

昆虫 生物地理学

*Insect
Biogeography*

陈学新 主编

Edited by CHEN Xuexin



*Insect
Biogeography*

昆虫生物地理学

陈学新 主编

中国林业出版社
1997年

INSECT BIOGEOGRAPHY

Edited by
CHEN Xuexin

China Forestry Publishing House
1997

图书在版编目 (CIP) 数据

昆虫生物地理学/陈学新主编. —北京: 中国林业出版社, 1997. 4

ISBN 7-5038-1850-6

I. 昆… II. 陈… III. 昆虫学; 动物地理学 N. Q968. 2

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (97) 第 07662 号

21154/20

中国林业出版社

(100009 北京西城区刘海胡同 7 号)

北京地质印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

1997 年 4 月第 1 版 1997 年 4 月第 1 次印刷

开本: 787mm×1092mm 1/16 印张: 7.25

字数: 186 千字 印数: 1000 册

定价: 11.00 元

编写人员

- 主 编：陈学新（浙江农业大学）
副主编：吴 鸿（浙江林学院）
方志刚（浙江林学院）
编 委：程家安（浙江农业大学）
何俊华（浙江农业大学）
许维岸（山东农业大学）
胡月明（浙江农业大学）
鲍祖胜（浙江农业大学）

Editorial Board

- Chief Editor: CHEN Xuexin (Zhejiang Agricultural University)
Associate Editors: WU Hong (Zhejiang Forestry College)
FANG Zhigang (Zhejiang Forestry College)
Members: CHENG Jiaan (Zhejiang Agricultural University)
HE junhua (Zhejiang Agricultural University)
XU Weian (Zhejiang Agricultural University)
HU Yueming (Zhejiang Agricultural University)
BAO Zusheng (Zhejiang Agricultural University)

序

生物地理学作为一门边缘学科,研究生物分布的规律并揭示其与地理环境以及地质历史之间的关系,始终受到生物学界和地学界两个方面的重视。

近年来,地学方面板块学说的兴起和蓬勃发展、以及生物系统学界在理论和方法论方面出现的激烈论争强烈推动了生物地理学的进展,除具体内容日益丰富以外,还出现了若干新的理论和方法,为今日的生物地理学带来了全新的面貌。

昆虫由于种类繁多,分布格局多样,长期以来与脊椎动物以及高等植物一起共同成为生物地理学的主要资料来源和研究对象。此外,又根据昆虫自身的生物学和分布特点,形成了生物地理学的分支学科——昆虫生物地理学,以揭示和阐述千百万种昆虫在地球上的分布规律、格局、起因、变动及其历史变迁状况为主要内容。我国山川辽阔,昆虫种类极为丰富,昆虫区系研究正在以迅速的步伐发展前进,地学界也不断积累新的发现,中国昆虫地理的无穷奥秘正在吸引更多的学人去探究和揭露。但在我国,有关生物地理学和昆虫地理学基础知识和新进展的全面介绍和普及均尚不足,新书很少;高等院校有关课程亦严重缺乏教材;这种状况常为有关人员引为憾事。

浙江农业大学植物保护系陈学新博士主编的这本新著内容丰富、阐述清楚。此书的问世对于我国有关学科的发展以及教学工作均是一项可喜的贡献。特此为之作序,以表感慰。

郑乐怡

于南开大学生物系

1996年4月

前 言

昆虫生物地理学 (insect biogeography) 是一门专门研究昆虫 (过去和现在) 地理分布的科学, 是整个生物地理学 (biogeography) 的一个分支。它作为独立的一门学科还十分年轻, 目前国内外还没有一本专门论述昆虫生物地理学的专著。但就我们所知, 我国自从招收昆虫学研究生, 特别是昆虫分类学研究生以来, 许多高等院校都开设了有关昆虫生物地理分布的课程, 进行过这方面的教学工作, 但由于没有合适的教材, 大家都深感很不方便。我们经过几年有关昆虫生物地理学的教学实践, 将教学笔记整理成目前的“昆虫生物地理学”一书, 其目的: 一是为解一时之急, 希望暂时为广大昆虫学研究生提供一本全面介绍这一学科的教学参考书; 二是为抛砖引玉, 希望今后有更为完善、系统的昆虫地理学专著的出版。

