

浙江白垩系两种掌鳞杉科化石微细结构及其古环境意义

任文秀^{1,2)}, 孙柏年^{1,2)}, 李相传¹⁾, 吴靖宇¹⁾, 肖良¹⁾, 王永栋²⁾

1) 兰州大学西部环境教育部重点实验室, 兰州, 730000;

2) 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, 南京, 210008

内容提要:利用扫描电镜和生物光学显微镜对采自浙江新昌镜岭馆头组的两种已绝灭的松柏类掌鳞杉科植物 *Pseudofrenelopsis papillosa* Chow and Tsao 和 *Pseudofrenelopsis parceramosa* Watson 微细结构进行了观察研究。其中 *P. papillosa* 无论从宏观形态还是表皮构造都与模式标本完全一致; 而定为 *Pseudofrenelopsis parceramosa* 的标本节间角质层较为光滑, 气孔排列规则, 副卫细胞上未见乳突, 此外该标本气孔器大小、自由叶大小、节间长度等方面都与 *Pseudofrenelopsis* 中的其他种不太相同。并利用化石 *P. parceramosa* 的气孔比率通过最近现生亲缘种法恢复了早白垩世晚期大气 CO₂ 浓度为 861~1047ml/L, 得出用本种恢复早白垩世晚期 CO₂ 浓度时应用石炭纪标准较为准确, 说明本种可以作为环境指标。

关键词: 白垩系; 掌鳞杉科; 微细构造; CO₂ 浓度; 浙江

掌鳞杉科是一类已灭绝的松柏类植物, 主要发现于世界各地早白垩世地层中。我国东部广泛发育的白垩系红色地层中植物化石比较稀少, 松柏类往往是这一时代河湖相沉积中所能保存下来仅有的植物化石, 其中掌鳞杉科是早白垩世地层中松柏类化石的重要代表, 从而为许多古植物学家所青睐。但由于多数化石保存不完整, 所以对这类已灭绝的植物化石的研究很长时间只局限在宏观形态上, 鉴定结果也不十分可靠, 对地层的划分与对比造成了一定的负面影响。植物化石角质层由于保存了微观构造而受到古植物学家的青睐和重视, 近年来逐渐成为古植物学领域的研究热点之一。古植物原位角质层保存有化石植物本身的重要特征, 是古植物学分类的重要依据, 特别是对难以整体保存的化石植物, 利用角质层保存的表皮特征, 如表皮细胞形态、气孔器构造和表皮毛基等鉴定植物化石, 不仅比单纯利用植物化石的外部形态可靠得多, 而且还可为推论古生态和古环境提供佐证(孙柏年, 2004)。近年来利用化石角质层鉴定古植物和恢复古大气 CO₂ 浓度等方面都取得令人瞩目的进展。本文利用扫描电镜对采自浙江新昌镜岭安溪(图 1)馆头组的两种掌鳞

杉科植物 *Pseudofrenelopsis papillosa* 和 *Pseudofrenelopsis parceramosa* 微细结构进行了观察研究, 并通过最近现生亲缘种法恢复了古大气 CO₂ 浓度, 为研究我国白垩系的气候变化提供一定的参考。

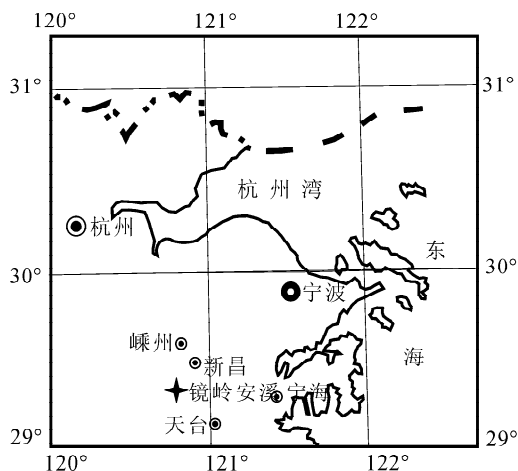


图 1 化石采集点位置

Fig. 1 The locality of the fossil plants

注: 本文为国家重点基础研究发展计划项目(编号 2006CB701400)、国家自然科学基金项目(编号 40772012)和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)基金项目(编号 063101)。

收稿日期: 2007-11-20; 改回日期: 2008-02-10; 责任编辑: 郝梓国。

作者简介: 任文秀, 男, 1981 年出生。兰州大学古生物与地层学硕士研究生, 主要从事古生物与地层学研究。通讯地址: 730000, 兰州大学资源环境学院。通讯作者: 孙柏年; Email: bnsun@lzu.edu.cn。

