

# 大尺度空间上植物物种丰富度沿海拔 梯度分布格局的研究进展\*

张大才<sup>1, 2</sup>, 孙 航<sup>2\*\*</sup>

(1. 西南林学院 资源学院, 云南 昆明 650224;

2. 中国科学院昆明植物研究所 生物多样性与生物地理重点实验室, 云南 昆明 650204)

**摘要:**物种丰富度的空间分布格局及影响因素受研究尺度的影响,总结大尺度空间上物种丰富度沿海拔梯度的分布格局及影响机制。各种出版物、腊叶标本和相关数据库是数据资料的主要来源;物种丰富度的估算方法包括插值法、稀疏法和外推法;中海拔物种最丰富的单峰曲线分布格局最普遍,其次是丰富度随海拔增加而单调下降的分布格局;物种特有率一般在树线附近达到最大值,但在科、属级水平上特有率在海拔梯度上有多种变化格局;面积、气候因子、中间地带效应和 Rapoport 海拔法则等是物种丰富度海拔格局的重要影响因素,且中间地带效应的影响最大,甚至是唯一与丰富度格局显著相关的因子;物种的系统发育、地质历史等因素在物种丰富度的海拔分布格局中起着重要作用,但还难以定量评估。

**关键词:** 多样性;内插值法;稀疏法;面积;中间地带效应;气候因子

**中图分类号:** Q948.2

**文献标识码:** A

**文章编号:** 1003 - 7179(2009)02 - 0074 - 07

物种丰富度的空间分布格局及其潜在机制是生态学领域的研究热点之一<sup>[1-3]</sup>。在海拔梯度上,气候、环境变量在较小的空间范围内急剧变化,因此,物种丰富度沿海拔梯度的分布格局得到更多的关注<sup>[4-5]</sup>,并且物种丰富度的海拔分布格局更加有利于探索影响物种丰富度的机制<sup>[6]</sup>。同多样性的测度空间尺度一样,物种丰富度测度的空间尺度也包括了从局域生境到大尺度空间的变化,分别属于 $\alpha$ 多样性和 $\beta$ 多样性的测度空间尺度。从大尺度空间上分析物种丰富度的分布格局属于 $\gamma$ 多样性的研究范畴,是目前生态学领域的研究热点之一,相关文献呈几何级数增加<sup>[5]</sup>。 $\gamma$ 多样性也称区域多样性(regional diversity),Brown和Maurer<sup>[7]</sup>使用宏观生态学(macrocology)的术语进行区域生物多样性的研究。区域尺度的界定是一个困难问题,但应是一个较大的变化空间范围,一般面积可在 $10^4 \sim 10^6 \text{ km}^2$ <sup>[8]</sup>。通常情况下,空间尺度范围是在一个自然区域之内,如整个岛屿或岛屿的一部分,整个山脉地区或山脉中的一座山体。

物种丰富度沿海拔梯度的分布格局是一个传统研究课题,尤其是在 $\alpha$ 多样性尺度上的分析一直受植物学家与生态学家的关注<sup>[1]</sup>。但是,由于测度空间尺度的不同而使结果存在很大的差异<sup>[9]</sup>,在 $\gamma$ 多样性尺度上包括了一个区域所有物种的空间分布信息,而且还涉及到地形、气候数据的计算与分析,物种空间分布格局模型的计算机模拟等<sup>[10-12]</sup>,因此,大尺度空间上物种丰富度沿海拔梯度分布格局的研究起步相对较晚。在大尺度空间上,物种丰富度的数据来源、估算方法,以及丰富度格局的影响因素等方面都还存在很多争议,还需要深入的分析<sup>[13-14]</sup>。物种丰富度沿海拔梯度的分布格局受多种因素的影响,既包括环境梯度(如气候、地形梯度),也包括了该区域的地质历史、物种的系统发育,以及一些非梯度因素,如中间地带效应(mid-domain effect, MDE)、Rapoport海拔法则(Rapoport's elevation rule)等。在这些因素中,哪些因子是驱动物种丰富度格局的主要因子,而且对于一个具体的区域其影响因素可能不同,因此,更多区域的研究必将有利于这一

\* 收稿日期: 2009 - 03 - 05 \*\* 为通信作者

基金项目: 国家自然科学基金(40771073, 30625004)项目资助; 中国科学院生物多样性与生物地理重点实验室开放基金(grant no. 0806331121)项目资助。

