



论文

河南义马中侏罗世义马组一新的苔类植物—— *Sinolejeunea yimaensis* gen. et sp. nov.

吴向午, 杨小菊*

中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008

* 联系人, E-mail: xjyang@nigpas.ac.cn

收稿日期: 2010-08-16; 接受日期: 2011-04-07

中国科学院知识创新工程项目(编号: KZCX2-YW-154)和国家重点基础研究发展计划项目(编号: 2006CB701401)资助

摘要 记述河南义马中侏罗世义马组一新的苔类植物——义马中国鳞苔 *Sinolejeunea yimaensis* gen. et sp. nov. 此植物茎叶体和生殖器官(雌苞和雄苞)的形态特征及叶细胞构造与叶苔目(Jungermanniales)顶蒴叶苔亚目(Acrogyniineae)有着一定的亲缘关系, 并与细鳞苔科(Lejeuneaceae)某些现代属颇为相似. 配子体长有生殖器官(雌苞和雄苞)的苔类化石全球仅报道过一属, 在叶苔目中, 尚为首次记录; 配子体分化成茎叶状的苔类化石也非常少见, 全球仅报道过 4 属 10 余种. 因此, 当前珍稀苔类化石在我国中侏罗世的发现颇具科学意义.

关键词
叶苔类
中侏罗世
义马组
河南

现代苔藓类植物虽然种类繁多但苔藓植物的化石却很少见, 尤其是在第四纪以前的地层中, 归于苔类的化石十分罕见, 常见的均为茎叶不分化的叶状体, 很少见到生殖器官及孢子体的标本^[1]. 在以往的记录中, 仅报道过英国晚三叠世和格陵兰早侏罗世的 *Naiadita lanceolata* Buckman, 此化石以前曾被误归于松柏类, 有人认为它与 *Podozamites* 为同异名, 后经 Harris^[2,3] 详细研究, 证实其配子体和孢子体的许多特征和现代囊果苔目(Sphaerocarpaceae)的某些属(如 *Riella* 等)相似. 植物体分化成茎叶状的苔类化石曾报道过 3 属, 即俄罗斯布列英盆地晚侏罗世的 *Cheirohiza* 和 *Laticaulina*^[4,5], 以及主要见于新生代的 *Jungermannites*^[6,7]. 这些植物仅发现营养器官, 而且出现的时代也较晚. 本属与上述化石属和某些现生属的区别将在后文讨论.

近年来, 在我国河北、新疆、辽宁等地的中生代

地层中曾陆续报道过一些苔类化石^[8~10], 但均为茎叶不分化的叶状体, 未报道过配子体上长有生殖器官和孢子体的苔类化石. 当前标本的发现证实了叶苔目的配子体和孢子体的许多重要特征早在中侏罗世以前已经出现. 配子体分化为腹叶和侧叶以及长有生殖器官的苔类化石在我国尚属首次发现.

1 材料和方法

当前标本产自河南义马露天煤矿义马组银杏层. 同层产出丰富的义马银杏(*Ginkgo yimaensis* Zhou et Zhang)、秀厄特杉(*Sewardiodendron laxum* Florin)等, 时代属中侏罗世无疑^[11,12]. 当前苔类化石仅有一块样品, 主要为印痕标本, 保存于颗粒较细的粉砂岩中, 植物体的构造虽有较好的保存, 但由于苔藓植物比较柔弱细小, 没有维管束, 立体感不强, 不利于观察

和照相. 标本上也残留着一些碳质膜的碎片, 但过于薄弱, 无法取下来用舒尔茨液处理, 也不便在荧光镜下观察、照相. 为取得较好的效果我们把样品浸泡在煤油中, 采用尼康 E8700 数码相机摄影, 同时通过仔细观察绘制了插图.

2 系统描述

叶苔目 *Jungermanniales*

顶蒴叶苔亚目 *Acrogyniineae*

细鳞苔科? *Lejeuneaceae*?

中国鳞苔属(新属) *Sinolejeunea* gen. nov.

