



评述

物种分布区特征及其对生物多样性保育的意义

李利平¹, 何思源², 蒋样明^{1*}, 王拓¹, 赵辉辉¹, 崔伟宏¹, 郑姚闽¹, 海鹰³, 万华伟⁴

1. 中国科学院遥感与数字地球研究所, 北京 100101;

2. 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101;

3. 新疆师范大学地理系, 乌鲁木齐 830054;

4. 生态环境部卫星环境应用中心, 北京 100094

* 联系人, E-mail: jiangym@radi.ac.cn

收稿日期: 2019-03-23; 接受日期: 2019-04-19; 网络版发表日期: 2019-05-31

中国科学院战略性先导科技专项(批准号: XDA19030104)和国家自然科学基金(批准号: 81560660, 41801366, 81503183)资助

摘要 物种分布区表征物种所能分布的最大面积和最大范围, 是物种重要的生态学和进化学特征, 是生态学和生物地理相关学科最基本和最重要的研究内容之一. 近20年来, 基于更精确的数据和更先进的分析技术, 物种分布区研究非常繁荣. 在不同尺度、区域和类群的研究发现, 物种分布区差异巨大, 小分布区的物种多于大分布区的物种, 物种分布区特征受物种扩散能力、种群密度、个体大小、气候、地形及土壤等因子的影响. 在将来的研究中, 需要更精确的大尺度物种分布数据, 以生物自然地理区为研究对象, 来探索物种分布区的格局及成因. 物种分布区可以作为物种濒危状况的一个指示特征, 指导保育策略的制定, 但是具体的应用方式还需要在典型物种和典型区域上进一步探索.

关键词 生物多样性, 分布区, 分布区面积, 分布区幅度, 保育策略

基础的生物多样性地理格局是制定保育策略的支撑^[1], 生态学家们进行了大量动植物类群的基础数据整理和总结, 对多样性格局进行制图并对其成因进行探索^[2-6]. 以多样性格局数据为基础, 物种分布区(species range size)表征物种在空间中所能分布的最大面积和最大范围, 反映物种间生态耐受力、扩散能力和进化历史的差异, 与物种灭绝风险息息相关^[7], 是物种重要的生态学和进化学特征^[8], 是生态学和生物地理相关学科的一个基本研究对象^[9].

物种分布区主要有两个方面的含义, 物种所能占据的面积(range area)和物种所能分布的范围(range ex-

tent). 达尔文早在《物种起源》一书的前言(第19页)中, 就提出了物种分布区的问题: 为什么一些物种的分布范围很宽、数量较多, 而一些物种的分布范围很窄、数量较少^[10]? 物种分布区大小差异巨大, 如北美大陆维管束植物不同物种的分布区面积有7个数量级的差异^[11]. 在区域上, 对多数类群的研究认为, 物种分布区面积的特征为小分布区的物种多于大分布区的物种, 如脊椎动物^[12,13]、维管束植物^[14,15]、寄生虫^[16]、微生物^[17], 甚至历史物种^[18]. 物种分布区的范围/幅度也是物种分布的重要特征和属性, 对物种的分化和灭绝均有影响^[12]; 对物种分布区范围/幅度的研究有助于

引用格式: 李利平, 何思源, 蒋样明, 等. 物种分布区特征及其对生物多样性保育的意义. 中国科学: 生命科学, 2019, 49: 929–937

Li L P, He S Y, Jiang Y M, et al. Species range size patterns and their significance on biodiversity conservation (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2019, 49: 929–937, doi: [10.1360/N052018-00230](https://doi.org/10.1360/N052018-00230)

了解物种迁移扩散规律及影响一个地区物种特征的生态过程^[14]。一般采用物种分布的经度差和纬度差来表示物种的经向和纬向分布区特征,称为物种的东西和南北分布幅度;也常采用周长、面积比或长、短轴比来表示物种分布区的范围特征。如果直接的物种分布区数据缺乏,可以采用一些替代指标来研究物种的分布区,如种子大小被许多研究者认为与物种的分布区特征非常相关,因为大种子不容易被风等媒介传播,种子越大,物种分布区越小^[19];但也有相反的结论,认为小种子的分布区小,因为小种子虽然更可能占据新生境,但是存活率可能低,不利于分布区的扩大^[20]。在40多年前,Eduardo H. Rapoport描述了纬向的物种分布区特征,认为物种在高纬度地区的分布区更大,被总结为Rapoport法则^[21]。近20年来,基于一些新的研究技术和更精确的基础数据,物种分布区的度量和研究方法有了更快的发展^[22]。Proc R Soc B-Biol Sci于2009年出版了一期专刊,集中介绍了物种分布区的格局、结构和决定因子等^[23]。

多年来,物种分布区特征最主要的研究类群是陆生大型动物(鸟类和哺乳类),还有昆虫、鱼类和微生物。由于植物分布数据难以获取,综合的分布区研究在植物中开展较少,现有的综合研究多数局限在一些类群或小区域^[24],数据源多基于行政边界(国家、省域或地区^[25]),基于生物地理区的大尺度研究较少,代表性的仅如美洲大陆维管束植物的地理分布^[11]、中国水青冈属(*Fagus*)的地理分布^[26]和亚马逊地区乔木的分布区及丰富度^[27]。目前,确定物种的分布区并解释其成因仍然是生态学最基本也是最重要的研究内容之一^[11,28,29]。鉴于我国物种分布区相关的研究还较少,在充分了解国外相关研究的基础上,本文主要论述物种分布区的研究现状,其基本概念和影响因素,影响因素主要包括物种扩散能力、种群密度、个体大小等物种本身的因素,环境因素如气候、地形、土壤及其他因素(如授粉、根的情况等);在此基础上,介绍了其在物种保育策略制定中的潜在价值,为更好地研究和保护我国的生物多样性服务。本文主要的思路框架如图1所示。

