

## 栲属 (壳斗科) 植物的现代和地史分布

刘孟奇<sup>1,2</sup>, 周浙昆<sup>1</sup>

(1 中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理学重点实验室, 云南 昆明 650204;

2 中国科学院研究生院, 北京 100039)

**摘要:** 根据文献资料和标本馆及化石记录, 讨论了壳斗科栲属植物的现代分布和地史分布。现代栲属植物有 110 ~ 134 种, 主要分布在东亚及东南亚, 其中印度支那地区有 82 种栲属植物, 是世界栲属植物分布最集中的地区, 马来西亚地区是栲属特有种最丰富的事实是支持马来西亚地区与其它地区的区系交流十分有限的论据。中国栲属植物最丰富的地区是滇黔桂地区 (29 种)。栲属植物现代多样化中心在马来西亚和中南半岛。排除 *Chrysolepis* 后, 栲属的分布类型应属热带亚洲分布。栲属在地质历史上有着比现在广泛的分布, 最早、最可靠的栲属化石记录发现于北美始新世地层, 欧洲和日本始新世也有栲属的化石记录, 化石记录表明栲属起源的时间不晚于古新世, 所有的壳斗科及栲属的化石都发现于北半球, 现代分布也主要在北半球, 壳斗科及栲属起源于北半球可以确认, 由于化石证据与现代植物学的研究结果有较大差异以及关键地区化石证据的不足, 具体的起源地尚不能肯定。

**关键词:** 栲属; 壳斗科; 现代分布; 地史分布; 特有种

中图分类号: Q 948

文献标识码: A

文章编号: 0253-2700(2006)03-223-13

## Modern and Geological Distribution of *Castanopsis* (Fagaceae)

LIU Meng-Qi<sup>1,2</sup>, ZHOU Zhe-Kun<sup>1\*\*</sup>

(1 Laboratory of Biodiversity and Biogeography, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China;

2 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

**Abstract:** Modern and geological distributions of *Castanopsis*, (Fagaceae), are studied based on published data from both botany and palaeobotany, and herbarium records. There are 110 to 134 modern species in genus *Castanopsis*, and the species are mainly concentrated in Eastern and Southeastern Asia, especially rich in the floristic region of Indo-China with 82 species. There are 29 species endemic to Malaysian region, the richest endemism region of this genus. This fact supports the result from molecular research that floristic migration in this region is limited. The floristic region of Dian (Yunnan)-Qian (Guizhou)-Gui (Guangxi) has the highest *Castanopsis* species diversity in China, with 29 species. The Indo-Chinese Peninsula and Malaysia may be considered as two modern centers of diversity of this genus. If genus *Chrysolepis* is excluded, the distribution type of *Castanopsis* is of tropical Asia. The earliest and reliable records of *Castanopsis* were back to Eocene, and the subfamily fossil records found from Paleocene, which indicated that the appearance of *Castanopsis* is not later than Paleocene. All fossil records of Fagaceae including *Castanopsis* reported from the Northern Hemisphere and their main modern distribution regions are also in the Northern Hemisphere. Thus, it may be concluded that the Northern Hemisphere is the original place of Fagaceae and *Castanopsis*.

**Key words:** *Castanopsis*; Fagaceae; Modern distribution; Geological distribution; Endemic species

基金项目: 国家重点基础研究发展计划 (973) (2003CB415102)、国家自然科学基金重点项目 (40332021) 及吴征镒先生云南省突出贡献奖自选项目 (KIB-WU-2001-01) 资助

通讯联系人 Author for correspondence

收稿日期: 2005-08-09, 2005-11-30 接受发表

作者简介: 刘孟奇 (1971-) 男, 在读硕士研究生, 主要从事植物系统学与植物地理学研究。

壳斗科栲属 (*Castanopsis* Spach) 或称锥属, 有 110 ~ 134 种 (Camus, 1929; Forman, 1966; Willis, 1973; 陈焕镛和黄成就, 1998; Govaerts and Fordin, 1998), 是亚洲热带、亚热带常绿阔叶林的优势种或建群种, 主要分布在东亚和东南亚。北美分布的金鳞果属 (*Chrysolepis*) 曾归入栲属之中 (Candolle, 1868; Camus, 1929; Schwarz, 1936; Melchior, 1964; Soepadmo, 1972), 现在金鳞果属独立成属的观点已被普遍接受 (Hjelmqvist, 1948; Forman, 1966; Hutchinson, 1967; Elias, 1971; Lozano-C 等, 1979; Crepet, 1989; Nixon, 1997), 并且分子系统的研究进一步证明, 金鳞果属甚至不是栲属的姐妹群 (Manos 等, 2001; Manos and Stanford, 2001), 栲属应属于热带亚洲分布类型, 而不是东亚 - 北美间断分布 (吴征镒, 1991)。

栲属植物现代分布限于东亚和东南亚, 而地史上栲属植物在第三纪曾经向西分布至欧洲中部, 向东分布至北美西部 (Kvacek and Walther, 1989; Manchester, 1994)。研究栲属植物分布区的变迁, 对北半球植物区系的演变有一定的意义。Soepadmo (1972) 曾经作出了世界栲属的现代分布和化石分布图; 刘大昌 (1986) 研究了云南栲属植物的分布, 刘茂松和洪必恭 (1998) 对中国栲属植物的分布和气候条件关系进行了研究。嗣后东亚和东南亚各个国家和地区植物志以及有关壳斗科分布的著作相继完成 (Soepadmo, 1972; Govaerts and Fordin, 1998; Huang and Bruce, 1999)。我国地区性的植物志 (云南植物研究所, 1979; 中国科学院华南植物研究所, 1965; 《湖南植物志》编辑委员会, 2000; 傅书遐, 1998; 《贵州植物志》编辑委员会, 1982; 《浙江植物志》编辑委员会, 1986; 江苏省植物研究所, 1982; 《安徽植物志》协作组, 1986) 也相继完成。同时, 古植物的研究也有重要进展, 栲属化石资料不断增多, 其中比较重要的包括: Song 等 (2005) 对中国花粉化石的研究, Herendeen 等 (1995) 及 Sims 等 (1998) 对壳斗科花化石的研究, Manchester (1994) 对栲属壳斗化石的报道以及 Kvacek and Walther (1989) 对栲属花粉化石的报道等一系列关于栲属植物化石论文的发表, 为栲属地理分布的研究提供了重要

资料, 使得对栲属植物的地理分布进行深入研究成为可能。笔者搜集整理国内外有关资料, 查阅了昆明植物研究所标本馆 (KUN) 馆藏栲属植物标本, 对其水平分布和垂直分布作了详细记录, 同时参考已经发表的古植物学文献, 绘制了世界栲属的现代分布和化石分布图, 并对栲属植物在中国的现代分布进行了研究。本文对栲属的地理分布按照植物地理分区进行了全面分析, 总结了栲属的化石历史, 对于揭示整个壳斗科的系统演化、地理分布及植物地理区系发生和发展以及植物生物多样性的保护均有一定的意义。

## 1 栲属在世界的分布

栲属植物的分布区集中在亚洲热带、亚热带地区, 在东亚往北延伸到了整个韩国和日本的本州, 在中国主要分布在长江以南地区, 向南在东南亚的中南半岛各国以及马来西亚群岛都有分布 (图 2)。栲属植物最东分布到新几内亚 (分布 1 个种: *C. acuminatissima*), 向西分布到喜马拉雅山脉的尼泊尔、锡金、不丹、孟加拉, 在印度阿萨姆地区也有分布。

### 1.1 水平分布

表 1 及附录 1 列举了栲属在世界各地分布。栲属植物分布在古热带植物区和东亚植物区内。古热带植物区的栲属植物都分布在印度 - 马来西亚植物亚区, 这里的栲属植物种类有 112 种, 占全属种类的 86.9%, 是栲属植物种类最丰富的地区; 栲属植物在东亚植物区有 58 种, 占世界栲属植物种类的 46.9%, 古热带植物区和东亚植物区的栲属植物共有种为 41 个, 占东亚植物区栲属植物种类的 70.7%, 说明东亚的栲属有着深厚的古热带渊源。

