

替代学派生物地理学几种研究方法简介

张奠湘

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

摘要 历史生物地理学就其基本原理、概念和研究方法可大致分为以过程为导向的传播学派和以式样为导向的替代学派。本文简要介绍替代学派的一些基本原理和概念, 对最近半个世纪以来发展的几种替代学派生物地理学方法: 泛生物地理学、更新世森林避难所理论、分支生物地理学以及特有的简约性分析法的原理、方法作了简要的介绍和评论。

关键词 替代学派; 生物地理学; 泛生物地理学; 避难所理论; 分支生物地理学; 特有的简约性分析法

AN INTRODUCTION TO SEVERAL METHODS OF VICARISM BIOGEOGRAPHY

Zhang Dianxiang

(*South China Institute of Botany, Academia Sinica, Guangzhou 510650*)

Abstract Methods of 4 "pattern-oriented" historical biogeographical frameworks: Panbiogeography, the pleistocene forest refuge theory, cladistic biogeography and parsimony analysis of endemism (PAE) were introduced to Chinese literature for the first time. The merits and demerits of each of them have been discussed.

Key words Vicarism; Biogeography; Panbiogeography; Pleistocene forest refuge theory; Cladistic biogeography; Parsimony analysis of endemism

生物地理学研究实质上是对生物的分布区进行分类, 而历史生物地理学则着重研究生物的分布区的进化式样。

在多数情况下, 研究分类学问题的学者很快就对生物地理学产生兴趣^[2]。林奈 (C. Linnaeus)、洪堡德 (A. von Humboldt)、虎克 (J. D. Hooker)、达尔文 (C. Darwin)、华莱士 (A. R. Wallace) 等分类学家同时也是生物地理学的奠基人, 或为生物地理学的发展作出过重要的贡献。

本文经胡启明教授审阅并提供宝贵意见。中国科学院生物分类学、区系学研究特别支持费及国家自然科学基金资助课题。

1994-10-13 收稿; 1994-12-02 修回

当人们研究某一地区的动(植)物区系时,自然而然就会产生这样的问题:它们为什么分布在这里?这样就提出了历史生物地理学的基本问题。

在林奈看来,上帝造物时,所有的生物都居于有一高山的岛屿上(因而可满足不同生物的生态要求),当海水逐渐退去,陆地不断扩大时,各种生物随之扩散到世界各地各个适合其生长的环境中^[35,43]。

林奈的解释虽然过于简单,而且上帝创造万物的观点也已成为大多数生物地理学家所摒弃,但其中两个最基本的概念(每个物种皆有一“起源中心”,并从此中心“传播”到别处;生态条件制约物种的分布)却为后来多数生物地理学家接受并发展。“起源中心”、“传播方式”、“传播路线”等概念成为以达尔文、华莱士及现代的达灵顿(P. J. Darlington, Jr.)、辛普森(G. G. Simpson)等代表的被今人名之为“传播学派”(Dispersalism)生物地理学家常用的术语。

但是,对生物区系的形成原因,在虎克、洪堡德、布丰(G. L. L. Comte De Buffon)等看来,却有另一番解释。对他们来说,生物的发展史和地球本身的历史是同时进行的,或者说,地球本身的变化导致不同地方的生物区系各不相同。这就是所谓“替代学派”(Vicarism)生物地理学的基本观点。

从一开始,“替代学派”就从某些基本概念上与“传播学派”不同。经过一个多世纪的发展、演化,“替代学派”以如下的基本论点与传播学派相区别(更详细的区分见于Savage^[56]):

- 1) 异域物种形成(Allopatric speciation)是物种形成的主要模式;
- 2) 广布的祖先生物群(Widespread ancestral biota);
- 3) 隔障形成和祖先生物群的分裂;

4) 有别于传统生物地理学所持的“真空论”,即认为某些地区原来没有生物类群,这些类群是从另外的地区(起源中心或传播中心)传播来此处繁衍,而且从别处传播来时并未与任何历史事件相关联。替代学派认为间断分布的存在是因为曾经有替代事件发生;

5) 生物群作为一个整体进化。气候或(和)地理上有意义的变化将影响整个生物群。因而替代模型可应用于整个生物群而不是各个单独的类群的研究。

进入二十世纪,特别是从中叶开始,替代学派得到了广泛的发展。大陆漂移和板块学说、洋底扩张等理论相继出现并逐渐被接受,这些都对生物地理学,特别是替代生物地理学的发展起了积极作用。替代理论从此有了坚实的基础。

