

巨大的二叠纪木贼

冯卓^{①②*}, ZIEROLD Thorid^①, RÖBLER Ronny^{①*}

① Museum für Naturkunde, Chemnitz, Moritzstraße 20, 09111, Germany;

② 云南大学云南省古生物研究重点实验室, 昆明 650091

* 联系人, E-mail: zhuofeng@ynu.edu.cn; roessler@naturkunde-chemnitz.de

2012-01-12 收稿, 2012-02-17 接受

德国 Volkswagen 基金(I/84638)、国家自然科学基金(41172009, 40902006)和教育部博士点基金(20095301120003)资助

摘要 木贼植物出现于晚泥盆世, 石炭纪分异度达到最大, 并在低地沼泽生态系统演化出类似竹子一样快速生长的植物类型. 然而, 进入二叠纪后, 随着气候逐渐变干过程木贼植物的分异度骤然下降, 仅一属残存至今, 即草本 *Equisetum*. 德国开姆尼茨早二叠世矿化森林中的木贼化石标本显示, 当时 *Arthropitys bistrata* (Cotta) Goeppert 可以长到至少 15 m 高, 直径达 25 cm 以上, 并产生大量木材. 该木贼植物至少拥有 3 级分枝系统, 形成与现代高等乔木植物类似的巨大树冠. 我们认为早二叠世木贼植物可塑性生长机制可能与当时生态环境的变化及兴起的裸子植物的竞争压力有关.

关键词

木贼

Arthropitys bistrata

早二叠世

开姆尼茨矿化森林

德国

木贼植物始现于晚泥盆世^[1], 石炭纪其分异度达到最大^[2], 并在赤道低地泥炭沼泽生态系统中形成像竹子一样快速生长的木本植物, 最高可达 20 余米^[3,4]. 演化至今, 唯有活化石草本孢子植物 *Equisetum* 属是那些高大乔木型木贼祖先仅存的孑遗分子, 约含 15 个现生种^[5,6]. 在二叠纪, 尽管木贼植物的分异度急剧下降, 但有些特殊种类却显示出不少特殊的适应性状^[7], 且一直延续到二叠纪末的生物大绝灭事件^[8]. 然而, 面对逐渐变干的气候和异常动态的环境, 以及兴起的种子植物, 二叠纪木贼植物的演化遇到了新的挑战 and 机遇^[9].

晚古生代木贼又称作芦木(calamites), 是上石炭统和下二叠统地层中最常见的植物化石之一^[1,2]. 以往所发现的芦木化石标本多较破碎, 通常仅分散保存植物的部分器官. 芦木的认识主要来自于中空茎杆的髓模或煤化的枝叶或球果的压印标本. 然而, 相对于数量众多的压型/印痕标本, 保存内部细胞解剖结构的巨大木贼植物茎杆却鲜有报道^[7].

最近, 我们在德国开姆尼茨矿化森林发现了一株巨大的木贼化石标本. 该标本不仅立体保存了复

杂的分枝系统, 其内部细胞的解剖构造也保存精美. 有趣的是, 这株二叠纪乔木型木贼标本多次分叉的木质枝干所形成的树冠与以往发现的石炭纪分子完全不同, 却与现生高等植物非常类似. 我们认为, 早二叠世木贼植物可塑性生长机制可能与当时生态环境的变化及兴起的裸子植物的竞争压力有关.

