

物种分布区研究进展

张文驹 陈家宽

(复旦大学生命科学院生物多样性科学研究所, 教育部生物多样性与生态工程重点实验室, 上海 200433)

摘要:近 10 年来,分布区已成为宏观生态学的一个重要概念,分布区不仅与物种绝灭、生态入侵、生态位幅度密切相关,而且还与地方种群密度以及物种多样性的纬度梯度有关。本文总结了近年来物种分布区研究的一些重要进展。研究表明:1)物种的地理分布与地方种群密度呈正相关是具有普遍意义的生物地理现象,但这一关系受到物种的历史、物种的迁移特性和取样大小等因素的影响;2)尽管物种分布区大小的纬度梯度——Rapoport 规律有时并不成立,但依然具有重要的生物地理学意义,并被推广到山体海拔梯度和海洋深度梯度;3)分布区大小、地方种群密度、物种绝灭、生态位幅度、物种多样性的纬度梯度以及 Rapoport 规律是彼此相关和相互影响的,简单的正相关或者负相关不能描述彼此间真实的关系;4)如何从理论上解释地理分布与地方种群的关系、Rapoport 规律以及物种多样性的纬度梯度是目前生物地理学争论的焦点。

关键词:分布区,地方种群密度,生态位幅度,绝灭,纬度梯度

中图分类号:Q15 文献标识码:A 文章编号:1005-0094(2003)05-0364-06

Advances in study of the distribution area of species

ZHANG Wen-Ju, CHEN Jia-Kuan

Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Institute of Biodiversity Science, School of Life Sciences, Fudan University, Shanghai 200433

Abstract: In the past 10 years, distribution area has become an important concept in macro-ecology. Species geographic range is not only closely related to extinction, niche breadth, and ecological invasion, but is also connected with local abundance and the latitudinal gradient in species richness. In this paper, recent advances in species geographic range (distribution area) were reviewed. The review showed that: (i) The positive abundance-geographic range relationship is a very general biogeographic pattern, but it is restricted by the history of species, the scale of sample, the mobility of species, etc. (ii) Though the latitudinal gradient in species geographic range size (Rapoport's rule) sometimes is violated, especially in low latitude regions, it still has significance in biogeography and can be extended to altitudinal gradients of mountains and depth gradients of oceans. (iii) Species geographic range, local abundance, extinction rate, niche breadth, and the latitudinal gradient in species richness and in geographic range size often interact with each other, and a simple positive or negative relation cannot describe their actual relationship. (iiii) The theoretical explanation for the abundance-geographic range relationship, Rapoport's rule, and the latitudinal gradient in species richness is one of the most controversial questions in recent biogeography.

Key words: distribution area, population abundance, niche breadth, extinction, latitudinal gradient

分布区是一个物种或种上分类单元在地球表面所占据的地理区域,在地图上表现为沿分布区边界的一条或几条封闭曲线或者散布于一定地理范围的点集。

物种的分布区是物种重要的空间特征,其大小、形状、种群的丰度等是物种与环境长期相互作用的结果。分布区一直是生物地理学最基本的概念之一。从植物地理学的创始人亚历山大·洪保德(A

von Humbolt)到现代的生物地理学家 MacArthur & Wilson(1967)、Good(1974)都高度重视物种的分布区,分布区图成为生物地理学家和分类学家表达思想最经常使用的“语言”,被用来推测分类群的起源、散布、分化等规律。然而,长久以来,生态学家们专注于生物与生物、生物与环境的现实作用,而对这些作用在漫长的地质历史中造成的重要结果——分布区却关注甚少,而分类学家则不大考虑生物与生物、生物与环境的现实作用。近二、三十年来,由于人类活动巨大而持续不断的干扰,众多物种的分布区迅速缩小以致物种绝灭,而另一些物种的分布区却突然扩大,在原产地以外的地区成为危害严重的外来物种。在这一背景下,物种的分布区受到宏观生物学领域众多学者的关注,成为新兴的多样性科学的一个基本概念和研究对象,无论在理论研究还是在保护政策的制定上都具有重要的意义(Bell, 2001; Maurer, 2002; Nee, 2002; Jetz & Rahbek, 2002)。目前的研究表明,物种的分布区不仅与物种分化和绝灭有关,还与地方种群的密度、生态位幅度和物种多样性有密切的关系。本文介绍这一领域近年来的进展,望引起我国学者对分布区研究的重视。

