



论文

一个通用岛屿生物地理学模型

陈小勇, 焦静, 童鑫

华东师范大学资源与环境科学学院, 浙江天童国家森林公园生态系统野外观测站, 上海 200062

E-mail: xychen@des.ecnu.edu.cn

收稿日期: 2011-06-08; 接受日期: 2011-09-30

国家自然科学基金(批准号: 30870361)、国家高技术研究发展计划(批准号: 2007AA09Z432)和华东师范大学“211项目”资助

摘要 MacArthur-Wilson 的平衡理论是生态学中最有影响力的理论之一, 尽管进化的重要性早已认识到, 但进化因素一直没有很好地整合到岛屿生物地理学模型中. 本文通过在经典 MacArthur-Wilson 模型中整合成种及其他相关因素提出了一个更通用的综合模型. 模型证实成种对岛屿上物种丰富度和特有种的形成具有重要作用, 并且在满足一定条件时成种对局域物种多样性的作用可超过迁入的作用, 这些条件与平均每物种成种率、绝灭率以及岛屿特征有关, 但与迁入率无关. 当其他参数固定时, 模型预测, 大岛具较大但不是最大的特有种比例. 基于这一模型, 可以预测海洋岛上物种丰富度和特有种的变化, 预测结论与实际观察的一致. 本文提出的模型为重新评估成种的作用和岛屿物种多样性数据, 尤其是对那些偏离 MacArthur-Wilson 模型的数据进行重新分析提供了一个新方法.

关键词岛屿生物地理学
成种
迁入
绝灭
面积
隔离
物种丰富度
岛屿发育

MacArthur-Wilson 平衡理论^[1,2]是生物地理学、生态学以及保护生物学中最具影响力的理论之一^[3,4]. 作为岛屿生物地理学的研究范式, 这一理论基于迁入和绝灭这 2 个生物地理过程以及岛屿面积、隔离程度等物理性质, 解释了岛屿上物种丰富度和特有种的现有格局^[1,2]. 并且, 该理论强烈影响生态学和保护生态学领域达 40 年之久, 激发了大量探索不同生态系统和生物区系中物种丰富度格局的研究^[5]. 尽管 MacArthur 和 Wilson 认为, 进化因素在进化时间尺度上是影响岛屿物种多样性的重要因素之一, 并且进化也常用来解释异常丰富的局域物种多样性^[6,7], 然而并未将其有效地融入动态平衡模型中.

长期以来, 人们一直注意到并反复强调物种形成在岛屿物种多样性维持中的作用^[6,8-15], 也有许多研究尝试着将进化因素和生态因素结合起来以修正

经典的 MacArthur-Wilson 模型^[14,15]. 然而, 进化、迁入、绝灭和岛屿特征并未很好地加以结合, 因此, 一些研究者多次呼吁理论生态研究者开发新的模型或理论^[3,5,12,16].

此前我们曾提出一个岛屿生物地理学的简易模型, 预测了物种形成和迁入对岛屿物种多样性的相对贡献随着时间的变化, 并利用该模型很好地解释了岛屿上特有种比例与物种多样性间的正相关关系^[17]. 本文对该简易模型进一步拓展, 将其延伸为包含生物地理过程和岛屿特征的更一般的模型.

1 材料与方法

MacArthur 和 Wilson^[1]指出, 岛屿的物种丰富度最终取决于 3 个生物地理过程: 迁入、局域成种和绝

灭. 具体来说, 从大陆或者其他岛屿的迁入可以增加岛屿上的物种数, 局域成种则通过物种分化增加新的种类, 绝灭则降低岛屿上的物种数, 而岛屿特征(如面积和隔离程度)可影响这些过程. 很多岛屿是存在于群岛中, 为了简化模型, 我们把群岛当作一个岛屿进行处理, 因为群岛内各岛屿间的迁移远大于群岛间或者群岛与大陆间的迁移.

假设 t 时刻迁入增加的新物种数为 I_t , 由于绝灭减少的物种数为 E_t . 不失一般性, I_t 和 E_t 可以通过下式进行计算^[18,19]:

$$I_t = I_0 D^{-\theta} A^\mu (S_M - S_{I(t)}),$$

$$E_t = E_0 D^\xi A^{-\nu} S_{I(t)},$$

其中, S_M 指大陆物种丰富度, $S_{I(t)}$ 为 t 时刻岛屿上的物种丰富度, I_0 和 E_0 分别表示单位时间每物种迁入率和每物种绝灭率或迁入系数和绝灭系数^[20], D 为岛屿与大陆间的距离, A 为岛屿面积, 恒正常量 θ 和 ξ 分别为衡量距离对迁入和绝灭影响的参数, 恒正常量 μ 和 ν 分别为衡量面积对迁入和绝灭影响的参数. 上述公式考虑了岛屿面积对迁入的影响(即靶标效应, target effect)以及隔离程度或者距离对绝灭的影响(即援救效应, rescue effect)^[21]. 假设其他参数不变, 岛屿越大, 迁入率越高; 岛屿距大陆越近, 绝灭率越低.

