

叶缘一年均温中国模型在定量重建中国 新生代植物群古年均温中的应用

苏涛^{1,2)}, 星耀武¹⁾, JACQUES Frédéric M. B.³⁾, 陈文允^{1,2)}, 黄永江^{1,2)}, 刘裕生⁴⁾, 周浙昆¹⁾

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, 中国昆明, 650204;

2) 中国科学院研究生院, 中国北京, 100049;

3) 中国科学院南京地质古生物研究所古植物学与孢粉学研究室, 中国南京, 210008;

4) 美国东田纳西州大学生物科学系, 美国田纳西州约翰逊城, 37614-1710

内容提要: 叶缘分析法是一种利用现代植被木本双子叶植物全缘叶物种百分比与年均温的函数关系, 定量重建化石植物群古年均温的方法。该方法在新生代植物群的古年均温定量重建研究中得到了广泛的应用。目前基于世界不同地区现代植被的研究表明, 尽管全缘叶物种百分比与年均温存在很好的相关性, 但其相关性具有地区差异性。本文旨在总结叶缘分析法的研究进展, 并介绍基于中国植被建立的叶缘一年均温中国模型; 同时, 采用该模型重建了中国新生代不同时期植物群的古年均温, 且与前人采用其它模型得到的年均温重建值相比较。结果表明, 叶缘一年均温中国模型能够有效地重建中国新生代植物群的古年均温值。

关键词: 古植物群; 化石; 模型; 年均温; 新生代

古气候重建有助于认识气候演变的规律, 为预测全球气候变化提供重要的基础资料(Zachos et al., 2001; Irving, 2008)。植物化石作为地质时期的产物, 能够反映当时所处的环境情况, 因此可以用于研究其地质时期温度、降雨量等在内的古气候要素(Greenwood, 2005a)。木本双子叶植物叶片化石是新生代沉积中最为常见的一类植物化石, 已经被广泛地用于定量重建新生代植物群的古气候(Wolfe, 1995; Herman and Spicer, 1996; Jacobs and Deino, 1996; Davies-Vollum, 1997; Parrish et al., 1998; Wilf et al., 1998; Gregory-Wodzicki, 2000; Sun et al., 2002; Martinetto et al., 2007; Uhl et al., 2007; Xia et al., 2009)。

目前, 利用叶片化石定量重建古年均温的方法可以归为两大类: 共存分析法(Coexistence Approach, CA)(Mosbrugger and Utescher, 1997)和叶相分析法(Leaf Physiognomy Analysis, LPA)(Wolfe, 1993)。前者是基于植物分类学的方法, 根据化石种最近亲缘现生类群(Nearest Living Relatives, NLR)生长环境中气候要素的共存区间

(Interval of Coexistence), 从而确定植物群的气候要素范围(Mosbrugger and Utescher, 1997)。由此方法衍生出分布区叠加法(Overlapping Distribution Analysis, ODA)(Yang et al., 2007)。另一类方法是叶相分析法。叶相(Leaf Physiognomy)是指叶片各部分的形态特征, 包括叶缘、叶尖、叶基部、叶大小、叶形、叶脉类型、叶片质地等(Chaloner and Creber, 1990)。叶相分析法是基于形态学的方法, 统计植物群中木本双子叶植物各形态种的叶相参数, 根据现代植被建立的叶相与气候的相关性函数模型, 从而定量求得植物群的古气候参数(Wolfe, 1993), 此类方法包括叶缘分析法(Leaf Margin Analysis, LMA)(Wolfe, 1979; Wing and Greenwood, 1993)和气候-叶片多变量分析程序(Climate Leaf Analysis Multivariate Programme, CLAMP)(Wolfe, 1993)。最近, Huff等(2003)提出了数字叶相法(Digital Leaf Physiognomy, DLP)。与叶缘分析法和CLAMP将叶相参数定性化不同的是, 该方法把叶相特征进行数字化录入并量化, 有效降低了人为因素产生的误差。但是目前还没有基

注: 本文为国家自然科学基金(编号 30970206), 国家 973 计划(编号 2007CB411601)和美国自然科学基金(编号 EAR-0746105)、中国科学院青年科学家基金(编号 2009YB1-13)、国家自然科学基金外国青年学者研究基金(编号 40950110338)资助项目的成果。

收稿日期: 2010-03-01; 改回日期: 2010-07-07; 责任编辑: 章雨旭。

作者简介: 苏涛, 男, 1982 年生。博士研究生。主要从事古气候模型、新近纪古植物及古生态方面的研究。通讯地址: 650204, 昆明市蓝黑路 132 号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; Email: sutao@mail.kib.ac.cn。通讯作者: 周浙昆, 研究员, 电话: 0871-5219932; Email: zhouzk@mail.kib.ac.cn; 刘裕生, 副教授, Email: liuc@mail.etsu.edu。

于此方法建立的模型,因此还有待更深入的研究(Krieger et al.,2007)。

1 叶缘分析法研究概况

全缘叶物种百分比和年均温相关性的研究已经开展了近百年的时间。早在二十世纪初,Bailey 和 Sinnott(1915,1916)的研究就表明,植被中木本双子叶植物全缘叶物种百分比与温度,特别是年均温存在着很好的相关性。他们调查了世界范围内各地区的大量现代植被,发现热带、荒漠、干旱和盐碱地区,大多数植物种类的叶片全缘,在寒带与温带则具齿叶居多(Bailey and Sinnott,1916)。他们由此得出“全缘叶物种的比例越高,气候也就越温暖”的结论,认为叶缘类型可以作为白垩纪以来的气候指标(Bailey and Sinnott,1915)。

