



云南热带雨林:特征、生物地理起源与演化

朱华

引用本文:

朱华. 云南热带雨林:特征、生物地理起源与演化[J]. 热带亚热带植物学报, 2022, 30(4): 575–591.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4536>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

六盘水娘娘山国家湿地公园的苔藓植物区系特点

Bryoflora Characteristics in Niangniang Mountain National Wetland Park, Liupanshui, Guizhou

热带亚热带植物学报. 2022, 30(1): 111–124 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4414>

云南罗平多依河景区苔藓植物区系研究

Bryoflora of Duoyihe Scenic Spot in Luoping County, Yunnan Province

热带亚热带植物学报. 2015(1): 89–98 <https://doi.org/10.11926/j.issn.1005-3395.2015.01.013>

云南罗平多依河景区苔藓植物区系研究

Bryoflora of Duoyihe Scenic Spot in Luoping County, Yunnan Province

热带亚热带植物学报. 2015, 23(1): 89–98 <https://doi.org/10.11926/j.issn.1005-3395.2015.01.013>

横县野生种子植物区系及与附近地区的比较研究

Flora Characteristics of Wild Seed Plants in Hengxian County and Its Comparison with Neighboring Areas

热带亚热带植物学报. 2020, 28(6): 615–623 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4163>

广西武鸣县种子植物区系研究

Study on the Flora Characteristics of Seed Plants in Wuming County, Guangxi

热带亚热带植物学报. 2022, 30(3): 367–376 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4446>

向下翻页，浏览PDF全文

云南热带雨林：特征、生物地理起源与演化

朱华

(中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 勐腊 666303)

摘要: 云南热带雨林具有与东南亚低地热带雨林类似的群落结构、生态外貌特征和物种多样性, 是亚洲热带雨林的一个类型。它的植物区系组成中有 90% 的属和多于 80% 的种为热带分布成分, 其中约 40% 的属和 70% 的种为热带亚洲分布型, 它含属种较多的优势科和在群落中重要值较大的科也与亚洲热带雨林相似, 是亚洲热带雨林和植物区系的热带北缘类型。云南西南部、南部与东南部的热带雨林在群落结构和生态外貌上类似, 但在南部与东南部之间有明显的植物区系分异, 它们经历了不同的起源背景和演化历程。云南的热带雨林在很大程度上由西南季风维持。喜马拉雅隆升导致西南季风气候形成和加强, 在云南热带局部地区产生了湿润气候, 发育了热带雨林植被。现在的云南热带雨林里或其分布地区有落叶物种或热带落叶林存在, 这不仅是季节性气候的影响, 推测在晚第三纪或第四纪更新世云南热带地区曾经历了干旱气候。云南热带雨林的分布主要受制于局部生境, 并非地区性气候条件。

关键词: 热带雨林; 生态外貌; 物种多样性; 生物地理; 起源与演化; 中国西南

doi: 10.11926/jtsb.4536

Tropical Rain Forest of Yunnan (Southwestern China): Characteristics, Biogeographical Origin and Evolution

ZHU Hua

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

Abstract: The tropical rain forest (TRF) in Yunnan is similar to the rain forest of tropical Asia in floristic composition, forest profile, physiognomy and species richness, and is a particular type of the latter. It occurs at the northern margin of tropical Asia and is affected not only by the seasonal dryness of the monsoon climate, but also by the low temperature found at the relatively higher latitude and altitude. The flora of the TRF of Yunnan consists mainly of tropical floristic elements, which contribute more than 90% at the generic level and more than 80% at the specific level to its total flora. The dominant geographical elements are the tropical Asian distribution, which contributes about 40% of the genera and 70% of the species. Most of the dominant families, in terms of both numbers of species and tree importance values, are also similar to the Indo-Malesian rain forests. The formations of the TRF show clear floristic divergences between southwestern, southern and southeastern Yunnan because of the different floristic origins and evolutionary histories of these regions, although they are similar in ecological and physiognomic features. The TRF of Yunnan is maintained by the southwestern Asian monsoon. Uplift of the Himalayas triggered and strengthened the southwestern Asian monsoon climate, which created local wet habitats in tropical areas of Yunnan, and the tropical rain forest occurred locally. Based on the geological history and the palaeobotanical research in tropical Yunnan and adjacent regions, we suggest that a much drier climate prevailed in the later Tertiary or Quaternary periods, because there are drought-tolerant deciduous trees in the TRF and

收稿日期: 2021-09-26

接受日期: 2021-12-08

基金项目: 国家自然科学基金项目(41471051, 31170195, 41071040, 31970223)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 41471051, 31170195, 41071040, 31970223).

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

deciduous forests in the same areas as the TRF. The present TRF in Yunnan is an ecotone between tropical lowland and montane forests, and controlled mainly by local habitat factors.

Key words: Tropical rain forest; Physiognomy; Biodiversity; Biogeography; Origin and evolution; Southwestern China

中国的热带地区主要分布在西藏东南部, 云南、广西、台湾的南部和海南岛, 这些地区均属于热带亚洲的北部边缘, 但具有最大面积低地热带雨林的地区主要在云南南部^[1-2]。云南南部是一个位于大陆东南亚热带北缘、横断山系末端的山地区, 热带气候区域通常在海拔 900 m 以下, 北纬 21°01'~25°的低山、盆地和沟谷。在这些区域, 特别是沟谷和低山, 具有东南亚类型的热带雨林发育。

与世界主要的热带雨林分布地区相比, 云南的热带地区已位于热带北缘, 有相对较低的年均温 (21 °C ~22 °C) 和年均降雨量 (1 500~2 000 mm)。长期以来, 仍有一些生态学家和地理学家认为云南没有真正的热带雨林, 认为如果有热带雨林的话, 它应可能是一种在很多方面与真正热带雨林相区别的亚热带雨林类型^[3]。云南的热带雨林虽自 1939 年王启无^[4]有所提及, 20 世纪 50—60 年代中国科学院、云南大学、中苏联合考察等做了大量调查研究工作, 初步肯定了云南南部具有生物地理意义上的真正热带雨林^[5]和热带植物区系^[6], 但仍认为它们是一种与印度、马来西亚的热带雨林不同的类型。直到 1974 年, 龙脑香科植物望天树 (*Parashorea chinensis*) 在云南勐腊县被发现^[7], 中国云南具有东南亚类型的热带雨林这一事实才被国际上普遍接受^[8-10], 充分肯定了在中国云南具有热带亚洲植物区系亲缘的印度、马来西亚类型的热带雨林^[11-27]。

对于云南热带雨林, 已从植物区系组成、物种多样性、群落生态学、物种空间分布格局、生物地理、片断化及引发的生物多样性和生态变化等方面进行了研究和阐明^[28-43], 但对云南热带雨林的起源与演化, 则很少有研究, 这是本文聚焦的主要问题。喜马拉雅隆升、季风气候形成以及相伴随的各种地质事件, 明显影响了云南植被, 包括其热带雨林的起源与演化^[44-50]。古植物学研究的发现对阐明云南植被的起源与演化、来龙去脉提供了重要依据和线索。根据积累的资料和各方面的研究成果, 本文拟从群落生态学、植物区系地理学及其他相关的多学科的研究结果, 对云南热带雨林的群落组成与结构、物种多样性、植物区系、生物地理分异等进行

综合论述, 并着重对它的起源与演化进行探讨, 期望能给出一个较有说服力的研究结果。

1 云南热带雨林的物种组成、生态外貌特征和物种多样性

涉及云南热带雨林的植物学文献一般遵从《云南植被》的分类^[12], 根据分布生境和一些标识树种的差异, 把云南的热带雨林作为一个植被型, 划分为湿润雨林、季节性雨林和山地雨林 3 个植被亚型, 前二者相当于东南亚的低地雨林或通称的热带雨林, 后者为热带雨林的一个山地变型。由于发生在季风热带北缘, 湿润雨林和季节性雨林在其林冠层中都有部分落叶树种存在, 都是季风气候条件下发育的热带雨林类型。它们在生态外貌和结构特征上很类似, 在植物区系性质上差异也不大, 在植被分类上, 处理为同一植被亚型比较符合实际, 它们均属于热带季节性雨林^[51]。云南的热带季节性雨林, 在季风气候条件下发育, 类似于东南亚广义热带雨林植被型下的热带低地半常绿雨林 (tropical lowland semi-evergreen rain forest)^[9-10, 52], 或热带北缘季节性雨林^[53-54]。所谓的“湿润雨林”, 在热带亚洲是指在非季节性气候地区的低地常绿雨林, 它主要分布在马来西亚和印度尼西亚地区及在缅甸、泰国、越南的南部潮湿低地, 在受季风影响强烈的云南热带地区应是不存在的。

云南的热带季节性雨林是在水分、热量和分布海拔上均到了极限条件的热带雨林类型, 属于纬向地带性植被。云南的热带雨林, 根据植被分类的一般原则和依据及其特征, 包括热带季节性雨林和其山地变型——热带山地雨林 2 个植被亚型^[1, 51]。

云南的热带季节性雨林在树种组成上, 按种数以大戟科 (Euphorbiaceae)、樟科 (Lauraceae)、楝科 (Meliaceae)、桑科 (Moraceae)、无患子科 (Sapindaceae)、使君子科 (Combretaceae)、番荔枝科 (Annonaceae) 为优势科, 按在群落中的重要值, 则以龙脑香科 (Dipterocarpaceae)、大戟科、樟科、桑科、无患子科、橄榄科 (Burseraceae)、杜英科 (Elaeocar-

paceae)、柿树科(Ebenaceae)、使君子科(Combretaceae)、番荔枝科、楝科、肉豆蔻科(Myristicaceae)、藤黄科(Clusiaceae)等为主。在属的组成上,上层乔木以樟属(*Cinnamomum*)、杜英属(*Elaeocarpus*)、栲属(*Castanopsis*)、石栎属(*Lithocarpus*)、暗罗属(*Polalthia*)、崖摩属(*Amoora*)等种数较多;中、下层乔木以榕属(*Ficus*)、木姜子属(*Litsea*)、葱臭木属(*Dysoxylum*)、蒲桃属(*Syzygium*)等种数较多。番龙眼属(*Pometia*)、榄仁属(*Terminalia*)、箭毒木属(*Antiaris*)、白颜树属(*Girouneria*)、龙果属(*Pouteria*)、翅子树属(*Pterospermum*)、四数木属(*Tetrameles*)等种数虽不多,但在森林上层乔木中有较大优势度或重要值。同样,轮叶戟属(*Lasiococca*)、藤黄属(*Garcinia*)、银钩花属(*Mitrephora*)、藤春属(*Alphonsea*)、棒柄花属(*Cleidion*)、缅桐属(*Sumbaviopsis*)、三宝物属(*Trigonostemon*)、假海桐属(*Pittosporopsis*)等在森林中、下层乔木中有较大优势度或重要值。

