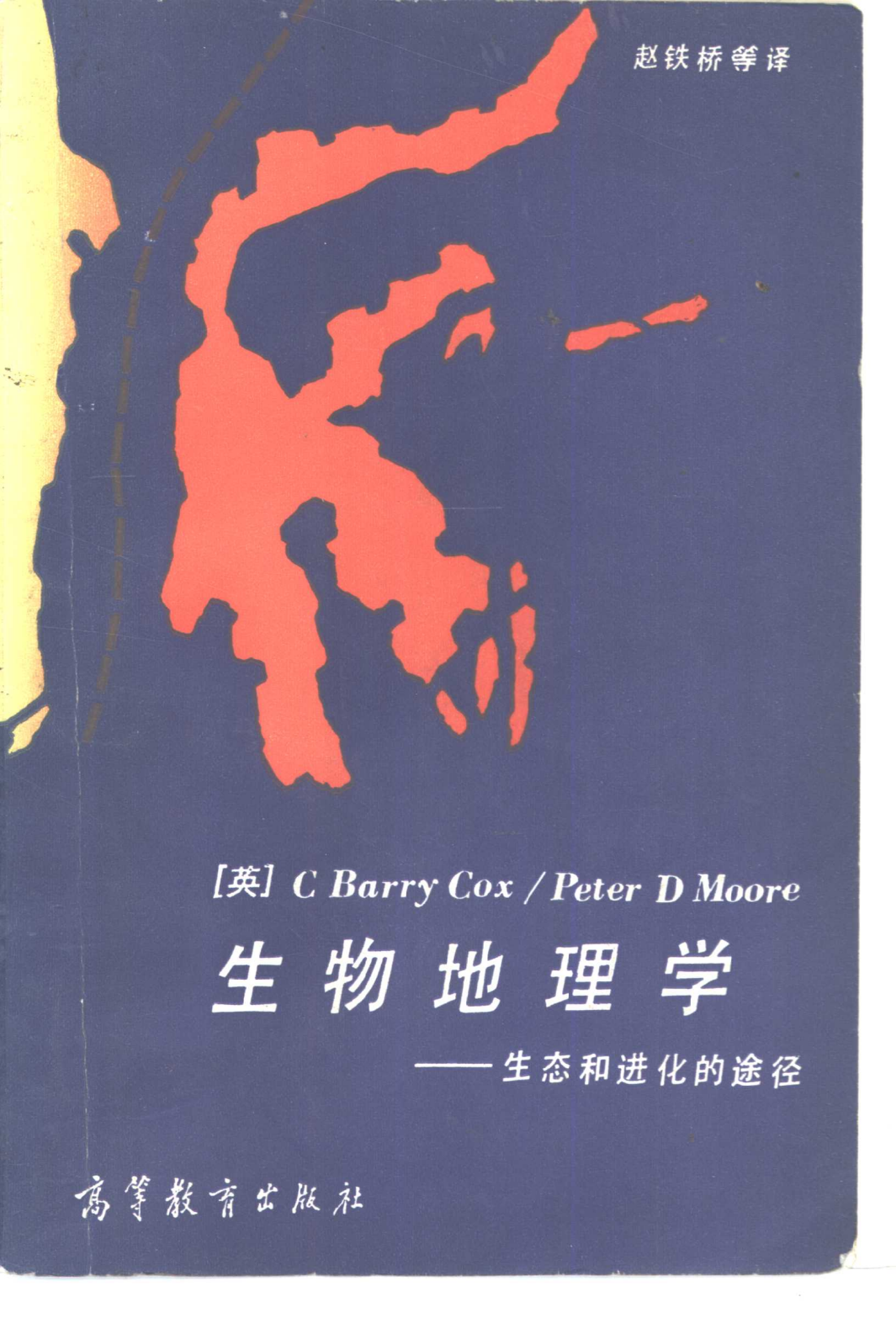




赵铁桥等译

[英] C Barry Cox / Peter D Moore

生物地理学

——生态和进化的途径

高等教育出版社

生物地理学

——生态和进化的途径

C. B. 科克斯 著

P. D. 穆尔

赵铁桥 杨正本 译

高等教育出版社

生物地理学

——生态和进化的途径

C. B. 科克斯 著
P. D. 穆尔

赵铁桥 杨正本 译

*

高等教育出版社出版

新华书店北京发行所发行

河北省香河县印刷厂印装

*

开本 850×1168 1/32 印张 9.375 字数 220,000

1985年8月第1版 1985年8月第1次印刷

印数 0,001—3,630

书号 12010-041 定价 2.35 元

译者前言

生物地理学是研究动、植物地理分布的格局、历史和机制，大至全球范围，小到小生境。它与生态学、分类学、进化论、地理学、地质学、气象学等有密切联系。它为人类的环境保护、资源开发、引种驯化、生物利用和防治等提供理论依据和实践指导。它目前也采用实验研究和数学分析，发展到了综合、定量的新阶段。

原书博引七十年代新文献，选取世界范围的新例证，着重论述生物地理学的原理和方法，力图综合其生态的、分析的和历史三条途径。正文首先叙述学科领域和基本概念。接着介绍生态途径，从生态系统观点论述生物如何在今日之所以在一起生活，即环境因子及其相互作用与生物分布格局的关系。转而介绍进化途径，从进化论观点探讨生物在何处、以何种多样性生活和如何散布，即进化与分布的关系，涉及新种来源、自然选择、隔离、阻限和传播，专章论述岛屿生物地理学说和数学方法，研究生物的进路、适应、变异、平衡、辐射和绝灭。然后介绍历史途径，从板块构造学说出发，叙述了地球演变过程，各大生物地理区的分布、成因和历史，更新世的冰期和气候变化，讨论了生物如何来到今日之所在地生活。最后阐述了人类与其它生物的关系及对生物地理分布的影响。原书1973—1980年三次再版，两次重印，在西方誉为好教科书。相信它会是我国大专院校生物学和地理学专业师生的良好参考书，对生物学、地理学、生态学、环境和资源科学等方面的工作者亦有助益，所以我们译述新版以奉献读者。

