

水杉属和红杉属化石叶表皮鉴定参照系的特殊性^{*}

马清温¹ 李承森²

(1. 聊城大学生物系, 山东聊城 252059; 2. 中国科学院植物研究所, 北京 100093)

摘要: 杉科植物的许多属种在小枝的形态和叶片排列上相似, 而杉科植物的化石标本多保存为枝叶形式。表皮的特征作为压型化石枝叶标本细胞信息的重要来源, 甚至是惟一来源, 一直作为杉科植物化石分类鉴定的主要依据。水杉和北美红杉分别是水杉属和红杉属植物化石的惟一现存最近亲缘种, 以往关于北美红杉的气孔分布和排列等方面的报道存在分歧。根据作者的研究, 北美红杉的表皮特征变异幅度非常广, 水杉的气孔分布也与以往报道有差异。利用表皮的特征鉴定杉科植物化石时: 不同的处理方法和处理时间、角质层的完整程度和观察数量等均可以影响植物表皮特征的正确获取。

关键词: 杉科; 水杉; 北美红杉; 表皮; 气孔; 特殊性

中图分类号: Q944; Q949.66⁺6 文献标识码: A 文章编号: 1000-470X(2002)06-0413-04

Characteristics of Reference in Classifying Fossil Plants of Genera *Metasequoia* and *Sequoia* by Epidermal Features

MA Qing-Wen¹, LI Cheng-Sen²

(1. Department of Biology, Liaocheng University, Liaocheng, Shandong 252059, China;
2. Institute of Botany, The Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract: Some morphological features of branches and leaves which fossil plant mostly preserved are similar to each other in genera of Taxodiaceae. Epidermal structures of leaves, the source of cellular information of fossil plants, provide the important evidence to separate the similar leaves of these genera in Taxodiaceous fossil plants. *Metasequoia glyptostroboides* is the only "Nearest Living Relatives (NLR)" of fossil *Metasequoia* and *Sequoia sempervirens* is the only NLR of fossil *Sequoia*. Epidermal structures of *S. sempervirens* were reported divergently. *M. glyptostroboides* and *S. sempervirens* have high variation within a single species. Characters obtained of epidermal structures are influenced by different methods and times of maceration and by amounts and degree of integrality of cuticles.

Key words: Taxodiaceae; *Metasequoia glyptostroboides*; *Sequoia sempervirens*; Epidermis; Stomata; Characteristics

杉科(Taxodiaceae) 现生植物包括 9 属, 其中 7 属为单种属, 杉科化石植物属种丰富, 在中生代晚期和第三纪广泛分布于北半球^[1, 2]。水杉属(*Metasequoia*) 和红杉属(*Sequoia*) 植物化石在中国均有发现^[3, 4]。松柏类化石植物由于保存的原因, 多数情况

下采集的是枝叶标本。有些杉科植物在一个种的范围内, 形态特征变异幅度广^[4, 5], 并且许多属种在小枝和叶片的形态和排列上相似^[6-9], 因此仅从枝叶标本鉴定杉科植物化石存在一定的难度。水杉(*M. glyptostroboides*) 是水杉属惟一的现生植物, 是中国

收稿日期: 2002-05-01, 修回日期: 2002-08-02。

* 基金项目: 国家自然科学基金(39770054, 30070056) 及中国科学院项目(KZ951-B1-105) 资助。

作者简介: 马清温(1969-), 男, 副教授, 主要从事结构植物学研究。

特有种, 原产于四川、湖北和湖南。北美红杉(*S. sempervirens*) 是红杉属的惟一现生种, 原产于美国的加利福尼亚州及俄勒冈州海岸, 中国引入栽培^[1, 10]。水杉和北美红杉是形态学特征最为相似的种^[11], 并且分别是水杉属和红杉属化石植物的惟一“现存最近亲缘种(Nearest living relatives)”^[12]。

