

栎属高山栎组植物化石推测青藏高原的隆起

周浙昆 杨青松 夏珂

(中国科学院昆明植物研究所, 生物多样性与生物地理重点实验室, 昆明 650204; 中国科学院研究生院, 北京 100039.
E-mail: zhouz@mail.kib.ac.cn)

摘要 简要回顾了关于青藏高原隆起的不同学术观点, 结合对栎属高山栎组的综合研究, 以及西藏希夏邦马峰和南木林 2 个化石点最接近现代类群的共存区分析, 佐以化石群所代表的植被类型在共存区垂直分布范围, 分析了徐仁和Spicer关于青藏高原隆起幅度的研究结果, 重新推测了上述两地的古海拔. 希夏邦马峰化石点代表的古海拔可能在 2500~3500 m 之间, 故此从上新世以来希夏邦马峰地区上升了 2200~3400 m. 而中新世南木林乌龙组上下两段的化石组成所代表的古地理有所不同, 下段所代表的古海拔为 2500~3000 m, 上段所代表的古海拔为 2800~3000 m, 故自中新世以来该地区至少抬升了 1300 m, 不支持Spicer认为该地区从中新世以来就没有抬升的观点.

关键词 希夏邦马峰 南木林 最接近现代类群 共存区 高山栎化石

青藏高原的隆起是新生代的重大地质事件, 它改变了亚洲的地理地貌特征, 极大地影响了亚洲的大气环流, 对整个北半球乃至全球的气候变迁都有深刻的影响. 青藏高原的隆起一直是地质学研究的热点和难点之一, 对于青藏高原隆起的时间及幅度, 至今仍存在较大分歧. 不同的专家根据不同的材料, 不同的研究方法, 对喜马拉雅隆起的时间及幅度都提出过不同的观点^[1-17]. 徐仁等^[1]根据发现于喜马拉雅地区希夏邦马峰北坡海拔 5700~5900 m 处上新世地层中的高山栎化石推测, 上新世以来该地区的海拔上升了 3000 m 左右. 在此基础上, 通过 20 世纪 70 年代大规模的青藏高原综合科学考察, 中国科学家提出了三期隆升两次夷平的观点^[16]: 中始新世印度板块碰撞早期导致的以冈底斯山为中心的高原隆起及以后的剥蚀夷平, 形成第一级夷平面; 中新世喜马拉雅运动第二幕导致的以喜马拉雅为中心的高原隆升及到上新世的夷平, 形成第二级夷平面, 故此绝大部分高原面海拔在上新世中晚期(3~4 Ma BP)还处于 1000 m 以下; 上新世末第四纪初的新构造运动使青藏高原发生大幅度的整体上升, 自上新世以来, 青藏高原上升累计约 3500~4000 m. 近年来, Coleman和Hodges^[5]根据在喜马拉雅山南北向断层上找到新生代矿物的时间为 14 Ma, 认为青藏高原在中新世晚期已经到达了它的平均最大高度. Spicer等人^[6]对西藏南木林的化石进行了叶相分析(climate leaf analysis

multivariate programme, CLAMP), 并根据古气候和热力学原理推测, 青藏高原的南部在 15 Ma 前就已经到达了目前的高度, 并且一直保持这个高度, 与Coleman和Hodges^[5]的观点大致吻合. Tapponnier等人^[7]根据西藏新生代地层变形、岩浆作用和地震结构, 提出了青藏高原抬升的 3 个过程, 即: 青藏高原南部在始新世首先抬升, 中部在渐新世末和中新世初抬升, 青藏高原的北部在上新世和第四纪抬升.

亚洲的干旱沙漠, 中国的黄土高原以及东亚的季风气候都与青藏高原隆升有密切关系. 一般认为, 如果青藏高原没有隆升并到达一定的高度, 就不会有上述地理、气候现象. 因此, 季风、亚洲沙漠和黄土高原的形成时间也常常被用来佐证青藏高原的隆升^[4,8,10,18-25]. Harrison等^[11]根据西藏羊八井的地堑断裂活动, Kroon等^[19]根据阿拉伯海的上涌流在 8 Ma BP 大大增强, 印度洋季风形成, Quade等^[20,21]根据巴基斯坦北部波特瓦尔高原气候变干, 植被由森林变成草原, 认为青藏高原在 8 Ma 以前已达到现在的高度. Guo和Sun等^[22,23]近期的研究也表明青藏高原在中新世有了一定的隆升, 达到了相当的高度. Guo等^[22]在甘肃西秦安县发现了一套红黄相间的古地层, 根据GPTS(the geomagnetic polarity timescale)和地层中的化石以及该地层形成的要素, 认为亚洲中部在 22 Ma BP 已经形成了广袤的沙漠, 这比原有亚洲沙漠形成的时间至少提前了 14 Ma; 而黄土沉积所需要的另

2006-07-04 收稿, 2006-09-26 接受

国家自然科学基金重点项目(批准号: 40332021)、国家自然科学基金面上项目(批准号: 30670159)和吴征镒先生云南省突出贡献奖自选项目(批准号: KIB-WU-2001-01)资助

一因素——冬季风则形成于早中新世。Sun和Wang^[23]通过对中国 125 个植物化石点所代表的古气候分析后,认为东亚的季风气候最早出现于渐新世末期和中新世初期,不支持季风气候形成于 8 Ma前的观点。根据Kutzbach等^[24,25]的研究,亚洲季风系统建立时青藏高原的临界高度约 2000 m左右。

以上各种观点均有自己的证据支持,但都只能解释青藏高原隆升的部分地质地貌现象,不能够完全排斥别人观点中的证据,这些本身就是由青藏高原形成隆起的复杂性所决定的。

高山栎组[*Quercus* sect. *Heterobalanus* (Oerst.) Menits.]是壳斗科的栎属植物,大约 9~11 种,集中分布于喜马拉雅和横断山地区,是这一地区植物群落的建群种或优势种,在这一地区的生态系统中发挥着重要的作用^[26]。这类植物在喜马拉雅和横断山地区都有着丰富的化石纪录^[27-31],它们分布区的形成与演变和青藏高原的隆起有着密切的关系,它们的化石在推断青藏高原的隆升幅度方面,发挥过重要的作用。施雅风和刘东生,徐仁等对喜马拉雅隆起高度的推测主要就是利用高山栎的叶化石^[1,15], Spicer等人^[6]所研究的南木林化石植物群主要成分也是高山栎^[27]。在徐仁等的研究中,由于对高山栎类化石鉴定的误差以及对现代高山栎垂直分布范围认识的不全面,对喜马拉雅抬升高度的推测可能过高。而 Spicer等人的研究则完全忽略了化石最接近的现代类群(nearest living relatives, NLRs)分布的资料,没有考虑现在南木林的海拔高度有何种植物能够生长。本文评述徐仁和 Spicer等人的工作,根据对高山栎的化石订正^[32,33],高山栎的现代分布^[26,34-38],以及最接近现代类群(NLRs)及其共存区分析的方法,佐以化石群所代表的植被类型的海拔分布,重新推测了西藏希夏邦马峰和南木林化石点的古海拔,据此对青藏高原隆起的幅度提出自己的观点。

