

# 气孔参数的变异系数和影响因素

马清温 李凤兰

李承森

(北京林业大学生物科学与技术学院) (中国科学院植物研究所)

**摘要:** 该文中的北美红杉和水杉的气孔参数(气孔密度和气孔指数)是在叶片的相同部位获得的, 每一种植物统计气孔参数的区域大小也是一样的.  $\text{CO}_2$  浓度和非  $\text{CO}_2$  浓度因素对气孔参数的影响是一致的. 研究结果表明: 气孔指数的变异系数都小于气孔密度的变异系数, 利用北美红杉和水杉的气孔指数指示大气  $\text{CO}_2$  浓度要比用气孔密度指示更为准确. 利用气孔参数指示古大气  $\text{CO}_2$  浓度时, 消除非  $\text{CO}_2$  浓度因素对气孔参数的影响是提高指示准确性的关键. 气孔参数的变化与环境因子有关, 环境因素对气孔指数的影响较小. 气孔参数还与植物种类、叶片的着生部位、发育状况有关. 同一叶片的不同部位和角质层的大小等因素也会影响气孔参数的大小.

**关键词:** 杉科, 气孔密度, 气孔指数, 变异系数

**中图分类号:** S718.43 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-1522(2005)01-0019-05

MA Qing-wen<sup>1</sup>; LI Feng-lan<sup>1</sup>; LI Cheng-sen<sup>2</sup>. **Coefficients of variation and factors affecting stomatal parameters.** *Journal of Beijing Forestry University* (2005) **27**(1) 19-23 [Ch, 43 ref.]

<sup>1</sup> College of Biological Sciences and Biotechnology, Beijing Forestry University, 100083, P. R. China;

<sup>2</sup> Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100093, P. R. China.

In this study, stomatal parameters (density and index) are obtained from the same areas, the middle part of leaves, so that  $\text{CO}_2$  and other factors have similar influences on stomatal parameters. The coefficient of variation of stomatal index is more stable than that of stomatal density in both *Sequoia sempervirens* and *Metasequoia glyptostroboides*. The results show that the stomatal index is a more useful guide than stomatal density for indicating atmospheric  $\text{CO}_2$  concentration based on the stomatal parameters of *S. sempervirens* and *M. glyptostroboides*. The stomatal parameters vary with changes in many factors, so it is vital to reduce these effects to a minimum while reading a  $\text{CO}_2$  signal from leafy fossils. The stomatal parameters are affected by environmental factors and stomatal density is more sensitive to these, so that the stomatal index should provide more accurate  $\text{CO}_2$  estimates. Stomatal parameters are also related to plant species, leaf ontogeny, leaf locations of the plant and intra-leaf areas.

**Key words** Taxodiaceae, stomatal density, stomatal index, variation coefficient

工业革命以来, 大气  $\text{CO}_2$  浓度的变化一直受到人们的普遍关注. 利用化石植物的气孔参数指示古大气  $\text{CO}_2$  浓度的工作是基于气孔参数与大气  $\text{CO}_2$  浓度成反比的关系<sup>[1]</sup>. 1750 年采集的 8 种温带树种的标本,  $\text{CO}_2$  浓度从当时的  $280 \mu\text{mol/mol}$  增加到目前浓度的过程中, 这些树种的气孔密度约减少 40%<sup>[1]</sup>. 在工业革命以前的植物也有类似的反应<sup>[1, 2]</sup>. Beerling 和 Chaloner<sup>[3]</sup> 利用公元前 1327 年国王墓中

花圈上 *Olea europaea* 的叶, 把研究植物气孔密度与  $\text{CO}_2$  浓度的关系拓展到距今 3 300 多年前. 把这种方法延伸到化石植物, 使得利用气孔参数的方法恢复古大气  $\text{CO}_2$  浓度变为可能<sup>[4]</sup>. 但是很多化石植物现在已经绝灭, 化石植物的气孔参数缺乏现在的参照标准. 在现存植物中可以找到与化石植物所处的生态环境、在形态功能和演化关系上尽可能相对应的种, 即最近对应种(the nearest living equivalent)<sup>[5]</sup>. 比

