

柏科扁柏属 (*Chamaecyparis*, Cupressaceae) 的生物地理演化历史

徐小慧^{1,3)}, 杨柳荫¹⁾, 孙柏年²⁾, 王永栋³⁾

1) 安徽理工大学 地球与环境学院, 安徽淮南, 232001; 2) 兰州大学, 兰州, 730000;

3) 现代古生物学和地层学国家重点实验室, 南京, 210008

内容提要: 现生扁柏属 (*Chamaecyparis*) 植物仅有 5 个种零星分布在北美东西部、日本和我国台湾地区, 其现代分布区形成的原因一直是植物学家关注的问题。以往的研究利用现代分子生物学方法或化石记录对该属的分布区演化进行过一些探讨, 但尚有争议。本文结合扁柏属最新的化石证据以及现代分子生物学的研究结果, 对其生物地理演化历史进行了详细的分析。化石证据显示, 地史时期该属种类较现在丰富, 自早白垩世以来广泛地分布在北半球的中高纬度地区。根据化石记录推测扁柏属植物很可能在早白垩世起源于东亚地区, 晚白垩世时已通过白令陆桥传播至北美西部并进一步传播至北美高纬度地区, 北美东部目前尚缺少化石记录, 该区域的扁柏植物可能是从欧洲或者北美高纬度地区迁徙而来。欧洲扁柏可能在渐新世由北美通过北大西洋陆桥传播而来, 或从东亚地区传播而来。新近纪气候持续变冷以及受第四纪冰期的影响, 使扁柏属在欧洲、亚洲中西部以及北美中部局部灭绝, 东亚大陆的种不断向南迁移至日本岛和台湾岛, 最后在亚洲大陆消失, 最终形成了该属在北美东西部、日本和台湾局限分布的地理格局。

关键词: 扁柏属; 化石记录; 生物地理历史; 陆桥; 分布区演化

扁柏属 (*Chamaecyparis* Spach) 隶属于柏科柏木亚科, 为常绿乔木, 雌雄同株。本属现仅有 5 个种分布于北美、日本以及我国台湾温暖湿润或沼泽环境中 (Farjón, 2005)。其中, 美国尖叶扁柏 *Chamaecyparis thyoides* (L.) Britton, Sterns et Poggenb. 分布于北美东部缅因州北部至佛罗里达州一带; 美国扁柏 *Ch. lawsoniana* (A. Murray) Parl. 分布于北美西部俄勒冈州南部至加利福尼亚州北部; 日本花柏 *Ch. pisiifera* (Siebold et Zucc.) Endl. 分布于日本本州中南部地区; 日本扁柏 *Ch. obtusa* (Siebold et Zucc.) Endl. 在日本南部和我国台湾地区均有分布; 红桧 *Ch. formosensis* Matsum. 分布于我国台湾, 是我国的特有树种 (Fu Liguó et al., 1999; Farjón, 2001) (表 1, 图 1)。

现代扁柏属地理分布格局属于典型的东亚-北

美间断分布模式, 关于该属的起源地前人已作过相关的研究和推测。通过现代分子生物学的手段, Li Jianhua et al. (2003) 提出两种起源方案, 一种是在北美和东亚多地起源, 一种是该属可能起源于东亚地区; Wang et al. (2003) 则提出该属最初起源于北美, 之后迁徙至东亚地区; Mao Kangshan et al. (2012) 认为扁柏属起源于亚洲, 之后迁移到北美。Liu Yusheng et al. (2009) 结合化石证据提出该属起源于北美的观点。然而, 随着新的化石证据的不断出现, 使该属起源于北美的观点受到了挑战, 使得我们不得不重新认识扁柏属的生物地理演化历史。本文基于扁柏属已有的可靠化石记录, 结合该属最新的化石证据以及现代分子生物学的研究结果, 对其生物地理演化历史进行了全面的分析和探讨。

注: 本文为国家自然科学基金项目 (31700185, 41790454)、现代古生物学和地层学国家重点实验室开放课题 (163118)、安徽省高等学校自然科学研究项目 (KJ2017A075)、安徽省自然科学基金项目 (1808085QC58) 和安徽理工大学青年教师科学研究基金项目 (QN201611) 联合资助。

收稿日期: 2018-12-19; 改回日期: 2019-03-29; 网络发表日期: 2019-06-03; 责任编辑: 任东; 责任编辑: 黄敏。

作者简介: 徐小慧, 女, 1988 年生。博士, 讲师, 主要从事古植物学与地层学研究。Email: xiaohuix2015@163.com。

引用本文: 徐小慧, 杨柳荫, 孙柏年, 王永栋. 2019. 柏科扁柏属 (*Chamaecyparis*, Cupressaceae) 的生物地理演化历史. 地质学报, 93(7): 1563~1570, doi: 10.19762/j.cnki.dizhixuebao.2019151.
Xu Xiaohui, Yang Liuyin, Sun Bainian, Wang Yongdong. 2019. Origin and biogeographic history of the genus *Chamaecyparis* (Cupressaceae). Acta Geologica Sinica, 93(7): 1563~1570.

