

中国陆栖哺乳动物物种丰富度的地理格局及其与环境因子的关系

林 鑫* 王志恒 唐志尧 赵淑清 方精云

(北京大学城市与环境学院生态学系, 北京大学生态学研究教育中心,
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: 物种丰富度的大尺度地理格局及其成因是宏观生态学和生物地理学的中心议题之一。本文利用中国陆栖哺乳动物分布数据, 结合高分辨率的气候、地形、植被等环境信息, 探讨了中国陆栖哺乳动物及主要类群的物种丰富度格局及其影响因素。结果显示, 中国陆栖哺乳动物物种丰富度具有显著的纬度梯度格局, 总体上呈现出由低纬度向高纬度逐渐减少的趋势, 并与宏观地形具有良好的对应关系; 其中, 亚热带、热带西部山区的物种丰富度最高, 而东部平原地区、西北干旱区和青藏高原腹地则是丰富度的低值区。各主要类群的物种丰富度格局既有相似性, 又存在差异。最优线性模型的分析结果显示, 由归一化植被指数(NDVI)、生态系统类型数和气温年较差构成的回归模型对哺乳动物物种丰富度格局的解释率最高, 其中NDVI对模型解释率的贡献最大, 这表明中国陆栖哺乳动物物种丰富度的地理分异受多种环境因素的共同影响, 其中植被生产力起主导作用。各主要类群的最优线性模型显示, 影响物种丰富度格局的主要环境因子因类群而异, 这可能反映了各类群进化历史及生理适应的差异。

关键词: 陆栖哺乳动物, 物种丰富度格局, 环境因子, 生产力假说

Geographic patterns and environmental correlates of terrestrial mammal species richness in China

Xin Lin*, Zhiheng Wang, Zhiyao Tang, Shuqing Zhao, Jingyun Fang

Department of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Center for Ecological Research & Education, and Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871

Abstract: Understanding macro-scale spatial patterns in species diversity and their underlying mechanisms is central to macroecology and biogeography. In this study, we explored geographic patterns of species richness and their environmental determinants for overall terrestrial mammals and each major mammalian order in China, using datasets of species distribution, climate, topography and vegetation. Species richness of terrestrial mammals exhibited significant latitudinal gradients, decreasing from south to north. High species richness generally occurred in tropical and subtropical mountains, whereas low species richness was found in the eastern plains, the arid areas of northwest regions, and central areas of the Qinghai-Tibet Plateau. Geographic patterns of species richness varied among mammalian orders. The best model, which included a remote sensing-based vegetation index (NDVI), number of ecosystems, and annual range of temperature, accounted for 66.2% of variation in overall mammal species richness, with NDVI being the most important determinant. This suggests that patterns of mammal richness in China are governed by the integrated effects of different environmental predictors, with vegetation productivity playing a major role. The best models for various orders of mammals identified different combinations of determinants, possibly reflecting differences in evolutionary history and physiological tolerances.

Key words: terrestrial mammals, patterns of species richness, environmental variables, productivity hypothesis

收稿日期: 2009-03-21; 接受日期: 2009-05-13

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(40638039, 90711002, 30721140306)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: linxin.pku@gmail.com

物种丰富度的大尺度地理格局是宏观生态学和生物地理学的中心议题之一,也是全球及区域物种多样性保护的重要参考和依据(Brown & Lomolino, 1998; Gaston, 2000)。以往关于物种丰富度大尺度地理格局的研究涉及各主要生物类群,包括植物(Currie & Paquin, 1987; O'Brien, 1998; Francis & Currie, 2003)、无脊椎动物(Kerr *et al.*, 2001; White & Kerr, 2006)、鱼类(Oberdorff *et al.*, 1995; Zhao *et al.*, 2006b)、两栖类(Rodriguez *et al.*, 2005; Buckley & Jetz, 2007; Qian *et al.*, 2007)、爬行类(Rodriguez *et al.*, 2005; Qian *et al.*, 2007)、鸟类(Rahbek & Graves, 2001; Hawkins *et al.*, 2003a; Ding *et al.*, 2006)、哺乳类(Simpson, 1964; Kerr & Packer, 1997; Tognelli & Kelt, 2004)等,并且围绕地理格局的成因提出了多个假说,包括面积假说(MacArthur & Wilson, 1967; Rosenzweig, 1995; Rosenzweig & Ziv, 1999)、能量假说(Wright, 1983; Currie & Paquin, 1987; Currie, 1991; Hawkins *et al.*, 2003b; Brown *et al.*, 2004)、环境稳定性假说(Connell & Orias, 1964; Stevens, 1989)、生境异质性假说(Pianka, 1966; Kerr & Packer, 1997)、历史假说(Ricklefs, 1987; Latham & Ricklefs, 1993; Qian & Ricklefs, 2000)等。这些假说基于不同的影响因子和生态/非生态过程,探讨了物种丰富度大尺度格局的形成机制。虽然以往的研究对各种假说进行了大量验证,但对于不同假说的地位以及物种丰富度大尺度格局形成的主导因子,目前仍存在广泛争议(Rosenzweig, 1995)。其中,讨论最多的为能量假说、环境稳定性假说和生境异质性假说。

能量假说认为,物种丰富度主要受能量控制,能量越高的地区物种越丰富(Wright, 1983; Hawkins *et al.*, 2003b)。根据不同的能量形式,能量假说进一步划分为环境热量假说(ambient-energy hypothesis)和生产力假说(productivity hypothesis)。环境热量假说认为,能量对物种丰富度的影响是通过温度对物种体温调节、生长繁衍及分化的控制实现的;温度越高,物种维持体温所消耗的能量越少,并将更多的能量用于生长和繁殖,从而促进物种分化并提高物种丰富度(Turner *et al.*, 1987; Currie, 1991);这一假说中的能量多以环境温度(temperature)或潜在蒸散量(PET, potential evapotranspiration)表示。而生产

力假说认为,动物的物种丰富度主要受食物资源控制,初级生产力较高的地区具有更丰富的食物资源,能够支持更多的个体,并维持较高的物种丰富度水平(Wright, 1983; Hawkins *et al.*, 2003b; Clarke & Gaston, 2006);这一假说中的能量通常以归一化植被指数(NDVI, normalized difference vegetation index)或实际蒸散量(AET, actual evapotranspiration)表达。

环境稳定性假说认为,稳定的环境将促进物种特化,并使物种生态位趋于狭窄,因此能容纳更多的物种(Klopfer, 1959; Klopfer & MacArthur, 1960);反之,在波动的环境中,物种需要具有更广泛的生理适应能力才能生存下来(Stevens, 1989),因此物种丰富度较低。生境异质性假说认为,生境异质性高的地区能够提供更多的生态位,从而更有利于物种共存,物种丰富度也随之增加(Shmida & Wilson, 1985)。

