

分支生物地理学

植物和动物分布的解释性格局

第2版 中文版

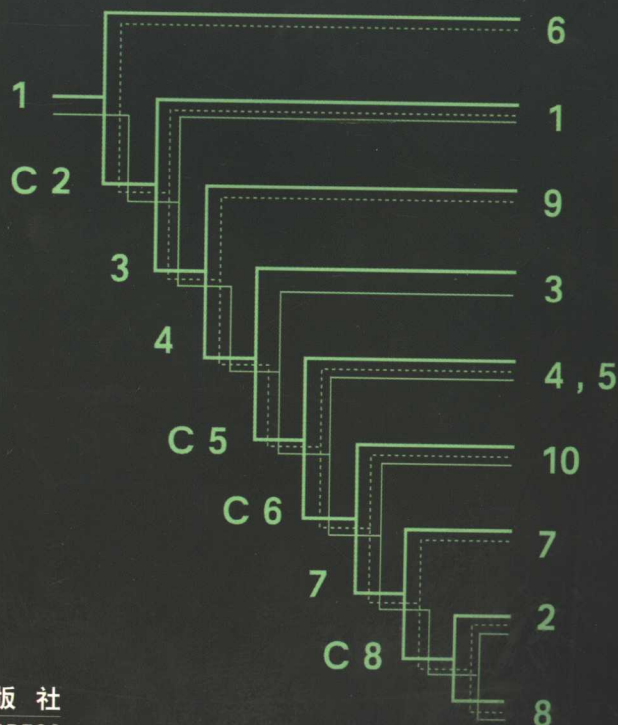
Cladistic biogeography (second edition)

*Interpreting Patterns of Plant and
Animal Distributions*

Christopher J. Humphries

Lynne R. Parenti

张明理等 译



高等教育出版社
HIGHER EDUCATION PRESS

分支生物地理学

植物和动物分布的解释性格局

第2版 中文版

Cladistic Biogeography (second edition)

Interpreting Patterns of Plant and

Animal Distributions

Christopher J. Humphries

Lynne R. Parenti

张明理 左尧凤 王英伟 康 云 译

高等教育出版社

图字:01-2004-0824号

© Christopher J. Humphries and Lynne R. Parenti, 1999

Cladistic Biogeography: Second edition - Interpreting Patterns of Plant and Animal Distributions was originally published in English in 1999. This translation is published by arrangement with Oxford University Press and is for sale in the Mainland (part) of The People's Republic of China Only (《分支生物地理学》, 原著以英文在 1999 年出版, 本翻译版由牛津大学出版社授权出版并仅限于在中国大陆销售。)

图书在版编目 (CIP) 数据

分支生物地理学 / (英) 汉弗莱斯 (Humphries, C.J.),
(英) 帕伦特 (Parenti, L.R.) 著; 张明理等译. 北京: 高等教育出版社, 2004.4

ISBN 7-04-014181-7

I. 分... II. ①汉...②帕...③张... III. 生物
地理学—分支科学 IV. Q15

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2004) 第 004100 号

出版发行	高等教育出版社	购书热线	010-64054588
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	010-82028899		http://www.hep.com.cn
经 销	新华书店北京发行所		
排 版	高等教育出版社照排中心		
印 刷	北京民族印刷厂		
开 本	880×1230 1/32	版 次	2004 年 4 月第 1 版
印 张	5.75	印 次	2004 年 4 月第 1 次印刷
字 数	150 000	定 价	11.40 元

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

译者前言

20 世纪后 30 年中,分支生物地理学的兴起和蓬勃发展,在生物地理学、生物系统学和进化等研究领域产生了划时代的革命,至今仍是研究热点和前沿。它强调以系统发育为基础,即应用分支系统学,重建分布格局。早在 1986 年,Humphries 和 Parenti 就出版了“分支生物地理学”第一版,是本领域一本重要的参考书,10 余年后由于生物地理学的复兴,正如他们所讲,促使他们重作修订,因此书中充实和汇集了当代历史生物地理学最新的研究成果和进展。

