

第1章 岛屿生成

玄武岩质的特诺，是特内里费岛（加那利群岛）最古老的部分，距今约800万年。约150万年前，拉斯加拿大斯的酸性火山岩旋回使得古老的玄武岩质特诺、阿德耶和阿那加岛重组形成今天人们所说的特内里费岛。

岛屿是生态治理研究的典型天然实验室。散布世界各处、内部可量化、实体各异的众多岛屿，形成了一系列天然实验室，敏锐的自然科学家可以从中选择、简化自然界的复杂性，从而检验、发展一般意义的理论。在这一背景下，一批各具特色的传统领域迅速发展，每一个都是岛屿生物地理学的一种形式，但只有其中一部分真正与岛屿生物地理学相关。这是生态学和生物地理学的广泛交织，但最终并没有明显的共同之处。本文将着重探讨这些不同领域及其相互之间的联系。

本文从四个层面进行分析研究：一是“岛屿——天然实验室”，主要着手详述岛屿的特性，没有这一部分内容，我们获取的生物地理学数据毫无意义；二是岛屿生态，关注时间尺度上的生态格局与生态过程，专注于岛屿的物种组成、物种数量等特性，以及它们如何随着岛屿和时间的改变发生变化；三是岛屿演化，主要从各个层面关注岛屿演化格局与过程，从岛屿殖民活动引起异质性迅速缺失，到更深层次时间结构上岛屿区系在边远海洋岛屿如夏威夷的显著辐射效应；四是岛屿保护，结合相关文献进行对比分析，分别就有关陆地生境岛屿化以及边远岛屿消失对生物多样性带来的威胁进行探索。

1.1 岛屿特性

在开始调查岛屿生态、演化和保护等问题前，我们必须先探索岛屿的起源、环境和地质史，主题探索岛屿环境。各种文献中“岛”的形式很多，包括长着零星蓟草的废弃区：这类岛分类依据主要为节肢动物种类（图1-1），以及边远火山群岛如加拉帕戈斯群岛和夏威夷群岛。前者是生态环境中短暂出现的岛，事实上，从演化时间量级判断，单个火山岛的生命也相当短暂。这些边远火山岛所处的奇特动态环境决定，其所需关注度远高于岛屿演化文献对其进行的关注。参考下文这一例子，胡安·费尔南德斯群岛主要由两个岛屿组成。马萨蒂埃拉岛，面积约48平方千米，海拔为950米，距智利本土约670千米；马斯阿富埃拉岛，面积约50平方千米，海拔为1300米，坐落在距太平洋180千米之远的地区。我们感兴趣的可能是这些岛屿的生物学特性，如物种丰度和特有种分布，这往往与岛屿面积、海拔高度和隔离度等特性相互联系。然而，400万年前马萨蒂埃拉岛在纳斯卡板块形成时，可能宽度达到1000千米，海拔达

到3 000米 (Stuessy et al., 1998)。但后期的陆上侵蚀、波浪作用以及沉降等因素, 导致其逐渐磨损、面积消减, 栖息地和物种均有所减少。若脱离岛屿环境史而构建岛屿模型, 得到的关于岛屿生物多样性因素的结论将极具误导性 (Stuessy et al., 1998)。

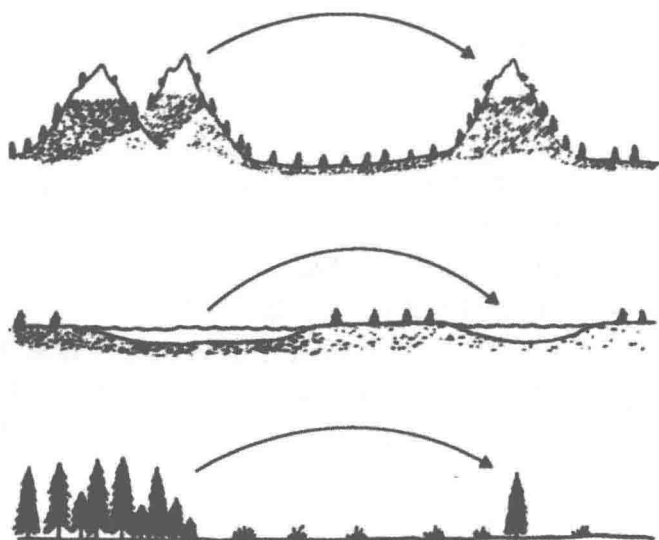


图 1-1 除海洋岛屿之外, 还有许多不同类型的岛屿

注: 本图列举的只是其中一部分

1.2 岛屿生态

岛屿生物地理学, 主要集中研究岛屿生物群的生物地理亲缘关系和特点——这是研究岛屿演化的必要步骤。本文从追溯最大的时空尺度出发 (图 1-2), 以研究特定群体与区系如何形成目前的分布状态, 分析生物地理历史格局。生物地理学对立学派之间围绕扩散和隔离的历史生物地理格局争论始终存在。岛屿研究也成为这场争论的一部分。因为岛屿似乎为物种远距离扩散提供了强有力的证据, 而否定这一说法, 需要解释另一种 (隔离) 假设中岛屿物种的亲缘关系, 意味着必须引用板块运动和/或消失的陆桥来解释原先作为整体的地区为何解体。一些陆桥连接的假设现在看来极不可能; 随时间变化的岛屿隔离程度仍然是理解特定岛屿生物地理学的关键。如下所述, 隔离和扩散假设对立被设想得太尖锐; 两种假设各有其合理之处 (Stace, 1989; Keast and Miller, 1996)。

边远岛屿的生物群在许多方面与大陆不同, 物种稀缺且种类不相一致 (尤其是生物分类学中特有物种), 至今没有发现特有物种丰富的岛屿。尽管这些特点借助广泛岛群如加拉帕戈斯群岛等例证广为人知, 但岛屿生物多样性仍然没有受到全球层面的足够重视。部分类群的调查数据表明, 岛屿对于全球生物多样性的贡献完全不成比例, 尤其是大型边远岛屿, 它们是生物多样性“热点”。近几十年来, 岛屿生物地理学家不断发现岛屿“新”物种的存在, 有些来自现存 (即活着的) 种群, 其他则为化石或半

