

内蒙古乌达早二叠世瓢叶目联合齿叶(新种)

Tingia unita sp. nov. 及其孢子囊穗

王 军

(现代古生物学和地层学国家重点实验室, 中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008. E-mail: jun.wang@nigpas.ac.cn)

摘要 新近在内蒙古乌达早二叠世山西组发现的齿叶属 *Tingia* Halle 标本展示了羽状枝条和孢子囊穗着生于同一茎干, 揭示了这一华夏植物群珍稀植物的整体形态, 命名为联合齿叶(新种) *Tingia unita* sp. nov. 孢子囊穗圆筒状, 直径 1.7~2.5 cm, 长大于 20 cm. 基部柄 7~8 mm 宽, 约 7 cm 长. 孢子叶轮生, 每轮 8~10 个. 每个孢子叶的腹面着生一个孢子囊. 孢子囊穗具异形孢子, 小孢子为 *Punctatisporites* 类型. 大叶线状至椭圆状, 侧缘完整, 顶端锯齿状. 小叶与大叶形态相似但明显窄. 植物整体应为乔木状小树, 枝条和孢子囊穗构成树冠. 否定了原先为水生植物, 大叶浮于水面的推论. 新种特征进一步加强了齿叶属同瓢叶目的亲缘关系, 同时也支持瓢叶目与前裸子植物的亲缘性.

关键词 联合齿叶(新种) *Tingia unita* sp. nov. 瓢叶目 早二叠世 内蒙古

齿叶属 *Tingia* 是 Halle^[1] 为中国华北二叠纪常见的被 Schenk^[2] 描述成侧羽叶 *Pterophyllum* Brongniart 的标本所创立, 因为这些标本具有四行叶、背腹性和不等叶性, 而 *Pterophyllum* 属仅具简单的两行叶. Halle^[1] 对该属的定义为: “枝条羽叶状, 具背腹性, 轴粗壮. 叶明显四行排列, 上面两行, 下面两行. 一侧的两行(上面?)小, 与轴形成狭角, 另外两行(下面?)大, 在同一平面上展开, 与轴夹角较宽. 这样, 枝条的两侧各有两行不同的叶子. 大叶(正常叶)宽卵形、椭圆形或线形, 侧边全缘, 顶端或多或少深裂. 叶脉基出数条, 多数在叶片下部二分叉, 并伸至顶端.” 两年以后, Halle^[3] 对枝条的定向性有了更明确的推测, 指出小叶着生于枝条的下侧而大叶在上侧. 同时, 他还增加了一句话描述小叶形态特征(Halle^[3]): “... 下侧的叶形态多少有些相似但往往较窄或更深裂一些.”

齿叶穗属 *Tingiostachya* Kon'no 被认为是齿叶属 *Tingia* Halle 的繁殖器官, 属型标本发现于朝鲜北部的早二叠世 Jido Series^[4]. 该属的特征为(Kon'no^[4], 120 页 19~27 行): “繁殖枝(属型标本 *T. tetralocula*)由两部分组成: 细长(?)轴和末端的圆筒状球果. 轴细弱, 顶部二分叉, 具纵纹, 着生有叶状鳞片, 形态大小一致. 球果位于二分叉枝末端, 大量孢子叶纵向四行排列. 孢子叶形态大小一致, 或多或少伸长, 为 *Tingia* Halle 正常叶片的轻微变态. 一个大的球状四室聚合囊直接着生于苞片上表面, 离开中轴一定距离, 一组维管束从中轴通过苞片中部伸入聚合囊”.

Gao 等^[5] 根据太原附近一些二叠纪标本重新研究了 *Tingia* Halle 和 *Tingiostachya* Kon'no, 对二者进行了修订, 强调了 *Tingia* Halle 叶片基部下延的特点, 并指出 *Tingiostachya* 的孢子叶呈螺旋状排列.

Tingia Halle 是华夏植物群的代表植物之一, 在中国及东亚各地华夏植物群中均较为常见^[6], 在西亚也有其踪迹^[7]. *Tingiostachya* 被认为是 *Tingia* Halle 的孢子囊穗主要依据是二者的紧密伴生. Kon'no^[4] (图版 24, 图 4) 曾经公布了一块标本, 显示在 *Tingiostachya* 基部轴上贴生有类似于 *Tingia hamaguchii* 的小叶片. 徐仁等^[8] 曾在一幅华夏植物群复原图内展示了 *Tingia* Halle 的枝条, 但未明确其生活型. 总之, 此前尚未发现 *Tingia* Halle 枝条与孢子囊穗共同着生于主干的标本, 其整体植物面貌也一无所知.

近年来, 笔者在内蒙古乌达早二叠世一原位埋葬的植物群落内采获大量 *Tingia* Halle 枝条和孢子囊穗化石, 首次揭示了这一珍稀植物的整体形态, 并提供了有关其生活习性的重要信息. Halle^[1,3] 推测它是水生植物, 枝条上部大叶漂浮在水面上, 小叶沉在水下, 而当前新材料揭示该植物极可能是乔木状小树, 生长在成煤沼泽环境下. 本文报道对这一发现的研究成果.

1 材料与方法

标本采自内蒙古乌达矿区早二叠世山西组. 20 多块标本保存有联合齿叶(新种) *Tingia unita* sp. nov.

