

红树科植物的化石记录及植物地理史

金建华

(中山大学生命科学学院, 广州 510275)

摘要:红树科植物化石种类有红树属 *Rhizophora*、秋茄属 *Kandelia*、角果木属 *Ceriops* 和木榄属 *Bruguiera* 等 4 属, 主要分布于亚洲、欧洲、非洲、大洋洲和美洲的古新世至全新世地层中。红树科植物化石记录显示: 该科植物很可能于古新世至始新世早期起源于环特提斯海沿岸, 中始新世开始从这一起源中心迅速向世界其它地方包括亚洲、欧洲、非洲、大洋洲和美洲等地扩散; 渐新世在上述地区继续这一扩散历程, 但在欧洲的化石记录消失; 中新世时在亚洲、非洲、大洋洲和美洲达到了极盛期; 上新世开始分布范围有所缩小, 更新世则进一步缩小; 一直到全新世才又重新繁盛起来。红树科植物的这一分布格局和地史演变是与地质时期大陆漂移、洋底扩张、第四纪冰川活动、古气候和古地理的变迁紧密相连的。

关键词:红树科; 化石; 植物地理

The fossil record and phytogeographic history of Rhizophoraceae

JIN Jian-Hua (School of Life Sciences, Zhongshan University, Guangzhou 510275, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(4): 676~681.

Abstract: The fossils of 4 genera of Rhizophoraceae, *Rhizophora*, *Kandelia*, *Ceriops* and *Bruguiera*, distributed in the strata of Tertiary to Quaternary in Asia, Europe, Africa, Oceania and America: (1) the earliest fossil occurrence of *Rhizophora* pollen was in the Paleocene strata in India, but few fossils of Rhizophoraceae have been found in Paleocene strata worldwide. (2) In Eocene besides *Rhizophora* the fossils of *Bruguiera*, *Ceriops* and *Kandelia* occurred consecutively. *Rhizophora* was dispersed to France in Early Eocene and to Borneo, Senegal, Gabon, Surinam, Panama, Australia and Hungary in Middle-Late Eocene. The fossils of *Bruguiera*, *Palaeobuguiera* and *Ceriops* were mainly discovered in France and England, while the fossils of *Kandelia* were reported from Alaska. *Palaeobuguiera*, the primitive form of *Bruguiera*, were also found in Hainan Island of China. (3) Abundant Rhizophoraceae pollens in Oligocene were found in India, Borneo, Nigeria, Senegal, Guiana, Mexico, Puerto Rico, Australia, New Guinea, Isle of Wight, Leizhou Peninsula and Beibu Bay of China. (4) In Miocene Rhizophoraceae was distributed even wider, including India, Borneo, Burma, Pearl River estuary in China, Nigeria, Senegal, Guiana, Mexico, Venezuela, Costa Rica, Panama, New Guinea and Pacific Islands. *Ceriops* was mainly discovered in Guam, Fiji and Pacific Islands of Eniwetok. *Bruguiera* fossils also distributed in Pacific Islands and Japan. (5) In Pliocene the number of fossils and the distribution area of Rhizophoraceae reduced significantly. It mainly distributed in Borneo, New Guinea, Nigeria, Venezuela, Guatemala, Australia, Leizhou Peninsula and Pearl river estuary of China. (6) In Pleistocene the number of fossils and distribution area of Rhizophoraceae further reduced. It mainly distributed in Niger, Guiana, Surinam, Venezuela, and Leizhou Peninsula, Pearl river estuary, Shenzhen and Hongkong of China. (7) In Holocene, the fossils number and distribution area of Rhizophoraceae were markedly increased. They mainly distributed in India, Sri Lanka, Thailand, Malaysia, Borneo, Java, Australia, Niger, Benin, Senegal, Guiana, Surinam, Venezuela and South China.

