

桫欂植物群落区系进化保守性

郝云庆^{1,2}, 江 洪^{1,3,*}, 余树全³, 金 静¹, 马元丹¹

(1. 南京大学国际地球系统科学研究所, 南京 210093; 2. 四川省林业科学研究院, 成都 610081;

3. 浙江林学院国际生态研究中心, 杭州 311300)

摘要: 植被进化是生态系统进化研究的重要议题之一, 而对“活化石”植物生物学、生态学特性的研究则是其基础。选以乐山五通桥桫欂自然保护区-桫欂群落的种子植物区系与蕨类植物区系组成为研究对象, 发现种子植物区系在属的水平上热带成分与古华夏成分占到近 2/3, 在科的水平上则更高; 种子植物区系中有 9 个中国特有属, 其中 8 个为残遗或原始类型的古特有属, 表现出典型的古特有现象; 而在蕨类植物区系中热带成分和华夏成分所占比重更大。将之与我国不同气候带 15 代表性地点的植物区系进行 DCA 排序, 发现其种子植物区系与蕨类植物区系组成都与更低纬度的一些区系更相近, 表现出强烈的热带残遗性和亲缘性。将之与中国晚白垩纪和新生代第三纪中国东北、辽宁抚顺、云南景谷、山东山旺化石植物类群相比, 发现桫欂群落中蕨类植物成分与其晚白垩纪化石植物群有着高度的相似性, 而其种子植物组成与其后兴起的第三纪被子化石群不甚相似。由此可见, 桫欂群落区系组成与起源年代都十分古老; 与桫欂伴生的成分中存在较大比例的中生代甚至古生代的古老遗存物种, 也明显表现出其在植被进化中的保守性和种系发生的古老性。

关键词: 乐山五通桥; 桫欂; 化石植物群; 进化保守性; 孑遗植物

文章编号: 1000-0933(2009)08-4102-10 中图分类号: Q914 文献标识码: A

Evolutionary conservatism of floristic characteristics of relict *Alsophila spinulosa* community

HAO Yun-Qing^{1,2}, JIANG Hong^{1,3,*}, YU Shu-Quan³, JIN Jing¹, MA Yuan-Dan¹

1 International Institute for Earth System Science, Nanjing University, Nanjing, 210093, China

2 Sichuan Academy of Forestry, Chengdu 610081, China

3 International Research Center of Spatial Ecology and Ecosystem Ecology, Zhejiang Forestry University, Hangzhou, 311300, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(8): 4102 ~ 4111.

Abstract: Vegetation evolution is one of highlighted issues of ecosystem evolution research, and focus on biological and ecological features of ‘living fossil’ plants is a critical basis of it. Composition of both spermatophyte and pteridophyte flora of a relict *Alsophila spinulosa* community in Wutongqiao Nature Reserve of Leshan region was discussed. It shows the proportion of Tropic and Cathaysia elements in both spermatophyte flora and pteridophyte flora was almost 2/3 of the total at the genus level, and even more at the family level. There was a distinct ancient endemism phenomenon in spermatophyte flora, owing to being 8 relict and remnant endemism genera in the total of 9. Furthermore, the proportion of Tropic and Cathaysia elements both at family and genus level in the pteridophyte flora were much greater. We selected 15 representative floras from different climatic zones from north to south, and did DCA ordination between the Reserve flora and them. It showed that both spermatophyte flora and pteridophyte flora of the Reserve were more close to some southern floras, which located in much lower latitudes. It indicated evidently tropical floristic remnant and affinity in the *Alsophila spinulosa*

基金项目: 国家科技部基础理论研究规划资助项目 (No. 2002CB111504, 2002CB410811, 2005CB422208); 国家自然科学基金资助项目 (4067-1132)

收稿日期: 2008-05-05; 修订日期: 2008-04-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: Hongjiang.china@gmail.com

community. Comparing with the fossil flora from late Cretaceous and Tertiary (i. e. Northeast China flora, Fushun flora in Liaoning, Jinggu flora in Yunnan and Shanwang in Shandong) in China, pteridophyte flora of the Reserve was quite similar to that of late Cretaceous. Nevertheless, its spermatophyte flora was little similar to that of Tertiary, where angiosperm were booming in that period. In a conclusion, there were a considerable proportion of relict and remnant elements which can be traced back to Mesozoic, and even Paleozoic, as well as typical ancient endemism. All of these fully showed evolutionary conservatism and phylogenetic antiquity of the *Alsophila spinulosa* community during the process of vegetation evolution.

Key Words: Wutongqiao in Leshan; *Alsophila spinulosa*; fossil flora; evolutionary conservatism; relic plant

植被的进化是指植物群落的起源与发展,现代的一切植物群落类型是自然界长期进化的产物^[1]。植物群落与植被类型的起源、演化途径互相制约,协同发展,并和环境变迁密切相关^[2,3],在很大程度上反映了地史时期植被进化的历程与规律。而那些由地质时代遗留下来的孑遗植物,也称活化石植物,是指起源久远,在地史年代曾有广泛的分布,而目前大部分已经灭绝,只存在很小的范围内;这些植物的性状和在化石中发现的植物特征基本相同,在个体、种群和群落诸多层面上都保留着其远古祖先的原始发生性状。且其近缘类群多已灭绝,系统发育比较孤立,进化缓慢的植物^[4]。因而,从研究一个区域孑遗植物群落的物种组成和区系特征入手,可以为了解其植被演变与生物地理变迁过程,以及生物多样性保护提供最直接的理论依据。

植物区系是某一地区或某一时期,某一分类群、某类植被等所有植物种类的总称;是植物界在一定自然地理环境特别是自然历史条件综合作用下,长期发展演化的结果^[5,6]。植物区系的形成是种系长期分化、繁衍、发展的结果,并与区域性自然地理条件、古地质、古气候等方面的变迁紧密相联^[7,8]。对植物区系的研究有助于了解地理分布上的物种组成结构、适应和进化机制^[9-12],也为论证一些植物类群在系统进化上的保守性提供了依据。如在对东亚与北美洲东部间断分布的维管束植物分布研究中,证实其物种与群落组成方面表现出进化的滞后与生态位的保守性(niche conservatism)^[8,10,13-15]。