1 地质概况

浙江地处我国东南沿海,属环太平洋西岸构造—岩浆活动带的重要组成部分。该省纵跨扬子准地台和华南褶皱区两个一级大地构造单元。印支运动后,开始褶皱上升成陆地,接受陆相早、中侏罗世沉积。兰江运动后,发生了强烈的断裂活动,大规模的火山喷发和岩浆侵入,相继形成断陷、断拗和火山洼地等盆地,堆积和沉积了巨厚的火山岩以及河湖相碎屑及泥质组合。

浙江白垩系地层较为发育,分布广泛,分布于46个大小不等的盆地内,白垩系盆地的形成,与燕山晚期构造变动和火山活动有关。早白垩世盆地的展布方向受北北东向构造控制,个别盆地沿北西—南东方向及东西方向延伸,少数受火山构造控制的盆地,呈不规则等轴状;晚白垩世盆地总体呈北东向及东西方向展布(浙江省区域地质志 1989)。浙江白垩系以河湖相沉积为主,夹火山岩。其中,下白垩统馆头组主要有杂色砂岩、泥岩和少量的火山岩组成。一般厚度300~600m,产丰富动、植物化石。其中,植物化石最为丰富属于 *Ruffordia-Onychiopsis* 植物化石群和 *Pseudofrenelopsis* spp.,但化石几乎为印痕,且一般保存较差,比较完整的不多,具角质层的更是稀罕,至今对角质层的研究较少。

2 材料和方法

2.1 材料

本试验使用的材料全部于2007年4月采自浙江新昌镜岭安溪馆头组,标本保存为压型化石,且皆保存有角质层。(如图版 I-1,2)

2.2 方法

在实验室先用大化石清理机修理标本,借助于解剖刀将角质层从标本上小心剥离,放到蒸馏水中浸泡,然后转移到盐酸(HCl)浸泡半个小时左右,蒸馏水稀释至中性,置于氢氟酸(HF)中浸泡一夜后,稀释至中性,再把材料转到舒氏液(Schulze' solution)中室温处理,待角质层接近透明或半透明状态后用蒸馏水充分洗净,再转入5%的氨水溶液(NH₄OH)中处理片刻,用蒸馏水洗净,一部分用蕃红染色、制片,然后在生物光学显微镜下观察、拍照;另一部分通过不同梯度酒精溶液脱水,然后将角质层以导电的双面胶带粘在样品座上,自然干燥,在材料表面喷镀一层铂金,在JSM-5600LV电子扫描显

微镜下观察并拍照。

3 化石种属描述

掌鳞杉科 Family Cheirolepidiaceae
Takhtajan, 1963

假拟节柏属 Genus *Pseudofrenelops*
(Nathorst, 1893) emend Watson, 1977

乳突假拟节柏 *Pseudofrenelopsis papillosa*
Chow and Tsao, 1977

化石(如图版 I-1)标本保存较好,为一小枝碎片,小枝压扁,具分支,主枝长5.5cm左右,宽6~8mm,节间长为9~11cm。侧枝60°左右分枝,长约3cm,宽5mm左右,节间长6~8mm,标本具节,节部略收缩,节间具平行的细纵纹,节上可见着生一枚三角形的叶尖(如图版 I-1 箭头),叶尖高1~1.7mm,表面每毫米具4~5条细纵纹。

节间上表皮未见。下表皮角质层中等厚度,外表面较粗糙,分布着直径主要为8~10 μ m的圆形乳突,其中也可见直径为4 μ m,每平方毫米约有 1.2×10^4 个。气孔器均匀分布,气孔器具有4~6个5~9 μ m的近圆形乳突环绕在周围(图版 I-3),有些气孔器的乳突基部膨大向外突出,连成一个外径40 μ m、内径30 μ m的Florin ring(傅兰林环)(图版 I-3,5)。下表皮内表面细胞排列非常规则,气孔行和非气孔行相间纵向排列,每毫米内约有6~13气孔行,偶见14、15行的气孔行内气孔器呈单行排列(偶见短的双行),每毫米内有10~16个,彼此之间常以1~5个表皮细胞分开,或两相邻的气孔器直接以副卫细胞相接触(图版 I-6),但未观察到共有副卫细胞的现象。气孔器单唇型,圆形至椭圆形,大小约30~50 μ m。保卫细胞下陷,气孔器孔向不规则。副卫细胞环列式,4~6个常见(图版 I-4),少数7个,形状大小差不多,垂周壁角质化程度远不及其它表皮细胞(图版 I-7)。一般表皮细胞等径、不等径的四边形或五边形,不等径以纵向为主。表皮细胞外表面具乳头状突起(图版 I-3,5)。

稀枝假拟节柏 *Pseudofrenelopsis parceramosa*
(Fontaine, 1889) Watson, 1977 化石(如图版 I-2)标本保存较好,为一小枝碎片,小枝压扁较粗,保存长度为4.4cm,宽为7~9mm,具节,节间约为10~12mm,茎上具平行的细纵纹,每毫米5~6条。叶鳞片状,可见节上生一枚三角形叶尖,自由叶高为2~3mm(如图 1-2 箭头)。

