

■ 李承森 主编

植物科学进展

(第五卷)

ADVANCES IN PLANT SCIENCES Vol. 5



高等教育出版社
HIGHER EDUCATION PRESS

内 容 简 介

本卷分4个专题,共收集论文24篇,分别从系统与演化植物学、生理生化及分子发育、生态学、资源植物等方面论述了植物科学的发展趋势和解决问题的新思想。作者均为国内科研一线的青年科学工作者,他们结合自己的研究实践,详细地介绍了该领域的前沿研究成果和对一些问题的新见解。本书可作为从事植物科学和农、林业研究的科技工作者、管理人员以及大专院校师生的参考书。

图书在版编目(CIP)数据

植物科学进展.第5卷/李承森主编.一北京:高等教育出版社,2003.8

ISBN 7-04-012798-9

I.植… II.李… III.植物学—研究—进展—高等学校—教材 IV.Q94-11

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2003)第 052420 号

责任编辑 吴雪梅 封面设计 张 楠
责任排版 李 杰 责任印制 杨 明

出版发行 高等教育出版社
社 址 北京市西城区德外大街4号
邮政编码 100011
电 话 010-82080802

购书热线 010-64054588
免费咨询 800-810-0598
网 址 <http://www.hep.edu.cn>
<http://www.hep.com.cn>

经 销 新华书店北京发行所
印 刷 北京未来科学技术研究所
有限责任公司印刷厂
开 本 787×1092 1/16
印 张 17.25
字 数 450 000

版 次 2003年8月第1版
印 次 2003年8月第1次印刷
定 价 26.00元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

《植物科学进展》编委会

顾 问 吴征镒 张新时 许智宏 肖培根 匡廷云
洪德元 王文采 郝 水 蒋有绪 朱大保
杜生明

主 编 李承森

副主编 陈家宽 林金星 祖元刚
顾红雅 王宇飞 林金安

编 委 (按姓氏笔划排序)

王士俊	王仁卿	王凤春	王幼群	王印政
王全喜	王青锋	王德利	左家哺	白书农
刘公社	刘启新	刘博林	吕洪飞	安树青
朱玉贤	闫章才	余懋群	吴庆余	吴晓东
吴雪梅	吴 鸿	李俊清	李 冠	李凌浩
李德铎	杨 劼	杨亲二	杨 继	陆树刚
陈永喆	陈建群	陈 放	陈晓亚	范六民
周永红	杭悦宇	郑海雷	郝小江	施苏华
施国新	唐 亚	赵南先	徐正尧	郭友好
高玉葆	阎秀峰	黄百渠	温明章	傅承新
葛 颂	韩兴国	谭仁祥	潘晓玲	魏令波

目 录

I. 系统与演化植物学

石松类植物亚鳞木属的研究	王 祺(3)
蕨类植物遗传多样性及繁育体系	刘秀群 陈龙清(15)
水松属的研究	李发根 夏念和 邓云飞 孙 晔(21)
莲属的研究	刘秀群 杨 健 王宇飞 李承森(31)
番荔枝科叶结构特征的分类学意义	孙同兴(43)
果实类型的一个新系统	寇香玉 谢 磊 颜平辉 吕 静(53)

II. 生理生化及分子发育

植物细胞命运决定——极性分裂·遗传因子·位置效应	薛勇彪 索金凤(69)
植物端粒及端粒酶研究的最新进展	庄云龙 陈永喆(81)
MADS-box 基因与高等植物的形态建成	叶建荣 吴乃虎(93)
高等植物发育的光调控	梁卫红 王树生 米志勇(103)
水韭属植物光合作用的研究	庞新安 刘 星 王青锋(119)
大气 CO ₂ 浓度升高对植物根生态效应的研究	吴冬秀 白永飞 韩兴国 李凌浩(127)
RNA 沉默及其生物学功能	叶建荣(137)
水杨酸处理对采后桃果实生理反应的影响	杨爱珍 王有年 于同泉 张海英(151)

III. 生态学

热带森林生物多样性动态维持机制的研究	臧润国(159)
干旱和半干旱生态系统中的沃岛效应	熊小刚 韩兴国 陈全胜(179)
植物养分利用效率研究进展 (1)植物养分利用效率的概念与原理	袁志友 李凌浩 黄建辉(187)
植物养分利用效率研究进展 (2)不同尺度上的植物养分利用效率	袁志友 韩兴国 黄建辉(201)
土壤呼吸的温度敏感性	陈全胜 李凌浩 韩兴国 熊小刚 阎志丹 王正文 白文明 宋世环(215)
克隆植物无性系分株间相互作用及储藏物质对其种群结构的影响	铃木准一郎(223)
运用叶相分析探讨第三纪气候	孙启高(235)

IV. 资源植物

台湾杉属(杉科)的地理分布与生境	马清温(245)
药用植物何首乌的研究	李 正 杭悦宇 周义锋 郭可跃(255)
森林植物遗传资源保护与林业可持续发展	李 斌 顾万春 林富荣 郭文英 吐拉克兹·努尔买买提(265)

植物科学进展(第五卷)

I . 系统与演化植物学

石松类植物亚鳞木属的研究*

王 祺**

(中国科学院植物研究所,北京 100093)

On *Sublepidodendron*, an Old Arborescent Lycopsid

Qi Wang

(Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093)

- 1 引 言
- 2 传统的亚鳞木属概念
- 3 实例研究——松滋亚鳞木
- 4 亚鳞木属及其相关属的分支系统学研究
- 5 亚鳞木属的新分类系统及其演化意义

1 引 言

亚鳞木属 [*Sublepidodendron* (Nathorst) Hirmer, 1927] 是世界早石炭世植物群中最引人注目的植物大化石之一 (Chaloner and Lacey, 1973; Chaloner and Meyen, 1973; 吴秀元, 1995; 孙克勤, 1997)。其模式种奇异亚鳞木 (*S. mirabile*) 被视为欧美植物区泥盆纪末与石炭纪初之交的标志种, 而在中国也较早地分布于晚泥盆世 (Li and Cai, 1978; Chaloner and Sheerin, 1979; Cai and Li, 1995; 蔡重阳和王悻, 1995; 李星学, 1997; Wang Qi *et al.*, 2002, 2003)。亚鳞木属对世界范围内泥盆—石炭之交的地层划分和对比、晚古生代植物区系和石松植物的系统演化研究都具十分重要的意义。过去, 尽管古植物学家为亚鳞木属的地层学研究做出了重要贡献, 但对它的生物学属性的研究还十分薄弱。传统上单凭叶座来定义的亚鳞木属已经掩盖了它在石松植物分类系统中的真正位置。本文基于实例研究和分支系统学研究的结果, 简要介绍亚鳞木属的研究新进展, 进而重新考虑亚鳞木属的分类位置, 探讨该属在石松植物演化谱系中的意义。