本书对生物地理学的历史作了简明扼要的回顾,重点介绍分支生物地理学的理论、方法以及计算机程序,并提供了焦点类群和热点地区的丰富而典型的应用例子,如南山毛榉、摇蚊,南半球、沿太平洋分布等等。同时,作者从研究者的角度,介绍了分支生物地理学对生物分布格局的重要贡献,并展现了其新颖的世界观,一些理论问题不仅与扩散论、隔离分化等生物宏观进化的理论相关,也涉及地球进化的地质理论,如板块构造、联合古陆、前联合古陆、太平洋洲,以及扩张的地球等。因此,从学科的渊源、方法论、应用研究动态等方面来看,本书确实是一本不可多得的好书,相信读者读完本书后也会与我们有同感。我们把它翻译出来,介绍给国内有关的生物系统分类、进化、地理学等有关领域的研究工作者和高校师生,以期推动国内有关的研究和教学工作。

我们诚挚地感谢周伟教授、欧晓红教授、张春光教授等对文中动物拉丁学名的审定和修改。感谢本书的两位原作者,尤其是大英博物馆 C. J. Humphries 教授对本书中译本始终如一的支持和帮助。由于本书涉及的学科面和专业领域颇为广泛,也同时由于我们的学识、水平所

限,译书中肯定漏洞、错误不少,恳请读者批评指正。

本书在翻译过程中得到国家自然科学基金项目(39870054, 49971006)和中国科学院知识创新工程项目(KSC×2-1-06B)的资助。

译 者

北京 香山 中国科学院植物研究所

2003 年 5 月

中文版前言

正如我们在别处所讲,18 世纪的生物学家已经能很好地理解地球表面上不同的植物和动物具有其特别的分布格局。从那时起,数以千计的生物地理学解释性文献陆续发表,用来解释格局,然而,对那些格局意义的较成功的解释却不是固定不变的。这当然对中国和邻近的太平洋地区也是如此。如同植物学家和生物地理学家 Leon Croizat 着力指出的:许多清晰的分布格局在一个广阔的尺度上,常常是在全球的尺度上显示着和谐性。但是环绕太平洋地区的分布区的关系是难以解决和解释的,因为它们不服从静态地球的假设(一种地球的 Lyellian 几何学),也不与太平洋的板块构造模型十分吻合。例如,中国东部和北美东部的关系意味着太平洋西部的岩层曾经是外来起源的,但是确切的起源地还没有弄清楚。正如我们在本书的第四章将要讲到的,有许多模型试图解释太平洋格局。

这些分布的“一般轨迹”在间断、跨洋的陆生分类群之间,例如有花植物、哺乳动物和淡水鱼类之间是如此的一致,以致于意味着生物区系之间历史上的连接,它们在一般分布区图之前拥有相当多的信息和可信度,则可以支持一个特别的生物地理学模型。

应用分支系统学技术对生物区系成分的分析,推断分布区的等级分类,在本书中被看作是分支生物地理学的方法。这一方法,结合古地理学和地质学,被用来评价分布的和谐性的意义,特别是南半球,包括环绕太平洋盆地的地区。分布区关系的一般格局,提供了我们对地球上所有生命有机体(包括淡水、海洋和陆生的生命有机体)、化石和近代的有机体的系统发育和分布历史理解的渠道。植物和动物一般格局的研究,是我们的共同目标。我们现在感到特别愉快的是,牛津大学出

版社、北京的高等教育出版社和张明理教授已经决定把本书译成中文，并介绍给中国的读者。

伦敦

C. J. 汉弗希斯

华盛顿特区

L. R. 帕瑞提

2003 年 6 月

序

对于 18 世纪的生物学家来讲,他们已经能很好地理解地球表面上不同的植物和动物具有其特别的分布格局。从那时起,数以千计的生物地理学解释性文献陆续发表,用来解释格局,然而,对那些格局意义的较成功的解释却不是固定不变的。也许最重要的,也因此被植物学家和生物地理学家 Leon Croizat 着力指出的是,许多清晰的分布格局在一个广阔的尺度上,常常是在全球的尺度上显示着和谐性。这些分布的“一般轨迹”在间断、跨洋的陆生分类群之间,例如有花植物、哺乳动物和淡水鱼类是如此的一致,以致于意味着生物区系之间历史上的连接。

