

槭属翅果种内形态变异性及其化石鉴定的意义<sup>\*</sup>黄永江<sup>1</sup>, 朱海<sup>1 3</sup>, 陈文允<sup>1</sup>, 周浙昆<sup>1 2\*\*</sup>

(1 中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理重点实验室, 云南 昆明 650201; 2 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; 3 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 选取我国西南地区槭属(槭树科)的8个现生种,通过观察和测量馆藏标本的翅果形态,对比同一个种的翅果在不同地区的形态差异性,并通过主成分分析(PCO)检测翅果在种内的形态变异性,发现槭属的翅果形态具有明显的地区间差异性,这种差异性主要表现在总体形状和大小上,这可能与地区间不同的气候环境特征有关。通过对槭属翅果种内形态变异性 and 多样性的深入研究,为槭属翅果化石的属下鉴定提供一定依据,指出槭属翅果化石的属下鉴定应该考虑翅果形态种内变异性的特征,具有形态多样性的该属翅果化石可能属于一个种或更少的种。

**关键词:** 槭树科; 槭属; 翅果; 化石; 种内形态变异性

中图分类号: Q 944

文献标识码: A

文章编号: 2095-0845(2013)03-295-08

Intraspecific Variation in Samara Morphology of *Acer* and Its Implication in Fossil Identification<sup>\*</sup>HUANG Yong-Jiang<sup>1</sup>, ZHU Hai<sup>1 3</sup>, CHEN Wen-Yun<sup>1</sup>, ZHOU Zhe-Kun<sup>1 2\*\*</sup>

(1 Key Laboratory of Biodiversity and Biogeography, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201, China;

2 Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences,

Mengla 666303, China; 3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract:** Samara morphology of 8 species of *Acer* (Aceraceae), which occur in southwestern China, was observed from the herbarium specimens. Morphological comparisons and examinations based on PCO analysis display considerable intraspecific variations in samara morphology, mainly in general shape and fruit size. Samaras belonging to the same species but collected from different places have morphological disparities, which might be associated with different climatic and environmental conditions. This represents the first detailed investigation of the intraspecific variation in *Acer* samara morphology, and throws light on the identification of fossil samaras of *Acer* at the specific level. Interspecific variation in samara morphology should be taken into consider in taxonomical studies of samara fossils of *Acer*. Fossils with morphological diversity might belong to only one or fewer fossil taxa.

**Key words:** Aceraceae; *Acer*; Samara; Fossil; Intraspecific morphological variation

槭属(*Acer*)是槭树科(Aceraceae)两个属(金钱槭属和槭属)中较大的属,约有200个现生种,主要分布于北半球的亚洲、欧洲和北美的温带地区及亚热带地区,其中东亚地区种类

最丰富,占总数的2/3(Tanai, 1978; 方文培, 1981; Delendick, 1990; 吴征镒等, 1991)。中国约有150种,其中西南地区,特别是云南,至少有50余种,是该属的物种多样性中心(徐廷

\* 基金项目: 科技部科技基础性工作专项重点项目(2007FY110100); 国家自然科学基金(41030112); 中国科学院南京地质古生物研究所现代古生物学和地层学国家重点实验室开放课题(123107)

\*\* 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: zhouzk@mail.kib.ac.cn

收稿日期: 2013-03-31, 2013-04-22 接受发表

作者简介: 黄永江(1982-)男,博士,助理研究员,主要从事新生代古植物和古气候研究。E-mail: huangyongjiang@mail.kib.ac.cn

志,1983,1996; 吴征镒等,1991)。槭属植物具有两枚相连的小坚果,各自侧面膨大成翅而区别于其他类群,槭属的果实也因此称为翅果(Peck 和 Lersten, 1991; Sipe 和 Linnerooth, 1995)。由于果实形态的独特性,槭属的翅果很容易被识别,其在属一级的分类鉴定上十分可靠,且翅果形态还具有属下分类意义(徐廷志, 1996; 田欣和李德珠, 2004),从而使槭属翅果化石的研究减少了分类鉴定上的难度。因此,槭属的翅果化石是研究和了解该属在地质时期的物种多样性和分布格局的演化最可靠的化石依据之一。与其现代分布特征相似,槭属的化石广泛分布于第三纪的北半球,化石类型包括叶片和翅果化石,其中翅果化石十分常见(Suzuki, 1963; Tanai 和 Ozaki, 1977; Tanai, 1978, 1983; Wolfe 和 Tanai, 1987; Kim, 2008)。中国有不少槭属化石的报道(陶君容和孔昭宸, 1973; 郭双兴, 1978; Jin, 2009; 黄永江, 2012),其中也不乏翅果化石的记录(Jin, 2009)。

