

兰州盆地古近系杨属叶化石及古气候指示意义

孙柏年 阎德飞 解三平 丛培允 辛存林 云飞

(兰州大学西部环境教育部重点实验室, 兰州 730000; 中国科学院南京地质古生物研究所现代古生物学和地层学国家重点实验室, 南京 210008. E-mail: bnsun@lzu.edu.cn)

摘要 兰州盆地古近系发现一被子植物压型化石群, 对其中的山杨(*Populus davidiana* Dode)做了细致的角质层分析. 同时, 比较了不同生境下(湿润、半湿润、半干旱至干旱气候区)现生山杨的表皮构造. 实验表明, 随着植物分布区纬度逐渐增高, 气候从湿润到干旱、年降水量从大到小, 年均温度从高到低的变化, 成熟的山杨叶片明显表现出外形由大到小逐渐减缩、角质层由很薄到较厚、表皮细胞垂周壁从模糊到清晰的特点. 化石山杨与处于温带半干旱-干旱气候区的山丹标本相差较远, 而与温带半湿润区的武山标本最接近. 新的研究反映当时植物可能生长于半湿润的气候环境. 当前古近系杨属叶化石角质层的分析, 对了解青藏高原隆升初期对周缘植被类型和古气候的影响具有重要意义.

关键词 古近系 山杨 化石角质层 古气候 兰州盆地

植物化石角质层由于保存了微观构造而受到古植物学家的青睐和重视, 标本上的原位角质层保存有化石植物叶片本身的重要特征, 是古植物学分类的重要依据^[1,2]. 利用角质层保存的表皮特征, 如表皮细胞形态、气孔器构造和表皮毛基等鉴定植物化石, 不仅比单纯利用植物化石的外部形态可靠得多, 而且还可推论古生态和古环境提供佐证^[3].

古植物学家一般根据叶片的宏观特征来鉴定植物化石, 但对许多外形非常相似的属种, 往往依靠表皮解剖特征进行区分, 尤其是新生代被子植物. 中国现代维管植物约有 27, 150 多种, 但新生代化石植物的研究状况与我国丰富的现代植物种类极不相称^[4]. 古近纪以来的被子植物化石, 多为印痕^[5], 压型化石不多. 我国西北地区特别是甘肃省的新生代植物化石发现非常少^[6], 古近纪晚期的植物化石标本不多见, 只有一次有关被子植物印痕化石的重要报道^[7]. 由于保存环境、所属类群以及角质层本身的厚度和质地的影响, 中国已发现的少量被子植物压型化石叶片的分析处理比中生代裸子植物难度大^[8], 目前有关古近纪化石植物角质层微细构造的研究更为少见.

2003 年 6~7 月, 兰州大学资源环境学院古生物学与地层学研究所野外考察队在兰州盆地进行野外地质调查时, 在皋兰县下渐新统砂泥岩透镜体中发现了一个重要的被子植物化石群. 难能可贵的是这个化石群多为植物叶片压型化石, 一部分标本由于岩性较细, 保存有比较好的原位角质层(cuticles in situ). 经室内多种方法分析, 终于首次得到了该区新

生代被子植物化石的表皮构造. 本文重点报道其中山杨化石角质层微细构造, 同时采集了不同生境下现生杨属的叶片作对比研究, 初步讨论了当时的古气候古环境. 当前研究为青藏高原初期抬升时其东北边缘古近纪晚期植物群特点和古气候、古环境演化提供了重要证据和资料.

1 地层概况

化石产于青藏高原东北边缘的兰州盆地, 行政区划属甘肃省兰州市皋兰县中心乡. 兰州盆地是广义的古近纪陇中盆地中的一个次一级盆地, 盆地内出露着总厚度大于 1600 m 的古近纪红层, 属西北山间盆地陆相沉积^[9]. 根据哺乳动物化石和古地磁研究的最新成果^[10], 兰州盆地的古近系被划分为 4 个组, 其中早渐新世晚期的地层被命名为韩家井组(E_3^{1-2}), 下伏始新统至下渐新统下部野狐城组($E_2^{1-2} \sim E_3^{1-1}$), 上覆上渐新统甘家滩组(E_3^2). 经磁性地层学研究, 韩家井组和甘家滩组的年龄约为 31.5~20.0 Ma, 时代为渐新世及早中新世早期. 野狐城组的古地磁年龄约为 51.0~31.5 Ma, 时代为早始新世晚期至早渐新世早期^[11,12].