应用分支系统学技术对生物区系成分的分析,推断分布区的等级分类,在本书中被看作是分支生物地理学的方法。这一方法,结合古地理学和地质学,被用来评价分布的和谐性的意义,特别是南半球,包括环绕太平洋盆地的地区。分布区关系的一般格局,提供了我们对地球上所有生命有机体(包括淡水、海洋和陆生的)、化石和近代的有机体的系统发育和分布历史理解的渠道。植物和动物一般格局的研究,是我们的共同目标。

伦敦

华盛顿特区

1998 年 3 月

C. J. 汉弗希斯

L. R. 帕瑞提

作者致谢

在“分支生物地理学”第二版的编写过程中,我们得到了许多同事的大力支持,他们是 Peter Forey, Tony Gill, Lance Grande, Tony Harold, Randy Mooi, Rod Page, Darrell Siebert, Dick Vane - Wright, David Williams 和 Paul Williams, 特别要感谢 Wallie de Weerd, Pauline Ladiges, 和 Gareth Nelson, 他们通过讨论、阅读和评注本书的章节, 与我们分享了他们的宝贵知识。我们也受到了本书第一版评论者的影响, 他们的许多要求都在这一版中得到了体现。L. R. Parneti 感谢 Tina Ramoy 耐心的工作。C. J. Humphries 感谢 Marilyn 的帮助和支持。

Kim Forey 和自然历史博物馆的 Bob Press 帮助准备了插图。各种插图的引用得到了许可: 图 1. 8 (the estate of Leon Croizat), 1. 9 (Addison-Wesley), 1. 10 (IUCN), 1. 11, 1. 13 和 1. 14 (*New Zealand Journal of Zoology*), 1. 16 (the late Donn Rosen, American Museum of Natural History), 2. 4 和 2. 5 (Addison-Wesley), 2. 6 (Columbia University Press), 2. 10 ~ 2. 12 (the late Donn Rosen, American Museum of Natural History), 2. 24 (*Systematic Zoology*), 3. 2 (*Beaufortia*), 4. 2 (*Journal of the Arnold Arboretum*), 4. 6 (Ministry of Supply and Services, Canada), 4. 11 (*Australian National Botanic Gardens Occasional Publications*), 4. 15 和 4. 16 (*New Zealand Journal of Zoology*).

目 录

引言	1
第一章 历史生物地理学	6
1.1 引言	6
1.2 分布格局	7
1.3 思想史	17
1.3.1 起源	17
1.3.2 聚居地	19
1.3.3 一段历史	21
1.3.4 分离的历史	22
1.3.5 Sclater 的界	26
1.4 起源中心	29
1.5 泛生物地理学	32
1.6 结论	38
第二章 方法的发展	40
2.1 引言	40
2.2 分支系统学	41
2.3 分支系统学与生物地理学	47
2.3.1 累进规则	48
2.3.2 隔离分化生物地理学——Croizat(1952,1958,1964)的方法和 Rosen(1976)的方法	52
2.3.3 分支生物地理学——Platnick 和 Nelson(1978)的方法	56
2.3.3.1 中美洲的花鲈鱼——Rosen 的例子(1978,1979)	59
2.3.3.2 祖先种地图——Wiley 的方法(1980,1981)	63
2.3.3.3 成分分析:蜥蜴、蛙和鸟	65
2.3.3.4 缺失分布区	66

