

喜马拉雅中段繁殖鸟类种域格局及 Rapoport 法则检验 ——基于 3 600 m 海拔梯度范围的数据

孙雯^{①③} 潘新园^{②#} 梁健超^③ 丁志锋^③ 周江^{①*} 胡慧建^{③*}

① 贵州师范大学生命科学学院 贵阳 550001; ② 中山大学生命科学学院 广州 510275;

③ 广东省科学院动物研究所, 广东省动物保护与资源利用重点实验室, 广东省野生动物保护与利用公共实验室 广州 510260

摘要: 物种种域的分布规律是生物地理学与生物多样性研究的热点问题。Rapoport 法则认为, 物种分布范围随海拔上升而增大, 但其适用性一直存在较大争议。喜马拉雅山脉是全球生物多样性热点地区之一, 拥有全球最广的海拔落差以及完整的垂直气候和植被带, 是验证 Rapoport 法则的理想场所。为探讨中喜马拉雅山脉吉隆沟 3 600 m 海拔梯度范围内繁殖鸟类种域分布是否符合 Rapoport 法则, 于 2012 和 2013 年的雨季, 利用样线法对中喜马拉雅吉隆沟地区的繁殖鸟类进行了 4 次调查。在海拔 1 800 ~ 5 400 m 的调查区域内, 每 300 m 海拔梯度布设调查样线 3 条, 共计 36 条样线。调查共记录到繁殖鸟类 169 种, 种域范围低频方向呈明显偏右分布。平均种域为 $(1\ 642.29 \pm 544.63)$ m, 中值为 728.5 m。其中, 种域最大为 3 300 m。分别使用 Stevens 方法、中点法、逐种法、Pagel 法和四分法对调查数据进行处理, 采用线性回归方程验证其是否符合 Rapoport 法则。结果表明, Rapoport 法则的有效性 with 验证方法有关, Stevens 方法、中点法、逐种法均不支持 Rapoport 法则, 而 Pagel 法和四分法支持 Rapoport 法则。综合表明, 吉隆沟繁殖鸟类种域海拔格局对 Rapoport 法则的支持较弱, 说明 Rapoport 法则在该区域适用性较差。

关键词: 鸟类; Rapoport 法则; 喜马拉雅山脉; 吉隆沟

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2021) 03-358-09

Species Range Pattern of Breeding Birds in the Middle Part of the Himalayas with a Test of Rapoport's Rule——Based on Data from an Altitude Gradient of 3 600 m

SUN Wen^{①③} PAN Xin-Yuan^{②#} LIANG Jian-Chao^③ DING Zhi-Feng^③
ZHOU Jiang^{①*} HU Hui-Jian^{③*}

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31400361, 31901220);

* 通讯作者, E-mail: zhoujiang@ioz.ac.cn, 13922339577@139.com;

第一作者介绍 孙雯, 女, 硕士; 研究方向: 野生动物保护及其利用; E-mail: 519004267@qq.com;

共同第一作者 潘新园, 男, 博士后; 研究方向: 群落生态学; E-mail: panxinyuan1986@126.com。

收稿日期: 2020-06-07, 修回日期: 2021-01-18 DOI: 10.13859/j.cjz.202103005

① *School of Life Sciences, Guizhou Normal University, Guiyang 550001*; ② *School of Life Sciences, Sun Yat-Sen University, Guangzhou 510275*; ③ *Guangdong Key Laboratory of Animal Conservation and Resource Utilization, Guangdong Public Laboratory of Wild Animal Conservation and Utilization, Institute of Zoology, Guangdong Academy of Sciences, Guangzhou 510260, China*

Abstract: The distribution rule of species range is a hotspot in the study on biogeography and biodiversity. According to the Rapoport's law, it is believed that the range of species distribution increases as the altitude rises, but its applicability has been controversial. The Himalayas is one of the global biodiversity hotspots, with the largest altitude differences and complete vertical climate and vegetation zones in the world, so it is an ideal place to verify the Rapoport's law. In order to investigate whether the species distribution of breeding birds within 3 600 m altitude gradient of Gyirong Valley section in the Middle Himalayas is in accordance with the Rapoport's law, four surveys on breeding birds in Gyirong Valley section of the Middle Himalayas were carried out in rainy seasons of 2012 and 2013 using the line transect method. A total of 36 line transects were set up at an altitude range from 1 800 m to 5 400 m, with three line transects every 300 m altitude gradient (Fig. 1). A total of 169 species of breeding birds were recorded in the survey, and the species range was significantly skewed to the right (the average was $1\,642.29 \pm 544.63$ m, the median was 728.5 m, and the maximum was 3 300 m, Fig. 2). Then, Stevens method, middle point method, Cross-species method, Pagel method and quartic method were used respectively to process the data, and the equation of linear regression was used to verify whether its complying with the Rapoport law. The results showed that the effectiveness of the Rapoport's law was related to the verification method. Stevens's method, middle point and Cross-species method did not support the Rapoport's law, while Pagel method ($R^2 = 0.533$) and quartic method ($R^2 = 0.382$) supported the Rapoport's law (Fig. 3). The comprehensive results demonstrated that the altitude pattern of breeding birds in Gyirong valley section presented a weak support for the Rapoport's law, showing less applicable in this section.

