

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2018.10032

朱华. 云南植物区系的起源与演化[J]. 植物科学学报, 2018, 36(1): 32~37

Zhu H. Origin and evolution of the flora of Yunnan [J]. *Plant Science Journal*, 2018, 36(1): 32~37

云南植物区系的起源与演化

朱华

(中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303)

摘要: 云南是生物多样性高度富集的地区, 其植物种类占中国植物种类的一半以上, 几乎包含了欧亚大陆的各种主要植被类型, 其错综复杂的生物区系是如何形成与演化的, 这个基本问题目前尚未得到解决。本文结合云南的历史地质事件, 从植物区系地理学研究上对云南植物区系的起源与演化研究进行了介绍。研究发现, 云南植物区系具有一个远古的热带起源背景, 在第三纪热带、亚热带性质的东亚植物区系基础上, 随着喜马拉雅的隆升, 世界性和北温带植物区系成分在北部地区渗透、迅速形成大量物种, 使北部地区演化成为现今以世界性和北温带分布的科、属占优势的温带植物区系; 在南部地区, 因印度支那地质板块向东南亚逃逸, 热带亚洲成分渗透、发展, 演化成为以热带亚洲成分为主的热带植物区系; 云南中部地区第三纪东亚植物区系成分有更多的保持与承袭。对云南南部、中部和北部植物区系系统发育关系(系统发育结构和 β 多样性格局)的研究支持了植物区系地理学上的推论。此外, 思茅-兰坪(印度支那)地质板块自晚始新世以来发生顺时针旋转可能导致了云南西北部与云南东南部一些物种对应分布格局的形成; 云南南部与东南部热带地区的植物区系可能因具有不同的地质背景和演化历程而发生了显著的生物地理分异。在晚第三纪各地质事件的影响下, 云南植物区系在一个热带、亚热带性质的第三纪东亚植物区系基础上发生了歧化, 演化成为现今的南-北、东-西生物地理分异明显的植物区系。

关键词: 植物区系; 生物地理分异; 起源; 演化; 云南

中图分类号: Q948.5

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2018)01-0032-06

Origin and evolution of the flora of Yunnan

Zhu Hua

(Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China)

Abstract: Yunnan is an extremely biodiverse area in southwestern China. It includes more than half of all Chinese plant species and the main vegetation types of Eurasia. However, the origin and evolution of its intricate biota are less known to science. Based on geological events in Yunnan since the Tertiary, we investigated the possible origin and evolution of Yunnan flora from the view of floristic biogeography. It was revealed that the flora of Yunnan might be derived from tropical-subtropical Tertiary flora of East Asia, with later divergence. The northwestern Yunnan flora likely evolved through rapid speciation from families and genera of cosmopolitan and north temperate distribution with uplift of the Himalayas and climatic oscillations after the late Tertiary, while southern Yunnan flora evolved tropical Asian flora by permeation of tropical Asian elements with southeastward extrusion of the Indochina block, with central Yunnan inheriting more elements of Tertiary flora from East Asia. The phylogenetic relationships (phylogenetic structure and β -diversity patterns) of the flora of northern, central, and southern Yunnan supported the deduction suggested from biogeography. The oblique

收稿日期: 2017-10-10。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(41471051, 31170195, 41071040)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (41471051, 31170195, 41071040).

作者简介: 朱华(1960-), 男, 研究员, 主要从事植被与植物区系研究(E-mail: zhuh@xtbg.ac.cn)。

abundance patterns of Yunnan seed plants corresponded well to the clockwise rotation and southeastward extrusion of the Langping-Simao (Indochina) Geoblock caused by the collision of India with Asia. The divergence of the flora of southern and southeastern Yunnan, in which the former was more closely related to Indo-Malaysian flora and the latter was more closely related to Eastern Asian flora, was well supported by the geological history of these regions; that is, the flora of tropical southeastern Yunnan derived from the South China Geoblock, whereas the southern Yunnan flora derived from the Shan-Thai Geoblock.