The fossil record of Rhizophoraceae indicated (1) Rhizophoraceae was highly probable originated in the Tethys seacoast from Paleocene through Early Eocene, and rapidly dispersed to Asia, Europe, Africa, Oceania and America during Middle

基金项目:国家自然科学基金资助项目(40342013);香港中山大学高等学术研究中心基金会资助项目(05A1);广东省科技计划资助项目

收稿日期:2003-09-19; **修订日期:**2004-12-30

作者简介:金建华(1966~),男,浙江临海人,教授,主要从事古植物学研究。E-mail: Lssjjh@zsu.edu.cn

Foundation item: National Natural Science Foundation of China (No. 40342013); The Foundation of Zhongshan University Advanced Research Centre and The Project of Science and Technology of Guangdong Province

Received date: 2003-09-19; **Accepted date:** 2004-12-30

Biography: JIN Jian-Hua, Professor, mainly engaged in paleobotany. E-mail: Lssjjh@zsu.edu.cn

Eocene; (2) during Oligocene Rhizophoraceae continued to spread in Asia, Europe, Africa, Oceania and America, but it became extinct in Europe since Oligocene; (3) during Miocene Rhizophoraceae became a characteristic taxon across tropical-subtropical seacoast of Asia, Africa, Oceania and America; (4) from Pliocene through Pleistocene Rhizophoraceae reduced markedly, and then began to flourish in Holocene. The distribution pattern and phytogeographic evolution of Rhizophoraceae distribution closely correlated to the continental drift, Quaternary glaciation and global climates changed.

Key words: Rhizophoraceae; fossil; phytogeography

文章编号:1000-0933(2005)04-0676-06 中图分类号:Q959 文献标识码:A

红树科植物是海岸红树林群落的主要组成类群,全球约有 16 属,主要分布于亚洲、大洋洲、东非热带海岸及太平洋群岛,只有少数分布在美洲和西非海岸。我国有 6 属,其中作为红树林主要成分的红树族 *Rhizophoreae* 有 4 属,包括红树属 *Rhizophora*、秋茄属 *Kandelia*、角果木属 *Ceriops* 和木榄属 *Bruguiera* 等,主要分布于海南岛、广东、广西、福建、台湾及香港等沿海地区^[1~4]。长期以来,对现生红树科植物的研究主要侧重于生态学方面,而对化石红树科植物则主要研究其花粉形态及古环境意义^[5~9]。相比较而言,对该科植物系统演化方面的研究较少。最近,钟扬、施苏华等对红树科 6 属(包括上述红树族 4 属及陆生的竹节树族 2 属)10 种的 cpDNA *matK* 基因和 *rbcL* 基因序列以及 nrDNA ITS 区序列进行了分析,推算这些属间的首次分歧时间为 132.25Ma 前^[10],即相当于早白垩世早期(Hauterivian 期),这一结论与目前发现的红树科植物的化石记录有很大的差距,其分歧时间明显要早于化石记录。

1 红树科植物化石的种类及分布

目前发现的红树科植物化石主要保存的是花粉部分,而叶、果、花和木材部分的化石发现并不多,发现的化石种类主要有红树属 *Rhizophora*、秋茄属 *Kandelia*、角果木属 *Ceriops* 和木榄属 *Bruguiera* 4 属^[11]。最早的 *Rhizophora* 花粉发现于印度的古新世地层中^[12],从始新世开始大量繁盛一直到全新世,在亚洲、非洲、澳洲和美洲的沿岸都有红树科植物的分布^[12~48](表 1)。

古新世(65~56Ma) 古新世全球发现的红树科植物化石并不多,印度古新世地层中发现的 *Rhizophora* 花粉是迄今确认的最早的红树科植物化石记录^[12]。在澳大利亚的古新世地层中也发现了红树科植物的花粉环孔粉属 *Zonocostites*,该属是形态属名,包括了红树属和木榄属的化石花粉^[12]。

始新世(56~35Ma) 始新世全球发现的红树科植物化石数量及产地都明显增多,除了 *Rhizophora* 外,*Bruguiera*、*Ceriops*、*Kandelia* 相继出现,另外还发现了 *Bruguiera* 的原始类型 *Palaeobuguiera*。其中,*Rhizophora* 除了在印度继续繁盛外^[13],早始新世已分布到了欧洲的法国^[14],到了中、晚始新世进一步扩散到了婆罗州、塞内加尔、加蓬、苏里南、巴拿马、澳大利亚和匈牙利^[16~19,24,25]; *Bruguiera*、*Palaeobuguiera*、*Ceriops* 主要发现于法国和英格兰^[14,15,20,21]; *Kandelia* 则分布到了北美的阿拉斯加^[22]。此外,*Zonocostites* 除了在澳大利亚继续有分布外,在我国海南岛也有发现^[23]。

