

生物地理学 (二)

Nelson, G. Platnick, N. I.

(American Museum of Natural History, U. S. A.)

三、生物地理学的数种研究方法

分支图解 (Cladogram)

要分析生物地理学的模式必需先确定：有哪几类生物，以及这几类生物之间的亲缘关系。这可以用一个分支图解(图4)来表示。假设有4个分类阶元，它们之间的亲缘关系如下：分类阶元3和4之间的亲缘较之与分类阶元1或2更近；分类阶元2、3和4之间又较与1更近。这一图解表明存在两组分类阶元：一组只包括3和4；而另一组包括2、3和4。

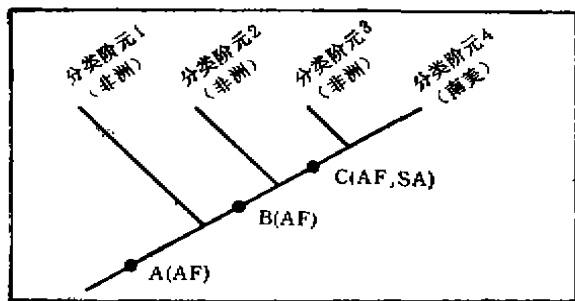


图4 四个分类阶元的图解。其中3个阶元见于非洲，1个见于南美洲。A、B和C代表祖先种，假设它们分布在非洲(AF)和南美洲(SA)

作分支图解要根据这些类群独有的特征。在图4中，第3、4分类阶元这一组的特征是两个阶元共有的，但在第1、2分类阶元中没有。同样，第2、3、4分类阶元这一组的共有的特征，在分类阶元1中是没有的。如果每一组所独有的特征可以说明一个共同的祖先，那么分支图解亦可阐明进化的关系。图4中的图解可用来说明分类阶元3和4有一个共同祖先(C)，但它不是分类阶元1或2的祖先；同样

地，2、3、4有一个共同祖先(B)，但它不是1的祖先。

为了说明分支图解在生物地理学中的应用，我们来检验一下波科克(Pocock, R. I.)在1903年发表的对蜘蛛分布的一项研究。波科克是华莱士的同时代人，他选择直螯蛛及其近缘种类(原蛛类蜘蛛)。他认为原蛛类蜘蛛很少飞航¹⁾，所以“一般地说这类蜘蛛最适于作为例子来说明地理分布”。

递进规则 (Progression rule)

波科克在他的研究中希望确定原蛛类蜘蛛的起源中心，它们从这些中心扩散出去。他写道：“我们应该可以找到始终生活在发生地的原始类群，远离起源中心的特化的类群，以及由于迁到其他地区，因生存条件改变而引起的变异。”波科克为了找到“原始类型”的生活地，使用了今天称之为递进规则的原则。

应用递进规则时，从分支图解的顶端向后推，把共同祖先的分布范围分清。如果后裔的分布区确实不重叠，这些分布区加起来就是共同祖先可能的分布范围。如确实重叠，则删去非共有的因子。以图4的4个分类阶元为例：分类阶元1、2和3发生在非洲，4见于南美洲。分类阶元3和4的分布不重叠，其祖先C的可能分布地就是非洲加上南美。至于祖先B，它的一个后裔(分类阶元2)在非洲，另一个后裔(祖先C)既在非洲，又在南美。非洲是重叠

1) 飞航是许多蜘蛛扩散的手段。蜘蛛先爬到植株的顶端，从纺器放出一束丝，当有风时，它步足上的爪松开，风带动蛛丝，蜘蛛随之升入空中，可能飘很远一段距离才落下来。能飞航的蜘蛛一般为广分布种。

的,而南美并不是共有的地区。把南美排除,祖先 B 的分布定为非洲。祖先 A 的两个后裔(分类阶元 I 和祖先 B)都在非洲,因此它的分布在非洲。用递进规则分析,我们得出结论为:祖先 A 只存在于非洲,这一类群作为一个整体起源于非洲,而祖先 C 从非洲扩散到南美洲。

不使用递进规则,分支图解不能说明祖先种的分布及这一类群的地理史。应用递进规则表明可能存在的一个地理史:假如后继的祖先(例如图 4 中的 B 和 C)的分布不同,可以表明它们灭绝了或扩散了。当然这并不是说递进规则所表明的历史一定正确。

波科克应用递进规则研究一类奇特的蜘蛛。它们还保留一些极原始的特征,如腹部背面仍有分节的背板(图 5, 7)。这类蜘蛛属于原蛛亚目中的地蛛类。波科克当时知道的地蛛类共有 6 个属,他认为这 6 属“在特化过程中有一个从低到高的系列,自六尾蛛属 *Hexura* (此属的前面为长尾蛛科 *Dipluridae*) 经过穴蛛科 *Antrodiaetidae*, 到地蛛属 *Atypus*, 最后到达的顶点是所有属中最特化的硬皮地蛛属 *Calommata*。”

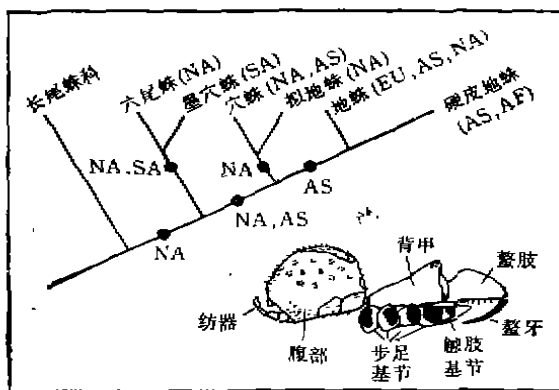


图 5 上图: 波科克关于北美 (NA)、欧洲 (EU)、亚洲 (AS)、非洲 (AF) 和南美洲 (SA) 的地蛛类原蛛的 6 个属的亲缘关系的概念

下图: 地蛛 *Atypus* 的侧面观(附肢未画)

