

高黎贡山北段种子植物区系研究*

李 嵘, 刀志灵, 纪运恒, 李 恒**

(中国科学院昆明植物研究所, 云南 昆明 650204)

摘要: 高黎贡山北段种子植物种类十分丰富, 共记载野生种子植物 172 科, 778 属, 2 514 种及 302 变种 (亚种), 是植物多样性最为丰富的地区之一。区系成分分析表明: 1) 本区种子植物区系的性质具有鲜明的温带性, 并深受热带植物区系的影响, 区系地理成分复杂、联系广泛; 2) 现代种子植物区系是在古南大陆热带亚洲植物区系的基础上, 由古南大陆成分及古北大陆成分在漫长的地质历史过程中融合发展而来, 许多源于印度 - 马来、北温带 (特别是东亚) 的成分在此都产生了较为丰富的特有类群, 它们共同演变成今天的植物区系外貌; 3) 种子植物区系具有明显的水平和垂直替代现象, 间断现象也较为显著, 主要表现为滇西北 - 滇东南间断分布或在此线西南侧连续分布; 4) 种子植物区系的特有现象十分丰富, 物种分化强烈, 新老兼备, 而以新生的进化成分为主, 由此表明高黎贡山北段在保存古老成分的同时, 又分化出许多新生成分, 它是一个孕育新特有现象的重要舞台。

关键词: 高黎贡山北段; 种子植物; 植物区系; 植物地理

中图分类号: Q 948

文献标识码: A

文章编号: 0253-2700 (2007) 06- 601- 15

A Floristic Study on the Seed Plants of the Northern Gaoligong Mountains in Western Yunnan, China

LI Rong, DAO Zhi-Ling, JI Yun-Heng, LI Heng**

(Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China)

Abstract: The northern Gaoligong Mountains is rich in species and it is one of the richest areas of plant diversity in the world. So far, 2 514 native species and 302 varieties (or subspecies) belonging to 778 genera in 172 families were recorded. Based on the statistics and analysis of families, genera, and species, a floristic study on the seed plants of the northern Gaoligong Mountains was carried out. The results are as follows: 1) The main floristic feature is temperate, but it is greatly influenced by tropical elements. The floristic relationships are complex, and many kinds of distribution types are represented here; 2) During the long geological history, the process of fusion and development among Gondwanaland and Laurasia floras is a key to the origin of modern flora of the northern Gaoligong Mountains. In addition, some elements that came from Indo-Malaysia and North Temperate (especial Eastern Asia) differentiated into variously rich endemic taxa in the region. Based on the tropical Asian flora, all of the endemic taxa and the two elements mentioned above together changed into the framework of the present flora during geological time; 3) The horizontal and vertical vicariance of the flora is evident in the northern Gaoligong Mountains. The disjunct distribution is also evident, the main disjunct type is a distribution pattern from northwest to southeast Yunnan or only distribution in the southwest of the line that along from northwest to southeast Yunnan; 4) The endemism within the flora is rich and the endemic elements differentiated strongly in the region. The palaeoendemic and neoendemic elements can co-exist in the region, but the neoendemic elements are dominant. These

* 基金项目: 美国国家自然科学基金 (National Sciences Foundation of USA, Award No.: DEB-0103795); 国家自然科学基金 (30670132); 云南省自然科学基金 (2007C093M)

** 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: liheng@mail.kib.ac.cn

收稿日期: 2007-04-03, 2007-06-27 接受发表

作者简介: 李嵘 (1980-) 男, 博士, 主要从事植物分类与植物地理学研究。E-mail: lirong@mail.kib.ac.cn

data show that northern Gaoligong Mountains not only is a refuge for some ancient floristic elements but also is a differentiation center for some new floristic elements.

Key words: The northern Gaoligong Mountains; Seed plants; Flora; Phytogeography

高黎贡山地区是指怒江 (Salween River) 和伊洛瓦底江 (Irrawaddy River) 之间的分水山脉和山脉两侧的地域, 位于北纬 $24^{\circ}40' \sim 28^{\circ}30'$, 全境面积约 $111\ 000\ \text{km}^2$, 行政区包括中国云南龙陵北部、腾冲全境、保山、泸水、福贡、贡山县的西部、西藏察隅南部及缅甸北部的克钦邦。由北向南, 由于特殊的地质历史和独特的生态自然环境, 整个高黎贡山脉分为北、中、南三段 (郭辉军, 2000)。由于深刻的切割作用, 其北段山势险峻, 水流湍急, 垂直落差达 $3\ 000\ \text{m}$ 以上, 而中段和南段山势渐趋开展, 地势起伏趋缓, 水流较北段略为平缓, 垂直落差相对减少, 仅为 $2\ 000\ \text{m}$ 左右 (Chaplin, 2005); 高黎贡山北段的年降水量多于中段和南段地区, 其热量变化也由北向南逐渐增加 (张克映等, 1992)。植物的生长发育与降水和热量的分配息息相关, 高黎贡山北段与中段、南段在降水及热量上的差异, 导致了北段的物种数量包括特有种的数量均多于中段及南段, 其植物区系的性质也迥相差异。

高黎贡山北段位于云南省西北部, 北面与西藏自治区察隅地区接壤, 东面止于怒江西岸, 西南至担当力卡山山脊与缅甸相邻, 其地理位置位于北纬 $27^{\circ}30' \sim 28^{\circ}22.4'$, 东经 $98^{\circ}11.2' \sim 98^{\circ}47.5'$, 面积约为 $3\ 155\ \text{km}^2$, 主峰嘎瓦嘎博峰, 海拔 $5\ 128\ \text{m}$, 河谷最低海拔 $1\ 040\ \text{m}$, 垂直高差达 $4\ 088\ \text{m}$ (图 1)。由于生态自然地理环境的复杂性和多样性, 本区孕育了多样的生物种类和丰富的特有现象, 被全球保护组织列为世界 25 个生物多样性优先保护的地区之一 (王荷生和张镜铨, 1994; 李锡文, 1994; 李恒等, 2000; Myers 等, 2000)。2000 年, 该地区被联合国教科文组织 (UNESCO) 列入“人与生物圈”计划。2003 年, 被列入世界自然保护遗产名录 (López-Pujol 等, 2006)。

1 自然地理概况

按云南省综合自然区划的分区系统, 高黎贡山北段位于亚热带北部地带 (III) 滇西横断山脉地区 (III_A) 的怒江高山峡谷区 (III_{A4}), 东与寒

温高原地带 (V) 的中甸、德钦高山高原区 (V_{A1}) 相邻。全区均为举世罕见的高山峡谷地貌, 缺少平原和盆地, 峡谷内部阶地很少发育, 仅局部有支流汇入处形成面积不大的洪积扇, 在高海拔的山地上, 由于第四纪冰川作用的影响, 遗留了大量的冰蚀和冰碛地貌 (杨一光, 1991)。

高黎贡山北段具有“双雨季”的特点, 雨季长达 9 个月。该区域 2 月开始降水, 4 月出现第一个降水高峰, 称春汛期。第二个高峰在 6 月, 正式进入夏季风汛期。西坡 (独龙江) 的年降水量 ($3\ 672.8\ \text{mm}$) 远多于东坡 (贡山) ($1\ 667.6\ \text{mm}$), 东坡一年之内出现两次降雨高峰期 (4、6 月), 而西坡独龙江流域一年之内甚至出现三次降水高峰 (4、6、9 月), 全年无干、湿季之分 (马友鑫, 1996)。

高黎贡山北段因受地形因素的影响, 其土壤类型表现出明显的垂直分布规律 (员新华和吴幼仙, 1998): 东坡怒江河谷海拔 $1\ 800\ \text{m}$ 以下, 原生植被为半湿润常绿阔叶林, 主要是红壤, 成土母岩多为花岗岩、泥质岩类、坡积母质; 西坡独龙江河谷 $1\ 700\ \text{m}$ 以下是黄壤, 原生植被为湿润常绿阔叶林, 成土母岩以花岗岩、混合岩居多, 极少量石灰岩, 母质多为坡积。黄棕壤分布于海拔 $2\ 300\ \text{m}$ 以下, 植被以中山湿性常绿阔叶林为主, 成土母岩以混合岩、花岗岩、片麻岩为主, 多坡积母质。棕壤分布于海拔 $2\ 300 \sim 2\ 700\ \text{m}$ 间的针阔叶混交林下, 成土母岩以花岗岩、片麻岩为主, 多坡积母质。暗棕壤形成于海拔 $2\ 700 \sim 3\ 100\ \text{m}$ 的针叶林下, 成土母岩以花岗岩、片麻岩、混合岩为主的坡积、残积母质。棕色暗针叶林土发育于海拔 $3\ 100 \sim 3\ 700\ \text{m}$ 的高山寒温带湿润地区的暗针叶林下, 成土母岩为花岗岩、石英岩、片麻岩形成的坡积、残积母质。亚高山草甸土分布于海拔 $3\ 700\ \text{m}$ 以上的亚寒带灌丛草甸植被下, 地表多为苔藓、地衣, 成土母岩多为花岗岩、片麻岩、残积母质。

高黎贡山北段的植被情况, 不论是水平地带性分布还是垂直地带性分布, 均已做过大量的研究 (刘伦辉和邱学忠, 1980; 姜汉侨, 1980a, b;

