

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

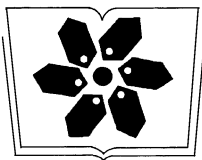
Acta Ecologica Sinica



第33卷 第9期 Vol.33 No.9 **2013**

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 33 卷 第 9 期 2013 年 5 月 (半月刊)

目 次

前沿理论与学科综述

- 可持续发展研究的学科动向 茶 娜, 邬建国, 于润冰 (2637)
- 代谢异速生长理论及其在微生物生态学领域的应用 贺纪正, 曹 鹏, 郑袁明 (2645)
- 植物内生菌促进宿主氮吸收与代谢研究进展 杨 波, 陈 晏, 李 霞, 等 (2656)
- 中国园林生态学发展综述 于艺婧, 马锦义, 袁韵珏 (2665)

个体与基础生态

- 基于最小限制水分范围评价不同耕作方式对土壤有机碳的影响 陈学文, 王 农, 时秀焕, 等 (2676)
- 草原土壤有机碳含量的控制因素 陶 贞, 次旦朗杰, 张胜华, 等 (2684)
- 外源钙离子与南方菟丝子寄生对喜旱莲子草茎形态结构的影响 车秀霞, 陈惠萍, 严巧娣, 等 (2695)
- 毛竹出笋后快速生长期茎秆色素含量与反射光谱的相关性 刘 琳, 王玉魁, 王星星, 等 (2703)
- 巴郎山异型柳叶片功能性状及性状间关系对海拔的响应 冯秋红, 程瑞梅, 史作民, 等 (2712)
- 外源磷或有机质对板蓝根吸收转运砷的影响 高宁大, 耿丽平, 赵全利, 等 (2719)
- 不同猎物饲喂对南方小花蝽捕食量和喜好性的影响 张昌容, 郅军锐, 莫利锋 (2728)
- 捕食风险对东方田鼠功能反应格局的作用 陶双伦, 杨锡福, 姚小燕, 等 (2734)
- 基于线粒体细胞色素 c 氧化酶亚基 I 基因序列的帘蛤科贝类分子系统发育研究
..... 程汉良, 彭永兴, 董志国, 等 (2744)
- 不同实验生态环境对海刺猬遮蔽行为的影响 常亚青, 李云霞, 罗世滨, 等 (2754)

种群、群落和生态系统

- 基于 RS 与 GIS 的赣江上游流域生态系统服务价值变化 陈美球, 赵宝苹, 罗志军, 等 (2761)
- 长江口及邻近海域富营养化指标响应变量参照状态的确定 郑丙辉, 朱延忠, 刘录三, 等 (2768)
- 长江口及邻近海域富营养化指标原因变量参照状态的确定 郑丙辉, 周 娟, 刘录三, 等 (2780)
- 鸭绿江口及邻近海域生物群落的胁迫响应 宋 伦, 王年斌, 杨国军, 等 (2790)
- 杭州西溪湿地大型底栖动物群落特征及与环境因子的关系 陆 强, 陈慧丽, 邵晓阳, 等 (2803)
- 生物土壤结皮对荒漠土壤线虫群落的影响 刘艳梅, 李新荣, 赵 昕, 等 (2816)
- 大棚模拟条件下角倍蚜春季迁飞数量动态及其与气象因子的关系 李 杨, 杨子祥, 陈晓鸣, 等 (2825)
- 宁南山区植被恢复对土壤团聚体水稳定及有机碳粒径分布的影响 程 曼, 朱秋莲, 刘 雷, 等 (2835)
- 1958—2008 年太白山太白红杉林碳循环模拟 李 亮, 何晓军, 胡理乐, 等 (2845)
- 不同干扰对黄土区典型草原物种多样性和生物量的影响 陈芙蓉, 程积民, 刘 伟, 等 (2856)
- 乌拉山自然保护区白桦种群的年龄结构和点格局分析 胡尔查, 王晓江, 张文军, 等 (2867)
- 西南干旱对哀牢山常绿阔叶林凋落物及叶面积指数的影响 杞金华, 章永江, 张一平, 等 (2877)
- 阿尔泰山小东沟林区乔木物种丰富度空间分布规律 井学辉, 曹 磊, 臧润国 (2886)

景观、区域和全球生态

太湖流域生态风险评价 许 妍,高俊峰,郭建科 (2896)

基于 GIS 的关中-天水经济区土地生态系统固碳释氧价值评价 周自翔,李 晶,冯雪铭 (2907)

资源与产业生态

淹水条件下控释氮肥对污染红壤中重金属有效性的影响..... 梁佩筠,许 超,吴启堂,等 (2919)

研究简报

高温强光对小麦叶绿体 Deg1 蛋白酶和 D1 蛋白的影响及水杨酸的调节作用
..... 郑静静,赵会杰,胡巍巍,等 (2930)

不同 CO₂ 浓度变化下干旱对冬小麦叶面积指数的影响差异 李小涵,武建军,吕爱锋,等 (2936)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 308 * zh * P * ¥90.00 * 1510 * 32 * 2013-05



封面图说: 肥美的当雄草原——高寒草甸是在寒冷的环境条件下,发育在高原和高山的一种草地类型。其植被组成主要是多年生草本植物,冬季往往有冰雪覆盖,土壤主要为高山草甸土。当雄草原位于藏北高原,藏南与藏北的交界地带,海拔高度为 5200—4300m,受海洋性气候影响,呈现高原亚干旱气候,年平均降水量 293—430mm。主要有小嵩草草甸、藏北嵩草草甸和沼泽草甸等,覆盖度为 60%—90%,其中小嵩草草甸分布面积最大,连片分布于广阔的高原面上。高寒草甸草层低,草质良好,是畜牧业优良的夏季牧场。

彩图及图说提供: 陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201202080164

贺纪正, 曹鹏, 郑袁明. 代谢异速生长理论及其在微生物生态学领域的应用. 生态学报, 2013, 33(9): 2645-2655.

He J Z, Cao P, Zheng Y M. Metabolic scaling theory and its application in microbial ecology. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(9): 2645-2655.

代谢异速生长理论及其在微生物生态学领域的应用

贺纪正^{1,*}, 曹 鹏^{1,2}, 郑袁明¹

(1. 中国科学院生态环境研究中心, 城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100085; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 新陈代谢是生物的基本生理过程, 影响生物在不同环境中参与物质循环和能量转化的过程。代谢速率作为生物体重要的生命过程指标, 几乎影响所有的生物活性速率, 且在很多研究中均表现出异速生长现象。所谓代谢异速是指生物体代谢速率与其个体大小(或质量)之间存在的幂函数关系。代谢异速生长理论的提出, 从机制模型角度解释了代谢异速关系这一普遍存在的生命现象。该理论利用分形几何学及流体动力学等原理, 从生物能量学角度阐释了异速生长规律的机理, 证实了 3/4 权度指数的存在; 但同时有研究表明, 权度指数因环境因素等影响处于 2/3—1 范围之间而非定值。随着研究工作的深入, 代谢异速生长理论研究从起初的宏观动植物领域拓展到了微生物领域, 在研究微生物的代谢异速生长理论时, 可将微生物的可操作分类单元(Operational taxonomic unit, OTU)或具有特定功能的功能群视为一个微生物个体, 基于其遗传多样性和功能多样性特征进行表征, 以便于将微生物群落多样性与其生态功能性联系起来, 使该理论在微生物生态学领域得到有效的补充和完善。尽管细菌具有独特的生物学特性, 但与宏观生物系统中观测到的现象表现出明显的一致性。有研究表明, 3 个农田土壤细菌基于遗传多样性的 OTU 数的平均周转率分别为 0.71、0.80 和 0.84, 介于 2/3 与 1 之间, 可能与生物代谢异速指数有一定关联, 为微生物代谢异速指数的研究提出了一个参考解决方案。鉴于微生物个体特征和生物学特性, 在分析代谢速率与个体大小关系中, 从微生物单位个体的定义、个体大小表征到计量单位的统一, 仍需更多的理论支持。分析了代谢异速生长理论在微生物与生态系统功能关系研究中的可能应用, 延伸了该理论的应用范围, 并对尚待加强的研究问题进行了评述和展望。