* 中国博士后科学基金资助项目 (# 2002032119)

** E-mail address: happyking2644@sina.com

2 传统的亚鳞木属概念

瑞典古植物学家 Alfred Gabriel Nathorst(1920)在他的德文专著《斯匹次卑尔根库尔姆期植物群》(Zur Kulmfora Spitzbergens)中第一次使用“亚鳞木组”(Sublepidodendron Gruppe)这个名字在广义鳞木属(*Lepidodendron sensu lato*)下描述了一些植物茎干的印痕化石(图 1)。自那以后,亚鳞木植物化石被广泛报道于欧、亚、北非、澳大利亚和美洲等地的晚泥盆世和(或)早石炭世地层(王祺,2002)。

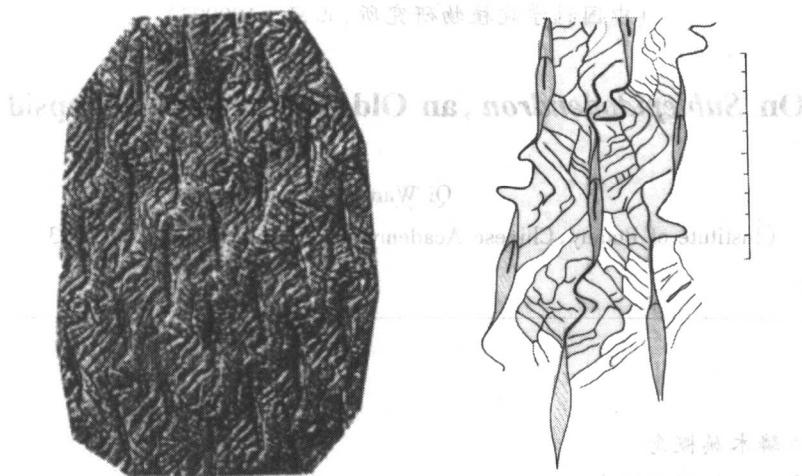


图 1 左图为亚鳞木属的模式标本(据 Chaloner,1967;引自 Nathorst,1920);
右图为模式标本局部的线条图,示叶座和间隔带的特征(比例尺=10 mm)(引自王祺,2002)

由于对“亚鳞木”的分类意见争议颇大,它的分类等级从组(section)或群(group)、亚属到属经历了长期的历史沿革过程(王祺,2002)。迄今,国际古植物协会(IOP)植物化石数据库(PFR)正式接受的亚鳞木属属名[即 NCU(name in current usage)]为[*Sublepidodendron* (Nathorst) Hirmer 1927 (见 <http://www.biodiversity.org.uk/palaeo-bin/pfrdes>)]。传统的亚鳞木属概念主要是基于茎轴表面的叶座特征(图 2)。在分类实践中,由于植物化石保存方式和埋藏条件的不同(王祺和郝守刚,2001),

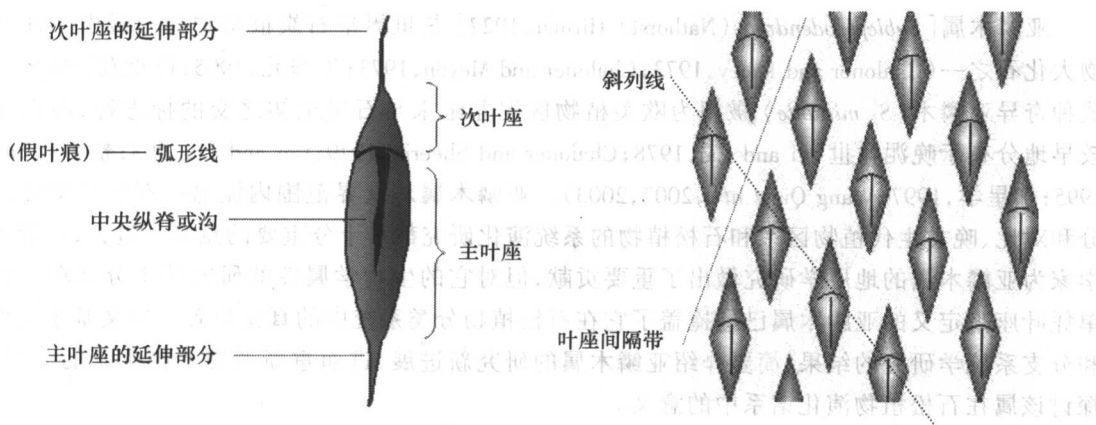


图 2 亚鳞木属的叶座特征(据王祺,2002)

亚鳞木茎轴压印化石的叶座特征发生了相当大的变化,使鉴定工作非常困难。而且,以前的研究主要是基于保存较差、零碎和缺乏有机连接的标本和材料,而对亚鳞木化石植物的整体形态、内部解剖和生殖结构了解甚少,从而妨碍了对亚鳞木属的生物学属性的认识。尽管已经报道的亚鳞木种多达 42 多个(Jongmans and Dijkstra, 1969; Dijkstra and Ameron, 1994; Cai and Li, 1995; 王祺, 2002),但这些种的鉴定可信性和研究程度都不高,需要进一步详细调查。下面,以松滋亚鳞木为实例,辅以插图介绍亚鳞木属研究的新进展。

