

历史生物地理学的进展

张奠湘

(中国科学院华南植物研究所, 广东 广州 510650)

摘要: 近年来历史生物地理学的进展主要是隔离分化学派的进展。对隔离分化学派的几个分支学派,特别是分支生物地理学和泛生物地理学在理论和方法方面的进展作了简要回顾和介绍。最近十年来分子手段广泛应用于历史生物地理学研究的各个方面,尤其是谱系生物地理学的快速崛起是历史生物地理学的一个明显特征。对本学科的发展做了初步的展望。

关键词: 历史生物地理学; 进展; 分支生物地理学; 泛生物地理学; 谱系生物地理学

中图分类号: Q11

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2003)03-0283-07

Advances in Historical Biogeography: a Brief Perspective

ZHANG Dian-xiang

(South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: The theoretical and technical updates of several research programs of vicarism historical biogeography (here as a counterpart of dispersalism historical biogeography), especially the cladistic biogeography and panbiogeography are briefly reviewed. The routinely use of molecular techniques in a broad field of historical biogeographical studies, and the rapid recognition of the theoretical and technical aspects of the phylogeography, have been the most remarkable characteristics in historical biogeography in the last decade. A prospect for the science is also briefly depicted.

Key words: Historical biogeography; Perspective; Cladistic biogeography; Panbiogeography; Phylogeography

生物地理学作为一门科学而被确立应归功于启蒙时期法国伟大的博物学家 De Buffon^[1]。他指出在新、旧大陆没有共同的哺乳动物物种。这一发现导致了对于“布丰定律”的推断:地球上不同的区域,即使环境条件相同,生存的动、植物物种也不同。也就是说,生物的分布受历史因素(如地史、类群演化历史等)而不单纯是生态因素的控制。

生物在地球表面的分布格局表明,生物的分布并非是随机的。这种非随机的格局一旦被确认,就应该对该格局产生的过程作出解释^[2]。生物在地球表面现在的分布格局是过去发生事件(如物种发生、散布、隔离分化等)产生的结果。生物地理学是记录和解释生物多样性的空间格局的科学^[3]。历史生物

地理学家旨在记录生物在时、空的分布状况,重建分类群与分布区的历史并作出与地史记录相吻合的生物分布格局的解释^[4]。

生物地理学一直在沿着两条路线前进:格局确认和过程识别^[2]。生物地理学自七十年代以来最重要而不乏争议的发展是隔离分化(替代)学派理论的广泛提倡^[5]。而在中国,这方面的研究并没有受到应有的重视。隔离分化学派理论和方法的研究实例依然很少,直至最近才首先在动物地理学研究方面获得了应用^[6-13]。

通常被包括在隔离分化学派里面的主要的、有较大影响的历史生物地理学研究领域有泛生物地理学^[14,15]、第四纪森林避难所理论^[16]、地区特有性的

收稿日期: 2003-01-07 接受日期: 2003-04-15

基金项目: 中国科学院知识创新工程(华南植物研究所所长基金、重要方向项目 KSCX2-1-06B、青年科学家小组项目)及归国留学人员择优基金; 生物分类区系特支费资助。

致谢: 感谢“青藏高原”项目的多位同事,特别是张明理博士和审稿专家,提供宝贵意见。

简约性分析^[17,18]、以及分支生物地理学^[19-23]。笔者曾对隔离分化学派的原理与方法作过述评^[26]。此学派与散布学派最大的不同并不在于它对造成现存地理分布格局的原因解释(前者认为主要是隔离分化和异域物种形成,而后者认为主要是散布和分布区扩散),而在于是否寻找“可重复的”、为不相关生物类群共有的生物分布格局并将其结论置于“可检验”的地位。二者之间的不同是方法论的不同。隔离分化学派生物地理学是与 Karl Popper^[27-29]的科学方法论的发展密切相关的。

隔离分化指因地理障碍 (geographic barrier) 的形成而使原来连贯的生物居群被分割开来而发生异域物种形成所产生的生物地理格局^[30]。隔离分化事件是任何使生物群产生不连贯的事件(可能是地质、气候、或其它事件)。对隔离分化学派生物地理学来说,隔离分化现象是解释所涉及的生物群的各分类单元之间的分支发生关系与这些生物所处的分布区之间历史关系的首要因素。一次隔离分化事件被假定为会导致在涉及地区的所有单系群产生物种分化,地区的历史与生物群的分化历史因此而联系起来^[31]。

