

· 综述 ·

若干重要地质事件对中国植物区系形成演变的影响

周浙昆^{1,2*} 黄 健^{1,3} 丁文娜^{1,3}

1 (中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 云南勐腊 666303)

2 (中国科学院昆明植物研究所东亚植物多样性与生物地理学重点实验室, 昆明 650201)

3 (中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 地球环境是植物区系形成的重要基础。本文总结了新生代以来中国境内的主要地质事件, 并通过亚热带常绿阔叶林主要组成成分和子遗特有成分地质历史的变迁, 讨论了若干重要地质事件对生物多样性的影响。新生代以来, 中国经历了古新世–始新世极热事件、青藏高原隆升、季风气候形成、干旱带演变和第四纪冰期等一系列地质事件, 这些事件使中国形成了复杂多样的地球环境, 为植物区系形成与演变提供了重要的地质背景。青藏高原的隆升改变了中国的地形地貌, 也使得古近纪以来横贯东西的干旱带在中新世以后变成了总体上东部湿润、西部干旱的格局, 这种格局的改变对中国植物区系成分的南北交流起到了重要的作用。壳斗科、樟科、木兰科、豆科、金缕梅科等亚热带常绿阔叶林的主要成分在始新世均已出现, 南方亚热带的常绿阔叶林在科、属组成上已经和现在非常接近。季风气候的形成与青藏高原的隆起关系密切并随之而演化发展。季风气候以冬春季干旱为特征, 深刻地影响着中国的植物区系空间分化格局。华中等季风气候变化率较小的地区, 冬春季相对湿润, 因此中国第三纪子遗成分集中分布于这一区域。

关键词: 地球环境多样性; 生物多样性; 特有种; 新生代; 青藏高原; 常绿阔叶林

The impact of major geological events on Chinese flora

Zhekun Zhou^{1,2*}, Jian Huang^{1,3}, Wenna Ding^{1,3}

1 Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303

2 Key Laboratory for Plant Diversity and Biogeography of East Asia, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: Geological events are one of the critical factors that are responsible for the formation and development of regional flora. Major geological events are discussed in this article with an emphasis on their impacts on dominant elements of evergreen broad-leaved forests, as well as on relict and endemic elements of Chinese flora. Geological events contributing to the complex geological history of China include the Palaeocene-Eocene Thermal Maximum (PETM), the uplifting of the Qinghai-Tibet Plateau, the formation and development of the monsoon climate, and the shifting of dry areas in China during the Cenozoic Era. As rich geological environments are the basis for forming and developing biodiversity, such biodiversity can be seen in the main elements of subtropical evergreen broad-leaved forests, which have been presented in China since the Neogene, and include Fagaceae, Lauraceae, Magnoliaceae, Fabaceae and Hamamelidaceae. The morphological characteristics of these elements are comparable with modern taxa at the genus level. The monsoon climate in China, especially dry winters and springs, strongly impacts floristic patterns. Relict and endemic plants are concentrated in Central China where winter and spring are comparatively humid. Monsoon intensity and development are correlated with the height of the Qinghai-Tibet Plateau.

收稿日期: 2016-05-04; 接受日期: 2016-10-19

基金项目: 国家自然科学基金–云南联合基金(U1502231)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhouzk@xtbg.ac.cn

Key words: geodiversity; biodiversity; endemic; Cenozoic; Qinghai-Tibet Plateau; evergreen broad-leaved forest

中国是世界上植物多样性最丰富的地区之一,已经记录的原生维管束植物有31,500种,占世界维管束植物的8%,是美国和加拿大维管束植物的1.5倍,其中50%以上的种类(约15,750种)是特有植物(Blackmore et al, 2013)。欧洲的陆地面积(包括岛屿)为1,016万km²,略大于我国,但是维管束植物的种类只有20,000–25,000种,为中国植物种类的2/3,其中特有植物仅有28% (Mabberley, 2008; Blackmore et al, 2013)。面积大于中国的北美和欧洲,植物多样性却远远小于中国。为何中国的植物区系如此多样?这是一个有趣的科学问题,对这个问题的回答需要多学科共同努力。

地球环境(地形地貌、古气候古环境、大气环流等)的多样性(geodiversity)是驱动生物多样性演变的重要原因(Jaramillo et al, 2006),而地质事件、地理位置和植物区系自身演化的历史则是解释一个地区生物多样性形成和演变的钥匙(Jaramillo et al, 2006; Blackmore et al, 2013)。已有许多研究从地理位置和现代植物区系成分等方面解释了中国植物区系复杂的原因(Axelrod et al, 1998; Qian & Ricklefs, 1999; 汤彦承, 2000; Ricklefs et al, 2004; 吴征镒等, 2005; 周浙昆和Momohara, 2005; Blackmore et al, 2013)。

在地理位置上,中国大陆纬度跨度较大,从18°N一直延伸至53.5°N,包含了从热带到温带的各种气候类型,加之青藏高原隆升所形成的复杂的地形地貌使得环境多样性尤为丰富,为各种不同习性的植物提供了广阔的生存空间(Blackmore et al, 2013)。特殊的地理位置则为不同区系成分的植物在此交流融汇提供了可能。中国大陆地区不仅包含了热带亚洲、北温带和东亚等区系成分,也包括古南大陆的成分甚至热带美洲、大洋洲和热带非洲等多种区系成分(吴征镒等, 2005)。

中国不仅有丰富的现代生物多样性,地质历史时期的生物多样性同样丰富。迄今为止最早的被子植物就发现于我国东北早白垩纪地层(Sun et al, 1998)。自早白垩纪以来,中国包含了几乎所有地质时代的植物区系,有代表性的包括东北辽宁北票早白垩纪的被子植物化石(Sun et al, 1998, 2011),新疆

阿勒泰古新世化石植物群(郭双兴等, 1984);海南长昌、广东茂名和辽宁抚顺始新世化石植物群(金建华等, 2006; 姚軼锋, 2006; 史冀忠等, 2008; 李景照等, 2009);广西南明和云南景谷渐新世植物群(中国新生代植物编写组, 1978; 邝国敦等, 2005);山东山旺、浙江下南山、福建漳浦、云南寻甸和文山中新世植物群(李浩敏, 1978; 周浙昆, 2000; 王宇飞, 2004; 任文秀等, 2010; Huang et al, 2016);云南永平、洱源、昆明上新世植物群(陶君容和孔昭宸, 1973; 苏涛, 2010; Su et al, 2013a)。丰富的化石记录为研究中国植物多样性格局的形成和演变提供了宝贵的材料。

现代植物区系是地史植物区系的延续,对其发展演变及其与环境间相互关系的研究必然要追溯其地质历史。中国是植物多样性最丰富的地区之一,同时又拥有丰富的化石记录,以及青藏高原隆升与环境变化这个天然的实验室,这为探索中国植物区系形成演变及其与环境演变的相互关系提供了基础。本文简要回顾了新生代以来影响中国植物区系形成演变的主要地质事件,总结了壳斗科、樟科、金缕梅科等亚热带常绿阔叶林优势类群的化石历史,以及中国特有种形成演变的地质背景,以期了解中国植物区系的演变和现在植物多样性分布格局的形成提供线索。

1 新生代以来影响中国现代生物多样性格局的主要地质事件

古新世–始新世之交(距今大约55 Ma)地球上发生过一次全球变暖事件,这一事件导致深海温度增加约5°C,表层海水温度增加4–8°C,深海氧气含量严重降低,被称为“古新世–始新世极热”事件(Paleocene-Eocene Thermal Maximum, PETM)(Zachos et al, 1993)。极热事件在中国也有显著表现,根据苏涛等(2009)的古气候重建结果,早始新世的四川理塘的热鲁植物群和黑龙江依兰植物群所代表的古年均温比现代分别高了14.7°C和15°C。这次全球变暖事件造成许多陆地和海洋动物的灭绝(Crowley & North, 1988; Kennett & Stott, 1991; Harrington & Jaramillo, 2007; 苏涛等, 2009)。就中

国植物区系而言, 这次极热事件对生物多样性格局最大的影响是促进了植物区系成分跨大洋的交流与融合, 一些类群如大戟科、橄榄科、金虎尾科、樟科、天南星科、胡椒科等跨大洋的泛热带间断分布就是在极热期形成的(周浙昆等, 2006)。Davis等(2002)根据分子生物学研究和化石证据认为: 金虎尾科在古新世早期(约64 Ma)起源于南美的北部, 并从此地扩散到北美, 古近纪在古北大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, 这条传播路线又被称为“金虎尾路线”(周浙昆等, 2006)。这条传播路线的关键是热带成分能够跨越北大西洋陆桥, 在北半球高纬度地区进行长距离扩散, 而极热期的全球变暖为这种传播提供了可能。

