

# 生物多样性分布格局的地史成因假说

唐志尧\* 王志恒 方精云

(北京大学城市与环境学院生态学系, 北京大学生态学研究教育中心,  
北京大学地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871)

**摘要:** 生物多样性的分布格局是现代环境与地史过程共同作用的结果。本文从影响机制、参数选择及与现代气候假说的关系等方面回顾了地史成因假说的最新进展, 并得出以下认识: (1) 地史过程对生物多样性的分布格局有显著影响, 但地史过程与现代环境之间强烈的共线性使得两者的影响常叠加在一起; (2) 与广域物种的多样性相比, 地史过程更有利于解释狭域物种(或特有物种)的多样性; (3) 地史过程的参数选择是地史假说所面临的挑战之一, 目前所用的指标与现代环境具有显著的共线性, 难以直观地体现地史过程对生物多样性的影响, 对不同区域内物种系统发育过程的对比或者物种形成速率及灭绝速率分布格局的分析可能有助于评价地史成因假说的影响。

**关键词:** 多样性, 区域过程, 现代气候, 地质历史

## Historical hypothesis in explaining spatial patterns of species richness

Zhiyao Tang\*, Zhiheng Wang, Jingyun Fang

Department of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Center for Ecological Research & Education, and Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871

**Abstract:** Spatial patterns of biodiversity are results of contemporary climate, disturbance, and geological history. In this paper, we review the historical hypothesis which explains historical importance in shaping biodiversity patterns, focusing on the recent development in its studies on mechanisms, parameter selection, and relative importance of historical factors versus contemporary climate. Based on literature research, we conclude that, (1) the historical events significantly affect the present patterns of biodiversity, and that these effects are masked by the strong collinearity between historical processes and contemporary climate; (2) historical processes are more significant in influencing distributional patterns of species with small ranges (or endemic species) than those of wide-spread species; (3) measurement of historical processes is a challenge in testing historical hypothesis, as the surrogates currently used are strongly collinear with contemporary climates. Phylogenetic analysis may help assess the importance of historical hypothesis in controlling spatial patterns of biodiversity.

**Key words:** species richness, regional process, geological history, contemporary climate

生物多样性的分布格局及其影响因素一直是生物地理学和生态学研究的核心问题之一(Gaston, 2000)。Harrison和Cornell(2008)认为, 群落的物种多样性往往受到局域气候、干扰以及区域多样性的控制; 区域生物多样性主要受区域历史过程与环境(包括现代环境和古环境)的控制(图1)。现代环境影

响资源(比如能量)在个体和物种之间的分配, 并决定区域生物多样性格局。那些认为生物多样性主要由现代环境所决定的假说被称为生态假说(ecological hypothesis)或现代环境假说(contemporary hypothesis)(Mittelbach *et al.*, 2007)。如物种—能量理论, 认为生物多样性主要由区域的能量水平决定

收稿日期: 2009-06-03; 接受日期: 2009-11-12

基金项目: 国家自然科学基金 (40871030, 40638039, 40501025)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zytang@urban.pku.edu.cn

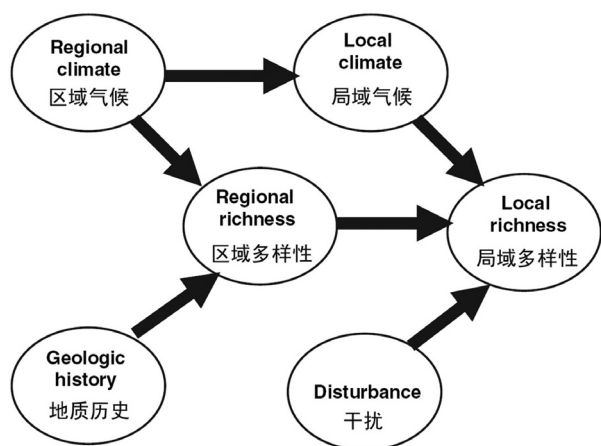


图1 影响不同尺度生物多样性格局的主要因素(引自 Harrison & Cornell, 2008)

Fig. 1 Factors influencing biodiversity patterns at different scales (after Harrison & Cornell, 2008)

(Wright, 1983)。又如水热动态假说, 认为区域多样性由水分状态和热量共同决定(O'Brien, 1998)。古环境主要影响生物的进化过程, 如物种形成、灭绝以及迁移扩散, 进而影响生物多样性的分布格局。那些认为当前区域物种多样性的分布格局是由古环境决定的假说常被称为进化假说(evolutionary hypothesis) (Mittelbach *et al.*, 2007)。如生态位保守性假说(niche conservatism hypothesis), 认为热带是物种的分化中心, 起源于热带地区的分支在进化过程中已经适应了热带生态位, 并在进化过程中保留了这种特性, 因此其后代对于热带的气候具有更好的适应性, 从而具有更快的进化速率(Ricklefs, 2004; Wiens, 2004; Hawkins *et al.*, 2007)。以上两类假说分别关注了环境容量和长期演变过程中的累积性过程对生物多样性的控制作用(Mittelbach *et al.*, 2007)。除了现代环境和古环境之外, 有些学者认为当前生物多样性的区域差异主要取决于地史时期的突发事件, 如冰期—间冰期的周期性变化以及特殊的地质事件等(Ricklefs, 1987; Latham & Ricklefs, 1993), 这一观点被称为地史成因假说(historical hypothesis) (Mittelbach *et al.*, 2007)。