在古热带植物区的各地区中, 印度支那地区分布的栲属植物种类有 82 种, 占世界栲属植物种类的 63.6%, 印度支那地区是世界栲属植物最丰富的地区; 马来西亚地区分布的栲属植物有 40 种, 但特有种有 29 种, 说明这个地区的栲属植物区系有其特殊性, 这与石栎属 (*Lithocarpus*) 的分布模式一致, 说明这一地区与其它地区的植物区系交流是比较小的, 这与分子生物学研究得出的这一地区与印度支那植物地区区系交流有限的结论相吻合 (Cannon and Manos, 2003)。印度

地区分布有 9 种，仅占世界栲属植物种类的 6.9%，为栲属植物分布种类最少的地区，同时印度地区没有一个特有种。印度支那地区和马来西亚地区分布的栲属植物共有种有 10 个，仅占马来西亚地区栲属植物种类的 25%。印度支那地区和印度地区有 9 个共有种，占印度栲属植物种

类的 100%，说明印度栲属植物区系比较年轻，该区的栲属植物全部来自印度支那地区。印度植物地区所属的板块是冈瓦纳板块，印度板块是始新世才与欧亚板块相撞的，此后印度支那植物地区的栲属才有机会扩散到印度板块的。这另一方面佐证了栲属植物的古北大陆起源。

表 1 栲属在世界的分布

Table 1 The distribution of *Castanopsis* in the World

分布 Distribution	种数 特有种 Species endemic	分布 Distribution	种数 特有种 Species endemic
1. 东亚植物区	58 17	2. 古热带植物区	112 71
(1) 中国 - 日本植物亚区	42 10	(1) 印度 - 马来西亚植物亚区	112 71
华东地区	17 0	印度支那地区	82 38
华中地区	19 0	中南半岛	67 33
华南地区	24 0	滇、黔、桂地区	12 0
滇、黔、桂地区	29 5	北部湾	21 1
日本 - 朝鲜地区	2 2	中国南海	13 4
(2) 中国 - 喜马拉雅植物亚区	33 3	马来西亚地区	40 29
云南高原地区	27 3	马来西亚	40 29
横断山脉地区	9 0	台湾	7 0
东喜马拉雅地区	15 0	印度地区	9 0

1. 数据来源：Govaerts and Fordin, 1998; 陈焕镛和黄成就, 1998; Huang and Bruce, 1999; Soepadmo, 1972.

2. 植物分布区的划分参考：塔赫他间, 1978; Wu and Wu, 1996)

在东亚植物区中，中国 - 日本植物亚区和中国 - 喜马拉雅植物亚区分布的栲属植物种类分别有 42 种和 33 种，特有种分别为 10 种和 3 种，共有种 17 个，占中国 - 喜马拉雅植物亚区栲属植物种类的 51.5%。从栲属植物在东亚植物区中各地区的分布情况来看，滇、黔、桂地区和云南高原地区的栲属植物不仅种类丰富，同时分布有特有种：栲属植物种类分别有 29 种和 27 种，特有种分别有 5 种和 3 种。日本 - 朝鲜地区是栲属植物分布的最北界，只有 2 个种：*C. cuspidata*、*C. sieboldii*，但都属于特有种。华南地区分布的栲属植物种类仅次于滇、黔、桂地区和云南高原地区，有 24 种，但没有特有种。其它地区分布的栲属植物种类不超过 20 种：华中地区 19 种，华东地区 17 种，东喜马拉雅地区 15 种，横断山脉地区 9 种；这几个地区没有特有种。

从共有种方面看，华南地区和华东地区栲属植物联系最为密切，共有种有 16 个，占华东地区栲属植物种类的 94.1%；华东地区和华南地区共有种有 13 个，占华东地区栲属植物种类的 82.4%；华南地区和华南地区共有种有 13 个，占华中地区栲属植物种类的 68.4%。滇、黔、桂地区和华南、华东 3 个地区的共有种数分

别是 12、14、7，分别占这 3 个地区栲属植物种类的 63.1%、58.3%、41.2%，滇、黔、桂地区和云南高原地区属于不同植物亚区，但是由于位置邻近，共有种有 14 个，占云南高原地区栲属植物种数的 51.9%，由此可见华中地区和滇、黔、桂地区联系最强。横断山脉地区分布的栲属植物 9 种在云南高原地区都有分布，横断山脉地区的栲属植物是从云南高原扩散过来的。东喜马拉雅地区栲属植物和云南高原地区共有种有 9 个。

## 1.2 垂直分布

栲属的垂直分布范围是 0 ~ 3 200 m，大部分种类分布在海拔 2 000 m 以下的地区，元江栲 (*C. orchacantha*) 是栲属植物中海拔分布最高的种，分布海拔范围为 1 500 ~ 3 200 m，高山栲 (*C. delavayi*) 次之，分布在海拔 1 500 ~ 2 800 m 之间 (表 2)。

表 2 栲属植物的垂直分布

Table 2 Vertical distribution of *Castanopsis*

海拔范围 (m)	垂直分布型	种数
Altitude range	Types of vertical distribution	Species
0 ~ 1000	低海拔 (Low Altitude, LA)	42
0 ~ 2000	中-低海拔 (Mid-low Altitude, MLA)	51
1500 ~ 3200	高海拔 (Mid-high Altitude, MHA)	3
不详	垂直分布范围不确定	33
总计		129

栲属植物种类垂直分布幅度和上限随地形和气候条件的不同而有所差异。同一种类的栲属植物在不同的地区海拔分布范围不同,例如在中国,一般北部、东部分布海拔较低:罗浮栲(*C. fabri*) 在安徽最南部的休宁、祁门,分布在海拔250 m以下,在湖南南部分布海拔范围在500~1 300 m之间,而在滇东南分布海拔则在1 000~2 000 m之间。在同一地区栲属植物分布种类也随海拔升高而有所变化,这种垂直分布是和气候及生态环境相适应的结果。如在湖南南部,江西南部,广东北部,广西东北部(24°00'~27°00' N, 110°00'~115°00' E)气候上属于湿润亚热带地区,只有为数不多的山峰海拔达到1 800 m。在580 m以下的山地和平原地区,年平均温度在16.1~21.1 °C之间,年降雨量在1 400~2 000 mm之间,海拔每升高100 m,温度下降0.47~0.63 °C,同时年降雨量减少。在这一地区海拔500 m以下分布的栲属植物主要有*C. fissa*、*C. fordii*、*C. hystericus*; 海拔500~700 m之间主要有*C. fargesii*, 海拔700~1 300 m之间主要有*C. carlesii*、*C. eyrei*、*C. fabri*、*C. tibetana*, 海拔1 300~1 800 m之间分布的栲属植物主要有*C. lamontii*。

从总体上看,栲属主要分布在中、低海拔的地区。多数种类分布在海拔2 000 m以下的地区,说明栲属植物是适应于热带、亚热带气候的比较

典型的类群。这种典型性不同植物地区内也有所表现。如华中地区的湖北栲(*C. hupehensis*) 分布在海拔600~1 000 m之间;而分布于中南半岛的*C. pachyrachis*多生在海拔1 500~1 800 m的密林中。在低海拔地区有许多栲属植物分布,多集中在中南半岛、马来西亚和华南的低山常绿阔叶林中,如华南产的黑叶栲(*C. nigrescens*)、加里曼丹岛的*C. borneensis*等分布在海拔1 000 m以下。高海拔分布的种类较少,多分布于横断山脉地区,如高山栲、元江栲,还有一些适应性较广的种类,如*C. acuminatissima*在海拔300~2 500 m之间都可以生存。

## 2 栲属在中国的分布

栲属植物在中国分布有58种(Huang and Bruce, 1999),主要分布于长江以南(图1)。从分布范围上看,在长江下游(安徽境内)有两种(*C. eyrei*和*C. sclerophylla*)越过长江分布至大别山南坡;上游有6个种(峨眉栲*C. platyacantha*、瓦山栲*C. ceratacantha*等)越过长江(金沙江),分布于巫山、大巴山以西,安县-城口以南,大雪山以东的地区及金沙江河谷;向西在西藏境内仅墨脱一个分布点,向南可分布到海南岛,向东可分布到浙江、福建沿海和台湾岛(刘大昌, 1986)。

