

文章编号: 1001-8166(2003)06-0884-07

青藏高原隆起和高山栎组(壳斗科)分布的关系*

周浙昆, 普春霞, 陈文允

(中国科学院昆明植物研究所, 云南 昆明 650204)

摘 要:高山栎是一类硬叶常绿的栎属植物, 集中分布在横断山区, 是这一地区群落中的优势种和建群种。高山栎组分布区的形成和喜马拉雅的隆起、横断山的形成有密切关系。讨论了这种相互关系。先清理了高山栎分类学的混乱, 将原来的 12 种高山栎归并为 9 种, 在此基础上讨论了高山栎的现代分布和系统位置, 总结分析了高山栎的地史资料。认为高山栎组植物出现的时间不晚于中新世, 在中新世高山栎组已经有了较广的分布, 分布在当时的亚热带常绿阔叶林。在上新世, 随着喜马拉雅山脉的隆起和抬升, 横断山地区的环境发生了巨大的变化, 环境变冷、变旱。高山栎组植物由于自身所具有的抗寒耐旱的形态特征, 如被较厚的毛被, 单位面积气孔数目较少等使之在生物竞争中成为优胜者, 而逐步成为横断山地区群落中的优势种和建群种。并以已有地质学、古植物学、形态解剖学、植物地理学和分子生物学的证据论证了这一假说。

关 键 词:栎属; 高山栎组; 横断山; 喜马拉雅

中图分类号: Q948.2

文献标识码: A

高山栎是指一类硬叶常绿的栎属植物, 包括以中国横断山为分布中心的 9 种栎属植物。形态学和分子生物学的证据都表明, 这是一个非常自然的类群, 周浙昆将其归入高山栎组 *Quercus sect. Heterobalanus* (Oerst.) Menits.^[1-6]。高山栎组的分布南起泰国的清迈, 北至我国秦岭, 东达我国台湾西止于喜马拉雅地区, 并上延至阿富汗。高山栎组的垂直分布可从 1 700 m 分布到 4 800 m 的高山, 但以 2 400 ~ 3 600 m 最为集中^[3]。高山栎区分布虽然较广, 但是主要集中分布在横断山区, 全部种类在横断山区均有分布, 是这一地区群落中的优势种和建群种, 在横断山的生态系统中起着至关重要的作用^[4, 7-11]。

分子生物学的证据和形态学的证据均表明高山栎组植物和分布于现代地中海沿岸的一类硬叶栎类如 *Q. ilex*, *Q. suber* 等有最近的亲缘关系^[4, 6, 12]。

高山栎组还有着悠久的地质历史, 在我国西藏希夏邦马峰、南木林, 云南开远小龙潭、宣威、永平、洱源、兰坪, 四川米易等地的第三纪和第四纪地层中都有高山栎的化石发现^[13-21]。徐仁^[13]还根据在希夏邦马峰海拔 5 600 m 高山发现的高山栎类化石推测喜马拉雅山在上新世以后抬升超过 3 000 m。

形态学的研究表明在栎属中高山栎组植物是唯一具有复表皮的类群^[4]、被毛(至少在幼叶阶段)厚的角质层, 较低的气孔密度等形态特征, 这些形态特征往往和防寒保水有密切关系^[4, 22]。具有防寒保水等特征的高山栎组植物更能够适应高山环境, 青藏高原隆起造成的环境变迁更有利于高山栎的生存竞争。总之青藏高原的隆起、横断山抬升、古地中海的退却和高山栎组植物分布区的形成有密切的关系。本文将讨论两者之间的关系, 探索青藏高原隆起造成的环境变迁对植物分布的影响。

收稿日期: 2003-01-28; 修回日期: 2003-06-16.

* 基金项目: 国家自然科学基金项目“高山栎组分布区的形成发展与横断山抬升的相互关系”(编号: 30170077); 中国科学院知识创新项目“横断山及其邻近地区生物多样性起源、演化及可持续利用”(编号: KSCX2-1-09)资助。

作者简介: 周浙昆(1956-), 男, 浙江人, 研究员, 从事植物分类、植物生物地理及古植物学的研究. E-mail: zhouzk@public.km.yn.cn

1 高山栎组的分类与分布

高山栎组

Quercus sect. *Heterobalanus* (Oerst.) Menits. [23]——
sect. *Suber* Spach [5, 24]; ———sect. *Cerris* subsect. *Brachylepi-*
ds A. Camus [1]; ———sect. *Brachylepids* Zhou Z K [4]

