



馬來群島的啟示： 華萊士從生物分布發現什麼？

The Enlightenment of Malay Archipelago: on the Distribution of Wildlife,
What did Wallace Discover?

林大利 特有生物研究保育中心助理研究員
Lin, Da-Li Endemic Species Research Institute

隨著船尾拉出一道閃爍著陽光的潔白浪花，喧鬧的臺東富岡漁港已經漸行漸遠，臺灣島也沿著浪花的盡頭，逐漸隱沒在海平面之下。這一年的春天，是一位剛迷上自然觀察的高中生首次前往臺灣島外探訪不同的生命世界。這位高中生自然觀察的經驗不到一年，規律的課業生活讓他能

夠走訪野外的機會有限。在翻閱圖鑑的過程中，他發現無論是鳥類圖鑑、昆蟲圖鑑或是兩棲爬行動物圖鑑，其中有一部分的生物必須到蘭嶼或綠島才有機會目擊，例如珠光鳳蝶 (*Troides magellanus*)、小圓斑球背象鼻蟲 (*Pachyrrhynchus tobafolius*)、雅美鱗趾蝎虎 (*Lepidodactylus yami*) 以及低地繡眼 (*Zosterops meyeri*)。這是一個難能可貴的機會，能夠跨越海洋的隔閡，前往另一個不曾造訪的生物世界。

蘭嶼是座落在太平洋西岸的翠綠小火山島，在臺灣島的東南方，伴著不遠處的小蘭嶼，隔著巴士海峽與菲律賓的巴丹群島 (Batan archipelago) 遙遙相望。巴丹群島最北端的雅米島 (Yami island)，距離蘭嶼僅九十九公里。早在1927年八月，熱衷於昆蟲學和人類學研究的日籍學者鹿野忠雄首次來到舊稱為「紅頭嶼」的蘭嶼，對蘭嶼的野生動物和原住民族有相當深入的研析。1933年，鹿野忠雄將他對蘭嶼的野生動物觀察寫成【紅頭嶼の動物地理學的研究】一書 (現今典藏於國立中央圖書館臺灣分館)。鹿野忠雄提到，蘭嶼的動物相 [動物相 (fauna) 是指一個地區的野生動物組成；野生植物組成則稱為植物相 (flora)；所有的生物組成則稱為生物相 (biota)] 與臺灣的動物相比較起來，多了一些菲律賓野生動物的組成元素。例如目前在蘭嶼發現的球背象鼻蟲共有三屬七



亞弗瑞德·羅素·華萊士 (Alfred Russel Wallace, 1823-1913)。



與臺灣相鄰的蘭嶼，即可發現部分菲律賓動物相的組成元素，但是就蘭嶼的整體動物相而言，大多數物種仍來自於東洋區(林大利 攝)。



馬來群島周邊的生物地理區及生物地理界線(林大利 繪製)。

種，臺灣島並沒有這一類象鼻蟲的發現紀錄，但是在菲律賓，與這些象鼻蟲親緣關係相近的種類，卻有五十種以上。以這樣的概念為基礎，鹿野忠雄認為蘭嶼的動物相與菲律賓的動物相相似，應該歸屬於相同的動物地理區，並以「鹿野線」作為將臺灣與蘭嶼的生物相區隔的生物地理界線 (biogeographic line)。這也是讓這位高中生既期盼又興奮的主要原因，這艘由臺東出發的渡輪，正帶著他跨越過這一條鹿野線，前往另外一個動物地理區。