青藏高原隆升是新生代以来亚洲乃至全球最重大的地质事件之一, 这次事件改变了亚洲的地理地貌特征和自然环境, 极大地影响了亚洲的大气环流, 导致了季风气候的形成和建立, 形成了亚洲内陆干旱化(Sun & Wang, 2005; 郑度和姚檀栋, 2005; 李吉均, 2006; 刘晓东和Dong, 2013), 这些环境变化对现代生物多样性格局产生了深刻影响。关于青藏高原隆起的时间及幅度, 至今仍存在较大分歧。不同的专家根据不同的材料、不同的研究方法, 对青藏高原隆起的时间及幅度都提出过不同的观点(徐仁等, 1973; 李吉均等, 1979, 2001, 2015; Coleman & Hodges 1994; Guo et al, 2002; Spicer et al, 2003)。这些观点大致可以归为以下3类: (1)青藏高原在中中新世甚至以前就已经达到并且一直保持着现在的高度(Spicer et al, 2003); (2)青藏高原经历了3次隆升和2次夷平(方小敏等, 2003; 李吉均等, 2015); (3)青藏高原缓慢隆升, 大约在晚上新世达到现在的高度(Deng & Ding, 2015)。鉴于青藏高原隆升过程的复杂性, 本文仅简述高原隆升后对生物多样性格局影响较大的几种环境效应。

青藏高原的强烈隆升使中国西部成为世界上最大的高地, 也使我国的地形地貌发生了根本的转变: 从原来的东高(西倾)西低变成了西高(东倾)东低(刘志飞等, 2001), 长江等大河随着高原的隆升而形成。高原和河流的形成对植物区系的交流产生了影响(郑洪波等, 2008), 改变了植物的分布格局, 最终影响了植物区系的格局(Zhang & Sun, 2011)。古

近纪东亚气候带状分异明显(Guo et al, 2002, 2008), 一条横贯东西的干旱带对中国植物区系的南北交流构成重大障碍(Guo et al, 2002, 2008)。随着青藏高原的不断隆升, 这条干旱带逐步变窄, 直到中新世最终形成了与今天相似的东部湿润、西部干旱的局面, 并且一直维持至今(Sun & Wang, 2005)。

季风气候的增强是青藏高原隆升引发的一个重要环境响应(Raymo & Ruddiman, 1992; An et al, 2001; Spicer et al, 2003)。季风气候是全球一种主要的气候类型(汪品先, 2009), 其典型特征是大气环流季节性反转所引起的干湿季交替(符淙斌和曾昭美, 1997; 汪品先, 2009)。季风系统直接影响着地球的大气圈、水圈和生物圈(汪品先, 2009)。全球约60%的人口生活在受季风气候影响的地区(汪品先, 2009; Singh et al, 2014)。亚洲季风的形成和演变与青藏高原的隆升、北极冰盖的形成、地球轨道的改变, 甚至CO₂浓度变化都有密切关系(Liu & Yin, 2002; Wang et al, 2005; Clift et al, 2008; Boos & Kuang, 2010; Dong et al, 2013; 刘晓东和Dong, 2013; 鹿化煜和郭正堂, 2013)。亚洲季风系统形成后, 最大的环境效应就是季节性增强, 形成干湿两季的显著变化, 造成全年降水的不均衡(Jacques et al, 2011; Su et al, 2013a, b)。以云南为例, 大部分地区全年80%以上的降水集中在夏、秋两季(通常从5月下旬至10月下旬), 而冬、春季(通常从11月至次年5月上旬)降水通常不到全年降水总量的15%(王宇, 1990, 2006)。这种水分分配的不均匀性形成了冬、春季的干旱(图1)。春季是大部分植物种子萌发、嫩叶突枝和树木生长的季节, 这段时期水分的缺乏会造成植物生理性缺水。且大部分植物的种子在秋季成熟, 冬季的干旱可能会造成脱水敏感性种子即顽拗性种子(recalcitrant seed)的死亡, 此类种子在含水量下降到12%–31%时普遍死亡(Roberts, 1973)。在长期冬、春季干旱的环境胁迫下, 部分植物种类或灭绝或迁移, 从而导致群落组成和植被类型的变化, 进而形成植物区系的改变(Jacques et al, 2011; Su et al, 2013b; Li et al, 2015; Zhang et al, 2015)。

第四纪冰期是最近一次地球历史上的重大事件, 对现代北半球生物多样性格局产生了深刻影响。覆盖欧洲和北美大部分地区的大冰盖使得欧洲

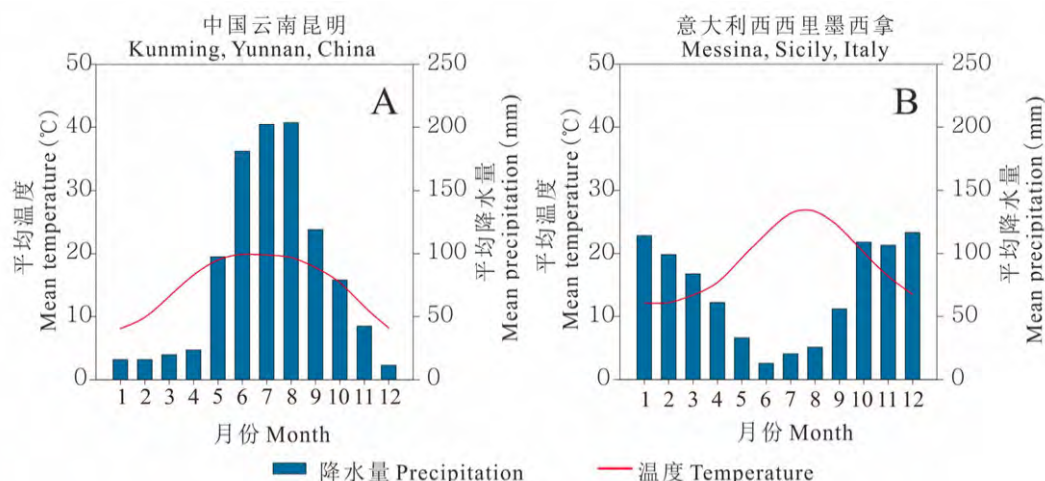


图1 季风气候区和地中海气候区不同的生态气候图(数据来源: <http://www.climateemps.com/>)

Fig. 1 Representatives of Monsoon climate and Mediterranean climate (data source: <http://www.climateemps.com/>)

和北美生物多样性受到毁灭性的影响,许多动植物类群灭绝(Hewitt, 2000),现代欧洲动植物区系是第四纪以后发展起来的相对年轻的植物区系(Willis & Niklas, 2004)。而在第四纪的中国则仅有山岳冰川而无大陆冰川(李吉均等, 2004),第四纪冰期对中国动植物区系的影响要远远小于欧洲和北美,使得许多古近纪和新近纪的成分(孑遗植物)得以保存(Huang et al, 2015)。

2 亚热带常绿阔叶林主要成分的地质历史

亚热带常绿阔叶林是东亚森林生态系统的一个典型植被类型,其主要成分是壳斗科、樟科、木兰科和山茶科(吴征镒等, 1987)(附录1)。其中,壳斗科、樟科和木兰科在北半球新生代地层中都有广泛的发现。

最早最可靠的壳斗科化石发现于美国佐治亚州的晚白垩纪地层,包括了 *Protofagaceae* 和 *Antiquacupula* 两个属(Herendeen et al, 1995; Sims et al, 1998)。这两个属都包含了雄花序、原位花粉和壳斗等器官,从这些器官上能够观察到壳斗科的典型特征:壳斗包裹透镜状的果实、三基数的花结构和三孔沟的原位花粉等。而两属间又有明显的差异,并且与现代壳斗科的任何一个类群都不一样(Herendeen et al, 1995; Sims et al, 1998)。这表明在晚白垩纪壳斗科植物已经出现并有两个类群,产生了一定的分化,将 *Protofagaceae* 和 *Antiquacupula* 称为

前壳斗科植物更为合适(Zhou, 2013b)。壳斗科的“现代化”始于始新世,该时期发现的壳斗科化石大多数在形态特征上与现代属已经非常相似,而且各现代属在始新世地层都已有发现(Zhou, 2013b)。

虽然在有些情况下仅凭叶化石甚至果实化石很难将壳斗科植物化石准确鉴定到属。比如栗属(*Castanea*)叶化石很难与栎属(*Quercus*)的有些种类分开,而壳斗又很难与栲属(*Castanopsis*)植物分开。但是借助叶结构、毛被、鳞片等特征,对于保存较好的化石鉴定到属,甚至属下等级都是有可能的。例如与栗属相似的栓皮栎(*Quercus variabilis*)和麻栎(*Quercus acutissima*)均有盲脉而栗属则无,这个特征能将栗属和栎属化石分开(Zhou et al, 1994; Zhou, 2013b)。石栎属(*Lithocarpus*)叶表皮的指状毛(Kvaček & Walther, 1989)和栲属叶表皮的鳞片(Liu et al, 2009)能将壳斗科化石准确鉴定到属水平,而青冈属(*Cyclobalanopsis*)毛被特征(保存在化石上为毛基)能将化石鉴定到种水平(Xing et al, 2012; 胡茜等, 2013)。到了晚渐新世,在中国除三棱栎属(*Trigonobalanus*)尚无化石报道外,壳斗科各属都已经有了化石记录(周浙昆, 1999; Zhou, 2013b)。壳斗科在新近纪植物群已基本成为优势类群,表明与现代森林特征类似的植被类型在中新世时便已经出现。

