西藏芒康晚始新世高山栎组化石的发现及其生物地理学意义

陈琳琳^{1,3}, 邓炜煜东^{1,3}, 苏涛^{1,4}, 李树峰^{1,4*}, 周浙昆^{1,2†}

1. 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 勐腊 666303;
2. 中国科学院昆明植物研究所东亚植物多样性与植物地理重点实验室, 昆明 650204;
3. 中国科学院大学, 北京 100049;
4. 中国科学院核心植物园, 勐腊 666303

* 通讯作者, E-mail: lisf@xtbg.org.cn

† 通讯作者, E-mail: zhouzk@xtbg.ac.cn

收稿日期: 2020-11-03; 收修改稿日期: 2021-06-22; 接受日期: 2021-08-02; 网络版发表日期: 2021-10-08

国家自然科学基金-英国自然环境研究理事会国际合作重点项目(批准号: 41661134049、NE/P013805/1)、中国科学院第二次青藏高原综合科学考察研究项目(编号: 2019QZKK0705)和云南省自然科学基金项目(编号: 2019FB061)资助

摘要 壳斗科栎属高山栎组植物(*Quercus* section *Heterobalanus* (Øerst.) Menitsky)组成的硬叶常绿阔叶林, 是横断山地区生态系统中的重要森林类型, 其分布格局与青藏高原的形成和演变密切相关。此前, 高山栎组植物的最早化石记录产自西藏南部南木林县的中中新统嘎扎村组, 而我们最近在青藏高原东南缘芒康盆地的上始新统拉屋拉组发现的高山栎组叶片化石, 表明该组植物的起源时间至少比之前认识的提前了近20Myr。通过几何形态测量法, 结合该组植物在青藏高原及横断山地区的分布区扩张和群落中生态位的转变, 推测高山栎组植物叶片至少在晚始新世时已出现适应局部区域特殊的高寒干旱生境的特征; 之后随着高原隆升和新生代后期的全球降温, 逐步寒化旱化的生境使其叶片的较强适应性得以发挥, 并通过稳定选择表现出叶片形态演化迟滞。此外, 综合已有的化石记录和高原形成过程的最新研究进展, 推测高山栎组植物在不晚于晚始新世起源于现今的青藏高原东南缘的亚热带常绿落叶阔叶林, 部分类群沿冈底斯山脉和之后形成的喜马拉雅山脉向西扩散; 其余类群向东和东南方向扩散, 并在横断山地区的群落中成为优势类群。这种扩散路线与之前认为的高山栎组“北上路线”相反, 也进一步验证了冬青栎组植物(*Quercus* section *Ilex* Loudon)的东亚起源假说。

关键词 高山栎, 新生代, 青藏高原, 几何形态测量法, 形态演化迟滞, 生物地理

1 引言

以壳斗科栎属高山栎组植物(*Quercus* section *Het-*

erobalanus (Øerst.) Menitsky, Fagaceae)为主要优势类群的硬叶常绿阔叶林, 在青藏高原东南缘的横断山地区有着广泛的分布(图1), 是这个地区最为典型的森林

中文引用格式: 陈琳琳, 邓炜煜东, 苏涛, 李树峰, 周浙昆. 2021. 西藏芒康晚始新世高山栎组化石的发现及其生物地理学意义. 中国科学: 地球科学, 51(12): 2150–2162, doi: [10.1360/SSTe-2020-0313](https://doi.org/10.1360/SSTe-2020-0313)

英文引用格式: Chen L, Deng W, Su T, Li S, Zhou Z. 2021. Late Eocene sclerophyllous oak from Markam Basin, Tibet, and its biogeographic implications. Science China Earth Sciences, 64(11): 1969–1981, <https://doi.org/10.1007/s11430-020-9826-4>

图 1 现代硬叶常绿阔叶林及高山栎组植物

(a)、(b)、(e)、(f) 川滇高山栎(*Q. aquifolioides*); (d) 矮高山栎(*Q. monimotricha*); (c)、(g)、(h) 帽斗栎(*Q. guyavifolia*), 比例尺=1cm. (a)、(e)、(f) 均摄于四川雅江(4200m a.s.l.), (b)~(d)分别摄于四川稻城(4000m a.s.l.)、云南香格里拉(3800m a.s.l.)和云南香格里拉(3600m a.s.l.)

类型之一。高山栎组植物的垂直分布可从1700m延伸到4600m, 但以2400~3600m最为集中, 是栎属海拔分布最高的类群(周浙昆, 1993; 周浙昆等, 2003)。

在最新的分子系统学研究中, 高山栎组被认为是冬青栎组(*Quercus* section *Ilex* Loudon)下的一个单系类群(Jiang等, 2019; Hipp等, 2020)。本文沿用传统的分类方法, 使用“高山栎组”这一名称。一般认为, 高山栎组包括7~12种植物(周浙昆等, 2003), 本研究以《Flora of China》(Huang等, 1999)确认的7种高山栎组植物为准, 包括高山栎(*Q. semecarpifolia*)、帽斗栎(*Q. guyavifolia*)、川滇高山栎(*Q. aquifolioides*)、灰背栎(*Q. senescens*)、矮高山栎(*Q. monimotricha*)、毛脉高山栎(*Q. rehderiana*)和刺叶高山栎(*Q. spinosa*)。

高山栎组植物的扩散和演化历史与青藏高原的形成和演变息息相关。新生代以来, 由于印度板块和欧亚板块的碰撞, 喜马拉雅逐步隆升并在约15Ma接近现在的高程(Spicer等, 2020b), 从而阻挡了来自印度洋的暖湿气团进入高原内部, 高原腹地及周边逐步从温暖湿润向寒冷干燥转变(Spicer, 2017; Spicer等, 2020a, 2020b), 生境逐步恶化, 加之逐步增强的东亚季风带来的冬春季干旱, 横断山地区的许多植物不断缩小分布范围, 甚至在当地消失(Su等, 2013; Zhang等, 2015; Wang等, 2019)。与大部分植物相反, 分子生物学证据

表明高山栎组植物在中中新世后迅速分化(Meng等, 2017; Jiang等, 2019; Hipp等, 2020), 化石记录也揭示其分布区逐步扩张, 并在横断山地区从中新世时亚热带常绿阔叶林中的伴生种, 逐步转变为上新世时硬叶常绿阔叶林中的优势种和建群种(周浙昆等, 2003)。因此, 高山栎组植物的演化、适应和扩散一直受到研究者的关注, 而化石记录是认识这一问题的重要途径。

在高山栎组已有的化石记录中, 发现于西藏南木林中新世(约15Ma)的叶片化石(李浩敏和郭双兴, 1976; Spicer等, 2003), 是此前该组植物可靠的最早化石记录。因此, 高山栎组的起源时间被大致认为是中新世, 关于高山栎组地理分布格局的重建也以此为主要依据, 如Meng等(2017)。