作者简介: 张大才(1977—),男,四川平昌人,博士,讲师,主要从事植物多样性的教学与研究。

作者 E-mail: dczhang24@163.com; 通信作者 E-mail: hsun@mail.kib.ac.cn

问题的深入分析。

我国是世界上物种特别丰富的国家 (megadiversity country) 之一<sup>[15]</sup>,山区由于相对较轻的干扰而成为物种最丰富的区域。因此,从大尺度空间上分析物种丰富度沿海拔梯度的分布格局十分重要<sup>[3, 14]</sup>,不仅可以区分出物种丰富程度不同的区域,为生物多样性的保护、自然保护区的规划等方面提供决策依据,而且还可更好地揭示物种丰富度与气候环境梯度、面积、物种演化与迁移、地质历史等因素之间的关系。目前,我国植物学家已基本完成植物资源本底资料的调查与编目,而且《中国植物志》和地方植物志编著工作的完成和出版、数字化植物标本馆和有关植物多样性数据库的构建使人们能够更加方便、全面地获取物种空间分布的数据资料,为分析大尺度空间上物种丰富度空间分布格局奠定了基础,也将促使该领域的研究成为今后国内的研究热点之一。本文主要总结大尺度空间上物种丰富度沿海拔梯度分布格局的数据来源和估算方法、分布格局和影响因素。

## 1 数据资料来源与物种丰富度估算方法总结

在大尺度空间上,数据资料不可能完全依靠研究者的调查,而主要来源于出版物、标本馆和相关数据库等<sup>[16]</sup>。各种出版物,包括公开和非公开出版资料中有关物种空间分布信息的记载是很多植物学家多年工作的汇编,充分反映了研究区域所有物种的空间分布信息,根据资料记载确定物种的海拔分布范围,假定物种在海拔分布上、下限之间的各个海拔带均有分布(实际上在部分海拔带没有分布),插值 (intepolation) 计算各个海拔带的物种丰富度<sup>[14, 17-20]</sup>。计算过程可以直接计数,也可在 RangeModel 5.0 软件中计算<sup>[10]</sup>,直接获得各海拔带的物种丰富度。但是,插值法可能过高地估计了中海拔带的物种丰富度,使物种丰富度在高、低海拔段急剧下降,从而产生人为的单峰曲线格局<sup>[14]</sup>。

标本馆中腊叶标本记载了植物空间分布的相关信息,是物种丰富度空间分布信息的重要来源,甚至是唯一来源<sup>[21]</sup>。“数字植物标本馆”的建成为植物标本数据资料的收集提供了极大的方便,成为大尺度空间上物种丰富度数据资料的重要来源。而且,不同区域的物种多样性数据库详细记录了该区域物种空间分布的信息,如横断山生物多样性数据库 ([http://hengduan\\_huh.harvard.edu/fieldnotes](http://hengduan_huh.harvard.edu/fieldnotes))、青藏高原维管植物查询系统 (<http://www.cib.ac.cn/>

[search\\_db/db12/index.asp](http://search_db/db12/index.asp)),这些数据库资料是该区域植物多样性多年考察的结果,是植物空间分布信息的重要来源。植物标本的一个采集号或数据库中的一条空间信息记录对应着植物在海拔梯度上分布的一次频度,因此,结合标本和数据库中植物的空间分布信息,可以获得物种在各海拔带的分布频度。稀疏法 (rarefaction) 根据各海拔带的物种丰富度及物种的分布频度构建物种稀疏曲线 (species rarefaction curve),并以此估算物种丰富度沿海拔梯度的分布格局<sup>[13, 22]</sup>。该方法假定植物标本的采集是随机的,即不偏向于多采集某一物种,在大量标本采集的基础上,即达到完全取样的水平,物种稀疏曲线就可真实地反映物种丰富度沿海拔梯度的分布格局。物种稀疏曲线数据可在 EcoSim 7.68 软件中计算<sup>[23]</sup>。但实际上植物标本的采集过程并不是完全随机的,色彩鲜艳的物种、观赏价值高的物种可能有更多的标本;个体较大和显眼的乔木和灌木植物的标本也多于草本植物,易于到达的海拔区域植物标本数量也相对较多<sup>[24]</sup>。而且,标本数量较少的稀有物种的存在也将影响物种丰富度的估算<sup>[13]</sup>。

稀疏法可以 3 种方式描述物种丰富度格局:

(1) 物种稀疏曲线,仅描述物种丰富度的分布格局,而不能估算各海拔带物种丰富度的绝对数量;(2) 以相同标本采集强度估算各海拔带的物种丰富度,各海拔带标本采集强度实际上有很大的差异<sup>[13, 24]</sup>,而稀疏法最大的优点是可以消除这些差异,将所有海拔带的标本数量都下降(稀疏)到相同水平,以相同的采集强度估算各海拔带的物种丰富度;(3) 在各海拔带标本最大采集强度下估算其物种丰富度,如果各海拔带标本采集满足随机、完全的条件,那么在标本最大采集强度下估算的物种丰富度则为该海拔带的最大物种丰富度,随着标本数量的增加而物种丰富度保持不变。

外推法 (extrapolation) 是估算物种丰富度的又一常见方法<sup>[25]</sup>,但是其正确估算需要大量的物种空间分布信息,对于物种丰富而标本数量少的区域则很少使用该方法估算物种丰富度<sup>[13]</sup>。由于统计标本在各个海拔带分布的工作量相对较大,因此,稀疏法和外推法很少使用,但是“数字标本馆”的建成必将推动这两种方法的广泛使用。

## 2 物种丰富度沿海拔梯度的分布格局

物种丰富度沿海拔梯度的分布呈多种分布格局,但中海拔物种最丰富的单峰曲线格局 (unimodal

pattern)最普遍,即在低海拔段物种丰富度随海拔的增加而增加,在中海拔达到最大值,然后丰富度随海拔的增加而降低。根据文献资料统计,50%以上的文献都报道了这一分布格局<sup>[4-5]</sup>。所有种丰富度沿海拔梯度的变化表现为偏向低海拔的单峰曲线格局,而特有种丰富度最大值出现在更高的海拔,即为偏向高海拔的单峰曲线格局<sup>[11, 26-28]</sup>。物种丰富度随海拔增加而单调下降的分布格局也较为普遍,25%的文献报道了这一分布格局<sup>[5]</sup>;该分布格局在热带或低海拔较湿润的区域最普遍<sup>[19, 29]</sup>;乔木、蕨类植物丰富度也多为该分布格局<sup>[13, 30]</sup>。

各海拔带的面积沿海拔梯度的分布不是均匀的,如低海拔段的面积最大<sup>[2, 29]</sup>,或中海拔段的面积最大<sup>[11, 28]</sup>。面积对物种丰富度沿海拔梯度的分布格局有极大的影响,如 Bachman et al<sup>[29]</sup>以等海拔范围(100 m 海拔带)划分海拔梯度时,物种丰富度随海拔增加而单调下降,而以等面积划分海拔梯度时,物种丰富度沿海拔梯度的变化为单峰曲线格局。因此,在分析物种丰富度沿海拔梯度的分布格局时应消除面积的影响<sup>[5]</sup>。物种密度 $[D = S / \ln(A), D - \text{物种密度}; S - \text{物种丰富度}; A - \text{面积}]$ 被普遍用于消除面积对丰富度的影响<sup>[27-28]</sup>。同时,以等面积划分海拔梯度也是消除面积对丰富度格局影响最直接的方法<sup>[29]</sup>。

物种特有率(特有种占有种的百分比)沿海拔梯度的变化同样也倍受关注,高海拔地区由于破碎的生境、物种低的迁入率而被认为有较高的特有率<sup>[31]</sup>。然而,物种特有率沿海拔梯度的变化并非随海拔的增加而单调增加,通常在树线附近达到最大值<sup>[27]</sup>。而且,在科或属一级水平上,物种特有率沿海拔梯度表现出多种变化格局<sup>[26, 32]</sup>。

### 3 物种丰富度沿海拔梯度分布格局的影响因素

物种丰富度沿海拔梯度分布格局受多种因素的影响,其中面积、气候因子、“中间地带效应”、Rapport 海拔法则等因子与物种丰富度海拔分布格局之间的关系可以定量分析,被证实是影响物种丰富度沿海拔梯度分布格局最重要的因素。

#### 3.1 面积

面积与物种丰富度之间的关系是生态学上公认的法则之一,面积越大物种越多<sup>[33]</sup>。因此,面积对物种丰富度有最直接的影响,是物种丰富度分布格局重要的解释变量<sup>[29, 34-35]</sup>。但是,有时候面积也不

