

宏观生态过程的代谢调控研究进展

邓建明¹, 王根轩^{1,2,*}, 魏小平¹

(1. 兰州大学干旱与草地农业生态教育部重点实验, 兰州 730000; 2. 浙江大学生命学院, 杭州 310029)

摘要: 宏观(生态学)和微观(分子生物学)生命科学的交汇犹如两翼的联动将带动生命科学再次腾飞。综述了由宏观生态过程和代谢的个体大小依赖的定量规律为核心的代谢生态学相关研究进展。在综合分析最新动态和我们研究心得的基础上,建立了植物有效资源与耦合的光、水分和化学营养元素间关系的立方体模型,明确提出了生态过程(或代谢)速率是环境资源、现有生物量(反应器)和分子系统三要素相互作用结果的规律,并预测作为宏观生态过程与微观生物学的交汇点,代谢生态学的发展有可能带动生命科学的整合和进一步腾飞。

关键词: 生态过程; 新陈代谢; 分子系统; 大小依赖; 资源

文章编号: 1000-0933(2006)10-3413-11 **中图分类号:** Q142, Q143 **文献标识码:** A

The advance of metabolic regulation studies for macroscopical ecology processes

DENG Jian-Ming¹, WANG Gen-Xuan^{1,2,*}, WEI Xiao-Ping¹ (1. Key Laboratory of Arid and grassland Agroecology at Lan Zhou University, Ministry of Education, Lanzhou 730000, China; 2. School of life science, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China). Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(10): 3413 ~ 3423.

Abstract: Metabolic theory shows the link between size of individual organisms, and the stoichiometric dependence of the metabolic rate of organisms on temperature by using first principles derived from physics, chemistry, and biology. Based on the further development of metabolic theory, the effects of temperature on quantitative relationships between the exchange of matter and energy, or the rate of those, and size of organisms can be predicted. Many ecological structure and phenomena may be explained by metabolic theory. Therefore, macroscopic ecological processes and microcosmic biology are directly integrated by the regulating theory of metabolism. The paper has summarized recent developments in metabolic ecology which take macroscopic ecological process and the quantitative law of the size dependence of metabolism as their focus. We explicitly present the rule that the rate of ecological processes (or metabolism) depend on resources, stand biomass (i. e. size of the 'reactor'), the molecular system and their interaction. And we have developed a cubic sketch model of the coupling relationship between the efficiency of plant use of resources, and light, water and chemical elements. We predict that the development of metabolic ecology as the meeting point of macroscopic ecological processes and microcosmic biology will drive integration and further advances in the life sciences.

Key words: ecological process; metabolism; molecular system; size dependence; resources

自 20 世纪 50 年代以来,生态学不论在个体、种群层次上还是在群落、生态系统层次上都得到了迅速发展。而且近十多年来,随着分子生态学的兴起,许多学者又从分子、细胞水平来研究一些生态问题。但是仍然没有一个基本的理论把整个生态学从分子、细胞、个体、种群、群落、系统层次上联系起来。而正是代谢生态学理论把从微观分子、细胞水平^[1-3]到宏观整个生态系统^[4,5]联系起来了。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30170161 和 90102015)

收稿日期: 2005-07-29; **修订日期:** 2006-03-10

作者简介: 邓建明(1978~),男,重庆云阳人,博士,主要从事植物生理生态和理论生态学研究。E-mail: dengjm02@st.lzu.edu.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wanggx@zju.edu.cn

Foundation item: The project was supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30170161 and 90102015)

Received date: 2005-07-29; **Accepted date:** 2006-03-10

Biography: DENG Jian-Ming, Ph. D., mainly engaged in physiological ecology and theoretical ecology. E-mail: dengjm02@st.lzu.edu.cn

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过程,因此它决定了生物从环境中吸收的所有物质和能量资源,并支配着物质和能量在生物体内的分配。新陈代谢速率决定了几乎所有生物活动的速率^[5];而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^[6~10]。

科学家们早在对哺乳动物能量利用研究中就发现,动物个体基本新陈代谢需求与个体大小的 $3/4$ 次方成正比^[11,12]。West等^[13~15]利用哺乳动物的血脉系统和植物维管束分支结构的机械理论模型推导出生物体的一些特征参数(比如代谢速率、生长速率、发育速率、死亡速率等)与个体大小 M 间的异速生长指数的理论值为 $1/4$ 的整数倍(quarter-power exponent)。其中新陈代谢率 B 比例于个体大小 $M^{3/4}$,即 $B \propto M^{3/4}$ 。Enquist等^[16]通过对37个物种,69个个体进行研究表明植物个体的资源利用率(即新陈代谢率 B)大约与植物个体质量 M 的 $3/4$ 次方成比例。随后Enquist等^[4]在个体代谢理论上,推导出从生物个体到整个生态系统都遵循这个能量代谢规律,并得到大量实验数据支持。更有趣的是West等^[1]运用相应的代谢理论预测并证明了分子、细胞的代谢率与个体大小间的异速比例关系;以及Gilloly等^[3]运用相应的代谢理论预测并证明了DNA进化速率个体大小间的异速比例关系。本文针对新陈代谢理论基础及代谢理论在微观生命过程和宏观生态过程的代谢调控中应用研究进展进行评述。在综合分析最新动态和研究心得的基础上,提出了一些亟待解决的重大科学问题,并建立了相关的模式图和模型;旨在为代谢生态学提出研究方向和推动代谢生态学的发展。

1 代谢生态学个体层次上的理论基础

新陈代谢是一个生物的过程,但它遵循支配物质和能量转化的物理和化学基本规律;与此相关的多数是一些物质和能量平衡定律及热力学等问题。近年来又在分子、细胞乃至整个个体水平上,对个体大小、温度和化学计量学怎样影响生物结构和功能方面研究取得了相当的进展^[5]。这就为代谢生态学的发展奠定了坚实的基础。

