

# 陆桥说和长距离扩散——老观点，新证据

周浙昆<sup>①</sup> 杨雪飞<sup>①②</sup> 杨青松<sup>①②</sup>

(<sup>①</sup> 中国科学院昆明植物研究所, 生物多样性与生物地理重点实验室, 昆明 650204; <sup>②</sup> 中国科学院研究生院, 北京 100049.  
E-mail: zhouszk@mail.kib.ac.cn)

**摘要** 以大陆漂移为基础的陆桥说及长距离扩散说重新引起重视是生物地理学研究的两个新趋势. 本文综述了这方面的进展, 并重点介绍了以陆桥为基础的金虎尾路线、变色龙模式和以“浮岛”为例的长距离扩散. 金虎尾路线表明, 一些冈瓦纳大陆间断分布的类群可以从南南北部扩散到北美, 再通过大西洋陆桥在北美和欧亚之间传播, 并从欧亚大陆进入非洲; 欧亚起源的类群也可以通过相反的路线进入南美. 这条解释泛热带间断分布的重要路线, 已经在很多类群中得到了证实, 某些中国和南美、非洲间断分布的模式可以通过这条路线解释. 变色龙的间断分布是长距离跨海扩散而形成的. 近年来对长距离扩散的研究迅速增加, 如南美和非洲之间的间断分布的“浮岛”假说. 长距离扩散对于理解植物的分布模式乃至流行病的传播都有一定的意义, 应在生物地理学研究中给予高度的重视.

**关键词** 植物地理学 大陆漂移 陆桥说 金虎尾路线 长距离扩散

海底扩张及大陆漂移理论是上个世纪地球科学最重要的研究进展之一<sup>[1]</sup>. 分支系统学(cladistics)是 20 个世纪 60 年代出现, 后来被系统学家广泛接受的一种系统演化研究的理论方法<sup>[2]</sup>. 大陆漂移与分支系统学相互结合产生了目前主流的生物地理学说——隔离分化生物地理学(vicariance biogeography). 该学说应用分支系统学对分布在不同地区某类生物彼此间的亲疏关系进行分析, 然后用生物的分布区来代替分支图中的生物类群, 再通过对多个类群地区分支图的比较, 来寻找影响类群进化和分布的共同或普遍因素, 即隔离分化事件, 这是 20 世纪生物地理学的重要进展<sup>[3~5]</sup>. 这些方法和理论的出现对生物地理学产生了深刻的影响, 之前以海陆固定理论为基础“陆桥说<sup>1)</sup>”被摒弃. 生物地理研究中, 传统的寻找起源中心, 寻求传播路线的研究方法受到了极大的挑战<sup>[6]</sup>, 大陆漂移及隔离分化的理论逐步成为生物地理学研究的主流思想. Raven和Axelrod<sup>[7]</sup>曾运用大陆漂移的理论, 解释大多数被子植物科的分布模式, 对被子植物生物地理的研究有过重要的影响. 其后许多关于被子植物洲际间断分布的研究都是以隔离分化理论为基础的, 这种理论成功地解释了许多动物和植物的分布模式<sup>[8,9]</sup>, 如Doyle等人<sup>[9]</sup>利用大陆漂移

及隔离分化理论结合分子生物学证据, 对番荔枝科(Annonaceae)的分布模式进行了解释.

核苷酸序列差异已成为类群间系统演化的重要证据, 分子钟的运用使人们能够推测各类群的起源和分化时间. 近年来, 许多重要的被子植物化石被发现和报道, 对被子植物起源时间的估计越来越可信<sup>[10~22]</sup>. 这些进步使许多类群起源的时间、地点以及各个类群分化的时间都得到了更准确的推论. 新的资料及证据显示, 许多类群出现及分化的时间比人们原来预想的要晚, 很多类群的分化是在晚白垩世, 甚至是古近纪才发生的<sup>[23,24]</sup>. 而这个时候联合古陆早已解体, 南美和非洲已经分离到了相当宽的距离, 除印度板块正在向北运动外, 整个大陆的格局已经和现代比较接近<sup>[25]</sup>. 在这种背景下, 隔离分化的理论无法解释某些类群的分布模式, 如金虎尾科(Malpighiaceae)<sup>[23]</sup>、变色龙亚科(Chameleontidae subf. Chamaeleoninae)<sup>[26]</sup>、橄榄科(Burseraceae)<sup>[27]</sup>、安息香科(Styracaceae)<sup>[28]</sup>等, 都不能用隔离分化理论来解释. 当人们重新研究这些类群时, 发现在这些跨洲际间断分布模式的形成过程中, 陆桥起了重要作用. 而有些类群, 特别是分化较晚的类群跨大洋分布格局的形成, 与大陆漂移几乎没有关系, 如紫草目原始木本

1) 指在大陆漂移的过程中, 某些大陆之间存在的岛链、岛屿成为大陆之间动植物区系交流的桥梁, 通常称为“陆桥”, 如始新世在大西洋上连接欧亚和北美的陆桥. 随着大陆板块的漂移、海陆位置变化、海平面升降, 这些岛链和岛屿之间的位置发生变化, 有的岛屿甚至消失, 而失去陆桥的功能. 这种陆桥的概念与海陆固定的陆桥有所不同. 后者认为各洲的位置是固定的, 连接各大洲之间的陆桥也是固定不变的, 只是随海平面的下降上升而出现、消失.