Typus: *Q. semecarpifolia* Smith

最近出版的《中国植物志》二十二卷 [5] 及《中国植物志》英文版第四卷 [24] 都对高山栎组植物进行分类处理,但是高山栎组的分类仍然十分混乱。本文根据最新资料参考分子生物学的证据,清理高山栎组的分类混乱,确定高山栎组植物为 8 种,1 个存疑种。本文的分类处理主要在《中国植物志》中英文版的基础上进行,同时为了节省篇幅,文献引证,仅引原始文献及《中国植物志》中英文版。中文名均依据《中国植物志》中文版。

高山栎组分种检索表:

1. 成熟叶被黄色、棕色、灰色、灰黄束状毛
 2. 成熟叶被黄色、棕色束状毛
 3. 壳斗浅碗形或碟形,通常近于平展,仅包坚果基部;坚果近球形,直径 2~3 cm,紫褐色,叶被棕色束状毛及糠枇状粉末……………1. *Q. semecarpifolia* Smith
 3. 壳斗杯形、碗形或帽斗形,坚果卵形,椭圆形,直径小于 2 cm
 4. 壳斗外小苞片鳞片状,卵形至披针形,极短
 5. 壳斗帽状,顶部边缘扩展成波浪状皱褶……………2. *Q. guyavifolia* Lév
 5. 壳斗杯形或碗形,顶部边缘紧接坚果
 6. 叶片通常在 4 cm 以下,叶背密被黄色束状毛,遮蔽侧脉……………3. *Q. pannosa* Hand. -Mazz
 6. 叶片通常在 4 cm 以上,叶背被黄色束状毛,侧脉明显可见
 7. 果序长不到 3 cm,小苞片卵状长团形,钝头……………4. *Q. aquifolioides* Red. Et Wils
 7. 果序长 6~16 cm,小苞片线状披针形,长约 1.5 mm……………5. *Q. longispica* (Hand. -Mazz.) A. Camus
 4. 壳斗外小苞片线形,长 5~8 mm,顶端反曲……………6. *fimbriata* Chun et Huang
 2. 成熟叶被灰色,或污褐色束状毛
 8. 乔木,有明显的主干,成熟叶被灰色束状毛,叶多全缘,反卷……………7. *Q. seneascens* Hand. -Mazz
 8. 灌木,成熟叶被污褐色束状毛,叶缘有刺状齿,稀全缘……………8. *Q. monimotricha* Hand. -

Mazz

1. 成熟叶不被毛或近在基本及叶脉腋处被少许灰色束状毛……………9. *Q. spinosa* David ex Franch

(1) 高山栎。(*Quercus semecarpifolia* Smith [5, 24])。分布在泰国清迈,中国西藏的波密、吉隆、错那、聂拉木等地以及阿富汗,海拔分布范围为 2 600~4 000 m。高山栎在中国仅分布在西藏,原来许多定为高山栎,分布在中国其它地方的标本都是误定。值得一提的是高山栎是高山栎组分布最南和最北的种类。

(2) 帽斗栎。(*Quercus guyavifolia* Lév. [5, 24])。横断山区(滇西北和川西),海拔分布范围为:2 500~4 000 m。

(3) 黄背栎。(*Quercus pannosa* Hand. -Mazz. [5, 23, 24])。本种和帽斗栎有明显区别,帽斗栎的壳斗和黄背栎的叶背是两个明显的区别特征,黄成就等 [24] 对两者归并是不合适的。云南四川特有集中分布于横断山区。海拔分布范围为 2 600~3 600 m。

(4) 川滇高山栎。(*Quercus aquifolioides* Rehd. et Wils. [5, 24])。四川、贵州、云南、西藏特有,横断山区较为集中,海拔分布范围为 2 000~4 900 m,是高山栎组植物中海拔分布较高的种类。

(5) 长穗高山栎。(*Quercus longispica* (Hand. -Mazz.) A. Camus [1, 5] ———*Q. rehderiana* Hand. -Mazz. [24])。果序长,叶背黄色束状毛,是长穗高山栎的典型特征,而光叶高山栎(*Q. rehderiana*)叶背光滑无毛,两者之间也没有过渡。黄成就,张永田对这两个种的归并无法理解。横断山区特有(云南、四川、西藏);海拔分布范围为 2 260~3 800 m。