桫欏[*Alsophila spinulosa* (Wall. ex Hook.) R. M. Tryon]是真蕨中较古老的类群^[16],其化石记录可追溯到1.8亿年前的侏罗纪。在侏罗纪至白垩纪它们与苏铁(*Cycas* sp.)、银杉(*Cathaya* sp.)、南洋杉(*Araucaria* sp.)等裸子植物构成大片森林,从欧洲到美洲,从俄罗斯和中国内蒙古以南各地均有分布^[17,18]。但后来由于新生代的地壳运动,特别是第四纪冰期的反复影响^[19],遂而使桫欏种群向热带地区退却,现只在全世界热带亚热带范围内有零星分布^[20],成为一种典型的孑遗植物。在漫长的演化进程中,现生桫欏与其化石记录的形态特征几无变化,表现出鲜明的进化保守性,因而,像桫欏这类孑遗植物又被称为“活化石”植物。有研究证实,现今的银杏与其化石的个体形态特征相比没有什么变化^[21,22]。另如苏铁,在被有花植物夺取优势地位后的约1亿年里,依然固持着其独有的形态特征,在世界许多角落生息^[19,23]。这些发现都为以现生的孑遗植物为对象探求地质年代中植被演化的特征和机制提供了一条可行途径。虽然,以“活化石”植物为主体的自然植被已经非常稀少^[24,25];但幸运的是,由于地史上的各种原因,一些植被的避难所为我们保存了一些相对完整的,以孑遗植物为主的植物群落,例如现今桫欏种群在个别地方仍有成规模的自然分布^[19]。随着越来越多的桫欏自然保护区的建立,现生桫欏群落组成结构得到了完好的保存,这为利用桫欏群落特征研究其植被进化的保守性提供必要的条件。本研究旨在通过对现生桫欏群落植物区系组成分析,并参考其相关的地史时期植物化石类群组成,以期探究孑遗植物群落的特点,并试图为研究植被进化的保守性提供一个新的途径。

1 研究区自然概况

研究区位于四川省乐山市五通桥区新春桫欏沟自然保护区(N 29°20' ~ 29°21', E 103°47' ~ 103°48')。峡谷呈倒“Y”字型,桫欏沟全长8 800 m,南北全长3 800 m,沟最低海拔347 m,岩沿最高海拔550 m,沟底与岩沿高差203 m。峡谷为丘陵低山区,丘陵顶部海拔350 ~ 600 m。岩性属三叠系砂岩与泥页岩呈不等厚互层的岩系。厚层砂岩出露,地表切割强烈,谷深250 ~ 350 m,谷宽20 ~ 250 m。区内属中亚热带季风性湿润气候,年均温17.8℃,1月份均温7.3℃,7月份均温28℃。年降水量1 106 mm,年平均日照率约10% ~ 12%,

年日照约 650 h。土壤为酸性紫色土,质地为砂壤至中壤,pH 值在 4.5 ~ 5.5 之间。保护区面积约为 2 300 hm²,以桫欏为代表的植被类型保存完好。

2 研究方法

(1)区系分析 主要依照吴征镒^[26]对中国种子植物区系分布类型的划分,以 15 个基本分布类型进行统计。至于蕨类植物,则根据吴兆洪和秦仁昌的蕨类植物区系划分标准^[27],并套用种子植物区系 15 个基本类型进行统计。研究区植物区系材料主要参照《五通桥桫欏自然保护区维管植物名录》确定其科、属数与类型。并于 2006 年 4 月和 2007 年 8 月两次赴保护区进行实地调查,剔除那些明显的人为引进和栽培物种,以便尽可能地接近桫欏群落在人为管理前的原生物种组合配置。

(2)排序分析 马克平曾采用主成分分析(PCA)对东灵山植物区系与我国其它地区植物区系进行定量分析^[28],本研究采用 Pc-ord 4.0 软件对全国 15 个代表性区域的种子植物区系与蕨类植物区系分别与保护区植物区系进行无偏对应分析(DCA)。这 15 个对比区域首先基本都有其种子植物与蕨类植物区系的研究成果(长白山仅有种子植物区系报道),且它们的选取涵盖了我国温带、暖温带、亚热带、热带等多种气候类型下的植物区系。从北到南依次为:长白山^[29]、东灵山^[28,30]、太行山^[31,32]、秦岭^[33,34]、大巴山^[35,36]、神农架^[37]、卧龙^[38,39]、贡嘎山^[40,41]、雅鲁藏布大拐弯地区^[42,43]、武陵山^[44,45]、武夷山^[46,47]、梵净山^[48,49]、大瑶山^[50]、西双版纳^[51,52]、吊罗山^[53,54]。

3 结果与分析

3.1 桫欏群落种子植物区系特点

3.1.1 种子植物区系组成

保护区种子植物共计 106 科 343 属 800 余种,其中裸子植物仅有马尾松(*Pinus massoniana*)和杉木(*Cunninghamia lanceolata*)2 种。除开世界分布类型,科以热带分布为绝对优势(63.53%),特别是泛热带分布为主。主要有樟科 Lauraceae、壳斗科 Fagaceae、桑科 Moraceae、荨麻科 Urticaceae、大戟科 Euphorbiaceae 等。其次为温带分布类型(29.42%),尤以北温带为多,主要有蓼科 Polygonaceae、胡桃科 Juglandaceae、毛茛科 Ranunculaceae、十字花科 Cruciferae、槭树科 Aceraceae 等。另外,东亚和北美洲间断分布有杉科 Taxodiaceae、三白草科 Saururaceae、小檗科 Berberidaceae、蓝果树科 Nyssaceae 和透骨草科 Phrymataceae。东亚分布有昆栏树科 Trochodendraceae、连香树科 Cercidiphyllaceae、猕猴桃科 Actinidiaceae 和旌节花科 Stachyuraceae。

从属的组成来看(表 1),热带成分比例仍居第一(36.10%),常见的属有乌柏属 *Sapium*、冬青属 *Ilex*、南蛇藤属 *Celastrus*、山矾属 *Symplocos*、樟属 *Cinnamomum*、水麻属 *Debregeasia*、柃木属 *Eurya*、木姜子属 *Litsea*、卫矛属 *Euonymus*、冷水花属 *Pilea*、雾水葛属 *Pouzolzia*、决明属 *Cassia*、油麻藤属 *Mucuna*、铁苋菜属 *Acalypha*、大戟属 *Euphorbia*、算盘子属 *Glochidion* 等。其次为温带分布(33.55%),温带成分中又以北温带成分占绝对优势(20.45%),主要有栎属 *Quercus*、蔷薇属 *Rosa*、枫香属 *Liquidambar*、栲属 *Castanopsis*、槭树属 *Acer*、漆树属 *Rhus*、葎草属 *Humulus*、绣线菊属 *Spiraea*、胡桃属 *Juglana*、胡颓子属 *Elaeagnus*、栒子属 *Cotoneaster*、委陵菜属 *Potentilla* 等。历史上由于第三纪喜马拉雅造山运动引起的隆升,季风环流体系的形成,气候变迁和第四纪冰期的反复作用,现代的横断山及东喜马拉雅植物区系已成为汇集北温带植物成分的重要场所^[55],甚至被认为是北温带植物区系的发祥地^[56]。另外,该区地处中亚热带区,是很多热带植物(包括桫欏)分布的北缘。同时又与中国-日本区系的华中区毗邻,一些温带性质的属也浸入其中,大大增加了其温带区系的比重。但本区热带组成和华夏组成为代表的古老成分所占比例远远超过了温带成分。

