

生物地理学

——生态和进化的途径

(第七版)

Biogeography

An Ecological and Evolutionary Approach

(Seventh Edition)

【英】C. Barry Cox & Peter D. Moore 著

赵铁桥 译



高等教育出版社

生物地理学

——生态和进化的途径
(第七版)

[英] C. Barry Cox & Peter D. Moore 著

(伦敦国王学院生命科学部 伦敦斯坦福大街富兰克林-威尔金斯大厦)

赵铁桥 译

(浙江师范大学生物科学系 浙江金华)

高等教育出版社

图字：01-2005-4472 号

译自

C. Barry Cox and Peter D. Moore
Biogeography: an ecological and evolutionary approach (Seventh edition)

© 1973, 1976, 1980, 1985, 1993, 2000, 2005 by Blackwell Publishing Ltd.
All rights reserved. No part of this publication may be reproduced, stored in a retrieval system, or transmitted, in any form or by any means, electronic, mechanical, photocopying, recording or otherwise, except as permitted by the UK Copyright, Designs, and Patents Act 1988, without the prior permission of the publisher.
This edition is published by arrangement with **Blackwell Publishing Ltd**, Oxford. Translated by **Higher Education Press** from the original English language version. Responsibility of the accuracy of the translation rests solely with the **Higher Education Press** and is not the responsibility of **Blackwell Publishing Ltd**.

图书在版编目 (CIP) 数据

生物地理学：生态和进化的途径：第 7 版/（英）考克斯 (Cox, C. B.)，（英）穆尔 (Moore, P. D.) 著；赵铁桥译. —北京：高等教育出版社，2007.4

书名原文：Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach

ISBN 978-7-04-020432-2

I. 生… II. ①考…②穆…③赵… III. 生物地理学
IV. Q15

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2007) 第 013867 号

策划编辑 李冰祥 责任编辑 高新景 陈正雄 封面设计 王 隼 责任绘图 朱 静
版式设计 余 杨 责任校对 殷 然 责任印制 张泽业

出版发行	高等教育出版社	购书热线	010-58581118
社 址	北京市西城区德外大街 4 号	免费咨询	800-810-0598
邮政编码	100011	网 址	http://www.hep.edu.cn
总 机	010-58581000		http://www.hep.com.cn
经 销	蓝色畅想图书发行有限公司	网上订购	http://www.landaco.com
印 刷	中国农业出版社印刷厂		http://www.landaco.com.cn
		畅想教育	http://www.widedu.com
开 本	787×1092 1/16	版 次	2007 年 4 月 第 1 版
印 张	26.5	印 次	2007 年 4 月 第 1 次印刷
字 数	640 000	定 价	48.00 元
插 页	4		

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题，请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

物料号 20432-00

内 容 简 介

生物地理学是生命科学和地球科学的交叉学科，它研究生物在地球上的时、空分布现状及其历史、格局和机制。原著是享誉国际的大学教科书。本书讲述生物地理学的基本概念、原理和方法，该学科的现状、历史和展望，均衡地介绍了陆地、岛屿和海洋生物地理学的知识，突出了生态的和进化的研究途径和成果，涵盖了学科的新进展，广征博引，实例丰富，图文并茂，可作为我国生物学和地理学相关专业研究生和本科生的教材，也可供相关专业大学教师和科研人员及环境和自然保护工作者参考。

译 序

1985年高等教育出版社出版了我和杨正本先生翻译的《生物地理学——生态和进化的途径》，那是从原书第三版译出的。那个译本大概是我国第一本被叫做生物地理学的书，也是第一本生物地理学教科书，那时生物地理学作为学科名称在我国学术界还很新鲜。20年后原书出现了第七版，书名当然一样，两位作者如旧，内容却几乎全新了。现在，生物地理学的名称在我国已经熟知，也该有一本新的教科书了，我很高兴有幸接着把这个新版本译成中文，奉献给广大读者。

20年来，生物地理学这门学科在统合的进程中有了长足进步，这些进步在本书中得到了及时、全面和恰当的反映。正如原书封底所引的美国阿尔班尼纽约州立大学乔治·鲁宾逊(George Robinson)教授的话，它“全面涵盖新近的突破”，“带有新的参考文献”，“博大但是细节完满”，“是生物地理学这门科学的了不起的梗概”。