表1 现生扁柏属地理分布及生长环境

Table 1 The geographical distribution and habitat of extant *Chamaecyparis*

种名	地理位置	生长环境	参考文献
<i>Ch. thyoides</i>	北美东部,美国缅因州北部至佛罗里达	温暖潮湿,沼泽地	Farjón,2001,2005
<i>Ch. lawsoniana</i>	北美西部,美国俄勒冈州南部至加利福尼亚州北部	温暖潮湿	Farjón,2001,2005
<i>Ch. pisiifera</i>	日本本州中、南部	温暖潮湿	Fu Liguó et al.,1999
<i>Ch. obtusa</i>	日本,中国台湾	温暖潮湿	Li Huilin,1975;Fu Liguó et al.,1999
<i>Ch. formosensis</i>	中国台湾	温暖潮湿,多雾	Li Huilin,1975;Fu Liguó et al.,1999

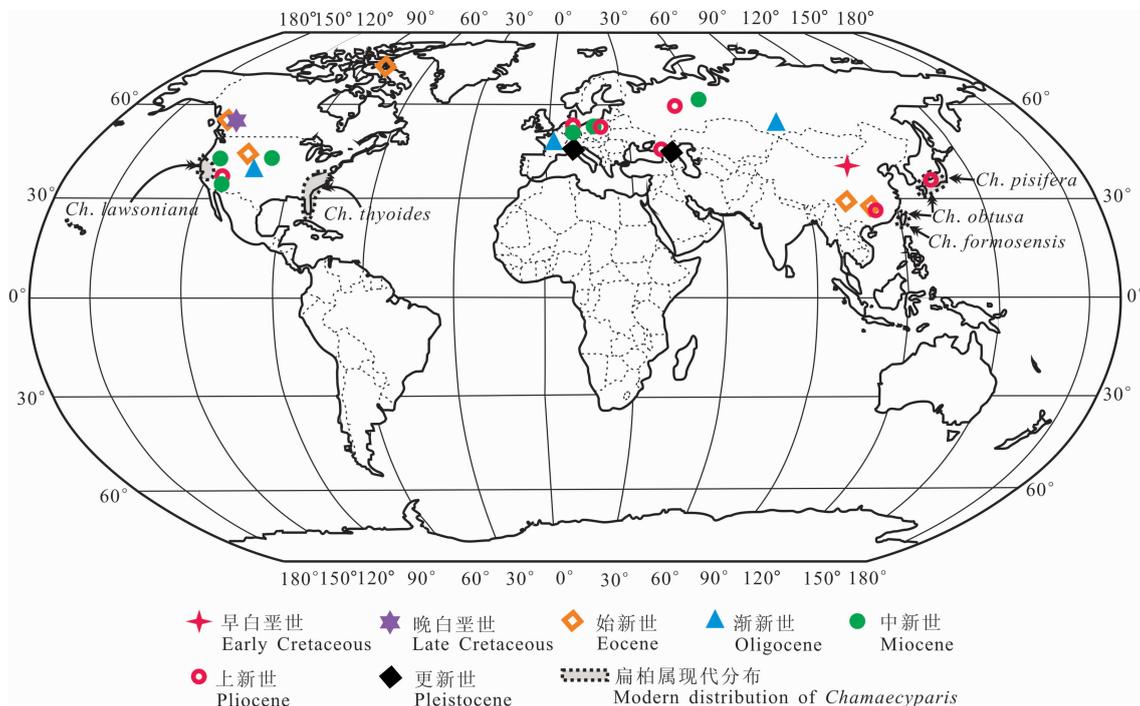


图1 扁柏属现代和化石全球分布图(数据来源于表1和表2)

Fig. 1 The global distribution of modern and fossil *Chamaecyparis* (According to Table 1 and Table 2)

1 扁柏属化石记录综述

目前为止,扁柏属的化石从白垩纪至第四纪均有报道,但其化石以营养器官居多,多数保存为枝叶化石(图1;表2)。根据 Fu Liguó et al. (1999) 的研究认为,扁柏属的叶鳞形,交互对生,生鳞叶的小枝扁平,排成一平面;小枝上面的中央叶卵形或菱状卵形,侧叶对折成船形;雌雄同株,雄球花单生于短枝顶端,雄蕊3~4对,交互对生,雌球果圆球形,有3~6对交互对生的种鳞,种鳞木质,盾形,顶部中央有小尖头,发育的种鳞有1~5(通常2)粒种子,种子两侧具窄翅。基于以上鉴定标准,本文对扁柏属的大化石记录进行了筛选、统计和分析,主要选择保存有繁殖器官以及保存良好的营养器官化石。此外,由于柏科植物孢粉化石以及木化石在属的级别上难以区分,故而孢粉化石和木化石不在本文统计范围内。

扁柏属在白垩纪的化石记录极少。发现于加拿大英属哥伦比亚省晚白垩世的化石种 *Ch. corpulenta* (Bell) McIver 曾是扁柏属最早的化石记录,被认为与现生种 *Ch. nootkatensis* (D. Don) Spach 相似(McIver,1994),但是后期的研究普遍认为 *Ch. nootkatensis* 不符合扁柏属的特征,因而被从该属中移除(Jagel et al.,2001;Farjón et al.,2002;Little et al.,2004;Xiang Qiaoping et al.,2005)。相关研究者认为,该化石种应和与之相似的现生种一起从扁柏属中移除(Kotyk et al.,2003;Liu Yusheng et al.,2009)。经比较,该化石种除了雌球果较扁柏属的小,种鳞数目较少以外,其余特征均与扁柏属的特征相符,本文在此保留该化石种,将其纳入扁柏属的可靠化石记录。目前,该属最早的化石记录是近期发现于我国内蒙古固阳盆地早白垩世地层的 *Chamaecyparis* sp.,标本保存为带有雌球果的枝叶化石以及带翅的种子(Xu Xiaohui et al.,

2018)。中国的化石记录,除固阳标本以外,在我国四川省的始新世、湖南省的始新世和上新世地层中也曾有过关于该属营养器官化石的报道(Sze et al., 1954; WG CPC, 1978; Guo Shuangxing, 1986)。

古近纪的化石记录较白垩纪丰富。在美国怀俄明州和加拿大不列颠哥伦比亚的早始新世地层中分别发现过该属的枝叶化石(Leopold et al., 1972; Dillhoff et al., 2005)。在古近纪的化石记录中,保存最完整的当属发现于加拿大北极群岛中始新世地层的 *Ch. eureka* Kotyk, 该种完整地保存了营养枝叶以及球果和种子化石(Kotyk et al., 2003)。在美国科罗拉多州早至中渐新世地层中也曾发现过保存较完整的扁柏属的枝叶和球果化石,被命名为 *Ch. linguae folia* (Lesq.) MacGinitie (MacGinitie, 1953)。此外,早在 19 世纪,有学者在法国上渐新统中报道过保存较好的营养枝化石 *Ch. europaea* Saporta, 这也是该属在欧洲最早的化石记录(Saporta, 1889)。

