

doi:10.3799/dqkx.2012.004

浙江天台中新统润楠属化石及其古环境指示

丁素婷^{1,2}, 孙柏年^{1,2*}, 吴靖宇^{1,2}, 李相传¹

1. 兰州大学西部环境教育重点实验室与资源环境学院,甘肃兰州 730000

2. 中国科学院南京地质古生物研究所现代古生物学与地层学国家重点实验室,江苏南京 210008

摘要: 对浙江天台中新统下南山组 6 块叶片压型化石——天台润楠 *Machilus tiantaiensis* Ding S. T. et Sun B. N. sp. nov., 并对其叶结构和表皮构造特征进行了详细的研究。其主要特征为: 叶椭圆形, 全缘, 顶端渐尖, 基部楔形, 侧脉羽状; 表皮细胞垂周壁浅波状, 单细胞毛基多集中于脉络区; 气孔下生式, 气孔器短平列型, 副卫细胞 1~2 个。通过与现生植物进行对比分析, 发现当前标本的叶结构和表皮构造特征与樟科润楠属 (*Machilus*) 十分一致。利用 PAST (palaeontological statistics) 软件对我国润楠属 68 种植物叶片的形态特征进行聚类分析, 结果表明当前化石与 *M. pingii* Cheng ex Yang 最为接近; 角质层分析也表明二者的表皮构造最为相似。利用化石与其现存最近亲缘种 *M. pingii* 的气孔比率, 恢复了天台晚中新世的古大气 CO₂ 体积分数为 407.9×10^{-6} 。此外, 依据现生润楠属主要分布于亚洲东南部和南部的热带、亚热带地区, 推断天台地区中新世的古气候较为温暖湿润。

关键词: 润楠属; 角质层; 聚类分析; 植物化石; 古环境; 中新世; 环境变化。

中图分类号: Q914

文章编号: 1000-2383(2012)01-0035-12

收稿日期: 2011-07-26

***Machilus* Fossil from Miocene in Tiantai, Zhejiang Province, China, and Its Paleoenvironmental Implications**

DING Su-ting^{1,2}, SUN Bai-nian^{1,2*}, WU Jing-yu^{1,2}, LI Xiang-chuan¹

1. Key Laboratory of Western China's Environmental Systems of Ministry of Education, College of Earth and Environmental Science, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

2. State Key Laboratory of Paleobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Paleontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China

Abstract: Six fossil leaves with fine venation and well-preserved cuticles of *Machilus tiantaiensis* Ding S. T. et Sun B. N. sp. nov. (Lauraceae) were discovered from the Late Miocene Xiananshan Formation of Tiantai County, eastern Zhejiang Province, China. The fossils were characterized by elliptic shape with entire margin, acuminate apex, cuneate base and pinnate venation; the anticlinal walls of epidermal cells are undulated, the unicellular trichome bases are mostly found on the veins; leaves hyposomatic, stomata paracytic with two embedded guard cells and one or two subsidiary cells. The leaf cuticular and architectural features of these fossil leaves suggest the affinity within the genus *Machilus*. The quantitative traits of leaf morphology were studied here, and a free data analysis package (palaeontological statistics) is utilized for cluster analysis. The leaf morphologic and cuticular features show that the fossil is similar to the modern leaves of *M. pingii* mostly. The paleoatmospheric CO₂ concentration is estimated through the stomatal ratio between the fossil species and the extant *M. pingii* Cheng ex Yang (nearest living relative of the fossil species), and the result shows that the level of atmospheric CO₂ in the Late Miocene of Tiantai is about 407.9×10^{-6} . The modern trees of *Machilus* are distributed in tropical and subtropical regions of South and Southeast Asia, which indicates that the Miocene climate of eastern China was warm and humid.

Key words: *Machilus*; cuticle; cluster analysis; plant fossils; paleoenvironment; Miocene; climate change.

基金项目:国家重点基础研究发展计划“973”项目(No. 2012CB822000);国家自然科学基金(No. 41172022);高等学校博士学科点专项科研基金(No. 20100211110019);现代古生物学与地层学国家重点实验室基金(中国科学院南京地质古生物研究所)(No. 103108);“中央高校基本科研业务费专项资金”自由探索项目(No. lzujbky-2009-132)。

作者简介:丁素婷(1981—),女,博士后,研究方向为古植物学与环境变化. E-mail: dingst@lzu.edu.cn

* 通讯作者:孙柏年, E-mail: bnsun@lzu.edu.cn

润楠属(*Machilus* Nees)是樟科(Lauraceae)植物中种类较多、分布较广的属之一,大部分种类是热带及亚热带森林的表征种(Carpenter et al., 2007; Hu et al., 2007; 林夏珍, 2007a, 2007b). 该属约 100 余种, 分布于亚洲东南部和南部的热带、亚热带地区, 其中以中国西南部和印度为主要产地(李树刚, 1982; 林夏珍, 2007b), 我国润楠属植物约有 68 种, 集中分布在长江以南各省区(李树刚, 1982).

角质层特征已被成功地应用于现代樟科类群的鉴定和地区樟科植物种类的识别(Hill, 1986; Christophe et al., 1996; Christophe and Rowett, 1996). 近年来, 我国学者对现代润楠属植物的角质层做了较为系统的研究(庄雪影等, 2002; 林夏珍, 2007b). 角质层特征作为鉴定植物化石的重要证据, 已经得到广大古植物学者的重视, 如 Dilcher (1974)、Kerp (1990)、Upchurch (1995)、McElwain and Chaloner (1996)、Kürschner et al. (1996, 1997)、Kürschner (1997) 和 Barclay et al. (2007) 都对此进行了研究. 角质层已被广泛应用于化石樟科植物的分类(Bandulska, 1926; Hill, 1986; 刘裕生, 1990; Carpenter et al., 2007; Hu et al., 2007; Li et al., 2009). 但关于润楠属化石的记录较少且研究程度较低, 仅吴靖宇等(2008)对云南上新世 2 种润楠属植物化石的叶表皮进行了详细的研究.

1 地理及地质概况

浙江省位于我国东南沿海、长江三角洲南翼. 境内山脉河流纵横交错, 丘陵起伏, 平原分散, 气候复杂, 土壤多样, 造就了多种生态环境; 该区地质构造复杂, 地层发育齐全, 尤其是新生代地层中保存有大量精美的植物压型化石(Li, 1984). 当前化石标本采自于浙江省天台县县城以东约 20 km 处, 地理坐标为 29°09'N, 121°14'E(图 1), 海拔 274 m.

从地层划分来看, 当前化石层位属嵊县群中新统下南山组, Li(1984)将下南山组大致分为 3 个岩性段: 下段为玄武岩, 厚度约 103.1 m, 中间夹 20 m 杏仁状构造玄武岩; 中段为湖相沉积物, 含有耐火粘土层、硅藻土夹层及煤线, 厚度约 8 m; 上段为大于 35 m 的玄武岩. 当前化石产于下南山组中段的硅藻土层中, ^{40}Ar - ^{39}Ar 法测得天台地区下伏玄武岩年龄为 10.5 ± 0.5 Ma(Ho et al., 2003), 刘若新等(1992)利用 K-Ar 法测得新昌与天台县交界处的上覆玄武岩年龄为 6.5~6.8 Ma, 因此本文化石产出

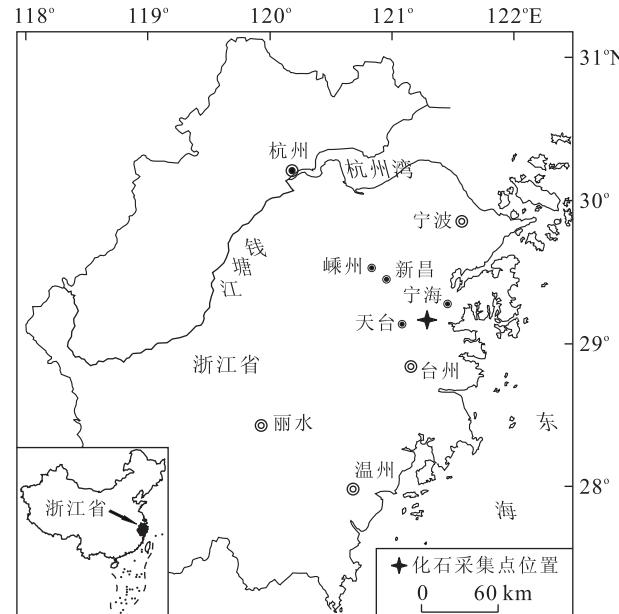


图 1 化石采集点地理位置

Fig. 1 Locality of *Machilus* fossils in Zhejiang Province, China

层位的地质时代应为中新世晚期.