历史生物地理学的一个目标是在生物证据的基础上阐述地球的历史,而另一个目标是在已经确立的地球历史知识的基础上阐述一个或多个生物类群的进化历史。前者与 Rosen 的方法^[20]及后来的组元分析法等分支生物地理学方法的目标吻合,而后者则是与传统的生物地理学研究吻合且与布鲁克斯简约性分析法(BPA)^[32-34]接近;前者必须基于两个或两个以上生物群的系统发育,而后者可以一次处理一个生物群的系统发育(首先判别出系统发育中能够用现知的地球历史资料解释的部分,然后对其它的成分用其它现象如散布、灭绝、静态平衡等解释)^[35]。

虽然对于生物分布的隔离分化解释可以上溯到 Hooker、Von Humboldt、De Buffon 等人,现代的隔离分化生物地理学学派是由 Croizat^[14,15,36]的泛生物地理学开始的。历史生物地理学的另一个发展高潮应归功于美国自然历史博物馆的一批系统学家,包括 Nelson、Platnick、Rosen、Wiley 等,他们提出并发展了隔离分化生物地理学(Vicariance biogeography)。他们将 Croizat 的多类群特有性分布格局的分析方法与 Hennig 的系统发育学方法结合起来,发展成历史生物地理学分析的全新方法。他们以及其他一

些人的工作,直接促进了分支生物地理学的形成和发展。

最近二十年,特别是最近十年生物学的发展与分子技术的广泛应用密切相关,生物地理学的发展也不例外。分子技术一方面为系统发育的研究(这是历史生物地理学的基础之一)提供新的性状来源,另一方面通过诸如分子钟等手段为生物地理学提供了前所未有的直接的时间尺度的证据。

长期以来,生物地理学研究的对象是种和种上的生物群。最近几年谱系生物地理学的发展首次将种下生物单元的分布格局及其成因作为研究的对象,大大扩展了生物地理学的研究内涵。以下对近十年来隔离分化学派历史生物地理学的进展作一述评。

1 分支生物地理学方法的改良和发展

分支生物地理学(Cladistic biogeography)将生物分布的历史阐述置于中心位置,并认为任何生物地理学分析必须分析格局;生物地理学分析所应该说明的现象是作为各种不相关类群的互相吻合的分支图的格局,而不是单一类群的分布。与生态分析寻找对时间上相对近期的事件的个别反应(即不符合于一个格局)的解释不同,历史生物地理学分析着重于格局的寻找。对分支生物地理学来说,生物地理学分析应该基于健全的系统发育研究之上。它基于这样的假定:在同一地区(生物群)具有相同分支关系格局的动物和植物类群具有相同的历史。在分支生物地理学研究中,单纯的地质关系的假说不能作为检测生物地理学格局的标准^[23]。

分支生物地理学无疑是隔离分化学派生物地理学各种方法中较成熟、被采用最多、发展最快的方法。最近十年历史生物地理学的发展也主要体现在分支生物地理学方法的完善和应用方面。本文简单介绍特别值得留意的几种改进方法如散布-隔离分化分析法、子树分析法等。

散布-隔离分化分析法(Dispersal-vicariance analysis,简称DIVA)是 Ronquist 提出的^[37]。他认为,在历史生物地理学研究中,无论是种下的比较亲缘地理学研究,还是种上水平的生物地理学分析,都需要数量化的方法去评估各种互相竞争的假说的可能性。现在人们使用的多数方法都是基于仅存在单一的因隔离事件产生的分布区特有性的分支格局,而这单一格局对很多不同的生物类群皆是

共通的。虽然这个基本观点很单纯,但在实际研究中,散布和灭绝事件的处理对于寻找、发展一个分析性的方法造成了很严重的困难,因此大多数方法并不开诚布公地处理散布和灭绝事件,仅将其做事后解释。