类(the primarily woody Boraginales)<sup>[29]</sup>、茜草科(Rubiaceae)钩毛茜属(*Kelloggia*)<sup>[30]</sup>等,必须寻求新的模式和思路来解释这些类群的分布模式。

最近的一些研究表明,长距离扩散(long-distance dispersal, LDD),如动物、风和洋流等的传播在物种分布模式的形成以及丰富生物多样性过程中发挥了重要作用<sup>[29~34]</sup>。长距离扩散是早在达尔文时代就提出的解释生物分布机制的学术思想<sup>[35]</sup>,但是由于没有令人信服的证据,在20世纪的60~80年代,长距离扩散被认为是不可靠的、没有根据的、小概率的传播模式<sup>[36]</sup>。20世纪90年代以后,长距离扩散的思想重新被重视,关于长距离扩散的研究论文也迅速增加<sup>[31]</sup>。对于长距离扩散的机制、原理及其媒介的研究更加深入,一些令人信服的长距离扩散的事例被提出,长距离扩散重新成为生物地理学的研究热点<sup>[31]</sup>。本文试图通过对这些研究趋势的评述,为生物地理学的研究提供参考。

## 1 以大陆漂移为基础的陆桥说——金虎尾路线和变色龙模式

### 1.1 金虎尾路线

泛热带间断分布是指间断分布于热带美洲、热带亚洲和热带非洲的种类,包括大戟科(Euphorbiaceae)、橄榄科(Burseraceae)、金虎尾科(Malpighiaceae)、樟科(Lauraceae)、天南星科(Araceae)、胡椒科(Piperaceae)等一些大科,全世界属于泛热带及其变型分布的科有120个<sup>[37,38]</sup>。对这类分布模式的解释有各种各样的理论,吴征镒等人<sup>[37,38]</sup>利用泛古大陆(Pangaea)的理论解释泛热带的间断分布的成因,认为这些间断分布与180~200及65~110 Ma的两次海陆变迁关系密切。Raven和Axelrod<sup>[7]</sup>对樟科(Lauraceae)和番荔枝科(Annonaceae)分布模式的研究认为,这两个类群起源时间在非洲和美洲大陆尚未分离,或分离距离不大之前,因此它们在非洲和美洲之间有直接的区系交流。周浙昆<sup>[39]</sup>解释金粟兰科(Chloranthaceae)分布模式时认为,金粟兰科起源于劳亚古陆(Laurasia)南部,在泛古大陆解体之前扩散到冈瓦纳大陆(Gondwana),随着泛古大陆的解体被带到各个大陆而形成今天的分布模式。对于金虎尾科(Malpighiaceae)而言,Vogel<sup>[8]</sup>根据大陆漂移的原理,提出了金虎尾科冈瓦纳土著假说(Gondwanan aborigine hypothesis),认为金虎尾科广泛分布于西冈瓦纳

大陆,冈瓦纳大陆解体后,分离到了冈瓦纳大陆的各个板块,而形成了今天的分布模式。Anderson<sup>[40]</sup>提出了美洲殖民假说(American colonist hypothesis),认为金虎尾科起源于南美北部,穿过大西洋向东扩散到非洲而形成如今的分布格局。最近,Davis等人<sup>[23]</sup>基于对金虎尾科的深入研究,提出了解释金虎尾科分布模式的金虎尾路线(Malpighiaceae route),这条路线的提出对于泛热带间断分布模式成因的研究有重要的启示作用。

Davis等人<sup>[23]</sup>利用叶绿体基因 $ndhF$ 序列及核基因 $PHYC$ 序列联合分析,对金虎尾科进行深入研究得到的分子系统树,与原来4段叶绿体基因序列所得结果一致<sup>[41,42]</sup>。分子生物学结果表明,金虎尾科的代表类群能够分为2个大的分支(clade):一支是完全新大陆热带分布的Byrsonimoideae亚科;另一支包括了分布于新旧大陆热带间断分布的其余所有种,这些种类隶属6个谱系(lineage),其中分布于旧大陆的种类全部具有翅果。可靠的金虎尾科化石——*Tetrapteryx*属的翅果化石发现于匈牙利和斯洛文尼亚的渐新世地层(33 Ma),这个时间被认为是*Tetrapteryx*属及其姐妹群的分歧时间。基于这个分歧时间以及分支的长度,根据分子钟理论推测金虎尾科最早的起源时间可能是(63.5±5.8) Ma,新旧大陆间断分布的6个谱系的分化时间应该在始新世早期(55.1±6.0 Ma)至中新世中期(12.9±0.85 Ma),在这个时期非洲和美洲大陆早已解体(古地理学研究表明南美和非洲最晚的分离时间大约是105 Ma<sup>[23]</sup>)。根据系统演化、分子钟理论以及化石证据,Davis等人<sup>[23]</sup>认为,金虎尾科在古新世早期(大约64 Ma)起源于南美的北部,从这个地区扩散到北美,古近纪在劳亚古陆内传播至热带亚洲,在这个过程中有些种类通过欧洲进入非洲,再由非洲大陆传播至马达加斯加(图1)。我们称这条传播路线为金虎尾路线(Malpighiaceae route),它较好的解释了金虎尾科化石在欧洲的出现以及金虎尾科分布模式的形成原因等几个关键的问题。金虎尾路线是否存在有两个关键的地质学问题:一个是在古近纪南北美之间有无传播的可能,另一个是在劳亚古陆内有无传播的古地理及古气候条件。对于第一个问题,对古巴和波多黎各第三纪哺乳动物的研究表明,南北美洲之间在始新世时是可以通过一些陆块及火山岛屿连接的<sup>[43,44]</sup>。对于第二个问题,已经证明在始新世大西洋陆桥对劳亚古陆内北美和欧亚大陆

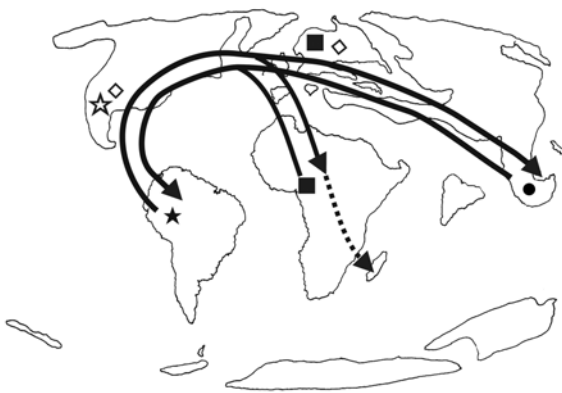


图 1 双向金虎尾路线示意图

一, 金虎尾科和橄榄科扩散路线; 一, 樟科扩散路线; ★, 金虎尾科的起源地; ◇☆, 橄榄科的化石点和起源地; ●, 樟科的化石点和起源地; ■, 金虎尾科在欧洲和非洲的化石点。根据文献[23,27]绘制

之间的区系交流发挥了重要作用<sup>[45]</sup>；而在始新世劳亚古陆存在的“北热带植物群”(“boreotropical” flora)也佐证了那时劳亚古陆的古气候是适应金虎尾科植物传播的<sup>[7,23]</sup>。

