

铁杉属的起源、扩散与传播——基于化石证据【封面文章】

肖 良^{1, 2, 3*}, 王宏宇^{1, 2, 3}, 国丽妍¹, 李相传¹, 孙 楠¹, 夏孝远¹, 王佳楠¹

1. 长安大学 地球科学与资源学院, 西安 710054

2. 中国科学院南京地质古生物研究所 现代古生物学和地层学国家重点实验室, 南京 210008

3. 西北大学 陕西省早期生命与环境重点实验室, 西安 710069

摘要: 铁杉属是松科的重要组成部分, 具有典型的北美—东亚间断分布特征。关于该属的起源、扩散与传播, 目前存在较多的争议。本次研究收集了亚洲铁杉属大化石记录, 整合了铁杉属花粉记录, 获取地质历史时期该属在中国的分布, 推测该属的起源和传播路径。该属大约起源于晚白垩世的西欧地区, 于马特斯里赫特期—达宁期通过欧亚大陆传播到中国, 而在古新世—始新世时期通过北大西洋陆桥传播到北美。早始新世以后北美与东亚的铁杉属植物可以通过白令陆桥进行物种交流, 当图尔盖海峡在渐新世干涸后, 铁杉属能够通过西西伯利亚和中亚哈萨克斯坦地区在欧亚大陆上交流。在晚中新世铁杉属可以通过北大西洋陆桥进行交流。依据化石记录推断的铁杉属起源和传播的结果与分子学研究存在一定差异, 需要更多的铁杉属化石记录及分子学研究提供更可靠的证据。

关键词: 铁杉属 (*Tsuga*) ; 化石记录; 植物古地理学; 哈萨克斯坦; 北大西洋陆桥

Origin and spread of *Tsuga* (Endl.) Carrière based on fossil records 【Cover】

XIAO Liang^{1, 2, 3*}, WANG Hongyu^{1, 2, 3}, GUO Liyan¹, LI Xiangchuan¹, SUN Nan¹, XIA Xiaoyuan¹, WANG Jianan¹

1. School of Earth Science and Resources, Chang'an University, Xi'an 710054, China

2. State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, China Academy of Sciences, Nanjing 210008, China

3. Shaanxi Key Laboratory of Early Life and Environments, Northwest University, Xi'an 710069, China

Abstract: Background, aim, and scope *Tsuga* (Endl.) Carrière, commonly called hemlock, is an important constituent of the family Pinaceae that shows a typical disjunctive distribution between East Asia and North America. There are many controversies about the origin and spread of this genus, so in this paper we aim to discuss the phytogeography of this genus based on the collected fossil records. **Materials and methods** In this

收稿日期: 2021-09-29; 录用日期: 2022-01-19; 网络出版: 2022-02-08

Received Date: 2021-09-29; **Accepted Date:** 2022-01-19; **Online first:** 2022-02-08

基金项目: 国家自然科学基金项目(41872017); 长安大学中央高校基本科研业务费专项资金(300102272206); 现代古生物学和地层学国家重点实验室(中国科学院南京地质古生物研究所)开放课题基金(183125); 陕西省早期生命与环境重点实验室开放基金(211827200366)

Foundation Item: National Natural Science Foundation of China (41872017); Fundamental Research Funds for the Central Universities, CHD (300102272206); Open Fund of State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy (Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, CAS) (183125); Open Fund of Shaanxi Key Laboratory of Early Life and Environments (Northwest University) (211827200366)

通信作者: 肖 良, E-mail: youmu4@sina.com

Corresponding Author: XIAO Liang, E-mail: youmu4@sina.com

引用格式: 肖 良, 王宏宇, 国丽妍, 等. 2023. 铁杉属的起源、扩散与传播——基于化石证据 [J]. 地球环境学报, 14(1): 9–26.

Citation: Xiao L, Wang H Y, Guo L Y, et al. 2023. Origin and spread of *Tsuga* (Endl.) Carrière based on fossil records [J]. *Journal of Earth Environment*, 14(1): 9–26.

study, we collected the fossil records and integrated pollen records of *Tsuga* in Asia. Furthermore, considering the available paleogeographic data, we discussed the distribution of the genus in the geological history of China and speculated on the origin and spread of the genus. **Results** The earliest reliable fossil record of *Tsuga* is from Poland during the Late Cretaceous. In China, there are only nine reliable macrofossil records, while pollen records are very abundant. **Discussion** This genus originated approximately in Western Europe during the Late Cretaceous period, spread to China through Eurasia during the Maastrichtian—Danian period, and spread to North America through the North Atlantic Bridge during the Paleocene—Eocene Epoch. After the Early Eocene, the North American and East Asian populations exchanged through the Beringian Corridor. After the Turgai Strait dried up in the Oligocene, *Tsuga* exchanged on the Eurasian continent through the Kazakhstan and western Siberian regions of Central Asia. During the Late Miocene, *Tsuga* migrated across Iceland, Europe, and Greenland via the North Atlantic Land Bridge. **Conclusions** The microfossil records supplement the problems that many macrofossil records cannot reflect on the phytogeography of *Tsuga*. *Tsuga* originated approximately in Europe in the Late Cretaceous. In the entire Cenozoic, affected by various factors such as climate, it transmitted and communicated through land bridges in the northern hemisphere. **Recommendations and perspectives** Certain differences exist between the phytogeography content of the *Tsuga* genus based on fossil records and molecular studies. More fossil records of *Tsuga* and molecular studies are needed to provide more reliable evidence.

Key words: *Tsuga* (Endl.) Carrière; fossil record; phytogeography; Kazakhstan; North Atlantic Bridge

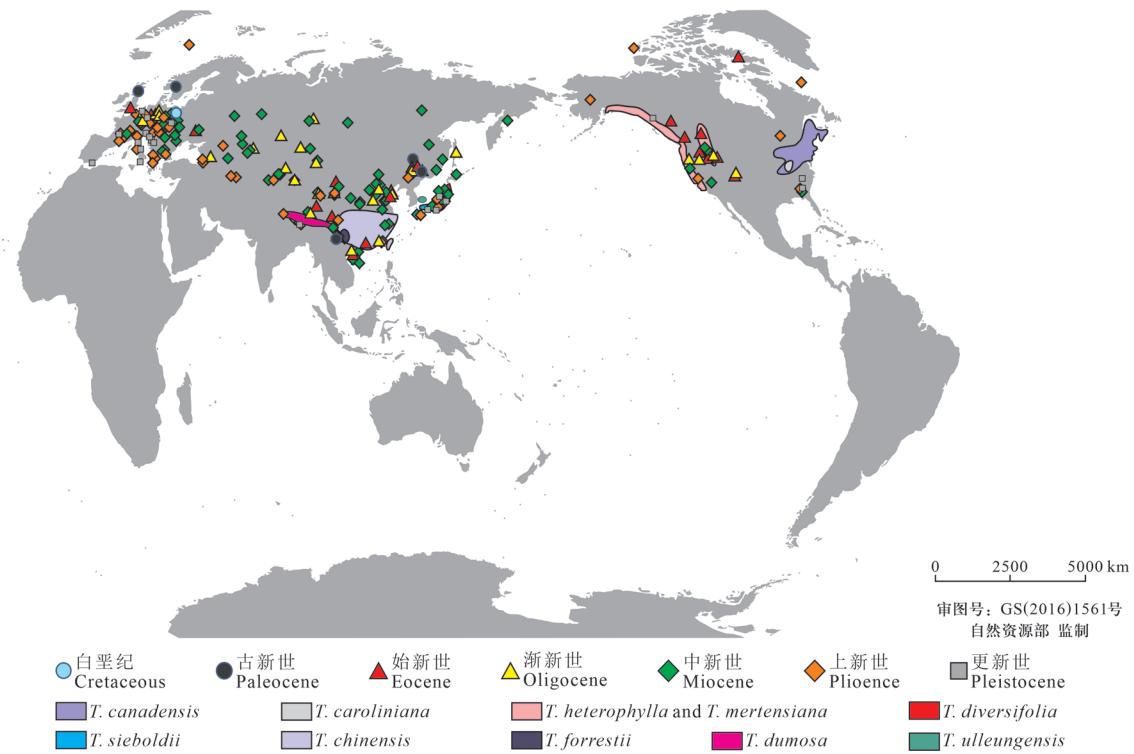
铁杉属 (*Tsuga* Carr.) 是松科的重要组成部分, 为常绿高大乔木, 高 30—50 m, 胸高直径 1—2 m (Fu et al., 1999; LePage, 2003a)。铁杉植物木材性能良好, 树皮用途广泛, 经济价值较高。该属植物喜欢温暖湿润的环境, 耐旱能力较低, 多分布于降水量 700—4500 mm·a⁻¹、年均温一般为 -10—20 °C 的地区 (刘伦辉和邱学忠, 1980; Burns and Hongkala, 1990; LePage, 2003a; 杨青松等, 2009), 其海拔分布范围广泛, 从海平面一直延伸到 3800 m, 是亚高山针叶林、温带落叶阔叶林和亚热带山地林的重要组成部分 (Farjon, 1990; Fu et al., 1999; LePage, 2003a; 杨青松等, 2009)。

铁杉属现在分布于北美洲和亚洲东部, 具有典型的东亚—北美间断分布特征。因为东亚地区铁杉属的界定存在着一定的困难, 该属分类方案有很多 (Holman et al., 2017)。其中最广为接受的是 Farjon (1990, 2010) 的分类系统: 铁杉属现存共 9 种, 北美洲共有 4 种分布, 其中东部 2 种, 分别为 *Tsuga canadensis* (L.) Carrière 和 *T. caroliniana* Engelm, 西部 2 种, 分别为 *T. heterophylla* (Raf.) Sarg. 和 *T. mertensiana* (Bong.) Carrière; 东亚共有 5 种分布, 其中日本 2 种, 分别为 *T. diversifolia*

(Maxim.) Mast 和 *T. sieboldii* Carrière, 中国及喜马拉雅地区 3 种, 分别为 *T. chinensis* (Franch.) E. Pritz、*T. dumosa* (D. Don) Eichler 和 *T. forrestii* Downie (Farjon, 1990) (图 1)。但是, 在《Flora of China》中 *T. forrestii* 被归为 *T. chinensis* 的亚种 *T. chinensis* var. *forrestii* (Downie), 同时记录了中国特有的两个种, 分别为 *T. longibracteata* W. C. Chen 及 *T. oblongisquamata* (W. C. Cheng and L. K. Fu) L. K. Fu & Nan Li (Fu et al., 1999)。不过, 自郑万钧 (1932) 提出 *T. longibracteata* 以来, 因其在植物器官形态及生殖特征上与铁杉属其他物种均存在不同, 分类位置存在过较多争议。胡先骕 (1951) 首先提出将 *T. longibracteata* 从铁杉属中分离并建立一个新属 “*Nothotsuga*”, 然后 Page (1988) 确立了这个新属的拉丁名 *Nothotsuga* Hu ex C. N. Page。*Nothotsuga* 的花粉粒拥有成对的气囊, 而 *Tusga* 花粉粒的气囊一般为环状, 在鉴定特征上具有明显区别, 因此本文统计的铁杉花粉化石记录已将 *T. longibracteata* 排除在外。*T. oblongisquamata* 在 Farjon (1990, 2010) 的分类系统中划归到了 *T. chinensis* 的亚种 *T. chinensis* var. *oblongisquamata* W. C. Cheng & L. K. Fu。最近, Holman et al. (2017) 依据韩国郁陵岛地区铁杉植