1 物种分布区与地方种群的密度及生态位幅度

关于物种分布区与地方种群密度的关系,长期以来存在这样一种观点:在同一个类群内,地方种群的密度与物种分布区的大小呈正相关。这一观点得到理论上和一些观察数据的支持(Hanski, 1982; Brown, 1984; Gaston, 1990),并从种间推广到种内(Gaston, 1996; Gaston, 1999; Gaston *et al.*, 1998a)。然而,近几年的研究表明,这一关系受物种进化历史的长短、生境的异质性、分布区所处纬度等因素的影响,人们必须重新看待物种分布区与地方种群密度的关系。

Johnson(1998a)对澳洲大陆有袋类动物的分布区与地方种群密度的关系的研究表明,对于那些进化历史小于400万年的年轻物种,地方种群的密度的确与分布区的大小呈正相关,但对于那些进化历史大于400万年的古老种类,两者反而呈负相关。其原因在于物种的分布区和地方种群的密度都会影响物种的绝灭,而且两种作用能互补,对于那些分布

区大而地方种群密度较小的物种或分布区小而地方种群密度较高的物种来说,这一补偿作用能使其免遭绝灭,而那些分布区小且地方种群密度又低的物种在漫长的进化历史中则容易绝灭,从而使现存物种的分布区与地方种群的密度呈负相关。

Johnson(1998b)对澳洲大陆哺乳动物的研究表明,物种分布区大小与地方种群密度的关系受纬度的制约:当被比较的物种分布于相同纬度时,地方种群的密度与分布区面积显著地正相关,但当地理分布面积保持不变时,地方种群密度与纬度也呈现出正相关。这意味着热带种类不仅趋向有小的分布区,也趋向有低的地方种群密度,且在分布区大小相近时,分布于热带地区的种类的地方种群密度偏小。

植物种的分布区与地方种群的密度的关系更为复杂。Thompson *et al.*(1998)对英格兰中部3000 km²的维管束植物的研究表明,在整体景观水平上,地方种群的密度并不与物种在地方、地区或国家的分布范围相关,但在同一类生境中,地方种群的密度和分布区大小存在显著的相关性。这说明对植物种类来说,不同生境的地方种群很难比较。他们的研究同时表明,不同生活型的物种其地方种群密度与分布区大小的相关性不同:在一年生草本植物中,两者呈直线关系;但在两年生植物中则呈典型的“上三角形”。进一步研究表明取样大小会影响两者的关系:随着取样面积增加,线性关系就会下降;当样地面积足够大时,分布面积与地方种群密度就不再有关系(He & Gaston, 2000; Cowley *et al.*, 2001a)。Cowley *et al.*(2001a)通过对英国蝴蝶的研究还表明,物种的迁移特性也影响地理分布与地方种群密度的关系:在所有取样条件下,迁移有增加分布区面积而减少地方种群密度的效应,从而使那些喜欢迁移的种类较定居种类有更大的分布面积和更小的地方种群密度。

上述研究表明分布区的大小与地方种群密度的关系是复杂的,并非都是简单的正相关。目前的研究还集中在进化历史、生境的异质性以及分布区所处的纬度等单一因素对上述关系的影响,而实际上这些因素是同时起作用的,其综合影响及各种因素所发挥作用的大小还有待研究。

如何从理论上解释地方种群密度与地理分布的关系是目前争论的焦点,现已有9种假说,分别根据取样造成的误差、生态位幅度、资源的可利用性、

群聚式样以及集合种群动态等单因子来解释地方种群密度与地理分布的关系(Gaston *et al.* ,2000 ; Cowley *et al.* ,2001b ;Holt & Gaston ,2003) ,但没有一个假说能与各种各样的经验数据完全一致。