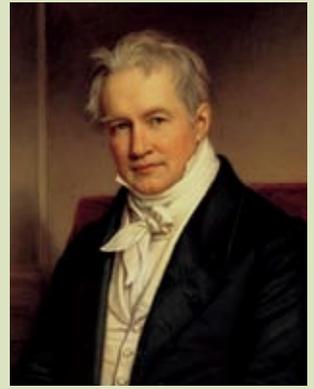
然而，如同「鹿野線」這樣區分不同生物地理區的界線，並非完全是鹿野忠雄的獨創概念，而是來自前人對東南亞地區生物地理學研究的延伸。如果我們攤開世界地圖，會發現太平洋的赤道附近地區，有許多各具大小的島嶼星羅棋布，自亞洲的中南半島延伸自澳洲。這些島嶼看似隨意漂浮於熱帶海洋上的溫暖陸塊，氣候終年潮濕、悶熱、多雨。這樣的氣候環境，將諸島點綴成翠綠熱帶雨林島嶼，並孕育出許多特殊且多樣的熱帶生命。由於群島中大多數的島嶼住著稱為馬來族 (Malay) 的原住民族，十九世紀時，這些群島便被稱為「馬來群島 (Malay archipelago)」。即便馬來群島蘊藏著豐富的自然資源，無論是十九世紀至現今二十一世紀，馬來群島仍然是世界上不易為人所知的陌生地區。

沿著鹿野線往南，會經過呂宋島的西側，與下一條生物地理界線接上。這一條界線是在1868年由英國生物學家湯瑪斯·亨利·赫胥黎 (Thomas Henry Huxley) 所界定，稱為「赫胥黎線」。赫胥黎線穿過巴拉望島 (Palawan) 與菲律賓群島之間，往南通過婆羅洲 (Borneo) 與蘇祿群島 (Sulu archipelago) 之間，直到望加錫海峽 (Macassar strait)。然而，赫胥黎線也並非完全由赫胥黎所獨創，同樣是來自先前的生物地理界線的延伸。這條生物地理界線通過望加錫海峽和龍目海峽 (Lombok strait)，首次將看似連綿的馬來群島分為截然的兩大區塊。赫胥黎在1868年的同一篇文章中，將馬來群島的第一條生物地理界線命名為「華萊士線 (Wallace's Line)」。

華萊士線命名自提出區分馬來群島生物地理區的英國思想家：亞弗瑞德·羅素·華萊士 (Alfred Russel Wallace)。這位自然研究者在1854年到1862年之間，在馬來群島的諸多島嶼採集生物，從新加坡到新幾內亞的鳥頭半島 (Bird's Head peninsula)，總共旅程約14,000英哩 (約等於22,526公里)，共計60至70旅次，採集生物標本共125,660件。在熱帶島嶼的長期採集，讓他得以專心致志的觀察熱帶地區豐富的生物多樣性，將各種不同的熱帶生物盡收眼底。再加上先前在1848年到1852年在南美洲亞馬遜雨林採集經



與華萊士前往南美洲的昆蟲學者，亨利·華特·貝茲(Henry Walter Bates, 1825-1892)發表昆蟲的貝氏擬態現象。



《1799-1804新大陸亞熱帶區域旅行紀》作者，亞歷山大·馮·洪堡德(Alexander von Humboldt, 1769-1859)。

驗、博覽群書的廣泛閱讀、個人縝密審慎的思考以及積極的通信討論，華萊士默默地成為推開博物學通往自然科學大門的重要動力之一。

十八世紀的歐洲，正風靡著一股探索世界的野心，自從大航海時代開始，許多歐洲的船艦駛離港外，有些船艦帶著豐碩的成果返回歐洲，有些則從此消失在地平線的彼端。探索世界的歷程當中，船隊帶回了許多海外的「珍禽異獸」，讓許多歐洲人為之瘋狂，將各式各樣絕美的生物蒐藏在私人的櫥櫃裡，這些歐洲蒐藏家不一定瞭解生物的生態習性，只是不斷地增加蒐藏量，被稱為「櫥櫃裡的博物學家(cabinet naturalist)」。大量的生物湧現在歐洲人的眼前，許多蒐藏家依自己的喜好為生物命名，造成許多同物異名的混亂現象，直到卡爾·馮·林奈(Carl von Linné)所著作的《自然系統》(*Systema Naturae*)，建構生物命名與分類的基礎原則，逐漸消弭這樣的現象。在這樣的背景氛圍與生物分類基礎之下，除了廣羅世界各地的生物之外，博物館、生物圖鑑和博物學家等與生物相關的機構、書籍與人員，如同雨後春筍般地出現，其中不乏許多成果傑出的博物學家與科學家。