物球果、针叶形态及生物气候学上与东北亚其余铁杉属存在差异的特点, 将该地区铁杉植物描述

为一个新种 *T. ulleungensis*, 本文将其纳入现代铁杉属的分类系统中。



化石记录主要来源于 LePage (2003a) 及表 1。Fossil dates are mainly based on LePage (2003a) and Tab. 1. 本图基于自然资源部标准地图服务网 (<http://bzdt.ch.mnr.gov.cn/>) 下载的审图号为 GS(2016)1561 号的标准地图制作, 底图无修改。

图 1 铁杉属现代分布范围及化石记录
Fig. 1 Modern distribution range and fossil record of *Tsuga*

铁杉属的化石记录包括针叶、树枝、木材、花粉、种子、球果, 在整个新生代都较为丰富, 最早出现在晚白垩世 (LePage, 2003a)。该属早期的化石记录以花粉为主, 目前认为可靠的最早化石记录是在波兰晚白垩世 (c. 90 Ma) 地层中发现的花粉 (Macko, 1963; LePage, 2003a); 直到中始新世 (c. 48.7 Ma) 才在加拿大不列颠哥伦比亚省艾伦比组发现了最早的铁杉大化石, 为种子 (Currah et al., 1998; LePage, 2003a); 而最早的球果化石发现于中始新世 (c. 41.3—47.5 Ma) 加拿大布坎南湖组 (LePage, 2003a)。基于北美洲、欧洲和亚洲部分地区铁杉属的化石记录, LePage (2003a) 认为铁杉属在古新世—始新世时期通过北大西洋陆桥 (包括德格尔路线和图里安路线) 在欧洲与北美洲之间进行交流; 在整个新生代, 北美洲与亚洲之间可以通过白令陆桥进行交流。由于缺乏中亚及东亚的化石记录, 其植物古地理学观点尚需进一步讨论。李

楠 (1995) 认为铁杉属起源于白垩纪晚期至古近纪早期, 于始新世时期广泛分布于东亚, 渐新世前经过白令古陆传播到北美洲, 而渐新世—第四纪铁杉属在欧洲广泛分布。但因为缺乏分子学研究的证据及欧洲、北美洲和亚洲化石资料的部分缺失, 其目前关于铁杉属起源及传播的观点仍然不够明确。随着近年来铁杉属化石的不断发现, 研究者们对铁杉属的植物古地理学观点进行了一定的补充, 但一直缺乏中亚及东亚铁杉属花粉及大化石资料的系统整理 (李楠, 1995; LePage, 2003a), 因此该属的扩散传播路径依然没有进行系统解释。对于铁杉属植物, 因其大化石记录相对匮乏, 丰富的花粉记录可以为铁杉属的植物古地理传播提供更多证据 (LePage, 2003a), 因此本文不但将亚洲地区铁杉属的化石新记录进行补充, 而且整合已有的花粉记录, 结合古地理学最新的研究成果, 系统讨论铁杉属的起源、扩散及传播路径。

1 中国铁杉属化石记录

中国现存铁杉 3 个种, 是该属主要分布地之一, 同时不同地质时代的铁杉属化石也分布广泛, 因而全面了解中国铁杉属化石记录对认识其起源、扩散和传播显得至关重要, 但前人仅对此进行了简单的整理和讨论 (李楠, 1995; 杨青松等, 2009; Ding et al., 2021), 缺乏详细的研究。在中国, 铁杉属大化石仅有 9 个记录 (表 1), 集中在新生代。其中, 最早的可靠大化石记录是晚始新世西藏芒康县拉乌拉组的两种球果化石 *Tsuga asiatica* 及 *T. cf. dumosa* (Wu et al., 2020)。渐新世时期, 大化石记录依旧较少, 仅在云南吕合有 *T. asiatica* 球果化石记录 (Wu et al., 2020)。在中新世时期, 铁杉属大化石记录比较丰富, 主要分布于中国西南和东部区域

(Xing et al., 2013; Ding et al., 2021), 而北方地区铁杉属大化石记录稀少, 仅在河北围场及内蒙古卓资两地的早中新世汉诺坝组沉积夹层中发现铁杉球果化石, 但都只进行了简单形态描述, 没有进行系统分类研究 (李金锋, 2011; 王宏宇等, 2021)。在晚上新世—早更新世, 仅西南地区有两个铁杉属球果化石记录, 但因化石保存原因没有进行系统鉴定 (陈明洪等, 1986; Yi et al., 2005)。虽然铁杉属大化石记录稀少, 但是在不同地质时代的地层中发现的花粉较多 (表 1), 整个新生界都有分布, 这为全面了解铁杉属在中国的分布提供了更为全面的证据。在古新世时期, 中国东北中高纬度地区及西南地区报道了可靠的铁杉属花粉记录 (表 1), 填补了大化石记录在晚始新世之前的空白。始新世时期, 铁杉属花粉记录变得丰富且分布范围更广, 在东北、西北、西南、东南沿海及南海地区零星分布, 但地层中含量很少。始新世 / 渐新世界线处的全球降温事件似乎对中国铁杉属并没有产生大的影响, 早渐新世时期铁杉属花粉在中国大陆六个孢粉区内的东北区、华北区、南方区、西南区广泛出现, 而且在东南区也有零星分布 (王晓梅等, 2005a), 说明其早渐新世的分布较始新世变得更加广泛; 此外, 在多地晚渐新世沉积物中, 铁杉花粉含量较早渐新世有所增加 (Sun and Wang, 2005), 说明铁杉种群在整个渐新世是个逐渐增多的过程。在中新世时期, 铁杉属花粉记录非常丰富, 是中国中新世地层中常见的重要化石之一 (南科为等,

2015), 这与大化石的分布发展史一致。花粉记录展示了铁杉不仅分布范围非常广泛, 西至青海, 北至内蒙古、黑龙江, 东至浙江, 南至南海沿岸和台湾, 而且物种丰富度也大大增加, 至中新世中期成为植物群落中的重要成分 (李楠, 1995; 杨青松等, 2009)。上新世时期, 铁杉属的分布范围较中新世时期有所缩小, 上新世—更新世过渡期由于北半球冰川的广泛扩张, 气候明显变冷 (Zachos et al., 2001; Zachos et al., 2008), 该属分布区显著减小, 开始向中国南方迁移 (金建华等, 2003)。经过第四纪的冰期一暖期旋回, 铁杉属进一步向南方迁移, 最终形成今天间断分布于秦岭以南、亚洲季风区东部的格局 (李楠, 1995)。

2 铁杉属的起源

化石记录是生物曾经存在的见证, 是证明生物起源与进化的最直接材料。但由于铁杉属化石记录的不完整以及部分化石记录存在争议, 目前该属的起源地和起源时间仍然存在争议。李楠 (1995) 认为铁杉属大致起源于白垩纪晚期—古近纪早期, 其起源地似乎来自东亚。LePage (2003a) 整理铁杉属的化石记录发现, 该属最早的化石记录位于西欧波兰奥波莱省西里西亚地区, 且古新世时期仅欧洲发现其化石记录, 并由此说明根据现有铁杉化石记录很难阐明该属的起源。近年来随着分子生物学的发展, 研究者们采用不同的技术手段对铁杉属植物进行分子学研究, 但依据不同的基因片段和不同的化石校准参照得出的铁杉属起源时间也不尽相同。Havill et al. (2008) 使用核糖体 ITS 序列及叶绿体 DNA 标记手段, 参照铁杉属可靠的最早花粉记录, 将铁杉属的起源时间限制在晚白垩世 (90 Ma), 起源地为欧洲。Feng et al. (2021) 使用植物转录组学技术, 依据 *Tsuga swedaea* 球果化石记录, 将铁杉属起源的时间确定在晚渐新世, 起源地为北美洲。化石记录提供的铁杉属起源演化及古地理证据与分子学研究成果存在较大差异。近年来, 中国早白垩世固阳组的 *T. taxoides* Tan et Zhu 化石记录引起了研究者的注意 (内蒙古自治区地质局, 1982; Wu et al., 2020; Ding et al., 2021)。Ding et al. (2021) 依据此及其他化石证据提出铁杉属在东亚存在一支起源的假设。*T. taxoides* 保存的是一块枝叶化石, 内蒙古自治区地质局 (1982) 仅对其外部形态进行了简单

描述, 缺乏解剖学微观特征及对比性研究, 直接将其归于铁杉属备受争议 (Wu et al., 2020; Ding et al., 2021)。而且, 这些叶子与松科其他属针叶在叶整体形态及尺寸上接近, 难以详细分辨, 且至今未在固阳组发现铁杉属球果及花粉化石, 因而该化石是否为铁杉尚有待进一步考证。此外, LePage (2003a) 在评述侏罗纪白垩纪铁杉属叶化石记录时认为, 由于缺乏中生代时期铁杉属针叶的诊断特征, 没有证据表明铁杉属的大化石记录早于

中始新世, Miller (1977, 1988) 同样指出没有确凿证据表明中生代存在铁杉属大化石, 因此也进一步说明早白垩世固阳组针叶大化石记录需要更有力的证据支持。综合以上证据, 包括中国整个化石分布记录 (图2), 本次对铁杉属的植物古地理学的讨论不考虑此化石记录。对于铁杉属的起源, 依据现有化石证据, 结合分子学研究结果, 本次研究认为该属可能起源于晚白垩世的西欧, 与 Havill et al. (2008) 提出的观点接近。

表1 亚洲铁杉属化石记录
Tab. 1 Fossil records of *Tsuga* in Asia

| 发现地 Location | 化石种类 Fossil form | 时代 Epoch | 化石鉴定 Resemble | 出处 Reference |
|----------------------------------------------------------------|---------------------|----------------------------------------------|----------------------------------------------|-------------------------------------------------|
| 四川理塘 Litang, Sichuan | 球果印痕化石 Cones | 晚上新世—早更新世 Late Pliocene—Early Pleistocene | <i>Tsuga dumosa</i> , <i>T. forrestii</i> | 陈明洪等, 1986 (Chen M H et al., 1986) |
| 云南昌宁 Changning, Yunnan | 木化石 Wood | 晚上新世 Late Pliocene | <i>Tsuga dumosa</i> | Yi et al. (2005) |
| 昆明松华盆地 Songhua Basin, Kunming | 花粉化石 Pollen | 中上新世 Mid-Pliocene | <i>Tsuga</i> sp. | 张绪教等, 1996 (Zhang X J et al., 1996) |
| 西藏朗钦藏布河谷 Langqin Zangbo River Valley, Tibet | 花粉化石 Pollen | 上新世早期 Early Pliocene | <i>Tsuga</i> sp. | 李文漪, 1983 (Li W Y, 1983) |
| 福建明溪 Mingxi, Fujian | 花粉化石 Pollen | 上新世 Pliocene | <i>Tsuga</i> sp. | 郑亚惠和王文轩, 1994 (Zheng Y H and Wang W X, 1994) |
| 西藏札达盆地 Zanda Basin, Tibet | 花粉化石 Pollen | 上新世 Pliocene | <i>Tsuga</i> sp. | 李文漪, 1983 (Li W Y, 1983) |
| 吉尔吉斯斯坦科奇科尔 Kochkor, Kyrgyzstan | 花粉化石 Pollen | 上新世 Pliocene | <i>Tsuga</i> sp. | Камелин, 2017 |
| 亚洲中部帕米尔高原 Pamirs, Central Asia | 花粉化石 Pollen | 上新世 Pliocene | <i>Tsuga</i> sp. | Abuziarova, 1967 |
| 土库曼斯坦达瓦札 Darvaza, Turkmenistan | 花粉化石 Pollen | 上新世 Pliocene | <i>Tsuga</i> sp. | Камелин, 2017 |
| 土库曼斯坦库姆达格 Kum Dag, Turkmenistan | 花粉化石 Pollen | 上新世 Pliocene | <i>Tsuga</i> sp. | Камелин, 2017 |
| 西藏南部吉隆盆地 Geelong Basin, southern Tibet | 花粉化石 Pollen | 中新世—早更新世 Miocene—Early Pleistocene | <i>Tsuga</i> sp. | 徐亚东等, 2010 (Xu Y D et al., 2010) |
| 河北黄骅 Huanghua, Hebei | 花粉化石 Pollen | 中新世—上新世 Miocene—Pliocene | <i>Tsuga</i> sp. | 李文漪和梁玉莲, 1981 (Li W Y and Liang Y L, 1981) |
| 珠江口坳陷及莺歌海坳陷 Zhujiangkou Depression and Yinggehai Depression | 花粉化石 Pollen | 中新世—上新世 Miocene—Pliocene | <i>Tsuga</i> sp. | 孙湘君等, 1981 (Sun X J et al., 1981) |
| 陕西渭河盆地 Weihe Basin, Shaanxi | 花粉化石 Pollen | 早中新世和上新世 Early Miocene and Pliocene | <i>Tsuga</i> sp. | 孙秀玉等, 1980 (Sun X Y et al., 1980) |
| 三江平原 Sanjiang Plain | 花粉化石 Pollen | 早中新世—早上新世 Early Miocene—Early Pliocene | <i>Tsuga</i> sp. | 夏玉梅和汪佩芳, 1987 (Xia Y M and Wang P F, 1987) |