Wolfe(1979)根据北美和东亚的植被及气候数据,首次对全缘叶物种百分比和年均温的相关性进行了系统的研究,指出两者具有很高的相关性。Wing 和 Greenwood(1993)根据 Wolfe(1979)东亚植被叶缘与年均温的数据,首次建立了叶缘分析法模型。在此叶缘一年均温东亚模型中,全缘叶物种百分比与年均温具有很高的相关性(相关系数 $r^2 = 0.98$)。该方法通过采集各地区现代植被样点中所有木本双子叶植物种类的叶片,统计这些样点中全缘叶物种百分比,同时获得采样点的年均温数据,通过单线性回归分析(Single Linear Regression, SLR),建立全缘叶物种百分比与年均温的一元一次回归方程,其中,全缘叶物种百分比为自变量(Independent),年均温为依变量(Dependent)。统计一个植物群中的全缘叶物种百分比,就可以利用该回归方程定量重建此植物群的年均温。由于叶缘分析法在古年均温的定量重建中简单快捷且有效,因此成为定量研究新生代陆地古气候的一种广泛使用的方法(Greenwood,2005a)。

国际上关于叶缘与年均温相关性的研究主要集中在东亚、北美和中美、南美、新西兰、欧洲、澳大利亚及非洲 7 个地区(Wing and Greenwood,1993; Jacobs,1999; Gregory-Wodzicki,2000; Greenwood et al.,2004; Spicer et al.,2004; Traiser et al.,2005; Miller et al.,2006; Adams et al.,2008)。尽管叶缘与年均温具有较高的相关性,但是前人对世界不同地区植被的研究表明,叶缘分析法存在着地区性差异(Greenwood,2005a)(图 1)。北美、中美、东亚及南美的全缘叶百分比与年均温的相关性比较

相似(Wilf,1997; Gregory-Wodzicki,2000)。在相同全缘叶物种百分比的情况下,叶缘一年均温澳大利亚模型比其它现有的任何一个叶缘分析法模型得出的年均温值要低(Greenwood et al.,2004)。在新西兰和非洲,全缘叶百分比与年均温的相关性比较低(Jacobs,1999; Spicer et al.,2004)。Traiser 等(2005)分析了欧洲植被各叶相参数和气候参数的相关性,得出叶基呈锐角的物种百分比与年均温的相关性略高于全缘叶物种百分比和年均温的相关性。Adams 等(2008)指出,美国西部沿海地区的全缘叶物种百分比与年均温不具有显著的相关性,并推测其原因是该地区复杂的地形及相对较少的植物种类。

在中国,利用叶缘分析法重建古年均温的研究工作起步较晚,研究过的植物群也不多。目前,对山东临朐县中中新世山旺植物群所开展的古气候研究最为深入(Sun et al.,2002; Liang et al.,2003; Yang et al.,2007)。通过叶缘分析法、CLAMP 及共存分析法定量重建其植物群不同层位的古气候表

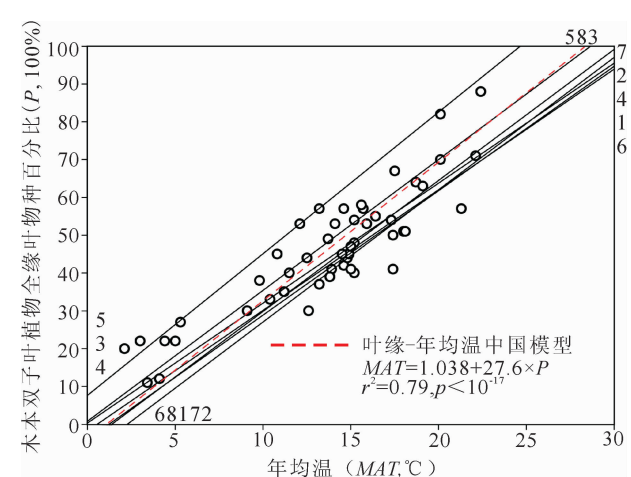


图 1 叶缘一年均温中国模型及 7 个基于世界不同地区数据建立的最佳线性方程(Su et al.,2010,略作修改)
Fig. 1 The Chinese Leaf Margin Analysis equation and other seven LMA data sets with best-fit linear equations (Su et al.,2010, revised)
1—东亚(Wolfe,1979; Wing and Greenwood,1993); 2—北美、中美及南美(Wilf,1997); 3—北美、中美及日本(Wilf,1997); 4—南美(Gregory-Wodzicki,2000); 5—澳大利亚(Greenwood et al.,2004); 6—欧洲(Traiser et al.,2005); 7—北美及中美(Miller et al.,2006); 8—中国(Su et al.,2010)
1—East Asia (Wolfe, 1979; Wing and Greenwood, 1993); 2—North, Central, and South America (Wilf, 1997); 3—North, Central America and Japan (Wilf, 1997); 4—South America (Gregory-Wodzicki, 2000); 5—Australia (Greenwood et al., 2004); 6—Europe (Traiser et al., 2005); 7—North and Central America (Miller et al., 2006); 8—China (Su et al., 2010)

明,当时的气候存在着一些轻微的波动,并证明了用于古气候重建的不同方法能够得出比较一致的结果(Yang et al., 2007)。Xia 等(2009)利用上述三种方法定量重建了云南开远县晚中新世小龙潭植物群的古气候,说明当时的年均温和现代相似,降雨量却明显高于现在,因此推测喜马拉雅在当时还未抬升到现在的高度。苏涛等(2009)利用叶缘分析法定量重建了热鲁植物群、依兰植物群等始新世不同时期 6 个植物群的古年均温,结果表明中国在始新世经历了与全球气候大致相同的趋势,即由炎热逐渐转冷的过程。在上述古气候重建的研究中,所采用的叶缘分析法模型都是叶缘一年均温东亚模型(Wolfe, 1979; Wing and Greenwood, 1993)。

为了准确地研究中国森林叶缘百分比和年均温的关系,苏涛等(Su et al., 2010)选取了中国从南至北非干旱地区(年降雨量范围为 469.7 - 2458.5 mm, 年均温范围为 2.1 - 22.4℃)的 50 个采样点来研究中国植被叶缘与年均温的相关性,以期探讨更适合中国新生代植物群古气候重建的叶相 - 气候模型(Su et al., 2010)(采样点见图 2)。研究表明,基于中国植被建立的叶缘分析法模型与基于北美、中美和日本建立的模型最为接近(图 1),斜率质量检测(Slope Equality Test)(Sokal and Rohlf, 1995)也表明,此两模型不存在统计学上的差异(Su et al., 2010)。这体现了中国和北美植被中全缘叶物种百分比与年均温相关性的相似性(Su et al., 2010)。与此同时,叶缘一年均温中国模型与叶缘一年均温东亚模型存在着较大差异,如当全缘叶百分比为 50% 时,叶缘一年均温东亚模型比叶缘一年均温中国模型得到的年均温高出 1.6℃。