本书由杨正本译述第七章，赵铁桥负责其余各章并统稿，王兰参加了第九章的工作。由于内容涉及生物学和地学的众多分支，我们面临了大量术语的译述问题，而国内有关学科对一些术语的

译法颇有分歧,令人为难。例如“Pattern”一词分别作“类型、型式、模型、格局、图式……”。又如“Population”作“居群、种群、总体、群体”等,原书还出现“Group of species”、“Sub-population”。再如“Ecological niche”作“生态位、生态龕、生态灶”,原书更常单用“niche”。我们不得不分别处理,或统一或分译甚或新拟,难免武断,未必妥善,大可商讨。还遇到大量生物名称,其中不少前无译例,需要新拟;在这方面,我们感谢郑作新、周尧、曹文宣、何廷农、冯祚建先生的指教和帮助。我们更由衷感谢本书编辑叶玲玲先生对译稿提出了宝贵修改意见。对于原书的个别技术性错误,我们作了修正和脚注说明。译者水平所限,虽勉力而为,谬误恐在所不免,希望得到批评指正。

赵铁桥 杨正本

1983年10月,西宁

第一版序言

生物地理学处在若干研究领域的交汇点上。要了解特定的生物类群为何见于某一特定区域，就需要生物的生态关系的知识——它为何与这种土壤、这一温度范围或这种林地类型有关。要了解它为何见于某一大陆的特定区域，就可能需要关于气候历史的知识，气候变化可以导致分散的子遗群落隔离。最后，要了解它为何见于某些大陆而不见于另一些大陆，则涉及类群本身进化历史的知识，涉及陆块地质历史的知识，比如运载陆块横越地球、又把陆块割裂或连接成新格局的大陆漂移过程的知识。

由于人类对地球上动、植物的影响显著增长，我们已经越来越注意到需要控制社会和工业习俗的作用。因此，生物地理学家和自然资源保护论者，现在也需要了解现今人类与其环境的关系变化如何，了解人类往往根本地改变其居住和使用的生态系统结构方式。