华夏植物区系(Cathaysia Flora)是指三叠纪以来,在华南地台及其毗邻地区发展起来的被子植物区系^[57]。从白垩纪开始,华夏植物区系进入了全盛时期。中国植物区系是发源于华夏植物区系,第三纪喜马拉雅植物区系实质上也是华夏植物区系分布的扩张^[58]。本区植物区系组成中华夏成分中有木通科 Lardizabalaceae、大血藤科 Sargentodoxaceae、昆栏树科 Trochodendraceae、连香树科 Cercidiphyllaceae、猕猴桃科 Actinidiaceae、旌节花科 Stachyuraceae、清风藤科 Sabiaceae 和姜科 Zingiberaceae 共 8 科;而属的比例相对较高,与热带

和温带成分大体呈三分的格局,主要有构属 *Broussonetia*、黄肉楠属 *Actinodaphne*、山胡椒属 *Lindera*、润楠属 *Machilus*、化香树属 *Platycarya*、刚竹属 *Phyllostachys*、枫杨属 *Pterocarya*、连香树属 *Cercidiphyllum*、八角莲属 *Dysosma*、领春木属 *Euptelea*、油桐属 *Aleurites* 等,其中很多属也是华夏植物群的代表。

表 1 桫欏群落种子植物区系分布类型

Table 1 The areal-types of spermatophytic family and genera in the *Alsophila spinulosa* community

分布区类型 Areal-types		科 Family		属 Genera	
		No.	%	No.	%
I. Cosmopolitan	1. 世界分布 Cosmopolitan	21	— *	30	—
II. 热带分布	2. 泛热带分布 Pantropic	49	57.65	68	21.73
Tropical	3. 热带亚洲和热带美洲间断分布 Trop. Asia & Trop. Amer. disjuncted	3	3.53	6	1.92
	4. 旧世界热带分布 Old World Tropics	2	2.35	17	5.43
	5. 热带亚洲和热带大洋州间断分布 Tropical Asia to Trop. Australasia	0	0	11	3.51
	6. 热带亚洲和热带非洲间断分布 Trop. Asia to Trop. Africa	0	0	11	3.51
III. 华夏分布	7. 热带亚洲分布 Trop. Asia (Indo-Malaysia)	2	2.35	35	11.18
Cathaysian	14. 东亚分布 E. Asia	4	4.71	51	16.29
	15. 中国特有分布 Endemic to China	0	0	9	2.88
IV. 温带分布	8. 北温带分布 North Temperate	21	24.71	64	20.45
Temperate	9. 东亚及北美间断分布 E. Asia & N. Amer. disjuncted	4	4.71	20	6.39
	10. 旧世界温带分布 Old World Temperate	0	0	18	5.75
	11. 温带亚洲分布 Temp. Asia	0	0	2	0.64
	12. 地中海区、西亚至中亚分布 Mediterranean, W. Asia to C. Asia	0	0	1	0.32
	13. 中亚分布 C. Asia	0	0	0	0.00
合计 Total		106	100	343	100

* 世界分布不包括在内 Cosmopolitan not included

3.1.2 种子植物古特有现象

特有现象是种系分化的结果,特有类群的分化和积累构成了植物区系的特有现象^[59]。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重要的意义。特有现象分为新特有和古特有:新特有现象反映的是现代种系的剧烈变化,而古特有现象则是追溯植物区系历史的重要指路牌^[60]。一个地区的特有成分常常以该地区的特有科属所占比例来表征。本区内无严格意义上的中国特有科分布,但有一些东亚区系特有科:大血藤科 *Sargentodoxaceae*、昆栏树科 *Trochodendraceae*、水青树科 *Tetracentraceae* 和连香树科 *Cercidiphyllaceae*,它们也常作为中国半特有科。本区中国特有属共 9 属,分别是杉木属 *Cunninghamia*、大血藤属 *Sargentodoxa*、串果藤属 *Sinofranchetia*、牛鼻栓属 *Fortunearia*、地构叶属 *Speranskia*、通脱木属 *Tetrapanax*、藤山柳属 *Clematoclethra*、旱莲木属 *Camptotheca* 和慈竹属 *Neosinocalamus*。据王荷生^[61]的研究,中国特有属至少一半是残遗或原始类型的古特有属。特有属中牛鼻栓属、藤山柳属、串果藤属、旱木莲属、大血藤属以及东亚分布类型的南天竹属 *Nandina* 都是由华夏古陆发展起来的华夏植物区系古特有属。杉木属最早化石记录见于日本白垩纪地层^[62]。可见除慈竹属外,种子植物区系特有现象均为古特有类型。另外还有在系统发育上处于原始而孤立位置的连香树属 *Cercidiphyllum* 和水青树属 *Tetracentron*^[7],都从另一侧面反映出本区植物区系的系统发育的独特性和系统进化的古老性。

3.2 蕨类植物区系特点

按照秦仁昌蕨类植物分类系统^[63]区内蕨类植物共有 23 科、35 属、70 余种。桫欏群落的蕨类植物区系科属中热带成分所占比例远远大于温带成分。蕨类植物区系以热带分布类型居绝对优势,科属的分布类型都为泛热带类型最多(表 2)。世界分布科有石杉科 *Huperziaceae*、石松科 *Lycopodiaceae*、卷柏科 *Selaginellaceae*、铁线蕨科 *Adiantaceae*、铁角蕨科 *Aspleniaceae*、蹄盖蕨科 *Athyriaceae*、水龙骨科 *Polypodiaceae*、木贼科 *Equisetaceae*、紫萁科 *Osmundaceae*。泛热带分布科有金星蕨科 *Thelypteridaceae*、里白科 *Gleicheniaceae*、海金沙

表 2 桫欏群落蕨类植物区系分布类型

Table 2 The areal-types of pteridophyte family and genera in the *Alsophila spinulosa* community

