



植物叶片化石气孔参数与古海拔定量重建: 方法与进展*

许媛媛^{1,2} 李 亚¹ 周 宁^{1,3} 王永栋^{1**} 鲁 宁¹

1 现代古生物学和地层学国家重点实验室, 中国科学院南京地质古生物研究所和
生物演化与环境卓越创新中心, 南京 210008, ydwang@nigpas.ac.cn;

2 中国科学技术大学, 合肥 230026;

3 西北大学地质学系, 西安 710069

提要 古海拔的定量重建在推演地球动力学模型、大气循环模式、古气候变化以及地球化学循环过程方面都具有十分重要的作用, 但是迄今为止在古植物学和古环境研究领域中古海拔的定量重建仍然存在许多难点。本文在介绍目前古海拔定量重建领域几种方法的基础上, 重点对植物叶片化石气孔参数及其应用与进展进行了讨论, 着重介绍: (1)如何利用植物叶片化石气孔参数法恢复古海拔; (2)方法实践过程中的误差来源与分析; (3)应用实例及展望。

关键词 气孔参数法 植物化石 古海拔 定量重建 古环境 古大气 CO₂

中文引用 许媛媛, 李 亚, 周 宁, 王永栋, 鲁 宁, 2020. 植物叶片化石气孔参数与古海拔定量重建: 方法与进展. 古生物学报, 59(2): 250–263. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2020.02.11

英文引用 Xu Yuan-yuan, Li Ya, Zhou Ning, Wang Yong-dong, Lu Ning, 2020. Using fossil leaf stomatal parameters to reconstruct the palaeoelevation: method and progress. Acta Palaeontologica Sinica, 59(2): 250–263. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2020.02.11

USING FOSSIL LEAF STOMATAL PARAMETERS TO RECONSTRUCT THE PALAEOELEVATION: METHOD AND PROGRESS

XU Yuan-yuan^{1,2}, LI Ya¹, ZHOU Ning^{1,3}, WANG Yong-dong¹ and LU Ning¹

1 State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology and Center for Excellence in Life and Palaeoenvironment, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China, ydwang@nigpas.ac.cn;

2 University of Science and Technology of China, Hefei 230026, China;

3 Northwest University, Department of Geology, Xi'an 710069, China

Abstract Quantitative estimation of palaeoelevation is of great significance for studying geodynamic models, at-

投稿日期: 2019-11-05; 改回日期: 2020-01-14; 录用日期: 2020-04-10

* 国家自然科学基金重大项目(41790454)、中国科学院战略性先导科技专项(B类)(XDB18000000, XDB26000000)和国家自然科学基金委员会基础科学中心项目(41688103)联合资助。

** 通讯作者: 王永栋, 研究员, 主要从事中生代古植物学和陆相地层学研究。

mospheric circulation patterns, climate changes and geochemical cycles of the geological history. In the field of palaeobotany and palaeoenvironment, there are still many difficulties to accomplish the quantitative reconstruction of palaeoelevation. Based on the brief introduction of several methods for palaeoelevation reconstruction (including palaeoelevation measurements based on the vesicular basalts, stable isotope composition and megafossil plants' analysis), the application of stomatal parameters in fossil leaves as a proxy for palaeoelevation is discussed in this paper, with emphases on its application principles and superiority. Compared with macroscopic methods in the field of palaeobotany, using stomatal parameters in fossil leaves can be more precise and cover a wider time span, due to its almost unaffected by the discrepancies caused by the plants' evolution. However, there is no doubt that this method still has some deficiencies, such as the limitation of the directly applicable research objects and the necessities of further investigation of error analysis to broaden the fossil plants' taxonomic applied range. This paper aims to introduce: (1) How to apply the stomatal parameters in fossil leaves to make quantitative reconstruction of palaeoelevation, emphatically discuss the method's principle, restrictions of research objects' selection, formula deduction and practical calculation procedures; (2) Discussion on the error sources from environmental factors during the process of practice and analysis, including error sources from illumination intensity, temperature, gas exchange rate and calculation of $p\text{CO}_2$ at sea level during the specific geological age, as well as the theory or methods of error reduction; (3) Brief introduction of the application examples for this method, discussion for case research localities in China, and prospect for the method that can be used as a positive approach for investigation of palaeoelevation in a more extensive time interval. We also discuss the potential research prospect of using this method to further verify the nature of the East China Plateau during the Late Mesozoic, and deduce its history of structural evolution or its combination between the destruction of the North China Craton.

Key words Stomatal parameters method, fossil plants, palaeoelevation, quantitative reconstruction, palaeoenvironment, carbon dioxide

1 引 言

古海拔的定量重建不仅可以为我们更深入剖析地质背景提供依据,而且有助于了解地史时期发生的一系列重大古环境变迁事件(李吉均等, 2001; Brian *et al.*, 2005)。由于古海拔的定量重建涉及到古生物、古环境、古气候和构造运动等多个领域,在推演地球动力学模型过程、大气循环模式以及地球化学过程中都具有十分重要的作用,因此备受学术界的关注(England and Houseman, 1989; Raymo and Ruddiman, 1992)。目前涉及古海拔定量重建的主要技术方法包括稳定同位素测高法(Mulch *et al.*, 2004, 2006; Mulch and Chamberlain, 2007; Kohn and Dettman, 2007; Rowley and Carzione, 2007; Zhu *et al.*, 2018)、玄武岩气孔测高法(Sahagian and Maus, 1994; Sahagian *et al.*, 2002; Sahagian and Proussevitch, 2007),以及近二十年来逐渐兴起的古植物学方法(Forest *et al.*, 1995, 1999; Wolfe *et al.*, 1997; Spicer *et al.*, 2003; McElwain *et al.*, 2004; Zhou *et al.*, 2007; Sun *et al.*, 2015; Su *et al.*, 2019)。

利用稳定同位素法重建古海拔应用较为广泛,可操作性较强,富含碳酸盐的湖相沉积物、古土壤等均可作为良好的研究对象,但该方法需要涉及的影响因素也很多,例如同位素组成的季节性变化,以及对于蒸发作用、温度等因素的响应(Mulch and Chamberlain, 2007)。相比于稳定同位素法,玄武岩气孔测高法对于温度、蒸发条件等外界因素并没有严格的要求,它利用熔流中气泡的分布特点和大小恢复古海拔高度,但该方法因将研究对象局限于玄武岩而造成了样品的单一性,并且对所需测定的玄武岩厚度和熔岩发生侵位的历史也有很高的要求(Sahagian and Maus, 1994)。

现代植物物种多样性的海拔梯度格局主要受到气候环境、空间效应、种间相互作用及其进化历史等因素的共同影响(刘开明等, 2017),所以在探求更为准确的古植被地理分布格局的过程中,有必要考虑古海拔、古气候等环境因素的影响。因此,古海拔定量重建对于更为深入地研究地史时期的植物与环境协同演变具有重要意义。与此同时,植物因其与气候、环境的密切关系,一直被作为研究地质历史时期古气候与古环境特征的重要证据。自施雅风和刘东生(1964)、徐仁等(1973)

以希夏邦马峰上新世地层中发现的 *Quercus semicarpifolia* (高山栎)推测喜马拉雅山隆升历史以来,利用古植物学方法恢复古海拔的各种尝试逐渐增多。之后关于利用植物化石宏观特征恢复古海拔的研究方法,孙启高(2008)曾给出较为系统的介绍与讨论,包括叶相分析法(CLAMP)、共存因子分析法(COA)和最近亲缘种分析法(NLR)。这 3 种宏观分析方法尽管取得了许多进展,但其不足之处在于过于依赖化石种与现生最近亲缘种之间的对应关系,并且受到植物进化的影响容易产生较大的误差,而导致其只适用于中新世以来的古海拔重建。近二十年来对上述 3 种方法的应用也证实了它们在时代跨度上的局限性(Sun *et al.*, 2002; 孙启高, 2008; 黄永江等, 2010; Sun *et al.*, 2014; Sun *et al.*, 2015; Su *et al.*, 2019)。

Forest 等(1995)提出了利用植物热力学原理进行古海拔重建的观点,即利用热焓(Enthalpy, 代表物质系统能量的状态函数)和湿静能(Moist Static Energy, 一个气团中除动能外的所有能量的总和)与纬度、海拔之间负相关的关系进行古海拔的定量重建。Spicer 等(2003)对西藏日喀则地区乌郁盆地中新世叶化石植物群利用叶相分析和湿静能平衡原理相结合的方法,推测西藏南木林地区在 1500 万年前已经抬升到现在的高度。此外,周浙昆等(2003, 2007)利用 *Quercus sect. Heterobalanus* (栎属高山栎组)植物化石与现代最近亲缘类群共存区间分析法,成功佐证了中新世以来西藏地区隆升的地质历史;Xie 等(2009)通过对海拔与银杏叶片化石中碳同位素含量之间线性关系的研究,认为中国西北地区窑街盆地的古海拔高度在中侏罗世阿林期(Aalenian)到巴柔期(Bajocian)期间不断下降。

