

# 中域效应假说：模型、证据和局限性

王襄平<sup>1,2\*</sup> 方精云<sup>1</sup> 唐志尧<sup>1</sup>

<sup>1</sup> (北京大学城市与环境学院生态学系, 北京大学地表过程与分析模拟教育部重点实验室, 北京 100871)

<sup>2</sup> (北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083)

**摘要:** 物种多样性的地理格局是宏观生态学和生物地理学的核心问题之一, 中域效应假说是该领域的一项重要理论进展。中域效应是指由于边界对物种分布构成限制, 使不同物种分布区在区域中间重叠程度较大, 而在边界附近重叠较少, 从而形成物种丰富度从边界向中心逐渐增加的格局。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。本文介绍该假说的基本假设和模型, 模拟分析不同模型之间的差异, 并就中域效应假说所展开的争论进行综述, 指出该假说的合理性和局限性。我们认为, 中域效应假说的重要性在于揭示了几何(边界)限制和随机过程在物种多样性地理格局中的作用, 但其目前的模型和假设还过于简单, 需要在深入理解物种分布机制的基础上进行完善和发展。

**关键词:** 物种丰富度格局, 中域效应, 几何限制, 零模型, 纬度、海拔梯度

## The mid-domain effect hypothesis: models, evidence and limitations

Xiangping Wang<sup>1,2\*</sup>, Jingyun Fang<sup>1</sup>, Zhiyao Tang<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Department of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, and Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871

<sup>2</sup> The Key Laboratory of Silviculture and Conservation of the Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083

**Abstract:** Geographic patterns of species diversity and their underlying mechanisms have long been the focus of macro-ecology and biogeography. Recently, the mid-domain effect (MDE) hypothesis has been proposed to explain geographical diversity patterns. The hypothesis states that if the ranges of the species are randomly distributed within a bounded domain then more ranges will overlap near the middle of the domain than at the edges, and thus decreasing species richness will be observed from the mid-domain to the edges. Many studies have shown that the MDE is an important mechanism affecting geographic richness pattern. However, its relative role in such patterns differs markedly depending on many factors. In this paper, we introduced the assumptions and basic models of the hypothesis and illustrate that the models differ in their predictions as a result of different assumptions. We also review the debate on the MDE hypothesis, and discuss the limitations of present mid-domain models. Although the hypothesis has improved our understanding of the effects of geometric constraints and random process on geographic richness gradients, current MDE models are too simplistic to describe biodiversity patterns in the real world. Improvements to mid-domain models should be based on a better understanding of the mechanisms underlying species distribution.

**Key words:** species richness pattern, mid-domain effect(MDE), geometric constraints, null model, latitudinal and altitudinal gradients

理解生物多样性的分布格局及其形成机制对于生物多样性的保育和可持续利用有着重要的意义(Gaston, 2000; Lomolino, 2001)。在当今全球气候

变化的背景下, 多样性的大尺度格局尤其得到了广泛关注, 关于其形成机制已提出了超过100种假说(Rahbek *et al.*, 2007)。

收稿日期: 2009-06-03; 接受日期: 2009-11-12

基金项目: 北京林业大学科技创新计划(BLJC200904)和国家自然科学基金(40638039)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: wangxiangping@bjfu.edu.cn

早在18世纪中叶,分类学家就已经注意到物种丰富度从赤道向两极下降的现象(Molles, 2008)。沿着海拔和水深梯度,物种丰富度也常常呈现先上升后下降的驼峰形格局(Rahbek, 1995; Colwell & Lees, 2000; Brown, 2001)。长期以来,气候梯度和演化历史因素一般被认为是导致这些格局形成的主要因素(详见本期王志恒等(2009)的能量假说和唐志尧等(2009)的历史假说)。然而, Colwell和Hurt (1994)通过零模型(null model)模拟的结果表明,即使在没有任何环境梯度的情况下,仅仅由于物理边界对物种分布的限制,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格局。在此基础上, Colwell等提出了著名的中域效应(mid-domain effect)假说(Colwell & Hurt, 1994; Colwell & Lees, 2000)。与气候假说不同的是,中域效应假说通过假设不存在环境梯度,揭示了几何(边界)限制对生物多样性格局的影响,因而又称几何限制模型(geometric constraints model, GCM) (Colwell & Lees, 2000; Jetz & Rahbek, 2001)。本文在介绍中域效应假说的概念、主要内容和模型的基础上,对围绕该假说展开的争论进行了讨论,并提出了作者的理解和认识。

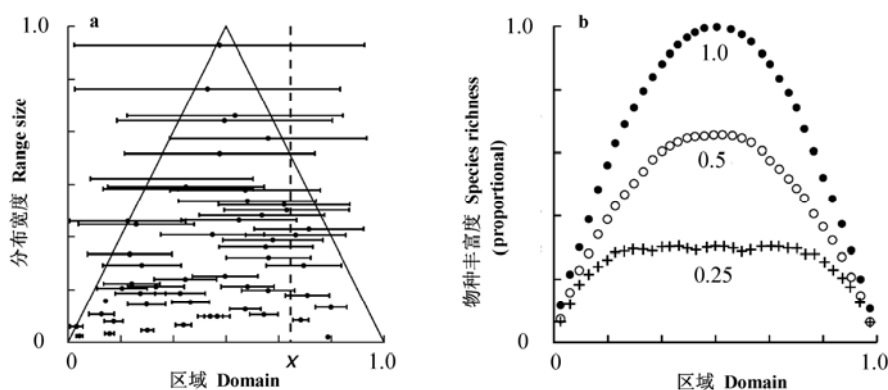
## 1 中域效应假说的基本概念和假设

中域效应假说是在著名的“断棍(broken stick)

模型”(MacArthur, 1957)的基础上发展起来的,主要改进是在模型中加入了几何限制(Colwell & Lees, 2000)。所谓几何(边界)限制是指:在一个具有边界的区域内,由于物种分布不能超出边界(如陆生生物不可能分布到水中),因此,分布中心在边界附近的物种必然分布宽度较窄,而分布范围很广的物种其分布中心必然在区域的中心附近(图1a)。

中域效应假说的基本内容为:在一定区域内,假设物种的分布宽度(range size)和分布中心(midpoint)是随机的,由于边界对物种分布的限制,导致不同物种的分布区在边界附近重叠程度较小,而在区域的中心重叠程度较大(图1a)。因此,在区域中心出现的物种较多,在边界附近出现的物种较少(图1b)。

