

追溯最古老的琥珀——树脂植物的起源与演化

宗 普¹, 薛进庄², 唐 宾^{2,3}

(1. 中国地质科学院 地质研究所, 北京 100037; 2. 北京大学 地球与空间科学学院, 北京 100871;

3. 北大宝石鉴定中心, 北京 100871)

摘要: 琥珀是一类有机宝石, 其经济价值和科学意义日益受到重视。琥珀是植物树脂的化石形式。本文综述了现代的和已绝灭的产树脂植物的种类与地史分布。现代的产树脂植物包括松柏类和诸多被子植物科, 现代松柏类如南洋杉科的琥珀最早可追溯至晚三叠世—早侏罗世, 但在白垩纪中期至中新世的地层中更为丰富。始新世以来, 热带和亚热带被子植物来源的琥珀开始占优势地位。绝灭的产树脂植物包括繁盛于石炭—二叠纪的科达类和髓木类种子蕨以及石炭纪以来出现并已绝灭的一些松柏类裸子植物。目前已知最早的琥珀产自晚石炭世地层(距今约3.2亿年)。琥珀中含丰富的动植物化石, 为研究地球生命的演化历史提供了重要材料。

关键词: 琥珀; 植物树脂; 松柏类; 被子植物; 起源

中图分类号: Q911.2

文献标识码: A

文章编号: 1000-6524(2014)S2-0111-06

Tracing the most ancient amber: The origin and evolution of resin-producing plants

ZONG Pu¹, XUE Jin-zhuang² and TANG Bin^{2,3}

(1. Institute of Geology, Chinese Academy of Geological Sciences, Beijing 100037, China; 2. School of Earth and Space Sciences, Peking University, Beijing 100871, China; 3. Gem Appraisal Center of Peking University, Beijing 100871, China)

Abstract: Amber is a kind of organic gem, and its ecological and scientific values attract increasing attentions. Amber is the fossil form of plant resins. This paper reviews the types and the geohistorical distribution of modern and extinct resin-producing plants. Modern resin-producing plants include conifers and many families of angiosperms. Amber produced by modern conifers such as Araucariaceae can be traced to the late Triassic and early Jurassic; however, the most abundant records are from the middle Cretaceous to Miocene. From Eocene onwards, ambers from angiosperms became dominant in deposits. The extinct resin-producing plants include cordaitaleans and medullosan seed ferns which flourished in the Carboniferous and Permian, as well as several groups of extinct coniferous gymnosperms which appeared from the Carboniferous onwards. The most ancient amber is from late Carboniferous strata (ca. 320 Ma in age). Amber contains abundant plant and animal fossils, which provide valuable materials for the study of evolutionary history of organisms on the Earth.

Key words: amber; plant resins; conifers; angiosperms; origin

很多类型的高等植物分泌树脂, 树脂的化石形式即为琥珀(Langenheim, 2003; Bray and Anderson, 2009; 杨一萍等, 2010)。琥珀拥有天然的晶莹

光泽, 因此早在新石器时代(至少13 000年前)的古人类已将其视为珍贵的宝石, 从波罗的海海滨采集琥珀(Grimaldi, 2009)。依据颜色及内含物, 琥珀可分为

收稿日期: 2014-08-25; 修订日期: 2014-09-02

作者简介: 宗 普(1986-), 女, 博士, 古生物学与地层学专业, 博士后, E-mail: zongpu0501@163.com; 通讯作者: 薛进庄(1981-), 男, 博士, 古植物学专业, 副教授, E-mail: pkuxue@pku.edu.cn.

