科学通报 2012 年 第 57 卷 第 24 期：2297 ~ 2303
论 文 www.scichina.com csb.scichina.com
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS

中国上二叠统鳞羊齿属新发现及地层学和生物学意义

张宜①, 郑少林①, NAUGOLNYKH Serge V.②

① 沈阳师范大学古生物学院, 沈阳 110034;
② Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow 119017, Russia
E-mail: zhangyihzlmh@synu.edu.cn

2012-03-21 收稿, 2012-05-11 接受
高等学校学科创新引智计划(B06008)、吉林大学基本科研业务费-平台基地建设项目、国家自然科学基金(40972001)和俄罗斯基础研究基金(11-05-92692-Ind_a)资助

摘要 最近, 在中国山西保德白家沟上二叠统孙家沟组的化石研究中, 发现了盾籽科鳞羊齿属新种保德鳞羊齿(*Lepidopteris baodensis* sp. nov.)的 2 枚末次羽片. 该种的末级羽轴、小羽片中脉和侧脉的背面具有三角形、梯形、圆形或舌形泡肿突起, 显示了与间小羽片不同的特征. 鳞羊齿属是晚二叠世欧美植物群典型成分之一. 自 1869 年 Schimper 建立该属以来, 其特有的泡肿突起完整的表皮构造一直不甚清楚. 新种所显示的这种泡肿突起完整的表皮构造, 不仅扩展了鳞羊齿属的生物学和分类学知识, 证实了该属存在于中国上二叠统, 而且拓展了我们对欧美植物群和华夏植物群在古气候、古环境和古地理关系上的认识.

关键词
保德鳞羊齿
泡肿突起
表皮构造
上二叠统
华夏植物群
古气候

鳞羊齿属(*Lepidopteris*)、安蒂囊属(*Antevsia*)和盾籽属(*Peltaspermum*)是分别用于鳞羊齿科叶器官、雄性生殖器官和雌性生殖器官的属名[1]. 鳞羊齿属的特征是: 二回至三回羽状复叶, 羽轴上具有泡肿突起, 小羽片质厚, 有间小羽片, 叶脉常不清楚, 气孔两面型[1~4].

尽管鳞羊齿属在欧洲上二叠统至上三叠统均有发现[1], 但是在中国上二叠统发现的马丁鳞羊齿(*Lepidopteris martinsii* (Germar) Townrow)亦被归入了美羊齿属[5,6]. 奥托鳞羊齿(*L. ottonis*)一直作为中国上三叠统的标准化石[3]. 最近, 在中国华北山西保德白家沟上二叠统孙家沟组(图 1(a)~(c))发现了鳞羊齿属新种保德鳞羊齿(*L. baodensis* sp. nov.)的两枚末次羽片(图 2(c), (g)).

1 材料和方法

孙家沟组约 200 m 厚, 主要由浅黄色或浅灰色的含砾砂岩、紫红色泥岩夹灰绿色砂岩、及灰白色长石石英砂岩组成(图 1(b)).

两块标本发现在孙家沟组砂岩的 1 个黑色透镜体中. 该透镜体位于白家沟以东约 1 km (111°05′12″E, 38°46′02″N)(图 1(a)~(c)). 伴生植物化石包括华夏木属(*Cathaysiodendron*)、带羊齿属(*Taeniopteris*)、苏柏羊齿属(*Supaia*)及匙叶属(*Noeggerathiopsis*)[7]. 标本中的 1 块(PMOL-B01216)为带有角质层的压型化石(图 2(a)); 另 1 块(BD139-0801)仅保存了角质层(图 2(g)). 用硝酸对标本 PMOL-B01216 的角质层进行处理, 而后将角质层上、下面分开(图 2(e), (f)). 用中国江南永新制造的 BM2000 光学显微镜对角质层进行研究, 并用日本 JEOL 公司制造的 JSM-6700 扫描电子显微镜对乳突形态进行研究. 标本保存在沈阳师范大学古生物学院内.

