

湖北晚泥盆世斜方薄皮木的新观察*

耿宝印

(中国科学院植物研究所, 北京 100044)

摘 要

本文对斜方薄皮木 (*Leptophloeum rhombicum*) 的维管组织作了解剖学方面的新观察。在木质部中, 次生木质部细胞结构没有保存, 仅见在初生木质部外围留下了放射状条痕。初生木质部呈实心的圆柱状, 外始式, 周边具纵脊; 后生木质部均由梯状分子构成, 在相邻的梯棒之间具威廉森纹, 根据该纹的形态和它与梯棒的连接关系, 它被认为属于次生加厚的一部分。综合前人的工作和本文观察的结果, 斜方薄皮木极可能是鳞木目的成员。

关键词 斜方薄皮木; 初生木质部; 威廉森纹; 鳞木目

NEW OBSERVATIONS ON *LEPTOPHLOEUM RHOMBICUM* FROM THE UPPER DEVONIAN OF HUBEI, CHINA

Geng Bao-yin

(Institute of Botany, Academia Sinica, Beijing 100044)

Abstract

A petrified stem of *Leptophloeum rhombicum* is described from the Huangjiadeng Formation of the Upper Devonian in Changyang, Hubei. In the xylem of the axis, the secondary xylem is not preserved, the greatest part of the primary xylem is composed of metaxylem tracheids that are scalariform and have Williamson's striations. Based on their connections between adjacent transverse bars Williamson's striations would be considered as a part of the secondary wall material. The small protoxylem tracheids form vertical ridges at the periphery of primary xylem cylinder. In cross section, the ridges appear as small radiating teeth of protoxylem. It provides further evidence that primary xylem in *Leptophloeum rhombicum* is similar to that in Carboniferous lepidodendrid lycopods. The opinion that the systematic position of *Leptophloeum* should be transferred from the Protolepidodendrales to the Lepidodendrales could be accepted and reaffirmed.

Key words *Leptophloeum rhombicum*; Primary xylem; Williamson's striation; Lepidodendrales

标本采自湖北省长阳县平洛乡栏杆崖上泥盆统的黄家碛组, 该组岩性主要为石英砂

本文于1989年3月收到, 同年10月收到修改稿。

* 国家自然科学基金资助项目。

岩、粉砂岩、粉砂质泥岩、泥岩，中夹一层鲕状赤铁矿，总厚 15.06m。植物化石产自本组近底部的一层黄色泥岩中，顶部岩层具世界性晚泥盆世典型植物古羊齿属 (*Archaeopteris*)^[3,4]。根据前人的研究成果^[1,2]，黄家碛组的时代属于晚泥盆世早期，相当于国外的弗拉斯期 (Frasnian)。

标本保存为石化化石，局部赤铁矿和黄铁矿化，经制片观察，均显示了一定的内部解剖结构。此外，为了解木质部管胞的细节，将其与围岩分离，未作任何化学处理，然后在扫描电镜下观察并照像。

全部标本和薄片保存在中国科学院植物研究所。

描 述

(一) 茎干的外部形态

标本为茎干残段。在石化过程中，植物体已被压扁，其长度为 376mm，宽 68—80mm (根据所测周长得出直径为 52.5mm) (图版 I, 1)。表面覆有清晰的叶座 (图版 I, 3, 5)，斜方形，宽略大于高，在标本上部宽与高的比为 14:11mm，在下部为 14:10mm，呈螺旋状排列。叶痕位于叶座中央，纵卵形，长 3—3.5mm，宽 1.5—2mm，在叶痕上方有时可见一小凹坑可能代表了叶舌痕 (图版 I, 2)。图版 I, 图 1 标本中央具一纵脊，经切片研究，它代表了维管组织的位置。

(二) 茎干的内部解剖

茎干内部绝大部分被岩石颗粒所充填，仅保留了初生木质部的细胞结构，约占截面总面积的 1.8%。在标本上部其截面轮廓为圆形 (图版 I, 6) 直径 4mm；在下部呈椭圆形，长短轴的直径分别为 4.8mm 和 3.56mm (图版 I, 7)。