收稿日期: 2004-02-23

<http://journal.bjfu.edu.cn>

**基金项目:** 国家自然科学基金项目(30070056)和中国科学院基金项目(KSCXZ-SW-101A, KZCX1-10-01).

**第一作者:** 马清温, 博士生, 副教授. 主要研究方向: 结构植物学. 电话: 010-62338717 Email: maqwdd@163.com 地址: 100083 北京林业大学生物科学与技术学院.

**责任作者:** 李凤兰, 教授, 博士生导师. 主要研究方向: 植物形态及发育生物学. 电话: 010-62338717 Email: lifl@bjfu.edu.cn 地址: 同上.

较分析有相同生态习性的植物类群,他们通常有相似的气孔参数<sup>[6, 7]</sup>. 化石种和他们的最近对应种可以视为相同的种. 北美红杉(*Sequoia sempervirens*)和水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)分别为红杉属和水杉属现在生活的唯一植物,分别是红杉属和水杉属化石植物的最近对应种.

利用气孔参数指示大气 CO<sub>2</sub> 浓度的变化主要通过气孔密度和气孔指数. 环境因素对气孔密度和气孔指数的不同影响<sup>[8-11]</sup>,不同植物种类<sup>[12, 13]</sup>、叶片的位置<sup>[12, 14-17]</sup>、发育状况<sup>[14, 15]</sup>,以及同一叶片的不同部位<sup>[12, 15, 18, 19]</sup>气孔参数的变化都有研究. 从叶片的相同部位获取的气孔密度和气孔指数哪个更稳定则没有报道. 北美红杉和水杉叶片下表皮气孔分布比较稳定<sup>[20, 21]</sup>,但仅从气孔参数的平均数难以确定气孔密度和气孔指数哪个更加稳定. 本文分析了北美红杉和水杉气孔密度和气孔指数的变异系数,讨论了影响气孔密度和气孔指数稳定性的因素.

1 材料与方法

北美红杉和水杉的表皮特征和气孔参数都已经得出,但没有对这些气孔参数的数据进行统计分析<sup>[20, 21]</sup>. 气孔密度为单位叶表面积内的气孔个数,换算为每 mm<sup>2</sup> 的气孔个数. 气孔指数是单位叶表面积内的气孔个数除以气孔个数和表皮细胞个数之和,再乘以 100. 用公式表示为:气孔指数=100×气孔个数/(气孔个数+表皮细胞个数)<sup>[12]</sup>. 北美红杉和水杉的气孔参数都是从叶片中部的下表皮获得的,每种植物各统计 100 个区域,统计北美红杉气孔参数每个区域的大小均为 0.5 mm×0.4 mm. 统计水杉气孔参数每个区域的大小均为 0.5 mm×0.2 mm. 在每个区域内分别计算气孔密度和气孔指数两个值,然后计算每种植物气孔密度和气孔指数的平均值.

将每种植物气孔密度和气孔指数的 100 个数据各作为一组,用 Microsoft Excel 软件作图. 分别计算

$$S = \sqrt{\frac{\sum x^2 - \frac{(\sum x)^2}{n}}{n-1}}$$

每组数据的标准差( )和平均数( $\bar{X} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i$ ),及其变异系数( $CV = S / \bar{X}$ ),变异系数也用 Microsoft Excel 软件作图.

2 气孔参数的变异系数

北美红杉的气孔密度为 128 个/mm<sup>2</sup>,气孔指数为 13.8. 水杉气孔密度为 190 个/mm<sup>2</sup>,气孔指数为 17.1. 北美红杉和水杉的气孔密度和气孔指数的

100 个数据分别见图 1、2,由于气孔密度和气孔指数的平均值的大小差别很大,从图中难以确定哪种参数更稳定. 而根据变异系数的大小,可以比较它们的变异幅度. 变异系数大,说明变异幅度大,整齐性较差,平均数的稳定性小. 北美红杉气孔密度的变异系数为 0.15,气孔指数的变异系数为 0.10. 水杉气孔密度的变异系数为 0.13,气孔指数的变异系数为 0.12. 两种植物气孔密度的变异系数都比它们的气孔指数的变异系数大(图 3),说明这两种植物的气孔指数更整齐、稳定.