多年来古植物学家力求从植物化石的枝叶标本获取更多的生物学信息, 许多杉科植物具有特定的表皮结构。表皮的特征可以从角质层上反映出来, 对压型枝叶化石标本来说, 表皮的特征通常是细胞信息的惟一来源^[13], 也是区分水杉属和红杉属的重要依据之一^[8, 9, 14-16]。表皮的特征, 特别是表皮和气孔器的形态和结构, 一直作为松柏类化石植物鉴定的重要依据^[16-20]。有些保存很好的化石角质层可以见到和现代材料中同样的细微结构^[21]。利用表皮和气孔器的特征鉴定植物化石, 缺乏现代植物表皮特征的参照成为最大的障碍之一^[18], 因此有必要对植物化石的现存最近亲缘种的表皮结构进行分析研究。只有确定了化石植物对应的现存最近亲缘种的表皮特征, 才能为化石植物的分类鉴定提供参考依据, 更准确地对化石植物进行分类鉴定。通过对水杉和北美红杉的表皮特征进行深入研究, 发现利用表皮的特征鉴定水杉属和红杉属化石植物存在特殊性。

1 材料与方法

笔者研究的北美红杉叶片取自中国科学院植物研究所标本馆的腊叶标本(产地分别为美国的 California 和中国的浙江省杭州植物园和湖北省罗田林业科学研究所)和云南省黑龙潭的北美红杉植株。水杉的标本采自聊城大学校园内生长的植株。

将取下的叶片上表皮朝上, 用刀片把右侧叶缘轻轻划开, 便于表皮分开和区分上下表面。然后将划过的叶片放入双氧水和冰醋酸(1:1)的混合液中, 60℃水浴处理几分钟至几天的不同时间。用解剖针分开上下表皮, 1%番红染色, 酒精脱色, Olympus BX50 显微镜观察并照相。

2 结果与讨论

利用表皮的特征进行现代^[17]和化石^[18]松柏类植物分类鉴定时, 气孔在表皮上的分布是最广泛应用的特征之一。气孔的分布也被认为是区别北美红杉和水杉的特征之一^[11], 多数报道认为水杉气孔只分布在叶片的下表面^[4, 8, 14, 16, 22], 也有少数报道水杉叶上表面也存在气孔^[23]。我们发现水杉的气孔既有

下面生的, 也存在两面生的, 在有的叶片上表面顶端也有少数气孔分布(图版: 6)。北美红杉的气孔分布前人研究结果存在分歧: 有报道气孔仅分布在下表皮^[11, 19, 24], 也有报道气孔两面生^[8], 但以下表皮居多^[22]。也有描述鳞形叶上面有气孔线; 条形叶上面有断续的气孔线或无, 下面有2条白色气孔带^[10]。根据我们的研究结果, 北美红杉上表皮气孔数目和行列一般比下表皮少, 下表皮气孔数目和行列也有差别。上表皮气孔数目在不同的叶片差异较大, 根据气孔在上表皮的分布不同, 存在以下4种情况: (1) 仅有1或少数几个气孔, 甚至没有气孔分布; (2) 少数气孔分布在中脉两侧呈间断或不间断的行列; (3) 气孔集中在叶片顶部, 向下逐渐减少, 直至消失; (4) 从叶片顶部到基部, 在中脉两侧有大量的气孔。前人关于北美红杉气孔分布的报道分别属于这4种情况之内。

组成气孔器的副卫细胞及环绕细胞的数目是松柏类植物枝叶化石标本分类鉴定的另一个重要特征, 由于这些特征在特定的属内有特定的变异幅度, 副卫细胞及环绕细胞的数目有时成为鉴定松柏类化石植物的重要依据之一^[18]。北美红杉气孔器的副卫细胞个数有不同的报道, 为6个^[19]、4~5个^[24, 25]或4~6个^[2, 22]。我们观察到的副卫细胞个数为4~6个, 并且多数为4个, 有极少数超过6个(图版: 1~4)。

