

文章编号: 1008-2786-(2010)5-526-08

关于种域的 Rapoport 法则检验、算法比较 及中域效应消减

——以云南无量山种子植物为例

梁军, 沈泽昊

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

摘要: Rapoport 法则是物种分布幅度在环境梯度上的统计分布特征, 与物种丰富度的梯度格局密切相关。关于 Rapoport 法则普适性检验的争论被认为与数据统计方法有关, 但对这些算法有效性的评价还很少见。以云南无量山种子植物在海拔梯度上的分布数据为例, 比较 4 种常用的 Rapoport 法则检验算法, 并按照海拔分布幅度等级将全部物种分成 4 组后, 再比较不同算法的结果。分析表明, 中点法和上限法的检验结果受中域效应的显著影响, Stevens 方法受影响较小, 而逐种法可以回避 MDE 影响。按海拔幅度分组统计, 可以显著削弱 MDE 的影响, 但是数据本身误差的效应有所放大。综合所采用的分析方法, 无量山种子植物海拔分布整体格局中存在 Rapoport 法则; 而山顶附近存在局部的反 Rapoport 法则现象, 与植物群落类型的更替对应, 可能与山顶气候效应有关。

关键词: 物种分布区; Rapoport 法则; 中域效应; 海拔梯度; 算法

中图分类号: S717

文献标识码: A

Rapoport 比较了美洲一组哺乳动物中, 同一物种不同亚种之间的地理分布幅度, 发现相比高纬度的亚种, 低纬度亚种趋于拥有更小的地理分布幅度^[1-2]。Stevens 进一步比较了北美地区 $25^{\circ} \sim 80^{\circ} \text{N}$ 的乔木树种、有壳类软体动物等多个动物类群的纬度分布幅度与纬度的关系, 得到与 Rapoport 相同的结论。他认为物种的纬度分布幅度从高纬地区向低纬地区逐渐变窄的现象具有普遍性, 将其命名为“Rapoport 法则”(Rapoport's Rule)^[3]。随后 Stevens 又将这一“法则”扩展到海拔和海洋深度梯度, 并提出“Rapoport 法则”更为一般化的定义, 即沿某个生物地理梯度(如纬度、海拔、海洋深度), 出现在某一特定点上的生物类群(包括种、亚种、属、科等)的平均地理分布幅度与该类群在此梯度上的相对位置存在一种相关关系^[4-5]。

由于被认为与生物多样性全球格局的机制紧密相关, Rapoport 法则自提出以来, 便受到广泛关注和多方验证。但无论是针对纬度^[6-7]、海拔^[4-8-10], 还是海洋深度^[5]梯度上的不同生物类群的研究, 都未能得到一致的结果。关于 Rapoport 法则的定位, Colwell 和 Hurt 认为这只是一种取样效应带来的假(spurious)现象^[11]; 而 Rohde 认为这只是一个局部(local)现象, 不具普适性^[12]; 还有部分研究采用了 Chown & Gaston 的观点^[13], 将这一尚未研究成熟的现象称为 Rapoport 效应(effect)。Rapoport 法则的性质至今尚未定论^[14]。

关于 Rapoport 法则的普适性, 不同的验证算法是产生分歧的一个重要因素^[7-15]。Rohde 等在研究海洋硬骨鱼分布幅度随纬度的分布格局时, 首先发现他提出的中点法与 Stevens 方法对 Rapoport 法则

收稿日期(Received date): 2009-12-11; 改回日期(Accepted): 2010-03-01.

基金项目(Foundation item): 本研究得到国家自然科学基金项目(30870432 31061160184)和国家自然科学基金重点项目(40638039)的支持。

[This research was sponsored by Natural Science Foundation of China (Project No.: 30870432 31061160184 40638039).]

作者简介(Biography): 梁军(1983-)男, 江苏淮安人, 北京大学城市与环境学院生态学系, 硕士研究生。研究方向: 景观生态学。[Liang Jun male was born in Huai'an, Jiangsu Province. Graduated student of the Department of Ecology, College of Urban and Environment, Peking University. Research area: Landscape Ecology.]

