

一些东亚特有种子植物的化石历史及其植物地理学意义

周浙昆¹, Arata Momohara²

(1 中国科学院昆明植物研究所, 云南 昆明 650204; 2 日本千叶大学园艺学部, 日本千叶 271-8510)

摘要: 特有植物在植物区系地理的研究中有重要意义, 不同等级的特有植物往往成为不同等级植物区系分区的重要依据。查明东亚特有植物的地史渊源对于揭示东亚植物区的特征与性质, 理解中国植物区系及东亚植物发生和演变都有重要的意义。本文在现有资料的基础上, 分析总结了东亚植物区系中有化石记录的银杏科、杜仲科、连香树科、大血藤科和昆栏树科等 5 个特有科, 水杉等 21 个特有属的化石历史。从这些特有植物化石历史的分析可以发现, 东亚植物的特有植物从来源上可以分为北极 - 第三纪, 北热带, 和就地起源等 3 种类型, 特有植物的来源表明东亚植物区系是一个来源复杂的植物区系。尽管各种特有类群的地质历史各不相同, 但是都经历了从广布到分布区逐步缩小, 最后形成特有的过程。大部分特有类群形成特有的时间是在上新世末到第四纪初。根据特有类群划分区系等级的原则, 东亚现代植物区系最终形成的时间应该是上新世末到第四纪初。

关键词: 特有植物; 化石历史; 东亚; 陆地植物分区

中图分类号: Q 941 文献标识码: A 文章编号: 0253-2700 (2005) 05-0449-22

Fossil History of Some Endemic Seed Plants of East Asia and Its Phytogeographical Significance

ZHOU Zhe-Kun¹, Arata Momohara²

(1 Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China;

2 Faculty of Horticulture, Chiba University, 648 Matsudo, Chiba, 271-8510, Japan)

Abstract: Endemic elements are crucial for floristic and phytogeographical analysis. The levels of endemism are important foundation of dividing floristic regions, different floristic ranks based on different endemic levels. The fossil history of endemic families and genera to the East Asia Floristic Kingdom play an important role in understanding the origin, development and differentiation of this flora kingdom. The fossil history of five endemic families (Cercidiphyllaceae, Eucommiaceae, Ginkgoaceae, Sargentodoxaceae and Trechodendraceae) and 20 endemic genera (*Cathaya*, *Cephalotaxus*, *Corylopsis*, *Craigia*, *Cunninghamia*, *Davidia*, *Dipteronia*, *Emmenopterys*, *Exbucklandia*, *Fokienia*, *Fortunearia*, *Glyptostrobus*, *Keteleeria*, *Metasequoia*, *Pseudolarix*, *Platycarya*, *Shaniodendron*, *Sinowilsonia*, *Tapiscia*, *Toricellia* and *Taiwania*) are reviewed. The fossil history shows that these endemic plants have three re-

基金项目: 国家自然科学基金重点项目 (40332021), 吴征镒先生云南省突出贡献奖自选项目 (KIB-WU-2001-01)

第一作者受日本 JSPS 资助在日本进行合作研究

收稿日期: 2005-04-29, 2005-07-20 接受发表

作者简介: 周浙昆 (1956-) 男, 博士, 研究员, 主要从事植物生物地理、古植物及植物系统演化的研究。

sources, one from Arctic-Tertiary, one boreotropic and one East Asia. This indicates that East floristic combination are a complex in its origin. Above mentioned three elements would be their three of resources. All endemic plants had much wider distributions in geological time. Their distributions were reduced during long geological time and become endemic to East Asia in the late Pliocene or early Quaternary. If the levels of endemism are really important foundation for dividing floristic regions, the time of formation of endemism would be the time of formation of the floristic regions. The modern East Asia plant kingdom would be formed in the late Pliocene or early Quaternary.

Kew words: Endemic plants; Fossil history; East Asia; Floristic region

特有植物是指仅局限分布于某一地区或某种环境的植物。就其本质而言除世界广布种以外,植物都是特有的。某一地区特有的植物是这个区域植物区系的最重要特征的表现之一,不同等级的特有植物往往成为划分不同等级植物区系分区及其区系区划的重要依据之一,科级的特有现象是划分“植物区”的重要标志而属级的特有现象是划分“植物地区”的依据。塔赫他间的陆地植物分区以及吴征镒、Cox 等对陆地植物分区的新建议 (Takhajan, 1986; Wu and Wu, 1998; Cox, 2001), 特有植物都成为极其重要的一个标志。特有现象的研究对于揭示一个地区植物区系的特征、性质和发生发展及其演化等方面都有着特殊的意义。特有现象可分为新特有和古特有,这是两种完全不同的特有现象,在区系分析中的作用也不尽相同。新特有反应的是现代种系的剧烈变化,新物种的产生,而古特有则是追溯植物区系历史的重要指路牌 (Wulff, 1943)。

东亚是一个特有植物较丰富的地区,仅特有科就有 30 个之多,居 8 个陆地植物区之首,如此丰富的特有科已成为吴征镒提升东亚植物区的重要依据 (Wu and Wu, 1998; Wu, 1991), 以及 240 多个特有属 (隶属 72 个科) (应俊生和张玉龙, 1994) 或是 269 属 (隶属 78 科) (王荷生和张镜里, 1994)。研究这些特有植物是理解东亚植物区系发展演变的一把钥匙。特有植物的研究一直是我国植物分类学和植物区系地理学研究的重点和热点,著作论文浩如烟海 (Wu and Wu, 1998; Zhu 等, 1996; 应俊生和张玉龙, 1994; 李锡文, 1994; 王荷生和张镜里, 1994; 王荷生, 1985, 1989; 商效民, 1985; 吴征镒和王荷生, 1983; 林协, 1965)。然而,这些研究大多是对特有植物的统计,染色体、形态解剖和生物多样性方面的研究。王荷生 (1989) 应用化石资料讨论了部分中国特有属的起源。但是王荷生的讨论更多的是裸子植物的化石资料,而被子植物的特有植物化石资料应用不多。嗣后,古植物学取得了长足的进步,新的化石资料不断被发现和报道 (LePage 等, 2005; Momohara, 2005; 1994; Momohara and Saito, 2001; Zheng and Zhou, 2004; Zhou and Zheng, 2003; McClain and Manchester, 2001; Zhou 等, 2001; Liu and Basinger, 2000; Guo, 2000; 陶君容等, 2000; Saito 等, 2001, 2000; Liu 等, 1999; Sims 等, 1998; Manchester, 1999, 1998, 1994a, 1994b, 1992, 1989, 1987, 1986; Manchester 等, 1999, 1996; Manchester and Guo, 1996; Manchester and Dilcher, 1989; Zhou, 1996, 1993; Eyde, 1997; Martinetto, 1996; Herendeen 等, 1995; Graham, 1993; Xiang 等, 1993; Guo and Zhou, 1992; 张一勇, 1990; Zhilin, 1989; Wing and Hickey, 1984)。丰富的古植物学资料以及因特网的广泛应用 (如“古生物数据库” (Paleobiology Database, <http://paleodb.org>) 为深入研究东亚特有植物的地质历史提供了条件,使特有植物地史渊源的探索成为可能。查明东亚特有植物的地史渊源对于揭示东

亚特有植物的特征与性质，理解东亚植物发生和演变都有重要的意义。

本文将在总结分析已有资料的基础上，讨论东亚特有植物的地质历史，分析其特征、性质及来源，探讨他们的起源演化和东亚植物区系的发生发展的关系。本文的古植物资料来源于公开发表的论文及植物化石记录，特有植物的统计参照吴征镒（1991），吴征镒和武素功（Wu and Wu, 1998），吴征镒和丁托娅（1999），王荷生和张镜里（1994），应俊生和张玉龙（1994）。这里提到的化石主要指大化石，未经透视和扫描电镜研究的孢粉化石的引用仅做参考。

1 特有裸子植物的地质历史

1.1 银杏科的化石历史

银杏科是著名的中国特有科，该科唯一现存的银杏（*Ginkgo biloba*）仅在中国有野生居群的报道（He 等，1997）。银杏科有着十分悠久的化石历史，最早的银杏类化石可追溯至早二叠世，法国南部奥通期（Autunian）的毛状叶（*Trichopitys*）保存有完整的营养叶和雌性繁殖器官（Florin, 1949；周志炎，2003）。而银杏属（*Ginkgo*）的地质历史可远溯至约一亿八千万年前的早侏罗世（Tralau, 1968）。我国的义马银杏就是已知最古老和保存最完整的一种（周志炎，2003）。经过侏罗纪至早白垩世的繁盛期后，银杏属的种急剧减少。晚白垩世和古近纪在欧亚大陆和北美高纬度地区呈环极分布。随着温湿气候带的转移银杏植物自北向南迁徙，至晚中新世在北美绝迹；至上新世以后已不再生存于欧洲（周志炎，2003；Kovar-Eder 等，1998；Wolfe, 1987；Tralau, 1968）。我国在抚顺始新世地层中发现的铁线蕨型银杏（*Ginkgo adianodies*）是我国目前地质时代最近的银杏化石。周志炎和郑少林（Zheng and Zhou, 2004；Zhou and Zheng, 2003）在 Nature 上报道了发现于我国辽宁义县白垩纪早期的银杏化石，定名为 *Ginkgo apodes* Zheng et Zhou（Zheng and Zhou, 2004；Zhou and Zheng, 2003）。这个化石证明义马银杏通过胚珠数量减少，株柄缩短，胚珠增大，叶片裂片加宽等几个演化阶段，逐步演化成为现代银杏，现代银杏就是义马银杏的后裔（Zheng and Zhou, 2004；Zhou and Zheng, 2003）。但是在始新世以后，中国就没有发现过银杏的化石，而日本渐新世、中新世和上新世，甚至更新世早期地层中都有银杏叶化石发现（周志炎，2003；Uemura, 1997）。目前可以确认银杏是东亚就地产生，它在中国形成特有的时间是第四纪。

1.2 松科特有植物的地质历史

松科有两个特有属即银杉属（*Cathaya*）和金钱松属（*Pseudolarix*）。两者均为单种属，前者银杉（*Cathaya argyrophylla*）分布于广西、四川、贵州和湖南；后者金钱松（*Pseudolarix amabilis*）分布西起渝鄂交界的万县和利川，东至浙江的天台山南达湖南衡阳，北至河南商城（图 1）（吴征镒和丁托娅，1999；应俊生和张玉龙，1994）。而两者在第三纪均有广泛的分布。

银杉属是 1958 年才被发现和报道的单种属（Chun and Kuang, 1958）。现代银杉（*Cathaya argyrophylla*）被发现和报道之前，其实就已经有银杉化石的报道，只是化石被定为 *Piceae-polenites*（Potonié, 1931）。这种孢粉化石被以后的研究证实为银杉属的化石（Liu and Basinger, 2000）。白垩纪以前的银杉化石记录是不确定的，虽然现在还无法确定最早银杉的化石记录，现有资料表明在晚白垩世，银杉仅出现于北美和东亚的高纬度地区

(Liu and Basinger, 2000; Takahashi, 1988; Brideaux and McIntyre, 1975; Tschudy, 1970; Pierce, 1961)。而欧洲当时并没有银杉的化石记录 (Liu and Basinger, 2000)。在古近纪杉在欧洲出现 (主要在欧洲中部), 到了新近纪银杉广泛分布在亚洲、欧洲和北美。中新世晚期银杉开始在北美绝灭, 而在欧洲一直持续到更新世 (Liu and Basinger, 2000; Martin and Rouse, 1966; Mai, 1994; White 等, 1994; Gossmann, 1991; Schneider, 1981)。与此同时银杉在亚洲的记录则不断增加, Saito 等人的研究表明, 银杉从中新世以来, 广泛分布于日本, 在上新世早期繁盛, 在第四纪冰期来临之前绝灭 (Momohara, 2001; Liu and Basinger, 2000; Saito 等, 2000; Guan 等, 1989)。