的枝条或孢子囊穗。含化石层为一层厚约 60 cm 的白色、灰白色夹兰色的细粒或粗粒火山凝灰岩。植物遗体保存为深浅不一的褐色。 *Tingia* Halle 叶片多数为褐色、红褐色, 轴部明显变暗。孢子囊穗多为黑色, 孢子叶单独保存时则为红褐色。枝条总是保存为印痕而孢子囊穗总是保存为压型。标本修理运用了 Fairon-Demaret 等^[9]的方法。标本照相后, 局部移离并沉在水和酒精中用超声波清洗, 然后置于特定载物台在 LEO1530VP 扫描电子显微镜下观察。部分样品在 LEICAD300 立体镜下照相。图版均用 Adobe Photoshop V. 7.0 制作。

地质时代的确定主要根据孙克勤等^[10-14]植物大化石方面的研究成果。当前植物化石所在的地层剖面及具体层位与本地区以往发现的拟齿叶属 *Paratingia* Zhang^[11], *Paratingiostachya* Sun, Deng, Cui and Shang^[11], *Caulopteris wudaensis* Sun and Deng^[12], *Chansithea wudaensis* Deng, Sun and Li^[13] 完全相同, 并且业已另文详细报道¹⁾。伴生的植物成分包括: *Sigillaria*, *Asterophyllites*, *Sphenophyllum*, *Paratingia*, *Sphenopteris*, *Pecopteris*, *Taeniopteris*, *Pterophyllum* 和 *Cordaitea*。

2 系统描述

瓢叶目 Noeggerathiales Nemejc 1931

齿叶属 *Tingia* Halle 1925

联合齿叶(新种) *Tingia unita* sp. nov.

正模: PB20278, 图 1.

副模: PB20279, 图 2.

标本保存处: 中国科学院南京地质古生物研究所。

产地: 内蒙古, 乌海, 乌达。

层位: 下二叠统山西组。

词源: 种名“unita”意为“联合”, 强调当前标本展示了营养和生殖部分的联合统一。

特征: 营养和生殖枝条着生于同一主干。大叶线形至椭圆形, 大小约 15 mm × 80 mm, 顶端钝楔形, 具 6~8 个细齿, 侧边全缘。小叶线状, 3~4 mm 宽, 大于 50 mm 长, 顶端裂成三个细齿。每个生殖枝着一个孢子囊穗, 约 2~2.5 cm 宽, 15~20 cm 长。孢子叶轮生, 每轮 8~10 个孢子叶。孢子囊着生于孢子叶腹面。孢子囊椭圆形, 2~4 mm 宽, 5~7 mm 长。大孢子圆形

至椭圆形, 直径大于 1000 μm; 小孢子圆形或圆三角形, 直径 30~40 μm, 三射线伸达赤道。

描述: 图 1 标本清楚地展示了营养枝条和孢子囊穗着生于同一主干。主干约 6.5 cm 宽, 保存长度 18 cm, 表面密布纵纹。由于枝痕保存不清, 难以判断枝条和孢子囊穗的排列规律。共有 19 个孢子囊穗和 25 个枝条以 25°~50°角从主干伸出。大多数枝条仅保存了枝轴基部, 其上一般或多或少都有碎小叶片附着, 从而区别于孢子囊穗柄。而且, 营养枝条的轴(8~14 mm)也比孢子囊穗柄(7~8 mm)粗壮。其中一个枝条(图 1, 左上箭头)大约 8~10 cm 宽, 长至少 40 cm。它的右侧保存了 7 个比较完整的大叶, 线形至椭圆形, 约 15 mm × 80 mm 大小。其他枝条附着的叶片仅局部保存, 但清晰可辨。叶片基部保存不佳, 脉序特征不清。大约 8 条叶脉从基部伸出, 向前延伸不久便分叉一次, 在距基部不足 1 cm 的位置便有大约 16 条叶脉。它们都平行于侧缘延伸直到顶端细齿内。

绝大多数标本顺着大叶所在层面开裂。将含大叶的基质移离后, 总是能发现小叶。图 2 的标本代表枝条中部, 部分小叶可见(图 2(a)), 经修理后更好地显示了小叶的形态(图 2(b))。小叶线状, 4.5~5 cm 长, 2~4 mm 宽, 顶端变窄, 一般开裂成 3 个裂片。侧边全缘。一般基出叶脉 3 条, 在叶片中部可见叶脉 5 条。

孢子囊穗呈圆筒状, 基部具长柄。多数保存不完整。图 1 右下箭头所指的孢子囊穗比较完整, 约 210 mm 长; 直径在基部约 24 mm, 顶部约 17 mm; 柄直径约 7~8 mm, 约 70 mm 长, 但保存长度仅 30 mm。孢子囊穗分节, 孢子叶在节上轮生(图 3(a)), 每轮 8~10 个孢子叶, 孢子囊着生在孢子叶腹面。图 3(b)的标本是从正模标本(图 1, 左上方框)移离并除去基质, 从而很好地展示了孢子囊和孢子叶的着生关系(图 3(b)右侧孢子囊)。孢子囊椭圆形, 顶端略尖, 基部略收缩。孢子囊大小 2~4 mm × 5~7 mm。一条纵脊从顶端伸至基部(图 3(b)左侧的孢子囊), 代表了开裂结构。在孢子囊穗表面横向上可见 4~5 个孢子囊, 表明每节孢子囊可能 8~10 个。

