



中国海南岛生物区系起源的新认识

朱华*

中国科学院西双版纳热带植物园综合保护中心, 云南省东南亚生物多样性保护国际联合实验室, 云南省热带雨林与亚洲象保护重点实验室, 勐腊 666303

* 通讯作者, E-mail: zhuh@xtbg.ac.cn

收稿日期: 2024-05-19; 收修改稿日期: 2024-09-27; 接受日期: 2024-10-14; 网络版发表日期: 2024-12-03

国家自然科学基金项目(31970223)、云南省科技厅建设面向南亚东南亚科技创新中心专项项目(202203AP140007)、云南省热带雨林与亚洲象保护重点实验室开放课题(202305AG070003)、海南国家公园研究院项目(KY-24ZK02)和海南省重点研发计划项目(ZDYF2023RDYL01)资助

摘要 中国海南岛的生物区系起源是一个引人探索的基本科学问题。地质学、古地磁学和生物区系比较研究曾提出“海南岛在始新世时连接着越南和广西, 后来发生了向东南的移动, 最终到达了现在位置”的观点。本文从海南岛生物类群的分子系统发育和古植物学研究例证, 支持海南岛在始新世时可能连接着越南和广西。海南岛生物类群的基因组、系统发育和分子生物地理学研究揭示的生物地理格局显示, 分化时间较早(中新世以前)的属和种, 用海南岛在始新世时连接着越南和广西能较好地解释。根据东南亚地质板块重建理论, 中新世中期(约15Ma前), 海南岛已向东南移动到了现在的位置, 对分化时间较晚的类群, 如物种的种群和遗传分化, 可用海南岛已与大陆的雷州半岛接近以及有了密切的陆地连接合理解释, 但并不都是如此。古植物学研究揭示在始新世-渐新世时中国西南部和海南岛具有一个亚热带性质的植被和植物区系, 但中国东南部(茂名)晚始新世群显示了具有热带雨林植被和植物区系, 暗示海南岛在古近纪时可能位于靠近或接壤广西西南部和越南北部的位。植物区系研究揭示了海南的植物区系分区基本上呈东北-西南倾斜分布格局, 这与古地磁学研究提出的海南岛向东南移动过程中发生了逆时针旋转可以互为印证。本文是在地质学和生物区系比较研究提出的海南岛起源观点的基础上, 从分子系统发育、古植物学研究及海南植物多样性分布格局多学科结合上进一步论证海南岛生物区系的起源与演化, 提出了演化的时间节点是在中新世, 为深入探讨海南岛生物区系的起源与演化提供依据。

关键词 分子系统发育, 生物地理, 古植物学, 生物区系起源, 海南岛

1 引言

海南岛具有典型热带气候, 与大陆的雷州半岛仅距20km(琼州海峡最窄处), 海南岛仅有5个植物特有属和约10%的特有种, 非常低的特有性反映了它不具岛屿植物区系特征, 却有明显的大陆植物区系特点, 显

示了其植物区系的大陆起源性质。海南岛仅隔以琼州海峡与雷州半岛接壤, 常被习惯地认为它应是连接着雷州半岛的大陆的一部分, 但研究发现, 海南岛与雷州半岛及广东其它地区在生物地理上的联系不密切。地质板块学说和古地磁学研究提出海南岛在古近纪时并不在现今的位置, 对海南岛的生物区系及海南岛本

中文引用格式: 朱华. 2025. 中国海南岛生物区系起源的新认识. 中国科学: 地球科学, 55(1): 52–61, doi: 10.1360/SSTe-2024-0130

英文引用格式: Zhu H. 2025. New insight into the origin and evolution of the flora and fauna of Hainan Island, China. Science China Earth Sciences, 68(1): 52–61, <https://doi.org/10.1007/s11430-024-1440-3>

身来自哪里, 成为众多学者探索的问题. 东南亚地质板块构造理论提出海南岛在始新世(30Ma)连接着越南和广西, 在新生代早期印度板块与欧亚板块碰撞, 喜马拉雅隆升形成, 印支地质板块受挤压向东南亚逃逸(Tapponnier等, 1982, 1990), 海南岛作为一个小的地质板块, 也因挤压发生了向东南的移动并逆时针旋转(Replumaz和Tapponnier, 2003; 梁光河, 2018). 在对东南亚的地质构造重建上, Metcalfe等(2017)建议哀牢山缝合线(Ailaoshan Suture)在约24°N处分开为两支, 一支沿红河走向, 另一支沿东南转向形成滇-琼缝合线(Dian-Qiong Suture). 滇-琼缝合线在24°N、110°E处错位, 下段从海南岛中部纬向穿过, 这在地质构造上反映了海南岛与哀牢山-红河断裂(剪切)带有联系. 我们通过生物区系的比较研究提出了海南岛曾连接着越南和广西的生物地理起源观点(Zhu, 2016). 近期对海南岛分布的生物类群的分子系统发育研究揭示, 它们的起源与演化与海南岛曾可能连接着越南和广西密切相关, 为探索海南岛生物区系的起源与演化提供了科学依据. 古植物学研究揭示海南岛在始新世-渐新世时具有一个亚热带性质的古植被和古植物区系(Yao等, 2009; Jin, 2009), 暗示了它那时应位于较现在更北(纬度更高)的位置(Liu和Morinaga, 1999), 也为其生物区系的起源与演化提供了地史证据. 这些发现对深入探讨海南岛的生物地理起源具有重要意义.

研究揭示海南岛的动植物区系与越南有最密切的联系, 其次是广西, 并非与地理位置最近的广东. 在植物区系的比较上, 海南岛有110个属与越南共同特有, 仅有7个属与广东共同特有(Zhu, 2016). 在海南岛的植物区系里, 具有很多类群表现为云南南部、东南部、广西西南部、海南和越南的分布格局, 包括乔木、灌木、藤本、草本植物各生活型; 在动物上, 也包含了从蜘蛛类、昆虫到哺乳动物等各类群; 这种共有性不但在物种层面, 而且也体现在生态系统层面(Zhu, 2016; 朱华, 2017). 物种分布格局形成的原因可能很复杂, 虽在更新世期间随海平面下降, 海南岛曾与大陆通过现今的琼州海峡有多次陆地连接, 但最符合逻辑的解释就是广西西南部、海南和越南北部曾接壤或曾存在陆地连接.

古地磁学研究揭示了海南岛在晚白垩世处在一个比现在高5~7个纬度的位置, 在新生代早期, 随着北部湾裂开形成, 它沿哀牢山-红河断裂带发生了向东南的

移动(移动了7个纬度), 并发生了逆时针旋转(旋转了 $14.1^{\circ}\pm 5.5^{\circ}$)(Liu和Morinaga, 1999), 最终到达了现在的位置(付璐露等, 2010; 马云等, 2014). 海南岛与雷州半岛之间的琼州海峡存在裂沟, 暗示了在它们之间可能存在板块边缘(张虎男, 1990, 1996; Yan等, 2006). 生物地理研究也提出海南岛在始新世时可能连接着越南和广西(Zhu, 2016; 朱华, 2020).

