

赵弈善, 宋艾, 邓炜煜东, 等. 云南景谷早中新世翅子树属叶片化石的发现及其古生态和植物地理学意义[J]. 第四纪研究, 2023, 43(3): 884–898.

ZHAO Yishan, SONG Ai, DENG Weiudong, et al. Fossil leaves of *Pterospermum* (Malvaceae) from the Early Miocene of Jinggu, Yunnan Province with its paleoecological and phytogeographical implications[J]. Quaternary Sciences, 2023, 43(3): 884–898.

doi: 10.11928/j.issn.1001-7410.2023.03.16

文章编号: 1001-7410(2023)03-884-15

云南景谷早中新世翅子树属叶片化石的发现 及其古生态和植物地理学意义*

赵弈善¹, 宋艾^{1 2 3}, 邓炜煜东⁴, 黄健^{1 3}, 苏涛^{1 3}

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 云南 勐腊 666303; 2. 云南大学古生物研究院, 云南 昆明 650500;
3. 中国科学院大学, 北京 100049; 4. Rheinische Friedrich-Wilhelms Universität Bonn, Bonn, Germany 53115)

摘要: 锦葵科(Malvaceae Juss.) 翅子树属(*Pterospermum* Schreb.) 主要分布于热带亚洲, 该属化石目前只在印度有少量记录。本研究报道了产自云南省景谷县(23°31'N, 100°42'E)下中新统三号沟组的翅子树属叶片化石。通过形态学研究鉴定出3个种: 双兴翅子树(*P. shuangxingii* Y. S. Zhao, J. Huang et T. Su sp. nov.), 叶片偏小型, 顶端截形并具3浅裂, 与现今分布于东南亚地区的大花翅子树(*P. grandiflorum* Craib)形态较为相似; 云南翅子树近似种(*P. cf. yunnanense* H. H. Hsue), 叶片偏小型, 顶端不分裂; 翅子树属一未定种(*Pterospermum* sp.), 叶片中型, 叶片顶端具齿。景谷县翅子树属化石的发现证明, 早中新世该属就在我国西南地区分化并繁盛至今。综合本研究以及已有证据, 翅子树属可能从印度次大陆起源, 随后向亚洲东部和东南部的热带地区扩散, 最终形成了现今热带亚洲的分布格局。此外, 本研究还描述了翅子树属化石叶片上的9种昆虫取食类型, 与该属现生种叶片的昆虫取食形态一致, 表明该属现今的植食性昆虫取食行为可能在早中新世就已经出现。

关键词: 翅子树属; 锦葵科; 中新世; 云南; 昆虫取食; 植物多样性

中图分类号: P534.62⁺1, Q914.5

文献标识码: A

开放科学标识码(OSID)



0 引言

翅子树属(*Pterospermum* Schreb.) 为被子植物门锦葵目(Malvales Berchtold & J. Presl.) 锦葵科(Malvaceae Juss.) 非洲芙蓉亚科(Dombeyoideae Beilschmied) 的乔木或灌木。该属现有约40种, 主要分布于热带亚洲, 是热带气候的重要指示类群, 其中11种(3个特有种) 分布于印度^[1] 9种(5个特有种) 分布在中国南方, 例如云南南部就有7种(4个特有种)^[2]。东南亚是翅子树属的现代物种多样性中心, 仅马来群岛就有26种翅子树分布^[3]。翅子树属叶革质或硬纸质, 通常偏斜, 分裂或不裂, 叶缘全缘或具齿^[2]。翅子树属叶片形态多样, 同一种内常具二型叶且叶形独特, 具有较高的辨识度。

锦葵目化石记录在晚白垩世就已经出现于印度, 如拉贾斯坦邦的木材化石 *Sterculioxylon shahpurensis* Bande and Prakash^[4]; 但是对于翅子树属的化石记录而言却较为匮乏, 仅在印度有一些该属相对可靠的记录, 如马哈拉施特拉邦的果实化石 *Pterospermumocarpon kaluwadiensis* R. K. Saxena & Gaurav Srivast.^[5]。目前该属的化石记录主要为木材化石, 叶片化石记录相对少, 且大多保存状况欠佳, 难以进行更深入的形态学比较, 如 *Pterospermum mioacerifolium* Prasad, Khare, Kannaujia & Alok 仅保存了不完整的叶片^[6-7], 鉴定主要依据角质层这一微观形态。此外, 中国南方作为翅子树属现代的主要分布区之一, 至今还没有该属化石记录。

近期, 我们在云南景谷盆地地下中新统三号沟组

2022-09-26 收稿, 2022-12-29 收修改稿

* 国家自然科学基金项目(批准号: 41922010) 和云南省基础研究项目面上项目(批准号: 2019FB026) 共同资助

第一作者简介: 赵弈善, 男, 38岁, 客座研究人员, 古植物学专业, E-mail: kaitianid@126.com

通讯作者: 苏涛, E-mail: sutao@xtbg.org.cn; 黄健, E-mail: huangjian@xtbg.ac.cn

采集到保存较为完整的翅子树属叶片化石,是该属化石在中国的首次发现。本文详细描述了其叶片形态特征,并总结了该属现生种的成年植株叶片形态与叶形变化规律,同时报道了化石叶片上丰富的昆虫取食类型,综合多方面证据讨论了该发现的植物地理和古生态意义。

1 区域地质概况

云南省中南部的景谷盆地(23°31'N, 100°42'E; 海拔 946 m; 图 1a), 是新生代兰坪-思茅裂陷槽关闭后, 沿断裂带发育的不对称地堑型断陷盆地^[8]。景谷盆地内新生代地层发育, 主要为下中新统三号沟组^[9~10], 为一套含煤、石油的湖沼相沉积, 与下伏上始新统-渐新统勐腊组、始新统等黑组、古新统勐野井组等不整合接触^[11]。《中国新生代植物》编写组^[12]依据三号沟组中的一些灭绝植物成分, 如: 槲叶属(*Dryophyllum* Debey ex Saporta)、指叶山参(*Oreopanax oxfordensis* Berry)、奇叶榕(*Ficus parasemicordata* Li)、本克西杨梅(*Myrica banksiaefolia* Unger)等, 将其时代划为渐新世; 但此后的孢粉^[13]与微体动物^[14]化石研究, 以及《云南省区域地质》^[15]和《云南省岩石地层》^[16]的地层对比, 均认为三号沟组的时代应为早中新世。据此, 本文采用早中新世这一目前广泛接受的地层年代观点。

本研究的叶片化石标本于 2017~2021 年采自景谷盆地三号沟组的 3 个化石点(图 1b)。化石点 1 的标本采自灰黑色泥岩; 化石点 2 的标本采自灰

色泥岩; 化石点 3 的标本采自浅黄色泥岩和浅褐色粉砂岩。

2 材料和方法

2.1 化石材料

本文研究了采自云南景谷盆地(图 1b) 三号沟组的 7 份化石标本。其中, JGOXHZ0070 采自化石点 1; JGTHZ0020、JGTHZ0021、JGTHZ0022、JGTHZ0023 采自化石点 2; JGYLZ0062、JGYLZ0066 采自化石点 3。所有化石标本保存于中国科学院西双版纳热带植物园青藏高原植物化石标本库。化石标本整体形态使用 Nikon D800 数码相机拍照, 微观形态使用 Leica S8APO 显微镜观察和拍照。利用 Affinity Photo 和 Affinity Designer 软件(Serif(Europe) Ltd, 2021) 进行标本形态测量及图版制作。化石记录查阅《中国新生代植物》^[12], 以及 Fossilworks 化石记录数据库(<https://www.fossilworks.org>)、国际化石植物名称索引(<https://www.ifpni.org>)。形态描述术语参照《叶片结构手册》^[17]; 叶齿类型的描述术语依据 Hickey 和 Wolfe^[18]; 昆虫取食形态术语参照《植物印痕化石昆虫(及其他)伤害类型指南》第三版^[19]。

2.2 现生标本

本研究查阅了全球生物多样性信息数据库(GBIF, <https://www.gbif.org>)、荷兰自然标本博物馆网站(<https://bioportal.naturalis.nl>)、JSTOR 植物标

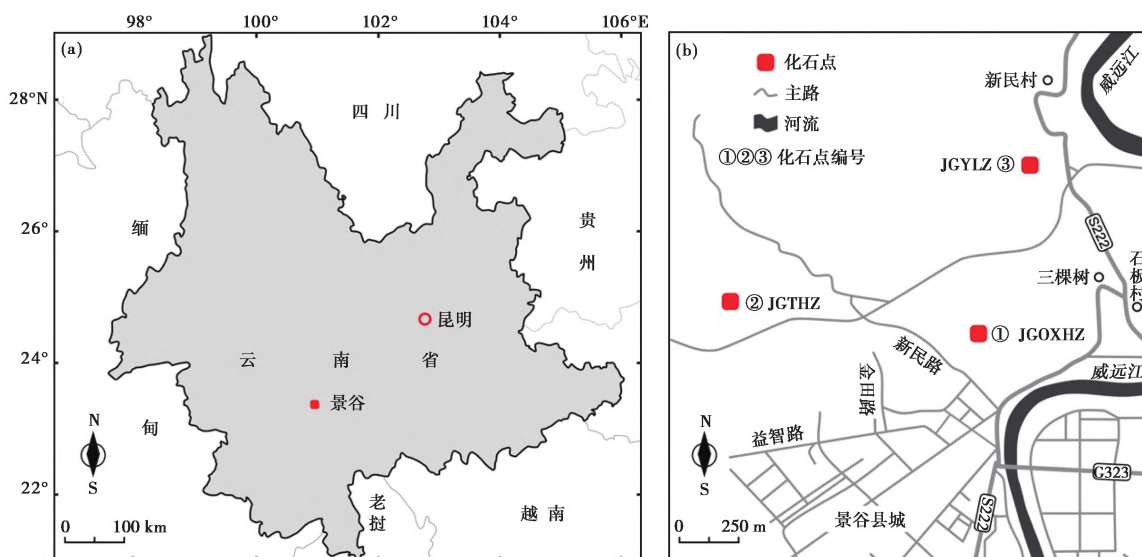


图 1 本研究的化石点位置图

(a) 云南省景谷县所处位置; (b) 本研究的景谷盆地中新统三号沟组 3 个化石点

Fig. 1 Fossil sites in this study. (a) Map showing Jinggu County in Yunnan Province; (b) Map showing three fossil localities in Jinggu County

本数据库(<https://plants.jstor.org>)、新加坡国家公园网站(<https://www.nparks.gov.sg/florafaunaweb>)、英国邱园标本数据库(<https://powo.science.kew.org>)、印度生物多样性网站(<https://indiabiodiversity.org>)、中国数字植物标本馆(<https://www.cvh.ac.cn>) 以及中国科学院西双版纳热带植物园标本馆(HITBC) 的翅子树属现生种所有标本, 选取形态最接近化石标本的翅子树属 5 个现生种进行详细的形态学对比, 包括: 翅子树(*Pterospermum acerifolium* (L.) Willd.)、多变叶翅子树(*P. diversifolium* Blume)、大花翅子树(*P. grandiflorum* Craib)、截裂翅子树(*P. truncatolobatum* Gagnep.)、云南翅子树(*P. yunnanense* H. H. Hsue)。本研究还实地观察了栽培于西双版纳热带植物园中的 6 种活体植株的叶形变异模式和昆虫取食形态, 包括: *P. acerifolium*、景东翅子树(*P. kingtungense* C. Y. Wu ex H. H. Hsue)、*P. truncatolobatum*、*P. yunnanense*、变叶翅子树(*P. proteus* Burkill) 和勐仑翅子树(*P. menglunense* H. H. Hsue)。

3 系统描述

锦葵目 Malvales Berchtold & J. Presl

锦葵科 Malvaceae Jussieu

非洲芙蓉亚科 Dombeyoideae Beilschmied

翅子树属 *Pterospermum* Schreber

双兴翅子树 *Pterospermum shuangxingii*

Y. S. Zhao, J. Huang et T. Su

sp. nov.