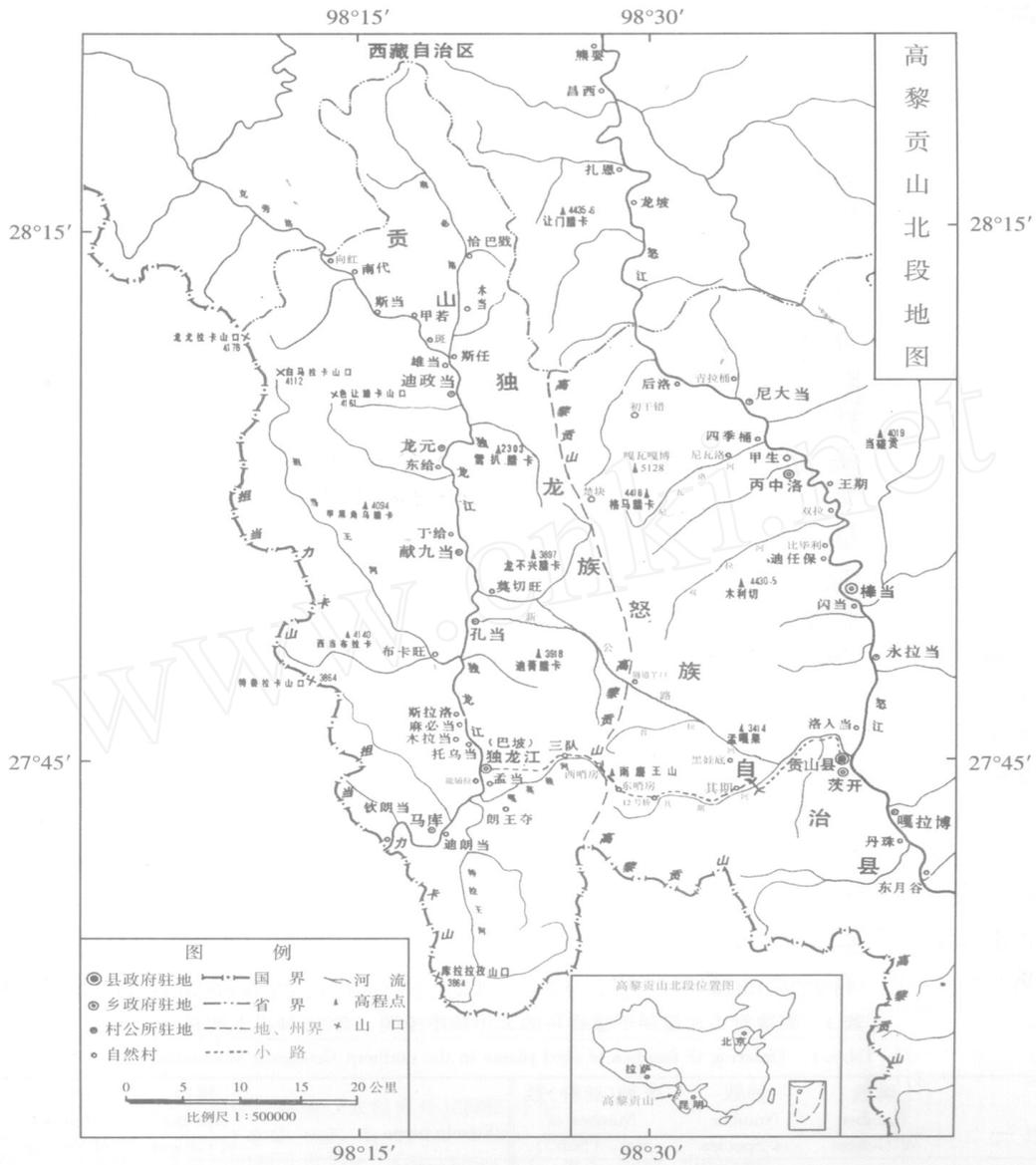


图 1 高黎贡山北段地区图
 Fig. 1 Map of the northern Gaoligong Mountains

吴征镒, 1980; 吴征镒和朱彦丞, 1987; 李恒, 1993; 王建皓和文农, 1998; 刘伦辉等, 2000)。本文在已有基础之上, 根据野外考察的资料进行总结、修改和补充, 概述如下: 1) 常绿阔叶林发育最好, 群系类型多种多样。由于本区夏无酷暑, 冬无严寒, 降水四季均匀分配, 最适宜于常绿阔叶林发育。从河谷底部到海拔 2 800 m 的地段, 均覆盖着大片的常绿阔叶林, 并与缅甸北部和东喜马拉雅绵延成片, 构成当今地球上发育最好、保存最为完整的常绿阔叶林区。该植被型所

包含的群系类型也多种多样, 如以青冈属 (*Cyclobalanopsis*)、石栎属 (*Lithocarpus*) 为主构成的山地湿性常绿阔叶林的群系类型有青冈林 (*Cyclobalanopsis glauca*)、薄片青冈林 (*Cyclobalanopsis lamellosa*)、佻江青冈林 (*Cyclobalanopsis kiukiangensis*)、曼青冈林 (*Cyclobalanopsis oxydon*)、硬斗石栎林 (*Lithocarpus hancei*)、不丹松 (*Pinus bhutanica*)、秃杉林 (*Taiwania cryptomerioides*) 等; 2) 铁杉针阔叶混交林成带分布, 云杉林极为少见。高黎贡山北段深受高山地形和西南季风的强

烈影响,南部湿润的海洋性气流可以沿河谷伸入,并逐步向高海拔地区扩散,这就为铁杉(*Tsuga*)的生长发育提供了有利条件。在海拔2 600~3 100 m的地段形成了以云南铁杉(*Tsuga dumosa*)为标志的铁杉针阔叶混交林植被类型,其它伴生建群种有糙皮桦(*Betula utilis*)、多变石栎(*Lithocarpus variolosus*)等。铁杉林在川西、滇西北、藏东南等山地广泛分布,但本区与上述地区显著不同的是铁杉林显著,而云杉林几乎不见;3)高山灌丛发育繁盛,草甸植被发育欠佳。在海拔3 700 m以上,由于山顶坡陡风大,以杜鹃属(*Rhododendron*)、委陵菜属(*Potentilla*)的灌木种类为主的高山灌丛发育繁盛,常见的种类如金黄杜鹃(*Rhododendron rupicolum* var. *chryseum*)、多色杜鹃(*Rhododendron rupicolum*)、亮鳞杜鹃(*Rhododendron heliolepis*)、银露梅(*Potentilla glabra*)等。此外,也因山顶狭窄,缓坡极为稀少,高山草甸发育不佳;4)隐域性植被随地形、基质等不同呈非地带性分布。怒江、独龙江两岸多悬崖峭壁,湿度大、日照时间短,常被喜湿耐阴的络石属(*Trachelospermum*)、崖豆藤属(*Millettia*)、葛藤属(*Pueraria*)、葡萄属(*Vitis*)、常春藤属(*Hedera*)、南蛇藤属(*Celastrus*)、五味子属(*Schisandra*)等藤本植物与原有常绿木本植物共同形成一种特殊的藤灌群落,其

形成的小生境基础是岩壁和湿度。在东坡丙中洛石门关一带的悬崖峭壁上,分布有一种珍稀的贡山棕榈(*Trachycarpus princeps*)单优群落,它们完全生长在岩石缝隙中。显然,这种棕榈群落的分布与大理石基质和微地形有关,是一种喜钙植物。

2 种子植物区系的组成及特点

迄今为止,高黎贡山北段记载野生种子植物共计172科,778属,2 514种及302变种(亚种),分别占中国种子植物科、属、种数的49.9%,24.5%,9.1%(王荷生,2004;吴征镒等,2004),部分科属范畴的界定及划分,参阅了吴征镒等(2003)的观点。其中裸子植物5科,11属,11种及8变种;双子叶植物142科,581属,1 948种及278变种(亚种);单子叶植物25科,186属,555种及16变种(亚种)。本地区种子植物科、属、种的配比约为1 4.5 14.6,与地处滇西北的玉龙雪山相近(1 5 15)(杨亲二,1987),而与地处滇中的小百草岭相异(1 4 10)(王利松等,2005),这种区系数量构成中“科少种多”的特点反映了其相对年青和新生的性质(Szafer,1964)。

2.1 科的数量结构与区系成分分析

本区域种子植物科一级的组成中,含20种以上的科的排列顺序如表1。从表中可知,含20

表1 高黎贡山北段种子植物科的大小顺序排列(含20种以上的科)

Table 1 Ordering of families of seed plants in the northern Gaoligong Mountains

科名 Family name	属数 Number of Genera	种数 Number of Species	变种(亚种)数 Number of Var. (Sub.)	科名 Family name	属数 Number of Genera	种数 Number of Species	变种(亚种)数 Number of Var. (Sub.)
兰科 Orchidaceae	59	191	2	天南星科 Araceae	6	31	—
菊科 Compositae	57	164	13	石竹科 Caryophyllaceae	9	29	3
蔷薇科 Rosaceae	24	158	31	苦苣苔科 Gesneriaceae	10	29	2
杜鹃花科 Ericaceae	9	105	29	蓼科 Polygonaceae	4	28	8
禾本科 Gramineae	49	97	3	八仙花科 Hydrangeaceae	6	28	5
莎草科 Cyperaceae	13	64	3	杨柳科 Salicaceae	2	28	4
茜草科 Rubiaceae	23	58	6	忍冬科 Caprifoliaceae	6	28	3
荨麻科 Urticaceae	15	57	10	槭树科 Aceraceae	1	25	9
玄参科 Scrophulariaceae	16	57	9	紫堇科 Fumariaceae	3	24	1
蝶形花科 Papilionaceae	27	55	6	越桔科 Vacciniaceae	2	24	4
唇形科 Labiatae	21	55	6	萝藦科 Asclepiadaceae	7	23	—
毛茛科 Ranunculaceae	18	53	16	卫矛科 Celastraceae	3	22	5
百合科 Liliaceae	20	53	2	灯心草科 Juncaceae	2	22	—
龙胆科 Gentianaceae	11	47	2	山茶科 Theaceae	6	21	1
报春花科 Primulaceae	4	47	—	芸香科 Rutaceae	6	21	1
伞形科 Umbelliferae	20	45	4	十字花科 Cruciferae	9	20	—
五加科 Araliaceae	14	42	8	冬青科 Aquilifoliaceae	1	20	4
樟科 Lauraceae	8	40	5				
虎耳草科 Saxifragaceae	7	35	2	合计 Total: 36 科	498 属	1846 种	207 种