最近的古植物学研究发现, 海南岛以外的中国西南部自渐新世以来的古植被与现在化石产地的植被在植物区系组成上很接近, 反映了这些地区主要植被的基本面貌可能在始新世-渐新世就已形成(Linnemann等, 2018; Ding等, 2020; Tang等, 2020; Wu等, 2022). 古植物学研究无疑为探讨现代植被与植物区系的形成与演化提供了线索(朱华, 2023).

近期海南岛的代表性物种的系统发育和分子生物地理研究为海南岛的生物区系起源提供了例证. 例如, 植物类群苦苣苔科的盾叶苣苔属(*Metapetrocosmea*)和姐妹群奇柱苣苔属(*Deinostigma*)的分子系统学研究(Li等, 2022)、海南龙脑香科植物的基因组学研究(Wang等, 2024)、海南岛特有唇形科单属植物保亭花(*Wenchengia*)的研究及最近在越南发现了保亭花种群(Zhou等, 2022)等; 动物类群如黑冠长臂猿属(*Nomascus*)(Thinh等, 2010)、拟髭蟾属(*Leptobrachium*)(Li等, 2022)、琴蛙属(*Nidirana*)(Lyu等, 2024)、洞穴胸蛛属(*Cave Stedocys*)(Luo和Li, 2018)、中国巨蚓科(蒋际宝和邱江平, 2018)、海南鼠猬(*Neohylomys hainanensis*)(Abramov等, 2018)、洞穴睑虎属(*Goniurosaurus*)(Zhu等, 2020)等的研究均支持海南岛与广西西南部和越南北部有密切的生物地理联系.

根据东南亚地质板块重建理论, 海南岛在30Ma时仍处在连接着越南北部和广西西南部的位置, 直到15Ma时海南岛向东南位移到了现在的位置(Replumaz和Tapponnier, 2003). 这意味着在中新世以前, 海南岛生物区系形成和演化与邻接的越南北部和广西西南部的生物区系有密切联系. 中新世以后, 北部湾形成, 海南岛已位移到了现在的位置, 随海平面变化, 它与雷州半岛有多次陆地连接, 这意味着对分化时间较晚的类群, 雷州半岛与海南的陆桥连接对其分布格局的形成具有影响.

本文梳理了海南岛生物地理起源观点提出以来海南岛动植物类群的系统发育和分子生物地理学研究及

古植物学研究证据等, 结合东南亚地质板块重建理论, 进一步探讨海南岛的生物区系起源, 为海南岛的起源之谜提供依据。

2 代表性类群的系统发育和分子生物地理研究证据

龙脑香科是亚洲热带雨林的 대표植物科, 均为热带雨林中的高大乔木树种, 它们具有较大的果实, 种子都是顽拗型, 成熟后落地一般1~7天就萌发, 依赖于原始热带森林生存和进行扩散(Lan等, 2012)。该科植物在热带亚洲具有13属约472种, 以热带亚洲为种的多样化中心(Ashton, 1982)。龙脑香科植物的祖先生长在东冈瓦纳的热带地区(东热带非洲), 通过印度板块于渐新世到达东南亚后迅速就地分化发展(Bansal等, 2022)。最早的亚洲龙脑香科化石出现在古新世的印度(Bansal等, 2022)和始新世晚期中国东南部的广东茂名(Feng等, 2013)。海南岛有龙脑香科植物2属3种, 分别为坡垒(*Hopea hainanensis*)(分布于海南岛和越南北部)、铁凌(*H. reticulata*)(分布于海南岛和越南)和青梅(*Vatica mangachapoi*)(分布于海南岛及东南亚各国)。基因组学研究揭示了坡垒和铁凌与中国云南南部和东南部、广西西南部及越南北部分布的狭叶坡垒(*H. chinensis*)具有最近亲缘关系(Wang等, 2024)。坡垒、铁凌和狭叶坡垒这3个种在35.7Ma开始分化成2支, 其中一支为坡垒, 另一支为铁凌+狭叶坡垒。铁凌和狭叶坡垒在23.7Ma再次分开(Wang等, 2024)。也就是说, 坡垒、铁凌和狭叶坡垒这三个种从一个共同祖先在35.7Ma至23.7Ma, 即渐新世期间分化形成。海南岛的青梅与分布在云南南部和广西西南部的广西青梅(*V. guangxiensis*)聚类在同一大支上, 它们的分化时间在53.9Ma(始新世)(Wang等, 2024)。地理隔离(分布区间断)是物种形成的一个重要因素, 海南岛龙脑香科植物的基因组学研究揭示的它们的系统发育和生物地理格局用海南岛在渐新世时曾连接着越南北部和广西西南部, 后来分开这一东南亚地质板块理论能够最合理的给以解释。

肉豆蔻科是一个泛热带分布科, 与龙脑香科一样, 该科植物都是高大乔木, 具有顽拗型种子, 依赖原始热带森林存在和进行扩散, 也是亚洲热带雨林的 대표植物科。肉豆蔻科的风吹楠属(*Horsfieldia*)通过叶绿体基

因组测序, 支持在海南岛有2个种(Cai等, 2021), 即风吹楠(*H. amygdalina*)(分布在中国南部, 包括海南岛及东南亚)和海南风吹楠(*H. hainanensis*)(海南岛特有)。叶绿体基因组测序显示, 海南风吹楠与分布在云南南部和广西西南部的滇南风吹楠(*H. tetratopala*)聚在一起, 并非与在海南有但也分布到广东的风吹楠有最近亲缘(Cai等, 2021)。肉豆蔻科植物多样性分化时间根据Cai等(2021)推测可能是在早始新世, 海南风吹楠与滇南风吹楠这一对姐妹种的分布格局的形成也支持海南岛曾可能连接着越南北部和广西西南部。

在对苦苣苔科的草本植物盾叶苣苔属(*Metapetrocosmea*)和姐妹群奇柱苣苔属(*Deinostigma*)的分子系统学研究上(Li等, 2022), 利用两个核基因片段和四个叶绿体DNA片段重建了盾叶苣苔属和近缘类群的系统关系, 发现海南岛的原单种属盾叶苣苔, 在分子系统发育重建中嵌合于分布在越南和我国广西及广东的奇柱苣苔属中, 这2个属的分化时间的估计在30Ma(Roalson和Roberts, 2016)。该文建议用渐新世时海南岛曾连接着越南和广西西南部这一理论能够最好的解释这2个属的分布格局及演化关系(Li等, 2022)。