血珀、金珀、蜜蜡、金绞蜜、蓝珀及虫珀,其中虫珀不仅是珍贵的宝石,而且其中所含的动植物化石也为古生物学研究提供了新的资料(郭碧君, 2012)。全球范围内,琥珀的主要产地包括多米尼加、波罗的海、中国(辽宁抚顺、河南西峡、云南保山等)、美国、加拿大、墨西哥等(才文博, 1990; Langenheim, 2003)。其中我国最为著名的辽宁抚顺琥珀的形成时间为始新世早期,波罗的海琥珀形成的时间为始新世—渐新世,多米尼加琥珀的形成时间为中新世早中期(Iturralde-Vinent and MacPhee, 1996; 彭国祯等, 2006; Wang *et al.*, 2014)。随着社会的发展,琥珀的经济价值及科学意义越来越引人注目。

1 形成琥珀的植物树脂

树脂是植物体分泌的一种极其复杂且多样化的混合物,主要为可溶于脂的挥发性或非挥发性类萜化合物以及酚的次生化合物,它们常分泌于植物体表面或内部的特殊结构中,但有时也形成于植物体的创伤处(Langenheim, 2003)。树脂中的化合物可能具有不同的生态功能,包括封闭、保护伤口、防御昆虫及食草动物等,渗出的树脂可以迅速堵上由于真菌或昆虫入侵所造成的伤口(Grimaldi, 2009)。树脂主要产于木质化的种子植物中。树脂在空气中易变为硬而脆的无定型固体或半固体,通常透明或半透明,淡黄色到褐色(王锦亮等, 1994)。大多数植物的树脂由树脂道分泌产生。

植物树脂可大体分为两类:类萜树脂(terpenoid resins)和酚类树脂(phenolic resins)(Langenheim, 2003; Grimaldi, 2009)。大多数琥珀是由前者形成的。类萜树脂由异戊二烯(C_5H_8)聚合而成,广泛分布于现代松柏类和被子植物中。不同的植物类型中,树脂的化学组成不尽相同。现代松科植物的树脂中,挥发分占20%~50%,单萜占主要优势,非挥发份主要为二萜酸。松柏类的二萜主要有3类(abietane 松香烷、pimarane 右松脂烷、labdane 半日花烷),但在不同科属的树脂中这3类所占的百分比各不相同。被子植物树脂中挥发分主要为倍半萜,如豆科、龙脑香科。在豆科植物的树脂中,二萜为其主要的非挥发分,而在橄榄科、龙脑香科、漆树科植物的树脂中,三萜为主要组分。酚类树脂仅出现于被子植物中,包括木质素、花以及其他器官的色素、类黄酮等。树脂中挥发性的组分带来了芳香,如松树

树脂的熟悉气味(Grimaldi, 2009)。粘性的、非挥发性的二萜及三萜组分,经复杂的化石化过程形成琥珀(杨一萍等, 2010)。由于不同植物产生的树脂具有不同的化学组分,所以有学者主张可以通过裂解—气相色谱—质谱技术(Py-GC-MS)鉴定世界范围内各种琥珀的母体植物类型(Grimaldi, 2009)。

树脂的化石化过程(琥珀化或成熟化)可分为两个阶段:从天然树脂转化为柯巴树脂的聚合作用阶段和从柯巴树脂转化为琥珀的萜烯组分的蒸发作用阶段(杨一萍等, 2010)。第1阶段可能比较短暂,也可能需经历几千年至几百万年,植物分泌的树脂接触空气与光后发生聚合作用,形成具有多环结构的柯巴树脂(Scalalone *et al.*, 2003)。柯巴树脂含有大量的萜烯类挥发份,因此在第2阶段,这些挥发份经过几百万年的蒸发作用形成琥珀(Guiliano *et al.*, 2007; 杨一萍等, 2010)。