1 材料和方法

本文研究的多次分叉的木贼 *Arthropitys bistrata* (Cotta) Goeppert^[7]标本, 2008 年发现于德国开姆尼茨早二叠世矿化森林 (地理坐标: 50°51'58.68"N, 12°57'32.54"E), 并于 2011 年完成发掘工作. 开姆尼茨地区, 早二叠世亚热带森林生态系统被突然发生的火山喷发瞬间掩埋, 属原地或亚原地的特异埋藏化石群落(fossil lagerstaette). 2008~2011 年, 我们在 24 m× 18 m 面积内对该特异埋藏群落开展了极为详细的测量和发掘工作. 从发掘点采到大量化石标本, 包括 53 株原位直立保存的矿化茎杆, 大量搬运过的矿化茎杆和叶部印痕化石, 以及一些动物化石标本. 叶部化石组合中的常见分子有 *Annularia spicata*,

Sphenophyllum sp., *Lobopteris geinitzii*, *Noeggerathia zamitoides*, *Alethopteris schneideri*, *Neurocallipteris planchardii*, *Taeniopteris abnormis*, *Walchia piniformis*, 以及一些栉羊齿类(pecopterids)和种子蕨类(pteridosperm)植物的繁殖器官标本. 该特异埋藏群落的地质时代属于早二叠世阿瑟尔(Asselian)期与萨克马尔(Sakmarian)期的过渡时期^[7].

为了更好的研究当前木贼标本的外部形态和内部解剖结构, 我们利用吹沙机(sand blaster)清理了标本表面的围岩, 再用金刚锯将清理后的各个部分按照横、径、弦 3 个方向切成薄片, 最后将薄片剖光, 并在反射光显微镜下完成观察和照相. 观察和照相的显微镜型号为: Nikon Eclipse ME 600 和 Nikon SMZ 1500, 均配备 Nikon DS-5M-L1 电子成像系统. 化石手标本使用 Nikon D300 数码单反照相机配 AF-S Micro Nikkor 105 mm 1:2.8G 镜头照相. 图版制作用 Adobe Photoshop CS v. 8.0 软件, 仅调整过对比度. 标本与剖光薄片均保存在开姆尼茨自然历史博物馆, 编号: KH0052, KH0054, KH0057, KH0058 和 KH0072.

2 结果

保存精美的 *Arthropitys bistrata* 标本非常特殊,

有至少 15 m 高, 由至少 3 次分叉的次级枝干组成巨大的树冠(图 1(a)和 2). 这是首次发现三维立体保存的具有多次分叉又具有内部解剖结构的木贼化石标本. 该木贼植物具有两种枝: 一种是披满叶子的叶枝(leafy twigs), 一种是不定枝(adventitious shoots). 叶枝不具次生生, 轮状着生于主杆和不定枝的特定节上(图 1(e), 箭头). 不定枝具次生生, 起源于木质部中, 其快速形成的次生木质部使其迅速平周加粗, 与主杆之间夹角为 25° ~ 35° . 不定枝多次发育次一级不定枝并形成复杂的分枝系统(图 2). 以往报道的芦木的生长方式都与现生草本木贼植物类似, 即具有发达的地下根状茎体系, 而地上部分的茎轴没有分枝^[10]. 另外, 与现生木贼不同的是, 当前化石标本具有及其强壮的木质茎杆, 直径至少可达 25 cm (图 1(b)). 其起到支撑作用的木质茎杆由大量维管束(fascicular)和束间射线(inter-fascicular rays)共同围绕着中央的髓腔(pith cavity)组成(图 1(c)). 脊下道(carinal canal)即维管束的发育源点, 代表了现生和化石木贼植物原生木质部的位置, 通常认为是木贼植物发育保守的特征. 在当前二叠纪标本中, 脊下道通常被后生木质部管胞包围着(图 1(d), 箭头).

