

植物化石

PLANT FOSSIL

陆生植被的历史



[英] 克里什托夫·科利尔 巴瑞·托马斯 著
王祺 高天刚 译



GUANGXI NORMAL UNIVERSITY PRESS

广西师范大学出版社

植物化石

PLANT FOSSIL

陆生植被的历史

[英] 布里什托夫·科利尔·巴瑞·托马斯 著
王祺 高天刚 译

广西师范大学出版社

·桂林·

图书在版编目(CIP)数据

植物化石——陆生植被的历史/(英)克里什托夫·科利尔,
(英)巴瑞·托马斯著;王祺,高天刚译.
—桂林:广西师范大学出版社,2003.1
ISBN 7-5633-3793-8

I. 植… II. ①克…②巴…③王…④高… III. 植物化石
IV. Q914.2

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2002)第 108716 号

广西师范大学出版社出版发行
(桂林市育才路 15 号 邮政编码:541004)
网址:www.bbtpress.com

出版人:萧启明
全国新华书店经销
发行热线:010-64284815
中国石油报社印刷厂
(河北省涿州市冠云路 邮政编码:072750)

开本:787mm×1092mm 1/16
印张:20.75 字数:150 千字
2003 年 1 月第 1 版 2003 年 1 月第 1 次印刷
印数:0 001 ~ 8 000 定价:29.80 元

如发现印装质量问题,影响阅读,请与印刷厂联系调换。

致中国读者

我们最初写这本书的英文版是为了激发人们对古植物学这门学科的兴趣。虽然市面上有许多出色的古植物学教科书满足了高校学生的需要，而且许多有关化石的优秀少儿读物也涉及了一些古植物学的内容，但是为中级水平的读者而写的书籍还为数不多。因此，我们写这本书旨在填补这方面的不足。我们希望那些有兴趣的外行、高年级的孩子和非古生物学专业的大学生都能涉猎到它。本书并无意作为专业性的教科书，而是帮助那些可能选修古植物学课程的地质学及植物学专业的学生入门。我们相信本书可能会吸引一些中青年地质学家和植物学家的兴趣，它或许能够唤起他们在学生时代学习古植物学的美好回忆！

本书着眼于植物化石。毕竟它们是古植物学的基础，但是教科书中对原先植物的假想复原却常常使植物化石变得黯然失色。这使我们感到很惭愧。因为植物化石本身就非常引人注目，这正如我们在书中可以看到的。而且，植物化石是客观存在的，而复原却是理论性的。在书中，我们简要评述了各大植物类群的化石记录，描述了它们主要的演化趋势，并且讨论了世界范围内植被类型的总体演化，阐明了它们对我们认识古地理和古气候的重要性。我们还回顾了古植物学的研究历史，概括了在过去 300 年里发生在该学科中的重大进展。不过，我们也试图展望了这个学科的未来：古植物学仍然是一个非常活跃的研究主题。

首先，我们非常感谢那些为本书提供图说照片的同行。他们是（按照姓氏字母顺序）：南非比勒陀利亚国家植物研究所 Heidi Anderson 博士；瑞典斯德哥尔摩自然历史博物馆 Y. Arremo 先生；美国新墨西哥州阿尔伯克基 Sidney Ash 博士；英国爱丁堡皇家植物园 Richard