除了边界限制和物种随机分布之外,该假说还假设物种在其分布区内连续分布,三者是形成中域效应的必要条件(Jetz & Rahbek, 2001; Colwell *et al.*, 2004)。在Colwell和Lees(2000)的一维中域效应模型中,实际上还隐含有如下假设(此后其他学者提出的模型不一定都要求,如Jetz & Rahbek, 2001; Grytnes, 2003): (1)根据生态位理论的对称钟形物种反应曲线,物种分布的中心在其分布区的中点; (2)物种的分布区大小不变,即在运算中如果随机生成的物种分布区超出边界,不允许截去边界之外的部分后重新计算分布区,而是重新生成随机数直至满足要求。



**图1** 中域效应假说示意图。横坐标上0和1.0分别代表区域两端的边界。**a**: 在“物种分布区不超出边界”的假设限制下,物种分布宽度和中心点之间的关系(中心点只能分布于三角形内),图中横线段表示各物种的分布区,其中点为物种中心点。**b**: 双随机模型模拟的物种丰富度格局(纵坐标为物种数占区域总物种数的比例),及最大分布宽度限制对模拟结果的影响,物种的最大分布宽度分别取区域宽度的0.25、0.5和1.0(引自Colwell & Lees, 2000)。

Fig. 1 The mid-domain hypothesis for species richness gradients within a bounded domain, the boundaries are denoted by 0 and 1 on the x axis. a, All midpoint-range coordinate pairs must lie within the isosceles triangle under the assumption that species should be distributed within the boundaries. The ranges for species are shown as horizontal lines centered on their midpoints. b, Patterns of species richness across the domain when maximum range size is set to be 0.25, 0.5 and 1.0 of the domain width in the bivariate model. Note that richness is scaled as the proportion of all species in the simulation (from Colwell & Lees, 2000).

根据几何原理可知(详见Colwell & Lees, 2000), 由于上述5个假设的限制, 物种的中心点只可能位于分布宽度—中心点关系图中的三角形之内(图2, 以下简称“几何限制三角形”)。

中域效应假说的模型属于零模型。与其他模型目的在于模拟现实格局不同的是, 零模型特意排除某些因素或机制的影响, 目的在于比较模型产生的格局与现实格局的差异, 以确定被排除的因素的重要性(Gotelli & Graves, 1996; Colwell *et al.*, 2004, 2005)。由中域效应假说的基本假设可以看出, 模型中包含了边界对物种分布的限制, 而排除了物种属性(假设物种的分布宽度和中心点都是随机的)和环境、历史因素等对物种分布和多样性格局的影响。

自然界中的边界有“硬边界”(hard boundary)、“软边界”(soft boundary)之分。硬边界是由于物理(非生物)限制导致物种分布无法逾越的边界, 如大洲四周的水陆边界(Jetz & Rahbek, 2002)、纬度梯度上的南北极、海拔梯度上的山顶和河谷(Colwell & Hurtt, 1994; Colwell & Lees, 2000)、海洋深度梯度上的水面和海底(Pineda & Caswell, 1998)、河流的两岸(Dunn *et al.*, 2006a)等。软边界一般是由某些生物类群自身的生理限制构成, 或由种间相互作用所导致(Colwell & Lees, 2000; Colwell *et al.*, 2004)。如林线是由于生长季温度过低形成的树木分布的生理边界, 同样, 它也构成了依赖于森林生境的草本和动物的分布界限。在实际研究中, 生物群区(biome)、

自然地理区的边界也常常被用作区域边界(Lees *et al.*, 1999; Jetz & Rahbek, 2002; McCain, 2003)。

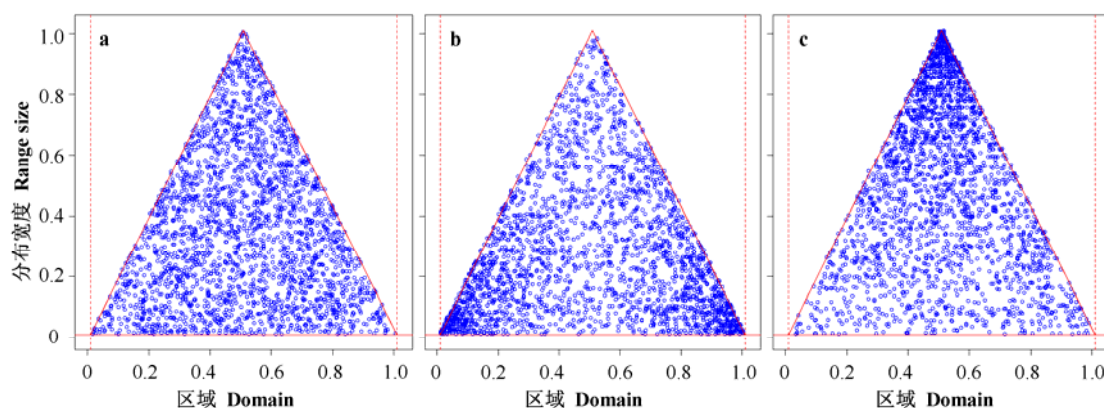
## 2 中域效应假说的主要模型

中域效应模型一般采用Monte Carlo运算进行模拟。Monte Carlo运算是指在一定的理论模型指导下, 通过随机数进行数值模拟的算法。由于在实际模拟过程中可以有很多不同的选择(McClain *et al.*, 2007), 因此, 中域效应假说有多种模型。这里仅介绍Colwell等提出的3种基本模型和两种经验数据模型(Colwell & Hurtt, 1994; Colwell & Lees, 2000), 并通过模拟对不同模型的差异进行了比较。

### 2.1 基本模型

**无几何限制随机模型:** 物种分布宽度和中心点均按均匀分布随机生成, 这一完全随机的模型没有边界对物种分布的限制, 不属于中域效应模型的范畴, 但它是各种中域效应模型的基础。由于没有任何限制, 该模型模拟得到的物种丰富度也就没有任何变化, 在区域中任意一点的物种数均为区域总物种数的1/3(Colwell & Hurtt, 1994)。

**模型1: 双随机模型。**该模型是在无几何限制随机模型的基础上, 加入了“物种分布区不能超出边界”的限制条件, 并要求中心点均匀随机分布在“几何限制三角形”内(图2a)。应当注意的是, 由于后者的限制, 模型生成的中心点和物种分布宽度自身并不是均匀分布的。从本文的模拟结果可以看出



**图2** 不同中域效应模型产生的物种分布宽度和中心点关系差异。a: 双随机模型; b: 中心点随机模型; c: 分布宽度随机模型。横坐标上0和1.0分别代表区域两端的边界, 因此纵坐标的两端也为0和1.0 (物种分布宽度不能大于区域宽度)。

Fig. 2 Patterns of midpoint-range pairs generated by different mid-domain models. a, the bivariate random model; b, the random midpoint model; c, the random range model. The domain boundaries are denoted by 0 and 1.0 on the x axis, and thus the range of the y axis is also between 0 and 1.0 (the species ranges can not be wider than the domain range because of the geometric constraints).