模式种: *Sinolejeunea yimaensis* gen. et sp. nov.

属征: 植物体中等大小, 作茎叶状分化. 茎匍匐至倾立, 分枝不规则. 叶三列, 腹叶与侧叶异形. 侧叶斜列于茎上, 卵形至椭圆形, 作覆瓦状蔽前式排列. 腹叶横生于茎的腹面, 近于圆形, 顶部浅裂成齿状. 假根简单, 丝状, 生于腹叶基部、茎和枝的腹面. 雌雄同株异苞. 雄苞着生于雄短枝上, 呈穗状, 苞叶较

小, 约在 7 对以上. 雌苞生于短枝顶端, 苞叶与侧叶近于同形, 蒴萼卵形, 上部具有纵脊(纵褶), 口部呈喙状. 蒴柄由蒴萼口部伸出. 孢蒴及原位孢子未明.

词源: 此属名取名于细鳞苔科(*Lejeuneaceae*)或细鳞苔属(*Lejeunea*)的词根“*lejeunea*”加前缀“*Sin-*”(中国)而成.

比较讨论: 见种的比较讨论.

产地时代: 中国河南义马; 中侏罗世.

义马中国鳞苔 *Sinolejeunea yimaensis* gen. et sp. nov.

正模标本: PB20733(图 1)

产地: 中国河南义马

层位: 义马组银杏层

时代: 中侏罗世

词源: 种名为化石产地义马煤矿

保存单位: 中国科学院南京地质古生物研究所

特征: 植物体中等大小, 长约 5 cm, 作茎叶状. 茎匍匐至倾立, 分枝不规则. 茎轴宽约 1 mm, 茎连叶宽约 4~7 mm. 叶三列, 中肋不存在, 腹叶与侧叶



图 1 义马中国鳞苔 *Sinolejeunea yimaensis* gen. et sp. nov.

正模标本(登记号: PB20733), 为植物体的腹面, 茎叶体具侧叶、腹叶、茎、假根、雌苞、雄苞和蒴柄, 两侧是伴生的义马银杏 *Ginkgo yimaensis* Zhou et Zhang. 比例尺: 10 mm

异形. 侧叶 2 列, 卵形至椭圆形, 斜列于茎上, 作覆瓦状蔽前式排列, 全缘, 顶端近于圆形, 腹瓣较小, 略成卵形. 腹叶 1 列, 横生于茎的腹面, 近于圆形, 顶部浅裂成齿状. 叶膜细胞近于等轴, 多角形至长方形, 三角体和空气孔不存在. 假根简单, 丝状, 束状生于腹叶基部或茎和枝的腹面. 雌雄同株异苞. 雄苞着生于短侧枝上, 穗状, 雄苞叶较小, 卵形至椭圆形, 约在 7 对以上; 精子器详细构造不明. 雌苞生于短枝顶端, 雌苞叶与侧叶近于同形, 顶部齿状; 蒴萼卵形, 上部具有 6~7 条纵脊或纵褶, 口部呈喙状. 蒴柄细, 劲直, 基部较粗壮, 向上延伸变细, 从蒴萼口部伸出. 孢蒴及原位孢子未明.

