

台湾海峡两岸生物地理学现状与展望

陈毅峰 陈宜瑜 何德奎 隋晓云

(① 中国科学院水生生物研究所 武汉 430072; ②中国科学院研究生院 北京 100049)

摘要 对生物地理学的内涵、研究领域以及进展进行了简要介绍,认为近期海峡两岸生物地理学研究的目标应当集中在末次冰期以来的海陆变迁对海峡两岸生物分布格局的影响、海峡两岸现代动植物区系的渊源、台湾最后与大陆保持陆地连接的时间与范围、东亚岛弧对台湾生物分布格局的影响以及海峡两岸生物的物种分化与生态适应性五个方面。同时认为海峡两岸现代生物分布格局关系的一种历史生物地理学解释,应当是一个在末次冰期期间存在于长江以南的大区系片断化后对海峡两岸各自不同环境适应的结果。

关键词: 生物地理学目标, 历史生物地理学, 动植物, 分布格局, 海峡两岸

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263(2006)01-118-05

Current Status and Perspective of Biogeography Study in Taiwan Strait, China

CHEN Yi-Feng CHEN Yi-Yu HE De-Kui SUI Xiao-Yun

(① *Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072;*

② *Graduate School, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*)

Abstract: As a subject of studying all of the past and existent patterns of biological distribution of geography, biogeography tries to describe the innumerable distributive patterns of the species and the superior classed taxon, and deduce their processes. Taiwan Island is off the coast on the southeast edge of continental shelf. As a part of Fujian-Zhejiang promontory, which were from the Yanshan Movement in the middle and late Mesozoic, Taiwan is a land bridge island, which was divorced from the continent in late ice age. We deem that the historic biogeography interpretation on distributive patterns of geography for both sides of the Taiwan Strait ought to be as a result of the adaptation for diverse environments, which appeared after a large biota existed to the south of Yangtze River had been segmented during the last ice age period. Therefore, targets of the biogeography study for cross-strait should focus on the following five aspects: the influence on distributive patterns which owing to the vicissitude of the ocean and the mainland since the last ice age, the phyletic relationship of biota between two sides of the Taiwan Strait, the period and the range that Taiwan kept final connection with mainland, the influence from the other arched-arranged islands in East Asian on patterns of biological distribution in Taiwan Island, and the species differentiation and the ecological adaptability for the organisms sharing by both banks of the Taiwan Strait.

Key words: Aims in biogeography; Historic biogeography; Animal and plant; Distributive patterns; Cross-strait of Taiwan

生物地理学 (biogeography) 是研究地球上各种生物的地理分布及其规律的科学。由于人类具有对与我们共享同一世界的生物感兴趣的天性, 因此很自然地去推测它们从哪里来, 为什么会在哪里出现的迫切愿望, 这一生物学主题就

基金项目 国家自然科学基金重点项目 (No. 39830050), 中国科学院知识创新方向性项目 (No. KSCX2-1-06A) 资助;

第一作者介绍 陈毅峰, 男, 博士, 研究员; 主要从事适应性进化和生物地理学研究; E-mail: cheniyf@ihb.ac.cn.

收稿日期 2005-03-15, 修回日期 2005-09-08

是生物地理学^[1]。它是在生物分类的资料积累到一定程度以后开始的,因此,生物地理学的真正建立和发展在很大程度上得益于 19 世纪的全 球性探险活动及其伴随着的大量生物类群的发现。汉博德(Alexand von Humboldt, 1769 ~ 1859)是首先使用这个词汇的一位早期自然探险家,他认为生物地理学是一门新学科,是随着许多生活在未曾被考察过的地区新的生命形式的发现而发展起来的。但是,生物地理学并未能按照其想像的那样,依赖于自身的发展成为一门与物理学或生理学一样的具有提出问题和解释问题能力的科学,而只是占据着地球科学和生物科学之间的一个空白领域^[2]。直到 20 世纪中叶,生物地理学才日趋成熟为一门对动植物的分布具有真正理论和预见性的科学^[3,4]。在 20 世纪 80 年代初,生物地理学被描绘成“应当是最令人兴奋的,然而也是至今最少明确提出派生的当代生物学学科”,并将新的古地理学、隔离分化(vicariance)与分支系统学(cladism)、动物和植物的分布区理论以及动态平衡理论作为现代生物地理学中充满活力的 4 个领域^[5]。