2 材料与方法

化石材料于 2006 年 9 月采自浙江天台中新统下南山组, 角质层对比分析的现生植物标本 *M. pingii* Cheng ex Yang 于 2008 年 9 月采自四川成都, *M. yunnanensis* Lec. 于 2006 年 10 月采自云南昆明.

2.1 实验处理

用解剖针将化石角质层碎片从岩石上剥下, 在蒸馏水中充分浸润后, 分别置入 10% HCl 溶液和 50% HF 溶液中浸泡 48 h, 洗净后置入 30% HNO₃ 溶液中浸泡 8~10 h, 待颜色变为棕红色或浅黄色时洗涤至中性, 用 5% NH₄OH 溶液处理 10 min 左右, 在体视显微镜下分离出上、下表皮.

将现生叶片用蒸馏水清洗干净后, 放到冰醋酸和 H₂O₂ 的 1:1 溶液中, 在 60 °C 下水浴 9~10 h, 待叶片变为白色时, 表皮与叶肉细胞发生分离, 取出样品洗涤至中性后, 在立体显微镜下分离上、下表皮.

将处理好的化石和现生植物角质层样品分为 2 部分, 一部分在番红试剂中染色约 2 min, 洗净后用甘油胶和加拿大树胶制片、封片, 在 Leica DM4000B 多功能高级生物显微镜下观察、测量、照相; 另一部

分样品用 15%、30%、50%、75%、85%、95%、100% 梯度酒精溶液依次脱水,然后在扫描电子显微镜 (JEOL JSM-5600LV) 下观察、测量、拍照。

2.2 聚类分析方法

本文聚类分析的主要目的是从多样品中找出与化石相似性最高的种类。分析使用 PAST 软件 (palaeontological statistics, ver. 1.88) (Hammer *et al.*, 2009)。将需要分析的性状特征数据输入 PAST 软件,系统自动使用数据矩阵对各个数据进行标准化,之后可选择不同的聚类方法输出相关性树状图。该软件的原理是将相关性最高的种类连结成一个小群落,再将相关性次高的样品依次连接,最后得到以树状图表示的植物种类组合。树状图将样品区分成几个大的群落,每一大群落中的各个样品相关性较高,而与其他大群落内的样品相关性较低。

现生植物叶片性状根据中国数字植物标本馆 (<http://www.cvh.org.cn/>) 的标本信息,每种植物从 5~10 份标本中随机选取 50 个植物叶片进行测量,数据参照《中国植物志,第 31 卷》(李树刚,1982) 及《浙江植物志,第 2 卷》(丁陈森,1992)。共选定 8 项性状特征,其编码见表 1;本文采用 Gower 法进行聚类分析。

2.3 气孔参数统计方法

气孔参数(stomatal parameter)包括气孔密度 (stomatal density, SD) 和气孔指数 (stomatal index, SI)。气孔密度(SD)是指单位面积内气孔的数目,本文以每平方毫米面积内的气孔个数表示。气孔指数(SI, %)是指单位面积内气孔数目占气孔和表皮细胞总数的比例,用百分比表示,其计算公式如下 (Salisbury, 1927):

$$SI = [SD / (SD + ED)] \times 100,$$

其中,SI(%)指气孔指数,SD 指气孔密度,ED 指细胞密度。

2.4 气孔比率法与古大气 CO₂ 浓度重建

气孔比率(stomatal ratio, SR)是指利用化石植物的现存最近亲缘种(nearest living relative, NLR) 或现存最近对应种(nearest living equivalent, NLE) 与化石种的气孔指数的比率,气孔比率法是反映大气 CO₂ 浓度的一种半定量方法 (Salisbury, 1927)。按照 McElwain(1998) 的方法计算如下:

$$SR = SI_{\text{现生}} / SI_{\text{化石}},$$

其中,SR 指气孔比率,SI(%)指气孔指数。

$$R_{CO_2} = 1 \times SR,$$

其中,R_{CO₂}指地质时期大气 CO₂ 浓度与现代大气 CO₂

表 1 分类性状及编码

Table 1 Taxonomic characters and codes

序号	分类性状及编码
1	叶片长度(cm)
2	叶片宽度(cm)
3	叶片长/叶片宽
4	叶基形状:楔形(0);宽楔形或圆形(1);钝(2);下延或急短尖(3)
5	叶顶:渐尖(0);尾状渐尖(1);短尖(2);钝或圆(3)
6	叶片质地:坚纸质(0);薄革质(1);革质(2);厚革质(3)
7	叶侧脉数(对):<7(0);7~9(1);9~12(2);>12(3)
8	侧脉与中脉的夹角:<30°(0);30°~45°(1);45°~60°(2);>60°(3)

浓度的比值。

古 CO₂ 体积分数 = R_{CO₂} × 现生标本采集当年的大气 CO₂ 体积分数。

2.5 标本描述术语

叶结构描述参照《Manual of Leaf Architecture》(LAWG, 1999) 和孙启高等(1997), 角质层描述参照 Dilcher(1974) 和 Wilkinson(1979)。

3 系统描述

樟科 Lauraceae Berry

润楠属 *Machilus* Nees

天台润楠 *Machilus tiantaiense* Ding S. T. et Sun B. N. sp. nov.

正模:LUP147(图 2a, 2j, 3b, 4a, 4b, 4e)

副模:JH14276(图 2b); JH14271(图 2c); JH14282(图 2d, 4c); JH14643(A, B)(图 2e, 2f, 3a); JH14585(图 2g, 2i, 3c)

地层与时代:下南山组,晚中新世

地点:浙江省天台县(图 1)

保存地:兰州大学古生物学研究所标本室

词源:种名来源于化石发现地,浙江天台县

鉴别特征:叶椭圆形,全缘,基部楔形,顶端渐尖,长 4.1~6.5 cm,宽 2.0~2.8 cm;羽状脉序,中脉粗壮、微弯曲,侧脉羽状,7~9 对,与中脉夹角 30°~45°,呈弧形弯曲向上;细脉呈网状。表皮细胞形状不规则,垂周壁呈波状,具单细胞毛基,集中分布于脉络区;气孔下生式,气孔器星状分布,短平列型,由 1 对保卫细胞和 1 个或 1 对副卫细胞组成,副卫细胞位于保卫细胞的一侧或两侧,大小相等或不等。