Briggs^[39]认为,隔离分化模式的两项预设限制了生物地理学作为一个研究领域的发展:首先,它只承认某种类型的异域物种形成具有生物地理学的重要性;其次,它不承认起源中心的存在。他同时认为,与隔离分化现象相比,散布现象更加普遍,是几乎所有物种世代代每天都发生的事情,而隔离分化现象因为涉及到分割现存居群的隔障的形成,是一种稀有得多的现象。

虽然散布和隔离分化现象无疑皆是确实存在的自然现象,而且这些概念在生物地理学的历史上皆起过重要作用,但生物分布的散布假说和替代假说数十年来一直处于水火不容的地步^[39]。最新的生物地理重建方法确认了二者各自的潜力,而剩下的问题是找出它们之间的相对发生频率^[39]。散布-替代分析法就是在这种认识背景下发展起来的。

祖先分布区分析(Ancestral area analysis) 这是 Bremer^[40]提出的一种改进的方法。但 Ronquist 批评其采用 Camin-Sokal 而不是 Wagner 的简约性方法的做法^[41]。Ebach^[42]认为该方法旨在寻找起源中心,利用而不是减少分布谬误(paralogy),这与分支生物地理学的方法相矛盾,并提议通过三分布区原则(three area statement)与假设 2 (assumption 2) (对于一个广泛分布的种来说,它在其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)、假设 1 (assumption 1) (对于一个广泛分布的种来说,它在其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)联系起来,以期减少或消除类群-分布区分支图(TAC)中的分布谬误。

子树分析法 (Paralogy-free subtree analysis) 是 Nelson 和 Ladiges^[43, 44]发展的。

谬误这一概念是从分子生物学家那里借用过来的。它原指在基因组内同一基因的不同拷贝之间的比较或相互之间的关系。相对应于分子谬误现象,地理谬误现象指相关联类群之间地理分布的重复或部分重叠。当其类群与地理分布相联系出现某种程度的重叠时,分支图的这一节点即为“谬误”,而这种地理分布现象就是“地理谬误”。造成类群

地理分布重叠的谬误有几种可能:板块运动、散布、同域物种形成、生物之间关系的错误解释、地理分区的不精确等。

子树分析法的基本步骤是:从每一个顶端节点开始,逐步向生物群分支图的基部推进,一个与不同分类群连接而在地理分布上不重叠的节点(分类群)与非重叠的地理数据联系起来。一个与不同分类群在地理分布上重叠的节点(分类群)被看作地理谬误因而通常不将其与地理数据联系,除非该节点直接连接着一个或多个地理上广布的顶端分类群,而其广布的地理分布部分与其它分类单元重叠,(在这种情况下)广布的地理分布被分解为非重叠的地理单元。例如有一个分支图含 5 个分类群分别分布在地区 A, AB, B, BC, D。它们的分支关系为((A AB)(B BC))D。虽然分支图的所有 3 个节点在严格意义上都是谬误的,但相对于 D 来说,一个节点明显地将 A 与 B 更紧密连结起来,而另一节点明显地将 B 与 C 更紧密连结起来。子树分析法将广布的分布区 AB 和 BC 根据假设 2 分别分解为 B 和 C。将广布的分布区分解后的分支图产生两个子树(AB)D 和 (BC)D,二者结合成为(ABC)D。从((A AB)(B BC))BD 的分支图也能得到相同的结果。根据结合的分支图提供的信息,以简约性方法可以计算并获得地区分支图。

2 泛生物地理学(Panbiogeography)

无论是散布学派还是隔离分化学派的分支生物地理学家皆是以非空间标准(如生态因素、生物学关系、化石证据等)构建生物地理学同源关系^[45]。泛生物地理学作为历史生物地理学研究领域中唯一基于空间或地理关系分析的方法^[46],是隔离分化学派生物地理学各种方法中引起生物地理学家最为广泛争议的一个科学研究领域。

在 Croizat 的时代,除了少数有远见的生物地理学家外,泛生物地理学没有引起当时著名的生物地理学家(如 Simpson、Mayr、Raven、Udvardy、van Steenis)的注意。在整个七十年代,因为生物分支系统学的兴起,泛生物地理学几乎成为替代学派的生物地理学的历史脚注;从八十年代开始,泛生物地理学经历了一定程度的复活,并树立起现代生物地理学一个主要学派的形象;到了九十年代,泛生物地理学的方法被应用于一些地区,特别是拉美、欧洲、新西兰等地的生物地理学研究中^[45]。