以往报道水杉的叶表皮细胞垂周壁是呈波浪形的, 并且这是水杉区别于其他形态学相近属的重要特征之一^[4, 14-16], 但我们发现水杉的表皮细胞垂周壁在叶片上下表面的中间部位是呈波浪形的(图版: 7), 有时在叶片顶部和基部的表皮细胞的垂周壁是近平直的(图版: 8), 具有近直的表皮细胞垂周壁并不排除是水杉的可能性。

杉科中木质化保卫细胞最主要的特征是保卫细胞相联合处极端增厚的结构, 即极层(polar lamellae)^[18], 北美红杉和水杉的气孔器也有极层结构(图版: 2, 5)。北美红杉增厚的保卫细胞壁和极层结构, 随着处理时间的延长有可能溶解(图版: 1)。不同处理时间观察到的气孔器特征, 有时很难认为是同一种植物的气孔器(图版: 1, 2)。有时甚至同一表皮可观察到这两种不同类型的气孔, 便被误认为是同一植物具有不同类型的气孔器^[26]。经过对同一叶片进行不同的处理时间观察, 这两类气孔器为同一类型, 为同一气孔器在不同处理时间的不同表现形式(图版: 3, 4)。

不同的处理方法对观察结果也有影响。Florin^[17]在研究松柏类植物材料时,指出保卫细胞的增厚是具木质素的细胞壁增厚。在光学显微镜的研究中有时很少注意保卫细胞壁的结构,这可能由于在制片过程中,保卫细胞的木质素经过碱处理被去除了,而很多化石标本中这种结构没有被保留^[18]。在利用扫描电镜观察植物的角质层的工作中,Alvin 和 Boulter^[27]推荐用 CrO_3 方法离析植物叶片,许多微细结构可以保留。单用浓硝酸中度离析现代植物叶片 2~3 h,或单用舒氏液(Schulze's solution) 5~15 min,一般也可保留保卫细胞的增厚部分^[18]。利用本文的方法,根据不同的材料合理安排离析时间,也可以获得满意的观察结果(图版: 2, 3, 5)。

3 结论

我们的研究所获取的表皮特征是根据完整的角质层,而不是角质层碎片。化石材料由于保存状况和研究方法的不同,不同的人所获取材料的完整性很不一致,但难以获取完整的角质层,多数情况所获得的是角质层碎片,少数角质层碎片有时难以反映整个表皮的气孔分布等形态特征。不同的处理时间和方法,有可能破坏增厚的保卫细胞壁,甚至角质层本身,改变表皮细胞与气孔器的形态,从而影响表皮特征的正确获取。因此要合理选择处理时间和处理方法,获取尽可能大量的完整的角质层。

杉科的北美红杉和水杉在一个种的范围内,表皮的特征变异幅度较大。不同的产地可能不同,同一植株的不同部位有可能不同,同一小枝上的不同叶片有可能不同,同一叶片的不同部位也有可能不同。为对一个种的表皮特征有比较全面的了解,有必要多观察不同产地,同一植株不同部位的叶片,同一叶片不同部位的表皮。

虽然利用表皮特征鉴定杉科植物存在特殊性,但并不否认表皮的特征在鉴定化石植物上的重要性。特殊性来源于对表皮特征认识程度的不够。因此在利用表皮特征进行化石植物分类鉴定时,注意综合考虑所研究标本的形态学特征,并参照现存最近亲缘种的特征,避免将同一种植物鉴定为不同的种或不同属种的植物鉴定为相同的种。

致谢: 中国科学院植物研究所标本馆提供部分北美红杉标本,在此致以诚挚的谢意。

参考文献:

[1] 于永福. 杉科植物的起源、演化及其分布. 植物分类学

报, 1995, **33**(4): 362—389.