化石特征描述:叶椭圆形或卵状椭圆形,全缘,基部楔形,顶端渐尖,长 4.1~6.5 cm,宽 2.0~2.8 cm,

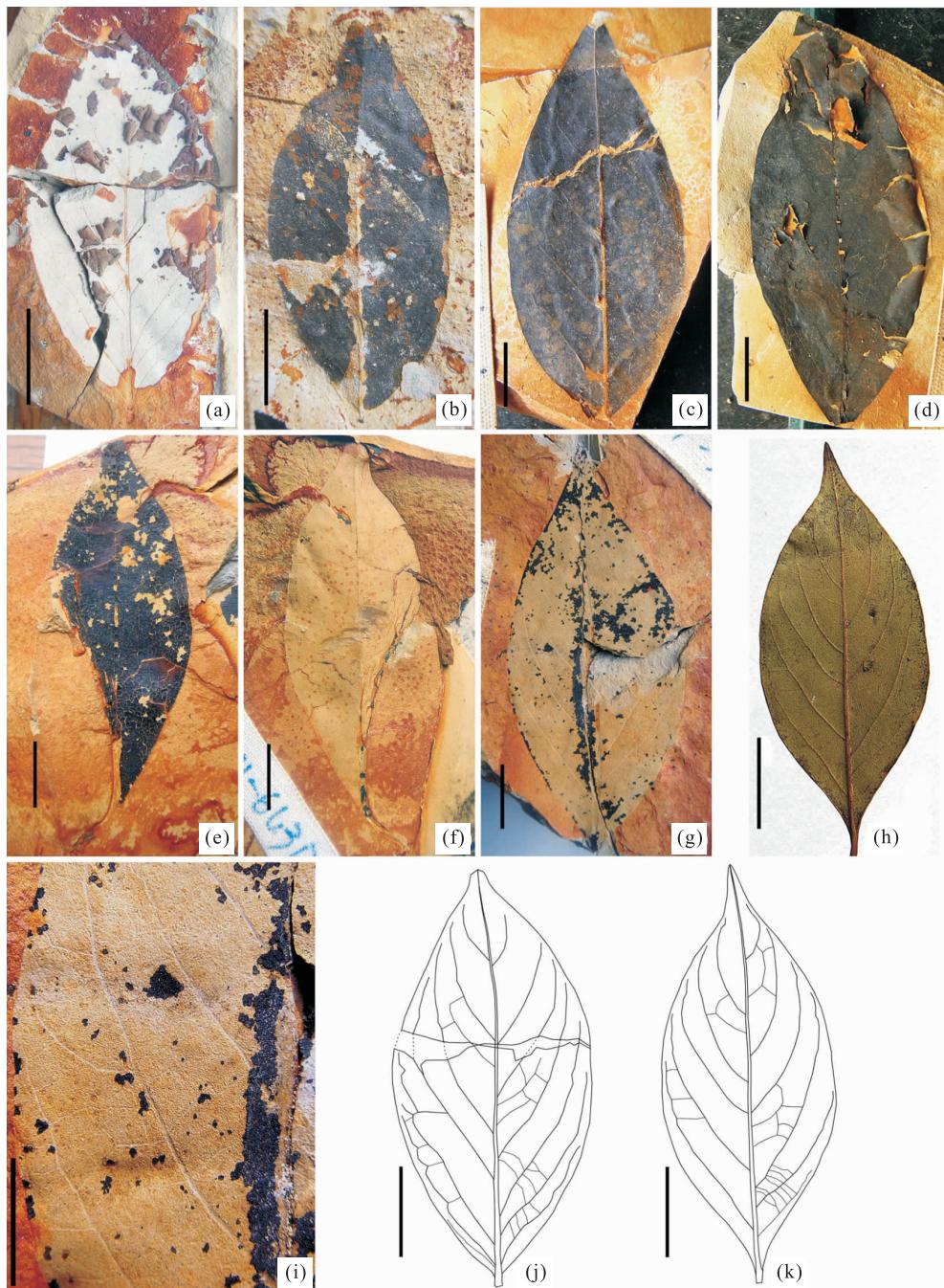


图 2 *Machilus tiantaiensis* 和 *M. pingii* 的叶结构特征

Fig. 2 Leaf architectures of *Machilus tiantaiensis* and *M. pingii*

a~g. *M. tiantaiensis* 手标本; a. 标本号: JH14147; b. 标本号: JH14276; c. 标本号: JH14271; d. 标本号: JH14282; e. 标本号: JH14643A; f. 标本号: JH14643B; g. 标本号: JH14585; h. *M. pingii*; 标本号: LUP080918; i. *M. tiantaiensis*, 示脉络结构, 标本号: JH14585; j. 化石叶片素描图, 标本号: JH14147; k. 现生叶片素描图, 标本号: LUP080918。a~h, j, k 的标尺 = 1.0 cm; i 的标尺 = 0.5 cm

叶柄长约 9.0 mm, 宽约 1.0 mm(图 2a~2g); 中脉粗壮, 在上面稍凹, 下面明显突起; 侧脉羽状, 每边 7~9 条, 与中脉夹角 30°~45°(50°), 呈弓形弯曲向上, 侧脉间有不规则的横行脉, 细脉结成网状(图 2i, 2j)。

上表皮无气孔器(图 3a), 脉间细胞形状不规则, 长 13.8~33.2 μm, 宽 8.9~18.4 μm, 垂周壁波

状弯曲; 脉络细胞多为不规则长方形、梭形, 细胞大小差异较大, 垂周壁波状。下表皮具气孔器(图 3b, 3c, 4a~4c), 脉间细胞不规则形, 长 17.7~34.1 μm, 宽 10.7~14.5 μm, 垂周壁波状弯曲, 脉络细胞狭长条状(图 4a~4c); 气孔器星状分布, 长 18~22 μm, 宽 17~21 μm, 短平列型, 由 1 对保卫细

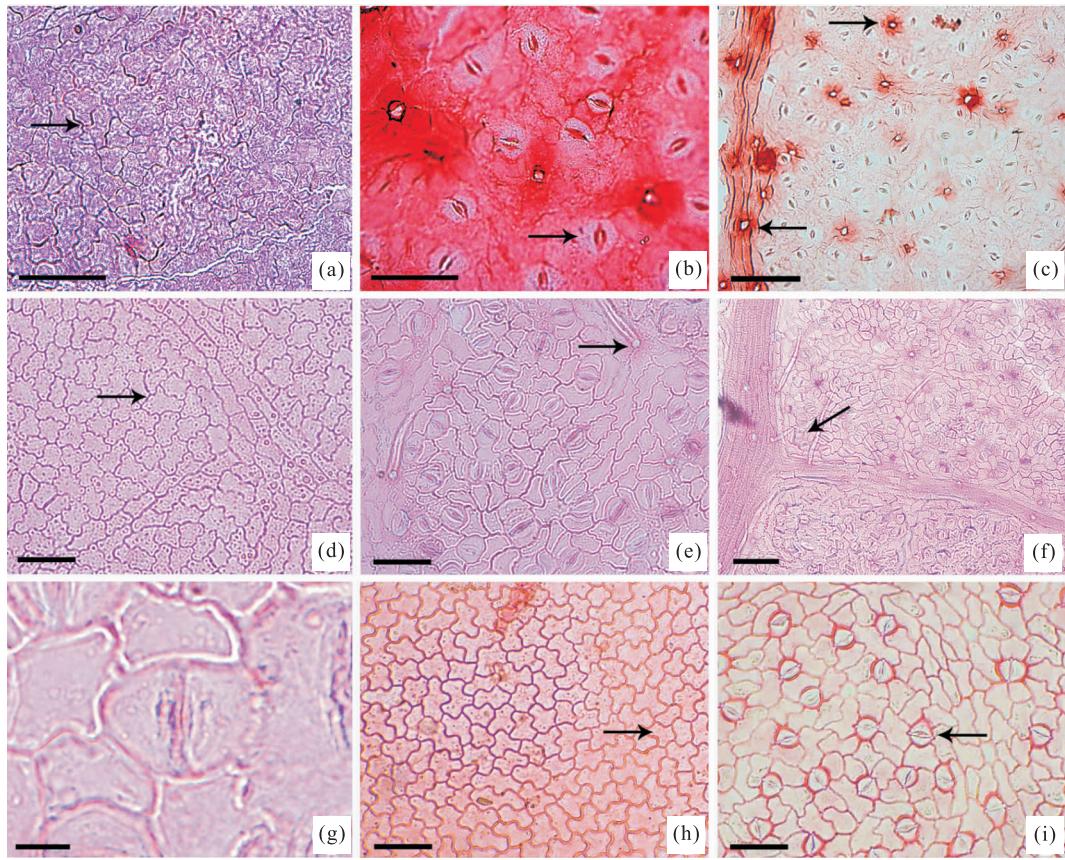


图3 在光学显微镜(LM)下 *M. tiantaiensis*、*M. pingii* 和 *M. yunnanensis* 角质层特征

Fig. 3 Cuticular characteristics of *Machilus tiantaiensis*, *M. pingii* and *M. yunnanensis* under the light microscopy
 a. *M. tiantaiensis* 上表皮,箭头示垂周壁,标本号:JH14643;b. *M. tiantaiensis* 下表皮,箭头示气孔器,标本号:JH14147;c. *M. tiantaiensis* 下表皮,箭头分别示脉络和毛状体,标本号:JH14585;d. *M. pingii* 上表皮,箭头示垂周壁,标本号:LUP080918;e. *M. pingii* 下表皮,箭头分别示气孔器和毛状体,标本号:LUP080918;f. *M. pingii* 下表皮,箭头示脉络,标本号:LUP080918;g. *M. pingii* 下表皮,箭头示气孔器,标本号:LUP080918;h. *M. yunnanensis* 上表皮,箭头示垂周壁,标本号:LUP061012;i. *M. yunnanensis* 下表皮,箭头示气孔器,标本号:LUP061012.a,b,d,e,h,i的标尺=50 μm;c,f的标尺=100 μm;g的标尺=10 μm