在 Croizat 工作的基础上, 后来的泛生物地理学的主要贡献是对 Croizat 的方法的实证应用、方法解释、以及泛生物地理学基本概念和研究程序、研究方法的正规化。前期主要有 Craw、Page 和 Henderson 等人^[47-50]进行这项工作, 最近亦有人对泛生物地理学的各种标图方法作出总结并提出统一的符号^[52]。Contreras 等采用泛生物地理学的方法, 将裸子植物 80 个属的资料用于分析主要的洲际分布格局^[53]。泛生物地理学的一些基本技术如通道分析最近被应用于生物多样性分析和保护策略评估^[45, 54]。

3 地区特有性简约性分析

这方面的研究不是很多。最近有人用 51 种非人类灵长目动物的分布资料分析了南美亚马逊盆地 14 个河流地区间的生物地理学关系^[55]。他们的研究表明, 用地区特有性简约性分析(PAE)方法获得的地区分支图与亚马逊鸟类的地区特有分布格局相吻合。

4 具体地区和具体类群研究

东亚 - 北美间断分布是一个长期以来受到分类学家和生物地理学家关注的生物地理学现象。与长期以来人们所抱持的观念不同, 最近的系统发育研究表明^[56], 分布于东亚 - 北美的物种对很少是互相之间最近缘的种; 系统发育、分子证据、地质资料及化石证据皆表明东亚与北美东部的间断分布是第三纪广泛分布的北半球温带森林的孑遗; 化石和地质证据还表明这种格局是多起源的, 有的涉及到北大西洋, 有的涉及到白令陆桥, 这一格局的形成是在中新世。

De Jong^[57]用类群 - 分布区分支图的方法通过 10 种动物类群研究了西地中海地区陆生动物区系的历史生物地理学格局。

Heads^[58]用菊科 *Abrotanella* 属的各个物种的分布区数据分析了南太平洋各地区的生物地理学关系, 研究表明, 此属现存分布格局是隔离分化造成的。

Mashall 和 Liebherr^[59]用分支生物地理学的方法研究了南、北美洲之间的墨西哥过渡带的 9 个山地分布区的生物地理学关系。Morrone 和 Urtubey^[60]用 5 个动物类群和 1 个植物类群的 10 个类群 - 分布区分支图分析了北安第斯地区的历史生物地理学关系。

热带非洲与其它地区关系的研究, 一向以来很少受到生物地理学家的关注。最近, Lavin 等^[61]根据豆科黄檀族基于 DNA 分子序列的系统发育和生物地理学分析探讨了非洲各地区与马达加斯加、中美洲、大安第列斯地区等的关系, 并提出了非洲与北美之间存在隔离分化生物地理关系。

在海洋生物地理关系的研究方面, Soest 和 Hajdu^[62]最近用海绵类的 20 个系统发育资料, 采用 3 种方法 (COMPONENT, BPA, TAS) 对特有性分布区的相互关系作了研究, 但获得的结果不尽相同。

5 分子技术的广泛采用和谱系生物地理学(Phylogeography)的崛起

在生物地理学研究中, 分子技术应用最多的是在探讨生物地理学赖以存在的系统发育重建上, 而重建系统发育时广泛使用的分子技术可采用分子钟为散布或隔离分化的物种形成事件的时间提供更好的检测机制^[39]。与分子技术紧密联系在一起的生物地理学与进化研究的最新进展是近 20 年来谱系地理学(Phylogeography)的发展。

谱系生物地理学研究虽然最早可追溯到上世纪七十年代, 但最近几年随着分子技术的广泛采用, 才得到了快速发展。谱系生物地理学是研究有密切亲缘关系的种间和种内支系的现有地理分布格局的形成过程和形成机制的新兴学科。它研究基因支系空间分布的历史和系统发育因素。时间和空间是谱系生物地理学研究中基因系谱标图上的两个坐标^[63]。

