

www.scichina.com csb.scichina.com

中新世以来黄毛青冈复合群(Quercus delavayi complex) 气孔及叶表皮毛密度的演变

胡茜¹⁵,星耀武^{20*},胡瑾瑾¹⁵,黄永江¹,马宏杰³,周浙昆^{12*}

① 中国科学院昆明植物研究所, 生物多样性与生物地理学重点实验室, 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, 勐腊 666303;

③ 昆明理工大学国土资源工程学院, 昆明 650093;

④ Institute of Systematic Botany, University of Zürich, Zürich 8008, Switzerland;

⑤ 中国科学院大学, 北京 100049

* 联系人, E-mail: yaowu.xing@systbot.uzh.ch; zhouzk@xtbg.ac.cn

2012-12-16 收稿, 2013-02-18 接受 国家重点基础研究发展计划(20120CB821900)和国家自然科学基金(41030212)资助

摘要 对云南昆明浑水塘村上新统茨营组的栎属化石的叶结构和叶表皮微形态进行了详细 研究,该化石叶椭圆形,中部以上有锯齿,一级脉粗壮平直,二级脉为半直行羽状脉,三级 脉贯穿或弱贯穿型,具分叉.下表皮气孔不规则型,有圆形单细胞毛基和环形多细胞毛基, 这些特征与采自云南先锋中新世的前黄毛青冈及现生黄毛青冈相似,但仍与二者存在叶级、 叶表皮毛密度和气孔密度的差异,故将其定为新种——疏毛青冈(*Quercus tenuipilosa* Hu Q. et Zhou Z. K. sp. nov.).现生黄毛青冈、前黄毛青冈和疏毛青冈应属黄毛青冈复合群,对比该 复合群的叶结构和叶表皮微形态,发现随着中新世以来气候和环境的改变,黄毛青冈叶形、 叶结构无明显变化,但是叶表皮毛密度逐渐减少,气孔密度晚中新世的标本最高,晚上新世 有所下降,现代又有所升高,但是仍低于晚中新世的水平.通过对不同降水地区现生黄毛青 冈叶表皮毛的统计分析,发现现生黄毛青冈叶表皮毛密度与降水无明显相关性,其叶表皮毛 密度和气候要素之间的关系还有待深入研究.黄毛青冈复合群气孔密度变化与中新世至现 代(工业革命以前)大气 CO₂浓度波动情况呈显著负相关,因此推测黄毛青冈气孔密度与大气 CO₂浓度呈负相关关系,其气孔参数有望成为重建古 CO₂浓度的良好材料.

关键词

黄毛青冈复合群 疏毛青冈 形态演变 新近纪 CO₂浓度

《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS

植物的形态受遗传与环境因素的综合影响,植物化石作为植物在地质历史时期的直接证据,记录着植物与其生活环境之间关系的重要信息,而且对地质历史时期的古气候和古环境有一定的指示作用.例如,植物化石中叶表皮毛、厚角质层、下陷气孔等特征常被看作是植物对干旱环境适应的结果^[1,2].因此,通过对不同地质历史时期及不同古环境下的植物化石形态进行对比研究,不但能够有效地鉴定植

物化石,而且可以更好地认识植物形态演变对气候 环境变化的响应^[3-6].

研究植物形态性状对气候要素的响应有不同的 方法和手段,最常见的方法是利用人工气候室,人为 控制环境条件,研究植物形态特征对气候变化的响 应. Beerling 和 Woodward^[7]通过人工气候实验发现常 春藤(*Hedera helix* L.)、吊兰(*Chlorophytum comosum* (Thunb.) Baker)等植物的气孔密度和指数因 CO₂浓度

引用格式: 胡茜, 星耀武, 胡瑾瑾, 等. 中新世以来黄毛青冈复合群(*Quercus delavayi* complex)气孔及叶表皮毛密度的演变. 科学通报, 2013, 58: 2057–2067 **英文版见**: Hu Q, Xing Y W, Hu J J, et al. Evolution of stomatal and trichome density of the *Quercus delavayi* complex since the late Miocene. Chin Sci Bull, 2013, 58, doi: 10.1007/s11434-013-6005-x

加倍而减少,除人工气候室以外,也可以利用同一物 种在不同海拔中形态特征的变化,用空间代替时间 的办法来研究形态特征对气候要素变化的响应. Kouwenberg 等人^[8]研究了新西兰不同海拔段分布的 黑假水青冈(Nothofagus solandri (Hook. f.) Oerst.)气 孔密度和指数的变化,发现黑假水青冈气孔密度随 海拔升高而升高,因为 CO,浓度随海拔升高而下降, 所以其气孔密度与 CO,浓度呈负相关关系. Zhou 等 人^[9]及 Hu 和 Zhou^[10]的研究则表明, 黄背栎(Quercus pannosa Hand.-Mazz.)的气孔参数(密度和指数)随海 拔升高而降低,即其气孔参数与大气 CO2浓度呈正 相关关系(大气 CO2浓度随海拔的升高而降低).此外, 还能够利用不同地质时代相同或近缘的植物化石. 在更大尺度上研究植物叶形态特征对气候变化的响 应. Frank 和 Beerling^[11]对不同地质时期同一类群植 物的气孔大小、气孔密度与大气 CO2 浓度的相互关 系进行研究. 他们认为, 在整个维管植物进化的历程 中,长期以来全球范围内大气 CO2 浓度的改变是植 物叶片导度增加的驱动力,随着 CO2浓度降低,植物 的气孔尺寸减小而密度增加,根据物理学扩散理论 这样的改变可以增大 CO2 导度, 减少外界环境 CO2 浓度过低对植物造成的影响. 随着维管植物的进化, 随着大气 CO2 浓度减少, 植物叶片的气孔在逐步减 小, 而密度在逐步增加.

