

基于叶缘分析法定量重建中国始新世植物群的年均温*

苏涛^{1, 2, 3)} 星耀武^{1, 2, 3)} 杨青松^{1, 3)} 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, 昆明 650204, zhouzk@mail.kib.ac.cn;

2) 中国科学院研究生院, 北京 100049;

3) 现代古生物学和地层学国家重点实验室, 南京 210008

提要 全球气候在始新世总体上经历了由极热逐渐转冷的过程。植物叶片化石作为地质时期的产物,可以用来反映陆地古气候的这一变化历史。文中采用叶缘分析法首次定量重建中国始新世6个植物群的古年均温。分析结果显示,热鲁植物群(年均温 17.3 ± 3.7)、依兰植物群A段(年均温 18.2 ± 2.9)和柳区植物群(年均温 22.7 ± 2.3)反映了早始新世至中始新世早期气温较高。依兰植物群B段(年均温 10.1 ± 3.4)、石脑植物群(年均温 10.1 ± 3.4)、抚顺植物群(年均温 5.0 ± 1.4)和白鹿源植物群(年均温 9.2 ± 3.1)则反映了中始新世后期至晚始新世气温明显下降的过程。植物群的古年均温推测值与植物群物种组合代表的气候类型吻合。研究表明,始新世时期中国与全球的气候变化过程基本一致,即早始新世至中始新世早期气温较高,中始新世后期至到晚始新世气温明显降低。

关键词 年均温 叶缘分析法 植物化石 始新世

1 前言

始新世是地球气候演化过程中一段特殊的时期,全球气候经历了从极热到气温急剧下降的激烈变化(Irving, 2008)。研究这段特殊时期的气候历史,可以了解气候变化的规律及其机制,同时对现代的全球气候变化也有着重要的启示作用。古新世-始新世界限附近(约为55Ma前),地球经历了一次极短时间内迅速升温的事件,被称为古新世-始新世极热期(Palaeocene / Eocene thermal maximum, PETM)(Zachos *et al.*, 1993),这是新生代最热的一段时期,造成了大量陆地和海洋生物的灭绝(Crowley and North, 1988; Kennett and Stott, 1991; Harrington and Jaramillo, 2007)。此最热事件与古地中海退却有着直接关系,因为古地中海的退却使富含碳酸盐的沉积物露出水面而去碳酸化,大量二氧化碳气体释放到大气中,从而导致气温上升(Irving, 2008)。大约在50Ma前,印度板块向北

漂移与亚洲板块撞击,使硅酸盐的侵蚀程度显著加强,全球二氧化碳浓度逐渐降低(Kent and Muttoni, 2008),全球逐渐趋于变冷。到距今34Ma,南极被冰雪覆盖,冰盖区域不断扩大,时为始新世-渐新世过渡期,这是新生代第一次重要的全球变冷事件(Garzione, 2008)。

植物化石作为地质时期的产物,记载了古气候的信息,通过研究被子植物化石能够了解新生代的陆地古气候(Wolfe, 1995)。目前,采用植物化石定量研究古气候的方法主要有两大类:基于分类学的共存分析法(Coexistence Approach, CA)和基于叶形态组合的叶相分析法(Leaf Physiognomies Method, LPM)。共存分析法的核心思想是,假设化石种和最接近现代种(Nearest Living Relatives, NLR)分布的气候要素一致,那么,最接近现代种的共存区间(Coexistence Interval, CI)就是化石植物群的气候要素范围(Mosbrugger and Utescher, 1997)。叶相分析法是根据叶片形态组合与气候要素的相关性来定量研究古气候要素,主要有两种方法:1)叶缘分

收稿日期: 2009-01-16

*国家自然科学基金(No. 30670159)和现代古生物学和地层学国家重点实验室基金(No. 093104)联合资助。

析法。根据植物群中木本双子叶植物全缘叶物种百分比 (Leaf Margin Percentage, LMP) 与年均温 (Mean Annual Temperature, MAT) 所建立的单线性回归方程, 已知化石植物群的全缘叶百分比, 即可推算出化石群所在的年均温 (Wolfe, 1979; Wing and Greenwood, 1993)。全缘叶百分比与年均温具有显著相关性, 而与降雨量相关的气候参数的相关性不显著, 如年降雨量 (Mean Annual Precipitation, MAP)、生长季节降雨量 (Precipitation of Growing Season, PGS) 等 (Traiser *et al.*, 2005)。在定量重建第三纪以来化石植物群古气候的工作中, 叶缘分析法是一种快速推测年均温的方法, 同时, 叶缘分析法能得出和其他方法较为一致的古气候推测值 (Kennedy *et al.*, 2002; Uhl *et al.*, 2006; Yang *et al.*, 2007); 2) Wolfe 和 Spice 等人发明的气候-叶相多变量分析程序 (Climate-Leaf Analysis Multivariate Program, CLAMP)。统计植物群中各物种的 31 个叶片性状特征值, 利用 CANOCO 软件中的典范对应分析 (Canonical Correspondence Analysis, CCA), 就可以计算出 11 个气候参数 (Wolfe, 1993) (详见: <http://www.open.ac.uk/earth-research/spicer/CLAMP/Clampset1.html>)。