种以上的科计有 36 科, 占本区域全部科数的 21%; 它们共计含有 498 属, 占本区域全部属数的 64%; 含有 1 846 种, 占本区域全部种数的 73.4%; 种下等级有 207 种, 占本区域全部种下等级的 68.5%。其中, 含有百种以上的科有兰科 Orchidaceae (59 属/191 种)、菊科 Compositae (57 属/164 种)、蔷薇科 Rosaceae (24 属/158 种)、杜鹃花科 Ericaceae (9 属/105 种)、禾本科 Gramineae (49 属/97 种)。由此表明, 这 5 个科在高黎贡山北段得到较为充分的发展, 成为该地区种子植物区系多样性的主体成分。

科内属一级的分析表明, 本地区仅出现 1 属的科有 72 科, 占全部科数的 41.9%, 共计 72 属, 占全部属数的 9.3%; 出现 2~5 属的科有 66 科, 占全部科数的 38.4%, 共计 185 属, 占全部属数的 23.8%; 出现 6~15 属的科有 23 科, 占全部科数的 13.5%, 共计 187 属, 占全部属数的 24%; 出现属数多于 15 属的科有 11 科, 占全部科数的 6.4%, 共计 334 属, 占全部属数的 42.9%。

科内种一级的分析表明, 本地区仅出现 1 种的科有 37 科, 占全部科数的 21.5%, 共计 37 种, 占全部种数的 1.3%; 出现 2~10 种的科有

78 科, 占全部科数的 45.3%, 共计 341 种, 占全部种数的 12.1%; 出现 11~50 种的科有 44 科, 占全部科数的 25.7%, 共计 971 种, 占全部种数的 38.6%; 出现种数多于 50 种的科有 13 科, 占全部科数的 7.6%, 共计 1 167 种, 占全部种数的 46.4%。

有些科虽然所含的属数和种数不多, 但往往是本地区的植被建群种, 甚至还有可能是该地植物区系的先驱者, 如壳斗科 (Fagaceae)、木兰科 (Magnoliaceae)、松科 (Pinaceae)、杉科 (Taxodiaceae) 等的种类, 它们对当地植物区系的形成和发展具有重要意义。此外, 有些单种或寡种科, 如水青树科 (Tetracentraceae)、珙桐科 (Davidiaceae)、领春木科 (Eupteleaceae)、青荚叶科 (Helwingiaceae) 等往往是东亚特有科, 它们是本区与东亚植物区系联系的重要标志。

根据李锡文 (1996) 和吴征镒等 (2003) 对科分布区类型的划分, 高黎贡山北段种子植物 172 科可划分为 10 个类型和 7 个变型 (表 2), 显示该地区科级水平上的地理成分比较复杂, 联系广泛; 此外, 该地区计有热带性质的科 80 科, 占全部科数的 56.7% (不计世界广布科), 计有

表 2 高黎贡山北段种子植物科的分布区类型

Table 2 Distribution types of families of seed plants in the northern Gaoligong Mountains

分布区类型 Distribution types	科数 Families	占全部科的比例 Percentage of total Families (%)
1 世界广布 Cosmopolitan	31	—
2 泛热带分布 Pantropic	63 (68)	44.7 (48.2)
2-1 热亚、大洋洲 (至新西兰) 和中、南美 (或墨西哥) 间断分布 Trop. As., Austr. (to N. Zeal.) & C. to S. Amer. (or Mexico) disjuncted	3	2.1
2-2 热带亚洲、非洲和中、南美洲间断分布 Trop. Asia, Africa & C. to S. Amer. disjuncted	2	1.4
3 热带亚洲至热带美洲间断 Trop. Asia & Trop. Amer. disjuncted	5	3.5
4 旧世界热带分布 Old World Tropics	2 (4)	1.4 (2.8)
4-1 热带亚洲、非洲 (或东非、马达加斯加) 和大洋洲间断分布 Trop. Asia, Africa (or E. Africa, Madagascar) & Australasia disjuncted	2	1.4
7 热带亚洲分布 Trop. Asia (Indo-Malesia)	3	2.1
8 北温带分布 North Temperate	25 (36)	17.7 (25.5)
8-1 北温带和南温带间断分布 N. Temp. & S. Temp. disjuncted	9	6.4
8-2 欧亚和南美温带间断分布 Eurasia & Temp. S. Amer. disjuncted	1	0.7
8-3 地中海、东亚、新西兰和墨西哥-智利间断分布 Mediterranea, E. Asia, New Zealand and Mexico-Chile disjuncted	1	0.7
9 东亚和北美间断分布 E. Asia & N. Amer. disjuncted	9	6.4
10 旧世界温带分布 Old World Temperate	2 (3)	1.4 (2.1)
10-1 欧亚和南部非洲 (有时也在大洋洲) 间断分布 Eurasia & S. Africa (Sometimes also Australasia) disjuncted	1	0.7
14 东亚分布 E. Asia	12	8.5
15 中国特有分布 Endemic to China	1	0.7
合计 Total	172	100

注: 1) 凡是本区未出现的科的分布区类型和变型, 均未列入表中。2) 括号内为该分布区类型下的所有科数及占全部科的比例。

温带性质的科 61 科, 占全部科数的 43.3%, 虽然热带性质的科多于温带性质的科, 但本区缺乏典型热带植物区系的特征科或优势科, 如龙脑香科 (Dipterocarpaceae)、玉蕊科 (Lecythidaceae)、隐翼科 (Crypteroniaceae)、肉豆蔻科 (Myristicaceae) 等, 这仅显示本区植物区系与世界各洲热带植物区系的历史联系; 根据吴征镒等 (1983) 的观点, 当某一地区具有一组特有科和共同的发展历史时, 该地区就可做为一个植物区 (Kingdom), 高黎贡山北段计有东亚特有科 13 科 (包括 1 个中国特有科), 占全部东亚特有科 (32 科) 的 40.6%, 这就为高黎贡山北段作为东亚植物区的一部分提供了事实依据。

2.2 属的数量结构与区系成分分析

本区域属的数量结构分析表明, 仅出现 1 种的属有 375 属, 占全部属数的 48.2%, 所含种数为 375 种, 占全部种数的 14.8%。出现 2~5 种的属有 290 属, 占全部属数的 37.3%, 所含种数为 828 种, 占全部种数的 32.7%。出现 6~20 种的属有 102 属, 占全部属数的 13.1%, 所含种数为 973 种, 占全部种数的 38.4%。出现种数多于 20 种的属有 11 属, 占全部属数的 1.4%, 所含种数为 357 种, 占全部种数的 14.1%。虽然出现 6 种以上的属的数量仅为全部属数的 14.5%, 但其所含种数却为全区种数的一半以上, 说明 14.5% 的属构成了高黎贡山北段植物区系多样性的主体成分。

本地区种子植物中, 含 20 种 (包括 20 种) 以上的属计有 14 属 (表 3), 占全部属数的 1.8%, 共有 417 种及 80 变种 (亚种), 占全部种数的 17.6%。这些属除 4 属为世界广布属外, 仅有冬青属 (*Ilex*) 为深入到亚热带乃至温带的泛热带属; 温带属计有 9 属, 均为在亚热带区域有诸多种系的温带性质的属或亚热带特征属, 如杜鹃属 (*Rhododendron*)、马先蒿属 (*Pedicularis*)、报春花属 (*Primula*) 等。

根据吴征镒等 (1991, 1993, 2006) 对属分布区类型的划分可知: 第一, 高黎贡山北段种子植物 778 属可划分为 15 个类型和 19 个变型 (表 4), 即兼有中国植物区系的所有分布区类型, 显示该地区属级水平上的地理成分与中国植物区系同样复杂, 同样联系广泛。第二, 该地区计有热带性

质的属 326 属, 占全部属数的 45.1% (不计世界广布属, 下同), 计有温带性质的属 397 属, 占全部属数的 54.9%。与科的分布类型统计相比, 热带成分明显减少 (热带科的比例为 56.7%), 温带成分则明显增加 (温带科的比例为 43.3%)。这一事实说明在漫长的历史长河中, 很多热带成分被淘汰的同时, 许多来自华中、华西南的温带成分得以迁入本区, 从而加强了高黎贡山北段植物区系的温带性质。第三, 15 个分布类型中, 位于前二位的是北温带分布类型 (152 属) 和东亚分布类型 (126 属), 这表明高黎贡山北段在地史上虽然是古南大陆的一部分, 但此陆块在中生代早期就与扬子陆块连为一体, 成为古北大陆 (劳亚古陆) 的一部分, 加上喜马拉雅造山运动过程中的不断北移, 而进入温带范围, 从而使高黎贡山北段植物区系蜕变为温带植物区系是必然的结果。第四, 高黎贡山北段与地中海、西亚、中亚等地共有的属仅有 6 属, 说明本区与广大地中海、西亚和中亚的联系比较微弱, 这显然与喜马拉雅山的隆起及青藏高原的旱化和寒化有关, 亦即生态隔离的结果。第五, 高黎贡山北段计有东亚分布类型的属 126 属, 占全部属数的 17.4%, 其中中国 - 喜马拉雅分布变型 (SH) 的属有 65 属, 占全部东亚分布类型的 51.6%, 这就为高黎贡山北段作为东亚植物区, 中国 - 喜马拉雅森林植物亚区的一部分提供了有力的证据。