Anderson等(1992)对大量琥珀(化石树脂)进行化学组分分析,将琥珀划分为5类(Class I、II、III、IV、V),其中Class I中又可进一步划分为Class Ia、Ib、Ic 3个亚类。Class I琥珀分布最为广泛,为Labdanoids(类赖百当)型二萜化合物的聚合物。依据Labdanoids的化学结构以及大分子结构中是否存在Succinic acid(琥珀酸)进行细分。在Class I琥珀中存在两种类型的Labdanoids:规则结构、对映序列(enantio series)。规则的polylabdanoid(聚类赖百当)琥珀且包含琥珀酸的为Class Ia亚类,波罗的海地区的大量琥珀属于此类型。Class Ib也具规则的polylabdanoids,但不包含琥珀酸,这类琥珀在全球范围最为常见。Class Ic琥珀具有对映序列的聚合物,缺少琥珀酸。现代植物门类中,有规则polylabdanoid结构的树脂,相当于Class Ib琥珀,一般起源于松柏类;具有对映序列的Labdanoids树脂,相当于Class Ic琥珀,多与被子植物有关。Class II琥珀由双环倍半萜化合物构成,主要为cadinene(杜松烯)及相关的异构体化合物。Class III琥珀的成分为polystyrene(聚苯乙烯)。Class IV琥珀树脂没有聚合结构,主要成分为倍半萜化合物cedrane(柏木烷),发现于化石叶片。Class V琥珀为未聚合的二萜型羧酸化合物,常与松柏类的球果、木化石保存在一起,可能表明其母体植物为松柏类。

了解最为深入的是Class Ic琥珀,产自多米尼加共和国、墨西哥的中新世地层(距今约2 000万年)以及哥伦比亚、东非的亚化石树脂(近几千年, sub-

fossil resins), 后者也被称为柯巴树脂(Copal)。这些树脂的母体植物是被子植物豆科中的 *Hymenaea* 属, 这个属中仅有一个种生活在东非, 其它分布在中美洲及南美洲。现代的 *Hymenaea* 生产了大量清澈晶莹的树脂, 质地坚硬。墨西哥及多米尼加共和国的琥珀清晰度非常好, 内含物近乎完美地保存, 非常珍贵(Grimaldi, 2009)。

2 现代树脂植物

现代裸子植物中, 松柏类中的松科、柏科、南洋杉科、罗汉松科均通过树脂道产生树脂(王锦亮等, 1994; 吴鸿等, 1995; Langenheim, 2003)。松科是裸子植物中种类最多、分布最广的一科, 有 10 属, 200 多种, 主产北半球(李楠, 1995)。我国有 10 属 113 种, 分布遍全国, 绝大多数为森林树种和用材树种, 在东北、华北、西北、西南及华南地区高山地带形成大片森林。现代松科的起源时间可追溯到侏罗纪甚至三叠纪, 但松科各属的出现时间在白垩纪早期至新生代早期(李楠, 1995)。依据被子植物 APG 系统, 现代被子植物共包括 40 个目, 而产树脂的植物散见于其中的 17 个目中, 可见树脂分布之广泛(Langenheim, 2003), 主要见于豆科、龙脑香科、漆树科、橄榄科、藤黄科、安息香科、金缕梅科、百合科、大戟科等(王锦亮等, 1994)。树脂主要产于木本被子植物中, 也见于少量的草本被子植物中, 亚热带、热带的植物树干中产量尤高。

琥珀的植物来源, 最直接的证据是在植物化石的木质部或其他组织中发现树脂, 而间接证据来自于对现代植物树脂的化学组分与地层中发现的琥珀的化学组分的比对。依据植物化石证据以及化学证据, Langenheim(2003)总结了现代产树脂植物及其琥珀在地史时期的分布时限(即它们的起源和演化时序)(图 1)。其总结如下: 作为琥珀来源, 南洋杉科具有最长的、最丰富的记录, 在晚三叠世至早侏罗世地层中有其踪迹。最早可归入现代松科的植物所产生的琥珀来自于白垩纪中期地层(距今约 1 亿年)。白垩纪晚期至渐新世, 松科的琥珀开始多见, 尤以始新世—渐新世的波罗的海琥珀为特色。柏科的最早琥珀记录来自于白垩纪晚期至中新世地层, 主要与该时期水杉(*Metasequoia*)的繁盛有关。在始新世地层中, 有罗汉松科的琥珀发现。始新世以来(距今约 5 600 万年), 热带和亚热带被子植物来源的琥珀开始