虽然槭属的翅果化石不难被识别,但仅依据翅果形态特征来进行属下鉴定却并非易事(Tanai, 1978, 1983)。由于槭属的翅果在保存为化石的过程中,部分性状缺失,例如,翅果化石往往是两枚相连的翅果中的一枚单独保存,两枚小坚果的连接角难以测量;此外,翅上的纹脉也可能由于保存效果不佳而难以辨认。因此,在很多情况下,槭属翅果化石的属下分类鉴定仅能依靠其总体形状、大小、长宽比及边缘特征等,其中总体形状和大小对槭属翅果化石的鉴定至关重要(Tanai 和 Ozaki, 1977; Tanai, 1978)。然而,正是因为这种单纯的依靠翅果总体形态特征来完成的化石鉴定,在很多情况下,使得具有不同形态特征的翅果化石,往往被归类到几个不同的化石种;具有形态多样性的翅果化石属于一个种还是几个种令人困惑(Tanai, 1978, 1983)。因此,在进行槭属翅果化石的属下分类之前,对现生槭属的翅果作种内形态差异性和多样性的调查显得尤为重要。目前,虽然有研究指出了个别槭属现生种翅果的种内形态变异性(徐廷志, 1996),但尚无该属翅果种内形态变异性的详细研究。

本研究随机选取我国西南地区8个槭属现生种作为研究对象,通过观察和测量它们的翅果形

态,分析翅果形态在同一个种内的变异性,从而为具有形态多样性的槭属翅果化石的属下界定提供借鉴,同时也为现代槭属植物的分类鉴定,以及形态变化与气候要素相关性的研究提供参考。

## 1 材料与方法

本研究选取的8个槭属现生种广泛分布于我国西南的不同地区,因此可以研究同一个种的翅果形态在地区间的差异性。翅果形态观察和测量自中国科学院昆明植物研究所标本馆(KUN)的馆藏标本,每个种选取2~4个标本采集地,每个采集地的一份标本中选取7~14枚完整的成熟翅果,数码采集翅果形态学特征,观察的翅果数根据标本上具有的完整翅果的数量多少而略有变化(表1)。1987年, Wolfe 和 Tanai 总结并提出了一套描述槭属翅果形态的术语,并被广泛接受和应用(徐廷志, 1996; 田欣和李德珠, 2004)。在此形态术语体系的基础上,本研究增加了部分对化石鉴定有帮助的性状,并以相应的形态术语进行定义和描述,如颈部(小坚果与翅的连接处)、翅尖和翅基、翅的最宽处、翅的背缘和腹缘等(图1)。本研究关于现生槭属翅果的种内形态差异性和多样性的了解,是为了对槭属翅果化石进行更好的分类鉴定,因此,现生翅果的形态学性状尽量与翅果化石中能保留的形态性状一致。槭属翅果保存为化石的过程中,由于搬运、压实等埋藏学因素,翅果化石一般仅是两枚相连的翅果中的一枚,并且翅上的纹脉也不易观察,因此,小坚果的连接角、翅上的纹脉等性状不包含在本研究的观察和测量中。

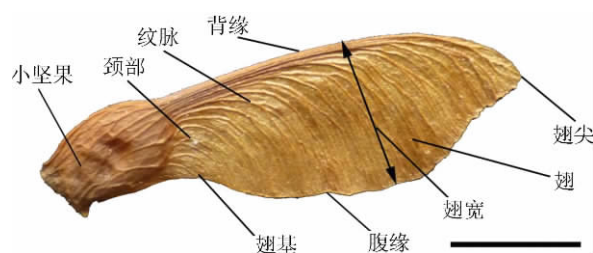


图1 槭属翅果的形态术语示意图(比例尺=1 cm)

