第20卷 第2期
1996年 6月

水 生 生 物 学 报
ACTA HYDROBIOLOGICA SINICA

Vol.20, No.2
June, 1996

青藏高原动物地理区的地位和东部界线问题*

陈宜瑜　　陈毅峰　　刘焕章

(中国科学院水生生物研究所，武汉　430072)

提　要

本文从历史时空的角度分析了青藏高原地区发生的鱼类区系的变化过程，和高原鱼类区系演化的相对独立性，认为这一鱼类区系的分化直接反映了高原隆升事件，并应当在动物地理区划上得到客观反映，即将青藏高原作为一个独立的区划单元。由于青藏高原的隆升和造成古北区、东洋区分化的第三纪末、第四纪初的全球性气候变冷在时间上相近、波及的范围都巨大，共同促成了欧亚大陆古北区、东洋区和青藏高原区特有类群的分化，作为对这些地史事件反映的青藏高原区、古北区和东洋区，在动物地理区划上应该具有相同的地位。另外，依据高原鱼类的分布范围和青藏高原对非高原鱼类的阻碍作用，讨论了青藏高原的界限及其划分问题。

关键词　青藏高原区，动物地理区划，鱼类区系演化，区划地位，东部界线，高原鱼类

我国动物区系复杂，组成成分特殊，在动物地理学上有着重要的意义。世界动物地理区划在我国如何划分，这历来是动物地理学家感兴趣的一个问题。许多鱼类学家也为此提出了各种观点[1—12]。其中，Berg 将古北区和东洋区(中印区)的分界线划分在辽河下游到云南中部以东和喜马拉雅山以南。Mori 则将此界线划在尼泊尔往东到闽江与台湾的北侧。张春霖并未采用动物地理区划的级别划分，而是将我国的淡水鱼类区域分成黑龙江区、西北高原区、江河平原区、东洋区和怒澜区等五个区。Bănărescu 认为包括黑龙江流域在内的整个东亚都属于东洋区。李思忠也将中国淡水鱼类的分布划为北方区(北方山麓区)、华西区(中亚高山区)、宁蒙区(宁蒙高山区)、华东区(江河平原区)和华南区(岭南山麓区)五个区，并较明确地提出古北区和东洋区的分界线应划在喜马拉雅山脉和南岭山脉。陈宜瑜等和陈景星等则否定了南岭作为两大区在我国中部的分界线，而将此界线移至秦岭山脉。

在涉及青藏高原的区域划分中，Berg 将青藏高原的大部分划至全北区的蒙古亚区中，一小部分(青藏高原东部)划至中印区(东洋区)的中国亚区中，并将其分成蒙古西部、

* 国家自然科学重点基金(39330030)和中国科学院生物分类区系特别支持项目。
1994 年 5 月 16 日收到；1995 年 6 月 26 日修回。

巴尔喀什、塔里木和西藏等四个分区(省),在古北区的青藏高原部分位于塔里木和西藏分区中。Mori 也将青藏高原的大部分划在蒙古亚区内,而将青藏高原东部划在中国亚区的长江上游分区中,这两个亚区均属于古北区。张春霖将青藏高原分别划在西北高原区和怒澜区内。曹文宣等认为 Berg 的蒙古省(蒙古西部分区)应从亚洲高原亚区中分出,另立玛曲省(黄河上游),这样青藏高原被划分在塔里木省、玛曲省和西藏省三个Ⅲ级区划中。伍献文等一方面同意 Mori 将中国—印度区(东洋区)的界线划在南岭的位置上,另一方面还同意 Berg 将古北区的界线划在黑龙江和松花江流域的南边界线上,并认为这两个区域之间是一个混合地带;据此分析他将青藏高原的大部分划在古北区中,一小部分被划在混合地带中的西部山地小区,西藏东边的一小部分划在东洋区的华南小区中。李思忠则将青藏高原全部划在华西区(属古北区)中,包括藏西、青藏和塔里木三个亚区的全部、康藏亚区的大部、以及川西和陇西两个亚区的一部分。