最近笔者所在的研究团队在青藏高原东南缘芒康盆地发现了高山栎组叶片化石, 地层年代为晚始新世(Su等, 2019)。这一发现表明高山栎组的起源时间至少比之前认识的提前了近20Myr, 为重新审视高山栎组甚至是栎属植物的演化 and 扩散历史提供了重要线索。长期以来, 栎属冬青栎组植物的起源地在欧洲或亚洲存在很大的争议(周浙昆, 1992b; Simeone等, 2016)。由于最早的冬青栎组孢粉化石发现于欧洲的下渐新统(Denk等, 2012), 因此常认为冬青栎组是从欧洲扩散至亚洲(Jiang等, 2019)。而Jiang等(2019)和Hipp等(2020)

利用本研究的化石记录建立的系统发育树表明, 冬青栎组的东亚成分是最早分化出来的, 而地中海成分反而是最晚分化的。Jiang等(2019)推测古近纪时青藏高原中部的大峡谷及喜马拉雅边缘低地等, 为该组植物向西扩散至西喜马拉雅和地中海区域提供了路径。

本文对发现于芒康的高山栎组植物叶片化石进行描述和鉴定, 通过几何形态分析探讨高山栎组植物叶片的形态演化特征及对逐渐变化的高原环境的适应性, 并结合现有的化石记录分析高山栎组植物的起源与扩散路径。

2 材料和方法

2.1 地层概况

本研究的植物化石采自西藏芒康县卡均村的拉屋拉组地层(29.7527°N, 98.4327°E)。化石产地现代海拔3910m, 全年干湿季节分明, 夏季温暖湿润, 冬季寒冷干燥, 属高原温带半湿润性季风气候。化石点附近的现生植被类型主要为硬叶常绿阔叶林、针阔叶混交林及高山草甸, 硬叶常绿阔叶林以帽斗栎为优势种, 针阔叶混交林以丽江云杉(*Picea likiangensis*)及高山松(*Pinus densata*)为优势种(许贺, 2016; Su等, 2019)。

芒康盆地的沉积序列底部为下白垩统景星组, 由砖红色钙质石英砂岩、钙质粉砂岩和泥岩夹石膏组成; 沉积序列中部为砾岩、砂岩和高钾火山岩, 时代为始新世-渐新世; 上部不整合地覆盖着拉屋拉组, 由泥岩、砂岩夹层和高钾火山岩组成, 并保存有大量植物化石。总体而言, 沉积序列代表了典型的泛滥平原, 且伴有火山灰和泥石流的幕式涌入(张会化等, 2004; Su等, 2019)。

本研究的植物化石发现于拉屋拉组下部, 层位编号为MK3。最新的MK3层火山岩 $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ 同位素测年结果为(34.6±0.8)Ma, 即晚始新世(Su等, 2019)。同层发现的植物化石有胡颓子属(*Elaeagnus*; Su等, 2014)、栎属(Xu等, 2016)、桤木属(*Alnus*; Xu等, 2019)、铁杉属(*Tsuga*; Wu等, 2020)、似勾儿茶叶属(*Berchemniphyllum*; 周浙昆等, 2020)等。研究表明, MK3层为以壳斗科和桦木科(Betulaceae)为主的亚热带-暖温带植被类型, 而其上的MK1层(下渐新统, (33.4±0.6)Ma)则转变为以蔷薇科(Rosaceae)和杨柳科(Salicaceae)为主的寒温带植被类型(Su等, 2019)。MK3层的昆虫取食频率和伤害

类型也显著高于MK1层(Deng等, 2020), 这种转变与始新世-渐新世青藏高原东南缘的温度下降、山体隆升有密切关系(Su等, 2019)。

2.2 研究方法

本研究标本为叶片印痕化石, 使用Nikon D850相机拍摄。标本保存在中国科学院西双版纳热带植物园古生态标本室。叶结构形态描述术语参照Hickey(1973)和Ellis等(2012)。

几何形态测量法(geometric morphometrics)可定量分析研究对象的形状变异, 它基于标志点、半标志点或轮廓的二维坐标数据, 通过叠印法(superimposition)去除样本在位置、方向和比例等非形状因素上的影响(Bookstein, 1991, 1997; Jacques和Zhou, 2010), 从而将所有样本的形状数据投射至同一坐标空间, 获得形状上的可比性(白明等, 2014); 进而可通过主成分分析(principal component analysis, PCA)、聚类分析(cluster analysis, CA)、方差分析(analysis of variance, ANOVA)等探究哪种形状特征变异最明显, 哪些类群在形状特征上更接近等问题。与传统的基于测量样本长度、角度和面积等变量的形态分析方法相比, 这种方法在获取更多性状、形状分析和性状可视化等方面具有明显优势(Liu等, 2018; Chuanromanee等, 2019)。进一步结合主成分分析, 能定量地可视化各物种、各标本之间在某个性状特征上的差异大小, 比传统的形态描述更直观。因此, 本研究运用几何形态测量法、主成分分析和方差分析, 综合高山栎组植物现生种和化石种, 探究其种内和种间的叶片形状变异特征和相互关系。

分析所用的现生标本图像来源于国家植物标本资源库(Chinese virtual herbarium, CVH; <http://www.cvh.ac.cn/>), 化石标本图像来自公开发表的文献。每份图像随机选取一片被遮挡较少、展平程度和完整程度均较好的叶片。形状分析使用了高山栎组植物7种现生种的105份标本和7个化石种的37份化石标本, 并去除了标本数量少于3、保存不佳的乌龙栎(*Q. wulongensis*)、披针叶栎(*Q. lancifolia*)和前矮高山栎(*Q. premonimotricha*), 共计142份(标本信息见网络版附录1, <http://earthcn.scichina.com>)。

使用tpsDig和tpsUtil软件对叶片进行数字化处理(Rohlf, 2003a, 2003b), 提取的形状数据包括两个标志点和两条曲线的二维坐标。两个标志点分别代表叶片

中脉与叶基和叶尖的连接处, 均为Type I(Bookstein, 1997), 即各样本间的标志点在生理上同源; 两条曲线分别代表叶片左右两条轮廓线, 为同源曲线, 并将两条曲线分别转化为20个等距点, 即共计40个半标志点. 基于薄板样条(thin-plate spline)变形技术, 半标志点通过最小化弯曲能量(bending energy)进行平滑处理(Gunza和Mitteroecker, 2013), 从而消除各个半标志点的切向变化(Perez等, 2006). 之后, 采用广义普氏分析法(generalized procrustes analysis)进行叠印, 即通过旋转、缩放和平移进行坐标转换(Gower, 1975; Rohlf和Slice, 1990), 使各样本的对应点尽可能对齐, 得到只代表各样本形状变异的坐标数据. 为了消除随机生长因素造成的叶片左右不对称对形状分析造成的干扰, 以叶片左侧坐标为基准生成其镜像图像(Gower, 1975; Rohlf和Slice, 1990; Klingenberg等, 2002; Liu等, 2018). 最后, 通过主成分分析和方差分析, 探讨高山栎组植物叶片的形状变异特征和各样本在形状空间上的分布(Meng等, 2014; Liu等, 2018). 上述提取二维坐标后的数据处理均使用R语言编程包“geomorph”进行(Adams等, 2020).

