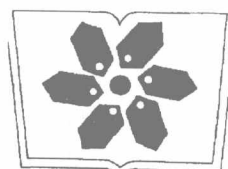


化石植物气孔 与碳同位素的分析及应用

孙柏年 闫德飞 解三平 王永栋 著



科学出版社
www.sciencep.com



中国科学院科学出版基金资助出版

化石植物气孔与碳同位素的分析及应用

孙柏年 闫德飞 解三平 王永栋 著

兰州大学 985 工程建设项目成果

科学出版社

北京

内 容 简 介

本书以研究化石植物表皮构造(角质层构造)为主,重点论述化石植物气孔参数与碳同位素分析及其在地质学、生物学和环境变化方面的应用。全书由9章组成,主要包括植物化石气孔研究的目的及意义、植物化石气孔参数研究内容、化石植物的碳同位素组成与分析、样品的采集处理与分析、新近纪化石叶片的古大气信号、现生和化石银杏叶片特征与古环境恢复、兰州-民和盆地古近纪植物叶片与环境变化、云南保山-腾冲盆地新近纪植物叶片与环境变化,以及中国中、新生代植物化石叶片气孔参数、碳同位素组成及古环境意义,反映了当前古植物学、植物生理学与有机地球化学交叉渗透和相互结合的最新进展。

本书可供地质学、生物学、环境科学、古生物学与地层学、沉积学、地球化学以及相关专业的本科生、研究生、高校教师、科研工作者及生产人员使用和参考。

图书在版编目(CIP)数据

化石植物气孔与碳同位素的分析及应用 / 孙柏年等著. —北京:科学出版社,2009

ISBN 978-7-03-022833-8

I. 化… II. 孙… III. ①植物化石-气孔(植物)-研究②植物化石-碳同位素-研究 IV. Q914.2

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2008)第 131408 号

责任编辑:胡晓春 韦 沁 赵 冰 / 责任校对:宋玲玲

责任印制:钱玉芬 / 封面设计:黄华斌

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

中国科学院印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2009年1月第一版 开本:787×1092 1/16

2009年1月第一次印刷 印张:14 1/2 插页:8

印数:1—1 500 字数:329 000

定价:60.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈科印〉)

序

地质时期中陆生植物的叶和其他器官的角质层是古植物学研究的重要对象。因为除了比较罕见的渗矿化(permineralized)标本可以比较完整地保存古植物组织的细节以外,最常见的印痕或压型标本(impression/compression)上往往只有它们的角质层可能得以存留。古植物角质层的科学价值不仅仅因为它们是亿万年前生存在地球上植物遗下的实体,而且主要在于角质层是植物体和外界接触和交流的界面,蕴藏着许多古植物生理、生态、形态和分类以及当时气候环境的珍贵信息。在20世纪,人们根据叶角质层和气孔器构造,已经在古植物的形态结构和分类研究中取得重要的进展。孙柏年等所著的《化石植物气孔与碳同位素的分析及应用》一书论述的是近十多年来才在国际上兴起的,结合植物形态学和生理学、有机地球化学和大气科学的一个古植物学的新研究方向,主要依据叶角质层气孔参数和碳同位素值对古大气CO₂浓度和大气温度变化进行定量分析。这方面的研究进入21世纪以来受到学术界越来越多的关注,并已有众多的论著问世。在我国,这方面的研究则还没有得到足够的重视和推广,相关的系统性论著还是空白。孙柏年教授是我国最先在这一领域开拓和耕耘的学者之一。在该书中,他和合作者对这一领域研究进展、现状作了介绍和分析,对有关的基础理论知识和分析方法等作了系统阐述。更为重要的是著者以中国几个重点地区(甘肃、云南等)中、新生代的植物化石为切入点,选择其中对大气CO₂浓度等变化敏感的分子,如银杏、栎、桦木和杨等对比现在不同地区和环境生存的最近亲缘种,以探讨地质时期CO₂浓度和环境的变化,在结合我国实际材料对角质层气孔参数和碳同位素分析应用于古环境变化的研究中作出了积极的实践、探索和开拓。

该书内容丰富翔实,不仅有最新有关学术原理和方法的介绍,还有大量研究实例,在学科上涉及地质学、古植物学、植物学、地球化学和古气候学等,是一本基础性的、综合研究的论著,反映了多学科交叉的学术前沿领域的研究成果,比较系统地体现出当前古植物学科在环境和全球变化研究中的新兴的重要方向。

目前全球气候变暖, 大气中 CO_2 浓度升高已引起人们极大关注。该书的出版对探索地质历史时期气候环境变化, 以及进行全球变化研究都有重要的理论意义和实际应用价值。