(待续 To be continued)

(续表 1 Continued Tab. 1)

| 发现地 Location | 化石种类 Fossil form | 时代 Epoch | 化石鉴定 Resemble | 出处 Reference |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------|------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------|
| 松辽盆地 Songliao Basin | 花粉化石 Pollen | 中新世—早上新世 Miocene—Early Pliocene | <i>Tsuga</i> sp. | 万传彪等, 2014 (Wan C B et al., 2014) |
| 浙江天台、宁海 Tiantai and Ninghai, Zhejiang | 球果化石 Cones | 晚中新世 Late Miocene | <i>Tsuga cf. dumosa</i> (D. Don) Eichler | Ding et al., 2021 |
| 浙江天台 Tiantai, Zhejiang | 球果种鳞化石 Cone scales | 晚中新世 Late Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | 何文龙, 2013 (He W L, 2013) |
| 云南先锋盆地 Xianfeng Basin, Yunnan | 球果化石 Cones | 晚中新世 Late Miocene | <i>Tsuga xianfengensis</i> Xing et Zhou. | Xing et al., 2013 |
| 云南寻甸 Xundian, Yunnan | 木化石 Wood | 晚中新世 Late Miocene | <i>Tsuga nanfengensis</i> O. V. Bondarenko, H. B. Wang et Z. K. Zhou. | Wang et al., 2015 |
| 哈萨克斯坦和吉尔吉斯斯坦阿克贝尔、阿克乔普、苏佩套(费尔干纳西北部)山脉 The Ak-Bel, Ak-Chop, Supe-Tau (north-western Fergana) Mountains, Kazakhstan and Kyrgyzstan | 花粉化石 Pollen | 中中新世 Mid-Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | Abuziarova, 1967 |
| 山东山旺 Shanwang, Shandong | 花粉化石 Pollen | 中中新世 Mid-Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | 宋之琛, 1959 (Song Z C, 1959) |
| 吉尔吉斯斯坦特斯基、阿拉套、科奇科尔 Terskey, Ala-Tau, Kochkor, Kyrgyzstan | 花粉化石 Pollen | 早—中中新世 Early—Mid-Miocene | <i>T. aciculare</i> Kuprianova | Abuziarova, 1967 |
| 北部湾坳陷 Beibu Gulf Depression | 花粉化石 Pollen | 早中新世 Early Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | 孙湘君等, 1981 (Sun X J et al., 1981) |
| 山西天镇 Tianzhen, Shanxi | 花粉化石 Pollen | 早中新世 Early Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | 刘耕武, 1988 (Liu G W, 1988) |
| 山东馆陶 Guantao, Shandong | 花粉化石 Pollen | 早中新世 Early Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | 刘耕武, 1988 (Liu G W, 1988) |
| 安徽天长 Tianchang, Anhui | 花粉化石 Pollen | 早中新世 Early Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | 郑亚惠和张树维, 1986 (Zheng Y H and Zhang S W, 1986) |
| 青海西宁 - 民和盆地 Xining-Minhe Basin, Qinghai | 花粉化石 Pollen | 早中新世 Early Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | 刘耕武, 1988 (Liu G W, 1988) |
| 雷琼地区 Leiqiong area | 花粉化石 Pollen | 早中新世 Early Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | 孙湘君等, 1981 (Sun X J et al., 1981) |
| 哈萨克斯坦 阿克纠宾斯克区 Kintycke Kintycke, Aktyubinsk District, Kazakhstan | 花粉化石 Pollen | 早中新世 Early Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | Zhilin, 1974 |
| 哈萨克斯坦 Kinjak Kinjak, Kazakhstan | 花粉化石 Pollen | 早中新世 Early Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | Zhilin, 1974 |
| 哈萨克斯坦库米尔塔斯 Kumyrta, Kazakhstan | 花粉化石 Pollen | 早中新世 Early Miocene | <i>Tsuga aculeata</i> Anan., <i>Tsuga macroserrata</i> (Wulff) Anan. | Popova et al., 2019 |
| 哈萨克斯坦 Chingistay 或 Bukhtarma Chingistay or Bukhtarma, Kazakhstan | 花粉化石 Pollen | 早中新世 Early Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | Rayushkina, 1979 |

(待续 To be continued)

(续表1 Continued Tab. 1)

| 发现地 Location | 化石种类 Fossil form | 时代 Epoch | 化石鉴定 Resemble | 出处 Reference |
|--------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------|-------------------------------------|------------------|---------------------------------------------------------------------------|
| 山东聊城许营地区 Xuying area, Liaocheng, Shandong | 花粉化石 Pollen | 中新世 Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | 赵秀丽等, 2004 (Zhao X L et al., 2004) |
| 酒泉盆地 Jiuquan Basin | 花粉化石 Pollen | 中新世 Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | 马瑾乾, 1993 (Ma J Q, 1993) |
| 内蒙古阿巴嘎旗新浩特 Xinhot, Abaga Banner, Inner Mongolia | 花粉化石 Pollen | 中新世 Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | 刘耕武, 1988 (Liu G W, 1988) |
| 赤峰市牛家营子镇 Niujiayingzi Town, Chifeng | 花粉化石 Pollen | 中新世 Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | 刘耕武, 1988 (Liu G W, 1988) |
| 浙江仙居、宁海、新昌和 嵊县(今嵊州) Xianju, Ninghai, Xinchang and Shengxian (Shengzhou), Zhejiang | 花粉化石 Pollen | 中新世 Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | 郑亚惠, 1982 (Zheng Y H, 1982); 王开发等, 1985 (Wang K F et al., 1985) |
| 广西雅龙乡 Yalong Town, Guangxi | 花粉化石 Pollen | 中新世 Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | 王伟铭, 1989 (Wang W M, 1989) |
| 南海北部大陆架 Northern shelf of the South China Sea | 花粉化石 Pollen | 中新世 Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | 孙湘君等, 1981 (Sun X J et al., 1981) |
| 江西广昌县头陂盆地 Toupi Basin, Guangchang County, Jiangxi | 花粉化石 Pollen | 中新世 Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | 王伟铭, 1992 (Wang W M, 1992) |
| 云南开远市小龙潭镇 Xiaolongtan Town, Kaiyuan City, Yunnan | 花粉化石 Pollen | 中新世 Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | 宋之琛等, 1976 (Song Z C et al., 1976) |
| 河北围场县 Weichang County, Hebei | 球果化石 Cones | 中新世 Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | 李金锋, 2011 (Li J F, 2011) |
| 辽河平原 Liaohe Plain | 花粉化石 Pollen | 中新世 Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | 刘牧灵, 1990 (Liu M L, 1990) |
| 柴达木盆地 Qaidam Basin | 花粉化石 Pollen | 中新世 Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | 宋之琛, 1999 (Song Z C, 1999) |
| 哈萨克斯坦阿克套 Aktau, Kazakhstan | 花粉化石 Pollen | 中新世 Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | Камелин, 2017 |
| 新疆库车盆地 Kuqa Basin, Xinjiang | 花粉化石 Pollen | 渐新世晚期—中新世 Late Oligocene—Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | 阎顺, 1983 (Yan S, 1983) |
| 新疆库木库里盆地 Kumukuri Basin, Xinjiang | 花粉化石 Pollen | 渐新世—上新世 Oligocene—Pliocene | <i>Tsuga</i> sp. | 肖爱芳等, 2003 (Xiao A F et al., 2003) |
| 西藏伦坡拉盆地 Lunpola Basin, Tibet | 花粉化石 Pollen | 渐新世—早中新世 Oligocene—Early Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | 王开发等, 1975 (Wang K F et al., 1975) |
| 哈萨克斯坦南部特斯基 - 昆格阿拉套 Terskey-Kungey Alatau, Southern Kazakhstan | 花粉化石 Pollen | 渐新世—中新世 Oligocene—Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | Abuziarova, 1967 |
| 新疆准噶尔盆地 Junggar Basin, Xinjiang | 花粉化石 Pollen | 渐新世—中新世 Oligocene—Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | 杨蕉文, 1978 (Yang J W, 1978); 南科为等, 2015 (Nan K W et al., 2015) |
| 内蒙古商都 - 化德盆地 Shangdu-Huade Basin, Inner Mongolia | 花粉化石 Pollen | 晚渐新世—中新世 Late Oligocene—Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | 王伟铭, 1990 (Wang W M, 1990) |
| 云南普洱市景谷县 Jinggu County, Pu'er City, Yunnan | 花粉化石 Pollen | 渐新世—中新世 Oligocene—Miocene | <i>Tsuga</i> sp. | 宋之琛等, 1976 (Song Z C et al., 1976) |

(待续 To be continued)

