1~ 275

- 18 Hecht M K. The morphology of *Eodiscoglossus*, a complete Jurassic frog. American Museum Novitates, 1970, 2424: 1~ 17
- 19 Vergnaud-Grazzini C, Wenz S. Les discoglossid•s du Jurassique sup•rieur du Montsech (Province de L•rida, Espagne). Annales de Pal•ontologie (Vertebr•s), 1975, 61(1): 19~ 36
- 20 Evans S E, McGowan G, Milner A R, et al. Amphibians. In: II International Symposium on Lithographic Limestones, Field Trip Guide Book, 1995, 51~ 53
- 21 Evans S E, Milner A R. Frogs and salamanders from the Upper Jurassic Morrison Formation (Quarry Nine, Como Bluff) of North America. Journal of Vertebrate Paleontology, 1993, 13(1): 24~ 30
- 22 Swisher C C, Wang Y Q, Wang X L et al. ⁴⁰Ar/³⁹Ar dating of the Lower Yixian Fm, Liaoning Province, northeastern China. Chinese Science Bulletin, 1998, 43 (Supp): 125
- 23 姬书安, 季强. 中国首次发现的中生代蛙类化石(两栖纲:无尾目). 中国地质, 1998, 250: 39~ 42

(1999_01_13 收稿)

鄂西早侏罗世一种马通科植物生殖器官的 微细构造及原位孢子特征

王永栋 梅盛吴

(中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008)

摘要 马通科植物化石 *Phlebopteris* (异脉蕨属) 在我国中生代地层中分布较广, 但对其生殖器官构造研究甚少. 根据光学显微镜和扫描电子显微镜的观察结果, 首次描述和报道鄂西早侏罗世香溪组一种马通科植物——水龙骨型异脉蕨(*Phlebopteris polypodioides* Brongniart) 的生殖器官微细构造, 揭示其孢子囊群、孢子囊、环带细节以及原位孢子特征, 与有关分散孢子化石和现生马通科孢子进行比较与讨论.

关键词 马通科 *Phlebopteris* 原位孢子 早侏罗世 湖北

马通科(Matoniaceae) 隶属于薄囊蕨亚纲的真蕨目(Filicales), 是中生代常见的植物化石, 约有 8 个属, 而其现存植物只有 2 属, 分布于热带的马来半岛. *Phlebopteris* (异脉蕨属) 是马通科已知最古老的化石代表, 始现于晚三叠世^[1~ 3], 侏罗纪时曾广布于南、北半球. 在中国, *Phlebopteris* 的营养叶化石广泛发现于四川、云南、湖北、湖南、青海、内蒙古和吉林等地的中生代地层中. 长期以来, 我国对马通科化石的生殖器官研究得不多, 有些印痕材料尽管保存有部分生殖羽片, 但孢子囊群构造的细节不明, 也未发现其原位孢子. 最近, 在华南长江三峡东部地区早侏罗世地层中, 采获了保存完好的一种马通科化石——*Phlebopteris polypodioides* Brongniart (水龙骨型异脉蕨), 为研究其生殖器官的微细构造和原位孢子提供了有价值的信息.

1 材料与方法

标本产于湖北秭归下侏罗统香溪组上部的含煤碎屑岩中. *Phlebopteris polypodioides* Brongniart 的营养叶与生殖叶均保存为压型标本, 叶柄与分裂成掌状的羽片相互连生在一起. 实验

过程如下:生殖羽片的孢子囊群经移离后,先用盐酸及氢氟酸处理,然后用舒氏液浸解5~6 h;水洗至中性后加入5%氨水反应片刻,并用蒸馏水清洗数次.部分孢子囊样品用甘油胶制片,在光学显微镜下观察、照像并统计孢子产量.另一部分囊群及孢子样品用蒸馏水清洗,移放于样品座上,经脱水、喷镀后在JSM 6300型扫描电子显微镜下观察与照像.对囊群保存完好的部分标本,移取一小块,不需进行上述浸解处理,直接喷镀后即可在扫描电子显微镜下观察其孢子囊形态和环带等特征.