地史过程对多样性分布格局的影响包含两个时间尺度, 即生态时间(ecological time)和进化时间(evolutionary time), 前者对应于物种的扩散过程, 如某些物种由于时间有限还无法扩散到适宜的环

境中(Svenning *et al.*, 2008); 后者则影响物种的形成过程, 如Ricklefs(2004)认为, 由于进化时间的限制, 温带地区尚未进化出足够多的适应于该区域环境的物种。本专辑的其他论文分别综述了现代气候(能量)(王志恒等, 2009)和分布限制(中域效应)(王襄平等, 2009)等现代因素对生物多样性的影响。本文将从历史因素对多样性格局影响的机制、参数选择及其与现代环境的比较等方面介绍生物多样性的地史成因假说。

根据对生物多样性形成的影响机制, 历史过程可分为两类: 一类是累积性事件(cumulative ongoing history), 如物种形成、灭绝以及迁移; 另一类是发生在地质历史时期的突发性事件(transient history), 如气候的急剧变化或地壳运动等(Ricklefs *et al.*, 1999)。本文主要探讨地质历史时期的突发性事件对生物多样性的影响。

## 1 问题的提出

有关生物多样性分布格局及其影响因素的研究可以追溯到19世纪初期, A. von Humboldt在其《植物地理论文集》一书中, 最早论述了植物物种多样性的地理格局, 并探讨了其纬度梯度格局的影响因素(见Brown & Lomolino, 1998)。20世纪60年代以前, 面积效应、进化过程或地史事件被认为是造成生物多样性随纬度升高而减少的主要因素(Pianka, 1966; Rosenzweig, 1995; Chown & Gaston, 2000)。

20世纪60年代以来, 随着群落生态学中竞争排斥法则、资源分配原理、生态位理论和岛屿生物地理学的相继提出, 生态学家开始将生物多样性分布格局的关注点转移到检验和预测能力更强的局地环境与生态过程, 并提出了一系列有关的假说(Ricklefs, 2004)。这些基于现代环境的假说从不同角度解释了生物多样性的尺度分布格局, 但难以解释具有相同气候的不同区域间较大的生物多样性差异。例如, O'Brien等(2000)、Taplin和Lovett(2003)发现, 开普植物区的植物多样性高于物种多样性—气候模型的估算; Latham和Ricklefs(1993)以及Qian和Ricklefs(2000)均发现东亚地区的植物多样性远高于拥有相似气候条件的北美和欧洲。Ellison等(1999)发现, 西太平洋地区的红树物种多样性要远高于加勒比地区, 这两个地区均位于热带

地区, 环境条件相近。Ricklefs和Latham (1993)认为历史时期西太平洋地区陆生植物入侵红树林生境是造成两地多样性差异的主要原因。Ricklefs (1987)认为上述区域之间巨大的生物多样性差异起源于地史过程中的突发事件。

## 2 地史过程影响生物多样性分布格局的机制

一个区域现有的生物是本地长期进化或者其他区域迁入的结果, 因此物种的形成(speciation)、消亡(即灭绝, extinction 或局地灭绝, extirpation)以及扩散(dispersal), 都会影响到一个区域的多样性。地史过程正是通过这3个方面影响区域生物多样性的。

(1)物种形成: 造成物种形成差异的地史事件发生在进化时间尺度。一个区域所形成的物种数量是物种形成速率(speciation rate)和进化时间共同作用的结果。物种形成速率主要取决于该区域的能量水平(Allen *et al.*, 2002; Clarke & Gaston, 2006), 而进化时间则与该区域的地史过程密切相关。与进化假说主要关注物种形成速率不同, 地史成因假说主要关注了进化时间对物种形成的影响。例如热带年龄假说(Age of the Tropics), 认为热带地区受到气候变化影响较小, 进化时间较长; 而温带物种的分支起源于热带地区, 进化时间较短, 从而形成了目前多样性的纬度梯度格局(Jablonski, 1993; Crame, 2001; Leighton, 2005; Jablonski *et al.*, 2006)。化石证据已经表明, 随着时间的累积, 物种数量在逐渐增加(Rosenzweig, 1995; Brown & Lomolino, 1998; Crame, 2001; Alroy *et al.*, 2008)。另外, 也有研究者提出了不同的观点。如Fischer(1981)认为, 最近7,000万年以来, 地球一直处于冰期和间冰期的交替过程中, 气候波动(比如冰期与间冰期的交替等)对热带地区的影响可能大于对温带地区的影响, 因此, 热带的进化时间并不比温带地区长。

(2)物种灭绝: 地球上的物种处于不断的形成和消亡(灭绝)过程中, 物种的平均年龄约为100万年(Brown, 1995)。物种的灭绝除了包括进化过程中的长期积累效应以外, 还包括突发性历史事件所造成的物种灭绝过程。

Montoya等(2007)、Svenning和Skov(2007a,b)的研究表明, 末次盛冰期造成北方地区物种大量灭

绝, 是现代物种多样性纬度格局的重要影响因子。但有关末次冰期的影响仍存在争论(如Adams & Woodward, 1989)。大量研究表明, 第三纪中后期全球气候变冷, 使得欧洲和北美洲西部植物大量灭绝(图2), 这可能是造成这两个地区物种多样性远低于东亚的原因(Wolfe, 1975; Huntley, 1993; Qian & Ricklefs, 2000; Ricklefs, 2005)。由图2可知, 欧洲和东亚地区的第三纪化石树木数量接近, 但由于大量欧洲树木在晚第三纪气候变冷的过程中灭绝, 只有少量属存活, 使得欧洲现存的树木数量远低于东亚; 同样, 北美西部的树木数量在第三纪时甚至高于东部, 但现存树木数量远低于东部(Ricklefs, 2005)。Hawkins等(2006)认为大陆漂移引起的物种不适应新环境也可能造成大量物种灭绝。