表 3 高黎贡山北段种子植物含 20 种以上属的统计

Table 3 The genera containing more than 20 species in the northern Gaoligong Mountains

属名 Genus name	种数 Number of species	变种(亚种)数 Number of Var. (Sub.)	分布区类型 Distribution types
杜鹃属 <i>Rhododendron</i>	72	24	8
悬钩子属 <i>Rubus</i>	41	8	1
苔草属 <i>Carex</i>	39	1	1
马先蒿属 <i>Pedicularis</i>	31	8	8
龙胆属 <i>Gentiana</i>	27	1	1
报春花属 <i>Primula</i>	26	5	8
柳属 <i>Salix</i>	26	3	8
槭属 <i>Acer</i>	25	9	8
花楸属 <i>Sorbus</i>	25	4	8
蓼属 <i>Polygonum</i>	24	8	1
南星属 <i>Arisaema</i>	21		8
委陵菜属 <i>Potentilla</i>	20	4	8
冬青属 <i>Ilex</i>	20	4	2
紫堇属 <i>Corydalis</i>	20	1	8
合计 Total	14	417	80

表4 高黎贡山北段种子植物属的分布区类型

Table 4 Distribution types of genera of seed plants in the northern Gaoligong Mountains

分布区类型 Distribution types	属数 Genera	占全部属的比例 Percentage of total Genera (%)
1 世界广布 Cosmopolitan	55	—
2 泛热带分布 Pantropic	93 (107)	12.9 (14.8)
2-1 热亚、大洋洲 (至新西兰) 和中、南美 (或墨西哥) 间断分布 Trop. As., Austr. (to N. Zeal.) & C. to S. Amer. (or Mexico) disjuncted	6	0.8
2-2 热带亚洲、非洲和中、南美洲间断分布 Trop. Asia, Africa & C. to S. Amer. disjuncted	8	1.1
3 热带亚洲至热带美洲间断分布 Trop. Asia & Trop. Amer. disjuncted	13	1.8
4 旧世界热带分布 Old World Tropics	44 (49)	6.1 (6.8)
4-1 热带亚洲、非洲 (或东非、马达加斯加) 和大洋洲间断分布 Trop. Asia, Africa (or E. Africa, Madagascar) & Australasia disjuncted	5	0.7
5 热带亚洲至热带大洋洲分布 Trop. Asia & Trop. Australasia	27	3.7
6 热带亚洲至热带非洲分布 Trop. Asia to Trop. Africa	31 (34)	4.3 (4.7)
6-1 热亚和东非或马达加斯加间断分布 Trop. Asia & E. Africa or Madagascar disjuncted	3	0.4
7 热带亚洲分布 Trop. Asia (Indo-Malesia)	76 (96)	10.5 (13.3)
7-1 爪哇 (或苏门达腊)、喜马拉雅间断或星散分布至华南、西南 Java (or Sumatra), Himalaya to S., SW. China disjuncted or diffused	8	1.1
7-2 热带印度至华南 (尤其云南南部) 分布 Trop. India to S. China (esp. S. Yunnan)	4	0.6
7-3 缅甸、泰国至华西南分布 Burma, Thailand to SW. China	2	0.3
7-4 越南 (或中南半岛) 至华南 (或西南) 分布 Vietnam (or Indo-Chinese peninsula) to S. China (or SW. China)	6	0.8
8 北温带分布 North Temperate	112 (152)	15.5 (21)
8-1 北极 - 高山分布 Arctic-alpine	7	1.0
8-2 北温带和南温带间断分布 N. Temp. & S. Temp. disjuncted	30	4.1
8-3 欧亚和南温带间断分布 Eurasia & Temp. S. Amer. disjuncted	2	0.3
8-4 地中海、东亚、新西兰和墨西哥 - 智利间断分布 Mediterranea, E. Asia, New Zealand and Mexico-Chile disjuncted	1	0.1
9 东亚和北美间断分布 E. Asia & N. Amer. disjuncted	46 (47)	6.4 (6.5)
9-1 东亚和墨西哥间断分布 E. Asia and Mexico disjuncted	1	0.1
10 旧世界温带分布 Old World Temperate	35 (42)	4.8 (5.7)
10-1 地中海区、西亚 (或中亚) 和东亚间断分布 Mediterranea, W. Asia (or C. Asia) & E. Asia disjuncted	3	0.4
10-2 地中海区和喜马拉雅间断分布 Medit. & Himalaya disjuncted	3	0.4
10-3 欧亚和南部非洲 (有时也在大洋洲) 间断分布 Eurasia & S. Africa (Sometimes also Australasia) disjuncted	1	0.1
11 温带亚洲分布 Temp. Asia	8	1.1
12 地中海、西亚、中亚分布 Mediterranea, W. Asia to C. Asia	1 (3)	0.1 (0.4)
12-1 地中海区至温带 - 热带亚洲、大洋洲和南美洲间断分布 Mediterranea to Temp. - Trop. Asia, Austr. & S. Amer. disjuncted	2	0.3
13 中亚分布 C. Asia	(3)	(0.4)
13-1 中亚至喜马拉雅和我国西南分布 C. Asia to Himalaya & SW. China	3	0.4
14 东亚分布 E. Asia	49 (126)	6.8 (17.5)
14-1 中国 - 喜马拉雅 Sino-Himalaya (SH)	65	9.0
14-2 中国 - 日本 Sino-Japan (SJ)	12	1.7
15 中国特有分布 Endemic to China	16	2.2
合计 Total	778	100

注：括号内为该分布区类型下的所有属数及占全部属的比例。

2.3 种的区系成分分析

植物区系地理学的基本研究对象是具体区系，归根结底是以植物“种”作为研究对象。科的统计分析可以初步明确区系性质和更为古老的区系联系，属分布区式样的确定可以论证各大区域或大陆块间的地史联系，并可推断这些高级类群的演化历程，均具有不同层次的不可替代的研

究价值。然而，进行种的分布类型的研究，可以进一步直接确定一个具体植物区系的地带性质和地理起源。汤彦承 (2000) 在分析中国植物区系与其它地区的区系联系时指出，“若以属的分布区类型来评估某一较小地区区系的地带性质时，如应用不当，可能会导致错误的结论”。因此，在对诸如高黎贡山北段这样一个小的自然地理单

元进行区系分析时,尤其需要对种的分布类型进行分析。本研究根据每个种的现代地理分布格局,将高黎贡山北段的种子植物划分为 15 个类型和 9 个亚型(表 5),大的分布区类型采用吴征镒院士的中国种子植物属的分布区类型的概念及范围,具体到每一个分布区类型下又根据种的集中分布式样而相应地划分出次级类型。然而,对一个具体区系,众多中国特有种并不能指示其区系的具体特征,需要根据特有种集中分布所表现出的一定分布趋势,及其相关类群的地理分布对其作进一步分布式样的归类,找寻其中对植物地理分布有启示的规律(彭华,1997)。根据高黎贡山北段的实际情况、中国特有种的分布范围、国内各地理区与高黎贡山北段植物区系的亲缘关系,又将中国特有种划分为 3 个分布亚型及 20 个变型(表 6)。

从种一级的统计和分析中可知:第一,高黎贡山北段 2 514 种和 302 变种可划分为 15 个类型、9 个亚型和 20 个变型,显示出该地区种级水平上

的地理成分十分复杂,来源广泛;第二,该地区计有热带性质的种 545 种,占全部种数的 19.5% (不计世界广布种,下同),计有温带性质的种 2 245 种,占全部种数的 80.5%,相对于科、属的统计而言,热带成分大为减少(热带科、属的比例分别为 56.7%、45.1%),温带成分则显著增加(温带科、属的比例分别为 43.3%、54.9%),这一方面充分显示了高黎贡山北段植物区系的温带性质,另一方面也表明了本区植物区系的来源以温带成分为主,同时还深受热带植物区系的影响。第三,15 个分布类型中,位于前三位的分布类型是中国特有分布型(1 232 种)、东亚分布型(873 种)和热带亚洲分布型(464 种),三者之和为 2 569 种,占全部种数的 91.2%,它们构成了高黎贡山北段植物区系的主体部分。第四,就省内而言,本区与滇西狭谷区植物区系联系最为紧密(两地各类共有种达 246 种);就全国范围而言,本区与横断山脉植物区系联系最为密切(两地各类共有种达 632 种);就东亚地区而言,

表 5 高黎贡山北段种子植物种的分布区类型

Table 5 Distribution types of seed plants in the northern Gaoligong Mountains

分布区类型 Distribution types	种数(变种数/亚种数) Taxa	占全部种的比例 Percentage of total Species (%)
1 世界广布 Cosmopolitan	26	—
2 泛热带分布 Pantropic	15	0.5
3 热带亚洲至热带美洲间断 Trop. Asia & Trop. Amer. disjuncted	3	0.1
4 旧世界热带分布 Old World Tropics	13	0.5
5 热带亚洲至热带大洋洲分布 Trop. Asia & Trop. Australasia	27	1.0
6 热带亚洲至热带非洲分布 Trop. Asia to Trop. Africa	23	0.8%
7 热带亚洲分布 Trop. Asia (Indo-Malesia)	(464)	(16.6)
7-1 热带亚洲广布 Trop. Asia (Indo-Malesia)	176	6.3
7-2 印度东北部、缅甸北部、西藏南部河谷热区至华南分布 NE. India, N. Burma, Trop. S. Tibet to S. China	18	0.6
7-3 东南亚至西藏南部河谷热区、缅甸北部、印度东北部分布 SE. Asia to Trop. S. Tibet, N. Burma, NE. India	31	1.1
7-4 马来西亚-华南(或西南)-东喜马拉雅分布 Malaysia-S. (SW.) China-E. Himalaya	239	8.6
8 北温带分布 North Temperate	34	1.2
9 东亚和北美间断分布 E. Asia & N. Amer. disjuncted	5	0.2
10 旧世界温带分布 Old World Temperate	37	1.3
11 温带亚洲分布 Temp. Asia	43	1.5
12 地中海、西亚、中亚分布 Mediterranean, W. Asia to C. Asia	13	0.5
13 中亚分布 C. Asia	8	0.3
14 东亚分布 E. Asia	44 (873)	1.6 (31.4)
14-1 中国-日本 Sino-Japan (SJ)	43	1.5
14-2 中国-喜马拉雅 Sino-Himalaya (SH)	786	28.3
15 中国特有分布 Endemic to China	(1232)	(44.1)
15-1 中国特有分布 Endemic to China	852	30.5
15-2 云南特有分布 Endemic to Yunnan	219	7.8
15-3 高黎贡山特有分布 Endemic to Gaoligong Mountains	161	5.8
合计 Total	2816	100