本文旨在利用叶缘一年均温中国模型对前人研究过的中国新生代植物群年均温进行重新计算,从而探讨该模型与其它基于植物化石重建古年均温模型所得结果的异同。

2 材料方法

本文基于叶缘一年均温中国模型重新计算了中国新生代植物群的古年均温,这些植物群均已开展过古气候定量研究。各植物群全缘叶物种百分比值参照各文献提供的数据(见表 1)。对叶缘类型的判定标准为:叶缘凸出部分的长度小于主脉到凸出部分顶端的 1/4 即为具齿物种(Ash et al., 1999)。对于一个物种而言,所有叶片均为全缘,记分为 1;部分叶片全缘,记分为 0.5;所有叶片均具齿,则记分为 0(Wolfe, 1993)。

以往研究中用到的叶缘一年均温东亚模型为(Wing and Greenwood, 1993):

$$MAT = 1.141 + 30.6 \times P \quad (1)$$

式中, MAT 为植物群的年均温,单位℃; P 为植物群中木本双子叶植物全缘叶物种百分比。

本文中用到的叶缘一年均温中国模型为(Su et al., 2010):

$$MAT = 1.038 + 27.6 \times P \quad (2)$$

对于叶缘分析法的标准差(Standard Error, SE),以往的研究采用 Wilf(1997)提出的二项式方差函数(Binomial Variance Function)来表示(Wilf, 1997):

$$SE = b \cdot \sqrt{\frac{P(1-P)}{n}} \quad (3)$$

式中, b 为叶缘分析法模型中的斜率,叶缘一年均温东亚模型中该值为 30.6,叶缘一年均温中国模型中为 27.6; P 为一个植物群中木本双子叶植物全缘叶物种百分比; n 为一个植物群中木本双子叶植物物种总数; SE 的单位为℃。

Miller 等(2006)对叶缘分析法中的标准差进行了校正,提出全缘叶物种百分比具有离差性,因此采用二项式方差函数(公式 3)会降低计算值的准确性。考虑到二项式变异(Binomial Variation)和额外二项式变异(Extrabinomial Variation),叶缘分析法的标准差用逻辑正态方差函数(Logistic Normal Variance Function)来表示(Miller et al., 2006):

$$SE = b \times \sqrt{[1 + \varphi(n-1)P(1-P)] \times \frac{P(1-P)}{n}} \quad (4)$$

式中, φ 为离差系数(Overdispersion Factor),为一个常量,其值为 0.052;其它变量的含义同公式 3。

本文采用 Miller 等(2006)提出的逻辑正态方差函数(公式 4)来估算植物群年均温值的标准差。

3 结果

基于叶缘一年均温中国模型重建中国新生代不同时期植物群的古年均温值见表 1。

从表中可以看出,利用叶缘一年均温中国模型得到的各植物群年均温值与其它方法得到的结果大致相近。与叶相分析法中的其它模型比较时,叶缘一年均温中国模型得出的年均温值均低于叶缘一年均温东亚模型的值;与另外一类叶相分析法,即 CLAMP 比较,叶缘一年均温中国模型较