McElwain (2004)认为古海拔重建可以基于全球性的 $p\text{CO}_2$ (CO_2 分压)随海拔呈线性降低的特征,建立气孔参数与海拔之间的函数关系得以实现,并利用美国加利福尼亚州的 *Quercus kelloggii* (加州黑栎)为实验材料进行了海拔测算,结果显示误差在 300 m 以内,从而证明了该方法的可行性。当然气孔参数法还可以与宏观的古植物学方法联系在一起,并与地球科学和环境科学等研究结果进行交叉检验,以获得一种适合某一地区的古海

拔重建的计算方法和减少误差的手段,从而最大程度地提高古海拔恢复的准确性。

为了进一步发挥中国植物化石宝库在古海拔定量重建中的作用,本文就如何运用植物化石叶片气孔参数法定量重建古海拔进行介绍,对重建过程的误差进行分析,并结合应用实例对中国在中-新生代开展古海拔定量重建研究提出展望。

2 方法简介

应用到古海拔定量恢复中的植物叶片化石气孔参数主要包括气孔密度(Stomatal Density, 指单位叶片面积内气孔的数目)和气孔指数(Stomatal Index, 指气孔密度与表皮密度和气孔密度之和的比率),其原理是气孔密度、气孔指数与 CO_2 浓度呈负相关。植物叶片化石气孔参数与 CO_2 浓度之间的关系由 Woodward (1987)基于对现代植物的观察分析首次提出,并逐渐广泛应用于泥盆纪直至第四纪期间的古大气 CO_2 浓度值的测算。将 CO_2 浓度变化与植物的生理学特征结合,可以得到 $p\text{CO}_2$ 的降低会导致植物叶片气孔参数值增加这一结论。随着海拔高度的增加, $p\text{CO}_2$ 会降低,由此导致植物的光合作用率降低。从植物生理学角度解释,有的植物会通过增加其气孔密度,以弥补这种情况下降低的光合作用率(Franks and Beerling, 2009)。但是诸多研究成果表明,这种方法具有高度的种间差异性(Burgh *et al.*, 2003; Royer *et al.*, 2001; Qiang *et al.*, 2003; McElwain, 2004; Kouwenberg *et al.*, 2007; Zhao *et al.*, 2008; Hu *et al.*, 2015),并不是所有的植物都会有这样的生理学反映,有的植物会通过提高气孔开闭的频率或气孔导度以弥补 $p\text{CO}_2$ 的降低,在这种情况下植物叶片的气孔参数与 CO_2 浓度之间的相关性不显著(Kouwenberg *et al.*, 2007)。因此在对该方法进行实际应用之前,首先需要验证所选材料是否具有可应用性。McElwain (2004)基于以上理论基础,并结合前人重建古海拔的研究工作(Forest, 1995; McElwain *et al.*, 2002),提出了利用植物气孔参数定量恢复古海拔的方法。

利用植物气孔参数重建古海拔,其原理与恢复古大气 CO_2 浓度相似。它首先利用植物叶片化石对应的最近现生亲缘种(Nearest Living Relative species, NLRs)得出其气孔参数与 $p\text{CO}_2$ 的函数关

系;而后利用求得的函数关系将今论古,通过植物叶片化石气孔参数得出对应地质年代的 $p\text{CO}_2$;最后,结合利用最近亲缘种推导的 $p\text{CO}_2$ 与古海拔高度的公式,得到古海拔高度 z 。

具体的运算过程如下:

大气中 CO_2 的体积百分比随着海拔的升高几乎保持不变(Gale, 1972),而 $p\text{CO}_2$ 随着大气压的减小而减小。根据大气分压随着海拔降低的关系可以得到未知海拔高度大气分压的计算公式(McElwain, 2004):

$$P_{\text{air},z} = 101325 \left(\frac{M_{\text{air}} \times g \times z}{RT} \right) \quad (1)$$

其中 $P_{\text{air},z}$ 是未知海拔高度的大气压(Pa), M_{air} 是空气的分子质量($28964 \times 10^{-3} \text{ kg} \cdot \text{mol}^{-1}$), z 是海拔高度(m), g 是重力加速度($9.806 \text{ m} \cdot \text{s}^{-2}$), R 是气体常数(8.3144 J/mol), T 是七月份的平均开尔文温度。

同时,大气 CO_2 的分压可以用以下公式计算:

$$P_{\text{CO}_2,z} = \frac{P_{\text{air},z}}{101325} \times P_{\text{CO}_2,\text{sea-level}} \quad (2)$$

其中 $P_{\text{CO}_2,\text{sea-level}}$ 代表海平面高度的 CO_2 分压值, $P_{\text{CO}_2,z}$ 代表未知高度的 CO_2 分压值。这一套运用气孔参数法恢复大气分压的运算公式在新生代地层中得以成功运用(McElwain et al., 2002; Royer et al., 2004)。因此我们可以进一步结合公式(1)和(2)得到古海拔高度 z :

$$z = -\frac{RT}{M_{\text{air}} \times g} \ln \frac{P_{\text{CO}_2,z}}{P_{\text{CO}_2,\text{sea-level}}} \quad (3)$$

该方法的优点在于可以排除纬度、气候等干扰因素,但必须确保所选用的研究对象具有现生最近亲缘种,且其现生最近亲缘种的气孔参数对海拔的变化具有明显的响应,并可以通过实验建立气孔参数与 $p\text{CO}_2$ 之间的函数关系。因此,这一方法对化石材料的选取提出了较为严格的要求。但与其他宏观的古植物学方法相比,该方法有效降低了由于进化带来的植物海拔分布的差异性变化所导致的误差。

3 干扰因素排除与误差分析

关于植物叶片气孔参数随海拔升高发生相应

变化的原因,曾经存在诸多争议。Johnson 等(2005)提出,我们所观察到的植物叶片气孔参数与海拔之间的函数关系,可能并不是由海拔升高导致的 $p\text{CO}_2$ 降低造成的,还有其他很多潜在的影响因素,例如温度、光强、水分利用率等。面对诸多质疑,Kouwenberg 等(2007)以 *Quercus kelloggii* (加州黑栎)和 *Nothofagus solandri* (黑假水青冈)为实验材料,分析了包括温度、光强、水分利用率在内的干扰因素对古海拔重建结果的影响。明确了 $p\text{CO}_2$ 随海拔降低是造成气孔参数变化的主导因素,并得出了该方法对实现定量重建古海拔具有很大潜力的结论。

3.1 光照对于气孔参数的影响

Kouwenberg 等(2007)在研究采自新西兰的 *Nothofagus solandri* 时发现样品阳生叶(sun leaf)的气孔密度与表皮细胞密度(不包括气孔指数)明显高于阴生叶(shade leaf),并且采集于不同地点的样品叶片气孔参数也有一定差异($p < 0.05$; 图 1, HOR、KJ、SA 为三个不同的材料采集地点)。采集于加州的 *Quercus kelloggii* 也有同样的情况($p < 0.01$; 图 2) (p 值是指统计结果的显著性, $p > 0.05$ 表示无显著性差异, $p < 0.05$ 表示具有显著性差异)。针对这种现象,Kouwenberg 等(2007)在人工温室中以光照强度为变量进行了实验,将 *Quercus kelloggii* 置于不同的光照强度之下,得到光照强度对气孔指数和气孔密度均具有较为明显的影响(图 3)。但是,Kürschner (1997)曾通过对 *Quercus petraea* (无梗花栎)和 *Quercus pseudocastanea* (假齿栗叶)的叶片化石表皮细胞的研究,证明植物阴生叶和阳生叶的表皮细胞具有细微的差别,藉此可以将二者区分开来。因此在研究过程中,选择阴生叶和阳生叶表皮细胞特征具有差别的研究对象,可以有效地降低这项误差。

3.2 温度对于气孔参数的影响

温度随海拔的变化是一个较为复杂的过程。理论上,气温垂直递减率与所处地区的干湿程度有十分紧密的联系,气温垂直递减率在极度湿润的地区可以达到 $10^\circ\text{C}/\text{km}$,但是在极度干燥的地区也会出现零增长的情况(Meyer, 1992)。

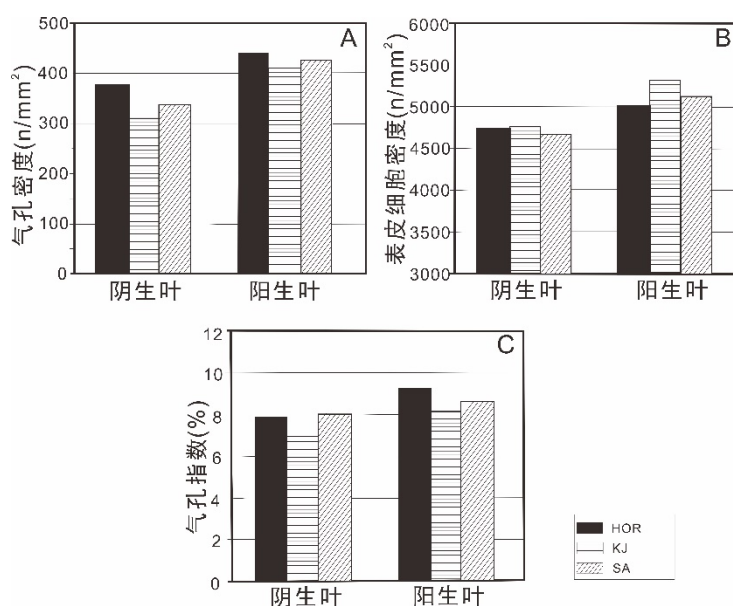


图 1 *Nothofagus solandri* (黑假水青冈)的阴生叶与阳生叶的气孔密度(A)、表皮细胞密度(B)、气孔指数(C)在新西兰三个不同采集地点的对比
(改自 Kouwenberg *et al.*, 2007)

Fig. 1 Stomatal density (SD; A), epidermal cell density (ED; B) and stomatal index (SI; C) of sun and shade leaves from *Nothofagus solandri* trees at three different localities in the New Zealand. (modified from Kouwenberg *et al.*, 2007)

HOR: Horrible Bog; KJ: Kawatiri Junction; SA: St. Arnaud.

