

DOI: 10.5846/stxb201904160762

谭珂, Pastor L. Malabrigo, 任明迅. 东南亚生物多样性热点地区的形成与演化. 生态学报, 2020, 40(11): 3866-3877.

Tan K, Pastor L. Malabrigo, Ren M X. Origin and evolution of biodiversity hotspots in Southeast Asia. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(11): 3866-3877.

东南亚生物多样性热点地区的形成与演化

谭 珂^{1,2}, Pastor L. Malabrigo³, 任明迅^{1,2,*}

1 海南大学环南海海域生物多样性研究中心, 海口 570228

2 海南大学生态与环境学院, 海口 570228

3 College of Forestry and Natural Resources, University of the Philippines Los Baños, Laguna 4031, Philippines

摘要: 东南亚地处热带, 生物多样性极为丰富, 可分为 4 个热点地区: 印度-缅甸区的中南半岛、巽他区(含马来半岛、婆罗洲、苏门答腊岛)、菲律宾区(菲律宾群岛)、华莱士区(苏拉威西岛、爪哇岛、马鲁古群岛、小巽他群岛等)。中南半岛在泥盆纪便已是欧亚大陆的一部分, 在印度板块撞击欧亚大陆之后受挤压而出; 巽他区来自于冈瓦纳古陆和澳洲古陆; 菲律宾群岛部分来自于劳亚古陆的碎片向南漂移, 部分来自于太平洋西南岛弧的向北迁移; 华莱士区则是劳亚古陆碎片、太平洋西南岛弧以及澳洲古陆北侧碎片的组合。巽他区地处赤道, 常年温湿; 菲律宾区、华莱士区、中南半岛则都受到不同程度的季风气候决定的干湿季变动。地质历史和季风气候影响程度的不同, 奠定了东南亚 4 个生物多样性热点地区的雏形。华莱士区保存有大量的早期被子植物原始类群如睡莲目(Nymphaeales)和木兰藤目(Austrobaileyales), 是现代被子植物起源地和冰期避难所之一。巽他区(婆罗洲)和中南半岛是亚洲热带植物的现代分布中心和“进化前沿”, 是整个东南亚地区重要的种源; 而华莱士区的爪哇岛和小巽他群岛主要是物种迁入和中转的种库。这样的物种形成历史与迁移格局, 塑造了东南亚 4 个生物多样性热点地区物种多样性水平与地理范围的基本格局。巽他区和印度-缅甸区曾在冰期通过陆桥相连, 使得东南亚成为周边植物扩散交汇的一个“十字路口”。但是, 人们对东南亚生物多样性热点地区的物种长距离扩散规律及植物地理学分区仍存在分歧; 东南亚与邻近生物多样性热点地区如新几内亚岛、西高止山脉-斯里兰卡、中国横断山区的历史联系, 还尚待深入解析。利用现代分子生物学技术, 覆盖整个东南亚地区进行全域取样开展代表性类群的物种迁移与生物地理学研究, 有望进一步揭示东南亚生物多样性热点地区的形成过程与演化趋势。

关键词: 马来群岛; 生物地理学; 生物多样性热点地区; 长距离扩散; 物种形成

Origin and evolution of biodiversity hotspots in Southeast Asia

TAN Ke^{1,2}, Pastor L. Malabrigo³, REN Mingxun^{1,2,*}

1 Center for Terrestrial Biodiversity of the South China Sea, Hainan University, Haikou 570228, China

2 College of Ecology and Environment, Hainan University, Haikou 570228, China

3 College of Forestry and Natural Resources, University of the Philippines Los Baños, Laguna 4031, Philippines

Abstract: Southeast Asia has the largest archipelagos and probably has the most complex geological history in the world. The overwhelming monsoon climate further promotes the extremely rich biodiversity in Southwest Asia. A large number of primitive taxa of angiosperms including Austrobaileyales and Nymphaeales were found in this region. Several tropical groups such as *Cyrtandra*, *Aeschynanthus*, and *Begonia* are distributed in Southeast Asia, especially in Borneo Island and Indo-China Peninsula. Thus, Southeast Asia is not only a ‘museum’ of early angiosperms, but also acts as an ‘evolutionary front’ for some tropical taxa. Based on the plant distribution pattern, climate, and geographic history, the whole of Southeast Asia can be divided into four phytogeographic regions, i.e., Indo-China Peninsula (a part of Indo-Burma

基金项目: 海南省创新团队项目(2018CXTD334); 国家自然科学基金项目(31670230, 41871041); 海南省普通高等学校研究生创新科研课题(Hyb2016-06)

收稿日期: 2019-04-16; **网络出版日期:** 2020-03-31

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: renmx@hainanu.edu.cn

hotspot), the Sundaland (including Malay Peninsula, Borneo Island, Sumatra Island and their adjacent islands), the Wallacea (Philippines, Sulawesi Island, Java Island, Lesser Sunda Islands, Moluccas Islands), and the New Guinea. The Wallacea experiences obvious dry-wet seasonal changes in one year due to strong effects of monsoons, while Sundaland and New Guinea are wet for the whole year. Indo-Burma was connected with Sundaland during the glacial periods and acted as a 'land bridge' for plant dispersal in Asia, Australia, and the Pacific. Consequently, Southeast Asia became a crossroad for long-distance dispersal of modern angiosperms. Borneo and Indo-China Peninsula are the evolutionary hotspots for the whole of Southeast Asia and act as 'species source', while the Java Island and Lesser Sunda Islands are mainly 'species pool' as most species on these islands are immigrants from nearby regions. For a better understanding of the species dispersal history and the formation of phytogeographic regions in Southeast Asia, the updated molecular technologies should be used, and the plant taxa should be sampled in the entire distribution range in future studies.

Key Words: Malay archipelago; biogeography; biodiversity hotspot; long-distance dispersal; speciation

东南亚地处热带亚洲,拥有世界最大的群岛(约两万多个岛屿)和季风气候最明显的热带雨林^[1-3]。东南亚的陆地碎片主要来源于冈瓦纳古陆、太平洋板块,经历了剧烈的岛屿漂移与海陆变迁^[4-8]。东南亚生物多样性极其丰富,以约占世界陆地面积 5% 左右的区域分布着全球约 20%—25% 的高等植物^[9-10]。

根据地块历史及植物区系属性的不同,东南亚可分为 4 个不同的生物多样性热点地区^[11]:印度-缅甸区(Indo-Burma)的中南半岛、巽他区(Sundaland)、菲律宾区(Philippines)和华莱士区(Wallacea)(图 1)。东南亚因此成为全球陆地生物多样性热点地区分布最密集的区域^[9-11],并与临近的西高止山-斯里兰卡、中国横断山区两大生物多样性热点地区存在紧密的联系^[12-13]。但是,这 4 个生物多样性热点地区的界线划分、历史联系还存在较大争议^[9-10,14]。