3 实例研究——松滋亚鳞木

近来,亚鳞木属的研究有了新进展。该属的两个种无锡亚鳞木(*Sublepidodendron wusihense* Sze)和松滋亚鳞木(*S. songziense* Chen)都发现了茎轴的解剖以及茎轴与生殖器官的有机连接(王祺, 2002; Wang Qi *et al.*, 2002, 2003; 王祺和郝守刚, 2003; 王恽, 个人通讯, 2002)。无锡亚鳞木被发现与葛利普鳞孢穗(*Lepidostrobus grabau* Sze)连接在一起。因此,王恽等提出了新组合葛利普亚鳞木(*S. grabau*),它具有管状中柱和次生木质部。

松滋亚鳞木(*S. songziense* Chen)是陈公信于 1977 年基于采自湖北省松滋和宜都上泥盆统写经寺组的石松类植物茎干印痕化石而建立的(见冯少南等, 1977; 陈公信, 1984)。陈公信的描述为:“茎粗 4.0 mm 左右,长 110 mm 以上。叶座呈明显的螺旋排列,紧挤,纵纺锤形或纵卵形,长约 2.0 mm,宽约 1.2 mm,上下两端钝圆,其左右间隔 0.5 mm,叶座中央有一明显的维管束痕(叶痕),呈纵卵形,长约 0.8 mm,宽约 0.4 mm。叶线形,毛发状,不分叉”。需要指出的是,陈公信所描述的“纵卵形叶痕”其实是叶座中下部的纵脊(亚鳞木属没有叶痕,只有假叶痕!)。陈公信认为该种“叶座小,纵纺锤形或纵卵形,上下两端钝圆”易与亚鳞木属的其它种相区别。然而,他的合模标本(syntypes)过于零碎,并不能涵盖叶座的所有变异式样。因此,这种植物化石已经被处理为不同的属种(冯少南, 1984; 李汉民和蓝善先, 1984; Cai and Li, 1995)。冯少南(1984)认为松滋亚鳞木(*S. songziense* Chen)的叶座排列方式接近拟鳞木属(*Lepidodendropsis* Lutz, 1933),呈假轮状排列,于是就把它新组合为松滋拟鳞木(*L. songziensis*)。作者认为,冯少南(1984)所描述的植物化石是松滋亚鳞木的一个远端细枝,叶座排列紧凑,给人以假轮生的印象。实际上,他描述的化石具有明显的叶座间隔带,叶座中央具有清晰的纵脊。因此,它仍应归入松滋亚鳞木。同时,冯少南(1984)描述于松滋和宜都上泥盆统的纺锤形拟鳞木(*L. fusiformis*)、卵拟鳞木(*L. ovata*)、宜都拟鳞木(*L. yiduensis*)和宜都亚鳞木(*S. yiduense*)之间基本没有差别,也应归入松滋亚鳞木; Cai 和 Li (1995)认为松滋亚鳞木(*S. songziense*)可能是 *Bergeria* 保存状态。*Bergeria*(周皮相)、*Aspidiaria*(中皮相)和 *Knorria*(内模相)是鳞木类植物茎干由于表皮和皮层脱落程度的不同而显示的三种状态(Gu & Zhi, 1974; 冯少南等, 1977)。它们都是形态属,经常难以对应于某一个具体的鳞木类植物茎器官属, Taylor(1981)也表达了类似的观点。作者认为陈公信的合模标本叶座比较清楚,没有叶痕,不太适合归入 *Bergeria* Presl。

李汉民和蓝善先(1984)从安徽省巢县(现称巢湖市)亚父公社旗山上泥盆统五通组上部描述了巢县亚鳞木(*S. chaoxianense*)。这个种的主要特征:“同一枝干上叶座的形态自下而上由斜方形或宽倒卵形逐渐变为长倒卵形;叶座上部均可见及一拱形痕,下部具一明显的纵沟或纵脊。无叶痕,仅有一维管束痕”。李汉民和蓝善先(1984)认为这个种的幼枝接近于松滋亚鳞木,但由于不能确信陈公信所描述的“纵卵形叶痕”是否就是巢县亚鳞木(*S. chaoxianense*)叶座中下部的纵脊,同时也考虑了二者产地的不同,故而把它们作为不同的种来处理。

2001年12月底,作者去南京地质古生物研究所查看标本期间,王怵慷慨赠送了一些未鉴定的鳞木类植物压型/印痕化石,它们采自安徽巢湖市(即巢县)狮子口上泥盆统五通组上部(Wang Yi, 2001)。经过仔细观察后发现,它们与松滋亚鳞木的形态特征基本一致:叶座小(1.0~3.5 mm长, 0.8~1.5 mm宽),微微突起,纺锤形或卵形,螺旋状排列,没有叶痕,分枝式样相同,叶经常宿存。因此,可以归入松滋亚鳞木。然后,作者又将这些标本与同是产自上泥盆统五通组上部的巢县亚鳞木作了对比,确定它们也是同一种植物。因此,本文中巢县亚鳞木作为松滋亚鳞木的同物异名处理。因为巢县亚鳞木的所有特征均包含在松滋亚鳞木的整体特征之内,而且二者的产出层位相当,可以横向对比(王祺,2002 Wang Qi *et al.*, 2003)。

松滋亚鳞木原始描述所基于的合模标本都不完整,作者(2002)基于对400多块压印化石标本的形态观察以及2块渗矿化石的解剖学研究(主要采自模式产地之一湖北省松滋市刘家场镇磺矿),运用整体植物种和个体发育的概念(Eggert, 1961; Bateman and Rothwell, 1990; Wnuk, 1985),根据茎轴的解剖特征以及茎轴和生殖器官的有机连接,复原了松滋亚鳞木(图4)。这个整体植物种估计约有4~8 m高,它具有根座式(*Stigmara*-type)根系(图4, C)和明显的主干,主干上具有疤木痕(*Ulodendron*-scars)(图4, E),代表先前侧枝系的着生位置。侧枝系近对生于主干两侧,6~8次等二叉分枝或轻微的不等二叉分枝(图4, B),形成塔形(excurrent)的树冠。远端枝顶生鳞孢穗状(*Lepidostrobus*-like)球果(图4, D),异孢。这些生殖结构最有可能是分离的大、小孢子叶球(mega-and microsporangiata cones)。这个植物的茎轴内具有明显的次生木质部和管状中柱(图4, A)。因此,松滋亚鳞木具备一个真正的木本石松植物的主要结构单元。关于它的详细特征描述见王祺(2002)和Wang Qi 等(2002, 2003)。