初生木质部呈实心的圆柱状，属原生中柱，均由大小不同的管胞构成。小的原生木质

表 1 管胞结构数据表

Table 1 Table of tracheid dimensions measured

	梯棒的粗度 Thickness of scalariform bar	梯棒的间距 Distance between scalariform bars	管胞腔直径 Tracheid lumen diameter	威廉森纹的粗度 Thickness of Williamson's striation	威廉森纹的间距 Distance between Williamson's striation
平均值 Mean (μm)	5.2	3.17	85.39	1.02	1.24
最大值 Maximum value (μm)	6.3	4.7	112.5	1.58	2.73
最小值 Minimum value (μm)	3.9	1.8	58.3	0.46	0.39
被测量数 Number of measurements made	20	20	10	23	32

部分子在初生木质部周边形成纵脊,横切面表现为一小的齿状突起(图版 I, 7; 图版 II, 3)。向着中央细胞渐趋增大,呈外始式。原生木质部管胞螺旋状加厚(图版 II, 1),直径 $19.5\text{--}33\mu\text{m}$; 后生木质部管胞截面轮廓为多边形,梯状加厚(图版 II, 2、4),直径 $58.3\text{--}112.5\mu\text{m}$,长至少 $166\mu\text{m}$,两端尖锐,与相邻的细胞呈镶嵌式接触(图版 II, 2)。威廉森纹(Williamson's striation)出现在后生木质部管胞中,呈细柱状,少有分叉,其两端微微膨大,纵向连接了相邻的横棒,其连接点略偏于横棒的外侧(近复合中层一侧)(图版 II, 5—8)(详细数据参见表 1)。

次生木质部细胞结构未见保存,但在图版 I, 图 4 中可见原生木质部外围具辐射状条痕,很可能代表了径向排列的次生木质部细胞所处的位置。

比较和讨论

斜方薄皮木自加拿大古植物学者 Dawson 于 1862 年创建以来,已有 120 多年的历史。此间,许多中外学者作了较详细的论述。尤为重要的是,李星学等(1986)根据在新疆准噶尔地区发现的新材料,于 1986 年发表的论文“论薄皮木属”^[2],对本属的外部形态、生殖结构、分类位置和地质地理分布进行了深入细致的研究,提出了一些颇有价值的见解,其中有: a. 薄皮木应为单属; b. 本属是具有叶舌的乔木状植物; c. 分类位置从原在的原始鳞木目(Protolepidodendrales)中分出暂归于鳞木目(Lepidodendrales)。

根据上述学者的论述和李星学等对属种征的订正,本文描述的标本其茎干的外部形态与典型的斜方薄皮木特征完全一致。新标本具典型的斜方形叶座,在茎上呈螺旋状排列,叶座中央有一纵卵形叶痕,其上方偶尔可见叶舌痕。故此,将新标本归于斜方薄皮木应是无疑的。

在斜方薄皮木的茎干解剖方面,蔡重阳等(1986)依据新疆上泥盆统发现的石化材料,首次做了较为详尽的报道^[6]。在植物体内部不仅有初生木质部的存在而且还发育了次生木质部。其主要特征与新标本显示的解剖特征基本一致,二者之间的相同点在此不一赘述,仅择二点不同加以比较和讨论: a. 新标本初生木质部周边具纵脊; b. 后生木质部梯状管胞具威廉森纹。