近年来,越来越多的研究发现,东南亚群岛不仅是早期被子植物的发源地与避难所之一^[10],还是触发一些热带植物类群快速分化的“进化前沿”^[14-16],也是物种长距离扩散的一个交汇地^[1,17],深刻影响着全球植物区系的形成与演化。但是,这些因素在东南亚 4 个生物多样性热点地区形成与维持过程中的相对作用,及东南亚生物多样性热点地区对中国热带植物区系来源与演化的影响,还尚未有针对性的深入剖析。

本文首先总结东南亚生物地理学研究的最新研究进展,讨论东南亚地区在保存早期被子植物子遗类群、促进物种分化、沟通植物区系联系方面的作用;之后,结合东南亚地质历史、季风与洋流等,解释东南亚 4 个生物多样性热点地区的形成与维持机制、演化趋势,并分析这些热点地区与中国南部的历史联系及其对中国热带植物区系形成与演化的影响。

1 东南亚生物地理学分区

东南亚群岛 4 个生物多样性热点地区的划分,主要是依据华莱士线(Wallace's line)、赫胥黎线(Huxley's line)以及莱德克线(Lydekker's line)3 条生物区系分界线(图 1)。这 3 条线最早都主要是基于动物区系的研究结果^[1,18-19],对于植物地理区划的适用性存在较大局限^[20]。

从华莱士时代起,爪哇岛都与其临近的苏门答腊岛及婆罗洲(加里曼丹岛)一起归入巽他区^[9,11,21]。但这并不准确,因为以往爪哇岛的生物采集集中在其西部湿润区,缺乏该岛更大面积的中东部季节性干旱区的生物类群数据^[2]。van Welzen 等^[2]根据 7340 种植物(约占东南亚当地物种多样性的 25%)的地理分布格局发现,爪哇岛中东部区域存在着受季风决定的干湿季转换,气候与植物组成都与同受季风影响、植被以耐旱植物为主的华莱士区更加类似^[2,22]。因此,最新的生物地理学研究将爪哇岛划在华莱士区,这使得东南亚生物地理学分区与生物多样性热点地区基本完全吻合^[9](图 1)。

从地质历史上,东南亚生物多样性地理分布格局的关键因素之一是印度板块撞击欧亚大陆以及青藏高原的隆升^[8,23]。东南亚一带是全球季风(monsoon)^[23]最盛行的区域^[3]。亚洲典型季风气候的出现,带来了规律

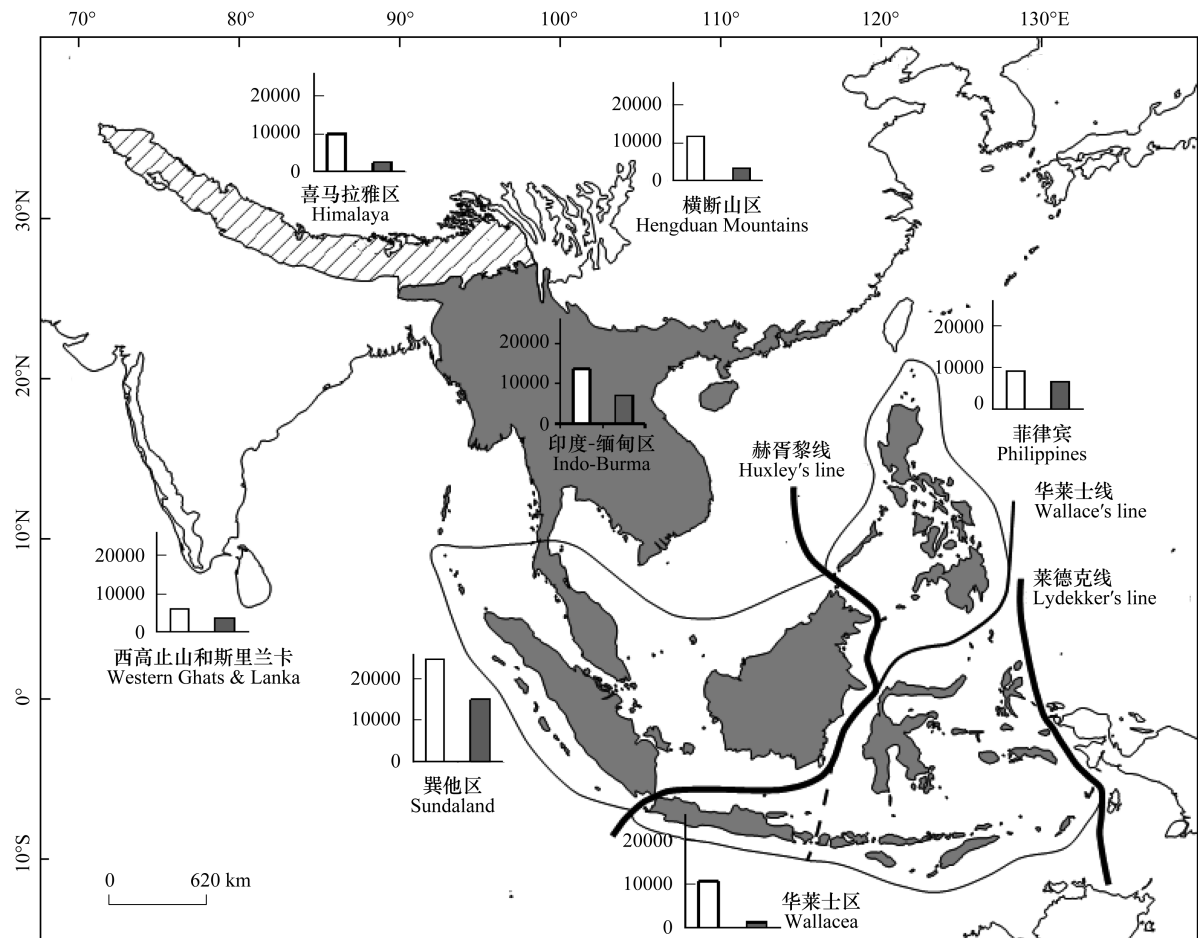


图1 东南亚及临近区域生物多样性热点地区及其物种多样性比较

Fig.1 The biodiversity hotspots and their species diversity in Southeast Asia and nearby regions

柱状图的白色柱是植物物种总数、灰色柱为特有种数。改自 Sodhi 等^[9]和 de Bruyn 等^[15]

性的季节性干湿更替,可能促进了东南亚被子植物的快速分化和扩散^[3]。季风还进一步增强化学风化,降低大气中 CO₂ 的含量,致使全球气温骤降^[23],骤降的气温使南极冰川的扩增、海平面下降,最低下降约 120 m^[8,24],导致东南亚巽他陆架和澳洲陆架大部分区域露出海面,使两个陆架上的岛屿相连(如中南半岛与婆罗洲、新几内亚岛与澳洲大陆相连)。华莱士区则一直有深邃的海沟(望加锡海峡)与周边岛屿相隔^[7,24],塑造了今天东南亚生物地理学格局与生物多样性热点地区的雏形(图1)。