4 亚鳞木属及其相关属的分支系统学研究

近十年来,晚古生代木本石松植物(即乔木状石松植物)的系统发育问题备受瞩目(Bateman and DiMichele, 1991; Bateman, 1992; Gensel, 1992; Bateman *et al.*, 1992; DiMichele and Bateman, 1992, 1996; Kenrick and Crane, 1997; Gensel and Berry, 2001)。然而,这些涉及石松植物的分支系统学研究主要集中于晚泥盆世后期阶段,石炭纪木本石松植物的系统发育研究得尤为详细,晚泥盆世的木本石松植物谱系仍然是推测性的。主要原因是晚泥盆世的石松植物大多为研究程度较差的压型/印痕化石,例如拟鳞木属(*Lepidodendropsis*)、原始拟鳞木属(*Protolopidodendropsis*)、圆印木属(*Cyclostigma*)和鳞封印木属(*Lepidosigillaria*)等,人们对它们的生物学属性知之甚少。这严重妨碍了我们对早期木本石松植物的演化式样和性状分异的认识。

由于木本石松植物零碎保存的性质以及缺乏生殖器官和解剖材料,许多器官属或形态属不宜作分支系统学的研究。对于亚鳞木属,这里选择了松滋亚鳞木(*Sublepidodendron songziense* Chen *emend.*, 王祺, 2002; 王祺和郝守刚, 2003; Wang Qi *et al.*, 2002, 2003)和葛利普亚鳞木(*S. grabau* comb. nov., 王怵, 个人通讯, 2002)作为运算分类单位(Operational Taxonomic Units, 简称OTUs)。作者另外选择了22个研究程度较高的“整体植物种”(whole-plant species)(Pearson, 1986; Bateman and DiMichele, 1991; Bateman *et al.*, 1992; DiMichele and Bateman, 1996)(表1)。选择这些分类运算单位的标准是:(1)传统的原始鳞木目或广义的水韭目中的成员;(2)整体植物种(包括解剖结构或生殖器官研究比较清楚,尽管古植物学家没有复原它们)。这样做不但避免了分支分析的数据库过于庞大,而且尽可能多地考虑了每个运算分类单位的整体性状。这些分类运算单位可作为内类群(in-group),亚鳞木属和其它运算分类单位的演化关系是未知的。原始鳞木目或广义的水韭目的祖先

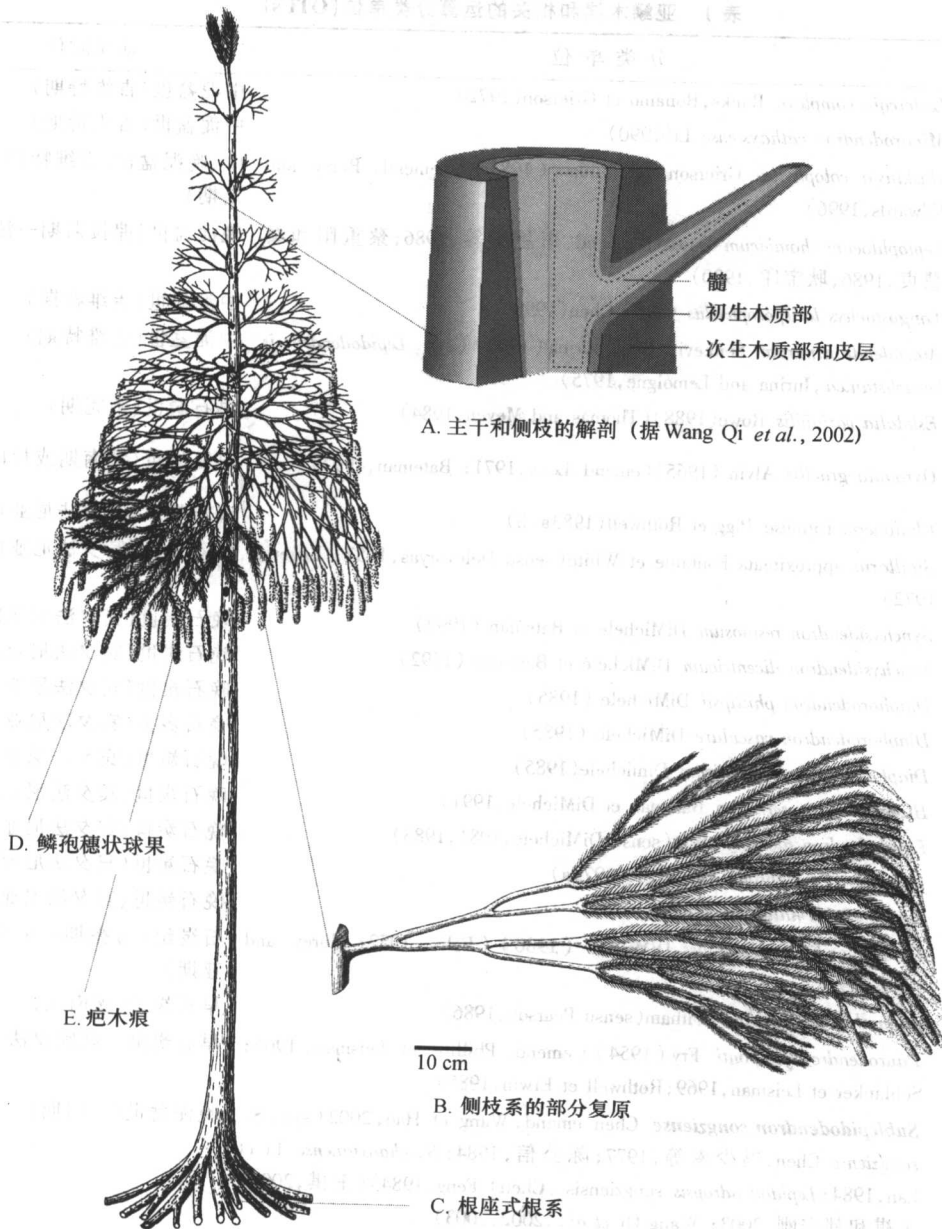


图4 松滋亚鳞木的整体复原(引自王祺, 2002)

注意叶子和孢子叶球并未全绘!

