



华夏植物区系理论与中国植物区系研究的发展

廖文波^{1,2*}, 凡强^{1,2}, 王凤翔¹, 赵万义^{1,2}, 金建华¹, 施苏华¹

1. 中山大学生命科学学院/广东省植物逆境生物学重点实验室, 广州 510275;

2. 中山大学国家公园与自然教育研究院, 广州 510275

* 联系人, E-mail: lsslb@mail.sysu.edu.cn

收稿日期: 2024-05-29; 接受日期: 2024-06-14; 网络版发表日期: 2024-09-06

1859年, 著名生物学家达尔文出版了《物种起源》^[1], 引起生物学界的轰动, 被誉为19世纪自然科学三大发现之一. 生物进化论的提出引发自然科学家、社会科学家的不同反响, 他们分别采用不同的思考方法, 来描绘各自学科或社会的演变. 2009年是生物进化论发表150周年, 达尔文诞生200周年. 彼时, 在国际上举办了多场研讨会以纪念这位伟大的生物学家. 然而, 人们可能不会想到, 当时让达尔文“感到困惑的被子植物白垩纪爆发式发生之谜”, 至今仍然没有解决, 争议仍然存在.

1974年, 中国植物学家张宏达^[2]撰写了“华夏植物区系的起源和发展”一文, 提出了被子植物起源于华夏古陆的观点 (简称为华夏起源论), 这是继1879年恩格勒提出“北极起源论”、1954年塔赫他间(A.L. Takhtajan)提出“热带起源论”后第三个关于被子植物起源的重要观点. “北极和热带”两大观点的提出, 在当时普遍迎合生物学界的某些发现, 因而被普遍接受. 相反, 华夏起源论, 自发表后的前20年, 几乎都是受到强烈的反对^[2]. 然而, 真正的科学发现, 并不怕争议. “现代是过去的钥匙”, 张宏达始终坚信, 华夏起源论有其重要的物质基础, 一是华夏古陆产出了大量中生代植物化石^[3], 二是华夏保存有最为丰富的现代植物区系, 三是依据生物进化论的观点, 生物的形态演化是需要时间

的, 从逻辑思考和辩证的方法论而言, 爆发式发生并不符合数亿年、数十亿年来生物进化的史实, 这是不言而喻的. 果不其然, 最近30年来, 华夏起源论获得了越来越多的证据支持^[4-9].

2024年是中山大学创办100周年, 华夏起源论问世50周年, 也是张宏达先生诞辰110周年. 本文旨在记述和追溯中国植物区系研究的发展, 随着对中国各区域植物资源野外考察的进一步丰富和《中国植物志》全卷的完成, 加之技术进步和分子生物学的发展, 从而为区系地理学研究提供了新的证据^[7-9]. 在此前提下, 本文平行地记述了张宏达先生自50年前原创性地提出华夏植物区系理论至今的整个酝酿、论证和发展历程, 彰显了前辈植物学家所作出的重要贡献及其所树立的科学思考方法, 不愧为我们学习的典范.

1 早期植物学和植物地理学的萌芽和学科的建立

公元前334~前327年, 狄奥弗拉斯图跟随亚历山大·马其顿东征印度, 记述了沿途的植物与植被, 撰写了*Historia Plantarum*等有关植物分布的著作^[10].

公元前722~前481年, 我国春秋战国时期《诗经》就已有关于植物和植物生境的记载, 该书是中国古代

引用格式: 廖文波, 凡强, 王凤翔, 等. 华夏植物区系理论与中国植物区系研究的发展. 中国科学: 生命科学, 2024, 54: 1518–1533

Liao W B, Fan Q, Wang F X, et al. Theory of Cathaysian flora and the development of study on floristic phyto-geography in China (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2024, 54: 1518–1533, doi: 10.1360/SSV-2024-0164

最早一部诗歌总集,收集了西周初年至春秋中叶(公元前11世纪至公元前6世纪)的记事,记录植物130多种,当时人们已认识到山坡上有柞、栲、漆,低洼处有榆、柎、栗等植物.自秦汉时期起,我国的民族本草学知识逐渐走向昌盛.公元前221年至公元220年,秦汉时期著《神农本草经》,记载药用植物365种,是公认的世界上最早的本草学著作.公元304年,晋代嵇含著《南方草木状》记载中国热带、亚热带植物80多种,分为草、木、果、竹四类,被称为中国近代最早的地方植物志.公元533~534年,北魏时期贾思勰著《齐民要术》,公元618~907年,唐人编著《唐本草》,这些著作标志着古代博物学家对植物及其分布的认识^[11].

至公元16世纪,明代李时珍出版了划时代的巨著《本草纲目》(1578年)等,记载药物1892种,主要为植物药.明代以后,中国对于中医中药的研究,极大地促进了植物科学的发展.明朝朱橚著《救荒本草》,清代吴其潜著《植物名实图考长编》和《植物名实图考》^[12].这些中外早期博物学家的研究为后来关于植物分布的研究发挥了重要作用.

进入18世纪,林奈^[13]出版了《植物种志》(*Species Plantarum*, 1753年)和《植物属志》(*Genera Plantarum*, 1754年),其被誉为植物分类学的奠基人.这一时期,西方工业革命开始,经济繁荣,社会发展迅速,也促进了对植物分类和植物分布的研究进入了科学探讨阶段.

1792年,德国人韦尔登诺(Wilddenow)著《草本植物学基础》(*Grundriß der Kräuterkunde*),提出了植物分布规律的概念,指出历史气候对植被的影响,标志着历史植物地理学的出现^[10,12].1800年,斯特罗梅耶(Stromeyer)^[14]著《种的历史植物地理初评》(*Commentatio Inauguralis Sistens Historiae Vegetabilium Geographicae Specimen*),指出了普通植物地理学和历史植物地理学之间的界限,明确了历史植物地理学的概念.

到了19世纪,1807年,德国科学家洪堡德(Alexander von Humboldt)出版了《植物地理学知识》(*Essay on the Geography of Plants*)一书,以植被外貌和生活型等为主要标志,建立了“植物地理学”学科,并将“分布地理、生态地理、历史地理”作为三个主要研究方向,还探讨了植物区系的起源问题,运用植物地理学的原理对非洲与南美洲的分离时间进行了阐释^[15].因而,洪

堡德也被誉为植物地理学的创始人.进入20世纪,1915年,德国气象学家、地球物理学家魏格纳(A.L. Wegener)出版《海陆的起源》,提出了著名的大陆漂移学说^[16],这对于研究植物的分布格局,以及各大陆间植物的迁移产生了巨大的影响.这一时期,工业革命兴起,技术进步,人类社会发展加速,也促进了植物科学的研究.1820年,瑞士植物学家德堪多(A.P. de Candolle)著《植物地理学初论》,更加详细地陈述了植物地理学、历史植物地理学的主要研究内容^[17].洪堡德和德康多奠定了《植物地理学》这一门学科的基础.1823年,丹麦人萧乌(Schouw)著《普通植物地理学原理》,开始了植物区系区划,将全世界划分为25个域,域下划分为省^[18].

1831~1836年,博物学家达尔文(C.R. Darwin)以科学家身份跟随“贝格尔号(H.M.S. Beagle)”军舰进行环球航行,穿越大西洋和太平洋,到达了南美洲、大洋洲,五年间沿途考察地质、采集动植物标本,于1859年出版《物种起源》^[1],提出了生物进化论的观点,被誉为19世纪自然科学三大发现之一,刷新了人类对于生命演化的认知,自然科学和社会科学纷纷从进化或演变的角度来审视世界,因而成为人类历史的转折点.

1846年,美国植物学家格雷(A. Gray)首先提出了著名的“东亚-北美间断分布现象”,他认为这些植物区系均来自于温带森林(群落)的向南迁移.1855年,德堪多(A. de Candolle)出版《植物地理学》,指出应当区分现代气候与历史气候对现代植物分布的影响,被誉为历史植物地理学的创始人^[10].

1879年,恩格勒(A. Engler)出版《植物界发展史特别是第三纪以来植物区系研究》^[10,19],阐明了不同植物区系的发展及相互关系,提出了著名的“北极起源论”,即“北极—第三纪植物区系起源假说”.恩格勒还与德鲁特(O. Drude)(1896年)合编《世界的植被》^[20].

自20世纪上半叶开始,植物地理学家开始注意和研究自然地理区划和植物地理区划.1922年,欧文斯(E. Irmischer)最早认可和应用了大陆漂移学说的观点,出版了《植物分布和大陆的发育 I》^[21],后于1929年又出版了系列 II.