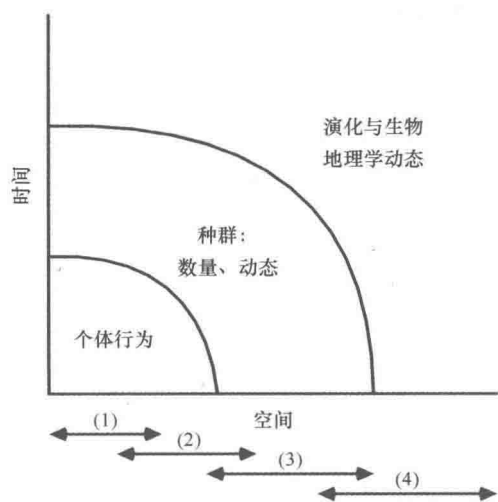


图 1-2 不同时空尺度体系中的对应孤立程度的生态过程和尺度
注：(1) 个体尺度；(2) 种群尺度 1：动态；(3) 种群尺度 2：分化；(4) 演化尺度

化石。这些新发现反映出对岛屿生物地理学概念和模式进行重新评价的必要性。这些新发现还强调，人类行为导致岛屿生物群流失加速，这使得很多岛屿有权成为今天的“威胁点”以及特有物种分布研究中心。

表 1-1 一些主要的岛屿生物地理学理论及其最适用的岛屿地理特征

群岛类型	主要理论
大型、遥远岛屿	适应性辐射
大型、边远岛屿	类群分化循环
中型、中远岛屿	聚集理论
小型、近陆岛屿	岛屿平衡模型
	生物地理学
小型、极近岛屿	集合种群动力学

1.3 岛屿演化

探究天然实验室的特性之后，本文从精细的空间和时间参照体系，到演化得以发生的宏观（更大）时空尺度，研究岛屿视角下的生态和演化过程（图 1-2）。表 1-1 挑选了部分主要岛屿理论、主题以及典型海岛结构来契合这部分内容的主题，具体内容则会在后面部分更加清晰的展开（Haila，1990）。前面两个主题——适应性辐射和类群分化循环，都属于演化的形式。通常情况下，岛屿演化的最佳例子为极其孤立、高海拔的岛屿。最后三个主题包括“何为岛屿生态”，广泛应用于大陆“岛屿栖息地”

以及真正岛屿环境中的海岛生态理论,是生物地理学的重要组成部分,对科学保护海岛问题研究做出了保护生物地理学意义上的重要贡献(Whittaker et al., 2001)。

完全区分生态学与演化是相当武断的行为:没有生态学的驱动,演化无法进行;生态群落存在于演化限制下。但研究发现适度区分生态学与演化有助于阐明“岛屿生态”是基本分析单位的理论。首先,海岛宏观生态学的内容以物种数量为主题。毫无疑问,对本文最具影响力的文献是罗伯特·麦克阿瑟和爱德华·O. 威尔逊 1967 年所著的《岛屿生物地理学理论》。麦克阿瑟和威尔逊不是第一个认识到种—面积关系并创建相应理论——“岛屿中物种数目与面积之间的关系具有独有的特征,且大陆和岛屿生物群之间存在差异”的人,但正是他们提出一个完全成熟的理论来解释这一现象:基于岛屿迁入物种(边远岛屿则为形成新物种)与灭亡物种之间动态平衡的岛屿生物地理平衡理论。

无论是对于岛屿还是大陆,生物的种—面积关系具有重要的生物地理学意义。在过去的半个世纪里,无数的岛屿生物地理学研究尝试描述、解读生物种—面积曲线的意义,以及其他物种丰富度变量产生的影响。这些研究的成果是什么?我们是否在了了解地块和岛屿物种丰度的控制因素,以及它们在地理意义上如何分化的研究上更近一步?本文也予以揭示,麦克阿瑟和威尔逊的平衡理论已被充分验证且启示作用依然强劲,但其预测价值有限。在很大程度上,这可能是因为平衡理论对研究系统的尺度关注不够。

19 世纪中期以后,自然科学家开始研究岛屿生物群落组合及群落动态,这也解释了为什么 1883 年喀拉喀托火山喷发、生物完全灭绝后仅仅 3 年,植物学家便能够监测到喀拉喀托岛群的生物回迁情况(Whittaker et al., 1989)。这说明岛屿生物群并不仅仅是大陆基因库中的“随机”抽样产物。数据往往体现一定程度的结构性。对岛屿生态内在结构的认识最先来源于戴蒙德(Diamond, 1975a)关于新几内亚附近岛屿鸟类的研究。戴蒙德制定了一套主要基于物种分布数据“组合规则”。在这项研究中,戴蒙德发现构建生态组合在种间竞争中起到重要作用,但他也认可长期的生态(以及进化生态)过程具有重要意义。我们也发现,这一做法引起激烈的争论,主要是关于人类对自然界模式进行探索、对探索到模式的成因进行解读的能力。在这之后,陆续产生许多其他方法来进一步探索和解读岛屿生态组合的内在结构。首先,结构的一种重要形式是嵌套,往往指根据物种丰富度对岛屿物种系列进行排序时,发现每一个物种系列代表着更大物种系列的子集;其次,嵌套结构的探索和成因解读不那么直接明了,但趋势表明,嵌套结构显然广泛存在于群岛(和生境岛)内。

大多数关于岛屿群落组合的研究都是基于“快照”数据,即在特定时间点捕捉分布情况。然而,岛屿生物群动态也成为研究和争论的焦点。例如,戴蒙德根据他在新几内亚的研究提出一个理念,有些物种是“超级游民”,擅长迁入某一区域却不擅长物种竞争,而另一些则是不擅长迁入却擅长竞争。迁入与灭绝是一种演替机制。演替机制还可以通过其他方法确认,例如分析喀拉喀托岛植物随着时间扩散的特性,或者分析出现或消失在同一岛屿的鸟类与蝴蝶的栖息地需求。喀拉喀托火山各类群的物种灭绝时间数据很罕见,在某种程度上它们代表各自的故事,但现在系统演替的特性与不

同分类在层次上的联系将不同故事联系在一起。

本文中反复出现的一个主题为尺度的重要性,进行理论构建时需注意尺度和岛屿生态理论的关联度,如麦克阿瑟-威尔逊模型。人们越来越深刻地认识到,生态现象具有独特又相互联系的时间和空间特征(Delcourt and Delcourt, 1991; Willis and Whittaker, 2002)。在尺度体系下研究海岛生态,有助于验证表面矛盾、实则在不同时空域互相联系的假设(图1-2, Haila, 1990)。我们认为,除符合麦克阿瑟和威尔逊动态平衡模型的岛屿之外,一些岛屿可能出现动态、非平衡状态,还有一些岛屿则保持生物群长期不变,构成既可视作平衡也可视为不平衡的“静态”生态系统。海岛生态理论应该能够调节生态系统内部的层次联系(如捕食关系、授粉、扩散等方面)——这是到目前为止所有文献面临的最大挑战,即主要关注单一营养层次或主要类群(哺乳类、鸟类、猛蚁等)内的模式。