(6) 长苞高山栎。(*Quercus fimbriata* Chun et Huang [5])。小苞片线形,长,顶端反卷是长苞高山栎的典型特征。高山栎组又称短鳞组,其特征就是苞片短而紧贴壳斗。由此,中国植物志中文版和英文版都认为这是一个川滇高山栎(*Q. aquifolioides*)和匙叶栎(*Q. dolicholepis*)杂交种,是否如此,需要实验证据支持。仅分布于云南西北部的丽江、宁蒗及四川的小甲、九龙。海拔分布范围为 2 800~3 200 m。

(7) 灰背栎。(*Quercus seneascens* Hand. -Mazz. [5, 24])。西藏、云南、四川、贵州分布,在横断山较为集中。海拔分布范围为 2 200~3 350 m。

(8) 矮高山栎。(*Quercus monimotricha* Hand. -Mazz. [5, 24])。高山栎组中唯一的灌木。分布于四

川西部、云南西北部和缅甸北部。常成片生长形成优势植被。海拔分布范围为 2 000 ~ 4 200 m。

(9) 刺叶栎。(*Quercus spinosa* David ex Franch.^[5, 24]——*Q. bullata* Seem; *Q. gilliana* Rehd. et Wils.^[5, 24];——*Q. ilex* L. var. *spinosa* Franch.^[5, 24];——*Q. rehderiana* Hand. - Mazz.^[5, 24];——*Q. pseudosemecarpifolia* A. Camus^[1]——*Q. semecarpifolia* Smith var. *spinosa* Schott.^[5, 24];——*Q. taiyunensis* Ling^[5, 24];——*Q. spinosa* var. *miyabei* Hayata^[5, 24])。这是高山栎组中,最为混淆的种类。最近普春霞等^①的研究表明分子生物学证据(AFLP)支持光叶高山栎(*Q. rehderiana*),毛脉高山栎(*Q. pseudosemecarpifolia*)和川西栎(*Q. gilliana*)归并为刺叶栎。刺叶栎是高山栎组分布海拔最低,最东部的种类,从横断山一直分布到台湾,海拔分布范围为 900 ~ 1 500 m。

周浙昆^[3]总结高山栎组的分布为:高山栎组植物的分布西起东喜马拉雅南坡到西喜马拉雅一带,西北达阿富汗,在中国向北不过秦岭,南达泰国的青迈;绝大多数种类东止于四川盆地西部边缘,刺叶栎

从横断山零星分布到我国台湾。刺叶栎的分布在横断山最为集中,全部 9 个种类在横断山都有分布,常常形成群落纯的高山栎群落。高山栎的垂直分布从海拔 900 m 直到 4 800 m,但以 2 400 ~ 3 600 m 的期间最为丰富。对不同海拔川滇高山栎遗传多样性的研究也表明,川滇高山栎的遗传多样性以海拔 3 200 m 左右的地段最为丰富^[25]。

2 高山栎组的地史分布

高山栎组植物的叶脉和叶型特征都较为特殊,叶大多为椭圆形、倒卵型、先端大多钝圆,叶缘具刺或全缘,中脉大多分叉。所以在地层中容易被识别和鉴定,有较高的可靠性。表 1 总结了目前发现的所有高山栎组的化石。从表中可见最早见于中新世的西藏南木林植物群^[14, 19, 20]和云南开远小龙潭植物群^[15]。以后在横断山中新世和上新世地层中都发现高山栎组的化石成为群落中的优势种和建群种^[19, 20]。

表 1 高山栎组化石记录^①
Table 1 The fossil records of *Quercus* sect. *Heterobalanus*

Taxon	形式 (Fossil form)	地质年代 (Geological time)	地区 (Locality)	文献(Literature)
<i>Q. lancifolia</i> Tao	叶	上新世	云南兰坪	[18, 19, 20]
<i>Q. lanpingensis</i> Tao	叶	上新世	云南兰坪 云南永平	[18, 19, 20]
<i>Q. namulingensis</i> Li et Guo	叶	中新世	西藏南木林	[14, 19, 20]
<i>Q. preguyavaefolia</i> Tao	叶	上新世 中新世 第四纪	西藏南木林, 西藏希夏邦马峰, 云南 洱源、兰坪、永平、宣威	[13, 14, 15, 16, 19, 20, 25]
<i>Q. premonimotricha</i> Tao	叶	中新世 上新世 上新世 上新世 上新世	云南开远、 云南兰坪 云南洱源 云南永平 四川米易	[15, 16, 18, 19, 20, 21]
<i>Q. presenescens</i> Zhou	叶	中新世 上新世	西藏南木林, 西藏希夏邦马峰, 云南 洱源、兰坪、永平	[13, 14, 15, 16, 19, 20]
<i>Q. wulongensis</i> Li et Guo	叶	中新世	西藏南木林	[14, 15, 19, 20]

