

東亞主要島嶼繁殖鳥類相的生物地理界線

Biogeographic boundaries of breeding avifauna between major islands in East Asia

郭怡良¹ 林大利² 莊馥蔓¹ 丁宗蘇^{1,*}

Yiliang Kuo¹, Da-Li Lin², Fu-Man Chuang¹, Tzung-Su Ding^{1,*}

¹ 國立臺灣大學森林環境暨資源學系 10617 臺北市大安區羅斯福路四段1號

² 行政院農業委員會特有生物研究保育中心 55244 南投縣集集鎮民生東路1號

¹ School of Forestry and Resource Conservation, National Taiwan University, Taipei, Taiwan

² Endemic Species Research Institute, Jiji, Nantou, Taiwan

*通訊作者: ding@ntu.edu.tw

*Corresponding author: ding@ntu.edu.tw

摘要

生物地理區的研究歷史已超過一百五十年,其中又以東亞島嶼之間的生物地理界線為最主要的研究焦點。本研究針對北起庫頁島,南至小巽他群島,橫跨古北區、東洋區、澳洲區的主要島嶼,進行整合統計檢測,根據區域中所有陸域繁殖鳥種分布範圍,計算島嶼間的辛普森相異度指標,進行集群分析及非度量多維尺度排序來劃分生物地理界線。結果顯示,小巽他群島繁殖鳥類相與東洋區較為相似,而非澳洲區,因此東洋區與澳洲區的合理生物地理界線應落於小巽他群島與摩鹿加群島間海峽,其餘分界與華萊士線相同。巴拉望繁殖鳥類相與菲律賓較為相似,而非婆羅洲,巴拉望與婆羅洲的繁殖鳥類相應屬於不同的生物地理次區。古北區與東洋區的界線為臺灣與菲律賓間海峽。琉球群島、北海道的繁殖鳥類相,分別與九州、本州等生物地理次區的繁殖鳥類相差異較大。這些分界可能導因於更新世海面升降形成的陸橋與海峽障礙,造成現今界線兩側的繁殖鳥類相的差異。在以全球及大陸為主要研究範圍的生物地理研究中,本研究聚焦島嶼間的生物地理界線,提供一個以島嶼為主體的生物地理觀點。

Abstract

Biogeographic regions have attracted study interest for more than 150 years, and one of the major focuses has been biogeographic boundaries between islands in East Asia. This study is a statistical examination of the breeding avifauna on major islands in East Asia, from Sakhalin to the Lesser Sunda Islands, across the Palearctic, the Oriental, and the Australian regions. Based on the breeding distribution of all terrestrial bird species, we calculated Simpson dissimilarity index between islands and delineated the boundaries of the biogeographic regions, using cluster analysis and Non-metric Multi-Dimension Scaling. Results show that the breeding avifauna on the Lesser Sunda Islands had strong Oriental affinities rather than Australian ones. Thus, the Lesser Sunda Islands should be classified into the Oriental region. The biogeographic boundary between the Oriental and the Australian regions should fall between the Lesser Sunda Islands and Maluku, and the remaining part follows Wallace's Line. In addition, the breeding avifauna on Palawan was distinct from that on Borneo, not the Philippines. This suggests that Palawan and Borneo should be classified into different biogeographic regions. Moreover, the biogeographic boundary between the Palearctic and the Oriental regions should be located along the strait between Taiwan and the Philippines. The Ryukyu Islands and Kyushu may should be classified into different biogeographic sub-regions, as well as Hokkaido and Honshu. These biogeographic boundaries were related to the difference between the breeding avifauna on the islands, which may have been caused by land bridges and strait barriers resulting from sea level changes during the Pleistocene. While relevant studies have focused on faunal differences on continents, this study examined the biogeographic boundaries between islands and provides a unique viewpoint to the delineation of biogeographic regions.

關鍵詞： β 多樣性、生物地理界線、陸橋、第四紀、動物地理

Key words : β diversity, biogeographic line, land bridge, Quaternary period, zoogeography

收件日期：2013 年 10 月 17 日

接受日期：2013 年 11 月 05 日

Received: October 17, 2013

Accepted: November 05, 2013

緒 言

生物地理界線(biogeographic boundary)主要是根據多種陸域生物物種的分布範圍，在世界或各大洲的範圍內劃分生物地理區

(biogeographic region)間的界線。生物地理區的假說最早提出於 19 世紀中後期(Sclater 1858; Wallace 1876)，爲了檢測這項假說，使用生物地理界線來區分生物地理區的研究亦顯重要(Wallace 1876; Mayr 1944)。在傳統的世界 6 大

動物地理區中(圖 1)，亞洲東部的島嶼是生物地理界線研究的重點，因為該區包含許多位於島間海峽的生物地理界線，可以清楚界定多種動物物種的分布範圍(東南亞：Simpson 1977; 東北亞：黑田 1972)。此外，根據傳統的生物地理

區分區(Wallace 1876)，這些島嶼橫跨古北區(the Palearctic region)、東洋區(the Oriental region)、澳洲區(the Australian region)等 3 個生物地理區。長期以來累積許多研究，有助於了解這 3 區的動物相，以及形成這些生物地理界線的主要原因。

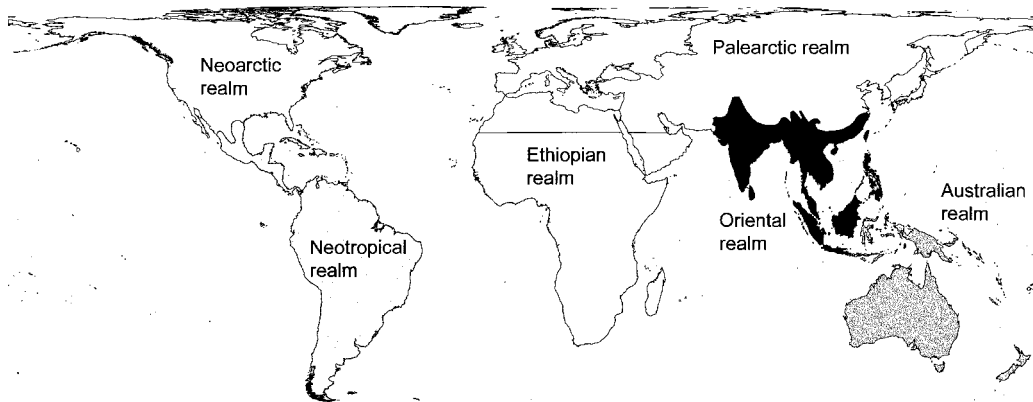


圖 1. 華萊士所劃分的六大動物地理區(1876)。

Fig. 1. Six zoogeographical regions by Wallace (1876).