占优势地位, 如来自于龙脑香科、橄榄科、枫香科等的琥珀(图 1)。

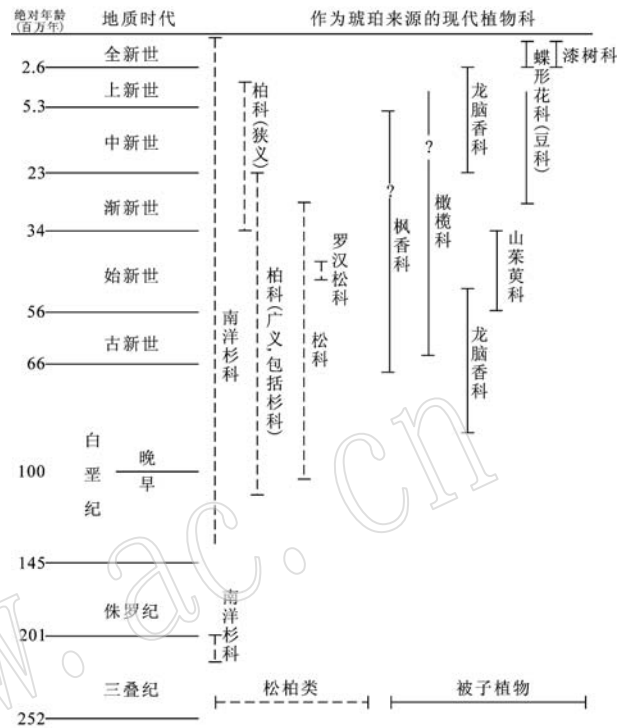


图 1 作为琥珀来源的现代植物代表科的地史分布 (据 Langenheim, 2003)

Fig. 1 Representatives of modern plant families reported as sources of amber through geological time (after Langenheim, 2003)

3 绝灭的树脂植物及其地史分布

除了上述现代类群之外, 还有一些绝灭的植物类群也产生树脂。树脂的最早证据(晚石炭世)来自于乔木状的科达类植物(cordaitaleans)和髓木类种子蕨(medullosan seed ferns)。科达类植物可能始现于晚泥盆世, 在石炭—二叠纪时期极盛, 全球分布, 是该时期陆地植被最占优势的分子之一, 它们可能为现代松柏类的祖先类群(杨关秀, 1994; Taylor *et al.*, 2009)。髓木类种子蕨繁盛于早石炭世晚期至二叠纪, 与现代的树蕨类似, 但以种子进行繁殖, 植株可达若干米高(Taylor *et al.*, 2009)。在科达类植物如 *Cordaites*、*Mesoxylon* 等的皮层和次生木质部中, 可见一些类似于树脂的分泌物, 但是由于很难分离, 所以不清楚其化学组分是否属于类萜树脂或酚类树脂(Langenheim, 2003)。在石炭—二叠纪晚

木类的茎干或羽轴中,可见常被树脂棒所充填的垂直道(Lyons *et al.*, 1982)。另外, Lyons 等(1982)检测了在晚石炭世煤核、页岩中分散保存的树脂棒,认为它们属于类萜树脂,其母体植物可能为科达类或髓木类。

在泥盆纪时期,虽然已有高大的乔木如前裸子植物发现(Taylor *et al.*, 2009),但目前尚没有这一时期树脂生产的确凿证据。有证据表明,泥盆纪的植物如三枝蕨类 *Psilophyton*、前裸子植物 *Callixylon* 已具备对愈伤、真菌入侵等的应对组织,因此与之对应的,与树脂形成相类似的生化合成途径可能已经出现(Langenheim, 1994)。