通过研究植物化石的特征来定量重建古气候是古气候研究中的一个热点, 国外学者利用化石植物群的叶相组合已经定量恢复了一些地区始新世植物群的古气候。例如, Wing 等 (2005) 研究了美国 Wyoming 植物群极热期的叶片形态特征组合, 发现在极热期的该植物群叶片特征组合反映了炎热的气候。Jacobs 和 Herendeen (2004) 对坦桑尼亚中始新世植物群的研究表明, 该地区当时的年降雨量与现代值接近。在欧洲, 始新世的古气候研究工作主要以孢粉化石为材料, 采用共存分析法进行研究 (Mosbrugger *et al.*, 2005)。我国始新世化石植物群众多, 植物化石种类丰富 (李星学, 1995), 这为我国的始新世古气候研究工作提供了不可多得的材料。前人在报道这些植物化石群的基础上, 对植物群所代表的古气候进行过一些定性的讨论 (陈明洪等, 1983; 郭双兴, 1986; 方爱民等, 2005), 这些讨论主要集中在建群种的叶片形态所反映的气候环境, 以及化石植物群的植物组合所代表的气候类型。但是, 目前利用叶相组合定量重建始新世古气候的工

作在我国还没有得以开展, 此类工作仅限于山东山旺中新世植物群的古气候重建 (Sun *et al.*, 2002; Liang *et al.*, 2003; Yang *et al.*, 2007)。本文旨在采用叶缘分析法, 定量重建中国始新世植物群的古温度, 从而初步了解古新世-始新世极热事件对中国气候的影响, 以及始新世全球气候从极热逐渐转冷的背景下, 中国的气候变化历史。

2 材料来源和分析方法

本文植物群资料据文献综合整理而得。文中综合了中国始新世具有叶片化石的植物群, 选取文献中提及的所有木本双子叶植物物种作为研究材料。大多数化石植物群的物种数较少, 达不到统计学的要求, 故本文选定 6 个化石植物群为研究对象, 每个化石植物群的木本双子叶植物物种数不少于 17 种 (插图 1)。

分别统计每个植物群木本双子叶植物的叶缘类型, 得出化石植物群的全缘叶物种百分比。叶缘特征采用 Ash 等 (1999) 的标准: 叶缘凸出部分长度小于凸出部分顶端到主脉距离的 1/4, 即判定叶片具齿。叶片为具齿类型的物种计为 0, 叶片为全缘类型的物种计为 1。全缘叶物种百分比为:

$$\text{LMP} = \frac{\text{全缘叶物种数}}{\text{植物群总物种数}} \times 100\%$$

目前存在着由不同研究区域得出的全缘叶和年均温的单线性回归方程模型, 最为广泛使用的是 Wing 等人基于东亚植被建立的叶缘分析模型 (Wolfe, 1979; Wing and Greenwood, 1993)。本实验采用此模型推导年均温及标准差 (Standard Error, SE):

$$\text{MAT} = 1.141 + 30.6 \times \text{LMP} \quad (\text{单位: } ^\circ\text{C})$$

$\text{SE} = c \sqrt{\frac{p(1-p)}{n}}$ (c = 回归方程斜率, 此处为 30.6; p = 全缘叶百分比; n = 化石植物群木本双子叶植物物种总数; SE 的单位为 $^\circ\text{C}$)

3 古气候分析

采用叶缘分析法, 定量恢复各化石植物群的年均温值如下 (表):