为体现进化的作用, 在模型中引入岛屿内成种. 成种产生新的物种从而提高岛屿内物种丰富度, 大岛往往有更高的成种率^[6,22-24], 而隔离降低了岛屿间或者岛屿与大陆间基因流, 从而增加分化, 促进物种形成^[24,25]. 因此, t 时刻岛屿上因物种形成增加的物种数 λ_t 可以表示为:

$$\lambda_t = \lambda_0 D^\tau A^\omega S_{I(t)},$$

其中, λ_0 指单位时间每物种成种率或成种系数, 即单位时间内平均每物种由于成种事件增加的物种数. 为了简化模型, 假定 λ_0 为常量. 恒正常量 ω 和 τ 分别为衡量面积和隔离对物种形成影响的参数. ω 或 τ 的值越小, 岛屿面积或隔离对成种的影响则越小.

$t+1$ 时刻岛屿物种多样性为^[11]: $S_{I(t+1)} = S_{I(t)} + I_t - E_t + \lambda_t$. 与先前的研究^[17]类似, 假定 $S_{I(0)} = 0$, 可得到

$$S_{I(t)} = \frac{I_0 D^{-\theta} A^\mu S_M [1 - (1 - I_0 D^{-\theta} A^\mu - E_0 D^\xi A^{-\nu} + \lambda_0 D^\tau A^\omega)^t]}{I_0 D^{-\theta} A^\mu + E_0 D^\xi A^{-\nu} - \lambda_0 D^\tau A^\omega} \quad (1)$$

一般而言, I_0 , E_0 , λ_0 以及衡量面积和隔离作用的

各参数都很小, 即 $I_0 D^{-\theta} A^\mu + E_0 D^\xi A^{-\nu} - \lambda_0 D^\tau A^\omega$ 远小于 1. 因此, 当 $t \rightarrow \infty$ 时, 迁入和成种增加的物种数等于绝灭减少的物种数, 岛屿上物种丰富度达到平衡, 此时, 岛屿上的物种丰富度为:

$$S_I = \frac{I_0 D^{-\theta} A^\mu S_M}{I_0 D^{-\theta} A^\mu + E_0 D^\xi A^{-\nu} - \lambda_0 D^\tau A^\omega} \quad (2)$$

由于本文旨在探究物种形成对岛屿物种丰富度的作用, 为简化模型, 忽略了大陆的成种作用, 而只考虑岛屿内的物种形成. 但一般情况下, 岛屿的物种丰富度小于大陆, 也就意味着 $E_0 D^\xi > \lambda_0 D^\tau A^{\omega+\nu}$. 尽管如此, 本研究的模型仍具备岛屿生物地理学平衡模型的主要性质^[2,18]. 例如, 局域物种丰富度随着岛屿面积增大而增加(图 1), 随着隔离程度的增大而降低; 岛屿内物种形成增加岛屿的物种多样性(图 1). 考虑到岛屿面积对成种的影响, 物种多样性和 ω 之间以及物种丰富度和岛屿面积之间都存在正相关关系, 这在岛屿系统中已被广泛认识^[26].

2 结果与讨论

2.1 成种和迁入因素对岛屿物种丰富度相对贡献的时间变化

岛屿上物种丰富度的增加有 2 个来源: 迁入和

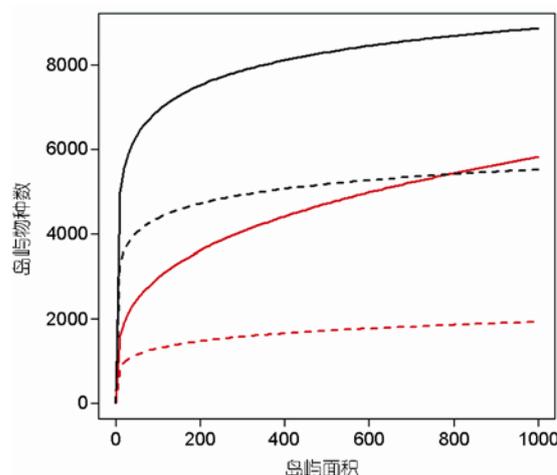


图 1 物种形成、距离隔离和面积对岛屿物种丰富度的影响
固定参数为 $S_M=10000$, $I_0=0.8 \times 10^{-3}$, $E_0=0.5 \times 10^{-3}$, $\theta=0.5$, $\mu=0.1$, $\nu=0.1$, $\omega=\xi=0.01$. 至大陆的距离分别为 25(黑线)和 625(红线), 实线和虚线分别为存在($\lambda_0=0.2 \times 10^{-3}$, $\tau=0.005$)不存在成种的结果