Bateman 博士；英国 Aberystwyth 威尔士大学 David Batten 教授；英国伦敦大学 Bill Chaloner 教授和 Margaret Collinson 博士；美国佛罗里达州 Gainesville 自然历史博物馆 David Dilcher 教授和 Steve Manchester 博士；美国华盛顿史密森研究所 Bill DiMichele 博士；英国彼得伯勒共同自然保护委员会 Neil Ellis 先生；比利时里奇大学 Muriel Fairon-Demaret 博士；瑞典斯德哥尔摩自然历史博物馆 Else Marie Friis 博士；美国北卡罗来那大学 Patricia Gensel 博士；英国卡迪夫，威尔士大学 Alan Hemsley 博士；英国伦敦自然历史博物馆 Paul Kenrick 博士；德国明斯特，维斯特伐利斯克-威廉大学 Hans Kerp 教授；挪威奥斯陆古生物博物馆 Franz-Josef Lindeman 博士；法国里尔大学 Jean-Pierre Laveine 教授；法国蒙彼利埃，朗格多克大学 Nick Rowe 博士；中国天津地质科学院王自强教授；曼彻斯特大学的 Joan Watson 博士和悉尼(NS)，布雷盾角大学 Erwin Zodrow 博士。书中的图片是用这些同行提供的底片制作的，最终的冲洗是由卡迪夫威尔士美术馆和国家博物馆 D. M. Spillard 博士(系统生物学和生物多样性部)和 Jim Wild 先生(摄影部)完成的。书中图说的那些威尔士美术馆和国家博物馆的标本由该馆的摄影部拍摄，在此深表感谢。最初邀请我们写这本书的 Douglas Palmer 博士(剑桥)所给的建议对本书内容的改善大有裨益。我们感谢卡迪夫的 Annette Townsend 女士、Guildford 的 Deborah Spillards 博士和 Pauline Dean 女士，他们为书中图说的植物化石制作了精巧的模型和优美的素描。

最后，我们感谢王祺先生把这本书译成中文，指出原著中一些粗心大意的错误，并且使它能在中国出版。

克里什托夫·科利尔
卡迪夫，2001年5月2日

译者的话

我很荣幸将这本书介绍给对植物化石感兴趣的每一个人。

本书是英国著名古植物学家克里什托夫·科利尔和巴瑞·托马斯的一本新著。作者以植物化石图说的形式，直观而生动地阐述了陆生植物的演化和陆生植被的发展以及古植物学研究的历史，通过对地质历史时期中先后出现的主要陆生植物和植物群景观的描述和复原，以点带面、彩线穿珠式地重现了陆生植被的演化历史。

作者旨在说明古植物学家研究的植物化石种类和从中能够获取的信息类型。正如他们所言，这本著作既不是古植物学教科书，也不是鉴定指南，而是一本为中级水平的读者而写的书籍。本书的最大特点是图文并茂，附有大量精美的黑白照片和插图。这大大增加了植物化石的直观性，从而可以让更多的人了解和喜欢植物化石，而不是拘泥于教科书中“枯燥”的描述。

本译著的主要目的是为了向更多的读者介绍古植物学的基本研究对象——植物化石。作为一名古植物学专业的博士生,我深深地体会到从生物学角度来探讨这些地质历史时期中的化石植物是多么的重要。因为植物化石是我们认识植物界演化的惟一直接证据;同时,为了能让更多的人接触到植物化石的基本知识,也需要很好的书籍作向导。

植物化石是保存于地质记录中的植物遗体及其印痕，它们是植物的残骸经过沉积物掩埋，从生物圈进入岩石圈，发生一系列的化石化过程后形成的。地球表面的地层就像一部厚厚的史卷，植物化石正如史卷中记录的文字。尽管记录具有不完整性和偏差性，但是古植物学家仍然可以像现代植物学家观察蜡叶标本那样研究零碎的化石材料。不同之处在于，现代植物学家可以直接在野外考察蜡叶标本上植物的完整形

态,而古植物学家却不能,因为整株植物保存为化石的几率微乎其微。尽管如此,植物化石仍然是我们研究植物起源和演化以及植物群演替的直接证据,这也正是古植物学近 200 年来经久不衰的魅力所在。

陆生植物的起源和演化是影响到整个陆地生态系统的重大事件,也是全世界科学家关心的重要课题之一。在长达三十多亿年的前显宇宙,地球上的生命一直存在于原始海洋中。生物由海洋向陆地的发展是生物圈演化的大事件,陆地生命最早出现于大约 4.25 亿年前,在地球历史最后十分之一的时间里达到繁荣。陆生植物的出现促进了原始大气中氧气的循环和积累,这为包括我们人类在内的其他陆生生命的演化提供了必要的先决条件。

当前的古植物学研究越来越注重“将今论古”,即运用现代生物学的方法和原理来研究植物化石,探索和复原地质历史时期的古地理、古气候和古环境,以期重建地球表面植物界的系统发育、生态系统和植被演替的历史,为我们动态地考察人与自然的关系和可持续发展提供前瞻性的理论依据。