提到替代学派生物地理学,就不得不提克劳栽(Leon Croizat),他可谓是替代学派继往开来的集大成者。在他的一系列生物地理学论著中^[15-17],他发展了一种被称为“泛生物地理学”(Panbiogeography)的替代学派生物地理学研究方法,并提出“进化=空间+时间+形态”,或者说“进化是在空间通过时间以形态表现完成的。泛生物地理学的原理和方法后来由一批新西兰学者加以发展和应用^[8-14,29,45,46]。

在泛生物地理学稍后提出,同样得到广泛影响的一个生物地理学理论就是所谓的“避难所理论”(Refuge Theory)。虽然其提出者哈费^[24-27]未必愿意把他的理论与克劳栽等的理论同归一类,但就其基本原理而言,此理论符合替代学派的基本特征。

最近三十年系统学的发展深深打上了分支学的烙印,分支系统学应用于生物地理学也就势属必然。亨尼奇(Willi Hennig)曾作过这方面的努力^[30],提出的“递进法则”(Progression

rule) 认为最新出现的类群总是处于分布区的边缘, 形态性状的递进伴随着空间上的递进。但都没有脱离传播学派的范畴, 只是把传播学派的原理明确化, 使其方法的可操作性提高一些。

分支学与替代生物地理学结合的尝试是从罗森^[57]开始的。他把克劳裁的方法应用于加勒比地区的生物地理学研究, 并首次使用分支学的方法, 从而使所研究的类群明确为单系而非泛生物地理学那样既有单系亦有并系。他把单系类群各间断分布的组元的分布描在一张地图上, 各姊妹群之间以一条线(通道, Track)连结起来。如果(不同类群的)线条(通道)互相吻合, 则可称为通用通道。这些通道连接着曾为一替代事件隔断分割的祖先生物群的两个分割部分。普莱尼克和纳尔森^[50]在罗森方法的基础上发展出分支生物地理学。此方法结合分支学与泛生物地理学的方法, 首先对分布区相同的不同组生物群进行分支分析, 得到各组分类群的分支图, 然后以地区(各种的分布区)名称代替分支图上顶端分类单元的名称, 得到地区分支图。不同组分类群所得到的地区分支图结合即得到通用地区分支图(General area cladogram), 以此阐明所研究各地区之间的历史生物地理学关系。在这里的地区(Areas)是指特有性地区(Areas of endemism)^[49]。

分支生物地理学经过最近十多年的发展, 因为对广布类群、缺失地区等的处理不同, 而分化出几种不同的方法, 其中最重要的有组元分析法(Component analysis)^[32, 43, 44], 组元-和谐法(Component-compatibility)^[68]和布鲁克斯简约性分析法(Brooks parsimony analysis, or BAP)^[3-5, 65-67]。

替代学派生物地理学中另有一种方法, 同样也使用分支学方法, 但其原理与方法跟分支生物地理学有明显区别, 这就是被称之为“特有性的简约性分析法(Parsimony analysis of endemicity, or PAE)^[54-56]”, 但是, 相对于前面几种方法而言, 这种方法的影响就相当有限了。

1 研究方法简介

1.1 泛生物地理学(Panbiogeography)

泛生物地理学是克劳裁^[16, 17]提出的一种生物分布式样的时-空分析方法。

在1952年的“Manual of Phytogeography”^[15]一书中, 他就反复强调“迁移是有序的、准确的、重复的”, 并批评传统的生物地理学分析总是为各个具体类群寻找起源中心、扩散路线、传播方式等。他的主张是致力于寻找为不同类群所共有的生物分布式样。在后来的两本著作中^[16, 17], 泛生物地理学的原理和方法得到发展, 并正式有了“泛生物地理学”的名称。

在克劳裁看来, 生命和地球一同进化。地球本身的变化是生物群分布式样形成的主因, (而偶然传播的作用很微小), 生物群演化是地球变化的后果。

和任何理论的提出一样, 泛生物地理学的提出也伴随着一些基本概念, 名词, 术语。譬如通道, 通用通道(Generalized Track), 基线(Baseline), 节或大门(Node or Gate)等等。

泛生物地理学只要有各种最新分类文献, 如专著名录、植(动)物志等, 就可开始工作。各分类群的分布都标画到一张地图上, 把最邻近的两个间断分布着的分类群用一条线连接起来就成为一个“通道”; 为互不相关的两组(或几组)分类群所重复的“通道”就是“通用通道”。一个“通用通道”就表明被裂解(替代化)之前的一个祖先生物群。