2 东南亚生物多样性热点地区

2.1 印度-缅甸区

主要包括中南半岛、海南岛、云南南部、广西西南部及广东南部沿海(图1、表1),与东南亚群岛、中国横断山区和喜马拉雅区相连。印度-缅甸区地块古老,在泥盆纪(Devonian)早期,即从冈瓦纳大陆分离,成为如今东南亚地体的大陆核心^[5]。滇缅泰马(Sibumasu)地块则于二叠纪(Permian)从冈瓦纳古陆分离,三叠纪(Triassic)与中南半岛-东马来地块缝合^[5]。西缅甸则在石炭纪(Carboniferous)早期便已是东南亚的一部分,三叠纪时期从华夏古陆中的中南半岛地体分离沿着地质断层向西移动至滇缅泰马地体外侧,形成如今的地质格局^[6]。

印度-缅甸区处于亚洲热带季风气候的核心区域,是南亚季风、西北太平洋季风的交汇带^[3],具有非常明

显的热带、亚热带过渡特征和较高的特有比例(表 1)。印度-缅甸区还被认为是东南亚多样性热点地区中主要的进化热点^[15],不仅是龙脑香科(Dipterocarpaceae)、姜科(Zingiberaceae)和兰科(Orchidaceae)植物的多样性与分布中心^[25-26],还是苦苣苔科(Gesneriaceae)、金虎尾科(Malpighiaceae)和秋海棠属(*Begonia*)的分化与特有中心^[3]。

海南岛是这个区域唯一的大型大陆岛,植物约有 4200 种,其中 397 种为海南岛特有种^[25],分布着苦苣苔科两个特有属^[27]。

表 1 东南亚生物多样性热点地区及其基本特征
Table 1 Basic information about biodiversity hotspots of Southeast Asia

生物多样性热点地区 Biodiversity hotspots	主要区域 Mainregions	面积/km ² Area	植物总数 No. of species	特有植物数 No. of endemics	特有率/% Percentage of endemics	文献 References
印度-缅甸区	中南半岛	2308815	13500	7000	52	[2]
Indo-Burma hotspot	海南岛	35400	4200	397	9	[77]
	云南南部	150000	4915	566	12	[78-79]
	广西西南部	98000	3800	418	12	[79-80]
巽他区	马来半岛	132604	2138	276	13	[22]
Sundaland	苏门答腊岛	479513	2068	215	11	[2]
	婆罗洲	739175	2714	989	36	[25]
菲律宾区 Philippines	菲律宾群岛	290235	1846	511	28	[2]
华莱士区 Wallacea	苏拉威西岛	182870	1215	172	14	[22]
	爪哇岛	132474	1347	63	5	[22]
	小巽他群岛	98625	902	46	5	[22]
	马鲁古群岛	63575	937	83	9	[25]

2.2 巽他区

主要包括马来半岛、婆罗洲、苏门答腊岛等^[22],临近东亚大陆和中南半岛。其中,婆罗洲面积最大、植物多样性最高,特有种比率高达 36%(表 1),被认为是整个东南亚地区物种分化的主要进化热点^[15]。龙脑香科(Dipterocarpaceae)、壳斗科(Fagaceae)、猪笼草科(Nepenthaceae)等类群的物种多样性与特有中心位于本区^[22]。

地质历史上,巽他古陆(Sundland)是东南亚陆块的核心,大部分陆地碎片均由冈瓦纳古陆分离而来。东马来地体与中南半岛地体于泥盆纪从冈瓦纳古陆分离,石炭纪(Carboniferous)移动到热带低纬度地区^[5]。侏罗纪时期(Jurassic),婆罗洲西南部、爪哇岛东部以及苏拉威西岛西部等从澳洲古陆分离,于白垩纪(Cretaceous)与巽他古陆缝合^[7]。中新世早期(Early Miocene),婆罗洲中部与北部以及巴拉望浮出水面。第三纪(Paleogene)时,苏拉威西岛从巽他古陆分离,形成深邃的望加锡海峡(Makassar Straits)^[7],成为阻隔苏拉威西岛与婆罗洲物种交换的屏障(图 2,图 3)。

2.3 华莱士区

华莱士区主要由苏拉威西岛、爪哇岛、小巽他群岛、马鲁古群岛等组成,岛屿小而多(图 1,表 1)。最接近西部巽他区的苏拉威西岛分布有 1215 种植物,特有种比例也达 14%;马鲁古群岛的植物特有率也将近 10%,表明这两个地方在历史上有着较高的物种分化速率。爪哇岛植物多样性高于面积更大的苏拉威西岛,但特有种比例仅有 5%,其植物多样性可能主要来自于周边岛屿的迁入,是物种迁移的“种库”^[22]。类似地,小巽他群岛特殊的地理位置也使之主要是物种迁入的种库或踏脚石^[2,22]。因此,本区也可以进一步划为 2 个小区:一个由苏拉威西岛和马鲁古群岛组成,物种以就地分化形成为主、特有种比例较高^[22],可称为“华莱士区北区”;另一个则是包括爪哇岛和小巽他群岛等的“华莱士区南区”,与北区之间存在较大的洋流分割(图 2)。

华莱士区是五加科(Araliaceae)、紫草科(Boraginaceae)、旋花科(Convolvulaceae)、莎草科(Cyperaceae)、

亚,特别是华莱士区有集中分布,临近的大洋洲分布着另一个原始类群无油樟目(Amborellales)。东南亚汇聚了全球最多的原始被子植物类群,在很早就被认为是被子植物的起源地^[31-32],Buerki 等^[10,33]认为,东南亚岛屿至少在侏罗纪末与白垩纪早期(约 150 Ma)促进了早期被子植物的物种分化,并在全球气候剧变的时候保存了大量植物类群,可以认为是现代被子植物的重要起源地与避难所之一。

3.1 五味子科(Schisandraceae)

五味子科隶属于木兰藤目,当今被子植物中最为古老的类群之一。共三属,90 余种(八角科并入该科)分布与东亚、东南亚、北美及热带美洲^[34-35]。该科应起源于 135.8—131.7 Ma^[35-36],最早的化石来自于北美白垩纪时期的花粉^[37],但在中国也发现了白垩纪晚期的叶片化石^[38]。因此该科的起源地点最有可能是北半球的劳亚古陆湿润的中南部地区^[39]。