2 孢子囊群及原位孢子特征

Phlebopteris polypodioides Brongniart 的蕨叶较大,呈鸟足状或掌状(图1).羽片10枚以上,自叶柄伸出,做不等二歧合轴式分枝.小羽片与羽轴呈 70° 或近垂直于羽轴(图1,图2(a)),线形,在羽片中部较长,而在基部变为短小或呈三角形.小羽片中脉明显,侧脉细弱,分叉3次以上,并相互联结,形成比较规则的网状脉,沿中脉两侧有伸长的“伴网眼”(图2(b)).生殖羽片比营养羽片小,孢子囊群位于生殖小羽片背面中脉两侧,每侧各排列一行(图3(a)).囊群圆形至近圆形,直径1.0~1.4 mm,具短的囊群托,无囊群盖.每个囊群由8~14个孢子囊环绕组成.孢子囊卵圆形~圆三角形,长为320~420 μm .环带发育、斜生,由20个左右的长形厚壁细胞组成(图3(b)),细胞高度为100~160 μm ,宽仅为20~60 μm ,长宽之比为6:1.孢子囊壁厚约6 μm ,每个孢子囊中产大量孢子(图3(c)),约为256~512个.

图1 鄂西早侏罗世香溪组 *Phlebopteris polypodioides* Brongniart 的蕨叶形态
示叶柄及部分呈掌状分裂的末次羽片, $\times 0.8$

图2 鄂西早侏罗世香溪组 *Phlebopteris polypodioides* Brongniart 的羽片形态及脉序
(a) 末次羽片的一部分,示小羽片的形态, $\times 0.6$;
(b) 为(a)的放大,示小羽片的网状脉序, $\times 1.8$

原位孢子(图3(d)、(e)、(f))具三射线,赤道轮廓三角形至亚三角形,角部浑圆,三边微凹或微凸.射线隆起,直或略弯,几乎伸达孢子边缘或为孢子半径的 $3/4$,沿孢子射线间具有明显的弓形加厚.近极面和远极面光滑,外壁厚度约为1.5 μm ,无周壁.孢子直径大小为40~45 μm ,平均为42 μm .

图3 鄂西早侏罗世香溪组 *Phlebopteris polypodioides* Brongniart 孢子囊群及原位孢子
(a)~(e) 为 SEM 照片, (f) 为光学照片. (a) 生殖小羽片中脉两侧的孢子囊群; (b) 1 个孢子囊群的部分放大, 示 3 个孢子囊及环带; (c) 1 个孢子囊中的密集孢子; (d) 2 个孢子, 示近极面和远极面; (e)、(f) 各示 1 个近极面的孢子

3 比较与讨论

鄂西香溪植物群的马通科植物最早由斯行健^[4]定名为 *Laccopteris* cf. *polypodioides*, 后归于 *Phlebopteris* 属内^[5, 6]. 吴舜卿等人^[7]对该植物群的 *Phlebopteris polypodioides* 做了详细描述. 不过, 由于材料所限未能研究其生殖器官的微细构造. 本文的标本不仅在羽片的形态及脉序上,

与欧洲的 *P. polypodioides* 标本^[2, 3, 8] 相一致, 而且还保存了颇为完好的孢子囊群, 孢子囊的环带及其中的孢子等细节特征均十分清晰.

Harris^[3] 指出英国约克郡中侏罗世 *P. polypodioides* 的四分体孢子表壁光滑, 射线伸达孢子半径的 75%, 孢子直径为 34 μm , 射线间的加厚不显著. 不过 Van Konijnenburg-van Cittert 的研究^[9] 表明, Harris 所描述的为该种未成熟的孢子, 其典型的成熟孢子在近极面平行于射线附近具有显著的弓形加厚, 孢子直径可达 42~ 55 μm , 平均为 46 μm , 表壁光滑. 当前鄂西标本的孢子形态、射线、射线间加厚、孢子大小及外壁等特征方面, 与约克郡标本的成熟孢子^[9] 十分相似. 俄罗斯 *P. polypodioides* 的孢子^[10] 为圆三角形, 射线边缘具加厚, 外壁薄而光滑, 但孢子直径 (60~ 80 μm) 比约克郡及鄂西标本的孢子大, 或许代表不同的种.