自晚石炭世至白垩纪,多种松柏类产生树脂,但这些植物已经绝灭,它们与现代松柏类在形态和内部结构上有差别(不能归入现代植物科)。晚石炭世的松柏类(如 *Europoxyylon*)只具有垂直树脂道(Langenheim, 2003),而至三叠纪,类似于现代松柏类兼具垂直、水平树脂道的复杂系统才演化出现。中生代的掌鳞杉科也产生树脂,它是一类已绝灭的松柏类树脂植物,在该科的木化石 *Protopodocarpoxylon* 中,检测出树脂的萜类化合物(Marynowski *et al.*, 2007)。白垩纪以来的琥珀,其中一部分的来源植物可归入现代的科(如现代松柏类的松科,被子植物中的龙脑香科等),但对于大多分散保存的琥珀而言,对其来源植物的判定较为困难。

4 最古老的琥珀

Bray 和 Anderson(2009)在美国 Illinois 州晚石炭世地层(距今约 3.2 亿年)中发现 Class I c 琥珀,这是目前有确凿证据的最古老琥珀(图 2)。这一发现的重要意义有两点。其一,该发现表明晚石炭世的琥珀已具备能从被子植物树脂中观察到的分子结构(Bray and Anderson, 2009; Grimaldi, 2009),而被子植物直到白垩纪早期才出现。这说明某些非被子植物已演化出产生复杂的 polylabdanoid(聚类赖百当)树脂的生物合成作用机制,这比之前认识的要早;同时也表明产生松柏类典型的 polylabdanoid 树脂及被子植物中较为典型的树脂类型的生物合成途径,在石炭纪已经开始分化。Grimaldi(2009)推测伊利诺伊州石炭纪琥珀的母体植物可能为石松类或某种已经绝灭的前裸子植物,但笔者认为这两种植物都不太合理,石松类尚未有树脂分泌的报道,前裸子

植物的化石记录也没有延续至晚石炭世,所以最大可能是这类琥珀产生自某种裸子植物。

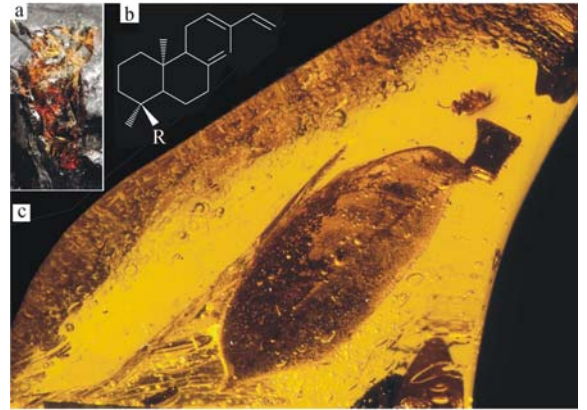


图 2 晚石炭世、中新世 Class I c 琥珀及其分子结构(据 Grimaldi, 2009)

Fig. 2 Late Carboniferous and Miocene Class I c ambers and their molecular framework (after Grimaldi, 2009)
a—美国 Illinois 州晚石炭世琥珀(距今约 3.2 亿年); b—Class I c 琥珀分子结构; c—多米尼加中新世琥珀(距今约 2000 万年),来自于被子植物
a—Late Carboniferous amber from Illinois, the USA (ca. 320 Ma in age); b—molecular framework of Class I c amber; c—Miocene amber from Dominican Republic (ca. 20 Ma in age), which is derived from angiosperms

其二,晚石炭世的非被子植物产生的琥珀具备能从被子植物中观察到的分子结构,也就是说,几乎相似分子结构的树脂可以被亲缘关系甚远的植物生产出来,这属于分子水平的趋同进化。通常人们通过检测琥珀的化学成分和性质,推断沉积物中琥珀的植物来源,并将这些琥珀与某一科级甚至属级的植物联系起来。但事实上,仅依据树脂的化学属性判断其母体植物的分类归属是有风险的。例如,某些特定的 labdanoids 树脂在水杉和南洋杉中都有产出,而 Class I c 型琥珀在被子植物和石炭纪的非被子植物中都被发现。因此,未来的研究工作需要找到可确切鉴定的植物化石,并尽可能在其内部发现原位的树脂。