关于岛屿演化,我们主要从最初迁入物种的微观进化着手,纵览完整的宏观进化,研究岛屿演化内容。其中诞生和变化,应该从岛屿的发现入手,逐步研究生态与进化对于新物种迁入引起的、新的岛屿生物和非生物条件的响应。一系列特点、表现、属性形成了岛屿特征,包括物种扩散能力减弱、花卉吸引力降低、树木茂盛、脊椎动物体型变化、泛化种的授粉互利。通过这些变化可以观察到各种类群不同程度的秘密,偶尔也能了解部分岛屿特有种的特性。

新物种形成以及同一祖先的独立物种形成,具有重要的生物学意义,所以需要研究物种形成和岛屿条件,简单阐述物种单元与物种形成解释体系的性质。因此,首先,我们研究物种形成的地理背景,这为研究岛屿地区物种与源物种之间地理分离度提供了很大方便,但群岛内部和岛屿范围内的隔离度往往难以辨别。其次,我们研究了各种机械体系,了解物种的形成过程,最终我们决定利用系统发育分类体系描述进化结果。体系构建完成后,我们继续研究岛屿演化模式,该部分内容主要描述、解释一些岛屿演化最壮观的结果,包括典型的类群分化循环和适应性辐射。然而,随着越来越多关于岛屿、群岛,甚至整个洋盆分布区系内系统发育分类关系的研究逐渐展开,开始出现更多研究岛屿演化的新方式。越来越明显的是,海洋群岛千变万化的地理结构和环境活力,是理解岛屿演化模式和速度变化的关键。

1.4 岛屿保护

人类对全球生物多样性的影响是显而易见的,我们如果关心人类社会未来发展,或许得吸取重要经验教训,重视岛屿生物发展(Diamond 2005)。本文认为“岛屿理论和保护”主题也是海岛管理的主要内容,主要探讨岛屿生态思想对于保护科学的贡献。我们把大陆视为生境碎片,针对最新岛屿化种群构建系统。大陆生境破碎化、碎片面积减小将产生何种影响?不仅包括短期变化,还包括长期变化。

20世纪七八十年代,人们对这一问题的关注与日俱增,岛屿理论主要源于岛屿生态文献,尤其是麦克阿瑟和威尔逊提出的动态平衡模型。通过回顾这一文献可以发现,尽管学者们经常构建模型统计特定物种种群行为以及生境碎片内物种数量随隔离度的

变化，但仍然无法掌握区域范围内生态过程中生境碎片的多样性。尽管如此，显而易见的一点是生境丧失和破碎化会对许多本区域物种构成威胁，最终导致全球性灭绝。同样显然的是，生态系统对这些变化的响应可能需要相当长的时间（通常是数十年）才能发挥作用，这意味着目前生境碎片内的大量物种将在未来数十年内灭绝。但从更积极的视角看待这一问题，滞后响应意味着人类尚有机会采取缓解措施，引起足够的社会关注，减少所谓的“灭绝债务”。避免岛屿效应造成的物种损失，关键在于防止原来连续、广泛的生态系统过于孤立：有必要在适宜野生动物生存的景观建立生态储备系统。

如果制定公元 1600 年以来已知灭绝物种名录，可以看出动物类群相对广为人知（如哺乳动物、鸟类和蜗牛），消失的物种大部分为岛屿物种（图 1-3）。从目前来看，一部分岛屿演化性质危险，许多物种正濒临灭绝。为什么会这样？本文从人为干扰与威胁、岛屿补救措施的视角，探讨这些问题成因以及相应保护措施。越来越多的证据表明，人类是毁灭岛屿特有种方面的“惯犯”。无论是在太平洋、加勒比海、大西洋、印度洋还是地中海，任何岛屿的人类殖民均对当地生物群产生不利影响，甚至破坏其自身所依赖的岛屿生态系统服务功能（Diamond, 2005）。我们不妨思考一个问题：是岛屿自身固有脆弱性，还是岛上人类具有威胁当地物种以致消亡的特定趋势？在某种意义上，岛屿生物群确实是脆弱的，但特有类群灭绝往往可以追溯到一系列的“灾难”和一些与外界力量之间所谓的协同作用，以至最终特有种灭绝的本质看似与人类逾越物种安全距离无关。可以说，历史上至少出现过两次大规模灭绝：一次与土著或史前人类殖民有关；另一次出现在欧洲进入现代社会之后。

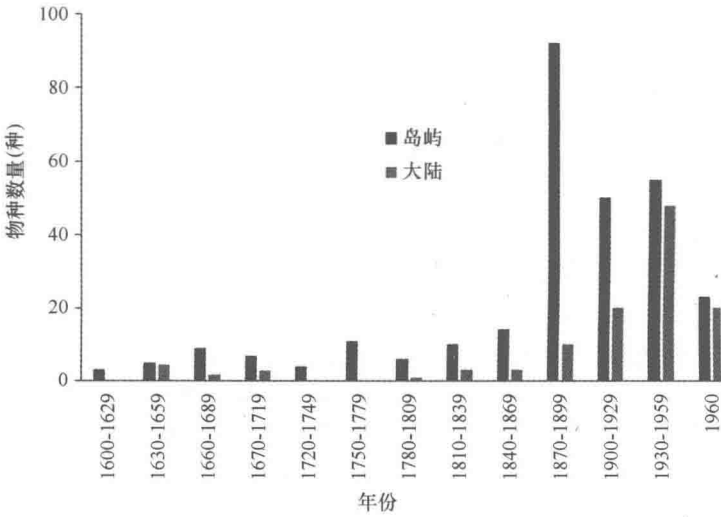


图 1-3 公元 1600 年以来，岛屿及大陆软体动物类、鸟类、哺乳动物类物种灭绝时间序列

然而，大陆上引发关注的主要问题是日益严重的生境岛屿化，海洋岛屿生物群面临的主要问题则是其岛屿生境逐渐消减。破坏因素主要包括外来物种（尤其是哺乳动物和肉食动物）引进、生境丧失、人类捕食和疾病传播。相关的外界因素已经全部确