1929年,德国学者狄尔斯(L. Diels)著《植物地理学》,构建了植物地理学的基本研究框架,主要概括为4个部分,即分布植物地理、生态植物地理、历史植物地理、植物地理分区.其中,关于植物地理分区,Diels

将全球植物区系划分为6大区, 称之为植物界Kingdom^[22]。1936年, 恩格勒按植物区系发生的原则, 将地球植物区系划分为5带、41区、102省, 是一个更为完善的植物区系区划。

1943和1944年, 苏联植物地理学家吴鲁夫(E.B. Wulff)^[23,24]提出泛古大陆的存在, 分别出版了《历史植物地理学引论》和《历史植物地理学》, 总结了植物区系的变迁历史, 充分肯定大陆漂移学说的观点, 对被子植物的北极起源假说提出了质疑。随后, 海底扩张-板块构造学说的提出, 为大陆漂移学说提供了物质学、动力学证据。古德(R. Good)分别在1947、1953年, 出版了两版《有花植物地理学》, 广泛地应用了“生物分布耐受性理论”^[25], 即生物(植物)对温度、光照、水分、土壤酸碱度或盐度等生态因子都有一定的忍耐力或适应性, 当超出临界时生物将会死亡或衰退。这对于后来张宏达先生应用于对中国大陆亚热带地区落叶树、针叶树的生态适应性分析, 具有良好的启发意义。

2 早期中国植物地理学研究的兴起

中国现代意义的植物学、植物地理学研究始于19世纪末、20世纪初, 时有国外植物猎人对中国进行考察和采集。约在1899~1911年间, 英国园艺学家、植物学家、植物猎人威尔逊(E.H. Wilson)^[26]开始在我国湖北、四川采集植物标本, 在此基础上, 他出版了《中国: 世界园林之母》(1929年), 这在西方引起了极大的轰动, 极大地提升了中国植物在西方世界的影响。胡启明于2015年将此书译成了中文版。1904年, 德国科学家狄尔斯(L. Diels)发表《东亚高山植物区系》, 主要内容涉及中国植物地理^[10]。自1916~1940年, 英国人瓦尔德(F. K. Ward)在东喜马拉雅、青藏高原和滇西进行多次考察, 采集了大量植物标本、苗木和种子, 发表多篇研究论文^[10]。

自1918年起, 多位中国植物学先驱开启了具有现代意义的中国植物科学考察和研究。

1918~1921年, 钟观光横跨黄河、长江、珠江三大流域进行大规模植物采集, 足迹遍布11个省区, 共采得标本约1.5万号, 并于1924年创立了北京大学植物标本室。

1926~1951年, 胡先骕发表了数篇具有开创意义的

科学论著, 如1928年发表植物新属秤锤树属*Sinojackia* Hu^[27], 1934年发表新科鞘柄木科Torricelliaceae Hu^[28], 是第一位发表中国植物新属、新科的中国植物学家, 也是中国科学家跻身国际植物学界的开端, 并且最早开始中国植物地理学研究, 发表重要论文有“中国东南部森林植物区系的调查”(1926, 1929年)、“中国植物区系的特有性和亲缘”^[29]、“安息香科之植物地理”(1933年)、“中国植物区域”(1948)等^[10]。其中, 胡先骕以“中国植物属志”为博士论文, 在哈佛大学第一次较全面地梳理了中国当时已有记载的植物属和种, 该文厚达1500页, 成为之后半个世纪中国植物分类研究的重要参考资料, 亦成为后来编写《中国植物科属检索表》(1953~1954年)的基础^[30]。胡先骕在1938, 1940年, 还编写了*A Miocene flora from Shantung Province, China*, 收集了中国有记载的化石植物^[31]。1951年, 出版《种子植物分类系统讲义》, 发表了一个“多元多系的被子植物分类系统”, 这也是中国植物学家第一次发表被子植物分类系统^[30]。

1919年, 陈焕镛开始在海南岛五指山等地开展采集工作。1926年, 陈先生受聘于中山大学, 加大了对广东、海南地区的植物考察工作。1928年建立了中山大学植物研究室, 1929年建立了中山大学农林研究研究所(1954年转隶中国科学院, 建立华南植物研究所), 1930年创办了被誉为东亚著名植物分类学文献的英文期刊*Sunyatsenia*(《中山植物学专刊》), 该刊在1930~1948年间共出版7卷, 发表论文94篇, 主要是中国植物学家在华南、西南地区的植物分类学、植物地理学研究等, 共描述中国植物新属15属, 新种389个及新变种44个^[25]。

1931~1932年, 刘慎谔在中国西北、新疆、西藏等地进行植物标本采集调查。1934年, 发表“中国北部及西部植物地理概论”。1936年, “中国南部及西南部植物地理概要”发表, 首次提出将中国植物区系划分为8个植物地理区^[32]。

3 华夏植物区系理论的思想萌芽

1932~1935年, 张宏达先生入读广州知用中学, 其间聆听了著名鸟类学家任国荣教授开设的《进化论》课程, 偶然购得著名植物学家董爽秋翻译的《植物地理学》, 遂引发了对生物科学的兴趣。1935~1939年,

入读国立中山大学植物学专业, 毕业后留校任教, 从此开启了其65年漫长而辉煌的从教和研究历程。

1937~1945年, 时值抗战时期, 张宏达随中山大学四处迁辗, 在云南徽江、大围山, 广东北江瑶山、南岭莽山, 湖南衡山等地考察。1943年发表“湖南植物分布概况”; 1951年发表“中国紫珠属订正”; 1953年发表“中国鼠刺属植物”, 同年随同陈焕镛院士赴北京参加中国科学院学术工作会议, 讨论学习苏联改进植物学研究; 1954年发表“中国柃属研究”。尤其是, 1947年, 随中央研究院考察团前往西沙群岛考察, 1948发表“西沙群岛的植被(英文)”^[33], 这是中国植物学家最早的关于西沙群岛植被和植物区系较全面的研究文献, 探讨了西沙群岛植物的生态特性、植被群落结构和动态等, 此文发表后在国际上产生了一定影响, 国外同行专家时有来信咨询或索要论文, 同时该文章的发表也是中国在南海地区拥有领土主权的历史证据。1948年, 发表海南岛金缕梅科新属——山铜材属 *Chunia* H.T. Chang.

1953~1955年, 张宏达组织中山大学植物学专业本科生、研究生多次前往广东鼎湖山开展实习考察和研究, 1955年发表“广东高要鼎湖山植物群落之研究”^[34] (全文67页)。此文是我国最早、最为全面的群落学论文之一, 为开展热带亚热带森林植被的研究奠定了基础。1956年, 受陈焕镛教授委托, 张宏达前往高要与当地政府一起协商建立自然保护区事宜。时年, 鼎湖山成为经国务院批准建立的中国第一个自然保护区, 其中“广东高要鼎湖山植物群落之研究”成为建立保护区的重要支撑。1979年, 广东鼎湖山与吉林长白山、四川卧龙一起, 被联合国教科文组织批准为我国首批加入“人与生物圈(MAB)计划”的定位研究站。1962年, 张先生带领研究生, 在海南吊罗山、尖峰岭、五指山等地进行热带雨林、热带山地雨地、季雨林植被和植物区系考察, 后于1982年建立了海南岛霸王岭热带林生态系统定位站, 设置有50公顷的固定样地, 并领导后辈学者监测至今。

1944年前后, 植物学家李惠林在中国台湾及华东、西南开展了广泛的植物采集, 以五加科为对象研究了中国植物地理的分区问题^[35]; 1952年, 在胡先骕的基础上, 他研究了“东亚-北美植物区系的间断分布现象”, 列举了两地间洲际间断分布属共56属, 探讨了间断分布的原因^[36]。此后, 多位植物学家开始了“东亚-北美间断分布”的深入研究^[36~42]。

在20世纪50~60年代, 中国植物科学研究发展迅速, 各研究所、院校相继开设相应的植物学研究机构及植物地理学课程。时与苏联进行学术交流较为频繁, 派遣留学生到苏联留学, 引入大量俄文论著。1956年, 钱崇澍、吴征镒、陈昌笃合作发表了“中国植被的类型”^[43]。

1957年, 著名植物学家吴征镒、王文采合作在云南开展分类学考察, 发表了“云南热带亚热带地区植物区系初步研究 I、II”, 这也是中国热带区系考察的集大成之研究, 对采集的标本进行了鉴定, 对特征科属进行了系统学或区系地理学评价。

自1959年开始, 中国植物学家开始了至今为止全球体量最大、科属区系最为丰富、也最早完成的一部系列巨著《中国植物志》的考察和编撰研究。其时, 承蒙主编陈焕镛院士的提携, 张宏达先生多次参与编委会的年会和工作会议, 并陆续承担和出版了《中国植物志》4卷共14个科(如山茶科、杜英科、桃金娘科、杜仲科、金缕梅科等); 此后参与《中国高等植物图鉴》《西藏植物志》《广东植物志》《广西植物志》等专著的编研。同期, 1960年, 钱崇澍^[44]主编了《中国植被区划》, 侯学煜^[45]主编了《中国的植被》初版等。1964, 1965年, 陈焕镛^[46,47]主编的《海南植物志》第一、第二卷出版; 后于1974年、1977年由广东植物研究所主编出版第三卷、第四卷, 这是第一部较全面的地方植物志。

纵观中国植物学早期满目疮痍的研究历史, 张先生感触颇深, 也倍感痛心。在1949年解放以前, 国外牧师、植物猎人、植物学家共发表了中国植物达2万种。1949年以后, 中国植物学家奋起直追, 至2004年《中国植物志》共80卷126册全部出版完成, 前后共发表了中国其余的1万多种。进而, 张宏达先生在全面开展前期分类学、植物地理学考察、研究、感悟的基础上, 1962年11月发表了“广东植物区系的特点”一文。这既是一个关于区域植物区系研究最早、最全面、最重要的论文之一, 也是涉及全局性区系发生的研究^[48]。(i) 该文记载了广东维管植物约5000种, 其中海南约3300种(当时海南岛属广东省管辖); (ii) 记述了丰富的原始的蕨类、裸子植物、被子植物子遗属种; (iii) 记载了中国特有种1000多种; (iv) 针对金缕梅科、木兰科、山茶科、壳斗科、樟科、山矾科、冬青科、安息香科等热带亚热带特征科、表征科进行了科属区系地

理学分析, 认为这些特征科属其原始中心、分化中心几乎都是以华南、西南至华中地区为核心区, 它们很可能是本土发生的; (v) 与邻近的华中、华东、西南、台湾植物区系, 以及中南半岛、印度、菲律宾、澳洲等地植物区系进行了比较研究; (vi) 最后对广东植物区系进行区系区划, 划分为海南省(含2县)、粤桂闽省(含4县); (vii) 探讨了广东植物区系的起源和发展. 该文在内容上所呈现的显然已展示了“华夏植物区系理论”思想的早期萌芽.