渐新世(35~23Ma) 渐新世红树科植物化石发现也比较多,主要是 *Rhizophora*、*Bruguiera* 的花粉化石,化石产地有亚洲的印度和婆罗州^[12,16];非洲的尼日利亚^[27]和塞内加尔^[18];美洲的圭亚那、墨西哥和波多黎各^[28~31];大洋洲的新几内亚、澳大利亚^[12]以及怀特岛^[32]等。*Zonocostites* 在我国的雷州半岛和北部湾盆地被大量发现^[33],说明此时红树科植物进一步扩散到了华南大陆沿海。

中新世(23~5Ma) 中新世全球红树科植物的分布更加广泛,*Rhizophora* 成为当时世界热带海岸的广布种类,分布地包括亚洲的印度、婆罗州、缅甸和我国的珠江口盆地^[12,16,33];非洲的尼日利亚和塞内加尔^[18,27];美洲的圭亚那、墨西哥、委内瑞拉、哥斯达黎加和巴拿马^[27,28,37,38,40];以及新几内亚、太平洋群岛^[36]等地。*Ceriops* 主要发现于关岛、斐济及西太平洋埃尼威托克岛等太平洋群岛^[36]。*Bruguiera* 也继续扩散到了日本和太平洋群岛^[12,36]。*Zonocostites* 在我国的雷州半岛、北部湾盆地、珠江口盆地^[33,34]以及澳大利亚^[12]和印度^[35]等地分布仍然非常广泛。

上新世(5~1.6Ma) 上新世全球红树科植物化石虽然在亚洲、非洲、美洲和大洋洲仍有分布,但与中新世相比,无论是种类、数量还是分布产地都明显减少。化石种类主要有 *Rhizophora* 和 *Zonocostites*,主要分布在婆罗州^[16]、新几内亚、尼日利亚、委内瑞拉^[27]、危地马拉^[41]、澳大利亚^[12]及我国的雷州半岛和珠江口盆地^[33,34]。

更新世(1.6Ma~10000Yr) 更新世全球红树科植物化石发现的种类有 *Rhizophora*、*Bruguiera*、*Ceriops* 和 *Kandelia*,但数量和分布地进一步减少,主要分布在尼日尔、圭亚那、苏里南、委内瑞拉以及我国的雷州半岛、珠江口盆地、深圳和香港等地^[12,42~46]。

全新世(10000Yr~现今) 与更新世相同,全新世全球红树科植物化石发现的种类也有 *Rhizophora*、*Bruguiera*、*Ceriops*、*Kandelia*,但数量和产地有明显的回升,主要分布在印度、斯里兰卡、泰国、马来西亚、婆罗州、爪哇、澳大利亚、尼日尔、贝宁、塞内加尔、圭亚那、苏里南、委内瑞拉以及我国的华南沿海等地^[12,46~48]。