下表皮角质层较厚,表面较光滑,未见乳突。内

表面气孔器排列规则,成纵向单行,偶见行内有两个气孔器并行排列,长度很短。纵向上气孔器每毫米 5~6 行,行间以 3~5 细胞行填充,行内细胞以纵向不等径的四、五边形为主,靠近气孔器以等径的五边形为主,也可见等径的四边形。气孔行内每毫米气孔 10~12 个,彼此之间常以 1~3 表皮细胞分开,或两相邻的气孔器直接以副卫细胞相接触,但从不用副卫细胞(图版 I-8,9)。气孔行内表皮细胞大多为四边形,还有少量的五边形、六边形,并以横向上不等径为主,且均角质增厚,垂周壁明显。气孔器单唇型,椭圆型—圆型,直径 25~65 μm ,保卫细胞微下陷,气孔器孔向不规则。副卫细胞 5~6 个(图版 I-10),彼此形状相近,副卫细胞上未见乳突,角质化增厚并联合成椭圆型—圆型的环。外表面略微粗糙,气孔器规则排列成行,气孔周围隐约可见逐步加厚的 Florin ring(傅兰林环)未见乳突(图版 I-11)。

比较与讨论:掌鳞杉科分为 Genus *Pseudofrenelopsis* 和 Genus *Frenelopsis* 两个属,其中 *Pseudofrenelopsis* 分布最为广泛。*Pseudofrenelopsis* 属是 Nathorst(1893, S. 52~54, Taf. 6~9)研究墨西哥 Tlaxiaco 地方早白垩世植物化石时创立的,模式种 *Pseudofrenelopsis. felixi* 具有螺旋状排列的、有一尖端的叶,有关描述比较简单,角质层未被研究。1905 年,Fontaine 修定他本人定为 *Frenelopsis varians* 和 *Pagiophyllum dubium*(1893)的美国德克萨斯州早白垩世植物化石标本与 Nathorst 的 *P. felixi* 同种。Watson(1977)在研究英国和美国早白垩世掌鳞杉科时,通过化石和角质层研究,更认为 *Frenelopsis varians*, *Pagiophyllum dubium* 和 *Pseudofrenelopsis. felixi* 为同一植物,选用了进行角质层研究的 *Frenelopsis varians* Font. 代替表皮构造不清楚的 *Pseudofrenelopsis felixi* Nathorst 作为 *Pseudofrenelopsis* 的模式种,并对属的特征进行了订正。同时确认她以前创立的新属 *Mainca* 与 *Pseudofrenelopsis* 为同物异名依照优先率自动予以废弃,作为 *Mainca* 的模式种 *M. parceramosa* (Font.) 自然的归入 *Pseudofrenelopsis* (曹正尧, 1989)。至今已报导的 *Pseudofrenelopsis* 共有八种(如表 1)。我国 *Pseudofrenelopsis* 迄今为止一共有四个种分别为 *P. papillosa*, *P. heishanensis*, *P. dalatzensis* 和 *P. gansuensis*(如表 1)。

Pseudofrenelopsis 和 *Frenelopsis* 二者在形态,表皮特征方面较为相近,但二者也有一定差异

的。在形态上, *Frenelopsis* 每个节上主要有三个叶尖,但是某些种,例如 *Frenelopsis teixeirae*, 每个节上有两个叶尖 (Alvin et al., 1978)。而 *Pseudofrenelopsis* 每个节上主要为一个叶尖,在 *P. nathorstiana* 的嫩芽中偶可见两个叶尖 (Srinivasan, 1995)。在表皮结构方面, *Pseudofrenelopsis* 的副卫细胞的数量在已知的八个种中多数为 5~6 个,少数有 4、7、8、9 的出现(如表 1)。而 *Frenelopsis* 副卫细胞的数量多数为 4~5 个少数能到 6 个以上(Gomez et al, 2002)。通过以上可见鉴定掌鳞杉科这种植物必须从形态,角质层的特征两方面加以对比分析。掌鳞杉科植物的枝条很容易在节间的部位断裂,叶的顶端部分也不易保存,而每轮叶的数目又是定属的依据之一(Watson, 1977),因此一些枝部破碎的标本,往往不易确切鉴定,本文研究的这两种化石标本相对保存较好,可清楚看到在节上有一个三角形的叶尖,而看不出有三个叶尖的痕迹;从角质层细胞的形态,这两种化石副卫细胞数量主要为 5~6 个,故应归为假拟节柏属。在已知的 *Pseudofrenelopsis* 各种中(表 1), *P. papillosa* 和 *P. dalatzensis* 的在节间有乳突,这与标本描述的一样,但 *P. papillosa* 在其他方面与标本更为相近,故定为该种。但在有些方面还有些细微差别,这可能属于不同环境下种内的变化。定为 *P. parceramosa* 的标本节间角质层较为光滑,这与 *P. varians*、*P. papillosa* 和 *P. dalatzensis* 节间具有乳突方面十分不同;标本的气孔排列规则,呈行明显与 *P. nathorstiana* 气孔排列明显不同;标本副卫细胞上未见乳突这与 *P. heishanensis* 副卫细胞突起接近于表皮细胞的描述不同;标本在节间长度和气孔器大小方面与 *P. gansuensis* 和 *P. glabra* 都有很大差别,此外标本气孔周围隐约可见逐步加厚的 Florin ring(傅兰林环),故定为 *P. parceramosa*。据周志炎研究以前鉴定为 *P. parceramosa* 的大多数标本应为 *P. papillosa*,但本文定为 *P. parceramosa* 的标本许多方面与 *Pseudofrenelopsis papillosa* 不太相同,首先前者的节间和叶的下角质层表皮比后者厚;其次前者节间和叶的下角质层的外表面没有乳突,而后者乳突明显,故应为 *P. parceramosa*。*P. parceramosa* 在浙江的发现,对国内 *Pseudofrenelopsis* 中各种的对比研究提供了一定的参考资料,并对国内外白垩系地层的划分、对比都起到了积极的作用。