2 结论

盾籽纲 Peltaspermopsida
盾籽目 Peltaspermales
盾籽科 Peltaspermaceae
鳞羊齿属 Genus *Lepidopteris* Schimper, 1869

英文版见: Zhang Y, Zheng S L, Naugolnykh S V. A new species of *Lepidopteris* discovered from the Upper Permian of China with its stratigraphic and biologic implications. Chin Sci Bull, 2012, 57, doi: 10.1007/s11434-012-5282-0

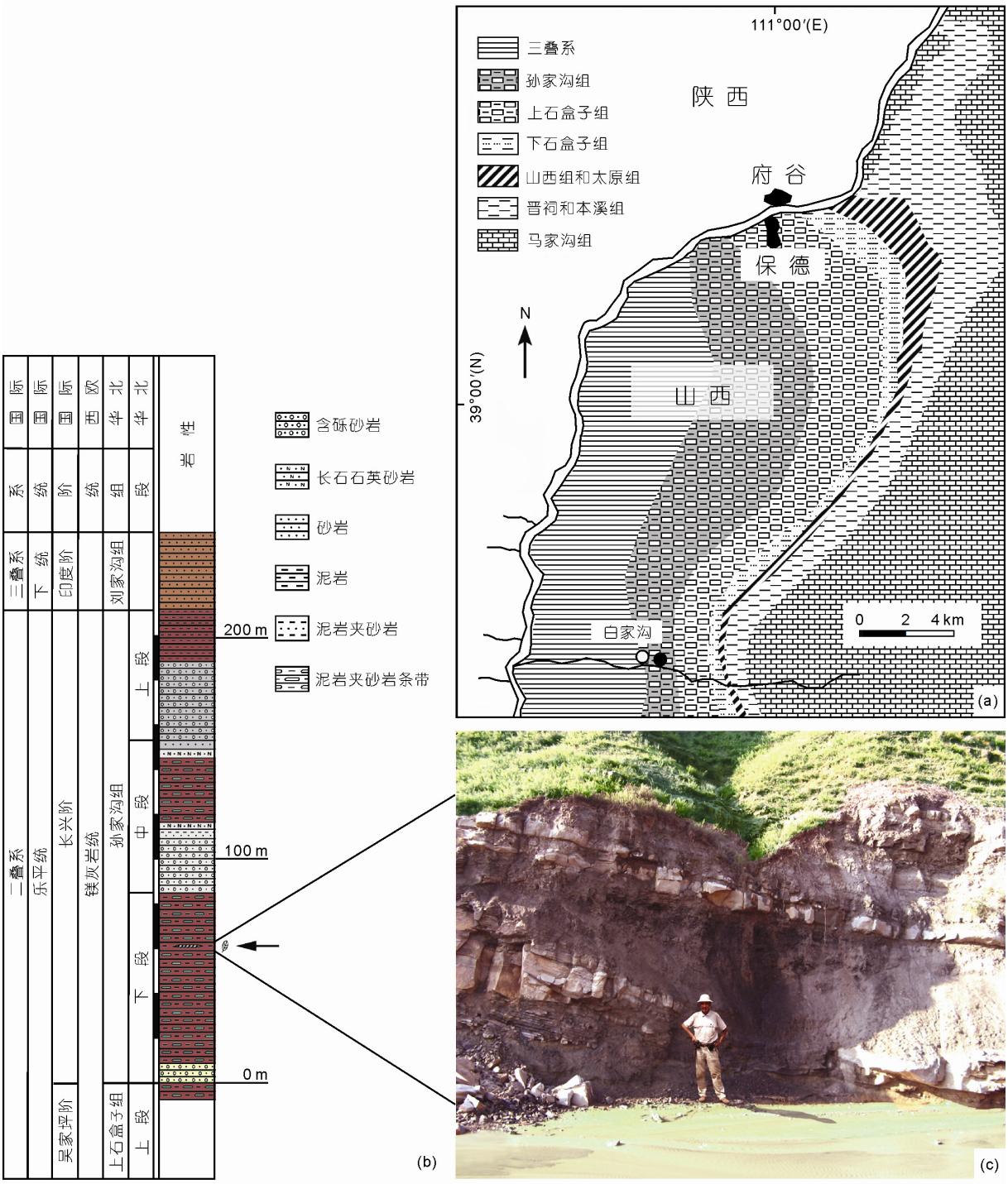


图 1 保德鳞羊齿(新种)(*Lepidopteris baodensis* sp. nov.)发现地点

(a) 保德地质图[7], 黑点表示化石产地; (b) 保德白家沟孙家沟组地层柱状图, 箭头所指为保德鳞羊齿(新种) (*Lepidopteris baodensis* sp. nov.)的产出层位; (c) 保德鳞羊齿(新种) (*L. baodensis* sp. nov.)采集地点

属型 斯图加特鳞羊齿 *Lepidopteris stuttgartiensis* (Jaeger) Schimper, 1869

保德鳞羊齿(新种)*Lepidopteris baodensis* Zhang, Zheng et Naugolnykh sp. nov.