Key words: Flora; Biogeographical divergence; Origin; Evolution; Yunnan

云南不仅是中国动、植物王国，也是世界上同纬度地区生物多样性最丰富的地区。云南的植物种类占中国植物种类的一半以上，譬如：仅种子植物至少就有 245 科 2140 属 13253 种^[1]。云南的这些植物种类，组成了多种多样的植被类型，被认为在植被的大类型上包含了欧亚大陆的各种主要植被类型，譬如：在云南南部具有组成和结构上与东南亚一样的热带雨林^[2-4]；在云南中部具有东亚的主要植被类型，即亚热带常绿阔叶林、暖温带落叶阔叶林、温带针阔混交林^[5, 6]；在云南北部具有主要由云杉、冷杉及落叶松等树种组成的寒温性针叶林及桦木林等寒温性落叶阔叶林，它们与欧亚高纬度地区的寒温性针叶林和落叶阔叶林在物种组成与结构上很类似；在高山地区具有青藏高原及类似欧亚高纬度地区的高山灌丛、草甸等^[7]；在干热河谷具有与非洲稀树草原类似的植被；还具有古地中海植被的衍生物，各种各样的硬叶常绿阔叶林等。经过吴征镒^[8]、李锡文等^[9]等老一辈科学家的努力，已基本摸清了云南植被和植物区系及其组成，但在这样一个生物多样性高度富集的地区，它的生物区系是如何起源与演化的，这个基本问题目前还没有得到解决，也缺乏深入研究。

综观云南的地质历史，自第三纪以来，云南发生了 3 个主要的地质事件，即随着喜马拉雅的隆升：(1) 云南西北部地区发生了快速抬升，其它地区亦有或多或少的抬升；(2) 印度支那地质板块向东南亚逃逸；(3) 兰坪-思茅地质板块发生了顺时针旋转。显然，这些地质事件影响了云南植物区系和植被的形成与演化。针对云南植物区系是如何起源与演化的问题，我们结合云南的历史地质事件，从植物区系地理学研究上揭示了云南植物区系主体上可能起源于第三纪热带、亚热带性质的东亚植物区系，随着喜马拉雅的隆升，云南西北部地区主要

受到世界性和北温带植物区系成分的渗透并在这一地区发生了大量物种形成，逐渐演化成为现今以世界性和北温带分布的科、属占优势的温带植物区系^[1, 10, 11]；云南南部随着印度支那地质板块向东南亚的逃逸，热带亚洲成分渗入，演化成为以热带亚洲成分为主的热带植物区系^[1, 10, 12, 13]；而兰坪-思茅地质板块发生顺时针旋转可能是导致云南西北部与云南东南部一些物种对应分布格局形成的原因^[14, 15]。笔者结合最新研究成果，对云南植物区系的起源与演化进行介绍，希望为从事云南植物区系与植被研究的学者提供参考。

1 云南植物区系的组成与地理成分

基于 APG III^[16, 17] 对种子植物科的系统分类及对 w³TROPICOS 物种名称 (<http://mobot.mobot.org/W3T/Search/vast.html>) 的校对，我们确定了云南种子植物 245 科 2140 属 13253 种^[1]。含种数最多的科依次是：禾本科 Poaceae(874 种)，菊科 Asteraceae(787)，兰科 Orchidaceae(774)，豆科 Fabaceae(637)，蔷薇科 Rosaceae(460)，唇形科 Lamiaceae(446)，茜草科 Rubiaceae(365)，杜鹃花科 Ericaceae(360)，毛茛科 Ranunculaceae(310)，莎草科 Cyperaceae(273)，伞形科 Apiaceae(250)，大戟科 Euphorbiaceae(226)，报春花科 Primulaceae(221)，樟科 Lauraceae(205)，龙胆科 Gentianaceae(202)。与地区植物区系组成的常规一样，这些含种数最多的科大部分都为世界分布的大科。

在具体地理成分上（不计世界分布科），云南植物区系中热带分布科占总科数的 52.7%，比例最高，其中泛热带分布科占总科数的 34.4%，如爵床科 Acanthaceae、漆树科 Anacardiaceae、番荔枝科 Annonaceae、夹竹桃科 Apocynaceae、