标本描述: 标本一块, 是一枚具有生殖器官的植株, 植物体的侧叶和腹叶也有较好的保存(图 1). 植物体茎叶分化, 保存长约 5 cm, 宽估计可达 5 cm. 茎连叶片宽约 4~7 mm; 茎轴宽约 1 mm, 分枝不规则, 侧枝似从腹叶的叶腋伸出(图 1). 叶三列, 中肋不存在, 腹叶与侧叶异形, 侧叶斜列于茎上, 似作覆瓦状蔽前式排列, 半圆形至椭圆形, 约 3~6 mm×1~2 mm, 全缘, 顶端近于圆形, 腹瓣存在, 较小, 略成卵形(图 2(a)). 腹叶横生于茎的腹面, 近于圆形, 直径约 0.8~1.5 mm, 顶部浅裂成齿状. 在显微镜下, 可见近于等轴, 呈多角形至长方形的不甚清楚的叶膜的细胞轮廓(图 2(a)). 未见三角体和空气孔. 假根简单, 丝状, 长 1~2 mm, 常呈束状生于腹叶基部或茎和枝的腹面. 雄短枝侧生于腹叶的叶腋(图 2(c)), 雄苞叶至少 7 对, 在雄短枝上排成穗状. 雄苞叶卵形至椭圆形, 较小, 约 500 μm×200 μm; 在某些雄苞叶中部或近基部, 有 1~2 个圆形突起, 大小约 100~150 μm, 推测与精子器有关, 但详细构造不明. 雌器苞 2 个(图 1, 图 2(b))生于短枝顶端, 雌苞叶与侧叶近于同形, 但顶端呈齿状; 蒴萼卵形, 大小约 7 mm×4~5 mm, 上部具有 6~7 条纵脊或纵褶(标本上可见到 3 条), 口部呈喙状. 蒴柄细, 劲直, 宽约 100 μm, 基部较粗壮(可能为基足), 向上伸延, 从蒴萼口部伸出, 露在蒴萼外的长度, 不小于 5 mm. 孢蒴未见. 在柄的顶部附近有数条略弯的丝状物, 它们是否与弹丝有关, 目前尚难判明. 侧叶呈覆瓦状蔽前式排列, 半圆形至椭圆形, 全缘, 顶端近于圆形. 假根存在, 简单, 丝状(图 2(d)).

3 比较讨论

归于当前属的标本虽较破碎, 但保存下来的特

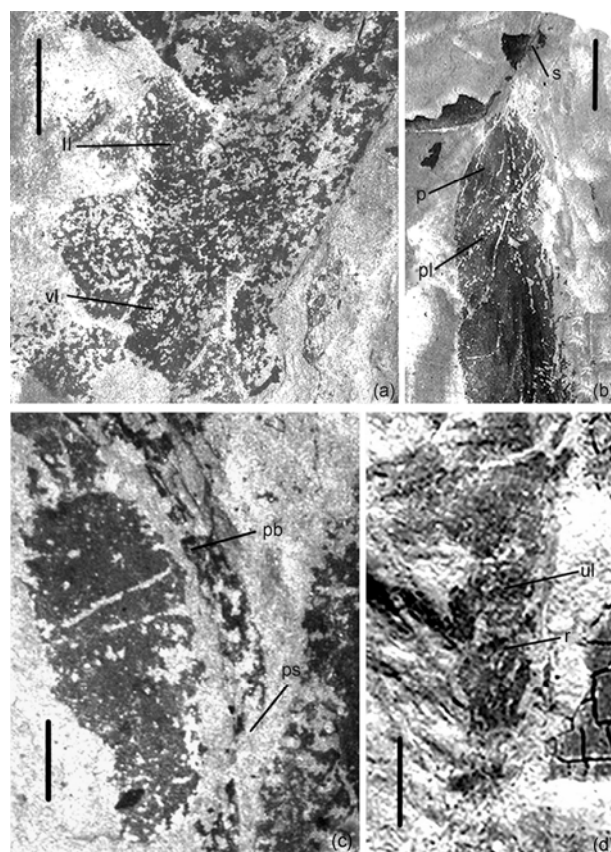


图 2 为图 1 的局部放大

(a) 基部放大, 示腹叶、侧叶和腹瓣, 约略可见叶膜的细胞轮廓. ll, 侧叶; vl, 腹瓣. 比例尺: 2 mm. (b) 局部放大, 示雌苞叶的蒴萼及从蒴萼口部伸出的蒴柄. s, 蒴柄; p, 蒴萼; pl, 雌苞叶. 比例尺: 4 mm. (c) 局部放大, 示雄短枝及雄苞叶(至少 7 对). pb, 雄苞叶; ps, 雄短枝. 比例尺: 2 mm. (d) 为(a)的局部放大, 示腹叶、茎和假根. ul, 腹叶; r, 假根. 比例尺: 2 mm

