

季风对亚洲热带植物分布格局的影响

姜超 谭珂 任明迅*

海南大学热带农林学院, 环南海陆域生物多样性研究中心, 海口 570228

摘要 亚洲是全球季风气候最典型的区域, 也是热带植物分布距离赤道最远的地区。揭示季风对热带植物迁移与进化的影响规律, 有利于深入认识东亚植被分布和生物多样性形成与维持机制。亚洲地区夏季盛行东亚季风、南亚季风和西北太平洋季风。历史上, 季风盛行的时间与早期被子植物在东南亚群岛、华夏古陆起源的时间大致吻合, 季风可能促进了被子植物的快速分化与扩散。季风是热带植物得以向北扩散到我国滇黔桂交界区和雅鲁藏布江河谷的根本原因, 并导致了热带季节性雨林、热带季雨林、干旱河谷稀树灌丛或草原、海南岛西部滨海稀树草原等特殊植被的形成。亚洲的三大夏季风在高山纵横、大河奔流和石灰岩地貌密布的中国西南与中南半岛一带交汇、叠加, 使之成为一些典型热带类群的物种多样与特有种分布中心。这可能是中国-缅甸生物多样性热点地区形成与维持的一个重要原因。随着全球气候变暖, 季风可能促进热带植物的进一步北迁, 增加中国南方植物区系的热带植物成分。

关键词 热带季雨林; 热带季节性雨林; 扩散; 物种分化; 岩溶地貌

引用格式: 姜超, 谭珂, 任明迅 (2017). 季风对亚洲热带植物分布格局的影响. 植物生态学报, 41, 1103–1112. doi: 10.17521/cjpe.2017.0070

Effects of monsoon on distribution patterns of tropical plants in Asia

JIANG Chao, TAN Ke, and REN Ming-Xun*

Research Center for Terrestrial Biodiversity of the South China Sea, Institute of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University, Haikou 570228, China

Abstract

Comparing with other regions, Asia is mostly dominated by the monsoon climate and tropical plants can be found at the furthest places away from the equator. Understanding the role of monsoon in the dispersal and evolution of tropical plants is helpful for exploring the distribution patterns of vegetation and mechanisms underlying the origin and maintenance of biodiversity in Asia. In summer, there are three types of monsoon in Asia, i.e. East Asia Monsoon, South Asia Monsoon, North-west Pacific Ocean Monsoon. The summer monsoon climate in Asia originated at about 40 Ma, when the early angiosperm evolved and started its diversification in Southeast Asia and South China. It suggested that the monsoon may facilitate the quick speciation and spread of early angiosperm. Monsoon climate facilitates the northward spread of Asia's tropical plants and some tropical plants can be found even at Yarlung Zangbo River and the boundaries of Guizhou-Guangxi-Yunnan. Such effects largely change distribution patterns of zonal vegetation and even causes local vegetation types in some places with unusual topography such as tropical seasonal rainforests, monsoon rainforests, savanna and grassland along dry-hot valley in Southwest China, coastal savanna in West Hainan Island. The three summer monsoons interact at Southwest China and Indo-China Peninsula and these regions are dominated by limestone landscapes and high mountains with big rivers. Some Asia-endemic tropical taxa even formed a diversification and endemism center at this region, which may be a reason for the formation and maintenance of Indo-Burma biodiversity hotspots with global warming, the monsoon may further promote the northward spread of tropical plants and may have fundamental effects on biodiversity and flora evolution in South China.

Key words tropical monsoon rainforest; tropical seasonal rainforest; dispersal; speciation; karst

Citation: Jiang C, Tan K, Ren MX (2017). Effects of monsoon on distribution patterns of tropical plants in Asia. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 1103–1112. doi: 10.17521/cjpe.2017.0070

季风(monsoon)是由于太阳高度角变化引起海陆热力性质差异或气压带随季节移动导致盛行风向

和降水随季节改变的现象(An *et al.*, 2001)。季风的发生以盛行风向的改变和剧烈降水为特征, 往往伴

收稿日期Received: 2017-03-21 接受日期Accepted: 2017-08-29

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: renmx@hainu.edu.cn)

随着大气能量和水分循环的急速加强(吴国雄等, 2013), 直接影响着全球水热循环和热量分布(Webster *et al.*, 1998; An *et al.*, 2000), 调控着全球的气候变化。

亚洲地区是全球季风气候最为典型的区域, 最主要的特征就是降水多发生在高温的夏季(Tao & Chen, 1987; 周浙昆等, 2017)。根据发生时间, 亚洲的季风可分为冬季风、夏季风(表1)。夏季风根据盛行风向、发生范围与成因可分为3支: 东亚季风、南亚季风和西北太平洋季风(Wang, 2002; 高雅和王会军, 2012; Salinger *et al.*, 2014)。其中, 南亚季风和西北太平洋季风发源于赤道一带的暖湿气流, 可称为“热带季风”。

目前, 针对亚洲季风气候的研究侧重于温带和亚热带植物, 相对忽略了热带植被类群。亚洲地区是全球热带植物分布最靠北的区域, 如北回归线以北的贵州红水河流域(约25° N)、西藏东南部的雅鲁藏布江河谷(约29° N)都分布有一些典型的热带植被类群(孙航和周浙昆, 1996; Ren, 2015; 周浙昆等, 2017)。中国-缅甸生物多样性热点地区(包括中南半岛和中国的云南南部、广西西南部以及海南岛)的植物多样性也有很大比例为热带植物属性(Myers *et al.*, 2000; 朱华, 2011; Zhu, 2013)。这些位于热带北缘的地区有着如此高水平的热带植物多样性, 其中一个关键因素可能就是热带季风的作用(Wurster *et al.*, 2010; Liu *et al.* 2013; Ren, 2015; 周浙昆等, 2017)。

本文拟着重分析亚洲热带季风气候对热带植物迁移特别是北向迁移的作用, 揭示季风对热带北缘部分物种局域隔离分化的影响, 并解释特殊地形局地地带性与非地带性植被如热带季节性雨林、热带

季雨林、中国西南干旱河谷及海南岛西部的稀树灌丛与草原等的形成原因; 并以4个典型热带植物类群苦苣苔亚科(Cyrtandroideae)、秋海棠属(*Begonia*)、金虎尾科(Malpighiaceae)风筝果属(*Hiptage*)和盾翅藤属(*Aspidopterys*)为例, 分析热带植物物种丰富度中心的地理分布, 揭示季风气候对亚洲热带植物分布格局及物种多样性与特有种分布中心形成的影响。