分布区类型 Areal-types		科 Family		属 Genera	
		No.	%	No.	%
I. Cosmopolitan	1. 世界分布 Cosmopolitan	9	— *	6	—
II. 热带分布	2. 泛热带分布 Pantropic	10	71.43	11	37.93
Tropical	3. 热带亚洲和热带美洲间断分布 Trop. Asia & Trop. Amer. disjuncted	1	7.14	3	10.34
	4. 旧世界热带分布 Old World Tropics	0	0	1	3.45
	5. 热带亚洲和热带大洋州间断分布 Tropical Asia to Trop. Australasia	1	7.14	1	3.45
	6. 热带亚洲和热带非洲间断分布 Trop. Asia to Trop. Africa	0	0	3	10.34
III. 华夏分布	7. 热带亚洲分布 Trop. Asia (Indo-Malaysia)	0	0	3	10.34
Cathaysian	14. 东亚分布 E. Asia	1	7.14	2	6.90
	15. 中国特有分布 Endemic to China	0	0	0	0
IV. 温带分布	8. 北温带分布 North Temperate	1	7.14	4	13.79
Temperate	9. 东亚及北美间断分布 E. Asia & N. Amer. disjuncted	0	0	0	0
	10. 旧世界温带分布 Old World Temperate	0	0	0	0
	11. 温带亚洲分布 Temp. Asia	0	0	1	3.45
	12. 地中海区、西亚至中亚分布 Mediterranean, W. Asia to C. Asia	0	0	0	0
	13. 中亚分布 C. Asia	0	0	0	0
总计 Total		23	100	35	100

* 世界分布不包括在内 Cosmopolitan not included

科 *Lygodiaceae*、鳞始蕨科 *Lindsaeaceae*、桫欏科 *Cyatheaceae* 等 10 科。另外,旧世界热带分布有蚌壳蕨科 *Dicksoniaceae*,北温带分布有鳞毛蕨科 *Dryopteridaceae*。其中大多数是第三纪古热带植物区系的直接后裔,如石杉科、石松科、木贼科和卷柏科都是起源于古生代的原始类群;另外有源于三叠纪的座莲蕨科 *Angiopteridaceae*。就属而言,始于中生代三叠纪的芒萁属 *Dicranopteris*、里白属 *Diplazium* 和铁线蕨属 *Adiantum* 等,源于侏罗纪的桫欏属、海金沙属 *Lygodium*、紫萁属 *Osmunda*、铁角蕨属 *Asplenium* 和金毛狗属 *Cibotium* 等,这都反映着本区系的热带残遗性和亲缘性,也表现出桫欏孑遗植物群落的植被进化的保守性。

3.3 桫欏植物区系与我国各气候带植物区系的比较

任何植物区系的形成与发展都不是孤立的,都或多或少与相邻地区的植物区系组成存在这样或那样的联系。不同分布区类型成分的相对比例往往是反映区系性质,从而进行区系间比较的重要依据。根据保护区与我国 15 个代表性植物区系的 DCA 排序结果表明:桫欏种子植物区系除了与同纬度的大巴山植物区系较靠近外,还与相对低纬度的武陵山和武夷山植物区有着很大相似性(图 1);而在蕨类植物区系中(图 2),则与梵净山与武夷山更为接近,表现出更明显的与低纬度植物区系相似的趋势;这也昭示着其植物组成有着浓厚的热带渊源。

3.4 桫欏植物区系与古地理、古植物区系演化关系

桫欏现代属的化石在侏罗纪,白垩纪和早第三纪地

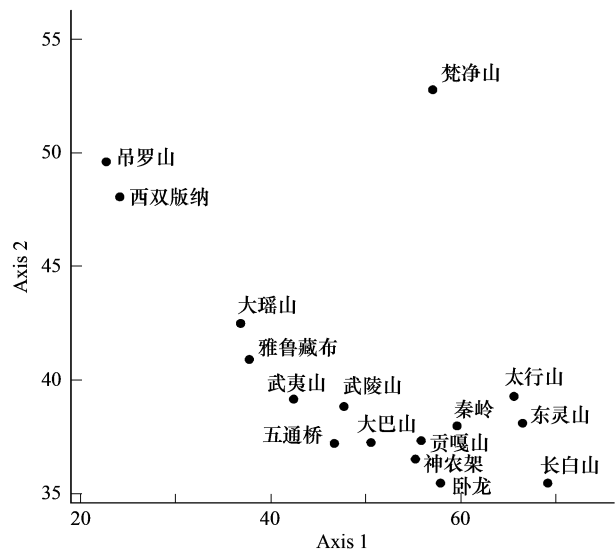


图 1 种子植物区系 DCA 排序的二维图

Fig. 1 A two-dimensional scatter plot of DCA ordination for spermatophyte flora

长白山 Mt. Changbai; 东灵山 Mt. Dongling; 太行山 Mt. Taihang; 秦岭 Mt. Qinling; 大巴山 Mt. Daba; 神农架 Mt. Shennongjia; 卧龙 Wolong nature reserve; 贡嘎山 Mt. Gongga; 雅鲁藏布大拐弯 the Big Bend Gorge of Yalutsangpu River; 武陵山 Mt. Wuling; 武夷山 Mt. Wuyi; 梵净山 Mt. Fanjing; 大瑶山 Mt. Dayao; 西双版纳 Xishuangbanna; 吊罗山 Mt. Diaoluo

层均有发现^[64],在中生代时曾广泛分布于全球。中国晚白垩纪至早第三纪大致以 *Weichselia-Ptilophyllum* 组合和 *Acanthopteris-Neozamites* 组合为代表。真蕨类以蚌壳蕨科及桫欏科的物种最为繁盛;其次是紫萁科、海金沙科、凤尾蕨科、蹄盖蕨科、铁角蕨科、里白科及铁线蕨科等分子也较常见^[65]。这些真蕨分子与本文桫欏群落中的现代蕨类分子表现出显著的相似性。

进入第三纪以来,在我国喜马拉雅-横断山区的优势植被是以樟科和壳斗科植物为代表的照叶林^[66]。将保护区种子植物区系组成与我国第三纪东北化石群、抚顺化石群、景谷化石群和山旺化石群^[67]进行相似系数分析(由于各化石群中鉴定的蕨类植物种类极少,因而在此不作对比)。保护区种子植物区系中热带成分所占比例高于其它化石植物群(表2),甚至超过了更低纬度的云南景谷(N22°~23°)。保护区中华夏分布型的比例也远远超出其它化石群;相应的,其温带分布型的比例则最低。可见,该区系组成与热带和华夏分布型有着更紧密的联系。