能很好地预测物种丰富度,甚至与物种丰富度之间呈现微弱的关系<sup>[12, 27]</sup>。在众多物种-面积关系式中,幂函数关系 $(S = c \times A^z)$ <sup>[29, 34-35]</sup>和对数函数关系 $(S = b + a \times \ln A)$ <sup>[27]</sup>( $S - \text{物种丰富度}; A - \text{面积}; a, b, c, z$ 为参数)被广泛用于检测物种丰富度与面积之间的关系。

分析种-面积关系的数据资料基本都来源于局域均质生境条件下的样地资料,即种-面积关系描述的是在均质生境条件下物种丰富度随面积的变化。但是,在大尺度空间上同一海拔带内可能包括了不同的生境类型,蕴含了不同的种-面积关系(即使同一种-面积曲线类型也包括了不同的参数值),因此 Triantis et al<sup>[36]</sup>将生境类型结合到种-面积关系中,使种-面积之间的相关性更高。而且,一些非饱和曲线能够更好地描述种-面积之间的关系<sup>[37]</sup>,但却很少被应用于大尺度空间上分析种-面积之间的关系。

#### 3.2 气候因子

气温、降雨量、可能蒸散量(potential evaporation)、湿度、生长季节长度等气候因子表现出明显的海拔梯度,所有这些因子对物种在海拔梯度上的分布都有一定的影响<sup>[38]</sup>。而且,物种在海拔梯度上分布的上、下限均受极端气候因子的限制,通常情况下物种在海拔梯度上的分布上限受低温、生长季节长短和积雪量等气候因子的影响,而在海拔梯度上的分布下限是气候与生物因子的综合作用<sup>[2]</sup>。温度和与温度相关的变量(如可能蒸散量),以及降雨量和与降雨相关的变量(如湿度、降雨天数等)与物种丰富度的海拔分布格局均显著相关<sup>[12, 17]</sup>。但是,不同的气候因子在不同的海拔段与物种丰富度的关系不同,如在高海拔段温度可以直接控制物种丰富度,而在低海拔段物种丰富度与湿度的相关性更高<sup>[12]</sup>。

引起气候变量变化的空间范围通常属于大尺度空间,即在小尺度空间范围内具有相似的气候特征,因此,海拔分布范围更大的乔木植物丰富度受气候因子的影响更大<sup>[30]</sup>,同样分布范围广的非特有种丰富度受气候因子的影响也更大<sup>[11]</sup>。然而,草本植物丰富度受气候因子的影响较小,甚至没有一个气候因子与草本植物丰富度显著相关<sup>[30]</sup>,可能的原因是草本植物的分布范围更小,特有率更高,物种系统演化对其丰富度的分布有更大的影响,且生命周期更短,受局域生境条件的影响更大<sup>[39]</sup>。

#### 3.3 中间地带效应(MDE)

中间地带效应理论认为,物种在海拔梯度上的

分布存在一个不可逾越的“硬边界”(hard boundary),即山顶和海平面(或谷底),因此,物种在海拔梯度上的分布被限制在最高海拔(山顶)和最低海拔(海平面或谷底)之间,即物种在海拔空间上的分布存在一个几何限制边界(geometric constraints)<sup>[40-41]</sup>。因此,物种在海拔梯度上的分布向中海拔重叠最多,而向海拔梯度的两端(即高海拔与低海拔)重叠较少,所以,不管气候环境在海拔梯度上如何变化,物种丰富度都将在中海拔最高,且物种的海拔范围越大,受中间地带效应的影响越大<sup>[40]</sup>。MDE空模型(null model)的模拟可在RangeModel 5.0软件中模拟计算<sup>[10]</sup>。很多研究都证实MDE与物种丰富度沿海拔梯度分布格局高度相关,甚至是所有影响因子中唯一与物种丰富度显著相关的变量<sup>[11-12]</sup>。

气候环境梯度是物种在海拔梯度上分布不可逾越的“软边界”(soft boundary)<sup>[42]</sup>,如树线附近的气候环境是乔木植物的海拔分布上限,绝大多数植物的分布也不可能逾越永久冰雪带。通常情况下将集中区域95%的物种的最小海拔范围定义为物种在海拔梯度上分布的“软边界”,在“软边界”范围内物种丰富度沿海拔梯度的分布格局受MDE的影响更大<sup>[43]</sup>。