在以上提到的其他两种金虎尾科分布模式的解释中, 冈瓦纳土著假说<sup>[8]</sup>推论的金虎尾科起源时间与分子钟推算的时间不吻合, 金虎尾科起源的时间应该晚于非洲和南美大陆分离的时间。美洲殖民假说<sup>[40]</sup>虽然假设的起源地与金虎尾路线一致(前者主要依据南美北部有较多的特有种推测出来的), 但是传播路线和方式与金虎尾路线不同, 按照美洲殖民假说, 金虎尾科形成现在的分布模式要有 6 次南美和非洲之间的长距离扩散, 这与简约原理相悖, 而且也不能解释始新世和渐新世金虎尾科化石在北半球的出现。金虎尾路线不仅较好解释了金虎尾科的分布模式, 更重要的是为泛热带间断分布模式的解释提供了一个很好的思路, 代表了泛热带间断分布模式的一种形成机制。其他泛热带间断分布的类群如橄榄科(Burseraceae)<sup>[27]</sup>、野牡丹科(Melastomataceae)的野牡丹族(Melastomeae)<sup>[46]</sup>以及樟科(Lauraceae)<sup>[47]</sup>都有类似的分布模式, 可以借鉴金虎尾路线来解释。区别仅仅在于他们各自起源的地点不同而已: 橄榄科起源于北美南部, 向东扩散至热带亚洲, 向南进入南美, 从欧洲进入非洲; 而樟科的起源地是热带亚洲, 在劳亚古陆向西扩散, 从欧洲进入非洲, 从北美到达南美(图 1)。

## 1.2 变色龙模式

许多间断分布于非洲大陆和马达加斯加之间的

动物和植物类群分布模式的形成机制都与以陆桥为基础的跨海传播(oceanic dispersal)有密切关系, 变色龙的分布就属于其中的一例。变色龙亚科(Chamaeleonidae subf. Chamaeleoninae)主要分布在马达加斯加和非洲大陆, 一部分分布于南欧、中东, 其余的分布在印度、斯里兰卡、塞舍尔群岛和科摩罗群岛。根据形态特征, 变色龙亚科可以分为两个大类: 一类分布广泛, 个体较大, 主要以树栖为主; 另一类地理分布较为局限, 个体较小, 主要以陆栖为主。个体小的这一类又分为两个独立的属, 一个分布于非洲大陆, 另一个分布于马达加斯加<sup>[6]</sup>。在此基础上, 人们对变色龙演化历史的争论主要集中在: 陆栖类群是否为原始类群? 它们起源于马达加斯加还是非洲大陆? 对变色龙分布模式的解释有冈瓦纳起源(Gondwanan origin)<sup>[48,49]</sup>、部分冈瓦纳起源(partial Gondwanan origin)<sup>[50]</sup>和后冈瓦纳起源(post-Gondwanan origin)<sup>[26]</sup>等几种假说。早期的形态特征分支分析研究支持变色龙起源于冈瓦纳大陆, 随冈瓦纳大陆的解体形成今天的分布格局, 即冈瓦纳大陆隔离假说(Gondwanan vicariance hypothesis)<sup>[48,49]</sup>。为了验证冈瓦纳大陆隔离假说, 最近Raxworthy等人<sup>[26]</sup>将研究类群扩大到 52 个种, 包括了变色龙亚科所有的代表类群, 尤其是塞舌尔、科莫罗、留尼旺等岛屿的种类, 通过 3 个基因片段(分别来自mtDNA, NADH 4 亚基及与其相邻的转运RNA序列)、形态特征和行为特征的联合分析, 确认了该亚科是单系类群。最基部的 2 个分支(clade 1 和 2)是马达加斯加特有的、小体型的 *Brookesia* 属的类群; 而在其余类群组成的“真”变色龙(the ‘typical’ chameleons)分支中(clade 3~8), 基部类群则是 2 个非洲特有属(*Rhampholeon* 和 *Bradypodion*)(Clade 3 和 4)(图 2)。另外, 在“真”变色龙分支中分布于塞舌尔群岛的 *Calumma tigris* 和分布于马达加斯加的 *Ca. fallax* 互为姐妹群, 分布于印度的 *Chamaeleo zeykanicus* 和分布于非洲的 *Ch. Calytratus* 互为姐妹群, 分布于科摩罗群岛的 *Furcifer cephalolepis*, *F. polleni* 和马达加斯加分布的 *F. campani* 组成姐妹群(图 2)<sup>[26]</sup>。变色龙的化石较为贫乏, 变色龙最早的化石不早于中新世(23.7~5.3 Ma), 此时冈瓦纳大陆早已分裂。如果变色龙起源于冈瓦纳古陆, 随着冈瓦纳大陆的解体而分布到马达加斯加、印度、塞舌尔等岛屿的话, 变色龙起源的时间至少要在 165 Ma 以前, 因为马达加斯加和印度是在这个时候



