

○ 马清温
著



SHANKE ZHIWU DE BIAOPI JIEGOU JI

杉科植物的表皮结构 及古环境重建

GU HUANJING CHONGJIAN

北京林业大学优秀博士
论文基金资助丛书

中国环境科学出版社

北京林业大学优秀博士论文基金资助丛书

杉科植物的表皮结构及古环境重建

马清温 著

中国环境科学出版社·北京

图书在版编目 (CIP) 数据

杉科植物的表皮结构及古环境重建/马清温著. —北京:
中国环境科学出版社, 2009

(北京林业大学优秀博士论文基金资助丛书. 第5辑)

ISBN 987-7-80209-988-3

I. 杉… II. 马… III. ①杉科—研究②杉科—应用—古环境—重建 IV. Q949.66 X173

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2009) 第 049796 号

责任编辑 周 煜

封面设计 龙文视觉

出版发行 中国环境科学出版社
(100062 北京崇文区广渠门内大街 16 号)
网 址: <http://www.cesp.cn>
联系电话: 010-67112765 (总编室)
发行热线: 010-67125803

印 刷 北京中科印刷有限公司
经 销 各地新华书店
版 次 2009 年 6 月第 1 版
印 次 2009 年 6 月第 1 次印刷
开 本 850×1168 1/32
印 张 5.75
字 数 150 千字
定 价 25.00 元

【版权所有。未经许可请勿翻印、转载, 侵权必究】

如有缺页、破损、倒装等印装质量问题, 请寄回本社更换。

序 言

科学技术水平是知识经济时代评价一个国家国力的重要标准。科技水平高则国力强盛，无论在政治、经济、文化、信息、军事诸方面均会占据优势；而科技水平低则国力弱，就赶不上时代的步伐，就会在竞争日趋激烈的国际大舞台上处于劣势。江泽民同志在庆祝北大建校 100 周年大会上也强调指出：“当今世界，科学技术突飞猛进，知识经济已见端倪，国力竞争日益激烈。”因此，提高科学技术水平，提高科技创新能力已为世界各国寻求高速发展时所共识。我国将“科教兴国”作为国策也表明了政府对提高科技水平的决心。博士研究生朝气蓬勃，正处于创新思维能力最为活跃的黄金年龄，同时也是我国许多重要科研项目中的中坚力量，他们科研成果水平的高低在一定程度上影响着所高校、一个科研院所乃至我国科研的整体水平。国务院学位委员会每年一度的“全国百篇优秀博士论文”评选工作是对我国博士研究生科研水平的集体检阅，已被看做是博士研究生的最高荣誉，对激励博士勇攀科技高峰起到了重要的促进作用。北京林业大学不仅积极参加“全国百篇优秀博士论文”的推荐工作，还以此为契机每年评选出三篇校级优秀博士论文并设立专项基金全额资助论文以丛书形式出版，这是一项非常有意义的工作，对推动学校科研水平的提高将发挥重要作用。

从人才培养的角度来看，如何提高博士研究生的创新思维能力和综合素质，高质量地向社会输送人才备受世人关注。提高培养质量的措施很多，但在培养中引入激励机制，评选优秀博士论文并资助出版，不失为一种好方法。博士生和导师可据此证明自己的学术能力，确立自己的学术地位；也可激励新入学的研究生尽早树立目标，从而在培养的全过程严格要求自己，提高自身的素质。

因学科的特殊性，要想出色完成林业大学的博士论文有许多其他学科所不会遇到的困难，如研究周期长，野外条件难于严格控制，工作条件难苦等。非常欣慰的是北京林业大学的博士生们不仅克服困难完成了学业，而且已经有人中选“全国百篇优秀博士学位论文”。而该丛书资助出版的“校级优秀博士学位论文”所涉及的研究领域、研究成果的水平也属博士论文中的佼佼者，令我欣喜。对这些博士生所取得的成果我表示祝贺，同时也希望他们以及今后的同学们再接再厉，取得更好的成绩报效祖国。