3 结果

3.1 系统古植物学

科: 壳斗科Fagaceae Dumort., 1829

属: 栎属*Quercus* L., 1753

种: 前灰背栎(相似种) *Quercus* cf. *presenescens* Z. K. Zhou, 1992

研究标本: MK3-0030、MK3-2228、MK3-0822、MK3-0009、MK3-1712、MK3-0074、MK3-1134、MK3-0066、MK3-2492、MK3-1549(图2a~2j).

产地层位: 芒康盆地, 上始新统, 拉屋拉组

补充描述: 叶革质(图2a~2j); 椭圆形, 长2.2~8.3cm, 宽1.3~3.7cm, 长宽比1.8:1~2.3:1(图2a~2j), 叶缘微反卷(图2a~2c、2e~2j)或反卷强烈(图2d), 全缘(图2a、2b、2e、2g~2j)或具刺状锯齿, 齿离基侧和近基侧均内凹(图2c、2d、2f); 叶尖圆形(图2b、2g~2j)到急尖(图2c); 叶基略不对称(图2a~2c、2f、2i), 外凸, 圆形(图2a)或浅心形(图2b、2c、2f); 叶柄较粗、微弯, 长0.1~0.4cm(图2f、2i); 中脉直伸(图2c、2d、2f~2j)或微弯(图2a、2b、2e), 合轴分支, “之”字形曲折, 基部粗壮, 至叶尖

逐步变细; 二级脉羽状互生或近对生, 6~10对, 伸出角40°~80°, 在近叶缘1/3~1/2处二歧分支; 三级脉保存不清晰.

3.2 叶片几何形态分析结果

高山栎组植物现生种和化石种的叶片形状主成分分析结果和形状变异情况见图3. 前两个主成分轴(PC1和PC2)代表了样本叶片形状的最大变异, 共解释了81.25%, 分别为56.98%和24.27%(见网络版附录2, 附表1). 从薄板样条图(图3b)可看出, PC1描述了叶片长宽比的变异, PC2描述了叶片最宽处位置的变异, 即叶片为卵形、椭圆形或倒卵形.

从各样本在形状空间上的分布看, 该组植物叶片种内的长宽比和最宽处位置的变异程度较大, 种间差异不明显, 且长宽比的标准差($SD_{PC1}=0.085$)比最宽处位置的标准差($SD_{PC2}=0.056$)大(见网络版附录2, 附表2). 方差分析表明, 现生种长宽比的种间差异性显著($p_{PC1}=0.003$; 见网络版附录2, 附表3A), 尤其是大叶类高山栎组(叶长常>4cm)中, 毛脉高山栎比川滇高山栎和矮高山栎叶形更狭长, 小叶类高山栎组(叶长常<4cm)中灰背栎比刺叶高山栎更狭长(见网络版附录2, 附表3C); 而现生种叶片最宽处位置的种间差异不显著($p_{PC2}=0.495$; 见网络版附录2, 附表3A). 化石种叶片长宽比和最宽处位置的种间差异性均不显著($p_{PC1}=0.101$, $p_{PC2}=0.069$; 见网络版附录2, 附表3B).

芒康的高山栎组化石总体叶片更狭长($Mean_{PC1}=-0.078$), 长宽比多接近或大于2.0:1; 同样叶片长宽比较大的现生种有毛脉高山栎($Mean_{PC1}=-0.065$)、灰背栎($Mean_{PC1}=-0.013$)、帽斗栎($Mean_{PC1}=-0.012$), 化石种有兰坪栎(*Q. lanpingensis*, $Mean_{PC1}=-0.055$)、前灰背栎(*Q. presenescens*, $Mean_{PC1}=-0.019$); 而古帽斗栎(*Q. preguyavaefolia*, $Mean_{PC1}=0.042$)、羊邑栎(*Q. yangyiensis*, $Mean_{PC1}=0.067$)的叶形均较宽(见网络版附录2, 附表2). 芒康的高山栎组化石叶片多呈椭圆形, 最宽处位置中等偏下($Mean_{PC2}=0.072$); 同样最宽处位置中等偏下的还有前灰背栎($Mean_{PC2}=0.060$)、古帽斗栎($Mean_{PC2}=0.048$; 见网络版附录2, 附表2).

综上所述, 高山栎组植物叶片的最大形状变异是长宽比和最宽处位置. 部分现生种叶片形状的种间差异较大, 而化石种的种间差异不显著, 这或许是由于化石种的样本量太少. 而由于种内的叶形变异程度较

图 2 产自西藏芒康的前灰背栎(相似种)*Quercus cf. presenescens*叶片化石((a)~(j))和高山栎组现代标本((k)、(l))

(a) MK3-0030; (b) MK3-2228; (c) MK3-0822; (d) MK3-0009; (e) MK3-1712; (f) MK3-0074; (g) MK3-1134; (h) MK3-0066; (i) MK3-2492; (j) MK3-1549; (k) 示全缘、微反卷; (l) 示叶缘具刺状锯齿、反卷较强烈。比例尺=1cm

大, 因此我们认为仅凭叶片形状不能很好地区分该组植物, 这对于叶片印痕化石的分类较为重要。结合叶片大小、长宽比和最宽处位置, 芒康的高山栎组化石与灰背栎和前灰背栎最接近。

3.3 分类学处理

当前化石标本叶片以其同时具有叶尖钝圆, 中脉

合轴分支、呈“Z”字型曲折, 侧脉大都在近叶缘处分支等特征而归入高山栎组, 并以这些形态特征区别于同域分布的近缘类群巴东栎组, 后者叶片以叶尖渐尖或急尖、中脉直伸、侧脉不分叉为主(周浙昆, 1992a)。当前标本多为椭圆形, 长宽比较该组其他种稍大, 全缘、微反卷, 而图2d所示标本叶缘具刺状锯齿、反卷较强烈, 这在现代高山栎组叶片中也常见, 可与图21

图3 高山栎组植物的叶片形状主成分分析和形状变异

(a) 各标本在第一(解释56.98%的变异)和第二(解释24.27%的变异)主成分轴上的分布。圆点表示化石种, 三角形表示现生种, 结合不同颜色表示不同物种。(b) 薄板样条图依据各主成分的极值(+/-)展示叶形变异

对比。

与高山栎组现生种相比, 当前标本在叶形(椭圆形为主)、叶片大小(长2.2~8.3cm, 宽1.2~3.7cm)、叶片长宽比(多集中在2.2:1)和侧脉对数(6~10对)等特征较接近灰背栎, 后者叶片多长(2.5~)3.0~5.0(~8.0)cm, 宽1.2~2.5(~4.5)cm(Huang等, 1999)。帽斗栎和毛脉高山栎叶片长度常大于4.0cm, 且种内叶形变异较大, 难以区分; 高山栎叶片更大, 常长5.0~12.0cm, 宽3.0~6.5cm; 川滇高山栎、刺叶高山栎和矮高山栎叶形更宽, 且刺叶高山栎叶面常褶皱不平, 矮高山栎叶片常更小, 约

