动物学杂志 *Chinese Journal of Zoology* 2005,40(4):111～120

生物地理学理论的发展

陈 领[①②] 宋延龄[③*]

(①中国科学院西北高原生物研究所 西宁 810001;②中国科学院研究生院 北京 100049;
③中国科学院动物研究所 北京 100080)

摘要:生物地理学是一门古老而又年轻的学科,近几十年来又获得了新的发展。本文较详尽地介绍了该学科的基本思想和基本研究方法,并对生物地理学理论发展的历史和各种理论的基本论点及理论假说进行了重点讨论。此外,作者对该学科的发展提出了自己的思考。

关键词:生物地理学;理论;发展

中图分类号:Q958 **文献标识码**:A **文章编号**:0250-3263(2005)04-111-10

Theory and Its Development of Biogeography

CHEN Ling[①②] SONG Yan-Ling[③]

(①*Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Science, Xining* 810001;
②*Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100049;
③*Institute of Zoology, CAS, Beijing* 100080, *China*)

Abstract: Biogeography is one ancient but young discipline of biology. Its theory, principle and study method have developed greatly in recent decades. As a general reviews, the present paper not only introduces the basic thought, study method in detail, but also discusses the major theoretical schools and hypotheses, as well as the history of theoretical development. Moreover, consideration for the further development of biogeography has been given in this paper.

Key words: Biogeography; Development; Theory

生物地理学是研究生物的分布及其规律的科学,研究领域涉及物种的起源、扩散、分化和分布。由于生物的存在有特定的时间和空间特征,且与地理因素密不可分,因此,人们对生物地理现象的关注由来已久[1]。从地理学的角度,如果承认自然地理学的六大要素中包括生物的话,地球上的生物过程,其实质也是一个地学过程。早期的生物地理学、生物学及地理学有密切的关系。生物地理学是生物学和地学的一个结合点,生物地理学重视对事实的收集和解释,是一门经验科学。因此,有人把生物地理学看作地理学的一个分支,也有一定的道理[2]。

1 生物地理学的意义

什么是生物地理学?生物地理学是关于动物、植物地理分布的科学(biogeography is a science that deals with the geographical distribution of animals and plants——from Merriam-Webster Online Dictionary)。在讨论物种的分布时,应当考虑到其过去、现在以及将来;在探讨其规律时,离不开对分布区及其周围的气候、土壤、地

基金项目 国家自然科学基金项目(No. 30230080);
*通讯作者,E-mail:songyl@ioz.ac.cn;
第一作者介绍 陈领,男,副研究员;研究方向:动物生态及保护生物学;E-mail:chenling@nsfc.gov.cn。
收稿日期:2004-12-27,**修回日期**:2005-04-29

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

质及相关环境要素的分析,以及分布区内物种之间相互关系的探讨。

1.1 与分类学的关系 在分类学上,要全面、完整地认识一个物种,或一个地区的物种,往往有必要对其分布区的范围和特征进行多次全面地调查研究,待形成一个整体的认识才有可能。因此,分布区的研究,是分类学中非常重要的部分。生物地理学与分类学的关系在进行野外调查时体现得最为充分。如果我们不知道物种的分布区域及其特点,采集工作则如大海捞针。如果已经知道其分布的大致范围,则调查工作会达到事半功倍的效果。

1.2 与生态学的关系 生态学是研究物种与其生存环境之间关系的学科。生态学不仅要研究物种的存在、物种的数量及其时空动态、物种的行为、物种在分布区内的分布特征和活动规律,而且还要探讨物种分布与环境因素的关系,研究物种存在的非生物因素,以及地貌、气候、植被等因素与物种分布区的关系。这些研究内容和生物地理学特别是生态生物地理学的研究内容是一致的。

1.3 与遗传学的关系 每一物种都有一个发生、发展和消亡的过程。物种的起源、演化和消亡具有时间和空间的特征。遗传学所研究的内容涉及到物种起源、演化和消亡过程中基因的产生、突变、融合、断裂等现象,而上述遗传物质的演化又与物种生存的地理位置、极端的生态环境、地质史上的重大历史事件密切相关。在这种意义上,以要解决物种的起源、演化及其机制为其终极目的的遗传学也就与生物地理学有了密切的关系。

1.4 与物种保护的关系 保护生物学是应用生态学的一个分支,近年来获得了很大发展。保护生物学领域涉及的研究内容与生物地理学有密切的关系,如特有种的概念及其研究、热点地区、生态关键地区、保护区的选址和设计(包括面积和形状)不仅依赖于生物地理学的理论指导[3],而且还将地理信息系统(GIS)、遥感技术(RS)、和全球定位技术(GPS)作为重要的研究手段。