中国工程院副院长、院士

沈国舫

2002年8月10日

目 录

1 引言	1
2 材料与方法.....	9
2.1 实验材料	9
2.2 角质层的获取	10
2.3 角质层的显微观察.....	11
2.3.1 利用光学显微技术观察植物的角质层	11
2.3.2 利用电子显微技术观察植物的角质层	12
2.4 数据的获取和统计方法.....	13
3 杉科植物的表皮结构分析及比较.....	15
3.1 杉科现生植物的表皮结构.....	15
3.1.1 水杉的表皮结构.....	15
3.1.2 北美红杉的表皮结构.....	21
3.1.3 水松的表皮结构.....	33
3.1.4 落羽杉属植物的表皮结构.....	40
3.1.5 杉木属的表皮结构.....	48
3.1.6 台湾杉属的表皮结构.....	52
3.1.7 柳杉属的表皮结构.....	57
3.1.8 巨杉的表皮结构.....	63
3.1.9 密叶杉属的表皮结构.....	69

3.2 杉科植物的枝叶特征和表皮结构分析	74
3.2.1 枝叶特征	74
3.2.2 叶表皮细胞	76
3.2.3 气孔分布	78
3.2.4 气孔方向和大小	79
3.2.5 A-型气孔器	79
3.2.6 应用表皮结构鉴定化石植物应注意的问题	81
3.3 结论	88
4 气孔参数的稳定性及其影响因素	91
4.1 植物的气孔参数分析	92
4.1.1 水杉和北美红杉的气孔参数	92
4.1.2 水松的气孔参数	94
4.1.3 落羽杉属植物的气孔参数	97
4.2 影响气孔参数的因素	98
4.2.1 环境因素对气孔参数的影响	99
4.2.2 植物本身影响气孔参数的因素	105
4.3 结论	109
5 利用杉科植物重建古环境	111
5.1 杉科现生植物的分布和生存环境	111
5.2 杉科植物的历史地理分布	116
5.3 利用杉科植物重建古环境	120
6 中国的红杉属和水松属化石植物	122
6.1 红杉属化石植物在中国的发现	122
6.1.1 标本描述	123

6.1.2 比较与讨论.....	129
6.1.3 化石标本产地的气候分析.....	131
6.2 中国抚顺始新世的水松及其环境指示意义.....	132
6.2.1 标本描述.....	134
6.2.2 比较与讨论.....	134
6.2.3 化石标本产地的气候分析.....	139
7 结 论	143
参考文献	146
后 记	171

1 引 言

杉科 (Taxodiaceae) 由于包括现在仍生活着的最高大和最粗壮的植物种类, 也包括著名的活化石植物, 以及丰富的化石记录而闻名于世。杉科和柏科 (Cupressaceae) 都是重要的松柏类植物, Eckenwalder (1976) 根据杉科和柏科植物的形态学和次生化学物质等数据, 认为杉科和柏科各属之间的区别一样大, 且两个科之间的区别特征小于其他松柏类各科的区别, 因而建议两个科合并。以后有许多研究工作包括 DNA 序列分析结果也支持两个科合并 (Price and Lowenstein, 1989; Brunsfeld et al, 1994; Tsumura et al, 1995; Gadek et al, 2000; Kusumi et al, 2000; Ahuja and Nealed, 2002), 但也有许多文献把杉科仍作为独立的科讨论 (郑万钧和傅立国, 1978; 郑万钧, 1983; Page, 1990; 于永福, 1994; Fu et al, 1999)。杉科和柏科的主要区别是营养器官的特征, 生殖结构的区别不如其他科明显。柏科的叶片通常为鳞形, 叶片交互对生或 3~4 片轮生。杉科叶片通常螺旋状排列, 叶片比柏科长。杉科植物也有对生的叶片和鳞形叶等和柏科相似的特征。松柏类植物分类的主要依据是雌球果等生殖结构的特征, 但化石植物在很多情况下只保存了营养器官的特征, 营养器官的特征在化石植物分类鉴定上占有重要的地位, 同时这里主要讨论杉科内各属植物的区别特征, 因而也把杉科植物作为独立的类群进行讨论。