Fig. 1 Terminology for morphological description of *Acer samara* (Scale bar = 1 cm)

根据槭属翅果形态特征,本研究选出了23个形态性状,帮助分析种内形态性差异性和多样性,它们包括: a. 小坚果扁平、b. 小坚果膨大、c. 小坚果圆形、d. 小坚果长圆形、e. 小坚果有凹陷、f. 小坚果直径<4 mm、g. 小坚果直径>4 mm、h. 颈部宽大于小坚果直径、i. 颈部宽与小坚果直径相当、j. 颈部宽小于小坚果直径、k. 翅的背缘平直、l. 翅的背缘隆起、m. 翅长<10

mm、n. 翅长 10 ~ 15 mm、o. 翅长 15 ~ 20 mm、p. 翅长 > 20 mm、q. 翅长宽比 < 1.5、r. 翅长宽比 1.5 ~ 2、s. 翅长宽比 > 2、t. 翅宽近中部、u. 翅宽近翅尖、v. 翅宽近翅基、w. 无明显最宽处。形态打分过程中，符合上述某个性状，打分 1，反之打分 0。根据打分结果，建立矩阵（附件 1 ~ 8，[http://journal.kib.ac.cn/UserFiles/File/2013-073appendix\(1\).doc](http://journal.kib.ac.cn/UserFiles/File/2013-073appendix(1).doc)），通过 MVSP 软件（Kovach, 1998）进行主成分分析（Principle Coordinates Analysis, PCO）。

表 1 槭属 8 个现生种的标本号、标本采集地及每份标本所观察的翅果数量

Table 1 Information of herbarium specimens of the 8 *Acer* species, where the specimens are collected, and the number of fruits whose morphology are observed

| No. | 种名<br>Species                   | 采集地<br>Collection | 翅果数量<br>Number<br>of fruits | 凭证标本<br>Voucher |
|-----|---------------------------------|-------------------|-----------------------------|-----------------|
| 1   | 怒江槭<br><i>Acer chienii</i>      | 贡山( GS)           | 11                          | KUN No. 0588362 |
|     |                                 | 德钦( DQ)           | 10                          | KUN No. 0588866 |
| 2   | 青榨槭<br><i>A. davidii</i>        | 维西( WX)           | 10                          | KUN No. 0391875 |
|     |                                 | 贡山( GS)           | 12                          | KUN No. 0391877 |
|     |                                 | 丽江( LJ)           | 10                          | KUN No. 0392161 |
|     |                                 | 德钦( DQ)           | 10                          | KUN No. 0392176 |
| 3   | 丽江槭<br><i>A. forrestii</i>      | 贡山( GS)           | 12                          | KUN No. 0580401 |
|     |                                 | 丽江( LJ)           | 10                          | KUN No. 0580403 |
|     |                                 | 维西( WX)           | 10                          | KUN No. 0580414 |
|     |                                 | 中甸( ZD)           | 7                           | KUN No. 0799805 |
| 4   | 疏花槭<br><i>A. laxiflorum</i>     | 维西( WX)           | 12                          | KUN No. 0580851 |
|     |                                 | 丽江( LJ)           | 9                           | KUN No. 0580863 |
|     |                                 | 贡山( GS)           | 9                           | KUN No. 0588780 |
| 5   | 金沙槭<br><i>A. paxii</i>          | 大理( DL)           | 8                           | KUN No. 0585149 |
|     |                                 | 嵩明( SM)           | 14                          | KUN No. 0585150 |
|     |                                 | 宾川( BC)           | 8                           | KUN No. 0586570 |
| 6   | 锡金槭<br><i>A. sikkimense</i>     | 维西( WX)           | 10                          | KUN No. 0585312 |
|     |                                 | 察隅( CY) **        | 8                           | KUN No. 0585322 |
|     |                                 | 福贡( FG)           | 7                           | KUN No. 0588781 |
|     |                                 | 贡山( GS)           | 7                           | KUN No. 0588782 |
| 7   | 毛叶槭<br><i>A. stachyophyllum</i> | 贡山( GS)           | 7                           | KUN No. 0585508 |
|     |                                 | 德钦( DQ)           | 6                           | KUN No. 0585511 |
|     |                                 | 冕宁( MN) *         | 7                           | KUN No. 0585542 |
|     |                                 | 峨眉( EM) *         | 9                           | KUN No. 0588079 |
| 8   | 独龙槭<br><i>A. taronense</i>      | 贡山( GS)           | 13                          | KUN No. 0585576 |
|     |                                 | 峨眉( EM) *         | 14                          | KUN No. 0585597 |
|     |                                 | 察隅( CY) **        | 10                          | KUN No. 0586795 |
|     |                                 | 错那( CN) **        | 11                          | KUN No. 0588060 |