胞和1个或1对副卫细胞组成,副卫细胞位于保卫细胞的两侧,翅状延长,大小相等或不等(图3b,4b,4e);下表皮具单细胞毛基,多分布于脉络区(图3c,4a,4b)。

4 讨论

Christophel et al. (1996)最早开展了樟科植物叶角质层研究,他们通过11个属70余种植物的叶角质层特征观察,认为普通细胞的细胞壁性状、气孔器的形态以及特殊细胞(如毛状体)的特征等对樟科植物类群划分具有重要帮助。Li and Christophel (2000)对全球范围的木姜子属群10个属300多个种做了系统的研究,认为叶的角质层特征对属群种类的鉴定具有重要作用。

庄雪影等(2002)对香港地区的润楠属植物角质

层进行研究后认为,大多数润楠属植物具有单细胞表皮毛,表皮细胞呈多边形或不规则状,气孔器为短平列型,由1对保卫细胞和1个或1对副卫细胞组成,副卫细胞位于保卫细胞的一侧或两侧,大小相等或不等。林夏珍(2007b)对分布在浙江省的润楠属植物进行了系统分类研究,并指出对于叶形近似的润楠属植物,在花和果实较难得到的情况下,可以运用叶表皮特征进行鉴定。

当前化石叶全缘,椭圆形或卵状椭圆形,侧脉羽状且弓形弯曲向上,细脉呈网状(图2a~2g,2i,2j),与现生樟科植物叶片所具有的形态特征十分相似;从表皮微细构造特征上看,当前标本具有单细胞毛基,表皮细胞呈不规则状,气孔器为短平列型,由1对保卫细胞和1个或1对副卫细胞组成,副卫细胞位于保卫细胞的一侧或两侧,翅状延长,大小相等或不等(图3a~3c,4a~4c,4e),这些均为樟科润楠属

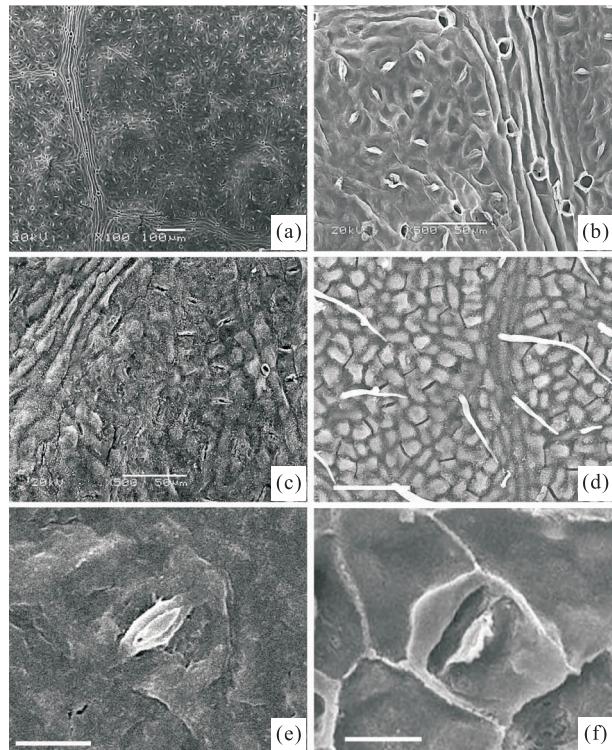


图 4 在扫描电镜(SEM)下 *M. tiantaiensis* 和 *M. pingii* 角质层特征

Fig. 4 Cuticular characteristics of *M. tiantaiensis* and *M. pingii* under the scanning electron microscope

a. *M. tiantaiensis* 下表皮内面观, 标本号: JH14147; b. *M. tiantaiensis* 下表皮内面观, 标本号: JH14147; c. *M. tiantaiensis* 下表皮外面观, 标本号: JH14282; d. *M. pingii* 下表皮外面观, 标本号: LUP080918; e. *M. tiantaiensis* 下表皮, 示气孔器, 标本号: JH14147; f. *M. pingii* 下表皮, 示气孔器, 标本号: LUP080918. a 的标尺 = 100 μm; b~d 的标尺 = 50 μm; e, f 的标尺 = 10 μm

植物叶表皮的典型特征(Bandulska, 1926; Wolfe, 1977; 李树刚, 1982; Hill, 1986; Faggetter, 1987; Edwards, 1990; Christophel *et al.*, 1996; Li and Christophel, 2000; 李捷和李锡文, 2004; Carpenter *et al.*, 2007; Pole, 2007). 综合上述叶结构和角质层构造的分析, 笔者将当前化石叶片归属于樟科润楠属是恰当的.

4.1 与润楠属植物化石对比

尽管樟科植物具有广泛地史分布(Hill, 1986; Drinnan *et al.*, 1990; Upchurch and Dilcher, 1990; Eklund and Kvacek, 1998; Frumin *et al.*, 2004; 李捷和李锡文, 2004; Little *et al.*, 2009), 但润楠属植物的化石记录相对较少. 该属化石曾报道于美国俄勒冈州渐新世地层(Lakhanpal *et al.*, 1958), 日本山口市的始新世地层(Huzioka and Takahashi, 1970), 以及日本中部地区的本州、兵库县和

岐阜县中新世地层(Ina, 2004; Uemura, 2005; Yabe, 2008). 我国润楠属化石最早见于云南景谷渐新世地层(中国新生代植物编写组, 1978), 此后在云南开远中新世地层(周浙昆, 2000)、腾冲上新世地层(吴靖宇等, 2008), 以及广西百色盆地早更新世地层(刘裕生, 1993)被陆续发现.

我国景谷渐新世(中国新生代植物编写组, 1978)、开远小龙潭晚中新世(周浙昆, 2000)以及日本本州(Yabe, 2008)、兵库(Ina, 2004)和岐阜(Uemura, 2005)中新世的 *M. ugoana* 叶形一般以披针形明显区别于当前标本; 日本岐阜(Uemura, 2005)中新世的 *M. nathersti* 叶形、大小与当前标本比较接近, 但仅具 6 条侧脉; 小龙潭(周浙昆, 2000)晚中新世的 *M. americana*, 其叶形为椭圆状披针形, 侧脉不明显; 腾冲上新世地层(吴靖宇等, 2008)发现的 2 种润楠属植物化石 *M. leplophylla* 和 *M. cf. longipedicellata* 叶片明显比本文叶片化石大, 且侧脉较多, 与当前标本有显著不同; 广西百色盆地早更新世地层长岭组(刘裕生, 1993)的 *M. thunbergii* 和 *M. oreophila* 叶片明显较当前化石大, 侧脉较当前化石多, 且叶形为披针形可区别于当前化石; 上述报道的润楠属化石(表 2)除腾冲上新世标本外, 均缺少角质层的描述, 因此无法进行深入对比. 与吴靖宇等(2008)报道的腾冲标本的角质层特征相比较, 当前标本具有的短平列型气孔器、副卫细胞通常具有的翅状延长形态以及单细胞毛基等均与腾冲标本相一致.