的验证结果不同^[16]。Stevens^[3]、Page^[17]、Rohd et al^[16] 和 Letcher^[18] 先后提出了 4 种不同的算法, 但都被指出存在不同的缺陷^[15-19]。后来, 为了消除谱系关系造成的分布数据的种间不独立性, Cowlishaw 和 Hacker 首先引进独立对比比较分析法 (CAIC: comparative analysis by independent contrasts) 用于检验该法则^[20]。该方法可以回避先前方法中数据空间自相关性、系统关系不独立性等问题, 和研究区域边界限制 (或中域效应, Mid-domain effect, MDE) 的影响, 但受到对不同研究区域和生物类群谱系发生树研究程度的限制, 其结果也存在不同程度的不确定性^[7]。Ruggiero & Wernikau 对全球纬度梯度上 Rapoport 效应的 meta 分析再次强调, 分析方法是研究结果的重要影响因素之一^[14]。

近年来, 关于区域边界的限制对物种丰富度格局影响的研究非常活跃^[21-23]。由于研究区域软 (生态) 硬 (物理) 边界的存在, 物种分布区范围沿纬度或海拔梯度的格局同物种丰富度格局一样受到限制, 表现出非生物因素的虚假物种分布梯度^[11-23]。因此, 中域效应也成为 Rapoport 法则检验需要解决的重要问题之一。对此不同研究采取了不同策略, 如去掉分布范围触及边界的物种, 或与拟合的随机

分布模型对比等^[6-13-24]。尽管上述 4 种算法仍在 Rapoport 效应的检验中仍一再被使用, MDE 对 Rapoport 效应的检验结果的影响也被一再提出, 但对于 MDE 对不同算法的影响大小, 及消除 MDE 影响后 Rapoport 效应的有效性等, 都未见到系统评估。

本文利用云南无量山种子植物的海拔分布数据, 比较 4 种 Rapoport 效应检验算法的有效性; 并提出一种消减 MDE 的方法, 以检验该地区海拔梯度上种子植物物种分布幅度格局的 Rapoport 效应。

1 研究区概况

无量山为横断山之云岭余脉, 位居云南省中南部 (图 1)。山脉走势西北—东南向, 主峰猫头山海拔 3 318 m, 为云南中南部最高的山峰。无量山是云南乃至全国种子植物较为丰富的区域^[25]。本文所采用数据的地理范围限于狭义无量山, 即主要位于景东彝族自治县境内的一段, 其范围自山脊部分向东至川河 (把边江上游), 西止于澜沧江边, 介于 100°25'~100°53'E 和 24°0'~24°45'N 之间, 面积约 2 300 km²^[26]。

无量山区受西风南支急流和来自印度洋的西南

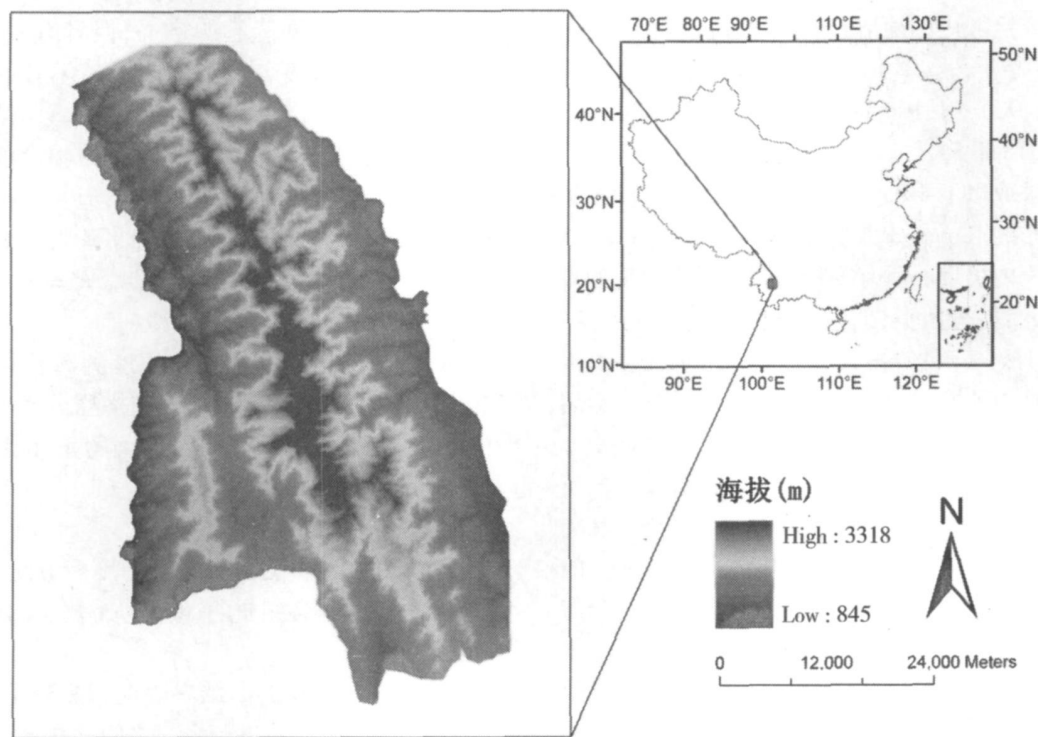


图 1 无量山地理位置与地形

Fig. 1 Geographic location and topography of Mt. Wuliang

季风的季节性交替影响,具鲜明的南亚热带季风气候,兼具低纬高原气候特点。四季不分明而干湿季明显;太阳辐射强烈,气温年较差小而日较差大。无量山走势与西南季风的风向大致垂直,因此东、西坡气候存在一定差异。西坡为迎风坡,降雨量高于东坡,而冬季温度稍低于东坡^[29]。