1 材料和方法

1.1 最接近现代种的确定

本文研究的化石类群包括西藏希夏邦马峰和南木林 2 个地区^[1,27]。最接近现代种主要是通过形态比较而确定的,根据化石可比较的程度,将其确定到种级或者是组甚至是属一级。根据最新的研究,对原作者在确定的最接近现代种进行了修订,例如在希夏邦马峰的研究中,徐仁定为高山栎(*Q. semecarpifolia*)

的化石被修订为前帽斗栎(*Q. preguyavifolia*)^[28],它最接近的现代种也不是高山栎,根据比较形态和地理分布的研究,是帽斗栎(*Q. guyavifolia*)、黄背栎(*Q. pannosa*)、川滇高山栎(*Q. aquifolioides*)和长穗高山栎(*Q. longispica*)其中的一种,它们的叶型及叶脉特征和高山栎非常相似,仅依靠此特征不可能区分它们,因此将这 4 种高山栎都确定为该化石的最接近现代种^[26,32,33]。最接近现代种的分布及分布范围根据公开出版的植物志^[39-50]、中国种子数据库光盘^[51]、笔者已经建立的横断山植物分布数据库并参考部分标本的原始纪录确定。对于有些只能确定到组或者属而分布又较为广泛的类型,最接近现代种选择最接近化石产地的种类,如冷杉属以在喜马拉雅和横断山分布为主的种类来确定。

1.2 共存分布范围的确定

按照公开出版的植物志^[39-50]及中国种子数据库光盘^[51]分别确定希夏邦马峰、南木林乌龙组上段和下段化石植物群中化石种所对应的最接近现代种的分布区及分布海拔,分布区精确到县一级单位。根据县级单位所处的经纬度,得到每一个最接近现代种的水平分布区。以化石群(希夏邦马峰化石群分为全部化石和叶化石两组)为单位,分别把各自化石群的最接近现代种的水平分布区进行叠加,其中包括绝大部分最接近现代种的最小水平分布范围被看作该化石群的最小共存水平分布区即最小共存经纬度。最小共存经纬度的选取排除个别分布区狭窄且过分偏离的种类,共存度达到 88% 以上,与 Mosbrugger 和 Utescher^[52]的描述一致。

根据化石群最接近现代种的分布海拔,按最小共存经纬度范围操作原理,得到化石群的最小共存海拔分布。最小共存经纬度与最小共存海拔的集合即是每组对应植物群的共存分布范围。