新近纪化石记录较丰富,并且多数化石种均与现生种十分相似。根据美国中新世地层中的枝叶化石建立的未定种被认为是美国扁柏 *Ch. lawsoniana* 的相似种(Smiley et al., 1981)。在俄罗斯乌拉尔地区中新世地层发现的种子化石 *Ch. uralensis* Dorofeev 被认为与日本扁柏 *Ch. obtusa* 关系密切(Dorofeev, 1970)。化石种 *Ch. salinarum* Zablocki emend. Mai 在欧洲中部较为普遍,在波兰的中新世和上新世地层以及格鲁吉亚的早更新世地层中均有报道,而且被认为和 *Ch. obtusa* 十分相似(Zablocki, 1930; Chochieva, 1975; Mai, 2004)。此外,在多地新近纪地层中发现了现生种的化石,如在波兰、日本、格鲁吉亚上新世地层中发现了日本花柏 *Ch. pisiifera* 的枝叶和球果化石(Szafer, 1947; Miki, 1958; Chochieva, 1975); 在美国西部、德国的晚中新世和上新世地层中分别发现了 *Ch. lawsoniana* 的营养器官化石(Straus, 1952; Axelrod, 1962; MacGinitie, 1962; Wolfe, 1964); 在日本、格鲁吉亚上新世地层中报道过 *Ch. obtusa* 的营养器官和雌性繁殖器官化石(Miki, 1958; Chochieva, 1975)。

第四纪扁柏属的化石记录不多,仅在格鲁吉亚的更新世地层中发现了与 *Ch. obtusa* 相似的 *Ch. salinarum* 的化石以及 *Ch. pisiifera* 的化石; 在意大利北部更新世地层中有该属营养器官的报道(Chochieva, 1975; Martinetto et al., 1997)。

化石记录表明,地史时期扁柏属主要分布在北半球的亚洲、欧洲以及北美洲的中高纬度地区,分布范围较现生种广泛,种类也较现生种多(图 1; 表 2)。

2 扁柏属的生物地理演化历史

植物在东亚和北美之间间断分布的模式是一种经典的植物地理分布现象,而这种在东亚和北美之间存在相似植物区系的现象在 19 世纪就已经被注意到,在过去近 2 个世纪的时间里一直受到植物分类学家以及生物地理学家的关注和重视,认为植物在地史时期能够在东亚和北美之间自由交流,并对交流的路线和时间做了大量的研究,多数研究者认为这种分布模式是由于古近纪早期植物在两个大陆之间通过白令陆桥或北大西洋陆桥进行自由交流而形成的结果(Boufford et al., 1983; Tiffney, 1985; Xiang Qiuyun et al., 1998; Manchester, 1999; Tiffney et al., 2001; Wen Jun, 2001)。

化石记录显示,在地质历史时期,该属植物有十多种,广泛分布于北半球欧亚大陆及北美。该属最早的化石发现于我国内蒙古固阳早白垩世地层(图 2a; Xu Xiaohui et al., 2018)。固阳标本代表了该属的祖先类群,显示了与分布于北美西部的现生种 *Ch. lawsoniana* 较为相似的特性(表 2; Xu Xiaohui et al., 2018)。此外,分子生物钟的研究表明,柏科柏木亚科中的许多现生属在早白垩世即以分化形成,且起源于亚洲,之后逐渐扩散到北美洲(Mao Kanshan et al., 2012)。但是由于当时产于加拿大英属哥伦比亚省晚白垩世的化石种 *Ch. corpulenta* (Bell) McIver 是扁柏属最早的化石记录,使得分子生物钟的研究结果和古生物证据之间存在不一致性,随后中国固阳盆地早白垩世地层中扁柏属化石的出现进一步支持了分子生物钟的研究结果(Jin Peihong et al., 2017; Xu Xiaohui et al., 2018)。本文结合现代分子生物学的证据以及化石证据推测,扁柏属很可能在早白垩世起源于东亚地区,之后通过白令陆桥在晚白垩世已传播至北美西部。这一推论与 Li Jianhua et al. (2003) 利用现代分子生物学方法提出的关于扁柏属起源的其中一种观点相一致,同时也与 Mao Kanshan et al. (2012) 关于柏木亚科包括扁柏属在内的很多属起源于亚洲地区的研究结果一致。

