

定量研究晚白垩世以来陆地生态系统演化格局和过程的新进展

孙启高

(中国科学院植物研究所, 北京 100093)

摘要: 陆地植物的起源和演化与全球气候环境存在着密不可分的关系, 而且地质历史时期全球气候环境和植被均呈动态变化。被子植物在白垩纪开始出现, 并发生强烈分化, 成为植物界的主宰, 这对全球陆地生态系统的演化格局和过程产生重要影响。大量保存在地层中具有叶相特征的被子植物叶化石对认识这一过程提供了极为重要的生物学信息。简述了利用被子植物的叶相对古气候、古地理等进行定量分析的研究历史。“气候与叶片多变量分析程序”(Climate-Leaf Analysis Multivariate Program CLAMP) 颇具特色, 运用 CLAMP 在定量解释古气候等方面可以得到准确而精确的结果。这对定量重建晚白垩世以来全球陆地气候环境变化的格局与过程具有十分重要的意义, 并对今后的深入研究作了展望。

关键词: 晚白垩世以来; 陆地生态系统; 叶相; CLAMP

Advance in quantitative explanation of patterns and processes of terrestrial ecosystems since the Late Cretaceous

SUN Qi-Gao (Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract: The origin and evolution of land plants is closely related to their surrounding global environments. They exhibit dynamic trends through the Phanerozoic. Angiosperms appeared in the Early Cretaceous, and dominated the vegetation on the Earth in the Late Cretaceous. They had a great impact on the patterns and processes of evolution of global terrestrial ecosystems. Numerous angiosperm leaf remains deposited in the strata are believed to document biological information such as physiognomic characteristics, and it can be employed to account for the processes. This article briefly reviews the research activities of quantitative analysis of palaeoclimate and palaeogeography using leaf physiognomy. In the early 1990s, Climate-Leaf Analysis Multivariate Program (CLAMP) was developed. CLAMP is characteristic of accuracy and precision pertaining to the estimates of palaeoclimate, and very important to quantitative reconstruction of the patterns and processes of evolution of global terrestrial ecosystems. Future research directions are also prospected.

Key words: the Late Cretaceous; terrestrial ecosystem; leaf physiognomy; CLAMP

文章编号: 1000-0933(2001)04-0655-07 中图分类号: Q911.5 文献标识码: A

地质历史时期全球气候环境的变化受制于地球内部和外部诸多因素的综合作用。其中, 陆地植物的起源和演化与全球气候条件的变化密切相关^[1,2], 而且地质历史时期全球气候环境和植被均呈动态变化^[3,4]。可靠的被子植物在早白垩世开始出现, 至晚白垩世以后成为植物界的主宰, 这标志着由中生代以蕨类、松

基金项目: 国家自然科学基金(No. 30070056)、中国科学院和英国皇家学会合作(1998~2000)、中国科学院生态环境研究重大基金(No. KZ951-B1-105)以及中国科学院生物科学与技术研究特别支持(财政部专项)(No. STZ-1-01 和 STZ-00-30)资助项目

感谢美国亚利桑那大学 Jack Wolfe 教授和中国科学院植物所生态中心贺金生博士的大力帮助。

收稿日期: 1991-01-20; 修订日期: 2000-03-24

作者简介: 孙启高(1967~), 男, 安徽宣州人, 博士, 助理研究员。主要从事新生代植物和环境变化的研究。

柏类、苏铁类和本内苏铁目占优势的生态系统向晚白垩世至第三纪以被子植物占优势的生态系统之转变,进而对全球陆地生态系统的演化格局和过程产生重要影响^[5]。大量保存于地层中的被子植物叶化石对认识这一过程提供了极为重要的生物学信息^[6,7]。

根据被子植物叶化石进行古生态重建主要有两种方法^[8]:一种是现生近缘种类分析法(Nearest living relative method NLR),即利用与化石种类相似的现生种类生存的生态条件来推测相应的化石种类所生存的生态条件;另一种为叶相分析法(Leaf physiognomy)。