亞洲東部的島間生物地理界線分別位於東南亞與東北亞。東南亞的主要島間生物地理界線大多位於華萊士區(Wallacea) (Dickerson *et al.* 1928)，為東洋區與澳洲區的過渡區(Simpson 1977)。這些生物地理界線可分為 3 類。第一類是華萊士線(Wallace's Line)，這條界線由華萊士(Alfred Russel Wallace)提出，赫胥黎命名(Wallace 1863, 1876; Huxley 1868)，長期以來被認為是東洋區與澳洲區的分界。根據 19 世紀中期的馬來群島鳥類相，華萊士認為分隔東洋區與澳洲區的界線為峇里島(Bali)與龍目島(Lombok)之間的龍目海峽(Lombok Strait)，往北經過望家錫海峽(Makassar Strait)，以及桑義赫群島(Sanghir Islands)與民答那峨島(Midanao)之間的西裡伯斯海(Celebes Sea)，抵達位於菲律賓(the Philippines)東部的太平洋(Wallace 1876)(圖 2)。

第二類是根據華萊士線調整而成，例如赫胥黎線(Huxley's Line)。赫胥黎(Thomas Henry Huxley)根據鳥類相與哺乳動物相，認為東洋區與澳洲區的界線在經過望家錫海峽後，應往西經過菲律賓與巴拉望(Palawan)之間的明多洛海峽(Mindoro Strait)(Huxley 1868; Mayr 1944)(圖 2)。換句話說，巴拉望與婆羅洲(Borneo)屬於相同的生物地理區，與菲律賓則分屬不同區。這項假說雖有後續研究予以支持(哺乳動物：Esselstyn *et al.* 2004; 昆蟲：Beck *et al.* 2006)，但也受到質疑，因巴拉望與菲律賓部份島嶼物種極為相似，應屬同一生物地理次區(爬蟲與兩棲動物：McGuire and Heang 2001; Brown and Guttman 2002; Evans *et al.* 2003)。

第三類是參考非鳥類相的分類群，包括韋伯線(Weber's Line)與里德克線(Lydekker's Line)。韋伯(Max Carl Wilhelm Weber)根據淡水

魚類相，認為東洋區與澳洲區以小巽他群島 (the Lesser Sunda Islands) 與摩鹿加群島 (Maluku) 之間海峽為界，往北經過摩鹿加群島多數島嶼與蘇拉群島 (the Sula Islands) 之間海峽，這也就是韋伯線 (Mayr 1944) (圖 2)。換句話說，在華萊士線東邊，屬於澳洲區的小巽他群島、蘇拉維西 (Sulawesi)、蘇拉群島，韋伯認為該改屬東洋區。此外，里德克 (Richard Lydekker) 根據哺乳動物相，認為東洋區與澳洲區的分界就是摩鹿加群島與新幾內亞島 (New Guinea) 之間海峽，也就是里德克線 (Lydekker 1896) (圖 2)。

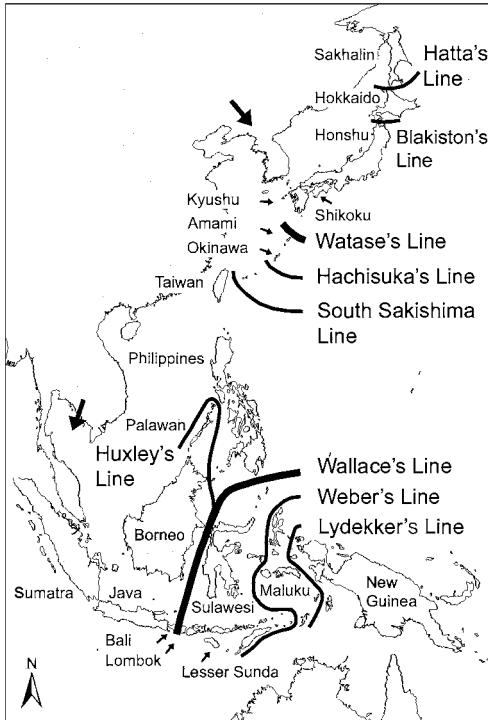


圖 2. 東亞主要島嶼間過去文獻所提出的主要生物地理界線。

Fig. 2. Biogeographic boundaries between major islands in East Asia based on literature.

東北亞的主要島間生物地理界線橫跨古北區與東洋區 (圖 2)，這些生物地理界線可分

為 2 類，包括生物地理區之間 (古北區與東洋區) 與生物地理次區之間 (滿洲區 (Manchurian sub-region) 與西伯利亞區 (Siberian sub-region)) 的界線。在生物地理區之間，目前為止關於古北區與東洋區的界線假說有 3 種。第一，這 2 區的界線長久以來被認為是位於琉球群島 (the Ryukyu Islands) 與屋久島 (Yakushima) 之間圖克拉海峽 (Tokara Strait) 的渡瀨線 (Watase's Line) (圖 2)。這條界線參考 20 世紀初期九州 (Kyushu) 以南的白蟻相，由渡瀨庄三郎提出 (黑田 1925, 1931; 山階 1955; 黑田 1972)。哺乳動物、爬蟲與兩棲動物相、少數鳥類相研究也支持這項假說 (哺乳動物、爬蟲與兩棲動物相：黑田 1925; 鳥類相：Matsuoka 2000)。第二，古北區與東洋區的界線也被認為是位於宮古島 (Miyakoshima) 與沖繩 (Okinawa) 之間慶良間海峽 (Kerama Strait) 的蜂須賀線 (Hachisuka's Line)。這條界線以鳥類相為根據，由蜂須賀正氏提出，山階芳麿命名 (Hachisuka 1926; 山階 1955)。而且，蜂須賀線與東亞大陸古北區與東洋區的界線相連。更新世中期 (170-200 萬年前) 海水水面下降，東海大陸棚露出海面，琉球群島與現今東亞大陸相連，蜂須賀線是當時古長江的延伸線，長江則為華萊士劃分東亞大陸古北區與東洋區的界線 (Wallace 1876; 木村 1996)。第三，西海 (2006) 比較琉球群島各島與臺灣 (Taiwan) 的鳥類相，指出古北區與東洋區的界線應是臺灣和與那國島 (Yonagunishima) 間的與那國海峽，稱為南先島群島線 (South Sakishima Line) (圖 2)。

在古北區的生物地理次區中，滿洲區與西伯利亞區的界線假說有 3 種。第一，根據華萊士，這 2 區分界應位於北海道 (Hokkaido) 與庫頁島 (Sakhalin) 之間的宗谷海峽 (Souya Strait) (Wallace 1876)。八田三郎參考爬蟲與兩

棲動物相的研究，也支持這項假說，所以這條線又稱八田線(Hatta's Line)(八田 1910; 黒田 1925; 和田 1933)。第二，布萊基斯頓(Thomas Blakiston)根據鳥類相與哺乳動物相，認為這 2 區分界應是本州(Honshu)與北海道之間的津輕海峽(Tsukaru Strait)(圖 2)，這也就是布萊基斯頓線(Blakiston's Line)(Stejneger 1892; 黒田 1925; 和田 1933)。根據此線，本州屬滿洲區，北海道屬西伯利亞區。哺乳動物相的研究也支持這項假說(哺乳動物相：青木 1913; 棕熊：增田 2005)。第三，有人綜合以上假說，認為布萊基斯頓線是西伯利亞區南界，八田線是滿洲區北界，換句話說，北海道為滿洲區與西伯利亞區的過渡區(獸類相：松本 1918; 鳥類相：山階 1929)。

綜合東南亞與東北亞島間生物地理界線的文獻整理(表 1)，可以發現長久以來東亞的主要生物地理界線研究往往是分別以東南亞與東北亞為研究範圍，由不同專家提出，根據不同的動物分類群，以不同島嶼為研究地點，研究方法則以記錄多種物種存在與否的田野調查為主。換句話說，目前並沒有以東亞主要島間生物地理界線為主題，涵蓋所有東亞主要島嶼，將各主要島嶼陸域生物物種分布範圍整合成單一資料庫，並根據相同動物分類群的資料庫，執行統計分析的科學研究。