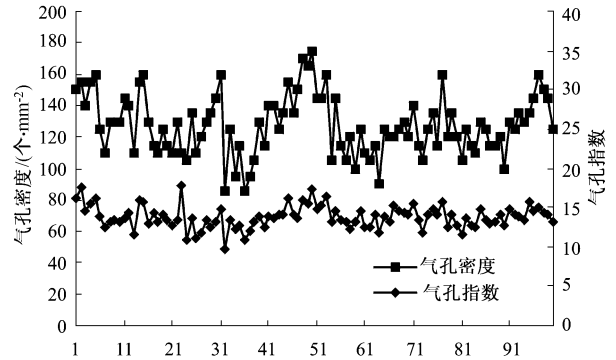


图 1 北美红杉的气孔密度和气孔指数  
FIGURE 1 Stomatal density and index of *Sequoia sempervirens*

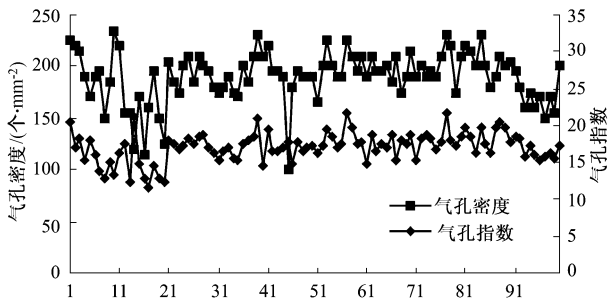


图 2 水杉的气孔密度和气孔指数  
FIGURE 2 Stomatal density and index of *Metasequoia glyptostroboides*

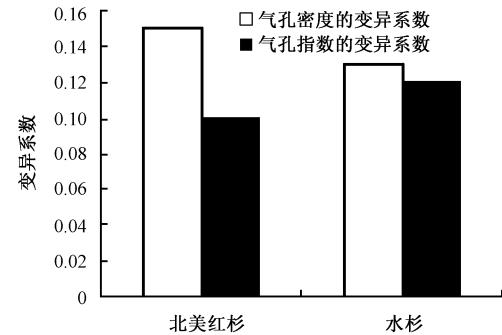


图 3 北美红杉和水杉气孔密度和气孔指数的变异系数  
FIGURE 3 Coefficients of variation of stomatal density and index in *Sequoia sempervirens* and *Metasequoia glyptostroboides*

3 影响气孔参数稳定性的因素

北美红杉和水杉(图 3)的气孔指数的变异系数

都比气孔密度的小. 气孔密度和气孔指数是在相同的区域获得的, 大气 CO<sub>2</sub> 浓度等因素对这两种参数的影响相同. 在影响气孔参数的因素相同的情况下, 气孔指数稳定. 说明在利用气孔参数的变化指示大气 CO<sub>2</sub> 浓度时气孔指数更可靠. 另外通过对广州和杭州的杉科植物水松 (*Glyptostrobus pensilis*) 的气孔参数的研究发现<sup>[22]</sup>; 在指示大气 CO<sub>2</sub> 浓度时, 也应该首先选择气孔指数, 同时条形叶的气孔参数比钻形叶的气孔参数更可靠.

由气孔密度和气孔指数的计算方法知道: 气孔密度的值对气孔发生和表皮细胞的大小敏感, 而气孔指数的值消除了表皮细胞大小的影响, 主要与气孔发生相关. 影响气孔发生的因素, 既能影响气孔密度, 又能影响气孔指数. 而影响表皮细胞生长的因素, 一般只影响气孔密度的大小, 对气孔指数影响较小或没有影响, 因此用气孔指数更能准确反映气孔频度的变化(图 4)<sup>[8, 23-25]</sup>.

