科学通报 2016 年 第 61 卷 第 12 期：1354 ~ 1364
论 文
《中国科学》杂志社
SCIENCE CHINA PRESS

鹤庆栎(*Quercus heqingensis* n. sp.)的发现及其在古大气 CO_2 浓度重建中的应用

黄华生[①②†], 胡瑾瑾[①†], 苏涛[①], 周浙昆[①③*]

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, 勐腊 666303;
② 中国科学院大学, 北京 100049;
③ 中国科学院昆明植物研究所东亚植物多样性与生物地理学重点实验室, 昆明 650201
† 同等贡献
* 联系人, E-mail: zhouzk@xtbg.ac.cn

2015-10-25 收稿, 2015-12-22 修回, 2015-12-30 接受, 2016-03-04 网络版发表
国家自然科学基金委员会-云南联合基金(U1502231)和国家重点基础研究发展计划(2012CB821900)资助

摘要 在云南鹤庆上上新统三营组中发现大量壳斗科栎属高山栎组植物(*Quercus* sect. *Heterobalanus*)叶片化石. 这些标本主脉呈“Z”字微弯, 基部粗壮, 至叶尖变细, 二级脉羽状互生, 且互相平行, 在近叶缘1/3~1/2处分叉; 上表皮有单、多细胞毛基, 无气孔, 表皮细胞多为近四边形; 下表皮只有单细胞毛基和环列型气孔器, 表皮细胞为近四边形或五边形. 这些特征虽然与毛脉高山栎(*Q. rehderiana*)、帽斗栎(*Q. guyavifolia*)及古帽斗栎(*Q. preguyavifolia*)等现生种和化石种比较相似, 但仍与它们存在叶表皮毛密度和毛基类型的差异, 故将其定为新种——鹤庆栎(*Quercus heqingensis* n. sp.). 将鹤庆栎的气孔指数应用于已建立的其现存最近亲缘类群(Nearest Living Relatives, NLRs)——帽斗栎的气孔指数与大气pCO_2的关系式, 定量重建出晚上新世时期的古大气CO_2浓度分别为263.42±24.86 ppm (沿海拔梯度采集样品重建结果)和234.25±22.49 ppm (历史标本样品重建结果), 与前人结果相比基本一致, 经过海拔校正后则十分吻合. 同时进一步证明了晚上新世时期的古大气CO_2浓度低于现代水平, 为利用现存最近亲缘类群作为代理(proxies)重建古大气CO_2浓度提供了可靠的证据.

关键词 鹤庆栎, 高山栎组, 现存最近亲缘类群, 气孔指数, 古大气 CO_2 浓度重建, 晚上新世, 云南

高山栎组植物(*Quercus* sect. *Heterobalanus*)系壳斗科栎属, 是该属中一个特殊的单系类群[1,2], 各种间亲缘关系都比较接近[2], 根据形态学特征和分子生物学证据分为8种和1存疑种[3]. 毛被是区分高山栎组植物的重要特征, 根据毛被的分布、数量和形态分为三类: 单毛型、简单复合型和复杂复合型. 其分布范围南起泰国清迈, 北至中国秦岭, 东到台湾, 西止于喜马拉雅地区, 上延至阿富汗, 生长在1700~4800 m的山地或森林中, 主要集中于2400~3600 m[4]. 高山栎组植物不仅有着广泛的现代分布, 地史分布也极为广泛, 自中中新世(ca. 15 Ma)以来便一直存在于青藏高原和横断山地区, 在该地区许多新近纪地层中均有高山栎组植物化石的发现, 其中在横断山地区上新统地层中, 高山栎组为植物群中的优势类群[4~10](图1和表1), 至今仍是青藏高原和横断山地区森林生态系统中的优势种和建群种, 该组植物化石是探索植物对青藏高原隆升响应的极佳材料.

上新世是地球环境变化的关键时期, 总体上气

引用格式: 黄华生, 胡瑾瑾, 苏涛, 等. 鹤庆栎(*Quercus heqingensis* n. sp.)的发现及其在古大气 CO_2 浓度重建中的应用. 科学通报, 2016, 61: 1354–1364
Huang H S, Hu J J, Su T, et al. The occurrence of *Quercus heqingensis* n. sp. and its application to palaeo-CO_2 estimates (in Chinese). Chin Sci Bull, 2016, 61: 1354–1364, doi: 10.1360/N972015-01198

© 2016《中国科学》杂志社

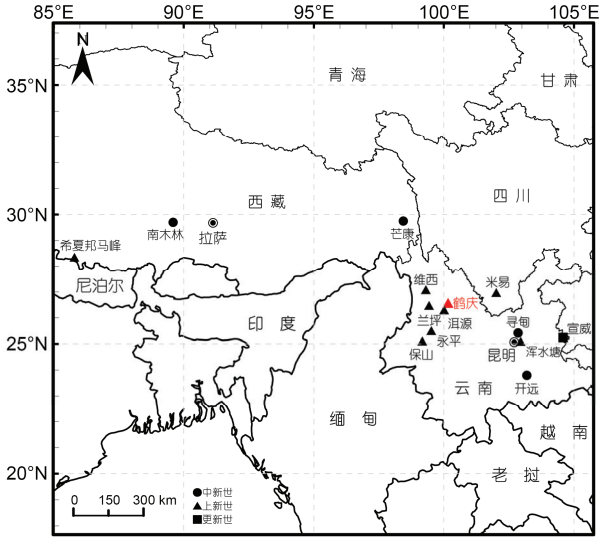

图 1 (网络版彩色)高山栎组化石分布点地理位置(详见表 1)

Figure 1 (Color online) Fossil sites of *Quercus* sect. *Heterobalanus* (see Table 1 for details)

表 1 高山栎组化石记录

Table 1 Fossil records of *Quercus* sect. *Heterobalanus*

化石产地	地质年代	参考文献
西藏南木林	中中新世	[11]
西藏芒康	晚中新世	未发表材料
云南开远	晚中新世	[12]
云南寻甸	晚中新世	[13]
云南保山	上新世	[14~16,17]
云南洱源	晚上新世	[5]
云南昆明	晚上新世	[18]
云南维西	晚上新世	[18]
云南兰坪	晚上新世	[19]
云南永平	晚上新世	[20]
希夏邦马峰	晚上新世	[21]
四川米易	晚上新世	[22]
云南鹤庆	晚上新世	本研究
云南宣威	更新世	[7]

候较现在更为温暖[23], 其中晚上新世时期(ca. 3.6~2.6 Ma)在时间上离现代较近, 是中新世温暖气候向第四纪的过渡时期, 该时期全球温度逐渐转冷[24], 重建该时期古大气CO_2浓度可以为未来气候的预测提供重要依据. 晚上新世是高山栎组演化逐渐繁盛的时期(表1), 当时的气候和环境变化(如古气候、古大气CO_2和古海拔等)对该组植物的演化过程产生了重要作用. 因此, 高山栎组植物的形态和生理特征能够直接反映晚上新世的气候和环境面貌.

重建古大气CO_2浓度不仅可以反映地质时期的古环境和古气候状况, 还能为研究大气CO_2浓度与气候变化的相关性提供依据. 利用陆生维管植物叶片的气孔频度(包括气孔密度(stomatal density, SD)和气孔指数(stomatal index, SI))与大气CO_2分压(pCO_2)的相关性重建古大气CO_2浓度, 是利用植物化石重建古大气CO_2浓度的重要方法[18,25~29]. 植物叶片的气孔频度与大气pCO_2一般有种间特异性(species-specific), 由于大部分植物的气孔频度与大气pCO_2呈负相关关系[30], 即气孔频度随着CO_2浓度升高而呈递减趋势, 因此大多数研究都是利用气孔频度与大气pCO_2的负相关关系进行古大气CO_2浓度重建. 而最近Hu等人[18]建立了帽斗栎(*Q. guyavifolia*)的气孔频度与大气pCO_2的正相关关系式, 并成功将其应用于云南晚上新世两个化石点的古大气CO_2浓度重建.