3 高山栎组的系统位置

叶解剖、叶结构、分子生物学证据分支分析都支持高山栎组植物是一个单系类群^[4, 6, 27]。高山栎组植物具有复表皮、被束状毛,中脉呈“Z”字弯曲顶端分叉,壳斗苞片短,紧贴壳斗,子叶合生。这些特

征在整个栎属中都是独特的。ITS 系列分析的证据表明,高山栎组形成一个稳定的支系,强烈地支持高山栎组做为一个单系类群^[6]。普春霞等^[27]的分支分析也支持高山栎组做为一个自然的类群。

关于高山栎的系统位置,周浙昆等^[4]根据叶表皮和叶结构特征分析认为高山栎组植物是栎亚属中

① 普春霞. 刺叶栎复合群的生物地理学研究. 中国科学院昆明植物研究所学位论文, 2002.

最原始的类型。栎属化石的叶形在地层中出现的时间顺序也支持这一推论^[11]。而李建强^[28]的研究则认为高山栎组是栎属中的基部类群,但是不是最基部的类群,巴东栎组(*Quercus sect. Engleriana*)是较之高山栎组更早的分支。Manos 等^[6, 27]的 ITS 系列的分析以及普春霞等的分支分析都认为高山栎组不

是栎属中最早分支的类群。*Quercus sect Cerris* 是一群分布在现代地中海、喜马拉雅、横断山及亚洲东部

的栎属植物。经典分类将高山栎组归为 *Quercus sect Cerris*。周浙昆、Manos, 李建强和普春霞等的研究都支持经典分类的处理^[4, 6, 27, 28]。