華萊士成長於這樣的背景之下，但是，華萊士自幼家境窘迫，並未受過完整的正規教育，必須幫低

年級的學生上課以抵銷不足的學費。十四歲就投入職場的華萊士，跟著哥哥擔任土地測量員。除了學習各種測量技術，華萊士也相當享受這樣半室內半戶外的的工作。由於工作上的需要，使華萊士常有機會可以到英國的郊區做測量工作，同時也帶著簡易的植物圖鑑，觀察野生植物。工作之餘，華萊士常在圖書館埋首書堆，並在圖書館結識年輕的昆蟲愛好者亨利·華特·貝茲(Henry Walter Bates)。華萊士在某一次參觀貝茲蒐藏的甲蟲標本時，對多樣的生物深深著迷，他開始瞭解到，要看到更多不同的生物，就必須要探訪更遠的地區。華萊士想起亞歷山大·馮·洪堡德(Alexander von Humboldt)所寫的《1799-1804新大陸亞熱帶區域旅行記》(Personal narrative of travels to the equinoctial regions of America, during the years 1799-1804)，他與貝茲決定到一個遙遠而且生物很多、與歐洲的生物很不一樣的地方。

1848年，華萊士和貝茲前往亞馬遜熱帶雨林，並以採集生物標本寄回英國販售以維持旅費。抵達南美洲不久後，華萊士與貝茲便分道揚鑣，各自尋訪自己的採集路線。華萊士沿著內格羅河(Rio Negro)上游地區前進，仔細觀察、勤作筆記、畫草圖、製作標本。華萊士發現河岸兩邊的棲地與環境並沒有太大的差別，但卻常常分布著不同種類的猴子，同



羅伯·查博斯(Robert Chambers, 1802-1871)匿名撰寫《造物史之自然遺跡》

種猴子都出現在河川的同一側。如果上帝將猴子安置於適合的環境裡，為什麼不將同一種猴子放在河川的兩岸？華萊士回到巴西後，將這個觀察到的現象寫成《論亞馬遜河的猴子》(On the Monkeys of the Amazon)[全文參閱<http://people.wku.edu/charles.smith/wallace/S008.htm>]。雖然當時還沒有「生物地理學」這樣的字眼，統稱探討生物分布的討論與研究，但是華萊士這篇文章，已經敲擊生物地理學的研究大門。1852年，華萊士結束亞馬遜河流域的旅程，返回英國的途中發生兩次船難，多數標本與筆記付之一炬。華萊士為此發誓再也不搭船出海，不過回到英國僅僅十八個月，華萊士又踏上另一個長途的生物採集旅程，要往島嶼很多的地方。

在當時歐洲大量蒐集生物標本的時代，人們認為生物都是由上帝所創造的固定型，不會改變，並且具有階級的歸屬於固定的位置，人類則在階層最高處，這樣的觀點稱為「階層自然」(*Scala Naturae*)。蒐藏家們就像現在蒐藏玩具公仔一樣，努力讓自己的蒐藏量增加且趨近完整。1854年，華萊士抵達新加坡開啟了馬來群島之旅，並於年底抵達婆羅洲的沙勞越(Sarawak)。累積大量採集與長途旅行經驗的華萊士，即便是同種的生物，也仔細觀察過許多個體。華萊士發現即便是相同的物種，個體之間或多

或少都會有些許的差異，而非完全保持固定的形態。華萊士曾經讀過羅伯·查博斯(Robert Chambers)匿名所寫的《造物史之自然遺跡》(*Vestiges of the Natural History of Creation*)，書中認為生物會受到外在環境影響逐漸轉變為不同的形態，而非固定不變。這樣已經點到演化的現象，但是並沒有提出演化的機制。《造物史之自然遺跡》是華萊士採集生物的主要動力之一，華萊士認為或許從生物分布中所暗示的線索，能夠看出「物種從何而來？」的端倪。

