

山西煤核中科达茎 *Shanxioxylon sinense* 和 *Pennsylvanioxylon tianii* 的初生维管 系统的研究

田宝霖 王士俊

(中国矿业学院北京研究生部)

前 言

对科达茎的研究始于上世纪20年代,至今已有一个半世纪多的历史。初期仅是对次生木质部或木材构造特征进行研究,以后才开始认识到初生维管构造对科达茎分类的重要性,但仍然停留在一般性的描述上,直至本世纪70年代以后才逐步开展对科达茎初生维管系统的深入研究。

初生维管系统是研究维管植物分类和演化的一个重要指标 (Rothwell, 1976)。因此,通过对科达茎初生维管系统的研究,可以阐明科达植物的系统发生和演化以及与现代松柏类植物的关系;弄清整个裸子植物的起源和演化过程。目前,国外这方面工作做得较多,国内则较少见到这方面文章发表。本文是对山西煤核中两种科达茎——*Shanxioxylon sinense* Tian et Wang 和 *Pennsylvanioxylon tianii* Tian et Wang (田宝霖等, 1987) 的初生维管系统进行较详细的研究。

北京大学生物系李正理教授在研究过程中曾给予笔者热情指导,特在此深表感谢!

材 料 和 方 法

现代植物学对种子植物初生维管系统的研究多是以茎尖为材料 (Namboodiri and Beck, 1968a), 因为这时次生木质部尚未或刚刚开始

形成,茎中只有一个个分离的初生维管束,从而较易研究它们的变化。而对于已经发育有次生木质部的较老的茎,由于初生木质部已经和次生木质部紧密结合在一起,有时不太好区分它们,因而给研究工作带来一定困难。但由于茎尖比较幼嫩,很难保存为化石,所以古植物学上对种子植物初生维管系统的研究主要是具次生木质部的茎。这样研究起来虽然比较困难,但只要细心还是可以取得良好的结果的。本文所研究的材料也都是具次生木质部的科达小枝。

研究方法是对标本进行连续切片、揭片,然后通过描绘仪将茎的各个连续横切面的构造轮廓图画在纸上,研究各个维管束(这里实际上就是初生木质部束)在纵向上的变化情况,最后恢复整个茎的初生维管系统。

初生维管系统描述

Shanxioxylon sinense Wang et Tian,
1985

对副模标本 T₇-60 做了连续横切片,一共13张。插图1是最下面一张的茎的横切面构造轮廓图,其他12张由于篇幅所限,这里不再绘出。图中黑点代表原生木质部的位置,曲线表示各部分组织的分界线,阿拉伯数字代表叶迹。数字越大,表明其分出位置越低,分出的越早;反之,数字越小,表明其分出位置越高,分出的越晚。可以看到,该种茎的木质部内缘(或髓的