现生近缘种类分析法(NLR)主要是从科属分类单元和植物群组合上与相应的现生种类进行比较,从而推测化石植物群所代表的古生态类型。这种分析只能得出一个近似的结论,而不可能给出比较精确的结果,对于同一化石植物群因不同作者的分析往往得出不同的结果^[9]。因此,仅仅对比化石种和现生近缘种是远远不够的,还必须配合形态功能的深入分析才能得出比较准确的结论。对晚白垩世以来的被子植物化石植物进行叶相分析,可以定量分析古气候、古纬度、古海拔等参数^[9~12]。目前,已建立“气候与叶片多变量分析程度”(Climate-leaf analysis multivariate program CLAMP),运用 CLAMP 在定量恢复古气候等方面可以得到准确而精确的结果^[9]。这对定量重建晚白垩世以来全球陆地气候环境变化的格局与过程具有十分重要的意义。

1 叶相分析的研究简史

1.1 早期研究阶段(1910s~1950s)

叶相(Leaf physiognomy)是植物叶片上各种形态结构的总称,主要包括叶级(叶片面积的大小)、叶缘类型、滴水叶尖的有无、叶形、叶脉类型、叶脉的密度、叶片质地、叶基形态和角质层等特征^[8]。

早在 20 世纪初,Bailey 和 Sinnott^[13,14]首先提出被子植物叶片的一些特征和气候条件的相关关系非常密切。他们调查了大量地区性植物群,发现全缘叶种类百分比和年平均气温之间具有相关关系。热带植物叶片主要是全缘的,在温带地区植物叶缘多数是有齿的。

一些古植物学家接受了 Bailey 和 Sinnott 提出的观点,并很快将这一观点应用到化石植物群的古气候分析。Chaney^[15]、Chaney 和 Sanborn^[16]分析了早渐新世 Bridge Creek 植物群为温带性,而晚始新世至早渐新世 Goshen 植物群为亚热带性。Chaney 和 Sanborn 的研究表明革质与常绿有关,渐尖和大叶(>10cm 长)均表明 Goshen 植物群的亚热带性。Bridge Creek 植物群的叶薄、非渐尖、小叶与前者相反。现在看来,这些研究显然缺乏现代植被的统计基础。但是,这些分级对化石植物和现代植被之间的对比,以及两个化石群的比较都提供了重要的基础。

Sanborn^[17]、MacGinitie^[18,19]和 Dorf^[20]继续使用叶相分析作古气候分析工具。然而,他们的主要工作仍是将化石植物和相应的现代植物进行比较来推测古气候。叶相分析只不过是用来增强植物群的推测。而且叶相分析只是与现代植物叶一起作为定性的分析,还没有根据叶相分析对古气候参数进行定量研究。

1.2 定量分析阶段(1960s~1980s)

20 世纪 60 年代,美国古植物学家 Jack Wolfe 开始系统研究被子植物全缘叶种类百分比和年均温这一特定参数之间的相关关系。为了对年均温进行数量化的估算,Wolfe^[21]指出当某个化石植物群的种类达到 30 个,即使有新的种类被发现,该化石植物群中全缘叶种类百分比的改变不会超过 3%。这表明叶缘分析具有一定程度的精确度。Wolfe 的研究还表明,在潮湿至中生阔叶林全缘叶种类百分比和年平均温度呈线性相关(3%/C)。

Wolfe 和 Upchurch^[22]分析了晚白垩世植物群叶相特征,发现在被子植物演化的早期,叶缘类型和气候的关系也在变化,因为全缘叶种类百分比在晚白垩世的不同地区,呈现一个明显的古纬度梯度。

1.3 运用 CLAMP 进行变量分析(1990s~)

20 世纪 80 年代随着数量生态学的兴起和发展以及计算机技术的广泛应用,叶相分析开始进入多变量分析阶段。Wolfe 和他的同事们大量采集现代植被样方,收集晚白垩世以来化石植物群的叶相资料,不断扩大叶相和气候数据库。他于 1990 年初步建立 CLAMP 多变量分析程度,当时主要用来解释白垩纪——第三纪界线(K/T)的气候变化^[10]。1993 年 CLAMP 多变量分析程度得到较大完善,在定量估计古气候等方