- [2] Mai D H. Tertiäre Vegetations Geschichte Europas. Jena: Gustav Fischer, 1995. 248.
- [3] 马清温, 徐景先, 王宇飞, 等. 红杉属植物在中国云南中新世的首次发现. 植物学报, 2000, **42**(4): 438—440.
- [4] Liu Y J, Li C S, Wang Y F. Studies on fossil *Metasequoia* from north-east China and their taxonomic implications. *Bot J Linn Soc*, 1999, **130**: 267—297.
- [5] Stockey R A, Rothwell G W, Falder A B. Diversity among Taxodioid conifers: *Metasequoia* Foxii sp. Nov. from the Paleocene of central Alberta, Canada. *Int J Plant Sci*, 2001, **162**(1): 221—234.
- [6] Chaney R W. A revision of fossil *Sequoia* and *Taxodium* in western North America based on the recent discovery of *Metasequoia*. *Am Phil Soc NS*, 1951, **40**: 171—263.
- [7] Christophel D C. Fossil floras of the Smoky Tower Locality, Alberta, Canada. *Palaeontographica Abt B*, 1976, **157**: 1—43.
- [8] Srinivasan V, Friis E M. Taxodiaceous conifers from the Upper Cretaceous of Sweden. *Bio Skrifter*, 1989, **35**: 5—57.
- [9] 马清温, 顾锋旗. 杉科的几个形态学特征相近属的比较形态学研究进展. 植物学通报, 2000, **17**(专集): 161—164.
- [10] 郑万钧, 傅立国. 中国植物志(第7卷). 北京: 科学出版社, 1978. 281—312.
- [11] Stebbins G L. The chromosomes and relationships of *Metasequoia* and *Sequoia*. *Science*, 1948, **108**: 95—98.
- [12] McElwain J C, Chaloner W G. Stomatal density and index of fossil plants track atmospheric carbon dioxide in the Palaeozoic. *Ann Bot*, 1995, **76**: 389—395.
- [13] Kerp H, Krings M. Light microscopy of epidermis. In: Jones T P, Rowe N P, eds. *Fossil Plants and Spores: Modern Techniques*. London: The Geological Society, 1999. 52—56.
- [14] Sterling C. Some features in morphology of *Metasequoia*. *Am J Bot*, 1949, **36**: 461—471.
- [15] Miki S, Hikita S. Probable Chromosome Number of Fossil *Sequoia* and *Metasequoia* Found in Japan. *Science*, 1949, **113**: 3—4.
- [16] 斯行健. 现代水杉叶部的表皮及小气孔的构造. 中国科学, 1951, **2**(2): 239—243.
- [17] Florin R. Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales. *K Svenska Vetensk Akad Handl Ser 5*, 1931, **10**: 1—588.
- [18] Boulter M C. Fine details of some fossil and recent

conifer leaf cuticles. In: Heywood V H ed. Scanning Electron Microscopy. London and New York: Academic Press, 1971. 211 – 236.

[19] Chaturvedi S. Morphological, cuticular and anatomical studies of some members of Taxodiaceae. *Bionature*, 1993, **13**(2) : 127 – 131.

[20] Kerp H. The study of fossil Gymnosperms by means of cuticular analysis. *Palaios*, 1990, **5**: 548 – 569.

[21] Boulter M C. Lignified guard cell thickenings in the leaves of some modern and fossil species of Taxodiaceae (Gymnospermae). *Biol J Linn Soc*, 1970, **2**: 41 – 46.

[22] 姚壁君, 胡玉熹. 松柏类植物叶子的比较解剖观察. 植物分类学报, 1982, **26**(3): 275 – 294.

[23] Liu Y J, Arens N C. Cuticle ontogeny of living *Metasequoia glyptostroboides* with application to the interpretation of fossils. In: Palaeobotanical committee of Palaeontological, Botanical Society, China eds, Abstract of the Sixth Conference of International Organization of Palaeobotany. Qinhuangdao of Hebei, China, 2000. 80.

[24] Villar de Seoane L. Comparative study of extent and fossil conifer leaves from the Baquero Formation (Lower Cretaceous), Santa Cruz Province, Argentina. *Rev Palaeobot Palynol*, 1998, **99**: 247 – 263.

[25] Florin R. Zur alttertiären flora der südlichen Manschurei. *Palaeonto (Sin Ser A)*, 1922, **1**(1) : 1 – 52.