这些研究阐述了不同地区的鱼类区系组成,特别是认识到了古北区和东洋区之间在区系组成上的差异;作为在不同研究阶段的历史总结,无疑为后人进一步认识和发展动物地理学奠定了基础。但受客观因素的制约,这些研究又多从一种总体相似性出发,未能深入探讨这些差异形成的原因,忽视了青藏高原生物区系的特殊性和它在世界生物区系形成过程中的历史时空变化,因而没有给予青藏高原地区以应有的地位。本文分析了历史时空上高原鱼类区系的变化和高原隆升对高原鱼类演化产生的巨大影响,结合造成古北区和东洋区鱼类区系分化的地质事件分析,探讨青藏高原在世界动物地理区划中的地位,并就青藏高原的界限问题进行讨论。

1 青藏高原在动物地理区划中的地位

1.1 历史时空上高原鱼类区系的变化

青藏高原现生的鱼类区系主要由裂腹鱼亚科(Schizothoracinae)和高原鳅属(*Triplophysa*)鱼类组成。对鳅科鱼类的研究表明[13],原始条鳅类在渐新世以前已经出现,在上新世喜马拉雅山脉急剧抬升以前,它们已广泛分布于亚洲大陆。由于青藏高原的逐步隆升,生活于青藏高原及其邻近地区的有鳞条鳅类逐步演化为现今的无鳞条鳅类,如高原鳅属等鱼类。

藏北第三纪晚中新世或早上新世大头近裂腹鱼(*Plesioschizothorax macrocephalus*)的发现和对裂腹鱼类的起源演化研究表明,晚第三纪青藏高原未曾隆起以前,这里与欧亚大陆其它地区一样主要生活的为原始的鲃亚科鱼类[14,15]。自第三纪末期开始的青藏高原的急剧隆升,引起环境条件发生显著的改变,使原来生活于本地区内,适应于温暖气候和湖泊静水环境的鲃亚科中的某一类产生了相应的变化,随着地理或生境上的隔绝,逐步演变为适应于寒冷气候和河川急流环境的原始的裂腹鱼类,并随着高原的进一步隆升而演化成今天的裂腹鱼类。而且,裂腹鱼类形态特征的阶段性分化与分布范围的阶段性和高原的阶段性隆升相吻合[16]。

因此,以裂腹鱼类和高原鳅属鱼类为主体组成的高原鱼类是随着青藏高原的隆升而出现,并随着高原的急剧抬升而特化。高原鱼类的演化是对高原隆升事件的直接反映。

1.2 高原鱼类区系的特殊性

由于适应高原环境，裂腹鱼类和高原鳅属鱼类获得了巨大的发展，特别是在高原腹地，只存在这两个类群的鱼类。曹文宣等对裂腹鱼类的起源演化问题进行了研究，认为分布在高原及其周围的裂腹鱼类有 90 多个种和亚种；其演化一方面表现为纵向上形态特征的特化，另一方面表现为横向上食性的趋异，尽可能地填充高原水生态系统中的各种生态位。高原鳅属鱼类同裂腹鱼类的演化相似，分化有 40 多个种，但高原鳅类更多地适应于小水体生境，在演化与扩散上具有相对的保守性。从总体上看，由于青藏高原的阶梯式隆升，使得高原鱼类在高原地区不断分化，形成了与众不同的鱼类区系。

青藏高原北起昆仑山和祁连山，南到喜马拉雅山，西至喀喇昆仑山，东抵横断山，面积达 220 万 km^2，在地质、地理上占有重要的地位。高原鱼类在高原地区的巨大发展，说明青藏高原为高原鱼类的适应辐射提供了广阔的环境，表明了青藏高原在生物的演化上也占有重要的地位。这一重要地位在动物地理区划上应该得到客观反映。

1.3 青藏高原在动物地理区划中的地位

陈宜瑜等认为划分动物地理区划的关键在于从历史发展的角度正确地分析不同地区的动物区系的差异。每一个客观的动物地理区划单元，都与特定地质年代发生的特殊地质地理活动有着直接的联系。从历史时空上看，由于晚新生代青藏高原的急剧隆升和全球性的气候变冷而产生了东洋区和古北区的分化，在鱼类上表现为出现了适应南方温水急流环境的平鳍鳅科、鮡科和野鲮亚科等鱼类，以及适应北方冷水环境的雅罗鱼——鲤鱼类群和鲑科鱼类。在划分东洋区和古北区的界线时应以这两类鱼类的自然分布为依据。