与此同时, 有些地史过程通过增加区域的生境异质性来为物种提供庇护场所, 减少了物种的灭绝, 从而增加物种多样性。如Qian(2002)认为青藏高原抬升过程中, 横断山区形成了复杂的生境, 大量的物种在这些特殊生境庇护下得以长期存活, 使其成为物种多样性分布的热点地区。

(3)物种扩散: 冰期—间冰期的周期性变化可能造成物种处于不断的迁移(migration)及回迁(re-colonization)过程中; 地史过程的这种影响主要发生在生态时间尺度上, 冰川结束后物种难以随冰川迅速退缩而与气候达到平衡, 从而影响区域生物

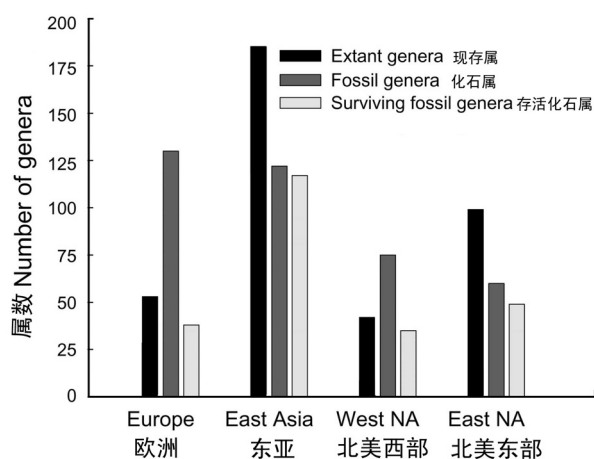


图2 北半球不同区域现存树木及第三纪树木化石的(属)数量比较(引自Ricklefs, 2005)

Fig. 2 The comparison of current and fossil tree genera in different regions of the Northern Hemisphere (revised from Ricklefs, 2005)

多样性的纬度格局(Araujo *et al.*, 2008; Svenning *et al.*, 2008)。如Svenning和Skov(2005, 2007 a,b)的研究发现, 欧洲的树木主要受制于末次冰期后物种的扩散限制, 回迁速率很低(<100 m/yr), 目前还有大量树种的分布没有与气候达到平衡; 他们进而提出了间冰期物种迁移滞后假说(postglacial migration lag hypothesis)来解释欧洲的树种分布及其多样性格局(Svenning *et al.*, 2008)。Fang和Lechowicz(2006)对全球水青冈(*Fagus*)的研究也发现, 欧洲水青冈(*Fagus sylvatica*)在不列颠群岛的分布北界尚未与气候达到平衡, 即未达到其气候限制的北界。同样, 末次冰川的退缩时间也影响到欧洲和北美大陆树木多样性(Montoya *et al.*, 2007)以及哺乳动物和鸟类多样性格局(Hawkins & Porter, 2003)。

除了冰川对物种分布的限制以外, 一些地史过程可能会促进区域之间物种的交流, 如Qian(2002)认为在青藏高原抬升过程中, 印度次大陆和东亚的碰撞促使横断山区的物种交流增加, 这也是横断山区物种多样性远高于中国其他地区的原因之一。

同时, 冰川退缩的影响程度与物种的扩散能力具有密切的关系: 扩散能力较弱的狭域物种, 其分布可能主要受制于冰期的气候及冰川退缩时间, 而扩散能力较强的广域物种能够随冰川的退缩迅速回迁到合适的空间, 与气候达到平衡, 因而, 其分布主要受现代气候控制(Araujo *et al.*, 2008)。另外一些学者认为物种的迁移速率其实比我们预计的要快, 如Currie(1991)认为, 末次冰期结束后, 冰川的退缩时间(约14,000年)已足以使生物重新定居, 使这些地区的物种组成与现代气候达到平衡; Willis等(2007)通过孢粉分析证明, 距今32,000年以来, 物种多样性随时间的变化与所处时间的水热动态具有密切的关系, 表明物种能随着气候变化快速调整其分布范围; Warren等(2001)对蝴蝶的分析也发现, 处于分布区边界地区的种群能在30年的时间内对气候变化做出响应, 改变其分布区以适应气候变化, 这同样说明了物种的分布区处于快速的变化之中。

### 3 地史成因假说中的参数选择

地史成因假说面临的关键问题之一, 是很多历史过程难以作为一个变量进行定量化分析。例如, 青藏高原的隆起对东亚地区, 特别是对高原周边地区生物区系的形成具有重要影响这一事实已经被

多个生态学家和生物地理学家所接受(Guo, 1999; Qian, 2002), 但目前仍无合理的方法对这种影响进行定量分析。由于地史成因假说主要关注发生在特定区域的过去事件, 且这些事件均不具预测性, 难以采用一致的参数来表达, 因此在评价地史事件对生物多样性的影响时, 主要借用一些代用资料, 如生物地理区、冰川退缩时间和分化速率(diversification rate)等。