[26] Ma Q W, Zhang J B, Wang Y F, *et al*. Studies on cuticle of *Sequoia sempervirens*. In: Palaeobotanical committee of Palaeontological, Botanical Society, China eds. Abstract of the sixth conference of international organization of palaeobotany. Qinhuangdao of Hebei, China, 2000. 81.

[27] Alvin K L, Boulter M C. A controlled method of comparative study of taxodiaceous cuticles. *Bot J Linn Soc*, 1974, **69**: 277 – 286.

一条记录的同时系统可以自动将植物编号减 1。这样就保证了数据库的 3 条完整性规则, 即: 参照完整性、实体完整性和用户自定义完整性规则^[10]。为了系统数据的安全还提供了系统备份, 系统还原, 密码修改, 密码申请等功能。倘若在系统崩溃以后可以迅速的恢复系统原始状态或崩溃前状态。

2.4 统计功能模块

用户通过统计功能中图示和图表的使用, 能够了解该科或该属植物在水生植物中所占的比重, 便于使用者对系统中的数据信息进行直观的分析。这方面的功能可以随着需要而扩增。

2.5 帮助

提供系统帮助功能, 能够让用户更方便的使用此系统, 起到辅助学习的目的。

3 结语

本实验室在长期的研究工作中记录并积累了大量的数据, 并建立了水生植物种质资源圃。本系统的建立将成为水生植物种质资源圃管理系统以及生态信息系统的支撑系统之一。该系统还有许多要完善的地方, 当前我们正进一步改进查询功能, 使得查询结果更为精确; 随后将逐步把植物种类的数据信息添加到数据库中, 以建成一套完整的水生植物数据库。同时准备建立网上检索系统以提供给更多用户使用。

参考文献:

[1] Williams E. The serendipitous way to learn to identify species, and appreciate biodiversity: computerised multi-access keys. <http://www.media.uwe.ac.uk/masoud/cal-97/papers/williams.htm>

[2] 《中国生物多样性国情研究报告》编写组. 中国生物多样性国情研究报告. 北京: 中国环境科学出版社, 1998, 229.

[3] 中国生物多样性信息系统主页. <http://cbis.brim.ac.cn>

[4] 雷一东, 黄宏文, 张忠慧. 一个猕猴桃种质资源管理信息系统的初步建立. 武汉植物学研究, 2000, 18 (3): 217—223.

[5] 魏晓东, 李夜光, 胡鸿钧. 螺旋藻藻种数据库管理系统的设计与实现. 武汉植物学研究, 2001, 19(1): 73—76.