1 物种分布区的影响因素

1.1 扩散能力对物种分布区的影响

许多研究认为扩散能力会极大地影响物种分布区

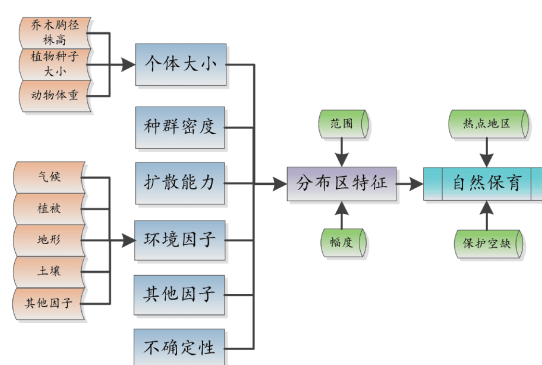


图1 物种分布区的影响因素及其自然保育意义(网络版彩图)

Figure 1 Species range size characteristics and their determinants and significance on biodiversity conservation (color online)

特征^[12,30],有较强扩散能力的物种更能占据新的生境,分布区大;扩散能力弱的物种更易适应本地生境,快速形成本地种,分布区小^[20]。以会飞和不会飞来表征扩散能力,北美*Brachinus*属步甲中会飞的物种分布区更大^[31],南美落花生属(*Arachis*)植物的分布区也受扩散能力的影响^[32]。反之,分布区的大小也会影响物种的扩散,如入侵特征^[33]。澳大利亚一些外来种的引入时间长短和物种本身的分布区特征是预测物种是否本地化(或入侵成功)最重要的因子^[34]。

也有研究认为扩散能力并不是影响物种分布区的重要因素。对欧洲淡水寄生吸虫来说,寄主的扩散能力并不影响其分布区大小,小尺度上较为重要的寄主扩散能力这个因素在大尺度上被欧洲大陆的地理特征及生物地理区等因素所取代^[16]。对于海洋鱼类来说,幼年时随洋流扩散,所以幼年期的长短一度被认为是物种分布区大小的决定性因素,然而许多海洋物种的扩散距离仅占其分布区范围的1%以下^[35]。所以总的来说,扩散能力可能在一些情况下对物种分布区特征起非常重要的作用,但其并不在所有情况下适用;有大的分布区的物种必定在最初时经历了扩散和定植的过程,但是物种分布区的最终形成还受其他许多因素的影响^[35]。

1.2 种群密度对物种分布区的影响

一般认为,分布区更大的物种倾向于个体更多,而分布区较小的物种个体较少^[36,37],该种群密度-物种分布区正相关关系可能普遍存在^[38],在各个类群中均有

发现, 如鸟类^[39]和哺乳类^[40], 在植物中也有类似正相关关系, 不管是在小尺度上^[41], 还是较大尺度上^[42].

然而近年来, 在一些隔绝的热带区域, 如岛屿, 越来越多的研究发现分布区与物种密度负相关或不相关, 因为地理隔离和环境稳定会形成种群密度高、狭域的专有种^[43]. 在全球尺度上, 仅发现种群密度与鸟类分布区有弱的负相关, 而蜥蜴类和哺乳动物的种群密度与分布区无相关性^[44]; 在微生物群落中, 也曾发现局域丰富度较高的种类分布区并不大^[17]. 所以, 种群密度和物种分布区的正相关关系可能是取样不完整造成的, 影响物种分布区和种群密度这二者的因子可能完全不同^[44].

1.3 个体大小对物种分布区的影响

物种个体大小对分布区的影响在动物中研究较多, 一般认为物种个体越大, 其对资源的竞争力越强, 分布区越大^[45,46]. 样本量较少或研究区较窄可能会造成物种个体大小和分布区呈现负相关或不相关^[47], 因为不完全的取样使得大分布区物种的分布区偏低, 小分布区物种被忽略^[48]. 在植物的研究中也发现植物个体大则分布区大, 比如新西兰乔木分布纬度范围仅为 $1^{\circ}\sim 3^{\circ}$ 的物种平均高度 $8.8\pm 0.6\text{ m}$, 而纬度范围可以达到 $11^{\circ}\sim 13^{\circ}$ 物种的平均高度为 $11.8\pm 1.0\text{ m}$ ^[49].

相反的, 有研究认为小个体的物种有繁殖及分化优势^[50], 更容易有较大的分布区, 而大个体的物种种内竞争压力更大^[51], 对植物来说, 其花等器官更容易被取食, 会抵消其个体大的竞争优势^[52]. 基于群落中总是小个体更多, 一些研究者甚至认为小个体是物种的进化方向^[53].

