

历史生物地理学新趋势

——分衍生物地理学 (Vicariance Biogeography)*

张 荣 祖

(中国科学院地理研究所)

近年来,动物地理学在原理和方法上均有较大的发展。当今学者对本学科一些术语的涵义,在某种程度上亦有了不同认识。为此,我们请国内有关专家撰写了《历史生物地理学新趋势》、翻译了纳尔逊等所著的《生物地理学》等文章。将在本刊 1990 年 5—6 期上陆续发表,以供广大读者参考。——编者

生物地理学特别是历史生物地理学是一门经验性科学,它所研究的中心问题,即生物在地球上的分布现象,必需依靠生物赖以生存与繁衍的地理环境及其变迁历史(地学研究成果)予以佐证,同时企图以生物分布及其变迁的事实为解释环境的桑沧变化作出贡献。但是一百多年来,生物地理学尽管积累了大量的事实,在上述两个方面,都不理想,学科的发展,一直处于停滞的状态,有以下三个主要的原因。

一、大多数生物分类群的系统分类研究,不能令人满意;

二、大多数用以讨论大陆历史与生物分布关系的生物类群,其年龄较短,如鸟、兽,不能回答大尺度的地质历史问题;

三、长期以来,错误的“大陆永恒论”统治了过去生物地理学思想体系,“陆桥说”在许多情况下又陷入了循环论证的窘境,缺乏地质-地理学的支持。

近 20 多年来,生物地理学界出现了一个大的骚动,有人把它称为“生物地理学的新生”,这个新生的动力来自两个“革命”。

一、沉默了多年的由魏格纳(A. Wegener

1880—1950) 创立的“大陆漂移说”,因为板块学说(地球物理学方面)的进展而得到重新肯定,被称为地学上的一次革命。这个革命彻底否定了一直由达尔文、华莱斯倡导的以“大陆永恒论”为基础的北方起源—扩展中心说,使生物地理学家得以用“大陆漂移—板块学说”重新检验过去已知的生物地理分布现象而获得正确的解释并开展新的探讨。

二、由 W. 亨尼格(Henning 1913—1979) 所创立的生物系统发育(Phylogenetic systematic) 分枝演化说(Cladistics) 对生物系统发育时空关系的研究,在分类学上具有划时代的意义,亦被称为一次革命。分枝演化与地理分衍(geographical vicariance) 的相互关系,使复杂的生物分化与地理分布现象,能够以明瞭简单的分枝图序(Cladogram) 予以概括。该

* Vicariance 曾译为“替代”,为彼此分别“占据”之意。但从字面上不易领会,或误为代替,现译为“分衍”。按其所指的内容,是指一个分裂(指地壳板块分裂、大陆漂移或其他环境变迁而形成的生物分布上的阻障)及在此分裂过程中对物种分化的影响(指异域成种 Allopatric speciation),故为“分裂衍生”之意,简化为“分衍”。

——笔者注

学说中的生物地理内涵，实际上形成了一个研究生物系统发育空间分化的新方向，被称为系统生物地理学 (Phylogenetic Biogeography)。

由于板块分裂—大陆漂移学说的确立，大陆间生物物种间断分布所形成的分衍现象得到合理的解释，并为系统发育的分枝演化提供了地质-地理学依据。反之，生物系统分枝演化也可以为重建地质-地理历史作出贡献。因而孕育了一个称之为分衍生物地理学 (Vicariance Biogeography) 的新方向。与此同时，L. 克罗依萨得 (Croizat 1952, 1958, 1960, 1964, 据 Brundin 1981) 编制了世界范围内数以万计的动植物地理分衍类型地图，揭示了各地特有化 (endemism) 类群是一种历史残留现象；它们的共同地理分衍类型，具有相同的历史发展“轨迹”；特化类群分异界线与大陆漂移历史有密切的关系。这就否定了以北方为起源中心，迁移或偶然散布的先验论。在达尔文-华来斯传统思想仍有巨大权威的五十年代初期，他首先强烈地表达了反对意见向传统生物地理学发起挑战。他提出一门泛生物地理学 (Panbiogeography)，研究大陆间断分布与过去连续性的现象。这个学派也是以亨尼格系统分类学原理为基础，重建生物自然谱系，揭示种以上亲缘单元的时空分布类型。按克罗萨得的观点，物种谱系分枝点与分布上的分衍是相互关联的，是地质-地理事件影响的后果。这与前述分衍生物地理学及系统生物地理学没有实质上的分别。目前以分衍生物地理学的名称比较流行。