新标本圆柱状的初生木质部周边具纵脊,在横切面表现为小的齿状突起,一般认为这是原生木质部分子的聚集点。然而,此特征在蔡氏标本中未见,究其原因可能是植物体在生长时由维管形成层^[10]向心发育形成的次生木质部部分或全部地挤毁了原生木质部分子;或者是由于初生木质部与次生木质部接触紧密,在接触区内细胞微小,当使用低倍显微镜时不易识别或根本无法识别;再一种可能是原生木质部分子根本就未在周边聚集成纵脊。这种情况也见于鳞木目中包括的属种,如鳞木属(*Lepidodendron*)的一些种如,*L. brevifolium*^[18]和*L. schizoselicum*^[7],在初生木质部周边缺乏凸出的脊或没有显示清楚的脊,但在*L. hichii*^[11]中原生木质部分子构成了纵脊。此外,鳞木目的鳞皮木属(*Lepidophloios*),其大多数种均具发育完好的原生木质部脊^[19]。Eggert 在研究石炭纪乔木状的石松类个体发育时提到,初生木质部周边的原生木质部分子可形成或不形成纵脊^[20]。目前人们对于脊的形成机制不太了解,它是否与植物体处于不同的发育阶段有关还很难断定。因此,在考虑标本的归属问题时,不能仅仅注重某一点特征的不同,而应

综合能够观察到的全部特征然后加以确定。

新标本在后生木质部管胞的梯状次生加厚之间显示了威廉森纹(图1)。这一特征由 Williamson (1869)^[22] 首次作了描述: 许多简单、很少分叉、纤细垂直的木素线连接了管胞中邻近的横棒。此后, 许多工作者在化石石松类植物 (*Lepidodendron*, *Lepidophloios*, *Bothrodendron*, *Sigillaria*, *Stigmaria*, *Paurodendron*) 的初生或次生木质部分子中记述了相似的结构, 将其称为线 (thread)、小流苏 (fimbria) 或威廉森纹。对于它的来源众说不一, 归纳起来有三种意见: a. Seward and Hill (1900)^[17] 认为它是初生结构, 形成于植物体死后纹孔膜的收缩和撕裂; b. Calder (1933)^[9] 根据对 *Lepidodendron brownii* 的研究, 认为是第三层沉淀, 覆盖了梯棒并连接了垂直的威廉森纹, 在化学组成上它不同于次生的梯棒; c. Duerden (1933)^[23] 详细研究了发现在 *Stigmaria ficoidea* 和 *Lepidodendron vasculare* 中的威廉森纹, 认为它连接了次生壁, 所以是次生壁的一部分。此后, 这一结构被一些学者 (Arnold, 1940; Pannell, 1942^[6]; Evers, 1951; Wesley and Kuyper, 1951; Fry, 1954; Bierhorst, 1971)^[6] 所证实并加以肯定。

本文管胞中的威廉森纹在形态和连接位置方面与 Fry(1954)^[14] 和 Wesley 等^[21] (1951) 用电子显微镜观察的结果基本一致。他们倾向于此纹是次生壁物质的一部分。图版 II 图 7 和 8 为管胞的纵切面, 显示了次生壁呈 U 字型向细胞腔凹陷, 其中心部分形成空

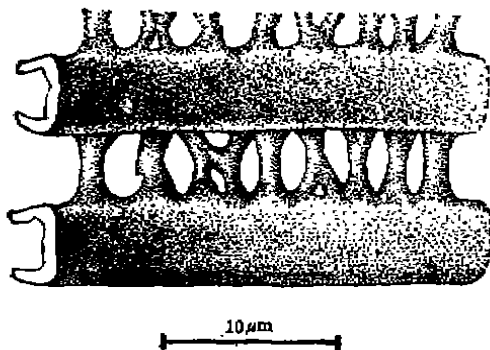


图 1 示威廉森纹与相邻横棒之间的关系

Fig. 1 Diagram of longitudinal section of tracheid showing relationship of Williamson's striations to adjacent transverse bars

腔; 此外, 在相邻管胞的炭化壁之间复合中层没有保存, 也已形成空腔。据推测中空区代表了原来的纤维素区, 结构保存区代表了木素区。Stout (1981)^[20] 认为在当今有氧条件下, 木素由于具有复杂的化学结构, 其抵抗分解的能力大大强于纤维素。Kenrick and Edwards (1988) 近期对黄铁矿化植物体中分布的碳化物质和存在的黄铁矿各种结构作了仔细的分析后, 提出炭化层主要代表了木素区^[25]。根据上述, 有理由认为威廉森纹不是一种初生结构, 因为: a. 威廉森纹两端直接与次生加厚的横棒相连;

b. 复合中层(胞间层和初生壁的总称)缺失, 如果威廉森纹是初生壁的一部分, 理应与其一同消失; c. 威廉森纹呈圆柱状(图1), 显然不同于初生壁纹孔膜在收缩和撕裂后形成的状态。由此, 可以认为威廉森纹是次生壁物质的一部分。至于它是否属于第三层沉淀的结果, 就目前标本保存的状况而言, 实难分辨与确定。