1.4 气候、地形和土壤等因子对物种分布区的影响

对全球陆生脊椎动物(包括哺乳动物、鸟类和爬行动物)进行研究发现, 其分布区可以由气候和地形来解释^[54]. 在澳大利亚, 干旱程度和温度是植物分布区变化最重要的驱动因子, 一些可以使物种在干旱地区/草地生境存活特征, 使物种有更大的分布区^[55]. 中国杜鹃花属(*Rhododendron*)植物的分布范围主要受气候因子影响, 适应气候范围更宽的植物的分布区更大^[56]. 中国草地植物分布区在较低温度和较高土壤养分含量的高海拔地区较小^[57]. 对德国北部的森林维管

束植物来说, 土壤pH值等因子限制物种的分布区范围^[25]. 更均质的生境中, 物种的分布区可能会大, 如中国新疆地区环境更均质的塔里木盆地等区域, 植物的分布区更大^[15]; 进一步的, 新疆地区植物东西分布幅度是南北分布幅度的1.47倍, 除了植物分布本身的纬度特征, 这也可能与新疆地区的地形, 主要与天山的分布有关, 天山横亘于新疆中部, 将新疆地区分为传统意义上的南疆和北疆, 非常强烈地影响着物种的分布^[15]. 所以, 气候、土壤及地形等因子均可能影响物种分布区特征, 其相对重要性如何, 需要在更多的区域进行验证.

1.5 物种分布区的其他影响因子

除了物种扩散能力、种群密度、个体大小、气候、地形和土壤因子, 已有研究还涉及诸多其他影响物种分布区特征的因子. 对全球植物的研究发现, 即使对于亲缘关系很近的两种植物, 自花授粉植物比异花授粉植物分布区范围更大, 也就是说, 提高授粉成功率可使物种分布区较大^[58]. 对新西兰乔木的研究发现, 由鸟类传播种子的乔木物种分布范围更宽^[49]. 对全球热带鱼类进行研究发现, 其成年的生活史特征, 如个体大小、生境选择及夜行性特征等是影响其分布区范围最重要的因素^[59]. 对南美落花生属(*Arachis*)46种植物的分布区进行研究发现, 除了扩散能力, 物种年龄、是否有地下茎及生活型等也影响分布区大小^[32]. 生态位幅度及生物多样性^[60]、植物种子大小及世代长短^[61]也会影响物种分布区特征. 基于对鸟类和哺乳类等类群的研究, 气候稳定性、气候变异、进化、种间关系和冰川历史等均影响物种分布区特征的变化^[14,23,54,56,62,63]. 在进行该类研究时, 根据不同的研究对象, 潜在的需要考虑的影响因素很多.

1.6 物种分布区及形成原因的不确定性

目前物种分布区特征及其决定因素还存在诸多争议, 不断有一些不同的研究结果, 未有确定结论. 造成不同结论的原因很多, 最主要的或许是研究对象的选择、基础数据问题及研究方法问题等. 首先, 在小区域的研究比较容易造成一些并不普适的结果, 如在美国内华达一个小流域(164 km^2)进行研究发现, 由于流域内潮湿环境较多, 喜湿植物分布区较大, 而喜干植物的分布区小^[64]. 其次, 一些数据问题可能会影响结

果, 目前最广为应用的基础数据均是基于人为划分的行政边界, 一些特有种的划分也是基于行政区, 这容易造成一些局限的结论^[65]; 有些研究基于标本采集, 但是标本采集的不完整造成其并不能总是代表物种分布区, 有些数据仍需模拟^[66]; 有些研究的数据完全基于模拟^[67], 即使数据是模拟了最多样化的生态系统, 物种分布区大小在物种和区域上的特征是否一致, 该模拟数据是否能代表真实的生态系统, 也有待更多验证。再次, 不合适研究方法会造成一些与事实矛盾的结果, 如Chan等人^[68]发现, 在大尺度上, 陆生脊椎动物平均海拔分布范围与日温度变异负相关, 但是Qian等人^[69]对数据进行了重新分析, 认为由于数据分析的问题, 该结论可能与事实不符。最后, 在不同的区域, 物种分布区形成的影响因素可能本身就不同, 如由于对寒冷气候耐受的不稳定, 一些哺乳动物和爬行动物在其分布的最高纬度地区的进化速率是最低纬度地区的1.6~4倍, 这形成了不同的地理分布区进化特征^[70]。所以, 选取自然地理区作为研究对象、采用尽可能精确的数据、在较大范围内进行物种分布区研究, 可以更准确地探索物种分布区特征及成因。

2 物种分布区对物种保育的意义

2.1 物种保育策略研究现状

目前, 大尺度区域保育策略的制定一般依靠热点地区分析(biodiversity hotspots)^[71]及GAP方法(geographic approach to protection of biodiversity)^[72,73]。热点地区的方法主要是通过大量收集文献数据, 进行生物多样性格局分析, 筛选可以保育最多物种的一定面积区域作为保育优先区^[74], 或物种最丰富的一定区域作为保育优先区^[75]。GAP方法主要通过对比区域物种列表和保护地物种列表得到未划归保护地的物种, 再分析这些未被保护物种的主要分布区域, 得到保育优先区。这两种方法思路清晰明确, 实际应用中简单易行, 是最为重要的保育优先区划分方法, 能很好地指导实践, 一直被广泛应用^[76,77]。然而, 其在应用中也存在问题, 如在GAP分析中, 为研究方便, 常采用自然保护区数据来代表保护地的情况, 而保护区并不是唯一进行自然保育的区域, 一些公益林、森林公园和湿地公园等也有自然保育功能, 由于数据难以获取, 这些在许多研究中被忽略。在新疆地区研究发现, 由于保