注:括号内为该分布区类型下的所有种数及占全部种的比例。

表6 高黎贡山北段中国特有种的分布亚型

Table 6 The areal-subtypes of Chinese endemic species in the northern Gaoligong Mountains

分布区亚型 Distribution subtypes	种数 (变种数/亚种数) Taxa	占全国特有物种的比例 Percentage of Chinese Endemic Species (%)
15-1 中国云南以外省区至高黎贡山北段分布亚型 Endemic to China	1 (852)	0.08 (69.08)
15-1-1 东北至高黎贡山北段分布亚型 NE. China to N. Gaoligong Mt.	10	0.8
15-1-2 华北至高黎贡山北段分布亚型 N. China to N. Gaoligong Mt.	28	2.3
15-1-3 华东至高黎贡山北段分布亚型 E. China to N. Gaoligong Mt.	44	3.6
15-1-4 华中至高黎贡山北段分布亚型 C. China to N. Gaoligong Mt.	134	10.9
15-1-5 华南至高黎贡山北段分布亚型 S. China to N. Gaoligong Mt.	78	6.3
15-1-6 唐古特 (青海大部) 至高黎贡山北段分布亚型 Tangut (mostly Qinghai) to N. Gaoligong Mt.	26	2.1
15-1-7 滇、黔、桂至高黎贡山北段分布亚型 Yunnan, Guizhou & Guangxi to N. Gaoligong Mt.	74	6.0
15-1-8 中国境内东喜马拉雅至高黎贡山北段分布亚型 E. Himalaya of China to N. Gaoligong Mt.	109	8.8
15-1-9 横断山脉 (包括四川西部) 至高黎贡山北段分布亚型 Hengduan Mt. (including W. Sichuan) to N. Gaoligong Mt.	348	28.2
15-2 云南各地区至高黎贡山北段分布亚型 Endemic to Yunnan	9 (219)	0.7 (17.6)
15-2-1 滇西峡谷区至高黎贡山北段分布亚型 Gorges of W. Yunnan to N. Gaoligong Mt.	85	6.9
15-2-2 云南境内康藏高原区至高黎贡山北段分布亚型 Xikang-Tibet plateau of Yunnan to N. Gaoligong Mt.	20	1.6
15-2-3 滇缅老越边境区至高黎贡山北段分布亚型 Border of Myanmar, Laos, Vietnam & Yunnan to N. Gaoligong Mt.	19	1.5
15-2-4 金沙江区至高黎贡山北段分布亚型 Jinsha River to N. Gaoligong Mt.	18	1.5
15-2-5 澜沧江中游、哀牢山以西地区至高黎贡山北段分布亚型 Middle Lancang River & W. Ailao Mt. to N. Gaoligong Mt.	40	3.2
15-2-6 云南高原区至高黎贡山北段分布亚型 Yunnan Plateau to N. Gaoligong Mt.	11	0.9
15-2-7 滇东南 - 高黎贡山北段间断分布亚型 SE. Yunnan & N. Gaoligong Mt. disjuncted	14	1.1
15-2-8 滇东北 - 高黎贡山北段间断分布亚型 NE. Yunnan & N. Gaoligong Mt. disjuncted	3	0.2
15-3 高黎贡山特有分布亚型 Endemic to Gaoligong Mountains	29 (161)	2.4 (13.1)
15-3-1 高黎贡山北段特有分布亚型 Endemic to N. Gaoligong Mt.	21	1.7
15-3-2 高黎贡山北段东坡特有分布亚型 Endemic to E. side of N. Gaoligong Mt.	25	2.0
15-3-3 高黎贡山北段西坡特有分布亚型 Endemic to W. side of N. Gaoligong Mt.	86	7.0
合计 Total	1232	100

注: 括号内为该分布区亚型下的所有种数及占中国特有物种的比例。

本区与东喜马拉雅植物区系的关系最近 (两地各类共有种达 502 种)。第五, 本区植物区系与东亚其它地区的联系通道类型多样, 基本囊括在王文采 (1992a, b) 所推论的东亚植物区系的分布式样和物种交流通道之中。第六, 本区的特有现象十分丰富。计有中国特有种 1 232 种, 其中云南特有种 219 种, 高黎贡山北段狭域特有种 132 种。特有成分中, 物种分化强烈, 新老兼备, 而以新生的进化成分为主, 由此表明, 本区在保存大量古老成分的同时, 又分化出了许多新生成分。第七, 本区计有东亚分布类型的种 2 105 种 (占全部种数的 75.4%), 其中中国 - 喜马拉雅分布亚型 (SH) 的种有 2 018 种 (占全部东亚分布类型的 95.9%), 东喜马拉雅分布变型的种有 1 116 种 (占全部中国 - 喜马拉雅分布亚型的 55.3%), 这就为高黎贡山北段作为东亚植物区,

中国 - 喜马拉雅森林植物亚区, 东喜马拉雅地区的一部分提供了无可争辩的事实依据。

上述科、属、种的区系成分分析表明高黎贡山北段植物区系属于东喜马拉雅植物区系, 在东亚植物区系区划中位于东亚植物区 (III East Asiatic Kingdom), 中国 - 喜马拉雅森林植物亚区 (III E. Sino-Himalayan forest subkingdom), 东喜马拉雅地区 (III E15. E. Himalayan region) 的独龙江 - 缅北亚地区 (III E15b. Taron-Taru (Irrawaddy) -N. Myanmar subregion) (Wu and Wu, 1998)。

3 种子植物区系的性质、来源及演化

3.1 种子植物区系的性质

高黎贡山北段种子植物区系具有鲜明的温带性质, 同时深受热带植物区系的影响。无论从科的大小顺序排列或属、种分布区类型的统计来说

都充分证实这点。科的大小顺序中种数最多的是世界性但又以北温带分布型为主的科。虽然热带科多于温带科,但本区缺乏典型热带植物区系的特征科或优势科,如龙脑香科 (*Dipterocarpaceae*)、肉豆蔻科 (*Myristicaceae*)、玉蕊科 (*Lecythidaceae*)、隐翼科 (*Crypteroniaceae*) 等;此外,该地的热带科,大多为深入到亚热带乃至温带的泛热带大科,如兰科 (*Orchidaceae*)、壳斗科 (*Fagaceae*)、荨麻科 (*Urticaceae*)、樟科 (*Lauraceae*)、蝶形花科 (*Papilionaceae*)、山茶科 (*Theaceae*) 等,其中樟科、壳斗科、山茶科等具有较强的亚热带性质,它们是当地植物区系和植物群落的重要组成成分。就属的分布型来说,温带成分中占绝对优势的是北温带成分,许多北温带大属在这里获得高度的分化和特化,如杜鹃属 (*Rhododendron*)、马先蒿属 (*Pedicularis*)、报春花属 (*Primula*)、柳属 (*Salix*)、紫堇属 (*Corydalis*) 等,都有适应高山和高原寒化环境条件的多种类群,并且种的特有现象也获得高度发展。这些多种属很多是当地森林中的重要组成成分或各植被垂直带中的优势种。本地区随着喜马拉雅造山运动而不断隆升的过程提供了这些成分发生和发展最活跃的舞台,由于隆升过程始终占主导地位,因而北温带成分得到极大发展是可以想象的,所以高黎贡山北段种子植物区系具有鲜明的温带性质,同时深受热带植物区系的影响。

3.2 种子植物区系的来源

一个自然地域现今植物区系的形成是其地史发展的必然结果,对其区系发生、发展及演变规律的揭示,为正确诠释该地植物区系的性质有着极为重要的作用。

3.2.1 现代植物区系的地质历史背景 属于三江褶皱系的高黎贡山北段在中生代印支运动和燕山运动之后就已成陆,那时的云南高原面貌也已奠定,被子植物占优势(周廷儒和任森厚,1984;杨一光,1991)。此期的高黎贡山北段属南方晚白垩纪至老第三纪植物区的古地中海低山阔叶林区(陶君容,1992)。

第三纪始新世中期以后,印度次大陆与亚洲大陆连为一体(Raven and Axelrod, 1974),喜马拉雅造山运动的兴起,导致古地中海的退却和季风气候的形成,使得曾广泛分布的古地中海-东