主模式标本: JGTHZ0021(图 2b)。

副模式标本: JGOXHZ0070(图 2a) ; JGTHZ0020(图 2f ~ 2g) ; JGTHZ0023(图 2i ~ 2j)。

化石存放地点: 中国科学院西双版纳热带植物园青藏高原植物化石标本库。

鉴定特征: 叶柄边缘或偏心盾状着生。叶片偏小型(notophyll 型), 长约 7.6 cm, 宽 3.3 ~ 4.5 cm, 倒卵形, 中部不对称。叶片顶端具 3 浅裂, 叶尖渐尖, 叶基心形, 基部不对称, 叶缘全缘。

词源: 种名 “shuangxing” 一词为 “双兴” 的汉语拼音, 以致敬我国著名古植物学家郭双兴研究员。

形态描述: 叶具柄, 长 1.0 ~ 1.4 cm (图 2f 和 2i), 着生于叶缘 (图 2f 和 2i) 或盾状偏心着生 (图 2b 和 2e)。叶片偏小型 (notophyll 型), 长约 7.6 cm, 宽 3.3 ~ 4.5 cm, 长宽比 1.7 ~ 2.3。叶全缘, 倒卵形, 叶片中部不对称; 叶片顶端具 3 浅裂

(图 2a ~ 2b), 3 个小叶尖均渐尖; 叶基心形 (图 2b、2g 和 2i), 略微下延不对称 (图 2g 和 2i)。主脉羽状, 二级脉 5 ~ 6 对, 间距不一致, 与中脉夹角 35° ~ 45° (图 3a ~ 3b、3d 和 3g); 无间二级脉; 基部和中部的粗二级脉具复合梳状脉, 细二级脉弓形。二级脉间的三级脉外凸或波形贯穿 (图 2c、2g、3a ~ 3b 和 3d), 四级脉互生贯穿脉 (图 2c)。

产地层位: 云南景谷; 下中新统三号沟组。

比较与讨论: 标本 JGOXHZ0070 (图 2a) 与 JGTHZ0021 (图 2b) 的产出化石点不同, 但叶片顶部特征一致, 说明该性状较为稳定。该属中具有 “叶片倒卵形、基部心形、顶部截形且具裂、叶顶角为钝角” 特征组合的, 仅有现生于中国南部至越南北部的 *Pterospermum truncatolobatum* (图 4a) 和东南亚的 *P. grandiflorum* (图 4d)。 *P. grandiflorum* 叶片顶端具 3 ~ 4 裂; *P. truncatolobatum* 叶片顶端具 3 ~ 5 裂片 (三角形); 两者叶尖两侧开裂均比化石标本要深, 有时裂片数量更多。化石标本均为偏小型叶, *P. grandiflorum* 为中型叶 (mesophyll), *P. truncatolobatum* 为偏小型至中型叶 (图 4h)。标本 JGTHZ0021 (图 2b) 和 JGOXHZ0070 (图 2a) 裂片形态与 *P. grandiflorum* 类似, 但两侧裂片顶端不为渐尖 (图 2a ~ 2b, 见中间箭头指示); *P. grandiflorum* 叶片中部常明显收缩, 呈倒梨形 (图 4d), 与化石有着明显区别。此外, 化石标本叶柄着生位置不稳定, *P. grandiflorum* 有时也如此 (图 4g, 见红色箭头指示), *P. truncatolobatum* 叶柄均为叶缘着生。

分子生物学证据表明, 翅子树属的姊妹群为星芒椴属 (*Schoutenia* Korth.)^[20], 现今分布于东南亚至澳洲北部的湿热地区。其叶片基部圆形至楔形, 与翅子树属的 *P. menglunense*、*P. jackianum* Wall. ex Mast.、*P. kingtungense* 等类似, 与本文化石标本的基部心形区别。翅子树属花粉粒为具三孔球形至扁球形, 外壁纹饰刺状, 与非洲芙蓉属 (*Dombeya* Cav.) 接近; 而具翅种子又与火绳树属 (*Eriolaena* DC.) 相似^[21]。分子生物学证据同样支持了翅子树属与非洲芙蓉属和火绳树属具有较近的亲缘关系^[20~21]。这些属的叶形多为盾状着生的卵形叶, 叶片较为对称, 与翅子树属翻白叶树等类似, 但与本文明显偏斜的化石叶片有很大的差异。

综上所述, 化石标本与 *P. grandiflorum* 的叶片形态最为相似, 但叶片大小、顶部形态等存在明显区别 (表 1), 而印度的翅子树属叶片化石标本均保

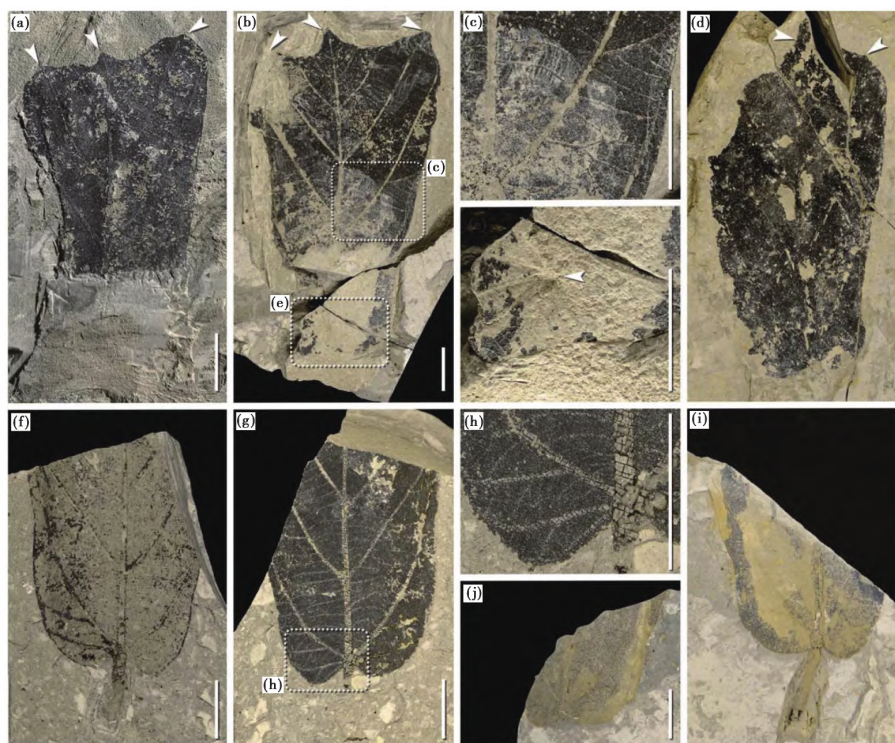


图 2 双兴翅子树(*Pterospermum shuangxingii*)与云南翅子树近似种(*Pterospermum cf. yunnanense*)的化石标本

(a~c, e~j) 为双兴翅子树(*P. shuangxingii*), 其中(c和e)为(b)局部放大; (h)为(g)局部放大; (d)为云南翅子树近似种*P. cf. yunnanense*化石标本编号: (a)为JGOXHZ0070(副模式标本), (b)为JGTHZ0021(主模式标本), (d)为JGTHZ0022, (f~g)为JGTHZ0020(副模式标本),

(i~j)为JGTHZ0023(副模式标本), (a~b, d)箭头指示叶片顶部的叶尖开裂特征, (e)箭头指示标本叶柄盾状着生状态; 比例尺为1 cm

Fig. 2 Specimens of *Pterospermum shuangxingii* and *Pterospermum cf. yunnanense*. (a~c, e~j) *P. shuangxingii*; (c, e) shows the detail of (b); (h) shows the detail of (g); (d) *P. cf. yunnanense*. Specimen numbers: (a) JGOXHZ0070 (paratype), (b) JGTHZ0021 (holotype), (d) JGTHZ0022, (f~g) JGTHZ0020 (paratype), (i~j) JGTHZ0023 (paratype), (a~b, d) arrows show the leaf apex and (e) arrow shows the leaf base. Scale bars = 1 cm

存不完整, 缺乏整体叶形数据和关键特征, 无法与本研究中的标本进行详细的形态比较(表1)。因此本文将其定为新种, 即 *P. shuangxingii* Y. S. Zhao, J. Huang et T. Su sp. nov.。

云南翅子树(近似种) *Pterospermum cf. yunnanense* H. H. Hsue

查阅标本: JGTHZ0022(图2d)和JGYLZ0066(图5a~5b)。

产地层位: 云南景谷; 下中新统三号沟组。

形态描述: 叶具柄, 长0.1 cm(不完整, 图2d), 叶柄着生于叶缘(图2d、图5a~5b)。叶片偏小型(notophyll型), 长5.3~9.0 cm, 宽3.0~4.6 cm, 长宽比1.8~2.0。叶具齿, 椭圆形或倒卵形, 叶基部及叶中部不对称(图2d和5b); 叶尖渐尖(图2d); 叶基心形(图2d和图5b), 不对称。主脉羽状, 二级脉5对, 间距不一致, 与中脉夹角 30° ~ 45° (图3c、3i和

图5e); 无间二级脉; 基部和中部的粗二级脉具复合梳状脉, 细二级脉弓形。二级脉间的三级脉外凸或波形贯穿(图3h~3i和图5c), 四级脉互生贯穿脉。叶齿为单齿(图2d, 见右侧箭头指示), 齿数约为每厘米3个, 内凹—笔直型; 锦葵型(Malvoid)齿, 齿主脉为粗二级脉, 直达齿尖。

比较与讨论: 化石标本与产于云南的*P. yunnanense*(图4b~4c和图6b)及印度等地的*P. subrifolium*相似。化石标本的叶片上部约1/3~2/5处最宽, 中部宽度不对称, 基部心形;*P. subrifolium*叶中部宽度对称, 基部形态多变(外凸、楔形或心形), 由此区别。因树龄和生境的不同, *P. yunnanense*成年植株叶片顶端具裂(图4b~4c)和不具裂(图6b, *P. yunnanense*常见叶形)两类, 叶顶角通常为锐角。标本JGYLZ0066与JGTHZ0022(图2d)叶顶角均为锐角, 与*P. yunnanense*相同。标本JGYLZ0066(图5b)一侧叶缘向外波状隆出(图3i,