词源: 以新种发现地点保德命名.

正型: 标本号 PMOL-B01216.

产地: 山西保德, 孙家沟组.

时代: 晚二叠世.

特征: 末次羽片披针形. 小羽片质厚, 长椭圆形至镰刀形, 顶端钝圆, 基部下延. 中脉下延, 侧脉不分叉. 末级羽轴、中脉和侧脉的腹面光滑, 而背面具有三角形、梯形、圆形或舌形泡肿突起. 表皮细胞多角形, 具有乳突, 缺乏毛状体及毛基. 两面型气孔, 背面气孔多于腹面. 气孔器单唇型, 单环至多环.

描述: 末次羽片披针形, 约 3 cm 长, 1 cm 宽, 向上渐狭, 顶端钝圆(图 2(h)). 末级羽轴的腹面光滑(图 2(e); 图 3(a)), 而背面具有三角形、梯形、圆形或舌形泡肿突起(图 2(d), (f)). 泡肿突起或多或少成对排列, 最大至少可达 3 mm 长, 1.5 mm 宽(图 2(h), 箭头). 小羽片质厚, 长椭圆形至镰刀形, 至少可达 6 mm 长, 3 mm 宽, 互生, 不对称, 和羽轴成 30°~50° 角. 小羽片基部下延, 侧边平行, 顶端钝圆. 中脉下延, 微微向前弯曲. 中脉的腹面光滑(图 3(a)), 而背面具有三角形、圆形或舌形泡肿突起, 单一或成对, 通常 300~500 μm 长, 300~400 μm 宽(图 3(i), (j)). 侧脉弯曲或直, 不分叉. 侧脉的腹面光滑(图 3(a)), 而背面有时具有三角形或圆形单一的泡肿突起, 通常 200~300 μm 长, 150~200 μm 宽(图 3(i), (j)).

上表皮与下表皮不同. 两面型气孔, 背面气孔多于腹面. 腹面普通表皮细胞多角形, 约 40~80 μm 长, 25~40 μm 宽(图 3(g)), 具明显的乳突. 乳突直径 9~10 μm(图 3(d), (g)). 垂周壁通常直, 偶尔弯曲. 气孔单唇型, 单环至多环, 约 45 个气孔/mm^2 (图 3(a), 包括小羽片和末级羽轴区域). 气孔无定向, 保卫细