5 琥珀中的动植物化石

多米尼加是含虫琥珀的重要产地,也是琥珀中含生物种类最多的产地之一,该地区的琥珀中所含的植物和昆虫种类堪称世界之冠,已确认超过 100 种(彭国祯等, 2006)。多米尼加的琥珀中,也保存有脊椎动物如哺乳动物、蜥蜴等的骨骼(Macphee and

Grimaldi, 1996; Polcyn *et al.*, 2002)。产自黎巴嫩的早白垩世琥珀中也保存有精美的昆虫和脊椎动物化石(Arnold *et al.*, 2002)。白垩纪中期的缅甸琥珀中,亦蕴藏着目前已知最丰富的白垩纪昆虫动物群(Cai and Huang, 2014)。Schmidt 等(2012)报道了产自意大利东北部、距今 230 Ma(三叠纪卡尼期)的琥珀,其中保存的节肢动物比之前在琥珀中产出的最古老的化石要早 100 Ma。经鉴定,三叠纪节肢动物标本包括 1 个双翅目以及螨虫类的 2 个种,这些螨虫类是 Triophyoidea 中最古老的化石。我国辽宁抚顺始新世早期地层中也产出丰富的含虫琥珀

(图 3; 洪友崇, 1981; Wang *et al.*, 2014)。洪友崇(1981)曾写道:“抚顺煤田琥珀的蜘蛛化石,以其保存完美而驰名于国内外,这些化石栩栩如生,宛如原物再现,可谓珍贵的科学资料”。Wang 等(2014)在抚顺琥珀中发现极其丰富的节肢动物,共计 22 个目、超过 80 个科,另有大量植物和微生物化石;他们利用有机地球化学、红外光谱、宏体和微体化石等多种分析手段确认抚顺琥珀的来源为柏科植物(以水杉为主)。琥珀中保存的精美动植物化石,为研究生物进化提供了难得的素材。

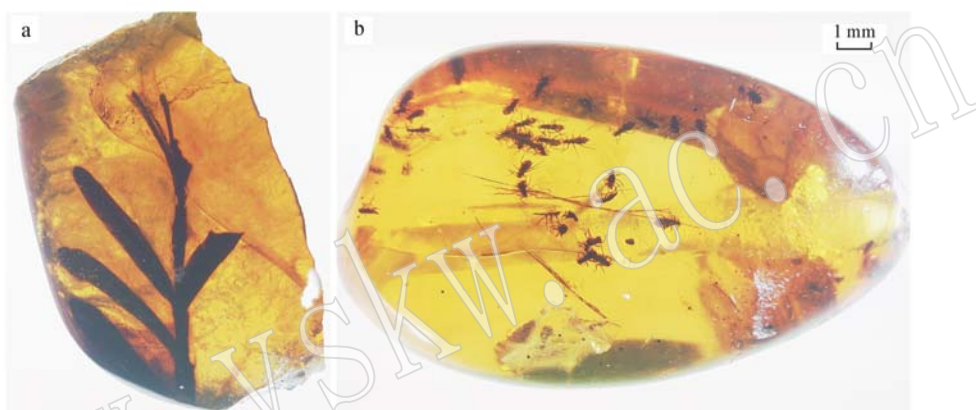


图 3 辽宁抚顺始新世早期琥珀(距今约 5 000 万年)

Fig. 3 Early Eocene amber from Fushun, Liaoning Province (ca. 50 Ma in age)

a—含水杉叶片; b—含蚜虫; 照片来自南京地质古生物研究所王博博士

a—with *Metasequoia* leaf; b—with aphid swarm; both from Dr. Wang Bo, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology

6 结论

依据近年来的研究进展,本文综述了植物树脂的化学组成以及树脂的化石形式——琥珀的化学分类,产树脂的现代植物类群、已绝灭类群以及它们的地史分布。植物树脂可大体分为类萜树脂和酚类树脂,大多数琥珀由前者形成。树脂中挥发性的组分带来了芳香,而非挥发性的二萜及三萜组分,经化石化过程形成琥珀。从化学组分上,琥珀可划分为五类,其中 Class I 琥珀分布最为广泛。Class I c 琥珀可追溯至晚石炭世(距今约 3.2 亿年),为目前所知最古老的琥珀记录。现代松柏类中的松科、柏科、南洋杉科、罗汉松科均通过树脂道产生树脂。产树脂

的现代被子植物植物散见于 17 个目中,主要产于木本被子植物,亚热带、热带的植物树干中产量尤高。作为琥珀来源,南洋杉科具有最长的、最丰富的记录,在晚三叠世至早侏罗世地层中有其踪迹。其他现代松柏类的琥珀多产于白垩纪早中期以来的地层(距今约 1 亿年以来)。始新世以来(距今约 5 600 万年以来),热带和亚热带被子植物来源的琥珀开始占优势地位,如来自于龙脑香科、橄榄科、枫香科等的琥珀。已绝灭的产树脂植物包括繁盛于石炭二叠纪的科达类和髓木类种子蕨,以及石炭纪以来出现并已绝灭的一些松柏类裸子植物。多米尼加、黎巴嫩、缅甸、意大利、我国辽宁抚顺等地的琥珀中,保存有非常精美动植物化石,为研究生物进化提供了难得的素材。