樟科是分布于热带和亚热带常绿阔叶林的一个大科,有 50 个以上的属和 2,500–3,000 个种

(Rohwer, 1993)。在全球范围内, 樟科具有从早白垩纪以来连续的化石记录(Lamotte, 1952; Taylor, 1988), 最早最可靠的记录发现于美国弗吉尼亚早白垩纪地层(von Balthazar et al, 2007)。在中国晚白垩纪就有樟科的化石记录, 黑龙江、辽宁、广西、广东和云南古近纪地层中都有樟科的化石记录(中国新生代植物编写组, 1978; Guo & Li, 1979; 陶君容和张川波, 1990; 张莹等, 1990; Li et al, 2009)。到了新近纪, 樟科在中国有了更广泛的分布, 在许多南方的新近纪植物群中都有樟科植物化石的发现(中国新生代植物编写组, 1978)。显而易见, 樟科和壳斗科一样是我国新近系地层中最常见的成分。

木兰科既是被子植物的基部类群, 又是东亚亚热带常绿阔叶林的重要成分(刘玉壶等, 1995)。在地质历史上, 木兰科有着广泛的分布和悠久的化石历史。最早最可靠的木兰科化石是发现于美国堪萨斯州早白垩纪地层的始花(*Archaeanthus linnenbergeri*) (Dilcher & Crane, 1984)。在中国, 最早的木兰科化石是发现于东北早白垩纪的原始木兰属(*Archimagolia*) (陶君容和张川波, 1992)。至晚白垩纪, 世界范围内的木兰科的化石记录逐渐丰富, 至少有20个化石种被报道(Zhou, 2013b)。中国木兰科的化石记录从渐新世晚期开始丰富起来。中新世以后, 木兰科与壳斗科、樟科一起成为我国地层中最常见的成分(Zhou, 2013a)。

山茶科也是东亚亚热带常绿阔叶林的主要成分。在北美和欧洲都有较多山茶科的化石记录, 在始新世已经有了厚皮香亚科(*Ternstroemiaceae*)和山茶亚科(*Camellioideae*)的分化(Grote & Dilcher 1989)。欧洲没有现代山茶科, 但是化石记录却较为丰富。从古新世到上新世, 桧木属(*Eurya*)一直存在于欧洲, 而厚皮香属(*Ternstroemia*)从始新世到中新世在欧洲都有分布。此外, 木荷属(*Schima*)、大头茶属(*Gordonia*)、广义的紫茎属(*Stewartia*) (包括*Hartia*和*Stuartia*)在欧洲都有化石记录(Grote & Dilcher, 1989)。丰富的化石记录使欧洲成为山茶科在新生代的分布中心。日本始新世有厚皮香属和山茶属(*Camellia*)的化石记录(Huzioka & Takahasi, 1970), 从渐新世起有大头茶属的化石记录, 从中新世起有紫茎属的化石记录(Grote & Dilcher, 1989)。山茶科在全球有19个属600多种, 而中国有12属274种, 其中有2个特有属和204个特有种(Min & Bartholomew,

2003), 是山茶科的现代分布中心。山茶科植物也是中国亚热带常绿阔叶林的主要成分, 但是相比壳斗科、樟科和木兰科, 山茶科在我国到目前未见确凿的化石记录, 究竟是山茶科在我国出现较晚还是我国古植物学研究不够充分, 有待证实。

金缕梅科既是被子植物系统研究的一个关键类群, 也是东亚植物区系的特征类群, 同时又是亚热带常绿阔叶林的重要成分(吴征镒等, 2005)。金缕梅科在欧亚大陆和美洲大陆新生代都有十分丰富的化石记录(Chandler, 1961; Knobloch & Kvaček, 1976; 中国新生代植物编写组, 1978; Tiffney, 1986; Tanai, 1992; 王希堃和李浩敏, 2000), 但白垩纪的化石记录相对较少(Friis & Endress, 1990; Crane et al, 2000)。金缕梅科有中国特有属5个, 其中, 山白树属(*Sinowilsonia*)等在始新世的美国就有分布(Manchester, 1994), 而中国没有化石记录; 牛鼻栓属(*Fortunearia*)在欧洲和东亚的古近纪至新近纪都有分布(Mai & Walther, 1978, 1991; Ozaki, 1991; Momohara, 1994; Momohara & Saito, 2001); 山铜材属(*Chunia*)、半枫荷属(*Semiliquidambar*)和四药门花属(*Tetrathyrium*)则没有化石记录。此外, 东亚特征的蕈树属(*Altingia*)在地史时期的美国和欧洲都有分布, 其近缘类群小蕈树属(*Microaltingia*)发现于美国新泽西白垩纪土伦期(Zhou et al, 2001), 在欧洲则有前蕈树属(*Protoaltingia*)的记录(Chandler, 1963), 而蕈树属在中国的化石记录还不清楚。同样为东亚特征的蜡瓣花属(*Corylopsis*)自古近纪便在北温带广泛记录, 在始新世便已出现在东亚(Guo, 2000)。

豆科是被子植物4个最大的科之一, 有着广泛而丰富的化石记录。在中国豆科既是热带亚热带常绿阔叶林中的重要成分, 也是新生代地层中的常见成分, 从始新世到第四纪地层中均有发现(Zhou, 2013b)。我国始新世豆科化石产于辽宁抚顺、山西渭南和西藏格尔, 种类有金合欢属(*Acacia*)、似含羞草属(*Mimosite*)、杭子梢属(*Campylotropis*)、胡枝子属(*Lespedeza*)和决明属(*Cassia*)等(中国新生代植物编写组, 1978)。渐新世豆科化石产于广西宁明和云南景谷, 类群有羊蹄甲属(*Bauhinia*)、紫荆属(*Cercis*)和格木属(*Erythrophloeum*)等(中国新生代植物编写组, 1978; Wang et al, 2014)。豆科在中新世地层中更是被广泛报道, 包括山东山旺中中新世植物群和

云南小龙潭晚中新世植物群等(Guo & Zhou, 1992)。在小龙潭化石植物群中包含有豆科13个属17个种,构成了植物群的优势科(周浙昆, 2000)。

3 中国植物区系中子遗和特有类群的形成与演变的地质背景

特有现象丰富是中国植物区系一个显著的特征,共有67个特有科239个特有属15,750个特有种(吴征镒等, 2005, 2011; Blackmore et al, 2013)。关于中国区系中特有现象的相关讨论认为“北极-第三纪”和就地起源是中国古特有成分的重要来源(吴征镒等, 2003, 2005; 周浙昆和Momohara, 2005)。Zhou (2013a)发现北热带成分也是中国特有成分的一个重要来源,这些学者均认为新近纪是中国植物区系特有成分形成的一个重要时期。

子遗植物是曾经在地球上广泛分布,而如今仅分布于局部狭小区域的植物(Milne & Abbott, 2002; Huang et al, 2015),如水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)、银杏(*Ginkgo biloba*)、杜仲(*Eucommia ulmoides*)等(图2, 附录2)。子遗植物和特有植物几乎是同一现象从不同角度的描述,子遗强调了起源的古老性,而特有则强调了分布的特殊性。在中国,绝大部分古特有植物都是子遗植物。

水杉是最为典型的子遗植物,最古老的水杉化石来自晚白垩纪地层。古近纪水杉已经广泛分布于北半球大部分地区,目前已经被发现和报道的水杉化石点有442个之多(LePage et al, 2005)。化石历史表明水杉起源于北半球高纬度地区,白垩纪晚期迅速扩散到北美、日本、俄罗斯及中国东北部(LePage et al, 2005; 周浙昆和Momohara, 2005)。古新世/始新世极热期后,全球温度总体上逐步变凉,水杉的分布区也逐步南移,在古近纪已经成为北半球最常见的裸子植物。晚上新世到更新世,水杉逐渐在北美、俄罗斯和日本灭绝,最后仅存于中国华中地区(LePage et al, 2005)。总体来说水杉的灭绝与第四纪冰期有密切的关系,欧洲和北美高纬度地区在冰盛期为冰川或冻土覆盖(Hewitt, 2000),在更新世冰期时,日本的水杉在向南迁移的过程中进入许多小盆地,之后由于海水入侵以及气候进一步恶化,水杉无路可退而最终绝灭(Momohara, 2005; 王雨晴等, 2015)。在北美上新世气候变冷,水杉沿山系的河谷向东南迁移,但遇到生态位相近的落羽杉

(*Taxodium distichum*)竞争,而落羽杉的幼苗更适应南部地区的光强及温湿度环境,使水杉处于劣势,最终导致了其绝灭(Jagels & Equiza, 2007)。对保存于中国华中地区的水杉的来源有两种观点:一种认为现在中国的水杉是更新世从日本迁移而来(Yang, 1998),另一种认为是中国原生的(梁广贞, 1988; 齐国凡等, 1993)。

