加的,但是增加的形式如何呢? Preston (1960)认为,应该与物种-面积曲线相似,即在

对数 - 对数空间内是一条直线 ,并且有一个与物种 - 面积曲线相似的 z 值(斜率值)。他是在一块大小为 27.95 hm^2 的样地中调查鸟类和灯诱蛾类的物种多样性增长模式。鸟类数据是 18 年内 10 次统计的结果 ,而蛾类是 22 年(1921 ~ 1943)灯诱的数据 ,其中从 303 251 个标本中鉴定出 291 种 ,占最终观察到物种的 88%。

2.3.3 季节变化模式 生物的季节变化模式是物候学的基础 ,也是物种多样性时间变化的特殊模式。这方面比较明显的例子是动物迁徙和昆虫物种的季节变化。

英国有 193 种筑巢鸟 ,76 种属于雀形目 ,117 种为非雀形目鸟。非雀形目鸟物种 ,有 41 种(占 35%)是迁徙的 ;在雀形目鸟中有 27 种(占 35.5%)是迁徙的。因此 ,英国的鸟类多样性在一年内来回摆动。除了这些迁徙者以外 ,还有 100 多种是在夏天或春天从别的地方飞来 ,这又增加了鸟类生物多样性的年周期循环。其他的类群也明显地表现出年周期循环 ,Williams (1964)用 Best (1950)关于英国鳞翅目的数据 ,证明了昆虫的物种多样性年周期模式。

发生上述周期性变化的原因 ,并不完全在于气候条件的季节变换 ,热带和亚热带实际上也存在物种多样性的年周期模式(Leigh et al. ,1982)。澳大利亚亚热带一个港湾的大型水底生物呈现年周期变化模式(Saenger et al. ,1988) ,冬春季的种类是夏秋季的 2 倍。至于鸟类 ,许多热带种类随季节的变化而沿山脉上下移动(Preston ,1960)。

致谢 作者真诚地感谢陈灵芝、马克平和王美林诸位先生 ,他们的帮助和鼓励促进了这篇文稿的完成。

参 考 文 献

陈世骧 ,1987. 进化论与分类学(第二版). 北京 :科学出版社
郭勤峰 ,1995. 物种多样性研究的现状及趋势. 见 :李博(主编) ,现代生态学讲座. 北京 :科学出版社 ,89 ~ 107
韩兴国 ,1994. 岛屿生物地理学理论与生物多样性保护. 见 :中国科学院生物多样性委员会(编) ,生物多样性研究的原理与方法. 北京 :中国科学技术出版社 ,83 ~ 103
贺金生 ,马克平 ,1997. 物种多样性. 见 :蒋志刚 ,马克平 ,韩兴国(主编) ,保护生物学. 杭州 :浙江科学技术出版社 ,20 ~ 33
黄建辉 ,1994. 物种多样性的空间格局及其形成机制初探. 生物多样性 ,2(2) :103 ~ 107
蒋志刚 ,马克平 ,韩兴国主编 ,1997. 保护生物学. 杭州 :浙江科学技术出版社 ,1 ~ 263
马克平 ,钱迎倩 ,王晨 ,1994. 生物多样性研究的现状与发展趋势. 见 :中国科学院生物多样性委员会(编) ,生物多样性研究的原理与方法. 北京 :中国科学技术出版社 ,1 ~ 12
戎嘉余 ,方宗杰 ,陈旭 ,陈金华 ,廖卫华 ,孙东立 ,詹仁斌 ,沈建伟 ,童金南 ,1996. 生物复苏——大绝灭后生物演化历史的第一幕. 古生物学报 ,35(3) :259 ~ 271
邬建国 ,Jelinski D ,1995. 生态学中的格局与尺度——可塑性面积单元问题. 见 :李博(主编) ,现代生态学讲座. 北京 :科学出版社 ,1 ~ 9
Allmon W D , Rosenberg G , Portell R W , Schindler K S ,1993. Diversity of Atlantic coastal plain mollusks since the Pliocene. *Science* ,260 :1626 ~ 1629
Bambach R K ,1977. Species richness in marine benthic habitats through the Phanerozoic. *Paleobiology* ,3 :152 ~ 167
Bazzaz F A ,1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology* ,56 :485 ~ 488
Benton M J ,1995. Diversification and extinction in the history of life. *Science* ,268 :52 ~ 58
Best A E G ,1950. Records of light traps ,1947 ~ 1948. *Entomology Gazette* ,1 :228 ~ 229
Birks H J B ,1980. British trees and insects : a test of the time hypothesis over the last 13000 years. *American Naturalist* ,115 :600 ~ 605
Burnham C P , Overton W S ,1979. Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. *Ecology* ,60 :927 ~ 936
Bush A O , Aho J M , Kennedy C R ,1990. Ecological versus phylogenetic determinants of helminth parasite community richness. *Evolutionary Ecology* ,4 :1 ~ 20

