

# 宏生态学(Macroecology)及其研究

胡慧建<sup>1,2</sup>, 蒋志刚<sup>1\*</sup>, 王祖望<sup>1</sup>

(1. 中国科学院动物研究所, 北京 100080; 2. 北京大学生命科学学院, 北京 100871)

**摘要:**宏生态学是生态学与其他宏观学科不断交叉和融合后的产物。它以个体、种群和物种的生态特征在大时空尺度上的格局和变化规律为主要研究内容, 它比其他生态学更强调归纳和推论, 也更依赖数据的积累。近年来, 宏生态学在对物种-面积关系进行探讨的基础上, 对生物类群间的物种数量的协同变化以及物种和高级分类单元间的关系等进行了新的研究; 宏生态学试图将有机论和个体论结合起来探讨和总结群落结构中的物种组成规律; 并对物种多度和分布格局间的关系从生态位和异质种群角度进行新的解释; 个体大小频次分布规律是宏生态学一重要内容, 对其深入研究和探讨已与物种多度、能量、分布面积、历史起源等多方面特征相结合, 并得到一些普遍性规律; 最后, 宏生态学还探讨物种在地理区域上的普遍性的分布模式, 并对其假说进行检验和探讨。宏生态学在中国还处于刚起步阶段, 但中国具有资源的优势, 并具有一定的数据积累, 将在宏生态学研究中将发挥越来越重要的作用。

**关键词:**宏生态学; 物种多度; 物种组成; 个体大小频次分布

## Macroecology: concept and progresses

HU Hui-Jian<sup>1,2</sup>, JIANG Zhi-Gang<sup>1\*</sup>, WANG Zu-Wang<sup>1</sup> (1. *Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China*; 2. *College of Life Sciences, Beijing University, Beijing 100871, China*). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(6): 1192~1199.

**Abstract:** With the advances in biogeography, paleobiology, systematics and the earth sciences, a new branch of ecology, Macroecology, is formed. Macroecology focuses on the study of larger scale spatial and temporal patterns and dynamics of ecological characters of species. It differs from most of other ecological branches in its emphasis on statistical pattern analysis rather than experimental manipulation. Some important concepts such as species-area curve, taxonomic covariance, and relationship between species and higher taxa are studied in Macroecology. Macroecologists are trying to explore and to explain the patterns of species assemblage in communities, combing Gleasonian individualism with Clementian holism, to explain the relationships between species abundance and spatial patterns with the niche theory and metapopulation theory. The theory of frequency distribution of body size, which is expanded with ecological characters of abundance, bioenergetics, distribution ranges and evolutionary history, is also an important part of Macroecology. Some patterns of species in geographic range were reported in field of Macroecology in recent years.

**基金项目:**国家重大基础研究与发展规划资助项目(G2000046805); 中国科学院知识创新工程资助项目(KSCX2-1-03, KSCX2-SW-118)

**收稿日期:**2002-01-04; **修订日期:**2002-08-20

**作者简介:**胡慧建(19~), 男, 浙江常山人, 博士, 主要从事生物多样性与保护生物学研究。

\* 通信作者 Author for correspondence, E-mail: jiangzg@panda. ioz. ac. cn.

**Foundation item:** National Key Research Project (No. G2000046805) and the Knowledge Innovation Program of Chinese Academy of Sciences (No. KSCX2-1-03, No. KSCX2-SW-118)

**Received date:** 2002-01-04 **Accepted date:** 2002-08-20

**Biography:** HU Hui-Jian, Ph. D., main research field: biodiversity and conservation biology.

**Key words:** Macroecology; construction of community; species abundance; species diversity

文章编号:1000-0933(2003)06-1192-08 中图分类号:Q14 文献标识码:A

宏生态学(Macroecology)是生态学的一个分支。近二三十年来,宏观生物学与生态学、生物地理学、系统学、古生物学和进化生物学等许多领域相互交叉、综合,取得重要进展。在物种多样性大空间尺度空间格局研究的推动下,产生了宏生态学<sup>[1~3]</sup>。1986年Brown & Maurer首次在《Nature》提出Macroecology概念后<sup>[4]</sup>,标志着宏生态学的正式确立。随后,宏生态学迅速得到广泛的承认,促进了大空间尺度的生态学过程得到重视和发展<sup>[5]</sup>。Brown和Gaston先后出版了Macroecology一书<sup>[1,2]</sup>,标志着宏生态学的发展进入一个新阶段。