定,生物管理也牢牢建立在经验基础上,但要实现保护行为管理、可持续发展的双重目标,还需要关注本文研究范围之外的诸多领域,包括岛屿和岛屿国家的政治、经济、社会学以及文化层面。大陆适用的解决方案很难直接转移到岛屿之上。

参考文献

- Delcourt, H. R. , Delcourt, P. A. , 1991, Quaternary ecology: A paleoecological Perspective, Chapman & Hall, London.
- Diamond, J. M. , 1975a, Assembly of species communities, In Ecology and evolution of communities (ed. M. L. Cody and J. M. Diamond) , pp. 342 - 444. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Diamond, J. M. , 2005, Collapse: how societies choose to fail or survive, Allen Lane/Penguin, London.
- Haila, Y. , 1990, Towards an ecological definition of an island: a northwest European Perspective, *Journal of Biogeography*, 17: 561 - 568.
- Keast, A. , Miller, S. E. , 1996, The origin and evolution of Pacific Island biotas, New Guinea to Eastern Polynesia: patterns and processes, SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Robert J. Whittaker, José Maria Fernandez - Palacios, 2006, *Island Biogeography: Ecology, Evolution, and Conservation*.
- Stace, C. A. , 1989, Dispersal versus vicariance - no contest, *Journal of Biogeography*, 16: 201 - 202.
- Stanley, S. M. , 1999, *Earth system history*, W. H. Freeman, New York.
- Stuessy, T. F. , Crawford, D. J. , Marticorena, C. , Rodriguez, R. , 1998, Island biogeography of angiosperms of the Juan Fernandez archipelago, In *Evolution and speciation of island plants*. (ed. T. F. Stuessy and M. Ono) , pp. 121 - 138. Cambridge University Press, Cambridge.
- Whittaker, R. J. , Bush, M. B. , Richards, K. , 1989, Plant recolonization and vegetation succession on the Krakatau Islands, Indonesia, *Ecological Monographs*, 59: 59 - 123.
- Whittaker, R. J. , Willis, K. J. , Field, R. , 2001, Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity, *Journal of Biogeography*, 28: 453 - 470.
- Willis, K. J. , Whittaker, R. J. , 2002, Species diversity scale matters, *Science*, 295: 1245 - 1248.
- Williamson, M. H. , 1981, *Island populations*, Oxford University Press, Oxford.
- Wilson, E. O. , Bossert, W. H. , 1971, *A primer of population biology*, Sinauer Associates, Stamford, CT.

第2章 岛屿生息

海岛是海洋生态系统的重要组成部分,处于海陆相互作用的动力敏感地带,自然灾害频繁、种类多,表现为不同时空尺度,包括风暴潮、洪涝灾害、海水入侵、台风和海岸侵蚀等。另外,全球气候变化引起的相对海平面变化也加剧了对海岛海岸的破坏。地理学和生态学家们把脆弱性与不同的研究对象结合后,产生了许多不同的分支。海岛面积微小且大部分岩石裸露,土壤、植被多不发育,地貌类型和地域结构相对简单,生态系统的生物多样性指数小,稳定性差;再加上海、陆、气的相互耦合作用,全球变化以及人类活动的扰动等,导致海岛生态环境的脆弱化,使之成为一个灾害频发的敏感地带,成为生态脆弱带(冷悦山等,2008)。在当前人类活动和频繁的自然灾害等各种动力耦合的作用下,其生态环境的脆弱性表现出复杂性和多样性的特征。

海岛地区经济的可持续发展,离不开对海岛的投资开发,更离不开对海岛环境的保护。20世纪60年代以来,海岛人口剧增、经济发展与其有限的资源、脆弱的生态环境之间的矛盾一直是海岛国家与地区,乃至国际社会所面临的严重问题(陈金华,2008)。近年来,随着海岛开发热的兴起,海岛开发活动不断加剧,不少沿海地区开展了海岛资源开采、海岛放牧、海岛旅游等一系列活动,但由于海岛立法滞后,政府管理缺位,加之缺乏系统科学的海岛开发利用和保护规划,海岛开发特别是无居民海岛的开发自主性、随意性较大,海岛自然资源环境破坏的问题也日渐突出,严重的陆源污染,灭绝性捕捞,过度养殖,掠夺性资源开采,以及外来物种入侵等问题,都对海岛生态环境构成了严峻威胁。

尽管海岛的环境保护问题已经引起了各方面的广泛关注,但海岛环境管理起点低、难度大却是管理部门无法回避的现实。从现状来看,海岛环境管理面临的是比大陆地区更为复杂、艰巨的形势。例如,海岛的生态环境脆弱,保护难度大,且难于恢复;大多数海岛远离大陆,监督成本高;数量众多的无居民海岛在“属于国家所有”的空泛概念下缺乏明确的责、权、利,从而造成保护意识的缺失;对海岛的环境保护意识匮乏,开发方式粗放。这些问题基本上都是海岛地区所特有的(高俊国,2007)。要实施海岛环境管理,就必须认清上述问题的特殊性,只有搞清差别所在,才能有效运用各种环境管理手段,实现保护海岛环境,促进海岛地区经济可持续发展的目标。多年的实践表明,海岛开发对脆弱的海岛生态损害的程度、速度极为惊人,如不加强对海岛脆弱性的研究,很容易导致难以估量的损失。

2.1 岛屿的类型

世界上岛屿数量极为庞大,岛屿的形状、规模、空间位置、地质、环境和生物特征各不相同。这使其成为生态学家和生物地理学家绝妙的实验室,同样这也意味着归纳概括岛屿很有可能(几乎可以肯定)是错误的!