華萊士揉合了在南美洲的採集經驗、書中的觀點以及長久以來思索的想法，在沙勞越寫成“on the law which has regulated the introduction of new species”一文，於1855年發表於自然史雜誌年報(*Annual and Magazine of Natural History*)。華萊士以許多動物及植物為例，討論生物在地質史的分布狀況，結論是越相似的物種，會分布在相近的地理空間及地質時間。這樣的結論隱含的訊息是：生物來自共同的祖先，華萊士的這一篇文章首次運用生物地理學闡述演化生物學的觀點，但是還無法說明生物演化的機制。後人則因寫作地點將這篇文章與其概念稱為「沙勞越法則」(*Sarawak Law*)。

1854年到1862年期間，華萊士的旅程從新加坡到新幾內亞的烏頭半島，眾多熱帶島嶼，讓華萊士更容

易感受到生物的分布形式，也就是生物在每一個島嶼的存在與否，也發現生物的分布並不完全符合「沙勞越法則」。在馬來群島中，西半部靠近亞洲的島群與東半部靠近澳洲的島群，野生動物的組成簡直是天壤之別。華萊士這樣描述：「島嶼之間僅僅隔著狹窄的海峽，但是島上的生物卻有著極大的差異，可能是全世界生物差異最劇烈的地區，遠比相隔大西洋的非洲與美洲之間的差異還要劇烈。」西部的島群可見畫眉、闊嘴鳥、鵝、犀鳥和擬啄木等鳥類；東部的島群則多見塚雉、裸鼻鴟和鳳頭鸚鵡等鳥類。西部島群的哺乳動物較多見靈長類、犀牛、紅毛猩猩等胎盤類；西部島群則為袋狸、袋貂、袋鼯等有袋類。就華萊士的觀察，最劇烈之處在於隔著龍目海峽的龍目島(Lombok)與峇里島(Bali)之間，以及隔著望加錫海峽的婆羅洲(Borneo)與蘇拉威西(Sulawesi)之間。這樣的現象與「沙勞越法則」的預期略有差異，相似的生物雖然分布在相近的地區，但是在某些狀況下，似乎會受到某些原因所造成的隔離和阻礙，如海洋和高山，而形成生物分布的終點站。

華萊士將他在馬來群島觀察到的生物分布狀況，寫成《馬來群島的動物地理》(On the Zoological Geography of the Malay Archipelago)一文。當時還沒有大陸板塊飄移的概念，華萊士以海峽深度與火山活

動解釋造成兩地區動物地理差異的主要原因，分布相似生物的島嶼之間可能曾經相連，反之則否，認為這裡是區隔東洋區與澳洲區的生物地理界線。返回英國之後，華萊士花了許多時間整理標本與日記，六年後出版書籍《馬來群島自然考察記：紅毛猩猩與天堂鳥之地》(The Malay Archipelago: the land of the orang-utan, and the bird of paradise)，由西向東逐章介紹馬來群島的地理概況、博物學以及當地的人文風俗，對於馬來群島的諸多面貌記敘的相當完整。華萊士謙遜內向的個性，並未在任何文章及書中使用「華萊士線」這樣的字眼。在書中，華萊士將發現海洋深淺與生物分布關係歸功給在1855年出版《論東南亞與澳洲之自然地理學》(On the Physical of South-eastern Asia and Australia)的喬治·厄爾(George Windsor Earl)。該書中提到婆羅洲、爪哇(Java)與蘇門答臘(Sumatra)以淺海與亞洲大陸相連，生物也與亞洲大致相似；新幾內亞及周邊群島也以淺海與澳洲相連，遍布有袋類動物。