中国疆域辽阔,地形复杂,气候多样,物种丰富,是全球12个“巨大多样性国家”(mega-diversity countries)之一(陈昌笃, 1998),适合开展大尺度物种丰富度格局的研究。但由于缺乏完整的物种分布数据,以往关于中国陆栖哺乳动物物种丰富度大尺度地理格局的研究尚不多见(可参见张荣祖和林永烈, 1985; Zhao *et al.*, 2006a)。本研究以《中国哺乳动物图鉴》(中国野生动物保护协会, 2005)、《中国哺乳动物彩色图鉴》(潘清华等, 2007)为基础,并参考中国物种信息服务网站(CSIS, <http://www.chinabiodiversity.com>)及世界自然保护联盟(IUCN)2008红色名录(IUCN, 2008),建立了中国陆栖哺乳动物物种分布数据库。基于该数据库,并利用高分辨率的气候、地形、植被等环境信息,尝试分析中国陆栖哺乳动物及主要类群物种丰富度的大尺度格局,并结合相关假说探讨物种丰富度与环境因子的关系,确定中国陆栖哺乳动物物种丰富度大尺度格局形成的主导因子。

1 数据与方法

1.1 物种分布数据

物种分布区数据主要来自《中国哺乳动物图鉴》(中国野生动物保护协会, 2005)和《中国哺乳动物彩色图鉴》(潘清华等, 2007)记录的物种实际分布

范围。我们将各物种分布图进行扫描和数字化,并通过ArcGIS9.0做投影变换使其具备统一的Albers等面积圆锥投影(Albers equal area conic projection)。为提高数据库的准确性,我们还根据中国物种信息服务网站(CSIS, <http://www.chinabiodiversity.com>)和世界自然保护联盟2008红色名录(IUCN, 2008),对物种名录和所有物种的分布范围进行了核对和修订;各数据源不一致之处,以IUCN(2008)公布的物种分类及分布信息为准。数据库收录了中国已知全部哺乳动物共计12目51科230属571种,其中陆栖哺乳动物共计11目537种。除去已在中国境内灭绝的赛加羚羊(*Saiga tatarica*)和野马(*Equus ferus*),实际参与分析的物种共计11目535种。

在物种丰富度大尺度格局的研究中,面积是一个重要的影响因素(He & Legendre, 1996)。为了消除面积对物种丰富度的影响,本研究采用100 km × 100 km的等面积网格系统(Tognelli & Kelt, 2004; Ding *et al.*, 2006)。在计算物种丰富度时,首先将所有物种分布区与网格系统叠加,然后统计每个网格

内出现的物种数,作为各网格的物种丰富度值。该网格系统将全国划分为1,070个网格,由于海岸线及边界地区的网格不完整,可能给后续统计分析带来偏差,文中只使用了面积大于7,500 km²(即完整网格面积的3/4)的网格(共计900个)进行分析。为在类群间进行比较,本文同时计算了陆栖哺乳动物主要类群的物种丰富度,包括食虫目(75种)、翼手目(114种)、灵长目(21种)、食肉目(52种)、偶蹄目(43种)、兔形目(34种)和啮齿目(190种);攀鼯目、长鼻目、奇蹄目、鳞甲目因物种较少,未列入讨论范围。陆栖哺乳动物及主要类群物种丰富度的基本统计信息见表1。

1.2 环境数据

为了分析环境因子对物种丰富度格局的影响,本文采用了10个环境变量,并将其分为4组,各组分别与特定的物种丰富度大尺度格局假说相对应(表1)。

环境热量假说(ambient-energy hypothesis): 采用年均温(MAT)、最冷月均温(MTCM)、最热月均

表1 100 km × 100 km等面积网格系统中陆栖哺乳动物物种丰富度及各环境因子的基本统计信息($n = 900$)
Table 1 Descriptive statistics of species richness and environmental variables in 100 km × 100 km grid system ($n = 900$)

	最小值 Minimum	最大值 Maximum	平均值 Mean	标准差 SD
物种丰富度 Species richness				
陆栖哺乳类 Terrestrial mammals	16	177	59.2	31.0
食虫目 Eulipotyphla	0	27	5.8	5.1
翼手目 Chiroptera	0	45	9.7	10.5
灵长目 Primates	0	9	0.9	1.6
食肉目 Carnivora	3	34	14.5	6.7
偶蹄目 Artiodactyla	1	18	6.0	2.8
兔形目 Lagomorpha	0	10	3.1	2.1
啮齿目 Rodentia	2	52	18.1	9.8
环境因子 Environmental variables				
年均温 Mean annual temperature (MAT, °C) ¹	-8.3	24.1	6.8	7.8
最热月均温 Mean temperature of the warmest month (MTWM, °C) ²	10.0	36.5	25.1	7.0
最冷月均温 Mean temperature of the coldest month (MTCM, °C) ³	-37.7	14.4	-13.7	11.1
潜在蒸散量 Potential evapotranspiration (PET, mm) ⁴	257.2	1,320.2	627.9	220.6
年降水量 Annual precipitation (AP, mm) ⁵	17.7	2,542.7	596.3	506.9
实际蒸散量 Actual evapotranspiration (AET, mm) ⁶	17.7	1,298.8	452.9	311.0
归一化植被指数 Normalized difference vegetation index (NDVI) ⁷	0.043	0.667	0.286	0.166
气温年较差 Annual range of temperature (ART, °C) ⁸	16.4	60.6	38.9	9.4
海拔变幅 Elevational range (ER, m) ⁹	41	6,717	1,645.6	1,148.0
生态系统类型数 Number of ecosystems (VEGE) ¹⁰	1	55	15.8	8.2

¹⁻⁴ 环境热量假说的衡量指标; ⁵⁻⁷ 生产力假说的衡量指标; ⁸ 环境稳定性假说的衡量指标; ⁹⁻¹⁰ 生境异质性假说的衡量指标。

¹⁻⁴ Descriptors of ambient-energy hypothesis; ⁵⁻⁷ Descriptors of productivity hypothesis; ⁸ Descriptors of environmental stability hypothesis; ⁹⁻¹⁰ Descriptors of habitat heterogeneity hypothesis.

温(MTWM)和潜在蒸散量(PET)表征一个地区的环境热量。其中潜在蒸散量表示理想状态下经蒸发和蒸腾从地表向大气转移的最大水量, 主要由环境热量决定(Currie, 1991)。

生产力假说(productivity hypothesis): 采用归一化植被指数(NDVI)、实际蒸散量(AET)和年降水量(AP)反映一个地区的生产力水平。其中归一化植被指数(以下简称植被指数)与植被覆盖程度和植被生产力显著相关(Defries & Townshend, 1994), 常用于反映生产力的相对大小。实际蒸散量表示经蒸发和蒸腾从地表向大气实际转移的水量, 它同时受能量和水分影响, 反映了水热综合效应, 常作为初级生产力的替代指标(Hawkins *et al.*, 2003b)。此外, 在研究区范围内, 年降水量与植被指数、实际蒸散量具强相关性(NDVI: $r = 0.878$, $P < 0.001$; AET: $r = 0.938$, $P < 0.001$), 也将其作为生产力假说的替代指标。

环境稳定性假说(environmental stability hypothesis): 采用气温年较差(ART)作为环境稳定性的衡量指标。气温年较差反映了日均温在一年内的波动程度, 较大的年较差说明该地区温度的季节波动性较强。