杉科植物由于有长期发展的历史、少数的现存种和丰富的化石记录, 成为指示古环境的理想植物之一。利用杉科植物重建古环境, 首先要对化石植物进行正确的分类鉴定。杉科各属枝叶

形态特征变异幅度较大，且枝叶排列和形态特征近似，有时各属之间存在交叉特征。杉科化石标本通常仅保存枝叶形式，可以获取的特征比较少，因而分类鉴定非常困难。杉科各属的化石植物经常相伴而生，有时多个属的植物标本同时存在于同一地层。如在日本晚白垩世地层（Matsuo, 1970），Spitsbergen 的第三纪地层（Schweitzer, 1974）和蒙大拿西南部 Beaverhead Basins 的第三纪地层（Becker, 1969），中国黑龙江嘉荫古新世（Feng et al, 2002）、吉林珲春始新世（Ablaev et al, 2003）、辽宁抚顺始新世（中国新生代植物编写组, 1978）、黑龙江依兰始新世（贺超兴和陶君容, 1997）、吉林敦化中新世（李浩敏和杨桂英, 1984）等地层有 4 属或 4 属以上的杉科植物同时存在。同一地层内有形态相近的不同属植物的存在更增加了分类鉴别的难度。

植物的表皮结构通常指叶表面表皮细胞的形态和排列方式以及气孔器的形态结构、分布、排列方式和开口方向等特征，是现代植物分类鉴定的辅助特征。表皮结构是压型化石（compression fossils）细胞信息的重要来源，甚至是唯一来源（Kerp and Krings, 1999）。在缺少生殖器官的情况下，对于枝叶形态特征相似的松柏类化石植物标本，表皮的结构是属种分类鉴定重要依据之一（Florin, 1931；斯行健, 1951；Sveshnikova, 1963；Boulter, 1971；姚壁君和胡玉熹, 1982；Kerp, 1990；马清温 and 顾锋旗, 2000）。研究植物的表皮结构一般通过角质层（cuticle）进行，角质层是覆盖在植物体表面的一层非细胞结构。角质层与表皮细胞紧密结合，植物表皮的各种形态特征都能在角质层上反映出来（Alvin, 1970；Alvin and Boulter, 1974；Boulter, 1970, 1971；Cutler et al, 1982）。角质层不易分解，能抵御不良环境条件的侵蚀，在地层化石植物中也可保留，并且可以分离出来加以研究。研究化石植物叶片角质层已经有 150 余年的历史（Borneman, 1856），角质层分析是古植物学研究的标准

方法之一。利用表皮结构鉴定植物化石, 缺乏现代植物表皮结构的参照是最大的障碍之一 (Boulter, 1971)。杉科植物的表皮结构特征有过零星报道 (Florin, 1922; 1931; Sveshnikova, 1963; 郑万钧和傅立国, 1978; 姚壁君和胡玉熹, 1982; Chaturvedi, 1993; Aulenback and LePage, 1998; Villar De Seoane, 1998; Liu et al, 1999; Leng et al, 2001), 但有时研究结果存在分歧, 缺乏系统的研究。随着研究手段的发展和研究思路的深入, 有必要对杉科植物的表皮特征作进一步的研究。确定了杉科现生植物的表皮特征, 可以为相关化石植物类群的分类鉴定提供参照标准, 更准确地对化石植物进行分类鉴定。