華萊士的文稿點亮了科學界對於生物分布的討論，也對華萊士線提出許多不同的修正觀點。其中值得注意的是里德克線(Lydekker's Line)，理查·里德克(Richard Lydekker)以哺乳動物為研究對象，認為東洋區與澳洲區的界線應該在新幾內亞與澳

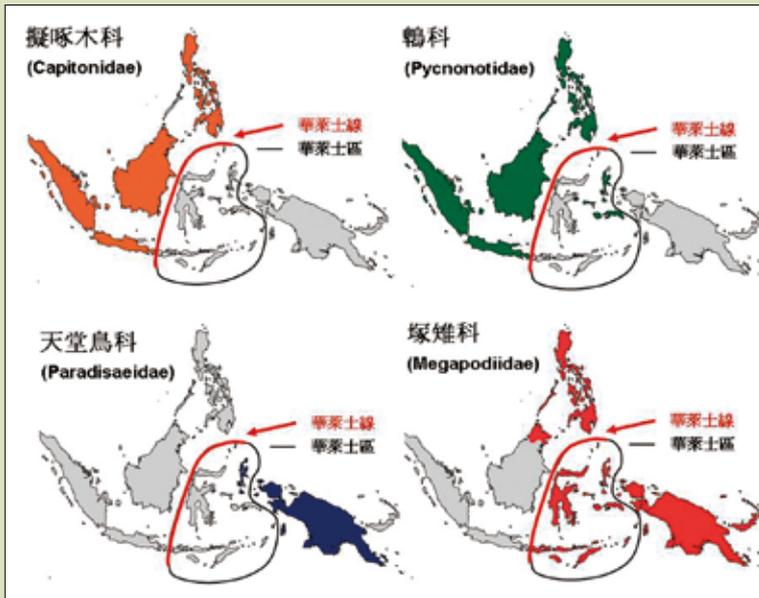


1854年至1862年間，華萊士於馬來群島的探訪路線。

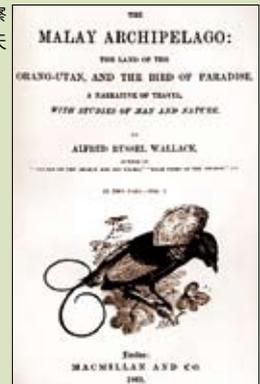
洲的西緣，包含米蘇爾島(Misool)、阿魯群島(Aru islands)、格貝島(Gebe)、科菲奧島(Kofiau)及衛吉島(Waigeo)。如果海平面下降約120公尺，華萊士線正好是巽他陸棚(Sunda Shelf)的東緣，而里德克線正好是莎湖陸棚(Sahul Shelf)的西緣。

在華萊士線與里德克線之間，包括蘇拉威西、摩鹿加群島(Molluca islands)以及小巽他群島(Lesser Sunda)從未相連，一直被海洋隔離，這個區域稱為「華萊士區」(Wallacea)。Simpson (1977)認為生物之間並不存在非常明確的截然界線的界線，無論是影響生物分布的環境及生物因子都是逐漸的變化，生物地理區之間的差異，應該是漸變的過渡區(transition

zone)。況且，不同生物的移動能力與受隔離的程度不同，所劃分的生物地理區應該有所差異。因此，之後便多以華萊士區作為東洋區與澳洲區的生物地理過渡帶。以鳥類為例，幡羽天堂鳥(*Semioptera wallacii*)和鴉天堂鳥(*Lycocorax pyrrhopterus*)跨越里德克線到摩鹿加群島。東洋區的犀鳥、鶯、椋鳥、伯勞、啄花鳥與太陽鳥，分布至新幾內亞和澳洲。澳洲區的塚雉、仙鶯、嘯鶯、吸蜜鳥，亦分布至蘇門答臘的西緣地區。華萊士也曾經在峇里島西部發現澳洲區的鳳頭鸚鵡，華萊士寫到：「這顯示這裡的鳥類正在逐漸擴張，島嶼之間生物混合現象正逐漸發生。」