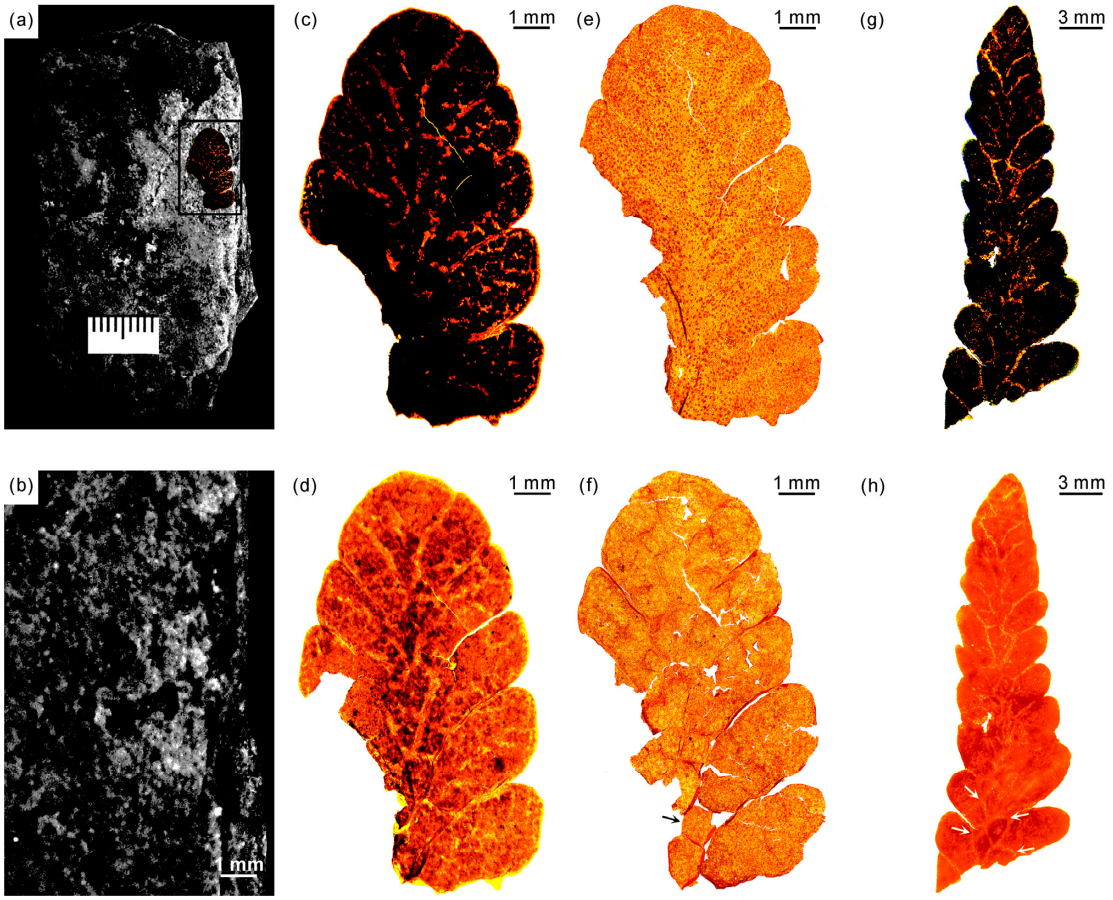


图 2　保德鳞羊齿(新种)(*Lepidopteris baodensis* sp. nov.)标本

(a)~(f) 标本 PMOL-B01216. (a) 带角质层(方框内)的压型标本; (b) 移开标本角质层后, (a)中方框部位放大; (c) 硝酸处理之前的角质层; (d) 经过 20%硝酸处理后的角质层; (e), (f) 经 40%硝酸处理后被分开的角质层上、下面. 箭头指示末级羽轴上一个泡肿突起的位置; (g), (h) 标本 BD139-0801. (g) 仅保存为角质层的标本; (h) 经 40%硝酸处理后的角质层. 箭头指示末级羽轴上泡肿突起的位置