面可以得到较为准确和精确的结果^[11]。

2 单因子叶相分析

2.1 叶级

叶级指叶片面积的大小等级,同一群落内或不同群落间,叶级常有明显的差异,而不同生境内的群落,其叶级差异尤为显著。因此,叶级的分析不但可以反应群落外貌特征,也可以用于古气候的推导。

不同地区植物的叶级谱都有一定的规律性,即往往以某一叶级占优势并以此与其它类型相区别,并与气候带在某种程度上具有一定的相关性。其大致趋势表现为热带地区具大型叶的种比例相对最高,随着纬度的升高,叶面积较小的种逐渐增多而具大叶的种逐渐减少。亦即,大的叶片一般多见于热带温暖而潮湿的气候中,而小叶片多见于干燥或寒冷的气候中,叶级的变化表现出气候从潮湿到干燥,从温暖到寒冷的变化,因此,叶级谱的相似性,在一定程度上反映了气候条件的相似性。

阿勒泰古新世植物群是以中型叶略多于小型叶为特征,或许反映了这个植物群的性质处于亚热带常绿阔叶林和温带落叶阔叶林之间的面貌^[23]。

2.2 叶缘

Bailey 和 Sinnott^[13,14]研究了 35 个现代植物群,认为海拔高度增加或纬度改变所导致的温度降低,伴随着全缘叶种类百分比的降低。

叶缘分析是估计地质时期古温度的有效方法,可以直接反映大陆的古温度^[24],且古气候推测与植物化石分类位置的正确与否无关^[9,11]。不足之处是,研究中必须拥有大量的标本(至少有 20~30 种),还需考虑化石的埋藏因素及当地海拔、小气候及地形等影响^[21]。

Wolfe^[25]通过对亚洲湿润至中生林内 400 多个气象台站温度资料的分析,指出各种森林植被的外貌与某些主要的温度参数相关,如最冷月平均气温 1℃是区分常绿阔叶林与落叶阔叶林的界线。他还总结出东亚各林型内全缘叶种类所占百分比、年均温与气候带的对应关系。

在气候带的指示方面,Wolfe^[25]指出,在热带雨林中具全缘叶的种所占比例大于或等于 75%,在副热带雨林地区具全缘叶的种所占比例为 57%~75%。在亚热带雨林中具全缘叶的种为 40%~50%而 10%~35%的比例则指示温带雨林的环境。

叶缘是用于古气候分析的一个十分重要的特征。统计一个植物群全缘叶种类百分比,不仅可以推测其所处的气候类型,还可以近似地求得当时的年平均温和年较差^[26]。Wolfe^[25]总结全缘叶种类百分比与年平均温和年较差的关系,认为随着年均温的增加,具全缘叶的种所占比例增加;相反,年较差的增大则意味着具全缘叶的种所占比例减少。叶缘和温度之间的这种关系是非常稳定的。长蛇岭化石植物群中,双子叶植物中全缘叶种占 73.7%,反应副热带气候,年均温约 24℃^[27]。

2.3 气候诺模图

Bailey-Axelrod 的气候诺模图(Nomogram)^[28]可以提供月平均温度、年温差、有效温度、均恒性和生长季节等,这些因子有助于了解植被类型和分布。贺超兴等^[29]分析了黑龙江依兰早第三纪植物群 A 段植物组合的全缘叶种类百分比为 38.3%,利用气候诺模图推测古气候参数,得出年均温为 13.2℃,年温差约为 20℃,其植被类型为中生常绿阔叶林,在气候诺模图上则显示其林相介于常绿阔叶林和落叶阔叶林之间。该植物组合的气候近似于现今的北亚热带地区。

3 多变量分析

3.1 CLAMP 数据库的建立及赋值方法

为了提出一种多变量的方法分析第三纪叶化石所代表的古气候,Wolfe^[11]针对现代植被的叶相抽样,建立了一套工作方法,这对由化石叶组合有效地推测古气候是有意义的。每个样方必须满足 4 个标准:①必须在一个较小的范围内(通常是小于 1hm²)取样本,类似一个拥有化石植物群的小盆地;②就多样性而言,样方大小和大多数第三纪叶组合相同(至少有 20 种木本双子叶植物);③有待分析的特征状态必须严格定义;④样方数据内(同纬度)有气象资料。目前,已建立供 CLAMP 分析的叶相数据库和与之配套的气象数据库。