岛屿生物地理学是生物地理学的重要组成部分,已成为保护生物学中自然保护区建设的主要理论依据,该理论在创立之初就曾引发了学术上的"十几个小面积的保护区的保护效果好,还是一个大面积保护区的保护效果好"的争论(又称为 small several or lager single, SSOLS)。从某种意义上来说,岛屿生物地理学可以作为物种保护的理论基础之一[4]。生物地理学还为濒危物种的就地保护与迁地保护、新种群的建立和物种的再引入等保护生物学的实践活动提供理论指导。如实施迁地保护,将物种迁到跟原来生境相似的或差不多的环境中,物种在迁移后可依靠自身的能力维持生存,不需要人工辅助或将措施减少至最低限度。考虑到物种分布区及其历史的变化,如果将物种迁移到与其原有分布区一致、或者与原分布区有历史上联系的区域,则对该物种的迁地保护会越有效。

1.5 与地学的关系 前面提到过,如果把生物过程看作地理过程的话,则生物地理学的研究也可以看作地学的研究。由于动物对植物的依赖性,植物对土壤和气候的依赖,导致了生物地理学和自然地理学的研究密切交织在一起。特别是近年来地理技术的发展、GIS、GPS 等等,以及计算机技术的发展,使得大尺度、高精度的生物地理学研究成为可能。

另外,生物学或生物地理学的观点或结论,也可以作为某些地质学或地理学理论的补充和验证。古生物学中的将今论古原则,就是一个例证。甚至可以从生物地理学出发得出新的地理学理论[5]。

2 生物地理学的理论发展

2.1 历史 生物地理学理论问题的核心是要解决现存物种是如何起源的,其分布模式是如何形成的?为什么会存在特有种和物种间断分布等现象?目前人们对物种及其分布的产生和分化的认识尚未形成统一的观念。

为了便于说明生物地理学理论的发展,回顾一下生物地理学的历史是有益的。传统的观点认为,生物地理学可以分为 3 个大的发展时

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

期,即古典期(1860 年以前)、华莱士期(1860～1960 年)和现代期(1960 年以来)。古典时期侧重对当时物种和生物区系的描述及记录,其特征主要是系统地总结了当时关于动物、植物和地理学的原始知识,提出了某些基本的概念。Buffon 和 Lyell 的工作可以认为是其代表。早期的分类学家林奈(C. Linnaeus)、洪堡德 (A. Von Humboldt)、虎克(J. D. Hooker)对这时期生物地理学的发展有特殊的贡献[6]。另一个重要的特征是该时期已经有了关于历史生物地理学和生态生物地理学的区分(1820 de candolle)[7]。生物地理学的发展中期(1860～1960 年),是达尔文的进化论和扩散学派占主导地位的时期,在这个时期形成了生物地理学(biogeography)的概念。

2.2　历史生物地理学与生态生物地理学　由于生物地理学分为历史生物地理学和生态生物地理学两大分支、或派别,生物地理学的理论主要就是围绕这两个分支展开的。

这两个概念是瑞士植物学家康多(de Candolle)首次提出的,他认为生态假设主要讨论目前还在起作用的自然因素,历史假设则讨论过去的原因。A. Myres 则指出生态生物地理学处理短时间尺度、小范围的生态过程,历史生物地理学研究大尺度范围、长周期的进化过程[8]。

对于生物地理学的这两个分支,可以理解为:从生物学出发,以生物区系的组成和物种之间的演化关系为依据的,为历史生物地理学。简单地说,就是生物分布和演化的历史发展。从地学出发,以生物区系的环境要素及其变化为依据的,属于生态生物地理学[9]。

历史生物地理学,就是研究现代生物分布区的历史形成过程,是早期生物地理学的主要侧重方面。该理论的基本观点是,物种是客观存在的,种的分布区是动物地理学研究的基本单元,依据系统发育与地理分布的历史,可以追溯动物分布的历史。早期进行的大陆动物地理区划以及植物地理区划都可以认为是在历史动物地理学理论下进行的。

历史生物地理学又有两个主要的分支,即传播说和替代说。在早期生物地理学中,有人认为,物种在其起源中心形成,继而向周边扩散。此即所谓传播学派(dispersal),达尔文、华莱士、达灵顿、辛普森可认为是传播说的代表[6]。传统的生物地理学,一直由达尔文、华莱士倡导的以"大陆永恒"为基础的北方起源——扩展中心说支配并一直持续到 20 世纪 50 年代[8]。该学说主要是根据北方大陆的多维性以及丰富的脊椎动物化石,认为南半球生物区系是北方大陆起源而扩散的结果。在另外一些人看来,生物的发展是和地球本身的历史同时进行的。或者说,地球的发展导致生物区系的差异。这就是所谓替代说(vicariance),虎克、洪堡德、布丰可以认为是其代表[6]。