三营组是一套广泛分布于云南西部和西北部的河湖相沉积地层, 其年代从晚中新世延伸至早更新世[31]. 在该组中上部的地层中, 含有较为丰富的高山栎组化石[19,20]. 高山栎组形态特征十分明显, 极易鉴定和辨识, 但是在已经发表的该组化石中, 多为外部形态特征的描述, 对角质层特征的描述还比较缺乏[14~16]. 最近笔者在鹤庆的野外工作中, 发现该地三营组中也有大量高山栎组叶片化石, 它们整体形态和角质层保存完好, 是研究该组化石形态学特征及其与环境关系的理想材料.

本文结合鹤庆高山栎组化石的叶片形态结构和角质层特征, 鉴定为栎属高山栎组一新种. 并将该新种的气孔指数应用于已建立的其现存最近亲缘类群(Nearest Living Relatives, NLRs)——帽斗栎的气孔指数与大气pCO_2的关系式中, 定量重建晚上新世时期的古大气CO_2浓度并探讨该应用的可行性, 同时为认识古大气CO_2浓度变化提供来自陆生维管植物的新数据.

1 材料与方法

1.1 研究材料

本研究的高山栎组叶片化石产自鹤庆盆地边缘西侧, 位于云南省大理白族自治州鹤庆县云鹤镇红园(县城偏东方向约3 km处, 26°34′N, 100°08′E, 2291 m

a.s.l.) (图1). 化石发现于灰白色泥岩中, 所处岩层以泥岩和中粗粒砂岩为主, 与上覆及下伏地层均呈不整合关系, 其中上覆地层为第四系地层, 主要为砂岩、泥岩和松散沉积物, 下伏地层为始新统地层, 以砂岩和砾岩为主(图2). 根据已有的地质资料, 这套含化石的地层属于三营组[32]. 根据古地磁最新的研究结果和植物群组成对比, 推测三营组产植物化石的地层年代约为3.6 Ma[31]. 鹤庆晚上新世植物群是一个新发现的植物群. 野外调查情况表明, 所采集化石大部分为高山栎组化石(约占标本数量的90%), 其他目前鉴定到属级的化石有: 黄杨属(*Buxus*)、栲属(*Castanopsis*)、松属(*Pinus*)、雪松属(*Cedrus*)、铁杉属(*Tsuga*)、杜鹃属(*Rhododendron*)和桤木属(*Alnus*)等. 另外, 有约10个尚未鉴定的形态种.

对比材料古帽斗栎叶片化石采自云南昆明浑水塘植物群和维西庆福村植物群, 帽斗栎叶片采自云南香格里拉、新平和四川乡城.

1.2 研究方法

(ⅰ) 标本及其角质层拍照方法. 化石标本利用数码相机(Nikon D700)拍照, 化石及现生植物的角质层利用连接着照相机(Leica DFC295)和电脑成像系统的光学显微镜(Leica DM750和Leica DM1000)拍照.

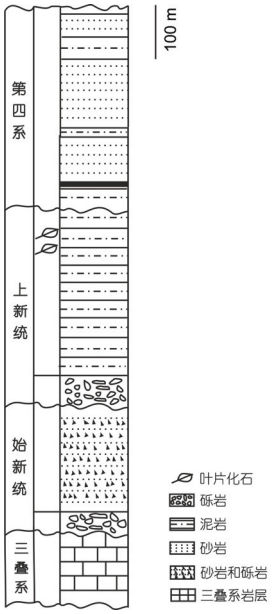

图 2 鹤庆化石点地层剖面图

Figure 2 Sketch of the strata in the vicinity of the fossils in Heqing

(ⅱ) 化石角质层处理方法. 参照叶美娜[33]、Kerp[34]和冷琴[35]等人的方法. 用解剖针小心地从叶片化石中部取下角质层, 将其浸泡入20%的盐酸(HCl)溶液中以溶解碳酸盐沉积物, 再用40%的氢氟酸(HF)浸泡以溶解硅质沉积物, 然后再用20%的盐酸浸泡. 吸出清洗液后取出角质层置于凹载玻片上, 用3.5%的次氯酸钠(NaClO)溶液浸解直至角质层变成淡黄色. 而后置入清水中, 在体视显微镜下用软毛小心地分离上下表皮, 去除叶肉组织, 用稀释的番红溶液染色后用甘油封片.

(ⅲ) 现生叶片处理方法. 参照Stace[36]的方法. 在成熟叶片的中部、两条侧脉之间剪取大小约为0.5 cm×1 cm的样品, 将叶片的毛被去除后, 浸入冰醋酸(CH_3COOH)与30%双氧水(H_2O_2)等比例的混合溶液中于80℃下水浴2~3 h直至叶片变为无色透明, 取出用清水洗至中性. 然后在体视显微镜下用解剖针分离上下表皮, 没有脱离上下表皮的叶肉细胞用软毛刷除去. 最后用稀释的番红溶液染色后用甘油封片.

(ⅳ) 叶片属性(阴生、阳生)判断方法. 参照Kürschner[37]的标准: 阳生叶的表皮细胞的细胞壁弯曲程度较低, 而阴生叶弯曲程度很高. 选取鹤庆高山栎组化石阳生叶片进行观察计数.

(ⅴ) 化石气孔频度的计算. 拍摄的化石角质层照片的大小为298 μm×223 μm (约为0.0665 mm^2), 选取叶片中部位置(尽量避开叶脉区域)进行拍摄, 共分析鹤庆高山栎组化石阳生叶片6块, 每块化石选取5~15个视野拍摄角质层照片. 而后计算其气孔频度的平均值和标准偏差, 其中气孔密度(SD)=气孔总数/面积(mm^{-2}), 气孔指数(SI, %)=(气孔总数/(气孔总数+表皮细胞总数))×100.

(ⅵ) 重建古大气CO_2浓度的方法. 由于利用气孔指数重建的结果比气孔密度更为稳定和可靠, 能够排除温度、水分和湿度等环境因子的影响[30,38,39], 所以只选择了气孔指数进行古大气CO_2浓度的重建. 将化石阳生叶的气孔指数应用于帽斗栎阳生叶的气孔指数-大气pCO_2校准曲线来重建古大气CO_2浓度, 校准曲线分别为SI=−1.483+0.389pCO_2(沿海拔梯度采集样品重建)和SI=−1.306+0.430pCO_2(历史标本样品重建)[18].

(ⅶ) 海拔校准方法. 参照Hu等人[18]的方法. 换算公式为

$$elev(p_2)=-\ln(p_2/p_1)\times(R\times T/(M_A\times g)), \quad (1)$$

式中，$elev(p_2)$为化石点的海拔(m)；p_1和p_2分别为海平面和化石点的CO_2分压(Pa)；R为气体常数(8.3144 Pa m^3 mol^{-1} K^{-1})；T为两地之间的平均温度(K)；M_A为空气的分子量(0.028964 kg mol^{-1})；g为重力加速度(9.8 m s^{-2}).

所有标本的叶结构和角质层术语参照Ellis等人[40]和Dilcher[41]的研究.