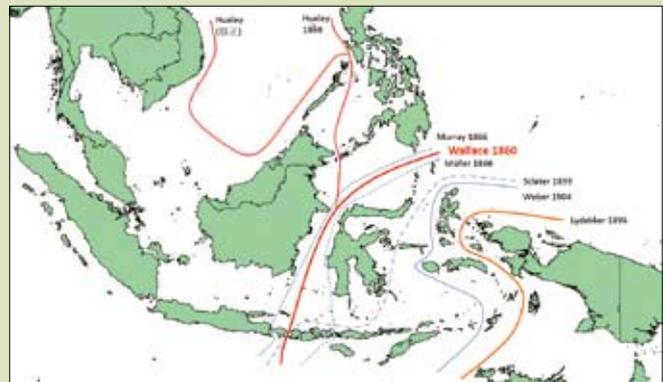
《馬來群島自然考察紀：紅毛猩猩與天堂鳥之地》



華萊士區是東洋區及澳洲區許多鳥類分布的過渡區域(郭怡良 繪製)



華萊士區可大致分蘇拉威西、小巽他群島以及摩鹿加群島三區(林大利 繪製)。



華萊士線及相關的動物地理界線(林大利 繪製)



白堊紀時期的板塊分布：勞拉西亞大陸與岡瓦納大陸，歐亞大陸板塊及澳洲板塊相遇之處形成馬來群島。(林大利 繪製)



動物地理分區與海底陸棚，華萊士區位於異他陸棚與莎胡陸棚之間。(林大利 繪製)。

馬來群島是地球上相當複雜的熱帶陸地，散布著超過兩萬座大大小小的島嶼。自從新幾內亞-澳洲陸塊與歐亞大陸在這裡相遇之後，五千萬年以來，這裡的地理狀況時常隨著冰河的進退與海平面的升降而大幅的改變，可說是相當動盪的島群。在白堊紀(Cretaceous Period)時的地球主要由兩塊陸塊組成：北半球的勞拉西亞大陸(Laurasia)以及南半球的岡瓦納大陸(Gondwanaland)，兩個陸塊中間隔著古地中海海道(Tethyan Seaway)。巽他陸棚的生物來自勞拉西亞大陸，莎湖陸棚的生物來自岡瓦納大陸，兩群生物在大約五百萬年前的始新世，在太平洋的赤道附近相遇，但是巽他陸棚與莎湖陸棚並未相連。兩陸棚的許多零星火山島鍊，形成現在華萊士區的蘇拉威西、摩鹿加群島與小巽他群島。因此，東洋區的生物源於勞拉西亞大陸，澳洲區的生物源於岡瓦納大陸，早已分隔超過五千萬年的兩群生物在此相遇，形成華萊士所見到兩群生物截然不同的光景。華萊士區則成為兩群生物得過度區域，這也是為什麼眾多生物地理界線在華萊士區內紛擾不清。在科技發展遠不如現今的十九世紀，華萊士僅憑長期的生物與地理的觀察，便以華萊士線探出巽他陸棚的東緣，為探索馬來群島複雜地質歷史的研究，畫下重要的起跑線。

然而，在博物學發展為自然科學的科學史中，扮演重要舞台的馬來群島，卻隨著為人所知而使這裡的自然與人文資產面臨嚴重的威脅，至今甚至越演越烈而難以轉圜。華萊士在見到天堂鳥的同時，除了讚嘆這樣絕美的生物，同時也預言牠將來可能面臨的威脅：「長久以來，這些生物依循自然法則生生不息，在這片翁鬱幽暗的森林中出生、成長及死亡…。但是另一方面，一旦文明人抵達這些偏遠的島嶼，而將道德、學術和知識帶進這片處女森林中，幾乎可以確定文明人將破壞自然環境原本良好的平衡關係…卻將會導致牠的消失與滅絕。」