本文对“岛屿”进行定义并不简单。从牛粪堆到南美洲,很难界定什么不能或某些时候不能称为岛屿。事实上,许多生物地理学研究将隔离的生境碎片视为岛屿,如果我们采取最简单的字典定义,岛屿即“四面环水的陆地”。这看似简单,但有些学者认为,主要由沙滩和沙洲构成、面积太小无法满足充足淡水供应的陆地,不能称为严格意义上的岛屿——临界规模应保持在10公顷左右(Huggett, 1995)。除此之外,大陆与岛屿之间的区别也很模糊,较大规模的岛屿具备许多大陆特征。事实上,澳大利亚本质被认定为大陆岛屿,却很少被作为岛屿进行生物地理分析(例外情况除外, Wright, 1983)。

应该如何界定岛屿?如果武断地将新几内亚看作最大岛屿,很多人会将格陵兰也定义为岛屿(事实上它是由3个冰盖组成的岛屿)——那么意味着海洋岛屿占地球陆地面积的7%。岛屿生物地理学以及本文研究的岛屿规模大都明显小于新几内亚,仅仅把新几内亚和澳大利亚这类实质性的群岛作为“大陆”源库。这在一定程度上反映出岛屿演化生物地理学与岛屿生态生物地理学之间的区别,前者主要关注大型岛屿(以及典型的海洋岛屿),后者主要关注其他类型的岛屿。

出于研究目的,我们把岛屿分为两个大类:一类是真正的岛屿——被水完全包围的陆地;另一类是生境岛——其他形式的岛屿生境,即被高对比度生境包围的离散生境碎片(表2-1)。真正的岛屿可以分为大陆岛屿(澳大利亚)、海洋岛屿、大陆碎片、大陆架岛屿、湖泊或河流中的岛屿。

- 海洋岛屿指那些形成于大洋板块、从未与大陆板块相连的陆地。

- 大陆碎片形成的岛屿往往因所处位置被错认为海洋岛屿,实际上它们起源于板块构造过程中搁浅在海洋中的古大陆岩石碎片。

- 大陆架岛屿是位于大陆架上的岛屿。这些岛屿大多在第四纪冰川期(严格来说是在最后的180万年中,尽管降温早在这之前便已开始)与大陆相连,因为这一时期海平面明显较低。这些所谓的“陆桥”岛屿最后一次与大陆相连结束,是在更新世到全新世的过渡期。全新世于11500年前开始,但海洋上升到现在的海平面高度,仅在数千年前。

最后,淡水水体,包括湖泊和大型河流中的岛屿,比生境岛更接近海洋岛屿,因此也可以被认为是“真正”的岛屿。

生境岛在本质上是所有不符合“真正岛屿”的岛屿系统的统称。这意味着,在陆地生态系统中,特定类型的非连续生境碎片周围往往是形成强烈对比的陆地生境。对于水生生态系统,我们也可以将被形成强烈对比的水生环境(如被深水分隔的浅层底栖环境)分隔的类似离散生境称为生境岛。当然,真正的岛屿中也可能存在生境岛和

湖泊岛屿。此外，对岛屿进行更细致的划分需要认识大陆架岛屿的不同形态和年龄，以及海洋岛与大陆岛的不同特性。

表 2-1 岛屿类型简单分类

岛屿类型		实例
四面环水的岛屿	岛陆	澳大利亚
	海洋岛屿	夏威夷、加那利
	大陆碎片	马达加斯加、新喀里多尼亚
	陆架岛屿	不列颠群岛、纽芬兰
	淡水水体岛屿	罗亚尔岛（苏必利尔湖）、巴罗科罗拉多（加通湖）、古鲁帕岛（亚马孙河）
生境岛	陆地生境碎片	
	受截然不同的生境包围	山顶被沙漠环绕的美国西部大盆地
		被农地包围的零散林地
		大陆湖（贝加尔湖、的喀喀湖）
	海洋生境岛	孤立海洋岛屿周边岸礁
		与其余珊瑚礁海域分隔的珊瑚礁
		海丘（沉降于海面以下或尚未露出海平面）

注：生境岛与周边生境对比鲜明，但仍存在种群迁移现象的。

岛屿生物地理学的文献和理论建立在考虑所有形式岛屿的基础之上，从菊花草生境岛到夏威夷。真正的岛屿具有明确的范围和特性，如面积、周长、海拔高度、隔离度、年龄和物种数量等可以客观量化的变量，为研究提供了相互独立的对象，尽管这些特性在岛屿生命过程会发生剧烈变化。相比之下，生境岛通常出现在复杂的景观环境之中，这些景观往往在短短数年之中发生迅速、急剧的变化。环境景观可能与生境岛中的部分（但不是全部）物种相冲突，因此生境岛的隔离度性质与海洋岛屿有所不同。真正的岛屿所具备的性质不一定也为生境岛所有，反之亦然。

本文的大部分内容基本只关注海洋岛屿，其地理特点和存在的问题，对于研究海岛起源模式、环境特点与历史具有重要意义。本文的主要内容将围绕这些主题展开。

2.2 起源模式

与地球上大部分地表相比，岛屿地质更为独特吗？我们把这个问題分为两部分，大陆架岛屿是一个高度混合体，由其不同模式的起源反映出；而海洋岛屿的地质结构相当独特，通常分为火山岩、礁灰岩或两者皆有（Darwin, 1842; Williamson, 1981）。以下内容是对这一复杂主体进行简化后的分析。

大陆漂移理论以及近期的板块构造理论的发展，已经彻底改变了我们对地球表面，以及岛屿分布与起源的理解。根据后一种理论，地球表面被细分为七大板块，以及一

些小板块，七大板块都比大陆范围更大（图 2-1）。除太平洋板块及其相关板块以外（纳斯卡板块、可可斯板块、胡安·德富卡板块和菲律宾海板块），板块通常由两部分组成：海洋和陆地。硅铝含量丰富的板块花岗岩密度相对较低，且这些组分使得（表面地质千差万别的）大陆自然延伸到海平面以下约 200 米处（图 2-2）。海平面以下 0 ~200 米处为大陆架，不列颠群岛和弗里西亚群岛（分属德国、荷兰、丹麦）即位于其上。大陆架中岩石类型、结构丰富多样，沉积岩、变质岩、火成岩都有可能出现。正如威廉姆森（Williamson, 1981）所指出的，我们唯一能够归纳的，是大陆架岛屿的地质构造往往与邻近的大陆相似。