References

- Anderson K B, Winans E E and Botto R E. 1992. The nature and fate of natural resins in the geosphere. II. Identification, classification, and nomenclature of resinites[J]. *Organic Geochemistry*, 18: 829~841.
- Arnold E N, Azar D, Ineich I, *et al.* 2002. The oldest reptile in amber: a 120 million year old lizard from Lebanon[J]. *Journal of Zoology*, 258: 7~10.
- Bray P S and Anderson K B. 2009. Identification of Carboniferous (320 million years old) Class Ic amber[J]. *Science*, 326: 132~134.
- Cai C Y and Huang D Y. 2014. The oldest micropepline beetle from Cretaceous Burmese amber and its phylogenetic implications (Coleoptera: Staphylinidae). *Naturwissenschaften*, doi: 10.1007/s00114-014-1221-z.
- Cai Wenbo. 1990. Amber—a kind of organic gem[J]. *Lapidary*, 2: 61~62 (in Chinese).
- Dominique S, Massimo L and Oscar C. 2003. Ageing behaviour and analytical pyrolysis characterization of diterpenic resins used as art materials: Manila copal and sandarac[J]. *Journal of Analytical and Applied Pyrolysis*, 68~69(8): 115~136.
- Grimaldi D. 2009. Pushing back amber production[J]. *Science*, 326: 51~52.
- Guo Bijun. 2012. Amber—a spirit in gem[J]. *Fossils*, 3: 35~37 (in Chinese).
- Hong Youchong. 1981. Study of a new spider genus from amber[J]. *Science in China*, 12: 1 510~1 515 (in Chinese).
- Iturralde-Vinent M A and MacPhee R D E. 1996. Age and paleogeographical origin of Dominican amber[J]. *Science*, 273: 1850~1852.
- Langenheim J H. 1994. Higher plant terpenoids: a phyto-centric overview of their ecological roles[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 20: 1 223~1 280.
- Langenheim J H. 2003. *Plant Resins: Chemistry, Evolution, Ecology, and Ethnobotany*[M]. Portland, Cambridge: Timber Press.
- Li Nan. 1995. Studies on the geographic distribution, origin and dispersal of the family Pinaceae Lindl[J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 2: 105~130 (in Chinese with English abstract).
- Lyons P C, Finkelman R B, Thompson C L, *et al.* 1982. Properties, origin and nomenclature of rodlets of the inertinite maceral group in coals of the central Appalachian basin, U. S. A[J]. *International Journal of Coal Geology*, 1(4): 313~346.
- MacPhee R D E and Grimaldi D A. 1996. Mammal bones in Dominican amber[J]. *Nature*, 380: 489~490.
- Marynowski L, Otto A, Zatoń M, *et al.* 2007. Biomolecules preserved in ca. 168 million year old fossil conifer wood[J]. *Naturwissenschaften*, 94: 228~236.
- Guiliano M, Laurence A, Gérard O, *et al.* 2007. Applications of diamond crystal ATR FTIR spectroscopy to the characterization of ambers[J]. *Spectrochimica Acta Part A: Molecular and Biomolecular Spectroscopy*, 67(5): 1 407~1 411.
- Peng Guozhen and Zhu Li. 2006. Ambers from Dominican Republic[J]. *Journal of Gems and Gemmology*, 8(3): 32~35 (in Chinese with English abstract).
- Polcyn M J, Rogers J V, Kobayashi Y, *et al.* 2002. Computed tomography of an Anolis lizard in Dominican amber: systematic, taphonomic, biogeographic, and evolutionary implications[J]. *Palaeontologia Electronica*, 5(1): 13.
- Taylor T N, Taylor E L and Krings M. 2009. *Paleobotany: the Biology and Evolution of Fossil Plants*, Second Edition[M]. Amsterdam: Academic Press.
- Wang B, Rust J, Engel M S, *et al.* 2014. A diverse paleobiota in early Eocene Fushun amber from China[J]. *Current Biology*, 24: 1~5.
- Wang Jinliang and Cheng Zhiying. 1994. Plant resins[J]. *Plants*, 2: 36~37 (in Chinese).
- Wu Hong and Hu Zhenghai. 1995. The relation between the structure of resin dusts and the resin synthesis and mode of its elimination in *Pinus tabulaeformis*[J]. *Journal of Northwest University (Natural Science Edition)*, 5: 529~532 (in Chinese with English abstract).
- Yang Guanxiu. 1994. *Paleobotany*[M]. Beijing: Geological Publishing House, 1~330 (in Chinese).
- Yang Yiping and Wang Yamei. 2010. Summary on organic components and relevant spectral characteristics of amber and copal[J]. *Journal of Gems and Gemology*, 12(1): 16~22 (in Chinese with English abstract).

附中文参考文献

- 才文博. 1990. 琥珀——一种有机宝石矿物[J]. *珠宝*, 2: 61~62.
- 郭碧君. 2012. 宝石界的精灵——琥珀[J]. *化石*, 3: 35~37.
- 洪友崇. 1981. 琥珀中蜘蛛新属的研究[J]. *中国科学*, 12: 1 510~1 515.
- 李楠. 1995. 论松科植物的地理分布, 起源和扩散[J]. *植物分类学报*, 2: 105~130.
- 彭国祯, 朱莉. 2006. 多米尼加琥珀[J]. *宝石和宝石学杂志*, 8(3): 32~35.
- 王锦亮, 程治英. 1994. 植物树脂[J]. *植物杂志*, 2: 36~37.
- 吴鸿, 胡正海. 1995. 油松树脂道结构及与树脂产生和分泌的关系[J]. *西北大学学报(自然科学版)*, 5: 529~532.
- 杨关秀. 1994. *古植物学*[M]. 北京: 地质出版社, 1~330.
- 杨一萍, 王雅玫. 2010. 琥珀与柯巴树脂的有机成分及其谱学特征综述[J]. *宝石和宝石学杂志*, 12(1): 16~22.