

西南极始新世假山毛榉叶化石新材料 ——兼论该属的起源、分类及其传播路线

李浩敏^① 周浙昆^{②*}

(^① 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; ^② 中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理重点实验室, 昆明 650204)

摘要 从叶形态学角度, 为假山毛榉科(*Nothofagaceae*)的建立提供了证据. 讨论与假山毛榉属的叶相似的印痕化石命名问题, 并为这类化石建立了一个形态属——*Nothofagofolia* gen. nov. 描述西南极南设得兰群岛乔治王岛费尔得斯半岛化石山新采集的这类叶化石中的新代表, 报道 2 个新种, 2 个新组合, 1 个未定种; 讨论和修订了已发表的这个产地的假山毛榉属叶化石. 通过叶形态学研究, 对假山毛榉属的分类、演化等提出下列看法: (1) 支持该属在晚白垩世中晚期起源于南半球高纬度地区, 并在那里分化、发展, 向低纬度扩散的观点; (2) 支持假山毛榉科的建立, 并认为叶形态学特征对此科科下等级的分类将具有一定的意义; (3) 该属南温带分布的种, 具有更为原始的叶形态性状, 叶等级低, 与其热带山区分布的种以及壳斗科和桦木科等相比, 处于更为原始的地位.

关键词 南极 假山毛榉属(*Nothofagus*) 叶形态学 叶化石 冈瓦纳大陆 假山毛榉叶属 始新世

假山毛榉属 (*Nothofagus*) 现生的有 34~36 种, 分布于南美洲南部、澳大利亚本土东南部和塔斯马尼亚岛、新西兰等温带地区, 以及赤道以南和南回归线附近的新几内亚、新不列颠 (New Britain)、新喀里多尼亚 (New Caledonia) 等岛屿的热带山区 [1-4]. 此属的分布模式对于理解冈瓦纳大陆分离对植物分布的影响有重要的意义, 因此被作为植物地理学的关键属 [5] 一直受到广泛的关注 [6-18].

此属的化石在其现代种的分布区都有发现, 此外, 在南极洲, 特别是南极半岛及其附近岛屿上, 也有较多发现. 此属的花粉化石最为常见, 地质、地理分布都很广; 大化石以叶为主, 其次是木材化石, 壳斗化石最少见, 后者目前仅在塔斯马尼亚岛有发现

和报道 [7,8].

1 关于假山毛榉属花粉

鉴于此属花粉性状稳定, 化石的地质、地理分布广, 研究程度较深, 有必要给以简要回顾. 此属现代种的花粉可分为 3 种类型, 即 *fusca* 型, *brassii* 型, 及 *menziesii* 型. Praglowksi [19] 认为 *fusca* 型花粉较 *brassii* 型原始, *menziesii* 型则属于隔离类群. Dettmann 等 [20] 对此属花粉化石做了深入的研究并指出, 在地层中出现最早 (Early Campanian) 的一类化石花粉不同于上述三类现代花粉类型中的任何一类, 而是属于一个新的已绝灭的类型, 并将其命名为祖先型 (ancestral type). 这类祖先型花粉发现于冈瓦纳大陆的南部, 形

收稿日期: 2006-10-20; 接受日期: 2007-03-13

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基金(编号: 013106)、国家自然科学基金(批准号: 30670159)和中国科学院南京地质古生物研究所知识创新工程基金项目资助

* 联系人, E-mail: zhouzk@mail.kib.ac.cn

态介于 *fusca* 及 *brassii* 型之间, 过去曾被归为 *brassii* 型^[21]。上述进展使得对此属花粉的演化方向等有了新的认识。他们发现, 随着地质时代的推移, 假山毛榉属花粉的地理分布也由南向北逐渐推进。此点从 *brassii* 型花粉的地质、地理分布来看, 更是清晰。假山毛榉属中产生 *brassii* 型花粉的现代种, 目前仅分布于南半球低纬度热带山区^[22]。这类花粉的化石最早见于西南极晚白垩世的坎佩尼晚期(Late Campanian)地层中; 稍晚, 在澳大利亚南部及南美洲南部的晚白垩世末的马斯特里赫特期(Maastrichtian)地层中也有发现; 在新西兰开始出现于始新世地层; 在澳大利亚的东北部出现于渐新世地层; 而在其现在的分布区新几内亚岛(New Guinea)及新喀里多尼亚出现得最晚, 分别是中新世晚期和第四纪^[20]。关于假山毛榉属和一些南半球产的松柏类植物的南方起源的假说常见于有关文献中^[23-25], 甚至在更早的 19 世纪, 就有报道^[26]。Dettmann 等^[20]通过化石花粉研究指出, 假山毛榉属植物起源于晚白垩世 Campanian 早期南半球高纬度地区, 即冈瓦纳大陆的南部, 包括南极、澳大利亚和南美洲南部等地, 其早期分化发生在西南极和南美洲南部, 最大的地理扩张发生在第三纪早、中期。Cook 和 Crisp 根据化石证据和分子钟推算假山毛榉科从壳斗目分化的时间是 84 Ma (晚白垩世)^[18], 而科的扩展及其分化主要发生在 55~40 Ma 之间。

2 叶形态学与假山毛榉科(Nothofagaceae)

假山毛榉科是 Kuprianova^[27]1962 年根据花粉学研究建立的。从上世纪 80 年代起, 假山毛榉科的建立开始逐渐得到专业人士的支持^[13,28,29], 目前无论是形态学还是分子生物学的证据都支持假山毛榉科的建立^[7,30-33]。叶形态学显示, 假山毛榉属的现代种, 可分为温带分布与热带山区分布两大类群。它们的差异非常大: 热带种的叶缘一般为全缘, 而温带种都具齿, 只有个别种呈波状; 脉序类型也完全不同, 热带种多具环结型脉序(brochidodromous venation), 而温带种则具达缘型(craspedodromous venation), 或半达缘型脉序(semicraspedodromous venation); 其他如温带代表所常具有的外脉、反外脉以及梳状脉(external, counter-external, pectinal veins)等, 从未在热带种的叶中出现。以上这些, 很可能属于属级的差异, 也就是说, 在这个科中, 很可能存在两个甚至更多的现代