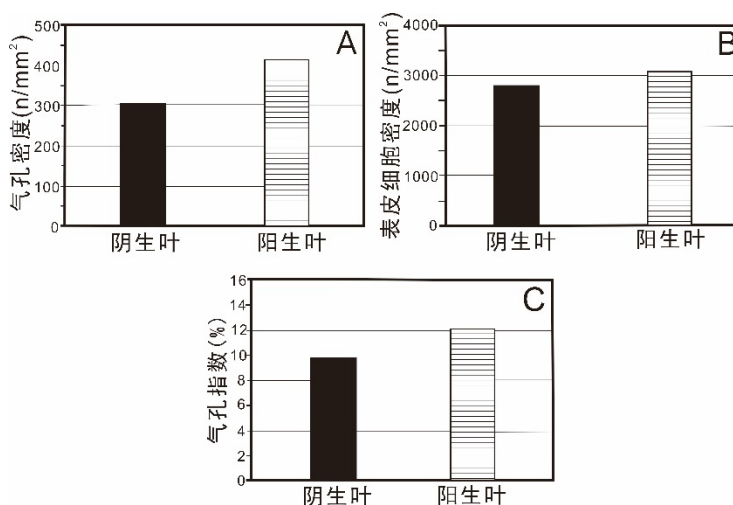


图 2 采自加州的 *Quercus kelloggii* (加州黑栎)的阴生叶与阳生叶的气孔密度(A)、表皮细胞密度(B)、气孔指数(C)的对比
(改自 Kouwenberg *et al.*, 2007)

Fig. 2 Stomatal density (SD; A), epidermal cell density (ED; B) and stomatal index (SI; C) of sun and shade leaves from *Quercus kelloggii* trees collected in California (modified from Kouwenberg *et al.*, 2007)

虽然在现实情况中植物会通过调节自身的生长周期以适应不同的气候环境,但是温度作为影响植物生长的主要因素之一,必须要作为一个重要变量进行考虑。Beerling 和 Woodward 通过实验数据分析得到的结果认为,温度的变化主要影响叶片的扩展从而影响气孔密度,但是气孔指数在

不同温度梯度的实验条件下几乎不会发生变化 (Beerling and Woodward, 1996; Beerling, 1999)。并且 Kouwenberg 等(2007)在人工温室当中以 *Quercus kelloggii* 为实验对象,将温度作为唯一变量,进行了对比实验。Kouwenberg 将一定数量的 *Quercus kelloggii* 幼苗分别置于白天温度 20°C、夜晚温度

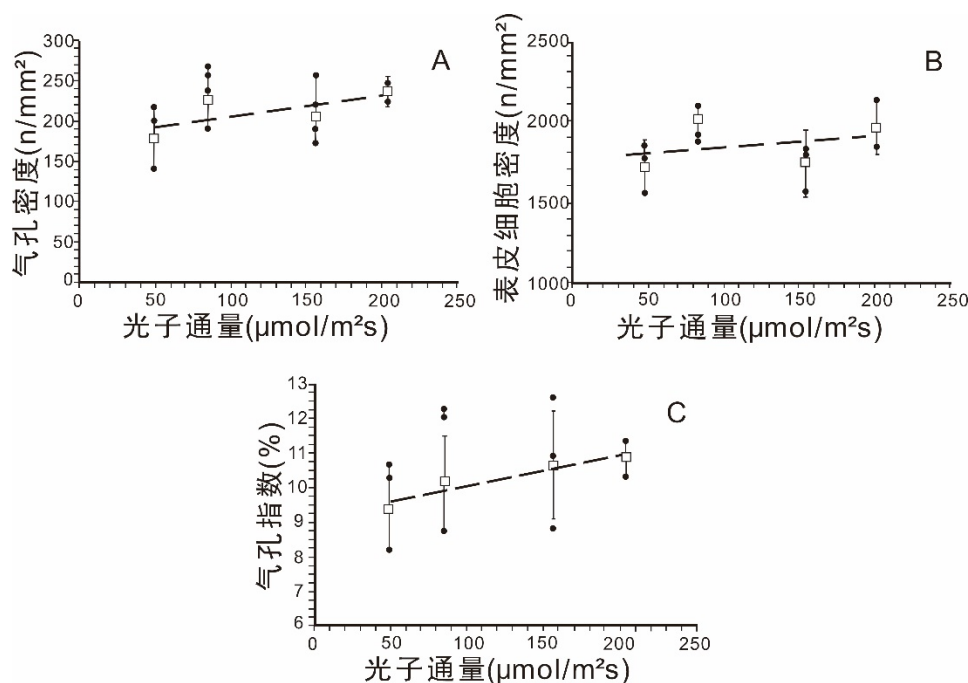


图3 *Quercus kelloggii*(加州黑栎)在不同光强的实验条件下分别得出的气孔密度(A)、表皮细胞密度(B)、气孔指数(C)与光照强度的线性关系(改自 Kouwenberg *et al.*, 2007)

Fig. 3 Stomatal density (SD; A), epidermal cell density (ED; B) and stomatal index (SI; C) of *Quercus kelloggii* leaves under different illumination intensity (modified from Kouwenberg *et al.*, 2007)

15°C的低温环境中和白天温度27°C、夜晚温度22°C的高温环境中进行对比。最终得出的结果显示,气孔指数确实未表现出显著差异,而气孔密度表现出比气孔指数更明显的差异(图4)。这样的研究成果进一步为利用 *Quercus* 作为定量重建古海拔的研究对象提供了实验结果的支持,同时也证明了在实际应用的过程中气孔指数比气孔密度具有更低的不确定性。

3.3 气体扩散速率对于气孔参数的影响

Johnson 等(2005)认为,气体扩散速率(Gas Exchange Rate, 即 H_2O 和 CO_2 通过扩散进出植物叶片细胞的速率)随着海拔升高有明显的升高趋势,因此植物可能会通过加快 CO_2 进入叶片的速率以弥补由于 $p\text{CO}_2$ 降低对光合作用造成的损失。但是,研究表明,蒸腾作用中水蒸气通过植物叶片气孔向外排出的过程同时也会阻碍 CO_2 扩散进入叶片(Caemmerer and Farquhar, 1981)。因此,虽然随着海拔的升高 CO_2 扩散进入细胞的速率在增加,但同时蒸腾作用的速率也会增加,二者相互抵消,所以气体扩散速率的变化对于气孔参数产

生的影响可以忽略不计。

3.4 海平面 CO_2 浓度值估算的不确定性对于古海拔恢复结果的影响

前文中举出了 McElwain 推导的古海拔重建计算公式(1)、(2)、(3),其中从公式(3)中可以看出,在实践过程中我们所需通过实验过程统计、计算得到的数值包括 $P_{\text{CO}_2,z}$ 未知海拔高度的 CO_2 分压值)和 $P_{\text{CO}_2, \text{sea-level}}$ (海平面高度的 CO_2 分压值),而这两个数值都是依据植物化石叶片气孔参数计算得到的。除上文提出的在求算 $P_{\text{CO}_2,z}$ 过程中所需要考虑的干扰因素外,还有一大干扰因素来源——同时代的海平面高度的 CO_2 分压值。如果无法得知准确的海平面高度的 CO_2 分压值,将会产生很大的误差(公式 2, 3)。为了将该项干扰因素的影响降到最低,需要选择同时代的在近海平面高度生长的相同物种或其最近亲缘种测定气孔参数值,从而得到较为准确的 $P_{\text{CO}_2, \text{sea-level}}$ 值。如果不能满足相同物种或最近亲缘种的要求,则需要以其他可靠物种替代,但是这样会大大增加计算结