始新世,在中国的湖南、四川均有化石发现; 同时见于美国西部和加拿大英属哥伦比亚省早始新世地层; 另外在加拿大北极群岛中始新世地层中也有

表2 扁柏属可靠的大化石记录

Table 2 The reliable macrofossil records of *Chamaecyparis*

化石种	保存类型	相似的现生种	产地	时代	参考文献
<i>Chamaecyparis</i> sp.	枝叶、球果、种子	<i>Ch. lawsoniana</i> , <i>Ch. pisiifera</i>	中国固阳	早白垩世	Xu Xiaohui et al., 2018
<i>Ch. corpulenta</i>	枝叶、球果	<i>Ch. nootkatensis</i> (= <i>Cupressus nootkatensis</i> = <i>Xanthocyparis nootkatensis</i>)	加拿大英属哥伦比亚	晚白垩世	McIver, 1994
<i>Chamaecyparis</i> sp.	枝叶	—	中国四川	始新世	Guo Shuangxing, 1986
<i>Chamaecyparis</i> sp.	枝叶	—	中国湖南	始新世、上新世	Szeet al., 1954; WGPC, 1978
<i>Chamaecyparis</i> sp.	枝叶	—	美国怀俄明州	早始新世	Leopold et al., 1972
<i>Chamaecyparis</i> sp.	枝叶、球果	—	加拿大英属哥伦比亚	早始新世晚期	Dillhoff et al., 2005
<i>Ch. eureka</i>	枝叶、球果、种子	<i>Ch. pisiifera</i>	加拿大北极群岛	中始新世	Koty et al., 2003
<i>Chamaecyparis</i> sp.	枝叶	—	俄罗斯阿尔泰	渐新世	Rayushkina, 1979
<i>Ch. linguaeifolia</i>	枝叶、球果	<i>Ch. lawsoniana</i>	美国科罗拉多州 美国俄勒冈, 内华达州	早-中渐新世 中新世或上新世	MacGinitie, 1953; Axelrod, 1962
<i>Ch. europaea</i>	枝叶	—	法国	晚渐新世	Saporta, 1889
<i>Ch. cf. lawsoniana</i>	枝叶	<i>Ch. lawsoniana</i>	美国爱达荷州	中新世	Smiley et al., 1981
<i>Ch. uralensis</i>	种子	<i>Ch. obtusa</i>	俄罗斯乌拉尔	中新世	Dorofeev, 1970
<i>Ch. salinarum</i>	球果	<i>Ch. obtusa</i>	波兰 欧洲中部 格鲁吉亚	中新世 中新世至上新世 早更新世	Zablocki, 1930; Mai, 2004; Chochieva, 1975
<i>Ch. lawsoniana</i>	枝叶	<i>Ch. lawsoniana</i>	德国	晚中新世、上新世	Axelrod, 1962; MacGinitie, 1962
<i>Ch. pisiifera</i>	枝叶、球果	<i>Ch. pisiifera</i>	波兰 日本 格鲁吉亚	中新世至更新世 上新世 上新世至更新世	Szafer, 1947; Miki, 1958; Chochieva, 1975

注:部分数据来源于(Liu Yusheng et al., 2009)。

该属化石的报道,欧洲尚无始新世的化石记录。渐新世,该属化石在法国、俄罗斯阿尔泰地区以及美国科罗拉多州均有报道,这是欧洲最早的化石记录。渐新世以后,该属在北美、欧洲以及东亚地区得到了较充分的发展,均有较丰富的化石记录。古近纪北半球极地温和的气候为植物的交流提供了必要的条件(Scotese, 2002; Liu Yusheng et al., 2009),由于始新世气候依旧温暖,使该属植物向北扩散至加拿大北极群岛(图 2b),在北极群岛中始新统化石的出现表明该属在中始新世已存在于北美东北部高纬度地区(Koty et al., 2003)。扁柏属化石在美国科罗拉多州渐新世地层的发现表明该属在古近纪后期有向南扩展的趋势,中新世时在北美西部分布较为广泛,而在上新世时化石记录很少,且分布范围已与现代接近(图 2c~d;图 3)。北美东部目前缺乏扁柏属的化石记录,推测该区域的扁柏植物可能有以下几种来源:①来自北美西部;②来自欧洲;③来自北美高纬度地区。相关研究表明,在古近纪和新近纪北美东西部之间的植物交流比较困难,因为在古近纪科迪勒拉山系隆起,季节性气候增强,气候干旱,草原扩展,新近纪晚期和第四纪气候变冷等一系列因素有效地阻止了北美东西部植物间的交流(Tiffney

et al., 2001; Liu Yusheng et al., 2009)。古近纪北美和欧洲之间的植物可以通过北大西洋陆桥进行交流,北美东部的现生扁柏属有可能来源于欧洲,也有可能是由分布于北美高纬度地区的种类向南迁徙而来。

欧洲虽然没有现生扁柏属植物,但在渐新世以后有较丰富的化石记录。欧洲的扁柏可能有两种来源:一种是从北美通过北大西洋陆桥传播而来,因为在古近纪欧洲和北美或多或少地通过格陵兰岛相连接。该属在加拿大北极群岛中始新统和法国渐新统中的发现支持了通过这一路径传播的可能性;此外,德国上新世地层中发现了现分布于美国西部的 *Ch. lawsoniana* 的化石,也为这条传播路径提供了化石证据(Straus, 1952)。另一种路径是从东亚地区传播而来,而东亚与欧洲之间植物的交流至少要在渐新世图尔盖海峡闭合之后才有可能(图 2c;图 3a)(Scotese, 2004)。俄罗斯阿尔泰地区渐新统中的扁柏属化石很可能是该属从东亚向西迁徙的证据;与现分布于台湾的 *Ch. obtusa* 相似的化石种 *Ch. uralensis* 和 *Ch. salinarum* 分别在俄罗斯乌拉尔地区、欧洲中部以及波兰、格鲁吉亚新近纪地层的出现进一步证实了欧洲扁柏与东亚扁柏之间存在密