2 鹤庆栎

2.1 化石描述

壳斗科: Fagaceae Hand.-Mazz., 1929.

栎属: *Quercus* L., 1753.

高山栎组: *Quercus* sect. *Heterobalanus* (Oerst.) Menits., 1984.

鹤庆栎: *Quercus heqingensis* H.S. Huang et Z.K. Zhou n. sp., 2015.

种名词源: 取名于化石发现地鹤庆.

正模式标本(Holotype): KUN-PC2015021，见图3(g).

副模式标本(Paratypes): KUN-PC2015015, KUN-PC2015016, KUN-PC2015017, KUN-PC2015018, KUN-PC2015019, KUN-PC2015020, KUN-PC2015022, KUN-PC2015023, KUN-PC-2015024, KUN-PC2015025, KUN-PC2015026，见图3(a)~(f)和(h)~(l).

存放地点: 中国科学院昆明植物研究所标本馆(KUN).

Leaves oblong, elliptic or obovate; leaf apex round, mucronate or blunt round, and leaf base heart-shaped, slightly heart-shaped or blunt round, occasionally asymmetric. Secondary veins, 7~12 pairs, pinnate and parallel, alternate growth, bifurcating near 1/3 to 1/2 of the leaf margin. Tertiary veins, relatively thin, perpendicular to secondary veins. Stomata on abaxial epidermis, cyclocytic. Trichome bases unicellular and multicellular on adaxial epidermis, and unicellular on abaxial epidermis.

叶片革质，近圆形(图3(b), (h)和(j))、长圆形(图3(a), (e)和(i))、椭圆形(图3(c))或倒卵形(图3(d), (f)和(g))，全缘(图3(a)~(j))或具刺状锯齿(图3(k)和(l))，长3.1~8.7 cm，宽1.8~5.7 cm；顶端圆形(图3(d), (e)和(h))、短尖(图3(a)~(c), (i)和(j))或钝圆(图3(f)和(g))；基部略不对称，心形(图3(b), (f)和(g))、浅心形(图3(a)和(k))或钝圆(图3(h))；叶柄较粗，平直或微弯，长1.8~4.9 mm；主脉呈“Z”字微弯，基部粗壮，至叶尖逐渐变细；二级脉羽状互生，且互相平行，7~12对，伸出角约40°~73°，在近叶缘1/3~1/2处分叉(图3(m))；三级脉垂直侧脉(图3(n))，较细，每平方厘米有5~7条(图3(e)和(n))；四级脉、盲脉及边脉等不清晰.

上表皮无气孔器，具单细胞和多细胞毛基，最小脉络多为五边形网格状；脉络细胞呈近矩形，垂周壁直形；脉间细胞多为近四边形，垂周壁呈浅波状弯曲，长25~85 μm，宽15~35 μm (图4(a)). 下表皮最小脉络多为四边形或五边形网格状；脉络细胞多为近长矩形，脉络区由2~6列细胞组成，垂周壁较为平直；脉间细胞为近四边形或五边形，呈无规则排列，垂周壁也较为平直，每边长10~30 μm，宽5~13 μm；有单细胞毛基，无多细胞毛基；气孔器类型为环列型(图4(c))，长20~33 μm，宽17~27 μm，孔缝宽2~6 μm；气孔器随机分布，气孔密度为503±98 mm^{-2}；保卫细胞呈肾状，副卫细胞多为5~7个(图4(b)和(c)).

2.2 化石的系统位置

鹤庆高山栎组叶片化石数量众多，外部形态特征保存完整(图3)，而且这些化石角质层保存也很完好(图3(c), (d)和(g)~(l))，结构清晰(图4)，通过结合角质层特征的分析对比，更加提高了化石鉴定和最近亲缘类群确定的准确性.

据图4和表S1，在高山栎组现生种中，鹤庆高山栎组叶片化石形态结构与毛脉高山栎(*Q. rehderiana*)和帽斗栎(*Q. guyavifolia*)最为相似，但是在叶表皮毛密度和毛基类型上存在差异. 毛脉高山栎和帽斗栎下表皮都有单细胞和多细胞两种毛基，前者毛基多分布于叶脉区，总体上毛基数量较少，属于简单复合型毛被，后者叶脉区或者脉间区毛基数量均比较多，属于复杂复合型毛被，而鹤庆高山栎组叶片化石下表皮并没有发现有多细胞毛基，且叶脉区基本没有毛基，总体毛基数量较少，属于单毛型毛被. 另外，对比高山栎组化石种发现，和鹤庆高山栎组叶片化石一样，古帽斗栎(*Q. preguyavifolia*)为全缘或具刺状锯齿叶，而前灰背栎(*Q. presenescens*)、黄背栎(*Q. pannosa*，已合并到帽斗栎)和羊邑栎(*Q. yangyiensis*)分别为全缘反卷叶、全缘叶和具波浪状锯齿叶. 在毛基类型上，古帽斗栎、黄背栎和羊邑栎下表皮均有多细胞毛基，属于复合型毛被，前灰背栎上下表皮均无毛基，这都与鹤庆高山栎组叶片化石下表皮只有单