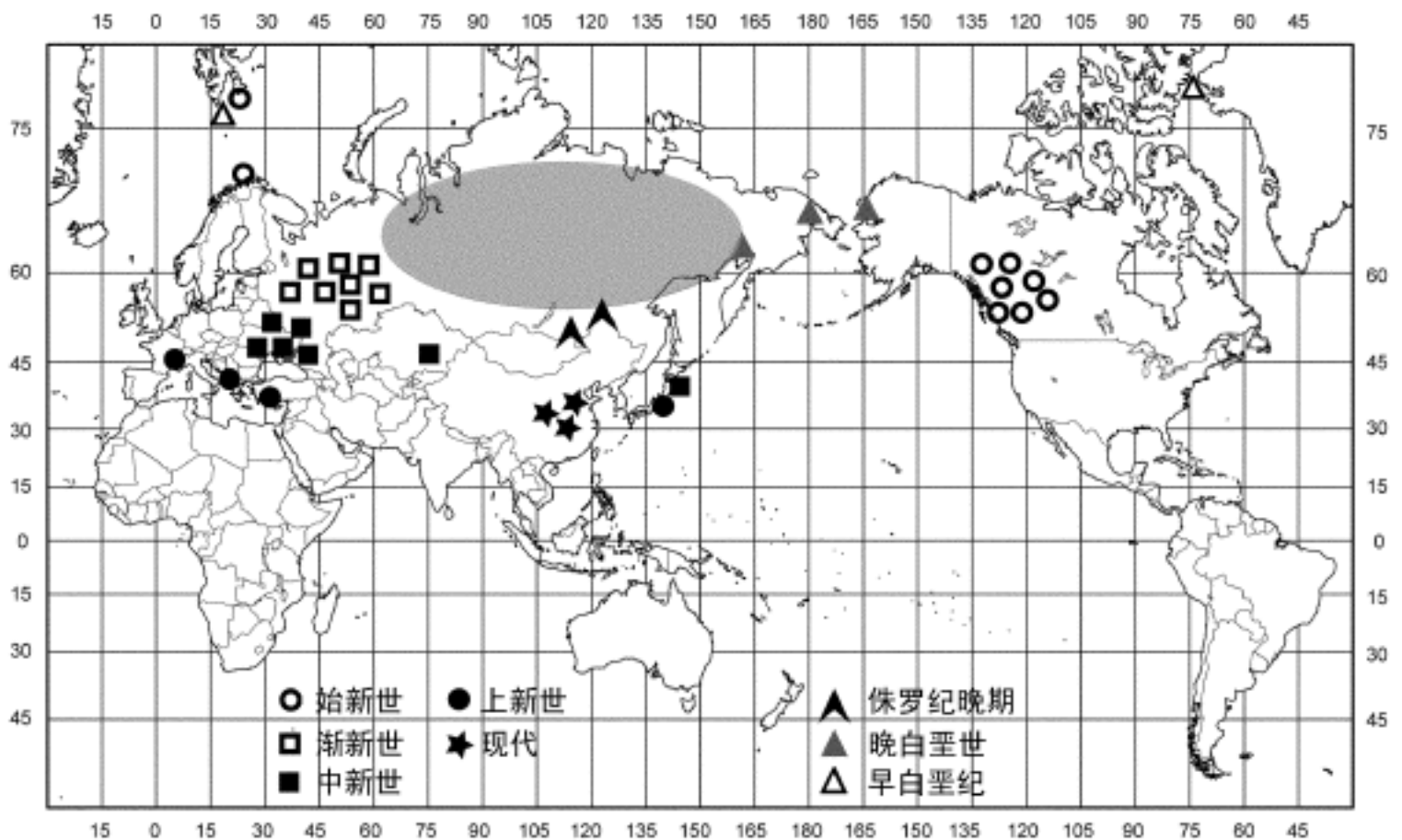


图 1 金钱松的地史分布和现代分布 (地史分布参考 LePage and Basinger, 1995, 编绘)

Fig. 1 Fossil and modern distributions of *Pseudolarix* (fossil distribution after LePage and Basinger, 1995)

金钱松属的球果、种子、叶及其花粉形态都非常特殊很容易与其它类群区分, 这为研究其化石历史奠定了很好的基础。金钱松有广泛的地史分布, 是松科中化石记录最丰富的类群, 目前已经发现和报道的化石记录就有 70 多处。它的化石历史, LePage 和 Basinger (1995, 1991) 有过深入的总结。金钱松最早的化石记录出现在侏罗纪晚期至白垩纪早期的俄罗斯东南部的 Bureya 盆地和中国东北的阜新盆地 (LePage and Basinger, 1995)。在白垩纪, 金钱松广泛分布在俄罗斯、亚洲和北美中高纬度地区, 即所谓的西伯利亚植物区, 在这个植物区的范围包括, 俄罗斯的西伯利亚、挪威的斯匹次卑尔根群岛 (Spitsbergen), 加拿大育空地区 (Yukon Territory), 阿尔伯达, 蒙古和中国的东北部。在这个植物区内还有红杉、*Athrotaxites* 等分布。到了白垩纪晚期, 金钱松的分布向北已经扩展到了北纬 70 至 80 度的地区。在早第三纪金钱松成为北极第三纪植物群的一个主要成分, 并与北极第三纪植物群中其它落叶成分混生在一起。值得注意的是金钱松在欧亚大陆的西部一直没有发现

和报道，直到渐新世晚期和中新世早期。中新世以后，金钱松在北半球的分布逐步消失，到中新世末期，在北半球大部分地区消失，上新世，日本的金钱松也全部消失，残存于现在的分布区，金钱松的地史分布和现代分布总结于图 1 (LePage and Basinger, 1995)。

对于金钱松分布区的变迁 LePage 和 Basinger (1995) 认为也有过很好的解释。LePage 和 Basinger (1995) 从金钱松最早化石发现的地区开始讨论金钱松分布区的变迁。从这一地区金钱松在晚白垩世扩展到北纬 70 至 80 度的地区，接近所谓的白令海峡走廊 (Beringian Corridor)，通过这一走廊金钱松扩展到北美，这就说金钱松在北美出现的时间晚于在亚洲出现的时间。在第三纪早期欧洲和北美动植物区系在高纬度地区通过格陵兰的图勒路线 (Thulian) 的交流完全是可行的 (Bergren and Schnitker, 1983; Thiede and Eldhom, 1983)。而欧亚大陆西部 (即现在的欧洲西部) 又没有金钱松的出现，其原因是当时 (古新世到始新世) 欧洲西北是热带和亚热带气候，阻止了金钱松的扩散。而 Turgai 海沟 (Turgai strait) 在始新世及其以前阻止了东亚和欧洲之间的区系交流，因此金钱松不能从东亚进入欧洲，银杉以及水杉都有类似的分布模式 (图 2 ~ 5)。

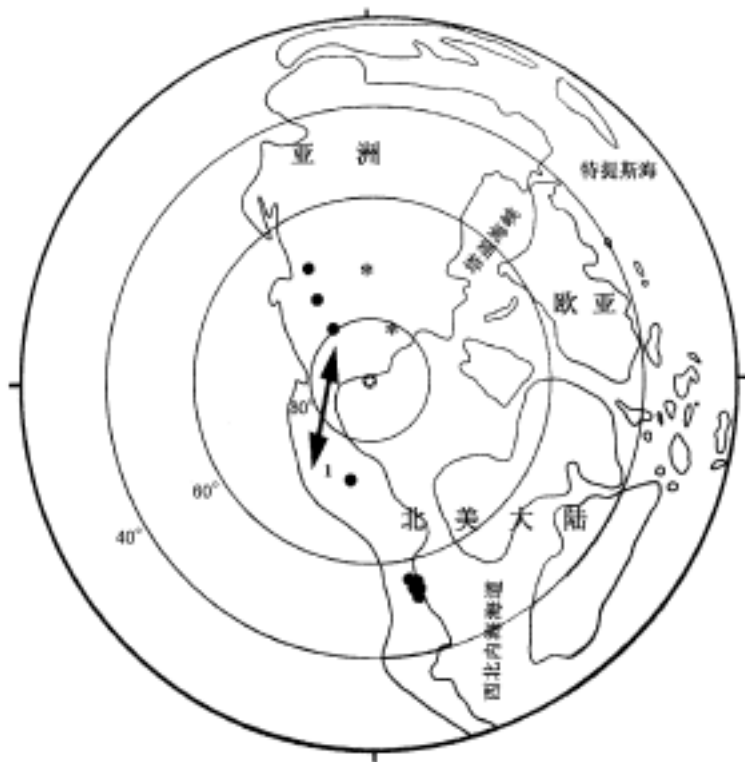


图 2 水杉在晚白垩世土伦期 (92 Ma) 的分布
(引自 LePage 等, 2005)

Fig. 2 Distribution of *Metasequoia* in late Cretaceous, Turonia (92 Ma) (after LePage *et al.*, 2005)

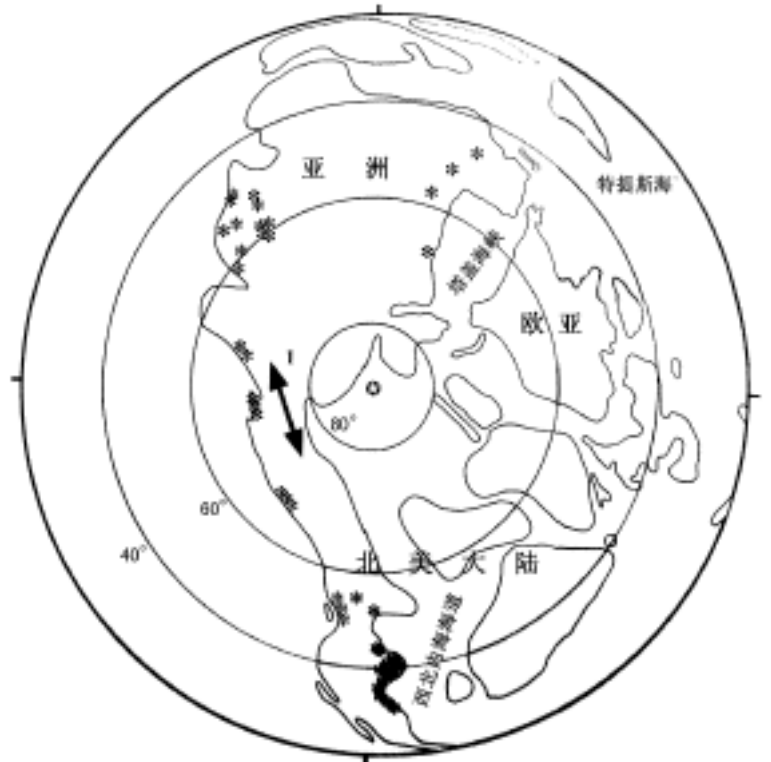


图 3 水杉在晚白垩世 Maastrichtia (71 Ma) 的分布
(引自 LePage 等, 2005)

Fig. 3 Distribution of *Metasequoia* in late Cretaceous, Maastrichtia (71 Ma) (after LePage *et al.*, 2005)

油杉 (*Keteleeria*) 是松科中一个 3 ~ 5 种的小属，分布在中国、老挝和越南 (Fu 等, 1999)，属东亚特有植物。油杉在地史中有着比现在更广阔的分布，从渐新世到中新世，油杉属在北美、欧洲都有分布，上新世在欧洲和日本的地层中也有记录 (《中国新生代植物》编写组, 1978)。根据孢粉的记录，油杉属是在更新世才在欧洲消失的。Florin (1963) 认为在古近纪早期油杉是通过白令陆桥从东亚扩散到北美。我国油杉的化石记录证实油杉最早出现于东亚，在抚顺始新世地层中有油杉果实化石的记录 (《中国新生代植物》编写组, 1978)，这是目前为止，发现最早的油杉化石记录。在我国山东著名的山旺植物群中 (中新

世), 发现的油杉果化石被定为北海油杉 (*Keteleeria ezonana*) (《中国新生代植物》编写组, 1978)。同一化石在日本北海道中新世地层也有报道 (Tanai and Suzuki, 1963)。

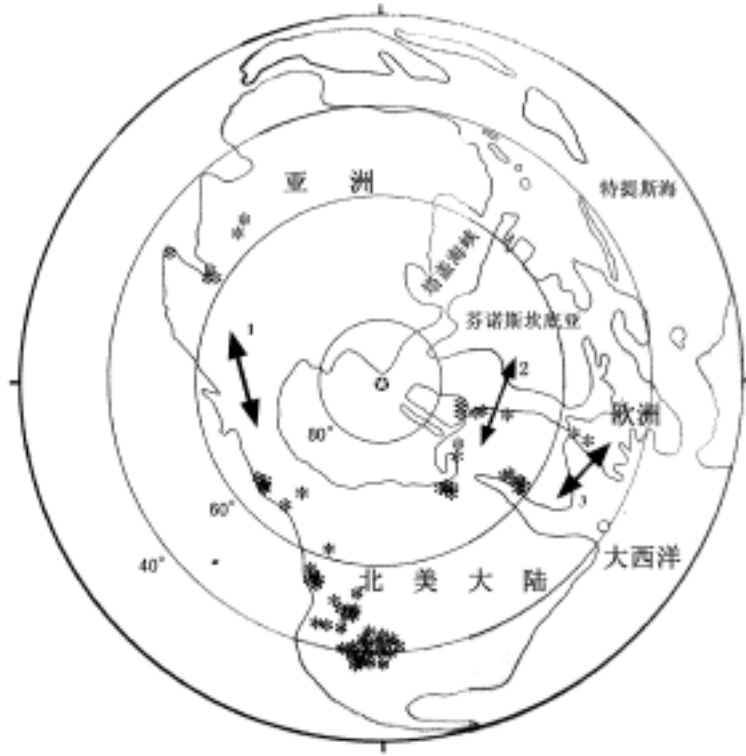


图 4 水杉在古新世 (60 Ma) 的分布 (引自 LePage 等, 2005)

Fig. 4 Distribution of *Metasequoia* in the Paleocene (60 Ma) (after LePage *et al.*, 2005)