生态位幅度指的是物种在环境因子梯度中的耐受性 ,如对光、水分、温度、食物等的适应范围。理论上推测物种的分布区大小应该与该物种的生态位幅度密切相关 ,物种的分布区越大 ,占领生境越大 ,生境类型也越多(Brown ,1984) ,这在植物和动物中都得到观察证据的支持(Thompson *et al.* ,1998 ;Eeley & Foley ,1999 ;Gaston & Spicer ,2001 ,)。就植物而言 ,与此有关的是分布区的大小也与种子的散布能力正相关 ,分布区大的物种其种子的扩散能力也强(Thompson *et al.* ,1998)。然而 ,有一些研究表明有些物种的某些生态位幅度并不与它们的分布区大小呈正相关(Thompson *et al.* ,1999 ;Thompson & Ceriani ,2003) ,两者间存在复杂的关系 ,远不是简单的正相关所能描述。

2 分布区与物种的绝灭、扩张

一个物种的绝灭、扩张过程直接反映在分布区的变化上。在生物圈的历史上 ,巨大的地质活动和气候变化曾经引起物种分布区的剧烈变化 ,但近几百年来 ,随着人类活动的增强和人口数量的剧增 ,人类成为物种分布区剧烈变化的关键因素。由于人类活动的直接和间接干扰 ,大量物种的分布区在迅速缩小 ,理论上说当其分布区缩小为零时 ,该物种就绝灭了 ;而同时 ,由于人类在以往间断的不同地理区域间频繁往来 ,使许多物种越过自然分布的障碍 ,在与其自然分布区隔离的地理区域建立新种群 ,成为当地的外来物种。其中 ,有些种迅速扩大其新的分布区 ,给当地生态系统带来较大影响 ,这就是外来物种的入侵。已经有大量的研究表明 ,外来物种分布区快速扩张会导致土著物种的绝灭(Forsy & Allen ,1999) ,有人甚至认为外来物种的扩张是导致物种绝灭的最重要的因素之一(Wilcove *et al.* ,1998)。

分布区的变化不仅能反映一个物种的扩张、绝灭过程 ,而且其大小、所处的地理位置等还会影响上述两个过程(Channell & Lomolino ,2000)。理论上说 ,就一个类群而言 ,分布区的大小应该与该物种绝灭的可能性呈负相关 ,这一观点得到一些古生物学研究的证实(Jackson ,1974 ;Hansen ,1978 ;Jablonski ,

1986 ,1987)。但是一个物种的绝灭过程还与该物种的种群密度相关 ,地方种群的密度越高 ,绝灭的可能性就越小。Johnson(1998a)对澳洲大陆有袋动物的研究证实了密度与分布区的这种补偿性。如果地方种群的密度与物种的分布区大小呈正相关这一假定成立 ,那么 ,一个物种的绝灭过程将不会是一个匀速的过程 ,而是一个加速的过程。随着分布区的缩小 ,地方种群绝灭的可能性将增大。然而 ,正如在上一节中所述 ,分布区大小与地方种群密度的相关性受物种进化历史、分布区所处纬度等诸多因素的影响 ,这意味着物种绝灭的可能性与分布区大小的关系将出现复杂的模式。在这一点上还缺乏研究。

近年来在研究分布区与物种绝灭的关系上取得的一个进展是地方种群的绝灭方向。由于一个种群绝灭的可能性与种群的可塑性呈正相关 ,与种群密度和迁移率呈负相关(MacArthur & Wilson ,1967 ;Brown & Kodric-Brown ,1977 ;Pimm *et al.* ,1988 ;Tracy & George ,1992) ,而一个物种从其分布区的中心到外围 ,地方种群占据的适宜生境将逐步减少 ,种群密度越来越低而波动越来越大(Brown ,1984 ;Brown *et al.* ,1995 ;Gaston ,1990) ,因此 ,理论上讲一个物种绝灭的过程应是从分布区边缘向中心逐渐收缩的过程 ,残存的种群将常常位于分布区的中心区域。但 Channell & Lomolino(2000)研究了 245 种动物分布区的变化后发现 ,绝灭的方向正好相反 :中心区域的种群比边缘种群更容易绝灭 ,残存的种群常常分布于边缘而不是中心区域。Channell & Lomolino(2000)认为这种种群绝灭的偏向是由于人类活动造成的 ,因为众多分布区缩小的动物种类的分布中心 ,人类的活动也较频繁 ,在那些偏远的地区动物活下来的可能性更大。这一成果对于濒危物种的保护策略具有重要意义。目前人们重视的是分布区的核心区域 ,而常常忽视了边缘区域的重要性。由此提出的一个问题是地方种群的绝灭是否还有其他方面的偏向性 ,如在纬度或经度上的偏向性等。