周志炎

2007 年 12 月于南京

前 言

在当代国际热点研究项目中,全球环境变化的原因、过程和多样性一直是热门话题,有关地史时期 CO_2 浓度的研究特别受到科学界的广泛关注。大气 CO_2 浓度是影响全球气候变化的重要因素之一,根据全球气候记录站目前的报道,大气 CO_2 浓度正以每年 $1.8\text{ppmv}^{\text{①}}$ 的速率上升,与之相对应的是,全球的气温也将会升高。面对大气 CO_2 浓度升高引起的全球气候变化,地质学家和生物学家正尝试用各种方法研究现在和过去大气 CO_2 浓度的变化过程,其中研究方法之一就是利用植物的气孔参数来指示大气 CO_2 浓度的变化。根据叶表皮气孔在陆生植物中发挥气体交换通道的基本作用,化石植物叶片及其气孔分析正在向揭示地史时期植物的生理联系和环境变化方向发展。近年来,自然科学之间相互交叉和渗透的结果又使植物气孔参数与碳同位素组成 ($\delta^{13}\text{C}$) 相结合的研究正在成为国际上新的热点。

植物化石叶片气孔参数分析是当今古植物学研究的重要课题,它以植物化石角质层为研究对象,以了解化石植物的微观构造及其对环境的响应为目的。这一研究课题在 20 世纪 80 年代才发展起来,在揭示地质历史时期植物生理与环境的联系、推论全球大气 CO_2 浓度及其环境变化等方面发挥了积极作用,现已成为一个新兴的、独特的研究领域。

本书第一作者自 1984 年开始从事古植物学研究,先后在兰州大学、中国矿业大学、美国佛罗里达大学完成了硕士、博士论文及博士后研究,发表学术论文 100 余篇,出版专著两部,对我国西部中生代植物叶片压型化石作了较深入的研究,并与欧美相关材料进行了细致的对比。本书合作者闫德飞、解三平的硕士和博士论文及近年的研究均以化石植物角质层材料为研究内容。本专著以这些翔实的研究成果为基础,同时参阅了国内外植物化石叶片及气孔分析的重要文献和最新成果,系统论述植物化石气孔参数分析的基本原理和方法,并结合现生植物进行环境古植物学研究。

本书以中国侏罗纪、白垩纪、古近纪和新近纪的典型区域为切入点,涉及的植物化石叶片分析和气孔数据,具有丰富的地质学、古生物学、植物解剖学和地球化学内涵,既体现了现代古生物学的基础研究,又反映了与地球化学、植物解剖学交叉的前缘领域研究。本书内容在客观反映古植物学前缘动态的基础上,突出多学科综合分析方法,强调系统的综合研究,反映了当前植物化石研究在环境学和全球变化研究中的最新进展。

本专著涉及的植物化石标本主要由孙柏年、闫德飞、解三平和丛培允采集,室内实验大部分在兰州大学资源环境学院古生物实验室完成。在野外调查、样品采集和分析处理,手稿校对和插图描绘的过程中得到兰州大学资源环境学院博士研究生肖良、吴靖

^① $1\text{ppm}=10^{-6}$, v 代表体积。下同

宇、李相传、林志成和康鸿杰，硕士研究生韦利杰、云飞和丁素婷的协助。中国石油勘探开发研究院邓胜徽教授和兰州大学张成君教授在白垩纪银杏化石标本和部分地球化学实验方面给予了帮助。

本工作由国家重点基础研究发展计划项目（编号：2006CB701401）、国家自然科学基金（编号：40372012，40502005，40772012）、现代古生物学和地层学国家重点实验室（中国科学院南京地质古生物研究所）基金（编号：063101）、教育部科学技术研究重点项目（编号：104177）和兰州大学 985 工程建设项目资助完成。

由于水平所限，书中错误之处在所难免，敬请读者批评指正。

目 录

序

前言

第一章 绪论	1
一、引言	1
二、化石植物气孔载体——化石角质层	2
三、植物化石气孔研究的目的及意义	10
第二章 植物化石气孔参数研究内容	13
一、气孔特征	13
二、气孔参数概念及相关术语	19
三、环境和生物因素对气孔参数的影响	20
四、气孔的气体交换和气孔参数的应用	23
五、化石植物气孔参数对古环境的指示	27
六、现生和化石植物气孔参数研究进展	30
第三章 化石植物的碳同位素组成与分析	34
一、碳同位素分析的基本概念	35
二、全球碳循环与碳循环模型	37
三、环境因子对化石植物角质层碳同位素组成的多重影响	40
四、化石植物的稳定碳同位素分析	45
五、再现环境变化的化石植物碳同位素方法	46
第四章 样品的采集处理与分析	48
一、化石和现生样品的野外采集	48
二、角质层的浸解处理	49
三、电子显微镜样品的制备与观察	53
四、角质层的包埋与切片	60
五、气孔参数的统计测量	60
六、样品的碳同位素分析	61
第五章 新近纪化石叶片的古大气信号	62
一、引言	62
二、无梗花栎 (<i>Quercus petraea</i>) 对 CO_2 浓度的反映	63
三、新近纪古大气 CO_2 浓度的生物敏感器——栎叶	66
四、 <i>Betula</i> 气孔参数对晚中新世古大气 CO_2 浓度的指示	73