## 1 概念、特点和应用

宏生态学是一种研究有机体与环境关系中那些反映和阐释了多度、分布和多样性统计格局和规律关系的方法(Macroecology is a way of studying relationships between organisms and their environment that involves characterizing and explaining statistical patterns of abundance, distribution, and diversity)<sup>[1]</sup>。宏生态学是生态学的一个分支,它使用Macro前缀是基于以下两点原因:一是因为它研究的是个体、种群和物种变量的统计分布模式,需要在大大时空尺度上进行;二是因为它需要应用其他学科,如生物地理学、古生物学、系统学和地球科学等宏观学科中的最新成果。宏生态学在研究内容上具如下特点:

(1) 研究生态“粒子”变量的统计分布格局。这些生态“粒子”既指种群内的个体,又指局部、区域种群或大陆生物区中的物种。

(2) 研究有机体的生态特征。这些特征包括个体大小、种群密度、分布范围等等,这些特征反映了有机体对空间和营养的占有和利用情况。

(3) 研究分类上和生态上相似性的有机体。

(4) 研究的空间尺度从区域到全球范围,时间尺度从几十年到百万年。

(5) 研究的性质既是经验性的又是理论性的,既是归纳性的又是推论性的。

由此,它与其他生态学的主要区别在于:第一,宏生态学强调统计模型的分析而不是实验操作,具有更强的归纳性<sup>[1]</sup>。这是因为大大时空尺度上进行重复性和可控性的实验既不可行也不可能,只能采用推论、归纳等方法来了解自然的本质<sup>[6,7]</sup>;第二,宏生态学具有自我扩展性和综合性。宏生态学采用宏观方法和手段来揭示有关的生态过程,其研究视野更为开阔,在大大时空尺度上将生态学现象与其他领域的成果相综合,来拓展所研究的内容和现象,达到认识自然的目的<sup>[1]</sup>。

宏生态学的应用主要表现:①对物种濒危程度和绝灭可能性的评价,如濒危程度与个体大小和分布区的关系等的应用;②热点地区的确定、保护区的设计和管理,如物种多样性的时空格局、个体大小频次分布等的应用;③外来种问题及生物圈的监测等,如物种组成规律等的应用;④人类活动对物种的影响评价,特别是对物种地理分布格局的影响等,如空间格局、地理分布等模式的应用;⑤全球物种数量的估计和预测等等,如生物类群的协同变化、物种与高级分类单元的关系等的应用;⑥生态恢复过程中物种多样性的恢复和调控等等,如物种组成规律、物种-面积关系等的应用。

## 2 研究内容和进展

### 2.1 大空间尺度的物种多样性格局

对于大空间尺度物种多样性格局研究有着大量的文献报道及综述<sup>[3,8~11]</sup>。人们发现物种多样性随经纬度梯度、海拔和水深梯度、物理因子梯度、生境梯度以及营养级变化而变化等等。除以上研究外,最近在种-面积曲线、不同生物类群间物种数量的协同变化以及物种和高级分类阶元的数量关系等方面取得了一定的进展。

物种-面积函数 物种丰富度是面积的函数。物种-面积效应方程至少存在4种形式<sup>[8]</sup>,但通常采用Preston的平方数据(S为物种数,A为面积,C和Z为参数)<sup>[8,12]</sup>。Z值在不同生物类群间和不同区域的同一生物类群中差异不大,在岛屿和大陆间有明显的差异,前者多在0.25~0.35之间,大陆则在0.12

~0.18 之间<sup>[8,12]</sup>。对以上的差异,许多作者尝试解释物种-面积方程及其参数的生物学含义<sup>[12]</sup>,其中著名的有 log 正态分布假设<sup>[13]</sup>,临时个体假说<sup>[14]</sup>,以及 meta-种群动态假说<sup>[15]</sup>。

值得指出的是,物种-面积关系曲线是在均质的环境才有意义。中国鸟类和兽类在大尺度上(如动物地理亚区)随着空间面积的扩展,物种多样性具有矢量特征,即随着面积的扩展,在不同的方向上物种多样性的增加是不同的<sup>①</sup>。