图 5 的分支图解反映了波科克关于这几类蜘蛛的亲缘关系的概念。波科克论述了这些蜘蛛的分布, 他写道: “很明显, 6 个属中有 3 属

(六尾蛛, 墨穴蛛 *Mecicobothrium*, 拟地蛛 *Atypoides*) 是西半球(美洲)所特有的, 有两个属(穴蛛 *Antrodiaetus*, 地蛛)在东半球和西半球都常见, 而只有一属, 即硬皮地蛛为东半球所特有。换言之, 最原始的属都在美洲; 一属(穴蛛)往外扩展最远只到日本; 而最特化的地蛛科 *Atypidae* 的两个属(地蛛和硬皮地蛛)从东往西遍及东半球, 其中的地蛛属一直到西半球的最东部。用递进规则分析图 5 的分支图解, 说明北美是起源的中心。波科克得出结论为: “北美有可能是这一部分原蛛的故土。”

但是, 如所依据的资料不同, 递进规则也可以得出不同的起源中心。新的发现可以使资料起变化, 例如: (1) 已知的分类阶元在新的地区又有发现; (2) 发现了从前不知道的分类阶元; 以及 (3) 发现以前对亲缘关系的解释有误。以这里提到的地蛛类为例, 自波科克以来它们的分布范围没有明显的扩展, 但我们知道的属却增加了四个(图 6)。新增的属没有使分布图发生引人注目的变化: 递进规则仍然表明北美是起源的中心。但是自 1903 年以来, 对生物学亲缘的评定却有引人注目的变化。现代把这几类蜘蛛按照与波科克完全相反的方式加以组合(图 7)。有趣的是, 尽管分支图解作了修正, 应用递进规则仍然表明北美是地蛛类的起源中心(比较图 5 和图 7)。

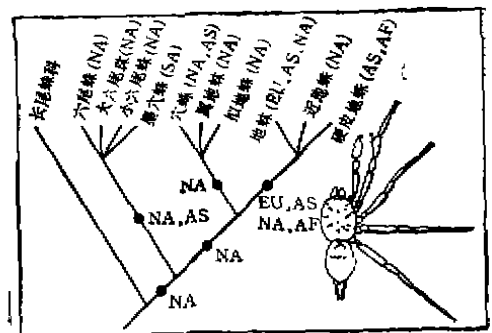


图 6 上图: 图 5 的分支图解中加上波科克时代不知道的属: 大六尾蛛 *Megahexura*, 小六尾蛛 *Hexurella*, 翼地蛛 *Aliatypus* 和近地蛛 *Sphodros*。

下图: 穴蛛 *Antrodiaetus* 雌蛛的背面观, 左侧附肢未画

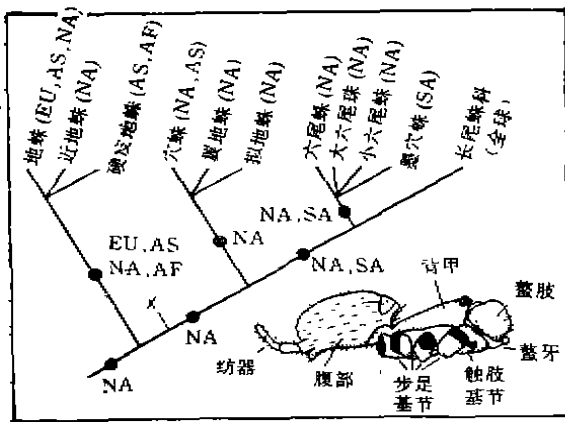


图7 上图：地蛛类原蛛的修订后的分支图解。与图6相比较，可以注意到：图6中六尾蛛与地蛛的亲缘较之与长尾蛛科的亲缘更近（六尾蛛与地蛛有一共同祖先，这一祖先不是长尾蛛科的祖先），但本图解中六尾蛛与长尾蛛科亲缘最近。

下图：雄性墨穴蛛 *Mecicoboshrum* 的侧面观，附肢手画

这个例子说明即使用于不同的资料，递进规则也得出同样的起源中心。这种一致性使我们相信递进规则是一个好的原则，能得出好的结果。但事实上规则和规则所提出的结果都是有疑问的。帕特森 (Patterson, C. 1981) 指出，递进规则对新的分类阶元(尤其是化石的分类阶元)的发现过份敏感。举例来说，假设在非洲发现一化石蜘蛛，而根据其特征应放在分支图解的X点上(图7)。整个类群的起源中心就将扩大，既包括北美，又包括非洲。帕特森由此得出结论：对于有重要化石记录的任何类群，递进规则都把化石所在地(古生物学家选作研究的地区)说成起源中心。换句话说，递进规则带有偏见。

更重要的是，递进规则在没有发生扩散的场合也解释为从一个起源中心扩散。为了论证，我们假定图4中祖先A和B真的曾在非洲和南美都有过分布，并假定分类阶元1到4目前分布的真正解释是由于离散而不是扩散。递进规则只把非洲当作祖先A和B的分布区，而解释为从非洲扩散到南美。可见递进规则倾向于：离散的解释不是真实的，而扩散的解释是对的。

四、以离散还是扩散进行解释的抉择

一个类群的分布是由于离散还是仅仅因为扩散的缘故，我们对此应如何作出抉择？除了递进规则，还有许多方法可以确定起源中心和扩散的途径。有一个常用的方法建立在分类学的多样性的基础上：分类阶元多样性最大的地区是起源的中心，而较近开拓的地区则多样性较小。

以原蛛类中的另一个类群——四纺蛛科 *Migidae* 为例来看。四纺蛛科的种类在原蛛类中不同一般，它们的眼大而左右间隔远(图8)，并且栖居于树上。四纺蛛为经典的冈瓦那大陆分布，见于澳大利亚、塔斯马尼亚、新西兰、新喀里多尼亚、智利、阿根廷、南非和马达加斯加(图8)。在马达加斯加它的多样性最明显，有5个土著的属。这样，根据多样性原则马达加斯加为起源中心。马达加斯加的5个属中有4属隶属于一个土著的亚科，它就无助于我们探究其扩散的路线。但是第5个属所隶属的亚科中，有的种类分布在澳大利亚和南美，但不分布在非洲。这样得出图9a中表示的扩散历史。一