1.1 个体大小与新陈代谢速率的关系

早在20世纪初期,就曾预言几乎所有生物的特性都与个体大小有关。Huxley^[17]指出生物特性的变化与个体大小的关系可用一个异速方程表示为: $Y = Y_0 M^b$,其中 Y 是新陈代谢速率、生长发育时间、种群增长速率或者分子进化速率等等, M 是个体大小, Y_0 是常数, b 是异速生长指数(allometric exponent)。分支结构的机械理论模型推导出指数 b 是 $1/4$ 的倍数^[13~15],而不是由欧几里得几何学(Euclidean geometric)模型推出的 $1/3$ 的倍数。前者能阐释整个生物体受资源吸收率限制的新陈代谢速率和物质能量在体内通过支管网状分布的速率,新陈代谢率指数 $3/4$ 被认为是生物为了更有效地吸收、利用资源而进化的结果^[15]。Kleiber^[11]在1932年就提出整个生物体的新陈代谢率经验模型:

$$I = I_0 M^{3/4} \quad (1)$$

式中, I 是个体的新陈代谢速率, I_0 是不依赖于个体大小的常数;这代谢关系式可以描述不同情况下的代谢速率,但 I_0 的值是不一样的。

虽然新陈代谢率经验模型已有很长的历史,但近年West等^[13~15]推导出的 $3/4$ 代谢模型是基于哺乳动物的血脉系统和植物维管束分支结构的机械理论。比如微生物、细菌、单细胞藻类等低等生物,虽然有大量数据支持模型的预测值,但很多分析结果都是与大量高等生物相关数据一起分析得出的^[4,5],这就有可能掩盖掉低等生物的差异;对于这些低等生物仍然缺乏相应的理论基础。而真正适合于所有生物的代谢理论,应建立在所有生物体的最大公约数(比如分子、细胞)上,然后进行推广、放大;而不是基于一些特殊的对象。

1.2 温度与新陈代谢速率的关系

在自然界中,生物往往生活在一定温度范围内,绝大多数生活在 $0 \sim 40$ ^[18,19]。也有一些微生物生活在极端温度条件下,比如在热泉中,火山口等地温度都接近或超过 100 。而温度与生物化学反应,新陈代谢率等几乎所有的生物活动都有着指数比例关系^[5]。这些关系可以用玻耳兹曼因子(Boltzmann factor)来表示,即 $Y \propto e^{-E/kT}$ 。这里 E 是活化能, k 是玻耳兹曼常数, T 是绝对温度^[20,21]。玻耳兹曼因子反映了温度是怎样影

响各生物化学反应的速率。因此它也能描述温度与从单细胞微生物到多细胞动物、植物新陈代谢率的关系^[8],甚至包括与个体和种群增长速率以及发育时间和生物寿命之间的关系^[8,9]。另外,研究发现这些过程的活化能是极其相似的,约为:0.6eV~0.7eV(1eV=96.49KJ/mol),并且在这范围内观测到了典型的新陈代谢生物化学反应^[8]。这也表明新陈代谢率支配着大多数生物速率。

事实上,生物体代谢率与温度的关系式还只是经验模型,并没有类似代谢率与个体大小间关系的理论基础。这就需要进一步地推导论证环境温度与新陈代谢率的定量关系。而且需要明确地解释为什么在所有环境条件下,所有生物过程(如代谢速率、发育速率、增长速率、环境容纳量和生物多样性等等)都有着相似的温度依赖性,相似的活化能 E (均在 0.6~0.7eV 之间)?

1.3 化学计量学与新陈代谢速率的关系

化学计量学(stoichiometry)狭义上指化学反应中元素的计量,但在很早就已经用于生态研究中^[22]。在生态学中主要是对生物体或环境中化学元素的比值、百分比和物质的量等进行计算^[10,23~25]。在生物体内含有 C、H、O、N、P、K、Ca、Na 等元素,而这些化学元素在生物体内的组成肯定和外界环境中不一样^[26],这就必须消耗一定的代谢能量来维持这些元素的浓度梯度,并从环境中获得这些必需元素,以及排泄代谢废物。因此新陈代谢率和元素物质的流动就有着必然的联系,并能够通过生物化学和生理学来确定他们之间的定量关系。当然新陈代谢率与环境中的化学元素浓度的影响是相互的:一方面,环境的化学元素的浓度会抑制新陈代谢率,进而抑制个体的生长率、繁殖率等^[27,28];另一方面,个体的新陈代谢率或元素的周转率也会影响环境中元素的浓度,比如大气中 CO₂ 的浓度就受光合和呼吸作用的调控^[29,30]。

综上所述,结合个体大小(1)式和温度(T)对新陈代谢率的影响,其模型可以表示为:

$$I = I_0 M^{3/4} e^{-E/kT} \quad (2)$$

把个体大小 M 项放到等号左边,然后两边取对数得到方程:

$$\ln(IM^{-3/4}) = -E/(kT) + \ln(I_0) \quad (3)$$

方程(3)的优越之处在于可以直接判定质量 M 修正过的新陈代谢率与温度 T 之间的关系,根据斜率就能得到活化能 E 的值。当然同理两边也可以同时乘以 $e^{E/kT}$,再取对数得到方程:

$$\ln(I e^{E/kT}) = 3/4 \ln(M) + \ln(I_0) \quad (4)$$

方程(4)就相当于通过温度 T 修正后的新陈代谢率与个体大小 M 的关系式。

Brown 等认为不论是生物体内还是环境中的化学元素对代谢速率和能量流动速率都是有影响的,并阐明一些普通元素(如 C、N、O、P、S 等)的量或浓度与个体的代谢速率和生长速率是线性关系^[5,27,28]。但是不论是光资源还是水或营养元素资源都不可能始终与植物生长率或产量呈线性关系,因为植物有光的饱和点,也有水分和营养元素的最大生理需求量。而在基本代谢模型(2)中并没有阐明化学元素对新陈代谢的影响。

2 微观生命过程的个体大小依赖规律

细胞是生命活动的基本单位,同时在物质能量代谢中也可以认为是代谢和循环的基本单位,因此细胞的代谢过程与整个生物体的生命活动是息息相关的。West 等^[11]在个体代谢理论 $B = B_0 M^{3/4}$ 基础上推出细胞的代谢率依赖于个体大小 $M^{-1/4}$;并推导出一些代谢器官比如线粒体等的代谢率与器官自身大小 $M^{3/4}$ 成比例。在大多数情况下,细胞等器官的大小与基因组大小(C 值)有着直接联系,因此基因组的大小与细胞乃至个体的代谢率都有着间接的关系。同时生物体的新陈代谢产物(主要是一些自由基)也影响基因的突变,进而影响分子的进化^[31~34]。

对一些微观生命过程中个体大小依赖规律的研究,仍然是基于个体层次上的代谢理论。而在细胞或更小的层次上,资源的分配是否还是类似于个体层次上支网状地分布,也就是说在细胞层次上代谢率对个体大小的依赖是否还遵循 West 的四分之指数法则,这还需要进一步的理论和实验论证。既然基因组与个体代谢率相关,那么在物种间基因组不同,其他条件相同的情况下,其代谢率应该是不一样的^[2]。这就与代谢率与个体大小间关系的幂指数为常数 3/4 是矛盾的,因此代谢理论是否完全适合所有生物还需要进一步地研究。