20年来，生物地理学适时地引入了生态系统和生物多样性的概念，对岛屿生物地理学理论进行了审查。海洋占了地球表面的70%，而20年前海洋生物地理学基本上是空白，本书第三版仅述及海洋生物群落，翻译成中文不足千字，那时生物地理学实际上只是陆地生物地理学。20年间海洋生物地理学大有长进，现在终于开始拉着陆地生物地理学和岛屿生物地理学的手一起前进了。换句话说，如今生物地理学不再残缺，业已完整，的确是生物在地球上分布的全面研究了。本书新版以篇幅较长的第12章讲述海洋生物地理学，令读者大开眼界。

20年来，历史生物地理学分替论(vicariance theory)在与散布论(dispersal theory)的激烈争论中复兴。分替论者又有种系发生生物地理学、种系地理学、分支生物地理学、泛生物地理学、特有性的俭约分析等不同的观点和(或)方法，其间不乏争论，有时同样激烈，乃至形成不同学派。历史生物地理学在争论中得到发展和繁荣，而争论往往与系统生物学的支序分析方法的发展有关。同时，分子生物学和同位素技术已经成为生物地理学研究的有力武器，种系地理学就是使用分子方法的种系发生生物地理学。在认识生物分布的机制上，分替论和散布论是对立的。前者主张一个祖先物种的统一分布区被新出现的阻限分隔，最终被子裔物种的分布区替代，这好比一位母亲的家现在分成了两个子女各自的家。后者主张祖先物种的部分成员穿越分布区原有的阻限，拓殖一个新区域形成一个新物种，那好比母亲有女儿出嫁成立新家庭，现在有母亲的老家和女儿的新家。然而在生物分布的历史阐释上，两者有时是可以相互补充的。大范围区域比如地球陆块的生物分布往往是一部分替的历史，小范围区域比如岛屿的生物分布却很可能是一部散布的历史，而且追溯一个区域生物分布的漫长历史，十分可能既有分替的结果，也有散布的作用，二者先后交替进行。本书第13和14章分别予以介绍评述，比较全面和中肯，但未必全部正确。

新版在简短的绪论中开宗明义，也谈到各章的内容范畴和先后次序安排。接着一章是生物地理学简史，讲了生物地理学学科的来龙去脉，是全新的一章。然后转入正题，先是生态生物地理学，后是历史生物地理学，到第11章讲述人类的分布及其对世界生物分布的影响，其中

关于人类寄生虫疾病的生物地理学那一大节是前所未有的。后继三章全新，有如前述。最后以第15章展望学科的未来告终。应该说这样的安排是比较合理的。

对比第三版，可以看到新版篇幅近乎翻番了，显然这是学科成果的需要。值得一提的是第三版的東西原封不动留下的不多了，这是好事，意味着新版内容翻新了。新版有黑白插图207幅，最少的一章3幅，最多的一章36幅，此外有6页彩色图版，更显得图文并茂。

新版各章正文结束都有一个本章摘要，第1章例外。有13章设了专栏，共25个，其中概念专栏20个，方法论专栏5个。每章都有扩充读物栏，提供了扩充读物共59部（篇）。各章章末按文中编号列出参考文献，全书共列639项，以20世纪80、90年代的居多，最新是2003年的文献。所有这些都方便了读者学习掌握学科知识和重点，跟踪学科进展动态。

原著也存在某些文字错误，翻译时作了纠正和译注。

生物地理学本身跨生命科学和地球科学两大科学领域，又与生物多样性和自然保护等人类生活和未来密切相关，当中涉及许多人文和历史。本书新版紧跟学科前进脚步，书中出现多学科的大量术语和新术语是必然的。许多英文术语往往在不同的学科里有不同的中文译法，有些英文术语在同一个分支学科也常有异译并存，有的术语似乎是生物地理学上新出现或从其他学科新引入的，还没有成熟译法，译者不得不按自己的认识选用其一，极少数甚或新拟。限于译者学识和水平，虽然勉力而为，但难免可能有不当之处，还望读者指正。

最后我要感谢3位女性。先有李冰祥博士的策划，后才有我翻译本书；在译稿的整理上，赵雯承担了打字和电子文档制备，陈金梅承担了文稿的校对和索引译编事务，这些工作烦琐枯燥。没有她们的任劳任怨，难以想象本书的顺利译成和出版。

赵铁桥

2006年5月于上海

序 言

生物地理格局是我们行星上进化和板块构造这两台伟大机器相互作用的结果。要解释它们，我们必须了解许多不同的科学领域——举例来说，进化、分类学、生态学、地质学、古生物学和气候学。虽然每个领域都做出它自己独特的贡献，但是像本书这样的一本教科书，却因此不得不涵盖相似的范围，并且必须适合有不同背景的各类学生。今天，在证明亲缘关系的分子方法和在结果资料上添加格局的支序技术最终会合，有望革新我们对生物地理学的理解之时，这是特别需要的。