海南植物区系中, 原先发现它仅有7个特有属和约10%的特有种(Francisco-Ortega等, 2010), 非常低的特有性显示了它的生物区系的大陆起源性质。在海南岛少有的特有属中, 如前述的盾叶苣苔属, 它与奇柱苣苔属在形态上基本一致, 已被建议合并, 但已非海南特有属。保亭花属在分类学上独特, 过去认为它是海南岛的严格特有属, 在越南发现了它的种群(Zhou等, 2022), 它是越南-海南共特有分布属。这进一步降低了海南岛的特有性, 拉近了它与越南的联系。

上述这些涉及海南岛的植物属和种的系统发育和分子生物地理学研究案例, 支持提出的海南岛与越南和广西有密切的生物地理联系的观点。

在动物类群上, 灵长类长臂猿科的黑冠长臂猿属早期被认为仅有一个种, 即黑冠长臂猿(*Hylobates (Nomascus) concolor*), 它分化成6个亚种, 其中的海南黑冠长臂猿(*Hylobates concolor hainanus*)仅分布在海南岛, 其他5亚种分布在中国云南、越南、老挝和柬埔寨(Colin和Wang, 1990)。基于线粒体细胞色素b基因序列数据对黑冠长臂猿属的分子系统学研究揭示, 该属应包括7个种, 起源于云南和印支北部地区; 系统发育重建显示, 海南黑冠长臂猿(*Nomascus hainanus*)和分布

于越南北部和广西西南部的东黑冠长臂猿(*N. nasutus*)最早从该属的系统树中分出,并聚在一起形成姐妹类群(Thinh等, 2010).

洞穴睑虎属是夜间地面壁虎类的一个属,形态学和分子系统学研究显示,海南岛的洞穴睑虎属的种类,如海南睑虎(*Goniurosaurus hainanensis*)和霸王岭睑虎(*G. bawanglinensis*)与越南北部和中国广西西南部的睑虎属的种类聚为同一支,它们有着密切的亲缘关系,它们的分化年代大约是在34.7Ma(Liang等, 2018; Zhu等, 2020).

两栖类的拟髭蟾(一类具胡须的蟾蜍)是东亚地区的一个特有属,约有5~11个种,该属起源于云南,起源时间在始新世(46.4Ma),向东亚扩散和多样化(Li等, 2022). 对该属物种的全基因组重测序建立的系统树显示,海南特有种海南拟髭蟾(*Leptobrachium hainanense*)(产海南岛的西南部)与广西特有种广西拟髭蟾(*L. guangxiense*)(产广西西南部)聚在一个单独的支上,显示了它们为独立的姐妹群(Li等, 2022). 蛙科的琴蛙属有10余种,分布于东亚亚热带和热带地区,该属起源于中国西南部;基于转录组的单核苷酸多态性(SNPs)数据建立的琴蛙属系统发育显示,该属为单系,起源于27.2Ma,并分为4个支系(Lyu等, 2024). 海南特有的海南琴蛙(*Nidirana hainanensis*)与分布在云南东南部和越南北部的沙巴琴蛙(*N. chapaensis*)聚在同一支,为姐妹群,这2个种的分化时间在10Ma,它们与广西的瑶琴蛙(*N. yaoica*)和分布在中国西南部的仙琴蛙(*N. daunchina*)再次聚集形成该属中的一个支系,这个支系在15Ma形成,该支系与中国的亚热带东亚地区分布的弹琴蛙(*N. adenopleura*)复合群在20Ma从共同祖先分开成为不同支系(Lyu等, 2024).

洞穴胸蛛属(*Cave Stedocys*)是生活在地下洞穴、散布能力很有限的蜘蛛类,该类蜘蛛主要分布在印支地区、中国西南部和海南岛,基于多基因序列的分子系统学研究,该属的物种发生过2次分化,海南岛的洞穴胸蛛属种类与广西和越南北部的种类有最近亲缘关系,它们的分化发生在始新世-渐新世过渡期(Luo和Li, 2018).

在海南的石灰岩山地发现了一个蛛形纲沙鞭蝎科韦氏鞭蛛属新种海南韦氏鞭蛛(*Weygoldtia hainanensis*),韦氏鞭蛛属原纪录仅有2个种,分布在热带东南亚. 分子系统学研究揭示,新发现的海南的这个种与

分布在越南、柬埔寨和老挝的种韦氏鞭蛛(*W. davidovi*)互为姐妹群(Zhu等, 2021). 分布在越南北部和中部的弄蝶科的裙弄蝶(*Darpa inopinata*),通过DNA条形码分析,发现在海南岛存在与它为同一个种的种群,为该物种的中国海南新记录(Huang等, 2019). 交脉环蝶属(*Amathuxidia*)是一个大型棕色蝴蝶,该属共有3个种,其中分布在云南南部、海南岛、越南、老挝、柬埔寨和泰国的阿密交脉环蝶(*A. amythaon*)依据线粒体基因做的系统发育分析,可分为2个亚种,即海南特有亚种森下交脉环蝶(*A. amythaon* ssp. *morishitai*)和分布在云南南部、越南、老挝、柬埔寨和泰国的亚种安南交脉环蝶(*A. amythaon* ssp. *annamensis*),这2个亚种在系统发育树上聚在同一支(Li等, 2024).

巨蚓科的系统发育树显示,海南岛的巨蚓科祖先大约是始新世初期从越南北部扩散到现在的海南岛南部,随后在岛内分化扩散(蒋际宝和邱江平, 2018).

上述这些海南岛动物类群的系统发育和分子生物地理学研究均支持它们的起源和演化与海南岛曾可能同广西和越南有接壤相关. 尽管自上新世以来,特别是在更新世,发生了多次海平面下降,大陆与海南岛通过琼州海峡有过多次陆地连接,但上述这些研究并没有显示这些物种的分布格局是通过琼州海峡的陆桥连接而发生. 比较肯定的是,在海南岛有分布、分化时间比较早(古近纪),通常是在属、种及亚种层面分化的生物类群,都显示了与中国西南部和越南的类群有最近亲缘关系,这与海南岛在渐新世还处于连接着广西西南部和越南北部的观点是相符合的.

