

物种分布区范围地理格局的Rapoport法则

沈泽昊* 卢绮妍

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

摘要: Rapoport法则最初是关于物种分布的纬度位置与纬度分布宽度的关系的假说, 被认为是宏观生态学的重要假说之一。Rapoport法则提出以后引发了广泛的实证检验和理论探讨, 并扩展到海拔和海洋深度梯度的分析。对Rapoport法则的检验发展了多种算法, 包括基于中域效应模型的比较分析法, 提出了气候变异性等多种机理解释, 并建立了物种分布区范围格局与物种丰富度格局、分布边界限制等重要宏观生态学现象之间的联系。关于该法则的普适性仍存在明显的意见分歧, 但分析和检验方法被认为是影响结果的重要因素, 方法的改进将是这一领域今后研究的关键。本文主要从Rapoport法则的概念、检验方法、机理性解释, 关于其普适性的争论及其与物种丰富度格局的关系等方面, 综述这一领域的研究进展。

关键词: Rapoport法则, 物种分布区, 算法, 机理, 普适性

The Rapoport's rule for the geographic patterns of species range size

Zehao Shen, Qiyao Lu

Department of Ecology, College of Urban and Environmental Science, the Key MOE Laboratory for Earth surface processes, Peking University, Beijing 100871

Abstract: Rapoport's rule is a hypothesis about the relationship between species latitudinal locations and their latitudinal range widths. By stimulating a wide range of empirical tests and theoretical discussions, Rapoport's rule has been recognized as one of a few crucial hypotheses in macroecology, and has been extended to distributional patterns across gradients in elevation and ocean depth. A variety of algorithms have been applied to test the rule, and several interpretations, in addition to climatic variability, have been proposed as underlying mechanisms. Studies have also bridged the Rapoport's effect with other important biogeographic phenomenon, e.g. species richness pattern, species-area relationship, and boundary limit to distribution. However, the universality of Rapoport's rule is still debatable, and tests of the rule are greatly affected by data collection and analysis methodology. Hence, methodological improvements are key to settling the debate on the rule. Our objectives are to provide an overview on Rapoport's rule, including conceptual changes, changes in methodology and mechanistic interpretations, the debate on the universality of the rule, and the relationship between Rapoport's rule and latitudinal/altitudinal patterns of species richness.

Key words: Rapoport's rule, species range, algorithm, mechanisms, generality

物种丰富度从低纬度向高纬度减少被认为是迄今最具普遍性的生物地理学规律(Willig *et al.*, 2003)。与此对应, 物种的分布区宽度随纬度增高而增大的现象即Rapoport法则, 一度被认为是解释物种丰富度沿纬度梯度变化的关键, 甚至被称为“第二牢靠(robust)”的生物地理格局(Sax, 2001)。自20

世纪90年代以来, 围绕Rapoport法则开展了一系列的经验性验证工作(Stevens, 1992; Letcher & Harvey, 1994; Ruggiero *et al.*, 1998; Lyons & Willig, 2002), 并引发了激烈的讨论(Rohde, 1993; Colwell & Hurtt, 1994; Stevens, 1996; Gaston *et al.*, 1998)。Gaston等(1998)指出, 进化论和生态学领域的法则寥寥无几,

收稿日期: 2008-12-22; 接受日期: 2009-10-28

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(30870432)和国家自然科学基金重点项目(40638039)

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

而Rapoport法则的提出推动了关于物种分布区的空间格局及其形成机制的研究, 有益于引发关于物种多样性宏观格局的思考, 但关于这一现象的认识还不能够得出明确的结论。

Gaston等(1998)的论断更加激发了人们对Rapoport法则的兴趣。多年来在全球不同区域、针对不同的生物类群和环境梯度, Rapoport法则不断接受着来自新证据的检验, 它对物种丰富度格局的影响及其与其他宏观生态学假说的关系继续受到广泛关注(Willig *et al.*, 2003)。本文从Rapoport法则的概念变化、检验方法、普适性与形成机理, 以及Rapoport法则与物种丰富度格局的关系等几个方面, 综述它的研究进展。

1 Rapoport法则的概念

Terborgh(1971)在比较热带山地同属鸟类在海拔梯度上的替代分布格局时指出, 分布于高海拔的鸟类, 其分布区(即种域, species range)的海拔宽度大于低海拔同类物种。根据不同山体间的比较, 他还指出种域的这种差异与种间竞争直接相关。Rapoport(1975, 1982)比较了美洲大陆297种哺乳动物的不同亚种的地理分布, 包括北美136种, 中美30种, 以及跨中美、北美地区的31种, 发现低纬度亚种比高纬度的亚种趋于拥有较小的地理分布范围。Stevens(1989)随后比较了北美地区25°–80°N的乔木树种、有壳类软体动物、淡水与沿海鱼类、爬行类、两栖类和哺乳动物的纬向分布宽度(分布区南、北界的纬度差值)与纬度的关系, 得到与Rapoport(1975)相同的结论。Stevens(1989)将这种动、植物种的纬向分布宽度从高纬度地区向低纬度地区逐渐变窄的现象命名为Rapoport法则。