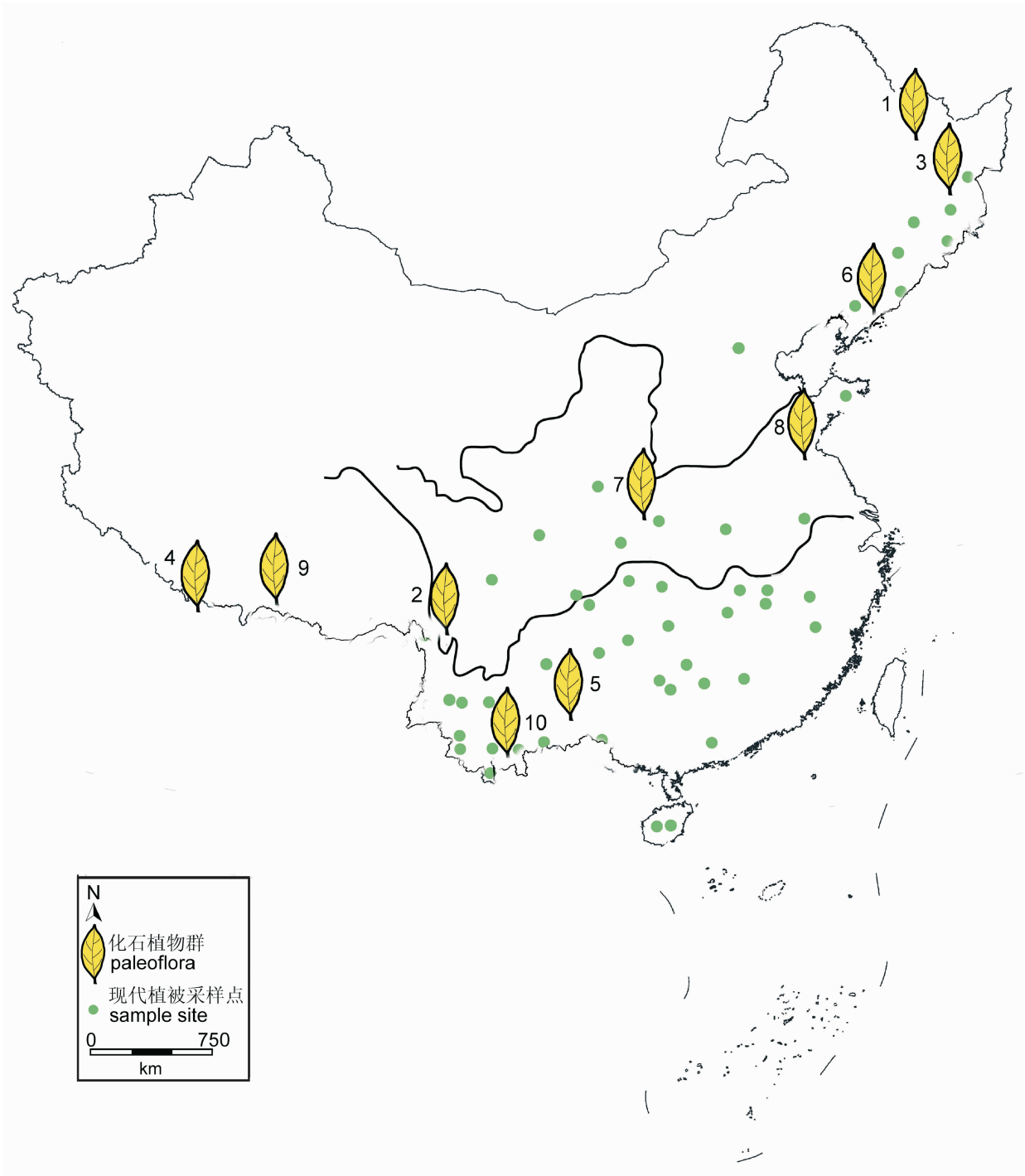


图 2 叶缘一年均温中国模型中的现代植被采样点及本文所讨论的新生代植物群

Fig. 2 Distribution of modern sample sites used to set up the Chinese Leaf Margin Analysis model and Cenozoic paleofloras discussed in this study

1—古新世乌云植物群,黑龙江嘉荫;2—早始新世热鲁植物群,四川理塘;3—早/晚始新世达连河植物群,黑龙江依兰;4—中始新世柳区植物群,西藏拉孜;5—中始新世石脑植物群,贵州盘县;6—晚始新世计军屯植物群,辽宁抚顺;7—晚始新世白鹿源植物群,陕西渭南;8—中新世山旺植物群,山东临朐;9—中中新世南木林植物群,西藏南木林;10—晚中新世小龙潭植物群,云南开远
1—Paleocene Wuyun flora, in Jiayin, Heilongjiang Province; 2—early Eocene Relu flora, in Litang, Sichuan Province; 3—early/late Eocene Dalianhe flora, in Yilan, Heilongjiang Province; 4—middle Eocene Liuqu flora, in Lazi, Xizang; 5—middle Eocene Shinao flora, in Panxian, Guizhou Province; 6—late Eocene Jijuntun flora, in Fushun, Liaoning Province; 7—late Eocene Bailuyuan flora, in Weinan, Shaanxi Province; 8—middle Miocene Shanwang flora, in Linqu, Shandong Province; 9—middle Miocene Nanmulin flora, in Nanmulin, Xizang; 10—late Miocene Xiaolongtan flora, in Kaiyuan, Yunnan Province

PHYSG3ARC 得出的年均温值要高,而更接近于 PHYSG3BRC 得出的年均温值。与共存分析法相比,叶缘一年均温中国模型得出的年均温值更具有波动性。例如,对于中中新世山旺植物群的各层位,共存分析法得出的年均温仅有两组值,且大多数高于中国叶缘分析法得出的年均温值。对于晚中新世小龙潭植物群而言,叶缘一年均温中国模型低于叶缘一年均温东亚模型得到的值,而更接近于 CLAMP 和共存法得到的古年均温值(表 1)。

4 讨论

4.1 叶缘一年均温中国模型能提高中国新生代植物群古年均温重建值的可靠度

叶缘一年均温中国模型是基于中国植被建立的,因此能更好地反映中国范围内植被中全缘叶物种百分比与年均温的相关性。研究表明,中国植被中全缘叶物种百分比与年均温存在较高的相关性(Su et al., 2010)。该模型的建立,为中国古气候的研究提供了新的、有效的模型。当该模型应用于定量重建中国新生代植物群年均温时,能够得出和其它方法大致相近的结果(表 1),这说明了各种方法在定量重建古植物群年均温中的一致性。

同时要指出,叶缘一年均温中国模型与其它方法的结果也存在着一定的差异性。从与叶缘分析法各模型的比较来看,叶缘一年均温中国模型只和基于北美及日本建立的模型不具有统计学上的差异(Su et al., 2010)。与目前广泛使用的叶缘一年均温东亚模型相比,叶缘一年均温中国模型得出的年均温值明显低,这可能与叶缘一年均温东亚模型数据来源的不可靠性有关。当与 CLAMP 中的 PHYSG3ARC 和 PHYSG3BRC 比较时,叶缘一年均温中国模型得出的年均温更接近于 PHYSG3BRC 得出的结果。在 PHYSG3ARC 数据库中,包括了采自西伯利亚等高寒地区的样品(Spicer, 2009),这些样品中的叶相和气候数据明显与温暖地区的数据不同,而本文中的化石植物群并不体现高寒地区的叶相特征,因此通过叶缘一年均温中国模型得出的年均温要高于 PHYSG3ARC 得出的值。尽管叶缘一年均温中国模型与 PHYSG3BRC 得出的年均温值比较接近,但是包括 PHYSG3BRC 在内的 CLAMP 数据库并不能很好地计算中国化石植物群的降雨量值(Xia et al., 2009)。为此,需要更加深入的研究叶缘分析法的区域局限性,并不断丰富 CLAMP 数据库中各植被类型的采样点数据,提高叶相分析法重建古气候值的

准确度。

另外,叶缘一年均温中国模型与共存分析法比较,仍然存在着一些差异。共存分析法得到的结果反映了该化石植物群当时可能的气候区间值。在共存分析法中,各化石种的气候要素均直接来自其最近亲缘现生种的气候数据。对于那些曾经广泛分布于世界各地的孑遗种或特有种而言,由于各种地质事件,使它们现在仅分布在少数地区(周浙昆和 Momohara, 2005),那么这些物种的现生环境和地质时期的环境势必会存在很大的变化。因此,在采用共存分析法确定各化石种的最近亲缘现生种时,需综合考虑该类群在地质时期的分布范围(Kvacek, 2007)。