天南星科 Araceae、棕榈科 Arecaceae、藤黄科 Clusiaceae、使君子科 Combretaceae、茶茱萸科 Icacinaceae 等。北温带分布科占总科数的 12.5%，居第二，如五福花科 Adoxaceae、桦木科 Betulaceae、忍冬科 Caprifoliaceae、山茱萸科 Cornaceae、壳斗科 Fagaceae、金缕梅科 Hamamelidaceae、列当科 Orobanchaceae、杨柳科 Salicaceae。云南植物区系中还包括 12 个热带亚洲分布科，如隐翼科 Crypteroniaceae、鼠刺科 Escalloniaceae、粘木科 Ixonanthaceae、五膜草科 Pentaphragmataceae、五列木科 Pentaphylacaceae、清风藤科 Sabiaceae、肋果茶科 Sladeniaceae 等；有 8 个东亚分布科，如连香树科 Cercidiphyllaceae、星叶科 Circaeasteraceae、十齿花科 Dipentodontaceae、领春木科 Eupteleaceae、旌节花科 Stachyuraceae、水青树科 Tetracentraceae 等。地理成分构成显示，云南植物区系具有一个远古的热带起源背景（热带分布科占总科数的 52.7%，比例最高）。

在属水平上，热带分布属占总属数的 57.4%，比例也最高，其中热带亚洲分布属占总属数的 22.2%，在各地理成分中比例居首；其次是泛热带分布属，占 14.5%。温带分布属占总属数的 33%，以北温带分布属比例最多，占总属数的 10.9%；其次是东亚分布属，占 9.9%（它们在所有分布区类型中所占比例分别排第三和第四）。

2 云南植物区系的生物地理分异

由于从东南部最低海拔 76 m 上升到西北部 6740 m，云南基本上是一个大的山体，在相对短的距离内发生了海拔的巨大变化，直接导致其植物区系和植被明显分异。

云南南部植物区系中热带成分占总属数的 78.3%，其中，又以热带亚洲分布属比例最高，占总属数的 30.19%，显示了其热带亚洲植物区系的性质^[12]。与大陆东南亚和马来西亚植物区系的比较也揭示了云南热带植物区系与它们具有共同的优势植物科组成，在科水平上的类似性高达 80%，在属水平上的类似性达 64% 以上，显然它们为同样性质的植物区系，支持云南热带植物区系隶属于 Takhtajan^[18] 建议的古热带植物区的印度-马来西亚亚区，或吴征镒等^[19] 建议的古热带植物区的马来

西亚亚区植物区系分区观点^[12]。同样，云南的热带雨林具有与赤道低地热带雨林几乎一样的群落结构、生态外貌特征和物种多样性，是真正热带雨林的一种类型。在植物区系组成上，云南热带雨林中有 80% 的科、94% 的属和大于 90% 的种为热带分布成分，其中约 38% 的属和 74% 的种为热带亚洲成分。云南的热带雨林中含属种较多的优势科和重要值较大的科的组成及其在群落中的地位也与东南亚热带雨林相似，证明了云南的热带雨林和其植物区系均为东南亚热带雨林和植物区系的一部分^[2]。结合云南南部及邻接地区的地质历史和古植被研究，我们认为云南南部地区在第三纪曾有广泛的干旱气候存在，我们推测云南南部的热带雨林植被是在晚第三纪甚至第四纪随东亚季风气候的形成才发展起来的^[13]。

对云南西北部植物区系的研究揭示了世界和北温带分布的科和属随晚第三纪喜马拉雅隆升及气候波动在该地区发生了迅速的物种形成，使该地区植物区系演化成为一个温带性质的植物区系。通过与中国中南部和东南部同纬度地区植物区系进行比较，也发现云南西北部植物区系具有与它们接近的科和属组成，但种的组成差异明显，这也意味着云南西北部和中国中南、东南部地区起源于共同的热带、亚热带性质的第三纪东亚植物区系，在晚第三纪随着喜马拉雅的快速隆升，云南西北部的植物区系发生了迅速的物种分化和多样化，演化形成了现今温带性质的植物区系^[11]。

横断山-青海-西藏地区的亲缘地理学研究均发现喜马拉雅隆升和气候波动导致了物种形成和多样化，我们对云南西北部的研究结果与之一致，植物区系的宏观进化很好地被物种微观进化所支持。