(图3a,b), 物种中心点出现的频率从两端边界向区域中心线性增加, 而分布宽度出现的频率则随着宽度的增加而线性下降。物种丰富度格局由中心点的分布格局和分布区叠加程度两种因素共同决定。由图3a可知, 即使不考虑分布区叠加的因素, 这一模型产生的中心点格局也必然导致物种丰富度在区域中心最高, 从而形成中域效应(图3c)。

在Colwell和Hurt(1994)通过Monte Carlo运算进行模拟的基础之上, Willig和Lyons(1998)进一步给出了双随机模型的解析模型(Analytic model): 设区域总物种数为 $S$ , 0和1分别代表区域两端的边界, 区域内任意一点距0端的距离为 $p$ , 则该点出现的物种数为:

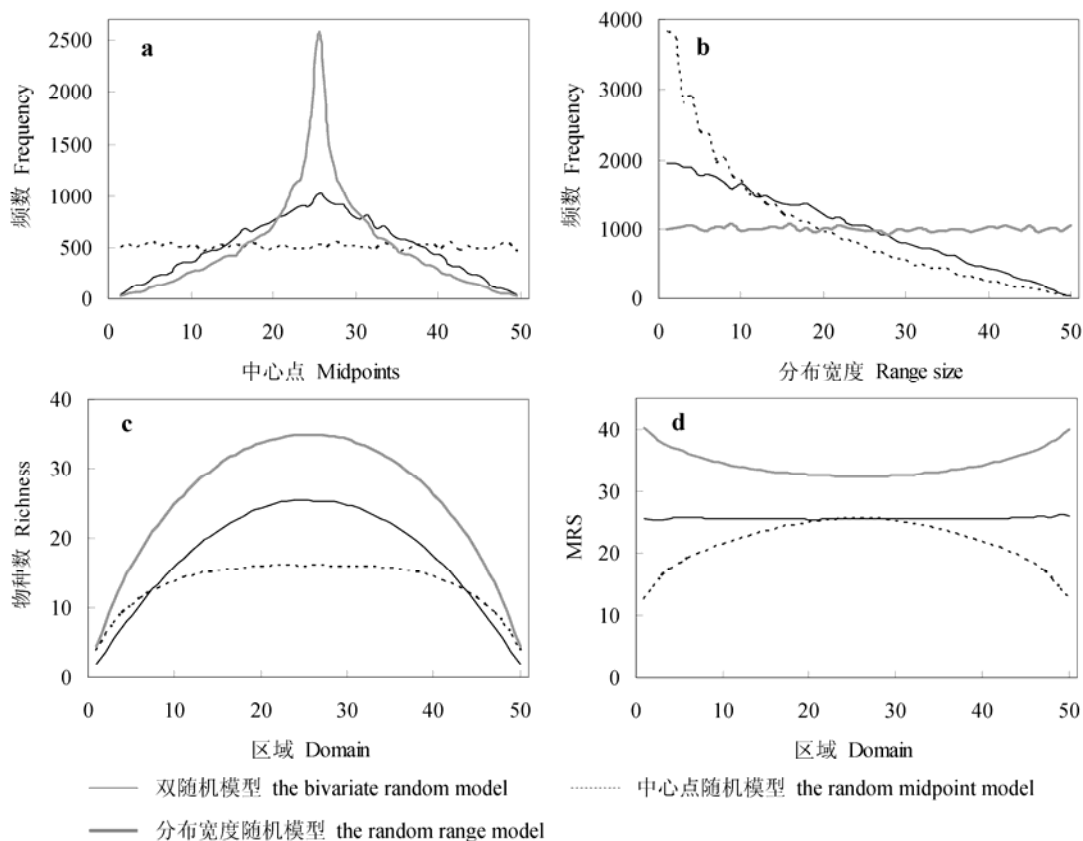
$$S_p = S(2p - 2p^2) \quad (1)$$

由式1可知双随机模型的物种丰富度格局呈二项式

曲线, 物种数峰值为区域总物种数的0.5, 且出现在区域中点。

在双随机模型之外, 还有如下两种基本模型, 由于分布宽度或中心点分别受另一方限制, 故称为受限零模型(constrained null model)(Colwell & Lees, 2000)。

**模型2: 中心点随机模型。**该模型的假设为: 物种分布的中心点在区域内随机生成, 分布宽度根据中心点值和几何限制在可能的范围内随机产生。从图3(a,b)可以看出, 由于模型产生的中心点在区域内均匀分布, 几何限制导致分布宽度出现的频率随宽度增大而急剧下降。此时物种丰富度格局只决定于物种分布区的叠加, 因而物种数峰值较双随机模型要低, 为区域总物种数的0.31(Laurie & Silander, 2002)。这一模型产生的物种丰富度格局为一条峰顶



**图3** 不同中域效应模型模拟结果的差异。a: 物种中心点的频率分布; b: 物种分布宽度的频率分布; c: 物种丰富度格局; d: 平均物种分布宽度(MRS)格局。模拟中使用的参数: 总物种数为50, 区域宽度划分为50段, 图中物种丰富度和MRS为1,000次运算的平均值。

Fig. 3 Comparison of patterns generated by different mid-domain models. a, midpoint frequency distribution; b, range size frequency distribution; c, species richness; d, mean range size (MRS). Each simulation was run with 50 species and 50 bins. Species richness and MRS were the means of 1,000 iterations.