2.0~3.5cm(Huang等, 1999)。几何形态分析的结果也一定程度表明当前标本叶形与灰背栎或前灰背栎最接近。

物种作为一个客观存在的实体, 有时间、空间和特征上的三重属性(杨永和周浙昆, 2010)。根据植物的背景灭绝率(De Vos等, 2015)推算, 一个植物物种的平均存活年限约为2.84~18.87Myr。当前标本发现于上始新统, 已发表最早的高山栎组化石位于西藏南木林县的中中新统(15Ma; 李浩敏和郭双兴, 1976; Spicer等, 2003), 两者时代相差了近20Myr。从时间属性看, 当前

标本为一新种。然而, 物种还有特征上的属性, 在分类学的实践中, 物种的分类需要可区别的形态特征。当前标本在叶片长宽比这一关键性状上与前灰背栎和灰背栎都比较接近。由于标本为印痕化石, 未保存有角质层、叶表皮毛等叶结构特征, 经超景深显微镜观察, 也未发现叶表皮毛印痕、毛基印痕等, 无法准确确定为一现代种, 因此本文将其归入前灰背栎(相似种), *Quercus cf. presenescens*, 现生最近亲缘种为灰背栎。

4 讨论

4.1 鉴定与比较

现代栎属种内形态变异并不少见。高山栎组植物现代种叶形态特征变异较大, 同种、同一居群甚至同一株植物上, 可同时存在椭圆形、卵形、倒卵形等叶形, 圆形或浅心形叶基, 全缘或具齿叶缘。叶片的形状变异受到生长环境、气候环境和生长阶段等因素的影响, 如Sun等(2016)的研究表明帽斗栎叶面积、叶片长宽比等随海拔增高而显著下降, 并和年均降水量成正相关关系, 叶片长宽比还与生长季日平均最大紫外线(UV-B)辐射强度成负相关关系。陶君容(1986)认为高山栎组在暖而湿润的气候环境下会更多出现全缘叶。高山栎组现代种主要依据叶背是否被毛、叶表皮毛颜色、壳斗、坚果、果序等形态特征进行区分(周浙昆等, 2003), 如帽斗栎叶背密被棕色海绵状腺毛和淡褐色星状毛, 毛脉高山栎叶面无毛, 叶背密生红棕色至棕黄色星状毛(Huang等, 1999)。而当前标本为化石印痕, 未保存有叶表皮毛、角质层等特征。

目前已发表的高山栎组植物化石共9种(表1)。由于该组植物化石多为印痕, 仅部分保留了角质层和毛基, 鉴定时主要依据叶片形态特征, 化石分类较为混乱。保留有角质层的化石常单独定为一, 种内叶片形态变异较大, 如鹤庆栎(*Q. heqingensis*; 黄华生等, 2016)和羊邑栎(He等, 2014)。古帽斗栎叶形与现生的大叶类高山栎(高山栎、帽斗栎、毛脉高山栎、川滇高山栎; 叶长常大于4cm)较接近, 因仅凭印痕化石难以区分而将相应的化石标本定为一(周浙昆, 1992a)。南木林栎的定种标准与之类似, 与现生的黄背栎(*Q. pannosa*, 现已归并到帽斗栎)、川西栎(*Q. gilliana*, 已归并到刺叶高山栎)和长苞高山栎(*Q. fimbriata*)仅凭叶形难以区分(周浙昆, 1992a)。另外, 南木林栎、前矮高

山栎、兰坪栎的叶片均较宽(长宽比 $<2.0:1$), 叶形较接近(陶君容和孔昭宸, 1973; 李浩敏和郭双兴, 1976; 陶君容, 1986; 周浙昆, 1992a), 我们认为这三者难以区分, 叶形变异在种内变异范围之内。前灰背栎、乌龙栎和披针叶栎的叶形较窄(长宽比 $>2.0:1$; 李浩敏和郭双兴, 1976; 陶君容, 1986; 周浙昆, 1992a; 李娜等, 2009)。李浩敏和郭双兴(1976)认为乌龙栎侧脉对数较多(约11对)而将其与其它种区分; 而从现生种观察, 同一种的侧脉对数变异也较大。陶君容(1986)认为披针叶栎以其特殊的倒披针形而与其他种区分。灰背栎和前灰背栎叶形多为椭圆形, 长宽比较大, 叶片大小中等, 与当前标本最接近。

4.2 叶片形态演化迟滞与适应

晚始新世以来, 高山栎组各种的叶片形态结构仍较为稳定, 均保持着革质、叶形近椭圆形、叶尖钝圆、叶脉较粗且末端分叉等特征。部分保留有角质层的化石标本可观察到叶表皮的毛基或束状毛, 与现代高山栎组植物类似(肖良等, 2006; 李娜等, 2009; 黄永江, 2012; He等, 2014; 黄华生等, 2016)。包括芒康标本在内的高山栎组植物化石种和现代种的叶片形态之间没有明显差别, 说明该组植物叶片的形态演化从晚始新世以来是相对保守甚至停滞的。同样表现出形态演化迟滞的物种还有银杏科银杏属(*Ginkgo*, *Ginkgoaceae*; Zhou, 2009)、柏科水杉属(*Metasequoia*, *Cupressaceae*; Wang等, 2019)、红豆杉科穗花杉属(*Amentotaxus*, *Taxaceae*; Dong等, 2020)等。

新生代东亚乃至全球的气候环境发生了较大的改变(Zachos等, 2001; Westerhold等, 2020), 如特提斯海逐渐退却、青藏高原和喜马拉雅逐步隆升、大气环流改变、季风持续增强等(Spicer, 2017; 刘晓东等, 2019; Spicer等, 2020a, 2020b), 这些气候与环境的变化可能深刻影响植物演化与变异。如水杉属从白垩纪到更新世在北半球都有丰富的化石记录, 但现在仅在中国中部有狭窄的自然分布范围。Wang等(2019)根据发现于云南中中新统的水杉属化石, 推测该属植物在中国西南部的消失可能与其形态演化迟滞有关, 这种迟滞使其无法适应新生代以来逐步增强的亚洲季风带来的冬春季干旱。