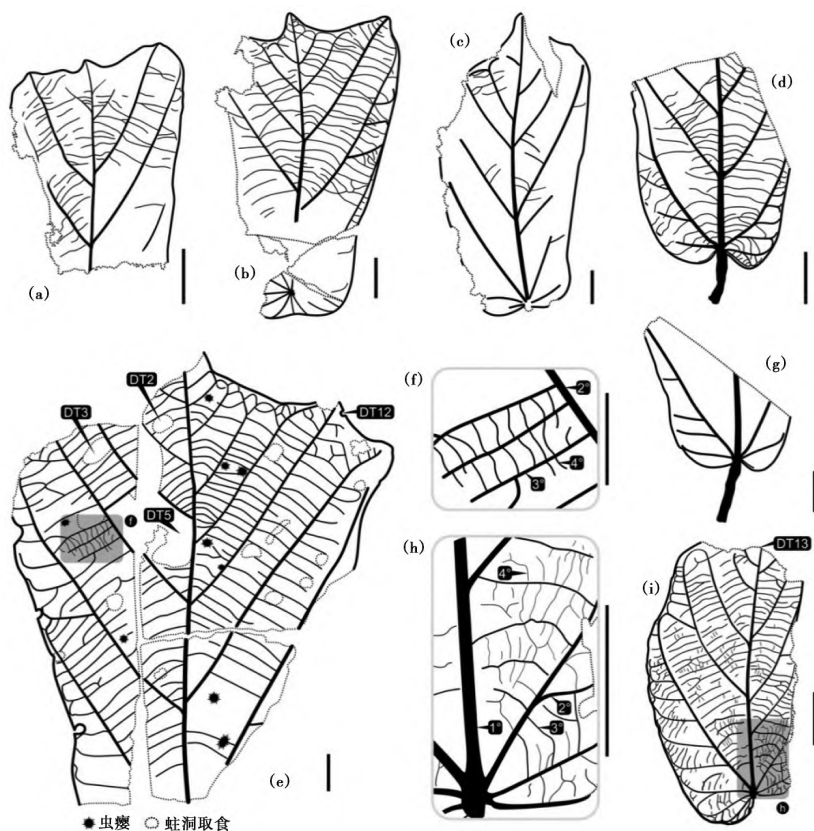


图 3 *Pterospermum shuangxingii*, *Pterospermum* cf. *yunnanense* 和 *Pterospermum* sp. 的叶结构图

(a~b, d, g) 双兴翅子树(*P. shuangxingii*); (c, i) 云南翅子树近似种 *P. cf. yunnanense*; (e) 为翅子树未定种 *Pterospermum* sp.;

(f) 为 (e) 局部细节; (h) 为 (i) 局部细节

标本编号: (a) JGOXHZ0070; (b) JGTHZ0021, (c) JGTHZ0022, (d) JGTHZ0020, (e) JGYLZ0062, (g) JGTHZ0023, (i) JGYLZ0066;

比例尺为 1 cm

Fig. 3 Line drawings of *Pterospermum shuangxingii*, *Pterospermum* cf. *yunnanense* and *Pterospermum* sp. (a~b, d, g) *P. shuangxingii*; (c, i) *P. cf. yunnanense*; (e) *Pterospermum* sp.; (f) shows the detail of (e); (h) shows the detail of (i). Specimen numbers: (a) JGOXHZ0070; (b) JGTHZ0021; (c) JGTHZ0022; (d) JGTHZ0020; (e) JGYLZ0062; (g) JGTHZ0023; (i) JGYLZ0066. Scale bars = 1 cm

见左侧叶缘), 此特征仅能在 *P. yunnanense* 的叶片上观察到, 有时会形成裂片、单齿(图 4b~4c)。化石标本中未观察到裂片, 但存在单齿(图 2d, 右侧箭头所示)。标本 JGTHZ0022(图 2d)的形态与 *P. yunnanense* 不具裂的形态(图 6b, *P. yunnanense* 常见叶形)更为接近, 叶片顶端有趋近截形的收缩, 叶尖渐尖。化石标本 JGTHZ0022、JGYLZ 0066 大小、叶形变化均在现生种 *P. yunnanense* 范围之内(表 1), 因此本文将其定为 *P. yunnanense* 的近似种。

翅子树(未定种) *Pterospermum* sp.

查阅标本: JGYLZ0062(图 5f~5g)。

产地层位: 云南景谷; 下中新统三号沟组。

形态描述: 叶柄未保存。叶片中型, 长约 12.3 cm

(不完整), 宽约 10.3 cm。叶具齿, 矩圆形或倒卵形(不完整); 叶尖右侧渐尖(左侧未保存, 图 5i); 叶基未保存。主脉羽状, 二级脉 6~7 对, 间距不一致, 与中脉夹角 $35^{\circ} \sim 45^{\circ}$; 无间二级脉; 中部的粗二级脉具复合梳状脉, 细二级脉弓形。二级脉间的三级脉笔直、外凸或波形贯穿(图 3e 和图 5d、5f~5g), 四级脉互生贯穿脉(图 3f 和图 5h)。叶齿为单齿, 齿间距不规则, 齿数约为每厘米 0.7 个, 内凹—笔直型; 锦葵型齿, 齿主脉为粗二级脉, 直达齿尖(图 5i, 见箭头指示)。

比较与讨论: 化石叶片顶端保存不完整、基部缺失, 叶片顶端可见 2 较大的单齿(图 5i, 见箭头指示), 与一些翅子树现生种的叶片相似, 如 *Pterospermum diversifolium*(图 4e)、*P. acerifolium*

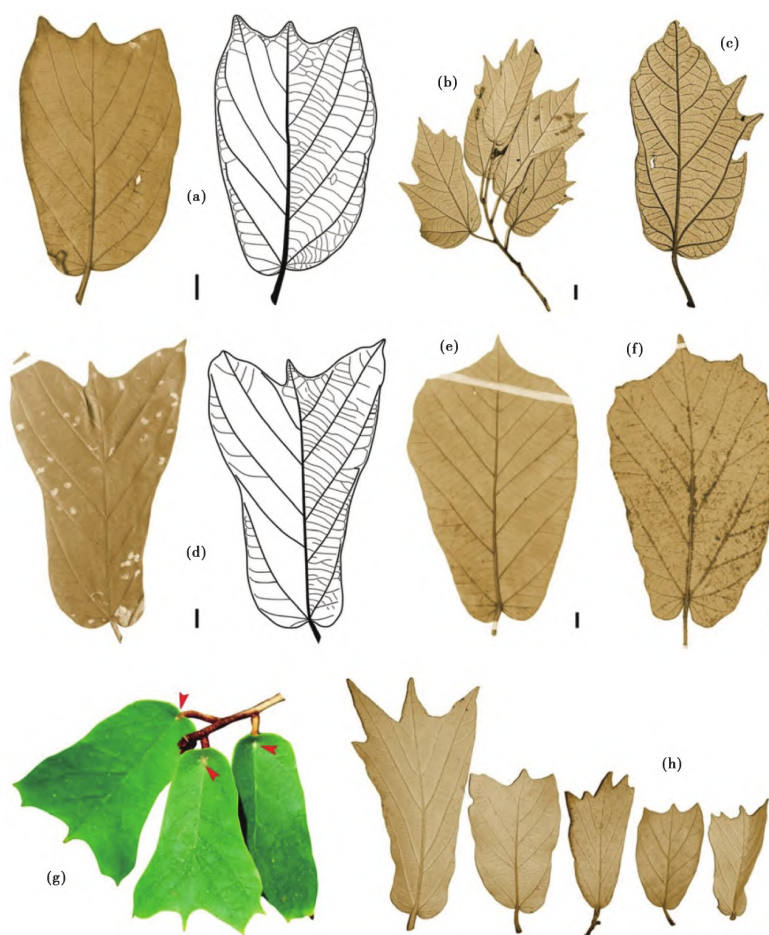


图 4 现生翅子树属成年植株叶片

(a) 截裂翅子树(*Pterospermum truncatolobatum*) 叶片及叶脉结构,中国科学院植物研究所标本馆(PE),标本编号: 01610230; (b) 云南翅子树(*P. yunnanense*) 小枝,采自云南景洪基诺山乡银厂山; (c) 为(b)小枝上单张叶片; (d) 大花翅子树(*P. grandiflorum*) 叶片及叶脉结构, Naturalis Biodiversity Center, 标本编号: L4152242; (e) *P. diversifolium* 叶片, Naturalis Biodiversity Center, 标本编号: L3969591; (f) 翅子树(*P. acerifolium*) 叶片, Royal Botanic Gardens, Kew, 标本编号: K001112296; (g) 大花翅子树的小枝,红色箭头指示了叶柄着生位置不稳定(在同一小枝出现叶缘着生和盾状着生),照片引自新加坡国家公园(<https://www.nparks.gov.sg/florafaunaweb/flora/8/1/8134>); (h) 截裂翅子树同株的叶片形态变化,采自中国科学院西双版纳热带植物园

比例尺为 1 cm

Fig. 4 Leaves of adult trees in living *Pterospermum* species. (a) *P. truncatolobatum*, specimen from Chinese International Herbarium(PE), specimen number: 01610230; (b) *P. yunnanense*; (c) one leaf of (b); (d) *P. grandiflorum*, Naturalis Biodiversity Center, specimen number: L4152242; (e) *P. diversifolium*, Naturalis Biodiversity Center, specimen number: L3969591; (f) *P. acerifolium*, Royal Botanic Gardens, Kew, specimen number: K001112296; (g) one branch of *P. grandiflorum* (Singapore Government Agency Website, <https://www.nparks.gov.sg/florafaunaweb/flora/8/1/8134>); (h) the morphological variation of leaves in *P. truncatolobatum*. Scale bars = 1 cm

(图 4f) 等。化石标本细二级脉末端的弓弧距叶缘较宽(图 5i), 粗二级脉与中脉夹角 $35^{\circ} \sim 45^{\circ}$ 和 *P. diversifolium* 接近。*P. diversifolium*、*P. grandiflorum* 等幼苗掌状叶有时也会具有与化石标本类似的叶片顶部形态(图 6b)。该化石标本大小、叶片顶端形态、三级脉(偶见笔直贯穿)等与所有已知的化石记录均有区别。目前观察到的形态特征只能鉴定到属级水平, 今后需要保存更加完整的标本对其进行进一步的分类鉴定。

4 讨论

4.1 翅子树属叶片形态的多样性

翅子树属叶片形态较为丰富(图 6a), 同一种内多具二型叶(图 6b)。其中, 幼苗的叶片通常更大, 主脉掌状, 叶形大致可分为两类: 一类为掌状裂叶, 如 *Pterospermum grandiflorum*、*P. yunnanense* (图 6b) 等; 另一类为不开裂的卵形至近圆形叶, 如分布于东南亚的 *P. javanicum*、台湾翅子树

表 1 翅子树属化石种与现生种叶片形态对比*

Table 1 Leaf morphological comparison among fossil species and selected extant species in *Pterospermum*