泛生物地理学认为陆生生物的生物地理分区并不直接对应于大陆的复合或杂交区(如华

莱士线等), 而对应于现代洋盆^[40]。“通道”所绕过或跨过的海洋就成为一个基线。基线对泛生物地理学来说相当于“同源”(Homology)的概念。克劳^[14]认为一个节点或大门相当于不同的祖先生物群的替代化残余相互接触的生物学边界。

作为替代学派的泛生物地理学并非否认有传播这一事实, 不过认为构成现代分布式样的主要原因是各种替代事件, 而传统的生物地理学大大夸大了偶然传播的生物地理学意义。泛生物地理学认为生物在时-空进化过程中有可动期(Mobilism)和不动期(Immobilism)两种。在可动期, 屏障(Barrier)尚未出现, 生物类群的分布区达到其适应能力所允许的所有生态位, 生物的发展进入不动期。在不动期, 因地理、地质、气候等因素的变化, 生物群被裂解, 各物种统一的分布区被分割, 被分割开来的居群分化成不同的物种, 这个过程叫做替代过程(Vicariance)。新的物种形成后又会达到其适应能力所允许的极限。如果原来的替代因素一障碍已消失, 这些子种(Daughter species)的分布区会互相重叠, 出现同地分布现象, 这是新一轮的可动期。可动期与不可动期交替出现。

泛生物地理学的提出早在五、六十年代, 但当时并未产生多大的影响。随着板块学说、洋底扩张等理论逐渐为人们接受, 泛生物地理学也越来越显示出其生命力, 其原理和方法得到克劳^[8,9,11-14], 佩奇^[45,46], 亨得逊^[29]等的发展和应用。其基本概念后来更与分支学融合, 发展成为分支生物地理学。

1.2 更新世森林避难所理论 (Pleistocene forest refuge theory)

1969年, 哈费^[24]发表了一篇关于南美亚马逊地区森林鸟类物种形成的文章, 提出了解释亚马逊地区热带雨林生物多样性成因的理论, 即更新世森林避难所理论。

哈费解释说, 亚马逊地区的生物多样性不仅是此地区空间异质性的结果, 也是在更新世时森林几度收缩扩张所产生的结果。虽然现存的森林看起来是一片连贯的多层雨林, 在并不太远的过去它曾作为草地海洋中不稳定的森林孤岛; 当每一次冰川在北温带前进时, 雨林收缩成不连贯的裂片; 冰川退却时, 这些残存的不连贯的碎片状森林扩大, 互相融合, 在外围伸展、扩张。那些森林生物种类在此过程中其分布区有时扩展, 有时收缩到各个森林孤岛中。这些在冰川期残存的森林孤岛成为森林生物种类得以幸存的最后栖息地, 因而被形象地称为森林避难所。

在森林收缩期, 因为雨林成为不连贯的裂片, 那些森林生物种类的分布区被分割成为地理上互相孤立的居群, 这些居群得以在此时期分化成为多个新分类群(亚种或种); 当冰川消失, 各个碎片状的森林扩张时, 这些已分化的类群随之扩展其分布区, 并与分布于相邻避难所现已分化的姊妹类群连接, 形成分布区重叠的接触区, 但依然保留各自的特征^[37]。

避难所理论公开宣称: (1) 构成热带雨林生物多样性最重要因素的物种形成发生在更新世; (2) 一个避难所群落内不同成员的物种形成事件在时间和空间上相吻合(因为形成原因相同)。

更新世森林避难所理论包含如下组成因素^[37]:

- 1) 至少有两组种水平上的分类群的分布区及各组成员之间的分布缝合区相互吻合。
- 2) 找到其它与上述类群相比, 迁移能力及进化历史不同, 但分布式样相同的分类群组。
- 3) 在1)和2)中涉及的类群皆局限分布于热带低地雨林森林环境中。

4) 雨量因素。这点与上面一点相关联, 因为降雨量是维持热带雨林的关键因素。同时, 这个因素反映出在整个雨林中雨量的变异式样是一种地理变异式样。

5) 全球水文循环。当冰川发生时, 各地的雨量会因此减少; 当冰川消退时, 雨量会增加;

6) 来自化石土壤的直接证据。

这个理论一出现就受到广泛的欢迎, 并得到很多动(植)物地理学者的支持^[6, 18, 20, 21, 23, 25, 26, 28, 31, 33, 34, 36, 38, 39, 51-53, 60, 61, 63, 64], 而且应用到亚洲、非洲的热带地区。

1.3 分支生物地理学 (Cladistic biogeography)