综上所述,在古气候定量重建的工作中,需要采用多种研究方法,充分考虑各种方法的优、缺点,并比较、综合这些方法得到的结果,从而得出最为可靠的研究结论。

4.2 研究展望

叶缘一年均温中国模型能够快速有效地重建中国新生代植物群的年均温,但是年均温值仅能反映古气候一个方面的要素。为此,需要继续收集世界各地叶相-气候资料,采用多种数据分析手段,更加深入地探讨叶片的各个特征和各气候参数之间的相关性,以期得到定量重建更多气候参数(如最冷月均温、最热月均温、年降雨量等)的模型,这是当前古气候重建模型研究的热点,至今仍在不断的完善之中(Krieger et al., 2007; Spicer et al., 2009)。我们下一步的工作是将中国的 50 个样点叶相和气候数据整合到 CLAMP 数据库中,并展开叶相(如叶片大小、叶尖形态、叶基形态)与降雨量等气候参数的相关性分析,充分发掘更多适合中国新生代植物群古气候定量重建的叶相-气候模型。

目前,叶缘分析法的研究方兴未艾,除上述继续深入研究叶缘分析法的地区差异性,并采用多种分析方法充分挖掘叶相所蕴含的气候信息外,还需要从其它诸多方面开展工作,主要归纳为以下 4 点:

4.2.1 叶相定义的标准化

准确定义叶片形态是利用叶相进行古气候研究工作的关键之一。尽管现在对叶片形态的定义已经有了比较细致的研究(Ash et al., 1999; Ellis et al., 2009),但是在古气候研究中,叶相的定义仍需要不断完善。在叶缘分析法中,全缘叶物种的判定直接影响着定量重建古气候的结果。目前的各模型判定叶缘具齿都是依据如下判定标准:叶缘凸出部分

到叶缘的距离小于凸出部分的顶端到主脉距离的 1/4。对于那些叶缘具刺的物种而言,以往的叶缘分析法研究中均判定为具齿类型。但是 Spicer(2009)认为,它们与昆虫防御性有关(如小檗科(Berberiaceae)小檗属(*Berberis*)和十大功劳属(*Mahonia*)等),而与其生长环境温度的高低无关,

因此将这种具刺的叶片定义为全缘叶。另外,以 CLAMP 为例,该方法需要对 31 个叶片性状进行打分。虽然对这些性状都有较准确的定义,但在具体操作过程中,不同研究者可能会给出不尽相同的结果(Royer et al., 2005)。因此,需要制定更加细致和统一的定义标准,增强叶相判定的可操作性。

表 1 基于叶缘一年均温中国模型定量重建新生代植物群古年均温值及与前人研究结果的比较
Table 1 Quantitative paleoclimatic reconstructions of Chinese Cenozoic paleofloras based on the Chinese LMA model and other models

化石植物群 paleoflora	时代 era	<i>n</i>	<i>P</i>	LMA-China (°C)	LMA-East Asia (°C)	PHYSG3 ARC (°C)	PHYSG3 BRC (°C)	CA. (°C)	参考文献 references
乌云植物群 Wuyun flora	古新世 Paleocene	29	0.41	12.4±2.9 *	13.7±2.8 *	—	11.5±1.2	—	全成和张林, 2005
热鲁植物群 Relu flora	早始新世 Early Eocene	17	0.53	15.7±3.7 *	17.3±3.7	—	—	—	苏涛等, 2009
达连河植物群 A 段 A part of Dalianhe flora	早始新世 Early Eocene	27	0.56	16.5±3.0 *	18.2±2.9	—	—	—	苏涛等, 2009
柳区植物群 Liuqu flora	中始新世 Middle Eocene	37	0.70	20.4±2.5 *	22.7±2.3	—	—	—	苏涛等, 2009
石脑植物群 Shinao flora	中始新世 Middle Eocene	17	0.29	9.0±3.3 *	10.1±3.4	—	—	—	苏涛等, 2009
达连河植物群 B 段 B part of Dalianhe flora	晚始新世 Late Eocene	17	0.29	9.0±3.3 *	10.1±3.4	—	—	—	苏涛等, 2009
计军屯植物群 Jijuntun flora	晚始新世 Late Eocene	55	0.13	4.6±1.4 *	5.0±1.4	—	—	—	苏涛等, 2009
白鹿源植物群 Bailuyuan flora	晚始新世 Late Eocene	19	0.26	8.2±3.0 *	9.2±3.1	—	—	—	苏涛等, 2009
山旺植物群第 4 层 4th layer of Shanwang flora	中中新世 Middle Miocene	43	0.40	12.1±2.5 *	13.7±2.3	9.9	10.2±1.2	15.3~ 16.6	Sun et al., 2002; Yang et al., 2007
山旺植物群第 5 层 5th layer of Shanwang flora	中中新世 Middle Miocene	27	0.41	12.4±3.0 *	14.6±2.9	11.2	12.3±1.2	15.3~ 16.6	Sun et al., 2002; Yang et al., 2007
山旺植物群第 7 层 7th layer of Shanwang flora	中中新世 Middle Miocene	30	0.39	11.8±2.9 *	13.1±2.7	9.5	9.7±1.2	15.3~ 16.6	Sun et al., 2002; Yang et al., 2007
山旺植物群第 13 层 13th layer of Shanwang flora	中中新世 Middle Miocene	30	0.37	11.3±2.8 *	12.5±2.7	10.4	11.5±1.2	15.3~ 16.6	Sun et al., 2002; Yang et al., 2007
山旺植物群第 14 层 14th layer of Shanwang flora	中中新世 Middle Miocene	26	0.44	13.2±3.1 *	14.6±3.0	10.6	12.4±1.2	13.8~ 16.6	Sun et al., 2002; Yang et al., 2007
山旺植物群第 15 层 15th layer of Shanwang flora	中中新世 Middle Miocene	24	0.46	13.7±3.2 *	15.2±3.1	11.0	11.9±1.2	13.8~ 16.6	Sun et al., 2002; Yang et al., 2007
南木林植物群 Nanmulin flora	中中新世 Middle Miocene	34	0.21	6.8±2.2 *	7.6±2.1 *	6.8 ±3.4	8.2±2.3	—	Spicer et al., 2003
小龙潭植物群 Xiaolongtan flora	晚中新世 Late Miocene	47	0.69	20.1±2.3 *	22.3±2.1	17.2 ±1.7 *	18.1±1.2	16.7~ 19.2	Xia et al., 2009