(1)生物地理区: 生物地理区是早期被广泛使用的历史过程代用指标, 它主要依据不同区域的物种组成进行划分。不同生物地理区拥有不同的地质、气候和进化历史过程, 同时每个生物地理区内所出现的物种(即该区域的种库)在一定程度上体现了该区域内历史过程的影响, 因此在探讨生物多样性的分布格局时, 生物地理区常被用来反映历史因素的作用。如Ricklefs(1987)通过比较东亚—北美的植物多样性差异、Thomas等(2008)通过比较全球不同区域内鸟类的科属种比例差异来讨论区域地史过程对生物多样性的影响; 而Hortal等(2008)将生物地理区作为离散变量来评价区域过程对全球哺乳动物多样性的影响; 王志恒(2008)利用植物地理区分析了地史过程对中国木本植物多样性分布格局的影响。Francis和Currie(1998)也是通过比较不同生物地理区的多样性—气候格局的一致性来批驳地史成因假说。

生物地理区作为反映历史过程影响的参数具有一定的局限性, 主要体现在生物地理区与现代环境因素的共线性上(Francis & Currie, 2003; 王志恒, 2008), 如图3所示。从图中可以看出, 现代气候和区域过程的独立解释量(图3a和c)都相对较小, 说明两者在解释中国木本植物多样性分布格局时具有很强的共线性。实际上生物地理区在很大程度上是根据生物的现代分布划分的, 体现了现代因素的分异(Francis & Currie, 1998; Whittaker & Field, 2000), 因此更多地被用于解释不同区域之间由现代因素模拟后的残差(Whittaker & Field, 2000)。

(2)冰川退缩时间: 末次冰期被认为是引起物种迁移和灭绝的最近一次大规模事件(Svenning & Skov, 2007a,b)。它使得高纬度地区的大量物种灭绝或者被迫迁移, 因此对于现代生物多样性的分布格局具有显著的影响。末次冰川的退缩时间常被用于评判末次冰期对生物多样性的影响, 因为冰川退缩



图3 生物地理区和现代气候对中国木本植物多样性分布格局的影响, 其中a, b, c, d 分别表示气候的独立解释量, 气候与区域效应的共同作用, 区域效应的独立解释量, 以及未解释量 (引自王志恒, 2008)

Fig. 3 The relative effects of biogeographic regions and contemporary climate on the patterns of woody plant richness in China. a, b, c represent the variance explained by the pure effect of climate, joint effect of climate and regional effect, pure effect of regional effect; d represents the unexplained variance (after Wang, 2008).

时间反映了一个地区的裸露时间(McMaster, 2005; Montoya *et al.*, 2007; Svenning & Skov, 2007a,b; Svenning *et al.*, 2008)。与生物地理区相比, 这种方法更精确地反映了一个地区的历史过程。但这种方法也存在局限性, 比如在东亚或北美南部地区, 虽然末次冰期可能对这些区域的物种多样性具有一定的影响, 但由于大部分地表并未被末次冰川所覆盖, 故冰川退缩时间并不适用。同时末次冰川退缩时间与现代气候也具有极强的共线性, 难以区分两者对生物多样性的独立影响(Hawkins & Porter, 2003; Montoya *et al.*, 2007)。

(3)分化速率或物种形成速率: 随着系统发育学(phylogeny)、分支生物地理学、进化生态学等学科的发展, 不同区域的物种形成速率或者分支时间等也常被用于解释地史成因假说(Mittelbach *et al.*, 2007)。有证据表明, 处于热带的分支往往具有较高的分化速率, 如Ricklefs(2006)的研究表明, 雀形目鸟类的分化速率在低纬度地区高于高纬度地区。然而不同类群的研究结果表明, 不同类群的多样化速率并不具有一致的分布格局(Wiens, 2007), 如鸟类和哺乳类的物种形成速率和灭绝速率均随着纬度的升高而增加(Weir & Schluter, 2007)。虽然目前仍难以获得一致的结论, 但物种形成速率可能有助于增加地史成因假说的预测能力(Pawar, 2005; Mittelbach *et al.*, 2007)。

其他常被用来指示地史过程对生物多样性分布格局影响的参数还包括区域种库与局域多样性的关系(通常表述为局域—区域物种多样性关系)(Arita & Rodriguez, 2004; Harrison & Cornell, 2008)和科—属—种关系等(Thomas *et al.*, 2008)。

#### 4 地史成因假说与现代气候假说的争论

比较现代环境与地史过程对物种多样性格局的影响是生物地理学中争论最为激烈的论题之一(Gaston, 2000)。地史成因假说从其提出即受到广泛关注, 众多研究人员分别从不同的角度, 采用不同的方法对其进行了分析(Hawkins & Porter, 2003; Svenning & Skov, 2005; Montoya *et al.*, 2007; Thomas *et al.*, 2008)。本文将通过介绍地史成因假说与现代环境假说的代表人物之间的辩论来探讨二者对生物多样性格局的影响。

在Ricklefs(1987)提出生物多样性的地史成因假说的同时, Currie和Paquin(1987)指出多样性—能量理论(species—energy theory)能很好地解释北美大陆的树种多样性格局, 并利用从北美地区得出的树种多样性—能量关系很好地预测了英国和爱尔兰地区的树种多样性格局, 因而认为地史过程对生物多样性分布格局的影响很小。两个研究小组之间由此展开了两次激烈的辩论, 这些辩论充分地阐述了现代环境与地史过程对于物种多样性分布格局的相对影响, 对于理清地史成因假说的主要论点有重要帮助。