尽管生物地理学与生态学、地理学、地质学、进化历史和经济人类学(economic anthropology)多有联系，但是它通常只和这些学科中的一两门一起研究。我们打算在本书中充分提供一切途径的基本原理，使专修一科的学生仍能了解所有途径互相作用的方式，生命分布格局的明显迷阵是以此方式产生的。

第三版序言

本书前两版的第一章和第三章是希利(Ian Healey)写的,第四至六章和第七章的前更新世部分是科克斯(C. Barry Cox)写的,其余章节是穆尔(Peter D. Moore)写的。在希利因病早逝之后,第二版稍经修订,但此第三版作了广泛改写。在第一至三章,穆尔加进了取自新近生态学研究的许多事例,在这方面要感谢麦克尼尔(Stuard McNeill)博士的友好帮助。科克斯改写了关于岛屿生物地理学的内容,增加了动物、尤其植物历史地理学的分析,并且加进了大陆漂移过程和气候变化,扩展了动、植物格局的综合。最后,穆尔还将冰期的论述扩大到全世界,不再限于北欧,并且说明了岛屿生物地理学的数学途径,它如何能有效地应用于自然资源保护问题。

生物地理学的三条主线至今仍然远为分离,本书力图予以综合。这三条主线是:生态地理学(研究生物在今日所在之处如何一起生活),分析生物地理学研究今日分布格局(生物在何处、以何种多样性生活和如何散布),和历史生物地理学(研究生物如何来到今日所在之处生活)。最后一条主线,还需要了解板块构造和气候变化的现代知识。我们觉得,彻底解释这些论题间的关系要的篇幅太多了,那就无法较详论述数学岛屿生物地理学之类的问题。相类似地,要提供哺乳类或有花植物各科分布格局的较详概况,那对学生们理解有关原理就很少助益,却只会增加类群名称的数目,使他们或是难以领会,或是需要详加阐明。

C. B. 科克斯

P. D. 穆尔

1979年10月

目 录

译者前言

第一版序言

第三版序言

第一章 生命的格局.....1

什么是生物地理学? 2 生境和小生境 3 分布的限制 4 克服阻
限 5 世界性的车前 8 蜻蜓的格局 11 苏铁——进化孑遗 15 气
候孑遗 17 特有生物 22 小生境 24 分布和食物 29 土壤和植物 32
人类的影响 34 参考文献 34

第二章 生命的自然限制.....37

环境梯度 37 因子的互相作用 44 气候类型 47 昼长和纬度 50
气候带 53 生物群落和生活型 55 土壤 70 参考文献 73

第三章 营生.....76

能量、物质和生态系统 76 生态系统中的养分 78 初级生产 80 效
能和营养级数 82 食物和分布 87 竞争 90 生态系统沿革史例 94
减少竞争 96 变化着的燕雀 99 捕食者和牺牲者 99 生态龛位 102
生态演替 105 多样性梯度 107 等价种 111 参考文献 111

第四章 新种来源.....115

自然选择 116 生物内部的隔离力量 121 外部的隔离力量 123 杂
育阻限 125 多倍体 128 摘要 128 散布中心 129 年龄和区域 130
生存适应 130 应付环境的挑战 132 倾差和“定律” 133 生存竞
争 133 参考文献 135

第五章 岛屿上的生死存亡.....137

进路问题 138 岛屿生境种类 139 隔离问题 141 岛屿生活的风
险 144 岛屿生物地理学理论 145 生物平衡的证据 148 暂时性岛
屿 150 适应辐射的机会 151 夏威夷群岛 154 参考文献 162

第六章 远古.....165

冈瓦纳古陆和劳亚古陆 167 大陆漂移思想 169 一场地质学争
论 170 古地磁证据 171 海底扩张 171 板块构造 173 大陆格局

的变化173 对气候的影响177 移动着的大陆上的早期陆生
生命178 一统世界——一瞬之间182 参考文献185

第七章 今日世界的成形.....188

历史生物地理和散布189 今日格局190 哺乳类取代爬行类191
澳大利亚194 南美洲194 东半球热带——东洋区和非洲区195
全北区——北美和欧亚大陆 197 哺乳类——最终格局199 今日
有花植物的分布202 有花植物的兴起204 早期北半球被子植物
区205 早期南半球被子植物区206 中、晚新生代的植物区系
变化208 参考文献214