表 1 掌鳞杉科假拟节柏属几个种对比

Table 1 Characteristic comparison among several *Pseudofrenelopsis* species of cheirolepidiaceae

种类 特征	<i>P. varians</i>	<i>P. parceramosa</i>	<i>P. nathorstiana</i>	<i>P. papillosa</i>	<i>P. dalatzensis</i>	<i>P. heishanensis</i>	<i>P. gansuensis</i>	<i>P. glabra</i>
节间长(mm)	1.5~17	1~11	1~2.9	5~11	4~10	5~6	7~11	4~8
节间宽(mm)	3~7	1或以上	1~2	3~7.5	3~6.5	2.5~4	9	4
节上叶数	1	1	1(嫩芽中 偶为2)	1	1	1	1	1
自由叶的最大 长度(mm)	1.5	2	1	1.5	2	2	—	1.5
节间表皮角质层	有毛等于 80 μ m	没有毛和乳突	没有提及	有乳突	有乳突	没有乳突	没有乳突	没有
气孔的排列	关闭的成离散 排列,打开着 的成行排列	明显成行	不明显的行	通常纵向和 离散排列, 明显的行	明显的行	明显的行	明显的行	明显的行
气孔每毫米的行数	8~10	6~10		4~9	6~10	8~10	7~8	7~9
气孔直径(μ m)	70~100	50~80	50~73	40~92.5	55~95	62.5~100	90~100	8~120
副卫细胞数量	通常为5~8 少4或7	通常为5~6 少4或9	通常为5~6 少4	通常为5~6 少4或7,8	通常为5~6	通常为5~6 少7	通常为6~7 少8~9	6~8
气孔器取向	任意的	任意的	任意的	任意的	任意的	任意的	任意的	任意的
副卫细胞	有伸长的乳突	没有到有乳突	有乳突	有乳突	强烈突起	突起接近于 表皮细胞	没有乳突	没有乳突
时代	Aptian-Albian	Berriasian- Albian	Albian	Lower Cretaceous	Aptian- Albian	Lower Cretaceous (preAlbia)	Aptian-Albian	Albian
地区	美国北方	美国欧洲北方	美国北方	中国	中国	中国	中国	日本
参考文献	Watson, 1977	Alvin,1977; Alvin-et al, 1978; Watson,1977	Srinivasan, 1995	Chow and Tsao,1977; 周志炎,曹正 尧,1979; 周志炎,1995; 杨小菊,2005	Chow and Tsao,1977; 周志炎,1995	周志炎,1995	邓胜徽, 杨小菊, 卢远征,2005	Saiki, 1999

4 古环境意义

气孔是陆生植物与大气交换水分和 CO₂ 的通道,因此大气 CO₂ 浓度与湿度的变化影响着气孔的发育过程;如果其它条件相同,CO₂ 浓度升高会造成气孔器关闭;另外,光照条件、温度也影响着气孔的开合。近几年来,国际上有许多学者通过模拟 CO₂ 浓度倍增等方法来研究 CO₂ 浓度的变化对植物气孔器发育的影响,具有极大的参考价值。一般认为,在长期 CO₂ 浓度升高的情况下,大部分植物(主要是 C₃ 植物,也包括一部分 C₄ 植物)的气孔发育受阻,气孔密度(stomatal density)有下降的趋势(Woodward,1987;Beerling et al.,1995;Bettarini et al.,1998)。气孔密度的变化受到诸如光照、湿度、温度等因素的制约,同一植物不同部位、不同地区的 SD(stomatal density) 都有明显的变化,但气孔指数(stomatal index) 将这一变化减到最小