种名	基部特征	叶柄着生方式	顶部特征	长 (cm)	宽 (cm)	叶形 (成年植株)
<i>P. shuangxingii</i> Y. S. Zhao, J. Huang et T. Su	心形	边缘/盾状	顶端截形, 具 3 浅裂, 两侧裂片钝圆	约 7.6	3.3~4.5	倒卵形
<i>P. cf. yunnanense</i> H. H.Hsue	心形	边缘	叶尖渐尖, 顶角锐角	5.3~9.0	3.0~4.6	倒卵形或椭圆形
<i>P. sp.</i>	未保存	未保存	不完整, 在一侧具 2 单齿	>12.3	约 10.3	倒卵形? (不完整)
<i>P. mioacerifolium</i> Prasad, Panjawani, Kannaujia & Alok [6~7]	未保存	未保存	未保存	>5.0	>4.0	? (不完整)
<i>P. palaeohyeanum</i> Antal & Awasthi [23]	未保存	未保存	未保存	?	?	? (不完整)
<i>P. siwalicum</i> Antal & Prasad [24]	未保存	未保存	未保存	>7.0~11.0	4.3~4.8	长椭圆形? (不完整)
现生种						
<i>P. acerifolium</i> (L.) Willd.	心形或圆形	边缘/盾状	顶端截形或近圆形, 有时具浅裂或齿	18.0~34.0	14.0~29.0	椭圆形或矩圆形
<i>P. aureum</i> S. K.Ganesan	圆形	边缘	叶尖渐尖	4.6~7.6	2.8~3.5	卵形或矩圆形
<i>P. blumeianum</i> Korth.	外凸或圆形	边缘	叶尖渐尖	4.0~6.9	2.0~3.4	卵形, 矩圆形或椭圆形
<i>P. borneense</i> S. K.Ganesan	外凸或圆形	边缘	叶尖渐尖	6.0~8.0	2.7~3.0	卵形或椭圆形
<i>P. celebicum</i> Miq.	外凸或圆形	边缘	叶尖渐尖	6.2~13.5	3.5~6.0	卵形或椭圆形
<i>P. cumingii</i> Merr.& Rolfe	心形	边缘	叶尖渐尖	4.0~12.3	2.3~7.5	椭圆形或倒卵形
<i>P. diversifolium</i> Blume	心形	边缘	叶尖渐尖, 偶具浅裂或齿	9.5~28.0	6.0~14.5	矩圆形或倒卵形
<i>P. elmeri</i> Merr.	心形	边缘	叶尖渐尖	6.0~25.0	3.2~8.5	卵形
<i>P. elongatum</i> Korth.	复合, 中心下延	盾状	叶尖急尖或渐尖	7.2~14.0	4.0~7.0	卵形或矩圆形
<i>P. fuscum</i> Korth.	复合, 中心下延	盾状	顶端截形, 叶尖渐尖	9.0~18.0	6.0~11.5	卵形或矩圆形
<i>P. glabrum</i> S. K.Ganesan	外凸或圆形	边缘	叶尖渐尖	6.1~10.0	2.9~5.0	矩圆形, 卵形或倒卵形
<i>P. grandiflorum</i> Craib	心形	边缘/盾状	顶端截形, 叶尖渐尖, 具裂片 3~4	11.0~18.0	7.0~11.5	倒卵形
<i>P. grevillifolium</i> Pierre	外凸或圆形	边缘	叶尖急尖或渐尖	8.3~13.7	2.2~5.0	椭圆形, 卵形或倒卵形
<i>P. heterophyllum</i> Hance	心形	边缘	叶尖急尖或渐尖	7.0~15.0	3.0~10.0	椭圆形或卵形
<i>P. havilandii</i> S. K.Ganesan	外凸或圆形	边缘	叶尖渐尖, 有时具滴水叶尖	4.5~9.0	2.2~3.5	卵形或矩圆形
<i>P. jackianum</i> Wall. ex Mast.	外凸或截形	边缘/盾状	叶尖渐尖, 有时具滴水叶尖	5.5~17.0	2.7~5.0	椭圆形或倒卵形
<i>P. javanicum</i> Jungh.	外凸或截形	边缘	叶尖渐或长渐尖	6.3~11.0	3.0~4.6	椭圆形或矩圆形
<i>P. kingdungense</i> C. Y.Wu ex H. H.Hsue	圆形或楔形	边缘	顶端通常 3~5 不规则浅裂或齿	8.0~13.5	4.5~6.0	矩圆形或倒卵形
<i>P. lanceaefolium</i> Roxb. ex DC.	外凸	边缘	叶尖渐尖或急尖	5.0~9.0	2.0~3.0	长矩圆形或长椭圆形
<i>P. longipes</i> Merr.	心形	边缘	叶尖渐尖, 有时具滴水叶尖	5.0~11.7	1.7~5.0	椭圆形或卵形
<i>P. megalanthum</i> Merr.	外凸	边缘	叶尖渐尖	10.3~12.4	5.3~5.5	卵形
<i>P. mengii</i> P. Wilkie	心形	边缘	叶尖急尖, 偶具少数齿	15.5~21.0	10.5~12.3	卵形或矩圆形
<i>P. menglunense</i> H. H.Hsue	外凸	边缘	叶尖渐尖或长渐尖	4.5~12.5	1.5~4.8	卵形或椭圆形
<i>P. merrillianum</i> S. K.Ganesan	圆形或心形	边缘	叶尖渐尖, 有时具滴水叶尖	5.7~13.0	3.8~5.2	卵形
<i>P. niveum</i> S. Vidal	圆形或心形	边缘	叶尖渐尖, 有时具滴水叶尖	5.2~14.7	3.0~7.5	长椭圆形或长矩圆形
<i>P. obliquum</i> Blanco	一侧下延为圆形	边缘	叶尖长渐尖, 有时具滴水叶尖	6.0~11.0	1.7~4.1	卵形或长卵形
<i>P. parvifolium</i> Miq.	外凸	边缘	叶尖渐尖	5.2~8.5	2.5~4.0	卵形或椭圆形
<i>P. pecteniforme</i> Kosterm.	截形	边缘	叶尖急尖	4.6~10.4	2.8~6.5	卵形, 椭圆形或倒卵形
<i>P. proteus</i> Burkill	心形	边缘/盾状	顶端截形, 有时具裂片, 通常裂片不规则	5.0~11.0	2.5~5.0	特殊形状
<i>P. reticulatum</i> Wight & Arn.	楔形或心形	边缘	叶尖两侧有时具 1~8 浅裂或齿	5.6~16.2	3.7~8.0	倒卵形
<i>P. rubiginosum</i> B. Heyne ex G. Don	外凸或圆形	边缘	叶尖长渐尖有时具滴水叶尖	2.6~12.3	1.0~5.0	卵形或长椭圆形

续表 1

种名	基部特征	叶柄着生方式	顶部特征	长 (cm)	宽 (cm)	叶形 (成年植株)
<i>P. semisagittatum</i> Buch.-Ham. ex Roxb.	心形, 一侧下延	边缘	叶尖渐尖或急尖	11.6~19.1	2.9~4.9	长椭圆形
<i>P. stapfianum</i> Ridl.	复合, 中心下延	盾状	叶尖渐尖	6.4~16.0	3.2~9.5	倒卵形或矩圆形
<i>P. subrifolium</i> (L.)Raeusch.	外凸, 心形或楔形	边缘	叶尖渐尖 顶端两侧有时具浅裂或齿	4.3~9.5	3.0~4.3	矩圆形, 椭圆形或倒卵形
<i>P. subpeltatum</i> C. B.Rob.	外凸	边缘	叶尖渐尖	14.7~18.5	6.5~7.4	长椭圆形或长卵形
<i>P. sumatranum</i> Miq.	外凸或心形	边缘	具裂片, 叶尖渐尖	3.4~14.5	2.0~6.5	长椭圆形或卵形
<i>P. truncatolobatum</i> Gagnep.	心形	边缘	顶端截形, 具 3~5 裂片, 急尖或渐尖	8.0~16.0	3.5~11.0	倒卵形
<i>P. xylocarpum</i> (Gaertn.)Oken	圆形或心形	边缘	叶尖长渐尖, 常具 1~6 浅裂或齿	7.1~17.3	4.2~7.4	长椭圆形
<i>P. yunnanense</i> H. H.Hsue	心形	边缘	叶尖渐尖, 有时具裂或少量齿	5.0~8.7	2.0~5.2	卵形, 倒卵形或椭圆形
<i>P. zollingerianum</i> S. K. Ganesan	外凸	边缘	叶尖渐尖或长渐尖	9.7~13.0	4.0~5.5	椭圆形

摇 * 叶片特征的描述主要依据 Ellis 等^[17]; 数据来自文献 [2, 6~7, 22~24] 以及本文对标本的测量

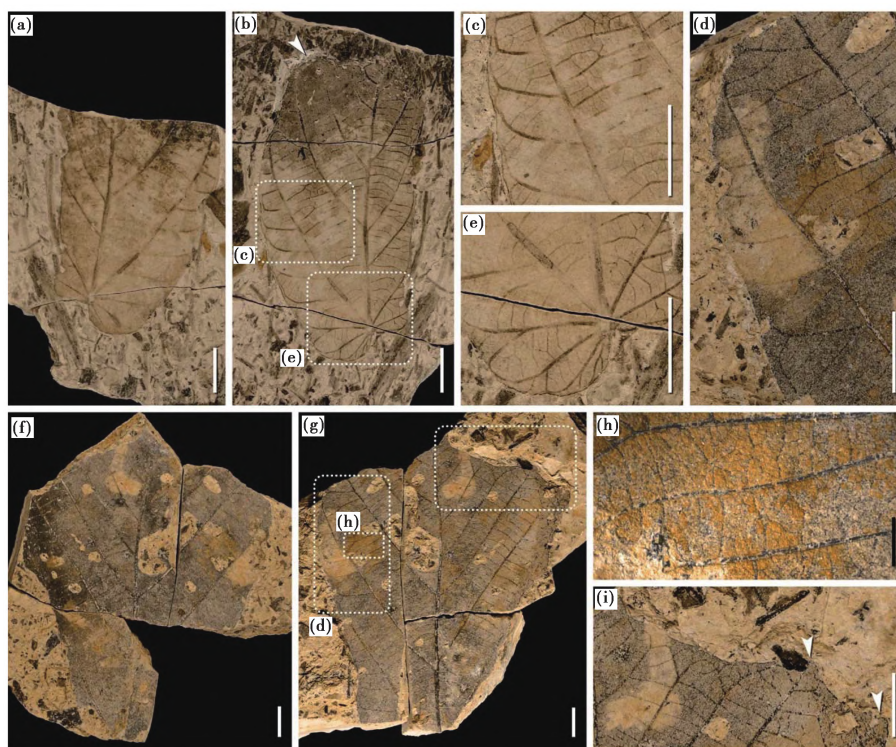


图 5 云南翅子树相似种 *Pterospermum* cf. *yunnanense* 与翅子树未定种 *Pterospermum* sp. 的化石标本

(a~c, e) 为云南翅子树相似种 (*P. cf. yunnanense*), 其中 (c 和 e) 为 (b) 的局部放大; (f~g) 为翅子树未定种 *P. sp.*;

