

• 综述 •

东亚第三纪孑遗植物的亲缘地理学：现状与趋势

邱英雄* 鹿启祥 张永华 曹亚男

(浙江大学生命科学学院濒危动植物保护生物学教育部重点实验室, 杭州 310058)

摘要: 通过分析比较近年来东亚第三纪孑遗植物的种群遗传学与亲缘地理学的研究结果, 总结了它们的谱系地理格局式样, 分析了其形成的共同地史或气候成因, 并对未来的研究提出了展望。东亚孑遗植物的谱系地理式样主要表现为以下4个方面: (1)中新世中期至晚期的气候变冷变干驱使孑遗植物发生了近期的物种形成, 而上新世末以及更新世的气候变化则促进了它们的种内谱系分化、遗传多样性形成以及种群的收缩与扩张, 种群的收缩与扩张导致部分类群形成地理谱系“缝合带”。(2)由于不同的植物类群具有不同的生态位需求以及生物学特点, 更新世冰期暴露的东海陆桥对中国–日本间断分布的孑遗植物具有不同的“过滤”与“廊道”效应, 从而导致其呈现不同的遗传隔离式样。(3)上新世末青藏高原的快速隆升以及上新世末/更新世初东亚季风气候的加强可能是多个亚热带地区分布的孑遗植物沿四川盆地附近发生东西谱系分化的根本原因, 也是西北干旱带分布的孑遗植物发生东西谱系分化的驱动因素。(4)自晚中新世以来的全球气候变冷变干驱使部分第三纪孑遗植物在更新世以前就已经从中国大陆或日本本岛迁入台湾, 并发生隔离分化, 形成了新的物种或地理谱系。总之, 历史与当代的地理以及环境共同影响了东亚第三纪孑遗植物的地理分布、遗传多样性、谱系分化以及物种形成。最后, 我们强调了目前由单位点的简单分子钟模型的运用造成的研究不足, 并对未来的研究提出了展望, 即基因组数据和生物地理模型的使用以及群落水平的整合亲缘地理学研究是未来的研究方向。

关键词: 东亚; 第三纪孑遗植物; 亲缘地理学; 冰期避难所; 物种形成; 迁移

Phylogeography of East Asia's Tertiary relict plants: current progress and future prospects

Yingxiong Qiu*, Qixiang Lu, Yonghua Zhang, Yanan Cao

Key Laboratory of Conservation Biology for Endangered Wildlife of the Ministry of Education, College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058

Abstract: In this review, based on recent studies of population genetics and phylogeographics of East Asia's Tertiary relict plants, we have outlined the main phylogeographic patterns and processes. We also summarize common geographic and environmental factors which may contribute to the phylogeographic patterns of East Asia's Tertiary relict plants and present future challenges and research prospects. There are four recurrent phylogeographic scenarios identified by different case studies, including: (1) the global cooling and aridification during the Middle and Late Miocene induced recent speciation, with climate change during the Late Pliocene and Pleistocene accounting for their intra-specific lineage divergence, genetic diversification and demographic expansion/contraction. The latitudinal contraction/expansion can lead to the formation of “suture zone” for some relict plants; (2) the effects of the formation of the glacial East China Sea land bridge, as a “corridor” or “filter”, have to account not only for habitat preferences per se but also for other biological features of different relict plant species; (3) the uplift of the Qinghai-Tibet Plateau (QTP) during the Late Pliocene and the intensification of East Asian monsoon system (EAMS) are the most suggestive factors responsible for the major phylogeographic break between the western and eastern lineages across the Sichuan Basin and northwestern arid regions; and (4) some Tertiary relict plants migrated southward to Taiwan from mainland China or Japan before the Pleistocene under global climatic cooling and aridification since the Late

收稿日期: 2016-10-12; 接受日期: 2016-12-08

基金项目: 国家自然科学基金(31370241, 31570214)和国家自然科学基金国际合作项目(31511140095, 31561143015)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: qyxhero@zju.edu.cn

Miocene, and refugial isolation that occurred between Taiwan and mainland Asia accelerated vicariant lineage diversification and speciation. Overall, both historical and contemporary geography and environment have affected the distribution, genetic diversity, lineage divergence and speciation of East Asia's Tertiary relict plants. Finally, we emphasize notable gaps in our knowledge due to the long-term application of simple molecular clock based on very limited genetic markers, and outline future research prospects for disentangling the evolution and biogeographic history of East Asia's Tertiary relict flora. We present the utilization of genome data and biogeography models and integrative phylogeographic research of multi-taxon communities as possible future directions.

Key words: East Asia; Tertiary relict plants; phylogeography; glacial refugia; speciation; migration

1 前言

北半球早第三纪时期温暖湿润的气候曾经维持了大量中高纬度及环北分布的植物物种(Tiffney, 1985a, b)。大约从渐新世早期(距今约34 Ma)开始, 由于气候变冷, 这些物种逐步向低纬度退缩(Wolfe, 1971), 到了晚第三纪至第四纪期间, 进一步南退到东亚、北美和欧洲西南部这三大冰期避难所区域。这些曾经在第三纪环北极连续分布, 但目前仅分布在上述三个区域的物种被称为第三纪孑遗物种(Tiffney, 1985a; Tiffney & Manchester, 2001; Milne & Abbott, 2002)。这三个地区保留下来的第三纪孑遗植物的物种丰富度差异极大, 以东亚地区最高, 北美次之, 欧亚大陆西南端最低, 反映了这些避难所内物种幸存率和多样化速率的不同(Tiffney, 1985a; Wen et al, 1998; Wen, 1999)。总的来说, 幸存率很大程度上取决于在地质历史时期的全球气候动荡过程中, 物种追踪适宜生境的难易程度。欧洲和北美大陆在冰期时因为被大面积冰川覆盖, 动、植物在向南迁移的过程中, 由于受到高山的阻隔而加速了灭绝(Tiffney, 1985a; Sang et al, 1997)。与欧洲和北美相比, 东亚地区在第四纪冰期仅形成有限的冰川覆盖(Qian, 1999), 加上中国南方地区分布有众多的高山和峡谷, 缓冲了剧烈的气候波动, 为物种原地存留提供了长期稳定的生境。此外, 由于没有阻碍植物向南迁移的地理屏障, 第三纪孑遗植物在该地区的灭绝率较低, 从而使得中国成为许多第三纪植物的避难所, 物种幸存繁衍至今(Axelrod et al, 1996; Qian & Ricklefs, 2000; López-Pujol et al, 2011a)。值得注意的是, 许多古特有物种支系曾广泛分布, 而现在仅局限分布在东亚地区相互隔离的避难所, 尤其在中国的中部和南部地区。化石记录显示一些物种曾在欧洲或北美分布, 但在新近纪气