物种形成. 一般而言, 作为生态过程的迁入在较短的生态时间尺度上就能发挥着重要作用, 而物种形成在长期的进化尺度上有较大影响. 具体而言, 迁入可能在岛屿物种多样性早期阶段的增长起主要作用, 而物种形成在后期阶段物种丰富度的增加上起重要作用. 随着岛屿上物种多样性增加, 岛屿与大陆物种丰富度差异降低时, 迁入增加的新物种数将逐渐降低; 而物种形成增加的新物种数随着岛屿上物种丰富度的增加而增加, 那么, 成种增加的新种数是否会最终超过迁入所新增的物种数呢? 如果可以, 那么在什么时候、在什么条件下会发生呢?

假定单位时间内成种增加的新种数大于迁入增加的新种数, 即, $\lambda_0 > I_0$, 也就是, $\lambda_0 D^r A^\omega S_{I(t)} > I_0 D^{-\theta} A^\mu (S_M - S_{I(t)})$. 因此, 很容易得到满足这一条件的

$$\text{时间: } t > \frac{\ln[(2\lambda_0 D^r A^\omega - E_0 D^\xi A^{-\nu}) / (I_0 D^{-\theta} A^\mu + \lambda_0 D^r A^\omega)]}{\ln(1 - I_0 D^{-\theta} A^\mu - E_0 D^\xi A^{-\nu} + \lambda_0 D^r A^\omega)}$$

这个关系表明, 成种新增种数超过迁入新增种数的临界时间随绝灭而变化以及随迁入和成种的降低而增加. 这种物种多样性随时间变化而导致的迁移和成种的相对重要性的变化与经验观测数据一致. 在早期阶段, 迁入对新形成的岛屿或因某种原因物种完全绝灭的岛屿上物种的积累起重要作用^[27]. 随着时间的增加, 迁入增加的新种数降低, 这是因为物种丰富度在岛屿和大陆间的差异减小而引起的.

然而, 上述变化是有条件的. 除了前述条件外, 还必须满足 $2\lambda_0 D^r A^\omega - E_0 D^\xi A^{-\nu} > 0$ 或者 $\lambda_0 > \frac{1}{2} A^{-(\nu+\omega)} D^{\xi-\tau} E_0$, 这一条件与迁入系数无关(图 2). 当所有这些条件都满足时, 成种对局域物种丰富度增加的贡献最终将大于迁入的作用. 如果其他参数都固定, 岛屿越大, 需要满足的单位成种速率就越小. 如当 $\nu+\omega=0.25$, $A=625$, $D=25$ 以及 $\xi=\tau=0.01$, 尽管单位成种率仅仅是单位绝灭率的 10%, 单位时间内成种增加的新种数目也会超过迁入增加的. 这表明, 即使成种速率很小, 局域成种仍然对岛屿上物种多样性起重要作用, 尤其是在大岛上, 因此, 成种的作用比最初想象的要重要^[15].