有密切亲缘关系的广布的生物种类的分子遗传学数据能通过提供隐性物种遗传边界的独立证据、估计物种分歧时间、提供物种分歧格局的系统发育重建、比较种内和种间等位点地理分布格局等方面的信息来探讨生物地理学的机制^[64]。谱系生物地理学研究发源于用动物线粒体 DNA 进行基因系谱分析。线粒体 DNA 的母系遗传、丰富的种内变异以及没有分子间的遗传重组等特点使得这方面的研究能够跨越微观进化与宏观进化之间的鸿沟^[65]。而在此之前的等位酶研究虽然为群体遗传学提供了行之有效的手段, 但在提供系统发育信息方面存在极大的局限性。

谱系生物地理学研究所采用的研究方法可以分别从鼠类类群 *Peromyscus*^[66]和小地鼠 *Geomys*^[66]的

居群分子调查研究中获得大致的了解: 利用限制性酶对线粒体 DNA 进行切割, 根据所研究种类在其分布范围内所显示的线粒体 DNA 酶切片段的分布, 建立种下各基因型的系统发育关系, 结合各基因型的具体分布位置, 重建物种分布区的变化历史。Avise 等用 16 种限制性内切酶对来自整个分布区的 87 个小地鼠个体的线粒体 DNA 进行分切, 然后有琼脂胶对产物根据其分子量进行分离、然后染色并获得 RFLP 图谱。通过对 RFLP 图谱的分析得到各种基因型 (haplotype), 然后获得种内居群间的母系系统发育关系。他们的研究有两个革命性的影响: 首先, 不同于传统的概念, 它明确了个体可以作为居群遗传分析的分类操作单元 (OTU); 其次, 它引进了种下进化的系统发育概念^[65]。

Cann 等^[67] 通过对代表全世界各种族基因型的 147 个个体的线粒体 DNA 序列分化获得人类系统发育关系的分支图, 确认了在此之前基于分子证据的结论: 现代人类是源于非洲的祖先, 在不早于二十万年前的时间内扩散到全球各地。

同工酶和线粒体 DNA 等分子标记的分析显示, 产于加利福尼亚而现在分布区有很大程度重叠的两种蜗牛, *Nucella ostrina* 和 *N. emarginata*, 是一次异域物种形成的产物^[68]。

6 展望

Brown 和 Lomolino^[3] 对于二十一世纪的生物地理学从技术性进步 (包括新的数据来源、新的分析方法、新技术的贡献)、观念性进步 (包括新的理论、综合性和跨学科研究) 和应用 (包括人类生态学、生物多样性管理和保育) 等方面进行了展望。历史生物地理学, 包括隔离分化生物地理学派的未来发展无疑也包含在上述的几个方面。

Hallam^[1,69] 认为, 在大尺度上影响生物分布的最重要因素是气候、大陆与海洋的相对位置及海拔高度, 而且还应该注意不同生物类型的多样性及其迁移能力。在过去, 生物地理学家和植被生态学家的研究成果很少相互影响。事实上, 生物物种的地理分布无疑会受到其果实 (种子) 的散布机制的影响。在植被中重要性不同的物种 (如优势种相对于偶见种) 其分布起因未必完全一样 (顶级群落的建群种因为偶然散布事件而到达现有分布地点的可能性应该远低于群落中较不重要的物种)。未来历史生物地理学的研究, 无疑将与植被生态学的研究

有更密切的关系。

如同第四纪森林避难所理论一样, 主要基于种内或者近缘种之间, 通过个体与居群间系统发育重建获得生物地理学关系的谱系生物地理学所涉及的生物地理学历史主要是第四纪以来的历史; 而基于种上系统发育关系的分支生物地理学主要涉及更为久远的生物地理学关系。未来的研究可能会找到二者之间结合的方法, 更好地重建生物类群、生物分布区之间的时空进化历史。

除此之外, 毫无疑问, 一方面, 隔离分化生物地理学学派的进步, 如同其它学科一样, 有赖于更多的具体类群、具体地区的研究。生物地理学技术与观念的发展和进步同样有赖于在实证性研究的应用、检验与提高。另一方面, 生物地理学的进步有赖于相关学科的发展: 更多、更详尽的类群系统发育重建研究、地球历史更新的研究成果以及各种学科的更密切的结合, 将使历史生物地理学的研究有一个更加光明的前景。