关键词: 代谢异速生长理论; 权度指数; 微生物个体大小; 生态系统功能

Metabolic scaling theory and its application in microbial ecology

HE Jizheng^{1,*}, CAO Peng^{1,2}, ZHENG Yuanming¹

1 State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Metabolisms are fundamental processes of organisms. These processes affect material recycling and energy transfer of the organisms in different environments. Metabolism determines the demands that organisms place on their environment for all resources, and sets powerful constraints on allocation of resources to all components of fitness. As the important index of life process, metabolic rate, setting the pace of life, was found to follow the allometric scaling relationship in many studies. For a heterotroph, the metabolic rate is equal to the rate of respiration because heterotrophs obtain energy by oxidizing carbon compounds. For an autotroph, the metabolic rate is equal to the rate of photosynthesis because the same reaction is run in reverse using energy to fix carbon. Metabolic rate determines the rates of almost all biological activities. The metabolic scaling relationship is the power function existed between the metabolic rate and the body size (or mass) of an organism. Many data including most of the range of biological diversity on the planet, from bacteria to elephant and from algae to sapling trees, showed that metabolism displays a striking degree of homeostasis across all life, despite the enormous biochemical, physiological, and ecological differences between the surveyed species that vary

基金项目: 国家自然科学基金(41025004); 中国科学院“生态系统过程与服务”创新团队计划资助项目

收稿日期: 2012-02-08; **修订日期:** 2012-07-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jzhe@cees.ac.cn

over 10^{20} -fold in body mass, metabolic rates of major taxonomic groups displayed at physiological rest converge on a narrow range from 0.3 to 8.7 W/kg. The metabolic scaling theory was proposed as a mechanism model to explain allometric scaling relationship, which was a fundamental phenomenon of life. This theory based on the fractal-like distribution network models and fluid dynamics theory, and explained the allometric scaling relationship using bioenergetics. The fact that metabolic rate scales as three-quarter power was proved in many organisms, but there were also many results indicated that the scale exponent was not a fixed value of $3/4$, but between $2/3$ and 1 due to the influence of environmental factors such as temperature and stoichiometry. Based on the successful applications on macroorganisms, the metabolic scaling theory was extended to analyze the microorganisms, and revealed the possible universality of the theory to all the organisms in the nature. Much of the variation among ecosystems, including their biological structures, chemical compositions, energy and material fluxes, population processes, and species diversities, depends on the metabolic characteristics of the organisms that are present. Because the body size and other biological characters of the microorganisms were not well defined as the macroorganisms, it was important to define the taxon, the unit of body size and measurement standard of the microorganisms for the studies of their allometric scaling relationships. In the field of microbial ecology, microbial taxon could be defined as a phylogenetic or functional unit, and the application of metabolic scaling theory in the microbial ecology should focus on the consortium or functional community levels instead of individual strain level. Our preliminary work indicated that the microbial diversity was linked with the ecosystem functionality and well expressed using a power law equation with the scale exponents between 0.71 and 0.84 for different soils. These exponents (the microbial turnover rate) were well fell in the range of values for the metabolic scaling law, suggesting the possible universality of metabolic scaling theory for the microbial world. This paper introduced metabolic scaling theory and explored its preliminary application to the microbial ecology field, extended and deepened our understanding of the theory. We also foresaw the perspectives of the metabolic scaling theory in the field of microbial ecology.

Key Words: metabolic scaling theory; scaling exponent; body size of microorganism; ecosystem functionality

长期以来,生物体结构特征和生理属性及其异速生长关系一直是生理生态学家的研究重点^[1]。所谓异速生长即生物个体大小与生理生态属性间的非线性数量关系,是生物界中广泛存在的基本规律之一,表示某种生物或某一类生物的部分与整体或部分与部分间的差异和对比关系,如生物个体躯干各部分以不同速率生长,使某一部分或多部分大小随另一部分或整个躯干的变化以幂函数关系相应地发生改变,这种变化反映了生物体的资源分配策略^[2]。1932年,Kleiber^[3]指出动物的代谢速率存在异速生长规律,即代谢速率(B)正比于个体大小(质量 M)的 $3/4$ 次幂, $B \propto M^{3/4}$ 。之后的一系列研究表明,很多生物类群比如哺乳动物、爬行动物、鱼类和单细胞藻类也存在这种代谢异速现象,且研究对象个体生物量相差近6个数量级^[4]。Enquist等^[5]通过分析植物胸径生长速率,认为植物的生长亦符合Kleiber的 $3/4$ 代谢法则。然而,也有研究表明生物的这种代谢比例关系更接近 $2/3$ 次幂^[6],或者是介于 $2/3$ 与 1 之间^[7-8]。此外,越来越多的研究结果表明生物在生理、发育和生活史等方面均存在异速生长关系,例如,生物体的代谢速率、心脏跳动、血液循环、胚胎生长和发育、寿命以及种群最大生长尺度等。尽管很多模型描述了代谢异速关系,但并没有一个机制模型能完全解释这一普遍存在的生命现象。直到20世纪90年代末,美国圣达菲研究所的理论物理学家Geoffrey B. West与新墨西哥大学的生态学家James H. Brown和Brian J. Enquist,结合Kleiber^[3]关于代谢速率异速生长规律的研究结果,提出了代谢异速生长理论之后,这个问题才得以有效解决。该理论利用分形几何学及流体动力学原理,从生物能量学角度阐释了异速生长规律的机理。West等^[9-11]认为,任何生物均能通过体内的网络结构体系,将生命所需物质供应到身体各个部分,并以此为基础建立了分形分配网络模型,证实了 $3/4$ 权度指数的存在,从机理上解释了Kleiber法则^[9, 12],该理论是一个适用于所有生物的生长规律^[13]。然而,之前研究中发现,植物在个体较小时个体大小和代谢速率之间的异速生长指数为 1 ,而随着植物个体的逐渐增大,代谢异速

指数逐渐趋近于 $3/4$ [14-15], 说明动物和植物之间存在根本差别 [16], 同时也说明, 个体大小会影响到代谢速率的变化情况, 这一点值得在以后的研究中对不同类群对比分析。

新陈代谢是控制大多数生物生理速率的基础过程。随着对代谢异速生长理论的深入研究, 使得该理论不断得以完善和补充, 发现除个体大小之外, 环境温度和生物体化学元素组成等也会对代谢速率产生影响。自然界中, 生物化学反应速率、代谢速率以及其它涉及生理活性的速率都无一例外地受到环境温度的影响。温度通过影响生物化学反应速率, 从而影响代谢速率 [17-18]。除温度外, 生物体化学元素组成和能量是生物体新陈代谢的生化反应基础, 化学计量关系 (化学计量学) 量化了新陈代谢反应中元素转化 [1], 一直受到生态学家的特别关注。众所周知, 组成生物体的化学元素, 如 C、H、O、N、P、K 等与所处外界环境元素组成存在很大差异, 这种浓度差必然需要生物体消耗一部分能量来维持, 这种从外界摄取元素和代谢废物的过程使生物体与环境间达到元素动态平衡 [1]。因此生物体和环境间元素动态平衡, 以及化学元素浓度与代谢速率间的相互作用, 均会影响到代谢速率变化。尽管温度和化学元素组成对代谢速率有重要影响, 但个体大小、温度和化学元素组成的交互作用机理并不清楚, 三者如何影响个体或种群的代谢过程始终困扰着代谢异速生长理论的发展。