1960 年以来,被称为生物地理学的现代期,亦有人称之为分析时期[8]。由于大陆漂移理论的复兴和板块构造理论的确立,人们对生物的演化和分布又有了新的认识。过去基于大陆永恒概念上的扩散理论已经不能成立。同时由于分类学理论自身的发展,产生了分支系统学 (cladistics W. Hennig 1950, 1966),从而导致了生物地理学理论的新发展。形成了所谓的现代生物地理学理论,其基本出发点就是地球上的生物是变化的,地球本身也是变化的,生物的演化是和地球的演化同步进行的[5]。

2.3　扩散学说的缺陷　前面提到,用历史生物地理学的观点来解释生物的分布,有两种假说,即离散假说(替代)和扩散假说(传播)。离散假说认为生物先形成了广泛的分布区,后来障碍出现,将原有的连续分布区隔离开,生物在隔离区内各自独立演化。扩散假说则认为,障碍是原来就有的,生物后来越过障碍扩散形成间断分布,再独立地演化。刘焕章先生曾指出这两种假说的区别在于障碍是出现在扩散之前,还是出现在之后[5]。

虎克(Hooker)早期的观点是属于离散说的。他认为南方不同植物区系之间的关系要比他们与北方大陆之间的关系更为接近。虎克研究了地球南温带区域的植物,并得出了在南非、

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

澳大利亚和南美的南部各自拥有不同的植物区系。他设想一个古老的世界性植物区系首先被障碍分隔为两个区系,然后南方的区系又被新的障碍(大洋扩张)分离为非洲、澳大利亚和美洲几部分(G. Nelson &N. Platnick,1984),这应该是早期离散说的雏形。大陆漂移理论复活后,证明虎克的设想是正确的,否定了华莱士的北方起源说[6]。

对物种间断分布(disjunction)的不同解释,是离散学派和扩散学派的分水岭[8]。离散学派用不动相(inmobolism)来解释生物区系的形成,即认为生物区系最初是连成一片,由于地质、气候等原因产生了阻障,使生物区系片断化,导致了异域物种形成。扩散学派则用可动相(mobolism)解释生物区系,认为地球是稳定不变的,生物区系是扩散的结果。物种最初起源于某一中心,异域物种形成是生物跨越阻障产生分化的结果[7]。

扩散假说的主要缺陷是对起源中心的假设不够严密,确定的中心不可检验,另外没有严格规范的分析程序[8]。扩散假说对特有种和间断分布的解释,以及大陆永恒的观念也是有缺陷的。扩散假说对生物演化的解释脱离了地质的发展,其北方起源中心、迁移和偶然散布的观点有先验论的嫌疑。其提出的起源中心-扩散假说掩盖了太多的事实[2]。

另外,20 世纪 50 年代以前,人们用陆桥理论来解释大陆之间的生物联系。陆桥理论认为,各大陆之间由狭窄的陆地称为陆桥连接,因此各大陆间的动物有扩散和交换。后来由于海水上涨,淹没了陆桥,造成了各大陆的分离。从目前板块构造的理论分析,陆桥理论对大陆间生物联系的解释显然是有缺陷的。

2.4 离散学说的兴起 伴随着分类学和地理学理论的发展,生物地理学自 20 世纪中叶迎来了一个新的发展时期。大陆漂移和板块学说、海底扩张理论相继出现并逐渐被证实,使得离散学说有了坚实的理论基础,过去人们对扩散学说的批评越来越为新的离散学说所取代。自 20 世纪 50、60 年代以来兴起的有关生物地理学的新理论有:

泛生物地理学 (panbiogeography):该理论同扩散的观点相对立。泛生地理学的创始人 L. Croizat (1952, 1958) 用离散的观点来解释生物地理格局的形成过程,并用轨迹法研究物种的分布。将某一类群的分布范围画在一起形成一个轨迹(track),不同类群的轨迹可能会重合形成综合普遍轨迹,最普遍的轨迹(general track)将反映某种共同的地质事件[10,11]。

泛生物地理学的学术意义:(1) 试图重申或强调生物多样性的空间或地理格局对进化模式的意义;(2) 探索场所和位置在生命史中的关键作用。其目的在于重新确立位置和场所作为生物地理学的主体(direct subject)的重要性*。

支序生物地理学 (cladistic biogeography):分支系统学的发展,促使支序生物地理学 (cladistic biogeography) 的诞生。1966 年,Willi Hennig 首先将支序分析(cladistics)应用于生物地理学,用支序图(cladogarm)来决定单系群(monophyly)之间的起源中心和分布历史。CLADISTICS 的定义就是研究系统发育中的分支顺序(study of branching sequences in phylogeny)。泛生物地理学的类群有单系亦有并系,支序生物地理学的类群则要求用单系[6]。

Hennig 的衍进规则 (the progression rule 1966) 认为,原始种类在其类群的起源中心或中心的附近分布,并在系统发育过程中由此向外扩展。因此,较进化的种类占据分布区的外围地区。在解释分布的形式时,衍进规则不能解释广泛的类群以及多次雷同的扩散事件[13]。

隔离分化生物地理学 (vicariance biogeography):1976 年 Rosen 首次将泛生物地理学和支序系统学结合起来,建立了隔离分化生物地理学方法。在隔离分化理论看来,某个地区的生物区系可以通过重建区域的分支进化图(general area cladogram)来解释。而这个区域分支进化图则是建立在地区之间历史关系的假设

* http://www.seiencebuff.org/biogeography/Panbiogeography/Panbiogeography-Gate.htm.