后来, Stevens(1992, 1996)将这个法则扩展到海拔和海洋深度梯度上, 认为物种分布的海拔越高, 其分布区的平均海拔宽度越大; 在同一纬度的海洋中, 物种分布的深度幅度也随海洋深度而增大。由此, Stevens(1996)给出一个Rapoport法则的广义定义, 即沿某个生物地理梯度(包括纬度、海拔、海洋深度等), 某一特定点上的生物类群单元(如科、属、种、亚种等)的平均分布宽度与该类群单元在此梯度上的相对位置存在相关关系。

一些研究试图将一维的格局扩展到二维, 即用分布区的地理范围替代纬度范围, 但发现经度方向

往往不存在与纬度类似的环境梯度, 因此一维和二维分析的结果并不显著相关, 并且具有显著不同的变异规律(Blackburn & Gaston, 1996; Lyon & Willig, 1997)。

Stevens(1989)认为Rapoport法则与物种多样性的纬度梯度可能受控于相同的生态学过程, 并试图以此解释物种多样性的纬度梯度。由于热带物种对环境变化更敏感, 对气候变化的耐受幅度要小于寒、温带物种, 因此热带地区生物分布的相对空间异质性和不连续性更高。物种被限制在其适宜生境中, 但由于援救效应(rescue effect, Brown & Kordic-Brown, 1977)或质量效应(mass effect, Schmida & Wilson, 1985), 会偶然扩散到周边不适于其繁殖甚至生存的生境。他进一步推断, 假设所有地带物种扩散能力相等, 那么由于低纬度地带物种分布的地理幅度较小, 更易于向相邻生境扩散, 从而导致物种丰富度的膨胀(inflation)。Stevens(1989)认为这种援救效应是联系Rapoport法则与物种丰富度纬度梯度的关键。由此, 他还推断自然界存在着该法则的反例, 如具体眠习性的昆虫、一年生植物、冬眠或迁徙的生物(如候鸟)、内寄生物等。因为这些生物可以通过迁移、休眠等行为, 或以种子形态来回避恶劣的环境变化, 不会因此而形成更宽的分布区范围。

2 Rapoport法则的假设、取样方法和算法

自Stevens(1989)提出Rapoport法则后, 研究者们就不同的地理区域、环境梯度和生物类群对该法则进行了大量的检验, 并分别从Rapoport法则的假设、数据采样和分析方法等方面提出了质疑。

2.1 假设

Stevens(1989)的一个假设是不同纬度上物种的扩散能力相等。但Rohde等(1993)认为, 没有证据表明高纬度和低纬度的物种扩散能力相等。至少在海洋底栖无脊椎动物类群中, 分布于低纬度的种类幼体小而具纤毛, 扩散能力较强; 而高纬度相似类群的物种幼体较大且无纤毛, 扩散能力明显较弱。相应地, 其分布区宽度具有随纬度增高而减小的现象, 被称为Thorson法则(Mileikovsky, 1971)。France(1992)则发现, Rapoport法则对不同生物类群格局的适用性存在量的差异, 而这种差异受物种扩散能力和生理耐受幅度的影响。

2.2 取样方法

Colwell和Hurt(1994)采用模拟方法进行研究。他们假设一种只有多样性梯度而没有分布区宽度变化的物种分布纬度格局,并将地球分成等宽的纬度带(多数研究的带宽取 1° 或 5°),在每个纬度带抽取相同的个体数 n (即不同纬度带的样本量相同)。不论用Stevens(1989)算法还是Rohde(1992)提出的中点法来分析该数据,都会得出物种分布区的平均纬度宽度朝赤道方向变小的趋势。原因在于,若不同纬度带的样本量(即个体总数)相等,而物种数向低纬度增加,则样本中每一物种的平均种群大小就从高纬度向低纬度递减。而一个物种的分布区大小受样本量大小的影响,样本量越小,就越可能低估该物种的分布范围。因此,采用相同的样本量会低估低纬度物种的纬度分布范围,从而出现“伪Rapoport效应”,或高估实际的Rapoport效应。另一方面,如果依据相同的取样面积来采样,则取样比例又会因不同纬度带地表面积的差异而不同。因此,如何才能避免取样效应的影响是Rapoport法则验证面临的一个技术挑战。