4.2 与现生润楠属植物叶片对比

依据叶片大小、叶片形状、叶脉结构等 8 个特征性状(表 1), 使用 PAST 软件对我国润楠属 68 种植物与当前化石叶片进行了聚类分析, 采用 Gower 法聚类得到各种叶片之间的相关分析图(图 5). 为了验证 Gower 法的可靠性, 笔者随机采用 Euclidean 法和 Bray-curtis 法进行了对比分析, 结果表明各种方法得到聚类特征虽然存在一定的差异, 但处于化石两侧的种类变化不大, 因此本文仅详细介绍 Gower 法的聚类结果.

为了准确判断润楠属各种植物与化石 *M. tiantaiensis* 的相似性, 笔者详细考察了处于化石两侧附近的各种植物(图 5 中黑色竖线标示)叶片的叶结构特征. 化石 *M. tiantaiensis* 叶片与 *M. pingii* 处在同一分支的最末端, 其相似性系数最高, 而二者叶片特征也几乎一致(图 2i, 2k), 上侧相邻分支的 *M. thunbergii* 和下侧相邻分支的 *M. yun-*

表2 润楠属叶化石记录
Table 2 Leaf fossil records of genus *Machilus*

种名	叶形	大小(cm)	叶顶	叶基	叶缘	侧脉(对)	时代	地点	参考文献
<i>M. thunbergii</i>	披针形、椭圆形	(10.3~11.5)×(1.9~5.0)	短尖	楔形	全缘	9~10	早更新世	广西百色	刘裕生,1993
<i>M. oreophila</i>	披针形	15.2×3.8	短尖	楔形	全缘	15	早更新世	广西百色	刘裕生,1993
<i>M. lepophylla</i>	倒卵状长圆形	15.0×5.0	—	楔形	全缘	>10	上新世	云南腾冲	吴靖宇等,2008
<i>M. cf. longipedicellata</i>	长椭圆形	18.0×5.0	渐尖	楔形	全缘	10	上新世	云南腾冲	吴靖宇等,2008
<i>M. americana</i>	椭圆状披针形	4.7×1.9	—	楔形	全缘	—	晚中新世	云南开远	周浙昆,2000
<i>M. ugoana</i>	椭圆状倒披针形	5.9×1.8	—	楔形	全缘	>8	晚中新世	云南开远	周浙昆,2000
<i>M. ugoana</i>	—	8.0×2.5	—	楔形	全缘	—	中中新世	日本岐阜	Ina, 2004
<i>M. nathersti</i>	卵圆形	8.0×3.0	渐尖	狭楔	全缘	6	中中新世	日本岐阜	Ina, 2004
<i>M. ugoana</i>	椭圆形,长椭圆形, 椭圆状披针形	(4.8~11.2)×(1.7~4.0)	渐尖	楔形	全缘	10~12	中新世	日本兵库	Uemura, 2005
<i>M. ugoana</i>	披针形	9.7×2.3	短尖	狭楔	全缘	9	早中新世	日本本州	Yabe, 2008
<i>M. nathersti</i>	—	—	渐尖	全缘	—	—	早中新世	日本本州	Yabe, 2008
<i>M. ugoana</i>	椭圆状披针形	7.0×1.7	—	—	全缘	7	渐新世	云南景谷	中国新生代植物 编写组,1978
<i>M. tiantaiensis</i>	椭圆形,卵状椭圆形	(4.1~6.5)×(2.0~2.8)	渐尖	楔形	全缘	7~9	晚中新世	浙江天台	本文

nanensis 虽然和化石叶片存在微小差异,但很难简单依据叶结构特征将其区分开来。与聚类图上更远位置的种类相比较,上侧的 *M. bombycina* 长宽比(4.8)明显大于化石 *M. tiantaiensis*(长宽比2.0),而 *M. melanophylla* 的叶片一般长8~13 cm,比其化石(4.1~6.5 cm)大;下侧的 *M. nanchuanensis* 的侧脉较少(不超过7条),*M. lichuanensis* 的叶片较大(7.5~15.0 cm),且长宽比也较大(3.1)。

从上述叶结构特征的聚类分析不难看出, *M. tiantaiensis* 与 *M. bombycina*、*M. melanophylla*、*M. nanchuanensis* 以及 *M. lichuanensis* 4种在叶片大小上相似性较差,易于区别;而与 *M. pingii*、*M. thunbergii*、*M. yunnanensis* 的相似性大,仅利用叶片形态特征进行对比是较难区分的。因此,笔者分析了与化石叶结构特征最为接近且较难区分的3种植物(*M. pingii*, *M. thunbergii*, *M. yunnanensis*)的角质层特征(表3),结果显示 *M. tiantaiensis* 与 *M. pingii*(图3d~3g, 4d, 4f)的细胞形状、气孔器星状分布以及下表皮具密集的单细胞毛(基)等角质层微细构造特征方面都最为相似;而 *M. thunbergii*(林夏珍, 2007b)和 *M. yunnanensis*(图3h, 3i)的上、下表皮均无毛状体,其中 *M. thunbergii* 的细胞垂周壁平直,气孔器群状分布(林夏珍, 2007b),*M. yunnanensis* 具表皮细胞垂周壁波状弯曲较深等特征以区别于当前化石。基于对叶结构宏观特征的聚类分析和表皮微细构造的详细对比,表明 *M. tiantaiensis* 与现生 *M. pingii* 最为接近。

需要指出的是,本文聚类分析的目的主要是寻找与当前化石叶片最具相似性的种类,所选取的8个性状主要是依据化石叶片所保存并且能够观察到的性状为标准。因此,本文聚类分析结果仅代表润楠属植物的叶片相似性状况,并不表示其自然亲缘关系。

5 古环境指示

5.1 古大气CO₂浓度

利用植物化石与其现存最近亲缘种(nearest living relative, NLR)的气孔比率(Stomatal ratio, SR)重建地史时期的大气CO₂浓度,已成为当前国际学术界的研究热点之一,如 Woodward(1987)、Van der Burgh *et al.* (1993)、Kürschner *et al.* (1996, 2008)、Royer *et al.* (2001)、Beerling *et al.* (2002)、Kerp(2002)、Hetherington and Woodward (2003)、Osborne *et al.* (2004)和 Beerling and Berner(2005)。吴靖宇等(2008)利用润楠属2种植物化石与其最近亲缘种的气孔比率,重建了滇西地区上新世的古大气CO₂浓度,并指出润楠属植物是大气CO₂浓度的良好指示器。

本文化石 *M. tiantaiensis* 的气孔指数SI=12.4(±0.4),其现存最近亲缘种 *M. pingii* 的气孔指数SI=13.1(±0.4)(表4),气孔比率SR=13.1/12.4=1.06,转化为 $R_{CO_2}=1 \times SR = 1.06$ (McElwain, 1998);依据 *M. pingii* 叶片采集年份的大气CO₂浓度(2008年大气CO₂体积分数为