候条件恶化后发生灭绝(Latham & Ricklefs, 1993; Axelrod et al, 1996; Manchester, 1999; Manchester et al, 2009), 如裸子植物中的单型属或寡型属有: 穗花杉属(*Amentotaxus*)、银杉属(*Cathaya*)、银杏属(*Ginkgo*)、水松属(*Glyptostrobus*)、水杉属(*Metasequoia*)、金钱松属(*Pseudolarix*)、台湾杉属(*Taiwania*)等。被子植物的单型属或寡型属包括: 滇桐属(*Craigia*)、青钱柳属(*Cyclocarya*)、珙桐属(*Davidia*)、双盾木属(*Dipelta*)、马蹄参属(*Diplopanax*)、香果树属(*Emmenopterys*)、杜仲属(单型科) (*Eucommia*)、牛鼻栓属(*Fortunearia*)、青檀属(*Pteroceltis*)、大血藤属(*Sargentodoxa*)、瘦椒树属(*Tapiscia*)、水青树属(*Tetracentron*)和昆栏树属(*Trochodendron*)等(López-Pujol et al, 2011b)。

目前用来解释第三纪孑遗植物的谱系分化与遗传多样性的进化假说主要有3种观点: (1)与以前的气候与地质事件相比, 第四纪气候动荡可能对第三纪孑遗植物的分布与遗传多样性影响很小; (2)更新世冰期与间冰期气候动荡对第三纪孑遗植物具有决定性影响, 因此其谱系分化时间与第四纪的气候动荡一致; (3)第三纪与第四纪的气候与地质事件对第三纪孑遗植物的物种形成与谱系分化均产生了一定影响, 物种形成可能追踪至早第三纪至晚第三纪, 而最近的遗传分化可能发生在第四纪(Zhao et al, 2013; Canestrelli et al, 2014)。解决以上争论的关键是解析第三纪孑遗植物何时发生分化以及它们如何应对第四纪气候动荡。早期, 不同学者利用化石资料、种群生态、群落生态学等方法对多个东亚第三纪孑遗植物如水杉(*Metasequoia glyptostroboides*) (LePage et al, 2005)、银杏(*Ginkgo biloba*) (Uemura, 1997)等孑遗植物的地理分布与进化历史进行了研究, 但这些方法并不能揭示其遗传多样性

与谱系地理格局,更无法阐明谱系分化、种群历史动态、地理扩张的历史过程与形成机制(Qian & Ricklefs, 2001)。此外,由于第三纪孑遗植物具有形态性状保守的特点,即使其经历了最近的分化过程,也很难从形态上进行鉴别(Nagalingum et al, 2011)。而利用种群遗传学与分子亲缘地理学分析方法不仅可以区分以前提出的多种不同的生物地理学假说,而且能够推断物种的进化历史(Avise, 2000),例如:种群扩张事件(Rogers & Harpending, 1992)、单倍型(haplotype)最近共同祖先与种群隔离时间、谱系分化后有效种群大小、分化后种群间的基因流状况等(Hey & Nielsen, 2007; Carstens & Knowles, 2007; Qiu et al, 2009a)。利用生态位模型可以预测物种在不同地质历史时期的潜在分布区(Wiens & Graham, 2005),并已经开始在植物种群遗传学与分子亲缘地理学研究中得到应用(Jakob et al, 2009)。

近年来,有关学者对东亚第三纪孑遗植物的遗传多样性、谱系地理结构、避难所以及迁移路线等进行了一系列研究,本文通过比较分析这些研究结果,总结了东亚第三纪孑遗植物共有的谱系地理式样,并分析其形成的地史与气候因素,将有助于加深对东亚第三纪孑遗植物区系起源与进化的理解。

2 谱系分化的式样、时间与机制

2.1 暖温带落叶林类群的东西谱系分化

银杏是著名的“活化石”植物,北半球分布的银杏及其近缘属的化石记录可以追踪到白垩纪。在北美与欧洲,银杏化石从古新世到上新世均有所发现,在东亚,距今最近的银杏化石是在更新世早期的日本发现的(Manchester et al, 2009)。目前银杏在全世界被广泛栽培,但其自然种群仅分布在中国。Gong 等(2008)利用 AFLP 标记和叶绿体 DNA(cpDNA)序列研究了银杏在中国亚热带和西南地区 13 个种群的遗传变异,发现母系遗传的叶绿体所揭示的银杏种群的遗传分化中等($F_{ST} = 0.35$),与双亲遗传的 AFLP 检测到的种群分化相似($F_{ST} = 0.28$),这可能与人类广泛传播其种子有关。特有 cpDNA 单倍型和 AFLP 等位基因数据均表明银杏可能存在两个山地避难所,即中国西南(三峡山区)和中国亚热带东部地区(西天目山),这与孢粉学证据以及种群生态学研究的结果一致(Harrison et al, 2001; Liu et

al, 2003; Tang et al, 2012)。银杏叶绿体单倍型的系统发育以及 STRUCTURE 分组分析表明,银杏存在与避难所分布一致的东西地理谱系分化式样。

对珙桐(*Davidia involucrata*)的研究同样揭示了主要的谱系隔离贯穿整个四川盆地。化石记录表明,珙桐在古新世、上新世在北美广泛分布,上新世珙桐种群也曾广泛分布于东亚,但第四纪冰期导致其发生了大规模的灭绝(Eyde, 1997; Manchester et al, 2009),仅在中国的西南与中部存留下来(彭玉兰等, 2003)。与银杏相比,珙桐的自然分布范围更小,但其叶绿体基因序列分析揭示的种群分化($F_{ST} = 0.765$)明显高于银杏,表明了其有限的种子传播能力。基于珙桐叶绿体基因序列变异的化石校正分子钟方法显示其东西谱系分化的时间为晚中新世/上新世(4.81 Ma)。

此外, Sakaguchi 等(2012)对五加科的第三纪孑遗树种刺楸(*Kalopanax septemlobus*)进行了亲缘地理学研究。该物种广泛分布于整个中国-日本森林植物亚区(Sino-Japanese Floristic Region),微卫星标记(SSR)与叶绿体序列分析均显示该物种的种群间遗传分化较高(SSR: $G_{ST} = 0.709$; cpDNA: $G_{ST} = 0.697$),其主要的谱系隔离线与中国-日本与中国-喜马拉雅森林植物亚区的隔离线一致, Sakaguchi 等(2012)利用溯祖理论的 IMA 模型方法揭示了刺楸谱系间的分化时间在更新世(0.28–0.74 Ma),表明谱系间的隔离已经经历了多个冰期-间冰期循环。

领春木属(*Euptelea*)为河岸植物群落的北极第三纪孑遗物种,其化石广泛分布于北半球的古新世至渐新世地层,东亚地区的化石记录在中国东南的中新世地层以及日本中部的上新世至更新世地层均有发现。该属为领春木科唯一属,现存两个种为中国的领春木(*E. pleiosperma*)以及日本的多花领春木(*E. polyandra*)。Cao 等(2016)对中国分布的领春木进行研究,发现其主要的谱系分化与中国-日本与中国-喜马拉雅森林植物亚区的隔离线一致(图1),基于化石校正的分子钟方法估算的分化时间在上新世中晚期(3.64 (1.38–6.46) Ma)。考虑到西部谱系受印度洋季风影响(多雨的夏季与秋季),而中东部谱系受太平洋季风影响(较冷的冬季以及温暖湿润的夏季),东西谱系分化极有可能与青藏高原东缘的最后一次快速隆升(1.2–3.6 Ma)以及上新世与更新世时期东亚季风气候的加强有关(An et al, 2001)。