本书共分六章, 前两章是基础理论, 昆虫生物地理学是整个生物地理学的一个分支, 因此我们在讨论这两部分时, 就从整个生物地理学出发, 对这一学科的发展历史以及有关的基本概念和理论作了介绍, 目的是帮助大家有一个整体的认识。后四章则着重介绍了昆虫的分布及人类活动对昆虫地理分布的影响。

但正如 Nelson 和 Platnick (1980) 指出的那样, 生物地理学是一个独特的学科。因为目前从事这一学科研究的人, 大都不是真正的生物地理学家, 而是某个生物类群的分类学家。我们也一样, 长期以来一直从事昆虫分类学和昆虫生态学的研究, 搞起昆虫生物地理学也是迫不得已, “半路出家”。加之编写此书时间仓促, 书中一定会有不妥之处, 当由我们负责, 并请广大读者、专家不吝指教。

本书在编写过程中得到了南开大学郑乐怡教授的鼓励和支持并审阅全书文稿, 南京农业大学杨莲芳教授给予了很大的帮助, 马云女士帮助打印本书的全部文稿, 英国赫勒福市立博物馆 Jonathan Cooter 先生审校本书的英文部分文稿。特此表示热忱的谢意。

编 者

1996年3月于杭州

目 录

序

第一章 生物地理学及其发展史	(1)
第一节 生物地理学的概念	(1)
第二节 生物地理学与其他学科的关系	(2)
第三节 生物地理学的哲学基础和基本原理	(3)
第四节 生物地理学的发展简史	(5)
一、19 世纪早期	(5)
二、达尔文时期 (19 世纪中后期)	(6)
三、20 世纪前半叶	(7)
四、从本世纪 60 年代至今	(8)
第二章 生物地理学的理论基础	(10)
第一节 生物地理学的生态学基础	(10)
一、物理环境中的地理特征变化	(10)
二、物种分布的限制	(11)
三、群落生态学	(12)
第二节 生物地理学的历史学基础	(13)
一、地球上大陆移动的历史	(13)
二、物种的历史	(14)
三、扩散	(15)
四、间隔分布	(16)
五、特有性和区域性	(16)
六、组建生物地理的历史	(18)
七、动物和昆虫的发展历史	(19)
第三节 生态生物地理学	(22)
一、岛屿生物地理学的平衡理论	(22)
二、岛屿生物地理的影响因子	(22)
三、陆地和海洋生境中的物种多样性	(23)
四、历史和生态学在物种和生物群落地理分布中的作用	(24)
第四节 历史生物地理学一些派别的论点	(24)
一、扩散生物地理学	(25)
二、系统发育生物地理学	(26)
三、支序分替生物地理学	(26)
第三章 世界陆地动物地理区域和昆虫的分布	(29)
第一节 世界陆地动物地理区域	(29)
第二节 昆虫的分布	(30)

一、古北区	(30)
二、新北区	(33)
三、东洋区	(35)
四、非洲区	(38)
五、新热带区	(40)
六、大洋洲区	(42)
第三节 岛屿昆虫	(45)
一、岛屿的类型	(45)
二、岛屿昆虫的特点	(45)
第四章 中国动物和昆虫的地理区域	(48)
第一节 中国昆虫区系的起源	(48)
第二节 中国动物和昆虫生物地理区域	(48)
一、我国动物和昆虫的地理区划	(48)
二、古北、东洋两区在我国的分界问题	(49)
第三节 中国昆虫的分布	(51)
一、自然条件对我国昆虫分布的影响	(51)
二、我国昆虫的分布	(53)
第四节 中国昆虫区系研究历史与现状	(56)
第五章 人类活动与昆虫地理分布	(58)
第一节 人类活动与昆虫扩散蔓延	(58)
一、人类活动传播昆虫的方式	(58)
二、人类活动传播昆虫的种类	(66)
三、美洲大陆人为传播昆虫概况	(66)
四、重要害虫的人为传播	(67)
第二节 人类活动对昆虫分布的限制和种的灭绝	(73)
一、检疫措施	(74)
二、破坏生态环境	(74)
第六章 地理信息系统及其在昆虫生物地理学中的应用	(75)
第一节 地理信息系统概述	(75)
一、基本概念	(75)
二、地理信息系统的数据结构、组成与功能、类型与应用	(76)
第二节 地理信息系统在昆虫生物地理学中的应用	(77)
一、昆虫生物地理信息系统的构成	(77)
二、昆虫生物地理信息系统的建立	(78)
三、实例	(79)
参考文献	(81)
术语索引	(86)
中名索引	(93)
学名索引	(98)