根据地质构造理论(Replumaz和Tapponnier, 2003),中新世中期以后,海南岛已移动到了现在的位置,随海平面变化,它与雷州半岛有过多次陆地连接. 研究显示,一些类群能够通过雷州半岛或陆桥进入海南岛. 例如,间断分布于台湾岛、海南岛及中国南部和越南北部的岭南青冈(*Quercus championii*),使用简化基因组测序的方法对岭南青冈的遗传结构进行了分析,发现岭南青冈最有可能起源于中国的西南和越南的北部,更新世冰期时海平面下降,岭南青冈沿着陆桥从中国南部扩散至台湾岛和海南岛(Jiang等, 2019). 在一些海南特有种或中国南部分布种的遗传结构和种群分化研究上,如淡水鱼海南岛宽额鲢(*Channa gachua*)(种群分化时间为2.376Ma)(Wang等, 2021)及在海南岛有分布的台湾苏铁(*Cycas taiwaniana*)(种群分化时间为

0.5Ma)(Wu等, 2022)等, 它们与大陆的关系研究显示第四纪海平面升降时海南岛与大陆有多次陆地连接而使它们发生基因交流和遗传分化。用两个线粒体基因片段和两个核基因测序分析了白唇竹叶青蛇(*Trimersurus albolabris*)的种群的遗传多样性, 重建了它的种群间的系统发育关系, 揭示了白唇竹叶青蛇的种群构成一个单系, 可分为5个地理支系; 该蛇在7.15Ma起源于泰国北部和缅甸东部地区, 间冰期的扩张和高原抬升造成的高度异质性生境成型了它的种群支系和分布格局(Zhu等, 2015)。白唇竹叶青蛇具有低的扩散能力, 该研究发现它从西部到广东和海南的种群的扩展事件发生在更新世(1.3Ma)(Zhu等, 2015), 这也意味着海南的种群可能由广东的种群通过琼州海峡陆桥扩散而来。在种下的种群分化, 即遗传分化上, 情况也并非都如此。例如, 海南新沙塘鳢(*Neodontobutis hainanensis*)是仅分布在海南岛、广东和广西的淡水鱼, 依据3,716个核基因分析了该淡水鱼的系统发育关系和种群结构, 发现来自广东、广西和海南的种群构成单系, 但各自演化, 海南种群是广西种群的姐妹种群, 广东种群则是从广西和海南种群的共同祖先演化而来(Zhou等, 2024)。基于线粒体DNA和单个核苷酸多态性数据, 分布在中国亚热带-热带地区到越南中、北部的中国短剑水蛇(*Trimerodytes percarinatus*)的群体的遗传结构和进化历史研究揭示, 该物种起源于中国西南部和越南, 分化成4个清楚的非重叠的地理支系, 分化时间是12.68Ma(Lyu等, 2024)。有趣的是, 海南的中国短剑水蛇支系与广西、云南、越南支系聚在一起, 而其他如广东省、台湾省及中国中部江浙一带的亚热带地区的种群聚成另一支(Lyu等, 2024)。

悬竹属植物有13个种, 分布在中国西南部、喜马拉雅到大陆东南亚, 其中12个种为中国特有种。海南岛有一个种, 即射毛悬竹(*Arundinaria actinotricha*), 以前记录为海南特有种, 后来在云南南部和东南部被发现, 成为一个分布在云南南部、东南部与海南的特有种。该属植物的分子系统发育重建显示, 这个种的云南南部、东南部的种群与海南的种群构成一个单系(Zhang等, 2016), 暗示了在种群层面, 云南东南部与海南岛的植物区系仍有密切联系。

海南新沙塘鳢、中国短剑水蛇和射毛悬竹这3个例子显示了即使在地质学上海南岛在晚中新世时已经可能在现在的位置, 更新世冰期海平面下降时海南岛

与大陆有密切联系或陆地连接, 即使在物种的种群分化水平, 仍可能表现出海南岛的种群与广西、越南的种群密切的联系, 并不一定是通过琼州海峡与大陆发生密切联系。

也就是说, 中新世中期(15~10Ma)是一个节点, 在此期以前, 就所检索到的研究类群, 在属、种层面, 它们的系统发育关系均显示了海南岛与越南北部和广西西南部有密切联系; 中新世中期以后, 在种下层面, 亦即种群的遗传分化, 则受海南岛与大陆之间通过琼州海峡有多次陆地连接影响, 但并非都是如此。这个情况与提出的东南亚地质板块构造演化理论相符合。

3 古植物学证据

古植物学研究发现, 除海南岛以外的中国西南部自晚始新世-渐新世以来的植被和植物区系组成没有发生过大的变化(Linnemann等, 2018; Ding等, 2020; Tang等, 2020), 例如云南东南部文山盆地在早渐新世就具有了与现代东亚植物区系和植被类似的植物群(Tian等, 2021), 并暗示了这个地区具有亚热带气候和与现在类似的亚热带植被。中国西南部的现代主要植被类型虽经历了几千万年的演变, 但它们的基本面貌和其主要植物区系特征仍无巨变, 仅是渐变。从这个角度, 如果一个地区没有经历冰川的覆盖, 尽管发生过气候和环境变化, 其生物区系的基本特征仍然会被保留(朱华, 2023)。研究发现, 自第四纪以来, 雷州半岛与海南岛有多次的陆地连接, 但并未深刻影响海南岛的动植物区系, 它们仍保留了浓厚的与广西西南部和越南动植物区系的联系(Zhu, 2016)。古植物学研究可以以为探讨它们的联系提供线索。

广西西南部的宁明盆地晚始新世-渐新世地层(22°07'N, 107°02'E, 剖面底部海拔约为146m)的孢粉组合中, 被子植物花粉以壳斗科、桦木科、金缕梅科、榆科和胡桃科为主; 裸子植物花粉以松科为主, 杉科次之, 有雪松粉属(*Cedripites*)、云杉粉属(*Piceapollenites*)、铁杉粉属(*Tsugaepollenites*)和油杉粉属(*Keteleeriaepollenites*)(王伟铭等, 2003)。由于现今这些裸子植物属的物种(雪松属除外)在中国南部主要分布在较高海拔的亚热带-温带生境, 这个组合反映了当时该地区应具有一个亚热带-温带气候。在宁明渐新世地层还发现了8种樟科植物, 包括樟属(*Cinnamomum*)、新木

姜子属(*Neolitsea*)、木姜子属(*Litsea*)、油丹属(*Alseodaphne*)、月桂属(*Laurus*)和琼楠属(*Beilschmiedia*)等,暗示了渐新世该地具有一个亚热带常绿阔叶林(Shi等, 2014)。另外,在宁明渐新世地层,也发现有榉属(*Zelkova*)(Ma等, 2017)、翠柏属(*Calocedrus*)(Shi等, 2012)、三尖杉属(*Cephalotaxus*)(Shi等, 2010)、柏木属(*Cupressus*)(Shi等, 2011),这些发现都暗示渐新世该地区具有亚热带环境。最近的古植物学研究揭示了现代越南北部植被的外貌在渐新世就已基本形成(Huang等, 2022; Nguyen等, 2024),它经历了一个承袭渐变,没有发生过巨变的演化。