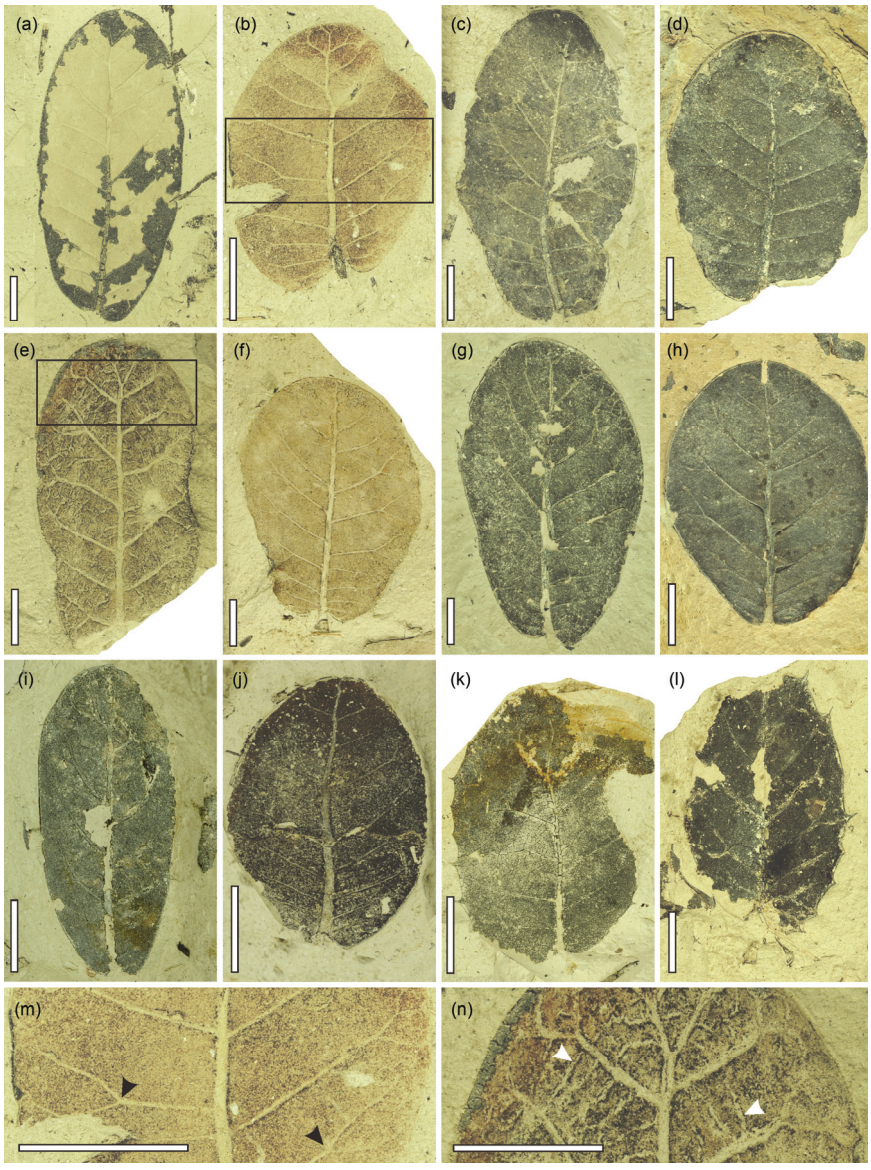

图 3 (网络版彩色)鹤庆栎化石照片. (a) KUN-PC2015015; (b) KUN-PC2015016; (c) KUN-PC2015017; (d) KUN-PC2015018; (e) KUN-PC2015019; (f) KUN-PC2015020; (g) KUN-PC2015021, 正模式标本; (h) KUN-PC2015022; (i) KUN-PC2015023; (j) KUN-PC2015024; (k) KUN-PC2015025; (l) KUN-PC2015026; (m)为(b)中长方形部分放大, 黑色箭头指示二级脉分叉; (n)为(e)中长方形部分放大, 白色箭头指示三级脉垂直二级脉. 比例尺: 1 cm

Figure 3 (Color online) Selected fossils of *Quercus heqingensis* n. sp.. (a) KUN-PC2015015; (b) KUN-PC2015016; (c) KUN-PC2015017; (d) KUN-PC2015018; (e) KUN-PC2015019; (f) KUN-PC2015020; (g) KUN-PC2015021, holotype; (h) KUN-PC2015022; (i) KUN-PC2015023; (j) KUN-PC2015024; (k) KUN-PC2015025; (l) KUN-PC2015026; (m) enlargement of the rectanglular part in (b), where arrows show bifurcation of secondary veins; (n) enlargement of the rectanglular part in (e), where arrows show that the tertiary veins are perpendicular to the secondary veins. Scale bars: 1 cm

细胞毛基不同. 由此, 综合叶片形态结构和表皮构造特征(表2), 将其鉴定为新种——鹤庆栎(*Quercus heqingensis* n. sp.), 所有对比种均视为其最近亲缘类群, 其中毛脉高山栎和帽斗栎为现存最近亲缘类群. 该化石新种的发现为地质时期西南地区高山栎组植物的多样性及其分布提供了新的化石记录.

3 古大气CO_2浓度重建

3.1 晚上新世的古大气CO_2浓度

鹤庆栎叶片化石的气孔指数为8.90%±0.32%, 将其气孔指数应用于其现存最近亲缘类群——帽斗栎阳生叶的气孔指数与大气pCO_2的关系式[18]中, 定量

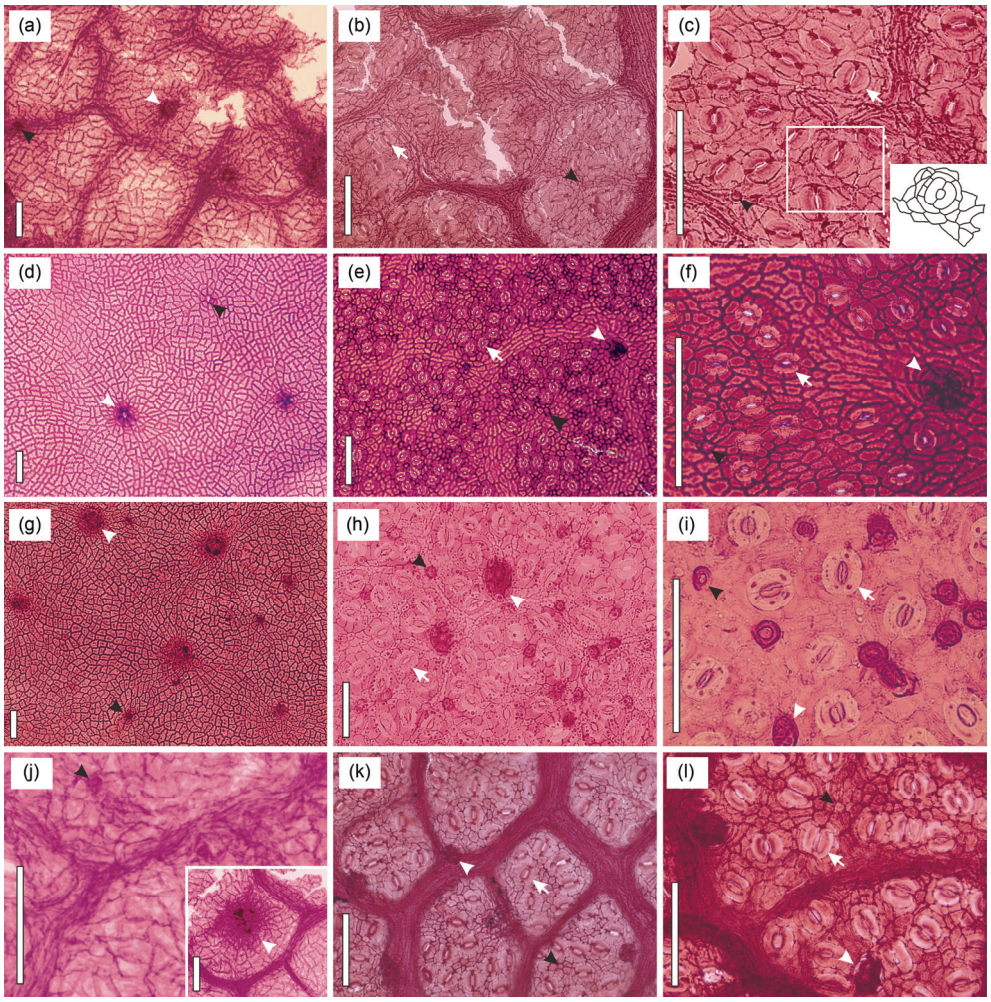

图 4 (网络版彩色)鹤庆栎和毛脉高山栎、帽斗栎及古帽斗栎表皮构造特征对比. (a) 鹤庆栎上表皮, 装片号: KUN-PC2015027-1-20X; (b)和(c) 鹤庆栎下表皮, 装片号: KUN-PC2015023-5-20X和KUN-PC2015028-1-40X; (d) 毛脉高山栎上表皮, 装片号: XTBGCAS-PL-001; (e)和(f) 毛脉高山栎下表皮, 装片号: XTBGCAS-PL-002 和XTBGCAS-PL-003; (g) 帽斗栎上表皮, 装片号: HS007-2A-1-10X; (h)和(i) 帽斗栎下表皮, 装片号: HL001-1B-2-20X和Li010-1A-3-40X; (j) 古帽斗栎上表皮, 装片号: QFC007-1-20X和QFC006-1-20X (右下角); (k)和(l) 古帽斗栎下表皮, 装片号: HST705-3-20X和HST705-1-40X. (g) 光学显微镜×10 物镜照片; (c), (f), (i)和(l) ×40 物镜照片; 其余均为×20 物镜照片. 黑色箭头指示单细胞毛基, 白色短箭头指示多细胞毛基, 白色长箭头指示环列型气孔器. 比例尺: 100 μm

