

# 物种丰富度垂直分布格局及影响机制

吴永杰<sup>①②</sup> 雷富民<sup>①\*</sup>

① 中国科学院动物研究所动物进化与系统学国家重点实验室 北京 100101

② 中国科学院大学 北京 100049

**摘要:** 物种丰富度分布格局是一定地域内物种丰富度沿三维空间的立体分布,包括物种丰富度在经度、纬度和垂直梯度(海拔高度和海水深度)三个维度上的空间分异。近年来物种多样性的垂直分布格局与机制研究得到了生物地理学家和生态学家的重视。物种丰富度的垂直分布格局存在多种类型,但随海拔增加而物种数减少的单调递减模型和中海拔物种丰富度最高的单峰模型较为常见。目前在机制研究中验证较多的是气候稳定性、生物因子(种间相互作用)、能量、生境异质性、干扰、进化时间、物种分化速率、面积、中域效应(mid-domain effect)、生态位保守性(niche conservatism)等假说和机制。物种丰富度的分布格局是多方面因素综合作用的结果;由于地理、地形、气候、地质演化历史、物种库和进化历史、物种分化速率、干扰等差异,在不同地区存在着特别的物种丰富度空间分布格局和机制;处于同一地区的不同类群的物种也因进化扩散历史和生态适应能力不同而呈现多样化的分布格局。因此,对不同地区和类群的物种丰富度格局和机制进行研究应具体分析后才能得到可信结论。

**关键词:** 物种多样性;物种丰富度;垂直分布;格局;机制

中图分类号:Q958 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2013)05-797-11

## Species Richness Patterns and Mechanisms along the Elevational Gradients

WU Yong-Jie<sup>①②</sup> LEI Fu-Min<sup>①\*</sup>

① *Key Laboratory of the Zoological Systematics and Evolution, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;* ② *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*

**Abstract:** Species richness pattern is a stereo pattern that distributing within a certain land area, it includes three-dimensional distribution of species richness that occurring in longitude, latitude and vertical (elevation above sea level and depth under sea level) gradients. In recent years, species richness patterns and underlying mechanisms along the elevational gradient have been widely depicted by biogeography scientists and ecologists. Despite species richness patterns along the elevational gradient are very diverse; two universal patterns are widely reported: species richness decreases as the elevation increasing and species richness peaks at mid-elevations. Climate stability, biological factors (interspecies interaction), energy, habitat heterogeneity, disturbances, evolutionary time, speciation rate, area, mid-domain effect, niche conservatism are widely used in explaining the disparity of species richness patterns. One consensus among these related studies is that species richness pattern is driven by multiple factors and also the comprehensive interactions among driving factors. Species richness pattern differs among regions due to the unique and different geography, topography,

**基金项目** 国家自然科学基金杰出青年基金项目(No. 30925008)和国家自然科学基金委动物学特殊学科重点人才培养项目(No. J1210002);

\* 通讯作者, E-mail: leifm@ioz.ac.cn;

**第一作者介绍** 吴永杰,男,博士研究生;研究方向:宏观生态学和保护生物学;E-mail: yongjie\_wu@163.com。

收稿日期:2013-06-08,修回日期:2013-08-28

climate, geological evolutionary history, species pool, species evolutionary history, speciation rate, disturbances and other factors. Therefore, the underlying mechanisms and the main driving factor of species richness patterns differ among regions. Even within a region, species richness pattern differs among different taxonomic species groups because the evolutionary and dispersal history as well as the ecological adaptability differ among species groups. Therefore, we need to carry out specific and careful analysis to gain reliable conclusion when explaining species richness patterns and underlying mechanisms among regions and species groups.

**Key words:** Species diversity; Species richness; Elevational gradient; Pattern; Mechanisms

物种多样性 (species diversity) 是生物多样性 (biodiversity) 在物种水平上的一种体现形式, 包含两个最基本的参数, 即物种丰富度 (species richness) 和物种多度 (species abundance)。严格来讲, 物种多样性的分布格局是一个包括三维空间的立体格局, 在自然界中应包括纬度、经度和海拔高度 (水下深度) 三个空间维度。物种丰富度格局和机制的研究一直是动物学、植物学、生态学、生物地理学等学科研究的一个热点问题, 也是保护生物学中确定多样性热点和保护重点的重要依据之一, 因而对该问题的研究在全球范围内得到了生态学家和生物地理学家的广泛重视。物种丰富度的空间分布格局是物种丰富度在一定地域内沿三维空间的立体分布, 即物种丰富度的空间分异。由于取样困难、数据难获得等问题, 物种多度的研究相对落后于物种丰富度的研究。限于篇幅和精力, 本文只综述和讨论物种丰富度的垂直 (海拔梯度) 分布格局与机制。

## 1 研究历史回顾

从早期达尔文和华莱士开始, 物种丰富度沿海拔梯度垂直分布的差异现象就引起了博物学家的重视; 甚至生态学中很多重要概念如群落结构、生态位、生物带、梯度分析等都直接或间接来自于生物学家对物种垂直多样性差异的研究 (McCain 2009)。但直到 20 世纪末期, 大多数科学家都认为物种丰富度随着海拔的增加逐渐降低, 即物种丰富度在低海拔地区较高, 而在高海拔地区较低, 物种丰富度的垂直分布是物种丰富度纬度分布规律的一个镜像。但 Rahbek (1995) 的一篇重要综述彻底扭转了人