4 华夏植物区系理论的创立及其意义

在20世纪60年代前后, 中国植物学家在编研《中国植物志》时发表了大量的论著, 关于中国植物分类、分布和植物区系地理学进入快速发展阶段. 1964年, 吴征镒在北京国际科学讨论会上, 做了题为“中国植物区系的热带亲缘”的报告, 并于1965年在《科学通报》期刊上正式发表^[49]. 该文将中国种子植物约2980属划分为15个分布区类型和35个变型, 在区系发生上赞同塔赫他间(A.L. Takhtajan)(1954年)关于热带起源的观点. 其中, 吴先生关于中国植物区系科和属的分布区类型(地理成分)体系在中国得到了广泛的应用, 影响很大, 在此基础上, 关于各山地、各区域的植物区系研究, 均进入了统计时期, 为揭示区域植物区系的热带或温带性质以及与邻近区系比较提供了范例; 该分布区类型体系直到1991年才正式发表^[40].

1964, 1974年, 植物地理学家古德(R. Good)又出版了他的《有花植物地理学》第3版、第4版, 完善了其关于全球植物区系的分区, 共划分为6界、37区、127省^[10,50].

1969年, 塔赫他间出版《有花植物的起源和散布》一书, 提出被子植物起源于东南亚至斐济群岛地区^[51]. 他于1978年, 沿用古德的区划原则, 认为区系区划应以分类学单元和地理学单元为基础, 因而将《世界植物区系区划》划分为6界、33区、147省. 但是, 这些早期的观点, 均以海陆恒定不变的地学观点出发, 未能反映出陆块变迁受到大陆漂移的影响^[52].

这一时期, 张宏达先生在分类学方面, 发表数十篇论文, 积累了丰富的对中国植物分类和分布的知识. 1962~1963年, 陆续发表了3个植物新属和数十新种, 如金缕梅科半枫荷属(*Semiliquidambar* H.T. Chang),

山茶科新属猪血木属(*Euryodendron* H.T. Chang), 山茶科新属——拟核果茶属(*Parapyranria* H.T. Chang)等; 1975年发表桃金娘科新属——多核果属(*Pyrenocarpa* Chang et Miao)等; 1976年, 发表山茶科新属——圆籽荷属(*Apterosperma* H.T. Chang).

随着对中国植物分类学研究的不断积累, 以及对全球植物区系地理学研究的深入探索, 1974年, 张宏达先生完成了“华夏植物区系的起源和发展”全稿, 并在1975年《中国植物志》编委会第一次扩大会议上宣读这一原创性观点. 据张先生回忆, 当时引起不小的轰动, 因为人们普遍接受的观点是被子植物起源于第三纪或晚白垩世, 而张先生的见解是三叠纪, 为了减少阻力从而做出让步只写到侏罗纪, 但众多同行仍然无法接受, 几乎纷纷反对. 1978年, 张先生在中国植物学会45周年年会上, 再次宣讲“华夏植物区系学说”, 引起广泛的反响. 在闭幕式上会议主席总结时提到“华夏植物区系的起源与发展, 是根据中国实际资料写成, 有一定的创见”^[2]. 张先生认为, 作为《中国植物志》编写的指南和实践指导, 需要有一个明确的“区系起源理论”作为思想指导, 在此之前居主导地位的主要是“北极起源论”或“热带起源论”, 那么从中国区系的实质看, 这两个理论是否切合中国植物区系的实质呢? 针对这个问题, 张先生显然有自己不同的看法. 在此之前, 应该说无论是古德, 还是塔赫他间, 还有西方的其他植物学家, 对中国大陆植物区系的现状是不清楚的, 当时《中国植物志》许多卷册也尚未完成出版.

1980年, 经过几年再次酝酿和不断修订后, “华夏植物区系的起源和发展”终于正式发表, 张先生明确地提出了华夏植物区系理论^[3]. 此文的发表, 引起了植物区系学界同行的广泛瞩目, 极大地推动了我国植物学家对植物区系学理论的探讨或反证. 该理论在内容上非常丰富, 在逻辑上讲究辩证法, 在技术上讲究客观证据; 尽管尚不能完全证明最终的正确性, 至少到目前为止不断地获得许多正面评价和化石证据.

植物区系(flora)是指特定地区或国家内所有植物科属种的总和, 是植物界在一定的自然地理和自然历史条件下, 发展演化形成的结果^[53,54]. 一定区域是指面积不小于100 km²的自然山地、河流、湖泊或某一自然地理区. 华夏植物区系(Cathaysian flora)一词, 是由哈里(T.G. Halle)用于表示晚古生代以大羽羊齿为代表的植物区系. 张先生认为, 中生代三叠纪以来在华夏

古陆及邻近古陆上发育起来的被子植物区系与晚古生代的华夏植物区系是一脉相承的. 关于华夏植物区系理论的观点, 张先生提供了充分的证据, 并且论证过程也充满智慧和逻辑性.

4.1 明确地提出了被子植物区系起源的时间、地点和祖先类群

(1) 关于被子植物起源的地质时期. 传统的观点, 古植物学家只承认被子植物起源于白垩纪早期, 这一时期在全球主要大陆板块均有出现被子植物化石, 包括在北极格陵兰地区也出现金缕梅属等原始被子植物化石. 因此, 达尔文对于白垩纪被子植物的爆发式发生感到困惑, 被称为不解之谜. 张先生认为, 这是不合乎逻辑的. 生物进化论告诉我们, 在漫长的地质演化过程中, 生物界是从简单到复杂, 从低级到高级, 顺次演化, 白垩纪的爆发式演化只是一个假象, 既然被子植物在白垩纪已经形成了完整的器官, 那么它们应该有一个酝酿和形成的过程, 这个过程是需要时间的, 亦即被子植物的发生只能在侏罗纪甚至更早或在三叠纪, 事实上, 曾有许多关于侏罗纪被子植物化石的报道, 但往往都被质疑为要么化石鉴定不准, 要么地质年代有误^[4,55]. 从植物形态演化来看, 从藻类, 到苔藓, 到蕨类, 到裸子植物, 到被子植物, 细胞、组织、精囊、卵囊、精子器、颈卵器、管胞、导管、胚珠、种子、花、果实等的发生形成都是需要时间的, 没有理由被子植物的果实、花器官的形成在进入白垩纪后迅速完成.

(2) 关于被子植物起源的地点. 关于被子植物的起源主要有两个理论, 一是“北极起源论”, 二是“热带起源论”. 张先生对此提出质疑, 认为它们均无法解释中国植物区系的现状和实质. 北极起源论, 设想有花植物从北极圈起源开始, 向南迁移, 经过日本再折向喜马拉雅, 再进入中国西南和南部, 或者从欧洲穿过喜马拉雅, 再折向中国西南、南部, 形成中国植物区系. 这都是不正确的. 地质史和化石证据均证明, 喜马拉雅是在古近纪以后才升起来的, 古近纪之前是一片汪洋. 而被子植物是在白垩纪早期或更早就已分化形成, 因此中国植物区系肯定不是通过喜马拉雅传播的. 另外, 后来在低纬度地区发现了比北极区更早的被子植物化石, 更说明被子植物不可能在北极地区起源. 热带起源论, 认为被子植物起源于印度阿萨姆至西南太平洋斐

济群岛, 或日本至新西兰地区, 而中国亚热带植物区系是来自于马来西亚区系的衍生物. 这个观点虽然充分考虑了联合古陆的存在, 但从区系演化的方向恰恰相反, 实际上被子植物的许多原始代表和分布中心往往是在中国亚热带, 而非热带地区. 具体来讲, 张先生认为是在华夏古陆, 这与被子植物起源的祖先类群和所出现的地点直接相关. 1998年, 孙革等人^[55]提出“被子植物起源东亚中心假说”, 认为包括中国东北、内蒙古以及蒙古国和俄罗斯外贝加尔等在内的东亚地区是全球被子植物的起源中心或之一. 他认为在晚侏罗世至早白垩世早期, 欧亚大陆东部气候逐渐转向炎热干旱, 火山岩大量出现显示火山活动频繁, 裸子植物花粉克拉梭粉(*Classopollis*)大量出现、辽宁古果化石表皮细胞强烈角质化, 这些都显示植被生活在比较恶劣而动荡的环境中, 进而促进了被子植物的发生.

(3) 关于被子植物起源的祖先类群. 系统发育和形态演化证据表明, 现存木兰类并不具备被子植物的各种原始特征, 由于演化特征是不同步的, 因此, 必然存在一个前被子植物, 它可能是在三叠纪或侏罗纪由种子蕨演化形成的. 而最可能的, 是与被子植物最相似的, 存在中国华夏古陆的烟叶大羽羊齿, 具阔叶、网脉, 就是现今武夷山脉、南岭山脉至云开山脉一带, 这一地区自三叠纪以来从来没有被海侵所完全淹没, 海侵最严重时均露出有岛屿状陆地. 因而, 原始的种子蕨类得以保存和繁衍.