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

上的 ——该假设来自于从该单系群的系统演化及分布的信息*。有人认为支序生物地理学与隔离分化生物地理学之间没有严格区别[8],实际上,隔离分化生物地理学是支序生物地理学的发展。Vicariance Theory 的观点是后裔种的分布区(通常是分离的)替代了祖先种的(统一的)分布区。前面提到的泛生物地理学、支序生物地理学,以及后面谈到的系统发育生物地理学、避难所理论,以及岛屿生物地理学都跟隔离分化生物地理学有一定的联系。可见隔离分化的观点在生物地理学中的重要位置。

系统发育生物地理学(phylogenetic biogeography)或称为系统生物地理学:该理论认为将各个单系群的分布用轨迹方法连接起来,就形成一个区域分支图,通过离散事件的顺序与历史地质资料的对比,来解释物种分布格局的形成[9]。其代表人物为德国的 W. Hennig 和瑞典的 L. Brundin。所谓的系统学(systematic)就是指物种之间的系统发育关系(phylogenetic relationships)。系统发育生物地理学使用衍进规则(progression rule)和衍生规则(derivation rule)来解释分布的形成[8]。另外,谱系生物地理学(phylogeography)是近年来将生物地理学与分子进化结合起来形成的新兴学科,研究有密切亲缘关系的种间和种内支系的现有地理分布格局的形成过程和形成机制[12]。

由于将类群分支图转换成地区分支图时侧重不同的规则和算法,产生了分支生物地理学的不同研究方法[6]。比如,1978 年, Platnick 和 Nelson 提出简化的区域支序图法(reduced area cladogram),是对 Rosen 方法的改进。1980、1981 年,Wiley 提出祖先种的地图法(ancestral species maps)。1981、1986 年,G. Nelson 的成分分析法(component analysis)。简约分析方法(brooks parsimony analysis)的原型则是 Brooks 1981 年提出的方法,该方法利用系统发育分析和隔离分化生物地理学之间的对比进行简约分析。量化的成分分析法(quantification of component analysis),由 Humphries 等提出,该方法批评了成分分析法的缺陷,并由 Page 等在该方法的基础上进行了完善[13]。

特有性的简约性分析(parsimony analysis of endemicity):由 Rosen 等提出(1984, 1987)。在所研究的地区化石记录和类群的系统发育信息较缺乏时,该方法提供了一个简易的处理方式[6,8]。

有人认为,"支序生物地理学方法是生物地理学研究中可操作性最强的方法。其结论的可检验性、可证伪性最高,可预测性最明确。但是,分支生物地理学研究必须建立在所涉及类群的严格的分支分析上,而无论是动物类群还是植物类群,已进行分支分析的毕竟有限,这就大大局限了这种方法在现实研究中的应用"[6]。近年来,随着分子生物学和生物技术的迅速发展,这种情况已经有了很大的改善。在方法论上,亦有人认为,支序生物地理学是先验的、实证的;而系统发育生物地理学则是属于后验的、可证伪的[20]。

避难所理论(refuge theory):除了前面提到的各种生物地理学的理论和研究方法之外,避难所理论(1969 哈费)的基本原理符合替代学派的特征,得到很多生物地理学者的支持[8]。该理论用于解释热带雨林生物多样性的成因,一度受到欢迎和支持[6]。

对以上提到的各种理论或方法, A. Myar (1988)在其著作中进行了综合。他对上述各种理论的提出、生物地理、系统发育、检验策略等各个方面都进行了比较全面的分析,提出使用不同分析技术重建生物区系历史的方法(Pathway)[9,27]。

2001 年,J. V. Crisci 撰文对历史生物地理学的理论发展进行了总结。他指出,历史生物地理学由于其基本理论、基本概念、方法以及与其他生物学科的关系而获得了革命性的发展。这由他的外部和内部原因造成的。外部原因就是板块构造学说的确立、支序生物学的出现以及生物学家对生物地理学的理解;内因就是竞争理论的激增,对基本原则的争论和对哲学原

* http://home.hccnet.nl/m.van.veller/vicariance.html.