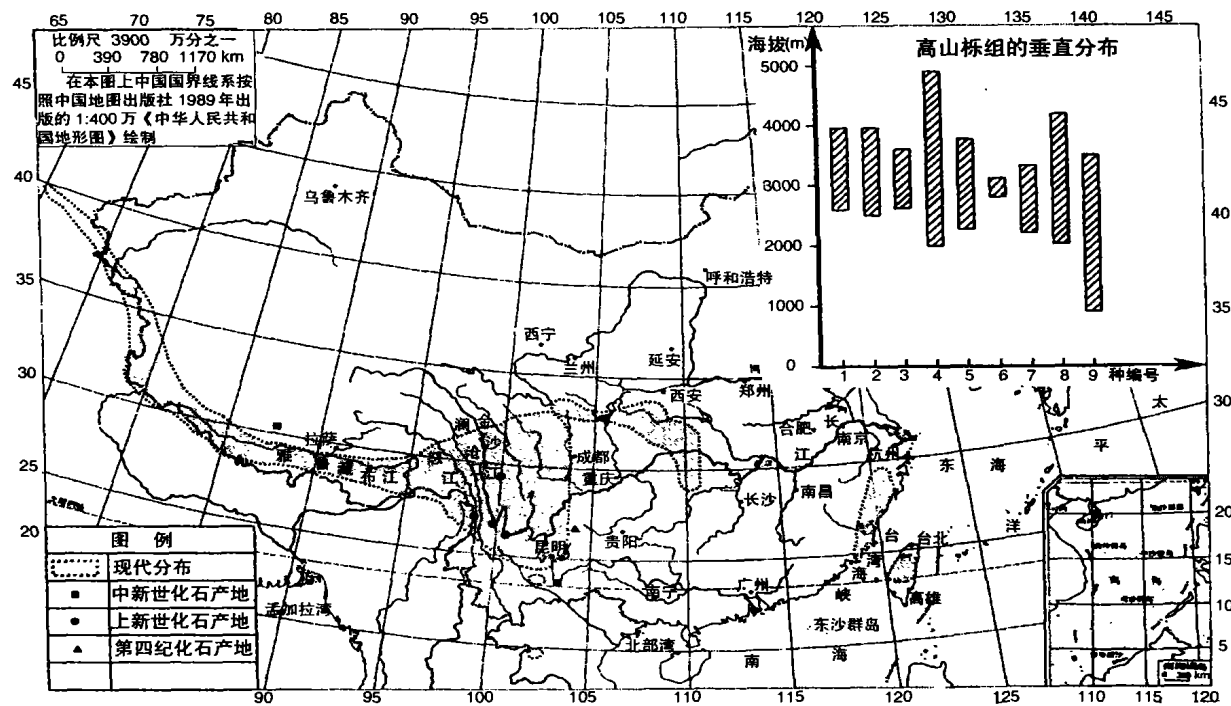


图1 高山栎组的现代分布和化石分布

Fig.1 Modern distribution and fossil distribution of sect *Heterobalanus*

4 高山栎组的分布与喜马拉雅隆起、横断山形成的关系

基于以上对高山栎组分类、分布、地质历史以及系统位置的认识,笔者提出了高山栎组分布模式形成的假说即:高山栎组植物出现的时间不晚于中新世,在中新世高山栎组已经有了较广的分布,分布在当时的亚热带常绿阔叶林中,在上新世,随着喜马拉雅山脉的隆起和抬升,横断山地区的环境发生了巨大的变化,环境变冷,变旱。高山栎组植物由于自身所具有的抗寒耐旱的形态特征,如被较厚的毛被,单位面积气孔数目较少等使之在生物竞争中成为优胜者,而逐步成为横断山地区群落中的优势种和建群种。

这一假说与美国古植物学家 Aexlord 对硬叶栎类的起源和分布区的形成明显不同。Aexlord^[29]认为美国西北、地中海和中国西部都分布着一群硬叶

栎类,他们之间有密切的亲缘关系,地中海的硬叶栎最古老,他们起源之后分别向美国西部和中国的喜马拉雅和横断山地区扩散而形成现在的分布格局。Aexlord 的这一推理目前尚无有力的证据来支持,相反,分子生物学证据已经证明广布硬叶栎类不是一个单系的类群。笔者的假说却得到了以下证据的支持。

高山栎的地史分布及现代分布支持了这一假说。从地史分布看高山栎在中新世的分布区要大于现代高山栎的分布,而且在中新世喜马拉雅地区尚未隆升,西藏南木林的气候还是一种温暖湿润的亚热带气候,与高山栎在同一产地的也大多是阔叶林的成分^[14]。而中新世高山栎的另一产地云南开远小龙潭,则是典型的南亚热带气候类型,同产地的植物群,是豆科(广义)、壳斗科、木兰科及樟科为优势成分是典型的亚热带常绿阔叶林^[21]。上新世是喜马拉雅地区迅速抬升的时期^[30, 31],而在此时期在喜

马拉雅及横断山地区高山栎的化石点逐步增多(表 1)。在横断山核心地区的化石产地如洱源、兰坪、永平等上新世地层所产的植物群都是以高山栎为优势成分的^[19, 20]。横断山边缘的米易上新世植物群中高山栎混生于其它类群中^[11, 15, 16, 18, 21]。在现代分布中,高山栎在热带山地(泰国清迈)在南亚热带山地(云南石屏、龙陵等),中亚热带山地(昆明)都有高山栎组植物的分布;由西向东高山栎从横断山零星分布至我国台湾(刺叶栎)。整个高山栎组植物其实一直零星分布于现代的亚热带常绿阔叶林中,在横断山随着海拔的升高而成为群落中的优势种的。

以形态学证据为基础的分支分析表明刺叶栎复合群是高山栎组中最早分支的类群^[27]。而刺叶栎复合群又是在高山栎组分布最广,分布海拔最低的类群,这就表明在高山栎组中最早分支的类群广泛分布在亚热带常绿阔叶林,而晚出的类群限于分布于横断山(横断山地区特有)这就或多或少印证上述推测。分子生物学证据以佐证了这一假说。刺叶栎 AFLP 的证据表明分布于华中的仙居和华东及台湾刺叶栎居群是最早分支的居群,而位于横断山的丽江居群是晚出的类群^①。对这一现象虽然可以有多种解释但是它至少可以证明,高山栎早出的居群分布在台湾。