栎属青冈亚属(Quercus subg. Cyclobalanopsis Oerst.)是壳斗科的常绿树种,主要分布于东亚及东南 亚热带、亚热带地区. 我国分布有青冈亚属植物 77 种,占世界总数的62%.青冈亚属植物是东亚亚热带 常绿阔叶林中的优势种和建群种之一[12~15]. 青冈亚 属植物化石丰富,在东亚新生代地层中广泛分布,自 渐新世以来,中新世至上新世云南均有丰富的青冈 亚属的化石记录,包括叶的印痕化石、压型化石及果 化石等[16~20]. 这些采自不同地质时代的青冈化石中 有部分形态特征相似并且和现生种类可进行对比, 这为研究不同地质历史时期青冈亚属植物性状演变 及其对环境的响应提供了良好基础.本实验室在 昆明市浑水塘村上新统茨营组中发现了保存完好的 青冈亚属叶化石标本,经鉴定与发现于寻甸先锋 小龙潭组(晚中新世)中的前黄毛青冈(Ouercus praedelavayi)形态特征较相似. 将其与现生种黄毛青 冈(Quercus delavayi)形态特征进行对比,认为当前发 现的化石与前黄毛青冈和现生黄毛青冈叶形态特征

总体相似,但又在叶片尺寸、气孔密度和叶表皮毛密 度上有较多变化,3 种应属一个复合群,即黄毛青冈 复合群(Q. delavayi complex).本文深入研究在茨营 组中发现的青冈化石,试图探讨中新世以来叶形态 特征相似的黄毛青冈复合群气孔密度和毛被密度的 演变,并讨论其生态学意义.

1 材料和方法

1.1 研究材料

当前化石采自云南昆明市东北 25 km 处的浑水 塘村(图 1),该化石产出地层为昆明盆地边缘的一套 河湖相沉积,可分为上、下2部分: 茨营组底部为一 套灰色、灰蓝色砾岩;往上岩性主要为粉砂质泥岩、 泥岩、长石石英砂岩和数层煤层,为山间盆地河湖环 境^[21](图 2).根据地层对比资料,该套地层为茨营组, 时代为晚上新世^[22-24].茨营组产出的植物大化石中 包含丰富的青冈亚属叶片压型化石和印痕化石.本 文研究的压型化石产出于茨营组地层的上部泥灰岩 段,该段含有大量丰富的植物大化石和贝类化石.

用于对比的现生黄毛青冈叶片标本为中国科学院昆明植物研究所标本馆(KUN)标本.用于叶表皮毛密度与降水回归分析的现生材料由胡瑾瑾和邓敏于2010年采集.

晚中新世的前黄毛青冈化石来自云南寻甸先锋 小龙潭组,化石性状依据 Xing 等人^[20]的研究.研究 材料信息详见表 1.





图 2 化石产出地层柱状图^[21] 叶片处为化石产出层

1.2 研究方法

(i) 叶化石角质层制备方法. 参照叶美娜^[25]、 冷琴^[26]、马清温等人^[27]的研究.

(ii) 现生黄毛青冈叶角质层制备方法. 利用分

布范围覆盖云南大部地区的 27 份标本,每份标本取 一个成熟、完整、健康的叶片制备角质层,参照 Stace^[3]的研究.

(iii)用于对比的现生黄毛青冈透明叶制作方法. 参照 Hickey 和 Wolfe^[28]的研究.

(iv) 叶表皮毛密度计数. 叶表皮毛脱落后留下 毛基,用毛基密度(trichome base density, TD)表示单 位面积(1 mm²)上的毛基数量. 在 20 倍镜下(面积为 468 μm×351 μm),每个叶片采集 3 个视野,统计每个 视野中单细胞毛基和多细胞毛基密度.

(V) 气孔密度计数. 方法同叶表皮毛.

(vi) 主坐标分析. 主坐标分析法是基于对称矩 阵的检测数据相似性和非相似性的有效方法,将形 态性状量化后, 主坐标分析可以应用于植物化石的 形态对比. 首先对现生和化石叶片的形态性状打分, 形态性状分为质量性状和数量性状,具有某个性状 的打分 1, 即 YES, 反之则打分 0, 即 NO. 例如, 叶 椭圆形, 如果 YES, 打分 1; 如果 NO, 打分 0, 建立 形态性状与化石及现生类群的对阵矩阵,用 MVSP 软件进行主坐标分析(principal coordinates analysis, PCoA)等, 检测本文研究的化石类群与现生类群及其 他化石的形态相似性距离,距离近的现生类群就是 化石的近缘类群.这种方法可以辅助形态对比,验证 形态鉴定的准确性,并能更直观、更明了地显示化石 类群所在的系统位置.本文研究的叶片化石保存完 好,可以准确地对其形态性状进行打分,通过主坐标 分析来验证化石鉴定的可靠性.

所有标本的叶结构及角质层术语参照 Dilcher^[29], Luo 和 Zhou^[30], Ellis 等人^[31]的研究.