物种在海拔梯度上的分布边界应是一个动态范围<sup>[27]</sup>,不同的物种集合在海拔梯度上的分布范围不同,如乔木植物与草本植物在海拔梯度上的主要分布范围不同,因此,应在“软边界”范围内分析物种丰富度格局与MDE之间的关系。当前,大多数研究只分析了“硬边界”海拔范围内物种丰富度海拔分布格局与MDE之间的关系,可能会得到与MDE预测相矛盾的结果,如平均海拔范围更小的特有种丰富度格局受MDE的影响更大,而平均海拔范围更大的非特有种丰富度受MDE的影响更小<sup>[11, 44]</sup>。

### 3.4 Rapoport海拔法则

Rapoport法则由Rapoport & Drausal<sup>[45]</sup>和Stevens<sup>[46]</sup>提出,1992年Stevens<sup>[47]</sup>将该理论延伸到海拔梯度上,称之为Rapoport海拔法则。该法则认为高海拔地区物种能够忍受的气候变化幅度较大,因此,物种的海拔分布范围宽而物种丰富度低;低海拔段的物种只适应于一些特定的温度和降雨条件,适应的气候变异幅度小而海拔分布范围窄,因此,物种丰富。根据该法则的预测,物种丰富度随海拔的增加而单调下降。相关研究表明,如果物种丰富度随海拔的增加而单调下降,或物种丰富度在最低几个

海拔带最丰富然后随海拔增加而单调下降,则物种丰富度沿海拔梯度的分布格局与Rapoport海拔法则显著相关<sup>[34, 48]</sup>;如果物种丰富度沿海拔梯度为单峰曲线格局,则与Rapoport法则之间的关系微弱<sup>[49-50]</sup>。

### 3.5 多样性

多样性尺度上物种丰富度数据资料都是通过样地调查,数据可靠、准确,避免了面积和取样强度对多样性测度的影响<sup>[31]</sup>。但样地调查费力费时,尤其是对一个大的区域和物种丰富的地区,样地调查数据不可能包括整个区域物种的分布信息。多样性和多样性之间的关系也是生态学领域的研究热点,多样性是多样性的物种库(species pool),对多样性有显著的影响,因此物种丰富度在多样性和多样性尺度上的海拔分布格局具有相似性,相互之间有较高的相关性<sup>[51-52]</sup>。但是,影响二者的主要因素不同,因此,二者之间也存在不同的分布格局<sup>[53]</sup>。

### 3.6 其他

其他因素主要包括物种的系统发育、历史演化、生物地理过程、地质历史等,这些因素与物种丰富度分布格局之间的关系难以定量测定,也存在很多争论<sup>[54-55]</sup>。但是它们对物种丰富度分布格局的影响不可忽略,尤其是对于特有种丰富、物种分化剧烈的区域而言。

## 4 结论与建议

在大尺度空间上,物种丰富度沿海拔梯度分布的单峰曲线格局和随海拔的增加而单调下降的分布格局最普遍,面积、气候因子、物种的系统演化和地质历史,以及非环境梯度的中间地带效应、Rapoport海拔法则都与之密切相关。在今后的研究中以下几个问题值得注意。(1)在大尺度空间上估算物种丰富度的方法本身都存在一些缺陷,应充分利用出版物、标本馆和数据库资料,采用多种方法估算物种丰富度的分布格局,以避免由于估算方法本身的缺陷而产生的人为格局<sup>[14]</sup>。(2)尽管非环境梯度因子MDE和Rapoport海拔法则对物种丰富度沿海拔梯度的分布格局有重要影响,但是面积、环境梯度和物种系统发育与地质历史对物种的空间分布有最直接的作用,它们对物种丰富度分布格局的影响不可忽略。(3)由于冰期的影响,大多数高山植物区系都是新近起源<sup>[56]</sup>,物种在高山区域经历了快速的辐射演化而形成了大量的分布范围狭窄的特有种,高比

例的特有种对物种丰富度的分布格局有重要影响,选择一些代表类群,将物种丰富度的海拔分布格局和物种在海拔梯度上的系统演化相结合,可以定量分析物种的系统演化在物种丰富度分布格局中的作用。(4)物种丰富度的空间分布格局受空间尺度的影响<sup>[5]</sup>,即使在大尺度空间上分析物种丰富度的海拔分布格局,空间尺度仍然是一个焦点问题,如大尺度空间范围本身的定义,海拔梯度上划分海拔带的距离本身也是一种空间尺度。(5)分析 $c$ 和多样性沿海拔梯度分布格局之间的联系,在种-面积幂函数关系中, $c$ 值可用于衡量多样性<sup>[57-58]</sup>, $z$ 值可用于衡量多样性<sup>[59]</sup>,因此,通过种-面积关系可以将3种不同尺度的多样性相结合。