征颇为别致, 如植物体(配子体)呈茎叶状, 叶三列, 作蔽前式排列, 中肋不存在, 侧叶卵形至椭圆形; 腹叶横生, 略呈圆形; 假根简单, 生于腹叶基部或茎的腹面; 雌雄同株异苞, 雄苞叶长在雄短枝上, 并集成穗状, 雌器苞生于侧短枝的先端, 孢蒴具柄, 有保护孢蒴的蒴萼等结构, 充分显示出本属是叶苔目(Jungermanniales)顶蒴叶苔亚目(Acrogyniineae)的成员. 新属的营养器官以及生殖器官的特征, 和叶苔目细鳞苔科的许多现生属, 如 *Caudalejeunea*, *Lejeunea*, *Ptychanthus*, *Trocholejeunea* 和 *Pedinolejeunea*^[13~15] 等等十分相似(图 3, 4), 但新属的植物体较大, 雄短枝纤细、狭长, 雄苞叶小而多(7 对以上), 侧叶腹瓣较小等与上述现生属不同, 至少从目前材料无法证实与细鳞苔科的任何一属为同属植物, 推测它们间有一

定的亲缘关系, 有可能同属于一个科. 由于化石标本保存不完备的缘故, 有些构造尚不清楚(如细胞构造、孢蒴、原位孢子等), 本文暂将本属有保留地归于细鳞苔科.

新属配子体分化出三列叶片, 侧叶 2 列, 腹叶 1 列等方面与指叶苔科(Lepidoziaceae)的 *Lepidozia* (Dum.) Dum., *Bazzania* S. F. Gray^[16], 耳叶苔科(Frullaniaceae)的 *Frullania* Raddi^[14,17], 护蒴苔科(Calypogeiaceae)的 *Calypogeia* (Raddi) Nees, *Metacalypogeia* (Hatt.) Inoue^[14,18]等现代属也有相似之处. 但 *Lepidozia* 和 *Bazzania* 具有鞭状枝, 叶细胞常有三角体或球状加厚, 蒴萼口部具齿毛; *Frullania* 侧叶腹瓣与茎分离, 盔状或耳状, 叶细胞壁增厚, 三角体显著; *Calypogeia*, *Metacalypogeia* 植物体不分枝, 雌器苞不形成蒴萼(只有假蒴萼)等都与当前属不同. 蒴萼外形和构造方面, 本属与叶苔科(Jungermanniaceae)某些现代属种如 *Solenostoma* Mitt., *Jungermannia* L. 等也可作比较, 但后者的叶只有 2 列, 腹叶总是缺失的, 雄苞叶较大, 不是长在生殖短枝的顶端, 而是生于植株中间等与前者不同^[19].

英国晚三叠世和格陵兰早侏罗世的 *Naiadita lanceolata* Buckman^[3], 植物体作茎叶分化, 叶中肋不存在, 并保存生殖器官等方面与当前植物可作比较,

但前者茎细, 不分枝, 叶呈披针形, 作螺旋状横生于茎上, 没有侧叶和腹叶之分, 叶颈卵器(雌性生殖器官)有生殖苞包被, 孢蒴几乎无柄等方面与后者不同^[3].

描述于俄罗斯布列亚盆地晚侏罗世的 *Cheirohiza* 和 *Laticaulina*^[4,5], 植物体具有侧叶和腹叶等与当前新属有些相似, 这两属均为单型属. *Cheirohiza* 保存较好, 叶膜细胞非常清楚. 它与当前植物的区别在于侧叶十分稀疏, 上下互不掩覆, 作蔽后式排列, 腹叶退化, 分布不均匀, 而且生殖器官未明^[5]. *Laticaulina* 保存较差, 从描述和插图看仅是一块营养器官的碎片, Krassilov^[5]认为该属与光萼苔亚群(Porellinae)某些属相似. 该属侧叶排列疏松, 基部下延呈翼瓣状, 叶细胞具有乳突等特征与当前新属不同.

