WBE 模型及其在生态学中的应用:研究概述

李 妍[1], 李海涛[2], 金冬梅[1], 孙书存[1,*]

(1. 南京大学生物系, 南京 210093; 2. 中国科学院地理资源研究所, 北京 100101)

摘要:介绍了 WBE 模型,综述了该模型在生态学中的应用进展。WBE 模型,以及以该模型为基础的 MTE 模型,假设生物体为自相似分形网络结构,提出代谢速率和个体大小之间存在 3/4 指数关系,分别预测了从个体到生物圈多个尺度上的生物属性之间的异速生长关系,而且部分得到了验证。WBE 模型的应用涵盖了个体组织生物量、年生长率,种群密度和生态系统单位面积产量、能量流动率等多个方面:即使在生物圈大尺度上,WBE 模型也可用来预测试验中无法直接测量的特征变量的属性,如全球碳储量的估算等。至今,关于 WBE 和 MTE 模型仍然存在各种褒贬争论,讨论焦点主要集中于模型建立的前提假设以及权度指数的预测。今后的研究工作应规范试验技术和方法,考虑物种多样性和环境等因素的影响,提出符合各类生物的模型结构体系,使其具有更广泛的应用性和预测性。

关键词:异速生长;WBE 模型;生态代谢理论;权度指数;个体大小

文章编号:1000-0933(2007)07-3018-14 **中图分类号**:Q143 **文献标识码**:A

Application of WBE model to ecology: a review

LI Yan[1], LI Hai-Tao[2], JIN Dong-Mei[1], SUN Shu-Cun[1,*]

1 *Department of Biology, Nanjing University, Nanjing* 210093, *China*

2 *Institute of Geography and Natural Resources, Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100101, *China*

***Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(7): 3018 ~ 3031.**

Abstract: This paper introduces the WBE model and reviews applications of the model to ecology. Provided that organisms are of a self-similar fractal-like network and their metabolic process follows laws of mass and energy conservation, and that energy distributes within organisms with least cost, West, Brown and Enquist (1997) proposed a 3/4 scaling relationship between metabolic rate and body size, i. e. the so called WBE model. Thereafter, based on WBE, Brown *et al*. developed the metabolic theory of ecology (MTE), which incorporated temperature effect on metabolism rate. The WBE and MTE models have been applied to hierarchic ecological systems from individual to biosphere level, and many scaling relationships based on the models have been predicted and confirmed. At individual level, WBE model predicts that the biomass fixed by leaves has a 3/4 scaling relationship with that fixed by root or stem. The annual growth rate of plant vegetative organs (leaf, stem and root) scales isometrically with respect to each other. Annual reproductive biomass of seed plants has a nonlinear logarithmic relationship with the biomass of leaf, root and stem. Growth rate and mortality rate scales as the −1/4-power of body size. At community level, there is a −1/3 scaling relationship between total standing biomass and population density, while annual community growth rate is irrelevant to population density. At ecosystem level, yield per unit area and energy

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30670333);教育部新世纪优秀人才支持计划资助项目

收稿日期:2006-07-12;**修订日期**:2006-12-14

作者简介:李妍(1983 ~),女,安徽滁州人,博士生,主要从事进化生态学研究. E-mail: liyan-fox@163.com

* **通讯作者** Corresponding author. E-mail: shcs@nju.edu.cn

Foundation item: The project was supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 30670333) and NCET to Shucun Sun. E-mail: liyan-fox@163.com

Received date: 2006-07-12; **Accepted date**: 2006-12-14

Biography: LI Yan, Ph. D. candidate, mainly engaged in evolutionary ecology.

flow rate have no relationship with individual biomass and increases with environmental temperature rising, namely the energetic equivalence rule (EER). Generally speaking, WBE model has been widely applied in physiological ecology, population ecology, community ecology and ecosystem ecology. Even for global change research, WBE model can be used to determine the parameters that can not be measured directly, for example, the estimation of global belowground carbon storage based on the scaling relationship between plant roots and aboveground parts. Up to now, there are still a lot of debate on the WBE and MTE model, generally focusing on the presumptions of the model and the predicted scaling exponents. This paper tries to show the value of the model and also advances several suggestions for future work.

Key Words: allometric scaling; WBE model; metabolic theory of ecology; scaling exponent; body size

地球环境孕育着千千万万生命体,它们共有生命的属性,但是生存微环境又决定了他们形态结构、营养形式、繁殖方式和生态位等方面的巨大差异。这些错综复杂的生命行为始终是生物学的研究重点。长久以来,生物学家致力于生物体结构特征和生理属性及其异速生长关系(Allometric growth relationship)的研究[1,2]。身体大小是生物体的重要性状之一。早在 19 世纪 80 年代,Rubner[3]通过对狗的研究,首次提出代谢速率和身体大小的 2/3 次方成正比。Huxley[4,5]发现动物个体不同组织之间的相对生长速率存在着恒定的幂指数关系。随后几十年里,生理学家提出,动物各个分类组群中,个体代谢率随着身体大小的差异而发生变化,并且这种变化呈现 2/3 指数规律,近似于机体表面积与体积之间的权度关系(scaling relationship)。但是,Brody 等[6]和 Kleiber[7]进一步研究发现,由于生物长期进化所形成的特殊生命结构,代谢率和个体大小的权度指数更接近于 3/4,并指出这一规律可能也适用于植物个体,被称为 Kleiber 法则(Kleiber's law)或 3/4 法则(3/4 law)。此后,McMahon[8]提出弹性准则建立模型对 3/4 的权度指数给出了解释。Blum[9]也提出了基于欧几里得几何学的四维模型说明 Kleiber 法则,但由于生物学意义不甚明了而被质疑。总体而言,在 West, Brown, Enquist[10]提出 WBE 模型之前,3/4 法则在涉及生物学的一些领域得到了实证[9~15],但也引发了一系列理论上的争议[6~21]。

WBE 模型的提出导致了生物异速生长关系这一主题再次成为生态学领域的热门话题[22]。目前 WBE 模型已经在生态学的各个研究层次都有广泛应用,包括对不同尺度上生物学特征属性之间异速生长关系的描述和预测,例如个体大小对增长率、生育率和死亡率的影响,种群密度与群落总生物量、物种多样性的关系,以及生态系统的物质交换和能量流动与个体生物量的异速生长关系等,甚至可以根据个体属性推测出试验无法直接测量的大尺度上的生态特征及其变化过程。但是,作为首次将生态学问题定量描述并引领了生态学研究走向的定律之一,WBE 模型所阐述的异速生长理论自提出至今,也引起了学术界的广泛争议。能不能用严密的数学推导和公式来描述复杂的生命过程和多变的环境因素对机体的影响?生物学特性与生物量的权度指数是 2/3,还是 3/4?如何看待 WBE 模型的假设前提?这些问题仍待解决。有关 WBE 模型及其应用已经在学界引起广泛争论,不论争议的结果如何,都说明了 WBE 模型在当今生态学研究领域的重要性,以及该模型对未来一段时期的生态学研究潜在的深远影响。

在我国,虽然异速生长理论对于很多生物学家来说并不陌生,但是对 WBE 模型的应用研究和介绍却很少。李海涛等[23,24]最近就 WBE 模型的证据支持提出了质疑,韩文轩等[25]在北大学报自然科学版也有过介绍,但未见其它更多的报道。本文介绍了 WBE 模型和以 WBE 模型为基础的 MTE 模型,综述了该模型在生态学中的应用进展,旨在为国内研究者提供一个研究背景,推动 WBE 模型在我国生态学领域的研究。