表 1 全球红树科植物化石的种类及分布

Table 1 Global kind and distribution of the fossils Rhizophoraceae

时代 Epoch	属名 Genus	产地 Location	时代 Epoch	属名 Genus	产地 Location
古新世 Paleocene	<i>Rhizophora</i>	印度 ^[12]		<i>Ceriops</i>	太平洋群岛 ^[36]
	<i>Zonocostites</i>	澳大利亚 ^[12]		<i>Zonocostites</i>	珠江口盆地 ^[33,34]
早始新世 Early Eocene	<i>Rhizophora</i>	印度 ^[13]	晚中新世 Late Miocene		雷州半岛、北部湾盆地 ^[33]
		法国 ^[14]		<i>Rhizophora</i>	婆罗洲 ^[16]
	<i>Bruguiera</i>	法国 ^[15]			新几内亚、尼日利亚、委内瑞拉 ^[27]
	<i>Ceriops</i>	法国 ^[14]			巴拿马 ^[39]
	<i>Zonocostites</i>	澳大利亚 ^[12]			墨西哥 ^[40]
中始新世 Middle Eocene	<i>Rhizophora</i>	印度 ^[12]	上新世 Pliocene	<i>Zonocostites</i>	珠江口盆地、雷州半岛、北部湾盆地 ^[33]
		婆罗洲 ^[16,17]		<i>Rhizophora</i>	婆罗洲 ^[16]
		塞内加尔、加蓬、苏里南 ^[18]			新几内亚、尼日利亚、委内瑞拉 ^[27]
		巴拿马 ^[19]			危地马拉 ^[41]
	<i>Palaeobrugiera</i>	伦敦 ^[20,21]		<i>Zonocostites</i>	澳大利亚 ^[12]
	<i>Ceriops</i>	伦敦 ^[20,21]			珠江口盆地 ^[33,34]
	<i>Kandelia</i>	阿拉斯加 ^[22]			雷州半岛 ^[33]
晚始新世 Late Eocene	<i>Zonocostites</i>	海南岛 ^[23]	早更新世 Early Pleistocene	<i>Rhizophora</i>	雷州半岛 ^[42]
	<i>Rhizophora</i>	印度 ^[12]		<i>Bruguiera</i>	雷州半岛 ^[42]
		西澳大利亚 ^[24]		<i>Kandelia</i>	雷州半岛 ^[42]
		匈牙利 ^[25]	中更新世 Middle Pleistocene		
	<i>Bruguiera</i>	南英格兰 ^[26]		<i>Rhizophoraceae</i>	珠江口盆地 ^[43]
渐新世 Oligocene	<i>Rhizophora</i>	印度 ^[12]	晚更新世 Late Pleistocene	<i>Rhizophora</i>	尼日尔、圭亚那、苏里南、委内瑞拉 ^[12]
		婆罗洲 ^[16]			香港 ^[44,45]
		新几内亚、尼日利亚 ^[27]			深圳 ^[46]
		塞内加尔 ^[18]		<i>Rhizophoraceae</i>	珠江口盆地 ^[43]
		圭亚那 ^[28,29]		<i>Bruguiera</i>	香港 ^[45]
		墨西哥 ^[30]			深圳 ^[46]
		波多黎各 ^[31]		<i>Kandelia</i>	深圳 ^[46]
	<i>Bruguiera</i>	怀特岛 ^[32]			香港 ^[44]
	<i>Zonocostites</i>	澳大利亚 ^[12]		<i>Ceriops</i>	香港 ^[44]
		雷州半岛、北部湾盆地 ^[33]	全新世 Holocene		印度、斯里兰卡、泰国、马来西亚、婆罗洲、爪哇、澳大利亚、尼日尔、贝宁、塞内加尔、圭亚那、苏里南、委内瑞拉 ^[12]
早中新世 Early Miocene	<i>Rhizophora</i>	婆罗洲 ^[16]		<i>Rhizophora</i>	海南岛 ^[47,48]
		新几内亚、尼日利亚、委内瑞拉 ^[27]			深圳 ^[46]
		圭亚那 ^[28]		<i>Bruguiera</i>	印度、澳大利亚 ^[12]
		珠江口盆地 ^[34]			海南岛 ^[47,48]
	<i>Zonocostites</i>	澳大利亚 ^[12]			深圳 ^[46]
中中新世 Middle Miocene		印度 ^[35]		<i>Kandelia</i>	印度 ^[12]
		珠江口盆地 ^[34]			海南岛 ^[47,48]
		雷州半岛、北部湾盆地 ^[33]			深圳 ^[46]
	<i>Rhizophora</i>	印度、缅甸 ^[12]		<i>Ceriops</i>	印度、澳大利亚 ^[12]
		塞内加尔 ^[18]			深圳 ^[46]
		太平洋群岛 ^[36]			
		哥斯达黎加 ^[37]			
	<i>Bruguiera</i>	巴拿马 ^[38]			
		日本 ^[12]			
		太平洋群岛 ^[36]			