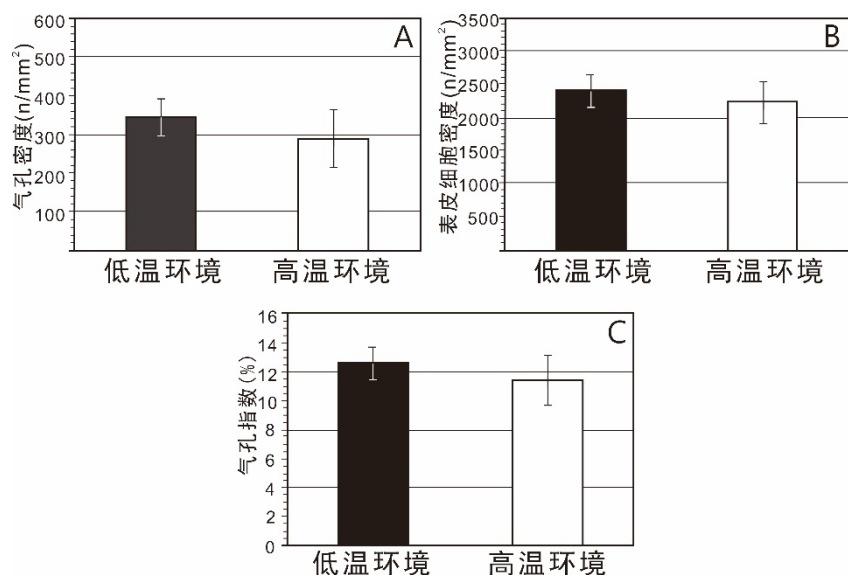


图 4 *Quercus kelloggii* (加州黑栎)在不同温度的实验条件下分别得出的气孔密度(A)、表皮细胞密度(B)、气孔指数(C)的对比(改自 Kouwenberg *et al.*, 2007)

Fig. 4 Stomatal density (SD; A), epidermal cell density (ED; B) and stomatal index (SI; C) of *Quercus kelloggii* leaves under different temperature conditions (modified from Kouwenberg *et al.*, 2007)

果的不确定性。目前针对这样的不足之处,暂时还没有很好的解决方法,需要继续进行深入探讨(Kouwenberg *et al.*, 2007)。

4 应用实例

自利用植物气孔参数法恢复古海拔的研究方法提出以来,尚处于探索阶段,目前这方面的研究和应用实例不多,正在逐步深化之中。最为典型的应用研究实例是关于北美内华达山脉古海拔的研究成果。内华达山脉的古海拔演化进程对于理解新生代以来北美地球动力学演化历史具有至关重要的作用。长期以来,美国内华达山脉的古海拔演化历史都没有得到很好的解决。二十世纪末,一些科学家通过稳定同位素方法或古植物学方法的研究得出,美国内华达山脉在 20 Ma 可能由于地壳拉伸减薄等构造运动发生过海拔降低的事件,并且降低高度大约在 1000–2000 m 之间(Wolfe *et al.*, 1997; Poage and Chamberlain, 2002)。

Kouwenberg 等(2005)利用 *Quercus pseudolyrata* (假琴叶栎)的叶片气孔参数定量恢复加州内华达山脉北部菲泽河地区新生代 18–22 Ma 期间的古海拔。在实践运用该方法恢复古海拔之

前,他们首先选定了化石材料的现生最近亲缘种 *Quercus kelloggii*; 随后,选取 1934、1935 年采自该地区不同海拔的 *Quercus kelloggii* 的蜡叶标本(Herbarium leaves),利用气孔参数法重建古海拔,并与实际记录的海拔高度比较,以确定其可行性和误差范围。

经过样本统计和后期建模,分别得到了采集于 1934 和 1935 年 *Quercus kelloggii* 的阴生叶和阳生叶气孔密度与海拔高度的函数关系(图 5),且当时的海平面 CO_2 分压为 30.6 Pa (Kouwenberg *et al.*, 2005)。可以看出无论是阴生叶还是阳生叶,均在海拔 1000 m 以上的范围表现出了更明显的线性关系。因此将海拔 1000 m 以上的样品气孔密度数据和相应海拔的 $p\text{CO}_2$ 投点于坐标平面内,得到二者良好的线性关系(图 6)。该过程可用以建立公式得到气孔密度和未知海拔高度 $p\text{CO}_2$ 之间的线性关系。此外, Kouwenberg 等(2005)还考虑到海平面高度 $p\text{CO}_2$ 值对于计算结果的潜在影响,因此以不同时间段的海平面高度 $p\text{CO}_2$ 值带入计算得到的结果,证明海平面高度 $p\text{CO}_2$ 的大小只会影响曲线在坐标轴上的截距,而对斜率几乎没有影响。这也进一步证明了海平面高度 $p\text{CO}_2$ 的准确度量对于定量重建古海拔准确性的重要影响。

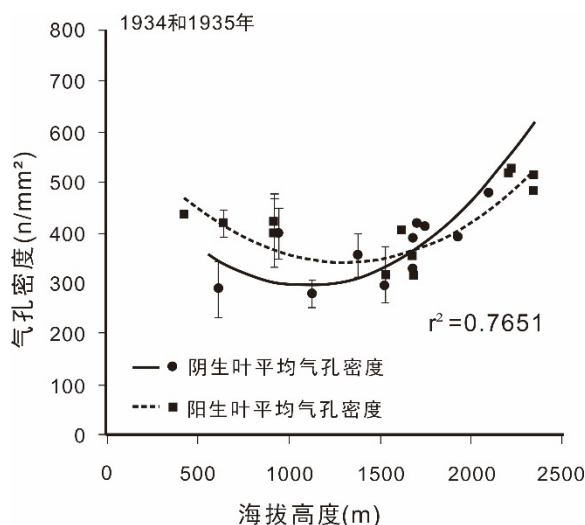


图5 采自于1934和1935年的 *Quercus kelloggii* (加州黑栎) 蜡叶标本的阴生叶和阳生叶气孔密度与海拔高度之间的函数关系
(改自 Kouwenberg *et al.*, 2005)

Fig. 5 The relationship between stomatal density (SD) and altitude for sun and shade leaves of *Quercus kelloggii* from herbarium material collected in 1934 and 1935 (modified from Kouwenberg *et al.*, 2005)

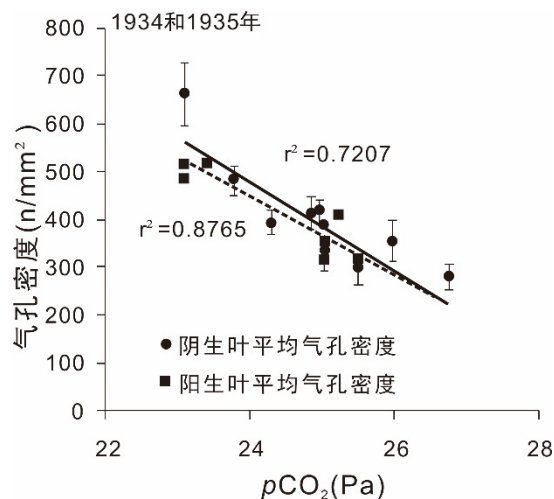


图6 采自于1934和1935年的 *Quercus kelloggii* (加州黑栎) 蜡叶标本在海拔1000 m以上范围的气孔密度与 $p\text{CO}_2$ 之间的线性关系

Fig. 6 Relationship between stomatal density (SD) and $p\text{CO}_2$ for sun and shade leaves of *Quercus kelloggii* above 1000 m (modified from Kouwenberg *et al.*, 2005)

Kouwenberg 根据加州内华达山脉北部菲泽河地区采集到的 *Quercus pseudolyrata* 叶片气孔密度和气孔指数, 并运用推导出的计算公式得到了古海拔高度(图7)(Kouwenberg *et al.*, 2005)。最终分析结果显示, 内华达山脉菲泽河地区在 18–22 Ma 海拔高度至少比当前海拔高度高出 250–900 m,

也就是说, 18–22 Ma 至今内华达山脉的海拔高度至少降低了 250–900 m。这样的结果与之前运用稳定同位素方法得出的结论相吻合(Poage and Chamberlain, 2002)。该应用实例成功验证了利用植物叶片化石气孔参数恢复古海拔的可行性。

5 应用前景与讨论

近十多年来, 利用古生物学方法进行古海拔定量重建已经成为热门的研究方法, 除了古植物学方法, 利用古动物化石进行相关领域的研究也取得了较为丰硕的成果(Deng *et al.*, 2012, 2019)。前人研究表明, 利用古植物定量恢复古海拔, 尤其是新生代的古海拔, 具有较高的可信度。但是迄今为止, 古植物学界重建古海拔的主流方法仍是利用植物化石的宏观形态重建古海拔。例如 Sun 等(2015)利用在可可西里盆地中新统五道梁组地层中发现的 *Berberis cf. asiatica* (亚洲小檗相似种) 的叶片形态数据并联系 CLAMP 分析, 得出藏北可可西里地区早中新世古海拔数据, 进一步促进了藏北地区地壳演化的研究进程。最近 Su 等(2019)以伦坡拉盆地发现的大型棕榈叶片化石结合古气候模型(Reichgelt *et al.*, 2018), 推测了 2300 万年前青藏高原的面貌, 为研究青藏高原隆升和其地形地貌的演变提供了一个全新的视角。