与上述因形态演化迟滞等原因造成分布区缩小的状况相反, 高山栎组植物自晚始新世出现在芒康盆地

表 1 高山栎组化石记录

物种	时代	地点	文献
<i>Q. heqingensis</i>	晚上新世	云南鹤庆	黄华生等, 2016
<i>Q. lancifolia</i>	晚上新世	云南兰坪	陶君容, 1986
	上新世	云南永平	周浙昆, 1992a
<i>Q. lanpingensis</i>	晚上新世	云南兰坪	陶君容, 1986; 黄永江, 2012
	上新世	云南永平	周浙昆, 1992a
<i>Q. namlingensis</i>	中中新世	西藏南木林	李浩敏和郭双兴, 1976
	晚上新世	云南洱源	陶君容和孔昭宸, 1973
	上新世	云南永平	周浙昆, 1992a
<i>Q. preguyavaefolia</i>	晚中新世	云南寻甸	星耀武, 2010
	中-晚上新世	西藏希夏邦马峰	徐仁等, 1973
	晚上新世	云南洱源	陶君容和孔昭宸, 1973
	晚上新世	云南兰坪	陶君容, 1986
	晚上新世	云南鹤庆	Hu等, 2015
	晚上新世	云南维西	Hu等, 2015
	晚上新世	云南昆明	Hu等, 2015
	上新世	云南永平	周浙昆, 1992a
	更新世	云南宣威	张吉惠, 1978
<i>Q. premonimotricha</i>	晚中新世	云南开远	《中国新生代植物》编写组, 1978; 周浙昆, 1992a
	晚上新世	云南洱源	陶君容和孔昭宸, 1973
	晚上新世	云南兰坪	陶君容, 1986
	晚上新世	四川米易	陶君容, 2000
	上新世	云南永平	陶君容, 1986; 周浙昆, 1992a
<i>Q. presenescens</i>	中-晚上新世	西藏希夏邦马峰	徐仁等, 1973; 周浙昆, 1992a
	晚上新世	云南保山	李娜等, 2009
	上新世	云南永平	周浙昆, 1992a
<i>Q. wulongensis</i>	晚中新世	云南寻甸	星耀武, 2010
	中中新世	西藏南木林	李浩敏和郭双兴, 1976
	上新世	云南永平	周浙昆, 1992a
<i>Q. yangyiensis</i>	晚上新世	云南保山	He等, 2014
<i>Quercus</i> cf. <i>presenescens</i>	晚始新世	西藏芒康	本研究

后,一直存在于青藏高原东南缘的横断山地区,并且分布区逐步扩大.化石记录表明,中新世时高山栎组主要分布在温暖湿润的地区,为该地区亚热带常绿阔叶林中的伴生种;上新世时的化石点逐步增多(图4,表1),此时已成为横断山地区硬叶常绿阔叶林中的优势种和建群种(周浙昆等, 2003);即使在第四纪的冰期/间冰期循环中,分布范围仍较稳定,没有出现明显收缩(Meng等, 2017),这与第四纪冰盖未完全覆盖青藏高原东南缘(施雅风等, 1998; Owen等, 2008; Kirchner等, 2011)

有关.本研究化石所在的晚始新世卡均植物群中,原本占优势的栎属青冈亚属(*Quercus* subgenus *Cyclobalanopsis*)、伴生的桦木属(*Betula*)和桤木属等,现均已在芒康及附近地区消失,但以硬叶常绿阔叶林为主的高山植被仍然分布在化石点附近(Xu等, 2016, 2019).

晚始新世,喜马拉雅和横断山地区在整体上尚未完全隆升至现代高度,与现今相似的高寒环境仅限制分布在西藏的部分区域,东亚夏季风也尚未完全形成(刘晓东等, 2019; Spicer等, 2020a, 2020b).高山栎组

图4 高山栎组植物的现代分布、化石记录和可能的扩散路径

红色星形: 高山栎组植物晚始新世化石点, 即西藏芒康(本研究); 绿色圆形: 中新世化石点; 蓝色方形: 上新世化石点; 橙色三角形: 更新世化石点; 灰色圆点: 现代分布。现代记录点数据来源于全球生物多样性信息网络(global biodiversity information facility, GBIF; GBIF.org, 2020, GBIF Occurrence Download. <https://doi.org/10.15468/dl.xhmrtf>). 红色和蓝色箭头: 可能的扩散路径

植物从晚始新世至今的叶片形态演化迟滞, 表明其在晚始新世已具备适应局部区域特殊的高寒干旱环境的叶片特征。这种特征使其在之后逐步寒化旱化的生境中发挥了预适应的优势, 从而分布区得到扩张并逐步成为横断山地区生态系统中的优势类群。周浙昆(1990)、Zhou等(1995)和贺金生等(1994)通过对比现代高山栎组植物叶片的形态解剖特征, 认为其叶片形态结构兼有非肉质旱生植物和高山植物的特征, 一方面由于具有厚的角质膜、小而多的气孔、发达的机械组织而能有效控制水分, 适应干旱环境; 另一方面, 由于叶背密被表皮毛而能在一定程度上抵御寒冷, 从而适应高山环境。

形态演化迟滞有两种主要的解释假说: 发展限制(developmental and genetic constraint)和稳定选择(stabilizing selection; Hansen和Houle, 2004; Hunt和Rabosky, 2014)。稳定选择是指物种偏向于保留最适应特征, 群体中的极端特征难以保留并传给下一代(Hunt和Rabosky, 2014)。发展限制使生物难以产生变异, 而稳定选择使生物难以固定新的变异(Matamoro-Vidal等, 2012)。尽管仅根据化石材料, 我们无法从微观层面上

探讨基因等对生物变异的限制, 但从高山栎组植物的生境看, 我们认为其叶片形态演化迟滞更可能是稳定选择的结果, 即偏向于保留最适应高、寒、旱环境的特征。

此外, 稳定选择的目标与有机体在胁迫环境中的能量消耗水平有关(Parsons, 1994)。新的、剧烈的环境变化会阻碍正常的机体功能(Steinberg, 2012), 在扰动频繁的胁迫环境、或稳定但胁迫较强的环境中, 生物的生存能量成本占主导地位, 以致获取代谢所需的能量受限, 则物种很可能出现形态演化迟滞(Parsons, 1994), 因为新的或极端特征所需的能量消耗成本比最适应特征的高。高山栎组植物叶片的形态演化迟滞, 可能是对逐步寒化、旱化的高原胁迫生境和逐步增强的东亚季风气候的最适选择。

4.3 高山栎组植物可能的扩散路径

青藏高原乃至全球古近纪的地层中, 以前均未发现高山栎组植物的化石。本文报道的羌塘地块东部芒康上始新统的高山栎组叶片化石, 表明现今的青藏高原东南缘可能是高山栎组最早出现的地区。中中新世

的高山栎组植物化石目前仅见于拉萨地块南部的南木林, 此时高山栎组在嘎扎村组(原名乌龙组)的上部成为优势类群(李浩敏和郭双兴, 1976; Guo等, 2019). 晚中新世的仅见于云南开远小龙潭(周浙昆, 1985, 2000; Xia等, 2009)和云南寻甸先锋(星耀武, 2010; Li等, 2015). 上新世时, 高山栎组化石大量出现在横断山地区, 如云南兰坪(陶君容, 1986; 黄永江, 2012)、洱源(陶君容和孔昭宸, 1973)、永平(陶君容, 1986; 周浙昆, 1992a; 苏涛, 2010)和保山(李娜等, 2009; He等, 2014)以及四川米易(陶君容, 2000)等地, 在喜马拉雅山脉中段的希夏邦马峰(徐仁等, 1973)也有发现(表1).