压型植物化石产于韩家井组(E_3^{1-2})中的一个复式透镜体. 韩家井组厚 21 m, 岩性为锈黄色、灰绿色、灰白色、兰灰色、棕红色砂砾岩、砂岩、粉砂岩、泥岩和泥灰岩. 交错层理和水平层理发育, 哺乳动物化石、瓣鳃类和植物化石较丰富. 另外, 还发现有鱼类、蜥蜴及龟化石碎片. 小哺乳动物化石以梳齿鼠类的 *Tataromys* 和 *Bounomys* 大量出现为特征, 大哺乳动

物化石为渐新世的特征种 *Schizotherium ordosium*, 古动物学家根据国际修订渐新世下界的意见, 认为含此动物群的地层时代为早渐新世晚期^[13,14].

2 实验方法

() 化石角质层的剥离: 化石山杨角质层薄而易碎, 故从化石表面敲下一小块带有角质层的岩石, 将其浸入蒸馏水中, 待完全浸润后, 放到浓度为 10% 的 HCl 溶液中浸泡 2~3 小时, 取出稀释至中性后放入浓度为 50% 的 HF 溶液中, 浸泡 4~5 小时, 即可得到已脱离岩石的角质层样品.

() 化石角质层的处理: 将样品放入浓度为 30% 的 HNO₃ 溶液中, 浸泡 3~4 小时, 角质层由深棕色变成浅棕色, 然后取出角质层, 稀释为中性, 放到浓度为 5% 的 NH₄OH 溶液中, 样品发生褪色, 约 10 分钟后, 角质层变成浅淡黄色, 稀释至中性, 即可在立体显微镜下分离出上、下表皮.

() 现生叶片的处理: 将现代山杨叶片用蒸馏水清洗干净后, 放到冰醋酸和 H₂O₂ 的 1:1 的溶液中, 在 60 °C 下水浴 9~10 小时. 待叶片变为白色时, 表皮与叶肉细胞发生分离. 取出样品稀释至中性后, 可在立体显微镜下分离出上、下表皮.

() 制片和封片: 处理好的化石角质层和现代表皮样品用甘油胶和加拿大树脂制片、封片, 然后在高级生物显微镜下进行观察、测量和照相.

3 植物属种系统描述

3.1 化石山杨 *Populus davidiana* Dode

见图 1(a), (b), 图 2(a)~(c).

特征描述: 叶卵圆形, 长约 5~6 cm, 宽 4.2~4.5 cm, 顶端钝尖, 基部近圆形. 近基部全缘, 向上边缘逐渐变为波状浅齿. 中脉近平直, 下部粗壮, 近顶端变细. 侧脉羽状, 3~4 对, 基部第一对侧脉长且较平直, 对生, 具 2~3 条外脉, 达缘, 与中脉的夹角为 40°~44°; 其余侧脉的夹角略大, 弧曲, 不达缘; 三次脉近与侧脉垂直. 叶柄长 3.2 cm, 宽 0.15 cm, 底部宽 0.21 cm.

表皮构造: 角质层薄, 上表皮无气孔, 细胞较为规则, 六边形、近长方形、正方形, 大小约 20~22 μm × 21~23 μm, 毛基未见, 细胞壁较平直. 下表皮细胞不规则, 细胞垂周壁不太清晰, 细胞壁微弯曲, 脉络细胞呈近长方形, 大小约 25~40 μm × 10~15 μm; 脉间细胞呈近长方形、近正方形、六边形, 大小约 20~45

μm × 15~20 μm. 气孔器呈椭圆形, 微下陷, 长 26~50 μm, 宽 20~15 μm, 孔口长 30~40 μm, 宽 9~20 μm, 保卫细胞 2 个呈直月形; 副卫细胞为半环状. 无表皮毛基.

讨论与比较: 当前标本的外形和叶脉特征与现生山杨非常相似, 尤其是保存完好、明显侧偏的叶柄、长略大于宽的卵圆形叶片和波状浅齿的叶缘显示了现生山杨的最典型特征^[15]. 现生山杨分布广泛, 自华北、西北到西南均有分布. 耿宝印等人^[2]在兰州盆地古近纪植物的研究中, 公布了 3 枚山杨印痕化石(与我们当前的产地相同)图影, 其中比较典型的一枚(文献[7]中图版 , 图 1)虽未保存叶柄, 但外形特征与我们的标本非常一致. 同时, 这几枚照片也在陶君容等人^[6]的专著中以 *Populus davidiana* Dode 种名展示. 另外, 我们分析了不同生境下现生山杨的表皮构造以及青甘杨 *Populus przewalskii* Maxim 的表皮构造, 发现化石标本与现生山杨的表皮构造很接近, 而与青甘杨相差较远(表 1). 因此, 当前标本定为 *Populus davidiana* Dode 应是比较可靠的.