较平缓的类二项式(quasi-parabolic)曲线(图3c)。

**模型3:** 分布宽度随机模型。该模型的假设为: 物种分布宽度随机生成(但不能大于区域的宽度), 中心点根据分布宽度和几何限制在可能的范围内随机产生。从图3(a,b)可以看出, 由于分布宽度的均匀分布, 几何限制导致中心点出现的频率从区域两端向中心急剧上升, 且物种中心点在“几何限制三角形”的顶角集中分布(图2c)。由于中心点的这种分布格局, 该模型的物种丰富度峰值较双随机模型明显要高, 为区域总物种数的0.69(图3c)(Lees *et al.*, 1999)。

由图3(c)的模拟结果可以看出, 在3种几何限制模型中, 物种丰富度峰值均出现在区域中心, 在两端边界上物种丰富度均为0。但由于3种模型假设的不同, 虽然物种中心点均分布于几何限制所规定的三角形内, 但其分布格局却有较大差异(图2)。分布宽度随机模型(模型3)由于中心点在区域中心分布最集中, 因而物种数峰值最高, 中域效应最强, 而中心点随机模型(模型2)的中域效应最弱(图3)。

物种分布宽度的地理格局与多样性格局之间有着密切的关系。Stevens (1989, 1992)认为, 物种分布宽度随纬度(海拔)的下降而减小是导致多样性地理格局形成的原因, 这就是所谓的Rapoport法则。由于平均分布宽度数据存在严重的空间自相关, 零模型已经成为研究Rapoport法则和分布宽度格局的一种重要手段(如Lyons & Willig, 1997; Ribas & Schoereder, 2006)。由图3(d)可以看出, 不同中域效应模型产生的物种平均分布宽度格局(Stevens, 1989, 1992)也不同: 在双随机模型(模型1)中, 平均分布宽度没有变化; 在中心点随机模型(模型2)中, 平均分布宽度呈驼峰形格局, 在区域中心最高; 而在分布宽度随机模型(模型3)中, 平均分布宽度则呈凹陷形的曲线, 在区域中心最低。

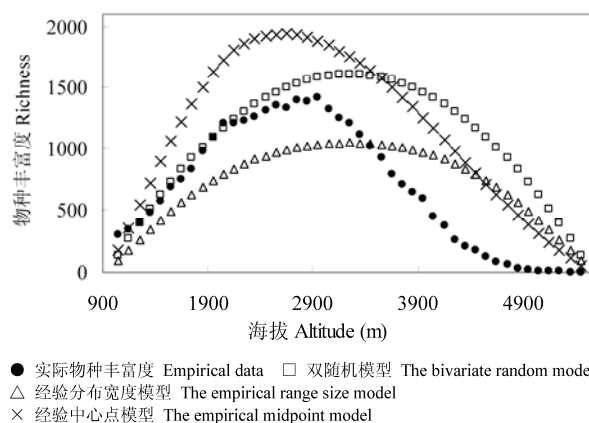
## 2.2 经验数据模型

上述3种中域效应模型不考虑任何物种自身的属性和环境梯度的影响。但在自然界中, 物种分布和多样性格局不可避免地会受到环境和历史等因素的强烈影响。因而, 这些模型的模拟结果常与实际格局有很大差异。为此, Colwell等人又在上述模型的基础上提出了如下两种受物种属性限制的经验数据模型(Colwell & Lees, 2000):

**模型4:** 经验中心点模型。在模拟中使用物种的实际中心点数据, 各物种的分布宽度根据中心点值和“物种分布区不超出边界”的限制条件在可能的范围内随机产生。模型产生的物种丰富度峰值不一定在区域中点(图4), 而是随模拟中使用的经验数据不同而异。由于Colwell等(2004)不赞成使用该模型, 因而其应用较少。

**模型5:** 经验分布宽度模型。将物种的实际分布区在区域中随机摆放, 物种中心点根据分布宽度和几何限制在可能的范围内随机生成。这一模型产生的物种丰富度格局仍为峰值在区域中点的曲线, 峰值的高低则因经验数据不同而异(图4)。

将物种的实际分布区在区域中随机摆放的目的是利用经验数据的分布宽度频度分布(range size frequency distribution, RSFD)。Colwell等(2004)强烈推荐使用这一模型, 有两个方面的原因。一方面, 理论上零模型应当包含所有影响现实格局的重要因素, 而只排除所要研究的因素或机制。Colwell认为中域效应模型的目的是排除环境等因素对物种分布位置的影响, 因而相对于模型1-3, 模型5是更好的零模型。另一方面, 中域效应模型的结果受RSFD的影响很大, 而模型1-3产生的RSFD是固定的(图3b), 与经验RSFD有较大差异, Colwell认为这些模型会低估中域效应的作用。



**图4** 云南丽江地区物种丰富度的垂直格局及不同中域效应模型的模拟结果。物种数据来自吕正伟(1998), 模型的预测值均为500次运算的平均值。

Fig. 4 Altitudinal patterns of species richness in Lijiang region in comparison with patterns simulated by different mid-domain models. The species data were compiled from Lü (1998). The model predictions were the means of 500 iterations.

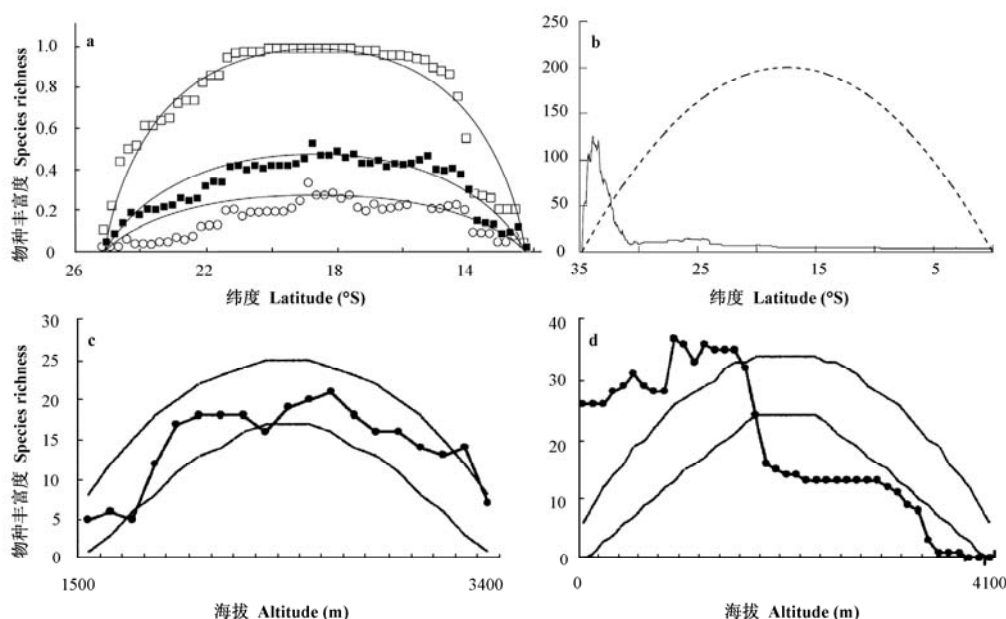
受Colwell等(2004)的影响, 经验分布宽度模型是目前中域效应研究中使用最为广泛的模型, 一般使用RangeModel(Colwell, 2008)和Mid-Domain Null(McCain, 2004)程序模拟物种分布区的随机摆放。