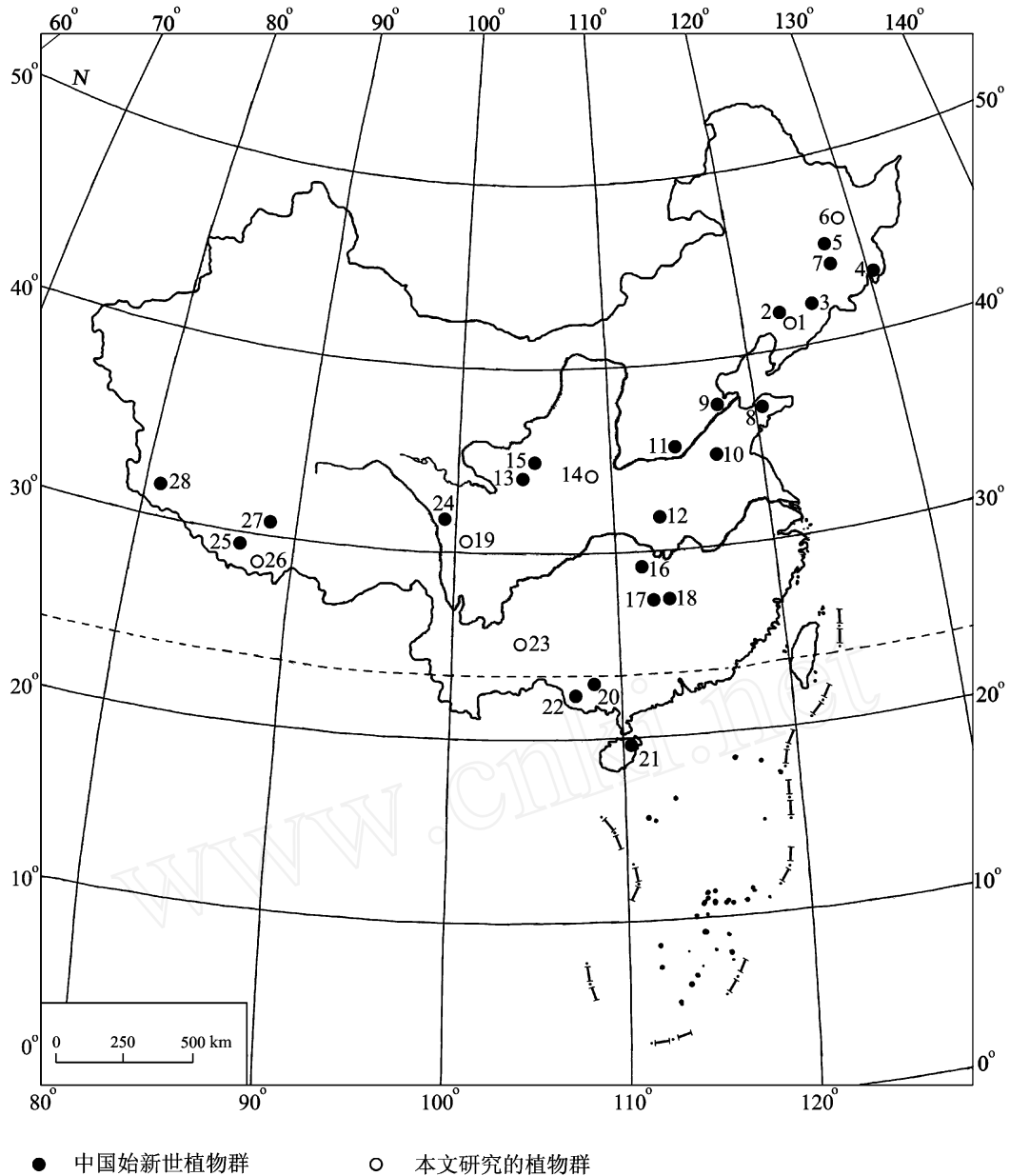


插图 1 中国始新世大化石植物群分布图(据李星学,1995 修改)

The distribution of Eocene macrofossil paleofloras in China (modified after Li, 1995)

- 1. 辽宁抚顺(Fushun, Liaoning Province); 2. 沈阳北郊(north suburb of Shenyang City, Liaoning Province); 3. 吉林海龙(Hailong, Jilin Province); 4. 吉林珲春(Huichun, Jilin Province); 5. 黑龙江延寿(Yanshou, Heilongjiang Province); 6. 黑龙江依兰(Yilan, Heilongjiang Province); 7. 黑龙江尚志(Shangzhi, Heilongjiang Province); 8. 山东平度(Pingdu, Shandong Province); 9. 山东沾化(Zhanhua, Shandong Province); 10. 山东大汶口(Dawenkou, Shandong Province); 11. 河南濮阳(Puyang, Henan Province); 12. 河南吴城(Wucheng, Henan Province); 13. 宁夏张易(Zhangyi, Ningxia); 14. 陕西渭南(Weinan, Shaanxi Province); 15. 甘肃环县(Huan County, Gansu Province); 16. 湖南常德(Changde, Hunan Province); 17. 湖南湘乡下湾铺(Xiawanpu, Xiangxiang, Hunan Province); 18. 湖南湘乡栗山铺(Lishanpu, Xiangxiang, Hunan Province); 19. 四川理塘(Litang, Sichuan Province); 20. 广西南宁(Nanning, Guangxi); 21. 海南文昌(Changchang, Hainan Province); 22. 广西南明(Ningming, Guangxi); 23. 贵州盘县(Pan County, Guizhou Province); 24. 西藏贡觉(Gongjue, Tibet); 25. 西藏昂仁(Angren, Tibet); 26. 西藏拉孜(Lazi, Tibet); 27. 西藏日喀则(Rikaze, Tibet); 28. 西藏噶尔(Ge'er, Tibet)。