产地与层位: 甘肃皋兰县, 下渐新统韩家井组.

3.2 现生山杨 *Populus davidiana* Dode

() 武山标本: 见图 1(c), 图 2(g)~(i).

特征描述: 叶近圆形, 基部略成斜截形, 顶部钝尖. 长 3.9 cm, 宽 4.2 cm, 中脉近平直, 下部粗, 向顶部逐渐变细. 侧脉羽状, 3 对, 与中脉夹角约 36°~46°; 基部第 1 对侧脉长, 对生, 略弯曲, 具 4 条外脉且达缘. 叶缘近基部全缘; 下部圆齿状, 向上逐渐为密波状浅齿.

表皮构造: 上表皮脉间细胞为六边形、五边形、四边形、近圆形、长椭圆形, 20~60 μm × 10~25 μm, 细胞壁略有些弯曲. 脉络细胞为近长方形、正方形, 大小为 20~55 μm × 10~20 μm, 排为 2~3 列, 组成脉络; 无气孔和毛基. 下表皮脉间细胞相对于上表皮不规则, 五边形、长方形、正方形、近圆形, 大小约 20~55 μm × 10~25 μm, 细胞垂周壁微弯曲, 不太清晰; 脉络细胞为长方形、正方形, 大小 20~45 μm × 10~20 μm; 气孔器长椭圆形, 大小 20~35 μm × 15~25 μm, 微下陷, 保卫细胞 2 个, 近呈直月形; 副卫细胞 2 个, 长半环状.

产地与气候带: 甘肃省武山县, 温带半湿润气候.

() 昆明标本: 见图 1(d), 图 2(d)~(f).

特征描述与对比见表 1.

产地与气候带: 云南昆明, 亚热带湿润气候.