(McElwain,1996)。据此,我们可以选择那些对大气 CO₂ 浓度变化反应比较敏感的古植物种类,通过分析它们的气孔参数,来推测古大气 CO₂ 浓度的相对大小、变化趋势(Poole et al.,1996),进而分析古环境的变化(Burgh,1993;陈立群等,2000)。

本文所得 *P. parceramosa* 的角质层相对较大,为气孔比率法恢复 CO₂ 浓度提供了条件,通过统计得出数据(如表 2)。从本实验的数据可以得出化石 *P. parceramosa* 的气孔指数(SI)平均值为 6.61;本文采用的最近现生亲缘种为 *Tetraclinis. Articulata*、*Callitris oblonga*、*Calocedrus decurrens*、*Salicornia. virginica* 四种气孔指数的平均值:10.5 \pm 1.5(Haworth Matthew 等,2005);其气孔比率(SR)为 1.59,按最新标准将其标准化(SR \times 1.2)为 1.91,其 CO₂ 浓度为 573ml/L,考虑偏差可得出 CO₂ 浓度为 480 \times 10~666ml/L;按石炭纪标准将其标准化(SR \times 2)为 3.18,其 CO₂ 浓度为

954ml/L, 考虑偏差可得出 CO₂ 浓度为 861 ~ 1047ml/L。

蔡正全等人通过研究认为浙江永康植物群(馆头组、朝川组、方岩组)时代为早白垩世晚期至晚白垩早期。火成岩同位素年龄和古地磁极性特征显示,馆头组、朝川组、方岩组时代可能介于 Aptian 期到 Santonian 期之间(蔡正全等, 2001)。据此认为化石采集的地点——浙江新昌镜岭安溪馆头组的时代应为早白垩世晚期。将恢复的 CO₂ 浓度投到 Berner 的全球碳平衡模型上(如图 2)。其结果表明用最新标准得出的数值比 Berner 的全球碳平衡模型略低, 而石炭纪标准得出的 CO₂ 浓度是在 Berner 的全球碳平衡模型误差范围内的。以上结果说明利用 *P. parceramosa* 恢复早白垩世晚期 CO₂ 浓度应采用石炭纪标准较为准确, 此时 CO₂ 浓度应为 861 ~ 1047ml/L。

5 讨论

本文利用化石 *P. parceramosa* 角质层气孔比率法与 Haworth Matthew 等人(Haworth Matthew 等, 2005)研究白垩系恢复 CO₂ 浓度采用的方法、原理、材料都基本相同, 具有很强的可比性, Haworth Matthew 等人用石炭纪(SR×2)和(SR×1)两种标准将其标准化, 投到 Berner 的碳平衡模型上(如图 3), 从图上可以看出 Haworth Matthew 等人用石炭纪标准得出的结果与 Berner 的碳平衡模型也基本一致, 这也证明了本人的观点的正确性。从图上看石炭纪标准得出的这三组数据的整体局势 CO₂ 浓度从早白垩世早期到晚白垩世早期是上升的, 这与 Berner 的碳平衡模型不太相同。Berner 的碳平衡模型是全球背景下的大气 CO₂ 浓度平均变化趋势, 因而局部地区古 CO₂ 浓度与全球平均 CO₂ 浓度会有些出入。在一般情况下, 用植物气孔比率法准确恢复 CO₂ 浓度的变化趋势, 必须在同一地点, 不同层位连续采同一植物的样品才能达到良好的效果。由于本文所用的材料采集地点与 Haworth Matthew 材料采集地点不同, 所以才出现不一致的结果。本文的研究结果也进一步验证了 Haworth Matthew 等人的结果, 说明了本种可以作为环境指标。

在地质时期中, CO₂ 浓度对气候的影响一直是观点不一, 作者认为本文数据显示早白垩世晚期 CO₂ 浓度在一定的情况下能反映当时的气候, 但它不是气候的决定因素。早白垩世晚期到晚白垩世早期是地质时期中极其特殊的时期, 其中发生了众多

表 2 化石 *P. parceramosa* 下表皮气孔参数

Table 2 Stomatal parameters of lower epidermis of fossil *P. parceramosa*

项目 样号	气孔数目 (个/mm ²)	细胞数目 (个/mm ²)	气孔密度 (SD)	气孔指数 (SI)
1	37	515	37	6.78
2	35	496	35	6.58
3	44	643	44	6.47
4	42	595	42	6.59
5	40	563	40	6.63
平均值	40	562	40	6.61±0.11