**生物类群间物种数量的协同变化** 人们认为不同生物类群之间物种数在空间中存在着正相关关系。现有的报道的确得出了不同的结果:一些研究发现不同分类类群间物种数的相关关系很低<sup>[3,16~19]</sup>;另一些研究发现不同生物类群之间物种数有较高的相关性<sup>[20~22]</sup>。胡慧建等分析了不同结果产生的原因,结果表明除环境因素外,分类类群、分类单元、数据质量、研究对象、调查时间和研究方法等都都对结果有影响<sup>[22]</sup>。分类类群间生态位的互补性也是需要考虑的因素<sup>[23]</sup>。

**物种和高级分类阶元的数量关系** 人们发现物种和高级分类阶元在数量上强相关关系,该关系在许多分类类群上报道,如植物、兽类、鸟类、两栖类、鱼类、昆虫的目等等<sup>[24]</sup>,从而使利用高级分类单元代替物种作为生物多样性的度量单位来进行热点地区的选择和评价成为可能,节约了时间和费用,具有应用价值<sup>[24,25]</sup>。胡慧建发现中国鸟兽物种数量与科属数量也具强相关,并证明这种强相关由于物种在科属间的频次分布具规则分布有关<sup>①</sup>。以上的物种和高级分类单元间的关系明显受到地域和进化历史的影响,如美国和中国的植物各属或科平均所含的物种数存在着明显地差异<sup>[29,30]</sup>。

## 2.2 群落结构

关于群落结构一直存在着 Gleason 的个体论和 Clements 有机论之争。Brown 认为前者更多地强调群落间在细节上的差异,而后者强调群落整体上的共性,他们之间没有本质的差异,只是各自仅强调了复杂系统的两面性中一面<sup>[1]</sup>。Brown & Kurzius 经过十多年的研究发现在 20hm<sup>2</sup> 大小范围内不同啮齿动物群落的物种组合都是独一无二,即使全部物种相同,但其中的多度肯定不同,而且群落物种组成符合 Brown & Wilson 提出的“性状替代”(Character displacement)规律,即共存种间的竞争使同域物种间的差异高于异域物种<sup>[1,31,32]</sup>,这反映了群落的差异性。

但群落也有共性。Brown 总结了群落结构所具有的共同特征:(A) 共存物种的某些特征,如个体大小、喙长等的差别趋向于均匀分布;(B)“组合规则”(Assemblage rule),即群落内分类或生态特征的组合是非随机的,在一群落内 1 属 1 种的情况最多,其次是 1 属 2 种,再是 1 属 3 种,以此类推;(C) 所谓的“嵌套子集”规律(Nested subsets),丰富度较低的群落往往是丰富度高的群落的子集;(D) 物种组成分布格局为两类:一类是数量大且广泛分布,一类是数量少且局域分布<sup>[1]</sup>。

以上规律中至少前两种反映了种间竞争对群落结构的影响。该影响在物种体重的组成反映得更为明显。尽管不同啮齿动物群落在时空的组成上不同,但是各群落中啮齿动物在体重上表现出明显的梯度分布<sup>[1]</sup>。戴昆对中国准噶尔盆地啮齿动物研究发现共存种间的体重比是相对固定的<sup>②</sup>。胡德夫利用历史和当前数据对中国古北界温带草原-荒漠开阔景观斑块环境中有蹄类动物,发现在一定区域内的某一时期有蹄类动物呈体形一大一小的固定组合分布<sup>③</sup>。

## 2.3 物种多度和分布的关系格局

种间的多度与分布格局关系早在 1859 年被 Darwin 观察到。他发现同属物种中出现两种分布类型:一种是广域分布且密度高;一种是狭域分布且密度低。近年来,该格局受到重视并被广泛研究<sup>[1,2,33~40]</sup>。人们发现:(A) 这种格局是非常普遍的现象。(B) 这种格局只适用在系统发生相近或同一生态类群、功能群或分类上相关的物种,在某种程度上它反映了生态或系统发生或两者兼有的限制作用。(C) 这种格局在不同