### [参 考 文 献]

- [1] WHITTAKER R H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California [J]. *Ecological Monographs*, 1960, 30: 279 - 338
- [2] MACARTHUR R H. *Geographical Ecology: Patterns of the Distribution of Species* [M]. New York: Harper and Row, 1972
- [3] 方精云. 探索中国山地植物多样性的分布规律 [J]. *生物多样性*, 2004, 12 (1): 1 - 4
- [4] RAHBEK C. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern [J]. *Ecography*, 1995, 18: 200 - 205
- [5] RAHBEK C. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns [J]. *Ecology Letters*, 2005, 8: 224 - 239
- [6] KÖRNER C. Why are there global gradients in species richness? Mountains may hold the answer [J]. *Trend in Ecology & evolution*, 2000, 15: 513 - 514
- [7] BROWN J H, MAURER B A. Macroecology - the division of food and space among species on continents [J]. *Science*, 1989, 243: 1145 - 1150
- [8] 肖笃宁, 布仁仓, 李秀珍. 生态空间理论与景观异质性 [J]. *生态学报*, 1997, 17 (5): 453 - 461
- [9] 任海保, 张林艳, 马克平. 不同植物类群物种丰富度垂直格局分形特征的比较 [J]. *植物生态学报*, 2005, 29 (6): 901 - 909
- [10] COLWELL R K. RangeModel A Monte Carlo simulation tool for assessing geometric constraints on species richness Version 5. User's Guide and application [EB/OL]. <http://vicroy.eeb.uconn.edu/rangemodel>, 2006
- [11] FU C Z, HUA X, LI J, et al. Elevational patterns of frog species richness and endemic richness in the Hengduan Mountains, China: geometric constraints, area and climate effects [J]. *Ecography*, 2006, 29: 919 - 927
- [12] KLUGE J, KESSLER M, DUNN R R. What drives elevational patterns of diversity? A test of geometric constraint, climate and species pool effects for pteridophytes on an elevational gradient in Costa Rica [J]. *Global Ecology & Biogeography*, 2006, 15: 358 - 371
- [13] GRYNES J A, BEAMAN J H. Elevational species richness patterns for vascular plants on Mount Kinabalu, Borneo [J]. *Journal of Biogeography*, 2006, 33: 1838 - 1849
- [14] GRYNES J A, VETAASO R. Species richness and altitude: a comparison between null model and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal [J]. *The American Naturalist*, 2002, 159: 294 - 304
- [15] MITTERMEIER R A, WERNER T B. Wealth of plants and animals unites "Megadiversity" Countries [J]. *Tropicus*, 1990, 4 (1): 4 - 5
- [16] KESSLER M, PARRIS B S, KESSLER E. A comparison of the tropical montane pteridophyte floras of mount kinabalu, borneo, and parque nacional carrasco, bolivia [J]. *Journal of Biogeography*, 2001, 28: 611 - 622
- [17] BHATTARAI K R, VETAASO R, GRYNES J A. Fern species richness along a central Himalayan elevation gradient, Nepal [J]. *Journal of Biogeography*, 2004, 31: 389 - 400
- [18] 王志恒, 陈安平, 朴世龙, 等. 高黎贡山种子植物物种丰富度沿海拔梯度的变化 [J]. *生物多样性*, 2004, 12 (1): 82 - 88
- [19] 冯建孟, 王襄平, 方精云. 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 [J]. *北京大学学报: 自然科学版*, 2006, 42 (4): 515 - 520
- [20] 冯建孟, 王襄平, 李晶, 等. 面积和中间膨胀效应对丽江地区种子植物物种丰富度垂直分布格局的影响 [J]. *生物多样性*, 2006, 14 (2): 107 - 113
- [21] SUAREZ A V, TSUTSU IN D. The value of museum collections for research and society [J]. *Bioscience*, 2004, 54: 66 - 74
- [22] SOLOW A R, ROBERTS D L. Museum collections, species distributions, and rarefaction [J]. *Diversity and Distributions*, 2006, 12: 423 - 424
- [23] GOTTELLIN J, ENTSMINGER G L. EcoSim: null models software for ecology Version 7.0. Acquired Intelligence Inc & Kesey - Bear [EB/OL]. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>, 2004
- [24] 张大才, 孙航. 横断山区树线以上区域种子植物的标本分布与物种丰富度 [J]. *生物多样性*, 2008, 16