薄皮木属以往一直置于原始鳞木目之下, 自 1986 年始, 李星学等对本属的外部形态和生殖结构作了全面深入细致的比较和讨论, 将其从原在的原始鳞木目中分出暂归于鳞木目。此后, 蔡重阳等依据化石的解剖材料, 进一步论证并表示支持这一观点。本文通过对新材料的观察, 认为它在解剖方面与鳞木目中的属极为相似, 归纳起来有以下几点相同: a. 初生木质部为外始式; b. 具次生木质部; c. 初生木质部周边具纵脊, 明显或不

明显; d. 木质部管胞具威廉森纹; e. 木质部在茎中所占体积小; f. 木质部管胞以梯纹加厚为主。此外, 在形态方面同具叶舌, 不同点仅在于不知薄皮木属是否为异孢植物。从上述可知, 斜方薄皮木很可能是鳞木目的成员, 或许它与鳞木目中的属存在着一定的亲缘关系。

参 考 文 献

- [1] 王俊卿, 1984: 我国泥盆纪鱼类的分布、组合和性质。古脊椎动物学报, 22: 219—229。
- [2] 李星学、窦亚伟、孙喆华, 1986: 论薄皮木属——据发现于新疆准噶尔地区的新材料。古生物学报, 25: 349—379。
- [3] 郝守刚、梅仕龙, 1987: 鄂西马西伦达古羊齿的再观察。古生物学报, 26: 555—562。
- [4] 蔡重阳, 1981: 古羊齿属在中国的发现。古生物学报, 20: 75—80。
- [5] 蔡重阳、李星学, 1982: 中国泥盆纪陆相地层的划分与对比。中国各纪地层对比表及说明书。科学出版社·北京。
- [6] 蔡重阳、秦慧贞, 1986: 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, 25: 516—524。
- [7] Arnold, C. A., 1960: A lepidodendrid stem from Kansas and its bearing on the problem of cambium and phloem in Paleozoic lycopods. *Univ. Michigan. Contrib. Mus. Paleont.*, 15: 249—267。
- [8] Bierhorst, D. W., 1971: Morphology of Vascular Plants. Macmillan, New York。
- [9] Calder, M. G., 1933: Notes on the Kidston collection of fossil plant slides. No. I. The anatomy of the axis of *Lepidodendron brownii* Unger sp. with special reference to the relationship between this stem and *Lepidostrobus brownii* Unger sp. *Trans. Royal Soc. Edinburgh*, 57: 547—556。
- [10] Cichan, M. A., 1985: Vascular cambium and wood development in Carboniferous plants. I. *Lepidodendrales*. *Amer. J. Bot.*, 72: 1163—1176。
- [11] DiMichele, W. A., 1983: *Lepidodendron hickii* and generic delimitation in Carboniferous lepidodendrid lycopods. *Systematic Bot.*, 8: 317—333。
- [12] Duerden, H., 1933: On the xylem elements of certain fossil Pteridophyta. *Ann. Bot.*, 47: 187—195。
- [13] Eggert, D. A., 1961: The ontogeny of Carboniferous arborescent Lycopsidea. *Palaeosographica*, B108: 43—92。
- [14] Fry, W. L., 1954: A study of the Carboniferous lycopod *Paurodendron* gen. nov. *Amer. J. Bot.*, 41: 415—428。
- [15] Kenrick, P. and D. Edwards, 1988: The anatomy of Lower Devonian *Gostlingia breconensis* Heald based on pyritized axes, with some comments on the permineralization process. *Bot. J. Linn. Soc.*, 97: 95—123。
- [16] Panoell, E., 1942: Contributions to our knowledge of American Carboniferous floras IV. A new species of *Lepidodendron*. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 29: 245—274。
- [17] Seward, A. C. and A. W. Hill, 1900: On the structure and affinities of a *Lepidodendron* stem from the calciferous sandstone of Delmeny, Scotland. *Trans. Royal Soc. Edinburgh*, 39: 907—931。
- [18] Smith, D. L., 1962: The stems of three species of lepidodendrid from the Scottish Lower Carboniferous. *Ann. Bot.*, 26: 533—550。
- [19] Stewart, W. N., 1983. Paleobotany and the evolution of plants. Cambridge Univ. Press, Cambridge, p. 101—130。
- [20] Stout, J. D., K. M. Goh and T. A. Rafter 1981: Chemistry and turnover of naturally occurring resistant organic compounds in soil. In: "Soil Biochemistry" (E. A. Paul and J. N. Ladd eds.) Marcel Dekker, New York, 5: 1—73。
- [21] Wesley, A. and B. Kuyper, 1951: Electron microscopic observations on the xylem elements of a fossil plant. *Nature*, 168: 137—140。
- [22] Williamson, W. C., 1869: On the structure and affinities of some exogenous stem from the coal measures. *Monthly Microsc. Jour.*, 2: 66—72。