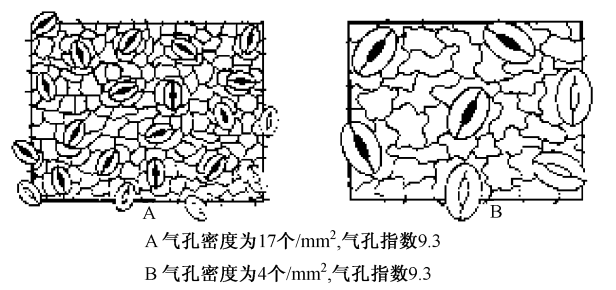


图 4 两种不同的气孔分布类型(引自 Poole and Kürschner<sup>[23]</sup>)  
FIGURE 4 Two different stomatal distributions

3.1 环境因素

一般来说, 影响植物生长的环境因子的波动直接与叶片表皮细胞的延长有关, 因而可以影响气孔密度. 气孔指数消除了表皮细胞延长的影响(图 4), 对土壤水分、空气湿度和温度等自然环境的变化不敏感<sup>[9]</sup>, 但在叶片生长过程中对大气 CO<sub>2</sub> 浓度敏感. 长期的、适度增加 CO<sub>2</sub> 浓度下的气孔参数的变化也部分消除了这些环境因素的影响<sup>[8]</sup>. 气孔指数主要与气孔发生有关, 其中 CO<sub>2</sub> 是影响气孔发生的一个重要因素<sup>[1, 2]</sup>, CO<sub>2</sub> 对气孔发生的影响超过了对表皮细胞延长的影响, 也超过了其他环境因素的影响. 因此对一个特定植物种, 即使气孔密度和气孔指数对 CO<sub>2</sub> 有相同的反应, 用气孔指数作为大气 CO<sub>2</sub> 的指示器比用气孔密度更为准确<sup>[10, 11]</sup>. 很多重建古大气 CO<sub>2</sub> 浓度的工作就基于气孔指数的变化<sup>[26-28]</sup>, 但有时由于化石材料保存状况或处理方法等原因, 表皮细胞的个数难以分辨, 只能统计气孔密度, 无法获取指数<sup>[4, 5]</sup>.

3.2 植物种类

通常情况下, 不同的植物种类之间气孔参数不同<sup>[12]</sup>. 在利用气孔参数指示大气 CO<sub>2</sub> 浓度的变化时尽可能用相同的种. 气孔的分布与植物的光合途径有关, 一般 C<sub>3</sub> 植物有较低的上下表皮气孔数量比, C<sub>3</sub> 植物中气孔数目是乔木>灌木>草本植物<sup>[13]</sup>. 分析化石种和他们的最近对应种表明: 有相同生态习性的植物类群, 通常有相似的气孔参数<sup>[6, 7]</sup>, 他们可被视为相同的种. 北美红杉和水杉分别是红杉属和水杉属化石植物的最近对应种. 利用气孔参数指示古大气 CO<sub>2</sub> 浓度可以研究地质历史时期可被视为同一种植物的气孔参数的变化<sup>[8, 29]</sup>, 这样以百万年为单位研究大气 CO<sub>2</sub> 浓度的变化成为可能.

3.3 叶片的着生部位

一般来说从植株的基部区域到顶部区域的叶片气孔密度是逐渐增加的<sup>[12, 14-17]</sup>. 植物叶片的最终大小是从植株的基部到顶部逐渐变小, 气孔密度则逐渐增加. Tichá<sup>[15]</sup> 认为这是 Salisbury<sup>[12]</sup> 提出的气孔密度与叶片大小成反比关系的表现. 而 Salisbury<sup>[12]</sup> 认为植物高处着生的叶片气孔密度高是植物的一个特征, 与单个叶片的面积无关. 从植株的基部区域到顶部区域的气孔指数变化不明显<sup>[30]</sup>. 从植物基部到顶部气孔密度变大, 气孔大小逐渐变小等特征规律性的变化可能与不同部位叶片的不同内外因素相关, 主要与水分的逐渐减少有关, 这些结论为以后许多研究证实<sup>[15]</sup>.