2 数据分析方法

数据预处理

本研究采用的植物物种分布的海拔数据来自《滇中南无量山种子植物》^[26]。该区域有海拔分布记录的自然分布种子植物共计 209 科 1 039 属 2 574 种(含种下单位)。录入每种植物的分类信息和海拔分布范围信息。为了提高分析质量,参照同类研究^[8-9],对数据进行如下整理:

1) 剔除无明确海拔分布范围的物种,得到 2 334 种种子植物的海拔分布上下限数据。

2) 将所有物种分布的海拔上下限按四舍五入的原则取整,得到 100 m 为单位的高度值;

3) 对只有一个分布海拔点记录的物种,以该海拔为中点,将其分布的海拔幅度统一调整为 100 m。

分析方法

将研究区域内的地形分成 24 个海拔段,基本以每 100 m 为一段。具体的分段情况如下: 845 ~ 1 000 m、1 000 ~ 1 100 m、……、3 100 ~ 3 200 m、3 200 ~ 3 318 m。

本文采取以下 4 种算法检验无量山地区种子植物海拔分布的 Rapoport 效应: 1) Stevens 方法——计算各海拔段内出现的所有物种的海拔分布幅度的算术平均值,然后分析其与该段海拔中点的关系; 2) Rohde 中点法——计算海拔分布中点出现在各海拔段内的所有物种海拔分布幅度的算术平均值,然后分析各段平均幅度与海拔中点的关系; 3) Page 方法——计算海拔分布上限值出现在各海拔段内的所有物种海拔分布幅度的算术平均值,然后分析其与海拔的关系; 4) 逐种法——将每个物种看作独立的数据点,统计每个物种的海拔分布幅度,与物种分布海拔中点的关系。

MDE 是分布区边界对物种分布范围的限制^[11]。对于分布幅度窄的物种,这种效应也限于整个分布区两端较窄的范围;而对于分布区较宽的物种,受 MDE 影响的范围也较宽。若将所有的物种按

照其分布幅度分组,则每一组内的物种分布宽度沿海拔梯度的变化不应受到 MDE 的影响(两端边缘带除外),因而能够更客观地检验 Rapoport 效应的存在与否。本文将无量山地区的种子植物按照 4 个不同分布幅度(0 ~ 200 m、201 ~ 500 m、501 ~ 1 000 m、> 1 000 m)分组,再运用上述 4 种算法分组统计。对诸算法下的物种海拔分布范围(平均)宽度与海拔数据的相关性进行 Spearman 秩检验(双尾)。

另外, Rapoport 效应的存在,还可能表现为海拔分布范围窄的物种在同海拔高度分布物种中所占的比例随海拔上升而减小,或者宽域物种的比例随海拔上升而增大。鉴于此,本文分别计算 4 个海拔分布幅度组(0 ~ 200 m、201 ~ 500 m、501 ~ 1 000 m、> 1 000 m)的物种百分比构成随海拔的变化。

3 结果与讨论

3.1 4 种算法对 Rapoport 效应的检验结果

Stevens 方法得出所有种子植物平均分布幅度在海拔梯度两端有低值,而在中间部分近于线性变化,分布幅度与海拔正相关(图 2A),但统计上不显著($n=24$, $r_s=0.267$, $P=0.207$)。

Rohde 中点法得出的海拔梯度上物种分布幅度的格局是一个中间隆起的格局,但具有两个峰值。物种分布平均幅度与海拔之间显然不具线性关系(图 2A)。

Page 方法得出的物种平均分布幅度的海拔梯度格局基本上为线性递增的模式,但在高海拔段数据有较大起伏(见图 2A)。物种平均海拔幅度与海拔呈显著的正相关关系($n=24$, $r_s=0.894$, $P<0.001$)。

逐种法得出的物种分布幅度的海拔格局见图 2B 散点图整体上具有三角分布格局。物种分布海拔幅度与海拔之间具有弱而显著的正相关关系($n=2334$, $r_s=0.063$, $P=0.002$)。