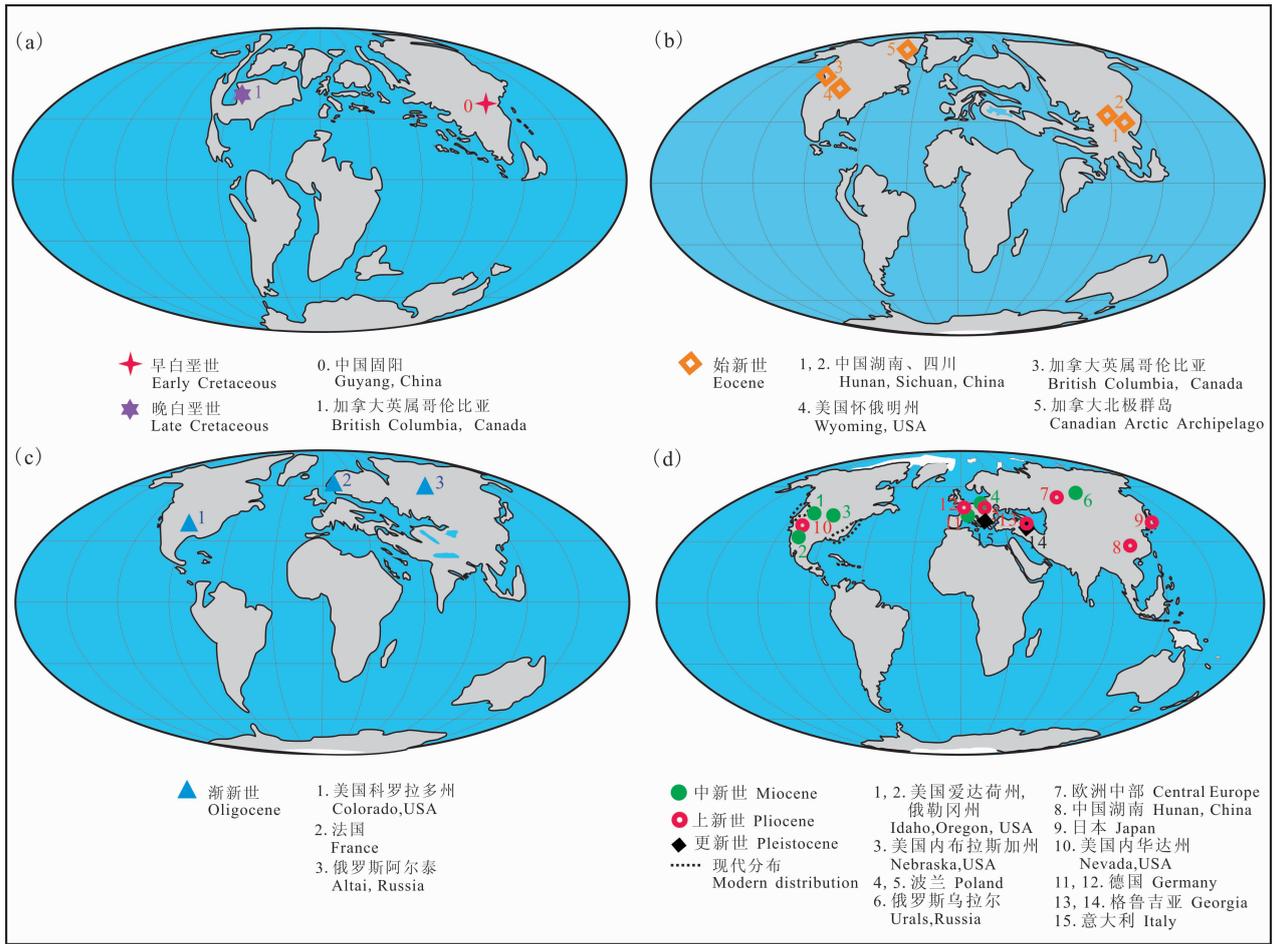


图 2 已报道的可靠的扁柏属化石古地理分布图(据 Scotese, 2002 修改)

Fig. 2 The global paleogeographic distribution of published reliable fossil records of *Chamaecyparis*

(Modified from Scotese, 2002)

(a)—早白垩世(约 105Ma); (b)—始新世(约 50Ma); (c)—渐新世(约 35Ma); (d)—新近纪(约 20Ma)

(a)—Early Cretaceous (approx. 105 Ma); (b)—Eocene (approx. 50 Ma); (c)—Oligocene (approx. 35 Ma); (d)—Neogene (approx. 20 Ma)

切的关系(表 2; 图 2d) (Zablocki, 1930; Dorofeev, 1970; Chochieva, 1975; Mai, 2004); 此外, 现分布于东亚的 *Ch. pisiifera* 在欧洲中新统、上新统至更新统中均有发现, 在日本、格鲁吉亚上新世地层中均有 *Ch. obtusa* 化石的报道, 以上证据更是为扁柏属植物在东亚与欧洲之间的交流和传播提供了直接的化石证据(表 2; 图 2d; 图 3b) (Szafer, 1947; Chochieva, 1975)。另外, 扁柏属化石在欧洲更新世地层中的出现说明, 直到更新世扁柏属植物在欧洲地区仍有分布。

扁柏属植物在东亚地区现仅分布于日本和台湾, 在此有必要进一步探讨该属起源以后在东亚地区的演化。扁柏属在如今的中国北方地区起源以后, 除了向北美和欧洲传播以外, 同时向南传播扩散。中国四川、湖南两省始新世地层中的扁柏属化石是其向南传播的证据, 而湖南省上新世地层中扁

柏化石的出现证明至少在上新世该属在中国大陆还有分布(图 2, 图 3)。固阳的标本除了与北美的现生种 *Ch. lawsoniana* 相似以外还显示了与分布于日本的 *Ch. pisiifera* 相似的特性。关于该属系统发育分析的研究表明, *Ch. pisiifera* 为较早分化形成的物种(Li Jianhua et al., 2003; Wang et al., 2003)。研究表明, 日本岛在 17Ma 以前仍然是亚洲大陆的一部分(Wang et al., 2003), 因此扁柏属在中新世应该已经传播到了当时与亚洲大陆连接的区域, 之后日本与亚洲大陆裂解分离。台湾岛上的扁柏植物可能有两种来源, 一种是来自于亚洲大陆, 前人的研究表明台湾岛形成于 5~6Ma, 作为亚洲大陆的附属岛屿, 台湾岛在形成以后可能不止一次与大陆相连接(Yu, 1995), 上新世扁柏属在中国大陆仍有化石记录, 所以台湾岛上分布的现生种可能来自于亚洲大陆; 另一种是经过长距离的传播由

