

# 岛屿生物地理平衡理论简评

王 军

本世纪 60 年代地质学经历着一场由板块构造理论引发的变革,而同时期在生物学领域发生的,是由 R. H. MacArthur 和 E. O. Wilson 创立的岛屿生物地理平衡理论(The equilibrium theory of island biogeography)所带来的勃勃生机。它曾对当今生物学的发展产生过重要影响,并引发了生态生物地理学(ecological biogeography)的近代革命。多年来,经过反复的争论和验证,这一理论不仅站稳了脚根,还以其理论的简明和数理表达的严谨影响着其他生物地理学理论的变革和深化。鉴于该理论是基于对当今生物地理分布的研究而提出的,在地质历史时期是否存在这样的生物地理分布格局,只有通过地质古生物学的研究来检验。

MacArthur 和 Wilson 创立岛屿生物地理平衡理论之前,科学家对生物地理的研究主要集中于某特定区域,特定生物类群的生命历史和系统演化,诸如某生物群从何处起源,怎样起源,后期的散布、特化、继而绝灭的历程里其地理分布怎样变化等。MacArthur 和

Wilson 有意识地避开上述传统方法和思路,寻求不同类群分布的统一模式,不涉及其系统亲缘问题。其方法只重视那些与物种的功能特征以及其生活环境内的可观测特征有关的分布变化,例如,他们强调鸟与蝙蝠都因为具有飞行能力故地理分布广阔的共性,而不关心鸟类和哺乳类个体发育不同阶段形态上重大差别。值得说明的是前人关于岛屿生物地理研究的三方面重要成果对岛屿生物地理平衡理论的产生有直接的影响。

## 1. 物种——面积关系

一般来说,岛屿面积越大,其上滋生繁衍的物种就越多,两者常呈粗略的指数函数关系,可用  $S = CA^Z$  来表示,式中,  $S$  为物种数,  $A$  为岛屿面积,  $C$  为常数,随生态域和生物种类不同而有变化,  $Z$  为参数,反映  $S$  与  $A$  各自取对数后彼此线性关系的斜率,即  $\log S = Z \log A + \log C$ , 这样的线性关系可概括如图 1 所示。

物的存在,这些骨骼只是其中最小的骨骼,因此这些标本可能来自一些年幼的个体。即使是食肉的跃龙,与北美的种类相比,其个体也要小得多。对于棱齿龙来说情形也大抵如此,这里最高大的棱齿龙仅相当于人类一个中等身材者。

食肉龙大都是博物馆所藏标本中最珍贵的种类,通常在一个地区,在某一时期里仅有 1、2 种。在澳洲大陆东南部,虽然发现的材料数量不多,但已显示出多达五种的棱齿龙,看来棱齿龙家族的成员曾在这片高纬度地区兴旺一时。它们是依靠迁徙或者靠冬眠渡过冬天,还是说即使在一年中最严酷的季节里依然四处游逛,活跃不止呢?

观察一下澳洲大陆那时期的古地理图可以发现:直接向北迁徙到低纬度地区并非是一件简单的事情。由于澳洲大陆东北大部分地区被浅海覆盖,要到达南极圈的陆地上,需要迁徙大约 1000 公里。虽然现代的驯鹿在北半球上进行着同等距离的迁徙,但对小型陆生动物来说却做不到。事实上在南极圈一年中,日照最短的一天,太阳也只是在中午才在南边的地平线上出现一下。

虽然今天的爬行运行依然能在北极圈北面生存,但它们是靠在泥土中掘洞为穴和冬眠来适应环境的。即使在较温暖的气候条件下当日平均气温接近零度时,现代爬行动物便马上停止活动。有关棱齿龙冬天的习性的线索和有关越冬问题的答案,或许就在于这些恐龙庞大的大脑之中。

自七十年代末以来,深入细致的勘探和挖掘工作使我们得到了许多引人注目的植物群和动物群的化石标本,这些发现改变了我们对 1 亿—1 亿 2 千万年前地球气候的观点。虽然当时全球气温总的看是在逐渐升高,极地地区生命却依然面临低温和季节性变化带来的严酷的气候条件。但无论怎样有些恐龙适应了这样的环境并在其中生存着。弄清楚它们是在什么样的环境中生存以及如何适应这种环境,对于我们弄清作为动物一大种群的恐龙为何会在白垩纪末期从地球上彻底消失,无疑将是非常有益的。生活于 1 亿零 6 百万年前南极气候条件下的恐龙及其他生物,也为我们探索导致近代冰期气候的各种变化的发生时间及发展速度提供某些启示。

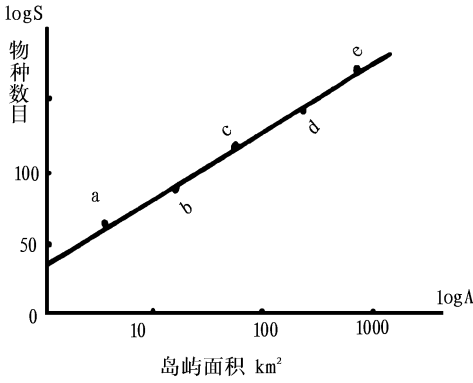


图 1. 物种面积关系图(横轴、纵轴分别为岛屿面积和物种数的常用对数值, a、b、c、d、e 代表不同岛屿)