小孢子可从孢子囊断面上直接观察(图 3(d), (e))或通过浸解(图 3(f)~(i))获得。小孢子圆形至圆三角形, 直径 30~40 μm, 三射线伸达赤道。

1) Pfefferkorn H, Wang J. Early Permian coal-forming floras preserved as compressions from the Wuda District (Inner Mongolia, China). Int J Coal Geol (待发表)

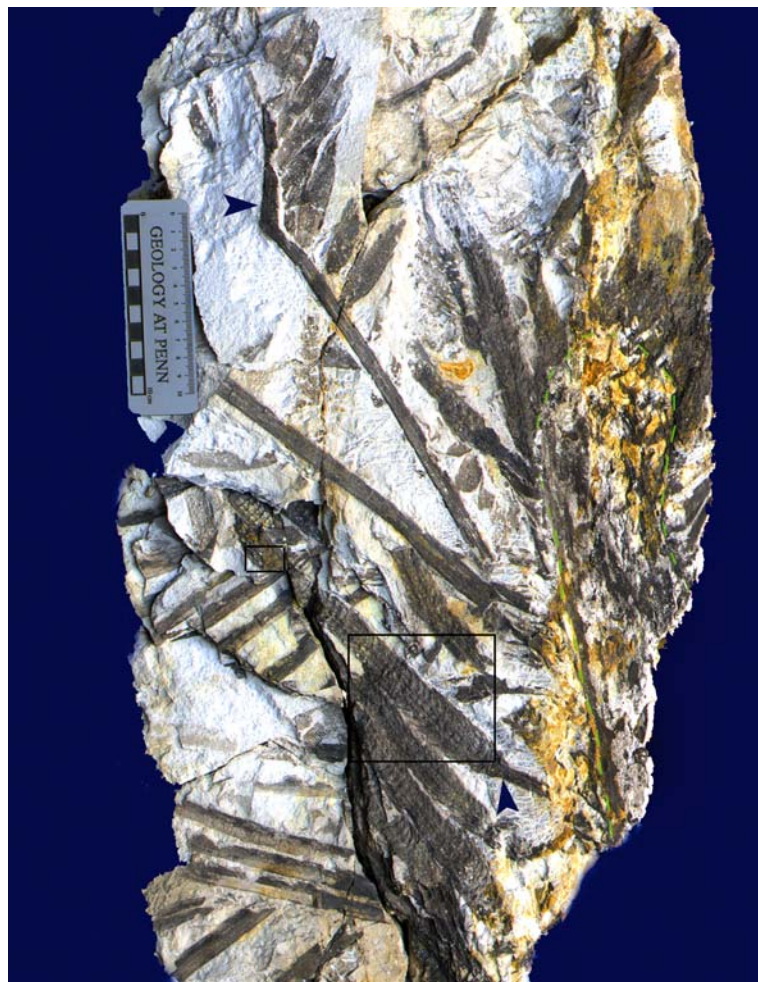


图 1 联合齿叶(新种)*Tingia unita* sp. nov. 模式标本示枝条和孢子囊穗着生于同一主干
虚线示主干轮廓. 左上箭头示一枝条; 右下箭头示一孢子囊穗. 方框示一局部放大区域(见下文). 尺子刻度总长=10 cm

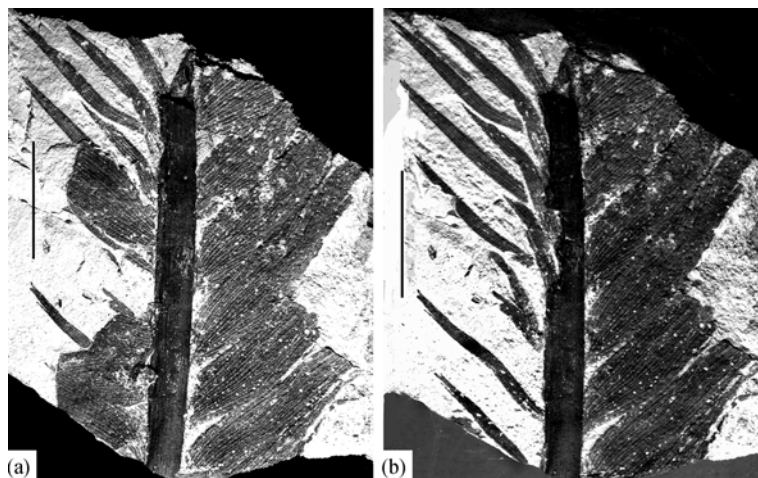


图 2 联合齿叶(新种)*Tingia unita* sp. nov. 营养枝条的大、小叶

(a) 标本的原始状态, 开裂面多数顺着大叶, 当前标本则在左侧局部顺着小叶开裂. 左上侧 4 个小叶出露相对好; (b) 标本左侧中下部的小叶经修理后完全出露. 比例尺=2 cm