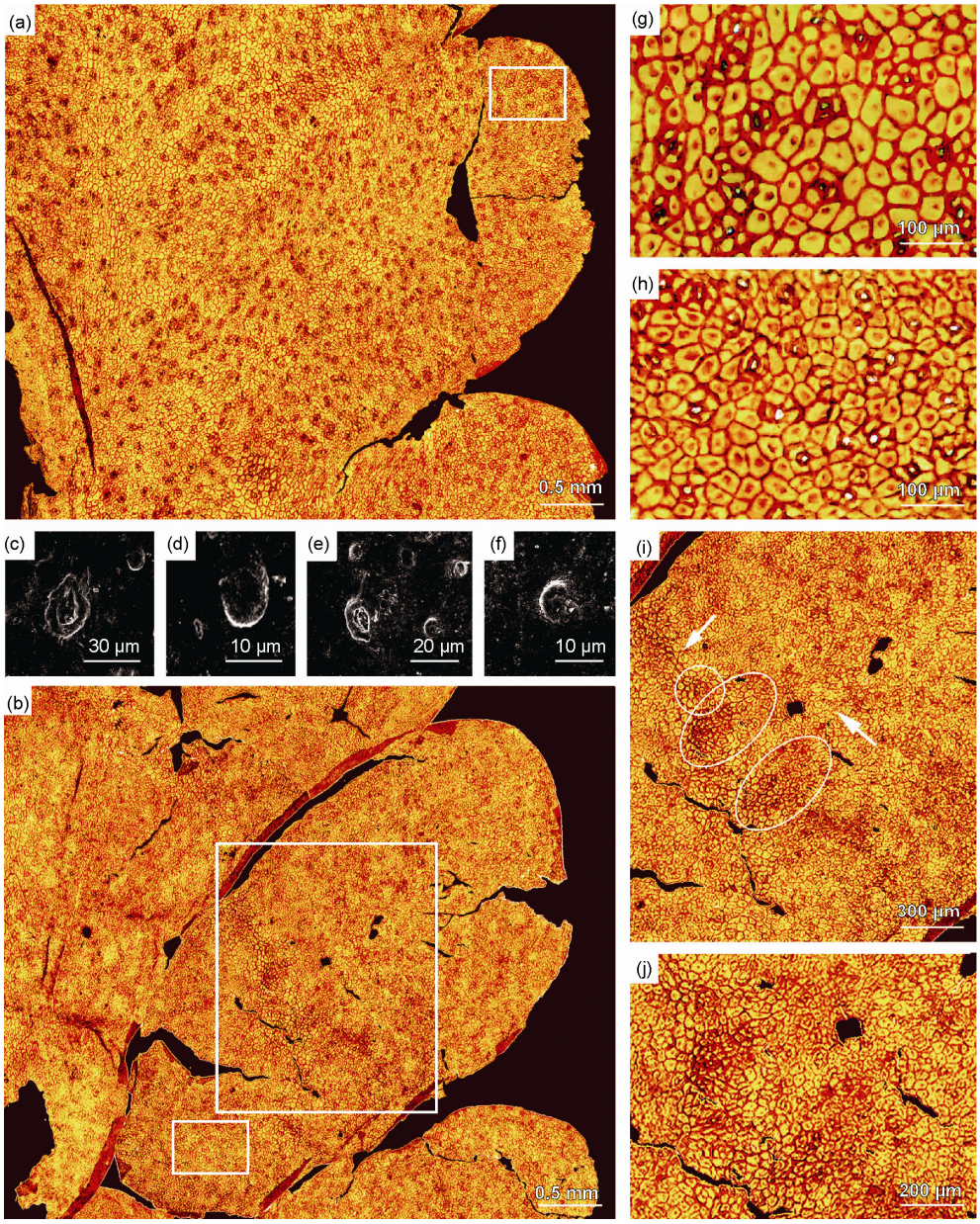


图 3 保德鳞羊齿(新种)(*Lepidopteris baodensis* sp. nov.)的角质层

标本 PMOL-B01216. (a), (b) 角质层的上、下面, 系图 2(e)和(f)局部的分别放大; (c), (e) 角质层上、下面的气孔器和乳突; (d), (f) 系(c)和(e)的分别放大; (g), (h) 系(a)中方框所示和(b)中下方框所示部位的分别放大; (i) 系(b)中上方框所示的放大, 示中脉(下箭头所指)上的两个泡肿突起(中、下圈所示)和侧脉(上箭头所指)上的一个泡肿突起(上圈所示); (j) 系(i)的放大

胞下沉, 表面角质化. 副卫细胞多角形, 通常 4~5 个(图 3(g)).

背面普通表皮细胞多角形, 约 30~50 μm 长, 15~30 μm 宽(图 3(h)), 具明显的乳突. 乳突直径 6~7 μm (图 3(f), (h)). 垂周壁或直或弯. 气孔单唇型, 单环至多环, 约 100 个气孔/mm^2(图 3(b), 包括小羽片和末级羽轴区域). 气孔无定向, 保卫细胞下沉, 表面轻微角质化. 副卫细胞多角形, 通常 4~5 个(图 3(h)).

末级羽轴泡肿突起的表皮由多群(图 4 圈所示)及纵列(图 4 箭头所示)的普通表皮细胞和气孔器组成. 每一群普通表皮细胞和气孔器围绕同一中心排列. 中脉泡肿突起的表皮仅由 3~4 群围绕同一中心排列的普通表皮细胞和气孔器构成(图 3(i), 中、下圈所示; (j)). 侧脉泡肿突起的表皮由普通表皮细胞和气

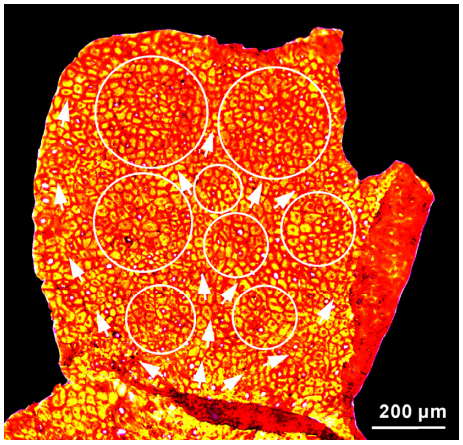


图 4　保德鳞羊齿(新种)(*Lepidopteris baodensis* sp. nov.)末级羽轴上泡肿突起的角质层

系图 2(f)(箭头所指)的放大，显示末级羽轴上的一个泡肿突起. 图中箭头指示纵向排列的普通表皮细胞和气孔器，圆圈示意围绕同一中心排列的普通表皮细胞和气孔器. 标本 PMOL-B01216