2.3.3.5 广布分类群和冗布	66
2.3.3.6 假设 1	67
2.3.3.7 假设 2	67
2.3.3.8 假设 0 和 Brooks 简约性分析	70
2.3.3.9 Platnick(1981)对 Rosen 的花鲮鱼类数据的分析:Page 的成分 (COMPONENT)程序(Page 1989a~c,1993a)	72
2.3.3.10 分支图比较和简约性应用(Page 1989b)	74
2.3.3.11 和解树和 Page(1993a,b)的“和谐”分析	75
2.3.3.12 三项情形(Nelson 和 Ladiges 1991a~d;Nelson 和 Platnick 1991)	79
2.3.3.13 分布区分支图中的子树分析,并源和冗布(Nelson 和 Ladiges 的 TASS 程序,v.1.4,1.5 1994,v.2.0,1995)	83
2.4 讨论	86
2.5 结论	87
第三章 真实的世界	89
3.1 引言	89
3.2 相同格局:不同分类群	92
3.2.1 协同	92
3.2.1.1 成分 COMPONENT 2.0	99
3.2.1.2 TAS/TASS	100
3.2.2 一般性解释	102
3.2.3 预测	104
3.2.4 冗布	105
3.3 不同格局:不同分类群	106
3.3.1 杂种起源的分布区	109
3.3.2 不同年龄的格局	110
3.4 地质学与分支生物地理学家	111
3.4.1 分类群分支图	112
3.4.2 分布区分支图	114
3.5 结论	115
第四章 世界的新观点	118
4.1 引言	118
4.2 热带分布与非热带分布	122
• II •	

4.3 联合古陆,太平洋洲,还是扩张的地球?	127
4.4 地球南端的历史生物地理学	130
4.4.1 Darlington 的观点(1965)	131
4.4.2 两个(或更多的)南美	132
4.4.2.1 分类群格局	133
4.4.2.2 分布区格局	136
4.4.2.3 地质还是年代?	140
4.4.3 复合型的新西兰	141
4.5 世界的新观点	145
4.5.1 太平洋洲和非热带分布	145
4.5.2 太平洋洲对联合古陆:地质还是年代?	147
4.6 结论	147
名词解释	149
植物和动物名称	154
一般名词对照	161
原书背页简介	167

引 言

生物地理学,对许多人来讲,由于角度和询问的目标不同,所以意味着许多事情。由于过去两个世纪资料的积累,它变得清楚了,即研究地球表面上所有有机体展现的特别的分布格局。绘出一张地图,生物地理学家会问这样的问题,“有什么有机体?在哪里?为什么?”答案会涉及生态的或历史的解释,或两者兼有。

生态学家在不同的组织层次用群落考虑分布格局:在生物群区(biomes)内,物种的栖息地是属于它们的生态系统的。生态学家认为,生物地理学应该属于生态学的补充。的确,正如 Ball(1976)指出,一些生态学家,如 MacArthur 和 Wilson(1967),没有在意两门学科之间的区别。或者,历史生物地理学与生态生物地理学的区别被考虑为仅有尺度上的区别(例如 Brown 和 Gibson, 1983; Hengeveld, 1990; Brooks 和 McLennan, 1991)。我们设想,没有人不会同意,许多两地之间存在着气候、地形和地貌等方面的相似性,例如南美雨林和东南亚雨林,但是,考虑仔细一点,生活在每个雨林的有机体组成一般是非常不同的;相似的种类分布在相似的生态位,却属于系统发育上完全不同的分类群,这些分类群具有独特的系统发育和分布史,因此需要不同的解释。一些生态学家到如今还说历史成分是生态的(例如 Flenley, 1979; Stott, 1981)。这是由于考查群落结构的动态——扩散时,基于一个地方的尺度和一个短时间的框架——光照、温度和湿度上的变化,去说明物种出现的相对频率的深远的差异。生态生物地理学忽视系统发育的、大间断的和长距离的时空成分,而它们都是历史生物地理学的要素。历史生物地理学聚焦于古老的事件——全球生物区系的发展——着力研究地球的历史,而不是相对近代的事件,例如,短时期物种的内部作用。