与欧洲和北美不同,中国没有大陆冰川,植物区系受第四纪冰期的影响较小,没有遭遇毁灭性的破坏,使得许多古老的成分得以保存和延续(Kusky et al, 2011; Huang et al, 2015)。现在水杉分布的地区正处于我国三个特有属分布中心之一的川东-鄂西中心范围内(应俊生和张志松, 1984),其复杂独特的地貌条件也使该地区成为水杉的“避难所”。在水杉分布的区域不仅保存了水杉,还保存许多古老的子遗成分,如珙桐(*Davidia involucrata*)、水青树(*Tetracentron sinense*)、连香树(*Cercidiphyllum japonicum*)和领春木(*Euptelea pleiospermum*)等(王希群等, 2005; Huang et al, 2015)。

中国植物区系中的子遗植物或特有植物无一不是在地质历史上有过广泛分布的植物(Manchester et al, 2009)。Huang等(2015)最近对65个中国植物区系中的古特有属的分布进行了分析,这些古特有成分大多在新生代都有过广泛的分布。研究表明这些特有属最集中的区域是华中地区:重庆南川、湖北利川和广东乳源是特有属分布最多的区域,前者有28个属,后两者各有26个属(Huang et al, 2015),这个区域和胡秀英所提到的水杉区系基本吻合(Hu, 1980; 汤庚国和宋祥后, 1989)。其次是华东地区,包括福建和台湾(Huang et al, 2015)。这些区域有一个共同的特征即冬春季的降水较为丰富,以特有类群分布最多的南川、利川和乳源为例,11月到次年4月的降水分别是264 mm、364 mm和582 mm,相对湿润的冬春季是特有植物得以在这些地区保存的重要原因(Huang et al, 2015)。

新生代以来全球气候环境总体上经历了一个逐步变冷的过程(Zachos et al, 2001),在东亚,季风气候伴随着青藏高原的隆升而逐步增强,导致气候季节性增强(Xing et al, 2012; Jacques et al, 2011; Su et al, 2013b; Li et al, 2015; Zhang et al, 2015)。我国多个地区古气候重建的结果表明,新近纪的气候和现在相比温度变化不大,但是降水总体上更为丰富且

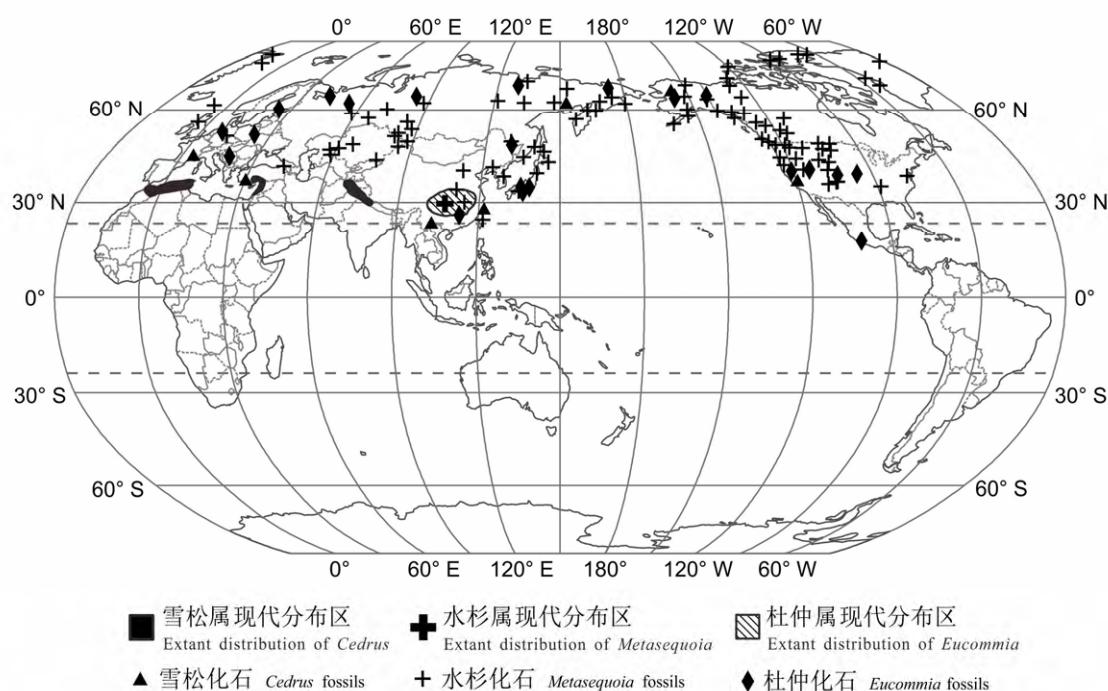


图2 一些子遗植物(雪松属、水杉属和杜仲属)的历史地理分布

Fig. 2 The biogeographic distributions of some relict plants (*Cedrus*, *Metasequoia* and *Eucommia*)

季节性较弱(Jacques et al, 2011; Su et al, 2013b)。季风气候导致了有些植物类群的灭绝。雪松属(*Cedrus*)植物是常见的园林树种, 共有4个现生种, 除1种分布于喜马拉雅西坡外, 其余均分布于地中海地区(Qiao et al, 2007)。中国没有原生的雪松(*Cedrus deodara*)分布, 但在云南永平发现了晚上新世的雪松种鳞化石(Su et al, 2013b)。北美红杉(*Sequoia sempervirens*)是一种北美特有的大型乔木, 现存北美红杉仅分布于美国加利福尼亚少数地区(Noss, 1999)。在地史上北美红杉属(*Sequoia*)有较广泛的分布(Miki, 1941; Blazer, 1975; Ma et al, 2005), Zhang等(2015)在云南马关中新世地层中发现了北美红杉属的雄球果、鳞叶和条形叶的化石。古气候重建结果和现代种子生理学研究推测雪松和北美红杉在云南的灭绝与东亚冬季风增强有关: 雪松属种子成熟的时间大多在秋季, 而北美红杉的种子每年12月成熟, 次年1月从树上脱离然后萌发(Olsen et al, 1990), 它们的种子萌发和幼苗生长时间都在冬、春季。而晚中新世以来, 东亚季风的显著增强导致云南冬、春两季的降水量日趋减少(Xia et al, 2009; Jacques et al, 2011; Xing et al, 2012; Su et al, 2013a, b), 从而阻碍了雪松和北美红杉的幼苗生长, 最终

导致它们逐渐在云南灭绝。

中国植物区系中的古特有类群都有较长的地质历史, 大多在晚白垩纪或古近纪就已经出现, 它们在地质时期生活的环境大多是温暖湿润, 季节性不强(吴征镒等, 2005; Huang et al, 2015)。而现在它们也主要集中分布于冬春季相对湿润的华中、华东地区(Huang et al, 2015)。可见, 季风气候深刻地影响了中国生物多样性的分布格局。

4 结论

新生代以来, 中国所在的东亚大陆经历了古新世-始新世极热事件、青藏高原隆升、季风气候形成、干旱带演变和第四纪冰期等一系列地质事件, 这些地质事件为中国植物区系格局的形成与演变提供了复杂而重要的地质背景。

青藏高原的隆升改变了中国的地形地貌, 也使古近纪以来横贯东西的干旱带在中新世以后变成了总体上东部湿润、西部干旱的格局, 这种改变对中国植物区系成分的南北交流起到了重要作用。