1　模型介绍

1.1　WBE 模型

Huxley[4,5]最早将精确的数学公式引入生物学,以描述生物异速生长关系,指出生物体特征变量和个体身体大小 M(通常以生物量表示)的关系可以用指数函数来表示:

$$Y = Y_0 M^b \quad (1)$$

式中，Y_0为异速生长常数（allometric constant），b 为权度指数（scaling exponent），其中 Y_0数值由生物种类决定，而 b 的数值由特征变量的属性决定。对于同一分类类群的个体特征变量，b 值保持恒定，而 Y_0则各有不同。WBE 模型及其在生态学上的应用，多数情况下，正是以该指数方程作为基础。

West 等提出了生物体的自相似分形网络模型[1]。该模型假设：(1)该网络体系具有充满空间（space-filling）的自相似分枝体系；(2)网络末端单位（如植物输导组织维管束的末端导管、动物血液循环末端的毛细血管）的管径恒定；(3)网络内资源输送所需要的能量趋于最小。他们经过推导得出：满足上述假设的生物体的代谢率和个体生物量符合式 1 中所描述的指数关系，且权度指数 b 值为 3/4，即为 WBE 模型。

其后，West 等[6]比较了欧几里得几何模型和生物分形网络模型，提出了生命体第四维空间的观点，认为自然选择使得生物体趋向于最大限度地摄取自然界有限的资源和最高效地利用资源，即网络体系总表面积趋于最大化，同时又将网络体系的运输长度和能量消耗降低到最小。这里所说的表面积不是通常意义上的外部表观面积，而是功能性有效面积（如植物总叶片面积、消化道吸收面积和细胞内线粒体内膜总面积）。在资源限制的环境中，进化过程所选择的生命体特有的网络运输系统比三维几何体系结构具有更高的代谢能力。而对于一些特殊生物体，如蛔虫、线虫只有一维或二维结构，其异速生长关系指数可以适当的调整。同样地，某些生物器官（如叶片）也常常因为自身结构的特殊性而使其异速生长关系发生改变[6]。一般的，对于 D 维生命体的网络运输系统，代谢率和个体生物量之间存在关系：$B \propto M^{D/(D+1)}$（其中 B 为代谢率，M 为个体生物量）。West 等[1]等认为这个观点正好也从理论上解释了生物异速生长理论中的权度指数为什么是 3/4，而不是 2/3。

1.2 MTE 模型

MTE 模型在 WBE 模型基础上，增加了温度变量，是 WBE 模型的推广，在应用上有时较 WBE 模型更具有优势。生态代谢理论（Metabolism Theory of Ecology，MTE）认为新陈代谢是生命基本属性，它决定了其他生物活性速率[7]。生物体从环境中吸收资源、物质能量转换、产物分配以及废弃物排放等新陈代谢过程，仍然遵守物理化学原理，即物质能量守恒以及热力学定律。根据模型预测，影响有机体的代谢率的基本因素是：身体大小、温度和元素组成的化学计量关系。通过对代谢的调节作用，这 3 个因素间接地影响着生命活动的方方面面。同时，该理论不仅描述了不同环境中个体生化反应速率等的差异，它还将个体结构和动态的研究扩展至种群、群落和生态系统等大尺度上。

首先，MTE 模型肯定了 WBE 中代谢率（I）与生物量（M）呈 3/4 指数增长的观点。在此基础上，代谢理论指出，新陈代谢属于酶催化的生化反应过程，其反应速度受活化能控制，即间接地受反应温度的影响。试验证明，生化反应速率、代谢率和其他几乎所有的生物活性速率都随温度呈指数增长。最后，新陈代谢过程遵守物质守恒和能量守恒原理，其每一步反应都可以用可逆性化学反应式表示，那么反应物和生成物的百分含量也将影响反应速度和最终的平衡状态。有机体的化学物质含量受其周转率和机体与环境间的流通率决定。这包含了两方面的关系：一是环境中有效元素（如：N，P）含量的缺乏在一定程度上降低了生物活性反应速率（如代谢率、生长率和繁殖率等）；另一方面，机体的物质周转率和次生产物的排放也会改变环境中各元素和化合物的百分比；这两方面相互影响，最终达到动态平衡。

综合以上影响，可以得到如下关系式[7,28]：

$$I = i_0 M^{3/4} \exp(-E/kT) \quad (2)$$

式中，i_0为权度系数，由生物种类决定，与个体大小和环境温度无关；E 为反应活化能，k 是 Boltzmann 常数，T 为反应时的温度。即，对于同一分类类群，个体代谢率与个体生物量呈 3/4 指数关系，且环境温度增加，代谢率也随之增大。理论推导表明，各分类类群的斜率（即权度指数）恒等于 3/4，但是不同类群的异速生长常数（即截距，$\ln i_0$）各不相同。

对于其他重要的生物特征变量，代谢理论也作了简单分析。

例如,单位生物量的代谢率(q)定义为 I/M,所以由式 2 推出 $q \propto M^{-1/4}\exp(-E/kT)$。而生物学时间(如个体代谢底物和产物的周转时间)则被预测为 $t_B \propto M^{1/4}\exp(E/kT)$。

总之,作为对 WBE 模型的拓展,MTE 模型比较了不同分类群、不同生境下,生物体基本代谢过程与身体大小和温度等的关系。通过这些比较,研究者们期望逐步逼近被纷繁复杂的生物复杂性所笼罩的统一的生物学法则,这一法则应当是生命的共性的体现。

2　WBE 模型在生态学中的应用

2.1　个体性状和生活史

2.1.1　植物营养器官生物量分配及年增长率

模型关于动植物个体、种群等多尺度上不同特征变量的研究基于两个基本关系式,即各物种在不同生境下,均存在以下关系:一是生物量年生长率(annual growth rate)与个体生物量呈 3/4 指数规律;另一方面个体年增长率又与其摄光能力成正比,通常在叶片是唯一光合作用器官的前提下,植物摄光能力由叶片生物量或细胞色素含量来表示[9]。

生物分形自相似网络体系的基础上,WBE 模型进一步对植物运输结构提出 3 点假设:(1)植物个体发育过程中茎和根组织密度大体恒定;(2)茎、根有效水压的截面积相等,以保证流经植物的水量守恒;(3)茎的长度与等大的根的长度大致成比例[10~32]。符合以上条件的植物个体的固定生物量(M)和年产量(G)(annual mass prodution)在根(R)、茎(S)、叶(L)三大组织间的分配存在着一定的异速生长关系[10,33,34],具体表述为:

$$M_L \propto M_S^{3/4}; \qquad M_L \propto M_R^{3/4}; \qquad M_S \propto M_R \tag{3}$$

即,若不考虑繁殖生物量,植株总固定生物量(M_T)等于根、茎、叶固定生物量之和,其中根与茎生物量为线性关系,而叶生物量分别与根、茎生物量呈 3/4 指数关系。

$$G_L \propto G_S \propto G_R; \qquad (G_L + G_S) \propto G_R \tag{4}$$

即,与固定生物量分配不同,个体三大组织的年增加生物量均为线性关系,由此推出,地上年增加生物量($G_{SH} = G_L + G_S$)与地下年增加生物量(G_R)之间也存在线性异速生长关系。这种关系在植物小枝水平上也一定程度上得到了证实。Sun 等[5]对中国长白山 59 种落叶木本植物的调查分析发现:植物小枝茎生物量和叶片生物量间为等速生长关系;但是随海拔的增加,异速生长常数(即 y 截距)下降,表明单位茎生物量在高海拔只能支持较少的叶生物量。