通过比较云南北部、中部和南部植物区系的组成和其地理成分，我们发现它们在植物科的组成上有大的类似性，但在属和种上，云南北部与南部区别明显。云南北部的植物区系以世界性和北温带分布的科和属占优势，并且北温带分布属比例最高，而云南南部的植物区系则以热带分布的科和属为主，并以热带亚洲分布属占优势。这些特点均支持云南植物区系可能起源于第三纪热带、亚热带性质的东亚植物区系，随着喜马拉雅的隆升，云南北部地区主要受到世界性和北温带植物区系成分的渗透并在这一地区形成大量物种，演化成为现今以世界

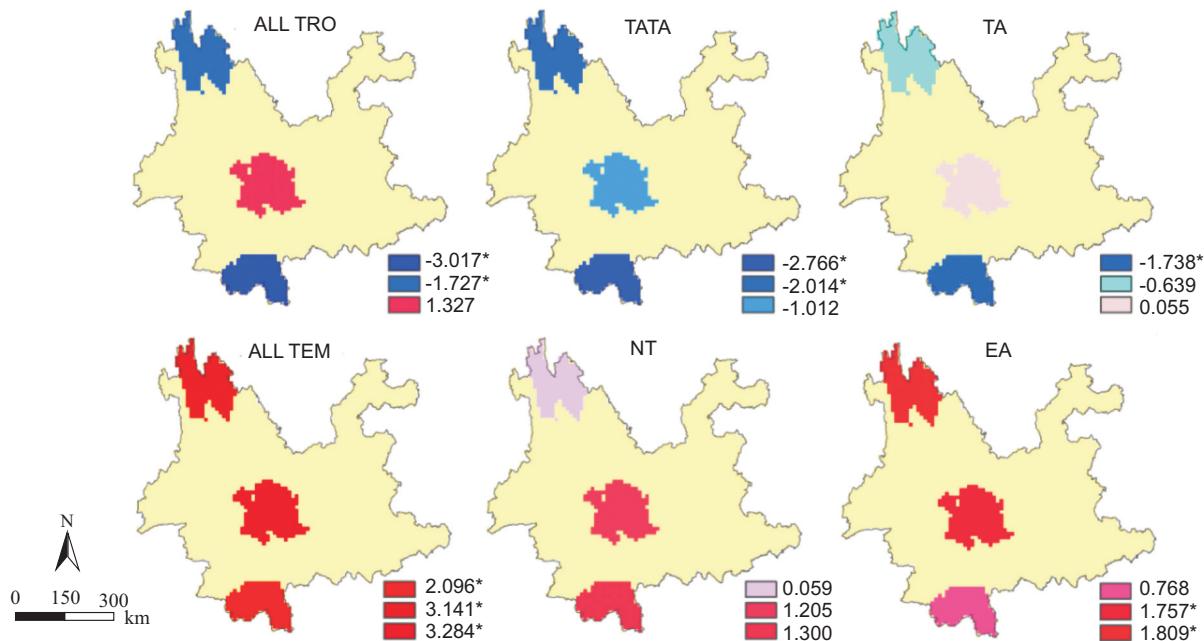
性和北温带分布科和属占优势的温带植物区系，而云南南部随着印度支那地质板块向东南亚的逃逸，热带亚洲成分渗入，演化成为以热带亚洲成分为主的热带植物区系^[1, 10]。

云南植物区系不仅发生了明显的南-北植物地理分异，在云南西南部、南部与东南部也有植物地理分异。云南东南部的植物区系，虽然仍以热带成分占优势，并也以热带亚洲成分比例最高，但它有数相对丰富的亚热带、温带科，如：木兰科 Magnoliaceae、山茶科 Theaceae、山茱萸科 Cornaceae、山矾科 Symplocaceae、忍冬科 Caprifoliaceae、冬青科 Aquifoliaceae 等，以及一些东亚和喜马拉雅的特征科，如：岩梅科 Diapensiaceae、十齿花科 Dipentodontaceae、领春木科 Eupteleaceae、茶藨子科 Grossulariaceae 和鞘柄木科 Toricelliaceae，显示了它与东亚植物区系渊源上的联系^[20]。云南南部的植物区系则显示出明显的热带亚洲亲缘，特别是缺乏上述的东亚和喜马拉雅特征科。云南南部植物区系中有 237 个属在云南东南部热带地区并没有见到。云南东南部热带植物区系中有 349 个属未见于云南南部，包括 57 个东亚分布属、53 个北温带分布属、22 个中国特有分布属及 17 个东亚-北美间断分布属。云南南部与东南