Holt *et al.* (2013)以全世界為研究範圍，使用兩棲類、繁殖鳥種及哺乳類的資料庫，指出華萊士線是東洋區與澳洲區的界線。可是，這項研究的研究結果並無法完整精確檢測東亞主要島間生物地理界線，主要原因有三。第一，這項研究以世界為範圍，空間解析度為 $2^{\circ} \times 2^{\circ}$ 方格，不僅遠大於部分東亞主要島嶼面積(如峇里島、龍目島、多數摩鹿加群島、琉球群島)，也超過某些島間距離。第二，由於這項研究無法精確呈現部分島嶼，進而無法討論這

些島嶼附近的生物地理界線，且無法完整檢測東亞主要島間生物地理界線。第三，傳統上臺灣被認為屬於東洋區(Wallace 1876; 黒田 1925; 山階 1955)，但是這項研究並沒有明確指出，臺灣的鳥類相是屬於東洋區或 Holt *et al.* (2013)所提出的漢日區(the Sino-Japanese realm)。

為解決上述缺憾，本研究使用涵蓋所有東亞主要島嶼的鳥種分布範圍資料庫，以可以區隔小島的空間尺度單位，執行統計分析，來檢測：

- 一、生物地理區與生物地理次區的生物地理界線。
- 二、島嶼所屬的生物地理區。
- 三、生物地理界線兩側的物種差異。

與傳統研究相比，本研究是少數利用大空間尺度的多種鳥種分布範圍為資料庫，完整呈現東亞主要島嶼，涵蓋主要島嶼間生物地理界線，同時對每條界線進行整合型統計檢測，並據此劃分島嶼所屬生物地理區。本文不僅為東亞歷史悠久的島間生物地理界線提供科學證據，也為以大陸為主的相關研究，提出以島嶼為主的研究成果。

材料與方法

一、鳥種分布範圍

本研究區域包含東亞 19 個主要島嶼(表 2)，加上澳洲、馬來半島、朝鮮半島等代表 3 個大陸的比對，總計為 22 陸塊單位。其中，菲律賓(不含巴拉望)、摩鹿加群島、小巽他群島(不含峇里島、龍目島)、新幾內亞島與周圍小島各自視為單一陸塊單位。此外，由於琉球群島單一島嶼以小面積居多，因此琉球群島僅以沖繩與奄美大島(Amami)為代表，生物地理界線的討論以渡瀨線為主。

表 1. 東亞主要島嶼間過去文獻所提出的生物地理界線、所區分的生物地理區(次區)、鄰近島嶼、所在海峽、形成陸橋的海峽深度、以及參考分類群(Mayr 1944; 大嶋 1990; 松本等 1996; Yoshikawa *et al.* 2007; Esselstyn *et al.* 2010; Wimbush and Park 2010)

Table 1. Biogeographic boundary, biogeographic region (sub-region), adjacent island, locating strait, strait depth for land bridge emergence, and referencing taxon between major islands in East Asia based on literature (Mayr 1944; Ohshima 1990; Matsumoto *et al.* 1996; Yoshikawa *et al.* 2007; Esselstyn *et al.* 2010; Wimbush and Park 2010)

Biogeographi cboundary	Biogeographic region (sub-region) separated by the boundary	Adjacent island	Locating strait	Sea depth for land bridge emergence (m)	Referencing taxon
Hatta's Line	Siberian sub-region Manchurian sub-region	Sakhalin Hokkaido	Souya Strait	55	Reptile and amphibian
Blakiston's Line	Siberian sub-region Manchurian sub-region	Hokkaido Honshu	Tsukaru Strait	130	Bird and mammal
Watase's Line	Paleartic region Oriental region	Yakushima Amami	Tokara Strait	1420	Insect, mammal, reptile and amphibian
Hachisuka's Line	Paleartic region Oriental region	Okinawa Miyakoshima	Kerama Strait	1050	Bird
South Sakishima Line	Paleartic region Oriental region	Yonagunishima Taiwan	Yonaguni Strait	1000	Bird
Wallace's Line	Oriental region Austrian region	Bali Lombok	Lombok Strait	312	Bird
Huxley's Line	Oriental region Austrian region	Palawan Philippines	Mindoro Strait	-	Bird and mammal
Weber's Line	Oriental region Austrian region	Lesser Sunda Maluku	-	-	Fish
Lydekker's Line	Oriental region Austrian region	Maluku New Guinea	-	-	Mammal

本研究區域以這 22 個陸塊單位與這些陸塊單位中所有 2,197 種陸域繁殖鳥種分布範圍，建立繁殖鳥種出現與未出現矩陣 (presence-absence matrix)。繁殖鳥種分布範圍來自東亞地區現存陸域鳥種分布範圍資料庫 (Kuo *et al.* 2013)。

本研究的鳥種分類根據 Clements 世界鳥類名錄 6.6 版 (Clements *et al.* 2011)。其中不包含取食海洋生物的海鳥，例如 鷗形目 (Procellariiformes) (信天翁、水薙鳥、海燕)、鰹鳥目 (Suliformes) (軍艦鳥、鰹鳥)、鷗科 (Laridae) (海鷗、燕鷗、剪嘴鷗)、賊鷗科 (Stercorariidae) (賊鷗)、以及海雀科 (Alcidae) (海雀、海鴉)。

二、統計分析

(一) 相異度指標 (Dissimilarity index)

本研究使用辛普森相異度指標 (Simpson dissimilarity index)，計算東亞主要島嶼繁殖鳥種的 β 多樣性，用數值呈現島嶼間的鳥種相對差異。辛普森相異度指標是近年常用的 β 多樣性代表指標，與其他 β 多樣性指標相較，可以減少因 2 樣點物種豐富度差異較大造成的誤差 (Lennon *et al.* 2001; Koleff *et al.* 2003; Melo *et al.* 2009; Krefl and Jetz 2010; Dobrovolski *et al.* 2012)。本研究的島嶼面積差異相當大，例如奄美大島面積為 712 km²，新幾內亞島面積為 785,753 km²，造成物種豐富度差異很大，例如奄美大島有 62 個繁殖鳥種，新幾內亞島有 618 個繁殖鳥種，因此本研究使用辛普森相異度指標作為 β 多樣性指標。辛普森相異度指標的定義為 1 減去辛普森相似度指標 (eq. 1) (Simpson 1943)，辛普森相似度指標以 2 個樣點為 1 組，計算共同鳥種種數占獨有鳥種種數較低者的獨有鳥種種數與共同鳥種種數之合的比例。

辛普森相異度指標 = $1 - a / [(min(b, c)) + a]$ (1)

其中 a 代表甲地與乙地的共同鳥種種數，b 與 c 分別為甲地與乙地各自獨有的鳥種種數。辛普森相異度指標介於 0 與 1 之間，數值愈大代表相異度愈大，數值愈小代表相異度愈小。以上統計分析使用 R 統計軟體 3.0.1 版與 R 程式 beta part (Baselga and Orme 2012; R Core Team 2013)。

(二) 集群分析 (Cluster analysis)