两者之间的第一次辩论发生在20世纪90年代。Latham和Ricklefs(1993)在不同尺度上比较全球湿润地区的树种多样性时, 发现现代气候不能完全解释不同大陆的树种多样性差异, 由此认为这种差异主要是由不同区域的地史过程所引起的。而Francis和Currie(1998)发现, 经过面积校正后不同区域的树种具有非常相似的多样性—气候关系, 不同大陆的残差差异可能来源于局地因素(如土壤养分、海拔



等)。Ricklefs等(1999)在回应中虽然承认了区域差异并不代表区域过程或者历史事件,但认为也不能据此否定地史过程对生物多样性的影响;地史过程是已经发生的过去事件,应该采用重构历史的思路,而非构建某些历史事件对现代物种多样性的作用的“假说”。他们同时建议在分析大尺度生物多样性分布格局时,应综合考虑地史过程和生态过程,但应将地史过程所引起的区域差异作为首要考虑对象。

第二次辩论是在2000年之后。Francis和Currie (2003)利用全球被子植物科的分布图分析了植物科多样性与气候的关系,发现虽然不同的生物地理区具有完全不同的地史过程,但这些区域内的多样性都服从统一的多样性—气候关系,即一个区域的植物多样性完全取决于该区域的潜在蒸散(potential evapotranspiration, PET)和水分亏缺,并据此否定了地史过程对于全球尺度被子植物多样性格局的影响。Qian和Ricklefs (2004)则从数据、模型对比以及结果解释三个方面对此提出质疑。他们认为,科水平的特有现象微弱,特有现象主要发生在属或种的层次,因此科的多样性不能完全反映属或种的多样性格局;同时科大多分化较早(在第三纪中期以前),无法反映影响属、种分化的历史过程,因此仅反映了数千万年以前的古地理特征,而不能用于检验百万年尺度地史事件的影响。他们同时认为,不同区域之间的多样性—气候关系具有“微弱但显著”的差异,体现了地史过程对多样性具有显著的影响。另外,用现代气候因子解释科多样性格局时,不同生物地理区的残差具有显著的差异,这进一步说明,在消除了现代气候因素的影响之后,不同区域的多样性仍存在差异,这充分体现了区域历史因素的影响。针对这些质疑,Currie和Francis (2004)分析了物种层次的多样性—气候关系,发现物种多样性—气候关系与科多样性—气候关系具有相同的形式,并且区域过程对物种多样性格局的解释甚至低于对科多样性的解释,这一结果与地史成因假说所预测的相反。Currie和Francis虽然承认气候与地史过程之间可能存在共线性,但他们认为,气候对生物多样性格局的解释比区域历史更为显著,且可进行更为有效的检验和预测;同时,地史过程的有关假说在不同类群与区域之间结果并不一致。因而,他们认为,现代环境(特别是气候)是物种多样性格

局的主导因子,从而否定了地史过程对区域物种多样性分布格局的控制作用。

综上所述,两派学者都使用生物地理区作为替代指标来分析地史过程对物种多样性格局的影响,二者的差异在于对地史过程与现代环境共线性的解释上。Ricklefs研究组认为共同作用的部分起源于地史过程,而Currie研究组则认为共同作用的部分受制于现代环境。对于气候解释所剩余的残差,Ricklefs研究组认为残差体现了地史过程的影响,而Currie研究组则认为一些未纳入考虑的局域生态过程是残差的主要来源。同时,Currie研究组通过对树蛙进化系统进行分析后认为,地史过程对生物分布的影响主要体现在决定哪些物种出现在某区域,而不是物种数量上(Algar *et al.*, 2009)。

与此同时,其他科学家也开展了大量有关大尺度生物多样性分布格局的研究,他们分别从现代气候、地史过程或者两者结合出发,提出了一系列的假说。如Adams和Woodward (1989)利用物种分布及局地的清查数据,分析了北半球温带3个地区(北美、欧洲、东亚)的树种多样性—生产力之间具有统一的关系,即使远在南半球的新西兰岛屿上的树种多样性也符合这一关系,因此认为多样性—生产力关系具有全球意义,而冰川作用所引起的物种灭绝仅在局部高能量地区有所体现。O'Brien (1998)提出了水热动态(water-energy dynamics)假说,认为一个区域的生物多样性主要取决于降雨量和最小月潜在蒸散。与能量假说(Wright, 1983)不同,他们认为多样性与热量(最小月潜在蒸散)之间呈单峰关系(O'Brien *et al.*, 1998; Field *et al.*, 2005); Willis等(2007)甚至将这一假说用于解释历史时期欧洲植物多样性随时间的变化。Brown等(2004)在多样性—能量理论的基础上,推导了热量动能(kinetic energy)对生物多样性的控制作用,从而提出并发展了生态学代谢理论(metabolic theory of ecology)。这些学者一致认为现代环境是生物多样性分布格局的最主要因素,历史过程主要用于对模型残差的解释。

另外一些学者则认为地史过程是生物多样性分布格局的控制因素,如Svenning等分析了末次冰期对欧洲树木分布的影响,认为末次冰期退缩后,欧洲树种依然处于扩散过程中(Svenning & Skov, 2005, 2007a,b; Svenning *et al.*, 2008); Araujo等(2008)认为末次冰期与现代气候的稳定性决定了欧