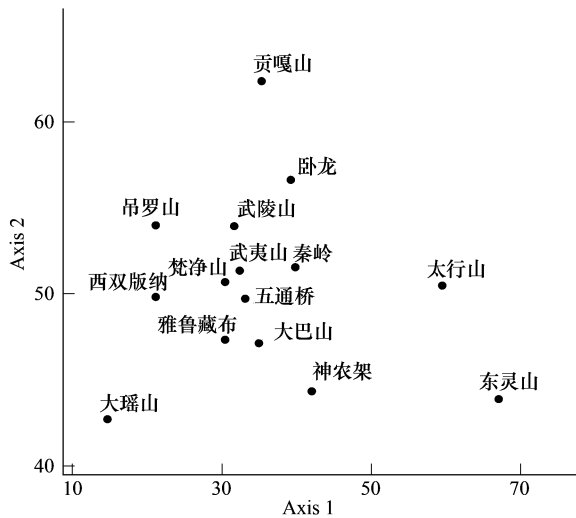


图2 蕨类植物区系 DCA 排序的二维图
Fig. 2 A two-dimensional scatter plot of DCA ordination for pteridophyte flora

表2 保护区种子植物区系属的分布类型与第三纪植物化石群的比较

	保护区 Reserve		东北 Northeast China		抚顺 Fushun		景谷 Jinggu		山旺 Shanwang	
	No.	%	No.	%	No.	%	No.	%	No.	%
I. 世界分布 Cosmopolitan	30	—	1	—	1	—	0	—	4	—
II. 热带分布 Tropical	113	36.10	10	31.25	9	19.15	8	34.78	20	24.69
III. 华夏分布 Cathaysian	95	30.35	6	18.75	9	19.15	3	13.04	18	22.22
IV. 温带分布 Temperate	105	33.55	16	50	29	61.7	12	52.17	43	53.09
总计 Total	343	100	33	100	48	100	23	100	85	100

4 讨论

进化的保守性是指物种保留其原始生态特性的一种趋势^[68],正因为如此,物种系统发育的许多特征才得以在漫长的进化过程中保留。桫欏群落种子植物区系是以热带成分(古华夏与热带区系)为主,而在蕨类植物区系中比例更高。现在普遍认为植物种系大多是起源于热带,然后再逐渐扩散到温带地区^[69~72]。因此,如果一个群落具有较多的热带区系成分和较少的温带区系成分,则暗示这个群落区系可能具有较古老的起源。另外,我们研究的群落中与桫欏伴生的成分中存在较大比例的中生代甚至古生代的古老遗存物种,呈现出典型的古特有现象,也显著表现出在植被进化中的保守性和种系发生的古老性。

在植被进化的研究中,方法的创新是非常重要的。本文旨在通过孑遗植物群落区系组成的分析来为从生态学和生物进化两个方面探讨其系统发生的保守性提出一个新的研究途径。长时间以来,由于缺乏非常直接的数据,许多关于植被进化保守性的研究都是依靠化石信息来做推测。例如,化石植物群落常常被用来作为反演古植物区系的一个主要研究手段^[73]。因为,进化生物学家认为通过对植物类群在地史时期分布的地带特点,有助于说明古环境、古气候的变迁与隔离,以及对现代植物区系地理的影响^[65]。值得指出的是,这样的方法具有很大的局限性。由于化石形成年代久远,又在形成过程中经历了各种复杂的地质变化,被研究的化石植物群落通常仅是那时植物群的一小部分。因此,基于大化石对于系统进化的研究多集中于个体水平,而难以探究植被的全貌。一些研究者又试图借助群落组成、生境示踪(habitat tracking)、生态位以及区系特征来

探讨物种或群落的系统发生的滞后 (phylogenetic stasis) 与进化的保守性^[74~76];或以现今动植物地理分布格局为基础来重建古气候^[77,78];或是用现生近缘种分析法 (nearest living relative method, NLR), 通过物种现生的分布区域来推断其生理耐受性方面的进化停滞^[79];或以化石类群的物种组成来反演古气候^[80]。虽然, 这些方法并非在任何长时间尺度中都能奏效^[81]。

本文验证了孑遗植物群落区系特征所具有的证据, 去了解植被进化的内在规律。现今生活的化石植物群落的物种组成由于漫长的地史演化, 特别是新生代被子植物的繁盛, 已与当时的群落组成有了一些差别, 不能简单地去做推论。但也应认识到: 任何植物区系的起源、演化和发展的历史过程在现代植物区系的组成、性质和特点上都有一定的表现和反映。毕竟, 在一个重新聚集与配制的生态群落中, 竞争的物种总是会优先地占据那些与它们原先所适应环境最相近的栖息地或微生境^[81]。“换新-脉动理论 (the ‘turnover-pulse’ hypothesis)” 也认为物种形成只有在物理环境发生改变时才会被动地发生^[82~85], 进化的本性是保守的^[86]。诸如桫欏树之类的“活化石”植物, 历经 1.8 亿年而形态结构发育的停滞状态, 也部分地支持了间断平衡论 (punctuated equilibrium theory)^[86]。在生态种群中发现普遍的进化停滞现象^[87]为解释生态位进化的系统发生、并为研究生物地理学、生物多样性以及保护生物学等许多领域开辟了新的途径。

References:

- [1] Chapin, III Stuart F, Pamela Matson and Mooney H A. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. New York: Springer-Verlag, 2002.
- [2] Kenrick P, Crane P R. The origin and early diversification of land plants: a cladistic study. Washington D C: Smithsonian Institution Press, 1997.
- [3] Berner R A. The rise of plants and their effects on weathering and CO₂. Science, 1997, 276: 544—546.
- [4] Tang Y C, Lu A M, Chen Z D. The living fossil plants-rescue, conservation and studies in urgent demand. Chinese Biodiversity, 1997, 5 (4): 307—308.
- [5] Wu Z Y. The regionization of China flora. Acta Botanica Yunnanica, 1979, 1(1): 1—20.
- [6] Li H L. Floristic relationships between eastern Asia and eastern North America. Transactions of the American Philosophical Society (New Series), 1952, 42: 371—429.
- [7] Wang H S. Floristic geography. Beijing: Science Press, 1992.
- [8] Qian H, Ricklefs R E. Geographical distribution and ecological conservatism of disjunct genera of vascular plants in eastern Asia and eastern North America. Journal of Ecology, 2004, 92: 253—265.
- [9] Jablonski D. Heritability at the species level: analysis of geographic ranges of Cretaceous mollusks. Science, 1987, 238: 360—363.
- [10] Ricklefs R E, Latham R E. Intercontinental correlation of geographical ranges suggests stasis in ecological traits of relict genera of temperate perennial herbs. American Naturalist, 1992, 139: 1305—1321.
- [11] Brown J H. Macroecology. Chicago: Chicago University Press, 1995.
- [12] Webb C O, Ackerly D D, McPeck M A, Donoghue M J. Phylogenies and community ecology. Annual Review of Ecology and Systematics, 2002, 33: 475—505.
- [13] Huntley B, Bartlein P J, Prentice I C. Climatic control of the distribution and abundance of beech (*Fagus* L.) in Europe and North America. Journal of Biogeography, 1989, 16: 551—560.
- [14] Guo Q F, Ricklefs R E. Species richness in plant genera disjunct between temperate eastern Asia and North America. Botanical Journal of the Linnean Society, 2000, 134: 401—423.
- [15] Wen J. Evolution of the eastern Asian and eastern North American disjunct distributions in flowering plants. Annual Review of Ecology and Systematics, 1999, 30: 421—455.
- [16] Tryon A F, Lugardon B. Spores of the Pteridophytes: Surface, wall structure, and diversity based on electron microscope studies. New York: Springer-Verlag, 1991.
- [17] Tryon R M. The classification of Cyatheaceae. Contr. Gray. Herb., 1970, 200: 3—53.
- [18] Tryon R M, Hodge W H, Tryon A F. Ferns and allied plants with special reference to tropical America. New York: Springer-Verlag, 1982. 138—212.
- [19] Yu G, Chen X, Ni J, Cheddadi R, Guiot J, Han H, et al. Palaeovegetation of China: a pollen data-based synthesis for the mid-Holocene and last glacial maximum. J. Biogeogr., 2000, 27: 635—664.
- [20] Willis K J, McElwain J C. The Evolution of Plants. New York: Oxford University Press Inc., 2002.
- [21] Royer D L, Hickey L J, Wing S L. Ecological conservatism in the “living fossil” Ginkgo. Paleobiology, 2003, 29(1): 84—104.
- [22] Uemura K. Cenozoic history of Ginkgo in east Asia, 1997. 207—221. in Hori et al.

- [23] Knoll A H. Pattern of extinction in the fossil record of vascular plants. in: Nitecki, M. H. eds. Extinctions. Chicago: The University of Chicago Press, 1984. 21—68.
- [24] Li H L. A horticultural and botanical history of Ginkgo. *Morris Arboretum Bulletin*, 1956, 7: 3—12.
- [25] He S A, Yin G, Pang Z J. Resources and prospects of Ginkgo biloba in China, 1997. 373—383.
- [26] Wu Z Y, Zhou Z K, Sun H, Li D Z, Peng H. The areal-types of seed plants and their origin and differentiation. Kunming: Yunnan Science & Technology Press, 2006.
- [27] Wu S H, Ching R C. Fern families and genera of China. Beijing: Science Press, 1991.
- [28] Ma K P, Gao X M, Yu S L. On the characteristics of the flora of Dongling Mountain area and its relationship with a number of other mountainous floras in China. *Bulletin of Botanical Research*, 1995, 15(4): 501—515.
- [29] Fu P Y, Li J Y, Cao W, Yu X H, Zhu C X. Studies on the flora of seed plants from Changbai Mountain. *Bulletin of Botanical Research*, 1995, 15(4): 491—500.
- [30] Yu S L. Flora and ecological characteristics of ferns in Dongling mountain area. *Bulletin of Botanical Research*, 1997, 17(4): 409—412.
- [31] Zhang X L, Wu Y H, Zhao J, Huang S L. The flora of Taihang Mountain area in west Xingtai and its relationship with other mountainous floras in China. *Guihaia*, 2006, 26(5): 535—540.
- [32] Yang X F, Wang T X, Li J Y, Li F Q, Han S L. A study on the pteridophytic flora of Mountain Taihang, Henan Province. *Guihaia*, 2002, 22(1): 35—39.
- [33] Ying T S. An analysis of the flora of Qinling Mountain range: its nature, characteristics, and origins. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1994, 32(5): 389—410.
- [34] Xu Y P. Floristic characteristics and geographic distribution of the ferns in the Qinling Mountain range, China. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1992, 10(3): 261—264.
- [35] Xu D Y. An Analysis of Seed Plants Floral Composition in Dabashan Nature Reserve. *Journal of Southwest China Normal University*, 2003, 28(6): 963—968.
- [36] Guo X S, Chen Y S, Li B, Wu Z H. Pteridophyte flora in Dabashan mountain. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006, 26(9): 1928—1934.
- [37] Zheng Z. A preliminary study on the flora of vascular plants in Shennongjia, China. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1993, 11(2): 137—148.
- [38] Ma Y H, He X J. Flora of seed plants in Wolong Nature Reserve. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2007, 15(1): 63—70.
- [39] He F, Wang J X, Liu X L, Su Y M, Zhou S Q. Studies on the pteridophytic flora of Wolong nature reserve in Sichuan Province. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 2003, 24(2): 12—16.
- [40] Liu Z G, Hu X H. The floristic characteristics of Gongga mountainous region. *Mountain Research*, 1985, 3(2): 73—78.
- [41] Kung H S, Zhang L B. The features of the pteridophytic flora of Mt. Gongga (Minya Gongkar), Sichuan, China. *Acta Botanica Yunnanica*, 1996, 18(2): 176—184.
- [42] Sun H, Zhou Z K. The characters and origin of the flora from the Big Bend Gorge of Yalutsangpu (Brahmaputra) River, eastern Himalayas. *Acta Botanica Yunnanica*, 1996, 18(2): 185—204.
- [43] Zheng W L. Analyses of the floristic features on the families, genera of pteridophyta from the Big Bend Region at Yalu Tsangpo (River), Xizang (Tibet), China. *Acta Botanica Yunnanica*, 1999, 21(1): 43—50.
- [44] Chen G X, Liao W B, Ao C Q, Liu W Q, Zhang H D. Studies on character and feature of seed plants flora of Wulingshan region. *Bulletin of Botanical Research*, 2002, 22(1): 98—120.
- [45] Chen G X, Ao C Q, Liao W B, Zhu J Y, Xiang C M. Comparative analysis on the pteridophytic flora relationships between Wulingshan region and its neighboring flora. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2003, 23(1): 120—126.
- [46] Chen S P. Seed plant flora of Wuyishan scenery spot. *Journal of Fujian Forestry Science and Technology*, 2004, 31(2): 16—19.
- [47] He J Y, Lin J L, Liu C D, Chen L Z, Li Z J. Studies on the species diversity and flora of ferns in Wuyishan Nature Reserve. *Journal of Fujian Forestry Science and Technology*, 2004, 31(4): 40—43.
- [48] Yu T H. Comparison between the flora of Mt. Fanjingshan and Maolan area. *Journal of Guizhou Normal University*, 2002, 20(2): 50—54.
- [49] Deng L L, Yang C D. The pteridophyte flora of Fanjingshan mountain. *Guihaia*, 1991, 11(1): 44—50.
- [50] Miao S Y, Wang H L. The floristic characteristics of vascular plants at Dayao Mountain, Guangdong Province. *Bulletin of Botanical Research*, 2003, 23(3): 345—352.
- [51] Zhu H, Li Y H, Xu Z F, Wang H, Li B G. Characteristics and affinity of the flora of Xishuangbanna, SW China. *Guihaia*, 2001, 21(2): 127—136.
- [52] Li B G, Zhu H, Wang H, Xu Z F. A preliminary study on the pterido-flora in Xishuangbanna limestone forest. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1996, 14(2): 131—140.
- [53] Ding T, Liao W B, Jin J H, Wang B S. Floristic analysis on the seed plants of Mt. Diaoluo in Hainan Island. *Guihaia*, 2002, 22(4): 311—319.