亚植物区系混合的植物区系面貌发生了改观。至晚第三纪,在云南横断山区的植物群已出现纬度分化,南、中、北段有所不同。北段在中新世已有少量裸子植物,如云杉属 (*Picea*)、松属 (*Pinus*) 等,阔叶类则有 (*Berryophyllum*)、栎属 (*Quercus*)、楠属 (*Phoebe*)、樟属 (*Cinnamomum*)、檫木属 (*Sassafras*)、黄连木属 (*Pistacia*)、盐肤木属 (*Rhus*) 等,它们组成含有针叶树种的常绿和落叶阔叶混交林(陶君容,2000),基本上形成了现代森林的雏形。中段的洱源、兰坪等地的植物化石(陶君容,1986,1992;Guo, 1993)均以栎属 (*Quercus*) 特别是高山栎类为主,伴生有多种落叶种类如桤木 (*Alnus*)、桦 (*Betula*)、鹅耳枥 (*Carpinus*)、胡桃 (*Juglans*)、榛 (*Corylus*) 等。然而,南段的腾冲、临沧、沧源、景谷等地发现的植物化石却同上述地区不同,这里以常绿阔叶成分为主,如木兰属 (*Magnolia*)、多种樟科 (*Lauraceae*) 和壳斗科 (*Fagaceae*) 植物以及黄杞属 (*Engelhardtia*)、合欢属 (*Albizia*)、蒲桃属 (*Syzygium*)、柃木属 (*Eurya*) 等(陶君容,2000;陶君容和杜乃秋,1982;陶君容和陈明洪,1983),反映了这些地区在晚第三纪时已是潮湿的热带亚热带森林气候。各段地区的化石许多是现代东喜马拉雅地区热带亚热带山地森林中的主要成分。在以后漫长的地质时代中,这些东亚植物区系成分随着山地的抬升而不停的分化和发展(Lakhanpal, 1970),再加上第四纪冰期的影响,它们逐渐演变成现今的中国-喜马拉雅区系。

印度次大陆在接触亚洲板块前一直是处于相对稳定的状态,因此印度北部一直是湿润的热带森林气候。后来由于喜马拉雅的抬升及相应的气候变迁作用,印度西北部气候旱化,使得新第三纪就已存在的热带雨林在印度西北部消失,而退却到印度东北部喜马拉雅南坡低地(Prasad, 1993)。现今印度东北部和缅甸北部龙脑香区系所表现出的特点,也暗示这一区系的起源(Ash-ton, 1979)。许多学者的研究表明,新第三纪以后,由于印度同古北大陆的连接,导致印度-马来亚之间的植物区系相互渗透和迁移(Schuster, 1972; Band and Prakash, 1986; Prasad, 1993)。Ward (1945) 在研究缅甸北部的植物区系时指

出，在伊洛瓦底江等峡谷被切割以前，东喜马拉雅地区、中国西部和缅甸北部间植物种类相互迁移的道路是敞开的，冰期后，伊洛瓦底高地被切割以及萨尔温江、湄公河乃至金沙江峡谷的形成，使得缅甸北部东西间的迁移被切断，但南北迁移的通道仍然无阻，因此印度、马来西亚成分沿河谷北上以及中国 - 喜马拉雅成分沿山脊南移的过程一直持续至今。这样便形成了如今缅北周边地区在河谷地带是印度马来成分，中高海拔地带则是中国 - 喜马拉雅成分，即东亚成分比较丰富的植物区系面貌。

白垩纪以后世界大陆仅有少数地区遭受海浸，古地中海海槽范围大大缩小。由于第三纪喜马拉雅造山运动的影响，使古地中海海槽逐渐消失，地壳发生强烈褶皱隆起与断裂，使喜马拉雅山脉地区构成了许多海拔高达 8 000 m 以上的高峰。由于喜马拉雅的造山运动，过去的老构造重新复活，特别是第四纪以来新构造运动表现尤为明显，川滇黔统一的准平原大幅度抬升，并经历了长期、复杂、深刻的解体，位于康滇古陆西侧的横断山脉地区地壳再度强烈隆起，南北向河流进一步深度切割（陈富斌，1992）。高黎贡山板块为冈瓦纳大陆的边缘部分，明显受古地中海退缩和古南大陆印度板块俯冲的影响，由于其所处的古地理古环境位置，古南大陆成分和古北大陆成分必然相互渗透并进行深度融合。

从上述分析可知，高黎贡山北段及其周边地区由于其所处的地质历史环境，决定了其现代植物区系的来源必然以古南大陆成分和古北大陆成分（包括东亚成分）为主。这与本区现代植物区系的属级分析相一致，属级的分析也表明本区以北温带、东亚及泛热带植物区系为核心。

3.2.2 现代植物区系的起源与演化 高黎贡山北段现代植物区系是温带性质，其主体是中国特有成分、东亚成分（其中主要是中国 - 喜马拉雅成分）和热带亚洲成分。弄清这三大成分的起源，就可确定该地区植物区系的演化过程。

如前所述，印度 - 马来亚成分（或热带亚洲成分）可以沿河谷经印度东北部、缅甸北部和中南半岛由南向北进行迁移。本区域的東西坡均具有南北向的河谷通道，这就为现代的热带亚洲成分来源于印度 - 马来亚成分提供了可能性。此

外，现代热带亚洲成分也有可能是古南大陆成分的直接后裔，鹅掌柴属（*Schefflera*）的起源和散布便是很好的例证（Bernardi, 1979）。

本区域现代的中国 - 喜马拉雅成分（包括大部分中国特有成分）一方面是由东亚成分演变而来，如青冈属（*Cyclobalanopsis*）由东向西的迁移便是例证；此外，本区生长有东亚的一些古老特征科如十萼花科（*Dipentodonaceae*）、领春木科（*Eupteleaceae*）、水青树科（*Tetracentraceae*）等，路安民等（1993）的研究表明东亚植物区南部和印度支那区北部是这些类群可能的起源地。它们在本区的分布显然是在喜马拉雅造山运动发生后由东亚传入的。这些类群的存在并不反映这些地区植物区系的古老性，仅仅表明印度板块同亚洲板块相接后，由于靠近东亚区，是东亚成分向西传播的结果。另一方面，古北大陆成分（北温带成分）由北向南适应高山环境也可衍生出现代的中国 - 喜马拉雅成分。这可从本地区含 20 种以上的大属绝大部分是北温带分布型得以证实（表 3），如龙胆属（*Gentiana*）、报春花属（*Primula*）、杜鹃属（*Rhododendron*）等，当然它们也可衍生出许多其它温带成分的种系。

本区域的中国特有成分（尤其地区狭域特有种）则是上述古南大陆成分（泛热带成分、印度 - 马来成分）、古北大陆成分（北温带成分，特别是东亚成分）在该地的子遗或是为了适应复杂的生态自然地理环境新近发生、发展、分化而来的。

综上所述，高黎贡山北段现代的种子植物区系是在印度板块与欧亚板块接触，古地中海消退和喜马拉雅山抬升后，主要由古南大陆成分及古北大陆成分在漫长的地质历史过程中融合发展而来。此外，本区处于青藏高原的东南缘，恰巧位于两大成分交汇地带内，物种分化极为强烈。因此无论是源于印度 - 马来，还是北温带（包括东亚）的成分在此都产生了较为丰富的特有类群，同时又由于喜马拉雅的抬升和第四纪冰期的作用，少数残遗的类群又得以在本区保留，凡此种种，共同演变成了今天的植物区系外貌。

晚第三纪时东亚植物区系在横断山和我国西南地区演变产生了年青的中国 - 喜马拉雅成分，并成为该成分的重要发展中心（吴征镒，1987；应俊生和张志松，1984；王荷生，1985，1989；王

文采, 1992b)。这正如吴征镒 (1965) 对中国植物区系热带亲缘进行研究之后所言: “居于北纬 20 至 40 之间的中国南部与西南部和印度支那的广袤地区, 是最富于特有的古老的科和属的。这些从第三纪古热带区系传下来的成分可能是东亚区系的核心, 而这一地区则正是这一区系的摇篮。更广泛的说, 它也许甚至是北美和欧洲植物区系的出生地”。高黎贡山北段正好处于这一地区内, 毫无疑问, 它及其周边地区是研究东亚植物区系的关键地区之一。

3.3 种子植物区系的替代现象

高黎贡山北段种子植物区系的替代现象比较明显, 主要表现在水平替代和垂直替代两个方面。水平替代的典型例证如: 天南星属曲序组 (*Arisaema* Sect. *Tortuosa*) 的天南星 (*Arisaema heterophyllum*) 是中国 - 日本分布型, 广布于中国东北至华南、台湾, 西至四川、贵州和云南东北部, 向东止于日本; 过了云贵高原就为曲序南星 (*Arisaema tortuosum*) 所替代, 它是中国 - 喜马拉雅分布型, 分布于滇西北横断山脉, 向西沿喜马拉雅山脉至巴基斯坦。裸子植物中的云南黄果冷杉 (*Abies ernestii* var. *salouensis*) 分布于滇西北、藏东南、川西南; 向东北逐渐为其原变种黄果冷杉 (*Abies ernesi*) 所替代。贡山九子母 (*Dobinea vulgaris*) 分布于东喜马拉雅, 向东为草本类型九子母 (*D. delavayi*) 所替代, 向南被其近缘属的泰国九子母 (*Campylopetalum siamense*) 所替代。马尾松 (*Pinus massoniana*)、云南松 (*Pinus yunnanensis*)、不丹松 (*Pinus bhutanica*)、乔松 (*Pinus wallichiana*)、喀西松 (*Pinus keysia*), 表现出明显的由东 (华东) 向西 (东喜马拉雅) 的替代分布。垂直替代的实例如: 独龙蜡瓣花 (*Corylopsis trabeculosa*) 生于海拔 1 300 ~ 1 700 m 的河谷、山坡灌丛或次生林中, 而与之近缘的怒江蜡瓣花 (*C. glaucescens*) 则生于海拔 1 700 ~ 2 500 m 的沟谷杂木林或灌丛中, 往上则为疏花蜡瓣花 (*C. yui*) 所替代, 它生于海拔 2 500 ~ 3 600 m 的针阔混交林或杜鹃灌丛中, 这三者的花期也随海拔的升高而往后推迟。滇藏杜鹃 (*Rhododendron temenium*) 产于海拔 3 000 ~ 3 600 m 的高山草地、沼泽或灌丛中, 向下至海拔 3 000 m 则为其变种粉红滇藏杜鹃 (*Rh. temenium* var. *dealbatum*) 所替代。

