

## 历史生物地理学概念上的一次革新

——读《隔离分化生物地理学译文集》

周志炎

(中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008)

继 1983 年出版《分支系统学译文集》后, 周明镇和张弥曼院士等又主持编译了这部有关生物地理学的译文集, 主要介绍新兴的隔离分化生物地理学。这是我国生物学和地学界的又一件大事。在此之前。国内虽有零星的有关隔离分化生物地理学的介绍和译文等(殷鸿福, 1988; 戎嘉余等, 1990), 但全面和深入地介绍选译有关这一重要学说产生背景、主要原理和内容以及不同观点的重要文献则还是首次。

长期以来, 人们都无保留地接受了上一世纪洪堡、达尔文和华莱士等倡导的起源中心说和物种扩散模式, 并以此来解释生物分布格局和区系形式。这是因为扩散模式符合达尔文关于物种起始于一个局限地区的少数几个祖先的假设。地质学中盛行的大陆固定论又为生物扩散说提供了理论上的支持。虽然起源中心说并未经过事实的检验, 在生物地理学中却历来被视为一个无可置疑的自然法则。实际上, 所谓的“起源中心”往往是难以捉摸的, 甚至是随心所欲的。Cain(1943)曾对植物地理学研究中用来认定起源中心的 13 个准则进行审视, 结果发现竟然没有一个是可靠的。有些所谓的准则甚至是互相矛盾和抵触的, 如对起源中心的物种是更原始还是更进步这样一个核心问题就众说纷纭, 一直没有取得一致的认识(Hennig, 1966; Darlington, 1957; Simpson, 1940 等)。据 Humphries(1981), 几乎地球上所有较大的陆块, 都曾被认为有可能是 *Nothofagus* 属的起源中心。

在本世纪二十年代末 A. Wegener 提倡大陆飘移说, 其后 Du Toit(1937)等又发展和丰富了这一学说, 对传统的扩散说进行了冲击。然而, 在当时无论在地质学或是在生物学领域中都还不具备发展活动论和隔离分化学说的客观条件。因此, 在相当长的一段时间里, 扩散说仍然占据着主导地位。即使像 A. Takhtajan(1969)和 R. Florin(1963)这样杰出的植物学家和古植物学家以及 W. Hennig(1966)那样在生物系统发育理论方面做出了革命性贡献的学者, 在历史生物地理学方面也都还不免是“扩散论者”。当时生物地理学家们关心和争论的问题是生物的扩散和迁徙的方式和途径。对于远隔重洋的生物, 人们普遍相信它们是通过断断续续连接大陆的岛链、地峡或陆桥等(Simpson, 1940; Van Steenis, 1962)以走廊式、过滤器式和抽奖(sweepstake)式等方式来传播和扩散的。扩散说虽然颇为引人入胜而且也不乏依据, 但认为扩散对生物分布总体格局的形成具有决定性的意义是缺乏充分的说服力的。扩散说的一个主要缺点是它并没有形成一个严密的方法论以便对扩散的方向和次数加以说明和检验。正如 Platnick 和 Nelson(1987)所说: 似乎任何生物分布格局都可以用扩散来解释, 只要我们假设足够多的扩散事件。

随着地质学中洋底扩张和板块学说的问世和生物学中分支系统学的兴起, 人们又重新审视了生物地理学的基础理论问题。经过 L. Croizat, D. E. Rosen, N. Platnick, G. Nelson, D. R. Brooks 和 E. Wiley 等多年的探索和研讨, 以隔离分化为核心的全新的生物地理学说终于问世, 再次猛烈地冲击了传统的起源中心说和扩散学说。

隔离分化学者认为生物分布的总体格局和区系的形成是生物进化和地史事件综合作用的结果。生物分布主要是环境变动的反映。扩散说通常只是试图去解释某一特定类群的分布, 而隔离分化学说却力求说明尽可能多类群的分布现象, 也就是去寻找生物分布的共同格局和轨迹(所谓总合轨迹或总合界域 generalized track)。按照 Wiley(1987)的定义, 隔离分化生物地理学是通过寻找居住在某些生物区系的生物的共同进化历史和共同分布格局来研究生物区系的相互关系和历史的一种方法。和扩散说不同的是隔离分

化学说有一套系统完整的工作方法。首先它是建立在生物系统发育分析的基础之上的。应用分支系统学对分布在不同地区某类生物彼此之间的亲疏关系进行分析,确定它们在系统发育中的位置。然后,加上分布资料用相关生物的生存地区来替换分支图中的生物类元,形成地区分支图,再通过对多个类群的地区分支图的比较,来寻找影响这些不同类群进化和分布的共同和普遍的因素,即隔离分化事件。不同生物类群地理分布的叠合现象,为生物地理区系的形成和变迁提供了可靠的检验依据。隔离分化学说和扩散说一个明显不同之处就在于它的结论的可检验性和可重复性。