类型未知,所以在分支分析时使用了一个假想的外类群(out-group),它是用来探知内类群演化关系而借助比较的外部单位。各运算分类单位的性状和性状演化的极向分析以及性状状态矩阵(25 × 70)见(王祺, 2002; 王祺和郝守刚, 2003)。

表 1 亚鳞木属和相关的运算分类单位(OTUs)

编号	分类单位	地质时代
OTU1	<i>Leclercqia complexa</i> Banks, Bonamo et Grierson(1972)	中泥盆世(吉维特期)
OTU2	<i>Minarodendron cathaysiense</i> Li(1990)	中泥盆世(吉维特期)
OTU3	<i>Haskinsia colophylla</i> Grierson et Banks (1983) (emend. Berry and Edwards, 1996)	中、晚泥盆世(吉维特期—弗拉斯期)
OTU4	<i>Leptophloeum rhombicum</i> Dawson(emend. 李星学等, 1986; 蔡重阳和秦慧贞, 1986; 耿宝印, 1990)	晚泥盆世(弗拉斯期—法门期)
OTU5	<i>Longostachys latisorophyllus</i> Cai et Chen(1996)	中泥盆世(吉维特期)
OTU6	<i>Atasudendron mirum</i> Senkevitch et Jurina (1993) (syn. <i>Lepidodendropsis kazachstanica</i> , Jurina and Lemoigne, 1975)	中泥盆世(吉维特期)
OTU7	<i>Eskdalia variabilis</i> Rowe(1988)(Thomas and Meyen, 1984)	早石炭世(韦宪期)
OTU8	<i>Oxroadia gracilis</i> Alvin (1965)(emend. Long, 1971; Bateman, 1992)	早石炭世(狄南期或杜内期)
OTU9	<i>Chaloneria cormosa</i> Pigg et Rothwell(1983a, b)	晚石炭世(宾夕法尼亚期)
OTU10	<i>Sigillaria approximata</i> Fontaine et White(sensu Delevoryas, 1957; Eggert, 1972)	晚石炭世(宾夕法尼亚期)
OTU11	<i>Synchysidendron resinosum</i> DiMichele et Bateman (1992)	晚石炭世(宾夕法尼亚期)
OTU12	<i>Synchysidendron dicentricum</i> DiMichele et Bateman (1992)	晚石炭世(宾夕法尼亚期)
OTU13	<i>Diaphorodendron phillipsii</i> DiMichele (1985)	晚石炭世(宾夕法尼亚期)
OTU14	<i>Diaphorodendron vasculare</i> DiMichele (1985)	晚石炭世(宾夕法尼亚期)
OTU15	<i>Diaphorodendron scleroticum</i> Dimichele(1985)	晚石炭世(宾夕法尼亚期)
OTU16	<i>Hizemodendron serratum</i> Bateman et DiMichele(1991)	晚石炭世(宾夕法尼亚期)
OTU17	<i>Lepidodendron hickii</i> Watson(sensu DiMichele, 1981, 1983)	晚石炭世(宾夕法尼亚期)
OTU18	<i>Lepidophloios johnsonii</i> Dimichele(1979a)	晚石炭世(宾夕法尼亚期)
OTU19	<i>Lepidophloios hallii</i> Dimichele(1979a)	晚石炭世(宾夕法尼亚期)
OTU20	<i>Paralycopodites brevifolius</i> DiMichele (1980) (Felix, 1952; Morey and Morey, 1977)	石炭纪(韦宪期—中宾夕法尼亚期)
OTU21	<i>Anabathra pulcherrima</i> Witham(sensu Pearson, 1986)	早石炭世(狄南期)
OTU22	<i>Paurodendron fraiponti</i> Fry (1954) (emend. Phillips et Leisman, 1966; Schlanker et Leisman, 1969; Rothwell et Erwin, 1985)	早石炭世—晚宾夕法尼亚期
OTU23	<i>Sublepidodendron songziense</i> Chen emend. Wang et Hao, 2002 (syn. <i>S. songziense</i> Chen, 冯少南等, 1977; 陈公信, 1984; <i>S. chaoxianense</i> Li et Lan, 1984; <i>Lepidodendropsis songziensis</i> (Chen) Feng, 1984)(王祺, 2002; 王祺和郝守刚, 2003; Wang Qi et al., 2002, 2003)	晚泥盆世(法门期)
OTU24	<i>Sublepidodendron grabau</i> comb. nov. Wang et Xu, 2002 (syn. <i>S. wusihense</i> Sze, 1956) (Gu & Zhi, 1974)	晚泥盆世(法门期)
OTU25	一个假想的祖先外类群(out-group)	早、中泥盆世

数据处理使用 Paup 分析软件, 经过遴选得到分支图(图 5)。亚鳞木属的两个种: 松滋亚鳞木(OTU23)和无锡亚鳞木(OUT24)互为姐妹群, 它的系统发育位置处于斜方薄皮木(OTU4)和近封印木(OTU10)之间。近封印木(*Sigillaria approximata*)、矮化木属(*Hizemodendron*)、杂木属(*Synchysidendron*)、奇木属(*Diaphorodendron*)、鳞木属(*Lepidodendron*)和鳞皮木属(*Lepidophloios*)组成了木本石松植物中系统发育最高级的类群。其中, 杂木属和奇木属构成一个单系类群, 它们与鳞木属和鳞皮木属组成的单系类群构成一个姐妹群, 鳞皮木属的两个种互为姐妹群, 位于分支图的末