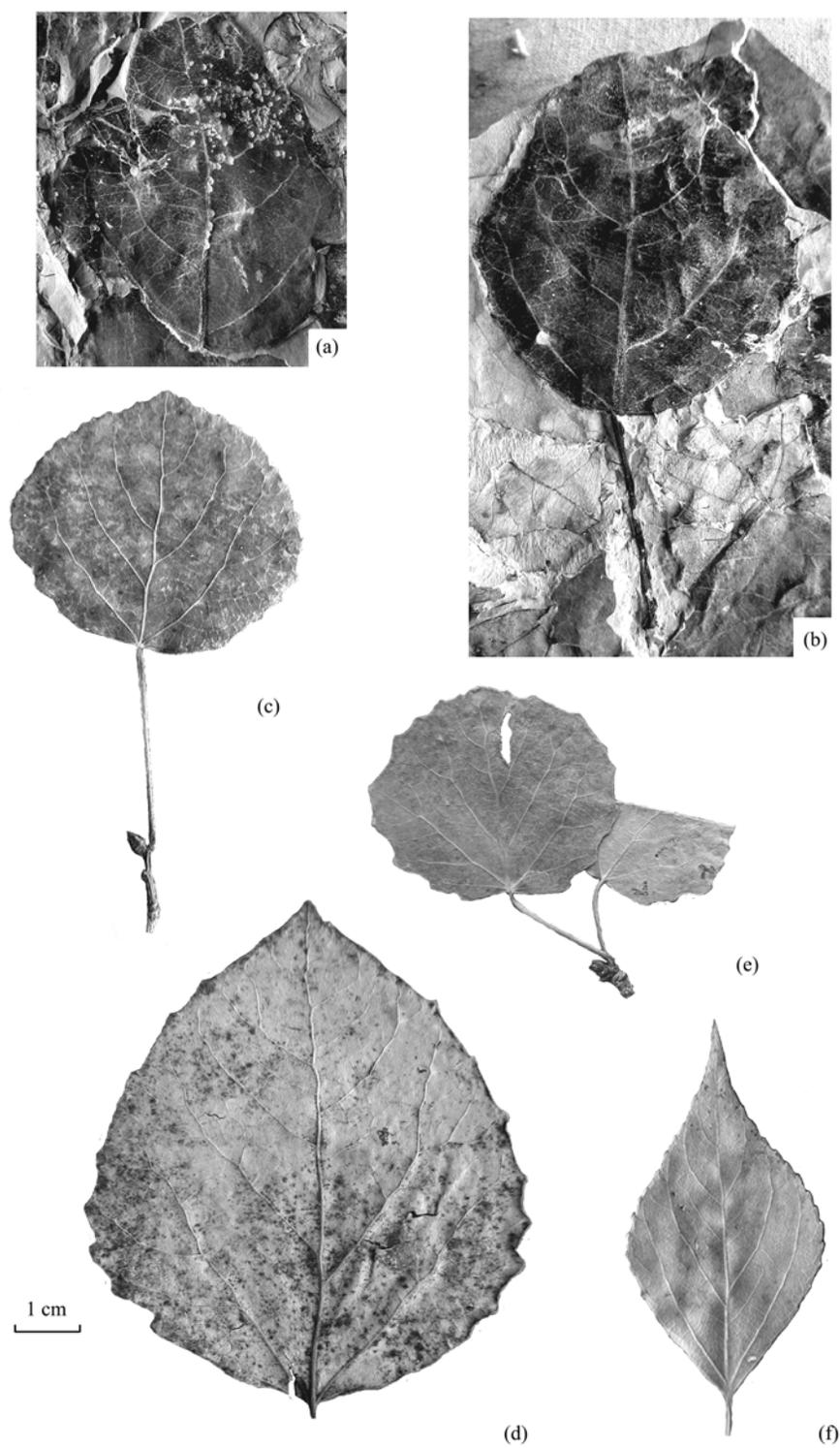


图 1

(a), (b) *Populus davidiana* 化石; (c)~(e) *Populus davidiana* 现生叶((c)采于甘肃武山, (d) 采于云南昆明, (e) 采于甘肃山丹); (f) *Populus przewalskii* 现生叶, 采于甘肃两当. 标本和薄片保存在兰州大学资源环境学院古生物实验室