① 胡慧建. 中国鸟类和兽类物种多样性的结构、关系和格局. 中国科学院动物研究所博士论文. 北京, 2001

② 戴昆. 准噶尔盆地南部荒漠啮齿动物群落格局与制约机制. 中国科学院动物研究所博士学位论文. 北京, 2000

③ 胡德夫. 古北界温带草原-荒漠开阔景观斑块环境中有蹄类双种共存格局或资源二分规律的研究. 东北林业大学博士后研究报告. 哈尔滨, 1998

尺度上都适用,如局部内、局部之间或区域内、区域之间,包括群落尺度(见 2.2)。(D) 这种格局与专化性适应和广谱性适应的补偿理论相对立。

Brown 用生态位理论来解释这种格局<sup>[1]</sup>。Hanski 和 Holt 的 meta-种群模型表明随机的 meta-种群动态可能是造成该格局的原因<sup>[41,42]</sup>。Holt 发现了“核心种-卫星种”格局,即物种在取样点上出现的频次分布为双峰型;两端高(核心种),中间低(卫星种)。Brown 认为生态位理论与“核心种-卫星种”理论并不相互排斥,并根据生态位理论建立了相关模型。通过模拟,发现在小尺度上或单一生境内为双峰型,但在地理尺度上或多生境中为单峰型<sup>[1]</sup>。

种间多度与分布格局表明,进化和生态上的限制因子大大限制了物种和个体所具有性状组合。进化上的限制作用表明系统发育研究在生态学中的重要性。而生态上的限制作用表明生物对环境的所具有适应策略是有限的<sup>[1]</sup>。

#### 2.4 个体大小频次分布及其与多度和能量间的关系

个体大小是与生态、生理、进化特征相关的参数,所以个体大小格局既能用以上三者间的相互作用来解释,又反映了它们的作用特征。于是,个体大小的研究在宏生态学中占有重要地位。

1959 年, Hutchinson & MacArthur 报道了美国密执安州和欧洲陆生兽类的身体长度的频次分布图。该图表明体形中等的兽类物种数要明显多于体形较大或较小的兽类。他们认为:中等大小的物种相对分化程度高,划分空间和资源也更细。由此,他们指出环境是由大量的“马赛克元素”组成的(Mosaic elements),体形中等的物种所拥有的元素要小于体形较大或较小的物种<sup>[43]</sup>。

自 Hutchinson & MacArthur 的研究后,许多作者对不同的类群进行了相关研究,绝大多数结果表明:个体大小频次分布格局表现出普遍性<sup>[1,44~47]</sup>。原马赛克元素学说也被分形几何学说(Fractal geometry)所代替<sup>[1,48,49]</sup>,个体大小的频次分布被确认为右偏的 log 正态分布<sup>[1]</sup>。值得指出的是,log 正态分布不象正态分布那样是随机变量的属性,而是多个随机变量多重组合的结果。

May 尝试性地研究了所有生物物种的个体大小频次分布,得到了该频次分布格局,因此以上频次格局具有普遍性<sup>[50]</sup>。Brown & Nicoletto 对比北美陆生兽类在大区域和小块生境中的体重频次分布,发现小块生境中体重分布为均匀分布,而大尺度才有具有右偏的 log 正态分布。该结果表明在中等体形的物种占据小范围生境,而具较大较小体形的物种占据大范围生境<sup>[51]</sup>。Marquet & Cofre 对比了南、北美洲大陆兽类的体重频次分布,发现两大洲的构成具有很大的相似性,在南美洲的兽类组成中的南、北美洲成分也都符合该规律<sup>[47]</sup>。该结果表明在两大陆发生替代后,体重频次分布受到起源和历史的影响。Gittleman & Purvis 首次尝试利用系统发生学来研究个体大小与物种丰富度的关系,认为多样性的变化不能完全归由于个体大小,但他们未能给出其他因子<sup>[52]</sup>。

对个体大小的频次分布规律,除前述两种解释外,许多人都尝试进行相关的解释<sup>[52,53]</sup>。前述两种解释,明显忽略了体重小的物种频次分布特征,所以人们尝试利用生理和生态异速生长来进行解释,从而涉及了体重与多度、生长能量间的关系研究。

Brown 利用代谢率与体重关系,推导出种群密度( $N$ )与体重( $M$ )间的关系表达式: $N=C'M-0.75$ ,其中  $C'$  为常数<sup>[1]</sup>。实验数据支持了该关系<sup>[54]</sup>。但该关系式未能解释小体物种的情况。Brown 等将适宜度用超出生长和个体所需的收获和生殖的效率,从而导出最佳适宜体重模型<sup>[55]</sup>。在该模型中:体重越大,获得能量的能力越强,但转化能量的能力越弱,反之亦然,所以存在最佳体重。根据现有的生理实验结果,得出兽类最佳体重约为 100g,鸟类约为 30g。