壳斗科、樟科、木兰科、豆科、金缕梅科等亚热带常绿阔叶林的主要成分在始新世均已出现。在中国南方, 亚热带常绿阔叶林的科、属构成已经和

现在非常接近。

与青藏高原隆起相随而成的季风气候以冬、春季干旱为特征,深刻地影响着中国生物多样性的格局,第三纪子遗成分主要分布在华中等冬春季相对湿润的地区。

参考文献

- An ZS, Kutzbach JE, Prell WL, Porter SC (2001) Evolution of Asian monsoons and phased uplift of the Himalayan Tibetan Plateau since Late Miocene times. *Nature*, 411, 62–66.
- Axelrod DI, Al Shehbaz I, Raven PH (1998) History of the modern flora of China. In: *Floristic Characteristics and Diversity of East Asian Plants: Proceedings of the First International Symposium of Floristic Characteristics and Diversity of East Asian Plants* (eds Zhang AL, Wu SG), pp. 43–55. Higher Education Press, Beijing.
- Blackmore S, Hong DY, Raven PH, Wortley AH (2013) Introduction. In: *Plants of China: A Companion to the Flora of China* (eds Blackmore S, Hong DY). Science Press, Beijing.
- Blazer AM (1975) Index of Generic Names of Fossil Plants, 1966–1973. U.S. Government Printing Office, Washington, DC.
- Boos WR, Kuang ZM (2010) Dominant control of the South Asian monsoon by orographic insulation versus plateau heating. *Nature*, 463, 218–222.
- Chandler MEJ (1961) The Lower Tertiary Floras of Southern England, Vol. 1, Palaeocene Floras: London Clay Flora. Trustees of the British Museum, London.
- Chandler MEJ (1963) The Lower Tertiary Floras of Southern England, Vol. 3, Flora of the Bournemouth Beds; the Boscombe and the Highcliff Sands. Trustees of the British Museum, London.
- Clift PD, Hodges KV, Heslop D, Hannigan R, van Long H, Calves G (2008) Correlation of Himalayan exhumation rates and Asian monsoon intensity. *Nature Geoscience*, 1, 875–880.
- Coleman M, Hodges K (1994) Evidence for Tibetan Plateau uplift before 14 Myr ago from a new minimum age for east-west extension. *Nature*, 374, 49–52.
- Crane PR, Friis EM, Pedersen KR (2000) The origin and early diversification of angiosperms. *Nature*, 374, 233–250.
- Crowley TJ, North GR (1988) Abrupt climate change and extinction events in earth history. *Science*, 240, 996–1002.
- Davis CC, Bell CD, Fritsch PW, Mathews S (2002) Phylogeny of *Acridocarpus-Brachylophos* (Malpighiaceae): implications for Tertiary tropical floras and Afroasian biogeography. *Evolution*, 56, 2395–2405.
- Deng T, Ding L (2015) Paleoaltimetry reconstructions of the Tibetan Plateau: progress and contradictions. *National Science Review*, 2, 417–437.
- Dilcher DL, Crane PR (1984) *Archaeanthus*: an early angiosperm from the cenomanian of the western interior of North America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 71, 351–383.
- Dong ZW, Qin X, Ren JW, Qin DH, Cui XQ, Chen JZ (2013) A 47-year high resolution chemistry record of atmospheric environment change from the Laohugou Glacier No. 12, north slope of Qilian Mountains, China. *Quaternary International*, 313, 137–146.
- Editorial Committee of Cenozoic Flora of China (1978) *Plant Fossils of China, Vol. 3, Cenozoic Flora of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [中国新生代植物编写组 (1978) 中国植物化石(第三册): 中国新生代植物. 科学出版社, 北京.]
- Fang XM, Li JJ, Zheng D (2003) Phases of plateau uplifting. In: *The Formation Environment and Development of the Qinghai-Tibet Plateau* (ed. Zheng D), pp. 37–48. Hebei Science & Technology Press, Shijiazhuang. (in Chinese) [方小敏, 李吉均, 郑度 (2003) 高原隆升的阶段性的. 见: 青藏高原形成环境与发展(郑度编著), 37–48页. 河北科学技术出版社, 石家庄.]
- Friis EM, Endress PK (1990) Origin and Evolution of Angiosperm Flowers. Academic Press, Cambridge, Massachusetts.
- Fu CB, Zeng ZM (1997) Monsoon region—regions with the largest precipitation change rate globally. *Chinese Science Bulletin*, 42, 2306–2310. (in Chinese) [符淙斌, 曾昭美 (1997) 季风区——全球降水变化率最大的地区. 科学通报, 42, 2306–2310.]
- Grote PJ, Dilcher DL (1989) Investigations of angiosperms from the Eocene of North America: a new genus of Theaceae based on fruit and seed remains. *Botanical Gazette*, 150, 190–206.
- Guo SX (2000) New material of the late Cretaceous flora from Hunchun of Jilin, Northeast China. *Acta Palaeontologica Sinica*, 39, 226–250.
- Guo SX, Li HM (1979) Late cretaceous flora from Hunchun of Jilin. *Acta Palaeontologica Sinica*, 18, 547–559.
- Guo SX, Sun ZH, Li HM, Dou YW (1984) Paleocene megafossil flora from Altai of Xinjiang. *Bulletin of the Nanjing Institute of Geology and Palaeontology*, Academic Sinica, 8, 119–146. (in Chinese with English abstract) [郭双兴, 孙喆华, 李浩敏, 窦亚伟 (1984) 新疆阿勒泰古新世植物群. 中国科学院南京地质古生物研究所丛刊, 8, 119–146.]
- Guo ZT, Ruddiman WF, Hao QZ, Wu HB, Qiao YS, Zhu RX, Peng SZ, Wei JJ, Yuan BY, Liu TS (2002) Onset of Asian desertification by 22 Myr ago inferred from loess deposits in China. *Nature*, 416, 159–163.
- Guo ZT, Sun B, Zhang ZS, Peng SZ, Xiao GQ, Ge JY, Hao QZ, Qiao YS, Liang MY, Liu JF (2008) A major reorganization of Asian climate by the early Miocene. *Climate of the Past*, 4, 153–174.
- Harrington GJ, Jaramillo CA (2007) Paratropical floral extinction in the Late Palaeocene–Early Eocene. *Journal of the Geological Society*, 164, 323–332.
- Herendeen PS, Crane PR, Drinnan AN (1995) Fagaceous

- flowers, fruits, and cupules from the Campanian (Late Cretaceous) of central Georgia, USA. *International Journal of Plant Sciences*, 156, 93–116.
- Hewitt G (2000) The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405, 907–913.
- Hu Q, Xing YW, Hu JJ, Huang YJ, Ma HJ, Zhou ZK (2013) Evolution of stomatal and trichome density of the *Quercus delavayi* complex since the Late Miocene. *Chinese Science Bulletin*, 58, 2057–2067. (in Chinese) [胡茜, 星耀武, 胡瑾瑾, 黄永江, 马宏杰, 周浙昆 (2013) 中新世以来黄毛青冈复合群(*Quercus delavayi* complex)气孔及叶表皮毛密度的演变. *科学通报*, 58, 2057–2067.]
- Hu SY (1980) The *Metasequoia* flora and its phytogeographic significance. *Journal of the Arnold Arboretum*, 61, 41–94.
- Huang J, Su T, Lebreton-Anberrée J, Zhang ST, Zhou ZK (2016) The oldest *Mahonia* (Berberidaceae) fossil from East Asia and its biogeographic implications. *Journal of Plant Research*, 129, 209–223.
- Huang YJ, Jacques FMB, Su T, Ferguson DK, Tang H, Chen WY, Zhou ZK (2015) Distribution of Cenozoic plant relicts in China explained by drought in dry season. *Scientific Reports*, 5, 14212.
- Huzioka K, Takahasi E (1970) The Eocene Flora of the Ube Coal-field, Southwest Honshu, Japan. *Journal of the Mining College, Akita University Series A: Mining Geology*, 4, 1–88.
- Jacques FMB, Guo SX, Su T, Xing YW, Huang YJ, Liu YS, Ferguson DK, Zhou ZK (2011) Quantitative reconstruction of the Late Miocene monsoon climates of Southwest China: a case study of the Lincang flora from Yunnan Province. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 304, 318–327.
- Jagels R, Equiza MA (2007) Why did *Metasequoia* disappear from North America but not from China. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 48, 281–290.
- Jaramillo C, Rueda MJ, Mora G (2006) Cenozoic plant diversity in the Neotropics. *Science*, 311, 1893–1896.
- Jin JH, Liao WB, Peng SL (2006) The origin and evolution of Guangdong flora in geological period. *Ecology and Environment*, 15, 831–837. (in Chinese with English abstract) [金建华, 廖文波, 彭少麟 (2006) 广东省地质时期植物区系的形成与演变. *生态环境*, 15, 831–837.]
- Kennett JP, Stott LD (1991) Abrupt deep sea warming, paleoceanographic changes and benthic extinctions at the end of the Paleocene. *Nature*, 353, 225–229.
- Knobloch E, Kvaček Z (1976) *Miozäne Blatterfloren vom Westrand der Böhmisches Masse*. Akademie Prague, Prague, Czech Republic. (in German)
- Kuang GD, Chen GJ, Chen YF, Huang ZT (2005) New information on the Tertiary biostratigraphy of the Ningming Basin, Guangxi. *Journal of Stratigraphy*, 28, 362–367. (in Chinese with English abstract) [邝国敦, 陈耿娇, 陈运发, 黄志涛 (2005) 广西北明盆地第三纪地层研究的新进展. *地层学杂志*, 28, 362–367.]
- Kusky T, Guo LA, Xiang SB, Guo XY, Xu XY (2011) A critical examination of evidence for a Quaternary glaciation in Mt. Laoshan, Eastern China. *Journal of Asian Earth Sciences*, 40, 403–416.
- Kvaček Z, Walther H (1989) Paleobotanical studies in Fagaceae of the European Tertiary. *Plant Systematics & Evolution*, 162, 213–229.
- Lamotte RS (1952) *Catalogue of the Cenozoic Plants of North America Through 1950*. Geological Society of America, New York.
- LePage BA, Yang H, Matsumoto M (2005) The evolution and biogeographic history of *Metasequoia*. In: *The Geobiology and Ecology of Metasequoia* (eds LePage BA, Williams CJ, Yang H), pp. 3–114. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Li HM (1978) Age of Shanwang flora, Shandong and studies of the Late Tertiary flora in East China. *Proceedings of Palaeontological Society of China*, 14, 43–47. (in Chinese) [李浩敏 (1978) 山东山旺植物群的时代及我国东部地区晚第三纪植物群研究概况. *中国古生物学会讯*, 14, 43–47.]
- Li JJ (2006) The Qinghai-Tibet Plateau Uplifting and Environmental Evolution in Asia: Article Collection of Academician Li Ji-Jun. Science Press, Beijing, China. (in Chinese) [李吉均 (2006) 青藏高原隆升与亚洲环境演变: 李吉均院士论文选集. 科学出版社, 北京.]
- Li JJ, Fang XM, Pan BT, Zhao ZJ, Song YG (2001) Late Cenozoic intensive uplift of Qinghai-Xizang Plateau and its impacts on environments in surrounding area. *Quaternary Sciences*, 21, 381–391. (in Chinese with English abstract) [李吉均, 方小敏, 潘保田, 赵志军, 宋友桂 (2001) 新生代晚期青藏高原强烈隆起及其对周边环境的影响. *第四纪研究*, 21, 381–391.]
- Li JJ, Shu Q, Zhou SZ, Zhao ZJ, Zhang JM (2004) Review and prospects of Quaternary glaciation research in China. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 26, 235–243. (in Chinese with English abstract) [李吉均, 舒强, 周尚哲, 赵志军, 张建明 (2004) 中国第四纪冰川研究的回顾与展望. *冰川冻土*, 26, 235–243.]
- Li JJ, Wen SX, Zhang QS, Wang FB, Zheng BX, Li BY (1979) Age, amplitude and form of the uplifting of the Qinghai-Tibet Plateau. *Science China*, 6, 608–616. (in Chinese) [李吉均, 文世宣, 张青松, 王富葆, 郑本兴, 李炳元 (1979) 青藏高原隆起的时代、幅度和形式的探讨. *中国科学*, 6, 608–616.]
- Li JJ, Zhou SZ, Zhao ZJ, Zhang J (2015) The Qingzang Movement: the major uplift of the Qinghai-Tibetan Plateau. *Science China: Earth Science*, 45, 1597–1608. (in Chinese) [李吉均, 周尚哲, 赵志军, 张军 (2015) 论青藏运动主幕. *中国科学: 地球科学*, 45, 1597–1608.]
- Li JZ, Qiu J, Liao WB, Jin JH (2009) Eocene fossil *Alseodaphne* from Hainan Island of China and its paleoclimatic implications. *Science in China Series D: Earth Science*, 39, 1753–1758. (in Chinese) [李景照, 邱珏, 廖文