3 代谢生态学:宏观生态过程的代谢调控

3.1 个体的代谢调控

新陈代谢所产生的能量一部分用于体内物质的分解代谢和维持各种活动,其余的能量用于个体的生长和繁殖。个体物质的生成速率 P 和单位质量 (mass-specific) 的生成率 P/M (即个体的生长速率) 有经验模型: $P = M^{3/4} \cdot e^{-E/kT}$, $P/M = M^{-1/4} e^{-E/kT}$ 。此模型表明生物个体在通过个体大小和温度修正后,个体新物质的产生率与新陈代谢率是极其相似的,这在个体大小跨越 20 个数量级以上的植物及变温和恒温动物中得到验证^[5]。

结合整个个体代谢速率 I 的表达式,就可以得到单位质量 (mass-specific) 代谢速率 B 为:

$$B = I/M = M^{-1/4} e^{-E/kT} \quad (5)$$

已有研究表明生物其他特征速率对个体大小的依赖性,比如心跳速率、发育速率,甚至分子进化速率都与单位质量代谢速率基本一致,与个体大小 $M^{-1/4}$ 成比例^[3,5]。由等式(5)可以得到关于代谢物质的周转时间或个体发育时间 t 的表达式:

$$t = M^{1/4} e^{E/kT} \quad (6)$$

West^[35] 和 Gillooly^[9] 等通过对浮游动物、昆虫、鱼类、两栖类和鸟类卵的孵化研究,发现孵化时间与个体大小和温度的关系与(6)式中所预测的基本一致。

生态学家传统地认为生物的生存时间和死亡速率是高度变化的;并且认为是外界环境条件的结果,比如捕食、疾病以及对资源的竞争,而不是生物个体本身所决定的^[5,36-38]。Brown 等^[5] 又认为死亡速率与生育速率基本平衡,而且代谢理论变换模型(5)能解释大多生物的死亡速率变化;他们通过对 Pauly^[39] 有关海洋鱼类研究的数据分析,得到温度修正的死亡率比例于个体大小 $M^{-0.24}$,与模型(5)的理论预测值 $M^{-1/4}$ 很接近。

生物体中化学元素的平均周转率等于整个个体中此元素的流量 F (即每个个体对化学元素的吸收和排除速率)除以个体中元素的总储量 S 。大多元素的流量是随个体大小而变化的,并与整个个体的新陈代谢率成正比^[40],即有 $F = M^{3/4}$,而生物体原生质中最普通化学成分的元素库 S ,包括 C、H、O、H₂O 等往往都与个体大小成正比,即 $S = M^1$ 。因此,这些普通化学元素的平均周转率有: $F/S = M^{3/4}/M = M^{-1/4}$ 。然而,并非所有的元素库都这样,尤其是在代谢方面具有特殊功能的器官。真核细胞生物的新陈代谢主要发生在叶绿体、线粒体和核糖体中,它们分别是光合作用、呼吸作用和蛋白质合成的场所。而且生物体的代谢率就依赖于这些器官的总数,所以这些器官的数量正比于 $M^{3/4}$,并且这些器官的浓度或密度正比于 $M^{-1/4}$ ^[1,3,5,41]。相应的化学元素库与这些器官是一致的,并有 $S = M^{3/4}$,因此这些元素库的周转率是不依赖于个体大小的,即 $F/S = M^{3/4}/M^{3/4} = M^0$ 。

显然生物在不同的生长状态和条件下对物质能量的需求是不一样的:比如在理想条件下为了生存最小的能量消耗率与在自然环境中包括充分地分配给生长、繁殖以及维持种群稳定所需的能量消耗率是不一样的。气孔是调节植物利用物质能量的一个重要器官,而气孔调控的主要功能是在保证足量的光合 CO₂ 供应的同时尽量减少水分的蒸腾散失^[42],这实际上调控着植物的 C 和 H₂O 代谢。研究发现在干旱条件下,气孔密度有升高的趋势^[43-45];并且水分利用效率大大提高,并随干旱程度增加而加大,使同化效率稍有下降^[46]。在这样的环境胁迫条件下,植物的 C、H₂O 元素的流量 F 或代谢速率是否还遵循 $F = M^{3/4}$ 将引起人们的质疑。

植物代谢途径主要有 C₃、C₄ 途径及景天酸代谢途径,不同代谢途径的代谢效率和速率是不相同的。比如与 C₃ 植物相比,C₄ 具有在强光、高温及低 CO₂ 浓度等逆境下保持高光合效率和高光合速率的能力^[47,48]。所以在同等条件下,C₃、C₄ 植物的 C 代谢以及整个个体代谢速率、生长率是不一样的,但它们是否具有同样的个体大小依赖性还须分别进行研究比较。

3.2 种群和群落的代谢调控

许多种群和群落动态特征都是由于个体大小、温度和化学计量对生物个体影响而表现出来的,因此生物个体水平上的代谢理论可以推广到种群和群落水平。

种群动态是复杂而不可预测的,但是种群波动性的指数性增长是种群生态学中的一个明显规律^[49]。事

实上,个体的繁殖和生长都是由新陈代谢提供能量。因此根据个体的发育速率和生长速率模型(5),可以预测种群的最大指数增长速率 $R_{max} M^{-1/4} e^{-E/kT}$ 。在很早以前生态学家就通过研究表明,种群的最大增长速率 R_{max} 与个体大小的 $-1/4$ 次方成正比^[50,51]。Brown 等^[51]通过对从真核单细胞到哺乳动物不同营养层次的不同生境且具有不同繁殖方式的种群进行研究,发现它们的最大种群增长率与模型预测值基本一致。

当种群个体数量不再随时间增加时,即达到环境容纳量 K 时,种群达到稳定状态。Brown 等^[51]认为环境容纳量与个体大小、温度和资源之间有关系式:

$$K = [R] M^{-3/4} e^{E/kT} \tag{7}$$

这里 $[R]$ 为限制性资源的浓度或供应率。资源和个体大小影响种群环境容纳量 K 值,已被广泛认识到;认为将随资源的增加而增加,随个体增加而减小。Allen 等^[52]对变温动物研究发现环境容纳量随温度增加而减小。由(7)式可知当资源供应率 $[R]$ 和温度 T 为定值时,种群密度 N 将与个体大小的 $-3/4$ 次方成正比。这实际上从代谢理论角度为植物种群自疏提供了理论基础,并有自疏法则 $N = M^{-3/4}$ ^[16,53]。Damuth^[54,55]和 Ernest 等^[56]通过对全球范围内的哺乳动物种群研究表明,也有种群密度关系式 $N = M^{-3/4}$ 。