- (4): 381 - 388
- [25] BREHM G, SÜSSENBAACH D, FIEDLER K Unique elevational diversity patterns of geometrid moths in an Andean montane rainforest [J]. *Ecography*, 2003, 26, 456 - 466
- [26] KESSLER M. The elevational gradient of Andean plant endemism: varying influences of taxon - specific traits and topography at different taxonomic levels [J]. *Journal of Biogeography*, 2002, 29: 1159 - 1165.
- [27] VETAAS O R, GRYNES J A. Distribution of vascular plant species richness and endemic richness along the Himalayan elevation gradient in Nepal [J]. *Global Ecology & Biogeography*, 2002, 11: 291 - 301.
- [28] WANG Z H, TANG Z Y, FANG J Y. Altitudinal patterns of seed plant richness in the Gaoligong Mountains, south - east Tibet, China [J]. *Diversity and Distribution*, 2007, 13: 845 - 854.
- [29] BACHMAN S, BAKER W J, BRUMM I T N, et al Elevational gradient, area and tropical island biodiversity: an example from the palms of New Guinea [J]. *Ecography*, 2004, 27: 299 - 310.
- [30] BHATTARA I K R, VETAAS O R. Variation in plant species richness of different life forms along a subtropical elevational gradient in the Himalayas, east Nepal [J]. *Global Ecology & Biogeography*, 2003, 12: 327 - 340.
- [31] LOMOL NO M V. Elevation gradients of species - density: historical and prospective views [J]. *Global Ecology & Biogeography*, 2001, 10: 3 - 13.
- [32] ZHANG D C, ZHANG Y H, BOUFFORD D E, et al Elevational patterns of species richness and endemism for some important taxa in the Hengduan Mountains, southwestern China [J]. *Biodiversity and Conservation*, 2009, 18 (3): 699 - 716
- [33] SCHOENER T W. The species - area relation within archipelagoes: models and evidence from island land birds [C]// FIRTH H J, CALABY J H. *Proc of the Int Ornithol Congr Australian Acad Of Sci*, 1976: 629 - 642
- [34] SANDERS N J. Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule [J]. *Ecography*, 2002, 25: 25 - 32
- [35] JANKOWSKI T, WEYHENMEYER G A. The role of spatial scale and area in determining richness - altitude gradients in Swedish lake phytoplankton communities [J]. *Oikos*, 2006, 115: 433 - 442
- [36] TRANTIS K A, MYLONASM, LIKA K, et al A model for the species - area - habitat relationship [J]. *Journal of Biogeography*, 2003, 30: 19 - 27.
- [37] 刘灿然, 马克平, 于顺利, 等. 北京东灵山地区植物群落多样性研究——物种 - 面积曲线的拟合与评价 [J]. *植物生态学报*, 1999, 23 (6): 490 - 500
- [38] KÖRNER C. *Alpine plant life* [M]. Berlin: Springer Verlag, 1999.
- [39] VETAAS O R. The effect of canopy disturbance on species richness in a central Himalayan oak forest, Nepal [J]. *Plant Ecology*, 1997, 132: 29 - 38
- [40] COLWELL R K, HURTT G C. Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect [J]. *The American Naturalist*, 1994, 144: 570 - 595.
- [41] COLWELL R K, LEES D C. The mid - domain effect: geometric constraints on the geography of species richness [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2000, 15: 70 - 76
- [42] LYONS S K, WILLIG M R. Latitudinal patterns of range size: methodological concerns and empirical evaluations for New World bats and marsupials [J]. *Oikos*, 1997, 79: 568 - 580
- [43] WILLIG M R, LYONS S K. An analytical model of latitudinal gradients of species richness with an empirical test for marsupials and bats in the New World [J]. *Oikos*, 1998, 81: 93 - 98
- [44] COLWELL R K, RAHBEK C, GOTTELLIN J. The mid - domain effects and species richness patterns: what have we learned so far [J]. *The American Naturalist*, 2004, 163 (3): E1 - E23.
- [45] RAPOPORT E H, DRAUSAL B. *Areography: geographical strategies of species* [M]. New York: Pergamon, 1982
- [46] STEVENS G C. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics [J]. *The American Naturalist*, 1989, 133: 240 - 256
- [47] STEVENS G C. The elevational gradient in altitudinal range, an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude [J]. *The American Naturalist*, 1992, 140: 893 - 911.
- [48] ALMEIDA - NETO M, MACHADO G, PINTO - DA - ROCHA R, et al Harvestman (Arachnida: Opiliones) species distribution along three neotropical elevational gradients: an alternative rescue effect to explain Rapoport's rule [J]. *Journal of Biogeography*, 2006, 33: 361 - 375.
- [49] KERR J T. Weak links: 'Rapoport's rule' and large - scale species richness patterns [J]. *Global Ecology & Biogeography*, 1999, 8: 47 - 54.
- [50] BHATTARA I K R, VETAAS O R. Can Rapoport's rule explain tree species richness along the Himalayan elevation gradient, Nepal [J]. *Diversity and Distribution*,