然而, 利用植物化石气孔参数恢复古海拔自提出以来却并未得到大范围的推广使用。从前文例举和分析的应用实例来看, 造成其尚未得到广泛应用的主要原因包括以下几点: (1)对化石材料要求较高: 不仅要求选取的化石材料具有合适的现生最近亲缘种, 而且要验证其现生最近亲缘种的气孔参数对海拔变化具有敏感性, 并需要通过独立的温室培育实验、数值模拟等环节构建其气孔参数与古海拔之间可供参考的函数关系; (2)误差分析不够深入: 直到目前为止, 仅有栎属(*Quercus*)在定量重建古海拔的应用过程中得到了全面系统的误差来源和可行性分析, 而针对可以应用于更大时间跨度和空间范围的研究材料, 则需要进一步的研究以验证其可行性。

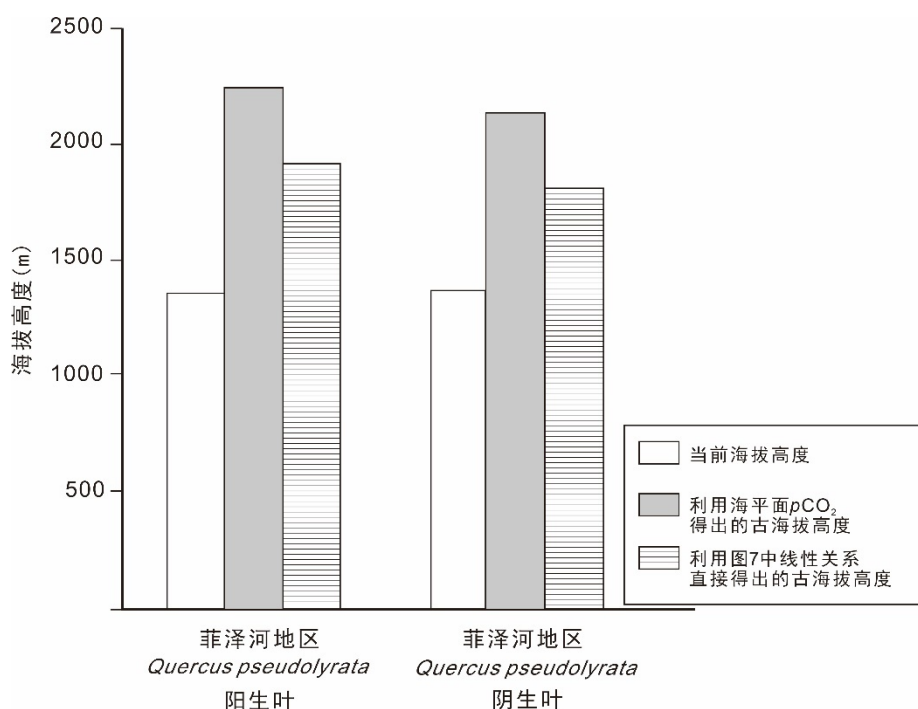


图 7 利用 *Quercus Pseudolyrata* (假琴叶栎)重建的菲泽河地区 18–22 Ma 期间的古海拔高度(改自 Kouwenberg 等, 2005)

Fig. 7 Quantitative reconstruction of palaeo-elevation between 18–22 Ma in Feather River based on *Quercus pseudolyrata* (modified from Kouwenberg *et al.*, 2005)

鉴于该方法在实践过程中需要和现生种对比, 以获取其气孔参数与海拔高度之间的函数关系, 所以迄今为止, 将气孔参数法应用到古海拔的定量恢复研究主要见于中新世以后。但是经过长期以来众多学者不断地探索研究, 利用气孔参数法恢复古环境被认为是古植物学界重建古环境的有效方法, 其对于古大气 CO₂ 浓度的恢复研究甚至可以应用至泥盆纪(McElwain, 2004)。因此将其应用于整个新生代甚至是更古老的中生代地层的古海拔定量重建也未尝不可, 这将是一个十分值得探索的领域。

我国辽西地区、西北地区及四川盆地等研究区域的中生代地层学、沉积学、古植物化石、孢粉学及古气候演化均有诸多学者展开了深入研究(Sun *et al.*, 2003, 2007; Wang *et al.*, 2014; Wu *et al.*, 2016; Pole *et al.*, 2018)。例如, 三叠纪的四川广元须家河组植物群(李佩娟, 1964)、福建晚三叠世植物群(周统顺, 1978)、川滇宝鼎植物群(徐仁, 1979)、鄂西沙镇溪植物群(吴舜卿等, 1980), 侏罗纪的鄂西香溪植物群(斯行健, 1949; 吴舜卿等, 1980)、鄂东南早侏罗世植物群(黄其胜, 1983,

1988)、甘肃华亭中侏罗世植物群(李琪佳等, 2017)、道虎沟生物群(黄迪颖, 2015; 黄迪颖等, 2015), 白垩纪的热河生物群(Sun *et al.*, 1998; 吴舜卿, 1999; 张弥曼等, 2001)、辽宁阜新和铁法早白垩世植物群(陈芬等, 1988)、松辽地区晚白垩世植物群(郭双兴, 1984; 郑少林和张莹, 1994)等十分具有代表性的中生代植物群, 均得到了全面而深入的系统分类学研究。除此之外, 诸多学者对其中保存较好的气候指示性植物, 例如银杏类和掌鳞杉科的植物化石展开了角质层特征的研究, 并揭示了其气孔参数与古大气 CO₂ 浓度之间的紧密联系(Sun *et al.*, 2003, 2007; Quan *et al.*, 2009; Yang *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2014; Mairot *et al.*, 2014; Sun *et al.*, 2016; Guignard *et al.*, 2017; Zhou *et al.*, 2019)。丰富的研究成果为在这些地区展开深入研究奠定了坚实的基础, 也为在我国展开古海拔定量重建工作提供了良好的平台。除了前人的工作积淀, 近几年在辽西和鄂西等地区展开的野外考察工作积累了大量保存精美的植物化石(图 8), 为我们下一步的研究夯实了工作基础。

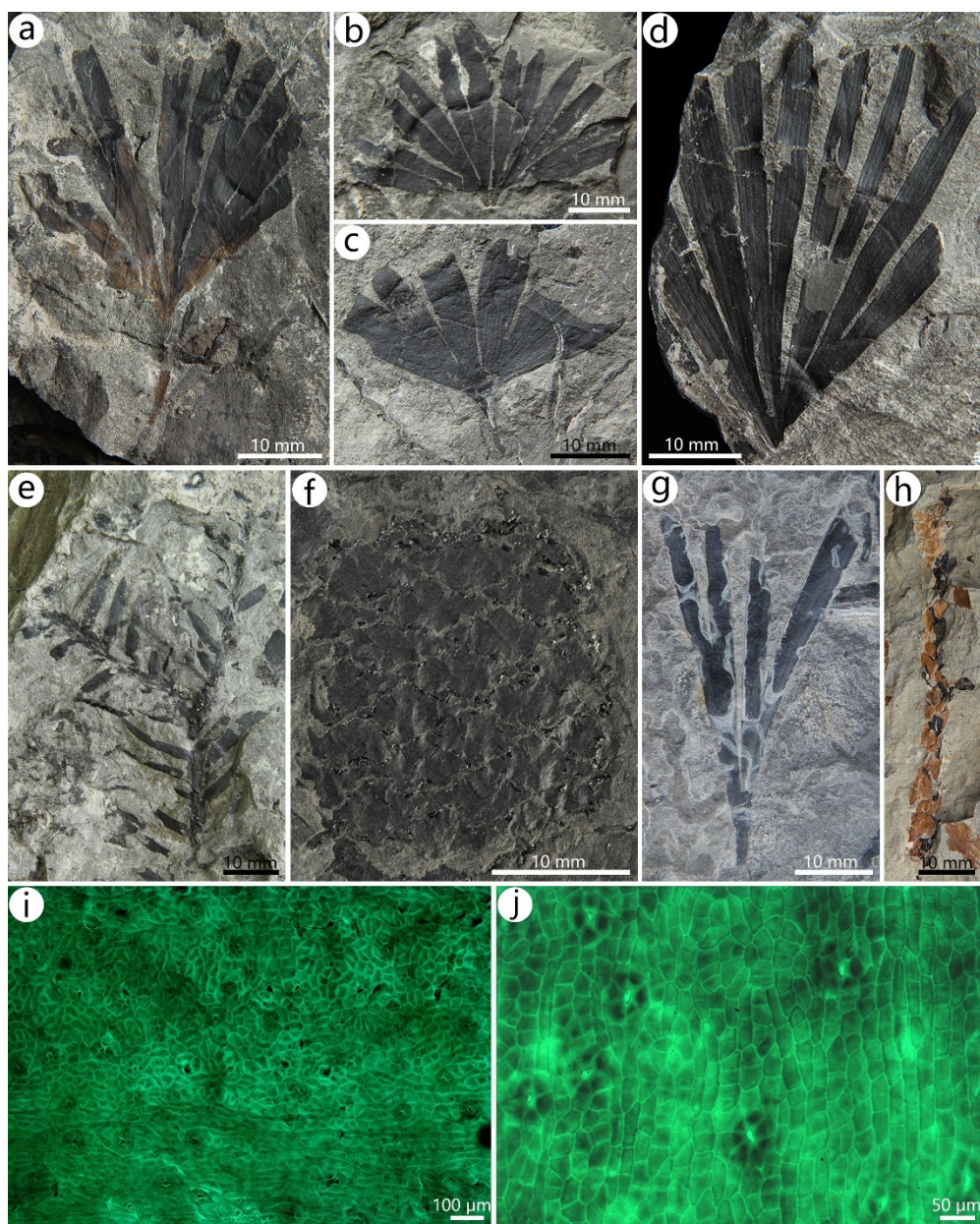


图 8 采自于辽西铁法煤矿和鄂西秭归地区的植物化石代表 (a-f: 采自辽西早白垩世铁法煤矿; g-j: 采自鄂西早侏罗世秭归地区; i, j: *Ginkgoites marginatus* 在荧光显微镜下的表皮细胞和气孔器)