第八章 冰期 and 变化.....218

冰期和间冰期220 海洋沉积纪录223 更新世生物变化224 小间
冰期232 目前的间冰期234 温暖时期239 气候恶化240 有记
录的历史241 冰川的成因244 参考文献245

第九章 人类的印记.....248

人类的适应248 早期人类的生态龛位249 更新世绝灭(原因)——
人类抑或气候?251 新石器文明革命252 农业人类的生态龛位257
农业和环境259 人类和其它生物261 参考文献272

英汉术语对照.....275

中文索引.....282

第一章 生命的格局

生命以其全部物理和化学复杂性,存在于众多的类型或种中。目前的估计表明,大约 30 万种绿色植物及真菌和 130 万种动物,已为生物学家所认识。这些数字还不包括几千个类型细菌和酵母菌,无疑还有成千上万种其它生物类群尚待发现。这些类型的生命,无一不是杂乱无章地分布在地球表面上。虽然所占面积大小因种不同而大有差异,但每一种都只占据地球上面积有限的-一个部分。极为稀有的种仅见于一两个地方,其它很普通的种则几乎到处可见。但即使是很普通的种,例如我们智人(*Homo sapien*)本身,也不能到处生活。在两极或沙漠地区,就极少人住。实际上,空间分布的不均匀性,像运动或呼吸一样基本,是活的生物的特征。

这究竟为何如此?一个原因是:每个种都有其进化历史,结果其生理、生长和行为的生命过程,仅在有限范围的环境条件下、有一定类型的食物资源时,功能才有效。这可能是由于其环境中可利用的空间和食物资源有限,种间竞争压力的结果。种在所占空间中和在所利用食物上愈益特化,它就愈能由此获得某种胜于它种的竞争优势。这种特化过程——对环境特定因子或因子组合的适应——是一个持续的过程,出现在自然选择的进化过程之中,这点将在后面专章讨论。现在可以设想,因为生物的环境物理条件——温度、光照、湿度或干燥度等等——和所拥有的食物资源,远非均匀分布,生物的分布必然也不均匀。因此每个种都有一个分布的格局,与它所适应的物理条件和食物资源有关。

什么是生物地理学？ 研究生物在空间和时间上的分布格局的学问，叫做生物地理学。如今，生物学家很少只满足于描述这些格局，生物地理学家常想发现，是哪些环境因子决定或限制所研究的种的分布。他要这样做，就必须从整个生命科学和环境科学的范围汲取知识，包括地质学、地理学、气候学、古生物学、动、植物系统学和分类学、进化、生理学和生态学。本书注意解释动、植物的分布，而非仅罗列其名录；主要目的是说明一个种的自然环境、其生物学和进化历史互相作用产生其分布格局。但我们也想证明，生物地理学决非仅是学院科学而与人类问题无关。在未来，我们将不得不为激增的人口寻找许多新的食物资源，将开始把前未开发的许多种动、植物用作食物，或无论如何都将开始通过选育程序，激烈地改变业已利用的种的性状和生产能力，那是非常可能的（随着热带国家新高产稻谷品种和能在英国那样寒冷潮湿的国家生长的玉米和甜玉米品种的发展，这已经广泛发生）。我们想栽种培育的种，在通常见不到它们的环境中，能否生存和有生产能力？或者，具有耐旱、抗寒之类性状的新品种需发展否？对于此类问题，生物地理学这门科学往往会有预见能力。

在食物生产之外的领域，生物地理学也是重要的。近来，人们至少已开始认识到：与我们分享环境的动、植物，不仅是有经济价值的资源，而且也是兴趣和美的来源，为了子孙后代，我们有责任加以保护，就像保护任何其它资源，如食物和能源一样。但是，在自然环境下保护和经营管理动、植物，是一项复杂的活动，比农业上经营管理动、植物要困难得多。这项活动，需要关于它们的生物学、尤其地理分布的详尽知识，才能够知道它们出现在何种环境、能耐受什么条件。因此，对于环境保护和经营管理计划，生物地理学是基本的。