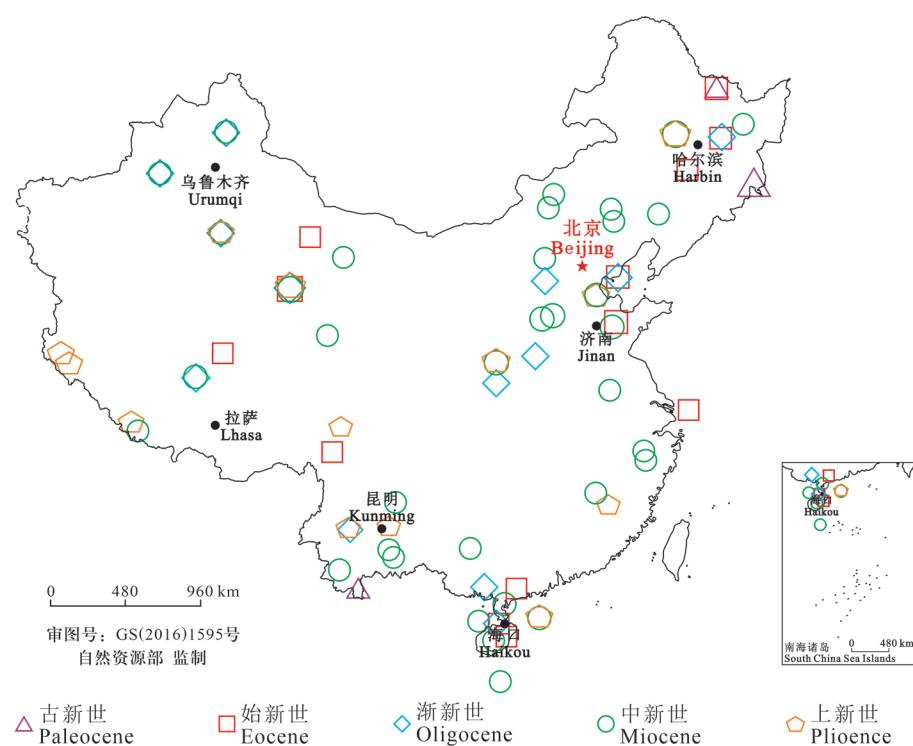
(续表 1 Continued Tab. 1)

| 发现地 Location | 化石种类 Fossil form | 时代 Epoch | 化石鉴定 Resemble | 出处 Reference |
|---------------------------------------------------------------|---------------------|------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------|
| 哈萨克斯坦阿树塔斯 Ashutas, Kazakhstan | 花粉化石 Pollen | 晚渐新世 Late Oligocene | <i>Tsuga</i> sp. | Akhmetiev and Zaporozhets, 2014 |
| 云南南华县吕合盆地 Lühe Basin, Nanhua County, Yunnan | 花粉化石 Pollen | 早渐新世 Early Oligocene | <i>Tsuga</i> sp. | 刘盛, 2019 (Liu S, 2019) |
| 云南南华县 Nanhua County, Yunnan | 球果化石 Cones | 早渐新世 Early Oligocene | <i>Tsuga asiatica</i> Wu et Zhou n. sp. | Wu et al., 2020 |
| 渭河盆地户县(今鄠邑区) Huxian County (Huyi District), Weihe Basin | 花粉化石 Pollen | 渐新世 Oligocene | <i>Tsuga</i> sp. | 孙秀玉等, 1980 (Sun X Y et al., 1980) |
| 山西垣曲县 Yuanqu County, Shanxi | 花粉化石 Pollen | 渐新世 Oligocene | <i>Tsuga</i> sp. | 杨蕉文, 1978 (Yang J W, 1978) |
| 山西繁峙地区 Fanzhi District, Shanxi | 花粉化石 Pollen | 渐新世 Oligocene | <i>Tsuga</i> sp. | 王晓梅等, 2003 (Wang X M et al., 2003) |
| 雷琼 - 北部湾盆地 Leiqiong-Beibu Gulf Basin | 花粉化石 Pollen | 渐新世 Oligocene | <i>Tsuga</i> sp. | 孙湘君等, 1981 (Sun X J et al., 1981) |
| 俄罗斯希什河遗址鄂木斯克 Omsk, Russia Shish River site | 花粉化石 Pollen | 渐新世 Oligocene | <i>Tsuga</i> sp. | Denk et al., 2021 |
| 哈萨克斯坦图古兹肯 Toguzken, Kazakhstan | 花粉化石 Pollen | 渐新世 Oligocene | <i>Tsuga</i> sp. | Averyanova et al., 2021 |
| 黑龙江依兰 - 伊通地区 Yilan-Yitong, Heilongjiang | 花粉化石 Pollen | 始新世—渐新世 Eocene—Oligocene | <i>Tsuga</i> sp. | 陈秉麟, 1985 (Chen B L, 1985) |
| 渤海沿岸地区 Bohai Sea coastal area | 花粉化石 Pollen | 晚始新世—早渐新世 Late Eocene—Early Oligocene | <i>Tsuga</i> sp. | 宋之琛, 1999 (Song Z C, 1999) |
| 柴达木盆地大红沟地区 Dahonggou area, Qaidam Basin | 花粉化石 Pollen | 始新世—上新世 Eocene—Pliocene | <i>Tsuga</i> sp. | 路晶芳等, 2020 (Lu J F et al., 2020) |
| 南海北部湾盆地 Beibu Gulf Basin of the South China Sea | 花粉化石 Pollen | 晚始新世 Late Eocene | <i>Tsuga</i> sp. | 李君等, 2020 (Li J et al., 2020) |
| 广东茂名盆地 Maoming Basin, Guangdong | 花粉化石 Pollen | 晚始新世 Late Eocene | <i>Tsuga</i> sp. | 余金凤和吴作基, 1983 (Yu J F and Wu Z J, 1983) |
| 西藏芒康县 Mangkang County, Tibet | 球果化石 Cones | 晚始新世 Late Eocene | <i>Tusga cf. dumosa</i> (Don) Eichler, <i>Tsuga asiatica</i> Wu et Zhou n. sp. | Wu et al., 2020 |
| 甘肃玉门镇 Yumen Town, Gansu | 花粉化石 Pollen | 晚始新世 Late Eocene | <i>Tsuga</i> sp. | 苗运法等, 2008 (Miao Y F et al., 2008) |
| 山东五图煤矿 Wutu Coal Mine, Shandong | 花粉化石 Pollen | 早始新世晚期—中始新 世早期 Late Early Eocene—Early Mid-Eocene | <i>Tsuga</i> sp. | 王晓梅等, 2005b (Wang X M et al., 2005b) |
| 海南岛长昌盆地 Changchang Basin, Hainan Island | 花粉化石 Pollen | 早—晚始新世 Early—Late Eocene | <i>Tsuga</i> sp. | 姚铁锋, 2006 (Yao Y F, 2006) |
| 藏北唐古拉山地区 Tanggula Mountain area, northern Tibet | 花粉化石 Pollen | 中—晚始新世 Middle—Late Eocene | <i>Tsuga</i> sp. | 段其发等, 2007 (Duan Q F et al., 2007) |
| 东海盆地 East China Sea Basin | 花粉化石 Pollen | 早始新世晚期—中始新世 Late Early Eocene— Mid-Eocene | <i>Tsuga</i> sp. | 常吟善等, 2019 (Chang Y S et al., 2019) |

(待续 To be continued)

(续表1 Continued Tab. 1)

| 发现地 Location | 化石种类 Fossil form | 时代 Epoch | 化石鉴定 Resemble | 出处 Reference |
|---------------------------------------------------------------|---------------------|-----------------------------------------------------------------------|------------------|------------------------------------------|
| 吉林万昌地区 Wanchang Town, Jilin | 花粉化石 Pollen | 早始新世 Early Eocene | <i>Tsuga</i> sp. | 张淑芹等, 2010 (Zhang S Q et al., 2010) |
| 吉林珲春煤矿 Hunchun Coal Mine, Jilin | 花粉化石 Pollen | 古新世 Paleocene | <i>Tsuga</i> sp. | 张玉兰等, 1987 (Zhang Y L et al., 1987) |
| 黑龙江嘉荫县乌云煤矿 Wuyun Coal Mine, Jiayin County, Heilongjiang | 花粉化石 Pollen | 古新世达宁晚期及 整个始新世 Late Danian (Paleocene) and the entire Eocene | <i>Tsuga</i> sp. | 郝慧等, 2010 (Hao H et al., 2010) |
| 滇南勐腊磨歇 Moxie Village, Mengla, southern Yunnan | 花粉化石 Pollen | 晚白垩世至古新世 Late Cretaceous to Paleocene | <i>Tsuga</i> sp. | 宋之琛等, 1976 (Song Z C et al., 1976) |



本图基于自然资源部标准地图服务网 (<http://bzdt.ch.mnr.gov.cn/>) 下载的审图号为 GS(2016)1595 号的标准地图制作, 底图无修改。

图 2 中国铁杉属化石记录分布图
Fig. 2 Distribution map of fossil records of *Tsuga* in China

3 铁杉属植物的古地理传播

随着化石记录的不断丰富及古地理资料的不断完善, 铁杉属传播路径也趋于清晰。目前铁杉属最早的化石记录是花粉, 发现于西欧波兰 Nowa Wies 地区的晚白垩世地层中 (Macko, 1963)。在随后的古新世时期, 该属化石在欧洲苏格兰、斯匹次卑尔根岛地区及中国东北和西南地区被发现 (Manum, 1962; 张玉兰等, 1987; Boulter and Kvaček, 1989; Boulter and Manum, 1989; 郝慧

等, 2010)。在始新世时期, 铁杉属在欧洲、北美洲都有分布, 且在东亚广泛分布 (李楠, 1995; LePage, 2003a)。这是因为古近纪温暖的环境及洲际陆桥的出现为铁杉属在三个洲之间的传播提供了基础。北大西洋陆桥 (包括图里安路线和德格尔路线) (图 3) 在地质历史时期曾经连接了北美洲与欧洲, 其中, 德格尔路线在晚白垩世—早古新世期间连接了整个欧亚大陆与北美洲, 且综合最新古地理与古气候证据来看, 在晚

白垩世—早古新世 (c. 69 Ma 和 c. 65.5 Ma) 支持生物之间的交流 (LePage, 2003a; Brikiatis, 2014), 为铁杉属从欧洲向北美洲传播提供了地理条件, 但北美洲至今没有始新世之前铁杉化石的报道, 因此铁杉属是否曾经过这条路线进行传播尚存疑问; 图里安路线在德格尔路线断裂后完全形成并在晚古新世—早始新世时期间断存在,

连接了西欧和北美洲南部, 且最新的古地理证据表明至少在晚古新世 (c. 57 Ma 和 c. 56 Ma) 存在并为生物在欧美之间的洲际交流提供陆地上的通道, 为铁杉属在两洲之间的物种交流提供了地理条件 (Brikiatis, 2014)。至早始新世, 北大西洋陆桥断裂, 北美洲与欧洲之间的铁杉属物种交流暂时终止 (LePage, 2003a)。

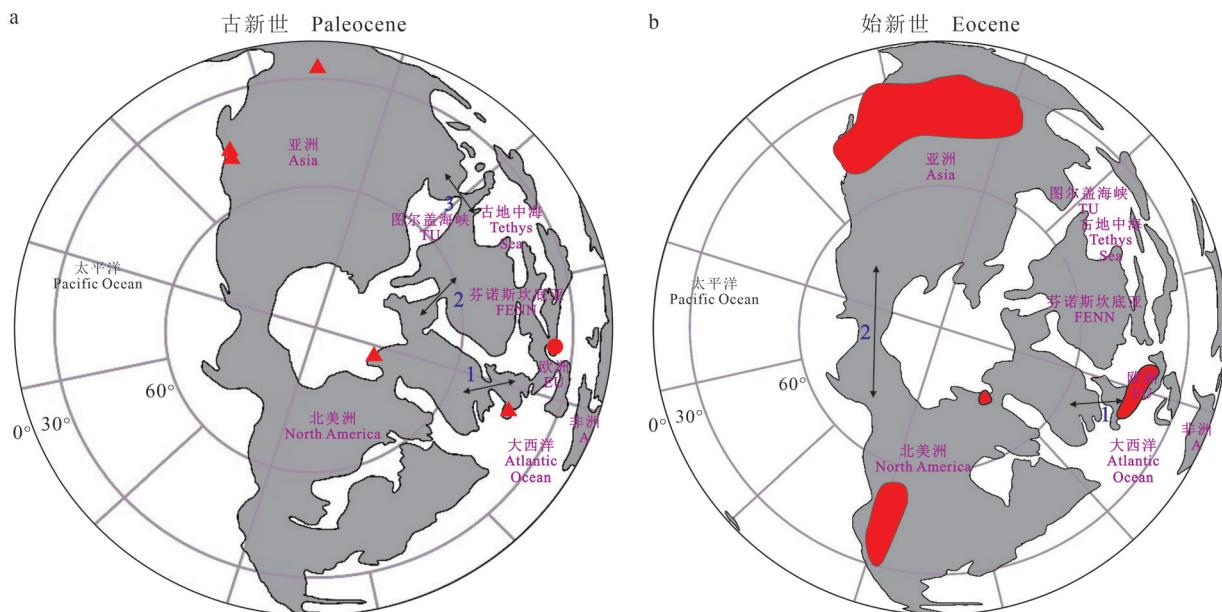


图 a 展示了 1. 图里安路线; 2. 德格尔路线; 3. 欧亚路线和铁杉化石分布 (●=晚白垩世铁杉花粉; ▲=古新世铁杉花粉)。图 b 展示了 1. 图里安路线; 2. 白令路线和铁杉化石分布 (红色区域展示了铁杉化石集中分布区)。注意早始新世时期德格尔路线断裂, 图里安路线沟通了北美洲与欧洲铁杉属。东亚古新世—早始新世时期的铁杉从欧洲传播而来, 达宁期后 N—S 向的陆表海及海峡隔绝了欧亚之间的物种交流。自早始新世, 白令陆桥沟通了东亚与北美洲铁杉属。TU=Turgai Strait; A=Africa; EU=Europe; FENN=Fennoscandia。图 3 修改自 Collinson and Hooker (2003)。