属, 这有待于今后通过对其他器官进行综合研究进一步检验。

Nixon^[13]曾指出, 假山毛榉属与水青冈属(*Fagus*)在许多方面都不同, 但和桦木科(Betulaceae)却共享一些性状, 如胚珠都具单珠被、花粉具颗粒状外壁等。从假山毛榉属的叶形态学特征来看, 其叶缘和叶脉等重要的特征, 与水青冈属都有很大区别, 这与 Nixon 的观点一致。然而, 不是所有的种, 而是只有温带分布的假山毛榉属与桦木科的代表共享某些叶形态学特征, 如叶缘为复齿, 具达缘、或半达缘脉序以及常有外脉、反外脉、梳状脉等。从叶等级(leaf rank)^[34,35]这个性状来看, 假山毛榉属温带分布的种, 都较热带分布的种更为原始。假山毛榉属的温带代表较水青冈属和桦木科的叶等级低, 即更为原始。与壳斗科(Fagaceae)及桦木科相比, 假山毛榉科在壳斗目(Fagales)中处于更为原始的地位。这一点与分子生物学所得出的结论^[33]十分吻合。

3 假山毛榉属叶化石的研究及其命名

目前已知, 在地质历史中出现最早的假山毛榉属叶化石见于南极乔治王岛费尔德斯半岛和海军湾沿岸地区的地层中, 时代为晚白垩世坎佩尼期至马斯特里赫特期^[31,36,37]。此外, 在新西兰的奥塔高(Otago)东部晚白垩世坎佩尼期及其后的马斯特里赫特期地层中^[38]以及澳大利亚和南美洲南部的始新世及更晚的地层中也有发现^[22,39]。在已发表的假山毛榉的叶化石中, 绝大多数属于印痕化石。据报道, 叶的压膜化石仅在塔斯马尼亚岛早新生代地层中有较多发现, 此外, 还在南极和新西兰各有一例发现^[6]。

Hill^[6]在一篇关于假山毛榉属的生物地理学、演化和古生态的文章中, 特别论及了化石记录的贡献。该文指出, 此属在地史时期的分布比现在广, 亦更具多样性, 这使得人们仅利用现代种难以重建这个属的历史。他认为, 一些好的化石记录可以提供生物地理学、演化, 乃至古生态方面的信息; 而另一些化石记录则带来无用的信息, 甚至可能是错误的信息。前者他指的是该属的花粉化石和保存了有机质的大化石, 如壳斗化石以及叶的压型化石(compression fossil)等, 后者主要指叶印痕化石(impression fossil)。他认为: “从生物地理学和演化的观点看, 叶印痕化石是不可信的信息材料来源, 除非它们具有与现代种相

同的特有离征”，因此他提出：“目前大多数已发表的假山毛榉化石的记录可以不予以理会”^[16]。

对上述观点，笔者有不同的看法。首先，在被子植物大化石中，叶印痕化石是地层中保存最多的。起源于晚白垩世Campanian 早期(也有可能更早)的假山毛榉属在数千万年漫长的分化、扩散过程中，经受了各种不同地质、地理以及气候等环境的变化，易受环境影响的叶形态特征，特别是叶的形状和大小等一些不大稳定的性状，肯定发生了较大变化。因此，现代种的叶和叶印痕化石不可能有完全相同的特有离征，为此就把大量的叶印痕化石划归“不可信的信息来源”而弃之不顾，这将对假山毛榉科化石历史及起源演化研究的损失。况且，从上世纪 70 年代以来，许多古植物学者已经为更好地利用叶印痕化石作了大量工作。他们通过制作透明叶，对双子叶植物的叶形态进行深入、细致的研究，形成了一个新的研究领域——叶结构分析。这方面的进展，使得叶形态学研究更具科学性，一些研究还发现，叶形态特征具有一定的演化及分类学价值，从而使叶印痕化石的研究进入了一个新的历史时期^[22,34,40-48]。从本文前述的假山毛榉叶形态研究目前的进展也可以看出，此属的叶形态是具有某些植物地理、演化、分类等方面意义的。再者，从地理分布来看，已发表的、被定为假山毛榉的叶印痕化石与此属的花粉化石几乎是同时出现，或同时在某些地区缺失。非洲、印度、马达加斯加等虽然在地史时期都曾是冈瓦纳古陆的一部分，但是很可能是由于它们从古陆分离的时间早于假山毛榉属的形成，那里既没有其花粉化石，也没有叶印痕化石的报道^[18]；相反，在南极、南美南部、澳大利亚以及新西兰等地，两类化石却均有报道。目前唯一的例外是在新几内亚和新喀里多尼亚，那里虽有花粉化石的报道，却没有叶印痕化石被发现，这很可能与上述地区地层研究的程度不够有关。假山毛榉属的叶印痕化石与花粉化石不仅大的地理分布区一致，它们还常常共生于同一产地和同一层位，如在南极乔治王岛半三角、海军湾以及化石山等晚白垩世、早新生代化石产地都是如此^[36,37,49,50]。此外，假山毛榉属的花粉和叶印痕化石还同是半三角这个晚白垩世化石产地被子植物的优势代表，尽管这个植物群中被子植物尚处于少数地位，且种类也极少^[37,49]。以上种种情况可能都不是偶然的，说明这些叶

印痕化石很可能与假山毛榉属有一定的亲缘关系。然而，已报道的此属的叶化石以及近年来笔者发现的疑似此属的叶化石在叶形及大小等方面与其现代种有一定的差别，特别是本文即将报道的新种，与现代种的区别更为明显，因此，它们是否真的与假山毛榉属同属于一个属，尚需认真对待。解决问题的方法，一是继续深入研究此属的叶形态，找出它们演化的规律；其次，就是姑且为这类叶印痕化石建立一个形态属。待假山毛榉属的叶形态研究程度更成熟时，再对这个形态属作适当处理。鉴于目前已发表的、并被定为假山毛榉属的叶印痕化石只与此属温带生长的现代种的叶有某种程度的相似，故这个形态属将仅涉及具有假山毛榉属温带种的最基本的、较稳定的叶性状者。本文为这类化石建立一个新属，假山毛榉叶属(*Nothofagofolia* gen. nov.)。

4 化石描述

被子植物门 Angiospermae

双子叶植物纲 Dicotyledones

假山毛榉科 Nothofagaceae Kuprianova, 1962

假山毛榉叶属(新属) *Nothofagofolia* gen. nov.