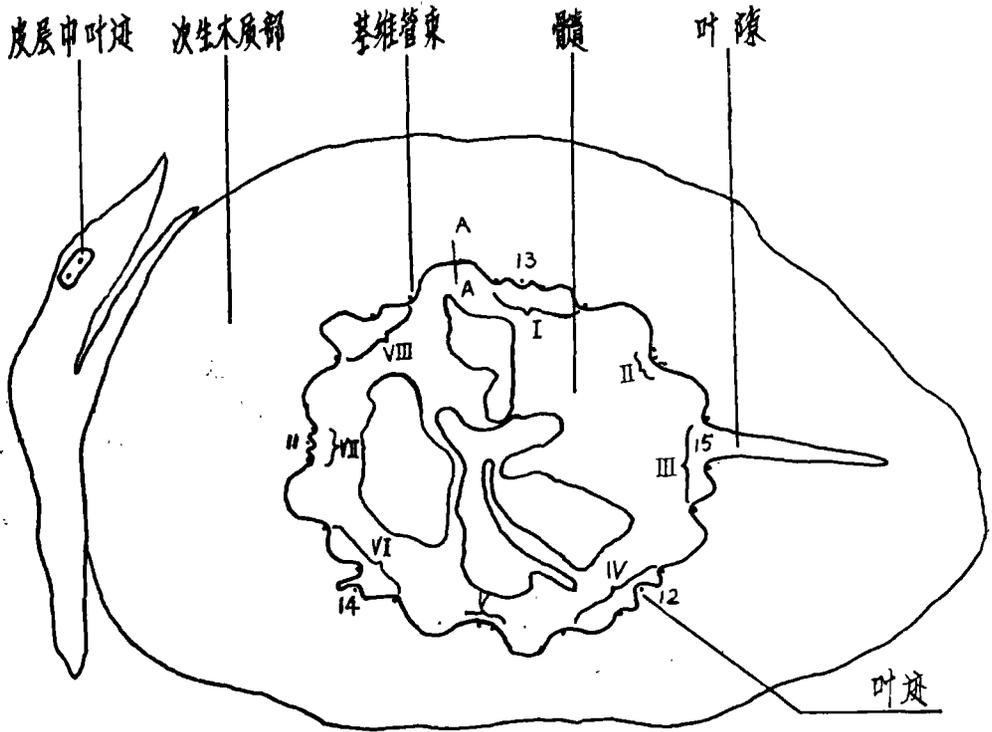


插图 1 *Shanxiioxylon sinense* 横切面构造轮廓图
(Contour of transverse section)

外缘)是呈强烈的波状起伏,在有叶迹分出的地方形成明显的叶隙。

该种茎共有 21 根合轴或茎维管束,它们不是等间距地分布于髓周围,而是某些合轴彼此相距较近,关系较密切。在北美的科达茎 *Pennsylvanioxylon validum* 中也有这种现象, K. L. Whiteside (1974) 将其称为“sympodial complex”, 本文译作“合轴复合体”。在 *S. sinense* 中,每个合轴复合体包含 2 或 3 根合轴,整个茎共有 8 个这样的合轴复合体,它们分别用罗马数字编号为 I、II、……、VIII 等。

现以合轴复合体 VI 为例,说明每个合轴复合体在自底向顶延伸过程中的变化情况。为了便于说明,我们将其单独绘出(见插图 2)。

① 是连续横切片的第一张,即最下面的一张,可见合轴复合体 V、VI、VII。合轴复合体 VI 包含 4 个初生木质部束,其中一个为叶迹 14,它即将分出,其余 3 个是茎维管束。这 4 个初生木质部束自右向左分别编号为 A、B、C、

- D。
- ② B (叶迹 14) 已经分出,形成明显叶隙。
- ③ B (叶迹 14) 消失,次生木质部将叶隙掩盖。合轴复合体 VII 形成叶迹 11。
- ④ A 加入合轴复合体 V,后者形成叶迹 9,组成一个有 4 个初生木质部束的完整的合轴复合体。在合轴复合体 VI, D 沿径向分裂(分裂面与径向平行),形成两个初生木质部束 D', D'', 其中右边的一个(D')为新的叶迹。
- ⑤ 合轴复合体 VII 的叶迹 11 已经分出。
- ⑥ 合轴复合体 V 的叶迹 9 也已经分出。
- ⑦ 合轴复合体 VII 的最右边一个初生木质部束(编号为 E)准备加入到合轴复合体 VI 中。合轴复合体 VI 中的 D' 已经发育成叶迹 6。
- ⑧ 合轴复合体 VII 最右边一个初生木质部束 E 已经加入到合轴复合体 VI 中,这样后者又成为一个具有 4 个初生木质部束的完整的合轴复合体了。D' (叶迹 6) 即将分出。