杉科植物目前处于衰退状态, 现在生存的杉科植物是杉科化石植物的最近亲缘种 (McElwain and Chaloner, 1996)。杉科现生植物包括 9 个属, 除落羽杉属 (*Taxodium*) 和密叶杉属 (*Athrotaxis*) 外, 其他 7 属为单种属 (表 1.1; Page, 1990; 于永福, 1994; Farjon, 2005)。杉科现生植物中有 8 个属分布于北半球: 水杉属 (*Metasequoia*) 只分布在中国的南方, 是中国特有属。水松属 (*Glyptostrobus*)、杉木属 (*Cunninghamia*) 和台湾杉属 (*Taiwania*) 除越南、老挝和缅甸有少量分布外, 主要分布在中国的中部和南方, 也被认为是中国特有植物 (表 1.1; 应俊生和张玉龙, 1994)。柳杉属 (*Cryptomeria*) 分布于中国和日本, 为东亚特有属 (郑万钧和傅立国, 1978)。落羽杉属分布于美国、墨西哥和危地马拉。红杉属 (*Sequoia*) 和巨杉属 (*Sequoiadendron*) 为美国特有植物 (Watson, 1993)。杉科现生植物中只有密叶杉属分布于南半球的澳大利亚, 是塔斯马尼亚岛的特有植物 (Page, 1990)。除了密叶杉属外, 杉科植物的其他各属目前在中国都有分布或引种 (Fu et al, 1999)。

表 1.1 杉科现生植物的属种及分布

Table 1.1 The classification and distribution of
extant species in Taxodiaceae

属	种	通用名	分布
水杉属 <i>Metasequoia</i>	水杉 <i>M.glyptostroboides</i>	Dawn redwood Water fir Water larch	中国
水松属 <i>Glyptostrobus</i>	水松 <i>G. pensilis</i>	Chinese swamp cypress Water pine	中国、越南和老挝
杉木属 <i>Cunninghamia</i>	杉木 <i>C. lanceolata</i> 台湾杉木 <i>C. lanceolata</i> var <i>konishii</i>	Chinese fir Formosan China fir	中国、越南和老挝
台湾杉属 <i>Taiwania</i>	台湾杉 <i>T. cryptomerioides</i>	Taiwan cryptomeria	中国、越南和缅甸
柳杉属 <i>Cryptomeria</i>	日本柳杉 <i>C. japonica</i> 柳杉 <i>C. japonica</i> var. <i>sinensis</i>	Japanese cedar	日本和中国
红杉属 <i>Sequoia</i>	北美红杉 <i>S. sempervirens</i>	Coast redwood	美国
巨杉属 <i>Sequoiadendron</i>	巨杉 <i>S. gigantean</i>	Giant sequoia Big tree	美国
落羽杉属 <i>Taxodium</i>	落羽杉 <i>T. distichum</i> 池杉 <i>T. ascendens</i> or <i>T.distichum</i> var. <i>imbricarium</i> 墨西哥落羽杉 <i>T. mucronatum</i>	Bald cypress Pond cypress Montezume bald cypress	美国、墨西哥和危地马拉
密叶杉属 <i>Athrotaxis</i>	小叶密叶杉 <i>A. cupressoides</i> 黄枝密叶杉 <i>A. laxifolia</i> 密叶杉 <i>A. selaginoides</i>	Tasmanian pencil pine Summit cedar King William-pine	澳大利亚

杉科植物在中生代晚期、古近纪和新近纪（原第三纪，为了与以往文献更好地对应，文中部分内容仍沿用原文献的说法）种类繁多，分布广泛，是当时北半球植物区系的重要组成部分（Florin, 1963; Miller, 1977; Srinivasan and Friis, 1989; 于永福, 1995）。在中生代晚期、古近纪和新近纪的杉科植物中，红杉属、水杉属、水松属和落羽杉属是当时种类最多，分布最广的属，其他各属的化石记录相对较少，但种类和数量也比现生的植物丰富，分布范围也比现在广泛（Florin, 1963; Miller, 1977; Srinivasan and Friis, 1989; 于永福, 1995）。杉科植物在地质史上种类多、分布广，而现生的杉科植物种类少，分布范围小，且属之间的间断分布明显（图 1.1）。因此现代生存的杉科少数植物种类是曾经繁盛过的杉科植物的残遗种，是重要孑遗植物类群。