至于生物学的其它方面，生物地理学与其它有关学科，尤其生

态学之间,没有分明界标。这是因为可以在大至地球、小至地方的不定规模上研究种的分布。这可以引用一种哺乳动物——欧洲的獾(*Meles meles*)¹来说明。在全球规模上,獾分布遍及欧洲西部和北部,远至北极圈、小亚细亚和从北极圈向南到喜马拉雅山脉的中亚地区、中国和日本。獾在地球表面这一广大区域之中,当然远非均匀分布。它的斑状分布与许多因子有关,但獾一般在平坦的、沼泽般的地方最稀少,在丘陵地区最普遍。例如在不列颠群岛,獾在英格兰西部和南部最普遍,而在其东部和爱尔兰、苏格兰最少。在獾出现之处,最常在林地和矮树丛中挖成洞穴或栖所(setts),尤其在易于进入獾经常取食的牧场和土壤排水良好、适于挖洞的地方。生物学家把獾生活的这些地方,叫做它的生境(habitats)。几乎一切动、植物种,似乎都有公认如此的生境,它们在那里比在其它地方更常见。

在新英格兰的温带森林中,针樱桃(*Prunus pensylvanica*)是常见种²。它在稠密的成熟林中并不常见,却见于受一棵老树死亡或受人类的活动干扰的区域,那里林地中林冠的孔隙容许阳光透过。

生境和小生境 能按“林地”、“草地”、“海滨”等生境单位,简便地考虑许多生物、尤其较大生物的分布。但是,甚至在像生境那样的环境单位中,大多数种也有特定的分布。例如,土壤腐殖质和枯枝落叶层、朽木、地面植物群带、不同的树冠层、树干和活树皮等大量较小的小生境(microhabitats),组成林地生境。在每一个小生境中,都能见到某些特征动、植物种,因此,这些种在林地中的分布,或多或少地与其小生境的分布密切重合。有些种见于一个以上的这种地区,但一般每个种有一个特定的小生境,可以称为“总部”,它在其中最常出现而数量最高。像草地那样的生境,结构

比林地简单,内部甚至也出现许多不同的小生境,而且如后面将予解释的,现有小生境的数目,是决定在生境中生活的种数的重要因素。

很大而活跃的许多动物,显出一种以大生境的一定部分为限的倾向。南美中部和北部低地森林的蛛猴属(*Ateles*),是活跃的攀援者,能长距离跳跃,家族群老是在森林各处大规模迁移。然而若观察一个时期,便可看到它们在森林高林冠的较低部分、尤其在树外围较小的枝条上度过大部分时间。其所以如此,理由是清楚的:蛛猴百分之九十以上的食物由水果和坚果组成,而这些食物资源最多的自然是出现在树的较小的且生长快的枝条,稍大而活跃的动物偏爱的这样的区域,或许最好叫做微生境(minor habitats)而不叫小生境,把后一术语留给界线限定得较清楚的部分。

一种生物能在两个以上生境中生存,生境可以差别悬殊。例如海滨车前(*Plantago maritima*),欧洲的一种狭叶草本植物,见于海水常常泛滥的盐滩,也见于土壤常受霜冻干扰的山地生境。在面临解释如此奇特的分布格局问题时,生物地理学家总是不得不考查与这样一个种的历史有关的证据,看它以往占据过什么生境。这样做时就发现,约在一万年前当末次冰期结束时,海滨车前在欧洲广泛分布,随着林地扩展,被迫进入了它今天占据的两种不相似的生境。缺乏荫蔽是两种生境共同的,而这正是海滨车前对其环境的特殊要求³。

分布的限制 一个种分布的区域,无论从地理的、生境的还是小生境的规模考虑,都被不能维持其居群的区域所包围,这些区域因物理条件太不同或食物资源短缺,不允许该种生存。这样的区域可以看作阻限(barriers),该种若要散布到有利的、但尚未拓殖的其它地方去,就必须穿越阻限——很像欧洲移民漂洋过海,到北美