图 版 说 明

图版 I: 1. 茎具斜方形叶座, 注意标本表面显示一条纵脊。×0.5 2. 图 5 的局部放大, 示叶痕和叶舌痕。×1 3. 图 1 标本下部的背面, 示叶座和叶痕。×1 4. 部分木质部的横切面, 示放射状条痕, 它可能代表了次生木质部。×13.7 5. 图 1 标本上部的背面, 示叶座。×0.5 6. 茎的横切面, 示圆形初生木质部。×0.75 7. 初生木质部的横切面, 示齿状突起。×17.7

图版 II: 1. 初生木质部的纵切面, 在右侧示小的原生木质部细胞。×77 2. 后生木质部纵切面, 示梯纹管胞。×77 3—8. 扫描电镜照片。3. 部分初生木质部, 示齿端的原生木质部细胞。×29.7 4. 梯纹管胞内腔。×81.4 5. 梯纹管胞内面观, 示残存的威廉森纹。×633 6. 管胞具威廉森纹和分叉的次生壁。×1267 7. 示管胞的次生加厚和相邻细胞壁间的空腔。×1091 8. 图 7 的局部放大, 示威廉森纹与次生壁相连

Explanation of Plates

Plate I: Fig. 1. Stem with rhombic leaf cushions. Note a vertical ridge on the surface of the stem. ×0.5 Fig. 2. Enlargement of a portion of Fig. 5, showing leaf scars and ligular pits. ×1 Fig. 3. The reverse side of lower portion of the specimen seen in Fig. 1, showing leaf cushions and leaf scars. ×1 Fig. 4. Cross section of a part of xylem showing primary xylem and radiating scars, probably representing secondary xylem. ×13.7 Fig. 5. The reverse side of upper portion of the specimen seen in Fig. 1, showing rhombic leaf cushions. ×0.5 Fig. 6. Cross section of petrified stem showing a rounded primary xylem. ×0.75 Fig. 7. Cross section of primary xylem with proto-xylem ridges. ×17.7

Plate II: Fig. 1. Longitudinal section of primary xylem, showing small protoxylem cells on the right. ×77 Fig. 2. Longitudinal section of metaxylem with scalariform tracheids. ×77 Figs. 3-8. Scanning electron micrographs. Fig. 3. Portion of primary xylem, showing protoxylem cells at end of tooth. ×29.7 Fig. 4. Scalariform cell lumen cast. ×81.4 Fig. 5. Inside view of xylem cell wall showing Williamson's striations. ×633 Fig. 6. Portion of tracheid, showing Williamson's striations connecting adjacent transverse bars. ×1267 Fig. 7. Tracheids showing secondary thickenings and cavities between the adjacent cell walls. ×1091 Fig. 8. Enlargement of a portion of Fig. 7 to show Williamson's striation connecting secondary wall. ×6400