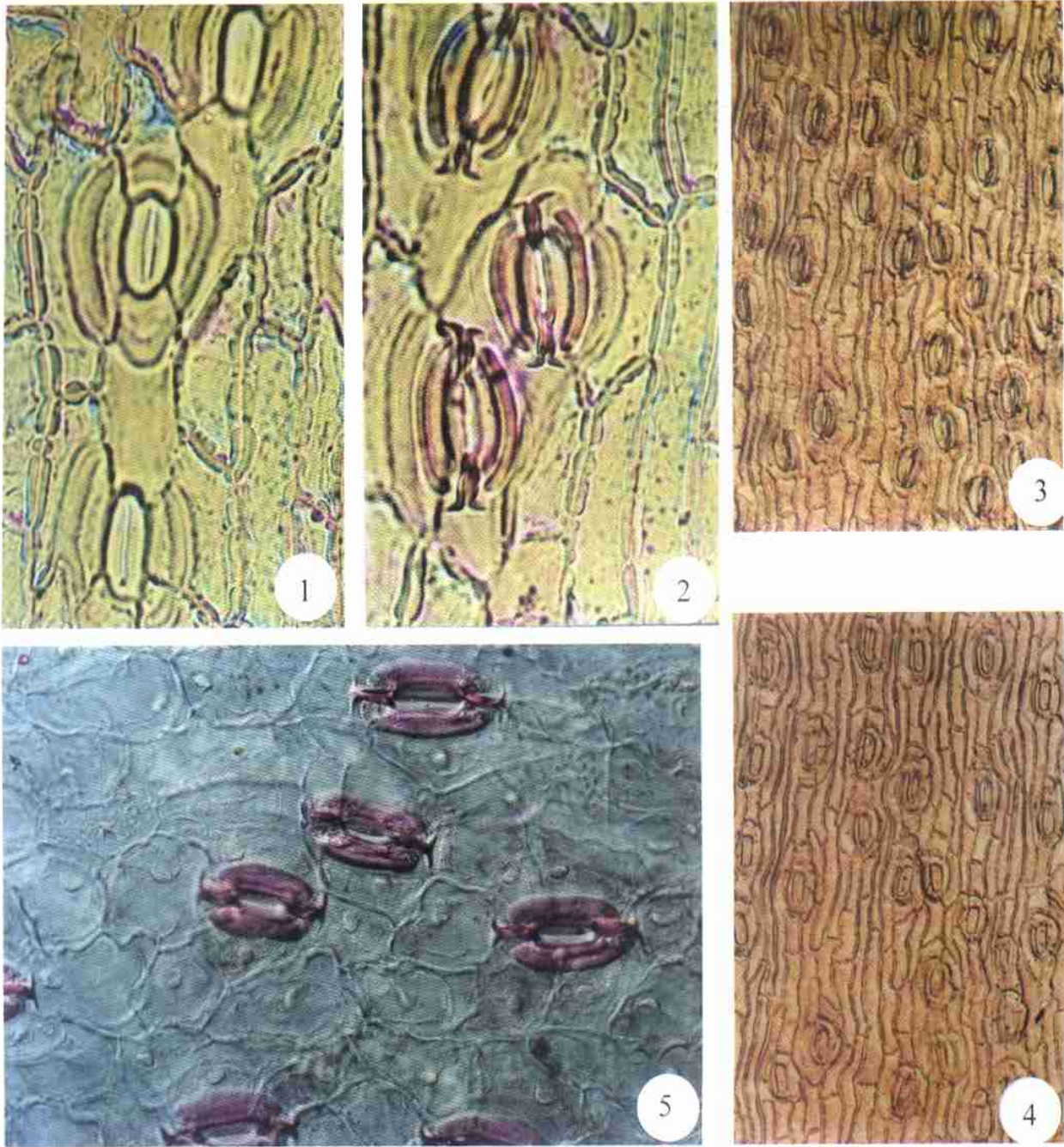
[6] 中国科学院武汉植物研究所编著. 中国水生维管植物图谱. 武汉: 湖北人民出版社, 1983.

[7] 蔡庆华, 潘文斌, 赵斌, 等. 中国水生植物数据库. <http://brim.ihb.ac.cn>

[8] 新智工作室. Delphi5.0 基础与提高. 北京: 电子工业出版社, 2000.