当前鄂西标本的原位孢子在形态上可与中生代常见的分散孢子 *Dictyophyllidites* (拟网叶蕨孢属) 相比较. 其中 *Dictyophyllidites harrisii* Couper^[11] 与本文的原位孢子十分相似, 前者赤道轮廓三角形, 角部浑圆, 具三射线, 射线伸达孢子半径的 2/3 或近等于半径, 射线间具加厚, 外壁光滑, 孢子直径为 36~ 56 μm , 平均为 45 μm ; 不过, 当前 *P. polypodioides* 孢子射线间的弓形加厚较为明显. *D. mortonii* (de Jersey) Playford et Dettmann^[12] 与 *D. harrisii* 相比, 射线间的加厚更加发育, 这与本文描述的 *P. polypodioides* 孢子更为接近, 区别在于 *D. mortonii* 的直径较小 (28~ 45 μm , 平均为 36 μm). Couper^[11] 建立的分散孢子 *Matonisporites* (马通蕨孢属) 为三缝孢, 射线隆起, 外壁较厚, 多光滑, 可能与马通科有一定亲缘关系. Dettmann^[13] 后来将其修订为仅限于外壁光滑、但具角端加厚的孢子. 本文描述的原位孢子由于不具角端加厚而区别于 *Matonisporites*. 此外, 中生代常见的另外 2 种分散孢子, 如 *Concavisporites toralis* (Leschik) Nilsson 和 *Auritulinasporites scanicus* Nilsson^[14] 也与当前的原位孢子在形态上有一定相似之处.

目前所知, *Phlebopteris* 除了在羽叶形态上与现生马通科颇为相同之外, 在孢子囊群、孢子囊以及孢子等方面也具有相似的生殖性状. 现生马通科的孢子囊群在叶近轴部成两行排列于中脉两侧, 由椭圆形孢子囊环绕组成, 具斜生环带^[15]. 现代 *Matonia* 的三缝孢子极面观为三角形至亚三角形, 角部浑圆, 射线直, 常隆起, 伸达孢子半径的 3/4, 近极面具有明显的射线间加厚^[16]. 这些特征与本文 *polypodioides* 的囊群及原位孢子一致. 已有的资料表明, *Phlebopteris* 孢子的外壁分层和萌发区构造与现生马通科孢子的超微结构也十分吻合^[17]. 所不同的是, *Matonia* 孢子外壁具有不规则的颗粒状纹饰以及精致的粒状周壁 (perispore). 尽管三叠-侏罗纪的 *Phlebopteris* 具备了现代马通科的许多特征, 但是前者孢子囊群没有囊群盖这一较为先进的性状. 另外, 该属单个孢子囊的孢子产量远大于现生 *Matonia* 的孢子数目 (为 64 个), 在进化趋向上显示了较为原始的特征.

致谢 周志炎院士给予悉心指导并审阅论文初稿. 荷兰 Utrecht 大学 Van Konijnenburg-van Cittert 博士提供帮助. 孟繁松和徐均涛研究员给予多方支持, 刘陆军研究员、冷琴助理研究员协助采集化石, 作者在此深表谢意. 本工作得到国务院三峡工程建设委员会办公室和中国长江三峡工程开发总公司研究专题、中国博士后科学基金及中国科学院古生物与古人类学科特别支持费以及现代古生物学及地层学开放实验室基金共同资助.