参考文献

- [1] Hallam A. An Outline of Phanerozoic Biogeography [M]. Oxford: Oxford University Press, 1994. 1-246.
- [2] Myers A A, Giller P S. Analytical Biogeography: an Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions [M]. London & New York: Chapman & Hall, 1988. 1-578.
- [3] Brown J H, Lomolino M V. Biogeography [M]. 2nd ed. Mass.: Sinauer Ass., 1998. 1-340.
- [4] Glaubrecht M. A look back in time: Toward an historical biogeography as a synthesis of systematic and geologic patterns outlined with limnic gastropods [J]. Zool Jena, 1999, 102(2-3):127-147.
- [5] Cox C B, Moore P D. Biogeography: an Ecological and Evolutionary Approach [M]. 5th ed. Oxford: Blackwell Science Ltd., 1993.
- [6] Chen Y F (陈毅峰), Chen Y Y (陈宜瑜). Phylogenetic and distributional patterns of subfamily Schizothoracinae (Pisces: Cyprinidae) II. Distributional patterns and problems of tracing to the source of Huanghe River [J]. Acta Zootaxon Sin (动物分类学报), 1998, 23 (Suppl.):26-34. (in Chinese)
- [7] Zhang E (张鄂). Vicariance biogeography of *Parasinilabeo*-like Cyprinid fishes (Cypriniformes: Cyprinidae: Labeobinae) [J]. Acta Zootaxon Sin (动物分类学报), 1998, 23 (Suppl.):35-40. (in Chinese)
- [8] He S P (何舜平). The phylogenetic and biogeographical research for the Gobiobotinae (Cypriniformes: Cyprinidae: Gobiobotinae) [J]. Acta Zootaxon Sin (动物分类学报), 1998, 23 (Suppl.):41-48. (in Chinese)
- [9] Liu H Z (刘焕章). A preliminary analysis to biogeographical process of the eastern Asia freshwater fishes [J]. Acta Zootaxon