植物体作茎叶状的苔类植物化石, 尚有 *Jungermannites* Goeppert. 据有关文献记录, 该属已报道过 10 种, 主要见于新生代^[6], 中生代仅在白垩纪有 *Jungermannites vetustior* Saporta^[7]及 *Jungermannites cretaceous* Berry^[20]两种. 该属通常没有腹叶, 只有二列侧叶, 易与本属区分.

4 演化意义

现代苔藓类植物是一个种类繁多的植物类群, 分布几乎遍布全世界, 而且普遍认为苔藓植物是最古老的陆生植物类群^[21,22]. 在现代苔藓植物中, 植物体呈茎叶状的叶苔类是一个很大的类群, 约有 4500 种之多, 但化石记录却很稀少, 在化石植物群中尤其少见^[23]. 叶苔类植物体柔弱, 生活在岩石表面, 很少有机会保存下来而成为化石^[21].

有关叶苔类植物化石的最早报道是来自俄罗斯布列亚盆地晚侏罗世的 *Cheirohiza* 和 *Laticaulina*^[4,5]. 但是叶绿体 DNA 序列分析的结果显示叶苔类的起源与分化要远远早于侏罗世, 叶苔类起源的时间可以追溯到晚石炭世, 而分化到目和科一级水平是发生在晚泥盆世至晚二叠世, 在三叠纪开始大辐射^[23]; 作为演化序列的一个主要分支, 植物体呈茎叶体状的叶苔目至少可以追溯到 1.12 亿年前的早白垩世^[23]. 本文报道的叶苔类植物化石发现于中侏罗世地层, 要早于先前报道的被认为是最早的晚侏罗世的叶苔类植物化石 *Cheirohiza brittae* Krassilov. 综合本文新的最早的中侏罗世叶苔目化石 *Sinolejeunea yimaensis*

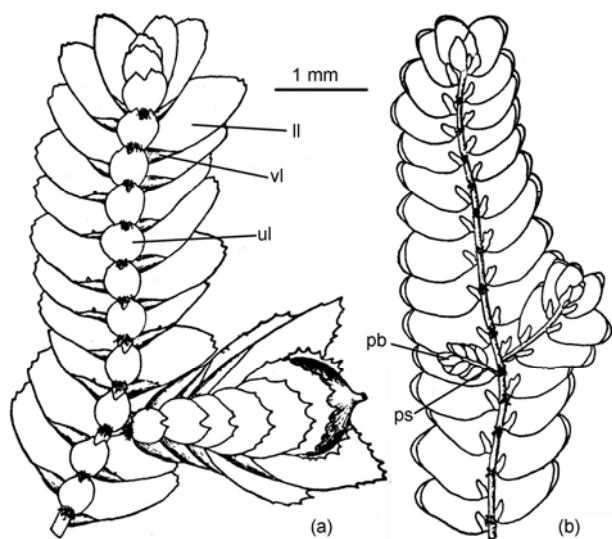


图 3 两种现代细鳞苔

引自文献[15]. (a) 肾瓣尾鳞苔 *Caudalejeunea reniloba* (Gott.) Steph., 具雌苞的植株. ll, 侧叶; vl, 腹瓣; ul, 腹叶. (b) 卵舌片鳞苔 *Pedinolejeunea aoshimensis* (Horik.) Chen et Wu, 具雄苞的植株. pb, 雄苞叶; ps, 雄枝