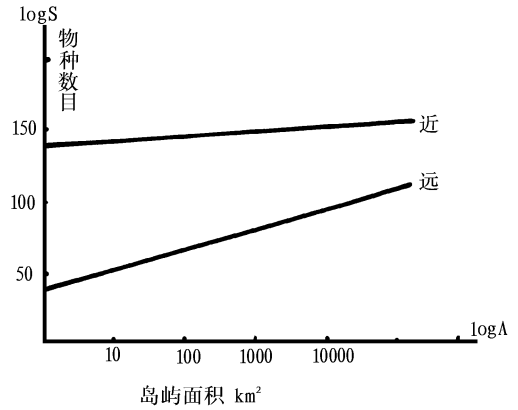


图 2

## 2. 隔离效应

影响岛屿生物多样性的主要因素, 在于岛屿与大陆或别的大的岛屿的距离。通常情况下, 岛与越靠近大陆及别的大的岛屿时, 其上生物物种的分异度越高, 反之则越低。这种关系反映在物种—面积关系图上如图 2 所示。要看出距离大陆或别的大岛(物种源区)近的, 大一些的岛屿有时相对平缓(斜率小)的变化趋势, 以及相近大小面积时的较大数量。

研究表明, 岛屿上物种的来源, 一般是起源于邻近的大陆或较大的岛(由后者迁入而生), 距离障碍有效地制约着群岛生物的物种数量。

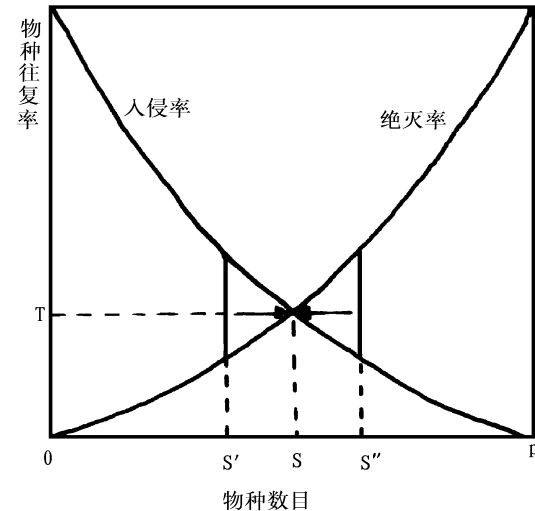


图 3. 岛屿生物地理平衡理论的简化模式

## 3. 物种往复

岛上的生物一旦消失或绝灭, 邻近的大陆或较大岛屿上的生物会迅速重新入侵这一岛屿, 直到该岛上的物种达到相对恒定的数目为止。复苏后的生物群中, 因生物绝灭或迁离而减少的物种数目会被晚近时期移入的物种加以补偿。因此, 岛上的生物可以经历多次的往复, 而每次复苏后的生物总数始终大致稳定不变。岛屿上生存的生物数量在入侵率和绝灭率的调节下始终

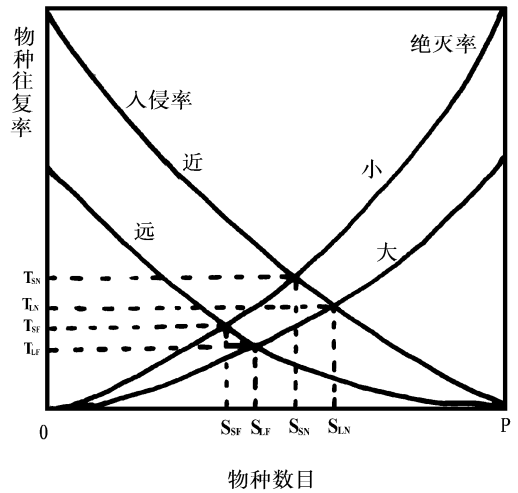


图 4. 岛屿生物地理平衡理论综合模式

$S_{SF}$  表示小而远的岛屿之物种数,

$T_{SF}$  表示小而远的岛屿之物种往复率;

类似地, LN 为大而近, LF 为大而远, SN 为小而近。

保持着相对平衡。

在上述关于岛屿生物地理认识的基础上, MacArthur 和 Wilson 提出其统一模式来作解释, 即岛屿生物地理平衡理论。这一理论把上述关于岛屿生物地理的认识作为岛屿生态域的三个基本特征: ① 岛屿上的物种数随着岛屿面积的增加而增加; ② 岛屿上物种数量随着岛屿距离邻近大陆或别的物种源区的增大而减少; ③ 岛屿上物种始终有迁入有迁离, 但数量维持着相对稳定。一个岛屿上的物种数量实质上代表着其上物种侵入率和绝灭率间的平衡。为简明起见, 岛屿生物地理平衡理论可概括为一简化和一综合模式加以说明。