第六章 现生和化石银杏叶片特征与古环境恢复	77
一、银杏类的古地理分布	77
二、化石银杏采集区地质概况	79
三、现生银杏的采集及采集区地理概况	83
四、现生与化石银杏的分析处理和数据统计	85
五、现生银杏叶片在不同气候带中的变化	89
六、现生银杏叶片形态在不同海拔的变化	94
七、现生银杏叶片气孔参数在不同海拔的变化	100
八、现生银杏叶片碳同位素特征对海拔的响应	106
九、早中侏罗世和早白垩世银杏对古大气 CO ₂ 浓度变化的指示作用	115
十、甘肃窑街盆地中侏罗世早期古海拔变化初探	122
十一、甘肃窑街盆地中侏罗世早期古环境变化的碳同位素证据	124
第七章 兰州-民和盆地古近纪植物叶片与环境变化	132
一、兰州-民和盆地地质地理概况	132
二、兰州-民和盆地新生代地层序列及其地质时代	133
三、兰州-民和盆地古近纪主要植物化石及其描述	137
四、化石 <i>Populus davidiana</i> 及古气候指示意义	145
五、现存最近亲缘种和最近对应种气孔参数测量及其分析	151
六、几种被子植物化石气孔参数测量及其分析	154
七、甘肃古近纪化石植物角质层的古气候和古环境意义	157
第八章 云南保山-腾冲盆地新近纪植物叶片与环境变化	158
一、保山-腾冲盆地地质地理概况	158
二、保山-腾冲盆地新生代地层序列及其地质时代	159
三、保山-腾冲盆地新近纪几种植物化石表皮特征	167
四、被子植物化石气孔参数测量及其分析	172
五、裸子植物化石气孔参数测量及其分析	174
六、现存最近亲缘种和最近对应种气孔参数测量及其分析	175
七、滇西新近纪植物叶片气孔参数、碳同位素组成的古气候和古环境意义	177
第九章 结论	183
一、中国中、新生代植物化石叶片气孔参数特征	183
二、中国西部中、新生代植物叶片碳同位素组成	185
三、中国中、新生代植物化石气孔参数的古环境和古气候意义	186
主要参考文献	189
英文摘要	210
图版及说明	220

第一章 绪 论

一、引 言

自工业革命以来大气 CO₂ 浓度的升高引起了科学界的普遍关注 (Tyndall, 1861; Arrhenius, 1896; Chamberlin, 1897, 1898, 1899; Callender, 1938; Bolin, 1981; Houghton *et al.*, 1990, 1992)。从 1958 年在夏威夷冒纳罗亚 (Mauna Loa) 建立大气监测系统以来, CO₂ 平均浓度从 1958 年的 315ppmv 升高到今天的 360ppmv。国际气候变化组织 (IPCC) 预测, 到 21 世纪中叶大气 CO₂ 浓度将升高至 550ppmv (Houghton *et al.*, 1992), 这会使温室效应进一步加强, 直接的后果是全球表面温度将升高 2.5~4.5℃。由大气 CO₂ 浓度升高引起的温室效应将极大地影响人类的生存环境和社会生活, 必须给予足够的重视。目前预测未来全球气候变化有两种方法: 第一种是用数学物理方法建立模型; 第二种是对过去的气候变化进行模拟。

自从温室气体在大气中的组成改变以来, 人们更加关注地质时期 CO₂ 浓度的自然变化。许多学者通过对极地冰芯的气体分析揭示了过去 16 万年化学气体的成分和古大气 CO₂ 浓度的变化, Barnola 等 (1987) 分析了格陵兰和大西洋冰芯的高溶解度 CO₂ 曲线, 确证了 20 世纪的气候特征: 在 18 世纪初大气 CO₂ 浓度值为 280ppmv, 此后人为的因素导致 CO₂ 浓度不断增加。在上一个冰期和间冰期, 古大气 CO₂ 浓度在 170~330ppmv 之间变化。虽然此期间的古大气 CO₂ 浓度不能以较高精度直接测得, 但可以从全球 CO₂ 的模拟试验 (Berner *et al.*, 1983; Lasaga *et al.*, 1985) 以及海洋 (Berger and Spitzzy, 1988; Popp *et al.*, 1989; Freeman and Hayes, 1992) 和陆地 (Cerling, 1991, 1992; Worsley *et al.*, 1994; Mora *et al.*, 1996) 的地球化学资料作出估计。极地冰芯研究论证了近 16 万年来的变化, 但更古老大气 CO₂ 的浓度, 则只能从地球化学和古生物学数据测定。任何重要的古生物学进展都高度依赖于对化石形态和解剖特征的生态和生理解释, 根据叶表皮气孔在陆生植物中发挥气体交换通道的作用, 植物化石角质层的研究正在成为国际学术界新的研究热点 (Wagner *et al.*, 1996; Royer *et al.*, 2001)。