(d, h~i) 为 (g) 的局部放大; (i) 箭头指示叶片顶部的特征

化石标本编号: (a~b) 为 JGYLZ0066 (f~g) 为 JGYLZ0062; (h) 比例尺为 2 mm, 其余比例尺为 1 cm

Fig. 5 Specimens of *Pterospermum* cf. *yunnanense* and *Pterospermum* sp. (a~c, e) *P. cf. yunnanense*; (c, e) Show the detail of (b); (f~g) *P. sp.*; (d, h~i) Shows the detail of (g); (i) Arrows show the top of leaf. Specimen numbers:

(a~b) JGYLZ0066; (f~g) JGYLZ0062; Scale bars: (h) 2 mm and others 1 cm

(*P. niveum*) 等。成年植株叶片比幼苗期要小得多, 具浅裂或不裂, 一般不为掌状叶。依据叶片基部形态、顶部形态、裂片形态或齿型(翅子树属齿型均为锦葵型, 齿主脉直达齿尖, 无腺体或腺体不明显^[18])的特征组合可区分该属物种。本次发现的翅

子树属化石叶片形态易与其他科属相区别, 主要包括: 叶片偏斜; 基部心形, 基部和中部不对称, 基出脉掌状; 具复合梳状脉, 四级脉为互生贯穿脉; 叶片顶端截形或近截形, 具浅裂或少数单齿, 齿型均为锦葵型, 二级脉直达齿尖。

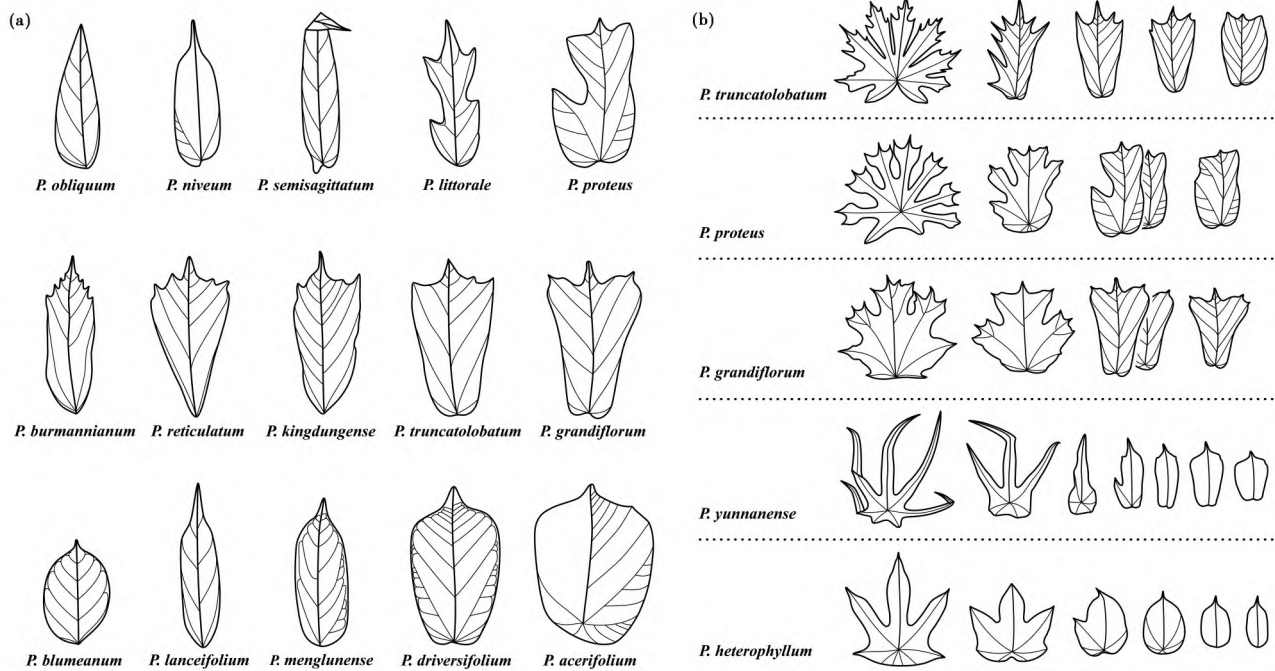


图 6 翅子树属叶片形态的多样性

(a) 翅子树属现生种的成年植株叶片形态多样性; (b) 翅子树属部分现生种的幼苗和成年植株叶形变化

Fig. 6 Leaf shape diversity in *Pterospermum*. (a) Leaves of mature trees in selected extant *Pterospermum* species;

(b) Morphological comparison for leaves of seedlings and mature trees

翅子树属一些现生种的叶形变化范围较大,但叶片顶部特征(如裂片和齿的形态等)较为稳定,是重要的鉴定依据之一。该属叶片顶部特征的稳定性还体现在成年翅子树叶片顶端与幼苗叶片顶端形态的关联(图 6b),例如:变叶翅子树幼苗叶片掌裂,中间裂片顶部为截形,成年植株叶片无论具裂与否,叶片顶端均为类似的截形;云南翅子树幼苗的掌状叶裂片为条形,成年植株叶片顶端一般渐尖,叶尖和幼苗时期相近;截裂翅子树幼苗的掌状叶裂片多和成年植株叶片顶端相似,此外,如 *Pterospermum acerifolium*、*P. diversifolium*、*P. grandiflorum*、翻白叶树(*P. heterophyllum*)、*P. javanicum*、*P. niveum* 以及分布于印度的 *P. xylocarpum* 等具有二型叶的物种均如此。

4.2 早中新世翅子树属叶片上昆虫取食行为的多样性

发现于景谷盆地的翅子树属叶片化石,保存了大量的昆虫取食痕迹(图 7),这些痕迹与翅子树属现生种叶片取食情况具有极高的相似性。通过对现生类群的观察发现,翅子树属单张叶片可能存在多种取食痕迹(图 7o)。本文依据《植物印痕化石昆虫(及其他)伤害类型指南》第三版^[19]、第四版(未正式发表)对取食痕迹进行了归类,发现了 4 个功

能取食类别(Functional Feeding Group, 简称 FFG),并鉴定出 9 种具体的伤害类型(Damage Type, 简称 DT)。包含了 3 种表面取食型(Surface Feeding, 简称 FFG1): 叶片上表面的 DT29(箭头所示, 图 7e)和下表面 DT JG(新类型, 图 7a 和 7c~7e, 见箭头所示; JG 为景谷汉语拼音缩写)、叶脉表面 DT201(图 7g~7h 和 7m~7n, 见箭头所示); 2 种边缘取食型(Margin Feeding, 简称 FFG2): DT12、DT13(图 3i 和图 7i~7j); 3 种蛀洞取食型(Hole Feeding, 简称 FFG3): DT2、DT3、DT5(图 4e 和图 7a, 见箭头所示); 1 种虫瘿型(Gallling, 简称 FFG4)(图 4e 和图 7k, G 为 Gallling 缩写, 无匹配的 DTs)。

一些昆虫类群为了躲避天敌会在叶片下表面进行取食,翅子树属叶片下表面生有较多短绒毛和较长的星状绒毛,取食痕迹呈大面积擦伤状或斑块状间断分布(图 7b 和 7d); 相对光滑的叶上表面,取食痕迹更为连续和完整(图 7f),因此叶片表面的结构不同,被昆虫取食的方式和保留痕迹也会有所不同,这也是本文将化石叶片取食痕迹位置区分为上表面和下表面的重要依据。

本研究在现生叶片上观察到了象甲科(Curculionidae Latreille) 毛束象属(*Desmidophorus* Dejean) 在翅子树属叶片背面除去表皮毛之后取食

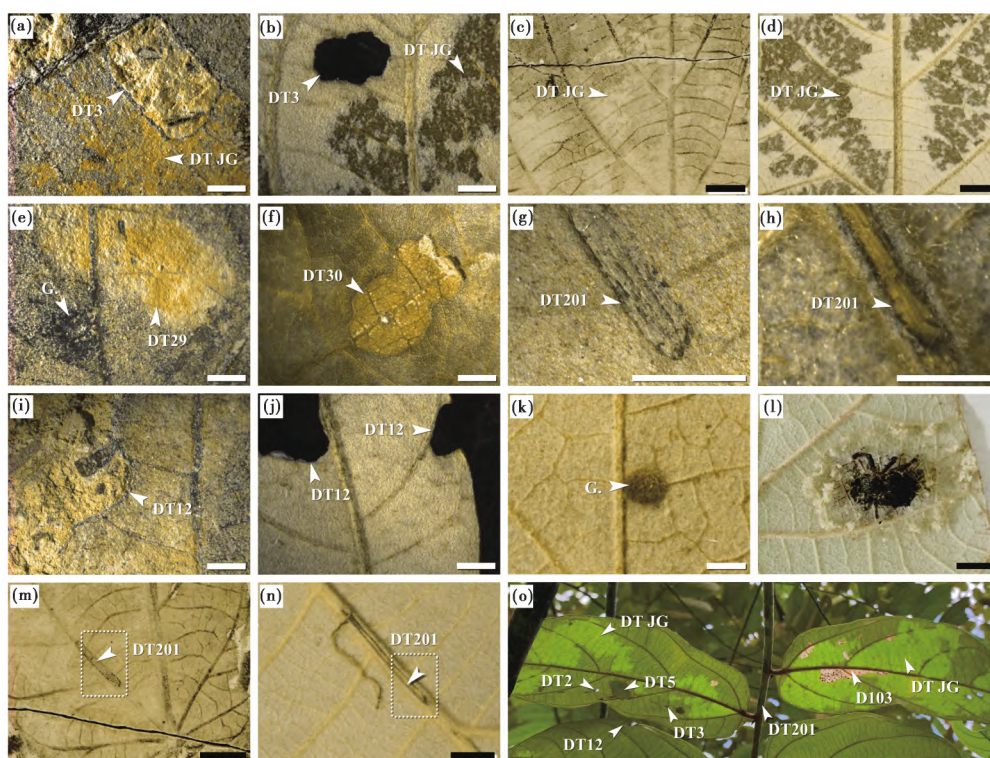


图 7 翅子树属叶片化石的昆虫取食形态

(a) 化石标本 JGYLZ0066 上的表面取食痕迹 DT JG 和蛀洞取食 DT3; (b, d) 现生变叶翅子树(*Pterosperrum proteus*) 叶片表面取食痕迹 DT JG 和蛀洞取食 DT3; (c) 标本化石 JGYLZ0062 上可能的表面取食痕迹 DT JG; (e) 标本 JGYLZ0066 上的虫瘿和表面取食 DT29; (f) 现生截裂翅子树(*P. truncatolobatum*) 叶片的表面取食 DT30; (g) 化石标本 JGYLZ0062 上的叶脉表面取食 DT201; (h) 现生翅子树(*P. acerifolium*) 的叶脉表面取食 DT201; (i) 化石标本 JGYLZ0066 上的边缘取食 DT12; (j) 现生变叶翅子树(*P. proteus*) 叶片上的边缘取食 DT12; (k) *P. obtusifolium* 表面的虫瘿, Naturalis Biodiversity Center, 标本编号: L0405707; (l) 毛束象属(*Desmidophorus*) 正在翅子树(*P. acerifolium*) 叶片下表面刮去绒毛进行取食; (m) 标本 JGYLZ0062 上的叶脉表面取食 DT201; (n) 现生翅子树(*P. acerifolium*) 的叶脉表面取食 DT201; (o) *P. menglunense* 一小枝上存在的多种昆虫取食痕迹