生境异质性假说(habitat heterogeneity hypothesis): 采用海拔变幅(ER)(即网格内最高海拔-最低海拔)和生态系统类型数(VEGE)分别衡量网格内的地形复杂性和生境复杂性。

以上环境数据中, 气候数据均来自世界气候数据网站(<http://www.worldclim.org/>), 其中潜在蒸散量与实际蒸散量根据Thornthwaite(1948)计算(详见Fang & Yoda, 1990)。植被指数来自美国国家海洋大气局(NOAA) 8 km × 8 km NDVI/AVHRR卫星遥感时间序列数据。地形数据来自美国地质调查局(USGS)1 km × 1 km数字高程模型(DEM)数据。生态系统类型基于中国1:1,000,000植被图(中国科学院中国植被图编辑委员会, 2001), 将其与100 km × 100 km网格系统叠加, 统计每个网格内出现的植被类型数作为网格内的生态系统类型数。

1.3 统计分析

本研究采用单因素相关分析考察各环境因子对陆栖哺乳动物总体及各类群物种丰富度格局的独立影响程度, 并采用最优线性模型筛选出决定丰富度格局的主要环境因子。由于物种分布数据和环

境数据普遍存在显著的空间自相关, 这通常会降低样本独立性, 使我们在进行显著性检验时增加犯第一类错误的概率, 并倾向于得到更显著的结果(Diniz-Filho *et al.*, 2003)。因此, 在检验相关系数的显著性水平时, 本文使用了改进的 t 检验方法(Dutilleul *et al.*, 1993), 首先估算样本的有效自由度(effective degree of freedom), 并以该有效自由度计算 t 统计量, 再进行显著性检验。

最优线性模型以校正后的模型拟合优度(adjusted R^2)为依据, 在物种丰富度与环境因子的多元线性回归模型中, 选择拟合优度最大的两个线性组合构成最优线性模型(Andrews & O'Brien, 2000; Rensburg *et al.*, 2002), 并通过偏决定系数(partial coefficient of determination)比较环境因子对模型的相对贡献大小(Quinn & Keough, 2002; Qian *et al.*, 2007)。为了消除环境因子间严重的多重共线性对回归模型的影响, 本研究将自变量个数控制为3个, 且模型中自变量的容忍度(tolerance)均控制在0.6–1.0之间(Ruggiero & Kitzberger, 2004)。

以上统计分析均在R中完成(R Development Core Team, 2008)。

2 结果

2.1 物种丰富度格局

中国陆栖哺乳动物的物种丰富度呈现显著的纬度梯度格局, 即由南向北逐渐递减(图1-A)。其中, 亚热带、热带的西部是物种最为丰富的区域, 存在多个物种丰富度的热点地区(hotspot), 如云南南部的西双版纳、中南部的哀牢山及无量山、横断山区等。这些热点区域的周边地区也拥有较高的物种丰富度, 包括广西、贵州的大部分山区以及陕西、甘肃南部的山地等。而东部平原地区、西北干旱区及青藏高原物种丰富度普遍较低; 其中, 华北平原、内蒙古西部阿拉善地区、塔里木盆地及青藏高原的腹地是哺乳动物丰富度最为贫乏的区域。同时, 物种丰富度格局与中国的宏观地形具有良好的对应关系, 物种丰富度高的地区多集中于地势起伏大、生境多样的山区, 而平原及自然条件恶劣的高原和盆地则是丰富度较低的区域。

进一步分析各主要类群的物种丰富度格局, 结果如下:

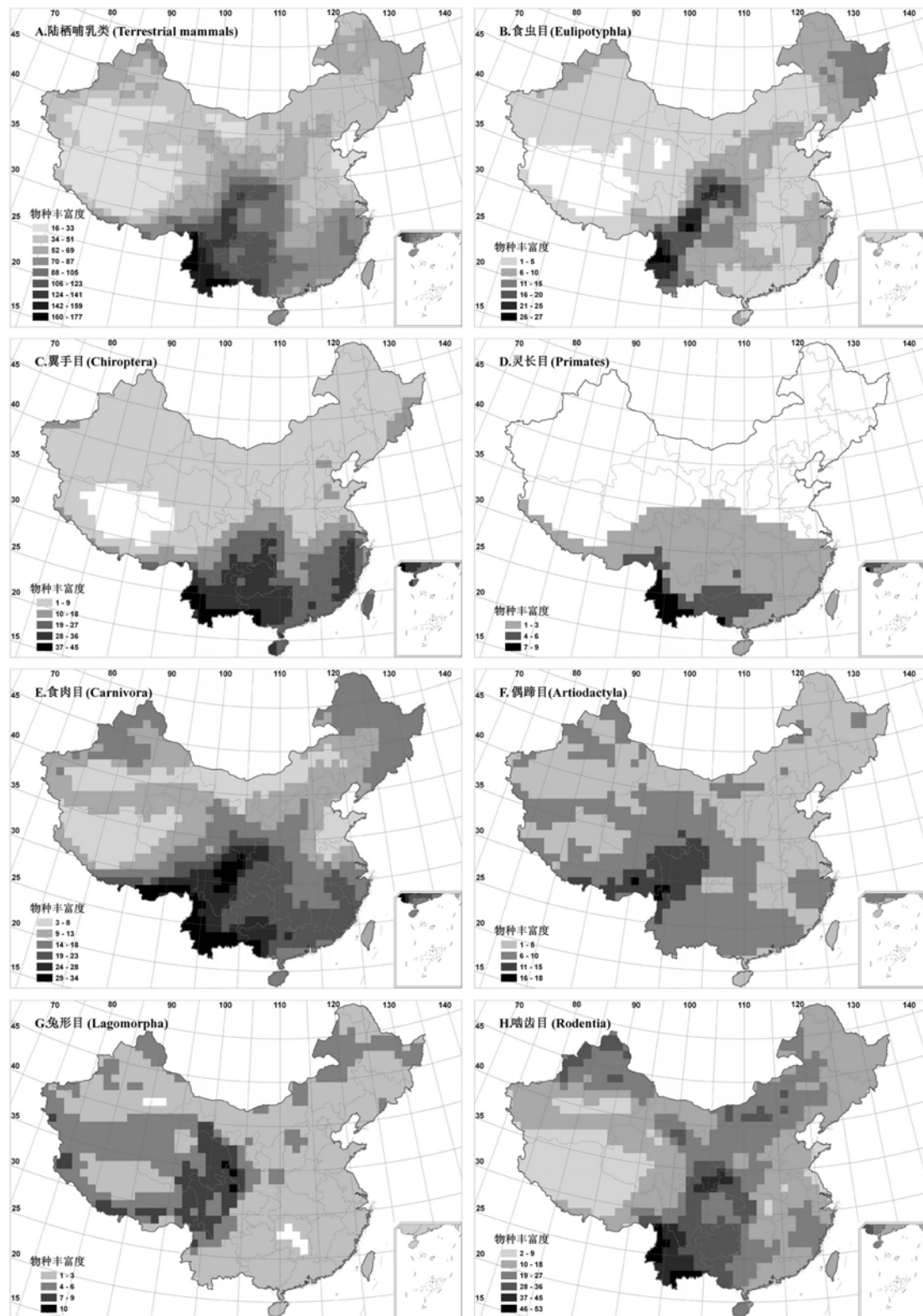


图1 中国陆栖哺乳动物(A)及主要类群(B: 食虫目; C: 翼手目; D: 灵长目; E: 食肉目; F: 偶蹄目; G: 兔形目; H: 啮齿目)的物种丰富度格局(100 km×100 km)

Fig. 1 Patterns of terrestrial mammal species richness in China (100 km×100 km). A, Terrestrial mammals; B, Eulipotyphla; C, Chiroptera; D, Primates; E, Carnivora; F, Artiodactyla; G, Lagomorpha; H, Rodentia.