- Coleman B D , Mares M A , Willig M R , Hsieh Y , 1982. Randomness , area and species_richness. *Ecology* , **63** : 1121 ~ 1133
- Collins N M , 1989. Termites. In : Lieth H , Werger M J A (eds.) , *Tropical Rain Forest Ecosystems : Biogeographical and Ecological Studies*. Ecogytors of the world. Vol. 14B. Amsterdam : Elsevier , 455 ~ 471
- Courtillot V , Gaudemer Y , 1996. Effects of mass extinctions on biodiversity. *Nature* , **381** : 146 ~ 148
- Darlington P J , 1957. Zoogeography. New York : John Wiley
- Darlington P J , 1959. Area , climate , and evolution. *Evolution* , **13** : 488 ~ 510
- Dony J G , 1963. The expectation of plant records from prescribed areas. *Watsonia* , **5** : 377 ~ 385
- Erwin D H , 1998a. After the end : recovery from extinction. *Science* , **279** : 1324 ~ 1325
- Erwin D H , 1998b. The end and the beginning : recoveries from mass extinctions. *TREE* , **13** (9) : 344 ~ 349
- Fisher A G , 1960. Latitudinal variation in organic diversity. *Evolution* , **14** : 64 ~ 81
- Fisher R A , Corbet A S , Williams C B , 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology* , **12** : 42 ~ 58
- Foot M , Septkoski J J Jr , 1999. Absolute measures of the completeness of the fossil record. *Nature* , **398** : 415 ~ 417
- Gleason H A , 1922. On the relation between species and area. *Ecology* , **3** : 158 ~ 162
- Goulden C E , 1969. Temporal changes in diversity. In : *Diversity and Stability of Ecological Systems*. Brookhaven Symposia in Biology , **22** : 96 ~ 102
- Hart D D , Horwitz R J , 1991. Habitat diversity and the species_area relationship : alternative models and tests. In : Bell S S , McCoy E D , Mushinsky H R (eds.) , *Habitat Structure : The Physical Arrangement of Objects in Space*. London : Chapman and Hall , 47 ~ 68
- Houssard C J , Escarr J , Romane F , 1980. Development of species diversity in some Mediterranean plant communities. *Vegetatio* , **43** : 59 ~ 72
- Kennedy C E J , Southwood T R E , 1984. The number of species of insects associated with British trees : a re_analysis. *Journal of Animal Ecology* , **53** : 455 ~ 478
- Leigh E G Jr , Rand A S , Windsor D M (eds.) , 1982. The Ecology of a Tropical Forest : Seasonal Rhythms and Long-term Changes. Washington D C : Smithsonian Institution Press
- MacArthur R H , 1964. Environmental factors affecting bird species diversity. *American Naturalist* , **98** : 387 ~ 397
- MacArthur R H , Wilson E O , 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* , **17** : 373 ~ 387
- MacArthur R H , Wilson E O , 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton : Princeton University Press
- McGowan J A , Walker P W , 1993. Pelagic diversity patterns. In : Ricklefs R , Schluter D (eds.) , *Species Diversity in Ecological Communities : Historical and Geographical Perspectives* , Chicago : University of Chicago Press , 203 ~ 214
- Nicholson J D , Monk C D , 1974. Plant species diversity in old_field succession on the Georgia Piedmont. *Ecology* , **55** : 1075 ~ 1085
- Nicholson J D , Pollock K H , 1983. Estimating taxonomic diversity , extinction rates , and speciation rates from fossil data using capture-recapture models. *Paleobiology* , **9** : 150 ~ 163
- Opler P A , 1974. Oaks as evolutionary islands for leaf_mining insects. *American Scientist* , **62** : 67 ~ 73
- Pianka E R , 1966. Latitudinal gradients in species diversity : a review of concepts. *American Naturalist* , **100** : 33 ~ 46
- Pidgeon I M , Ashby E , 1940. Studies in applied ecology , I. A statistical analysis of regeneration following protection from grazing. *Proceedings of the Linnean Society New South Wales* , **65** : 123 ~ 143
- Preston F W , 1960. Time and space and the variation of species. *Ecology* , **41** : 785 ~ 790
- Preston F W , 1962a. The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology* , **43** : 185 ~ 215
- Preston F W , 1962b. The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology* , **43** : 410 ~ 432
- Recher H F , 1969. Bird species diversity and habitat diversity in Australia and North America. *American Naturalist* , **103** : 75 ~ 80
- Richards P W , 1969. Speciation in the tropical rain forest and the concept of the niche. *Biological Journal of the Linnean Society* , **1** : 149 ~ 153
- Rohde K , 1992. Latitudinal gradients in species diversity : the search for the primary cause. *Oikos* , **65** : 514 ~ 527
- Rosenzweig M L , 1992. Species diversity gradients : we know more and less than we thought. *Journal of Mammalogy* , **73** : 715 ~ 730
- Rosenzweig M L , 1995. Species Diversity in Space and Time. Cambridge : Cambridge University Press
- Rosenzweig M L , Taylor J A , 1980. Speciation and diversity in Ordovician invertebrates : filling niches quickly and carefully. *Oikos* , **35** : 236 ~ 243
- Saenger P , Moverley J , Stephenson W , 1988. Seasonal and longer term patterns in the macrobenthos versus benthic stability in a subtropical estuary. In : Kitching R L (ed.) , *The Ecology of Australia's Wet Tropics* , *Proceedings*