但是,对于幼小植株,尤其是小于 1a 的幼苗,三大组织的固定生物量等于年生长量;而且种子植物萌发初期受胚乳或雌配子体供养的影响,诸多因素都会导致实际数据偏离预测值[10]。例如,按照理论推导,地上部分固定生物量($M_{SH} = M_L + M_S$)与根固定生物量应该呈非线性对数曲线[$M_S + M_L = (\beta_{12}/\beta_{13})M_R + (M_R/\beta_{13})^{3/4}$],但是数据却并不支持这一预测。对被子植物和针叶植物的数据分析结果显示,M_{SH}和 M_R为线性对数关系,且得出表达式中 $\beta_{12} = 8.33$, $\beta_{13} = 2.44$[10]。

在植株水平上,整个机体生物量生产(biomass production)(G)与个体生物量和温度(T)等因素存在以下关系:

$$G \propto M^{3/4}\exp(-E/kT) \tag{5}$$

即,个体生物量的年增长率与个体总生物量 M 呈 3/4 指数相关,且随温度的上升而增加。通常情况下,式 5 也被认为是经验表达式[7,29]。

从根本上来说植物发育过程中的生长速率(以茎径的增长率来表示)和组织密度之间存在动态平衡关系:茎生物量分配少的物种(木材密度低的物种)茎径增长较快,反之,高密度物种茎径增长缓慢[6]。而木材密度常常被视为木本植物生活史的重要参数[7,38],它与茎的水分存储和运输能力、叶片韧性和叶寿命有着直接联系[9]。而且,存储器官和防御器官的生物量分配策略也影响着个体其它性状(如种子产量等)。一般认为,植株的大小制约着碳的固定速率,但是生长速度、生命期限和繁殖效率的差异会使物种碳素分配策略发生改变[10]。

WBE 模型中关于生物量在各组织间的非线性分配对植物可塑性研究也有深远意义。物种生活型或环境条件的差异只会影响生物量分配关系的异速生长系数,而其指数保持不变[10]。在过去研究植物表型可塑性的研究中,绝大多数都是应用各种比率,例如根茎比等参数来表达的,这很明显是建立在植物生物量的线性分配的假设基础上。然而,WBE 模型的应用研究结果表明,大多数生态过程,包括生物量分配比率,是个体大小的函数[11]。因此 Weiner[12] 指出生物量在不同器官中的分配会因环境的差异而产生一定的可塑性,但是这种差异很可能只是个体大小的影响,外界因素只是加速或者延缓了个体发育的进程,而物种沿个体大小发育上的特征并没有受到影响。综上,WBE 模型生物量分配关系中的应用使对植物解剖、生理以及生态学(如水分和养分利用效率,个体密度)特性的研究更加系统化[16]。

2.1.2 繁殖生物量的分配

植物新陈代谢的产物主要分为分解代谢和合成代谢,前者用于维持现有组织的正常生理活动,而后者则用于生长和繁殖。不同物种的繁殖期和繁殖方式等都不相同,繁殖生物量(M_P)的估算相对困难,它与其他组织生物量的分配关系也比较复杂。

对于幼小还未进入繁殖期的植株,或者繁殖期当年果实脱落的植株,它们的繁殖生物量对植株总固定生物量增长的贡献不大。可是,一些大型或多年生种子植物,当进入繁殖期后,每年生物量增长率等于根、茎、叶和繁殖体四部分增长率之和,它们之间的异速生长关系式为:

$$M_P = a_1 (M_L + a_2 M_L^{4/3})^{3/4} - a_3 M_L ; \quad (6)$$

$$M_P = a_1 [(M_S/a_4)^{3/4} + (a_2/a_4) M_S]^{3/4} - a_3 (M_S/a_4)^{3/4} ; \quad (7)$$

$$M_P = a_1 [(M_R/a_5)^{3/4} + (a_2/a_5) M_R]^{3/4} - a_3 (M_R/a_5)^{3/4} \quad (8)$$

上述理论推导显示,繁殖生物量 M_P 与叶片生物量 M_L(或茎生物量 M_S、根生物量 M_R)呈非线性对数关系[43,44],且不同分类类群的异速生长常数 $a_1 \sim a_5$ 的值各不相同。对全球种子植物生物量的统计分析结果表明:对于所有物种而言,$a_1 = 0.027$, $a_2 = 4.22$, $a_3 = 0.018$;而被子植物类群,$a_1 = 0.023$, $a_2 = 7.77$, $a_3 = 0.015$;裸子针叶植物类群,$a_1 = 0.036$, $a_2 = 9.87$, $a_3 = 0.056$[3]。分配方式不同的分类类群具有各不相同的繁殖趋势,而植株分配方式相同或相似的类群具有相近的 $a_1 \sim a_3$ 值,因此 M_P 权度关系较为接近。

2.2 种群特征和群落动态

2.2.1 种群增长率(Population growth rates)

种群最大增长率 r_{max}(或种群最大生物量产量 P_{tot})(maximal population growth rates or maximal population production)与生物量、温度的关系如下[17]:

$$r_{max} \propto M^{-1/4} \exp(-E/kT)$$

即,特定群落单位面积的生物总产量与个体生物量的权度指数为 -1/4,并且这一总产量随温度的上升而增加。Savage 等[45] 对单细胞真核生物、脊椎动物和哺乳动物等各类物种的数据作了详细分析,结果显示,测量的活化能和生物量权度指数值分别为 -0.68 和 -0.23,与预测值(0.60 ~ 0.70eV)和 -1/4 无显著差异。

2.2.2 存活率和死亡率

新陈代谢速率在一定程度上决定了个体生理属性的各个方面,也包括生活史方式。传统观点认为,个体的出生率和死亡率更多的受环境因素(掠食、疾病和资源限制等)影响,并非机体内在特征。但是,种群稳定以后,个体数量基本恒定,这时死亡率近似的等于出生率,而生育力又受生物量分配的影响,事实上二者关系密不可分[17]。MTE 模型预测,个体实际死亡率(Z)与生物量(M)、温度(T)的异速生长关系式为:

$$Z \propto M^{-1/4} \exp(-E/kT)$$

即,个体死亡率与生物量呈 -1/4 指数关系,且随着温度的增加,死亡率有所上升。对野生海鱼死亡率的研究支持了这一预测。数据分析显示,代谢活化能为 0.47eV,比预测的(0.60 ~ 0.70eV)置信区间要低一些;而排除温度影响后,个体死亡率与生物量的权度指数为 -0.24,近似等于预测值 -1/4[46]。

Brown 等[17] 在模型中对死亡率和新陈代谢的关系作了两点补充:一方面,随着年龄增长,代谢产生的自

由基等副产物的积累会影响分子细胞水平的生化反应,导致个体衰老,降低其抵抗自然死亡的能力;另一方面,生态相互作用,如竞争、掠食、寄生和共生等,也影响着个体实际死亡率。