2.3 主要算法及存在的问题

2.3.1 验证 Rapoport 法则的主要算法

在利用经验数据验证Rapoport法则的众多研究中,先后发展了4种主要的算法:Stevens(1989)方法、Rohde(1992)的中点法(mid-point method)、Pagel等(1991)的方法和Letcher和Harvey(1994)的逐种法(cross-species method)。

(1)Stevens方法:将物种分布记录的最南、最北界纬度调整到最靠近的 5° 倍数,作为该物种分布的南、北界,其差值则为该物种的纬度分布宽度;并将整个梯度以 5° 为间隔划分成等宽的纬度带,计算每一纬度带内出现的所有物种纬度分布宽度的平均值,然后以这些值为纵坐标,以各带的中点纬度为横坐标作图。

(2)中点法:修改了各纬度带平均物种分布宽度的算法。因为每一物种有一个纬度分布宽度和分布范围的中点,只统计其分布中点位于每一纬度带内的物种分布宽度平均值。

(3)Pagel方法:以物种分布宽度的最北界作为物种的位置(相当于中点法中的中点),再用与中点法相同的算法得出纬度位置与平均分布纬度宽度的关系。

(4)逐种法:将每个物种看作独立的数据点,以所有物种的纬度分布宽度与分布中点为坐标作散点图,并根据拟合的线性模型斜率判断Rapoport效应是否存在。

2.3.2 验证算法存在的主要问题

Rapoport法则检验的算法一直是讨论的热点之一,质疑主要集中在数据空间不独立性、统计非正态性、物种系统关系非独立性、边界限制等4个方面。由于不同算法中对物种分布区宽度的取值不同,判断标准也不一致,因而经常出现彼此矛盾的结果。目前,对Rapoport法则的检验仍受到现有方法的制约(Lyon & Willig, 1997; Gaston *et al.*, 1998; Ruggiero & Werenkraut, 2007)。

(1)空间不独立性。Rohde(1992)指出,按照Stevens算法,如果一个物种的纬度分布宽度为 50° ,即跨越10或11个 5° 纬度带,则计算每个纬度带的平均物种分布宽度时都需要计入该物种,因此各带的平均物种分布区宽度值彼此不独立。假设不同纬度上物种的分布范围相同,只有少数几个中点位于赤道附近的物种具有很宽的纬度范围,并且物种多样性从低纬度向高纬度线性递减,用Stevens算法就会得出符合Rapoport法则的结果。Colwell和Hurt(1994)表达了类似的观点。但Cardillo(2002)认为中点法也并没有完全解决Stevens方法的问题,因为物种的纬度分布范围彼此重叠,本身就导致了数据的空间不独立性。因此他挑选了纬度分布重叠度不超过25%的物种用于检验。逐种法因为以每个物种为单独的样点而避免了这一问题(Letcher & Harvey, 1994)。另外,近来的研究也采用空间自相关分析方法来减少物种分布数据的空间不独立性对分析结果的影响(Mora & Robertson, 2005; Hawkins & Diniz-Filho, 2006)。

(2)统计非正态性。Roy等(1994)认为,物种纬度分布宽度的统计分布是非正态的,因此在计算每一纬度带的平均物种分布宽度时,中位值(median)或众数(mode)值是比均值更好的指标。在这方面,中点法与Stevens方法都存在因采用均值而产生的统计偏差。

(3)谱系关系的不独立性。Pagel等(1991)指出,谱系(phylogeny)上相近的物种,其分布区宽度和分布的中点位置都较近似。因此用分析的全部物种作为样本总体,实际上高估了样本量的大小,从而带

来估计偏差。

为了避免这一问题,一些研究采用数据集内相同阶元(如科、属、种)不同类群之间的数据比较,以提高分析结果的可解释性(如Edwards & Westoby, 1996)。而Letcher和Harvey(1994)首次将基于谱系关系的独立对比比较分析法(comparative analysis by independent contrasts, CAIC)应用于Rapoport法则的验证。CAIC方法以系统发生树为依据,判断种与种之间的亲缘关系,并用分支长度反映种间亲缘关系的远近。由于全球各生物类群中物种间的系统发生关系还远未完全理清,离定量估计的距离更远,因此,在CAIC方法的具体应用中常采用两种修正:(1)若一定分类水平(节点)以下的亲缘关系不清,则用多歧分支结构替代严格等级性的二歧分支结构;(2)将所有的分支长度设为同一值(如1)。而这两点修正通常使CAIC的分析效果大打折扣,得到与Stevens方法类似的结果(Ruggiero, 1994; Diniz-Filho & Torres, 2002; Hausdorf, 2006)。