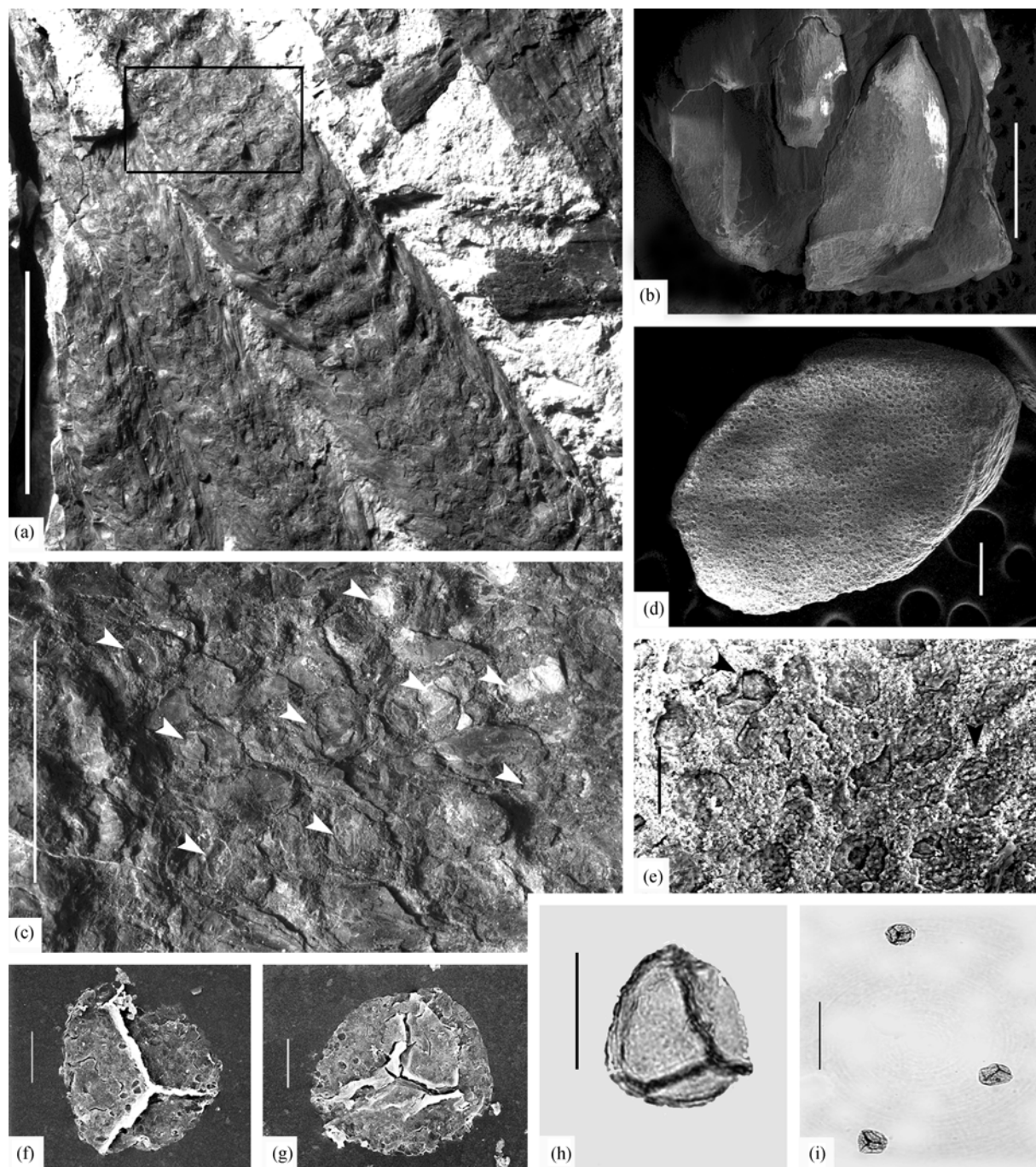


图3 联合齿叶(新种)*Tingia unita* sp. nov.的孢子囊穗、孢子囊及原位孢子

(a)图1标本右下方框内区域局部放大示孢子囊穗分节; (b)图1标本左上方框内孢子囊穗局部移离后的扫描电子显微镜图片, 右侧孢子囊显示其着生于孢子叶腹面; 左侧孢子囊显示其纵向开裂结构; (c)图(a)方框内区域局部放大, 示大孢子(箭头)不规则地分散在孢子囊穗表面; (d)一个小孢子囊, 小孢子在断裂面清晰可见; (e)图(d)孢子囊断面的局部放大示三缝小孢子(箭头); (f), (g)图(d)的孢子囊浸解后孢子的扫描电子显微镜图片; (h), (i)图(d)孢子囊浸解后孢子的光学图片。比例尺: (a)=3cm; (b)=2mm; (c)=1cm; (d)=400 μ m; (e)=40 μ m; (f, g)=10 μ m; (h)=30 μ m; (i)=100 μ m

大孢子可在立体镜下直接观察, 圆形或椭圆形, 直径约 1000 μ m, 不规则地分布在孢子囊穗表面(图

3(c)). 为更好揭示大孢子形态特征, 多次将大孢子印痕所在位置的基质整块移离浸解, 但未得到大孢子。

3 比较和讨论

Tingia Halle的特征主要是枝条的背腹性和不等叶性以及叶片的平行脉序。*Paratingia* Zhang^[15]也具有背腹性和不等叶性,但叶片为放射状脉序。瓢叶目其他属,如*Noeggerathia* Sternberg, *Russellites* Mamay, *Yuania* Sze和*Plagiozamites* Zeiller等,虽然叶形及着生方式与*Tingia* Halle较相似,但它们都不具备背腹性和不等叶性。当前标本明确具有背腹性和不等叶性及平行脉序,无疑属于*Tingia* Halle。