3.1 热鲁植物群

叶缘分析恢复热鲁植物群年均温为 17.3 ± 3.7 。四川理塘县热鲁植物群中,木本双子叶植物叶化石共计 17 种,以桉属(*Eucalyptus*)植物化石最多

(陈明洪等, 1983),这类植物化石也曾发现于西藏南部日喀则地区(耿国仓、陶君容, 1982)。尽管此类化石是否应归于桉属仍然存在争议(郭双兴, 1986),但是其叶小而厚、叶片革质等特征,体现了该

表 定量重建中国始新世植物群的年均温
Quantitative reconstruction of MAT in Chinese Eocene paleofloras

化石群	n	entire spp.	LMP	est. MAT()	SE()	pre. MAT()
四川省理塘县热鲁组 * ¹ (Relu Formation, Litang County, Sichuan Province)	17	9	0.529	17.3	3.7	3.0
黑龙江省依兰县达连河组 * ² A 段 (Dalianhe Formation, Yilan County, Heilongjiang Province) (A part)	27	15	0.556	18.2	2.9	3.2
B 段 (B part)	17	5	0.294	10.1	3.4	
西藏拉孜县柳区组 * ³ (Liuqu Formation, Lazi County, Tibet)	37	26	0.703	22.7	2.3	6.5
贵州省盘县石脑组 * ⁴ (Shinao Formation, Pan County, Guizhou Province)	17	5	0.294	10.1	3.4	15.1
辽宁省抚顺市计军屯组 * ⁵ (Jijuntun Formation, Fushun County, Liaoning Province)	55	7	0.127	5.0	1.4	6.7
陕西省渭南县白鹿塬组 * ⁶ (Bailuyuan Formation, Weinan County, Shaanxi Province)	19	5	0.263	9.2	3.1	13.0

n = 化石植物群中木本双子叶植物物种总数;entire spp. = 全缘叶物种数;LMP = 全缘叶物种数百分比;est. MAT = 年均温推测值;SE = 年均温推测值的标准差;pre. MAT = 化石点所在县的年均温现今值(数据引自中国气象科学数据共享服务网 <http://cdc.cma.gov.cn>, 选取建站年份至 1990 年的年均温平均值)。资料来源: *1. 陈明洪等(1983)、郭双兴(1986); *2. 贺超兴、陶君容(1994, 1997); *3. 陶君容(1988, 2000)、方爱民等(2004); *4. 张吉惠(1983); *5. 李星学(1995)、中国新生代植物编写组(1978); *6. 陶君容(1965)。

植物群所在的炎热干旱环境。郭双兴(1986)也曾报道过热鲁植物群,帕尼宾尼亚属(*Palibinia*)植物为主要的优势分子。帕尼宾尼亚属为炎热旱生植物,广泛存在于古新世晚期至渐新世早期的化石植物群中(李浩敏、陈其爽, 2002)。

郭双兴(1986)根据热鲁植物群中 *Trapa paulula* 出现的时间及与前苏联土库曼始新世植物群的特征比较,认为热鲁植物群为早始新世。

3.2 依兰植物群

黑龙江省依兰植物群分为 A 段和 B 段。根据叶缘分析推测出依兰植物群 A 段和 B 段的年均温分别为 18.2 ± 2.9 和 10.1 ± 3.4 。其中, A 段植物群的木本双子叶植物叶化石共计 27 种,从标本的数量上来看,木兰科[木兰属(*Magnolia*) 3 种]、樟科[木姜子属(*Litseaephyllum*) 和山胡椒属(*Lindera*), 共计 2 种]等居多(贺超兴、陶君容, 1994)。在现代植被中,木兰科和樟科是热带及亚热带森林典型的

代表科。B 段植物群的木本双子叶植物叶化石共计 17 种,尽管两段有一些相同成分,如 *Alnus luxuriosa*, *Salix augusta*, *Aesculus spiciosa*, *Paliurus colombii* 和 *Viburnum speciosum* 等,但是 B 段物种数量有所减少,而且大多数属属于暖温带分布,如柞木属(*Alnus*)、栎属(*Quercus*)、槐属(*Sophora*)、柳属(*Salix*)等(贺超兴、陶君容, 1997)。

贺超星、陶君容(1994)根据依兰植物群 A 段有近 70% 的属为古近纪或晚白垩世,并与抚顺植物群中的植物成分对比,认为 A 段为早始新世晚期。刘牧灵(1990)根据 B 段地层的孢粉分析认为 B 段为晚始新世。

3.3 柳区植物群

叶缘分析恢复柳区植物群的年均温为 22.7 ± 2.3 , 在 6 个所研究的化石植物群中年均温最高。西藏拉孜县柳区植物群中,木本双子叶植物叶化石共计 40 种,并没有明显占优势的植物种类,桃金娘