3.4 种子植物区系的间断现象

本区种子植物区系的间断现象, 大尺度方面的如热带亚洲 - 热带美洲、东亚 - 北美等洲际间断, 这类间断的分布式样如能得到合理论证, 对研究某些跨洲分布类群的起源和分化、植物区系的进化等都将起到极积的作用 (Raven, 1972; Wu, 1983; Hong, 1993), 此类间断在本区所占的比例较小。本区为数较多的间断是省内的小尺度间断, 如滇西北 (包括本区) - 滇东南间断或其西南侧连续分布、滇西北 (包括本区) - 滇东北间断。滇西北 - 滇东南间断或其西南侧连续分布在该地区系中最为明显。以往的学者, 李恒等 (1994, 1999) 在论述“板块位移的生物效应”或“生态地理对角线”的形成及李锡文等 (1992, 1997) 在论述“田中线”或“田中 - 楷永线”的真实性及其在东亚植物区系中的意义时, 均对此间断现象的形成及在植物区系研究中的意义进行了详尽的阐述。在种的分布型中, 凡属滇东南 - 高黎贡山北段分布变型、澜沧江中游、哀牢山以西地区至高黎贡山北段分布变型的种类均属此类间断, 甚至某些热带亚洲种在云南境内的分布也有此类似情况。其形成有三方面的原因, 第一, 有些种类在掸马板块未发生位移之前, 就已遍布于亚洲热带及亚热带地区, 之后由于板块的位移、纬度的变更、生态环境的变化, 部分种类在滇中高原绝灭, 仅在滇西北或滇东南保留下来, 最后形成今天的间断。第二, 有些种类的分布发生在板块位移之后, 这些种类多为热带亚洲成分。因为在滇西北 - 滇东南一线的西南侧, 山系或河流基本上是南北走向, 这就为植物由南向北的迁移提供了便利; 此外, 因为其东北侧有云南高原的天然生态屏障, 这也是许多种类在云南西南侧连续分布的原因。此类植物的迁移路径, 也是本区与热带亚洲发生联系的通道之一。第三, 滇西北与滇东南河谷内的生态地理环境极为相似, 这也是很多种类在分布格局形成之后, 仍然能够继续生存和分化的原因。滇西北 - 滇东北间断在该地区系中不是很明显。在种的分布型中, 仅滇东北 - 高黎贡山北段分布变型属此情况。滇东北属中国 - 日本植物亚区的西界, 古地理及近代的生态自然环境与本区差异较大, 故而两地共有的种类极为稀少。

3.5 种子植物区系的特有现象

特有现象通常最能反映具体植物区系的特殊性。时间上，特有的科、属往往表现出子遗或新生状态；空间上，如果具有丰富的特有现象，并形成“特有现象”中心，那么，联系所讨论区域的地质历史、古生物学资料等，对阐明该地植物区系的性质具有极为重要的作用。高黎贡山北段计有东亚特有科 13 科（包括 1 个中国特有科），占全部东亚特有科（32 科）的 40.6%，占本地全部科数的 7.6%（Wu and Wu, 1998），这无疑表明本区与东亚植物区系的发生、发展密切相关。计有中国特有属 16 属，占全部属数 2.1%，占中国特有 239 属的 7%（吴征镒等，2005）。有些属如拟单性木兰属（*Parakmeria*）、伞花木属（*Eurycorymbus*）、梁王茶属（*Metapanax*）属于比较原始或古老的科木兰科、无患子科和五加科的乔木类型，这表明它们在发生上多为古老或原始的成分。相反，一些集中分布于西南山地的草本属，如南一笼鸡属（*Paragutzlaffia*）、反唇兰属（*Smithorchis*）、岩匙属（*Bemeuxia*）、舟瓣芹属（*Sinolimprichtia*）等为随着喜马拉雅山脉的抬升和青藏高原的隆起，而发生和发展起来的幼龄属。本区域新特有属的数量较多，显示该地在保存古老成分的同时，又是孕育新特有现象的重要舞台。计有中国特有种 1 232 种，占全部种数 43.8%，其中云南特有种 219 种，占中国特有种数的 17.8%，高黎贡山北段狭域特有种 132 种，占云南特有种数的 60.3%。这些数字表明，高黎贡山北段的特有现象位居中国植物区系三大特有现象中心之一的川西 - 滇西北中心之首。整体来说，高黎贡山北段植物区系的特有现象十分丰富。特有成分中，既有古特有成分也有新特有成分，但更多的是新特有成分。特有成分丰富的原因，既有历史原因也有生态原因，但更多的是生态原因。

4 结论

根据上述高黎贡山北段种子植物区系的资料统计及区系成分分析，结论如下：

- 1) 高黎贡山北段种子植物种类十分丰富，是植物多样性最为丰富的地区之一。
- 2) 高黎贡山北段种子植物区系的性质具有鲜明的温带性，并深受热带植物区系的影响。

3) 高黎贡山北段种子植物区系的地理成分复杂、联系广泛。

4) 高黎贡山北段现代种子植物区系是在古南大陆热带亚洲植物区系的基础上，由古南大陆成分及古北大成分在漫长的地质历史过程中融合发展而来。许多源于印度 - 马来、北温带（特别是东亚）的成分在此都产生了较为丰富的特有类群，它们连同上述两大成分共同演变成今天的植物区系外貌。

5) 高黎贡山北段种子植物区系具有较为明显的水平和垂直替代现象。

6) 高黎贡山北段种子植物区系的间断现象也较为显著，主要表现为滇西北 - 滇东南间断分布或在此线西南侧连续分布。

7) 高黎贡山北段种子植物区系的特有现象十分丰富。特有成分的形成，历史的和生态的成因皆有，但以生态成因为主。特有成分中，物种分化强烈，新老兼备，而以新生的进化成分为主，由此表明高黎贡山北段在保存古老成分的同时，又分化出许多新成分，它是一个孕育新特有现象的重要舞台。

致谢 本论文是“中国云南西部热点地区——高黎贡山生物多样性研究”的一部分，多年的野外考察过程中，除本文作者外，中科院昆明植物所的王仲朗副研究员、伊廷双博士，西南林学院的薛嘉榕教授，美国加利福尼亚科学院（California Academy of Sciences, USA）的 Dr. Bruce Bartholomew、Dr. Peter Fritsch，美国密苏里植物园（Missouri Botanical Garden, USA）的 Dr. Nick Turland，英国爱丁堡皇家植物园（Royal Botanic Garden Edinburgh, UK）的 Dr. David Knott、Dr. Mark Watson、Mr. Philip Thomas 都付出了辛勤的劳动；怒江州高黎贡山自然保护局的马军局长、贡山县高黎贡山自然保护局的张石宝局长、和占文副局长、李向前先生、熊云先生等提供了支持与帮助；标本鉴定过程中，中科院昆明植物所的李锡文研究员、方瑞征研究员、陶德定高级工程师、周浙昆博士、彭华博士、孙航博士、杨世雄博士给予无私的帮助和指导。本论文也是第一作者博士学位论文的一部分，攻读学位期间，承蒙导师吴征镒院士的点拨与教诲。