2 黄毛青冈复合群

2.1 化石描述

壳斗科: Fagaceae Hand.-Mazz., 1929.

栎属: Quercus L., 1753.

疏毛青冈: Quercus tenuipilosa Hu Q. et Zhou Z. K. sp. nov., 2012.

种名词源:由拉丁词 tenuis 和 pilosa 派生而来, 前者意为"薄、弱",后者为"毛",毛被稀薄的意思.

模式标本(holotype): HST856A, B, 见图 3(a)和(b). 副模标本(Paratype): HST022, 见图 4(c).

其他标本: HST022, HST151, HST254, HST565, HST943A, HST943B, 见图 4(a)~(f).

| 采集号 | 产地 | 年代 | 经纬度 | 海拔(m) | 采集时间(年) |
|------------|----|------|-------------------|-------|---------|
| HLT450 | 昆明 | 晚中新世 | 25°25′N, 102°51′E | 2200 | 2007 |
| HST856 | 昆明 | 晚上新世 | 25°06′N, 102°57′E | 2102 | 2010 |
| DH008 | 景东 | 现代 | 24°26′N, 100°54′E | 1431 | 2010 |
| DH020 | 宾川 | 现代 | 25°54′N, 100°25′E | 1862 | 2010 |
| DH025 | 宾川 | 现代 | 25°57′N, 100°22′E | 2630 | 2010 |
| DH029 | 宾川 | 现代 | 25°57′N, 100°22′E | 2480 | 2010 |
| DH030 | 宾川 | 现代 | 25°56′N, 100°24′E | 2050 | 2010 |
| DH032 | 洱源 | 现代 | 26°19'N, 099°59'E | 2300 | 2010 |
| DH034 | 剑川 | 现代 | 26°22′N, 099°58′E | 2541 | 2010 |
| DH037 | 丽江 | 现代 | 26°38′N, 099°57′E | 2274 | 2010 |
| DH044 | 丽江 | 现代 | 26°53'N, 100°14'E | 2442 | 2010 |
| DH067 | 丽江 | 现代 | 26°52′N, 100°01′E | 2159 | 2010 |
| DH074 | 洱源 | 现代 | 25°56′N, 099°49′E | 1932 | 2010 |
| DH075 | 洱源 | 现代 | 25°54′N, 099°49′E | 1763 | 2010 |
| DH076 | 漾濞 | 现代 | 25°50′N, 099°53′E | 1689 | 2010 |
| KUN0094673 | 景谷 | 现代 | ? | 1600 | ? |
| KUN0396795 | 中甸 | 现代 | ? | 1900 | 1981 |
| KUN0396899 | 维西 | 现代 | ? | 1920 | 1981 |
| KUN0449347 | 富民 | 现代 | ? | 1670 | ? |
| KUN0449364 | 江川 | 现代 | ? | 1950 | 1989 |
| KUN0449366 | 鹤庆 | 现代 | ? | 1900 | ? |
| KUN0449389 | 嵩明 | 现代 | ? | 1920 | 1956 |
| KUN0449391 | 双柏 | 现代 | ? | 2090 | ? |
| KUN0449397 | 昆明 | 现代 | ? | 1035 | 1942 |
| KUN0468641 | 禄丰 | 现代 | ? | 1900 | 1982 |
| KUN0504244 | 砚山 | 现代 | ? | 1200 | ? |

表1 研究材料采集信息^{a)}

a) "?"表示标本采集信息中未提供此项

存放地点:中国科学院昆明植物研究所标本馆.

Leaves elliptic, symmetrical; leaf apex acuminate and leaf base convex to broadly cuneate. Secondaries in the toothed part craspedodromous, secondaries in the entired part camptodromous; tertiary veins opposite and alternate percurrent. Stomata on abaxial epidermis, anomocytic. Trichome bases on adaxial and abaxial epidermis, unicellular and multicellular.

叶革质;椭圆形,长 5.0~6.5 cm,宽 2.0~2.5 cm, 长宽比约为 2.5;顶端渐尖,基部宽楔形;边缘中部 以上有锯齿;羽状脉,一级脉粗壮平直,沿叶尖方向 逐渐变细,并于近轴面凹下,背面突起;二级脉 13 对,在叶下部对生,上部互生,相互平行,排列较密, 二级脉与一级脉的夹角约为 60°,沿叶先端逐渐减小 (图 3(a)和(b));半直行脉序,全缘部分的二级脉向上 与上部二级脉环节(图 3(g)),锯齿部分二级脉在入齿 处产生分支,粗支入齿,细支与上部二级脉环节;三 级脉贯穿或弱贯穿型,几乎与二级脉垂直,有分叉 (图 3(e)).

上表皮细胞为四到六边形,大小不等,长 5~15 μm, 宽 5~10 μm,垂周壁较平直,无气孔器,有少量多细 胞毛基和单细胞毛基,单细胞毛基圆形,多细胞毛基 由 5~7 个细胞构成一个环形(图 5(a)).下表皮细胞形 状不规则,三角形到六边形均有;兼有单细胞和多细 胞毛基,单细胞毛基圆形,多细胞毛基由 5~7 个细胞 组成环形(图 5(c)和(g)),密度约为 250 个 mm⁻²;具 不规则气孔器,保卫细胞肾形,由 5~8 个副卫细胞包 围,随机分布于网眼内(图 5(c)和(e)),密度约为 672 个 mm⁻².