护区资料不全、物种异名或保护区物种列表不完全符合实际情况等, 分析所得到的未被保护物种与事实(如实地考察及地方专家的认知)有差异, 保护区内物种数被低估; 而反过来, 对于分布于保护区中的物种也并非都有完善的保育措施, 从这个角度, 物种的被保护情况被高估^[78]。对于热点地区方法, 在大尺度上, 取样的不均匀问题很容易造成结果的偏颇^[79], 如在新疆地区的研究发现, 由于乌鲁木齐和石河子等区域标本及文献记录较为完善, 总是生物多样性较高^[80]。

2.2 物种分布区作为保育策略的指标

除了格局特征及形成机制相关的理论研究, 物种分布区在物种濒危评估及保育优先区划分上有潜在的重要意义。物种/生态系统的分布范围和空间特征与其受到随机灾害后的存活/持续/恢复直接相关^[55], 通过模拟研究发现, 随着分布区的减小, 生态系统崩溃的可能性迅速增加, 分布区是评估生态系统抵抗随机灾害(如病害、污染、火灾和干旱)最好的空间度量标准^[67]。一般认为, 分布范围广的物种扩散能力强、种群大并占据更宽的生态位, 这些特征可以降低其随机灭绝的概率^[18]; 而种群密度小, 分布区有限的特有种更易受人类活动的影响^[81], 也更容易濒危; 所以, 分布范围小的物种会被认为是受威胁物种。在IUCN(International Union for Conservation of Nature)物种评价^[82]中, 物种分布区就是非常重要的因子, 然而IUCN的评价标准非常复杂, 需要评价物种几十年来的种群变化趋势、生境情况、环境及受人类活动影响等各方面, 需要依靠大量专家, 适合于有大投入的大范围全球/国家的物种评估^[83], 在一些特殊的区域, 可以用分布区等关键指标来简化物种濒危评估。

物种分布区是一个定量的指标, 可以分别在物种和区域尺度进行计算。针对物种, 可以得到基于分布区特征的物种相对重要性; 在区域上, 可以对出现在某区域的物种的分布区特征中值进行排序等分析, 按照一定的标准(权重), 得到区域的保育优先级。在制定区域自然保育策略时, 将物种分布区特征作为热点地区或GAP方法的补充指标应该是合理的。对中国的苦苣苔科(Gesneriaceae)植物进行研究发现, 广布种和稀有种的分布受环境的影响不同, 保育策略亦应该不同^[84], 将分布区作为预测物种濒危情况的指标, 在爬行类中曾经有过初步的尝试, 效果良好^[85], 但是该思

路还没有形成成型的方法, 还非常值得进一步探索.

3 国内相关研究及展望

3.1 国内已开展的研究

在我国, 对物种分布区已经有不少研究, 代表性的有陈家宽^[60]、沈泽昊^[26,86]、贺金生^[57]、李义明^[54]、王志恒^[87]及马克平^[56]. 这些研究涉及了内蒙古和青藏高原的草地植物、中国和欧洲的木本植物对比、独特的类群如杜鹃花属及脊椎动物的分布区特征. 目前, 对于一些数据缺乏的物种, 多采用一些模型方法, 如MaxEnt模型来模拟物种的分布区、分布生境及海拔等, 为制定保育策略服务, 如马可波罗盘羊(*Ovis ammonpolii*)^[88]、豚草(*Ambrosia artemisiifolia*)^[89], 还可以模拟物种历史潜在分布区, 如细叶小羽藓(*Haplocladium microphyllum*)^[90].

涉及动植物分布区的中文文献除了综述, 也有一些基础研究, 尤其是在一些典型区域或对珍稀濒危物种、特有种的研究, 如神农架地区维管束植物分布区特征^[91]、天山猪毛菜(*Salsola junatovii*)的地理分布特征^[92]、新疆沙冬青(*Ammopiptanthus nanus*)和蒙古沙冬青(*A. mongolicus*)的地理分布及影响因素^[93]. 新疆地区的植物分布区特征有一些较大尺度上的研究, 包括了格局特征及与气候和植物丰富度等的关系, 以及部分植物个体大小与分布区特征的关系^[15,94].

3.2 研究展望

生物多样性研究很受重视, 但生物多样性数据(尤其是植物多样性数据)事实上还很缺乏, 到目前研究者还在探讨已命名的植物种数是多少^[95]. 继续进行我国的生物多样性基础数据整合及分布区特征分析等非常有意义, 尤其是在一些研究基础薄弱的区域, 这些区域多数经济不发达、环境极端, 如新疆、青海和西藏等地区. 除了科学家的基础研究, 在这些区域开展公众参与^[96], 如一些旅游及博物爱好者参与等也对区域的基础数据积累有重要意义.

物种分布区的特征受诸多因子的共同影响, 造成其不同的原因仍有很多争论^[8], 本文尽量包括了其主要的因子, 但是可能还有一些因子未涉及; 这方面也还需要针对不同的类群, 在不同的区域, 尤其是一些生物分布的典型自然地理区, 如青藏高原^[97]、天山、秦岭等, 进行更多的研究和验证.

物种分布区特征对物种保育策略的制定有很大的参考价值^[84,85], 针对动物或植物等类群, 探索如何将物种分布区作为特征因子指导保育策略, 是很有意义的研究方向. 除了分布区面积, 分布区的形状也是物种分布区的重要特征, 其受多种因素影响^[98], 也会对物种保育策略的制定有影响, 这方面的研究也需要加强. 物种分布区指标仅考虑了物种分布的范围, 不涉及物种的数量, 而种群数量在保育上也有重要意义, 这两点如何结合起来进行保育分析, 也很值得研究.