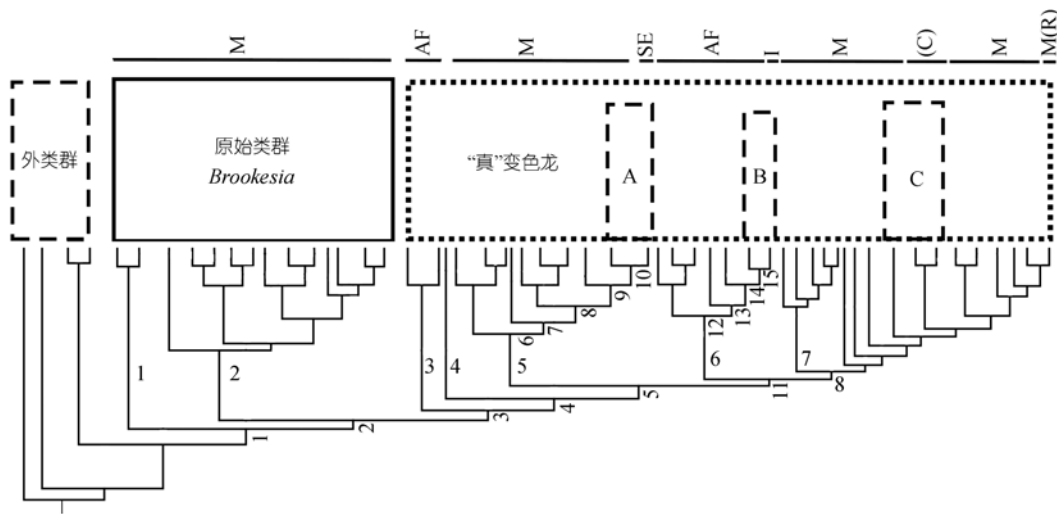


图2 基于分子证据与形态和行为特征的变色龙亚科(Chamaeleoninae)最大相似性系统树

M, 马达加斯加; AF, 非洲、阿尔巴尼亚和中东; SE, 塞舌耳; I, 印度、巴基斯坦和斯里兰卡; (C), 科摩罗群岛; (R), 留尼旺等火山岛屿。实线框内为原始的小变色龙, 虚线框内为“真”变色龙。A, B和C为为姊妹群。根据文献[26]绘制

从非洲分裂的, 印度板块和马达加斯加分裂的时间也在 88 Ma以前。另外, 根据分子钟的推测, 变色龙各主要分支的分歧时间也要晚于冈瓦纳大陆分离的时间。同时上述分子系统地理关系也不支持部分冈瓦纳起源, 因为最原始的类群为马达加斯加特有的 *Brookesia* 属, 而不是非洲大陆分布的类群(*Rhampholeon* 和 *Bradypodion* 属), 因此变色龙不可能起源于非洲大陆而扩散到马达加斯加。据此, Raxworthy 等人 [26] 认为, 变色龙是在冈瓦纳大陆已经解体以后, 起源于马达加斯加, 并经过长距离的跨洋扩散进入非洲、印度、塞舌尔和科摩罗群岛的, 而不支持用大陆漂移及隔离分化的理论解释变色龙的分布模式, 并认为扩散是变色龙分布模式形成的重要因素。这就是所谓的后冈瓦纳马达加斯加起源假说。从理论上讲, 后冈瓦纳起源是一种最简约的模式, 在冈瓦纳起源和部分冈瓦纳起源假说中或多或少都要经过一些灭绝事件, 而后冈瓦纳起源假说不存在灭绝事件。后冈瓦纳起源假说还得到以下事实的支持: 科摩罗群岛(Comoros)是在 0.13~5.4 Ma 之间形成的火山岛, 这个岛屿距马达加斯加有 300 km, 在地质历史上从未与任何陆块有过接触, 这个岛上的变色龙只可能是通过长距离海上扩散而来的; 分子系统树也证明了这一点, 科摩罗群岛的 *Furcifer cephalolepis*, *F. polleni* 和马达加斯加分布的 *F. campani* 组成姐妹群, 这表明变色龙长距离跨海扩散是存在的。另外马达加斯加和留尼旺岛上共同分布的 *F. pardilis* 也佐证了自

然跨海传播的存在, 因为直到 17 世纪留尼旺岛上才有人类活动的纪录。此外, 棘鳍鱼、蚂蚁、蜘蛛、龟等类群都有后冈瓦纳起源的模式 [6]。最近, Vences [51] 对非洲和马达加斯加的两栖类、爬行类及其他陆生脊椎动物的研究表明, 他们在新生代的区系交流是通过跨海的传播进行的。然而考虑到这些类群自身的扩散能力以及非洲和马达加斯加间断的地质历史, 有人认为在始新世中期到中新世早期(45~26 Ma)莫桑比克海峡(Mozambique channel)间有一座陆桥 [6, 52]。这个陆桥的存在也许还需要更多的证据, 但是许多类群之间亲缘关系的研究都表明, 非洲大陆和马达加斯加之间在新生代的跨海传播是存在的。

## 2 长距离扩散及可能机制

为了解释生物的跨大洋分布, 达尔文和华莱士最早提出了长距离扩散的模式 [35, 53]。但是由于没有确凿的证据以及对机制的可信解释, 长距离扩散在 20 世纪中叶基本上被摒弃, 对洲际间断分布模式的解释主要靠隔离分化学说 [36, 54]。由于隔离分化学说不能解释所有生物的洲际间断分布, 以及生态学家在遗传多样性的研究过程中, 对一些长距离扩散机制以及长距离扩散在生物入侵中的作用被认识, 长距离扩散的研究重新引起了人们的重视, 近年来在长距离扩散的机制、媒介的研究方面都有了长足的进步 [29~34, 54~62]。比如紫草目的原始木本类群 Ehretiaceae, Cordiaceae 和 Heliotropiaceae 是典型的泛热带间断

分布类群, 对于它们的分布式样, 最初认为是大陆漂移和隔离分化造成的<sup>[63]</sup>. Gottschling 等人<sup>[29]</sup>经过更深入的研究, 利用分子钟及化石证据推算了各个类群分化的时间后, 发现它们分化的时间与大陆漂移的时间不吻合, 大陆漂移和隔离分化的理论不能解释这些类群的分布模式, 必须寻找其他更可信的解释. 他认为最有可能是传播方式是长距离扩散, 鸟类和小型哺乳类最有可能是传播的媒介, 但是目前尚缺乏动物传播的直接证据. 再如, 钩毛茜属(*Kelloggia*) 仅有 *K. galioides* 和 *K. chinensis* 两个种, 前者分布于美国西部而后者分布于我国横断山地区. 聂泽龙等人<sup>[32]</sup>最近的研究表明, 钩毛茜属是个单系类群, 根据分子钟的推测二者分化的时间是  $(5.24 \pm 2.32)$  Ma, 大约是上新世初, 这个时候大陆的现代格局已经基本形成, 大西洋陆桥也已经消失, 对钩毛茜分布模式最好的解释是鸟类或其他动物携带种子形成的长距离扩散, 因为钩毛茜的果实具钩毛很容易被鸟类或动物携带. 在长距离扩散方面最典型的例子就是 Houle 和 Renner 的研究. Renner<sup>[30]</sup>收集了间断分布于南美和非洲的 53 科 111 属被子植物的分子生物学资料, 确定了它们的单系性, 并分析这些类群长距离传播的可能性及传播媒介. 通过分析确定了 11 种跨大西洋传播类型, 其中 4 种与风传播有关, 6 种与洋流传播有关, 还有 1 种的媒介不清楚. Houle 在解释阔鼻猴类 (*Platyrrhine Monkeys*), 穴居啮齿类 [*caviomorph* (*cavy-like*) *rodents*] 和南蜥属 (*Mabuya* spp.) 等类群跨大洋间断分布时提出了浮岛 (*floating island*) 假说<sup>[33,34]</sup>, 认为这些物种能通过浮岛传播, 跨大西洋的长距离扩散在这些类群的分布中起着举足轻重的作用.