物种分布区的特点不仅会影响物种的绝灭过程 ,还会影响物种的扩张过程(Sax ,2001)。目前最严重的物种扩张问题是外来种入侵。然而一个物种原有的分布区如何影响对其他区域的入侵、新的分布区如何形成、是否广布种更容易成为危害严重的外来种等 ,都有待进一步研究。

3 分布区大小的纬度地带性与物种多样性的纬度地带性

Rapoport 于 20 世纪 70 年代在研究哺乳动物时发现, 分布于不同纬度的亚种间其分布区的大小从高纬度到低纬度有减少趋势(Rapoport, 1975), 随后发现在种级水平上也存在类似的现象并被提升成规律(Stevens, 1989), 即 Rapoport 规律。Stevens (1989) 这样叙述 Rapoport 规律: “当以纬度为横坐标, 以处于该纬度的物种的分布区所跨越的纬度范围为纵坐标, 则两者有简单的正相关关系”。简单地说就是: 物种分布区所跨越的纬度范围与所处纬度的高低呈正相关。Rapoport 规律的提出引发了人们对分布区大小与纬度关系的研究热情, 一些学者通过研究不同的分类群来证实其真实性(Stevens, 1989, 1992; France, 1992; Hecnar, 1999), 另一些学者将纬度梯度推广到海拔梯度及水深梯度(Fleishman *et al.*, 1998; Stevens, 1992, 1996), 还有一些学者通过观察研究反驳这一规律(Roy *et al.*, 1994), 部分学者则专心探讨形成这一规律的原因(France, 1992; Gaston & Blackburn, 1996; Stevens, 1996)。

Gaston 等人在 1998 年总结了这一领域的进展(Gaston *et al.*, 1998b), 发现在当时做过的 37 项研究中, 有 12 项在所研究的纬度范围都支持 Rapoport 规律, 11 项在一定纬度范围内支持, 而 14 项不支持。其中, 脊椎动物研究领域得到的支持较多。因而 Gaston 等人认为 Rapoport 规律并无普适性, 只是在一定范围内, 特别是在北半球的中、高纬度地区($40^{\circ} \sim 50^{\circ}N$ 以上) 出现的地方现象, 在热带及低纬度地区常常无此现象, 甚至出现相反的情况。尽管 Gaston 等人在 1998 年为 Rapoport 规律写下“墓志铭”, 但争论并没有停止(Smith & Brown, 2002; Sanders, 2002)。就 12 项符合 Rapoport 规律的研究来说, 分布于低纬度的也不少(Pagel *et al.*, 1991; Lyons & Willig, 1997; Stevens, 1989), Pagel 等(1991) 对北美哺乳动物的研究表明在 $5^{\circ} \sim 80^{\circ}N$ 的范围内都符合 Rapoport 规律, 新的证据支持将该规律推广到物种分布区大小与水深梯度和海拔梯度的关系(Smith & Brown, 2002; Sanders, 2002)。

人们对出现 Rapoport 规律的原因争论不休(Gaston *et al.*, 1998b), 目前至少有 5 种不同的解释: 陆地面积说(land area)——Rapoport 规律来源