本教科书经过了 32 年和七次出版，生物地理学的研究上发生了许多变化。回溯到 1973 年，我们这个物种对我们这个行星的生物区系和气候提出的问题深度是难以正确评价的，并且“温室效应”还主要对园艺家们有意义，而不是对整个行星的忧虑。

地球的气候在变化，而且越来越成为人类活动结果的证据，到 20 世纪 80 年代逐渐变得比较明显，并最终导致比较大的公众争论和学术的复杂情况。在解释物理世界和生命世界的相互作用以及人类对它们每一个的影响上，在评估气候变化的可能结果和提出怎样最好地应对它们时，生物地理学分明起着一种重要作用。由于气候变化使老的谷物产区歉收，会有可能找到新的地区替代它们吗——如果是这样的话，在哪儿呢？或者我们将不得不寻找新的植物品种来适应这些新的外界状况——而如果是这样的话，我们在哪儿可以找到它们呢？关于生物地理学的研究总量在 20 世纪 90 年代显著增加，这大概就是原因。

但是，受到气候变化威胁的不仅有我们的粮食，而且有栖息在收缩和消失中的环境里的生物的多样性。这不正是博物馆和标本室的研究员们所关心的问题，因为我们也正在意识到我们的新药物和新食用植物都依靠这种多样性的程度。这样，为了鉴别这种多样性在何处最大和它在何处处在特别威胁之下，我们便意识到需要调查这种多样性。哪些栖息地受到威胁，我们应该怎样去尽力保护它们呢？对这些新的不可避免的事情，生物地理学者的反应之一是，审查它是否可以使用整合的岛屿生物地理学理论作为设计自然保护区的指导，该理论是 1963 年提出的。虽然有人主张，这个理论的预见能力现在似乎被滥用了，但是它在人类关心的这个领域中依旧是一个重要的概念。

在传统上，生物地理学教科书没有以陆地和岛屿生物地理学的相似深度和精度考虑海洋生物地理学。那也许部分地因为海洋生物地理学了解得比较贫乏，并且或许因为其不大重要。然而，我们现在认识到，在我们对食物巨大需求的影响下，海洋看上去无限的收获正在逡巡不前。幸好，海洋生物学家了解海洋生命动态的努力最近得到新的评估技术的巨大帮助，使得以卫星为基础的摄影监测成为可能。这使本教科书在这最新一版中，引入了关于海洋生物地理学的新的一章。学生们现在能单在这一本书里，比较和评价大陆、海洋和岛屿生物地理学的资料、格局和出现的问题。

这个新版第一次包含关于生物地理学的历史一章，它在这门课的教学上有特殊作用。学生们很容易相信教给他们的是简单的、纯粹的真理。但历史不仅给我们展示这门学科是怎样发展

的——新的理论受到检验，并最终被修正或否定，它也含蓄地告诉我们，今天正在传授的科学不是某种半透明构造的真和美。它仅仅有如对一片沙滩的最新描述，不久就会被改变的，也许被一次高潮或大风改变一点儿，也许一场风暴或陆地运动就更彻底地改变了它。这新的一章也以这样一节开始，它力图使学生们意识到，科学不是人类从事的独一无二的领域，不是冷漠的机器人进行的。反之，在这里介绍了他们的工作和思想的科学家们，像其他人一样，也犯错误、有偏见和有竞争；并且受当前的科学假设和社会制约的限制。在本书中，我们也尝试评价相互冲突的理论，并且就宁选哪一种给予合理判定。无论一个学生最后是一个足以成事的科学家，还是在我们的社会的另一个领域里，这些都是要学习的重要课程，并且是在阅读科学文献或者报纸及其他媒体中的科学报道时要应用的。

郑 重 声 明

高等教育出版社依法对本书享有专有出版权。任何未经许可的复制、销售行为均违反《中华人民共和国著作权法》,其行为人将承担相应的民事责任和行政责任,构成犯罪的,将被依法追究刑事责任。为了维护市场秩序,保护读者的合法权益,避免读者误用盗版书造成不良后果,我社将配合行政执法部门和司法机关对违法犯罪的单位和个人给予严厉打击。社会各界人士如发现上述侵权行为,希望及时举报,本社将奖励举报有功人员。