1.3 化石所代表的群落类型的分布

根据所确定的化石最接近现代种,推论化石植物群最接近的现代群落类型,分析在共存区内最接近的现代群落类型的海拔分布。

2 结果

为了研究全面,对希夏邦马峰全部化石(包括叶化石和孢粉化石)对应的现代类群分布进行了分析。表 1 列举了希夏邦马峰全部叶化石和孢粉化石最接

表 1 希夏邦马峰化石植物群(叶化石和孢粉化石)最接近现代种及其分布

| 化石 | 最接近现代种(NLRs) | 北纬/(°) | | 东经/(°) | | 海拔/m | | |
|--|---|------------------------------|-------|--------|--------|-------|------|------|
| 前帽斗栎 <i>Quercus. preguyavifolia</i> | 高山栎 <i>Q. semecarpifolia</i> | 28.90 | 25.00 | 91.90 | 75.00 | 2100 | 3600 | |
| | 帽斗栎 <i>Q. guyavifolia</i> | 28.50 | 25.70 | 100.80 | 98.93 | 2500 | 4000 | |
| | 黄背栎 <i>Q. pannosa</i> | 28.50 | 25.73 | 104.20 | 98.93 | 2500 | 3900 | |
| | 川滇高山栎 <i>Q. aquifolioides</i> | 31.92 | 26.55 | 104.72 | 93.30 | 2000 | 4500 | |
| | 长穗高山栎 <i>Q. longispica</i> | 30.97 | 25.05 | 102.73 | 98.50 | 2000 | 3800 | |
| 前灰背栎 <i>Q. presenecens</i> | 灰背栎 <i>Q. senescens</i> | 29.80 | 25.05 | 105.30 | 91.90 | 1900 | 3600 | |
| 南木林栎 <i>Q. nanmulinensis</i> | 黄背栎 <i>Q. pannosa</i> | 28.50 | 25.73 | 104.20 | 98.93 | 2500 | 3900 | |
| | 矮高山栎 <i>Q. monimotricha</i> | 27.90 | 26.40 | 101.57 | 99.20 | 2000 | 3500 | |
| 雪松属(孢粉) <i>Cedrus</i> sp. | 雪松 <i>C. deodara</i> | 34.31 | 27.43 | 85.19 | 69.12 | 1300 | 3300 | |
| 云杉属(孢粉) <i>Picea</i> sp. | 长叶云杉 <i>P. smithiana</i> | 34.31 | 27.43 | 85.20 | 69.12 | 2300 | 3200 | |
| | 川西云杉 <i>P. likiangensis</i> var. <i>balfouriana</i> | 33.03 | 28.60 | 102.35 | 96.50 | 3000 | 4200 | |
| | 黄果云杉 <i>P. likiangensis</i> var. <i>hirtella</i> | 31.00 | 29.02 | 103.60 | 96.50 | 3000 | 4000 | |
| | 林芝云杉 <i>P. likiangensis</i> var. <i>linzhiensis</i> | 29.90 | 26.86 | 100.32 | 90.80 | 2800 | 3700 | |
| | 油吊麦云杉 <i>P. brachytyla</i> | 31.60 | 26.55 | 103.80 | 91.90 | 2500 | 4000 | |
| | 西藏云杉 <i>P. spinulosa</i> | 28.90 | 25.70 | 91.90 | 87.70 | 2900 | 3900 | |
| | 冷杉属(孢粉) <i>Abies</i> spp. | 长苞冷杉 <i>A. georgei</i> | 30.03 | 25.90 | 102.15 | 94.10 | 3800 | 3950 |
| | | 川滇冷杉 <i>A. forrestii</i> | 29.02 | 25.50 | 103.22 | 94.30 | 3600 | 4300 |
| | | 苍山冷杉 <i>A. delavayi</i> | 29.20 | 25.02 | 100.55 | 95.30 | 3200 | 3200 |
| | | 亚东冷杉 <i>A. densa</i> | 27.43 | 27.40 | 88.90 | 87.00 | 2760 | 3700 |
| 黄果冷杉 <i>A. ernestii</i> var. <i>ernestii</i> | | 32.65 | 27.90 | 104.52 | 98.50 | 2600 | 3600 | |
| 云南冷杉 <i>A. ernestii</i> var. <i>salouensis</i> | | 29.02 | 25.90 | 103.15 | 97.40 | 2600 | 3200 | |
| 喜马拉雅冷杉 <i>A. spectabilis</i> | | 34.31 | 27.43 | 87.70 | 69.12 | 2800 | 3800 | |
| 鳞皮冷杉 <i>A. squamata</i> | | 32.92 | 28.72 | 105.58 | 98.50 | 3800 | 4000 | |
| 察隅冷杉 <i>A. chayuensis</i> | | 28.60 | 28.60 | 97.40 | 97.40 | 3880 | 3880 | |
| 铁杉属(孢粉) <i>Tsuga</i> sp. | | 云南铁杉 <i>T. dumosa</i> | 31.47 | 20.00 | 106.00 | 85.20 | 2800 | 3900 |
| 桦属(孢粉) <i>Betula</i> sp. | 长穗桦 <i>B. cylindrostacya</i> | 29.80 | 25.90 | 95.70 | 98.60 | 2400 | 3400 | |
| | 白桦 <i>B. platyphyla</i> | 70.00 | 26.00 | 135.00 | 92.30 | 3500 | 4100 | |
| | 糙皮桦 <i>B. utilis</i> | 40.82 | 25.70 | 114.87 | 85.20 | 3000 | 4500 | |
| | 高山桦 <i>B. delavayi</i> | 32.23 | 25.70 | 102.85 | 97.40 | 3100 | 4100 | |
| | 波密桦 <i>B. bomiensis</i> | 29.80 | 29.80 | 95.70 | 95.70 | 3300 | 3300 | |
| | 栎属(孢粉) <i>Quercus</i> spp. | 高山栎 <i>Q. semecarpifolia</i> | 28.90 | 25.00 | 91.90 | 75.00 | 2100 | 3600 |
| | | 帽斗栎 <i>Q. guyavifolia</i> | 28.50 | 25.70 | 100.80 | 98.93 | 2500 | 4000 |
| 川滇高山栎 <i>Q. aquifolioides</i> | | 31.92 | 26.55 | 104.72 | 93.30 | 2000 | 4500 | |
| 长穗高山栎 <i>Q. longispica</i> | | 30.97 | 25.05 | 102.73 | 98.50 | 2000 | 3800 | |
| 灰背栎 <i>Q. senescens</i> | | 29.80 | 25.05 | 105.30 | 91.90 | 1900 | 3600 | |
| 巴东栎 <i>Q. engleriana</i> | | 33.65 | 21.50 | 118.00 | 95.30 | 2500 | 3900 | |
| 刺叶栎 <i>Q. spinosa</i> | | 34.60 | 18.46 | 120.67 | 95.70 | 2400 | 2500 | |
| 杜鹃花科(孢粉) <i>Ericaceae</i> | 杜鹃花属 <i>Rhododendron</i> spp. | 63.50 | 20.00 | 180.00 | 40.00 | 2400 | 5500 | |
| 卷柏属(孢粉) <i>Selaginella</i> sp. | 卷柏属 <i>Selaginella</i> spp. | 60.00 | 3.09 | 140.00 | 73.10 | 2000 | 3700 | |
| 凤尾蕨属(孢粉) <i>Pteris</i> sp. | 凤尾蕨属 <i>Pteris</i> spp. | 33.35 | 21.19 | 140.00 | 85.90 | 1700 | 3900 | |
| 水龙骨属(孢粉) <i>Polypodium</i> sp. | 水龙骨属 <i>Polypodium</i> spp. | 85.20 | 18.46 | 120.67 | 85.19 | 800 | 3300 | |
| | 所有种 All species | 63.50 | 20.00 | 180.00 | 40.00 | 800 | 5500 | |

近现代种的水平和垂直分布范围, 得到希夏邦马峰化石植物群的共存区为 27°5'~29°48'N, 85°11'~99°12'E, 3200~3600 m, 这一地区包括尼泊尔东部、不丹、印度东北部、缅甸北部、中国滇西北、川西和藏南地区。仅依据叶化石确定的共存区为: 26°33'~27°54'N, 91°54'~100°48'E, 2500~3500 m(图 1), 相当于不丹、印度东北部、缅甸北部、中国滇西北、川西南和藏东南地区。

南木林的化石群全部是叶化石, 上段和下段化石组合不一致, 因此分而叙之。表 2 是南木林乌龙组下段中新世化石植物群最接近现代种的分布, 表 3 是上段的最接近现代种的分布。从表 2 确定南木林乌龙组下段的共存区为: 28°36'~29°24'N, 97°24'~104°30'E, 2000~3000 m(图 2)。南木林上段化石组合的共存区为: 27°24'~27°54'N, 91°54'~99°43'E, 2800~3000 m(图 3)。