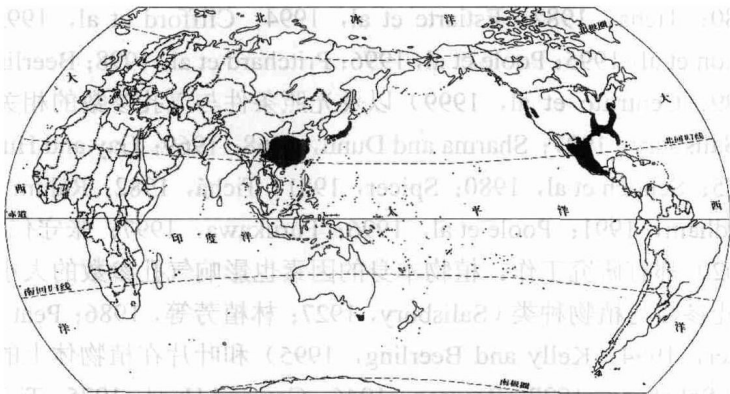


图 1.1 杉科现生植物的分布

Figure 1.1 The distribution of extant species in Taxodiaceae

气孔参数用来表示气孔在叶表面的数量等信息。气孔密度和气孔指数是表示单位叶表面上气孔数量的常用参数。气孔参数也是通过分析叶片角质层获得。实验证实气孔参数与大气二氧化碳浓度有负相关关系，但不是每种植物的气孔参数都与二氧化碳浓

度的变化有相关性 (Woodward, 1987; Körner, 1988; 孙启高等, 1998; Poole et al, 1996; 贺新强等, 1998)。植物的光合特性 (Raven and Ramsden, 1988; Polley et al, 1993; Ehleringer and Cerling, 1995; Royer, 2001) 以及植物的年龄、叶片的发育时期和气孔分布类型 (Gay and Hurd, 1975; Schoch et al, 1980; Tichá, 1982; Beerling and Royer, 2002) 等因素都影响气孔参数对大气二氧化碳浓度变化的反应。大气二氧化碳浓度是影响气孔参数变化的主要因素, 但其他环境因素对植物气孔参数的大小也有影响。温度对气孔参数的影响 (Tichá, 1982; Ferris et al, 1996; Kürschner et al, 1998; Reddy et al, 1998; Beerling, 1999; Apple et al, 2000), 水分的供应状态对气孔参数的影响 (Salisbury, 1927; Rowson, 1946; Sharma and Dunn, 1968; 1969; Rawson et al, 1980; Tichá, 1982; Estiarte et al, 1994; Clifford et al, 1995; Dixon et al, 1995; Poole et al, 1996; Pritchard et al, 1998; Beerling, 1999; Centritto et al, 1999) 以及光照条件与气孔参数的相关性 (Salisbury, 1927; Sharma and Dunn, 1968; 1969; Gay and Hurd, 1975; Schoch et al, 1980; Spicer, 1981; Tichá, 1982; Rahim and Fordham, 1991; Poole et al, 1996; Furukawa, 1997; 张守仁等, 2002) 都有研究工作。植物本身的因素也影响气孔参数的大小, 气孔参数与植物种类 (Salisbury, 1927; 林植芳等, 1986; Peat and Fitter, 1994; Kelly and Beerling, 1995) 和叶片在植物体上的部位 (Salisbury, 1927; Rowson, 1946; Gay and Hurd, 1975; Tichá, 1982; Oberbauer and Strain, 1986; Zacchini et al, 1997) 有关。气孔参数与叶片的发育状况有关 (Salisbury, 1927; McGahan and Fulton, 1965; Gay and Hurd, 1975; Watts et al, 1976; Tichá, 1982), 同一叶片上的不同位置气孔参数也发生变化 (Salisbury, 1927; Sharma and Dunn, 1968; 1969; Tichá, 1982; Poole et al, 1996; Weyers and Lawson, 1997; Smith et al, 1989; Rahim and Fordham, 1991; Ferris et al, 1996; Zacchini et al, 1997; Stancato

et al, 1999; Poole and Kürschner, 1999; Royer, 2001)。

利用气孔参数指示大气二氧化碳浓度主要通过叶表面的气孔密度和气孔指数。在利用气孔参数指示大气二氧化碳浓度的研究工作中, 如何降低非二氧化碳浓度对气孔参数的影响是提高指示准确性的重要因素。定性分析结果表明植物的气孔指数比气孔密度更能准确反映气孔频度的变化 (Poole and Kürschner, 1999; Kürschner et al, 1996; 1997; Wagner et al, 1996), 因此用气孔指数指示大气二氧化碳浓度比用气孔密度可靠。目前对于气孔密度和气孔指数哪种参数指示的大气二氧化碳浓度更可靠没有定量的研究, 同时具有几种叶型的植物, 利用哪种叶型指示大气二氧化碳浓度更可靠也没有相关报道。