们对物种丰富度垂直分布格局的认识, Rahbek (1995, 2005) 在对之前的研究案例进行总结后发现: 物种丰富度的垂直分布格局还存在另一种常见模式, 即很多类群物种的丰富度并未随着海拔的增加而逐渐降低, 而是在中间海拔地区物种丰富度最高。McCain (2007a, 2009, 2010) 随后对全球范围内的小型兽类、鸟类和爬行类的物种丰富度垂直分布格局进行了总结, 也发现了中海拔物种丰富度最高的单峰模式在非飞行小型哺乳类中相当普遍, 而在鸟类中也有近四分之一的研究发现了这种模式。

国外对物种丰富度空间分布格局的研究零星见于 20 世纪 90 年代以前 (Yong 1974, Miller et al. 1977, Stevens 1989, 1992, Rahbek 1995)。但在 1996 年以后, 这方面的研究逐渐受到了广泛的关注, 发表的文章也越来越多 (图 1)。国外早期的研究始于基础的物种资源调查, 较多地对物种丰富度分布格局进行了描述, 但较少结合环境因子对其形成格局进行探讨 (Nagorsen et al. 1981, Heidman et al. 1987, Stevens 1989, 1992)。随着研究的不断深入和拓展, 各国学者逐渐开始探讨物种丰富度形成的机制, 并结合不同的环境因子对物种丰富度的分布格局进行了深入分析 (Rahbek 1995, 2005, Colwell et al. 2000, Jetz et al. 2001, 2002, McCain 2004, Wiens et al. 2004, Hawkins et al. 2005, McCain 2005, Wiens et al. 2005, McCain 2009, Wiens 2011)。中域效应假说 (Mid-domain effect, MDE) 被提出后成为本领域内新的研究热点 (Colwell et al. 1994, 2000), 在诸多研究中受到了广泛检验 (McCain 2004, Brehm et al. 2007, Fu et al. 2007, Wu et

al. 2013b)。基于物种丰富度的纬度分布差异而提出来的生态位保守假说 (Niche conservatism) 也在世界范围内不同生物类群的物种丰富度垂直分布格局中得到了广泛的重视和检验 (Wiens et al. 2005, Smith et al. 2007, Wiens et al. 2007, 2009, Kozak et al. 2010)。

从 2000 年开始, Jetz、Rehbeek 等人对全球范围内的物种丰富度分布格局进行了广泛的总结和探讨, 标志着全球大尺度生物多样性研究的兴起 (Jetz et al. 2001, 2002, McCain 2005, 2009, 2010)。这些研究利用全世界不同地区已有的物种丰富度研究资料, 并结合全球的气象资料和地理信息系统等先进手段进行大尺度的荟萃分析 (meta analyses), 以寻求生物多样性热点地区和全球各个生物类群物种丰富度空间分布格局的一般模式, 并不断揭示影响物种丰富度分布的重要机制。McCain 曾对北美地区兽类物种丰富度空间分布格局及其形成机制进行了广泛深入的探讨 (McCain 2004, 2005, 2007a), 并随后对全球范围内的小型兽类 (McCain 2005)、鸟类 (McCain 2009) 和爬行类 (McCain 2010) 物种丰富度垂直分布格局进行

了大尺度的总结和探讨。就小型兽类而言, McCain (2005) 还发现物种丰富度峰值出现的海拔与所调查山体的绝对高度呈正相关关系。

我国关于物种丰富度垂直分布格局和机制的研究起步较国外晚, 唐蟾珠等 (1996) 对横断山区的鸟类物种丰富度的垂直分布进行了初步的总结; 而一些关键和热点地区的研究直到最近 10 年才逐渐开展起来。目前, 关于植物物种丰富度垂直分布格局和机制的研究已开展不少 (沈泽昊等 2001, 2004a, b, 唐志尧等 2004a, b, 冯建孟等 2006, Wang et al. 2007, 2011), 而动物学方面的研究相对较少且主要集中在脊椎动物类群, 分类比较困难的无脊椎动物类群的研究十分缺乏 (李义明等 2003, 龚正达等 2005, 马俊等 2010, 吴永杰等 2012)。傅萃长等根据已有的调查资料对横断山地区的蛙类、蜥蜴类、蛇类的物种丰富度垂直分布格局进行了总结, 并根据整个横断山区的气候和面积数据探讨了物种丰富度与各个环境因子之间的关系, 发现水和能量因子是解释非特有蛙类物种丰富度格局的最重要因子, 而特有种蛙类的物种丰富度与气候因子和中域效应最相关; 面积

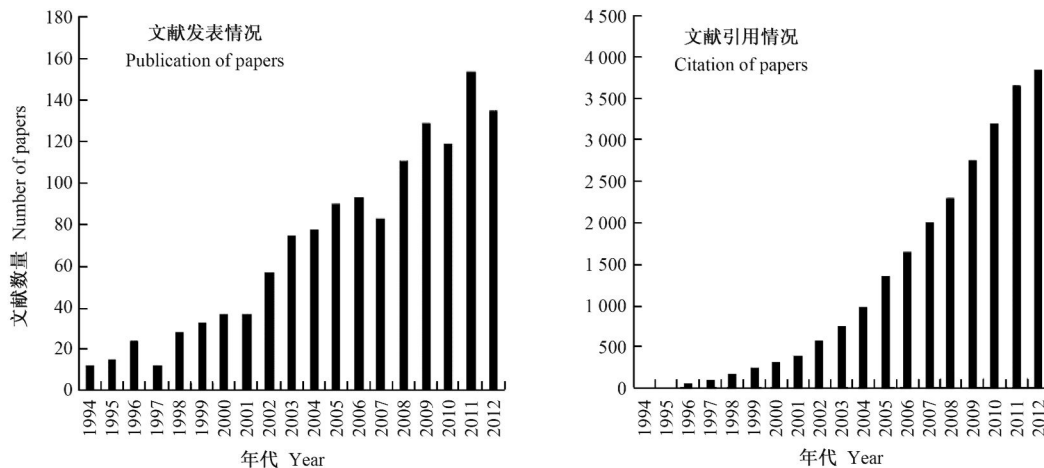


图 1 过去 20 年间有关物种丰富度垂直分布格局和机制的 SCI 论文发表和引用情况

Fig. 1 Publication and citation trend of SCI papers concerned explicitly with elevational patterns of species richness in the past 20 years

根据 ISI Web of Knowledge 的检索数据生成, 检索的主题关键词为: species richness、elevation \*、pattern。

Data was compiled of the searching data from ISI Web of Knowledge with the theme keywords as species richness, elevation \*, pattern.