云南东南部的热带雨林的树种组成以云南龙脑香(*Dipterocarpus retusus*)、番龙眼(*Pometia pinnata*)、无忧花(*Saraca dives*)、望天树(*Parashorea chinensis*)、仪花(*Lysidice rhodostegia*)、金丝李(*Garcinia paucinervis*)、隐翼(*Crypteronia panicalata*)等为群落优势树种。云南南部以箭毒木(*Antiaris toxicaria*)、龙果(*Pouteria grandiflora*)、大叶白颜树(*Girouneria subaequalis*)、望天树、番龙眼、千果榄仁(*Terminalia myriocarpa*)、大果人面子(*Dracontomelon macrocarpum*)、多花白头树(*Garuga floribunda* var. *gambleri*)、小叶藤黄(*Garcinia cowa*)、红光树(*Knema furfuracea*)、玉蕊(*Barringtonia macrostachya*)、木奶果(*Baccaurea ramiflora*)等为群落优势树种。在南部的石灰岩沟谷,则以轮叶戟(*Lasiococca comberi* var. *pseudoverticillata*)、油朴(*Celtis philippensis*)、缅桐(*Sumbaviopsis albicans*)、毛麻楝(*Chukrasia tabularis* var. *velutina*)、四数木(*Tetrameles nudiflora*)等为群落优势或特征树种。云南西南部则以番龙眼、橄榄(*Canarium album*)、八宝树(*Duabanga grandiflora*)、四瓣崖摩(*Amoora tetrapetala*)、阿萨姆娑罗双(*Shorea assamica*)、云南龙脑香(*Dipterocarpus rufatus*)、大果人面子、红光树、大叶龙角(*Hydnocarpus annamensis*)等为群落优势或特征树种^[51]。

在生态外貌特征上,以云南南部的热带季节性雨林为例。在生活型谱上,高位芽植物占 87.5%~89.7%,其中藤本高位芽植物占 18.3%~20.3%,大

高位芽植物占 7.2%~9.7%,中高位芽植物占 27%~28%,小高位芽植物占 12%~15%,矮高位芽植物占 8.3%~9.7%,草本高位芽植物占 4.2%~4.6%。在叶级谱上,以木本植物统计,中叶占 71%,小叶占 20%~23%,大占叶 5.5%~7.5%。若分别乔木和灌木统计,灌木的小叶占比较乔木为高。在叶型统计上,复叶占 21.4%~24.5%。在高位芽植物的叶质、叶缘、叶尖和板根的统计上,纸质叶占 54.5%,革质叶占 45.5%;全缘叶占 80%。以成熟植物叶统计,非滴水叶尖占 88.3%。具有板根的乔木约占 32.6%^[20,36]。

在物种多样性上,不同群落有一定差异。根据 10 个 0.25 hm² 的样方统计,每个样方有维管植物 150~200 种,其中,胸径在 5 cm 以上的树木有 44~63 种(如果包括幼树、幼苗,则树木种数是 80~90 种),藤本植物 30~40 种,灌木 15~20 种,草本植物 15~25 种,附生植物 5~20 种;乔木物种多样性指数(Shannon-Wiener's diversity index; Base: 2.718 283)为 3.159 4~3.599^[37]。在 1 hm² 取样面积上,有胸径在 5 cm 以上的树木约 150 种,10 cm 以上的树木 120 种^[33]。然而,在 1 个 20 hm² 龙脑香热带季节性雨林样地中有胸径(DBH)≥1 cm 的树木 468 种,其中 DBH≥10 cm 的 339 种,DBH≥30 cm 的 215 种^[55-56]。

在群落的物种稀有性上,云南热带季节雨林乔木种序图均显示了 1 个长尾^[28],意味着 1 个样地内多数种类只有 1~2 株。树种的频度分布表明,在 0.25 hm² 取样面积内,40%~60%的种类仅有 1 株;30%~40%的种类有 2~5 株;<15%的种类有 6~10 株;不到 10%的种类有 10 株以上^[37]。这些特征均反映了云南的热带季节性雨林在某个局部地段上多数种类均只有 1~2 株,稀有种丰富。在 20 hm² 的勐腊大样地内,个体数量大于 1 000 株的大种群树种仅有 13 种,占该样地树种总数的 2.78%,却占个体总数的 56.34%;而样地内个体数量仅为 1 株的树种却有 69 种,占树种总数的 14.74%,但仅占个体总数的 0.07%^[56]。如果按照 Hubbell 等^[57]关于稀有种的定义,即 1 hm² 内个体数少于 1 的种被认为是稀有种,则云南热带雨林 20 hm² 的大样地内就有 230 种稀有种,占总树种数的 49.14%,稀有种几乎占到样地内树种总数的一半,但却只占个体总数的 1.24%。

我们对云南热带雨林的研究支持其群落是由林窗、建成和成熟 3 个演替阶段构成的镶嵌体,其林冠总是处在一个连续的植物区系组成的浮动状态的观点^[58]。单个样方仅是群落景观实体的一个小

块片,代表的也仅是该群落的植物区系在时间和空间浮动的一小部分。对云南热带季节性雨林物种多样性样方调查表明,按常规如果只针对树种(DBH 在 5 cm 以上)进行调查,仅能记录群落植物多样性的一部分,群落的植物多样性大部分仍体现在幼树、灌木、草本、藤本等非立木种类上,因此建议在做森林样地调查时,应做所有生活型的调查。正如 Spicer 等^[59]认为,热带森林中,树种的种数占有植物生长型种数的 30%,如果只关注树种的调查会低估了森林群落的物种多样性。

2 云南热带雨林植物区系的地理成分

云南的热带季节性雨林中,典型热带分布科的比例不高,以热带和主产热带的科占优势,为 79%~80%,其中以主产热带,但分布区延伸到亚热带和温带的科为最多。含较多种数的优势科全都为这类科而非典型热带科。云南的热带季节性雨林在科的组成上显示了热带边缘性质,是热带亚洲植物区系的北缘部分。

反映一个具体植物区系的亲缘和生物地理联系,主要由属和种的地理成分体现。在属和种的地理成分上,基于中国种子植物属的分布区类型划分^[60-61],我们对云南南部热带雨林属、种的分布区类型进行研究,云南热带雨林在属层面有 12 个分布区类型,在种层面上有 8 个分布区类型(地理成分)。热带分布属占总属数的 90%以上,温带分布属仅占 3%~4%;在热带分布属中以热带亚洲分布属最多,约占总属数的 33%~42%;其次是泛热带分布属,占 20%~25%。在种层面,严格热带分布种占 76%~80%,并以热带亚洲分布种占绝对优势,占到总种数的 73%~74%。以云南南部的龙脑香热带季节性雨林为例^[17],在热带亚洲分布种中,印度-马来西亚分布种占总种数的 28.9%,南亚-大陆东南亚分布种占总种数的 21.3%,大陆东南亚-中国南部分布种占 23.7%。

云南的热带季节性雨林与东南亚热带雨林有密切的渊源关系。尽管它以热带成分占绝对优势,但毕竟位于东南亚热带北缘山地,它的热带科以主产热带,亦分布到亚热带甚至温带的科为主,典型的热带分布科并不多。即使是典型的热带分布科属,在该季节性雨林里也仅含少数属种,完全缺乏在亚洲热带核心地区(马来西亚-印度尼西亚)发展的纯粹热带科属。在该热带季节性雨林里,典型的热带

分布种多数已是处在它们的分布北界,有些种类虽未到达最北纬度,但已达到其海拔极限,故云南的热带雨林植物区系具有明显的热带边缘性质。

3 云南与东南亚的热带雨林比较

云南的热带季节性雨林具有 3 或 4 个树层,具有典型的热带低地雨林的结构特征。在一般情况下,多个树种混交的热带低地雨林分层不明显,单个树种占优势的雨林分层较明显;低地混交雨林乔木中层(B 层)具有最大层盖度,是林冠的主要构成者,单优低地雨林和山地雨林则趋于最上层(A 层)树冠连续,构成林冠^[62-65]。云南的多优势树种的热带季节性雨林和以龙脑香科植物为单优种的雨林均有赤道地区低地热带雨林的结构特征。

植被垂直带在延绵的山区较在小而独立的山峰或山脊为高,在远离海岸的山地又较海滨山岭为高,这就是所谓海拔升高的效应(massenerhebung, or mass elevation effect)^[66]。云南热带雨林沿沟管可分布到海拔 1 100 m,除了海拔升高效应影响外,无疑还受局部地形和局部生境的影响,并且后者的影响可能更为主要。

云南热带季节性雨林的生活型谱十分接近赤道地区的热带雨林^[67],不同之处是藤本植物更丰富,大、中高位芽植物较逊色。云南热带季节性雨林的生活型谱基本上属于低地热带雨林类型,并非山地雨林,藤本植物丰富,是季风气候地区热带雨林的特色,而大中高位芽植物较逊色又反映了它们在纬度和海拔上已处于极限条件,有向亚热带森林及热带山地雨林过渡的趋向。

与亚洲热带雨林和美洲热带雨林叶级谱^[67-69]的比较表明,云南热带雨林的叶级谱的小叶比例相对较高,但仍以中叶占优势。赤道地区的典型热带雨林,中叶和大叶合计占 90%以上。云南的热带雨林中叶和大叶合计占 80%以上。它的小叶比例偏高,一方面是季节性干旱的影响,另一方面也反映了该群落在纬度和海拔极限条件,还受一定热量不足的影响。

在物种多样性上,云南热带季节性雨林具有比典型东南亚低地热带雨林^[70-73]低的单位面积种数,但比非洲热带雨林要高^[74]。在面积 1 hm²的样地上,云南热带季节性雨林具有 DBH>10 cm 的树木 119 种,而在马来西亚沙撈越(Sarawak)同样面积的样地

上, 记录到 DBH>10 cm 的树木 214~223 种^[68], 在印尼的加里曼丹记录到 129~149 种树木^[71], 在巴布亚新几内亚记录到 145~184 种树木^[65]。

云南的热带雨林是东南亚热带雨林的北部边缘类型, 它与东南亚热带雨林在植物区系组成上表现为既有相同又有区别, 以相同为主。云南热带雨林群落单位面积上含乔木树种最多的前 15 科与大多数东南亚的热带雨林群落^[75]类似, 在多数科的排名上也是接近的。云南热带雨林群落中重要值大的科大多数也在各东南亚热带雨林群落中有相当的地位。与东南亚热带雨林的差别是, 作为后者的热带北缘类型, 热带性强的一些科属, 如龙脑香科、野牡丹科(Melastomataceae)、藤黄科、棕榈科(Arecaceae)、桃金娘科(Myrtaceae)、肉豆蔻科、山榄科、五桠果科(Dilleniaceae)等在东南亚热带雨林中发展了极其丰富的属种, 而在云南热带雨林植物区系中仅有少数或个别属种。按相近面积群落中的种数排名, 云南热带雨林中杜英科(Elaeocarpaceae)、壳斗科(Fagaceae)、无患子科、桑科、楝科等排名较大多数东南亚热带雨林群落偏前; 按重要值, 樟科、无患子科、壳斗科、楝科、桑科等的比重较大。

4 云南热带雨林的生物地理分异

云南的热带雨林在西南部、南部与东南部有明显的植物区系分异。云南东南部的热带雨林植物区系, 虽然仍以热带亚洲成分比例最高, 但它具有种数相对丰富的亚热带、温带的科, 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)等物种, 尽管主要分布在紧临热带雨林沟谷的山地, 从地区植物区系角度, 显示其与东亚植物区系渊源上的联系。在科层面, 中国云南东南部、广西西南部、贵州南部和越南北部的特有种科马尾树科(Rhoipteleaceae), 寡种科鞘柄木科(Toricelliaceae)(仅含 2 种), 均为东亚特有种科, 分布在云南东南部热带雨林区域, 但在云南南部、西南部未见。在云南南部、西南部热带雨林区域, 却有单种科节蒴木科(Borthwickiaceae), 局限分布在缅甸中东部至云南西南部、南部^[76]。在属层面, 在云