或澳大利亚去殖民。任何气候因子,或地形因子,或因子组合,都可以成为一种生物分布的阻限。例如,移动力问题和获得氧与食物问题,在水里和在空气中是十分不同的。结果,适应于陆上生活的生物不能穿越海洋,终将因淹溺、饥饿、疲惫和缺淡水喝而比例不同地死亡。类似地,陆地则是适应于在海洋和淡水中生活的生物的阻限,因为它们需要供给溶解在水里而非大气中的氧,还因为它们在空气中迅速变干。山脉也形成有效的散布阻限,因为山脉引起的寒冷极值,对于许多生物太低。总雨量、土壤表面水的蒸发率和光照强度,都是限制大多数绿色有根植物的关键因子。可是,在所有这些场合,也在多数其它场合,最终的阻限不是敌对的环境因子,而是种本身的生理已变成适应于有限范围的环境条件了。因此,一个种在其分布区里,是其自身进化历史的囚徒。

有些动、植物种,分布限制在它们在其中进化的那个区域,这些种被说成该区域特有种(endemic)(见第22页)。它们的限制,可能是由于散布的物理阻限,有如许多岛屿动、植物区系的情况;或者由于它们进化得晚,还来不及从它们的起源中心扩散。

在生境级别上,小规模自然条件或小气候变异(与气候的地理变异相似,但规模小得多)的区域和食物分布的区域,包围了生物的小生境。这些区域形成阻限,将种限制在小生境中。在朽木上生活的昆虫,通过进化适应于含水量高和温度相对恒定的小生境。朽木提供了它们需以为食的是软的木质物质和微生物,又很好地保护它们免遭捕食。朽木周围的区域,这些合乎需要的条件就很少或没有,而对于许多动物说来,试图离开它们的小生境,就会因干燥、饥饿或被捕食而造成死亡。

克服阻限 不过,朽木的个别居民偶而作危险的旅行,从一块朽木到另一块朽木去,这表明,几乎没有什么环境因子会是生物散

布的绝对阻限，而其有效性则大为不同。大多数生境和小生境只有有限的资源，在其中生活的生物必须具有一种机制，使它们在老的生境资源耗竭之时能寻找新的生境和资源。这些机制往往采取干燥抗性相当高的种子形式、抗逆阶段、或（如朽木小生境的昆虫一例中的）飞翔的成体。有很好的证据说明哪一种地理阻限都不是完全有效的。当生物以地理规模扩展其分布时，它们利用了气候或生境分布上临时、季节或永久性的变化，是很可能的。例如不列颠群岛，处在约有 220 种鸟的地理分布范围内，但还有 50 或 60 种鸟作为“偶见种”来此地区逗留——这些鸟不在不列颠繁育，但鸟类学家每二、三年看到一两只个体⁴。它们的到来有许多原因：有些是迁飞时被风刮离航线，另一些是某些年内，当数目特别多而食物缺乏时，被迫离开其正常范围。这些偶见种有许多实际生活在北美，如黑胸矶鹬(*Calidris melanotos*)，每年看见几只，但有些来自东亚、甚或来自太平洋诸岛。虽然不象是十分可靠，但这些偶然旅行者中，可能总有一天也许会有几只在欧洲定居下来。比如环颈鸽(*Streptopelia decaocto*)，几十年中已从小亚细亚和南亚横越中欧，进入不列颠群岛和斯堪的纳维亚半岛——在任何脊椎动物中，或许这是已知最显著的分布变化了。这个种常见于城镇和居民点周围，似乎多半依赖农田和园圃中常见种野草的种子为食。可能若干因子互相作用，使环颈鸽的此种分布扩大成为可能。上个世纪人类活动加剧，包括环境方面的广泛变化，产生了新的生境和食物资源，也可能是气候上的细小变化，或许对这个种很有利。然而，认为不可能的是，环颈鸽没有自身的遗传结构上变化而能趁机利用这些变化；也许生理上的变化，容许该种忍受气候条件的较大幅度变动，或利用种类较广泛的食物。