分段检验结果

对全部物种根据海拔分布幅度段分组后,分别采用 4 种算法对各组进行 Rapoport 效应的验证,结果见图 3 和表 1。

基于 Stevens 算法的结果表明(图 3A),各组物种的平均海拔分布宽度与海拔之间存在显著或不显著的线性关系。其中, 501 ~ 1 000 m 海拔幅度段的物种分布幅度与海拔的相关关系不显著,对于其他

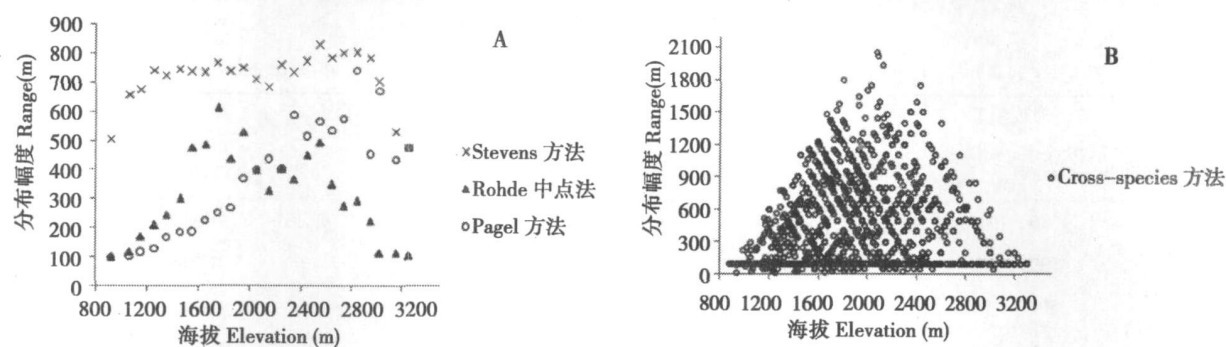


图 2 海拔梯度上所有植物的物种分布幅度格局
(A: Stevens 方法、Rohde 中点法及 Pagel 方法; B: 逐种法)
Fig. 2 Altitudinal range patterns of all seed plant species (A for Stevens' method, Rohde's midpoint method and Pagel's method, and B for Cross-species' method)

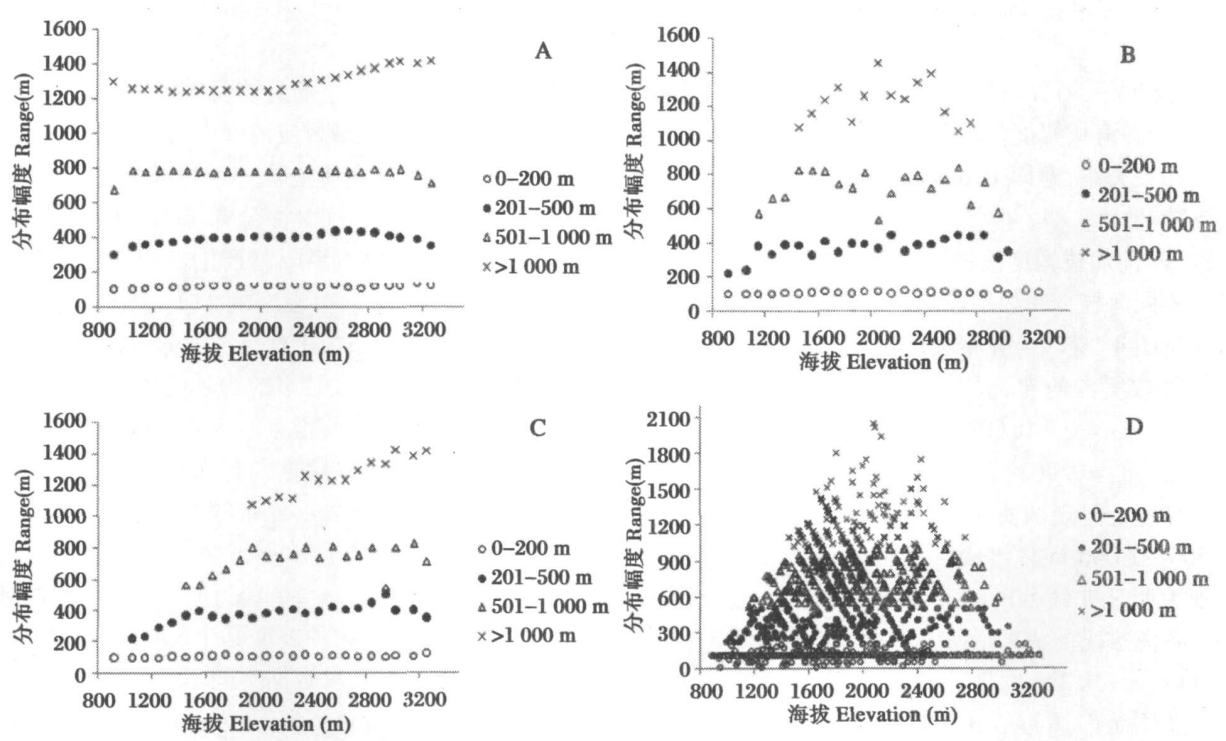


图 3 海拔梯度上不同幅度级的物种分布幅度格局
(A. Stevens 方法、B. 中点法、C. Pagel 方法、D. 逐种法)
Fig. 3 Elevational range patterns of different range classes (A. Stevens' method, B. Rohde's mid-point method, C. Pagel's method, D. Cross-species' method)