4.2 充分地论证了中国植物区系的原始性、古老性和延续性

(1) 中国植物区系有许多从中国南部及西南山区发源的科, 如木兰科、金缕梅科、山茶科, 将它们划分为热带成分或北极成分是不可取的. 如金缕梅科(中国74种/世界140种, 余同)、木兰科(165/335种)、山茶科(274/600种)、安息香科(54/180种)、壳斗科(294/900种)、樟科(445/2500种)、山矾科(42/200种)、冬青科(204/500种)等, 它们以华南或西南或邻近地区为现代分布中心, 亦为其原始中心. 裸子植物的松科, 中国有几乎全部的10属, 而在北美、欧洲、南半球等仅有4属, 显然华夏的松科最为丰富, 事实上中国有裸子植物45属, 约占全球86属的52.32%^[56]. 其他, 有许多进化环节的重要代表, 如泽泻科、毛茛科、五桠果科、杜鹃花科、百合科等, 形成了以中国亚热带山地为核心

的华夏植物区系演化脉络。

(2) 华夏古陆存在许多泥盆纪以来种子蕨化石, 反映出华夏植物区系的遼古性和多样性, 既具有全球各古陆的共通种子蕨类化石, 也有华夏植物区系许多特有类群, 如瓣轮叶(*Lobatannularia*)、齿叶(*Tingia*)、华夏羊齿(*Cathaysiopteris*)、单网羊齿(*Gigantonoclea*)、大羽羊齿(*Gigantopteris*)。古生代的大羽羊齿类, 中生代的开通类, 被认为是与被子植物承前启后的关键类群。尤其是大羽羊齿类, 特产于华夏, 种类繁多, 因此, 古植物区系甚至采用大羽羊齿区系作为华夏植物区系的同义词。古生代石炭纪至二叠纪, 全球共有四大植物区系, 分别是冈瓦纳植物区系、欧美植物区系、安加拉植物区系和华夏植物区系。这些植物区系中种子蕨类植物非常繁盛, 其中华夏植物区系中的大羽羊齿类植物, 其复杂的重网脉等特征与被子植物的叶非常相似。中生代繁盛的开通目具有近于封闭的大孢子叶和唇状通道, 极似被子植物的子房结构。

(3) 华夏古陆及邻近地区拥有许多被子植物的古老类群, 以及进化环节中的许多关键类群。代表类群有木兰目、毛茛目、金缕梅目等, 木兰目的木兰科, 全科13属, 均分布在华夏或附近; 毛茛目除去两个单属的科, 其余8科均分布于华夏, 木通科、大血藤科、南天竹科以及星叶草科为华夏植物区系所特有; 金缕梅目的金缕梅科, 比较原始的双花木亚科、马蹄荷亚科、红苞木亚科、壳菜果亚科、枫香树亚科均集中分布于华南。系统发育过程中的关键科目, 如五桠果目、杜仲目、虎耳草目等均以华夏植物区系最为丰富。一些热带和亚热带的代表性科属, 虽然在华夏植物区系并不丰富, 但其原始类群大都见于华夏植物区系, 如樟科的樟族和楠木族的多数属种。

张先生指出, 中国植物区系是从华夏古陆演化出来的, 具有明显的遼古性和特征性, 与其余各大陆有着密切的联系, 不宜把它划分为“泛北极植物界和古热带植物界”, 而认为在泛北极界与古热带界之间有一个华夏植物界。日本学者浅间一男在中国华北地区穷30年研究煤田化石, 亦认为大羽羊齿类是古生代华夏区系的代表, 是原始种子植物的祖先^[5]。

4.3 华夏植物区系理论的完善和中国植物区系研究的发展

1980年, 胡秀英发表了“水杉植物区系研究”一文,

围绕中国著名的活化石水杉, 对中国丰富的裸子植物区系进行全面评价^[57]。丰富的松科、红豆杉科、柏科、杉科, 以及古老的特有属, 如银杉属、银杏属、金钱松属、穗花杉属、杉木属等, 其原始类群以华中、西南、华南、华东等地区为主要分布区, 是全球裸子植物的典型代表^[57]。

1980年, 吴征镒^[58]主编出版了《中国植被》, 建立了全国统一的植被分类和区划方案, 查清了中国植被的类型、特征和地理分布, 阐明了中国植被的三维空间分布规律, 建立了全国主要山地的植被垂直带谱, 为中国植物地理区划研究奠定了基础。

1984年, 张先生发表了“从印度板块的漂移论喜马拉雅植物区系的特点”一文, 论证了喜马拉雅植物区系是年轻的, 所分化形成的地区特有属也较少, 是在古近纪抬升后才开始发育形成的。并且印度次大陆是从非洲大陆分离后向亚洲漂移、俯冲, 使得喜马拉雅高高升起, 形成了世界屋脊珠穆朗玛峰。根据J.D. Hooker的研究, 他认为“纯印度植物成分是不存在的”^[59]。

1986年, 在华夏植物区系理论提出后, 也面临着如何论证全球植物区系的演化问题, 因而该年张先生发表了“大陆漂移与有花植物区系的发展”一文, 分析了全球植物区系的现状, 指出了联合古陆是各大洲古地层中分布有相类似的古植物化石, 以及现代相似植物区系的原因, 揭示了澳洲大陆、非洲大陆、南美大陆、北美大陆、亚洲热带岛屿、印度古陆等的大陆漂移过程, 以及与华夏古陆在古植物、现代植物区系之间的联系, 如各大洲侏罗纪地层中均存在有苏铁属的化石, 在近乎遥远的东亚和北美(或南美)的白垩纪地层中存在相同的原始被子植物, 如金缕梅属、木兰属的化石等, 这些都是重要的证据^[60]。

同年, 与华夏植物区系理论相辅相成, 张先生发表了“种子植物系统分类提纲”, 成为中国建立种子植物分类系统的第二位植物学家, 该文提出了许多新的概念, 如认为裸子植物的种子不裸, 尤其是肉籽类也是一种果实的雏形, 从形态学、系统发育、胚胎学证据上, 论证了裸子植物与被子植物是密切相关的。简单讲, 银杏类、苏铁类、紫杉类、倪藤类乃至化石开通类, 均不宜称为裸子植物, 而应与化石种子蕨、现代被子植物一起, 直接被称为种子植物, 它们是“一脉相承的”, 因而将种子植物划分为十个亚门。该文探讨了有花植物的起源, 探讨了单沟粉的原始性, 风媒花和虫

媒花的原始性, 单花与花序的原始性, 柔荑花序类与木兰类的原始性等一系列形态演化和系统发育问题, 并且均给出了自己独特的观点^[61].

1988年, 已经75岁高龄的张宏达先生, 怀着对华夏植物区系理论的坚信, 与香港中文大学江润祥先生一起, 前往尼泊尔考察, 完成了“尼泊尔植物区系的起源及其亲缘关系”一文. 文章认为, 尼泊尔植物区系是华夏西南区系向西藏、喜马拉雅地区扩散的结果^[62].

1989年, 王文采发表了“中国植物区系中的一些间断分布现象”一文, 列举了“喜马拉雅、中国西南-中国华中-日本”“中国西南-中国华东-中国台湾”等多个地区间的间断分布区类型, 分析了其形成的原因等. 其中, 这些科属大多也以中国亚热带地区为现代分布中心和原始分布中心. 从侧面说明了华夏植物区系有一些特征性的间断分布属^[63].

5 华夏植物区系理论的新证据

自1980年张先生提出华夏植物区系理论后, 极大地促进了中国植物学家的研究和思考, 在分类学、植物地理学、植物区系学等方面, 陆续地获得了大量新数据和新进展. 尤其是, 1990~1995年, 国家自然科学基金委启动了“重大基础研究项目——中国植物区系研究”, 以吴征镒先生为组长, 张宏达、路安民先生为副组长, 针对“区域植物区系(南方片区、北方片区)、重要科属的起源与分化、古植物区系等”开展全面研究, 含子课题40多个, 总经费400万元, 全国有数百名分类学、区系地理学、古植物学等专家参加了研究. 项目在全国范围开展了野外考察, 采集了大量的植物标本, 并进行了区系记名样方调查, 发表了大量研究成果, 也培养一大批年青学者及研究生. 根据该重大项目的结题报告, 在涉及被子植物区系和起源问题时主要有三大结论, 即(i) 被子植物起源的时间不晚于白垩纪(或在侏罗纪); (ii) 起源地点在中国大陆北纬20°~40°(范围涵盖有华夏古陆); (iii) 起源的祖先来自于中国早期原始种子植物. 这一结论与1980年张先生发表的华夏植物区系理论一致. 可见, 华夏植物区系理论非常超前, 尽管结题报告中并没有明确指出早期原始种子植物究竟是什么? 但是, 张先生所认定的大羽羊齿类、开通类、肉籽类等无疑是非常符合的. 在该重大项目完成后, 国家基金委支持在昆明举办了第一届

“东亚植物区系特征和植物多样性国际研讨会(1996年)”, 吴征镒先生出版了核心成果“东亚植物区系区划”^[64], 指出北纬20°~40°之间的中国南部、西南部和中南半岛的广大地区最富于特有的古老科属, 是东亚植物区系的发源地. 他本人关于被子植物起源的观点也从“南半球(热带亲缘), 转向北半球南缘, 至北纬20°~40°中国大陆的核心地带”.

作为重大项目的另一个重要成果, 是路安民研究员主持的“中国重要科属的起源、分化与地理分布研究”, 重点选定56个类群, 如松科、木兰科、樟科、毛茛科、芍药科, “低等”金缕梅类植物、壳斗科、蔷薇科、无患子科、忍冬科、苦苣苔科、百合科、兰科、天南星科等, 具体针对科属分布格局, 分布中心, 起源中心或起源地, 化石历史和可能起源的时间, 散布(或扩散)的途径, 分布格局形成的原因6个重点问题进行研究. 于1999年, 其主编出版了《种子植物科属地理》^[7], 结论认为“东亚是被子植物早期分化的一个关键地区, 是北半球温带植物区系的重要发生地; 中国种子植物区系来源具多元性, 具体包括劳亚古陆起源、冈瓦纳古陆起源、古地中海起源和中国本土起源; 喜马拉雅山脉隆起对中国植物区系的多样化及新特有成分的分化产生了巨大的影响等”. 关于被子植物的起源与演化, 1998年, 吴征镒与路安民等人^[65]发表了一个新观点, 即认为“被子植物是单元发生的, 白垩纪初被子植物大爆发后, 既形成了一些十分孤立的、古老的子遗类群, 也有一些类群得到繁茂发展, 若从一个时间的横断面看, 主要形成了八大主传代线”, 提出“单系-单期-多域”或“多系-多期-多域”发生共存的一个分类系统, 以解释被子植物多歧性.