反盗版举报电话: (010) 58581897/58581896/58581879

传 真: (010) 82086060

E - mail: dd@hep.com.cn

通信地址: 北京市西城区德外大街 4 号

高等教育出版社打击盗版办公室

邮 编: 100011

购书请拨打电话: (010)58581118

目 录

第 1 章 生物地理学绪论	1	扩充读物	61
各章次序	9	参考文献	62
扩充读物	10	第 4 章 分布的格局	65
参考文献	10	分布的限制	65
第 2 章 生物地理学一史	12	超越阻限	67
来自过去的教训	12	一个成功的科：紫菀科	68
生态的对历史的生物地理学与植物		蜻蜓的格局	71
对动物	14	木兰：进化孑遗	74
生物地理学和创造	15	气候孑遗	75
今天生物的分布	16	特有生物	80
进化——一种无效而危险的思想！	17	自然限制	81
达尔文登场	19	环境梯度	82
世界地图：动、植物的生物地理区	19	因子的相互作用	88
说服世界	22	物种相互作用	90
现代历史生物地理学的来源	25	入侵	92
生态生物地理学的发展	29	减少竞争	97
一起生活	30	迁移	101
海洋生物地理学	31	捕食者和猎物	104
岛屿生物地理学	33	摘要	106
摘要	34	扩充读物	106
扩充读物	35	参考文献	106
参考文献	35	第 5 章 群落和生态系统	110
第 3 章 生物多样性的格局	38	群落	110
有多少物种？	38	生态系统	113
多样性的梯度	43	生态系统和生物多样性	115
生物多样性热点	52	全球范围的生物集群	118
时间上的多样性	55	气候的格局	122
海洋生物多样性	60	生物群落和气候建模	128
动态的生物多样性	60	变化中世界的生物群落	129
摘要	61	摘要	130
		扩充读物	130

参考文献	131	过去地理学的证据	189
第 6 章 新颖性的来源	133	移动中大陆的早期陆地生物	190
自然选择	134	一统世界——一瞬之间	192
达尔文的解释和达尔文雀	135	有花植物的兴起	197
有机体内的控制力量	138	晚白垩纪和新生代的地理、洋流和 气候变化	199
从种群到物种	139	晚白垩纪和新生代的植物群变化	201
多倍体	141	摘要	204
杂种繁殖的障碍	142	扩充读物	204
生存竞争	144	参考文献	204
自然选择的“学说”	144	第 9 章 今天生物的地理学	208
争论和进化学说	146	哺乳动物：最后的格局	209
进化和人类种族	148	今天有花植物的分布	216
摘要	149	哺乳动物地理学对有花植物地理学： 比较和差别	217
扩充读物	150	东半球热带：非洲、印度和东南亚	219
参考文献	150	非洲	220
第 7 章 岛屿上的生死存亡与进化	152	好望角植物区系	222
岛屿的类型	152	马达加斯加	222
到达那里：进路问题	154	印度和东南亚	223
死在那里：生存问题	157	澳大利亚	225
统合资料：岛屿生物地理学理论	158	新西兰	226
关于这个理论的又一种想法	160	西印度群岛	227
岛屿生物地理学理论和自然保护区 设计	162	南美洲	231
重新开始：拉卡塔岛的故事	164	晚白垩纪/早新生代	231
海岸环境	165	新生代后期	231
内陆生物	166	晚新生代/更新世	232
在那里进化：适应辐射的机会	171	北半球：全北区哺乳动物和北方区 植物	234
夏威夷群岛	174	摘要	236
到达的机制	175	扩充读物	237
在夏威夷群岛内进化辐射	176	参考文献	237
摘要	181	第 10 章 冰和变化	242
扩充读物	181	气候波动	243
参考文献	181	间冰期和小间冰期	244
第 8 章 过去的生物	186	更新世的生物变化	248
板块构造	187		