洲的两栖爬行动物多样性的分布格局, 因此地史过程对于欧洲动植物多样性分布格局的影响比现代环境更为重要; McMaster(2005)认为岛屿分离时间及冰川退缩时间共同决定了北美东部沿海岛屿植物多样性的分布格局。也有一些学者试图综合考虑地史过程和现代环境对生物多样性的影响, 如 Hawkins 和 Porter(2003), Hawkins 等(2006)和 Hortal 等(2008)分别研究了现代环境与历史过程对鸟类和哺乳动物多样性分布格局的影响, 认为虽然现代环境是控制生物多样性分布格局的最主要因素, 但地史过程也具有不可或缺的作用, 在评价多样性与环境关系的过程中应充分考虑地史过程(区域)的影响。最近的研究发现, 地史过程对狭域物种的影响大于对广域物种的影响(Qian & Ricklefs, 2004; Ohlemuller *et al.*, 2008)。同时随着气候条件的改变, 地史过程的相对作用也会随纬度升高而逐渐减弱(Qian *et al.*, 2007)。比如, 东亚和北美植物多样性的对比表明, 在低纬度地区, 东亚的植物多样性远高于北美地区, 但在高纬度地区, 二者的物种多样性则很接近, 显示区域历史的作用较弱(Qian, 2002)。

## 5 小结

通过以上分析, 我们可以得出以下有关生物多样性地史成因假说的主要认识:

(1)地史过程对生物多样性的分布格局有显著影响, 但地史过程与现代环境之间强烈的共线性使得两者的影响常叠加在一起; 虽然在研究某一大陆内多样性的纬度梯度格局时, 地史过程的影响会被现代环境所掩盖(Huston, 1999; Hawkins & Porter, 2003; Hawkins *et al.*, 2006; Montoya *et al.*, 2007), 但不同生物地理区多样性的比较往往体现了地史过程的影响(Rohde, 1992; Guo, 1999; Thomas *et al.*, 2008)。同时由于地史过程的区域独特性和不可重复性, 地史成因假说目前还难以对生物多样性的分布格局提供普适性的解释以及可检验的预测。与地史过程不同, 现代环境(主要是气候)能够有效预测大尺度的生物多样性格局。基于此, Whittaker 和 Field (2000)提议, 在分析生物多样性的的大尺度格局的成因机制中应首先考虑现代环境, 而地史过程有助于解释对于相似纬度(或环境条件)地区的多样性差异或者是现代环境所难以解释的残差。现代环境与地史过程对生物多样性分布格局的影响可以类比于

气候与局地条件对地带性与非地带性植被的影响, 宏观气候决定了地带性植被的分布, 类比于“气候控制了生物多样性分布的宏观格局”, 但在某些地段, 局地条件有可能产生非地带性植被, 类比于“地史过程有助于解释不同区域所出现的异常值(outlier)”。

(2)与广域物种的多样性相比, 地史过程更有利于解释狭域物种(或特有物种)的多样性(Qian & Ricklefs, 2004)。广域物种往往具有很强的扩散能力, 在受到地质事件影响后可以与现代环境之间快速地达到平衡, 其分布主要受到现代环境的控制, 而狭域物种扩散能力往往有限, 在受地质事件影响后, 其分布区难以快速与气候达到平衡, 其多样性更倾向于反映地史过程的影响(Jetz *et al.*, 2004; Araujo *et al.*, 2008; Ohlemuller *et al.*, 2008)。

(3)地史过程的参数选择是地史假说所面临的挑战之一, 目前所用的指标与现代环境具有显著的共线性, 难以直观地体现地史过程对生物多样性的影响。对不同区域内物种系统发育的对比或者物种形成速率及灭绝速率分布格局的分析可能有助于评价地史成因假说的影响(Mittelbach *et al.*, 2007; Wiens, 2007)。区域与局域多样性之间的模拟及实验研究也可能为地史过程的影响提供实证(Harrison & Cornell, 2008)。地史过程是已经发生、并无法重复的过去事件, 难以提供可检验的预测, 这也成为地史过程假说受到质疑的一个很重要的原因(Currie *et al.*, 2004)。对此, Ricklefs 等(1999)建议采用重构历史的方法, 而非“假设”某些历史事件对现代物种多样性的作用。

## 参考文献

- Adams JM, Woodward FI (1989) Patterns in tree species richness as a test of the glacial extinction hypothesis. *Nature*, **339**, 699–701.
- Algar AC, Kerr JT, Currie DJ (2009) Evolutionary constraints on regional faunas, whom, but not how many. *Ecology Letters*, **12**, 57–65.
- Allen AP, Brown JH, Gillooly JF (2002) Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic equivalence rule. *Science*, **297**, 1545–1548.
- Alroy J, Aberhan M, Bottjer DJ, Foote M, Fursich FT, Harries PJ, Hendy AJW, Holland SM, Ivany LC, Kiessling W, Kosnik MA, Marshall CR, McGowan AJ, Miller AI, Olszewski TD, Patzkowsky ME, Peters SE, Villier L, Wagner PJ, Bonuso N, Borkow PS, Brenneis B, Clapham ME, Fall LM, Ferguson CA, Hanson VL, Krug AZ, Layou KM, Leckey