2 红树科植物的地史演变

关于红树林的起源问题,有两种主要的学说^[11],“起源中心说”认为红树林起源于印度-西太平洋,然后散布到世界其它地方。然而通过对全球红树林化石记录及与现生红树林和附生的腹足类的综合研究,多数学者支持“地理分隔说”,即红树林是在环特提斯海(即古地中海)沿岸于晚白垩世发展起来的,大陆漂移后,各地的红树林逐渐向地域性的多样化方向发展。但从上述红树科植物化石的记录可以看出,虽然最早发现于印度的古新世,但整个古新世期间全球的化石产地并不多,而到了始新世,则在欧洲的法国、英格兰和匈牙利;美洲的苏里南、巴拿马甚至北美的阿拉斯加;非洲的塞内加尔和加蓬;大洋洲以及亚洲的婆罗洲和华南沿海等地广泛分布。因此,该科植物很可能于古新世至始新世早期起源于环特提斯海沿岸,中始新世开始从这一起源

中心迅速向世界其它地方包括美洲、非洲、亚洲和大洋洲等地扩散;渐新世在上述地区继续这一扩散历程,但在欧洲的化石记录消失;中新世时在美洲、非洲、亚洲和大洋洲达到了极盛期;上新世开始分布范围有所缩小,更新世则进一步缩小;一直到全新世才又重新繁盛起来。红树科植物的这一分布格局和地史演变是与地质时期大陆漂移、洋底扩张、第四纪冰川活动、古气候和古地理的变迁紧密相连的。

首先,特提斯海在中生代末期和新生代初期还是一个比较宽阔的海,现今位于欧洲和非洲之间的地中海只是它的残留部分,当时的特提斯海大致沿阿尔卑斯-喜马拉雅走向,自南欧的比利牛斯山、亚平宁山、阿尔卑斯山、喀尔巴阡山、高加索,到小亚细亚、帕米尔和喜马拉雅山,然后转向云南、缅甸、印度、马来西亚和苏门答腊,一直延伸到环太平洋海域,可见当时这一海域的宽阔。其次,对于大陆内部来说,早第三纪经历了地史最后一次海侵期,当时特提斯海水向南侵入埃及、利比亚和印度的西北,向北则侵入欧洲大陆的内部;另外,古新世早期至始新世,北冰洋向南扩展,自西面侵入伦敦盆地和欧洲大陆内部的巴黎盆地。第三,就当时的全球气候来说,早第三纪气候比较温暖,北半球的热带和亚热带气候带范围很宽,喜热的棕榈树一直可以分布到阿拉斯加。上述因素对红树科植物于古新世至始新世在环特提斯海岸起源并迅速向世界各地扩散提供了非常有利的外部条件。

但进入第三纪以来,由于大陆漂移的继续和印度洋的持续扩张,特提斯海不断收缩逐渐成为内陆海。渐新世开始,由于特提斯地槽区逐渐上升褶皱成山系,欧亚大陆内部的海水退却,导致红树科植物在欧洲从此消失。而在美洲、非洲、亚洲和大洋洲等广大热带沿海地区,从渐新世一直到中新世,红树科植物进一步向多样化发展并继续扩散。此时,我国的雷州半岛、北部湾盆地以及珠江口盆地都有大量的红树科植物分布。就全球范围来讲,红树科植物也进入了地质历史最繁盛的时期。

第三纪后期,即从上新世开始,由于阿尔卑斯-喜马拉雅造山运动的不断加剧,特提斯海槽大规模上升成高大的阿尔卑斯-喜马拉雅山系,导致地势高差显著,气候分异明显,全球气温显著下降,一些地区已开始有冰川活动。到了第四纪的更新世,全球更是进入到了地质历史的第四次大冰期,也称“第四纪大冰期”。这次冰川活动的规模非常大,影响范围也很广,在欧洲,冰盖南缘可达北纬 50°附近,而在北美甚至一直延伸到北纬 40°以南,最大时全球大陆有 32% 的面积为冰川覆盖。这次大冰期又可进一步分为四次冰期和三次间冰期。受当时全球气候总体变冷的影响,红树科植物在上新世至更新世时种类和数量都明显减少,只是在每次间冰期,全球气候短暂回暖时,红树科植物才获得发展,但分布范围比起中新世来说已是大大缩小。直到全新世,冰期结束,全球气温重新趋暖时,红树科植物才在原来的分布区又重新繁盛起来。

References:

- [1] Gao Y Z. *Flora Reipublicae Popularis Sinicae*. 52(2), Beijing: Science Press, 1983. 125~143.
- [2] Lin P. Distribution of mangrove species. *Scientia Silvae Sinicae*, 1987, 23(4): 481~490.
- [3] Lin P. A Review on the Mangrove Research in China. *Journal of Xiamen University(Natural Science)*, 2001, 40(2): 592~603.
- [4] Miao S Y, Chen G Z. Flora and Distributive Patterns of Mangrove in the World. *Chinese Bulletin of Botany*, 1996, 13(3): 6~14.
- [5] Wang K F, Zhang Y L, Wang Y Y. The form of mangrove pollen of China and its significance in marine geological exploration. *Chinese Science Bulletin*, 1975, 20(11): 518~524.
- [6] Wang K F, Zhang Y L, Li Z. Development of the Study on Paleoenvironment and Coastal Mangrove Pollen. *Advance in Earth Sciences*, 1997, 12(6): 541~545.
- [7] Zhang Y L, Wang K F, Li Z, et al. Study on Pollen Morphology of Rhizophoraceae Family in China and its Paleoenvironment Implications. *Marine Science Bulletin*, 1997, 16(6): 31~38.
- [8] Zhang Y L, Wang K F. Distribution of Mangrove Pollen in the Sediments of the South Eastern China Sea and its Paleoenvironment Significance. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1994, 25(1): 23~28.
- [9] Sang S X, Liu H J, Shi J. Study of the Transgressive Genesis on the Hainan Mangrove Peats and its Significance. *Marine Geology & Quaternary Geology*, 1993, 13(4): 57~64.
- [10] Zhong Y, Shi S H, Tang X H, et al. Testing of evolutionary rates and estimating divergence times among six genera of Rhizophoraceae in China based on nrDNA and cpDNA. *Chinese Science Bulletin*, 2000, 45(1): 40~44.
- [11] Ellison A M, Farnsworth E J & Merkt R E. Origins of mangrove ecosystems and the mangrove biodiversity anomaly. *Global Ecology and Biogeography*, 1999, 8: 95~115.
- [12] Thanikaimoni G. Mangrove palynology. *Inst. Francais Pondichery, Sect. Sci. Tech.*, 1987, 24: 1~100.
- [13] Prakash U. A survey of the Deccan Intertrappean flora of India. *J. Paleontol.*, 1960, 34: 1027~1040.
- [14] Gruas-Cavagnetto C, Tambareau Y & Villatte J. Donnees paleoecologiques nouvelles sur le Thanetien et l'Illerdien de l'avant-pays pyreneen et de la Montagne Noire. *Inst. Francais Pondichery, Sect. Sci. Tech.*, 1988, 25: 219~235.
- [15] Cavagnetto G, Laurain M & Meyer R. Un sol de mangrove fossilise dans les lignites du soissonais (Ypresien) a Verzenay (Marne).