末次冰期	249	珊瑚礁	317
冰川作用的成因	257	摘要	321
当前的间冰期：一个虚假的开头	260	扩充读物	322
移动着的森林	262	参考文献	322
干燥的陆地	267	第13章 阐释过去：I 分子和同位素生物	
变化的海平面	268	地理学	326
温暖时期	270	生物分子	326
气候变冷	271	DNA、RNA、酶和种系发生	328
有记录的历史	273	分子钟	330
摘要	274	分子进化和鸟类生物地理学	331
扩充读物	274	人类生物地理学和分子方法	333
参考文献	274	种群崩溃、瓶颈和灾变	334
第11章 改造这个行星	278	生物地理学中的同位素	336
人类的出现	278	生物地球化学循环中的同位素	337
现代人类和大型动物区系的绝灭	283	新的水平	338
驯化和农业	285	摘要	338
人类寄生虫疾病的生物地理学	291	扩充读物	339
早期人类文明的环境影响	293	参考文献	339
摘要	294	第14章 阐释过去：II. 原理和实践	342
扩充读物	295	主要分水岭：散布对分替	342
参考文献	295	散布中心和起源中心	344
第12章 在水中划线	298	现行的生物地理学分析方法	345
海洋中和海底上的带	301	种系发生生物地理学	347
海洋的基本生物地理学	302	种系地理学	348
深海界	303	分支生物地理学	349
洋盆的动态	303	概括轨迹	351
海洋水中的生物格局：大洋内的生物		特有性俭约分析	352
群落和省	305	特有性和更新世问题	354
洋底上的生物格局	308	泛生物地理学“新西兰学派”	355
水热喷口动物区系的生物地理学	310	古地理学	357
浅海界	311	摘要	358
大陆架动物区系内动物区系的中断	313	扩充读物	358
岛屿的海岸动物区系	315	参考文献	358
大陆架动物区系之间的越洋联系和		第15章 预示未来	361
阻限	315	人类种群	361
陆架海的纬度格局	316		

变化中的气候	364	摘要	379
氮和硫超负荷	367	扩充读物	379
其他污染物	369	参考文献	380
全球变化的生物地理后果	370	索引	383
种群衰退和绝灭	374	图版	413
变化中的群落和生物群落	376		
我们由此去何处?	377		

第 1 章 生物地理学绪论

有一样我们大家共同拥有的东西：我们大家共有同一个行星，这是我们全体家。因为这个缘故，并且也因为人口增长和资源减少正在将地球置于较大的重负之下，我们现在指望研究地球及其生物科学家忠告我们怎样最好地管理这个行星，以保证它的未来并从而保证我们自己的未来。

这一困难的但生死攸关的任务所涉及的科学中有生物地理学——对生物在空间和时间上的研究。生物地理学者试图回答这样一类基本问题，诸如：为什么有如此之多生物呢？它们为什么以它们那种方式分布呢？它们总是占据它们现今的分布格局吗？人类现今的活动正在影响这些格局吗？如果是这样，未来的前途怎样呢？

生物地理学是一门多学科的科学，有漫长历史。它的来源深深地处在生物学、地理学、地质学、古生物学和生态学等有关的科学之内。18 世纪发现性的地理学航行，为生物地理学以它自己的名义作为一门科学兴起铺平了道路。分布记录的积累继续到今天，而生物地理学最终必须建立在这样的资料之上。在小猎兔犬号 (*Beagle*)* 调查船的航行中，达尔文收集和深思生物地理学材料，那最终使他得出通过自然选择进化的概念，一种将改变生物学整个过程的思想。了解现代生物地理学的概念架构，需要该学科几个世纪怎样发展来的知识，而这个主题将在第 2 章中讨论。

生命世界最令人难忘的特征之一是它包含的生物的充分多样性，而生物地理学者面临的主要问题之一，是怎样解释这种多样性和不同物种在这个行星的表面出现的不同格局的原因。举例来说，为什么有一个以上的海鸥物种呢？而为什么不同物种的海鸥具有不同的分布格局，有的广布，而别的非常地方性呢？为什么有这么许多类型的禾草生长在同一片田野里，全都明显地恰好起着相同作用呢？为什么奥地利比挪威的蝴蝶物种多呢？生物地理学者的任务不仅是回答这样特殊的问题，而且要寻求一般规律，它们能够解释许多这样的观察，并且将提供一个一般性的理解架构，随后能够用来预报有关伤害自然界的后果。

世界最著名的生物多样性专家之一，哈佛大学的爱德华·O. 威尔逊 (Edward O. Wilson)^[1] 主张，在人类这个物种起源时，地球上生物的多样性比以前地球历史进程曾有的都丰富。我们这个物种的出现和文明的发展，对世界的生物地理明确地有过并将继续有深刻的影响：改变物种的分布区，并且引起有的物种绝灭。从生物多样性 (第 3 章的主题) 的观点看，人类的进化是某种灾难，没有考虑人类的影响而企图做任何生物地理学综合，那将是十分不现实的。很少有物种能在它们的某个生态和分布方面逃脱人类活动的影响。因此，我们人类这个物种将在本书中起重要作用，不仅因为我们对其他动、植物物种的影响，而且我们也是许多——或许多达 3 千万个——其他物种当中的一个，并且在根本上我们如同其他物种一样，服从相同规律。我们对黄颈黑雁、橡树和渡渡鸟了解得越多，我们就将越正确评价我们自己在事