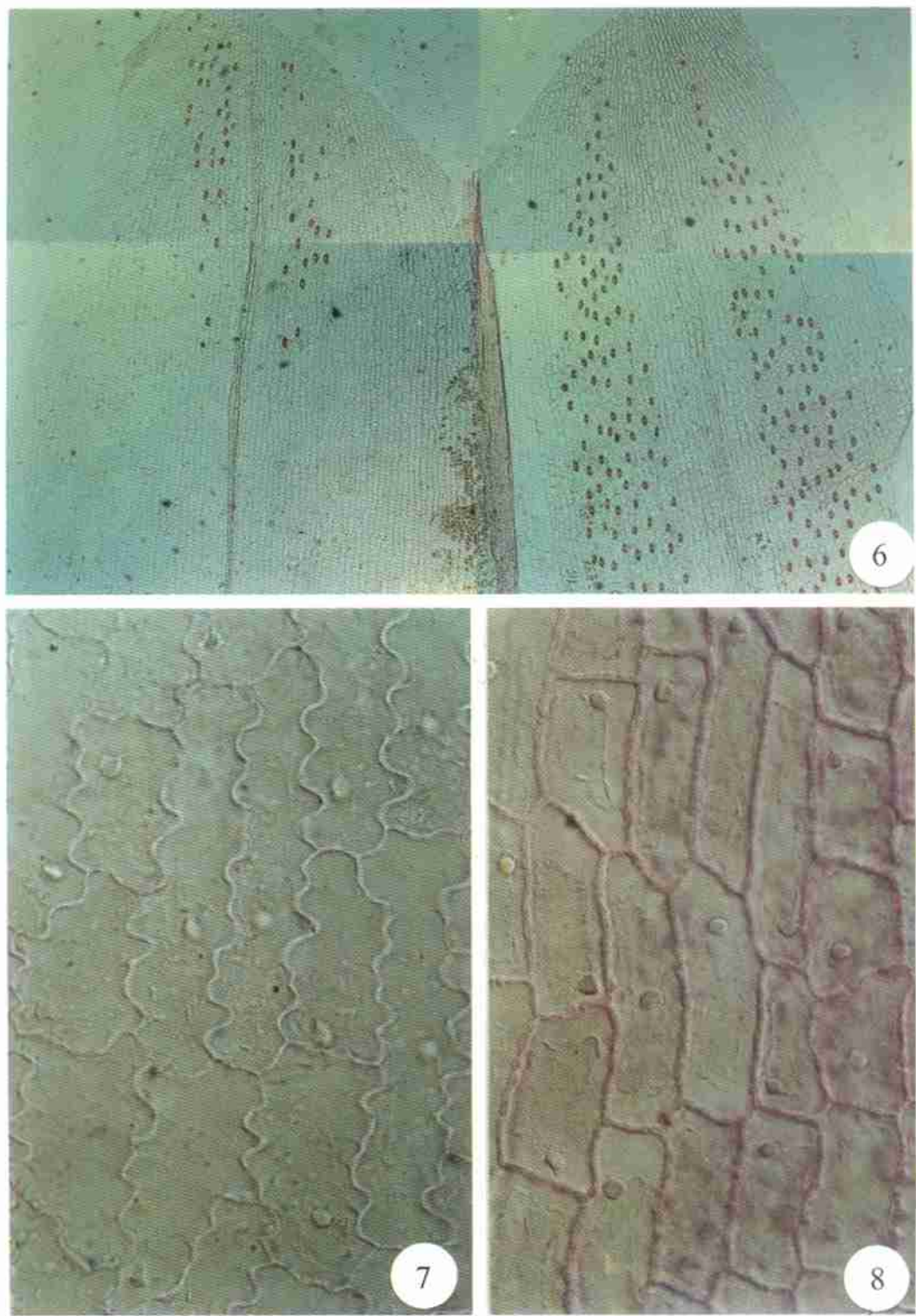
[9] 库克 C D K 编著, 王徽勤译. 世界水生植物. 武汉: 武汉大学出版社, 1990.

[10] 萨师宣, 王珊. 数据库系统概论. 北京: 高等教育出版社, 1989.