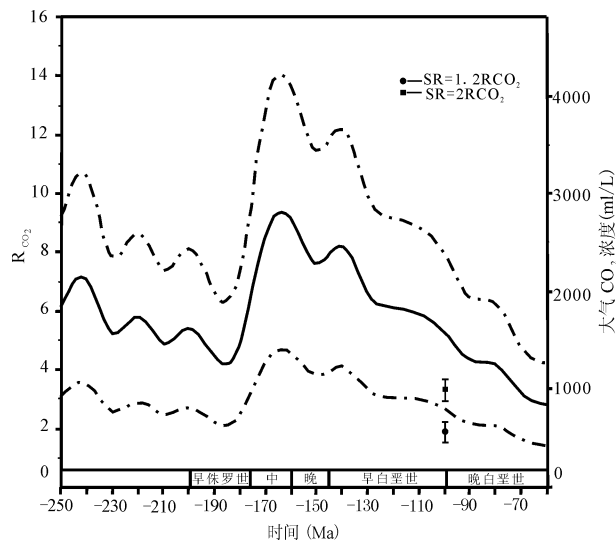


图 2 地质时期 CO₂ 浓度变化

Fig. 2 CO₂ concentration change over geological time

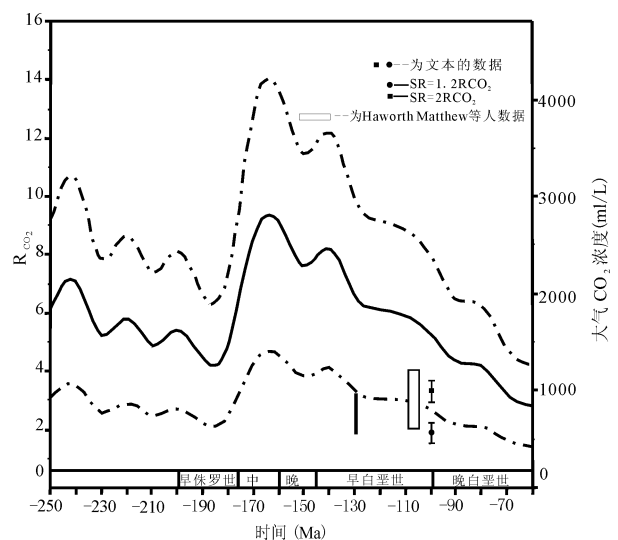


图 3 白垩纪 CO₂ 浓度变化

Fig. 3 CO₂ concentration change in the Cretaceous

的异常事件,通过气孔指数恢复当时的 CO₂ 浓度的方法来研究这个时期的气候还比较少见。因此本文对进一步研究早白垩世晚期到晚白垩世早期的异常事件和气候特征都具有重要意义。