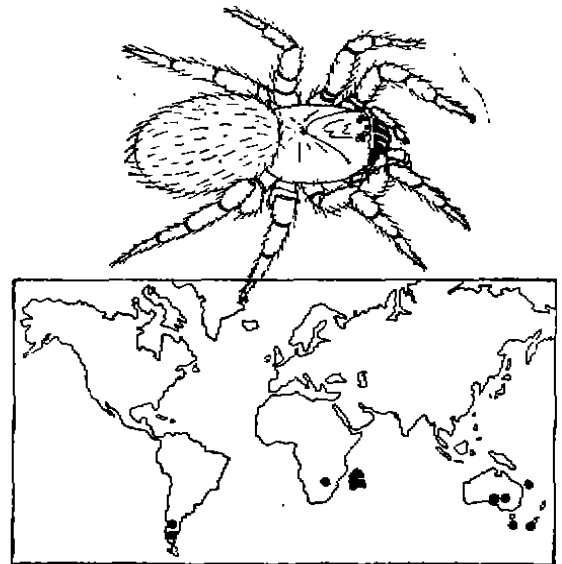


图8 上图，四纺蛛雌蛛

下图，四纺蛛的三个亚科的分布：四纺蛛亚科 *Miginae* (圆点)，拟四纺蛛科 *Paramiginae* (三角)，和蟹附蛛亚科 *Calathotarsinae* (方块)。马达加斯加岛深色

共扩散 4 次(图 9a): (1) 从马达加斯加到澳大利亚;(2)从澳大利亚到新西兰;(3)从新西兰到南美;以及(4)从南美到非洲。由此我们得出图 9b 的分支图解: 如果非洲的四纺蛛来自南美的祖先, 我们可以假设非洲的分类阶元的最近的亲缘在南美(图 9b 中的 3)。同样地, 如果南美的四纺蛛是从新西兰的祖先衍生而来, 我们可以料想现在南美和非洲的本地种的最近的亲缘在新西兰(图 9b 中的 2), 以此类推。所以, 我们可以先做扩散的解释(图 9a), 并由此得出生物学亲缘关系的图解(图 9b)。

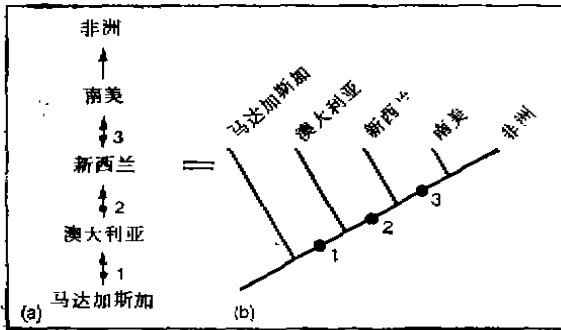


图 9 (a) 四纺蛛科的扩散。

(b) 这一扩散表明的分支图解。三次扩散(1—3)把开拓区(如非洲)的分类阶元和起源区(如南美)的分类阶元联系起来。三次扩散与图解中的祖先 1—3 在逻辑上是相当的

离散也可以作为绘制分支图解的基础, 这样就可对两种解释进行比较。我们假设现在四纺蛛的分布是由于地质年代大陆的移动, 也就是说, 是由于大块陆地的扩散而不是动物的扩散。我们可以认为蜘蛛地方种的亲缘可以反映大陆隔离的时序。这五大块陆地据信约在一亿年前一直连成一块冈瓦那大陆。这块超级大陆后来分成两部分: 一块包括非洲、马达加斯加和印度; 另一块包括澳大利亚、新西兰、南美和南极洲。后来这两块大陆各自再分。这些后来发生的情况的常规的解释如图 10 的分支图解所示。

用离散来解释分布, 所得到的图解包括三次分裂。每次都可以看作是由 2 个或更多的地域组成的一组。例如分成非洲和马达加斯加的

一块大陆, 可以看作为由非洲加上马达加斯加(图 10 中的 6)的一个组。同样, 标以 5 的组分分裂为由新西兰、澳大利亚和南美组成的一组, 而标以 4 的组分形成的一组只包含澳大利亚和南美。

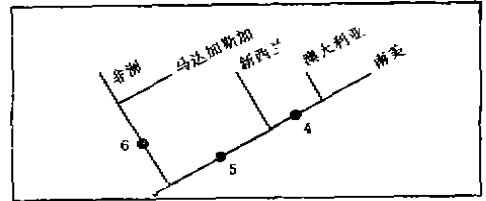


图 10 冈瓦那大陆散开的图解。

最初的分裂产生 6 (非洲+马达加斯加) 和 5 (新西兰+澳大利亚+南美)。标以 6 的区后来分成非洲和马达加斯加。标以 5 的区后来分成新西兰和 4。标以 4 的区后来分成澳大利亚和南美

把图 9 和图 10 加以比较, 表明各包括三部分, 但有区别。例如, 扩散的分支图解中, 南美和非洲为一组(图 9 中 3), 而离散图解中把南美和澳大利亚合为一组(图 10 中 4)。因为分支图解中所有成分都不相同, 必定有一个图解是对的, 一个是错的。如果我们能确定哪一个图解是对的, 我们一定有在这种场合评定离散和扩散解释的真实性的某些依据。

没有发表过一种四纺蛛分支图解是建立在对性状(这些性状对各个不同的属都是特有的)的详细分析的基础上的。目前最多只能绘制一张反映四纺蛛科现代分类的分支图解(图 11)。图解中表明这一科分成三个亚科(P, C 和 M)。拟四纺蛛亚科 Paramiginae (P) 包括马达加斯加的 4 个地方属。篮附蛛亚科 Calathotarsinae (C, 组分 7) 包括马达加斯加一个地方属, 澳大利亚一个地方属、南美一个地方属, 还有一个属(组分 4) 在南美和澳大利亚两地。最后, 四纺蛛亚科 Miginae (M, 组分 1) 包括非洲 2 个地方属, 以及广泛分布于澳大利亚、新西兰和南美洲的一个属(组分 5)。