普莱尼克和纳尔森^[50]提出的分支生物地理学首次给出了地区之间关系的明确定义。这种方法结合了亨尼奇的分支学和克劳裁的泛生物地理学研究方法。

他们的文章在开篇即问: “分类群为什么分布于现在的分布区?”, 他们提出了两种可能的答案: 或者这些分类群在原地演化, 或者他们在别处演化并传播到这些地方。替代和传播的区别在于分类群的年龄和分隔各分类群的阻障的年代关系。替代论认为分布于两个地区的姊妹群与这些地区之间的阻障的年龄是一样的, 而传播论认为阻障的年代早于分类群的年龄。

分支生物地理学研究首先要找出其类群分布于3个或3个以上的相似地区的单系类群; 然后分别对各单系类群进行分支分析, 得到各单系类群的类群分支图; 各分支图上的分类群名称被替换成其分布所在的特有化地区名称, 这就得到地区分支图。每一个单系类群的地区分支图相当于泛生物地理学的一个“通道”, 而几个单系类群的地区分支图综合就得到通用地区分支图, 相当于“通用通道”^[32]。

如果每一分类群皆为一地区特有种, 局限于一个特有化地区 (Area of endemism), 分支生物地理学就成为再简单不过的事了, 只需把各分类群名称换成其所分布的地区名称就得到了地区分支图。但自然界往往不是处于“理想”状态, 由于迁移, 类群灭绝, 地区产生阻障而类群并不因之而分化等原因, 在现实研究中, 不同单系类群之间分布区未必完全吻合: 有些地区可能没有某一单系的类群存在 (缺失地区, Missing areas), 有些分类群可能广布于几个地区 (广布类群, Widespread taxa)。而有些地区则同地分布着同一单系类群的几个分类群, 这些分类群也许为此地区特有, 也许不为此地区特有。当类群分支图换成地区分支图时, 这一地区在分支图上出现不止一次, 因而被称为分布过剩 (Redundant distributions)^[41, 46, 48]。

因为这些非“理想”现象出现, 由类群分支图转换成地区分支图时不同作者提出了不同的规则。这些规则以及达成这些规则的具体算法上的不同就导致了分支生物地理学的不同方法。

纳尔森和普莱尼克^[44]先提出了假定1和假定2 (Assumption 1 and 2), 后来赞地和罗斯^[68]提出了假定0 (Assumption 0), 韦列^[65-67]提出了布鲁克斯简约性分析法 (Brooks parsimony analysis, or BPA), 后者是根据布鲁斯^[3]提出的一种研究物种共形成 (Co-speciation) 的简约性分析方法而发展来的。BPA方法与假定0大同小异, 区别仅在于BPA认为缺失地区无意义, 而假定0认为缺失地区意味着原始缺失^[48]。

分支生物地理学的三个假定可简要地概括如下^[42]:

假定1 (Assumption 1): 对于一个广泛分布的种来说, 它在某一个分布地区对于其它地区的关系, 同于其另一分布地区对于其它地区的关系。如3个种1、2、3, 1广布于A、B两地

区, 2 为 C 特有, 3 为 D 特有, 3 个种的关系为 (1 (2, 3)), 则 ABCD 四地区的关系为 (AB (CD))。假定 1 把 AB 两地区的关系看作可能为并系关系。

假定 2 (Assumption 2): 对于一个广泛分布的种来说, 它在其中一个分布地区对于其它地区的关系, 未必同于其另一分布地区对于其它地区的关系。上面的 3 种 4 地区, 在假定 2 的情况下, 有三种可能: (A (CD)), (B (CD)), (A (CD))。在前两种情况下, B (在第二种情况下为 A) 可处于三地区分支图的任何支点 (5 种可能性)。假定 2 视 AB 的关系为可能的复系关系。

假定 0 (Assumption 0): 假定 0 认为重建的系统发育是实际系统发育的最好估量, 因而上述三种四地区关系可视为 ((AB) (CD)), AB 关系为单系关系。

即使是基于相同的假定, 也可因具体算法的不同而使不同作者的方法有所不同。同样归于组元分析法, Nelson 等^[44]是用一种一致化分析法, Page^[46]显示同样可用瓦格莱简约性分析法。同样是基于假定 0, 组元-和谐法使用简约性-和谐元 (Parsimony-Clique) 分析法, 而 BPA 使用瓦格莱简约性法。三种方法皆旨在把可能的地区分支图分解成简约和不简约的部分, 在这个意义上说, 上述三种方法皆使用简约性分析法^[46]。

另外, 地区分支图可与性状状态树相比拟 (前者用来构建通用地区分支图, 后者用来构建分类群分支图), 而各种假定 (假定 0, 1, 2,) 可看作性状分析方法。假定 0 相当于半有序 (Semi-additive), 假定 1 相当于有序 (Additive), 而假定 2 相当于无序 (Unordered)^[46]。