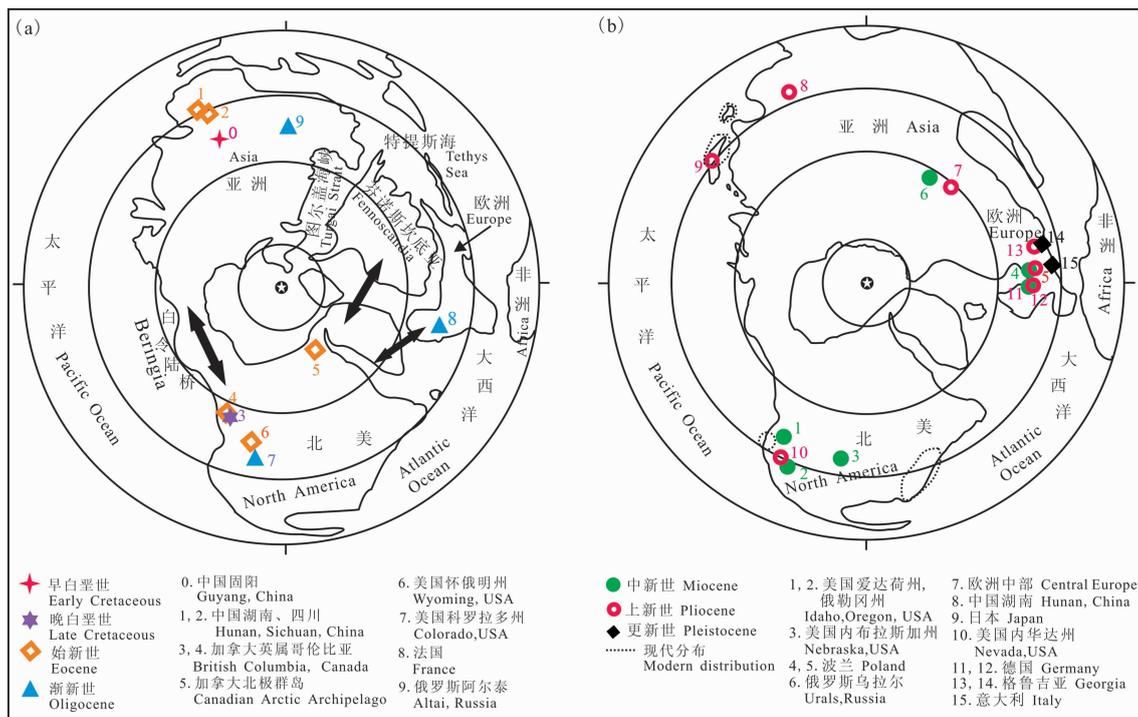


图3 北半球极点图及扁柏属迁移路线图(据 Liu Yusheng et al., 2009 修改)

Fig. 3 The polar projection of Northern Hemisphere and migration route of *Chamaecyparis*

(Modified from Liu Yusheng et al., 2009)

(a)—古近纪(约 45Ma); (b)—新近纪(约 15Ma)

(a)—Paleogene (approx. 45Ma); (b)—Neogene (approx. 15Ma)

日本岛迁徙而来,因为 *Ch. obtusa* 除了在日本岛分布以外在台湾岛也有分布,而分子生物学证据表明 *Ch. obtusa* 大约在 5.5Ma 分化形成,与台湾岛的形成时间大致相当(Wang et al., 2003)。

3 讨论:扁柏属种类及分布范围锐减的原因

扁柏属分化形成以后由于植物在各大陆之间的传播与交流,该属在地史时期的地理分布范围广泛,种类较多。但是,现在仅有 5 个种分布在北美东、西部以及日本岛和台湾岛,在此对该属的分布范围以及物种多样性减少的原因加以分析。古近纪全球气候温暖,为植物的生长与传播交流提供了良好的气候条件,但是在新近纪全球气候持续干冷,使得草原植被得以扩张(Zachos et al., 2001; Mosbrugger et al., 2005)。这种全球性的气候变化对于喜欢生长于土壤肥沃、气候温暖湿润甚至沼泽地带的扁柏植物十分不利(表 1; Farjón, 2005)。渐新世扁柏属在美国科罗拉多州一带有分布,而气候的变化导致扁柏在北美衰退,在晚中新世和上新世时已从科罗拉多一带消失仅分布在北美东、西部(Axelrod, 1976;

Graham, 1993)。上新世气候持续变冷以及第四纪冰期的出现,使扁柏属在欧洲、亚洲中西部以及北美中部灭绝,东亚大陆的种不断向南迁移,在台湾岛找到了避难所,或者由于冰期的影响,迫使该属从日本经琉球群岛向台湾岛迁徙,最终形成了如今在北美东西部,日本和台湾局限分布的地理格局。

4 结论

本文对扁柏属可靠的大化石记录进行了综述,扁柏属的化石自早白垩世至第四纪地层均有报道,种类较现生种多且较广泛地分布在北半球的中高纬度地区,其中最早的化石记录产自我国内蒙古固阳盆地白垩统。结合该属化石记录和现代分子生物学的研究结果,对其生物地理历史进行了分析,得到以下结论:

(1)扁柏属植物很可能在早白垩世起源于东亚地区,之后经过白令陆桥于晚白垩世已传播至北美西部,并进一步扩散至北美高纬度地区;北美东部目前尚缺少化石记录,该区域的扁柏植物可能是从欧洲或者北美高纬度地区迁徙而来。

(2)欧洲扁柏可能在渐新世由北美通过北大西

洋陆桥传播而来, 或从东亚地区传播而来。

(3) 新近纪气候变得干冷以及受第四纪冰期的影响, 使扁柏属植物逐渐在欧洲、亚洲中西部以及北美中部局部灭绝, 东亚大陆的种不断向南迁移至日本岛和台湾岛, 最终在亚洲大陆消失, 形成了该属在北美东西部、日本和台湾局限分布的地理格局。