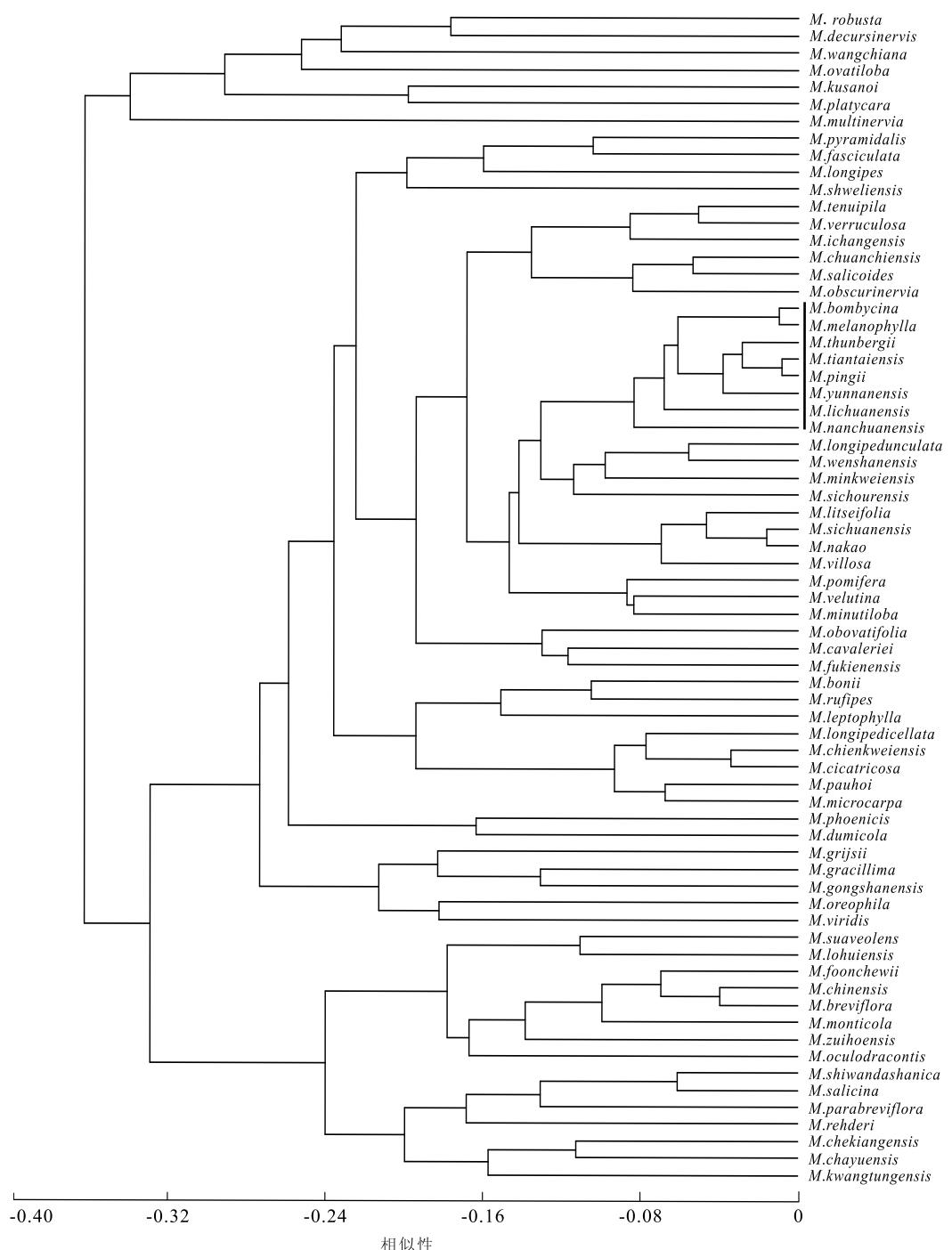


图 5 润楠属植物叶片形态特征数量分析聚类

Fig. 5 Cluster analysis dendrogram by PAST showing the relationship of the species of the genus *Machilus* and *M. tiantaiensis* (Distance measure-Gower; Linkage algorithm-Paired group)

384.8×10^{-6} , 夏威夷莫纳罗亚山观测站: <http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/>), 求得天台中新世大气 CO_2 体积分数为 407.9×10^{-6} , 这一结果与贾慧等(2009)利用壳斗科栎属植物化石黄毛青冈(亲缘种)计算出的同时期该地点古大气 CO_2 浓度(395.2×10^{-6})较为接近, 但植物化石反映当时

的古大气 CO_2 浓度明显较工业革命前的水平(大约 300.0×10^{-6})高出很多.

5.2 古气候特征

樟科植物是热带及亚热带森林的表征种, 常作为古环境指示器(Li and Christophel, 2000; Carpenter et al., 2007; Hu et al., 2007; 林夏珍, 2007b). 润

表3 植物化石 *M. tiantaiensis* 与3种叶结构关系较近的现生润楠属植物叶片角质层特征Table 3 Characteristics and correlations of the cuticle from *M. tiantaiensis* and extant three species of *Machilus*

种类	上表皮				下表皮				参考文献	
	细胞形状	垂周壁	细胞形状	垂周壁	气孔密度 (个/mm ²)	气孔器长 (μm)	气孔器宽 (μm)	气孔器 长宽比		
<i>M. pingii</i>	不规则	浅波状	不规则	弧形或浅波状	430	22.5	20.6	1.09	星状	有
<i>M. yunnanensis</i>	不规则	深波状	不规则	浅波状	420	17.4	16.2	1.07	星状	无
<i>M. thunbergii</i>	4~5 边形	平直	不规则	平直	248	15.5	15.5	1.00	群状	无
<i>M. tiantaiensis</i>	不规则	浅波状	不规则	浅波状	488	21.7	20.5	1.06	星状	有

注:星号表示据林夏珍,2007b;气孔密度、气孔器长和气孔器宽均指平均值。

表4 *M. tiantaiensis* 和 *M. pingii* 下表皮气孔参数Table 4 Stomatal parameters of the lower surface of *M. tiantaiensis* and *M. pingii*

种类	数据组序号	气孔密度(SD,个/mm ²)	表皮细胞密度(ED,个/mm ²)	气孔指数(SI,%)
<i>M. tiantaiensis</i>	1	436	2 956.0	12.9
	2	496	3 527.0	12.3
	3	452	3 115.0	12.7
	4	512	3 484.0	12.8
	5	507	3 646.5	12.2
	6	487	3 643.5	11.8
	7	529	3 811.5	12.2
	平均值	488(±31)		12.4(±0.4)
<i>M. pingii</i>	1	420	2 830.0	12.9
	2	439	2 864.5	13.3
	3	435	2 844.5	13.3
	4	396	2 675.0	12.9
	5	439	2 767.5	13.7
	6	528	3 722.0	12.4
	7	493	3 280.5	13.1
	平均值	450(±42)		13.1(±0.4)

楠属植物主要分布于亚洲东南部和南部的热带、亚热带地区(李树刚,1982;林夏珍,2007a, 2007b),其适宜生活的气候条件是年平均气温(MAT)为11.5~23.9℃,年平均降水量(MAP)为950~1 917 mm(Xia et al., 2009)。根据前人报道(地质矿产部南京地质矿产研究所,1982; Li, 1984),下南山组大部分化石属种(如 *Cinnamomum*、*Lindera*、*Sasa*、*Indocalamus*、*Ficus*、*Keteleeria*、*Cunninghamia*、*Fokienia*等)的现代分布均处于热带或亚热带较为湿润的地区。化石生态组合的比较研究可以提供有意义的古气候信息(阴家润等,1996;徐亚东等,2007),根据天台中新世植物大化石组成,笔者推断浙江天台晚中新世时期为温暖湿润性气候,这一结论与 Liu et al.(2007, 2008)利用孢粉资料所反映该区同时代的气候特征相一致。

致谢:感谢肖良博士和惠冠军博士参与化石的采集工作。

References

- Bandulska, H., 1926. On the cuticles of some fossil and recent lauraceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 47: 383—425.
- Barclay, R., McElwain, J., Dilcher, D., et al., 2007. The cuticle database: developing an interactive tool for taxonomic and paleoenvironmental study of the fossil cuticle record. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 258:39—55.
- Beerling, D. J., Berner, R. A., 2005. Feedbacks and the coevolution of plants and atmospheric CO₂. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(5): 1302—1305. doi: 10.1073/pnas.0408724102
- Beerling, D. J., Lomax, B. H., Royer, D. L., et al., 2002. An atmospheric p_{CO₂} reconstruction across the Cretaceous-Tertiary boundary from leaf megafossils. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(12):7836—7840. doi: 10.1073/pnas.122573099
- Carpenter, R. J., Jordan, G. J., Hill, R. S., 2007. A toothed lauraceae leaf from the Early Eocene of Tasmania, Australia. *International Journal of Plant Sciences*, 168(8):