3.4 叶片的发育状况

气孔在叶片发育的早期形成. 在叶片达到最终大小的 35% 时, 上表皮的 90% 气孔已经发生, 而下表皮只有达到叶片最终大小的 50% 时, 才有 90% 的气孔发生<sup>[14]</sup>. 在叶片生长的早期, 气孔密度逐渐增加, 随着叶片的发育, 气孔密度迅速减少, 以后逐渐减少至叶片生命结束. 气孔密度的峰值在叶片达到最终大小的 10%~60% 时出现, 随不同的植物而异. 由于某些植物种的气孔发生并不是连续的, 随叶片生长时间的增加气孔密度逐渐减少的情况也有发生<sup>[15]</sup>.

气孔密度通常在叶片的上下表皮有相同的变化趋势, 但有的植物变化趋势不同<sup>[15]</sup>. 随着叶片的发育, 有的植物叶的下表皮气孔密度显著减少, 叶片上下表皮气孔密度的比率随之增加. 有些植物的叶片上下表皮气孔密度的比率先增加, 然后减少. 通常情况下气孔大小的变化趋势与气孔密度相反, 如有的植物的气孔从植物基部到顶部逐渐变小, 气孔密度变大<sup>[12, 15]</sup>. 气孔密度有时与植物的年龄也有关系, 有些植物叶上下表皮的气孔密度随着植物年龄

的增加而增加<sup>[15, 31, 32]</sup>。

3.5 单个叶片上的不同部位

利用气孔参数指示古 CO<sub>2</sub> 大气浓度需要认识到单个叶表面上的不同部位气孔参数的变化<sup>[23]</sup>。气孔在单个叶面上的分布部位主要是由遗传因素决定的<sup>[12, 18, 19]</sup>，有时可以找到规律<sup>[15]</sup>。气孔参数应该从气孔分布相对稳定的部位获得，以降低非 CO<sub>2</sub> 浓度因素而引起的气孔参数的变化。通常情况下，从叶片基部到顶部气孔密度逐渐增加，如果是气孔两面生的植物叶片，则上下表皮的气孔密度都逐渐增加<sup>[12, 15, 17, 33-37]</sup>。有的植物从叶片基部到顶部气孔密度逐渐减少，还有的植物最高的气孔密度在叶片中部<sup>[15]</sup>。一般来说气孔密度从叶片中脉部分到叶片边缘逐渐增加<sup>[12, 33, 35]</sup>，尽管有时这种变化不明显<sup>[15, 34]</sup>。在 *Alnus glutinosa* 的叶片上也能发现气孔指数有单个叶内的变化<sup>[18]</sup>，但其他的研究结果显示，气孔指数很少有这种变化<sup>[12, 30, 33, 34, 38]</sup>。

对于有些气孔两面生的植物种类，通常情况下叶片下表皮的气孔分布情况比上表皮更加稳定<sup>[30, 33, 34]</sup>。北美红杉叶片的上表皮气孔分布有 4 种类型<sup>[20]</sup>，而下表皮的气孔分布比较稳定<sup>[20, 39]</sup>，化石红杉的叶片也是这样<sup>[40]</sup>。水杉<sup>[21]</sup> 和水松<sup>[22]</sup> 叶片下表皮的气孔分布也比上表皮稳定。获取气孔参数通常用叶片中部的区域，这个区域的气孔参数比较稳定，特别是下表皮的气孔参数。

气孔密度在同一叶片不同区域的变化情况有时与叶片的着生部位有关，生长在植物基部的叶片，从叶片基部到顶部气孔密度增加，而植物上部的叶片，气孔密度最高的区域在叶片的中部或基部。同一叶片不同区域气孔密度的变化可以被不同的环境因子和栽培条件等因素从性质上或数量上改变<sup>[15]</sup>。