在该重大项目研究期间, 张先生承担“岭南(含南岭)植物区系”“台湾植物区系”两个子课题, 张先生安排了三位博士生分别开展“南岭植物区系研究”^[66](陈涛, 1992年)、“广东亚热带植物区系研究”^[67](廖文波, 1992年)、“广西亚热带植物区系研究”^[68](苏志尧, 1993年)等. 1995年, 张先生与弟子合著将3篇论文修改后收录于《张宏达文集》中. 事实上, 在重大项目执行的前后, 张先生有目的地安排的多位硕士生、博士生开展区系学研究, 如黔西南植物区系^[69](廖国胜, 1983年)、黔东南区系^[70](许兆然, 1984年)、黑石顶区系^[71](施苏华, 1987年)、广西弄岗石山区系^[72](陈飞鹏, 1988年)、粤西大雾岭区系^[73](苏志尧, 1990年)、粤东

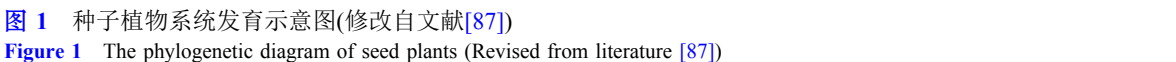
古田区系^[74](缪绅裕, 1991年)、湘黔桂交界地区区系(赵运林, 1995年)、新疆区系^[75](潘晓玲, 1995年)、粤北大东山区系^[76](唐绍清, 1997年)、新疆木本区系^[77](崔大方, 1998年)、广西热带区系^[78](薛跃规, 2000年)等. 关于研究生培养, 张宏达先生总是鼓励年青人要勇于创新, 1990年他与著名分子生物学家屈良鹄教授合作, 指导博士生施苏华在分子水平上开展对裸子植物、被子植物原始类群的研究, 包括倪藤类、木兰类、毛茛类、金缕梅类等, 这也是国内最早的关于种子植物原始类群的系统发育研究^[79].

在重大项目执行后期, 总课题组负责人吴征镒先生认为, 张宏达先生学术思想比较活跃, 因此特别委托他为总课题组撰写一篇关于植物区系研究的未来展望部分. 张先生欣然执笔, 有感而悟, 很快就完成了“再论华夏植物区系的起源”(1994年)一文^[80]. 自1974年首次宣读论文起, 时间又过了20年, 张先生进一步地总结了此期间植物区系学研究的新进展, 更加明确地探讨了被子植物起源的祖先, 认为在形态演化上从管胞到复杂的导管系统, 种子蕨植物经历了约1亿年, 从早期的雌器到具有发达的胚囊经历了1.6亿年, 而双受精的出现也至少经历了1.6亿年. 指出被子植物的更新、改造、适应, 首先着重于繁殖器官. 从形态、结构、历史等方面, 更加明确地指出被子植物发生的证据, 指出了古生代的前被子植物, 中生代早期的被子植物, 补充了白垩纪早期各类被子植物化石. 再次强调, 华夏植物区系是与晚古生代华夏古陆的植物区系“一脉相承”的, 其起源应当在侏罗纪, 甚至可追溯至三叠纪、二叠纪. 得到重大项目许多证据的进一步支持, 使得华夏植物区系理论已逐步形成一个较完整的理论体系.

其间, 其实也有多篇古植物化石方面的有力证据, 但或被认为地层年代有误, 或被认为化石鉴定有误. 1983年, 潘广发表“华北燕辽地区侏罗纪被子植物先驱与被子植物起源”, 明确指出燕辽地区在侏罗纪存有被子植物化石^[4,6,81]. 但有学者著文强烈反对, 称“侏罗纪真的有被子植物吗?”. 1998年, 古植物学家孙革等人在辽宁省北票地区发现1.45亿年前晚侏罗世的被子植物早期果实——辽宁古果(*Archaeofructus liaoningensis*), 发表在*Science*杂志上^[55], 后被认为地质年代只有1.25亿年, 属于早白垩世, 但仍然是迄今为止最古老的被子植物^[82]. 从逻辑上看, 在早白垩世已经形成可靠的果实化石, 证明被子植物的出现肯定应该更早. 其他,

存在一些有争议的侏罗纪被子植物化石, 如中国辽西1.62亿年前侏罗纪化石——潘氏真花(*Euanthus panii* Liu et Wang)^[83]等. 2004年, 斯图斯(Stuessy)^[84]提出被子植物起源的“过渡-组合学说(transitional-combinational theory)”, 认为当被子植物的“心皮、双受精、花”同时具备时才能称之为真正的起源, 而这三个特征的出现并不是同步的; 相应地开通目(Caytoniales)与被子植物心皮起源关系密切, 应是在白垩纪之前出现的前被子植物. 最近在*Nature*上发表的论文, 使用353个核基因, 重建了被子植物约8000属的系统发育关系, 支持被子植物在侏罗纪时期就已出现^[85]. 关于被子植物起源的地点, 除了吴征镒^[10]在2006年提到的北纬20°~40°外, 路安民^[7](1999年)、Thorne^[86](1999年)也都认为东亚是被子植物分化的主要地区或为现存的博物馆. 2020年, 路安民和汤彦承^[9]构建了八纲系统原始类群的分布树谱图, 其中东亚区在60个原始科有42个, 占70%, 居各区之首, 说明了东亚区的原始性.

1994年, 张先生在海陆漂移论的框架下提出了《地球植物区系分区提纲》, 将全球植物区系划分为7个界, 即劳亚植物界、华夏植物界、澳大利亚植物界、非洲植物界、南美植物界、南极界、热带红树植物界^[53]. 同年, 也是张宏达先生诞生80周年, 中山大学为纪念和表彰张先生的杰出贡献, 特别举办了“张宏达先生诞生80周年暨从教55周年”庆祝活动, 后出版了《张宏达文集》(1995年). 在此基础上, 张先生出版了《植物区系学》(*Florology*)专著. 随着对现代植物和古植物研究资料的不断积累, 张先生于2000年发表“种子植物新系统”一文, 这是一个涵盖古生代以来包括古植物在内的种子植物门分类系统, 共分为6个亚门(图1)^[87], 即前种子蕨植物亚门、蕨叶种子植物亚门、肉籽植物亚门、松柏植物亚门、前有花植物亚门、有花植物亚门, 其中肉籽植物亚门包括化石类肉籽纲, 以及现代植物银杏纲、苏铁纲、紫杉纲和盖子植物纲; 松柏植物亚门包括有科达纲、叉叶纲和松柏纲; 前有花植物亚门包括舌羊齿纲、大羽羊齿纲和开通纲, 其中开通纲包括盔籽目和开通目. 这一新系统充分展示了张先生关于种子植物系统演化的思想. 2020年, 路安民和汤彦承^[9]出版了《原始被子植物: 起源和演化》, 对61个原始被子植物科进行了重点研究, 认为开通目、盔籽目、舌羊齿目、本内苏铁目、五柱目与被子植物的祖先有明显的亲缘关系, 或者这些化石类群出



随着分子生物学技术和理论的发展, 创立了现代分子系统学、分子生物地理学研究, 从而也为生物地理学提供了新的方法与思想. 1962年, Zucherkandl和

2018年, 鲁丽敏等人^[95]以中国被子植物2665属、26978种为对象, 研究了中国植物区系的时空分化格局, 发现中国66%的被子植物属可追溯至中新世早期(23 Mya), 并且以东部区系较为古老(平均分化时间为22.04~25.39 Mya), 系统发育多样性较高, 系统发育结构为发散型, 而西部区系较年轻(平均分化时间为15.29~18.86 Mya), 系统发育多样性较低, 系统发育结构为聚集型; 论证了东部是木本植物的摇篮, 其容纳有更丰富的古老种系, 堪称古老区系的博物馆, 而西部是草本属分化的摇篮。后于2020年, 陈之端等人^[96]出版

了《中国维管植物生命之树》，利用多基因序列数据重建了“中国维管植物系统发育树”，含蕨类植物14目、裸子植物7目、被子植物57目，共78目、328科、3085属，这也是针对中国维管植物的第一个完整系统树。

作为华夏植物区系理论的坚定支持者、后辈，中山大学也一直在开展着相关区系考察研究。关于中国东部种子植物区系的博物馆性质，中山大学等在所出版的《中国井冈山地区生物多样性综合科学考察》一书中就已得到论证。在这里，井冈山地区包括江西井冈山、南风面、湖南桃源洞等三个国家级自然保护区，以及江西七溪岭省级自然保护区，该书梳理了中国全部种子植物3000多属，根据化石和文献引证，选定345属作为古老的孑遗属，含约943种，统计表明以大陆东部(包括罗霄山脉、武夷山脉、南岭山脉)的孑遗属种最为丰富。其中，井冈山地区有122属181种。列举了白垩纪以来，在西部和北部地区出现的明确冰川遗迹以及所受到的冰期严重影响，而南部、东南部受影响较小，成为裸子植物和被子植物最重要的避难所，西部、北部的重要种类也往南部和东南部迁移而得以保存^[97]。后于2022年，出版了《罗霄山脉生物多样性综合科学考察》，研究范围进一步扩大，孑遗属种共有165属286种^[98]。2024年，提出“基岩侵蚀-地貌形成-物种分化”的研究框架，以中国大陆140个主体山地为对象，编录了各山地植物区系名录，将山地划分为5类地貌类型，即花岗岩地貌、丹霞地貌、喀斯特地貌、荒漠地貌、混合地貌，研究了地貌类型对植物区系形成的影响^[99]。

众所周知，我国西南横断山脉地区是全球生物多样性最丰富、新物种分化最为频繁的地区之一，尤其是高寒植物独特的抗逆机制为开展分子地理学和揭示物种的谱系发育提供了便利因素。2019年，孙航研究组^[100]发表“Genome-wide analysis of Cushion willow provides insights into alpine plant divergence in a biodiversity hotspot”一文，为横断山脉高山植物多样性起源提供证据。该文以杨柳科柳属垫状植物小垫柳(*Salix brachista*)为研究对象，揭示横断山区海拔高差大、生境多样而异质的物种，可能在自然选择的作用下发生种下的种群分化，同时揭示了可能受到了紫外线辐射的影响。