于高、低纬度地区陆地面积的差异(主要是针对北美地区, 高纬度地区面积比低纬度地区面积大); 气候变化说(climatic variability)——高、低纬度地区气候变化的差异以及与此相关的物种对温度的耐受性差异导致了 Rapoport 规律; 差异绝灭说(differential extinction)——高、低纬度地区受冰区影响的程度不同以及分布区大小不同的物种在冰期时的绝灭率不同, 在高纬度地区小分布区的物种大量绝灭, 而留下分布区大的物种; 竞争说(competition)——高纬度地区较低的物种多样性导致的低竞争水平使分布区较大, 而低纬度地区则相反; 生物地理制约说(biogeographical boundary)——高纬度地区的生物地理省(生物区系分区的单位之一) 面积比低纬度地区的大以及物种在同一个生物地理省内的传播比跨省传播容易。然而, 没有一个假说得到令人信服的证明, 在一个地理区域得到的结论很难推广到别的区域。要想对 Rapoport 规律给出正确的评价, 有待于对这一规律成因的深入研究。

与分布区大小的纬度地带性密切相关的一个问题是物种多样性的纬度地带性, 即低纬度地区比高纬度地区有更多的物种。物种多样性的纬度地带性是人们早就注意到的事实, 但对于这一分布格局的成因却存在较多争论, 长久以来一直是生态学家和生物地理学家面对的巨大挑战之一, 目前更是成为关注的焦点, 已有 25 个以上的假说来解释这一现象。

近 10 年来, 主要的假说之一是 Rosenzweig (1992, 1995) 提出的“面积模型”(area model)。该假说认为低纬度地区有高的物种多样性是由于北半球热带和南半球热带彼此相邻, 使热带的总表面积大于其他气候带的面积, 这导致热带物种有较大的平均分布面积, 进而有较高的物种发生率和较低的物种绝灭率, 使得热带地区比非热带地区拥有更多的物种。这一假说与物种分布区的性质密切相关。Chown & Gaston (2000) 指出“面积模型”建立在 3 个与分布区有关的假设之上: 1) 物种分布区面积与其所处气候带的面积呈正相关; 2) 新物种的发生率与祖先物种的分布区面积呈正相关; 3) 物种的绝灭率与物种的分布区面积呈负相关。正如本文前面的章节所述, 这 3 个假设都未得到令人信服的证明: Rapoport 规律与第 1 个假设相矛盾(至少在中、高纬度地区如此), 由于影响绝灭的因素较多, 使得分布区

面积与物种绝灭风险的关系变得较为复杂。因此,面积模型还有待于更严格的证明,而进一步明确物种分布区与物种发生、绝灭、气候带、纬度等的关系是成功的关键。

4 展望

如上文所述,物种的分布区是一个十分重要的特征,其大小与纬度、地方种群的密度、物种分化和绝灭、地方种群绝灭、物种多样性等密切相关,而且这些特性之间又相互关联。目前的研究大多集中在分布区与其中一个特征的关系上,这难免得到片面的结论。未来研究的一个重要方面将是考虑多个特征的相互作用。Dynesius & Jansson(2000)最近提出的关于地球轨道(地轴倾斜度和偏心率)周期性波动引起的气候周期性波动(即Milankovitch气候波动)对物种分布区特性的影响是一个很好的例子,他们为Rapoport规律、物种多样性的纬度梯度、物种扩散能力的分布格局等提供了一个全新的解释。

目前物种分布区的面积受到生态学家和生物地理学家较多的关注,而对分布区的其他特征如形状、连续性等的研究远不如前者多,然而,这些特性对于理解物种的绝灭、分化、扩散以及制定濒危物种的保护策略等具有十分重要的意义。随着GIS等技术的发展,物种分布区的形状、连续性等特征将会受到越来越多的重视。