表2 中国陆栖哺乳动物及主要类群物种丰富度的相关性矩阵($n = 900$)

Table 2 Correlation matrix among species richness of all terrestrial mammals and major orders ($n = 900$)

	陆栖哺乳类 Terrestrial mammals	食虫目 Eulipotyphla	翼手目 Chiroptera	灵长目 Primates	食肉目 Carnivora	偶蹄目 Artiodactyla	兔形目 Lagomorpha	啮齿目 Rodentia
陆栖哺乳类 Terrestrial mammals	1.000							
食虫目 Eulipotyphla	0.801 ^{***}	1.000						
翼手目 Chiroptera	0.845 ^{***}	0.548 [*]	1.000					
灵长目 Primates	0.839 ^{***}	0.530 [*]	0.811 ^{***}	1.000				
食肉目 Carnivora	0.920 ^{***}	0.690 ^{***}	0.755 ^{**}	0.815 ^{***}	1.000			
偶蹄目 Artiodactyla	0.589 [*]	0.350 ^{ns}	0.302 ^{ns}	0.567 ^{**}	0.685 ^{**}	1.000		
兔形目 Lagomorpha	0.018 ^{ns}	0.018 ^{ns}	-0.332 ^{ns}	-0.051 ^{ns}	0.117 ^{ns}	0.575 ^{**}	1.000	
啮齿目 Rodentia	0.847 ^{***}	0.743 ^{***}	0.581 [*]	0.573 [*]	0.654 ^{**}	0.360 ^{ns}	-0.027 ^{ns}	1.000

显著性水平由改进的 t 检验方法计算(Dutilleul *et al.*, 1993)。

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$; ns, non-significant. Adjusted P values were computed using modified t test developed by Dutilleul *et al.* (1993).

(1) 食虫目: 除青藏高原主体及其周围山地外, 全国均有分布; 物种丰富度较高的区域集中在横断山区、邛崃山、岷山、秦岭等地, 华北平原及西北干旱区物种丰富度较低(图1-B)。

(2) 翼手目: 多分布于热带、亚热带季风区, 其中云贵高原、广西和福建等地的山地和丘陵是丰富度较高的区域, 北方大部分地区物种丰富度较低, 而青藏高原腹地则未见分布(图1-C)。

(3) 灵长目: 多数物种的分布区仅限于热带和亚热带, 其中藏东南至云南西部、中部、南部中越边境一带及广西南部为灵长目丰富度最高的区域, 秦岭—淮河以北地区和青藏高原则未见分布(图1-D)。

(4) 食肉目: 全国广布, 其中犬科、鼬科、猫科多为世界广布(张荣祖, 1999)。总体上看, 南方丰富度水平高于北方, 其中邛崃山、喜马拉雅山东段至横断山区、云南南部至广西南部是物种最丰富的区域, 而华北平原、西北干旱区及青藏高原的物种丰富度较低(图1-E)。

(5) 偶蹄目: 全国广布。总体上看, 南方丰富度水平高于北方, 其中横断山区及喜马拉雅山东段是物种最为丰富的区域, 而东北的小兴安岭及新疆的阿尔泰山、天山等则是北方物种丰富度相对较高的区域。青藏高原腹地也有物种分布, 如牦牛和藏羚

羊等(图1-F)。

(6) 兔形目: 几乎遍布全国, 但除青藏高原周围山地外, 其他地区的物种丰富度均较低。其中, 青藏高原东部及喜马拉雅山地区是丰富度最高的区域(图1-G)。

(7) 啮齿目: 全国均有分布, 其中秦岭、岷山、云南西北部横断山区、云南中部及南部地区丰富度最高; 此外, 新疆北部的阿尔泰山及天山、内蒙古中部地区物种也较为丰富, 而塔里木盆地、青藏高原腹地和山东半岛丰富度均较低(图1-H)。

综上所述, 哺乳动物主要类群的物种丰富度格局具有各自的特点, 彼此间既存在差异, 又有一定程度的相似性: 华北平原、塔里木盆地、青藏高原腹地各类群的物种丰富度均较低, 而亚热带、热带西部, 尤其是横断山脉与云南中南部地区, 则是多数类群物种最丰富的区域。同时, 主要类群物种丰富度的相关性矩阵也显示(表2): 除兔形目外, 各主要类群的物种丰富度与总体物种丰富度均显著相关($r = 0.589-0.920$, $P < 0.05$), 但类群间物种丰富度的共变趋势并不一致, 食虫目、翼手目、灵长目、食肉目、啮齿目间物种丰富度的相关性较强($r = 0.530-0.815$, $P < 0.05$), 而偶蹄目、兔形目与其他类群物种丰富度的相关性多数较弱, 或没有显著相关性。

2.2 物种丰富度与环境因子的单因素相关分析

物种丰富度与各环境因子的单因素相关分析结果显示(表3): 中国陆栖哺乳动物总体物种丰富度分别与植被指数、年降水量、实际蒸散量、最冷月均温、生态系统类型数呈显著正相关, 与气温年较差呈显著负相关。其中, 与植被指数、年降水量、实际蒸散量的相关性最强(NDVI: $r=0.691$, $P<0.05$; AP: $r=0.686$, $P<0.05$; AET: $r=0.651$, $P<0.05$), 与最冷月均温、气温年较差的相关性次之(MTCM: $r=0.627$, $P<0.05$; ART: $r=-0.587$, $P<0.05$), 与生态系统类型数的相关系数则显著低于上述气候或生产力因子(VEGE, $r=0.426$, $P<0.01$)。

各主要类群物种丰富度与环境因子的相关分析显示(表3):

(1) 食虫目物种丰富度仅与植被指数、生态系统类型数显著相关, 相关系数分别为0.579($P<0.05$)和0.410($P<0.01$)。

(2) 翼手目、灵长目物种丰富度与表征环境热量、生产力、气候稳定性的环境因子均显著相关; 其中, 翼手目物种丰富度与最冷月均温、年降水量及实际蒸散量的相关性最强, 相关系数均在0.8以上($P<0.01$), 灵长目丰富度与气温年较差的相关性最

强, 相关系数为-0.725($P<0.01$)。

(3) 食肉目物种丰富度与各类环境因子均显著相关; 其中, 与生产力因子相关性最强(AP: $r=0.687$, $P<0.05$; NDVI: $r=0.683$, $P<0.05$; AET: $r=0.645$, $P<0.05$), 而与生境异质性因子的相关性较弱(ER: $r=0.402$, $P<0.01$; VEGE: $r=0.382$, $P<0.05$)。