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

理的求索。他强调 3 种重要的时空过程限定了生物分布的地理空间，即绝灭、离散和扩散。他认为至少有 9 种方法(包括 30 种技术)能够重建过去的生物地理事件[21]。

9 种方法的主要特征比较见表 1。

表 1 9 种历史生物地理学方法的主要特点

	过程			历史			系统发生	外显模式	等级		群区相似性
	扩散	扩散和离散	灭绝	区域	类群	群区			种下阶元	种及种上阶元	
起源中心和扩散说	√		√		√					√	
泛生物地理学		√	√			√			√	√	
系统发育生物地理学	√		√		√		√			√	
祖先种区域法	√		√		√		√		√	√	
支序生物地理学		√	√	√	√		√			√	
基于事件法		√	√		√		√	√		√	
谱系生物地理学		√	√	√	√		√		√		
特有种简约分析法	N/A *	N/A	N/A	√						√	√
实验生物地理学		√	√	√			√	√	√	√	

*N/A 表示不适用该性质。本表转译自:The Voice of historical biogeography,Crisci J V,2001。

J.V. Crisci 还对历史生物地理学的现状及其争论进行了评价,并提出了解决争端的办法。由于上述 9 种方法并非完全独立或平行,近来有人对上面的划分标准和结果提出疑义,并指出其划分只是描述性的而非论述性的[22]。尽管如此,这 9 种方法依然是我们考察生物地理学理论发展的重要线索。

2.5 生态生物地理学

2.5.1 动物形态与环境的关系 在早期的生态生物地理学研究中,对生物个体和环境的关系较为关注[14]。人们时常提到的贝格曼规律(Bergman's rule)、艾伦规律(Allen's rule)和约旦规律(Jordan's rule)是这一时期研究成果的代表。这些规律在说明动物个体的某些特征与环境的关系时,仍不失有效性。

2.5.2 生态位理论 在解释特定生态系统中物种的分布模式时,人们提出了生态位的概念。认为每个物种都拥有特定的空间或功能特征,称之为生态位。最早由 Grinnel (1917)、Elton (1927)提出并使用。生态位理论仍处在不断的发展中。近年来有人提出所谓功能生态位、空间生态位、多维生态位等等,成为生态学中相当活跃的概念之一。从生态生物地理学的角度出发,生态位理论对解释物种的分化和分布同样有一定的作用。

2.5.3 生物群区(biome)与生命带(life zone) 生物区系(biota)是指一个地区所有生物的总体或称生物区,或称生物群区,强调生物的多样性方面。Biome 最早由 Clement 提出(1917),后来 Clements 和 Shelford(1939) 又有所发展。

本文前面提到,由于生物强烈地依赖其周围的环境和生态因子的作用,而地球表面的环境特别是气候因素呈地带性和周期性的规律,比如寒带、温带、热带等等。在不同的气候带里又产生出不同的植被类型,形成不同的生态系统。这些不同的生态系统或生物群落的关系和发展,就成为了生态生物地理学的一个重要的方面。目前生态学上关于生物群区的研究仍是热点之一,对于某种或某类群生物群落的发生和发展的认识,无疑会有助于人们对物种分布模式的理解。

生命带(life zone)是由特征生命类型所决定的地理区域(a geographic region or area defined by its characteristic life forms)。最早由 C. Hart Merriam (1889)提出并逐渐被广泛接受,由此推动了群落生态学的研究。

生命带理论和生物群区理论综合应用与发展,构成了生物群落研究的主要内容。通过对生物群落的结构和功能、群落分类的研究,产生了群落演替、顶极群落等理论。我国张新时先

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

生提出的“太极气候 ——植被分类系统”就是生物群区和生命带理论的新发展。

2.5.4　生态系统(ecosystem)　生态系统的概念对生态学本身以及生态生物地理学的发展产生极大的推动作用,甚至有人提出生态系统是生态学的核心概念之一。生态系统概念的提出(Tansley 1935),极大地促进了生态学的能量、营养和物质循环等方面的研究。生态系统与生物群区(biome)的研究仍是现代生态生物地理学发展的热点之一。

2.5.5　岛屿生物地理学理论　该理论 1967 年由威尔逊和麦克阿瑟提出,用来探讨岛屿的大小与物种多样性的关系。岛屿生物地理学理论同样涉及物种的迁入和迁出,新物种的扩散和分布问题,因而可以认为是生态生物地理学的重要理论之一。岛屿生物地理学的重要性和意义在前面已有论述。他对保护生物学以及物种的起源和分化理论,特别是后者,对揭示物种分布的形成及其规律有重要价值。J. H. Brown 和 M. V. Lomolino (2000)对该理论做了新的评价。他们认为,岛屿平衡只是一种理论上的状态,而实际上在许多岛屿上是不平衡的。导致不平衡的原因有物种分化和分布的因素,也有岛屿与其周围环境关系的因素[15,26]。