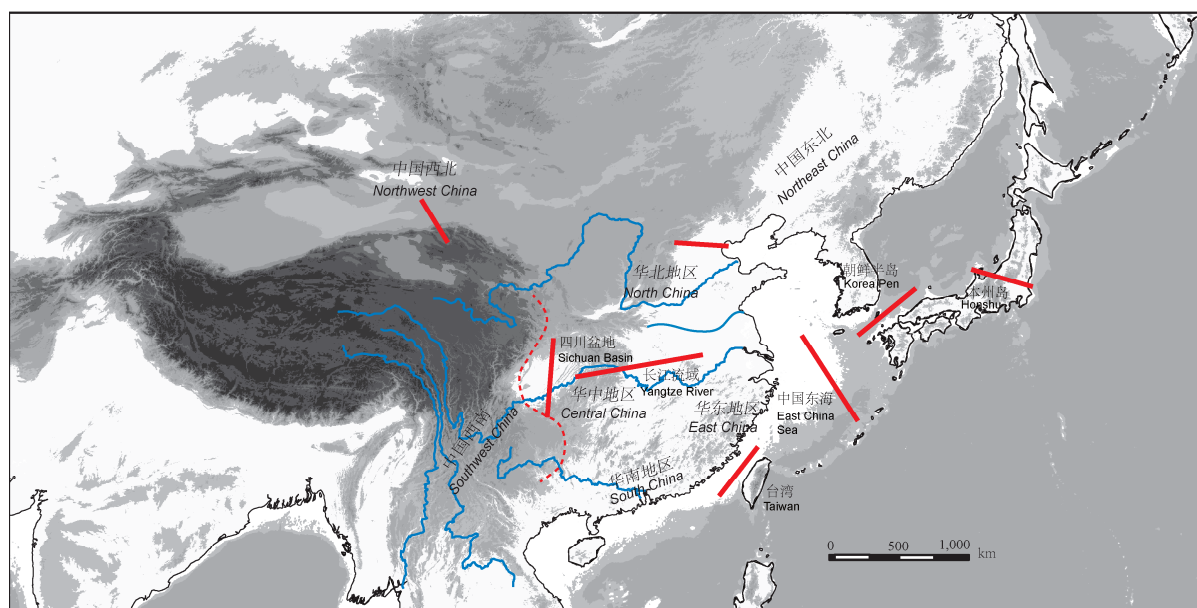


图1 东亚地区第三纪孑遗植物亲缘地理学研究中主要的谱系地理分隔线(以线段表示)以及中国-喜马拉雅森林亚区与中国-日本森林亚区地理分隔线(以虚线表示)

Fig. 1 Summary of the most common genetic discontinuities (solid lines) reported by phylogeographic studies of East Asia's Tertiary relict plants. Dashed line demarcates the boundary of Sino-Himalayan Forest sub-kingdom and Sino-Japanese Forest sub-kingdom.

2.2 温带植物类群的南北谱系分化与物种形成

南北方向的谱系分化也是第三纪孑遗植物遗传结构的常见式样, 这种式样形成的原因常常是由于环境与气候变化导致种群地理隔离而产生的初期分化, 而环境异质性造成的歧化选择与局域适应则进一步促进了谱系分化与物种形成。胡桃楸组(*Juglans* section *Cardiocaryon*)植物类群在早中新世曾广泛分布于北半球的较高纬度地区, 在第三纪晚期由于气候变冷向南方迁移(Hills et al, 1974), 现仅分布于东亚的两个独特地区: 南部与北部地区(Donoghue et al, 2001; Manos & Stanford, 2001; Xiang & Soltis, 2001; Milne & Abbott, 2002; Milne, 2006)。北部地区包括中国东北、韩国与日本, 而南部地区包括中国南部与东南部。尽管两个地区间没有山系与海洋的阻隔, 但早第三纪时期以及晚中新世至上新世时期在 35° – 45° N之间的东西向气候干旱带被认为是两个地区间植物迁移的主要障碍, 因此有可能促进第三纪孑遗植物的分化(Tiffney & Manchester, 2001; Guo ZT et al, 2008)。Bai等(2016)利用叶绿体基因和核基因片段以及核微卫星3种分子标记对东亚核桃楸3个近缘种的70个种群进行研究, 验证了早第三纪东亚地区气候干旱带的形成促

进谱系分化与物种形成的假说。3种标记一致地揭示了东亚核桃楸存在南北谱系的分化(图1), 北部谱系包括*J. mandshurica*和*J. ailantifolia*, 分布于北方地区(中国东北、朝鲜和日本), 而南部谱系包括*J. cathayensis*, 分布于中国中部及南方地区, 生态位模型(ENM)预测的两个谱系在晚上新世(3 Ma)的潜在分布区不存在重叠现象。谱系间的分化可能与中新世的气候变化导致种群间的地理隔离有关, 而环境的适应性作用则维持甚至增强了谱系间的分化。晚更新世气候变化及伴随的海平面升降驱使的日本岛地理隔离与避难所分离可能促进了北部谱系的进一步分化。总之, 该研究凸显了第三纪以及第四纪气候动荡驱使了东亚第三纪孑遗植物的谱系分化与物种形成。Qi等(2012)对连香树(*Cercidiphyllum japonicum*)的研究发现, 其在南北方向上分化为中国长江以北和中国亚热带/日本南部两个谱系(图1), 分化时间约在1.89 Ma, 谱系分化可能与更新世气候动荡导致的反复的地理扩张与收缩以及长江作为种子传播的地理屏障有关。冰期东部种群退缩到南方避难所, 间冰期又以“leading edge”的形式向北方扩张, 这种南北向反复的地理扩张与收缩式样在青檀(*Pteroceltis tatarinowii*)中也被检测到

(Li et al, 2012)。

香果树(*Emmenopterys henryi*)为古热带孑遗成分,始新世时期其祖先曾在北美和欧洲都有分布(Manns et al, 2012)。Zhang等(2016)利用cpDNA片段、ITS序列以及AFLP分子标记对香果树分布区内38个种群进行了亲缘地理学和景观遗传学分析,3组数据均显示香果树沿长江流域存在南北两个主要的地理谱系(图1),化石校正的分子钟结果显示,两个谱系的分化时间在第三纪晚期(5.06 (1.68–8.91) Ma),与晚中新世/早上新世的全球气候变冷有关,该时期的气候变冷也被认为是东亚干旱化以及季风形成的主要诱因。上新世中期青藏高原隆升导致的地貌与东亚气候变化,则进一步促进了香果树南北两个谱系的内部分化(3.64–3.42 Ma)。失配分布和生态位模型分析表明香果树种群在末次冰期向北进行了扩张,在末次间冰期和当前气候下都发生种群收缩。基于AFLP数据的景观遗传学分析表明,地理隔离(isolation by distance, IBD)对香果树谱系地理结构的形成有主导作用,而近期的环境异质性则通过选择作用(isolation by environment, IBE)也对种群间的基因流具有明显的阻隔效应(structural equation modelling, SEM: IBD \approx 36.0% vs. IBE \approx 18.1%; multiple matrix regression with randomization, MMRR: IBD \approx 30.72% vs. IBE \approx 24.67%)。总之,历史与当代的地理以及环境共同影响了香果树的遗传结构式样。