标本采集、观察和照片拍摄于中国科学院西双版纳热带植物园; (a~b, e~k) 比例尺为 2 mm (c~d, l~n) 比例尺为 5 mm

Fig. 7 Morphology of insect feeding on fossil leaves of *Pterosperrum*. (a) Hole feeding (DT3) and trichome removal surface feeding (DT JG) on fossil specimen JGYLZ0066; (b, d) Hole feeding and trichome removal surface feeding on extant *P. proteus*; (c) Trichome removal surface feeding on fossil specimen JGYLZ0062; (e) Surface feeding (DT29) on fossil specimen JGYLZ0066; (f) Surface feeding (DT30) on extant *P. truncatolobatum*; (g) Leaf vein surface feeding (resemble to DT201, but not always on midrib); (h) Leaf vein surface feeding (DT201) on extant *P. acerifolium*; (i) Margin feeding (DT12) on fossil specimen JGYLZ0066; (j) Margin feeding (DT12) on extant *P. proteus*; (k) Gallings (not assigned DT) on extant *P. obtusifolium* (L0405707, Naturalis Biodiversity Center); (l) A weevil (*Desmidophorus*) is removing trichomes on the lower (abaxial) epidermis of *P. acerifolium* for surface feeding; (m) Leaf vein surface feeding (DT201) on fossil specimen JGYLZ0062; (n) Leaf vein surface feeding (DT201) on *P. acerifolium*; (o) Different plant-insect interactions on one branch of *P. menglunense*. All extant samples were collected in Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla. (a~b, e~k) scale bar=2 mm and (c~d, l~n) scale bar=5 mm

叶肉(图 7l), 叶片化石标本 JGYLZ0066(图 3a)、JGYLZ0062(图 3f~3g)上也同样发现了这类取食痕迹(图 7a和 7c)。该类取食是昆虫针对翅子树属布满绒毛的叶片下表面进行取食的一种特殊行为, 昆虫在叶片下表面利用口器先将绒毛清除, 再取食叶表皮。由于第三版《植物印痕化石昆虫(及其他)伤害类型指南》^[17]和第四版(未正式发表)伤害类型指导手册中均没有针对该取食痕迹的 DT 类型, 故

而本文认为应赋予新的 DT 类型(DT JG)。根据对西双版纳热带植物园中的翅子树属观察发现, DT JG 这一类取食方式在翅子树属现生种中普遍存在, 如: *Pterosperrum acerifolium*、*P. kingtungense*、*P. menglunense*、*P. proteus* 等, 印度的现生翅子树属叶片标本也有类似的取食痕迹保存(如: <https://www.gbif.org/zh/occurrence/2598671886>, 观察自 *P. xylocarpum*)。化石标本中昆虫对叶脉的取食痕迹(图 7g~7h)与现

生叶片上的状态同样非常相似,昆虫将叶柄、主脉或粗二级脉表皮切开,然后进行取食(有时为新发的嫩茎)。通过对野外和栽培植株的观察发现,毛束象属(*Desmidophorus* Schönherr)等昆虫对锦葵科植物如翅子树属、木槿属(*Hibiscus* L.)等的叶柄、叶脉及嫩茎进行取食,可以形成与化石的叶脉损伤痕迹相同的损伤类型,如: DT201。这种取食类型在多数翅子树属植物上都能观察到,如: *P. acerifolium*、*P. kingtungense*、*P. proteus* 等,其取食方式会使得叶柄非常容易在损伤处折断,这可能是造成标本 JGTHZ0022(图 2d)、JGYLZ0066(图 5b)叶柄大部分或完全缺失的原因。由于象甲类具有上述特殊的取食习性,表明这类昆虫取食翅子树属的习性至少在中新世就已经建立。

4.3 植物地理学意义

翅子树属的化石记录在印度从早始新世一直延续至上新世(表 2 和图 8),包括马哈拉施特拉邦中新世的碳化果实化石 *Pterospermumocarpon kalviwadiensis*^[5]; 大吉岭地区中新世的叶片化石 *Pterospermum mioacerifolium*^[6~7]、*P. palaeohyeanum*^[23] 和 *P. siwalicum*^[24]; 古吉拉特邦早始新世的木化石 *Pterospermoxylon suratensis*^[25] 和 *Pterospermoxylon kutchensis*^[25]; 西孟加拉邦中新世的木化石

Pterospermoxylon bengalensis^[26]; 古吉拉特邦上新世的木化石 *Pterospermoxylon kutchensis*^[27]。最近,Nguyen 等^[28]在越南安沛盆地的晚中新世植物群中也发现了翅子树属叶片化石。

早始新世的化石记录表明,与欧亚大陆碰撞之前,印度次大陆的西北边缘已经存在物种较为丰富的常绿类森林^[29]。古近纪早期全球较为温暖,印度次大陆处于低纬度地区,具有温暖潮湿的气候^[30],促进了当时生物多样性的发展^[31~33]。结合已有的化石记录和该属现代种群的分布状态推测,翅子树属可能从印度次大陆的西北缘起源,并逐渐向东扩散至印度东部分布热带森林的地区(图 8)。

景谷盆地翅子树属化石的发现表明,该属至少在早中新世就已经分布于中国西南地区并延续至今。中国东南部也有翅子树属的现生种类分布,这一地区的中中新世(约 14.7 Ma)^[34]漳浦生物群,是全球已知物种最丰富的新生代热带雨林生物群之一^[35],但是尚未发现翅子树属的化石,该属到达中国东南部的时间有待今后的化石证据。翅子树属化石记录集中在中新世,表明中新世^[36~37]可能是其重要的传播和物种分化的关键时期。新近纪至今青藏高原局部地区继续隆升^[38]、东亚季风气候变化^[39]等因素的综合影响,导致生境多样化^[40],可能促使翅子树属在云南逐步分化,并逐渐形成一些狭域分布种,

表 2 翅子树属大化石记录

Table 2 Macrofossil records of the genus *Pterospermum*

分类	近似现代种	位置	来源	器官	时代
<i>Pterospermoxylon kutchensis</i> Awasthi, Guleria & Lakhanpal	<i>P. rubiginosum</i> B. Heyne ex G. Don, <i>P. reticulatum</i> Wight & Arn.	印度古吉拉特邦	Singh 等 ^[25]	木	早始新世
<i>Pterospermoxylon suratensis</i> n. sp.	<i>P. acerifolium</i> (L.) Willd., <i>P. reticulatum</i> Wight & Arn., <i>P. javanicum</i> Jungh.	印度古吉拉特邦	Singh 等 ^[25]	木	早始新世
<i>P. shuangxingii</i> Y. S. Zhao, J. Huang et T. Su	<i>P. grandiflorum</i> Craib	云南景谷	本文	叶	早中新世
<i>P. cf. yunnanense</i> H. H. Hsue	<i>P. yunnanense</i> H. H. Hsue	云南景谷	本文	叶	早中新世
<i>P. sp.</i>	<i>P. diversifolium</i> Blume	云南景谷	本文	叶	早中新世
<i>P. palaeohyeanum</i> Antal & Awasthi	<i>P. xylocarpum</i> (Gaertn.) Oken	印度西孟加拉邦	Antal 和 Awasthi ^[23]	叶	中中新世
<i>P. siwalicum</i> Antal & Prasad	<i>P. semisagittatum</i> Buch.-Ham. ex Roxb.	印度西孟加拉邦	Antal 和 Prasad ^[24]	叶	中中新世
<i>Pterospermumocarpon kalviwadiensis</i> R. Srivast., R. K. Saxena & Gaurav Srivast.	<i>P. subrifolium</i> (L.) Raeusch.	印度马哈拉施特拉邦	Srivastava 等 ^[5]	果	中新世
<i>P. mioacerifolium</i> Prasad, Khare, Panjawani & Alok	<i>P. acerifolium</i> (L.) Willd.	印度西孟加拉邦	Prasad 等 ^[6~7]	叶	中新世
<i>Pterospermoxylon bengalensis</i> Roy & Mukhopadhyay	未知	印度西孟加拉邦	Roy 和 Mukhopadhyay ^[26]	木	中新世
<i>Pterospermum sp.</i>	未知	越南安沛	Nguyen 等 ^[28]	叶	晚中新世
<i>Pterospermoxylon kutchensis</i> Awasthi, Guleria & Lakhanpal	<i>P. reticulatum</i> Wight & Arn.	印度古吉拉特邦	Awasthi 等 ^[27]	木	上新世

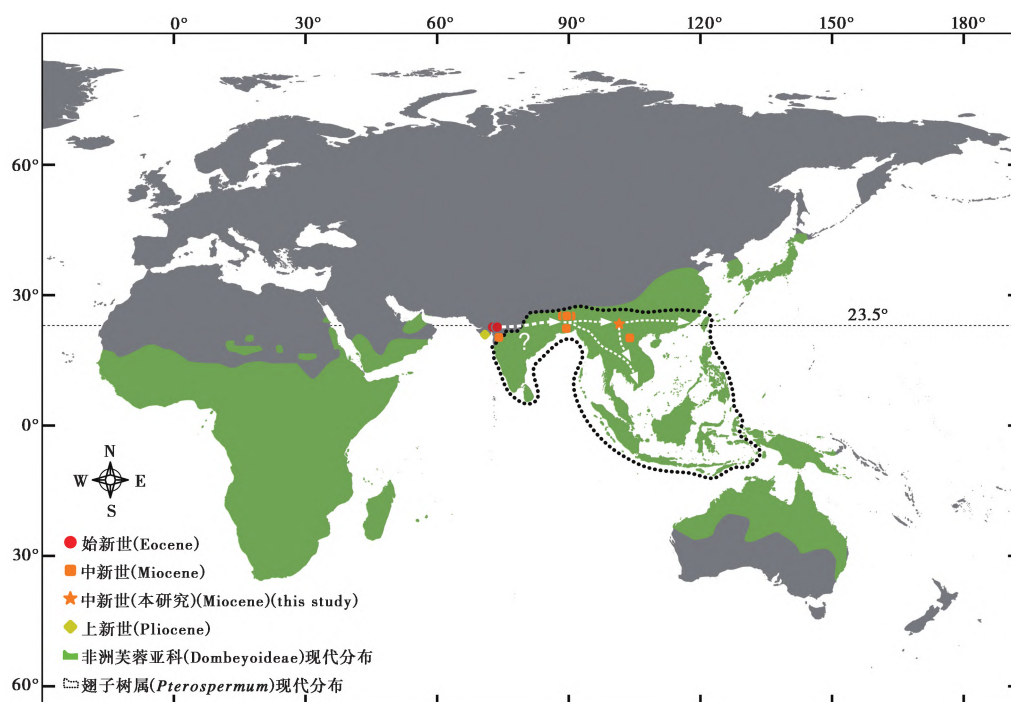


图 8 翅子树属大化石与现代分布区示意图

数据来自表 2、英国邱园标本数据库(<https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:331888-2>) 和 APWeb (<http://www.mobot.org/MOBOT/Research/APweb/welcome.html>)