- [54] Dong S Y, Chen Z C, Zhang X C. Biodiversity and conservation of pteridophytes from Diaoluo Mountain, Hainan Island. *Biodiversity Science*, 2003, 11(5): 422—431.
- [55] Sun H. Evolution of Arctic-tertiary flora in Himalayan-Hengduanshan mountains. *Acta Botanica Yunnanica*, 2002, 24(6): 671—688.
- [56] Li X W, Li J. A preliminary floristic study on the seed plants from the region of Hengduan Mountain. *Acta Botanica Yunnanica*, 1993, 15(3): 217—231.
- [57] Zhang H D. The origin and development of the Cathaysian flora. *Journal of Zhongshan Univ.*, 1980, 19(1): 89—98.
- [58] Zhang H D. The characteristics of Himalayan flora in the light of the drifting of Indian plate. *Journal of Zhongshan Univ.*, 1984, 23(4): 93—101.
- [59] Zhang H D. Plant endemism and biodiversity. *Ecological Science*, 1997, 16(2): 9—17.
- [60] Wulff E V. An Introduction to historical plant geography. Waltham: Chronic Botanic, 1943.
- [61] Wang H S. Quantitative analysis of genera endemic to China. *Acta Phytotax Sin*, 1985, 23(4): 241—258.
- [62] Florin R. The distribution of conifer and taxad genera in time and space. *Acta Horti Bergiani*, 1963, 20: 121—312.
- [63] Ching R C. The Chinese fern families and genera; systematic arrangement and historical origin. *Acta Phytotax Sin*, 1978, 16(3): 1—19, 16(4): 16—37.
- [64] Barrington D S. *Cibotium oregonense*: An Eocene tree-fern stem and petioles with internal structure. *Amer. J. Bot.* 1983, 70(8): 1118—1124.
- [65] Tao J R. The evolution of the late Cretaceous-Cenozoic floras in China. Beijing: Science Press, 2000.
- [66] Mai D H. Development and regional differentiation of the European vegetation during Tertiary. *Plant Systematics and Evolution*, 1989, 162: 79—91.
- [67] Writing Group of Cenozoic Plants of China (WGCP). *Cenozoic Plants From China (Fossil Plants of China, Vol. 3)*. Beijing: Science Press, 1978.
- [68] Eldredge N, John N, Thompson, Paul M Brakefield, Sergey Gavrilts, David Jablonski, Jeremy B C. Jackson, Richard E Lenski, Bruce S Lieberman, Mark A. McPeck, William Miller III. The dynamics of evolutionary stasis. *Paleobiology*, 2005, 31(2): 133—145.
- [69] Wiens J J, Donoghue M J. Historical biogeography, ecology, and species richness. *Trends Ecol. Evol.*, 2004, 19: 639—44.
- [70] Takhtajan A. Flowering plants: origin and dispersal. Oliver and Boyd, Edinburgh, 1969.
- [71] Wu Z Y. The tropical floristic affinity of the flora of China. *Chinese Science Bulletin*, 1965, 1: 25—33.
- [72] Judd W S, Sanders R W, Donoghue M J. Angiosperm family pairs-preliminary phylogenetic analyses. *Harvard University Herbaria*, 1994.
- [73] Svenning J C. Deterministic Plio-Pleistocene extinctions in the European cool-temperate tree flora. *Ecology Letters*, 2003, 6: 646—653.
- [74] Prinzing A, Durka W, Klotz S, Brandl R. The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. *Proc R Soc Lond Ser B*, 2001, 268: 2383—2389.
- [75] Martínez-Meyer E, Peterson A T. Conservatism of ecological niche characteristics in North American plant species over the Pleistocene-to-Recent transition. *Journal of Biogeography*, 2006, 33(10): 1779—1789.
- [76] Wiens J J, Graham C H. Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2005, 36: 519—539.
- [77] Wing S L, Greenwood D R. Fossils and Fossil Climate: The Case for Equable Continental Interiors in the Eocene. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 1993, 341: 243—252.
- [78] Prentice I C, Bartlein P J, Webb T III. Vegetation history and climate change in eastern North America since the last glacial maximum. *Ecology*, 1991, 72: 2038—2056.
- [79] Graham A. Late Cretaceous and Cenozoic history of North American vegetation. New York: Oxford University Press, 1999.
- [80] Tiffney B H, Manchester S R. The use of geological and paleontological evidence in evaluating plant phylogeographic hypotheses in the Northern Hemisphere Tertiary. *Int. J. Plant Sci.*, 2001, 162 (suppl): 3—17.
- [81] Ackerly D D. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *Int. J. Plant Sci.*, 2003, 164 (3Suppl.): 165—184.
- [82] Vrba E S. Environment and evolution: alternative causes of the temporal distribution of evolutionary events. *South African Journal of Science*, 1985, 81: 229—236.
- [83] Vrba E S. Turnover-pulse, the Red Queen, and related topics. *American Journal of Science*, 1993, 293-A: 418—452.
- [84] Bennett K D. Milankovitch cycles and their effects on species in ecological and evolutionary time. *Paleobiology*, 1990, 16: 11—21.
- [85] Bennett K D. Evolution and ecology: the pace of life, First eds. Cambridge: Cambridge University Press, 1997.
- [86] Eldredge N, Gould S J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: Schopf, T. J. M., ed. *Models in Paleobiology*. Freeman, Cooper and Co.; San Francisco, Calif, 1972. 82—115.
- [87] Peterson A T, J Soberón, Sánchez-Cordero V. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 1999, 285: 1265—1267.