(4)边界限制(boundary limit)。Colwell和Hurt(1994)发现分布区边界对物种分布范围的限制会造成非生态成因的虚假物种分布梯度,表现为:在具有明显边界的地理区域内,离南、北边界越近,物种分布的平均纬度宽度越小。边界限制亦称为几何限制(geometric constraint)或中域效应(mid-domain effect)(Colwell & Lee, 2000),对Pagel(1991)方法和中点法的影响较大(Blackburn & Gaston, 1996; Lyon & Willig, 1997)。目前,一般认为对Rapoport法则有效性的检验必须先控制中域效应的影响。部分研究采取去掉分布区触及研究区域边界的物种(如Blackburn & Gaston, 1996);或采用模型比较法,将实际数据与拟合的包含几何限制但不包含物种分布宽度梯度变化的数据对比(Lyon & Willig, 1997; Orme *et al.*, 2006; Hawkins & Diniz-Filho, 2006)。

在数据分析中同时控制数据独立性、谱系关系独立性和中域效应,是近年来Rapoport效应检验研究的一个发展方向(Diniz-Filho & Torres, 2002; Ribas & Schoereder, 2006; Ruggiero & Werenkraut, 2007; Grytnes *et al.*, 2008)。

3 对Rapoport假说的成因解释

围绕Rapoport法则,很多学者提出了对于物种分布区范围的地理格局的不同认识,及其格局形成

的机理假说。

3.1 气候变异性假说

对于Rapoport法则的形成机理,Stevens(1989)首先提出气候变异性假说(the climate variability hypothesis),认为是由于高纬度地区温、湿度的季节变化较大,只有具备足够耐受幅度的物种才能存活,因而表现出比低纬度物种更宽的纬度分布宽度。他进而以此解释物种丰富度沿纬度、海拔及水深梯度的格局,认为热带生物对环境变化平均耐受幅度较小,减弱了竞争排斥作用,从而保证了更多的物种共存。Sax(2001)在大洲和半球尺度上分析了不同类群(植物、哺乳类、鸟类、鱼类)外来入侵种的多样性和纬度分布宽度沿纬度的变化,结果支持了现代气候变异对Rapoport效应形成的作用。但与陆地不同的是,海洋中随着海水深度增加,水温反而越来越恒定,因而这一假说明显不适用于海洋深度梯度(Smith & Brown, 2002)。

3.2 差异灭绝(differential extinction)与扩散假说

Rohde(1996)提出,Rapoport现象主要局限在北半球高纬度地区,是因为地质历史上冰期对这一地区的强烈影响。冰期温度的剧烈波动导致了生物灭绝的种间差异,那些具有更高耐受性的物种得以存活。同时,不同物种的其他特征(如扩散能力)也可能导致它们具有不同的纬度分布范围(Rohde, 1998)。Brown(1995)和Price等(1997)也认为,冰期和气候的历史变化导致高纬度或高海拔地区耐受宽度窄的物种灭绝,加之冰后期物种向两极扩散,形成了Rapoport现象。但Stevens(1996)认为差异灭绝假说并不能解释海洋鱼类深度分布范围随海水深度增加而增加的现象,陆地生物过去受冰川覆盖产生的格局对海洋鱼类也不适用,因为鱼类可以通过上下迁移来回避温度的变化。Gaston等(1998)认同冰川的影响,但指出冰期的作用在北半球强于南半球,并且主要限于中高纬度区域,差异灭绝假说只能证明Rapoport法则是一种局部现象,而不可能推导出物种分布纬度与纬度范围间关系的一般规律。

3.3 平均气候条件的作用

Gaston和Chown(1999)认为除气候条件变化的影响外,平均气候条件的作用也不可忽视。从两极向赤道温度变幅减小虽然会导致物种的气候耐受幅度变窄,但在25°S–25°N之间的地带年均气温相对稳定,加上热带地区的陆地面积远远超过其他气

候带(Rosenzweig, 1995), 为形成宽广的种域提供了条件。超出这一区域的物种, 则主要受气候变化的影响, 能够适应该地区气候变化的物种才能保留。

Gaston等(1998)预测, 在气候变化和平均气候条件的共同影响下, 物种纬度分布宽度的格局是: 在赤道地区最大, 向高纬度地区逐渐减小, 在热带、亚热带交界处(约20°)达到最低点, 再往两极又逐渐变宽。另外, 由于北半球的气候变幅要大于南半球, 上述格局在北半球更明显。这个推论也在一定程度上得到了数据支持, 例如Blackburn和Gaston(1996)分析新世界鸟类时得出最小物种分布宽度出现在20°N左右; Pagel等(1991)、Letcher和Harvy(1994)在分析新北区和古北区哺乳动物分布范围格局时, 同样在23°–30°N附近发现了种域沿纬度梯度变化的转折点; Stevens(1989)关于淡水和沿岸鱼类的数据也表现出类似的格局。