水青树(*Tetracentron sinense*)是昆栏树科的单型属植物,是真双子叶的早期分化类群,始新世曾在北半球广布,现仅局限于中国西南和中部地区、尼泊尔以及缅甸北部(Pigg et al, 2001)。Sun等(2014)利用4个叶绿体基因片段研究了中国分布的水青树的谱系地理结构,发现其包括5个主要的地理谱系,与香果树类似,其谱系分化与中新世晚期的全球气候变冷以及喜马拉雅隆升导致的东亚季风加强有关。青钱柳(*Cyclocarya paliurus*)为胡桃科青钱柳属的唯一现存种,尽管该物种特有分布于中国亚热带地区,但青钱柳属物种的果实化石在北美的古新世至早始新世以及欧洲与亚洲的渐新世至早上新世地层中非常普遍(Manchester et al, 2009)。Kou等(2016)利用叶绿体和核基因片段两种分子标记对该种57个种群进行了研究,结果显示:青钱柳种内分化为6个谱系,这些谱系自东向西局域分布于中国

亚热带地区的不同山系,谱系共祖时间可追溯至早中新世晚期(16.69 Ma),与东亚季风气候开始加强和全球气候变冷的时间相一致,谱系分化的高峰分别在9.6 Ma与3.6 Ma左右,可能与中新世末期与上新世东亚季风两次加强有关。尽管青钱柳谱系地理结构式样符合多个避难所模型,但在更新世中期,该物种经历了至少两次的地理扩张事件。

2.3 中国–日本谱系分化

银杏与水杉的野生种群仅分布在中国,然而它们距今最近的化石记录在日本的更新世早期地层被发现,表明历史气候动荡导致了银杏与水杉近期在日本的灭绝,但也有些第三纪孑遗植物如连香树属(*Cercidiphyllum*)、领春木属以及刺楸属则间断分布于中国–日本的落叶林中。化石证据表明,连香树属的祖先类群是白垩纪以及第三纪北半球森林群落的主要组成树种(Mai, 1995; Meyer & Manchester, 1997; Manchester et al, 2009)。地球的逐渐变冷导致其在北美与西亚(中新世)以及欧洲(晚上新世)消失。在东亚,日本与中国的古新世到更新世中期地层中均发现有连香树属及其祖先类群的化石(Tanai, 1981; Crane & Stockey, 1985; Onoe, 1989; Uemura, 1991; Meyer & Manchester, 1997; Guo WY et al, 2010; Krassilov, 2010)。这些数据支持连香树属在东亚具有较长的进化历史。连香树属现存两个种:连香树(*C. japonicum*)与大叶连香树(*C. magnificum*),前者广泛分布于中国长江流域附近与日本南部山地暖温带落叶林以及北海道寒温带落叶林中,而后者则局域分布于日本本州中部的寒温带落叶林/亚高山森林。ITS与微卫星标记证实了两个种的分类地位,基于叶绿体单倍型序列的化石校正松散分子钟方法揭示其种间的分化时间为中新世晚期(约5.32 Ma),而连香树谱系间的分化则发生在更新世,中新世末期全球气候变冷可能促进了连香树属的物种形成。考虑到两个现存种的化石在更新世本州南部地层有记录,且ENM证实冰期日本南部、冰期暴露的东海陆桥以及中国东南部存在连香树的合适生境,说明日本南部、中国东南以及陆桥可能为连香树的重要避难所。冰期–间冰期循环导致中国及日本北部的连香树种群在冰期发生大面积的向南退缩以及冰后期向北扩张,这也为连香树与大叶连香树次生接触与杂交提供了机会。核基因与叶绿体基因系统发育结果存在冲突现象,表明两个种在

历史时期发生了不对称的基因杂交渐渗, 这一现象可能有利于连香树在间冰期(冰后期)向北扩张。与连香树相似, 中国-日本间断分布的领春木属两个种 *E. pleiosperma* 和 *E. polyandra* 在核基因与叶绿体基因上均互为单系类群的姐妹种, 且种间出现了明显的生态位分化。基于叶绿体序列的化石校正的松散分子钟方法揭示其种间分化发生在中新世末期, 而种内的谱系分化则发生在上新世末期至更新世初期, 中新世末期的全球气候变冷变干以及上新世末青藏高原快速隆升及其驱使的东亚气候变化可能是导致领春木属内两个物种以及种内谱系分化的关键因素, 然而谱系内的单倍型多样性形成则与晚第四纪的气候动荡有关。在更新世末期, 领春木属的两个种经历了不同的种群动态历史, 中国的领春木 *E. pleiosperma* 种群生存在多个山地避难所中, 通过沿海拔的迁移来追踪适宜生境, 从而维持其种群历史的稳定, 而日本 *E. polyandra* 则发生了重复性的沿纬度的地理收缩与扩张。

日本群岛在24 Ma开始与欧亚大陆分离, 然而自中新世以来(7.0–5.0 Ma; 2.0–1.3 Ma, 0.2–0.015 Ma), 伴随气候动荡的海平面变化驱使两地发生了多次的陆桥连接, 为间断分布物种的迁移与二次接触提供了机会。广泛的连香树与刺楸的研究案例中, 中国东南部与日本的种群共享同一个谱系, 表明它们之间的分化时间较迟。然而, 领春木属以及其他植物类群沿东海则发生了明显的地理谱系分化与物种形成, 如蛛网萼(*Platycrater arguta*) (Qiu et al, 2009b)、鹿蹄橐吾(*Ligularia hodgsonii*) (Wang et al, 2013)等。连香树与领春木同为河岸植物群落中的第三纪孑遗植物, 它们具有相似的繁育特点(如风媒传播种子与花粉、具有营养繁殖能力), 然而, 与领春木相比, 向北分布到日本北部的连香树能够忍耐更干更冷的气候以及具有更强的根蘖能力, 因此冰期暴露的东海陆桥能够为其提供迁移通道。由于第三纪孑遗植物具有不同的气候生态位需求以及生物学特点, 冰期暴露的东海陆桥对它们可能具有不同的“过滤”与“廊道”效应, 从而导致其呈现不同的遗传隔离式样。总之, 中新世末期的气候变冷变干能够驱使某些类群发生近期的物种形成(如连香树、领春木), 上新世末以及更新世气候变化则与它们的谱系分化、遗传多样性形成以及种群收缩与扩张有关, 而这种沿纬度的收缩与扩张现象能够导致日