隔离分化生物地理学者们承认生物地理格局主要是由隔离分化形成的,但并不否定扩散。他们也认识到生物区系的扩散、种的扩散及长距离扩散的现实性,并且还提出了像总合界域的交叉和单系类群内的同域性等辨识和检验扩散的依据(Croizat, 1974; Platnick and Nelson, 1978; Wiley, 1988 等)。

隔离分化学说的兴起为长期以来充斥着起源中心论和扩散说的沉闷的生物地理学带来了一股清新之风。人们开始摆脱种种先验的假设,把生物地理学研究置于科学的基础之上。无疑,隔离分化生物地理学在研究物种形成(如异域成种等)的机制、生物多样性的缘由、生物的协同进化、生态系统和群落的演替进化以及生物区系的形成和变迁等理论和实际问题上都具有重大的意义,对相关的地质事件、板块运动和古地理重建的研究也可提供可靠的依据。

目前隔离分化生物地理学在理论上已趋于成熟,并日益广泛地被应用于实际研究中。不过,由于种种的限制,这方面比较系统的工作还不是很多。首先,隔离分化学需要以多个不同类群的系统发育分析作为依据,而已经进行了系统发育分析的类群还相当有限,因为这样的分析需要十分齐全的分类以排除并系类群的存在。另外,地质历史复杂程度对正确恢复历史生物地理过程也有很大影响。某些地区的板块或地体多次拼合、碰撞和分裂,搀杂以生物的分化成种、扩散和绝灭等等事件,往往使分析变得十分困难。当然,这些都是行进中的问题,可以在今后方法上 and 工作中加以改进和完善。隔离分化生物地理学本身也还在继续发展之中。目前较多地集中在对研究方法的探讨,如采用协法和还是简约法,以及计算机程序的开发上。

隔离分化学说虽然在生物地理学中独树一帜,提出了一整套的科学理论和方法论,促进该学科发生了革命性的变化,但在一些理论和概念上也还存在着分歧和争议。诸如:如何正确认识化石在恢复历史生物地理面貌中的价值;扩散的正确含义以及它对生物分布格局形成的影响;甚至在像起源中心和扩散中心等问题上也还有不同的认识和观点。另外,在当前生物地理学领域里还活跃着和隔离分化说有着密切关联的泛生物地理学。两者在发展过程中,也将会相互影响和促进。

作为一个后学者,读了这本译文集后开始对新兴的隔离分化生物地理学的基本概念和观点有了一点认识和了解。这是需要感谢编译者的。他们在百忙中,不辞艰辛,一丝不苟,精心编译了这部篇幅巨大的译文集,令人感佩。特别是周明镇先生,不顾高龄病体,为提倡和传播新兴学说不遗余力,贡献出最后的一点精力。在周先生逝世一周年的日子里,谨在此表示深切的怀念和敬意。

## 参 考 文 献

- 戎嘉余、方宗杰等, 1990: 理论古生物文集。南京大学出版社。
- 殷鸿福等, 1988: 中国古地理学。中国地质大学出版社。
- Cain, S. A., 1943: Criteria for the indication of center of origin in plant geographical studies. *Torreyia*, **43**: 132—154.
- Darlington, P. J. jr., 1957: Zoogeography, the geographical distribution of animals. John Wiley and Sons, New York.
- Du Toit, A. L., 1937: Our wandering continents. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- Florin, R., 1963: The distribution of conifer and taxad genera in time and space. *Acta Horti Bergiani*, **20**(4): 121—312.
- Hennig, W., 1966: Phylogenetic systematics. University Illinois Press, Urbana.
- Humphries, C. F., 1981: Biogeographical methods and the southern beeches. In Forey, P. L. (ed.), The evolving biosphere.

pp. 283—297.

Platnick, N. I. and Nelson, G. J., 1978: A method of analysis for historical biogeography. *Syst. Zool.*, **27**, 1—16.

Simpson, G. G., 1940: Mammals and land bridges. *J. Washington Acad. Sci.*, **30**, 139—163.

Simpson, G. G., 1952: Probabilities of dispersal in geological time. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **99**, 163—176.

Takhtajan, A., 1969: Flowering plants. Origin and dispersal. Smithsonian Institution Press, Washington.

Van Steenis, C. G. G. J., 1962: The land-bridge theory in botany with particular reference to tropical plants. *Blumea*, **11**, 235—542.

Wiley, E. O., 1988: Phylogenetic systematics and vicariance biogeography. *Syst. Zool.*, **37**, 271—290.

[1996 年 9 月 5 日收到]