参考文献:

- [4] 汤彦承, 路安民, 陈之端. 活化石植物——亟待拯救、保护和研究. *生物多样性*, 1997, 5(4): 307—308.

- [5] 吴征镒. 论中国植物区系的分区问题. 云南植物研究, 1979, 1(1): 1~20.
- [7] 王荷生. 植物区系地理. 北京: 科学出版社, 1992.
- [26] 吴征镒, 周浙昆, 孙航, 李德铎, 彭华. 种子植物分布区类型及其起源和分化. 昆明: 云南科技出版社, 2006.
- [27] 吴兆洪, 秦仁昌. 中国蕨类植物科属志. 北京: 科学出版社, 1991.
- [28] 马克平, 高贤明, 于顺利. 东灵山地区植物区系的基本特征与若干山区植物区系关系. 植物研究, 1995, 15(4): 501~515.
- [29] 傅沛云, 李冀云, 曹伟, 等. 长白山种子植物区系研究. 植物研究, 1995, 15(4): 491~500.
- [30] 于顺利. 东灵山地区的蕨类植物区系及其生态特点. 植物研究, 1997, 17(4): 409~412.
- [31] 张晓丽, 武宇红, 赵静, 等. 邢台西部太行山区种子植物区系及与其它山区区系的关系. 广西植物, 2006, 26(5): 535~540.
- [32] 杨相甫, 王太霞. 河南太行山蕨类植物区系的研究. 广西植物, 2002, 22(1): 35~39.
- [33] 应俊生. 秦岭植物区系的性质, 特点和起源. 植物分类学报, 1994, 32(5): 389~410.
- [34] 徐养鹏. 秦岭蕨类植物区系特征及地理分布. 武汉植物学研究, 1992, 10(3): 261~264.
- [35] 许冬焱. 大巴山自然保护区种子植物区系组成分析. 西南师范大学学报, 2003, 28(6): 963~968.
- [36] 郭晓思, 陈彦生, 黎斌, 等. 大巴山(狭义)蕨类植物区系研究. 西北植物学报, 2006, 26(9): 1928~1934.
- [37] 郑重. 神农架维管植物区系初步研究. 武汉植物学研究, 1993, 11(2): 137~148.
- [38] 马永红, 何兴金. 卧龙自然保护区种子植物区系研究. 热带亚热带植物学报, 2007, 15(1): 63~70.
- [39] 何飞, 王金锡, 刘兴良, 等. 四川卧龙自然保护区蕨类植物区系研究. 四川林业科技, 2003, 24(2): 12~16.
- [40] 刘照光, 胡孝宏. 贡嘎山地区植物区系特点. 山地研究, 1985, 3(2): 73~78.
- [41] 孔宪需, 张丽兵. 贡嘎山蕨类植物区系的特点. 云南植物研究, 1996, 18(2): 176~184.
- [42] 孙航, 周浙昆. 喜马拉雅东部雅鲁藏布江大峡谷河谷地区植物区系的特点及来源. 云南植物研究, 1996, 18(2): 185~204.
- [43] 郑维列. 雅鲁藏布江大拐弯地区蕨类植物科属区系特征分析. 云南植物研究, 1999, 21(1): 43~50.
- [44] 陈功锡, 廖文波, 敖成奇, 等. 武陵山地区种子植物区系特征与性质研究. 植物研究, 2002, 22(1): 98~120.
- [45] 陈功锡, 敖成奇, 廖文波, 等. 武陵山地区蕨类植物区系与邻近区系关系的比较研究. 西北植物学报, 2003, 23(1): 120~126.
- [46] 陈世品. 武夷山风景区种子植物区系研究. 福建林业科技, 2004, 31(2): 16~19.
- [47] 何建源, 林建丽, 刘初钿, 等. 武夷山自然保护区蕨类植物物种多样性与区系的研究. 福建林业科技, 2004, 31(4): 40~43.
- [48] 余天虹. 梵净山, 荔波茂兰植物区系分析比较. 贵州师范大学学报, 2002, 20(2): 50~54.
- [49] 邓莉兰, 杨传东. 梵净山自然保护区蕨类植物区系. 广西植物, 1991, 11(1): 44~50.
- [50] 缪绅裕, 王厚麟. 广东大瑶山维管植物区系的基本特征. 植物研究, 2003, 23(3): 345~352.
- [51] 朱华, 李延辉, 许再富, 等. 西双版纳植物区系的特点与亲缘. 广西植物, 2001, 21(2): 127~136.
- [52] 李保贵, 朱华, 许再富. 西双版纳石灰岩山地森林蕨类区系的初步研究. 武汉植物学研究, 1996, 14(2): 131~140.
- [53] 丁坦, 廖文波, 金建华, 等. 海南岛吊罗山种子植物区系分析. 广西植物, 2002, 22(4): 311~319.
- [54] 董仕勇, 陈珍传, 张宪春. 海南岛吊罗山蕨类植物的多样性及其保育. 生物多样性, 2003, 11(5): 422~431.
- [55] 孙航. 北极-第三纪成分在喜马拉雅-横断山的发展及演化. 云南植物研究, 2002, 24(6): 671~688.
- [56] 李锡文, 李捷. 横断山脉地区种子植物区系的初步研究. 云南植物研究, 1993, 15(3): 217~231.
- [57] 张宏达. 华夏植物区系的起源与发展. 中山大学学报, 1980, 19(1): 89~98.
- [58] 张宏达. 从印度板块的漂移论喜马拉雅植物区系的特点. 中山大学学报, 1984, 23(4): 93~101.
- [59] 张宏达. 植物的特有现象与生物多样性. 生态科学, 1997, 16(2): 9~17.
- [61] 王荷生. 中国种子植物特有属的数量分析. 植物分类学报, 1985, 23(4): 241~258.
- [63] 秦仁昌. 中国蕨类植物科属排列与历史来源. 植物分类学报, 1978, 16(3): 1~19, 16(4): 16~37.
- [65] 陶君容. 中国晚白垩纪至新生代植物区系的发展演变. 北京: 科学出版社, 2000.
- [67] 中国新生代植物编写小组. 中国新生代植物(中国植物化石, 第三册). 北京: 科学出版社, 1978.
- [71] 吴征镒. 中国植物区系的热带亲缘. 科学通报, 1965, 1: 25~33.