### 3 中域效应假说的证据

中域效应是否存在及其作用的大小, 近年来成为一个热点问题。支持者认为, 中域效应不仅在纬度和海拔梯度上存在, 而且在水深、时间、资源有效性等多种梯度上也起作用(Pineda & Caswell, 1998; Colwell & Lees, 2000; Colwell *et al.*, 2004; Morales *et al.*, 2005; Tiwari *et al.*, 2005; Dunn *et al.*, 2006a; Lusk *et al.*, 2006)。Colwell和Lees (2000)甚至认为: “问题不在于中域效应对多样性格局是否有影响, 而在于其影响有多大”。

(1) 纬度梯度: 物种丰富度从赤道到两极显著下降是众所周知的事实, 中域效应的惊人预测是: 即使没有任何环境梯度的情况下, 同样可以形成这种纬度格局。如Willig和Lyons(1998)发现, 在美洲大陆的纬度梯度上(约60°N–60°S), 中域效应可以解释有袋类和蝙蝠物种丰富度变异的69–94%。由于这种跨越赤道的纬度格局也可以用气候梯度进行解释, 因此对中域效应假说更为有利的现象是: 在不包含赤道的纬度梯度上, 也常可观察到物种丰富度先上升后下降的现象(图5a)(Krystufek & Griffiths, 2002; Hausdorf, 2006)。McCain (2003)对沙漠啮齿动物纬度格局(19°–45°N)的研究结果也表明, 中域效应可解释物种丰富度变异的93%。

(2) 海拔梯度: 随着海拔升高, 物种丰富度先上升后下降的格局是最为常见的(约占50%), 而单



**图5** 物种丰富度沿纬度和海拔梯度的变化, 每个梯度各举一个符合和偏离中域效应预测的例子, 图a和c与中域效应预测值一致, 而图b和d则不符。a: 马达加斯加岛10类动物物种丰富度的纬度格局, ■ 所有物种, □ 分布区宽的物种, ○ 分布区窄的物种, 实线为中域效应预测值, 纵坐标为物种丰富度占用于模拟的总物种数的比例(Colwell & Lees, 2000)。b: 非洲Cape植物区的山龙眼科物种丰富度的纬度格局, 实线为物种丰富度, 虚线为中域效应预测值(Laurie & Silander, 2002)。c: 美国Aquarius山区小型哺乳动物的物种丰富度垂直格局(McCain, 2005); d: 婆罗洲Kinabalu山小型哺乳动物的物种丰富度格局(McCain, 2005)。图c、d中给出了中域效应预测值的95%置信区间(无数据点的曲线)。

Fig. 5 Empirical patterns of species richness along latitude or altitude gradients. Two of them were consistent with mid-domain model predictions (a and c), while the other two showed remarkable deviation. a, Latitudinal richness pattern for ten faunal groups in Madagascar. ■ Richness pattern for all species; □ Large ranged species; ○ Small ranged species; solid lines, model predictions (Colwell & Lees, 2000). b, Latitudinal richness pattern for Proteaceae in the Cape Floristic Region of Africa. Solid line, observed pattern; dashed line, model prediction (Laurie & Silander, 2002). c, Altitudinal richness patterns of small mammals in Aquarius Mountains of USA. d, Richness patterns of small mammals in Mt. Kinabalu, Borneo. Lines without data points were the 95% confidence limits of mid-domain model predictions (McCain, 2005).

调下降的格局仅占25%(Rahbek, 2005)。而且, 有学者指出其中一些单调下降的格局可能是由于研究未包括整个海拔梯度(Nogués-Bravo *et al.*, 2008), 或者是由于面积因素导致(Bachman *et al.*, 2004)。许多研究表明, 中域效应对物种丰富度的垂直格局有较强的解释力(图5c)(Cardelus *et al.*, 2006; Wang *et al.*, 2007)。在McCain(2004)对小型哺乳动物的研究中, 多数山地的物种丰富度都位于中域效应预测值的95%置信区间内。

(3) 二维、三维空间: 同样, 边界对物种分布的限制也可扩展至二维、三维空间。Jetz和Rahbek(2001)曾建立了一个二维模型对非洲大陆鸟类的分布区进行随机摆放, 结果表明该模型能够较好地模拟物种丰富度的实际格局。在Lees等(1999)对马达加斯加岛10类动物的研究中, 中域效应对物种丰富度二维格局的解释百分率高达75%。最近, Van-DerWal等(2008)建立了三维的中域效应模型, 在该研究中, 中域效应预测值和空间自回归项可以解释北美大陆两栖类、鸟类、哺乳类和乔木物种丰富度的45–92%。

虽然采用相关、回归手段对中域效应进行检验还存在很多争议(McClain *et al.*, 2007), 但这方面的研究对于评价中域效应的相对作用大小仍是有益的。研究表明, 中域效应对多样性格局的解释力随着很多因素的不同而变化, 如物种分布宽度、区域的大小、分类群或功能型的差异、地点、尺度等(Sanders, 2002; McCain, 2005; Oommen & Shanker, 2005; Cardelus *et al.*, 2006; Dunn *et al.*, 2006b; Wang *et al.*, 2007)。Colwell等(2004)对21项研究的统计结果表明, 中域效应对多样性格局的解释力( $R^2$ )大于0.5和小于0.5的案例几乎相等。最近, Currie和Kerr(2008)对53个研究的统计结果也表明, 中域效应的解释力( $R^2$ )的中值为0.46。这些都表明, 中域效应只是影响物种丰富度的多种因素之一, 且在不少情况下解释力并不高。事实上, 中域效应假说经常被认为不能解释经验格局而遭到批评(如图5b,d)。