和中域效应对爬行类的物种丰富度有很大的影响,而蛇类的物种丰富度和年潜在蒸散量最相关(Fu et al. 2006, 2007)。吴永杰等对横断山区最高山贡嘎山小型兽类物种丰富度垂直分布格局和机制的研究表明,小型兽类不同类群之间物种丰富度垂直分布格局存在差异,同时与环境因子之间的关系也因不同类群物种的生态适应能力和进化扩散模式不同而不同;中域效应、植物丰富度、气温、降水对不同类群小型兽类的物种丰富度有不同影响(Wu et al. 2013b)。吴永杰等又对横断山地区鸟类的物种丰富度分布格局和影响机制进行了研究,研究发现横断山地区鸟类的物种丰富度与气候和能量因子关系最为密切。鸟类物种丰富度与气温年较差成反比,与植物生产力正相关,而面积和空间几何边界限制对鸟类物种丰富度影响较小。横断山区特有鸟类和非特有鸟类、雀形目、鸡形目等不同分类单元的鸟类物种丰富度分布格局和生态机制也存在差异(Wu et al. 2013a)。

## 2 物种丰富度垂直分布格局的模式

目前已有的研究资料表明,物种丰富度垂直分布格局在不同地区和气候环境条件下具有不同类型(Rahbek 1995, 2005, McCain 2009, 2010)。即使同一分类阶元但生态需求不同的动物,其物种丰富度也存在不同的垂直分布模式(Wu et al. 2013b)。特有种和非特有种的物种丰富度也具有不同的分布格局,物种丰富度与各环境因子的关系也存在差异(Fu et al. 2006, Brehm et al. 2007, Wu et al. 2013b)。目前研究中物种丰富度的垂直分布格局大致可概括为以下三种主要的模式(图2)。

(1) 单调递减模式。即物种丰富度沿海拔梯度单调递减,在低海拔地区物种丰富度最高(图2A)。这一现象在热带和亚热带地区比较常见,如中美洲哥斯达黎加和阿根廷安第斯山脉地区的蝙蝠(Patterson et al. 1996, Sánchez-Cordero 2001, McCain 2007b)、马达加斯加群岛上的鸟类(Rahbek 1995)、热带和亚热带地区

的爬行类(Chettri et al. 2010)、喜马拉雅山南坡的植物(Bhattarai et al. 2006)等。这种物种丰富度的单调递减模式也是最先被生态学家注意到,并被大量文献报道过,还曾被认为是物种丰富度垂直分布的一个普遍规律,以至于Stevens(1992)基于这个规律提出了海拔梯度的拉波波特法则(Rapoport's rule)和物种补救假说(Species rescue hypothesis)。但随着研究地点的增多和物种类群的不断扩展,另一种物种丰富度单峰模式的研究报道也大量涌现,即下面的第二种模式。

(2) 物种丰富度在中海拔地区最高的中峰模式。即物种丰富度沿海拔梯度先增加,在中海拔地区到达最大值后再逐渐减少,物种丰富度的垂直分布格局呈现为一个单峰曲线模式(图2B)。这一类型的分布格局得到了较多研究的支持,Rahbek(2005)对204个研究案例中的物种丰富度垂直分布格局进行了总结后发现约一半的物种丰富度垂直分布符合这一模式,而仅有四分之一的物种丰富度垂直分布符合单调递减模式。物种丰富度的中峰模式在小型兽类和鸟类中比较常见,在较多文献里都有报道(Brown 2001, Heaney 2001, McCain 2004, 2005, 2009, Ferro et al. 2009, Rowe et al. 2009, Wu et al. 2013b)。这种中峰模式还包括另外两种近似模式,一种是偏前峰模式,即物种丰富度在中低海拔地区最高,在中高海拔地区较低,如秘鲁安第斯山的鸟类(Rahbek 1995, McCain 2009)和横断山地区的蛙类、蜥蜴类、蛇类(Rahbek 1995, Fu et al. 2006, 2007, McCain 2009),如图2D;另一种是偏后峰,模式正好相反,即物种丰富度在中高海拔地区最高,在中低海拔地区偏低。如菲律宾Luson山的小型兽类(Rickart et al. 2011),如图2E。

(3) 单调递增模式。即物种丰富度随着海拔升高而逐渐升高,在高海拔地区达到最大(图2C)。这一类型比较少见,仅见于一些特殊的生物类群和海拔较低的山区。如苔藓、高山杜鹃花等适应高海拔地区寒冷气候环境的生物类群和热带、亚热带低海拔山区的一些兽类和