南美最早的穴居啮齿类化石发现于 32~34 Ma, 而最早的阔鼻猴化石是 26 Ma, 它们的近缘类群都在非洲. 而北美、澳大利亚和南极都没有他们的化石, 证明它们是跨大西洋分布的<sup>[64,33]</sup>. 对这类动物的洲际间断分布, 浮岛假说是最好的解释. 在有些河流三角洲地带, 会有一些大面积的陆块被冲刷下来形成浮岛, 现在被纪录到的最大的浮岛有  $60 \times 23 \text{ m}^2$ , 上面有 15 m 高的树木. 现在的洋流和地质历史时期的洋流基本上是一致的, 而且在地质历史时期大西洋要比现在窄, 大西洋南美和非洲间的最短距离从 50 Ma 的 1000 km 增加到 30 Ma 的 1900 km<sup>[30]</sup>. 另外, 海洋钻探和声纳的研究表明, 南大西洋南部的 Rio Grande 和非洲的 Walvis Ridge 至少在渐新世还在水面上, 当时

前者的海拔相当于巴西的里约热内卢而后者相当于好望角. 考虑洋流及风向等因素, 实际的“航海距离” (“*sailing distances*”) 还要短一些<sup>[30,33]</sup>. 浮岛在洋流和信风的作用下, 始新世时横跨大西洋需要 7~11 d, 渐新世需要 10~15 d, 而上述提到的动物在浮岛上生存的极限时间是 13 d 左右, 浮岛作为一种动物跨大洋长距离扩散的机制是可能的<sup>[33,34]</sup>; 浮岛为植物的跨洋长距离扩散也提供了可能, 树木既可以作为浮岛的风帆, 又为动物提供了栖息地; 有一些植物细小的种子, 如野牡丹科的种子, 也有可能通过保留在浮岛的土壤中进行长距离扩散<sup>[30]</sup>. 当然浮岛假说也不是万灵药, 分子生物学证据推测, 凤梨科 (*Bromeliaceae*) 从南美到非洲传播并形成间断分布的时间是 8 Ma<sup>[65]</sup>, 野牡丹科 (*Melastomataceae*) 是 11 Ma<sup>[66]</sup>, *Rapateaceae* 科是 6 Ma<sup>[65,67]</sup>, 在这个时候是否还能通过浮岛来传播还没有证据, 他们最有可能是通过风来传播, 而风传播的证据是很难寻找的, 因风力和风速年与年之间都有较大的变化<sup>[30]</sup>.

目前尚不能证明长距离扩散的标准机制, 相反有研究表明许多长距离扩散都是一些随机事件造成的<sup>[30]</sup>. 加拿大细辛 (*Asarum canadense*) 主要通过无性繁殖, 种子扩散能力很低, 它的种子主要通过蚂蚁传播, 蚂蚁最大的搬运能力是 35 m. 按此计算, 在冰期后的 16000 年间加拿大细辛最多能扩散 10~11 km 的距离, 而事实上它们扩散了几百公里. 北美林下的一些草本植物, 扩散能力都很弱, 按照它们已知的传播机制推算, 从冰期后的 16000 年间, 他们最远的扩散距离不超过 100 km, 但实际上他们的扩散距离达 450~2000 km 之远, 他们目前的扩散机制都解释不了这个理论与实际之间的差距, 这个差距只能用随机事件来解释, 这些随机事件包括龙卷风、飓风等<sup>[56,57]</sup>. 研究还表明, 长距离扩散和植物本身的扩散机制并无必然联系, Surtsey 是一个 1967 年才形成的距冰岛 33 km, 面积仅  $2.7 \text{ km}^2$  的岛屿, 对扩散到这个岛上的种子进行观察, 发现少数是通过鸟类的粪便传播的, 70% 是通过洋流传播的; 而通过洋流传播的种子中, 仅有 1/4 是适应水播的<sup>[68]</sup>.

### 3 讨论

大陆漂移是一个无可辩驳的客观事实, 而且人们对各大陆板块分离时间的认识都趋于一致, 这是我们认识植物分布的基础, 无论是隔离分化地理学还是扩散生物地理学都离不开这个地质学的背景.

无疑, 隔离分化地理学在研究物种形成机制、生物协同进化、生物区系的形成和变迁等理论和实际问题上都具有重大意义, 而且也成功解释过许多类群的分布式样的形成。但是隔离分化理论不能解释所有的问题, 一些晚出类群的分布模式就无法用隔离分化理论来解释。陆桥说和长距离扩散不算是新的学术思想, 但是有了新内涵。现在提出的陆桥说和长距离扩散都是以大陆漂移为背景, 以形态学和分子生物学证据为基础<sup>[31,54]</sup>。根据类群各自起源分化时间, 运用不同的学说来解释其分布模式的形成机制, 才能得出科学的假设。对一些起源古老的类群以及高级阶元, 如番荔枝科(Annonaceae)、八角科(Illiciaceae)等的泛大洋间断分布模式可以用大陆漂移及隔离分化解释; 而一些起源时间较晚的类群, 如金虎尾科(Malpighiaceae)、橄榄科(Burseraceae)等以及属或者种一级的洲际间断分布, 就难以用大陆漂移及隔离分化来解释<sup>[69]</sup>。

金虎尾路线为研究亚洲-南美-非洲的洲际间断分布提供了一个新的思路。芒苞草科(Acanthochlamydeaceae)是我国横断山区中部(川西至藏东)干暖河谷特有的单型科, 以前由于对亲缘关系的认识有较大争议, 对于其分布格局的形成也没有可靠的说法。最近分子生物学证据表明它与分布于南美和非洲的翡若翠科(Velloziaceae)有最近的亲缘关系<sup>[37,70]</sup>, 金虎尾路线可能就是解释这种亲缘关系的一个最好的假设。