白垩纪晚期,老冈瓦纳古陆剩余部分逐步破碎,环球暖流向南移动,全球开始变冷;加之青藏高原的隆起,亚洲腹地变得干燥旱化,欧洲、北美及亚洲中部等地的五味子科植物大量灭绝^[39-40]。此时,南中国地块与中南半岛地块已与劳亚古陆融合^[41],使五味子科植物可以南迁“避难”。在这个期间,有一小部分扩散至北美热带地区,导致北美现今仅存的 *Schisandra glabra* 和中国分布的 *S. chinensis* 成为洲际间断分布的原始姐妹类群^[42]。我国华南地区、婆罗洲逐渐在后期成为现代五味子科的物种分化中心和特有中心。

3.2 无患子科(Sapindaceae)

无患子科为现存被子植物中最为古老的类群之一,广布于全球热带、亚热带地区,其中东南亚地区为主要的多样性分布中心之一^[33]。该科最早应起源于白垩纪(约 145 Ma)的劳亚古陆(Laurasia),随后沿着破碎的冈瓦纳古陆扩散至南半球^[33],扩散路线主要有 3 条:欧亚大陆-非洲、非洲-马达加斯加-印度-东南亚、东南亚-澳洲大陆^[33]。

这 3 条扩散事件发生在古新世中期至始新世末期(61.7—33.9 Ma),此时南半球气候温暖非常适合无患子科植物繁衍,导致约 44 Ma 时该科植物得以通过南极洲扩散至南美^[33]。紧接着渐新世初期全球气候急剧变冷,海平面下降使得东南亚更多岛屿露出海面,加之澳洲大陆的向北移动,为无患子科植物向低纬度“避难”打开了更多的通道^[10,33]。随后的漫长岁月,澳洲大陆与东南亚碰撞,无患子科在新几内亚到及澳洲大陆北部一带又逐渐分化出适应热带气候的新物种,成为无患子科现代物种起源中心之一^[33]。因此,东南亚同时扮演着无患子科植物的避难所和现代起源地。

3.3 露兜树科(Pandanaceae)

露兜树科是单子叶植物最为古老的类群之一,约 750 种^[43]。露兜树科有 8 个物种多样性分布中心^[44]:新几内亚岛、新喀里多尼亚、澳大利亚、菲律宾、婆罗洲、中南半岛、马达加斯加、马斯克林群岛(Mascarene),而新几内亚岛分布着该科所有 3 个属,很可能既是露兜树科的起源地,也是避难所^[43-44]。

Gallaher 等^[43]认为,露兜树科可能起源于劳亚古陆(现今的亚洲东部一带),通过长距离扩散到达破碎的冈瓦纳大陆(现今的非洲、澳洲等地)。

4 巽他区和印度-缅甸区是亚洲热带植物主要“进化前沿”

一个生物类群如果在某个特定的区域,具有较高的物种分化速率和特有种比例,即大部分物种为近期分化而来并具有一定的进化潜力,这样的区域可称为该类群的“进化前沿”^[45-47]。东南亚群岛独特的地理位置,不仅是这些古老的被子植物在向赤道扩散的踏脚石,同时,还阻断了物种之间的基因交流,加速了物种的形成和新的适应^[15,48]。为此,东南亚在被子植物早期孑遗和快速分化中起到了至关重要的作用。特别是婆罗洲、中南半岛是中新世早期(约 20 Ma)被子植物和蕨类植物快速分化的一个热点地区^[15],深刻影响了东南亚 4 个生物多样性热点地区的物种组成。

4.1 龙脑香科(Dipterocarpaceae)

龙脑香科是东南亚热带雨林的特征类群和建群种,在东南亚热带雨林生态系统中起着极为关键的作用

用^[49-50]。龙脑香科约起源于早白垩纪的冈瓦纳古陆^[17],与被子植物大规模扩散的时间相似(130—90 Ma)^[51]。龙脑香科植物大约有 16 属 550 种,间断分布于亚洲、非洲和美洲,其中东南亚有着 90% 以上的物种(分布中心在婆罗洲),非洲分布 2 属、美洲 1 属^[52]。

分子系统学研究揭示,龙脑香科植物起源于冈瓦纳古陆的非洲地区,随着冈瓦纳古陆破裂,向美洲和亚洲扩散^[17,40,50,53]。亚洲的龙脑香科植物是在约 90 Ma 通过印度板块带来的^[17]。“印度方舟”在向欧亚大陆运动的时候,阻断了贯穿全球热带地区的暖流,加速了原产地非洲干旱区的扩张,使龙脑香科等喜温湿植物大量灭绝,导致非洲东、北部原有龙脑香科植物的灭绝,仅在非洲刚果河流域的热带雨林残存 2 属^[17,52]。印度方舟在撞击欧亚大陆之前,先与东南亚的苏门答腊岛有着一定时间的接触,龙脑香科植物可能在此时抵达东南亚地区^[17];之后逐渐向北、向东扩散,并最终在婆罗洲形成物种分化中心(25—5 Ma)^[8,17]。随后,全球气温下降,龙脑香科植物跟随着大部分热带植物南撤^[54]。渐新世(Oligocene)海平面下降,各岛屿之间陆地相连,使龙脑香科植物一直向南扩散至东南亚各岛屿^[17,52]。

4.2 浆果苣苔属(*Cyrtandra*)和芒毛苣苔属(*Aeschynanthus*)

浆果苣苔属是苦苣苔亚科中最大的属,约有 800 种,广泛分布于东南亚及太平洋岛屿^[55-56]。浆果苣苔属可能起源于 26 Ma^[58],沿着中南半岛,向东南亚各岛屿扩散^[57],目前的物种分布中心位于婆罗洲、菲律宾和新几内亚^[55,57](图 2)。该属在巽他区和印度-缅甸区(中南半岛)的物种果实坚硬,菲律宾及太平洋岛屿上的物种才是真正的浆果^[58]。这说明,菲律宾与太平洋岛屿的物种很可能来源于具浆果的原始祖先,适应于鸟类的长距离传播,并在太平洋岛屿形成了一个新的多样性分布中心^[48,55]。浆果苣苔属的大规模长距离扩散,可能出现在更新世冰期,这个时候凉爽的山地气候非常适合浆果苣苔属的繁衍,加之海平面下降,各岛屿之间陆地相连,使浆果苣苔属快速扩散至东南亚各岛屿^[57]。

东南亚也是芒毛苣苔属主要的多样性与特有中心。种子附属物的长度和数量为该属植物快速扩散的“关键创新”(key innovation)^[59]。芒毛苣苔属在约 20 Ma 分为两支^[60]:其中一支由中南半岛向印度和巽他群岛扩散,这一支芒毛苣苔属植物种子具发丝状的附属物,以利于在中南半岛四季分明的干燥环境中风媒传播;另一支则由菲律宾向新几内亚和苏拉威西岛扩散(图 4),这一支大部分类群生活在潮湿的热带雨林中,其种子附属物短而简单^[59]。最后,随着华莱士区逐渐靠近巽他陆架,两个支系在婆罗洲发生物种交流^[59],随后的海侵作用加速了物种的隔离与分化^[59],在婆罗洲形成如今的“进化前沿”。类似地,楝科米仔兰属(*Aglaia*)也于 15 Ma 前后,在婆罗洲发生了物种适应分化,形成了该属现代物种分布中心^[61-62]。