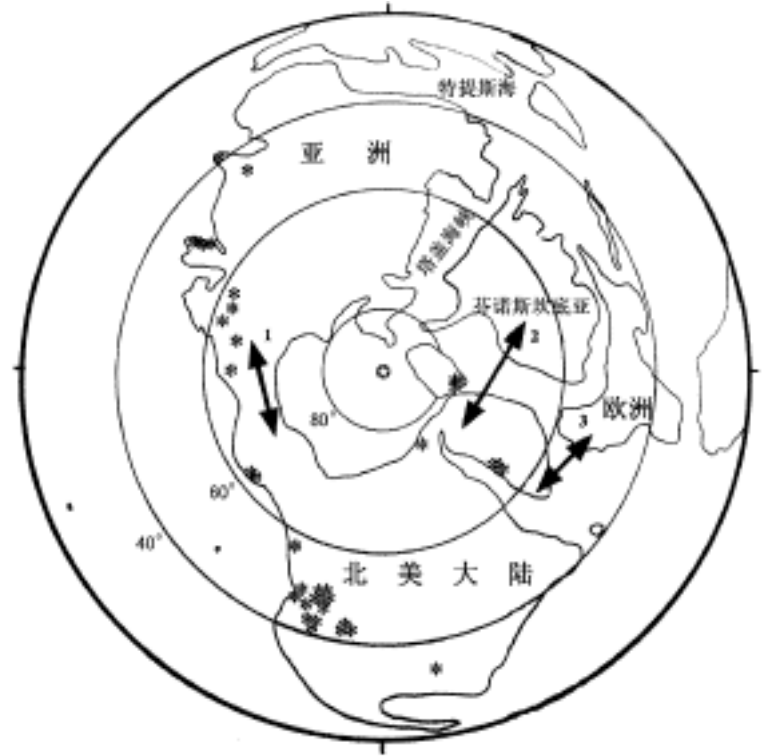


图 5 水杉在始新世中期的分布 (引自 LePage 等, 2005)

Fig. 5 Distribution of *Metasequoia* in the middle Cretaceous (45 Ma) (after LePage *et al.*, 2005)

1.3 杉科特有植物的化石历史

杉科是一个 10 属约 16 个种的小科, 东亚特有属的杉科有杉木 (*Cunninghamia*)、水松 (*Glyptostrobus*)、水杉 (*Metasequoia*) 和台湾杉 (*Taiwania*) 等 4 个特有属, 除台湾杉的化石资料较少以外, 其余都有较丰富的化石记录。

水杉是著名的活化石, 也是我国著名的特有植物。水杉属 (*Metasequoia*) 最先被发现的是化石而不是现代植物 (Hu and Chaney, 1948; Miki, 1941)。水杉的化石被广泛的发现和报道, 到目前的统计全世界水杉分布于从中生代到第四纪的 442 个化石点, 范围遍及俄罗斯和前苏联国家、格陵兰、挪威的斯匹次卑尔根群岛和北极圈、库页岛、阿拉斯加、加拿大、美国、中国、朝鲜和日本等几乎北半球中高纬度的所有地区 (LePage 等, 2005), 是名符其实的广布种。水杉对古植物学、植物生态学、植物分类学和植物地理学都有着特殊的意义, 因而吸引了大批的研究者 (LePage 等, 2005)。我国华中地区的区系因为含有水杉这一特有种而称水杉区系。同时水杉有含有如此丰富的化石资料使其成为研究我国特有植物地史渊源的最好材料。

杨洪和金建华 (2000) 总结了水杉的化石历史。最早的水杉的化石记录可能出现在赛诺曼期 (Cenomanian) (晚白垩世早期) 西伯利亚东部。白垩纪晚期迅速扩散到北美、日本、俄罗斯及我国东北部, 广泛分布于泛北极地区, 在古新世水杉成为北半球最常见的裸子植物。在渐新世水杉的分布区分别向高纬度和低纬度地区扩大, 向北到达北纬 80° 地区 (阿克塞尔·海伯格岛 (Axel Heiberg) 加拿大), 向南在中国浙江, 日本的西南部都有水杉化石的记录。渐新世在中亚的哈萨克斯坦、西西伯利亚和乌拉尔山都有水杉的化石发现,

表明水杉的分布区已经扩大到了中亚。到了中新世以后水杉的化石记录有 50 个之多，泛北极、中亚和东亚都有水杉的记录。上新世水杉的分布发生了重大的变化，水杉在整个北美消失，在欧亚除日本的中部和南部外，水杉已基本绝迹。而同一时代水杉化石在日本的中部和南部非常丰富 (Momohara, 2005)。中国在这一历史阶段也无水杉的发现，更新世水杉的化石也仅在日本有发现。

水杉的化石历史可总结为在晚白垩世出现于北半球高纬度地区，在古近纪分布区逐步扩大，在中新世初到达其最大分布，之后逐渐消退，直至今日仅存我国的中部。我国现存的水杉可以有两种解释，即在中新世时水杉就一直保留在我国的中部地区，或者是更新世以后从日本迁移而来。这两种说法目前均没有足够的化石证据，中新世以后中国没有水杉的化石有可能是古植物学工作不够充分，也有可能水杉在中新世以后在中国就没有分布。这一问题的确定，需要更多的证据，这一点可以留给以后的研究去证实。可以肯定的是，水杉最早出现在泛北极地区，中新世以后才到中国浙江和台湾等地的。现在水杉的分布区仅是现存水杉植物的一个保存地，而不是水杉植物的起源地。水杉植物之所以能够保存在现在的分布区，就是因为这一地区在第四纪，没有被大陆冰川所覆盖，是许多孑遗植物的避难所。和水杉相伴的是丰富的孑遗植物和古老的植物区系，被胡秀英称之为水杉区系 (Hu, 1980)。一种植物的传播不可能是一个独立的事件，从现代植物的观点看，笔者更倾向于水杉有可能是在中新世迁移到现在的分布地以后就一直留在这一地区的观点，水杉的化石历史也表明北极第三纪植物区系是东亚植物区系的成分的来源之一。

杉木属 (*Cunninghamia*) 是中国杉科的特有属，分布于江苏、浙江、福建、台湾、四川、广东、广西和云南的亚热带常绿阔叶林中。杉木属的化石历史 Florin (1963) 和应俊生和张玉龙 (1994) 等的研究都有提及。Florin (1963) 认为杉木最早的化石记录是于日本白垩纪地层。但是 Meyer 和 Manchester (1997) 等认为杉木属最早最可靠的化石应出现于始新世。从始新世到中新世北美西北部有杉木球果、种子和叶化石的报道。欧洲第三纪也有杉木属的化石记录 (Mai, 1994; Manchester, 1999)。日本杉木的化石是出现于始新世直到第四纪初 (Manchester, 1999; Horiuchi, 1996; Momohara, 1994; Matsuo, 1967)，我国至今未见杉木化石的报道。

水松属 (*Glyptostrobus*) 仅分布于广东、福建和云南的屏边和金平等地纬度 $22^{\circ} \sim 26^{\circ}$ 的地区。现在水松的分布地没有其化石记录。水松的化石历史和水杉和杉木都非常相似。从古新世到始新世在美国洛基山脉地区 (Rocky Mountains) 都有水松的分布 (Manchester, 1999; Hoffman, 1996; Brown, 1962)。在中新世美国西部的爱达荷 (Idaho)、俄勒冈 (Oregon) 和华盛顿 (Washington) 也有水松的分布 (Manchester, 1999; Fields, 1996; Chaney and Axelord, 1959; Brown, 1936)。从古新世到上新世水松在欧洲有分布 (Marinetta, 1998; Mai, 1994; Boulter and Kvacek, 1989)，在渐新世到中新世在西伯利亚和哈萨克斯坦有水松的分布 (Florin, 1963)，水松在亚洲的记录出现在日本，日本始新世到上新世地层中发现过带有球果的小枝的水松化石 (Manchester, 1999; Mastsumoto 等, 1997; Tanai, 1961)。北美的水松化石记录止于中新世；欧洲和日本的水松化石延续到上新世。Florin (1963) 认为水松曾有过 3 个地理分布中心，一个在北美西部，一个在欧洲大陆，另一个在东亚；水松可能在白垩纪晚期起源于北美西部，通过白令海峡迁移至东亚。

台湾杉 (*Taiwania*) 仅有 2 种分布在云南、西藏和台湾, 在缅甸北部也有分布, 属东亚特有植物。台湾杉的化石记录不多, 据 Florin (1963) 的报道台湾杉在古新世或者是渐新世出现在挪威斯匹次卑尔根群岛 (Spitsbergen) 的西北部, 渐新世出现在俄罗斯的乌赫塔 (Ukraine), 上新世出现在日本的中部。台湾杉的化石分布比现在分布要广得多。

1.4 柏科特有植物化石历史

福建柏 (*Fokienia*) 是东亚特有的单种属, 分布在福建、浙江和云南, 境外的越南老挝和泰国都有分布。郭双兴等 (1984) 报道了产于新疆阿尔泰古新世地层一种鉴定为 *Ditaxocladus* 的化石和福建柏非常相似, 这是福建柏近缘化石的报道。其后美国怀俄明州、加拿大的萨斯克彻温省 (Saskatchewan)、阿尔伯达省 (Alberta) 的古新世地层也有福建柏球果化石的报道 (McIver and Basinger, 1990; McIver, 1992)。郭双兴和张光富 (2002) 还报道了产于吉林龙井渐新世植物群的福建柏化石。福建柏有限的化石记录似乎也标明福建柏和其它特有的裸子植物有非常相似的化石记录, 即在白垩纪晚期到中新世以前广泛分布于北半球。

1.5 三尖杉科的化石历史

三尖杉科 (Cephalotaxaceae) 是吴征镒确定的 30 个东亚特有科之一 (Wu and Wu, 1998), 这是一个 2 属 12 种 (包括 *Amentotaxus*) 的小科, 其分布从喜马拉雅到我国台湾, 朝鲜、日本, 最南分布可达马来西亚的槟榔屿都有分布。在地史上三尖杉科有比现在更广泛的分布, 中新世在美国西部的华盛顿和俄勒冈州, 西里西亚 (Silesia) 和日本都有三尖杉属 (*Cephalotaxus*) 的化石; 上新世美国的加利福尼亚, 德国西部, 比利时和日本的岛屿也有三尖杉属的分布。此外, 英国中侏罗统中发现的化石属 *Thomasiocladus* 被认为和三尖杉属有最近的亲缘关系。瑞典和格陵兰东部早侏罗统中发现的小枝的化石也认为和三尖杉属有亲缘关系, 这暗示了三尖杉科在欧洲西北部起源以及第三纪在北半球中纬度地区的广泛分布 (Florin, 1963)。

2 被子植物特有类群的化石历史

被子植物是现代区系的主要成分, 也是植物区系地理学研究的主要对象, 被子植物特有类群化石历史的研究更能揭示本研究的核心。被子植物丰富的化石记录为我们的研究提供了基础。

2.1 杜仲科的化石历史

杜仲科 (Eucommiaceae) 是中国特有科之一。杜仲的果实非常特殊, 容易被识别和鉴定。对杜仲的化石历史有过许多研究 (Guo, 2000, 1979; 耿宝印和 Manchester, 1999; Manchester, 1999; Call and Dilcher, 1997; Magallon-Puebla and Cevallos-Ferriz, 1994; Huzio-ka, 1961), 最为详细的当数郭双兴 (Guo, 2000) 的研究。郭双兴统计了全世界 63 个产地, 涉及 18 个分类群的杜仲化石 (Guo, 2000)。古新世以前并无可靠的杜仲大化石的记录, 产于我国东部古新世地层鉴定为: *Eucommiaceoi-pollites ecommides* 的孢粉化石被认为是最早的杜仲化石记录 (Guo, 2000)。然而未经过透射和扫描电镜深入研究的孢粉化石是很难确定与其现代类群的亲缘关系。北半球杜仲始新世的化石记录是非常丰富的。耿宝印和 Manchester (1999) 报道了产于我国抚顺始新世的杜仲果的化石, 郭双兴 (1979) 报道了产于广东三水盆地的始新世地层的杜仲完整的果化石, 这是我国目前最早记录的杜仲的大化

石，也是纬度最南的杜仲化石。郭双兴在其研究中特别提到在三水盆地始新世与杜仲相伴的化石都是如今亚热带常绿阔叶林中主要分子。与此同时日本始新世地层也有杜仲化石，特别值得一提的是在日本始新世与杜仲化石相伴的有银杏、水杉、水松等特有植物 (Huzioka, 1961)。始新世杜仲在美国华盛顿、阿拉斯加也有化石的记录 (Guo, 2000; Manchester, 1999; Call and Dilcher, 1997)。渐新世杜仲继续出现在美国，同时西伯利亚也有杜仲化石的记录 (Guo, 2000; Manchester, 1999)。特别值得一提的是此时杜仲的分布到达了墨西哥的南部 (Manchester, 1999; Magallon-Puebla and Cevallos-Ferriz, 1994)；中新世达到了它最大的分布范围，几乎遍及整个北半球；到了新近纪，杜仲的分布开始萎缩，上新世在日本绝灭 (Momohara, 1994)，在西伯利亚和欧洲还有分布，在更新世欧洲的意大利和德国还有杜仲的化石发现 (Manchester, 1999; Guo, 2000)。

杜仲现有的化石历史，很难说明杜仲起源于何地，目前杜仲的化石记录可以说明，杜仲在始新世同时出现在中国、日本和美国，在渐新世其分布区逐渐扩大，曾到达墨西哥南部，同时也到达欧洲，在中新世在北半球广泛分布，在上新世分布区逐步缩小，并在北美消失，但在欧洲还有分布，第四纪冰川以后杜仲从欧洲也消失，仅保留在我国的华中一带 (图 6)。