3.6 角质层的大小

植物表皮上的各种细胞的形态特征都能在角质层上反映出来，统计植物的气孔参数也是通过研究角质层进行的。植物角质层的离析方法有很多<sup>[41]</sup>。不同的处理方法和处理时间的长短以及获取的角质层的完整程度对观察结果都有影响<sup>[42]</sup>。角质层有时很容易从压型化石植物标本上获取，但多数情况下是角质层碎片<sup>[41]</sup>，角质层碎片由于太小有时难以获取气孔参数或统计出的气孔参数的值不确切<sup>[43]</sup>。即使是同一片角质层，统计气孔参数区域的大小不同，气孔参数的值也可能不同。

4 结 论

气孔参数的变化与大气 CO<sub>2</sub> 浓度有关，但在利用气孔参数指示大气 CO<sub>2</sub> 的变化时，如何将非 CO<sub>2</sub>

浓度的影响因素降低到最低，是提高指示准确性的关键。除了 CO<sub>2</sub> 浓度外，影响气孔参数稳定性的因素非常多。一般来说环境因子对气孔指数的影响小于对气孔密度的影响。同时气孔参数与植物种类、叶片的着生部位、发育状况相关，同一叶片的不同部位、角质层的大小等因素也影响气孔参数的值。此外，也可以考虑从叶片的相同部位获取的气孔密度和气孔指数哪个更可靠。在这些相同的部位，CO<sub>2</sub> 浓度和非 CO<sub>2</sub> 浓度因素对气孔参数的影响是一致的，统计过程中仅考虑气孔密度和气孔指数这两种气孔参数的表示方法的稳定性。根据变异系数的大小，气孔指数的稳定性比气孔密度的稳定性高。从杉科植物北美红杉和水杉气孔参数的变异系数的分析结果来看，用气孔指数指示大气 CO<sub>2</sub> 浓度比用气孔密度指示更为准确。

参 考 文 献

[1] WOODWARD F I. Stomatal numbers are sensitive to increases in CO<sub>2</sub> from pre-industrial level [J]. *Nature*, 1987, 327: 617-618.

[2] WOODWARD F I, BAZZAZ F A. The responses of stomatal density to CO<sub>2</sub> partial pressure [J]. *J Exp Bot*, 1988, 39: 1 771-1 781.

[3] BEERLING D J, CHALONER W G. Stomatal density response of Egyptian *Olea europea* L. leaves to CO<sub>2</sub> change since 1327 BC [J]. *Ann Bot*, 1993, 71: 431-435.

[4] BEERLING D J, CHALONER W G, HUNTLEY B, et al. Tracking stomatal densities through a glacial cycle: their significance for predicting the response of plants to changing atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations [J]. *Glob Ecol Biogeogr Lett*, 1991, 1: 136-142.

[5] MCELWAIN J C, CHALONER W G. The fossil cuticle as a skeletal record of environmental change [J]. *Palaio*, 1996, 11: 376-388.

[6] PEAT H J, FITTER A H. Comparative analyses of ecological characteristics of British Angiosperm [J]. *Biol Rev*, 1994, 69: 95-115.

[7] KELLY C K, BEERLING D J. Plant life form, stomatal density and taxonomic relatedness: a reanalysis of Salisbury (1927) [J]. *Funct Ecol*, 1995, 9: 422-432.

[8] WAGNER F, BELOW R, De KLERK P, et al. A natural experiment on plant acclimation: lifetime stomatal frequency response of an individual tree to annual atmospheric CO<sub>2</sub> increase [J]. *Proc Nat Acad Sci USA*, 1996, 93: 11 705-11 708.

[9] BEERLING D J. Stomatal density and index: theory and application [C]//JONES T P, ROWE N P. *Fossil plants and spores: modern techniques*. London: The Geological Society, 1999: 251-256.