(4) 偶蹄目物种丰富度与生境异质性因子呈显著正相关; 其中, 与海拔变幅的相关性最强, 相关系数为0.591($P<0.001$)。其与气候及生产力因子则大多不具显著相关性, 仅与气温年较差呈显著负相关($r=-0.488$, $P<0.01$)。

(5) 兔形目物种丰富度与环境热量因子均呈显著的负相关关系; 其中, 与潜在蒸散量及最热月均温的相关性最强, 相关系数分别达-0.660($P<0.001$)和-0.653($P<0.001$)。同时, 其与生境异质性因子中的海拔变幅显著正相关($r=0.482$, $P<0.001$), 但相关系数(绝对值)低于环境热量因子。

(6) 啮齿目物种丰富度与各气候及生产力因子均不具显著相关性, 仅与生态系统类型数呈显著正相关(VEGE: $r=0.577$, $P<0.001$)。

综上所述, 各主要类群物种丰富度与环境因子的相关关系并不一致。总体而言, 食虫目、翼手目、

表3 中国陆栖哺乳动物及主要类群物种丰富度与环境因子的单因素相关关系($n=900$)

Table 3 Bivariate correlation coefficients (r) between species richness of terrestrial mammals (for overall terrestrial mammals and each major mammalian order, respectively) and environmental variables ($n=900$)

	陆栖哺乳类 Terrestrial mammals	食虫目 Eulipotyphla	翼手目 Chiroptera	灵长目 Primates	食肉目 Carnivora	偶蹄目 Artiodactyla	兔形目 Lagomorpha	啮齿目 Rodentia
年均温 (MAT, °C)	0.541 ^{ns}	0.345 ^{ns}	0.742 ^{**}	0.515 [*]	0.434 ^{ns}	-0.087 ^{ns}	-0.593 ^{**}	0.458 ^{ns}
最热月均温 (MTWM, °C)	0.209 ^{ns}	0.218 ^{ns}	0.371 ^{ns}	0.092 ^{ns}	0.074 ^{ns}	-0.439 ^{ns}	-0.653 ^{***}	0.337 ^{ns}
最冷月均温 (MTCM, °C)	0.627 [*]	0.328 ^{ns}	0.839 ^{**}	0.669 ^{**}	0.550 [*]	0.134 ^{ns}	-0.464 [*]	0.424 ^{ns}
潜在蒸散量 (PET, mm)	0.432 ^{ns}	0.268 ^{ns}	0.671 [*]	0.401 ^{ns}	0.327 ^{ns}	-0.224 ^{ns}	-0.660 ^{***}	0.381 ^{ns}
年降水量 (AP, mm)	0.686 [*]	0.411 ^{ns}	0.863 ^{**}	0.678 [*]	0.687 [*]	0.282 ^{ns}	-0.349 ^{ns}	0.390 ^{ns}
实际蒸散量 (AET, mm)	0.651 [*]	0.440 ^{ns}	0.821 ^{**}	0.610 [*]	0.645 [*]	0.186 ^{ns}	-0.391 ^{ns}	0.395 ^{ns}
植被指数 (NDVI)	0.691 [*]	0.579 [*]	0.744 [*]	0.558 [*]	0.683 [*]	0.242 ^{ns}	-0.272 ^{ns}	0.482 ^{ns}
气温年较差 (ART, °C)	-0.587 [*]	-0.226 ^{ns}	-0.718 ^{**}	-0.725 ^{**}	-0.598 [*]	-0.488 ^{**}	-0.061 ^{ns}	-0.251 ^{ns}
海拔变幅 (ER, m)	0.318 ^{ns}	0.159 ^{ns}	0.091 ^{ns}	0.257 ^{ns}	0.402 ^{**}	0.591 ^{***}	0.482 ^{***}	0.214 ^{ns}
生态系统类型数 (VEGE)	0.426 ^{**}	0.410 ^{**}	0.116 ^{ns}	0.142 ^{ns}	0.382 [*]	0.347 [*]	0.248 ^{ns}	0.577 ^{***}

显著性水平由改进的 t 检验方法计算(Dutilleul *et al.*, 1993)。缩写代表含义同表1。

* $P<0.05$; ** $P<0.01$; *** $P<0.001$; ns, non-significant. Adjusted P values were computed using modified t test developed by Dutilleul *et al.* (1993). Abbreviations correspond to those in Table 1.

灵长目及食肉目的物种丰富度均与植被指数显著正相关($r > 0.55$, $P < 0.05$), 与气候因子也有不同程度的相关性, 与生境异质性因子的相关性则相对较弱; 而偶蹄目、啮齿目的物种丰富度与多数气候及生产力因子均不具显著相关性, 只与生境异质性因子显著相关; 兔形目物种丰富度则与环境热量因子呈强负相关。

2.3 物种丰富度与环境因子的最优线性模型

最优线性模型的分析结果显示(表4), 所有环境因子中, 植被指数、生态系统类型数与气温年较差的线性组合对中国陆栖哺乳动物总体物种丰富度格局的解释率最高, 达66.2%; 其次为植被指数、海拔变幅与最冷月均温的线性组合, 解释了物种丰富度变化的66.0%。偏回归分析显示, 上述两个最优线性模型中, 表征生产力大小的植被指数影响最为强烈, 其偏决定系数分别为31.8%和33.2%(表4); 此外, 生境异质性及气候稳定性因子也有一定程度的贡献, 与植被指数共同决定了中国陆栖哺乳动物总体物种丰富度的地理分异。

各主要类群物种丰富度与环境因子的最优线性模型显示(表4):

(1) 食虫目、食肉目: 植被指数均为影响物种丰富度格局的首要环境因子, 生境异质性因子与气温年较差也进入最优线性模型, 但对模型的贡献均小于植被指数。

(2) 翼手目: 由最冷月均温、植被指数和海拔变幅构成的最优线性模型解释了物种丰富度变化的79.7%; 气温年较差、植被指数和最热月均温的线性组合也解释了物种丰富度变化的79.6%。