参 考 文 献

- 1 Ash S R, Litwin R J, Tranverse A. The upper triassic fern *Phlebopteris smithii* (Daugherty) arnold and its spores. *Palynology*, 1982, 6: 203~ 219
- 2 Himer A M, Hoerhammer L. Morphologie, systematik und geographische verbreitung der fossilen und rezenten matoniaceae. *Palaeontol*
<https://engine.scichina.com/doi/10.1360/csb1999-44-4-412>

- graphica, B, 1936, 81: 1~ 66
- 3 Harris T M. The Yorkshire Jurassic Flora. I. London: I Filicales Br Mus Nat His, 1961. 212
- 4 斯行健. 鄂西香溪煤系植物化石. 见: 中国古生物志, 新甲种第2号. 南京: 中央地质调查所印, 1949
- 5 徐仁. 中国标准植物化石手册——中生代部分. 北京: 地质出版社, 1954
- 6 斯行健, 李星学, 周志炎, 等. 中国中生代植物. 中国植物化石, 第二册. 北京: 科学出版社, 1963
- 7 吴舜卿, 叶美娜, 历宝贤. 鄂西香溪群晚三叠世及早、中侏罗世植物化石. 中国科学院南京地质古生物研究所集刊, 第14号. 北京: 科学出版社, 1980
- 8 Borngrniart A. Histoire des v•g•taux fossiles, ou recherches botaniques et g•ologiques sur v•g•taux renfermes dans les divers couches du globe, 1. Paris, 1828~ 1837. 488
- 9 Van Konijnenburg-van Cittert J H A. A review of matoniaceae based on in situ spores. Rev Palaeob Palynol, 1993, 78: 235~ 267
- 10 Krassilov V A. A critical review of the taxonomy of fossil ferns of the USSR with spores in situ. Vladivostok: Fossil fauna and flora of the Far East, 1969. 117~ 128
- 11 Couper R A. British mesozoic microspores and pollen grains. Palaeontographica, B, 1958, 103: 75~ 179
- 12 Playford G, Dettmann M E. Rhaetor Liassic plant microfossils from the Leigh Creek Coal Measures, South Australia. Senckenbergiana Lethaea, 1965, 46: 127~ 181
- 13 Dettmann M E. Upper mesozoic microfloras from south eastern australia. Proc Roy Soc Victoria, 1963, 77: 1~ 147
- 14 Nilsson T. Über das vorkommen eines mesozoischen sapropelgesteins in schonen. Lunds Univ Åsskrift N F, Avd 2, Bd 54, 1958, 10: 1~ 111
- 15 Bower F O. The Ferns (Filicales) II. London: Cambridge University Press, 1926
- 16 Tryon A F, Lugardon B. Spores of the Pteridophyta. New York: Springer-Verlag, 1991. 648
- 17 Van Konijnenburg-van Cittert J H V, Kumann M H. Comparative ultrastucture living and fossil matoniaceous spores (Pteridophyta). In: Kumann M H, Doyle J A, eds. Ultrastucture of Fossil Spores and Pollen. Kew: Royal Botanic Gardens, 1994. 67~ 86
- (1998-03-18 收稿, 1998-07-15 收修修改稿)

中国东北样带(NECT)的 C₄ 植物分布 及其与环境因子的相关性

唐海萍

(中国科学院植物研究所数量生态学开放实验室, 100093; 北京师范大学环境演变与
自然灾害教育部开放实验室, 北京 100875)

摘要 以中国东北温带森林-草原样带作为研究平台, 利用野外考察的样方数据, 并参照已发表的 C₄ 植物名录, 整理出在样带这个大区域内沿 43. 5°N 左右的 C₄ 植物的分布, 呈现出两低两高的趋势. 同时利用野外的 GPS 定位数据以及已有的 30 余年气象数据库, 提取出对应的环境因子值. 采用逐步回归分析方法, 找到在温带决定 C₄ 植物/ C₃ 植物分布比例的主导环境因子为年均温和 2, 9 月降水量. 而在样带草原区这一稍小一些的尺度上, 决定 C₄ 植物/ C₃ 植物分布比例的环境因子主要为海拔高度和 2 月降水量. 最后, 从 C₄ 植物的起源等方面探讨了其在温带样带分布的一些机制.

关键词 中国东北样带 C₄ 植物分布 C₄ 植物/ C₃ 植物 逐步回归分析

不同光合型(C₃, C₄ 和 CAM) 植物对环境因子的响应有很大差异. C₄ 植物具有比 C₃ 植物