* 音译为比格尔号，曾被译为贝格尔号——译注。

物秩序中的位置。

因为面对范围如此广阔的问题，所以生物地理学必须借助范围广泛的其他学科。举例来说，解释生物多样性涉及了解地球表面的气候类型，涉及了解植物光合作用的生产力依气候和纬度而不同的方式。我们也必须了解什么构成对动植物适宜的特殊生境，为什么具有特殊的土壤化学、湿度水平、温度范围或者空间结构的场地特别有吸引力。因此，要回答这样的问题，气候学、地质学、土壤科学、生理学、生态学和行为科学全都必须求助。

但是，这种问题的答案很大程度上是取决于我们研究它们的空间范围。举例来说，两个蚂蚁物种可以共有同一大陆，甚至同一林地区域，但是它们不可能共有同一营巢空间。当我们在平方米而不是平方千米的范围上审查它们的空间格局，就可能从未发现这两个物种在一起。正如第4章将讨论的那样，生物地理学自身涉及一切水平的范围。

让我们来看在局部水平考察范围效应的一个例子。在芬兰南部的一个北方针叶林区的非常详细的小范围生物地理学调查中，来自赫尔辛基大学的一些研究者^[2]设置了一个陷阱网格，沉入地下（“陷坑”），他们从中收集了那些倒霉的，碰巧失足落入陷阱的土居昆虫和无脊椎动物。依此方式，在他们研究的区域，他们能够精确检测这些漫游的小生物在哪儿搜寻食物。他们放置了一个网格，测得网格一个轴长125 m、另一个轴长60 m，每间隔5 m放一个陷阱——总共300个。他们记录了落入这些陷阱的所有蚂蚁和土壤甲虫（步行虫），汇总他们一整个夏天的记录，其中一些结果示于图1.1和图1.2。

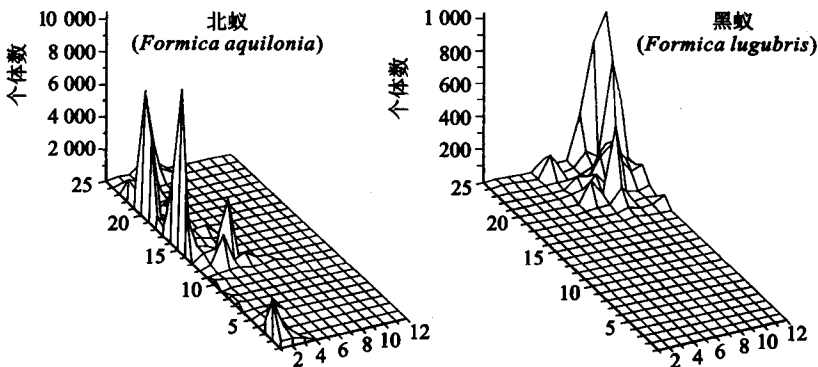


图1.1 在芬兰南部的北方针叶林中一个陷阱网格所捕捉的两个蚂蚁物种的多度。网格上的数字指的是陷阱的5 m间隔，因此整个网格是125 m×60 m，有300个陷阱。能够看到两个蚂蚁物种在空间上彼此排斥。（资料来自 Niemela et al.^[2]）

在图1.1中我们见到占据该区域的两个蚂蚁物种的多度格局。在与它们的巢址有关的多度上它们的峰很尖，同时北蚁（*Formica aquilonia*）有许多巢穴中心，黑蚁（*F. lugubris*）只有一个主巢穴。虽然在一个样本大小为几百平方米的检查中发现两个物种在一起，但当我们更详细看时，它们是十分严格分隔的。群体间竞争性相互作用明显导致严格的空分分离。

我们在图1.2中展示了占据同一区域的一些土壤甲虫的结果。所示的前两个物种 *Leistus terminatus*（图1.2a）和 *Cychrus caraboides*（图1.2b）有十分相似的分布格局。两者比较共同地都朝向样本图的右下方，并且当我们把它们的格局与蚂蚁的格局比较时，吸引人的是断定它们躲开蚂蚁最稠密的区域。土壤甲虫和蚂蚁之间这样的负的关系是自然界里的常见情况。发