1 亚洲热带季风概况

亚洲的热带季风包括南亚季风(影响南亚和东南亚)和西北太平洋季风(影响菲律宾、中国南海及华南沿海地区), 与东亚季风(主要影响中国长江流域、日本和韩国等地)同为夏季风(表1)。这3支夏季风的大气环流和水汽输送联系紧密, 相互影响, 直接决定着整个南亚、东南亚和东亚地区夏季的降雨和气温(高雅和王会军, 2012)。其中, 中国西南-中南半岛一带是这三大季风交汇的叠加区域(图1), 是亚洲降水最为丰沛的地区之一(Salinger *et al.*, 2014)。

南亚季风的成因既有印度洋与印度半岛的海陆热力性质差异的驱动, 也受东南亚及大洋洲一带气压带在夏季北移的影响(Tao & Chen, 1987; 高雅和王会军, 2012); 同时, 高耸的青藏高原也影响着南亚季风的风向和风力(Tao & Chen, 1987; 周晓霞等, 2008; 高雅和王会军, 2012)。南亚季风在5–7月强度最大, 风向以西南向东北为主, 主要影响印度、孟加拉湾、中南半岛, 以及我国西南地区如横断山区和云贵高原(周晓霞等, 2008)。

西北太平洋季风发生在每年的5–9月, 发源于太平洋西部和新几内亚东岸150° E附近区域的一条跨越赤道的气流通道(Tao & Chen, 1987)。由

表1 亚洲季风基本情况
Table 1 Main characteristics of monsoons in Asia

季风类型 Monsoon type	发生月份 Occurrence month	影响区域 Affected area	历史形成时间 Age (Ma)	参考文献 Reference
夏季风 Summer monsoon	东亚季风(东南季风) East Asia monsoon; (Southeast monsoon)	6–8月 June to August	中国中部与南部; 日本南部; 朝鲜半岛 Center and South China; South Japan; Korea Peninsula	25–22 Sun & Wang, 2005
	西北太平洋季风 Northwest Pacific monsoon	5–9月 May to September	中国南海及其沿岸地区; 东南亚含中南半岛 South China Sea and its coastal areas; Southeast Asia including Indo-China Peninsula	9–8 An <i>et al.</i> , 2001
	南亚季风(西南季风) South Asia monsoon (Southwest monsoon)	5–7月 May to July	中国海南岛, 云南与广西南部; 印度和中南半岛 Hainan Island, Southern Yunnan and Guangxi of China; India and Indo-China Peninsula	未知 Unknown Li <i>et al.</i> , 2014
冬季风 Winter monsoon	10月到次年2月 October to next February	中国北方与中部; 蒙古 North and Center China; Mongolia	20 9–8 2.6	Wu <i>et al.</i> , 2013 An <i>et al.</i> , 2001 An <i>et al.</i> , 2001

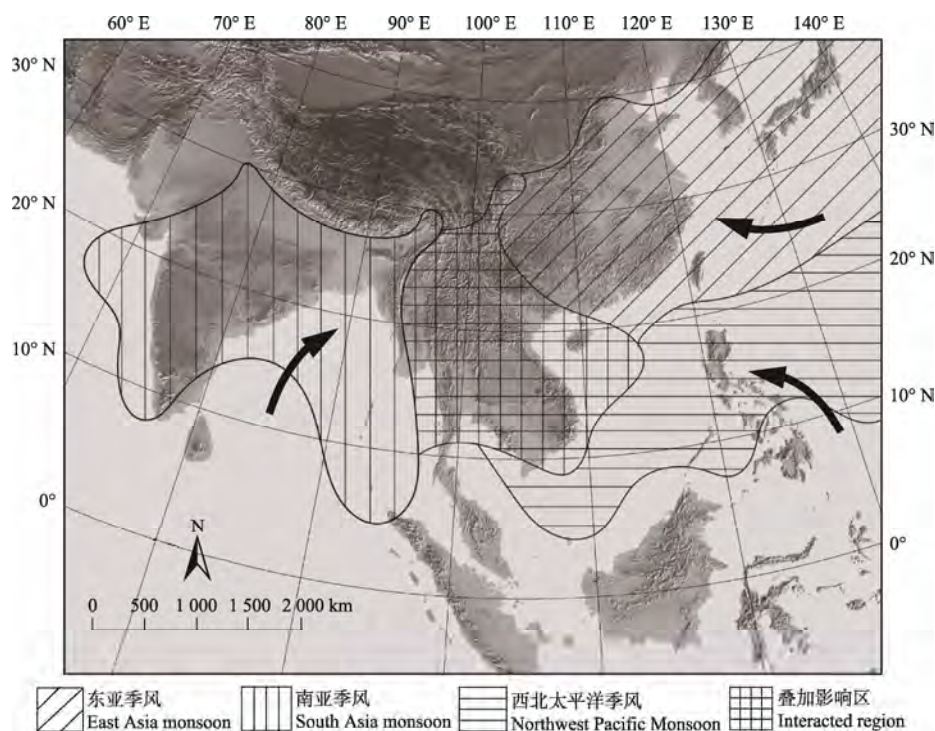


图1 亚洲夏季风及其影响区域(箭头示主要风向)。

Fig. 1 Asia summer monsoons and their affected areas (arrow indicates the main wind direction).

于地球自转力以及南亚季风的影响, 西北太平洋季风的风向由东南向西北转而吹向东北方向, 影响着南海沿岸地区包括菲律宾、中国华南沿海地区和中南半岛部分区域(图1)。西北太平洋季风有时伴随着热带风暴和台风(Li & Wang, 2005; 李肖雅等, 2014), 对南海及周边地区植物生长和迁移影响巨大。

2 季风气候对亚洲热带植物分布的影响

对古植物化石的研究发现, 热带植物曾经在东亚特别是中国南部有更广阔的分布区, 热带北界比现今的热带北界更靠北, 如中新世时期中国的东南部和24° N地区存在着龙脑香科植物(Shi & Li, 2010)、中国中部一带分布有热带和亚热带常绿阔叶林(Yu *et al.*, 2000)。这说明, 历史上季风气候(主要是形成于25–22 Ma的东亚季风)确实促进和维持了热带植物分布区在较北区域的分布(孙湘君和汪品先, 2005)。之后, 随着冬季风的出现, 第四季冰期和造山运动造成的压力, 东亚季风的影响逐渐南退, 难以对中国北部和西部地区产生显著影响, 热带植物大幅南撤(孙航和周浙昆, 1996; Yu *et al.*, 2000)。

在热带植物南退的历史过程中, 部分热带植物在一些地区特殊地形地貌的“避难所”作用下得以存活, 再加上后期(不早于20 Ma; 表1)形成的南亚季

风和西北太平洋季风的强大影响, 一些热带植物类群在热带北缘地带保存至今。现代亚洲热带植物分布的北界位于中国西南, 整体处于云南南部、广西西南部、海南岛、台湾岛南部一线(Zhu, 2013), 并在当地复杂地形的影响下形成了多种多样的局域小气候和非地带性植被(Zhu, 2013; Ren, 2015)。