本研究使用辛普森相異度指標進行集群分析，作為島嶼分群的依據。本研究使用未加權算術平均配對集群分析 (Un-weighted Pair-Group Method using arithmetic Averages, UPGMA)，因其分析結果優於其他方法 (Krefl and Jetz 2010; Holt *et al.* 2013)。而且使用相同權重可以同等呈現每個島嶼的獨特性，不因面積大小而影響其重要性。UPGMA 的定義係以 2 個集群為 1 組，這 2 個集群中各任取 1 樣點，計算這 2 樣點距離，然後多次選取樣點，計算這些距離的算術平均值，不依各集群之不同樣點數予以加權 (Krefl and Jetz 2010)。以上統計分析使用 R 統計軟體 3.0.1 版與 R 程式 cluster (Maechler *et al.* 2013; R Core Team 2013)。

(三) 非度量多維尺度排序 (Non-metric Multi-Dimension Scaling, NMDS)

本研究根據繁殖鳥種出現與未出現矩陣，使用非度量多維尺度排序來檢測東亞主要島嶼的繁殖鳥類相異程度，以視覺化的投影圖作為分群的佐證。此方法屬排序分析 (ordination)，近來廣泛使用於大空間尺度的生物地理學研究 (Krefl and Jetz 2010; González-Orozco *et al.* 2013; Holt *et al.* 2013)。

與其他排序分析相較，非度量多維尺度排序並未預設資料必須是常態分布或線性分布(Ludwig and Reynolds 1988)。同時，非度量多維尺度排序的結果為精簡過後維度較少的投影圖，運算效率較高(Legendre and Legendre 1998)。分析結果的投影圖呈現資料樣點的相對差異，相鄰 2 樣點表示相似度高，相距遙遠的 2 樣點表示相似度低。應力值(stress value)可測量原始資料與投影圖變形資料的差異，其值介於 0 與 1 之間，數值愈小表示變形資料與原始資料差異愈小，適合度(goodness of fit)愈高。以上統計分析使用 R 統計軟體 3.0.1 版與 R 程式 vegan (Oksanen *et al.* 2013; R Core Team 2013)。

結 果

根據東亞主要島嶼繁殖鳥種的辛普森相異度指標，集群分析顯示東亞主要島嶼可分為主要 3 群，分別為澳洲區、東洋區、古北區(圖 3)。澳洲區包含 3 個次集群，分別為(1)澳洲、(2)蘇拉維西，以及(3)新幾內亞島及摩鹿加群島這個次集群。東洋區可分為 4 個次集群，分別為(1)小巽他群島、(2)菲律賓和巴拉望、(3)婆羅洲、蘇門答臘及馬來半島這個次集群，以及(4)龍目島、峇里島、爪哇島這個次集群。古北區包含 4 個次集群，包括(1)臺灣、(2)沖繩和奄美大島、(3)朝鮮半島、九州、本州、四國這個次集群，以及(4)北海道和庫頁島。

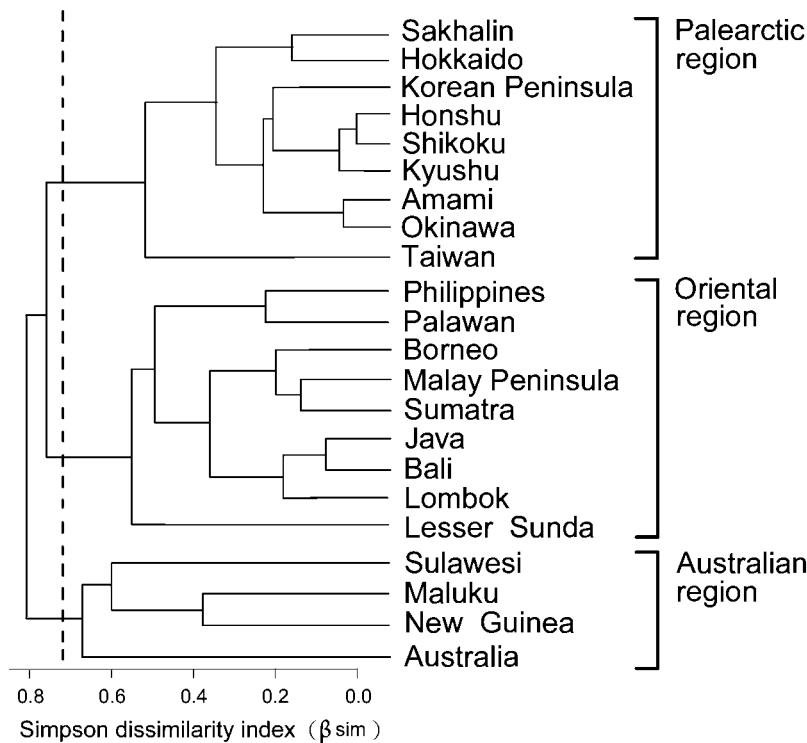


圖 3. 根據辛普森相異度指標，未加權算術平均配對集群分析之東亞主要島嶼繁殖鳥類相之分群。
Fig. 3. Cluster analysis based on Simpson dissimilarity index and Un-weighted Pair-Group Method using arithmetic Averages(UPGMA) of the breeding avifauna of major islands in East Asia.

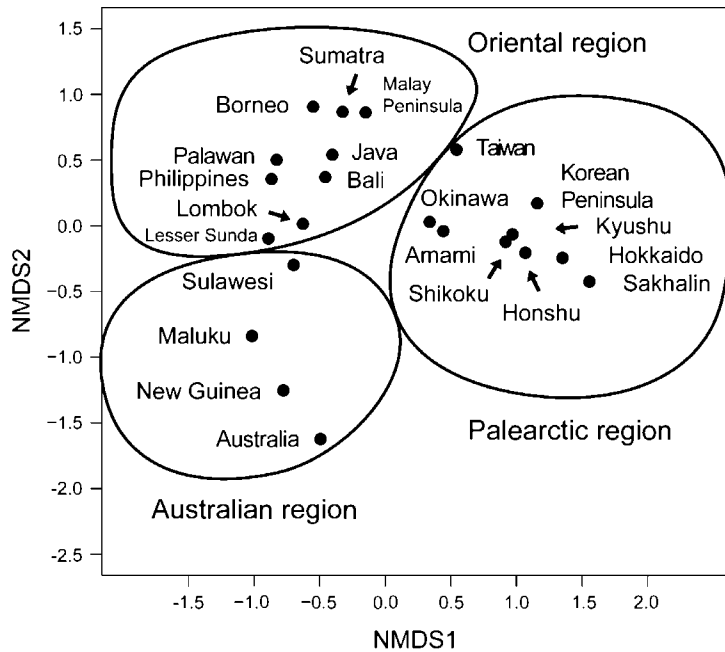


圖 4. 東亞主要島嶼繁殖鳥類相的生物地理區之非度量多維尺度排序投影圖。

Fig. 4. Non-metric Multi-Dimension Scaling (NMDS) of biogeographic regions of the breeding avifauna on major islands in East Asia.