CONTENTS

PREFACE

Chapter I BIOGEOGRAPHY AND ITS HISTORY	(1)
--	-----

§ 1 What is biogeography	(1)
§ 2 Relationships to other sciences	(2)
§ 3 Philosophy and basic principles	(3)
§ 4 Brief history	(5)

Chapter II THE FOUNDATION OF BIOGEOGRAPHY	(10)
---	------

§ 1 The ecological setting	(10)
1. Geographic variation in the physical environment	(10)
2. The limits of species distributions	(11)
3. Community ecology	(12)
§ 2 The historical setting	(13)
1. Continental drift history	(13)
2. Species history	(14)
3. Dispersal	(15)
4. Disjunction	(16)
5. Endemism and provincialism	(16)
6. Reconstructing biogeographic histories	(18)
7. Developmental history of animals and insects	(19)

§ 3 Ecological biogeography	(22)
1. The equilibrium theory of island biogeography	(22)
2. Factors affecting insular distributions	(22)
3. Species diversity in continental and marine habitats	(23)
4. Interaction of history and ecology in the distribution of species and biotas	(24)
§ 4 Different methodologies in biogeographic constructions	(24)
1. Dispersal biogeography	(25)
2. Phylogenetic biogeography	(26)
3. Cladistic vicariance biogeography	(26)

Chapter III TERRESTRIAL ZOOGEOGRAPHIC REGIONS AND INSECT	
--	--

DISTRIBUTION	(29)
--------------------	------

§ 1 Terrestrial zoogeographic regions in the world	(29)
§ 2 Insect distribution	(30)
1. Palaearctic region	(30)
2. Nearctic region	(33)

3. Oriental region	(35)
4. Afrotropical region	(38)
5. Neotropical region	(40)
6. Australian region	(42)
§ 3 Insular insects	(45)
1. Types of islands	(45)
2. Characteristic of island insects	(45)
Chapter IV ZOOGEOGRAPHIC REGIONS IN CHINA	(48)
§ 1 Origin of the Chinese insect fauna	(48)
§ 2 Zoogeographic regions in China	(48)
1. Zoogeographic regions in China	(48)
2. Division line between Palaearctic and Oriental regions in China	(49)
§ 3 Insect distribution in China	(51)
1. Natural environment affecting insect distributions in China	(51)
2. Insect distribution in China	(53)
§ 4 History and present status of the insect faunal studies in China	(56)
Chapter V MANKIND'S ACTIVITIES AND INSECT DISTRIBUTION	(58)
§ 1 Mankind's activities and insect spread	(58)
1. Means of insect spread linked to mankind activities	(58)
2. Species spread by mankind's activities	(66)
3. Outline of insect spread through mankind's activities in the American continent	(66)
4. Important economic insects spread by mankind's activities	(67)
§ 2 Limits of insect distribution and extinction of species by mankind's activities	(73)
1. Quarantine measures	(74)
2. Environmental disturbance and destruction	(74)
Chapter VI GEOGRAPHIC INFORMATION SYSTEMS AND THEIR APPLICATIONS IN INSECT BIOGEOGRAPHY	(75)
§ 1 An overview of geographic information systems (GIS)	(75)
1. Basic concepts	(75)
2. Data structure, components, function, types and applications	(76)
§ 2 Applications of GIS in insect biogeography	(77)
1. Components of insect biogeographic information systems	(77)
2. Creation of an insect biogeographic information system	(78)
3. Examples	(79)
REFERENCES	(81)
INDEX OF TERMINOLOGY	(86)
INDEX OF CHINESE NAMES	(93)
INDEX OF LATIN NAMES	(98)