2.1 季风与热带季节性雨林

亚洲的热带季节性雨林是热带雨林在热带边缘零星分布的常绿或半常绿森林, 主要出现在受到热带季风气候深刻影响的热带边缘区域, 如亚洲热带南缘的澳大利亚北领地、热带北缘的中国云南西双版纳、海南岛及广西与越南接壤处。从优势种、植被外貌来看, 季节性雨林与热带雨林相差不大, 建群种和优势种都以龙脑香科的望天树(*Parashorea chinensis*)和婆罗双(*Shorea assamica*)(Tuyet, 2001)、椴树科的蚬木(*Excentrodendron hsienmu*)、大戟科的肥牛树(*Cephalomappa sinensis*)、大风子科的海南大风子(*Hydnocarpus hainanensis*)、梧桐科的苹婆(*Sterculia monosperma*)等为主(王献溥, 1984; 朱华, 2011)。热带季节性雨林能够在热带边缘出现和维持, 根本原因就是热带季风席裹而来的温热水汽的强大作用。热带季风带来的湿热水汽在热带北缘地区的部分地点如河谷两侧和矮山沟谷能够维持长期的

良好水热条件,保证了热带物种在这些地方的长期续存。

西藏东南部的雅鲁藏布江在29° N的地方出现了呈南北走向、海拔差达5 000 m左右的深切峡谷,成为南亚季风向北输送水汽与热量的天然通道(孙航和周浙昆, 1996)。雅鲁藏布江峡谷年降水量达600–800 mm,是我国第二大降水中心(冯蕾和周天军, 2015)。这里分布的热带植物以泛热带分布和热带亚洲分布最多,是印度-马来植物区系在南亚季风作用下沿雅鲁藏布江河谷北进的结果(孙航和周浙昆, 1996)。雅鲁藏布江中下游河谷(墨脱县背崩乡及以南)的建群乔木大多是热带起源成分,如龙脑香科的婆罗双(张金泉和王兰州, 1985)、金缕梅科的细青皮(*Altingia excelsa*)和使君子科的千果榄仁(*Terminalia myriocarpa*)(刘冰, 2016)、金虎尾科的风箏果(*Hiptage benghalensis*)(任明迅, 未发表数据)、板根现象、老茎生花、附生植物、云雾林或苔藓林等现象也较典型。孙航等(1997)将雅鲁藏布江中下游河谷植被称之为“热带低山半常绿雨林”,本文将之归为“热带季节性雨林”。

在云南东南部的文山古林箐(刘颖颖和朱华, 2014)、广西西南部的弄岗(吴春林, 1991; 吴望辉, 2011)、海南岛西部的俄贤岭与尖峰岭(李意德等, 2006; 秦新生等, 2014)等地,山峰中下部及山脚沟谷分布着常绿的“沟谷雨林”和“山地雨林”。这些以热带植物为主的植被虽然有着一定的干湿季节更替,但植被外貌基本常绿,优势种与建群种也是亚洲热带雨林特征成分——龙脑香科植物,如青皮(*Vatica mangachapoi*)和坡垒(*Hopea hainanensis*)等(李意德等, 2006; 张永夏等, 2007; 李丹, 2016),应属“热带季节性雨林”。在海南岛东侧的西北太平洋季风的迎风面沿海一带的万宁市市梅湾就分布着一片绵延约16 km、宽约400 m的青皮林单优自然群落(张永夏等, 2007; 李丹, 2016),便是这类热带季节性雨林的典型代表。

2.2 季风与热带季雨林

热带季雨林或称“季风雨林”,是在干湿季节交替的热带季风条件下形成的一种地带性密闭型森林植被,其突出的特点是建群种为旱季落叶的热带性阔叶树、生长期存在一个明显的落叶期(朱华, 2011)。热带季雨林是热带季风气候影响植被变化的一个最典型的反映,普遍分布于印度半岛、中南半岛与东

南亚岛屿等受到热带季风深刻影响的地区,通常分布在海拔1 000 m以下的河流两岸山峰中上部(王献溥, 1984; 朱华, 2011)。

热带季雨林被认为是热带雨林(季节性雨林)向热带稀树草原植被过渡的一种特殊植被类型(朱华, 2011)。热带季雨林的群落结构较简单,乔木多样性低,但仍以热带属性植物为绝对优势。热带季雨林群落具有明显的季节性变化,旱季上层乔木多数落叶,林冠稀疏,下层草本枯黄;雨季的时候林冠浓密,整个季相转为绿色(Elliott *et al.*, 2006; 朱华, 2011)。位于滇黔桂交界区的红水河流域的部分沟谷以木棉(*Bombax ceiba*)、短穗鱼尾葵(*Caryota mitis*),以及大型木质藤本植物大喙省藤(*Calamus macrorrhynchus*)、短柄垂子买麻藤(*Gnetum pendulum* f. *intermedium*)、风箏果等组成的旱季落叶植被,应属较典型的热带季雨林(朱华, 2011; Ren, 2015)。

在东南亚以及中国云南南部、广西西南部及海南岛等地的石灰岩山峰中上部,还发育着一类特殊的季雨林(吴春林, 1991; 朱华等, 1996; 秦新生等, 2014)。石灰岩山峰海拔较高的地方由于石灰岩漏水特性导致干湿变动极其剧烈(朱华等, 1996),再加上土层薄、含钙量极大等特点,发育出了喜钙耐旱植物为主的特殊季雨林(朱华等, 1996; 吴望辉, 2011; 秦新生等, 2014)。位于这些石灰岩山峰中部及下部的不存在明显落叶期的常绿或半常绿森林,《中国植被》和《云南植被》称之为“石灰山常绿季雨林”(吴春林, 1991),朱华(2011)则称之为“热带季节性湿润林(tropical seasonal moist forest)”,本文将之归入前面论述的“热带季节性雨林”。

2.3 季风与中国西南干旱河谷

中国的西南地区是东亚季风与南亚季风的交接处,也是西北太平洋季风波及到的区域(Wang, 2002; Salinger *et al.*, 2014; 图1)。这里的地形非常复杂,既包括了横断山区、云贵高原等崇山峻岭,也有着怒江、澜沧江、南盘江、红河等大河深谷。当三大夏季季风共同作用于这块复杂地形时,便造就了有着“焚风效应”的局域“干旱河谷”(张荣祖, 1992; 金振洲和欧晓昆, 2000; 金振洲, 2002; 刘晔等, 2016)。

干旱河谷的主要特征是气温年较差小、干湿季分明(雨季短、旱季长而炎热)(金振洲, 2002; 刘晔等, 2016)。由于纵向岭谷对季风的水热再分配作用(吴绍洪等, 2012),干旱河谷的气温垂直递减,降水量