虽然地理分布、形态学和分子生物学的证据部分证实了笔者的假说,但是对这也假说的推论还有赖于更多的形态学证据和分子生物学证据。但是,喜马拉雅山脉的隆起和横断山的抬升和高山栎分布区的形成和发展却有密切的关系。

参考文献 (References):

- [1] Camus A. Les chenes monographie du Genre *Quercus* (et *Lithocarpus*) [M]. Paris: Academic des Sciences, 1934-1954. 158-373.
- [2] Xu Yongchun, Huang Chengjiu, Ren Xianwei, et al. Fagaceae [A]. In: Zheng Wanjun ed. Sylva Sincia (Vol. 2) [C]. Beijing: Forestry Publishing House, 1985. 2 198-2 357. [徐永椿, 黄成就, 任宪威, 等. 壳斗科 [A]. 见: 郑万钧主编. 中国树木志 (第二卷) [C]. 北京: 林业出版社, 1985. 2 198-2 357.]
- [3] Zhou Zhekun. Geographical distribution of *Quercus* from China [J]. Journal of Graduate School Academia Sinica, 1993, 10(1): 95-102. [周浙昆. 中国栎属的地理分布 [J]. 中国科学院研究生院学报, 1993, 10(1): 95-102.]
- [4] Zhou Zhekun, Willkinson H P, Wu Zhengyi. Taxonomical and evolutionary implications of the leaf anatomy and architecture of *Quercus* L. Subgenus *Quercus* from China [J]. Cathaya, 1995, 7: 1-34.
- [5] Huang Chengchiu, Chang Yongtian, Hsu Yongchun, et al. Fagaceae [A]. In: Chun Woonyong, Huang Chengchiu eds. Flora of China (Vol. 22) [C]. Beijing: Science Press, 1998. 213-332. [黄成就, 张永田, 徐永椿等. 壳斗科 [A]. 见: 陈焕镛, 黄成就编. 中国植物志 (第 22 卷) [C] 北京: 科学出版社, 1998. 213-332.]
- [6] Manos P S, Zhou Zhoukun, Cannon C H. Systematics of Fagaceae: phylogenetic tests of reproductive trait evolution [J]. International Journal of Plant Sciences, 2001, 162(6): 1 361-1 379.
- [7] Jin Zhenzhou. A Mossy Forest appearing the Sclerophyllous Evergreen Broad-Leaf Forest-*Quercetum pannosum nimbosum* [J]. Acta Botanica Yunnanica, 1981, 3(1): 75-88 [金振洲. 硬叶常绿阔叶林的苔藓林——黄背栎、云生兔儿风群丛 [J]. 云南植物研究, 1981, 3(1): 75-88.]
- [8] Jin Zhenzhou. The Sclerophyllous Evergreen Broad-Leaf Forest [A]. In: Wu Zhenyi, Zhu Yancheng eds. Yunnan [C]. Beijing: Science Press, 1987. [金振洲. 硬叶常绿阔叶林 [A]. 见: 吴征镒, 朱彦丞主编. 云南植被 [C]. 北京: 科学出版社, 1987.]
- [9] Jin Zhenzhou, Ou Pudong. The Sclerophyllous Evergreen Broad-Leaf Forest in China [J]. Journal of Yunnan University, 1981, 2: 13-20. [金振洲, 区普定. 我国的硬叶常绿阔叶林 [J]. 云南大学学报, 1981, 2: 13-20.]
- [10] Yang Qinzhou. The characteristics and classification of oak durisilver in the Himalayan region of China [J]. Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica, 1990, 14(3): 197-210. [杨钦周. 中国喜马拉雅地区硬叶栎林的特点与分布 [J]. 植物生态学与地植物学学报, 1990, 14(3): 197-210.]
- [11] Zhou Zhoukun. The Fossil History of *Quercus* [J]. Acta Botanica Yunnanica, 1993, 15(1): 21-23. [周浙昆. 栎属的历史植物地理学研究 [J]. 云南植物研究, 1993, 15(1): 21-23.]
- [12] Manos P S, Doyle J J, Nixon K C. Phylogeny, biogeography, and processes of molecular differentiation in *Quercus* Subgenus *Quercus* (Fagaceae) [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 1999, 12(3): 333-349.
- [13] Xu Ren, Tao Junrong, Sun Xiangjun. On the discovery of a *Quercus semicarpifolia* bed in mount Shiha Pangma and its significance in botany and geology [J]. Acta Botanica Sinica, 1973, 15(1): 103-114. [徐仁, 陶君容, 孙湘君. 希夏邦马峰高山栎化石层的发现及在植物学和地质学上的意义 [J]. 植物学报, 1973, 15(1): 103-114.]
- [14] Li Haomin, Guo Shuangxing. The Miocene flora Namling of Xizang [J]. Acta Palaeontologica Sinica, 1976, 15(4): 598-609. [李浩敏, 郭双兴. 西藏南木林中新世植物群 [J]. 古生物学报, 1976, 15(4): 598-609.]
- [15] The writing group of Cenozoic plant in China (abbrev. WGCP). Cenozoic plants from China, Fossil plants of China 3 [M]. Beijing: Sciences Press, 1978. 42-57. [中国新生代植物篇写组. 中国新生代植物化石 (第三册)——中国新生代植物化石 [M]. 北京:

① 普春霞. 刺叶栎复合群的生物地理研究 [D]. 中国科学院昆明植物研究所, 2002.

- 科学出版社,1978.42-57.]
- [16] Tao Junrong, Kong Zhaochen. The fossil and spore-pollen assemblage of the Shang-in coal series of Erhuan, Yunnan[J]. *Acta Botanica Sinica*, 1973, 15(1): 120-126. [陶君容, 孔昭宸. 云南洱源三营煤系的植物化石和孢粉组合[J]. *植物学报*, 1973, 15(1): 120-126.]
- [17] Tao Junrong. Tertiary Plant From China[A]. In: Li Yuntong, et al eds. *Chinese Stratigraphy 13, Chinese Tertiary*[C]. Beijing: Geological Publishing House, 1984. 314-317. [陶君容. 中国第三纪的植物[A]. 见: 李云通等编著. *中国地层 13 中国的第三系*[C]. 北京: 地质出版社, 1984. 314-317.]
- [18] Tao Junrong. Neogene flora of Lanping and its significance in middle watershed of Salween-Mekong-yangtze Rivers[A]. In: the Comprehensive Scientific Expedition to the Qinghai-Xizang Plateau, Chinese Academy of Sciences. *Scientific Expedition Special Issue of Henghuan Mountains 2*[C]. Beijing: Science & Technology Press, 1986. 58-65. [陶君容. 横断山区中段——兰坪新第三纪植物化石群及意义[A]. 见: 中国科学院青藏高原综合科学考察队, 横断山考察专集(二)[C]. 北京: 北京科学技术出版社, 1986. 58-65.]
- [19] Zhou Zhokun. A taxonomical revision of fossil evergreen sclerophyllous oaks from China[J]. *Acta Botanica Sinica*, 1992, 34(12): 54-961. [周浙昆. 硬叶常绿高山栎类化石的分类研究[J]. *植物学报*, 1992, 34(12): 54-961.]
- [20] Zhou Zhokun. Fossil of the *Fagaceae* and their implication in systematics and biogeography[J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1999, 37(4): 369-385. [周浙昆. 壳斗科的地质历史及其系统学和植物地理学意义[J]. *植物分类学报*, 1999, 37(4): 369-385.]
- [21] Tao Junrong, Zhou Zhekun, Liu Yusheng. The Evolution of the Late Cretaceous-Cenozoic Floras in China[M]. Beijing: Science Press, 2000. 1-205. [陶君容, 周浙昆, 刘裕生. 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, 2000. 1-205.]
- [22] He Jinsheng, Chen Weilie. Morphological and anatomical features of *Quercus* section *Suber* and its adaptation to the ecological environment[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 1994, 18(1): 94-97. [贺金生, 陈伟烈. 高山栎的形态和解剖特征以及对生态环境的适应[J]. *植物生态学报*, 1994, 18(1): 94-97.]
- [23] Menitski L I. Oak of Asia[M]. *Leningosd Sciences*, 1984. 89-97.
- [24] Huang Chengjiu, Zhang Yongtian, Bartholomew B. *Fagaceae* [A]. In: Wu Zhenyi, Raven P H eds. *Flora of China (Vol. 4)* [C]. Beijing: Science Press, 1999. 370-400.
- [25] Li Jin, Chen Keyong, Li Posheng. The variation of genetic diversity of *Quercus aquifolioides* in different elevations[J]. *Acta Botanica Sinica*, 1998, 40(8): 761-767. [李进, 陈可咏, 李勃生. 不同海拔高度川滇高山栎群体遗传多样性变化[J]. *植物学报*, 1998, 40(8): 761-767.]
- [26] Zhang Jihui. *Paleophyte* [A]. In: Guizhou Branch Atlas(2), *Atlas of Paleobiology of SW China* [C]. Beijing: Science Press, 1978. 488-490. [张吉惠. 古植物[A]. 见: 西南地区古生物图册, 贵州分册(二)[C]. 北京: 科学出版社, 1978. 488-490.]
- [27] Pu Chunxia, Zhou Zhekun, Luo Yan. A Cladistic Analysis of *Quercus* (*Fagaceae*) in China Based on Leaf Epidermis and Architecture[J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 2002, 24(6): 689-698. [普春霞, 周浙昆, 罗艳. 中国栎属(壳斗科)基于叶表皮及叶结构特征的分支分析[J]. *云南植物研究*, 2002, 24(6): 689-698.]
- [28] Li Jianqiang. On the phylogeny of the *Fagaceae* [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1996, 34(6): 597-609. [李建强. 论山毛榉科植物的系统发育[J]. *植物分类学报*, 1996, 34(6): 597-609.]
- [29] Axelrod D I. Evolution and Biogeography of Madrean-Tethyan Sclerophyll vegetation [J]. *Annual Missouria Botany Garden*, 1973, 63: 280-334.
- [30] Chinese Academy of Geological Sciences. *The Tertiary System of China* [A]. In: *Stratigraphy of China (No. 1): An outline of the stratigraphy in China* [C]. Beijing: Geological Publishing House, 1982. 383-418. [中国地质科学院. 中国的第三系[A]. 见: *中国地层(一): 中国地层概论* [C]. 北京: 地质出版社, 1982. 383-418.]
- [31] The Editorial Committee of Chinese Physical Geography of the Chinese Academy of Sciences. *Paleogeography (Vol. 1)* [A]. In: *Chinese Physical Geography* [C]. Beijing: Science Press, 1984. 1-197. [中国科学院《中国自然地理》编辑委员会. 古地理(上册)[A]. 见: *中国自然地理* [C]. 北京: 科学出版社, 1984. 1-197.]