第一章 生物地理学及其发展史

昆虫生物地理学 (insect biogeography) 是一门专门研究昆虫 (过去和现在) 地理分布的科学。它作为一门独立的昆虫学科还十分年轻, 发展也比较缓慢, 其部分原因是昆虫种类的繁多, 以及人类对昆虫及其分布、系统发育等知识的缺乏。Raven 等 (1971) 认为, 世界上昆虫种类如此繁多, 它们灭绝的速度如此之快, 以至于大多数种类在没有被分类鉴定之前就消失了。尽管化石在理论上可以作为研究的材料, 但大多数种类不可能以化石形式永存, 特别是那些热带种类。鉴于诸多的限制, 我们不能期望一朝一日能够完全理解 (弄清) 昆虫的分布, 但经过努力, 我们会不断加深对昆虫地理分布的认识。

由于昆虫生物地理学是整个生物地理学的一个分支学科, 所以下面我们将从整个生物地理学出发, 对生物地理学的概念、与其他学科的关系、哲学原理和发展历史先作一介绍。

第一节 生物地理学的概念

目前地球上已知生活着 140 万种动物、植物和微生物, 而且肯定有同样或更多数量的种类有待于人们去发现。在历史上还曾经出现过无数种生物, 但现在它们都已灭绝, 其中只有很少部分以化石的形式保存了下来。可以说, 生物在地球上无处不在。但是, 每个物种, 不管是现存的或者是已灭绝的, 都有其独特的地理分布。每个物种仅占居地球表面的一小部分, 仅在某些生境中出现, 其数量在其地理分布区内也有变化。每个已灭绝的物种在历史上都经历过其种群数量和地理分布由小到大, 再由大至小, 最后灭绝的过程。现存的物种最终也将灭绝, 并由未来的物种代替它们。

生物地理学 (biogeography) 就是一门专门研究生物 (过去和现在) 地理分布的科学, 是一门试图描述和弄清生物物种和种以上分类阶元地理分布中如此众多的不同的分布形式的学科。

生物地理学从某种意义上说是一门历史学科。化石能提供有关地球上生命历史的信息, 因此对化石进行研究, 就能找到诸如下列一些有趣问题的答案: 一个物种是怎样形成目前分布幅度的? 它的近邻是什么? 在哪里能找到? 一个生物类群有着怎样的历史? 它们的祖先生活在哪里? 为何一些大而隔离的地理区域, 如澳大利亚、新喀里多尼亚 (南太平洋岛) 和马达加斯加等区域内的动植物如此特殊? 一个类群的分布在什么时候扩大或缩小而呈现目前的状况? 地质事件, 如大陆漂移和更新世冰川对形成目前的分布状况有什么影响或作用? 为什么一些近似种局限于同一区域, 而另外一些近似种却彼此隔离, 分布于地球表面的不同地方?

生物地理学在某种意义上又是一门生态学科。生物地理学家要解决的一些问题从本质上说是属于生态学范畴的, 因为它们涉及生物及其环境的关系。一个物种为什么局限于目前的分布幅度? 什么因子使得它能够分布于目前的分布区域内而又有什么因子使得它不能分布于其他区域? 气候、地形、生物间的相互作用在限制物种分布中起什么作用? 如何解释当我们爬山过程中所见到的物种变化? 为什么热带地区的物种要比温带或寒带的多? 岛屿是如何被

生物占居的？为什么岛屿上的物种要比附近大陆上的少？……

上述问题可以说是无数的，但从本质上讲就是这样一个问题：物种的种类和数量在地球表面不同的区域为什么会有变化？如何解释这些变化？这正是生物地理学的基本问题。它一直困扰着对自然充满好奇的人们。然而，直到上个世纪才有科学家称他们自己是生物地理学家，并将研究集中到生物的地理分布上。他们对生物地理的各个方面还没有全部弄清，但他们对不同生物的分布以及它们为什么分布于目前的分布区内有了很大的了解。在过去的20年中，很大程度上由于相关的学科，如生态学、分类学、古生物学和地质学的发展，刺激了生物地理学的长足进步。

生物地理学是一门范围很广的学科。要成为一个完善的生物地理学家，就必须掌握和综合大量的资料。当然，对每个人（包括生物地理学家在内）来说，却只是对一个学科的某些方面感兴趣，而不是所有方面。由于每个人所受的教育和训练不同，他们所涉及的生物地理学的内容也不尽相同。比较常见的专业化是分类学的，即植物地理学家研究植物的地理分布（phytogeography），而动物地理学家则研究动物的地理分布（zoogeography）。在植物和动物界中的不同分类阶元或类群上，又都有专家在研究某一类群的地理分布，如昆虫地理学家则研究昆虫的地理分布（insect biogeography）。尽管病毒和细菌在生态群落和人类福利方面起着十分重要的作用，但微生物地理学（microbial geography）目前还知之甚少，少有讨论。