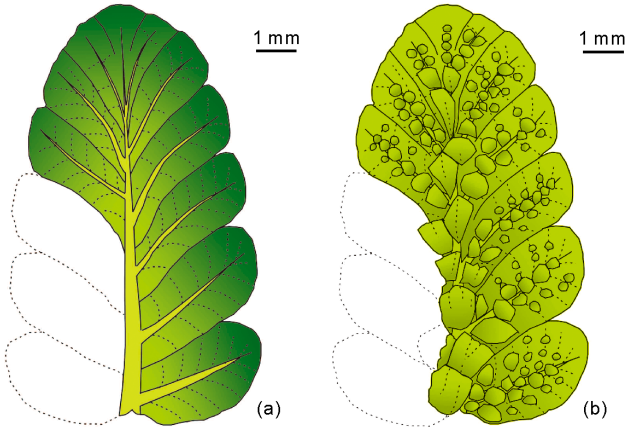


图 5　保德鳞羊齿(新种)(*Lepidopteris baodensis* sp. nov.)复原

(a) 末次羽片的上表面，基于正型标本 PMOL-B01216; (b) 末次羽片的下表面，基于正型标本 PMOL-B01216

孔器围绕同一中心排列而成(图 3(i)上圈所示; (j)).

3　讨论

保德鳞羊齿(新种)(*Lepidopteris baodensis* sp. nov.)的腹面和背面的构造有显著差异(图 2(e), (f); 图 3(a), (b); 图 S1, S2). 不仅如此，角质层腹面和背面颜色的亮度和饱和度也有差别: 腹面较背面深，且饱和度也高. 基于正型标本 PMOL-B01216 角质层腹面和背面特征差异，对新种腹面和背面分别进行了复原(图 5，示末次羽片的腹面和背面).

泡肿突起曾用的英文术语为 blister[1]. 由于泡肿突起来源于表皮下的隆起[4]，本文作者建议使用 subepidermal swelling.

鳞羊齿属是一类小型肉质种子蕨类植物[6]，其特有的泡肿突起内部可能发育贮水组织，有利于这类种子蕨适应晚二叠世的干旱环境.

泡肿突起与间小羽片在性质上是不同的: 前者可产生在末级羽轴、中脉和侧脉上，而后者仅产生在末二级羽轴上; 前者着生在羽片的背面，而后者着生在末二级羽轴的侧面; 前者的形态和小羽片相距甚远，而后者很像小羽片.

尽管当前标本缺乏间小羽片，其归于鳞羊齿属(*Lepidopteris*)是因为在末次羽片轴部区域存在小的泡肿突起. 间小羽片存在于末二级羽轴上，并非存在于末级羽轴上.

保德鳞羊齿(新种)(*Lepidopteris baodensis* sp. nov.)的轴部着生有三角形至舌形的泡肿突起，而斯图加特鳞羊齿(*L. stuttgartiensis*)轴部区域则着生有覆瓦状的硬质圆形鳞片(及泡肿突起)[2]. 新种与马丁鳞羊齿(*L. martinsii*)的相似之处是轴部具有泡肿突起，然而新种缺乏马丁鳞羊齿所具有的毛状体和毛基[1]. 奥托鳞羊齿(*L. ottonis*)与斯特龙伯格鳞羊齿(*L. strombergensis*)和新种相似，但前两者副卫细胞有角质化乳突，且奥托鳞羊齿有毛状体[1].

正如 Barthel 和 Haubold [8] 指出鳞羊齿属(*Lepidopteris*)和美羊齿属(*Callipteris*)相似之处在于具有两面型气孔叶，但事实上鳞羊齿属不同于“美羊齿属”(现在改为 *Rhachiphyllum* Kerp 及相关的形态属)在于在其轴部区域明显存在泡肿突起. 晚二叠世的保德鳞羊齿(*L. baodensis*)和马丁鳞羊齿(*L. martinsii*)，及三叠纪的奥托鳞羊齿(*L. ottonis*)和斯特龙伯格鳞羊齿(*L. strombergensis*)轴部均有泡肿突起[1]. 王自强和王立新[6]报道的马丁美羊齿 *C. martinsii*，已被归入马丁鳞羊齿(盾籽)*L.* (*Peltaspermum*) *martinsii* [9]. 当前的中国山西的鳞羊齿新记录是根据大化石形态学及角质层构造研究而确定的.