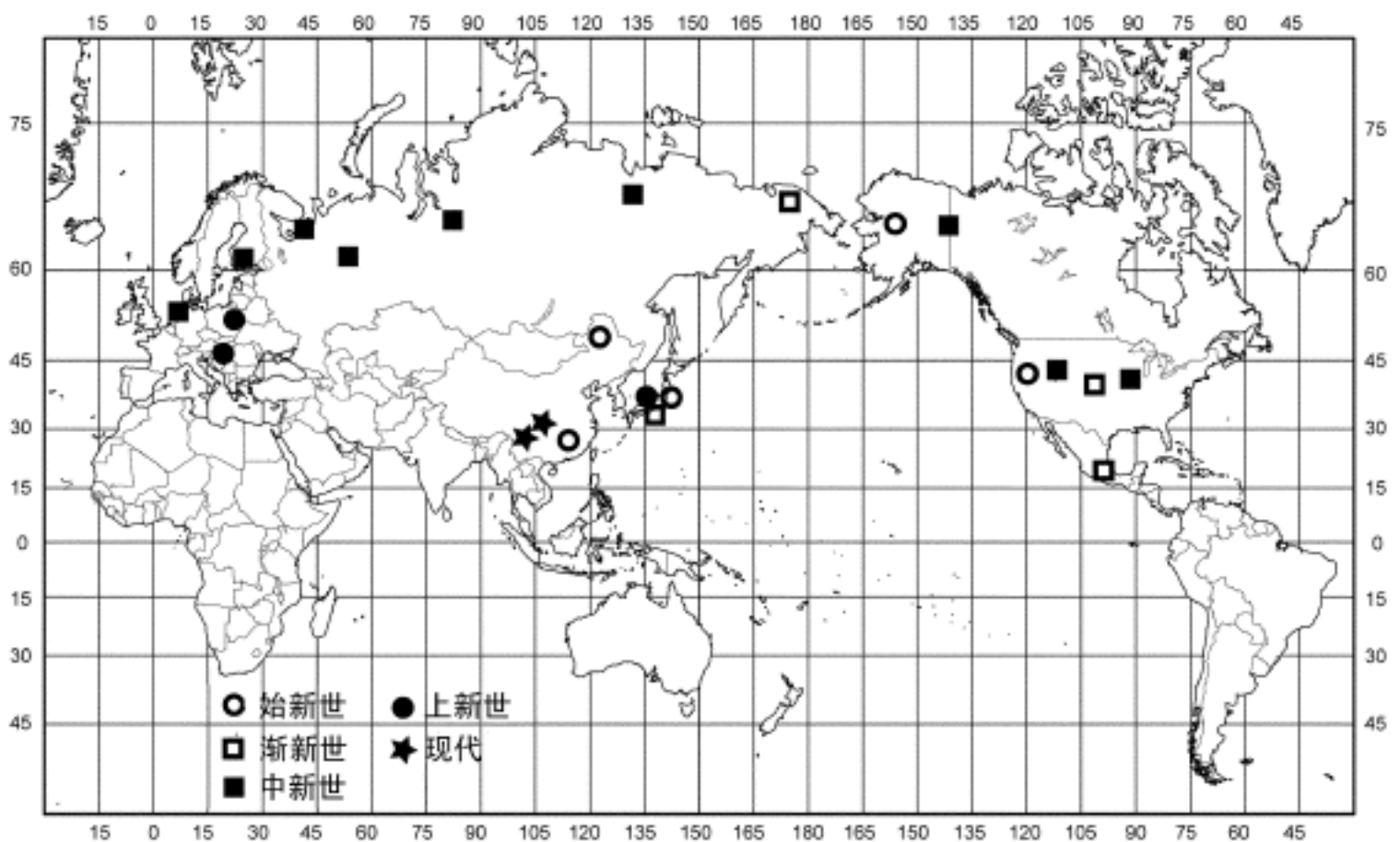


图 6 杜仲科的地史和现代分布

Fig. 6 Fossil and modern distributions of Eucommiaceae

2.2 蓝果树科 (Nyssaceae) 的化石历史

广义的蓝果树科 (Nyssaceae) 是一个包含珙桐 (*Davidia*)、紫树 (*Nyssa*) 和喜树 (*Camptotheca*) 等 3 属 8 种的一个小科。在我国通常将珙桐处理为独立的科 (Davidiaceae)。18s rDNA, *rbcL* 和 *atpB* 三个基因片段研究的结果支持，将珙桐、紫树和喜树属做为一个科处理 (Soltis 等, 2000)。

蓝果树科有着丰富但是又极其令人困惑的化石纪录。这些植物的许多叶和果化石都分别被鉴定为不同的科和属 (Manchester, 2002; Eyde, 1997; Eyde and Xiang, 1990)。Manchester 等 (1999) 分析整理了 *Amersinia* 和 *Beringiaphyllum* 两个化石属。*Amersinia* 代表的是一些花序和果实的化石, 而 *Beringiaphyllum* 则是一类原来被称为英叶 (*Beriangiaphyllum*) 的叶化石。Manchester 等深入研究后发现, *Amersinia* 和 *Beringiaphyllum* 实际上是同一类化石, 虽然至今没有发现果实和花连在一起的材料, 但是有充足的证据表明两者属于同一个生物属。进一步的研究表明无论是 *Amersinia* 还是 *Beringiaphyllum* 都不等于任何一个现代属, 而是介乎与珙桐和喜树之间, 更靠近珙桐的一种植物, 因此 Manchester 等 (1999) 建立了两个新属来命名二者。*Amersinia* 和 *Beringiaphyllum* 可以肯定属于广义的蓝果树科, 和珙桐有最密切的亲缘关系。我们虽不能说他们是珙桐的祖先, 但是他们的化石历史也可以是珙桐化石历史的一种反映。

这类植物主要出现在古新世分布于美国的蒙大那州 (Montana)、怀俄明州 (Wyoming)、俄罗斯的 Zeja-Bureja 盆地、加拿大的阿尔伯达州、俄罗斯东北部的 Rarytkin Ridge 和我国东北的乌云。这类植物在欧洲没有分布, 在北美和中国也仅仅出现于古新世地层, 曾被认为是古新世的特征植物 (Hickey, 1980)。更多的地层学意义不是本文的任务, 我们更关心的这种分布在植物地理学中的意义。这种分布似乎表明蓝果树科有着一个北极第三纪的亲缘。

2.3 连香树科的化石历史

连香树科 (Cercidiphyllaceae) 仅有连香树 1 种, 间断分布于中国和日本。连香树科是东亚特有科, 而且也是水杉植物区系的特征成分之一, 研究它的化石历史, 有助于揭示东亚植物区系的起源和演化。

连香树科有很好的化石记录, 它的化石历史可以追溯到白垩纪晚期。连香树科植物从白垩纪晚期到第三纪, 广泛分布于北美、欧洲和亚洲 (Manchester, 1999; Crane, 1984; Crane and Stockey, 1985 a, b; Tanai, 1992; Jahnichen 等, 1980)。它们作为一种先锋树种, 在洪水冲击过的漫滩地首先生长 (Crane, 1985)。但是当时的连香树科的叶化石分类和鉴定十分混乱, 许多和连香树没有亲缘关系的化石被鉴定为连香树 (Crane, 1984), 而有些和连香树科有亲缘关系的化石被鉴定为似水青树属 (化石属 *Trochodendroides*) 和似喜树属 (*Nyssidium*)。以后的研究发现 *Trochodendroides* 和 *Nyssidium* 实际上是同一种植物, 并且和连香树属关系非常靠近, 是连香树属科的代表 (Crane, 1985)。而 Crane 等 (Crane and Stockey, 1985a; Crane, 1984) 研究了发现于加拿大的晚古新世的叶、小枝、种子及花序的化石建立一个新属—*Joffrea*, 认为这个新属和连香树科有最近的亲缘关系, 特别是雌性繁殖器官和现代连香树属十分一致, *Joffrea* 就是连香树属的代表。

连香树科的化石历史可以总结如下: 在白垩纪晚期在北美有分布 (Brown, 1962), 古新世在加拿大 (Crane and Stockey, 1985a)、中国新疆 (郭双兴等, 1984)、英国 (Crane, 1985) 和欧洲其它地区有分布 (Manchester, 1999; Meyer and Manchester, 1997)。在渐新世在美国和欧洲中部有分布 (Manchester, 1999; Kovar-Eder 等, 1998; Jahnichen 等, 1980)。在中新世连香树在俄罗斯的堪察加半岛 Kamchatka 东部有分布 (Chelebaeva, 1978; Manchester, 1999)。连香树科的现代和化石分布总结于图 7。

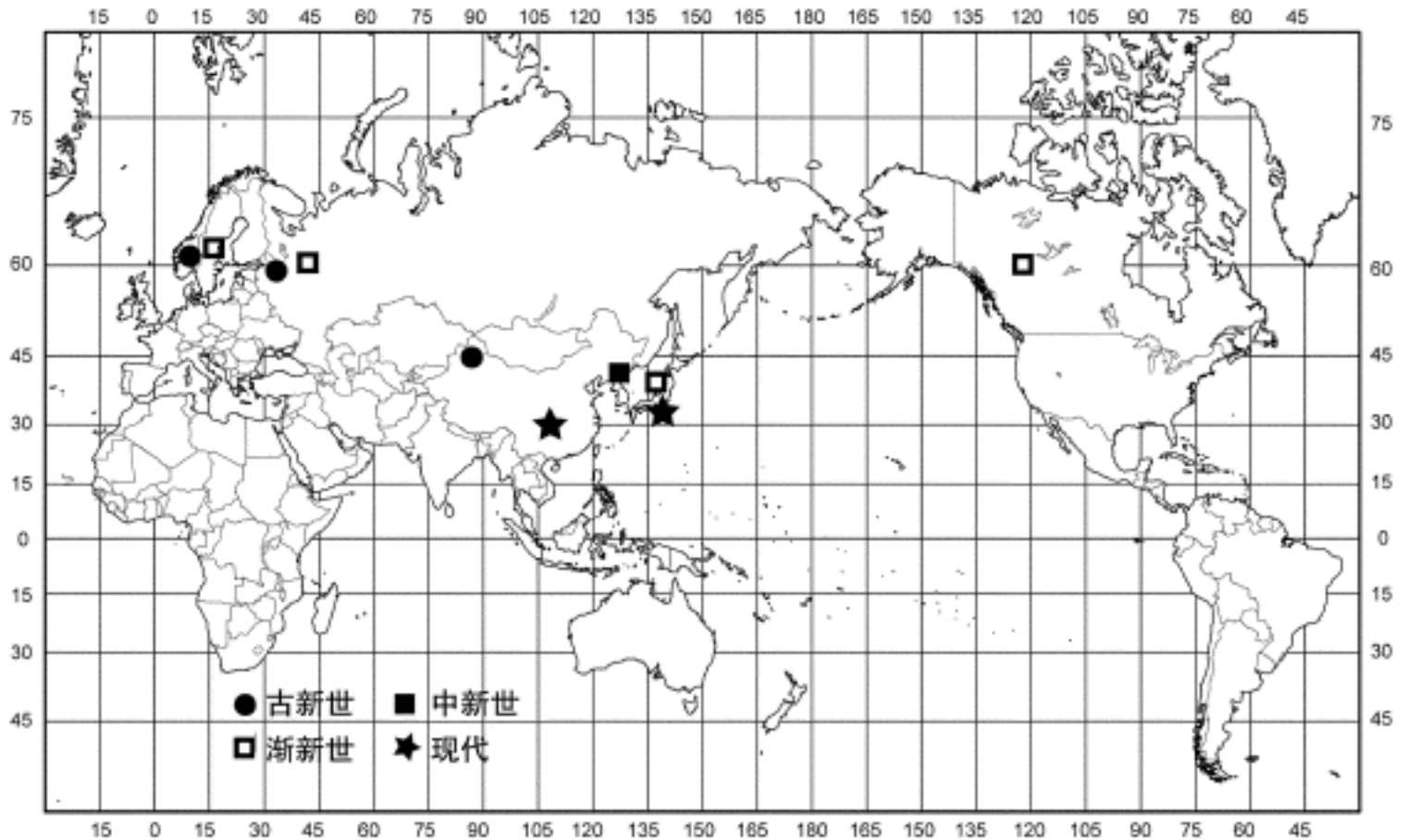


图7 连香树科的地史分布和现代分布

Fig. 7 Fossil and modern distribution of Cercidiphyllaceae

2.4 香果树属的化石

香果树属 (*Emmenopterys*) 是茜草科的一个寡种属，是很好的庭园植物。该属一种分布于我国的西部和东部，另一种分布于缅甸和泰国。香果树属的花序、果实和种子的化石在美国俄勒冈始新世地层被发现 (Manchester, 1999, 1994b)，在我国或东亚其它地区还没有该属的化石记录。