以上的结果得到实际观察的支持。一是在隔绝条件下,兽类中体重大于 100g 的物种趋向于小型化,而体重小于 100g 的物种趋向于大型化<sup>[1]</sup>;二是在隔绝条件下,兽类体重极大值和极小值分别与物种最大分布面积回归所得方程的交点在 100g 处<sup>[56]</sup>。

除此之外,个体大小与多度也有着密切关系<sup>[1,55~57]</sup>。多项研究表明:随着个体大小的增大,多度降低<sup>[1]</sup>。该格局为数据 (A) 种群密度的最大值时,个体较小,但不是最小,类似于体重的频次分布格局;(B) 从最大种群密度的个体大小值开始,随个体的增大,其值所对应的密度值的极大值降低,且极大值与

体重间呈 $-0.1 \sim -0.75$ 的指数函数关系；(C) 密度极小值要么与个体大小无关，要么随个体的增大而降低。由以上规律，Brown 提出，多度与个体大小的关系而非简单的线性或非线性关系，而是在体重为某值时，种群密度为一范围值而非固定值，而该范围值的极大值和极小值都与体重关系呈 $-0.75$ 的指数关系<sup>[1]</sup>。

## 2.5 地理分布范围格局

地理分布范围的尺度是指生物区系或大陆尺度。亲缘关系相近的物种在生态要求上差异很大，但这种差异至少是可预测的<sup>[1]</sup>。Brown & Maurer 根据北美陆生鸟类的调查数据得出地理分布面积与多度间的关系图，该图表明不同地理分布面积下的最小密度是一致的，但最大值却呈指数变化<sup>[58]</sup>。地理分布面积与体重关系是：不同体重的鸟类或兽类的分布面积有着相同的最大值，但最小值却呈负指数变化。显然，面积的最小值对多度和体重都具有限制作用。

地理分布范围的形状也显出规律性，北美蜥蜴和蛇类经向分布区宽度和纬向分布区宽度间呈显著性相关<sup>[1]</sup>；而 Brown & Maurer 对北美兽类、鸟类和欧洲鸟类的分析，也发现相似的结果<sup>[58]</sup>。Rapport 发现北美陆生兽类分布面积与周长比约为 10。这些格局与天气、纬度、物种本身等因素有着密切关系<sup>[1,59]</sup>。Rapport 于当年提出了一个假说：热带至极地，物种的地理分布范围趋于增大，且其分布范围大小与当地物种丰富度呈负相关<sup>[59]</sup>。随后多项研究支持了该假说<sup>[60~62]</sup>。但也有人提出反对意见<sup>[62]</sup>。

对该假说，先后出现了 5 种解释：第 1 种是北美大陆形状决定论。该假说认为该规律是由于北美大陆的形状是北宽南窄所决定的。该假说很快被其他地区的数据所否定<sup>[1]</sup>。第 2 种解释由 Stevens 根据 meta-种群理论“扩散源和扩散区”假说，即在低纬度地区因为非生物条件较好从而使扩散作用加强，在小范围就能避免绝灭的威胁<sup>[60,61]</sup>。第 3 种高程作用假说。该假说来自于 Danie Janazen 的发现：高程对低纬度物种的阻隔作用要高于高纬度的。所以，低纬度区的物种更易受环境的影响而减少。第 4 种是 Brown 提出的气候波动假说。该假说认为更新世以来气候的大波动所导致低纬度区有着更多的物种和小范围分布<sup>[1]</sup>。最后一种是生物作用假说，这是根据物种多样性随纬度变化规律得出的，即在低纬度区生物相互作用较强从而限制了地理分布范围。事实上，以上的假说(除第 1 种外)相互间并不排斥，而且真正的作用机理是相似的。

