宁夏石嘴山二叠纪瓢叶目一矿化孢子囊穗 ——中华盘穗(新种) *Discinities sinensis* sp. nov. 的发现

王 军

(中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008)

摘要 报道宁夏石嘴山早二叠世一种矿化的孢子囊穗——中华盘穗 *Discinities sinensis* sp. nov. 孢子叶表皮细胞长条形, 两端尖; 孢子囊为椭球体, 基部收缩, 呈短粗柄状; 孢子囊壁及绒毡层细胞均纵向排列, 不具环带; 大、小孢子囊外形相似, 不易区分, 除非孢子囊破裂露出内部的孢子. 大、小原位孢子形态也相似, 均为 *Deltoidospora* 类型. 该新种支持盘穗属于瓢叶目以及瓢叶目与前裸子植物的亲缘性.

关键词 盘穗(*Discinities*) 瓢叶目 原位孢子 二叠纪 宁夏

1974年, 东方盘穗 *Discinities orientalis* Gu et Zhi 在我国山西太原及甘肃永昌二叠纪的发现, 确证了华夏植物群中瓢叶目的出现^[1]. 此后, 该种(或比较种)不仅在太原又有进一步发现^[2], 而且又相继见于我国贵州盘县^[3]、甘肃龙首山^[1]、河南禹县^[4]、登封^[2]及内蒙古准格尔旗^[5]等地^[3]. 近年来高志峰等^[7]又描述了 *D. dentilongus* Gao and Thomas, 并把盘穗属归于瓢叶目内一独立的盘穗科. *Discinities* 在国外发现于捷克、德国、荷兰、法国、美国及沙特阿拉伯等国的石炭二叠纪地层^[7~10]. 由于瓢叶目的植物学系统分类位置一直悬而未决^[11~13], 具有重要分类学价值的生殖器官材料历来引人注目. 盘穗属是该目为数不多的生殖器官类型之一. 自该属命名百余年以来, 虽已发现 20 余种(含比较种、未定种)^[7~9](表 1), 但材料均限于压型-印痕标本, 极大地限制了对这一器官属的研究深度. 当前矿化标本较好地保存了孢子囊穗的一些以往所未知的形态、解剖特征, 经研究确立为一新种——中华盘穗(*Discinities sinensis* sp. nov.). 这一新种的发现, 为研究瓢叶目植物的系统位置和起源演化, 提供了宝贵资料.

1 材料与方法

标本采自宁夏石嘴山石炭井下石盒子组, 为褐铁矿化型, 较好地呈现了生殖器官的三维形体、结构及孢子囊、原位孢子特征. 实验过程按以下步骤进行: 将标本整体用 10% 的稀盐酸浸泡至不明显起泡 → 蒸馏水清洗 → 酒精脱水 → 照相: (1) 标本整体常规照相; (2) 实体镜下剥离单个或几个孢子囊 → 环氧树脂包埋 → 磨光观察面 → 10% 的稀盐酸浸洗 → 扫描电子显微镜照相; (3) 实体镜下剥离表皮 → 实体镜下照相 → 扫描电子显微镜照相; (4) 实体镜下剥离孢子囊碎块 → 氢氟酸(36%) 浸泡约 24 小时 → 挑选脱落的单个孢子 → 蒸馏水清洗 → 酒精脱水 → 扫描电子显微镜照相.

2 系统描述

瓢叶目 Noeggerathiales Nemejc, 1931

1) 刘洪筹, 沈光隆. 甘肃龙首山石炭纪和二叠纪植物群. 兰州大学内部刊物, 1978, 33

2) 孙柏年. 豫西二叠纪含煤地层植物群及其古生态学研究. 中国矿业大学博士学位论文, 1995, 36

3) 王自强等人^[6]曾报道山西柳林 *Discinities* 两种, 但关于此属的含义与当前不同. 这涉及命名学问题, 于此不作讨论.