历史生物地理学的资料来自比较生物学家和系统学家,包括在他

们专著和修订书中的分布信息。一个大型的综合可在 Croizat 的工作中找到,特别是“空间,形式,格局;生物学的综合”(1964)——由作者纯粹总结他的观点的一本约 800 页的书。作为一个生物学家,Croizat 考虑了地质事件以及历史过程的物种部分的“形式-形成”。Corner (1959)理解 Croizat 的工作,并对其思想感兴趣,即地球和生物体是一起进化的,认为他的著作是一个非常重要的读物,然而,仅仅在过去的 25 年中他的工作才引起人们足够的重视。而同时引起人们的兴趣的是由于板块构造和地球历史可动性的概念被人们逐步采纳,加上对系统发育重建的分支系统学应用兴趣的扩大,即正式地由 Hennig (1950, 1965, 1966) 概述和其他人发展 (Nelson, 1969, 1974) 的一种方法。Croizat 和 Hennig 思想的结合,呈现在 Croizat 等 (1974), Ball (1976), Rosen (1976, 1978, 1979), Nelson (1974, 1978), Nelson 和 Platnick (1981) 的论著中。然而 Croizat (1982) 强调,他从不认可 Hennig 的工作,不论是分支系统学或生物地理学,也不认可分支系统学和生物地理学的综合。同样地,历史生物地理学的分支系统学概念也被当代泛生物地理学家所区分,如 Craw (1982), Heads (1985), Grehan (1991), Craw 等 (1999), 他们沿用 Croizat 的方法。

正如 Nelson (1978), Nelson 和 Platnick (1981) 指出的那样,生物地理学,“是一个奇特的学科,因为大多数研究者不是生物地理学家,而是系统学家,用一些有机体类群去研究”。以许多相同的方式,如系统学家描述分类群,并且以基于性状的分布研究它们的内部关系,因此去寻找什么类群是存在的以及它可能的起源年代;人们可以说,历史生物地理学家研究在世界上不同分布区的分类群的分布,去了解分布区亲缘关系如何,那些区域或分布区存在的大的类群是什么,以及它们可能的起源地在哪里 (Platnick 和 Nelson, 1978)。

区域或领域,它们之间的相互关系,以及一般格局的概念,在生物地理学的历史中已经变更了。Ball (1976) 和 Patterson (1981a) 提出了系统学发展的三个阶段 (用 Ball 的术语,描述阶段、叙述阶段和分析阶段), 它们都影响了历史生物地理学。可以对分类学方法和生物地理学方法描述它们之间历史的一个类比。描述的或者 α 分类学,是系统

学的资料整合的过程,去寻找分类群的区别并描述之。叙述分类学,与之相比,尝试解释不同有机体的进化关系,采用被称作系统进化或综合的方法,用加权相似性的方法评价类群。叙述分类学依然在许多大学生教科书中很普遍,其中进化关系被表达成故事,而不是科学的假设。分析分类学,在这里明确地指分支系统学方法,它最初由 Hennig (1950,1965,1966)提出,后来由许多人独立地发展,如 Wagner (1961, 1980), Camin 和 Sokal (1965), Kluge 和 Farris (1969), Farris (1970)。关于分支系统学的现代教科书,包括 Eldredge 和 Cracraft (1980)所写的,但对生物地理学更为重要的有 Nelson 和 Platnick (1981), Wiley (1981), Brooks 和 McLennan (1991), Wiley 等 (1991), Forey 等 (1992), Kitching 等 (1998)。

历史生物地理学与分类学的叙述和分析阶段关系最为密切,可以类似地划分成叙述生物地理学和分析生物地理学。叙述生物地理学是应用历史的(地质或气候)事件和种种方式,特别是假设作为基础,例如所有分类群有一个“起源中心”,并且扩散到其他分布区,去解释分布格局,与之相对应的分析生物地理学,是依据存在于相似分布区内的不同有机体类群关系的格局的比较,去寻找生物地理格局。