成种对岛屿新增物种的贡献超过迁入的条件与迁入系数无关, 但与距离有关, 因为隔离会影响到成

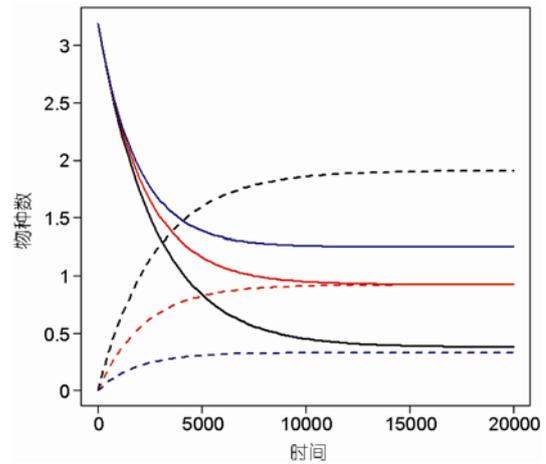


图 2 单位时间内迁入(实线)和成种(虚线)新增的物种数

参数为 $\lambda_0=0.2 \times 10^{-3}$ (黑线, 即 $\lambda_0 > \frac{1}{2} A^{-(\nu+\omega)} D^{\xi-\tau} E_0$)、 1.1966×10^{-4} (红线, 即 $\lambda_0 = \frac{1}{2} A^{-(\nu+\omega)} D^{\xi-\tau} E_0$) 和 5×10^{-5} (蓝线, 即 $\lambda_0 > \frac{1}{2} A^{-(\nu+\omega)} D^{\xi-\tau} E_0$); 其他参数为: $S_M=10000$, $I_0=0.8 \times 10^{-3}$, $E_0=0.5 \times 10^{-3}$, $D=25$, $q=0.5$, $\mu=\nu=0.15$, $\omega=\xi=\tau=0.01$, $A=100$

种率和绝灭率. 比如当 $\tau > \xi$, 即隔离程度增加时成种率的增加大于绝灭率的增加, 当岛屿离大陆的距离

满足 $D > \left[\frac{E_0}{2\lambda_0 A^{\nu+\omega}} \right]^{\frac{1}{\tau-\xi}}$ 时, 成种新增的物种数将超过

迁入新增的物种. MacArthur 和 Wilson^[2]认为接近扩散边缘时, 即具低迁入率的地方, 成种率可超过迁入率. 这个说法总体是正确的, 但并不是因为远的岛屿迁入率低, 而是因为距离影响了成种率和绝灭率. 然而, 当 $\tau > \xi$, 当岛屿距离大陆的距离小于

$\left[\frac{2\lambda_0 A^{\nu+\omega}}{E_0} \right]^{\frac{1}{\xi-\tau}}$ 时, 一定时间后成种新增的物种数就会

超过迁入新增的种数. 这就意味着, 当距离对绝灭率的影响大于成种时, 越远的岛屿将会因过高的绝灭率而无法积累物种丰富度, 同时岛屿和大陆间物种数差异较大, 存在较大的来自大陆的迁入压, 因而迁入对局域物种丰富度的贡献要大于成种. 然而, 在较近的岛屿上, 高的迁入率将减小大陆和岛屿间物种数的差异, 从而在一定时间后, 单位时间上迁入新增的物种数很少, 而成种率随着物种数增加而持续增加, 因此, 成种对局域物种丰富度的贡献比迁入大.

2.2 岛屿特有种比例

高比例的特有种是岛屿的一个重要特征, 下面采用前面的模型预测岛屿上特有种的比例(P_E). 本研究仅考虑因进化而形成的特有种^[3,28], 即成种产生的物种, 而忽略因在大陆和其他地方的绝灭而形成的特有种, 因为这类特有种的形成与进化没有多大关

$$P_{E(t)} = \frac{S_{E(t)}}{S_{I(t)}} = \frac{\lambda_0 D^\tau A^\omega - (1 - I_0 D^{-\theta} A^\mu - E_0 D^\xi A^{-\nu} + \lambda_0 D^\tau A^\omega)^t (I_0 D^{-\theta} A^\mu + E_0 D^\xi A^{-\nu})}{(I_0 D^{-\theta} A^\mu + E_0 D^\xi A^{-\nu}) [1 - (1 - I_0 D^{-\theta} A^\mu - E_0 D^\xi A^{-\nu} + \lambda_0 D^\tau A^\omega)^t]} + \frac{(1 - I_0 D^{-\theta} A^\mu - E_0 D^\xi A^{-\nu})^t (I_0 D^{-\theta} A^\mu + E_0 D^\xi A^{-\nu} - \lambda_0 D^\tau A^\omega)}{(I_0 D^{-\theta} A^\mu + E_0 D^\xi A^{-\nu}) [1 - (1 - I_0 D^{-\theta} A^\mu - E_0 D^\xi A^{-\nu} + \lambda_0 D^\tau A^\omega)^t]}$$

由上式可知, 特有种的比例随时间的增加而增加(图3), 因为时间增加可使得岛内形成的新种更多. 这一格局与古老岛屿上具较高特有种的现象一致^[29,30]. 如果时间增加到无限($t \rightarrow \infty$), 就可得到平衡时岛屿上特有种的比例(P_E):

$$P_E = S_E / S_I = \frac{\lambda_0 D^\tau A^\omega}{I_0 D^{-\theta} A^\mu + E_0 D^\xi A^{-\nu}} \quad (3)$$

式(3)表明, 平衡时岛屿上特有种的比例取决于单位物种迁入率、绝灭率、成种率以及岛屿性质. 特有种比例与成种速率正相关, 与迁入和绝灭速率负相关^[17]. 式(3)也表明, 若 $\xi \leq \tau$, 即距离对绝灭的影