根据野外调查, 标本记录和参考文献 [26,34~42],

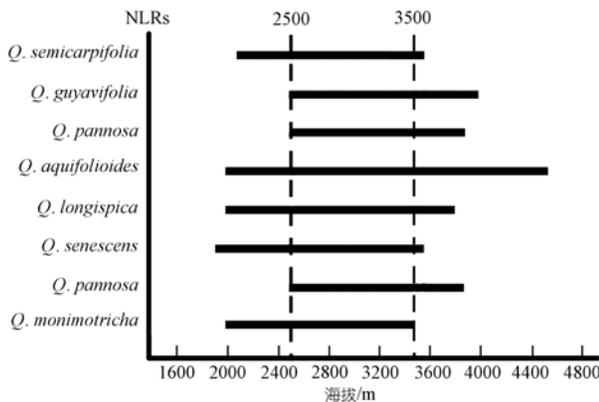


图 1 希夏邦马峰叶化石群的最小共存海拔区

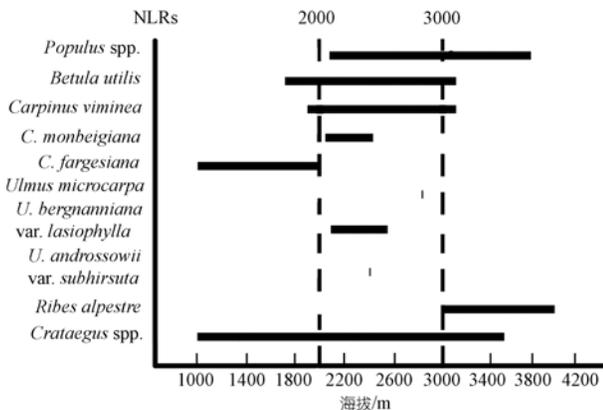


图 2 南木林乌龙组下段化石群的最小共存海拔区

高山栎组植物在海拔 4000 m 以上也是常见的，最高的海拔记录为 4500 m(见表 4)。

3 讨论

3.1 希夏邦马峰的高山栎化石与喜马拉雅的抬升幅度

徐仁等 [11] 将发现于西藏南部希夏邦马峰海拔 5700~5900 m 的植物化石分别鉴定为: 1 块单子叶植

物叶化石(? Cyperaceae), 9 个栎属叶化石, 其中 4 个高山栎(*Q. semecarpifolia* Sm. 作者误为 *Q. semicarpifolia*)(现代种), 2 个似黄背栎(? *Q. cf. pannosa* Hand.-Mzt.)和 2 个似灰背栎(? *Q. cf. senescens* Hand.-Mzt.), 还有 1 个可能属高山栎(? *Q. sect. Heterobalanus*). 孢粉化石共 262 个, 分属 20 余种植物, 雪松(*Cedrus* spp.)和栎属(*Quercus* spp.)花粉各占本部孢粉含量的 59.1%和 72.2%. 徐仁等 [11] 根据高山栎在低海拔地带叶形较大而边缘刺少, 如同所产的化石, 而海拔较高的高山栎多成灌木, 叶形小而边缘多刺; 现代黄背栎和灰背栎多生于海拔 2300 m 的石灰岩地区; 喜马拉雅常见的雪松主要产于 1300~3300 m 的林带, 集中分布在 2300~2700 m, 认为希夏邦马峰的化石植物群当时生活的海拔高度是 2500 m 左右, 并据此认为希夏邦马峰在上新世以后的 2~3 Ma 间已经升高了 3000 m [1,31].

这个观点是喜马拉雅抬升高度的主要观点之一。根据《中国植物志》、《西藏植物志》记载 [40~42], 笔者对栎属植物分布的研究 [26,32,33] 以及野外观察, 我们认为徐仁等人的上述观点存在以下疑问: 首先从图版看, 这三种叶化石归属于高山栎组是没有疑问的, 但是不能够确定到种, 特别是现代种。高山栎的鉴定, 徐仁是通过和产于云南丽江的现代高山栎种做比较, 并认为它和产于丽江的高山栎就是同一种。但是, 在中国高山栎(*Q. semecarpifolia*)仅分布于西藏 [40], 丽江并没有高山栎分布, 分布于丽江的高山栎组植物是帽斗栎、黄背栎、川滇高山栎和长穗高山栎 [41,42], 它们的叶型及叶脉特征和高山栎非常相似, 仅依靠此特征不能将它们区分。徐仁提到的高山栎, 实际上是以上 4 种高山栎类中的一种。其次高山栎的叶形态

表 2 南木林乌龙组下段中新世化石植物群最接近现代种及其分布

| 化石 | 最接近现代种(NLRs) | 北纬/(°) | | 东经/(°) | | 海拔/m | |
|-----------------------------------|---|--------|-------|--------|--------|------|------|
| 阔叶杨 <i>Populus latior</i> | 杨属 <i>Populus</i> spp. | 52.32 | 25.00 | 124.70 | 73.10 | 2100 | 3800 |
| 似糙皮桦 <i>Betula parautilis</i> | 糙皮桦 <i>B. utilis</i> | 40.82 | 25.70 | 114.87 | 85.20 | 1700 | 3100 |
| 大鹅耳枥 <i>Carpinus grandis</i> | 鹅耳枥 <i>C. viminea</i> | 32.65 | 18.46 | 119.68 | 77.12 | 1900 | 3100 |
| | 云南鹅耳枥 <i>C. monbeigiana</i> | 29.80 | 25.05 | 103.70 | 95.70 | 2050 | 2400 |
| 乌龙千金榆 <i>Carpinus wulongensis</i> | 川陕鹅耳枥 <i>C. fargesiana</i> | 34.75 | 29.40 | 115.30 | 104.50 | 1000 | 2000 |
| 赫定榆 <i>Ulmus hedini</i> | 蜀榆 <i>U. bergmanniana</i> var. <i>lasiophylla</i> | 33.33 | 25.70 | 110.70 | 91.90 | 2100 | 2500 |
| | 小果榆 <i>U. microcarpa</i> | 28.60 | 28.60 | 97.40 | 97.40 | 2800 | 2800 |
| | 毛枝榆 <i>U. androssowii</i> var. <i>subhirsuta</i> | 28.90 | 25.05 | 102.73 | 85.20 | 2400 | 2400 |
| 茶藨子属 <i>Ribes</i> sp. | 长刺茶藨子 <i>R. alpestre</i> | 36.30 | 23.80 | 112.53 | 69.12 | 3000 | 4000 |
| 山楂 <i>Crataegus</i> sp. | 山楂属 <i>Crataegus</i> spp. | 50.00 | 24.55 | 144.50 | 51.26 | 1000 | 3500 |
| | 所有种 All species | 52.32 | 18.46 | 144.50 | 51.26 | 1000 | 4000 |

表 3 南木林乌龙组上段中新世化石植物群最接近现代种及其分布

| 化石 | 最接近现代种(NLRs) | 北纬/(°) | | 东经/(°) | | 海拔/m | |
|---|-------------------------------|----------------------------|-------|--------|--------|-------|------|
| 柳属 <i>Salix</i> sp. | 圆叶柳 <i>Salix rotundifolia</i> | 42.40 | 42.40 | 128.10 | 128.10 | 2200 | 2600 |
| 乌龙栎 | 高山栎 <i>Q. semecarpifolia</i> | 28.90 | 25.00 | 91.90 | 75.00 | 2100 | 3600 |
| <i>Quercus wulongensis</i> | 帽斗栎 <i>Q. guyavifolia</i> | 28.50 | 25.70 | 100.80 | 98.93 | 2500 | 4000 |
| | 黄背栎 <i>Q. pannosa</i> | 28.50 | 25.73 | 104.20 | 98.93 | 2500 | 3900 |
| | 川滇高山栎 <i>Q. aquifolioides</i> | 31.92 | 26.55 | 104.72 | 93.30 | 2000 | 4500 |
| | 长穗高山栎 <i>Q. longispica</i> | 30.97 | 25.05 | 102.73 | 98.50 | 2000 | 3800 |
| | 前匙叶栎 <i>Q. prespathulata</i> | 匙叶栎 <i>Q. dolicholepis</i> | 35.85 | 25.82 | 112.38 | 99.72 | 500 |
| 南木林栎 <i>Q. nanmulinensis</i> | 黄背栎 <i>Q. pannosa</i> | 28.50 | 25.73 | 104.20 | 98.93 | 2500 | 3900 |
| | 矮高山栎 <i>Q. monimotricha</i> | 27.90 | 26.40 | 101.57 | 99.20 | 2000 | 3500 |
| 前黄华 <i>Thermopsis prebarbata</i> | 紫花黄华 <i>Th. barbata</i> | 43.77 | 25.70 | 103.60 | 73.10 | 2700 | 4500 |
| | 高山黄华 <i>Th. alpina</i> | 60.00 | 25.70 | 114.87 | 70.00 | 2400 | 4800 |
| 椭圆叶杜鹃 <i>Rhododendron sanzugawaense</i> | 杜鹃花属 <i>Rhododendron</i> spp. | 63.50 | 20.00 | 180.00 | 40.00 | 2400 | 5500 |
| 南木林杜鹃 <i>Rh. nanmulinensis</i> | 鳞腺杜鹃 <i>Rh. lepidotum</i> | 29.02 | 25.70 | 102.30 | 85.20 | 2700 | 4200 |
| | 辐花杜鹃 <i>Rh. baileyi</i> | 28.60 | 27.40 | 97.40 | 90.80 | 3000 | 4300 |
| | 所有种 All species | 63.50 | 20.00 | 180.00 | 40.00 | 500 | 5500 |