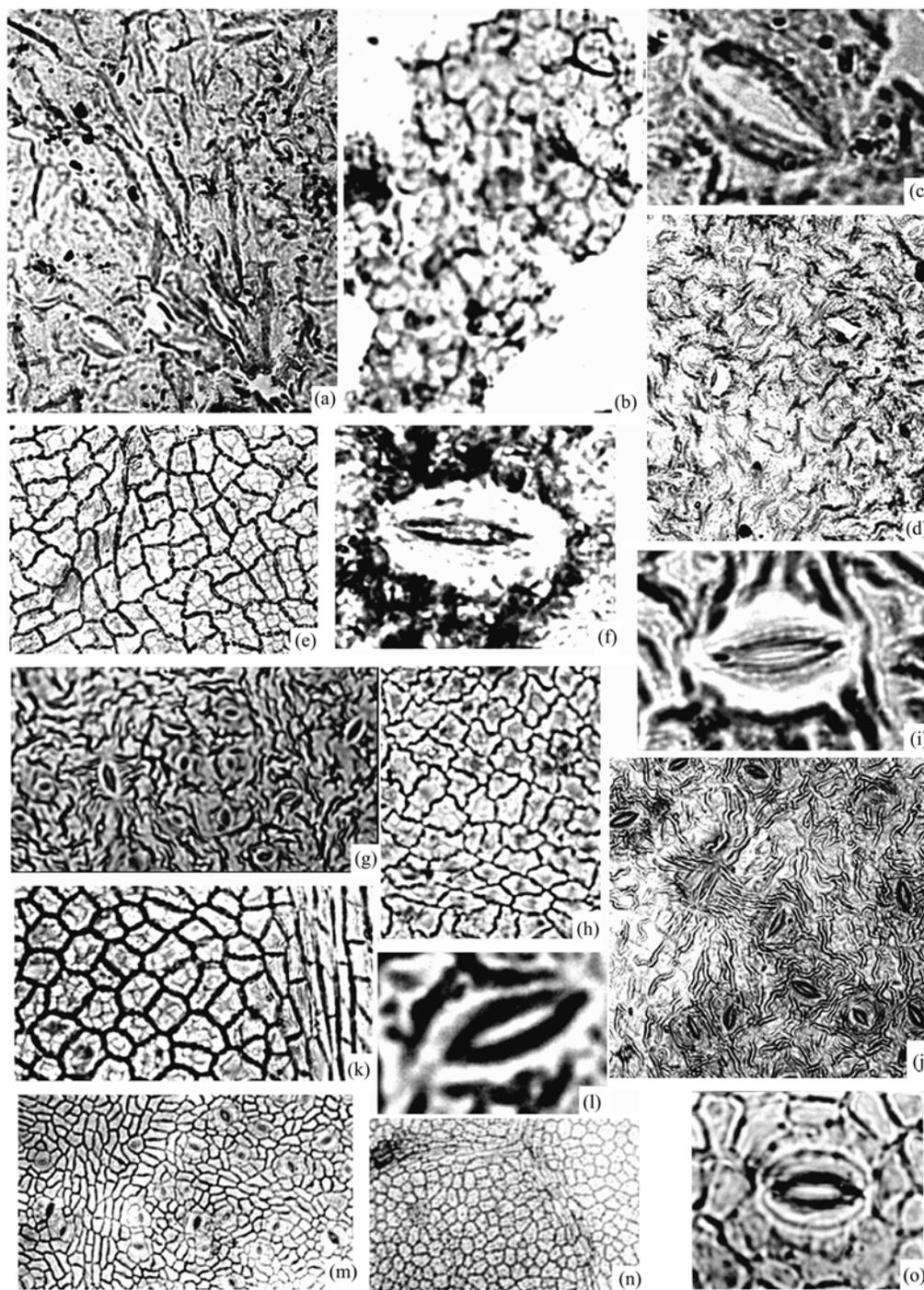


图 2

(a)~(c) *Populus davidiana* 化石((a)下表皮 $\times 400$, (b)上表皮 $\times 800$, (c) 气孔器 $\times 1200$); (d)~(f) *Populus davidiana* 现生叶, 采于云南昆明((d) 下表皮 $\times 240$, (e) 上表皮 $\times 240$, (f) 气孔器 $\times 1200$); (g)~(i) *Populus davidiana* 现生叶, 采于甘肃武山((g) 下表皮 $\times 240$, (h) 上表皮 $\times 240$, () 气孔器 $\times 1200$); (j)~(l) *Populus davidiana* 现生叶, 采于甘肃山丹((j) 下表皮 $\times 240$, (k) 上表皮 $\times 240$, (l) 气孔器 $\times 1200$); (m)~(o) *Populus przewalskii* 现生叶, 采于甘肃两当((m) 下表皮 $\times 160$, (n) 上表皮 $\times 160$, (o) 气孔器 $\times 1200$)

表 1 化石杨与现生杨特征对比

类型	叶片特征			表皮细胞特征		采集地点	所在气候带	
	叶形	大小	叶脉	叶缘	上表皮			下表皮
化石山杨	卵圆形, 基部近圆形, 顶部钝尖	长 5~6 cm; 宽 4.2~4.5 cm	中脉近平直, 侧脉羽状, 3~4 对, 基部第 1 对侧脉长且较平直, 对生, 具 2~3 条外脉, 达缘	近基部全缘, 向上逐渐为波状浅齿	细胞较为规则, 六边形、近长方形、正方形, 脉间细胞壁较平直	细胞垂周壁不太清晰, 细胞壁微弯曲, 气孔器椭圆形, 微下陷, 保卫细胞 2 个呈直月形; 副卫细胞为半环状	甘肃皋兰, 下渐新统韩家井组	皋兰今属温带半干旱气候; 年降雨量 263 mm
	近圆形, 基部略成截形, 顶部钝尖	长 2.6~3.5 cm; 宽 2.8~4 cm	中脉近平直, 侧脉羽状, 3 对; 底部两对侧脉对生; 基部第 1 对侧脉长, 具 3 条外脉, 达缘	近基部全缘, 向上逐渐变为圆齿状	脉间细胞壁平直; 脉络细胞为近长方形、正方形, 排为 2~3 列, 组成脉络	细胞垂周壁略清晰, 细胞壁微弯曲, 气孔器长椭圆形, 下陷; 保卫细胞 2 个, 近呈直月形, 副卫细胞 2 个, 长半环状	甘肃山丹	温带半干旱-干旱气候, 年降雨量 185 mm
现生山杨	近圆形, 基部略成斜截形, 顶部钝尖	长 3.9 cm; 宽 4.2 cm	中脉近平直, 侧脉羽状, 3 对; 基部第 1 对侧脉长, 对生, 略弯曲, 具 4 条外脉且达缘	近基部全缘; 下部圆齿状, 向上逐渐为密波状浅齿	脉间细胞壁略有弯曲; 脉络细胞为近长方形、正方形, 排为 2~3 列, 组成脉络	细胞垂周壁不太清晰, 细胞壁微弯曲, 气孔器长椭圆形, 微下陷; 保卫细胞 2 个, 近呈直月形, 副卫细胞 2 个, 长半环状	甘肃武山	温带半湿润气候; 年降雨量 515 mm
	卵圆形, 基部近圆形, 顶部渐尖	长 5.7~12 cm; 宽 5~10 cm	中脉近平直, 侧脉羽状, 3~4 对; 基部第 1 对侧脉长, 对生, 平直或略弯曲, 具 3~4 条外脉, 达缘	近基部全缘; 下部为粗圆齿状, 向上逐渐变成疏圆齿状	脉间细胞壁较平直, 脉络细胞为近长方形、正方形, 排为 2~4 列, 组成脉络	细胞垂周壁不清晰, 细胞壁微弯曲, 气孔器椭圆形, 微下陷; 保卫细胞 2 个近呈直月形; 副卫细胞 2 个, 半环状	云南昆明	亚热带湿润气候; 年降雨量 1075 mm
现生青甘杨	菱状卵形, 基部楔形, 顶部渐尖	长 4.6~7 cm; 宽 2.6~3.8 cm	中脉平直, 近顶端变细. 侧脉羽状, 第 1 对侧脉离基, 长且较平直, 对生, 具外脉 3~4 条且入锯齿; 其余侧脉约 3~4 条	近基部全缘, 向上逐渐变为细锯齿	脉间细胞平直, 多呈六边形、近圆形, 大小相近, 脉络细胞呈近长方形, 具毛基	细胞垂周壁清晰, 气孔器椭圆形, 大小不一, 保卫细胞 2 个略下陷, 孔口处细胞壁增厚; 副卫细胞 2 个, 保卫细胞、副卫细胞呈近半环状	甘肃两当	温带半湿润气候, 年降雨量 633 mm