非度量多維尺度排序(雙維維度、應力值為 0.11)也呈現出相同的結果，東亞主要島嶼應分為澳洲區、東洋區、古北區三區(圖 4)。澳洲區包含澳洲、新幾內亞島、摩鹿加群島、蘇拉維西。其中蘇拉維西與摩鹿加群島相似，但與本區其他島嶼的相異度較高。東洋區包含小巽他群島、龍目島、峇里島、爪哇島、婆羅洲、蘇門答臘、馬來半島、菲律賓、巴拉望。其中小巽他群島、菲律賓、巴拉望與本區多數島嶼的相異度較高。古北區包含臺灣、沖繩、奄美大島、本州、四國、九州、朝鮮半島、北海道、庫頁島。其中臺灣與沖繩、奄美大島相似，但與本區其他島嶼的相異度較高。

整合以上結果，可顯示東洋區與澳洲區、東洋區與古北區的界線。第一，東洋區與澳洲區的界線，位於小巽他群島與摩鹿加群島間，

經過婆羅洲與蘇拉維西間的望加錫海峽，以及桑義赫群島與民答那峨島之間的西裡伯斯海(圖 5)。其中小巽他群島與摩鹿加群島、蘇拉維西的辛普森相異度指標分別為 0.57 與 0.58，高於小巽他群島與龍目島(0.22)、峇里島(0.43)、及爪哇島(0.52)的辛普森相異度指標(表 2)；顯示小巽他群島的繁殖鳥類相，較近似於龍目島、峇里島、爪哇島，與摩鹿加群島、蘇拉維西相差較大。巴拉望與婆羅洲的辛普森相異度指標為 0.26，高於巴拉望與菲律賓的 0.22(表 2)；顯示巴拉望的繁殖鳥類相，較近似於菲律賓，而非婆羅洲。第二，東洋區與古北區的界線位於臺灣與菲律賓間(圖 5)。臺灣與菲律賓的辛普森相異度指標為 0.70，遠高於臺灣與沖繩的 0.29，以及菲律賓與巴拉望的 0.22(表 2)。九州與沖繩(0.23)及奄美大島(0.15)的辛

普森相異度指標，高於九州與本州間的 0.06(表 2)；顯示九州與奄美大島、沖繩的繁殖鳥類相差異較大。北海道與本州的辛普森相異度指標為 0.19，高於北海道與庫頁島的 0.16(表 2)；顯示北海道的繁殖鳥類相，較近似於庫頁島，而非本州。

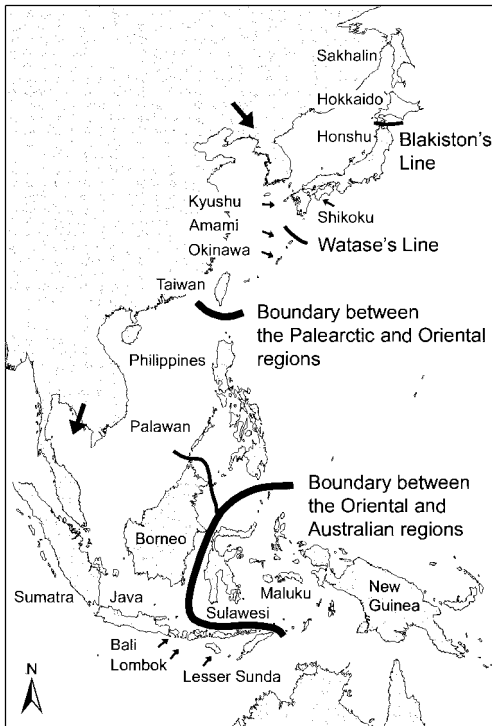


圖 5. 根據集群分析所畫的東亞主要島嶼繁殖鳥類相的生物地理界線。

Fig. 5. Biogeographic boundaries of the breeding avifauna between major islands in East Asia based on cluster analysis.

討論

一、生物地理界線

一般而言，多數物種分布範圍具連續性，多物種分布範圍組成的生物相也因此具有連續漸變的特質。可是，特殊地貌可能阻礙生物

擴散，如海峽與山脈，而易形成相對變化劇烈的生物相與較易觀察的生物地理界線。本研究使用陸域繁殖鳥種分布範圍，整合檢測東亞主要島間生物地理界線，發現五項異於傳統認定的結果。

第一，東洋區與澳洲區的界線長期以來最被接受的是華萊士線(Wallace 1876)，最近全球性研究亦支持同樣結果(Holt *et al.* 2013)。但本研究顯示，華萊士認為屬於澳洲區的小巽他群島應屬於東洋區；有些文獻也支持這項結果，顯示小巽他群島的東洋區鳥種較為優勢(Mayar 1944; Audley-Charles 1981; Michaux 2010)。這可能是因為東洋區的鳥種擴散路徑較早出現所致。小巽他群島的北部島嶼(Sumbawa, Flores, Solor archipelago 和 Alor archipelago)，中新世晚期(Miocene)(1,000 萬年前)與北半球勞亞大陸(Laurasia)相連，是東洋區鳥種往東擴散的主要路徑(Audley-Charles 1981)。小巽他群島的南部島嶼(Sumba, Timor)，是上新世晚期(Pliocene)(240 萬年前)澳洲版塊撞上亞洲版塊所形成(Harris 2011)，提供澳洲區鳥種往西擴散路徑(Audley-Charles 1981)。

第二，赫胥黎線將巴拉望與婆羅洲劃為同區(Huxley 1868; Myar 1944)，但本研究顯示，巴拉望繁殖鳥類相與菲律賓較為相似，與婆羅洲相差較大，有些文獻也支持這項結果，顯示巴拉望及菲律賓物種相似度高(爬蟲與兩棲動物：McGuire and Heang 2001; Brown and Guttman 2002; Evans *et al.* 2003)。巴拉望與菲律賓的物種較為相似，可能是因為漸新世(Oligocene)(3,000 萬年前)時，巴拉望與菲律賓西南島嶼同屬在東亞大陸近緣的巴拉望微大陸陸塊(the Palawan microcontinental block)，這些菲律賓西南島嶼包含明多洛島(Mindoro)西南部、班乃島(Panay)西北部、水牛島(Carabao

Island)、以及朗布隆島(the Romblon Island Group)(Heaney 1986; Zamoras and Matsuoka 2004; Zamoras *et al.* 2008; Yumul *et al.* 2009; Siler *et al.* 2012)。中新世前期(1,600-2,000 萬年前),巴拉望微大陸陸塊向東南方移動,撞上菲律賓活動帶(the Philippine mobile belt),中新世中期(1,500 萬年前),巴拉望微大陸陸塊才開始與婆羅洲相鄰(Hall 2002; Blackburn *et al.* 2010)。換句話說,巴拉望與菲律賓間擴散路徑的出現可能遠早於巴拉望與婆羅洲(Esselstyn *et al.* 2010)。此外,本研究也顯示巴拉望與婆羅洲的鳥種較不相似。赫胥黎認為巴拉望與婆羅洲的物種相似(Huxley 1868),可能原因是更新世(Pleistocene)海水面下降,形成兩島陸橋(Rohling *et al.* 1998)。可是最近研究指出,當時兩島間可能仍有海峽障礙(Voris 2000; Thomas *et al.* 2009),因此提高巴拉望與婆羅洲的物種相異度。

第三,古北區與東洋區的界線大多認定為渡瀨線或蜂須賀線(黑田 1925, 1931; 山階 1955),但本研究顯示,這 2 區界線應為臺灣與菲律賓間海峽,文獻中原本被分為東洋區的臺灣與琉球群島,其古北區鳥種組成較為優勢。Holt *et al.* (2013)並未明確指出臺灣屬於漢日區或東洋區,但本研究顯示臺灣繁殖鳥類相與古北區島嶼較為相似(圖 3),可能是因為新生代(Cenozoic Era)有兩條與古北區相連的主要陸橋。第一條是出現於中新世與上新世(250-2,300 萬年前),海水面下降形成的古東亞陸橋;朝鮮半島、本州、四國、九州、琉球群島、以及臺灣等,皆與東亞大陸相連(木村 1996; Ota 1998; 阿部 2005; Nakamura *et al.* 2009, 2010; Zhai *et al.* 2012),古北區鳥種可藉此擴散到臺灣。第二條陸橋位於臺灣海峽,雖曾與第一條陸橋同時存在,但在更新世後期(1.5 萬年