2.2.3　种群密度和物种多样性

一般而言,种群生长早期呈指数模式,但是由于环境条件的变化或是人为干扰等因素,种群生长过程复杂且不确定。对种群密度的研究通常选取平衡点,当种群生长到一定阶段达到稳定期时,其各方面特性均处于动态平衡状态,外界的干扰只能造成短期内小幅度的波动,而后又很快恢复至平衡点。而代谢理论认为,种群稳定后,其密度基本恒定,与时间或其他干扰因素无关[7],即:

$$N \propto [R] M^{-3/4} \exp(E/kT)$$

式中,[R]表示环境中限制性资源的供给率或浓度。平衡时的种群密度 N 与个体生物量呈 $-3/4$ 指数关系,但是温度高的环境中种群密度反而较小。一般来说,对于特定区域的种群,环境中限制性资源的浓度受天气或生物的影响较小,可以认为基本保持不变;而温度在种群生长过程中的变化也是有限的。若忽略二者的影响,那么种群密度仅与生物量呈 $-3/4$ 指数关系。随后发现,该推论仍然适用于动物种群,草食动物、杂食动物和肉食动物的相关数据分析结果显示,其种群密度与个体生物量的权度指数为 -0.77,与预测的 $-3/4$ 相当接近[7]。

单位面积内,种群总的代谢率(或能量利用率)与个体生物量无关,而只受环境资源供给的限制。这一观点符合自疏理论,与 WBE 模型的预测结果也基本吻合[7]。特定种群,能够最大限度的利用资源并最终达到平衡,表现为种群总生长率、总的叶生物量、总的胸茎面积基本恒定,而且这些特征变量的平衡值与个体生物量无关[8]。表 1 是关于群落属性变量与密度的权度关系的试验统计分析[9]。

表 1　个体水平和群落水平上生物量-生长率-密度异速生长指数的预测与观测值[9]

Table 1　Predicted and observed scaling exponents between biomass, growth rate, and population density at the plant individual and community levels

项目 Item	预测值 Predicted		观测值 Observed
	个体水平 Individual	群落水平 Community	群落水平 community
生物量 Mass-密度	-4/3	-1/3	-0.266 (0.03)
年生长速度 Annual growth rate-密度	-1	0	0.007 (0.03)
叶片生物量 Leaf biomass-密度	-1	0	0.000 (0.03)
茎径 Basal stem diameter-密度	-1/2	1/2	0.467 (0.01)
地上生物量 Above-ground biomass-密度	-4/3	-1/3	-0.310 (0.03)
地下生物量 Below-ground biomass-密度	-4/3	-1/3	-0.165 (0.03)

物种间的相互作用,如竞争和共存,对群落的物种多样性同样具有重要的作用。而且代谢理论认为,产生和维持物种多样性的过程类似于其他生物学特征变量,与生物量和温度相关。通常情况下,小个体所占比例大或者温度较高的群落中,物种多样性往往较高。事实上,地球上物种多样性最高的群落的确存在于温暖且生产量高的地方,例如温带雨林和珊瑚礁。

2.3　生态系统的功能

2.3.1　生物量和生态系统生产力

根据以上推导,稳定种群的个体密度与个体生物量呈 $-3/4$ 指数关系。对于达到稳态的系统来说,单位面积上的总生物量(W)等于个体生物量与个体密度的乘积。WBE 模型预测 $W \propto M^{1/4}$,而代谢理论认为温度也是影响生态系统总固定生物量的不可忽略的因素之一[7],预测结果为:

$$W \propto [R] M^{1/4} \exp(E/kT)$$

即,系统单位面积的总生物量与个体生物量的 1/4 次方成比例,并随着温度上升而下降,

而与其他因素(如:个体密度、物种组成、纬度、海拔等)无关。一般认为,大型低温个体代谢过程比较缓

慢,物质储量也较丰富;而小个体未达成熟状态,生物储量持续增长。比较不同类型的植物群落,相同面积上热带雨林的生物量储量最大。

WBE 模型中指出,对于特定区域的生态系统,单位面积上的生物产量(P_{tot})由该区域资源供给率决定,与个体生物量和种群密度无关。

$$P_{tot} \propto [R] M^0 \exp(-E/kT)$$

研究表明,单位面积产量随生境温度上升而增加,且其产量值与环境中限制性资源的供给率或浓度[R]有关[7,28]。对于地理位置比较接近的植物群落,生境的温度和资源丰富度相差不大,所以总初级生产量也应该相近。Brown 等[7]指出,全球陆地群落净初级生产量的活化能约为 0.33eV,数值上约是呼吸作用或次级生产量活化能(0.63eV)的一半。这一结论对于碳循环和有机物贮存等的研究极为重要。

2.3.2 能量流动

种群增长稳定阶段,消费者的资源利用率(the rate of resource uptake by consumers)与生产者的物质生产率(the rate of production of producers)之间的比例关系基本恒定。代谢模型预测个体水平上,生产者和消费者的总流通能量(F)(whole-organism flux energy)与个体生物量呈 3/4 指数关系;个体单位生物量的能量流通(mass-specific flux energy)则与生物量的 -1/4 次方成比例。于是,种群水平上,单位面积的能量流动率(F_{tot})与个体总通量(F)和种群密度(N)相关[7],即:

$$F_{tot} = FN \propto [R] M^0 \exp(-E/kT)$$

所以,特定生态系统单位面积的能量通率与温度正相关,而与个体大小无关。Enquist 等[10]对全球不同温度、不同水分条件和不同营养状况的生态系统进行数据分析的结果也表明,单位面积的能量通量以及生物产量受温度、化学物质定量关系的影响,与个体生物量无明显相关性。对于稳定系统而言,较小的个体消耗生态系统中绝大部分的能量通量,而不稳定系统中,能量在不同大小的个体间的分配较为平均[11]。

2.3.3 食物链动态

食物链的结构及其动态也是生态系统重要的特征属性之一,它反映出各物种间的营养关系,以及整个生境内能量流动和物质转化的途径。在热力学定律和物质能量守恒的基础上,代谢理论也可以应用于食物链动态的研究。

模型预测:同一营养级内物种密度与生物量呈 -3/4 指数关系,单位生物量代谢率与个体生物量呈 1/4 指数关系,能量通量(或代谢反应活化能)与个体生物量无关;而不同营养级之间,这种权度关系发生变化,密度 vs. 个体生物量的权度指数变为 -1[12],总生物量和能量通量 vs. 个体生物量的权度指数则分别为 0 和 -1/4。对海洋和湖泊生态系统的浮游生物不同营养级的多个特征变量的分析结果证实了这一预测[13,54]。

在不同生态系统中,相邻两个营养级的能流比率 α 和个体大小比率 β 的数值受代谢反应和能量传递的影响。根据现有试验数据推算出,一般情况下 α 约为 10^{-1},而 β 约为 10^4。但至目前,代谢理论还不能够解释这一结果[7]。

3 对 WBE 模型的争论

3.1 关于模型假设基础

分形自相似结构是 WBE 模型的基础,几乎适用于所有生命体的代谢系统。以植物水分运输体系为例,WBE 模型认为植株输导组织以等级形式执行其功能,并且满足以下几点假设:1)各级内枝条长度相同,并且分生出相同数目的子级枝条;2)各级间枝条的长度以一定比例递减;3)传输系统末级枝条大小恒定;4)每级之间导管数目相同,即末端/近轴导管数量的比例 F = 1;5)水分输送过程中的阻力趋于最小值;6)相同叶面积的水压传导力(K_L)恒定。模型指出,木质部导管的锥度可以维持植物水压动态平衡,并认为植物趋向于增大表面积以降低体内传输阻力。由于锥度的存在,水分从植物根部至冠层的运输过程中,导管面积逐渐减小,水分运输速度则加快,使得运输阻力与导管长度无关[55,56]。