许多名词已被应用到分析历史生物地理学中,它明确强调植物和动物的系统发育。它们包括隔离分化生物地理学、分支生物地理学、系统发育生物地理学、历史生物地理学,或者简单地称为生物地理学。我们选择“分支生物地理学”,作为我们已采用过的分析历史生物地理学方法的标题,它综合了分支系统学和历史生物地理学,并且把研究特有分布区内的关系的格局作为基本前提。

生物地理学理论和方法的发展,在过去的 30 年里,已引起越来越多的生物学家和地质学家普遍的关注。我们的目标是对分支生物地理学的理论和方法提供一个综合的回顾,总结导致其公式化、规范化的历史变迁,并且对那些可能期望从事自己生物地理学研究的系统学家展示一些实际例子。

我们已经看到,过去 10 年中生物地理学的一个复兴,在相当大的程度上促使我们写出了“分支生物地理学(第二版)”。众多的生物学

杂志已发表了生物地理学特别卷,值得一提的包括 *New Zealand Journal of Zoology* (1989, 16 (4): panbiogeography), *Systematic Zoology* (1988, published 1989, 37 (3 and 4): vicariance biogeography), *Australian Systematic Botany* (1991, 4 (1): austral biogeography; 见 Ladiges 等, 1991)。 *Journal of Biogeography* 扩大了其版面, 包括应邀评论, 已证实对于辩论是一个活跃的论坛, 并且发展其姊妹出版物, 例如, *Biodiversity Letters*, *Global Ecology*, *Biogeography Letters*。已出版的特别卷也评论过方法学进展 (例如 Hovenkamp, 1987; Myers 和 Giller, 1988), 或者特殊地域或类群的生物地理学 [Pierrot-Bults 等, 1986: 远洋海 (pelagic seas); Liebherr 1988: 加勒比海昆虫; Woods, 1989: 西印度群岛; Banarescu, 1990, 1992, 1995: 淡水动物; Goldblatt, 1993: 非洲和南美; Wagner 和 Funk, 1995: 夏威夷群岛]。生物地理学的原理在保护生物学中占有永久的地位 (Eldredge, 1992; Forey 等, 1994)。对于保护区, 结合生物地理格局选取的严格标准, 已被 Vane-Wright 等 (1991), Nixon 和 Wheeler (1992), Stiassny 和 DePinna (1994) 提出。

生物地理学、地质学 (例如: Sims 等, 1983; Leviton 和 Aldrich, 1986; Briggs, 1987a) 或化石记录 (如: Smith, 1994) 之间的关系, 已成为正规评论的焦点。地球史的明确的板块构造解释, 已戏剧性地引起人们对特定区域极其复杂的地质问题的注意, 例如, 印度 - 澳洲群岛 (Daly 等, 1991), 因此增强了分支生物地理学在推断分布区关系中的重要作用。全新世分类群 (Hendrickson, 1986) 和化石分类群 (Jablonski 等, 1985) 两者的限定范围, 已被北美西部依附岩块的边界鉴定时评论了。

在本书第一章中, 我们着重讨论分布区、分布、区域和它们之间相互关系的概念, 简要地概括生物地理学发展的历史。在第二章精炼地概述方法的主要步骤。在第三章中我们把这些方法应用到实际分类群, 特别是那些海洋区域, 用以强调我们的观点, 即分支生物地理学没有必要局限在陆生或淡水类群。最后, 在第四章中, 我们考查生物地理学一个理性的挑战——对太平洋沿岸生物区系历史一个推理性的解释。

我们更喜欢称此书是一本专著而不是教科书。我们与同行已经讨

论并且争论过我们的思想,他们大多是实践生物地理学家。然而,我们提供自己一个领域的阐述,它随着这些同行提供的许多工作而增强了,他们的那些工作我们将在书中引证。分支生物地理学保持着一个变革的领域;我们写作本书的第二版,以期生物地理学的讨论、辩论和实践能够扩大到一个更广大的读者范围,扩大到所有的系统生物学家。