致谢 感谢北京大学方精云、唐志尧和王志恒等老师的指导, 感谢英国皇家植物园邱园的Eimear Nic Lughadha博士和Christine J. Leon博士对论文提出的宝贵意见和对论文写作的帮助.

参考文献

- Jenkins C N, Pimm S L, Joppa L N. Global patterns of terrestrial vertebrate diversity and conservation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: E2602–E2610
- Hawkins B A, Field R, Cornell H V, et al. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 2003, 84: 3105–3117
- Ricklefs R E. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecol Lett*, 2004, 7: 1–15
- Kier G, Mutke J, Dinerstein E, et al. Global patterns of plant diversity and floristic knowledge. *J Biogeogr*, 2005, 32: 1107–1116
- Kreft H, Jetz W. Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 5925–5930
- Wang Z H, Fang J Y, Tang Z Y, et al. Patterns, determinants and models of woody plant diversity in China. *Proc R Soc B-Biol Sci*, 2011, 278: 2122–2132
- Di Marco M, Santini L. Human pressures predict species' geographic range size better than biological traits. *Glob Change Biol*, 2015, 21: 2169–

2178

- 8 Swaegers J, Janssens S B, Ferreira S, et al. Ecological and evolutionary drivers of range size in *Coenagrion* damselflies. *J Evol Biol*, 2014, 27: 2386–2395
- 9 Olalla-Tárraga M Á, McInnes L, Bini L M, et al. Climatic niche conservatism and the evolutionary dynamics in species range boundaries: Global congruence across mammals and amphibians. *J Biogeogr*, 2011, 38: 2237–2247
- 10 Darwin C. On the Origin of Species. London: John Murray, 1859
- 11 Morueta-Holme N, Enquist B J, McGill B J, et al. Habitat area and climate stability determine geographical variation in plant species range sizes. *Ecol Lett*, 2013, 16: 1446–1454
- 12 Gaston K J. Species-range-size distributions: Patterns, mechanisms and implications. *Trends Ecol Evol*, 1996, 11: 197–201
- 13 Jetz W, Rahbek C. Geographic range size and determinants of avian species richness. *Science*, 2002, 297: 1548–1551
- 14 Brown J H, Stevens G C, Kaufman D M. The geographic range: Size, shape, boundaries, and internal structure. *Annu Rev Ecol Syst*, 1996, 27: 597–623
- 15 Li L P, Jia X H, Yin L K. Vascular plant range size patterns and the relationship with climate and plant richness in Xinjiang region, China (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2017, 47: 314–324 [李利平, 贾秀红, 尹林克. 新疆植物分布区特征及其与气候和丰富度的关系. *中国科学: 生命科学*, 2017, 47: 314–324]
- 16 Thieltges D W, Hof C, Borregaard M K, et al. Range size patterns in European freshwater trematodes. *Ecography*, 2011, 34: 982–989
- 17 Choudoir M J, Barberán A, Menninger H L, et al. Variation in range size and dispersal capabilities of microbial taxa. *Ecology*, 2018, 99: 322–334
- 18 Castiglione S, Mondanaro A, Melchionna M, et al. Diversification rates and the evolution of species range size frequency distribution. *Front Ecol Evol*, 2017, 5: Article147
- 19 Greene D F, Johnson E A. Seed mass and dispersal capacity in wind-dispersed diaspores. *Oikos*, 1993, 67: 69–74
- 20 Sonkoly J, Deák B, Valkó O, et al. Do large-seeded herbs have a small range size? The seed mass-distribution range trade-off hypothesis. *Ecol Evol*, 2017, 7: 11204–11212
- 21 Stevens G C. The latitudinal gradient in geographical range: How so many species coexist in the tropics. *Am Nat*, 1989, 133: 240–256
- 22 Zacaí A, Fara E, Brayard A, et al. Phylogenetic conservatism of species range size is the combined outcome of phylogeny and environmental stability. *J Biogeogr*, 2017, 44: 2451–2462
- 23 Gaston K J. Geographic range limits of species. *Proc R Soc B-Biol Sci*, 2009, 276: 1391–1393
- 24 Morin X, Lechowicz M J. Geographical and ecological patterns of range size in North American trees. *Ecography*, 2011, 34: 738–750
- 25 Michaelis J, Pannek A, Diekmann M. Soil pH limits of forest vascular plants determine range size and threat level. *J Veg Sci*, 2016, 27: 535–544
- 26 Shen Z H, Fang J Y, Chiu C A, et al. The geographical distribution and differentiation of Chinese beech forests and the association with *Quercus*. *Appl Veg Sci*, 2015, 18: 23–33
- 27 Dexter K, Chave J. Evolutionary patterns of range size, abundance and species richness in Amazonian angiosperm trees. *PeerJ*, 2016, 4: e2402
- 28 Gaston K J. The Structure and Dynamics of Geographic Ranges. New York: Oxford University Press Inc., 2003
- 29 Foote M. Environmental controls on geographic range size in marine animal genera. *Paleobiology*, 2014, 40: 440–458
- 30 Blackburn T M, Gaston K J. Spatial patterns in the geographic range sizes of bird species in the New World. *Phil Trans R Soc B*, 1996, 351: 897–912
- 31 Juliano S A. Body size, dispersal ability, and range size in North American species of *Brachinus* (Coleoptera: Carabidae). *Coleopt Bull*, 1983, 37: 232–238
- 32 Ceolin G B, Giehl E L H. A little bit everyday: Range size determinants in *Arachis* (Fabaceae), a dispersal-limited group. *J Biogeogr*, 2017, 44: 2798–2807
- 33 Novoa A, Kumschick S, Richardson D M, et al. Native range size and growth form in Cactaceae predict invasiveness and impact. *Neobiota*, 2016, 30: 75–90
- 34 Schmidt J P, Drake J M, Stephens P. Residence time, native range size, and genome size predict naturalization among angiosperms introduced to Australia. *Ecol Evol*, 2017, 7: 10289–10300
- 35 Lester S E, Ruttenberg B I, Gaines S D, et al. The relationship between dispersal ability and geographic range size. *Ecol Lett*, 2007, 10: 745–758
- 36 Brown J H. On the relationship between abundance and distribution of species. *Am Nat*, 1984, 124: 255–279
- 37 Roney N E, Kuparinen A, Hutchings J A. Comparative analysis of abundance-occupancy relationships for species at risk at both broad taxonomic