全球古近纪和新近纪气候波动明显, 很多科学家对古近纪和新近纪生物演化和气候演变规律的定量研究给予了相当的重视。杉科植物是重建古气候的理想植物, 利用水杉属植物历史地理分布研究气候变化已取得成功 (刘艳菊, 1998; 刘艳菊等, 2003; Liu et al, 2007)。利用水杉的气孔参数重建古大气二氧化碳浓度也有相关研究发表 (Beerling and Royer, 2002)。古近纪和新近纪杉科植物的分布范围的变化与气候变化趋势一致, 但二者之间的定量关系除了水杉属以外, 在其他杉科植物很少有研究报道。

针对上述问题, 我们利用微分干涉等光学显微技术和扫描电子显微技术完整分析了杉科 9 属现生植物的表皮特征, 建立了杉科化石植物分类鉴定的现生植物的表皮特征参照系, 建立了通过枝叶特征和表皮结构就可以区分杉科现生各属的标准。并分别计算水杉、北美红杉、水松和落羽杉属植物气孔密度和气孔指数, 利用独立样本的 t -检验分析了水松属和落羽杉属植物的气孔参数的差异显著性, 提出用变异系数分析气孔密度和气孔指数的稳定性。 t -检验和变异系数的定量分析结果表明: 在利用气孔参数指示大气二氧化碳浓度的工作中, 用气孔指数比用气孔密度可靠。杉科化石标本在中国大量发现, 辽宁抚顺始新世、黑龙江依兰始

新世、云南吕合中新世、俄罗斯、哈萨克斯坦中部中新世的杉科化石标本保存了精美的角质层，从中获得了详细的表皮结构特征。通过对比化石植物与现生植物的枝叶和叶表皮特征，以及部分生殖结构的特征，将化石植物定为水松属和红杉属植物，并分析了这些化石标本发现的环境指示意义。研究作为杉科化石植物以及相关植物类群的分类鉴定和定量恢复古环境提供了重要的参考资料。

2 材料与方法

2.1 实验材料

水杉标本分别采自聊城、北京和上海。聊城的水杉树高4.2 m, 树干基部周长17 cm。采自聊城的水杉叶片均取自这株水杉, 离地面1.2 m高至树顶部(从地面至1.2 m高之间的树干基部无叶片), 每隔30 cm高度采集叶片一次, 共获得11组叶片。每组获得6~7片完整的角质层, 共获得71片角质层。北美红杉标本分别采自美国的California和中国的杭州、昆明和罗田。水松标本分别采自广州和杭州。广州采集地的年平均气温为22℃, 极端最高气温38℃, 极端最低气温0.8℃, 年降雨量为1 600~1 800 mm。杭州采集地的年平均气温16.1℃, 1月份平均气温3.6℃, 极端最低气温-10.5℃, 7月份平均气温28.8℃, 极端最高气温41℃, 年降水量1 400.7 mm。落羽杉采自美国Washington DC和南京, 池杉和墨西哥落羽杉采自南京。台湾杉采自杭州。日本柳杉和柳杉采自南京。杉木采自聊城。巨杉和小叶密叶杉采自英国的Edinburgh(表2.1)。红杉化石标本分别采自黑龙江依兰煤矿始新世地层(46°10'N, 129°15'E)和云南楚雄吕合煤矿中新世地层(25°7'~10°N, 101°18'~22°E), 水松化石标本采自辽宁抚顺始新世古城子和计军屯组。