参考文献

- Bell G. 2001. Ecology-Neutral macroecology. *Science*, **293**: 2413 - 2418.
- Brown J. H. and Kodric-Brown A. 1977. A turnover rates in insular biogeography: effects of immigration on extinction. *Ecology*, **58**: 445 - 449.
- Brown J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist*, **124**: 255 - 279.
- Brown J. H., Mehlman D. W. and Stevens G. C. 1995. Spatial variation in abundance. *Ecology*, **76**: 2028 - 2043.
- Channell R. and Lomolino M. V. 2000. Dynamic biogeography and conservation of endangered species. *Nature*, **403**: 84 - 86.
- Chown S. L. and Gaston K. J. 2000. Areas, cradles and museums: the latitudinal gradient in species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**: 311 - 315.
- Cowley M. J. R., Thomas C. D., Roy D. B., Wilson R. J., Leon-Cortes J. L., Gutierrez D., Bulman C. R., Quinn R. M., Moss D. and Gaston K. J. 2001a. Density-distribution relationships in British butterflies. I. The effect of mobility and spatial scale. *Journal of Animal Ecology*, **70** (3): 410 - 425.
- Cowley M. J. R., Thomas C. D., Roy D. B., Wilson R. J., Leon-Cortes J. L., Gutierrez D. and Bulman C. R. 2001b. Density-distribution relationships in British butterflies. II. An assessment of mechanisms. *Journal of Animal Ecology*, **70**(3): 426 - 441.
- Dynesius M. and Jansson R. 2000. Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **97**(16): 9115 - 9120.
- Eeley H. A. C. and Foley R. A. 1999. Species richness, species range size and ecological specialisation among African primates: geographical patterns and conservation implications. *Biodiversity and Conservation*, **8** (8): 1033 - 1056.
- Fleishman E., Austin G. T. and Weiss A. D. 1998. An empirical test of Rapoport's rule: elevational gradients in montane butterfly communities. *Ecology*, **79** (7): 2482 - 2493.
- Forsy E. A. and Allen C. R. 1999. Biological invasions and deletions: community change in south Florida. *Biological Conservation*, **87** (3): 341 - 347.
- France R. 1992. The North-American latitudinal gradient in species richness and geographical range of fresh-water crayfish and amphipods. *American Naturalist*, **139**: 342 - 354.
- Gaston K. J. 1990. Patterns in the geographical ranges of species. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **65**(2): 105 - 129.
- Gaston K. J. 1996. The multiple forms of the interspecific abundance-distribution relationship. *Oikos*, **76**(2): 211 - 220.
- Gaston K. J. 1999. Implications of interspecific and intraspecific abundance-occupancy relationships. *Oikos*, **86**(2): 195 - 207.
- Gaston K. J. and Blackburn T. M. 1996. Global scale macroecology: Interactions between population size, geographic range size and body size in the Anseriformes. *Journal of Animal Ecology*, **65**(6): 701 - 714.
- Gaston K. J., Blackburn T. M. and Gregory R. D. 1998a. Interspecific differences in intraspecific abundance-range size relationships of British breeding birds. *Ecography*, **21**(4): 149 - 158.
- Gaston K. J., Blackburn T. M. and Spicer J. I. 1998b. Rapoport's rule: time for an epitaph? *Trends in Ecology and Evolution*, **13**: 70 - 74.
- Gaston K. J., Blackburn T. M., Greenwood J. J. D., Gregory R. D., Quinn R. M. and Lawton J. H. 2000. Abundance-occupancy relationships. *Journal of Applied Ecology*, **37**: 39 - 59.
- Gaston K. J. and Spicer J. I. 2001. The relationship between range size and niche breadth: a test using five species of *Gammarus* (Amphipoda). *Global Ecology and Biogeography*, **10** (2): 179 - 188.
- Good R. 1974. *The Geography of the Flowering Plants*. (4th