- 波, 金建华 (2009) 海南岛始新世 *Alseodaphne* 化石及其古气候指示. 中国科学(D辑: 地球科学), 39, 1753–1758.]
- Li SF, Mao LM, Spicer RA, Lebreton-Anberrée J, Su T, Sun M, Zhou ZK (2015) Late Miocene vegetation dynamics under monsoonal climate in southwestern China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 425, 14–40.
- Liang GZ (1988) The valuable epibiotic plant of the *Metasequoia Glyptostrobes* and the geographical significance of its distribution. *Journal of Chongqing Teachers College (Natural Sciences Edition)*, 3, 5–119. (in Chinese with English abstract) [梁广贞 (1988) 珍稀子遗植物水杉及其分布的植物地理学意义. 重庆师范学院学报(自然科学版), 3, 5–119.]
- Liu MQ, Deng M, Zhou ZK (2009) Taxonomic and ecological implications of leaf cuticular morphology in *Castanopsis*, *Castanea*, and *Chrysopsis*. *Plant Systematics and Evolution*, 283, 111–123.
- Liu XD, Dong BW (2013) Influence of the Tibetan Plateau uplift on the Asian monsoon-arid environment evolution. *Chinese Science Bulletin*, 58, 2906–2919. (in Chinese) [刘晓东, Dong BW (2013) 青藏高原隆升对亚洲季风-干旱环境演化的影响. 科学通报, 58, 2906–2919.]
- Liu XD, Yin ZY (2002) Sensitivity of East Asian monsoon climate to the uplift of the Tibetan Plateau. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 183, 223–245.
- Liu YH, Xia NH, Yang HQ (1995) The origin, evolution and phytogeography of Magnoliaceae. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 3(4), 1–12. (in Chinese with English abstract) [刘玉壶, 夏念和, 杨惠秋 (1995) 木兰科 (Magnoliaceae) 的起源、进化和地理分布. 热带亚热带植物学报, 3(4), 1–12.]
- Liu ZF, Wang PX, Wang CS, Shao L, Huang W (2001) Paleotopography of China during the Cenozoic: a preliminary study. *Geological Review*, 47, 467–475. (in Chinese with English abstract) [刘志飞, 汪品先, 王成善, 邵磊, 黄维 (2001) 中国新生代古地形演化的初步模型. 地质论评, 47, 467–475.]
- Lu HY, Guo ZT (2013) Evolution of the monsoon and dry climate in East Asia during late Cenozoic: a review. *Science China: Earth Science*, 43, 1907–1918. (in Chinese) [鹿化煜, 郭正堂 (2013) 晚新生代东亚气候变化: 进展与问题. 中国科学: 地球科学, 43, 1907–1918.]
- Ma QW, Li FL, Li CS (2005) The coast redwoods (*Sequoia*, *Taxodiaceae*) from the Eocene of Heilongjiang and the Miocene of Yunnan, China. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 135, 117–129.
- Mabberley DJ (2008) *Mabberley's Plant-book: A Portable Dictionary of Plants, Their Classifications and Uses*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mai DH, Walther H (1978) *Die Floren der Haselbacher Serie im Weissester-Becken (Bezirk Leipzig, DDR)*. *Abhandlungen des Staatlichen Museums für Mineralogie und Geologie zu Dresden*, 28, 1–301. (in German)
- Mai DH, Walther H (1991) *Die oligozänen und untermiozänen Floren Nordwest-Sachsens und des Bitterfelder Raumes*. Staatliches Museum für Mineralogie und Geologie zu Dresden, Dresden, Germany. (in German)
- Manchester SR (1994) *Fruits and Seeds of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon*. Paleontological Research Institution, New York.
- Manchester SR, Chen ZD, Lu AM, Uemura K (2009) Eastern Asian endemic seed plant genera and their paleogeographic history throughout the Northern Hemisphere. *Journal of Systematics and Evolution*, 47, 1–42.
- Miki S (1941) On the change of flora in eastern Asia since Tertiary period (1): the clay or lignite beds flora in Japan with special reference to the *Pinus trifolia* beds in central Hondo. *Japanese Journal of Botany*, 8, 303–341.
- Milne RI, Abbott RJ (2002) The origin and evolution of tertiary relict floras. *Advances in Botanical Research*, 38, 281–314.
- Min TL, Bartholomew B (2003) *Camellia sinensis*. In: *Flora of China* (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), pp. 364–366. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Momohara A (1994) Floral and paleoenvironmental history from the late Pliocene to middle Pleistocene in and around central Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 108, 281–293.
- Momohara A (2005) Paleogeography and history of *Metasequoia* in Japan, with reference to its extinction and survival in East Asia. In: *The Geobiology and Ecology of Metasequoia* (eds LePage BA, Williams CJ, Yang H), pp. 115–136. Springer, Dordrecht.
- 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. *Geoscience Report of Shimane University*, 20, 49–58. (in Japanese with English abstract)
- Noss RF (1999) *The redwood forest: history, ecology, and conservation of the coast redwoods*. Island Press, Washington, DC.
- Olsen DF, Roy DF, Walters GA (1990) *Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl. redwoods. *Silvics of North America*. US Department of Agriculture, Agricultural Handbook, 654, 541–551.
- Ozaki K (1991) Late Miocene and Pliocene floras in central Honshu, Japan. *Bulletin Kanagawa Prefectural Museum, Nature Science*, 244.
- Qi GF, Yang JJ, Su JZ (1993) Two unearthed ancient woods excavated from Wuhan City. *Acta Botanica Sinica*, 35, 722–726. (in Chinese with English abstract) [齐国凡, 杨家驹, 苏景中 (1993) 武汉出土的两种古木的研究. 植物学报, 35, 722–726.]
- Qian H, Ricklefs RE (1999) A comparison of the taxonomic richness of vascular plants in China and the United States. *The American Naturalist*, 154, 160–181.