分支生物地理学的研究实例近期可见的有 Andersen^[1], Griswold^[22], 及 Schot^[59]等的研究。

1.4 特有性的简约性分析法 (Parsimony analysis of endemism, or PAE)

这种方法由 B. 罗森^[54, 55]提出, 后来得到罗森等^[56]的应用。克拉克拉夫^[7]提出了一种经过修改的方案并应用于澳大利亚脊椎动物区系的特有性式样研究。

当研究几个地区的生物地理学关系时, 每一地区的研究样点被作为“分类群”, 严格地说, 是“分类群”的标本看待, 而分布于各研究样点上的生物类群则被作为“性状”看待。为某几个 (而不是全部) 研究样点所共有的生物类群则相当于这些样点的“共有衍征”。这种方法建立在这样一种类比上面:

研究样点-生物类群

生物类群-分类性状

某一类群具有某一分类群被视为此样点的一个进化性状, 或曰衍生性状, 而不具此分类群则视为此性状处于原始, 或曰祖征状态。

任何为所有研究样点所共有的分类群 (相当于祖征) 及任何只为一个研究样点所特有的分类群 (相当于自有衍征)。因无信息量而被剔除。

对于那些相对大多数样点而言具有少得多的分类群的样点应被剔除, 或与其它样点合并。当用龙伯格置根 (Lundberg Rooting) 进行简约性分析时, 多样性低 (分类群少) 的样点无例外地会被当作“原始”。

具有完全相同分类群的样点应予合并。

在此基础上建立起来一个样点 * 分类群 (相对于类群分支分析时的分类群 * 性状) 数据矩阵。并找出一个“原始地区”来作“外类群”。罗森等^[56]使用了一个不含任何分类群的假想

地区（相当于分支分析时的龙伯格置根）。

具体方法如下所示：

例如，被研究的地区 ABCD，分布有可作数据使用（不为整个地区共有也不为一地区特有）的分类群 abcdefgh（可以是种，也可以是种下类群。如果是种下类群则作为种编码一次，种下类群各编码一次）。我们再假定地区 O 不含任何分类群，建立数据矩阵如下：

分类群	a	b	c	d	e	f	g	h
地区								
O	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1	1	0	0	1	1	0	1
B	1	0	1	0	1	0	1	0
C	1	1	0	1	1	1	0	1
D	0	0	1	1	0	0	1	0

根据此数据矩阵，通过简约性分析，以一般的分支分析程序如 Hennig86^[19]或 PAUP^[62]计算得到反映各地区关系的分支图（0（（AC）（BD）））。

2 方法简评

以上几种方法都属于以“寻找式样”（Pattern-oriented）为目的的生物地理学研究方法，都具有替代生物地理学的基本特点：寻找为不相关联的生物类群所共有反映的生物地理学式样，即泛生物地理学的“通用通道”，避难所理论的森林避难所，分支生物地理学的通用地区分支图和 PAE 分支图。

但是，这几种方法毕竟各有其自身的特点，无论是原理还是方法都有足以区分的地方。泛生物地理学和避难所理论不使用分支学方法，而分支生物地理学和特有性的简约性分析法（PAE）使用分支学方法；分支生物地理学使用系统发育信息，而其它三者仅使用一般分类学信息；PAE 式样建立在全面的特有性简约性分析上，而其它三者的式样建立在不相关类群的分布式样的重复吻合成一致处；避难的理论所寻找的生物地理学格局具有同时性，而其它三者所寻找的生物地理学格局具有时间上的等级性；避难所理论和分支生物地理学研究必须使用单系类群，而 PAE 和泛生物地理学研究不必使用单系类群；避难所理论明确格局的形成年代是在第四纪更新世，而其它方法并不作具体规定；泛生物地理学称其研究结果可帮助探讨系统发育，而其它三者不作如此承诺。

每一种方法都有其各自的优点，也有其局限性。

2.1 泛生物地理学

克劳裁的泛生物地理学作为第一个系统化的替代派生物地理学研究方法，有很多富于革命性的创见。他首先认识到生物地理学上“同源”概念的重要性；并最先指出传统生物地理学夸大“偶然传播”、“传播方式”等因素的错误，发现动物和植物的分布呈现高度可重复的格局；首先把动物地理学、植物地理学、地质学等学科综合到一起成为泛生物地理学，他也在某些具体地区特别是南美洲等的生物地理学研究上作出了卓越贡献。