科(包括桉属 4 种)、樟科[包括木姜子属、月桂属(*Laurophyllum*)和 *Daphnogene* 属, 共计 3 属 3 种]、木兰科(包括木兰属 3 种)、桑科[包括榕属(*Ficus*) 2 种]等种类较多(陶君容, 2000)。从这些类群对应现代属的分布区类型来看, 柳区植物群主要由热带、亚热带的成分组成(方爱民等, 2005)。

方爱民等(2005)根据柳区植物群化石在其它植物群出现的时间, 认为该植物群属于始新世中期。

3.4 石脑植物群

叶缘分析法恢复石脑植物群的年均温为 10.1 ± 3.4 。贵州盘县石脑植物群中, 木本双子叶植物叶化石共计 17 种。该植物群以樟科植物的多样性最为丰富, 樟属(*Cinnamomum*)、山胡椒属、木姜子属、黄肉楠属(*Actinodaphne*)和楠木属(*Phoebe*)各 1 种。榆科的榆属(*Ulmus*)有 4 种植物: *U. sp. A*, *U. sp. B*, *U. cf. drepanodonta*和 *U. cf. longifolia*。另外, 壳斗科植物有 3 属 3 种, 分别为 *Dryophyllum sp.*、*Quercus sp.*和 *Fagus sp.*。在我国, 该植物群中出现的樟科 4 个属多分布于我国南方, 而榆属则广布于中国。总体上讲, 植物组合体现了该植物群属于亚热带常绿、落叶混交林。

张吉惠(1983)根据同层位哺乳动物出现的时间, 认为石脑植物群属于中、晚始新世。

3.5 抚顺植物群

叶缘分析推测出抚顺植物群的年均温为 5.0 ± 1.4 。辽宁省抚顺植物群中, 木本双子叶植物叶化石共计 55 种, 为本文研究中植物种类最为丰富的植物群。其中属最为丰富的科包括桦木科/桤木属、桦木属(*Betula*)、榛属(*Corylus*)和鹅耳枥属(*Carpinus*), 共计 12 种; 杉科[水松属(*Glyptostrobus*)、水杉属(*Metasequoia*)、红杉属(*Sequoia*)和落叶杉属(*Taxodium*), 共计 4 种]; 壳斗科[槲叶属(*Dryophyllum*)、水青冈属(*Fagus*)、栎属, 共计 6 种]等。属的多样性程度较高的为, 桦木属 5 种、桤木属 4 种和荚蒾属(*Viburnum*) 4 种, 另外, 具两个种的属有五味子属(*Schisandra*)、槲叶属、水青冈属、栎属、榛属、杨属、槭树属(*Acer*)和属(*Fraxinus*)。从科属的组成来讲, 抚顺植物群代表了温带落叶阔叶林类型。

抚顺植物群属于始新世晚期(李星学, 1995)。

3.6 白鹿塬植物群

叶缘分析法推测陕西省渭南县白鹿塬植物群的

年均温为 9.2 ± 3.1 。白鹿塬植物群中, 木本双子叶植物叶化石共计 19 种。在该植物群中, 帕尼宾尼亚属共有 3 个种, 分别为 *Palibinia pinnatifida*, *P. korowinii*和 *P. latifolia*。帕尼宾尼亚属在晚古新世至早渐新世都有过发现, 其叶片特征说明该属为旱生型植物(李浩敏、陈其爽, 2002)。榆属植物有两种, 该属的现代分布区为北温带。白鹿塬植物群中多数属的现代分布区类型属于北温带, 如榛属、山楂属(*Crataegus*)、柳属等。

陶君容等(1965)根据帕尼宾尼亚属植物常见于始新世晚期, 并结合同层位的脊椎动物化石出现时间, 认为白鹿塬植物群属于始新世晚期。

4 讨 论

本文采用叶缘分析法, 首次定量重建了中国始新世不同时期 6 个化石植物群的古年均温, 年均温推测值与化石植物群物种组成所代表的气候类型基本吻合。在 6 个化石植物群中, 早始新世的热鲁植物群和早始新世晚期的依兰植物群 A 段恢复的古年均温值都明显高于该地区现今值, 反映出早始新世时期两个植物群所处的炎热气候。古新世-始新世极热事件之后, 早始新世仍然持续高温, 这样的高温气候一直到早始新世晚期仍然没有终止。中始新世的柳区植物群在 6 个植物群中的年均温最高, 这表明中始新世的一段时期内气温仍然较高。依兰植物群 B 段、抚顺植物群、渭南植物群和石脑植物群则反映了中始新世后期至晚始新世, 气温明显下降的过程。例如, 晚始新世的抚顺植物群的年均温值在 6 个植物群中最低, 也低于该地区的现今年均温值。