注: \* 四川; \*\* 西藏, 其余为云南

Note: \* Sichuan; \*\* Tibet; Others are Yunnan Province

该分析将根据翅果的综合形态学特征，在分析所得的十字坐标上给予每个种的每一枚翅果一个平面位置，并用相应图标标注，一个种分布在同一个地区的翅果用相同的图标。图标位置的远近表示翅果间综合形态的差异大小，位置越远，综合形态差异越大；如果所有图标都聚集在一起，则表示这个种采自不同地方的翅果的形态差异小，种内翅果形态稳定。

2 结果与讨论

对比 8 个槭属现生种的翅果形态特征，发现翅果形态在属一级十分稳定，均由扁平或膨大的小坚果及一侧延生、膨大的翅组成，是槭属果实的主要识别特征。因此，槭属翅果化石在属一级的鉴定十分可靠。翅果在种一级也具有某些性状的稳定性，翅果形态特征在种与种的界定中具有一定的分类学意义，如青榨槭（*A. davidii*）的翅果都具有扁平的小坚果，金沙槭（*A. paxii*）的翅果则都具有膨大的小坚果，且小坚果均不具有凹陷结构，毛叶槭（*A. stachyophyllum*）翅果的小坚果具有明显凸起、近平行排列的脊等等。

然而，8 个槭属现生种的翅果也存在种内形态差异性（图 2，3）。这种差异主要表现在总体形状和大小上，其中总体形状主要包括翅的形状、长宽比、翅与小坚果的大小比、小坚果形状、颈部大小、背腹缘特征等，而翅果大小主要包括小坚果的大小和翅的长与宽。怒江槭（*A. chienii*）的翅果长度明显具有两种类别，小的翅果长度仅有 2 cm 左右，大的翅果长度则达到 4 cm，翅的形状有的为长卵圆形，有的近半月形，有的翅果颈部明显小于小坚果直径，有的则膨大，大于小坚果直径。青榨槭（*A. davidii*）的翅果也存在一定大小差异，在形态特征中，翅背腹缘特征变异性较大，涵盖了背腹缘均平直、背腹缘均隆升、背缘隆升腹缘平直及背缘隆升腹缘平直 4 种类型。丽江槭（*A. forrestii*）的翅果形态相对稳定，翅果大小的变异性也不如上述两者明显，但在背缘特征上有一定变化，包括了隆升、平直和凹陷 3 种类型。疏花槭（*A. laxiflorum*）的总体形态较为稳定，但翅果长度存在较大的跨度，从 1 ~ 1.5 cm 变异至 3.5 ~ 4 cm。金沙槭（*A. paxii*）的翅果形态变化显著，翅有长椭圆形、三角形、长方形、半月形及其他不规则形状，翅的长宽比变化也较

大,长宽比约为1~3;另外,翅的颈部有的明显小于小坚果直径,有的则膨大超过小坚果直径。锡金槭(*A. sikkimense*)的翅果表现出了一定的形状和大小的种内变异性,小坚果有圆球形、长圆球形和圆筒形,背缘包含了明显隆升和平直两种类型。毛叶槭(*A. stachyophyllum*)翅果的种内形态差异性主要表现在翅与小坚果的长度比例,

有的翅果的翅长与小坚果的长度相当,有的则3~4倍于小坚果的长度,远远大于小坚果长度。独龙槭(*A. taronense*)的翅果形态在种内差异性明显,翅果长度从2~4 cm不等,翅的形状包括长椭圆形、近长方形、三角形和近半月形,颈部有的明显小于小坚果直径,有的与小坚果直径相当,有的膨大超过小坚果直径。



图2 槭属翅果种内形态差异性 (1) (比例尺=1 cm)