在 CLAMP 的发展与完善过程中,需赋值的特征值之数量有所变化。起先只有 18 个特征状态被赋值^[10],但后来数目增加到 52 个。叶结构,诸如复叶、单叶;羽状、掌状脉没有被赋值。质地分类,如叶缘反卷,不能提供常绿习性的相关性,被取消赋值。现在,与叶形和大小等有关的特征状态共有 31 个被赋值^[9,11]。

3.2 CLAMP 数据库的多变量分析

每一个叶相特征值和每一个环境变量之间是典型的非线性关系,亦即,当样方中特征值和某个给定气象参数作图,很少有特征值得到最合适的线性回归^[9]。

CA (Correspondence analysis) 是有力的分析工具,除了应用于群落生态学,也广泛应用于其它问题的分析^[30,31]。将 CA 应用到 CLAMP 数据库,两个主轴分别是温度和水分胁迫。在间接梯度分析中,Wolfe^[11]将每个气象变量赋值,宛如一个气象变量即是一个叶相特征。于是,对这些变量作聚点图,画出一个矢量,包括分数和轴的相交线。沿着一个矢量,每个样本的正交线大约代表物种^[32]或变量样本之名次。如果将某个给定变量的相对样本积分对有记录的该变量的样本值作聚点图,那么就可以计算排序的准确性。

现在,间接梯度分析已经被直接梯度分析所取代,后者本质上和 CCA (Canonical correspondence analysis) 是一致的^[33]。对 CCA 而言,主轴是所提供环境变量的联合。用 CCA 分析 CLAMP,样本聚点图结果和 CA 样本聚点图极为相似^[9]。这个相似性表明最初用 CLAMP 方法所得到的环境参数事实上就是那些影响叶相的主要参数。Monte-Carlo permutation test (排列组合检验) 也表明环境变量在 99.7% 的水平上显著。

目前,运用于 CLAMP 分析的气象数据库包含了 13 个环境因子。它们是:年平均温度 (Mean annual temperature MAT),冷月平均温度 (Cold-month mean temperature CMMT),热月平均温度 (Warm-month mean temperature WMMT),生长期月数 (Growing season length in months GSL),年平均降水量 (Mean annual precipitation MAP),生长季平均降水量 (Mean growing season precipitation MGSP),生长期月平均降水量 (Mean monthly growing season precipitation MMSGP),3 个连续最早月份降水量 (Three consecutive driest months 3-Dry),生长期 3 个连续最湿月份降水量 (Three consecutive wettest months during growing season 3-Wet),季节期降水量 (Monsoon precipitation Monsoon), (Enthalpy H) 热熵,特殊湿度 (Specific humidity q) 以及相对湿度 (Relative humidity RH)。

然而各种气象因子(参数)的相对重要性可以通过聚点图中矢量的相对长度来判断^[33]。在 7 个与温度有关的参数中,最重要的是年均温 (MAT),其次是冷月均温 (CMMT) 和生长期月数 (GSL),这三者可得到最准确的估计。根据原先 CA 方法或最近 CCA 估算叶相的 MAT 和 CMMT 的标准误差分别是 0.7~1 C 和 1.5~2 C。

3.3 在被子植物叶组合上的应用及内在一致性

应用 CLAMP 对包括 Alaska 在内的美国西部许多第三纪被子植物叶组合进行分析^[34,35],结果接近用氧同位素方法的许多标准分析。单因子分析^[24]没有区分始新世 (Eocene) 暖期 (Warm intervals) 的相对湿度,但是 CLAMP 分析表明始新世早期至晚期总体上是持续变冷。

评价 CLAMP 运用化石植物群有效性的一个方面是估计不同气候参数的内在一致性。亦即是说,年平均温度对于北美西部低地近海的植物群而言,MAT 自南至北是递减的,MART (年均温变幅) 是增加的。大约同时代 (Isochronous) 的植物群,如 Laporte (古纬度 43°N) 和 Katlla (64°N) 的相对位置表明,这两种趋向具有内在一致性。