部热带地区具有类似的热带季风气候、热带雨林植被，它们在植物区系分区上均被归为古热带植物区系，但上述这些不同点显示了它们可能具有不同的起源背景和历程，因此我们提出在它们之间存在生物地理界线^[21, 22]。

3 云南植物区系的系统发育结构与多样性支持其生物地理分异

为了验证从植物区系地理学研究上获得的云南植物区系起源与演化的推论，我们从云南南部、中部和西北部植物区系组成上进一步分析了它们的系统发育关系（系统发育结构和 β 多样性格局），发现云南南部植物区系的系统发育格局基本上是分散的，特别是热带亚洲分布和热带亚洲至热带澳洲分布属的净亲缘关系（NRI）较分散（图 1），但在末端分支上最近亲缘关系（NTI）呈现出局部聚集（图 2），这显示出这些地理成分可能是随着印度支那板块向东南方向逃逸，它们逐渐地、分散式地由热带亚洲植物区系迁移、就地进化而演化形成，演化时间相对较短。云南北部的植物区系组成总体上表现出显著的聚集结构（在净亲缘关系和最近亲缘关系上均如此），特别明显的是温带分布属，说明有大量近亲物种的存在和演化，反映了随喜马拉雅-



ALL TRO: Tropical genera in all (热带分布属); TATA: Genera with tropical Asian to Australian distribution (热带亚洲至热带澳洲分布属); TA: Genera with tropical Asian distribution (热带亚洲分布属); ALL TEM: Temperate genera in all (温带分布属); NT: Genera with north temperate distribution (北温带分布属); EA: Genera with east Asian distribution (东亚分布属). Same below (下同).

图 1 云南南部、中部和北部植物区系属的净亲缘关系

Fig. 1 Net relatedness index (NRI) of the southern, central, and northern flora of Yunnan at the generic level