本种群在本州中部形成明显的遗传隔离线(图1) (Qi et al, 2012; Sakaguchi et al, 2012; Cao et al, 2016)。

2.4 中国大陆-台湾间断分布植物类群的谱系分化

台湾位于欧亚板块与菲律宾海板块的交界带, 9 Ma的吕宋岛弧与欧亚大陆边缘碰撞造山运动形成了现今台湾及其附近海域的基本构造格局和特有的区域地质特征。自晚第三纪以来, 受到菲律宾海板块的挤压, 台湾中央山脉经历了强烈的隆升过程, 直到大约5–6 Ma才形成目前的地貌(Sibuet & Hsu, 2004)。因此台湾的植物区系最早可追溯至第三纪中新世末期和上新世早期, 其植物区系成分可能来源于相邻的中国大陆、琉球群岛和亚洲热带地区(如菲律宾、越南) (Hsieh, 2003; Chiang & Schaal, 2006)。研究那些间断分布于中国大陆、台湾岛、日本的第三纪孑遗植物的谱系多样性、谱系分化与种群动态历史, 有利于探明台湾岛植物区系的起源。

台湾杉(*Taiwania cryptomerioides*)是杉科台湾杉属的唯一幸存种(Chen et al, 1999; Farjon, 2005), 为常绿乔木, 第三纪在欧洲和东亚有较广泛的分布, 其距今最近的化石记录发现于日本北海道与本州的上新世地层中(Manchester et al, 2009), 现仅分布于台湾、越南北部及中国大陆的贵州、湖北、福建以及云南与缅甸交界处。基于5个叶绿体基因片段的序列分析发现, 该种包括9种单倍型, 其中中国大陆种群共享1个原始单倍型, 台湾地区种群则拥有独特的单倍型支系; 化石校正的分子钟方法估算的谱系分化时间为上新世晚期(约3.23–3.41 Ma), 云南-缅甸种群与越南种群分化时间为更新世早期(约1.0–1.39 Ma), 台湾、云南-缅甸交界处、越南为台湾杉的长期避难所(Chou et al, 2011)。Chou等(2011)研究表明, 自晚中新世以来的全球气候变冷变干可能驱使台湾杉沿两条路线逐渐向南迁移, 一条迁移路线是晚上新世末从日本或中国大陆迁移至台湾, 另一条是更新世早期通过中国大陆退缩至越南北部与云南-缅甸交界处。

Ge等(2015)利用cpDNA与mtDNA的序列变异对红豆杉科的穗花杉种复合体(*Amentotaxus argotaenia* species complex)的研究证实了早期的大陆向岛屿的迁移及随后隔离分化成种的假说。穗花杉种复合体包括4个形态学种, 均为常绿小乔木或灌木, 分布于我国南部、中部、西部及台湾南部。Ge等(2015)的结果表明, 大陆的广布种穗花杉(*A. argo-*

taenia)呈现明显的谱系地理结构,地理谱系的形成与南岭-武夷山脉以及长江流域的地理隔离作用有关,而台湾穗花杉(*A. formosana*)和大陆穗花杉的分化可以追溯至更新世早期(约2.4 Ma)。而Huang等(2004)对昆栏树科唯一幸存种昆栏树(*Trochodendron aralioides*)的研究则揭示了台湾植物区系与日本植物区系的关系。昆栏树为常绿灌木或小乔木,该物种的祖先类群在始新世至中新世曾分布于北美,更新世中期的日本本州地层也发现了现存种的化石。该研究表明,分布于台湾、琉球岛、日本本岛的昆栏树分化为两个地理谱系,即日本本岛谱系以及台湾-琉球谱系,研究者推测昆栏树有可能从日本本岛沿琉球岛链向南迁移至台湾,随后发生隔离分化形成两个地理谱系。尽管该研究并没有估算两个谱系的分化时间,但考虑到两个谱系在TCS网络图上存在3步的突变距离(*petA-psbJ*的长度为752 bp)以及叶绿体基因序列具有较低的变异速率(平均 $1.5 \times 10^{-9} \text{ s}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{y}^{-1}$),根据简单分子钟估算的分化时间约为2 Ma,表明该物种可能在更新世早期就已经迁入台湾。

总之,第三纪孑遗植物可能沿两条路线在更新世以前就已经从中国大陆或日本本岛迁入台湾,并发生隔离分化,形成了新的物种或地理谱系。

2.5 西北干旱带植物类群的谱系分化

中国西北干旱区位于欧亚大陆腹地,自第三纪以来,由于青藏高原隆起以及古地中海西退,海洋季风难以波及该地区,加上蒙古-西伯利亚反气旋高压的形成和发展,逐渐形成大陆干旱区的特殊气候(吴征镒和王荷生,1983)。第四纪冰期以后,旱化增强,形成现代的荒漠面貌。植物地理学研究认为该地区属于“中亚、西亚-地中海植物区系”(Good, 1974),我们一般认为其属于“亚洲荒漠植物亚区”和“欧亚森林植物亚区”(吴征镒和王荷生,1983)。虽然中国西北地区的干旱荒漠植物没有受到第四纪冰川的直接影响,但是第三纪以来持续的全球气候变冷变干、青藏高原的隆起以及季风气候的形成导致的沙漠扩张、生境片段化等,促进了种群与谱系的遗传分化以及新种的形成(Meng et al, 2015)。

红砂(*Reaumuria soongarica*)是广布于中国西北干旱区的一种旱生灌木,为第三纪孑遗物种。Yin等(2015)对红砂的34个种群进行了研究,叶绿体基因片段和核基因ITS数据一致表明红砂存在东西地

区间的谱系分化(图1),东部种群分布于塔克拉玛干沙漠周边,西部种群则分布于库木塔格沙漠以西的干旱区(包括柴达木盆地、巴丹吉林沙漠和腾格里沙漠等),估算的分化时间约在2.96 Ma,与青藏高原东北地区(包括柴达木盆地)的快速隆升时间一致。根据生态位模型分析推测,由于受到高原隆升及随后反复的季风气候动荡的影响,该物种在更新世的冰期和间冰期均发生了生境片段化并最终导致种内谱系分化。与西部种群相比,东部种群由于受季风气候影响更大,受选择作用的影响积累了更多突变而易于发生种群扩张,表明局域季风气候显著影响了种群动态。IBD分析表明东亚冬季季风也促进了纬度方向上种群间的种子传播与基因交流(Yin et al, 2015)。东西谱系分化式样也在同域分布的泡泡刺(*Nitraria sphaerocarpa*)中被发现(Su & Zhang, 2013),表明上新世末青藏高原的快速隆升以及季风气候的动荡可能对该地区植物的谱系分化与种群历史动态产生了一致性的影响。

3 总结

气候改变和威胁物种的生存主要通过扰乱物种适应性性状与环境之间的适合度,但植物可以通过3种途径应对气候的干扰(Aitken et al, 2008): (1)追踪适宜生境; (2)表型可塑性(phenological plasticity); (3)遗传上适应。对于那些在更新世气候动荡过程中没有发生明显地理扩张的物种,表型可塑性与生态位进化(niche evolution)可能是它们维持种群稳定性的主要生态策略(Jezkova et al, 2011)。由于具有生态位保守性(niche conservatism),追踪适宜生境则是森林关键物种响应气候变化的主要途径(Oberle & Schaal, 2011)。