(3) 灵长目: 气温年较差是影响物种丰富度格局的首要环境因子, 其与植被指数、海拔变幅构成的最优线性模型解释了物种丰富度变化的59.0%。

(4) 偶蹄目: 生产力因子和海拔变幅对最优线性模型的贡献最大, 并与环境热量因子共同解释了物种丰富度变化的54.3%。

(5) 兔形目: 环境热量因子对物种丰富度格局的影响最为强烈, 并与生境异质性及生产力因子构成最优线性模型, 模型解释率为53.2%。

(6) 啮齿目: 生态系统类型数是影响物种丰富度格局的首要环境因子, 其与年均温、植被指数构成的最优线性模型解释了物种丰富度变化的

53.1%。

综上所述, 生产力(以植被指数表征)是中国陆栖哺乳动物物种丰富度格局的主导因子, 而各类群物种丰富度格局的主要影响因素及最优线性模型的解释率则因类群而异。

3 讨论

3.1 中国陆栖哺乳动物物种丰富度格局的主要影响因素

就物种丰富度地理格局的成因, 以往的研究提出了多个假说(Pianka, 1966; Wright, 1983; Stevens, 1989; Rosenzweig, 1995; Brown *et al.*, 2004), 并在不同地域及尺度上对这些假说进行了验证(Currie, 1991; Kerr & Packer, 1997; Rahbek & Graves, 2001; Hawkins *et al.*, 2003b)。本研究结果显示, 中国陆栖哺乳动物的物种丰富度与多个环境因子具有显著相关性, 且植被指数、生态系统类型数与气温年较差的线性组合对物种丰富度格局的解释率最高, 达66.2%。这说明中国陆栖哺乳动物物种丰富度的地理格局受多种环境因素的共同影响, 各类环境因子所表征的物种丰富度假说并不完全排斥(Brown & Lomolino, 1998; Gaston, 2000; Whittaker *et al.*, 2001)。其中, 表征生产力水平的环境因子(以植被指数表征)与物种丰富度的相关性最强, 对最优线性模型的贡献最大(表3, 表4), 表明植被生产力是影响中国陆栖哺乳动物物种丰富度地理分异的主要因素, 这支持了物种丰富度格局的生产力假说。研究认为, 对动物而言, 生产力通过控制区域内的种群密度影响其物种丰富度水平。通常情况下, 生产力较高的地区拥有较丰富的食物资源, 能够维持更高的个体数量, 使更多物种达到最小生存种群(MVP, Minimum viable population), 从而降低灭绝概率, 提高物种丰富度(Brown, 1981; Wright, 1983)。以往的研究也得到了类似的结果, 如Ruggiero和Kitzberger (2004)对南美洲哺乳动物物种丰富度的研究同样支持生产力假说, 不同的是, 他们发现在表征生产力的环境因子中, 实际蒸散量比植被指数能更好地解释物种丰富度的大尺度地理格局。Hawkins等(2003a)对鸟类的研究也发现, 在全球尺度上, 生产力(以实际蒸散量表征)是影响物种丰富度格局的主要因素, 其解释率高达72%。值

表4 中国陆栖哺乳动物及主要类群物种丰富度与环境因子的最优线性模型

Table 4 Determinants of species richness for terrestrial mammals and different orders from best-fit explanatory models

		环境因子 Environmental variables	标准化系数 Standardized coefficient	偏决定系数 Partial r^2	模型解释率 (校正后) Adjusted R^2	显著性水平 (校正后) Adjusted P
陆栖哺乳类 Terrestrial mammals	Model I	植被指数 (NDVI)	0.461	0.318	0.662	0.001
		生态系统类型数 (VEGE)	0.324	0.231		
		气温年较差 (ART)	-0.351	0.218		
	Model II	植被指数 (NDVI)	0.525	0.332	0.660	0.001
		海拔变幅 (ER)	0.348	0.262		
		最冷月均温 (MTCM)	0.300	0.141		
食虫目 Eulipotyphla	Model I	植被指数 (NDVI)	0.545	0.279	0.430	0.002
		生态系统类型数 (VEGE)	0.310	0.140		
		气温年较差 (ART)	0.050	0.003		
	Model II	植被指数 (NDVI)	0.528	0.315	0.430	0.002
		生态系统类型数 (VEGE)	0.287	0.094		
		海拔变幅 (ER)	0.049	0.003		
翼手目 Chiroptera	Model I	最冷月均温 (MTCM)	0.606	0.527	0.797	< 0.001
		植被指数 (NDVI)	0.375	0.298		
		海拔变幅 (ER)	0.112	0.058		
	Model II	气温年较差 (ART)	-0.574	0.526	0.796	< 0.001
		植被指数 (NDVI)	0.364	0.286		
		最热月均温 (MTWM)	0.306	0.267		
灵长目 Primates	Model I	气温年较差 (ART)	-0.548	0.324	0.590	0.002
		植被指数 (NDVI)	0.301	0.137		
		海拔变幅 (ER)	0.104	0.022		
	Model II	气温年较差 (ART)	-0.620	0.390	0.586	0.002
		植被指数 (NDVI)	0.234	0.075		
		最热月均温 (MTWM)	0.076	0.011		
食肉目 Carnivora	Model I	植被指数 (NDVI)	0.619	0.467	0.684	< 0.001
		海拔变幅 (ER)	0.382	0.282		
		气温年较差 (ART)	-0.180	0.063		
	Model II	植被指数 (NDVI)	0.599	0.408	0.682	< 0.001
		海拔变幅 (ER)	0.437	0.375		
		最冷月均温 (MTCM)	0.178	0.058		
偶蹄目 Artiodactyla	Model I	年降水量 (AP)	0.418	0.248	0.543	< 0.001
		海拔变幅 (ER)	0.420	0.237		
		最热月均温 (MTWM)	-0.407	0.206		
	Model II	海拔变幅 (ER)	0.454	0.266	0.533	< 0.001
		植被指数 (NDVI)	0.400	0.232		
		最热月均温 (MTWM)	-0.387	0.190		
兔形目 Lagomorpha	Model I	最热月均温 (MTWM)	-0.599	0.398	0.532	< 0.001
		生态系统类型数 (VEGE)	0.289	0.152		
		实际蒸散量 (AET)	-0.182	0.058		
	Model II	潜在蒸散量 (PET)	-0.589	0.393	0.532	< 0.001
		海拔变幅 (ER)	0.299	0.069		
		生态系统类型数 (VEGE)	0.139	0.030		
啮齿目 Rodentia	Model I	生态系统类型数 (VEGE)	0.514	0.352	0.531	< 0.001
		年均温 (MAT)	0.291	0.105		
		植被指数 (NDVI)	0.214	0.058		
	Model II	生态系统类型数 (VEGE)	0.528	0.354	0.514	< 0.001
		植被指数 (NDVI)	0.251	0.078		
		潜在蒸散量 (PET)	0.238	0.074		

缩写代表含义同表1。Abbreviations correspond to those in Table 1.

得说明的是, 物种丰富度格局的主导因子可能随研究区域的不同而不同, 如Kerr和Packer(1997)对北美洲哺乳动物的研究发现, 在高纬度地区, 环境热量是影响物种丰富度地理分异的主要因素, 而在中低纬度地区, 生境异质性则是决定物种丰富度空间分布的更为重要的因子。

3.2 中国陆栖哺乳动物物种丰富度格局及成因的复杂性

中国具有丰富的哺乳动物资源, 物种数约占世界哺乳动物物种数的10.4%(IUCN, 2008; Schipper *et al.*, 2008), 本研究涉及的陆栖哺乳动物共计11目535种。中国陆栖哺乳动物及其主要类群的物种丰富度格局表明, 各类群的物种丰富度格局既存在共性, 又有差别, 从而使整体格局趋于复杂(图1, 表2)。国外相关研究也得出类似的结论(Simpson, 1964; Wilson, 1974; Owen, 1988, 1990; Real *et al.*, 2003)。这一方面是物种资源丰富的反映, 另一方面也暗示了物种丰富度格局成因的复杂性。