图 3 是岛屿生物地理平衡理论的简化模式, 随着岛上的物种数从 0 增加到 P, 入侵率和绝灭率从最大值和 0 向着相反的趋势变化, 两者曲线的交点代表稳定平衡, 此时入侵率和绝灭率的值均达 T (这一值特别称作往复率)。如果生物物种数量在 S 和 之间变化, 生物物种的绝灭率和入侵率便在一定幅度内变动, 最终调节岛上的生物总数恢复相对平衡。尽管同一物种的不同个体连续迁入, 后期迁入者会对先期迁入者的绝灭有营救效应, 但只能改变岛屿生物往复的时间, 其结果仍可用岛屿生物地理平衡理论合理解释。

图 4 是岛屿生物地理平衡理论的综合模式, 由此可以看出岛屿距物种源区(大陆或别的大岛)的远近以及岛屿本身面积的大小对该岛上的物种达到相对平衡态的综合调节作用。单就岛屿凹面积大小或距离物种源区的远近而论, 绝灭率总是小的大于大的; 入侵率总是近的大于远的。在平衡态时, 相对于大的岛屿, 小岛的物种数少而往复率高; 相对于远的岛屿, 近岛上的物种数多而往复率高。据此, 可以对一个岛屿在物种往复达到平衡时的相关的物种数目以及物种往复率进行大致预测。一般地有:  $S_{LN} > S_{LF}$   $S_{SN} > S_{SF}$ ,  $T_{SN} > T_{SF}$   $T_{LN} > T_{LF}$ 。

需要特别指出的是, 岛屿生物地理平衡理论的适用范围不只是一些实际的岛屿, 而且还包括一些类似于岛屿的别的生态域。实际上, 任何一个隔离的地理单元如湖泊、洞穴等都可视为生物地理学的岛屿。正因为如此, 这一理论已引起了地质古生物学家的广泛兴趣, 初步研究表明, 运用这一理论来探讨古生物群落的分布格局, 可以为检验古板块, 古地体的漂移方向, 漂移速率和汇聚过程等, 提供丰富的实证材料。同时, 应用它来研讨古代湖泊沉积及生物群落演替, 在能源地质上, 也是值得重视和推广的一个新的研究领域。

## 沉痛悼念刘后一同志

我国著名的科普作家, 《化石》杂志前主编、《脊椎动物学报》前编委、民革成员刘后一先生因脑溢血医治无效于 1997 年 1 月 24 日上午 11 时 15 分在北京逝世, 终年 73 岁。

# 人形动物之谜

——王大锐——

在人类学研究中, 一个重要的谜案就是第一个似猿动物在何时直立行走的。科学家们曾认为这一伟大的过渡可能发生在 4 百万至 6 百万年之前的某一时期。但直到最近, 他们还没有找到化石证据来支持自己的假说。1994 年, 研究人员报道说, 他们在埃塞俄比亚找到了一个 4.4 百万年以前的似人形动物的几枚牙齿和其它碎片化石, 但没有找到腰部以下的关键骨化石, 科学家难以评价这只动物是怎行行走的。

直到 1995 年, 一支由宾西法尼亚大学和国家博物馆的古生物学家组成的研究小组宣布, 他们发现了至少 4 百万年以前的、迄今未知的直立行走的生物种类化石, 包括一副完整的上下颌、来自几个个体的牙齿、一块头骨、几块上肢骨和腿骨。研究人员把这些骨骼拼在一起, 认为这种动物应为双足动物。该化石要比目前任何已鉴别出的其他动物早约 50 万年。专家指出: “这已很接近猿与人演化关系中的人——猿分离的假设时间了”。

自从达尔文第一次提出人和猿为共同祖先时, 科学家从 1871 年以来就一直在非洲大陆寻找最早的人类化石。东非大裂谷, 是一条在地表长达 2800 公里长的裂谷, 由于它那举世无双的地质学特点, 孕育了早期人类, 也为早期人类的活动提供了天然的场所。在这条大裂谷附近, 定期喷发的火山时时震撼着裂谷, 它仍喷出的火山灰有利于保存早期人类的化石, 流出的熔岩也很容易进行地质年代测定。早在 1974 年, 世界闻名的早期人类骨骼化石“露西”就发现于此地, 它生活在约 300 万年以前。

科学家们的新发现是在非洲纳罗必以北的地方, 古生物学家为最早的人类站立行走做出了各种推测。根据一种理论, 随着气候的变迁, 非洲的潮湿森林变成了较为干旱的草原, 进化有利于使猿类动物站立起来, 以便于发现潜伏在高草丛中的捕食动物。另外一些研究人员则认为, 直立可以使动物减少赤道灼热的阳光对自己身体的伤害。还有一些学者则认为, 站立起来以后, 猿类动物的双手可以使它们长距离地搬运东西或孩子。不论怎么推测, 有一个事实是不容忽视的——最早期的人类并不是向大平原迁移的, 它们所遗留的化