3.3 现生青甘杨 *Populus przewalskii* Maxim

见图 1(f), 图 2(m)~(o).

特征描述: 叶片菱状卵形, 顶端渐尖, 基部楔形. 近基部全缘, 向上逐渐变为细锯齿. 长 4.6~7 cm, 宽 2.6~3.8 cm, 中脉平直, 近顶端变细. 侧脉羽状, 与中脉夹角约 25°~30°. 第 1 对侧脉离基, 长且较平直, 对生, 具外脉 3~4 条且伸入锯齿; 其余侧脉约 3~4 对. 叶柄长 2.1~3.6 cm.

表皮构造: 上表皮脉间细胞平直, 多呈六边形、近圆形, 大小相近, 脉络细胞呈近长方形, 30~50 μm × 20~25 μm, 气孔少见, 见毛基. 下表皮细胞垂周壁清晰, 脉络细胞长方形、近长方形、近正方形, 大小约为 21~50 μm × 25~30 μm; 脉间细胞为四边形、五边形、椭圆形或近圆形, 大小约 20~36 μm × 20~40 μm. 气孔器椭圆形, 大小不一, 孔口长 20~40 μm, 宽 5~10 μm; 保卫细胞 2 个略下陷, 孔口处细胞壁增厚; 副卫细胞 2 个, 保卫细胞、副卫细胞呈近半环状.

产地与气候带: 甘肃两当, 温带半湿润气候.

4 古气候分析

一般情况下, 我们可以利用角质层构造推测古植物生长时期的气候条件和古环境的变化, 推论当

时的生态环境^[6]. 如角质层较厚, 表皮细胞壁显著呈波状, 气孔器下陷较深、表皮毛基较多时, 为日照充足, 温度较高, 水分蒸发量较大的干旱环境; 角质层较薄, 气孔器下陷浅, 表皮毛基少时, 为气候温和的湿润环境. 通过对现生山杨的分析, 我们认为, 在同一个类群尤其是同一个种中, 这种分析方法是完全可行的. 在我们的调查中, 随着植物分布区纬度逐渐增高, 气候从湿润到干旱、年降水量从大到小, 年均温度从高到低的变化, 成熟的山杨叶片明显表现出外形由大到小逐渐减缩的现象(表 2). 通过选取 3 个不同气候区的山杨进行角质层分析, 还发现了从湿润到干旱气候带, 表皮细胞垂周壁从模糊到清晰的特点, 这是因为干旱气候区生长的山杨叶片分泌的角质较多, 角质浸染表皮细胞平周壁和垂周壁的程度高, 并使其增厚. 角质浸染得愈多, 垂周壁就愈清晰. 而在不同类群中, 则没有这种可比性, 如采于甘肃两当的青甘杨, 与所分析的几种山杨相比, 它的角质层较厚, 表皮细胞清晰度高, 垂周壁厚, 但却生长于温带半湿润气候区.