由于不同的植物类群具有不同的生态位需求以及生物学特点,地质构造与环境变化对不同植物的谱系地理结构与种群动态可能会产生不同影响,但总的来说,东亚孑遗植物的谱系地理式样主要表现为以下4个方面: (1)中新世中期至晚期的气候变冷变干驱使孑遗植物发生了近期的物种形成(如连香树、领春木),而上新世末以及更新世气候变化则促进了它们的种内谱系分化、遗传多样性形成以及种群的收缩与扩张,种群的收缩与扩张导致部分类群形成地理谱系“缝合带”(如连香树、领春木、刺楸)。(2)由于不同的植物类群具有不同的生态位需

求以及生物学特点, 更新世冰期暴露的东海陆桥对中国-日本间断分布的孑遗植物具有不同的“过滤”与“廊道”效应, 从而导致其呈现不同的遗传隔离式样。(3)上新世末青藏高原的快速隆升以及上新世末/更新世初东亚季风气候的加强可能是多个亚热带地区分布的孑遗植物沿四川盆地附近发生东西谱系分化的根本原因(如珙桐、领春木等), 也是西北干旱带分布的孑遗植物发生东西谱系分化的驱动因素(如红砂)。(4)自晚中新世以来的全球气候变冷变干驱使部分第三纪孑遗植物在更新世以前就已经从中国大陆或日本本岛迁入台湾, 并发生隔离分化, 形成了新的物种或地理谱系(如台湾杉等)。基于香果树亲缘地理学与景观遗传学的研究表明, 地理隔离对东亚第三纪孑遗植物的谱系地理结构的形成起主导作用, 而近期的环境气候通过选择作用和对基因流的限制也对其有显著影响。因此, 历史与当代的地理以及环境效应共同影响了东亚第三纪孑遗植物的谱系分化、物种形成以及遗传多样性。

4 亲缘地理学发展展望

需要重新强调的是, 以上这些研究大多数是基于细胞器DNA (cpDNA或mtDNA)序列揭示单一物种的谱系地理结构、冰期“避难所”以及冰后期迁移路线。此外, 人们常将末次冰期-间冰期循环作为影响物种现代遗传结构的最深刻因素。事实上, 迄今为止所有已报道的种内谱系分化时间都要比末次冰期-间冰期早得多, 而基于单位点简单分子钟估算的谱系分化时间可能并不一定非常准确。

亲缘地理学进入了一个崭新和令人兴奋的阶段。在数据分析方面, 从早期的描述性阶段发展为使用溯祖模型来估测参数, 基于先验模型进行假说检验, 对空间历史动态进行精确估测, 以及对同域分布物种时间与空间的一致性进行检测。在这些方法论发展的同时, 人们利用新的方法可以获得大量的谱系地理数据, 随着基因组谱系地理数据增长、研究类群的快速积累以及古DNA分析技术的进步, 研究者可以解决近期(如末次冰期-间冰期)气候变化过程以及人类活动对物种种群动态历史的影响。此外, 以群落作为研究对象, 联合多个学科的分析方法研究群落的构建与进化被称为整合亲缘地理学, 已成为亲缘地理学未来研究的方向(Hickerson et al, 2010)。结合中国目前的亲缘地理学研究现状,

今后的发展方向包括: (1)加强景观遗传学分析方法以及基因组数据在亲缘地理学中的应用, 比较分析分布于不同植被下的多个类群的姐妹种或近缘种, 结合生态位模型以及地区性植被与气候的古记录数据, 鉴定物种的共有避难所, 基于模型评估不同物种之间谱系地理格局的一致性。揭示不同植被的历史变迁、景观特征、地理隔离、自然选择对谱系分化、物种形成、地理扩张以及杂交等的影响, 最终阐明遗传多样性与物种的形成机制。(2)基于“群落尺度”数据集(100个同域分布物种的DNA序列数据), 利用多阶ABC (approximate Bayesian computation)方法, 检测迁移和分化的时空模式, 精确定义群落组装模型, 在群落水平上检测经典的生物地理假说(如扩散与地理隔离)与群落组装假说(如中性假说、生态位假说、随机竞争组装模型等), 结合表型进化、花粉化石数据, 揭示气候变化如何驱使群落组装和进化等科学问题。以上研究将有助于更好地理解东亚第三纪孑遗植物的进化历史和孑遗机制。

参考文献

- Aitken SN, Yeaman S, Holliday JA, Wang T, Curtis-McLane S (2008) Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1, 95–111.
- An ZS, Kutzbach JE, Prell WL, Porter SC (2001) Evolution of Asian monsoons and phased uplift of the Himalaya-Tibetan Plateau since Late Miocene times. *Nature*, 411, 62–66.
- Avice JC (2000) *Phylogeography: the History and Formation of Species*. Harvard University Press, Cambridge.
- Axelrod DI, Al-Shehbaz I, Raven PH (1996) History of the modern flora of China. In: *Floristic Characteristics and Diversity of East Asian Plants* (eds Zhang AL, Wu SG), pp. 43–55. Higher Education Press, Beijing.
- Bai WN, Wang WT, Zhang DY (2016) Phylogeographic breaks within Asian butternuts indicate the existence of a phytogeographic divide in East Asia. *New Phytologist*, 209, 1757–1772.
- Canestrelli D, Bisconti R, Sacco F, Nascetti G (2014) What triggers the rising of an intraspecific biodiversity hotspot? Hints from the agile frog. *Scientific Reports*, 4, 5042.
- Cao YN, Comes HP, Sakaguchi S, Chen LY, Qiu YX (2016) Evolution of East Asia's Arcto-Tertiary relict *Euptelea* (Eupteleaceae) shaped by Late Neogene vicariance and Quaternary climate change. *BMC Evolutionary Biology*, 16, 66.
- Carstens BC, Knowles LL (2007) Estimating species phylogeny from gene-tree probabilities despite incomplete lineage sorting: an example from *Melanoplus grasshoppers*.