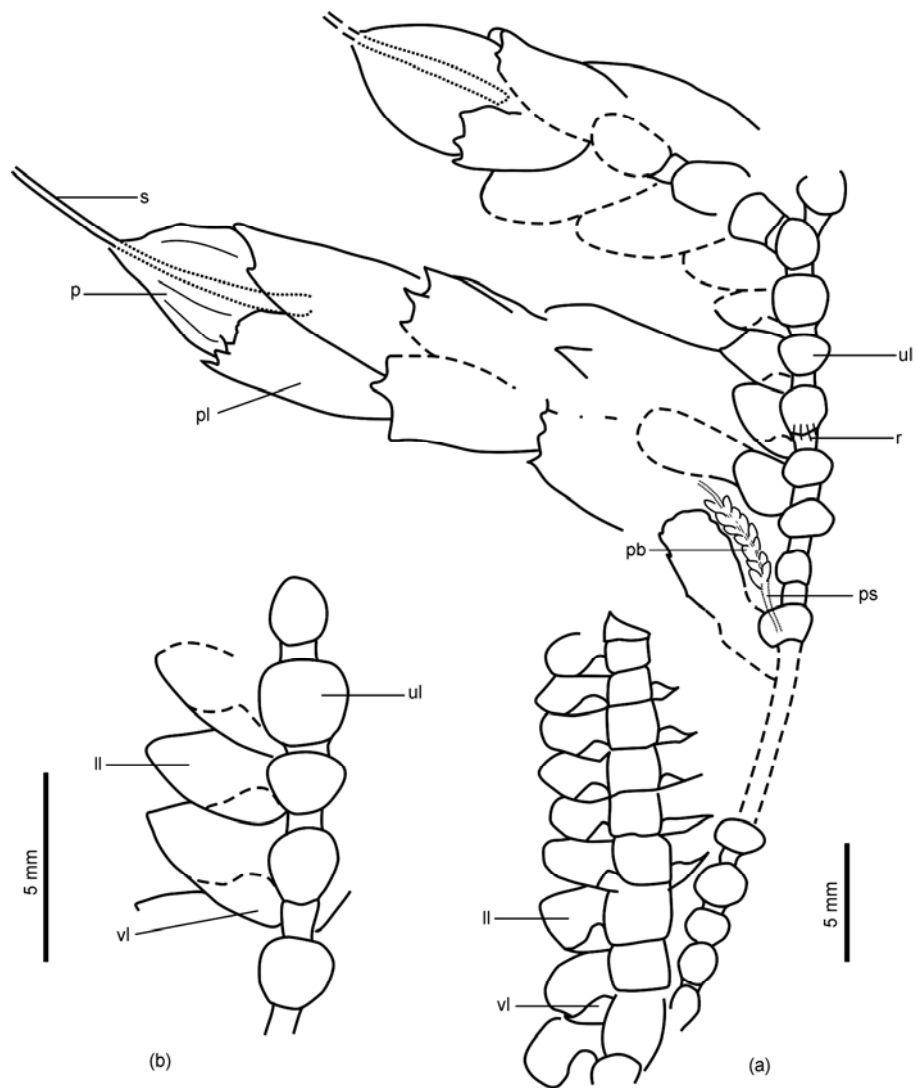


图 4 义马中国鳞苔 *Sinolejeunea yimaensis* gen. et sp. nov.

据 PB20733 标本绘制, 为植株的腹面. (b) 为 (a) 一部分, 示横生在茎上的腹叶. p, 蒴萼; r, 假根; s, 蒴柄; ll, 侧叶; pb, 雄苞叶; pl, 雌苞叶; ps, 雄枝; ul, 腹叶; vi, 腹瓣

及中泥盆世的叉苔目化石 *Metzgeriothallus sharonae*^[24], 这些化石记录将有助于校正基于叶绿体 DNA 序列分析的结果, 对苔类植物的起源、演化与辐射提出新的认识.

致谢 感谢标本采集者青岛市勘察测绘研究院章伯乐. 周志炎教授仔细审阅本稿并提出修改意见, 徐洪河博士帮助清绘图样, 审稿人提出修改建议, 一并致以诚挚的感谢.