生物个体大小是在长期进化过程中形成的重要特征之一, 对生物的各个功能属性有着不容忽视的影响 [19]。个体大小不仅决定了生理生态过程, 而且影响着种群、群落和生态系统格局和过程 [1]。具有重要的生态系统功能地位的微生物 [20], 因其个体微小, 导致在代谢速率研究中, 对分析方法选择和计量单位定义等方面, 存在着区别于宏观生物的许多特征。普遍存在于宏观生理生态学的理论是否适用于微生物, 也成了人们质疑的方面 [19, 21]。此外, 作为调控物种丰富度格局机制之一的代谢异速生长理论, 是否有利于解释微生物与生态系统功能关系的问题, 同样引起了大家的高度关注 [22]。

近年来, 通过对跨物种的代谢速率研究, 希望能找到生物界存在的普适法则。本文在综述代谢速率与异速生长关系的提出过程、代谢异速生长理论数学模型推导和充分分析宏观生物代谢速率研究基础上, 重点分析微生物因其生物个体特征, 在个体定义、分析手段和计量单位等方面存在的问题, 以及代谢异速生长理论是否能解释微生物与生态功能关系进行阐述, 以期以后的研究提供参考。

1 代谢速率与异速生长关系

代谢速率是一种基础的生物速率指标, 反映了能量摄取、转化和分配的快慢。对于异养生物, 代谢速率等同于呼吸速率, 异养生物通过氧化含碳化合物产生能量、二氧化碳和水从而获取能量; 而对于自养生物, 代谢速率相当于光合速率, 光合过程类似于异养生物获取能量的逆过程, 是在可见光照射条件下固碳产能的过程 [23]。目前, 精确测量代谢速率比较困难, 理想状态下, 可通过考查热量散失的直接量热法来确定, 这种方法可测定所有生物活动中的能量消耗。实际上, 依据呼吸过程中气体交换的化学计量学关系, 测定代谢速率可转化为测定植物吸收的二氧化碳的量和好氧原核生物、真核生物消耗的氧气的量 [24]。长期进化过程中, 生物已逐步形成了完善的代谢体系用以应对环境变化。生物体通过调节代谢速率和代谢途径适应资源供给和需求的变化, 这涉及了食物在质和量方面变化的影响, 以及外界温度和渗透压浓度变化时, 用以再生产和维持体内平衡消耗能量等情况。比如, 资源匮乏情况下, 多数生物体会通过减少活动或进入某种形式的滞育期, 以降低代谢速率和资源需求, 因此对新陈代谢过程的考查, 重点在于分析代谢速率的变化和机制模型, 并逐步成为研究热点。

1.1 异速生长关系和代谢速率

异速生长指生物个体大小与生理生态属性间的非线性数量关系, 反映了某种生物或某一类生物的部分与整体或部分与部分间的差异和对比关系 [2]。异速生长关系是制约和调节生物结构和功能的基本过程, 通常以异速生长式 (幂函数) 的形式表达 [13]:

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

式中, Y 为某研究特征, Y_0 为归一化常数, M 为个体大小 (质量), α 为权度指数。

新陈代谢是生物体为维持自身生命在其细胞内产生的一系列化学和生物化学反应,这些反应过程提供了生物生长、发育、繁殖和进化所需的物质和能量,其最重要最基本的指标——代谢速率(B),与其个体大小(质量, M)间存在异速生长关系^[3]:

$$B \propto M^{\alpha} \quad (2)$$

代谢速率表征生物体内部能量转化的快慢,是最基础的生物速率指标,直接影响着生命的进程。统计分析表明,其与生物体很多特征存在功能上的相关性^[25]。20 世纪 30 年代,Kleiber 发现了鸟类和哺乳动物代谢速率正比于其体重的 $3/4$ 次幂,继而一些研究在真核生物以外的单细胞原核生物中同样证实了 Kleiber 法则的存在,即公式(2)中 α 近似等于 0.75 ^[4, 26-27](图 1a)。代谢异速关系研究的再度兴起,同时引发了学者们关于 α 在不同分类和功能类群间差别的讨论,比较研究了 α 在微生物和宏观动植物不同类群间的变化规律,以及相同植物类群从幼苗到成树不同生长阶段,微生物类群不同个体大小间变化情况^[15, 19, 21](图 1)。

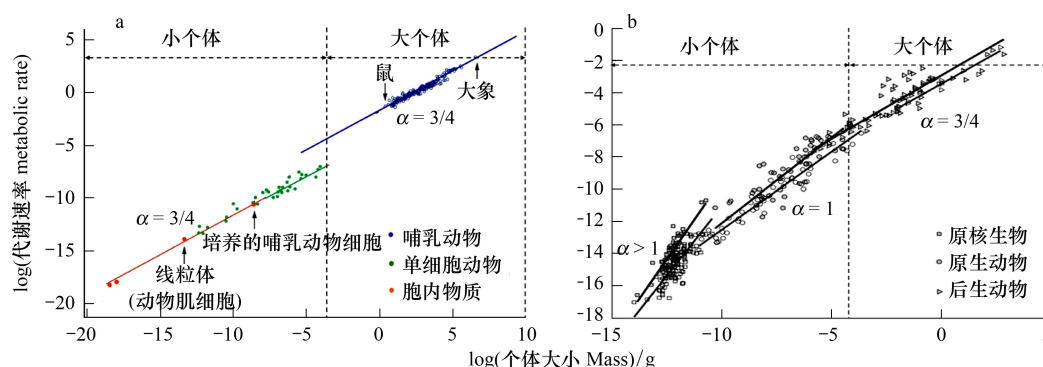


图 1 不同物种间代谢速率与个体大小的异速生长关系^[25, 28]

Fig. 1 The scaling relationship between metabolic rate and mass of different species

a: 权度指数 α 服从 Kleiber 法则为 $3/4$ ^[28]; b: 权度指数 α 不服从 Kleiber 法则

1.2 代谢异速生长理论的数学模型推导和发展

1.2.1 早期模型

早在 19 世纪,Rubner 通过欧几里德几何模型的量纲分析,依据恒定体温时动物新陈代谢产热率需与散热率平衡的关系,推导出代谢速率正比于个体大小的 $2/3$ 次幂。然而,该分析过程仅限于解释某些特定条件下代谢异速关系,因缺乏普适性而不断受到挑战^[3]。

1.2.2 WBE 模型

West、Brown 和 Enquist 基于前人的研究成果,在 Science 杂志上提出了分形分配网络模型(称为 WBE 模型),即 WBE-97、WBE-99a 和 WBE-99b^[9-11]。WBE-97 基于 3 个假设条件——营养输送网络结构是自相似分支体系,网络末端分支结构特征为常数,网络运输耗能最小化——试图依据分形几何学并从生物能量学角度来解释代谢异速关系。基于上述假设,网络内总流量率正比于末端分支数,而代谢速率正比于总流量率,因此由异速生长关系推得的末端分支数与个体大小的权度指数成正比。当为实现网络内部耗能最小化时,即可推得权度指数为 $3/4$ 。然而,模型假设忽略了一些次要细节,比如运输网络管道逐级变细及一些没有明显分支结构的单细胞原核生物等。

鉴于 WBE-97 存在的一些问题,West 等提出了另一个无需依赖分级的水力学网络的 WBE-99a 模型,该模型更具有普适性^[10]。该模型是基于水力学和生物学的维管植物分级网络模型,考虑运输网络内部逐级细化现象,引入相邻层级管道输送之比、枝径、管径等相关参数,使流体阻力与总路径长度无关。通过对各段求解水力学方程,应用梁杆弯曲力矩方程和枝条抗屈曲和弯曲形变的最优化条件,求解证明了之前模型无法解决的最大树高问题。最终利用分形网络几何学和资源交换面积原理推导出权度指数为 $3/4$ 。