1 生物地理学的内涵

作为研究过去和现存的所有生物地理分布格局的一门科学,生物地理学试图描述全球物种及物种以上分类单元的无数分布格局(patterns of distribution)并推断其过程(process),而任何一个生物分布格局的形成原因都应当包括地理因素(如板块构造运动、海平面升降、气候变化、海洋洋流变化,简称为 TECO 事件)及生物因素(如扩散、适应、物种形成、绝灭以及生物之间的相互作用)或兼而有之,因此,生物地理学又是渗透了生物学、古生物学、地理学、地学、系统学、气候学、地貌学等一系列科学内容在内的综合性学科。生物地理学要解释的不仅仅是生物学问题,而且还有可能通过对生物分布规律的研究,进一步解释地球的发展历史。

生物地理学家提出了一些涉及生物与其环境之间相互关系的问题^[6],这也是生态学家感

兴趣的。物种为什么被限制在其目前的区域分布?是什么因子使它能够在现有的区域内生活?阻止它向另一个地区扩展的因子又是什么?气候、地形以及与生物之间的相互作用在限制物种分布的过程中究竟起到什么样的作用?怎样解释从山脚到山顶或从一个多岩石的海滨走向邻近的沙滩时所看到的那些物种更替现象?为什么热带有比温带或北极地区多得多的物种?岛屿是如何被生物拓殖(colonized)的?岛屿上的物种为什么又总是比与之具有相同栖息地类型的相邻大陆上的物种少?

如此种种,生物地理学所涉及的问题可以说是没完没了,但最根本的是生物的种类和数量从地球表面上的一个区域到另一个区域是如何变化的?我们怎样才能解释这个变化?

2 生物地理学的研究领域

生物地理学是一个广阔的领域。一些生物地理学家专门研究历史生物地理学(historic biogeography),并试图重建起源、扩散以及已绝灭的分类单元和生物区系^[7]。与历史生物地理学相比较,生态生物地理学(ecological biogeography)则试图用生物个体之间的相互作用以及与生物、非生物环境之间的相互作用来解释生物的现有分布。而古生物学则被认为是联系这两个相对隔离的领域之间的纽带^[1]。

早期的生物地理学家们实际上已经注意到了 3 种基本格局(basic pattern)(1)在某一地区中特有的(endemic)或限制性的分类单元(2)某些生物种类有一起出现的倾向,这为全球生物地理分区或分省提供了依据(3)动物或植物的一些相似性种类有时出现在几个广泛分离的地区。这些格局的特殊性在于暗示了它们主要是受过去历史事件的影响,如同科学家们开始意识到的那样,对这些格局的解释揭示了地球本身或者居住者都不是一成不变的,它们都经历了一个长期的历史变化过程,若要推断其起源则需追溯几千年甚至几百万年^[5]。

随着生物进化与地球演化同步的思想被广泛认同与接受,现代生物地理学强调生物类群

的系统发育以及它们在不同的地区扩散和栖息地子遗的含义。在 20 世纪 50 年代末期,哈钦森开始将注意力集中于有关生物多样性和在局部地区(local areas)或栖息地共存(coexist)过程等问题上^[8]。生态动物地理学家开始强调竞争、适应和互惠共生在影响物种的分布,以及为形成生态群落而出现的生物共存等生物相互作用的重要性。在生态生物地理学的所有工作中,最有影响力的应当是麦克阿瑟和威尔逊(MacArthur and Wilson)1963 年及 1967 年对岛屿生物地理学的探讨^[9,10]。他们改变了生态生物地理学的方向,并提出了有关分布格局和生物多样性的一些问题^[1,5]。什么因子决定了一个环境容纳物种的能力、以及有关物种多样性和互惠共生等问题,在占据了生态学及理论生物地理学领域支配地位的同时,也孕育了对其他一些理论领域的探讨,如扩散的范围、建区(establishment),以及相对于另一类群的辐射;是一个随机的过程还是一个可测定的过程。所有的这些问题都从不同的角度激发了对生物地理学概念开展实验性检验^[11],并提出新的能精确地确定和分析观察资料的方法^[3]。