但是，泛生物地理学也有其严重的缺陷。且不说克劳裁的著作是以一种相当晦涩难懂的

方式写出,大大局限了其对生物地理学的影响。克劳裁赖以工作的分类学著作所涉及的类群一般来说在其是否单系这一点上相当可疑,这一点使得他所得到大局限了其对生物地理学的影响。克劳裁赖以工作的分类学著作所涉及的类群一般来说在其是否单系这一点上相当可疑,这一点使得他所得到的结论的可靠性受到局限。泛生物地理学的通道是贯通地理上最相邻近的两个种,但它们是否是严格的姊妹种也没有坚实的证据。

2.2 更新世森林避难所理论

传统的生物地理学是以“过程”(Process)为导向的,而替代学派生物地理学是以“式样”(Pattern)为导向的。“过程”导向的研究结果象是复述一个故事,亦即作出一个“演化大概”(Evolutionary scenario)的说明,而式样导向的研究将寻找为不同类群所共同反映的规律,或者说是一个共同的格局,而对这个共同的格局的形成原因只是一种推测。

避难所理论所寻找的为不同类群森林生物所共有的“避难所”就是一种共同格局,但是,把这种格局的形成明确化又是在复述一个“过程”,这就是为什么避难所理论广受欢迎的原因,但同时也是这一理论的弱点之一。

在具体应用中,越来越多的生物地理学家认为他们的研究类群所呈现的分布格局符合避难所理论的预言(见前章引文)。但所提出的避难所在地理上并不完全吻合,所需要的避难所数目也大大增加了,以致到了几乎整个雨林地区皆为避难所所包括,原有的“格局”消失在对这种“格局”的支持中,这是避难所理论的另一问题。

2.3 分支生物地理学

分支生物地理学的优点在于严格规定所涉及的类群必须是单系并明确地区之间关系的等级性。假定0,1,2概括了现实世界演化过程的各种可能性。分支生物地理学方法是生物地理学研究中可操作性最强的方法。其结论的可检验性、可证伪性最高,可预测性最明确。从这一意义上说,分支生物地理学最大限度地符合波普(K. Popper)哲学意义上的科学理论的定义。

但是,分支生物地理学研究必须建立在所涉及类群的严格的分支分析基础上,而无论是动物类群还是植物类群,已进行分支分析的毕竟有限,这就大大局限了这种方法在现实研究中的应用。

2.4 特有性的简约性分析法

特有性的简约性分析是一种简单易行的生物地理学研究方法。特别是当研究地区所涉及的生物类群系统发育信息缺乏时,这种方法不失为一种可行的补救方法。

这种方法要求寻找这个原始的外类群地区,而这点带来相当的困难。若用一个假定的不含任何类群的地区,即龙伯格置根,这种情况既可解释为地区的原始缺失(历史原因),又可解释为地区的后天缺失(生态因素造成)。一个不含任何类群的样点可能:(1)所有取样类群不能生存于此(生态制约);(2)此地区与其余地区在地质年代上相距太远,所有取样类群尚未进化出来(历史因素)。只有后一种可能才符合其作为“原始地区”的要求。