如果我们以分类分支图解(图 11)作为标准, 把它与扩散(图 9)和离散分支图解(图 10)作一比较。分类图解有 1, 4, 5 和 7 四个组分。

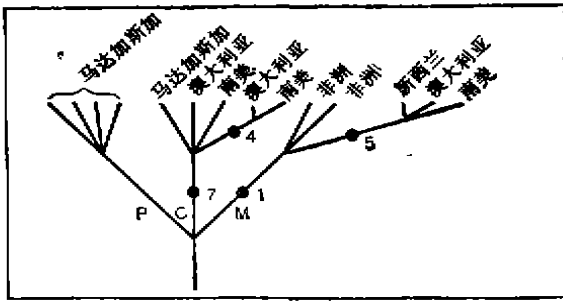


图 11 据四纺蛛科目前分类而作的分支图解。
四纺蛛科包括三个亚科：四纺蛛亚科 (M)，拟四纺蛛亚科 (P)，和篮附蛛亚科 (C)

组分 1 亦见于扩散图解；组分 4 和 5 亦见于离散图解；组分 7 在离散和扩散图解中都没有。我们可归纳为以下的结果：扩散：1 个(分类)组分支支持，3 个不支持；离散：2 个(分类)组分支支持，2 个不支持。

上述结果虽不明确，但为评价两种解释提供了一个基础。因为离散解释较扩散解释发生矛盾的次数较少，根据手头的资料，离散的解釋可以认为较为可取。但离散的解釋每当得到分类分支图解的支持，它仍有矛盾。虽则离散的解釋更可取，但不能说得到很好的证实。当然，分类分支图解本身可能有错。为了作出这一科的精确的图解需要进一步的分类学研究，这一研究可能会提供比目前所能得到的更明确的结果。

波科克在 1903 年对四纺蛛的扩散提出了一个有趣的解释。他相信四纺蛛科在马达加斯加岛分出去以前就已发生在非洲区。四纺蛛从

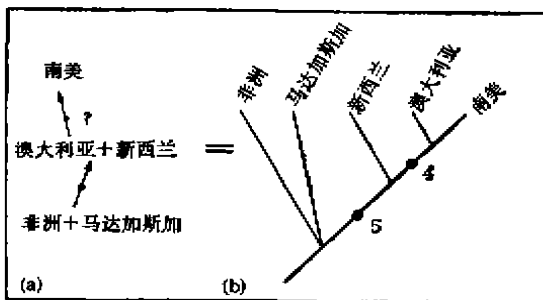


图 12 (a) 波科克提出的四纺蛛科扩散的解释。
(b) 根据波科克的解释所作的分支图解

非洲扩散到澳大利亚和新西兰，并从澳洲到南美(图 12a)。波科克没有说明怎样扩散的。由于四纺蛛栖居在树上，可以想象通过漂木从一洲扩散到另一洲。正如有一位蜘蛛学者所指出的：“如果树木中已经有了一种树栖原蛛的洞穴，整棵树离开陆地并能浮在水上，那么树内怀卵的雌蛛在漂木旅程中是能活下来的。”

从波科克的扩散解释(图 12a)我们还可以绘出另一个分支图解(图 12b)。他的解释包括两次扩散：较早的一次从非洲加上马达加斯加(5)，较晚的一次从澳大利亚扩散(4)。较早的扩散是图解中的 5，因为 5 把新西兰、澳大利亚和南美加以组合。较晚的扩散是图解中的 4，因为 4 把澳大利亚和南美组合在一起。有意思的是波科克的扩散图解(图 12b)包括了前面所考虑的离散图解(图 10)中三个组分中的两个。所以，波科克用扩散作出的解释与根据大陆漂浮理论而得出的离散的解釋完全一致。我们如果接受波科克的分支图解(图 12b)作为替换标准来取代分类分支图解(图 11)，我们可以重复前面对扩散(图 9)和离散(图 10)之间的比较，并归纳成如下的结果：

扩散：支持的组分(波科克模式) 0 个，不支持的 2 个；

离散：支持的组分(波科克模式) 2 个，不支持的 0 个。

在这一例子中，其结果更明确地支持离散的解釋。假如这个结果有充分的意义，那么波科克的扩散解释较之现有的这类蜘蛛的分类更为正确地表明了分类阶元之间的亲缘关系。

生物学的分类并不总是为表明亲缘关系(自然的分类系统)的。分类常常只是为了鉴定(人为的分类系统)的方便。有理由推测在波科克的扩散解释中确立了一个自然分类系统；不然，就难以解释波科克的扩散分支图解和离散分支图解之间的一致性。

这样的一致性可能只是由于碰巧，这种很小的概率是可以计算得出的。首先，波科克的分支图解中(图 12b) 澳大利亚和南美组合，而不是其他配对的地区(见图 10)。5 个地区有 10

种配对法，所以这种特定的配对概率是十分之一，即 0.1。其次，考虑到澳大利亚加上南美是和新西兰组合，而不是和非洲或马达加斯加组合（图 12b）。因为有 3 个地区可能与澳大利亚加上南美组合，所以这一组合的概率是三种组合中的一种，即 0.33。把这两种测算合起来 (0.1×0.33)，得出总的概率为 0.033，即三十分之一。这样小的概率可作为依据以表明波科克的分支图解与离散分支图解吻合，并非全是碰巧。一种可能性是组分 4 和 5 反映了蜘蛛的这些分类阶元之间真实的亲缘关系。只有未来的研究才能告诉我们是否是这样。如果我们假定这些亲缘关系是真的，它们又意味着什么？

五、地理学一致性

扩散和离散的解释有一点不同处我们尚未提到。这就是它们的概括性不同。扩散解释是为了说明一个特定类群(如四纺蛛科)的地理分布；而离散则想要说明许多类群的分布，四纺蛛只是其中的一个例子。评价这两种解释实际上是评价生物分布的因果关系：许多不同类群中