南东南部的沟谷热带雨林及其山地, 有 349 属未见于云南南部热带雨林地区, 包括 57 属东亚分布、53 属北温带分布、22 属中国特有分布和 17 属东亚-北美间断分布^[46]。穗花杉属(*Amentotaxus*)(东亚分布属, 从越南、中国云南东南部分布到中国东部地区), 任豆属(*Zenia*)(分布于中国云南东南部、广西西南部、广东和越南北部), 鼠皮树属(*Rhamnoneuron*)(2 种, 1 种分布于越南, 1 种分布中国云南东南部和越南北部), 梭子果属(*Eberhardtia*)(3 种, 分布于中国东南部及越南和老挝, 云南东南部热带雨林中有 2 种), 棱果树属(*Paviesia*)(3 种, 分布于中国东南部及越南北部, 其中 2 种分布于云南东南部和广西西南部热带雨林), 仪花属(*Lysidice*)(2 种, 分布于中国云南东南部和广西西南部及越南北部), 蒜头果属(*Malania*)(1 种, 云南东南部和广西西南部特有), 壳菜果属(*Mytilaria*)(1 种, 中国东南部和越南), 秀柱花属(*Eustigma*)(3 种, 中国东南部和越南北部)。新近发表的异齿豆属(*Ohashia*)分布于中国云南东南部、贵州南部、广西西部和越南北部^[77]。亦有部分热带亚洲分布属或热带亚洲-澳洲分布属见于云南东南部的热带雨林, 未见于云南南部, 如琼榄属(*Gonocarym*)、东京桐属(*Deutzianthus*)、龙脑香属(*Dipterocarpus*)、坡垒属(*Hopea*)、无忧花属(*Saraca*)、细子龙属(*Amesiodendron*)、桄榔属(*Arenga*)、兰花蕉(*Orchidantha*)、马蹄荷属(*Exbucklandia*)、红花荷属(*Rhodoleia*)、木花生属(*Madhuca*)和轴榈属(*Licuala*)等。云南西南部和南部的热带季节性雨林物种组成的相似性较大, 没有明显的生物地理分异, 但云南西南部和东南部有一些共有属, 却在云南南部没有出现, 这一现象有生物地理学意义。

云南南部与东南部热带地区的植物区系在属层面的相似性达 70%, 但在种层面, 相似性仅 39%^[46], 尽管两地在各属的地理成分占比上比较接近, 如云南南部植物区系中热带成分占 78.3%, 其中热带亚洲成分占比最高, 达 30.2%; 云南东南部植物区系中热带成分占 68.8%, 其中的热带亚洲成分占 27.3%, 也是最高比例。它们的热带地理成分(分布区类型)所占比例相似, 反映了地理属性相同, 都是热带植物区系, 但同样的地理成分并非就是同样的属种, 它们可能是由无亲缘关系的属种构成。地理成分类似, 并不反映它们有密切亲缘关系^[78]。另一方面, 即使是同一属, 在云南南部和东南部分布着不同的种, 如肿荚豆属(*Antheroporum*), 为大

陆东南亚-中国南部分布属, 含 5 种, 中国有 2 种, 1 种产中国云南南部和泰国北部[粉叶肿荚豆(*A. glaucum*)], 另 1 种产中国云南东南部、广西西南部、贵州南部及越南北部[肿荚豆(*A. harmandii*)], 这在种层面也反映了云南南部与东南部之间具有生物地理分异。

云南南部植物区系中有 237 属, 在云南东南部热带地区并没有, 它们更多的是热带亚洲成分, 如裸花属(*Gymnanthes*)、盾苞藤属(*Neuropeltis*)、蚁花属(*Mezzettiopsis*)、荷包果属(*Xantolis*)和歧序野茉莉属(*Bruinsmia*)等^[78]。

如果按照在植物区系分析上提出的科的代表性, 即用该科植物在地区植物区系中的种数除以其在世界上的总种数, 按数值排名, 排名在前的被认为具有发生学或起源意义^[79], 则在云南南部的植物区系中, 防己科(*Menispermaceae*)、楝科(*Meliaceae*)、姜科(*Zingiberaceae*)、夹竹桃科(*Apocynaceae*)、番荔枝科(*Annonaceae*)、芸香科(*Rutaceae*)、梧桐科(*Sterculiaceae*)、萝藦科(*Asclepiadaceae*)等有较强的代表性。在云南东南部热带植物区系中, 则主要以东亚亚热带-温带植物区系的代表科为主, 如木兰科、山茱萸科、菝葜科(*Smilacaceae*)、山茶科、安息香科(*Styracaceae*)、山矾科、忍冬科、冬青科、卫矛科(*Celastraceae*)、紫金牛科(*Myrsinaceae*)等。这种差异也意味着云南南部与东南部的热带植物区系在起源背景上不同^[79]。

云南南部与东南部热带地区具有类似的热带季风气候、热带雨林植被和依据植物区系地理成分构成(地理属性)在植物区系区分上共同被归为古热带植物区系, 但上述的这些不同显示了它们可能具有不同的起源背景和历程, 这应归结为云南南部与东南部在地质历史上隶属于不同的地质板块: 云南南部属于掸邦-泰国地质板块, 而云南东南部主要隶属于南中国地质板块或华南古陆, 以致我们提出在它们之间存在生物地理界线^[46,78]。在云南南部与西南部之间, 则无明显生物地理分异, 这与它们属于同一个地质板块有关系。

5 喜马拉雅-青藏高原的隆升、季风气候形成影响了云南植被和植物区系的演化

印度板块北移, 与欧亚板块在新生代早期(约

50 Ma 前)碰撞, 导致喜马拉雅形成与隆升^[80]。随着喜马拉雅的隆升, 印度支那地质板块受挤压向东南亚逃逸^[81-84], 直到晚中新世时(10 Ma 前)才结束^[85]。与此同时, 位于云南的思茅-兰坪地质板块与印度支那板块一起向东南逃逸, 并发生了顺时针旋转(约 30°)^[86-87], 其结果是该地质板块向东南错位了 800 km, 这个顺时针旋转和向东南的逃逸也持续到了中新世^[88]。这些地质事件影响了云南的植物区系和植被的形成与演化。

古植物学研究揭示了云南自渐新世以来的古植被与现在的化石产地的植被在植物区系组成上很接近^[89-90], 表明云南现代的主要植被面貌可能在渐新世就已形成。第四纪冰期对云南主要的植被和植物区系组成没有发生明显影响, 现在的植被经历了远古植被的承袭渐变, 但没有发生巨变。尽管伴随喜马拉雅形成与隆升的地质历史事件主要发生在中新世以前, 但古植物学和地质历史研究揭示了这些地质历史事件影响了云南的现代植被与植物区系的形成与演化^[45-50,91]。

喜马拉雅-青藏高原的隆升影响到晚新生代以来全球气候和大范围的环境变化^[92-94]。在南亚低空发生的西南季风是由于青藏高原的隆起才形成, 对印度、中南半岛及中国西南的热带植被的发育具有决定性作用^[95]。云南的热带雨林植被的形成与演化, 更多是受西南季风的形成与加强直接影响, 而热带雨林植物区系的形成与演化显然受地质历史事件影响。

关于喜马拉雅隆升、东南亚及东亚季风气候形成的时间, 目前有很大争议。过去的主流观点认为, 在始新世晚期, 约 45~50 Ma 以前, 印度板块与亚欧板块相碰, 融合成一体, 但此后喜马拉雅-青藏高原并未随之强烈隆起, 而是经历了一个漫长的抬升与夷平过程, 长期处于较低的海拔高度(1 000~2 000 m)。直到第四纪初, 于 3.4 或 2.5 Ma 以前才强烈隆升到达到现在的高度^[93-96]。最近对西藏古植物学的研究, 提出青藏高原应隆升得更早^[97-98]。传统观点认为, 青藏高原强烈隆升到相当高度, 东亚现代季风气候才形成^[93-94]。Li 等^[99]基于晚渐新世古地理数据的模拟, 认为青藏高原北部从古近纪到新近纪的隆升增强了东亚季风气候系统。毫无疑问的是, 喜马拉雅山脉的形成, 极大地驱动了西南季风的强度^[100]。

地区的地质历史和气候历史直接影响了植物区系和植被的形成与演化。古植物学研究能对探讨

喜马拉雅隆升、季风气候形成的时间提供依据。Jacques等^[101]的研究揭示了云南中部和中南部中新世时的古植被与现在的亚热带、南亚热带的常绿阔叶林很接近,但与此相同的地质时期,在中国东南部中新世时的福建南部则具有低地热带成分,如有较大量的龙脑香科植物^[102-103],推测那时福建南部具有东南亚的热带雨林植被^[104]。在中新世时,中国西南部与东南部的古植物学揭示的植被情况还不一样,意味着中国西南与东南部应有不同的地质历史和气候历史。

我们的研究也认为云南植物区系和植被的形成与演化与喜马拉雅隆升、季风气候形成以及相伴的各种地质事件等密切相关,伴随喜马拉雅隆升而发生的兰坪-思茅地质板块顺时针旋转和向东南的位移和印度支那地质板块向东南亚的逃逸应是直接影响云南热带植物区系形成与演化的主要地质事件,而相伴的西南季风的形成与加强是云南热带雨林发生的直接因素。

6 云南热带雨林的起源与演化

6.1 云南南部的地质历史背景

根据地质资料^[105-106],云南南部地区在中生代仍以海洋环境为主,到了白垩纪末,大部分还是与海水相通的内陆湖盆,气候炎热干燥。自第三纪始新世,伴随喜马拉雅的形成与隆升,云南南部地区形成了近南-北向的褶皱带,地壳转为上升阶段,奠定和逐步形成了现代山脉和地势的轮廓。古新世到始新世,该地区地壳主要处于上升侵蚀阶段,气候十分干燥,形成大量石盐;渐新世时,初步形成南-北向及北-西向山脉的地貌景观,地形高差不断增大。到了中新世时,地壳在局部又复下沉,形成一系列大体成南-北向排列的湖盆,气候变得温暖潮湿,为本区主要的聚煤时期,并持续到上新世。第四纪时,该区地壳处于间歇性的上升隆起阶段,河流下切,逐步形成高差较大的现代地貌和季风气候。

在古植物学上,晚白垩世晚期至早第三纪早期,通过对勐腊县磨歇孢粉组合的研究,认为在这一时期有大量石盐沉积,有反映干旱气候的植物孢粉,推测当时该地区的代表植被是偏干性的亚热带山地常绿阔叶林^[107]。根据Liu等^[108]对勐遮盆地晚更新世孢粉组合的分析,这个时期该地的气候经历了4次湿润与干燥期的更替变化,大体上与我国冰

期和间冰期的变化相符合,这时期的植被面貌是亚热带性质的、以罗汉松科为优势的湿性针阔混交林和以松科和壳斗科为优势的干性松栎林交替出现。从渐新世直到上新世,在云南南部没有古植物学研究报道。

参看邻近地区,印度东北部中新世时为亚热带气候^[109-110],中国滇东南开远小龙潭晚中新世植物群为亚热带季风常绿阔叶林^[111],中国云南景谷^[112]、泰国北部^[113]都带有亚热带常绿阔叶林特点。我们推测,这个时期云南南部地区的森林植被,仍主要是南亚热带-亚热带性质的常绿阔叶林,云南南部的热带雨林植被应是在亚热带性质的植被之后才出现。