随海拔的升高而增长(张荣祖, 1992)。干旱河谷底部植被多为耐旱的稀疏灌丛, 河谷中上部植被变为喜湿热的大冠幅乔木, 有时发展出热带季雨林(朱华, 2011; 刘晔等, 2016)。根据热量的差异, 干旱河谷可以进一步分为干热、干暖和干温河谷三大类型(刘晔等, 2016)。

干旱河谷的植被主要包括耐旱的稀树灌丛或灌(禾)草丛, 在外貌和区系成分上类似于非洲稀树草原(Savanna)和地中海气候下的灌木丛(Maquis), 故被称为半萨瓦纳(Semi-savanna)、河谷型Maquis灌丛(Bourliere, 1983; 张荣祖, 1992; 金振洲, 2002)。干旱河谷的植被类型复杂多样, 植物特有种比率可高达38% (欧晓昆和金振洲, 1996)。其中, 干热河谷的温度最高, 以热带性质的稀树草原、稀树肉质灌丛植被为主; 干暖河谷植被则以暖性落叶阔叶灌丛、常绿硬叶林、常绿阔叶灌丛为优势类型(张荣祖, 1992; 金振洲和欧晓昆, 2000); 暖性针叶林、落叶阔叶林则主要在干温河谷环境占优势(刘晔等, 2016)。这些不同类型的局域植被很有规律地出现在同一河谷季风影响程度不同的上、下游地段, 再次证实了季风对植物分布与局域植被形成的重大影响。

2.4 季风与海南岛西部的稀树草原

海南岛西部从洋浦、昌江直到莺歌海的沿海平地、河流三角洲及部分沙地上, 分布着一片长约170 km、宽3–20 km的沙漠化土地, 这里曾经是我国唯一的热带稀树草原分布区(郑影华等, 2009; 欧先交等, 2013)。海南岛的稀树草原受热带季风气候控制, 雨季和旱季明显, 植被是以热带型的旱生或中生多年生禾草类为主的草本植物群落, 以华三芒草(*Aristida chinensis*)、丈野古草(*Arundinella decem-pedalia*)、艾纳香(*Blumea balsamifera*)、黄花稔(*Sida acuta*)等耐旱草本为主。混生灌木有火索麻(*Helicteres isora*)、刺篱木(*Flacourtia indica*)、银柴(*Aporosa chinensis*)等, 散生乔木有木棉(*Bombax malabaricum*)和厚皮树(*Lannea coromandelica*)等, 呈现出独特的群落结构和生态外貌(林培松, 2004; 欧先交等, 2013)。

处于热带季风气候区的海南岛缘何在其西部滨海地带出现较大面积的热带稀树草原, 引起了较大的争议, 公认的最主要原因是季风气候(郑影华等, 2009; 欧先交等, 2013)。首先, 海南岛中南部呈东北到西南走向的鹦哥岭与雅加大岭阻断了东面来自

西北太平洋季风的暖湿气流, 导致山脉东侧降水丰沛、西侧的洋浦到昌江一带降水稀少(林培松, 2004; 郑影华等, 2009)。其次, 海南岛西侧隔海相望的中南半岛分布着近似南北走向的长山山脉, 这条平均海拔达2 000 m、延绵约1 000 km的山脉阻隔了南亚季风, 导致从西面抵达海南岛的南亚季风水汽含量少; 再加上北部湾冷水流的终年影响, 海南岛西部出现热带半干旱气候(林培松, 2004)。再者, 海南岛西侧每年11月到次年4月, 既是旱季, 又正处风季, 而且该区域分布有海南岛最集中分布的石灰岩地貌(昌江王下到俄贤岭一带), 地表储水力极差, 导致旱季出现尤为严酷的干热生境, 抑制了木本植物生长, 最终形成了稀树草原(林培松, 2004; 欧先交等, 2013)。近10年来, 由于人工造林与旅游开发, 海南岛西部的热带稀树草原大部分已经消失(林培松, 2004; 任明迅, 个人观察)。

3 季风对热带植物北向扩散和物种分化的作用

亚洲的热带边缘以及三大夏季风的叠加影响区, 正是高山大河与石灰岩地貌集中分布的中国西南及中南半岛一带(图1)。由于受到不同方向、不同季节夏季风的共同影响, 这里的热带季风气候更明显、时间更长, 维持了可以满足热带植物生长与繁衍的基本水热条件。这里复杂的地形地貌以及不同植被类型形成的交错区(ecotone), 也为植物提供了丰富多样的生态位。因此, 中国西南及中南半岛是热带植物适应分化, 产生大量特有物种的一个热点地区, 可能是中国-缅甸生物多样性热点地区(Myers *et al.*, 2000)形成与维持的一个主要原因。本文以4个典型热带植物类群的物种多样性与特有中心的地理分布情况为例, 分析季风如何在局域地形共同作用下影响热带植物的地理分布与物种分化。

3.1 苦苣苔亚科

苦苣苔科(Gesneriaceae)可能于7000万年前起源于南美, 在约49 Ma扩散至亚洲的东南亚群岛(Perret *et al.*, 2013), 逐渐演变成子房上位、子叶不等大、无胚乳的苦苣苔亚科(Cyrtandroideae)(李振宇和王印政, 2005)。现今的苦苣苔亚科约有86属1 700种, 物种多样性中心位于中国西南特别是滇黔桂交界区的石灰岩地区(应俊生和张志松, 1984; 韦毅刚等, 2004; Perret *et al.*, 2013; 图2)。以往的研究强调

石灰岩生境的隔离效应对特有类群分化与维持的重要作用(韦毅刚等, 2004; 李振宇和王印政, 2005)。然而, 对于苦苣苔亚科这类典型的热带植物而言, 季风才是它们能够从典型热带地区扩散至热带北缘的中国西南地区并存活下来的先决条件(Ren, 2015)。

为更准确地揭示苦苣苔亚科物种的分布与迁移规律, 我们从“全球生物多样性信息站”(http://www.gbif.org)收集了苦苣苔亚科所有的物种已知分布点信息, 按照经纬度 1×1 的精度统计物种数量, 利用软件DIVA-GIS7.5绘制物种多样性分布图。结果证实了苦苣苔亚科的物种丰富度中心并非亚洲典型热带地区和苦苣苔亚科最早分布地点东南亚群岛, 而是位于热带北缘地区的中国西南滇黔桂交界区、横断山区及泰国北部(图2)。这3个地区都位于热带季风叠加影响区(图1), 证实了热带季风对苦苣苔亚科向北扩散的强大作用。