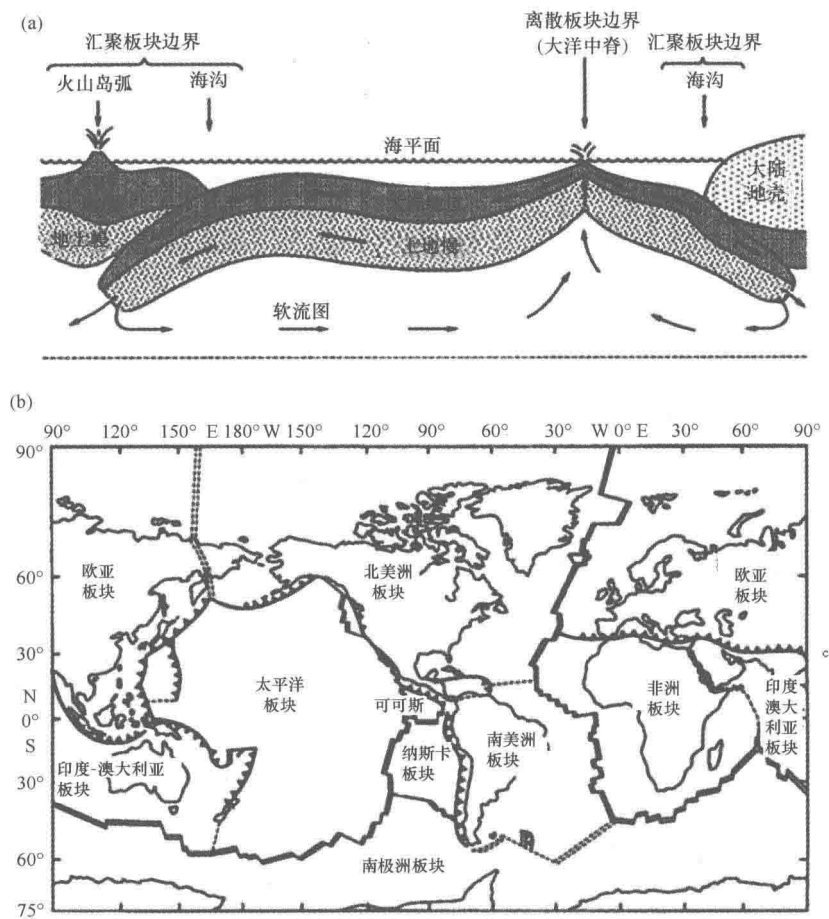


图 2-1 地壳板块模型及分布

注：(a) 南太平洋的板块构造基本模型。新的洋壳和上地幔沿着板块边界向东向西分散。向东移动的板块（纳斯卡板块）向南美洲大陆岩石圈下方俯冲。太平洋板块的西移终结于向印度-澳大利亚板块大洋岩石圈的俯冲。海沟中的俯冲板块在靠近软流圈时开始熔化。(b) 世界主要板块。板块相互分离的离散型板块的边界（洋中脊），由平行线表示。汇聚型板块的边界（主要为海沟），由线条及单边锯齿形表示；锯齿由俯冲板块指向覆盖或仰冲板块。横向板块的边界由实体线表示。虚线代表性质不确定的边界

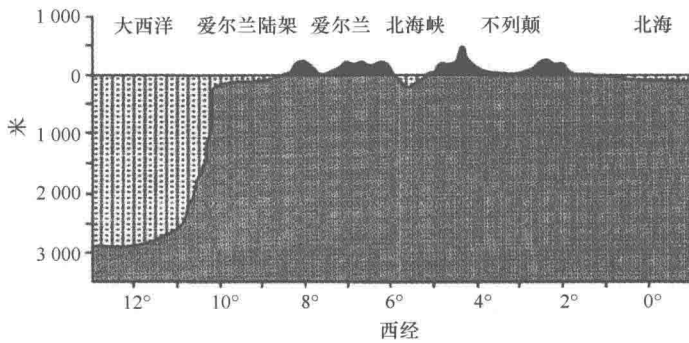


图 2-2 不列颠群岛位于北纬 55°的部分

注：不列颠群岛位于北纬 55°的部分包括：北爱尔兰的伦敦德里、苏格兰舰队基地和英格兰泰恩河畔的纽卡斯尔

在某些地方，大陆板块可能出现在远低于海平面以下 200 米的海洋深处，可以称为沉没大陆架。位于大陆架这一位置的岛屿（古大陆岛屿，华勒斯：专栏 1）往往由陆壳岩石构成；例如斐济和新西兰（图 2-3；Williamson, 1981）。然而，大陆架外缘通常存在向海底过渡的斜坡，水深达到 2 000 米甚至以上，然后玄武岩和真正的海洋岛屿开



图 2-3 太平洋主要岛屿起源模式

注：新几内亚和塔斯马尼亚以及澳大利亚属于更新世萨胡尔陆块的大陆岛。晚白垩世至晚古新世的海底扩张，使新西兰在 6 000 万年中已远离澳大利亚和南极洲达 2 000 千米（Pole, 1994）

始出现。海洋岛屿在起源上属于火山, 尽管某些情况下, 它们可能由以石灰岩为主的沉积物组成, 且火山中心低于海平面。位于大洋板块的海洋岛屿从未与大陆相连。它们可能会在进一步的火山活动作用下, 生长、消减、侵蚀, 然后消失。在地质学的意义上, 它们往往是短暂的: 有些只持续几天, 有些几千年; 极少数则存在几千万年。因此, 除维持现代陆地生物群的岛屿以外, 过去和未来也会有大量的岛屿或海山, 在海平面以下不同深度的地方被发现。石灰石顶的火山下沉形成的平顶海山, 被称为海底平顶山, 因瑞士地质学家阿诺德盖奥特而得名 (Jenkyns and Wilson, 1999)。

专栏1 海洋岛屿: 对阿尔弗莱德·拉塞尔·华莱士分类的评价

阿尔弗莱德·拉塞尔·华莱士在其极具开创性的著作——《岛屿生活》(1902年第三版, 首次出版于1880年) 中, 根据其地质成因及生物学特性, 首次提供了对于“真正”岛屿的分类。尽管这一著作出版远早于板块构造理论发展, 且当时科学家们才刚刚开始了解冰川活动的重要性, 阿尔弗莱德·拉塞尔·华莱士的分类仍然具有根本性指导意义, 见表2-2。

* 大陆岛 (或近陆岛屿) 为大陆架自然产生的碎片, 由一片狭窄的浅海与大陆隔开。这种分离通常是近代、后冰期海平面上升的产物 (距今1300万年前), 同时导致岛屿物种与大陆同种个体相隔离。更新世反复的冰川作用导致海平面发生显著变化, 所有大陆架岛屿的隔离度减弱, 还有很多岛屿与邻近大陆相连。这种情况下, 它们被称为陆桥岛屿, 其形成岛屿的有效期为1万年或者更短。直至下一次冰川期或者1万年之后, 它们才会再次形成岛屿。由于起源于大陆, 大陆岛的地质和生物特征与大陆极为相似。