我国有种子植物 3116 属, 其中泛热带分布的属 316 个, 热带亚洲-热带南美间断的属有 29 个<sup>[71]</sup>, 这些类群分布式样的成因可能各有不同, 但金虎尾路线是一条重要的线索。木通科(Lardizabalaceae)已经被证明是一个单系的小科<sup>[72]</sup>, 其分布从喜马拉雅到日本, 南到缅甸中部和中南半岛, 与南美(安第斯山以西)温带作跨太平洋洲际间断分布。它的近缘类群大血藤科(Sargendoxaceae)的化石在欧洲和北美都有发现<sup>[73~75]</sup>, 木通科的分布模式与金虎尾科的非常相似, 完全可以借鉴金虎尾路线来解释其分布。王峰<sup>1)</sup>根据分子钟推算, 木通科的起源时间是侏罗纪晚期, 因此用大陆漂移和隔离分化理论来解释木通科的分布模式, 即在侏罗纪末期其祖先可能在劳亚古陆的南部出现。在联合古陆还未解体的时候, 祖先类群已经到达了冈瓦纳古陆。随着联合古陆的解体, 间断后

的类群在不同的环境下各自独立发展。这里分子钟的推算需要重新考虑, 因为这个分子钟推算的时间和整个被子植物起源、分化的时间不相吻合<sup>[10,22]</sup>。重新检查各个类群分化的时间, 参考金虎尾路线也许能够得出木通科分布模式的新解释。此外, 一些南北温带间断分布的模式, 金虎尾路线也能提供一些参考。驴蹄草属(*Caltha*)有 30 个种左右, 间断分布于南北温带<sup>[76]</sup>。这个属的基部类群分布于北美, 而次级分支为南北美共有, 表明该类群起源于北美, 从北美进入南美, 扩散到南温带; 在北温带的传播是通过大西洋陆桥或白令陆桥进行, 基本与金虎尾路线吻合<sup>[76]</sup>。金虎尾路线是一条双向的路线, 不仅起源于新大陆的种类可以通过这条路线传播, 起源于旧大陆的间断分布种类也可以用这条路线来解释<sup>[23]</sup>。安息香科(Styracaceae)就被证实起源于欧亚大陆, 通过这条路线形成现在的新旧大陆热带间断分布格局的<sup>[28]</sup>。这条路线是第三纪世界被子植物区系交流的重要纽带<sup>[23,28,46,47,77~80]</sup>, 在我国今后的生物地理学研究中应该引起高度的重视。

虽然对长距离扩散及其机制的研究日益深入, 但总体上看还处于资料积累的阶段<sup>[29~33,54,55,58]</sup>, 对长距离扩散的研究犹如一条正在建设的盲道(yellow brick road), 通向的是一个崭新的未知世界<sup>[31]</sup>。长距离扩散的生物地理学意义, 长距离扩散在生物多样性保护, 外来物种的入侵与防治以及遗传多样性的研究乃至流行病的传播等方面的作用都需要引起高度的重视, 对长距离扩散的研究即是机遇也是挑战, 将会成为生物地理学研究的新趋势。

致谢 杨建昆先生帮助绘制插图, 在此表示感谢。本工作为国家自然科学基金资助项目(批准号: 40332021, 30540077), 并得到吴征镒先生 2001 年云南省科学技术突出贡献奖资助(批准号: KIB-WU-2001-01)。

## 参 考 文 献

- 1 李吉均, 方小敏. 青藏高原隆起与环境变化研究. 科学通报, 1998, 43(15): 1569—1574
- 2 Henning W. Phylogenetic systematics. Urbana IL: Univ of Illinois Press, 1966
- 3 Wiely E O. Phylogenetic systematics and vicariance biogeography. Syst Zool, 1988, 37: 271—290
- 4 Nelson G, Platnick N I. Sytematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance. New York: Columbia Univ Press, 1981