有些生物地理学家侧重历史生物地理学（historical biogeography）的研究，探索生物的来源、扩散和灭绝，并试图解释地质学事件，如大陆漂移、更新世冰川等对形成目前生物分布形式的影响；而另外一些生物地理学家则侧重生态生物地理学（ecological biogeography）的研究，试图从生物与环境（物理和生物）的相互作用角度来阐明物种目前的分布。古生态学（paleoecology）似乎介于上述两学科之间。近年来，一些学者开始注重以不同的研究方法理解生物的地理分布，其中一些主要是描述性的，注重描述某一现存或灭绝生物的分布幅度，即所谓的描述性生物地理学（descriptive biogeography）；另外一些则是理性的或概念性的，致力于建立和检验用以解释不同地理分布形式的理论模型，即所谓的理性生物地理学（conceptual biogeography），包括历史生物地理学、分析生物地理学、生态生物地理学、预测生物地理学等等，其中近年来研究较多的是分替生物地理学（vicariance biogeography）。上述所有方面对于生物地理学整个学科来说都是必需的。当然，任何人都不可能成为生物地理学所有方面的专家，但对生物、研究方法和概念的广泛了解将有助于对生物地理学的理解。事实上，正是生物地理学的不同分支或方面相互补充和结合，促进了现在的生物地理学这一学科的形成。

第二节 生物地理学与其他学科的关系

生物地理学是一门由生态学、种群生物学、分类学、进化生物学、地球科学和自然历史等多学科综合而成的综合或交叉学科，与其相关的学科之间没有明显的界限。任何试图给生物地理学做一明确界限的定义都将有损于这一学科的完整性。比如，有人主张生物地理学与古生物学和生态学完全脱离，这将使生物地理学变成一个仅仅画画物种分布图而已的纯描述性的学科。

由于生物地理学是生物学的一个分支，丰富的生物学知识对于研究生物地理学来说是至

关重要的,对植物和动物的主要类群,以及它们的生理、解剖、发育和进化历史都应有所了解。比如,蛙和蜉蝣是两栖动物,是脊椎动物的一类,成熟后陆生而幼期水生,通常在潮湿的地方繁衍,但又不适应咸水生活。了解了这些生物学特征后就自然可以理解为什么两栖类动物常见于潮湿的陆地生境中,而沙漠和海岛中则极少见。

地理学当然也是非常重要的,大陆、山脉、沙漠、湖泊、主要岛屿和群岛、海洋等在历史上和目前的位置以及现在和过去的气候类型、洋流和海潮变化等知识对研究生物地理分布都是必须的。要研究生物目前的地理分布而对大陆和海洋在历史上的变化毫无了解是不可想像的。作为一个现代的生物地理学家,不仅要了解各个生物类群的进化历史,而且要了解生物所生活的地球的地质历史,因为正是这两者的相互作用造成了生物目前的地理分布,特别是在过去的2.5亿年中。比如,在1.35亿年前,南美、非洲和澳大利亚还连在一起,称为“南古陆”(Gondwanaland),当时昆虫、鱼类、鸟类等已开始进化和扩散;大约在6000万年前,地球北而出现了一些海洋和冰岛,北美与欧洲才分开,欧洲与格陵兰岛才永远分离;也大约在6000万年前,北美与西伯利亚相连,成了两大陆间生物交流的通道;大约在8000年前,才产生了白岭海峡将两大陆分开。所有这些有关地球历史的知识,都是我们研究生物目前地理分布所必需的。

第三节 生物地理学的哲学基础和基本原理

大多数人对什么是科学,科学家是如何工作的以及科学进步是如何取得的等问题有一种模糊而错误的印象。科学家总是力图透过事物的多样性和复杂性而认识到客观(自然)世界的基本规律和一般形式。科学哲学家和科学历史学家总是以事后才认识到的方式,认为科学调查工作总是有效的诀窍可寻。然而事实上,绝大多数科学家所从事的科学研究工作,并不象烧菜做饭或者根据交通图走路那么容易,而是在解谜或者就像在森林中迷了路,充满了错误和挫折,即便是科学上的一点点进步,也需要机遇、时间和反复试验。当然,这并不意味着人的智慧、创造力、不折不扣的精神和讲究精确的态度不重要。相反,正是这些特性,再加上先进的技术等才能进行完善的科学调查工作。