4.3 金钩花属(*Pseuduvaria*)

金钩花属约 56 种,均为乔木或灌木,分布于旧世界热带地区^[63]。金钩花属可能起源于中新世晚期(约 8.3 Ma)的巽他大陆^[63],马来半岛和新几内亚岛是该属现代物种分布中心^[64]。该属可能在约 8 Ma 的时候通过东南亚岛屿“岛跳”(island hop)偶然实现了长距离扩散,抵达新几内亚岛^[63]。此时,新几内亚岛正逢中部造山运动,导致极乐鸟半岛至巴布亚新几内亚出现了一条长约 1300 km 山脊^[65],部分山峰海拔超过 5000 m^[66]。为适应环境的急剧变化,金钩花属的传粉综合征与扩散途径均发生了适应性进化,如原来芳香有蜜的浅色花转变为腐臭味无蜜的深色花,以适应喜欢腐臭味的蝇类传粉^[63-64]和果蝠为其传播果实^[67]。因此,金钩花属在新几内亚岛的快速适应分化与中央山脉的剧烈隆升息息相关,最后使新几内亚成为该属植物的“进化前沿”^[63],类似于南美安第斯山脉、中国横断山区的物种形成机制。

4.4 秋海棠属(*Begonia*)

秋海棠属起源于热带非洲,可能通过穿越阿拉伯半岛^[68]、喜马拉雅山脉扩散^[69],在约中新世(18 Ma)抵达亚洲,随后快速扩散至马来西亚^[16]。在从亚洲大陆和西马来西亚扩散至苏拉威西岛这一过程中,秋海棠属至少发生了 6 次独立的长距离扩散事件^[16]。由于上新世和更新世的造山运动与更新世气候及海平面的波动,使秋海棠属的栖息地周期性的隔离与融合,加速了物种的分化^[16]。

秋海棠属植物对石灰岩生境也有着较高的适应专一性^[70],在婆罗洲北部、菲律宾中部、中国西南-中南半

岛北部形成 3 个分布中心^[3],尤以中国西南-中南半岛北部分布中心面积最大、特有属最多^[70]。这些地方以石灰岩地貌为主,在季风和台风带来的周期性强降雨作用下,石灰岩地层被溶蚀形成大面积的峰林、峰丛、洼地与洞穴,导致高度破碎化、异质化的生境,促进了秋海棠属的物种分化^[3,70]。

5 东南亚是植物长距离扩散的“十字路口”

东南亚位于欧亚板块、印度-澳大利亚板块和太平洋菲律宾板块之间,其地质结构错综复杂^[4-7]。早在华莱士时期,人们就发现马来群岛的动物来自于两个世界(亚洲和大洋洲)^[18]。从东南亚 4 个生物多样性热点地区的物种组成与历史联系来看,东南亚更是植物长距离扩散、交汇的一个“十字路口”^[10,33](图 4)。

5.1 由西向东的长距离扩散

早在中新世初期(约 20 Ma),婆罗洲和中南半岛成为东南亚地区物种快速分化的进化热点^[15],这些物种随后向外迁移,使得婆罗洲成为周边地区的主要“种源”^[15,62]。因此,这个时期及随后相当长的阶段,东南亚群岛物种扩散以婆罗洲-中南半岛向苏门答腊岛、菲律宾、爪哇岛、苏拉威西岛乃至新几内亚岛等“由西向东”的方向为主。

东南亚由西向东植物长距离扩散的路线主要有 3 个(图 4):(1)通过冰期中南半岛、马来半岛及婆罗洲和苏门答腊岛之间的出露陆地形成的“陆桥”;(2)由“印度方舟”携带而来,在接触到苏门答腊岛陆架时扩散到苏门答腊岛;(3)季风、洋流或鸟类作用长距离搬运植物繁殖体。

印度板块与欧亚板块相撞的具体时间和过程存在很大争议。可以肯定的是,当这两个板块刚接触时,印度板块与巽他古陆纬度相似,处于相同的湿润气候带,非常适合热带植物的繁衍^[40]。同时在东南亚地区的孢粉植物群(palynofloras)中,还检测到古新世(Paleocene)和始新世早期(Early Eocene)具印度(或冈瓦纳)元素的花粉粒,如榴莲属(*Durio*)、棱柱木属(*Gonystylus*)、荷枫李属(*Beauprea*)、帚灯草科(*Restionaceae*)和柄果木属(*Mischocarpus*)。这也就意味着印度和东南亚之间存在着一条湿润的通道,令这些植物向东扩散至东南亚^[40,54]。Ali 和 Aitchison^[71]猜测,印度板块东南角和巽他古陆的苏门答腊地区可能有过接触,或两者之间在约 55 Ma 存在一些岛屿形成的陆桥^[6-7]。

季风、洋流及鸟类传播作用等可能是影响东南亚岛屿植物地理学格局的最重要环境因素。季风可以使有翅果的植物如龙脑香科、金虎尾科风筝果属(*Hiptage*)与盾翅藤属(*Aspidopterys*)、秋海棠属(*Begonia*)等实现长距离扩散^[3,16],这些植物类群也确实是在东南亚群岛上有着极高的物种多样性与特有种比率。洋流也能促进海漂植物跨越大洋,如水椰子科(*Nypaceae*)的种皮拥有丰厚的纤维质和木栓质结构,使其可以从冈瓦纳古陆的西北部和东部漂洋过海到达今天的东南亚地区^[72]。

露兜树科有着多样的适应长距离传播的果实性状,可能是该科适应进化历史的一个“关键创新”,如澳大利亚的 *Pandanus basedowii* 果实很轻,适应于风媒传播^[73],*Sararang* 和藤露兜树属(*Freycinetia*)果实肥美,依靠动物进行扩散,*Sararang* 和藤露兜树属部分种的果实靠洋流传播^[43]。露兜树科多样化的果实扩散策略,可能是该科植物广泛分布于亚洲、非洲与太平洋岛屿的一个关键因素。楝科米仔兰属(*Aglaia*)^[62]、苦苣苔科浆果苣苔属^[55,57]则可能主要是依靠鸟类对浆果的传播而实现长距离扩散;这两个类群的物种分化中心都位于婆罗洲与中南半岛一带,主要向东扩散至今天的苏拉威西岛、菲律宾群岛及新几内亚岛(图 4)。