显然，由于地质-地理事件(大陆分裂漂移等)引起的分衍分布是普遍的。然而，自然界中生物从一地向另一地扩散 (dispersal) 的现象也不少，因而分衍模式 (Vicariance Model) 并不能用于解释所有的生物地理现象。但是，不论分衍生物地理学或是泛生物地理学、最初都对生物的扩散，特别是长距离的扩散，不够重视。也许可以这样理解，统治长达一个世纪的北方中心—扩散说掩盖了太多的真实，造成了许多谬误，甚至在一开始就打击了虎克 (J. Hooker 1857)，由他对植物的研究而提出的存在

一个南大陆的正确见解。同时，扩散现象又难于以地质-地理事件检验。其实，扩散说 (Dispersal hypothesis) 与分衍说 (Vicariant hypothesis) 并不相互排斥，而是相互补充的。

扩散说认为生物可以种种方式越过障碍而成功地由原产地向外扩展。亨尼格进一步认为生物的原始类型留在该类群(种)的原发地，特化类型(种)则分布在外缘远方，称为递变律 (Progression rule)。不过关于扩散的方向，同一情况可以有不同的推测(见图 1 之 1)，而且难以得到地质-地理学的检验，而引起很多争议。

分衍说认为生物分布区就是它们祖先发源的地方，祖先种类的分化是由于障碍的出现(见附图)，障碍有利于异域成种 (Allopatric speciation)。生物种类的分化，可以得到地质-地理学事实的佐证。同时，由于任何地质-地理事件对当地有机体都有普遍影响，因而可以从其他姐妹类群的相似分化(包括化石)现象而得到检验。

分衍生物地理学者也认识到相近类群的同域分布以及同域成种 (Sympatric speciation) 的事实。这个事实说明扩散确实存在。因为地质-地理环境的变化，障碍有可能消失，地区的分裂有可能再次连接，都为生物扩散提供了可能，而产生了相近种的同域分布(见图 1 之 2)。

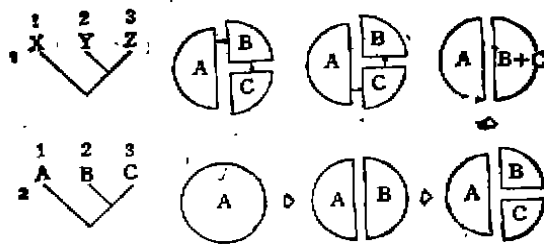


图 1 扩散说(1)及分衍说(2)图解

1. 系统分枝图解, 1, 2, 3 为分枝序, x, y, z 为分类特征分枝。扩散说对扩散方向可以有两种

解释: $A \rightarrow B \rightarrow C$ 或 $A \rightarrow C \rightarrow B$ 。

2. 系统分枝——地区分衍图解, 1, 2, 3 为分枝序, A', B', C 为分类分枝序 (与地区因障碍发生与消失产生的“堵块”平行)。分衍说, 只有一种解释。当障碍消失, 扩散可使 B, C 同域分布。(据 J.H. Brown 及 A.C. Gibson 1983, 略有改动)

再者,从大量世界广布种的相互关系所反映的古统一大陆解体,也说明生物有一个扩散时期,促成了祖群的世界性散布和相近种同域分布,分衍生物地理学者也承认这一点。

比较而言,分衍说在方法论上,显然优于扩散说,它可以成功地解释间断分布。生物类群变化速度与孤立分隔的时间是成正比的,因而,生物系统分枝的先后等级,可以反映地区分离时间的长短。反之,可以从孤立分离时间预测分枝的先后等级。在理论上,地区分枝序图(Area cladogram)与系统分枝序图(Phylogenetic Cladogram)是平行的,若分枝谱系产生缺失,可以依据地区分枝提供的线索去寻找,分类学家已有这方面成功的事例。但是,绝灭或长距离扩散无疑会模糊分衍或不能以分衍予以解释。