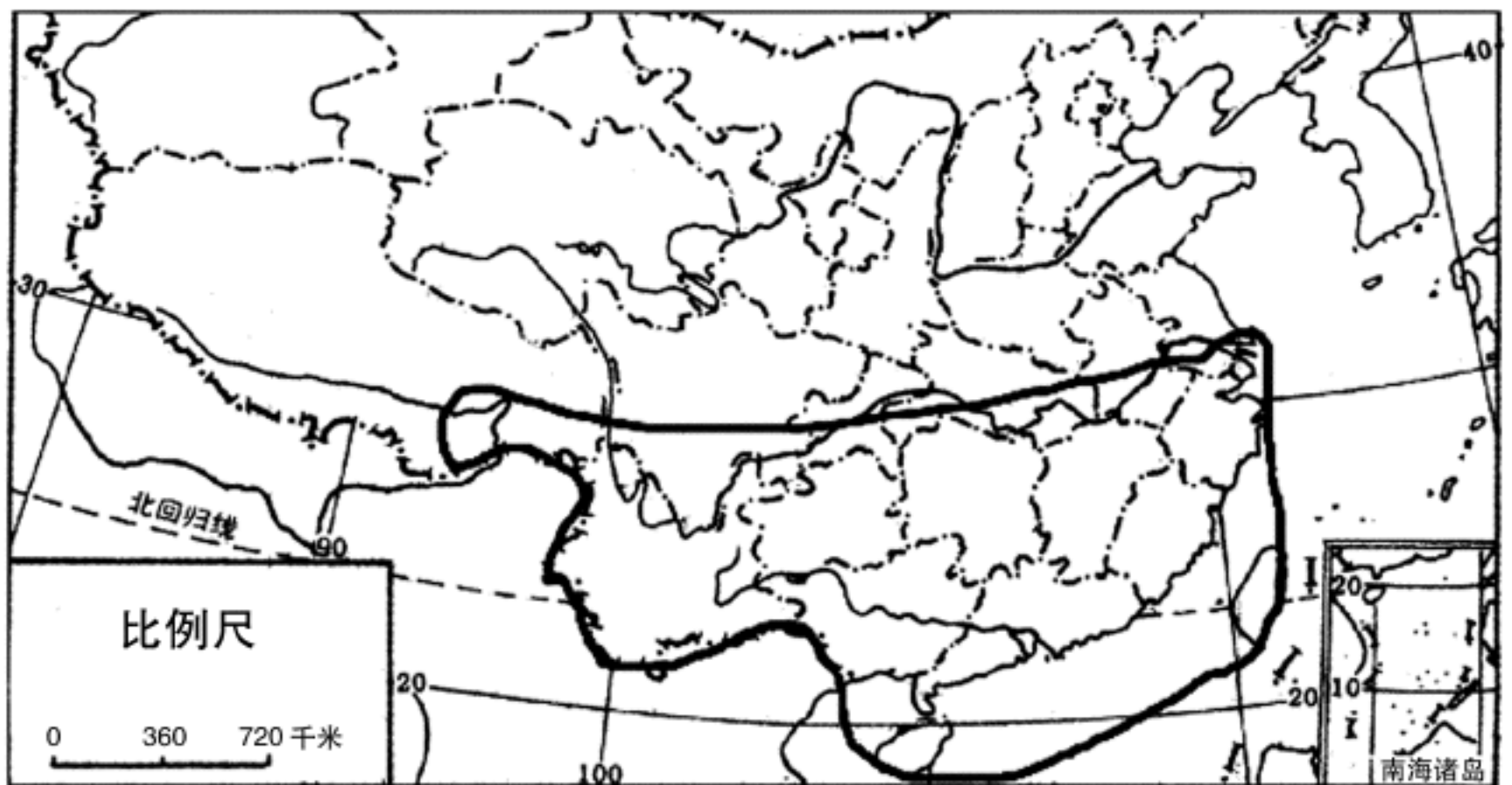


图1 栲属在中国的分布

Fig. 1 The distribution of *Castanopsis* in China

按照 Wu and Wu (1996) 的中国植物区系分区, 分析栲属植物在中国各植物区分布情况表明: 栲属植物在中国分布于东亚植物区 (52 种) 和古热带植物区 (35 种) (表 3), 这两个植物区的共有种有 31 种, 占古热带植物区栲属种类的 88.6%。栲属植物种类最丰富的是滇黔桂地区 (29 种), 其次是云南高原地区 (27 种) 和华南地区 (24 种)。北部湾地区虽然面积不大, 栲属植物种类也多达 21 种。在亚地区水平上, 云南东南石灰岩亚地区 (属滇黔桂地区) 26 种、云南东南山地亚地区 (属云南高原地区) 25 种、广东、广西山地亚区 (属华南地区) 20 种, 是栲属在我国的分布中心, 前 2 个亚地区都在我国的滇东南, 所以滇东南是我国栲属植物种类最集

中的区域。

华东地区分布的 17 种, 多为分布范围较广的种, 如 *C. fissa*、*C. tibetana*、*C. carlesii*、*C. fargesii*、*C. fabri*、*C. eyrei*、*C. fissa* 等。华东地区属亚热带季风性气候, 四季分明; 地带性植被为常绿、落叶阔叶混交林和常绿阔叶林, 主要以壳斗科为建群种; 随着水热条件由北向南变化, 组成种类越向南越丰富, 常绿种类也逐渐增多。华东地区分布的栲属植物最北有耐寒 *C. sclerophylla*, 向南有 *C. eyrei*、*C. jucunda*、*C. fargesii*、*C. tibetana*、*C. fabri*、*C. lamontii* 等 (刘坊勋等, 1995)。华东地区中, 江西西部、湖南东部亚地区分布的栲属植物种类最丰富, 有 14 种, 占华东地区栲属种类的 88.9%, 其它 3 个亚地区都不超过 10 种。

表 3 栲属在中国的分布

Table 3 The distribution of *Castanopsis* in China

分布 Distribution	种数 Species	分布 Distribution	种数 Species
1. 东亚植物区	52	贵州、广西交界亚地区	14
(1) 中国 - 日本植物亚区	40	红水河亚地区	13
华东地区	17	云南东南石灰岩亚地	26
浙江南部山地亚地区	10	(2) 中国 - 喜马拉雅植物亚区	29
江西西部、湖南东部亚地区	14	云南高原地区	27
淮河平原亚地区	8	云南中部高原亚地区	4
江汉平原亚地区	6	云南东南山地亚地区	25
华中地区	19	云南西南山地亚地区	12
四川、湖北、湖南交界亚地区	18	横断山脉地区	9
四川红岩盆地亚地区	4	三江峡谷亚地区	8
贵州高原亚地区	8	横断山南部亚地区	4
秦岭 - 巴山亚地区	3	东喜马拉雅地区 (西藏墨脱县)	11
华南地区	24	2. 古热带植物区	35
广东、广西山地亚地区	20	(1) 马来西亚植物亚区	35
福建南部山地亚地区	10	台湾地区	7
广西北部山地亚地区	9	南海地区	13
广东山地平原亚地区	17	北部湾地区	21
滇、黔、桂地区	29	滇缅泰地区	12

1. 数据来源: 陈焕镛和黄成就, 1998; Huang and Bruce, 1999; 云南植物研究所, 1979; 中国科学院华南植物研究所, 1965; 《湖南植物志》编辑委员会, 2000; 傅书遐, 1998; 《浙江植物志》编辑委员会, 1986; 《贵州植物志》编辑委员会, 1982; 江苏省植物研究所, 1982; 《安徽植物志》协作组, 1986; 邓德山, 2002; 税玉民主编, 2003; 彭华, 1997; 孙航和周浙昆, 2002; 阎丽春, 1999; 徐永椿和任宪威, 1983; 2. 区系划分按照 Wu and Wu, 1996

华中地区受华南地区 (24 种) 和滇黔桂地区 (29 种) 影响, 栲属植物种类比华东地区要丰富些, 有 19 种, 主要有 *C. carlesii* 及其变种 *var. spinulosa*、*C. eyrei*、*C. fargesii* 和 *C. tibetana*, 上述亦为江南广布种, 但在我国西南地区少见 (祁承经等, 1995); 华中地区中, 四川、湖北、湖南交界亚地区分布的栲属植物达 18 种, 占该地区栲属植物种类总数的 94.6%, 其它 3 个亚地区都不超过 10 种。