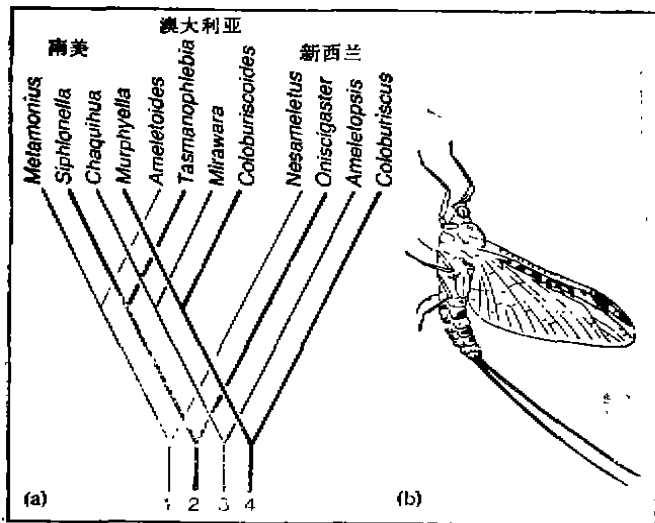


图 13 (a) 四个分支图解表明四类蜘蛛的地理学一致性
(b) 蜘蛛的侧面观

的每一个类群的分布真的各有不同的原因(扩散)? 或者,许多不同类群分布的相似性出于一个原因,即离散。

在扩散解释中,重要的因素是一个特定类群的扩散方式。大象漫游,鸟类飞翔,鱼类游泳以及蕨类的孢子被风吹散。扩散的方式因类群而异。只有在特定的场合,如当我们相信有适当的扩散方式时(例如上面提到的漂浮的蜘蛛),扩散的解释才是可信的。所以,对一类蜘蛛似乎是可信的一个解释,对一类鸟就可能是不可信的。扩散解释的概括性仅限于扩散方式

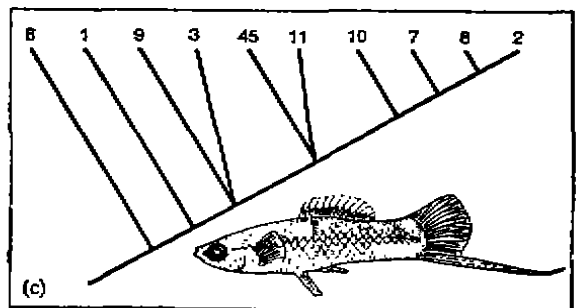
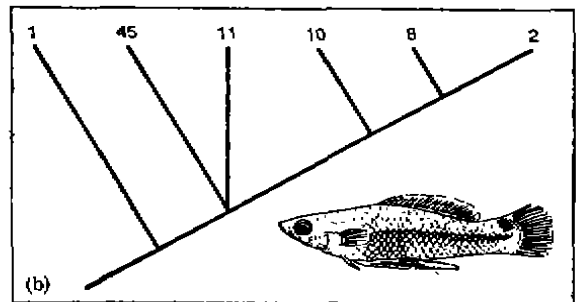
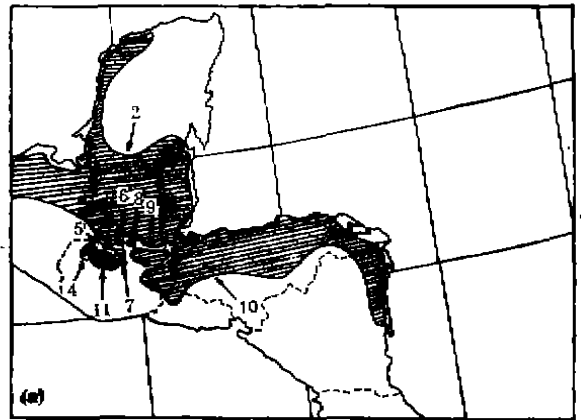


图 14 (a) 中美洲地方性的 9 个区。
(b) 6 个区的分支图解,在这 6 个区有土著的异雄鳉 *Heterandria* 和剑尾鳉 *Xiphophorus*;右下方是一条异雄鳉雄鱼。
(c) 两个属的合并分支图解;右下方是一条剑尾鳉雄鱼

相似的一些类群。

就离散解释而言,扩散方式本身并不重要。离散的成因在于地理学和生态学的改变,这种改变影响到生物的许多类群,而这些类群的扩散方式并不相同。因而蜘蛛分布的离散解释(图 10)亦可应用于在非洲、马达加斯加、新西兰、澳大利亚和南美有土著分类阶元的所有其他类群。在离散解释,每一类群的分支图解必需与大块陆地的相互关系相一致,如图 10 中的这一特定的图解所表明的那样。不同类群的分支图解的一致性称之为地理学一致性。

地理学一致性在目前尚不是一个已确定的事实而是一个论点。现在正在探究不同生物类群的分布为何会一致的。如果一致性是规律而不是例外,这一发现将是有利于离散解释的重要证据。

有关一致性的研究至今仅有数例。埃德蒙兹(Edmunds, 1981)研究了南部大陆的蜉蝣。他发现在两个科内有 4 个亚群,这些类群中有澳大利亚、新西兰和南美洲南部的本地分类阶元。在每一亚群中,澳大利亚和南美的分类阶元之间的亲缘较近,而与新西兰的分类阶元亲缘较远(图 13)。组分 4(图 10)在埃德蒙兹的 4 个图解中都出现,这个完全一致性的例子不可能只是由于机遇。

罗森(Rosen, 1978)在一项意义更深远的研究中,对在墨西哥和中美洲 11 个淡水区域的两属土著的卵胎生鱼的种类作出分支图解(图 14a)。他比较了 11 个地区的每一个属的分支图,发现它们有 6 个一致;就是说,在 11 个区中,分支图在 6 个区相吻合(图 14b)。对这两个图的进一步分析表明:尽管分支图在另 5 个区有不同,但并非不一致。所以,这两个图解可以合成一个(图 14c),这个图解可以提供有关亲缘关系较多的信息,并可在今后的研究中加入以检验。