响小于对成种影响时, P_E 将随隔离的增加而增加(图4), 这种现象可以在海洋岛上观测到^[25,31]. 然而, 当 $\xi > \tau$, 特有种的比例随距离而增加, 在 $D =$

$S_{E(t+1)} = S_{E(t)} + \lambda_t - E_0 D^\xi A^{-\nu} S_{E(t)} - I_0 D^{-\theta} A^\mu S_{E(t)}$. t 时刻的特有种比例为:

$\left[\frac{I_0 A^{\mu+\nu} (\tau + \theta)}{E_0 (\xi - \tau)} \right]^{\frac{1}{\xi+\theta}}$. 时达到最大值. 式(3)还表明, 在特有种比例和岛屿上物种丰富度之间没有联系. 然而, 由于岛屿上物种丰富度也会受迁移、绝灭、成种和岛屿特征的影响, 因此, 特有种比例与岛屿上物种丰富度间接相关, 可以观察到它们间的正相关现象^[17].

特有种比例也与岛屿面积相关. 如果 $\mu \leq \omega$, 特有种比例将随岛屿面积的增加而持续增加. 若

特有种比例和岛屿上物种丰富度之间没有联系. 然而, 由于岛屿上物种丰富度也会受迁移、绝灭、成种和岛屿特征的影响, 因此, 特有种比例与岛屿上物种丰富度间接相关, 可以观察到它们间的正相关现象^[17].

特有种比例也将随岛屿面积的增加而持续增加. 若

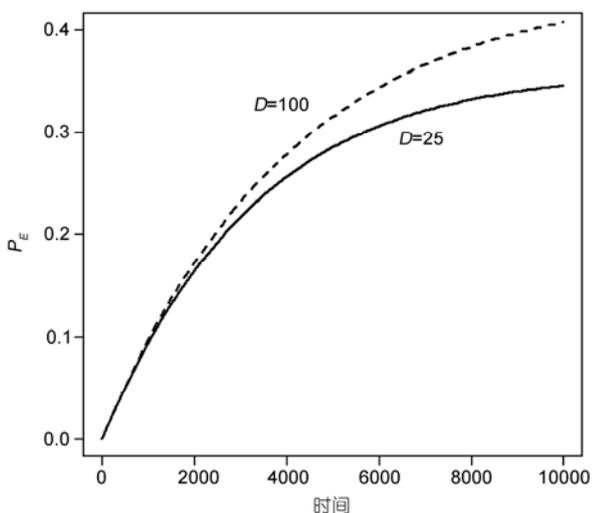


图3 岛屿上特有种比例与时间的关系

其他参数为 $S_M=10000, I_0=0.8 \times 10^{-3}, E_0=0.5 \times 10^{-3}, \lambda_0=0.2 \times 10^{-3}, \theta=0.5, \mu=0.1, \nu=0.1, \omega=0.01, \xi=0.01, \tau=0.01, A=25$

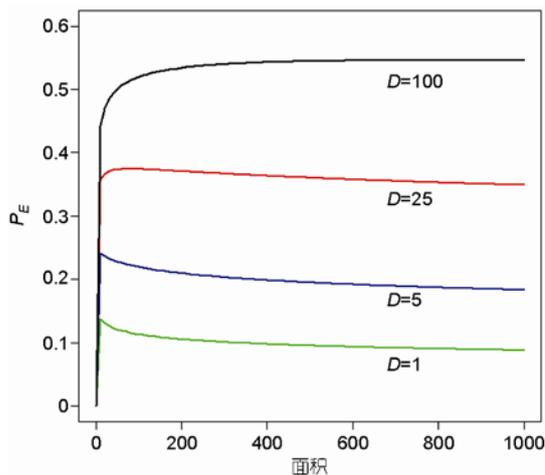


图4 隔离(D)和面积(A)对岛屿上特有种比例的影响

其他参数为: $S_M=10000, I_0=0.8 \times 10^{-3}, E_0=0.5 \times 10^{-3}, \lambda_0=0.2 \times 10^{-3}, \theta=0.5, \mu=\nu=0.15, \omega=\xi=\tau=0.01$

$\mu > \omega$, 特有种比例随面积的增加而增加, 并在

$$\left[\frac{E_0 D^{\xi+\theta} (v + \omega)}{I_0 (\mu - \omega)} \right]^{\frac{1}{\mu+v}}$$

时达到最大值, 然后存在缓慢的持续降低的过程. 由于岛屿面积对迁入的影响比对成种的影响要大, 所以其他参数一定时, 可以观察到特有种比例的极值. 当岛屿面积很小的时候, 绝灭导致许多物种消失, 包括成种形成的特有种, 且这一影响随岛屿面积的增大而降低; 迁入可带来较高比例的非特有种, 这一影响随岛屿面积的增大而增加. 因此, 可以想象得到存在某个面积, 其特有种比例最高. 这一结果与 MacArthur 和 Wilson 的预期不同, 他们认为最大值发生在位于扩散外缘的环形区域的大岛上^[1]. 尽管超过特定面积的岛屿上特有种比例有所降低, 但降低得不多(图 4), 因此, 在大岛上还是会观察到较高比例的特有种^[6,9].