华南地区是中国 - 日本植物区的核心部分, 呈亚热带向热带过渡的特色, 并深受印度 - 马来西亚的影响 (吴征镒, 1979); 这一地区分布的栲属植物种类有 24 种, 占全国栲属植物种类的 40.1%。华南地区境内少有高山, 栲属植物一般都分布于海拔 1 000 m 以下的低山或中山常绿阔叶林中, 如 *C. fargesii*, *C. fabri* 等。华南地区中, 广东、广西山地亚地区和广东山地平原亚区分布的栲属植物分别有 20 种和 17 种, 分别占华

南地区栲属植物种类的 83.3% 和 70.8%。福建南部山地亚地区和广西北部山地亚地区分别只有 10 种和 9 种。

滇黔桂地区是古老而复杂的植物区，一些中国 - 日本分布的种类，如 *C. tibetana*、*C. chunii*、*C. sclerophylla* 以此为其分布的西界，而中国 - 喜马拉雅成分如 *C. echinocarpa* 以此为其分布的东界。滇黔桂地区处于东西南北植物区系交替的地理位置，替代现象很多（可能是亲缘种的地理替代，或生态上的地理替代），纬向替代：南亚热带季风长绿阔叶林有 *C. tonkinensis*，*C. chinensis*，中亚热带季风常绿阔叶林有 *C. lamontii*，*C. kweichowensis*。经向替代：滇黔桂地区境内无高山，超过 1 000 m 以上的中山也只少数几座，大部分为 500 m 以下的山地、低丘或喀斯特峰林、峰丛、植被垂直带谱与西南高山相比相对简单，但植被类型的垂直交替仍然存在，基带植被季风长绿阔叶林建群种有 *C. chinensis*，*C. tonkinensis* 等，海拔 1 000 m 以上的山地常绿阔叶林，建群种以 *C. eyrei*、*C. carlesii* 为主，到了滇东南 1 500 m 以上则为 *C. ceratacantha* 和 *C. calathiformis*（方瑞征等，1995）。云南东南石灰岩亚地区位于云南高原边缘，是滇黔桂地区中面积最小的亚地区，温暖湿润的季风性气候，有利于它的发展，气候和地史的复杂性造就了该亚地区成为一个特有现象中心和物种多样化中心。本亚地区分布的栲属植物多达 26 种，特有种有西畴栲 *C. xichouensis*、大叶栲 *C. megaphylla*、红毛栲 *C. rufotomentosa*。特有种在红水河亚地区有 *C. damingshanensis*，贵州、广西交界亚地区有 *C. kweichowensis*。

中国 - 日本植物亚区中的 4 个地区中，滇黔桂地区有 5 个特有种，华东、华中、华南地区都没有特有种。滇黔桂地区和中南半岛栲属植物共有种有 16 个，和北部湾地区有 10 个共有种。

中国 - 喜马拉雅植物亚区共有栲属植物 29 种，以云南高原地区最为丰富（27 种），该地区的栲属植物在云南东南山地亚地区尤为集中（25 种），这里分布的特有种有 *C. densispinosa*、*C. globigemmata*、*C. tessellata*。云南高原地区中，云南中部高原亚地区分布的栲属植物种类只有 4 种，在中国植物区系分区的亚地区水平的栲属分布种类也是最少的。横断山脉地区分布的栲属植

物只有 9 种，东喜马拉雅地区分布有栲属植物 11 种，全部分布在西藏墨脱县。东喜马拉雅地区栲属植物和云南高原地区共有种有 9 个。

滇缅泰地区与缅甸、泰国北部、老挝北部的热带植物区系相一致，这一分布区的栲属种类有 12 种，多属于热带成分，滇缅泰地区和中南半岛的栲属植物有 9 个共有种，占滇缅泰地区栲属植物种类的 75%。北部湾地区（21 种）和滇黔桂地区（29 种）在地理上近邻，没有天然的阻隔屏障，两地区均有大面积近似的石灰岩生境，有利于两地区间植物区系成分交流，两地区栲属植物共有种 11 种。但是北部湾地区区系成分属热带北缘性质，具有很强的热带亚热带过渡性质。滇黔桂植物区系是亚热带性质的，具有热带区系向温带区系的过渡性。地带性因素造成的差别造成两地区栲属植物有较大差别，北部湾地区面积上也只有滇黔桂地区的一半，所以无论是种的数量还是特有化现象都要逊色。本地区特有种有龙州栲 *C. longzhouica*。北部湾地区的区系成分与南海地区（包括海南岛和广东沿海诸岛）密切亲缘，两地区栲属植物共有种有 8 个。北部湾地区与台湾地区及滇缅泰地区联系相对较弱，共有种分别只有 4 个和 2 个。

台湾地区与大陆地理隔离的历史不长，而且由于第四纪冰期时海水面的降低，台湾与大陆多次直接连接，产生了植物区系的交流（应俊生和徐国土，2002），这必然不利于台湾自身特有种的发展。台湾地区分布的 7 种栲属植物在大陆都有分布，在华东地区除 *C. indica* 没有分布外，台湾地区有 6 个种与华东地区共有，这明显反映了台湾地区与大陆在植物区系上的渊源关系。

南海地区包括海南岛和广东沿海诸岛，栲属植物有 13 种。在地史上南海地区曾与华南地区相连（吴德邻等，1996），共同的古地质史使两地的植物区系发生必然的联系，两地栲属植物共有种 8 个，占南海诸岛总数的 61.5%。直至第四纪由于琼州海峡的下陷及海水上升，海南及广东沿海岛屿才与大陆分离，促进了海南植物区系的特有化发展。海南岛分布有 4 个特有种：乐东栲 *C. ledongensis*、海南栲 *C. hainanensis*、尖峰岭栲 *C. jianfenglingensis*、文昌栲 *C. wenchangensis*。



### 3 地史分布

壳斗科最早的可信的大化石记录是在美国南部乔治亚州中部发现的白垩纪晚期的花、果实化石 (Herendeen 等, 1995; Sims 等, 1998), 在北半球第三纪更是有丰富的化石记录 (Daghlian and Crepet, 1983; Crepet and Nixon, 1989 a, b; Kvacek and Walther, 1989)。化石证据表明壳斗科中的栗亚科 (Castaneoideae) 起源于白垩纪晚期或第三纪早期古新世 (Crepet and Nixon, 1989b)。栗亚科栲属最早、最可信赖的大化石证据是欧洲始新世 *Castanopsis salinarum* 和 *Castanopsis pyramidalata* 的果化石以及化石属 *Castanoxylon* Navael 的大化石材料 (Kvacek and Walther, 1989)。北美最早的栲属大化石是美国俄勒冈州始新世中期 *Castanopsis crepetii* 的果化石 (Manchester, 1994), 发现于美国田纳西州 (该区气候古新世为亚热带)

的始新世的 *Castanopsoidea Columbia* 的雌性花序和花粉化石是栲属近缘的化石种 (Crepet and Nixon, 1989a)。出现于日本始新世地层的叶化石 *Castanopsis tanaii* Hzioka et Takahasi 是东亚栲属植物最早的化石 (Hzioka and Takahasi, 1970)。化石证据表明栲属的起源不于古新世。

栲属在今天集中分布于东亚和东南亚, 而化石证据 (表 4) 表明, 栲属的地理分布在过去比今天广得多, 第三纪温暖潮湿的气候使其生长范围能够比今天大得多。栲属始新世至中新世曾在北美、欧洲和亚洲广泛分布, 但是上新世时期在北美、欧洲和亚洲大多地方消失。在始新世早期, 北极为寒温带, 美国和欧亚为亚热带, 栲属在欧洲和北美都曾广泛分布, 在亚洲则有着比今天大得多的范围 (图 2), 更新世冰期使它们退缩到低纬度, 而且由于气候变得干旱不利于栲属的生存。