前)化石出土較多,陸橋功能可能較為明顯(Lin 1963; Voris 2000; Shih *et al.* 2007)。可是,臺灣的繁殖鳥種組成與其他古北區島嶼的差異相當大(表 2, 圖 4),可能是位於臺灣海峽的陸橋協助東洋區鳥種擴散到臺灣,增加許多東洋區的鳥種,造成臺灣雖屬古北區但與其他古北區島嶼差異較大。

第四,不同於渡瀨線將琉球群島劃為東洋區(黑田 1925, 1931),本研究顯示琉球群島的古北區鳥種較為優勢,與文獻相同(山階 1955; 森岡 1974; 宇山 2011)。琉球群島的古北區鳥種較為優勢,可能是因為古北區陸橋、東洋區擴散障礙、以及棲地不足。新生代時,古北區鳥種可藉由古東亞陸橋從朝鮮半島或臺灣,擴散到琉球群島(Lin 1963; 木村 1996; Ota 1998; Voris 2000; Zhai *et al.* 2012)。東洋區鳥種可從位於臺灣海峽的陸橋擴散到琉球群島,但更新世中期宮古島與沖繩間的慶良間海峽出現,造成擴散障礙(阿部 2005; Takagi 2011)。而且,更新世晚期琉球群島經過至少三次的海面升降,造成島嶼面積頻繁縮小,可能導致擴散至此的東洋區鳥種因棲地不足而滅絕(森岡 1974; Matsuoka 2000; 西海 2006)。因此,琉球群島是僅次於臺灣,與其他古北區島嶼相異度較高的島嶼。

第五,古北區中,滿洲區與西伯利亞區的界線被認為是布萊基斯頓線或八田線(黑田 1925; 山階 1929)。本研究指出,此界線應為本州與北海道間的布萊基斯頓線,可能是因為布萊基斯頓線所在的津輕海峽,造成較長時間的隔離。津輕海峽形成於更新世後期(10-15 萬年前),八田線所在的宗古海峽形成於更新世的最後冰期(1.2 萬年前)(阿部 2005)。這段期間因海水下降(Rohling *et al.* 1998; Clark *et al.* 2009),東亞大陸與庫頁島、北海道相連,形成

陸橋(河村 1998; Millien-Parra and Jaeger 1999; 阿部 2005; McKay 2012), 西伯利亞區的鳥種可能藉此擴散到北海道, 但因津輕海峽阻礙無法擴散到本州。

二、東亞主要島嶼繁殖鳥類相差異

(一) 小巽他群島與摩鹿加群島

本研究認為東洋區與澳洲區界線位於小巽他群島及摩鹿加群島與之間, 這 2 個群島主要相異鳥科為分布於摩鹿加群島的極樂鳥科(Paradisaeidae)(9 種)、鵝鶉科(Petroicidae)(6 種)及園丁鳥科(Ptilonorhynchidae)(4 種)。

(二) 小巽他群島與蘇拉維西

本研究認為東洋區與澳洲區界線也經過小巽他群島與蘇拉維西之間, 小巽他群島與蘇拉維西主要相異鳥科為分布於蘇拉維西的鵝鶉科(Pycnonotidae)(3 種)。

(三) 蘇拉維西與婆羅洲

本研究顯示, 東洋區與澳洲區界線也經過蘇拉維西與婆羅洲之間的望加錫海峽, 與華萊士線相同(Wallace 1876)。這 2 個島主要相異鳥科為分布於蘇拉維西的吸蜜鳥科(Meliphagidae)(3 種), 以及分布於婆羅洲的五色鳥科(Capitonidae)(9 種)、闊嘴鳥科(Eurylaimidae)(8 種)、咬鵲科(Trogonidae)(6 種)及蛙嘴夜鷹科(Podargidae)(6 種)。

(四) 婆羅洲與巴拉望

本研究顯示, 婆羅洲與巴拉望屬於不同生物地理區, 巴拉望的繁殖鳥類相與菲律賓相似, 與赫胥黎線看法不同(Huxley 1868)。這 2 個島主要相異鳥科為分布於婆羅洲的五色鳥科(9 種)、闊嘴鳥科(8 種)、繡眼科

(Zosteropidae)(7 種)及咬鵲科(6 種)。

(五) 臺灣與菲律賓

本研究指出, 古北區與東洋區界線為臺灣與菲律賓間海峽, 臺灣與菲律賓主要相異鳥科繁殖於菲律賓的太陽鳥科(Nectariniidae)(13 種)、鸚鵡科(Psittacidae)(10 種)及犀鳥科(Bucerotidae)(8 種)。

(六) 琉球群島與九州

本研究顯示, 沖繩、奄美大島所屬的琉球群島與九州屬於不同生物地理次區, 這結果與先前文獻相同(黑田 1925, 1931; 山階 1955; 黑田 1972)。琉球群島與九州主要相異鳥科為繁殖於九州的鵲鶉科(Motacillidae)(4 種)。

(七) 本州與北海道

本研究顯示, 北海道與本州屬於不同生物地理次區, 與文獻相同(Stejneger 1892; 黑田 1925; 和田 1933)。這 2 個島並無相異鳥科。

三、研究方法的突破

隨著統計分析與電腦運算的革新, 生物地理界線的研究方法也有階段性的突破。生物地理界線相關研究始於 19 世紀中後期, 著重於辨識生物地理界線兩側的島嶼物種差異, 研究方法以田野調查為主(Wallace 1860, 1863, 1876; 黑田 1925; 山階 1929, 1955), 但是當時有很多物種並未被完整調查記錄。20 世紀中期, 物種調查資料較為完備, 開始將生物地理界線與物種種數做連結, 僅單純計算物種比例(faunal balance)(Mayr 1944)。20 世紀中後期, 得利於電腦運算的便利, 相關研究著重於蒐集大量多種物種資料, 計算相異度指標, 進行集群與排序的統計分析, 整合檢測區域內數條生物地理

界線(Holloway and Jardine 1968)。21 世紀初期，由於全球物種分布範圍可從不少開放性資料庫取得，因此整合檢測 6 大生物地理區的分區與界線的研究近來相當常見(Kreft and Jetz 2010; Holt *et al.* 2013)。其中 Holt *et al.* (2013) 與本研究方法類似，採用相同的相異度指標與集群分析方法。可是所得到的結果卻不盡相同，這可能是因為本研究使用較精細的空間尺度單位，而 Holt *et al.* (2013) 採非等面積投影與 $2^\circ \times 2^\circ$ 方格為空間尺度單位的緣故。換句話說，全球性的整合檢測往往以大陸陸塊為出發點的思考模式，未必適合區域性島嶼間的整合檢測。本研究以適合島嶼的空間尺度，整合檢測島嶼間生物地理界線，為以大陸塊分析為主的全球生物地理研究，提供屬於島嶼的不同思考。

結 論

本研究根據完整的繁殖鳥種分布範圍，使用不具主觀偏見的集群分析與空間排序方法，整合檢測東亞主要島嶼間的生物地理界線與生物地理區。結果顯示本區許多認知已久的生物地理界線需做調整。此外，本研究也探討界線兩側島嶼繁殖鳥類相差異及地質歷史，以增進生物地理分區影響機制的了解。在以全球大陸為主流的生物地理研究中，本研究針對多島的東亞地區，提供島嶼的獨特結果。