[10] ROYER D L. Stomatal density and stomatal index as indicators of paleoatmospheric CO<sub>2</sub> concentration [J]. *Rev Palaeobot Palyno*, 2001, 114: 1-28.

[11] BEERLING D J, ROYER D L. Fossil plants as indicators of the Phanerozoic global carbon cycle [J]. *Annu Rev Earth Planet Sci*, 2002, 30: 527-556.

[12] SALISBURY E J. On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with special reference to the woodland flora [J]. *Philos Trans R Soc Lond*, B, 1927, 216: 1-65.

[13] 林植芳,李双顺,林桂珠. 叶片气孔的分布与光合途径[J]. 植物学报, 1986, 28(4): 387-395.  
LIN Z F, LI S S, LIN G Z. The distribution of stomata and photosynthetic pathway in leaves [J]. *Acta Bot Sin*, 1986, 28(4): 387-395.

[14] GAY A P, HURD R G. The influence of light on stomatal density in the tomato [J]. *New Phytol*, 1975, 75: 37-46.

[15] TICHÁ I. Photosynthetic characteristics during ontogenesis of leaves. 7. Stomata density and sizes [J]. *Photosynthetica*, 1982, 16: 375-471.

[16] OBERBAUER S F, STRAIN B R. Effects of canopy position and irradiance on the leaf physiology and morphology of *Pentaclethra macroloba* (Mimosaceae)[J]. *Am J Bot*, 1986, 73: 409-416.

[17] ZACCHINI M, MORINI S, VITAGLIANO C. Effect of photoperiod on some stomatal characteristics of *in vitro* cultured fruit tree shoots [J]. *Plant Cell Tissue Organ Cult*, 1997, 49: 195-200.

[18] POOLE I, WEYERS J D B, LAWSON T, *et al*. Variations in stomatal density and index; implications for palaeoclimatic reconstructions [J]. *Plant Cell Environ*, 1996, 19: 705-712.

[19] WEYERS J D B, LAWSON T. Heterogeneity in stomatal characters [J]. *Adv Bot Res*, 1997, 26: 317-352.

[20] MA Q W, LI C S. Epidermal structures of *Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl. (Taxodiaceae) [J]. *Taiwania*, 2002, 47(3): 194-202.

[21] 马清温,张金保. 水杉(杉科)的叶表皮结构[J]. 植物研究. 2003, 23(1): 32-35.  
MA Q W, ZHANG J B. Epidermal structures of *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng (Taxodiaceae) [J]. *Bull Bot Res*, 2003, 23(1): 32-35.

[22] MA Q W, LI C S, LI F L, *et al*. Epidermal structures and stomatal parameters of Chinese endemic *Glyptostrobus pensilis* K. Koch (Taxodiaceae) [J]. *Bot J Linn Soc*, 2004, 146: 153-162.

[23] POOLE I, KÜRSCHNER W M. Stomatal density and index; the practice[C]//JONES T P, ROWE N P. *Fossil plants and spores; modern techniques*. London: The Geological Society, 1999: 257-260.

[24] KÜRSCHNER W M, Van der BURGH J, VISSCHER H, *et al*. Oak leaves as biosensors of late Neogene and early Pleistocene paleoatmospheric CO<sub>2</sub> concentrations [J]. *Mar Micropaleontol*, 1996, 27: 299-312.

[25] KÜRSCHNER W M, WAGNER F, VISSCHER E H, *et al*. Predicting the response of leaf stomatal frequency to a future CO<sub>2</sub>-enriched atmosphere; constraints from historical observations [J]. *Geol Rundsch*, 1997, 86: 512-517.

[26] ROYER D L, WING S L, BEERLING D J, *et al*. Paleobotanical evidence for near present day levels of atmospheric CO<sub>2</sub> during part of the Tertiary [J]. *Science*, 2001, 292: 2 310-2 313.

[27] BEERLING D J, LOMAX B H, ROYER D L, *et al*. An atmospheric pCO<sub>2</sub> reconstruction across the Cretaceous-Tertiary boundary from leaf megafossils [J]. *Proc Nat Acad Sci USA*, 2002, 99: 7 836-7 840.