之前根据栎属系统演化、化石历史和现代分布推测, 高山栎组是从云南南部和西南部、缅甸和泰国北部起源, 之后向北、向东、向西扩散到古新世-渐新世的整个亚热带常绿阔叶林(周浙昆, 1992b). 而根据现有的化石记录, 尤其是芒康上始新统的高山栎组叶片化石, 本研究推测高山栎组植物在不晚于晚始新世起源于现今的青藏高原东南缘的亚热带常绿落叶阔叶林. 之后, 高山栎组的部分类群向青藏高原西南方向扩散, 古近纪时可能沿着冈底斯山脉等继续向西扩散, 至少在中新世时已到达拉萨地块南部, 在上新世时可能已到达喜马拉雅山区; 其余类群向东和东南方向扩散, 随着横断山地区的剧烈隆升和晚新生代的全球温度下降, 该地的高海拔地区逐步变冷变干、辐射强烈, 高山栎组植物的耐寒耐旱特性使其更适应变化的生态环境, 从而逐步成为横断山群落中的优势种并分化出若干特有类群(Zhou等, 1995; 周浙昆等, 2003). 现在, 高山栎组多数种的分布东止于四川盆地的西部边缘, 仅刺叶高山栎1种东达台湾省(周浙昆, 1992b), 它的扩散可能与第四纪冰期有关, 降温使其得以发挥耐寒特性.

结合分子和化石证据, Du等(2017)的研究表明, 川滇高山栎在晚中新世从青藏高原逐步向横断山地区和四川西部迁徙, Jiang等(2019)推测的冬青栎组植物从东亚到地中海沿岸的扩散路径也与上述推测的高山栎组扩散路线相符.

5 结论

本研究的芒康晚始新世高山栎组叶片化石将该组植物的化石记录提前了近20Myr. 综合高山栎组植物的化石和现生标本形态, 我们认为高山栎组植物叶片

至少在晚始新世已出现适应局部区域特殊的高寒干旱生境的特征; 之后逐步寒化旱化的生境使其叶片的较强适应性得以发挥, 并通过稳定选择表现出叶片形态演化迟滞, 从而在青藏高原的形成与演变过程和晚新生代的全球温度下降过程中扩张分布范围, 实现从当地群落中的伴生种到优势种的转变. 此外, 结合高山栎组的化石记录, 推测该组植物不晚于晚始新世起源于现今的青藏高原东南缘的亚热带常绿落叶阔叶林, 部分类群沿冈底斯山脉和之后形成的喜马拉雅山脉向西扩散, 其余类群向东和东南方向扩散, 并在横断山地区的群落中成为优势类群.

致谢 感谢中国科学院西双版纳热带植物园和昆明植物研究所的同事参与野外工作, 感谢西藏芒康卡均村藏族乡亲在野外工作中给予的帮助. 感谢黄健、王腾翔在论文写作过程中的讨论和建议, 感谢刘佳博士在地图绘制过程中提供的指导. 感谢Miriam Leah Zelditch博士对几何形态分析方法的耐心解答. 感谢审稿人提出的宝贵意见和建议.

参考文献

- 白明, 杨星科, 李静, 王文成. 2014. 几何形态学: 关于形态定量比较的科学计算工具. 科学通报, 59: 887–894
- 贺金生, 陈伟烈, 王勋陵. 1994. 高山栎叶的形态结构及其与生态环境的关系. 植物生态学报, 18: 219–227
- 黄华生, 胡瑾瑾, 苏涛, 周浙昆. 2016. 鹤庆栎(*Quercus heqingensis* n. sp.)的发现及其在古大气CO₂浓度重建中的应用. 科学通报, 61: 1354–1364
- 黄永江. 2012. 云南兰坪晚上新世福东植物群及横断山新近纪的古气候. 博士学位论文. 昆明: 中国科学院昆明植物研究所
- 李浩敏, 郭双兴. 1976. 西藏南木林中新世植物群. 古生物学报, 15: 9–22, 123–125
- 李娜, 孙柏年, 吴靖宇, 闰德飞, 肖良, 戴静. 2009. 云南保山上新统前灰背栎*Quercus presenescens*角质层特征及古气候意义. 古生物学报, 48: 654–661
- 刘晓东, Dong B, Yin Z Y, Smith R S, 郭庆春. 2019. 大陆漂移、高原隆升与新生代亚-非-澳洲季风区和干旱区演化. 中国科学: 地球科学, 49: 1059–1081
- 施雅风, 李吉均, 李炳元. 1998. 青藏高原晚新生代隆升与环境变化. 广州: 广东科技出版社
- 苏涛. 2010. 叶相-气候中国模型的建立及上新世羊街植物群的研究. 博士学位论文. 昆明: 中国科学院昆明植物研究所
- 陶君容, 孔昭宸. 1973. 云南洱源三营煤系的植物化石群和孢粉组合.