- 1191—1198.
- Christophel, D. C. , Kerrigan, R. , Rowett, A. I. , 1996. The use of cuticular features in the taxonomy of the lauraceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 83(3):419—432.
- Christophel, D. C. , Rowett, A. I. , 1996. Leaf and cuticle atlas of Australian leafy lauraceae. Australian Biological Resources Study, Flora of Australia supplementary series 6, Canberra.
- Dilcher, D. L. , 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *The Botanical Review*, 40(1):1—157. doi:10.1007/BF02860067
- Ding, C. S. , 1992. Lauraceae. In: Wang, J. X. , ed., Flora of Zhejiang, Vol. 2. Zhejiang Science and Technology Publishing House, Hangzhou, 355—361 (in Chinese).
- Drinnan, A. N. , Crane, P. R. , Friis, E. M. , et al. , 1990. Lauraceous flowers from the Potomac Group (Mid-Cretaceous) of eastern North America. *Botanical Gazette*, 151(3):370—384. doi:0006-8071/90/5103-0009
- Edwards, H. H. , 1990. The stomatal complex of *Persea borbonia*. *Canadian Journal of Botany*, 68(12):2543—2547. doi:10.1139/b90-320
- Eklund, H. , Kváček, J. , 1998. Lauraceous inflorescences and flowers from the Cenomanian of Bohemia (Czech Republic, central Europe). *International Journal of Plant Sciences*, 159(4):668—686. doi:1058-5893/98/5904-0016
- Faggetter, C. D. , 1987. Leaf cuticles (phytoglyphs) of selected Lauraceae. In: Metcalfe, C. R. , ed., Anatomy of the dicotyledons, 2nd ed. , Vol. III. Magnoliales, Illiciales, and Laurales. Clarendon Press, Oxford, 157—160.
- Frumin, S. , Eklund, H. , Friis, E. M. , 2004. *Mauldinia hirsuta* sp. nov., a new member of the extinct genus *Mauldinia* (Lauraceae) from the Late Cretaceous (Cenomanian-Turonian) of Kazakhstan. *International Journal of Plant Sciences*, 165(5):883—895. doi:1058-5893/2004/16505-0019
- Hammer, O. , Harper, D. A. T. , Ryan, P. D. , 2009. PAST-palaeontological statistics. Version 1.88, 1—89.
- Hetherington, A. M. , Woodward, F. I. , 2003. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 424:901—908. doi:10.1038/nature01843
- Hill, R. S. , 1986. Lauraceous leaves from the Eocene of Nerriga, New South Wales. *Alcheringa*, 10:327—351. doi:10.1080/03115518608619144
- Ho, K. S. , Chen, J. C. , Lo, C. H. , et al. , 2003. ^{40}Ar - ^{39}Ar dating and geochemical characteristics of Late Cenozoic basaltic rocks from the Zhejiang-Fujian region, SE China: eruption ages, magma evolution and petrogenesis. *Chemical Geology*, 197:287—318. doi:10.1016/S0009-2541(02)00399-6
- Hu, Y. Q. , Ferguson, D. K. , Li, C. S. , et al. , 2007. Alseodaphne (Lauraceae) from the Pliocene of China and its paleolimatic significance. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 146:277—285. doi:10.1016/j.revpalbo.2007.06.002
- Huzioka, K. , Takahasi, E. , 1970. The Eocene flora of the Ube coal-field, Southwest Honshu, Japan. *Journal of the Mining College, Akita University (Ser. A)*, 4:1—88.
- Ina, H. , 2004. Plants from the Middle Miocene Shukunohora sandstone facies of the Mizunami group, Mizunami city, Gifu prefecture, Central Japan. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum*, 31:73—76 (in Japanese with an English abstract).
- Jia, H. , Sun, B. N. , Li, X. C. , et al. , 2009. Microstructures of one species of *Quercus* from the Neogene in eastern Zhejiang and its palaeoenvironmental indication. *Earth Science Frontiers*, 16(5):79—90 (in Chinese with an English abstract).
- Kerp, H. , 1990. The study of fossil gymnosperms by means of cuticular analysis. *Palaios*, 5(6):548—569.
- Kerp, H. , 2002. Atmospheric CO₂ from fossil plant cuticles. *Nature*, 415:38.
- Kürschner, W. M. , Van der Burgh, J. , Visscher, H. , et al. , 1996. Oak leaves as biosensors of Late Neogene and Early Pleistocene paleoatmospheric CO₂ concentrations. *Marine Micropaleontology*, 27:299—312. doi:10.1016/0377-8398(95)00067-4
- 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. doi:10.1016/S0034-6667(96)00051-6
- Kürschner, W. M. , Kváček, Z. , Dilcher, D. L. , 2008. The impact of Miocene atmospheric carbon dioxide fluctuations on climate and the evolution of terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(2):449—453. doi:10.1073/pnas.0708588105
- Kürschner, W. M. , Wagner, F. , Visscher, E. H. , et al. , 1997. Predicting the response of leaf stomatal frequency to a future CO₂-enriched atmosphere: constraints from historical observations. *Geologische Rundschau*, 86(2):512—517. doi:10.1007/s005310050158
- Lakhanpal, R. N. , 1958. The Rujada Flora of West Central Oregon. *University of California Publications in Geological Sciences*, 35(1):1—66.
- LAWG (leaf architecture working group), 1999. Manual of

- leaf architecture; morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms. Smithsonian Institution, Washington D. C., 1—65.
- Li, S. G., 1982. *Machilus* Nees. In: Li, X. W., ed., *Flora reipublicae popularis sinicae*. Science Press, Beijing (in Chinese).
- Li, H. M., 1984. Neogene floras from eastern Zhejiang, China. In: Whyte, R. O., ed., *The evolution of the East Asian environment*, Vol. II. Palaeobotany, palaeozoology and palaeoanthropology, centre of Asian studies. University of Hong Kong, Hong Kong, 461—466.
- Li, J. Z., Qiu, J., Liao, W. B., et al., 2009. Eocene fossil Alseodaphne from Hainan Island of China and its paleoclimatic implications. *Science in China (Ser. D)*, 52(10): 1537—1542. doi:10.1007/s11430—009—0120—1
- Li, J., Christophe, D. C., 2000. Systematic relationships within the *Litsea* complex (lauraceae): a cladistic analysis based on morphological and leaf cuticle data. *Australian Systematic Botany*, 13:1—13. doi:10.1071/SB98015
- Li, J., Li, X. W., 2004. Advances in lauraceae systematic research on the world scale. *Acta Botanica Yunnanica*, 26(1):1—11 (in Chinese with an English abstract).
- Lin, X. Z., 2007a. Quantitative classification of plants of machilus in Zhejiang Province. *Scientia Silvae Sinicae*, 43(11):151—156 (in Chinese with an English abstract).
- Lin, X. Z., 2007b. The systematical studies on species from genus *Machilus* in Zhejiang Province. China Forestry Publishing House, Beijing (in Chinese).
- Little, S. A., Stockey, R. A., Penner, B., 2009. Anatomy and development of fruits of lauraceae from the Middle Eocene Princeton. *American Journal of Botany*, 96(3):637—651. doi:10.3732/ajb.0800318
- Liu, R. X., Chen, W. J., Sun, J. Z., et al., 1992. The K-Ar age and tectonic environment of Cenozoic rock in China. In: Liu, R. X., ed., *The age and geochemistry of Cenozoic volcanic rock in China*. Seismic Press, Beijing, 1—43 (in Chinese).
- Liu, Y. S., 1990. Cuticular studies on two Pleistocene species of lauraceae in Baise basin, Guangxi. *Acta Botanica Sinica*, 32(10):805—808 (in Chinese with an English abstract).
- Liu, Y. S., 1993. A palaeoclimatic analysis on Early Pleistocene flora of Changsheling Formation, Baise basin, Guangxi. *Acta Palaeontologica Sinica*, 32:151173 (in Chinese with an English abstract).
- Liu, Y. S., Zetter, R., Ferguson, D. K., et al., 2007. Discriminating fossil evergreen and deciduous *Quercus* pollen: a case study from the Miocene of eastern China. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 145: 289—303. doi:10.1016/j.revpalbo.2006.12.001
- Liu, Y. S., Zetter, R., Ferguson, D. K., et al., 2008. Lagerstroemia (lythraceae) pollen from the Miocene of eastern China. *Grana*, 47 (4): 262—271. doi:10.1080/00173130802457255
- McElwain, J. C., 1998. Do fossil plants signal palaeoatmospheric carbon dioxide concentration in the geological past? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London-series B*, 353(1365): 83—96. doi:10.1098/rstb.1998.0193
- McElwain, J. C., Chaloner, W. G., 1996. The fossil cuticle as a skeletal record of environmental change. *Palaios*, 11(4): 376—388.
- Nanjing Institute of Geology and Mineral Resources, 1982. Palaeontological Atlas of East China, Vol. 3., Mesozoic and Cenozoic. Geological Publishing House, Beijing (in Chinese).
- Osborne, C. P., Beerling, D. J., Lomax, B. H., et al., 2004. Biophysical constraints on the origin of leaves inferred from the fossil record. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(28): 10360—10362. doi:10.1073/pnas.0402787101
- Pole, M., 2007. Lauraceae macrofossil and dispersed cuticle from the Miocene of southern New Zealand. *Palaeontologia Electronica*, 10(1):1—10.
- Royer, D. L., Wing, S. L., Beerling, D. J., et al., 2001. Paleobotanical evidence for near present-day levels of atmospheric CO₂ during part of the Tertiary. *Science*, 292(5525):2310—2313. doi:10.1126/science.292.5525.2310
- Salisbury, E. J., 1927. On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with special reference to the Woodland flora. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London-series B*, 216:1—65.
- Sun, Q. G., Song, S. Y., Wang, Y. F., et al., 1997. Introduction to terminology of classification of dicotyledonous leaf architecture. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 35(3):275—288 (in Chinese with an English abstract).
- Uemura, K., 2005. IV. Fossil of Plant. In: Kasumi Education Committee, ed., *The investigation report of footprint fossils from Kasumi*. Kasumi, 67—77 (in Japanese).
- Upchurch, G. R., Dilcher, D. L., 1990. Cenomanian angiosperm leaf megafossils, Dakota Formation, Rose Creek locality, Jefferson County, southeastern Nebraska. *U. S. Geological Survey Bulletin*, 1915:1—55.
- Upchurch, G. R., 1995. Dispersed angiosperm cuticles: their history, preparation, and application to the rise of angio-