WBE-99b 未涉及任何动力学内容,无需依赖网络物理结构,因此更具普适性^[11]。West 等通过比较欧氏

几何模型和生物分形网络模型,提出了生命体四维空间的观点,即分形分配网络赋予了一切生命形式除几何空间三维以外的一个空间维——第四维,模型认为,生物体趋向于代谢能力最大化和内部效率最大化,即网络分支体系的总表面积趋于最大化的同时,缩小运输总长度和能量消耗。在生命体四维空间内,形状和尺寸特征变量分为两类:欧氏空间变量和生物变量。West 等结合这两类变量特征通过分形几何分析推得异速生长关系中资源交换面积正比于个体大小的 $3/4$ 次幂,由于生物体代谢速率正比于资源有效交换面积,因此代谢速率与个体大小间存在 $3/4$ 次幂的异速生长关系^[11]。同时,也有学者对 West-Brown-Enquist 研究小组的理论观点存在质疑,他们通过分析模型的假设条件、推导过程或分析其观测数据,对 WBE 模型和异速生长关系的普适性提出了各种质疑^[6,29]。

1.2.3 其它模型解释

Banavar 等^[30]的最少载体网络模型区别于 WBE 模型,认为生物的第四维假设或几何结构和一些水力学条件并非是生物体高效运输网络所必需的,因此假设能量通过运输网络至全身各处营养接受场所,则新陈代谢速率正比于场所总数量,即正比于以空间维数为指数,相邻场所间平均距离为底数的函数值。该模型以新陈代谢载体(如血液)为媒介,认为传输效率的提高会伴随着载体容量的减少,该观点明显区别于传输耗能最小假设,根据质量守恒法则与载体量正比于生物体大小,对于三维欧氏空间的生物体则存在 Kleiber 定律。

Kozlowski 等^[31]提出了细胞优化生长模型,他们认为之前以 $3/4$ 为权度指数的代谢异速关系,实际上是自然选择的结果,即最大代谢效率对生物个体细胞数及大小长期优化的结果。这种优化表现为,物种以增加细胞数量实现个体生长或以增加体内细胞体积实现的个体生长,引起了权度指数变化范围在 $2/3$ — 1 之间的不同。

Kozlowski 等^[31]的细胞优化生长理论虽能够解释不同分类单元之间异速生长指数的差异,但是缺乏对生物体生理代谢水平(生理状态)的考虑。Glazier^[32]综合以上两个因素对代谢异速生长指数的影响,通过对植物、动物以及单细胞生物代谢速率与个体大小的比较分析,提出代谢边界限制假说,认为当只有生物体对能量利用起限制作用时,异速生长指数为 1 ;当只有生物体表面积对资源交换起限制作用时,异速指数是 $2/3$,而实际上由于生态环境等因素影响,个体大小与代谢速率异速指数介于 $2/3$ — 1 之间。

Bejan^[33]的构造理论模型认为,流体网络系统的效率会受到全局和局部极限条件的制约,如系统质量、体积和系统内各处温度等,该模型从欧几里德量纲分析方法和传热学方面出发,阐释了代谢异速关系。对于大型恒温动物服从权度指数为 $3/4$ 的异速生长关系,小型恒温动物则介于 $1/3$ — $3/4$ 之间,变温动物由于会和所处环境发生热交换而主要服从 $2/3$ 指数规律,但该模型并未涉及到植物的问题。

上述模型从不同研究角度出发,对生物代谢异速生长理论给出了各自的模型解释,多数模型推导过程属于量纲分析范畴,模型检验数据多依托于动物、植物,而对以个体微小著称的微生物则研究很少,并且受限于研究对象本身的问题,代谢速率是通过其他生理指标间接表征,此外,代谢异速关系的权度指数一直是争议的焦点,是否为固定值,抑或存在一定的变化范围,而变化范围是离散的还是连续的,尚未有定论。因此有学者推测,权度指数 $3/4$ 仅是跨物种的均值^[31]。

随着对代谢异速生长理论的深入研究,个体大小、环境温度和生物体化学元素组成等均会对代谢速率产生影响^[17-18],但个体大小、温度和化学元素组成的交互作用机理以及如何影响个体或种群的代谢过程并不清楚。而生物个体大小作为长期进化过程中的重要特征之一,对生物的各个功能属性以及种群、群落和生态系统格局和过程有着不容忽视的影响^[19]。微生物因其个体微小,导致在代谢速率以及其他生态学问题研究中,对分析方法选择和计量单位定义等方面,存在着区别于宏观生物的许多特征。普遍存在于宏观生理生态学的理论是否适用于微生物,以及如何借鉴宏观生理生态学理论也成为人们关注的方面^[19,21]。

2 代谢异速生长理论在微生物生态学领域的应用

生物新陈代谢影响生态系统的结构复杂性和时空动态变化情况^[1]。生命过程的延续依赖于从周围环境不断的摄取能量,而关于单位时间里,单位生物量用于维系生命活动所需的能量问题,也就是生物代谢速率问

题,一直是困扰生物学和生态学界的基本问题之一^[1]。尽管多年来,科学家进行了大量的针对生物能量学各方面的科学研究,但这个问题仍缺乏统一的解释。原因之一是由生物本身各方面的差异而导致的研究方法和研究结果的不同,具体如生物个体大小,技术手段,代谢的计量单位等差异均会使问题复杂化,而生物个体大小的区别尤为重要^[19]。微生物作为一个物种极其丰富的类群,仅地球上就多达 10^{30} 个生物体^[34],参与陆地生物地球化学过程及作为生物资源库等方面的作用也日益凸显^[35]。本文在动植物研究基础上以微生物为例,分析微生物个体大小定义在生理生态学研究中的影响,微生物个体大小与代谢速率的关系,以及个体大小变化的生态学含义。

2.1 微生物个体大小与代谢速率关系

2.1.1 微生物的概念

传统的微生物定义涵盖了细菌、真菌和古菌,以及微观动植物如藻类、浮游生物、一部分节肢类和甲壳类生物等。也有学者通过形态和表型特征将微生物定义为:质量小于 10^{-5} g 并且体长小于 500 μm 的生物^[36]。比如,细菌中的杆菌平均体长为 5—8 μm ,较小的球菌平均直径则为 0.8—1.2 μm 。古菌细胞直径一般在 0.1—15 μm ,首次分离得到的杆状海洋氨氧化古菌菌株 SCM1 直径为 0.17—0.22 μm ,长度为 0.5—0.9 μm ^[37],Lehtovirta-Morley 等^[38]培养的杆状氨氧化古菌 *N. devanatterra* 直径 0.31—0.33 μm ,长度为 0.84—0.94 μm ,广古菌门的甲烷八叠球菌(*Methanosarcinales*)平均大小则为 0.2—3.5 μm ^[39]。然而,单纯依据表型特征来定义微生物,往往会带有很强的主观性,且可培养微生物仅占微生物总数的 0.1%—1%,这也成为了微生物研究领域的瓶颈。随着分子生物学研究的发展,由微生物本身特性而无法研究单个个体的问题有所缓解。用基于 rDNA 指纹图谱的可操作分类单元(OTU)表征不同物种^[40],更适合于针对微生物的研究,尤其在与生态系统功能相关的研究方面^[22, 41]。比如,基于一定程度的表型特征一致性,DNA-DNA 杂交率大于 70%,或 rRNA 基因序列相似性大于 97% 便可表征同一物种^[42]。