可以推测, 苦苣苔亚科这类早期分布在热带赤

道一带的植物, 在热带季风作用下向北扩散至中国西南及中南半岛之后, 受到高山深谷与石灰岩地貌的隔离作用, 这些位于分布区边缘的“先锋个体”与热带地区核心种群的基因流遭到阻断; 再加上局域高度异质性的地形造成的隔离作用, 导致扩散到这里的个体逐渐适应局域生境季节性干湿气候、石灰岩高钙土壤等因素, 慢慢分化出新种(韦毅刚等, 2004; Ren, 2015; 钱贞娜等, 2016)。这种在季风作用下的“扩散、阻断、隔离、分化”过程, 可能是苦苣苔亚科在中国西南与中南半岛一带出现物种丰富度中心与特有种分布中心的主要原因。

3.2 秋海棠属(*Begonia*)

秋海棠属广布于全球热带区域, 非洲约150种、美洲约600种、亚洲600种左右(Gu *et al.*, 2007)。分子系统学的证据显示, 亚洲的秋海棠属是在上新世从非洲通过长距离扩散而来(de Wilde *et al.*, 2011)。与苦苣苔科类似, 秋海棠属植物对石灰岩生境也有

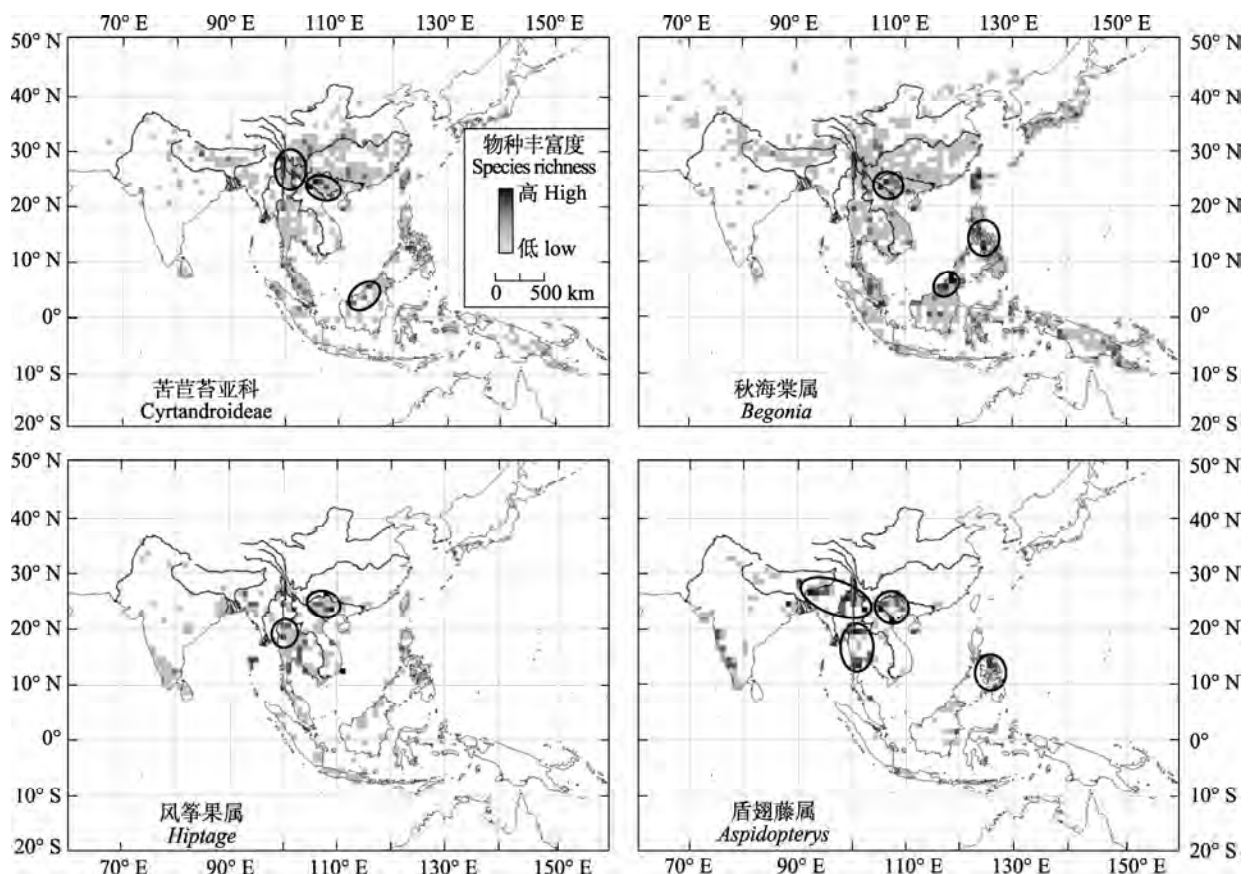


图2 亚洲4个代表性典型热带植物类群的物种分布格局。黑色圆圈示物种丰富度与特有比例最高的区域。物种分布信息来自http://www.gbif.org, 分布图制作软件是DIVA-GIS7.5。

Fig. 2 The distribution pattern of species richness and endemism of four typical tropical plant taxa in Asia. Black circles indicate regions with highest species richness and endemism. The species distribution information is obtained from http://www.gbif.org and the map was drawn using DIVA-GIS7.5.

着较高的适应专一性(Chung *et al.*, 2014)。

亚洲的秋海棠属植物出现了3个物种分布中心: 加里曼岛北部、菲律宾中部、中国西南-中南半岛北部(图2)。其中, 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(Gu *et al.*, 2007; Chung *et al.*, 2014)。基于分子系统学的研究发现, 东亚季风气候的形成加速了中国西南-中南半岛北部一带石灰岩地层的侵蚀, 形成峰林、峰丛、洼地与洞穴交错的高度破碎化、异质性的喀斯特生境, 促进了这一地区秋海棠属的物种分化(Chung *et al.*, 2014)。因此, 秋海棠属可能在中国西南-中南半岛一带经历了类似苦苣苔亚科的“扩散、阻断、隔离、分化”过程, 形成了如今的物种多样性分布中心。其中, 最关键的因素正是季风携带植物繁殖体的扩散作用和季风气候带来的强降雨侵蚀石灰岩导致的生境隔离作用。

3.3 风筝果属(*Hiptage*)与盾翅藤属(*Aspidopterys*)

风筝果属和盾翅藤属都属于金虎尾科, 是热带亚洲特有的大型木质藤本。这两个属都有较为特殊的果实传播方式, 风筝果属果具3条果翅; 盾翅藤属果皮全部伸展成薄翅状附属物。翅果使得这两个属能够随着季风长距离迁移(Ren, 2015; 钱贞娜等, 2016)。