- edn.). Longman Group Ltd., London.
- Hansen T. A. 1978. Larval dispersal and species longevity in Lower Tertiary gastropods. *Science*, **199**: 886 – 887.
- Hanski I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos*, **38**: 210 – 221.
- He F. L. and Gaston K. J. 2000. Occupancy-abundance relationships and sampling scales. *Ecography*, **23**(4): 503 – 511.
- Heenan S. J. 1999. Patterns of turtle species' geographic range size and a test of Rapoport's rule. *Ecography*, **22**: 436 – 446.
- Holt A. R. and Gaston K. J. 2003. Interspecific abundance-occupancy relationships of British mammals and birds: is it possible to explain the residual variation? *Global Ecology and Biogeography*, **12**: 37 – 46.
- Jablonski D. 1986. Background and mass extinctions: the alternation of macroevolutionary regimes. *Science*, **231**: 129 – 133.
- Jablonski D. 1987. Heritability at the species level: analysis of geographic ranges of Cretaceous mollusks. *Science*, **238**: 360 – 363.
- Jackson J. B. C. 1974. Biogeographic consequences of eurytopy and stenotopy among marine bivalves and their evolutionary consequences. *American Naturalist*, **108**: 541 – 560.
- Jetz W. and Rahbek C. 2002. Geographic range size and determinants of avian species richness. *Science*, **297**: 1548 – 1557.
- Johnson C. N. 1998a. Species extinction and the relationship between distribution and abundance. *Nature*, **394**: 272 – 274.
- Johnson C. N. 1998b. Rarity in the tropics: latitudinal gradients in distribution and abundance in Australian mammals. *Journal of Animal Ecology*, **67**(5): 689 – 698.
- Lyons S. K. and Willig M. R. 1997. Latitudinal patterns of range size: methodological concerns and empirical evaluations for New World bats and marsupials. *Oikos*, **79**(3): 568 – 580.
- MacArthur R. H. and Wilson E. O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Maurer B. A. 2002. Biogeography: big thinking. *Nature*, **415**: 489 – 491.
- Nee S. 2002. Biodiversity: thinking big in ecology. *Nature*, **417**: 229 – 230.
- Pageal M. D., May R. M. and Collie A. R. 1991. Ecological aspects of the geographical distribution and diversity of mammalian species. *American Naturalist*, **137**: 791 – 815.
- Pimm S. L., Jones H. L. and Diamond J. 1988. On the risk of extinction. *American Naturalist*, **132**: 757 – 785.
- Rapoport E. H. 1975 (translated by Barbara D. 1982). *Biogeography: Geographical Strategies of Species*. Pergamon Press, New York.
- Rosenzweig M. L. 1992. Species diversity gradients: we know more and less than we thought. *Journal of Mammalogy*, **73**: 715 – 730.
- Rosenzweig M. L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Roy K., Jablonski D. and Valentine J. W. 1994. Eastern Pacific molluscan provinces and latitudinal diversity gradient—no evidence for Rapoport's rule. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **91**(19): 8871 – 8874.
- Sanders N. J. 2002. Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography*, **25**(1): 25 – 32.
- Sax D. F. 2001. Latitudinal gradients and geographic ranges of exotic species: implications for biogeography. *Journal of Biogeography*, **28**(1): 139 – 150.
- Smith K. F. and Brown J. H. 2002. Patterns of diversity, depth range and body size among pelagic fishes along a gradient of depth. *Global Ecology and Biogeography*, **11**(4): 313 – 322.
- Stevens G. C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist*, **133**: 240 – 256.
- Stevens G. C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *American Naturalist*, **140**: 893 – 911.
- Stevens G. C. 1996. Extending Rapoport's rule to Pacific marine fishes. *Journal of Biogeography*, **23**(2): 149 – 154.
- Thompson K., Hodgson J. G. and Gaston K. J. 1998. Abundance-range size relationships in the herbaceous flora of central England. *Journal of Ecology*, **86**(3): 439 – 448.
- Thompson K., Gaston K. J. and Band S. R. 1999. Range size, dispersal and niche breadth in the herbaceous flora of central England. *Journal of Ecology*, **87**(1): 150 – 155.
- Thompson K. and Ceriani R. M. 2003. No relationship between range size and germination niche width in the UK herbaceous flora. *Functional Ecology*, **17**(3): 335 – 339.
- Tracy C. R. and George T. L. 1992. On the determinants of extinction. *American Naturalist*, **139**: 102 – 122.
- Wilcove D. S., Rothstein D., Dubow J., Phillips A. and Losos E. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *Bioscience*, **48**(8): 607 – 615.