同一地区不同层位的植物群组合同样说明了始新世的气候变化趋势。依兰植物群分为 A、B 两段: A 段为早始新世晚期, B 段为晚始新世至早渐新世, A 段的年均温推测值明显高于 B 段。两段植物群年均温的变化, 反映了早始新世晚期至晚始新世该地区气候由高温至气温明显降低的变化。

我国和北美及欧洲的始新世植物群所代表的陆地气候演变历史是一致的(插图 2)。Wolfe(1979)利用叶相分析法研究了美国西部包括阿拉斯加在内的众多始新世化石植物群的古气候, 发现从早始新世至晚始新世, 植物群反映了气候逐渐降低的过程, 这得到了深海有孔虫氧同位素测定值的支持(Garzione, 2008)。根据中国始新世不同时期的化石植

物群叶缘分析结果亦表明:中国早始新世气温较高, 中始新世早期这样高温的气候仍然持续, 中始新世晚期至晚始新世, 气温明显下降。

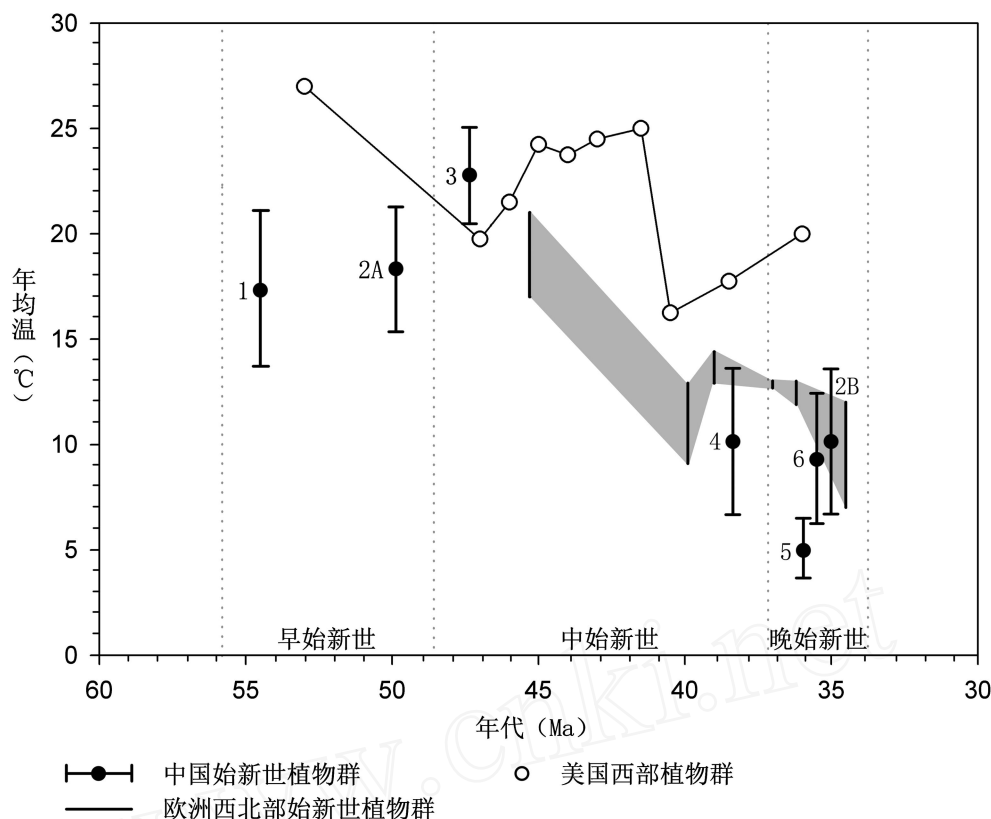


插图 2 始新世时期中国植物群与美国西部及欧洲西北部植物群比较

Comparison of estimated Mean Annual Temperature in Eocene from Chinese paleofloras, western United States paleofloras and northwestern European paleofloras

中国始新世植物群: 1. 热鲁植物群, 2A. 依兰植物群 A 段和 B 段, 3. 柳区植物群, 4. 石脑植物群, 5. 抚顺植物群, 6. 白鹿塬植物群; 由 CLAMP 分析程序定量重建美国西部植物群年均温 (引自 Wolfe, 1979); 由共存法定量重建欧洲西北部始新世植物群年均温 (引自 Mosbrugger *et al.*, 2005); 地质年代划分根据国际地层委员会 (International Commission on Stratigraphy) 2004 年的标准 (见 <http://www.stratigraphy.org/>)。

致谢 感谢 JACQUES Fr éric M. B. 博士和郭双兴研究员对本文提出的建议。

参 考 文 献 (References)