前面的分析说明，伴随着青藏高原的隆升，高原地区形成了独特的鱼类区系。高原地区在动物地理区划上应作为独立的区划单元。它的形成是对高原隆升事件的直接反映。地质和生物演化的研究表明，青藏高原的隆升和全球性气候变冷几乎是同时发生的，波及的范围都是巨大的。青藏高原的隆升和全球性气候变冷，在欧亚大陆共同促成了古北区、东洋区特有类群的分化，也促成了青藏高原区大范围的特有类群的分化，作为对这些地史事件反映的青藏高原区、古北区和东洋区，在动物地理区划上的地位应当是相等的。即青藏高原区既不属于古北区，也不属于东洋区，而是和它们并列的一个区。

2 青藏高原区的界线

2.1 高原鱼类的分布与青藏高原区的界线

以青藏高原为中心进行演化的鲤科裂腹鱼亚科和鳅科的高原鳅属等适应于高寒环境的鱼类是青藏高原区的典型代表。这些典型代表的自然分布界限或最集中的分布区也正是青藏高原区与东洋区或古北区的真正界线。

曹文宣对我国的裂腹鱼亚科鱼类进行了较为系统的整理，并认为裂腹鱼类被局限在西北以天山山脉、东北以祈连山脉、东以横断山脉、南以喜马拉雅山脉、西南以兴都库什山脉为界的亚洲高原地区[17]。随后，曹文宣等进一步提出现有的裂腹鱼类存在着三种不同的特化等级，而每一个特化等级代表了青藏高原在隆起过程中的一个特定历史阶段。因此，裂腹鱼类的原始种属如裂腹鱼属（*Schizothorax*）及其旁枝扁吻鱼属（*Aspiorhynchus*）等逐渐被排挤到青藏高原的边缘，形成了现代这种裂腹鱼类由高原边缘向高原腹地特化

的分布格局。显然，裂腹鱼类中的特化等级和高度特化等级的种类在很大程度上只限于分布在青藏高原的中心区域，而原始等级则由于其分布在高原的边缘可随高原隆起过程中造成的环境和水系的变迁而扩散。因此，青藏高原区与东洋区或古北区在界线上又呈现出某种过渡的形式。

高原鳅属鱼类有比裂腹鱼属鱼类更广的分布范围，而且在不同高度的高原面上都有分布。高原鳅属鱼类并未随高原隆起过程中海拔高程的变化再进一步演化成更特化的类群，这是因为高原鳅属鱼类主要体现出对小水体生境的适应，并能在间冰期中向北扩散。高原鳅属鱼类以青藏高原为中心的现代分布格局同样也证实了由条鳅亚科的原始类群演化到高原鳅属是与高原隆起直接相关的。

2.2 青藏高原区的东界划分问题

青藏高原区的东界划分虽然存在着无分水岭而难以划分的问题，但我们认为青藏高原东部河流中都普遍存在着高落差的急流河段，它在很大程度上阻碍了不同鱼类区系来源的鱼类之间的相互交替，尤其是稍晚发生的东亚江河平原鱼类向高原的侵入。曹文宣等曾对四川西部甘孜阿坝地区从黄河到金沙江等各河流的鱼类区系来源、分布及其动物地理区划问题进行了探讨，并认为这些河流的上游与中、下游鱼类区系之间存在着不同的来源和生态隔离。裂腹鱼类适应于高寒环境生活，其生存的竞争能力也比较弱，因此，即使它们随水流自上而下通过急流障碍也难以在低海拔江段正常生活；而在中游的少数种类一般也是分布在支流的上部，这种分布格局主要是由于高原隆起过程中的河流袭夺引起的。高落差急流河段最重要的屏障作用在于能有效地阻止分布在中、下游的江汉平原鱼类越过这一障碍扩散到上游。

对于逐步适应高原隆起过程中在高原边缘形成的急流环境生活的一些特化的鮡科鱼类，如原鮡属（*Glyptosternum*）、鮡属（*Euraglanis*）和由鳘属（*Exostoma*）、拟鳘属（*Pseudexostoma*）和异齿鳘属（*Oreoglanis*）等组成的鳘鮡鱼类（Glyptosternoid fishes）具有较强的攀附能力，且能适应低温环境，它们中的一些种类可以存留在高原腹地和南部边缘，并成为高原区系组成的一部分。但由于具有地质历史意义的地学屏障对它影响不大，因此它在动物地理区划上的意义也不如裂腹鱼类和高原鳅属鱼类。