2.5 金缕梅科化石

金缕梅科 (Hamamelidaceae) 现代有 100 多种分属 30 个属 4 个亚科，分布于新旧世界但是以东亚的亚热带和暖温带地区最为丰富 (Cronquist, 1981)。金缕梅科既是系统研究的一个关键类群，又是东亚植物区系的特征类群。金缕梅科在新旧世界第三纪都有十分丰富的化石记录 (Zhou 等, 2001; 王希蕻和李浩敏, 2000; Ferguson, 1989, 1971; Tiffney, 1986; WG CPC, 1978; Christensen, 1976; Knobloch and Kvacek, 1976; Tanai, 1992; Wolfe, 1973; Mai, 1968; Chandler, 1961)，白垩纪的化石记录相对较少 (Friis, 1985 a, b; Friis and Crane, 1989; Friis and Endress, 1990; Hu and Chaney, 1940)。金缕梅科中有中国特有属 6 个，有化石记录的有马蹄荷属 (*Exbucklandia*)、牛鼻栓属 (*Fortunearia*)、银缕梅属 (*Shaniodendron*) 和山白树属 (*Sinwilsonia*)。我国云南开远小龙潭中新世地层也有马蹄荷属化石的报道 (WG CPC, 1978)。而马蹄荷属的叶化石和花序的化石在美国爱达荷州中新世地层也有发现 (Manchester, 1999; Laxhanpal, 1958; Brown, 1946)。美国俄勒冈州始新世地层发现的包含种子的果序化石和现代的牛鼻栓属和山白树属非常接近 (Manchester, 1994b)。牛鼻栓属在日本新近纪有化石记录 (Momohara and Saito, 2001; Ozaki, 1991; Mo-

mohara, 1994)。银缕梅属是 1992 年才建立的新属, 目前就一种, 分布于我国华东地区 (Deng 等, 1992)。1940 年 Chaney 和胡先 将一种产于山东山旺中新世地层的一种金缕梅科植物定为 *Fothergilla viburnifolia* (Chaney and Hu, 1940)。*Fothergilla* 是分布于北美的金缕梅科的一个化石属。山旺的这一化石是否属于 *Fothergilla*, 我国古植物学家一直心存疑意 (Wang and Li, 2000)。1992 年邓懋彬等 (Deng 等, 1992) 建立了银缕梅 *Shaniodendron* 属后, 王希堇和李浩敏 (2000) 重新研究了被定为 *Fothergilla viburnifolia* 化石, 经过与银缕梅及其它金缕梅科的叶结构对比, 确定 “*Fothergilla viburnifolia*” 其实就是银缕梅属的植物并将化石订正为: *Shaniodendron viburnifolia* (Chaney et Hu) Wang et Li。这一发现证实银缕梅至少在中新世就分布在我国华东地区。

研究金缕梅科化石除特有属的化石记录外特别值得一提的系东亚或特有特征类群的蕈树属 (*Altingia*) 和蜡瓣花属 (*Corylopsis*)。最早的蕈树属的化石发现于美国新泽西白垩纪土伦期 (Zhou 等, 2001)。这是一些果序、种子及花粉 (留在柱头上) 的化石, 经过分支分析及综合特征的分析, 这些化石的特征可归为蕈树亚科 (*Altingioides*), 在此亚科中这些化石不能归入任何一个现代属, 因而订为新属小蕈树属 (*Microaltingia*)。小蕈树属和蕈树属最为相似, 可以认为是蕈树属的祖先 (Zhou 等, 2001)。蕈树属目前我国还没有化石记录。蜡瓣花属在欧洲第三纪和美国田纳西州始新始地层都有大量的种子化石被发现 (Tralau, 1963; Grote, 1989; Manchester, 1999), 而中国蜡瓣花属的化石记录也是不清楚的。

综上所述可以对金缕梅科中国或东亚特有属的化石记录总结如下: 山白树属、马蹄荷属等中国特有属在第三纪在美国就有分布, 牛鼻栓属在北美和东亚有分布第三纪都有分布, 山白树属在中国无化石记录, 而马蹄荷属、银缕梅在中国中新世地层中有化石记录。东亚特征的蕈树属和东亚特有的蜡瓣花属在第三纪以前在美国和欧洲都有分布, 而在中国的化石记录还不清楚。可以认为他们形成特有的时间至少是在中新世以后。

2.6 金钱槭属的化石历史

金钱槭属 (*Dipteronia*) 是槭树科的一个寡种中国特有属, 仅 2 种, 分布于我国西南、西北及华中地区。金钱槭属在北美自古新世起就有的化石记录, 直到渐新世早期金钱槭属的化石记录在北美消失 (McClain and Manchester, 2001; Manchester, 1999; Wehr, 1995)。在我国抚顺晚始新世地层也有金钱槭属的化石记录 (WGCP, 1978; Manchester, 1999), 这也表明金钱槭属在始新世曾广泛分布于中国及北美而后在北美消失, 仅保存于东亚。

2.7 大血藤科的化石历史

大血藤科 (*Sargentodoxaceae*) 是东亚特有科之一, 它是一个单属科仅大血藤属 1 属 1 种, 分布于我国中南部至东部, 长江以南, 南岭以北至滇东南。Tiffney (1993) 报道了中新世的种子化石, 类似的种子化石 Manchester 在美国俄勒冈州始新世地层也曾发现, Manchester 将这类种子化石鉴定为 *Bumelia* (Manchester, 1977, 1999)。后来的研究发现这些种子化石和大血藤科的种子化石非常接近, 无疑应该归入大血藤科, Manchester 将这些种子化石重新组合为 *Sargentodoxa globosa*。大血藤科的化石在法国阿尔萨斯中新世晚期到上新世的地层中也有发现 (Geissert 等, 1990)。中新世日本中部也有该科的化石记录 (Momo-hara and Saito, 2001) 这表明始新世大血藤科在北美有分布, 新近纪在欧洲和东亚有分布。中国目前尚无大血藤科的化石记录。

2.8 瘦椒树属（银鹊树属）的化石历史

瘦椒树属也称银鹊树属 (*Tapiscia*) 是瘦椒树科 Tapisciaceae (狭义) (或省沽油科 (Staphyleaceae)) 的一个寡种属, 现仅存两种分布于我国西南部和中部 (吴征镒, 1991)。在地史上瘦椒树属最早的种子化石是 Mai (1980) 在德国始新世地层发现的。以后 Mai 重新研究了著名的伦敦粘土始新世植物群也发现的种子化石, 订正了欧洲发现的瘦椒树属化石, 确定欧洲瘦椒树属的化石为 5 个种 (Mai, 1980)。Manchester (1988) 也报道了发现于美国俄勒冈始新世地层的瘦椒树属的果实和种子化石。在始新世以后的北美和欧洲的地层中都没有瘦椒树属的化石记录。我国山旺中新世植物群也有瘦椒树属叶化石的报道 (WG CPC, 1978)。对瘦椒树属的化石历史 Manchester (1988) 有过这样的解释, 他认为瘦椒树属是古近纪北半球广泛分布的成分, 渐新世以后全球气候变冷, 瘦椒树属在欧洲和北美消失, 瘦椒树属仅在中国得以保存。

2.9 滇桐属的化石记录

滇桐属 (*Craigia*) 是梧桐科 (有的系统放在椴树科) 的一个单种属, 滇桐 (*Craigia yunnanensis*) 仅发现于西藏墨脱和云南东南部。滇桐的化石曾被错误订为栲树属 (*Koelreuteria*) 及化石属 *Pteleaecarpum* (Manchester, 1999)。滇桐属的化石在北美、亚洲和欧洲在始新世和渐新世都有化石记录, 北美的化石记录止于古近纪, 在中新世和上新世在欧洲和亚洲滇桐仍然有化石记录 (Manchester, 1999)。这一记录说明滇桐属在古近纪广泛分布于北半球, 新近纪在北美首先消失, 上新世以后又在欧洲消失, 仅在中国有保存。这个记录很难说明滇桐属起源于何处, 但是它们在亚洲的化石记录是和在世界其它地区的记录是几乎一致的。西藏墨脱和云南东南部无疑是滇桐的现代保存中心。

2.10 化香属的化石历史

化香属 (*Platycarya*) 是胡桃科的寡种属, 产我国长江沿岸各省和以南地区, 日本也有分布, 其性质属东亚特有。胡桃科的化石历史 Manchester (1991, 1989, 1987, 1979) 有非常深入的研究。化香属最早的化石见于德国古新世地层 (Mai, 1987)。但是, 可靠的记录发现于英国、美国达科他州、怀俄明州始新世地层 (Manchester, 1999, 1987; Wing and Hickey, 1984)。渐新世法国里昂和美国俄勒冈州仍然有化香属的分布 (Manchester, 1987)。而在从渐新世到上新世在欧洲和亚洲都有化香属的化石记录 (Budantsev, 1994 a, b)。Manchester (1999) 认为化香属在古新世晚期到始新世早期跨大西洋到达亚洲的。

2.11 鞘柄木属的化石历史

鞘柄木属 (*Toricellia*) 是鞘柄木科唯一的属, 总共仅有 3 个种, 分布于印度北部和我国西南部, 其分布区类型属于中国 - 喜马拉雅分布类型 (吴征镒, 1991)。鞘柄木属可以认为是东亚特有的一个代表。鞘柄木属最早的化石在欧洲和北美始新世的地层被发现。到中新世在欧洲仍有分布, 现在仅存于东亚 (Manchester, 1999)。Manchester (1999) 认为鞘柄木属在始新世跨越了北大西洋到达了亚洲。

2.12 昆栏树科的化石历史

昆栏树科 (Tetracentraceae) 仅 1 属 1 种, 分布于我国台湾、日本和朝鲜, 是东亚特有科。昆栏树科最早的化石产于我国东北古新世的乌云组 (陶君容和熊宪政, 1986)。美国华盛顿州始新世地层发现了昆栏树科的果序化石 (Wehr, 1995), 到了中新世昆栏树科的

化石记录增多, 美国的爱达荷州和俄勒冈州, 堪察加半岛和日本的地层都有昆栏树的化石被发现和报道 (Fields, 1996; Manchester 等, 1991; Ozaki, 1991; Chelebaeva and Chigayeva, 1988)。

3 讨论

3.1 对东亚植物区系来源的启示

对于东亚植物区系的来源, 有过很多的讨论, 吴征镒认为东亚植物区系是一个五方杂处, 新老并存的植物区系。汤彦承和李良千 (1996) 通过对省沽油科 (Staphyleaceae)、蓟叶参科 (Morinaceae) 和忍冬科 (Caprifoliaceae) 的地理分析认为: 北方第三纪、古特地斯和北热带是东亚植物被子植物区系的 3 个第三纪源头。孙航 (2002 a, b) 认为北极 - 第三纪成分和古地中海成分是东亚植物区系的两个重要来源。我们试图从特征植物的地质历史上为探索东亚植物区系的来源提供线索。

从以上有的化石资料可以看出, 特有植物从来源上大致可以总结为以下 4 类: 1) 最早出现于北半球高纬度地区, 以后逐步向中低纬度地区扩散最后进入我国而成为特有植物的, 大部分裸子植物如银杉属、金钱松属、水杉属等都属于这类, 以及被子植物的蓝果树科以及连香树科都属于这一类。(本文北极 - 第三纪的概念是以 Mai (1991) 修定的北极 - 第三纪的概念为准, 相当于塔赫他间的北方第三纪 (Takhtajan, 1969))。2) 在当时有广泛的分布, 最老的化石发现于中国或者是东亚本地并一直在这一地区有分布, 银杏科、杜仲科、昆栏树科和金钱槭属等属于这一类。3) 最早的化石在晚白垩纪或第三纪出现于北半球中纬度地区, 在中新世或上新世以后逐步成为东亚特有种的, 大部分特有的被子植物及少部分的裸子植物如油杉属、三尖杉属、蕈树属、腊瓣花属、大血藤属、瘦椒树属、滇桐属和化香属等属于这一类。这一范围基本上就是北热带植物群 (Boreotropical province) 的范围 (图 5)。而这些成分也基本上是北热带植物群的成分 (Manchester, 1999)。4) 化石资料太少, 现在还不能做出判断的, 如鞘柄木属和香果树属等。能够确定来源的三类化石, 其实代表了东亚植物区系可能的 3 种来源及北极 - 第三纪来源, 就地起源以及北热带来源。结合汤彦承和李良迁 (1996) 和孙航 (2002 a, b) 的推论, 可以认为: 北极 - 第三纪、北热带、就地起源是东亚植物区系的来源之一。

3.2 对东亚植物区系形成时间的启示

东亚植物区系中有着丰富的特有成分, 共有特有科 29 个, 特有属 269 个 (Wu and Wu, 1998)。特有成分是区系分区的重要标志。不同等级的特有成分, 是不同等级植物区系的划分依据。东亚植物区中存在的 29 个特有科是吴征镒和武素功 (1998) 提升东亚植物区的重要依据。那么这些特有成分, 形成特有的时间就应该成为指示东亚植物区系形成的时间。以上特有类群的化石历史表明大多数特有类群是上新世末及第四纪初, 在此这前他们都有着更广泛的分布。因此, 东亚植物区系形成的时间是在上新世末至第四纪初。

这个时间也是和地质事件相吻合的。白垩纪晚期是被子植物大发展的时期, 许多被子植物的科、属已经出现, 这个时期各大陆之间的位置比现在要靠近的多, 并且没有高大的山脉, 气候较为均一, 按照 Morley (2003) 的划分, 在白垩纪晚期全球北方热带植物区 (Boreotropical province)、正型粉植物区 (Normapollis province)、棕榈植物区 (Palmae prov-

ince) 和南方高热植物区 (Southern megathermal province) 等 4 个植物区。大多数植物的分布比现在要广阔的多, 东亚当时主体上处于北方热带区 (图 8)。