References

- Axelrod D I. 1962. A Pliocene *Sequoiadendron* forest from western Nevada. University of California Publications in Geological Sciences, 39:195~268.
- Axelrod D I. 1976. History of the coniferous forests, California and Nevada. Berkeley: University of California Press.
- Baykovskaya T N. 1984. Paleocene flora of Romankulsai (Southern Urals). Nauka, Leningrad. (In Russian).
- Boufford D E, Spongberg S A. 1983. Eastern Asian-eastern North American phytogeographical relationships—A history from the time of Linnaeus to the twentieth century. Annals of the Missouri Botanical Garden, 70: 423~439.
- Chochieva K I. 1975. Chvarbetskij iskopaemyj chvojnyj les (in Russian). Izd. Mecniereba, Tbilissi.
- Dillhoff R M, Leopold E B, Manchester S R. 2005. The McAbee flora of British Columbia and its relation the Early - Middle Eocene Okanagan Highlands flora of the Pacific Northwest. Canadian Journal of Earth Sciences, 42:151~166.
- Dorofev P I. 1970. Tertiary flora of the Urals. Nauka, Leningrad. (In Russian).
- Farjón A. 2001. World checklist and bibliography of conifers. Second edition. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Farjón A. 2005. A monograph of Cupressaceae and Sciadopitys. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Farjón A, Hiep N T, Harde D K, Loc P K, Averyanov L. 2002. A new genus and species in Cupressaceae (Coniferales) from northern Vietnam, *Xanthocyparis vietnamensis*. Novon, 12 (2):179~189.
- Fu Ligu, Li Nan, Mill, R. R. 1999. Cupressaceae. In: Wu, Z. Y., Raven, P. H., eds. Flora of China. Vol. 4. Science Press, Beijing, and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Graham A. 1993. History of the vegetation: Cretaceous (Maastrichtian)-Tertiary. In: Flora of North America Vol I. Oxford University Press, New York, USA.
- Guo Shuangxing. 1986. An Eocene flora from the Relu Formation in Litang County of Sichuan and the history of *Eucalyptus*. In: Anonymous (ed) Studies in Qinghai-Xizang Plateau. Special issue of Hengduan Mountains Scientific Expedition II. Beijing: Science and Technology Press, 66~70. (in Chinese).
- Jagel A, Stützel T. 2001. Zur Abgrenzung von *Chamaecyparis* Spach und *Cupressus* L. (Cupressaceae) und ide systematische Stellung von *Cupressus nootkatensis* D. Don [= *Chamaecyparis nootkatensis* (D. Don) Spach]. Feddes Repert., 112:179~229.
- Jin Peihong, Mao Teng, Dong Junling, Wang Zixi, Sun Mingxuan, Xu Xiaohui, Du Baoxia, Sun Bainian. 2017. A new species of *Cupressinocladus* from the Lower Cretaceous of Guyang Basin, Inner Mongolia, China and Cluster Analysis. Acta Geologica Sinica (English Edition), 91(4):1200~1214.
- Kotyk M E A, Basinger J F, McIver E E. 2003. Early Tertiary *Chamaecyparis* Spach from Axel Heiberg Island, Canadian High Arctic. Canadian Journal of Botany, 81:113~130.
- Leopold E B, MacGinitie H D. 1972. Development and affinities of Tertiary floras in the Rocky Mountains. In Floristics and paleofloristics of Asia and eastern North America. Edited by Graham A. Elsevier, Amsterdam, 147~200.
- Li Huilin. 1975. Flora of Taiwan, Volume 1. Epoch Publishing, Taipei.
- Li Jianhua, Zhang Donglin, Donoghue M J. 2003. Phylogeny and biogeography of *Chamaecyparis* (Cupressaceae) inferred from DNA sequences of the nuclear ribosomal ITS region. Rhodora, 105(922):106~117.
- Little D P, Schwarzbach A E, Adams R P, Hsieh C F. 2004. The circumscription and phylogenetic relationships of *Callitropsis* and the newly described genus *Xanthocyparis* (Cupressaceae). American Journal of Botany, 91(11):1872~1881.
- Liu Yusheng, Barbara A R M, Basinger J F. 2009. Historical biogeography of the genus *Chamaecyparis* (Cupressaceae, Coniferales) based on its fossil record. Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments, 89:203~209.
- MacGinitie H D. 1953. Fossil plants from the Florissant beds, Colorado. Carnegie Institution of Washington Publication, 599: 1~198.
- MacGinitie H D. 1962. The Kilgore flora: a late Miocene flora from northern Nebraska. University of California Publications in Geological Sciences, 35(2):67~158.
- Mai D H. 2004. Die miozänen und pliozänen Floren aus Nordost brandenburg und Südwestmecklenburg. Palaeontographica Abt B., 269:1~130.
- Manchester S R. 1999. Biogeographical relationships of North American Tertiary floras. Annals of the Missouri Botanical Garden, 86:472~522.
- Mao Kangshan, Milne R L, Zhang Libing, Peng Yanling, Liu Jianquan, Thomas P, Mill R R, Renner S S. 2012. Distribution of living Cupressaceae reflects the breakup of Pangea. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 109(20):7793~7798.
- Martinetto E, Ravazzi C. 1997. Plant biochronology of the Valle Della Fornace succession (Varese) based on the Plio-Pleistocene record in northern Italy. Geologia Insubrica, 2(2):81~98.
- McIver E E. 1994. An early *Chamaecyparis* (Cupressaceae) from the Late Cretaceous of Vancouver Island, British Columbia, Canada. Canadian Journal of Botany, 72:1787~1796.
- Miki S. 1958. Gymnosperms in Japan, with special reference to the remains. Jour Inst Polytech Osaka City Univ Ser D Biol, 9:125~152.
- Mosbrugger V, Utescher T, Dilcher D L. 2005. Cenozoic continental climatic evolution of Central Europe. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 102(42):14964~14969.
- Rayushkina G S. 1979. Oligocene flora of Mugodzhhar and southern Altai. Alma-Ata, Nauka, Kazakhstan SSR.
- Saporta G D E. 1889. Études sur la végétation du Sud-Est de la France à l'époque Tertiaire. Dernières adjunctions. Aix. Ann Sci Nat Bot Ser, 7(10):1~192.
- Scotese C R. 2002. Climate History (Chart); C. R. Scotese Publications. <http://www.scotese.com/climatehistory.htm> (04/20/02).
- Scotese C R. 2004. Cenozoic and Mesozoic paleogeography: changing terrestrial biogeographic pathways. In: Lomolino MV, Heaney LR (eds) Frontiers of biogeography: new directions in the geography of nature. Sinauer, Sunderland, 9~26.
- Smiley C J, Rember W. 1981. Paleocology of the Miocene Clarkia Lake (northern Idaho) and its environs. In: Gray J (ed) Communities of the past. Hutchison Ross, Stroudsburg, 551~590.
- Straus A. 1952. Beiträge zur Pliozänflora von Willershausen III. Die niederen Pflanzengruppen bis zu den Gymnospermen. Palaeontographica Abt B, 93:1~44.
- Szafer W. 1947. The Pliocene Flora of Krościenko in Poland. I-II. Rozpr Polsk Akad Umjey Wyzd Matem-Przyr B, 72(1~2):1~375.
- Sze H C, Lee H H. 1954. A late Tertiary flora from Hunan. Science in China, Ser. A, 2(2):189~206.
- Tiffney B H. 1985. Perspectives on the origin of the floristic similarity between eastern Asia and eastern North America. Journal of Arnold Arboretum, 66:73~94.