Fig. 8 Representative fossil plants collected from Tiefa Basin, western Liaoning and Zigui Basin, western Hubei (a-f: collected from the Early Cretaceous in Tiefa Basin, western Liaoning; g-j: collected from the Early Jurassic in Zigui Basin, western Hubei; i, j. Lower epidermal cells and stomatal apparatus of *Ginkgoites marginatus* (Nathorst) Florin under fluorescence microscope)

a, b. *Ginkgo manchurica* (Yabe and Oishi) Meng and Chen, TF-XN-005, TF-XN-008a (采集号, 下同); c. *Ginkgo truncate* Li, TF-XN-028; d. *Sphegnobolites* sp., TF-XN-010; e. *Elatocladus manchurica* (Yokoyama) Yabe, TF-XN-143; f. *Conites* sp., TF-XN-185; g. *Ginkgoites marginatus* (Nathorst) Florin, TDH-A2-018; h. *Pagiophyllum* sp., TDH-055.

另外,在我国开展古海拔定量恢复的研究,对于解决一些前沿的热点科学问题也具有十分重要的推动作用。例如,近几十年来众多科学家通过海水 Sr 同位素(Richter *et al.*, 1992)、构造演化和沉积建造(刘建忠等, 2004)、粘土矿物(徐宝亮等,

2007; 李祥辉等, 2008)等多种研究方法得出一个结论:在中生代晚期中国东部曾出现类似喜马拉雅那样的高原地区。尽管根据目前的研究,中国中生代晚期东部高原的存在已经成为科学界的重要共识,但是对于高原的形成机制、性质和范围

以及其抬升的时间、与华北克拉通破坏之间的关系等科学问题还没有达成普遍共识。基于高原抬升必然会对其周边地区的古环境、古气候、古地理产生直接的影响,这样的影响必然会在古生物种群和分布特征上得到体现和响应。另外,被称作“中生代庞贝城”的热河生物群,主要分布在现今中国北部、蒙古和西伯利亚的外贝加尔地区(Sun *et al.*, 1998; 吴舜卿, 1999; 张弥曼等, 2001),这样的分布格局是否与中国中生代晚期东部高原的存在造成的气候隔挡有关?如果要确认东部高原的存在,势必要依赖于古海拔的重建。基于在我国开展晚中生代古海拔定量重建研究的学科积累优势,利用银杏类、松柏类掌鳞杉科等良好的气候指示性植物并结合本文阐述的方法,联系宏观的古植物学方法和丰富的昆虫化石、脊椎动物等化石材料进行多学科交叉研究,有望能为揭示中国东部高原演化史提供来自植物化石的有力证据。

致谢 课题组师生进行有益讨论,评审专家提出宝贵修改建议,在此一并深表谢意。

参考文献 (References)

- 陈 芬, 孟祥营, 任守勤, 吴冲龙, 1988. 辽宁阜新和铁法盆地早白垩世植物群及含煤地层. 北京: 地质出版社. 1-180.
- 郭双兴, 1984. 松辽盆地晚白垩世植物. 古生物学报, 23: 85-90.
- 黄迪颖, 2015. 燕辽生物群和燕山运动. 古生物学报, 54: 501-546.
- 黄迪颖, 蔡晨阳, 蒋佳倩, 苏祎桐, 廖焕宇, 2015. 道虎沟化石层及其底部砾岩段化石记录. 古生物学报, 54: 351-357.
- 黄其胜, 1983. 安徽沿江一带早侏罗世象山植物群. 地球科学—武汉地质学院学报, 2: 27-38.
- 黄其胜, 1988. 长江中下游早侏罗世植物化石垂直分异及其意义. 地质评论, 34: 3-12.
- 黄永江, 苏 涛, 星耀武, 周浙昆, 2010. 两种古海拔重建方法及山旺中新世古海拔的定量重建. 古生物学报, 49: 532-538.
- 李吉均, 方小敏, 潘保田, 赵志军, 宋友桂, 2001. 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, 21: 381-389.
- 李佩娟, 1964. 四川广元须家河组植物化石. 中国科学院地质古生物研究所集刊, 3: 101-178.
- 李琪佳, 李 军, 安鹏程, 唐德亮, 朱玉婷, 丁素婷, 吴靖宇, 2017. 甘肃华亭中侏罗统延安组植物群组成及古气候指示. 古生物学报, 56: 94-107.
- 李祥辉, 徐宝亮, 陈云华, 曹 珂, 杨海楠, 2008. 华北—东东南部地区中生代中晚期粘土矿物与古气候. 地质学报, 82: 683-691.
- 刘建忠, 李三忠, 周立宏, 高振平, 郭晓玉, 2004. 华北板块东部中生代构造变形与盆地格局. 海洋地质与第四纪地质, 24: 45-53.
- 刘开明, 郑 智, 龚大洁, 2017. 物种丰富度的垂直分布格局及其形成机制. 生态学杂志, 36: 541-554.
- 施雅风, 刘东生, 1964. 希夏邦马峰地区科学考察初步报告. 科学通报, 10: 928-938.
- 孙启高, 2008. 如何利用化石植物定量研究古海拔? 地质评论, 54: 145-154.
- 吴舜卿, 1999. 辽西热河植物群初步研究. *Palaeoworld*, 11: 7-37.
- 吴舜卿, 叶美娜, 厉宝贤, 1980. 鄂西香溪群—晚三叠世及早、中侏罗世植物化石. 中国科学院南京地质古生物研究所集刊, 14: 63-131.
- 徐宝亮, 李祥辉, 陈云华, 曹 珂, 2007. 中国“东部高原”东北部粘土矿物特征研究. 四川地质学报, 27: 166-170.
- 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: 103-119.
- 徐 仁, 朱家桢, 陈 晔, 段淑英, 胡雨帆, 朱为庆, 1979. 中国晚三叠世宝鼎植物群. 北京: 科学出版社. 1-130.
- 张弥曼, 陈丕基, 王元青, 王 原, 2001. 热河生物群. 上海: 上海科学技术出版社. 1-150.
- 郑少林, 张 莹, 1994. 松辽盆地的白垩纪植物. 古生物学报, 33: 756-764.
- 周统顺, 1978. 福建中生代含煤地层及其植物化石. 地层古生物论文集, 4: 88-134.
- 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.
- Beerling D J, Woodward F I, 1996. Stomatal density response to global environmental change. *Advances in Bioclimatology*, 4: 171-221.
- Beerling D J, 1999. Stomatal density and index: theory and application. In: Jones T P, Rowe N P, eds. *Fossil plants and spores: modern techniques*. London: The Geological Society, 251-256.
- Brian S C, David B R, Neil J T, 2005. Middle Miocene palaeoaltimetry of southern Tibet: Implications for the role of mantle thickening and delamination in the Himalayan orogen. *Geology*, 33: 181-184.
- Burgh J V D, Visscher H, Dilcher D L, Kürschner W M, 1993. Paleatmospheric signatures in Neogene fossil leaves. *Science*, 260: 1788-1790.
- Caemmerer S V, Farquhar G D, 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*, 153: 376-387.
- Chen Fen, Meng Xiang-ying, Ren Shou-qin, Wu Chong-long, 1988. The Early Cretaceous flora of Fuxin Basin and Tiefa Basin, Liaoning Province. Beijing: Geological Publishing House. 1-180 (in Chinese).
- Deng Tao, Wang Shi-qi, Xie Guang-pu, Li Qiang, Hou Su-kuan, Sun Bo-yang, 2012. A mammalian fossil from the Dingqing Formation in the Lunpola Basin, northern Tibet, and its relevance to age and paleo-altimetry. *Geology*, 57: 261-269.
- Deng Tao, Wang Xiao-ming, Wu Fei-xiang, Wang Yang, Li Qiang, Wang Shi-qi, Hou Su-kuan, 2019. Review: Implications of vertebrate fossils for paleo-elevations of the Tibetan Plateau. *Global and Planetary Change*, 174: 58-69.