从沿海至内陆 MART 是呈增加的趋势。大约同时代的植物群中的沿海与内陆各对也有内在一致性: Puget (9841)-Kisinger Lakes (northwestern Wyoming), Cashman-Green River (northwestern Colorado), Puget (9680)-Copper Basin (northeastern Nevada) 和 Laporte (California)-Florissant central Colorado)。

另一个内在一致性证据是:在一极其有限地层间隔上,来自不同地点的 3 个植物群得到了 MAT 和 CMMT 几乎一致性的估计^[9]。

3.4 古纬度的估计

CLAMP 万万数据库第三纪陆地气候,远比过去的资料较为准确。除此之外,CLAMP 还提供对板块模型有意义的资料。因为在高纬度的陆地上温度递减 (大陆漂移速率 Terrestrial lapse rate TLR),要估计古

纬度,对化石植物群的 MAT 进行准确的估算是必要的^[36]。正如 Axelrod^[36]强调,估算古纬度的方法取决于以下因素:某一时期海平面 MAT 的准确估计、同一时期未知纬度高地 MAT 的准确估算以及 TLRE 的合理估计。

始新世北美西部沿海与内陆成对的叶组合 MAT 大不一样;Puget 9841-Rubric^[37], Puget 9841-Kisinger lakes, Cashman-Green River, Puget 9680-Copper Basin, Puget 9680-Salmon 和 Laporte-Florissant^[38]。若用 TLR 的世界平均值 5.5 C/km 来估算上述较冷的植物群的古纬度,始新世北美西部部分地区在较高的纬度上。假如北美西部始新世 TLR 小于 5.5 C/km,某些地方的始新世纬度恐怕比现在高得多。

3.5 与其他分析相比较

运用 NLR 分析 Washington 州 Spokane 附近中新世 Latah 植物群和 Idaho 州 Clarkia 植物群^[39]通常被看作混交中生林(Mixed mesophytic forest MMF)。而用 CLAMP 估算了 Latah 的 MAT 和 CMMT (以及 MART),其气候参数是东亚混交中生林的界线。

Alaska 中新世 Seldovia Point 植物群被认为是代表混生北方硬木林的温暖而潮湿的一部分,其 MAT 为 6~7 C, MART 为 26~27 C^[40];CLAMP 分析的结果分别为 7.6 C 和 26.2 C^[34]。

MacGinitie^[41~43]估算了一些 MAT,如 Florissant 为 18 C (>65F), Green River 19 C (68F), Kisinger Lakes 为 19~23 C, 而用 CLAMP 方法它们的 MAT 分别为 10.8 C、16.7 C 和 15.2 C, 形成鲜明的对比。

用 CLAMP 估计 Green River 的降雨量表明,有一个干旱期(<60mm 降水量)至少有 3 个月;根据 NLR 方法 MacGinitie^[42]推测:在生长季肯定有一个旱季。然而,他也估计了年降水量在 610~890mm, (很可能为 710mm)。用 CLAMP 方法估计的平均生长季降水量(Mean growing season precipitation)为 500±120mm,正好是 MacGinitie^[43]所估计的下降。

用 Axelrod^[36]有效温度和均恒性来推算, Copper Basin, Salmon, Republic 植物群的 MAT 分别为 11 C、11 C 和 14 C, 用 CLAMP 方法它们的 MAT 分别为 8.5 C、2.6 C 和 11.5 C 两个方法的结果大不一样。根据植物群中化石推算 Copper Basin 的 MART 为 5.5 C (10F), 用 CLAMP 推算结果为 23 C, 两者是截然不同。

4 研究展望

自 1990 年以来,运用 CLAMP 方法定量重建晚白垩世以来全球陆地生态系统的演化格局和过程已经取得了一些重要进展^[9~12],这是当前国际学术界在大的时间尺度上探讨植物多样性的发生发展和全球变化的一个研究热点。

CLAMP 是在分析晚白垩世以来被子植物植被所代表的气候的过程中发展起来的。尽管被子植物在早白垩世分化、演进迅速,但其叶缘性质的变化与 Wolfe^[25]的结论不一致。所以,关于早期被子植物、裸子植物及蕨类植物的叶相分析需要深入研究。