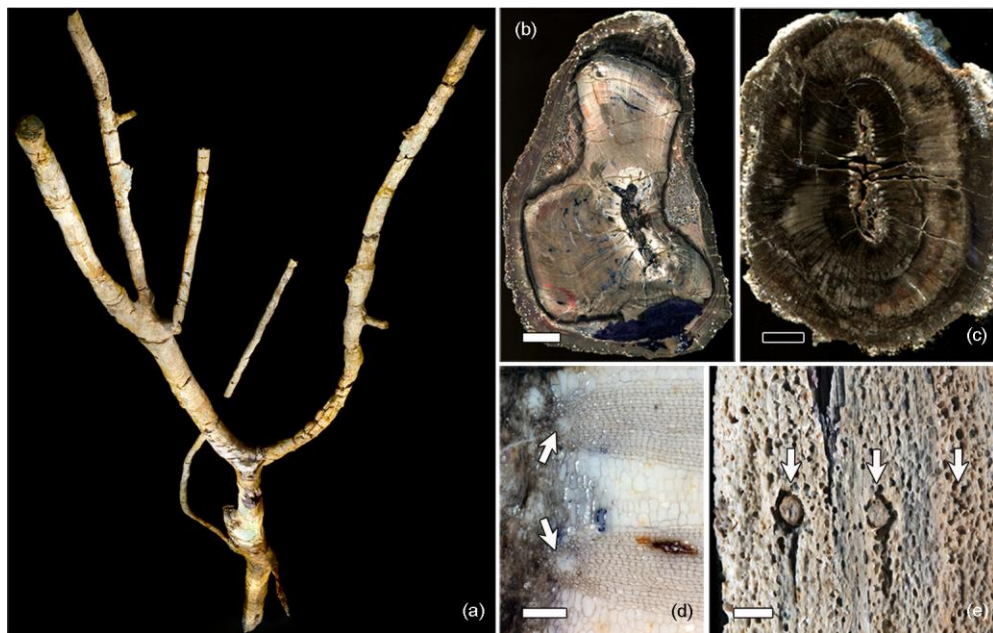


图 1 采自德国开姆尼茨早二叠世矿化森林的多级分叉的木贼(*Arthropitys bistrata*) 标本

(a) 标本顶视, 展示多级分叉的空间分布结构; (b) 横切面, 主杆下部, 展示极其发育的木质部和椭圆形髓腔, 比例尺 = 2 cm; (c) 横切面, 木质不定枝, 展示髓腔周围发达的次生木质部, 比例尺 = 5 mm; (d) 横切面, 主杆局部放大, 展示维管束与束间射线相间分布, 箭头所指为脊下道被几层直径较小的后生木质部管胞包围, 比例尺 = 2 mm; (e) 不定枝表面轮状排列的叶枝枝迹, 比例尺 = 5 mm. 标本保存在开姆尼茨自然历史博物馆, 编号: KH0052, KH0054, KH0057, KH0058 和 KH0072



图2 采自德国开姆尼茨早二叠世矿化森林的多级分叉的木贼(*Arthropitys bistriata*)复原图
SPINDLER Frederik 绘, 比例尺 = 1 m

3 讨论

乔木型木贼是石炭纪赤道低地沼泽生态系统中的主要植物类型^[1]。根据以往报道, 石炭纪木贼植物茎秆的生长方式非常类似于乔木型石松类植物^[3]。具有高大的木质茎秆和多级分枝系统的木贼化石标本还从未发现过。

对比不定枝的空间分布规律, 开姆尼茨木贼标本的多级分枝方式与现生高等木本植物非常类似。尽管植物结构主要取决于基因遗传密码的表达^[11], 不过基因表达过程也受到外部环境因子的影响, 如光、温度、湿度、营养、地下水供给以及植被密度等方面。现生乔木植物分枝方式的发育是一个及其复杂的生理过程, 尚未完全了解^[12-14]。前人研究结果表明, 现生植物通过改变形态、生长或繁殖方式对所处环境的生物或非生物条件影响做出响应^[15,16]。

欧美晚石炭世生态系统多处于低纬度潮湿环境, 普遍形成大规模热带雨林^[17]。随着晚古生代构造运动的发展, 欧美区气候逐渐变干旱, 发育出季节性差异气候。那些热带雨林也随之瓦解, 最终转变为二叠纪季节性干旱生物群落^[18,19]。尽管干旱起因机制的讨论仍未达成共识, 但气候转变所引起的大规模成煤森林的消失及被干旱灌木包围的零星分布的雨林群落的出现已是不争的事实^[9,20-23]。