一般来说,非分形结构的机体仍然遵循能量最优化原则,可是一旦抛开分形结构的诸多假设,1/4 异速生

长定律便失去了其理论基础[57]。WBE 模型最大的局限在于其假设基础过于宽泛,不能准确描述生命体的生长发育过程,例如植物小枝上顶端优势普遍存在,而不能简单设定各叶片的"地位"相同[58]。众多研究对模型的基础及推论提出了质疑。

McCulloh & Sperry[58]认为至今仍未有试验证明植株各级枝条运输结构严格按照模型假设生长发育,子级枝条的长度也并非以一定比例递减[58]。而对于末端单位的恒定大小假设(假设 3),则会导致代谢率和生物量的权度指数严重偏离 3/4[59]。

假设 4 与实际情况也有较大偏差,许多物种的导管数量可能发生变化,而非恒定[60,61]。例如,藤蔓植物和环孔植物的导管数在枝条连结处会发生改变。理论上,水分运输过程中,末端/近轴导管数量的比例 $F \geqslant 1$,并且单位叶面积传导力和导管直径逐渐增大,将有利于增加单位叶面积的水分传导力(k_L),从而提高植物的运输效率。另一方面,F 增大需要枝条横截面积随之增加,这将导致植物维管组织的机械不稳定性,引起机体功能紊乱。于是,输导组织的优化过程与维持树木稳定性之间存在冲突,不同物种根据各自的属性特征在保证正常生长的前提下提高输导效率。特殊地,藤蔓植物和复叶植物的试验数据与 WBE 预测值有极显著差异,却接近默里定律的最佳锥度值[60]。分析其适应性原因,藤蔓植物主要依赖于其他植株主干的支撑作用以补偿自身机械不稳定的缺陷,且其形成层的生长具有不规则性,可以调节较大截面积导管的生长发育,另外,藤蔓植物的茎分支比较少,在一定程度上也制约着导管锥度的增加[58];而复叶植物则依靠细胞膨压和厚壁组织等特殊结构来平衡最佳锥度和机械稳定性之间的矛盾[62]。

同样,对于水压阻力独立于树高而恒定的假设(假设 6)也存在质疑,实验数据显示 k_L 随树高而下降[63-65]。Mencuccini[66]对模型假设(如导管直径与水压传导率的关系、种内个体发育过程中总水压传导率的变化轨迹以及种间总水压传导率与树木大小的变化轨迹等)进行试验验证,结果表明对于较大尺度的种间格局,WBE 模型预测结果与实际情况更为吻合,但其不能精确描述个体发育变化。模型中预测从主干至末端小枝导管面积减小、液体流速增加,这一推论仅仅适于部分物种[58]。散孔材植物(diffuse-porous species)水分从主干至冠层的运输速度逐渐增加,而环孔材植物(ring-porous species)的水分运输速度则下降[67,68]。一般来说,松针类和散孔材物种的水分传输效率低于环孔物种,可能原因是后者在总木质部面积恒定的前提下仍可以增加导管末端面积,从而使导管内体流速减小。具运输功能的导管面积可以独立于总茎面积而变化,主要是通过改变其在木质部中的百分比例来实现的,所以这与"茎横截面积守恒"的前提并不矛盾。

更多研究表明植物水压传导力(hydraulic conductance)属于高度可塑性状,易受叶面积、土壤水分条件和环境因素等的影响。不同物种的水压传导力(K_L)与叶面积均呈直线相关关系,不同分类组别的异速生长指数却各不相同,这可能与植物生物量分配的差异有关[65]。通过对巴拿马森林的 20 种冠层植物研究发现,与起始水压传导率相比,最大水压传导率与叶面积、气孔传导率的相关性更为明显,这说明植株的总光合水平也会影响水分运输能力[69]。部分试验证明,叶面积随着树高而增加[70-72],但是叶面积(A_L)与导管面积(A_S)的比值随着树高而下降[66,72,73],特殊地,两种冷杉属植物(*Picea abies* and *Abies balsamea*)A_L:A_S的比值随树高而增加,可能原因仍在研究中[73]。对于相同的茎面积,单位叶面积的水压传导率(K_L)也因"结构地位"的差异而略有不同,同一个小枝上,顶端树叶的 K_L 值比侧枝树叶的 K_L 值要大[74,75]。在植物发育过程中,单位叶面积的水压传导力具有减小趋势[64,65],对甘蔗和白桦的试验观测显示从幼苗到成株,K_L 值降低了 3~4 倍[63,76]。

3.2　关于权度指数

生物体代谢率与个体生物量的关系是异速生长理论的核心。当生物体代谢率和身体大小的指数关系被发现时,最初人们认为生物体以类似于机械模型的结构进行生长发育繁衍后代,即功能与个体大小的权度指数等于 2/3。但是 WBE 和 MTE 模型认为生命体具有更高效的结构以增加其在环境中的适合度,在分形自相似模型中,代谢率与生物量呈 3/4 指数关系。由此可以推论各种特征变量与个体大小的关系:部分相关活性速率(如心跳率、呼吸率等)与生物量呈 -1/4 指数关系,而生活史特性周期则与生物量呈 1/4 指数关系[77~79]。

但是,很多研究对 3/4 预测值提出怀疑[3,80~82]。直至目前,关于权度指数的争议仍在进行(表 2)。对中国 6 个生物群系和 17 个森林类型的 1266 个区域调查的数据分析结果表明,群落总生物量和密度之间的异速生长关系并不是一个确定值,其数值随着建群种和生境的改变而有较大的变化,并且草本比木本植物趋向于较小的生物量 MT 和较大的密度 N,这也会导致异速生长指数的偏差,通常不恰当的统计方法会使分析结果偏向模型预测值[4]。在哺乳类和鸟类基础代谢率的研究中,得出基础代谢率和生物量呈 2/3 指数关系[7,83]。对此,Savage 等[45]对各生物分类类群的基础代谢率(BMR)、实际代谢率(FMR)和最大代谢率(MMR)分别分析,结果发现,基础代谢率和实际代谢率与个体生物量的权度指数符合 3/4 预测值,而最大代谢率和生物量的权度指数则与预测略有偏差,但是以上试验结果与 2/3 预测值均有显著差异。总体而言,目前多数试验结果均支持 3/4 假设,MTE 模型提出以后,经温度修正的代谢率与个体生物量的关系和模型预测结果更加接近。

对现已发表的 22 项研究的权度指数结果进行综合性分析:哺乳类和鸟类的权度指数值比较集中,平均值分别为 0.72 和 0.73;而爬行类的数据相差较大,其平均值为 0.74。同时,对生物量测量的试验误差进行线性回归模拟后,发现测量系统误差将导致结果略低于预期值,所以,以上的均值比模型预测的 3/4 要低一些,另一方面,统计结果表明权度指数与 3/4 更为吻合,而与 2/3 有显著差异[4]。

更有部分研究,对"代谢率和生物量权度指数恒定"的观点表示质疑。Makarieva 等[5]和 Koehl & Wolcott[6]认为生物体不同组织具有不同的功能和生化过程,这将导致其单位生物量代谢率(q)各不相同。Porter[87]和 Oikawa 等[88]则指出单位生物量代谢率和个体生物量的权度关系受机体组成的影响,他们对哺乳类和鱼类的试验结果显示,大小既定的生物体,各组织比例的变化会降低或增高 q 值。Ricklefs[89]认为 WBE 模型中生物生长的推论仅仅建立在机体本身结构和组织需求的基础之上,却忽略了环境的综合作用。例如,多数植物、无脊椎动物和变温脊椎动物等的生长与环境资源供给状况关系密切;而恒温动物,如鸟类,生长率则主要由机体内在因素决定[90,91]。还有观点认为单位生物量代谢率受特定组织生化作用的影响,而且在自然环境温度下,q 值与个体大小无关[5]。