RELATIONSHIPS BETWEEN THE DISTRIBUTIONS OF QUERCUS SECT HETEROBALANUS (FAGACEAE) AND UPLIFT OF HIMALAYAS

ZHOU Zhe-kun, PU Chun-xia, CHEN Wen-yun

(Kunming Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China)

Abstract: *Quercus sect. Heterobalanus* (Oerst.) Menits. is a group of oaks consisting of 9 species. They are distributed from Chiang Mai in Thailand to southwest China, Burma, India, Bhutan, Nepal and Afghanistan. However, they are mainly concentrated in eastern Himalayan areas, particularly in the Hengduan Mountains. They are dominant elements in vegetation types of Hengduan mountains. Relationships between the distributions of the section and uplift of Himalayas are discussed in the present paper. Taxonomical revision is carried out at first and 12 species of the section are reduced to 9. Based on taxonomical revision, the modern distribution, fossil history and systematic position of the section are discussed. The fossil record of this section extended back to the Miocene. Early fossil oaks of this section were found mixed with other oaks or Fagaceae, which formed evergreen broad-leaf forests in subtropical region of China and east Asia. The younger fossil (the Late Miocene) records showed that oaks of this section had become the dominant element in floras. A hypothesis was proposed that *Sect. Heterobalanus* had its origins in these subtropical broad-leaf forests. This type of forest was widely distributed in many regions including the Hengduan Mountains. After the Tertiary Indian plate collided with Eurasia it caused the uplifting of Himalayas and the formation of the Hengduan Mountains where the climate became cold and dry. Such an environment was not ideal for most broad-leaf evergreen trees. However, oaks of *sect. Heterobalanus*, having obvious xerophytic characters such as dense hairs, thick cuticles, lignified epidermal cell walls and cuticles, and low stomatal density, were adapted to such an environment and therefore became dominant elements in the Hengduan Mountain regions. This hypothesis is partly supported by modern distribution, fossil history and AFLP evidences.

Key words: *Quercus sect.*; *Heterobalanus*; Hengduan mountains; Himalayas.