由于驼峰形的物种丰富度格局也可以用环境因素解释, 中域效应假说最有力的证据来自如下事实: 许多研究发现, 对于分布区大的物种, 环境因子对其物种丰富度解释力很低, 而中域效应的解释力很强; 反之, 对于分布区小的物种, 中域效应几乎没有解释力, 而环境因子则解释力很强(Lees *et*

*al.*, 1999; Mora & Robertson, 2005; Cardelus *et al.*, 2006; Dunn *et al.*, 2006a; Fu *et al.*, 2006)。这一现象仅用环境因子是很难解释的: 如果物种分布和多样性格局完全不受几何(边界)限制的影响, 则对于分布区大小不同的物种, 环境因子的解释力差异应不大。相反, 该现象完全符合中域效应假说的预测(Colwell & Lees, 2000): 物种分布区越大, 几何(边界)限制对其分布的影响越强烈, 因而分布区大的物种基本不受环境因子的影响, 而分布区小的物种受边界的限制很小, 其分布主要受环境因子的影响。

#### 4 关于中域效应假说的争论

中域效应假说在得到很多支持的同时, 也遭到了猛烈的批评。一些学者甚至认为该假说的基本假设错误, 难以解释物种丰富度的实际格局, 应当被抛弃(Hawkins & Diniz-Filho, 2002; Laurie & Silander, 2002; Zapata *et al.*, 2003, 2005; Hawkins *et al.*, 2005; Currie & Kerr, 2008)。总体来看, 对该假说的批评主要集中在以下两个方面:

(1) 中域效应的预测与实际物种丰富度格局有显著差异。许多研究对二者是否有显著差异进行了检验: 比较简单的检验方法是观察实测值是否位于模型预测值的95%置信区间内(图5c,d), 或检验预测值和实测值之间的斜率和截距是否分别与1和0有显著差异(Jetz & Rahbek, 2001; Currie & Kerr, 2008)。也有研究采用更严格的方法, 对物种分布的实际格局与模型预测格局的差异进行检验(Laurie & Silander, 2002; Smith & Brown, 2002)。

由于自然界中物种丰富度的峰值很少位于区域中点(如在多数山地位于中低海拔, Brown, 2001), 上述检验很容易发现实际格局与中域效应的预测有显著差异, 这是中域效应假说经常遭到批评的最重要原因(Hawkins & Diniz-Filho, 2002; Laurie & Silander, 2002; Zapata *et al.*, 2003)。如Currie和Kerr(2008)最近对文献的综合分析认为, 在53项研究中有50项物种丰富度格局与中域效应预测值有显著差异, 而剩下的3项则是由于环境因素与中域效应有很强的共线性。

但是, 上述检验方法实际上是假设物种丰富度不受中域效应之外的其他因素影响, 而事实上中域效应假说从未否认环境、历史等因素的重要作用



(Colwell *et al.*, 2004, 2005)。如果环境因子显著地改变了中域效应形成的格局, 则模型预测值与实际格局有显著的统计差异是很自然的。其中面积的影响尤其需要注意。如海拔梯度上单调下降的物种丰富度格局常被认为是中域效应假说的不利证据, 但 Bachman等(2004)的研究表明, 在用等面积海拔段消除面积的影响之后, 物种丰富度格局变为驼峰形, 且与中域效应假说的预测十分接近, Rahbek(1997)也发现了类似的现象。因此, Colwell等(2005)反对采用上述非此即彼(all or nothing)的假设检验方法对中域效应假说进行检验。但是, 迄今为止仍没有很好方法能对该假说进行严格的验证(McClain *et al.*, 2007)。

(2) 一些学者认为, 物种丰富度的驼峰形格局是环境梯度造成的, 而不是中域效应的结果(Kerr *et al.*, 2006; McCain, 2007; Currie & Kerr, 2008)。如随着海拔的上升, 一般伴随着水分有效性的增加和温度的降低。因此, 在干旱区中海拔的水热组合最佳, 驼峰形的多样性垂直格局完全可以用水分—能量平衡假说(O'Brien, 2006)进行解释; 而在湿润区, 由于水分不构成对生长的限制, 物种丰富度主要受温度影响而呈单调下降格局。与这一解释相一致, McCain (2007)发现, 蝙蝠的物种丰富度垂直格局在干旱区为驼峰形, 而在湿润区为单调下降形。事实上, 在中域效应假说提出之前, 多数研究都是采用类似的环境机制来解释多样性垂直格局中的“中间高度膨胀”现象的(见贺金生和陈伟烈, 1997; 唐志尧和方精云, 2004)。不过, 如前所述, 环境因子的解释力对于不同分布宽度的物种是不同的, 这一假说在解释该现象时存在困难。

此外, 对中域效应假说还有一些批评, 如认为中域效应是插值造成的假象(Kerr *et al.*, 2006; Currie & Kerr, 2008), 但已有研究表明这种影响并不是很大(Zapata *et al.*, 2003; McClain & Etter, 2005)。也有学者对Colwell等(2004)推荐的经验分布宽度模型提出了尖锐批评(Hawkins *et al.*, 2005; Zapata *et al.*, 2005), 因更多地涉及零模型本身的理论争论, 在此不作讨论。

## 5 中域效应假说的合理性和局限性

我们认为, 中域效应假说的核心在于揭示了几何(边界)限制和随机过程对生物多样性格局的影

响。一方面, 虽然边界对物种分布的限制是众所周知的事实(如陆生生物不可能分布到水中), 但在中域效应假说提出之前, 关于多样性地理格局的研究几乎没有考虑过这一因素。即以往的研究实际上是假设在没有环境梯度的情况下, 物种丰富度是没有变化的(Colwell *et al.*, 2004)。中域效应假说对这种传统观念形成了挑战, 此后人们才注意到, 驼峰形的物种丰富度格局实际上是很广泛的。目前, 即使是该假说的批评者也承认, 几何(边界)限制的影响确实存在, 只是应当建立新的几何限制模型(Currie & Kerr, 2008)。

另一方面, 由于中域效应模型排除了环境梯度(甚至物种属性)的影响, 其预测与经验数据有较大差异是很自然的。相反, 在完全排除了环境因素的影响后, 随机模拟产生的预测值常在解释多样性格局中起重要作用(Colwell *et al.*, 2004), 这倒是需要引起足够重视的。一种可能的解释是, 不同物种的分布分别受不同因素的影响, 导致总的格局与随机过程有一定程度的相似(Lyons & Willig, 1999)。在揭示随机过程的潜在重要性上, 中域效应假说与近年来在群落生态学中兴起的中性理论(neutral model)不谋而合(Hubbell, 2001; 周淑荣和张大勇, 2006)。两种理论在解释多样性地理格局和群落生物多样性中都取得了一定的成功, 这可能意味着, 随机过程在自然界中的作用较我们以往所认识的要大得多。