大气 CO₂ 浓度不仅是植物光合作用的物质基础, 直接影响大范围的植物生长, 而且作为影响地球气候的重要气体, 其变化包含了众多气候变迁的信息。许多中长期和短期的现生植物实验证明 CO₂ 浓度的升高对植物的光合作用有重要的影响 (Ceulemans and Mousseau, 1994; Gunderson and Wullschleger, 1994), 在地质历史时期古大气 CO₂ 浓度和古气候变化同样也对古植物产生重要的影响, 大到全球植被类型, 小到整个植物和叶的结构都有反应。如果可以从植物化石中识别植物的生理差异, 那么就可以从中获取关于过去全球变化的长期记录。

化石角质层与有机地球化学的结合属于古生物学和地球化学学科交叉的前沿领域。

化石植物叶片气孔参数与碳同位素分析对恢复古环境极有意义 (Lockheart *et al.*, 1998; 孙柏年等, 2001)。化石植物的碳同位素分析可以作为恢复古环境的工具 (Gröcke, 1998)。化石植物叶片气孔密度测量和 $\delta^{13}\text{C}$ 分析能够揭示地史时期植物生理和叶片形态的变化 (Van de Water *et al.*, 1994)。化石植物可以作为显生宙全球碳循环和环境变化的敏感指示剂 (Woodward, 1997; Berner, 1998; Retallack, 2001; Beerling and Royer, 2002a, b; Beerling *et al.*, 2002)。

二、化石植物气孔载体——化石角质层

(一) 概 述

角质层 (cuticle): 角质层是由表层蜡、角质、角质蜡、纤维素和果胶组成的异源复合物。它不仅与表皮层细胞壁外表面紧密联系, 而且常常深入其垂周壁, 构成表皮细胞垂周壁外部组分之一。在用强酸或强碱腐蚀掉表皮细胞壁物质后, 留存的角质层内壁能以负像的形式反映出表皮层精细结构的特征, 如表皮毛、气孔器和表面纹饰等。

自从 Brongniart (1834) 发现角质层以来, 更多的研究一直集中在表皮外壁上, 通常表皮细胞外壁可以分成 5 层。①角质蜡: 覆盖在大部分陆生高等植物的表面, 其面貌为晶体状或无定形层, 形态和厚度变化很大。②角质膜: 几乎完全由角质组成, 也许有蜡的镶嵌物。用 Sudan 染色呈红色, 用 ClZnI 染色呈黄色, 光学显微镜下通常显示等方形或负双折射, 角质膜厚度随生态条件而变化。③角质层: 通常由纤维素的骨架组成; 镶嵌有角质、蜡质和果胶质, 近年又发现了新成分角酯 (cutan)。角质层染色后类似于角质膜, 由于蜡质包含物通常显示强烈的负双折射。正常条件下角质层是表皮细胞壁最厚的部分, 在某些种里非常厚, 如 *Monttea aphylla* (Scrophulariaceae) 可达 $180\mu\text{m}$ 。④果胶层: 用钉红染色呈红色, 在偏振光下呈等方形, 果胶层非常薄。⑤纤维素层: 用 ClZnI 染色呈紫色, 由于胶质粒子而呈正双折射。纤维素层在大多数旱生植物中很少见到。以旱生植物的表皮外壁结构最为典型。

现生植物的角质层微细构造 (李雄彪, 1992) 对于分析角质膜与植物水分利用的关系特别是角质层构造与功能的关系具有重要的意义 (Krüger *et al.*, 1996)。化石角质层微细构造研究已经被直接用来确定化石保存的完好程度, 并用它推测植物生活的物理环境 (Archangelsky *et al.*, 1995; Thomas, 1999), 如果了解了它的复杂结构则可以进行细致的推测。另外, 角质层微细构造作为一个植物分类学特征也是很重要的 (Barale and Baldoni, 1993; Maheshwari and Bajpai, 1996; Zhou and Guignard, 1998; Zhou *et al.*, 2000, 2002; Wang *et al.*, 2005)。从研究不多的化石角质层微细构造来看, 现存植物角质层中出现的大部分特征也能够在化石角质层中发现 (Taylor *et al.*, 1989; Guignard and Zhou, 2005)。例如, 白垩纪的一种角质层类型在微细构造层次上显示高度分层化, 可明显辨别出数个清楚的带, 或者是薄的分层 (Archangelsky *et al.*, 1986; Archangelsky and Del Faeyo, 1989)。在另外的研究中, 用高分辨率的生物显微镜来观察角质层微细构造, 可以解释气孔器的构成, 这能比较准确的了解化石植

物角质膜结构和功能之间的关系 (Archangelsky and Taylor, 1986; Zhou, 1993; Archangelsky *et al.*, 1995; Zhou *et al.*, 2002; Wang *et al.*, 2005)。角质层的研究还可确定化石微细构造与真菌侵袭之间的相互关系提供证据 (Archer and Cole, 1986)。在现生植物中, 角质层的成分和表面蜡提供了植物与其他生物体之间关系的信息。一定的构造特征能够将相似的现生植物的角质层联系起来, 它提供了研究植物、动物和真菌角质层之间相互作用的多种可能性 (Kersters and Kolattukudy, 1996)。目前, 化石角质层微细构造的研究相对较少, 但是在古植物学中角质层微细构造研究为查明角质层的进化发育提供了一种直接的方法。