- England P, Houseman G, 1989. Extension during continental convergence, with application to the Tibetan Plateau. *Journal of Geophysical Research*, 94: 17561–17579.
- Forest C E, Molnar P, Emanuel K A, 1995. Palaeoaltimetry from energy conservation principles. *Nature*, 374: 347–350.
- Forest C E, Wolfe J A, Molnar P, Emanuel K A, 1999. Palealtimetry incorporating atmospheric physics and botanical estimates of paleoclimate. *Geological Society of America Bulletin*, 111: 497–511.
- Franks P J, Beerling D J, 2009. Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size and density over geologic time. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106: 10343–10347.
- Gale J, 1972. Availability of carbon dioxide for photosynthesis at high altitudes: theoretical considerations. *Ecology*, 53: 494–497.
- Guignard G, Yang Xiao-ju, Wang Yong-dong, 2017. Cuticle ultrastructure of *Pseudofrenelopsis gansuensis*: Further taxonomical implications for Cheirolepidiaceae. *Cretaceous Research*, 71: 24–39.
- Guo Shuang-xing, 1984. Late Cretaceous plants from the Sunghuajiang-Liaoning Basin, Northeast China. *Acta Palaeontologica Sinica*, 23: 85–90 (in Chinese).
- Huang Di-ying, 2015. Yanliao Biota and Yanshan Movement. *Acta Palaeontologica Sinica*, 54: 501–546 (in Chinese).
- Huang Di-ying, Cai Chen-yang, Jiang Jia-qian, Su Yi-tong, Liao Huan-yu, 2015. Daohugou bed and fossil record of its basal conglomerate section. *Acta Palaeontologica Sinica*, 54: 351–357 (in Chinese).
- Huang Qi-sheng, 1983. The Early Jurassic Xiangshan flora from the Yangzi River valley in Anhui Province of eastern China. *Earth Science—Journal of Wuhan College of Geology*, 2: 27–38 (in Chinese).
- Huang Qi-sheng, 1988. Vertical diversities of the early Jurassic plant fossils in the Middle-Lower Changjiang Valley. *Geological Review*, 34: 3–12 (in Chinese).
- Huang Yong-jiang, Su Tao, Xing Yao-wu, Zhou Zhe-kun, 2010. Two methods to reconstruct palaeoelevation and the quantitative reconstruction of the Middle Miocene elevation in Shanwang. *Acta Palaeontologica Sinica*, 49: 532–538 (in Chinese).
- Hu Jin-jin, Xing Yao-wu, Turkington R, Jacques F M B, Su Tao, Huang Yong-jiang, Zhou Zhe-kun, 2015. A new positive relationship between $p\text{CO}_2$ and stomatal frequency in *Quercus guyavifolia* (Fagaceae): A potential proxy for palaeo-CO₂ levels. *Annals of Botany*, 115: 777–788.
- Hudson F S, 1960. Post-Pliocene uplift of the Sierra Nevada, California. *Geological Society of America Bulletin*, 71: 1547–1574.
- Johnson D M, Smith W K, Silman M R, 2005. Climate-independent palaeoaltimetry using stomatal density in fossil leaves as a proxy for CO₂ partial pressure: Comment and Reply: Comment. *Geology*, 33: e83–e83.
- Kohn M J, Dettman D L, 2007. Palaeoaltimetry from stable isotope compositions of fossils. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*, 66: 119–154.
- Kouwenberg L L R, Broughton J, McElwain J C, 2005. The potential of stomatal frequency analysis as a palaeo-altimeter (Poster). American Geophysical Union, Fall Meeting 2005, abstract id: T23C-0579.
- Kouwenberg L L R, Kürschner W M, McElwain J C, 2007. Stomatal frequency change over altitudinal gradients: prospects for palaeoaltimetry. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*, 66: 215–241.
- Kürschner W M, 1997. The anatomical diversity of recent and fossil leaves of the durmast oak (*Quercus petraea* Lieblein / *Q. pseudocastanea* Goeppert)-implications for their use as biosensors of palaeoatmospheric CO₂ levels. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 96: 1–30.
- Mairot C, Guignard G, Yang Xiao-ju, Zhou Zhi-yan, 2014. Cuticle micro- and ultrastructure of *Suturovagina* Chow and Tsao (Cheirolepidiaceae): Taxonomic and palaeoecological implications. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 205: 9–21.
- McElwain J C, Mayle F E, Beerling D J, 2002. Stomatal evidence for a decline in atmospheric CO₂ concentration during the Younger Dryas stadial: a comparison with Antarctic ice core records. *Journal of Quaternary Science*, 17: 21–29.
- McElwain J C, 2004. Climate-independent palaeoaltimetry using stomatal density in fossil leaves as a proxy for CO₂ partial pressure. *Geology*, 32: 1017–1020.
- Meyer H W, 1992. Lapse rates and other variables applied to estimating palaeoaltitudes from fossil floras. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 99: 71–99.
- Mulch A, Teyssier C, Cosca M A, Vanderhaeghe O, Vennemann T W, 2004. Reconstructing paleoelevation in eroded orogens. *Geology*, 32: 525–528.
- Mulch A, Graham S A, Chamberlain C P, 2006. Hydrogen isotopes in Eocene River Gravels and paleoelevation of the Sierra Nevada. *Science*, 313: 87–89.
- Mulch A, Chamberlain C P, 2007. Stable isotope palaeoaltimetry in orogenic belts-the silicate record in surface and crustal geological archives. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*, 66: 89–118.
- Li Ji-jun, Fang Xiao-min, Pan Bao-tian, Zhao Zhi-jun, Song You-gui, 2001. Late Cenozoic intensive uplift of Qinghai-Xizang Plateau and its impacts on environments in surrounding area. *Quaternary Sciences*, 21: 381–389 (in Chinese).
- Li Pei-juan, 1964. Fossil plants from the Hsuchiaho series of Kwangyuan, Northern Szechuan. *Memoirs of Institute Geology and Palaeontology, Academia Sinica*, 3: 101–178 (in Chinese).
- Li Qi-jia, Li Jun, An Peng-cheng, Tang De-liang, Zhu Yu-ting, Ding Su-ting, Wu Jing-yu, 2017. Fossil plant assemblage from the Middle Jurassic Yan'an Formation in Huating, Gansu Province and its Paleoclimatic implication. *Acta Palaeontologica Sinica*, 56: 94–107 (in Chinese).
- Li Xiang-hui, Xu Bao-liang, Chen Yun-hua, Cao Ke, Yang Hai-nan, 2008. Clay Minerals of the Middle-Late Mesozoic Mudrocks from North and Northeast China: Implications to Paleoclimate and Paleohighland. *Acta Geologica Sinica*, 82: 683–691 (in Chinese).