- 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. 47—51.
- Chen Ming-hong (陈明洪), Kong Zhao-chen (孔昭宸), Chen Ye (陈晔), 1983. On the discovery of Palaeogene flora from the western Sichuan plateau and its significance in phytogeography. *Acta Botanica Sinica (植物学报)*, **25**(5): 482-493 (in Chinese with English abstract).
- Crowley T J, North G R, 1988. Abrupt climate change and extinction events in earth history. *Science*, **240**(4855): 996—1002.
- Fang Ai-min (方爱民), Yan Zhen (阎 臻), Liu Xiao-han (刘小汉), Pan Yu-sheng (潘裕生), Li Ji-liang (李继亮), Yu Liang-jun (俞良军), Tao Jun-rong (陶君容), 2004. The age of the paleo-flora in Liuqu conglomerates of Southern Tibet and its tectonic implications. *National Science Progress (自然科学进展)*, **15**(12): 1234—1244 (in Chinese).
- Fang Ai-min (方爱民), Yan Zhen (阎 臻), Liu Xiao-han (刘小汉), Tao Jun-rong (陶君容), Li Ji-liang (李继亮), Pan Yu-sheng (潘裕生), 2005. The flora of the Liuqu Formation in South Tibet and its climatic implications. *Acta Palaeontologica Sinica (古生物学报)*, **44**(3): 435—445 (in Chinese with English abstract).
- Garzzone C N, 2008. Surface uplift of Tibet and Cenozoic global cooling. *Geology*, **36**(12): 1003—1004.
- Geng Guo-cang (耿国仓), Tao Jun-rong (陶君容), 1982. The Tertiary paleobotany of Tibet. The paper collection of the Institute

- of Geology, Chinese Academy of Sciences, No. 3. Beijing: Science Press. 212—223 (in Chinese).
- Guo Shuang-xing(郭双兴), 1986. Floral character of Eocene Relu Formation and history of *Eucalyptus* from Litang of Sichuan. In: (ed.), Exploration of Hengduan Mountain Area, Vol 2. Beijing: Beijing Publishing House of Sciences and Technology. 69—73 (in Chinese with English abstract).
- Harrington G J, Jaramillo C A, 2007. Paratropical floral extinction in the late Palaeocene-early Eocene. *Journal of the Geological Society*, **164**(2): 323—332.
- He Chao-xing(贺超兴), Tao Jun-rong(陶君容), 1994. Paleoclimatic analysis of Paleogene flora in Yilan County, Heilongjiang. *Acta Botanica Sinica(植物学报)*, **36**(12): 952—956(in Chinese with English abstract).
- He Chao-xing(贺超兴), Tao Jun-rong(陶君容), 1997. A study on the Eocene flora in Yilan County, Heilongjiang. *Acta Phytotaxonomica Sinica(植物分类学报)*, **35**(3): 249—256 (in Chinese with English abstract).
- Irving E, 2008. Why earth became so hot 50 million years ago and why it then cooled. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**(42): 16061—16062.
- Jacobs B F, Herendeen P S, 2004. Eocene dry climate and woodland vegetation in tropical Africa reconstructed from fossil leaves from northern Tanzania. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **213**(1—2): 115—123.
- Kennedy E M, Spicer R A, Rees P M, 2002. Quantitative palaeoclimate estimates from late Cretaceous and Paleocene leaf floras in the northwest of the south island, New Zealand. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **184**(3—4): 321—345.
- Kennett J P, Stott L D, 1991. Abrupt deep-sea warming, palaeoceanographic changes and benthic extinctions at the end of the Palaeocene. *Nature*, **353**(6341): 225—229.
- Kent D V, Muttoni G, 2008. Equatorial convergence of India and early Cenozoic climate trends. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**(42): 16065—16070.
- Li Hao-min(李浩敏), Chen Qi-shi(陈其爽), 2002. *Palibinia* from the Eocene of Jiangxi, China - with remarks on the dry climate mechanism of northern hemisphere in Paleocene. *Acta Palaeontologica Sinica(古生物学报)*, **41**(1): 119—129 (in Chinese with English abstract).
- Li Xing-xue(李星学), 1995. Fossil floras of China through the Geological Ages. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press. 383—416 (in Chinese).
- Liang Ming-mei, Bruch A, Collinson M, Mosbrugger V, Li Chengsen, Sun Qi-gao, 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**: 279—301.
- Liu Mu-Ling(刘牧灵), 1990. The Eocene spore pollen assemblages from the Dalianhe formation, Yilan coal-field, Heilongjiang Province. *Bulletin of the Shenyang Institute of Geology and Mineral Resources, Chinese Academy of Geological Sciences(中国地质科学院沈阳地质矿产研究所刊)*, **20**: 111—137 (in Chinese).
- 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**: 61—86.
- Mosbrugger V, Utescher T, Dilcher D L, 2005. Cenozoic continental climatic evolution of central Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**(42): 14964—14969.
- Sun Qi-gao, Collinson M E, Li Chengsen, Wang Yur-fei, Beerling D J, 2002. Quantitative reconstruction of palaeoclimate from the middle Miocene Shanwang flora, eastern China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **180**: 315—329.
- Tao Jun-rong(陶君容), 1965. A late Eocene florula from the district Weinan of central Shensi. *Acta Botanica Sinica(植物学报)*, **13**(3): 272—282 (in Chinese with English abstract).
- Tao Jun-rong(陶君容), 1988. Plant fossils from Lepuqu Formation in Lhaze County, Xizang and their paleoclimatological significances. The paper collection of the Institute of Geology, Chinese Academy of Sciences, **3**: 223—238 (in Chinese with English abstract).
- Tao Jun-Rong(陶君容), 2000. The Evolution of the Late Cretaceous-Cenozoic Floras in China. Beijing: Science Press. 55—62 (in Chinese).
- 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, Bruch A, Traiser C, Klotz S, 2006. Palaeoclimate estimates for the middle Miocene Schrotzburg flora (s Germany): A multi-method approach. *International Journal of Earth Sciences*, **95**(6): 1071—1085.
- WGPCP (Writing Group of Cenozoic Plants of China, 中国新生代植物编写组), 1978. *Cenozoic Plants from China, Fossil Plants of China*. Beijing: Science Press. **3**: 1—232 (in Chinese).
- 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.
- Wing S L, Harrington G J, Smith F A, Bloch J I, Boyer D M, Freeman K H, 2005. Transient floral change and rapid global warming at the Paleocene-Eocene boundary. *Science*, **310**(5750): 993—996.
- 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. Washington: United States Government Printing Office. 1—37.
- Wolfe J A, 1993. A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages: U. S. Geological Survey Professional Paper 1106. Washington: United States Government Printing Office. 1—71.
- Wolfe J A, 1995. Paleoclimatic estimates from Tertiary leaf assem-