表 2 生长率与个体生物量权度指数的研究结果

Table 2 Allometric scaling exponents cited from different researches for the relationship between growth rate and body size

文献 Reference	异速生长指数 Scaling exponent
[6]	3/4
[,95]	3/4
[96]	3/4
[7,97]	2/3
[3]	2/3
[,26,44,55,98]	3/4
[8,50]	3/4
[99,100]	3/4
[9,31]	3/4
[01]	3/4
[5]	3/4
[3]	3/4
[02]	3/4
[5]	1
[7]	2/3
[03]	2/3
[7]	3/4
[04]	3/4
[8]	3/4
[9]	3/4

WBE 模型对水分运输能力及其结构与生物量之间的权度关系也有相应的预测推论,但是部分试验结果却有明显偏差。模型指出,茎半径与具有传输功能的木质部(即边材)面积的权度指数 b 为 7/3[5],实际上,在不同物种、不同个体大小或不同环境下,这一指数(b)均不相同:热带被子植物 b 值等于 1.76,温带被子植物则变为 1.42,而热带松针植物的 b 值为 1.90;前两者观测值与预测值在统计学上具有显著差异[92]。另外,模型预测植株每天总的水分运输量与地上生物量之间也存在 3/4 指数关系。若用指数函数对实测数据进行分析,发现被子植物每日水分运输量与地上生物量的权度指数为 0.69,而松针植物则是 0.74,这与预测结果相差不大。但是统计分析表明,被子植物中水分运输量与地上生物量的关系更符合 S 形函数,而非指数函数。

同样,现有试验数据显示,被子植物日水分运输量与个体茎径之间也存在 S 形函数的关系,而不是模型预测的指数关系。所以,如果忽略测量的影响,对于生物量相当的个体,以导管运输为主的被子植物输送水分的效率大于以管胞运输为主的松针植物[62]。

4　研究展望

4.1　模型的贡献

个体大小和温度对代谢率的影响是显而易见的,同时,异速生长和生化反应动力学对个体和生态系统的影响也相当普遍。地球生物以相似的生命结构来完成其生活史并繁衍后代,生命行为在自然的选择作用下具有共通的规律性。WBE 和 MTE 模型主要研究机体内代谢物质的分配和生物脉管系统的结构与功能,WBE 模型认为 3/4 权度指数反映了自然选择对生物传输网络的最优化配置,而 MTE 则是在 WBE 模型的基础上对生物系统做了更全面的预测。Cyr & Walker[63] 提出了动态能量储存模型 (Dyanmic Energy Budget Model, DEB),这个模型着重考虑生物个体的结构和功能,在个体水平上能较好模拟代谢等行为,但是不能解决大尺度上的群落动态。从目前的数据支持来看,WBE 和 MTE 模型的预测结果与自然状况的适合度无疑是较高的。

总体上,WBE 和 MTE 模型从能量和温度的物理化学基本原理出发,解释了自然特征多变性的问题,包括个体水平的生产力、增长率、死亡率和其他生活史特征,以及生态系统的碳循环、种群密度和资源配给。根据模型现有的研究结果,我们能够解释生态学上各层次各方面的现象,如物种繁殖策略、群落的演替和稳态以及生态系统食物链和个体的空间分布状况等等。该理论使得生态学研究不再是单一的试验数据统计和定性描述,而将物理学和生物化学原理、数学推理和定量分析与传统方法结合,这是对生物属性认识的一个更高阶段,也为人类迄今为止对生物学基本规律的探索开拓了更广阔的研究空间。

4.2　未来研究重点

异速生长理论已有近一个世纪的研究历史,但是至今仍存在众多争议。这主要是受试验测量方法、数据分析方法和统计过程等诸多因素的影响,从而导致各项研究对数据库分析的结果各不相同,甚者在统计学上具有显著差异[7]。所以,研究方法的完善对于模型的准确评价至关重要。一方面,实验生态学的发展和生理属性测定方法的改进等途径均可扩大数据的收集范围、提高数据的准确性,这为客观的检验模型奠定了基础。另一方面,数据分析应该具有统一的统计学标准,这也是规范试验过程、增加研究可信度的前提。最后,理论本身的补充和完善也十分必要。对于环孔植物以及藤蔓植物、复叶植物等,WBE 模型还不能精确预测。另外,不同生活史对策的个体生长发育过程不尽相同,不同植被类型群落的演替过程和最终稳定格局也千差万别,因此,WBE 模型似乎应该摒除严格统一的前提假设,提出适于各类环境中生物发育模式的一般性结构体系,使其具有更广泛的应用性和预测性。

同样,异速生长理论在个体水平上,虽然预测了生物体内部生物量分配模式,但是仍不能解释个体是如何获取和分配这些能量的。由于环境和人为干扰的因素,种群特征的研究仍然缺乏试验证明。另外,个体如何处理环境中因 N, P 等元素缺乏而造成的生长不平衡状况[64]?这一点也值得模型进一步研究。

在宏观尺度上,WBE 和 MTE 模型对生态过程的描述不够清晰,它们至今仍未能很好解释生态系统中群落面积及其丰富度的关系。对于 1) 代谢生化反应动力学如何决定机体和生态水平的活化能,以及 2) 物种相互作用、演变、共同进化、物种形成、灭绝的动力学如何导致物种多样性的地理差异等问题,异速生长模型也需给予深入合理的解释。

5　结束语

异速生长理论用简单的数学表达式来描述生物体的生长发育过程,将生态学特征定量化,为生物学研究提供了新的窗口与途径。WBE 和 MTE 模型关于不同大小的个体提出普遍的最具概括性的结构体系,并且探讨了个体大小如何影响个体生理属性、群落特征、生物地理分布、生态系统进化等,这也是对传统生态学研究的一个极大的挑战。任何理论的最终确立都需要经过漫长的修正和改进过程,通过不断试错逼近真实,WBE

和 MTE 模型也是如此。

References：

[1] Kleiber M. Body size and metabolic rate. Physiological Review, 1947, 27: 511 - 541.

[2] West G B, Brown J H, Enquist B J. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. Science, 1997, 276: 122 - 126.

[3] Rubner M. ber den einfluss der k rpergr sse auf stoff- und kraftwechsel. Zeit. Biol., 1883, 19: 536 - 562.

[4] Huxley J S. Constant differential growth-ratios and their significance. Nature, 1924, 114: 895.

[5] Huxley J S. Problems of relative growth. Ltd. London: Methuen & Co., 1932.

[6] Brody S, Procter R C, Ashworth U S. Basal metabolism, endogenous nitrogen, creatinine and neutral sulphur excretions as Functions of body weight. University of Missouri Agricultural Experimental Station Residential Bulletin, 1934, 220: 1 - 40.

[7] McMahon T A. Size and shape in biology. Science, 1973, 179: 1201 - 1204.

[8] Blum J J. On the geometry of four-dimensions and the relationship between metabolism and body mass. J. theor. Biol., 1977, 64: 599 - 601.

[9] Mordenti J. Man versus beast: pharmacokinetic scaling in mammals. J. Pharmaceut. Sci., 1986, 75: 1028 - 1040.

[0] Cunningham J. A reanalysis of the factors influencing basal metabolic rate in normal adults. Am. J. Clin. Nutr., 1980, 33: 2372 - 2374.