注: *n*=植物群木本双子叶植物物种总数; *P*=植物群中木本双子叶植物全缘叶物种百分比; LMA-China = 叶缘一年均温中国模型(公式 2); LMA-East Asia = 叶缘一年均温东亚模型(公式 1); PHYSG3ARC = 气候——叶片多变量分析程序(CLAMP)中基于 173 个现代植被叶相与气候参数的数据库, PHYSG3BRC = 基于 144 个现代植被叶相与气候参数的数据库(Spicer, 2009); CA = 共存分析法。表中植物群的地理位置见图 2。

Note: *n* = the total number of woody dicotyledonous species in a paleoflora; *P* = the percentage of woody dicotyledonous species with entire leaves in a paleoflora; LMA-China = the Chinese LMA model; LMA-East Asia = the East Asian LMA model; PHYSG3ARC = CLAMP dataset of 173 modern vegetations including parameters of leaf physiognomy and climate; PHYSG3BRC = CLAMP dataset of 144 modern vegetations including parameters of leaf physiognomy and climate(Spicer, 2009); CA = coexistence approach. Locality of each paleoflora is shown in Fig. 2.

4.2.2 获得准确的采样点气候资料

气候资料是叶相分析法中与叶相对应的一组数据。气候资料的可靠性对于叶相分析法模型的建立同样重要。但是,由于人类对环境的破坏,很难在城市周围找到保存完好的原生植被,而绝大多数气象台站都是建立在城市附近的。这样,直接从气象台站得到的数据就不一定能够准确代表采样点所在的气候要素。这个现状不只是存在于中国,在国外仍然遇到了同样的问题(Spicer,私人通信)。

可以从两个方面来解决上述问题。一方面,尽量选择那些靠近城市,且人为干扰较小的植被作为采样点,如自然保护区、森林公园、寺庙附近等。另一方面,通过采用精度较高的气候模型得到那些离城市较远采样点的气候参数。目前,国际上已经有了精度较高的全球气候模型,如 New 等(1999)建立的精度为 0.5 个经度 $\times$ 0.5 个纬度的全球气候模型,Hijmans 等(2005)建立的精度为 1km²的全球气候模型。在最新的 CLAMP 数据库中(Spicer, 2009),气候参数采用了 New 等(1999)基于 1961 年至 1990 年全球气候资料的数据建立的全球气候模型,这有别于以往采样点的气候资料直接来源于气象台站。对于那些离气象站较远的采样点而言,使用气候模型在一定程度上提高了气候数据的准确性。同时也要指出,在气候参数中,温度与海拔的相关性较高,因此比较容易估算;但是对于降雨量来说,却相对较为复杂(王宇,2005)。中国是一个多山地的国家,大约三分之二的国土面积为山区,尤其在西南地区,山脉广布、纵横交错,造就了气候的复杂性。要准确估算这些地区的降雨量,需要综合考虑山脉走向、地区性小气候等多种因素,这无疑需要借助于大量现代气候研究工作的开展。

4.2.3 埋藏学方面的研究

古气候研究是采用“将今论古”的方法,叶缘分析法也不例外。在叶缘分析法模型的建立中,叶相数据来源于现代植被采样点中所有木本双子叶植物的叶片形态参数。Dilcher 等(2009)通过收集落叶和直接采样,表明这两种方式得到的叶相组合不存在统计学上的差异,这说明了叶相分析法的可靠性。但是叶片在搬运、埋藏直至最后保存为化石的过程,都有可能丢失部分叶片信息。研究表明,阳生叶比阴生叶更容易保存为化石(Kürschner,1997;Wu et al.,2009)。同时,植被所处小环境对叶相存在着影响,Greenwood(2005b)通过对澳大利亚热带低海拔地区雨林、季风性落叶林和温带雨林的研究发现,靠

近河流边的植被具有更低的全缘叶物种百分比。尽管上述工作加深了对叶相法定量重建古气候可靠性方面的认识,但搬运过程中对叶片大小的选择、叶片质地和其化学成分组成等对叶片埋藏及保存为化石过程的影响等,都需要进一步的研究(Ferguson, 2005)。

4.2.4 深入探讨叶相对环境响应的内在机理

植物在适应周围环境的过程中,其叶片形态必然受到多种因素的影响,如气候要素(Bailey and Sinnott, 1915; Greenwood, 2005a; Royer et al., 2008)、土壤中的营养成分(Greenwood et al., 2004)、水分条件(Kowalski and Dilcher, 2003)、海拔(Velázquez-Rosas et al., 2002)及昆虫的啃食(Winkler et al., 2009)等。就叶相与气候要素而言,现在大到整个地区的植被(Traiser et al., 2005; Miller et al., 2006),小到单个物种(Royer et al., 2008),都进行过其叶相与气候参数相关性的研究,但是这些研究还处于初步阶段,对不同地区、不同物种叶相对气候响应的异、同性还缺乏系统的认识,其相关性的内部机理目前仍不清楚。由此可见,要充分认识叶相与环境的相关性,还需要从生态学和生理学等多角度深入开展工作,以便更好地理解叶相-气候相关性规律的内在机理。