新种首次展现了营养枝条和孢子囊穗着生于主干,对*Tingia* Halle的整体植物形态提供了重要信息。就此而言,它不同于已知*Tingia* Halle和*Tingiostachya* Kon'no的任何种。此类植物的营养枝条迄今有 22 个种报道于朝鲜^[4],马来西亚^[16],阿曼^[7]及中国的石炭纪和二叠纪。其中有 12 个种小叶与大叶形态均已知,另外 10 个种的小叶未知。这 22 个种的特征概括于表 1。

联合齿叶(新种)*Tingia unita* sp. nov.与粗脉齿叶*T. crassinervis*^[1,3]都有比较粗壮的叶脉和相近的叶脉密度。两者的区别在于:()新种大叶多为椭圆形,顶端宽楔形,具细齿,而后者大叶形态变化大,顶端截形,裂片比新种明显宽。()新种小叶十分窄长,与后者枝条上部的小叶略微相似,但新种小叶顶端总是裂成约 3 个裂片而后者小叶顶端钝圆而无裂片。后者枝条基部的小叶十分宽短,顶端钝圆、截形而无裂片,与新种小叶相比差别更大。

新种*T. unita* sp. nov.的大叶与本属模式种*T. carbonica* (Schenk)形态比较相似。两个种的重要差别在于:()新种大叶顶端为钝楔形,具 6~8 个比较尖锐的细齿;*T. carbonica*的顶端为规则的截形,具 3~5 个比较宽钝的小齿。()*T. carbonica* (Schenk)的小叶和大叶形态大小差别较小(参见Halle^[3] 233 页,图版 62,图 5;图版 63,图 3~5)。尤其是小叶较为宽短,从不呈线形;而新种小叶总是窄长,明显地呈线形。

值得一提的是,形态属*Tingia* Halle包括两种类型^[4,17],彼此差别显著。菱齿叶型(*Hamaguchii*-type)具有短的卵形、比较一致的大叶,枝条总体上呈线形;华夏齿叶型(*Carbonica*-type)叶片较大,叶形变化十分显著。鉴于两种类型叶片形态上的显著差异, Mosbrugger^[21]建议另立新属*Tingiopsis* 来概括菱齿叶型齿叶。表 2 列出了迄今所描述的*Tingia* Halle各个

种以及与其共生的孢子囊穗。

有趣的是,*Tingia* Halle孢子囊穗的孢子叶有轮生和螺旋式两种排列方式^[4,5]。华夏齿叶型仅与孢子叶轮生的孢子囊穗伴生,当前新种也是如此。菱齿叶型伴生的孢子囊穗则有孢子叶轮生和螺旋状着生两种类型。如上所述,早先Kon'no^[4]认为*Tingiostachya tetralocularis*是 4 个孢子叶从一个轮上着生,但Gao等^[5]发现山西太原二叠纪的标本孢子叶为螺旋着生。很难想象这种孢子囊穗的孢子叶既可轮生又可螺旋排列。由于这些标本保存为压型和印痕,难以明确显示孢子囊穗结构,观察时容易产生偏差,上述朝鲜及我国太原的标本值得进一步查证。另外,朝鲜^[4]和太原^[5]的*Tingiostachya tetralocularis*标本都是柄先二歧分叉然后每个分枝承载一个孢子囊穗。鉴于这一特征在古生代已知其他植物类群十分罕见,它们与菱齿叶型齿叶的密切伴生表明其属于后者繁殖器官的可能性很大。

新种的孢子囊穗同*Tingiostachya tetralocularis*^[4,5]区别在于:()新种孢子囊穗柄未二歧分叉,而且柄上未发育贴生的小叶;而在Kon'no^[4], Gao和Thomas^[5]的穗上,柄均二歧分叉并有贴生小叶。()新种孢子叶轮生,每轮 8~10 个孢子叶,每个孢子叶载一个孢子囊。朝鲜的*T. tetralocularis*每轮有 4 个孢子叶,每个孢子叶各载一个由 4 个孢子囊组成的聚合囊。太原的*T. tetralocularis*孢子叶呈螺旋排列。3)新种的孢子囊明显大于后者。此外,*T. tetralocularis*的原位孢子未知。

新种的孢子囊穗很难与*Tingiostachya*其他种,包括*T. mingshanensis*, *T. santianensis*^[19]和*T. spp* (表 2)相比较,因为后者孢子囊与孢子叶着生关系及原位孢子形态学特征都未知。

新种的孢子为圆形或圆三角形,三射线伸达赤道。外壁光滑或微颗粒状,与分散孢子圆形光面孢属*Punctatisporites* (Ibr. 1933) Potonie & Kremp 1954 比较相似。Stockmans和Mathieu^[20]报道了河北开平早二叠世一个与*Tingia trilobata* 伴生的*Tingiostachya* sp.,其原位孢子形态上与当前新种颇相似,但直径为 100 μm左右,明显大于新种的小孢子(30~40 μm),而小于新种的大孢子(1000 μm)。此外,其孢子囊穗整体比新种小得多,而且其枝条与新种也完全不同。