作为译者和专业学习者,我们深知自己承担的责任和使命。正如英国著名历史哲学家汤因比(Arnold Jseph Toynbee)所言:“一个学者的毕生事业,就是要把他那桶水添加到其他学者无数桶水汇成的日益增长的知识巨流中去。”我殷切地希望这本书能为同行间的专业知识添桶“水”,而且也期望更多对植物化石感兴趣的业余爱好者能灌桶“水”,体验一份来自专业外的惊喜和享受。

本译著约 12 万余字,附有 41 幅插图和 128 张黑白照片。全书共有十章,小标题是译者按照原著的篇章结构添加的。其中,第八章被子植物及其相关的图文说明、附录和索引由中国科学院北京植物研究所高天刚博士(现在昆明植物研究所做博士后)译出,其余部分由北京大学地球与空间科学学院地质学系王祺博士完成。关于翻译中遇到的疑

难问题,一方面,译者与原著作者英国威尔士国家博物馆植被历史部主任科利尔博士在书信中进行了广泛讨论,对原著中发现的错误和不当的措辞做了必要的修改;另一方面,译者参考了国内外的古植物学著作、教科书和手册,其中包括一些已经译成中文的专著,例如:《地质历史时期的植物群》(1995, 李星学主编, 广东科技出版社)、《古植物学》(1994, 杨关秀主编, 地质出版社)、《古植物学基础》(1991, 杜宽平、蔡重阳和杨簪等译, 1987, S. V. Meyen 著, 中国地质大学出版社)、《古植物学—化石植物生物学导论》(1991, 梅美棠、杜贤铭和李中明译, 1981, T. N. Taylor 著, 科学出版社)。由于译者水平有限,加之时间仓促,译文中的错误在所难免,请读者批评指正。

本书承蒙英国 Boydell 出版社授权翻译首版英文原著，并免去一切中文版的版税，承蒙广西师范大学出版社大力资助出版，在此向他们表示最衷心的感谢！该书经过中国科学院北京植物研究所付德志研究员和孔昭宸研究员的认真审阅，由北京大学地球与空间科学学院地质学系郝守刚教授和董熙平教授热情推荐，以及本书责任编辑罗洁小姐的细致工作，最终得以顺利出版，在此向他们表示最诚挚的感谢。非常感谢英国威尔士国家博物馆科利尔教授慷慨提供了原著图中的照片，并为此书写了前言。非常感谢西双版纳热带植物园王锦秀女士的认真校稿。同时，也特别感谢美国佛罗里达自然历史博物馆迪尔彻 (David L. Dilcher) 教授、英国卡迪夫大学地球科学系爱德沃兹 (Dianne Edwards) 教授、新疆农业大学林学系杨昌友教授和女友张艳霞有益的建议和无私的帮助。

王祺

北京大学燕园

2002年6月9日

总编辑序

众所周知,如果没有植物,地球上就没有生命。植物在生命的演化和陆地的开拓中起了非常重要的作用。然而,人们对植物的化石历史还不太清楚,甚至许多科学家,也仅囿于化石植物材料形成煤这个常识。正如地球上的动物群一样,植物群也有自身的兴衰和变迁。植物类群的盛衰兴亡,形成了它们的辐射和绝灭。

总体上,从大约4亿年前原始的陆生维管植物演化至今,它们的主导地位历经巨大的变化。最早的陆生植物是一些仅有几厘米高、茎轴裸露和局限于潮湿低地生境中的矮小植物。科利尔和托马斯给我们讲述了一个关于整个地球上的植物群是如何从这些毫不起眼的开拓者进化的非凡历史。按照植物化石记录中出现的一般顺序,他们描述了每一个大的植物类群。陆生植物的发展史历经早期高大的石松植物、木贼植物和真蕨植物,形成了地球上最早的森林和具有巨大经济价值的石炭纪煤炭沉积。到了中生代,恐龙成为地球上的霸主,松柏类植物和真蕨植物在陆生植被中占据了主导地位。随之,大约在6 000万年前的第三纪,它们最终又被地球上占支配地位的被子植物和大型植食性哺乳动物所取代。

《植物化石》给我们讲述了陆生植被4亿年间奇迹般的演化历史,它附有大量精选的化石植物照片,图文并茂。大部分照片以前从未在学术杂志之外看到,代表了化石记录的普遍范例。作者也谈到了对陆生植被发展史作出杰出贡献的科学家,并且试着对古植物学未来的研究方向作了一些预测。