参 考 文 献 / References

- 全成, 张林. 2005. 黑龙江嘉荫地区古近纪早期古气候分析. 地质论评, 51 (1): 10~15.
- 苏涛, 星耀武, 杨青松, 周浙昆. 2009. 基于叶缘分析法定量重建中国始新世植物群的年均温. 古生物学报, 48 (1): 65~72.
- 王宇. 2005. 云南山地气候. 昆明: 云南科技出版社, 33~42.
- 周浙昆, MOMOHARA Arata. 2005. 一些东亚特有种子植物的化石历史及其植物地理学意义. 云南植物研究, 27 (5): 449~470.
- Adams J M, Green W A, Zhang Y. 2008. Leaf margins and temperature in the North American flora: Recalibrating the paleoclimatic thermometer. *Global and Planetary Change*, 60 (3~4): 523~534.
- Ash A, Ellis B, Hickey L J, Johnson K R, Wilf P, Wing S L. 1999. *Manual of Leaf Architecture: Morphological Description of Dicotyledonous and Net-veined Monocotyledonous Angiosperms*. Washington, D. C.: Smithsonian Institution, Privately Published and Distributed, 1~65.
- Bailey I W, Sinnott E W. 1915. A botanical index of Cretaceous and Tertiary climates. *Science*, 41 (1066): 831~834.
- Bailey I W, Sinnott E W. 1916. The climatic distribution of certain types of angiosperm leaves. *American Journal of Botany*, 3 (1): 24~39.
- Chaloner W G, Creber G T. 1990. Do fossil plants give a climatic signal? *Journal of the Geological Society*, 147: 343~350.
- Davies-Vollum K S. 1997. Early Palaeocene palaeoclimatic inferences from fossil floras of the western interior, USA.

- Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 136 (1~4): 145~164.
- Dilcher D L, Kowalski E A, Wiemann M C, Hinojosa L F, Lott T A. 2009. A climatic and taxonomic comparison between leaf litter and standing vegetation from a Florida swamp woodland. *American Journal of Botany*, 96 (6): 1108~1115.
- Ellis B, Daly D, Hickey L J, Johnson K R, Mitchell J, Wilf P, Wing S L. 2009. *Manual of Leaf Architecture*. Ithaca, NY: Cornell University Press, 190 p.
- Ferguson D K. 2005. Plant taphonomy: Ruminations on the past, the present, and the future. *Palaaios*, 20 (5): 418~428.
- Greenwood D R. 2005a. Leaf form and the reconstruction of past climates. *New Phytologist*, 166 (2): 355~357.
- Greenwood D R. 2005b. Leaf margin analysis: Taphonomic constraints. *Palaaios*, 20 (5): 498~505.
- Greenwood D R, Wilf P, Wing S L, Christophel D C. 2004. Paleotemperature estimation using leaf-margin analysis: Is Australia different? *Palaaios*, 19 (2): 129~142.
- Gregory-Wodzicki K M. 2000. Relationships between leaf morphology and climate, Bolivia: Implications for estimating paleoclimate from fossil floras. *Paleobiology*, 26 (4): 668~688.
- Herman A B, Spicer R A. 1996. Palaeobotanical evidence for a warm Cretaceous Arctic Ocean. *Nature*, 380 (6572): 330~333.
- Hijmans R J, Cameron S E, Parra J L, Jones P G, Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25 (15): 1965~1978.
- Huff P M, Wilf P, Azumah E J. 2003. Digital future for paleoclimate estimation from fossil leaves? Preliminary results. *Palaaios*, 18 (3): 266~274.
- Irving E. 2008. Why earth became so hot 50 million years ago and why it then cooled. *PNAS*, 105(42): 16061~16062.
- Jacobs B F, Deino A L. 1996. Test of climate—leaf physiognomy regression models, their application to two Miocene floras from Kenya, and ⁴⁰Ar/³⁹Ar dating of the Late Miocene Kapturo site. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 123 (1~4): 259~271.
- Jacobs B F. 1999. Estimation of rainfall variables from leaf characters in tropical Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 145: 231~250.
- Kowalski E A, Dilcher D L. 2003. Warmer paleotemperatures for terrestrial ecosystems. *PNAS*, 100 (1): 167~170.
- Krieger J D, Guralnick R P, Smith D M. 2007. Generating empirically determined, continuous measures of leaf shape for paleoclimate reconstruction. *Palaaios*, 22 (2): 212~219.
- Kürschner W M. 1997. The anatomical diversity of recent and fossil leaves of the durmast oak (*Quercus petraea* Lieblein / *Q. pseudocastanea* Goepfert) — implications for their use as biosensors of palaeoatmospheric CO₂ levels. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 96 (1~2): 1~30.
- Kvacek Z. 2007. Do extant nearest relatives of thermophile European Cenozoic plant elements reliably reflect climatic signal? *Palaeogeography Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 253 (1~2): 32~40.
- Liang M M, Bruch A, Collinson M, Mosbrugger V, Li C S, Sun Q G, Hilton J. 2003. Testing the climatic estimates from different palaeobotanical methods: An example from the Middle Miocene Shanwang flora of China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 198 (3~4): 279~301.
- Martinetto E, Uhl D, Tarabra E. 2007. Leaf physiognomic indications for a moist warm-temperate climate in NW Italy during the Messinian (Late Miocene). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 253 (1~2): 41~55.
- Miller I M, Brandon M T, Hickey L J. 2006. Using leaf margin analysis to estimate the mid-Cretaceous (Albian) paleolatitude of the Baja BC block. *Earth and Planetary Science Letters*, 245 (1~2): 95~114.
- Mosbrugger V, Utescher T. 1997. The coexistence approach — a method for quantitative reconstructions of Tertiary terrestrial palaeoclimate data using plant fossils. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 134(1~4): 61~86.
- New M, Hulme M, Jones P. 1999. Representing twentieth-century space—time climate variability. Part I: Development of a 1961~90 mean monthly terrestrial climatology. *Journal of Climate*, 12 (3): 829~856.
- Parrish J T, Daniel I L, Kennedy E M, Spicer R A. 1998. Paleoclimatic significance of Mid-Cretaceous floras from the middle Clarence Valley, New Zealand. *Palaaios*, 13 (2): 149~159.
- Royer D L, Wilf P, Janesko D A, Kowalski E A, Dilcher D L. 2005. Correlations of climate and plant ecology to leaf size and shape: Potential proxies for the fossil record. *American Journal of Botany*, 92 (7): 1141~1151.
- Royer D L, McElwain J C, Adams J M, Wilf P. 2008. Sensitivity of leaf size and shape to climate within *Acer rubrum* and *Quercus kelloggii*. *New Phytologist*, 179 (3): 808~817.
- Sokal R R, Rohlf F J. 1995. *Biometry*, 3rd ed. New York: W. H. Freeman, 493~499.
- Spicer R A, Harris N B W, Widdowson M, Herman A B, Guo S X, Valdes P J, Wolfe J A, Kelley S P. 2003. Constant elevation of southern Tibet over the past 15 million years. *Nature*, 421 (6923): 622~624.
- Spicer R A, Herman A B, Kennedy E M. 2004. Foliar physiognomic record of climatic conditions during dormancy: Climate Leaf Analysis Multivariate Program (CLAMP) and the cold month mean temperature. *Journal of Geology*, 112 (6): 685~702.
- Spicer R A. 2009. CLAMP: Climate leaf analysis multivariate program. <http://www.open.ac.uk/earth-research/spicer/CLAMP/Clampset1.html>.
- Spicer R A, Valdes P J, Spicer T E V, Craggs H J, Srivastava G, Mehrotra R C, Yang J. 2009. New developments in CLAMP: Calibration using global gridded meteorological data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 283 (1~2): 91~98.
- Su T, Xing Y W, Liu Y S, Jacques F M B, Chen W Y, Huang Y J, Zhou Z K. 2010. Leaf margin analysis: A new equation from humid to mesic forests in China. *Palaaios*, 25 (4): 234~238.
- Sun Q G, Collinson M E, Li C S, Wang Y F, Beerling D J. 2002. Quantitative reconstruction of palaeoclimate from the Middle Miocene Shanwang flora, eastern China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 180 (4): 315~329.
- Traiser C, Klotz S, Uhl D, Mosbrugger V. 2005. Environmental signals from leaves — a physiognomic analysis of European vegetation. *New Phytologist*, 166 (2): 465~484.
- Uhl D, Klotz S, Traiser C, Thiel C, Utescher T, Kowalski E A, Dilcher D L. 2007. Cenozoic paleotemperatures and leaf physiognomy — A European perspective. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 248 (1~2): 24~31.
- Velázquez-Rosas N, Meave J, Vázquez-Santana S. 2002. Elevational