生物地理学的理论发展与生物分类学的理论发展密切相关。在本世纪中期,分支系统学、泛生物地理学和板块学说的相互影响与渗透促成了隔离分化生物地理学(vicariance biogeography)的诞生^[4,12],使生物地理学在理论上和方法上都发生了重大变革。由原来起源中心、扩散路径的研究转变为对特殊类群的系统发育进行研究,进而探讨分布区之间的地质历史关系,对地球演化的假说进行检验乃至提出新的假说,如对大陆板块漂移顺序以及有关泛太平洋生物分布的研究等都是现代生物地理学研究的突出成果。同时,由于生态学、遗传学以及计算机和分子生物学技术的发展与介入,对生物地理学的发展产生了巨大的影响,现代生物地理学已从描述走向解释和分析,并从基因、个体到种群、群落及区系等不同层次,从数年到几亿年等不同时间尺度,从局部生境到大的板块乃至全球等不同的空间尺度,全面地研究生物分布

格局的形式、特点、规律以及形成的过程和机制^[13,14]。

3 两岸生物地理学研究展望

生物地理学可以简单地定义为对生物地理分布的研究,但这一简单的定义却蕴藏了该学科巨大的复杂性。生物地理学的研究在超越以华莱士为代表的传统领域的同时,更包含了一系列均已取得巨大进步的地理学、地质学和生物学在内的科学原理。因此,生物地理学对于不同的人可能有着不同的含义。从学科的发展史上可以看出,生物地理学的研究沿着一个三维时空阶梯(spatio-temporal gradient)的不同分支点汇集成若干个不同的焦点。在阶梯的一端,生态生物地理学参与发生在短时间和小空间尺度上的生态过程,而在阶梯的另一端,历史生物地理学参与一个几百万年的、经常是全球性的大尺度。而在这两个极端之间还有一个参与更新世冰川作用(pleistocene glaciation)如何影响近代生物分布的第三焦点^[14]。

由于研究方法和研究尺度上的不同^[5,7,15],历史生物地理学和生态生物地理学常常被认为是不一致的途径。首先,在方法上,生态生物地理学家致力于分析目前正在起作用的各种环境因子对生物分布的影响,而历史生物地理学家强调的是探讨类群之间的系统发育关系和格局的适合。其次,在时间尺度上,从一个短的生态学时期(如十几年),研究现存的或近期现存的物种到一个仅仅受研究类群起源时间限制的长期进化的时期。第三,在空间尺度上,从大陆的局部或栖息地之间到全球大陆之间的格局。第四,在分类学尺度上,从物种居群的分布到物种及其以上的分类单元。尽管历史生物地理学和生态生物地理学存在着这些尺度上的不同,但一些学者又认为生态地理学和扩散生物地理学之间的区别还存在模糊的一面^[16]。例如这两者都需要运用生态学的基本原理,且扩散组成了岛屿生物地理学理论的一个非常重要的方面,此外,扩散和生态途径都能够依据在实验上进行调查的过程或其他一些过程来解释分布。

然而,隔离分化生物地理学家主要关心的是格局,因为过去的过程是不可重复的,但可以通过推测来予以认识。而实际上,发生隔离分化事件以后,在这些分布格局的形成过程中,现有生态过程的作用是不容置疑的。

台湾岛位于我国大陆架东南边缘的海上,东临太平洋,西隔台湾海峡与福建省相望,南以巴士海峡及巴林塘海峡与菲律宾的吕宋岛相邻,东北与日本的琉球群岛相接,北向东海。作为中生代燕山运动中晚期闽浙岭南隆起的一部分,台湾是晚冰期脱离大陆的陆桥岛(land bridge island)^[17~21]。近年来,随着两岸学者相互交流的增多并逐渐完善,许多生物类群的分布格局已为人们所熟知^[22~27]。在地质地理等环境背景的轮廓比较清楚、动植物的现代分布资料也充分揭示海峡两岸有着密切关系的基础上,引发了海峡两岸的生物地理学研究如何深入这样一个课题。

通过上述对生物地理学的内涵和研究领域的分析,我们认为海峡两岸生物地理关系的研究可以集中于以下几个方面:

(1) 末次冰期以来的海陆变迁如何影响海峡两岸生物的分布格局。台湾岛自出露海面起曾出现多次与大陆陆地相接或间断的过程。海峡两岸现生淡水鱼类之间存在着下列 5 种分布格局:

- A. 大陆-台湾-日本共有格局
- B. 大陆-日本共有格局
- C. 大陆-台湾共有格局
 - (a) 台湾、大陆广布格局
 - (b) 台湾与长江特有格局
 - (c) 台湾与福建、浙江共有格局
 - (d) 台湾与广东、广西共有格局
- D. 大陆特有格局
- E. 台湾特有格局

但这些格局分别说明的是老第三纪与第四纪冰期过程中台湾与大陆之间的联系,以及发生联系的区域范围和时间上的相对远近,而过于久远的联系已难以追寻。因此,在时间尺度

上我们认为,应以末次冰期或末次冰期最盛期(距今约 1.8 万年)为起点,着重探讨在这以后所发生的海侵与海退对两岸生物以及生物之间交流的影响。

(2) 海峡两岸现代动植物区系的历史渊源。第四纪环境变迁的研究表明,地球的气候存在冰期和间冰期的旋回变化特征,特别是约 80 万年以来的古气候变化呈现出明显的 10 万年周期。自台湾岛出露海面起,就曾与大陆发生多次陆地连接。作为一种生物地理学的历史解释,我们认为在末次冰期海峡两岸通过陆地连为一体期间,从长江以南至台湾存在着一个大的动植物区系(可简称为南部区系);而目前台湾、大陆东部低地及西南部山地三者之间的生物分布格局正是这一共同区系片断化后对各自环境适应的体现。如果不是这样一种渊源关系,那么,如何解释目前存在于台湾岛内和横断山区(东喜马拉雅)极其相似甚至是完全一致的高山植物景观带,诸多的同种生物同时存在于海峡两岸的分布格局,以及台湾分别与大陆西南部山地和东部低地所共有的特有现象。

(3) 台湾最后与大陆保持陆地连接的时间与范围。我国东部海岸线变迁的研究结果表明,在末次冰期最盛期以后海峡两岸经历过多次的海侵与海退过程(对应于间冰阶与冰阶时期)。因此,确证台湾与大陆之间最后一次陆地联系的时间、范围和古水系发育是十分必要的。

(4) 台湾与其他东亚岛弧之间的关系。台湾岛及其附近的小岛与菲律宾群岛、琉球群岛、日本群岛和千岛群岛等共同构成了东亚岛弧,作为其中的一个环节,台湾现代动植物分布格局是否受到其他岛弧的影响?从动物的特有种所占的比例看,台湾的特有成份远较太平洋中的岛屿低,显然主要受大陆的影响。此外,从淡水鱼类的区系组成分析,台湾与其他东亚岛弧之间并没有共有成分,因此,不存在揭示台湾与其他东亚岛弧之间有过联系的特有现象。但在植物方面,台湾又表现出与他们有着一定的联系^[23,24,27]。因此,东亚岛弧之间如果发生过生物物种之间的交流,那么其大致的时间及程度

又如何?

(5) 海峡两岸生物的物种分化及其生态适应性。台湾岛与大陆脱离陆地联系后, 可以看成是两地的生物产生地理隔离的开始。就目前两地的淡水鱼类情况分析, 台湾淡水鱼类物种分化的最高水平不超过属级阶元, 但是种及种下水平的分化却比较普遍。而事实上, 整个脊椎动物类群在海峡两岸的分化都存在着与此类似的情况。因此, 造成这种分化水平低的原因是地理隔离的时间, 还是适应各自环境的差异? 随着时间的推移, 两岸生物还将产生什么样的变化?

上述五个方面内容的核心是地理学适合 (geographic congruence), 即不同生物类群的研究结果 (如分支图解) 在地理学上是否具有一致性? 只有当不同生物类群所揭示的生物地理学现象是适合的时候, 这种适合才是一种规律, 而不是来自某一类特殊生物或由于某种方法 (如分子生物地理学) 的例外现象。在业已开展的“海峡两岸生物地理学格局、过程与古地理关系”的研究中, 对海峡两岸动植物的分布、并运用分子生物学的技术手段探讨一些淡水鱼类的生物地理学过程, 但正是由于缺乏适合, 还只仅仅停留在对某一现象的揭示上, 没有形成能够揭示海峡两岸生物地理学关系的规律。