同时也应看到, 物种丰富度的实际格局常常与中域效应的预测有明显的差异。这说明目前的中域效应模型还过于简单(Koleff & Gaston, 2001; Arita, 2005)。事实上, Colwell和Lees (2000)的模型中“物种分布区大小不变”的假设就不尽合理。比如一个物种的海拔分布范围为2,000–3,000 m, 在一座峰顶海拔为2,500 m的山体上, 其海拔分布范围只能为2,000–2,500 m, 即物种的实际分布区是可变的。多项研究都据此批评过中域效应假说(Hawkins & Diniz-Filho, 2002; Sandel & McKone, 2006)。而且, 允许物种分布区超出边界并不一定导致中域效应的消失, 只要物种的中心点不超出边界, 物种丰富度仍在区域的中点最高(Grytnes, 2003; 王襄平, 2008)。Grytnes等(2008)在Kinabalu山的研究表明, 这种“中心点受限模型”较Colwell的模型能更好地模拟物种丰富度的垂直格局。



物种丰富度的地理格局本质上是由物种的分布格局决定的,中域效应假说的贡献就在于它注意到了边界对物种分布的限制。但目前的中域效应模型产生的物种分布格局仍与实际格局之间存在较大的差异(如Laurie & Silander, 2002; 王襄平, 2008),这是其预测结果和多样性实际格局存在差异的根本原因。因此,必须对中域效应假说的模型进行改进。其中,深入理解物种分布的影响机制是关键因素。

中域效应假说是一个新兴的理论,在我国的应用还相对较少。唐志尧和方精云(2004)首次简介了该假说,冯建孟等(2006)分析了面积和中域效应对丽江地区物种丰富度垂直格局的影响。Fu等(2006)研究了气候、面积和中域效应对横断山区蛙类物种丰富度海拔梯度格局的影响,Wang等(2007)则定量分析了面积和中域效应在高黎贡山种子植物多样性垂直格局中的相对作用大小。这两个研究都发现中域效应对不同分布宽度物种的多样性格局解释力差异很大。此外,王希华(2006)的研究也认为,中域效应对我国典型常绿阔叶林代表性物种的多样性格局有重要影响。

## 6 结语

物种丰富度的地理格局是宏观生态学和生物地理学的核心问题之一。中域效应假说的重要意义在于揭示了几何(边界)限制和随机过程对物种分布和多样性格局的影响,是对气候假说和历史假说的重要补充。但是,目前还没有很好的方法对中域效应假说进行验证;同时,该假说的模型还过于简单、一些假设也不尽合理,这些都限制了它对多样性地理格局的解释能力,有待于进一步完善。其中,深入理解物种分布的机制是完善中域效应假说的关键。

## 参考文献

- Arita HT (2005) Range size in mid-domain models of species diversity. *Journal of Theoretical Biology*, **232**, 119–126.
- Bachman S, Baker WJ, Brummitt N, Dransfield J, Moat J (2004) Elevational gradients, area and tropical island diversity: an example from the palms of New Guinea. *Ecography*, **27**, 299–310.
- Brown JH (2001) Mammals on mountainsides: elevational patterns of diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **10**, 101–109.
- Cardelus CL, Colwell RK, Watkins JE (2006) Vascular epiphyte distribution patterns: explaining the mid-elevation richness peak. *Journal of Ecology*, **94**, 144–156.
- Colwell RK (2008) RangeModel: tools for exploring and assessing geometric constraints on species richness (the mid-domain effect) along transects. *Ecography*, **31**, 4–7.
- Colwell RK, Hurtt 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.
- Colwell RK, Rahbek C, Gotelli NJ (2004) The mid-domain effect and species richness patterns: what have we learned so far? *The American Naturalist*, **163**, E1–E23.
- Colwell RK, Rahbek C, Gotelli NJ (2005) The mid-domain effect: there's a baby in the bathwater. *The American Naturalist*, **166**, E149–E154.
- Currie DJ, Kerr JT (2008) Tests of the mid-domain hypothesis: a review of the evidence. *Ecological Monographs*, **78**, 2–18.
- Dunn RR, Colwell RK, Nilsson C (2006a) The river domain: why are there more species halfway up the river? *Ecography*, **29**, 251–259.
- Dunn RR, McCain CM, Sanders NJ (2006b) When does diversity fit null model predictions? Scale and range size mediate the mid-domain effect. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 305–312.
- Feng JM (冯建孟), Wang XP (王襄平), Li J (李晶), Fang JY (方精云) (2006) Effects of area and mid-domain effect on altitudinal pattern of seed plants richness in Lijiang, Yunnan, China. *Biodiversity Science (生物多样性)*, **14**, 107–113. (in Chinese with English abstract)
- Fu C, Hua X, Li J, Chang Z, Pu Z, Chen J (2006) Elevational patterns of frog species richness and endemic richness in the Hengduan Mountains, China: geometric constraints, area and climate effects. *Ecography*, **29**, 919–927.
- Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**, 220–227.
- Gotelli NJ, Graves GR (1996) *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution, Washington, DC.
- Grytnes JA, 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.
- Grytnes JA (2003) Ecological interpretations of the mid-domain effect. *Ecology Letters*, **6**, 883–888.
- 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 (2002) The mid-domain effect cannot explain the diversity gradient of Nearctic birds. *Global Ecology and Biogeography*, **11**, 419–426.
- Hawkins BA, Diniz-Filho JAF, Weis AE (2005) The mid-domain effect and diversity gradients: is there anything to learn? *The American Naturalist*, **166**, E140–E143.