Key words: Birds; Rapoport's rule; Himalayas; Gyirong Valley

种域 (species range) 是指物种分布范围的大小 (Sax 2001, 罗振华 2012)。对于物种种域的地理分布规律及其成因的研究一直都是生物多样性研究的热点问题之一 (Wang et al. 2007, 郑智等 2014)。尤其是, 随着近年来人类活动的进一步增强, 气候及土地利用等环境变化对物种种域的影响日深 (沈泽昊等 2009)。在此背景下研究种域分布规律有助于为生物多样性保护提供基础资料。

早在 20 世纪 70 年代, Eduardo H. Rapoport 首先在研究美洲大陆哺乳动物不同亚种之间种域时, 发现了低纬度亚种趋于拥有较小的地理分布幅, 而高纬度亚种趋于拥有较大的地理分布幅这一现象 (Simberloff et al. 1983)。1989

年 Stevens 在对美洲大陆不同类群生物的纬度分布研究时再次发现了这一规律, 并将其命名为“Rapoport 法则”。随后, 对其重新进行了定义, 即随着生物地理梯度的变化 (包括纬度、海拔、海洋深度等), 在某一特定点上, 生物类群单元 (如科、属、种、亚种等) 的平均分布宽度与该类群单元在该梯度的相对位置存在着相关关系 (Stevens 1996)。

自 Rapoport 法则提出后就受到来自各界的广泛关注, 一度被认为是“第二可靠 (robust)”的生物地理格局 (Sax 2001)。许多研究者从不同类群 (Bhattarai et al. 2006, McCain et al. 2013, 郑智等 2014, 王同亮等 2015)、方法 (Colwell et al. 1994, Ruggiero et al. 2007, 梁

军等 2010) 上进行大量验证, 但都未能得到一致的结果。因此, 物种种域的分布规律一直处于争议之中, 特别是关于 Rapoport 法则在海拔梯度上的有效性问题, 引起了研究者的热烈讨论。其中, 验证方法是导致 Rapoport 法则适用性问题的一个重要因素 (Gaston et al. 1998, Bernhard 2006)。目前常用的方法有 Stevens 方法、Pagel 方法、中点法、逐种法 (沈泽昊等 2009)。前三者均是分析每个海拔梯度物种的平均种域与海拔梯度的线性回归关系, 不同在于 Stevens 方法中物种的平均种域是某海拔梯度内所有物种种域的平均 (Stevens 1992); 中点法中平均种域是分布中点位落在某海拔梯度内的物种其种域的平均 (Rohde 1992); Pagel 方法中平均种域是海拔分布上限落在某海拔梯度内物种的种域平均 (Pagel et al. 1991); 而逐种法把每一个物种作为一个独立的数据点, 以物种分布范围的中点和分布范围的值作出 x 、 y 轴, 然后进行线性回归 (Letcher et al. 1994)。四种方法均存在不同缺陷, Stevens 法受数据空间自相关的影响较大 (Rohde 1992); 中点法和 Pagel 法受到研究区域几何边界的影响较大 (Letcher et al. 1994, Zapata et al. 2003); 逐种法不能较好地排除物种丰富度差异带来的影响 (Letcher et al. 1994, 卢绮妍等 2009)。因此, 关于 Rapoport 法则的验证需要从多个方面进行综合分析。

喜马拉雅山脉是全球生物多样性研究的热点地区之一 (Myers et al. 2000), 具有全球最广的海拔范围以及完整的气候、植被垂直变化带, 是研究物种丰富度海拔分布规律及验证 Rapoport 法则的理想场所。目前该地区海拔格局的研究主要集中在物种丰富度方面, 如植物类群 (Grytnes et al. 2002, Bhattarai et al. 2006, Acharya et al. 2011)、兽类 (Hu et al. 2017, 胡一鸣等 2018)、鸟类 (Pan et al. 2016)、两栖爬行类 (潘虎君等 2013), 而有关 Rapoport 法则的研究, 则比较薄弱 (Price et al. 2014, Joshi et al. 2015)。本研究在分析喜马拉雅山脉中段吉隆沟

繁殖鸟类种域的垂直格局的基础上, 利用 5 种主要方法检验 Rapoport 法则在该地区的有效性。所得研究结果有助于进一步了解当地物种分布规律、生态系统状态及变化趋势, 为制定更加有效的保护措施提供科学依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