十九世纪不列颠铁路的发展提供了方便的交通，使许多种植物得以扩散。最著名的事例，或许是牛津豚草(*Senecio squali-*

das), 它从牛津植物园逸出后, 沿着铁路线广泛散布于不列颠⁵。

环颈鸽和牛津豚草的例子表明, 在有了新生境可资利用时, 生物能怎样扩展其分布。当今人类种, 对于全世界的生态具有这样的影响: 新的生境在不断地创造着, 而老的生境被破坏掉, 这就造成许多其它种迅速改变地理分布。往昔通过气候变迁、海平面升降、冰川作用、造山运动和侵蚀作用, 新生境以较慢的速度变得可资利用, 但经漫长时日, 这些缓慢变化对动、植物的分布起了巨大作用。

生物地理学者一般承认, 生物可借三条不同类型的途径, 在此区彼域间散布。第一, 最容易的途径称为“甬道”(corridor), 这样一条途径必须包括很多样的生境, 见于甬道任一端的大多数生物, 通过甬道时遇到的困难才很小。因此, 这两端终将在生物区(biota)(即动物区系加上植物区系)上被认为几乎完全相同; 例如, 连结西欧和中国的巨大欧亚大陆, 至少到最近的冰期气候变化时, 都对动、植物的散布起了甬道作用。第二, 互相连结的地区可能包含的生境种类较为有限, 因此只有能在这些生境中存在的那些生物, 才能够通过它散布。这样的散布路线称为“孔道”(filter); 中美洲热地提供了唯一范例。最后, 有些区域完全被截然不同的环境包围, 带低因此任何生物要到达这些区域都极端困难。最明显的例子是广阔的海洋隔离的岛屿, 但对一座高大山峰、一个洞穴或一个深广湖泊特殊适应的生物区, 同拓殖者可能由之迁出的最邻近和类似的生境也是极其隔离的。所以这样散布的机会是极少的, 而且多半是由于有利环境的机遇组合, 诸如大风或植被漂筏。因此这样一种散布路线称为“险道”(sweepstakes route)。它不仅在程度上, 而且在性质上都与“孔道”不同, 因为通过“险道”的生物, 不可能在途中(en route)正常度过其全部生命历史。它们仅在其适应于通过路径方面相似, 诸如那些能使其在岛屿间散布的孢子、轻的种子、

昆虫或鸟类的空中适应。因此,这样一个生物区,不是正常大陆区域生态上综合平衡的生物区系的范例,因此被说成是不协调的(disharmonic)。

讨论由特殊的动、植物种表明的一些分布格局,将表明它们何等复杂多样,并有助于着重说明可在其上考虑这些格局的各种规模和层次。事实上,能选取的例子十分有限,因为只有很少的种的分布曾经详细研究过。甚至在熟知的种,在不寻常地方的偶然发现,也经常改变着已知分布格局,并要求生物学家更改对这些格局的解释。

某些现存格局是连续的,类群占据的区域由单个地区或许多彼此紧邻的地区组成。以现今气候的和生物的因子,通常能解释此点;若干种蜻蜓的分布和车前的分布提供了范例(见后)。其它现存格局是不连续的或间断的(disjunct),占据的区域广为隔离,分散在一特定大陆上或整个世界上。呈示如此分布格局的生物(像苏铁)可以是进化孑遗(evolutionary relicts),一度曾是优势广布类群的分散幸存者,现在没有能力与较新的种类竞争了。另一些气候孑遗(climatic relicts)或生境孑遗(habitat relicts),看来大受以往气候和海平面变迁的影响。如第六章和第七章将说明的,有些存活类群和许多绝灭类群的间断格局,是大陆漂移过程中自然地割裂曾一度连续的分布区造成的。

世界性的车前 阔叶的大车前(*Plantago major*),因见于除南极洲外的一切大陆,可描述为世界性分布⁶(图 1-1)。它是一个典型的草地生境种,具有紧贴地面的阔叶莲座,从莲座生出花茎。它的分布研究,还不如后面讨论的蜻蜓来得彻底,但是看来除纬度较高的北方和北非与中东的沙漠外,它是随遇的(ubiquitous)。它甚至经过东印度群岛扩散到了澳大利亚、新西兰和太平洋的许多