风筝果属物种多样性与特有种分布中心主要有两个: 滇黔桂交界区的红水河流域、泰国北部的湄平河上游(图2; Ren, 2015), 两者都位于河流的河谷或河谷两侧山坡。盾翅藤属的物种分布中心也位于河流河谷上, 如红水河、红河、澜沧江、湄平河、布拉马普特拉河(雅鲁藏布江下游印度境内河段)等(图2)。这表明, 季风沿着河谷向北迁移促进热带植物繁殖体扩散, 并使之在河谷生境中得以生存与繁衍是导致热带植物沿河谷呈带状分布的关键因素。

综合以上4个典型热带植物类群的物种分布格局可以发现, 中国西南的滇黔桂交界区是这些属或亚科共同的物种丰富度中心(图2)。这可能是由于以下两个方面的原因: (1)滇黔桂交界区是三大夏季风的交汇区, 是很多植物扩散的交汇带; (2)滇黔桂交界区有着极其破碎化的石灰岩地貌, 形成了大量散布的隔离生境。那么, 为什么物种丰富度中心出现在滇黔桂交界区, 而非同为季风重叠区、同样有着大量岩溶地貌的云南南部或西南部呢? 滇黔桂交界区的河流如右江、左江与红水河等水量小、河谷窄, 季风通过性较弱(Ren, 2015), 一旦热带植物类群抵

达这些河流河谷及上游, 很难与下游的种群保持基因流, 容易导致隔离物种形成(Ren, 2015; 钱贞娜等, 2016)。云南西南部、南部和中南半岛的河流与山脉则多为南北走向, 澜沧江、怒江与红河等大江大河的河谷非常宽阔, 与中南半岛的纵向连通性较好, 使得南北方向的植物繁殖体扩散和基因流得以维持在一个较高水平, 物种不易分化(吴绍洪等, 2012)。

4 结语

东亚和东南亚地区一直被认为是现代被子植物的起源与分化中心(吴征镒等, 2005; Buerki *et al.*, 2014), 热带季风可能在其中起着重要作用。季风气候不仅促使一部分热带植物的繁殖体得以向北迁移至热带地区北缘, 还通过强烈的降雨和剧烈的干湿交替加剧了局域生境的隔离程度, 与当地高山大河等隔离生境一起导致部分热带植物逐渐适应局域特殊地形与气候而分化出新的类群, 使得三大夏季风叠加影响区(中国西南的滇黔桂交界区和中南半岛)成为亚洲热带植物的物种多样性和特有种分布中心之一。随着全球气候变暖, 亚洲季风对热带植物向北迁移的作用可能更明显, 对东亚和中国植物多样性将产生更深远的影响。在今后的相关研究中, 应进一步重视季风气候的变动规律及其对热带植物长距离扩散与物种分化的作用, 重视我国西南和海南岛与中南半岛植物区系的联系, 更准确地理解这些区域生物多样性形成与维持机制和亚洲热带植物区系的演变趋势。

基金项目 国家自然科学基金(31670230)。

参考文献

- An ZS, Kutzbach JE, Prell WL, Porter SC (2001). Evolution of Asian monsoons and phased uplift of the Himalaya Tibetan Plateau since Late Miocene times. *Nature*, 411, 62–66.
- An ZS, Porter SC, Kutzbach JE, Wu X, Wang S, Liu XD, Li XQ, Zhou WJ (2000). Asynchronous holocene optimum of the East Asian monsoon. *Quaternary Science Reviews*, 19, 743–762.
- Bourliere F (1983). *Tropical Savannas (Ecosystems of the World)*. Elsevier, Amsterdam.
- Buerki S, Forest F, Alvarez N (2014). Proto-South-East Asia as a trigger of early angiosperm diversification. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 174, 326–333.
- Chung KF, Leong WC, Rubite RR, Repin R, Kiew R, Liu Y,