作为职业古植物学家,科利尔和托马斯对古代植物群作了毕生的研究,让他们来讲述这段奇迹般的历史是再好不过了。他们都是非常活跃的国际古植物学家群体中的著名研究者(科利尔博士在卡迪夫,

威尔士国家博物馆和美术馆；托马斯教授在莱姆匹特，威尔士大学），理应能够对化石记录拿出最近期的观点和解释。作者得益于与世界同行的合作，尤其是那些北美的研究者，他们慷慨提供了许多照片。本书确实反映了化石植物研究的国际间合作。

本书是我们出版的《化石图说》系列中的第三卷，主要目的是让职业古生物学家给我们讲述这些别具特色的化石“故事”，因为他们考虑得更加周全，所以会尽可能地利用大量的照片来图说这些化石。我衷心地感谢出版商(Boydell出版社)给我们提供最优先的机会来讲述这些化石“故事”和继续支持这个系列。

系列编辑：Douglas Palmer

剑桥, 1999

目 录

致中国读者	1
译者的话	3
总编辑序	6
第一章 绪 言	1
一、什么是植物	1
二、植物化石的类型	2
三、哪里可以发现植物化石	6
四、植物碎片如何变成化石	7
五、化石记录的偏差	8
六、植物化石的命名	9
七、为什么研究化石植物	11
第二章 早期陆生植物	13
一、世代交替	13
二、适应陆地生活	14
三、莱尼燧石层植物群	16
四、最早的维管植物	19
五、早期的非维管植物	21
六、工蕨植物	21
七、三枝蕨植物	24
八、前裸子植物	25

第三章 石松植物	28
一、最早的石松植物	28
二、莱尼燧石层的石松植物	29
三、原始鳞木目	31
四、角质层和纸煤	31
五、乔木状石松植物	32
六、早期乔木状石松植物	33
七、鳞木属和煤系沼泽	34
八、根座属	36
九、石松植物体形的减化	37
十、现代草本石松植物	39
第四章 木贼植物	40
一、木贼植物的起源和分类位置	40
二、羽歧叶目	41
三、古芦木科	42
四、芦孢穗科	43
五、冈瓦纳大陆的木贼植物	46
六、现代木贼植物	46
七、楔叶目	47
第五章 真蕨植物	49
一、最早的真蕨植物	49
二、现代真蕨植物	50
三、观音座莲目	51
四、瓶尔小草目	53
五、晚古生代的草本真蕨植物	53
六、古生代的真蕨目	54

七、紫萁科	54
八、海金沙科	55
九、马通蕨科	55
十、双扇蕨科	57
十一、蚌壳蕨科	57
十二、水龙骨科	57
十三、登普斯基属	59
十四、异孢的真蕨植物	59
第六章 早期裸子植物	61
一、什么是胚珠和种子	62
二、艾尔背斯科	63
三、瓶籽科	65
四、髓木目	67
五、偶籽科	70
六、华丽木植物	70
七、盾籽植物	72
八、大羽羊齿植物	73
九、舌羊齿植物	74
十、科达植物	77
第七章 现代裸子植物	80
一、早期松柏类植物	80
二、现代松柏类植物	82
三、银杏植物	85
四、苏铁植物	87
五、本内苏铁植物	89
六、开通植物	92

七、盔籽植物	93
第八章 被子植物	95
一、什么是被子植物	95
二、被子植物的祖先	96
三、最早的被子植物	97
四、单子叶植物的起源	98
五、动物对被子植物进化的影响	98
六、风媒传粉的被子植物	100
七、白垩纪的被子植物	100
八、第三纪的被子植物	103
第九章 陆生植被发展	106
一、年代和地层学	106
二、志留纪的陆生植被[410—437 MA(MA 为百万年。——译注)]	107
三、泥盆纪的陆生植被(355—410 MA)	107
四、石炭纪的陆生植被(300—355 MA)	108
五、二叠纪的陆生植被(250—300 MA)	109
六、二叠纪—三叠纪灭绝事件	111
七、三叠纪的陆生植被(205—250 MA)	111
八、侏罗纪的陆生植被(135—205 MA)	112
九、白垩纪的陆生植被(65—135 MA)	113
十、白垩纪—第三纪灭绝事件	115
十一、早第三纪和晚第三纪的陆生植被(1.6—65 MA)	116
十二、第四纪的陆生植被(现今—1.6 MA)	118
第十章 古植物学研究漫谈	120
一、古植物学的肇始	120