扩散说虽有其弱点,但对解释同一大陆的生物分布(间断及地方特有化等)现象却是需要的。同一大陆古环境变迁的研究有可能为扩散方向提供佐证。北半球冰期对生物分布的影响就是很好的例子。

事实上,对脊椎动物中年龄较轻的类群或具有长距离扩散能力的种类来说,在近千百万年内其迁移的速度相对于大陆的漂移速度,“是动物动了,而不是大陆动了”。这是传统生物地理学家(Darlington 1957)以大陆漂移观点重新整理一些脊椎动物材料而得出的结论。

据评论(L. Z. Brundin 1981),亨尼格的系统生物地理学研究在方法论上对分衍与扩散两个假设的处理比较好,受到同等的重视,被称为地理分布研究的分衍/扩散原则(Vicariance/dispersal paradigm)。

从某种意义上来说,更新世以来的地理事件,如海平面的升降,陆岛的连接与分开,气候带的变动以及避难地的形成等均可视为屏障的

形成或消失。假使我们将分衍的含义扩大一些,不但指由陆块的分裂(break)而引起分衍,而且还包括地理环境中生态条件明显变化而形成的屏障或其他限制(limitation)所引起的分衍,例如地理亚种的异域形成。那么就将分衍生物地理对物种分化研究的思想与方法论引入对种下分化的研究。甚至引入生态生物地理学。

总而言之,分衍生物地理学是生物地理学的一个新趋势,各方面生物分类学家和生物地理学家均从自己所研究的类群出发进行研究,但大家都面临以下三大问题:

1. 特化种(类群)集中区(原始的分化中心)的确定。
2. 特化种集中区的区间关系及其与地理—古地理学区域变化的联系。
3. 物种(类群)分化区域分异规律,包括大尺度(反映大陆位移)与小尺度(反映生态条件)的变化。

在美国自然博物馆为分衍生物地理学召开的研讨会(1979)上,与会者均希望由分衍生物地理学揭开的地球与生命分枝幅合(Cladistic congruence)的秘密,可能推动下一次“地学革命”而发展一门地质学与生物系统学的综合性科学——自然历史学。

参 考 文 献

- [1] Broun J. H. & A. C. Gibson 1983 *Biogeography*. The C. V. Mosby Company, London. 1—538.
 - [2] Brundin, L. Z. 1981 Croizat's Panbiogeography versus Phylogenetic Biogeography. in "Vicariance Biogeography". Columbia University Press, New York, 94—158.
 - [3] Darlington, P. J. Jr. 1957 *Zoogeography—the geographical distribution of animals*. New York, John Wiley & Sons, Inc.
 - [4] Nelson G. & E. Rosen (Editors) 1981 *Vicariance Biogeography—A Critique*. Columbia University Press, New York, 1—585.
 - [5] ———— 1933 A preliminary survey of the earthworms of the Lower Yangtze Valley. *Contr. Biol. Lab. Sci. Soc. China, Zoological Series* Volume IX Number 3 168—170.
 - [6] ———— 1933 A preliminary survey of the earthworms of the Lower Yangtze Valley. *Contr. Biol. Lab. Sci. Soc. China, Zoological Series* Volume IX Number 6, 216—224.
- (上接第 46 页)
- [2] 陈义 1958 《中国蚯蚓》 13—54 科学出版社。
 - [3] 曾中平等 1982 《蚯蚓养殖学》 256—270 湖北人民出版社。
 - [4] Y. Chen. 1931 On the terrestrial oligochaeta from szechuan with descriptions of some new forms. *Contr. Biol. Lab. Sci. Soc. China, Zoological Series* volume VII Number 3 168—170.