- He JS (贺金生), Chen WL (陈伟烈) (1997) A review of gradient changes in species diversity of land plant communities. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **17**, 91–99. (in Chinese with English abstract)
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Jetz W, Rahbek C (2001) Geometric constraints explain much of the species richness pattern in African birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **98**, 5661–5666.
- Jetz W, Rahbek C (2002) Geographic range size and determinants of avian species richness. *Science*, **297**, 1548–1551.
- Kerr JT, Perring M, Currie DJ (2006) The missing Madagascan mid-domain effect. *Ecology Letters*, **9**, 149–159.
- Koleff P, Gaston KJ (2001) Latitudinal gradients in diversity: real patterns and random models. *Ecography*, **24**, 341–351.
- Krystufek B, Griffiths HI (2002) Species richness and rarity in European rodents. *Ecography*, **25**, 120–128.
- Laurie H, Silander JA (2002) Geometric constraints and spatial pattern of species richness: critique of range-based null models. *Diversity and Distributions*, **8**, 351–364.
- Lees DC, Kremen C, Andriamampianina L (1999) A null model for species richness gradients: bounded range overlap of butterflies and other rainforest endemics in Madagascar. *Biological Journal of the Linnean Society*, **67**, 529–584.
- Lomolino MV (2001) Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, **10**, 3–13.
- Lü ZW (吕正伟) (1998) *Flora of High Mountain Garden and Seed Plants in Lijiang* (丽江地区高山园林与种子植物名录). Ethnic Press of Yunnan, Kunming. (in Chinese)
- Lusk CH, Chazdon RL, Hofmann G (2006) A bounded null model explains juvenile tree community structure along light availability gradients in a temperate rain forest. *Oikos*, **112**, 131–137.
- 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 (1999) A hemispheric assessment of scale-dependence in latitudinal gradients of species richness. *Ecology*, **80**, 2483–2491.
- MacArthur RH (1957) On the relative abundance of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **43**, 293–295.
- McCain CM (2003) North American desert rodents: a test of the mid-domain effect in species richness. *Journal of Mammalogy*, **84**, 967–980.
- McCain CM (2004) The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. *Journal of Biogeography*, **31**, 19–31.
- McCain CM (2005) Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology*, **86**, 366–372.
- McCain CM (2007) Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 1–13.
- McClain CR, Etter RJ (2005) Mid-domain models as predictors of species diversity patterns: bathymetric diversity gradients in the deep sea. *Oikos*, **109**, 555–566.
- McClain CR, White EP, Hurlbert AH (2007) Challenges in the application of geometric constraint models. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 257–264.
- Molles MC (2008) *Ecology: Concepts and Applications*. McGraw-Hill, New York.
- 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.
- Morales MA, Dodge GJ, Inouye DW (2005) A phenological mid-domain effect in flowering diversity. *Oecologia*, **142**, 83–89.
- Nogués-Bravo D, Araújo MB, Romdal T, Rahbek C (2008) Scale effects and human impact on the elevational species richness gradients. *Nature*, **453**, 216–220.
- O'Brien EM (2006) Biological relativity to water-energy dynamics. *Journal of Biogeography*, **33**, 1868–1888.
- Oommen MA, Shanker K (2005) Elevational species richness patterns emerge from multiple local mechanisms in Himalayan woody plants. *Ecology*, **86**, 3039–3047.
- Pineda J, Caswell H (1998) Bathymetric species-diversity patterns and boundary constraints on vertical range distributions. *Deep-Sea Research II*, **45**, 83–101.
- Rahbek C (1995) The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*, **18**, 200–205.
- Rahbek C (1997) The relationship among area, elevation, and regional species richness in Neotropical birds. *The American Naturalist*, **149**, 875–902.
- Rahbek C (2005) The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, **8**, 224–239.
- Rahbek C, Gotelli NJ, Colwell RK, Entsminger GL, Rangel TFLVB, Graves GR (2007) Predicting continental-scale patterns of bird species richness with spatially explicit models. *Proceedings of the Royal Society (B)*, **274**, 165–174.
- Ribas CR, Schoereder JH (2006) Is the Rapoport effect widespread? Null models revisited. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 614–624.
- Sandel BS, McKone MJ (2006) Reconsidering null models of diversity: do geometric constraints on species ranges necessarily cause a mid-domain effect? *Diversity and Distributions*, **12**, 467–474.
- Sanders NJ (2002) Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography*, **25**, 25–32.
- 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 gradient in geographical range: how so many species coexist 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.

- Tang ZY (唐志尧), Fang JY (方精云) (2004) A review on the elevational patterns of plant species diversity. *Biodiversity Science* (生物多样性), **12**, 20–28. (in Chinese with English abstract)
- Tang ZY (唐志尧), Wang ZH (王志恒), Fang JY (方精云) (2009) Historical hypothesis in explaining spatial patterns of species richness. *Biodiversity Science* (生物多样性), **17**, 635–643. (in Chinese with English abstract)
- Tiwari M, Bjorndal KA, Bolten AB, Bolker BM (2005) Intraspecific application of the mid-domain effect model: spatial and temporal nest distributions of green turtles, *Chelonia mydas*, at Tortuguero, Costa Rica. *Ecology Letters*, **8**, 918–924.
- VanDerWal J, Murphy HT, Lovett-Doust J (2008) Three-dimensional mid-domain predictions: geometric constraints in North American amphibian, bird, mammal and tree species richness patterns. *Ecography*, **31**, 435–449.
- Wang XH (王希华) (2006) *Phytogeography and Species Diversity of Typical Evergreen Broad-leaved Forest in China* (中国典型常绿阔叶林植物地理与物种多样性研究). PhD dissertation, East China Normal University, Shanghai. (in Chinese with English abstract)
- Wang XP (王襄平) (2008) *Altitudinal Patterns of Seed Plant Richness in Mountains Across East China* (中国东部山地种子植物 $\gamma$ 多样性的垂直格局). Postdoctoral report, Peking University, Beijing. (in Chinese with English abstract)
- Wang Z, Tang Z, Fang J (2007) Altitudinal patterns of seed plant richness in the Gaoligong Mountains, south-east Tibet, China. *Diversity and Distributions*, **13**, 845–854.
- 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* (生物多样性), **17**, 613–624. (in Chinese with English abstract)
- Willig MR, Lyons SK (1998) An analytical model of latitudinal gradients of species richness with an empirical test for marsupials and bats in the New World. *Oikos*, **81**, 93–98.
- Zapata FA, Gaston KJ, Chown SL (2003) Mid-domain models of species richness gradients: assumptions, methods and evidence. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 677–690.
- Zapata FA, Gaston KJ, Chown SL (2005) The mid-domain effect revisited. *The American Naturalist*, **166**, E144–E148.
- Zhou SR (周淑荣), Zhang DY (张大勇) (2006) Neutral theory in community ecology. *Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **30**, 868–877. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 张大勇 责任编辑: 闫文杰)