吉隆沟 ($28^{\circ}15' \sim 29^{\circ}0' N$, $85^{\circ}6' \sim 85^{\circ}41' E$) 是喜马拉雅山脉中段南坡的五大峡谷之一, 位于西藏自治区日喀则地区吉隆县, 东为聂拉木县, 西、北面以喜马拉雅山脉为界, 南与尼泊尔联邦民主共和国相邻。沟内地势北高南低, 海拔从最低处的热索村 (1 700 m) 到最高处的马拉山 (5 770 m), 落差超过 4 000 m, 水平距离约 80 km。沟内地貌以高山峡谷为主, 吉隆藏布南北蜿蜒, 受印度洋暖湿气流影响, 水汽自南往北沿沟谷输送, 并沿海拔梯度上依次递减, 形成从低海拔亚热带山地季风气候到高海拔高寒冷湿气候的垂直分异。受此影响, 植被分布垂直地带性明显, 由低至高大致分为常绿阔叶林带、针阔混交林带、暗针叶林带、灌丛、草甸带和高山冰原带。沟内雨季为每年的 5 月至 10 月, 年降水量 1 000 mm 左右, 平均气温 $11.5^{\circ}C$ 。

1.2 调查方法

繁殖鸟类调查在吉隆沟内海拔 1 800 ~ 5 400 m 区间开展。低于 1 800 m 海拔为特耳苏里河; 高于 5 400 m 为悬崖和冰川而不可达。以 300 m 为跨度将上述海拔区间划分为 12 个海拔带。根据繁殖鸟类栖息生境及环境可达性, 在每个海拔带内布设调查样线 3 条, 共布设了 36 条样线, 样线长度 2 000 ~ 3 000 m, 各海拔段样线总长度为 7 500 m, 样线总长度 90 000 m (图 1)。

在 2012 和 2013 年雨季, 具体为 2012 年 5 和 6 月、8 月、9 和 10 月以及 2013 年 7 和 8 月, 调查并记录样线两侧 50 m 以内看到或听到的繁殖鸟种类和数量。调查时间根据当地实

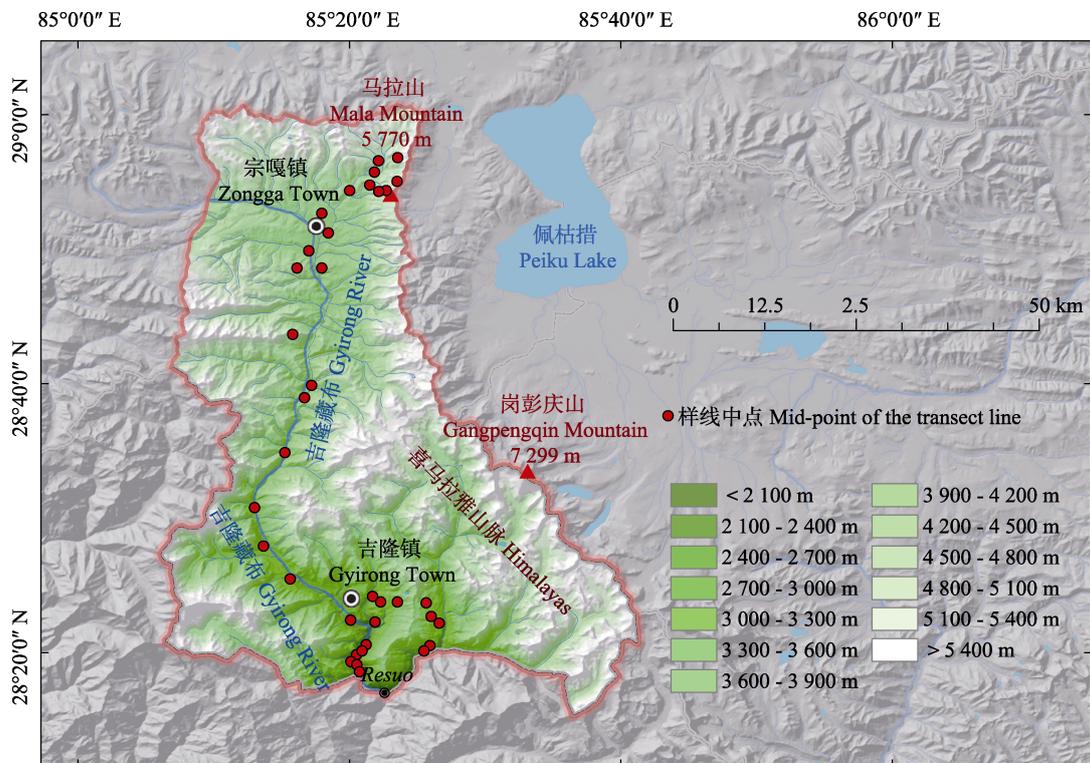


图 1 研究地位置示意图 (图中红点为样线所在位置)

Fig. 1 Location of study area (The red dots in the figure are the locations of the sample lines)

际情况定为日出后半时至中午, 下午 3 时至日落前半小时。因鸟类在中午或较为恶劣的天气情况下活动频率不高, 为避免此现象影响调查结果, 故在中午或较为恶劣的天气情况下不进行调查。物种鉴定主要参照《中国鸟类野外手册》(约翰·马敬能等 2000) 和 *Birds of Nepal* (Richard et al. 2000)。繁殖鸟类分类系统参照《中国鸟类分类与分布名录》(第 2 版)(郑光美 2011)。调查人员均多年从事野外调查工作, 具有丰富的调查经验。