埃德蒙兹和罗森的研究说明不论地理范围的大小,也就是说,对于洲际或洲内的分布,一致性是常规。今后的研究如果得出同样的结果,生物学分布将比我们通常想象的更有条理。

这一发现会形成对生物世界稍微新一些的不同观点。它对生物地理学历史中长期存在的一些问题(例如生物地理区的观念)亦会带来一线光明。

六、生物地理区

生物地理区的观念由来已久。最早康多勒(1820)提出 20 个区,包括澳大利亚区、南非区、智利区、西伯利亚区、印度区、东欧区等。后来莱伊尔(1832)评述道:“康多勒列举了 20 个大的植物区,这些区生长有当地的植物。其中有许多区虽然包含着其他区共有的许多种植物,有时甚至是很遥远的地方也有的种,但总的说来,界线划定之清晰程度令人惊讶。建立这些观点所依赖的证据也未曾受到过实质的挑战,因为它们已经经历七、八万种植物的检验。”康多勒后来(1838)把他的地区名录扩大到 40 个这样的区,主要是由于补加了岛屿区,如马达加斯加、新西兰、新喀里多尼亚和夏威夷等。但是在康多勒提出这两张名单的期间内,英语国家的生物学家作了不同的尝试。他们试图把世界分成少数的区。到 1876 年争论平息下来时,华莱士果断地提出一个分 6 个区的系统:新北界、新热带区、古北界、东洋界、埃塞俄比亚区和澳洲区(图 15)。华莱士的系统被植物学家和动物学家所广泛接受,并且在今天仍被奉为正宗。

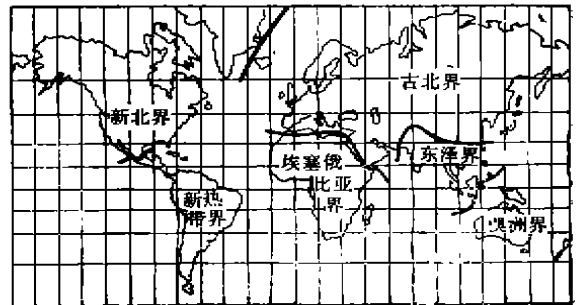


图 15 华莱士把全球分为 6 个生物地理区
图中“东洋界”应为“东洋界”

华莱士的表(表 1)显示了康多勒的多个区和华莱士的为数不多的区之间的关系。表 1 中

的亚区和康多勒的分区非常吻合。后来，华莱士对康多勒的分区作了这样的评述：“常常有人提到南欧、马来亚、巴西和南非的动物和植物区系，这是由于这些区的动、植物的总体情况确有其特点。……但是，这样的区太小，数目又太多，以致无法表达动物分布的较重要的特点，无法表明较大的或主要的地理区。”我们可以把华莱士的系统理解为一种分类法，把许多较小的区归并成几个大区。象任何分类一样，华莱士的系统可以用分支图解来表达(图 16a)。这一图解也象其他分类图一样，可能是自然的或人为的。如果华莱士的系统是人为的，那么自然的分类又该是什么样的呢？有意义的是，华莱士在表 1 的备注栏提供的资料中，某些亚区注明转移到其他亚区。如果我们把“转移”理解为“亲缘”，我们可以用备注栏的资料把 24 个亚区做成 14 个亚区的另一种分法(图 16b)。如果这种分法是较为自然的分类，那么备注中包含

的关于亲缘的信息较华莱士分类的本身更为确切，而这是可能的。

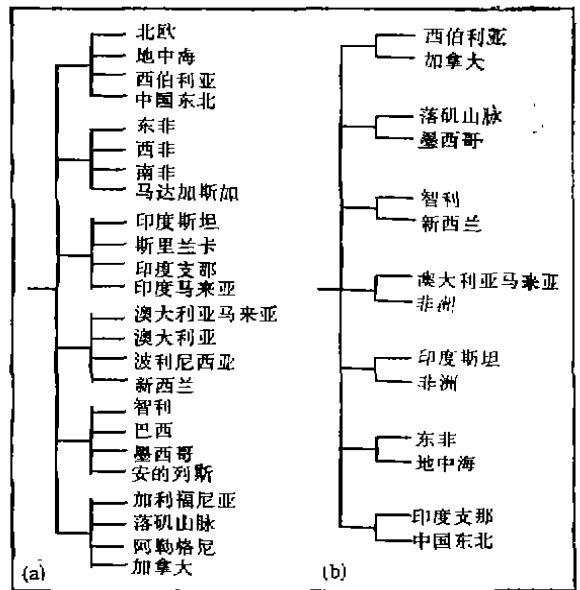


图 16 华莱士区和亚区表的分析

(a) 分支图解形式的区和亚区

(b) 亚区的亲缘关系(根据华莱士表的备注栏的资料)

表 1 华莱士的区和亚区(1876)

区	亚区	备注
I. 古北区	1. 北欧	
	2. 地中海(或南欧)	转到埃塞俄比亚区
	3. 西伯利亚	转到新北区
	4. 中国东北(或日本)	转到东洋区
II. 埃塞俄比亚区	1. 东非	转到古北区
	2. 西非	
	3. 南非	
	4. 马达加斯加	
III. 东洋区	1. 印度斯坦(或印度中部)	转到埃塞俄比亚区
	2. 斯里兰卡	
	3. 印度支那(或喜马拉雅山脉)	转到古北区
	4. 印度-马来亚	转到澳洲区
IV. 澳洲区	1. 澳大利亚-马来亚	转到东洋区
	2. 澳大利亚	
	3. 波利尼西亚	
	4. 新西兰	转到新热带区
V. 新热带区	1. 智利(或温带美洲)	转到澳洲区
	2. 巴西	
	3. 墨西哥(或热带北美)	转到新北区
	4. 安的列斯群岛	
VI. 新北区	1. 加利福尼亚	
	2. 落矶山脉	转到新热带区
	3. 阿勒格尼(或美国东部)	
	4. 加拿大	转到古北区