植物角质层是植物和其环境之间的重要界面, 其结构携带了植物与其环境之间的重要信息 (孙柏年、沈光隆, 1986; 孙柏年, 1988; 孙柏年、沈光隆, 1991; McElwain and Chaloner, 1996)。气孔是陆生植物与大气交换水分和 CO_2 的通道。因此, 大气 CO_2 浓度的变化影响着气孔的发育过程, CO_2 浓度升高会造成气孔器关闭。从植物表皮上能够获得气孔密度和气孔指数, 可以说带有气孔的植物化石角质层往往记录了古大气 CO_2 浓度变化的信息。因此, 植物化石的气孔参数可以作为判别古大气 CO_2 浓度的生物指标, 在某种意义上说气孔参数也是解释古生态变化的解剖学证据。

带有气孔的植物角质层反映了环境变化情况。如角质层的厚度、气孔密度、气孔指数和气孔比率, 这些角质层的潜在特征载有它们生存环境的信息 (Bai and Kuang, 1994)。例如, 对英国约克郡中侏罗世几种化石植物 *Brachyphyllum crucis* Kendall, *Brachyphyllum mamillare* Lindley et Hutton, *Ginkgo huttonii* (Sternberg) Heer 与其现存最近对应种 (*Athrotaxis cupressioides* 和 *Ginkgo biloba*) 气孔参数的比较研究, 可以推测当时的大气 CO_2 的浓度。另外, 厚角质层的发育可能代表了对一种环境条件的适应, 也可能是某种植物类群本身的一种特征。因此, 就角质层本身而言不一定是古生态的适宜指标。然而相反的是化石植物叶片气孔参数具有指示古大气 CO_2 浓度的巨大潜力。侏罗纪植物的气孔密度和气孔指数明显低于它们的现存最近对应种, 表明在中侏罗世大气 CO_2 浓度大大高于现在的标准, 这些数据与来自碳循环模型的结果和碳同位素的证据相一致, 证明中侏罗世的大气 CO_2 浓度是现今大气 CO_2 浓度的 6~10 倍。

(二) 植物角质层和水分利用效率

覆盖在绝大部分陆生植物气生部分的角质层, 长期以来被看做是控制水分从植物组织中蒸发的重要部分。组成角质的脂肪酸聚酯化学特征使角质层具有抵抗降解的能力。这就使得一些植物化石角质层能够在相对厌氧的环境条件下保存下来。在某种意义上说, 植物角质层可以被称做维管植物的外部骨骼, 角质层的厚度根据切片或制片操作的难易程度粗略分为薄、中、厚三级, 类似于陆地节肢动物的几丁质外壳 (Raven, 1985)。

最早具有陆地适应特征的古生代化石植物表明: 在某种程度上, 角质层与水分运输的组织、木质部和角质层表面用于气体交换的气孔是相互联系的 (Chaloner, 1988; Edwards and Burgess, 1990)。显然, 在化石记录中这三种特征并不是同时出现。明显

具有陆生植物特征的角质层、但缺少气孔的植物碎片最早出现在晚奥陶世,远远早于晚志留世可以识别的陆生植物的记录。陆生植物组织内的木质部出现在接近志留纪的时期,在陆生化石植物表面出现气孔则是在泥盆纪的早期(Edwards and Burgess, 1990)。

在维管植物的生理过程中,气孔起着基础作用。保卫细胞具有开关气孔的功能,它的运动控制着植物内部与外界大气之间气体交换(特别是 CO_2 和 O_2)和水分散失。带有气孔的角质层,其特征携带了植物和环境之间相互作用的重要信息。

通过简单的实验发现,除了气孔控制水分散失外,角质层也起着限制水分散失的作用。但在绝大多数的植物中,与通过气孔蒸腾水分相比,角质层的作用是可以忽略的。在干旱的环境下,水分非常缺少且供应带有不稳定性。植物要适应这种环境,其叶片的结构和表面必须表现出适应性特征,必须在功能上适合水分的合理利用。这些特征包括:相对小的叶片、厚角质层、在叶片的表皮之下紧接着就是储水组织、厚细胞壁的叶肉细胞(石细胞,限制植物萎蔫时的垮塌程度)和下陷的气孔。这些特征是和沉积在角质层表面的蜡质相结合的,这就提高了保持水分的能力。这些特征的不同结合构成了所谓的旱型植物或硬叶式叶片的综合特点(Lyshede, 1982)(应强调的是后者特别适用于叶片,而前者则广泛地适用于与干旱环境有关的任何适应性特征)。硬叶式特征可以更简单的定义为具有“长绿、坚硬、厚、革质和通常为小型”的叶片(Allaby, 1994)。