属名词源 新形态属名是由现代植物假山毛榉属的拉丁属名 *Nothofagus* 及拉丁词“folia”派生而来，后者意为“叶”，属名的含意是“与 *Nothofagus* 的叶相似的叶化石”。

模式种 *Nothofagofolia multinervis* gen. et sp. nov.

属征 叶卵形至披针形，对称，或不对称，叶基部从略呈心形，圆形到楔形，一般左右不对称，叶顶尖形至渐尖形；叶缘具复齿，齿末端尖锐，有时呈刺形；羽状达缘脉序，或羽状半达缘脉序；一次脉直，或略弯曲，在近叶顶部有时会不断变换方向，而略呈之字型；二次脉直或略弯曲，与一次脉的夹角从下向上，即从叶基部向叶顶方向角度不断变小，个别种二次脉与中脉夹角的变化不明显；三次脉网状或及顶(percurrent)，间脉和基底脉(opadial vein)有时出现，外脉、反外脉以及梳状脉较常出现，但也有时不存在。

多脉假山毛榉叶(新属、新种) *Nothofagofolia multinervis* gen. et sp. nov. (图 1(a)~(h))

种名词源 种名是由拉丁文“multi-”和“nervis”组成，意思是“二次脉较多”。

正模标本 PB 20805 (图 1(b), (c), (h)).

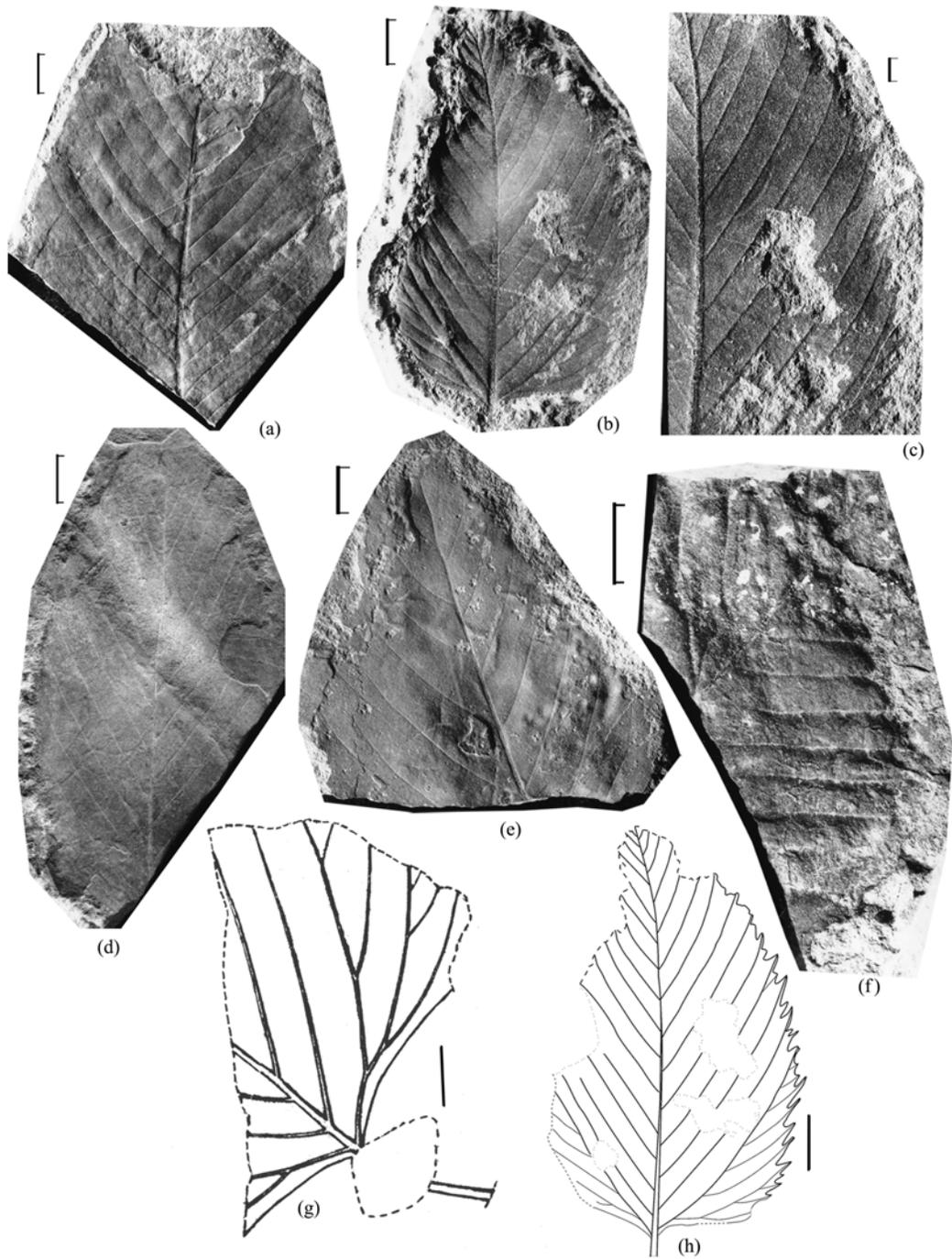


图 1 多脉假山毛榉叶 *Nothofagofolia multinervis*

(a) PB20810; (b) PB20805; (c) PB20805 局部放大; (d) PB20811; (e) PB20808; (f) PB20809; (g) PB 20807, 显示二级梳状脉; (h) PB 20805. 标尺=1 cm

等模标本 PB 20806.

副模标本 PB 20807-20811.

存放地点 中国科学院南京地质古生物研究所标本馆.

模式产地 西南极乔治王岛费尔德斯半岛化石

山.

地层层位 化石山组 (始新世早中期).