- blages. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **23**(1): 119—142.
- Yang Jian, Wang Yurfei, Spicer R A, Mosbrugger V, Li Chengsen, Sun Qi-gao, 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 C, Lohmann K C, Walker J C, Wise S W, 1993. Abrupt climate change and transient climates in the Paleogene: A marine perspective. *Journal of Geology*, **101**: 191—213.
- Zhang Ji-hui(张吉惠), 1983. Discovery of old Tertiary flora from Panxian of Guizhou and its significance. *In: Papers of Stratigraphy and Paleontology of Guizhou (贵州地层古生物论文集)*, Vol 1. Guiyang: People's Publishing House of Guizhou. 133—143 (in Chinese with English abstract).

RECONSTRUCTION OF MEAN ANNUAL TEMPERATURE IN CHINESE EOCENE PALEOFORAS BASED ON LEAF MARGIN ANALYSIS

SU Tao^{1,2,3)}, XING Yao-wu^{1,2,3)}, YANG Qing-song^{1,3)} and ZHOU Zhe-kun¹⁾

- 1) *Key Laboratory of Biogeography and Biodiversity, Kunming Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China, zhouzk@mail.kib.ac.cn;*
 2) *Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;*
 3) *State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing 210008, China*

Key words Mean Annual Temperature, Leaf Margin Analysis, plant fossils, Eocene

Abstract

The thermal optimum of Cenozoic is known to occur in Early Eocene and the climate cooled down gradually thereafter. As leaf physiognomies vary accordingly to surrounding environments, fossil leaves can be used as proxy for paleoclimate. The Leaf Margin Analysis (LMA) method was used here to reconstruct Mean Annual Temperature (MAT) of six Chinese Eocene floras. The results revealed that Relu flora (MAT = 17.3 ± 3.7 °C), A part of Yilan flora (MAT = 18.2 ± 2.9 °C), and Li-uqu flora (MAT = 22.7 ± 2.3 °C), from Early Eocene to early Middle Eocene, corresponded to hot climate. In contrast, B part of Yilan flora (MAT = 10.1 ± 3.4 °C), Shinao flora (MAT = 10.1 ±

3.4 °C), Fushun flora (MAT = 5.0 ± 1.4 °C), and Bailuyuan flora (MAT = 9.2 ± 3.4 °C), from late Middle Eocene to Late Eocene, indicated a cooler climate. MAT estimated by LMA was consistent with the species assemblage of paleoflora. This study showed that, the general trend of climate change in China during Eocene agrees with that of the whole world, such as MAT trends of western United States' and northwestern European Eocene paleofloras, which were calculated by Climate-Leaf Analysis Multivariate Program (CLAMP) and Coexistence Approach (CA) respectively. Our results showed that hot climate presented in early Eocene and continued to early Middle Eocene, and then, it cooled down from late Middle Eocene to Late Eocene in China.