2.1.2 不同的微生物个体大小表征指标对代谢速率的影响

Glazier 通过单细胞生物体积表征个体大小,分析微生物个体大小与代谢速率关系,结果表明,代谢速率权度指数并非一个定值,而是与代谢水平相关。原核生物、藻类和原生动物的呼吸速率权度指数与代谢水平呈负相关关系,并且当原生动物受饥饿胁迫时,代谢速率权度指数有所增大,藻类与原生动物的生长速率权度指数则与生长水平负相关。然而,在饥饿条件下原核生物代谢速率权度指数的变化可能是由于呼吸测定方法导致的伪结果,因为这个过程中没有充分考虑到原核生物极短的世代性使其会在短时间内(< 0.5 h)实现细胞增殖。能源不足效应揭示了代谢水平对代谢速率的影响,而原核生物所呈现的与原生动物等截然相反的结果,是研究原核生物代谢速率时普遍存在的技术难题造成的:由于原核细胞极小,采用呼吸测量法测定代谢速率时通常不测定大量的细胞,由此造成原核生物的呼吸速率较之原生动物可变性增大,其代谢速率的 95% 置信限可能是原生动物的两倍。并且,在测定呼吸速率过程中原核生物的不断繁殖也是很重要的影响因素,多数原核生物世代时间(< 0.5 h)少于呼吸测量所需时间(> 6 h)^[43],因此研究中考查的原核生物细胞个数具有不确定性,导致代谢速率研究结果可靠性降低。根据以上结果,Glazier 认为,单细胞生物没有统一的代谢异速关系,而是与其代谢水平存在系统的联系^[32]。

Makarieva 等^[21]研究了 80 个原核生物物种代谢速率变化,鉴于物种间的差别以及微生物缺乏测度细胞大小的方法,他们采用质量特异性代谢速率来比较生物体间代谢速率的差异,并且这里的质量不同于大型生物,指的是微生物单位干重^[19, 21]。质量特异性代谢速率是衡量单位质量(1 g)生物体在特定时间内所消耗的能量。质量特异性代谢速率可以满足相对相同质量间不同生物代谢速率的比较,比如 1g 质量老鼠和 1g 质量大象间代谢速率的差异,而且质量特异性代谢速率还可以用于考查单个细胞间代谢速率而非整个生物体。结果表明,尽管这些原核生物在个体体积上相差 1000000 倍以上,但其代谢速率与单细胞真核生物、节肢动物、哺乳动物无显著差异^[21]。此外,他们通过对已有数据分析发现,原核生物(173 个物种)、原生动物(52 个物种)、蓝细菌(25 个物种)的代谢速率变化范围在 3.7—7.5 之间,与大型动植物相似(变化范围为 0.30—8.7)

(图 2)^[19]。

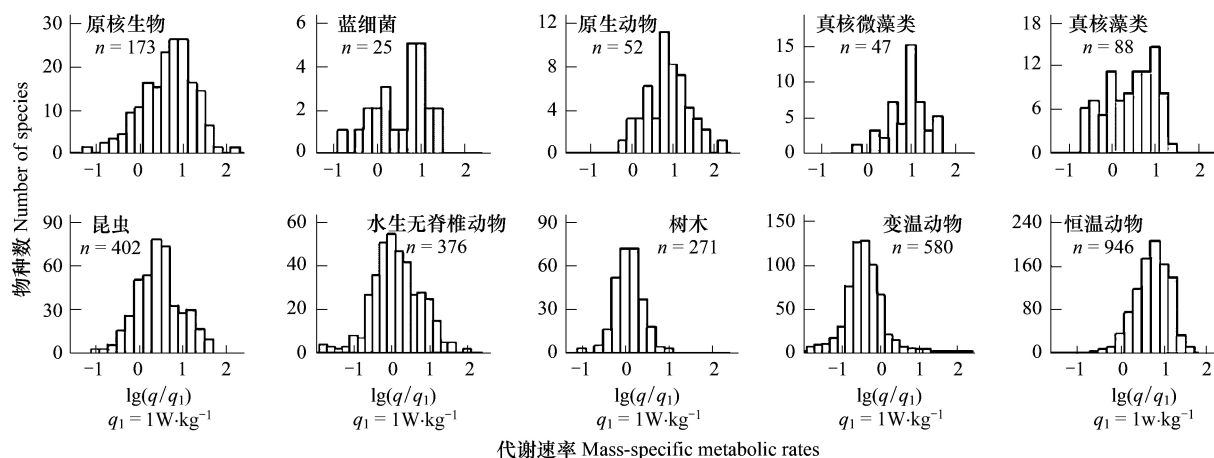


图 2 不同物种间代谢速率 q 对数变换后的频率分布图

Fig. 2 Frequency distribution of $\log_{10}$ -transformed values of mass-specific metabolic rates q in different species

微生物代谢速率变化范围在 3.7—7.5 之间,大型生物基础代谢速率变化范围在 0.30—8.7 之间^[19]

由于很多微生物个体体积以及质量的难测度性,除以上表征指标外,微生物代谢速率经常通过单位细胞碳量、单位细胞氮量、单位细胞蛋白质量来表示,对于自养微生物也可以通过叶绿素 α 量表示。因此,不同的研究方法、技术手段和研究目的,也是造成跨物种间代谢速率一直无法得到统一解释的一个重要原因^[19]。

2.2 个体大小变化的生态学含义

Finkel 等^[44]在研究浮游生物代谢速率中发现,当资源受限、尤其是资源获取依赖于个体大小时,会引起代谢异速指数的变化。比如,当光辐射受限时,依赖于个体大小的采光面积的变化会导致浮游生物生长速率和光合速率的权度指数偏离 3/4,而这种偏离程度取决于,与个体大小相关的生理环境适应性受资源限制的影响程度。浮游生物通过改变色素浓度来适应光能限制,Finkel 等^[44]根据该特性计算达到最大光合速率所需的色素浓度,推测出光能受限的光合速率与细胞体积的 2/3 次幂呈比例关系。基于以上研究结果,他们认为代谢速率的变化是依赖于个体大小的环境适应性对策。Makariev 等^[19]利用 3006 个物种组成的数据库,研究基础代谢速率与个体大小的关系,该数据库涵盖了广泛的生物多样性,从微小的细菌到庞然大物大象,从藻类到树木。他们认为基础代谢率与个体大小之间的异速生长指数是每一特定分类单元或分类群的固有属性,在不同分类单元之间不存在普遍统一的基础代谢异速指数。不同分类单元代谢异速指数差异是自然选择导致的单位质量代谢率最优化而造成的^[19]。所谓单位质量代谢率最优化指在多种的生命形式间存在的一个收敛的代谢速率范围,这是生物体长期进化和对生态适应的结果。新陈代谢优化物种较之其他物种更适应自然选择。因此,对代谢速率的研究重点在于分析表征进化和生态适应的定量化指标,以利于研究特定物种与生态系统中同水平生物的代谢速率间的联系。DeLong 等^[25]认为生物在从原核生物到单细胞原生生物,再到后生动物(多细胞动物)的演变过程中,发生着代谢结构的不断变化,不同演变阶段的生物体之间代谢结构存在明显差异,原核生物的代谢能力和基因组大小密切相关,原生生物代谢能力会受到细胞表面积限制,而这种细胞表面积的变化也是一种对环境变化的适应对策。因此代谢异速生长权度指数依赖于生物的不同演变阶段,对于微小的生物个体来说,代谢异速生长理论一致性并不能得到很好的支持。

尽管在个体大小对代谢速率影响的研究方面存在许多争议,并且代谢异速指数是否为一定值或是在某一范围内波动尚未有定论,代谢异速生长理论仍旧越来越受到关注,尤其是生态学代谢理论的提出,更是给生态学研究带来了第二个春天,为生态学发展开辟了新的研究方向和研究领域。在研究微生物的代谢异速生长理论时,可将微生物个体视为一个 OTU 或具有特定功能的功能群。微生物多样性可分为物种多样性、遗传多样性、功能多样性等,这里在定义微生物个体时,倾向于基于其遗传多样性和功能多样性特征,这样就能将微生