## 3 小结和讨论

宏生态学是生态学与其他宏观生物学科相互交叉、相互融合的产物，但它还是生态学的一个分支。宏生态学与其他生态学的区别在于宏生态学在宏大的时空尺度上来研究生物与环境的关系，因此，它更需要资料的积累和统计学的应用<sup>[1]</sup>。但从宏生态学的研究和发展来看，正如它主张将群落的有机论和个体论来结合来研究群落生态学一样，它也主张研究宏观问题时将整体和个体相结合，这也是它从物种多样性大时空尺度格局研究中发展起来的重要原因<sup>[3]</sup>。物种多样性大空间尺度格局研究更多的是物种数量在整体上所表现出的规律的研究，如物种数量的纬度梯度变化等等，而宏生态学则是物种的具体细节在大时空尺度上所表现出的规律，如个体大小的体重分布、区域组成等等。但是两者的最终目的都是为当前生物多样性的保护服务的<sup>[1~3,8]</sup>。

从宏生态学的产生和发展来看，它主要从群落生态学、物种多样性大时间格局和生物地理学吸取了较多的研究成果。若以此来看中国在该领域的研究，中国与世界有着极大的差距，但在有些方面也取得一定的进展。在生物地理学相关的研究中，张荣祖等对环境因子对物种多度分布的影响探讨、中国及其邻近地区物种多样性的纬度变化等取得了显著的成果，并有着良好的数据积累<sup>[20,28]</sup>，周立志对干旱和半干旱区的啮齿动物组成研究也可看作是相关研究的一个尝试<sup>①</sup>。对于物种多样性大时空格局的研究论文在我国各期刊至今仍极少见报道，主要以介绍国外研究为主。其他方面，如胡德芙和戴昆对群落物种组成展开了研究。胡慧建等人对生物类群的物种数量协同变化、空间格局、物种和高级分类单元的数量关系等研究也正在开展。但是，中国在有关问题的研究中具有优越的地理条件。中国是全球物种多样性和环境多样性最为丰富的地区之一，特别是青藏高原的特殊性和三大自然区存为人们提供了优异的研究材料。同时，20 世纪 50、

## — 万方数据 —

① 周立志. 中国干旱地区啮齿动物物种多样性及其分布规律. 中国科学院动物研究所博士论文. 北京, 2000

60年代以来多次大规模的全国性或区域性的本底调查也提供了一定的资料积累。钱宏与美国的 Ricklefs 就中国和美国植物的比较研究<sup>[29,30]</sup>,取得的成功,与以上条件有着密切关系。但是在国内的相关研究甚少,这与拥有的条件相比是极不对称的。因此,最为重要的是如何充分利用本底资源来进行相关的研究是应认真面对的。