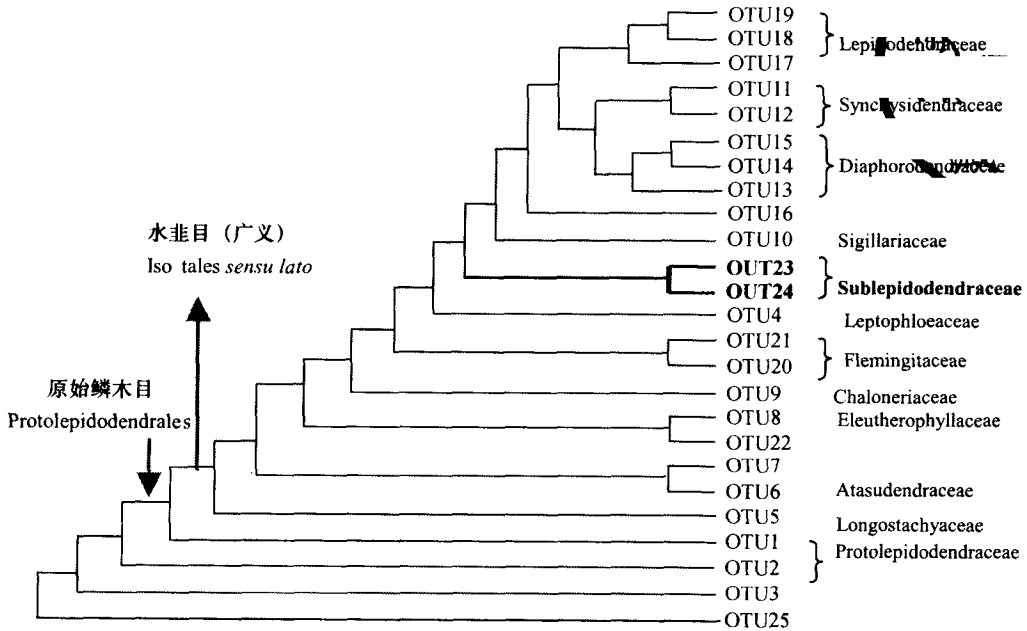


图5 亚鳞木属和相关属的极向分析后得到的分支图(据王祺,2002)

端,代表了最进化的木本石松植物类群;近封印木(*Sigillaria approximata*)和矮化木属(*Hizemodendron*)(OTU16)的进化水平介于亚鳞木属和最进化的木本石松类群之间。宽孢长穗(*Longostachys latisporophyllus*)(OTU5)是最原始の木本石松植物类型,所有的木本石松植物构成一个大的单系类群。原始鳞木目中的三个草本类型(OUT1、OTU2 和 OTU3)彼此之间没有形成明显的姐妹群,它们和假想的祖先类群(OTU25)位于分支图的始端。其中,复杂莱氏蕨(*Leclercqia complexa*)(OTU1)和所有的木本石松植物关系最近。这项分支分析的结果表明,亚鳞木属的系统发育位置不宜放在传统考虑的原始鳞木目中,它更加靠近进化水平比较高级的木本石松植物类群。

亚鳞木属与所有具有两性孢子叶球的木本石松植物类群(OTU4 - OTU9, OTU20 - OTU22)相比,它显示了更多进化的性状,例如原生木质部脊不明显,管状中柱的髓二分区,髓薄壁组织细胞具有加厚的壁,次生木质部中具有多列射线,分离的大、小孢子叶球(Wang Qi *et al.*, 2002, 2003)。然而,作者并不能确定亚鳞木属和所有具单孢子叶球(即分离的大、小孢子叶球)的木本石松植物类群之间的明确关系,因为当前分支分析的结果反映更多的是它们在形态学和解剖学上的近共裔性状(synapomorphies)。同时,亚鳞木属和所有具两性孢子叶球的木本石松植物类群的关系也不明确,因为它们在分支图中所显示的多是并系类群(有可能还是复系类群)。也就是,我们并不能说薄皮木属演化出亚鳞木属,而只能说亚鳞木属的进化水平更加高级些。这也暗示着我们不能完全排除亚鳞木属具有叶舌的可能性。当前的分支图支持所有具有根状茎(rhizomorphic)根系的异孢子木本石松植物为一个大的单系类群,共同组成广义的水韭目(*Isoetales sensu lato*)(Stewart, 1983; Rothwell and Erwin, 1985; Meyen, 1987; Bateman, 1992; Bateman *et al.*, 1992; Pigg, 1992, 2001; DiMichele and Bateman, 1996; Kenrick and Crane, 1997),它包括根座式根状茎类群[即传统的鳞木目(*Lepidodendrales* Eames)]和球茎式根状茎类群[即狭义的水韭目(*Isoetales sensu stricto*)]。这两个类群分支的时间还不明确。显而易见,亚鳞木属应该归入广义的水韭目。

5 亚鳞木属的新分类系统及其演化意义

亚鳞木属传统上被归入原始鳞木目(Kräusel and Weyland, 1949; Pichi-Sermolli, 1958; Banks, 1960; Chaloner, 1967; Gu & Zhi, 1974; Lejal-Nicol, 1975)。该目通常定义为:“多数为草本,其余为灌木或乔木。无叶舌。叶二歧分叉或不分叉,单脉。叶座有时不清晰,其中无叶痕、侧痕和通气道痕。孢子囊腋生”(Gu & Zhi, 1974)。Taylor(1981)的定义还附加了“原始鳞木目均具同型孢子”。由第4节可知,亚鳞木属种与鳞木目或广义水韭目中成员的亲缘关系更近,而与原始鳞木目中成员的亲缘关系较远。因此,作者提出亚鳞木属应该从传统上所认为的原始鳞木目中分离出来。