1.3 繁殖鸟类垂直分布幅的确定

为了避免候鸟迁徙带来的影响, 本文仅对野外调查中所记录的繁殖鸟(留鸟、夏候鸟)进行分析。在分析时对物种的海拔分布范围进行插值, 即认为一个物种在它的最高分布海拔和最低分布海拔之间是连续分布的 (Colwell et al. 2004, McCain 2004, Wu et al 2013)。物

种的海拔分布范围定义为物种分布的海拔上限减去海拔下限, 在分析物种海拔格局时按 300 m 梯度对插值后的丰富度进行统计。而在对海拔梯度上的 Rapoport 法则进行检验时, 为方便与前人研究比较, 按照研究惯例将 1 800 ~ 5 400 m 海拔区间划分为 36 个 100 m 的海拔带进行分析 (Colwell et al. 1994, Bhattarai et al. 2006, 卢绮妍等 2009, 郑智等 2014), 对只有一个海拔分布记录的物种, 以其记录点为中点, 上下各扩展 50 m 作为该物种的种域范围; 对于有分布上下限但两者之差不足 100 m 的物种, 以其原有分布中点为中点将种域范围扩展为 100 m (Stevens 1992)。最后根据国际惯例, 按照低频方向来确定其种域范围的偏向。

1.4 海拔 Rapoport 法则验证

采用 Stevens 方法、Pagel 方法、中点法、逐种法和基于小分布范围物种的四分法这 5 种

基本算法, 验证研究地区的繁殖鸟类分布范围是否符合 Rapoport 法则。

Stevens 法是通过计算出某海拔梯度内出现的所有物种的种域平均值 (Stevens 1992), 然后以线性回归模型的斜率来判断是否支持 Rapoport 法则。此次研究以每 100 m 为一个海拔梯度, 计算每个海拔梯度内出现所有鸟类的种域平均值。以海拔梯度为横坐标, 各鸟类的种域宽度为纵坐标作图, 根据线性回归来验证是否支持 Rapoport 法则。

中点法是首先统计出各海拔梯度内每个物种的分布中点, 然后确定其是否此在海拔梯度内, 计算出某海拔梯度内所有物种的种域分布中点坐落在此海梯度段内物种的种域平均值 (Rohde 1992)。此次调查统计每 100 m 海拔梯度内每种鸟的分布中点位于每一海拔梯度种域的平均值, 然后以各海拔梯度为横坐标, 平均种域值为纵坐标作图, 最后用线性回归来验证 Rapoport 法则。

Pagel 方法中平均种域的计算方法是统计出每个海拔梯度上分布的所有物种种域的最高海拔, 之后计算出落在此海拔梯度内的所有物种种域最高值的平均值 (Pagel et al. 1991)。本研究以每种鸟类的种域最高海拔位置, 且坐落在此海拔梯度内的物种作为基础数据, 得到海拔位置与平均种域的关系, 最后以各海拔梯度为横坐标, 平均种域宽为纵坐标作图, 然后进行线性回归验证。

逐种法把每个海拔梯度范围内出现的所有物种都作为一个单独的数据, 以点的形式在图中显现, 以每个物种种域的中点作为横轴, 其分布范围作为纵轴作图。此次研究将所有海拔梯度中出现的鸟类种域的中点作为基础数据进行制图, 然后进行线性回归 (Letcher et al. 1994), 并以其斜率正负来判断是否支持 Rapoport 法则, 如果是正值, 则为支持 Rapoport 法则; 相反, 则不支持 Rapoport 法则。

除以上方法外, McCain 等 (2013) 提出基于小分布范围物种的四分法, 即分布范围值小

于研究海拔区间四分之一的物种归入小分布范围种, 统计每个梯度内分布的小分布范围种的物种数量, 检验小分布范围种是否主要分布于低海拔地区, 且数量沿着海拔上升而单调递减。

本文利用普通最小二乘法回归 (ordinary least square, OLS) 来检验上述各物种平均种域与海拔之间关系是否符合 Rapoport 法则, OLS 通过 R 软件计算获得。

2 结果

2.1 吉隆沟繁殖鸟类海拔种域大小

调查共记录了繁殖鸟类 169 种, 分属于 11 目 41 科 100 属。种域范围按照低频方向呈明显偏右分布, 平均为 $(1\ 642.29 \pm 544.63)$ m, 中位数为 728.5 m。其中, 种域最大为 3 300 m, 共 2 种繁殖鸟类, 占本调查地区繁殖鸟类种数的 1.2%; 种域最小为 300 m, 共 53 种繁殖鸟类, 占全部繁殖鸟类种数的 31.4%; 90.5% 的物种 (153 种) 海拔种域小于 1 800 m (研究海拔范围的一半), 仅有 9.5% 的物种 (16 种) 海拔种域大于 1 800 m (图 2)。