不少超过 30 m 高的裸子植物, 亦是开姆尼茨矿化森林中常见的分子。那些高大的裸子植物组成了森林中的上层植被, 生长在中下层的植物由于比上层植物获得较少的阳光, 不得不采取必要的生长策略从而获得更多的能量。所以, 植物间就被迫展开了能源竞争。我们猜想木贼植物在这种竞争环境下建立了不同的生长策略赖以生存, 甚至在某些地方竟然成为主导分子。很明显, 早二叠世木贼植物的形态在竞争压力的驱动下形成特殊的适应构造, 从而达到其演化历史上的最高潮。开姆尼茨和另一重要的矿化芦木化石产地——巴西托坎廷斯(Tocantins)出产的木贼标本都显示出, 对早二叠世剧变环境适应的特殊生理特征, 即季节性自动脱落叶枝^[24]。两地产出的 *Arthropitys* 植物(茎秆、根)都具有明显的生长轮, 表明季节的周期性变化。另外, *Arthropitys* 木材中的薄壁细胞比例高达 50%, 可以有效地实现储存和提供水分和养分^[7]。这些特征都或多或少表明, 二叠纪芦木也许通过自动脱落叶枝和减少对外界水分的依赖从而能够存活过较短期的季节性干旱。这种猜测得到多年生, 具有粗壮茎秆的 *Arthropitys* 标本的支持^[25]。另外, 前人研究认为, 与其他芦木植物不同的是, 根状茎在幼年 *Arthropitys* 植物中不仅没有明显的拓展繁衍的功能, 反而在成年后完全消失, 仅在基部形成锚状木质不定根直接伸入土壤支撑起地上直

立的茎杆部分^[24]。相对平铺生长的根状茎,这种向下生长的根亦可以在地下水位下降的季节,为木贼提供更多的存活机会。

在竞争压力下,获取资源的效率对植物结构的改变起到重要作用^[26]。毗邻植物在获得资源的可能性方面是非常重要的影响因子。因此,在不同竞争环境中,结构改变机制是使植物获得更多资源的潜在能力体现^[27]。与木贼同样生境的常见植物包括髓木

类(medullosan)种子蕨、辉木(*Psaronius*)树蕨、科达类(cordaitalean)裸子植物,所有这些植物都是开姆尼茨矿化森林中的常见分子。早二叠世巨大的木贼植物也许在当时与其他植物的竞争压力下,改变了它们的生长方式,使它们获取环境资源的能力达到最大化。然而,*Arthropitys*在逐渐变化环境中特化的功能也无法改变其最终在二叠纪末生物集群绝灭事件中被淘汰的命运。

致谢 KRETZSCHMAR Ralph, ANNACKER Volker, NOLL Robert 和 MERBITZ Mathias 等协助野外发掘、标本修理以及有益讨论; SPINDLER Frederik 画复原图,一并感谢。