2.2 化石系统位置讨论

Jones^[32]对壳斗科及与其叶形态相近科的叶结构、叶表皮微形态进行了详细研究,并归纳出鉴别各

2060



图 3 疏毛青冈与现生黄毛青冈的叶结构光学显微镜照片 (a)和(b) 疏毛青冈叶化石,比例尺示 1 cm,标本号 HST856A, HST856B; (c) 现生黄毛青冈叶,比例尺示 1 cm,编号 DH037; (d) 现生黄毛青冈透明叶,比例尺示 1 cm; (e) 疏毛青冈叶化石局部放大, 比例尺示 1 cm,标本号 HST856A; (f)现生黄毛青冈透明叶局部放大, 比例尺示 0.5 cm; (g) 疏毛青冈叶化石局部放大,比例尺示 0.5 cm,标 本号 HST856A; (h)现生黄毛青冈透明叶局部放大,比例尺示 1 cm

科叶化石的关键性状.例如,水青树科、昆栏树科和 部分榆科不具备环列型气孔器;胡桃科叶基不对称; 桦木科具有重锯齿等特征而又异于壳斗科^[20].由于 本文化石叶椭圆形,中部以上有锯齿,羽状脉,一级 脉粗壮平直,具有规则半直行二级脉,三级脉贯穿型 或弱贯穿型,叶基对称、无重锯齿等特征而排除上述 近似科,确定为壳斗科植物.在壳斗科中仅有石栎属 (*Lithocarpus* B1.)与栎属青冈亚属具备半直行二级脉 这一特征,但石栎属叶缘多全缘,国内分布的有厚鳞 石栎(*Lithocarpus pachylepis* A. Camus)、红心石栎 (*Lithocarpus carolinae* (Skan) Rehd.)和槟榔石栎 (*Lithocarpus areca* (Hick. et A. Camus) A. Camus)等 8 种石栎叶缘有锯齿或裂齿,但是叶较大、叶脉数较 多、叶齿较浅或叶齿近顶端等与本文化石有明显区别, 故将本文化石定为青冈亚属^[20,33].通过与现生青冈亚



图 4 疏毛青冈副模式及其他标本 (a)~(f) 依次为 HST943A, HST943B, HST022, HST151, HST254, HST565; 比例尺均为 1 cm

属植物对比认为本文化石的叶结构与青冈(Quercus glauca Thunb.)、滇青冈(Quercus schottkyana Rehd. et Wils.)和黄毛青冈相似,而青冈和滇青冈叶表皮只具有单细胞毛基,而本文化石具有多细胞和单细胞2种类型毛基,故本文化石与黄毛青冈最为相似.

目前,已报道与黄毛青冈具有近缘关系的大化 石主要有浙江天台中新统下南山组黄毛青冈亲缘种 (Quercus aff. delavayi)^[34],云南先锋中新统小龙潭组 前黄毛青冈^[20].本文化石与二者相比,在叶结构上 主要存在以下异同:黄毛青冈亲缘种叶卵状长椭圆 形,长宽比约为 5,表现为叶片较狭长,而且中脉略 弯曲,气孔器为不规则型等特征,明显异于本文化石; 前黄毛青冈与本文化石在叶形、叶结构上都较一致, 仅表现在叶较大,三级脉无分叉而异于本文化石 (表 2).

本文化石与二者相比,在叶表皮微形态上主要 存在以下异同:黄毛青冈亲缘种、前黄毛青冈和本文 化石表皮细胞形态、毛基形态均非常相似;同时也存



图 5 疏毛青冈与现生黄毛青冈表皮微细结构光学显微镜照片

(a) 疏毛青冈上表皮,比例尺示 50 μm. 薄片号, HST856-20120814-upper-01; (b) 现生黄毛青冈上表皮,比例尺示 50 μm,薄片号为 DH030-3A-1; (c) 疏毛青冈下表皮,比例尺示 50 μm,薄片号为 HST856-20120814-lower-01; (d) 现生黄毛青冈下表皮,比例尺示 50 μm,薄片号为 DH030-4A-2; (e) 疏毛青冈下表皮气孔器,比例尺示 10 μm,薄片号为 HST856-20120814-lower-01; (f) 现生黄毛青冈下表皮气孔器,比例尺示 10 μm,薄片号为 DH030-4A-2; (g) 疏毛青冈下表皮多细胞毛基,比例尺示 10 μm,薄片号为 HST856-20120814-lower-01; (h) 现生黄毛青冈下表皮多细胞毛基,比例尺示 10 μm,薄片号为 DH030-4A-2

| 种类 | 叶结构 | | | | 叶表皮 | | | | |
|--------------|-------|--------|-------|--------|-------|-----|---|----------|------|
| | L:W<5 | N>10 - | 一级脉平直 | 二级脉有互生 | 三级脉分叉 | U&M | $TD (\uparrow \text{mm}^{-2}) SD (\uparrow \text{mm}^{-2})$ | | 文献 |
| | | | | | | | /TI (%) | /SI (%) | |
| 前黄毛青冈(晚中新世) | + | + | + | + | - | - | 282/? | 1139/? | [20] |
| 黄毛青冈亲缘种(中新世) | - | _ | - | _ | + | + | 192/5.2 | 465/11.7 | [34] |
| 疏毛青冈(晚上新世) | + | + | + | + | + | + | 250/10.2 | 672/19.1 | 本文 |
| 黄毛青冈(现生) | + | + | + | + | + | + | 194/3.6 | 931/15.2 | [20] |