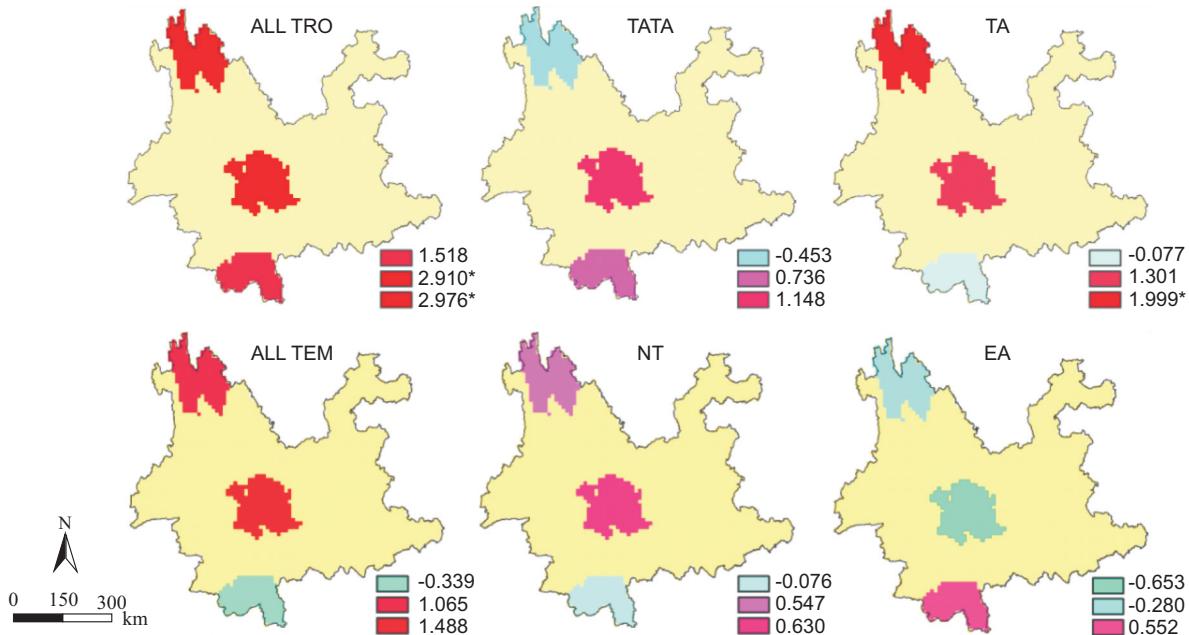


图2 云南南部、中部和北部植物区系属的最近亲缘关系

Fig. 2 Nearest taxon index (*NTI*) of the southern, central, and northern flora of Yunnan at the generic level

青藏高原的快速抬升，促使西北部大量新生物种快速就地进化。云南南部、中部和北部植物区系之间热带成分具有更高的系统发育相似性和更小的最近系统发育距离，反映出这3个地区的现代植物区系在喜马拉雅快速抬升前可能具有相同的植物区系起源背景。这些研究结果支持了植物区系地理学研究上提出的推论^[23]。

4 地质历史影响了云南植物区系的形成和演化

自第三纪以来，发生的喜马拉雅的隆升、印度支那地质板块向东南亚逃逸以及兰坪-思茅地质板块的顺时针旋转，影响了云南植物区系的形成与演化。云南植物区系可能来自于一个热带、亚热带性质的主要由泛热带、古热带、北温带、东亚及东亚-北美间断分布成分构成的第三纪东亚植物区系，后来在晚第三纪各地质事件的影响下发生了歧化，很大程度地增加了热带亚洲、旧世界温带、东亚和中国特有成分，演化成为现今的南-北、东-西明显生物地理分异的植物区系。

也就是说，在热带、亚热带性质的第三纪东亚植物区系的基础上，云南北部的植物区系随喜马拉雅-青藏高原的快速抬升和气候波动，大量物种快速形成，演化为现今的以世界性和北温带分布科、

属占优势的温带植物区系；而云南南部随着印度支那地质板块向东南亚的逃逸，热带亚洲成分渗入，演化成为以热带亚洲成分为主的热带植物区系；云南中部的植物区系中东亚植物区系成分有更多的保持与承袭。

云南西北部与云南东南部具有一些特别的共同优势科属，在一定程度上印证了在喜马拉雅隆升过程中发生的思茅-兰坪地质板块顺时针旋转，也就是云南西北部和西藏东南部向北移动、而云南东南部相应发生了南移，形成了一些云南西北部与云南东南部物种的对应演化和分布格局^[14, 15]。另一方面，云南南部和云南东南部热带亚洲成分比例最高，可能是随印度支那板块向东南逃逸，其植物区系演化受到热带亚洲植物区系的直接影响^[12, 13]，但云南南部与东南部之间在优势科属上存在较多差异，其原因可能是云南南部与东南部具有不同的地质历史，在它们之间存在一条明显的历史生物地理线^[21, 22]。

我们前期研究也揭示，云南植物区系中热带亚洲植物地理成分具有十分异常的分布格局，它们在云南西南部、西部可以分布到较高纬度的地区，例如可以到达西北部的怒江上游及独龙江区域(28.25° N, 98.33° E)，而在云南东南部达到北纬 24° 时，在地区植物区系中所占的比例很小。从