- Liu Jian-zhong, Li San-zhong, Zhou Li-hong, Gao Zhen-ping, Guo Xiao-yu, 2004. Mesozoic tectonics and basin distribution in the eastern north China plate. *Marine Geology & Quaternary Geology*, 24: 45–53 (in Chinese).
- Liu Kai-ming, Zheng Zhi, Gong Da-jie, 2017. Elevational patterns of species richness and their underlying mechanism. *Chinese Journal of Ecology*, 36: 541–554 (in Chinese).
- Poage M A, Chamberlain C P, 2002. Stable isotopic evidence for a Pre-Middle Miocene rain shadow in the western Basin and Range: Implications for the palaeotopography of the Sierra Nevada. *Tectonics*, 21: 16–1,16–10.
- Pole Mike, Wang Yong-dong, Dong Chong, Xie Xiao-ping, Tian Ning, Li Li-qin, Zhou Ning, Lu Ning, Xie Ao-wei, Zhang Xiao-qing, 2018. Fires and storms-a Triassic-Jurassic transition section in the Sichuan Basin, China. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 98: 29–47.
- Qiang Wei-ya, Wang Xun-ling, Chen Tuo, Feng Hu-yuan, An Li-zhe, He Yuan-qin, Wang Gang, 2003. Variations of stomatal density and carbon isotope values of *Picea crassifolia* at different altitudes in the Qilian Mountains. *Trees*, 17: 258–262.
- Quan Cheng, Sun Chun-lin, Sun Yue-wu, Sun Ge, 2009. High resolution estimates of paleo-CO₂ levels through the Campanian (Late Cretaceous) based on *Ginkgo* cuticles. *Cretaceous Research*, 30: 424–428.
- Raymo M E, Ruddiman W F, 1992. Tectonic forcing of late Cenozoic climate. *Nature*, 359: 117–122.
- Reichgelt T, Christopher K W, Greenwood D R, 2018. The relation between global palm distribution and climate. *Scientific Reports*, 8: 4721.
- Richter F M, Rowley D B, DePaolo D J, 1992. Sr isotope evolution of seawater: the role of tectonics. *Earth and Planetary Science Letters*, 109: 11–23.
- Rowley D B, Garzione C N, 2007. Stable Isotope-Based Palaeoaltimetry. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 35: 463–508.
- Royer D L, Wing S C, Beerling D J, Jolley D W, Koch P K, Hickey L J, Berner R A, 2001. Paleobotanical evidence for near present-day levels of atmospheric CO₂ during part of the tertiary. *Science*, 292: 2310–2313.
- Royer D L, Berner R A, Montanez I P, Tabor N J, Beerling D J, 2004. CO₂ as a primary driver of Phanerozoic climate. *GSA Today*, 14: 4–10.
- Sahagian D, Maus J E, 1994. Basalt vesicularity as a measure of atmospheric pressure and palaeoelevation. *Nature*, 372: 449–451.
- Sahagian D, Proussevitch A, Carlson W, 2002. Timing of Colorado Plateau uplift: Initial constraints from vesicular basalt-derived palaeoelevations. *Geology*, 30: 807–810.
- Sahagian D, Proussevitch A, 2007. Palaeoelevation measurement on the basis of vesicular basalts. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*, 66: 195–213.
- Shi Ya-feng, Liu Dong-sheng, 1964. Preliminary report on scientific investigation in Xixiabangma area. *Chinese Science Bulletin*, 10: 928–938 (in Chinese).
- Spicer R A, Harris N B W, Widdowson M, Herman A B, Guo Shuang-xing, 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.
- Su Tao, Farnsworth A, Spicer R A, Huang Jian, Wu Fei-xiang, Liu Jin, Li Shu-feng, Xing Yao-wu, Huang Yong-jiang, Deng Wei-yu-dong, He Tang, Xu Cong-li, Zhao fan, Srivastava G, Valdes P J, Deng Tao, Zhou Zhe-kun, 2019. No high Tibetan Plateau until the Neogene. *Science Advances*, 5: eaav2189.
- Sun Ji-min, Xu Qing-hai, Liu Wei-ming, Zhang Zhen-qing, Xue Lei, Zhao Ping, 2014. Palynological evidence for the latest Oligocene-early Miocene paleoelevation estimate in the Lunpola Basin, central Tibet. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 399: 21–30.
- Sun Bai-nian, Dilcher D L, Beerling D J, Zhang Cheng-jun, Yan De-fei, Kowalski E, 2003. Variation in *Ginkgo biloba* L. leaf characters across a climatic gradient in China. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100: 7141–7146.
- Sun Bai-nian, Liang Xiao, Xie San-ping, Deng Sheng-hui, Wang Yong-dong, Jia Hui, Turner S, 2007. Quantitative analysis of paleoatmospheric CO₂ level based on stomatal characters of fossil *Ginkgo* from Jurassic to Cretaceous in China. *Acta Geologica Sinica*, 81: 931–939.
- Sun Bin, Wang Yu-fei, Li Cheng-sen, Yang Jian, Li Jin-feng, Li Ye-liang, Deng Tao, Wang Shi-qi, Zhao Min, Robert A S, David K F, Rakesh C M, 2015. Early Miocene elevation in northern Tibet estimated by palaeobotanical evidence. *Scientific Reports*, 5: 1–6.
- Sun Ge, Dilcher D L, Zheng Shao-lin, Zhou Zhe-kun, 1998. In search of the first flower: a Jurassic angiosperm, *Archaeofructus*, from Northeast China. *Science*, 282: 1692–1695.
- Sun Qi-gao, 2008. How to determine quantitative estimates of Palaeo-elevation from fossil plants? *Geological Review*, 54: 145–154 (in Chinese).
- Sun Qi-gao, Collinson M E, Li Cheng-sen, Wang Yu-fei, Beerling D J, 2002. Quantitative reconstruction of palaeoclimate from the Middle Miocene Shanwang flora, eastern China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 180: 315–329.
- Sun Yue-wu, Li Xiang, Zhao Guo-wei, Liu Huan, Zhang Yan-long, 2016. Aptian and Albian atmospheric CO₂ changes during oceanic anoxic events: Evidence from fossil *Ginkgo* cuticles in Jilin Province, Northeast China. *Cretaceous Research*, 62: 130–141.
- Sze H C, 1949. The Mesozoic flora from the Xiangxi coal series in Western Hubei. *Palaeontologia Sinica*, Nanjing: National Geological Survey of China, 2: 1–71.
- Wang Yong-dong, Huang Cheng-min, Sun Bai-nian, Quan Cheng, Wu Jing-yu, Lin Zhi-cheng, 2014. Palaeo-CO₂ variation trends and the Cretaceous greenhouse climate. *Earth-Science Reviews*, 129: 136–147.
- Wolfe J A, Schorn H E, Forest C E, Molnar P, 1997. Palaeobotanical evidence for high altitudes in Nevada during the Miocene. *Science*, 276: 1672–1675.
- Woodward F I, 1987. Stomatal numbers are sensitive to increase in CO₂ from pre-industrial leaves. *Nature*, 327: 617–618.

- Wu Jing-yu, Ding Su-ting, Li Qi-jia, Sun Bai-nian, Wang Yong-dong, 2016. Reconstructing palaeoatmospheric CO₂ levels based on fossil *Ginkgoites*, from the Upper Triassic and Middle Jurassic in Northwest China. *PalZ*, 90: 377–387.
- Wu Shun-qing, 1999. A preliminary study of the Jehol flora from western Liaoning. *Palaeoworld*, 11: 7–37 (in Chinese).
- Wu Shun-qing, Ye Mei-na, Li Bao-xian, 1980. Upper Triassic and Lower and Middle Jurassic plants from the Hsiangchi Group, Western Hubei. *Memoirs of Institute Geology and Palaeontology, Academia Sinica* 14. 63–131 (in Chinese).
- Xie San-ping, Sun Bai-nian, Yan De-fei, Du Bao-xia, 2009. Altitudinal variation in *Ginkgo* leaf characters: clues to palaeoelevation reconstruction. *Science in China Series D: Earth Sciences*, 52: 2040–2046.
- Xu Bao-liang, Li Xiang-hui, Chen Yun-hua, Cao Ke, 2007. Clay Minerals in Northeast of the “Eastern Plateau”, China. *Acta Geologica Sichuan*, 27: 166–170.
- Xu Ren, Tao Jun-rong, Sun Xiang-jun, 1973. On the discovery of a *Quercus semicarpifolia* bed in mount Shisha Pangma and its significance in botany and geology. *Acta Botanica Sinica*, 15: 103–119 (in Chinese).
- Xu Ren, Zhu Jia-ran, Chen Ye, Duan Shu-ying, Hu Yu-fan, Zhu Wei-qing, 1979. *Baoding flora of the Late Triassic from China*. Beijing: Science Press. 1–130 (in Chinese).
- Yang Xiao-ju, Guignard G, Thévenard F, Wang Yong-dong, Barale G, 2009. Leaf cuticle ultrastructure of *Pseudofrenelopsis dalatzen-sis* (Chow and Tsao) Cao in Zhou (Cheirolepidiaceae) from the Lower Cretaceous Dalazi Formation of Jilin, China. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 153: 8–18.
- Zhang Mi-man, Chen Pi-ji, Wang Yuan-qing, Wang Yuan, 2001. *Jehol Biota*. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press. 1–150 (in Chinese).
- Zhao Chang-min, Chen Li-tong, Ma Fei, Yao Bu-qing, Liu Jian-quan, 2008. Altitudinal differences in the leaf fitness of juvenile and mature alpine spruce trees (*Picea crassifolia*). *Tree Physiology*, 28: 133–141.
- Zheng Shao-lin, Zhang Ying, 1994. Cretaceous plants from Songliao Basin, Northeast China. *Acta Palaeontologica Sinica*, 33: 756–764 (in Chinese).
- Zhou Ning, Wang Yong-dong, Li Ya, Porter A S, Kürschner W M, Li Li-qin, Lu Ning, McElwain J C, 2020. An inter-comparison study of three stomatal-proxy methods for CO₂ reconstruction applied to early Jurassic Ginkgoales plants. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 542: 109547.
- Zhou Tong-shun, 1978. On the Mesozoic coal-bearing strata and fossil plants from Fujian Province. *Professional Papers of Stratigraphy and Palaeontology* 4. 88–134 (in Chinese).
- Zhou Zhe-kun, Pu Chun-xia, Chen Wen-yun, 2003. Relationships between the distributions of *Quercus* sect. *Heterobalanus* (Fagaceae) and uplift of Himalayas. *Advance in Earth Sciences*, 18: 884–890 (in Chinese).
- Zhou Zhe-kun, Yang Qing-song, Xia Ke, 2007. Fossils of *Quercus* sect. *Heterobalanus* can help explain the uplift of the Himalayas. *Chinese Science Bulletin*, 52: 238–247.
- Zhu Lu, Fan Ma-jie, Hough B, Li Lin, 2018. Spatiotemporal distribution of river water stable isotope compositions and variability of lapse rate in the central Rocky Mountains: Controlling factors and implications for paleoelevation reconstruction. *Earth and Planetary Science Letters*, 496: 215–226.