特征 叶左右不对称, 宽卵形, 基部宽楔形, 叶顶尖; 叶缘具复齿, 主齿末端细而尖锐; 脉序为达缘型, 一次脉略弯曲, 二次脉微弯, 排列紧密, 三次脉

及顶,具外脉和二级梳状脉;幼叶的卷迭式呈折扇状。

描述 叶左右不对称,宽卵形,长 8.1 cm,宽 5.2 cm,长与宽之比约为 1.42,最大宽度距基为叶全长的 33%处,叶顶尖,叶基宽楔形;叶缘具复齿,主齿的上下缘均为渐尖型(acuminate),主齿末端细而尖锐,齿间凹缺(sinus)尖圆形,通常在相邻两个主齿之间有 1~2 个略小的副齿;叶脉为羽状达缘脉序,一次脉在近基处较粗,中部渐细,至叶顶部更细且向一侧弯曲,二次脉在叶的两侧各有 14 条,与中脉的夹角在叶基部约为 45°,向叶顶方向,二次脉与中脉的夹角逐渐变小,具外脉及二级梳状脉,即后者分为 2 个等级,在第一级梳状脉近基的第一条脉的外侧又有一排梳状脉,所有梳状脉均伸达叶缘小齿,三次脉及顶,更高次脉未保存;叶纸质;在相邻两条侧脉间叶表面常呈凹陷状,这说明它们的幼叶曾呈折扇状卷迭。

讨论 在所有假山毛榉属的现代种和已被定为此属的叶化石中,未见叶具二级梳状脉者,尽管此新种的其他性状都曾以各种不同的组合方式出现在不同的现代和化石种的叶上。当前叶化石除叶基外,所有的性状都与 Pole^[38]描述的产自新西兰晚白垩世未定名的叶化石相似,他将这些叶与桦木科的叶相比较。据 Pole^[38],除了心形叶基外,这些叶与归入桦木科的叶化石 *Craspedodromophyllum acutum*^[51]都相似。然而,新西兰标本的叶形是卵形,而 *C. acutum* 的是椭圆形,且不具梳状脉。

似桦叶假山毛榉叶(新组合) *Nothofagofolia betulifolia* (Dutra) comb. nov. (图 2(a)~(h))

2000 *Nothofagus betulifolia* Dutra, Dutra, fig. 3a

1986 *Nothofagus* sp. aff. *N. subferruginea* (Dusén) Tanai, Czaikowski & Rosler, figs. 6, 7, 36

1986 *Nothofagus* sp. *l'Teracera patagonica* Birkenmajer & Zastawniak, figs. 5, 7, 13, 15b; Pl. 1, fig. 6

1994 *Nothofagus subferruginea* (Dusén) Tanai, Li Haomin, Pl. 1, fig. 2; Pl. 2, figs. 1, 4b; Pl. 3, fig. 1

描述 叶通常为卵形至宽卵形, (3.5)~5.2~9.5~(12) cm 或更长, (1.5)~4.2~5.6~(9) cm 宽,叶顶尖,叶基截形至楔形;叶柄末端膨大,长可达 2 cm;叶缘具齿,叶齿尖锐,齿的上下缘一般为渐尖型,有时为凹型,在相邻 2 个主齿之间,常有 2~3 个副齿;羽状达缘脉序,中脉中等粗细,至叶顶部逐渐变细,略呈波状,侧脉与中脉的夹角,自叶基向叶顶方向逐渐变小,大约从 45°减至 30°;在叶基部,有一组稀疏的梳状脉,

它们全都伸入叶齿;具外脉,后者伸入副齿;三次脉及顶,更高次脉未保存。

讨论 我们的一些标本(PB 15453; 15455; 16179a, b)曾被定为 *Nothofagus subferruginea* (Dusén) Tanai^[50,52,53],他们以及我们的几块新采集的标本与 Dutra^[54]所定的种 *Nothofagus betulifolia* Dutra 在叶的形态及叶脉的特征方面都十分相似。当前标本与 *Nothofagus subferruginea* (Dusén) Tanai 的区别在于后者的叶为窄卵形至披针形,且叶缘具单齿,仅偶尔可在两个主齿之间发现一个副齿,齿缺圆形,而非尖形,这些都与当前标本有较大区别。2 个很小的叶(PB 16179a, b)与这个种的所有其他标本在大小方面十分不同,但在叶脉特征方面却很相似,唯一明显的区别是这两个小型的叶的 2 个相邻主齿之间,一般只有一个副齿。一个缺失了叶顶和叶基的叶(PB 16179c),其可见长度和宽度分别是 12 cm 和 9 cm,根据它们的叶脉类型、叶缘特征以及保存下来的梳状脉的一部分,无疑也属于当前种。属于这个种的不同大小的叶,在叶基形态方面略有差异。中等大小的叶(PB 20813, 20814),叶基为宽楔形,那些较大的叶(PB 20812, PB 15445),叶基会沿着叶柄略下延。这后面的特征与新西兰 Shag Point 晚白垩世 Tarata 组被定为 *Nothofagus ulmifolia* (Ett.) Oliver 的一块标本^[38]十分相似。它们的其他特征如叶形、中脉和侧脉以及梳状脉等也都相似,唯一的问题是 Pole 的标本叶缘未被保存,无法做进一步的对比。

似鹅耳枥假山毛榉叶(新属、新种) *Nothofagofolia carpinoides* gen. et sp. nov. (图 3(a)~(g))

种名词源 种名由鹅耳枥属的拉丁名“*Carpinus*”及拉丁后缀“-oides”组成,后者意为形似,即“与鹅耳枥相似”之意。

正模标本 PB 20820 (图 3(a),(c)).

等模标本 PB 20819 (图 3 (b), (f), (g)).

副模标本 PB 20821, 20822.