表 2 本文化石与亲缘种之间的叶结构和表皮微细结构差异 a)

a) L 为叶片长度,W 为叶片宽度;N 为一侧二级脉数目;U&M 为上表皮有单细胞毛基(unicellular trichome bases)和多细胞毛基 (multicellular trichome bases);TD 为下表皮毛基密度;TI 为下表皮毛指数;SD 为下表皮气孔密度;SI 为下表皮气孔指数;"+"表示"是","-" 表示"否";"?"表示原文献中未提供此项数据;现生黄毛青冈性状参照《中国植物志》22 卷壳斗科,其余均依据模式标本

在一些差异, 黄毛青冈亲缘种和本文化石上表皮具 有 2 种毛基, 而前黄毛青冈仅有多细胞毛基, 而且在 密度上存在明显差异. 黄毛青冈亲缘种下表皮毛密 度和气孔密度均低于本文化石,前黄毛青冈下表皮 毛密度和气孔密度均高于本文研究的化石(表 2).为 了进一步探讨本文化石与另外 2 个类群及现生黄毛

2062

青冈的亲缘关系,根据叶结构和叶表皮 14 个性状进 行主坐标分析(表 3),分析结果见图 6. 从图 6 中可以 看出黄毛青冈亲缘种与另外 3 个类群关系较远.本文 化石和现生黄毛青冈关系最近,在叶结构特征上比 较相似,但是本文研究的化石在叶尺寸上整体小于 现生黄毛青冈,而且在毛基密度和气孔密度上具有

表 3 现生黄毛青冈及其近缘种主坐标分析矩阵 a)

| | 种类 | | | | | | |
|---------------------------------------|-----|------|------|-----|--|--|--|
| 性状 | 前黄毛 | 黄毛青冈 | 広壬丰団 | 现生黄 | | | |
| | 青冈 | 亲缘种 | 虮七月闪 | 毛青冈 | | | |
| 叶披针形 | 0 | 1 | 0 | 0 | | | |
| 叶椭圆形 | 1 | 0 | 1 | 1 | | | |
| <i>L</i> ≥10 cm | 1 | 0 | 0 | 1 | | | |
| $W \ge 2 \text{ cm}$ | 1 | 0 | 1 | 1 | | | |
| <i>L:W</i> <5 | 1 | 0 | 1 | 1 | | | |
| N>10 | 1 | 0 | 1 | 1 | | | |
| 中脉平直 | 1 | 0 | 1 | 1 | | | |
| 二级脉有互生和对生 | 1 | 0 | 1 | 1 | | | |
| 三级脉分叉 | 0 | 1 | 1 | 1 | | | |
| 气孔器不规则型 | 1 | 1 | 1 | 1 | | | |
| 上表皮具有两种毛基 | 0 | 0 | 1 | 1 | | | |
| $TD < 200 \uparrow \text{mm}^{-2}$ | 0 | 1 | 0 | 1 | | | |
| $SD < 500 \uparrow mm^{-2}$ | 0 | 1 | 0 | 0 | | | |
| $SD>1000$ \uparrow mm ⁻² | 1 | 0 | 0 | 0 | | | |

a) L 为叶片长度, W 为叶片宽度; N 为一侧二级脉数目; TD 为 下表皮毛基密度; SD 为下表皮气孔密度; "1"表示"是", "0"表示 "否"; 现生黄毛青冈性状参照《中国植物志》22 卷壳斗科, 其余 均依据模式标本 明显差异.对于此类形态特征相近,但分布在不同地 质时代的化石,分类位置是一个复杂的问题,考虑到 物种在漫长的地质年代的演变,笔者倾向于将其定 为一个新种,并与前黄毛青冈、现生黄毛青冈合为黄 毛青冈复合群.

3 讨论

3.1 叶表皮毛密度的演变

植物叶表皮毛常能以毛基的形式在叶化石角质 层上保存下来,通常与厚角质层、下陷气孔等特征一 同被看作是植物适应干旱环境的标志,从而用来指 示干旱的古环境^[1,2]. 但是有研究表明分布在湿润地 区的一些植物叶片也具备这些特征[35]. 此外叶表皮 毛通常还被认为有保护功能,主要体现在防止机械 损伤和保水、防止紫外线和高温伤害等方面^[36]. Hardin^[37]对美国东北部栎属植物叶表皮毛形态多样 性进行研究,认为叶表皮毛的密度易受环境变化影 响,且具有明显的季节性,Levin^[38]的研究也表明叶 表皮毛的形态和密度与生态环境、地理因素有一定的 线性关系, 但是存在种间差异. 本文通过统计黄毛青 冈复合群叶表皮毛密度(表 2),得出叶表皮毛密度的 变化趋势(图 7). 从图 7 中可以看出从中新世到上新 世,以及上新世到现代,黄毛青冈叶表皮毛密度逐渐 减小.结合已有的古气候研究,在中新世,云南大部 分地区气候温暖湿润, 气温和降水都较高^[39-43]. 从



图 6 黄毛青冈复合群及其近缘种的主坐标分析

PCO case scores (Gower General Similarity Coefficient): 主坐标分析值, 括号里为对数据标准化处理时所选择的相似系数



中新世到上新世,由于青藏高原的隆升和古地中海 的退却,气候变冷、变干^[44-46].从中新世到现在,黄 毛青冈并没有随着降水减少、温度降低而增加叶表皮 毛密度,相反叶表皮毛密度从总体上呈下降趋势,这 与相关栎亚属研究称其叶表皮毛是对干旱、寒冷环境 的一种响应的观点不一致^[17,47].为进一步验证,笔者 对现生黄毛青冈叶表皮毛密度与水分之间的关系进 行研究,统计采自 27 个不同降水地区的现生黄毛青 冈的叶表皮毛密度,分析结果显示黄毛青冈叶表皮 毛密度与降水量之间无明显线性关系(图 8),表明黄 毛育冈叶表皮毛密度和降水量无关,因此其叶表皮 毛密度变化的主要驱动因素还有待深入研究.