华莱士相信他的 6 个区分类是自然的，因为它符合当时流行的保守派的地理学理论，即各大洲是固定的理论。但是这种分法并不准确地符合所有的生物学亲缘关系。华莱士在他表的备注栏中说明一些反常的地方。在图 16b 中可以看到有些亲缘跨越深海：如智利和新西兰，以及印度斯坦和非洲。但这些亲缘的确符合经典的大陆漂移说(图 3)。在图 16b 所表明的地区中有许多类生物是本地的分类阶元，但关于它们的亲缘几乎不知道。这些类群的分支图解从未作出过。我们也确实不知道：如作出这样的图解，这一图解会与某些亲缘关系的总的模式有重大的吻合；但是根据我们现在确实掌握的情况，相信会这样的。如果能作出这一图解，那么最终我们对地区将作出自然的分类，而自康多勒时代以来的这个老问题，将最终得到解决。

但是经典的大陆漂移说存在一个大问题，即太平洋盆地的性质反常。考虑到这一经典理论(图 3)，如果我们看一下现在的结构并把时

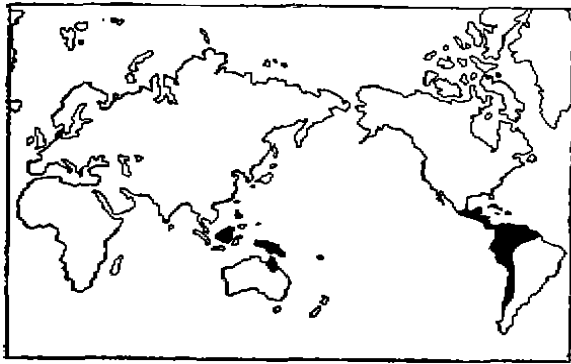


图 17 主蛛亚科原蛛跨越太平洋的分布

间退回到从前，我们可以看到：(1) 大西洋变小，并且由于非洲、南美、欧洲和北美合到一起而最终消失；(2) 印度洋变小，并由于印度、另或东南亚的其他部分、澳大利亚和马达加斯加、非洲合在一起而印度洋最终消失；以及(3) 太平洋变大。根据经典的理论，太平洋比大西洋和印度洋更古老。但是近年来从深海钻芯和磁力研究获得的大洋盆地年代的资料表明：洋底没有哪一部分老于上侏罗纪（约一亿五千万年前），在所有这三大洋已知都有部分上侏罗纪的海底。这些资料说明这三大洋年代相同。因而理论和年代的资料不一致。必须假设古太平洋底

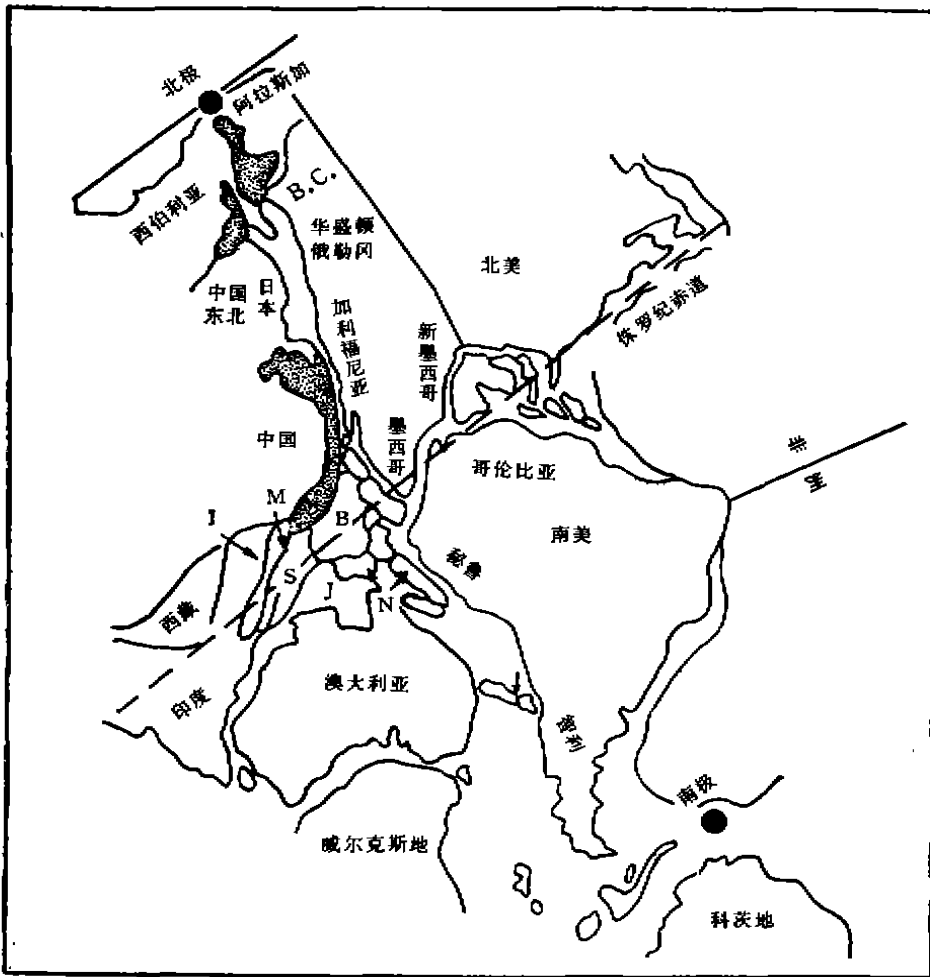


图 18 侏罗纪早期的太平洋图

B. 婆罗洲； B. C. 不列颠哥伦比亚； I. 印度支那； J. 爪哇；
M. 马来西亚； N. 新几内亚； S. 苏门答腊

消失，这个理论才能与这一资料吻合。据说海底的消失是由于太平洋边缘发生深沟，海底陷入深沟，或者再循环到地球深处去了。大面积海底的消失是为了使理论符合事实，但对这一说法有争议。

生物学家也发现有关太平洋的异常情况：许多类动、植物有跨越太平洋的分布。在枯枝落叶层中结平网的一类小型原蛛（主蛛亚科 *Masteriinae*）即为一例（图 17）。具跨越太平洋分布的类群就象跨越大西洋和印度洋之间有亲缘关系的类群那样众多。克鲁瓦察（Croizat, L. 1958, 1964）强调这种对称是过去不同地理年代的确证。据克鲁瓦察的观点，古代的地