3个海拔幅度段的物种, 分布的海拔幅度随海拔上升而显著增大。

对于中点法 (图 3B), 对海拔幅度分段统计的结果是, 在两组窄幅的物种分别存在接近显著 (0 ~ 200 m段, $P=0.065$) 或显著 (200 ~ 500 m段, $P=0.024$) 的正相关关系; 而在较宽分布幅度的两组物种, 物种分布海拔幅度与海拔的关系不明确, 或者仍具有非线性特征, 这显然与样本大小和样本值的随

机性有关。

基于 Page 算法的分段统计结果是, 4个海拔幅度段的物种分布幅度与海拔均呈显著的正相关关系 (图 3C)。

逐种法将所有的物种点分成 4部分 (图 3D), 除 501 ~ 1 000 m海拔幅度段的物种分布幅度与海拔之间无显著相关性外, 其他 3段的物种分布幅度与海拔均呈显著的正相关关系。

表 1 种子植物海拔格局 Spearman秩检验结果

Table 1 Results of Spearman's rank tests (two-sided) of elevational patterns of all seed plants

| 算法 Algorithm | 海拔幅度 Altitude (m) | 种数 Species Sn | r_s | p | 算法 Algorithm | 海拔幅度 Altitude (m) | 种数 Species Sn | r_s | p |
|-----------------|-------------------------|---------------------|-------|--------|-----------------|-------------------------|---------------------|-------|--------|
| Stevens 方法 | 0~200 | 1 265 | 0.64 | 0.001 | Page 方法 | 0~200 | 1 265 | 0.512 | 0.01 |
| | 201~500 | 362 | 0.597 | 0.002 | | 201~500 | 362 | 0.744 | <0.001 |
| | 501~1 000 | 512 | 0.011 | 0.958 | | 501~1 000 | 512 | 0.495 | 0.031 |
| | >1 000 | 195 | 0.731 | <0.001 | | >1 000 | 195 | 0.947 | <0.001 |
| Rohde 中点法 | 0~200 | 1 265 | 0.382 | 0.065 | 逐种法 | 0~200 | 1 265 | 0.065 | 0.021 |
| | 201~500 | 362 | 0.478 | 0.024 | | 201~500 | 362 | 0.235 | <0.001 |
| | 501~1 000 | 512 | 0.019 | 0.937 | | 501~1 000 | 512 | 0.021 | 0.631 |
| | >1 000 | 195 | 0.015 | 0.958 | | >1 000 | 195 | 0.242 | 0.001 |

(Altitude: Altitudinal amplitude; Sn: Species number)

因此,采用分段统计的方法消除 MDE的影响后,属于各海拔幅度段的物种海拔宽度基本与海拔呈正相关关系,亦即 Rapoport效应得到了基本一致的支持。

不同海拔幅度段物种的比例构成

不同海拔分布幅度段的种数百分比构成的海拔格局见图 4。其中,分布幅度小的物种在各海拔段的物种数所占的比例与海拔呈负相关关系 (<200 m 幅度: $r_s = -0.003$; 201~500 m 幅度: $r_s = -0.578$ $P=0.003$)。最窄幅的物种所占百分比在海拔梯度上呈现两头高,中间低平的格局。中等宽度 500~1 000 m 幅度物种的百分比在海拔梯度上表现为明显非线性的格局,而 >1 000 m 幅度的物种在各海拔段的物种数所占的比例与海拔呈负相关关系 ($r_s = -0.27$)。

总体而言, Rapoport效应得到不同分布幅度物

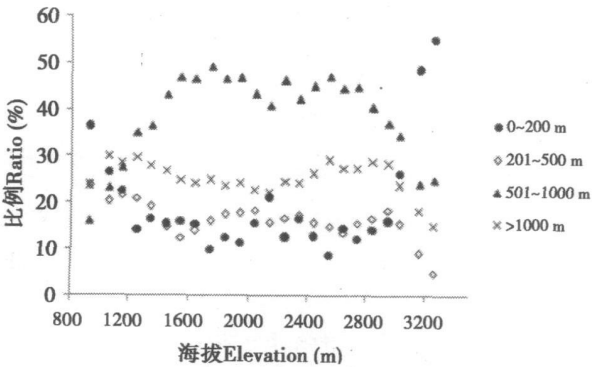


图 4 物种数在各海拔段所占比例随海拔的变化格局

Fig. 4 Altitudinal pattern of percentage composition of species richness in different range classes