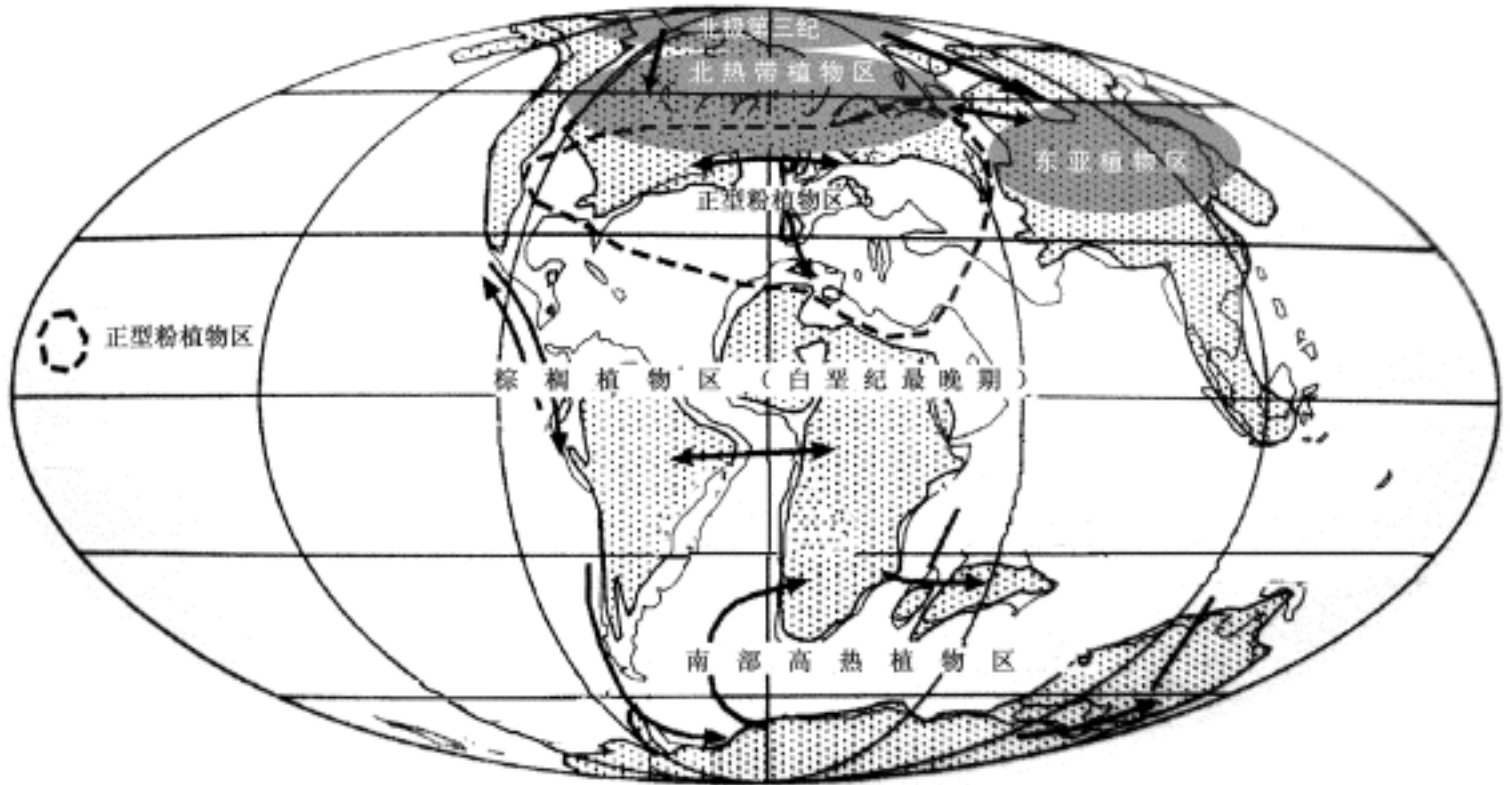


图 8 晚白垩纪, 土伦期 (Turonian) 的古大陆、古植物分布图及东亚植物区来源 (古地理图引自 Morley, 2003)

Fig. 8 Late Cretaceous, Turonian plate tectonic reconstruction and palaeogeography (palaeogeographical map after Morley, 2003)

进入古新世以后, 各大陆之间的位置进一步扩大, 但是各大陆之间植物区系的交流还有北美与欧洲、欧洲与非洲、北美与南美、南美与非洲、南美与东部冈瓦纳和非洲与印度 6 条主要的通道 (Morley, 2003)。始新世是对被子植物分布、分化有重大影响的时期 (Manchester, 1987)。在这一时期印度板块靠近欧亚板块引起了古地中海的退却, 冈瓦纳大陆的成分得以和东亚植物区系进行交流, 古地中海的退却引起了古地中海成分的分化, 一部分古地中海成分进入东亚植物区, 变成这个植物区系的一部分 (孙航, 2002a)。在古近纪, 中国大陆有一条明显的干旱带 (李浩敏和陈其, 2002; Sun and Wang, 2005), 整个北半球仍为行星风系控制 (Sun and Wang, 2005; 周庭儒, 1984)。现在的北美大陆和欧亚大陆的植物区系还能跨越北大西洋进行交流 (Tiffney, 1985)。中新世海陆位置 and 现代接近, 这时喜马拉雅开始隆起和抬升, 东亚季风气候的建立, 我国的干旱带退缩于西北部地区, 东亚的气候又有了较大的分异 (Sun and Wang, 2005)。此时, 欧亚和北美之间的植物区系通过白令陆桥还有交流。上新世喜马拉雅进一步剧烈抬升, 全球地貌和现代已经非常接近, 植物区系间的交流也接近现代, 特有植物具备了形成的地质地理条件。第四纪全球性的大陆冰川对植物的分布形成重大的影响, 许多植物类群高纬度地区绝灭, 以水杉为代表的许多古老类群在华东一带得以保存而形成特有类群。

吴征镒在分析中国植物区系的热带亲缘时指出: 北纬 $20^{\circ} \sim 40^{\circ}$ 之间的中国南部与西南部和印度支那的广袤的地区, 是最富于特有植物的古老的科和属, 这一地区是东亚区系的核心, 可能是东亚植物区系的摇篮, 甚至是北美和欧洲植物区系的出生地 (吴征镒, 1965)。特有植物化石历史的分析赋予这一学术思想新的涵义。上述分析表明现在分布在

北纬 20°~40°地区的特有植物有许多是在上新世以后才进入到这一地区的,如水杉、水松、银杉和金钱杉等,也有一些是一直就分布在这一地区的,如银杏、杜仲和连香树等。因此,这一地区既是古老特有植物的保存中心也是古老特有植物的发生中心。

后记 一个地区植物区系变迁以及植物类群演化的研究都依赖于化石资料,化石资料的不充分和不完整都可能得出错误的结论。另一方面地区化石资料的不平衡以及研究水平的不一致,也会导致谬误产生。目前北美和东亚间古植物研究水平的不一致,使得北美的化石资料较之东亚要丰富,许多植物类群以及特有植物的历史在北美要完整的多。作为一个阶段性的研究,笔者只能依据现有的资料进行论述和讨论并且寄希望于东亚古植物研究的深入来丰富和完善东亚植物区系的地质历史。

致谢 第一作者长期受惠于导师吴征镒院士教诲,尽管此文的有些学术观点与先生不尽相同,但先生仍给以鼓励,使得作者有勇气将一点不成熟的意见公之于众,接受批评。文章成稿后,先生对拙稿认真审阅,从学术观点到个别词句的修饰,先生都做了批示。作者还得到 Steven Manchester 博士的帮助,在论文准备过程中,得知 Manchester 博士也在准备类似题材的论文,得知这一消息后,作者曾一度准备放弃写作,Manchester 博士给以了鼓励,并将手稿无私的借给笔者阅读,使笔者得以了解 Manchester 等人的文章,无论是内容和观点和笔者都有所不同,在阅读手稿的过程中笔者也得了很多的启发。聂泽龙帮助准备插图,学生向小果、刘孟奇帮助规范参考文献。

〔参 考 文 献〕

- 《中国新生代植物》编写组, 1978. 中国植物化石 (第 3 册): 中国新生代植物 [M]. 北京: 科学出版社
- 吴征镒, 1965. 中国植物区系的热带亲缘 [J]. 科学通报, 1: 25—33
- 吴征镒, 丁托娅, 1999. 中国种子植物数据库 [DB]. 昆明: 云南科技出版社
- 吴征镒, 王荷生, 1983. 中国自然地理, 植物地理 (上册) [M]. 北京: 科学出版社
- 应俊生, 张玉龙, 1994. 中国被子植物特有属 [M]. 北京: 科学出版社
- 周庭儒, 1984. 新生代古地理, 中国自然地理 (上册) [M]. 北京: 科学出版社, 1—233
- 林协, 1965. 银杏的起源与分布 [J]. 生物学通报, 1965 (3): 22—23
- 郭双兴, 孙 华, 李浩敏等, 1984. 新疆阿尔泰古新世植物群. 中国科学院南京地质古生物所丛刊 [C], 8: 119—146
- 郭双兴, 1979. 两广南部晚白垩世和早第三纪植物群及地层意义 [A]. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 中国科学院南京地质古生物所编, 华南中生代红层 [M]. 北京: 科学出版社, 223—231
- 耿宝印, Manchester SR, 1999. 杜仲属果实化石在中国的首次发现 [J]. 科学通报, 44 (15): 1648—1650
- 陶君容, 周浙昆, 刘裕生, 2000. 白垩纪以来中国植物区系的形成与演变 [M]. 北京: 科学出版社
- Bergren WA, Schnitker D, 1983. Cenozoic marine environments in the North Atlantic and Norwegian-Greenland Sea [A]. In Bott MH, Saxov S, Talwani M, Theide J (eds.), Structure and Development of the Greenland - Scotland Ridge. NATO Conf. Ser. [C]. New York (plenum), 495—548
- Boulter MC, Kvacek ZK, 1989. The palaeocene flora of the Isle of Mull [J]. *Palaeontological Association Special Papers in Palaeontology*, 42: 1—149
- Brideaux WW, McIntyre DJ, 1975. Miospores and microplankton from Aptian-Albium rocks along Horton River, district of Mackenzie [J]. *Bull Geol Surv Can*, 252: 1—85
- Brown RW, 1936. The genus *Glyptostrobus* in America [J]. *J Washington Acad Sci*, 26: 353—357
- Brown RW, 1946. Alteration in some fossil and living floras [J]. *J Washington Acad Sci*, 36: 344—355
- Brown RW, 1962. Paleocene floras of the Rocky Mountains and Great Plains [J]. *Profess Pap U S Geol Surv*, 375: 1—119
- Budantsev LY, 1994a. The fossil flora of the Paleogene climatic optimum in North Eastern Asia [A]. In MC Boulter, HC Fisher

- (ed.), *Cenozoic Plants and Climates of the Arctic*. NATO ASI ser. Vol 27 [C]. Heidelberg: Springer, 297—313
- Budantsev LY, 1994b. Fossil flowering plants of Russia and adjacent State, Vol 3, Leitneriaceae-Juglanaceae [A]. Komarov Bot. Inst Russ Acad Sci. St. Petersburg [C].
- Call VB, Dilcher DL, 1997. Investigations of angiosperms from the Eocene of southeastern North America: Samaras of *Fraxinus wilcoxiana* Berry [J]. *Rev Palaeobot Palynol*, 74: 249—266
- Chandler MEL, 1961. The lower Tertiary floras of southern England. 1. Paleocene flora [A]. London Clay flora (Supplement). Text and Atlas. British Museum (Natural History) [C]. London
- Chaney RW, Hu HH, 1940. A Miocene flora from Shantung province, China. Part II [Z]. *Palaeontologia Sin. New Ser* 1
- Chaney RW, Axelrod DI, 1959. Miocene floras of the Columbia Plateau. Pub. Carnegie Inst Wash [C], 617: 1—237
- Chelebaeva AI, 1978. Miocene flora of eastern Kamchatka. Akad. Nauk SSSR, Trudy Enam. Inst Volcannol [C].
- Chelebaeva AI, Chigayeva GB, 1988. The genus *Trochodendron* (Trochodendraceae) in the Miocene of Kamchatka [J]. *Bot Zhurn*, 73: 315—316
- Christensen E, 1976. The Soby flora: fossil plants from the Middle Miocene delta deposits of the Soby-Fasterholt area, Central Jutland, Denmark, Part 1: Danmarks Geologiske [J]. *Undersogelse Raekke*, 108: 1—49
- Chun WY, Kuang KZ, 1958. Genus novum Pinacearum ex Sina australi et occidentali [J]. *Bot Zh*, 43: 461—470
- Cox CB, 2001. The biogeographic regions reconsidered [J]. *Biogeography*, 28: 511—523
- Crane PB, 1984. A re-evaluation of *Cercidiphyllum*-like plant fossils from the British early Tertiary [J]. *Bot J Linn Soc*, 83: 103—136
- Crane PB, 1985. Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of angiosperms [J]. *Ann Missouri Bot Gard*, 72: 716—793
- Crane PB, Stockey RA, 1985a. Growth and reproductive biology of *Joffrea speirsii* gen. et sp. nov., a *Cercidiphyllum*-like plant from the Late Paleocene of Alberta, Canada [J]. *Can J Bot*, 63: 340—364
- Crane PB, Stockey RA, 1985b. Morphology and development of pistillate inflorescences in extant and fossil *Cercidiphyllaceae* [J]. *Ann Missouri Bot Gard*, 73: 382—39
- Cronquist A, 1981. An integrated system of classification of flowering plants [M]. New York: Columbia University Press, USA
- Deng MB (邓懋彬), Wei HI, Wang XQ (王希冀), 1992. *Shaniodendron* a new genus of Hamamelidaceae from China [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 30 (1): 57—61
- Eyde RH, 1997. Fossil record and ecology of *Nyssa* (Cornaceae) [J]. *Bot Rev*, 63 (!): 97—123
- Eyde RH, Xiang QY, 1990. Fossil mastixioid (Cornaceae) alive in eastern Asia [J]. *Amer J Bot*, 77: 689—692
- Ferguson DK, 1971. The Miocene flora of Kreuzau, western Germany I. The leaf-remains. Verhandlingen der koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Afdeling Natuurkunde [J]. *Tweede Reeks*, 60: 1—297
- Ferguson DK, 1989. A survey of the Liquidambaroideae (Hamamelidaceae) with a view to elucidating its fossil record [A]. In Crane PR, Blackmore S eds., *Evolution, Systematics, and Fossil History of Hamamelidae* [C], Vol 1. Oxford UK: Clarendo Press, 249—272
- Fields PH, 1996. The Succor Creek flora of the middle Miocene Sucker Creek formation, southwestern Idaho and eastern Oregon: Systematics and paleoecology [D]. Ph D Dissertation, Michigan State University, East Lansing
- Florin R, 1949. The morphology of *Trichopitys heteromorpha* Saporta, a seed plant of Palaeozoic age, and the evolution of female flowers in the Ginkgoinae [J]. *Acta Horti Bergiani*, 15 (5): 79—105
- Florin R, 1963. The distribution of conifer and taxad genera in time and space [J]. *Acta Horti Berg*, 20: 121—312
- Friis EM, 1985a. Structure and function in late Cretaceous angiosperm flowers [J]. *Biologiske Skrifter Der Kongelige Danske Videnskaberne Selskab*, 25: 1—37
- Friis EM, 1985b. Preliminary report of Upper Cretaceous angiosperm reproductive organization [J]. *Ann Missouri Bot Gard*, 71: 403—418
- Friis EM, Endress PK, 1990. Origin and evolution of angiosperm flower [A]. In Callow JA ed, *Advances in Botanical Research* [C], 17: 99—162
- Friis EM, Crane PR, 1989. Reproductive structures of Cretaceous Hamamelidae [A]. In Crane PR, Blackmore S eds., *Evolution, Systematics, and Fossil History of Hamamelidae* [C], Vol 1. Oxford UK: Clarendo Press, 153—174