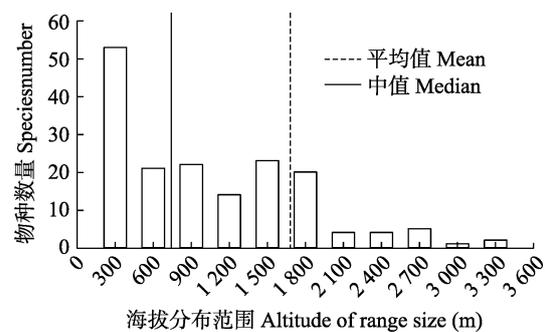


图 2 吉隆沟繁殖鸟类海拔分布范围

Fig. 2 Elevational range size of breeding birds in Gyirong valley

2.2 海拔梯度上 Rapoport 法则的检验

2.2.1 Stevens 方法 Stevens 方法的结果显示, 与 Rapoport 法则预测相反, 每个 100 m 海拔带内所有物种的平均海拔分布范围值总体上沿海拔梯度的上升呈现下降趋势, 在高海拔地

区出现波动, 检验结果不支持 Rapoport 法则 ($\beta = -0.013$, $r^2 = 0.028$, $P = 0.327$, 图 3a)。

2.2.2 中点法 通过统计各海拔段内所有鸟类种域分布中点坐落在该海拔带内的物种种域数值的平均值, 利用线性回归方程, 验证调查范围内以每 100 m 海拔带内物种分布范围的平均值是否符合 Rapoport 法则。通过中点法所得物种种域数值的平均值沿海拔梯度呈现出一个单峰格局, 说明检验结果不支持 Rapoport 法则

($\beta = -0.005$, $r^2 = 0.000\ 098$, $P = 0.958$, 图 3b)。

2.2.3 Pagel 方法 采用 Pagel 方法得出物种分布范围在总体上呈现出沿海拔梯度上升而上升的趋势, 物种的平均分布范围值与海拔呈显著的正相关关系, 该结果支持 Rapoport 法则 ($\beta = 0.357$, $r^2 = 0.533$, $P < 0.01$, 图 3c)。