从中泥盆世晚期开始,木本石松植物就已经在科的水平上显示了相当大的分异(图5)。亚鳞木属始现于晚泥盆世早期,于韦宪期末绝灭。这一时期的木本石松植物丰度和分异度开始剧增,到晚石炭世达到鼎盛时期,它们构成了石炭—二叠纪沼泽森林中的主要成员和造煤植物之一。古植物学家一直对早石炭世末主要植物类群(如亚鳞木属和拟鳞木属)绝灭之后突然出现的高级类型感到困惑不解。Gothan(1951)提出“植物群飞跃”(flora-sprung)(Florensprung, 德语)的理论来解释这种现象;DiMichele(1980)运用“间断平衡”(punctuated equilibrium)的假说来解释副拟石松属(*Paralycopodites*)在韦宪期的突然出现和相关过渡类群的缺乏这一现象。然而,越来越多新发现的化石表明,系统发育上高级的石炭纪木本石松植物类群并不是突然出现的。这表现在两个方面:(1)就生殖器官而言,两性孢子叶球和单性大孢子叶球都已经在晚泥盆世的地层中被发现了,例如:*Cyclostigma kiltorkense*的孢子叶球(爱尔兰, Chaloner, 1968)、*Bisporangiostrbus harrisii*(美国, Chitaley and McGregor, 1988)、*Clevelandodendron ohioensis*(美国, Chitaley and Pigg, 1996)、*Barsostrobus famennensis*(比利时, Fairon-Demaret, 1977, 1991)、*Minostrobus chaohuensis*(中国, Wang Yi, 2001)、*Wuxia bistrobilata*(中国, Berry et al., 2003)和 *Hefengistrobus bifurcus*(中国, 徐洪河和王恽, 2002)。这表明石松植物到晚泥盆世已经具备了复杂多样的生殖策略;近年来, Li 和 Edwards(1997)、Gensel 和 Hao(1998)分别从云南早泥盆世坡松冲组(早泥盆世布拉格期)报道了茎轴表面具有叶基的小型叶植物和孢子叶近轴面着生单个卵形孢子囊的球果碎片,这暗示着乔木状石松植物的谱系可能在早泥盆世就已经开始分化了;(2)就解剖结构而言,晚泥盆世法门期或法门期—杜内期的石松植物显示了明显不同于早期草本类型的特点,例如产自爱尔兰上泥盆统的 *Wexfordia*(Matten, 1989)、法国 Montagne Noire 山杜内期的石松植物(Meyer-Berthaud, 1984)、北美 New Albany 页岩法门期—杜内期的石松植物(Cichan and Beck, 1987; Roy and Matten, 1989)。它们的解剖特征不同程度地都显示了朝向鳞木目演化的趋势,具有管状中柱、次生木质部和具有分区的皮层,已经达到可以与鳞木目相比较的水平。正如 Grierson 和 Banks(1963)所说:“上泥盆统一下密西西比纪的木本石松植物(如亚鳞木属和拟鳞木属)需要重新调查”。亚鳞木属是中国晚泥盆世最常见的植物,其模式种奇异亚鳞木被视为法门期植物组合带的代表之一(Cai and Li, 1995; 蔡重阳和王恽, 1995)。当前的研究表明,亚鳞木属种植物的解剖特征与奇木科(*Diaphorodendraceae*)和鳞木科(*Lepidodendraceae*)中的成员相似(Wang Qi et al., 2002),尤其与鳞皮木属(*Lepidophloios*)和鳞木属(*Lepidodendron sensu stricto*)相似(DiMichele, 1979a, 1983; 王祺, 2002)。这十分有趣,亚鳞木属的分类位置仿佛又回到了 Nathorst(1920)最早所认为的那样“广义的鳞木属—没有真正叶痕的鳞木属”。然而,由于对广义鳞木属研究得越来越细致:(1)一些基于压型化石和渗矿化石分别建立的种最终被发现是同一种植物(DiMichele, 1979b; Wnuk, 1985; Pearson, 1986);(2)解剖学研究表明广义鳞木属是一个庞杂的类群,它相继被分离出若干独立的新属(DiMichele, 1985; Bateman and DiMichele, 1991; DiMichele and Bateman, 1992)。因此,广义鳞木属已经

解体。同样,随着对亚鳞木属的修订,不同于传统的亚鳞木属概念,一个具有生物学意义的亚鳞木属将展示在人们面前(王祺和郝守刚,2003;Wang Qi *et al.*,2003)。综上所述,本文提出亚鳞木属的新分类系统:

石松纲 *Lycopsida* Pichi-Sermolli 1958

水韭目 *Isoëtales sensu lato* Meyen 1987

单孢子叶球亚目 Suborder *Dichostrobiles* DiMichele & Bateman 1996

亚鳞木科 *Sublepidodendraceae* Kräusel and Weyland 1949

亚鳞木属: *Sublepidodendron* (Nathorst) Hirmer 1927 emend. Wang et Hao Wang D.

M., Wang Y. et Denk T. 2003

亚鳞木属可能代表了系统发育上比较进化的木本石松植物的一个演化支系或鳞木科的祖先类群之一,它在晚泥盆世地层中的广泛出现宣示着系统发育上比较进化的木本石松植物的分异要比原先所认为的早。因此,为了阐明木本石松植物的起源和早期分化,我们需要对泥盆纪的石松植物予以更多的关注和研究。

致 谢

非常感谢中国科学院植物研究所陈之端研究员提供分支分析的 Paup 软件和张富民博士协助完成分支图;特别感谢中国科学院南京地质古生物研究所王怵博士交流未发表的论文,并赠送亚鳞木化石标本。

参考文献

- 蔡重阳,秦慧贞.斜方薄皮木茎干内部构造在新疆上泥盆统的首次发现.古生物学报,1986,25(5):516~524
- 蔡重阳,王怵.泥盆纪植物群.见:李星学主编.中国地质时期植物群.广州:广东科技出版社,1995.2~57
- 陈公信.蕨类植物门.见:湖北省区域地质测量队编著,湖北省古生物图册.武汉:湖北科学技术出版社,1984.1~812
- 冯少南.植物界.见:冯少南,许寿永,林甲兴,杨德骧等主编.长江三峡地区生物地层学(3),晚古生代分册.北京:地质出版社,1984.293~305
- 冯少南等.植物界.见:湖北省地质科学研究所等编著,中南地区古生物图册(二),晚古生代部分.1977.1~856
- 耿宝印.湖北晚泥盆世斜方薄皮木的新观察.植物学报,1990,32(12):951~956
- 李汉民,蓝善先.安徽巢县上泥盆统五通组上部植物化石.植物学报,1984,26(2):223~225
- 李星学.华夏植物群的起源、演替和分布.古生物学报,1997,36(4):411~422
- 李星学,宴亚伟,孙喆华.论薄皮木属一据发现于新疆准噶尔地区的新资料.古生物学报,1986,25(4):349~379
- 斯行健.江苏乌桐系 *Lepidodendropsis himeri* Lutz 的发现与讨论.古生物学报,1956,4(1):45~52
- 孙克勤.全球石炭纪—二叠纪植物群的演化和分布特征.地质前沿,1997,4:129~138
- 徐洪河,王怵.新疆准噶尔盆地西缘晚泥盆世一种新的石松植物.古生物学报,2002,41(2):251~258
- 王祺,郝守刚.关于维管植物大化石保存方式术语的商榷.地质评论,2001,47(6):577~583
- 王祺,郝守刚.亚鳞木属 [*Sublepidodendron* (Nathorst) Hirmer, 1927] 的研究述评.古生物学报,2003(待刊)
- 王祺,郝守刚.亚鳞木属及其相关属的分支系统学研究.北京大学学报(自然科学版),2003(待刊)
- 王祺.亚鳞木属 [*Sublepidodendron* (Nathorst) Hirmer, 1927] 的研究.北京大学博士学位论文,2002,1~101(<http://www.lib.pku.edu.cn/xwlv.html>).北京大学图书馆
- 吴秀元.石炭纪植物群.见:李星学主编,中国地质时期植物群.广州:广东科技出版社,1995.59~93
- 中国科学院南京地质古生物研究所,中科院植物研究所编著(Gu & Zhi).中国植物化石,第一册:中国古生代植物.