謝 誌

感謝日本琉球大學副教授久保田康裕、丹麥哥本哈根大學 Ben Holt 博士、德國哥丁根大學助理教授 Holger Kreft、巴西北大河州聯邦大學助理教授 Alexandre Fadigas de Souza 的建議與討論。

引用文獻

- 八田三郎。1910。北海道に於ける兩棲類及び爬虫類。動物学雜誌 22(266): 558-563。
- 山階芳麿。1929。ブラキストン線以北に於ける鳥類の分布。地学雜誌 1(2): 57-67。
- 山階芳麿。1955。琉球における鳥類分布の境界線。地学雜誌 16-19: 371-375。
- 大嶋和雄。1990。第四紀後期の海峽形成史。第四紀研究 29: 193-208。
- 木村政昭。1996。琉球弧の第四紀古地理。地学雜誌 105(3): 259-285。
- 宇山大樹。2011。野鳥の記録-与那国島。文一総合出版。
- 西海功。2006。海を越えてきた鳥たちの今。国立科学博物館(編)。日本列島の歴史 98-107 頁。東海大学出版社。
- 青木文一郎。1913。本邦に於ける哺乳動物の分布状況。動物学雜誌 25: 498-579。
- 和田千蔵。1933。我郷土のブラキストン線。校友会誌郷土号 1: 161-178。
- 松本彦七郎。1918。津軽海峽の意義。動物学雜誌 30(361): 466-468。
- 松本剛、木村政昭、仲村明子、青木美澄。1996。琉球弧のトカラギャップおよびケラマギャップにおける精密地形形態。地学雜誌 105(3): 286-296。
- 河村善也。1998。第四紀における日本列島への哺乳類の移動。第四紀研究 37: 251-257。
- 阿部永。2005。日本の動物地理。増田隆一、阿部永(編)。動物地理の自然史-分布と多様性の進化学 1-12 頁。北海道大学図書刊行会。

- 黒田長久。1972。動物地理学-脊椎動物，とくに鳥類を中心として。共立出版。
- 黒田長禮。1925。日本鳥類の分布に就いて。地学雑誌 37: 369-380。
- 黒田長禮。1931。脊椎動物の分布上より見たる渡瀬線。動物学雑誌 43(508・509・510): 172-175。
- 森岡弘之。1974。琉球列島の鳥相とその起源。国立科学博物館専報 7: 203-211。
- 増田隆一。2005。ヒグマの系統地理的歴史とブラキストン線。増田隆一・阿部永(編)。動物地理の自然史-分布と多様性の進化学 45-59 頁。北海道大学図書刊行会。
- Audley-Charles, M. G. 1981. Geological history of the region of Wallace's Line. pp. 24-35. In: T. C. Whitmore (ed.). Wallace's Line and plate tectonics. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Baselga, A. and C. D. L. Orme. 2012. betapart: an R package for the study of beta diversity. Methods in Ecology and Evolution 3: 808-812.
- Beck, J., I. J. Kitching and K. E. Linsenmair. 2006. Wallace's Line revisited: has vicariance or dispersal shaped the distribution of Malesian hawk moths (Lepidoptera: Sphingidae)? Biological Journal of the Linnean Society 89: 455-468.
- Blackburn, D. C., D. P. Bickford, A. C. Diesmos, D. T. Iskandar and R. M. Brown. 2010. An ancient origin for the enigmatic flat-headed frogs (Bombinatoridae: *Barbourula*) from the islands of Southeast Asia. PLoS ONE 5: e12090.
- Brown, R. M. and S. I. Guttman. 2002. Phylogenetic systematic of the *Rana signata* complex of Philippine and Bornean stream frogs: reconsideration of Huxley's modification of Wallace's Line at the Oriental-Australian faunal zone interface. Biological Journal of the Linnean Society 76: 393-461.
- Clark, P. U., A. S. Dyke, J. D. Shakun, A. E. Carlson, J. Clark, B. Wohlfarth, J. X. Mitrovica, S. W. Hostetler and A. M. McCabe. 2009. The last glacial maximum. Science 325: 710-714.
- Clements, J. F., T. S. Schulenberg, M. J. Iliff, B. L. Sullivan, C. L. Wood and D. Roberson. 2011. The Clements checklist of birds of the world: Version 6.6. <http://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/downloadable-clements-checklist>. Accessed 12 October 2011.
- Dickerson, R. E., E. D. Merrill, R. C. McGregor, W. Schultze, E. H. Taylor and A. W. C. T. Herre. 1928. Distribution of life in the Philippines. Monograph No. 21. Philippine Bureau of Science, Manila, the Philippines.
- Dobrovolski, R., A. S. Melo, F. A. S. Cassemiro and J. A. F. Diniz-Filho. 2012. Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness components of beta diversity. Global Ecology and Biogeography 671: 191-197.
- Esselstyn, J. A., P. Widmann and L. R. Heaney. 2004. The mammals of Palawan Island, Philippines. Proceedings of the Biological Society of Washington 117: 271-302.
- Esselstyn, J. A., C. H. Oliveros, R. G. Moyle, A. T. Peterson, J. A. McGuire and R. M. Brown. 2010. Integrating phylogenetic and taxonomic evidence illuminates complex biogeographic patterns along Huxley's modification of Wallace's Line. Journal of

- Biogeography 37: 2054-2066.
- Evans, B. J., R. M. Brown, J. A. McGuire, J. Supriatna, N. Andayani, A. Diesmos, D. Iskandar, D. J. Melnick, and D. C. Cannatella. 2003. Phylogenetics of fanged frogs: testing biogeographical hypotheses at the interface of the Asian and Australian faunal zones. *Systematic Biology* 52: 794-819.
- González-Orozco, C. E., S. W. Laffan, N. Knerr, and J. T. Miller. 2013. A biogeographical regionalization of Australian *Acacia* species. *Journal of Biogeography*. DOI: 10.1111/jbi.12153
- Hachisuka, M. 1926. Avifauna of the riukiu islands. *Ibis* 68: 235-237.
- Hall, R. 2002. Cenozoic geological and plate tectonic evolution of SE Asia and the SW Pacific: computer-based reconstructions, model and animations. *Journal of Asian Earth Sciences* 20: 353-431.
- Harris, R. 2011. The nature of Banda Arc. pp. 163-211. *In*: D. Brown and P. D. Ryan (eds.). *Arc-Continent Collision*. Springer- Verlag Berlin Heidelberg, Dordrecht, the Netherlands.
- Heaney, L. R. 1986. Biogeography of mammals in SE Asia: estimates of rates of colonization, extinction and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 28: 127-165.
- Holloway, J. D. and N. Jardine. 1968. Two approaches to zoogeography: A study based on the distributions of butterflies, birds and bats in the Indo-Australian area. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society London* 179: 153-188.
- Holt, B. G., J.-P. Lessard, M. K. Borregaard, S. A. Fritz, M. B. Araújo, D. Dimitrov, P. -H. Fabre, C. H. Graham, G. R. Graves, K. A. Jönsson, D. Nogués-Bravo, Z. Wang, R. J. Whittaker, J. Fjeldså and C. Rahbek. 2013. An update of Wallace's zoogeographic regions of the world. *Science* 339: 74-78.
- Huxley, T. H. 1868. On the classification and distribution of the Alectromorphae and Heteromorphae. *Proceedings of Zoological Society London* 1868: 294-319.
- Koleff, P., K. J. Gaston and J. J. Lennon. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology* 72: 367-382.
- Kreft, H. and W. Jetz. 2010. A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions. *Journal of Biogeography* 37: 2029-2053.
- Kuo, Y., D.-L., Lin, F.-M., Chuang, P.-F. Lee and T.-S. Ding. 2013. Bird species migration ratio in East Asia, Australia, and surrounding islands. *Naturwissenschaften* 100: 729-738.
- Legendre, P. and L. Legendre. 1998. *Numerical ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Lennon, J. J., P. Koleff, J. J. D. Greenwood and K. J. Gaston. 2001. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology* 70: 966-979.
- Lin, C. C. 1963. Geology and ecology of Taiwan prehistory. *Asian Perspectives* 7: 203-213.
- Ludwig, J. A. and J. F. Reynolds. 1988. *Statistical ecology: a primer on methods and computing*. John Wiley and Sons, New York.
- Lydekker, R. 1896. *A Geographical History of Mammals*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Maechler, M., P. Rousseeuw, A. Struyf, M.