存放地点 中国科学院南京地质古生物研究所标本馆。

模式产地 西南极乔治王岛费尔德斯半岛化石山。

地层层位 化石山组(始新世下、中统)。

特征 叶披针形,左右不对称,叶缘具复齿,齿端呈刺状,羽状达缘脉序,中脉直伸,侧脉亦较直。

描述 正模标本是一个保存几乎完整的叶,与

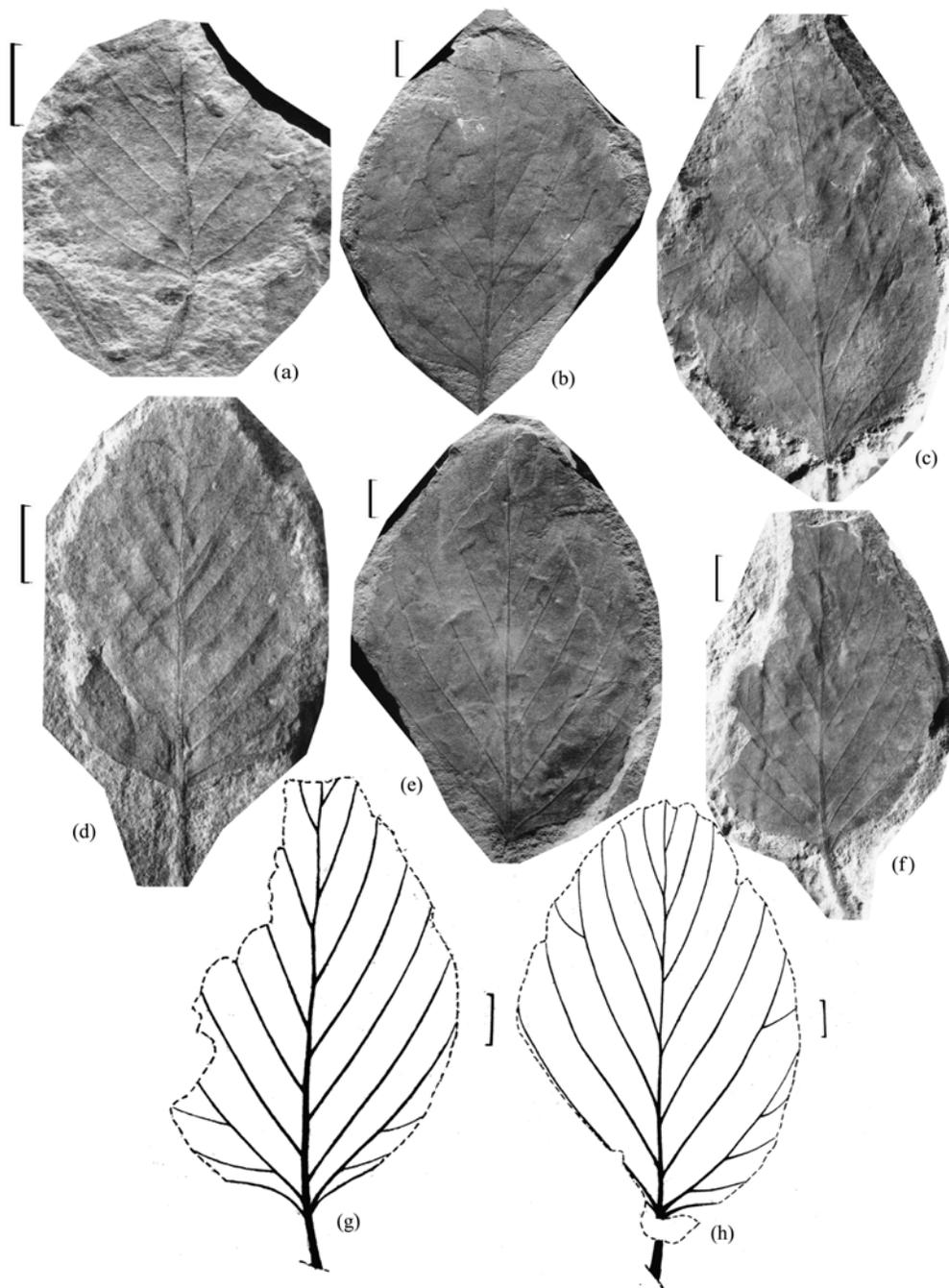


图 2 似榉叶假山毛榉叶(*Nothofagofolia betulifolia*)

(a) PB20815; (b) PB20816; (c) PB20817; (d) PB20812; (e) PB20818; (f) PB20813; (g) PB 20813; (h) PB 20818. 标尺=1 cm

等模标本为正负面, 11.6 cm 长, 3.5 cm 宽, 叶最宽处距叶基 3.2 cm. 叶披针形, 不对称, 叶基近圆形, 叶顶长尖形; 叶缘具复齿, 主齿的两侧缘为渐尖形, 齿顶具长尖, 呈刺状, 有时刺长可达 0.2 cm, 除叶顶部外, 几乎在每两个相邻主齿之间有一个副齿; 叶柄可见长度约 0.7 cm; 羽状达缘脉序, 中脉直而强壮, 向

叶顶方向逐渐变细, 侧脉 15 对以上, 近基的三对近对生, 其余的侧脉互生, 所有的侧脉均伸入主齿, 外脉伸入副齿, 梳状脉短, 伸入基部叶齿, 三次脉及顶, 更高次脉不明.