5.2 由东向西扩散而来的植物类群

澳洲板块在约 46 Ma 快速向北移动,在约中新世(约 15 Ma)与东南亚板块碰撞。紧接着全球第二次冰期来临,冰期海平面的下降,无疑进一步为澳洲和亚洲植物相互交流提供了更多的通道^[74]。此时,不仅东南亚的植物可以进一步向东扩散至太平洋群岛,而且来自于澳大利亚北部、新几内亚岛的植物也得以向西扩散。

自澳洲扩散至巽他古陆的植物类群可以分为三类。第一类,扩散能力较强的类群,在澳洲板块和菲律宾板块碰撞的初始阶段跨越岛屿扩散,如麻兰属(*Phormium*),木麻黄属(*Casuarina*)和陆均松属(*Dacrydium*)^[40]。

第二类,偶然的机遇跨越望加锡海峡向西扩散,即扩散事件是随机性的,如桃金娘科(约 17 Ma)^[75]、红树林木棉科弯蕊木属(约 14Ma, *Camptostemon*)以及乌毛蕨科的攀爬蕨类 *Stenochlaena milnei*(9 Ma)^[40]。

第三类为山地植物,扩散事件发生在中新世中期和晚期,新几内亚岛和其他岛屿隆升之后,如鸡毛松属(*Dacrycarpus*)中新世中期由澳洲扩散至新几内亚,随后扩散至婆罗洲(上新世中期,约 3.5 Ma),到达苏门答腊的时间不超过 1.6 Ma,最后从苏门答腊迅速扩散至中南半岛^[76]。

位于东南亚东部的几内亚岛受到太平洋暖湿气流直接影响,常年温湿多雨,石灰岩地貌极为发达,是很多植物类群物种快速分化的“进化热点”^[9],也是植物从西到东扩散东南亚地区的一个“策源地”^[2,4]。这里杜鹃花科(Ericaceae)、玉盘桂科(Monimiaceae)、无患子科(Sapindaceae)的特有植物种数超过 1550 种,特有种比例高达 54%^[2,22]。新几内亚岛大部分陆地隆升始于 10 Ma,部分地区始于 5 Ma^[4]。山地的隆升为植物的扩散提供了落脚点,实现了跨越海洋的扩散。如鸡毛松属(*Dacrycarpus*),仅当新几内亚岛隆升之后,才能从澳大利亚扩散至东南亚^[76](图 3)。

6 结语

东南亚是全球极为特殊的生物多样性富集之地,其中的华莱士区是早期被子植物的发源地与“避难所”之一,巽他区特别是婆罗洲、中南半岛是现今亚洲热带类群的主要“进化前沿”,整个东南亚还是周边植物长距离扩散的交汇地。东南亚 4 个生物多样性热点地区的界线划分,与东南亚的地质历史、季风气候、洋流特征以及生物地理学分区基本一致。由于东南亚地质构造复杂、岛屿众多,取样难度大,以往很多研究的采样没有完全覆盖物种分布区。生物多样性热点地区的物种形成机制、相互之间的物种迁移历史等,还存在较大争议。今后的研究需尽可能完整取样,并联系东南亚邻近的生物多样性热点地区如中国横断山区与中南部山区、印度西高止山脉、澳洲北部、新几内亚岛及太平洋岛屿群,开展全域采样和系统研究,利用最新分子生物学研究技术深入揭示东南亚及我国南方植物多样性形成与维持机制,解析东南亚在全球植物区系演化中的作用及我国热带植物的来源与演化趋势。

参考文献(References):

- [1] Lohman D J, de Bruyn M, Page T J, von Rintelen K, Hall R, Ng P K L, Shih H T, Carvalho G R, von Rintelen T. Biogeography of the Indo-Australian Archipelago. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2011, 42: 205-226.
- [2] van Welzen P C, Parnell J A N, Slik J W F. Wallace's line and plant distributions: two or three phytogeographical areas and where to group Java? *Biological Journal of the Linnean Society*, 2011, 103(3): 531-545.
- [3] 姜超, 谭珂, 任明迅. 季风对亚洲热带植物分布格局的影响. *植物生态学报*, 2017, 41(10): 1103-1112.
- [4] Hall R. Cenozoic geological and plate tectonic evolution of SE Asia and the SW Pacific: computer-based reconstructions, model and animations. *Journal of Asian Earth Sciences*, 2002, 20(4): 353-431.
- [5] Hall R. Southeast Asia's changing palaeogeography. *Blumea-Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants*, 2009, 54(1/3): 148-161.
- [6] Hall R. Late Jurassic-Cenozoic reconstructions of the Indonesian region and the Indian Ocean. *Tectonophysics*, 2012, 570-571: 1-41.
- [7] Hall R. The palaeogeography of Sundaland and Wallacea since the Late Jurassic. *Journal of Limnology*, 2013, 72(S2): 1-17.
- [8] 戴璐, Yeok F S. 末次冰期时暴露的巽他大陆架可能被热带稀树草原覆盖吗? *地球科学进展*, 2017, 32(11): 1147-1156.
- [9] Sodhi N S, Koh L P, Brook B W, Ng P K L. Southeast Asian biodiversity: an impending disaster. *Trends in Ecology & Evolution*, 2004, 19(12): 654-660.
- [10] Buerki S, Forest F, Alvarez N. Proto-South-East Asia as a trigger of early angiosperm diversification. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2014, 174(3): 326-333.
- [11] Myers N, Mittermeier R A, Mittermeier C G, da Fonseca G A B, Kent J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 2000, 403(6772): 853-858.
- [12] Royden L H, Burchfiel B C, van der Hilst R D. The Geological Evolution of the Tibetan Plateau. *Science*, 2008, 321(5892): 1054-1058.
- [13] 刘杰, 罗亚皇, 李德铎, 高连明. 青藏高原及毗邻区植物多样性演化与维持机制: 进展及展望. *生物多样性*, 2017, 25(2): 163-174.
- [14] Whittaker R J, Fernández-Palacios J M, Matthews T J, Borregaard M K, Triantis K A. Island biogeography: taking the long view of nature's