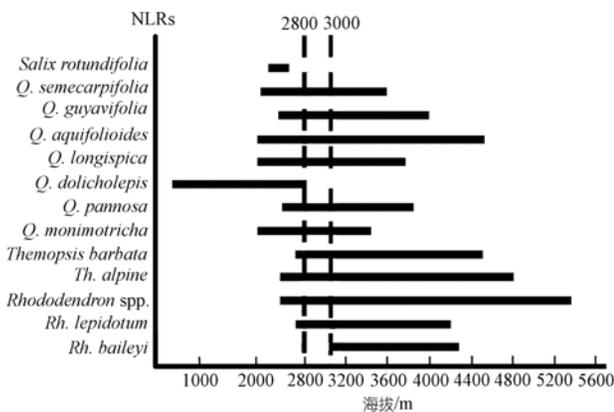


图 3 南木林乌龙组上段化石群的最小共存海拔区

特征以及习性在同一种植物中都有很大变化, 比如长穗高山栎在昆明附近的小哨(海拔 2500 m)为低矮

的灌木, 叶缘多刺; 但是在丽江及横断山地区(海拔多在 2800 m 以上)多是 20 m 左右的乔木, 叶片全缘或近全缘; 而在海拔 4600 m 的四川小贡嘎山的长穗高山栎以及海拔 4200 m 的中甸大雪山的黄背栎都为乔木, 但叶缘形态并不固定. 另外野外观察表明, 在人为干扰较少的地区, 高山栎组植物的叶缘多数为全缘, 而在过渡砍伐的地区, 叶缘多具刺状齿, 叶形态特征的变化与海拔无关. 另外就海拔分布而言, 高山栎组能从海拔 1500 m 分布到 4500 m 的地段, 海拔 4000 m 以上的高山栎也是相当普遍的(表 4). 周浙昆 [32] 曾对高山栎组的化石进行了归并和订正, 将徐仁等的高山栎化石进行了归并, 定名为前帽斗栎. 前帽斗栎的最接近现代种是帽斗栎, 黄背栎、川滇高山栎和长穗高山栎, 这类高山栎分布的海拔相对灰毛

表 4 分布海拔 4000 m 以上的部分高山栎组植物

| 学名 | 产地 | 采集人 | 采集号 | 海拔/m |
|-------------------------|-----------|---------|--------|------|
| <i>Q. aquifolioides</i> | 云南德钦县 | 青藏队 | 11106 | 4200 |
| <i>Q. aquifolioides</i> | 西藏芒康县莽措湖 | 青藏队 | 11838 | 4300 |
| <i>Q. aquifolioides</i> | 四川乡城县四区 | 四川植被调查队 | 乡 3271 | 4500 |
| <i>Q. aquifolioides</i> | 四川乡城县三区 | 四川植被调查队 | 乡 2939 | 4300 |
| <i>Q. aquifolioides</i> | 四川理塘县拉波乡 | | 3710 | 4100 |
| <i>Q. aquifolioides</i> | 云南德钦县日雨 | 地植物组 | | 4000 |
| <i>Q. pannosa</i> | 云南德钦县白马雪山 | 钱子刚、孙航 | 832 | 4000 |
| <i>Q. pannosa</i> | 云南香格里拉县哈摩 | 青藏队 | | 4300 |
| <i>Q. guyavifolia</i> | 四川乡城县 | 地植物组 | 228 | 4080 |
| <i>Q. guyavifolia</i> | 四川稻城县三区 | 四川队 | 稻 2346 | 4000 |
| <i>Q. guyavifolia</i> | 云南德钦县车当 | 俞德俊 | 8990 | 4000 |

类要高, 范围在 2200~4500 m, 但是在 3400~3800 m 的地段最为丰富 [26,41,42]。似灰背栎化石叶呈长椭圆形, 叶缘反卷和现代灰背栎十分相似, 这个化石后被定为前灰背栎(*Q. presenecens*), 是高山栎组中叶形态特征较为特殊的一个 [28], 它的最接近现代种是灰背栎。灰背栎分布海拔稍低于帽斗栎、黄背栎、川滇高山栎和长穗高山栎, 通常分布在海拔 2200~3600 m 的地区。

根据NLRs的共存分析, 我们对西夏邦马峰的古海拔得到两组数据, 分别是 3200~3600 m(全部化石最接近的现代种共存海拔)和 2500~3500 m(叶化石最接近现代种的共存海拔)。但孢粉化石可能经过长距离的搬运, 很难代表化石产地真实的植被情况, 而且未经电子显微镜扫描的孢粉化石准确性有限。按照Mosbrugger和Utescher [52]孢粉化石和大化石的比对分析, 孢粉化石由于确认最接近现代种的精确度和确定化石所在地层的困难, 利用孢粉化石共存分析的方法仍需进一步完善。希夏邦马峰地区化石植物群的叶化石保存完好, 没有经过长距离的搬运, 可以代表化石产地的原生植被。该化石植物群的主要类群是高山栎, 其特征明显, 容易与栎属的其他类型区别。高山栎组的化石分类、现代分布、叶结构、叶解剖都有资可比 [26,30,32~35], 化石鉴定和最接近现代种的确定都准确可靠。

综上所述, 依据NLRs的共存分析, 现代高山栎组所分布的海拔高度, 尤其是灰背栎与黄毛类分布在同地的事实, 并参考代表植被类群海拔范围, 希夏邦马峰的植物群化石当时的海拔在 2500~3500 m 之间。现在化石发现的海拔地为 5700~5900 m, 这个海拔高度已经没有任何高山栎植物分布。据此推测, 自上新世以来, 这一地区的抬升幅度应为 2200~3400 m。

3.2 南木林化石植物群与喜马拉雅抬升隆起的幅度

西藏南木林乌龙组植物群产于中新世, 乌龙组可分上下二段, 下段的现代海拔为 4300 m, 上段的海拔为 4600~4800 m, 同位素年龄测得乌龙组下段的年代为: (15.10±0.49) Ma, 上段为(15.03±0.11) Ma [6]。这个化石植物群最早由李浩敏和郭双兴 [27]报道, 下段有乌龙千金榆(*Carpinus wulongensis*)等 6 个化石种, 上段有乌龙栎(*Q. wulongensis*)等 9 个化石种。下段的化石种类和数量都以桦木属(*Betula*)和鹅耳枥属(*Carpinus*)为主, 上段以壳斗科的高山栎组为主, 兼有杜鹃属(*Rhododendron*)等种类。Spicer等 [6]重新采集