比较和讨论 当前叶化石以其特殊的叶形和较多的侧脉, 与已刊的被定为假山毛榉的叶化石种均

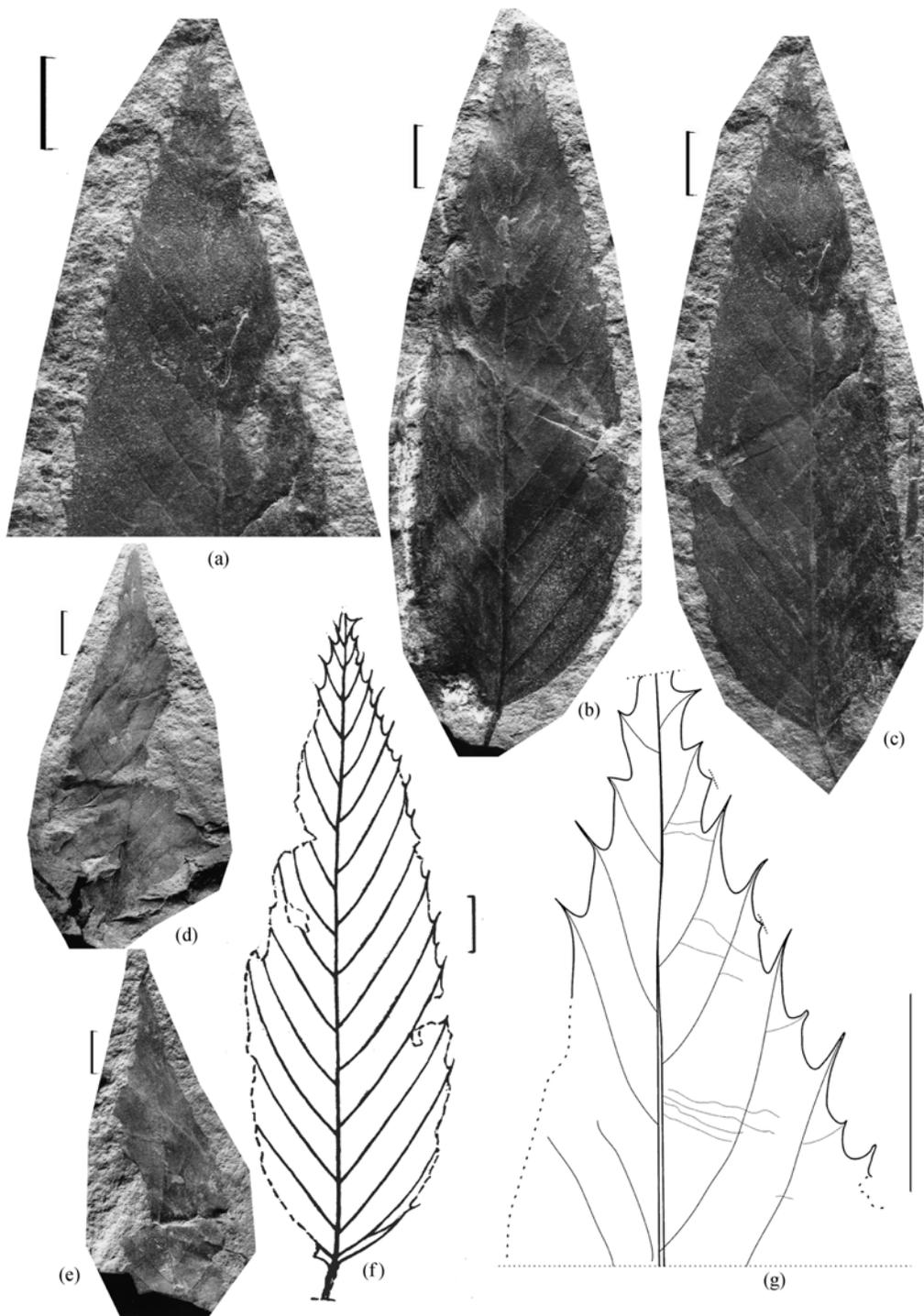


图 3 似鹅耳枥假山毛榉叶 *Nothofagufolia carpinoidea*

(a) PB20820 局部放大; (b) PB20819; (c) PB20820; (d) PB20821; (e) PB20822; (f) PB 20819; (g) PB 20819. 标尺=1 cm

有一定的区别. 在假山毛榉属的所有现代种中, 也未见有这种类型的叶. 然而, 有一个产自澳大利亚大陆南部始新世的叶化石 *Nothofagus plicata* Scriven 等^[36]

在叶形、大小、中脉和侧脉等方面与其相似, 但是它们也有明显的不同, 即这个澳大利亚种叶缘齿不呈刺形, 而且不具外脉和梳状脉. 另一个与我们的叶化

石相似的是采自西南极乔治王岛海军湾晚白垩世 Zamek 组的被定为 *Nothofagus glaucifolia* Dutra^[31] 的化石, 它们的区别在于后者的叶略短, 呈长卵形, 而且也不具梳状脉和外脉。

扎氏假山毛榉叶 (新组合) *Nothofagofolia zastawniakiae* (Dutra) Comb. nov. (图 4)

2000 *Nothofagus zastawniakiae* Dutra, Dutra and Batten, p. 196, fig. 11.

1994 *Nothofagus cretaea* Zastawniak, pp. 133, 135; figs. 2, 9, 11, 12.

1994 *Nothofagus subferruginea* (Dusén) Tanai, Li Haomin, pp. 147, 148, Pl. 2, fig. 2.

描述 叶卵形, 约 9 cm 长, 5 cm 宽, 叶基楔形, 叶顶尖; 羽状达缘脉序, 中脉直, 近基部粗, 向叶顶部逐渐变细, 侧脉直, 约 10 对, 排列规则, 三次脉及顶。

比较 这些叶与 Dutra 等^[31] 所描述的 *Nothofagus zastawniakiae* Dutra 在叶形和叶脉特征方面都十分相似。

标本号 PB 20823, 20824.

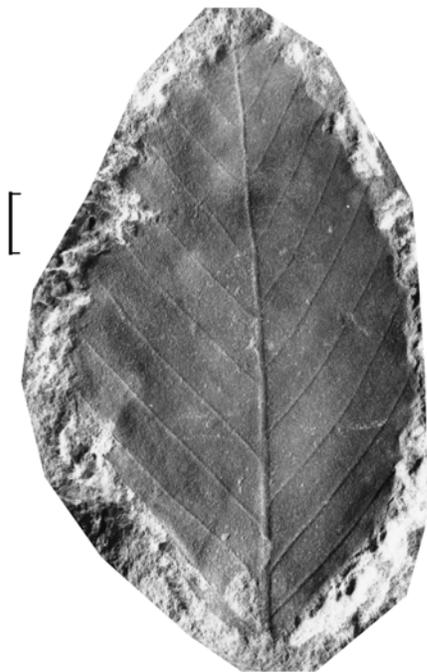


图 4 扎氏假山毛榉叶 *Nothofagofolia zastawniakiae*
PB20823, 标尺=1 cm

假山毛榉叶属(未定种) *Nothofagofolia* sp. (图 5)

描述 叶呈长椭圆形, 两侧略不对称, 叶顶未完全保存, 叶基圆形, 叶长 6.5 cm 以上, 宽约 2.8 cm,



图 5 假山毛榉叶属(未定种) *Nothofagofolia* sp.
PB20825, 标尺=1 cm

具叶柄, 后者的可见长度约 0.6 cm; 叶缘保存不完整, 偶见复齿, 齿端尖锐, 但不具刺; 羽状达缘型脉序, 中脉和侧脉均较细, 略呈弓形, 侧脉在中脉的两侧各见有 8 条, 伸入主齿, 在第一对侧脉下方有一对基底脉 (opadial vein), 后者较通常的侧脉细, 且较短, 它们与中脉的夹角也明显大于第一对侧脉以及其他侧脉与中脉的夹角, 更高次脉不可见。

比较 从叶的形状、大小及保存下来的叶缘及叶脉的特征看, 当前叶化石很可能属于假山毛榉叶属, 与前述的新属、新种——似鹅耳枥假山毛榉叶较相似, 但后者的叶为披针形, 侧脉较多, 且叶齿的顶端具刺, 和当前叶化石有区别。

标本号 PB 20825.