- Peng CI (2014). Phylogenetic analyses of *Begonia* sect. *Coelocentrum* and allied limestone species of China shed light on the evolution of Sino-Vietnamese karst flora. *Botanical Studies*, 55(1), 1.
- de Wilde JJ, Hughes M, Rodda M, Thomas DC (2011). Pliocene intercontinental dispersal from Africa to Southeast Asia highlighted by the new species *Begonia afromigrata* (Begoniaceae). *Taxon*, 60, 1685–1692.
- Elliott S, Baker PJ, Borchert R (2006). Leaf flushing during the dry season: The paradox of Asian monsoon forests. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 248–257.
- Feng L, Zhou TJ (2015). Simulation of summer precipitation and associated water vapor transport over the Tibetan Plateau by meteorological research institute model. *Chinese Journal of Atmospheric Sciences*, 39, 386–398. (in Chinese with English abstract) [冯蕾, 周天军 (2015). 高分辨率MRI模式对青藏高原夏季降水及水汽输送通量的模拟. *大气科学*, 39, 386–398.]
- Gao Y, Wang HJ (2012). Pan-Asian monsoon and its definition, principal modes of precipitation, and variability features. *Scientia Sinica Terrae*, 42, 555–563. (in Chinese with English abstract) [高雅, 王会军 (2012). 泛亚洲季风区: 定义, 降水主模态及其变异特征. *中国科学: 地球科学*, 42, 555–563.]
- Gu CZ, Peng CI, Turland NJ (2007). Begoniaceae. In: Wu ZY, Raven PH, Hong DY eds. *Flora of China*, Vol. 13. Science Press, Beijing. 153–207.
- Jin ZZ (2002). *Floristic Features of Dry-Hot and Dry-Warm Valleys, Yunnan and Sichuan*. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese) [金振洲 (2002). 滇川干热河谷与干暖河谷植物区系特征. 云南科技出版社, 昆明.]
- Jin ZZ, Ou XK (2000). *Yuanjiang, Nujiang, Jinshajiang, Lancangjiang Vegetation of Dry-Hot Valley*. Yunnan University Press, Kunming. (in Chinese) [金振洲, 欧晓昆 (2000). 元江、怒江、金沙江、澜沧江干热河谷植被. 云南大学出版社, 昆明.]
- Li D (2016). *Study on Distribution Pattern and Population Characteristics of Wild Dipterocarpaceae Plants in Hainan Province*. Master degree dissertation. Hainan University, Haikou. (in Chinese with English abstract) [李丹 (2016). 海南省野生龙脑香科植物分布格局及种群特征研究. 硕士学位论文. 海南大学, 海口.]
- Li T, Wang B (2005). A review on the western North Pacific monsoon: Synoptic-to-interannual variabilities. *Terrestrial Atmospheric & Oceanic Sciences*, 16, 285–314.
- Li XY, Wu LG, Zong HJ (2014). Analysis of influence of monsoon gyres on tropical cyclogenesis over the western North Pacific. *Transactions of Atmospheric Sciences*, 37, 653–664. (in Chinese with English abstract) [李肖雅, 吴立广, 宗慧君 (2014). 季风涡旋影响西北太平洋台风生成初步分析. *大气科学学报*, 37, 653–664.]
- Li YD, Fang H, Luo W, Chen HQ, Jiang ZL (2006). The resource and community characteristics of *Vatica mangachapoi* forest in Jianfengling National Nature Reserve, Hainan Island. *Scientia Silvae Sinicae*, 42(1), 1–6. (in Chinese with English abstract) [李意德, 方洪, 罗文, 陈焕强, 蒋忠亮 (2006). 海南尖峰岭国家级保护区青皮林资源与乔木层群落学特征. *林业科学*, 42(1), 1–6.]
- Li ZY, Wang YZ (2005). *Plants of Gesneriaceae in China*. Henan Science and Technology Publishing House, Zhengzhou. (in Chinese) [李振宇, 王印政 (2005). 中国苦苣苔科植物. 河南科学技术出版社, 郑州.]
- Lin PS (2004). *Land Desertification and Its Association With Climate Change in West Hainan in the Recent Twenty Years*. Master degree dissertation. South China Normal University, Guangzhou. (in Chinese with English abstract) [林培松 (2004). 近20年来海南岛西部土地沙漠化与气候变化关联度的研究. 硕士学位论文, 华南师范大学, 广州.]
- Liu B (2016). Motuo: The beautiful plants from altitude 600 m to 4000 m. *Forest and Humankind*, 1, 44–49. (in Chinese with English abstract) [刘冰 (2016). 墨脱海拔600米到4000米的美丽植物. *森林与人类*, 1, 44–49.]
- Liu J, Moller M, Provan J, Gao LM, Poudel RC, Li DZ (2013). Geological and ecological factors drive cryptic speciation of yews in a biodiversity hotspot. *New Phytologist*, 199, 1093–1108.
- Liu Y, Li P, Xu Y, Shi SL, Ying LX, Zhang WJ, Peng PH, Shen ZH (2016). Quantitative classification and ordination for plant communities in dry valleys of Southwest China. *Biodiversity Science*, 24, 378–388. (in Chinese with English abstract) [刘晔, 李鹏, 许玥, 石松林, 应凌霄, 张婉君, 彭培好, 沈泽昊 (2016). 中国西南干旱河谷植物群落的数量分类和排序分析. *生物多样性*, 24, 378–388.]
- Liu YY, Zhu H (2014). Floristic comparison of three regional tropical floras in Yunnan, China. *Plant Science Journal*, 32, 594–601. (in Chinese with English abstract) [刘颖颖, 朱华 (2014). 云南不同地区和生境代表性热带植物区系的物种组成比较. *植物科学学报*, 32, 594–601.]
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GA, Kent J (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858.
- Ou XJ, Zeng LH, Lin PS, Shang ZH (2013). Preliminary study on the origin of savanna in western Hainan Island. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 27(6), 48–53. (in Chinese with English abstract) [欧先交, 曾兰华, 林培松, 尚志海 (2013). 琼西热带稀树草原成因初探. *干旱区资源与环境*, 27(6), 48–53.]
- Ou XK, Jin ZZ (1996). A preliminary study on the flora and ecological diversity in Jinsha River dry-hot valley. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 14, 318–322. (in Chinese with English abstract) [欧晓昆, 金振洲 (1996). 金沙江干热河谷植物区系和生态多样性的初步研究. *武汉植*

- 物研究, 14, 318–322.]
- Perret M, Chautems A, Araujo AOD, Salalmin N (2013). Temporal and spatial origin of Gesneriaceae in the New World inferred from plastid DNA sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171, 61–79.
- Qian ZN, Meng QW, Ren MX (2016). Pollination ecotypes and herkogamy variation of *Hiptage benghalensis* (Malpighiaceae) with mirror-image flowers. *Biodiversity Science*, 24, 1364–1372. (in Chinese with English abstract) [钱贞娜, 孟千万, 任明迅 (2016). 风箏果镜像花的雌雄异位变化及传粉生态型的形成. 生物多样性, 24, 1364–1372.]
- Qin XS, Zhang RJ, Xing FW (2014). Flora of seed plants in the limestone areas of Hainan. *Journal of South China Agricultural University*, 35(3), 90–99. (in Chinese with English abstract) [秦新生, 张荣京, 邢福武 (2014). 海南石灰岩地区的种子植物区系. 华南农业大学学报, 35(3), 90–99.]
- Ren MX (2015). 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*, 34, e003. doi: 10.3989/collectbot.2015.v34.003.
- Salinger MJ, Shrestha ML, Dong WJ, McGregor JL, Wang SY (2014). Climate in Asia and the Pacific: Climate variability and change. In: Manton M, Stevenson LA eds. *Climate in Asia and the Pacific: Security, Society and Sustainability*. Springer, Berlin. 17–57.
- Shi GL, Li HM (2010). A fossil fruit wing of *Dipterocarpus* from the middle Micocene of Fujian, China and its palaeoclimatic significance. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162, 599–606.
- Sun H, Zhou ZK (1996). The characters and origin of the flora from the big bend gorge of Yalutsangpu (Brahmabutra) River, eastern Himalayas. *Acta Botanica Yunnanica*, 18, 185–204. (in Chinese with English abstract) [孙航, 周浙昆 (1996). 喜马拉雅东部雅鲁藏布江大拐弯河谷地区植物区系的特点及来源. 云南植物研究, 18, 185–204.]
- Sun H, Zhou ZK, Yu HY (1997). The vegetation of the big bend gorge of Yalutsangpu River, S.E. Tibet, E. Himalayas. *Acta Botanica Yunnanica*, 19, 57–66. (in Chinese with English abstract) [孙航, 周浙昆, 俞宏渊 (1997). 喜马拉雅东部雅鲁藏布江大拐弯河谷地区植被组成特点. 云南植物研究, 19, 57–66.]
- Sun XJ, Wang PX (2005). How old is the Asian monsoon system—Palaeobotanical constraints from China. *Journal of Tongji University (Natural Science)*, 33, 1137–1143. (in Chinese with English abstract) [孙湘君, 汪品先 (2005). 从中国古植被记录看东亚季风年龄. 同济大学学报(自然科学), 33, 1137–1143.]
- Tao S, Chen L (1987). A review of recent research on the East Asian summer monsoon in China. In: Chang CP, Krishnamurti TN eds. *Monsoon Meteorology*. Oxford University Press, Oxford, UK. 60–92.
- Tuyet D (2001). Characteristics of karst ecosystems of Vietnam and their vulnerability to human impact. *Acta Geologica Sinica*, 75, 325–329.
- Wang B (2002). Rainy season of the Asian-Pacific summer monsoon. *Journal of Climate*, 15, 386–398.
- Wang XP (1984). The main difference between rainforest and seasonal rainforest. *Plants*, (3), 18–19. (in Chinese) [王献溥 (1984). 雨林和季雨林的主要区别. 植物杂志, (3), 18–19.]
- Webster PJ, Magana VO, Palmer TN, Shukla J, Tomas RA, Yanai MU, Yasunari T (1998). Monsoons: Processes, predictability, and the prospects for prediction. *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, 103, 14451–14510.
- Wei YG, Zhong SH, Wen HQ (2004). Studies of the flora and ecology Gesneriaceae in Guangxi Province. *Acta Botanica Yunnanica*, 26, 173–182. (in Chinese with English abstract) [韦毅刚, 钟树华, 文和群 (2004). 广西苦苣苔科植物区系和生态特点研究. 云南植物研究, 26, 173–182.]
- Wu CL (1991). Classification and ordination of tropical limestone seasonal forest of Guangxi. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 15, 17–26. (in Chinese with English abstract) [吴春林 (1991). 广西热带石灰岩季节雨林分类与排序. 植物生态学与地植物学学报, 15, 17–26.]
- Wu GX, Duan AM, Liu YM, Yan JH, Liu BQ, Ren SL, Zhang YN, Wang TM, Liang XY, Guan Y (2013). Recent advances in the study on the dynamics of the Asian summer monsoon onset. *Chinese Journal of Atmospheric Sciences*, 37, 211–228. (in Chinese with English abstract) [吴国雄, 段安民, 刘屹岷, 颜京辉, 刘伯奇, 任素玲, 张亚妮, 王同美, 梁潇云, 关月 (2013). 关于亚洲夏季风爆发的动力学研究的若干近期进展. 大气科学, 37, 211–228.]
- Wu SH, Pan T, Cao J, He DM, Xiao ZN (2012). Barrier-corridor effect of longitudinal range-gorge terrain on monsoons in Southwest China. *Geography Research*, 31(1), 1–13. (in Chinese with English abstract) [吴绍洪, 潘韬, 曹杰, 何大明, 肖子牛 (2012). 西南纵向岭谷地形对季风的“通道—阻隔”作用. 地理研究, 31(1), 1–13.]
- Wu WH (2011). *Studies on the Flora and Phytogeography of Nonggang National Nature Reserve of Guangxi*. Master dissertation, Guangxi Normal University, Guilin, Guangxi. 534–549. (in Chinese with English abstract) [吴望辉 (2011). 广西弄岗国家级自然保护区植物区系地理学研究. 硕士学位论文, 广西师范大学, 广西桂林. 534–549.]
- Wu ZY, Sun H, Zhou ZK, Peng H, Li DZ (2005). Origin and differentiation of endemism in the flora of China. *Acta Botanica Yunnanica*, 27, 577–604. (in Chinese with English abstract) [吴征镒, 孙航, 周浙昆, 彭华, 李德铨 (2005). 中国植物区系中的特有性及其起源和分化. 云南植物研究, 27, 577–604.]
- Wurster CM, Bird MI, Bull ID, Creed F, Bryant C, Dungait JA,