北京:科学出版社,1974

- Alvin K L. A new fertile lycopod from the Lower Carboniferous of Scotland. *Palaeontology*, 1965, 8 (2): 281 ~ 293
- Banks H P. Notes on Devonian lycopods. *Senckenbergiana Lethaea*, 1960, 41: 59 ~ 88
- Banks H P, Bonamo P M, Grierson G D. *Leclercqia complexa* gen. et sp. nov., a new lycopod from the Late Middle Devonian of eastern New York. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 1972, 14: 19 ~ 40
- Bateman R M. Morphometric reconstruction, palaeobiology and phylogeny of *Oxroadia gracilis* Alvin emend. and *O. conferta* sp. nov.: anatomically-preserved rhizomorphic lycopsids from the Dinantian of Oxroad Bay, Scotland. *Palaeontographica B*, 1992, 228: 29 ~ 103
- Bateman R M, DiMichele W A, Willard D A. Experimental cladistic analysis of anatomically preserved arborescent lycopsids from the Carboniferous of Euramerica: an essay on paleobotanical phylogenetics. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1992, 79 (3): 500 ~ 559
- Bateman R M, Rothwell G W. A reappraisal of the Dinantian floras at Oxroad Bay, East Lothian, Scotland. 1. Floristics and the development of whole-plant concepts. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, 1990, 81 (2): 127 ~ 159
- Berry C M, Edwards D. The herbaceous lycophyte *Haskinsia* Grierson and Banks from the Devonian of western Venezuela, with observations on leaf morphology and fertile specimens. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 1996, 122: 103 ~ 122
- Berry C M, Wang Y, Cai C Y. A bistrobilate lycopsid from the Upper Devonian of Wuxi, China. *International Journal of Plant Sciences*, 2003 (in press)
- Cai C Y, Li X X. A review of Silurian and Devonian macrofloras in China. *Palaeontologia Cathayana*, 1995, 6: 167 ~ 214
- Cai C Y, Chen L Z. On a Chinese Givetian lycopod, *Longostachys latisorophyllus* Zhu, Hu and Feng, emend.: its morphology, anatomy and reconstruction. *Palaeontographica B*, 1996, 238: 1 ~ 43
- Chaloner W G. Bryophyta Psilophyta Lycophyta. In: Boureau E. (ed.), *Traité De Paléobotanique*. Masson et Cie, Editeurs, Paris, 1967, 435 ~ 802 (in French)
- Chaloner W G. The cone of *Cyclostigma kiltorkense* Houghton, from the Upper Devonian of Ireland. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 1968, 61: 25 ~ 36
- Chaloner W G, Lacey W S. The Distribution of Late Palaeozoic Floras. *Special Papers in Palaeontology*, 1973, 12: 271 ~ 289. London: The Palaeontological Association
- Chaloner W G, Meyen S V. Carboniferous and Permian Floras of the Northern Continents. In: Hallam A (ed.), *Atlas of Palaeobiogeography*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam. London. New York, 1973: 169 ~ 186
- Chaloner W G, Sheerin A. Devonian macrofloras. *Special Papers in Palaeontology*, 1979, 23: 145 ~ 161. London: The Palaeontological Association
- Chitale S, McGregor D C. *Bisporangiostrubus harrisii* gen. et sp. nov., an eligulate lycopsid cone with *Duosporites megaspores* and *Geminospore* microspores from the Upper Devonian of Pennsylvania, U. S. A. *Palaeontographica B*, 1988, 210: 128 ~ 149
- Chitale S, Pigg K B. *Clevelandodendron ohioensis*, gen. et sp. nov., a slender upright lycopsid from the Late Devonian Cleveland Shale of Ohio. *American Journal of Botany*, 1996, 83 (6): 781 ~ 789
- Cichan M A, Beck C B. A woody lycopsid stem from the New Albany Shale (Lower Mississippian) of Kentucky. *American Journal of Botany*, 1987, 74 (11): 1750 ~ 1757
- Delevoryas T. The anatomy of *Sigillaria approximata*. *American Journal of Botany*, 1957, 44: 654 ~ 660
- Dijkstra S J, van Ameron H W J. Lycopodiales XI, 2. Supplement. In: van Ameron H W J (ed.), *Fossilium Catalogus II: Plantae*, 1994, 95: 239 ~ 242
- DiMichele W A. Arborescent lycopods of Pennsylvanian age coals: *Lepidophloios*. *Palaeontographica B*, 1979a, 171: 57 ~ 77
- DiMichele W A. Arborescent lycopods of Pennsylvanian age coals: *Lepidodendron dicentricum* C. Felix. *Palaeontographica B*, 1979b, 171: 122 ~ 136
- DiMichele W A. *Paralycopodites* Morey & Morey, from the Carboniferous of Euramerica—a reassessment of generic affinities and evolution of “*Lepidodendron*” *brevifolium* Williamson. *American Journal of Botany*, 1980, 67 (10): 1466 ~ 1476