5 结论

通过对假山毛榉属现代种叶形态学以及与此属的叶相似的叶化石的研究得出下列几点结论: 1) 根据已发表的、被定为假山毛榉属叶化石的地质、地理分布以及叶形态学分析, 支持 Dettmann 等^[20] 以及 Cook 和 Crisp^[18] 的观点, 即假山毛榉属在晚白垩世中、晚期起源于南半球高纬度地区, 包括南极地区、南美洲南部及澳大利亚南部, 并在那里分化发展, 向低纬度地区扩散; 2) 叶形态及结构分析支持假山毛

榉科的建立, 并认为它对此科内的分类以及假山毛榉属的属下分类将具有一定的意义; 3) 假山毛榉属温带分布的种具有更为原始的叶形态性状, 叶等级亦低, 与热带山区分布的种以及壳斗目中的壳斗科, 桦木科等相比, 处于更为原始的地位; 4) 对与假山毛榉属现代种的叶有某种程度相似的叶印痕化石弃之不顾, 将不利于全面理解假山毛榉科的起源演化及其地理分布格局, 也是研究冈瓦纳大陆演变的一个损失. 相反, 目前应对假山毛榉属现代种以及被我们归入假山毛榉叶属(*Nothofagofolia*)的叶化石进行更深入、系统的叶形态学研究. 特别是那些采自冰天雪地的南极的标本, 由于它们对研究该地区的古地理、古环境以及白垩纪以来全球气候的变化具有重要的、潜在性价值, 更应十分珍惜.

致谢 衷心感谢澳大利亚 R. S. Hill 教授将假山毛榉属 30 余种现代种叶制作成的透明叶标本提供给本文第一作者研究. 感谢周志炎和戎嘉余二位院士对此项工作给予的关怀和帮助. 对三位匿名专家审稿时所提的宝贵意见亦表示由衷的感谢. 本文使用的照片为中国科学院南京地质古生物研究所赵士伟所摄, 任玉皋、程金辉代为中国科学院清绘部分素描图. 学生陈亚琼、刘孟奇帮助制作图版和整理参考文献, 笔者致谢.

参 考 文 献

- Mabberley D J. The Plant Book—A Portable Dictionary of the Higher Plants. Cambridge: Cambridge University Press, 1995
- Van Steenis C G G J. Results of the Archbold expeditions. Papuan *Nothofagus*. J Arnold Arboretum, 1953, 34: 301—374
- Philipson W R, Philipson M N. A classification of the genus *Nothofagus* (Fagaceae). Bot J Linn Soc, 1988, 98: 27—36
- Govaerts R, Frodin D G. World Checklist and Bibliography of Fagales (Betulaceae, Corylaceae, Fagaceae and Ticodendraceae). London: The Royal Botanic Gardens, Kew, 1998. 201—394
- Van Steenis C G G J. *Nothofagus*, key genus of plant geography, in time and space, living and fossil, ecology and phylogeny. Blumea, 1971, 19: 65—98
- Hill R S. Biogeography, evolution and palaeoecology of *Nothofagus* (Nothofagaceae): the contribution of the fossil record. Aust J Bot, 2001, 49: 321—332[DOI]
- Hill R S. *Nothofagus* cupules from Late Oligocene-Early Miocene sediments at Balfour, northwest Tasmania, Australia. Int J Plant Sci, 2001, 162: 683—690[DOI]
- Hill R S. Tertiary *Nothofagus* (Fagaceae) macrofossils from Tasmania and Antarctica and their bearing on the evolution of the genus. Bot J Linn Soc, 1991, 105: 73—112
- Hill R S, Dettmann M E. Origin and diversification of the genus *Nothofagus*. In: Veblen T T, Hill R S, Read J, eds. The Ecology and Biogeography of *Nothofagus* Forest. New Haven, CT: Yale University Press, 1996. 11—24
- Linder H P, Crisp M D. *Nothofagus* and Pacific biogeography. Cladistics, 1995, 11: 5—32
- Manos P S. Systematics of *Nothofagus* (Nothofagaceae) based on rDNA spacer sequences (ITS): taxonomic congruence with morphology and plastid sequences. Am J Bot, 1997, 84: 1137—1155[DOI]
- Nelson G, Ladiges P Y. Gondwana, vicariance biogeography and the New York School revisited. Aust J Bot, 2001, 49: 389—409[DOI]
- Nixon K C. Origins of Fagaceae. In: Crane P R, Blackmore S, eds. Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae, Systematics Association. Oxford: Clarendon Press, 1989. 23—43
- Scriven L J, Hill R S. Relationship among Tasmanian Tertiary *Nothofagus* (Nothofagaceae) populations. Bot J Linn Soc, 1996, 121: 345—364[DOI]
- Jordan G J, Hill R S. The phylogenetic affinities of *Nothofagus* leaf fossils based on combined molecular and morphological data. Int J Plant Sci, 1999, 160: 1177—1188[DOI]
- Humphries C F. Biogeographical methods and the southern beeches. In: Forey P L, ed. The Evolving Biosphere. Cambridge: Cambridge University Press, 1981. 283—297
- Heads M. Panbiogeography of *Nothofagus* (Nothofagaceae): analysis of the main species massings. J Biogeogr, 2006, 33: 1066—1075[DOI]
- Cook L G, Crisp M D. Not so ancient: the extant crown group of *Nothofagus* represents a post-Gondwanan radiation. Proc R Soc B, 2005, 272: 2535—2544[DOI]
- Praglowksi J. Fagaceae L.: Fagoidae. World Pollen and Spore Flora, 1982, 11: 1—28
- Dettmann M E, Pocknall D T, Romero E J, et al. *Nothofagidites* Erdt. ex Potonie', 1960; a catalogue of species with notes on the paleogeographic distribution of *Nothofagus* Bl. (Southern Beech). N Z Geol Surv Paleont Bull, 1990, 60: 1—79
- Dettmann M E, Playford G. Taxonomy of some Cretaceous spores and pollen grains from Eastern Australia. Proc R Soc Vict, 1968, 81(n.s.): 69—93
- Tanai T. Phytogeographic and phylogenetic history of the genus *Nothofagus* Bl. (Fagaceae) in the Southern Hemisphere. J Fac Sci Hokkaido Univ Ser IV, 1986, 21(4): 505—582
- Couper R A. New Zealand Mesozoic and Cainozoic plant microfossils. N Z Geol Surv Paleont Bull, 1960, 32: 5—87
- Cranwell L M. *Nothofagus*: living and fossil. In: Gressitt J L, ed. Pacific Basin Biogeography. Honolulu: Bishop Museum Press, 1963. 387—400
- Cranwell L M. Antarctica: Cradle or Grave for its *Nothofagus*? In: Cranwell L M, ed. Ancient Pacific Floras: The Pollen Story. Honolulu: Univ Hawaii Press, 1964. 87—93
- Hooker J D. Botany of the Antarctic Voyage of H.M. Discovery ships 'Erebus' and 'Terror' in the years 1839—1843. Flora Antarctica. London: Reeve Bros, 1853
- Kuprianova A L. Palynological data to the systematics of the Fagales and Urticales. Soviet Reports from the First International