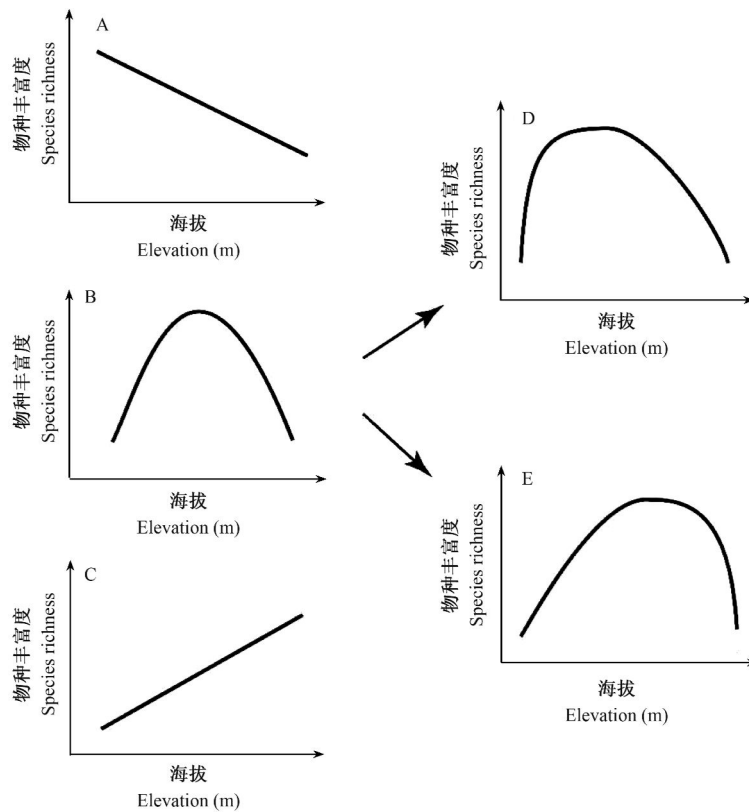


图2 物种丰富度垂直分布格局的类型

Fig. 2 Summary of patterns of species richness along the elevational gradient

鸟类(Rahbek 1995, Naniwadekar et al. 2007)。

### 3 影响和决定物种丰富度垂直分布格局的相关假说

目前的研究较多地关注物种丰富度在纬度梯度和海拔梯度这两个维度上的差异。尽管造成物种丰富度在纬度和海拔梯度上出现差异的生物学过程各不相同,但同一类群生物的物种丰富度与相关环境因子之间的关系则是相对固定且并不因为维度的改变而改变。因而纬度梯度和海拔梯度这两种空间维度上的研究往往相互借鉴和参考。尽管不同研究对物种丰富度空间分布格局形成的原因进行了各方面探讨,并试图从众多环境因子和假说中找到一种与物种丰富度最相关的因子和最具说服力的假说。但目前仍没有一种环境因子或者假说具有广泛的解释力而得到研究者的一致认同。目前讨论较多的假说主要有以下8种。

**3.1 气候稳定性假说** 该假说认为,物种丰富度的分布格局本质上是物种分布区重叠的直接产物,而物种实际分布区的大小则直接与物种适宜生境中的气候稳定性有关,体现在气候稳定性高的地区,物种分布区受气候变化影响较小;而在气候稳定性差的地区,物种因生理适应能力有限导致其分布受到限制(Stevens 1989),如北美洲两栖类的物种丰富度在热带、亚热带地区比温带和寒带地区高,很重要的一个原因就是低温限制了两栖类的分布区向北扩张(Wiens et al. 2005)。需要指出的是,气候稳定性在时间上分为地质时间下的进化气候稳定性和当前的生态气候稳定性两个重要的方面,两种不同时间尺度的气候稳定性对物种丰富度格局的影响各不相同。进化气候稳定性是指地球上不同地质历史时期平均的年间气候稳定性,这种长期的气候变化往往导致物种适应能力的改变并最终导致物种进化,从而导致物种分布

区在进化时间尺度上的改变。而生态气候稳定性往往指一年内或者短时期内的气候变化,如气候的季节性或者日变化,这种短期的气候变化对物种的瞬时分布区有很大影响,但对物种的适应能力和物种年度总分布区影响有限。

**3.2 生物因子(种间相互作用)** 食物丰富度、种间竞争和捕食压力的大小等生物因子会影响不同类群物种丰富度的空间分布格局(Whittaker et al. 2001, Jetz et al. 2002, Hawkins et al. 2005, McCain 2005, 2007b, Hawkins et al. 2007)。该假说认为,食物丰富、种间竞争和捕食压力小的地区,物种丰富度高;反之,物种丰富度则较低。但生物间相互作用关系往往十分复杂,在讨论物种多度(个体多少)的分布格局时,探讨两个物种间的相互作用关系就变得相对容易,因为物种间的关系可以直接从其多度数据的相关与回归分析中相对容易地获得;而在讨论物种丰富度分布格局时,分析两个物种间的相互作用则变得异常困难,因为其难以反映出两物种间复杂的种间关系。Wu 等(2013b)发现贡嘎山地区的小型啮齿类动物的物种丰富度与植物丰富度关系密切。

**3.3 能量假说(包括生产力、气温、降水、蒸散作用等)** 生态系统内输入的太阳辐射与气温高低、降水多少和潜蒸散作用大小造成了现有的物种丰富度空间分布格局的差异(Stevens 1992, Brown 2001, Heaney 2001, Hawkins et al. 2005, Fu et al. 2006, Brehm et al. 2007, McCain 2007b, 2009)。该假说认为,植物生产力高、气温高、降水丰富、蒸散作用强烈的地区,物种丰富度就越高;而植物生产力低、气温低、降水稀少、蒸散作用弱的地区,物种丰富度较低。生态系统内植物生产力是生态系统能量输入的重要指标之一,综合反映了气温、降水、光辐射等指标,但其估算相当复杂,因此一些相对比较容易获得的遥感卫星数据,如归一化植被指数(normalized difference vegetation index, NDVI)或者增强植被指数(enhanced vegetation index, EVI)在探讨生产力对物种丰富度影响的研究中得到了运用(Hawkins et al. 2005,