- Qiao CY, Ran JH, Li Y, Wang XQ (2007) Phylogeny and biogeography of *Cedrus* (Pinaceae) inferred from sequences of seven paternal chloroplast and maternal mitochondrial DNA regions. *Annals of Botany*, 100, 573–580.
- Raymo ME, Ruddiman WF (1992) Tectonic forcing of late Cenozoic climate. *Nature*, 359, 117–122.
- Ren WX, Sun BN, Xiao L (2010) Quantitative reconstruction on paleoelevation and paleoclimate of Miocene Xiananshan Formation in Ninghai, Zhejiang Province. *Acta Micropalaeontologica Sinica*, 27, 93–98. (in Chinese with English abstract) [任文秀, 孙柏年, 肖良 (2010) 浙江宁海下南山组晚中新世古海拔与古气候定量重建. *微体古生物学报*, 27, 93–98.]
- Ricklefs RE, Qian H, Peter S. White PS (2004) The region effect on mesoscale plant species richness between eastern Asia and eastern North America. *Ecography*, 27, 129–136.
- Roberts EH (1973) Predicting the storage life of seeds. *Seed Science and Technology*, 1, 499–514.
- Rohwer JG (1993) Lauraceae: Nectandra. In: *Flora Neotropica* (ed. Zannoni T), pp. 332. The New York Botanical Garden, New York.
- Shi JZ, Liu ZJ, Liu R, Du JF, Zhang J, Liu F (2008) Quantitative reconstruction of the Eocene Palaeoclimate in the Fushun Basin, Liaoning Province. *Journal of Jilin University: Earth Science Edition*, 38, 50–55. (in Chinese with English abstract) [史冀忠, 刘招君, 柳蓉, 杜江峰, 张健, 刘洋 (2008) 辽宁抚顺盆地始新世古气候定量研究. *吉林大学学报(地球科学版)*, 38, 50–55.]
- Sims HJ, Herendeen PS, Crane PR (1998) New genus of fossil Fagaceae from the Santonian (Late Cretaceous) of central Georgia, USA. *International Journal of Plant Sciences*, 159, 391–404.
- Singh D, Tsiang M, Rajaratnam B, Diffenbaugh NS (2014) Observed changes in extreme wet and dry spells during the South Asian summer monsoon season. *Nature Climate Change*, 4, 456–461.
- Spicer RA, Harris NBW, Widdowson M, Herman AB, Guo SX, Valdes PJ, Wolfe JA, Kelley SP (2003) Constant elevation of southern Tibet over the past 15 million years. *Nature*, 421, 622–624.
- Su T (2010) On the establishment of the leaf physiognomy-climate model and a study of the Late Pliocene Yangjie Flora, Southwest China. PhD dissertation, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming. (in Chinese with English abstract) [苏涛 (2010) 叶相-气候中国模型的建立及上新世羊街植物群的研究. 博士学位论文, 中国科学院昆明植物研究所, 昆明.]
- Su T, Jacques FMB, Spicer RA, Liu YS, Huang YJ, Xing YW, Zhou ZK (2013a) Post-Pliocene establishment of the present monsoonal climate in SW China: evidence from the late Pliocene Longmen megafloora. *Climate of the Past*, 9, 1911–1920.
- Su T, Liu YS, Jacques FMB, Huang YJ, Xing YW, Zhou ZK (2013b) The intensification of the East Asian winter monsoon contributed to the disappearance of *Cedrus* (Pinaceae) in southwestern China. *Quaternary Research*, 80, 316–325.
- Su T, Xing YW, Yang QS, Zhou ZK (2009) Reconstruction of mean annual temperature in Chinese Eocene paleofloras based on leaf margin analysis. *Acta Palaeontologica Sinica*, 48, 65–72. (in Chinese with English abstract) [苏涛, 星耀武, 杨青松, 周浙昆 (2009) 基于叶缘分析法定量重建中国始新世植物群的年均温. *古生物学报*, 48, 65–72.]
- Sun G, Dilcher DL, Zheng SL, Zhou ZK (1998) In search of the first flower: a Jurassic angiosperm, *Archaeofructus*, from Northeast China. *Science*, 282, 1692–1695.
- Sun G, Dilcher DL, Wang HS, Chen ZD (2011) A eudicot from the Early Cretaceous of China. *Nature*, 471, 625–628.
- Sun XJ, Wang PX (2005) How old is the Asian monsoon system? Palaeobotanical records from China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 222, 181–222.
- Tanai T (1992) Tertiary vegetational history of East Asia. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum*, 19, 125–163.
- Tang GG, Song XH (1989) A study on woody flora of the Xindoushan. *Journal of Nanjing Forestry University (Nature Science Edition)*, 13, 55–61. (in Chinese with English abstract) [汤庚国, 宋祥后 (1989) 星斗山自然保护区木本植物区系研究. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 13, 55–61.]
- Tang YC (2000) On the affinities and the role of the Chinese Flora. *Acta Botanica Yunnanica*, 22, 1–26. (in Chinese with English abstract) [汤彦承 (2000) 中国植物区系与其它地区区系的联系及其在世界区系中的地位和作用. *云南植物研究*, 22, 1–26.]
- Tao JR, Kong ZC (1973) The fossil florule and sporo-pollen assemblage of the Shang-in coal series of Erhuan, Yunnan. *Acta Botanica Sinica*, 15, 120–130. (in Chinese with English abstract) [陶君容, 孔昭宸 (1973) 云南洱源三营煤系的植物化石群和孢粉组合. *植物学报*, 15, 120–130.]
- Tao JR, Zhang CB (1990) Early Cretaceous angiosperms of the Yanji basin, Jilin Province. *Acta Botanica Sinica*, 32, 220–229. (in Chinese with English abstract) [陶君容, 张川波 (1990) 吉林省延吉盆地早白垩纪被子植物化石. *植物学报*, 32, 220–229.]
- Tao JR, Zhang CB (1992) Two angiosperm reproductive organs from the early cretaceows of China. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 30, 423–426. (in Chinese with English abstract) [陶君容, 张川波 (1992) 中国早白垩纪被子植物生殖器官. *植物分类学报*, 30, 423–426.]
- Taylor DW (1988) Eocene floral evidence of Lauraceae: corroboration of the North American megafossil record. *American Journal of Botany*, 75, 948–957.
- Tiffney BH (1986) Fruit and seed dispersal and the evolution of the Hamamelidaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 73, 394–416.
- von Balthazar M, Pedersen KR, Crane PR, Stampanoni M, Friis EM (2007) *Potomacanthus lobatus* gen. et sp. nov., a new flower of probable Lauraceae from the Early Cretaceous