从本质上说,科学是对“形式”(pattern)和“过程”(process)关系的考察。“形式”可定义为非随机的、可重复的组织或机构。在自然界中“形式”的发生是由于一个一般的“过程”或一系列“过程”导致产生的,科学总是从发现“形式”开始,然后建立对“形式”做出解释的理论,最后对这些理论进行严格的检验,直至能充分解释“形式”而又为科学事实所接受。

科学哲学的传统做法是区分归纳法与演绎法,归纳是从特殊到一般,而演绎则恰好相反,是从一般到特殊。一些现代著名的科学哲学家,特别是波普尔(K. R. Popper)等人极力推崇所谓的“假设演绎法”(hypothetico-deductive method)。任何一个好的理论都包含经过检验而被接受的假设和推论。“假设演绎法”通过提供中间的、可选择的、可证伪的假设来检验一个理论,首先是学者用简明的语言提出一个新的、暂时的新观点或理论,然后用实验或观察方法来对这一新理论做检验和证伪,只有它经得住最严格的检验,这一理论才被认为是可信的或实证的。

一般性的新理论最终是科学主要进步的来源(源泉),这当中大多数是通过归纳法而取得

的。自然选择的进化论、DNA 的双链结构、岛屿生物地理学的平衡理论等都是通过收集实据、分析而发现一般的形式，进而再对之做出一般性的解释这样一个过程来取得的。尽管我们可以笼统地说，理论通过归纳法而得出，再用演绎法进行验证，但实际上科学研究的过程远非这么简单，理论的产生和改进要经过反反复复的实验观察和理性升华，对自然世界的认识是一个缓慢而不规则的过程。这对于生物地理学来说尤其如此。由于这个原因，某些批评家指责生物地理学是形而上学或先验的东西，是伪科学。他们声称，一些学者甚至从相互矛盾的事实中形成他们的理论，回避指控和批评，并随时改变他们的理论。

和其他当代的生物学分支不同，生物地理学通常不是一门实验学科。有关分子、细胞。甚至是生物个体的问题，通常可以人为地操纵这一系统而做出精确的回答，研究人员通过改变系统的状态，然后比较系统状态改变前后的行为变化，就可以得出有关的数据或对特定的假设进行检验。但这一方法对于研究生物地理学以及相关学科，如进化生物学等中的许多重要问题是不现实和不可能的。历史进化和历史生物地理学，正如它的名称所暗示的，是历史学科，它们不可能重复，也不可能对未来作出精确的预测。

近年来，一些生物地理学家已开始运用实验技术来操纵一些小系统，尤其是小岛，取得了令人瞩目的成功，比如 Simberloff 和 Wilson (1969) 对空岛被动物定居的研究。然而，大多数重要的问题有着历史或生态学的深度和广度，因而实验方法是不可能解决的。这一方法论上的局限性并没有降低生物地理学的精确性和价值，但的确也使生物地理学面临种种挑战。其他一些学科，如天文学和地质学，也面临同样的问题。哥白尼、伽利略、牛顿从来就没有搬动过一个星球，但这并不影响他们对人类认识天体运动规律的贡献。华莱士 (Wallace) 和达尔文 (Darwin) 用他们在地球上所观察到的动物和植物的分布形式而提出了进化和生物地理学的新理论。岛屿对 Wallace、Darwin 及其以后的生物地理学家、生态学家和进化学家的影响极大，因为岛屿代表了在自然界发生的实验，在那些许多因子相对恒定而其他一些因子在不同岛屿之间有变化的岛屿上“复制”着自然系统。尽管进行人为试验的困难极大，然而用逻辑的程序来创立和严格地检验生物地理学的理论是完全可能的。已有一些科学家用这样一个程式来达到这个目的：寻找“形式”，对这一“形式”解释而形成一种理论，然后再用新观察到的事实来独立地检验这些假设和预测。