- Fu LK, Li N, Mill RR, 1999 . Pinaceae [A] . In: Wu ZY, Raven PH eds ., Flora of China [M], Vol 4 . Beijing: Science Press, St . Louis: Missouri Botanical Garden Press
- Geissert F, Gregor HJ, Mai DH, 1990 . Die " Saugbaggerflora " eine Frucht -und Samenflora aus dem Grenzbereich Miozan-Pliozan von Sessenheim im Elsass (Frankreich) [J] . *Document naturae*, 57: 1—208
- Gossmann R, 1991 . Die Gattung Cathaya im rheinischen Jungtertiar Paper presented at the Pan-European Paleobotanical Conference Vienna September [P], 19—23
- Graham A, 1993 . History of the vegetation: Cretaceous (Maastrichtian)-Tertiary . In flora of North America Editorial Committee, Flora of North America North of Mexico, vol 1 [B] . New York: Oxford Univ . Press, 57—70
- Grote PJ, 1989 . Selected fruit and seeds from the middle Eocene Claiborne formation of southeastern North America [D] . Ph D Dissertation, Indiana University, Bloomington
- Guan XT, Fan HP, Song ZC, *et al*, 1989 . Researches on late Cenozoic palynology of the Bohai Sea [M] . Nanjing: Nanjing University Press, 1522
- Guo SX (郭双兴), Zhang GF (张光富), 2002 . Oligocene Sanhe in Lonjing county of Jilin, Northeast China [J] . *Acta Palaeont Sin* (古生物学报), 41 (2): 193—210
- Guo SX, Zhou ZK, 1992 . The Mega fossil Legumes from China [A] . Advances in Legume Systematics: Part 4 . The Fossil Record [C], 207—223
- Guo SX, 2000 . Evolution, palaeobiogeography and paleoecology of Eucommiaceae [J] . *Paleobotanist*, 49 (2): 65—83
- He SA, Gu Y, Pang ZJ, 1997 . Resources and prospects of Ginkgo biloba in China [A] . In: Hori T, *et al*, Ginkgo biloba-A global treasure from biology to medicine [M] . Tokyo: Springer Verlag, 373—383
- Herendeen PS, Crane PR, Drinnan A, 1995 . Fagaceous flowers, fruits, and Cupules from the Campanian (Late Cretaceous) of Central Georgia [J] . *Int J Plant Sci*, 156 (1): 93—116
- Hickey, 1980 . Paleocene stratigraphy and flora of the Clark 's Fork Basin [A] . In PD . Gingerich ed . Early Cenozoic paleontology and stratigraphy of the Bighorn Basin [C] . Wyoming Univ . Mich Pap Paleontol no, 24: 33—49
- Hoffman GL, 1996 . Paleobotany and Paleoecology of the Joffre Bridge roadcut locality (Paleocene), Red deer [D] . Alberta . MS thesis, Edmonton: University of Alberta
- Horiuchi I, 1996 . Neogene floras from the Kanto district [J] . *Science Reports of the institute of Geoscience Geological Sciences, Tsukuba University, Section B, Geological Science*, 17: 109—208
- Hu HH, Chaney RW, 1940 . A Miocene flora from Shantung vegetative province, China [J] . *Paleontology Sinica New Series*, A1: 1—147
- Hu HH, Cheng WC, 1948 . On the new family Metasequoiaceae and on Metasequoia glytostroboides, a living species of the genus Metasequoia found in Szechuan and Hupeh [J] . *Bulletin of the Fan Memorial Institute of Biology, New Series*, 1: 153—161
- Hu SY, 1980 . The Metasequoia flora and its phylogeographical significance [J] . *J Am Arb*, 61: 41—94
- Huzioka K, 1961 . A new Paleogene species of the genus Encommia from Hokkaido, Japan [J] . *Trans and Proc Palaeontol Soc Jap*, 41: 9—12
- Jahnichen H, Mai DH, Walther H, 1980 . Blätter und Früchte von Cercidiphyllum Siebold and Zuccarini im mitteleuropäischen Tertiär [J] . *Schriftenreihe Geol Wiss Berlin*, 12: 69—80
- Knobloch E, Kvacek Z, 1976 . Miocene Blätter floren vom Westrand der Bohmischen Masse [J] . *Rozprawy Ustrednikho Ustavu Geologickeho*, 42: 1—131
- Kovar-Eder J, Meller B, Zetter R, 1998 . Cercidiphyllum crenatum (Unger) R W Brown in der Kohlenführenden Abfolge von Oberdorf N Voitsber, Steiermark [J] . *Mitt Ref Geol Palantol Landesmus Joanneum*, SH2: 239—264
- Lakhanpal RN, 1958 . The rugada flora of west central Oregon [J] . *Univ Calif Publ Creot Sci*, 35: 1—66
- LePage BA, Basinger JF, 1991 . A new species of Larix (Pinaceae) from the early Tertiary of Axel Heiberg Island, Arctic Canada [J] . *Rev Palaeobot Palynol*, 70: 89—111
- LePage BA, Basinger JF, 1995 . Evolutionary history of the genus Pseudolarix [J] . *Int J Plant Sci*, 156: 910—950
- LePage BA, Yang H, Matsumoto M, 2005 . The Evolution and biogeographic history of Metasequoia [A] . In LePage, Christopher,

- Yang ed, The Geobiology and Ecology of Metasequoia [C]. Netherlands: Springer, 3—114
- Li HM (李浩敏), Chen QS (陈其), 2002. *Palibinia* from Eocene of Jiangxi, China [J]. *Acta Palaeont Sin* (古生物学报), 41 (1): 119—129
- Li XW (李锡文), 1994. Two big biodiversity centres of Chinese endemic genera of seed plants and their characteristics in Yunnan province [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 16 (3): 221—227
- Liu YS, Basinger J, 2000. Fossil *Cathaya* (Pinaceae) pollen from the Canadian high Arctic [J]. *Int J Plant Sci*, 161 (5): 829—847
- Liu YJ, Li CS, Wang YF, 1999. Studies on fossil *Metasequoia* from north-east China and their taxonomic implications [J]. *Bot J Linn Soc*, 130—267
- Magallon-Puebla S Cevallos-Ferriz SAS, 1994. *Eucommia constans* n. sp. Fruits from upper Cenozoic strata of Puebla, Mexico: morphological and anatomical comparison with *Eucommia ulmoides* Oliver [J]. *Int J Plant Sci*, 155: 80—85
- Mai DH, 1968. Zwei ausgestorbene Gattungen im Tertiär Europas und ihre Florenz eschichtliche Bedeutung [J]. *Paleontographica* [B], 123: 184—199
- Mai DH, 1980. Zur Bedeutung von Relikten in der Florengeschichte. 100 Jahre Arboretum (1879 - 1979) [C], 281—307
- Mai DH, 1991. Paleofloristic change in Europe and the confirmation of arctotertiary-palaeotropical geofloral concept [J]. *Rev Palaeobot Palynol*, 68: 29—36
- Mai DH, 1987. Neue Früchte und Samen aus paläozänen Ablagerungen Mitteleuropas [J]. *Feddes Repert*, 98: 197—229
- Mai DH, 1994. Two conifers-Tetraclinis Mast. (Cupressaceae) and *Metasequoia* Miki (Taxodiaceae): relicts or palaeoclimatic indicators of the past in Boulder MC Fisher HC (eds.) Cenozoic plants and climates of the Arctic NATO series 1: global environmental change [B]. Berlin: Springer
- Manchester SR, 1977. Wood of *Tapirira* (Anacardiaceae) from the Palaeocene Clarno Formation of Oregon [J]. *Rev Palaeobot Palynol*, 23: 119—127
- Manchester SR, 1979. *Triplochitoxylon* (Sterculiaceae): a new genus of wood from Eocene of Oregon and its bearing on the xylem evolution of the extant genus *Triplochiton* [J]. *Amer J Bot*, 66: 699—708
- Manchester SR, 1986. Vegetative morphology of an extinct plane tree (Platanaceae) from the Eocene of western North America [J]. *Bot Gaz*, 147: 200—226
- Manchester SR, 1987. The fossil history of the Juglandaceae [J]. *Monogr Syst Bot Missouri Bot Gard*, 21: 1—137
- Manchester SR, 1988. Fruits and seeds of *Tapiscia* (Staphyleaceae) from the middle Eocene of Oregon, USA [J]. *Tertiary Res*, 9: 59—66
- Manchester SR, 1989. Early history of the Juglandaceae [J]. *Pl Syst Evol*, 162: 231—350
- Manchester SR, 1991. *Cruciptera*, a new juglandaceous winged fruit from the Eocene and Oligocene of western North America [J]. *Syst Bot*, 16: 715—725
- Manchester SR, 1992. Flowers, fruits and pollen of *Florissantia* an extinct malvacean genus from the Eocene and Oligocene of western North America [J]. *Amer J Bot*, 79: 996—1008
- Manchester SR, 1994a. Inflorescence bracts of fossil and extant *Tilia* in North America, Europe and Asia: Patterns of morphologic divergence and biogeographic history [J]. *Amer J Bot*, 81: 1176—1185
- Manchester SR, 1994b. Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds flora, Clarno Formation, North Central Oregon [J]. *Palaeontogr Amer*, 58: 1—205
- Manchester SR, 1998. A new genus of Coryloideae (Betulaceae) from the Paleocene of North America [J]. *Int J Plant Sci*, 159: 522—532
- Manchester SR, 1999. Biogeographical relationships of North American Tertiary Floras [J]. *Ann Missouri Bot Gard*, 86: 472—522
- Manchester SR, 2002. Leaves and fruits of *Davidia* (Corales) from the Pleocene of North America [J]. *Syst Bot*, 27: 368—382
- Manchester SR, Dilcher DL, 1989. Pterocaryoid fruits (Juglandaceae) in the Paleocene of North America and their evolutionary and biogeographic significance [J]. *Amer J Bot*, 76: 275—286
- Manchester SR, Chen ZD, 1996. *Paleocarpinus aspinosa* sp. nov. (Betulaceae) from the Paleocene of Wyoming, USA [J]. *Int J Plant Sci*, 157: 522—532