Ding et al. 2006, Koh et al. 2006, Wu et al. 2013a)。Koh 等(2006)发现台湾地区鸟类的物种丰富度与 NDVI 关系密切。Wu 等(2013b)发现贡嘎山地区的非特有小型兽类物种丰富度与气温有明显的正相关性,随后也发现横断山地区鸟类的物种丰富度与增强植被指数关系密切(2013a)。

**3.4 生境异质性和干扰假说** 植被类型多样性、生境异质性、林窗、干扰、生物入侵等因素影响了物种的分布,导致了物种丰富度空间分布格局的不同(Heaney 2001, Whittaker et al. 2001, Jetz et al. 2002, Koh et al. 2006, McCain 2007a)。该假说认为,植被类型丰富、生境异质性高、干扰较小的地区物种丰富度较高;而植被类型单一、生境异质性低、干扰较大、生物入侵严重的地区物种丰富度低。但讨论生境异质性和干扰对物种丰富度的影响时也面临较大困难,原因之一就是生境异质性和干扰这些指标很难量化,并且物种丰富度和生境异质性及干扰之间的关系在研究的梯度范围内并非简单的线性关系。

**3.5 进化时间和物种多样化速率假说** 物种进化时间较长的地区物种丰富度高,进化时间短的地区物种丰富度低。不同类群物种的多样化速率也能导致物种丰富度在不同地区的差异(Moritz et al. 2000, Heaney et al. 2001, Wiens et al. 2005, Mittelbach et al. 2007, Wiens et al. 2007, Li et al. 2009)。该假说从生物进化历史的角度解释了不同进化时间尺度和物种多样化速率下多样性格局的地区差异,但古物种丰富度信息的缺乏限制了对这个假说的验证。

**3.6 面积假说** 较大的面积被认为能够支持更多的物种,因而对物种丰富度的分布格局产生显著影响。Rahbek(1995)在剔除取样误差和面积效应后,对物种丰富度分布格局进行比较,发现面积对物种丰富度的分布具有重要影响。但面积与物种丰富度之间的关系比较复杂,在不同尺度和类群中存在不同的关系。Fu 等(2007)对横断山两栖爬行类动物的研究发现,面积对物种丰富度具有第一解释力;而

McCain (2007a, 2009)对全球范围内非飞行小型兽类和鸟类物种丰富度的分析则认为,面积不是影响非飞行小型兽类和繁殖鸟类物种丰富度的主要因素,并且面积不仅对物种丰富度的分布影响较小,而且还会给研究和分析带来误导和错误。

**3.7 中域效应假说** 中域效应假说(MDE)是生物地理学研究中关于物种丰富度分布格局比较新的解释和重要理论进展。Colwell 等(1994)通过模型模拟的结果表明,在没有任何环境梯度的情况下,由于空间边界对物种分布的限制,随机产生的物种分布区往往在空间的中间区域内重叠最高。因而几何边界对物种分布区的限制也可以形成物种丰富度从赤道向两极下降的纬度格局,以及物种丰富度在中海拔最高的垂直分布格局。在此基础上,Colwell 等(2000)提出了著名的中域效应假说。与其他假说不同的是,中域效应假说通过假设不存在环境梯度,揭示了空间中几何(边界)限制(geometric constraints)作用对物种丰富度格局的影响(Colwell et al. 2000, Jetz et al. 2001),因此这一假说又被称为几何限制模型(Geometric constraints model, GCM)。McCain (2004)对哥斯达黎加小型兽类物种丰富度垂直分布格局的调查表明,中域效应总体上能较好地解释物种丰富度的垂直分布格局,但该假说不能很好地解释群落交错带物种丰富度高的现象。现有研究表明,中域效应是影响物种丰富度格局的一种重要机制,但其作用大小受很多因素的影响,如边界范围大小的界定对模型的预测结果有影响。同时不同分布区大小的物种受到的影响也不同,宽域物种的物种丰富度分布格局受到空间几何限制明显,而窄域物种的物种丰富度受空间几何边界限制较弱。宽域物种比窄域物种受到几何边界的限制作用大,其分布格局更符合几何限制模型的预期结果,这几乎是几何限制模型预测的一个典型的结果,并在多个生物类群的物种丰富度分布格局中得到了广泛的验证(Colwell et al. 2000, 2004, McCain 2004, Colwell et al. 2005,

Cardelús et al. 2006, Brehm et al. 2007, Wu et al. 2013a, b)。

**3.8 生态位保守性** 生态位保守性假说认为,物种在长期的进化过程中具有维持其祖先物种生态位的趋势。Wiens 等(2005)将这种趋势称为生态位保守性(niche conservatism)。这一假说源自于对热带地区和温带地区物种丰富度纬度地带性差异的研究。该假说认为,同一类群生物在热带地区物种较多是因为这类物种起源于热带,同时也有较长的分化时间,因而物种较温带地区丰富;物种很少或者几乎不会从热带地区扩散到温带地区,是因为这些物种无法适应温带地区的寒冷气候;直到3 000~4 000万年前,热带地区在地球上非常普遍,因此很多物种都起源于热带(Wiens et al. 2004, 2005)。Wiens 等(2007)对热带地区蝶螈垂直分布格局的研究和Kozak 等(2010)对阿巴拉契亚山地区蝶螈的垂直分布格局的研究都支持生态位保守性和进化时间假说。但该假说也存在缺陷,因为根据生态位假说,生态位相同的物种不能共存。因此,物种分化的同时也意味着生态位分化。而在此过程中,生态位并不保守,如加拉帕戈斯群岛上的达尔文雀就因生态位分化而适应辐射出多个物种。此外,就鸟类而言,对于第三纪中新世以来发生的物种快速分化(Jatz et al. 2012),该假说也缺乏足够的解释力,因为在这一时期热带地区在地球上并不稳定,伴随冰期和间冰期的发生,热带地区也出现大幅退宿和扩张。总之,作为一种新的理论进展,生态位保守性假说仍存在不足,但生态位保守性假说也能较好地解释现今物种丰富度的纬度和海拔梯度分布格局,因而为解释物种丰富度的垂直分布格局提供了一个重要的机制。