海南岛的古植物学研究则揭示,在其东北部的长昌盆地晚始新世地层的孢粉中,有80%为壳斗科植物,显示了它具有一个亚热带-暖温带气候环境(Hofmann等, 2019),并且具有亚热带性质的植物区系(Yao等, 2009; Jin, 2009)。例如,长昌盆地始新世地层中发现温带气候条件下才有的冷杉属和铁杉属植物(赵炜等, 2009)。海南岛长昌盆地始新世的化石群反映的气候和植被与云南东南部、广西西南部和越南北部始新世-渐新世时的化石群反映的气候和植被是类似的。除长昌盆地外,海南岛鲜有其它化石报道,对海南岛始新世时的古植被和古气候情况的推测,仅有长昌盆地始新世化石群的暗示。有趣的是,同时期在广东茂名发现了龙脑香科植物。龙脑香科是热带森林的特有科,它的化石的发现反映了始新世广东茂名具有热带雨林植被(Feng等, 2013),这与同时期海南岛的植被有较大差异。

现在的海南岛具有热带气候和热带植物区系及热带雨林植被(Zhu, 2016, 2017),古植物学研究却揭示了海南岛在晚始新世具有亚热带性质的植物区系、植被和亚热带气候,海南岛的植物区系和植被发生了由亚热带到热带的演变。这个事实暗示了海南岛在始新世时可能与云南东南部和广西西南部在位置上比较接近,故它们有类似的气候和植被,用海南岛自渐新世以后发生了南移是一个更符合逻辑的解释。

在古植物学研究上,还有一些类群的发现也能为了解海南岛生物区系的演化历史提供线索。例如,滇桐属(*Craigia*)植物为我国特有属,包括2个种,即滇桐(*C. yunnanensis*)和桂滇桐(*C. kwangsiensis*),分别产于云南和广西西南部,但在海南始新世的地层发现了滇桐属植物的化石(Jin等, 2009);在云南东南部的早渐新

世地层中,发现了与海南山地的雅加松(*Pinus massoniana* var. *hainanensis*)非常接近的松球果化石(Zhang, 2015; Tang等, 2020)。这些例子暗示了在中新世以前,海南岛与广西和云南曾有密切联系。

研究揭示了中国西南的亚热带常绿阔叶林在渐新世时就已基本形成,并渐变演化成现今的亚热带常绿阔叶林(Zhu和Tan, 2024)。海南岛在始新世时具有亚热带性质的植物区系和亚热带气候(Yao等, 2009; Jin, 2009),地理上与现在的海南岛接近的广东茂名(与雷州半岛接壤)始新世地层发现了反映热带雨林植被的龙脑香科植物化石,正如原文提出的,暗示了它有一个热带雨林植被(Feng等, 2013),海南岛与广东茂名始新世植被和植物区系组成上大的差异暗示了海南岛当时可能不在与茂名靠近的位置。尽管一个地质时代经历了相当长的时间,如始新世具有2200万年,虽在化石群的比较上具有较多不确定性,但这在古植物学研究对地质历史和古地理、古气候的暗示上,也是无奈而为之的事,它们毕竟能提供植被和植物区系的起源与演化线索。

另外,对海南岛尖峰岭60ha(1,000m×600m)热带森林动态监测样地树种的调查(许涵等, 2015)显示,亚热带、甚至温带分布的科,如壳斗科、榆科、山矾科、山茶科、木兰科都在该样地重要值大的前10个科之列,反映了现在海南岛的山地仍保存了一定的亚热带常绿阔叶林特征。如果考虑海南岛曾发生了南移这一地质板块事件以及发生了从亚热带到热带的植被演变,这不难理解(朱华和谭运洪, 2023),它是从一个亚热带环境演变而来的,在山地仍保留(残留)有原来的亚热带植被,这是符合逻辑的。

4 植物地理分布格局暗示了海南岛发生过逆时针旋转

印支地质板块受挤压向东南亚逃逸(Tapponnier等, 1982),海南岛被认为是一个小的地质板块,也受挤压向东南位移(Replumaz和Tapponnier, 2003),并发生了约10°的逆时针旋转(Li等, 1995)。古地磁学研究也发现,在晚白垩世至新生代早期,随着北部湾裂开形成,海南岛向东南移动了7个纬度,并发生了逆时针旋转(旋转了 $14.1^{\circ} \pm 5.5^{\circ}$)(Liu和Morinaga, 1999)。

我们在对海南岛的植物多样性格局的研究中,依

据在海南岛所做的902个森林样方,包括记录到的1016个树种资料,分析了这些树种的beta多样性,把这些数据用在植物区系分区上,发现它们基本上呈现东北-西南分布格局,并可将海南岛区划为三个植物区系分区(He等, 2020). 影响一个地区的植物区系分区的因素较多,但海南岛的树种分布格局与常规的树种分布主要受纬度地带性的影响显现出不同. 如果考虑到海南岛曾发生了逆时针旋转这个地质事件,该现象就能够获得较符合逻辑的解释.

5 结束语

印度板块北移并与欧亚板块碰撞,导致喜马拉雅-青藏高原的形成与隆升. 印支地质板块受挤压向东南亚逃逸,这一东南亚板块构造演变理论于1982年被正式提出(Tapponnier等, 1982). 直到10年以后,该理论才在地学界被广泛接受(Tapponnier等, 1990; Schärer等, 1990; Lee和Lawver, 1995; Leloup等, 1995; Hall, 1998). 提出该理论的作者,进一步提出了海南岛在30Ma时仍处在连接着越南北部和广西西南部的位置,在印支地质板块向东南逃逸的过程中,海南岛作为一个小的地质构造单元,也同步被挤压向东南逃逸,北部湾形成,并在约15Ma时位移到了现在的位置(Replumaz和Tapponnier, 2003). 古地磁学研究为海南岛向东南的移动和逆时针旋转提供了支持. 尽管从板块构造的角度,提出了海南岛在晚中生代或早新生代时曾连接着广西和越南北部,这个观点主要是理论和模型推测,仍需要充足的证据.