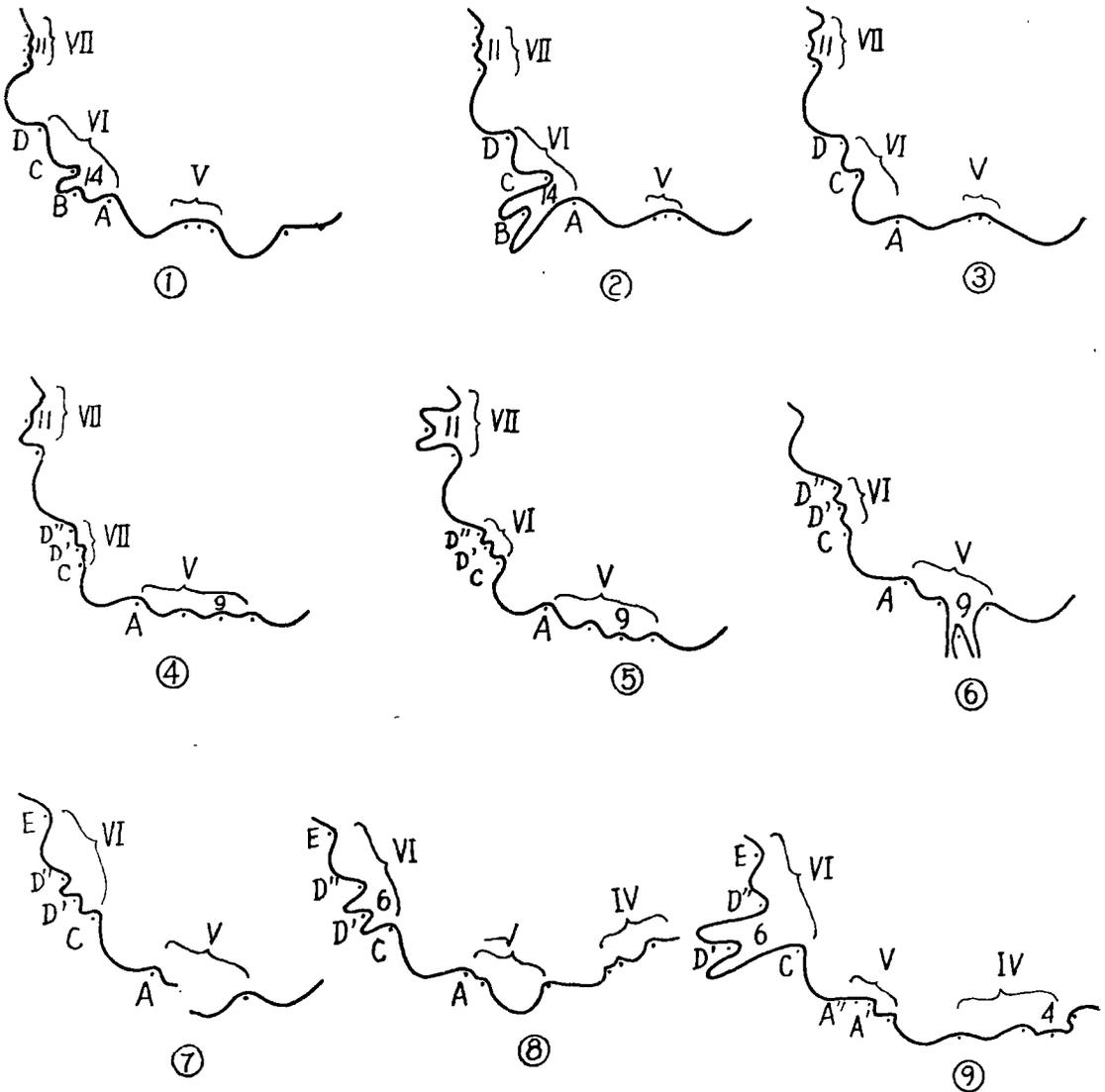


插图 2 *Shanxiioxylon sinense* 合轴复合体 VI 在纵向上的变化 (Change of sympodial complex)

⑨ 合轴复合体 VI 中 D' (叶迹 6) 已经分出。合轴复合体 V 中左边一个初生木质部束 A 沿径向分裂为 A', A'', 其中 A' 即将发育成为叶迹 1。

由以上分析可知, 该种茎的一个完整的合轴复合体应包含 4 个初生木质部束, 从右边数第二个是叶迹的, 其余 3 个是茎维管束的。当我们自底向顶追索时, 叶迹逐渐分出, 该合轴复合体只剩下了 3 个初生木质部束 (即茎维管束)。然后最右边的一个初生木质部束逐渐加

入到右边相邻一个合轴复合体中, 这样原来的合轴复合体就只剩下了 2 个初生木质部束。继续向上, 左边的一个沿径向分裂, 形成 2 个初生木质部束, 其中右边的一个是叶迹。然后该合轴复合体接纳了左边相邻一个合轴复合体最右边的一个初生木质部束, 又形成一个有 4 个初生木质部束的完整的合轴复合体。每个合轴复合体在纵向上都是这样变化的。