Fig. 8 Macrofossil records of *Pterospermum* and its modern distribution. Data from: Table 2, <https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:331888-2> and <http://www.mobot.org/MOBOT/Research/APweb/welcome.html>

如: *Pterospermum kingtungense*、*P. menglunense*、主要分布在元江干热河谷地区的 *P. proteus*, 以及生长于云南南部疏林石灰山的 *P. yunnanense* 等。

大约 6000 万年前, 印度次大陆与欧亚大陆发生碰撞, 两地的生物类群得以逐步交流^[41~45], 如苦木科 (Simaroubaceae) 的臭椿属 (*Ailanthus* Desf.) 从印度通过青藏高原地区向欧洲和北美洲传播^[46]; 龙脑香科 (Dipterocarpaceae) 从印度扩散至东南亚^[47]; 同样的扩散模式还有叶下珠科 (Phyllanthaceae) 的土蜜树属 (*Bridelia* Willd.)、番荔枝科 (Anonaceae) 的藤春属 (*Alphonsea* Hook. f. & Thomson)、漆树科 (Anacardiaceae) 的肉托果属 (*Semecarpus* L. f.)^[48~50] 等。因此, 翅子树属可能和上述植物类群具有相似的传播途径。

5 结论

本文对发现于景谷盆地下中新统三号沟组的翅子树属叶片化石进行了详细的形态学研究, 并对比了该属现生植物, 结合该属的化石及现生物种分布, 总结如下:

(1) 翅子树属多数现生种的叶形变化范围较大, 但叶片顶部裂片和齿形等形态特征的组合较为

稳定。该属叶片顶部特征的稳定性, 还体现在成年植株叶片顶端与幼苗叶片顶端形态的关联。

(2) 景谷盆地翅子树属化石共划分为 3 个形态种, 表明该属至少在早中新世就已经分布于中国西南地区并逐步分化。依据该属化石历史和现代分布区, 推测翅子树属可能起源于印度次大陆, 随后逐渐向东扩散至亚洲东南部。

(3) 景谷盆地所发现的翅子树属化石叶片具有 4 个功能取食类别, 鉴定出 9 种具体的伤害类型。现生毛束象属等昆虫对锦葵科植物的取食形态和化石损伤痕迹相同, 表明象甲类昆虫与翅子树属的取食关系在中新世就已经建立。

致谢: 周浙昆研究员、杨美芳编辑和审稿人对本文提出诸多宝贵建议; 德国波恩大学 Torsten Wappler 教授在取食类型鉴定上提供帮助; 刘佳、王腾翔、徐小婷等在标本查阅和昆虫鉴定方面给予帮助; 英国阿伯丁大学 S. K. Ganesan 提供翅子树属资料; 陶华协助了化石标本的采集, 在此一并致谢!

参考文献 (References):

- [1] Singh P, Kaliyammurthy K, Lakshminarasimhan P, et al. Endemic

- Vascular Plants of India[M]. Kolkata: Botanical Survey of India, 2015: 1–339.
- [2] Tang Ya, Gilbert M G, Dorr L G. *Pterospermum* [M] // Wu Zhenyi, Raven P H, Hong Deyuan eds. Flora of China. Beijing: Science Press; Saint Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2007, 12: 327–329.
- [3] Ganesan S K, Middleton D, Wilkie P. A revision of *Pterospermum* (Malvaceae: Dombeyoideae) in Malesia[J]. Edinburgh Journal of Botany, 2019, 77: 1–81. doi: 10.1017/S0960428619Y000337.
- [4] Bande M B, Prakash U. Four new fossil dicotyledonous woods from the Deccan Intertrappean beds near Shahpura, Mandla District, M. P. [J]. Geophytology, 1980, 10(1, 2): 268–271. doi: 10.54991/jop.1983.1704.
- [5] Srivastava D R, Saxena R, Srivastava G. *Pterospermum ocarpon*, a new malvacean fruit from the Sindhudurg Formation (Miocene) of Maharashtra, India, and its phytogeographical significance[J]. Journal of Earth System Science, 2012, 121(1): 183–193.
- [6] Prasad M, Khare E, Kannaujia A, et al. Cuticle bearing fossil leaves from Mio-Pliocene period in the sub Himalayan zone and its phytogeographical and environmental implications[J]. Journal of Environmental Biology, 2013, 34(5): 863–875.
- [7] Prasad M, Kannaujia A K, Alok, et al. Plant megaflora from the Siwalik (Upper Miocene) of Darjeeling District, West Bengal, India and its palaeoclimatic and phytogeographic significance[J]. The Palaeobotanist, 2015, 64: 13–94. doi: 10.54991/jop.2015.103.
- [8] 林丽, 贝丰, 宋振亚, 等. 云南景谷盆地及陇川盆地新生代生物群特征及环境地质意义[J]. 成都理工大学学报(自然科学版), 2000, 27(1): 15–18.
Lin Li, Bei Feng, Song Zhenya, et al. Biotic characters and environgeological significance in Cenozoic era in Jinggu and Longchuan basins in Yunnan[J]. Journal of Chengdu University of Technology (Science & Technology Edition), 2000, 27(1): 15–18.
- [9] Wissink G K, Hoke G D, Garzone C N, et al. Temporal and spatial patterns of sediment routing across the southeast margin of the Tibetan Plateau: Insights from detrital zircon[J]. Tectonics, 2016, 35: 2538–2563. doi: 10.1002/2016TC004252.
- [10] 颜茂都, 陈毅. 晚始新世古红河流域变化: 来自思茅盆地早新生代地层碎屑锆石 U–Pb 年代学证据[J]. 第四纪研究, 2018, 38(1): 130–144.
Yan Maodu, Chen Yi. Detrital zircon U–Pb age analyses of the Early Cenozoic sediments from the Simao Basin and evolution of the paleo-Red River drainage system[J]. Quaternary Sciences, 2018, 38(1): 130–144.
- [11] 周铁明. 云南景谷盆地晚第三纪地层[J]. 石油学报, 1992, 13(2): 159–164.
Zhou Tieming. Late Tertiary formation in Jinggu Basin of Yunnan Province[J]. Acta Petroli Sinica, 1992, 13(2): 159–164.
- [12] 《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[M]. 北京: 科学出版社, 1978: 1–232.
Writing Group of Cenozoic Plants of China. Fossil Plants of China (Volume 3), Cenozoic Plants from China[M]. Beijing: Science Press, 1978: 1–232.
- [13] 宋之琛, 钟碧珍. 云南景谷第三纪孢粉组合[J]. 中国科学院南京地质古生物研究所丛刊, 1984, 8: 1–54. http://ir.nigpas.ac.cn/handle/332004/5983.
Song Zhichen, Zhong Bizhen. Tertiary spore-pollen assemblages from Jinggu, Yunnan[J]. Bulletin of Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, 1984, 8: 1–54. http://ir.nigpas.ac.cn/handle/332004/5983.
- [14] 刘正明. 云南景谷盆地晚第三纪介形类[J]. 微体古生物学报, 1992, 13(1): 198–201.
Liu Zhengming. Late Tertiary nonmarine ostracods from Jinggu Basin, Yunnan[J]. Acta Micropalaeontologica Sinica, 1992, 13(1): 198–201.
- [15] 云南省地质矿产局. 云南省区域地质[M]. 北京: 地质出版社, 1990: 242.
Bureau of Geology and Mineral Resources of Yunnan Province. Regional Geology of Yunnan Province[M]. Beijing: Geological Publishing House, 1990: 242.
- [16] 云南省地质矿产局. 云南省岩石地层[M]. 武汉: 中国地质大学(武汉)出版社, 1996: 245–246.
Bureau of Geology and Mineral Resources of Yunnan Province. Stratigraphy (Lithostratic) of Yunnan Province[M]. Wuhan: China University of Geosciences (Wuhan) Press, 1996: 245–246.
- [17] Ellis B, Daly D, Hickey L, et al. Manual of Leaf Architecture[M]. Ithaca, New York: Cornell University Press, 2009: 1–190.
- [18] Hickey L J, Wolfe J A. The bases of angiosperm phylogeny: Vegetative morphology[J]. Annals of the Missouri Botanical Garden, 1975, 62(3): 538–589.
- [19] Labandeira C, Wilf P, Johnson K, et al. Guide to Insect (and Other) Damage Types on Compressed Plant Fossils[M]. Washington, DC: Smithsonian Institution, National Museum of Natural History, Department of Paleobiology, 2007: 1–25.
- [20] Bayer C, Fay M, Bruijn A, et al. Support for an expanded family concept of Malvaceae within a recircumscribed order Malvales: A combined analysis of plastid *atpB* and *rbcL* DNA sequences[J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 1999, 129(4): 267–303.
- [21] Cvetković T, Areces-Berazain F, Hinsinger D D, et al. Phylogenomics resolves deep subfamilial relationships in Malvaceae S. L. [J]. G3—Genes, Genomes, Genetics, 2021, 11(7): jkab136. doi: 10.1093/g3journal/jkab136.
- [22] Wilkie P. A new species of *Pterospermum* (Dombeyoideae, Malvaceae/Sterculiaceae) from Cambodia and Vietnam[J]. Edinburgh Journal of Botany, 2007, 64(2): 179–183.
- [23] Antal J S, Awasthi N. Fossil flora from the Himalayan foothills of Darjeeling district, West Bengal and its palaeoecological and phytogeographical significance[J]. Palaeobotanist, 1993, 42: 14–60. doi: 10.54991/jop.1993.1129.
- [24] Antal J S, Prasad M. Some more leaf-impressions from the Himalayan foothills of Darjeeling District, West Bengal, India[J]. Palaeobotanist, 1996, 43: 1–9. doi: 10.54991/jop.1994.1171.
- [25] Singh H, Prasad M, Kumar K, et al. Early Eocene macroflora and associated palynofossils from the Cambay Shale Formation, Western India: Phytogeographic and palaeoclimatic implications[J]. Palaeoworld, 2015, 24(3): 293–323.