Fig. 2 Intraspecific variation in samara morphology of *Acer* (1) (Scale bar=1 cm)

A: *Acer chienii*; B: *A. davidii*; C: *A. forrestii*; D: *A. laxiflorum*



图3 槭属翅果种内形态差异性 (2) (比例尺=1 cm)

Fig. 3 Intraspecific variation in samara morphology of *Acer* (2) (Scale bar=1 cm)

A: *A. paxii*; B: *A. sikkimense*; C: *A. stachyophyllum*; D: *A. taronense*

PCO 分析进一步显示了槭属翅果的种内形态变异性, 这种变异性主要表现在地区之间, 即同一种分布在不同地区的翅果存在较大的形态差异。如图4所示, 产自贡山和德钦的怒江槭的翅果形态特征在坐标上明显占据不同的位置, 表明

怒江槭的翅果存在显著的地区间种内差异性。青榨槭的翅果也存在种内形态差异性, 产自贡山、维西、德钦和丽江的青榨槭, 其翅果存在形态渐变趋势。产自贡山、丽江、维西和中甸的丽江槭的翅果形态在坐标上相互融合, 没有明显分离

开,表明丽江槭的翅果在地区间的种内形态差异性不是很明显,但维西的丽江槭的翅果存在较大的地区内部种内形态差异性。产自维西的疏花槭的翅果与产自丽江和贡山的疏花槭的翅果不存在明显形态差异,但维西的疏花槭的翅果具有较大

的地区内部种内形态差异性,并与产自丽江和贡山的疏花槭的翅果具有不同的形态特征,反应了一定的地区间形态差异性。金沙槭在大理、嵩明和宾川不同地区具有不同的翅果形态,显示了地区间的种内形态差异性。分布在察隅、福贡和贡