- 植物学报, 15: 120–126
- 陶君容. 1986. 横断山区中段——兰坪新第三纪植物化石群及其意义. 见: 中国科学院青藏高原综合科学考察队, 主编. 青藏高原研究: 横断山考察专集. 第二集. 北京: 北京科学技术出版社. 58–65
- 陶君容. 2000. 中国晚白垩纪至新生代植物区系发展演变. 北京: 科学出版社
- 肖良, 孙柏年, 阎德飞, 解三平, 韦利杰. 2006. 云南保山上新统黄背栎 *Quercus pannosa* Hand.-Mazz. 角质层特征及古环境意义. 微体古生物学报, 23: 23–30
- 星耀武. 2010. 晚中新世云南先锋植物群及古气候的定量重建. 博士学位论文. 昆明: 中国科学院昆明植物研究所
- 徐仁, 陶君容, 孙湘君. 1973. 希夏邦马峰高山栎化石层的发现及其在植物学和地质学上的意义. 植物学报, 15: 103–114
- 许贺. 2016. 西藏芒康中新世卡均植物群及古环境. 博士学位论文. 勐腊: 中国科学院西双版纳热带植物园
- 杨永, 周浙昆. 2010. 物种——老问题新看法. 中国科学: 生命科学, 40: 311–320
- 张会化, 贺怀宇, 王江海, 解广轰. 2004. 西藏芒康盆地内高钾火山岩的 $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ 年代学和地球化学研究. 中国科学D辑: 地球科学, 34: 24–34
- 张吉惠. 1978. 古植物. 见: 贵州地层与古生物工作组, 主编. 西南地区古生物图册: 贵州分册(二). 北京: 地质出版社. 488–490
- 周浙昆. 1985. 云南开远小龙潭中新世植物群. 硕士学位论文. 南京: 中国科学院南京地质古生物所
- 周浙昆. 1990. 中国栎属的起源、演化和分布. 博士学位论文. 昆明: 中国科学院昆明植物研究所
- 周浙昆. 1992a. 硬叶常绿高山栎类化石的分类学研究. 植物学报, 34: 954–961
- 周浙昆. 1992b. 中国栎属的起源演化及其扩散. 云南植物研究, 14: 227–236
- 周浙昆. 1993. 中国栎属的地理分布. 中国科学院研究生院学报, 10: 95–108
- 周浙昆. 2000. 云南开远小龙潭中新世植物群的研究. 见: 陶君容, 主编. 中国晚白垩世至新生代植物区系发展演变. 北京: 科学出版社. 64–72
- 周浙昆, 普春霞, 陈文允. 2003. 青藏高原隆起和高山栎组(壳斗科)分布的关系. 地球科学进展, 18: 884–890
- 周浙昆, 王腾翔, 黄健, 刘佳, 邓炜煜东, 李仕虎, 邓成龙, 苏涛. 2020. 西藏芒康似勾儿茶叶属(鼠李科)化石及其生物地理学意义. 中国科学: 地球科学, 50: 233–244
- 《中国新生代植物》编写组 (WG CPC). 1978. 中国新生代植物化石 (III): 中国新生代植物. 北京: 科学出版社. 42–57
- Adams D C, Collyer M, Kaliontzopoulou A. 2020. Package ‘geomorph’: Geometric morphometric analyses of 2D/3D landmark data. <https://github.com/geomorphR/geomorph/>
- Bookstein F L. 1991. Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology. Cambridge: Cambridge University Press
- Bookstein F L. 1997. Landmark methods for forms without landmarks: Morphometrics of group differences in outline shape. *Med Image Anal*, 1: 225–243
- Chuanromanee T S, Cohen J I, Ryan G L. 2019. Morphological analysis of size and shape (MASS): An integrative software program for morphometric analyses of leaves. *Appl Plant Sci*, 7: e11288
- Deng W Y D, Su T, Wappler T, Liu J, Li S F, Huang J, Tang H, Low S L, Wang T X, Xu H, Xu X T, Liu P, Zhou Z K. 2020. Sharp changes in plant diversity and plant-herbivore interactions during the Eocene-Oligocene transition on the southeastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Glob Planet Change*, 194: 103293
- Denk T, Grímsson F, Zetter R. 2012. Fagaceae from the early Oligocene of central Europe: Persisting new world and emerging old world biogeographic links. *Rev Palaeobot Palynol*, 169: 7–20
- Dong C, Shi G L, Herrera F, Wang Y D, Herendeen P S, Crane P R. 2020. Middle-Late Jurassic fossils from northeastern China reveal morphological stasis in the catkin-yew. *Natl Sci Rev*, 7: 1765–1767
- Du F K, Hou M, Wang W T, Mao K S, Hampe A. 2017. Phylogeography of *Quercus aquifolioides* provides novel insights into the Neogene history of a major global hotspot of plant diversity in south-west China. *J Biogeogr*, 44: 294–307
- Ellis B, Daly D C, Hickey L J, Johnson K R, Mitchell J D, Wilf P, Wing S L. 2012. Manual of Leaf Architecture. Beijing: Peking University Press
- Gower J C. 1975. Generalized procrustes analysis. *Psychometrika*, 40: 33–51
- Gunza P, Mitteroecker P. 2013. Semilandmarks: A method for quantifying curves and surfaces. *Hystrix*, 24: 103–109
- Guo S X, Spicer R A, Widdowson M, Herman A B, Domogatskaya K V. 2019. The composition of the middle Miocene (15 Ma) Namling paleoflora, South Central Tibet, in the context of other Tibetan and Himalayan Floras. *Rev Palaeobot Palynol*, 271: 104088
- Hansen T F, Houle D. 2004. Evolvability, stabilizing selection, and the problem of stasis. In: Pigliucci M, Preston K, eds. The Evolutionary Biology of Complex Phenotypes. Oxford: Oxford University Press. 130–150
- He Y L, Li N, Wang Z X, Wang H F, Yang G L, Xiao L, Wu J Y, Sun B N. 2014. *Quercus yangyiensis* sp. nov. from the late Pliocene of Baoshan, Yunnan and its paleoclimatic significance. *Acta Geol Sin-Engl Ed*, 88: 738–747
- Hickey L J. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *Am J Bot*, 60: 17–33
- Hipp A L, Manos P S, Hahn M, Avishai M, Bodénès C, Cavender-Bares J, Crowl A A, Deng M, Denk T, Fitz-Gibbon S, Gailing O,

