

生态动物地理学的近期趋势

——岛屿生物地理均衡论的启示

张荣祖

(中国科学院地理研究所, 北京 100101)

动物地理学自创始(19世纪后期达尔文—华莱斯时代)以来,一直偏重于历史动物地理学分支的研究。由赫瑟(R. Hesse)为主在本世纪初逐渐加强的生态动物地理学,一直处于次要的地位。近20多年来,情况有了改变,由郝钦申等^[1]开始的对动物在局部环境中分化的探讨,促进了有关竞争、天敌、互助等现象与动物分布关系的研究,对生态动物地理学的发展有很大的影响。其中影响最大的是麦克阿瑟和威尔申^[2]提出的岛屿生物地理均衡论(Dynamic Equilibrium Theory of Island Biogeography)。自提出以后,围绕对此学说的检验,修改和批评,成为当代生态动物地理学研究中争议最多,因而也是最活跃的领域。它启示着和激励着许多生态动物地理学基本问题的探讨,推动了动物地理学这一分支的发展。

岛屿生物地理学均衡说是一个预测模式(简称M-W模式)。它企图解释不同大小及离大陆(种源地)不同距离的岛屿上生物成分与种数的差异(图1)。这个模式基于一个自明之理,即任何孤立生态环境中的生物均处于新种迁入

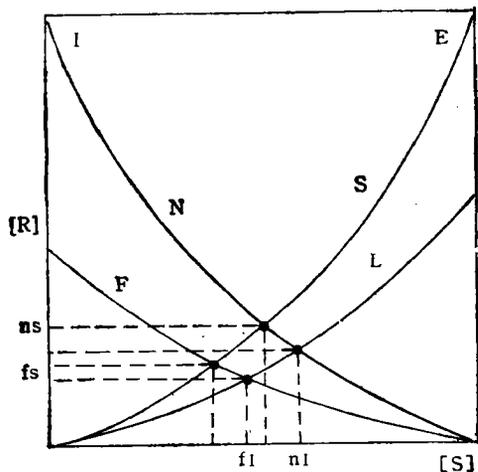


图1 麦克阿瑟—威尔申岛屿生物地理均衡模式
I 迁入率 E 绝灭率 [R] 转换率 [S] 种数 n 近
f 远 L 大 S 小 (说明见正文)

(I)和老种死亡(E)的均衡状态,在生态时间过程中,种的数目是恒定的,在地质时间过程中种数是逐渐增加的。其重要结论有以下几点(余类推):

1. 远离种源地岛屿 f 生物种数 [S] 少于离得近 n 的;

2. 小岛屿 S 上的种数比大岛屿 L 上的少;
3. 远离种源地岛屿 f 上达到均衡所需的时间比离种源地近的岛屿 n 长;

4. 又小又离种源地近的岛屿 n_s 生物种群转换率 [R] (组成变化) 高, 反之 f_l 则低。

因为这个模式所应用的各项变数比较容易取得, 还可进行干扰试验 (Perturbation experiment), 可以以较严谨的数据予以检验, 并且可以广泛地应用于各种类型的岛状分布环境 (湖, 山顶, 孤立林地, 公园等等)。甚至一个大洲也可视为一个岛屿。因而, 引起许多生物学家的兴趣。

近 20 多年来, 大量工作对此模式的检验持否定的结论远多于肯定的结论。现实的生物界是十分复杂的, 不同的类群表现了不同的分布类型, 各具不同的扩展能力, 种群结构及其动态也各异, 它们的需求与自身适应幅度亦不相同。不同的岛屿与岛状地的阻障程度, 现代生态条件及历史过程也各具特点, 绝不像 M-W 模式所概括的那么简单。这种过于简单的考虑还说明创建者认为迁入与绝灭过是一个高度的随机过程。而许多研究证明, 岛屿与岛状地生物类型的多样性不是杂乱无章的, 虽然有些未能解释, 看来具有随机性, 但大多数呈现高度的因果关系, 是规律发生可以预测的生物地理学过程。

M-W 模式的过于简单化, 曾遭到一些人的非议, 甚至是忿怒的指责。然而, 正如所有好的模式一样, M-W 模式是对非常复杂的岛屿生物分布现象的高度的概括。虽然, 对它检验的结果, 往往是否定的, 不能以它进行预测。然而, 此模式仍然继续十分成功地激励了许多研究, 究其原因, 可归纳以下几点:

1. 此 M-W 模式的重要性不在于对岛屿生物分布的正确解释, 而是由于它的启发性。它提供了对各种类型岛屿与岛状地生物群落中所发生的迁入, 绝灭和物种形成如何进行估价的概念与方法。