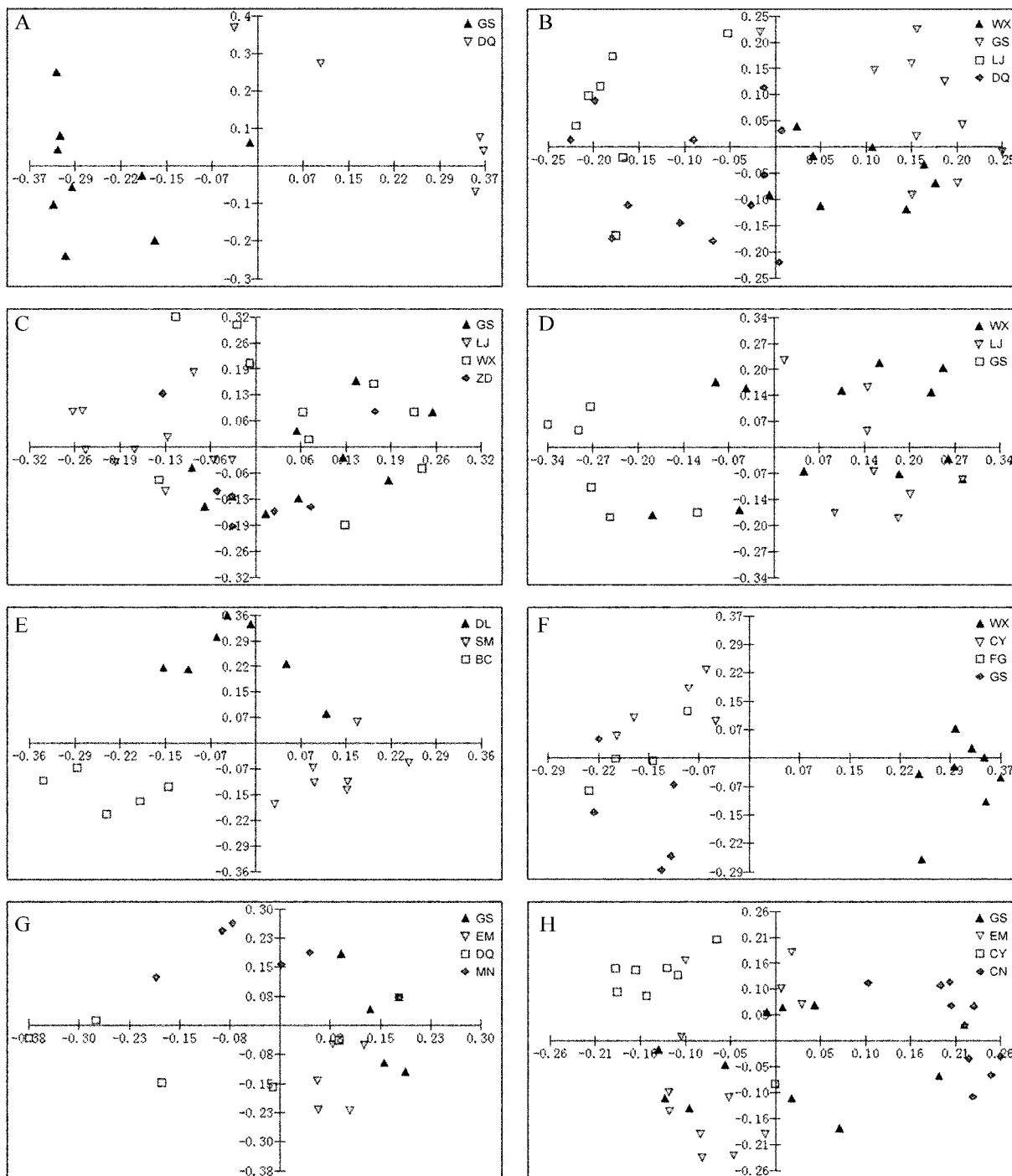


图4 基于PCO分析的槭属8个现生种的翅果种内形态多样性

Fig. 4 Intraspecific variation in samara morphology of *Acer* based on PCO analysis

A: *Acer chienii*; B: *A. davidii*; C: *A. forrestii*; D: *A. laxiflorum*; E: *A. paxii*; F: *A. sikkimense*; G: *A. stachyophyllum*; H: *A. taronense*

山的锡金槭具有相似的翅果形态特征,但维西的锡金槭,其翅果形态明显不同于察隅、福贡和贡山三地的锡金槭,显示该种的翅果存在一定程度的地区间种内形态差异性。毛叶槭的翅果在地区间的种内差异性不是很明显,但峨眉和冕宁的毛叶槭的翅果存在地区间的种内差异性。独龙槭的翅果存在较大的地区间种内形态差异性,特别是峨眉、察隅和错那的独龙槭,其翅果在地区间的种内差异性十分明显,而产自贡山的独龙槭具有较大的种内翅果形态差异性。

通过种内翅果形态对比和分析发现,槭属翅果存在总体形状和大小上的种内形态差异性,这种变异性主要表现在地区与地区之间,分布在不同地方的同一种槭属植物具有不同形态特征的翅果,这种地区差异性可能与不同的生长环境有关。我国西南地区南北纬度跨度显著,再加上受青藏高原的隆起与挤压的影响,山川南北贯纵,海拔落差巨大,地形地貌复杂多样,从而造就了气候类型的高度多样化(孙鸿烈和郑度,1998; Clark 和 Royden, 2000; Westaway, 2009)。从南到北,该地区明显出现热带、南亚热带、中亚热带、北亚热带、暖温带、中温带和寒温带(李锡文,1985)。此外,青藏高原和喜马拉雅山的隆升,改变了周边乃至全球的大气环流,使其同时受到东南季风和西南季风的影响,进一步加剧了气候与环境条件的复杂化(张克映等,1992; Zheng 等, 2004; Harris, 2006; Guo 等, 2008)。这种地区间不同的气候、环境条件,可能导致了同一种槭属植物在不同地区具有不同的翅果形态特征。一般情况下,同一种植物生长在温暖、潮湿的环境中比生长在寒冷、干燥的环境中具有更大的种子和果实(Jurado 等, 1991; Lord 等, 1997)。中国西南地区气候特征具有极高的多样性,同一种槭属植物,分布和生长在温暖、潮湿的地区可能具有较大的翅果,而分布和生长在寒冷、干燥的地区可能具有较小的翅果。这将为槭属翅果化石的鉴定提供重要参考。

槭属翅果化石,作为地质时期槭属植物的代表,其个体在生长过程中也必然受到气候环境因素的影响,而出现同一个种在不同地区的翅果形态差异性和变异性。翅果化石的分类鉴定,主要依靠单个翅果的形态和大小,翅果形态和大小对