Figure 4 (Color online) Comparisons of cuticular features among *Quercus heqingensis* n. sp., *Q. rehderiana*, *Q. guyavifolia* and *Q. preguyavifolia*. (a) Adaxial epidermis of *Q. heqingensis* n. sp., slide No. KUN-PC2015027-1-20X; (b), (c) abaxial epidermis of *Q. heqingensis* n. sp., slide Nos. KUN-PC2015023-5-20X and KUN-PC2015028-1-40X; (d) adaxial epidermis of *Q. rehderiana*, slide No. XTBGCAS-PL-001; (e), (f) abaxial epidermis of *Q. rehderiana*, slide Nos. XTBGCAS-PL-002 and XTBGCAS-PL-003; (g) adaxial epidermis of *Q. guyavifolia*, slide No. HS007-2A-1-10X; (h), (i) abaxial epidermis of *Q. guyavifolia*, slide Nos. HL001-1B-2-20X and Li010-1A-3-40X; (j) adaxial epidermis of *Q. preguyavifolia*, slide Nos. QFC007-1-20X and QFC006-1-20X (lower right); (k), (l) abaxial epidermis of *Q. preguyavifolia*, slide Nos. HST705-3-20X and HST705-1-40X. (g) was taken using a ×10 objective lens; (c), (f), (i) and (l) were taken using ×40, and the others were taken using ×20. Black arrows show unicellular trichomes, white-short arrows show multicellular trichomes, and white-long arrows show cyclocytic stomatal apparatuses. Scale bars=100 μm

重建出晚上新世时期鹤庆地区的古大气pCO_2分别为26.69±2.52 Pa (沿海拔梯度采集样品重建结果)和23.73±2.28 Pa (历史标本样品重建结果). 若不考虑鹤庆红园化石点的古海拔高度, 则重建的古大气CO_2浓度分别对应为263.42±24.86和234.25±22.49 ppm (1 ppm=1 μL/L, 余同)(表2).

由于两条校准曲线的样品来源不同, 样品采样量也不同(沿海拔梯度采集的样品每个采样点有60个数据, 而历史标本由于标本馆内可利用标本的限制, 每个时间点只有15个数据[18]), 所以建立的两条校准曲线有一定的差异, 这可能跟历史标本的采样量较少, 数据不够充分有关. 鉴于目前大多数研究都是利用历

表 2 晚上新世鹤庆红园与浑水塘[18]、庆福村[18]的古大气CO_2分压及重建的古大气CO_2浓度比较

Table 2 Comparison of estimated pCO_2 and palaeoatmospheric-CO_2 concentrations among three late Pliocene floras, namely the Hongyuan flora (this study), the Huishuitang flora[18], and the Qingfucun flora[18]

化石点	年代	化石数	视野数a)	气孔指数b)	pCO_2-E c)	pCO_2-H d)
鹤庆红园	晚上新世	6	51	8.90%±0.32%	26.69±2.52 Pa (263.42±24.86 ppm)	23.73±2.28 Pa (234.25±22.49 ppm)
浑水塘	晚上新世	5	46	6.69%±0.76%	21.01±3.47 Pa (207.36±34.25 ppm)	18.60±5.53 Pa (183.52±54.63 ppm)
庆福村	晚上新世	4	34	7.79%±0.10%	23.84±2.57 Pa (235.26±25.37 ppm)	21.15±3.84 Pa (208.77±37.87 ppm)

a) 指用于气孔频度分析的角质层视野数量; b) 数值为平均值±标准偏差; c) 为利用沿海拔梯度采集的阳生叶样品的校准曲线重建的pCO_2, 数值为平均值±标准误差; d) 为利用历史标本阳生叶样品的校准曲线重建的pCO_2, 数值为平均值±标准误差

史标本的数据来建立校准曲线, 我们建议若能分别利用沿海拔梯度采集的样品和历史标本样品建立两条校准曲线, 将结果进行比较, 则能得到更准确的结果.

3.2 重建结果讨论

本研究发现的鹤庆栎的叶片形态特征明显属于高山栎组植物, 由于该化石种缺乏毛被其形态特征与高山栎组的毛脉高山栎较为相似. 在古植物学的实践中, 人们总是尽可能地确定化石的现存最近亲缘种, 但是仅凭形态特征几乎不能确定化石种是某个现生种的祖先. 鹤庆栎除表皮无复合毛基这一特征外, 其余形态特征与帽斗栎都非常接近, 而叶背不被束状毛又与毛脉高山栎相似, 所以帽斗栎和毛脉高山栎都可以视为鹤庆栎的现存最近亲缘类群.

比较用植物叶片气孔指数方法重建的晚上新世古大气CO_2浓度结果[18,25~29](图5)发现, 利用鹤庆栎叶片化石重建的古大气CO_2浓度与其他重建结果基本一致, 均为300 ppm左右. 与同样利用帽斗栎的气孔指数与大气pCO_2的关系式, 定量重建昆明和维西的晚上新世古大气CO_2浓度[18]相比(图5和表2), 本研究的结果稍高, 这可能是由具体地质年代的差异, 古海拔的不同以及实验的系统误差等原因导致.

尽管用各种方法重建的晚上新世古大气CO_2浓度从180到534 ppm不等[18,25~29,44~47], 分歧较大, 但是鹤庆栎的重建结果与绝大多数其他晚上新世的重建结果几乎都小于现代大气CO_2浓度400 ppm, 并与Beerling和Royer[48]总结的结果基本吻合, 说明了全球背景下的大气CO_2浓度在晚上新世时期属于偏低水平. 然而, 也可以看出鹤庆栎的重建结果比其他同时期的大多数结果略低, 这可能与鹤庆红园化石点晚上新世的古海拔高度有关. Hu等人[18]根据前人对青藏高原及滇西古海拔的研究推测, 滇西地区晚上新世的古海拔可能接近现代的海拔高度. 鹤庆栎叶片化石保存完好, 推测其为近原地埋藏, 重建结果能够很好地代表晚上新世时期化石点所处海拔高度的古大气CO_2分压情况. 据此对本文的结果进行海拔校正, 则得到晚上新世的海平面古大气CO_2浓度分别约为350 ppm (沿海拔梯度采集样品重建结果)和310 ppm (历史标本重建结果), 该校正结果与绝大多数其他重建结果吻合. 此外, 研究发现当CO_2浓度超过约500 ppm时, 气孔频度对CO_2反应不敏感, 响应变为非线性[49~54], 误差增大, 本研究重建结果均小于500 ppm, 能够避免由于高CO_2浓度产生较大的误差. 该结果也证明, 将鹤庆栎的气孔指数应用于已建立的帽斗栎气孔指数与大气pCO_2的关系式重建古大气CO_2浓度具有较高的可行性, 这为今后利用植物叶片气孔频度方法重建古大气CO_2浓度提供了有力的支持.