统计分析结果表明, 各主要类群物种丰富度与同一环境因子的相关系数存在显著差异, 甚至呈现相反的关系(表3), 说明不同类群的物种丰富度与环境因子的共变趋势并不完全一致。同时, 最优线性模型识别出的主要环境因子也因类群而异, 有些因子(如植被指数、气温年较差等)存在于多数类群的最优线性模型中, 对各类群物种丰富度的空间分布均具显著影响; 而有些因子(如最热月均温)则只出现在个别类群的最优线性模型中。不同类群的物种丰富度与环境因子关系的复杂性, 可能与各类群独特的进化历史及生理适应有关, 这在某些类群中表现得尤为突出。例如, 单因素相关分析中, 兔形目物种丰富度与环境热量因子均呈负相关, 这与兔形目物种特殊的生理机制及对极端条件的适应有关(Feldhamer *et al.*, 2004)。灵长目物种丰富度与气温年较差和最冷月均温的关系最为密切, 这与灵长目多分布于热带、亚热带(Feldhamer *et al.*, 2004), 其物种丰富度受冬季低温限制有关。而作为哺乳类中现存物种数最多的啮齿目, 广泛分布于各种生境类型并分化出相应的适应特征, 其物种丰富度的空间分布则主要受生境异质性影响。物种丰富度格局的主导因子因类群而异, 这说明, 如果地域间哺乳动物的区系组成具有显著差异(即各类群物种所占比

例具有显著差异), 物种丰富度格局的主导因子可能发生改变, 这可能是导致以往针对不同地区物种丰富度格局主导因子的研究无法形成一致结论的一个重要原因。

此外, 最优线性模型对各主要类群物种丰富度格局的解释率也有差别($R^2_{\text{adj}} = 43.0\% - 79.7\%$); 某些类群的最优线性模型解释率偏低(如食虫目: $R^2_{\text{adj}} = 43.0\%$), 仍有相当一部分物种丰富度的地理分异未被解释。这说明, 在探讨哺乳动物及各类群物种丰富度格局的成因时, 仍有一些可能影响物种丰富度空间分布的因素未被涉及, 如局地尺度的环境要素(干扰、捕食、竞争、小生境结构等)以及区域历史对物种丰富度格局形成与演化的影响(Ricklefs, 1987; Ricklefs *et al.*, 1999; Hawkins *et al.*, 2003a; Hawkins & Porter, 2003; Buckley & Jetz, 2007); 对这些因素的研究将有助于更全面地认识物种丰富度格局的形成机制。同时, 不同食性、体型或分布区大小的物种受环境因子的制约也不同, 以此为依据进行分类探讨将有助于更深入地理解物种丰富度地理格局与环境因子的关系(Andrews & O'Brien, 2000; Badgley & Fox, 2000; Jetz & Rahbek, 2002; Ruggiero & Kitzberger, 2004)。

参考文献

- Andrews P, O'Brien EM (2000) Climate, vegetation, and predictable gradients in mammal species richness in Southern Africa. *Journal of Zoology*, **251**, 205–231.
- Badgley C, Fox DL (2000) Ecological biogeography of North American mammals: species density and ecological structure in relation to environmental gradients. *Journal of Biogeography*, **27**, 1437–1467.
- Brown JH (1981) Two decades of homage to Santa Rosalia: toward a general theory of diversity. *American Zoologist*, **21**, 877–888.
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, **85**, 1771–1789.
- Brown JH, Lomolino MV (1998) *Biogeography*, 2nd edn. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Buckley LB, Jetz W (2007) Environmental and historical constraints on global patterns of amphibian richness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**, 1167–1173.
- Chen CD (陈昌笃) (1998) *China's Biodiversity: A Country Study* (中国生物多样性国情研究报告). China Environmental Science Press, Beijing. (in Chinese)
- China Wildlife Conservation Association (中国野生动物保护协会) (2005) *Atlas of Mammals of China* (中国哺乳动物图

- 鉴). He'nan Science and Technology Press, Zhengzhou. (in Chinese)
- Clarke A, Gaston KJ (2006) Climate, energy and diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **273**, 2257–2266.
- Connell JH, Orias E (1964) The ecological regulation of species diversity. *The American Naturalist*, **98**, 399–414.
- Currie DJ (1991) Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *The American Naturalist*, **137**, 27–49.
- Currie DJ, Paquin V (1987) Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature*, **329**, 326–327.
- Defries RS, Townshend JRG (1994) NDVI-derived land cover classifications at a global scale. *International Journal of Remote Sensing*, **15**, 3567–3586.
- Ding TS, Yuan HW, Geng S, Koh CN, Lee PF (2006) Macro-scale bird species richness patterns of the East Asian mainland and islands: energy, area and isolation. *Journal of Biogeography*, **33**, 683–693.
- Diniz-Filho JAF, Bini LM, Hawkins BA (2003) Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 53–64.
- Dutilleul P, Clifford P, Richardson S, Hemon D (1993) Modifying the t-test for assessing the correlation between two spatial processes. *Biometrics*, **49**, 305–314.
- Editorial Board of Vegetation Map of China, Chinese Academy of Sciences (中国科学院中国植被图编辑委员会) (2001) *Vegetation Atlas of China* (中国植被图集). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Fang JY, Yoda K (1990) Water balance and distribution of vegetation (Climate and vegetation of China III). *Ecological Research*, **5**, 9–23.
- Feldhamer GA, Drickamer LC, Vessey SH, Merritt JF (2004) *Mammalogy: Adaptation, Diversity, Ecology*, 2nd edn. McGraw-Hill Higher Education, New York.
- Francis AP, Currie DJ (2003) A globally consistent richness–climate relationship for angiosperms. *The American Naturalist*, **161**, 523–536.
- Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**, 220–227.
- Hawkins BA, Porter EE, Diniz-Filho JAF (2003a) Productivity and history as predictors of the latitudinal diversity gradient of terrestrial birds. *Ecology*, **84**, 1608–1623.
- Hawkins BA, Field R, Cornell HV, Currie DJ, Guegan JF, Kaufman DM, Kerr JT, Mittelbach GG, Oberdorff T, O'Brien EM, Porter EE, Turner JRG (2003b) Energy, water, and broad scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, **84**, 3105–3117.
- Hawkins BA, Porter EE (2003) Relative influences of current and historical factors on mammal and bird diversity patterns in deglaciated North America. *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 475–481.
- He FL, Legendre P (1996) On species–area relations. *The American Naturalist*, **148**, 719–737.
- IUCN (2008) *2008 IUCN Red List of Threatened Species*. <http://www.iucnredlist.org>, accessed Mar 25, 2009.
- Jetz W, Rahbek C (2002) Geographic range size and determinants of avian species richness. *Science*, **297**, 1548–1551.
- Kerr JT, Packer L (1997) Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high-energy regions. *Nature*, **385**, 252–254.
- Kerr JT, Southwood TRE, Cihlar J (2001) Remotely sensed habitat diversity predicts butterfly species richness and community similarity in Canada. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **98**, 11365–11370.
- Klopfer PH (1959) Environmental determinants of faunal diversity. *The American Naturalist*, **93**, 337–342.
- Klopfer PH, MacArthur R (1960) Niche size and faunal diversity. *The American Naturalist*, **94**, 293–300.
- Latham RE, Ricklefs RE (1993) Global patterns of tree species richness in moist forests: energy diversity theory does not account for variation in species richness. *Oikos*, **67**, 325–333.
- MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Oberdorff T, Guegan JF, Hugueny B (1995) Global scale patterns of fish species richness in rivers. *Ecography*, **18**, 345–352.
- O'Brien EM (1998) Water–energy dynamics, climate, and prediction of woody plant species richness: an interim general model. *Journal of Biogeography*, **25**, 379–398.
- Owen JG (1988) On productivity as a predictor of rodent and carnivore diversity. *Ecology*, **69**, 1161–1165.
- Owen JG (1990) Patterns of mammalian species richness in relation to temperature, productivity, and variance in elevation. *Journal of Mammalogy*, **71**, 1–13.
- Pan QH (潘清华), Wang YX (王应祥), Yan K (岩崑) (2007) *A Field Guide to the Mammals of China* (中国哺乳动物彩色图鉴). China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese)
- Pianka ER (1966) Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *The American Naturalist*, **100**, 33–46.
- Qian H, Ricklefs RE (2000) Large-scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants. *Nature*, **407**, 180–182.
- Qian H, Wang XH, Wang SL (2007) Environmental determinants of amphibian and reptile species richness in China. *Ecography*, **30**, 471–482.
- Quinn GP, Keough MJ (2002) *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press, Cambridge.
- R Development Core Team (2008) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.r-project.org>.
- Rahbek C, Graves GR (2001) Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **98**, 4534–4539.
- Real R, Barbosa AM, Porrás D, Kin MS, Marquez AL, Guerrero JC, Palomo JP, Justo ER, Vargas JM (2003) Relative importance of environment, human activity and spatial