2.3 预测岛屿发育过程中物种丰富度及相关参数的变化

许多海洋岛源于火山喷发, 且历经一个发育过程: 新的火山岛突出海面, 面积不断增加, 最终达到最大值, 然后由于侵蚀, 岛屿不断减小, 最终完全消失^[3,28,32]. 为验证模型的预测性, 用提出的模型预测发育过程中岛屿上迁入、绝灭、成种和物种丰富度的变化. 为简化起见, 假定岛屿面积随时间呈线性增加, 达到最大值后, 再线性减小趋于零(图 5 (A)), 这与 Whittaker 等人^[3]的假设一致. 当岛屿面积增加时, 平衡时岛屿的物种多样性的或者潜在承载的最大物种数增加^[3], 并在岛屿面积最大时达最大值. 岛屿上实际存在的物种多样性也随岛屿面积的增加而增加, 但其最大值与岛屿面积存在一定的滞后, 在岛屿面积达最大值以后继续增加(图 5(A)). 这一格局跟 Whittaker 等人^[3,33]的描述相似. 事实上, 岛屿上实际物种多样性在达到最大承载物种数时达最大值, 之后是一个缓慢的多样性降低过程, 直到岛屿消失于海洋中(图 5(A)). 由于本研究的模型没有考虑种间相互作用, 随机绝灭是导致物种多样性降低的唯一因素, 因此, 物种多样性降低得比较慢, 最后的多样性快速降低是由于岛屿太小而无法承载过多的物种丰富度.

在岛屿发育过程中, 绝灭和成种有类似变化趋势, Whittaker 等人^[3,28]曾以示意图作了类似描述, 不

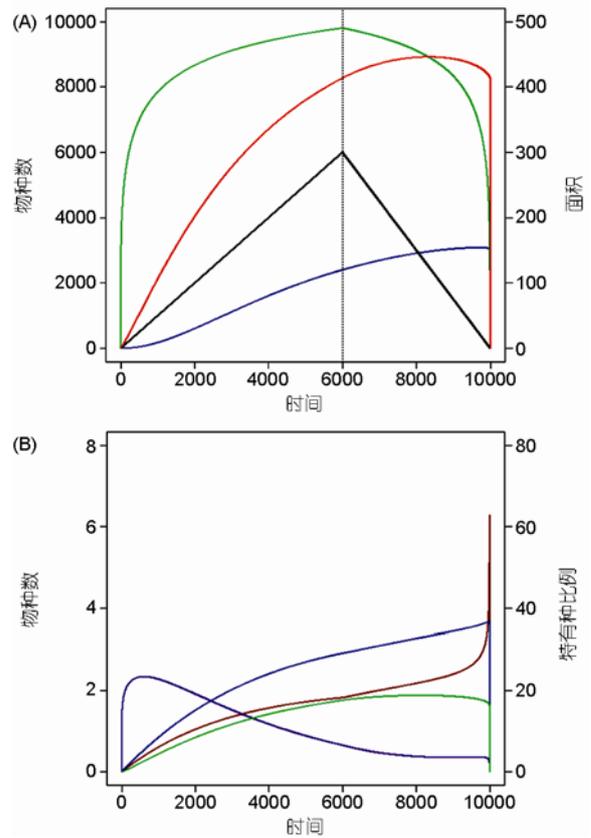


图 5 利用通用模型预测的岛屿发育过程中主要速率和岛屿物种多样性性质的变化

主要参数为: $S_M, I_0=0.8 \times 10^{-3}, E_0=0.5 \times 10^{-3}, \lambda_0=0.2 \times 10^{-3}, D=25, \theta=0.5, \mu=v=0.15, \omega=\xi=\tau=0.01$. (A) 岛屿面积、物种多样性: 与 Whittaker 等类似, 假设岛屿面积(黑线)首先随时间线性增加($A=0.05t, t \leq 6000$), 在时刻 $t=6000$ 达到最大值, 然后再线性下降为 0 ($A = \frac{3000}{4} - \frac{3}{40}t, t > 6000$); 绿线为平衡状态的物种多样性, 红线为实际的物种多样性. (B) 迁入(紫线)、绝灭(褐线)、成种(绿线)以及特有种比例(蓝线)随岛屿发育时间的变化