因为种群的增长速率和能量消耗都由个体新陈代谢速率决定,并且有同样的个体大小和温度依赖性,所以代谢理论还能预测物种间的相互作用速度。Park^[57]对不同种类甲虫的实验研究发现,环境温度的变化能改变这些物种竞争结果;还发现物种间竞争排斥的时间与温度呈负相关,并且具有和新陈代谢平均活化能几乎相等的活化能(0.64eV)^[5]。而且物种间一些其它相互作用率和时间,包括寄生速率、捕食者攻击率等也有相似的温度依赖性^[5,58,59]。生物多样性的经验模型表明,物种丰富度的产生与维持过程有着和其他生物速率相似的比例关系,如模型(5)。在其他因子相同时,物种数随个体增加而减小^[60,61];随环境温度增加而增加^[5,52],个体新陈代谢对这种变化趋势起了重要作用^[60,62]。有趣的是,生态学家^[5,52]研究发现不论是植物还是动物群落多样性与个体新陈代谢具有同环境温度间相同的玻耳兹曼关系。

在模型(7)中,预测环境容纳量 K 随限制性资源^[R]线性增加,并随个体大小 $M^{3/4}$ 变化(即 $-4/3$ 自疏法则)。

但实际上隐含有限制条件:个体生长处于成熟或接近成熟期且同龄(even-aged),即个体大小不再增长;或者针对某一定大小 M 的种群。否则当 $[R]$ 增加时,一部分资源分配给种群密度的增加,一部分将用于个体生长,显然这时的 K 就不是简单地随 $[R]$ 线性地增加(图1)。那么在个体大小变化或非成熟期情况下,种群密度 N 与资源供应率 $[R]$ 和个体大小 M 的关系可表示为: $N = f(R, M)$ 。

依据模型(7)在资源供应率 $[R]$ 和环境温度 T 不变的情况下,可推出植物自疏指数的理论值是 $-4/3$ 而不是 $-3/2$,并得到大量的数据支持^[16,53,63,64]。但自从 Yoda 提出自疏法则以来,同样有大量的实验数据支持 $-3/2$ 自疏法则^[65-67]。因此不论是 $-3/2$ 法则还是 $-4/3$ 法则,都只是植物种群处于两种特殊竞争状态。 $-3/2$ 法则是基于植物种群高度空间拥挤情况下通过 Euclidean 几何学推导的;而 $-4/3$ 法则是基于个体的新陈代谢率由资源供应率所约束,并在一些特定假设条件下推导出来的^[1,13-15]。许多生态学者^[66-72,73]研究认为在自然状况下种群密度和平均个体大小间的异速比例指数

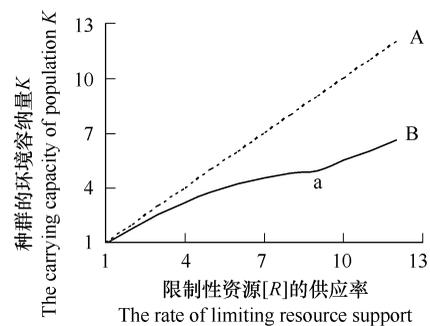


图1 在生物体个体大小 M 不变(A)以及个体大小 M 增加(B)的情况下,种群环境容纳量 K 随限制性资源 $[R]$ 供应率变化的图示

Fig. 1 The carrying capacity of population K varies with the rate of limiting resource support $[R]$ under the constant size of organism (A) and increasing size of organism (B)

A 表示在个体大小和温度都一定时,种群环境容纳量 K 随限制性资源 $[R]$ 供应率线性增加;在 B 中,拐点 a 以下表示个体大小 M 随 $[R]$ 的增加而增加时(即成熟前期), K 随 $[R]$ 的变化为曲线关系,拐点 a 以上表示个体大小不在增加时(即成熟期或生长晚期), K 又随 $[R]$ 线性增加 The curve A shows that the carrying capacity of population K linearly increases with $[R]$. The part of under inflexion (a) shows that K nonlinearly increases with $[R]$ when the size of organism individual increases with the increase of $[R]$ (i.e. before autumn stage). And the part of above inflexion (a) shows that K linearly varies with $[R]$ when the size of individual increases no longer (i.e. autumn stage)

(allometric exponent) 更是变化的。但是其指数变化的规律或机制还有待于生态学家进一步研究。

3.3 生态系统过程的代谢调控

新陈代谢调节着整个个体营养元素和化合物的储存和流量,因此代谢理论能对物质能量在生物圈的分布和生化循环作出明确的预测。而代谢理论模型(5)正为预测个体大小、温度、化学计量怎样决定物质能量在生态食物链中或其间(比如生产者、草食动物、捕食者和分解者)的储存量和流动速率提供了理论基础^[5]。

有个体大小和温度与种群密度关系模型(7),那么由个体平均大小 M 乘以等式(7)便可得到种群单位面积现存生物量 W (standing stock),其模型:

$$W = [R] M^{1/4} e^{E/kT} \quad (8)$$

此模型表明种群立地生物量和环境容纳量与限制资源供应率之间有着线性关系,而与个体大小和温度之间是非线性关系。

Brown 等^[5]认为在一稳定系统中,消费者或捕食者对资源的吸收利用率是生产者或“被捕食者”生产率的一部分。与个体水平一样,不论生产者还是消费者,其能量流动都具有个体大小的依赖性。但是对于种群来说,其能量流动应该不具有质量 M 依赖性,因为有种群密度和个体大小的比例关系式(7)。而种群每单位面积能量流动率 F_{tot} 或种群单位面积总能量利用率 R_{tot} 可由个体新陈代谢率模型(2)乘以种群密度与个体大小关系 $M^{-3/4}$,即可得到模型:

$$F_{tot} = [R] M^0 e^{-E/kT} \quad (9)$$

因此可以预测生态系统中每单位面积能量流动速率或生产速率并不依赖个体大小,但依赖于环境温度。正如模型所预测,在全球范围内取自具有不同温度、能量、水分和营养元素生态系统的大量数据证明生态系统的单位面积生产力速率变化是由于环境温度和元素化学计量所导致^[16,41]。此模型同时表明具有相似环境温度生活方式或相似资源供应率的生态系统应该具有相近的初级生产率,比如邻近的森林和草地系统。然而其现存生物量并不相等,正如模型(8)所预测森林系统所储存的生物量显然要更高些。

在生态系统中有:总种群生产力 $P_{tot} = PN$, 现存生物量 $W = NM$ (P 为种群平均生产力,与种群生产率 F_{tot} 成正比; N 为种群数)。所以生产力与现存生物量之比 P_{tot}/W 有关系式:

$$P_{tot}/W = M^{-1/4} e^{-E/kT} \quad (10)$$

这与个体单位质量代谢率模型(5)一样,能对种群或系统的一些特征速率进行预测,比如种群单位质量的生产率,或生物量的周转率等;研究表明在许多陆生和水生生态系统中 C 的周转率与 M 间的关系与模型预测的理论值 $M^{-1/4}$ 很接近^[5]。对于一个处于稳定状态的种群,此模型还反映了种群的生产率和死亡率必须具有相同的温度和个体大小依赖性。