- situation in determining the distribution of terrestrial mammal diversity in Argentina. *Journal of Biogeography*, **30**, 939–947.
- Rensburg BJ, Chown SL, Gaston KJ (2002) Species richness, environmental correlates, and spatial scale: a test using South African birds. *The American Naturalist*, **159**, 566–577.
- Ricklefs RE (1987) Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, **235**, 167–171.
- Ricklefs RE, Latham RE, Qian H (1999) Global patterns of tree species richness in moist forest: distinguishing ecological influences and historical contingency. *Oikos*, **86**, 369–373.
- Rodriguez MA, Belmontes JA, Hawkins BA (2005) Energy, water and large-scale patterns of reptile and amphibian species richness in Europe. *Acta Oecologica*, **28**, 65–70.
- Rosenzweig ML (1995) *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rosenzweig ML, Ziv Y (1999) The echo pattern of species diversity: pattern and processes. *Ecography*, **22**, 614–628.
- Ruggiero A, Kitzberger T (2004) Environmental correlates of mammal species in South America: effects of spatial structure, taxonomy and geographic range. *Ecography*, **27**, 401–416.
- Schipper J, Chanson JS, Chiozza F, Cox NA, Hoffmann M, Katariya V, Lamoreux J, Rodrigues ASL, Stuart SN, Temple HJ, Baillie J, Boitani L, Lacher TE, Mittermeier RA, Smith AT, Absolon D, Aguiar JM, Amori G, Bakkour N, Baldi R, Berridge RJ, Bielby J, Black PA, Blanc JJ, Brooks TM, Burton JA, Butynski TM, Catullo G, Chapman R, Cokeliss Z, Collen B, Conroy J, Cooke JG, da Fonseca GAB, Derocher AE, Dublin HT, Duckworth JW, Emmons L, Emslie RH, Festa-Bianchet M, Foster M, Foster S, Garshelis DL, Gates C, Gimenez-Dixon M, Gonzalez S, Gonzalez-Maya JF, Good TC, Hammerson G, Hammond PS, Happold D, Happold M, Hare J, Harris RB, Hawkins CE, Haywood M, Heaney LR, Hedges S, Helgen KM, Hilton-Taylor C, Hussain SA, Nobuo I, Jefferson TA, Jenkins RKB, Johnston CH, Keith M, Kingdon J, Knox DH, Kovacs KM, Langhammer P, Leus K, Lewison R, Lichtenstein G, Lowry LF, Macavoy Z, Georgina MM, Mallon DP, Masi M, McKnight MW, Medellin RA, Medici P, Mills G, Moehlman PD, Molur S, Mora A, Nowell K, Oates JF, Olech W, Oliver WRL, Oprea M, Patterson BD, Perrin WF, Polidoro BA, Pollock C, Powel A, Protas Y, Racey P, Ragle J, Ramani P, Rathbun G, Reeves RR, Reilly SB, Reynolds JE, Rondinini C, Rosell-Ambal RG, Rulli M, Rylands AB, Savini S, Schank CJ, Sechrest W, Self-Sullivan C, Shoemaker A, Sillero-Zubiri C, Silva ND, Smith DE, Srinivasulu C, Stephenson PJ, van Strien N, Talukdar BK, Taylor BL, Timmins R, Tirira DG, Tognelli MF, Tsytsulina K, Veiga LM, Vie JC, Williamson EA, Wyatt SA, Xie Y, Young BE (2008) The status of the world's land and marine mammals: diversity, threat, and knowledge. *Science*, **322**, 225–230.
- Shmida A, Wilson MV (1985) Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, **12**, 1–20.
- Simpson GG (1964) Species density of North American recent mammals. *Systematic Zoology*, **13**, 57–73.
- Stevens GC (1989) The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist*, **133**, 240–256.
- Thorntwaite CW (1948) An approach toward a rational classification of climate. *Geographical Review*, **38**, 57–94.
- Tognelli MF, Kelt D (2004) Analysis of determinants of mammalian species richness in South America using spatial autoregressive models. *Ecography*, **27**, 427–436.
- Turner JRG, Gatehouse CM, Corey CA (1987) Does solar energy control organic diversity? Butterflies, moths and the British climate. *Oikos*, **48**, 195–205.
- White P, Kerr JT (2006) Contrasting spatial and temporal global change impacts on butterfly species richness during the 20th century. *Ecography*, **29**, 908–918.
- Whittaker RH, Willis KJ, Field R (2001) Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, **28**, 453–470.
- Wildlife Conservation Society (WCS), Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences (中国科学院动物研究所) (2005) *China Species Information System (CSIS)* (中国物种信息服务). <http://www.chinabiodiversity.com>. (in Chinese)
- Wilson JW (1974) Analytical zoogeography of North American mammals. *Evolution*, **28**, 124–140.
- Wright DH (1983) Species–energy theory: an extension of species–area theory. *Oikos*, **41**, 496–506.
- Zhang RZ (张荣祖) (1999) *Zoogeography of China* (中国动物地理). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Zhang RZ (张荣祖), Lin YL (林永烈) (1985) The distribution tendency of land mammals in China and adjacent areas. *Acta Zoologica Sinica* (动物学报), **31**, 187–197. (in Chinese with English abstract)
- Zhao SQ, Fang JY, Peng CH, Tang ZY (2006a) The relationships between terrestrial vertebrate species richness in China's nature reserves and environmental variables. *Canadian Journal of Zoology*, **84**, 1368–1374.
- Zhao SQ, Fang JY, Peng CH, Tang ZY, Piao SL (2006b) Patterns of fish species richness in China's lakes. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 386–394.