- Sin (动物分类学报), 1998, 23(Suppl.):49-55. (in Chinese)
- [10] Shan X H (单乡红). Phylogeny and dispersal-vicariance explanation of the extant fishes of Xenocyprinae (Teleostei: Cyprinidae) [J]. Acta Zootaxon Sin (动物分类学报), 1998, 23(Suppl.):56-66. (in Chinese)
- [11] Zhang Y Z (张荣祖). The geographical distribution of the subgenus *Ochotoa* (Mammalia: Lagomorpha: Ochotonidae) [J]. Acta Zootaxon Sin (动物分类学报), 1998, 23(Suppl.):67-73. (in Chinese)
- [12] Ding C Q (丁长青), Tang C Z (唐蟾珠). The phylogeny and zoogeography of the pheasants (Aves: Galliformes) in China [J]. Acta Zootaxon Sin (动物分类学报), 1998, 23(Suppl.):74-85. (in Chinese)
- [13] Liang A P (梁爱萍). Cladistic biogeography of Cercopoidea and Fulgoroidea (Insecta: Homoptera) in China and adjacent regions [J]. Acta Zootaxon Sin (动物分类学报), 1998, 23(Suppl.):132-166. (in Chinese)
- [14] Croizat L. Panbiogeography 2 vols. [M]. Caracas: Published by the author, 1958.
- [15] Croizat L. Space, Time, Form: the Biological Synthesis [M]. Caracas: Published by the author, 1964.
- [16] Haffer J. Speciation in Amazonian forest birds [J]. Science, 1969, 165:131-137.
- [17] Rosen B R. Long-term geographical controls on regional diversity [J]. Open Univ Geological Soc J, 1985, 6:25-30.
- [18] Rosen B R, Smith A B. Tectonics from fossils? Analysis of reef coral and sea urchin distributions from late Cretaceous to Recent, using a new method [A]. In: Audley-Charles M G, Hallam A. Gondwana and Tethys [M]. London: Geol. Soc. Lond. Spec. Publ., 1988.
- [19] Rosen D R. A vicariance model of Caribbean biogeography [J]. Syst Zool, 1975, 24:431-464.
- [20] Rosen D R. Vicariance patterns and historical explanations in biogeography [J]. Syst Zool, 1978, 27:159-188.
- [21] Nelson G. Cladistics and biogeography [A]. In: Duncan T, Stuessy T F. Cladistics: Perspectives on the Reconstruction of Evolutionary History [M]. New York: Columbia Univ. Press, 1984. 273-293.
- [22] Nelson G, Platnick N I. Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance [M]. New York: Columb. Univ. Press, 1981. 1-567.
- [23] Humphries C J, Parenti L R. Cladistic Biogeography [M]. 2nd ed. Oxford: Oxford University Press, 1999. 1-98.
- [24] Wiley E O. Parsimony analysis and vicariance biogeography [J]. Syst Zool, 1988, 37:271-290.
- [25] Wiley E O. Vicariance biogeography [J]. Annu Rev Ecol Syst, 1988, 19:513-542.
- [26] Zhang D X (张奠湘). An introduction to advances in vicarism historical biogeography [J]. J Trop Subtrop Bot (热带亚热带植物学报), 1995, 3(2):36-46. (in Chinese)
- [27] Popper K. Conjectures and Refutations: the Growth of Scientific Knowledge [M]. New York: Harper & Row, Publishers, 1968.
- [28] Popper K. The Logic of Scientific Discovery [M]. 2nd ed. New York: Harper & Row, Publishers, 1968.
- [29] Popper K. Objective Knowledge: an Evolutionary Approach [M]. Oxford: Oxford Univ. Press, 1972.
- [30] Briggs J C. Global Biogeography [M]. Amsterdam: Elsevier, 1995. 1-452.
- [31] Van Veller M G P, Zandee M, Kornet D J. Two requirements for obtaining valid common patterns under different assumptions in vicariance biogeography [J]. Cladistics, 1999, 15 (4):393-406.
- [32] Brooks D R. Hennig's parasitological method: a proposed solution [J]. Syst Zool, 1981, 30:229-249.
- [33] Brooks D R. Historical ecology: a new approach to studying the evolution of ecological associations [J]. Ann Mo Bot Gard, 1986, 72:660-680.
- [34] Brooks D R. Parsimony analysis in historical biogeography an coevolution: methodological and theoretical update [J]. Syst Zool, 1990, 39:14-30.
- [35] Hovenkamp P. Vicariance events, not areas, should be used in biogeographical analysis [J]. Cladistics, 1997, 13:67-79.
- [36] Croizat L. Manual of Phytogeography [M]. Caracas: Junk, 1952.
- [37] Ronquist F. Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography [J]. Syst Biol, 1997, 46: 195-203.
- [38] Voelker G. Dispersal, vicariance, and clocks: Historical biogeography and speciation in a cosmopolitan passerine genus (Anthus: Motacillidae) [J]. Evolution, 1999, 53(5):1536-1552.
- [39] Zink R M, Blackwell R C, Ronquist F. Molecular systematics and biogeography of aridland Gnatcatchers (Genus *Poliottila*) and evidence supporting species status of the California Gnatcatcher (*Poliottila californica*) [J]. Proc Roy Soc Biol Sci S B, 2000, 267 (1442):497-503.
- [40] Bremer K. Ancestral areas: a cladistic reinterpretation of the center of origin concept [J]. Syst Biol, 1992, 41:435-445.
- [41] Ronquist F. Ancestral areas and parsimony [J]. Syst Biol, 1994, 43: 267-274.
- [42] Ebach M C. Paralogy and the centre of origin concept [J]. Cladistics, 1999, 15(4):387-391.
- [43] Nelson G, Ladiges P. Paralogy in cladistic biogeography and analysis of paralogy-free subtrees [J]. Amer Mus Novitat, 1996, 3167:1-58.
- [44] Ladiges P Y. Biogeography after Burbidge [J]. Aust Syst Bot, 1998, 11:231-242.
- [45] Grehan J R. Panbiogeography from tracks to ocean basins: evolving perspectives [J]. J Biogeo, 2001, 28:413-429.
- [46] Craw R C, Grehan J R, Heads M J. Panbiogeography: Tracking the History of Life [M]. New York: Oxford University Press, 1999.
- [47] Craw R C. Phylogenetics, areas, geology and the biogeography of Croizat: a radical view [J]. Syst Zool, 1982, 31:304-316.
- [48] Craw R C. Panbiogeography: methods and synthesis in biogeography [A]. In: Myers A A, Giller P S. Analytical Biogeography: an Integrated Approach to the Analysis of Animal and Plant Distribution [M]. London: Chapman & Hall, 1988. 405-435.
- [49] Craw R C. New Zealand biogeography: a panbiogeographic