在对待生物地理学的历史学方面，大多数生物地理学家都做了这样一种最终是不可能得到检验的假设，即地球的均变论 (uniformitarianism)。这一概念的含义是导致现在地球表面发生变化的物理过程与过去相比没有两样，都是历史上起作用的同样的基本规律所造成的。这一均变论的理论通常认为是英国地质学家 Hutton (1795) 和 Lyell (1830) 创立的，他们认为地球的历史要比人们所想像的要久远得多，地球表面总是这样恒定地变化着：岩石形成继而被风化；高山形成继而又被侵蚀最终消失。同样的道理，达尔文的伟大贡献之一，就是认识到与人类在历史上有选择地饲养家畜和种植植物而使之发生变化一样，自然界在历史上也同通过自然选择而使生物发生变化。

正如 Simpson (1970) 所指出的那样，均变论并没有被广泛接受，部分原因是大多数人对这一概念的理解还有其他附加的意义，对大多数人来说，均变论含有这样的意义：过程的平均强度是恒定的，变化总是逐渐进行的。现在已有资料表明，地球表面的某些过程，其强度目前要比过去强或弱；地球某些地方的作用力要比其他一些地方强；某些地方的作用力是突变的，而不是逐渐的，某些地方的变化速率是恒定不变的。可以预计地球表面的作用力因时间

和地点而异,只是过程本身的特点是无时间限制的。

为了避免与“均变论”在含义上的联系,Simpson 及其以后的学者采用了“现实论”(actualism)的概念,这一概念类似于方法论上的均变论。历史生物地理学在假定物种形成、扩散和灭绝过程在过去和现在都以同样方式进行的基础上应用这一原理解释物种现在和过去的分布,这一理论也同样很难被证伪,但可喜的是大多数观察到的事实支持了这一理论,并成为认识物种过去分布而预测未来分布的一种有用工具。当然,在应用这一原理时,最重要的问题是一个学者必须决定选用哪一种永恒的特性来应用于某一特殊的例子。

第四节 生物地理学的发展简史

一、19 世纪早期

在 200 年前,已知的动植物种类还只是目前所知道的 1%。进入 19 世纪后,随着对全球探险的深入和生物新阶元发现的增多,生物地理学开始形成并取得了长足进展。Alexander von Humboldt 是早期的探险家和博物学家,被誉为植物地理学(phytogeography)之父,他从 1805 年开始,在理论上对世界植物分布与气候之间的关系作了定量描述。与 von Humboldt 同时代的许多学者对植物与气候之间的关系也做了广泛的研究,导致了生态植物地理学(ecological phytogeography)的创立。Adolphe Brongniart 通过气候与植物之间的关系对化石记录进行了开拓性的研究,因而被誉为古植物学(paleobotany)的鼻祖。在他的影响下,植物作为过去气候的指示物,便成了古气候学(paleoclimatology)的理论基础。Brongniart (1827~1837)基于对化石的讨论,在比较了欧洲过去和现在植物区系之后,认为某些欧洲植物区系在历史上曾经是热带区系。

早期生物地理学的一大成就是 Justus Liebig (1840)提出的“最小规律”(law of the minimum)。简单地说,就是一种生物的地理分布受某一个生活所必需的因子,比如食物、矿物质、水、光或温度等所限制。当然,现在已知道并不是某个因子,而是这些因子的相互作用限定了某种生物的分布。但不管怎样,对限制因子(无论是生物的或者是非生物的)的调查研究刺激了 19 世纪后期生态学和土壤科学的发展。

在历史上,动物地理分布研究的起步比植物地理分布晚。这有两方面的原因,一方面是动物种类数量比植物多得多,而且一半以上的种类是昆虫,对动物进行描述和分类的繁重任务是植物的好几倍,增加了研究动物分布的困难;另一方面是动物分布与气候间的关系大多数不是直接的。事实上,动物分布与植物的关系要比动物与气候的关系更密切。

William Swainson (1835)最早对动物地理学做了专门论述。但第一个较为普遍而且与目前世界动物地理区域划分接近的动物地理区域的分类是 W. L. Sclater (1858)在研究鸟类分布时做出的。随着 19 世纪后半叶动物分类和描述速度的加快,动物地理学的研究也得到了快速发展。在进入 20 世纪初,学者们已经提出了至少 20 个有关动物地理区域的不同系统。