了南木林乌龙组的 400 多块叶化石标本, 将其分为 35 个形态型(Morphotypes), 利用CLAMP分析得出南木林化石产地的年均温(mean annual temperature, MAT)为(6.9±3.4) ; 最冷月均温(cold month temperature, CMT)为(-6.2±5) , 这种气候参数归于高山巢(alpine nest)中, 之后根据湿静态能(moist static energy, MSE)平衡的原理, 推算出西藏南木林 15 Ma以前的海拔高度为(4689±895) m, 与现在西藏南木林海拔(4600 m)对照, Spicer等认为该地在这 15 Ma中并未抬升。这个结果部分支持Tapponnier 等人 [7]对青藏高原隆起 3 个阶段的推理以及Coleman等人 [5]关于青藏高原在 14 Ma BP前就已经达到了最大海拔的主张吻合。但是这个结果也和许多地质事实相矛盾, 青藏高原南北两侧新生代古生物研究表明, 在上新世以前(3.4 Ma BP)以巨犀、古象和三趾马动物群为代表的动物群在南北两侧都有大量发现, 表明当时动物可以自由往返于高原 [13], 按照Spicer的推测, 这个动物群的南北交流是不可能的。我们认为Spicer等人的推论有 3 点疑问: 首先用热量动力学的原理量推算的海拔高度的基本数据仍然是来源于CLAMP分析, 在CLAMP分析中, 对形状的定义和描述都不够精确, 对形状的取舍也会不可避免地带主观性, 同样的形状会因分析者不同而有不同的记分 [53,54]。其次湿静态能平衡原理的运用中所需要的海平面热函来自自中新世的气候模型, 也存在不确定因素。此外, 进行CLAMP分析所运用的PHYS3AR数据库主要是根据北美的现代植被和气象资料建立的 [53,54], 无论是种类的组成还是植被类群与东亚都有一定的差距。东亚大陆的荒漠或稀树草原带明显上移了大约 10~15 个纬度, 而与其分布常绿阔叶林同纬的其他大陆则是干旱荒漠或稀树草原的亚热带 [55]。东亚季风对植物分布的影响是显著的, 是否能够完全用北美现代植被得出的数据来推断产于东亚的化石植物群还需要验证, 因为东亚和北美的地貌特征和海陆分布本来就有很大的差距。最后, 完全忽略和最接近现代类群(NLRs)的比较也是不合适的, 南木林化石植物群的最接近现代种, 仅有黄华属(*Thermopsis*)和杜鹃属的某些种类能够分布在南木林目前 4800 m 左右的海拔高度(表 2)。

我们仍利用最接近现代种属(NLRs)比较的方法, 来分析西藏南木林的古海拔。南木林的上段和下段化石组成是不相同的, 两个段中没有共同的成分 [27], 这一点和Spicer等人 [6]的看法不一致。表 2 列

举了南木林乌龙组下段所产化石的最接近现代种及水平和垂直分布范围, 这些种类的共存分布范围是 $28^{\circ}36' \sim 29^{\circ}24'N$, $97^{\circ}24' \sim 104^{\circ}30'E$, 2000~3000 m, 大致从西藏察隅到云南德钦、四川稻城、宜宾一带。从种类组成看, 南木林下段代表落叶阔叶林, 南木林化石群最接近现代种共存区内的落叶阔叶林主要由杨属和桦木属组成的, 这类植被在西藏主要分布在海拔 3000~4100 m 的地区^[37,38], 在四川主要分布在西部高山峡谷 2500~3600 m 的地区^[56], 在云南主要分布在西北 2700~3500 m 地区^[57], 2500~3500 m 是上述区域落叶阔叶林能够共存的范围。结合化石种最接近现代种的共存海拔范围, 我们推断南木林组下段的海拔高度为 2500~3000 m 左右。表 3 列举的南木林乌龙组上段化石最接近的现代种表明这是一个以栎属、杜鹃属和野决明属为主的植物群, 它们的共存范围为: $27^{\circ}24' \sim 27^{\circ}54'N$, $91^{\circ}54' \sim 99^{\circ}43'E$, 2800~3000 m。南木林的栎属化石可以细分为高山栎和巴东栎两个组。其中南木林栎(*Q. namulingensis*)和乌龙栎从形态特征看属于高山栎组中的帽斗栎、黄背栎、川滇高山栎和长穗高山栎, 这类高山栎的海拔分布范围为 2200~4800 m, 但是在 3000~3800 m 的地区最丰富^[26]。另一种前匙型栎(*Q. prespathulata*)可归为巴东栎组(*Quercus sect Engleriana*), 它们现代分布范围一般不超过 2800 m^[40]。杜鹃属是一个大属, 分布范围非常之广, 在西藏从海拔 1200~5400 m 的地方都有分布, 但是在 3000~4500 m 的地方最集中^[49]。仅有高山栎组和杜鹃属的部分种类有可能分布在海拔 4500 m 以上的范围, 野决明属也能分布到海拔 4000 m 以上的地区, 却很少分布到 4500 m 以上的高度^[50]。综上所述, 我们推断南木林组上段的海拔为 2800~3000 m 左右。据此, 我们推断南木林地区从中新世以来经过了抬升, 其下段, 抬升了 $(1300 \pm 500) \sim (1800 \pm 500)$ m 左右, 上段抬升了 $(1300 \pm 500) \sim (1500 \pm 500)$ m 左右。

3.3 山体效应对植物垂直分布的影响

山体效应是指隆起地块的热力效应, 山体作为突起的热岛, 太阳辐射被吸收并转换成波热能, 其温度远高于相同海拔自由大气的温度。山体越大, 其气候和低地上空的自由大气相比变化也越大。对植物分布的具体影响就是, 与高大山体相比, 小山体的植被具有低的垂直分布极限。Grubb^[58]发现同样类型的热带低地雨林的垂直分布极限随山体不同而不同, 在孤立较小的山体, 它分布的海拔高度是 700~900 m,