[1] Pike R, Brown M. Nutrition an Integrated Approach. New York: John Wiley and Sons, 1984.

[2] Damuth, J. Population density and body size in mammals. Nature, 1981, 290: 699 - 700.

[3] Lindstedt S L, Miller B J, Buskirk S W. Home range, time, and body size in mammals. Ecology, 1986, 67: 413 - 418.

[4] Calder W A. Size, Function and life History. New York: Dover, 1996.

[5] Schulte P J, Gibson A C, Nobel P S. Xylem anatomy and hydraulic conductance of *Psilotum nudum*. American Journal of Botany, 1987, 74: 1438 - 1445.

[6] Blaxter K L. Proc. 3rd Symp. on Energy Metabolism, Troon, Scotland, May 1964. New York: Academic Press, 1965.

[7] Heusner A A. Energy metabolism and body size Ⅰ. Is the 0.75 mass exponent of Kleiber a statistical artifact? Respiratory Physiology, 1982, 48: 1 - 12.

[8] Feldman H. The 3/4 mass exponent for energy metabolism is not a statistical artifact. Resp. Physiol., 1983, 52: 149 - 163.

[9] Feldman H A. On the allometric mass exponent, when it exists. J. Theor. Biol., 1995, 172: 187 - 197.

[20] Economos A E. Elastic and/or geometric similarity in mammalian design. J. Theor. Biol., 1983, 103: 167 - 172.

[21] Prothero J. Scaling of standard energy-metabolism in mammals: I. Neglect of circadian-rhythms. J. Theor. Biol., 1984, 106: 1 - 8.

[22] Whitfield J. Ecology's Big, Hot Idea. PLoS Biology, 2004, 2: 2023 - 2027.

[23] Li H T, Han X G, Wu J G. Lack of evidence for 3/4 scaling of metabolism in terrestrial plants. Journal of Integrative Plant Biology, 2005, 47: 1173 - 1183.

[24] Li H T, Han X G, Wu J G. Variant scaling relationship for mass-density across tree-dominated communities. Journal of Integrative Plant Biology, 2006, 48: 268 - 277.

[25] Han W X, Fang J Y. Allometry and its application in ecology scaling. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis, 2003, 39: 583 - 593.

[26] West G B, Brown J H, Enquist B J. The fourth dimension of life: fractal geometry and allometric scaling of organisms. Science, 1999b, 284: 1677 - 1679.

[27] Brown J H, Gillooly J F, Allen A P, Savage V M, West G B. Toward a metabolic theory of ecology. Ecology, 2004, 85: 1771 - 1789.

[28] Enquist B J, Economo E P, Huxman T E, Allen A P, Ignace D D, Gillooly J F. Scaling metabolism from organisms to ecosystems. Nature, 2003, 423: 639 - 642.

[29] Niklas K J, Enquist B J. Invariant scaling relationships for interspecific plant biomass production rates and body size. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2001, 98: 2922 - 2927.

[30] Enquist B J, Niklas K J. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning across seed plants. Science, 2002, 295; 1517 - 1520.

[31] Niklas K J, Enquist B J. Canonical rules for plant organ biomass partitioning and growth allocation. American Journal of Botany, 2002, 89: 812 - 819.

[32] Niklas K J. Reexamination of a canonical model for plant organ biomass partitioning. American Journal of Botany, 2003, 90: 250 - 254.

[33] Niklas K J, Enquist B J. On the vegetative biomass partitioning of seed plant leaves, stems, and roots. The American Naturalist, 2002, 159: 482

-497.

[34] Enquist B J. Cope's rule and the evolution of long-distance transport in vascular plants: allometric scaling, biomass partitioning and optimization. Plant, Cell and Environment, 2003, 26: 151-161.

[35] Sun S C, Jin D M, Shi P L. The leaf size-twig size spectrum of temperate woody species along an altitudinal gradient: An invariant allometric scaling relationship. Annals of Botany, 2006, 97: 97-107.

[36] Enquist B J, West G B, Charnov E L, Brown J H. Allometric Scaling of production and life-history variation in vascular plants. Nature, 1999, 401: 907-911.

[37] Denslow J S. Gap partitioning among tropical rain forest trees. Biotropica (suppl.), 1980, 12: 47-55.

[38] Thomas S C. Reproductive allometry in Malaysian rain forest trees: biomechanics verses optimal allocation. Evol. Ecol., 1996, 10: 517-530.

[39] Chambers J Q. Higuchi N, Schimel J P. Ancient trees in Amazonia. Nature, 1998, 391: 135-136.

[40] Grubb P J. The maintenance of species diversity in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biol. Rev., 1977, 52: 107-145.

[41] Coleman J S, McConnaughay K D M, Ackerly D D. Interpreting phenotypic variation in plants. Trends in Ecology and Evolution, 1994, 9: 187-191.

[42] Weiner J. Allocation, plasticity and allometry in plants. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2004, 6: 207-215.

[43] Niklas K J, Enquist B J. An allometric model for seed plant reproduction. Evolutionary Ecology Research, 2003, 5: 79-88.

[44] West G B, Brown J H, Enquist B J. A general model for ontogenetic growth. Nature, 2001, 413: 628-631.

[45] Savage V M, Gillooly J F, Woodruff W H, West G B, Allen A P, Enquist B J, Brown J H. The predominance of quarter-power scaling in biology. Functional Ecology, 2004, 18: 257-282.

[46] Peterson J, Wroblewski J S. Mortality rates of fishes in the pelagic ecosystem. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1984, 41: 1117-1120.

[47] Enquist B J, Niklas K J. Invariant scaling relations across tree-dominated communities. Nature, 2001, 410: 655-660.

[48] Niklas K J. Plant allometry: is there a grand unifying theory? Cambridge Philosophical Society, 2004, 79: 871-889.

[49] Niklas K J, Midgley J J, Enquist B J. A general for mass-growth-density relations across tree-dominated communities. Evolutionary Ecology Research, 2003, 5: 459-468.

[50] Enquist B J, Brown J H, West G B. Allometric scaling of plant energetics and population density. Nature, 1998, 395: 163-165.

[51] Li B L, Gorshkov V G, Makarieva A M. Energy partitioning Between different-sized organisms and ecosystem stability. Ecology, 2004, 85: 1811-1813.

[52] Brown J H, Gillooly J F. Ecological food webs: high-quality data facilitate theoretical unification. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2003, 100: 1467-1468.

[53] Belgrano A, Allen A P, 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] Li W K W. Macroecological patterns of phytoplankton in the northwestern North Atlantic Ocean. Nature, 2002, 419: 154-157.

[55] West G B, Brown J H, Enquist B J. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. Nature, 1999, 400: 664-667.

[56] Enquist B J. Universal scaling in tree and vascular plant allometry: toward a general quantitative theory linking plant form and function from cell to ecosystems. Tree Physiology, 2002, 22: 1045-1064.

[57] Dodds P S, Rothman D H, Weitz J S. Re-examination of the "3/4-law" of metabolism. Journal of Theoretical Biology, 2001, 209: 9-27.

[58] McCulloh K A, Sperry J S. Patterns in hydraulic architecture and their implications for transport efficiency. Tree Physiology, 2005, 25: 257-267.

[59] Kozlowski J, Konarzewski M. Is West, Brown and Enquist's model of allometric scaling mathematically correct and biologically relevant? Functional Ecology, 2004, 18: 283-289.

[60] McCulloh K A, Sperry J S, Abler F R. Water transport in plants obeys Murray's law. Nature, 2003, 421: 939-942.