生态系统中生物成员间的联系主要是通过食物链联成一个整体,食物网是对生态系统中物质和能量流动的描述。新陈代谢理论在食物网理论中不仅能体现物质和能量遵守热力学定律和物质、能量、化学计量守恒定律^[73],还能从个体大小、温度、化学计量影响新陈代谢率的角度来理解种群或者功能群的丰富度、现存生物量、能量利用以及化学元素组成^[5]。生态学家一直用金字塔来描述生态系统中能量级关系,金字塔的每层表示相应的营养级。从底层到塔顶可分别代表初级生产者、草食动物、初级肉食动物等等。而代谢理论可以定量预测个体大小、温度和化学计量是如何影响能量和生物量库以及如何影响能量和能量的流动。可以由林德曼效率(Lindeman efficiency)表示相邻两营养级间能量传递效率,即 $n+1$ 营养级总代谢能流与 n 营养级总代谢能流之比,所以有 $\eta = i_{n+1} N_{n+1} M_{n+1}^{3/4} e^{-E/kT} / i_n N_n M_n^{3/4} e^{-E/kT}$,其中 i_n 和 i_{n+1} 是自然种群代谢标准常数; N_n , N_{n+1} 和 M_n , M_{n+1} 分别是在 n 营养级和 $n+1$ 营养级的种群密度和个体大小^[5]。假设处于稳定状态的生态系统,温度和标准常数不变,则有简化的 $\eta = N_{n+1} M_{n+1}^{3/4} / N_n M_n^{3/4}$, 总小于 1。由这关系式还可得到两营养级间种群密度和生物量之比。

Brown 等^[5]根据水生生态系统中物种丰富度随个体大小变化关系 $N = M^{-1}$ ^[74~79], 和新陈代谢理论推导出系统中某一营养级种群丰富度 N 与个体大小 M 关系的模型:

$$N = \frac{I_{tot}}{I} = N_0 \left(\frac{M}{M_0} \right)^{[\log / \log] - 3/4} \quad (11)$$

式中, I_{tot} 为此物种总代谢率, I 为个体代谢率, N_0 , M_0 分别为初级生产者(比如单细胞藻类)的丰富度和个体大小。为林德曼效率, 是系统中捕食者与被捕食者间个体大小之比。在同一营养级内, 资源供应率是一定的, 此模型预测丰富度随个体大小的 $-3/4$ 次方成正比, 并得到许多数据验证^[53, 80]。而在不同营养级之间, 经验估测林德曼效率约为 10%^[81], 个体大小在同一营养级和不同营养级之间变化范围约为 4 个数量级 (10^4), 即 $(\log) / (\log) - 1/4$ 。所以模型预测不同营养级间物种丰富度随个体大小 M^{-1} 变化, 能流随个体大小 $M^{-1/4}$ 而变化^[5]。

模型(7)到(9)中 $[R]$ 表示主要限制性资源, $[R]$ 在这里表示植物所吸收利用的综合资源或能量(即有效能量)更合理; 而有效能量应是多种营养要素(比如光、水、化学元素等)的耦合, 其供应速率取决于限制因子的供应速率。这里建立了立方体模型来表示光、水分和化学营养元素间的耦合与有效能量的关系(图 2)。由于植物生长有光的饱和点, 同样有最大生理需水和最大生理化学元素需求, 所以也有最大有效资源或能量, 即图中带箭头立方体的体积。依据上面模型显示植物个体或种群的生长率或现存生物量应该与有效资源成正比, 所以此模型还可表示植物个体或种群的生长率或现存生物量与耦合的光、水分和化学营养元素之间的关系; 也就是说其体积还可表示植物个体或种群的生长率或现存生物量。

实际上, 如依据模型(8)和(9)所示, 其中 R 指水分、养分(化学元素)等资源对生物生长的贡献(或限制); $M^{1/4}$ 指现有的生物量, 即生物反应器容量对生物生长的贡献(或限制); $e^{E/kT}$ 指该生命或生态过程分子系统的活化程度, 即以超出反应阈值的分子占总分子数的比例为基本变量的分子过程对生物生长的贡献(或限制), 其中涉及到基因表达、酶等大量微观生物学过程, 主要由温度、能量和酶调控, 而酶又受控于基因表达。综上所述: 生物的个体或群体的生长发育是宏观生态因子、生物反应器容量和微观分子过程 3 因素相互作用的结果(图 3)。

Enquist 等^[5, 16, 41]认为每单位面积种群能量利用率 R_{tot} 或流动速率 F_{tot} 不依赖于个体大小, 即 $R_{tot} = NQ [R] M^{-3/4} M^{3/4} e^{-E/kT} [R] M^0 e^{-E/kT}$, 而这种关系都是基于植物种群密度与个体大小间的关系 $N = M^{-3/4}$ 。研究发现不论是在对植物种群自疏规律还是在对能量守恒定律研究中, 其中 M 都是针对植物的地上部分生物量^[4, 16, 64~70, 82]。研究表明在干旱胁迫条件下, 对于地上生物量植物种群能量并不守恒, 即 $R_{tot} = [R] M e^{-E/kT}$ ($r = 0$), 这主要是由于植物种群密度与地上生物量间的关系式 $N = M^{-r}$ 中 r 并不等于 $3/4$, r 并随着水分胁迫的加剧而增大; 不过对于地下或整体生物量而言基本是守恒的^[73]。这主要是由竞争类型(地上或地下竞争)决定植物地上、地下生物量分配变化^[83~85]而导致的。在研究植物生长及其代谢调控规律时, 应该同样重视地下部分的研究, 尤其在植物以地下竞争为主的情况下。

4 结语

自从 West 等^[13~15]从理论上推导出生物个体新陈代谢率 I 与个体大小 M 间异速生长指数的理论值为 $3/4$

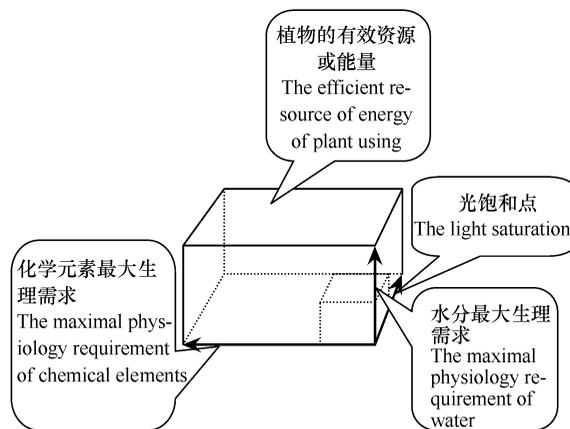


图2 植物有效利用资源与耦合的光、水分和化学营养元素间关系的立方体模型示意图

Fig. 2 The cubic sketch model of the coupling relationship between the integrated efficient resources of plant using and light, water and chemical elements