我们通过对海南岛与周边地区生物区系的比较,发现其生物区系与越南和广西有密切关系,建议了海南岛在始新世时应位于连接着越南北部和广西西南部的位置. 海南岛的代表生物类群的系统发育和分子生物地理研究发现,在属和种的生物地理格局形成上,用海南岛曾连接着广西和越南北部可以较好的给以解释. 在物种的种群遗传分化上,有的研究案例用该理论可以解释,有的则是用第四纪以来,因海平面的升降,雷州半岛多次与海南岛有陆地连接来解释更符合逻辑. 也就是说,分化时间较早(15~20Ma以前)的类群,如属、种层面的分化,用前述海南岛的起源与演变理论可以解释,还未见有例外的报道;而对于分化时间较晚的类群,如物种的种群分化(通常仅几个百万年),则

可用中新世以后海南岛与雷州半岛已经接近并有陆地连接来解释有例证,但有较多例外. 古植物学资料揭示了海南岛在始新世时具有亚热带性质的植被、植物区系和亚热带气候,始新世时广西西南部和云南东南部也有一个亚热带性质的植被、植物区系和亚热带气候,而地理上与现在的海南岛接近的广东茂名的始新世地层反映了具有热带雨林植被和热带气候,这些古植物学发现用始新世-渐新世海南岛曾连接着广西和越南北部能给以最好的解释. 古地磁学研究揭示海南岛曾沿哀牢山-红河断裂带向东南移动了约7个纬度并发生了逆时针旋转,我们对海南植物区系的研究揭示了它现今的植物区系分区基本上呈东北-西南倾斜分布格局,这与古地磁学研究提出的海南岛在向东南的移动过程中发生了逆时针旋转可以互为印证. 纵跨不同学科,自然现象能互为印证,获得更加符合逻辑的解释,这种多学科的结合能把研究上升到更高的层面去探索自然.

一个新理论从提出到被普遍接受,是一个艰难而漫长的过程. 海南岛的生物区系的起源及海南岛本身的起源仍持续吸引着各学科研究人员进行不断探讨. 值得欣慰的是,我们提出的海南岛生物地理起源的观点已被整合到南中国地质板块演化重建图(Duan等, 2019). 我们相信,海南岛的生物地理起源将可能获得各学科越来越多的证据支持.

致谢 中国科学院西双版纳热带植物园谭运洪正高级工程师提供工作条件,广西植物研究所李鹏伟先生提供苦苣苔科植物研究资料,中山大学金建华教授提供古植物学资料;审稿人提出了宝贵的建设性意见和修改建议,在此一并致谢.

参考文献

- 付璐露, 沈忠悦, 贺丽, 董传万, 程晓敢, 唐立梅, 杨树锋. 2010. 海南岛白垩纪古地磁结果及其构造地质意义. 地质学报, 84: 183-194
- 蒋际宝, 邱江平. 2018. 中国巨蚓科蚯蚓的起源与演化. 生物多样性, 26: 1074-1082
- 梁光河. 2018. 海南岛的成因机制研究. 中国地质, 45: 693-705
- 马云, 李三忠, 刘鑫, 赵淑娟, 余珊, 王霄飞, 张丙坤. 2014. 华南北部湾盆地的形成机制. 吉林大学学报(地球科学版), 44: 1727-1736
- 王伟铭, 陈耿娇, 陈运发, 邝国敦. 2003. 广西宁明盆地第三纪孢粉植物群及其地层意义. 地层学杂志, 27: 324-327
- 许涵, 李意德, 林明献, 吴建辉, 骆士寿, 周璋, 陈德祥, 杨怀, 李广建,

- 刘世荣. 2015. 海南尖峰岭热带山地雨林60 ha动态监测样地群落结构特征. 生物多样性, 23: 192–201
- 张虎男. 1996. 琼州海峡裂谷成因的火山活动标志. 地震地磁观测与研究, 17: 42–50
- 张虎男. 1990. 华南沿海新生代火山活动的基本特征. 东北地震研究, 6: 63–75
- 赵炜, 沈如江, 廖文波, 金建华. 2009. 海南岛长昌盆地始新世孢粉植物区系. 吉林大学学报(地球科学版), 39: 379–385
- 朱华, 谭运洪. 2023. 中国热带雨林的群落特征、研究现状及问题. 植物生态学报, 47: 447–468
- 朱华. 2017. 探讨海南岛生物地理起源上有一些种子植物科和属. 生物多样性, 25: 816–822
- 朱华. 2020. 论中国海南岛的生物地理起源. 植物科学学报, 38: 839–843
- 朱华. 2023. 地质事件和季风气候影响了云南植物区系和植被的演化. 生物多样性, 31: 23262
- Abramov A V, Bannikova A A, Lebedev V S, Rozhnov V V. 2018. A broadly distributed species instead of an insular endemic? A new find of the poorly known Hainan gymnure (Mammalia, Lipotyphla). *ZooKeys*, 795: 77–81
- Ashton P S. 1982. Dipterocarpaceae. In: van Steenis C G G J, ed. Flora Malesiana, Series I, 9. The Netherlands: Nationaal Herbarium Nederland
- Bansal M, Morley R J, Nagaraju S K, Dutta S, Mishra A K, Selveraj J, Kumar S, Niyolia D, Harish S M, Abdelrahim O B, Hasan S, Ramesh B R, Dayanandan S, Morley H P, Ashton P S, Prasad V. 2022. Southeast Asian Dipterocarp origin and diversification driven by Africa-India floristic interchange. *Science*, 375: 455–460
- Cai C, Ma H, Ci X, Conran J G, Li J. 2021. Comparative phylogenetic analyses of Chinese *Horsfieldia* (Myristicaceae) using complete chloroplast genome sequences. *J Sytem Evol*, 59: 504–514
- Colin P G, Wang Y X. 1990. The Gibbons of the subgenus *Nomascus* (Primates, Mammalia). *Zool Res*, 11: 147–154
- Ding W N, Ree R H, Spicer R A, Xing Y W. 2020. Ancient orogenic and monsoon-driven assembly of the world's richest temperate alpine flora. *Science*, 369: 578–581
- Duan L, Meng Q R, Wu G L, Yang Z, Wang J, Zhan R. 2019. Nanpanjiang basin: A window on the tectonic development of south China during Triassic assembly of the southeastern and eastern Asia. *Gondwana Res*, 78: 189–209
- Feng X, Tang B, Kodrul T M, Jin J. 2013. Winged fruits and associated leaves of *Shorea* (Dipterocarpaceae) from the Late Eocene of South China and their phytogeographic and paleoclimatic implications. *Am J Bot*, 100: 574–581
- Francisco-Ortega J, Wang F G, Wang Z S, Xing F W, Liu H, Xu H, Xu W X, Luo Y B, Song X Q, Gale S, Boufford D E, Maunder M, An S Q. 2010. Endemic seed plant Species from Hainan Island: A checklist. *Bot Rev*, 76: 295–345
- Hall R. 1998. The plate tectonics of Cenozoic SE Asia and the distribution of land and sea. In: Hall R, Holloway J D, eds. Biogeography and Geological Evolution of SE Asia. Leiden: Backbuys Publishers. 99–131
- He J, Lin S, Kong F, Yu J, Zhu H, Jiang H. 2020. Determinants of the beta diversity of tree species in tropical forests: Implications for biodiversity conservation. *Sci Total Environ*, 704: 135301
- Hofmann C C, Kodrul T M, Liu X, Jin J. 2019. Scanning electron microscopy investigations of middle to late Eocene pollen from the Changchang Basin (Hainan Island, South China) – Insights into the paleobiogeography and fossil history of *Juglans*, *Fagus*, *Lagerstroemia*, *Mortoniendron*, *Cornus*, *Nyssa*, *Symplocos* and some Icacinaceae in SE Asia. *Rev Palaeobot Palynol*, 265: 41–61
- Huang J, Spicer R A, Li S F, Liu J, Do T V, Nguyen H B, Zhou Z K, Su T. 2022. Long-term floristic and climatic stability of northern Indochina: Evidence from the Oligocene Ha Long flora, Vietnam. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 593: 110930
- Huang Z F, Chiba H, Fan X L. 2019. The third species of *darpa moore*, 1865 in China and some notes on the genus (Hesperiidae: Pyrginae: Tagiadini). *Entomol News*, 128: 284–292
- Jiang X L, Gardner E M, Meng H H, Deng M, Xu G B. 2019. Land bridges in the Pleistocene contributed to flora assembly on the continental islands of South China: Insights from the evolutionary history of *Quercus championii*. *Mol Phylogenet Evol*, 132: 36–45
- Jin J. 2009. Two Eocene fossil fruits from the Changchang Basin of Hainan Island, China. *Rev Palaeobot Palynol*, 153: 150–152
- Jin J, Kodrul T M, Liao W, Wang X. 2009. A new species of *Craigia* from the Eocene Changchang Formation of Hainan Island, China. *Rev Palaeobot Palynology*, 155: 80–82
- Lee T Y, Lawver L A. 1995. Cenozoic plate reconstruction of Southeast Asia. *Tectonophysics*, 251: 85–138
- Lan Q Y, Luo Y L, Ma S M, Lu X, Yang M Z, Tan Y H, Jiang X, Tan Y P, Wang X F, Li Z Y. 2012. Development and storage of recalcitrant seeds of *Hopea hainanensis*. *Seed Sci Technol*, 40: 200–208
- Leloup P H, Lacassin R, Tapponnier P, Schärer U, Zhong D, Liu X, Zhang L, Ji S, Trinh P T. 1995. The Ailao Shan-Red River shear zone (Yunnan, China), Tertiary transform boundary of Indochina. *Tectonophysics*, 251: 3–84
- Li J, Fu C, Ai Q, Xie S, Huang C, Zhao M, Fu J, Wu H. 2023. Whole-genome resequencing reveals complex effects of geographical-palaeoclimatic interactions on diversification of moustache toads in East Asia. *Mol Ecol*, 32: 644–659
- Li P W, Liu F P, Han M Q, Smith J F, Wang Y Z. 2022. Molecular and morphological evidence supports the inclusion of *Deinostigma* into