此外,研究方法不统一也是造成研究结果出现差异的重要原因。Whittaker 等(2001)认为,比较不同地区的物种丰富度应该保持调查面积尺度和方法的一致,因为调查面积尺度和方法使用的不一致会得到不同的结果,造成物种丰富度高低的误差。但Rowe 等(2009)对美国Utah山小型兽类物种丰富度的研究表明,

物种丰富度格局类型与研究的尺度无关,数据处理方法的差别并未在格局类型的差别中反映出来,方法不同但取样范围足够的调查也能很好地反映该地带的物种丰富度格局。但毫无疑问,研究和调查方法的统一和规范,对于开展生物多样性研究至关重要,这将极大地避免研究方法不一致带来的误差和错误。

#### 4 展 望

尽管各国学者对物种丰富度垂直分布格局的形成机制进行了各方面的探讨,但至今仍充满着争议,同时也没有一种解释和假说得到了广泛认同。目前研究的趋势是认为造成物种丰富度垂直分布格局的原因是多方面因素综合作用的结果。由于地理、地形、气候、物种进化历史、物种分化速率、干扰等不同,不同的地区具有不同的物种丰富度垂直分布格局和机制;同时即使处于同一地区不同类群的物种,由于不同的进化扩散历史和生态适应能力,也具有着不同的物种丰富度垂直分布格局和机制。此外,物种丰富度的垂直分布格局也受研究尺度大小的影响。因此,具体类群的格局和机制应具体分析才能得到更可信的结论。

物种丰富度垂直分布格局的形成是物种以及群落与环境之间长期相互作用和适应进化的结果,因此研究物种的垂直分布格局,必然要了解物种丰富度分布与环境 and 进化历史之间的关系。物种当前的垂直分布格局是过去历史条件下物种的演化和环境变迁的结果,反映了物种对环境变化的适应情况,因此研究物种的垂直分布格局也有助于预测全球气候变化对物种丰富度的影响。但极其缺乏的沿海拔梯度的环境监测数据无疑阻碍了物种丰富度垂直分布格局的进一步研究。目前,除气温外,其他的环境数据在海拔梯度上仍缺乏可靠的经验公式可供参考和估算,而要获得这些环境数据的垂直分布梯度最可靠的办法仍是在不同的海拔高度安装测量仪器直接进行测算。因此,我们需要加强对研究区域不同海拔地区基础环境数据(如气候、地质、水文、生物数据)的测量和搜集,这是

了解物种丰富度垂直分布格局重要的基础工作之一。

目前,通过把遥感(remote sensing, RS)、地理信息系统(geographical information system, GIS)、全球定位系统(global position system, GPS)的3S(RS、GIS、GPS)宏观生物学技术和高通量多基因测序和分析等微观分子生物学技术相结合,利用物种的古今生态分布、系统发育和谱系分析等方法在全球范围内和不同尺度下探讨不同生物类群的物种丰富度空间分布格局与其形成机制是宏观生态学领域新的研究热点(Li et al. 2009, McCain 2009, Kozak et al. 2010, Wiens 2011, Wiens et al. 2011)。这类研究综合了全球或某一地区的生物背景资料和物种进化历史以及气温、降水、生产力等诸多环境因子等重要信息,以便能找到不同尺度下不同类群物种丰富度空间分布格局的普遍模式和演化机制。但越来越多的研究表明,自然界复杂的生命现象不可能用某一种单一机制和假说来解释和说明,并且地球自转和公转带来的日变化和季节变化无时无刻不对物种丰富度的分布格局产生影响,这些影响在较短时期内也足以引起中、小尺度下物种丰富度的显著变化。以我国横断山地区为例,该地区的地形、地理、气候情况复杂多样,即使在同一山体的阴坡和阳坡、迎风坡和背风坡、低海拔和高海拔地区,气候和物种丰富度的垂直分布格局都存在显著差别。若把从阳坡或者迎风坡调查总结出来的物种丰富度分布规律和机制运用到阴坡或者背风坡,就会出现不切实际的情况。

因为详尽而全面的基础调查和环境资料信息的缺乏,物种丰富度垂直分布格局的形成原因至今仍没有定论。因此,要了解一个地区某个生物类群的物种丰富度垂直分布格局,首先需要全面深入地对该地区的物种丰富度进行规范的调查,同时记录和统计该地区的气候、植被、地形、面积、干扰等因素的资料,结合物种的进化历史,才能对物种丰富度与各种环境和历史因素进行全面的讨论和分析。特别是那些气候多样、地形和生物区系复杂、研究接近空白的