- González-Elizondo M S, González-Rodríguez A, Grimm G W, Jiang X L, Kremer A, Lesur I, McVay J D, Plomion C, Rodríguez-Correa H, Schulze E D, Simeone M C, Sork V L, Valencia-Avalos S. 2020. Genomic landscape of the global oak phylogeny. *New Phytol*, 226: 1198–1212
- Hu J J, Xing Y W, Turkington R, Jacques F M B, Su T, Huang Y J, Zhou Z K. 2015. A new positive relationship between $p\text{CO}_2$ and stomatal frequency in *Quercus guyavifolia* (Fagaceae): A potential proxy for palaeo- CO_2 levels. *Ann Bot*, 115: 777–788
- Huang C J, Zhang Y T, Bruce B. 1999. Fagaceae. In: Wu Z Y, Raven P H, Hong D Y, eds. Flora of China. Beijing: Science Press, St. Louis: Missouri Botanical Garden, 4: 314–400
- Hunt G, Rabosky D L. 2014. Phenotypic evolution in fossil species: Pattern and process. *Annu Rev Earth Planet Sci*, 42: 421–441
- Jacques F M B, Zhou Z. 2010. Geometric morphometrics: A powerful tool for the study of shape evolution in Menispermaceae endocarps. *Taxon*, 59: 881–895
- Jiang X L, Hipp A L, Deng M, Su T, Zhou Z K, Yan M X. 2019. East Asian origins of European holly oaks (*Quercus* section *Ilex* Loudon) via the Tibet-Himalaya. *J Biogeogr*, 46: 2203–2214
- Kirchner N, Greve R, Stroeve A P, Heyman J. 2011. Paleoglaciological reconstructions for the Tibetan Plateau during the last glacial cycle: Evaluating numerical ice sheet simulations driven by GCM-ensembles. *Quat Sci Rev*, 30: 248–267
- Klingenberg C P, Barluenga M, Meyer A. 2002. Shape analysis of symmetric structures: Quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution*, 56: 1909–1920
- Li S H, Deng C L, Dong W, Sun L, Liu S Z, Qin H F, Yin J Y, Ji X P, Zhu R X. 2015. Magnetostratigraphy of the Xiaolongtan Formation bearing *Lufengpithecus keiyuanensis* in Yunnan, southwestern China: Constraint on the initiation time of the southern segment of the Xianshuihe-Xiaojiang fault. *Tectonophysics*, 655: 213–226
- Liu Y, Li Y J, Song J L, Zhang R P, Yan Y, Wang Y Y, Du F K. 2018. Geometric morphometric analyses of leaf shapes in two sympatric Chinese oaks: *Quercus dentata* Thunberg and *Quercus aliena* Blume (Fagaceae). *Ann For Sci*, 75: 90
- Matamoro-Vidal A, Furness C A, Gouyon P H, Wurdack K J, Albert B. 2012. Evolutionary stasis in Euphorbiaceae pollen: Selection and constraints. *J Evol Biol*, 25: 1077–1096
- Meng H H, Jacques F M B, Su T, Huang Y J, Zhang S T, Ma H J, Zhou Z K. 2014. New Biogeographic insight into *Bauhinia* s.l. (Leguminosae): Integration from fossil records and molecular analyses. *BMC Evol Biol*, 14: 181
- Meng H H, Su T, Gao X Y, Li J, Jiang X L, Sun H, Zhou Z K. 2017. Warm-cold colonization: Response of oaks to uplift of the Himalaya-Hengduan Mountains. *Mol Ecol*, 26: 3276–3294
- Owen L A, Caffee M W, Finkel R C, Seong Y B. 2008. Quaternary glaciation of the Himalayan-Tibetan orogen. *J Quat Sci*, 23: 513–531
- Parsons P A. 1994. Morphological stasis: An energetic and ecological perspective incorporating stress. *J Theor Biol*, 171: 409–414
- Perez S I, Bernal V, Gonzalez P N. 2006. Differences between sliding semi-landmark methods in geometric morphometrics, with an application to human craniofacial and dental variation. *J Anatomy*, 208: 769–784
- Rohlf F J, Slice D. 1990. Extensions of the procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst Zool*, 39: 40–59
- Rohlf F J. 2003a. tpsDig and tpsUtil: Morphometrics. <http://life.bio.sunysb.edu/morph>
- Rohlf F J. 2003b. tpsUtil User Manual. <http://life.bio.sunysb.edu/morph>
- Simeone M C, Grimm G W, Papini A, Vessella F, Cardoni S, Tordoni E, Piredda R, Franc A, Denk T. 2016. Plastome data reveal multiple geographic origins of *Quercus* Group Ilex. *Peer J*, 4: e1897
- Spicer R A, Harris N B W, Widdowson M, Herman A B, Guo S, Valdes P J, Wolfe J A, Kelley S P. 2003. Constant elevation of southern Tibet over the past 15 million years. *Nature*, 421: 622–624
- Spicer R A. 2017. Tibet, the Himalaya, Asian monsoons and biodiversity—In what ways are they related? *Plant Diversity*, 39: 233–244
- Spicer R A, Farnsworth A, Su T. 2020a. Cenozoic topography, monsoons and biodiversity conservation within the Tibetan Region: An evolving story. *Plant Diversity*, 42: 229–254
- Spicer R A, Su T, Valdes P J, Farnsworth A, Wu F X, Shi G L, Spicer T E V, Zhou Z K. 2020b. Why ‘the uplift of the Tibetan Plateau’ is a myth. *Natl Sci Rev*, 8: nwaa091
- Steinberg C E W. 2012. Environmental stresses: Ecological driving force and key player in evolution. In: Steinberg C E W, ed. Stress Ecology. Dordrecht: Springer Netherlands. 369–386
- Su T, Liu Y S C, Jacques F M B, Huang Y J, Xing Y W, Zhou Z K. 2013. The intensification of the East Asian winter monsoon contributed to the disappearance of *Cedrus* (Pinaceae) in southwestern China. *Quat Res*, 80: 316–325
- Su T, Wilf P, Xu H, Zhou Z K. 2014. Miocene leaves of *Elaeagnus* (Elaeagnaceae) from the Qinghai-Tibet Plateau, its modern center of diversity and endemism. *Am J Bot*, 101: 1350–1361
- Su T, Spicer R A, Li S H, Xu H, Huang J, Sherlock S, Huang Y J, Li S F, Wang L, Jia L B, Deng W Y D, Liu J, Deng C L, Zhang S T, Valdes P J, Zhou Z K. 2019. Uplift, climate and biotic changes at the Eocene-Oligocene transition in south-eastern Tibet. *Natl Sci Rev*, 6: 495–504
- Sun M, Su T, Zhang S B, Li S F, Anberree-Lebreton J, Zhou Z K. 2016. Variations in leaf morphological traits of *Quercus guyavifolia*

- (Fagaceae) were mainly influenced by water and ultraviolet irradiation at high elevations on the Qinghai-Tibet Plateau, China. [Int J Agric Biol](#), 18: 266–273
- De Vos J M, Joppa L N, Gittleman J L, Stephens P R, Pimm S L. 2015. Estimating the normal background rate of species extinction. [Conserv Biol](#), 29: 452–462
- Wang L, Kunzmann L, Su T, Xing Y W, Zhang S T, Wang Y Q, Zhou Z K. 2019. The disappearance of *Metasequoia* (Cupressaceae) after the middle Miocene in Yunnan, Southwest China: Evidences for evolutionary stasis and intensification of the Asian monsoon. [Rev Palaeobot Palynol](#), 264: 64–74
- Westerhold T, Marwan N, Drury A J, Liebrand D, Agnini C, Anagnostou E, Barnett J S K, Bohaty S M, De Vleeschouwer D, Florindo F, Frederichs T, Hodell D A, Holbourn A E, Kroon D, Lauretano V, Littler K, Lourens L J, Lyle M, Pälike H, Röhl U, Tian J, Wilkens R H, Wilson P A, Zachos J C. 2020. An astronomically dated record of Earth's climate and its predictability over the last 66 million years. [Science](#), 369: 1383–1387
- Wu M X, Huang J, Su T, Leng Q, Zhou Z K. 2020. *Tsuga* seed cones from the late Paleogene of southwestern China and their biogeographical and paleoenvironmental implications. [Palaeoworld](#), 29: 617–628
- Xia K, Su T, Liu Y S C, Xing Y W, Jacques F M B, Zhou Z K. 2009. Quantitative climate reconstructions of the late Miocene Xiaolongtan megaflora from Yunnan, southwest China. [Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol](#), 276: 80–86
- Xu H, Su T, Zhang S T, Deng M, Zhou Z K. 2016. The first fossil record of ring-cupped oak (*Quercus* L. subgenus *Cyclobalanopsis* (Oersted) Schneider) in Tibet and its paleoenvironmental implications. [Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol](#), 442: 61–71
- Xu H, Su T, Zhou Z K. 2019. Leaf and infructescence fossils of *Alnus* (Betulaceae) from the late Eocene of the southeastern Qinghai-Tibetan Plateau. [J Sytematics Evol](#), 57: 105–113
- Zachos J, Pagani M, Sloan L, Thomas E, Billups K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. [Science](#), 292: 686–693
- Zhang J W, D'Rozario A, Adams J M, Li Y, Liang X Q, Jacques F M B, Su T, Zhou Z K. 2015. *Sequoia maguanensis*, a new Miocene relative of the coast redwood, *Sequoia sempervirens*, from China: Implications for paleogeography and paleoclimate. [Am J Bot](#), 102: 103–118
- Zhou Z K, Wilkinson H, Wu Z Y. 1995. Taxonomical and evolutionary implications of the leaf anatomy and architecture of *Quercus* L. subgenus *Quercus* from China. *Cathaya*, 7: 1–34
- Zhou Z Y. 2009. An overview of fossil Ginkgoales. [Palaeoworld](#), 18: 1–22

(责任编辑: 倪喜军)