* 大陆碎片或微陆块 (古大陆岛屿) 在数千万年前, 曾是大陆的一部分, 随着板块漂移, 这些陆块以及陆块中的物种与大陆相隔成岛。现在, 这些陆块由广阔的深海与大陆隔开, 长期的地理隔离既实现了古老生物区系的存活, 也满足了大陆上新物种的发展。这些陆块在经历数千万年的大陆漂移后, 最终与其他大陆相碰撞, 形成新的半岛, 其状态才会有所改变。印度次大陆正是这样形成的, 它在早白垩世 (1.3亿年前) 从冈瓦纳古陆分裂, 在经历漫长的向北漂移后, 最终在5000万年前与欧亚大陆碰撞, 并在这一过程中形成了喜马拉雅山脉 (Tarbuck and Lutgens, 2000)。

* 海洋岛屿起源于海底火山活动, 大多为玄武岩质。海洋岛屿从未与大陆相连, 因此海洋岛屿上的物种起初来源于其他地区物种的扩散, 随后因物种形成得以丰富。它们的形成与板块边界相关, 甚至在板块构造过程中, 导致形成不同类型的火山岛。现在大概有100万座海底火山, 其中只有数千个能够露出海面形成火山岛。

表 2-2 华莱士对世界大洋中不同起源岛屿的例证说明

海洋	大陆岛屿	大陆碎片	海洋岛屿
北冰洋	斯瓦巴特群岛		冰岛
	新地岛		扬马延岛
	巴芬岛		
	埃尔斯米尔岛		
北大西洋	大不列颠岛		亚速尔群岛
	爱尔兰		马德拉群岛
	纽芬兰岛		加那利群岛
			佛得角群岛
地中海	厄尔巴岛	巴利阿里群岛	圣托里尼岛
	罗德岛	科西嘉撒丁岛	伊利岛
	杰尔巴岛	西西里岛	
		克里特岛	
		塞浦路斯岛	
加勒比海	特立尼达岛	古巴岛	马提尼克岛
	多巴哥岛	牙买加岛	瓜德罗普岛
		伊斯帕尼奥拉岛	蒙特塞拉特岛
		波多黎各岛	安提瓜岛
南大西洋	福克兰岛	南乔治亚岛	阿森松岛
	火地岛		圣赫勒拿岛
			特里斯坦-达库尼亚群岛
			南桑威奇群岛
印度洋	桑给巴尔岛	马达加斯加岛	留尼汪岛
	斯里兰卡岛	塞席尔群岛	毛里求斯岛
	苏门答腊岛	凯尔盖朗群岛	圣保罗岛
	爪哇岛	索科特拉岛	迪戈加西亚岛
北太平洋	温哥华岛		阿留申群岛
	夏洛特皇后群岛		千岛群岛
	圣劳伦斯岛		夏威夷岛
	萨哈林岛		马里亚纳群岛
太平洋中南部	婆罗洲岛	新西兰岛	加拉帕戈斯群岛
	新几内亚岛	新喀里多尼亚岛	社会群岛
	塔斯马尼亚岛		马克萨斯群岛
	奇洛埃岛		皮特凯恩群岛

注：日本和菲律宾为大陆-海洋混合起源岛屿的绝佳案例。

岛屿也可能为原先与大陆相连的陆地,后因侵蚀或各种原因导致的海面上升,与大陆分离形成岛屿。还有许多岛屿起源于火山活动以及板块运动。火山活动成因以及岛屿起源模式,关键取决于板块之间接触带的性质,即板块与板块之间相互离散,或相互汇聚,或相互平移。极少数岛屿具有古生物地理学意义;有些岛屿则经历了复杂的相互平移、叠覆以及下沉,由此产生的生物地理学意义深远,不仅是对于本文所说的岛屿,还包括更广泛的地区。

板块构造运动形成岛屿的方式主要分为三种。第一种,海底扩张导致大陆破碎,形成了新西兰、马达加斯加和其他一些古老封闭的岛屿(专栏2)。第二种,板块边界相互连接,火山岛由此形成群岛,如印度尼西亚地区由众多岛屿组成的大、小巽他群岛。第三种,火山岛可能形成于热点(如夏威夷群岛)和洋中脊的某些位置,夏威夷位于热点地区,冰岛被认为由洋中脊和热点的共同作用形成。

专栏2 冈瓦纳古陆的分裂以及岛屿生物地理学中隔离与扩散学说争议

这一时期的大陆碎片岛屿起源与冈瓦纳古陆解体直接相关,1.6亿年前,从罗迪尼亚泛大陆漂离出来并散布在南半球的陆块又陆续聚合成另一个大陆,即冈瓦纳古陆。白垩纪初期(始于1.4亿年前),冈瓦纳古陆仍完好无损。然而,在白垩纪晚期(8000万年前),冈瓦纳古陆已经分裂形成南美洲、非洲、印度半岛等离散大陆。也是在白垩纪,马达加斯加、塞舌尔和凯尔盖朗微碎片,分别向西南、西北以及南印度洋方向漂移,直到它们现在的地理位置。大约1亿年前,澳大利亚与新西兰在南极洲产生裂缝,8000万年前,新西兰先从澳大利亚随后从南极洲分离。冈瓦纳古陆的其他陆块则飘向低纬度,南极洲慢慢向极地移动,2400万年前,它到达南极并逐渐形成巨厚的冰盖。

尽管凯尔盖朗岛地理位置太过靠南(纬度 50°),生物群多样化不足,其他古大陆碎片岛屿诸如马达加斯加、新西兰、新喀里多尼亚,都拥有显著的特有性和有趣的古老区系,生物地理学家认为这一现象源于物种的古老起源。但这些古大陆碎片岛的生物群并不一定如岛屿岩石年份一般古老。例如,一些马达加斯加哺乳动物类群,如狐猴、马岛猬科和灵猫科,尽管较为原始,但其从祖先系列分化大约处于第三纪(约2600万~4500万年前):远远晚于马达加斯加从非洲大陆分离。麦考尔(McCall, 1997)指出,地质证据表明莫桑比克海峡所处地区在第三纪是陆地,随后的沉降形成今天我们所知的海峡。麦考尔这一解释广受争议,如罗杰斯等(Rogers et al., 2000)认为,莫桑比克海峡所处地区在第三纪仅存在零星的小块陆地。

相比利用消失的洲际陆桥和跨越海洋盆地的岛弧来解释物种间断分布,人们更倾向于板块构造学说,这一学说受遥远海洋岛屿远距离扩散过程的支撑。然而,莫桑比克海峡陆上海山的出现表明,马达加斯加的哺乳动物很可能利用了一系列已经消失的“垫脚石”(甚至是完整陆桥),才得以在大陆碎片漫长的远洋漂移后迁徙进入岛屿。同样,海平面变化,特别是冰期主要阶