- Systematic Biology, 56, 400–411.
- Chiang TY, Schaal BA (2006) Phylogeography of plants in Taiwan and the Ryukyu Archipelago. *Taxon*, 55, 31–41.
- Chen JR, Dennis WS, Fu LG, Yu YF, Harald R, Huang CJ, Zhang YT, Bruce B (1999) Cycadaceae through Fagaceae. In: *Flora of China*, Vol. 4. (eds Wu ZY, Raven P), Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Chou YW, Thomas PI, Ge XJ, LePage BA, Wang CN (2011) Refugia and phylogeography of *Taiwania* in East Asia. *Journal of Biogeography*, 38, 1992–2005.
- Crane PR, Stockey RA (1985) Growth and reproductive biology of *Joffrea speirsii* gen. et sp. nov., a *Cercidiphyllum*-like plant from the Late Paleocene of Alberta, Canada. *Canadian Journal of Botany*, 63, 340–364.
- Donoghue MJ, Bell CD, Li JH (2001) Phylogenetic patterns in Northern Hemisphere plant geography. *International Journal of Plant Sciences*, 162, S41–S52.
- Eyde RH (1997) Fossil record and ecology of *Nyssa* (Cornaceae). *The Botanical Review*, 63, 97–123.
- Farjon A (2005) A Monograph of Cupressaceae and Sciadopitys. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Ge XJ, Hung KH, Ko YZ, Hsu TW, Gong X, Chiang TY, Chiang YC (2015) Genetic divergence and biogeographical patterns in *Amentotaxus argotaenia* species complex. *Plant Molecular Biology Reporter*, 33, 264–280.
- Gong W, Chen C, Dobeš C, Fu CX, Koch MA (2008) Phylogeography of a living fossil: Pleistocene glaciations forced *Ginkgo biloba* L. (Ginkgoaceae) into two refuge areas in China with limited subsequent postglacial expansion. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48, 1094–1105.
- Good R (1974) *The Geography of the Flowering Plants*, 4th edn. Longman, London.
- Guo WY, Yang J, Gromyko D, Ablaev AG, Wang Q, Li CS (2010) First record of *Cercidiphyllloxylon* (Cercidiphyllaceae) from the Palaeocene of Fushun, NE China. *Journal of Systematics and Evolution*, 48, 302–308.
- Guo ZT, Sun B, Zhang ZS, Peng SZ, Xiao GQ, Ge JY, Hao QZ, Qiao YS, Liang MY, Liu JF, Yin Q, Wei J (2008) A major reorganization of Asian climate by the early Miocene. *Climate of the Past*, 4, 153–174.
- Harrison SP, Yu G, Takahara H, Prentice IC (2001) Palaeovegetation (Communications arising): diversity of temperate plants in East Asia. *Nature*, 413, 129–130.
- Hey J, Nielsen R (2007) Integration within the Felsenstein equation for improved Markov chain Monte Carlo methods in population genetics. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 2785–2790.
- Hickerson MJ, Carstens BC, Cavender-Bares J, Crandall KA, Graham CH, Johnson JB, Rissler L, Victoriano PF, Yoder AD (2010) Phylogeography's past, present, and future: 10 years after. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54, 291–301.
- Hills LV, Klován JE, Sweet AR (1974) *Juglans eocinerea* n. sp., beaufort formation (Tertiary), southwestern Banks Island, Arctic Canada. *Canadian Journal of Botany*, 52, 65–90.
- Hsieh CF (2003) Composition, endemism and phylogeographical affinities of the Taiwan flora. *Flora of Taiwan*, 6, 1–14.
- Huang SF, Hwang SY, Wang JC, Lin TP (2004) Phylogeography of *Trochodendron aralioides* (Trochodendraceae) in Taiwan and its adjacent areas. *Journal of Biogeography*, 31, 1251–1259.
- Jakob SS, Martinez-Meyer E, Blattner FR (2009) Phylogeographic analyses and paleodistribution modeling indicate Pleistocene *in situ* survival of *Hordeum* species (Poaceae) in southern Patagonia without genetic or spatial restriction. *Molecular Biology and Evolution*, 26, 907–923.
- Jezkova T, Olah-Hemmings V, Riddle BR (2011) Niche shifting in response to warming climate after the last glacial maximum: inference from genetic data and niche assessments in the chisel-toothed kangaroo rat (*Dipodomys microps*). *Global Change Biology*, 17, 3486–3502.
- Kou YX, Cheng SM, Tian S, Li B, Fan DM, Chen YJ, Soltis DE, Soltis PS, Zhang ZY (2016) The antiquity of *Cyclocarya paliurus* (Juglandaceae) provides new insights into the evolution of relict plants in subtropical China since the late Early Miocene. *Journal of Biogeography*, 43, 351–360.
- Krassilov V (2010) *Cercidiphyllum* and Fossil Allies: Morphological Interpretation and General Problems of Plant Evolution and Development. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow.
- López-Pujol J, Zhang FM, Sun HQ, Ying TS, Ge S (2011a) Centres of plant endemism in China: places for survival or for speciation? *Journal of Biogeography*, 38, 1267–1280.
- López-Pujol J, Wang HF, Zhang ZY (2011b) Conservation of Chinese plant diversity: an overview. In: *Research in Biodiversity-Models and Applications* (ed. Pavlinov I), pp. 163–202. InTech, Rijeka.
- Latham RE, Ricklefs RE (1993) Continental comparisons of temperate-zone tree species diversity. In: *Species Diversity in Ecological Communities* (eds Ricklefs RE, Schluter D), pp. 294–314. University of Chicago Press, Chicago.
- LePage BA, Yang H, Matsumoto M (2005) The evolution and biogeographic history of *Metasequoia*. In: *The Geobiology and Ecology of Metasequoia* (eds LePage BA, Williams CJ, Yang H), pp. 3–114. Springer, Dordrecht.
- Li XH, Shao JW, Lu C, Zhang XP, Qiu YX (2012) Chloroplast phylogeography of a temperate tree *Pteroceltis tatarinowii* (Ulmaceae) in China. *Journal of Systematics and Evolution*, 50, 325–333.
- Liu HY, Xing QR, Ji ZK, Xu LH, Tian YH (2003) An outline of Quaternary development of *Fagus* forest in China: palynological and ecological perspectives. *Flora*, 198, 249–259.
- Mai DH (1995) *Tertiäre Vegetationsgeschichte Mitteleuropas*. Springer, Heidelberg.
- Manchester SR (1999) Biogeographical relationships of North American Tertiary floras. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 86, 472–522.