同之处在于, 我们预测在岛屿接近消失时, 绝灭有一个剧增而成种剧减(图 5(B)), 这种变化是由于岛屿面积急剧减小导致绝灭率增加造成的, 这种现象在古老火山岛上的石蛛属蜘蛛(*Dysdera*)中已有报道^[34]. 总体上讲, 迁入的影响与 Whittaker 等人^[3]描述的相似, 但我们预测在岛屿发育早期, 由于岛屿面积太小而只能承载很低的多样性, 因此迁移率很小; 随着迁移率快速增加, 达到最大值, 之后是一个持续的降低. 与成种率类似, 由于岛屿面积的限制, 在岛屿接近消失时, 迁入率剧减(图 5(B)). 随着岛屿的发育, 当实

际的物种多样性高于岛屿最大能承载的多样性时, 绝灭降低的物种数将超过迁入和成种所增加的物种数(图 5(A)和(B)). 特有种的数量和比例随岛屿发育时间而增加, 即使在岛屿达到最大面积并开始被侵蚀, 仍有增加, 只是在岛屿趋近消失时才存在较快的降低(图 5(A)和(B)). 由于仅仅考虑了导致物种丰富度降低的一个因素(即绝灭), 因此, 最后的降低趋势非常快. 不管如何, 我们的模型表明, 在岛屿发育的中期阶段特有种最多. 老岛比新岛普遍具更高的特有种这一格局经常在群岛中观测到^[29,30], 而最古老的岛由于面积侵蚀导致特有种比例降低^[3].

这些结果表明, 基于我们的综合模型预测的海洋岛屿发育过程中物种丰富度、特有种以及迁入, 成种和绝灭的相对贡献都与实际观测的格局类似^[3,28].

3 结论

构建综合生态、进化以及岛屿性质的理论模型是岛屿生物地理学研究的重要内容之一, 基于 Mac-

Arthur-Wilson 模型, Lomolino^[5]提出岛屿生物地理的三元框架模型来理解迁入、绝灭和成种在维持物种多样性的相对作用以及为什么岛屿具较丰富的特有种. 本研究表明, 岛屿上的成种事件在维持岛屿物种丰富度和特有种方面具重要作用, 在特定条件下, 成种对局域物种多样性的贡献最终超过迁入新增的物种数, 这一条件与单位时间单位物种的成种率、绝灭率以及岛屿性质有关. 本研究模型预测表明, 大岛具有较高、但不是最高的特有种比例. 此外, 模型还可预测岛屿发育过程中的一些关键速率、物种多样性和特有种的变化, 为观测到的物种丰富度、特有种与岛屿特征间的格局提供了机制解释. 然而, 我们的模型假设每个物种具有相同且恒定的成种率, 而实际上成种率在不同岛屿间是不同的, 并且成种率并非恒定的, 在一个较大的成种率后往往存在一个较小的时期^[23], 这有待以后进一步改进. 不论如何, 本研究模型为重新评估成种的作用以及重新分析岛屿物种多样性的数据提供了一个很好的开端, 尤其是那些偏离 MacArthur-Wilson 模型的情形.

致谢 感谢 Prof. Robert J. Whittaker 和 Fang-Liang He 提出的建设性意见.

参考文献

- 1 MacArthur R H, Wilson E O. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 1963, 17: 373–387
- 2 MacArthur R H, Wilson E O. *The theory of island biogeography*. Princeton: Princeton University Press, 1967
- 3 Whittaker R J, Triantis K A, Ladle R J. A general dynamic theory of oceanic island biogeography. *J Biogeogr*, 2008, 35: 977–994
- 4 Wu J, Vankat J L. *Island biogeography: theory and applications*. In: Nierenberg W A, ed. *Encyclopedia of Environmental Biology*. San Diego: Academic Press, 1995. 371–379
- 5 Lomolino M V. A call for a new paradigm of island biogeography. *Glob Ecol Biogeogr*, 2000, 9: 1–6
- 6 Losos J B, Schluter D. Analysis of an evolutionary species-area relationship. *Nature*, 2000, 408: 847–850
- 7 Wilson E O, Taylor R W. An estimate of the potential evolutionary increase in species density in the Polynesian ant fauna. *Evolution*, 1967, 21: 1–10
- 8 Darwin C. *The origin of species*. London: John Murray, 1859
- 9 Emerson B C, Kolm N. Species diversity can drive speciation. *Nature*, 2005, 434: 1015–1017
- 10 Goldberg J, Trewick S A, Paterson A M, et al. Evolution of New Zealand's terrestrial fauna: a review of molecular evidence. *Philos Trans R Soc B Biol Sci*, 2008, 363: 3319–3334
- 11 Kim S-C, McGowen M R, Lubinsky P, et al. Timing and tempo of early and successive adaptive radiations in Macaronesia. *PLoS ONE*, 2008, 3: e2139.doi:10.1371/journal.pone.0002139
- 12 Stepan S J, Zawadzki C, Heaney L R. Molecular phylogeny of the endemic Philippine rodent *Apomys* (Muridae) and the dynamics of diversification in an oceanic archipelago. *Biol J Linn Soc*, 2003, 80: 699–715
- 13 Ricklefs R E. Estimating diversification rates from phylogenetic information. *Trends Ecol Evol*, 2007, 22: 601–610
- 14 Hubbell S P. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton: Princeton University Press, 2001
- 15 Heaney L R. Dynamic disequilibrium: a long-term, large-scale perspective on the equilibrium model of island biogeography. *Glob Ecol*