<https://engine.scichina.com/doi/10.1360/csb1999-44-23-2564-x>

盘穗科 Discinitaceae Gao and Thomas, 1994

盘穗属 Discinites Feistmantal, 1880

中华盘穗(新种) *Discinites sinensis* sp. nov. (图 1(a) ~ (k))

模式标本: 图 1(a) ~ (c), 登记号: PB18141.

产地: 石炭井, 石嘴山, 宁夏.

层位: 下二叠统, 下石盒子组.

词源: 拉丁化词 *sinensis* 意指标本发现于华夏植物群的主要分布区——中国(Sine).

特征: 孢子囊穗长至少 2 cm, 直径 1.5 cm. 孢子叶基部绕轴下延; 近轴部分融合成盘状. 孢子囊椭圆球状, 直径约 1.5 mm, 具收缩的柄状基部; 在盘形孢子叶上表面放射状交互排列并组成 2~3 圈. 表皮细胞细长, 两端较尖. 大、小孢子囊十分相似; 大、小孢子也如此, 均为 *Deltoïdospora* 类型. 大、小孢子分别为 150~180 μm 和 70~120 μm .

描述:

孢子囊穗: 整体呈筒状, 长 2 cm. 孢子囊穗稍被压扁, 横截面呈椭圆形, 20 mm $\times$ 10 mm. 中轴也略扁, 椭圆形, 5.7 mm $\times$ 4.0 mm. 孢子叶轮生, 在轴部下延着生; 基部侧缘连合成盘状, 腹面上密集着生孢子囊. 标本未保存孢子囊穗周缘的孢子叶上部齿状的上弯部分. 5 轮孢子叶局部保存(图 1(a) ~ (c)). 最上一轮顶视(图 1(a), 箭头指示)可见 7 个孢子囊, 并有局部孢子叶上表面外露. 最下一轮(图 1(c))基部圆盘状孢子叶已破损, 露出其上着生的 3 轮孢子囊的基部. 孢子囊围绕孢子囊穗轴呈辐射状交互排列, 并排成 2~3 圈.

孢子囊(图 1(d), (f) ~ (i)): 长椭圆球体, 基部收缩, 呈短粗柄状(图 1(d)), 以此着生于孢子叶腹面. 在横切面上可见孢子囊由内到外分 3 部分: 孢子+ 绒毡层+ 囊壁. 内部的孢子呈四分体紧密堆积, 其外为厚薄不均的绒毡层围绕, 最外面是一层厚壁细胞构成的囊壁. 绒毡层和孢子囊壁细胞都纵向排列. 由于孢子囊破裂, 露出内部的孢子, 因而在实体镜下即可分辨大、小孢子囊. 否则, 未破裂时, 它们在外观上形态、大小相近, 很难区分. 大、小孢子囊同轮分布. 当前标本至少在两个盘上(图 1(b), 箭头指示)分别见到一个大孢子囊. 孢子囊长(不计短粗的基部)约 4 mm, 直径约 1.5 mm. 大孢子产量至少上百个, 小孢子产量应在 1 000 个以上.

孢子(图 1(e)): 大、小孢子形态一致, 均为辐射对称. 近极面向外突出, 赤道轮廓圆三角形; 角部圆弧形; 3 边外突; 3 条射线粗强, 几乎伸至赤道面; 表面无褶皱; 孢子赤道轴与极轴长度近等. 大孢子 150~180 μm , 小孢子 70~120 μm .

孢子叶(图 1(j) ~ (k)): 其表皮细胞呈长条形, 两端较尖, 中部最宽. 表皮细胞彼此镶嵌排列, 其长轴方向平行于孢子叶侧缘.