- laboratories. *Science*, 2017, 357(6354): eaam8326.
- [15] de Bruyn M, Stelbrink B, Morley R J, Hall R, Carvalho G R, Cannon C H, van den Bergh G, Meijaard E, Metcalfe I, Boitani L, Maiorano L, Shoup R, von Rintelen K. Borneo and Indochina are major evolutionary hotspots for Southeast Asian biodiversity. *Systematic Biology*, 2014, 63(6): 879-901.
- [16] Thomas D C, Hughes M, Phutthai T, Ardi W H, Rajbhandary S, Rubite R, Twyford A D, Richardson J E. West to east dispersal and subsequent rapid diversification of the mega-diverse genus *Begonia* (Begoniaceae) in the Malesian archipelago. *Journal of Biogeography*, 2012, 39(1): 98-113.
- [17] Gunasekara N. Phylogenetic and Molecular Dating Analyses of the Tropical Tree Family Dipterocarpaceae Based on Chloroplast *matK* Nucleotide Sequence Data[D]. Montreal: Concordia University, 2004.
- [18] Wallace A R. The Malay Archipelago: The Land of the Orang-utan and the Bird of Paradise; A Narrative of Travel, with Studies of Man and Nature. London: Macmillan, 1992.
- [19] Esselstyn J A, Oliveros C H, Moyle R G, Peterson A T, McGuire J A, Brown R M. Integrating phylogenetic and taxonomic evidence illuminates complex biogeographic patterns along Huxley's modification of Wallace's Line. *Journal of Biogeography*, 2010, 37(11): 2054-2066.
- [20] George W. Wallace and his line//Whitmore T C, ed. Wallace's Line and Plate Tectonics. Oxford: Clarendon Press, 1981: 3-8.
- [21] Woodruff D S. Neogene marine transgressions, palaeogeography and biogeographic transitions on the Thai-Malay peninsula. *Journal of Biogeography*, 2003, 30(4): 551-567.
- [22] van Welzen P C, Slik J W F. Patterns in species richness and composition of plant families in the Malay Archipelago. *Blumea- Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants*, 2009, 54(1/3): 166-171.
- [23] 潘保田, 李吉均. 青藏高原: 全球气候变化的驱动力与放大器 III. 青藏高原隆起对气候变化的影响. *兰州大学学报: 自然科学版*, 1996, 32(1): 108-115.
- [24] Hantoro W S, Faure H, Djuwansah R, Faure-Denard L, Pirazzoli P A. The Sunda and Sahul continental platform: lost land of the last glacial continent in S.E. Asia. *Quaternary International*, 1995, 29-30: 129-134.
- [25] Tordoff A W, Bezuijen M R, Duckworth J W, Fellowes J R, Koenig K, Pollard E H B, Royo A G. Ecosystem Profile: Indo-Burma Biodiversity Hotspot 2011 Update. Washington DC: Critical Ecosystem Partnership Fund, 2012.
- [26] Mittermeier R A, Gil P R, Hoffman M, Pilgrim J, Brooks T, Mittermeier C G, Lamoreux J, da Fonseca G A B. Hotspots Revisited: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions. 2nd ed. Mexico City, Mexico: CEMEX, 2005.
- [27] Ling S J, Meng Q W, Tang L, Ren M X. Pollination syndromes of Chinese Gesneriaceae: a comparative study between Hainan Island and neighboring regions. *The Botanical Review*, 2017, 83(1): 59-73.
- [28] Hall R. Reconstructing Cenozoic SE Asia//Hall R, Blundell D J, eds. Tectonic evolution of Southeast Asia. Geological Society, London: Special Publications, 1996, 106: 153-184.
- [29] Trung N N, Lee S M, Que B C. Satellite gravity anomalies and their correlation with the major tectonic features in the South China Sea. *Gondwana Research*, 2004, 7(2): 407-424.
- [30] Siler C D, Oaks J R, Welton L J, Linkem C W, Swab J C, Diesmos A C, Brown R M. Did geckos ride the Palawan raft to the Philippines? *Journal of Biogeography*, 2012, 39(7): 1217-1234.
- [31] Bailey I W. Origin of the angiosperms: need for a broadened outlook. *Journal of the Arnold Arboretum*, 1949, 30(1): 64-70.
- [32] Takhtadzhian A L. Flowering Plants: Origin and Dispersal. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1969: 156-163.
- [33] Buerki S, Forest F, Stadler T, Alvarez N. The abrupt climate change at the Eocene-Oligocene boundary and the emergence of South-East Asia triggered the spread of sapindaceous lineages. *Annals of Botany*, 2013, 112(1): 151-160.
- [34] Stevens P F. Angiosperm Phylogeny Website, Version 14. [2019-04-15]. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.
- [35] Luo S X, Zhang L J, Yuan S, Ma Z H, Zhang D X, Renner S S. The largest early-diverging angiosperm family is mostly pollinated by ovipositing insects and so are most surviving lineages of early angiosperms. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2018, 285(1870): 20172365.
- [36] Morris A B, Bell C D, Clayton J W, Judd W S, Soltis D E, Soltis P S. Phylogeny and divergence time estimation in *Illicium* with implications for New World biogeography. *Systematic Botany*, 2007, 32(2): 236-249.
- [37] Chmura C A. Upper Cretaceous (Campanian-Maastrichtian) angiosperm pollen from the western San Joaquin Valley, California, U.S.A. *Palaeontographica Abteilung B*, 1973, 141: 89-171.
- [38] 郭双兴. 松辽盆地晚白垩世植物. *古生物学报*, 1984, 23(1): 85-90.
- [39] 林祁. 八角科植物的地理分布. *热带亚热带植物学报*, 1995, 3(3): 1-11.
- [40] Morley R J. Interplate dispersal paths for megathermal angiosperms. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2003, 6(1/2):

5-20.