尽管西南季风的形成与加强在时间上有争议,我们都认为云南热带雨林的形成与西南季风的形成和加强密切相关。如果云南南部的现代地貌和季风气候形成与加强是在第四纪,那么其热带雨林的发育也应是在第四纪。

云南的热带雨林,显然是在热带季风气候下发育,在水分、热量和海拔达到极限条件下的热带雨林。云南南部的特殊地势和山原地貌在其低海拔的局部地区创造了热带雨林能够生存的条件,这样的条件无疑是当喜马拉雅山脉隆升到一定高度,季风气候形成以后才具备的。云南南部的热带雨林植被出现的时代较晚,应是在晚第三纪晚期或第四纪现代地貌和西南季风气候形成和加强以后才产生。

6.2 云南南部植被近代的演化线索

现在云南南部的热带雨林中,有海岸红树林的残余成分或近缘种存在,如红树科的竹节树(*Carallia brachiata*, *C. garcinifolia*)和山红树(*Pellacalyx yunnanensis*);红树林的近缘成分玉蕊(*Barringtonia macrostachya*),使君子科的毗黎勒(*Terminalia bellirica*),藤黄科的胡桐(*Calophyllum polyanthum*),爵床科的老鼠勒(*Acanthus leucostachyus*)、露兜科的分叉露兜(*Pandanus urophyllus*)等。山红树还保留有一定的红树林特有的胎生现象,并有较低的遗传多样性,它是云南南部热带雨林特有的子遗植物^[114]。云南南部在早第三纪古新世时仍有浅海-滨湖沉积^[106],在历史上可能有过红树林植被存在。

云南的热带雨林中,除了上层乔木有一定比例的落叶树种外,在热带雨林分布区域,还有一些与较干旱生境相关的树种和植物群落。在西双版纳小橄榄坝一带的澜沧江河谷成片生长有印-缅一带半

干旱地区特征植被榆绿木(*Anogeissus acuminata*)单优群落, 这种单优群落显然是在较现在更为干热的气候下发展起来的。同样, 有着干旱起源的大蒲葵(*Livistona saribus*)单优群落及木棉(*Bombax ceiba*)单优群落也较普遍分布在澜沧江的两岸山地。与半干旱地区的萨王纳植被相关的物种, 如虾子花(*Woodfordia fruticosa*)、余甘子(*Phyllanthus emblica*)、灰毛浆果楝(*Cipadessa cinerascens*)、厚皮树(*Lansea coromanderica*)、毛果扁担杆(*Grewia eriocarpa*)、钝叶黄檀(*Dalbergia obtusifolia*)、清香木(*Pistacia weinmannifolia*)、火索麻(*Helicteris isora*)、毛紫薇(*Lagerstroemia tomentosa*)和合欢属(*Albizia*)、火绳树属(*Eriolaena*)、金合欢属(*Acacia*)、苏铁属(*Cycas*)等, 也在云南热带雨林分布区域广泛存在, 这也暗示了该地区曾有过较现今更为干旱的环境。

同样, 在现在的云南南部热带雨林分布地区, 有适应干旱的硬叶常绿阔叶林特征树种铁橡栎(*Quercus cocciferoides*)、澜沧栎(*Q. kingiana*)、易武栎(*Q. yiwuensis*), 这也佐证了现在的热带雨林分布地区, 在近代地质历史上曾存在较干旱的气候。

云南南部地区自第四纪全新世以来, 可能经历了 6 个时期的温-湿/凉-干气候变迁, 11 次的干旱和冷凉气候事件以及 12 次火灾^[115], 这些事件均会引起云南热带植被结构和物种组成的改变, 也会导致在现存各植被类型中出现物种的掺和及成分的混杂。

西南季风是东喜马拉雅南坡热带雨林发育的必要条件。云南的热带雨林是在季风气候下发生, 在水分、热量和海拔达到极限条件下的热带雨林。现在云南的热带雨林主要分布在西南至东南部局部湿润生境, 这样的条件是喜马拉雅山隆升到一定高度, 季风气候形成以后才具备的。因此, 云南的热带雨林植被发生的时代一定较晚, 并曾可能经历了一个较现在更为干旱的时期。

6.3 云南热带雨林植物区系的形成与演化

云南的热带雨林作为东南亚热带雨林北缘类型, 在群落特征和区系组成上均表现出向中国西南部亚热带森林交错过渡。亚洲热带和亚热带植物区系在发生和发展上有密切联系, 这一论点已有共识^[116-119]。因此, 云南热带雨林植物区系的形成与演化与热带亚洲和东亚植物区系的形成与演化是息息相关的。

我们通过对云南热带雨林植物区系主要的地

理成分构成进行分析, 探讨它们的形成与演化。以西双版纳龙脑香林植物区系为例^[17], 在种层面, 它包括 6 个分布区类型(地理成分), 其中的热带亚洲分布种占总种数的 73.3%, 占绝对优势; 分布到云南热带边缘地区的云南特有、中国特有种合计占 17%, 其余 4 个地理成分仅占总种数的小部分。热带亚洲分布种基本上包括 3 类成分: 印度-马来西亚分布或马来西亚分布种(占总种数的 28.9%), 大陆东南亚-中国南部分布种(占 23.7%), 南亚-大陆东南亚分布种(占总种数的 21.3%)。

6.3.1 印度-马来西亚、或马来西亚分布种类

这类物种的分布区或贯穿整个热带亚洲, 或偏于热带亚洲的一部分, 但通常以西马来西亚为分布的地理中心。其中大多数种所隶属的属, 甚至科也都以西马来西亚地区为现代分布中心。如茶茱萸科的阔叶肖榄(*Platea latifolia*)、肉豆蔻科的大叶红光树(*Knema furfuracea*)、隐翼科的隐翼(*Cryoteronia paniculata*)、拟兰科的拟兰(*Apostasia odorata*), 前 3 种为云南热带雨林的乔木树种, 后 1 种为林下的草本植物。还有一些物种, 如榆科的大叶白颜树(*Gironniera subaequalis*)、无患子科的毛荔枝(*Nephelium lappaceum*)等, 是云南热带雨林的乔木树种, 但所隶属的科为热带-亚热带分布(无患子科)和热带到温带分布(榆科), 所隶属的属仍为热带亚洲分布属。无论它们的科的分布如何, 其属、种均是以热带亚洲为分布中心和多样化中心。尽管物种的现代分布中心和多样化中心不一定是其起源地, 但像这样具有明显分布中心和连续分布区的属和种, 其现代分布中心最大可能也是起源地。

有少数种类为热带亚洲分布种, 如金缕梅科蕁树属的阿丁枫(*Altingia excelsa*), 据张志颖等^[120]的研究, 中国南部和中国半岛北部不但具有最多的该科属种, 而且也集中了最多的原始类型, 可能为该科植物发源地。像阿丁枫这类植物, 可能是在历史时期沿大陆东南亚的山脉扩展进入马来西亚地区^[121-122]。

因此, 构成云南热带雨林的印度-马来西亚或马来西亚分布种类, 大部分可能就来自马来西亚地区, 少数为中南半岛北部和中国南部起源。

6.3.2 大陆东南亚-中国南部分布种类

绝大多数该类物种都以中南半岛北部和毗邻的中国南部为分布中心, 尽管更老的祖先类群不一定在这一地区, 但就这些种的分化形成地而言, 最可能就是中南半岛北部至中国南部。如假海桐

(*Pittosporopsis kerrii*)为茶茱萸科单种属植物,是云南热带季节性雨林下层的一个优势树种,茶茱萸科以马来西亚为其多样化中心,但假海桐属在大陆东南亚北部的有限分布表明它应该就是在这个地区分化形成。征镒木属(*Wuodendron*)为新近发表的番荔枝科新单种属,仅征镒木(*W. praecox*)1种,分布于大陆东南亚至云南西南到东南部^[123]。柄翅果属(*Burretiodendron*)有4种,分布于缅甸、泰国和中国南部。这些中南半岛北部和中国南部局域分布的属,从物种演化上看都应是本地起源的成分。大陆东南亚在地质历史上主要来自印度支那地质板块和掸邦-泰国地质板块,印度支那地质板块是一个与扬子板块或称南中国板块相连接的古老板块,以中南半岛北部和毗邻的中国南部地区为分布中心的种类,大多数就是在这—地区分化形成。肿荚豆属为大陆东南亚-中国南部分布,分子生物学研究表明,其与中国西南部分布的异齿豆属(*Ohashia*)在系统发育上互为姐妹群^[77],反映了大陆东南亚与中国西南部有密切的植物区系发生与演化上的联系。

有部分大陆东南亚-中国南部分布种,例如白榄(*Canarium album*),它隶属的橄榄属为古热带分布属,该属植物的现代种分布中心是马来西亚。五隔草(*Pentaphragma sinensis*)分布于云南南部、东南部、广西西南部及越南北部,所隶属的五隔草属有25种,为大陆东南亚至马来西亚分布,并以西马来西亚为种多样化中心。对于一些在属上为热带亚洲或古热带分布,在种上为大陆东南亚-中国南部分布的种类,它们或是由印度板块带来的类群演化,或是由马来西亚的类群演化而来。

6.3.3 南亚至大陆东南亚分布的种类

该类地理成分通常以喜马拉雅南坡、印度东北部及上缅甸一带为分布中心。这个区域从地史上看,是在第三纪喜马拉雅崛起形成或是在喜马拉雅隆升过程中伴随升起形成,时间相对较晚^[100]。这意味着喜马拉雅南坡相对来说是年轻的,其植物区系固然也不会古老。以喜马拉雅南坡、印度东北部及上缅甸一带为分布中心的种类,大多数应是在这一地区分化形成,其祖先类群则可能主要来自两个方面,即东面的越南-华南植物区系成分和南面的马来西亚植物区系成分。属于这类分布型的种类,从它们所隶属的属甚至于科来看,或是以马来西亚为现代分布中心,或是以中南半岛北部至华南为分布中心,基本上没有喜马拉雅南坡或至印缅一带为分布

中心的属,也几乎没有特有属。橄榄科的多花白头树(*Garuga floribunda*)为该类型分布种,其所隶属的嘉榄属以中南半岛北部和云南南部为现代分布中心。橄榄科的滇榄(*Canarium strictum*)和方榄(*C. bengalense*)也为该分布类型,但是它们所隶属的橄榄属是古热带分布属,并以马来西亚为现代分布(多样化)中心。

构成云南热带雨林的主体主要为上述3类地理成分,即印度-马来西亚、或马来西亚分布种,大陆东南亚-中国南部分布种和南亚-大陆东南亚分布种。从地质历史角度看,大陆东南亚-中国南部分布种的地质基础是印度支那地质板块和南中国板块,它们在一起也被称为华南古陆。华南古陆是十分古老而很早就已稳定存在的古陆,在该古陆上可能曾发生了种子蕨到被子植物区系的持续演化^[117]。由于该地区地质历史的古老性,大陆东南亚-中国南部分布种所隶属的属及科大多是在系统上较原始的科和属,并且有很多是单种属或少种属,这类区系成分具有古老和原始性。