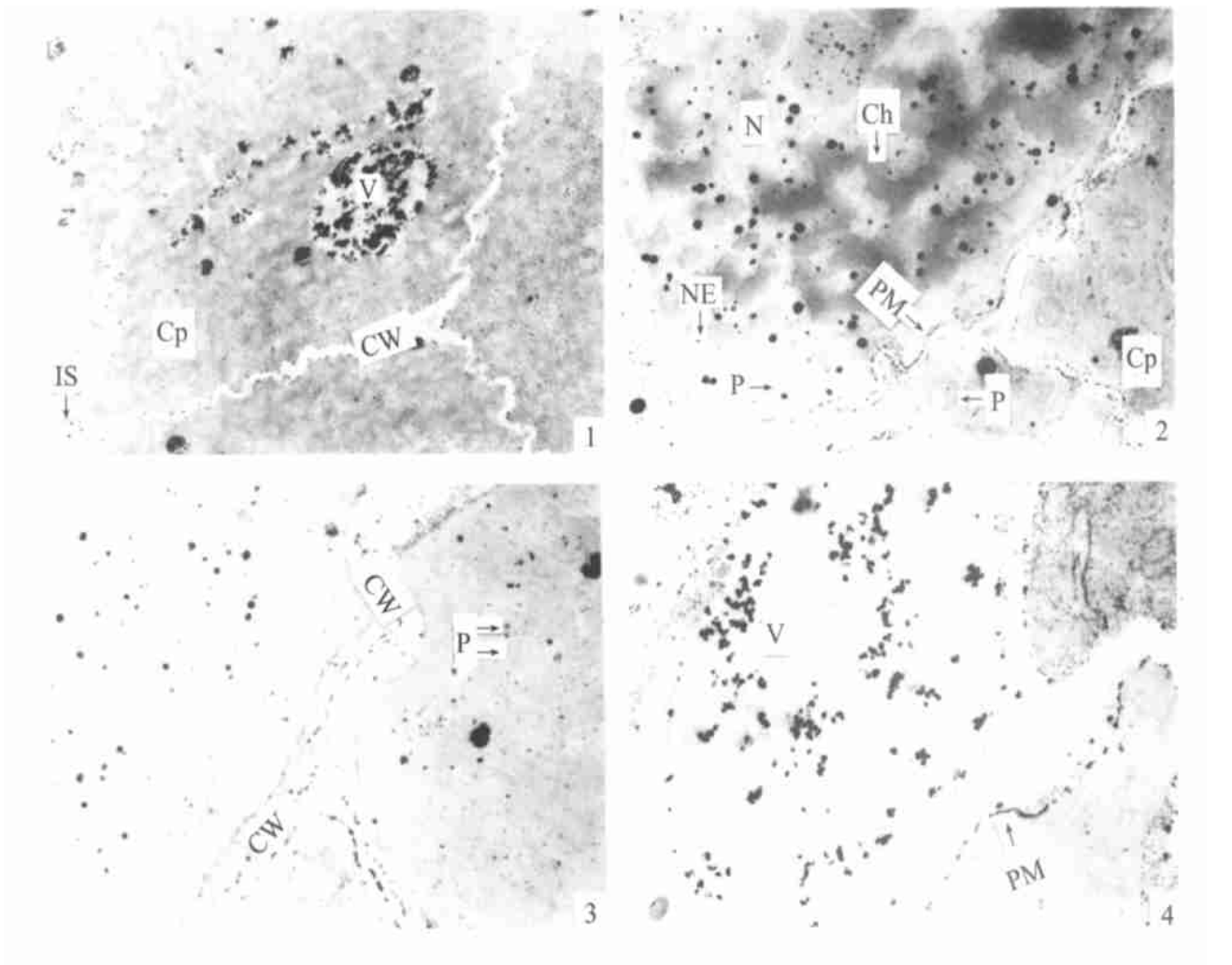
1 ~ 4. 北美红杉植物叶的下表皮。1, 2. 气孔器(500 ×) ; 3, 4. 叶片的同一部位处理不同时间的表皮(125 ×) ; 5. 水杉的叶表皮, 示下表皮气孔(500 ×)

1 ~ 4. Epidermis of lower surface of leaves from *Sequoia sempervirens*. 1, 2. Showing stomatal apparatus(500 ×) ;
3, 4. Showing same epidermis of the leaf after treated with different macerated times(125 ×) ; 5. Epidermis of
the leaf of *Metasequoia glyptostroboides*, showing stomatal apparatus(500 ×)



6 ~ 8. 水杉的叶表皮。左侧为上表皮顶端, 右侧为下表皮顶端(35 ×); 7. 叶片中部的上表皮(500 ×); 8. 叶片顶部的下表皮(500 ×)

6 ~ 8. Epidermis of the leaf of *Metasequoia glyptostroboides*. 6. The left side of figure showing the upper surface of the leaf apex, while the right side showing the lower surface(35 ×); 7. Epidermis of middle part of upper surface of a leaf(500 ×); 8. Epidermis of apical part of lower surface of a leaf(500 ×)



See explanation at the end of text