段引起的海平面下降，使岛屿扩大为大陆（如第四纪冰期，塔斯马尼亚、澳大利亚和新几内亚形成一片陆地，称为萨胡尔），同时提供了其他“垫脚石”岛屿，促进偏远岛屿的物种迁入。

关于岛屿生物群的地理分隔（原来相连的陆地后来分裂）与远距离扩散的假说，仍具有相当大的争议，短期内无法解决。最著名的例子或许为新西兰。新西兰的生物群作为冈瓦纳古陆的“时间容器”，基于众多近代迁入物种区系的长期隔离物种组合（隔离分化模型）引起巨大争议。麦格隆（2005）写道，“……对于新西兰，没能将其保护为‘南太平洋生物多样性的时间胶囊’，而使之成为了‘太平洋生物多样性的粘蝇纸’着实是个错误。但这注定会发生……”的确，新西兰的许多生物地理学特征足以与真正的海洋岛群岛如夏威夷相媲美，充分表明其大部分生物群是在冈瓦纳古陆解体后经远距离扩散迁入（Pole 1994；Cook and Crisp, 2005）。

火山岛寿命通常很短，有些甚至只存在几百万年便遭受沉降和侵蚀，并再次回归海洋。若海水温度适宜，火山岛也可能经受住沉降和侵蚀，在珊瑚虫的作用下以环状珊瑚或环礁形式遗留下来。

撇开起源于大陆的岛屿不提，纳恩（Nunn, 1994）针对海洋岛屿提出了一个两级分类。第一个层次是板块边界和板内岛类型，根据其地理特征以及板块边界，每一种还可细分为若干大类（表2-3）。对于岛屿独特特征的标志是一个良好的开端。然而，纳恩强调不能过分简单化地进行分类。他指出许多拥有共同起源的岛屿可能相互接近，但地理特征独特的岛群起源未必相同（地中海岛屿就是最佳案例），这一分类概述（大部分引自 Nunn, 1994）如表2-3所示。

表 2-3 海洋岛屿起源分类及例证（Nunn, 1994）

第一级别	第二级别	实例
板块边界岛屿	离散型板块边界岛屿	冰岛、圣保罗（印度洋）
	汇聚型板块边界岛屿	安的列斯群岛、南桑德韦奇岛（大西洋）
	转换板块边界岛屿	斐济岛和克利珀顿岛（太平洋）
板块内部岛屿	线形排列岛屿	夏威夷、马克萨斯群岛、土阿莫土群岛
	岛屿群	加那利群岛、加拉帕戈斯、佛得角群岛
	孤立岛屿	圣赫勒拿岛、圣诞岛（印度洋）、复活节岛

2.2.1 板块边界岛屿

2.2.1.1 离散型板块边界岛屿

离散型板块边界会在两种非常不同的情况下产生岛屿，沿着洋中脊、弧后轴线或沿着弧后边缘盆地，与汇聚型板块边界相联系。尽管离散型板块边界作为建设型区域，

岩浆喷出相对较多,然而连接这些边界的多为海山,而非岛屿。这一观点主要源于海山的相对年轻,海山漂移板块边界时岩浆供应量可能减少,离散型板块边界附近海底深度增加。在某些情况下,洋中脊岛屿也与地幔热点有关,热点为其实现从海山到大型岛屿的转变提供了得天独厚的条件。冰岛(103 106 平方千米)就是最好的例证,它是大西洋中脊和已经活跃了约5 500 万年的热点共同作用的产物。洋中脊岛屿产生的另一个背景,是板块系统的三联点,一个显著的例子是亚速尔群岛,位于北美洲、欧亚大陆和非洲板块交界处。第二种形式的离散型板块边界岛屿,有时形成于弧后盆地,以纽阿福欧板块的汤加群岛为典型案例,既是板块汇聚的产物,也是海底扩张高发区(Nunn, 1994)。

2.2.1.2 汇聚型板块边界岛屿

当两个板块汇聚时,其中一个会沿汇聚板块边界向相邻板块下方俯冲。伴随着板块汇聚往往形成海沟,而在上层板块的表面,位于海沟一侧并与海沟轴线相平行的地方会产生一系列的火山岛(图2-4)。正是这一作用在太平洋和加勒比海形成了一些典型的岛弧。最常见的是,两个板块汇聚时,通常在发生俯冲作用的洋壳边缘部位形成岛屿。塑造火山岛弧的岩浆来自俯冲洋壳及其沉积物的熔融。其成分主要取决于俯冲地壳的性质。有说法认为,俯冲玄武岩地壳与含水沉积物结合会形成易爆炸的安山岩火山。巽他岛弧,包括印尼群岛,主要都为这一类型。在岛弧中,玄武岩火山比较少见,可能是因为俯冲地壳沉积物相对较少。南大西洋的岛弧既包括玄武岩火山,也包括安山岩火山。

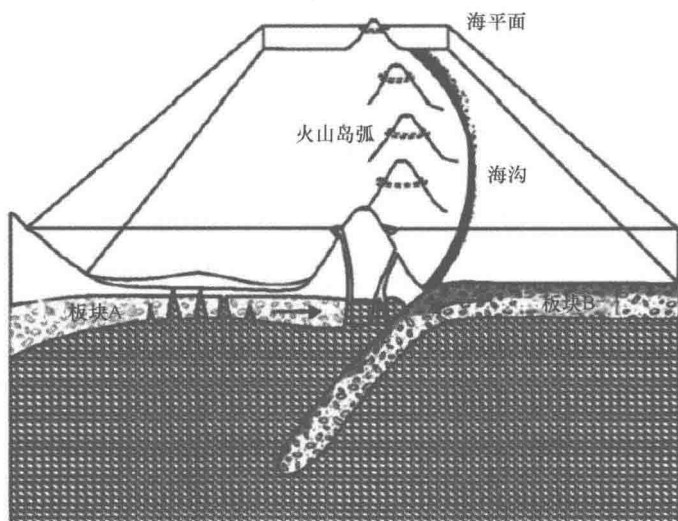


图2-4 一个板块俯冲至另一板块之下形成岛弧的简化示意图

2.2.1.3 转换板块边界岛屿

从定义来看,这是一种相当罕见的岛屿形成背景,沿此种边界既无板块增生,又