- Geobios.*, 1980, **13**:795~801.
- [16] Muller J. A palynological contribution to the history of the mangrove vegetation of Borneo. Ancient Pacific floras: the pollen story. In: L. M. Cranwell ed., University of Hawaii Press, Honolulu, 1964. 33~42.
- [17] Brande M B & Prakash U. The Tertiary flora of southeast Asia with remarks on its palaeoenvironment and phytogeography of the Indo-Malayan region. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 1986, **49**: 203~233.
- [18] Medus J. Palynologie de sediments tertiaires du Senagal meridional. *Pollen Spores*, 1975, **17**: 545~608.
- [19] Graham A. Studies in neotropical paleobotany IV. The Eocene communities of Panama. *Ann. Mo. Bot. Gdns.*, 1985, **72**: 504~534.
- [20] Chandler M E J. Note on the occurrence of mangrove in the London Clay. *Proc. Geol. Ass.*, 1951, **62**: 269~272.
- [21] Collinson M E & Hooker J J. *Early Tertiary of southen England. The Oringins of angiosperms and their biological consequences*. In: E. M. Friis, W. G. Chaloner and P. R. Crane eds. Cambridge: Cambridge University Press, 1987. 259~304.
- [22] Wolfe J A. Paleogene floras from the Gulf of Alaska region. *U. S. Geol. Surv. Prof. Pap.*, 1977. 997.
- [23] Yichang Institute of Geology and Mineral Resources, Bureau of Geology and Mineral Resources of Hainan. *Geology of Hainan Island, I. Stratigraphy and palaeontology*. Beijing: Geological Publishing House, 1992. 218~266.
- [24] Churchill D.M. The ecological significans of tropical mangroves in the early Tertiary floras of southen Australia. *Geol. Soc. Aust. Spec. Pub.*, 1973, **4**: 79~86.
- [25] Kedves M. *Palynological studies on Hungarian Early Tertiary deposits*. Akademia Kiado, Budapest, 1969.
- [26] Chandler M E J. *The lower Tertiary floras of southern England IV. A summary and survey of findings in the light of recent botanical observations*. British Museum (Natural History), London, 1964.
- [27] Kuyl O S, Muller J & waterbolk H T. The application of palynology to oil geology with reference to Western Venezuela. *Geologie Mijnbouw N. S.*, 1955, **17**: 49~75.
- [28] van der Hammer T & Wymstra T A. A palynological study on the Tertiary and Upper Cretaceous of British Guiana. *Leid. Geol. Meded.*, 1964, **30**: 183~241.
- [29] Wijmstra T A. The identity of *Psilatricolporites* and *Pelliciera*. *Acta Bot. Neerland*, 1968, **17**: 114~116.
- [30] Langenheim J H, Hackner B L & Bartlett A. Mangrove pollen at the depositional site of Oligo-Miocene amber from Chiapas, Mexico. *Bot. Mus. Leaflets, Harvard University*, 1967, **21**: 289~323.
- [31] Graham A & Jarzen D M. Sdudies in neotropical paleobotany I. The Oligocene communities of Puerto Rico. *Ann. Mo. Bot. Gdns*, 1969, **56**: 308~357.
- [32] Machin J. Plant microfossils from Tertiary deposits of the Isle of Wight. *New Phytol.*, 1971, **70**: 851~872.
- [33] Sun X J, Li M X, Zhang Y Y, et al. Spores and Pollen. In: *Tertiary palaeontology of north continental shelf of South China Sea*. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press, 1981. 1~58.
- [34] Lei Z Q. The Tertiary Sporopollen Assemblages in the Pearl River Mouth Basin and its Significance. *Acta Botanica Sinica*, 1985, **27**(1): 95~105.
- [35] Mathur Y K. Cenozoic Palynofossils, vegetation, ecology and climate in the northwestern Subhimalayan region, Indian. The evolution of the East Asia environment, 1984. 504~552.
- [36] Leopold E B. Miocene pollen and spore flora of Eniwetok Atoll, Marshall Islands. *U. S. Geol. Surv. Prof. Pap.*, 1969:260.
- [37] Graham A. Miocene communities and paleoenvironments of southern Costa Rica. *Am. J. Bot.*, 1987, **74**: 1501~1518.
- [38] Graham A. Studies in neotropical paleobotany VII. The lower Miocene communities of Panama-the La Boca Formation. *Ann. Mo. Bot. Gdns.*, 1989, **76**: 50~66.
- [39] Graham A. Studies in neotropical paleobotany VIII, IX, X. *Ann. Mo. Bot. Gdns.*, 1991, **78**: 190~223, 465~475.
- [40] Graham A. Studies in neotropical paleobotany II. The Miocene communities of Varacruz, Mexico. *Ann. Mo. Bot. Gdns.*, 1976, **63**: 787~842.
- [41] Graham A. Studies in neotropical paleobotany XI. Late Tertiary vegetation and environments of southeastern Guatemala: palynofloras from the Mio-Pliocene Padre Miguel Group and the Pliocene Herreria Formation. *Am. J. Bot.*, 1998, **85**: 1409~1425.
- [42] Wang K F, Zhang Y L. Discovery of mangrove sporo-pollen assemblage of the Zhujiang formation and its significance in Leizhou Peninsula. *Acta Oceanologica Sinica*, 1998, **20**(4): 141~144.
- [43] Chen F, Tong L F, Mao S Z. Quaternary Sporopollen Assemblages and the Environmental Research in the Pearl River Mouth Basin. *Earth Science*, 1993, **18**(2): 227~234.
- [44] Shaw R & Zhou K. Result of a palaeontological investigation of Chek Lap Kok Borehole (B13/B13A) North Lantau, Newsletter. *Geological Society of Hong Kong.*, 1986, **4**(2): 1~12.