2. 此模式所推动的工作将过去一向偏重于分析分布类型、重建历史的生物地理学转向去探索决定生物组成、分化与分布的基本过程与

机制而开创了一个新的局面。

3. 此模式所建立的基本理论, 即两个相反过程一起源 (包括迁入与新种形成) 与绝灭的均衡, 为广泛的分析和解释各种类型岛屿与岛状地动物组成分化及其变化提供了一个基础。

4. M-W 模式提供了一个对其他许多重要生物地理学问题的出发点, 如迁入率与绝灭率因果性的程度, 种间相互影响的效应, 生态及历史因素如何通过迁入与绝灭过程产生影响, 遗传异差的效应与岛屿种群自身演替能力, 等等。

5. 此模式所建立的比较研究法, 可以用严谨的数据予以检验, 而不论其结果是否符合于模式, 重要的是可以依此对原有假设进行修定和建立新的理论。

以上所述, 说明 M-W 模式的成功, 不是由于它回答了多少问题, 而是它揭发了许多问题。因而, 人们对它的估价不是看它本身的正确性, 而是因为应用与检验它才得到了一些不同于原设想的正确结论。事实上, 近期一些生物地理学研究的进展主要是归功于对 M-W 模式的否定与修改, 而不是肯定。有一句话, 有趣地形容了它的价值, “一个模式是一个谎言而已, 但它却帮助人们揭发了真理” (Brown 1986)。

对生物地理均衡论的贡献是不可低估的, 二十多年来, 在生物地理学领域中基于这个理论或假说所开展的许多 (不限于真正岛屿, 而是包括许多岛状环境) 研究, 是对模式的检验与修订, 而不是基于不同观点的教条式的争论, 而其影响的范围, 远远超出岛屿生物地理学本身, 这意味着开拓了生物地理学的一个新阶段, 可以从以下几个方面予以衡量:

1. M-W 模式所探讨的基本问题, 实际上是一个生物进化问题, 它涉及地理孤立与成种及种群变化的基本机制。回顾历史, 岛屿物种的分化曾启发了达尔文及华莱斯的进化思想, 近代著名生物学家麦尔 (E. Mayr)、达林顿 (P. J. Darlington) 也对岛屿生物分布有浓厚的兴趣。麦、韦两氏提出的岛屿生物学均衡说所引起的广泛注意, 也反映了岛屿与岛状地在进化、生态和生物地理学研究上的潜力。

2. 此模式提的基本观点, 还可应用于探讨整个大陆。虽大陆生物界所发生的区系演化, 其外源性 (Allochthonous) 与自源性 (Autochthonous) 的相互交错, 成种与辐射, 绝灭与发生等及其与环境时、空因素的关系十分复杂, 但其基本问题也是岛屿生物地理均衡说所提出的“均衡与否”的问题。因而, M-W 模式提供了一个进行修订与发展的基础。一些以大陆为单元所进行的关于种(属)的多度与分布面积; 种(属)多度与动物体积; 特有种指标与动物体积的相关研究, 提供了许多环境因素效应的信息。但更重要的是这些信息包含了许多问题, 开拓了许多值得进一步探索课题, 如从多样性、面积的相关分析即可诱导出以下的问题 (Anderson 1984):

- (1) 为什么不同的类群有不同的种数?
- (2) 为什么各个类群的种数恰恰是如此, 不多也不少?
- (3) 为什么不同地区种的多度不同?
- (4) 为什么大陆动物区系在一定地区内不同类群的百分比不同?
- (5) 为什么在小面积内种数比大面积多?
- (6) 如何估价对特殊情况特别解释的意义?
- (7) 能不能建立一些普遍性的模式?

假使这类相关分析是多变量的, 还可引出更多的问题。然而, 即使上述举例的问题, 能够给予满意回答的并不多。因而激励着人们的继续探索。这主要归功于 M-W 模式的启示。

3. M-W 模式及其所揭发的问题在自然保护区事业的实践中, 具有十分重要的意义。例如, 如何保证物种在自然保护区中的多样性及其实际承载力的问题。这一方面涉及种群的遗传机制, 另一方面涉及自然保护区合理的面积。在澳大利亚, 通过对山顶荒漠残留哺乳动物多样性的研究, 建议为保护这些动物保护区不能少于 500km², 否则将在最近历史期间很快地大量丧失其特有种类 (Kitchener 1980)。虽然面积的概念过于简单, 没有考虑栖息地的类型, 但面积与种类多样性的相关是明显的, 为确保濒危