化石鉴定起着决定性作用。很多情况下,槭属翅果化石的鉴定忽略了翅果形态种内变异性的特征,从而导致不同化石产地具有不同形态特征的翅果化石被鉴定为几个不同的化石种(Tanai, 1978, 1983)。基于本研究的结果,具有形态差异,特别是具有总体形状和大小的差异性的翅果化石,可能属于同一个或更少的化石种。如上所述,槭属翅果大小可能受到生长地环境气候因素的影响,将化石鉴定与古气候和古环境联系起来,可以帮助我们避免翅果化石鉴定的误区。最近 10 年,地域性的古气候和古环境的信息不断补充(Kou 等, 2006; Xia 等, 2009),这为槭属翅果的化石鉴定考虑古环境特征提供了条件。同一地质时期但具有显著不同的古气候特征的相邻的化石点,它们的槭属翅果在形态上的差异,特别是果实的大小,很有可能与不同的气候环境有关,在化石的属下鉴定中,可以考虑鉴定为同一个化石种。此外,成熟和未成熟果实的化石在种内具有明显差异(Martin, 1999)。虽然很多情况下只有成熟的翅果才会掉落而埋藏起来,但也不排除因为一些自然现象而使未成熟的翅果也脱离植株而具有埋藏起来的机会(Martin, 1999)。根据槭属的翅果化石,很难判断翅果保存为化石时是否成熟,因此,槭属翅果化石的形态差异性也可能是翅果成熟和未成熟造成的,在研究槭属翅果化石时要避免用一、两件化石标本来建立新种。

### 3 总结

槭属翅果形态在属一级十分稳定,是鉴定槭属的重要分类依据。因此,槭属翅果化石在属一级的鉴定十分可靠,是研究该属地质时期物种多样性和植物地理的可靠依据。虽然槭属翅果在种一级也具有某些性状的形态稳定性,如小坚果的特征,但翅果在种内的形态多样性依然显著,主要体现在翅果的总体形状和大小上,同一个种分布在不同地区的植物具有不同形态特征的翅果,这可能与地区间不同的气候环境条件有关。槭属翅果种内形态多样性的特征为槭属翅果化石的属下鉴定提供重要借鉴。槭属翅果化石的鉴定主要依据其总体形态和果实大小,考虑其现生种的种内形态变异性,具有形态多样性的槭属的翅果化石可能属于一个或更少的种。