Haworth 和 Mcelwain^[36]综合讨论了叶片旱生结构与环境因子的相关性,认为植物叶片旱生结构是 生理和环境多功能调节的结果,不能单一地认为是 环境或遗传主导.因此,认为黄毛青冈叶表皮毛密度



图 8 现生黄毛青冈叶片毛被密度与年降水量关系

的变化不能作为指示降水量多少的标志. 植物叶表 皮毛形态和密度的多样化是受环境因素和遗传共同 影响的, 有关植物叶片毛被密度与环境因子之间的 关系还有待进一步研究.

3.2 气孔密度的演变

气孔是 CO2 进入植物的主要通道, 气孔的密度、 孔径大小及开闭程度对大气 CO2 浓度的变化十分敏 感^[48]. 目前主要通过气孔密度(stomatal density, SD) 和气孔指数(stomatal index, SI)这 2 个气孔参数来探 讨气孔与大气 CO2 浓度之间的关系. 已有的研究表 明, 气孔参数与大气 CO2 浓度的关系具有高度的种 间特异性. 有的植物气孔参数与大气 CO2 浓度之间 存在负相关关系,有的存在正相关关系,而有的则无 相关性^[8,48,49]. Rover^[50]对以往发表的 176 种 C₃植物的 SD和SI对CO2浓度变化的响应情况进行了综合分析, 发现实验条件下 SD 和 SI 随 CO2浓度升高而降低的 比例分别为40%和36%, 腊叶标本的SD与SI下降比 例分别为 50%和 34%, 化石植物的 SD 和 SI 下降比例 分别为 88%和 94%, 而分析的所有植物中, SD/SI 与 CO2浓度呈正相关的比例不超过 12%. Haworth 等 人^[51]研究了柏科的6种植物的腊叶标本的SI与CO2 浓度的关系,发现其中 3 种(Tetraclinis articulate, Callitris columnaris, Callitris rhomboidea)表现出显著 的负相关关系, 另外 3 种(Athrotaxis cupressoides Callitris preissii, Callitris oblonga)无相关性. 而且 Callitris 的4种植物反应并不一致、反映了 SI 与 CO2 浓度的关系的高度种间特异性.

另外,为了验证 CO₂ 是否是影响气孔参数变化 的主导因素,Kouwenberg 等人^[8]通过总结加州黑栎 (*Quercus kelloggii*)和黑假水青冈(*Nothofagus solandri*) 的研究结果,认为气孔参数随海拔的变化是基于植 物在 CO₂ 浓度减小的情况下对光合作用的适应,这 种适应需要通过气孔密度来调节,因此,相比于气 温、光照等因子,CO₂ 浓度是占绝对主导地位的. Royer^[50]也讨论了水分、光照、温度、冠层 CO₂梯度 等因素对气孔参数的影响,表明这些因素的作用是 次要的,大气 CO₂浓度的影响才是主导因素.

本文统计黄毛青冈复合群叶片下表皮气孔密度 (表 2),得出变化趋势如图 7 所示.从图 7 中可以明显 看出,晚中新世标本的气孔密度最高,晚上新世急剧 下降,现代又比晚上新世有所升高,但是仍低于晚中



图 9 新生代大气 CO₂浓度变化与黄毛青冈复合群气孔密度的相关性

"上"为上新世;灰色虚线代表当前大气 CO₂浓度,390 μL L⁻¹,黑色曲线为 7 种方法重建古大气 CO₂浓度的综合结果,点线为中新世 以来黄毛青冈复合群气孔密度变化趋势,新生代大气 CO₂浓度变化曲线修改自 Beerling 和 Royer^[52]

新世的水平. Beerling 和 Royer^[52]对新生代大气 CO₂ 浓度重建方法和结果进行了汇总,结果显示晚中新 世时期大气 CO₂ 浓度普遍较低,至上新世时期出现 一个峰值,随后又逐步下降(工业革命以前大气 CO₂ 浓为 285 μL L⁻¹. 而本研究中黄毛青冈复合群的气孔 密度变化与大气 CO₂ 浓度变化趋势呈负相关(图 9), 认为黄毛青冈复合群的气孔密度与大气 CO₂ 浓度呈 负相关关系. 如果现生黄毛青冈气孔参数与大气CO₂ 浓度之间存在相关性,那么黄毛青冈气孔参数则有 望成为重建古 CO₂浓度的重要材料.另外,海拔也可 能是影响气孔参数的一个因素,CO₂浓度随着海拔的 升高而降低,先锋和浑水塘现代海拔相近,两者相距 不到 60 km,即使在有地质构造的情况下,二者间的 海拔应该差异不大,同时也因为缺乏该地区晚中新 世与晚上新世的具体古海拔资料,因此本文很难进 一步分析海拔对文中数据可能的影响.