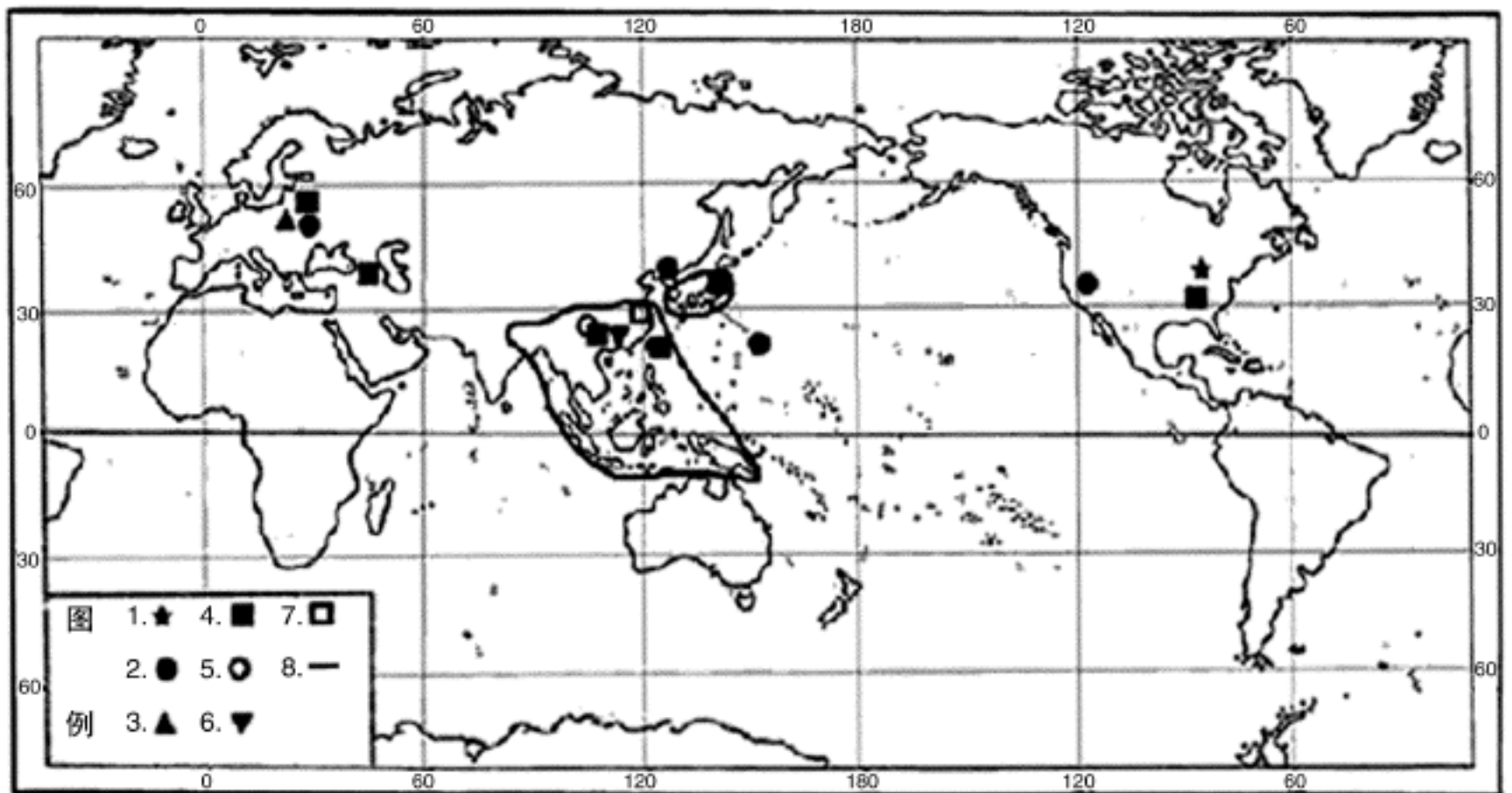


图 2 栲属 (或其近缘种) 的地史分布: 1. 古新世 - 始新世 (实际为栲属一近缘种化石分布点); 2. 始新世; 3. 始世 - 渐新世; 4. 中新世; 5. 上新世; 6. 更新世; 7. 全新世; 8. 现代分布

Fig. 2 Distribution of the fossils of *Castanopsis* (or its close relative species)

在始新世以前没有可信的大化石, 但是类似于栲属的早至晚白垩纪的花粉已有报道 (Rouse 等, 1971; Song 等, 2005)。但是从微化石记录来看, 栲属、石栎属、栗属 3 个属的花粉是不易区分的, 统称栗类三沟粉 (*Castaneoid Tricolpollenites* type)。因此, 这些花粉的出现并不意味着栲

属的发生。从化石记录来看能证明为栲属最早的化石在始新世, 但类似栲属的化石形态属则在古新世已有发现, 古栗叶属 (*Dryophyllum*) 是一个化石形态属, 是壳斗科古老的、已经绝灭的化石植物类群, 曾被俄罗斯古植物学家 Iljinskaja (1980) 解释为栲属、石栎属甚至三棱栎属的祖

先类群，在始新世中、晚期，古栗叶属植物曾是北美、欧亚大陆西部森林中十分重要的组成部分。古栗叶属被认为是栗亚科（包括栗属、栲属和石栎属）的代表，模式种 *Castaneophyllum tennesse* 产于美国田纳西州古新世，所以栲属出

现的时间不早于古新世，我国古栗叶属最早见于抚顺始新世，在中新世及上新世台湾、云南、四川都有栲属化石的报道（周浙昆，2000 a, b, c；陶君容和陈明洪，1983；祁承经等，1995；Chaney and Chuang, 1968；Tao and Du, 1982）。

表 4 世界栲属（或其近缘种）化石的地史分布（孢粉化石仅供参考）

Table 4 Distribution of the fossils of *Castanopsis* (or its close relative species) in the world (pollen fossils for reference only)

名称 Name	化石类型 Fossil types	现代归类 Modern types	地质年代 Geological time	产地 Location	文献 References
<i>C. crepetii</i>	果	<i>Castanopsis</i>	始新世中期	美国克罗拉多、俄勒冈州	Manchester, 1994
<i>Castanopsis</i> sp .	叶	<i>Castanopsis</i>	始新世	美国华盛顿州	Wolfe, 1968
<i>C. salinarum</i> , <i>C. pyramidata</i>	果	<i>Castanopsis</i>	始新世	欧洲德国	Kvacek and Walther, 1989
<i>C. tanaii</i> Hzioka et Takahasi	叶	<i>Castanopsis</i>	始新世	日本本州	Hzioka and Takahasi, 1970
<i>Castanopsis</i> sp .	叶	<i>Castanopsis</i>	始新世-渐新世	欧洲	Mai, 1989
<i>Castanopsis</i> sp ., <i>C. timensis</i> (Palib .) Iljinskaja	叶	<i>Castanopsis</i>	始新世-渐新世	俄罗斯, Tim	Sergei VV, 1999
<i>Castanopsis</i> sp .	叶	<i>Castanopsis</i>	中新世	亚洲格鲁吉亚	Takhtajan, 1982
<i>Castanopsis</i> sp .	叶	<i>Castanopsis</i>	中新世	日本本州北部	Tanai, 1972
<i>C. miocuspadata</i> Matsuo	叶	<i>Castanopsis</i>	中新世	中国台湾	Chaney and Chuang, 1968
<i>C. indica</i> A . DC .	叶	<i>Castanopsis</i>	中新世	中国云南腾冲	陶君容和陈明洪, 1983
<i>C. miocuspadata</i>	叶	<i>Castanopsis</i>	中新世	中国云南开远	周浙昆, 2000a
<i>C. ceretacantha</i> Rehd . et Wils	叶	<i>Castanopsis</i>	中新世晚期	中国云南: 腾冲, 临沧	Tao and Du, 1982
<i>C. predelavayi</i> Zhou	叶	<i>Castanopsis</i>	上新世	中国四川米易	周浙昆, 2000b
<i>C. anningensis</i> Guo	叶	<i>Castanopsis</i>	上新世	中国四川德昌、米易	郭双兴, 1978; 周浙昆, 2000c
<i>C. anningensis</i>	叶	<i>Castanopsis</i>	上新世	中国四川西昌	祁承经等, 1995
<i>C. fissa</i> (Champ . et Benth) Rehd. et Wils, <i>Castanopsis</i> sp .	叶	<i>Castanopsis</i>	更新世早期	中国广西田阳县	刘裕生, 1993
<i>C. sclerophylla</i> Schott .	叶	<i>Castanopsis</i>	全新世中期	中国长江三角洲地区 句容宝华山	孔昭宸等, 1991
Castaniophyllum fushense (Chen et Wang) Zhou	叶	Castaneoideae	始新世	中国辽宁抚顺	周浙昆, 2000c
Castanopsoidea columbiana Crepet & Nixon	雌性、花序、 花粉	Castaneoideae	古新世-始新世	美国田纳西州	Crepet and Nixon, 1989a
Castanophyllum	叶	Castaneoideae	早中新世	美国田纳西州、肯塔基州	Jones and Dilcher, 1988
Cupuliferoipollenites Potonié 1951 ex 1960	孢粉	Castaneoideae	晚白垩纪	中国松辽盆地	Gao 等, 1999; Song 等, 2005
Cupuliferoipollenites Potonié 1951 ex 1960	孢粉	Castaneoideae	晚白垩纪	美国, 加拿大, 欧洲	Muller, 1981; Song 等, 2005
Castaneoideae sp .	孢粉	Castaneoideae	晚白垩纪	加拿大哥伦比亚	Rous 等, 1971