- (Early to Middle Albian) of eastern North America. *American Journal of Botany*, 94, 2041–2053.
- Wang PX (2009) Geological evolution of the global monsoon. *Chinese Science Bulletin*, 54, 535–556. (in Chinese) [汪品先 (2009) 全球季风的地质演变. *科学通报*, 54, 535–556.]
- Wang PX, Clemens S, Beaufort L, Braconnot P, Ganssen G, Jian Z, Kershaw P, Sarnthein M (2005) Evolution and variability of the Asian monsoon system: state of the art and outstanding issues. *Quaternary Science Reviews*, 24, 595–629.
- Wang Q, Song ZQ, Chen YF, Shen S, Li ZY (2014) Leaves and fruits of *Bauhinia* (Leguminosae, Caesalpinoideae, Cercideae) from the Oligocene Ningming Formation of Guangxi, South China and their biogeographic implications. *BMC Evolutionary Biology*, 14, 88.
- Wang XQ, Li HM (2000) Discovery of another living fossil—*Shaniodendron subaequale* (H. T. Chang) Deng et al. in China—Clearing up paleobotanists' a long-term doubt. *Acta Palaeontologica Sinica*, 39, 308–317. (in English with Chinese abstract) [王希冀, 李浩敏 (2000) 活化石银缕梅的发现澄清了古植物学者中的一个疑问. *古生物学报*, 39, 308–317.]
- Wang XQ, Ma LY, Guo BX, Fan SH, Tan JX (2005) Analysis on the change of the original *Metasequoia glyptostroboides* population and its environment in Lichuan Hubei from 1948 to 2003. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 972–977. (in Chinese with English abstract) [王希群, 马履一, 郭保香, 范深厚, 谭鉴锡 (2005) 湖北利川水杉原生种群及其生境 1948–2003 年间变化分析. *生态学报*, 25, 972–977.]
- Wang Y (1990) Agricultural Climate Resources and Districts of Yunnan Province. China Meteorological Press, Beijing. (in Chinese) [王宇 (1990) 云南省农业气候资源及区划. 气象出版社, 北京.]
- Wang Y (2006) Yunnan Mountain Climate. Yunnan Science & Technology Press, Kunming. (in Chinese) [王宇 (2006) 云南山地气候. 云南科技出版社, 昆明.]
- Wang YF (2004) Evolutionary biology of some important plant taxa and their paleo-environments from the Mid-Miocene of Shanwang, Shandong Province, China. PhD dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract) [王宇飞 (2004) 山东山旺中新世植物重要类群演化生物学与古气候定量重建的研究. 博士学位论文, 中国科学院植物研究所, 北京.]
- Wang YQ, Momohara A, Sun M, Wang L, Lebreton-Anberrée J, Zhou ZK (2015) Climate change of central Japan during Pliocene to Pleistocene: evidence from stable carbon isotope and leaf morphology of fossil *Metasequoia*. *Quaternary Sciences*, 35, 767–775. (in Chinese with English abstract) [王雨晴, 百原新, 孙梅, 王力, Lebreton-Anberrée J, 周浙昆 (2015) 日本中部地区上新世到更新世过渡时期的气候演变: 来自水杉叶片化石稳定碳同位素及其形态性状的证据. *第四纪研究*, 35, 767–775.]
- Willis KJ, Niklas KJ (2004) The role of Quaternary environmental change in plant macroevolution: the exception or the rule? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359, 159–172.
- Wu ZY, Sun H, Zhou ZK, Li DZ, Peng H (2011) Floristics of Seed Plants from China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒, 孙航, 周浙昆, 李德铎, 彭华 (2011) 中国种子植物区系地理. 科学出版社, 北京.]
- Wu ZY, Sun H, Zhou ZK, Peng H, Li DZ (2005) Origin and differentiation of endemism in the flora of China. *Acta Botanica Yunnanica*, 27, 577–601. (in Chinese with English abstract) [吴征镒, 孙航, 周浙昆, 彭华, 李德铎 (2005) 中国植物区系中的特有性及其起源和分化. *云南植物研究*, 27, 577–601.]
- Wu ZY, Zhou ZK, Li DZ, Peng H, Sun H (2003) The areal-types of the world families of seed plants. *Acta Botanica Yunnanica*, 25, 245–257. (in Chinese with English abstract) [吴征镒, 周浙昆, 李德铎, 彭华, 孙航 (2003) 世界种子植物科的分布区类型系统. *云南植物研究*, 25, 245–257.]
- Wu ZY, Zhu YC, Jiang HQ (1987) Vegetation of Yunnan. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒, 朱彦丞, 姜汉桥 (1987) 云南植被. 科学出版社, 北京.]
- Xia K, Su T, Liu YS, Xing YW, Jacques FMB, Zhou ZK (2009) Quantitative climate reconstructions of the late Miocene Xiaolongtan megaflora from Yunnan, Southwest China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 276, 80–86.
- Xing YW, Utescher T, Jacques FMB, Su T, Liu Y, Huang YJ, Zhou ZK (2012) Paleoclimatic estimation reveals a weak winter monsoon in southwestern China during the Late Miocene: evidence from plant macrofossils. *Palaeogeography, Palaeoclimatology Palaeoecology*, 358, 19–26.
- Xu R, Kong ZC, Sun XJ, Tao JR, Du NQ (1973) Quaternary botany research of the Mt. Everest region and the uplifting of the Himalayas. *Chinese Science Bulletin*, 6, 274–279. (in Chinese) [徐仁, 孔昭宸, 孙湘君, 陶君容, 杜乃秋 (1973) 珠穆朗玛峰地区第四纪古植物学的研究和喜马拉雅山的上升. *科学通报*, 6, 274–279.]
- Yang H (1998) From fossils to molecules: the *Metasequoia* tale continues. *Arnoldia*, 58, 60–71.
- Yao YF (2006) Eocene Palynoflora from Changchang Basin, Hainan Island and Its Bearing on the Implications of Palaeovegetation and Palaeoclimate. PhD dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract) [姚铁锋 (2006) 海南岛长昌盆地始新世孢粉植物群及其古植被和古气候研究. 博士学位论文, 中国科学院植物研究所, 北京.]
- Ying JS, Zhang ZS (1984) Endemism in the Flora of China—Studies on the Endemic Genera. *Journal of University of Chinese Academy of Sciences*, 22, 259–268. (in Chinese) [应俊生, 张志松 (1984) 中国植物区系中的特有现象—

- 特有属的研究. 中国科学院大学学报, 22, 259–268.]
- Zachos J, Pagani M, Sloan L, Thomas E, Billups K (2001) Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 292, 686–693.
- Zachos JC, Lohmann KC, Walker JCG, Wise SW (1993) Abrupt climate change and transient climates during the Paleogene: a marine perspective. *The Journal of Geology*, 101, 191–213.
- Zhang JW, D’Rozario A, Adams JM, Li Y, Liang XQ, Jacques FMB, Su T, Zhou ZK (2015) *Sequoia maguanensis*, a new Miocene relative of the coast redwood, *Sequoia sempervirens*, from China: implications for paleogeography and paleoclimate. *American Journal of Botany*, 102, 103–118.
- Zhang TC, Sun H (2011) Phylogeographic structure of *Terminalia franchetii* (Combretaceae) in Southwest China and its implications for drainage geological history. *Journal of Plant Research*, 124, 63–73.
- Zhang Y, Zhai P, Zheng S, Zhang W (1990) Late Cretaceous–Paleogene plants from Tangyuan, Heilongjiang. *Acta Palaeontologica Sinica*, 29, 237–245. (in Chinese with English abstract) [张莹, 翟培民, 郑少林, 张武 (1990) 黑龙江汤原晚白垩纪—早第三纪植物. 古生物学报, 29, 237–245.]
- Zheng D, Yao TD (2005) The Qinghai-Tibet Plateau Uplifting and Its Environmental Effects. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑度, 姚檀栋 (2005) 青藏高原隆升与环境效应. 科学出版社, 北京.]
- Zheng HB, Wang PX, Liu ZF, Yang SY, Wang JL, Li QY, Zhou ZY, Jia JT, Li SQ, Jia JY, Chappell J, Saito Y, Inoue T (2008) Carving the history of East Asia’s east-tilting topography and East Asian monsoon—an introduction to IODP proposal 683. *Advances in Earth Science*, 23, 1150–1160. (in Chinese with English abstract) [郑洪波, 汪品先, 刘志飞, 杨守业, 王家林, 李前裕, 周祖翼, 贾军涛, 李上卿, 贾健宜, Chappell J, Saito Y, Inoue T (2008) 东亚东倾地形格局的形成与季风系统演化历史寻踪——综合大洋钻探计划683号航次建议书简介. 地球科学进展, 23, 1150–1160.]
- Zhou ZK (1999) Fossils of the Fagaceae and their implications in systematics and biogeography. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 37, 66–82. (in Chinese with English abstract) [周浙昆 (1999) 壳斗科的地质历史及其系统学和植物地理学意义. 植物分类学报, 37, 66–82.]
- Zhou ZK (2000) Miocene Xiaolongtan flora, Kaiyuan, Yunnan. In: *The Evolution of the Late Cretaceous-Cenozoic Floras in China* (ed. Tao JR), pp. 64–72. Science Press, Beijing, China. (in Chinese) [周浙昆 (2000) 云南开远小龙潭中新世植物群. In: 中国晚白垩纪至新生代植物区系发展演变 (陶君容编著), 64–72页. 科学出版社, 北京.]
- Zhou ZK (2013a) History of vegetation in China. In: *Plants of China: A Companion to the Flora of China* (eds Blackmore S, Hong DY), pp. 103–119. Science Press, Beijing.
- Zhou ZK (2013b) Origin and development of the Chinese flora. In: *Plants of China: A Companion to the Flora of China* (eds Blackmore S, Hong DY), pp. 86–102. Science Press, Beijing.
- Zhou ZK, Crepet WL, Nixon KC (2001) The earliest fossil evidence of the Hamamelidaceae: Late Cretaceous (Turonian) inflorescences and fruits of *Altingioideae*. *American Journal of Botany*, 88, 753–766.
- Zhou ZK, Momohara A (2005) Fossil history of some endemic seed plants of East Asia and its phytogeographical significance. *Acta Botanica Yunnanica*, 27, 3–24. (in Chinese with English abstract) [周浙昆, Momohara A (2005) 一些东亚特有种子植物的化石历史及其植物地理学意义. 云南植物研究, 27, 3–24.]
- Zhou ZK, Wilkinson H, Wu ZY (1994) Taxonomical and evolutionary implications of the leaf anatomy and architecture of *Quercus* L. subgenus *Quercus* from China. *Cathaya*, 7, 1–34.
- Zhou ZK, Yang XF, Yang QS (2006) Land bridge theory and Long-distance Dispersal—new evidence to old view. *Chinese Science Bulletin*, 51, 879–886. (in Chinese) [周浙昆, 杨雪飞, 杨青松 (2006) 陆桥说和长距离扩散——老观点, 新证据. 科学通报, 51, 879–886.]

(责任编辑: 沈泽昊 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 亚热带常绿阔叶林主要成分及其外观。(A): 木兰科代表深山含笑; (B): 樟科代表薄叶润楠; (C): 壳斗科代表滇青冈; (D): 山茶科代表木荷; (E): 福建武夷山典型的中亚热带常绿阔叶林。

Appendix 1 Main components of subtropical evergreen broad-leaved forest and its landscape. (A), *Michelia maudiae*; (B), *Machilus leptophylla*; (C), *Cyclobalanopsis glaucoides*; (D), *Schima superba*; (E), Typical subtropical evergreen broad-leaved forest in Mt. Wuyi, Fujian Province.

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016120-1.pdf>

附录2 孑遗植物图示。(A): 雪松; (B): 水杉; (C): 杜仲。

Appendix 2 Pictures of some relict plants. (A), *Cedrus deodara*; (B), *Metasequoia glyptostroboides*; (C), *Eucommia ulmoides*.

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016120-2.pdf>