早期的生物地理学家已经注意到 3 个基本分布形式表明生物地理分布深受古代历史事件的影响:①所有分类类群都是地方性的或者局限于特定区域;②某些生物类群趋于分布在一起,为将地球表面划分成不同生物区域提供了基础;③某些相似的植物和动物类群有时分布在地球表面距离很远的区域,对这一分布形式做解释时生物地理学家已开始认识到地球和生



物两者都不是一成不变的，两者都有着几千年，甚至百万年以上的变化历史。

二、达尔文时期（19世纪中后期）

英国地质学家 C. Lyell (1835) 出版了《地质学原理》(Principles of Geology) 一书。书中向人们展示了地球是经过亿万年逐渐变化演化而来的图景，而这一变化过程又是永恒的、可预测的。这一有关地球历史和大陆形成的均变说代替了过去的“灾变说”，为寻找有关物种起源和分布的新理论提供了理论基础，因为地球本身和地球上的生物从历史上来看毕竟是不可分割的。

在 Lyell 的专著出版后的第 2 年，年轻的达尔文以科学家和舰长 R. Fitzroy 朋友的身份，乘“Beagle”号舰做了为期 5 年的环球旅行。这期间他研究了地质、地方性植物和动物、土著人和家畜，探索生物的序列。他深为在航海过程中所观察到的不同形式所吸引而又深感困惑：在两根廷有兽类化石，在安第斯山（南美）发现贝壳，海岛上生活着奇特类型的生物等等；在加拉帕戈斯群岛（即科隆群岛，南美）中不同的岛屿上分布着不同的龟类和雀科种类，这种分布形式的变化促使达尔文形成了地理隔离能引起物种种群间或种群内的遗传变异的思想。达尔文回国后，依据航都日记和采集的标本，创立了以自然选择为基础的生物进化理论，并于 1859 年出版了划时代的巨著《物种起源》。现在达尔文的进化论已渗透到生物地理学的各个方面。

尽管达尔文对生物地理学其他方面也做出了巨大贡献，但 Wallace 仍被誉为动物地理学之父，因为他应用进化论的自然选择理论，基本上建立了动物地理学的基本概念和原则。这些都念有许多都是 Wallace 以前的学者所提出的，但 Wallace 对它们作了更清楚的阐述，并用进化论的观点作了解释。此外，Wallace 还是第一位通过许多动物类群来分析陆地动物地理分布区域的学者，他的结论支持了 Sclater (1850) 根据鸟类分布分析所作出的陆地动物地理分布区域的划分。Wallace 对动物地理学的另一个杰出贡献是观察到动物地理分布在印度尼西亚的巴厘岛和龙目岛之间有一明显的界线（间断），这里是许多东南亚种类分布的南限，也是大洋洲种类的北限 (Wallace, 1860)，这一动物地理分布的间断被称之为“Wallace 线”。后许多学者对它做了讨论和修改，现在这条线在加里曼丹和苏拉威西岛之间。

另一位与达尔文同时代的杰出学者是世界上最著名的植物标本采集者 D. Hooker，他对植物地理学做出了很大的贡献。Hooker 22 岁时曾跟随地球磁极的发现者 J. C. Ross 对南极地域作过探险。这次探险经历和探险期间所采集的植物标本成了后来 Hooker 研究植物区系起源和区系间关系的资料来源。Hooker 提出了植物远距离扩散的概念，他认为那些种子或果实容易扩散的种类可以扩散到非常遥远的地方。

另外，这一时期还有其他许多学者对生物地理学做出了巨大贡献。

C. Bergmann (1847) 提出了这样一个规则：恒温的脊椎动物，在气候比较冷的地区生活的种群要比在气候暖和地区生活的同种种群的身体大，其表面积与体积的比值较小，因为单位面积内体积越大，在寒冷地区越容易保持热量；相反，体积小而表面积相对大，在气候炎热的地区则有利于散热。同理，J. A. Allen (1878) 提出了另一个规则：在寒冷地区生活的恒温动物种类，其翅膀和其他附肢要比生活在温暖气候中的种类结实而短，因此在地球两极生活的鸟类和其他哺乳动物趋向于身体粗壮，翅膀短小。动物身体大小与其基本代谢率、运都的消耗、在群都中的优势度、交配的成功率以及食都的类型和大小密切相关。由于表面积