致谢 中国科学院昆明植物研究所标本馆 (KUN) 的王静华女士对查阅标本提供便利和帮助。

### (参 考 文 献)

- 黄永江, 2012. 云南兰坪晚上新世福东植物群及横断山新近纪的古气候 (博士学位 [D]. 昆明: 中国科学院昆明植物研究所)
- 孙鸿烈, 郑度, 1998. 青藏高原形成演化与发展 [M]. 广州: 广东科技出版社
- 吴征镒, 陈介, 袁淑华, 1991. 槭树科 [A]. 见: 云南植物志 第五卷 (上) [M]. 北京: 科学出版社, 1—399
- Clark MK, Royden LH, 2000. Topographic ooze: Building the eastern margin of Tibet by lower crustal flow [J]. *Geology*, **28**: 703—706
- Delendick TJ, 1990. A survey of foliar flavonoids in the Aceraceae [J]. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, **54**: 1—129
- Fang WP (方文培), 1981. Aceraceae [A]. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (中国植物志), Tomus 46 [M]. Beijing: Science Press, 66—291
- Guo SX (郭双兴), 1978. Pliocene floras of western Sichuan [J]. *Acta Palaeobotanica Sinica* (古生物学报), **17**: 343—350
- Guo ZT, Sun B, Zhang ZS *et al.*, 2008. A moajor reorganization of Asian climate by the early Miocene [J]. *Climate of the Past*, **4**: 153—174
- Harris N, 2006. The elevation history of the Tibetan Plateau and its implications for the Asian monsoon [J]. *Paleogeography Paleoclimatology Paleoecology*, **241**: 4—15
- Jin J, 2009. Two Eocene fossil fruits from the Changchang Basin of Hainan Island, China [J]. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **153**: 150—152
- Jurado E, Westoby M, Nelson D, 1991. Diaspore weight, dispersal, growth form and perennality of Central Australian plants [J]. *Journal of Ecology*, **79**: 811—830
- Kim JH, 2008. A new species of *Acer* samaras from the Miocene Yeo-nil Group in the Pohang Basin, Korea [J]. *Geosciences Journal*, **12**: 331—336
- Kou XY, Ferguson DK, Xu JX *et al.*, 2006. The reconstruction of palaeovegetation and palaeoclimate in the Late Pliocene of west Yunnan, China [J]. *Climatic Change*, **77**: 431—448
- Kovach WL, 1998. MVSP: a Multivariate Statistical Package for Windows, ver. 3.0. Kovach Computing Services: Pentraeth, Wales
- Li XW (李锡文), 1985. Floristic study of Yunnan province [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **7**: 361—382
- Lord J, Egan J, Clifford T *et al.*, 1997. Larger seeds in tropical floras: consistent patterns independent of growth form and dispersal mode [J]. *Journal of Biogeography*, **24**: 205—211
- Martin RE, 1999. *Taphonomy: A Process Approach* [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1—513
- Peck CJ, Lersten NR, 1991. Samara development of black maple (*Acer saccharum* ssp. *nigrum*) with emphasis on the wing [J]. *Canadian Journal of Botany*, **69**: 1349—1360
- Sipe TW, Linnerooth AR, 1995. Intraspecific variation in samara morphology and flight behavior in *Acer saccharinum* (Aceraceae) [J]. *American Journal of Botany*, **82**: 1412—1419
- Suzuki N, 1963. Late Tertiary mapples from northern Hokkaido, Japan [J]. *Journal of Faculty of Science, Hokkaido University*, **11**: 683—693
- Tanai T, 1978. Taxonomical investigation of the living species of the genus *Acer* L., based on vein architecture of leaves [J]. *Journal of Faculty of Science, Hokkaido University*, **18**: 243—282
- Tanai T, 1983. Revisions of Tertiary *Acer* from East Asia [J]. *Journal of Faculty of Science, Hokkaido University*, **20**: 291—390
- Tanai T, Ozaki K, 1977. The genus *Acer* from the upper Miocene in Tottori prefecture, western Japan [J]. *Journal of Faculty of Science, Hokkaido University*, **17**: 575—606
- Tao JR (陶君容), Kong ZC (孔昭宸), 1973. The fossil florule and spore-pollen assemblage of the Shang-In coal series of Erhuan, Yunnan [J]. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **15**: 120—126
- Tian X (田欣), Li DZ (李德铎), 2004. A cladistic analysis of the Aceraceae based on morphological data set [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **26**: 387—397
- Westaway R, 2009. Active crustal deformation beyond the SE margin of the Tibetan Plateau: Constraints from the evolution of fluvial systems [J]. *Global and Planetary Change*, **68**: 395—417
- Wolfe JA, Tanai T, 1987. Systematics, phylogeny, and distribution of *Acer* (Maples) in the Cenozoic of western North America [J]. *Journal of Faculty of Science, Hokkaido University*, **22**: 1—246
- Xia K, Su T, Liu (Christopher) YS *et al.*, 2009. Quantitative climate reconstructions of the late Miocene Xiaolongtan megaf flora from Yunnan, southwest China [J]. *Paleogeography Paleoclimatology Paleoecology*, **276**: 80—86
- Xu TZ (徐廷志), 1983. The geographic distribution and floristic characteristics of the genus *Acer* in Hengduan Mountains [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **5**: 391—400
- Xu TZ (徐廷志), 1996. Samara shape of Aceraceae and its implication in systematics and evolution [J]. *Guihaha* (广西植物), **16**: 109—122
- Zhang KY (张克映), Ma YX (马友鑫), Li YR (李佑荣) *et al.*, 1992. On climatic effects of airstreams over the ailao mountains [J]. *Geographical Research* (地理研究), **11**: 65—70
- Zheng H, Powell CM, Rea DK *et al.*, 2004. Late Miocene and mid-Pliocene enhancement of the East Asian monsoon as viewed from the land and sea [J]. *Global and Planetary Change*, **41**: 147—155