- Tiffney B H, Manchester S R. 2001. The use of geological and paleontological evidence in evaluating plant phylogeographic hypotheses in the northern hemisphere Tertiary. *International Journal of Plant Sciences*, 162[Suppl 6]:S3~S17.
- Wang W P, Hwang C Y, Lin T P, Hwang S Y. 2003. Historical biogeography and phylogenetic relationships of the genus *Chamaecyparis* (Cupressaceae) inferred from chloroplast DNA polymorphism. *Plant Systematics and Evolution*, 241(1):13~28.
- Wen Jun. 2001. Evolution of eastern Asian-eastern North American biogeographic disjunctions; a few additional issues. *International Journal of Plant Sciences*, 162(6 Suppl):S117~S122.
- WGPCP (The Writing Group of Cenozoic Plants of China). 1978. Cenozoic plants from China, fossil plants of China, vol 3. Beijing: Science Press, 1~232. (in Chinese).
- Wolfe J A. 1964. Miocene floras from Fingerrock Wash, southwestern Nevada. *Professional Paper*, 454-N:1~36.
- Xiang Qiaoping, Li Jianhua. 2005. Derivation of *Xanthocyparis* and *Juniperus* from within *Cupressus*: evidence from sequences of nrDNA internal transcribed spacer region. *Harvard Papers in Botany*, 9(2):375~382.
- Xiang Qiuyun, Soltis D E, Soltis P S. 1998. The eastern Asian and eastern and western North American floristic disjunction;

- congruent phylogenetic patterns in seven diverse genera. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 10(2):178~190.
- Xu Xiaohui, Yang Liuyin, Sun Bainian, Yuan Jidong, Dong Chong, Wang Yongdong. 2018. A new discovery of *Chamaecyparis* from the Lower Cretaceous of Inner Mongolia, North China and its significance. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 257:64~76.
- Yu H T. 1995. Patterns of diversification and genetic population structure of small mammals in Taiwan. *Biological Journal of the Linnean Society*, 55:69~89.
- Zabłocki J. 1930. Tertiäre Pflanzen des Salzlagers von Wieliczka. II. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 7(2):139~150.
- Zachos J, Pagani M, Sloan L, Thomas E, Billups K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 29:686~693.

参 考 文 献

- 郭双兴. 1986. 四川理塘始新统热鲁组化石植物群特征及按属的历史. 中国科学院青藏高原综合考察队编. 横断山综合考察专集(二). 北京:北京科学技术出版社,66~70.
- 中国新生代植物编写组(WGPCP). 1978. 中国新生代植物. 中国植物化石(第三册). 北京:科学出版社,1~232.

Origin and biogeographic history of the genus *Chamaecyparis* (Cupressaceae)

XU Xiaohui^{*1,3)}, YANG Liuyin¹⁾, SUN Bainian²⁾, WANG Yongdong³⁾

1) School of Earth and Environment, Anhui University of Science and Technology, Anhui, Huainan, 232001;

2) Lanzhou University, Lanzhou, 730000;

3) State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, NIGPAS, Nanjing, 210008

* Corresponding author: xiaohui.x2015@163.com

Abstract

Living *Chamaecyparis* Spach only includes five species sporadically distributing in western and eastern North American, Japan and Taiwan. The reasons for the formation of modern regional distribution of *Chamaecyparis* have always attracted attention from botanists. Previous study analyzed the evolution of modern regional distribution of *Chamaecyparis* using modern molecular biology methods or fossil records, about which there is no consensus. In this paper, we revisited the origin and biogeographic history of *Chamaecyparis* based on detailed evaluation of the fossil evidence and the results of phylogenetic method. Fossil evidence indicates that *Chamaecyparis* had more species in the past geological period and was widely distributed in the mid to high latitudinal regions of the Northern Hemisphere since the early Cretaceous. We speculate from fossil records that the genus *Chamaecyparis* probably originated in Eastn Asia during the Early Cretaceous and spread to western North America via the Bering Land Bridge during the Late Cretaceous, and then to the high latitudinal region of North America. Absence of fossil record in eastern North America indicates that current *Chamaecyparis* in eastern North America might migrate from Europe or the high latitudinal region of North America. The European *Chamaecyparis* probably originated from the North America via North Atlantic Land Bridges or East Asia during the Oligocene. Local extinction of *Chamaecyparis* from Europe, western and central Asia and central North America might be a result of successive global climatic cooling in the Neogene and Quaternary glaciation. During the Neogene, Eastern Asia *Chamaecyparis* spread southwards to Japan and Taiwan and disappeared in the Asian continent. Finally, the genus *Chamaecyparis* limitedly occurred in western and eastern North American, Japan and Taiwan.

Key words: *Chamaecyparis*; fossil record; biogeographic history; land bridge; distribution evolution