通过不同生境下现生山杨与化石山杨角质层构造的对比, 我们发现, 化石山杨与处于温带干旱气候区的山丹标本相差较远, 而与温带半湿润区的武山

表2 现生山杨叶片在不同气候带中的变化

采集地点	叶长/cm	叶宽/cm	年均温/	年降水量/mm	所在纬度	所在气候带
甘肃山丹	2.6~3.5	2.8~4	5.7	185	北纬 37°56'~39°03'	中温带半干旱-干旱
甘肃永登	3.4~3.7	3.1~3.7	5.9	290	北纬 36°12'~37°07'	中温带半干旱
甘肃武山	3.9	4.2	10.3	515	北纬 34°25'~34°57'	南温带半湿润
甘肃天水	5.3	5.2	10.8	574	北纬 34°05'~34°23'	南温带半湿润
甘肃康县	5.7	5.2	11.0	757	北纬 32°56'~33°39'	北亚热带湿润
云南昆明	5.7~12.1	5.1~10	15.1	1075	北纬 24°22'~26°33'	南亚热带湿润

标本最接近,如细胞形态、下表皮细胞垂周壁清晰度、气孔器形状和下陷程度;有些特征与湿润气候区的云南标本也有几分相似(表1)。从角质层厚薄程度来看,山丹标本上、下表皮角质层均比化石 *P. davidiana* 的厚,通常在相对干旱情况下植物叶片的角质层出现加厚情况^[17];而云南标本角质层最薄。从叶级大小的测量来看,古植物学中通常是大的叶片反映了热带温暖而潮湿的气候特征,小的叶片多见于干燥或寒冷的气候地带。大量采集到的标本证明我们当前的化石山杨为成熟叶片,这些叶片比云南的小,比山丹的大,与武山标本大致处于一个等级,应该反映温带半湿润气候区的生境。山丹 *P. davidiana* 保卫细胞下陷,垂周壁加厚也代表相对化石山杨干旱的环境。在气孔大小方面,化石 *P. davidiana* 的孔口长度与宽度均大于山丹的 *P. davidiana*, 其中在孔口宽度上这种差异更明显。气孔器孔口的宽度与其生长环境的空气相对湿度(relative humidity, RH)有着密切联系, RH降低时,气孔减小张开程度或关闭,从而调节蒸腾速率,防止水份散失^[18]。采自甘肃武山的 *P. davidiana* 叶片,属秦岭西段,海拔 1440 m,光、热、水匹配较好,为温带半湿润气候,年降雨量 515 mm。故我们推论化石 *P. davidiana* 的总体特征反映了这一温带半湿润的生长环境。以前由于缺乏湿润或半湿润气候条件的证据,兰州盆地古近纪一直被认为是较为干旱的气候环境。当前的研究表明,在青藏高原抬升初期,不排除其东北边缘存在局部半湿润气候环境。

就中国而言,出现于始新世晚期至渐新世早期的喜马拉雅运动影响很大。始新世以前,喜马拉雅地区还处于古地中海区。由于印度板块与古亚洲板块的碰撞,从渐新世(约 35 Ma)起,喜马拉雅第一次抬升^[19]。在始新世中、晚期,青藏高原东缘发生的干旱气候逐渐西移,表现在植物区系组成上发生大的变化。至渐新世古地中海已向西退去,喜马拉雅山的隆

起高度较低,从西南部来的海洋季风可进入本区,使始新世存在的干旱气候带渐渐向西北退缩,气候逐渐向较湿润方向转变,因而周缘地区可以出现局部半湿润环境。

从植物群演替情况来看,中国古近纪植物是在泛北极白垩纪植物群及南方热带、亚热带白垩纪植物群的基础上,在地质、地理条件不断发生剧烈变化的影响下发展、演变而来。因此,我国现代植被也分为泛北极和古热带两个植物区,但由于古近纪和新近纪植物群发现较少,从植物化石材料研究我国早新生代植被的演变就很重要^[20,21]。兰州盆地位于青藏高原东北边缘,盆地内较完整地沉积了白垩纪晚期及古近纪以来不同时期的沉积物,记录了青藏高原隆升过程中波及周缘的信息。因此,当前古近系山杨压型化石的发现对分析青藏高原隆升初期的植被类型、气候和环境变化均具有一定意义。