#### 4 栲属的起源地

研究表明，石栎属、栲属、栗属起源于一个共同的祖先，栲属和栗属近缘（李建强，1996；Manos 等，2001），其二歧聚伞花序壳斗演化方向为：每个壳斗内有 3 朵雌花，4 苞片 1 朵花，2 苞片 1 朵花，无苞片（2 苞片愈合）。另外，分支刺演化为短刺、疣状突起。栲属植物壳斗类型分为 3 种类型：1. 栲属植物最原始类型每个壳斗内有 3 朵雌花，4 苞片，成熟果实壳斗内含有 3 枚（稀可更多）果实，如马来西亚分布的 *C. inermis*、*C. foxworthyi*、中国的 *C. kweichowensis*。2. 只有 1 个果实，但是仍保留 4 苞片，还没有演

化为只有 2 苞片。例如 *C. kawakamii* Hayata、*C. longispina* 等，中国大多数栲属植物都属于此种类型。3. 另一类群每个壳斗内仅含 1 枚果实，有 2 枚苞片。例如 *Castanopsis fissa*-group 的 6 个种壳斗外壁的苞片鳞片状，或大部分退化，仅基部横向连生成圆环状肋纹，果实 1 枚（偶尔 3 枚，但是其中 2 个很小）。中南半岛分布的 *C. lanceifolia*，*C. piriformis* 壳斗内只有一枚果实，外壁无刺、成熟壳斗 2 苞片已经愈合。*C. lanceifolia* 被 Camus (1929) 放在栲属的 Sect. *Pseudopasania* 一组里。*C. piriformis* 壳斗和果实紧密结合，Camus 划分的 Sect. *Callaeocarpus*（含 *C. piriformis*）



都有这个特征。栲属大致可以分为两大类，原始的类群每个壳斗内含有 3 枚（稀可更多）果实，该群植物主要分布在苏门答腊岛、加里曼丹岛和马来半岛（14 种），中南半岛（10 种）和中国（10 种）；另一类群每个壳斗内仅含 1 枚果实，另外 2 个败育（李建强，1996）。

从栲属的现代分布来看，亚洲东南部（印度支那和马来西亚）是栲属分布的多样化中心，这里集中了栲属的原始类群（Soepadmo, 1972）。Manos and Standord (2001) 通过分子生物学的研究也认为，壳斗科起源于东亚及东南亚地区。但是另有观点根据北美有最早的壳斗科化石以及丰富

的壳斗科化石记录，认为北美是壳斗科的起源地（Manchester and Crane, 1983; Manchester, 1999）。由于关键地区（东亚和东南亚地区）的化石证据不足，虽有这些地区古植物研究较为薄弱的原因，也不能排除这些地区确实没有栲属的化石。所有的壳斗科化石都发现于北半球，它们的现代分布也主要在北半球，可以确定壳斗科及栲属起源于北半球，但是更具体的栲属的起源地点不能确定。始新世时期栲属在欧洲和北美都有分布（Kvacek and Walther, 1989; Manchester, 1994），这时古北大陆内的区系交流和可以通过大西洋陆桥来完成（Tiffney, 1985; Davis 等, 2002）。

附录 1 栲属在世界的分布（129 种）

Appendix 1 Distribution of *Castanopsis* in the world (129 species)

拉丁学名	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	海拔 (m)
<i>C. acuminatissima</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	300 - 2500
<i>C. amabilis</i>	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	300 - 900
<i>C. annamensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	—
<i>C. argentea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	50 - 1400
<i>C. argyrophylla</i>	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	1000 - 1500
<i>C. arietina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	700
<i>C. armata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	—
<i>C. birmanica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	—
<i>C. boisii</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-	1000 - 1500
<i>C. borneensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	250
<i>C. brevispinula</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	—
<i>C. buruana</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	1000
<i>C. calathiformis</i>	-	-	+	+	+	-	+	-	-	+	-	-	+	-	+	-	700 - 2200
<i>C. cambodiana</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	—
<i>C. carlesii</i>	+	+	+	+	-	-	-	+	+	+	-	-	+	-	-	-	1700
<i>C. castanicarpa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	—
<i>C. catappifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	100 - 170
<i>C. ceratacantha</i>	+	-	+	+	+	+	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	1500 - 2500
<i>C. cerebrina</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	200 - 700
<i>C. chapaensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	—
<i>C. chevalieri</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	1400 - 1500
<i>C. chinensis</i>	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	1500
<i>C. choboensis</i>	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	1000
<i>C. chunii</i>	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1000 - 2000
<i>C. clarkei</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	+	-	-	-	500 - 800
<i>C. clemensii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	750 - 1800
<i>C. concinna</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	500
<i>C. costata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	1500
<i>C. crassifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	1000 - 1300
<i>C. curtisii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	300
<i>C. cuspidata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	—
<i>C. damingshanensis</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1100 - 1400
<i>C. delavayi</i>	+	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1500 - 2800
<i>C. densinervia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	1700
<i>C. densispinosa</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1700
<i>C. diversifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	—
<i>C. dongchoensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	—
<i>C. echinocarpa</i>	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	+	+	+	-	+	-	500 - 2300
<i>C. echinophora</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	—
<i>C. endertii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	450
<i>C. evansii</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	—

## 续附录 1

拉丁学名	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	海拔 (m)
<i>C. eyrei</i>	+	+	+	+	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	300 - 1700
<i>C. fabri</i>	+	+	+	-	+	-	-	+	+	+	-	-	+	-	-	-	100 - 2000
<i>C. fargesii</i>	+	+	+	+	+	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	200 - 2100
<i>C. ferox</i>	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	+	+	+	-	+	-	700 - 2000
<i>C. fissa</i>	+	+	+	+	+	-	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-	1600
<i>C. fleuryi</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	600 - 2400
<i>C. fordii</i>	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1200
<i>C. foxworthyi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	2400
<i>C. fulva</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	200
<i>C. gamblei</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	—
<i>C. globigemmata</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1400
<i>C. griffithii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	—
<i>C. guinieri</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	—
<i>C. hainanensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	400
<i>C. harmandii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	800 - 900
<i>C. hupehensis</i>	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	600 - 1000
<i>C. hypophoenicea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	650
<i>C. hystrix</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	-	-	-	1600
<i>C. indica</i>	-	-	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-	1500
<i>C. inermis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	600
<i>C. javanica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	1650
<i>C. jianfenglingensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	500 - 800
<i>C. johorensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	500
<i>C. jucunda</i>	+	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	1500
<i>C. kawakamii</i>	-	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	1000
<i>C. kweichowensis</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	400 - 800
<i>C. lamontii</i>	+	+	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	500 - 2500
<i>C. lanceifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	—
<i>C. ledongensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	800
<i>C. lecomtei</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	—
<i>C. longipes</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	—
<i>C. longipetiolata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	—
<i>C. longispina</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+	-	+	-	800 - 900
<i>C. longzhouica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	400 - 600
<i>C. lucida</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	500
<i>C. malaccensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	300
<i>C. megacarpa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	1350
<i>C. megaphylla</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1100 - 1500
<i>C. mekongensis</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	600 - 2000
<i>C. microphylla</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	1600
<i>C. motleyana</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	00
<i>C. namdinhensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	—
<i>C. nephelioides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	60 - 1200
<i>C. nhatrangensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	—
<i>C. nigrescens</i>	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	200 - 1000
<i>C. ninhhoensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	1500
<i>C. oblonga</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	2000
<i>C. oligoneura</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	300
<i>C. orthacantha</i>	-	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	1500 - 3200
<i>C. ouonbiensis</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	1100 - 1600
<i>C. oviformis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	—
<i>C. paucispina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	700 - 1100
<i>C. pedunculata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	300
<i>C. philipensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	400 - 1800
<i>C. phuthoensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	—
<i>C. pierrei</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	300 - 700
<i>C. piriformis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	1500 - 2500
<i>C. platyacantha</i>	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	—
<i>C. poilanei</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	—