立方体的长、宽、高分别表示植物资源化学元素、水分、光的供应率。其体积表示植物利用的有效资源, 带箭头立方体的体积表示植物在理想环境中一定时期的最大有效利用资源。The length, width and height represent the rate of plant resources chemical elements, water and light support, respectively. The volume of the cube denotes the efficient resources of plant using, and the volume of cube with arrowhead shows the maximal efficiency resources of plant using for a given time under perfect conditions

以来,新陈代谢理论在分子、细胞、个体、种群、群落及生态系统中得到广泛的应用和迅速地发展。在微观水平上运用相应的代谢理论预测个体大小与代谢率间的关系^[1,2],并运用相应理论预测分子进化速率^[3];在个体水平上,代谢理论不但能预测个体大小、温度和化学计量对代谢率的影响,还可预测一些特殊速率(比如个体的生物量生产速率、发育速率、死亡率等等)与个体大小和温度间的关系;在种群及生态系统水平上,可以用代谢理论及其相应模型预测在同一营养级内和不同营养级间现存生物量、能量流动和利用率、环境容纳量及物种多样性与个体大小和温度的关系(表 1)。总之,代谢理论通过运用物理、化学和生物的基本原理使生物从分子、细胞到个体、种群、群落及整个生态系统都联系在一起了。

表 1 在同一营养级内和不同营养级间,一些生态特征与个体大小 M 和环境温度 T 的关系^[5]

Table 1 Mass and temperature dependence of some ecological characters within the same trophic level and among the different trophic levels, respectively^[5]

生态特征指标 The ecological characters indexes	同一营养级内 At the same trophic level		不同营养级间 Among the different trophic levels	
	与 M 的关系 Depend on mass	与 T 的关系 Depend on temperature	与 M 的关系 Depend on mass	与 T 的关系 Depend on temperature
代谢速率 I Metabolic rate	$I \propto M^{3/4}$	$0.6 \sim 0.7eV$	$I_{tot} \propto M^{-1/4}$	$0.6 \sim 0.7eV$
能量利用或流动速率 F The rate of energy flow or use	$F \propto M^0$	$0.6 \sim 0.7eV$	$F \propto M^{-1/4}$	$0.6 \sim 0.7eV$
单位质量生产率 P/M Mass-specific rate of production	$P/M \propto M^{-1/4}$	$0.6 \sim 0.7eV$	$P_{tot}/W \propto M^{-1/4}$	$0.6 \sim 0.7eV$
现存生物量 $B (NM)$ Stand biomass	$B \propto M^{1/4}$	$0.6 \sim 0.7eV$	$B \propto M^0$	$0.6 \sim 0.7eV$
物种多样性 N Species variety	$N \propto M^{-3/4}$	$0.6 \sim 0.7eV$	$N \propto M^{-1}$	$0.6 \sim 0.7eV$
环境容纳量 K Carrying capacity	$K \propto M^{-3/4}$	$0.6 \sim 0.7eV$	$N \propto M^{-1}$	$0.6 \sim 0.7eV$

*表中活化能 E 基本上都在预测值 $0.6 \sim 0.7eV$ 范围内,资料摘自 Brown 等^[5] The activation energy E is almost close to the predicted value of $0.6 \sim 0.7eV$, data from Brown *et al*^[5]

在以前学者对新陈代谢理论的经验与研究基础上,以及在最近学者们对代谢生态学理论进一步推动与论证的基础上,建立了比较完善的代谢生态学理论体系。并运用个体大小、化学动力学、和资源供应与新陈代谢间的理论关系阐释了许多生态结构和生态动力学(dynamics)现象^[5]。可以预见代谢生态学将作为一门新的学科蓬勃发展,但到目前为止,并没有明确地给出代谢生态学的定义。代谢生态学(Metabolic Ecology)是指研究宏观生态过程代谢调控规律的科学。由代谢调控可直接与其微观细胞、分子基础相联系,从而带动整个生命科学的融合和发展(图 4)。

虽然近几年代谢生态学得到蓬勃发展,但毕竟发展时间还很短暂,还属于新的研究领域和新的理论体系。任何一门学科或理论体系都须得到长足的发展,方能逐步完善。代谢生态学也不例外,还存在许多重要的科学问题亟待解决。

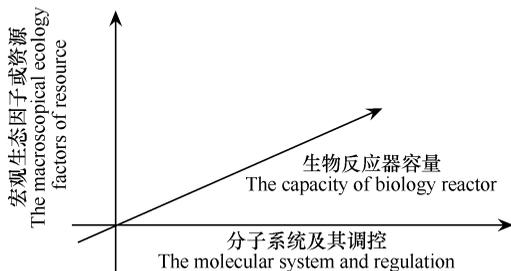


图 3 宏观生态因子、生物反应器容量和微观分子过程对生物个体或群体生长发育作用的三维坐标系图示

Fig. 3 The three-dimensional coordinates pattern that the macroscopical ecology factors, the capacity of biology reactor and the molecular process act on the growth of individual or colony

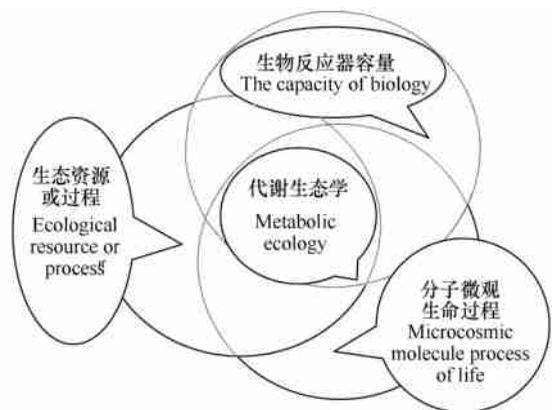


图 4 代谢生态学与宏观生态过程和微观生物学之间的关系示意图
Fig. 4 The sketch model of relationship between the metabolic ecology and the macroscopical ecology process and microcosmic biology

References :