总之,有限的证据表明,叶片形态大小差别明显的菱齿叶型(*Hamaguchii*-type)和华夏齿叶型

表 1 联合齿叶(新种)*Tingia unita* sp. nov.与其他种的特征比较^{a)}

	特征								文献
	枝条		大叶/小叶						
	总宽度/mm	轴宽/mm	与轴夹角(基部)	形态	长度/mm	宽度/mm	顶端	叶片中部叶脉密度	
描述具有四行叶的种									
<i>T. unita</i> sp. nov.	80~100	10	50°~85°/25°~45°	椭圆形-线形/线形	60~100/50~55	6~17/3~5	楔形, 截形/截形, 具齿	18~25/4~5	本文
<i>T. crassinervis</i>	110~130	10	40°~60°	椭圆形-线形/ 宽短线形	>90/25~60	20/5~12	钝圆/钝圆-截形	20	[1]
<i>T. carbonica</i>	60~75	3~8.0	40°~60°	椭圆形-线形/ 椭圆形-线形	100/略变小	10/略变小	截形/截形	12~24	[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, 1974
<i>T. partica</i>	40~45	5	50°~60°	钝楔形	20~25	10	截形/深裂齿状	?	[3]
<i>T. hamaguchii</i>	20~30	2	40°~50°	钝四边形/披针形	15~30	7	钝圆/深裂齿状	18~24	[4], 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, 1974
<i>T. elegans</i>	17~24	1~1.5	30°~60° /几乎与轴平行	倒卵形	10~16	10	圆形	13~15	[4]
	11~26	1~3	40°~80°	倒卵形	8~15/4	4~7/1	圆形	10~18	[5]
<i>T. laciniata</i>	>120	4	45°	披针形	50	10	钝圆	25	[17]
<i>T. subcarbonica</i>	>275	10~15.0	60°	宽线形	130	25	截形	60	[16]
<i>T. yichuanensis</i>	30	2	55°	倒卵形	13	7	圆形	18	冯少南, 陈公信, 席运宏等, 1977
<i>T. taeniata</i>	400	5~7	70°~80°(10°~30°)/ 几乎与轴平行	线形/椭圆形	170~200/17	10~13/5	截形	30	杨关秀, 1987
<i>T. polymorpha</i>	>320	20~25	80°~90°/ 几乎与轴平行	椭圆形-线形/ 椭圆形	100~150	30~35	截形	22~26/cm	杨关秀, 1987
<i>T. pentalobata</i>	50~60	3~5	60°~80°	楔形	25~40	10~15	截形	?	b)
<i>T. jiangxiensis</i>	30~50	5	30°~70°	椭圆形/披针形	10~35/10	7~10/2	楔形	?	[19]
小叶未被揭示的种									
<i>T. kikkawai</i>	?	?	?	椭圆形	20~30	10~12	?	?	[17]
<i>T. gerardii</i>	17~24	2	45°	倒卵形	12~15	14	圆形	?	[20]
<i>T. trilobata</i>	30~40	5	45°	三角形	25~30	9	截形	?	[20]
<i>T. minor</i>	5~7	1	30°~40°	倒卵形	4~5	2	截形	?	Konno 和 Asama, 1951
<i>T. oblonga</i>	20	1	60°~70°	椭圆形	10	5	钝圆	?	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, 1974
<i>T. multidentata</i>	5~7	3.5	50°	三角形	15	8	钝圆	?	Bohlin, 1971
<i>T. acuminifissa</i>	30	3	40°	三角形	15	7	截形	?	Bohlin, 1971
<i>T. fongdonggouensis</i>	30~35	2~3	40°~45°	椭圆形	20~25	8~10	钝圆	?	[18]
<i>T. lobifolia</i>	20~25	1~1.5	45°	椭圆形	10~15	3~5	钝圆	?	杨关秀, 陈钟惠, 张守良, 1983
<i>T. yangluhenensis</i>		10~25	30°	披针形-线形	28	5	截形	12	王德旭, 贺勃, 张淑玲, 1986

a) 据 Gao 和 Thomas^[5]修改, 增加了新资料。文献中未列出文献序号者均见文献[6](p162—173);

b) 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, 30—31

表 2 *Tingia* Halle 营养枝与孢子囊穗伴生状况

枝条类型	营养枝条	孢子囊穗	孢子叶着生状况	地质时代	产地	文献
菱齿叶型 <i>Hamaguchii</i> -type	<i>Tingia elegans</i> and <i>T. hamaguchii</i>	<i>Tingiostachya</i> <i>tetralocularis</i>	轮生	二叠纪	朝鲜	[4]
	<i>Tingia elegans</i>	<i>Tingiostachya</i> <i>tetralocularis</i>	螺旋着生	早二叠世	山西太原	[5]
	<i>Tingia</i> sp. cf. <i>T. hamaguchii</i>	<i>Tingiostachya</i> sp.	?	二叠纪	阿曼	[7]
	<i>Tingia hamaguchii</i>	<i>Tingiostachya</i> sp.	轮生	二叠纪	河南禹县	[22]
	<i>Tingia jiangxiensis</i>	<i>Tingiostachya</i> <i>ming-shanensis</i>	轮生	晚二叠世	江西安福、乐平	[19]
	<i>Tingia unita</i> sp. nov.	unnamed strobilus	轮生	早二叠世	内蒙古乌达	本文
华夏齿叶型 <i>Carbonica</i> -type	<i>Tingia carbonica</i>	<i>Tingiostachya</i> <i>santi-anensis</i>	轮生	晚二叠世	江西萍乡、乐平	[19]
	<i>Tingia trilobata</i>	<i>Tingostachya</i> sp.	?	早二叠世	河北开平	[20]