在青藏高原隆起的同时，我国东部还产生了较大范围的构造平原，但东亚季风性气候是在青藏高原隆起到一定高度后才得以形成的。受季风性气候的影响，由河水泛滥、冲积而形成的浅水湖群与江河连成一体，并逐渐形成了东亚特有的江河平原鱼类。然而，与青藏高原的隆升及全球性变冷所波及的范围相比较，受东亚季风性气候影响的江河平原范围较小；江河平原鱼类在形成的时间上也更晚。因而，我们认为江河平原鱼类在动物地理区划上的主要作用在于体现亚区的划分。

2.3 青藏高原区的界线划分

根据裂腹鱼类和高原鳅属鱼类的现有分布，我们认为青藏高原区的南界应划在以喜马拉雅山的南坡，西面包括兴都库什山之东的帕米尔高原的东部，西北边界从天山南脉穿过塔里木盆地与吐鲁番盆地（库鲁克山）至北山，东北由北山折向东南经乌鞘岭至龙羊峡，从龙羊峡界开黄河上游然后经松潘（镇江关）、理县、宝兴、石棉、理塘河口（锦屏山）、虎跳峡、兰坪到泸水，在东南由泸水沿高黎贡山折向西北到雅鲁藏布江的底

杭峡(图 1)。

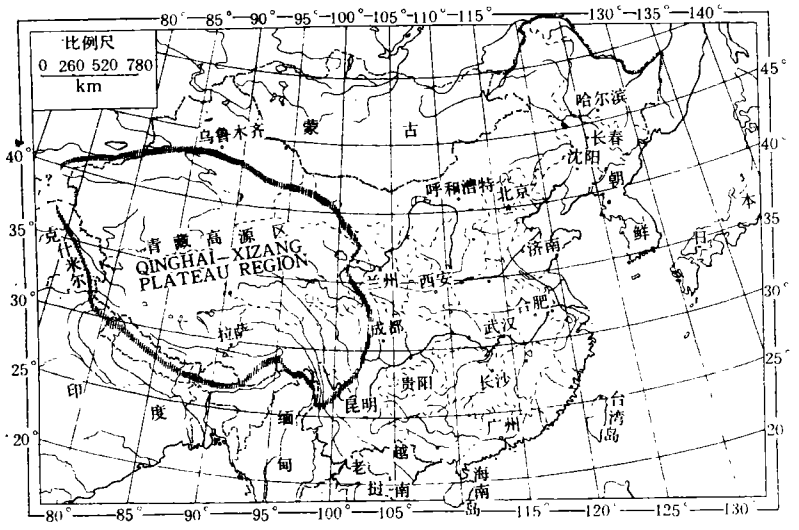


图 1　青藏高原区的范围及界线划分

Fig.1　Range of the Qinghai-Xizang plateau region

青藏区高原鱼类区系组成中包含了 90%以上的裂腹鱼类和 80%以上的高原鳅属鱼类。很显然青藏高原区并不是也不能够完全沿用过去以山脉分水岭来划定界限的作法。就南界来说，雅鲁藏布江在德莫以下切穿喜马拉雅山折向南流，并在此形成了一个高落差的急流河段；因此，青藏区在雅鲁藏布江的界线划在德莫以下的大拐弯处(底杭峡)。在青藏区的西南界、东界和东北界虽然没有喜马拉雅山这种高大山脉被切穿的情况，但在这些界线上的河流都存在着一个高落差的急流河段，如印度河在南格哈特峡，黄河上游在松巴峡至龙羊峡，岷江在松潘附近，青衣江在宝兴、天全附近，大渡河在康定(泸定附近)至石棉，雅砻江在理塘河口的锦屏山，金沙江在虎跳峡，澜沧江在维西至兰坪，怒江在怒山与高黎贡山挟持的河段。这些河流在急流河段的上段和下段形成了明显不同的鱼类区系[18—20]，同时这一不同都体现在青藏高原区、古北区和东洋区的典型代表种类的显著差异上。而被划定在青藏高原区范围内的不同河流中的鱼类区系均由裂腹鱼类和高原鳅属鱼类所组成，相同的属种亦较多。曹文宣等还进一步认为在这一区域内各河流上游之间的鱼类区系差异较同一河流上游与中、下游鱼类区系的差异为小。