叶片角质层特征和落叶性植物每年的叶片脱落过程是紧密联系的。一些季节性植物可对季节性气候表现出适应特征。总的来说,落叶植物通常分布在每年既包含季节性干旱期(如在热带或亚热带稀树大草原),又含有一种不利的寒冷期(如高纬度温带森林)的生活环境。无论如何,叶片只起9个月的生理作用,而经常形成薄角质层和柔软(叶肉似的)的质地(Metcalfe and Chalk, 1979; Wilkinson, 1979)。比较而言,有典型湿润热带森林树木特征的常绿叶片,可以生长4年或5年,具有厚角质层和坚韧结构的内部完整解剖特征(Metcalfe and Chalk, 1979)。在这种情况下,相对于保持水分而言,植物更多地利用厚角质层来防止营养物质从叶表面外泄,以达到阻止微生物和附叶植物侵害的目的(Hargreaves *et al.*, 1979; Mabberley, 1983)。

当从化石组合中看到这种叶片适应特征时,第一印象就是,这种适应特征看起来能够提供反映其明显特定生长环境的信号。然而,由叶片表现出的对环境适应的特点却具有更深的含义。Wing和DiMichele(1992)对古植物解释环境的尝试进行了评论。这里主要讨论可以在化石角质层中观察到的叶片结构特征,主要是角质层厚度、气孔的密度及其分布,尤其重要的是判别哪些特征能够提供反映古环境的“可靠信号”。

(三) 角质层厚度

作为古环境的指示剂,化石叶片角质层厚度在判断环境时可能具有两面性。比如,厚的角质层可以看做是对干旱环境的适应,表示植物体内降低或避免水分丧失的一种保护特征。然而,正如上所述,一些热带湿润地区的常绿叶片也具有厚角质层。很明显,植物角质层的增厚除了因季节性或持续的水分胁迫之外还有其他原因,如通过角质层限

制水分丧失就包含在角质层厚度所代表的信息之中。另外,大多数常绿叶片的厚角质层革质结构,同样无疑地会减少它们从味觉上对食草的脊椎动物和昆虫以及真菌的吸引。针叶植物角质层和叶片的特性使得它们能在非常低的温度下(-40°C)生存下来不产生物理伤害(Bell, 1992)。

Wilkinson (1979) 对双子叶植物角质层厚度的意义进行了评述:“通常的看法是生长在干旱地区的植物常常(某些植物可以说是一般情况)具有强角质化的叶片。此外角质层的厚度和环境的干旱一般是相互对应的。然而,在某一些科和低级系统分类单元中,即使植物没有生长在干旱的环境下,角质层也异常的厚。另一方面,具有薄角质层的植物,除了生长在潮湿或多雨的环境,也可以在干燥的地区发现。”因此,角质层厚度和环境之间关系的矛盾,使得用化石角质层厚度做出任何单一解释都是有问题的。

叶片的形态特征提供了环境变化的信息。Chaney (1947) 运用叶片形态去解释新生代的古环境。Wolfe (1993) 更加详细地分析了叶片特征和环境之间的关系,并且探讨了通过落叶植物叶缘卷曲化石叶片来认识常绿植物的不合理性,并决定放弃在其叶片-气候多变量分析程序(CLAMP)中使用这种特征。

涉及角质层厚度的一种更深层次的生态因素是陆生植物对盐沼环境的适应。植物生长在间歇暴露于海水的环境中,能够表现出一定程度的适应性,即厚的角质层。这种适应性在其他环境,却是与干旱环境(旱生植物)有一定联系的(贾恢先、赵曼容, 1985; Adam, 1990)。这通常归因于所认识到的一种“生理干旱”的状态。这种状态与盐水渗透压力有关,也许是避免植物吸收更多的盐分。如 Adam (1990) 所说,“一些盐沼植物具有明显的旱型的特点,而这些旱型形态的特点起着降低蒸发速率的作用,一些盐沼草类具有厚角质层和气孔集中分布在近轴表面沟槽基部的特点。”

厚角质层和盐度之间的这种关系,有时在中生代化石记录中也可以看到。Harris (1964, 1979) 指出与其他同期裸子植物叶片相比较,产于英国约克郡中侏罗世植物多具有明显的厚角质层特征(Alvin *et al.*, 1987),通过与现生海洋浮游植物对比而认识到其中一种植物 *Pachypteris papillosum* 与海洋环境有稳定的关系,他认为这是一种盐沼植物,这种植物的厚角质层是对该环境适应的一个典型实例。在某些植物群落中,如中生代蕨类植物,还没有现存对应种去提供这样独立的生态环境信息。

解释环境的另外一个复杂因素是,不管在什么样的生态环境下,厚角质层和气孔下陷的特点在某些分类种群中占优势地位。这种特征在针叶树的化石种和现生种中很常见,针叶树来自多种生长环境。Fristch (1938) 和 Salisbury (1927) 评论到“一些针叶树叶片的特征在需要更合理利用水分供给的植物中也可以见到”。在针叶树中厚角质层、深陷的气孔特征与是否落叶有关系,从少量落叶类的针叶树本身的性质中已发现一定的证据。