(*Carbonica*-typ)齿叶的繁殖器官可能也不相同。如上所述, *Tingiostachya* Kon'no 可能代表了菱齿叶型(*Hamaguchii*-type)的繁殖器官。而结构不同于 *Tingiostachya* Kon'no 的当前新种的孢子囊穗可能代表了华夏齿叶型(*Carbonica*-typ)的繁殖器官。由于新种的孢子囊穗在孢子叶排列方式、孢子囊与孢子叶着生关系等细节特征上尚不完全清楚, 本文暂时不予命名。

4 植物整体形态、亲缘关系及生态习性

Tingia Halle的系统亲缘关系从该属被发现起 [1]就一直无法确定。鉴于它与 *Noeggerathia* (Sternberg)和 *Plagiozamites* Zeill.的相似性, 该属一般被归入瓢叶目 *Noeggerathiales* [23, 24], 尽管瓢叶目本身的系统位置也不确定。Kon'no [4]鉴于孢子囊穗的结构推测与松叶兰目有亲缘关系, 并得到 Browne [25]的响应, 但他所复原的孢子囊穗结构十分可疑 [5]。从孢子囊穗和枝条的着生状态来看, 新种极可能是小型乔木, 树冠即由枝条和孢子囊穗构成。当前一些可供观察的标本可见约 8 cm宽, 60 cm长的主轴上着生 30~40 个孢子囊穗; 而已经描述的华夏齿叶型齿叶的营养枝条可以很宽而长(例如Halle [1], 图版 1 和 2; 斯行健 [18], 图版 84~91等)。各种证据表明该植物至少有 2~3 m高。这种生长习性与欧美植物区的瓢叶目植物 *Noeggerathia* (Sternberg)很相似。该植物亦表现为小型乔木, 枝条和孢子囊穗组成树冠 [26]。同时, 新种的异孢性也见于瓢叶 *Noeggerathia* (Sternberg), 其孢子囊穗为 *Noeggerathiaestrobis* Feistmantel。新种同瓢叶属的相似不仅进一步表明两属关系密切, 同时也加强了齿叶属同瓢叶目的亲缘关系。

关于瓢叶目的系统位置, 自从 Leary 和 Pfefferkorn [27]提出演化序列 *Archaeopteris* →

Noeggerathiaestrobis → *Lacoea* → *Discinites*, 越来越多的人 [26, 28, 29]把它与前裸子植物联系起来。有趣的是, 近年来在 *Archaeopteris*中发现了枝条的背腹性和不等叶性 [30], 这更增加了这一前裸子植物典型代表与 *Tingia* Halle 和 *Paratingia* Zhang 形态特征的共性, 特别是与后者, 叶片的脉式亦皆为放射状。这从营养枝条的形态学特征上拉近了瓢叶目与前裸子植物的亲缘关系。

关于齿叶属不等叶性的解释尚值得商榷。Halle [3]指出如果这是对获取阳光的适应, 则两行小叶应该处于轴的上侧, 这样整个枝条易于获取更多的阳光。不过, 他同时又推测齿叶属也可能为水生植物, 枝条上部大叶漂浮于水面, 小叶因沉于水下而缩减。当前新种整体植物形态不支持齿叶为水生植物的推论。如果枝条上部的大叶浮于水面, 则枝条下部、包括所有孢子囊穗和主干势必沉于水下。这显然与水生植物特点不符。而且, 从埋藏学的角度看, 新种生长于成煤沼泽环境, 水体较浅。另一方面, 刘照华等 [31]揭示 *T. carbonica*的表皮构造为单面气孔式, 上下表皮细胞形态大小相近, 由此并结合羽轴特征推测是“生长在空气潮湿同时光照较弱的环境中, 如密林底层或植物茂盛的低地群落内。”这都表明华夏植物群的瓢叶目植物可生长在低地成煤盆地内, 与欧美植物群中瓢叶目植物生长在盆地外高地环境 [27]形成鲜明对照。

致谢 荷兰国家自然历史博物馆 I.M. van Waveren 博士对文稿提出许多修改意见, 并对本文英文稿的语言进行了修饰; 周志炎院士和三位审稿专家对本文提出了许多改进意见, 在此一并致以诚挚谢意。本研究受国家自然科学基金(批准号: 40572008, 40301202)、国家重点基础研究发展规划项目(批准号: 2006CB806400)和现代古生物学和地层学国家重点实验室(中国科学院南京地质古生物研究所)开放

基金(批准号: 053101)资助.