前人的古气候重建结果显示晚上新世滇西龙陵

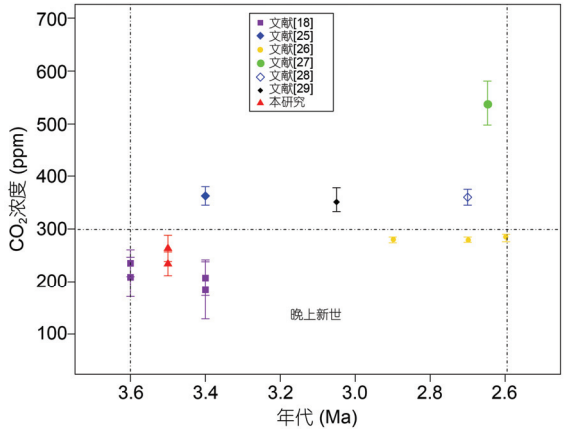

图 5 (网络版彩色)利用植物叶片气孔指数重建晚上新世古大气CO_2浓度的结果比较. 两条纵虚线间的时间为晚上新世(3.6~2.588 Ma, 依据 2013 年国际年代地层表), 横虚线代表 300 ppm的大气CO_2浓度

Figure 5 (Color online) Estimates of palaeo-CO_2 concentrations during the late Pliocene by using methods based on the stomatal index. The period between the two vertical dashed lines is the late Pliocene (3.6~2.588 Ma, 2013 International Chronostratigraphic Chart), and the horizontal dashed line indicates a CO_2 concentration of 300 ppm

气候比现在寒冷[55]，同处滇西的鹤庆地区气温极有可能也偏低，那么利用鹤庆栎重建的低于现代水平的古大气CO_2浓度和偏低的温度则趋势一致，这有可能是前因后果关系，为研究大气CO_2浓度变化和全球气候变化的相关性提供了线索．Raymo[56]认为，晚上新世以来中国气候的持续转冷与北极冰盖加厚密切相关，而不少研究者[44,57,58]认为晚上新世的大气CO_2浓度的降低可能对第四纪冰期的出现有重要作用．据此推测晚上新世时期全球背景下偏低的古大气CO_2浓度可能与北极冰盖进一步加厚有关，这一事件推动了全球范围内的普遍降温，其中包括鹤庆地区．此外，有研究发现太阳活动减弱可能通过快速的气候响应导致大气CO_2浓度降低[59]．因此，晚上新世时期偏低的古大气CO_2浓度还有可能与当时太阳活动或者其他因素有关．

4 结论

本文结合鹤庆高山栎组化石的叶片形态结构和角质层特征，鉴定了高山栎组一新种——鹤庆栎(*Quercus heqingensis* n. sp.)，该化石种上下表皮毛基数量较少，叶脉区基本没有毛基，并且在下表皮没有发现多细胞毛基，这可能是对鹤庆当地小环境适应的结果．另外，本文成功利用鹤庆栎的现存最近亲缘类群——帽斗栎的气孔指数与大气pCO_2的关系式定量重建了晚上新世时期的古大气CO_2浓度，该结果与大多数其他重建结果基本一致，经过海拔校正后则更加吻合，进一步证明了晚上新世时期的古大气CO_2浓度低于现代水平．这为今后利用化石种的现存最近亲缘类群重建古气候提供了可靠依据，同时说明了帽斗栎是重建古大气CO_2浓度的重要有效现生代理种之一．中国西南地区新近纪地层中蕴藏的丰富高山栎组化石，将为重建中新世至上新世的古大气CO_2浓度提供不可多得的研究材料，这不仅可以揭示该段地质历史时期大气CO_2浓度的变化过程，还能为研究气候变化的机制及预测未来气候提供重要地质学证据．

致谢 中国科学院西双版纳热带植物园沙丽清研究员提供了鹤庆红园化石点信息，古生态研究组李树峰博士和梁肖青博士指导了图版制作，博士研究生Achyut Tiwari帮助修改英文摘要，中国科学院上海辰山植物科学研究中心邓敏研究员提供了毛脉高山栎上下表皮照片，在此一并致以诚挚的谢意．此外，感谢提出建设性意见的两位审稿人和所有参加野外化石标本采集的古生态组成员．

参考文献

1 Zhou Z K, Wilkinson H P, Wu Z Y. Taxonomical and evolutionary implications of the leaf anatomy and architecture of *Quercus L.* subgenus *Quercus* from China. Cathaya, 1995, 7: 1–34

2 Ma C L. Phylogeny and biogeography of *Quercus* sect. *Heterobalanus* (in Chinese). Doctor Dissertation. Beijing: Graduate School of Chinese Academy of Sciences, 2006 [马长乐．栎属高山栎组的系统学与生物地理学．博士学位论文．北京：中国科学院研究生院, 2006]

3 Zhou Z K, Pu C X, Chen W Y. Relationships between the distributions of *Quercus* sect. *Heterobalanus* (Fagaceae) and uplift of Himalayas (in Chinese). Adv Earth Sci, 2003, 18: 884–890 [周浙昆，普春霞，陈文允．青藏高原隆起和高山栎组(壳斗科)分布的关系．地球科学进展, 2003, 18: 884–890]

4 Zhou Z K. The fossil history of *Quercus* (in Chinese). Acta Bot Yunnan, 1993, 15: 21–33 [周浙昆．栎属的历史植物地理学研究．云南植物研究, 1993, 15: 21–33]

5 Tao J R, Kong Z C. The fossil florule and sporo-pollen assemblage of the Sanying coal series of Eryuan, Yunnan (in Chinese). Acta Bot Sin, 1973, 15: 120–126 [陶君容，孔昭宸．云南洱源三营煤系的植物化石和孢粉组合．植物学报, 1973, 15: 120–126]

6 Guo S X. Pliocene floras of western Sichuan (in Chinese). Acta Palaeontol Sin, 1978, 17: 343–349 [郭双兴．四川西部高原上新世植物群．古生物学报, 1978, 17: 343–349]

7 Zhang J H. Paleophyte (in Chinese). In: Guizhou Stratigraphy and Palaeontology Working Group, ed. Guizhou Branch Altas (II), Atlas of palaeobiology of SW China. Beijing: Geological Publishing House, 1978. 488–490 [张吉惠．古植物．见：贵州地层与古生物工作组，贵州分册(II)，西南地区古生物图册．北京：地质出版社, 1978. 488–490]

8 Geng G C, Tao J R. Tertiary plants from Xizang (in Chinese). In: Integrated Scientific Expedition Team to the Qinghai-Xizang Plateau, ed. Palaeontology of Xizang (V). Beijing: Science Press, 1982. 110–125 [耿国仓，陶君容．西藏第三纪植物研究．见：中国科学院青藏高原综合科学考察队，西藏古生物(第五分册)．北京：科学出版社, 1982. 110–125]

9 Tao J R. Neogene flora of Lanping and its significance in middle watershed of Salween-Mekong-Yangtze Rivers (in Chinese). In: The

Comprehensive Scientific Expedition to the Qinghai-Xizang Plateau, Chinese Academy of Sciences, ed. Scientific Expedition Special Issue of Hengduan Mountains (II). Beijing: Science and Technology Press, 1986. 58–65 [陶君容. 横断山区中段—兰坪新第三纪植物化石群及意义. 见: 中国科学院青藏高原综合科学考察队, 编. 横断山科学考察专集(二). 北京: 北京科学技术出版社, 1986. 58–65]

10 Spicer R A, Harris N B, Widdowson M, et al. Constant elevation of southern Tibet over the past 15 million years. Nature, 2003, 421: 622–624

11 Li H M, Guo S X. The Miocene flora from Namling of Xizang (in Chinese). Acta Palaeontol Sin, 1976, 15: 598–609 [李浩敏, 郭双兴. 西藏南木林中新世植物群. 古生物学报, 1976, 15: 598–609]

12 Zhou Z K. The Miocene Xiaolongtan fossil flora in Kaiyuan, Yunnan, China (in Chinese). Master Dissertation. Beijing: Graduate School of Chinese Academy of Sciences, 1985 [周浙昆. 云南开远小龙潭中新世植物群. 硕士学位论文. 北京: 中国科学院研究生院, 1985]