地区,开展相关研究对于我们了解多样性的格局和机制显得尤为重要。

**致谢** 特别感谢乔格侠研究员、温知新、权擎、张春兰等老师和同学在本文的成稿和讨论过程中提出的宝贵建议和意见。感谢中国科学院动物研究所鸟类学研究组的全体成员在工作中给予的支持和帮助。特别感谢两位匿名审稿专家的宝贵建议和意见!

## 参 考 文 献

- Bhattarai K R, Vetaas O R. 2006. Can Rapoport's rule explain tree species richness along the Himalayan elevation gradient, Nepal? *Diversity and Distributions*, 12(4): 373–378.
- Brehm G, Colwell R K, Kluge J. 2007. The role of environment and mid-domain effect on moth species richness along a tropical elevational gradient. *Global Ecology and Biogeography*, 16(2): 205–219.
- Brown J H. 2001. Mammals on mountainsides: elevational patterns of diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 10(1): 101–109.
- Cardelús C L, Colwell R K, Watkins J E. 2006. Vascular epiphyte distribution patterns: explaining the mid-elevation richness peak. *Journal of Ecology*, 94(1): 144–156.
- Chettri B, Bhupathy S, Acharya B K. 2010. Distribution pattern of reptiles along an eastern Himalayan elevation gradient, India. *Acta Oecologica*, 36(1): 16–22.
- 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 & 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? *The American Naturalist*, 163(3): E1–E23.
- Colwell R K, Rahbek C, Gotelli N J. 2005. The mid-domain effect: there's a baby in the bathwater. *The American Naturalist*, 166(5): E149–E154.
- Ding T S, Yuan H W, Geng S, et al. 2006. Macro-scale bird species richness patterns of the East Asian mainland and islands: energy, area and isolation. *Journal of Biogeography*, 33(4): 683–693.
- Ferro L I, Barquez R M. 2009. Species richness of nonvolant small mammals along elevational gradients in northwestern Argentina. *Biotropica*, 41(6): 759–767.
- Fu C Z, Hua X, Li J, et al. 2006. Elevational patterns of frog species richness and endemic richness in the Hengduan Mountains, China: geometric constraints, area and climate effects. *Ecography*, 29(6): 919–927.
- Fu C Z, Wang J X, Pu Z C, et al. 2007. Elevational gradients of diversity for lizards and snakes in the Hengduan Mountains, China. *Biodiversity and Conservation*, 16(3): 707–726.
- Hawkins B A, Diniz-Filho J A F, Jaramillo C A, et al. 2007. Climate, niche conservatism, and the global bird diversity gradient. *The American Naturalist*, 170 (Suppl 2): S16–S27.
- Hawkins B A, Diniz-Filho J A F, Soeller S A. 2005. Water links the historical and contemporary components of the Australian bird diversity gradient. *Journal of Biogeography*, 32(6): 1035–1042.
- Heaney L R. 2001. Small mammal diversity along elevational gradients in the Philippines: an assessment of patterns and hypotheses. *Global Ecology and Biogeography*, 10(1): 15–39.
- Heaney L R, Lomolino M V, Whittaker R J. 2001. Frontispiece: Diversity patterns of small mammals along elevational gradients. *Global Ecology and Biogeography*, 10(1): 1.
- Heidman P D, Heaney L R, Thomas R L, et al. 1987. Patterns of faunal diversity and species abundance of non-volant small mammals on Negros Island, Philippines. *Journal of Mammalogy*, 68(4): 884–888.
- Jetz W, Rahbek C. 2001. Geometric constraints explain much of the species richness pattern in African birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(10): 5661–5666.
- Jetz W, Rahbek C. 2002. Geographic range size and determinants of avian species richness. *Science*, 297 (5586): 1548–1551.
- Jetz W, Thomas G H, Joy J B, Hartmann K, et al. 2012. The global diversity of birds in space and time. *Nature*, 491(7424), 444–448.
- Koh C N, Lee P F, Lin R S. 2006. Bird species richness patterns of northern Taiwan: primary productivity, human population density, and habitat heterogeneity. *Diversity and Distributions*, 12(5): 546–554.
- Kozak K H, Wiens J J. 2010. Niche conservatism drives elevational diversity patterns in Appalachian salamanders. *The American Naturalist*, 176(1): 40–54.
- Li J, He Q X, Hua X, et al. 2009. Climate and history explain the species richness peak at mid-elevation for Schizothorax fishes (Cypriniformes: Cyprinidae) distributed in the Tibetan Plateau and its adjacent regions. *Global Ecology and Biogeography*, 18(2): 264–272.

- 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. 2005. Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology*, 86(2): 366–372.
- McCain C M. 2007a. Area and mammalian elevational diversity. *Ecology*, 88(1): 76–86.
- McCain C M. 2007b. Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecology and Biogeography*, 16(1): 1–13.
- McCain C M. 2009. Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 18(3): 346–360.
- McCain C M. 2010. Global analysis of reptile elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(4): 541–553.
- Miller D H, Getz L L. 1977. Factors influencing local distribution and species diversity of forest small mammals in New England. *Canadian Journal of Zoology*, 55(5): 806–814.
- Mittelbach G G, Schemske D W, Cornell H V, et al. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, 10(4): 315–331.
- Moritz C, Patton J L, Schneider C J, et al. 2000. Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31(1): 533–563.
- Nagorsen D W, Peterson R L. 1981. Distribution, abundance and species diversity of small mammals in Quetico Provincial Park, Ontario. *Naturaliste Canadien (Quebec)*, 108(3): 209–218.
- Naniwadekar R, Vasudevan K. 2007. Patterns in diversity of anurans along an elevational gradient in the Western Ghats, South India. *Journal of Biogeography*, 34(5): 842–853.
- Patterson B D, Pacheco V, Solari S. 1996. Distribution of bats along an elevational gradient in the Andes of south-eastern Peru. *Journal of Zoology*, 240(4): 637–658.
- Rahbek C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*, 18(2): 200–205.
- Rahbek C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, 8(2): 224–239.
- Rickart E A, Heaney L R, Balet D S, et al. 2011. Small mammal diversity along an elevational gradient in northern Luzon, Philippines. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 76(1): 12–21.
- Rowe R J, Lidgard S. 2009. Elevational gradients and species richness: do methods change pattern perception? *Global Ecology and Biogeography*, 18(2): 163–177.
- Sánchez-Cordero V. 2001. Elevation gradients of diversity for rodents and bats in Oaxaca, Mexico. *Global Ecology and Biogeography*, 10(1): 63–76.
- Smith S A, de Oca A N M, Reeder T W, et al. 2007. A phylogenetic perspective on elevational species richness patterns in Middle American treefrogs: why so few species in lowland tropical rainforests? *Evolution*, 61(5): 1188–1207.
- Stevens G C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: How so many species coexist 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. *The American Naturalist*, 140(6): 893–911.
- Wang Z H, Fang J Y, Tang Z Y, et al. 2011. Patterns, determinants and models of woody plant diversity in China. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1715): 2122–2132.
- Wang Z H, Tang Z Y, Fang J Y. 2007. Altitudinal patterns of seed plant richness in the Gaoligong Mountains, south-east Tibet, China. *Diversity and Distributions*, 13(6): 845–854.
- Whittaker R J, Willis K J, Field R. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28(4): 453–470.
- Wiens J J. 2011. The causes of species richness patterns across space, time, and clades and the role of “ecological limits”. *The Quarterly Review of Biology*, 86(2): 75–96.
- Wiens J J, Donoghue M J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(12): 639–644.
- Wiens J J, Graham C H. 2005. NICHE CONSERVATISM: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1): 519–539.
- Wiens J J, Parra-Olea G, García-París M, et al. 2007. Phylogenetic history underlies elevational biodiversity patterns in tropical salamanders. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1612): 919–928.
- Wiens J J, Pyron R A, Moen D S. 2011. Phylogenetic origins of local-scale diversity patterns and the causes of Amazonian megadiversity. *Ecology Letters*, 14(7): 643–652.
- Wiens J J, Sukumaran J, Pyron R A, et al. 2009. Evolutionary and biogeographic origins of high tropical diversity in old world frogs (Ranidae). *Evolution*, 63(5): 1217–1231.