物群落多样性与其生态功能性联系起来。

2.3 代谢异速生长理论与微生物和生态系统功能性的关系

生态代谢理论是 Kleiber's 法则的扩展,该理论认为生物代谢速率是制约多数生态格局形成的基础生物速率。生态代谢理论产生是基于生物体大小、温度和代谢速率关系的研究,比较不同类群和生境条件下,生物体代谢过程与个体大小、温度等的关系,以期透过复杂的生命现象发现统一的生态学规律^[1, 45]。该理论为物种多样性大尺度格局的成因提供了一种机制性解释,同时不断的完善和拓展过程中,借鉴其他的生态学理论,使其成为更完善的机制性理论^[1]。尽管代谢异速生长理论仍存在诸多问题,但在物种多样性地理格局成因和生态系统功能的研究中,代谢异速生长理论基于物种的能量代谢过程,以其崭新的思路和方法有别于其他研究,从而更利于认识物种多样性的形成和维持机制以及与生态系统功能间的关系^[1]。

尽管生物学家和生态学家对动植物与生态系统功能间关系已有了较为成熟的研究成果,对于微生物群落组成和多样性对生态系统功能和过程的解释机制尚待明确。随着分子生物学技术手段的发展,使人们对微生物群落结构和多样性研究更为深入,并在物种划分上有了新的定义,从而在生态系统功能研究上也有了新的突破^[22]。在研究河南封丘、湖南桃源和澳大利亚 Menangle 3 个土壤生态系统中细菌多样性与多重功能性关系时发现,细菌 OTU 数的平均周转率分别为 0.71、0.80 和 0.84(图 3)^[22],介于 2/3 与 1 之间,这与生物代谢异速指数研究结果具有较好的一致性^[3-4, 12]。该研究可以用幂函数方程定量描述土壤细菌多样性与生态系统多重功能性之间的关系,即:

$$OTU_N = OTU_n \left(\frac{N}{n} \right)^T \quad (3)$$

式中, N 和 n 为生态系统功能数, OTU_N 和 OTU_n 分别为维持 N 或 n 个生态系统功能所需细菌 OTU 数, T 是当需要维持的土壤生态系统功能从 n 增到 N 时细菌 OTU 数的周转率。 n 等于 1 时,方程(3)简化为:

$$OTU_N = OTU_1 (N)^T \quad (4)$$

方程(4)中各参数具有明确的生态学含义,其中 OTU_1 为维持单一土壤生态系统功能所需的平均细菌 OTU 数, T 为当需要维持土壤生态系统功能数增加时,细菌 OTU 数的平均周转率。当 $T=1$ 时,幂函数方程简化为线性方程 $OTU_N = OTU_1 (N)$,表明不同的细菌类群实现了功能互补,不同的细菌类群对多重生态系统功能的影响完全叠加,此时物种数和功能数间存在正的线性关系;当 $T=0$ 时,方程简化为恒等式 $OTU_N = OTU_1$,表明在整个群落中某单一细菌类群可执行所有功能,其他类群在功能上处于冗余状态,因此对维持更多的生态系统功能没有影响, OTU_1 即为影响所有生态系统功能的单一细菌类群 OTU 数。在大多数自然情况下,物种间存在着一定程度的功能互补和冗余,由此 T 值并非一个定值,而是如该研究所示在 3/4 附近存在一定波动性。所考查的 3 个地区横跨南北半球,其气候条件和土壤环境均有明显差异,因此很可能更具有普适性^[22]。尽管细菌具有独特的生物学特性,但与宏观生物系统中观测到的现象表现出一定的一致性。虽然对微生物平均周转率 T 与生物代谢异速指数之间的关系还有待进一步研究,但对微生物个体的这种定义和处理,及微生物代谢异速指数的研究提出了一个参考解决方案。

3 存在的问题与展望

异速生长理论揭示了自然特征的规律所在,包括个体水平的生产力、增长率、死亡率和其他生活史特征,物种水平的种群密度、种群增长和种间相互作用,以及生态系统的物质循环、能量流动和资源配给等^[1]。根据该理论的现有研究结果,使人们能够解释生态学各层面的现象,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^[45]。异速生长理论已有近一个世纪的研究历史,但是仍存在众多争议。主要由于实验测量方法、数据分析方法和统计过程等诸多因素在不同生物类群间存在差异,从而导致研究结果不尽相同,甚至在统计学上具有显著差异^[1]。所以,研究方法的完善和统一对于理论的发展至关重要,且理论本身从其他学科借鉴补充和完善也十分必要。

代谢异速生长理论用简单的数学表达式描述了生物体的生长发育过程,为将生态学特征定量化,提供了

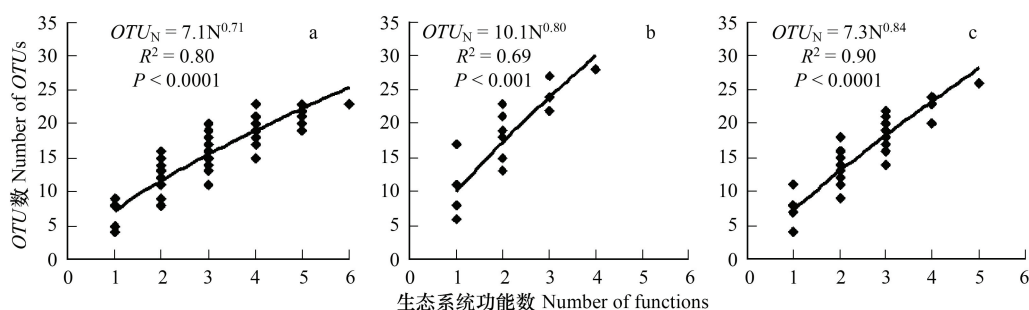


图3 细菌 OTU 数与生态系统多重功能性之间的关系^[22]

Fig. 3 The relationship between the number of ecosystem functions and the number of OTUs^[22]

a: 封丘站 (CN-FQ); b: 桃源站 (CN-TY); c: 澳大利亚 Menangle 站 (AU-MA)

新的研究方向和途径。在宏观尺度上,对物种相互作用、演变、形成、灭绝的动力学如何导致物种多样性的地理差异问题给予了深入合理的解释。在动植物研究的基础上,针对微生物的研究给代谢异速生长理论带来了新的挑战,且拓展了该理论的应用范围,进而推进了该理论在生物界的普适性应用。这些说明,生物间存在着普遍联系和辩证发展的关系,宏观生态学理论应用于微观生态学领域,具有重要研究价值。值得注意的是,海量的微生物个体几乎无法研究,因此对微生物个体的界定非常必要,可以从一些学者的研究成果中得到借鉴^[19, 21-22, 32]。将代谢异速生长理论应用于微生物生态学领域,研究微生物与生态系统功能关系,通过尺度推演研究大尺度上的物种格局,更有利于认知自然界生物多样性的产生和维持机制,进而推动生态学整体的研究发展。

对于微生物生态学领域的研究,生物体结构的复杂程度及其所处群落、生态系统的功能复杂程度,这些可能是影响代谢异速生长理论中幂函数关系式中指数大小的重要观测指标。因此,建立适宜的针对微生物群落的描述指标,不可避免地成为问题的关键。结合微生物分子生态学研究方法,对微生物的考查可以从遗传多样性以及功能多样性的层面进行考量,因此单位个体的描述可以转化为考查单一生境中微生物类群的生理生态学特征,或者以某一功能微生物类群作为研究对象来考查。从这个角度出发,可以探讨并统一宏观与微观,简单与复杂的生命过程,最终对幂函数的权度指数及其生态学意义进行正确认识。