- Manchester SR, Chen ZD, Lu AM, Uemura K (2009) Eastern Asian endemic seed plant genera and their paleogeographic history throughout the Northern Hemisphere. *Journal of Systematics and Evolution*, 47, 1–42.
- Manns U, Wikström N, Taylor CM, Bremer B (2012) Historical biogeography of the predominantly neotropical subfamily Cinchonoideae (Rubiaceae): into or out of America? *International Journal of Plant Sciences*, 173, 261–286.
- Manos PS, Stanford AM (2001) The historical biogeography of Fagaceae: tracking the Tertiary history of temperate and subtropical forests of the Northern Hemisphere. *International Journal of Plant Sciences*, 162, S77–S93.
- Meng HH, Gao XY, Huang JF, Zhang ML (2015) Plant phylogeography in arid Northwest China: retrospectives and perspectives. *Journal of Systematics and Evolution*, 53, 33–46.
- Meyer HW, Manchester SR (1997) Oligocene Bridge Creek Flora of the John Day Formation, Oregon. University of California Press, Berkeley.
- Milne RI, Abbott RJ (2002) The origin and evolution of Tertiary relict floras. *Advances in Botanical Research*, 38, 281–314.
- Milne RI (2006) Northern Hemisphere plant disjunctions: a window on Tertiary land bridges and climate change? *Annals of Botany*, 98, 465–472.
- Nagalingum NS, Marshall CR, Quental TB, Rai HS, Little DP, Mathews S (2011) Recent synchronous radiation of a living fossil. *Science*, 334, 796–799.
- Oberle B, Schaal BA (2011) Responses to historical climate change identify contemporary threats to diversity in *Dodecatheon*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, 5655–5660.
- Onoe T (1989) Palaeoenvironmental analysis based on the Pleistocene Shiobara flora in the Shiobara volcanic basin, central Japan. Report of Geological Survey of Japan, 269, 1–207.
- Peng YL, Hu YQ, Sun H (2003) Allozyme analysis of *Davidia involucrata* var. *vilmoriniana* and its biogeography significance. *Acta Botanica Yunnanica*, 25, 55–62. (in Chinese with English abstract) [彭玉兰, 胡运乾, 孙航 (2003) 光叶珙桐的等位酶分析及其生物地理学意义. 云南植物研究, 25, 55–62.]
- Pigg KB, Wehr WC, Ickert-Bond SM (2001) *Trochodendron* and *Nordenskiöldia* (Trochodendraceae) from the Middle Eocene of Washington State, U.S.A. *International Journal of Plant Sciences*, 162, 1187–1198.
- Qi XS, Chen C, Comes HP, Sakaguchi S, Liu YH, Tanaka N, Sakio H, Qiu YX (2012) Molecular data and ecological niche modelling reveal a highly dynamic evolutionary history of the East Asian Tertiary relict *Cercidiphyllum* (Cercidiphyllaceae). *New Phytologist*, 196, 617–630.
- Qian H (1999) Spatial pattern of vascular plant diversity in North America north of Mexico and its floristic relationship with Eurasia. *Annals of Botany*, 83, 271–283.
- Qian H, Ricklefs RE (2000) Large-scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants. *Nature*, 407, 180–182.
- Qian H, Ricklefs RE (2001) Palaeovegetation (communications arising): diversity of temperate plants in east Asia. *Nature*, 413, 130.
- Qiu YX, Guan BC, Fu CX, Comes HP (2009a) Did glacials and/or interglacials promote allopatric incipient speciation in East Asian temperate plants? Phylogeographic and coalescent analyses on refugial isolation and divergence in *Dysosmavervipellis*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 51, 281–293.
- Qiu YX, Qi XS, Jin XF, Tao XY, Fu CX, Naiki A, Comes HP (2009b) Population genetic structure, phylogeography, and demographic history of *Platycrater arguta* (Hydrangeaceae) endemic to East China and South Japan, inferred from chloroplast DNA sequence variation. *Taxon*, 58, 1226–1241.
- Rogers AR, Harpending H (1992) Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology and Evolution*, 9, 552–569.
- Sakaguchi S, Qiu YX, Liu YH, Qi XS, Kim SH, Han JY, Takeuchi Y, Worth JRP, Yamasaki M, Sakurai S (2012) Climate oscillation during the Quaternary associated with landscape heterogeneity promoted allopatric lineage divergence of a temperate tree *Kalopanax septemlobus* (Araliaceae) in East Asia. *Molecular Ecology*, 21, 3823–3838.
- Sang T, Crawford DJ, Stuessy TF (1997) Chloroplast DNA phylogeny, reticulate evolution and biogeography of *Paeonia* (Paeoniaceae). *American Journal of Botany*, 84, 1120–1136.
- Sibuet JC, Hsu SK (2004) How was Taiwan created? *Tectonophysics*, 379, 159–181.
- Su ZH, Zhang ML (2013) Evolutionary response to Quaternary climate aridification and oscillations in north-western China revealed by chloroplast phylogeography of the desert shrub *Nitraria sphaerocarpa* (Nitrariaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 109, 757–770.
- Sun YX, Moore MJ, Yue LL, Feng T, Chu HJ, Chen ST, Ji YH, Wang HC, Li JQ (2014) Chloroplast phylogeography of the East Asian Arcto-Tertiary relict *Tetracentron sinense* (Trochodendraceae). *Journal of Biogeography*, 41, 1721–1732.
- Tanai T (1981) Geological notes on the fossil localities. In: *Paleobotanical Survey to Southern Chile* (ed. Nishida M), pp. 10–33. Chiba University, Chiba.
- Tang CQ, Yang YC, Ohsawa M, Yi SR, Momohara A, Su WH, Wang HC, Zhang ZY, Peng MC, Wu ZL (2012) Evidence for the persistence of wild *Ginkgo biloba* (Ginkgoaceae) populations in the Dalou Mountains, southwestern China. *American Journal of Botany*, 99, 1408–1414.
- Tiffney BH (1985a) The Eocene North Atlantic land bridge: its importance in Tertiary and modern phytogeography of the Northern Hemisphere. *Journal of the Arnold Arboretum*, 66, 243–273.

- Tiffney BH (1985b) Perspectives on the origin of the floristic similarity between eastern Asia and eastern North America. *Journal of the Arnold Arboretum*, 66, 73–94.
- Tiffney BH, Manchester SR (2001) The use of geological and paleontological evidence in evaluating plant phylogeographic hypotheses in the Northern Hemisphere Tertiary. *International Journal of Plant Sciences*, 162, S3–S17.
- Uemura K (1991) Middle Miocene plant megafossil assemblages from Onnebetsu and Niupu in the Nayoro area, Hokkaido. *Memoirs of the National Science Museum, Tokyo*, 24, 17–26.
- Uemura K (1997) Cenozoic history of *Ginkgo* in East Asia. In: *Ginkgo biloba—A Global Treasure: From Biology to Medicine* (eds Hori T, Ridge RW, Tulecke W, del Tredici P, Trémouillaux-Guille J, Tobe, H), pp. 207–221. Springer, Tokyo.
- Wang JF, Gong X, Chiang YC, Kuroda C (2013) Phylogenetic patterns and disjunct distribution in *Ligularia hodgsonii* Hook. (Asteraceae). *Journal of Biogeography*, 9, 1741–1754.
- Wen J (1999) Evolution of eastern Asian and eastern North American disjunct distributions in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30, 421–455.
- Wen J, Shi SH, Jansen R, Zimmer E (1998) Phylogeny and biogeography of *Aralia* sect. *Aralia* (Araliaceae). *American Journal of Botany*, 85, 866.
- Wiens JJ, Graham CH (2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 519–539.
- Wolfe JA (1971) Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of Tertiary floras. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 9, 27–57.
- Wu ZY, Wang HS (1983) *Phytogeography: Physical Geography in China (I)*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒, 王荷生 (1983) 中国自然地理——植物地理(上册). 北京科学出版社, 北京.]
- Xiang QYJ, Soltis DE (2001) Dispersal-vicariance analyses of intercontinental disjuncts: historical biogeographical implications for angiosperms in the Northern Hemisphere. *International Journal of Plant Sciences*, 162, S29–S39.
- Yin HX, Yan X, Shi Y, Qian CJ, Li ZH, Zhang W, Wang LR, Li Y, Li XZ, Chen GX, Li XR, Nevo E, Ma XF (2015) The role of East Asian monsoon system in shaping population divergence and dynamics of a constructive desert shrub *Reaumuria soongarica*. *Scientific Reports*, 5, 15823.
- Zhang YH, Wang JJ, Comes HP, Peng H, Qiu YX (2016) Contributions of historical and contemporary geographic and environmental factors to phylogeographic structure in a Tertiary relict species, *Emmenopterys henryi* (Rubiaceae). *Scientific Reports*, 6, 24041.
- Zhao JL, Zhang L, Dayanandan S, Nagaraju S, Liu DM, Li QM (2013) Tertiary origin and Pleistocene diversification of dragon blood tree (*Dracaena cambodiana*-Asparagaceae) populations in the Asian tropical forests. *PLoS One*, 8, e60102.

(责任编辑: 葛学军 责任编辑: 黄祥忠)