Fig. a showing the Thulian Route (1), DeGeer Route (2), Eurasia Route (3) and the distribution of fossil *Tsuga* (●=Late Cretaceous *Tsuga* pollen; ▲=Paleocene *Tsuga* pollen) during the Paleocene. Fig. b showing Thulian Route (1), Beringian Corridor (2) and the distribution of fossil *Tsuga* during the Eocene (the red area shows the concentrated distribution area of *Tsuga* fossils). Note the break of the DeGeer route during the Early Eocene, *Tsuga* migrated between North America and Europe by Thulian Route. Paleocene—Early Eocene *Tsuga* in East Asia were spread from Europe, after Danian N—S trending system of epicontinental seas and straits became barriers for the migration in Eurasia of *Tsuga*. Since the Early Eocene, the Beringian Corridor has connected the hemlock genus between East Asia and North America. TU=Turgai Strait; A=Africa; EU=Europe; FENN=Fennoscandia. Fig. 3 is modified after Collinson and Hooker (2003).

图 3 古新世及始新世北半球极地投影古地理重建图

Fig. 3 Generalized palaeogeographical reconstruction of the northern hemisphere in polar projection during the Paleocene and Eocene

铁杉属何时进入亚洲, 通过什么路线进入亚洲一直存在疑问。古新世时期, 中国东北部及滇南勐腊等地有铁杉属花粉报道 (表 1)。始新世时期, 铁杉属在东亚广泛分布 (李楠, 1995), 中国多地始新世地层中发现了铁杉花粉 (表 1)。依据现有化石记录可知北美洲铁杉属化石的出现晚于古新世 (LePage, 2003a), 其最早的化石记录时间晚于中国, 因此亚洲东部铁杉属种群是由北美洲西部种群经白令陆桥传播而来的观点在时间条件上是不允许的。分子学研究曾提出一种可能性, *Tsuga dumosa* 的母系起源于欧洲并在晚渐新世—早中新世通过图尔盖地区传播到了亚洲, 分

化出 *T. dumosa* (Havill et al., 2008)。而晚始新世东亚 *T. cf. dumosa* 的化石记录也许表明铁杉属从欧洲扩散到亚洲的时间要早于晚始新世。根据古新世及始新世的铁杉属化石记录, 重新对铁杉属进入亚洲的传播路线进行了推测。欧洲最早的铁杉属化石发现于波兰晚白垩世地层中 (Macko, 1963), 在晚白垩世—古新世时期, 铁杉属开始从西欧向亚洲和北美洲扩散。晚白垩世—古新世早期 (马特斯里赫特期—达宁期) 发生大规模海退, 欧亚大陆及邻近的大部分区域处于海平面以上, 海峡关闭或变成海湾, 邻近地区的陆桥形成, 植物可以在欧亚大陆上进行迁移, 图尔盖地区作为欧亚大陆的连接区, 此时也可供生物群交流 (Akhmetiev and Beniamovski, 2009; Akhmetiev et al., 2012; Brikiatis, 2014), 此时铁杉属可以从西欧向亚洲传播, 一直到达中国; 至中达宁期, 中亚再次发生大面积的海侵, 南北向的陆表海连接了特提斯海及北冰洋, 图尔盖地区被海水覆盖 (Akhmetiev and Beniamovski, 2009), 导致跨越欧亚的生物交流受到阻碍。在古新世时期, 从欧洲已进入中国北方的铁杉植物自此向南进行传播并分化 (图 2)。

北美洲和亚洲之间的物种交流通过白令陆桥进行。海洋无脊椎动物的证据显示白令陆桥自早古新世开始支持陆地动植物交流, 至 7.4—4.8 Ma 陆桥断裂, 交流中止 (Marincovich et al., 1990; Marincovich and Gladenkov, 1999)。古新世时期, 白令陆桥处于 80°N 附近, 由于北半球极地高纬度地区冬季黑暗时间较长, 且一年中长时间的干燥及温度持续低于 0°C, 此时白令陆桥对植物起到过滤作用而不是作为传播的走廊, 铁杉植物通过白令陆桥进行传播存在障碍 (Tiffney and Manchester, 2001)。至早始新世, 白令陆桥附近的温度、湿度及其连续性都适合铁杉属的扩散、传播。在早始新世后, 北美洲种群建立, 于晚始新世 (34.6 Ma) 前通过白令陆桥抵达西藏芒康, 分化出了 *Tsuga asiatica* (Wu et al., 2020)。

尽管始新世/渐新世转变期发生了全球变冷事件以及一系列的古地理事件, 但是该时期的化石记录表明, 铁杉属在渐新世的分布情况与始新世时期比较接近, 仅在中低纬度的分布更加广泛 (Florin, 1963; LePage, 2003a) (图 4)。图尔盖海峡在始新世—渐新世转变时期发生干涸

事件, 为铁杉属在欧亚之间的传播提供了地理条件。此外, 渐新世时期西西伯利亚平原大部分地区气候温凉湿润, 最冷月平均温度在 0°C 以上, 最暖月平均温度在 20—25°C, 年均降水量 800—1300 mm, 为铁杉属植物传播提供了气候条件 (Popova et al., 2012)。在渐新世期末西西伯利亚平原已有两种铁杉属花粉记录 (Denk et al., 2021), 表明该地区铁杉属物种较丰富; 同时, 中亚地区也有着丰富的铁杉花粉记录 (Abuziarova, 1967; Akhmetiev and Zaporozhets, 2014), 为铁杉属在欧亚大陆东西部之间的传播提供了一定证据。与 *Tsuga dumosa* 亲缘关系较近的大化石仅在欧亚大陆上有记录, 在始新世末期中国芒康地区存在该化石 (Wu et al., 2020), 同时在渐新世时期德国阿尔滕堡地区也有报道 (Mai and Walther, 1978)。综合以上证据, 说明在渐新世时期铁杉属可以在欧亚大陆进行交流。

在中新世, 铁杉属在欧亚大陆及北美洲的山地区域分布更加广泛 (LePage, 2003a) (图 4), 此时期大量的铁杉属新种出现, 物种丰富度大大增加, 这似乎与中新世时期的温暖期以及北美洲和亚洲的造山作用有关 (LePage, 2003b)。尽管 LePage (2003a) 认为晚渐新世—早中新世时期西西伯利亚平原的气候逐渐变得干冷, 阻碍了铁杉属在亚洲和欧洲之间的物种交换, 但早中新世时期哈萨克斯坦地区报道的图尔盖植物群中有铁杉属花粉记录且西伯利亚平原、中亚地区也有铁杉属化石记录 (Zhilin, 1974; Rayushkina, 1979; Popova et al., 2019), 这或许能够表明铁杉属克服了气候的障碍经西西伯利亚平原在欧亚大陆上进行传播。早中新世, 西伯利亚、哈萨克斯坦及中国北方古气候数据的对比表明: 亚洲存在着一个明显的向南和东南方向温暖/潮湿环境增强的陡峭梯度 (Popova et al., 2012), 且在渐新世—中新世时期两地相较于西西伯利亚有更加丰富的铁杉属化石记录, 说明这两地的气候较西西伯利亚更为温暖湿润, 环境条件更适合铁杉属生存。同时, 中亚地区乌兹别克斯坦和吉尔吉斯斯坦也有丰富的铁杉属花粉记录 (Abuziarova, 1967; Камелин, 2017)。因此, 相对于西西伯利亚平原, 哈萨克斯坦地区更可能成为中国与欧亚大陆西部铁杉属物种交流的必经之路。对于北美和东亚之间的物种交流, 白令陆桥起到

了重要的走廊作用，此时铁杉植物也可以经此进行交流。晚中新世时期，陆地气候和生态系统发生了一系列重大的转折，陆地大面积干旱化及约 7—5.4 Ma 发生的全球性大幅降温事件（Late Miocene cooling, LMC）使铁杉植物在亚洲及北美洲的很多地方消失（杨青松等，2009；Tzanova et al., 2015；Herbert et al., 2016；Chen et al., 2019）。Denk et al. (2005) 报道了晚中新世冰岛 Brjánslækur 地区的铁杉属针叶化石，说明铁杉属在此时期依然能够通过北大西洋陆桥进行交流。

但是，自中新世之后，白令陆桥地区的气候越来越寒冷，只能局限于耐寒的落叶植物通过（Tiffney and Manchester, 2001），因而铁杉属通过白令陆桥进行交流存在一定困难。在上新世时期，虽然铁杉属在北美洲的分布较之前明显减少，但是欧洲铁杉属分布范围依然较广（图 4），且直到更新世依然广布（Ferguson, 1967；LePage, 2003a）。直至第四纪冰期，最终因寒冷干燥的气候，铁杉属在欧洲消失（LePage, 2003a），形成了现今铁杉属植物的分布格局。

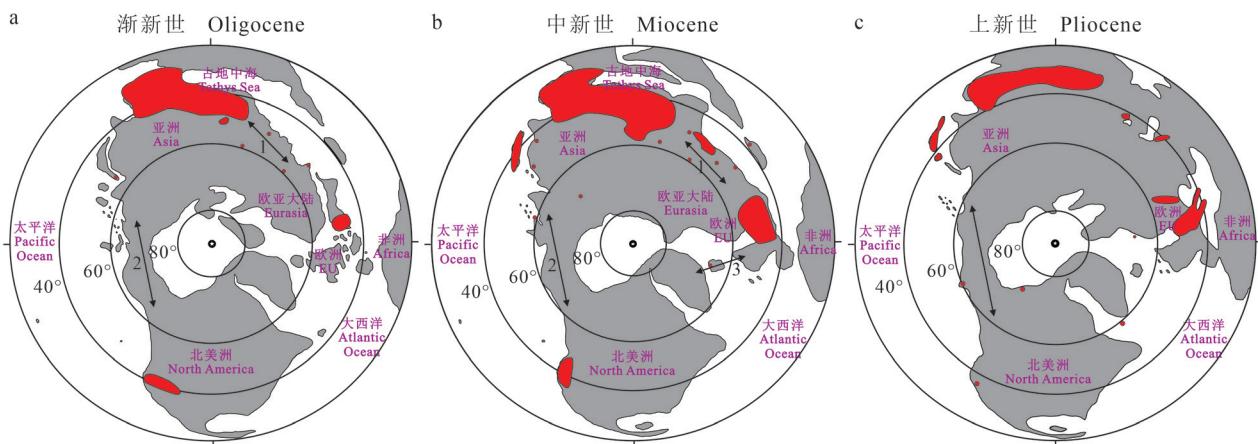


图 a 展示了 1. 欧亚路线；2. 白令路线。图 b 展示了 1. 欧亚路线；2. 白令路线；3. 北大西洋陆桥。图 c 展示了白令路线。红色区域展示了基于铁杉属化石记录恢复的铁杉属集中分布区。渐新世图尔盖海峡消失，铁杉属经过中亚地区在欧洲、西亚及东亚间进行交流。EU=Europe。图 4 修改自 LePage (2003a)。

Fig. a shows the Eurasian Route (1); Beringian Corridor (2). Fig. b shows the Eurasian Route (1); Beringian Corridor (2); The Atlantic Bridge (3). Fig. c shows the Beringian Corridor. The Turgai Strait dried up during Oligocene, and *Tsuga* passed through the Central Asia to migrate between Europe, West Asia and East Asia. EU=Europe. Fig. 4 is modified after LePage (2003a).