3　生物地理学的应用范例 ——生物地理区划

以上讨论了生物地理学的重要意义及其理论发展。在实践上,为了更明晰地描述局部地区生物地理和自然地理的特征,经常会根据需要进行各类区划,比如地理区划、农业区划、生态区划、经济区划等等。生物地理区划的研究对上述各类区划能够提供重要的支持和借鉴,形成其他各类区划的基础。另一方面,生物地理区划也是生物地理学的重要内容,通过区划可以更深刻地认识物种,甚至可能验证和揭示某些地学的规律。因此生物地理区划是在生物地理学理论指导下的实践应用。

3.1　生物地理区划的原理与研究方法　生物地理学研究生物分布区的状态及其规律;分布区的研究,就是研究其分布区的特点和模式(patterns),分布区的现在和过去;规律的研究,就是研究分布区与环境要素(气候、土壤、植被)的关系,此物种和彼物种分布区的关系。后者常常被称为生物地理区划。生物地理区划依据的基本原理和基本研究方法就是分析物种分布的相似相关性,以及与其他物种的关系,简称为相似相关性原理。即甲区内的物种 N1 和乙区内的物种 N2 如果相同的成分越多,则甲乙两地的生物地理区划上的相似性越密切。如果 N1 和 N2 完全相同,则可以认为他们是同属一个分布区。也许 N1 和 N2 完全不同,那甲乙两地物种的相似性就为 0,或者说他们不相似。不相似并不意味着甲乙两地在地理上就没有联系,还要看他们之间是否相关。所谓相关,就是指在高级阶元上或者更高级的阶元上他们之间有没有相关性。换句话说,两地可能存在完全不同的种,那么,他们有没有相同的科、目、纲、甚至相同的门,这就是我们所指的相关性。关于区域之间物种相似性的计算,已有大量的方法,此处不再详述[16]。按照这一原理,把不同地区根据上述关系的大小分成不同的区域,进一步把不同国家、各大洲和全球陆块及海洋进行地理区划的工作,就是生物地理区划的基本内容。

3.2　区划的原则　一个地区生物的总体构成该区域的生物区系。生物地理区划的具体方法,就是确定各级的区划单元。那就是在动物区系(Fauna)或植物区系(Flora)里分出界(realm, kingdom)、区(regions)、亚区(subregions)、省(province)等各级区划单元。目前关于地球上动物地理区分为六大界的提法,最早是 P. L. Sclater (1858)根据鸟类科的分布划定的。后来被 Wallace (1876)根据脊椎动物及部分昆虫的区系分布予以充实,制定出世界动物地理区划,并一直沿用至今[17]。植物地理区划(分为六大区:泛北极/古热带/新热带/好望角/澳洲/南极)的工作最早是由德鲁特(1890)提出的[18,25]。张荣祖先生曾提出动物地理区划的三条基本原则,那就是历史的原则、生态的原则、

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

以及现实的原则[17]。这些原则至今仍具有指导意义。

4 对生物地理学的思考

4.1 现代生物地理学理论 生物地理学在现代获得了新的发展。那么,现代生物地理学理论的基本观点是什么呢?综上所述,可概括为以下几点:(1)地球演化和生物演化同步进行;(2)离散说和扩散说互相补充;(3)系统发生和分布的演化密切相关;(4)生态生物地理学和历史生物地理学趋向更加综合。

确认生物的演化在人类的思想发展史上有重要的意义,但仅仅承认生物的演化而否认地球的演化,则同样会导致错误,如扩散说。单纯的离散说或者扩散说对解释物种的形成和演化都是不全面的,而且可能是错误的。只有事实才能给以准确的答案[23]。一个物种不是孤立存在的,因此,物种的分布与其系统发生是分不开的。这也是各种现代生物地理学理论得以成立的理论基础。隔离分化生物地理学(vicariance biogeography)也好,系统发育生物地理学(phylogenetic biogeography)也好,离开生物系统学的成果则是不行的。传统和历史的综合,地学和生物学的综合,生物地理学与生化、生态以及遗传发育的综合,以及与各种技术的综合,反映着该学科发展的特点。

4.2 对生物地理学的几点思考 近年来,生物地理学可以说是处于热点的发展领域。有人甚至提出"生物地理学的新生"[19]。在此,提出我们对生物地理学的几点思考:

4.2.1 关于起源和分布的问题 本文前面曾提到,每一个物种都可能存在一个起源中心和分布中心,这两个中心可能重叠,也可能不重叠。现在看来,这只是对这两个中心的一种原始的猜想。由于长期的地质演化,物种的现代分布很可能远离其起源地或起源中心,因此,这两个中心不仅仅是重叠或不重叠的问题,甚至是他们在不在同一个分布区的问题,更甚而,所谓的起源中心是否存在的问题。因为地球本身在不断变化的观念引导我们想到物种很有可能脱离原来的起源地,甚至地球的变化导致起源地面目全非的变化。这样,我们在讨论这两个中心时,就会有所警觉。