13 Xing Y W. The late Miocene Xianfeng flora, Yunnan, southwest China and its quantitative palaeoclimatic reconstruction (in Chinese). Doctor Dissertation. Beijing: Graduate School of Chinese Academy of Sciences, 2010 [星耀武. 晚中新世云南先锋植物群及古气候的定量重建. 博士学位论文. 北京: 中国科学院研究生院, 2010]

14 Li N, Sun B N, Wu J Y, et al. Cuticular structure of *Quercus presenescens* from the Pliocene in Baoshan, Yunnan, and its palaeoclimatic implications (in Chinese). Acta Palaeontol Sin, 2009, 48: 654–661 [李娜, 孙柏年, 吴靖宇, 等. 云南保山上新统前灰背栎 *Quercus presenescens* 角质层特征及古气候意义. 古生物学报, 2009, 48: 654–661]

15 Xiao L, Sun B N, Yan D F, et al. Cuticular structure of *Quercus pannosa* Hand.-Mazz. from the Pliocene in Baoshan, Yunnan Province and its palaeoenvironmental significance (in Chinese). Acta Micropalaeontol Sin, 2006, 23: 23–30 [肖良, 孙柏年, 闫德飞, 等. 云南保山上新统黄背栎 *Quercus pannosa* Hand.-Mazz.角质层特征及古环境意义. 古生物学报, 2006, 23: 23–30]

16 He Y L, Li N, Wang Z X, et al. *Quercus yangyiensis* sp. nov. from the late Pliocene of Baoshan, Yunnan and its paleoclimatic significance. Acta Geol Sin, 2014, 88: 738–747

17 Wen W W. Nine fossil plants of Fagaceae from the Pliocene in Baoshan, Yunnan and paleoenvironmental analysis (in Chinese). Master Dissertation. Lanzhou: Lanzhou University, 2011 [温雯雯. 云南保山羊邑上新世壳斗科九种植物化石与古环境分析. 硕士学位论文. 兰州: 兰州大学, 2011]

18 Hu J J, Xing Y W, Turkington R, et al. A new positive relationship between pCO_2 and stomatal frequency in *Quercus guyavifolia* (Fagaceae): A potential proxy for palaeo-CO_2 levels. Ann Bot, 2015, 115: 777–788

19 Huang Y J. The late Miocene Fudong flora from Lanping, Yunnan, and the Neogene climates in Hengduan Mountains (in Chinese). Doctor Dissertation. Beijing: Graduate School of Chinese Academy of Sciences, 2012 [黄永江. 云南兰坪晚上新世福东植物群及横断山新近纪的古气候. 博士学位论文. 北京: 中国科学院研究生院, 2012]

20 Su T. On the establishment of the leaf physiognomy-climate model and a study of the late Miocene Yangjie flora, southwest China (in Chinese). Doctor Dissertation. Beijing: Graduate School of Chinese Academy of Sciences, 2010 [苏涛. 叶相——气候中国模型的建立及上新世羊街植物群的研究. 博士学位论文. 北京: 中国科学院研究生院, 2010]

21 Xu R, Tao J R, Sun X J. On the discovery of a *Quercus semicarpifolia* bed in Mount Shisha Pangma and its significance in botany and geology (in Chinese). Acta Bot Sin, 1973, 15: 103–104 [徐仁, 陶君容, 孙湘君. 希夏邦马峰高山栎化石层的发现及其在植物学和地质学上的意义. 植物学报, 1973, 15: 103–104]

22 Tao J R, Zhou Z K, Liu Y S. The evolution of the late Cretaceous-Cenozoic flora in China (in Chinese). Beijing: Science Press, 2000. 1–282 [陶君容, 周浙昆, 刘裕生. 中国晚白垩纪至新生代植物区系发展演变. 北京: 科学出版社, 2000. 1–282]

23 Cronin T M, Dowsett H J. PRISM warm climates of the Pliocene. Geotimes, 1993, 38: 17–19

24 Mudelsee M, Raymo M E. Slow dynamics of the Northern Hemisphere Glaciation. Paleoceanography, 2005, 20: PA4022

25 Van der Burgh J, Visscher H, Dilcher D L, et al. Paleoatmospheric signatures in Neogene fossil leaves. Science, 1993, 260: 1788–1790

26 Wang Y Q, Momohara A, Wang L, et al. Evolutionary history of atmospheric CO_2 during the late Cenozoic from fossilized *Metasequoia* needles. PLoS One, 2015, 10: e0130941, doi: 10.1371/ journal.pone.0130941

27 Bai Y J, Chen L Q, Ranhotra P S, et al. Reconstructing atmospheric CO_2 during the Plio-Pleistocene transition by fossil *Typha*. Glob Change Biol, 2015, 21: 874–881

28 Kürschner W M, Van der Burgh J, Visscher H, et al. Oak leaves as biosensors of late Neogene and early Pleistocene paleoatmospheric CO_2 concentrations. Mar Micropaleontol, 1996, 27: 299–312

29 Stults D Z, Wagner-Cremer F, Axsmith B J. Atmospheric paleo-CO_2 estimates based on *Taxodium distichum* (Cupressaceae) fossils from the Miocene and Pliocene of eastern North America. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 2011, 309: 327–332

30 Royer D L. Stomatal density and stomatal index as indicators of paleoatmospheric CO_2 concentration. Rev Palaeobot Palynol, 2001, 114: 1–28

31 Li S H. Magnetostratigraphy of the Dali Basin in Yunnan and implication for the late Neogene tectonics of the southeast margin of the Tibetan Plateau (in Chinese). Doctor Dissertation. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2013 [李仕虎. 青藏高原东南缘大理盆地晚新生代磁性地层学研究及其构造意义. 博士学位论文. 北京: 中国科学院大学, 2013]

32 Writing Group of Regional Stratigraphy of Yunnan (WGRSY). Regional Stratigraphy of Southwest China (in Chinese). Beijing: Geological Publishing House, 1978. 222–223 [云南省区域地层表编写组(WGRSY). 西南地区区域地层表. 北京: 地质出版社, 1978. 222–223]

33 Ye M N. On the preparation methods of fossil cuticle (in Chinese). In: Proceedings of Selected Papers of 12th Annual Conference of the Palaeontological Society of China. Beijing: Science Press, 1981. 170–179 [叶美娜. 关于化石角质层的研究和技术处理方法. 见: 中国古生物学会第十二届学术年会论文选集. 北京: 科学出版社, 1981. 170–179]

34 Kerp H. The study of fossil gymnosperms by means of cuticular analysis. Palaios, 1990, 5: 548–569

35 Leng Q. An effective method of observing fine venation from compressed angiosperm fossil leaves (in Chinese). Acta Palaeontol Sin, 2000, 39: 157–158 [冷琴. 一种观察被子植物压膜化石细微叶结构特征的有效方法. 古生物学报, 2000, 39: 157–158]

36 Stace C A. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. Bull Brit Mus (Nat Hist) Bot, 1965, 4: 3–78

37 Kürschner W M. 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 CO_2 levels. Rev Palaeobot Palynol, 1997, 96: 1–30

38 Kouwenberg L L R, Kürschner W M, McElwain J C. Stomatal frequency change over altitudinal gradients: Prospects for paleoaltimetry. Rev Mineral Geochem, 2007, 66: 215–241

39 Salisbury E J. On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with special reference to the woodland flora. Philos Trans R Soc B-Biol Sci, 1927, 216: 1–65

40 Ellis B, Daly D C, Hickey L J, et al. Manual of Leaf Architecture. New York: CABI Publish, 2009

41 Dilcher D L. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. Bot Rev, 1974, 40: 1–157

42 Huang C J, Zhang Y T, Bartholomew B. Fagaceae. In: Wu Z Y, Raven P H, eds. Flora of China, Vol. 4. Beijing: Science Press & Missouri: Missouri Botanical Garden Press, 1999. 314–400