马来西亚成分的地质基础是巽他古陆,巽他古陆大约是第三纪存在,第四纪更新世以后海平面上升而解体成马来半岛、婆罗洲、爪哇岛、苏门答腊岛等。属于马来西亚成分的种类,大多数都是属于在系统上较为进化的属及科,这些属及科显示出第三纪在马来西亚地区有大量的发展。龙脑香科是亚洲热带雨林的特征科,它是一个泛热带分布科,它的多样化中心在热带亚洲^[124]。亚洲的龙脑香科植物的祖先被认为是在东冈瓦纳的热带地区(东热带非洲),于渐新世到达东南亚后迅速分化发展,并在西马来西亚形成现在的多样化中心^[124]。中国热带雨林中有5属11种,这5属均以西马来西亚为种多样化中心;而这11种多为大陆东南亚或越南北部至中国西南热带地区分布的种类,是中国热带北缘亚洲热带雨林最有代表性的种类。在亚洲最早的龙脑香科化石发现于广东茂名始新系晚期地层^[125],然后是婆罗洲渐新世^[126],及中国福建漳浦的中中新世地层^[103]。福建中中新世化石群指示了在那里曾有热带雨林存在,显示在过去的历史上,中国东南部热带湿润气候地区比现在更北^[127-128]。亚洲最早的龙脑香科大化石出现在中国南部,但现在西马来西亚为其物种多样性中心,这暗示了热带亚洲植物区系并非亚洲古老的植物区系。单室茱萸科(*Mastixiaceae*)在马来西亚获得充分发展,但该科的

原始类群八蕊单室茱萸亚属(subg. *Manglesia*)却间断分布在大陆东南亚北部和苏门答腊^[129], 与该科最近缘的山茱萸科为北温带分布科, 近缘的紫树科(*Nyssaceae*)为东亚-北美间断分布科, 而珙桐科(*Davidiaceae*)和桃叶珊瑚科(*Acubaceae*)为东亚特有科。单室茱萸科的化石种 *Mastixioides* 是在意大利的第三纪渐新世地层发现^[130], 与龙脑香科一样, 单室茱萸科这个以西马来西亚为种多样性中心的科, 从更高层面上追溯它们起源, 则不应是在马来西亚, 马来西亚是它们后来的发展中心。因此, 所谓的马来西亚成分, 在被子植物系统发育水平上, 通常不是最古老和最原始的。

总之, 植物区系地理成分的来源是一个很复杂的问题, 它与地质历史、气候历史、自然地理及物种演化密切相关。上述只是依据物种分布资料和已有文献, 结合地质历史探讨了云南热带雨林的这 3 类主要地理成分及其可能的起源, 希望能对进一步深化研究提供参考。

7 讨论

化石花粉研究显示, 热带地区的气候自更新世以来发生过惊人的变化。赤道地区的低地热带雨林在最近的地质时期也是发生过变化的^[131]。更新世冰期, 热带地区的植被虽没像温带地区那样遭受毁灭性改变, 但由于干旱和一定程度的温度下降的影响, 仍发生过一定范围的移动及涨缩^[132]。在热带亚洲, 至少在中新世马来西亚植物区系成分曾向北迁移进入到亚洲大陆, 甚至到达日本南部^[132], 其中很多类群在东亚进一步分化形成新种^[43]。反之, 大陆东南亚至中国南部成分(核心为越南-华南植物区系成分)也曾南迁至马来西亚, 有些亦在马来西亚分化形成新物种。这样, 就造成现在的马来西亚区系和大陆东南亚至中国南部或东亚植物区系你中有我, 我中有你。在种级水平上, 印度-马来西亚分布种中有大陆东南亚亲缘的种; 同样, 在大陆东南亚至中国南部分布种中也有马来西亚亲缘的种。

东喜马拉雅南坡热带成分尽管可能是在该地区分化形成, 但由于该地区在地史上的年青性以及属于该类成分的种类中的大多数, 它们所隶属的更高分等级的分布中心不是在中南半岛至中国南部, 就是在马来西亚, 因此, 这类成分主要由后者衍生。

Morley^[133]研究了东南亚和南亚的植物区系与

地质板块和气候的关系, 认为印度支那板块在早第三纪印度板块碰撞到亚洲板块之前是一个不受外界事件影响的被子植物演化地区, 印度板块在始新世时漂移到亚洲低纬度湿润地区, 把冈瓦纳古陆起源的成分带到东南亚并成功地在东南亚扩散, 反之, 古老的东南亚、东亚成分进入到印度的不多。Morley 对东南亚古植物学的研究, 与我们上述的云南热带雨林 3 大地理成分, 即印度-马来西亚分布种, 大陆东南亚-中国南部分布种和南亚-大陆东南亚分布种的可能起源与演化的结论是比较符合的。

霜冻是制约热带雨林林冠树种分布的温度因素^[43], 从热带亚洲的古气候历史看, 20 Ma 前霜线在印度支那中部一带; 15 Ma 前(中新世最热期)北移到中国南部北回归线以北; 10 Ma 前在中国退回到北回归线以南; 5~3 Ma 前, 在中国云南东南部以东, 仍在北回归线以南, 但云南东南部以西上升到北回归线以北; 更新世冰期再次南退^[133]。这也支持我们认为的云南的热带雨林植被发生的时代一定较晚的观点。

云南的热带雨林是在西南季风形成和加强的条件下发育的, 它仅分布在云南的西南部到东南部的热带边缘地区, 并且更多的是在沟谷生境, 它是一种处于水分和热量极限条件下的热带雨林。在现在的云南热带雨林里, 不但林冠上层有一定比例的高大落叶乔木, 还有一些半干旱地区的成分, 或它与热带落叶林形成镶嵌分布, 暗示了这些地区曾有过较现今更为干旱的环境。由于云南热带地区在中新世到上新世无古植物学资料, 我们虽不清楚这时期云南是否已有了热带雨林, 但有一点是肯定的, 即云南的热带雨林是在西南季风形成和加强的条件下发育的。云南的热带雨林是处于水分和热量的局限条件, 尽管它们在历史上可能发生过小范围的扩展收缩变化, 但它的发生与云南南部地区季风气候的形成密切相关。

云南西南部的热带雨林虽然已额外地远离赤道以及处在一个相对高的海拔上, 但并不是亚洲热带雨林分布的最北类型, 因为在印度和缅甸均记录到分布在北纬 27°30' 处的热带雨林类型^[134]。云南热带雨林在分布上从西南部到东南部呈倾斜分布格局, 在西南部可达北纬 25°, 这与印度板块同亚洲板块相撞、北移及喜马拉雅隆升过程中北甸发生了向北的移动(北移了约 1 000 km)^[135]有关, 而南部、东南部则由于思茅-印度支那板块向东南逃逸而发生了南移。

8 结论

云南热带雨林具有与东南亚低地热带雨林几乎一样的群落垂直结构特征, 接近的生活型谱、叶级谱及叶质、叶型特征和种类丰富度及种/个体关系, 无疑应划归热带雨林。另一方面, 由于发生在季风热带纬度和海拔的极限条件下, 云南热带雨林不仅受到干季降雨不足的影响, 也受到热量不足的影响。其上层乔木中有一定比例的落叶树种, 林中附生植物较逊色而藤本植物丰富, 乔木树种中的小叶比例也相对较高, 这些特点又区别于终年高温湿润多雨的赤道地区湿润雨林, 将其作为热带雨林的一种类型——热带季节性雨林, 亦即在季风气候下发育的热带雨林, 是完全适合的。

云南热带雨林在植物区系组成上约 80% 的科, 90% 的属和多于 80% 的种均为热带成分, 热带性质是非常明显的。植物区系具有占总属数 40% 的热带亚洲分布属和占总种数 70% 以上的热带亚洲分布种, 反映其属于东南亚热带雨林植物区系的一部分。云南热带雨林毕竟发生在东南亚热带北缘, 组成其植物区系的大多数热带科和属已在它们分布区的北界, 这些科和属的种多样性中心大多数是在马来西亚地区; 一些在热带亚洲雨林中有充分发展的热带性较强的科属, 如龙脑香科在云南只有少数属种, 云南热带雨林植物区系明显表现为东南亚热带雨林的北缘类型。

云南热带雨林在南部与东南部之间有明显的植物区系分异, 在南部与西南部之间则分异不明显。云南东南部的热带雨林里具有相对较多的亚热带、温带分布的科属的物种, 如木兰科、山茶科、金缕梅科等, 并包括了一些东亚和喜马拉雅的特征成分, 显示其与东亚植物区系有渊源上的联系。云南东南部的热带雨林中还包括了较多的仅分布于中国云南东南部、广西西南部、海南和越南北部的局域特有物种。云南南部和西南部的热带雨林则具有更多的热带亚洲属种。这归结为云南西南部、南部与东南部在地质历史上隶属于不同的地质板块, 西南部、南部主要来自掸邦-泰国地质板块, 东南部则主要来自南中国(华南)地质板块, 它们的植物区系经历了不同的起源背景和演化历程。云南东南部的热带雨林在植物区系组成上显示出热带亚洲和东亚植物区系融合, 而云南南部、西南部热带雨林植物区系则有明显的热带亚洲植物区系特色。

云南热带雨林在很大程度上由西南季风维持。云南地形地貌特殊, 造成相当大的气候立体分异。尽管在纬度和海拔上云南热带雨林的分布都偏高, 但横断山-滇中高原在一定程度上阻挡了西北方来的冷气流, 乌蒙山系阻挡了东北方向的冷气流, 使得云南热带雨林分布地区的最冷月均温并不低(不会低于 15 °C), 弥补了积温的不足; 低山沟谷及低丘上, 冬季有浓雾, 加上沟谷的土壤湿润, 又弥补了降水的不足。同时冬季浓雾的存在也起到一定的保暖作用, 减小了低温对热带雨林的影响, 在局部地方仍能形成较地区性气候更为湿润的小气候, 具有热带雨林发育。这样的条件无疑是当喜马拉雅山隆升到一定高度, 季风气候形成以后才具备的。很明显, 云南热带雨林的分布主要受制于局部生境, 并非地区性气候条件, 它们是局部生境条件的产物。

致谢 感谢 Richard Corlett 教授帮助修改英文摘要。

参考文献

- [1] ZHU H. The tropical forests of southern China and conservation of biodiversity [J]. *Bot Rev*, 2017, 83(1): 87–105. doi: 10.1007/s12229-017-9177-2.
- [2] ZHU H. A biogeographical study on tropical flora of southern China [J]. *Ecol Evol*, 2017, 7(23): 10398–10408. doi: 10.1002/ece3.3561.
- [3] RICHARDS P W. *The Tropical Rain Forest* [M]. London: Cambridge University Press, 1952: 450.
- [4] WANG C W. A preliminary study of the vegetation of Yunnan [J]. *Bull Fan Mem Inst Biol IX*, 1939, 9(2): 65–125.
- [5] FEDOROV A A. The tropical rain forest of China [J]. *Botanicheskii Zh S S S R*, 1958, 43: 1385–1480.
- [6] FEDOROV A A. The flora of southwestern China and its significance to the knowledge of the plant world of Eurasia [J]. *Komarov Chten*, 1957, 10: 20–50.
- [7] Cooperation Group of *Parashorea chinensis*. A rare and valuable new tree discovered in Yunnan: *Parashorea chinensis* [J]. *Acta Phytotax Sin*, 1977, 15(2): 10–21.
望天树协作组. 云南发现稀有珍贵树种——望天树 [J]. *植物分类学报*, 1977, 15(2): 10–21.
- [8] WHITMORE T C. Fleeting impressions of some Chinese rain forests [J]. *Commw Fo Rev*, 1982, 61(1): 51–58.
- [9] WHITMORE T C. *Tropical Rain Forests of the Far East* [M]. 2nd ed. Oxford: Clarendon Press, 1984: 155–201.
- [10] WHITMORE T C. *An Introduction to Tropical Rain Forests* [M]. Oxford:

- Clarendon Press, 1990: 1–226.
- [11] WU Z Y. Vegetation of China [M]. Beijing: Science Press, 1980: 363–397.
吴征镒. 中国植被 [M]. 北京: 科学出版社, 1980: 363–397.
- [12] WU Z Y. Vegetation of Yunnan [M]. Beijing: Science Press, 1987: 97–143.
吴征镒. 云南植被 [M]. 北京: 科学出版社, 1987: 97–143.
- [13] JIN Z Z. Study on the basic characteristics of Yunnan tropical rain forest and monsoon rain forest [J]. J Yunan Univ, 1983(1/2): 197–207.
金振洲. 论云南热带雨林和季雨林的基本特征 [J]. 云南大学学报, 1983(1/2): 197–207.
- [14] ZHU H. The tropical rainforest vegetation in Xishuangbanna [J]. Chin Geogr Sci, 1992, 2(1): 64–73. doi: 10.1007/BF02664547.
- [15] ZHU H. Research of community ecology on *Shorea chinensis* forest in Xishuangbanna [J]. Acta Bot Yunnan, 1992, 14(3): 237–258.
朱华. 西双版纳望天树林的群落生态学研究 [J]. 云南植物研究, 1992, 14(3): 237–258.
- [16] ZHU H. A comparative study of phytosociology between *Shorea chinensis* forest of Xishuangbanna and other closer forest types [J]. Acta Bot Yunnan, 1993, 15(1): 34–46.
朱华. 望天树林与相近类型植被结构的比较研究 [J]. 云南植物研究, 1993, 15(1): 34–46.
- [17] ZHU H. Floristic plant geography on the dipterocarp forest of Xishuangbanna [J]. Acta Bot Yunnan, 1993, 15(3): 233–252.
朱华. 西双版纳龙脑香林植物区系研究 [J]. 云南植物研究, 1993, 15(3): 233–252.
- [18] ZHU H. The floristic characteristics of the tropical rainforest in Xishuangbanna [J]. Chin Geogr Sci, 1994, 4(1): 174–185. doi: 10.1007/BF02664300.
- [19] ZHU H. Floristic relationships between dipterocarp forest of Xishuangbanna and forests of tropical Asia and S China [J]. Acta Bot Yunnan, 1994, 16(2): 97–106.
朱华. 西双版纳龙脑香林与热带亚洲和中国热带北缘地区植物区系的关系 [J]. 云南植物研究, 1994, 16(2): 97–106.
- [20] 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(5): 647–662. doi: 10.1111/j.1365-2699.1997.tb00075.x.
- [21] ZHU H. Biogeographical implications of some plant species from a tropical montane rain forest in southern Yunnan [J]. Chin Geogr Sci, 2004, 14(3): 221–226. doi: 10.1007/s11769-003-0051-2.
- [22] ZHU H. A tropical seasonal rain forest at its altitudinal and latitudinal limits in southern Yunnan, SW China [J]. Gard Bull Singapore, 2004, 56: 55–72.
- [23] ZHU H. Forest vegetation of Xishuangbanna, south China [J]. For Stud China, 2006, 8(2): 1–58. doi: 10.1007/s11632-006-0014-7.
- [24] ZHU H. The tropical flora of southern Yunnan, China, and its biogeographic affinities [J]. Ann Mo Bot Gard, 2008, 95(4): 661–680. doi: 10.3417/2006081.
- [25] ZHU H. Advances in biogeography of the tropical rain forest in southern Yunnan, southwestern China [J]. Trop Conserv Sci, 2008, 1(1): 34–42. doi: 10.1177/194008290800100103.
- [26] ZHU H, ROOS M C. The tropical flora of S China and its affinity to Indo-Malesian flora [J]. Telopea, 2004, 10(2): 639–648.
- [27] ZHU H, WANG H, LI B, et al. Biogeography and floristic affinities of the limestone flora in southern Yunnan, China [J]. Ann Mo Bot Gard, 2003, 90(3): 444–465. doi: 10.2307/3298536.
- [28] ZHU H, XU Z F, WANG H, et al. Tropical rain forest fragmentation and its ecological and species diversity changes in southern Yunnan [J]. Biodiv Conserv, 2004, 13(7): 1355–1372. doi: 10.1023/B:BIOC.0000019397.98407.c3.
- [29] ZHU H, SHI J P, ZHAO C J. Species composition, physiognomy and plant diversity of the tropical montane evergreen broad-leaved forest in southern Yunnan [J]. Biodiv Conserv, 2005, 14(12): 2855–2870. doi: 10.1007/s10531-004-8220-x.
- [30] ZHU H, WANG H, LI B G, et al. Floristic composition and biogeography of tropical montane rain forest in southern Yunnan of China [J]. Gard Bull Singapore, 2006, 58: 81–132.
- [31] ZHU H, CAO M, HU H B. Geological history, flora, and vegetation of Xishuangbanna, southern Yunnan, China [J]. Biotropica, 2006, 38(3): 310–317. doi: 10.1111/j.1744-7429.2006.00147.x.
- [32] CAO M, ZHANG J H, FENG Z L, et al. Tree species composition of a seasonal rain forest in Xishuangbanna, southwest China [J]. Trop Ecol, 1996, 37(2): 183–192.
- [33] CAO M, ZHANG J H. Tree species diversity of tropical forest vegetation in Xishuangbanna, SW China [J]. Biodiv Conserv, 1997, 6(7): 995–1006. doi: 10.1023/A:1018367630923.
- [34] LAN G Y, ZHU H, CAO M, et al. Spatial dispersion patterns of trees in a tropical rainforest in Xishuangbanna, southwest China [J]. Ecol Res, 2009, 24(5): 1117–1124. doi: 10.1007/s11284-009-0590-9.
- [35] LAN G Y, HU Y H, CAO M, et al. Topography related spatial distribution of dominant tree species in a tropical seasonal rain forest in China [J]. For Ecol Manag, 2011, 262(8): 1507–1513. doi: 10.1016/j.foreco.2011.06.052.
- [36] ZHU H, WANG H, LI B G, et al. Research on the tropical seasonal rainforest of Xishuangbanna, south Yunnan [J]. Guihaia, 1998, 18(4):

- 371–384.
- 朱华, 王洪, 李保贵, 等. 西双版纳热带季节雨林的植物研究 [J]. 广西植物, 1998, 18(4): 371–384.
- [37] ZHU H, WANG H, LI B G, et al. Species diversity of primary tropical rain forest of south Yunnan of China with special reference to sampling area [J]. *Chin Biodiv*, 1998, 6(4): 241–247. doi: 10.3321/j.issn:1005-0094.1998.04.001.
- 朱华, 王洪, 李保贵, 等. 滇南热带雨林物种多样性的取样面积探讨 [J]. 生物多样性, 1998, 6(4): 241–247. doi: 10.3321/j.issn:1005-0094.1998.04.001.
- [38] ZHU H, XU Z F, WANG H, et al. Effects of fragmentation on the structure, species composition and diversity of tropical rain forest in Xishuangbanna, Yunnan [J]. *Acta Phytocool Sin*, 2000, 24(5): 560–568.
- 朱华, 许再富, 王洪, 等. 西双版纳片断热带雨林的植物结构、物种组成及其变化的研究 [J]. 植物生态学报, 2000, 24(5): 560–568.
- [39] ZHU H, ZHOU H X. A comparative study on the tropical rain forests in Xishuangbanna and Hainan [J]. *Acta Bot Yunnan*, 2002, 24(1): 1–13. doi: 10.3969/j.issn.2095-0845.2002.01.001.
- 朱华, 周虹霞. 西双版纳热带雨林与海南热带雨林的比较研究 [J]. 云南植物研究, 2002, 24(1): 1–13. doi: 10.3969/j.issn.2095-0845.2002.01.001.
- [40] ZHU H. Tropical monsoon forest in Yunnan with comparison to the tropical rain forest [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2011, 35(4): 463–470. doi: 10.3724/SP.J.1258.2011.00463.
- 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): 463–470. doi: 10.3724/SP.J.1258.2011.00463.
- [41] ZHU H. Ecology and biogeography of the limestone vegetation in southern Yunnan, SW China [M]. Kunming: Yunnan Science & Technology Press, 2002: 1–67.
- [42] ASHTON P, ZHU H. The tropical-subtropical evergreen forest transition in East Asia: An exploration [J]. *Plant Diver*, 2020, 42(4): 255–280. doi: 10.1016/j.pld.2020.04.001.
- [43] ZHU H, ASHTON P. Ecotones in the tropical-subtropical vegetation transition at the tropical margin of southern China [J]. *Chin Sci Bull*, 2021, 66(28/29): 3732–3743. doi: 10.1360/TB-2021-0231.
- 朱华, ASHTON P. 中国热带-亚热带常绿阔叶林群落交错区 [J]. 科学通报, 2021, 66(28/29): 3732–3743. doi: 10.1360/TB-2021-0231.
- [44] 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. doi: 10.3389/feart.2015.00053.
- [45] 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. doi: 10.1371/journal.pone.0045601.
- [46] ZHU H. The floras of southern and tropical southeastern Yunnan have been shaped by divergent geological histories [J]. *PLoS One*, 2013, 8(5): e64213. doi: 10.1371/journal.pone.0064213.
- [47] ZHU H, TAN Y H, YAN L C, et al. Flora of the savanna-like vegetation in hot dry valleys, southwestern China with implications to their origin and evolution [J]. *Bot Rev*, 2020, 86(3/4): 281–297. doi: 10.1007/s12229-020-09227-x.
- [48] ZHU H, ASHTON P, GU B J, et al. Tropical deciduous forest in Yunnan, southwestern China: Implications for geological and climatic histories from a little-known forest formation [J]. *Plant Diver*, 2021, 43: 444–451. doi: 10.1016/j.pld.2021.01.001.
- [49] LIU S Y, ZHU H, YANG J. A phylogenetic perspective on biogeographical divergence of the flora in Yunnan, southwestern China [J]. *Sci Rep*, 2017, 7: 43032. doi: 10.1038/srep43032.
- [50] ZHU H. Origin and evolution of the flora of Yunnan [J]. *Plant Sci J*, 2018, 36(1): 32–37. 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. doi: 10.11913/PSJ.2095-0837.2018.10032.
- [51] ZHU H. A sketch for classification of tropical forest vegetation in Yunnan [J]. *Guihaia*, 2018, 38(8): 984–1004. doi: 10.11931/guihaia.gxzw201804027.
- 朱华. 云南热带森林植被分类纲要 [J]. 广西植物, 2018, 38(8): 984–1004. doi: 10.11931/guihaia.gxzw201804027.
- [52] RICHARDS P W. *The Tropical Rain Forest: An Ecological Study* [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1996: 1–600.
- [53] ASHTON P. *On the Forests of Tropical Asia* [M]. Richmond: Kew Publishing, 2014: 1–670.
- [54] BLASCO F, BELLAN M F, AIZPURU M. A vegetation map of tropical continental Asia at scale 1 : 5 million [J]. *J Veg Sci*, 1996, 7(5): 623–634. doi: 10.2307/3236374.
- [55] LAN G Y, HU Y H, CAO M, et al. Establishment of Xishuangbanna tropical forest dynamics plot: Species compositions and spatial distribution patterns [J]. *J Chin Plant Ecol*, 2008, 32(2): 287–298. doi: 10.3773/j.issn.1005-264x.2008.02.006.
- 兰国玉, 胡跃华, 曹敏, 等. 西双版纳热带森林动态监测样地——树种组成与空间分布格局 [J]. 植物生态学报, 2008, 32(2): 287–298. doi: 10.3773/j.issn.1005-264x.2008.02.006.
- [56] LAN G Y, ZHU H, CAO M. Tree species diversity of a 20-ha plot in a tropical seasonal rainforest in Xishuangbanna, southwest China [J]. *J For Res*, 2012, 17(5): 432–439. doi: 10.1007/s10310-011-0309-y.
- [57] HUBBELL S P, FOSTER R B. Commonness and rarity in a neotropical forest: Implications for tropical tree conservation [M]// SOULE M E.