1) 王峰. 木通科的系统演化与生物地理学. 博士学位论文. 昆明: 中国科学院昆明植物研究所, 2000



- 5 周明镇, 张弥曼, 陈宜瑜, 等. 隔离分化地理学译文集成. 北京: 中国大百科全书出版社, 1996
- 6 Rieppel O. A case of dispersing chameleons. *Nature*, 2002, 415: 744—745
- 7 Raven P H, Axelrod D I. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann Missouri Bot Gard*, 1974, 61: 39—637
- 8 Vogel S. History of the Malpighiaceae in the light of pollination ecology. *Mem NY Bot Gard*, 1990, 55:130—142
- 9 Doyle J A, Sauquet H, Scharaschin T, et al. Phylogeny, molecular and fossil dating, and biogeographic history of Annonaceae and Maistaceae (Magnoliales). *Int J Plant Sci*, 2004, 165(suppl.): s35—s67[DOI]
- 10 Crepet W, Nixon K, Gandolfo M A. Fossil evidence and phylogeny: The age of major angiosperm clades based on mesofossil and macrofossil evidence from Cretaceous deposits. *Am J Bot*, 2004, 91(10): 1666—1682
- 11 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[DOI]
- 12 Sun G, Ji Q, Dilcher D L, et al. Archaeofructaceae, a new basal angiosperm family. *Science*, 2002, 296: 899—904[DOI]
- 13 Doly J A. Molecular, morphology, fossil, and the relationship of angiosperm and Gnetales. *Mol Phylogent Evol*, 1998, 9: 448—462[DOI]
- 14 Matthews S, Donoghue M J. The root of angiosperm phylogeny inferred from duplicate phytochrome genes. *Science*, 1999, 286: 947—950[DOI]
- 15 Crane P R, Blackmore S. Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidae. Oxford: Clarendon Press, 1989. 1—353
- 16 Crepet W L, Nixon K C. The fossil history of stamens. In: D'Arcy W G, Keating R C, eds. *The Anther: Form, Function and Phylogeny*. Cambridge: Cambridge University Press, 1996. 25—57
- 17 Gandolfo M A, Nixon K C, Crepet W L, et al. Oldest known fossil flowers of monocotyledons. *Nature*, 1998, 394: 532—533[DOI]
- 18 Gandolfo M A, Nixon K C, Crepet W L. Monocotyledons: A review of their Early Cretaceous record. In: Wilson K, Morrison D, eds. *Proceedings of the Second International Conference on the Comparative Biology of the Monocotyledons*. Sydney: CSIRO, 2000. 44—52
- 19 Zhou Z K, Crepet W L, Nixon K C. The earliest fossil evidence of the Hamamelidaceae: Late Cretaceous (Turonian) Inflorescences and fruits of Altingioideae. *Am J Bot*, 2001, 88(5): 753—766
- 20 Nixon K C. Paleobotany in cladistics and cladistics in paleobotany: Enlightenment and uncertainty. *Rev Paleobot Palynol*, 1996, 90: 361—373[DOI]
- 21 Nixon K C. The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. *Cladistics*, 1999, 15: 407—414[DOI]
- 22 Crane P R, Friis E M, Pedersen K R. The origin and early diversification of angiosperm. *Nature*, 1995, 374: 27—33[DOI]
- 23 Davis C C, Bell C D, Mathews S, et al. Laurasian migration explains Gondwanan disjunctions: Evidence from Malpighiaceae. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99(10): 6833—6837[DOI]
- 24 Magallón S, Sanderson M J. Absolute diversification rates in angiosperm clades. *Evolution*, 2001, 55: 1762—1780
- 25 Scotese C R. *Earth history Volume 1: Paleogeography* Paleomap. Texas: Project ArLington, 2001. 52
- 26 Raxworthy C J, Forstner M R J, Nussbaum R A. Chameleon radiation by oceanic dispersal. *Nature*, 2002, 415: 784—787
- 27 Week A, Daly A W, Simpson B B. The Phylogenetic history and biogeography of the frankincense and Marh family (Burseraceae) based on nuclear and chloroplast sequence data. *Mol Phylogenet Evol*, 2005, 35(1): 85—101[DOI]
- 28 Fritsch P W. Phylogeny and biogeography of the flowering plant genus *Styrax* (Styracaceae) based on chloroplast DNA restriction sites and DNA sequences of the internal transcribed spacer region. *Mol Phylogenet Evol*, 2001, 19(3): 387—408[DOI]
- 29 Gottschling M, Diane N, Hilger H H, et al. Testing hypothesis on disjunctions present in the primarily woody Boraginales: Ehretiaceae, Cordiaceae, and Heliotropiaceae, inferred from ITS, sequence data. *Int J Plant Sci*, 2004, 165(suppl): s123—s135[DOI]
- 30 Renner S S. Tropical trans-Atlantic disjunctions, sea surface currents, and wind patterns. *Int J Plant Sci*, 2004.165(4 suppl.): s23—s33[DOI]
- 31 Nathan R. Long-distance dispersal research: Building a network of yellow brick roads. *Diversity Distrib*, 2005, 11(2): 125—130[DOI]
- 32 Nie Z L, Wen J, Sun H et al, Monophyly of *Kelliogia* Torr. Ex Benth. (Rubiaceae) and evolution of its intercontinental disjunction between western North American and East Asia. *Am J Bot*, 2005, 92(4): 642—652
- 33 Houle A. Floating islands: A mode of long-distance dispersal for small to medium-sized terrestrial vertebrates. *Diversity Distrib*, 1998. 4(5-6): 201—216
- 34 Houle A. The origin of platyrrhines: An evaluation of the antarctic scenario and the floating island model. *Am J Phys Anthropol*, 1999, 109(4): 541—559[DOI]
- 35 Darwin C R. *On the origin of species by means of natural selection* (11th edition). London: John Marry, 1991
- 36 Nathan R. The challenges of studying dispersal. *Trends Ecol Evol*, 2001, 16: 481—483[DOI]
- 37 吴征镒, 路安民, 汤彦承, 等. 被子植物科属综论. 北京: 科学出版社, 2003. 1—47
- 38 吴征镒, 周浙昆, 李德铎, 等. 世界种子植物科的分布区类型系统. *云南植物研究*, 2003, 25(3): 245—257
- 39 周浙昆. 金粟兰科的起源、演化和分布. *云南植物研究*, 1993, 15(4): 321—331
- 40 Anderson W R. The origin of the Malpighiaceae: the evidence from morphology. *Mem NY Bot Gard*, 1990, 64: 210—224
- 41 Davis C C, Anderson W R, Donoghue M J. Phylogeny of Malpighiaceae: Evidence from chloroplast *ndhF* and *trnL-F* nucleotide sequences. *Am J Bot*, 2001, 88(10): 1830—1846
- 42 Camcron K M, Chase M W, Anderson W R, et al. Molecular systematics of Malpighiaceae: evidence from plastid *rbcL* and *matK* sequence. *Am J Bot*, 2001, 88(10): 1847—1862
- 43 MacPhee R D E, Iturralde-Vinent M A. Origin of the Great Antillean land mammals, 1: New Tertiary fossils from Cuba and Puerto Rico. *Am Mus Novitates*, 1995, 3141: 1—31
- 44 Iturralde-Vinent M A, MacPhee R D E. Paleogeography of the Caribbean region: Implications for Cenozoic biogeography. *Bull*