思茅-兰坪地质板块自晚始新世以来发生了顺时针旋转(约30°)这一地质事件可以解释云南植物区系中热带亚洲植物地理成分的分布格局^[15]。

参考文献：

- [1] Zhu H. A biogeographical comparison between Yunnan, southwest China, and Taiwan, southeast China, with implications for the evolutionary history of the east Asian flora [J]. *Ann Mo Bot Gard*, 2016, 101: 750–771.
- [2] Zhu H. Ecological and biogeographical studies on the tropical rain forest of south Yunnan, SW China with a special reference to its relation with rain forests of tropical Asia [J]. *J Biogeogr*, 1997, 24: 647–662.
- [3] 朱华. 云南热带季雨林及其与热带雨林植被的比较 [J]. 植物生态学报, 2011, 35(4): 463–47.
- Zhu H. Tropical monsoon forest in Yunnan with comparison to the tropical rain forest [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(4): 463–470.
- [4] 朱华, 王洪, 李保贵, 周仕顺, 张建侯. 西双版纳森林植被研究 [J]. 植物科学学报, 2015, 33(5): 641–726.
- Zhu H, Wang H, Li BG, Zhou SS, Zhang JH. Studies on the forest vegetation of Xishuangbanna [J]. *Plant Science Journal*, 2015, 33(5): 641–726.
- [5] 朱华, 阎丽春. 云南哀牢山种子植物 [M]. 昆明: 云南科技出版社, 2009: 1–731.
- [6] Zhu H, Chai Y, Zhou SS, Yan LC, Shi JP, Yang GP. Combined community ecology and floristics, a synthetic study on the upper montane evergreen broad-leaved forests in Yunnan, southwestern China [J]. *Plant Diversity*, 2016, 38: 295–302.
- [7] 朱华. 解读自然——云南三江并流地区地质奇观与植被地理 [M]. 北京: 科学出版社, 2009: 1–155.
- [8] 吴征镒主编. 云南植被 [M]. 北京: 科学出版社, 1987: 164–192.
- [9] Li XW, Walker D. The plant geography of Yunnan Province, southwest China [J]. *J Biogeogr*, 1986, 13: 367–397.
- [10] Zhu H. Biogeographical divergence of the flora of Yunnan, southwestern China initiated by the uplift of Himalaya and extrusion of Indochina block [J]. *PLoS One*, 2012, 7(9): e45601.
- [11] Zhu H. Biogeography of Shangri-La flora in southwestern China [J]. *Phytotaxa*, 2015, 203(3): 231–244.
- [12] Zhu H. The tropical flora of southern Yunnan, China, and its biogeographical affinities [J]. *Ann Mo Bot Gard*, 2008a, 95: 661–680.
- [13] Zhu H. Advances in biogeography of the tropical rainforest in southern Yunnan, southwestern China [J]. *Trop Conserv Sci*, 2008, 1: 34–42.
- [14] 朱华, 阎丽春. 再论“田中线”和“滇西-滇东南”生态地理(生物地理)对角线”的真实性和意义 [J]. 地球科学进展, 2003, 18(6): 871–877.
- Zhu H, Yan LC. Notes on the realities and significances of the “Tanaka line” and the “Ecogeographical diagonal line” in Yunnan [J]. *Advance in Earth Sciences*, 2003, 18(6): 871–877.
- [15] Zhu H. Geographical patterns of Yunnan seed plants may be influenced by the clockwise rotation of the Simao-Indochina geoblock [J]. *Front Earth Sci*, 2015, 3: 53.
- [16] Chase MW, Reveal JL. A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III [J]. *Bot Linn Soc*, 2009, 161: 122–127.
- [17] The Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III [J]. *Bot J Linn Soc*, 2009, 161: 105–121.
- [18] Takhtajan Y. Floristic Region of the World [M]. Leningrad Branch: Soviet Sciences Press, 1986.
- [19] Wu ZY, Wu SG. A proposal for a new floristic kingdom (realm) — the E. Asiatic Kingdom, its delineation and characteristics [C]// Zhang AL, Wu SG eds. *Floristic Characteristics and Diversity of East Asian Plants*. Beijing: China Higher Education Press, Berlin: Springer-Verlag, 1996: 3–42.
- [20] Zhu H, Yan LC. Biogeographical affinities of the flora of southeastern Yunnan, China [J]. *Bot Stud*, 2009, 50(4): 467–475.
- [21] 朱华. 云南一条新的生物地理线 [J]. 地球科学进展, 2011, 26(9): 916–925.
- Zhu H. A new biogeographical line between south Yunnan and southeast Yunnan [J]. *Advance in Earth Science*, 2011, 26(9): 916–925.
- [22] Zhu H. The floras of southern and tropical southeastern Yunnan have been shaped by divergent geological histories [J]. *PLoS ONE*, 2013, 8(5): e64213.
- [23] Liu SY, Zhu H, Yang J. A phylogenetic perspective on biogeographical divergence of the flora in Yunnan, southwestern China [J]. *Sci Rep-UK*, 2017, 7: 43032.