- [1] West GB, Woodruff WH, Brown JH. Allometric scaling of metabolic rate from molecules and mitochondria to cells and mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 2002, 99: 2473 ~ 2478.
- [2] Kozłowski J, Konarzewski M, Gawelczyk A T. Cell size as a link between noncoding DNA and metabolic rate scaling. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 2003, 100: 14080 ~ 14085.
- [3] Gillooly FJ, Allen AP, Geoffrey BW, *et al.* The rate of DNA evolution: Effects of body size and temperature on the molecular clock. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 2005, 102: 140 ~ 145.
- [4] Enquist BJ, Economo EP, Huxman TE, Allen AP, *et al.* Scaling metabolism from organisms to ecosystems. *Nature*, 2003, 423: 639 ~ 642.
- [5] Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, *et al.* Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 2004, 85: 1771 ~ 1789.
- [6] Bartholomew GA. A matter of size: an examination of endothermy in insects and terrestrial vertebrates. In: B. Heinrich, ed. *Insect thermoregulation*. John Wiley, New York, New York, USA, 1981. 45 ~ 78.
- [7] Niklas KJ. *Plant allometry: the scaling of form and process*. Chicago, Illinois, USA: University of Chicago Press, 1994.
- [8] Gillooly JF, Charnov EL, West GB, *et al.* Effects of size and temperature on developmental time. *Nature*, 2001, 417: 70 ~ 73.
- [9] Gillooly JF, Brown JH, West GB, Savage VM, *et al.* Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, 2002, 293: 2248 ~ 2251.
- [10] Serner RW, and Elser JJ. *Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton, New Jersey, USA: Princeton University Press, 2002.
- [11] Kleiber M. *Body size and metabolism*. Hilgardia, 1932, 6: 315 ~ 332.
- [12] Hemmingsen AM, *Rep. Steno Meml Hosp*, 1950, 4: 7 ~ 58.
- [13] West GB, Brown JH, Enquist BJ. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 1997, 276: 122 ~ 126.
- [14] West GB, Brown JH, Enquist BJ. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature*, 1999, 400: 664 ~ 667.
- [15] West GB, Brown JH, Enquist BJ. The fourth dimension of life: fractal geometry and allometric scaling of organisms. *Science*, 1999, 284: 1677 ~ 1679.
- [16] Enquist BJ, Brown JH, West GB. Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature*, 1998, 395: 163 ~ 165.
- [17] Huxley JS. *Problems of relative growth*. London, UK: Methuen, 1932.
- [18] Thompson DW, *On growth and form: a new edition*. UK, Cambridge: Cambridge University Press, 1942.
- [19] Schmidt-Nielsen K. *Animal physiology*. UK, Cambridge: Cambridge University Press, 1997.
- [20] Boltzmann L. *Weitere Studien über das Wärmegleichgewicht unter Gasmolekülen*. Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften Wien, 1872, 66: 275 ~ 370.
- [21] Arrhenius S. *Über die Reaktionsgeschwindigkeit bei der Inversion von Rohrzucker durch Säuren*. Zeitschrift für Physik Chemie, 1889, 4: 226 ~ 248.
- [22] Zhang LX, Bai YF, Han XG. Application of N: P stoichiometry to ecology studies. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45: 1009 ~ 1018.
- [23] Reiners WA, *Complementary models for ecosystems*. *American Naturalist*, 1986, 127: 59 ~ 73.
- [24] Elser JJ, Dobberfuhl DR, MacKay NA, *et al.* Organism size, life history, and N:P stoichiometry. *BioScience* 1996, 46: 674 ~ 684.
- [25] Elser JJ, Fagan WF, Denno RF, Dobberfuhl DR, *et al.* Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 2000, 408: 578 ~ 580.
- [26] Lotka AJ. *Elements of physical biology*. Williams and Wilkins, USA, Baltimore, Maryland, 1925.
- [27] Field CB, Mooney HA. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: T. J. Givnish, ed. *The economy of plant form and function*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1986. 25 ~ 55.
- [28] Tilman D. *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. USA, Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1988.
- [29] Falkowski P, *et al.* The global carbon cycle: a test of our knowledge of earth as a system. *Science*, 2000, 290: 291 ~ 296.
- [30] Chapin FS III, Matson PA, Mooney HA. *Principles of ecosystem ecology*. USA, New York, New York: Springer-Verlag, 2002.
- [31] Martin AP, Palumbi SR. Body Size, Metabolic Rate, Generation Time, and the Molecular Clock. *Proc. Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 1993, 90: 4087 ~ 4091.
- [32] Bleiweiss R. Slow rate of molecular evolution in high-elevation hummingbirds *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 1998, 95: 612 ~ 616.
- [33] Wright SD, Gray RD, Gardner RC. Energy and the rate of evolution: inferences from plant rDNA substitution rates in the western Pacific. *Evolution*, 2003, 57: 2893 ~ 2898.
- [34] Rand DM. Thermal habit, metabolic rate, and the evolution of mitochondrial DNA. *Trends Ecol. Evol*, 1994, 9: 125 ~ 131.
- [35] West GB, Brown JH, Enquist BJ. A general model for ontogenetic growth. *Nature*, 2001, 413: 628 ~ 631.
- [36] Charnov EL. *Life history invariants: some explorations of symmetry in evolutionary ecology*. UK, Oxford: Oxford University Press, 1993.