3 比较与讨论

当前标本未保存孢子叶顶部, 外表形态与楔叶植物门一些孢子囊穗颇为相似, 包括 *Palaeostachya* Weiss, *Calamostachys* Schimper, *Bowmanites* Binney 等. 它们的孢子叶基部都一定程度地彼此侧向相融合, 连成碟形, 但通过仔细观察其孢子囊的着生方式, 则不难对它作出属级鉴定. 上述生殖穗的孢子囊都具有较长的柄, 且孢子囊柄有不同的着生位置及分布样式. *Palaeostachya* 的孢子囊从孢子叶与轴结合处的腋部伸出, 最后在顶端形成左右分裂的盾状, 各自下悬一个孢子囊. *Calamostachys* 与 *Palaeostachya* 相似, 仅因柄着生于轴与之不同. *Bowmanites*

图1 *Discinites sinensis* sp. nov. 的形态与结构特征

(a) 顶视, 示最上一轮孢子叶(SL1)、孢子囊(SP1, 7个, 保存为着生痕迹), 第二轮孢子叶(SL2)、孢子囊(SP2) ($\times 3$); (b) 侧视, 孢子囊着生于孢子叶的腹面, 箭头指示大孢子囊 ($\times 3$); (c) 底视, 孢子叶已脱落, 可见孢子囊由内到外3轮(分别示以 ④③②) ($\times 3$); (d) 一个单独的孢子囊(局部破裂), 可见基部收缩, 呈短粗柄状 ($\times 12$); (e) 大(上方)、小(下方2个)孢子 ($\times 200$); (f) 孢子囊横切面, 可见孢子囊分3部分: 孢子(S) + 绒毡层(T) + 囊壁(W) ($\times 50$); (g) 图(f)的局部放大, 示囊壁近矩形的厚壁细胞 ($\times 220$); (h) 示纵向排列的绒毡层细胞 ($\times 300$); (i) 示纵向排列的囊壁细胞 ($\times 120$); (j, k) 示孢子叶表皮长条形细胞, 两端较尖; (j) ($\times 12$); (k) ($\times 220$). 其中(a) ~ (c)为常规照相;

(d), (j)为实体镜下照相; (e) ~ (i), (k)为扫描电子显微镜照相

<https://engine.scichina.com/doi/10.1360/csb1999-44-23-2564-x>

的苞片和孢子囊柄基本上是交替轮生的. 某些种的孢囊柄直接位于一轮并合的苞片上面, 并且具柄的反卷孢子囊与苞片往往有一段并合. *Discinites* 的孢子叶基部则典型地连合成盘状, 孢子囊着生在孢子叶基部的腹面上, 交互地辐射状布置, 排成若干同心圆状. 当前标本虽然未保存孢子叶顶部向上弯曲的部分, 每轮孢子叶也仅发育孢子囊 2~3 圈(图 1(c)), 却清楚地体现了孢子囊着生于孢子叶基部的腹面上(而不是孢子叶的腋部或轴上), 且具收缩的基部, 而不是发育很好的柄(图 1(d)). 以往报道的各种都未曾见到孢子囊收缩的基部, 可能由于在压型-印痕标本上不易辨识. 显然, 当前种属于 *Discinites* 是可以肯定的.

研究表明, 通常情况下, *Discinites* 的原位大孢子直径是小孢子的 8 倍^[14]. 大孢子 300~1300 μm , 常见 500~700 μm , 小孢子 50~130 μm , 常见 60~90 μm . 小孢子产量无法准确计数(一般描述为 numerous), 大孢子产量 8~16 个, 有 1 个种例外, 仅发现 1 个^[14](表 1). 当前的孢子囊显然处于个体发育的中间时期. 一方面, 它的孢子母细胞已经通过减数分裂形成了孢子四分体, 大、小孢子囊已开始分化, 反映出逐渐趋于成熟态; 另一方面, 它的绒毡层厚度颇大, 这是个体发育的较早或中间时期的重要特征^[16]; 同时, 当前标本又未发现任何孢子囊有自然开裂的迹象, 表明它又尚未完全成熟. 很可能正是由于当前孢子囊穗尚未发育成熟, 大孢子囊产量过大, 而大、小孢子体积也不如以往报道的那样差别大. 在孢子发育过程中, 将可能有多数的孢子败育, 最终形成 8~16 个成熟大孢子. 这种现象在瓢叶穗的发育过程中已有发现^[14, 17~19]. Leary^[19]曾发现 *Lacoea* 的孢子大小颇相近, 但它们的直径呈二项分布, 表明是异孢植物. Leary 未明确他的 *Lacoea* 标本是否有大、小孢子囊分异现象, 从他对孢子的描述(24 页)来看, *Lacoea* 的大、小孢子混生于同一个孢子囊中. 这与当前标本具有大、小孢子囊分异, 大、小孢子不混生于同一孢子囊有着重要差别. 与以往 *Discinites* 孢子囊的材料一致的是, 当前材料的大、小孢子囊外观几无差别, 难以分辨; 大孢子囊仅发现两个, 很难判断它在孢子囊穗中的分布模式. 以往报道的 *Discinites* 的孢子与瓢叶目另外两个生殖穗 *Noeggerathistrobus* 及 *Lacoea* 的一样, 多属于芦木孢 *Calamospora* 类型^[9, 20]. 然而, 当前孢子射线长度大、外壁不发育褶皱, 更近于三角孢 *Deltoidospora*.