- EH, Nurnberg S, Powers CM, Sessa JA, Simpson C, Tomasovych A, Visaggi CC (2008) Phanerozoic trends in the global diversity of marine invertebrates. *Science*, **321**, 97–100.
- Araujo MB, Noguez-Bravo D, Diniz-Filho JAF, Haywood AM, Valdes PJ, Rahbek C (2008) Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. *Ecography*, **31**, 8–15.
- Arita HT, Rodriguez P (2004) Local–regional relationships and the geographical distribution of species. *Global Ecology and Biogeography*, **13**, 15–21.
- Brown J (1995) *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Brown JH, Lomolino MV (1998) *Biogeography*, 2nd edn. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, **85**, 1771–1789.
- Chown SL, Gaston KJ (2000) Areas, cradles and museums, the latitudinal gradient in species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 311–315.
- Clarke A, Gaston KJ (2006) Climate, energy and diversity. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*, **273**, 2257–2266.
- Crame JA (2001) Taxonomic diversity gradients through geological time. *Diversity and Distributions*, **7**, 175–189.
- Currie DJ, Francis AP (2004) Regional versus climatic effect on taxon richness in angiosperms: reply to Qian and Ricklefs. *The American Naturalist*, **163**, 780–785.
- Currie DJ, Paquin V (1987) Large scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature*, **329**, 326–328.
- Currie DJ (1991) Energy and large-scale patterns of animal- and plant- species richness. *The American Naturalist*, **137**, 27–49.
- Currie DJ, Mittelbach GG, Cornell HV, Field R, Guegan JF, Hawkins BA, Kaufman DM, Kerr JT, Oberdorff T, O'Brien E, Turner JRG (2004) Predictions and tests of climate based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters*, **7**, 1121–1134.
- Ellison AM, Farnsworth EJ, Merkt RE (1999) Origins of mangrove ecosystems and the mangrove biodiversity anomaly. *Global Ecology and Biogeography*, **8**, 95–115.
- Fang J, Lechowicz MJ (2006) Climatic limits for the present distribution of beech (*Fagus* L.) species in the world. *Journal of Biogeography*, **33**, 1804–1819.
- Field R, O'Brien EM, Whittaker RJ (2005) Global models for predicting woody plant richness from climate, development and evaluation. *Ecology*, **86**, 2263–2277.
- Fischer AG (1981) Climatic oscillations in the biosphere. In: *Biotic Crises in Ecological and Evolutionary Time* (ed. Nitecki MH), pp. 103–131. Academic Press, New York.
- Francis AP, Currie DJ (1998) Global patterns of tree species richness in moist forests: another look. *Oikos*, **81**, 598–602.
- Francis AP, Currie DJ (2003) A globally consistent richness–climate relationship for angiosperms. *The American Naturalist*, **161**, 523–536.
- Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**, 220–227.
- Guo Q (1999) Ecological comparisons between Eastern Asia and North America: historical and geographical perspectives. *Journal of Biogeography*, **26**, 199–206.
- Harrison S, Cornell H (2008) Toward a better understanding of the regional causes of local community richness. *Ecology Letters*, **11**, 969–979.
- Hawkins AB, Porter EE (2003) Relative influences of current and historical factors on mammal and bird diversity patterns in deglaciated North America. *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 475–481.
- Hawkins BA, Diniz-Filho JAF, Jaramillo CA, Soeller SA (2006) Post-Eocene climate change, niche conservatism, and the latitudinal diversity gradient of New World birds. *Journal of Biogeography*, **33**, 770–780.
- Hawkins BA, Diniz-Filho JAF, Jaramillo CA, Soeller SA (2007) Climate, niche conservatism, and the global bird diversity gradient. *The American Naturalist*, **170**, S16–S27.
- Hortal J, Rodriguez J, Nieto-Diaz M, Lobo JM (2008) Regional and environmental effects on the species richness of mammal assemblages. *Journal of Biogeography*, **35**, 1202–1214.
- Huntley B (1993) Species richness in the north temperate zone forests. *Journal of Biogeography*, **20**, 163–180.
- Huston MA (1999) Local processes and regional patterns, appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos*, **86**, 393–401.
- Jablonski D (1993) The tropics as a source of evolutionary novelty through geological time. *Nature*, **364**, 142–144.
- Jablonski D, Roy K, Valentine JW (2006) Out of the tropics: evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. *Science*, **314**, 102–106.
- Jetz W, Rahbek C, Colwell RK (2004) The coincidence of rarity and richness and the potential signature of history in centres of endemism. *Ecology Letters*, **7**, 1180–1191.
- Latham RE, Ricklefs RE (1993) Global patterns of tree species richness in moist forests, energy–diversity theory does not account for variation in species richness. *Oikos*, **67**, 325–333.
- Leighton LR (2005) The latitudinal diversity gradient through deep time, testing the “Age of the Tropics” hypothesis using Carboniferous productidine brachiopods. *Evolutionary Ecology*, **19**, 563–581.
- McMaster RT (2005) Factors influencing vascular plant diversity on 22 islands off the coast of eastern North America. *Journal of Biogeography*, **32**, 475–492.
- Mittelbach GG, Schemske DW, Cornell HV, Allen AP, Brown JM, Bush MB, Harrison SP, Hurlbert AH, Knowlton N, Lessios HA, McCain CM, McCune AR, McDade LA, McPeck MA, Near TJ, Price TO, Ricklefs RE, Roy K, Sax DF, Schluter D, Sobel JM, Turelli M (2007) Evolution and the latitudinal diversity gradient, speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, **10**, 315–331.
- Montoya D, Rodriguez MA, Zavala MA, Hawkins BA (2007) Contemporary richness of holarctic trees and the historical pattern of glacial retreat. *Ecography*, **30**, 173–182.