4.2.2 关于离散和扩散的关系 离散说和扩散说不是完全矛盾的,而是互相补充的。他们在解释物种的分布模式时,都会有缺陷,但只孤立地强调一方而忽视或反对另一方,则是不全面的。用离散假说研究生物地理学问题时,首先要确定生物的起源中心(centers of origin),再研究可能的扩散途径。确定起源中心,有很多标准,例如,同类阶元物种多的地方为起源中心;原始物种所在的区域为中心等等,在确定这些起源中心时,其准则有自相矛盾的地方。这反映了扩散假说的随意性[5]。

有的学者对离散说提出怀疑。"中生代的大陆运动对古生物和现代生物的高级阶元的隔离分化作用无疑有主要的作用,但对于现生种及许多源自第三纪以后的种,隔离分化的作用是否存在,就很值得怀疑"[19]。因此,在解释生物的分布过程时,离散说与扩散说同等重要,其重要性将视被研究类群的年龄及其分布的时空尺度而定[19]。已有人提出新的模型以综合两者的优点[28]。

4.2.3 物种形成 关于新物种的形成,离散说和扩散说的本质问题是新种出现在前还是障碍出现在前。在作者看来,仅仅将物种的分化看作单纯的离散或扩散都可能是不全面的,或者是不正确的。因为新物种的产生可能是随时随地的,又可能是日积月累的。物种不仅仅是在扩散的过程中产生了分化,也会在各种可能的情况下发生扩散(这里有复杂的因果关系,不能简单地做结论)。因此,在实际工作中,哪种情况出现的越多,则可能对哪种假说越有利。但本质则是对物种演化过程及地质演化过程的详细和准确的理解。物种的形成和分化过程可能是交织在一起进行的。所以,单一的假说解释某个具体的过程时总会遇到困惑。

4.2.4 关于起源中心 每一个物种都有一个起源中心,可以认为是传统的扩散说的基本观念之一[29]。但事实上,基于上面的论述,起源

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

中心可能是不确定的,甚至是不存在的。这就引导我们在研究物种的分布模式和演化过程中,不一定非要找到其起源中心。当然,应尽可能用已有的资料和手段确证起源中心,如果确定不了,则不必强求。

真实的起源过程有时是很复杂的,又是长期的。人们无法通过短暂的或有限的数据来解释。但是,对区域内各个类群的演化关系和系统关系如果是清楚的,对各物种的分布及其演化如果是清楚的,则对该类群的生物地理学研究应该说是有意义的。事实上,现在有的分支生物地理学理论,避开了起源中心而探讨演化过程和分布模式,并且已经取得了一定的成功,应该说是有益的探索。从 20 世纪 50 年代的泛生物地理学到 60、70 年代分支生物地理学乃至现在的隔离分化生物地理学,都可以认为是从此出发的[6,30]。寻找以分布模式的相互关系及其成因,尽可能准确地认识生物地理学的模式和过程,可以认为是现代生物地理学的一个特点。

4.2.5　关于生物地理学的发展方向问题　"近 30 年来,由于生物系统学、生态学、遗传学以及地球科学等众多学科中发生了重大变革,同时,波谱主义的流行,对生物地理学的发展产生了巨大影响,现代生物地理学对生物区系的研究从描述走向解释和分析,并在基因、个体到种群、群落等不同的层次上,以数年到几亿年等不同的时间尺度;从局部生境到大的板块乃至全球变化等不同空间尺度,全面地研究生物地理分布格局的形式,形成过程和机制"(A. Myers *et al*. 1988)。

Myers 的上述观点可以为生物地理学各派提供借鉴,即现代生物地理学已经开始通过比较走向分析和综合,并不是简单的分析,而是各种层次上的综合解释,分支生物地理学就要求对各生物的系统关系有尽可能准确的认识;市场上已经有完整的组元分析等方法的程序;特有的简约性分析等方法也在逐渐完善。各种理论和观念的综合、不同方法和手段的分析比较[24,27],可以认为是未来生物地理学理论发展的重要方向。

致谢　张荣祖先生、赵尔宓先生曾审阅本文,并提出宝贵意见,特致谢意!

参　考　文　献

[1] 杨任之译注. 尚书 禹贡篇. 北京:北京广播学院出版社,1993,46～68.

[2] 张荣祖. 历史生物地理学的新趋势. 动物学杂志,1990,**25**(5):47～49.

[3] 李义明,李典谟. 影响舟山群岛蛙类物种多样性的主要因素分析. 动物学报,1998,**44**(2):150～156.

[4] 赵淑清,方精云等. 物种保护的理论基础——从岛屿生物地理学理论到集合种群理论. 生态学报,2001,**21**(7):1 171～1 179.

[5] 陈宜瑜,刘焕章. 生物地理学的新进展. 生物学通报,1995,**30**(6):1～4.

[6] 张奠湘. 替代学派生物地理学几种研究方法简介. 热带亚热带植物学报,1995,**3**(2):36～46.