- Paz V (2010). Forest contraction in north equatorial Southeast Asia during the Last Glacial Period. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107, 15508–15511.
- Ying JS, Zhang ZS (1984). Endemism in the flora of China—Studies on the endemic genera. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 22, 259–268. (in Chinese with English abstract) [应俊生, 张志松 (1984). 中国植物区系中的特有现象——特有属的研究. 植物分类学报, 22, 259–268.]
- Yu G, Chen X, Ni J, Cheddadi R, Guiot J, Han H, Harrison SP, Huang C, Ke M, Kong Z, Li S, Li W, Liew P, Liu G, Liu J, Liu Q, Liu KB, Prentice IC, Qui W, Ren G, Song C, Sugita S, Sun X, Tang L, van Campo E, Xia Y, Xu Q, Yan S, Yang X, Zhao J, Zheng Z (2000). Palaeovegetation of China: A pollen data-based synthesis for the mid-Holocene and last glacial maximum. *Journal of Biogeography*, 27, 635–664.
- Zhang JQ, Wang LZ (1985). The geographic distribution of Dipterocarpaceae plants. *Chinese Bulletin of Botany*, 3(5), 1–8. (in Chinese) [张金泉, 王兰州 (1985). 龙脑香科植物的地理分布. 植物学通报, 3(5), 1–8.]
- Zhang RZ (1992). *Dry and Hot Valleys of Hengduan Mountains*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张荣祖 (1992). 横断山区干旱河谷. 科学出版社, 北京.]
- Zhang YX, Zhang RJ, Xing FW, Qin XS, Chen HF (2007). Community diversity of the *Vatica mangachapoi* forests in Wanning, Hainan Islands. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 27, 1454–1460. (in Chinese with English abstract) [张永夏, 张荣京, 邢福武, 秦新生, 陈红锋 (2007). 海南万宁青皮林群落多样性特征研究. 西北植物学报, 27, 1454–1460.]
- Zheng YH, Li S, Wang XZ, Li HC, Gao SY (2009). Study on the temporal and spatial evolution processes of land desertification in western Hainan Island since 50 a using RS and GIS techniques. *Journal of Desert Research*, 29(1), 56–62. (in Chinese with English abstract) [郑影华, 李琳, 王兮之, 李会川, 高尚玉 (2009). RS与GIS支持下近50 a海南岛西部土地沙漠化时空演变过程研究. 中国沙漠, 29(1), 56–61.]
- Zhou XX, Ding YH, Wang PX (2008). Moisture transport in Asian summer monsoon region and its relationship with summer precipitation in China. *Acta Meteorologica Sinica*, 66, Zhou ZK, Huang J, Ding WN (2017). The impact of major geological events on Chinese flora. *Biodiversity Science*, 25, 123–135. (in Chinese with English abstract) [周浙昆, 黄健, 丁文娜 (2017). 若干重要地质事件对中国植物区系形成演变的影响. 生物多样性, 25, 123–135.]
- Zhu H (2011). Tropical monsoon forest in Yunnan with comparison to the tropical rain forest. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 463–470. (in Chinese with English abstract) [朱华 (2011). 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, 35, 463–470.]
- Zhu H (2013). Geographical elements of seed plants suggest the boundary of the tropical zone in China. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 386, 16–22.
- Zhu H, Wang H, Li BG, Xu ZF (1996). A phytogeographical research on the forest flora of limestone hills in Xishuangbanna. *Guihaia*, 16, 317–330. (in Chinese with English abstract) [朱华, 王洪, 李保贵, 许再富 (1996). 西双版纳石灰岩森林的植物区系地理研究. 广西植物, 16, 317–330.]

责任编辑: 朱 华 责任编辑: 王 葳



扫码向作者提问