所以,一个PAE分支图所反映的分布格局不能明确是一种历史生物地理学格局还是一种反映各地区生态差异的生态格局。

参考文献

- 1 Andersen N M. Cladistic biogeography of marine water striders (Insecta, Hemiptera) in the Indo-Pacific. *Aust Syst Bot*, 1991, 4 (1), 151—163
- 2 Brigg J C. Historical biogeography, the pedagogical Problem, *J Biogeogr*, 1991, 18, 3—6
- 3 Brooks D R. Hennig's parasitological method, a proposed solution. *Syst Zool*, 1981, 30, 229—249
- 4 Brooks D R. Historical ecology, A new approach to studying the evolution of ecological associations, *Ann Miss Bot Gard*, 1985, 72, 660—680
- 5 Brooks D R. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution, Methodological and theoretical update. *Syst Zool*, 1990, 39 (1), 14—30
- 6 Campbell K E. Late pleistocene events along the Coastal Plane of Northwestern South America. In: Prance G T ed. "Biological diversification in the tropics", Columbia Univ. Press, 1982
- 7 Cracraft J. Patterns of diversification within continental biotas, Hierarchical congruence among the areas of endemism of Australian vertebrates, *Aust Syst Bot*, 1991, 4, 211—227
- 8 Craw R C. Two biogeographical frameworks, implication for the biogeography of New Zealand, A review. *Tuatara*, 1978, 23, 81—114
- 9 Craw R C. Generalized tracks and dispersal in biogeography, A response to R. M. McDowall. *Syst Zool*, 1979, 28, 99—107
- 10 Craw R C. Phylogenetics, areas, geology and the biogeography of Croizat, A radical review, *Syst Zool*, 1982, 31, 304—316
- 11 Craw R C. Panbiogeography and vicariance cladistics, Are they truly different? *Syst Zool*, 1983, 32, 431—438
- 12 Craw R C. Panbiogeography, Method and synthesis in biogeography. In Myers A A, Giller P S, eds. "Analytical biogeography, An integrated approach to the study of animal and plant distributions. Chapman & Hall. London & New York." 1988
- 13 Craw R C. New Zealand biogeography, A panbiogeographic approach. *New Zealand J Zool*, 1989, 16 (4), 527—547
- 14 Craw R C, Page R D M. Panbiogeography, Method and metaphor in the new biogeography, In: Ho M, Fox S (Eds.) "Process and metaphor in the evolutionary paradigm." J Wiley & Sons, Chichester. 1988
- 15 Croizat L. Manual of phytogeography, Junk, The Hague, 1952
- 16 Croizat L. Panbiogeography. Vols 1, 2a & 2b, Published by the author. Caracas, 1958
- 17 Croizat L. Space, time, form, the biological synthesis. Published by the author. Caracas, 1964
- 18 Erwin T E, Adis J. Amazonian inundation forests, Their role as short-term refuges and generators of species richness and taxon pulses. In: Prance G T ed. "Biological diversification in the tropics", Columbia Univ. Press, 1982
- 19 Farris J S. Hennig86. V1. 5. Program & Manual, 1988
- 20 Gentry A H. Phytogeographic patterns as evidence for a Choco refuge, In: Prance G T ed. "Biological diversification in the tropics", Columbia Univ. Press, 1982
- 21 de Granville J-J, Rain forest and xeric flora refuges in French Guiana. In: Prance G T ed. "Biological diversification in the tropics", Columbia Univ. Press, 1982
- 22 Griswold C E. Cladistic biogeography of Afrotropical spiders, *Aust Syst Bot*, 1991, 4 (1), 73—89
- 23 Grubb P. Refuges and dispersal in the speciation of African forest Mammals. In: Prance G T ed. "Biological diversification in the tropics", Columbia Univ. Press, 1982
- 24 Haffer J. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 1969 165, 131-137
- 25 Haffer J. Avian speciation in tropical South America. Cambridge Mass, Publ. Nattall Ornith. Club, 1974, No. 14
- 26 Haffer J. Quarternary biogeography of tropical lowland South America. In: Duellman W E ed. 'The South America Herpetofauna, Its origin, evolution, and dispersal.' pp. 107—140. Mus Nat Hist Univ Kansas, Monogr. 7. 1974
- 27 Haffer J. General aspects of the Refuge Theory. In: Prance G T ed. "Biological diversification in the tropics", Columbia Univ. Press, 1982
- 28 Hamilton A. The significance of patterns of distribution shown by forest plant and animals in tropical Africa for the recon-