[61] Schulte P J, Gibson A C, Nobel P S. Xylem anatomy and hydraulic conductance of *Psilotum nudum*. American Journal of Botany, 1987, 74: 1438-1445.

[62] McCulloh K A, Sperry J S, Adler F R. Murray's law and the mechanical versus hydraulic functioning of wood. Functional Ecology, 2004, 18: 931-938.

[63] Meinzer F C, Grantz D A. Stomatal and hydraulic conductance in growing sugarcane: stomatal adjustment to water transport capacity. Plant, Cell and Environment, 1990, 13: 383 - 388.

[64] Rust S, Roloff A. Reduced photosynthesis in old oak (Quercus robur): the impact of crown and hydraulic architecture. Tree Physiology, 2002, 22: 597 - 601.

[65] Mencuccini M. The ecological significance of long-distance water transport: short-term regulation, long-term acclimation and the hydraulic costs of stature across plant life forms. Plant, Cell and Environment, 2003, 26: 163 - 182.

[66] Mencuccini M. Hydraulic constraints in the functional scaling of trees. Tree Physiology, 2002, 22: 553 - 565.

[67] Andrade J L, Meinzer F C, Goldstein G, Holbrook N M, Cavelier J, Jackson P, Silvera K. Regulation of water flux through trunks, branches, and leaves in trees of a lowland tropical forest. Oecologia, 1998, 115: 463 - 471.

[68] McDonald K C, Zimmermann R, Kimball J S. Diumal and spatialvariation of xylem dielectric constant in Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) as related to microclimate, xylem sap flow, and xylem chemistry. IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensin, 2002, 40: 2063 - 2082.

[69] Santiago L S, Goldstein G, Meinzer F C, Fisher J B, Machado K, Woodruff D, Jones T. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. Oecologia, 2004, 140: 543 - 550.

[70] Becker P, Gribben R J. Estimation of conduit tapering for the hydraulic resistance model of West *et al.*. Tree Physiology, 2001, 21: 697 - 700.

[71] Becker P, Gribben R J, Lim C M. Tapered conduits can buffer hydraulic conductance from path-length effects. Tree Physiology, 2000, 20: 965 - 967.

[72] Delzon S, Sartore M, Burlett R, Dewar R, Loustau D. Hydraulic responses to height growth in maritime pine trees. Plant, Cell and Environment, 2004, 27: 1077 - 1087.

[73] McDowell N, Barnard H, Bond B J, Hinckley T, Hubbard R M, Ishii H, K stner B, Magnani F, Marshall JD, Meinzer F C, Phillips N, Ryan M G, Whitehead D. The relationship between tree height and leaf area: sapwood area ratio. Oecologia, 2002, 132: 12 - 20.

[74] Zimmermann M H. Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees. Canadian Journal of Botany, 1978, 56: 2286 - 2295.

[75] Cochard H, Peiffer M, Gall K L, Granier A. Developmental control of xylem hydraulic resistances and vulnerability to embolism in Fraxinus excelsior L.: impacts on water relations. Journal of Experimental Botany, 1997, 48: 655 - 663.

[76] Saliendra N Z, Sperry J S, Comstock J P. Influence of leaf water statue on stomatal response to humidity, hydraulic conductance, and soil drought in Betula occidentalis. Planta, 1995, 196: 357 - 366.

[77] Peters R H. The ecological implications of body size. Cambridge: Cambridge University Press, 1983.

[78] Calder W A. Size, Function and Life History. Cambridge: Harvard University Press, 1984.

[79] Schmidt-Nielson K. Scaling: Why is animal size so important? Cambridge: Cambridge University Press, 1984.

[80] Harte J. The value of null theories in ecology. Ecology, 2004, 85: 1792 - 1794.

[81] Horn H S. Commentary on Brown *et al.*'s "Toward a metabolic theory of ecology". Ecology, 2004, 85: 1816 - 1818.

[82] Muller-Landau H. Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forests. Ecology Letters, 2006, 9: 575 588.

[83] White C R, Seymour R S. Mammalian basal metabolic rate is proportional to body mass (2/3). Proceedings of the National Academy of Science, 2003, 100: 4046 - 4049.

[84] Farrell-Gray C C, Gotelli N J. Allometric exponents support a 3/4-power scaling law. Ecology, 2005, 86: 2083 - 2087.

[85] Makarieva A M, Gorshkov V G, Li B L. Biochemical universality of livng matter and its metabolic implications. Functional Ecology, 2005, 19: 547 - 557.

[86] Koehl M A R, Wolcott B D. Can function at the organismal level explain ecological patterns? Ecology, 2004, 85: 1808 - 1810.

[87] Porter P K. Allometry of mammalian cellular oxygen consumption. Cellular and Molecular Life Science, 2001, 58: 815 - 822.

[88] Oikawa S, Itazawa Y. Relationship between summated tissue respiration and body size in a marine teleost, the porgy Pagrus major. Fisheries Science, 2003, 69: 687 - 694.

[89] Ricklefs R E. Is rate of ontogenetic growth constrained by resource supply or tissue growth potential? A comment on West *et al.*'s model. Functional Ecology, 2003, 17: 384 - 393.

[90] Calow P, Townsend C R. Resource utilization in growth. Physiological Ecology, 1981, 220 - 244.

[91] Sibly R M, Calow P. Growth and resource allocation. Evolutionary Physiological Ecology, 1987, 37 - 52.

[92] Meinzer F C, Bond B J, Warren J M, Woodruff D R. Does water transport scale universally with tree size? Functional Ecology, 2005, 19: 558 - 565.

[93] Cyr H, Walker S C. An illusion of mechanistic understanding. Ecology, 2004, 85: 1803 - 1805.

[94] Kaspari M. Using the metablic theory of ecology to predict global patterns of abundance. Ecology, 2004, 85: 1800 - 1802.

[95] Kleiber M. Body size and metabolism. Hilgardia, 1932, 6: 315 - 353.

[96] Hemmingsen A M. Energy metabolism as related to body size and respiratory surface, and its evolution. Reports of the Steno Memorial Hospital and Nordisk Insulin Laboratorium, 1960, 9: 6 - 110.

[97] Heusner A A. Energy metabolism and body size Ⅱ. Dimensional analysis and energy non-similarity? Respiratory Physiology, 1982b, 48: 13 - 25.

[98] West G B, Woodruff W H, Brown J H. Allometric scaling of metabolic rate from molecules and mitochondria to cells and mammals. Proceesings of the National Academy of Sciences, 2002, 99: 2473 - 2478.

[99] Banavar J R, Damuth J, Maritan A, Rinaldo A. Supply-demand balance and metabolic scaling. Proceedings of the National Academy of Science USA, 2002, 99: 10506 - 10509.

[00] Banavar J R, Maritan A, Rinaldo A. Size and from in efficient transportation network. Nature, 1999, 399: 130 - 132.

[01] Gillooly J F, Charnov E L, West G B, Savage V M, Brown J H. Effects of size and temperature on developmental time. Nature, 2002, 417: 70 - 73.

[02] Jun J, Pepper J W, Savage V M, Gillooly J F, Brown J H. Allometric scaling of ant foraging trail networks. Evolutionary Ecology Research, 2003, 5: 297 - 303.

[03] Kooijman S A L M. Dynamic energy and mass budgets in biology systems. Cambridge: Cambridge University Press, 2000.

[04] McMahon T A, Bonner J T. On size and life. New York: Scientific American Library, 1983.