- [26] Roy S K , Mukhopadhyay S. Fossil wood resembling *Pterospermum* Schreb.(Sterculiaceae) and *Tectona* Linn.(Verbenaceae) from the Tertiary of West Bengal , India [C] // Bahadur B. Gleanings in Botanical Research Current Scenario , Ramanujam Commemoration Volume. Nagpur , India , 2005: 221– 231.
- [27] Awasthi N , Guleria J S , Lakhanpal R N. A fossil dicotyledonous wood from the Pliocene beds of Mothala , District Kutch , Western India [J]. *Palaeobotanist* , 1980 , 26(1– 3) : 199– 205.
- [28] Nguyen H B , Huang Jian , Do T V , et al. First pod record of *Mucuna* (Papilionoideae , Fabaceae) from the Late Miocene of the Yen Bai Basin , Northern Vietnam [J]. *Review of Palaeobotany and Palynology* , 2022 , 298(41) : 104592. doi: 10.1016/j.revpalbo.2021.104592.
- [29] Shukla A , Mehrotra R. A new fossil wood from the highly diverse Early Eocene equatorial forest of Gujarat (Western India) [J]. *Palaeoworld* , 2018 , 27(3) : 392– 398.
- [30] 程海,李瀚瑛,张旭,等. 欧-亚-非大陆季风: 超级大陆与超级季风的雏形[J]. *第四纪研究* , 2020 , 40(6) : 1381– 1396.
Cheng Hai , Li Hanying , Zhang Xu , et al. European-Asian-African continent: An early form of supercontinent and supermonsoon [J]. *Quaternary Sciences* , 2020 , 40(6) : 1381– 1396.
- [31] Scotese C R , Golonka J. *Paleogeographic Atlas , PALEOMAP Progress Report 20– 0692* [R]. Department of Geology , University of Texas at Arlington , 1992: 34. doi: 10.13140/RG.2.1.1058.9202.
- [32] Givnish T J , Renner S R. Tropical intercontinental disjunctions: Gondwana breakup , immigration from the boreotropics , and transoceanic dispersal [J]. *International Journal of Plant Science* , 2004 , 165 (Suppl. 4) : S1– S6. doi: 10.1086/424022.
- [33] Sahni A , Saraswati P K , Rana R S , et al. Temporal constraints and depositional palaeoenvironments of the Vastan Lignite Sequence , Gujarat: Analogy for the Cambay shale hydrocarbon source rock [J]. *Indian Journal of Petroleum Geology* , 2006 , 15(1) : 1– 20.
- [34] Zheng Daran , Shi Gongle , Hemming S , et al. Age constraints on a Neogene tropical rainforest in China and its relation to the Middle Miocene Climatic Optimum [J]. *Palaeogeography , Palaeoclimatology , Palaeoecology* , 2019 , 518: 82– 88. doi: 10.1016/j.palaeo.2019.01.019.
- [35] Wang Bo , Shi Gongle , Xu Chunpeng , et al. The mid-Miocene Zhangpu biota reveals an outstandingly rich rainforest biome in East Asia [J]. *Science Advances* , 2021 , 7: eabg0625. doi: 10.1126/sciadv.abg0625.
- [36] Zachos J C , Pagani M , Sloan L C , et al. Trends , rhythms , and aberrations in global climate 65 Ma to present [J]. *Science* , 2001 , 292(5517) : 686– 93.
- [37] Westerhold T , Drury A J , Liebrand D , et al. An astronomically dated record of Earth's climate and its predictability over the last 66 million years [J]. *Science* , 2020 , 369(6509) : 1383– 1387.
- [38] 杨小强,郑思静,闫永刚,等. 南海北部晚中新世-上新世期间碎屑物质输入对青藏高原隆升与季风演化的响应 [J]. *第四纪研究* , 2022 , 42(3) : 650– 661.
Yang Xiaoqiang , Zheng Sijing , Yan Yonggang , et al. Response of terrigenous flux to the uplift of the Tibetan Plateau and summer monsoon evolution during the Late Miocene-Pliocene in the northern South China Sea [J]. *Quaternary Sciences* , 2022 , 42(3) : 650– 661.
- [39] 谢小训,刘晓东. 晚中新世以来东亚季风降水变化对轨道强迫和全球冰量变动响应的区域差异 [J]. *第四纪研究* , 2020 , 40(6) : 1486– 1498.
Xie Xiaoxun , Liu Xiaodong. Regional differences of East Asian monsoon precipitation in response to orbital forcing and global ice-volume changes since the late Middle Pleistocene [J]. *Quaternary Sciences* , 2020 , 40(6) : 1486– 1498.
- [40] Li Shufeng , Valdes P , Farnsworth A , et al. Orographic evolution of northern Tibet shaped vegetation and plant diversity in Eastern Asia [J]. *Science Advances* , 2021 , 7(5) : eabc7741. doi: 10.1126/sciadv.abc7741.
- [41] Bande M B , Prakash U. The Tertiary flora of Southeast Asia with remarks on its palaeoenvironment and phytogeography of the Indo-Malayan region [J]. *Review of Palaeobotany and Palynology* , 1986 , 49(3– 4) : 203– 233.
- [42] Deng Tao , Lu Xiaokang , Wang Shiqi , et al. An Oligocene giant rhino provides insights into *Paraceratherium* evolution [J]. *Communications Biology* , 2021 , 4(1) : 639. doi: 4.639.10.1038/s42003-021-02170-6.
- [43] Srivastava G , Mehrotra R C. Low latitude floral assemblage from the Late Oligocene sediments of Assam and its palaeoclimatic and palaeogeographic significance [J]. *Chinese Science Bulletin* , 2013 , 58(S1) : 156– 161.
- [44] Jacques F M , Shi Gongle , Su Tao , et al. A tropical forest of the Middle Miocene of Fujian (SE China) reveals Sino-Indian biogeographic affinities [J]. *Review of Palaeobotany and Palynology* , 2015 , 216: 76– 91. doi: 10.1016/j.revpalbo.2015.02.001.
- [45] Zhou Zhekun , Liu Jia , Chen Linlin , et al. Cenozoic plants from Tibet: An extraordinary decade of discovery , understanding and implications [J]. *Science China: Earth Sciences* , 2023. doi: 10.1007/s11430-022-9980-9.
- [46] Liu Jia , Su Tao , Spicer R , et al. Biotic interchange through lowlands of Tibetan Plateau suture zones during Paleogene [J]. *Palaeogeography , Palaeoclimatology , Palaeoecology* , 2019 , 524: 33– 40. doi: 10.1016/j.palaeo.2019.02.022.
- [47] Bansal M , Morley R , Nagaraju S , et al. Southeast Asian dipterocarp origin and diversification driven by Africa-India floristic interchange [J]. *Science* , 2022 , 375(6579) . doi: 10.1126/science.abk2177.
- [48] Srivastava G , Mehrotra R. The oldest fossil of *Semecarpus* L. f. from the Makum Coalfield , Assam , India and comments on its origin [J]. *Current Science* , 2012 , 102 (3) : 398– 400.
- [49] Srivastava G , Mehrotra R. First fossil record of *Alphonsea* Hk. f. & T. (Annonaceae) from the Late Oligocene sediments of Assam , India and comments on its phytogeography [J]. *PLoS One* , 2013 , 8(1) : e53177. doi: 10.1371/journal.pone.0053177.
- [50] Srivastava G , Mehrotra R C , Shukla A , et al. Miocene Vegetation and Climate in Extra Peninsular India: Megafossil Evidences (Edition 5) [M]. Lucknow , India: Special Publication of the Palaeontological Society of India , 2014: 283– 290.

FOSSIL LEAVES OF *PTEROSPERMUM*(MALVACEAE) FROM THE EARLY MIOCENE OF JINGGU , YUNNAN PROVINCE WITH ITS PALEOECOLOGICAL AND PHYTOGEOGRAPHICAL IMPLICATIONS

ZHAO Yishan¹ , SONG Ai^{1 2, 3} , DENG Weiyudong⁴ , HUANG Jian^{1 3} , SU Tao^{1 3}

(1. CAS Key Laboratory of Tropical Forest Ecology , Xishuangbanna Tropical Botanical Garden , Chinese Academy of Sciences , Mengla 666303 , Yunnan;

2. Institute of Palaeontology , Yunnan University , Kunming 650500 , Yunnan; 3. University of Chinese Academy of Sciences , Beijing 100049 , Yunnan;

4. Rheinische Friedrich-Wilhelms Universität Bonn , Bonn 53115 , Germany)

Abstract

Pterospermum Schreb.(Malvaceae Juss.) is mainly distributed in tropical regions of Asia and only has a few fossil records in India. This study reported fossil leaves of *Pterospermum* from the Lower Miocene Sanhaogou Formation in the Jinggu basin(23°31'N , 100°42'E) , Yunnan Province , China. The Jinggu basin is a Cenozoic coal and oil-bearing basin with Sanhaogou Formation in the lower part and Huihuan Formation in the upper part. Three *Pterospermum* species were classified based on the detailed morphological comparison with both fossil and living species , i.e. , *P. shuangxingii* Y. S. Zhao , J. Huang et T. Su sp. nov. , *P. cf. yunnanense* H. H. Hsue , and *P. sp.* *P. shuangxingii* sp. nov. is characterized by obovate leaf shape , untoothed margin , trilobed on the top of the leaf , cordate and asymmetrical leaf base , which is similar to the living species *P. grandiflorum* Craib from Southeast Asia. *P. cf. yunnanense* H. H. Hsue is represented by unlobed leaf with relatively small leaf size , and *P. sp.* has two simple tooth at the top of leaf blade. The discovery of *Pterospermum* from the Jinggu basin indicates an Early Miocene diversification of this genus in southwestern China. Together with previous molecular analyses and fossil records , we proposed that *Pterospermum* may originate by the Early Eocene in India and disperse to Southeast Asia during the Neogene. Besides , this study observed quite similar insect damage patterns on both fossil and modern *Pterospermum* leaves , among them , some were caused by weevil(Brachyceridae: Desmidophorus) . It suggests that the modern plant-insect interaction in this genus could be dated back to the Early Miocene.

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

Order Malvales Berchtold & J. Presl

Family Malvaceae Jussieu

Subfamily Dombeyoideae Beilschmied

Genus *Pterospermum* Schreber

Species *Pterospermum shuangxingii* Y. S. Zhao , J. Huang et T. Su , sp. nov.

Etymology The specific name ‘*shuangxing*’ is in honor of Professor Shuangxing Guo , a distinguished palaeobotanist in with focus on Cenozoic floras in China.

Holotype JGTHZ0021 , designated here.

Paratypes JGTHZ0020; JGTHZ0023; JGTHZ0070.

Diagnosis Blade notophyll , obovate , petiole marginal or peltate excentric attached. Basal width and extension asymmetrical , base shape cordate. Apex shape truncate , laminar shallow trilobed on the top.

Description Leaf petiolate , petiole 1.0 ~ 1.4 cm long. Blade marginal or pelate excentric attached. Blade size notophyll , 7.6 cm long , 3.5 ~ 4.5 cm wide , L : W ratio of 1.7 ~ 2.3 : 1. Margin untoothed , blade shape obovate , medially asymmetrical. Laminar shallow trilobed on the top , apex truncate , angle obtuse with acuminate shape. Base cordate , extension asymmetrical. Primary vein pinnate , 5 ~ 6 pairs , variation of major secondaries angle to midvein inconsistent about 35° ~ 45°. Interscondaries absent. Compound agrophic veins present. Minor secondaries veins brochidodromous. Intercoastal tertiaries opposite percurrent with convex or sinuous course. Quaternary veins alternate percurrent.

Repository Palaeobotanical Collections of the Qinghai-Tibetan Plateau , Xishuangbanna Tropical Botanical Garden , Chinese Academy of Sciences.

Type locality Jinggu County , Yunnan Province , China.

Type horizon Sanhaogou Formation.

Age Early Miocene.

Key words: *Pterospermum*; Malvaceae; Miocene; Yunnan; insect feeding; plant diversity