图 4 渐新世、中新世及上新世北半球极地投影古地理重建图

Fig. 4 Generalized palaeogeographical reconstruction of the northern hemisphere in polar projection during the Oligocene, Miocene and Pliocene

4 结论

花粉化石记录表明铁杉属在中国最早出现于古新世时期，仅东北和西南小部分地区有铁杉属植物分布。在始新世，中国多地出现铁杉属花粉记录，此时铁杉植物分布略有增加。到了渐新世时期，铁杉属在中国分布广泛，地层中的花粉含量增加。早—中中新世铁杉属的物种丰富度大大增加，是中国中新世植物群中的主要组成部分。晚中新世—上新世时期，随着北方地区温度的下降及气候干旱，铁杉属分布范围开始收缩。在第四纪冰期一暖期旋回期，铁杉属逐渐向南方迁移，最终形成了铁杉属现在的分布格局。

铁杉属在晚白垩世起源于欧洲，于早古新世时期通过海退的图尔盖地区向亚洲扩散抵达中国，早古新世后图尔盖海峡隔断了欧亚之间的交流；同时，铁杉属植物于古新世—早始新世通过北大西洋陆桥从欧洲扩散到了北美洲并进行传播，早始新世后北大西洋陆桥断开，两洲之间交流中断。早渐新世图尔盖海峡干涸，欧亚之间恢复物种交流，且直到早中新世交流依然存在，早中新世之后哈萨克斯坦地区成为欧亚之间铁杉植物交流的重要路径。北美洲与亚洲之间铁杉植物的交流在始新世至中新世都可通过白令陆桥进行。中新世是铁杉属植物分布最广泛的时期，而且物种丰富度也最高，此时期铁杉属通过北大西洋陆桥

传播到了冰岛。晚中新世的全球降温事件使铁杉属的分布范围大大减少, 至第四纪冰期铁杉属在欧洲灭绝, 形成了现在北美—东亚间断分布的格局。

致谢:感谢长安大学王兴和王钦对本文提出建议。

参考文献

- 常吟善, 赵 洪, 覃 军, 等. 2019. 古近纪气候变化在东海盆地内的化石记录 [J]. *沉积学报*, 37(2): 320–329. [Chang Y S, Zhao H, Qin J, et al. 2019. Sedimentary response to paleoclimate change in the East China Sea shelf basin [J]. *Acta Sedimentologica Sinica*, 37(2): 320–329.]
- 陈秉麟. 1985. 依兰—伊通地区第三纪孢粉组合的地层学意义 [J]. *大庆石油学院学报*, 9(3): 50–59. [Chen B L. 1985. Stratigraphic significance of tertiary spore-pollen assemblages in Yilan—Yitong area [J]. *Journal of Daqing Petroleum Institute*, 9(3): 50–59.]
- 陈明洪, 孔昭宸, 陈 畔. 1986. 四川理塘木拉组植物化石及古气候、古地理的探讨 [M]// 中国科学院青藏高原综合科学考察队·青藏高原研究横断山考察专集(二). 北京: 北京科学技术出版社: 71–79. [Chen M H, Kong Z C, Chen Y. 1986. Plant fossils from Mula Formation in Litang County and their significance in palaeogeography and palaeoclimatic [M]// Tibetan Plateau Comprehensive Scientific Expedition Team, Chinese Academy of Sciences. Studies in Qinghai-Xizang (Tibet) Plateau special issue of Hengduan Mountains scientific expedition (II). Beijing: Beijing Science and Technology Press: 71–79.]
- 段其发, 张克信, 王建雄, 等. 2007. 藏北唐古拉山地区沱沱河组孢粉组合及其地层意义 [J]. *地球科学*, 32(5): 629–637. [Duan Q F, Zhang K X, Wang J X, et al. 2007. Sporopollen assemblage from the Totohe Formation and its stratigraphic significance in the Tanggula Mountains, northern Tibet [J]. *Earth Science*, 32(5): 629–637.]
- 郝 慧, 冯广平, Ablaev Albert, 等. 2010. 黑龙江嘉荫县乌云煤矿与白山头地质剖面地层时代归属 [J]. *古地理学报*, 12(4): 425–431. [Hao H, Feng G P, Albert A, et al. 2010. Geological time of Wuyun coal mine and Baishantou sections in Jiayin County, Heilongjiang Province [J]. *Journal of Palaeogeography*, 12(4): 425–431.]
- 何文龙. 2013. 浙江宁海一天台地区中新世植物化石及气候变化 [D]. 兰州: 兰州大学. [He W L. 2013. Plant fossils from the Miocene of Ninghai—Tiantai region of Zhejiang Province and the climatic change [D]. Lanzhou: Lanzhou University.]
- 胡先骕. 1951. 种子植物分类学讲义 [M]. 上海: 中华书局. [Hu X S. 1951. Handout on seed plant taxonomy [M]. Shanghai: Zhonghua Book Company.]
- 金建华, 廖文波, 王伯荪, 等. 2003. 新生代全球变化与中国古植物区系的演变 [J]. *广西植物*, 23(3): 217–225. [Jin J H, Liao W B, Wang B S, et al. 2003. Global change in Cenozoic and evolution of flora in China [J]. *Guizhou Botany*, 23(3): 217–225.]
- 李金锋. 2011. 河北围场早中新世孢粉植物群及其古植被和古气候 [D]. 北京: 中国科学院植物研究所. [Li J F. 2011. Early Miocene palynoflora from Weichang, Hebei Province and its implications of palaeovegetation and palaeoclimate [D]. Beijing: Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences.]
- 李 君, 祝幼华, 覃军干. 2020. 南海北部湾盆地涠西南凹陷WZ6-X井晚始新世—早中新世孢粉组合及其古环境 [J]. *微体古生物学报*, 37(2): 175–187. [Li J, Zhu Y H, Qin J G. 2020. Late Eocene to Early Miocene palynological assemblages of well WZ6-X in the southwest Weizhou sag, Beibuwan Basin, South China Sea and their paleoenvironment [J]. *Acta Micropalaeontologica Sinica*, 37(2): 175–187.]
- 李 楠. 1995. 论松科植物的地理分布、起源和扩散 [J]. *植物分类学报*, 33(2): 105–130. [Li N. 1995. Studies on the geographic distribution, origin and dispersal of the family Pinaceae lindl [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 33(2): 105–130.]
- 李文漪, 梁玉莲. 1981. 河北黄骅上新世孢粉组合及其古植物和古地理意义 [J]. *植物学报*, 23(6): 478–486, 520–523. [Li W Y, Liang Y L. 1981. The Pliocene sporopollen assemblage of Huang Hua in Hebei plain and its significance in palaeobotany and palaeogeography [J]. *Acta Botanica Sinica*, 23(6): 478–486, 520–523.]
- 李文漪. 1983. 青藏高原南部几个地点上新世孢粉组合及古地理问题的探讨 [M]// 中国科学院青藏高原综合科学考察队·西藏第四纪地质. 北京: 科学出版社: 162–166. [Li W Y. 1983. Sporo-pollen assemblages from some localities of southern Tibetan Plateau in Pliocene and their palaeogeographical significance [M]// Tibetan

- Plateau Comprehensive Scientific Expedition Team, Chinese Academy of Sciences. Quaternary geology in Tibet. Beijing: Science Press: 162–166.]
- 刘耕武 . 1988. 我国北方晚第三纪孢粉序列 [J]. 古生物学报, 27(1): 75–85. [Liu G W. 1988. Palynological sequence of Late Tertiary in northern China [J]. *Acta Palaeontologica Sinica*, 27(1): 75–85.]
- 刘伦辉 , 邱学忠 . 1980. 我国铁杉林的地理分布及垂直带位置的研究 [J]. 云南植物研究 , 2(1): 9–21. [Liu L H, Qiu X Z. 1980. Studies on geographic distributions and situations of vertical zone of the Chinese *Tsuga* forest [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 2(1): 9–21.]
- 刘牧灵 . 1990. 东北地区晚白垩世—第三纪孢粉组合序列 [J]. 地层学杂志 , 14(4): 277–285. [Liu M L. 1990. Upper Cretaceous and Tertiary palyno-assemblage sequences in northeast China [J]. *Journal of Stratigraphy*, 14(4): 277–285.]
- 刘 盛 . 2019. 云南省南华县吕合盆地古近纪晚期古环境恢复及构造演化研究 [D]. 昆明 : 昆明理工大学 . [Liu S. 2019. Study on palaeoenvironment restoration and tectonic evolution of late Paleogene in Lühe Basin, Nanhu County, Yunnan Province [D]. Kunming: Kunming University of Science and Technology.]
- 路晶芳 , 张克信 , 宋博文 , 等 . 2020. 柴达木盆地大红沟地区始新世—上新世孢粉记录及气候变化 [J]. 现代地质, 34(4): 732–744. [Lu J F, Zhang K X, Song B W, et al. 2020. Paleogene—Neogene pollen and climate change in Dahonggou region of Qaidam Basin [J]. *Geoscience*, 34(4): 732–744.]
- 马瑾乾 . 1993. 酒泉盆地第三纪孢粉组合及其古环境探讨 [J]. 石油实验地质 , 15(4): 423–435. [Ma J Q. 1993. The Tertiary sporopollen assemblage in the Jiuquan Basin and the palaeoenvironment [J]. *Experimental Petroleum Geology*, 15(4): 423–435.]
- 苗运法 , 方小敏 , 宋之琛 , 等 . 2008. 青藏高原北部始新世孢粉记录与古环境变化 [J]. 中国科学 (D 辑: 地球科学) , 38(2): 187–196. [Miao Y F, Fang X M, Song Z C, et al. 2008. Palynological records and paleoenvironmental changes of the Eocene in the northern Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Science in China (Series D: Earth Sciences)*, 38(2): 187–196.]
- 南科为 , 牛桂丽 , 崔炜霞 , 等 . 2015. 春光油田中生代—新生代孢粉组合及时代意义 [J]. 石油地质与工程 , 29(6): 26–28. [Nan K W, Niu G L, Cui W X, et al. 2015. Mesozoic—Cenozoic sporo-pollen assemblages and their era significance in Chunguang Oilfield [J]. *Petroleum Geology and Engineering*, 29(6): 26–28.]
- 内蒙古自治区地质局 . 1982. 内蒙古固阳含煤盆地中生代地层古生物 [M]. 北京 : 地质出版社 : 149. [Geological Bureau of Inner Mongolia Autonomous Region. 1982. Mesozoic stratigraphy and paleontology of coal-bearing basin in Guyang, Inner Mongolia [M]. Beijing: Geological Publishing House: 149.]
- 宋之琛 , 李曼英 , 黎文本 . 1976. 云南一些地区中生代及早第三纪早期的孢粉组合 [M]// 中国科学院南京地质古生物研究所 . 云南中生代化石 (上册) . 北京 : 科学出版社 : 9–56. [Song Z C, Li M Y, Li W B. 1976. Palynological assemblages of Mesozoic and Early Tertiary in some areas of Yunnan [M]// Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences. Mesozoic fossils of Yunnan Province (Vol. 1). Beijing: Science Press: 9–56.]
- 宋之琛 . 1959. 山东山旺中新世地层中的孢粉组合 [J]. 古生物学报 , (2): 17–28, 100–104. [Song Z C. 1959. Miocene sporo-pollen complex of Shanwang, Shantung [J]. *Acta Palaeontologica Sinica*, (2): 17–28, 100–104.]
- 宋之琛 . 1999. 中国孢粉化石 (第一卷) : 晚白垩世和第三纪孢粉 [M]. 北京 : 科学出版社 : 741–789. [Song Z C. 1999. Fossil spores and pollen of China (Vol. 1): the Late Cretaceous and Tertiary spores and pollen [M]. Beijing: Science Press: 741–789.]
- 孙湘君 , 孔昭宸 , 李 彭 , 等 . 1981. 南海北部早第三纪涠洲组孢粉组合 [J]. 中国科学院大学学报 , 19(2): 186–194. [Sun X J, Kong Z C, Li P, et al. 1981. Early Oligocene palynoflora in the northern part of South China Sea [J]. *Journal of University of Chinese Academy of Science*, 19(2): 186–194.]
- 孙秀玉 , 范永琇 , 邓茨兰 , 等 . 1980. 渭河盆地新生代孢粉组合 [J]. 中国地质科学院院报: 地质研究所分刊 , 1(1): 84–109, 126–128, 130. [Sun X Y, Fan Y X, Deng C L, et al. 1980. Cenozoic sporo-pollen assemblage of the Weihe Basin, Shaanxi [J]. *Journal of Chinese Academy of Geological Sciences: Branch of Institute of Geology*, 1(1): 84–109, 126–128, 130.]
- 万传彪 , 孙跃武 , 薛云飞 , 等 . 2014. 松辽盆地西部斜坡区新近纪孢粉组合及其地质意义 [J]. 中国科学: 地球科