参 考 文 献

- 1 Halle T G. *Tingia*, a new genus of fossil plants from the Permian of China. Bull Geol Sur China, 1925, 7: 1—12
- 2 Schenk A. Pflanzen aus der Steinkohlen Formation. In: Richthofen F V. China, 4, Berlin, 1883. 221—244
- 3 Halle T G. Palaeozoic plants from central Shansi. Palaeontol Sin, Ser A, 1927, 2(1): 230—239
- 4 Kon'no E. On genera *Tingia* and *Tingiostachya* from the Lower Permian and Triassic Beds in Northern Korea. Jap J Geol Geogr, 1929, 6: 113—147
- 5 Gao Z F, Thomas B A. A re-evaluation of the plants *Tingia* and *Tingiostachya* from the Permian of Taiyuan, China. Palaeontology, 1987, 30: 815—828
- 6 李星学, 沈光隆, 田宝霖, 等. 我国石炭纪、二叠纪植物群的几个论题. 见: 李星学, 周志炎, 蔡重阳, 等编. 中国地质历史时期植物群. 广州: 广东科技出版社, 1995. 190—226
- 7 Berthelin M, Broutin J, Kerp H, et. al. The Oman Gharif mixed paleoflora: a useful tool for testing Permian Pangea reconstructions. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 2003, 196: 85—98 [\[DOI\]](#)
- 8 徐仁, 王秀琴. 地质时期中国各主要地区植物景观. 北京: 科学出版社, 1982. 1—50
- 9 Fairon-Demaret M, Hilton J, Berry C. Surface Preparation of macrofossil (Dégagement). In: Jones T P, Rowe N P, eds. Fossil Plants and Spores: Modern Techniques. London: The Geological Society, 1999. 33—35
- 10 孙克勤, 张周良, 陈丛林, 等. 内蒙古乌达地区早二叠世早期植物群. 现代地质, 1998, 12(4): 586—590
- 11 孙克勤, 邓胜徽, 崔金钟, 等. *Paratingia* 和 *Paratingiostachya* 在内蒙古乌达地区早二叠世山西组的发现. 植物学报, 1999, 41(9): 1024—1026
- 12 孙克勤, 邓胜徽. 踢痕茎属在内蒙古乌达地区的发现及其意义. 植物学报, 1999, 41(5): 484—486
- 13 邓胜徽, 孙克勤, 李承森. 内蒙古乌达地区早二叠世晋囊蕨属一新种. 植物学报, 2000, 42(5): 533—538
- 14 孙克勤, 邓胜徽. 贺兰山北段石炭纪和二叠纪植物群. 现代地质, 2003, 17(3): 259—267
- 15 张泓. 古植物. 见: 煤炭部煤炭科学院地质勘探分院, 山西省煤田地质勘探公司, 著. 中国平朔矿区含煤地层沉积环境. 西安: 陕西人民教育出版社, 1987. 195—204
- 16 Kon'no E, Rajah S S. The later Permian Linggin Flora from the Gunong Blumut Area, Johore, Malaysia. In: Kobayashi T, Toriyama O, eds. Geology and Palaeontology of Southeast Asia. Tokyo: University of Tokyo Press, 1971. 9: 1—86
- 17 Kawasaki S. The flora of the Heian system. Bull Geol Surv Chosen, 1934, 6: 47—311
- 18 斯行健. 内蒙古清水河及山西河曲晚古生代. 中国古生物志, 1989, 176, (新甲种 11): 1—268
- 19 何锡麟, 梁敦士, 沈树忠. 中国江西二叠纪植物群研究. 徐州: 中国矿业大学出版社, 1996. 1—300
- 20 Stockmans F, Mathieu F F. La flore Paléozoïque basin Houiller de Kaiping (China), Bruxelles, Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique, 1939. 49—120
- 21 Mosbrugger V. Taxonomische, stratigraphische und paläobiogeographische Untersuchung der Perm-Flora von Baode (NW-Shanxi, China). Abschlußbericht zum DFG- Forschungsv- orhaben Mo412/1. 1994
- 22 席运宏, 阎国顺. 蕨类植物门. 见: 王德有, 阎国顺, 姜媛, 等著. 河南石炭纪和早二叠世早期地层和古生物. 北京: 中国展望出版社, 1987. 258—259
- 23 Němejc F. The morphology and the systematic relations of the Carboniferous Noeggerathia with regard to the “genera” *Tingia* and *Plagiozamites* of eastern Asia —“Preslia”. Bull Soc Bot Tchecoslov Prague, 1931, 10: 111—114
- 24 Halle T G. Notes on the Noeggerathiinae. Svensk Botanisk Tidskrift, 1954, 48, H. 2: 368—380
- 25 Browne I. The Noeggerathia and Tingia—the effects of their relationship upon the classification of the Pteridophyta: As Essay and a Review. New Phytol, 1933, 32 (5): 344—358
- 26 Zbynek S, Bek J. Noeggerathiaceae from the Carboniferous basins of the Bohemian Massif. Rev Palae Palynol, 2003, 125: 249—284
- 27 Leary R L, Pfefferkorn H W. An early Pennsylvanian flora with *Megalopteris* and Noeggerathiales from west-central Illinois. Illinois State Geol Sur, 1977, Circular 500: 1—77
- 28 Beck C B. Archaeopteris and its Role in Vascular Plant Evolution. In: Niklas K J, ed. Paleobotany, Paleocology and Evolution, Volume 1. New York: Praeger Press, 1981. 193—230
- 29 Taylor T N, Taylor E L. The Biology and Evolution of Fossil Plants. New Jersey: Englewood Cliffs, 1993. 440—459
- 30 Fairon-Demaret M, Leponce I. Leaf dimorphism in *Archaeopteris roemeriana* (Progymnosperm): further early fossil evidence of shoot dorsiventrality. Am J Bot, 2001, 88(4): 729—735
- 31 刘照华, 耿宝印, 崔金钟, 等. 华夏齿叶表皮构造的研究. 植物分类学报, 1998, 36(4): 341—345

(2006-03-21 收稿, 2006-05-30 接受)