当前标本代表了首例盘穗矿化材料, 良好地保存了孢子叶表皮、孢子囊及孢子等. 一些重要特征, 如孢子囊的三维形态、结构等, 为该属其他种所未知, 增进了我们对盘穗属形态结构的了解. 此标本与以往描述的种形态上不同, 故给予新名——*Discinites sinensis* sp. nov., 因篇幅所限, 新种与同属其他种的比较概括于表 1.

与 *D. sinensis* sp. nov. 最相近的是华夏植物群中十分常见的 *D. orientalis*. 新种每轮孢子叶上着生的孢子囊数量与之相差悬殊, 后者孢子囊绕轴从里到外有 7 圈同心圆状分布. 仅最外一圈就有近 50 个, 比新种一轮孢子叶上孢子囊的总数还多, 因此二者显然不同.

4 分类及演化意义

如上所述, *D. sinensis* sp. nov. 保存了孢子囊穗的立体形态结构, 有益于加深对该器官属的形态学和解剖学认识, 为了解这类孢子囊穗的个体发育提供了新资料. 孢子异型, 与瓢叶目以往的研究结果一致. 近于完好的孢子囊立体形态, 清楚地显示出收缩的基部, 并呈短粗柄状, 修正了以往认为盘穗孢子囊全然无柄^[21]的结论. 很可能将来的工作会发现其他已知种也具有相似的柄状结构, 因为压型-印痕标本上的孢子囊痕迹, 往往不能分辨孢子囊的自体与基部, 因为后者常被前者遮盖.