- of the *Ecological Society of Australia* , **15** : 229 ~ 237
- Sanders H L , 1968. Benthic marine diversity : a comparative study. *American Naturalist* , **102** : 243 ~ 282
- Sepkoski J J Jr. , 1984. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity III. Post-Paleozoic families and mass extinctions. *Paleobiology* , **10** : 246 ~ 267
- Sepkoski J J Jr. , 1989. Periodicity in extinction and the problem of catastrophism in the history of life. *Journal of Geological Society of London* , **164** : 7 ~ 19
- Simpson E H , 1949. Measurement of diversity. *Nature* , **163** : 688
- Simpson G G , 1964. Species density of North America recent mammals. *Systematic Zoology* , **13** : 57 ~ 73
- Southwood T R E , 1961. The number of species of insect associated with various trees. *Journal of Animal Ecology* , **30** : 1 ~ 8
- Specht R L , 1988. Origin and evolution of terrestrial plant communities in the wet-dry tropics of Australia. In : Kitching R L (ed.) , *The Ecology of Australia's Wet Tropics. Proceedings of the Ecological Society of Australia* , **15** : 19 ~ 30
- Stehli F G , Douglas R G , Newell N D , 1969. Generation and maintenance of gradients in taxonomic diversity. *Science* , **164** : 947 ~ 949
- Strong D R , 1974. The insects of British trees : community equilibration in ecological time. *Annals of the Missouri Botanical Garden* , **61** : 692 ~ 701
- Terent'ev P V , 1963. Opyt primeneniya analiza variatsy k kachestvennomu bogatstvu fauny nazemnykh pozavonochnykh. *Serial Biology* , **18**(21 4) : 19 ~ 26
- Tilman D , 1988. *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton , N J : Princeton University
- van Valkenburgh B , Janis C M , 1993. Historical diversity patterns in North American large herbivores and carnivores. In : Ricklefs R , Schluter D (eds.) , *Species Diversity in Ecological Communities : Historical and Geographical Perspectives*. Chicago : University of Chicago Press , 330 ~ 340
- Watkins R , Boucot A J , 1978. Temporal pattern of species diversity among some Silurodevonian brachiopods. In : Hecht M K , Steere W C , Wallace B (eds.) , *Evolutionary Biology* , **11** , New York : Plenum Press , 636 ~ 647
- Webb S D , 1969. Extinction-origination equilibria in late Cenozoic land mammals of North America. *Evolution* , **23** : 688 ~ 702
- Whittaker R H , 1970. *Communities and Ecosystems* , London : Macmillan
- Williams C B , 1943. Area and the number of species. *Nature* , **152** : 264 ~ 267
- Williams C B , 1964. *Patterns in the Balance of Nature*. London : Academic Press
- Wright S J , 1981. Intra-archipelago vertebrate distributions : the slope of the species-area relation. *American Naturalist* , **118** : 726 ~ 748
- Wu Jianguo , Gao Wei , 1995. Spatial patterns of species richness : a hierarchical perspective. *Chinese Biodiversity* **3** (suppl.) : 12 ~ 21

(责任编辑 :王美林)