理和当时的生物共同演变。他反对经典的“大陆漂浮理论”，因为这一理论中缩小了的太平洋盆地既不符合也无法解释跨越太平洋的分布。克鲁瓦察建议以生物地理区来代替华莱士的大陆生物系统。他主张只有 3 个大区，即主要的海洋盆地：大西洋、印度洋和太平洋盆地。

另外两种有关太平洋的模式是希尔兹（Shields, O.）的地球扩展说（图 18）以及努尔和本—阿弗拉汉（Nur, A & Ben-Avraham, Z., 1978）的太平洋说。这两种模式都把太平洋作为年青的海洋，它的起源与大西洋和印度洋的起源同步。这两种模式都可解释为什么有的生物分布在太平洋的两边。

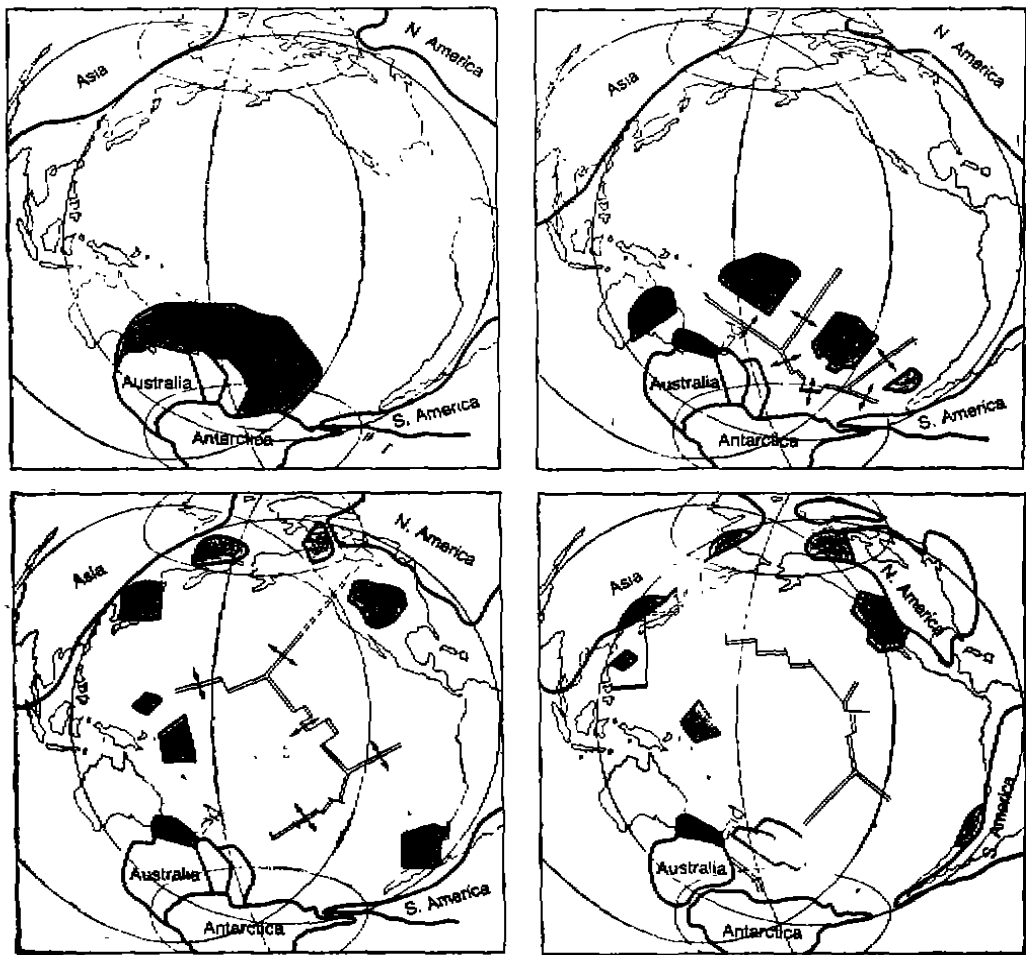


图 19 太平洋模式

左上：南太平洋早期的一块大陆；右上：这块大陆裂成碎块；左下：碎块漂至太平洋边缘；右下：碎块与周围大陆的碰撞。双线表示海底带的扩展。反向箭头示扩展的方向。

（下转第 64 页）

(上接第 49 页)

太平洲说假定南部有一块大陆(图 19a)因太平洋海底开始扩展而裂成碎块(图 19b)。碎块经过一段时间漂离(图 19c),最后与周围的大陆相碰撞而形成现在的太平洋沿岸(图 19d)。这些碎块就是现在嵌在亚洲、北美和南美围绕太平洋大陆边缘的外来的陆地。大陆的碎块可能使碰撞时来自周围大陆的动、植物得以生存。如果是这样,某些大陆就是复杂的、混合的生物地理区。例如,北美和南美在地质学和生物学方面是由世界的两部分——大西洋的一部分和太平洋的一部分——所构成。因而我们又回到这种可能性,即就大陆的生物而言,基本的生物地理区不是现在的大陆,而是现在的大

洋盆地。

所有关于太平洋的地球物理学理论都是综合的,地质学现有的资料尚不能揭示其真实的历史。地质学家在今后的许多年中可能支持互相对立的理论。生物学或许对弄清太平洋的历史作出贡献。太平洋的历史似乎是研究地球的最新领域,是有关生物分布的最后一个巨大秘密。生物学家可以在下列领域为解决这个难题作出贡献:太平洋的动物的土著性如何,土著的分类阶元之间的亲缘关系,以及不同类群的分支图解的一致性的程度究竟怎样。

[纳尔逊 (Nelson, G.) 和普拉特尼克 (Platnick, N. I.) 著, *Biogeography*. Carolina Biology Readers, No. 119, pp.1—16, 1984。宋大祥 译,

钦俊德校]