种百分比的海拔梯度格局的较弱支持。

分段算法对中域效应消减作用

所谓中域效应实质上是一种边缘效应,其对物种分布的限制程度因物种分布幅度的大小而不同^[28]。这种单纯由边界限制产生的边缘效应作用范围相当于各物种分布幅度的 1/2。因此,分布幅度最宽的物种的分布区中点只可能分布在区域范围的中点附近;而分布区最窄的物种的中点可以出现在边缘效应作用带之间很宽的区域。由于中域效应的影响,物种分布海拔幅度与分布中点海拔的二维散点图就会表现为三角形分布(图 2B)。

从算法的定义来看,Stevens方法因为在计算每个区段的平均分布幅度时重复使用一些物种的数据,分布幅度越宽的物种被重复计入的次数越多,因此被批评为各区段统计数据空间不独立^[19],另一方面,尽管狭域种的数量更多,宽域种的分布也部分掩盖了窄幅物种的特征对分布幅度整体格局的影响。这种影响也表现在物种丰富度的格局中^[28]。中点法受中域效应的影响最强,因为按照这种算法,分布梯度两端只计入狭域种而最宽域的物种只在分布区中间被计入,从而必然形成一个单峰格局(峰值的位置因全部物种中点的位置在环境梯度上的分布格局而异)。因此,中点法的计算结果无法得到线性的趋势。类似地,Page方法因为统计分布区的上限与分布中点的关系,而分布中点在低海拔的物种因分布幅度窄而不可能存在高海拔的上限,因此同样受到中域效应的限制。逐种法表达全部物种的分布格局,最直接地显示了中域效应的作用。但是,由于理想的中域效应是关于分布梯度的对称效应(图

5), 因此对全部物种数据拟合线性模型, 反而可以消除这种中性几何效应的影响。因此, 在上述 4 种算法中, 中点法和上限法 (Page 方法) 对中域效应最敏感, 而逐种法受影响最小, Sever 方法次之。

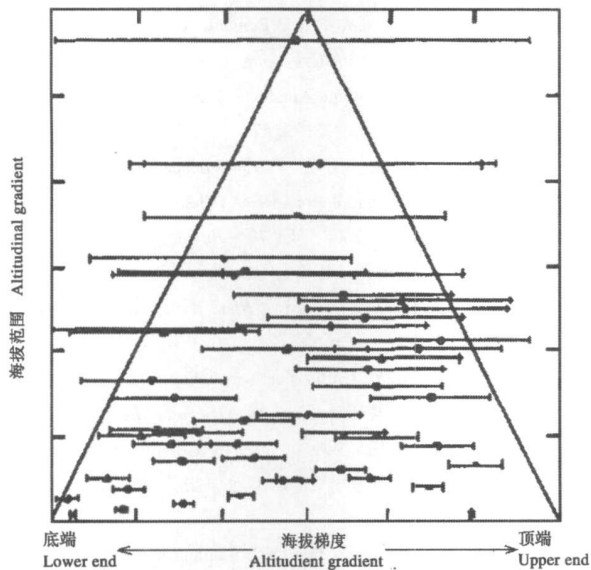


图 5 不同分布幅度的物种受山地海拔边界的限制示意图
(改自 Cowell & Hunt^[11], 1994)

Fig 5 A sketch map of the constraint of mountain altitudinal boundary on the distribution of species of different range
(Modified from Cowell & Hunt^[11], 1994)

采取按照海拔种域宽度分段的方法, 分别对各种种域宽度段的物种集合进行分析, 各种算法的分析结果都明显削弱了非线性的成分, 从而对 Rapoport 效应的线性趋势有了更明显的反映, 彼此之间也有了更好的可比性。在同一算法中, 不同种域宽度段, 如 $< 200 \text{ m}$ 幅度、 $200 \sim 500 \text{ m}$ 幅度物种集合的分析结果之间没有明显矛盾之处, 但也未表现出显著的趋势性变化。这主要应与数据中的误差分布有关。具体地, 宽幅种数据对记录的海拔上下限数值误差的敏感度较低, 但因物种总数较小, 统计对误差较敏感; 窄幅物种数量大, 但物种分布幅度数据对采样不足引起的误差更敏感, 如一部分只有一个记录点的物种数据。各段数据的相对可靠性还有待进一步比较评估, 但总体上对 Rapoport 效应的反映是基本一致的。