- O'Brien EM (1998) Water-energy dynamics, climate, and prediction of woody plant species richness: an interim general model. *Journal of Biogeography*, **25**, 379–398.
- O'Brien EM, Field R, Whittaker RJ (2000) Climatic gradients in woody plant (tree and shrub) diversity: water-energy dynamics, residual variation, and topography. *Oikos*, **89**, 588–600.
- Ohlemuller R, Anderson BJ, Araujo MB, Butchart SM, Kudrna O, Ridgely RS, Thomas CD (2008) The coincidence of climatic and species rarity: high risk to small-range species from climate change. *Biology Letters*, **4**, 568–572.
- Pawar SS (2005) Geographical variation in the rate of evolution: effect of available energy or fluctuating environment? *Evolution*, **59**, 234–237.
- Pianka ER (1966) Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *The American Naturalist*, **100**, 33–46.
- Qian H (2002) A comparison of the taxonomic richness of temperate plants in East Asia and North America. *American Journal of Botany*, **89**, 1818–1825.
- Qian H, Ricklefs RE (2004) Taxon richness and climate in angiosperms, is there a globally consistent relationship that precludes region effects? *The American Naturalist*, **163**, 773–779.
- Qian H, White PS, Song JS (2007) Effects of regional vs. ecological factors on plant species richness: an intercontinental analysis. *Ecology*, **88**, 1440–1453.
- Qian H, Ricklefs RE (2000) Large-scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants. *Nature*, **407**, 180–182.
- Ricklefs RE (1987) Community diversity, relative roles of local and regional processes. *Science*, **235**, 167–171.
- Ricklefs RE (2004) A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, **7**, 1–15.
- Ricklefs RE (2005) Historical and ecological dimensions of global patterns in plant diversity. *Biologiske Skrifter*, **55**, 583–603.
- Ricklefs RE (2006) Global variation in the diversification rate of passerine birds. *Ecology*, **87**, 2468–2478.
- Ricklefs RE, Latham RE, Qian H (1999) Global patterns of tree species richness in moist forests, distinguishing ecological influences and historical contingency. *Oikos*, **86**, 369–373.
- Rohde K (1992) Latitudinal gradients in species diversity, the search for the primary causes. *Oikos*, **65**, 514–527.
- Rosenzweig ML (1995) *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Svenning JC, Skov F (2005) The relative roles of environment and history as controls of tree species composition and richness in Europe. *Journal of Biogeography*, **32**, 1019–1033.
- Svenning JC, Skov F (2007a) Ice age legacies in the geographic distribution of tree species richness in Europe. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 234–245.
- Svenning JC, Skov F (2007b) Could the tree diversity pattern in Europe be generated by postglacial dispersal limitation? *Ecology Letters*, **10**, 453–460.
- Svenning JC, Normand S, Skov F (2008) Postglacial dispersal limitation of widespread forest plant species in nemoral Europe. *Ecography*, **31**, 316–326.
- Taplin JRD, Lovett JC (2003) Can we predict centres of plant species richness and rarity from environmental variables in sub-Saharan Africa? *Botanical Journal of the Linnean Society*, **142**, 187–197.
- Thomas GH, Orme CDL, Davies RG, Olson VA, Bennett PM, Gaston KJ, Owens IPF, Blackburn TM (2008) Regional variation in the historical components of global avian species richness. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 340–351.
- Wang XP (王襄平), Fang JY (方精云), Tang ZY (唐志尧) (2009) The mid-domain effect hypothesis: models, evidence and limitations. *Biodiversity Science*, **17**, 568–578. (in Chinese with English abstract)
- Wang ZH (王志恒) (2008) *Species Diversity of Woody Plants in China: Patterns, Determinants and Scale Effects* (中国木本植物物种多样性的地理格局、影响因子及尺度效应). PhD dissertation, Peking University, Beijing. (in Chinese)
- Wang ZH (王志恒), Tang ZY (唐志尧), Fang JY (方精云) (2009) The species-energy hypothesis as a mechanism for species richness patterns. *Biodiversity Science*, **17**, 613–624. (in Chinese with English abstract)
- Warren MS, Hill JK, Thomas JA, Asher J, Fox R, Huntley B, Royk DB, Telfer MG, Jeffcoate S, Harding P, Jeffcoate G, Willis SG, Greatorex-Davies JN, Moss K D, Thomas CD (2001) Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature*, **414**, 65–69.
- Weir JT, Schluter D (2007) The latitudinal gradient in recent speciation and extinction rates of birds and mammals. *Science*, **315**, 1574–1576.
- Whittaker RJ, Field R (2000) Tree species richness modelling, an approach of global applicability? *Oikos*, **89**, 399–402.
- Wiens JJ (2004) Speciation and ecology revisited, phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution*, **58**, 193–197.
- Wiens JJ (2007) Global patterns of diversification and species richness in amphibians. *The American Naturalist*, **170**, S86–S106.
- Willis KJ, Kleczkowski A, New M, Whittaker RJ (2007) Testing the impact of climate variability on European plant diversity, 320 000 years of water-energy dynamics and its long-term influence on plant taxonomic richness. *Ecology Letters*, **10**, 673–679.
- Wolfe JA (1975) Some aspects of plant geography of the northern hemisphere during the late Cretaceous and Tertiary. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **62**, 264–279.
- Wright SD, Gray RD, Gardner RC (2003) Energy and the rate of evolution, inferences from plant rDNA substitution rates in the western Pacific. *Evolution*, **57**, 2893–2898.
- Wright DH (1983) Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos*, **41**, 496–506.

(责任编辑: 张大勇 责任编辑: 闫文杰)