- Wu Y J, Colwell R K, Rahbek C, et al. 2013a. Explaining the species richness of birds along a subtropical elevational gradient in the Hengduan Mountains. *Journal of Biogeography*, doi:10.1111/jbi.12177.
- Wu Y J, Yang Q S, Wen Z X, et al. 2013b. What drives the species richness patterns of non-volant small mammals along a subtropical elevational gradient? *Ecography*, 36 (2): 185 - 196.
- Yong H S. 1974. Diversity and abundance of small mammals in two Malaysian offshore islands. *Malayan Nature Journal*, 27 (1/2): 27 - 29.
- 冯建孟, 王襄平, 方精云. 2006. 云南独龙江地区种子植物物种多样性垂直分布格局和 Rapoport 法则的验证. *北京大学学报: 自然科学版*, 42(4): 515 - 520.
- 龚正达, 吴厚永, 段兴德, 等. 2005. 云南横断山区蚤类物种丰富度与区系的垂直分布格局. *生物多样性*, 13 (4): 279 - 289.
- 李义明, 许龙, 马勇, 等. 2003. 神农架自然保护区非飞行哺乳动物的物种丰富度: 沿海拔梯度的分布格局. *生物多样性*, 11(1): 1 - 9.
- 马俊, 吴永杰, 夏霖, 等. 2010. 螺髻山自然保护区非飞行小型哺乳动物垂直多样性调查. *兽类学报*, 30(4): 400 - 410.
- 沈泽昊, 方精云, 刘增力, 等. 2001. 贡嘎山东坡植被垂直带谱的物种多样性格局分析. *植物生态学报*, 25(6): 721 - 732.
- 沈泽昊, 刘增力, 方精云. 2004a. 贡嘎山海螺沟冷杉群落物种多样性与群落结构随海拔的变化. *生物多样性*, 12(2): 237 - 244.
- 沈泽昊, 刘增力, 伍杰. 2004b. 贡嘎山东坡植物区系的垂直分布格局. *生物多样性*, 12(1): 89 - 98.
- 唐蟾珠, 徐延恭, 杨岚. 1996. 横断山区鸟类. 北京: 科学出版社, 13 - 24.
- 唐志尧, 方精云. 2004a. 植物物种多样性的垂直分布格局. *生物多样性*, 12(1): 20 - 28.
- 唐志尧, 柯金虎. 2004b. 秦岭牛背梁植物物种多样性垂直分布格局. *生物多样性*, 12(1): 108 - 114.
- 吴永杰, 杨奇森, 夏霖, 等. 2012. 贡嘎山东坡非飞行小型兽类物种多样性的垂直分布格局. *生态学报*, 32(14): 4318 - 4328.

## 欢迎订阅《动物学杂志》

《动物学杂志》是中国科学院动物研究所、中国动物学会主办的科技期刊,亦是中國自然科学核心期刊。主要报道动物学领域的最新研究成果,介绍有创见的新思想、新学说、新技术、新方法。报道范围既有宏观生态研究,又有微观实验技术。报道层次既有科学前沿性、资料性的,也有技术性、知识性的。稿件内容涉及范围广,实用性强,主要栏目有:研究报告、珍稀濒危动物、技术与方法、研究简报和快讯、科技动态等等。读者对象为动物科学领域的研究、教学、技术、管理人员及广大业余爱好者。

《动物学杂志》双月刊,16开,112页,2013年每册定价60元,全年360元,国内外公开发行。国内邮发代号:2-422;国外发行代号(Code No.):BM58。全国各地邮局均可订阅。如未能在当地邮局订到,可与编辑部直接联系。本刊对在校学生及个人订户7折优惠(直接与编辑部联系订阅)。

地址:北京市朝阳区北辰西路1号院5号中国科学院动物研究所内《动物学杂志》编辑部

邮编:100101;电话:(010)64807162。

E-mail: journal@ioz.ac.cn。网址:dwxz.ioz.ac.cn。

欢迎投稿、欢迎订阅、欢迎刊登广告。