## References:

- [ 1 ] Brown J M. *Macroecology*. Chicago: Chicago University Press, 1995.
- [ 2 ] Gaston K J. *Macroecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2000.
- [ 3 ] Gaston K J. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 2000, **405**:220~7.
- [ 4 ] Brown J H & Maurer B A. Body size, ecological dominance, and Cope's rule. *Nature*, 1986, **324**: 248~250.
- [ 5 ] Meserve P L & Marquet P A. Introduction to the symposium: large spatial and temporal scales in mammalian ecology: perspectives from the Americas. *OIKOS*, 1999, **85**: 297~298.
- [ 6 ] MacArthur R H. *Geographical ecology: Paterns in the distribution of species*. New York: Harper & Row, 1972.
- [ 7 ] Orians G H. Micro and macro in ecological theory. *BioScience*, 1980, **30**: 79.
- [ 8 ] Rosenweig M L. *Species in space and time*. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.
- [ 9 ] Ricklefs R E & Schlutor D. *Species diversity in communities: historical and geographic perspectives*. Chicago: Chicago University Press, 1993.
- [10] Jiang Z G , Ma K P & Han X G. *Conservation Biology*. Hanzhou: Zhejiang Scientific & Technological Press, 1997.
- [11] Song Y L, Yang Q E & Huang Y Q. *Research and conservation of species diversity*. Hanzhou: Zhejiang Sci. & Techn. Press, 1998.
- [12] Connor E F & McCoy E D. Species-area relationships. In: Levin S A ed. *Encyclopedia of biodiversity*. New York: Academic Press, 2001. 397~411.
- [13] Preston F W. The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology*, 1962, **43**: 185~215.
- [14] MacArthur R H & Wilson E O. *The theory of island biogeography*. Princeton: Princeton University Press, 1967.
- [15] Hanski I & Gyllenberg M. Uniting two general patterns in the distribution of species. *Science*, 1997, **275**: 397~400.
- [16] Prendergast J R, Quinn R M, Lawton J H, *et al.* Rare species, the coincidence of diversity hotspots and conservation strategies. *Nature*, 1993, **365**: 335~337.
- [17] Gaston K J. Biodiversity-latitude gradients. *Progress in Physical Geography*, 1996, **20**(4): 466~476.
- [18] Flather C H, Wilson K R, Dean D J, *et al.* Identifying gaps in conservation networks: of indicators and uncertainty in geographic-based analyses. *Ecological Application*, 1997, **7**: 531~42.
- [19] van Jaarsveld A S, Freitag S, Chown S L, *et al.* Biodiversity assessment and conservation strategies. *Science*, 1998, **279**: 2106~2108.
- [20] Zhang R Z. *Zoogeography of China*. Beijing: Science Press, 1999.
- [21] Jiang Z G & Ji L Q. G-F index for measuring avian and mammalian species diversity. *Chinese Biodiversity*, 1999, **7**(3):220~225.
- [22] Hu H J, Jiang Z G & Wang Z W. Correlation between avian and mammalian species richness in different geographic scales in China. *Chinese Biodiversity*, 2001, **9**(2):95~101.
- [23] Fraser D M, Robert M, Paul H H. Geographical ranges of Australian mammals. *Ecology*, 1994, **63**: 441~450.
- [24] Gaston K J. Biodiversity: higher taxon richness. *Progress in Physical Geography*, 2000, **24**: 117~127.
- [25] Balmford A, Lyon A J E, Lang R M. Testing the higher-taxon approach to conservation planning in a megadiverse group: the macrofungi. *Biological Conservation*, 2000, **93**: 209~217.
- [26] Brown J H & Gibson A C. *Biogeography*. St Louis: C. V. Mosby Company, 1983.
- [27] Brown J H & Lomolino M V. *Biogeography*. Sunderland: Sinauer, 1998.
- [28] Zhang R Z & Lin Y L. The distribution tendency of land mammals in China and adjacent areas. *Acta Zoologica*

- Sinica*, 1985, **31**(2):187~197.
- [29] Qian H & Ricklefs R E. A comparison of the taxonomic richness of vascular plants in China and the United States. *American Naturalist*, 1999, **154**:160~181.
- [30] Qian H & Ricklefs R E. Large scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants. *Nature*, 2000, **407**: 180~182.
- [31] Brown W L & Wilson E O. Character displacement. *Systematic Zoology*, 1956, **5**: 49~64.
- [32] Brown J H & Kurzius M A. Composition of desert rodent faunas: combinations of coexisting species. *Annales Zoologici Fennici*, 1987, **24**: 227~237.
- [33] Rabinowitz D, Cairns S & Dillon T. Seven forms of rarity and their frequency in the British Isles. In: Soule M E, ed. *Conservation biology; the science of scarcity and diversity*. Sunderland; Sinauer Associates, 1986. 182~204.
- [34] Bock C E. Distribution-abundance relationships of some North American landbirds; a matter of scale? *Ecology*, 1987, **68**: 124~129.
- [35] Burgman M A. The habitat volumes of scarce and ubiquitous plants: A test of the model of environmental control. *American Naturalist*, 1989, **133**: 228~239.
- [36] Gaston K J & Lawton J H. Insect herbivores on bracken do not support the core-satellite hypothesis. *American Naturalist*, 1989, **134**: 761~777.
- [37] Gaston K J & Lawton J H. Effects of scale and habitat on the relationship between regional distribution and local abundance. *OIKOS*, 1990, **58**: 329~335.
- [38] Gaston K J & Lawton J H. The population ecology of rare species. *Journal of Fish Biology*, 1990, **37**: 97~104.
- [39] Collins S L & Glenn S M. A hierarchical analysis of species' abundance patterns in grassland vegetation. *American Naturalist*, 1990, **135**: 633~648.
- [40] Collins S L & Glenn S M. Effects of organismal and distance scaling on analysis of species distribution and abundance. *Ecological Application*, 1997, **7**:543~51.
- [41] Hanski I. Single-species meta-population dynamics: Concepts, models and observations. In: Gilpin M & Hanski I. *Meta-population Dynamics*. London: Academic Press, 1991. 17~28.
- [42] Holt R D. A neglected facet of island biogeography: the role of internal spatial dynamics in area effects. *Theoretical Population Biology*, 1992, **41**: 354~371.
- [43] Hutchinson G E & MacArthur R H. A theoretical ecological model of size distributions among species of animals. *American Naturalist*, 1959, **93**: 117~125.
- [44] Brown J H, Marquet P A & Taper M L. Evolution of body size: consequences of an energetic definition of fitness. *American Naturalist*, 1993, **142**: 573~584.
- [45] Blackburn T M & Gaston K J. Animal body size distribution patterns, mechanisms and implications. *TREE*, 1994, **9**: 471~474.
- [46] Blackburn T M & Gaston K L. Some methodological issues in macroecology. *American Naturalist*, 1998, **15**(1): 68~83.
- [47] Marquet P A & Cofre H. Large temporal and spatial scales in the structure of mammalian assemblages in South America; a macroecological approach. *OIKOS*, 1999, **85**: 299~309.
- [48] May R M. How many species are there on earth? *Science*, 1988, **241**: 1441~1449.
- [49] Morse D R, Stock N E & Lawton J H. Species numbers, species abundance, and body length relationships of arboreal beetles in Bornean lowland rainforest tree. *Ecological Entomology*, 1988, **13**: 25~37.
- [50] May R M. The dynamics and diversity of insect faunas. In: Mould L A & Waloff N. *Diversity of insects fauna*. London: Blackwell, 1978. 188~204.
- [51] Brown J H & Nicoletto P F. Spatial scaling of species composition: body mass of North American land mammals. *American Naturalist*, 1991, **138**: 1478~1512.
- [52] Gittleman J L & Otárola-Castillo A. Body size and species-richness in carnivores and primates. *Progress in Royal Society of London, Series B*, 1998, **265**: 113~119.