参 考 文 献

- 曹正尧. 1989. 浙江下白垩统几种裸子植物化石及其表皮构造研究,古生物学报 28(4):435~446.
- 陈立群,孙启高,李承森. 2000. 气孔参数对大气 CO₂浓度变化的指示. 植物科学进展,3:179~186.
- 蔡正全,俞云文. 2001. 浙江白垩系上部地层的划分与对比,地层学杂志 25(4):259~266.
- 丁保良,李耀西,汪迎平,冯宁生,张瑛,闫永奎. 1999. 浙江白垩系的深化研究与新进展,火山地质与矿产 20(4):241~286.
- 邓胜徽,杨小菊,卢远征. 2005. 甘肃酒泉盆地下白垩统 Pseudofrenelopsis(掌鳞杉科)的发现及其意义,古生物学报,44(4):505-516.
- 江德昕,王永栋,魏江. 2007. 新疆乌恰早白垩世孢粉植物群及其环境意义,古地理学报 9(2):185~196.
- 杨小菊. 2005. 青海化隆早白垩世河口群一种掌鳞杉科(松柏类)植物化石表皮角质层的扫描电镜观察,古生物学报,44(1):79-86.
- 周志炎,曹正尧. 1977. 中国东部白垩纪 8 种新的松柏类化石及其分类位置和演化关系,古生物学报,16(2):165~181.
- 浙江省地质矿产局. 1989.《浙江省区域地质志》,地质出版社. 孙柏年,阎德飞,解三平,等. 2004. 兰州盆地古近系杨属叶化石及古气候指示意义,科学通报,49(13):1283~1289.
- Alvin K L, Fraser C J, Spicer R A. 1981. Anatomy and palaeontology of Pseudofrenelopsis and associated conifers in the English Wealden. Palaeontology,24:759~778.
- Alvin K L, Pais J J C. 1978. A Frenelopsis with opposite decussate leaves from the Lower Cretaceous of Portugal. Palaeontology, 21:873~879.
- Alvin K L. 1977. The conifer Frenelopsis and Manica in the Cretaceous of Portugal. Palaeontology,20:387~404.
- Alvin K L. 1982. Cheirolepidiaceae: Biology, structure and palaeoecology. Rev. Palaeob. Palynol.,37:71~98.
- Alvin K L. 1983. Reconstruction of a Lower Cretaceous conifer. Bot. J. Linn. Soc.,86:169~176.
- Alvin KL, Spicer R A, Wat son J. 1978. A Classopollis-containing male cone associated with Pseudofrenelopsis. Palaeontology,21:847~856.
- Beerling D J, Royer D L. 2002. Reading a CO₂ signal from fossil stomata. New Phytologist,153:387~397.
- Beerling D J, Woodward F I. 1995. Stomatal Responses of Variegated Leaves to CO₂ Enrichment. Ann. Bot.,75:507~511.
- Bettarini I, Vaccari P F, Miglietta F. 1998. Elevated CO₂ concentrations and stomatal density: observations from 17 plant species growing in a CO₂ spring in central Italy. Global Change Biology,4:17~22.
- Bureau of Geology and Mineral Resources of Zhejiang Province, 1989. Regional Geology of Zhejiang Province. Geological Publishing House, Beijing(in Chinese).
- Burgh J V D, Visscher H, Dilcher D L. 1993. Paleoatmospheric Signatures in Neogene Fossil Leaves. Science,260(18):1788~1790.
- Cai Zhengquan, Yu Yunwen. 2001. Subdivision and correlation of the upper bedsof the cretaceous system in Zhejiang. Journal of stratigraphy. 25(4):259~266. (in Chinese with English abstract).
- Cao Zhengyao. 1989. Some lower cretaceous gymnospermae from Zhejiang with study on their cuticles. Acta Palaeontologica Sinica, 28(4):435~446. (in Chinese with English abstract).
- Chen Liqun, Sun Qigao, Li Chengsen. 2000. Stomatal Parameters as Indicators of Atmospheric CO₂ Levels. Advances in plant sciences. 3:179~186.
- Chow T Y, Tsao C Y. 1977. On eight new species of conifers from the Cretaceous of East China with reference to their taxonomic position and phylogenetic relationship. Acta Palaeont. Sinica, 16(2):165~181 (in Chinese with English abstract).
- Deng Shenghui, Yang Xiaojun, Lu Yuanzheng. 2005. Pseudofrenelopsis (Cheirolepidiaceae) from the Lower Cretaceous of Jinquan, Gansu, Northwestern. Acta Palaeontologica Sinica, 44(4):505~516. (in Chinese with English abstract).
- Ding Baoliang, Li Yaoxi, Wang Yingping, Feng Ningsheng, Zhang Yi, Yan Yongkui. 1999. The detailed study and advance of cretaceous in Zhejiang province. Volcanology and mineral resources. 20(4):241~286. (in Chinese with English abstract).
- Fontaine W M. 1889. The Potomac or younger Mesozoic flora. Monogr. U. S. Geol. Surv., 15:1~377.
- Fontaine W M, in Ward L F. 1905. Status of the Mesozoic floras of the United States. Parts 1-2. Monogr. U. S. Geol. Surv., 48.
- Gomez B, Martin-Closas C, Barale G, Porta N S D, Thevenard F, Guignard G. 2002. Frenelopsis (Coniferales: Cheirolepidiaceae) and related male organ genera from the Lower Cretaceous of Spain. Palaeontology,45:997~1036.
- Haworth Matthew, Stephen P. Hesselbo, Jennifer C. McElwain, Stuart A. Robinson and James W. Brunt. 2005. Mid-Cretaceous pCO₂ based on stomata of the extinct conifer Pseudofrenelopsis (Cheirolepidiaceae) 30(9):749~752.
- Jiang dexin, Wang yongdong. 2007. Palynofloras and their environmental significance of the Early Cretaceous in Wuqia, Xinjiang Aytonomous Region. Journal of palaeogeography. 9(2):185~196. (in Chinese with English abstract).
- McElwain J C. 1996. The Fossil Cuticle as a Skeletal Record of Environmental Changes. Palaios,11:376~388.
- Nathorst A G. 1893. Pflanzenreste aus dem Neocom von Tlaxiaco. In: Felix, J. and LENK, H., Beitrage zur Geologie und Palaeontol. Der Republik Mexico. Leipzig, 2(1):51~54.
- Poole I, Weyers J D B, Lawson T et al., 1996. Variations in Stomatal Density and Index: Implications for Palaeoclimatic Reconstructions. Plant. Cell and Enviroment, 19:705~712.
- Reymanówna M, Watson J. 1976. The genus Frenelopsis Schenk and the type species Frenelopsis hoheneggeri (Ettingshausen) Schenk. Acta Palaeobot., 17(1):17~26.
- Schenk A. 1869. Beitrage zur Flora der Vorwelt. III. Der fossilen Pflanzen der Wernsdorfer Schichten in den Nordkarpathen. Palaeontographica,19:1~34.
- Srinivasan V. 1995. Conifers from the Puddledocklocality (Potomac Group, Early Cretaceous) in eastern North America. Rev. Palaeobot. Palynol., 89:257~286.
- Sun Bainian, Yan Defei, Xie Sanping, Cong Peiyun, Xin Culin, Yun