- Biogeogr, 2000, 9: 59–74
- 16 Brown J H, Lomolino M V. Concluding remarks: historical perspective and the future of island biogeography theory. *Glob Ecol Biogeogr*, 2000, 9: 87–92
 - 17 Chen X Y, He F. Speciation and endemism under the model of island biogeography. *Ecology*, 2009, 90: 39–45
 - 18 Gilpin M E, Diamond J M. Calculation of immigration and extinction curves from the species-area-distance relation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1976, 73: 4130–4134
 - 19 He F, Gaston K J, Connor E F, et al. The local-regional relationship: immigration, extinction, and scale. *Ecology*, 2005, 86: 360–365
 - 20 Wu J, Vankat J L. A system dynamics model of island biogeography. *Bullet Mathem Biol*, 1991, 53: 911–940
 - 21 Brown J H, Kodric-Brown A. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology*, 1977, 58: 445–449
 - 22 Roos M C, Kebler P J, Gradstein S A, et al. Species diversity and endemism of five major Malesian islands: diversity-area relationships. *J Biogeogr*, 2004, 31: 1893–1908
 - 23 Gavrillets S, Losos J B. Adaptive radiation: contrasting theory with data. *Science*, 2009, 323: 732–737
 - 24 Kisel Y, Barraclough T G. Speciation has a spatial scale that depends on levels of gene flow. *Am Nat*, 2010, 175: 316–334
 - 25 Borges P A V, Hortal J. Time, area and isolation: factors driving the diversification of Azorean arthropods. *J Biogeogr*, 2009, 36: 178–191
 - 26 Keppel G, Lowe A J, Possingham H P. Changing perspectives on the biogeography of the tropical South Pacific: influences of dispersal, vicariance and extinction. *J Biogeogr*, 2009, 36: 1035–1054
 - 27 Whittaker R J, Fernandez-Palacios J M. *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*. New York: Oxford University Press, 2007
 - 28 Whittaker R J, Triantis K A, Ladle R J. A general dynamic theory of oceanic island biogeography: extending the MacArthur–Wilson theory to accommodate the rise and fall of volcanic islands. In: Losos J B, Ricklefs R E, MacArthur R H, eds. *The theory of island biogeography revisited*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 2010. 88–115
 - 29 Borges P A V, Brown V K. Effect of island geological age on the arthropod species richness of Azorean pastures. *Biol J Linn Soc*, 1999, 66: 373–410
 - 30 Pereira H M, Proenca V M, Vicente L. Does species diversity really drive speciation? *Ecography*, 2007, 30: 328–330
 - 31 Gillespie R G, Roderick G K. Arthropods on islands: colonization, speciation, and conservation. *Annu Rev Entomol*, 2002, 47: 595–632
 - 32 Price J P, Clague D A. How old is the Hawaiian biota? Geology and phylogeny suggest recent divergence. *Philos Trans R Soc B Biol Sci*, 2002, 269: 2429–2435
 - 33 Whittaker R J, Ladle R J, Araujo M B, et al. The island immaturity-speciation pulse model of island evolution: an alternative to the “diversity begets diversity” model. *Ecography*, 2007, 30: 321–327
 - 34 Macias-Hernandez N, Oromi P, Arnedo M A. Patterns of diversification on old volcanic islands as revealed by the woodlouse-hunter spider genus *Dysdera* (Araneae, Dysderidae) in the eastern Canary Islands. *Biol J Linn Soc*, 2008, 94: 589–615