3.4 种间竞争

Stevens(1996)还提出, 高纬度地区物种的纬向分布宽度较大, 可能是种间竞争较弱所致, 而低纬度较高的物种多样性会通过竞争压缩物种分布的地理范围。Gaston等(1998)认为生态学理论无法推断物种丰富度与单个物种分布范围之间存在何种因果关系。Taylor和Gaines(1999)研究发现, 只有同时考虑Rapoport效应、援救效应和种间竞争三方面因素的作用, 才能拟合出与现实格局一致的物种丰富度纬度梯度格局, 似乎也显示了Rapoport效应与种间竞争的相互独立性。但另一方面, 也有证据表明物种生态位宽度与地理分布范围之间存在正相关关系(Thompson *et al.*, 1999; Gaston & Spicer, 2001), 而前者显然受到竞争强度的限制。

3.5 进化速率差异假说

Rohde(1996, 1998, 1999)强调, 相对于温带, 热带更高的温度、更稳定的气候加快了生物的代谢过程, 以及相应的适应、进化、物种形成速率, 使不同年龄的物种具有大小不同的分布区域, 这可能是揭示低纬度物种分布区大小与纬度关系的重要机理。Chown和Gaston(2000)支持这一假说, 并指出热带既是物种的发源地, 又是物种的陈列馆。Wright等(2006)等通过遗传实验对比了一组分布于热带和温带的近缘物种, 也支持了这一假说。

3.6 边界限制(中域效应)假说

Colwell和Hurt(1994)基于具有分布区边界限

制的中性模型, 预测出一个与Rapoport法则相反的格局。但近年来, 边界限制或中域效应对物种丰富度或种域宽度纬向梯度格局的影响越来越受到关注。研究认为正是中域效应的存在推翻了Rapoport法则的普适性甚至真实性(Colwell & Lees, 2000)。但也有观点认为中域效应和Rapoport法则是独立存在的生物地理学规律, 只是它们的共同作用导致了格局的复杂化。

以上解释实际上并不相互排斥, 但是目前还缺乏更多的实验和观测证据来支持, 并且不同假说之间的关系及其普遍适用性也有待验证。这也是今后研究的重要发展方向之一。

4 Rapoport法则的普适性

物种分布区宽度随纬度增高而扩大的现象究竟是否是一个普遍的规律? 它与物种丰富度的格局之间有怎样的内在关系? 尽管Rapoport法则被提出已经20年了, 但关于其性质和机理仍然没有达成共识。

4.1 支持论

Rapoport法则得到了部分针对不同区域和生物类群的研究结果的支持(Pagel *et al.*, 1991; Ruggiero, 1994; Fleishman *et al.*, 1998; Harcourt, 2000; Cardillo, 2002)。Blackburn和Gaston(1996)在消除了系统发生关系、地理分布重叠等因素带来的数据不独立性后, 分析了一组全球性的鸟类分布数据, 结果支持Rapoport法则。Lyons和Willig(1997)采用观测数据与中性模拟数据对比的方法, 发现即便考虑分布区几何限制, 种域的纬度格局仍然符合Rapoport法则。Sanders(2002)对美国西部山地蚂蚁的海拔梯度格局研究结果, 在消除面积、几何限制等因素的影响后, 支持Rapoport法则。Hawkins和Diniz-Filho(2006)在纬度和海拔结合的二维框架下研究整个美洲鸟类的地理分布, 也得到了支持性的结论。

4.2 局域论或否定论

然而, Rohde(1996)认为Rapoport法则不具普遍性, 只是一个局部现象, 仅存在于新北极区和古北极区大约40°–50°N的地区, 不能解释生物多样性的纬度梯度; 另一方面, 物种分布的海拔宽度沿海拔的变化虽然不是一个局部现象, 但也不符合Rapoport法则。Rohde等(1993)发现, 对于太平洋中部和大西洋表层水体中的非迁徙性硬骨鱼类, 不管

用Stevens方法还是中点法都没有发现Rapoport效应,甚至得出相反的结论,即接近赤道的海洋硬骨鱼,纬度分布范围要比高纬地区的大得多。Rahbek(1997)对南美热带大陆鸟类分布的海拔梯度研究也不支持Rapoport法则。