致谢 中国科学院西双版纳热带植物园 Frédéric M. B. Jacques 副研究员帮助为化石命名,苏涛博士、王浩波博士帮助 采集化石并对文章的修改提出宝贵意见,在此一并致谢.

参考文献

- 1 Axsmith B J, Jacobs B F. The conifer *Frenelopsis ramosissima* (Cheirolepidiaceae) in the Lower Cretaceous of Texas: Systematic, biogeographical, and paleoecological implications. Int J Plant Sci, 2005, 166: 327–337
- 2 Kunzmann L, Mohr B, Bernardes-De-Oliveira M E C, et al. Gymnosperms from the Early Cretaceous Crato formation (Brazil). II. Cheirolepidiaceae. Foss Rec, 2006, 9: 213–225
- 3 Stace C A. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. Bull Brit Mus (Nat Hist) Bot, 1965, 4: 3-78
- 4 Beerling D J, Chaloner W G. The impact of atmospheric CO₂ and temperature changes on stomatal density: Observation from *Quercus robur* lammad leaves. Ann Bot, 1993, 71: 231–235
- 5 Mcelwain J C, Chaloner W G. The fossil cuticle as a skeletal record of environmental change. Palaios, 1996, 11: 376-388
- 6 孙柏年, 闫德飞, 解三平, 等. 中国植物化石角质层研究综述. 古生物学报, 2009, 3: 347-356
- 7 Beerling D J, Woodward F I. Stomatal responses of variegated leaves to CO₂ enrichment. Ann Bot, 1995, 75: 507-511
- 8 Kouwenberg L L R, Kurschner W M, McElwain J C. Stomatal frequency change over altitudinal gradients: Prospects for paleoaltimetry. Rev Mineral Geochem, 2007, 66: 215–241

- 9 Zhou Z K, Hu J J, Su T, et al. Changes in stomatal frequency in two oaks along an elevation gradient in the Himalayas. XVIII International Botanical Congress, Melbourne Australia. 2011
- 10 Hu J J, Zhou Z K. The relationship between stomatal frequency and atmospheric pCO₂ of *Quercus pannosa* and its application to paleoelevation reconstruction. IPC/IOPC 2012, 2012, 58: 91–92
- 11 Franks P J, Beerling D J. Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size and density over geologic time. Proc Nat Acad Sci USA, 2009, 106: 10343–10347
- 12 徐永椿, 任宪威. 云南壳斗科分类与分布(二). 植物分类学报, 1976, 14: 73-88
- 13 周浙昆. 中国栎属的地理分布. 中国科学院研究生院学报, 1993, 10: 95-108
- 14 Huang C J, Zhang Y T, Bartholomew B. Fagaceae. Flora Chi, 1999, 4: 314-400
- 15 罗艳,周浙昆.青冈亚属植物的地理分布.云南植物研究,2001,23:1-16
- 16 《中国新生代植物》编写组.中国新生代植物.见:中国科学院北京植物研究所,南京地质古生物研究所,主编.中国植物化石(第 三册).北京:科学出版社,1978.42-185
- 17 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
- 18 戈宏儒,李代芸.云南西部新生代含煤盆地及聚煤规律.昆明:云南科技出版社,1999
- 19 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
- 20 Xing Y W, Hu J J, Jacques F, et al. A new *Quercus* species from the late Miocene of southwestern China and its ecological significance (in press). Rev Palaeobot Palynol, 2013, doi: 10.1016/j.revpalbo.
- 21 云南省地质局第二区域地质调查大队八分队.1:20万曲靖幅区域地质调查报告.1978
- 22 《云南省区域地层表》编写组.西南地区区域地层表:云南省分册.北京:地质出版社,1978
- 23 云南省地质矿产局. 云南省区域地质志. 北京: 地质出版社, 1990
- 24 姜朝松,周瑞琦.昆明盆地的地质构造特征.地震研究,2003,26:67-74
- 25 叶美娜.关于化石角质层的研究和技术处理方法.见:中国古生物学会编辑,主编.中国古生物学会十二届学术年会论文集.北京: 科学出版社,1981.170-179
- 26 冷琴.叶作为对化石叶进行分类和命名的基础和依据: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
- 27 马清温, 张秀省, 李凤兰. 角质层的离析及显微观察方法. 植物研究, 2005, 25: 307-310
- 28 Hickey L J, Wolfe J A. The bases of angiosperm phylogeny: Vegetative morphology. Ann Mo Bot Gard, 1975, 62: 538-589
- 29 Dilcher D L. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. Bot Rev, 1974, 40: 1-157
- 30 Luo Y, Zhou Z K. Leaf architecture in *Quercus* subgenus *Cyclobalanopsis* (Fagaceae) from China. Bot J Linnean Soc, 2002, 140: 283–295
- 31 Ellis B, Daly D C, Hickey L J, et al. Manual of Leaf Architecture. New York: CABI Publishing, 2009
- 32 Jones J H. Evolution of the Fagaceae: The implications of foliar features. Ann Mo Bot Gard, 1986, 73: 228–275
- 33 张永田, 黄成就. 中国植物志(第 22 卷). 北京: 科学出版社, 1998
- 34 贾慧,孙柏年,李相传,等.浙东新近纪一种栎属植物化石微细特征及其古环境指示.地学前缘,2009,16:79-90
- 35 吴靖宇. 云南腾冲上新世团田植物群及其古环境分析. 博士学位论文. 兰州: 兰州大学, 2009
- 36 Haworth M, Mcelwain J. Hot, dry, wet, cold or toxic? Revisiting the ecological significance of leaf and cuticular micromorphology. Palaeogeogr Palaeoclim Palaeoecol, 2008, 262: 79–90
- 37 Hardin J W. Patterns of variation in foliar trichomes of eastern North American Quercus. Am J Bot, 1979, 66: 576–585
- 38 Levin D A. The role of trichomes in plant defense. Q Rev Biol, 1973, 48: 3–15
- 39 Zhao L C, Wang Y F, Liu C J, et al. Climatic implications of fruit and seed assemblage from Miocene of Yunnan, southwestern China. Quat Int, 2004, 117: 81–89
- 40 徐景先. 云南中西部地区晚第三纪孢粉植物群及其古植被和古气候研究. 博士学位论文. 北京: 中国科学院研究生院, 2002
- 41 Xia K, Su T, Liu Y S C, et al. Quantitative climate reconstructions of the late Miocene Xiaolongtan megaflora from Yunnan, southwest China. Palaeogeogr Palaeoclim Palaeoecol, 2009, 276: 80–86
- 42 Jacques F, Guo S X, Su T, et al. Quantitative reconstruction of the Late Miocene monsoon climates of southwest China: A case study of the Lincang flora from Yunnan Province. Palaeogeogr Palaeoclim Palaeoecol, 2011, 304: 318–327
- 43 Xing Y W, Utescher T, Jacques F, et al. Palaeoclimatic estimation reveals a weak winter monsoon in southwestern China during the late Miocene: Evidence from plant macrofossils. Palaeogeogr Palaeoclim Palaeoecol, 2012, 358-360: 19–26
- 44 李文漪, 吴细芳. 云南中部晚第三纪和早第四纪的孢粉组合及其在古地理学上的意义. 地理学报, 1978, 33: 142-155
- 45 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
- 46 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