同年，李德铎研究组^[8]基于被子植物2881质体基

因组含全部目和85%的科重建了被子植物系统发育树，并通过化石记录进行校准。结果认为，被子植物起源于晚三叠世(瑞替期Rhaetian, ~209 Ma)，在侏罗纪和早白垩世多样化。2020年，星耀武研究组^[101]发表题为“‘Ancient orogenic and monsoon-driven assembly of the world’s richest temperate alpine flora’”的论文，发现和论述了中国西部横断山脉是已知起源最早的高寒生物区，认为是高寒物种起源和分化的摇篮。该研究建立了新的生物地理模型，以生物地理区和协同演化为重点，综合多学科探讨高寒生物多样性的起源和演化。

2013年，朱华^[102,103]根据“中国热带或北热带地区——海南、云南、广西、广东省等地区的植物区系、植被特征”，提出了中国热带地区生物地理北界的概念。其以中国30°N以南的135个地方植物区系材料，研究种子植物属的地理成分分布格局，建议22°30' N是中国南部和东南部的生物地理热带北界，这条线以南的植物区系热带成分占80%以上^[102,103]。2017年，朱华^[104]进一步研究认为，中国南部地区22°30' N以南的植物区系与中南半岛各国植物区系间的科属类似性极高，表明它们之间亲缘关系密切，属同一植物区系。最终结合中国种子植物属的地理成分分布格局、中国热带植物区系、中国有分布的典型热带科、中国植被区划和植物区系分区，正式提出中国热带地区生物地理北界。

2023年，王志恒课题组^[105]发表了“An updated floristic map of the world”一文，利用8个叶绿体和核基因片段以及所建立的全球被子植物分布数据库，建立了包含被子植物12664属的属级系统发育树，然后根据区域差异对全球植物地理区进行了重新划分。如上研究，也都主张东亚地区作为一个重要的植物地理区。2024年，中山大学区系学课题针对中国140个主要山地地区系进行研究，结果表明，花岗岩地貌、喀斯特-花岗岩混合地貌，其山地系具有较高的物种丰富度和系统发育多样性，且系统发育结构为发散型；而喀斯特地貌、丹霞地貌、荒漠地貌，山地系物种丰富度较低，且系统发育结构为聚集型；同时，喀斯特(石灰岩)山地系的平均物种分化年龄在5类地貌类型中是最高的；论文提出了“地貌区系”概念和“地质-岩性植物区系假说(floristic geo-lithology hypothesis, FGH)”，认为山地植物区系的形成过程受岩石圈循环的影响，物种多样性的聚集及分化与“山地基岩类型和侵蚀程

度”直接相关, 基岩差异而形成的“地貌特有种”是导致不同地貌类型其山地植物区系分异的重要来源, 不同“地貌区系”成分的“跨地貌扩散过程”会受到生境差异性的制约; 该假说强调了基岩和地貌过程在山地植物区系形成中有重要作用, 为揭示不同山地之间植物区系成分的流动, 以及全球山地植物区系格局提供了新的思路^[99]. 此外, 中山大学区系课题组探讨了丹霞梧桐^[106] (*Firmiana danxiaensis* H. H. Hsue & H. S. Kiu) 在丹霞地貌的起源和分化, 以及淡黄金花茶^[107] (*Camellia flavida* Hung T. Chang) 在喀斯特地貌区的杂交起源和分化.

总体而言, 最近30年来, 关于中国植物区系研究完成了两个方面的重要工作, 一是《中国植物志》中文版于2004年全部完成, 共80卷126册, 记载我国维管植物共301科3408属31142种, 发表新种或新种名称14312个^[108]. 在此基础上, 1989~2013年间, 在中国植物学家的主导下与美国植物学家等合作, 联合编撰完成了《中国植物志》英文版(*Flora of China*), 共25卷, 图版24卷, 记载中国维管植物共312科3328属31362种^[109]. 这两部系列著作, 是迄今为止世界上规模最大、种类最多、内容最丰富的巨著, 对中国和全球生物多样性研究和生态可持续发展做出了重大贡献, 并产生了深远影响, 为植物科学、林学、农学、园艺学、中医中药学等学科提供了重要基础^[110]. 二是, 在此期间, 中国植物学家发表了大量的分类学、区系学、分子系统学等研究论著, 极大地推动了对中国植物区系的研究.



图2 张宏达教授正在鉴定苏铁属植物标本

Figure 2 Professor Chang Hung Ta was identifying specimens of cycads

回顾张宏达华夏植物区系理论的提出和后续研究, 使得众多学者能够综合地从系统演化、区系发生的角度, 认真地思考关于中国植物区系的性质和起源, 从而更加深刻地认识到该理论的重要价值.

张宏达先生1914年10月出生于广东省揭西县, 1935~1939年进入中山大学就读, 毕业后留校教, 从此开启了从教65周年的辉煌历史(图2), 至2004年退休. 鉴于张先生在植物科学领域所作出的杰出贡献, 中山大学于2009年授予张宏达先生卓越贡献奖. 2024年, 是中山大学创办100周年, 也是张宏达先生诞辰110周年. 作者谨以此文庆祝中山大学百年华诞, 也深切地怀念和纪念恩师张宏达先生.

参考文献

- 1 Darwin C. The Origin of Species by Means of Natural Selection: Or, The Preservation of Favored Races in the Struggle for Life. New York: AL Burt New York, 1859
- 2 Zhang H D. The origin and development of the Cathaysian Flora Theory (in Chinese). Ecol Sci, 1999, 18: 44–50 [张宏达. 《华夏植物区系》理论的形成和发展. 生态科学, 1999, 18: 44–50]
- 3 Zhang H D. The origin and development of the cathaysian flora (in Chinese). Acta Sci Nat Univ Sunyatseni, 1980, 1: 1–9 [张宏达. 华夏植物区系的起源与发展. 中山大学学报(自然科学版), 1980, 1: 1–9]
- 4 Pang G. Pioneer of the jurassic angiosperms in Yanliao area, north China and the origin of angiosperms (in Chinese). Chin Sci Bull, 1983, 28: 1520 [潘广. 华北燕辽地区侏罗纪被子植物先驱与被子植物的起源. 科学通报, 1983, 28: 1520]
- 5 Kazuo A. The Origin of the Angiosperm (in Chinese). Gu Z G, Shan L, translate. Beijing: Ocean Press, 1988 [浅间一男. 被子植物的起源. 谷祖纲, 珊林, 译. 北京: 海洋出版社, 1988]
- 6 Pang G. Juglandaceous plant (Pterocarya) from Middle Jurassic of Yanliao Region, North China (in Chinese). Acta Sci Nat Univ Sunyatseni, 1997, 36: 82–89 [潘广. 中侏罗世杨属果序化石的发现及意义. 中山大学学报: 自然科学版, 1997, 36: 82–89]
- 7 Lu A M. The Geography of Permatophytic Families and Genera (in Chinese). Beijing: Science Press, 1999 [路安民. 种子植物科属地理. 北京:

- 科学出版社, 1999]
- 8 Li H T, Yi T S, Gao L M, et al. Origin of angiosperms and the puzzle of the Jurassic gap. *Nat Plants*, 2019, 5: 461–470
 - 9 Lu A M, Tang C Y. Origin and Evolution of Primitive Angiosperms (in Chinese). Beijing: Science Press, 2020 [路安民, 汤彦承. 原始被子植物: 起源和演化. 北京: 科学出版社, 2020]
 - 10 Wu Z Y, Zhou Z K, Sun H, et al. The Areal-Types of Seed Plants and Their Origin and Differentiation (in Chinese). Kunming: Yunnan Science Press, 2006 [吴征镒, 周浙昆, 孙航, 等. 种子植物分布区类型及其起源和分化. 昆明: 云南科技出版社, 2006]
 - 11 Liao W, Liu W, Xin G, et al. Analysis and recommendations of angiospermous molecular system in the university teaching of botany. *Biol Teach Univ*, 2020, 10: 50–58
 - 12 Wang H S. Floristic Phyto-geography (in Chinese). Beijing: Science Press, 1992. 1–180 [王荷生. 植物区系地理. 北京: 科学出版社, 1992: 1–180]
 - 13 Linnaeus C. *Species Plantarum*. Impensis GC Nauk, 1753
 - 14 Stromeier F. *Commentatio Inauguralis Sistens Historiae Vegetabilium Geographicae Specimen*. Typis Henrici Dieterich, 1800: 1–80
 - 15 Von Humboldt A, Bonpland A. *Ideen zu einer Geographie der Pflanzen*. Cotta, 1807: 1–184
 - 16 Wegener A L. *Die Entstehung der Kontinente und Ozeane* (in Chinese). Li X D, translate. Beijing: The Commercial Press, 1964 [魏格纳. 海陆的起源. 李旭旦, 译. 北京: 商务印书馆, 1964]
 - 17 De Candolle A P. *Essai élémentaire de géographie botanique*. éditeur non identifié, 1820: 1–64
 - 18 Schouw J F. *Grundzuge einer allgemeinen Pflanzengeographie*. G. Reimer, 1823: 1–524
 - 19 Engler A. *Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode*. Engelmann, 1879: 1–386
 - 20 Engler A. *Die Vegetation der Erde: Grundzüge der Pflanzenverbreitung auf der iberischen Halbinsel*. W. Engelmann, 1896: 1–395
 - 21 Irmischer E. *Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente: Studien zur Genetischen Pflanzengeographie*. Institut für allgemeine Botanik. 1922: 1–217
 - 22 Diels L. *Phytogeography* (in Chinese). Dong S Q, translate. Shanghai: The Commercial Press, 1934 [Diels L. 植物地理学(民国版). 董爽秋, 译. 上海: 商务印书馆, 1934]
 - 23 Wulff E B. *History of Word Flora* (in Chinese). Beijing: Science Press, 1964 [吴鲁夫. 历史植物地理学. 北京: 科学出版社, 1964]
 - 24 Wulff E B. *Introduction of Historical Plant Geography* (in Chinese). Zhong C X, translate. Science Press, 1960 [吴鲁夫. 历史植物地理学引论. 仲崇信, 译. 北京: 科学出版社, 1960]
 - 25 Zhao W Y. *The floristic phytogeography of spermatophyte flora in Luoxiao Range* (in Chinese). Dissertation for Doctoral Degree. Guangzhou: Sun Yat-sen University, 2017 [赵万义. 罗霄山脉种子植物区系地理学研究. 博士学位论文. 广州: 中山大学, 2017]
 - 26 Wilson E H. *China: Mother of Gardens* (in Chinese). Hu Q M, translate. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press, 2015 [威尔逊. 中国: 世界园林之母. 胡启明, 译. 广州: 广东科技出版社, 2015]
 - 27 Hu H H. *Sinojackia*, a new genus of Styracaceae from Southeastern China. *J Arnold Arboretum*, 1928, 9: 130–131
 - 28 Plunkett G M, Xiang Q Y, Lowry P P, et al. *Torricelliaceae*. In: Kadereit J W, Bittrich V, eds. *Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants*. Cham: Springer, 2018. 549–556
 - 29 Hu H H. *A comparison of the ligneous flora of China and eastern North America*. *Bull Chin Bot Soc*, 1936, 1: 79–97
 - 30 Hu X J, Ma J S. *Chinese Botanist: Hu Xiansu I* (in Chinese). *Biol Teach*, 2023, 48: 90–93 [胡晓江, 马金双. 中国植物学家胡先骕(一). 生物学教学, 2023, 48: 90–93]
 - 31 Hu H, Chaney R. *A Miocene Flora from Shantung Province, China*. *Palæontologia Sinica. New Ser A*, 1940, 1: 1–147
 - 32 Liu S E. *The Collected Works of Liu Shen'e* (in Chinese). Beijing: Science Press, 1985 [刘慎谔. 刘慎谔文集. 北京: 科学出版社, 1985]
 - 33 Chang H T. *The vegetation of the Xisha Islands*. *Sunyatsenia*, 1948, 7: 75–88
 - 34 Zhang H D, Wang B S, Zhang C C, et al. *Population research of plant in the DingHu Mountain, Gaoyao, Guangdong* (in Chinese). *Acta Sci Nat Univ Sunyatseni*, 1955, 3: 161–229 [张宏达, 王伯荪, 张超常, 等. 广东高要鼎湖山植物群落之研究. 中山大学学报(自然科学版), 1955, 3: 161–229]
 - 35 Li H L. *The phytogeographic divisions of China, with special reference to the Araliaceae*. In: *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 1944. 249–277
 - 36 Li H L. *Floristic relationships between Eastern Asia and Eastern North America*. *Trans Am Philos Soc*, 1952, 42: 371–429

- 37 Wen J. Evolution of the eastern Asian and eastern North American disjunct pattern: insights from phylogenetic studies. *Korean J Pl Taxon*, 1998, 28: 63–81
- 38 Boufford D E. Eastern Asian-North American plant disjunctions; opportunities for further investigation. *Korean J Pl Taxon*, 1998, 28: 49–61
- 39 Hong D Y. Eastern Asian-North American disjunctions and their biological significance. *Cathaya*, 1993, 5: 1–39
- 40 Wu Z Y. The areal-types of seed plants genera in China (in Chinese). *Acta Bot Yunnan*, 1991, S4: 1–139 [吴征镒. 中国种子植物属的分布区类型. 云南植物研究, 1991, S4: 1–139]
- 41 Boufford D E, Spongberg S A. Eastern Asian-eastern North American phytogeographical relationships—a history from the time of Linnaeus to the twentieth century. *Ann Missouri Bot Gard*, 1983, 70: 423–439
- 42 Li H. Eastern Asia-eastern North America species-pairs in wide-ranging genera. In: *Floristics and Paleoflorists of Asia and Eastern North America*. 1972. 65–78
- 43 Qian C P, Wu Z Y, Chen C D, et al. Types of vegetation in China (in Chinese). *Acta Gergr Sin*, 1956, 22: 37–92 [钱崇澍, 吴征镒, 陈昌笃, 等. 中国植被的类型. 地理学报, 1956, 22: 37–92]
- 44 Qian C P. Division of Vegetation in China (in Chinese). Beijing: Science Press, 1960 [钱崇澍. 中国植被区划. 北京: 科学出版社, 1960]
- 45 Hou X Y. The Vegetation of China (in Chinese). Beijing: People's Education Press, 1960 [侯学煜. 中国的植被. 北京: 人民教育出版社, 1960]
- 46 Chen H Y. Flora of Hainan (in Chinese). Beijing: Science Press, 1965 [陈焕镛. 海南植物志. 北京: 科学出版社, 1965]
- 47 Chen H Y. Flora of Hainan (in Chinese). Beijing: Science Press, 1964 [陈焕镛. 海南植物志. 北京: 科学出版社, 1964]
- 48 Zhang H D. Characteristics of Guangdong flora (in Chinese). *Acta Sci Nat Univ Sunyatseni*, 1962, 1: 3–36 [张宏达. 广东植物区系的特点. 中山大学学报(自然科学版), 1962, 1: 3–36]
- 49 Wu Z Y. The tropical affinities of China flora (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 1965, 16: 25–33 [吴征镒. 中国植物区系的热带亲缘. 科学通报, 1965, 16: 25–33]
- 50 Good R. *The Geography of the Flowering Plants*. London. 1974
- 51 Takhtajan A. *Flowering Plants: Origin and Dispersal*. Edinburgh: Oliver & Boyd, 1969
- 52 Takhtajan A. *Florestic Regions of the World*. Soviet Sciences Press, 1978
- 53 Zhang H D. An outline on the regionalisation of the global flora (in Chinese). *Acta Sci Nat Univ Sunyatseni*, 1994, 33: 8 [张宏达. 地球植物区系分区提纲. 中山大学学报: 自然科学版, 1994, 33: 8]
- 54 Editorial Committee of Chinese Physical Geography, Chinese Academy of Sciences. *Physical Geography of China. Volume 1: Plant Geography* (in Chinese). Beijing: Science Press, 1983. 1–129 [中国科学院《中国自然地理》编辑委员会. 中国自然地理. 上册: 植物地理. 北京: 科学出版社, 1983. 1–129]
- 55 Sun G, Dilcher D L, Zheng S, et al. In search of the first flower: a Jurassic Angiosperm, *Archaeofructus*, from Northeast China. *Science*, 1998, 282: 1692–1695
- 56 Yang Y. Diversity and distribution of gymnosperms in China (in Chinese). *Biodiversity Sci*, 2015, 23: 243–246 [杨永. 中国裸子植物的多样性和地理分布. 生物多样性, 2015, 23: 243–246]
- 57 Hu S Y. The Metasequoia flora and its phytogeographic significance. *J Arnold Arboretum*, 1980, 61: 41–94
- 58 Wu Z Y. The Vegetation of China (in Chinese). Beijing: Science Press, 1980 [吴征镒. 中国植被. 北京: 科学出版社, 1980]
- 59 Zhang H D. The characteristics of Himalayan flora in the light of the drifting of Indian Plate (in Chinese). *Acta Sci Nat Univ Sunyatseni*, 1984, 4: 96–104 [张宏达. 从印度板块的漂移论喜马拉雅植物区系的特点. 中山大学学报(自然科学版), 1984, 4: 96–104]
- 60 Zhang H D. The Continental drift and the development of the flowering plants (in Chinese). *Acta Sci Nat Univ Sunyatseni*, 1986, 3: 4–14 [张宏达. 大陆漂移与有花植物区系的发展. 中山大学学报(自然科学版), 1986, 3: 4–14]
- 61 Zhang H D. Outline of spermatophyta classification (in Chinese). *Acta Sci Nat Univ Sunyatseni*, 1986, 1: 13 [张宏达. 种子植物系统分类提纲. 中山大学学报: 自然科学版, 1986, 1: 13]
- 62 Zhang H D, Jiang R X, Bi P X. The origin and its affinity of the Nepalese flora (in Chinese). *Acta Sci Nat Univ Sunyatseni*, 1988, 2: 5–16 [张宏达, 江润祥, 毕培曦. 尼泊尔植物区系的起源及其亲缘关系. 中山大学学报: 自然科学版, 1988, 2: 5–16]
- 63 Wang W C. Notes on disjunction in the flora of China (in Chinese). *Bull Bot Res*, 1989, 9: 16 [王文采. 中国植物区系中的一些间断分布现象. 植物研究, 1989, 9: 16]
- 64 Wu Z, Wu S. A proposal for a new floristic kingdom (realm): the east Asiatic kingdom and its delineation and characteristics. In: *Proceedings of the 1st International Symposium on Floristic Characteristics and Diversity of east Asian plants*. 1996. 3–42