- struction of upper Pleistocene palaeoenvironments; A review, In: E M van Zinderen Baker ed, "Palaeoecology of Africa, the surrounding islands, and Antarctica", 1976, 9: 63—97
- 29 Henderson I M. Quantitative panbiogeography, An investigation into concepts and methods, New Zealand J Zool. 1989, 16 (4): 495—510
- 30 Hennig W. Phylogenetic Systematics, Univ of Illinois Univ Press, Urbana, 1966
- 31 Huber O. Significance of Savana Vegetation in the Amazon Territory of Venezuela in Prance G T ed. "Biological diversification in the tropics", Columbia Univ Press, 1982
- 32 Humphries C J, Parenti L R. Cladistic biogeography, Oxford Monogr. on Biogeography No. 2. Clarendon Press. Oxford, 1986
- 33 Kinzey W G. Distribution of Primates and forest refuges. In: Prance G T ed. "Biological diversification in the tropics". Columbia Univ Press, 1982
- 34 Lams G. A preliminary zoogeographical division of Peru based on butterfly distributions (Lepidoptera, Papilionoidea). In: Prance G T ed. "Biological diversification in the tropics". Columbia Univ Press, 1982
- 35 Linnaeus C. Selected dissertations from the amoenitates Academicæ, Robeson and Robeson, London, 1781
- 36 Livingstone D A. Quaternary geography of Africa and the refuge theory. In: Prance G T ed. "Biological diversification in the tropics". Columbia Univ Press, 1982
- 37 Lynch J D. Refugia. In: Myers A A, Giller P S eds. "Analytical biogeography; An integrated approach to the study of animal and plant distributions." Chapman & Hall. London & New York, 1988
- 38 Meggers B J. Archeological and ethnographic evidence compatible with the model of forest fragmentation, In: Prance G T ed. "Biological diversification in the tropics", Columbia Univ, Press. 1982
- 39 Meijer W. Plant refuge in the Indo-Malesian region, In Prance, G T. (ed.) "Biological diversification in the tropics", Columbia Univ Press, 1982
- 40 Nelson G. From Candolle to Croizat, comments on the history of biogeography. J Hist Biol, 1978, 11: 269—305
- 41 Nelson G. Cladistics and biogeography. In: Duncan T, Stuessy T F eds. "Cladistics; Perspectives on the reconstruction of evolutionary history". Columbia Univ Press, New York, 1984, 99: 273—293
- 42 Nelson G, Ladiges P. Standard Assumptions for biogeographic analysis, Aust Syst Bot, 1991, 4: 41—58
- 43 Nelson G, Platnick N I. A vicariance approach to historical biogeography. Bioscience. 1980, 30: 339—343
- 44 Nelson G, Platnick N I. Systematics and biogeography, Cladistics and vicariance. Columbia Univ Press, New York 1981
- 45 Page R D M. Graphs and generalized tracks; quantifying Croizats panbiogeography. Syst Zool, 1987, 36: 1—17
- 46 Page R D M. Quantitative cladistic biogeography; constructing and comparing area Cladograms. Syst Zool, 1988, 37: 254—270
- 47 Page R D M. Comments on component—compatibility in historical biogeography. Cladistics, 1989, 5: 167—182
- 48 Page R D M. Component analysis; A valiant failure? Cladistics, 1990, 6: 119—136
- 49 Platnick N I. On areas of endemism. Aust Syst Bot, 1991, 4 (1): Commentary
- 50 Platnick N I, Nelson G. A method of analysis for historical biogeography. Syst Zool, 1978, 27: 1—16
- 51 Prance G T. Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon basin, based on evidence from distribution patterns in Cargocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythidaceae. Acta Amazonica, 1973, 3 (3): 5—28
- 52 Prance G T ed. Biological diversification in the Tropics. Columbia Univ Press, New York, 1982
- 53 Prance G T. A review of the Phytogeographic evidences for Pleistocene climate changes in the Neotropics. Ann Missouri Bot Gard, 1982, 69: 594—624
- 54 Rosen B R. Long-term geographical controls on regional diversity. The Open Univ Geol Soc J, 1985, 6: 25—30
- 55 Rosen B R. From fossils to earth history; applied historical biogeography. In: Myers A A, Giller P S. ed. "Analytical biogeography; an integrated approach to the study of animal and plant distributions". Chapman & Hall. London & New York, 1988
- 56 Rosen B R, Smith A B. Tectonics from fossils; Analysis of reef and sea urchin distributions from late Cretaceous to recent,

- using a new method. In: Audley—Claules M G. Hallam A. eds. "Gondwana and Tethys". Geol Soc Lond Spec Publ, 1988
- 57 Rosen D E. A vicariance model of Caribbean biogeography. *Syst Zool*, 1976, 24: 431—464
- 58 Savage J M. The enigma of the central American Herpetofauna; Dispersal or Vicariance. *Ann Missori Bot Gard*, 1982, 69: 464—547
- 59 Schot A M. Phylogenetic relations and historical biogeography of *Fordia* and *Imbralyx* (Papilionaceae; Millettieae), *Blumea*, 1991, 36: 205—234
- 60 Simpson B B. Pleistocene changes in the flora of the high tropical Andes. *Palaeobiology*, 1975, 1: 273—294
- 61 Steyermark J A. Relationships of some Venezuelan forest refuges with lowland tropical floras. In: Prance G T ed. "Biological diversification in the tropics". Columbia Univ Press, 1982
- 62 Swofford D L. PAUP Version 3.0. manual & Program, 1990
- 63 Toledo V M. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. In: Prance G T ed. "Biological diversification in the tropics", Columbia Univ Press, 1982
- 64 Vuilleumier B S. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. *Science*, 1971, 173: 771—780
- 65 Wiley E O. Methods in vicariance biogeography, In: Hovenkamp P ed. "Systematics and evolution: A matter of diversity", *Inst of Syst Bot Utrecht*, 1987, 283—306
- 66 Wiley E O. Vicariance biogeography, *Ann Rev Ecol Syst*, 1988, 19: 513—542
- 67 Wiley E O. Parsimony analysis and vicariance biogeography. *Syst Zool*, 1988, 37: 271—290
- 68 Zandee M, Roos M C. Component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics*, 1987, 3: 305—332