and spatial scales. *Can J Zool*, 2015, 93: 515–519

- 38 Borregaard M K, Rahbek C. Causality of the relationship between geographic distribution and species abundance. *Q Rev Biol*, 2010, 85: 3–25
- 39 Lacy R C, Bock C E. The correlation between range size and local abundance of some North American birds. *Ecology*, 1986, 67: 258–260
- 40 Blackburn T M, Gaston K J, Quinn R M, et al. Of mice and wrens: The relation between abundance and geographic range size in British mammals and birds. *Phil Trans R Soc B*, 1997, 352: 419–427
- 41 Guo Q F, Brown J H, Valone T J. Abundance and distribution of desert annuals: Are spatial and temporal patterns related? *J Ecol*, 2000, 88: 551–560
- 42 Thompson K, Hodgson J G, Gaston K J. Abundance-range size relationships in the herbaceous flora of central England. *J Ecol*, 1998, 86: 439–448
- 43 Reeve A H, Borregaard M K, Fjeldså J. Negative range size-abundance relationships in Indo-Pacific bird communities. *Ecography*, 2016, 39: 990–997
- 44 Novosolov M, Rodda G H, North A C, et al. Population density-range size relationship revisited. *Glob Ecol Biogeogr*, 2017, 26: 1088–1097
- 45 Brown J H, Maurer B A. Body size, ecological dominance and Cope's rule. *Nature*, 1986, 324: 248–250
- 46 Inostroza-Michael O, Hernández C E, Rodríguez-Serrano E, et al. Interspecific geographic range size-body size relationship and the diversification dynamics of Neotropical Furnariid birds. *Evolution*, 2018, 72: 1124–1133
- 47 Gaston K J, Blackburn T M. Range size-body size relationships: Evidence of scale dependence. *Oikos*, 1996, 75: 479–485
- 48 Madin J S, Lyons S K. Incomplete sampling of geographic ranges weakens or reverses the positive relationship between an animal species' geographic range size and its body size. *Evol Ecol Res*, 2005, 7: 607–617
- 49 McGlone M S, Richardson S J, Jordan G J. Comparative biogeography of New Zealand trees: Species richness, height, leaf traits and range sizes. *New Zeal J Ecol*, 2010, 34: 137–151
- 50 Aarssen L W, Schamp B S, Pither J. Why are there so many small plants? Implications for species coexistence. *J Ecol*, 2006, 94: 569–580
- 51 Schamp B S, Aarssen L W. Plant species size and density-dependent effects on growth and survival. *J Veg Sci*, 2014, 25: 657–667
- 52 Schlinkert H, Westphal C, Clough Y, et al. Feeding damage to plants increases with plant size across 21 Brassicaceae species. *Oecologia*, 2015, 179: 455–466
- 53 Dombroskie S L, Aarssen L W. Within-genus size distributions in angiosperms: Small is better. *Perspect Plant Ecol Evol Systematics*, 2010, 12: 283–293
- 54 Li Y M, Li X P, Sandel B, et al. Climate and topography explain range sizes of terrestrial vertebrates. *Nat Clim Change*, 2016, 6: 498–502
- 55 Gallagher R V. Correlates of range size variation in the Australian seed-plant flora. *J Biogeogr*, 2016, 43: 1287–1298
- 56 Yu F Y, Groen T A, Wang T J, et al. Climatic niche breadth can explain variation in geographical range size of alpine and subalpine plants. *Int J Geogr Inf Sci*, 2017, 31: 190–212
- 57 Geng Y, Wang Z H, Liang C Z, et al. Effect of geographical range size on plant functional traits and the relationships between plant, soil and climate in Chinese grasslands. *Glob Ecol Biogeogr*, 2012, 21: 416–427
- 58 Grossenbacher D, Briscoe Runquist R, Goldberg E E, et al. Geographic range size is predicted by plant mating system. *Ecol Lett*, 2015, 18: 706–713
- 59 Luiz O J, Allen A P, Robertson D R, et al. Adult and larval traits as determinants of geographic range size among tropical reef fishes. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: 16498–16502
- 60 Zhang W J, Chen J K. Advances in study of the distribution area of species (in Chinese). *Biodiv Sci*, 2003, 11: 364–369 [张文驹, 陈家宽. 物种分布区研究进展. 生物多样性, 2003, 11: 364–369]
- 61 Morin X, Chuine I. Niche breadth, competitive strength and range size of tree species: A trade-off based framework to understand species distribution. *Ecol Lett*, 2006, 9: 185–195
- 62 Sandel B, Arge L, Dalsgaard B, et al. The influence of Late Quaternary climate-change velocity on species endemism. *Science*, 2011, 334: 660–664
- 63 Xu W B, Svenning J C, Chen G K, et al. Plant geographical range size and climate stability in China: Growth form matters. *Glob Ecol Biogeogr*, 2018, 27: 506–517
- 64 Kimball S, Wilson P, Crowther J. Local ecology and geographic ranges of plants in the Bishop Creek watershed of the eastern Sierra Nevada, California, USA. *J Biogeogr*, 2004, 31: 1637–1657