- Metapetrocosmea* (Gesneriaceae). *Ann Mo Bot Gard*, 107: 447–466
- Li H Z, Liu Z, Hou Y X, Li J L, Huang B T. 2024. Revision of the taxonomic status of *Amathuxidia morishitai* from Hainan, China (Lepidoptera: Nymphalidae). *Acta Entomol*, 64: 9–16
- Li Z, Metcalfe I, Wang X. 1995. Vertical-axis block rotations in southwestern China since the Cretaceous: New Paleomagnetic results from Hainan Island. *Geophys Res Lett*, 22: 3071–3074
- Liang B, Zhou R B, Liu Y L, Chen B, Grismer L L, Wang N. 2018. Renewed classification within *Goniurosaurus* (Squamata: Eublepharidae) uncovers the dual roles of a continental island (Hainan) in species evolution. *Mol Phylogenet Evol*, 127: 646–654
- Linnemann U, Su T, Kunzmann L, Spicer R A, Ding W N, Spicer T E V, Zieger J, Hofmann M, Moraweck K, Gärtner A, Gerdes A, Marko L, Zhang S T, Li S F, Tang H, Huang J, Mulch A, Mosbrugger V, Zhou Z K. 2018. New U-Pb dates show a Paleogene origin for the modern Asian biodiversity hot spots. *Geology*, 46: 3–6
- Liu Y Y, Morinaga H. 1999. Cretaceous palaeomagnetic results from Hainan Island in south China supporting the extrusion model of Southeast Asia. *Tectonophysics*, 301: 133–144
- Luo Y, Li S. 2018. Cave *Stedocys* spitting spiders illuminate the history of the Himalayas and southeast Asia. *Ecography*, 41: 414–423
- Lyu Z T, Zeng Z C, Wan H, Li Q, Tominaga A, Nishikawa K, Matsui M, Li S Z, Jiang Z W, Liu Y, Wang Y Y. 2024. Contrasting nidification behaviors facilitate diversification and colonization of the Music frogs under a changing paleoclimate. *Commun Biol*, 7: 638
- Lyu B, Liu Q, Wu Y, Nguyen T Q, Che J, Nguyen S N, Myers E A, Burbrink F T, Guo P, Wang J. 2024. Genomic analysis reveals deep population divergence in the water snake *Trimerodytes percarinatus* (Serpentes, Natricidae). *Ecol Evol*, 14: e11278
- Ma F J, Sun B N, Wang Q J, Dong J L, Yang Y, Yan D F. 2017. A new species of *Zelkova* (Ulmaceae, Ulmoideae) with leaves and fruits from the Oligocene of South China and its biogeographical implications. *Historical Biol*, 29: 1–10
- Metcalfe I, Henderson C M, Wakita K. 2017. Lower Permian conodonts from Palaeo-Tethys Ocean Plate Stratigraphy in the Chiang Mai-Chiang Rai Suture Zone, northern Thailand. *Gondwana Res*, 44: 54–66
- Nguyen H B, Huang J, Do T V, Nguyen H M T, Li S F, Nguyen M T, Doan H D, Zhou Z K, Spicer R A, Su T. 2024. Monsoon influence on plant diversity in northern Indochina: Evidence from the late Miocene Yen Bai flora, northern Vietnam. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 634: 111925
- Replumaz A, Tapponnier P. 2003. Reconstruction of the deformed collision zone Between India and Asia by backward motion of lithospheric blocks. *J Geophys Res*, 108: 2001JB000661
- Roalson E H, Roberts W R. 2016. Distinct processes drive diversification in different clades of Gesneriaceae. *Syst Biol*, 65: 662–684
- Schärer U, Tapponnier P, Lacassin R, Leloup P H, Zhong D L, Ji S C. 1990. Intraplate tectonics in Asia: A precise age for large-scale Miocene movement along the Ailao Shan-Red River shear zone, China. *Earth Planet Sci Lett*, 97: 65–77
- Shi G L, Xie Z M, Li H M. 2014. High diversity of Lauraceae from the Oligocene of Ningming, South China. *Palaeoworld*, 23: 336–356
- Shi G, Zhou Z, Xie Z. 2010. A new *Cephalotaxus* and associated epiphyllous fungi from the Oligocene of Guangxi, South China. *Rev Palaeobot Palynology*, 161: 179–195
- Shi G, Zhou Z, Xie Z. 2011. *Cupressus* foliage shoots and associated seed cones from the Oligocene Ningming Formation of Guangxi, South China. *Rev Palaeobot Palynol*, 166: 325–334
- Shi G, Zhou Z, Xie Z. 2012. A new Oligocene *Calocedrus* from South China and its implications for transpacific floristic exchanges. *Am J Bot*, 99: 108–120
- Tang H, Li S F, Su T, Spicer R A, Zhang S T, Li S H, Liu J, Lauretano V, Witkowski C R, Spicer T E V, Deng W Y D, Wu M X, Ding W N, Zhou Z K. 2020. Early Oligocene vegetation and climate of southwestern China inferred from palynology. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 560: 109988
- Tapponnier P, Lacassin R, Leloup P H, Schärer U, Dalai Z, Haiwei W, Xiaohan L, Shaocheng J, Lianshang Z, Jiayou Z. 1990. The Ailao Shan/Red River metamorphic belt: Tertiary left-lateral shear between Indochina and South China. *Nature*, 343: 431–437
- Tapponnier P, Peltzer G, Le Dain A Y, Armijo R, Cobbold P. 1982. Propagating extrusion tectonics in Asia: New insights from simple experiments with plasticine. *Geology*, 10: 611–616
- Thinh V N, Rawson B, Hallam C, Kenyon M, Nadler T, Walter L, Roos C. 2010. Phylogeny and distribution of crested gibbons (genus *Nomascus*) based on mitochondrial cytochrome b gene sequence data. *Am J Primatol*, 72: 1047–1054
- Tian Y, Spicer R A, Huang J, Zhou Z, Su T, Widdowson M, Jia L, Li S, Wu W, Xue L, Luo P, Zhang S. 2021. New early oligocene zircon U-Pb dates for the ‘Miocene’ Wenshan Basin, Yunnan, China: Biodiversity and paleoenvironment. *Earth Planet Sci Lett*, 565: 116929
- Wang J, Li C, Chen J, Wang J, Jin J, Jiang S, Yan L, Lin H, Zhao J. 2021. Phylogeographic structure of the dwarf snakehead (*Channa gachua*) around Gulf of Tonkin: Historical biogeography and pronounced effects of sea-level changes. *Ecol Evol*, 11: 12583–12595
- Wang R, Liu C N, Segar S T, Jiang Y T, Zhang K J, Jiang K, Wang G, Cai J, Chen L F, Chen S, Cheng J, Compton S G, Deng J Y, Ding Y Y, Du F K, Hu X D, Hu X H, Kang L, Li D H, Lu L, Li Y Y, Tang