2066

- 47 Ehleringer J R. Changes in leaf characteristics of species along elevational gradients in the Wasatch Front. Utah Am J Bot, 1988, 75: 680-689
- 48 Woodward F. Stomatal numbers are sensitive to increases in CO₂ from pre-industrial levels. Nature, 1987, 327: 617–618
- 49 Woodward F, Kelly C. The influence of CO₂ concentration on stomatal density. New Phytol, 1995, 131: 311–327
- 50 Royer D L. Stomatal density and stomatal index as indicators of paleoatmospheric CO₂ concentration. Rev Palaeobot Palynol, 2001, 114: 1–28
- 51 Haworth M, Heath J, McElwain J C. Differences in the response sensitivity of stomatal index to atmospheric CO₂ among four genera of Cupressaceae conifers. Ann Bot London, 2010, 105: 411–418
- 52 Beerling D J, Royer D L. Convergent Cenozoic CO₂ history. Nat Geosci, 2011, 4: 418–420

・动态・

第二届室内环境 SVOCs 国际研讨会在武汉成功召开

半挥发性有机化合物(SVOCs)在室内环境中无处 不在,而研究表明:长期暴露于SVOCs可能诱发癌症、哮 喘、过敏症和不孕症等疾病.近年来,随着各国政府对室 内环境与健康的逐步重视和投入,诸如甲醛、苯等挥发性 有机化合物(VOCs)的污染已经开始得到控制,但 SVOCs 污染却仍未引起足够重视,而我国 SVOCs 污染尤为严重. 近年来发生的我国台湾奶茶塑化剂污染、酒鬼酒塑化剂含 量超标等事件的罪魁祸首"塑化剂"即是一类常见的 SVOCs.

2010 年 6 月 1~2 日清华大学发起了"第一届室内环境 SVOCs 国际研讨会",旨在更好地理解与认知 SVOCs 研究 中的相关问题.2013 年 6 月 8~9 日,由华中师范大学和清 华大学共同主办的"第二届室内环境 SVOCs 国际研讨会" 在武汉成功召开.本次会议旨在提供一个交叉学科的高水 平学术交流平台,共同研讨室内环境中 SVOCs 污染源、暴 露分析与健康风险评估及控制中的关键科学问题.

本次会议由中国环境科学学会室内环境与健康分会 理事长、华中师范大学生命科学学院杨旭教授, 分会秘书 长、清华大学建筑技术科学系张寅平教授,北京大学医学 院劳动卫生与环境卫生学系郭新彪教授担任主席, 包括国 际室内空气科学院副主席 SALTHAMMER Tunga 教授、国 际室内空气领域著名期刊 Indoor Air 前主编 SUNDELL Jan 教授、国际室内化学领域著名专家 Charles J. Weschler 教 授等在内的、来自美国、德国、丹麦、瑞典、韩国等 10 多个国家的 20 余名代表, 以及我国香港和台湾地区的 18 名代表和内地的 23 名代表参加了本次研讨会. 代表们就 SVOCs 源控制、环境暴露、生物效应等方向的最新研究进 展进行了深入的交流和热烈的讨论.清华大学建筑技术系 外籍教授 SUNDELL Jan 对此次研讨会给予了高度评价. 他表示,此次研讨会为相关研究领域的学者提供了很好的 交流平台,并希望今后和更多相关领域的研究者合作,更 好地开展该方面的研究.

(本刊讯)