- [45] Zhou K S. Discovery of late Late Pleistocene mangrove sporo-pollen assemblage. *Chinese Science Bulletin*, 1988, **19**: 1493~1497.
- [46] Zhang Y L, Yu S H. Palynological Assemblages of Late Quaternary from the Shenzhen Region and its Paleoenvironment Evolution. *Marine Geology & Quaternary Geology*, 1999, **19**(2): 109~113.
- [47] Zhang Y L, Wang K F, Zhang W D, *et al.* Evolution of Mangrove Forests in Northeastern Hainan Island since Mid-Holocene. *Marine Science Bulletin*, 1999, **18**(2): 52~57.
- [48] Zhang Y L, Feng W Q, Wang K F, *et al.* The evolution of mangrove forest on the basis of palynological study of Holocene in Hainan Island. *Acta Oceanologica Sinica*, 2000, **22**(3): 117~122.

参考文献:

- [1] 高蕴璋. 中国植物志. 第 52 卷, 第 2 分册, 北京: 科学出版社, 1983. 125~143.
- [2] 林鹏. 红树林的种类及其分布. 林业科学, 1987, **23**(4): 481~490.
- [3] 林鹏. 中国红树林研究进展. 厦门大学学报, 2001, **40**(2): 592~603.
- [4] 缪绅裕, 陈桂珠. 全球红树林区系地理. 植物学通报, 1996, **13**(3): 6~14.
- [5] 王开发, 张玉兰, 王永元. 我国红树植物花粉形态研究及其在海洋地质勘探中的意义. 科学通报, 1975, **20**(11): 518~524.
- [6] 王开发, 张玉兰, 李珍. 海滨红树林花粉与古环境研究进展. 地球科学进展, 1997, **12**(6): 541~545.
- [7] 张玉兰, 王开发, 李珍, 等. 我国红树科植物花粉形态研究及其古环境意义. 海洋通报, 1997, **16**(6): 31~38.
- [8] 张玉兰, 王开发. 红树植物花粉在我国东南部海域沉积物中的分布及古环境意义. 海洋与湖沼, 1994, **25**(1): 23~28.
- [9] 桑树勋, 刘焕杰, 施健. 海南岛红树林泥炭的海侵成因研究及其意义. 海洋地质与第四纪地质, 1993, **13**(4): 57~64.
- [10] 钟扬, 施苏华, 唐先华, 等. 红树科 6 属 cpDNA 和 nrDNA 序列相对速率检验及分歧时间估计. 科学通报, 2000, **45**(1): 40~44.
- [23] 雷奕振, 张清如, 何卫, 等. 第三系. 见: 地质矿产部宜昌地质矿产研究所, 海南省地质矿产局编. 海南岛地质(一), 地层古生物. 北京: 地质出版社, 1992. 218~266.
- [33] 孙湘君, 李明兴, 张一勇, 等. 孢子花粉. 见: 南海北部大陆架第三纪古生物图册. 广州: 广东科技出版社, 1981. 1~58.
- [34] 雷作淇. 珠江口盆地第三纪孢粉组合及其意义. 植物学报, 1985, **27**(1): 95~105.
- [42] 王开发, 张玉兰. 雷州半岛湛江组红树孢粉组合的发现及其意义. 海洋学报, 1998, **20**(4): 141~144.
- [43] 陈芳, 童林芬, 茅绍智. 珠江口盆地第四纪孢粉组合及沉积环境探讨. 地球科学, 1993, **18**(2): 227~234.
- [45] 周昆叔. 香港晚更新世晚期红树植物孢粉组合的发现. 科学通报, 1988, **19**: 1493~1497.
- [46] 张玉兰, 余素华. 深圳地区晚第四纪孢粉组合及古环境演变. 海洋地质与第四纪地质, 1999, **19**(2): 109~113.
- [47] 张玉兰, 王开发, 张卫东, 等. 海南岛东北部中全新世以来红树林的演化. 海洋通报, 1999, **18**(2): 52~57.
- [48] 张玉兰, 封卫青, 王开发, 等. 从海南岛全新世孢粉研究看海滨红树林的演化. 海洋学报, 2000, **22**(3): 117~122.