据此, 我们可以恢复该种茎的初生维管系统 (插图 3)。从图上我们可以看到该种茎的初

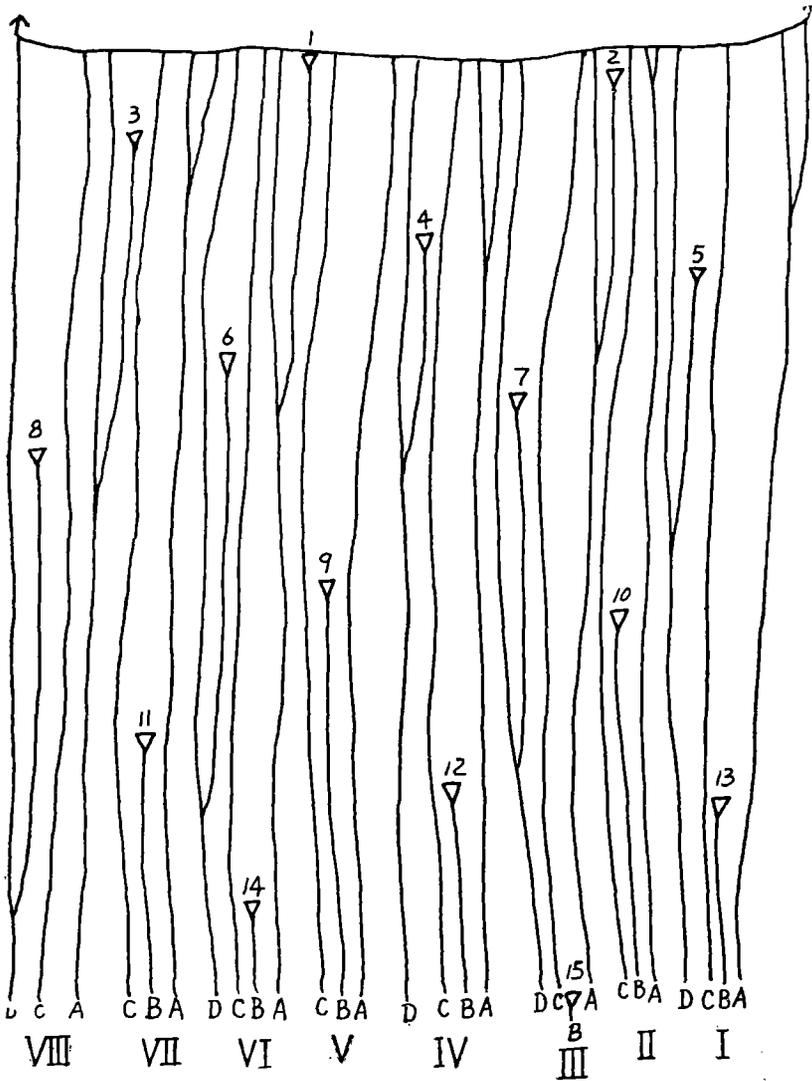


插图 3 *Shanxiioxylon sinense* 初生维管系统 (Primary vascular system)

生维管系统在纵向上的整体延伸情况：初生维管系统由 8 个合轴复合体构成，每个合轴复合体在纵向上的变化如上所述。如果考虑到茎是一个圆柱体，就会看出叶迹的分出顺序是呈螺旋状的，因此，该种茎具螺旋状叶序，叶序数为 8/21。如果将叶迹 1 至叶迹 15 顺次用曲线连接起来，就会得到一根逆时针方向旋转的螺旋线(从上往下看)，因此该种茎的发生的螺旋的方向是逆时针的。叶迹是自茎维管束的右侧分出，两者沿弦向排列，因此叶迹的分出是右旋的。相邻两根叶迹之间相隔 2 个合轴复合体

(如叶迹 13 与叶迹 12 之间相隔 II、III 两个合轴复合体)。由于叶迹只与一根茎维管束有联系，但由于合轴聚集成合轴复合体，因此该种茎的初生维管系统是一种复杂的开放式维管系统。从叶迹的分出比较频繁来看，该种茎的叶子可能长得较密集。

图版 I 是该种茎的连续横切片的照片，显示单叶迹的形成和发育过程。图 1 示一个合轴复合体中的 3 根茎维管束(尚未形成叶迹)；图 2 示最下边的 1 根茎维管系开始分裂，形成叶迹，但不明显；图 3 示一清楚的中始式单叶迹；