[28] ROYER D L. Estimating latest Cretaceous and Tertiary atmospheric CO<sub>2</sub> from stomatal indices [J]. *Geol Soc Am, Special Paper*, 2003, 369: 79-93.

[29] Van der BURGH J, VISSCHER H, DILCHER D L, *et al*. Paleoatmospheric signatures in Neogene fossil leaves [J]. *Science*, 1993, 260: 1 788-1 790.

[30] ROWSON J M. The significance of stomatal index as a differential character. Part III. Studies in the genera *Atropa*, *Datura*, *Digitalis*, *Phytolacca* and in polyploid leaves [J]. *Quarterly J Pharm Pharmacoeu*, 1946, 19: 136-143.

[31] MCGAHAN M W, FULTON R H. Leaf spot of bananas caused by *Mycosphaerella musicola*: A comparative anatomical study of juvenile and adult leaves. I. Relation to lesion morphology [J]. *Phytopathology*, 1965, 55: 1 179-1 182.

[32] WATTS W R, NEILSON R E, JARVIS P G. Photosynthesis in Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.). VII. Measurements of stomatal conductance and <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> uptake in forest canopy [J]. *J Appl Ecol*, 1976, 13: 623-638.

[33] SHARMA G K, DUNN D B. Effect of environment on the cuticular features in *Kalanchoe fedtschenkoi* [J]. *Bull Torrey Bot Club*, 1968, 95: 464-473.

[34] SHARMA G K, DUNN D B. Environmental modifications of leaf surface traits in *Datura stramonium* [J]. *Can J Bot*, 1969, 47: 1 211-1 216.

[35] SMITH S, WEYERS J D B, BERRY W G. Variation in stomatal characteristics over the lower surface of *Commelina communis* leaves [J]. *Plant Cell Environ*, 1989, 12: 653-659.

[36] FERRIS R, NIJS I, BEHAEGHE T, *et al*. Elevated CO<sub>2</sub> and temperature have different effects on leaf anatomy of perennial ryegrass in spring and summer [J]. *Ann Bot*, 1996, 78: 489-497.

[37] STANCATO G C, MAZZONI-VIVEIROS S C, LUCHI A E. Stomatal characteristics in different habitat forms of Brazilian species of *Epidendrum* (Orchidaceae) [J]. *Nord J Bot*, 1999, 19: 271-275.

[38] RAHIM M A, FORDHAM R. Effect of shade on leaf and cell size and number of epidermal cells in garlic (*Allium sativum*) [J]. *Ann Bot*, 1991, 67: 167-171.

[39] MA Q W, ZHANG J B, WANG Y F, *et al*. Studies on cuticle of *Sequoia sempervirens*. The sixth conference of international organization of palaeobotany[C]. Qinhuangdao, Hebei, China: [s. n.], 2000.

[40] 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[J]. 植物学报, 2000, 42(4): 438-440.  
MA Q W, XU J X, WANG Y F, *et al*. First evidence of *Sequoia* in the Miocene of Yunnan Province, China [J]. *Acta Bot Sin*, 2000, 42(4): 438-440.

[41] KERP H, KRINGS M. Light microscopy of cuticles[M]//JONES T P, ROWE N P. *Fossil plants and spores; modern techniques*. London: The Geological Society, 1999: 52-56.

[42] 马清温,李承森. 水杉属和红杉属化石叶表皮鉴定参照系的特殊性[J]. 武汉植物学研究, 2002, 20(6): 413-416.  
MA Q W, LI C S. Characteristics of reference in classifying fossil plants of genera *Metasequoia* and *Sequoia* by epidermal features [J]. *J of Wuhan Bot Res*, 2002, 20(6): 413-416.

[43] KERP H. Atmospheric CO<sub>2</sub> from fossil plant cuticles [J]. *Nature*, 2002, 415: 38.

(责任编辑 董晓燕)