- Conservation Biology: Science of Scarcity and Diversity. Sunderland: Sinauer Press, 1986: 205–231.
- [58] WHITMORE T C. Canopy gaps and the two major groups of forest trees [J]. *Ecology*, 1989, 70(3): 536–538. doi: 10.2307/1940195.
- [59] SPICER M E, MELLOR H, CARSON W P. Seeing beyond the trees: A comparison of tropical and temperate plant growth forms and their vertical distribution [J]. *Ecology*, 2020, 101(4): e02974. doi: 10.1002/ecy.2974.
- [60] WU Z Y. The areal-types of Chinese genera of seed plants [J]. *Acta Bot Yunnan*, 1991(S4): 1–139.
吴征镒. 中国种子植物属的分布区类型 [J]. *云南植物研究*, 1991(S4): 1–139.
- [61] WU Z Y, ZHOU Z K, SUN H, et al. The Areal-Types of Seed Plants and Their Origin and Differentiation [M]. Kunming: Yunnan Science and Technology Press, 2006: 1–566.
吴征镒, 周浙昆, 孙航, 等. 种子植物分布区类型及其起源和分化 [M]. 昆明: 云南科技出版社, 2006: 1–566.
- [62] GRUBB P J, LLOYD J R, PENNINGTON T D, et al. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador: I. The forest structure, physiognomy, and floristics [J]. *J Ecol*, 1963, 51(3): 567–601. doi: 10.2307/2257748.
- [63] ROBBINS R G. The biogeography of tropical rain forest in SE Asia [M]// MISRA R, GOPAL B. Proceedings of the Symposium in Recent Advances in Tropical Ecology. Varansi: International Society for Tropical Ecology, Banaras Hindu University, 1968: 531–535.
- [64] RICHARDS P W. The three-dimensional structure of tropical rain forests [M]// WHITMORE T C, CHADWICK A C. Tropical Rain Forest Ecology and Management. London: Blackwell, 1984: 3–10.
- [65] PAIJMANS K. An analysis of four tropical rain forest sites in New Guinea [J]. *J Ecol*, 1970, 58(1): 77–101. doi: 10.2307/2258170.
- [66] GRUBB P J. Interpretation of the ‘Massenerhebung’ effect on tropical mountains [J]. *Nature*, 1971, 229(5279): 44–45. doi: 10.1038/229044a0.
- [67] CAIN S A, DE OLIVEIRA C G M. Manual of Vegetation Analysis [M]. New York: Harper & Brothers Publishers, 1959: 255–284.
- [68] PROCTOR J, ANDERSON J M, CHAI P, et al. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak. I. Forest environment, structure, and floristics [J]. *J Ecol*, 1983, 71: 237–360.
- [69] PROCTOR J, HARIDASAN K, SMITH G W. How far north does lowland evergreen tropical rain forest go? [J]. *Glob Ecol Biogeogr Lett*, 1998, 7(2): 141–146. doi: 10.2307/2997817.
- [70] KARTAWINATA K. A review of natural vegetation studies in Malesia, with special reference to Indonesia [M]// BAAS P, KALKMAN K, GEESINK R. The Plant Diversity of Malesia. Dordrecht: Springer, 1990: 121–132. doi: 10.1007/978-94-009-2107-8_12.
- [71] KARTAWINATA K, ABDULHADI R, PARTOMIHARDJO T. Composition and structure of a lowland dipterocarp forest at Wanariset, East Kalimantan [J]. *Malay For*, 1981, 44: 397–406.
- [72] KOCHUMMEN K M, LAFRANKIE J V JR, MANOKARA N. Floristic composition of pasoh forest reserve, a lowland rain forest in Peninsular Malaysia [J]. *J Trop For Sci*, 1990, 3(1): 1–13.
- [73] WHITMORE T C, SIDDIYASA K. Composition and structure of a lowland rain forest at Toraut, northern Sulawesi [J]. *Kew Bull*, 1986, 41(3): 747–757. doi: 10.2307/4103127.
- [74] HALL J B, SWAINE M D. Distribution and Ecology of Vascular Plants in a Tropical Rain Forest: Forest Vegetation in Ghana [M]. Media: Springer, 1981: 1–54. doi: 10.1007/978-94-009-8650-3.
- [75] LEE H S, DAVIES S J, LAFRANKIE J V, et al. Floristic and structural diversity of mixed dipterocarp forest in Lambir Hills National Park, Sarawak, Malaysia [J]. *J Trop For Sci*, 2002, 14(3): 379–400.
- [76] SU J X, WANG W, ZHANG L B, et al. Phylogenetic placement of two enigmatic genera, *Borthwickia* and *Stixis*, based on molecular and pollen data, and the description of a new family of Brassicales, Borthwickiaceae [J]. *Taxon*, 2012, 61(3): 601–611. doi: 10.1002/tax.613009.
- [77] ZHANG R P, HUANG Y F, ZHU X Y. *Ohashia*, a new genus of *Derris*-like Millettoid legumes (Leguminosae, Papilionoideae) as revealed by molecular phylogenetic evidence [J]. *Taxon*, 2021. doi: 10.1002/tax.12564.
- [78] ZHU H. A new biogeographical line between south Yunnan and south-east Yunnan [J]. *Adv Earth Sci*, 2011, 26(9): 916–925. doi: 10.11867/j.issn.1001-8166.2011.09.0916.
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. doi: 10.11867/j.issn.1001-8166.2011.09.0916.
- [79] ZHANG H D. Characteristics of the Guangdong flora [J]. *Acta Sci Nat Univ Sunyateseni*, 1962, 1962(1): 1–34.
张宏达. 广东植物区系的特点 [J]. *中山大学学报(自然科学版)*, 1962, 1962(1): 1–34.
- [80] JAIN A K. When did India-Asia collide and make the Himalaya? [J]. *Curr Sci*, 2014, 106(2): 254–266.
- [81] TAPPONNIER P, LACASSIN R, LELOUP P H, et al. The Ailao Shan/Red River metamorphic belt: Tertiary left-lateral shear between Indochina and south China [J]. *Nature*, 1990, 343(6257): 431–437. doi: 10.1038/343431a0.
- [82] SCHÄRER U, TAPPONNIER P, LACASSIN R, et al. Intraplate tectonics in Asia: A precise age for large-scale Miocene movement along the Ailao Shan-Red River shear zone, China [J]. *Earth Planet Sci Lett*,

- 1990, 97(1/2): 65–77. doi: 10.1016/0012-821X(90)90099-J.
- [83] LEE T Y, LAWVER L A. Cenozoic plate reconstruction of Southeast Asia [J]. *Tectonophysics*, 1995, 251(1/2/3/4): 85–138. doi: 10.1016/0040-1951(95)00023-2.
- [84] LELOUP P H, LAEASSIN R, TAPPONNIER P, et al. The Ailao Shan-Red River shear zone (Yunnan, China), Tertiary transform boundary of Indochina [J]. *Tectonophysics*, 1995, 251(1/2/3/4): 3–84. doi: 10.1016/0040-1951(95)00070-4.
- [85] HALL R. The plate tectonics of Cenozoic SE Asia and the distribution of land and sea [M]// HALL R, HOLLOWAY J D. *Biogeography and Geological Evolution of SE Asia*. Leiden: Backbuys Publishers, 1998: 99–131.
- [86] SATO K, LIU Y Y, WANG Y B, et al. Paleomagnetic study of Cretaceous rocks from Pu'er, western Yunnan, China: Evidence of internal deformation of the Indochina block [J]. *Earth Planet Sci Lett*, 2007, 258(1/2): 1–15. doi: 10.1016/j.epsl.2007.02.043.
- [87] SATO K, LIU Y Y, ZHU Z C, et al. Tertiary paleomagnetic data from northwestern Yunnan, China: Further evidence for large clockwise rotation of the Indochina block and its tectonic implications [J]. *Earth Planet Sci Lett*, 2001, 185(1/2): 185–198. doi: 10.1016/S0012-821X(00)00377-0.
- [88] CHEN H H, DOBSON J, HELLER F, et al. Paleomagnetic evidence for clockwise rotation of the Simao region since the Cretaceous: A consequence of India-Asia collision [J]. *Earth Planet Sc Lett*, 1995, 134(1/2): 203–217. doi: 10.1016/0012-821X(95)00118-V.
- [89] TANG H, LI F S, SU T, et al. Early Oligocene vegetation and climate of southwestern China inferred from palynology [J]. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2020, 560: 109988. doi: 10.1016/j.palaeo.2020.109988.
- [90] DING W N, REE R H, SPICER R A, et al. Ancient orogenic and monsoon-driven assembly of the world's richest temperate alpine flora [J]. *Science*, 2020, 369(6503): 578–581. doi: 10.1126/science.abb4484.
- [91] ZHU H. Floristic divergence of the evergreen broad-leaved forests in Yunnan, southwestern China [J]. *Phytotaxa*, 2019, 393(1): 1–20. doi: 10.11646/phytotaxa.393.1.1.
- [92] RAYMO M E, RUDDIMEN W F. Tectonic forcing of late Cenozoic climate [J]. *Nature*, 1992, 359(6391): 117–122. doi: 10.1038/359117a0.
- [93] SHI Y F. Plateau uplift and environmental evolution [M]// SUN H L, ZHENG D. *Formation, Evolution and Development of Qinghai-Xizang (Tibetan) Plateau*. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press, 1998: 73–138.
施雅风. 高原隆升与环境演化 [M]// 孙鸿烈, 郑度. 青藏高原形成演化与发展. 广州: 广东科技出版社, 1998: 73–138.
- [94] SHI Y F, LI J J, LI B Y, et al. Uplift of the Qinghai-Xizang (Tibetan) plateau and east Asia environmental change during late Cenozoic [J]. *Acta Geogr Sin*, 1999, 54(1): 10–21. doi: 10.3321/j.issn:0375-5444.1999.01.002.
施雅风, 李吉均, 李炳元, 等. 晚新生代青藏高原的隆升与东亚环境变化 [J]. *地理学报*, 1999, 54(1): 10–21. doi: 10.3321/j.issn:0375-5444.1999.01.002.
- [95] LIU D S, ZHANG X S, YAN B Y. The impact of plateau uplifting on surrounding areas [M]// SUN H L, ZHENG D. *Formation, Evolution and Development of Qinghai-Xizang (Tibetan) Plateau*. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press, 1998: 179–230.
刘东升, 张新时, 袁宝印. 高原隆起对周边地区的影响 [M]// 孙鸿烈, 郑度. 青藏高原形成演化与发展. 广州: 广东科技出版社, 1998: 179–230.
- [96] PAN Y S. Plateau lithosphere structure, evolution, and dynamics [M]// SUN H L, ZHENG D. *Formation, Evolution and Development of Qinghai-Xizang (Tibetan) Plateau*. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press, 1998: 1–72.
潘浴生. 高原岩石圈结构、演化和动力学 [M]// 孙鸿烈, 郑度. 青藏高原形成演化与发展. 广州: 广东科技出版社, 1998: 1–72.
- [97] SU T, FARNSWORTH A, SPICER R A, et al. No high Tibetan Plateau until the neogene [J]. *Sci Adv*, 2019, 5(3): eaav2189. doi: 10.1126/sciadv.aav2189.
- [98] LIU J, SU T, SPICER R A, et al. Biotic interchange through lowlands of Tibetan Plateau suture zones during Paleogene [J]. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2019, 524: 33–40. doi: 10.1016/j.palaeo.2019.02.022.
- [99] LI S F, VALDES P J, FARNSWORTH A, et al. Orographic evolution of northern Tibet shaped vegetation and plant diversity in eastern Asia [J]. *Sci Adv*, 2021, 7(5): eabc7741. doi: 10.1126/sciadv.abc7741.
- [100] SPICER R A, FARNSWORTH A, SU T. Cenozoic topography, monsoons and biodiversity conservation within the Tibetan Region: An evolving story [J]. *Plant Divers*, 2020, 42(4): 229–254. doi: 10.1016/j.pld.2020.06.011.
- [101] JACQUES F M B, SU T, SPICER R A, et al. Late Miocene southwestern Chinese floristic diversity shaped by the southeastern uplift of the Tibetan Plateau [J]. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2014, 411: 208–215. doi: 10.1016/j.palaeo.2014.05.041.
- [102] JACQUES F M B, SHI G L, SU T, et al. A tropical forest of the middle Miocene of Fujian (SE China) reveals Sino-Indian biogeographic affinities [J]. *Rev Palaeobot Palynol*, 2015, 216: 76–91. doi: 10.1016/j.revpalbo.2015.02.001.
- [103] SHI G L, LI H M. A fossil fruit wing of *Dipterocarpus* from the