非海相气候具有复杂的可变量,其中一些变量反应在植物埋藏和沉积过程之中,如较大的叶片在搬运时易于破碎,缺少大叶的植物化石组合不能正确反应原来植物的本来面貌。这样,恢复出来的古气候要比真实的气候更凉或更干。因此,有必要大量采集化石标本,与此同时开展对植物埋藏学的研究^[44,45],并对现代植物叶片在搬运、分选、沉积过程中与其周围植被及环境条件进行深入的对比研究。

CLAMP 分析是一种比较可信的方法^[46,47],可是样方的大小、各种不同气候参数以及各种因素之间的相互作用都有可能对叶相分析的结果产生影响。因此,在开展 CLAMP 分析的同时,有必要进行全缘叶种类百分比和年均温的相关分析、近缘种和生态因子分析等多学科的综合研究。

参考文献

- [1] 李承森. 生物进化的重大事件——陆地植物的起源及其研究的新进展. 中国科学基金, 1994, 8(4): 238~244.
- [2] Berner R A. The rise of plants and their effects on weathering and CO₂. *Science*, 1997, 276: 544~546.
- [3] 李承森, 孙启高, 等. 白垩纪以来地外天体撞击事件对植物演化的新思索. 中国科学基金, 1998, 12(1): 21~25.

- [4] 孙启高,陈立群,李承森. 陆地维管植物气孔参数对地质历史时期大气 CO₂ 浓度变化的响应. *科学通报*,1998,**43**(23):2478~2482.
- [5] Crane P R,Friss E M and Petersen K R. The origin and early diversification of angiosperm. *Nature*,1995,**374**(2):27~33.
- [6] Chaloner W G and Creber G T. Do fossil plants give a climate signal? *J. Geol. Soc. London*. 1990,**147**:343~350.
- [7] 孙启高,宋书银,王宇飞,等. 介绍双子叶植物叶结构术语. *植物分类学报*,1997,**35**(3):275~288.
- [8] Dolph G E and Dilcher D L. Foliar physiognomy as an aid in determining paleoclimate. *Palaeontographica B*,1979,**170**:151~172.
- [9] Wolfe J A. Paleoclimatic estimates from Tertiary leaf assemblages. *Annu. Rev. Earth Planet Sci.* ,1995,**23**:119~142.
- [10] Wolfe J A. Palaeobotanical evidence for a marked temperature increase following the Cretaceous/Tertiary boundary. *Nature*,1990,**343**:153~156.
- [11] Wolfe J A. A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages. *US Geol. Surv. Bull.* ,1993,2040.
- [12] Wolfe J A,Schorn H E,Forest C E,*et al.* Paleobotanical evidence for high altitudes in Nevada during the Miocene. *Science*,1997,**276**:1672~1675.
- [13] Bailey I W and Sinnott E W. A botanical index of Cretaceous and Tertiary climates. *Science*,1915,**41**:831~834.
- [14] Bailey I W and Sinnott E W. The climatic distribution of certain types of angiosperm leaves. *Am. J. Bot.* ,1916,**3**:24~39.
- [15] Chaney R W. Quantitative studies of the Bridge Creek flora. *American Journal of Science*,1924,**8**:127~144.
- [16] Chaney R W and Sanborn E I. The Goshen flora of west central Oregon. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* 1933. 439
- [17] Sanborn E I. The Comstock flora of west central Oregon. *Carnegie Institution Washington Publication* 1935. 465
- [18] MacGinitie H D. The flora of the Weaverville beds of Trinity County,California. *Carnegie Institution Washington Publication* 1937. 465,83~151.
- [19] MacGinitie H D. A Middle Eocene flora from the central Sierra Nevada. *Carnegie Institution Washington Publication* 534,1941.
- [20] Dorf Erling. Upper Cretaceous floras of the Rocky Mountain region. *Carnegie Institution Washington Publication* 508,1942.
- [21] Wolfe J A. Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of Tertiary floras. *Palaeogeogr. Palaeoclimatic. Palaeoecol.* ,1971,**9**(1):27~57.
- [22] Wolfe J A and Upchurch GR Jr. North American nonmarine climates during the Late Cretaceous. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 1987,**61**:33~77.
- [23] 李 柏. 新疆阿勒泰古新世植物群的古气候指示. 中国古生物学会第十三、十四届学术年会论文选集. 合肥:安徽科学技术出版社,1986. 249~260.
- [24] Wolfe J A. A palaeobotanical interpretation of Tertiary climates in the Northern Hemisphere. *Am. Sci.* ,1978,**66**:694~703.
- [25] Wolfe J A. Temperature parameters of the humid to mesic forests of eastern Asia and their relation to forests of other regions of the Northern Hemisphere and Australasia. *US Geol. Surv. Prof. Pap.* 1979. 1106.
- [26] Axelrod D I. Palaeotemperature analysis of Tertiary forests. *Palaeogeogr. Palaeoclima. Palaeoecol.* ,1969,**6**(3):163~195.
- [27] 刘裕生. 广西白色盆地早更新世长蛇岭组植物群的古气候分析. *古生物学报*,1993,**32**(2):151~169.
- [28] Bailey H P. A method of determining the warmth and temperateness of climate. *Geogr. Ann.* 1960,**42**:1~16.
- [29] 贺超兴,陶君容. 黑龙江依兰第三纪植物群的古气候分析. *植物学报*,1994,**36**(12):952~956.
- [30] Greenacre M J. *Theory and Applications of Correspondence Analysis*. London Academic,1984.
- [31] Nishisato S. *Analysis of Categorical Data; Dual Scaling and Its Applications*. Toronto,Univ. Toronto Press,1980.
- [32] ter Braak C. Correspondence analysis of incidence and abundance data:properties in terms of unimodal response mode. *Ecology*,1986,**67**:1167~1179.