## 续附录 1

拉丁学名	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	海拔 (m)
<i>C. psilophylla</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	1000
<i>C. purpurea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	—
<i>C. purpurella</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	—
<i>C. remotidenticulata</i>	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	1000 - 2200
<i>C. rhamnifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	0 - 1500
<i>C. rockii</i>	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-	2100
<i>C. rufotomentosa</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1300
<i>C. schefferiana</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	1000
<i>C. sclerophylla</i>	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	200 - 1000
<i>C. scortechinii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	1000 - 1200
<i>C. siamensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	—
<i>C. sieboldii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	—
<i>C. subuliformis</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	700 - 900
<i>C. symmetricupulata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	—
<i>C. tcheponensis</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	900 - 1400
<i>C. tessellata</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	500
<i>C. tibetana</i>	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1500
<i>C. tonkinensis</i>	-	-	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	2000
<i>C. torulosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	1700
<i>C. touranensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	—
<i>C. tranninhensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	—
<i>C. tribuloides</i>	-	+	-	+	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	1300
<i>C. tungurru</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	1500
<i>C. uraiana</i>	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	400 - 1500
<i>C. wallichii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	300 - 400
<i>C. wattii</i>	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	+	+	+	-	+	-	900 - 1700
<i>C. wenchangensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	—
<i>C. wilsonii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	800 - 1500
<i>C. xichouensis</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1400 - 1700

“+”：有分布，“-”：无分布，“—”：海拔未确定，A-K：国内分布，L-P：国外分布，A：华中地区，B：华东地区，C：华南地区，D：滇、黔、桂地区，E：云南高原地区，F：横断山脉地区，G：东喜马拉雅地区（西藏墨脱），H：台湾地区，I：南海地区，J：北部湾地区，K：滇缅泰地区，L：东喜马拉雅地区，M：中南半岛，N：马来西亚，O：印度地区（阿萨姆），P：日本 - 朝鲜地区

## [参 考 文 献]

- 云南植物研究所，1979. 云南植物志（第2卷）[M]. 北京：科学出版社，246—272
- 中国科学院华南植物研究所，1965. 海南植物志（第2卷）[M]. 北京：科学出版社，42—346
- 邓德山，2002. 广西大瑶山种子植物区系的研究（学位论文）[D]. 昆明：中国科学院昆明植物研究所
- 孔昭宸，杜乃秋，张义君等，1991. 句容宝华山山龙眼化石植物群的发现及其在气候学和植物学上的意义 [C]. 第四纪研究，(4): 326—334
- 刘大昌，1986. 云南栲属植物的分类及其地理分布（学位论文）[D]. 昆明：西南林学院
- 《安徽植物志》协作组，1986. 安徽植物志（第2卷）[M]. 北京：中国展望出版社，60—65
- 江苏省植物研究所，1982. 江苏植物志（上册）[M]. 南京：江苏科学技术出版社，38—42
- 孙航，周浙昆，2002. 雅鲁藏布江大峡湾河谷地区种子植物 [M]. 昆明：云南科技出版社，159—166
- 陈焕镛，黄成就，1998. 中国植物志（第22卷）[M]. 北京：科学出版社，19—79
- 周浙昆，2000a. 云南开远小龙潭中新世植物 [A]. 见：陶君容主编，中国晚白垩世至新生代植物区系发展演变 [M]. 北京：科学出版社，64—72
- 周浙昆，2000b. 四川米易第三纪植物区系 [A]. 见：陶君容主编，中国晚白垩世至新生代植物区系发展演变 [M]. 北京：科学出版社，40—49
- 周浙昆，2000c. 中国壳斗科的地质历史及其系统学和植物地理学意义 [A]. 见：陶君容主编，中国晚白垩世至新生代植物区系发展演变 [M]. 北京：科学出版社，78—92
- 《贵州植物志》编辑委员会，1982. 贵州植物志（第1卷）[M]. 贵阳：贵州人民出版社，85—92
- 徐永椿，任宪威，1983. 云南壳斗科的分类与分布 [R]. 西南林学院中国植物学会五十周年论文集
- 浙江植物志编辑委员会，1986. 浙江植物志（第2卷）[M]. 杭州：浙江科技出版社，47—52
- 阎丽春，1999. 桂西那坡县种子植物区系初步研究（学位论文）[D]. 北京：中国科学院植物研究所
- 陶君容，陈明洪，1983. 横断山南部 - 云南临沧地区新生代植物群 [A]. 见：横断山考察专集（一）[C]. 昆明：云南人