- 65 Chen Y H. Testing adaptive regime shifts for range size evolution of endemic birds of China. *J Asia-Pac Biodiversity*, 2016, 9: 85–88
- 66 Nic Lughadha E, Walker B E, Canteiro C, et al. The use and misuse of herbarium specimens in evaluating plant extinction risks. *Phil Trans R Soc B*, 2018, 374: 20170402
- 67 Murray N J, Keith D A, Bland L M, et al. The use of range size to assess risks to biodiversity from stochastic threats. *Divers Distrib*, 2017, 23: 474–483
- 68 Chan W P, Chen I C, Colwell R K, et al. Seasonal and daily climate variation have opposite effects on species elevational range size. *Science*, 2016, 351: 1437–1439
- 69 Qian H, Field R, Zhang J, et al. Does daily climate variation have an effect on species' elevational range size? *J Biogeogr*, 2017, 44: 2432–2436
- 70 Pie M R, Meyer A L S. The evolution of range sizes in mammals and squamates: Heritability and differential evolutionary rates for low- and high-latitude limits. *Evol Biol*, 2017, 44: 347–355
- 71 Myers N. Threatened biotas: “Hot spots” in tropical forests. *Environmentalist*, 1988, 8: 187–208
- 72 Burley F W. Monitoring biological diversity for setting priorities in conservation. In: Wilson E O, ed. *Biodiversity*. Washington DC: National Academy Press, 1988. 227–230
- 73 Scott J M, Davis F, Csuti B, et al. Gap analysis: A geographic approach to protection of biological diversity. *Wildlife Monogr*, 1993, 123: 1–41
- 74 Dobson A P, Rodriguez J P, Roberts W M, et al. Geographic distribution of endangered species in the United States. *Science*, 1997, 275: 550–553
- 75 Myers N, Mittermeier R A, Mittermeier C G, et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 2000, 403: 853–858
- 76 Chi X L, Zhang Z J, Xu X T, et al. Threatened medicinal plants in China: Distributions and conservation priorities. *Biol Conserv*, 2017, 210: 89–95
- 77 Li R Q, Powers R, Xu M, et al. Proposed biodiversity conservation areas: Gap analysis and spatial prioritization on the inadequately studied Qinghai Plateau, China. *Nat Conserv*, 2018, 24: 1–20
- 78 Li L P, Cui W H, Wang T, et al. Plant conservation priorities of Xinjiang region, China. *IOP Conf Ser-Earth Environ Sci*, 2017, 57: 012034
- 79 Yang W J, Ma K P, Kreft H. Geographical sampling bias in a large distributional database and its effects on species richness-environment models. *J Biogeogr*, 2013, 40: 1415–1426
- 80 Li L P, Wang Z H, Zerbe S, et al. Species richness patterns and water-energy dynamics in the drylands of northwest China. *PLoS ONE*, 2013, 8: e66450
- 81 Baquero R A, Tellería J L. Species richness, rarity and endemism of European mammals: A biogeographical approach. *Biodivers Conserv*, 2001, 10: 29–44
- 82 IUCN Standards and Petitions Subcommittee. Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria, Version 13. 2017, <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf>
- 83 Qin H N, Zhao L N, Yu S X, et al. Evaluating the endangerment status of China's angiosperms through the red list assessment (in Chinese). *Biodivers Sci*, 2017, 25: 745–757 [覃海宁, 赵莉娜, 于胜祥, 等. 中国被子植物濒危等级的评估. 生物多样性, 2017, 25: 745–757]
- 84 Liu Y P, Shen Z H, Wang Q G, et al. Determinants of richness patterns differ between rare and common species: Implications for Gesneriaceae conservation in China. *Divers Distrib*, 2016, 23: 235–246
- 85 Böhm M, Williams R, Bramhall H R, et al. Correlates of extinction risk in squamate reptiles: The relative importance of biology, geography, threat and range size. *Glob Ecol Biogeogr*, 2016, 25: 391–405
- 86 Shen Z H, Lu Q Y. The Rapoport's rule for the geographic patterns of species range size (in Chinese). *Biodivers Sci*, 2009, 17: 560–567 [沈泽昊, 卢绮妍. 物种分布区范围地理格局的Rapoport法则. 生物多样性, 2009, 17: 560–567]
- 87 Feng Y H, Maurel N, Wang Z H, et al. Introduction history, climatic suitability, native range size, species traits and their interactions explain establishment of Chinese woody species in Europe. *Glob Ecol Biogeogr*, 2016, 25: 1356–1366
- 88 Li M L, Chen Q Q, Wang M Y, et al. Habitat suitability assessment of *Ovis ammon polii* based on MaxEnt modeling in Taxkorgan Wildlife Nature Reserve (in Chinese). *Chin J Ecol*, 2019, 38: 594–603 [李美玲, 陈强强, 汪沐阳, 等. 基于MAXENT模型的马可波罗盘羊生境适宜性评价. 生态学杂志, 2019, 38: 594–603]
- 89 Liu X Y, Li J S, Zhao C Y, et al. Prediction of potential suitable area of *Ambrosia artemisiifolia* L. in China based on MAXENT and ArcGIS (in Chinese). *J Plant Prot*, 2016, 43: 1041–1048 [柳晓燕, 李俊生, 赵彩云, 等. 基于MAXENT模型和ArcGIS预测豚草在中国的潜在适生区. 植物保护学报, 2016, 43: 1041–1048]
- 90 Mao L H, Li Y, Liu C, et al. Predication of potential distribution of *Haplocladium microphyllum* in China based on MaxEnt Model (in Chinese).