在中等山地是 1200~1600 m, 而在较大的山体是 1200~1500 m 或者 1800~2300 m。McCain^[59]的研究表明小型哺乳动物的分布也受山体效应的影响, 它们多样性的峰值在较高的山体出现在更高的海拔。方精云对中国水青冈属(*Fagus*)植物地理分布格局的研究也发现, 水青冈属植物垂直分布在南北向没有显著差异, 而东西向则有显著差异。长柄水青冈(*F. longipetiolata*)在东部垂直分布上限为 1200 m, 而在西部则达到 2400~2500 m, 这种分布差异与中国特有的西高东低的地势特征相关^[60]。如果青藏高原在中新世已经有了一定的高度, 作为一个巨大的山体就会显现出山体效应, 也就是说同种植物垂直分布在青藏高原所能达到的高度要高于其他地区。我们对垂直分布的推测都是以植物在海拔所能达到的垂直分布高度为基础的, 如果考虑到山体效应, 同样的植物在青藏高原能够达到的高度应该更高, 而山体实际上应该更低。此外, 山体抬升季风形成之后, 还会造成季风过量降水和潜热效应。这些自然现象对植物水平分布和垂直都会产生一定影响, 但是如何扣除山体效应以及季风过量降水和潜热效应对植物分布的影响, 依靠植物化石更准确地推算山体隆起幅度, 则有待于更深入的研究。

不同的学者, 根据不同的材料和方法, 对青藏高原的抬升隆起分别提出了不同的观点, Nature and Science 发表了许多争论文章^[1~14]。各种观点均有自己所依据的地质事实, 而与部分地质现象吻合但是又都不能解释所有的地质现象, 这表明青藏高原的隆起本身就是一个十分复杂的过程。徐仁对希夏邦马植物群所代表的古海拔的推测是青藏高原剧烈抬升主要发生在上新世以后的一个重要证据, 而 Spicer 等人对南木林海拔高度的推论改变了以往人们对青藏高原隆起的认识。本文对这两个植物群古海拔的重新研究表明, 希夏邦马地区从上新世以来抬升的幅度是 2200~3400 m 左右。对南木林化石植物群古海拔的研究认为, 中新世以来该地区的海拔并不像 Spicer 推测的没有上升, 而是至少抬升了 1300 m 左右。本文的研究支持 Coleman 和 Hodges^[5] 和 Harrison 等人^[11] 关于青藏高原抬升是连续过程的推论。

4 结论

通过对西藏希夏邦马峰和南木林 2 个化石点 3 个地层的重新研究, 得到 3 个地层的古海拔分别是 2500~3500, 2500~3000 和 2800~3000 m。但利用古气候的重

建, 推测古海拔, 与现代化石点的海拔比较, 进而推测青藏高原的抬升与隆起是一个十分复杂的问题. 从方法上来说无论是以多变量气候叶分析程序 (CLAMP) 为基础的热动力学方法 [53,54], 还是最接近现代类群 (NLRs) 的分析方法, 都不可避免地有一些缺陷, CLAMP 和 NLRs 都是以化石植物对气候的耐性是没有变化为前提的. 为了更准确地重建古气候, 古植物学家最近又推出了数字叶相方法 (digital leaf physiognomy, DLP) [61,62]. 目前虽然西藏希夏邦马峰和南木林能够用做 NLRs 分析的类群还比较少, 但是它们所代表和反映的气候特征, 不应被忽视. 对这些地区古气候更准确的推测, 还有待于更多化石的发现和更加综合的分析, 以及对山体效应、季风过度降水以及潜热效应等自然现象对植物分布的影响的深入研究.

致谢 笔者感谢三位审稿人提出的建设性意见和建议, 这些意见和建议开阔了笔者的视野, 给作者以很大的启示, 改进了文稿的质量. 感谢 Roy Turkington 修改英文稿.

参 考 文 献

- 徐仁, 陶君容, 孙湘君. 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, 1973, 15(1): 103—119
- 李吉均, 文世宣, 张青松, 等. 青藏高原隆起的时代、幅度和形式的探讨. 中国科学, 1979, (6): 608—616
- 李吉均, 方小敏, 马海洲, 等. 晚生代黄河上游地貌演化与青藏高原隆起. 中国科学 D 辑: 地球科学, 1996, 26(9): 117—122
- 李吉均, 方小敏, 潘保田, 等. 新生代晚期青藏高原强烈隆起及其对周边环境的影响. 第四纪研究, 2001, 2(15): 381—391
- Coleman M, Hodges K. Evidence for Tibetan plateau uplift before 14 Myr ago from a new minimum age for east-west extension. Nature, 1995, 374: 49—52 [DOI]
- Spicer R A, Harris N B W, Widdowson M, et al. Constant elevation of southern Tibet over the past 15 million years. Nature, 2003, 421: 622—624 [DOI]
- Tapponnier P, Xu Z Q, Roger F, et al. Oblique stepwise rise and growth of the Tibet plateau. Science, 2003, 294: 1671—1677 [DOI]
- Guo Z T, Ruddiman W F, Hao Q Z, et al. Onset of Asian desertification by 22 Myr ago inferred from loess deposits in China. Nature, 2002, 416: 159—163 [DOI]
- 李吉均, 方小敏. 青藏高原隆起与环境变化. 科学通报, 1998, 43(15): 1569—1574
- 施雅风, 李吉均, 李炳元, 等. 晚新生代青藏高原的隆升与东亚环境变化. 地理学报, 1999, 54(1): 10—21
- Harrison T M, Copeland P, Kidd W S F, et al. Raising Tibet. Science, 1992, 255: 1663—1670 [DOI]
- Rea D K, Snoeckx H, Joseph L H. Late Cenozoic eolian deposition in the North Pacific: Asian drying, Tibetan uplift, and cooling of the northern hemisphere. Paleogeography, 1998, 13: 215—224 [DOI]
- 施雅风, 李吉均, 李炳元, 等. 高原隆升与环境演化. 见: 孙鸿烈, 郑度主, 编. 青藏高原形成演化与发展. 广州: 广东科技出版社, 1998. 73—138
- 郑度, 主编. 青藏高原形成环境与发展. 石家庄: 河北科学技术出版社, 2003. 37—93
- 施雅风, 刘东生. 希夏邦马峰科学考察初步报告. 科学通报, 1964, 10: 928—938
- 方小敏, 李吉均. 高原隆升的阶段性. 见: 郑度, 主编. 青藏高原形成环境与发展. 石家庄: 河北科学技术出版社, 2003. 37—47
- Skiger B, Porter S. Physical Geology. New York: John & Wiley, 1987. 256—259
- An Z S, Kutzbach J E, Prell W L, et al. Evolution of Asian monsoons and phased uplift of the Himalaya-Tibetan plateau since Late Miocene times. Nature, 2001, 411: 62—66 [DOI]
- Kroon D, Steen T N F, Truolstra S R. Onset of the uplift of the Qinghai-Xizang Plateau. Quat Sci Rev, 1991, 10: 479—483
- Quade J, Cerling T E, Bowman J R. Development of Asian Monsoon revealed by marked ecological shift during the latest Miocene in Northern Pakistan. Nature, 1989, 342: 163—166 [DOI]
- Quade J, Cerling T E. Expansion of C4 grasses in the late Miocene of Northern Pakistan: evidence from stable isotopes in paleosols. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecon, 1995, 115: 91—116 [DOI]
- Guo Z T, Peng S Z, Hao Q Z, et al. Origin of the Miocene-Pliocene Red-Earth formation at Xifeng in northern China and implication for paleoenvironments. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecon, 2001, 170: 11—26 [DOI]
- Sun X J, Wang P X. How old is the Asian monsoon system?—Palaeobotanical records from China. Palaeogeogr Palaeoclimatol Paleoecon, 2005, 222: 181—222 [DOI]
- Kutzbach J E, Prell W L, Ruddiman W F. Sensitivity of Eurasian climate to surface uplift of the Tibetan Plateau. J Geol, 1993, 101: 177—190
- Kutzbach J E, Ruddiman W F, Prell W L. Possible effects of Cenozoic uplift and CO₂ lowering on global and regional hydrology. In: Ruddiman W F, ed. Tectonic Uplift and Climate Change, 1997. 149—170
- 周浙昆, 普春霞, 陈文允. 青藏高原的隆起和高山栎组(壳斗科)分布的关系. 地球科学进展, 2003, 18(6): 884—889
- 李浩敏, 郭双兴. 西藏南木林中新世植物群. 古生物学报, 1976, 15(4): 598—609
- 周浙昆. 硬叶常绿高山栎类化石的分类学研究. 植物学报, 1992, 34(12): 954—961
- 中国科学院《中国新生代植物》编写组. 中国植物化石(第三册)——中国新生代植物化石. 北京: 科学出版社, 1978. 42—57
- Zhou Z K, Wilkinson H, Wu Z Y. Taxonomical and Evolutionary implications of the leaf anatomy and architecture of *Quercus* L. subg. *Quercus* from China. Cathaya, 1995, 7: 1—34
- Xu R. On the palaeobotanical evidence for continental drift and Himalayan uplift. Palaeobot, 1978, 25: 131—142