- Fei. 2004. Palaeogene fossil *Populus* leaves from Lanzhou Basin and their palaeoclimatic significance. *Chinese Science Bulletin* 49 (13):1283~1289.
- Watson J. 1974. *Manica*: A new fossil conifer genus. *Taxon*, 23: 428.
- Watson J. 1977. Some Lower Cretaceous conifers of the cheirolepidiaceae from the U. S. A. and England. *Palaeontology*. 20 (4): 715~749.
- Watson J. 1988. The Cheirolepidiaceae. In: Ch. B. Back (ed.). *Origin and Evolution of Gymnosperms*. New York: Columbia Univ. Press, 382~447.
- Watson J, Fisher H L. 1984. A new conifer genus from the Lower Cretaceous Glen Rose Formation Texas. *Palaeontology*, 27: 719~727.
- Woodward F I. 1987. Stomatal numbers are sensitive to increases in CO₂ from pre-industrial levels. *Nature*, 327 (18):617~618.
- Yang Xiaojun. 2005. A scanning electron microscopical observation on a cheirolepidiaceae conifer from the Lower Cretaceous of Hualong, Qinghai. *Acta Palaeontologica Sinica*, 44 (1): 79~86 (in Chinese with English abstract).
- Zhou zhiyan. 1995. On some Cretaceous pseudofrenelopsids with a brief review of cheirolepidiaceae conifers in China *Review of*

Palaeobotany and Palynology 84: 419~438.

图 版 说 明

- 1、3、4、5、6、7. 为 *Pseudofrenelopsis papillosa* (Chow and Tsao, 1977)。
3. 为下表皮外表面生物显微镜照片,可见气孔器均匀分布,气孔器具有 4~6 个 5~9 μ m 的近圆形乳突环绕在周围,并可见角质层加厚的 Florin ring 环。
- 4、5. 为气孔器的扫描电镜图,4. 为气孔器的内表面,可见 6 个副卫细胞;5. 为气孔器的外表面,可见角质层加厚的 Florin ring 环,并可见乳突。
6. 为下表皮内表面扫描电镜的整体观,可见两个气孔器直接以副卫细胞相接触,但不共用副卫细胞。
7. 为表皮细胞的垂周壁。
- 2、8、9、10、11. 为 *Pseudofrenelopsis parceramosa* (Watson, 1977)。
8. 为下表皮内表面生物显微镜照片,可见气孔器排列规则,成纵向单行。
- 9、10. 为下表皮的内表面扫描电镜图,9. 为整体观,可见两相邻的气孔器直接以副卫细胞相接触,但从不同共用副卫细胞;10. 为气孔器的内表面,可见副卫细胞 6 个。
11. 为气孔器外表面,隐约可见 Florin ring 环。

Microstructures of Two Species of Cheirolepidiaceae from Cretaceous in Zhejiang, China and Its Palaeoenvironmental Significance

REN Wenxiu^{1,2)}, SUN Bainian^{1,2)}, LI Xiangchuan¹⁾, WU Jingyu¹⁾, XIAO Liang¹⁾, WANG Yongdong²⁾

1) *Key Laboratory of Western China's Environmental Systems of the Ministry of Education, Lanzhou University, Lanzhou, 730000*; 2) *State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing, 210008*

Abstract

Cuticular characteristics of two species of Cheirolepidiaceae conifer collected from the Cretaceous Guantou Formation, in Jingling of Xinchang County, Zhejiang Province, *Pseudofrenelopsis papillosa* Chow and Tsao and *Pseudofrenelopsis parceramosa* Watson, are studied with SEM and LM. They had been extinct by the Tertiary. Of them, morphological and epidermal characteristics of the former species *P. papillosa* are completely consistent with those of the holotype (Chow and Tsao, 1977). However, *pseudofrenelopsis parceramosa* is characterized by smooth internode cuticle and regular stomatal arrangement. Besides, papillae are not found in the subsidiary cells, and size of stomatal apparatus and free leaf and internode length etc. are not the distinctly same as those of other species of the genus *Pseudofrenelopsi*. CO₂ concentration in the late epoch of the Early Cretaceous is estimated by stomatal ratio of *P. parceramosa* (NLRs), which is from 861 to 1047ml/L. It is suggested that the climate in the Xinchang Basin, Zhejiang Province, was warm or hot and arid or semiarid.

Key words: the Cretaceous; Cheirolepidiaceae; microstructure; CO₂ concentration; Zhejiang