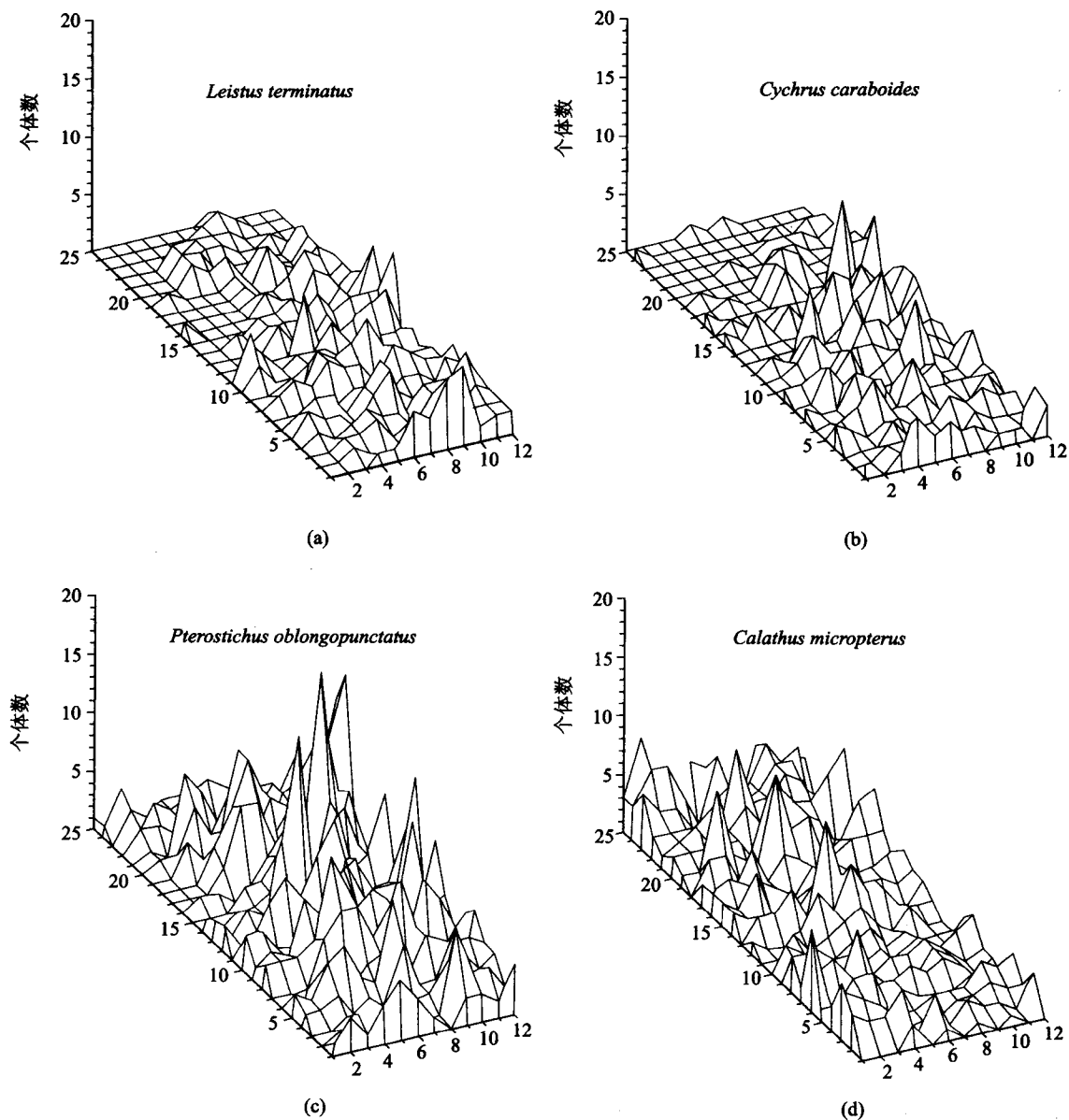


图 1.2 图 1.1 所示的网格但是 4 种土壤甲虫的记录。(a)、(b) 和 (c) 所示物种在蚂蚁丰富的区域多度下降，而物种 (d) 在蚂蚁地区比较丰富，这后一物种大概捕食蚂蚁。(资料来自 Niemela *et al.* [2])

现两个甲虫物种在一起的事实提示，它们没有任何有关彼此共有空间的顾忌，因此它们大概并不相互消费，十有八九它们也并不为食物竞争，否则大概这个或那个物种会被更良好的竞争者排斥。*Leistus terminatus* 捕食细小的动物（弹尾虫和螨），它们吃落叶或分解了的植物物质。在另一方面，*Cychrus caraboides* 是一种专门的摄食者，捕食软体动物——蛞蝓和蜗牛。这样，这两者有十分不同的食物需求，并且可以栖居在一个区域，没有任何负的相互作用。