43 Chen H Y, Huang C J. Fagaceae (in Chinese). In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae (FRPS), Vol. 22. Beijing: Science Press, 1998. 240, 247 [陈焕镛, 黄成就. 壳斗科. 见: 中国植物志第 22 卷. 北京: 科学出版社, 1998. 240, 247]

44 Bartoli G, Hönisch B, Zeebe R E. Atmospheric CO_2 decline during the Pliocene intensification of Northern Hemisphere Glaciations. Paleoceanography, 2011, 26, doi: 10.1029/2010PA002055

45 Seki O, Foster G L, Schmidt D N, et al. Alkenone and boron-based Pliocene pCO_2 records. Earth Planet Sci Lett, 2010, 292: 201–211

46 Badger M P S, Schmidt D N, Mackensen A, et al. High-resolution alkenone palaeobarometry indicates relatively stable pCO_2 during the Pliocene (3.3–2.8 Ma). Philos Trans R Soc A-Math Phys Eng Sci, 2013, 371, doi: 10.1098/rsta.2013.0094

47 Zhang Y G, Pagani M, Liu Z H, et al. A 40-million-year history of atmospheric CO_2. Philos Trans R Soc A-Math Phys Eng Sci, 2013, 371, doi: 10.1098/rsta.2013.0096

48 Beering D J, Royer D L. Convergent Cenozoic CO_2 history. Nat Geosci, 2011, 4: 418–420

49 Woodward F I, Bazzaz F A. The responses of stomatal density to CO_2 partial pressure. J Exp Bot, 1988, 39: 1771–1781

50 Kürschner W M, Wagner F, Visscher E H, et al. Predicting the response of leaf stomatal frequency to a future CO_2-enriched atmosphere: Constraints from historical observations. Geol Rundsch, 1997, 86: 512–517

51 Beering D J, Royer D L. Fossil plants as indicators of the phanerozoic global carbon cycle. Annu Rev Earth Planet Sci, 2002, 30: 527–556

52 Beering D J, Royer D L. Reading a CO_2 signal from fossil stomata. New Phytol, 2002, 153: 387–397

53 Beering D J, Fox A, Anderson C W. Quantitative uncertainty analyses of ancient atmospheric CO_2 estimates from fossil leaves. Am J Sci, 2009, 309: 775–787

54 Haworth M, Elliott-Kingston C, McElwain J C. The stomatal CO_2 proxy does not saturate at high atmospheric CO_2 concentrations: Evidence from stomatal index responses of Araucariaceae conifers. Oecologia, 2011, 167: 11–19

55 Xu J X, Ferguson D K, Li C S, et al. Climatic and ecological implications of late Pliocene Palynoflora from Longling, Yunnan, China. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 2004, 117: 91–103

56 Raymo M E. The initiation of northern hemisphere glaciation. Annu Rev Earth Planet Sci, 1994, 22: 353–383

57 DeConto R M, Pollard D, Wilson P A, et al. Thresholds for Cenozoic bipolar glaciation. Nature, 2008, 455: 652–656

58 Lunt D J, Foster G L, Haywood A M, et al. Late Pliocene Greenland glaciation controlled by a decline in atmospheric CO_2 level. Nat Geosci, 2008, 454: 1102–1105

59 Jessen C A, Rundgren M, Björck S, et al. Climate forced atmospheric CO_2 variability in the early Holocene: A stomatal frequency reconstruction. Glob Planet Change, 2007, 57: 247–260

补充材料

表 S1 鹤庆栎和高山栎组现生种毛脉高山栎、帽斗栎及化石种古帽斗栎等叶片形态及表皮构造特征比较

本文以上补充材料见网络版 csb.scichina.com. 补充材料为作者提供的原始数据, 作者对其学术质量和内容负责.

The occurrence of *Quercus heqingensis* n. sp. and its application to palaeo-CO_2 estimates

HUANG HuaSheng[1,2], HU JinJin[1], SU Tao[1] & ZHOU ZheKun[1,3]

[1] *Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, China;*
[2] *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;*
[3] *Key Laboratory for Plant Diversity and Biogeography of East Asia, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201, China*

Many leaf fossils belonging to *Quercus* sect. *Heterobalanus* were collected from the Upper Pliocene Sanying Formation in Heqing County, Yunnan Province, China. Leaves are oblong, elliptic or obovate with entire margin or spinous serrations, 3.1–8.7 cm in length and 1.8–5.7 cm in width. Leaf apex is round, mucronate or blunt round, while leaf base is heart-shaped, slightly heart-shaped or blunt round, and occasionally asymmetric. The petiole is slightly sturdy, straight or a bit curved, with 1.8–4.9 mm in length. The main vein of these specimens is slightly zigzagging, with a sturdy base attenuating to the apex. Secondary veins are pinnate, 7–12 pairs, alternate and parallel with the stretching angles from 40° to 73°, bifurcating near 1/3 to 1/2 of the leaf margin. Tertiary veins are, relatively thin, 5–7 bands in 1 cm^2, and perpendicular to secondary veins. Quaternary, blind and marginal veins are not clear. The upper epidermis has both unicellular and multicellular trichomes without stomata, and most of the epidermal cells are nearly quadrangular. The lower epidermis has only unicellular trichomes and cyclocytic stomatal apparatuses, and the epidermal cells are nearly quadrangular or pentagonal. The stomatal apparatuses are 20–33 μm in length, 17–27 μm in width , with 2–6 μm wide in apertures. They spread casually with the stomatal density of 503±98 mm^{-2} and the stomatal index of 8.90%±0.32%. The guard cells show kidney-shaped, with 5–7 subsidiary cells. These features are similar to *Q*. rehderiana, *Q. guyavifolia*, *Q. preguyavifolia* and some other extant or fossil species of *Q*. sect. *Heterobalanus*, but they are different in terms of density and type of trichomes. Both *Q. guyavifolia* and *Q. preguyavifolia* have more trichomes in total, and multicellular trichomes in lower epidermis which spread in veins and between veins. The fossil leaves of *Q*. sect. *Heterobalanus* in Heqing and *Q. rehderiana* have less trichomes, and the former has no multicellular trichome in lower epidermis, while the latter's multicellular trichome are just found in veins. Hence, it was designated as a new species—*Quercus heqingensis* n. sp. The estimates of palaeoatmospheric-CO_2 using the positive relationships between stomatal frequency and atmospheric CO_2 partial pressure in its Nearest Living Relatives (NLRs)—*Q. guyavifolia* show that, the palaeo-CO_2 levels in the late Pliocene reconstructed by *Q. heqingensis* were 263.42±24.86 ppm (equation with extant field collections) and 234.25±22.49 ppm (equation with historical herbarium samples). These results are slightly lower than most previous estimates of the same age. Our results are in agreement with other estimates when palaeoaltitude is considered. This indicates that it is feasible to apply the stomatal index of *Q. heqingensis* to the positive relationship between stomatal index of *Q. guyavifolia* and atmospheric pCO_2 to reconstruct palaeo-CO_2 levels. Meanwhile, the results further support lower palaeo-CO_2 level in the late Pliocene than present. This study provides credible evidence for future palaeo-CO_2 estimates using NLRs as proxies.

***Quercus heqingensis* n. sp., *Quercus* sect. *Heterobalanus*, Nearest Living Relatives, stomatal index, palaeo-CO_2 estimates, late Pliocene, Yunnan**

doi: 10.1360/N972015-01198