[7] 周明镇等. 隔离分化生物地理学译文集. 北京:中国大百科全书出版社,1996,10～11.

[8] 张明理. 历史生物地理学的理论和方法. 地学前缘,2000,**7**(B08):33～44.

[9] 赵铁桥. 历史生物地理学进展. 昆虫分类学报,1992,**14**(1):35～48.

[10] Croizat L. Manual of Phytogeography. The Hague: Junk W, 1952.

[11] Croizat L. Panbiogeography. Caracas: Published by the Author, 1958.

[12] 张奠湘. 历史生物地理学的进展. 热带亚热带植物学报,2003,**11**(3):283～289.

[13] 许升全,郑哲民. 支序生物地理学方法的发展和应用 Ⅰ:方法的发展. 陕西师范大学学报(自然科学版),2000,**28**(2):87～92.

[14] Allee W C, Karl P Schmidt. Ecological Animal Geography 2ed edition. New York: Wiley, 1951, 9.

[15] R. 亨吉著(肖平译). 生态生物地理学. 地理译报,1994,**13**(3):51～56.

[16] 张镱锂. 植物区系地理研究中的重要参数:相似性系数. 地理研究,1998,**17**(4):429～434.

[17] 张荣祖. 中国动物地理. 北京:科学出版社,1999,488.

[18] 武吉华等. 植物地理学(第三版). 北京:高等教育出版社,1995,90.

[19] 张荣祖. 生物地理学的新生. 生物学通报,2002,**37**(3):1～3.

[20] Marco G P VanVeller, Brooks D R, Zandee M. Cladistic and

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

phylogenetic biogeography: the art and the science of discovery. *Journal of Biogeography*, 2003, **30**: 319～329.

[21] Crisci J V. The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 2001, **28**: 157～168.

[22] Marco G P Van Veller. Methods for historical biogeographical analyses: anything goes? *Journal of Biogeography*, 2004, **31**: 1 551～1 553.

[23] David M Wilkinson. Dispersal, cladistics and the nature of biogeography. *Journal of Biogeography*, 2003, **30**: 1 779～1 780.

[24] Brian S Arbogast, Kenagy G J. Comparative phylogeography as in integrative approach to historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 2001, **28**: 819～825.

[25] Cox C B. The biogeographic regions reconsidered. *Journal of Biogeography*, 2001, **28**: 511～523.

[26] James H Brown, Mark V Lomolino. Concluding remarks: historical perspective and the future of island biogeography theory. *Global Ecology & Biogeography*, 2000, **9**: 87～92.

[27] Myers A A, Giller P S. Analytical Biogeography: An Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions. London: Chapman and Hall, 1988.

[28] McGraw-Hill. Encyclopedia of Science & Technology 9th. New York: McGraw-Hill, 2002, 755.

[29] Croizat L. Biogeography: past, present, and future. In: Nelson G, Rosen D E eds. Vicariance Biogeography: a Critique. New York: Columbia Univ Press, 1981, 501～523.

[30] Cox C B. From generalized tracks to ocean basins—how useful is Panbiogeography? *Journal of Biogeography*, 1998, **25**: 813～828.

欢迎订阅《遗传学报》、《遗传》杂志

《遗传学报》、《遗传》杂志是中国遗传学会和中国科学院遗传与发育生物学研究所主办、科学出版社出版的一级学术期刊，中文生物学核心期刊，中国科技核心期刊，已被美国化学文摘、生物学数据库、生物学文摘、医学索引以及俄罗斯文摘杂志等 20 余种国内外重要检索系统与数据库收录。内容涉及遗传学、发育生物学、基因组与生物信息学以及分子进化等领域，读者对象为基础医学、农林牧渔、生命科学各领域的科研、教学、开发人员，大学生、研究生、中学生物教师等。

据《中国学术期刊综合引证报告》(2004 版)的统计结果，《遗传学报》、《遗传》的影响因子分别为 1.022 4 和 0.893 5，分别列于"人类学与生物科学"期刊的第 2 和第 3 位。2003～2005 年，《遗传学报》两次获得"百种中国杰出学术期刊奖"、"第二届国家期刊奖百种重点期刊奖"和"第三届国家期刊奖提名奖"。2004 年起，两刊全面实行网上投稿、网上审稿。网址：www.Chinagene.cn。

《遗传学报》(月刊)邮发代号 2-819，2006 年定价 40 元，全年 480 元。

《遗传》(双月刊)邮发代号 2-810，2005 年定价 40 元，全年 240 元。

欢迎订阅，欢迎网上注册投稿，欢迎刊登产品与服务广告

地址：北京市安定门外大屯路 中国科学院遗传与发育生物学研究所编辑室

邮政编号：100101

主编：薛勇彪，E-mail: ybxue@genetics.ac.cn，

编辑室主任：李绍武，E-mail: swli@genetics.ac.cn，

电话/传真：010-64889354，010-64889348。

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net