代谢异速生长理论在微生物生态学领域的应用还应关注以下几方面内容:(1)如何在不同生态学水平上定义和度量代谢速率相应参数(以种群、群落或集合体为基本单元),如何规避因微生物较短的世代性和个体大小而影响到代谢速率测定的准确性;(2)代谢异速生长理论如何用于阐释微生物的分布特征及微生物在生态系统中的功能性,进一步完善微生物生态学理论;(3)将宏观生态学理论应用于探讨微生物生态学领域问题,是对自然界的深入探索,但是这种尝试往往会因数据量大小以及研究对象的广泛性而受限,更多研究性成果的积累和综合比较将会是未来很长一段时间所要做的工作。尽管对代谢异速生长理论及其权度指数还有很多争议,我们相信,随着研究成果的积累和研究工作的深入,其在微生物生态学中的应用会越来越多,并促进对微生物代谢过程、机理和功能理解,有效整合微生物多样性与微生物生物地理学的研究,推动宏观与微观生态学的交叉和融合,促进微生物生态学理论框架的建立。

References:

- [1] Brown J H, Gillooly J F, Allen A P, Savage V M, West G B. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 2004, 85(7): 1771-1789.
- [2] Huxley J S. *Problems of Relative Growth*. London: Methuen Press, 1932: 1-276.
- [3] Kleiber M. Body size and metabolism. *Hilgardia*, 1932, 6: 315-353.
- [4] Hemmingsen A M. Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution. *Reports of the Steno Memorial Hospital and the Nordisk Insulin laboratorium*, Copenhagen, 1960, 9: 1-110.
- [5] 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

- (6756) : 907-911.
- [6] Dodds P S, Rothman D H, Weitz J S. Re-examination of the “3/4-law” of metabolism. *Journal of Theoretical Biology*, 2001, 209(1) : 9-27.
- [7] Glazier D S. Effects of metabolic level on the body size scaling of metabolic rate in birds and mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2008, 275(1641) : 1405-1410.
- [8] Glazier D S. A unifying explanation for diverse metabolic scaling in animals and plants. *Biological Reviews*, 2010, 85(1) : 111-138.
- [9] West G B, Brown J H, Enquist B J. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 1997, 276(5309) : 122-126.
- [10] West G B, Brown J H, Enquist B J. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature*, 1999, 400(6745) : 664-667.
- [11] West G B, Brown J H, Enquist B J. The fourth dimension of life: fractal geometry and allometric scaling of organisms. *Science*, 1999, 284(5420) : 1677-1679.
- [12] West G B, Brown J H, Enquist B J. A general model for ontogenetic growth. *Nature*, 2001, 413(6856) : 628-631.
- [13] Damuth J D. Common rules for animals and plants. *Nature*, 1998, 395(6698) : 115-116.
- [14] Enquist B J, Allen A P, Brown J H, Gillooly J F, Kerkhoff A J, Niklas K J, Price C A, West G B. Biological scaling: Does the exception prove the rule? *Nature*, 2007, 445(7127) : E9-E10.
- [15] Mori S, Yamaji K, Ishida A, Prokushkin S G, Masyagina O V, Hagihara A, Hoque A, Suwa R, Osawa A, Nishizono T, Ueda T, Kinjo M, Miyagi T, Kajimoto T, Koike T, Matsuura Y, Toma T, Zyryanova O A, Abaimov A P, Awaya Y, Araki M G, Kawasaki T, Chiba Y, Umari M. Mixed-power scaling of whole-plant respiration from seedlings to giant trees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2010, 107(4) : 1447-1451.
- [16] Reich P B, Tjoelker M G, Machado J L, Oleksyn J. Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants. *Nature*, 2006, 439(7075) : 457-461.
- [17] Thompson D W. *On Growth and Form: A New Edition*. Cambridge: Cambridge University Press, 1942.
- [18] Schmidt-Nielsen K. *Animal physiology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1997.
- [19] Makarieva A M, Gorshkov V G, Li B L, Chown S L, Reich P B, Gavrilov V M. Mean mass-specific metabolic rates are strikingly similar across life's major domains; evidence for life's metabolic optimum. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2008, 105(44) : 16994-16999.
- [20] Horner-Devine M C, Carney K M, Bohannan B J M. An ecological perspective on bacterial biodiversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2004, 271(1535) : 113-122.
- [21] Makarieva A M, Gorshkov V G, Li B L. Energetics of the smallest: do bacteria breathe at the same rate as whales?. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2005, 272(1577) : 2219-2224.
- [22] He J Z, Ge Y, Xu Z H, Chen C R. Linking soil bacterial diversity to ecosystem multifunctionality using backward-elimination boosted trees analysis. *Journal of Soils and Sediments*, 2009, 9(6) : 547-554.
- [23] Farquhar G D, Caemmerer S, Berry J. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 1980, 149(1) : 78-90.
- [24] Withers P C. *Comparative Animal Physiology*. California: Brooks/Cole Thompson Learning, 1992.
- [25] DeLong J P, Okie J G, Moses M E, Sibly R M, Brown J H. Shifts in metabolic scaling, production, and efficiency across major evolutionary transitions of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(29) : 12941-12945.
- [26] Fenchel T, Finlay B J. Respiration rates in heterotrophic, free-living protozoa. *Microbial Ecology*, 1983, 9(2) : 99-122.
- [27] Moses M E, Hou C, Woodruff W H, West G B, Nekola J C, Zuo W, Brown J H. Revisiting a model of ontogenetic growth: estimating model parameters from theory and data. *The American Naturalist*, 2008, 171(5) : 632-645.
- [28] West G B, Woodruff W H, Brown J H. Allometric scaling of metabolic rate from molecules and mitochondria to cells and mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(Suppl 1) : 2473-2478.
- [29] Kozłowski J, Konarzewski M. Is West, brown and enquist's model of allometric scaling mathematically correct and biologically relevant? *Functional Ecology*, 2004, 18(2) : 283-289.
- [30] Banavar J R, Maritan A, Rinaldo A. Size and form in efficient transportation networks. *Nature*, 1999, 399(6732) : 130-131.
- [31] Kozłowski J, Konarzewski M, Gawelczyk A. Cell size as a link between noncoding DNA and metabolic rate scaling. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, 100(24) : 14080-14085.
- [32] Glazier D S. Metabolic level and size scaling of rates of respiration and growth in unicellular organisms. *Functional Ecology*, 2009, 23(5) : 963-968.
- [33] Bejan A. *Shape and Structure: from Engineering to Nature*. Cambridge: Cambridge University Press, 2000 : 260-269.
- [34] Whitman W B, Coleman D C, Wiebe W J. Prokaryotes: the unseen majority. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1998, 95(12) :

6578-6583.

- [35] Zhang L M, Offre P R, He J Z, Verhamme D T, Nicol G W, Prosser J I. Autotrophic ammonia oxidation by soil thaumarchaea. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2010, 107(40): 17240-17245.
- [36] Martiny J B H, Bohannan B J M, Brown J H, Colwell R K, Fuhrman J A, Green J L, Horner-Devine M C, Kane M, Krumins J A, Kuske C R, Morin P J, Naeem S, Øvreås L, Reysenbach A L, Smith V H, Staley J T. Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. *Nature Reviews Microbiology*, 2006, 4(2): 102-112.
- [37] Könneke M, Bernhard A E, de la Torre J R, Walker C B, Waterbury J B, Stahl D A. Isolation of an autotrophic ammonia-oxidizing marine archaeon. *Nature*, 2005, 437(7058): 543-546.
- [38] Lehtovirta-Morley L E, Stoecker K, Vilcinskas A, Prosser J I, Nicol G W. Cultivation of an obligate acidophilic ammonia oxidizer from a nitrifying acid soil. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2011, 108(38): 15892-15897.
- [39] Kendall M M, Boone D R. The order Methanosarcinales. *The Prokaryotes*, 2006, 3: 244-256.
- [40] Fierer N, Jackson R B. The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(3): 626-631.
- [41] He J Z, Ge Y. Recent advances in soil microbial biogeography. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(11): 5571-5582.
- [42] Vandamme P, Pot B, Gillis M, DeVos P, Kersters K, Swings J. Polyphasic taxonomy, a consensus approach to bacterial systematics. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 1996, 60(2): 407-438.
- [43] Bonner J T. *Size and Cycle: An Essay on the Structure of Biology*. Princeton: Princeton University Press, 1965: 1-228.
- [44] Finkel Z V, Irwin A J, Schofield O. Resource limitation alters the 3/4 size scaling of metabolic rates in phytoplankton. *Marine Ecology-Progress Series*, 2004, 273: 269-279.
- [45] Li Y, Li H T, Jin D M, Sun S C. Application of WBE model to ecology: a review. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(7): 3018-3031.