華萊士的預言確實發生，自從人們深深著迷於馬來群島的生物，卻也使這些生物面臨極大的獵捕壓力。至今，除了過度獵捕所造成的影響，馬來群島森林正快速嚴重的流失，逐漸被單調乏味的油棕櫚田所取代。過去20年來，每年平均有8,000平方公里的森林消失，面積超過臺灣的五分之一。目前馬來群島大多的土地屬於印尼，油棕櫚卻成為印尼的雨林永久消失的主要原因，這樣的土地利用模式更讓印尼成為全球第三的溫室氣體排放國家，僅次於中國和美國。2008年的統計，印尼的棕櫚油產量為19.7公噸，馬來西亞則為17.4公噸，佔全世界產量86%，可說是稱霸全球的棕櫚油市場。事實上，其中大多



峇里島棕鳥 (Bali Myna, *Leucopsar rothschildi*) 的野生族群大幅下降，列為極度瀕臨滅絕 (Critically Endangered) 物種，已經有許多個體移至動物園執行移地保育 (設於香港公園)。(林大利 攝)

來自婆羅洲，大約有33,000平方公里的面積被這樣的作物占據，相當於瑞士的面積。這也使得原本屬於生物多樣性熱點的馬來群島，成為「受威脅物種的熱點」。即便棕櫚油應用於生活周遭的化粧品、食用油、零食和生質燃料，生產地的國家與人民並沒有因此而富強，多數人民仍舊窮困度日。「你很難讓飢餓的人欣賞大自然。」讓他們能像其他國家的人一樣，擁有手機、結婚生子，並且送小孩去上學。確實讓人民感受到自己是世界的一份子，讓生活有更好的未來，這樣他們才有力氣去思考其實雨林不一定要變成乏味無趣的油棕櫚田。

賈德·戴蒙 (Jared Diamond) 即將從新幾內亞一處機場登機，返回洛杉磯的住處，離開他幾十年來研究人類學與鳥類學的原始島嶼。新幾內亞還保有許多傳統生活方式的人群，隨著近年與世界頻繁交流，許多現代社會的元素也逐漸融入新幾內亞的部落社群中。戴蒙在新書《昨天以前的世界：我們能夠從傳統社會學到什麼？》(The World Until Yesterday: what can we learn from traditional societies) 提醒多數生活在現代社會的人們，即便是少數，也不該忘記傳統社會仍然與我們共存。傳統社會運用自然與人文資源的生活方式，仍然是現在社會不可或缺的一環。現在社會與傳統社會必須以能夠互惠的機制互動，讓兩種

不同類型的社會在同一個地球上共存共榮。在前一個世紀，華萊士就在書末提到，人們追求的「完美社會」通常被認為是人享有完全自由、明辨是非、認知善惡的社會，不需要依賴法律的拘束。這樣在文明社會難以達成的目標，華萊士反而在被認為「未開化」的馬來群島傳統社會中發現這樣的理想。財富、知識與文明所創造的商務系統與擁擠的城鎮，反而增高人民的悲慘與罪惡，這樣的狀況絕對比傳統社會更為嚴重。華萊士強調，這是文明社會應該面對的失敗，也應該重新虛心的向傳統社會學習。

陽光不斷的照射到赤道上，馬來群島依舊盪漾在溫暖的太平洋，他曾經是科學史發展的重要舞臺、東洋區與澳洲區生物相會的土地、以及現代社會與傳統社會交融的場所。馬來群島蘊藏豐富且多樣的自然資源與人文資產，仍有許多不被世界所知。然而，也有許多資產在被世界認識之前，就因為各種威脅而永遠地消失。如果人們意識到全世界是一個共存的整體，並且讓地球各個角落能適得其所自由的發展，那麼各地的獨特資產便能持續保存並且適當地分享給全世界。無論是馬來群島或是蘭嶼與臺灣皆是如此，就像從未汲汲營營於名利的華萊士，自己知道應該專心致志的事情，知道自己線在哪裡，不輕易的被取代。