位于帕米尔高原东部的塔里木盆地的鱼类区系仅由裂腹鱼类和高原鳅属鱼类所组成，而与其相毗邻的吐鲁番盆地虽然亦有高原鳅属鱼类分布，伊犁河还有裂腹鱼类的分布，但同时它们还有古北区的特有成分如鲌属、雅罗鱼属和鲈属(Perca，伊犁河)的种类分布；因此是属于青藏高原区和古北区的交界地区。

甘肃河西走廊(自北山到乌鞘岭)的鱼类区系组成与塔里木盆地较相似，并与黄河隔离较早[21,22]；因而，黄河中游广泛分布的鲤科雅罗鱼亚科和鮈亚科的种类未能进入这一地区。而自龙羊峡以下的黄河则含有鲶科，鲤科雅罗鱼亚科和鮈亚科的种类，贺兰山及阴山以北的内蒙地区还有九刺鱼属(*Pungitius*)的种类。因此，青藏高原区北部和东北部的界限划在自库鲁克山、经北山、乌鞘岭到龙羊峡以上的黄河上游。

位于秦岭西段与青藏高原区东北缘相接的黄河上游支流洮河及嘉陵江上游支流白龙江也有裂腹鱼类和高原鳅属鱼类的分布，但洮河上游(岷县)又有古北区的种类如北方花鳅(*Cobitis granoci* Randahl)、洛氏鲹(*Phoxinus lagowskii* Dybowski)、瓦氏雅罗鱼(*Leuciscus waleckii* Dybowski)、刺鲃(*Acanthogobio guentheri*)等分布，白龙江上游(文县)还有东洋区或江汉平原鱼类如长薄鳅(*Leptobotia elongata* Bleeker)、红唇薄鳅(*L. rubrilabris* Dabry)、宽鳍鱲(*Zacco platypus* Temminck et Schlege)、倒刺鲃(*Sinibarbus denticulatus*)以及平鳍鳅科的种类分布；同时考虑到白龙江和洮河流程较短，且在鱼类区系组成上呈现出较强的相互渗透，并无明显的高落差急流河段作有效屏障；陈景星等还认为这一区域(白龙江)可能存在着河流的袭夺。因此，我们认为不应将白龙江和洮河的上游划入青藏高原区。很显然洮河上游鱼类区系体现的是青藏区与古北区的过渡，而白龙江体现了青藏高原区与东洋区的过渡。

与青藏高原区东南角相毗邻的两条伊洛瓦底江支流大盈江及龙川江和秦岭西段的洮河及白龙江有类似的情况，但缺乏高原鳅属鱼类，而有较多的鮈科纹胸鮈属和褶鮈属，鲤科野鲮亚科结鱼属(*Tor*)和墨头鱼属(*Garra*)、鲃亚科鲃属(*Danio*)和低线鱲属(*Barilius*)等鱼类分布；因此是东洋区与青藏区的交界地区。根据现有资料分析，伊洛瓦底江在我国境内的另一条支流独龙江(恩梅开江上游)的鱼类区系由裂腹鱼类和个别鳗鮈鱼类所组成，应属于青藏区。

参 考 文 献

[1] Берг д С. Зоогеографические поразпе пния ппя пресновопных рыб Тихоокеанс кояо скпона севернои Азии. Тихоок. Коиит. Акап. СССР, 1933, (3): 49—52.

[2] Беря П С. Рыбы прсных воп СССР и сопр епепгных стран. 1949. III: 1195—1274.

[3] Mori T. Studies on the geographical distribution of freshwater fishes in eastern Asia. Japan (private publication) 1936: 1—88.

[4] Beaufort L F. Zoogeography of land and inland waters. London: Sidgwick & Jackson, 1951: 1—208.

[5] Bănărescu P. Einige Fragen zur Herkunft und Verbreitung der Susswasserfishchfauna der europaischmediterranen Unterregion. *Arch. Hydrobiol.* 1960, **57**(1—2): 16—134.

[6] Bănărescu P. The zoogeographical positions of the East Asian freshwater fish fauna. *Rev. Roum. Biol.*, Ser. Zool, 1972, **17**(5): 315—323.