表1 *Discinities sinensis* sp. nov. 与其他种特征比较^{a)}

种名	标本整体		中轴	孢子叶		孢子囊			孢子		时代	产地
	长/宽	宽		轮数/轮间距	顶部长齿数量/长度	表皮细胞	排列方式	大小长/短轴	数量/盘	孢子产量大/小孢子囊		
<i>D. sinensis</i> sp. nov.	20/20	5.7		5/4		矩形细胞	放射状	4/1.5	30~35	150~180/70~120	P ₁	中国
<i>D. dentilongus</i> (Gao and Thomas, 1994)	64/25	5		/4	50/13	矩形细胞	放射状	1.25/0.6	50	<i>Deltoideospora</i>	P ₁	中国
<i>D. bohemicus</i> (Feistmantel, 1880)	100			25/4				1/1			P/C	捷克
<i>D. cf. bohemicus</i> (Remy and Remy, 1956)	75/25							2.5/2	? 16/	550~640/54~94 <i>Punctatisporites</i>	C ₂	德国
<i>D. delectus</i> (Aronid, 1944, 1949)	100/17			/5			成对	2.5/1.7	60	600~750/75~90 <i>Calamospora</i>	C ₂	美国
<i>D. egregius</i> (Boursau, 1964)	95/30	8		13/					16/	500~770/60~100 <i>Calamospora</i>	C ₂	法国
<i>D. klizne</i> (Nemejc, 1941)	83~110/25										C ₂	捷克
<i>D. jingmansu</i> (Hirmer, 1940)	95/18	4			/6~7			2.5/1.5			C ₂	美国, 荷兰
<i>D. major</i> (Nemejc, 1937) ^[15]	/35~40	3~4						2/直径		1 000~1 300/95~115	C ₂	捷克
<i>D. raconensis</i> (Nemejc, 1941)	20/40			/4			放射状	2/	50		C ₂	捷克
<i>D. orientalis</i> (Gu and Zhi, 1974)	/20	6~7		/3	锯齿状		放射状	3.5/1.5/	7圈		P	中国, 沙特阿拉伯
<i>D. cf. orientalis</i> (Zhao et al., 1980)	/28	3.5					放射状				P ₂	中国
<i>D. discus</i> (Stockmans and Williere, 1962)	/18									/85~130 <i>Calamospora</i>	C ₂	捷克, 比利时
<i>D. sp.</i> (Remy and Remy, 1956)	48/18										C ₂	德国
<i>D. sp.</i> (Mamay, 1954)	45/25	4			40~50/4~6		放射状	0.7~1/	4~5圈 (100~150)		P ₁	美国
<i>D. sp.</i> 1 (Nemejc, 1941)											C	捷克
<i>D. sp.</i> 2 (Nemejc, 1941)									16/	530~680/60~87	C ₂	捷克
<i>D. sp.</i> 3 (Nemejc, 1941)									16/	305~506/60~87 <i>Laevigatosporites</i>	C ₂	捷克
<i>D. sp.</i> (Potonie, 1965)											C	美国
<i>D. sp.</i> (Mei et al., 1996)											P ₁	中国
<i>D. sp.</i> (Liu and Sken, 1978)				2~3/			放射状				P ₁	中国
<i>D. sp.</i> (Bohlin, 1971)	/20				20~30		放射状	2.8/1.5	3~4圈		C-P	中国

a) 孢子产量及大小原位孢子的有关特征参见文献[14]和[20], 其他主要据文献[7]和当前的研究结果。孢子大小度量单位为 μm , 其余为 mm。由于篇幅所限, *Discinities* 各个种的原始文献(种名后的括弧内)未在本文参考文献中全部列出, 但大都可从文献[7]和[20]中查到

关于瓢叶目的演化已有以下认识^[22]: *Archaeopteris* → *Noeggerathiostrobus* → *Lacoea* → *Discinities*. *D. sinensis* sp. nov. 的发现从两方面支持这一意见: (1) *Archaeopteris* 的孢子囊具柄^[23], 按以往 *Discinities* 孢子囊显然无柄的认识, 与上述演化序列不符, 因为需要解释孢子囊柄在演化过程中为什么消失. (2) *D. sinensis* sp. nov. 孢子囊未发育环带, 但壁层及绒毡层细胞的纵向排列, 指示成熟后可能发生纵向开裂. 这不仅与已了解到的 *Discinities* 孢子囊开裂方式^[14]相符, 而且与 *Archaeopteris* 的也一致^[23]. 值得注意的是, 由于 *Archaeopteris* 的系统位置早有定论^[24], 如果上述演化序列成立, 就意味着瓢叶目与前裸子植物关系密切, 与近年来许多古植物学家的认识^[12]一致.

致谢 承蒙导师李星学教授关心、鼓励开展该项研究, 并仔细审阅初稿, 提出修改意见. 同时, 周志炎教授也热心帮助完善文稿, 笔者谨此致谢. 本工作为中国科学院南京地质古生物研究所所长基金、中国博士后科学基金和国家自然科学基金(批准号:49872009)资助项目.