- [37] Kozłowski J, Weiner J. Interspecific allometries are by-products of body size optimization. *American Naturalist*, 1997, 147: 101 ~ 114.
- [38] Stearns S C, Ackerman M, Doebeli M, *et al.* Experimental evolution of aging, growth, and reproduction in fruitflies. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 2000, 97: 3309 ~ 3313.
- [39] Pauly D. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *Journal du Conseil*, 1980, 39: 175 ~ 192.
- [40] Peters R H. The ecological implications of body size. UK, Cambridge: Cambridge University Press, 1983.
- [41] Niklas K J, and Enquist B J. Invariant scaling relationships for interspecific plant biomass production rates and body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 2001, 98: 2922 ~ 2927.
- [42] Mann C C. Future food: Crop scientist seek a new revolution. *Science*, 1999, 283: 310.
- [43] Ticha I. Photosynthetic characteristics during ontogenesis of leaves 7: stomata density and size. *Photosynthetica*, 1982, 16: 375 ~ 471.
- [44] Yang H M, Wang G X. Leaf stomatal densities and distribution in triticum aestivum under drought and CO₂ enrichment. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2001, 25(3): 312 ~ 316.
- [45] Zhang X Y, Yang H M, Hou Z D, *et al.* Stomatal densities and distributions of spring wheat leaves under different planting densities and soil moisture levels. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2003, 27(1): 133 ~ 136.
- [46] Wang G X. Crop physiological ecology methods and progress. Lanzhou: Lanzhou University Press, 1997.
- [47] Ku M, Agarie S B, Nomura S M, *et al.* High-level expression of maize phosphoenolpyruvate carboxylase in transgenic rice plants. *Nat Biotech*, 1999, 17: 76 ~ 80.
- [48] Pan R Z. Plant physiology, The fourth edition. Beijing: Higher Education Press, 2001. 91 ~ 95.
- [49] Turchin P. Does population ecology have general laws? *Oikos*, 2001, 94: 17 ~ 26.
- [50] Slobodkin L B. Growth and regulation of animal populations. Holt, Reinhart, and Winston, USA, New York, New York, 1962.
- [51] Blueweiss L, Fox H, Kudzma V, *et al.* Relationships between body size and some life history parameters. *Oecologia*, 1978, 37: 257 ~ 272.
- [52] Allen A P, Brown J H, Gillooly J F. Global biodiversity, biochemical kinetics and the energy equivalence rule. *Science*, 2002, 297: 1545 ~ 548.
- [53] Belgrano A, Allen A, Enquist B J, Gillooly J F. Allometric scaling of maximum population density: a common rule for marine phytoplankton and terrestrial plants. *Ecology Letters*, 2002, 5: 611 ~ 613.
- [54] Damuth J. Population density and body size in mammals. *Nature*, 1981, 290: 699 ~ 700.
- [55] Damuth J. Interspecific allometry of population density in mammals and other animals: the independence of body mass and population energy-use. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1987, 31: 193 ~ 246.
- [56] Ernest, *et al.* Thermodynamic and metabolic effects on the scaling of production and population energy use. *Ecology Letters*, 2003, 6: 990 ~ 995.
- [57] Park T. Experimental studies of interspecific competition. Temperature, humidity, and competition in two species of *Tribolium*. *Physiological Zoology*, 1954, 27: 177 ~ 238.
- [58] Tilman D, Mattson M, Langer S. Competition and nutrient kinetics along a temperature gradient: an experimental test of a mechanistic approach to niche theory. *Limnology and Oceanography*, 1981, 26: 1020 ~ 1033.
- [59] Dunson W, Travis J. The role abiotic factors in community organization. *American Naturalist*, 1991, 138: 1067 ~ 1091.
- [60] May R M. The search for patterns in the balance of nature: advances and retreats. *Ecology*, 1986, 67: 1115 ~ 1126.
- [61] Pace N R. A molecular view of microbial diversity and the biosphere. *Science*, 1997, 276: 734 ~ 740.
- [62] Brown J H. Macroecology. USA, Chicago, Illinois: University of Chicago Press, 1995.
- [63] Lonsdale W M. The self-thinning rule: dead or alive? *Ecology*, 1990, 71: 1373 ~ 1388.
- [64] Enquist B J, and Niklas K J. Invariant scaling relations across tree-dominated communities. *Nature*, 2001, 410: 655 ~ 660.
- [65] Yoda K t, Kira, Ogawa H, Hozumi K. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions (Intraspecific competition among higher plants XI). *Journal of the Institute of Polytechnics, Osaka City University, Series D*, 1963, 14: 107 ~ 129.
- [66] White J. Demographic factors in populations of plants. in OT Solbrig, editor. *Demography and evolution in plant populations*. USA, Berkeley, California: University of California Press, 1980. 21 ~ 48.
- [67] Guo Q F, Rundel P W. Self-thinning in early postfire chaparral succession: mechanism, implications, and a combined approach. *Ecology*, 1998, 79: 579 ~ 586.
- [68] Weller D E. A reevaluation of the - 3/2 power rule of plant self-thinning. *Ecological Monographs*, 1987, 57: 23 ~ 43.
- [69] Weller D E. Self-thinning exponent correlated with allometric measure of plant geometry. *Ecology*, 1987, 68: 813 ~ 821.
- [70] Weller D E. The self-thinning rule: dead or unsupported? A reply to Londale. *Ecology*, 1991, 72: 747 ~ 750.
- [71] Zeide B. Analysis of the 3/2 power law of self-thinning. *Forest Science*, 1987, 33: 517 ~ 537.
- [72] Osawa A A, Allen R B. Allometric theory explains self-thinning relationships of mountain beech and red pine. *Ecology*, 1993, 74: 1020 ~ 1032.

- [73] Deng J M, Wang G X, Morris E. C *et al.* Plant mass-density relationship along moisture gradient in Northwest China. *Journal of Ecology* ,2006 ,94 :953 ~ 958.
- [74] Kerr S R, and Dickie L M. *The biomass spectrum*. USA , New York :Columbia University Press , 2001.
- [75] Sheldon R W, and Parsons T R. A continuous size spectrum for particulate matter in the sea. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* , 1967 , 24 : 900 ~ 925.
- [76] Sheldon R W, Prakash A, Sutcliffe W H. The size distribution of particles in the ocean. *Limnology and Oceanography* , 1972 , 17 : 327 ~ 340.
- [77] Sheldon R W, Sutcliffe W H, Paranjape M A. Structure of pelagic food-chain and relationship between plankton and fish production. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* , 1977 ,34 : 2344 ~ 2353.
- [78] Cohen J E, Jonsson T, Carpenter S R. Ecological community description using the food web , species abundance , and body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* , 2003 , 100 : 1781 ~ 1786.
- [79] Cyr H. Individual energy use and the allometry of population density. In : J. H. Brown and G. B. West , eds. *Scaling in biology*. USA ,New York , New York :Oxford University Press , 2000.
- [80] Li W K W. Macroecological patterns of phytoplankton in the northwestern North Atlantic Ocean. *Nature* , 2002 , 419 : 154 ~ 157.
- [81] Lindeman R. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* , 1942 , 23 : 399 ~ 418.
- [82] Dewar R C. Plant energetics and population density. *Nature* , 1999 , 398 : 572.
- [83] Donald C M. The breeding of crop ideotype. *Euphytica* , 1968 , 17 : 385 ~ 403.
- [84] Richards R A. Crop improvement for temperate Australia : future opportunities. *Field Crops Research* , 1991 , 26 : 141 ~ 169.
- [85] Pan X Y, Wang G X, Yang H M, *et al.* Effect of water deficits on within-plot variability in growth and grain yield of spring wheat in northwest China. *Field Crops Research* , 2003 , 80 : 195 ~ 205.

参考文献:

- [44] 杨惠敏,王根轩. 干旱和 CO₂ 浓度升高对干旱区春小麦气孔密度及分布的影响. *植物生态学报* ,2001 , 25 : 312 ~ 316.
- [45] 张晓艳,杨惠敏,侯宗东,等. 土壤水分和种植密度对春小麦叶片气孔的影响. *植物生态学报* ,2003 , 27 : 133 ~ 136.
- [46] 王根轩. *作物干旱生理生态方法与进展*. 兰州:兰州大学出版社,1997.
- [48] 潘瑞炽. *植物生理学*, 第4版. 北京:高等教育出版社,2001. 91 ~ 95.