在晚古生代，华夏植物群和欧美植物群完全存在于热带地区[10]. 华夏植物群由热带岛屿植被组成，而欧美植物群则由热带区域超级泛大陆植被构成. 两大植物群有相同类型的植物，如鳞木属(*Lepidodendron*)、轮叶属(*Annularia*)、栉羊齿属(*Pecopteris*)、脉羊齿属(*Neuropteris*)和科达属(*Cordaites*). 欧美植物群在早

二叠世到中二叠世期间受干旱气候影响, 而华夏植物群在二叠纪几乎仍然维持湿润气候[10]. 大羽羊齿类(gigantopterids)、织羊齿类(emplectopterids)、瓣轮叶类(lobatannularians)、齿叶类(tingialeans)、束羊齿类(fascipterids)、贝叶属(*Conchophyllum*)、带羊齿类(taeniopterids)和东方型鳞木(oriental lepidophytes)成为华夏植物群土著成分[11]. 两个植物群所处的气候条件在晚二叠世变得接近[10,12]. 在晚二叠世, 许多欧美植物群植物成分渗透到华夏植物群. 虽然鳞羊齿属是晚二叠世欧美植物群典型成分之一, 分类上与马丁鳞羊齿和保德鳞羊齿(新种)很接近的盾籽类植物, 在俄罗斯的欧美植物区[5]二叠纪最晚期 Vladimirian 期也有记录[13,14], 但是鳞羊齿属在中国晚二叠世不多见, 因此可以作为一个很好的例子来进一步证实晚二叠世植物通过欧亚"门户"从欧美植物群迁移到华夏植物群, 即: 鳞羊齿属作为欧美植物群晚二叠世典型植物, 随同鳞杉属(*Ullmannia*), 假伏脂杉属(*Pseudovoltzia*), 方形枝属(*Quadrocladus*)和盾籽属(*Peltaspermum*)等[6]渗透到华夏植物群. 这种迁移反映了晚二叠世华夏植物区的古气候与古环境变化.

新发现的鳞羊齿属新种证实该属在中国的上二叠统到上三叠统均有分布. 由于从晚二叠世到三叠纪全球经历了一次大灭绝与复苏[15,16], 许多重要的分类单位, 如华夏木属(*Cathaysiodendron*)[17,18]、织羊齿属(*Emplectopteris*)和大羽羊齿属(*Gigantopteris*)[11]在三叠纪之前完全或几乎灭绝; 另一些分类单位, 如侧羽叶属(*Pterophyllum*)[3,19]和原始叶枝杉木属(*Protophyllocladoxylon*) [20]首次发现在石炭纪, 但在早、中三叠世难觅踪迹, 却在晚三叠世后兴盛起来; 而鳞羊齿属(*Lepidopteris*)则主要发现于晚二叠世到晚三叠世这一时间段内. 因此鳞羊齿属这类具泡肿突起特殊构造的小型肉质种子蕨, 能作为一种重要的植物类型, 来认识地质时代这种显著的变化.

非常有意思的是, 华夏木属(*Cathaysiodendron*)与鳞羊齿属(*Lepidopteris*)在同一地点混生[7]. 通常认为华夏木属是生活在低地环境的植物, 完全不同于鳞羊齿属这种通常认为是生活在高地环境的植物. 未来的工作将解开这一发现之迷.

致谢 吉林大学东北亚生物演化与环境教育部重点实验室孙革教授, 美国印第安纳大学迪尔切教授(院士), 及匿名审稿人对本文进行了全面细致地审稿并提出了宝贵的意见; 中国科学院南京地质古生物研究所朱怀诚教授和黄凤宝高级工程师分别在地层学和角质层研究方面给予重要帮助; 沈阳地质矿产研究所张武教授、沈阳师范大学化学生命科学学院那杰教授在角质层研究方面给予了有益建议; 中国科学院南京地质古生物研究所王军教授、刘陆军教授、梅盛吴高级工程师, 辽宁古生物博物馆田宁博士、白树崇及山西保德南河沟乡副乡长袁全生先生在野外考察中给予了有力支持; 在此一并表示衷心感谢.