落叶性的属 *Metasequoia*、*Larix* 和 *Taxodium* 的叶片与大部分常绿针叶树叶片相比较,具有薄角质层和柔软的特征。这三个属的生态特征,在正常情况下没有明显的气候指示意义。例如, *Taxodium distichum* 只生长在相对潮湿靠近美国南部的森林地区,与常绿针叶树 *Pinus elliotii* 有着密切的关系。*Larix* 种在西伯利亚向北延伸到海平面与

林木线的交界之处,超过了同地区旱型针叶树 *Picea* 的最北界线 (Florin, 1963)。

有证据显示具有旱型叶片形态和特别发育的厚角质层特征,代表了植物对多种环境的适应。进一步说,角质层厚度可以是某种分类单元的特征(如针叶树),但也可能是与整个群落最初形成的生理特征有关的因素所造成。针叶树常绿成员发育厚角质层,经常与其他的旱型特征相关,在某种程度上可能看起来比较矛盾,这是因为把角质层厚度做了单一的生态解释。考虑到这些因素,化石植物也会出现这种情形。

(四) 角质层分析的内容

角质层分析包括研究上、下表皮的细胞样式,表皮细胞的形态和排列,气孔器的样式、定向排列和类型等,这些特征可以直接反映表皮的类型和纹饰。此外,细胞组合的不同也是很重要的,角质层的组合特征具有分类上的价值。通过分析大量的标本可以确定每个种的稳定性和可变性。一个门类的个性特征对另一个门类没有特定价值,在一个种的范围之内,其个性特征即使位于同一位置,其变化也可能很大,因此比较可靠的办法是采集大量材料来分析样品。

角质层包含着表皮细胞的外壁及周壁,细胞样式由周壁形成,这些凸缘角质层穿过了相邻的细胞,化石的周壁和外壁不是实际的细胞壁,而是角质化了的表皮腔,用此可鉴别表皮细胞的样式,最典型的就是气孔器。

裸子植物上、下角质层是不同的,表现出厚度不同、纹饰不同、形态和排列不同、气孔样式不同(林金星、胡玉熹, 2000)。下表皮着生气孔器的叶是下生型,上表皮着生气孔器的叶是上生型,上、下表皮都有气孔器的叶称为两生型。两生型上、下表皮气孔器数目多,基本相同。叶的下表皮分布着大量气孔的植物种类最为常见。

植物表皮细胞的形态变化较大,可以从椭圆形、矩形到等边形和多边形,一个叶内可能出现不同的表皮细胞,可排列为条带状。在许多种子蕨里,脉络细胞通常由椭圆细胞组成,而脉间细胞则是任意的。周壁形态变化较大,从直立到弯曲,周壁可显示细致的微观构造,细胞的转角处经常加厚。外壁可以加厚和减薄,二者的修饰物明显不同,加厚外壁的修饰物常呈乳头状突起,乳头状突起在外壁上向外突出,中空或实心,中空的乳头状突起为细胞腔,形态变化较大,从小圆顶形到狭长、毛发状,可以覆盖整个外壁或一部分外壁。乳头状突起的变化较大,一个种的乳头状突起,其大小和数目都有变化,临近气孔的乳头状突起都很发育,在观察到的几个种类中都显示出向气孔和保卫细胞突出,可能是起避免植物失去水分的作用。在外壁减薄的情况下,则少见乳头状突起。

在植物叶表皮上往往还具表皮毛基,毛基常比乳状突起更显著更容易观察,大量现生植物的毛基类型已被描述。但在化石裸子植物中,尤其是大块样品,保存较好的毛基是少见的,有时可见多细胞残留,但毛状体被破坏。有的毛基细胞具有加厚的周壁,形成带状或环状,这种构造看起来像气孔复体,但明显缺失保卫细胞。一般化石裸子植物都具有毛状体,如晚古生代的松柏类、种子蕨类。

擦痕、皱纹脊和网纹是角质层常见的纹饰。外壁可以是平滑的,也可以有细微的纹

饰构造,纹痕是角质层微小的脊和褶。常见的纹痕可长可短,平行无定向,有时形成网状,脊和皱纹宽,有时也见管状纹饰。

(五) 表皮细胞特征描述

通常分别描述上、下表皮及叶边缘处的表皮细胞。

1. 细胞形状

- 1) 等径形:长度与宽度近相等(图 1-1, 1;图版 V,图 1)。
- 2) 矩形:长度为宽度的 1.5~2.5 倍(图 1-1, 2;图版 V,图 2)。

2. 细胞大小

分别标出细胞长度与宽度的平均值和变化范围。

3. 细胞的排列形式

常见类型有:

- 1) 四角形,细胞四边形(图 1-1, 3)。
- 2) 五角形,细胞五边形(图 1-1, 4;图版 I,图 1)。
- 3) 六角形,细胞六边形(图 1-1, 5)。
- 4) 多角形,细胞边多于六条。
- 5) 线形,细胞伸长,包括:①长、短细胞交替排列(图 1-1, 6);②端壁倾斜(图 1-1, 7);③端壁方正($\pm 90^\circ$)(图 1-1, 6);④端壁环状包绕邻近细胞(图 1-1, 8)。
- 6) 不规则形,是以上类型的混合。

4. 细胞垂周壁特征

- 1) 直(图 1-1, 4)。
- 2) 圆(图 1-1, 1)。
- 3) 起伏(图 1-1, 2)。①起伏类型:常见的有 U 形、V 形和 Ω 形(图 1-1, 12~13;图版 I,图 2);②起伏壁上特殊的纹饰或加厚,又包括节瘤纹饰(图 1-1, 9)、边缘加厚(图 1-1, 10)、T 状加厚(图 1-1, 11)、无纹饰或加厚。

5. 细胞表面的纹饰

如果存在,常见类型有:

- 1) 条纹状(图 1-1, 14)。
- 2) 乳突状(图 1-1, 15;图版 I,图 3)。
- 3) 局部加厚(图 1-1, 16;图版 VI,图 1)。
- 4) 局部变薄(图 1-1, 17)。
- 5) 扫描电镜下的蜡纹(图 1-1, 18)。

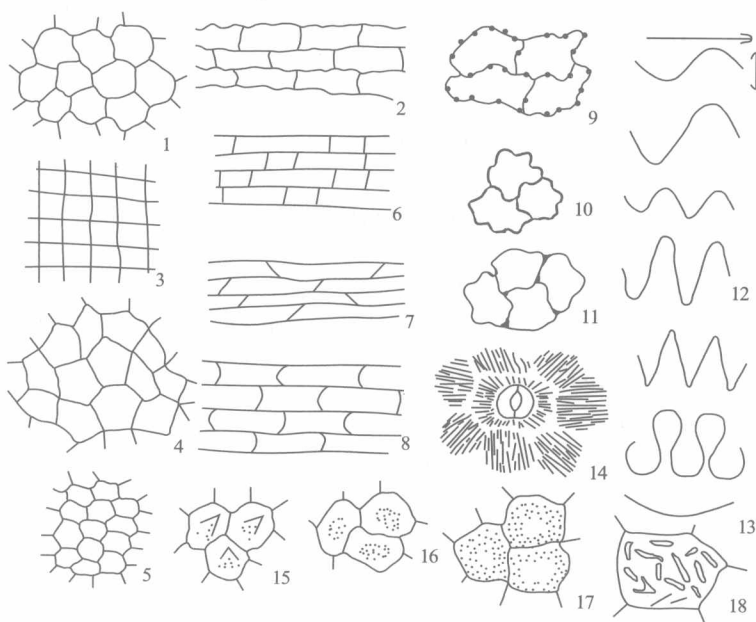


图 1-1 表皮细胞特征示例

Fig. 1-1 Illustration of epidermal cell characteristic

1, 2. 表皮细胞形状及垂周壁特征; 3~5. 表皮细胞排列形式; 6~8. 表皮细胞伸长特征;
9~11. 细胞垂周壁上的特殊纹饰或加厚; 12~13. 细胞垂周壁起伏类型; 14~18. 细胞表面纹饰

(六) 表皮毛 (包括毛与腺毛)

- 1) 表皮毛的分布——仅见于上表皮或下表皮, 或上、下表皮均有; 或均无。
- 2) 表皮毛的种类——存在的类型数目。
- 3) 表皮毛的频率——表皮毛指数(I)= $[T \div (E+T)] \times 100$; 此处 T 为单位面积内的表皮毛数目, E 为同等面积中表皮细胞的数目。
- 4) 表皮毛间的关系——单生 (图 1-2, 1) 或丛生 (图 1-2, 2)。
- 5) 表皮毛的基部特征——毛的根部 (附着部分): a. 无特化 (图 1-2, 3); b. 圆钉状 (图 1-2, 4~5); c. 两细胞组成 (图 1-2, 6); d. 多细胞组成 (图 1-2, 7; 图版 I, 图 6)。毛基部的细胞: 或为普通表皮细胞 (图 1-2, 3; 图版 V, 图 6) 或特化成辐射状 (图 1-2, 8; 图版 I, 图 5) 及袋状 (图 1-2, 9)。
- 6) 表皮毛的组成——有单细胞 (图 1-2, 4~5; 图版 V, 图 5); 两细胞 (图 1-2, 10); 多细胞 (图 1-2, 11)。
- 7) 表皮毛柄的组成——单细胞 (图 1-2, 12); 一层多细胞 (图 1-2, 13); 二层多细胞 (图 1-2, 14); 多层多细胞 (图 1-2, 15)。
- 8) 表皮毛头部的特征——无明显头部 (图 1-2, 4~5); 单细胞头部 (图 1-2, 7)。2~5 个细胞组成的头部 (图 1-2, 16); 5 个以上细胞组成的圆棒状头部 (图 1-2, 9)。