- Am Mus Nat Hist, 1999, 238: 1—95
- 45 Tiffney B H. The Eocene North Atlantic land bridge: Its importance in Tertiary and modern phytogeography of the Northern Hemisphere. *J Arnold Arbor Harv Univ*, 1985, 66: 243—273
  - 46 Renner S S, Clausing G, Meyer K. Historical biogeography of Melastomataceae: The roles of Tertiary migration and long-distance dispersal. *Am J Bot*, 2001, 88(7): 1290—1300
  - 47 Chanderbali A S, van der Werff H, Renner S S. Phylogeny and historical biogeography of Lauraceae: Evidence from the chloroplast and nuclear genomes. *Ann Missouri Bot Gard*, 2001, 88: 104—134
  - 48 Klaver C J J, Bohme W. Phylogeny and classification of the Chamaeleonidae (Sauria) with special reference to hemipenis morphology. *Bonn Zool Mon*, 1986, 22: 1—64
  - 49 Rieppel O, Crumley C. Paedomorphosis and skull structure in Malagasy chameleons (Reptilia: Chamaeleonidae). *J Zool Lond*, 1997, 243: 351—380
  - 50 Rieppel O. The phylogenetic relationships within the Chamaeleonidae, with comments on some aspects of cladistic analysis. *Zool J Linn Soc*, 1987, 89: 41—62
  - 51 Vences M. Origin of Madagascar's extant fauna: A perspective from amphibians, reptiles and other non-flying vertebrates. *Ital J Zool*, 2004, 2(suppl): 217—228
  - 52 McCall R A. Implications of recent geological investigations of the Mozambique Channel for the mammalian colonization of Madagascar. *Proc Biol Sci*, 1997, 264: 663—665[DOI]
  - 53 Wallace A R. The geographical distribution of animals. New York: Harper and brothers, 1876
  - 54 Higgins S I, Nathan R, Cain M L. Are Long-distance dispersal events in plants usually caused by nonstandard means of dispersal? *Ecology*, 2003, 84(8): 1945—1956
  - 55 Higgins S I, Richardson D M. Predicting plant migration rates in a changing world: the role of long-distance dispersal. *Am Nat*, 1999, 153: 464—475[DOI]
  - 56 Cain M L, Duman H, Muir A. Seed dispersal and the holocene migration of woodland herbs. *Ecological Monographs*, 1998, 68(3): 325—347
  - 57 Wilkinson D M. Plant colonization: Are wind dispersed seeds really dispersed by birds at large spatial and temporal scales? *J Biogeogr*, 1997, 24: 61—65
  - 58 Clark J S. Why trees migrate so fast: confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *Am Nat*, 1998, 152: 204—224[DOI]
  - 59 Nathan R. Seeking the secrets of dispersal. *Trends Ecol Evol*, 2003, 8(6): 275—276[DOI]
  - 60 Nathan R, Sapir N, Trakhtenbrot A, et al. Long-distance biological transport processes through the air: Can nature's complexity be unfolded *in silico*? *Diver Distr*, 2005, 11: 131—137[DOI]
  - 61 Soons M B, Ozinga W A. How important is long-distance seed dispersal for regional survival of plant species? *Diver Distr*, 2005, 11: 165—172[DOI]
  - 62 Kinlan B P, Gaines S D, Lester S E. Propagule dispersal and the scales of marine community process. *Diver Distr*, 2005, 11: 139—148[DOI]
  - 63 Gottschling M, Lilger H H, Wolf M, et al. Secondary structure of the ITS1 transcript and its application in a reconstruction of the phylogeny of Boraginales. *Plant Biol* 2001, 3: 629—636[DOI]
  - 64 Mouchaty S K, Catzeflis F, Janke A, et al. Molecular evidence of African Phiomorph-south American Caviomorpha clad and support for Hystricognathi based on the complete mitochondrial genome of the cane rat (*Thryonomys swinderianus*). *Mol Phylogenet Evol*, 2001, 18: 127—135[DOI]
  - 65 Givnish T J, Millam, K C, Evans T M, et al. Ancient vicariance or recent long-distance dispersal? Inferences about phylogeny and south American-African disjunction in Rapateaceae and Bromeliaceae based *anbF* sequence data. *Int J Plant Sci*, 2004, 165(4 suppl.): s35—s54[DOI]
  - 66 Renner S S, Meyer K. Melastomeae come full circle: biogeographic reconstruction and molecular clock dating. *Evolution*, 2001, 55: 1315—1324
  - 67 Givnish T J, Evans T M, Zjhra M L, et al. Molecular evolution adaptive radiation, and geographica diversification in the amphiatlantic family Rapateaceae: Evidence from *ndhF* sequence data. *Evolution*, 2001, 54: 1915—1937
  - 68 Higgins S I, Lavorel S, Revilla E. Estimating plant migration rates under habitat loss and fragmentation. *Oikos*, 2003, 101: 354—366[DOI]
  - 69 Thorne R. Tropical plant disjunctions: A personal reflection. *Int J Plant Sci*, 2004, 165(4 suppl.): s137—s138[DOI]
  - 70 Chase M W, Stevenson D W, Wilkin P, et al. Monocot systematics: A combined analysis. In: Rudall P J, Cribb P J, Cutler D F, et al. eds. *Monocotyledons: Systematics and evolution*, London: Royal Botanic Gardens, Kew, 1995. 685—730
  - 71 吴征镒. 中国植物属的分布区类型. *云南植物研究*, 1991, Suppl.4: 1—6
  - 72 Wang F, Li D Z, Yang J B. Molecular phylogeny of the Lardizabalaceae based on *trnL-F* sequence and combined Chloroplast data. *Acta Bot Sin*, 2002, 44(8): 971—977
  - 73 Tiffney B H. Fruits and seeds of the Tertiary Brandon Lignite VII: *Sargentodoxa* (Sargentodoxaceae). *Am J Bot*, 1993, 80: 517—523
  - 74 Manchester S R. Biogeographical relationships of North American Tertiary Xoras. *Ann Missouri Bot Gard*, 1999, 86: 472—522
  - 75 Zhou Z K, Momohara A. Fossil history of some endemic seed plants of East Asia and its phytogeographical significance. *Acta Bot Yunnan*, 2005, 27(5): 449—470
  - 76 Schuettelpelz E, Hoot S R. Phylogeny and Biogeography of *Caltha* (Ranunculaceae) based on chloroplast and nuclear DNA sequences. *Am J Bot*, 2004, 91(2): 247—253
  - 77 Doyle J A, Thomas A L. Phylogeny and geographic history Annonaceae. *Geogr Phys Quatern*, 1997, 51: 353—361.
  - 78 Fritsch P W. Phylogeny of *Styrax* based on morphological characters, with implications for biogeography and infrageneric classification. *Syst Bot*, 1999, 24: 356—378
  - 79 Lavin M, Thulin M, Labat J N, et al. Africa, the odd man out: Molecular biogeography of Dalbergioid Legumes (Fabaceae) suggests otherwise. *Syst Bot*, 2000, 25: 449—467
  - 80 Davis C C, Bell C D, Fritsch P W, et al. Phylogeny of *Acridocarpus brachylophon* (Malpighiaceae): Implications for tertiary tropical floras and Afro-asian biogeography. *Evolution*, 2002, 56: 2395—2405

(2005-11-21 收稿, 2006-02-20 接受)