- 学, 44(7): 1429–1442. [Wan C B, Sun Y W, Xue Y F, et al. 2014. Neogene palynological assemblages in the west slope of Songliao Basin and their geological implications [J]. *Scientia Sinica (Terra)*, 44(7): 1429–1442.]
- 王宏宇, 肖 良, 国丽妍, 等. 2021. 内蒙古中新世铁杉属两种化石的发现及植物古地理演化 [C]// 中国古生物学会古植物学分会, 江苏省古生物学会. 中国古生物学会古植物学分会、江苏省古生物学会 2021 年学术年会论文摘要集. 中国古生物学会古植物学分会: 82. [Wang H Y, Xiao L, Guo L Y, et al. 2021. Two species of *Tsuga* from Miocene of Inner Mongolia and phytogeography of the genus [C]// Palaeobotany Branch of the Palaeontological Society of China, Palaeontological Society of Jiangsu Province. Abstracts of the 2021 academic annual meeting of palaeobotany branch of the Palaeontological Society of China and Palaeontological Society of Jiangsu Province. Palaeobotany Branch of the Palaeontological Society of China: 82.]
- 王开发, 蒋 辉, 郑 卓, 等. 1985. 浙江天台、新昌、嵊县地区玄武岩沉积夹层的孢粉、硅藻组合 [J]. 地层学杂志, 9(1): 28–34, 81–82. [Wang K F, Jiang H, Zheng Z, et al. 1985. Sporo-pollen and diatom assemblages of basalt sedimentary interbeds in Tiantai, Xinchang, and Shengxian areas, Zhejiang Province [J]. *Journal of Stratigraphy*, 9(1): 28–34, 81–82.]
- 王开发, 杨蕉文, 李 哲, 等. 1975. 根据孢粉组合推论西藏伦坡拉盆地第三纪地层时代及其古地理 [J]. 地质科学, 10(4): 366–374, 388–391. [Wang K F, Yang J W, Li Z, et al. 1975. On the Tertiary sporo-pollen assemblages from Lunpola Basin of Xizang, China and their palaeogeographic significance [J]. *Scientia Geologica Sinica*, 10(4): 366–374, 388–391.]
- 王伟铭. 1989. 广西都安瑶族自治县雅龙乡中新世孢粉组合 [J]. 古生物学报, 28(6): 786–802, 835–838. [Wang W M. 1989. Spore and pollen grains from Miocene lignite deposit of Yalong Village, Yao Autonomous County, Guangxi, China [J]. *Acta Palaeontologica Sinica*, 28(6): 786–802, 835–838.]
- 王伟铭. 1990. 内蒙古中新统通古尔组孢粉组合及其气候 [J]. 植物学报, 32(11): 901–904, 916. [Wang W M. 1990. Sporo-pollen assemblage from the Miocene Tongguer Formation of Inner Mongolia and its climate [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 32(11): 901–904, 916.]
- 王伟铭. 1992. 中国南方晚第三纪孢粉植物群的变迁 [J]. 微体古生物学报, 9(1): 81–95. [Wang W M. 1992. Palynofloristic changes in the Neogene of south China [J]. *Acta Micropalaeontologica Sinica*, 9(1): 81–95.]
- 王晓梅, 王明镇, 张锡麒. 2005b. 山东五图含煤岩系孢粉组合及其地层意义 [J]. 地层学杂志, 29(1): 22–27. [Wang X M, Wang M Z, Zhang X Q. 2005b. Eocene palynostratigraphy of Wutu, Shandong and its stratigraphical significance [J]. *Journal of Stratigraphy*, 29(1): 22–27.]
- 王晓梅, 王明镇, 张锡麒. 2005a. 中国晚始新世—早渐新世地层孢粉组合及其古气候特征 [J]. 地球科学: 中国地质大学学报, 30(3): 309–316. [Wang X M, Wang M Z, Zhang X Q. 2005a. Palynology assemblages and paleoclimatic character of the Late Eocene to the Early Oligocene in China [J]. *Earth Science: Journal of China University of Geosciences*, 30(3): 309–316.]
- 王晓梅, 张锡麒, 王明镇, 等. 2003. 山西繁峙地区古近系孢粉植物群及其地质时代探讨 [J]. 山东科技大学学报(自然科学版), 22(3): 26–31. [Wang X M, Zhang X Q, Wang M Z, et al. 2003. The palynoflora from Paleogene of Fanshi, Shanxi, and discussion on their geological age [J]. *Journal of Shandong University of Science and Technology (Natural Science)*, 22(3): 26–31.]
- 夏玉梅, 汪佩芳. 1987. 松嫩平原晚第三纪—更新世孢粉组合及古植被与古气候的研究 [J]. 地理学报, 42(2): 165–178. [Xia Y M, Wang P F. 1987. The paleobotany and paleoclimate in the Songnen plain: a study on the Late Tertiary—Pleistocene spore pollen assemblages [J]. *Acta Geographica Sinica*, 42(2): 165–178.]
- 肖爱芳, 黎敦朋, 张汉军, 等. 2003. 新疆库木库里盆地渐新—上新统孢粉组合特征与古气候演变 [J]. 陕西地质, 21(1): 36–44. [Xiao A F, Li D P, Zhang H J, et al. 2003. Climate evolution and compositional features of sporopollen in the Oligocene—Pliocene series of the Kumukuli Basin in Xinjiang [J]. *Geology of Shaanxi*, 21(1): 36–44.]
- 徐亚东, 张克信, 王国灿, 等. 2010. 西藏南部吉隆盆地中新世—早更新世孢粉组合带及其地质意义 [J]. 地球科学, 35(5): 759–773. [Xu Y D, Zhang K X, Wang G C, et al. 2010. Geological significance of Miocene—Early Pleistocene palynological zones in the Gyirong Basin, southern Tibet [J]. *Earth Science*, 35(5): 759–773.]
- 阎 顺. 1983. 新疆库车盆地第三纪孢粉化石及其所反映的自然环境 [J]. 新疆地理, 6(4): 18–26. [Yan S. 1983.

- Tertiary sporopollen fossils and the natural environment of Kuqa Basin, Xinjiang [J]. *Xinjiang Geography*, 6(4): 18–26.]
- 杨蕉文. 1978. 中国第三纪孢粉组合 [J]. 石油地质实验, (S1): 1–62. [Yang J W. 1978. Tertiary sporopollen assemblages in China [J]. *Petroleum Geology and Experiment*, (S1): 1–62.]
- 杨青松, 星耀武, 周浙昆. 2009. 亚洲季风区铁杉属现代分布区及其气候特征 [J]. *云南植物研究*, 31(5): 389–398. [Yang Q S, Xing Y W, Zhou Z K. 2009. Modern geographical distribution of *Tsuga* and its climatic conditions in the Asian monsoon region [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 31(5): 389–398.]
- 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 [D]. 北京: 中国科学院研究生院 (植物研究所). [Yao Y F. 2006. Eocene palynoflora from Changchang Basin, Hainan Island and its bearing on the implications of palaeovegetation and palaeoclimate [D]. Beijing: Graduate University of Chinese Academy of Sciences (Institute of Botany).]
- 余金凤, 吴作基. 1983. 广东茂名盆地茂五井的孢粉组合及其地质时代的探讨 [J]. *地层学杂志*, 7(2): 112–118, 163–164. [Yu J F, Wu Z J. 1983. Discussion on the sporopollen assemblage and its geological age in Maowujing, Maoming Basin, Guangdong [J]. *Journal of Stratigraphy*, 7(2): 112–118, 163–164.]
- 张淑芹, 刘玉英, 李明松. 2010. 吉林万昌地区始新世—中新世孢粉组合及其地层意义 [J]. *世界地质*, 29(3): 357–362. [Zhang S Q, Liu Y Y, Li M S. 2010. Eocene—Miocene palynological assemblages in Wanchang area of Jilin and their stratigraphic significance [J]. *Global Geology*, 29(3): 357–362.]
- 张绪教, 何科昭, 周志广. 1996. 滇西地区新第三纪孢粉组合特征及环境变迁 [J]. *现代地质*, 10(2): 187–201. [Zhang X J, He K Z, Zhou Z G. 1996. Features of sporopollen assemblages and environment changes of Neogene in area of western Yunnan [J]. *Geoscience-Journal of Graduate School, China University of Geosciences*, 10(2): 187–201.]
- 张玉兰, 王开发, 王家珍. 1987. 吉林珲春煤矿珲春组孢粉组合特征及其古植被、古气候 [J]. *煤田地质与勘探*, 15(1): 18–25, 73–74. [Zhang Y L, Wang K F, Wang J Z. 1987. Characteristics of spores and pollen assemblages, paleophytes and paleoclimate of Hunchun Formation in Hunchun coal mine, Jilin Province [J]. *Coal Geology & Exploration*, 15(1): 18–25, 73–74.]
- 赵秀丽, 张锡麒, 王明镇. 2004. 山东聊城地区中新世生物地层学研究 [J]. *地质学报*, 78(3): 296–301, 435–436. [Zhao X L, Zhang X Q, Wang M Z. 2004. A study on Miocene biostratigraphy in Liaocheng, NW Shandong [J]. *Acta Geologica Sinica*, 78(3): 296–301, 435–436.]
- 郑万钧. 1932. 贵州铁杉之一新种 [J]. *中国科学社生物研究所论文集: 植物辑*, 7(1): 1–2. [Cheng W C. 1932. A new *Tsuga* from southwestern China [J]. *Contributions from the Biological Laboratory of the Science Society of China: Botanical Series*, 7(1): 1–2.]
- 郑亚惠, 王文轩. 1994. 闽东南中新统佛昙群层序及孢粉组合 [J]. *古生物学报*, 33(2): 200–216, 277–278. [Zheng Y H, Wang W X. 1994. Sequence of Miocene Fotan Group in southeastern Fujian and its palyno-assemblage [J]. *Acta Palaeontologica Sinica*, 33(2): 200–216, 277–278.]
- 郑亚惠, 张树维. 1986. 安徽天长 T103 孔早中新世孢粉组合 [J]. *微体古生物学报*, 3(2): 151–160, 228. [Zheng Y H, Zhang S W. 1986. An Early Miocene palynological assemblage from drill hole T103 in Tianchang, Anhui Province [J]. *Acta Micropalaeontologica Sinica*, 3(2): 151–160, 228.]
- 郑亚惠. 1982. 浙江仙居、宁海中新世孢子花粉 [M]// 中国孢粉学会. 中国孢粉学会第一届学术会议 (1979) 论文选集. 北京: 科学出版社: 71–74. [Zheng Y H. 1982. Miocene spore pollen in Xianju, Ninghai, Zhejiang [M]// Palynological Society of China. Selected papers of the first academic conference of Palynological Society of China (1979). Beijing: Science Press: 71–74.]
- Abuziarova R Y. 1967. Neogene floras of the mountain regions of Central Asia and Southern Kazakhstan (palynological data of the Tien Shan and the Pamirs) [J]. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 5(1/2/3/4): 269–277.
- Akhmetiev M A, Beniamovski V N. 2009. Paleogene floral assemblages around epicontinental seas and straits in northern Central Eurasia: proxies for climatic and paleogeographic evolution [J]. *Geologica Acta*, 7(1/2): 297–309.
- Akhmetiev M A, Zaporozhets N I, Benyamovskiy V N, et al. 2012. The paleogene history of the western Siberian seaway—a connection of the Peri-Tethys to the arctic ocean [J]. *Austrian Journal of Earth Sciences*, 105(1): 50–67.