2.2.4 逐种法 逐种法得到的结果总体上为一个三角形的格局, 检验结果不支持 Rapoport

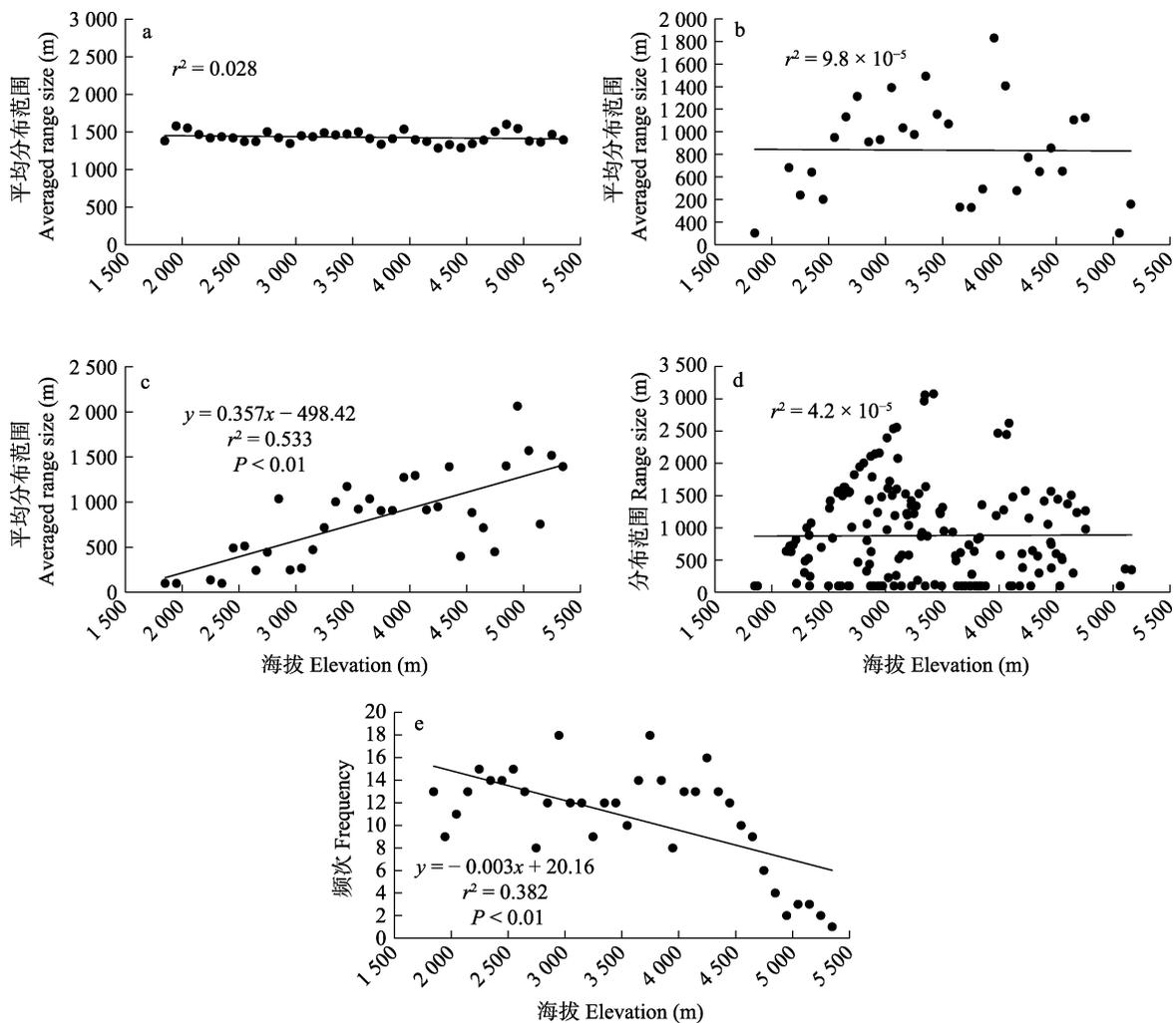


图 3 不同方法对海拔梯度上 Rapoport 法则的检验

Fig. 3 Test of the Rapoport's rule along elevational gradient by different method

a. Stevens 方法; b. 中点法; c. Pagel 方法; d. 逐种法; e. 四分法。

a. Stevens's method; b. Mid-point method; c. Pagel's method; d. Cross-species method; e. Quartile method.

法则 ($\beta = 0.006$, $r^2 = 0.000\ 042$, $P = 0.934$, 图 3d)。

2.2.5 四分法 各海拔梯度内小范围分布的物种数随海拔上升呈现下降趋势, 检验结果支持 Rapoport 法则 ($\beta = -0.003$, $r^2 = 0.382$, $P < 0.01$, 图 3e)。

3 讨论

3.1 吉隆沟繁殖鸟垂直种域格局

吉隆沟繁殖鸟类的垂直种域根据其低频方向呈明显偏右分布, 表明大部分繁殖鸟类的种域跨度较小, 仅有少部分物种占据较大海拔分布范围。造成该结果的原因可能是在海拔垂直梯度上的能量、水分、植被等环境因子变化相对于纬度而言更为明显与剧烈 (McCain 2009)。因此, 大部分物种的生态位均受制于其对应的小范围梯度内。另外, 由于受到地理区域边界对物种分布范围的限制, 越靠近边界地带物种分布区重叠越少, 物种丰富度越低; 越靠近中心地带不同物种分布区重叠越大, 物种丰富度越高, 就此形成由两边向中间物种丰富度及物种分布范围逐渐过渡的生物多样性格局 (Colwell et al. 1994, 王襄平等 2009), 即中域效应 (mid-domain effect, MDE)。如, 在陆地上生活的动物, 不会进入到水域生活 (Colwell 2006)。所以生活在区域周边的生物, 正是因为受到这种地理边界的限制, 导致其种域减少; 相反, 生活在中心区域的物种不受到其分布区的影响, 因此其种域较大 (Colwell et al. 1994, 2000, Colwell 2006)。表明地理区域边界的限制将导致物种分布范围在区域中心重叠, 所以区域中心的物种种域可能要大于周边 (Sanders 2002), 从而影响了所观测到的格局。

3.2 不同方法对 Rapoport 法则有效性的验证

通过分析吉隆沟繁殖鸟类种域海拔格局, 结果显示, Pagel 方法和四分法支持 Rapoport 法则, Stevens 方法、中点法和逐种法均不支持 Rapoport 法则。前人研究也发现, 无论从纬度还是海拔上对 Rapoport 法则的验证, 不同方法

往往不能得出一致结果 (沈泽昊等 2009, 张婉君等 2010, McCain et al. 2013)。目前常用的检验方法都存在一定的缺陷, 如 Stevens 方法在统计各个海拔带的物种时, 种域宽的物种会被重复计入, 数据存在不独立的问题。如此次研究中样线设定以每 100 m 的海拔落差为一个海拔梯度, 鸟类移动快速, 且调查范围为一条沟谷, 所以很容易造成重复计数的情况, 造成数据不独立。Rohde (1992) 指出了该问题, 并且提出了中点法。中点法中种域较宽的物种归属的海拔段 (分布海拔区间的中点) 往往会位于研究海拔段的中段, 而海拔段的两端更容易记录到窄域物种, 使之容易受到中域效应的影响, 得到的结果往往是一个单峰格局。调查中鸟类的种域宽窄也同样受到调查的影响, 由于调查的局限性可能会导致种域统计偏差, 加之中域效应的影响, 本研究采用中点法便得出了单峰格局的结果。逐种法则因针阔混交林生态系统中物种丰富度较高, 容易汇集窄域、宽域的物种, 因此对统计分析造成影响 (沈泽昊等 2009)。对于研究区域的针阔混交林部分, 生态环境较为复杂, 物种丰富度较高, 容易对逐种法的结果造成影响。不同检验方法的缺陷在一定程度上限制了 Rapoport 法则的发展 (卢绮妍等 2009, 张婉君等 2010), 目前, 尚未有一种方法被广泛认可。因此, 在实际运用中经常将不同方法进行搭配使用, 综合检验结果来判断 Rapoport 法则的存在与否。