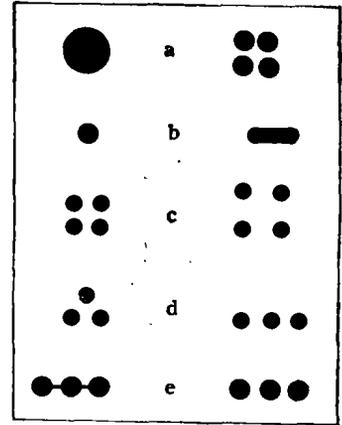


图2 自然保护区布局最佳设计的生物地理学原则: 左列优于右列
(转引自 Simberloff 1988)

动物曾提出一个魔术似的数字——最小成活数 MVP, 即 50/500 (近交衰退极限数/基因变异丧失极限数, Shaffer 1981)。这个孤立的来自果蝇实验的数字与复杂的自然界中的实际情况是否相似, 涉及自然保护区面积及其内涵即栖息地的可适性, 种间关系及群落结构等问题。又如, 关于自然保护区布局与周围环境关系问题, 即著名的 SLOSS (单个大面积还是几个小面积) 争论。从生物地理学角度, 自然保护区这类岛状地的合理布局, 其原则是大的, 圆形的, 相近的, 相连的要比几个小的、长形的、隔得远的不相连的要好 (图 2)。自然保护区岛状地的出现, 引起一系列生物地理学问题, 其核心是这些岛状地中种群遗传机制—群落自身回弹力与岛状地自身及其周围环境的关系, 基本上也是如何控制迁入与绝灭的问题。这方面的研究还刚刚开始。岛屿生物地理均衡学说, 打开了这个广阔而迫切要求生物学支援的领域 (Simberloff 1988)。

除上述, 此文还必须作以下的补充。对于动物形态, 生态, 生理及分布特征等区域变异现象, 一直是生态动物地理学的中心课题。近期工作表明, 自上世纪末贝尔格曼 (C. Bergmann) 及阿仑 (J. A. Allen) 定律问世以来, 在这方面有了明显的进步, 例如对某些鸟类的研究, 揭发了基础代谢自我调节能力的极限是分布的主

要限制因素 (Root 1988)。又如对爬行类的研究表明体鳞大小及表皮面积与动物体内热能及水分的调节有关 (Soule 等 1972)。遗传学指标近期愈来愈多地被采用于此类研究, 一些研究表明地理亚种的分化在染色体数目, 等位基因类型, 基因-酶系统及双倍体数目等指标上均有反映, 但有些研究则发现缺乏明显的相关。这类小进化过程与地理与分化关系的研究, 尚处方兴未艾的阶段。

最后, 还值得提出, 近期生态动物地理的发展, 进一步表明生态地理学现象往往受到历史因素的干扰, 对动物分布及地理分化的完满解释必需依赖历史与生态的综合手段, 历史动物地理学与生态动物地理学的相互结合永远是必要的。在历史生物地理学方面。近期出现的分衍生物地理学 (Vicariance Biogeography) 其原理与方法也有了明显的进步¹, 这就为这一学科历史与生态这两大方面的相互促进与综合探讨, 创造了有利条件。

参 考 文 献

- [1] Anderson S. 1984 Areography of North American Fishes, Amphibians, and Reptiles. *Am. Museum Novitates*. 2802: 1—16.
- [2] Brown J. H. 1986 Two decades of Interaction between the MacArthur-Wilson model and the complexities of mammalian distributions. *Biological Journal of the Linnean Society*. 28: 231—251.
- [3] Hutchison G. E. 1959 Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *Am. Nat.* 93: 145—159.
- [4] Kitchener D. J., Chapman, A., Muir, B. G., & Palmer, M., 1980 The conservation value for mammals of reserves in the Western Australian wheat-belt. *Biological Conservation* 18: 197—207.
- [5] MacArthur R. H. Wilson E. O. 1963 An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17: 373—387.
- [6] ———— 1967 The theory of island biogeography. Monographs in Population Biology. No. 1 Princeton, N. J., Princeton University, Press 1—203.
- [7] Root T. 1988 Energy constraints on avian distributions and abundances. *Ecology* 69(2): 330—339.
- [8] Shaffer M. L. 1981 Minimum population sizes for species conservation. *Bioscience* 31: 131—134.
- [9] Simberloff D. 1988 The contribution of population and community biology to conservation Science. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 473—511.
- [10] Soule N. Kergoat W. C. 1972 On the climatic determination of scale size in a lizard. *Syst. Zool.* 21(1): 97—105.
- [1] Anderson S. 1984 Areography of North American