- middle Miocene of Fujian, China and its palaeoclimatic significance [J]. *Rev Palaeobot Palynol*, 2010, 162(4): 599–606. doi: 10.1016/j.revpalbo.2010.08.001.
- [104] WANG B, SHI G L, XU C P, et al. The mid-Miocene Zhangpu biota reveals an outstandingly rich rainforest biome in East Asia [J]. *Sci Adv*, 2021, 7(18): eabg0625. doi: 10.1126/sciadv.abg0625.
- [105] Yunnan Geological Bureau. The Regional Geological Survey Report of the People's Republic of China [M]. Mengla, Menghai Regions, 1976.
云南省地质局. 中华人民共和国区域地质调查报告 [M]. 勐腊幅、勐海幅(内部资料), 1976.
- [106] Yunnan Bureau of Geology and Mineral Resources. Atlas of the Sedimentary Facies and Palaeogeography of Yunnan [M]. Kunming: Yunnan Science and Technology Press, 1995: 1–228.
云南省地质矿产局. 云南岩相古地理图集 [M]. 昆明: 云南科技出版社, 1995: 1–228.
- [107] SUN X J. Palynofloristical investigation on the Late Cretaceous and Paleocene of China [J]. *Acta Phytotax Sin*, 1979, 17(3): 8–13.
孙湘君. 中国晚白垩世-古新世孢粉区系的研究 [J]. *植物分类学报*, 1979, 17(3): 8–13.
- [108] LIU J L, TANG L Y, QIAO Y L, et al. Late Quaternary vegetation history at Menghai, Yunnan Province, southwest China [J]. *J Biogeogr*, 1986, 13(5): 399–418. doi: 10.2307/2844965.
- [109] SONG Z C, LI H M, ZHENG Y H, et al. Miocene floristic region of China [M]// *Palaeobiogeographic Provinces of China*. Beijing: Science Press, 1983: 178–184.
宋之琛, 李浩敏, 郑亚惠, 等. 中国中新世植物区系 [M]// *中国古生物地理区系*. 北京: 科学出版社, 1983: 178–184.
- [110] SONG Z C, LI H M, ZHENG Y H, et al. Miocene phytogeographical area in eastern region of East Asia [J]. *Strat Paleontol*, 1984, 13: 63–69.
宋之琛, 李浩敏, 郑亚惠, 等. 东亚东部地区中新世植物地理区 [J]. *地层和古生物学*, 1984, 13: 63–69.
- [111] WANG W M. A palynological survey of neogene strata in Xiaolongtan Basin, Yunnan Province of South China [J]. *Acta Bot Sin*, 1996, 38(9): 743–748.
王伟铭. 云南开远小龙潭盆地晚第三纪孢粉植物群 [J]. *植物学报*, 1996, 38(9): 743–748.
- [112] Editorial Group for Cenozoic Plants from China. *Plant Fossils of China: Tertiary* [M]. Beijing: Science Press, 1978: 177–182.
《中国新生代植物》编写组. *中国植物化石*, 第 3 册 中国新生代植物 [M]. 北京: 科学出版社, 1978: 177–182.
- [113] PENNY D. A 40 000 year palynological record from north-east Thailand; implications for biogeography and palaeo-environmental reconstruction [J]. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2001, 171(3/4): 97–128. doi: 10.1016/S0031-0182(01)00242-5.
- [114] SU Z L, YIN S H, WU C J, et al. Analysis of genetic structure of the endangered species *Pellacalix yunnanensis* (Rhizophoraceae) by RAPD [J]. *Acta Bot Yunnan*, 2005, 27(2): 181–186. doi: 10.3969/j.issn.2095-0845.2005.02.008.
苏志龙, 殷寿华, 吴成军, 等. 濒危物种山红树居群遗传结构的 RAPD 分析 [J]. *云南植物研究*, 2005, 27(2): 181–186. doi: 10.3969/j.issn.2095-0845.2005.02.008.
- [115] GU Y S, PEARSALL D M, XIE S C, et al. Vegetation and fire history of a Chinese site in southern tropical Xishuangbanna derived from phytolith and charcoal records from Holocene sediments [J]. *J Biogeogr*, 2008, 35(2): 325–341. doi: 10.1111/j.1365-2699.2007.01763.x.
- [116] WU Z Y. The tropical floristic affinity of the flora of China [J]. *Chin Sci Bull*, 1965(1): 25–33.
吴征镒. 中国植物区系的热带亲缘 [J]. *科学通报*, 1965(1): 25–33.
- [117] ZHANG H D. The origin and development of the cathaysian flora [J]. *Acta Sci Nat Univ Sunyatseni*, 1980(1): 89–98.
张宏达. 华夏植物区系的起源与发展 [J]. *中山大学学报*, 1980(1): 89–98.
- [118] KUBITZKI K, KRUTZSCH W. Origins of east and south east Asian plant diversity [M]// ZHANG A L, WU S G. *Floristic Characteristics and Diversity of East Asian Plants*. Beijing: China Higher Education Press, 1996: 56–70.
- [119] AXELROD D I, SHEHBAZ A I, RAVEN P H. History of the modern flora of China [M]// ZHENG A L, WU S G. *Floristic Characteristics and Diversity of East Asian Plants*. Beijing: China Higher Education & Springer Asia, 1996: 43–55.
- [120] ZHANG Z Y, LU A M. Hamamelidaceae: Geographic distribution, fossil history and origin [J]. *Acta Phytotax Sin*, 1995, 33(4): 313–339.
张志耘, 路安民. 金缕梅科: 地理分布、化石历史和起源 [J]. *植物分类学报*, 1995, 33(4): 313–339.
- [121] VAN STEENIS C G G J. The mountain flora of the Malaysian tropics [J]. *Endeavour*, 1962, 1962: 183–193.
- [122] VAN STEENIS C G G J. Plant geography of the mountain flora of Mt Kinabalu [J]. *Proc Royal Soc B: Biol Sci*, 1964, 161(982): 7–38. doi: 10.1098/rspb.1964.0072.
- [123] XUE B N, TAN Y H, THOMAS D C, et al. A new Annonaceae genus, *Wuodendron*, provides support for a post-boreotropical origin of the Asian-Neotropical disjunction in the tribe Miliuseae [J]. *Taxon*, 2018, 67(2): 250–266. doi: 10.12705/672.2.
- [124] ASHTON P S. *Dipterocarpaceae* [M]// VAN STEENIS C G G J. *Flora Malesiana, Series I. Spermatophyta, Vol. 9*. Hague, Netherlands:

- Martinus-Nijhoff Publications, 1982: 237–552.
- [125] FENG X X, TANG B, KODRUL T M, et al. Winged fruits and associated leaves of *Shorea* (Dipterocarpaceae) from the Late Eocene of south China and their phytogeographic and paleoclimatic implications [J]. *Am J Bot*, 2013, 100(3): 574–581. doi: 10.3732/ajb.1200397.
- [126] PRAKASH U. A survey of the fossil dicotyledonous woods from India and Far East [J]. *J Palaeont*, 1965, 39(5): 815–827.
- [127] MORLEY J R. Palynological evidence for Tertiary plant dispersals in the SE Asian region in relation to plate tectonics and climate [M]// HALL R, HOLLOWAY J D. *Biogeography and Geological Evolution of SE Asia*. Leiden, The Netherlands: Backbuys Publishers, 1998: 221–234.
- [128] MORLEY C K. A tectonic model for the Tertiary evolution of strike-slip faults and rift basins in SE Asia [J]. *Tectonophysics*, 2002, 347(4): 189–215. doi: 10.1016/S0040-1951(02)00061-6.
- [129] ZHU H, MA Y X, YAN L C, et al. The relationship between geography and climate in the generic-level patterns of Chinese seed plants [J]. *J Syst Evol*, 2007, 45(2): 134–166.
- [130] LI Y L, ZHU H, YANG J B. Systematic position of the genus *Mastixia*: Evidence from *rbcL* gene sequences [J]. *Acta Bot Yunnan*, 2002, 24(3): 352–358. doi: 10.3969/j.issn.2095-0845.2002.03.008.
- 李耀利, 朱华, 杨俊波. 从 *rbcL* 序列探讨单室茛萸属的系统位置 [J]. *云南植物研究*, 2002, 24(3): 352–358. doi: 10.3969/j.issn.2095-0845.2002.03.008.
- [131] MARTINETTO E. The first mastixioid fossil from Italy and its palaeobiogeographic implications [J]. *Rev Palaeobot Palynol*, 2011, 167(3/4): 222–229. doi: 10.1016/j.revpalbo.2011.08.004.
- [132] FLENLEY J R. *The Equatorial Rain Forest: A Geological History* [M]. London: Butterworths, 1979.
- [133] MORLEY R J, FLENLEY J R. Late cainozoic vegetational and environmental changes in the Malay Archipelago [M]// WHITMORE T C. *Biogeographical Evolution of the Malay Archipelago*. Oxford: Clarendon Press, 1987: 50–59.
- [134] MORLEY J R. Assembly and division of the south and southeast Asian flora in relation to tectonics and climate change [J]. *J Trop Ecol*, 2018, 34(4): 209–234. doi: 10.1017/S0266467418000202.
- [135] KINGDON-WARD F. A sketch of the botany and geography of north Burma. Iii [J]. *J Bombay Nat Hist Soc*, 1945, 45: 133–148.
- [136] MITCHELL A H G. Cretaceous-Cenozoic tectonic events in the western Myanmar (Burma)-Assam region [J]. *J Geol Soc*, 1993, 150(6): 1089–1102. doi: 10.1144/gsjgs.150.6.1089.