- [33] ter Braak C J F and Prentice I C. A theory of gradient analysis. *Adv. Ecol. Res.* ,1988, **18**:271~317.
- [34] Wolfe J A. Tertiary climatic changes at middle latitudes of western North America. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* ,1994, **108**:195~205.
- [35] Wolfe J A. An analysis of Neogene climates in Beringia. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 1994, **108**:207~216.
- [36] Axelrod D I. The Eocene Copper Basin flora of northeastern Nevada. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.* ,1966, **59**:1~86.
- [37] Wolfe J A and Wehr W C. Significance of the Eocene fossil plants at Republic, Washington, *Washington Geol.* , 1991, **19**:18~24.
- [38] Gregory K M and Chase C G. Tectonic significance of paleobotanically estimated climate and altitude of the Late Eocene erosion surface. *Geology*,1992, **20**:581~585.
- [39] Smiley C J. Overview. In:Smiley C J. ed. *Late Cenozoic History of the Pacific Northwest*, San Francisco; Pacific Division. AAAS,1985,415~417.
- [40] Wolfe J A and Tanai T. The Miocene Seldovia Point flora from the Kenai Group, Alaska. *U. S. Geol. Surv. Prof. Pap.* 1105,1980.
- [41] MacGinitie H D. Fossil plants of the Florissant beds, Colorado. *Carnegie Inst. Wash Publ.* 599,1953.
- [42] MacGinitie H D. The Eocene Green River flora of northwestern Colorado and northeastern Utah. *Univ. Publ. Geol. Sci.* ,1969, **83**:1~203.
- [43] MacGinitie H D. An early middle Eocene flora from the Yellowstone-Absaroka volcanic province, northwestern Wind River Basin, Wyoming. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.* ,1974, **108**:1~103.
- [44] Spicer R A. The sorting and deposition of allochthonous plant material in a modern environment at Silwood Lake, Silwood Park, Berkshire, England. *U. S. Geological Survey Professional Paper* 1143,1981.
- [45] Ferguson D K. The origin of leaf-assemblages —— new light on an old problem. *Review of Palaeobotany and Palynology*,1985, **46**(1/2):117~188.
- [46] Woodcock D W. Climate reconstruction based on biological indicators. *Q. Rev. Biol.* 1992, **67**:457~477.
- [47] Spicer R A. Physiological characteristics of land plants in relation to climate through time. *Trans. R. Soc. Edinburgh* ,1989, **80**:321~329.