- Palynological Conference. Moscow: Acad Sci, 1962. 17—25
- 28 Nixon K C. In support of recognition of the family Nothofagaceae Kuprianova. *Bot Soc Am Publ*, 1982, 162: 102
- 29 Jones J H. Evolution of the Fagaceae: the implications of foliar features. *Ann Missouri Bot Gard*, 1986, 73: 228—275[DOI]
- 30 Doktor M, Gazdzicki A, Jerzemska A, et al. A plant-and -fish assemblage from the Eocene La Meseta Formation of Seymour Island (Antarctic Peninsula) and its environmental implications. In: Gazdzicki A, ed. *Palaeontological Results of the Polish Antarctic Expeditions. Part II. Palaeontologia Polonica*, 1996, 55: 127—146
- 31 Dutra T L, Batten D J. Upper Cretaceous floras of King George Island, West Antarctica and their palaeoenvironmental and phytogeographic implications. *Cretaceous Res*, 2000, 21: 181—209[DOI]
- 32 Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot J Linn Soc*, 2003, 141: 399—436[DOI]
- 33 Li R Q, Chen Z D, Lu A M, et al. Phylogenetic relationship in Fagales based on DNA sequences from three genomes. *Int J Plant Sci*, 2004, 165(2): 311—324[DOI]
- 34 Hickey L J. Evolutionary significance of leaf architectural features in the woody dicots. *Am J Bot*, 1971, 58: 469
- 35 Hickey L J. Stratigraphy and Paleobotany of the Golden Valley Formation (Early Tertiary) of Western North Dakota. *Geol Soc Am Memoir*, 1977, 150: 1—183
- 36 Zastawniak E. Upper Cretaceous leaf flora from the Blaszyk moraine (Zamek Formation), King George Island, South Shetland Islands, West Antarctica. *Acta Paleobot*, 1994, 34(2): 119—163
- 37 Zhou Z Y, Li H M. Some Late Cretaceous plants from King George Island, Antarctica. In: Shen Y B, ed. *Stratigraphy and Palaeontology of Fildes Peninsula, King George Island, Antarctica. State Antarctic Committee, Monograph 3. Beijing: Science Press*, 1994. 85—96
- 38 Pole M. Cretaceous macrofloras of Eastern Otago, New Zealand: Angiosperms. *Aust J Bot*, 1992, 40: 169—206[DOI]
- 39 Scriven L J, McLoughlin S, Hill R S. *Nothofagus plicata* (Nothofagaceae), a new deciduous Eocene macrofossil species from southern continental Australia. *Rev Palaeobot and Palynol*, 1995, 86: 199—209[DOI]
- 40 Hickey L J. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *Am J Bot*, 1973, 60: 17—33
- 41 Hickey L J. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. In: Metcalfe C R, Chalk L, eds. *Anatomy of the Dicotyledons, Vol. 1, 2nd ed. Oxford: Clarendon Press*, 1979. 25—39
- 42 Hickey L J, Taylor D W. The leaf architecture of *Ticodendron* and the application of foliar characters in discerning its relationships. *Ann Missouri Bot Gard*, 1991, 78(1): 105—130[DOI]
- 43 Hickey L J, Wolfe J A. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. *Ann Missouri Bot Gard*, 1975, 62(3): 538—589
- 44 Dilcher D L. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *Bot Rev*, 1974, 40: 1—157
- 45 Wolfe J A, Tanai T. Systematics, phylogeny, and distribution of *Acer* (maples) in the Cenozoic of western North America. *J Fac Sci Hokkaido Univ Ser IV Geol Mineral*, 1987, 22(1): 1—246
- 46 Zhou Z K, Li H M. Leaf architecture implications for Systematics of Chloranthaceae. *Chin J Bot*, 1994, 6(1): 12—18
- 47 Leaf Architecture Working Group. Morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms. Washington DC: Smithsonian Institution, 1999. 1—65
- 48 Luo Y, Zhou Z K. Leaf architecture in *Quercus* subgenus *Cyclobalanopsis* (Fagaceae) from China. *Bot J Linn Soc*, 2002, 140: 283—295[DOI]
- 49 曹流. 南极乔治王岛晚白垩世孢粉植物群及其古气候. 见: 沈炎彬, 主编. 南极乔治王岛菲尔得斯半岛地层及古生物研究. 北京: 科学出版社, 1994. 51—83
- 50 李浩敏. 南极乔治王岛菲尔得斯半岛早第三纪化石山植物群. 见: 沈炎彬, 主编. 南极乔治王岛菲尔得斯半岛地层及古生物研究. 北京: 科学出版社, 1994. 133—171
- 51 Crane P R. Betulaceous leaves and fruits from the British Upper Palaeocene. *Bot J Linn Soc*, 1981, 83: 103—136
- 52 Li H M. Early Tertiary palaeoclimate of King George Island, Antarctica—evidence from the Fossil Hill flora. In: Yoshida Y, et al, eds. *Recent Progress in Antarctic Earth Science. Tokyo: Terra Scientific Publishing Company*, 1992. 371—375
- 53 李浩敏. 南极乔治王岛早第三纪古气候. *南极研究*, 1991, 3(4): 18—23
- 54 Dutra T L. *Nothofagus* in the northern Antarctic Peninsula (KGI, South Shetland Islands) II. Upper Paleocene-Lower Eocene. *Revista da Universidade de Guarulhos, Geociencias 5 (numero especial)*, 2000. 131—136