Stevens(1989)分析的数据中缺少热带物种,也使得Rapoport法则的普适性受到质疑。另外,由于地球上热带区域的面积大于其他气候带,物种在热带能够形成更大的地理分布范围(Rosenzweig, 1995)。综合面积和气候变化效应, Gaston等(1998)提出物种的纬度分布宽度与纬度的关系并非单调递减。

另外, Roy等(1994)针对分布于秘鲁至北冰洋之间的2,838种东太平洋浅海软体动物的研究发现,物种多样性和分布区宽度沿纬度的变化没有相关性。Lyons和Willig(1997)、Willig和Gannon(1997)发现新大陆的蝙蝠和有袋动物的丰富度虽然存在纬度梯度,但分布区宽度格局不符合Rapoport法则。

4.3 弱化论或未定论

Gaston等(1998)总结了此前相关实证性研究的50份数据,其中31份在不同纬度范围内支持Rapoport效应,但有19份完全不支持;并且这些数据主要局限于北美洲及脊椎动物类群,而南半球、低纬地区和其他大陆,以及他生物类群的数据还很缺乏。因此Rapoport法则并没有在整个纬度梯度上得到普遍支持。另外,对不同类群的应用验证也结果不一。此外, Rapoport法则从定义上也不适用于具洄游、迁徙、休眠、内寄生等习性的生物类群。因此, Gaston认为Rapoport法则在得到更广泛的证据支持以前,还不能称为一个法则(rule),而只是一个在特定区域被证实的效应(Blackburn & Gaston, 1996)。但Cowlshaw和Hacker(1998)指出,在Gaston等(1998)综述的检验结果中,2例在方法上最严格的研究结果支持Rapoport法则,他们自己一个严格的验证研究也得到同样的结果(Cowlshaw & Hacker, 1997)。他们认为,关于Rapoport法则的定性结论还为时尚早,需要更广泛、更严格的验证工作。

Orme等(2006)对全球鸟类物种分布区格局的分析指出,物种分布区存在不同尺度的地理格局。Ruggiero和Werenkraut(2007)综合分析了49份验证性研究的结果,指出Rapoport法则的确在北半球的大陆上更明显,而在全球尺度上以及在南美、澳大

利亚的趋势不显著;海洋生物地理分布Rapoport效应的强度也较陆地上弱。这些研究反映了物种分布区格局的复杂性和存在多尺度格局的可能。

4.4 方法决定论

Lyons和Willig(1997)采用不同方法研究美洲大陆蝙蝠和有袋类动物的种域格局,得到的结果相互矛盾。Ruggiero和Werenkraut(2007)的meta-分析结果显示,测算方法对结果的影响很大。Stevens方法最容易得出纬度与种域宽度的显著正相关关系,但这一算法中数据之间的不独立性是一个明显的缺陷;中点法虽部分消除了数据的空间自相关性,但受到中域效应的强烈影响,其结果一般表现为单峰格局;CAIC方法较好地控制了系统关系的效应,但其必需的谱系发生树在很多生物类群都还未建立,特别是在处理种类丰富的维管束植物时明显效果不佳。卢绮妍和沈泽昊(2009)对神农架维管束植物的研究结果表明, Stevens方法、Pagel方法和逐种法显著支持Rapoport法则,而中点法则不支持。实际上,目前使用的这些检验方法各有利弊,并受到物种分布区以外相关因素的影响,如中域效应、种系关系、取样效应、物种丰富度格局等,这使得关于种域格局的检验还面临方法论的限制。因此,控制这些影响,发展更可靠更具说服力的验证方法,是摆脱Rapoport验证困境的一个重要途径。

5 总结与展望

不管Rapoport法则是具有普适性的法则还是仅为局域现象,都不能忽略它对多样性大尺度格局研究的贡献。Rapoport法则关注物种的地理位置与其分布范围之间的关系,不仅与大尺度生物多样性格局有着密切关系,也联系到分布范围与物种分化率和灭绝率的关系(Storch, 2000)。在对该法则的不断验证过程中,特别是当数据与该法则不相符合时,其他影响因素或机理假说被提出,如冰期影响、气候变异性、平均气候条件的作用、陆地面积和物种演化历史等。这些在试图解释物种分布范围空间变化的同时,无疑极大地丰富了关于物种分布及其丰富度的宏观格局与机理的认识。这一不断启发和扬弃的过程,或许是Rapoport法则对于生态学和生物地理学更为重要的和持久的贡献。

当前,关于Rapoport法则的研究重点转向方法之间的比较,特别是采用不同方法进行经验数据与

拟合中性数据之间的比较检验(Ribas & Schoereder, 2006; Grytnes *et al.*, 2008)。另外, 关于前述不同机理假设适用性的验证, 种域的空间格局与物种丰富度格局、中域效应之间的关系, 对Rapoport效应的度量, 是这一领域今后研究的主要方向。