二、煤的影响	123
三、舌羊齿植物群和大陆漂移学说	130
四、早期陆生植物的研究	131
五、苏铁植物的时代	132
六、被子植物的研究	136
七、产地保护	139
八、古植物学的未来	140
图	144
附录一 维管植物的分类	272
附录二 进一步阅读	288
译名对照	305

第一章 緒 言

在人们的印象中，“典型”的化石通常是动物的残骸，例如贝壳或恐龙的骨架。确实有大量的动物化石，但也有不计其数的植物化石。早在大约 4.25 亿年前，植物就已出现在陆地上，自那时起它们的残骸就不断落入泥沙中，后来保存为化石。虽然这些植物化石显示的是过去植被的直接景观，但是我们却能从中推断出植物和植物群的演化历史。

本书既不是一本古植物学教科书,也不是一本鉴定指南。有许多其他书籍可用来做教科书或鉴定指南(见附录二)。我们的目的是图释古植物学家研究的植物化石类型和从中搜索各类信息。本书的内容反映的是化石记录中不同类型植物的相对丰度,而不是过去植被中的原始丰度。当然,它并不反映现今植物种类的丰度。

一、什么是植物

早期的博物学家把生物划分为两界,即动物界和植物界。动物是活动的,它靠消耗其他有机体来获取营养;而植物是静止的,它通过内部机制(主要是光合作用)产生食物。虽然这种二分法很好地划分了常见的大多数有机体,但很明显,动、植物界之间的这种区别并不是截然的。最明显不适于二分方案的大类群是真菌,它们虽然静止不动,但却以其他有机体为食,因而它们被划分为一个独立的界。随着生物学家更加贴近地观察微观世界,情况就变得更加复杂了。

在任何分类系统中，植物不能仅凭光合作用的营养方式来定义，因为光合作用在整个植物界中并不是普遍存在的。例如，列当属

(Orobanche) 和拉特雷属 (Lathraea) 就不进行光合作用。而某些简单无核的单细胞细菌(例如蓝绿藻)和具有核细胞的疑源类低等原生真核生物,例如鞭毛藻 (Chlamydomonas), 虽然也进行光合作用,但它们却不适于放入其他的任何类群。植物都是固着的,但这几乎不能被当做一个定义性状,因为真菌和一些原生真核生物及动物也是固着的。植物可定义为那些具有世代(孢子体和配子体)交替的有机体,并且有性活动在配子体上产生胚。一些藻类原生真核生物有世代交替,但不产生胚。而动物产生的胚是一种截然不同的类型,它由一个中空的细胞球构成,通常脱离母体组织;与之对比,植物的胚是一个实心结构,仍然埋藏于母体组织中。动物和植物的区别也在于它没有世代交替(第二章将进一步讨论)。真菌既没有胚,也没有世代交替。

本书的内容局限于苔藓植物和维管植物以及在志留纪和泥盆纪陆生植物演化的早期阶段发现的原始非维管植物。苔藓植物是陆生植物类群,主要分为苔类、藓类和角藓类。虽然它们极好地适应了陆地生活,但它们不像维管植物那样能够发育成较大的有机体。维管植物包括了大部分陆生植被,如真蕨植物、木贼植物、石松植物、裸子植物及被子植物。我们排除了藻类植物,因为除了少数特别的例子,例如沟鞭藻 (Dinoflagellates) 或者具有矿化“骨架”[例如, 绒枝藻属 (Dasy-cladus)] 的种类, 藻类植物化石化可能性非常小,而且我们对它的演化历史知道得也相对太少。真正的陆生植物与之相比,它们的抵御性结构(角质层、维管组织,等等)能够为我们提供一个更加完整的化石记录。

二、植物化石的类型

当部分植物体落入沉积物或其他一些保存介质(如琥珀)中时,就可能形成植物化石。整个植物体保存为化石的是微乎其微的。后来发生