- 2006, 12: 373 - 378
- [51] ER IKSSON O. The species - pool hypothesis and plant community diversity [J]. *Oikos*, 1993, 68: 371 - 374.
- [52] ZOBEL M. The relative role of species pools in determining the plant species richness: An alternative explanation of species coexistence [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 1997, 12: 266 - 269.
- [53] SANDERS N J, MOSS J, WAGNER D. Patterns of ant species richness along elevational gradients in an arid ecosystem [J]. *Global Ecology & Biogeography*, 2003, 12: 93 - 102.
- [54] RICKLEFS R E. Community diversity: relative roles of local and regional processes [J]. *Science*, 1987, 235: 167 - 171.
- [55] LATHAM R E, RICKLEFS R E. Global patterns of tree species richness in moist forests: energy - diversity theory does not account for variation in species richness [J]. *Oikos*, 1993, 67: 325 - 333.
- [56] TREWICK S A, WALLIS G P, MORGAN - RICHARDS M. Phylogeographical pattern correlates with Pliocene mountain building in the alpine scree weta (*Orthoptera*, *Anostomatidae*) [J]. *Molecular Ecology*, 2000, 9: 657 - 666.
- [57] OVADIA O. Ranking hotspots of varying sizes: a lesson from the nonlinearity of the species - area relationship [J]. *Conservation Biology*, 2003, 17: 1440 - 1441.
- [58] FATTORINI S. Detection biodiversity hotspots by species - area relationships: a case study of Mediterranean beetles [J]. *Conservation Biology*, 2006, 20: 1169 - 1180.
- [59] RICOTTA C, CARRANZA ML, AVENA G. Computing  $\alpha$  - diversity from species - area curves [J]. *Basic and Applied Ecology*, 2002, 3: 15 - 18.

## Research Advances in Altitudinal Gradient Distribution Pattern of Plant Species Richness at a Broad Spatial Scale

ZHANG Da-Cai<sup>1, 2</sup>, SUN Hang<sup>1</sup>

(1. Faculty of Resources, Southwest Forestry University, Kunming Yunnan 650224, China;

2. Key Laboratory of Biodiversity and Biogeography, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming Yunnan 650204, China)

**Abstract:** Spatial distribution pattern of species richness is affected by spatial scale of the studies, and the altitudinal gradient distribution pattern of plant species richness and the influencing mechanism at a broad spatial scale were studied in this paper. It was showed by the study that species data mainly came from varied publications, herbaria and relative database; the estimation methods of species richness mainly included interpolation, rarefaction and extrapolation. One single peak curve of distribution pattern was the most typical pattern of the species richness at mid elevations, followed by the distribution pattern in which the value of species richness monotonously decreased with the increment of elevation. The maximum value of the percentage of endemic species relative to total species occurrence usually appeared near the tree line, but there were more variation pattern along the altitudinal gradient at family or genus levels. The distribution area, climatic factors, mid-domain effect (MDE) and Rapoport's elevation rule were the most important influencing factors upon the altitudinal distribution pattern of species richness, and MDE was the most powerful explanatory variable, and sometimes it was the only variable that significantly correlated with the distribution pattern of species richness. Phylogeny of species, geological history and some other factors played an important role in the altitudinal distribution pattern of species richness, but the effect was difficult to be quantitatively measured.

**Key words:**  $\alpha$ -diversity; interpolation; rarefaction; area; mid-domain effect; climatic factors