- 32 周浙昆. 硬叶常绿高山栎类化石的分类学研究. 植物学报, 1992, 34(12): 954—961
- 33 周浙昆. 中国栎属的历史植物地理学研究. 云南植物研究, 1993, 15(1): 21—33
- 34 李俊清, 郭玉实, 李青, 等. 西藏硬叶常绿栎类生活史多样性考察报告. 北京林业大学学报, 1996, 18(1): 94—97
- 35 杨钦周. 中国——喜马拉雅地区硬叶栎林的特点与分布. 植物生态学与地植物学学报, 1990, 14(3): 197—211
- 36 金振洲. 硬叶常绿阔叶林. 见: 吴征镒, 主编. 中国植被. 北京: 科学出版社, 1981. 356—363
- 37 李文华. 西藏森林的主要类型及特点. 见: 李文华, 主编. 西藏森林. 北京: 科学出版社, 1985. 38—152
- 38 陈伟烈. 森林. 见: 中国科学院青藏高原科学考察队, 编. 西藏植被. 北京: 科学出版社, 1988. 98—147
- 39 Menitsky L L. Oaks of Asia. Moscow: Leningosed Sciences, 1984. 1—119
- 40 徐永春, 任宪威. 壳斗科. 见: 吴征镒, 主编. 西藏植物志(第一卷). 北京: 科学出版社, 1983. 485—500
- 41 黄成就, 张永田, 徐永椿, 等. 壳斗科. 见: 陈焕镛, 黄成就. 中国植物志(第 22 卷). 北京: 科学出版社, 1998. 213—332
- 42 Huang C J, Zhang Y T, Barthlomeaw R. Fagaceae. In: Wu Z Y, Raven P, eds. Flora of China Vol 4. Beijing: Science Press, St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 1999. 314—380
- 43 秦仁昌, 武素功. 卷柏科. 见: 吴征镒, 主编. 西藏植物志(第一卷). 北京: 科学出版社, 1983. 18—27
- 44 秦仁昌, 武素功. 凤尾蕨科. 见: 吴征镒, 主编. 西藏植物志(第一卷). 北京: 科学出版社, 1983. 66—73
- 45 秦仁昌, 武素功. 水龙骨科. 见: 吴征镒, 主编. 西藏植物志(第一卷). 北京: 科学出版社, 1983. 291—340
- 46 王战, 方振富, 赵士洞, 等. 杨柳科. 见: 吴征镒, 主编. 西藏植物志(第一卷). 北京: 科学出版社, 1983. 412—470
- 47 李沛琼. 桦木科. 见: 吴征镒, 主编. 西藏植物志(第一卷). 北京: 科学出版社, 1983. 474—484
- 48 傅立国. 榆科. 见: 吴征镒, 主编. 西藏植物志(第一卷). 北京: 科学出版社, 1983. 501—509
- 49 闵天禄, 方瑞征, 黄素华. 杜鹃花科. 见: 吴征镒, 主编. 西藏植物志(第三卷). 北京: 科学出版社, 1986. 552—732
- 50 李沛琼, 倪志诚. 豆科. 见: 吴征镒, 主编. 西藏植物志(第二卷). 北京: 科学出版社, 1985. 701—907
- 51 吴征镒, 丁托娅. 《中国种子植物数据库》光盘 DB/CD. 昆明: 云南科技出版社, 1998
- 52 Mosbrugger V, Utescher T. The coexistence approach—a method for quantitative reconstructions of Tertiary terrestrial palaeoclimate data using plant fossils. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 1997, 134: 61—86[DOI]
- 53 Wolfe J A. A method for obtaining climate parameters from leaf assemblages. US Geol Surv Bull, 1993, 2040: 71
- 54 Wolfe J A, Schorn H W, Forest C E, et al. Paleobotanical evidence for high altitudes in Nevada during the Miocene. Science, 1997, 276: 1672—1675[DOI]
- 55 刘东生, 张新时. 高原隆起对周边地区的影响. 见: 孙鸿烈、郑度, 主编. 青藏高原的形成与演化. 广州: 广东科技出版社, 1998. 179—230
- 56 四川植被协作组. 四川植被. 成都: 四川人民出版社, 1980. 109—127
- 57 金振洲. 硬叶常绿阔叶林. 见: 吴征镒, 朱彦丞, 主编. 云南植被. 北京: 科学出版社, 1987. 382—396
- 58 Grubb P J. Interpretation of the 'Massenerhebung effect on tropical mountains'. Nature, 1971, 229: 44—45
- 59 McCain C M. Elevational gradients in diversity of small mammals. Ecology, 2005, 86(2): 366—372
- 60 方精云, 郭庆华, 刘国华. 中国水青冈属植物的地理分布格局及其与地形的关系. 植物学报, 1999, 41(7): 766—774
- 61 Royer D L, Wilf P, Janesko D A, et al. Correlations of climate and plant ecology to leaf size and shape: Potential proxies for the fossil record. Am J Bot, 2005, 92: 1141—1151
- 62 Huff P M, Wilf P, Azumah E J. Digital future for paleoclimate estimation from fossil leaves? Preliminary results. Palaios, 2003, 18(3): 266—274