海拔梯度上 Rapoport 效应的存在, 应该表现为窄域种在低海拔段的物种总数中较高的百分比。无量山的数据反映了窄幅物种的比例随海拔上升而减小的趋势, 但对于幅度 $< 200 \text{ m}$ 的物种, 其百分比在

山顶附近又显著上升, 形成两头高中间低的格局。部分地, 这是因为山顶较为特殊的小气候往往带来植物群落的突然改变, 和一些物种分布的非地带性分布^[29]。如在我国亚热带地区的中山山地, 往往因山顶气候和土壤条件的局域性变化而发育特殊的植物群落, 如山顶草甸^[30]。这种群落往往对应于一些物种在山顶的狭域分布。在无量山, 海拔 3000 m 以上的植物群落由常绿阔叶树种为优势的苔藓矮林转变为山顶杜鹃灌丛, 对应于种子植物中狭域种的比例迅速显著上升^[36], 两方面的变化有显著的对相关性, 这显然与山顶附近局部气候效应的影响有关。

4 结论

Rapoport 效应计算的 4 种算法受中域效应的影响程度不同, 其中中点法和上限法受影响最强, 逐种法在理论上不受 MDE 影响。采用分段统计的处理后, 分析结果中中域效应的影响被显著消除, 但是数据误差影响的显著性有所增大。综合上述方法的分析结果, 在无量山种子植物分布幅度的海拔梯度格局中存在着 Rapoport 效应, 山顶气候效应形成了局部的反 Rapoport 效应。

参考文献 (References)

- [1] Rapoport E H. *Geografía: Estrategias Geográficas de las Especies* [M]. México: Fondo de Cultura Económica, 1975.
- [2] Rapoport E H. *Biogeography: Geographical Strategies of Species*. Oxford: Oxford University Press, 1982.
- [3] Stevens G C. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics? *J. American Naturalist* 1989 133: 240~256.
- [4] Stevens G C. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude? *J. American Naturalist* 1992 140: 893~911.
- [5] Stevens G C. Extending Rapoport's rule to Pacific marine fishes [J]. *Journal of Biogeography* 1996 23: 149~154.
- [6] Hawkins B A, Diniz-Filho J A F. Beyond Rapoport's rule: evaluating range size patterns of New World birds in a two-dimensional framework [J]. *Global Ecology and Biogeography* 2006 15: 461~469.
- [7] Housford B. Latitudinal and altitudinal diversity patterns and Rapoport effects in northwest European land snails and their causes [J]. *Biological Journal of the Linnean Society* 2006 87: 309~323.
- [8] Fleishman E, Austin G T, Weiss A D. An empirical test of Rapoport's rule: Elevational gradients in montane butterfly commu-