【参 考 文 献】

- 马友鑫, 1996. 独龙江流域气候特征及其气候带划分 [A]. 见：何大明, 李恒编, 独龙江和独龙族综合研究 [M]. 昆明：云

- 南科技出版社, 25—32
- 王荷生, 2004. 中国裸子植物区系 [A]. 见: 吴征镒, 陈心启编, 中国植物志 (第 1 卷) [M]. 北京: 科学出版社, 95—120
- 王建皓, 和文农, 1998. 自然环境及社会经济概况 (气候) 及植被 [A]. 见: 徐志辉主编, 怒江自然保护区 [M]. 昆明: 云南美术出版社, 16—28, 56—83
- 李恒, 1993. 独龙江地区植物 [M]. 昆明: 云南科技出版社, 前言
- 李恒, 郭辉军, 刀志灵等, 2000. 高黎贡山种子植物特有种研究 [A]. 见: 李恒, 郭辉军, 刀志灵主编, 高黎贡山植物 [M]. 北京: 科学出版社, 250—324
- 刘伦辉, 刀志灵, 郭辉军等, 2000. 高黎贡山的植被 [A]. 见: 李恒, 郭辉军, 刀志灵主编, 高黎贡山植物 [M]. 北京: 科学出版社, 6—48
- 吴征镒, 1980. 中国植被 [M]. 北京: 科学出版社, 143—1037
- 吴征镒, 1987. 西藏植物区系的起源及其演化 [A]. 见: 吴征镒主编, 西藏植物志 (第 5 卷) [M]. 北京: 科学出版社, 874—902
- 吴征镒, 路安民, 汤彦承等, 2003. 中国被子植物科属综论 [M]. 北京: 科学出版社, 57—1071
- 吴征镒, 彭华, 李德铎等, 2004. 中国被子植物区系 [A]. 见: 吴征镒, 陈心启编, 中国植物志 (第 1 卷) [M]. 北京: 科学出版社, 121—583
- 吴征镒, 王荷生, 1983. 中国自然地理——植物地理 (上册) [M]. 北京: 科学出版社, 1—125
- 吴征镒, 周浙昆, 孙航等, 2006. 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, 146—451
- 吴征镒, 朱彦丞, 1987. 云南植被 [M]. 北京: 科学出版社, 81—793
- 杨亲二, 1987. 滇西北丽江玉龙雪山种子植物区系的初步研究 [D]. 昆明: 中国科学院昆明植物研究所 (硕士学位论文), 3—63
- 杨一光, 1991. 云南省综合自然区划 [M]. 北京: 高等教育出版社, 1—174
- 员新华, 吴幼仙, 1998. 自然环境及社会经济概况 (土壤) [A]. 见: 徐志辉主编, 怒江自然保护区 [M]. 昆明: 云南美术出版社, 29—42
- 周廷儒, 任森厚, 1984. 中国自然地理——古地理 (上册) [M]. 北京: 科学出版社, 234—261
- 郭辉军, 2000. 高黎贡山植物区系的环境背景 [A]. 见: 李恒, 郭辉军, 刀志灵主编, 高黎贡山植物 [M]. 北京: 科学出版社, 1—5
- 陶君容, 1986. 横断山区中段-兰坪第三纪植物化石群及其意义 [A]. 见: 中国科学院青藏高原综合科学考察队编, 横断山考察专集 (二) [M]. 北京: 北京科学技术出版社, 58—65
- 陶君容, 2000. 中国晚白垩世至新生代植物区系发展演变 [M]. 北京: 科学出版社, 49—55
- 陶君容, 陈明洪, 1983. 横断山南部-云南临沧地区新生代植物群 [A]. 见: 中国科学院青藏高原综合科学考察队编, 横断山考察专集 (一) [M]. 昆明: 云南人民出版社, 74—89
- Ashton PS, 1979. Some Geographic Trends in Morphological Variation in the Asian Tropics and Their Possible Significance [A]. In: Larsen K, Holm-Nielsen LB ed. Tropical Botany [M]. London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco: Academic Press, 35
- Bande MB, Prakash U, 1986. The tertiary flora of southeast Asia with remarks on its palaeoenvironment and phytogeography of the Indo-Malaya region [J]. *Rev Palaeobot & Palynol*, **49**: 203—233
- Bernardi L, 1979. The New Caledonian Genera of Araliaceae and Their Relationship with Those of Oceania and Indonesia [A]. In: Larsen K, Holm-Nielsen LB ed. Tropical Botany [M]. London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco: Academy Press, 313
- Chaplin G, 2005. Physical geography of the Gaoligong Shan area of southwest China in relation to biodiversity [J]. *Proc Calif Acad Sci*, **56**: 527—556
- Chen FB (陈富斌), 1992. Hengduan event: an important tectonic event of the late Cenozoic in eastern Asia [J]. *Mount Res (山地研究)*, **10** (4): 5—20
- Guo SX, 1993. The Evolution of the Cenozoic Tropical Monsoon Climate and Monsoon Forests in Southwestern China [A]. In: Jablonski NG, ed. Proceeding of the third Conference on the Evolution of the East Asia Environment [C]. Hong Kong: the University of Hong Kong, 123
- Hong DY, 1993. Eastern Asian-North American disjunctions and their biological significance [J]. *Cathaya*, **5**: 1—39
- Jiang HQ (姜汉桥), 1980a. Distributional features and zonal regularity of vegetation in Yunnan [J]. *Acta Bot Yunnan (云南植物研究)*, **2** (1): 22—32
- Jiang HQ (姜汉桥), 1980b. Distributional features and zonal regularity of vegetation in Yunnan [J]. *Acta Bot Yunnan (云南植物研究)*, **2** (2): 142—151
- Lakhanpal RN, 1970. Tertiary floras of India and their bearing on the historical geology of the region [J]. *Taxon*, **19** (5): 675
- Li H (李恒), 1994. The biological effect to the flora of Dulongjiang caused by the movement of Burma-Malaya geoblock [J]. *Acta Bot Yunnan (云南植物研究)*, **Suppl. 6**: 113—120
- Li H (李恒), He DM (何大明), Bartholomew B *et al.* 1999. Re-examination of the biological effect of plate movement-impact of Shan-Malay plate displacement (the movement of Burma-Malaya geoblock) on the biota of the Gaoligong Mountains [J]. *Acta Bot Yunnan (云南植物研究)*, **21** (4): 407—425
- Li XW (李锡文), 1994. Two big biodiversity centres of Chinese endemic genera of seed plants and their characteristics in Yunnan Province [J]. *Acta Bot Yunnan (云南植物研究)*, **16** (3): 321—327
- Li XW (李锡文), 1996. Floristic statistics and analyses of seed plants from China [J]. *Acta Bot Yunnan (云南植物研究)*, **18** (4): 363—384
- Li XW (李锡文), Li J (李捷), 1992. On the validity of Tanaka line and its significance viewed from the distribution of Eastern Asiatic genera in Yunnan [J]. *Acta Bot Yunnan (云南植物研究)*, **14** (1): 1—12
- Li XW, Li J, 1997. The Tanaka-Kaiyong line—an important floristic line for the study of the flora of East Asia [J]. *Ann Missouri Bot Gard*,

- 84: 888—892
- Liu LH (刘伦辉), Qiu XZ (邱学忠), 1980. Studies on geographic distributions and situations of vertical zone of the Chinese Tsuga forest [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 2 (1): 9—21
- López-Pujol J, Zhang FM, Ge S, 2006. Plant biodiversity in China: richly varied, endangered, and in need of conservation [J]. *Biodivers Conserv*, 15: 3983—4026
- Lu AM (路安民), Li JQ (李建强), Chen ZD (陈之端), 1993. The origin and dispersal of the “Lower” Hamamelidae [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 31 (6): 489—504
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG *et al.* 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities [J]. *Nature*, 403: 853—858
- Peng H (彭华), 1997. The endemism in the flora of seed plants in Mt. Wuliangshan [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 19 (1): 1—14
- Prasad M, 1993. Sowalik (Middle Miocene) woods from the Kalagarh area in the Himalayan foot hills and their bearing on palaeoclimate and phytogeography [J]. *Rev Palaeobot & Palynol*, 76: 49
- Raven PH, 1972. Plant species disjunctions: a summary [J]. *Ann Missouri Bot Gard*, 59: 234—246
- Raven PH, Axelrod DI, 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements [J]. *Ann Missouri Bot Gard*, 61: 539—673
- Schuster RM, 1972. Continental movements, “Wallace’s line” and Indonesian-Australian dispersal of land plants: some select concepts [J]. *The Botanical Review*, 38 (1): 35—50
- Szafer W, 1964. *General Plant Geography* [M]. Warszawa: PWN Polish Scientific Publishers
- Tang YC (汤彦承), 2000. On the affinities and the role of the Chinese flora [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 22 (1): 1—26
- Tao JR (陶君容), 1992. The tertiary vegetation and flora and floristic regions in China [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 30 (1): 25—43
- Tao JR (陶君容), Du NQ (杜乃秋), 1982. Neogene flora of Tengchong basin in western Yunnan, China [J]. *Acta Bot Sin* (植物学报), 24 (3): 273—281
- Wang HS (王荷生), 1985. Quantitative analysis of genera endemic to China [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 23 (4): 241—258
- Wang HS (王荷生), 1989. A study on the origin of spermatophytic genera endemic to China [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 11 (1): 1—16
- Wang HS (王荷生), Zhang YL (张锦铨), 1994. The biodiversity and characters of spermatophytic genera endemic to China [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 16 (3): 209—220
- Wang LS (王利松), Kong DR (孔冬瑞), Ma HY (马海英) *et al.* 2005. A preliminary study on floristic of spermatophyte from Mt. Xiaobaicaoling, central Yunnan, China [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 27 (2): 125—133
- Wang WC (王文采), 1992a. On some distribution patterns and some migration routes found in the eastern Asiatic region [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 30 (1): 1—24
- Wang WC (王文采), 1992b. On some distribution patterns and some migration routes found in the eastern Asiatic region (Cont.) [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 30 (2): 97—117
- Ward FK, 1945. A sketch of the botany and geography of North Burma [J]. *J Bombay Natur History Soc*, 45: 16
- Wu ZY (吴征镒), 1965. On the tropical affinities of Chinese flora [J]. *Chin Sci Bull* (科学通报), 1: 25—33
- Wu ZY (吴征镒), 1991. The areal-types of Chinese genera of seed plants [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), Suppl. 4: 1—139
- Wu ZY (吴征镒), 1993. Addenda et corrigenda ad typi arealorum generum spermatophytorum sinicarum [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), Suppl. 4: 141—178
- Wu ZY (吴征镒), Sun H (孙航), Zhou ZK (周浙昆) *et al.* 2005. Origin and differentiation of endemism in the flora of China [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 27 (6): 577—604
- Wu ZY (吴征镒), Zhou ZK (周浙昆), Li DZ (李德铤) *et al.* 2003. The areal-types of the world families of seed plants [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 25 (3): 245—257
- Wu ZY, 1983. On the significance of Pacific intercontinental discontinuity [J]. *Ann Missouri Bot Gard*, 70: 577—590
- Wu ZY, Wu SG, 1998. A Proposal for a New Floristic Kingdom (realm)-the E. Asiatic Kingdom, its Delineation and Characteristics [A]. In: Zhang AL, Wu SG, ed. *Floristic Characteristics and Diversity of East Asian Plants* [M]. Beijing: Higher Education Press + Berlin: Springer-Verlag, 3—42
- Ying JS (应俊生), Zhang ZS (张志松), 1984. Endemism in the flora of China—studies on the endemic genera [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 22 (4): 259—268
- Zhang KY (张克映), Ma YX (马友鑫), Li YR (李佑荣) *et al.* 1992. Climatic characteristics of rainfall and humidity in the Dulongjiang river watershed and its neighborhood [J]. *Yunnan Geograph Environ Res* (云南地理环境研究), 4 (1): 77—85