- Manchester SR, Guo SX, 1996 . Palaeocarpinus (extinct Betulaceae) from northwestern China: New evidence for Paleocene florists continuity between Asia, North America and Europe [J] . *Int J Plant Sci*, 157: 240—246
- Manchester SR, Crane PR, Dlicher DL, 1991 . Nordenskiöldia and Trochodendron (Trochodendraceae) from the Miocene of northwestern North America [J] . *Bot Gaz*, 152: 357—368
- Manchester SR, Crane PR, Golovneva LB, 1999 . An extinct genus with affinities to extant Davidia and Camptotheca (Cornales) from the Paleocene of North America and eastern Asia [J] . *Int J Plant Sci*, 160: 188—207
- Martin HA, Rouse GE, 1966 . Palynology of Late Tertiary sediments from Queen Charlotte Islands, British Columbia [J] . *Can J Bot*, 44: 171—208
- Martinetto E, 1996 . Pliocene vegetation at the western margin of the Po Basin [J] . *Allionia*, 34: 349—355
- Martinetto E, 1998 . East Asia elements in the Plio-Pleistocene floras of Italy [A] . In: Zhang A, Sugong Wu, eds ., Proc . Int . Symp . Floristic charact . Diversity East Asian Plants [C] . Berlin: Springer-Verlag, 71—87
- Matsumoto MT, Ohsawa T, Nishida M, *et al*, 1997 . *Glyptostrobus rubenosawaensis* sp . nov ., a new permineralized conifer species from the Middle Miocene, Central Hokkaido [J] . *Japan Paleont Res*, 1: 81—99
- Matsuo H, 1967 . Paleogene floras of northwestern Kyushu, Part I: the Takashima flora [J] . *Ann Sci Kanazawa Univ*, 4: 15—90
- McClain AM, Manchester SR, 2001 . Dipteronia (Sapindaceae) from the Tertiary of North America and implications for the Phytogeography history of the Aceroidae [J] . *Amer J Bot*, 88 (7): 1316—1325
- McIver EE, Basinger JF, 1990 . Fossil seed cones of Fokienia (Cupressaceae) from the the Paleocene Ravenscrag formation of Saskatchewan, Canada [J] . *Can J Bot*, 68: 1609—1618
- McIver EE, 1992 . Fossil Fokienia (Cupressaceae) from Paleocene of Alberta, Canada [J] . *Can J Bot*, 70: 742—749
- Meyer HW, Manchester SR, 1997 . The Oligocene Bridge Creek flora of the John Day Formation, Oregon [J] . *University of California Publications in Geological Science*, 141: 1—195
- Miki S, 1941 . On the change of flora in eastern Asia since the Tertiary period (I) . The caly or lignite bed flora in Japan with special reference to the *Pinus trifolia* beds in central Hondo [J] . *Japan J Bot*, 8: 303—341
- Momohara A, 2005 . Paleocology and history of Metasequoia in Japan, with Reference to its extinction and survival in East Asia [A] . In LePage, Christopher, Yang ed, The Geobiology and Ecology of Metasequoia [C] . Netherlands: Springer, 115—136
- Momohara A, Saito T, 2001 . Change of paleovegetation caused by topographic change in and around a sedimentary basin of the Upper Miocene Tokiguchi Porcelain Clay Formation, central Japan [J] . *Geoscience Rept Shimane Univ*, 20: 49—58
- Momohara A, 1994 . Floral and paleoenvironmental history from the late Pliocene to middle Pleistocene in and around central Japan [J] . *Palaeog Palaeoc Palaeoe*, 108: 281—293
- Morley RJ, 2003 . Interplate dispersal paths for megathermal angiosperms [J] . *Perspective in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 6: 5—20
- Ozaki K, 1991 . Late Miocene and Pliocene Floras in Central Honshu, Japan [J] . Bulletin of Kanagawa Prefectural Museum Natural Science Special Issue, 1—244
- Pierce RL, 1961 . Lower Upper Cretaceous plant microfossils from Minnesota [J] . *Univ Minn Geol Surv Bull*, 42: 86
- Potonié R, 1931 . Pollenformen aus tertiären Braunkohlen . Jahrb Preu [J] . *Geol Landesanstalt (Berlin)*, 52: 1—7
- Saito T, Momohara A, Yamakawa C, 2001 . Discovery of Cathaya (Pinaceae) Pollen from the Pliocene Koka Formation, Kobiwako Group, Shiga Prefecture, Japan [J] . *J Geol Soc Japan*, 107 (10): 667—670
- Saito T, Wang WM, Nakagawa T, 2000 . Cathaya (Pinaceae) Pollen from Mio-Pliocene sediments in the Himi area, central Japan [J] . *Grana*, 39: 288—293
- Schneider W, 1981 . Nachweis der Pinaceen-Gattung Cathaya Chun & Kuang im 2 Lausitzer Floz (Miozan) [J] . *Z Geol Wiss*, 9: 889—897
- Shang XM (商效民), 1985 . Chromosome studies of subgenus *Gymnaconitum* endemic to China and *Beesia* (Ranunculaceae) [J] . *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 23: 270—274
- Sims H, Herendeen PS, Crane PR, 1998 . New genus of fossil Fagaceae from the Santonian (Late Cretaceous) of central Georgia, USA [J] . *Int J Plant Sci*, 1959: 391—404

- Solits DE, Solits PS, Chase MW, *et al*, 2000 . Angiosperm phylogeny inferred from 18s rDNA, *rbcL* and *atpB* sequences [J] . *Bot J Linn Soc*, 133: 381—461
- Sun H (孙航), 2002a . Evolution of arctic-Tertiary flora in Himalayan-Hengduan mountains [J] . *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 24 (6): 671—688
- Sun H (孙航), 2002b . Tety's retreat and Himalayas-Hengduanshan mountains uplift and their significance on the origion and development of the Sino-Himalayan elements and alpine flora [J] . *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 24 (3): 273—288
- Sun XJ, Wang PX, 2005 . How old is the Asia monsoon system ? ——Palaeobotanical records from China [J] . *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 222: 181—222
- Takahashi K, 1988 . Palynology of the Upper Cretaceous Futaba Group [J] . *Sci Bull Fac Lib Arts Nagasaki Univ*, 28: 67—183
- Takhtajan AL, 1986 . The Floristic Regions of the World [M] . Berkeley: U C Press
- Takhtajan AL, 1969 . Flowering Plants Origin and Dispersal [M] . Edinburgh: Oliver & Boyd
- Takhtajan A, 1986 . Floristic Regions of the World [M] . California: University of California Press
- Tanai T, 1961 . Neogene floral change in Japan [J] . *J Fac Sci Hokkaido Univ*, ser . 4, 10: 19—398
- Tanai T, Suzuki N, 1963 . Tertiary Floras of Japan (I), Miocene Flora [A] . In The Collaborating Association to Commemorate the 80th Anniversary of the Geological Survey of Japan [C], 1: 9—149
- Tanai T, 1992 . Tertiary vegetational history of East Asia [J] . *Bull Mizunami Fossil Mus*, 19: 125—163
- Tang YC (汤彦承), Li LQ (李良迁), 1996 . The phytogeography of caprifoliaceae S . Str . with its implications for understanding eastern Asiatic Flora [J] . *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 34 (5): 453—478
- Tao JR (陶君容), Xiong XZ (熊宪政), 1986 . The latest Cretaceous flora of Heilongjiang province and North America [J] . *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 24 (1): 1—15; 24 (2): 121—135
- Thiede J, O Eldhom, 1983 . Speculations about the paleo-depth of the Greenland-Scotland Ridge during late Mesozoic and Cenozoic times [A] . In Bott MH, Saxov S, Talwani M, Theide J eds ., Structure and Development of the Greenland-Scotland Ridge . NATO Conf . Ser . [C] . New York (plenum), 445—456
- Tiffney BH, 1986 . Fruit and seed dispersal and evolution of the Hamamedidae [J] . *Ann Missouri Bot Gard*, 73: 394—416
- Tiffney BH, 1985 . The Eocene north Atlantic land bridge: its importance in Tertiary and modern phytogeography of the northern hemisphere [J] . *J Arn Arb*, 66: 243—273
- Tiffney BH, 1993 . Fruits and seeds of the Tertiary Brandon Lignite Sargentodoxa (Sargentodoxaceae) [J] . *Amer J Bot*, 80: 517—523
- Tralau H, 1963 . Asiatic dicotyledonous affinities in the Cainozoic flora of Europe [J] . *Kongl Svenska Vetenskapsakad Handl*, 9 (3): 1—87
- Tralau H, 1968 . Evolutionary trends in the genus Ginkgo [J] . *Lethaia*, 1: 63—101
- Tschudy RH, 1970 . Palynology of the Cretaceous-Tertiary boundary in the northern Rocky mountain and Mississippi Embayment Regions [J] . *Geol Soc Am Sec Pap*, 127: 65—111
- Uemura K, 1997 . Cenozoic history of Ginkgo in East Asia [A] . In T . Hori, RW Ridge, W . Tulecke, *et al*, eds ., Ginkgo Biloba: A Global Treasure from Biology to Medicine [M] . Tokyo: Springer, 207—211
- Wang HS (王荷生), 1985 . Quantitative analysis of genera endemic to China [J] . *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 23 (4): 241—258
- Wang HS (王荷生), 1989 . A study on the origin of spermatophytic genera endemic to China [J] . *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 11 (1): 1—16
- Wang HS (王荷生), Zhang YL (张镫里), 1994 . The bio-diversity and characters of spermatophytic genera endemic to China [J] . *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 16 (3): 209—220
- Wang XQ (王希冀), Li HM (李浩敏), 2000 . Discovery of another living fossil——*Shaniodendron subaequale* (H . T . Chang) Deng *et al* in China clearing up paleobotanists 's a long-term doubt [J] . *Acta Palaeont Sin* (古生物学报), 39 (Sup .): 308—317
- Wehr WC, 1995 . Early Tertiary flowers, fruits, and seeds of Washington State and adjacent areas [J] . *Washington Geol*, 23 (3): 3—6

- White JM, Marincovich LJr Higg R, 1994 . New Miocene fossil discoveries in the Skonum Formation, Queen Charlotte Islands British Columbia, and implication for basin stratigraphy and climate [J] . *Bull Geol Surv Can*, 479: 101
- Wing SL, Hickey LJ, 1984 . The Platycarya perplex and the evolution of Juglandaceae [J] . *Amer J Bot*, 71: 388—411
- Wolf JA, 1987 . An overview of the origins of modern vegetation and flora of the northern Rocky Mountains [J] . *Ann Missouri Bot Gard*, 74: 785—803
- Wolfe JA, 1973 . Fossil forms of Amentiferae [J] . *Brittonia*, 25: 334—335
- Wolfe A, 1975 . Some aspects of plant geography of the northern hemisphere during the late Cretaceous and Tertiary [J] . *Ann Missouri Bot Gard*, 62: 264—279
- WG CPC (The writing Group of Cenozoic plants of China), 1978 . Cenozoic Plants from China, Fossil Plants of China [M], Vol 3 . Beijing: Science Press, China
- Wu ZY (吴征镒), 1991 . The areal-types of chinese genera of seed plants [J] . *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), Suppl . IV: 1—44
- Wu ZY, Wu SG, 1998 . A proposal for a new floristic kingdom (realm) ——the E . Asiatic Kingdom, its delineation and characteristics [A] . In Zhang Aoluo, Wu Sugong eds ., Floristic Characteristics and Diversity of East Asian Plants, Proceeding of the first international Symposium on Floristic Characteristics and Diveristy of East Asian Plants [C] . Beijing: China Higher Education Press, 3—42
- Wulff EV, 1943 . An introduction to historical plant geography [A] . In: Tr . E . Brissenden . Waltham, Mass ., *Chronica Botanica* [M] .
- Xiang QY, Solits DE, Morgan DR, *et al*, 1993 . Phylogenetic relationships of *Cornus* L . *senus lato* and putative relatives inferred from *rbcL* sequence data [J] . *Ann Missouri Bot Gard*, 80: 723—734
- Yang H (杨洪), Jin JH (金建华), 2000 . Phytogeographic history and evolutionary stasis of *Metasequoia*: Geological and genetic information contrasted [J] . *Acta Palaeont Sin* (古生物学报), 39 (Sup .): 288—307
- Yu SL, Bsiger J, 2000 . Fossil *Cathaya* (Pinaceae) pollen from the Canadian high Arctic [J] . *Int J Plant Sci*, 161 (5): 829—847
- Zhang YY (张一勇), 1990 . Discovery of some forerunner species of *Momipites* from lower Tertiary of China [J] . *Acta Palaeont Sin* (古生物学报), 29 (3): 300—308
- Zheng SL, Zhou ZY, 2004 . A new Mesozoic *Ginkgo* from western Liaoning China and I ts evolutionary significance [J] . *Rev Palaeobot Palynol*, 131: 91—103
- Zhilin SG, 1989 . History of the development of the temperate forest for a in Kazakhstan, USSR from the Oligocene to the early Miocene [J] . *Bot Rev*, 55: 723—734
- Zhou ZK, Crepet W, Nixon K, 2001 . The earliest fossil evidence of the Hamamelidaceae: Late Cretaceous (Turonian) Inflorescences and fruits of *Altingioideae* [J] . *Amer J Bot*, 88 (5): 753—766
- Zhou ZY, Zheng SL, 2003 . The missing link in *Ginkgo* evolution, the modern maidenhair has barely changed since the days of the dinosaurs [J] . *Nature*, 423: 821—822
- Zhu ZY, Ma YQ, Liu ZL, *et al*, 1996 . The Endemic plants and floristic characteristics in Alashan-Ordos biodiversity center . Proceedings of the IFCD [A] . In Zhang Aoluo, Wu Sugong ed ., Floristic characteritics and diversity of east Asian plants [C] . Beijing: China Higher Education Press; BerlinHeidelberg, New York, London: Springer-Verlag, Paris, Tokyo, Hongkong, 188—197
- Zhou ZK (周浙昆), 1993 . The fossil history of *Quercus* [J] . *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 15 (1) 21—33
- Zhou ZK (周浙昆), 1996 . Studies on *Dryophyllum* *complex* from China [J] . *Acta Bot Sin* (植物学报), 38 (8): 666—671
- Zhou ZK (周浙昆), 1999 . Fossils of the Fagaceae and their implications in systematics and biogeography [J] . *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 37 (4): 369—385
- Zhou ZY (周志炎), 2003 . Mesozoic *Ginkgoaleans*: phylogeny classification and evoluionary trends [J] . *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 25 (4): 377—396