致谢 野外工作得到甘肃省博物馆颀光普研究员的帮助,部分现生山杨叶片由兰州大学生命科学学院孙继周教授热情馈赠,在此表示感谢。本工作受国家自然科学基金(批准号:49972013,40372012)、中国科学院南京地质古生物研究所现代古生物学和地层学国家重点实验室基金(批准号:013109)、甘肃省自然科学基金(批准号:ZS031-A25-002-Z)和兰州大学交叉学科青年创新研究基金(编号:LZU200310)资助。

参 考 文 献

- 1 刘裕生. 广西百色盆地早更新世长蛇岭组植物群的古气候分析. 古生物学报, 1993, 32 (2): 152~169
- 2 叶美娜. 关于化石角质层的研究和技术处理方法. 中国古生物学会十二届学术年会论文集, 北京: 科学出版社, 1981. 170~179
- 3 孙柏年, 解三平, 阎德飞, 等. *Ulmus harutoriensis* Qishi et Huzioka 角质层特征及古环境意义. 兰州大学学报, 2003, 39(1): 80~85
- 4 刘裕生, 郑亚惠. 晚第三纪植物群. 见: 李星学主编. 中国地质时期植物群. 广州: 广东科技出版社, 1995. 383~416
- 5 贺超兴, 陶君容. 黑龙江依兰始新世植物的研究. 植物分类学报, 1997, 35 (3): 249~256

- 6 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, 2000. 118~126, 图版 41
- 7 耿宝印, 陶君容, 颜光普. 兰州盆地早第三纪植物及古气候意义. 植物分类学报, 2001, 39 (2): 105~115, 图版
- 8 孙柏年, 丛培允, 阎德飞, 等. 云南腾冲晚第三纪两种被子植物化石的角质层构造及其古环境意义. 古生物学报, 2003, 42(2): 216~221
- 9 李云通. 中国第三系的沉积类型及地层区划. 见: 李云通等著. 中国地层 13, 中国的第三系. 北京: 地质出版社, 1984. 5~9
- 10 颜光普. 甘肃兰州盆地的第三纪地层及哺乳动物群. 地层学杂志. 2004, 28 (1), 67~80
- 11 岳乐平, F. Heller, 邱占祥, 等. 兰州盆地第三纪磁性地层年代与古环境记录. 科学通报, 2000, 45(18): 1998~2003 [摘要](#) [PDF](#)
- 12 Qiu Z X, Wang B Y, Qiu Z D, et al. Land mammal geochronology and magnetostratigraphy of mid-Tertiary deposits in the Lanzhou Basin, Gansu Province, China. *Eclogae geol Helv*, 2001, 94: 373~385
- 13 王伴月, 陆相渐新统划分中的问题及新进展. 地层学杂志, 1997, 21(2): 81~90
- 14 颜光普. 甘肃兰州盆地第三系咸水河组的双壳类. 古生物学报, 1999, 38(1): 94~101
- 15 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志第二十卷第二分册. 北京: 科学出版社, 1984. 11, 29
- 16 Kerp H. The study of fossil gymnosperms by means of cuticular analysis. *Palaios*, 1990, 5: 548~569
- 17 McElwain J C, Chaloner W G. The fossil cuticle as a skeletal record of environmental change. *Palaios*, 1996, 11: 376~388
- 18 Liu J W, Hu X S, Wang S J, et al. Stomatal and Photosynthesis in Relation to Environment: The response of four poplar clones to irradiation, temperature and relative humidity. *Journal of Beijing Forestry University (English Ed)*, 1997, 6(1): 19~33
- 19 尹集祥. 青藏高原南特提斯区地层地质演化轮廓. 见: 中国科学院地质研究所集刊(3). 北京: 科学出版社, 1988. 1~25
- 20 中国科学院北京植物研究所, 中国科学院南京地质古生物研究所《中国新生代植物》编写组. 中国植物化石第三册, 中国新生代植物. 北京: 科学出版社, 1978. 186~210
- 21 张青松, 陶君容, 黄赐璇, 等. 中昆仑晚新生代植物化石的发现. 科学通报, 1990, 35(1): 51~53

(2004-03-13 收稿, 2004-05-08 收修改稿)