参考文献

1 Townrow J. The Peltaspermaceae, a pteridosperm family of Permian and Triassic age. Palaeontolgy, 1960, 3: 331–361
2 Schimper W P. Traité de paléontologie végétale ou la flora du monde primitif. Volume 1. Paris: Bailliere J B et Fils, 1869. 572–574
3 斯行健, 李星学. 中国中生代植物. 北京: 科学出版社, 1963. 131–133
4 Taylor T N, Taylor E L, Krings M. Paleobotany—The Biology and Evolution of Fossil Plants. Boston: Academic Press (Elsevier), 2009. 639–650
5 Wang Z Q. Palaeovegetation and plate tectonics: Palaeophytogeography of North China during Permian and Triassic times. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 1985, 49: 25–45
6 王自强, 王立新. 华北石千峰群下部晚二叠世植物化石. 天津地质矿产研究所所刊, 1986, 15: 1–80
7 张宜. 山西保德晚古生代植物群. 博士学位论文. 南京: 中国科学院南京地质古生物研究所, 2009. 1–154
8 Barthel M, Haubold H. Zur Gattung *Callipteris* Brongniart. I: Die Ausbildung von *Callipteris conferta* (Sternberg) Brongniart im mitteleuropäischen Rotliegenden Schriftenr. Geol Wiss, 1980, 16: 49–105
9 Poort R J, Kerp J H F. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. XI. On the recognition of true peltasperms in the Upper Permian of Western and Central Europe and a reclassification of species formerly included in Peltaspermum Harris. Rev Palaeobot Palynology, 1990, 63: 197–225
10 Boucot A J, 陈旭, Scotese C R, 等. 显生宙全球古气候重建. 北京: 科学出版社, 2009. 1–173
11 李星学, 沈光隆, 田报霖, 等. 我国石炭纪、二叠纪植物群的几个论题. 见: 李星学, 编. 中国地质时期植物群. 广州: 广东科技出版社, 1995. 190–228

12 王自强, 张志平. 华北二叠纪末集群灭绝前的裸子植物及其生存对策. 科学通报, 1997, 42: 2134–2141
13 Naugolnykh S V. Upper Permian flora of Vjazniki (European part of Russia), its Zechstein appearance, and the nature of the Permian/Triassic extinction. The Nonmarine Permian. Bull New Mexico Mus, 2005, 30: 226–242
14 Naugolnykh S V. The Vjaznikovskian flora and the nature of Permian/Triassic extinction. Causal-consequentional connections and factors of the Phanerozoic biospheric reorganization. Trans Geol Institute RAS, 2006, 580: 42–71
15 戎嘉余, 方宗杰. 华南古生代三次大灭绝及其后残存与复苏的分析对比. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 编. 生物大灭绝与复苏(下卷). 合肥: 中国科学技术大学出版社, 2004. 931–1018
16 Saunders A, Reichow M. The Siberian Traps and the End-Permian mass extinction: A critical review. Chin Sci Bull, 2009, 54: 20–37
17 李星学. 华北月门沟群植物化石. 见: 中国古生物志, 新甲种第 6 号. 北京: 科学出版社, 1963. 1–185
18 张宜, 王军, 吴秀元. 河南固始下石炭统杨山组华夏木一新种. 古生物学报, 2006, 45: 265–267
19 孙革, 孟繁松, 钱丽君, 等. 三叠纪植物群. 见: 李星学, 编. 中国地质时期植物群. 广州: 广东科技出版社, 1995. 229–259
20 Zhang Y, Wang J, Liu L J, et al. *Protophyllocladoxylon jingyuanense* sp. nov. a gymnospermous wood of the Serpukhovian (Late Mississippian) from Gansu, Northwest China. Acta Geol Sin, 2010, 84: 257–268

补充材料

图 S1　保德鳞羊齿(新种)(*Lepidopteris baodensis* sp. nov.)角质层上表面(标本号 PMOL-B01216)

图 S2　保德鳞羊齿(新种)(*Lepidopteris baodensis* sp. nov.)角质层下表面(标本号 PMOL-B01216)

本文以上补充材料见网络版 csb.scichina.com. 补充材料为作者提供的原始数据, 作者对其学术质量和内容负责.



图 S1　保德鳞羊齿(新种)(*Lepidopteris baodensis* sp. nov.)角质层上表面(标本号 PMOL-B01216)



图 S2　保德鳞羊齿(新种)(*Lepidopteris baodensis* sp. nov.)角质层下表面(标本号 PMOL-B01216)