[7] 曹文宣、伍献文。四川西部甘孜阿坝地区鱼类生物学及渔业问题。水生生物学集刊，1962，(2)：79—110。

[8] 伍献文等。中国鲤科鱼类志(下卷)。上海：上海科学技术出版社，1977：232—733。

[9] 李思忠。中国淡水鱼类的分布区划。北京：科学出版社，1981：1—292。

[10] 陈宜瑜等。珠江的鱼类区系及其动物地理学分析。水生生物学报，1986，**10**(3)：228—232。

[11] 陈景星等。秦岭地区的鱼类区系及其动物地理学特征。鱼类学论文集(第五辑)。1986：65—89。

[12] 张春霖。中国淡水鱼类分布。地理学报，1954，**20**(3)：279—284。

[13] 陈景星等。鳅科鱼类亚科的划分及其宗系发生的相互关系。动物分类学报，1984，**9**(2)：201—208。

[14] 武云飞、陈宜瑜。西藏北部新第三纪的鲤科鱼类化石。古脊椎动物与古人类，1980，**6**(4)：333—348。

[15] 曹文宣等。裂腹鱼类的起源和演化及其与青藏高原隆起的关系。青藏高原隆起的时代、幅度和形式问题。北京：科学出版社，1981：118—130。

[16] 李吉均等。青藏高原隆起的时代幅度和形式的探讨。中国科学，1979，(6)：608—616。

[17] 伍献文等。中国鲤科鱼类志(上卷)。上海：上海科学技术出版社，1964：137—198。

[18] 刘成汉。四川鱼类区系的研究。四川大学学报(自然科学版)，1964，(2)：104—119。

[19] Mirza M R. Freshwater sishes and zoogeography of Pakistan. *Bijdragen lol de Díerkunde*, 1975, **45**: 144—176.

[20] 武云飞、吴翠珍。滇西金沙江段鱼类区系的初步分析。高原生物学集刊，1990，9：63—75。
[21] 冯绳武。民勒绿洲的水系演变。地理学报，1963，29(3)：241—249。
[22] 冯绳武。甘肃河西水系的特征和演变。兰州大学学报(自然科学版)，1981，(1)：123—130。

STUDIES ON THE POSITION OF THE QINGHAI–XIZANG PLATEAU REGION IN ZOOGEOGRAPHIC DIVISIONS AND ITS EASTERN DEMARCATION LINE

Chen Yiyu, Chen Yifeng and Liu Huanzhang

(Institute of Hydrobiology, The Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072)

Abstract

In this paper, from a historically temporal and spatial piont of view, we analysed the process and the uniqueness of the ichthyo–fauna differentiation in Qinghai–Xizang plateau from Tertiary to present, and suggested that the ichthyo–fauna differentiation due to the uplift of the Qinghai–Xizang plateau might have been reflected in zoogeographic divisions (i. e. the Qinghai–Xizang plateau should be considered as an independent unit). The formation of a certain zoogeographical division unit is surely related to a definite event in a given geological period, and the division of Holarctic Region and the Oriental Region is related to the temperature decrease that occurred in the middle stage of Tertiary Period. The formation of the Qinghai–Xizang plateau region is surely related to the uplift of the Qinghai–Xizang plateau. The upheavae of the plateau and the global temperature decrease occurred almost at the same period and might have made certain influences. These hictorical events jointly urged the differentiation of the Eurasia ichthyo–fauna, which led to the division among the Holarctic Region, the Oriental Region and the Qinghai–Xizang Plateau Region. As a Region reflection of those events that happened at the same period, the Holarctic Region, the Oriental Region and the Qinghai–Xizang Plateau Region must have equal positions in zoogeographic divisions. The natural distribution boundary of plateau fishes (i.e.the subfamily Schizothroacinae and the genus *Triplophysa*) formed the demarcation line of the Qinghai– Xizang plateau region. In the eastern part of the plateau region, concerning the cutting of the same river into two parts, the range of the plateau region was also limited in area where Eastern Asiatic or river–plain fishes can not reach.

Key words Qinghai–Xizang plateau region, Zoogeographic divisions, Ichthyo–fauna evolution, Zoogeographic positions, Eastern demarcation line, Plateau fishes.