参 考 文 献

- 1 中国科学院南京地质古生物研究所, 中国科学院植物研究所编. 中国古生代植物. 北京: 科学出版社, 1974. 182
- 2 何锡麟, 朱梅丽, 范炳恒, 等. 山西太原东山晚古生代地层划分对比及古生物研究. 长春: 吉林大学出版社, 1995. 23~ 28
- 3 赵修祜, 莫壮观, 等. 黔西滇东晚二叠世植物群. 见: 中国科学院南京地质古生物所编. 黔西滇东晚二叠世含煤地层和古生物群. 北京: 科学出版社, 1980. 71
- 4 杨景尧. 地层. 见: 河南省煤田地质公司编. 河南省晚古生代聚煤规律. 武汉: 中国地质大学出版社, 1991. 26
- 5 何锡麟, 张玉谨, 朱梅丽, 等. 内蒙古准格尔旗晚古生代含煤地层与生物群. 徐州: 中国矿业大学出版社, 1990. 255
- 6 王自强, 王立新. 华北石千峰组下部晚二叠世植物化石. 中国地质科学院天津地质矿产研究所所刊, 1987. 15: 1~ 80
- 7 Gao Z F, Thomas B A. A new species of *Discinities* from the Lower Permian of China. *Rev Palaeobot Palynol*, 1994, 81: 185~ 192
- 8 Boureau E. *Traite de Paleobotanique, III Sphenophyta Noeggerathiophyta*. Paris: Masson, 1964. 499~ 502
- 9 Jongmans W, Dijkstra S J. *Fossilium Catalogus, II: Plantae*. Junk: S- Gravenhage, 1960. 1141~ 1144
- 10 Hill C R. Late Permian plants including Charophytes from the Kuff Formation of Saudi Arabia. *Bull Br Mus Nat Hist (Geol)*, 1983: 105~ 112
- 11 Halle T G. Notes on the Noeggerathiineae. *Svensk Bot Tidskr*, 1954, 48(2): 368~ 380
- 12 Taylor T N, Taylor E L. *The Biology and Evolution of Fossil Plants*. New Jersey: Englewood Cliffs, 1993. 440~ 450
- 13 李星学, 吴秀元, 沈光隆, 等. 北祁连山东段纳姆尔期地层和生物群. 济南: 山东科学技术出版社, 1993. 138~ 140
- 14 Remy W, Remy R. *Noeggerathiostrobus vicinalis* E, Weiss und bemerkungen zu ahnlichen Fraktifikationen. *Abh Deutsch Akad Wiss Berlin, Biologie*, 1956, 2: 1~ 11
- 15 Nemejc F. On *Discinities* K, Feistmantal. *Bull int, Ceska Akademie ved Umeni*, 1937, 38: 1~ 10
- 16 Foster A S, Gifford E M. *Comparative Morphology of Vascular Plants*, 2nd ed. San Francisco: Freeman and Company, 1974. 69~ 70
- 17 Arnold C A. A heterosporous species of *Boumanites* from the Michigan coal basin. *Am J Bot*, 1944, 31: 466~ 469
- 18 Arnold C A. Fossil flora of the Michigan coal basin. *Contrib Mus Paleontol, Univ Mich*, 1949, 7: 131~ 269
- 19 Leary R L. *Lacoea* with sporangia and *Calamospora* spores from Rock Island, Illinois. *Rev Palaeobot Palynol*, 1980, 29: 23~ 28
- 20 Balme B E. Fossil in situ spores and pollen grains: an annotated catalogue. *Rev Palaeobot Palynol*, 1995, 81: 182
- 21 Mamay S H. A Permian *Discinities* cone. *J Wash Acad Sci*, 1954, 44: 7~ 11
- 22 Leary R, Pfefferkorn H W. An early pennsylvanian flora with *Megalopteris* and Noeggerathiales from West-Central Illinois. *Illinois State Geol Surv, Cir*, 1977, 500: 1~ 78
- 23 Carluccio L M, Hueber F M, Banks H P. *Archaeopteris macilenta*, anatomy and morphology of its frond. *Am J Bot*, 1966, 53: 719~ 730
- 24 Beck C B. *Archaeopteris* and its role in vascular plant evolution. In: Niklas K J, eds. *Paleobotany, Paleoecology and Evolution*, Volume 1. New York: Praeger Press, 1981. 193~ 230

(1999-04-13 收稿, 1999-07-19 收修改稿)