- 民出版社, 74—95
- 黄观程译, 1988. 塔赫他间, 1978. 世界植物区系区划 [M]. 北京: 科学出版社
- 《湖南植物志》编辑委员会, 2000. 湖南植物志 (第2卷) [M]. 湖南科技出版社, 141—156
- 彭华, 1997. 滇中南无量山种子植物 [M]. 昆明: 云南科技出版社, 77—78
- 傅书遐, 1998. 湖北植物志 (第1卷) [M]. 武汉: 湖北科技出版社, 104—107
- 税玉民主编, 2003. 滇东南红河地区种子植物 [M]. 昆明: 云南科技出版社, 210—212
- Camus A, 1929. Encyclopédie économique de Sylviculture. Vol. 3. Les Chataigniers. Monographie des Castanea et Castanopsis [M]. Paris: Académie des Sciences
- Candolle A de, 1868. Cupuliferae [A]. In: Prodromus Systematics Naturalis Regni Vegetabilis [M]. Victoris Masson & Fili Paris. Part 16 (2): 1—123
- Cannon CH, Manos PS, 2003. Phylogeography of the southeast Asia stone oaks (*Lithocarpus*) [J]. *J Biogeography*, 30: 211—226
- Chaney RW, Chuang CC, 1968. An oak-laurel forest in the Miocene of Taiwan [J]. *Proc Geol Soc China*, 11: 3—18
- Crepet WL, 1989. History and implications of the early North American fossil record of Fagaceae [A]. In PR Crane, S Blackmore, eds. Evolution Systematics and Fossil History of the Hamamelidae. Vol. 2. "Higher" Hamamelidae [M]. Oxford: Clarendon Press, 45—66
- Crepet WL, Nixon KC, 1989a. Earliest Megafossil evidence of Fagaceae: phylogenetic and biogeographic implications [J]. *Amer J Bot*, 76 (6): 842—855
- Crepet WL, Nixon KC, 1989b. Extinct transitional Fagaceae from the Oligocene and their phylogenetic implications [J]. *Amer J Bot*, 76: 1493—1505
- Daghlian CP, Crepet WL, 1983. Oak catkins, leaves and fruits from the Oligocene Catahoula Formation and their evolutionary significance [J]. *Amer J Bot*, 70: 639—649
- Davis CC, Bell CD, Mathews S, et al, 2002. Laurasian migration explains Gondwanan disjuncts: Evidence from Malpighiaceae [J]. *PNAS*, 99: 6833—6837
- Elias TS, 1971. The genera of Fagaceae in the southeastern United States [J]. *J Arnold Arbor*, 52: 159—19
- Fang RZ (方瑞征), Bai PY (白佩瑜), Huang GB (黄广宾), et al, 1995. A floristic study of the seed plants from tropics and subtropics of Dian-Qian-Gui [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 增刊 VII: 111—150
- Forman LL, 1966. Generic delimitation in the Castaneoedeae [J]. *Kew Bull*, 18: 421—426
- Gao R, Zhao C, Qiao X, et al, 1999. Cretaceous oil strata palynology from Songliao Basin [M]. Beijing: Geological Publishing House
- Govaerts, Fordin, 1998. World Checklist and Bibliography of Fagales (Betulaceae, Corylaceae, Fagaceae and Ticodernaceae) [M]. Kew: Royal Botanic Garden, 119—138
- Guo SX (郭双兴), 1978. Pliocene flora of Western Sichuan [J]. *Acta Palaeontol Sin* (古生物学报), 18 (6): 547—560
- Herendeen PS, Crane PR, Drinnan AN, 1995. Fagaceous flowers, fruits, and cupules from the Campanian (late Cretaceous) of central Georgia, USA [J]. *Int J Plant Sci*, 156: 93—116
- Hjelmqvist H, 1948. Studies on the floral morphology and phylogeny of the Amentiferae [J]. *Bot Not, Suppl*. 2: 1—171
- Huang CJ, Bruce B, 1999. Fagaceae. in Flora of China (vol 4) [M]. Beijing: Science Press, 315—333
- Hutchinson J, 1967. The Genera of Flowering Plants [M]. Vol. 2. Oxford: Clarendon Press,
- Hzioka H, Takahasi E, 1970. The Eocene flora of the Ube coal-field southwest Honshu, Japan [J]. *J Min Coll Akita Univ Ser A*, 9 (5): 1—88
- Ilijinskaja IA, 1980. K sistematike iskopaemych Fagaceae USSR (ustanovlennych po lstatkam list' ev i cvetkov i otpecatkam Plodov) [A]. In: Zilin SG (ed.), Sistematika i Evoljucija Vyssich Rastenij [M]. Leningra: Nauka, 20—29
- Jones JH, Dilcher DL, 1988. A study of the "Drophyllum" leaf forms from the Paleogene of southeastern North America [J]. *Paleontographica Abt B*, 208: 53—80
- Kvacek Z, Walther H, 1989. Paleobotanical studies in Fagaceae of the European Tertiary [J]. *Pl Syst Evol*, 162: 213—229
- Li JQ (李建强), 1996. On the phyloeny of the Fagaceae [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 34 (6): 597—609
- Liu FX (刘坊勋), Liu SL (刘守炉), Yang ZB (杨志斌), et al, 1995. A study on the flora of of the seed plants from the region of East China [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 增刊 VII: 93—110
- Liu MS (刘茂松), Hong BG (洪必恭), 1998. The distribution of Fagaceae in China and its relationship with climatic and geographic characters [J]. *Acta Phytocol Sin* (植物生态学报), 22 (1): 41—50
- Liu YS (刘裕生), 1993. Palaeoclimatic analysis on early Pleistocene flora of Changsheling formation, Baise basin, Guangxi [J]. *Acta Palaeontol Sin* (古生物学报), 32 (2): 151—169
- Lozano-CG, Hernández-Comacho J, Henao-S JE, 1979. Hallazgo del género *Trigonobalanus* Forman [J]. *Caldasia*, 12: 517—537
- Mai DH, 1989. Fossile Funde von *Castanopsis* (D. Don) Spach (Fagaceae) und ihre Bedeutung für die europ ischen Lorbeerw lder [J]. *Flora*, 182: 269—286
- Manchester SR, Crane PR, 1983. Attached leaves inflorescences and fruit of *Fagopsis* an extinct genus of Fagaceous affinity from the Oligocene Florissant flora of Colorado, USA [J]. *Amer J Bot*, 70: 1147—1164
- Manchester SR, 1994. Fruits and seeds of the middle Eocene Nuts Beds Flora, Clorna formation, Oregon [J]. *Palaenotographica Americana*, 58: 46—47
- Manchester SR, 1999. Biogeographical relationships of North American Tertiary floras [J]. *Ann Missouri Bot Gard*, 86: 472—522

- Manos PS, Stanford AM, 2001 . The historical biogeography of Fagaceae: Tracking the Tertiary history of temperate and subtropical forests of the Northern hemisphere [J] . *Int J Plant Sci*, 162: 77—93
- Manos PS, Zhou ZK, Cannon CH, 2001 . Systematics of Fagaceae: Phylogenetic Tests of Reproductive Trait Evolution [J] . *Int J Plant Sci*, 162 (6): 1361—1379
- Melchior H, 1964 . Reihe Fagales [A] . In A . Engler, Syllabus der Pflanzenfamilien [M] . 12th edition, Vol . 2 . Berlin, 44—51
- Muller J, 1981 . Fossil pollen records of extant angiosperm [J] . *Bot Rev*, 47: 1—145
- Nixon KC, 1997 . Fagaceae [A] . In: Flora of North America Editorial Committee, eds . Flora of North America North of Mexico [M] . New York: Oxford University Press, Vol . 3: 436—437
- Qi CJ (祁承经), Yu XL (喻勋林), Xiao YT (肖育堂), *et al*, 1995 . A study on the flora of the seed plants from the floristic region of Central China [J] . *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 增刊 VII: 55—92
- Rouse GE, Hopkins WS, Piel KM, 1971 . Palynology of some late Cretaceous and early Tertiary deposits in British Columbia and adjacent Alberta [J] . *Geol Soc Am Spec Pap*, 127: 213—246
- Schwarz O, 1936 . Entwurf zu einen natürlichen System der Cupuliferen und der Gattung *Quercus* L . Notizbl [J] . *Bot Gart Berlin-Dahlem*, 8: 1—22
- Sergei VV, 1999 . The Eocene and early Oligocene of the Russian plain and their relation to the palaeofloras of central Europe [J] . *Acta Palaeobot Supple*, 2: 429—445
- Sims HJ, Herendeen PS, Crane PR, 1998 . New genus of fossil Fagaceae from the Santonian (late Cretaceous) of central Georgia, U . S . A [J] . *Int J Plant Sci*, 159 (2): 391—404
- Soepadmo E, 1972 . Fagaceae [A] . In: Flora Malesiana [M] . Ser . 1, vol . 7, pt . 2: 265—403
- Song ZC, Wang WM, Huang F, 2005 . Fossil pollen records of extant Angiosperms in China [J] . *Bot Rev*, 70 (4): 425—458
- Takhtajan A, 1982 . Magonliophyta of Fossilia USSR 2 Nauka, Leningrad (in Russian) [M] . Leningrad: Nauka
- Tanai T, 1972 . Tertiary history of vegetation in Japan [A] . In: Graham A ed . Floristics and Paleofloristics of Asia and Eastern North America [M] . Amsterdam: Elsevier Publishing Company, 235—255
- Tao JR (陶君容), Du NQ (杜乃秋), 1982 . Neogene flora of Tengchong basin in Western Yunnan, China [J] . *Acta Bot Sin* (植物学报), 15: 120—126
- Tiffney BH, 1985 . The Eocene Atlantic landbridge: its importance in Tertiary and modern phytogeography of the Northern Hemisphere [J] . *J Arnold Arboretum*, 66: 243—273
- Willis JC, 1973 . A Dictionary of Flowering Plants and Ferns, 8th edition [M] . Cambridge: Cambridge University Press
- Wolfe JA, 1968 . Paleogene biostratigraphy of nonmarine rocks in king country, Washington [J] . *US Geol Surv Prof Pap*, 571: 1—33
- Wu DL (吴德邻), Xing FW (邢福武), Ye HG (叶华谷), *et al*, 1996 . Study on the spermatophytic flora of South China Sea islands [J] . *J Trop Subtrop Bot* (热带亚热带植物学报), 4 (1): 1—22
- Wu ZY (吴征镒), 1979 . The regionalization of Chinese flora [J] . *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 1 (1): 1—20
- Wu ZY (吴征镒), 1991 . The areal-types of Chinese genera of seed plants [J] . *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 增刊 IV: 1—139
- Wu ZY, Wu SG, 1996 . A Proposal for a New Floristic Kingdom (Realm) —The E . Asiatic Kingdom, its delineation and characteristics [A] . In Zhang Aoluo, Wu Sugong (eds .), Floristic Characteristics and Diversity of East Asian Plants, Proceeding of the first international Symposium on Floristic Characteristics and Diversity of East Asian Plants [M] . Beijing: China Higher Education Press, 3—42
- Ying JS (应俊生), Xu GS (徐国土), 2002 . An analysis of the flora of seed plants of Taiwan, China: its nature, characteristics, and realations with the flora of the mainland [J] . *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 40 (1): 1—51