- sperms in Cretaceous and Paleocene coals, southern western interior of North America. *International journal of coal geology*, 28: 161—227. doi: 10.1016/0166-5162(95)00018-6.
- Van der Burgh, J. , Visscher, H. , Dilcher, D. L. , et al. , 1993. Paleotatmospheric signatures in Neogene fossil leaves. *Science*, 260(5115): 1788—1790. doi: 10.1126/science.260.5115.1788
- Wilkinson, H. P. , 1979. The plant surface (mainly leaf). In: Metcalf, C. R. , Chalk, L. , eds. , Anatomy of the dicotyledons. I. Clarendon Press, Oxford 2nd ed. , 97—165.
- Wolfe, J. A. , 1977. Paleogene floras from the Gulf of Alaska region. *Geological Survey Professional Paper*, 997: 1—108.
- Woodward, F. I. , 1987. Stomatal numbers are sensitive to increases in CO₂ from pre-industrial levels. *Nature*, 327: 617—618. doi: 10.1038/327617a0
- Writing Group of Cenozoic Plants of China, 1978. Fossil Plants of China, Vol. 3: Cenozoic plants from China. Science Press, Beijing, 24 (in Chinese).
- Wu, J. Y. , Sun, B. N. , Xie, S. P. , et al. , 2008. Two Neogene machilus (lauraceae) fossils leaves from Tengchong, Yunnan Province and its paleoenvironmental significance. *Geological Journal of China Universities*, 14(1): 90—98 (in Chinese with an English abstract).
- Xia, K. , Su, T. , Liu, Y. S. , et al. , 2009. Quantitative climate reconstructions of the Late Miocene Xiaolongtan mega-flora from Yunnan, Southwest China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 276: 80—86. doi: 10.1016/j.palaeo.2009.02.024
- Xu, Y. D. , Yu, J. X. , Luo, G. M. , et al. , 2007. Triassic palynological assemblage of the Gulangdi Formation in Tongren County, Qinghai Province, China. *Earth Science—Journal of China University of Geosciences*, 32(5): 638—650 (in Chinese with an English abstract).
- Yabe, A. , 2008. Early Miocene terrestrial climate inferred from plant megafossil assemblages of the Joban and Soma areas, Northeast Honshu, Japan. *Bulletin of the Geological Survey of Japan*, 59(7/8): 397—413.
- Yin, J. R. , Cui, Z. J. , Ge, D. K. , et al. , 1996. Paleoecological analysis of quaternary fossil assemblages from Kunlun pass area, and geological significance for Kunlun Mountains rising. *Earth Science—Journal of China University of Geosciences*, 21(3): 241—248 (in Chinese with an English abstract).
- Zhou, Z. K. , 2000. On the Miocene Xiaolongtan flora from Kaiyuan, Yunnan Province. In: Tao, J. R. , ed. , The evolution of the Late Cretaceous-Cenozoic floras in China. Science Press, Beijing, 64—72 (in Chinese).
- Zhuang, X. Y. , Zhang, Y. , Sun, T. X. , 2002. Leaf epidermis and their taxonomic significance in Machilus of Hong Kong. *Journal of South China Agricultural University*, 23(1): 52—54 (in Chinese with an English abstract).
- ### 附中文参考文献
- 地质矿产部南京地质矿产研究所, 1982. 华东地区古生物图册 (三), 中、新生代分册. 北京: 地质出版社.
- 丁陈森, 1992. 樟科. 见: 王景祥, 主编. 浙江植物志, 第2卷. 杭州: 浙江科学技术出版社, 355—361.
- 贾慧, 孙柏年, 李相传, 等, 2009. 浙东新近纪一种栎属植物化石微细特征及其古环境指示. 地学前缘, 16(5): 79—90.
- 李捷, 李锡文, 2004. 世界樟科植物系统学研究进展. 云南植物研究, 26(1): 1—11.
- 李树刚, 1982. 润楠属. 见: 李锡文主编, 中国植物志. 北京: 科学出版社.
- 林夏珍, 2007a. 浙江润楠属植物的数量分类. 林业科学, 43(11): 151—156.
- 林夏珍, 2007b. 浙江省润楠属植物系统研究. 北京: 中国林业出版社.
- 刘若新, 陈文寄, 孙建中, 等, 1992. 中国新生代火山岩的K-Ar年代与构造环境. 见: 刘若新编. 中国新生代火山岩年代学与地球化学. 北京: 地震出版社, 1—43.
- 刘裕生, 1990. 广西百色盆地更新世樟科两种植物角质层研究. 植物学报, 32(10): 805—808.
- 刘裕生, 1993. 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, 32(2): 151—173.
- 孙启高, 宋书银, 王宇飞, 等, 1997. 介绍双子叶植物叶结构分类术语. 植物分类学报, 35(3): 275—288.
- 吴清宇, 孙柏年, 解三平, 等, 2008. 云南腾冲新近系樟科润楠属两种植物化石及其古环境意义. 高校地质学报, 14(1): 90—98.
- 徐亚东, 喻建新, 罗根明, 等, 2007. 青海省同仁县古浪堤上三叠统古浪堤组孢粉组合及其地层意义. 地球科学——中国地质大学学报, 32(5): 638—650.
- 阴家润, 崔之久, 葛道凯, 等, 1996. 昆仑山口第四纪化石组合的生态环境分析及其对昆仑山隆升的意义. 地球科学——中国地质大学学报, 21(3): 243—248.
- 中国科学院北京植物研究所中国新生代植物编写组, 1978. 中国各门类化石中国植物化石第三册, 中国新生代植物. 北京: 科学出版社, 24.
- 周浙昆, 2000. 云南开远小龙潭中新世植物. 见: 陶君容编. 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.
- 庄雪影, 张粤, 孙同兴, 2002. 香港润楠属植物叶表皮形态及分类学意义. 华南农业大学学报, 23(1): 52—54.