- nitief J]. *Ecology* 1998 **79**: 2482~2493
- [9] Feng J M, Wang Y P, Fang J Y. Altitudinal pattern of species richness and test of the Rapoport's rules in the Dulong river area, southwest China J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis* 2006 **42**: 515~520 [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**: 515~520]
- [10] Grau O, Grimeš J A, Birks H J B. A comparison of altitudinal species richness patterns of bryophytes with other plant groups in Nepal Central Himalaya J]. *Journal of Biogeography* 2007 **34**: 1907~1915
- [11] Colwell R K, Hurtt G C. Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect J]. *American Naturalist* 1994 **144**: 570~595
- [12] Rohde K. Rapoport's Rule is a local phenomenon and cannot explain latitudinal gradients in species diversity J]. *Biodiversity Letters* 1996 **3**: 10~13
- [13] Blackburn T M, Gaston K J. Spatial patterns in the geographic range sizes of bird species in the New World J]. *Philosophical Transactions of The Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 1996 **351**: 897~912
- [14] Ruggiero A, Wernke V. One-dimensional analyses of Rapoport's rule reviewed through meta-analysis J]. *Global Ecology and Biogeography* 2007 **16**: 401~414
- [15] Gaston K J, Blackburn T M, Spicer J L. Rapoport's rule: time for an epitaph J]. *Trends in Ecology and Evolution* 1998 **13**: 70~74
- [16] Rohde K, Heap M, Heap D. Rapoport's rule does not apply to marine teleosts and cannot explain latitudinal gradients in species richness J]. *American Naturalist* 1993 **142**: 1~16
- [17] Page L M D, May R M, Collier A R. Ecological aspects of the geographical distribution and diversity of mammalian species J]. *American Naturalist* 1991 **137**: 791~815
- [18] Letcher A J, Harvey P H. Variation in geographical range size among mammals of the Palearctic J]. *American Naturalist* 1994 **144**: 30~42
- [19] Shen Z H, Lu Q Y. The Rapoport's Rule for the Latitudinal Patterns of Species range size: Phenomena, methodology and mechanism J]. *Biodiversity Science* 2009 **17**(6): 560~567 [沈泽昊, 卢绮妍. 物种分布区范围地理格局的 Rapoport 法则 J]. *生物多样性*, 2009 **17**(6): 560~567]
- [20] Cowlishaw G, Hacker J E. Distribution, diversity and latitude in African Primates J]. *American Naturalist* 1997 **150**: 505~512
- [21] Currie D J, Kerr J T. Tests of the mid-domain hypothesis: a review of the evidence J]. *Ecological Monographs* 2008 **78**(1): 3~18
- [22] Grimeš J A, Beamish J H, Rønald T S and Rahbek C. The mid-domain effect matters: simulation analyses of range size distribution data from Mount Kinabalu, Borneo J]. *Journal of Biogeography* 2008 **35**: 2138~2147
- [23] 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
- [24] Omernik D L, Davies R G, Olson V A. Global patterns of geographic range size in birds J]. *PLoS Biology* 2006 **4**: 1276~1283
- [25] Peng H, Wu Z Y. On the floristic relationships and position of seed plants in Mt. Wuliangshan J]. *Mountain Research* 1997 **11**: 151~156 [彭华, 吴征镒. 滇中南无量山种子植物区系联系及其地位 J]. *山地研究 (现山地学报)*, 1997 **11**: 151~156]
- [26] Peng H. The seed plants from Mt. Wuliang in the South-central Yunnan China [M]. Kunming: Yunnan Science and Technology Press, 1998 [彭华. 滇中无量山种子植物 [M]. 昆明: 云南科技出版社, 1998]
- [27] Chown S L, Gaston K J. Areas, cradles and museums: the latitudinal gradient in species richness J]. *Trends in Ecology and Evolution* 2000 **15**: 311~315
- [28] Lennon J J, Koleff P, Greenwood J J D, et al. Contribution of rarity and commonness to patterns of species richness J]. *Ecology Letters* 2004 **7**: 81~87
- [29] Shen Z H, Hu Z W, Zhao J, et al. Altitudinal patterns of plant diversity on Mt. Guojijiang, Anhui, China— with a discussion on the Ecological impacts of hilltop condition J]. *Journal of Mountain Science* 2007 **25**: 160~180 [沈泽昊, 胡志伟, 赵俊, 等. 安徽牯牛降的植物多样性垂直分布特征——兼论山顶效应的影响 J]. *山地学报*, 2007 **25**: 160~180]
- [30] Xu H H. Vertical distribution and characteristics of Wuyishan natural vegetation J]. *Wuyi Science Journal* 2007 **23**: 177~180 [徐欢欢. 武夷山自然保护区植被垂直分布与特征 J]. *武夷科学*, 2007 **23**: 177~180]

On the Test of the Rapoport's Rule Algorithm Comparison and Weakening of Mid-Domain Effect

—— With a Case Study on the Seed Plants in Mt. Wuliang, Yunnan Province

LIANG Jun, SHEN Zehao

(Department of Ecology, the Key MOE Laboratory for Earth Surface Processes, Peking University, Beijing 100871, China)

Abstract: The Rapoport's rule concerns the statistic distribution characteristic of species range along a specific environmental gradient, which is closely related with the pattern of species richness along the same gradient. The long standing controversy on the general validity of Rapoport's rule has been found to partially be caused by the algorithms applied. However, the assessments and comparisons are still rare concerning the validity of the algorithms. In this paper, the data of altitudinal distribution of the seed plants in Mt. Wuliang at south Yunnan Province is used to compare the 4 commonly applied testing algorithms for the validity of the Rapoport's rule. We then break the species into four categories according to the altitudinal range size (etc. <200 m, $201 \sim 500$ m, $501 \sim 1\,000$ m, and $>1\,000$ m), and compare the results of testing with 4 methods on the same set of data. Both the results of midpoint method and Page's upper limit method are strongly suffered from the impact of MDE, while the bias on Steven's method is much weaker. In contrast, the cross-species algorithm is free of MDE. Our categorizing strategy obviously weakened the MDE on the patterns got through first three methods, but released the impact from stochastic error in the data per se. In a summary, we got consistent results in support of the Rapoport's rule in the altitudinal pattern of species range of seed plants in Mt. Wuliang. A local pattern inverse to the Rapoport's rule near the mountain top corresponds to the exchange of vegetation types, might due to the local climate effect on species distribution.

Key words: species distribution range; the Rapoport's rule; Mid-Domain Effect; altitudinal gradient; algorithm