参考文献

- 1 Taylor T N, Taylor E L, Krings M. Paleobotany: The Biology and Evolution of Fossil Plants. 2nd ed. Amsterdam: Elsevier Science and Technology, 2009
- 2 DiMichele W A, Phillips T L. Paleobotanical and paleoecological constraints on models of peat formation in the Late Carboniferous of Euramerica. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 1994, 106: 39–90
- 3 Eggert D A. The ontogeny of Carboniferous arborescent Sphenopsida. *Palaeontogr B*, 1962, 110: 99–127
- 4 Jongmans W J. Anleitung zur Bestimmung der Karbonpflanzen West-Europas. I. Thallophytae, Equisetals, Sphenophyllales, Staatl. Bohrverwaltung in den Niederlanden: Craz & Gerlach, 1911
- 5 Hauke R L. A taxonomic monograph of the genus *Equisetum* subgenus *Hippochaete*. *Nova Hedwigia Beih*, 1963, 8: 1–123
- 6 Hauke R L. A taxonomic monograph of *Equisetum* subgenus *Equisetum*. *Nova Hedwigia*, 1978, 30: 385–455
- 7 Rößler R, Noll R. Anatomy and branching of *Arthropitys bistriata* (Cotta) Goeppert: New observations from the Permian petrified forest of Chemnitz, Germany. *Int J Coal Geol*, 2010, 83: 103–124
- 8 Wang S J, Hilton J, Galtier J, et al. A large anatomically preserved calamitean stem from the Upper Permian of southwest China and its implications for calamitean development and functional anatomy. *Plant Syst Evol*, 2006, 261: 229–244
- 9 Roscher M, Schneider J W. Permo-Carboniferous climate: Early Pennsylvanian to Late Permian climate development of central Europe in a regional and global context. In: Lucas S G, Schneider J W, eds. *Non-marine Permian Biostratigraphy and Biochronology*. London: Geological Society London, Special Publication, 2006. 95–136
- 10 Simpson M G. Plant systematics. Amsterdam: Elsevier Academic Press, 2006
- 11 Wang Y, Li J. Genes controlling plant architecture. *Ann Rev Plant Biol*, 2008, 59: 253–279
- 12 Wilson B F. Apical control of branch growth and angle in woody plants. *Am J Bot*, 2000, 5: 601–607
- 13 Wang Y, Li J. Genes controlling plant architecture. *Curr Opin Biotechnol*, 2006, 17: 123–129
- 14 Yang Z, Midmore D J. Self-organisation at the whole-plant level: A modelling study. *Funct Plant Biol*, 2009, 36: 56–65
- 15 White J. The plant as a metapopulation. *Ann Rev Ecol Syst*, 1979, 10: 109–145
- 16 Kawamura K. A conceptual framework for the study of modular responses to local environmental heterogeneity within the plant crown and a review of related concepts. *Ecol Res*, 2010, 25: 733–744
- 17 DiMichele W A, Falcon-Lang H J, Elrick S D, et al. Ecological gradients within a Pennsylvanian forest. *Geology*, 2007, 35: 415–418
- 18 Kerp H. Post-Variscian late Palaeozoic Northern Hemisphere gymnosperms: The onset to the Mesozoic. *Rev Palaeobot Palynol*, 1996, 90: 263–285
- 19 Montañez I P, Tabor N J, Niemeier D, et al. CO₂-forced climate and vegetation instability during late Paleozoic deglaciation. *Science*, 2007, 315: 87–91
- 20 Falcon-Lang H J. Pennsylvanian tropical rainforests responded to glacial-interglacial rhythms. *Geology*, 2004, 32: 689–692
- 21 Falcon-Lang H J, Nelson J, Elrick S, et al. Incised valley-fills containing conifers imply that seasonally-dry vegetation dominated Pennsylvanian lowlands. *Geology*, 2009, 37: 923–926
- 22 Falcon-Lang H J, DiMichele W A. What happened to the Coal Forests during glacial phases? *Palaaios*, 2010, 25: 611–617

- 23 Sahney S, Benton M J, Falcon-Lang H J. Rainforest collapse triggered Carboniferous tetrapod diversification in Euramerica. *Geology*, 2010, 38: 1079–1082
- 24 Rößler R. Two remarkable Permian petrified forests: Correlation, comparison and significance. In: Lucas S G, Schneider J W, eds. *Non-marine Permian Biostratigraphy and Biochronology*. London: Geological Society London, Special Publication, 2006. 39–63
- 25 Rößler R, Noll R. Sphenopsids of the Permian (I): The largest known anatomically preserved calamite, an exceptional find from the petrified forest of Chemnitz Germany. *Rev Palaeobot Palynol*, 2006, 140: 145–162
- 26 Grams T E E, Andersen C P. Competition for resources in trees: Physiological versus morphological plasticity. *Prog Bot*, 2007, 68: 356–381
- 27 Tremmel D C, Bazzaz F A. Plant Architecture and Allocation in Different Neighborhoods: Implications for Competitive Success. *Ecology*, 1995, 76: 262–271