参考文献:

- [41] 贺纪正, 葛源. 土壤微生物生物地理学研究进展. *生态学报*, 2008, 28(11): 5571-5582.
- [45] 李妍, 李海涛, 金冬梅, 孙书存. WBE 模型及其在生态学中的应用: 研究概述. *生态学报*, 2007, 27(7): 3018-3031.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 33, No. 9 May, 2013 (Semimonthly)

CONTENTS

Frontiers and Comprehensive Review

- Analysis of subject trends in research on sustainable development CHA Na, WU Jianguo, YU Runbing (2637)
- Metabolic scaling theory and its application in microbial ecology HE Jizheng, CAO Peng, ZHENG Yuanming (2645)
- Research progress on endophyte-promoted plant nitrogen assimilation and metabolism
..... YANG Bo, CHEN Yan, LI Xia, et al (2656)
- Review on the development of landscape architecture ecology in China YU Yijing, MA Jinyi, YUAN Yunjue (2665)

Autecology & Fundamentals

- Evaluating tillage practices impacts on soil organic carbon based on least limiting water range
..... CHEN Xuewen, WANG Nong, SHI Xiuhuan, et al (2676)
- Controls over soil organic carbon content in grasslands TAO Zhen, CI Dan Langjie, ZHANG Shenghua, et al (2684)
- Antagonistic interactive effects of exogenous calcium ions and parasitic *Cuscuta australis* on the morphology and structure of
Alternanthera philoxeroides stems CHE Xiuxia, CHEN Huiping, YAN Qiaodi, et al (2695)
- Correlation between pigment content and reflectance spectrum of *Phyllostachys pubescens* stems during its rapid growth stage
..... LIU Lin, WANG Yukui, WANG Xingxing, et al (2703)
- Response of leaf functional traits and the relationships among them to altitude of *Salix dissa* in Balang Mountain
..... FENG QiuHong, CHENG Ruimei, SHI Zuomin, et al (2712)
- Effects of phosphate and organic matter applications on arsenic uptake by and translocation in *Isatis indigotica*
..... GAO Ningda, GENG Liping, ZHAO Quanli, et al (2719)
- Effect of different preys on the predation and prey preference of *Orius similis* ... ZHANG Changrong, ZHI Junrui, MO Lifeng (2728)
- Effects of predation risk on the patterns of functional responses in reed vole foraging
..... TAO Shuanglun, YANG Xifu, YAO Xiaoyan, et al (2734)
- Phylogenetic analysis of Veneridae (Mollusca: Bivalvia) based on the mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I gene fragment ...
..... CHENG Hanliang, PENG Yongxing, DONG Zhiguo, et al (2744)
- Effects of different ecological environments in the laboratory on the covering behavior of the sea urchin *Glyptocidaris crenularis*
..... CHANG Yaqing, LI Yunxia, LUO Shibin, et al (2754)

Population, Community and Ecosystem

- The ecosystem services value change in the upper reaches of Ganjiang River Based on RS and GIS
..... CHEN Meiqiu, ZHAO Baoping, LUO Zhijun, et al (2761)
- The reference condition for Eutrophication Indicator in the Yangtze River Estuary and adjacent waters — response variables
..... ZHENG Binghui, ZHU Yanzhong, LIU Lusan, et al (2768)
- The reference condition for eutrophication Indicator in the Yangtze River Estuary and adjacent waters — Causal Variables
..... ZHENG Binghui, ZHOU Juan, LIU Lusan, et al (2780)
- The stress response of biological communities in China's Yalu River Estuary and neighboring waters
..... SONG Lun, WANG Nianbin, YANG Guojun, et al (2790)
- Ecological characteristics of macrobenthic communities and its relationships with environmental factors in Hangzhou Xixi Wetland
..... LU Qiang, CHEN Huili, SHAO Xiaoyang, et al (2803)
- Effects of biological soil crusts on desert soil nematode communities LIU Yanmei, LI Xinrong, ZHAO Xin, et al (2816)
- Associations between weather factors and the spring migration of the horned gall aphid, *Schlechtendalia chinensis*
..... LI Yang, YANG Zixiang, CHEN Xiaoming, et al (2825)
- Effects of vegetation on soil aggregate stability and organic carbon sequestration in the Ningxia Loess Hilly Region of northwest
China CHENG Man, ZHU Qiulian, LIU Lei, et al (2835)

- Simulation of the carbon cycle of *Larix chinensis* forest during 1958 and 2008 at Taibai Mountain, China LI Liang, HE Xiaojun, HU Lile, et al (2845)
- Effects of different disturbances on diversity and biomass of communities in the typical steppe of loess region CHEN Furong, CHENG Jimin, LIU Wei, et al (2856)
- Age structure and point pattern of *Butula platyphylla* in Wulashan Natural Reserve of Inner Mongolia HU Ercha, WANG Xiaojiang, ZHANG Wenjun, et al (2867)
- The impacts of the Southwest China drought on the litterfall and leaf area index of an evergreen broadleaf forest on Ailao Mountain ... QI Jinhua, ZHANG Yongjiang, ZHANG Yiping, et al (2877)
- Spatial distribution of tree species richness in Xiaodonggou forest region of the Altai Mountains, Northwest China JING Xuehui, CAO Lei, ZANG Runguo (2886)
- Landscape, Regional and Global Ecology**
- The ecological risk assessment of Taihu Lake watershed XU Yan, GAO Junfeng, GUO Jianke (2896)
- The value of fixing carbon and releasing oxygen in the Guanzhong-Tianshui economic region using GIS ZHOU Zixiang, LI Jing, FENG Xueming (2907)
- Resource and Industrial Ecology**
- Effect of different controlled-release nitrogen fertilizers on availability of heavy metals in contaminated red soils under waterlogged conditions LIANG Peijun, XU Chao, WU Qitang, et al (2919)
- Research Notes**
- Effect of heat and high irradiation stress on Deg1 protease and D1 protein in wheat chloroplasts and the regulating role of salicylic acid ZHENG Jingjing, ZHAO Huijie, HU Weiwei, et al (2930)
- The difference of drought impacts on winter wheat leaf area index under different CO₂ concentration LI Xiaohan, WU Jianjun, LÜ Aifeng, et al (2936)

《生态学报》2013 年征订启事

《生态学报》是由中国科学技术协会主管,中国生态学学会、中国科学院生态环境研究中心主办的生态学高级专业学术期刊,创刊于 1981 年,报道生态学领域前沿理论和原始创新性研究成果。坚持“百花齐放,百家争鸣”的方针,依靠和团结广大生态学科工作者,探索自然奥秘,为生态学基础理论研究搭建交流平台,促进生态学研究深入发展,为我国培养和造就生态学科人才和知识创新服务、为国民经济建设和发展服务。

《生态学报》主要报道生态学及各分支学科的重要基础理论和应用研究的原始创新性科研成果。特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评价和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,300 页,国内定价 90 元/册,全年定价 2160 元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

本期责任副主编 欧阳志云

编辑部主任 孔红梅

执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 33 卷 第 9 期 (2013 年 5 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 33 No. 9 (May, 2013)

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	王如松	Editor-in-chief	WANG Rusong
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 90.00 元