3.3 关于 Rapoport 法则的普适性

本文中仅 Pagel 方法和四分法支持 Rapoport 法则, 但两者回归分析得到的决定系数 r^2 不高 (< 0.533)。在吉隆沟, 尽管温度、降雨量等气候因子沿海拔的升高递减, 但气候稳定性、植被覆盖、生境异质性等环境因子却呈单峰乃至多峰分布 (胡一鸣等 2018)。此外, 物种丰富度的分布格局同样被认为是影响 Rapoport 法则有效性的因素, 尤其物种丰富度沿海拔梯度上升呈现出单峰模式分布格局的区域中, Rapoport 法则较不明显 (Sanders 2002, Almeida-

Neto et al. 2006, Bhattarai et al 2006)。根据之前的研究结果, 吉隆沟繁殖鸟类丰富度为单峰分布格局 (胡一鸣 2014)。这可能是导致吉隆沟繁殖鸟类种域垂直分布格局总体上仅两种方法支持其符合 Rapoport 法则的原因。该研究结果与过去对喜马拉雅山脉植物的验证结果相符 (Vetaas et al. 2002, Bhattarai et al. 2006), 因此在一定程度上对 Rapoport 法则的普适性提出了挑战。或许, 正如部分研究者所言, Rapoport 法则只是在特定环境条件下的区域性现象, 不具备普适性 (Rohde 1996, Gaston et al. 1998, McCain et al. 2013)。但无论 Rapoport 法则是具有普适性的法则还是仅为区域现象, 对 Rapoport 法则的不断验证与解释的过程, 极大地丰富了研究者对物种分布格局及其潜在机制的认识, 因此它对推动宏观生态学与生物地理学的发展所作的贡献是毋庸置疑的。

致谢 感谢西藏珠穆朗玛峰国家级自然保护区管理局局长曹天堂、副局长普琼、科长拉巴次仁以及吉隆管理分局前局长次日桑多、局长达琼等对本研究的大力支持, 同时感谢李晶晶、曹宏芬、谢莉、胡一鸣等在野外调查及数据分析处理过程中给予的帮助。

参 考 文 献

- Acharya B K, Chettri B, Vijayan L, et al. 2011. Distribution pattern of trees along an elevation gradient of Eastern Himalaya, India. *Acta Oecologica*, 37(4): 329–336.
- Almeida-Neto M, Machado G, Pinto-da-Rocha R, et al. 2006. Harvestman (Arachnida: Opiliones) species distribution along three Neotropical elevational gradients: an alternative rescue effect to explain Rapoport's rule? *Journal of Biogeography*, 33(2): 361–375.
- Bernhard H. 2006. Latitudinal and altitudinal diversity patterns and Rapoport effects in north-west European land snails and their causes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 82(2): 309–323.
- Bhattarai K R, Vetaas O R. 2006. Can Rapoport's rule explain tree species richness along the Himalayan elevation gradient, Nepal? *Diversity & Distributions*, 12(4): 373–378.
- Colwell R K. 2006. RangeModel: A Monte-Carlo Simulation Tool for Assessing Geometric Constraints on Species Richness, Version 5. [S/OL]. [2020-03-14]. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/rangemodel>.
- Colwell R K, Hurtt G C. 1994. Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *The American Naturalist*, 144(4): 570–595.
- Colwell R K, Lees D C. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 15(2): 70–76.
- Colwell R K, Rahbek C, Gotelli N J. 2004. The mid-domain effect and species richness patterns: what have we learned so far? *American Naturalist*, 163(3): E1–E23.
- Gaston K J, Blackburn T M, Spicer J I. 1998. Rapoport's rule: Time for an epitaph? *Trends in Ecology & Evolution*, 13(2): 70–74.
- Grytnes J A, Vetaas O R. 2002. Species richness and altitude: a comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. *The American Naturalist*, 159(3): 294–304.
- Hu Y M, Jin K, Huang Z, et al. 2017. Elevational patterns of non-volant small mammal species richness in Gyirong Valley, Central Himalaya: Evaluating multiple spatial and environmental drivers. *Journal of Biogeography*, 44(12): 2764–2777.
- Joshi K, Bhatt D. 2015. Avian species distribution along elevation at Doon Valley (foot hills of western Himalayas), Uttarakhand, and its association with vegetation structure. *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, 8(2): 158–167.
- Letcher A J, Harvey P H. 1994. Variation in geographical range size among mammals of the Palearctic. *The American Naturalist*, 144(1): 30–42.
- McCain C M. 2004. The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. *Journal of Biogeography*, 31(1): 19–31.
- McCain C M. 2009. Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 18(3): 346–360.
- McCain C M, Knight K B. 2013. Elevational Rapoport's rule is not pervasive on mountains. *Global Ecology and Biogeography*, 22(6): 750–759.
- Myers N, Mittermeier R A, Mittermeier C G. 2000. Biodiversity hotspot for conservation priorities. *Nature*, 403(6772): 853–858.
- Pagel M D, May R M, Collie A R. 1991. Ecological aspects of the