第三种甲虫 *Pterostichus oblongopunctatus* (图 1.2c)，比另外两种的哪一种都丰富，并且

它的分布区也与它们的重叠。它是一般化的猎食者，因此虽然它很可能与另外两种竞争，但是有幅度较宽的食物来源供它选取，使它可以和它们共存。然而，正如前两种的情况，它也似乎躲开蚂蚁。第四种甲虫 *Calathus micropterus* (图 1.2d)，有更不同的格局。不像前三个物种，它在样本区域的上端显得比较丰富。这个物种吃什么，现在还知道得不精确，但是它的许多近亲捕食蚂蚁。因此，对它在所研究区域的蚂蚁出没部分的多度，这是最可能的解释。

动物的详细局部研究的这个例子，揭示了在这个范围里调查有机体的格局是怎样的复杂。这组资料能够主要用摄食关系来解释，但是其他生物的相似格局往往与诸如温度差异、光照、小气候、湿度等因子有关，或者有些动物活跃在白天（或黑夜）的不同时间里，这样，甚至在这个研究范围里也把时间维加到生物地理学上了。

存在生物地理学者会问的其他问题，不能由在这个范围的空间研究回答。如果我们要知道为什么棕榈树（它在世界上有将近 3000 种）主要限制在热带和亚热带，那么我们就得补充生理学和有更宽广概念的竞争的知识，包括地质历史和类群的长期进化发展。需要水平比较高的这一研究范围解决的其他问题，包括为什么生物的多样性似乎在比较低的纬度比在两极地区高，或者为什么在高纬度的动物分布区往往比来自赤道地区的动物的宽广。有的生物地理学者，比如新墨西哥大学的詹姆斯·布朗 (James Brown)，通过采用“大生态学” (macroecology) 这个术语，区分了需要大空间范围和长时间延续的那些生态学的和生物地理学的研究^[3]。为了符合对它的所有要求，生物地理学需要用到生态学的这大 (macro) 和小 (micro) 两个方面。

生物之间的相互作用（相互吞食、为食物相互竞争等），分明在生物地理学上非常重要，并且可以决定不同物种能否一起在群落中找到（群落是在第 5 章深入考虑的一个概念）。这些相互关系可能变得如此复杂，以至一种动物或植物的多度变化，往往对群落的其余生物会有未曾料到的后果。因此极其重要的是，如果生态学者和生物地理学者要有能力预测由环境变化，或者采用某种土地利用或经营管理措施所带来的结果，他们就应当知道这些关系。

这些相互关系的潜在复杂性特别地错综的一个例子，已由纽约米尔布鲁克 (Millbrook) 的生态系统研究所的克莱夫·琼斯 (Clive Jones) 等人描述^[4]。他们在美国东部检查了橡树、老鼠、蛾、鹿、蜱和人之间的关系，并且发现了复杂的相互关系的网络。橡树在秋季生产许多树籽（“橡实”），但是在有的年份产量比别的年份大。大体上讲，每 2~5 年来一个好的“橡实年”。橡实被白足鼠吃了，但是橡实年也吸引了鹿，在这些橡实年，鹿在橡树林里度过它们的 40% 时间，比较正常的年份仅有 5%。橡树的第 3 个消费者是舞毒蛾，它的毛虫吃橡树叶，在成灾的年份，那时它的种群上升到高得不平常的水平，可以把叶子吃掉导致橡实产量减少的程度。老鼠吃土壤中居住的舞毒蛾蛹，并且能够以那种方式控制蛾子的种群 (图 1.3)，这又增加了复杂性。

白足鼠携带固有的一种布氏旋毛菌 (*Borrelia burgdorferi*)，并且它们把它传到寄生的蜱上，蜱开头长在老鼠上，然后转移到鹿上。鹿自己并不被感染，但是它

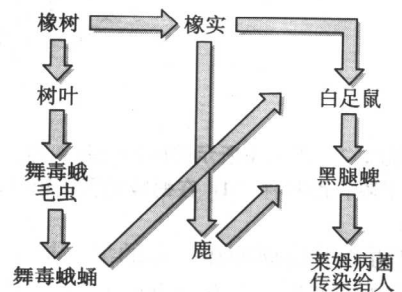


图 1.3 一个复杂的相互关系网络，橡树的橡实生产关系到老鼠和鹿的多度，并因此关系到人类被黑腿蜱传染上莱姆病的危险。橡实产量的变化可以影响系统的所有其他部分。