- Akhmetiev M A, Zaporozhets N I. 2014. Paleogene events in Central Eurasia: their role in the flora and vegetation cover evolution, migration of phytochore boundaries, and climate changes [J]. *Stratigraphy and Geological Correlation*, 22(3): 312–335.
- Averyanova A, Tarasevich V, Popova S, et al. 2021. Rupelian Kazakhstan floras in the context of Early Oligocene climate and vegetation in Central Asia [J]. *Terra Nova*, 33(4): 383–399.
- Boulter M C, Manum S B. 1989. The Brito-Arctic igneous province flora around the Paleocene/Eocene boundary [C]// Eldholm O, Thiede J, Taylor E, et al. Proceedings of the Ocean Drilling Program, scientific results. Vol. 104: 663–680.
- Boulter M, Kvaček Z. 1989. The Palaeocene flora of the Isle of Mull [M]// Special Papers in Palaeontology: 42. London: The Palaeontological Association: 1–149.
- Brikiatis L. 2014. The De Geer, Thulean and Beringia routes: key concepts for understanding Early Cenozoic biogeography [J]. *Journal of Biogeography*, 41(6): 1036–1054.
- Burns R M, Honkala B H. 1990. Silvics of North America, volume 1: conifers [M]// Forest Service, U. S. Department of Agriculture. Agriculture handbook 654. Washington DC: U. S. Government Printing Office: 1–877.
- Chen C H, Bai Y, Fang X M, et al. 2019. A Late Miocene terrestrial temperature history for the northeastern Tibetan Plateau's period of tectonic expansion [J]. *Geophysical Research Letters*, 46(14): 8375–8386.
- Collinson M E, Hooker J J. 2003. Paleogene vegetation of Eurasia: framework for mammalian faunas [J]. *Deinsea*, 10: 41–83.
- Currah R S, Stockey R A, LePage B A. 1998. An Eocene tar spot on a fossil palm and its fungal hyperparasite [J]. *Mycologia*, 90(4): 667–673.
- Denk T, Bouchal J M, Smirnov P, et al. 2021. Late Oligocene leaf and pollen flora of southwestern Siberia: taxonomy, biogeography and palaeoenvironments [J]. *Historical Biology*, 33(11): 2951–2976.
- Denk T, Grímsson F, Kvaček Z. 2005. The Miocene floras of Iceland and their significance for Late Cainozoic North Atlantic biogeography [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 149(4): 369–417.
- Ding S T, Wu J Y, Tang D L, et al. 2021. Seed cones of *Tsuga* (Pinaceae) from the Upper Miocene of eastern China: biogeographic and paleoclimatic implications [J]. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 285: 104358. DOI: 10.1016/j.revpalbo.2020.104358.
- Farjon A. 1990. Pinaceae: drawings and descriptions of the genera: *Abies*, *Cedrus*, *Pseudolarix*, *Keteleeria*, *Nothotsuga*, *Tsuga*, *Cathaya*, *Pseudotsuga*, *Larix* and *Picea* [M]. Königstein: Koeltz Scientific Books.
- Farjon A. 2010. A handbook of the world's conifers [M]. Leiden: Brill.
- Feng Y Y, Shen T T, Shao C C, et al. 2021. Phylogenomics reveals the complex evolutionary and biogeographic history of the genus *Tsuga* with an East Asian–North American disjunct distribution [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 157: 107066. DOI: 10.1016/j.ympev.2020.107066.
- Ferguson D K. 1967. On the phytogeography of coniferales in the European Cenozoic [J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 3: 73–110.
- Florin R. 1963. The distribution of conifer and taxad genera in time and space [J]. *Acta Horti Bergiani*, 20(4): 121–312.
- Fu L G, Li Y, Mill R R. 1999. Flora of China (vol. 4) [M]. Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Garden Press: 11–52.
- Havill N P, Campbell C S, Vining T F, et al. 2008. Phylogeny and biogeography of *Tsuga* (Pinaceae) inferred from nuclear ribosomal ITS and chloroplast DNA sequence data [J]. *Systematic Botany*, 33(3): 478–489.
- Herbert T D, Lawrence K T, Tzanova A, et al. 2016. Late Miocene global cooling and the rise of modern ecosystems [J]. *Nature Geoscience*, 9(11): 843–847.
- Holman G, del Tredici P, Havill N, et al. 2017. A new species and introgression in eastern Asian hemlocks (Pinaceae: *Tsuga*) [J]. *Systematic Botany*, 42(4): 733–746.
- Камелин Р В. 2017. The history of the flora of Middle Eurasia [J]. *Turczaninowia*, 20(1): 5–29.
- LePage B A. 2003a. A new species of *Tsuga* (Pinaceae) from the Middle Eocene of Axel Heiberg Island, Canada, and an assessment of the evolution and biogeographical history of the genus [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 141(3): 257–296.
- LePage B A. 2003b. The evolution, biogeography and

- palaeoecology of the Pinaceae based on fossil and extant representatives [J]. *Acta Horticulturae*, 615: 29–52.
- Macko S. 1963. Sporomorphs from Upper Cretaceous near Opole (Silesia) and from the London Clays [J]. *Travaux de la Société des Sciences et des Lettres de Wrocław, Séria B*, 106: 1–136.
- Mai D H, Walther H. 1978. Die Floren der Haselbacher Serie im Weißelster-Becken (Bezirk Leipzig, DDR) [M]. Dresden: Abhandlungen der Staatlichen Museums für Mineralogie und Geologie zu Dresden: 1–200.
- Manum S. 1962. Studies in the Tertiary flora of Spitsbergen, with notes on Tertiary floras of Ellesmere Island, Greenland, and Iceland: a palynological investigation [M]. Oslo: Oslo University Press: 1–127.
- Marincovich L Jr, Brouwers E M, Hopkins D M, et al. 1990. Late Mesozoic and Cenozoic paleogeographic and paleoclimatic history of the Arctic Ocean Basin, based on shallow-water marine faunas and terrestrial vertebrates [M]// Grantz A, Johnson L, Sweeney J F. The Arctic Ocean Region. Boulder: The Geological Society of America: 403–426.
- Marincovich L, Gladenkov A Y. 1999. Evidence for an early opening of the Bering Strait [J]. *Nature*, 397(6715): 149–151.
- Miller C N. 1977. Mesozoic conifers [J]. *The Botanical Review*, 43(2): 217–280.
- Miller Jr C N. 1988. The origin of modern conifer families [M]// Beck C B. Origin and evolution of gymnosperms. New York: Columbia University Press: 444–486.
- Page C N. 1988. New and maintained genera in the conifer families Podocarpaceae and Pinaceae [J]. *Notes Royal Botanic Garden Edinburgh*, 45(2): 377–395.
- Popova S, Utescher T, Averyanova A, et al. 2019. Early Miocene flora of central Kazakhstan (Turgai Plateau) and its paleoenvironmental implications [J]. *Plant Diversity*, 41(3): 183–197.
- Popova S, Utescher T, Gromyko D, et al. 2012. Palaeoclimate evolution in Siberia and the Russian far east from the Oligocene to Pliocene: evidence from fruit and seed floras [J]. *Turkish Journal of Earth Sciences*, 21(2): 315–334.
- Rayushkina G S. 1979. Oligocene flora of the Mugodzhар Hills and the southern Altay kray [M]. Alma-Ata: Nauka: 156.
- Sun X J, Wang P X. 2005. How old is the Asian monsoon system? Palaeobotanical records from China [J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 222(3/4): 181–222.
- Tiffney B H, Manchester S R. 2001. The use of geological and paleontological evidence in evaluating plant phylogeographic hypotheses in the northern hemisphere Tertiary [J]. *International Journal of Plant Sciences*, 162(S6): S3–S17.
- Tzanova A, Herbert T D, Peterson L. 2015. Cooling Mediterranean Sea surface temperatures during the Late Miocene provide a climate context for evolutionary transitions in Africa and Eurasia [J]. *Earth and Planetary Science Letters*, 419: 71–80.
- Wang H B, Bondarenko O V, Jacques F M B, et al. 2015. A new species of *Tsuga* (Pinaceae) based on lignified wood from the Late Miocene of central Yunnan, China, and its paleoenvironmental implications [J]. *Acta Geologica Sinica: English Edition*, 89(5): 1429–1439.
- Wu M X, Huang J, Su T, et al. 2020. *Tsuga* seed cones from the Late Paleogene of southwestern China and their biogeographical and paleoenvironmental implications [J]. *Palaeoworld*, 29(3): 617–628.
- Xing Y W, Liu Y S, Su T, et al. 2013. A new *Tsuga* species from the Upper Miocene of Yunnan, southwestern China and its palaeogeographic significance [J]. *Palaeoworld*, 22(3/4): 159–167.
- Yi T M, Li C S, Jiang X M. 2005. Conifer woods of the Pliocene age from Yunnan, China [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 47(3): 264–270.
- Zachos J C, Dickens G R, Zeebe R E. 2008. An Early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics [J]. *Nature*, 451(7176): 279–283.
- Zachos J, Pagani M, Sloan L, et al. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present [J]. *Science*, 292(5517): 686–693.
- Zhilin S G. 1974. The Tertiary floras of the Plateau Ustjurt (Transcaspia) [M]. Leningrad: Komarov Botanical Institute of the Academy of Sciences of the USSR: 1–124.