- Chin J Ecol, 2017, 36: 54–60 [毛俐慧, 李焱, 刘畅, 等. 基于MaxEnt模型预测细叶小羽藓在中国的潜在分布区. 生态学杂志, 2017, 36: 54–60]
- 91 Lu Q Y, Shen Z H. Altitudinal pattern of species range size of vascular plants in Mt. Shennongjia: A test of Rapoport's rule (in Chinese). Biodiv Sci, 2009, 17: 644–651 [卢绮妍, 沈泽昊. 神农架海拔梯度上的植物种域分布特征及Rapoport法则检验. 生物多样性, 2009, 17: 644–651]
- 92 Wen Z B, Zhang J, Zhang M L. Geographical distribution and prediction on potential distribution areas of Chinese endemic species *Salsola junatovii* (in Chinese). J Plant Resour Environ, 2016, 25: 81–87 [闻志彬, 张杰, 张明理. 中国特有种天山猪毛菜的地理分布及潜在分布区预测. 植物资源与环境学报, 2016, 25: 81–87]
- 93 Liu M, Wu S X, Pan B R, et al. Geographical distribution and habitat characteristic of [*Ammopiptanthus*(Maxim.) Cheng f.] (Fabaceae) in China (in Chinese). Arid Land Geogr, 2017, 40: 380–387 [刘美, 吴世新, 潘伯荣, 等. 中国沙冬青属植物的地理分布及生境特征. 干旱区地理, 2017, 40: 380–387]
- 94 Li L P, Mohammad A, Abdusalih N, et al. Plant body size patterns of mountainous trees and grassland herbs in Xinjiang region, China (in Chinese). Biodivers Sci, 2017, 25: 1202–1212 [李利平, 安尼瓦尔·买买提, 努尔巴依·阿布都沙力克, 等. 新疆山地森林乔木和草地草本植物个体大小分布特征. 生物多样性, 2017, 25: 1202–1212]
- 95 Nic Lughadha E, Govaerts R, Belyaeva I, et al. Counting counts: Revised estimates of numbers of accepted species of flowering plants, seed plants, vascular plants and land plants with a review of other recent estimates. Phytotaxa, 2016, 272: 82–88
- 96 Zhang J, Chen S B, Chen B, et al. Citizen science: Integrating scientific research, ecological conservation and public participation (in Chinese). Biodiv Sci, 2013, 21: 738–749 [张健, 陈圣宾, 陈彬, 等. 公众科学: 整合科学研究、生态保护和公众参与. 生物多样性, 2013, 21: 738–749]
- 97 Yu H B, Deane D C, Sui X H, et al. Testing multiple hypotheses for the high endemic plant diversity of the Tibetan Plateau. Glob Ecol Biogeogr, 2019, 28: 131–144
- 98 Castro-Insua A, Gómez-Rodríguez C, Svenning J C, et al. A new macroecological pattern: The latitudinal gradient in species range shape. Glob Ecol Biogeogr, 2018, 27: 357–367

Species range size patterns and their significance on biodiversity conservation

LI LiPing¹, HE SiYuan², JIANG YangMing¹, WANG Tuo¹, ZHAO HuiHui¹, CUI WeiHong¹,
ZHENG YaoMin¹, HAI Ying³ & WAN HuaWei⁴

¹ Institute of Remote Sensing and Digital Earth, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;

² Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;

³ Department of Geology, Xinjiang Normal University, Urumqi 830054, China;

⁴ Ministry of Ecology and Environment Center for Satellite Application on Ecology and Environment, Beijing 100094, China

The range size indicates geographical area and distribution extent, which are the key ecological and evolutionary characteristics, of the species. Additionally, it is one of the most important indices in ecology and biogeography. Owing to the more accurate biodiversity distribution data and more developed GIS analysis technology, research on species range sizes has considerably advanced since 1990s. Range size varies across different species by several orders of magnitude, and majority of the species has small range sizes. Currently, the influencing factors of range sizes are regarded primarily as the population density, species dispersal ability, species body size, climate, topography, and edaphic characteristics. In the future, research based on species biogeographical ranges, instead of the political ranges, should be conducted to discover range size patterns and their formation mechanisms. Moreover, range size could be used as an indicator of endangered status of the species to develop better conservation strategies. The applications on conservation of species in typical regions are to be explored.

biodiversity, range size, range area, range extent, conservation strategy

doi: 10.1360/N052018-00230