- variation of leaf traits in montane rain forest tree species at La Chinantla, Southern Mexico. *Biotropica*, 34 (4): 534~546.
- Wilf P. 1997. When are leaves good thermometers? A new case for leaf margin analysis. *Paleobiology*, 23 (3): 373~390.
- Wilf P, Wing S L, Greenwood D R, Greenwood C L. 1998. Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: An Eocene example. *Geology*, 26 (3): 203~206.
- Wing S L, Greenwood D R. 1993. Fossils and fossil climate: The case for equable continental interiors in the Eocene. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 341 (1297): 243~252.
- Winkler I S, Mitter C, Scheffer S J. 2009. Repeated climate-linked host shifts have promoted diversification in a temperate clade of leaf-mining flies. *PNAS*, 106 (43): 18103~18108.
- Wolfe J A. 1979. Temperature Parameters of Humid to Mesic Forests of Eastern Asia, Compared to Australasia and the Northern Hemisphere. U. S. Geological Survey Professional Paper 1106, 37p.
- Wolfe J A. 1993. A Method of Obtaining Climatic Parameters from Leaf Assemblages. U. S. Geological Survey Bulletin 2040, 71p.
- Wolfe J A. 1995. Paleoclimatic estimates from Tertiary leaf assemblages. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 23 (1): 119~142.
- Wu J Y, Sun B N, Liu Y S, Xie S P, Lin Z C. 2009. A new species of *Exbucklandia* (Hamamelidaceae) from the Pliocene of China and its paleoclimatic significance. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 155 (1~2): 32~41.
- Xia K, Su T, Liu Y S, Xing Y W, Jacques F M B, Zhou Z K. 2009. Quantitative climate reconstructions of the late Miocene Xiaolongtan megaf flora from Yunnan, southwest China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 276 (1~4): 80~86.
- Yang J, Wang Y F, Spicer R A, Mosbrugger V, Li C S, Sun Q G. 2007. Climatic reconstruction at the Miocene Shanwang basin, China, using leaf margin analysis, CLAMP, coexistence approach, and overlapping distribution analysis. *American Journal of Botany*, 94 (4): 599~608.
- Zachos J, Pagani M, Sloan L, Thomas E, Billups K. 2001. Trends, rhythms and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 292(5517): 686~693.

Quantitative Reconstructions of Mean Annual Temperatures for Cenozoic Paleofloras in China Based on the Chinese Leaf Margin Analysis Model

SU Tao^{1, 2)}, XING Yaowu¹⁾, JACQUES Frédéric M. B. ³⁾, CHEN Wenyun^{1, 2)},
HUANG Yongjiang^{1, 2)}, LIU Yusheng (Christopher)⁴⁾, ZHOU Zhekun¹⁾

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

2) *Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100049, China;*

3) *Department of Palaeobotany and Palynology, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing, 210008, China;*

4) *Department of Biological Sciences and Don Sundquist Center of Excellence in Paleontology, Box 70703, East Tennessee State University, Johnson City, Tennessee 37614~1710, USA*

Abstract: Leaf Margin Analysis (LMA) is a method which bases on the relationship between the proportion of woody dicotyledonous species with untoothed leaves (P) and mean annual temperature (MAT) to quantitatively estimate paleotemperatures from fossil leaf floras. In recent years, LMA is widely used for paleoclimatic reconstructions of Cenozoic leaf floras. Even with the high correlation between P and MAT, studies from different regions indicate that this method shows regional constraints. In recent work, a new Chinese LMA model was proposed based on 50 samples from humid to mesic forests in China. This new Chinese LMA model was applied to reconstruct paleoclimates of Chinese Cenozoic leaf floras in this paper. Estimated MATs from this new model are similar to these from other different methods in former studies. Therefore, this new LMA model from China, other than the widely used East Asian LMA model, is more properly applied to paleoclimatic reconstructions of Chinese Cenozoic leaf floras. In order to improve the accuracy of paleoclimatic reconstructions, more work is need by the following aspects: i. e., regional constraints of LMA, accurate definition of entire leaves, available climate data, taphonomic process, and the mechanisms of leaf physiognomy in response to the surrounding environment.

Key words: paleoflora; fossil; model; Mean Annual Temperature; Cenozoic