参考文献

- 1 Taylor T N, Taylor E L, Krings M. Hornworts and Bryophytes. In: Paleobotany—The Biology and Evolution of Fossil Plants. 2nd ed. New York: Elsevier, 2009. 161–177
- 2 Harris T M. The British Rhaetic Flora. London: British Museum (Nat Hist), 1938. 1–84

- 3 Harris T M. *Naidita*, a fossil Bryophyte with reproductive organs. *Ann Bryol*, 1939, 12: 57–70
- 4 Krassilov V. Leafy hepatics from the Jurassic of the Bureja basin (in Russian). *Paleont J*, 1970, (3): 131–142
- 5 Krassilov V. Mesozoic Bryophytes from the Bureja basin, Far East of the USSR. *Palaeotogr B*, 1973, 143: 95–105
- 6 Jovet-ast S. Bryophyta. In: Boureau É ed. *Traite de Paléobotanique*, vol. II: Bryophyta, Psilophyta, Lycophyta. Paris: Masson et C^{ie}, 1967. 17–186
- 7 Saporta G. Flore fossil du Portugal. *Dir Trav Geol Portugal*, Lisboa. 1894. 1–288
- 8 吴向午, 厉宝贤. 河北蔚县中侏罗世苔藓植物. *古生物学报*, 1992, 31: 257–279
- 9 吴向午. 新疆北部早、中侏罗世的几种苔类植物. *古生物学报*, 1996, 35: 60–71
- 10 孙革, 郑少林, D. 迪尔切, 等. 辽西早期被子植物及伴生植物群. 上海: 上海科技教育出版社, 2001. 1–227
- 11 Zhou Z Y, Zhang B L. Middle Jurassic *Ginkgo* with ovule-bearing organs from Henan, China. *Palaeontogr B*, 1989, 211: 113–133
- 12 Yao X L, Zhou Z Y, Zhang B L. Reconstruction of the Jurassic conifer *Sewardiodendron laxum* (Taxodiaceae). *Am J Bot*, 1998, 85: 1289–1300
- 13 吴鹏程. 耳叶苔科 Frullaniaceae, 细鳞苔科 Lejeuneaceae. 见: 黎兴江, 主编. 西藏苔藓植物志, 青藏高原科学考察丛书. 北京: 科学出版社, 1985. 522–544
- 14 胡人亮. 苔藓植物学. 北京: 高等教育出版社, 1987. 1–463
- 15 中国科学院植物研究所, 编. 中国高等植物图鉴, 第一册. 北京: 科学出版社, 1972. 1–1157
- 16 林邦娟, 李植华. 指叶苔科 Lepidoziaceae. 见: 黎兴江, 主编. 西藏苔藓植物志, 青藏高原科学考察丛书. 北京: 科学出版社, 1985. 473–479
- 17 高谦, 张光初. 东北苔类植物志. 北京: 科学出版社, 1981. 1–220
- 18 张满祥. 护蒴苔科 Calypogeiaceae. 见: 黎兴江, 主编. 西藏苔藓植物志, 青藏高原科学考察丛书. 北京: 科学出版社, 1985. 480–481
- 19 高谦. 叶苔科 Jungermanniaceae. 见: 黎兴江, 主编. 西藏苔藓植物志, 青藏高原科学考察丛书. 北京: 科学出版社, 1985. 492–498
- 20 Berry E W. Upper Cretaceous floras of the eastern Gulf region in Tennessee, Mississippi, Alabama and Georgia, U. S. Prof. Paper, 1919, 112: 1–177
- 21 Schuster R M. Paleoeecology, origin, distribution through time, and evolution of Hepaticae and Anthocerotae. In: Niklas K J, ed. *Paleobotany Paleoeecology and Evolution*, Vol. 2. New York: Praeger, 1981. 129–191
- 22 Wachowiak W, Baczkiewicz A, Chudzinska E, et al. Cryptic speciation in liverworts——A case study in the *Aneura pinguis* complex. *Bot J Linn Soc*, 2007, 155: 273–282
- 23 Heinrichs J, Hentschel J, Wilson R, et al. Evolution of leafy liverworts (Jungermanniidae, Marchantiophyta): Estimation of divergence times from chloroplast DNA sequences using penalized likelihood with integrated fossil evidence. *Taxon*, 2007, 56: 31–44
- 24 Hernick L V, Landing E, Bartowski K E. Earth's oldest liverworts—*Metzgeriothallus sharonae* sp. nov. from the Middle Devonian (Givetian) of eastern New York, USA. *Rev Palaeobot Palyn*, 2008, 148: 154–162