参 考 文 献

- [1] Brown J H, Gibson A C. *Biogeography*. New York : The C V Mosby Company, 1983, 1 ~ 68.
- [2] Nelson G, Platnick N. *Biogeology*. *Carolina Biology Reader*, 1984, 119 : 1 ~ 20.
- [3] Pielou E C. Crosscurrents in biogeography. *Science*, 1981, 213 : 324 ~ 325.
- [4] 陈宜瑜. 系统动物学和动物分类学的发展趋势及我国近期的发展战略. *动物学杂志*, 1992, 27(3) : 50 ~ 56.
- [5] Patterson C. Aims and methods in biogeography. In : Sims R W, Price J H, Whalley P E S eds. *Evolution, Time and Space : the Emergence of the Biosphere*. New York and London : Academic Press, Systematics Association Special Volume, 1983, 23 : 1 ~ 28.
- [6] Schoener T W. Ecological interactions. In : Myers A A, Giller P S eds. *Analytical Biogeography*. New York and London : Chapman and Hall, 1988, 255 ~ 297.
- [7] 赵铁桥. 历史生物地理学进展. *昆虫分类学报*, 1992, 14(1) : 35 ~ 47.
- [8] Hutchinson G E. Homage to Santa Rosalia, or ' why are there so many kinds of animals ? '. *Amer Nat*, 1959, 93 : 145 ~ 159.
- [9] MacArthur R H, Wilson E O. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton : Princeton University Press, 1967, 1 ~ 203.
- [10] MacArthur R H, Diamond J M, Karr J. Density compensation in island faunas. *Ecology*, 1972, 54 : 238 ~ 245.
- [11] Simberloff D S. Experimental zoogeography of islands : a model for insular colonization. *Ecology*, 1969, 50 : 296 ~ 314.
- [12] 周明镇, 张弥曼, 陈宜瑜. 隔离分化生物地理学译文集. 北京 : 中国大百科全书出版社, 1996, 10 ~ 277.
- [13] Myers A A, Giller P S. Process, pattern and scale in biogeography. In : Myers A A, Giller P S eds. *Analytical Biogeography*. New York and London : Chapman and Hall, 1988, 3 ~ 12.
- [14] 刘焕章, 陈宜瑜. 生物地理学的新进展. *生物学通报*, 1996, 30(6) : 1 ~ 4.
- [15] Rosen B R. Biogeographic patterns : a perceptual overview. In : Myers A A, Giller P S eds. *Analytical Biogeography*. New York and London : Chapman and Hall, 1988, 23 ~ 55.
- [16] Vuilleumier F, Simberloff D. Ecology versus history as determinants of patchy and insular distribution in high Andean birds. In : Hecht M K, Steere W C, Wallace B eds. *Evolutionary Biology*. New York : Plenum Press, 1980, 65 ~ 117.
- [17] 黄镇国, 张伟强. 台湾板块构造与环境演变. 北京 : 海洋出版社, 1995, 1 ~ 105.
- [18] 刘东生, 储国强, 刘嘉麒等编译. 第四纪环境. 北京 : 科学出版社, 1997, 5 ~ 239.
- [19] 姚伯初, 周昌范. 台湾海峡地区新生代的构造演化. *海洋地质与第四纪地质*, 1992, 12(4) : 1 ~ 10.
- [20] 赵昭炳. 台湾海峡演变的初步研究. *台湾海峡*, 1982, (1) : 20 ~ 24.
- [21] 赵希涛. 中国海岸演变研究. 福州 : 福建科学技术出版社, 1984, 1 ~ 136.
- [22] 蔡丽珠. 台湾海峡两岸第四纪生物群特征及古地理演变. *海洋地质与第四纪地质*, 1995, 15(4) : 47 ~ 55.
- [23] 黄威廉. 台湾附属岛屿植被. *贵州教育学院学报(自然科学版)*, 1993(1) : 49 ~ 54.
- [24] 黄威廉. 台湾植被. 北京 : 中国环境科学出版社, 1993, 1 ~ 216.
- [25] 中国自然地理编辑委员会. 中国自然地理·古地理(上册). 北京 : 科学出版社, 1984, 11 ~ 135.
- [26] 中国植被编辑委员会. 中国植被. 北京 : 科学出版社, 1980, 1 ~ 204.
- [27] 吴征镒, 王荷生. 中国自然地理·植物地理(上册). 北京 : 科学出版社, 1985, 1 ~ 125.