参考文献

- Blackburn TM, Gaston KJ (1996) Spatial patterns in the geographic range sizes of bird species in the New World. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, **351**, 897–912.
- Brown JH (1995) *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Brown JH, Kodric-Brown A (1977) Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology*, **58**, 445–449.
- Cardillo M (2002) The life-history basis of latitudinal diversity gradients: how do species traits vary from the poles to the equator? *Journal of Animal Ecology*, **71**, 79–87.
- Chown SL, Gaston KJ (2000) Areas, cradles and museums: the latitudinal gradient in species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 311–315.
- Colwell RK, Hurrut GC (1994) Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *The American Naturalist*, **144**, 570–595.
- Colwell RK, Lees DC (2000) The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 70–76.
- Cowlishaw G, Hacker JE (1997) Distribution, diversity, and latitude in African primates. *The American Naturalist*, **150**, 505–512.
- Cowlishaw G, Hacker JE (1998) Too much latitude for Rapoport's rule? *Trends in Ecology and Evolution*, **13**, 241–242.
- Diniz-Filho JAF, Torres NM (2002) Phylogenetic comparative methods and the geographic range size–body size relationship in New World terrestrial carnivora. *Evolutionary Ecology*, **16**, 351–367.
- Edwards W, Westoby M (1996) Reserve mass and dispersal investment in relation to geographic range of plant species: phylogenetically independent contrasts. *Journal of Biogeography*, **23**, 329–338.
- Fleishman E, Austin GT, Weiss A (1998) An empirical test of Rapoport's rule: elevational gradients in montane butterfly communities. *Ecology*, **79**, 2472–2483.
- France D (1992) The North American latitudinal gradient in species richness and geographical range of freshwater crayfish and amphipods. *The American Naturalist*, **139**, 342–354.
- Gaston KJ, Blackburn TM, Spicer JI (1998) Rapoport's rule: time for an epitaph? *Trends in Ecology and Evolution*, **13**, 70–74.
- Gaston KJ, Chown SL (1999) Why Rapoport's rule does not generalize? *Oikos*, **84**, 309–312.
- Gaston KJ, Spicer JI (2001) The relationship between range size and niche breadth: a test using five species of *Gammarus* (Amphipoda). *Global Ecology and Biogeography*, **10**, 179–188.
- Grytnes J-A, Beaman JH, Romdal TS, Rahbek C (2008) The mid-domain effect matters: simulation analyses of range-size distribution data from Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Biogeography*, **35**, 2138–2147.
- Harcourt AH (2000) Latitude and latitudinal extent: a global analysis of the Rapoport effect in a tropical mammalian taxon: primates. *Journal of Biogeography*, **27**, 1169–1182.
- Hausdorf B (2006) Latitudinal and altitudinal diversity patterns and Rapoport effects in north-west European land snails and their causes. *Biological Journal of the Linnean Society*, **87**, 309–323.
- Hawkins BA, Diniz-Filho JAF (2006) Beyond Rapoport's rule: evaluating range size patterns of New World birds in a two-dimensional framework. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 461–469.
- Letcher AJ, Harvey PH (1994) Variation in geographical range size among mammals of the Palearctic. *The American Naturalist*, **144**, 30–42.
- Lu QY (卢绮妍), Shen ZH (沈泽昊) (2009) Altitudinal pattern of species range size of vascular plants in Mt. Shennongjia: a test of Rapoport's rule. *Biodiversity Science* (生物多样性), **17**, 644–651. (in Chinese with English abstract)
- Lyons SK, Willig MR (1997) Latitudinal patterns of range size: methodological concerns and empirical evaluations for New World bats and marsupials. *Oikos*, **79**, 568–580.
- Lyons SK, Willig MR (2002) Species richness, latitude, and scale-sensitivity. *Ecology*, **83**, 47–58.
- Mileikovsky SA (1971) Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance: a reevaluation. *Marine Biology*, **19**, 193–213.
- Mora C, Robertson DR (2005) Causes of latitudinal gradients in species richness: a test with fishes of the tropical eastern Pacific. *Ecology*, **86**, 1771–1782.
- Orme CDL, Davies RG, Olson VA, Thomas GH, Ding T-S, Rasmussen PC, Ridgely RS, Stattersfield AJ, Bennett PM, Owens IPF, Blackburn TM, Gaston KJ (2006) Global patterns of geographic range size in birds. *PLoS Biology*, **4**, 1276–1283.
- Pagel MD, May RM, Collie AR (1991) Ecological aspects of the geographical distribution and diversity of mammalian species. *The American Naturalist*, **137**, 791–815.
- Pagel MD (1992) A method for the analysis of comparative data. *Journal of Theoretical Biology*, **156**, 431–442.
- Price TD, Helbig AJ, Richman AD (1997) Evolution of breeding distributions in the Old World leaf warblers (Genus *Phylloscopus*). *Evolution*, **51**, 552–561.
- Rahbek C (1997) The relationship among area, elevation and regional species richness in neotropical birds. *The American Naturalist*, **149**, 875–902.
- Rapoport EH (1975) *Areografía. Estrategias Geográficas de las Especies*. Fondo de Cultura Económica, México, p. 214.
- Rapoport EH (1982) *Areography. Geographical Strategies of*