- 65 Wu Z Y, Tang Y C, Lu A M, et al. On primary subdivisions of the Magnoliophyta—towards a new scheme for an eight class system classification of the angiosperms (in Chinese). *Acta Phytotaxon Sin*, 1998, 36: 38–402 [吴征镒, 汤彦承, 路安民, 等. 试论木兰植物门的一级分类——一个被子植物八纲系统的新方案. *植物分类学报*, 1998, 36: 38–402]
- 66 Chen T. Research on the Nanling flora (in Chinese). Dissertation for Doctoral Degree. Guangzhou: Sun Yat-sen University, 1992 [陈涛. 南岭植物区系的研究. 博士学位论文. 广州: 中山大学, 1992]
- 67 Liao W B. Research on the sub-tropical flora in Guangdong (in Chinese). Dissertation for Doctoral Degree. Guangzhou: Sun Yat-sen University, 1992 [廖文波. 广东亚热带植物区系研究. 博士学位论文. 广州: 中山大学, 1992]
- 68 Su Z Y. Research on the sub-tropical flora in Guangdong (in Chinese). Dissertation for Doctoral Degree. Guangzhou: Sun Yat-sen University, 1993 [苏志尧. 广西亚热带植物区系的研究. 博士学位论文. 广州: 中山大学, 1993]
- 69 Liao G S. Flora of southwest Guizhou (in Chinese). Dissertation for Doctoral Degree. Guangzhou: Sun Yat-sen University, 1983 [廖国胜. 黔西南植物区系. 博士学位论文. 广州: 中山大学, 1983]
- 70 Xu Z R. Flora of southeast Guizhou (in Chinese). Dissertation for Doctoral Degree. Guangzhou: Sun Yat-sen University, 1984 [许兆然. 黔东南植物区系. 博士学位论文. 广州: 中山大学, 1984]
- 71 Shi S H. Flora research on the Heishiding Nature Reserve (in Chinese). Dissertation for Doctoral Degree. Guangzhou: Sun Yat-sen University, 1987 [施苏华. 黑石顶自然保护区植物区系研究. 博士学位论文. 广州: 中山大学, 1987]
- 72 Chen F P. Flora research on the Nonggang mountain in Guangxi (in Chinese). Dissertation for Doctoral Degree. Guangzhou: Sun Yat-sen University, 1988 [陈飞鹏. 广西弄岗石山植物区系研究. 博士学位论文. 广州: 中山大学, 1988]
- 73 Su Z Y. Flora research on the Dawu ridge in east Guangdong (in Chinese). Dissertation for Doctoral Degree. Guangzhou: Sun Yat-sen University, 1990 [苏志尧. 粤西大雾岭植物区系的研究. 博士学位论文. 广州: 中山大学, 1990]
- 74 Mou S Y. Flora research on the Gutian nature reserve in Huidong County, Guangdong province (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Guangzhou: Sun Yat-sen University, 1991 [缪绅裕. 广东省惠东县古田自然保护区植物区系的研究. 硕士学位论文. 广州: 中山大学, 1991]
- 75 Pan X L. Research on Xinjiang flora (in Chinese). Dissertation for Doctoral Degree. Guangzhou: Sun Yat-sen University, 1995 [潘晓玲. 新疆植物区系研究. 博士学位论文. 广州: 中山大学, 1995]
- 76 Tang S Q. Research on the seed plant flora in north Guangdong (in Chinese). *Guihaia*, 1997, 17: 6 [唐绍清. 粤北大东山种子植物区系研究. *广西植物*, 1997, 17: 6]
- 77 Cui D F. Study on dendrofloristic geography of Xinjiang (in Chinese). Dissertation for Doctoral Degree. Guangzhou: Sun Yat-sen University, 1998 [崔大方. 新疆树木区系地理学研究. 博士学位论文. 广州: 中山大学, 1998]
- 78 Xue Y G. Tropical flora of Guangxi (in Chinese). Sun Yat-sen University, 2000 [薛跃规. 广西热带植物区系. 博士学位论文. 广州: 中山大学, 2000]
- 79 Shi S H. Sequence analysis of the Ls-rRNA and study on the molecular classification and systematics of seed plants (in Chinese). Dissertation for Doctoral Degree. Guangzhou: Sun Yat-sen University, 1990 [施苏华. Ls-rRNA的序列分析与种子植物分子分类及系统学的研究. 博士学位论文. 广州: 中山大学, 1990]
- 80 Zhang H D. A review on the origin of the Cathaysian flora (in Chinese). *Acta Sci Nat Univ Sunyatseni*, 1994, 33: 9 [张宏达. 再论华夏植物区系的起源. *中山大学学报: 自然科学版*, 1994, 33: 9]
- 81 Pan K. A new species of *Pterocarya* (Juglandaceae) from Middle Jurassic of Yanliao region, north China. *Rheedeia*, 1996, 6: 141–151
- 82 Sun G, Ji Q, Dilcher D L, et al. Archaeofractaceae, a new basal angiosperm family. *Science*, 2002, 296: 899–904
- 83 Liu Z J, Wang X. A perfect flower from the Jurassic of China. *Histor Biol*, 2016, 28: 707–719
- 84 Stuessy T F. A transitional-combinational theory for the origin of angiosperms. *TAXON*, 2004, 53: 3–16
- 85 Zuntini A R, Carruthers T, Maurin O, et al. Phylogenomics and the rise of the angiosperms. *Nature*, 2024, 629: 843–850
- 86 Thorne R F. Eastern Asia as a living museum for archaic angiosperms and other seed plants. *Taiwania*, 1999, 44: 413–422
- 87 Zhang H D, Huang Y H, Miao R H, et al. Systematics of Spermatophyta (in Chinese). Beijing: Science Press, 2004 [张宏达, 黄云晖, 缪汝槐, 等. 种子植物系统学. 北京: 科学出版社, 2004]
- 88 Shi G, Herrera F, Herendeen P S, et al. Mesozoic cupules and the origin of the angiosperm second integument. *Nature*, 2021, 594: 223–226
- 89 Zuckerkandl E, Pauling L. Molecules as documents of evolutionary history. *J Theor Biol*, 1962, 8: 357–366
- 90 Kingman J F C. The coalescent. *Stoch Proc Appl*, 1982, 13: 235–248
- 91 Kingman J F C. On the genealogy of large populations. *J Appl Prob*, 1982, 19: 27–43

- 92 Kitching I J. Cladistics: The Theory and Practice of Parsimony Analysis. Oxford: Oxford University Press, 1998. 1–71
- 93 Humphries C J, Parenti L R. Cladistic Biogeography. Oxford: Oxford University Press, 1999. 1–200
- 94 Lamm K S, Redelings B D. Reconstructing ancestral ranges in historical biogeography: properties and prospects. *J Syst Evol*, 2009, 47: 369–382
- 95 Lu L M, Mao L F, Yang T, et al. Evolutionary history of the angiosperm flora of China. *Nature*, 2018, 554: 234–238
- 96 Chen Z D, Lu A M, Liu B, et al. Tree of Life for Chinese Vascular Plants (in Chinese). Beijing: Science Press, 2020 [陈之端, 路安民, 刘冰, 等. 中国维管植物生命之树. 北京: 科学出版社, 2020]
- 97 Liao W B, Wang Y Y, Li Z, et al. Integrated Study on Biodiversity of Mount Jinggangshan Regions in China (in Chinese). Beijing: Science Press, 2014 [廖文波, 王英永, 李贞, 等. 中国井冈山地区生物多样性综合科学考察. 北京: 科学出版社, 2014]
- 98 Liao W B, Wang Y Y, Jia F L, et al. Integrated Study on Biodiversity of Luoxiao Mountain (in Chinese). Beijing: Science Press, 2022 [廖文波, 王英永, 贾凤龙, 等. 罗霄山脉生物多样性综合科学考察. 北京: 科学出版社, 2022]
- 99 Zhao W Y, Liu Z C, Shi S, et al. Landform and lithospheric development contribute to the assembly of mountain floras in China. *Nat Commun*, 2024, 15: 5139
- 100 Chen J, Huang Y, Brachi B, et al. Genome-wide analysis of Cushion willow provides insights into alpine plant divergence in a biodiversity hotspot. *Nat Commun*, 2019, 10: 5230
- 101 Ding W N, Ree R H, Spicer R A, et al. Ancient orogenic and monsoon-driven assembly of the world's richest temperate alpine flora. *Science*, 2020, 369: 578–581
- 102 Zhu H. Geographical elements of seed plants suggest the boundary of the tropical zone in China. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2013, 386: 16–22
- 103 Zhu H, Ma Y X, Yan L C, et al. The relationship between geography and climate in the generic-level patterns of Chinese seed plants. *Acta Phytotaxon Sin*, 2007, 45: 134–166
- 104 Zhu H. A biogeographical study on tropical flora of southern China. *Ecol Evol*, 2017, 7: 10398–10408
- 105 Liu Y, Xu X, Dimitrov D, et al. An updated floristic map of the world. *Nat Commun*, 2023, 14: 2990
- 106 Chen S, Zhao W, Huang Y, et al. The origin and dispersal of *Firmiana danxiaensis* among isolated specific landscapes. *J Syst Evol*, 2024, 62: 102–119
- 107 Wei S, Zhang Q, Tang S, et al. Genetic and ecophysiological evidence that hybridization facilitated lineage diversification in yellow *Camellia* (Theaceae) species: a case study of natural hybridization between *C. micrantha* and *C. flavida*. *BMC Plant Biol*, 2023, 23: 154
- 108 Ma J S. Current status and challenges of Chinese plant taxonomy (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2014, 59: 510–521 [马金双. 中国植物分类学的现状与挑战. 科学通报, 2014, 59: 510–521]
- 109 Ma J, Clemants S. A history and overview of the *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (FRPS, Flora of China, Chinese edition, 1959–2004). *Taxon*, 2006, 55: 451–460
- 110 Zhang Z Y. Resource Surveys and Research Using Floras As a Medium Support National Development (in Chinese). Beijing: Science Press, 2023 [张志耘. 以植物志为载体的资源普查和研究助力国家建设. 北京: 科学出版社, 2023]

Theory of Cathaysian flora and the development of study on floristic phyto-geography in China

LIAO WenBo^{1,2}, FAN Qiang^{1,2}, WANG FengXiang¹, ZHAO WanYi^{1,2}, JIN JianHua¹ & SHI SuHua¹

¹ State Key Laboratory of Biocontrol and Guangdong Provincial Key Laboratory of Plant Stress Biology, School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China;

² National Park and Nature Education Research Institute, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China

doi: 10.1360/SSV-2024-0164