- [41] Metcalfe I. Palaeozoic-Mesozoic history of SE Asia. Geological Society, London, Special Publications, 2011, 355(1): 7-35.
- [42] Denk T, Oh I C. Phylogeny of Schisandraceae based on morphological data: evidence from modern plants and the fossil record. *Plant Systematics and Evolution*, 2005, 256(1/4): 113-145.
- [43] Callaher T, Callmander M W, Buerki S, Keeley S C. A long distance dispersal hypothesis for the Pandanaceae and the origins of the *Pandanus tectorius* complex. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2015, 83: 20-32.
- [44] Stone B C. New Guinea Pandanaceae: first approach to ecology and biogeography//Gressitt J L, ed. *Biogeography and Ecology of New Guinea*. Dordrecht: Springer, 1982: 42-42.
- [45] Erwin T L. An evolutionary basis for conservation strategies. *Science*, 1991, 253(5021): 750-752.
- [46] López-Pujol J, Zhang F M, Sun H Q, Ying T S, Ge S. Centres of plant endemism in China: places for survival or for speciation? *Journal of Biogeography*, 2011, 38(7): 1267-1280.
- [47] Ren M X. The upper reaches of the largest river in Southern China as an “evolutionary front” of tropical plants: Evidences from Asia-endemic genus *Hiptage* (Malpighiaceae). *Collectanea Botanica*, 2015, 34: e003.
- [48] Roalson E H, Roberts W R. Distinct processes drive diversification in different clades of Gesneriaceae. *Systematic Biology*, 2016, 65(4): 662-684.
- [49] Appanah S, Turnbull J M. A Review of Dipterocarps: Taxonomy, Ecology and Silviculture. Bogor: Center for International Forestry Research, 1998.
- [50] Yulita K S. Secondary structures of chloroplast *trnL* intron in Dipterocarpaceae and its implication for the phylogenetic reconstruction. *HAYATI Journal of Biosciences*, 2013, 20(1): 31-39.
- [51] Crane P R, Friis E M, Pedersen K R. The origin and early diversification of angiosperms. *Nature*, 1995, 374(6517): 27-33.
- [52] 张金泉, 王兰州. 龙脑香科植物的地理分布. *植物学通报*, 1985, 3(5): 1-8.
- [53] Dutta S, Tripathi S M, Mallick M, Mathews R P, Greenwood P F, Rao M R, Summons R E. Eocene out-of-India dispersal of Asian dipterocarps. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2011, 166(1/2): 63-68.
- [54] Morley R J. Palynological evidence for Tertiary plant dispersals in the SE Asian region in relation to plate tectonics and climate//Hall R, Holloway J D, eds. *Biogeography and geological evolution of SE Asia*. Leiden, The Netherlands: Backbuys Publishers, 1998, 211-234.
- [55] Cronk Q C B, Kiehn M, Wagner W L, Smith J F. Evolution of *Cyrtandra* (Gesneriaceae) in the Pacific Ocean: the origin of a supertramp clade. *American Journal of Botany*, 2005, 92(6): 1017-1024.
- [56] Johnson M A, Clark J R, Wagner W L, McDade L A. A molecular phylogeny of the Pacific clade of *Cyrtandra* (Gesneriaceae) reveals a Fijian origin, recent diversification, and the importance of founder events. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2017, 116: 30-48.
- [57] Atkins H, Preston J, Cronk Q C B. A molecular test of Huxley's line *Cyrtandra* (Gesneriaceae) in Borneo and the Philippines. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2001, 72(1): 143-159.
- [58] Weber A, Skog L E. The Genera of Gesneriaceae. Basic Information with Illustration of Selected Species [2019-04-15]. <http://www.genera-gesneriaceae.at>.
- [59] Denduangboripant J, Mendum M, Cronk Q C B. Evolution in *Aeschynanthus* (Gesneriaceae) inferred from ITS sequences. *Plant Systematics and Evolution*, 2001, 228(3/4): 181-197.
- [60] de Boer A J, Duffels J P. Historical biogeography of the cicadas of Wallacea, New Guinea and the West Pacific: a geotectonic explanation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 1996, 124(1/2): 153-177.
- [61] Muellner A N, Pannell C M, Coleman A, Chase M W. The origin and evolution of Indomalayan, Australasian and Pacific island biotas: insights from *Aglaiaceae* (Meliaceae, Sapindales). *Journal of Biogeography*, 2008, 35(10): 1769-1789.
- [62] Grudinski M, Wanntorp L, Pannell C M, Muellner-Riehl A N. West to east dispersal in a widespread animal-dispersed woody angiosperm genus (*Aglaiaceae*) across the Indo-Australian Archipelago. *Journal of Biogeography*, 2014, 41(6): 1149-1159.
- [63] Su Y C, Saunders R M. Evolutionary divergence times in the Annonaceae: evidence of a late Miocene origin of *Pseuduvaria* in Sundaland with subsequent diversification in New Guinea. *BMC Evolutionary Biology*, 2009, 9: 153.
- [64] Su Y C F, Chaowasku T, Saunders R M K. An extended phylogeny of *Pseuduvaria* (Annonaceae) with descriptions of three new species and a reassessment of the generic status of *Oreomitra*. *Systematic Botany*, 2010, 35(1): 30-39.
- [65] van Ufford A Q, Cloos M. Cenozoic tectonics of New Guinea. *AAPG Bulletin*, 2005, 89(1): 119-140.
- [66] Hill K C, Hall R. Mesozoic-Cenozoic evolution of Australia's New Guinea margin in a west Pacific context//Hillis R R, Müller R D, eds. *Evolution and Dynamics of the Australian Plate*. Sydney: Geological Society of Australia Special Publication 22 and Geological Society of America, 2003: 372.
- [67] Hodgkison R, Balding S T, Zubaid A, Kunz T H. Fruit Bats (Chiroptera: Pteropodidae) as seed dispersers and pollinators in a lowland Malaysian

- rain Forest. *Biotropica*, 2003, 35(4): 491-502.
- [68] Goodall-Copestake W P, Pérez-Espona S, Harris D J, Hollingsworth P M. The early evolution of the mega-diverse genus *Begonia* (Begoniaceae) inferred from organelle DNA phylogenies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2010, 101(2): 243-250.
- [69] Rajbhandary S, Hughes M, Phutthai T, Thomas D C, Shrestha K K. Asian *Begonia*: out of Africa via the Himalayas? *Gardens' Bulletin Singapore*, 2011, 63(1/2): 277-286.
- [70] Chung K F, Leong W C, Rubite R R, Repin R, Kiew R, Liu Y, Peng C I. Phylogenetic analyses of *Begonia* sect. *Coelocentrum* and allied limestone species of China shed light on the evolution of Sino-Vietnamese karst flora. *Botanical Studies*, 2014, 55: 1.
- [71] Ali J R, Aitchison J C. Gondwana to Asia: plate tectonics, paleogeography and the biological connectivity of the Indian sub-continent from the Middle Jurassic through latest Eocene (166-35 Ma). *Earth-Science Reviews*, 2008, 88(3/4): 145-166.
- [72] Krutzsch W. Paleogeography and historical phytogeography (paleoecology) in the Neophyticum. *Plant Systematics and Evolution*, 1989, 162(1/4): 5-61.
- [73] Wright C H. *Pandanus* (*Vinsonia*) Basedowii C. H. Wright [Pandanaeae]. *Bulletin of Miscellaneous Information* (Royal Gardens, Kew), 1930, 4: 158-159.
- [74] Tallis J H. *Plant Community History: Long-Term Changes in Plant Distribution and Diversity*. London: Chapman & Hall, 1991.
- [75] Muller J. Palynological evidence for change in geomorphology, climate and vegetation in the Mio-Pliocene of Malaysia//Ashton P S, Ashton M, eds. *The Quaternary Era in Malaysia*. Hull: Geographical Department, University of Hull, 1972, 13: 6-34.
- [76] van der Kaars W A. Palynological aspects of site 767 in the Celebes Sea//Rangin S E A, von Breymann C, eds. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. College Station, TX: Ocean Drilling Program, 1991, 124: 369-374.
- [77] 杨小波. 海南植物名录. 北京: 科学出版社, 2013.
- [78] 朱华. 云南热带季雨林及其与热带雨林植被的比较. *植物生态学报*, 2011, 35(4): 463-470.
- [79] Zhu H. Geographical elements of seed plants suggest the boundary of the tropical zone in China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2013, 386: 16-22.
- [80] Hou M F, López-Pujol J, Qin H N, Wang L S, Liu Y. Distribution pattern and conservation priorities for vascular plants in Southern China: Guangxi Province as a case study. *Botanical Studies*, 2010, 51(3): 377-386.