- Species*. Pergamon Press, New York.
- Ribas CR, Schoereder JH (2006) Is the Rapoport effect widespread? Null models revisited. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 614–624.
- Rohde K (1992) Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos*, **65**, 514–527.
- Rohde K (1996) Rapoport's rule is a local phenomenon and cannot explain latitudinal gradients in species diversity. *Biodiversity Letters*, **3**, 10–13.
- Rohde K (1998) Latitudinal gradients in species diversity. Area matters, but how much? *Oikos*, **82**, 184–190.
- Rohde K (1999) Latitudinal gradients in species diversity and Rapoport's rule revisited: a review of recent work, and what can parasites teach us about the causes of the gradients? *Ecography*, **22**, 593–613.
- Rohde K, Heap M, Heap D (1993) Rapoport's rule does not apply to marine teleosts and cannot explain latitudinal gradients in species richness. *The American Naturalist*, **142**, 1–16.
- Rosenzweig ML (1992) Species diversity gradients: we know more and less than we thought. *Journal of Mammalogy*, **73**, 715–730.
- Rosenzweig ML (1995) *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Roy K, Jablonski D, Valentine JW (1994) Eastern Pacific molluscan provinces and latitudinal diversity gradient: no evidence for "Rapoport's rule". *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **91**, 8871–8874.
- Ruggiero A (1994) Latitudinal correlates of the sizes of mammalian geographical ranges in South America. *Journal of Biogeography*, **21**, 545–559.
- Ruggiero A, Lawton JH, Blackburn TM (1998) The geographic ranges of mammalian species in South America: spatial patterns in environmental resistance and anisotropy. *Journal of Biogeography*, **25**, 1093–1103.
- Ruggiero A, Wrenkraut V (2007) One-dimensional analyses of Rapoport's rule reviewed through meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 401–414.
- Sanders NJ (2002) Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography*, **25**, 25–32.
- Sax DF (2001) Latitudinal gradients and geographic ranges of exotic species: implications for biogeography. *Journal of Biogeography*, **28**, 139–150.
- Shmida A, Wilson MV (1985) Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, **12**, 1–20.
- Smith FDM, May RM, Harvey PH (1994) Geographical ranges of Australian mammals. *Journal of Animal Ecology*, **63**, 441–450.
- Smith KF, Brown JH (2002) Patterns of diversity, depth range and body size among pelagic fishes along a gradient of depth. *Global Ecology and Biogeography*, **11**, 313–322.
- Stevens GC (1989) The latitudinal gradients in geographical range: how so many species co-exist in the tropics. *The American Naturalist*, **133**, 240–256.
- Stevens GC (1992) The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist*, **140**, 893–911.
- Stevens GC (1996) Extending Rapoport's rule to Pacific marine fishes. *Journal of Biogeography*, **23**, 149–154.
- Storch D (2000) Rapoport effect and speciation/extinction rates in the tropics. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 514.
- Taylor PH, Gaines SD (1999) Can Rapoport's rule be rescued? Modeling causes of the latitudinal gradient in species richness. *Ecology*, **80**, 2474–2482.
- Terborgh J (1971) Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology*, **52**, 23–40.
- Thompson K, Gaston KJ, Band SR (1999) Range size, dispersal and niche breadth in the herbaceous flora of central England. *Journal of Ecology*, **87**, 150–155.
- Willig MR, Gannon MR (1997) Gradients of species density and turnover in marsupials: a hemispheric perspective. *Journal of Mammalogy*, **78**, 756–765.
- Willig MR, Kaufman DM, Stevens RD (2003) Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review in Ecology, Evolution and Systematics*, **34**, 273–309.
- Wright S, Keeling J, Gillman L (2006) The road from Santa Rosalia: a faster tempo of evolution in tropical climates. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **103**, 7718–7722.

(责任编辑: 王国宏 责任编辑: 时意专)