- L, Tong X, Wang Z S, Xu W W, Yang Y, Zang R G, Zu Z X, Zhang Y Y, Chen X Y. 2024. Dipterocarpaceae genomics reveal their demography and adaptations to Asian rainforests. *Nat Commun*, 15: 1683
- Wu L, Xu H, Jian S, Gong X, Feng X. 2022. Geographic factors and climatic fluctuation drive the genetic structure and demographic history of *Cycas taiwaniana* (Cycadaceae), an endemic endangered species to Hainan Island in China. *Ecol Evol*, 12: e9508
- Wu M, Huang J, Spicer R A, Li S, Zhao J, Deng W, Ding W, Tang H, Xing Y, Tian Y, Zhou Z, Su T. 2022. The early Oligocene establishment of modern topography and plant diversity on the southeastern margin of the Tibetan Plateau. *Glob Planet Change*, 214: 103856
- Yan P, Deng H, Liu H, Zhang Z, Jiang Y. 2006. The temporal and spatial distribution of volcanism in the South China Sea region. *J Asian Earth Sci*, 27: 647–659
- Yao Y F, Bera S, Ferguson D K, Mosbrugger V, Paudyal K N, Jin J H, Li C S. 2009. Reconstruction of paleovegetation and paleoclimate in the Early and Middle Eocene, Hainan Island, China. *Clim Change*, 92: 169–189
- Zhang J W, D’Rozario A, Adams J M, Liang X Q, Jacques F M B, Su T, Zhou Z K. 2015. The occurrence of *Pinus massoniana* Lambert (Pinaceae) from the upper Miocene of Yunnan, SW China and its implications for paleogeography and paleoclimate. *Rev Palaeobot Palynol*, 215: 57–67
- Zhang Y, Ye X, Yang H, Zhang X, Wang P, Li D Z. 2016. New distribution records of two bamboo species in Yunnan, China with description of the inflorescence for *Melocalamus yunnanensis* (Poaceae, Bambusoideae). *PhytoKeys*, 62: 41–56
- Zhou M, Xia J, Li C. 2024. Divergence of the freshwater sleeper, *Neodontobutis hainanensis* (Chen, 1985) (Teleostei, Odontobutidae), in the Pearl River basin and on Hainan Island of southern China. *ZooKeys*, 1197: 183–196
- Zhou Q Y, Cai H X, Liu Z H, Yuan L X, Yang L, Yang T, Li B, Li P. 2022. Development of genomic resources for *Wenchengia alternifolia* (Lamiaceae) based on genome skimming data. *Plant Diversity*, 44: 542–551
- Zhu H. 2017. A biogeographical study on tropical flora of southern China. *Ecol Evol*, 7: 10398–104081
- Zhu H. 2016. Biogeographical evidences help revealing the origin of Hainan Island. *PLoS ONE*, 11: e0151941
- Zhu H, Tan Y. 2024. The origin of evergreen broad-leaved forests in East Asia from the evidence of floristic elements. *Plants*, 13: 1106
- Zhu F, Liu Q, Che J, Zhang L, Chen X, Yang F, Murphy R, Guo G, Guo F. 2015. Molecular phylogeography of white-lipped tree viper (*Trimeresurus*, Viperidae). *Zool Scr*, 45: 252–262
- Zhu X Y, Wu S Y, Liu Y J, Reardon C R, Román-palacios C, Li Z, He Z Q. 2021. A new species of whip spider, *Weygoldtia hainanensis* sp. nov., from Hainan, China (Arachnida: Amblypygi: Charinidae). *Zootaxa*, 5082: 65–76
- Zhu X Y, Shen C Z, Liu Y F, Chen L, Li Z, He Z Q. 2020. A new species of *Goniurosaurus* from Hainan Island, China based on molecular and morphological data (Squamata: Sauria: Eublepharidae). *Zootaxa*, 4772: 349–360

(责任编辑: 谢树成)