- approach [J]. *New Zealand J Zool*, 1989, 16:527-547.
- [50] Henderson I. Quantitative biogeography: an investigation into concepts and methods [J]. *New Zealand J Zool*, 1990, 16:495-510.
- [51] Page R D M. Graphs and generalized tracks: quantifying Croizat's panbiogeography [J]. *Syst Zool*, 1987, 36:1-17.
- [52] Fortino A D, Morrone J J. Signos gráficos para la representación de análisis panbiogeográficos [J]. *Biogeographica*, 1997, 73:49-56.
- [53] Contreras M R, Luna V I, Morrone J J. Biogeographic analysis of the genera of *Cycadales* and *Coniferales* (Gymnospermae): a panbiogeographic approach [J]. *Biogeographica*, 1999, 75 (4):163-176.
- [54] Morrone J J. La importancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad [J]. *Pribes*, 2000, 1:69-78.
- [55] Da Silva J M C, Oren D C. Application of parsimony analysis of endemism in Amazonian biogeography: an example with primates [J]. *Biol J Linn Soc*, 1996, 59:427-437.
- [56] Wen J. Evolution of eastern Asian and eastern north American disjunct distributions in flowering plants [J]. *Annu Rev Ecol Syst*, 1999, 30:421-455.
- [57] De Jong H. In search of historical biogeographic patterns in the western Mediterranean terrestrial fauna [J]. *Biol J Linn Soc*, 1998, 65(2):99-164.
- [58] Heads M J. Vicariance biogeography and tectonics in the South Pacific: Analysis of the genus *Abrotanella* (Compositae) [J]. *Biol J Linn Soc*, 1999, 67(3):391-432.
- [59] Marshall C J, Lieberr J K. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone [J]. *J Biogeo*, 2000, 27(1):203-216.
- [60] Morrone J J, Urtubey E. Historical biogeography of northern Andes: a cladistic analysis based on five genera of *Rhytirrhini* (Coleoptera: Curculionidae) and *Barnadesia* (Asteraceae) [J]. *Biogeographica*, 1997, 73(3):115-121.
- [61] Lavin M, Thulin M, Labat J J, et al. Africa, the odd man out: molecular biogeography of *Dalbergioid legumes* (Fabaceae) suggests otherwise [J]. *Syst Bot*, 2000, 25(3):449-467.
- [62] Van Soest R W M, Hajdu E. Marine area relationships from twenty sponge phylogenies. A comparison of methods and coding strategies [J]. *Cladistics*, 1997, 13:1-20.
- [63] Avise J C. *Phylogeography: the History and Formation of Species* [M]. Mass.: Harvard University Press, Cambridge, 2000. 1-447.
- [64] Palumbi S R. Molecular biogeography of the Pacific [J]. *Coral Reefs*, 1997, 16(Suppl.):S47-S52.
- [65] Avise J C, Lansman R A, Shade R O. The use of restriction endonucleases to measure mitochondrial DNA sequence relatedness in natural populations. I. population structure and evolution in the genus *Peromyscus* [J]. *Genetics*, 1979, 92:279-295.
- [66] Avise J C, Giblin-Davidson C, Laerm J, et al. Mitochondrial DNA clones and matrilineal phylogeny within and among geographic populations of the pocket gopher, *Geomys pinetis* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1979, 76:6694-6698.
- [67] Cann R L, Stoneking M, Wilson A C. Mitochondrial DNA and human evolution [J]. *Nature*, 1987, 325:31-36.
- [68] Marko P B. Historical allopatry and the biogeography of speciation in the prosobranch snail genus *Nucella* [J]. *Evolution*, 1998, 52(3):757-774.
- [69] Hallam A. Relative importance of plate movements, eustasy and climate in controlling major biogeographic changes since the early Mesozoic [A]. In: Nelson G, Rosen D E. *Vicariance Biogeography: a Critique* [C]. New York: Columbia Univ. Press, 1981. 303-340.