- Hubert and K. Hornik. 2013. Cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions. R package version 1.14.4.
- Matsuoka, H. 2000. The late Pleistocene fossil birds of the Central and Southern Ryukyu Islands, and their zoogeographical implications for the recent avifauna of the archipelago. *Tropics* 10: 165-188.
- Mayr, E. 1944. Wallace's Line in the light of recent zoogeographic studies. *The Quarterly Review of Biology* 19: 1-14.
- McGuire, J. A. and K. B. Heang. 2001. Phylogenetic systematics of Southeast Asian flying lizards (Iguania: Agamidae: *Draco*) as inferred from mitochondrial DNA sequence data. *Biological Journal of the Linnean Society* 72: 203-229.
- McKay, B. D. 2012. A new timeframe for the diversification of Japan's mammals. *Journal of Biogeography* 39: 1134-1143.
- Melo, A. S., T. Rangel, and J. A. F. Diniz. 2009. Environmental drivers of beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. *Ecography* 32: 226-236.
- Michaux, B. 2010. Biogeography of Wallacea: geotectonic models, areas of endemism, and natural biogeographical units. *Biological Journal of the Linnean Society* 101: 193-212.
- Millien-Parra, V. and J. -J. Jaeger. 1999. Island biogeography of the Japanese terrestrial mammal assemblages: an example of a relict fauna. *Journal of Biogeography* 26: 959-972.
- Nakamura, K., R. Suwa, T. Denda, and M. Yokota. 2009. Geohistorical and current environmental influences on floristic differentiation in the Ryukyu Archipelago, Japan. *Journal of Biogeography* 36: 919-928.
- Nakamura, K., T. Denda, G. Kokubugata, R. Suwa, T. Y. A. Yang, C. I. Peng, and M. Yokota. 2010. Phylogeography of *Ophiorrhiza japonica* (Rubiaceae) in continental islands, the Ryukyu Archipelago, Japan. *Journal of Biogeography*, 37: 1907-1918.
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens and H. Wagner. 2013. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-7.
- Ota, H. 1998. Geographic patterns of endemism and speciation in amphibians and reptiles of the Ryukyu Archipelago, Japan, with special reference to their paleogeographical implications. *Researches on Population Ecology* 40: 189-204.
- R Core Team. 2013. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rohling, E. J., M. Fenton, F. J. Jorissen, P. Bertland, G. Ganssen and J. P. CaLdet. 1998. Magnitudes of sea-level lowstands of the past 500,000 years. *Nature* 394: 162-165.
- Sclater, P. L. 1858. On the general geographical distribution of the members of the class Aves. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London* 2: 130-136.
- Shih, H.-T., S.-H. Fang and P. K. L. Ng. 2007. Phylogeny of the freshwater crabs genus *Somanniathelphusa* Bott (Decapoda: Parathelphusidae) from Taiwan and the coastal regions of China, with

- notes on their biogeography. *Invertebrate Systematics* 21: 29-37.
- Siler, C. D., J. R. Oaks, L. J. Welton, C. W. Linkem, J. Swab, A. C. Diesmos and R. M. Brown. 2012. Did geckos ride the Palawan raft to the Philippines? *Journal of Biogeography* 39: 1217-1234.
- Simpson, G. G. 1943. Mammals and the nature of continents. *American Journal of Science* 241: 1-31.
- Simpson, G. G. 1977. Too many lines: the limits of the Oriental and Australian zoogeographic regions. *Proceedings of the American Philosophical Society* 121: 107-120.
- Stejneger, L. 1892. Notes and news on captain Thomas Wright Blakiston. *Auk* 9: 75-76.
- Takagi, M. 2011. Vicariance and dispersal in the differentiation of vocalization in the Ryukyu Scops Owl *Otus legans*. *Ibis* 153: 779-788.
- Thomas, A. L., G. M. Henderson, P. Deschamps, Y. Yokoyama, A. J. Mason, E. Bard, B. Hamelin, N. Durand and G. Camoin. 2009. Penultimate deglacial sea level timing from uranium/thorium dating of Tahitian corals. *Science* 324: 1186-1189.
- Voris, H. K. 2000. Maps of Pleistocene sea levels in Southeast Asia: Shorelines, river systems and time durations. *Journal of Biogeography* 27: 1153-1167.
- Wallace, A. R. 1860. On the zoological geography of the Malay Archipelago. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London* 4: 172-184.
- Wallace, A. R. 1863. On the physical geography of the Malay Archipelago. *Journal of the Royal Geographical Society* 33: 217-234.
- Wallace, A. R. 1876. *The geographical distributions of animals*. Macmillan, London, UK.
- Wimbush, M. and J. H. Park. 2010. *Measuring the Flow through the Kerama Gap*. Graduate School of Oceanography, University of Rhode Island, Narragansett, Rhode Island.
- Yoshikawa, S., Y. Kawamura and H. Taruno. 2007. Land bridge formation and proboscidean immigration into the Japanese Islands during the Quaternary. *Journal of Geosciences* 50(1): 1-6.
- Yumul, G. P., C. B. Dimalanta, E. J. Marquez and K. L. Queaño. 2009. Onland signatures of the Palawan microcontinental block and Philippine mobile belt collision and crustal growth process: a review. *Journal of Asian Earth Sciences* 34: 610-623.
- Zamoras, L. R. and A. Matsuoka. 2004. Accretion and postaccretion tectonics of the Calamian Islands, North Palawan block, Philippines. *Island Arc* 13: 506-519.
- Zamoras, L. R., M. G. A. Montes, K. L. Queaño, E. J. Marquez, C. B. Dimalanta, J. A. S. Gabo and G. P. Yumul. 2008. Buruanga peninsula and Antique Range: two contrasting terrains in Northwest Panay, Philippines featuring an arc-continent collision zone. *Island Arc* 17: 443-457.
- Zhai, S.-H., H. P. Comes, K. Nakamura, H.-F. Yan, and X.-Y. Qiu. 2012. Late Pleistocene lineage divergence among populations of *Neolitsea sericea* (Lauraceae) across a deep sea-barrier in the Ryukyu Islands. *Journal of Biogeography* 39: 1347-1360.