- [53] Glazier D S. Temporal variability of abundance and the distribution of species. *OIKOS*, 1988, **47**: 309~314.
- [54] Marquet P A, Webb S D, Sepkoski J J, *et al.* Scaling population density to body size in rocky intertidal communities. *Science*, 1990, **250**: 1061~1184.
- [55] Brown J H, Marquet P A & Taper M L. Evolution of body size: consequences of an energetic definition of fitness. *American Naturalist*, 1993, **142**: 573~584.
- [56] Marquet P A & Taper M L. On size and area: patterns in mammalian body size extremes across landmasses. *Evolutionary Ecology*, 1998, **12**: 127~139.
- [57] Peters R H. *The ecological implications of body size*. Cambridge: Cambridge University Press, 1983.
- [58] Brown J H & Maurer B A. Evolution of species assemblages: Effects of energetic constraints and species dynamics on the diversification of North American avifauna. *American Naturalist*, 1987, **130**: 1~17.
- [59] Rapport E H. *Aerography: Geographical strategies of species*. Oxford: Pergamon, 1982.
- [60] Stevens G C. The latitudinal gradient in geographic range: How so many species coexist in the tropics. *American Naturalist*, 1989, **133**: 240~256.
- [61] Stevens G C. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *American Naturalist*, 1992, **140**: 893~911.
- [62] Rohde K, Heap M & Heap D. Rapoport's rule does not apply to marine teleosts and cannot explain latitudinal gradients in species richness. *American Naturalist*, 1993, **142**: 1~16.

#### 参考文献:

- [10] 蒋志刚, 马克平, 韩兴国. 保护生物学. 杭州: 浙江科技出版社, 1997.
- [11] 宋延龄, 杨亲二, 黄永青. 物种多样性研究和保护. 杭州: 浙江科技出版社, 1998.
- [20] 张荣祖. 中国动物地理. 北京: 科学出版社, 1999.
- [21] 蒋志刚, 纪力强. 鸟兽物种多样性的 G-F 指数方法. 生物多样性, 1999, **7**(3): 220~225.
- [22] 胡慧建, 蒋志刚, 王祖望. 中国不同空间尺度上的鸟兽物种数量相关性. 生物多样性, 2001, **9**(2): 95~101.
- [28] 张荣祖, 林永烈. 中国及其邻近地区兽类分布的趋势. 动物学报, 1985, **31**(2): 187~197.