- geographical distribution and diversity of mammalian species. *The American Naturalist*, 137(6): 791–815.
- Pan X Y, Ding Z F, Hu Y M, et al. 2016. Elevational pattern of bird species richness and its causes along a central Himalaya gradient, China. *PeerJ*, 4(11): 26–36.
- Price T D, Hooper D M, Buchanan C D, et al. 2014. Niche filling slows the diversification of Himalayan songbirds. *Nature*, 509(7499): 222–225.
- Richard G, Carol I, Tim I. 2000. *Birds of Nepal*. New Jersey: Princeton University Press, 1–288.
- Rohde K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: The search for the primary cause. *Oikos*, 65(3): 514–527.
- Rohde K. 1996. Rapoport's rule is a local phenomenon and cannot explain latitudinal gradients in species diversity. *Biodiversity Letters*, 3(1): 10–13.
- Ruggiero A, Wrenkraut V. 2007. One-dimensional analyses of Rapoport's rule reviewed through meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 16(4): 401–414.
- Sanders N J. 2002. Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography*, 25(1): 25–32.
- Sax D F. 2001. Latitudinal gradients and geographic ranges of exotic species: Implications for biogeography. *Journal of Biogeography*, 28(1): 139–150.
- Simberloff D, Rapoport E H, Drausal B. 1983. Areography geographical strategies of species. *Journal of Biogeography*, 10(2): 161–163.
- Stevens G C. 1989. The latitudinal gradients in geographical range: how so many species co-exist in the tropics. *The American Naturalist*, 133(2): 240–256.
- Stevens G C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *American Naturalist*, 140(6): 893–911.
- Stevens G C. 1996. Extending Rapoport's rule to Pacific marine fishes. *Journal of Biogeography*, 23(2): 149–154.
- Vetaas O R, John A G. 2002. Distribution of vascular plant species richness and endemic richness along the Himalayan elevation gradient in Nepal. *Global Ecology and Biogeography*, 11(4): 291–301.
- Wang Z H, Tang Z Y, Fang J Y. 2007. Altitudinal patterns of seed plant richness in the Gaoligong Mountains, south-east Tibet, in China's mountains. *Diversity and Distributions*, 13(6): 845–854.
- Wu Y, Colwell R K, Rahbek C, et al. 2013. Explaining the species richness of birds along a subtropical elevational gradient in the Hengduan Mountains. *Journal of Biogeography*, 40(12): 2310–2323.
- Zapata F A, Gaston K J, Chown S L. 2003. Mid-domain models of species richness gradients: assumptions, methods and evidence. *Journal of Animal Ecology*, 72(4): 677–690.
- 胡一鸣. 2014. 喜马拉雅山陆生脊椎动物物种多样性垂直分布格局研究. 北京: 中国科学院动物研究所博士学位论文, 117–118
- 胡一鸣, 梁健超, 金崑, 等. 2018. 喜马拉雅山哺乳动物物种多样性垂直分布格局. *生物多样性*, 26(2): 191–201.
- 梁军, 沈泽昊. 2010. 关于种域的 Rapoport 法则检验、算法比较及中域效应消减——以云南无量山种子植物为例. *山地学报*, 28(5): 526–533.
- 卢绮妍, 沈泽昊. 2009. 神农架海拔梯度上的植物种域分布特征及 Rapoport 法则检验. *生物多样性*, 17(6): 644–651.
- 罗振华. 2012. 中国陆生脊椎动物物种多样性和陆生哺乳动物种域分布格局及气候变化对青藏高原有蹄类动物分布的影响. 北京: 中国科学院动物研究所博士学位论文, 11–12.
- 潘虎君, 杨道德, 覃海华, 等. 2013. 珠穆朗玛峰国家级自然保护区两栖爬行动物多样性及区系. *生物多样性*, 21(5): 610–615.
- 沈泽昊, 卢绮妍. 2009. 物种分布区范围地理格局的 Rapoport 法则. *生物多样性*, 17(6): 560–567.
- 王同亮, 程林, 兰文军, 等. 2015. 江西武夷山国家级自然保护区两栖动物多样性及海拔分布特点. *生态学杂志*, 34(7): 2009–2014.
- 王襄平, 方精云, 唐志尧. 2009. 中域效应假说: 模型、证据和局限性. *生物多样性*, 17(6): 568–578.
- 约翰·马敬能, 卡伦·菲利普斯, 何芬奇. 2000. *中国鸟类野外手册*. 湖南: 湖南教育出版社, 1–570.
- 张婉君, 卢绮妍, 梁军, 等. 2010. 台湾维管束植物物种丰富度和种域宽度的海拔格局及对 Rapoport 法则的检验. *生物多样性*, 18(3): 312–322.
- 郑光美. 2011. *中国鸟类分类与分布名录*. 北京: 科学出版社, 1–401.
- 郑智, 龚大洁, 孙呈祥, 等. 2014. 白水江自然保护区两栖爬行动物物种丰富度和种域海拔梯度格局及对 Rapoport 法则的验证. *生态学杂志*, 33(2): 537–546.