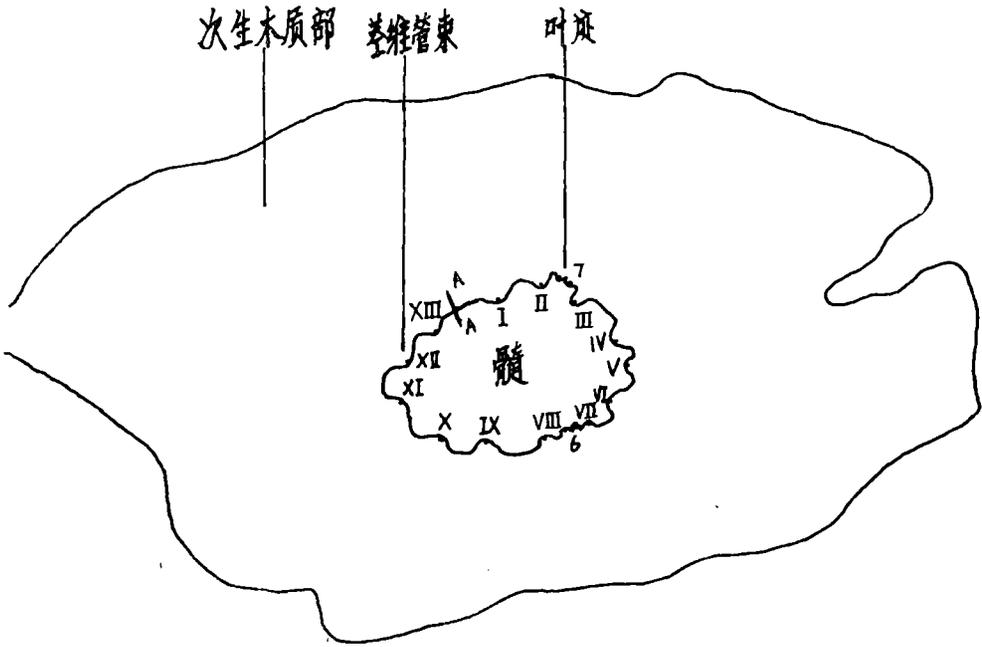


插图 4 *Pennsylvanioxylon tianii* 横切面构造轮廓图 (Contour of transverse section)

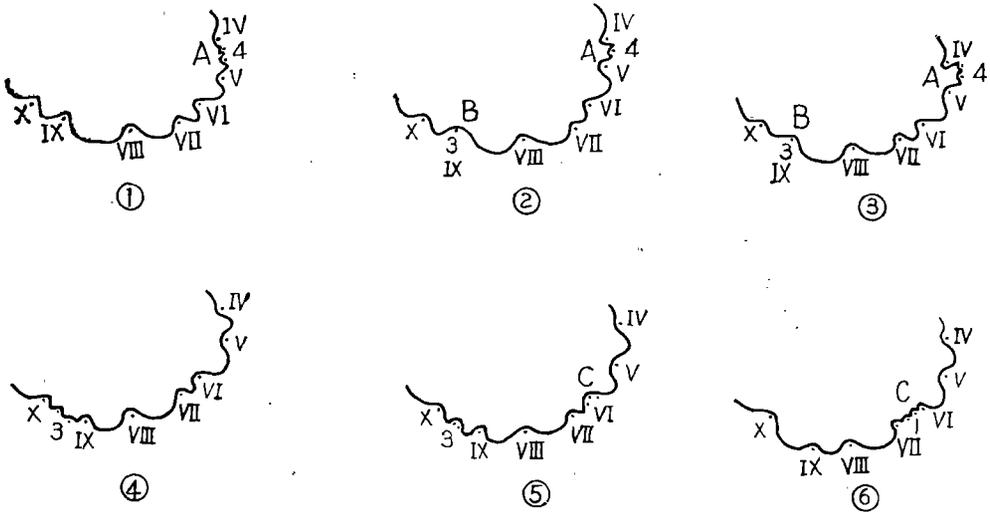


插图 5 *Pennsylvanioxylon tianii* 合轴复合体在纵向上的变化 (Change of sympodial complex)

图 4 示叶迹已经分出, 留下明显叶隙。

图版 II 说明叶迹在次生木质部、韧皮部及皮层中的延伸情况。图 1 为茎的径切面, 可以清楚地看到在次生木质部中叶迹是近水平的, 而在韧皮部和皮层中, 叶迹急剧上弯, 与水平约成 70° 夹角斜穿过韧皮部及皮层, 直至进入叶基。图 2 示横切面上叶迹在次生木质部中的情

况。图 3 说明叶迹在韧皮部及内部皮层中时仍然是单的。图 4 说明在外部皮层中, 叶迹分叉成为双叶迹。分叉后的叶迹在进入叶基后可能经过反复分叉, 形成数个平行排列的维管束, 然后进入叶内。图 5 为该种茎的叶柄的横切面, 可见它具有 8 个近等距排列的维管束。图 6 为 1 单个维管束的放大。

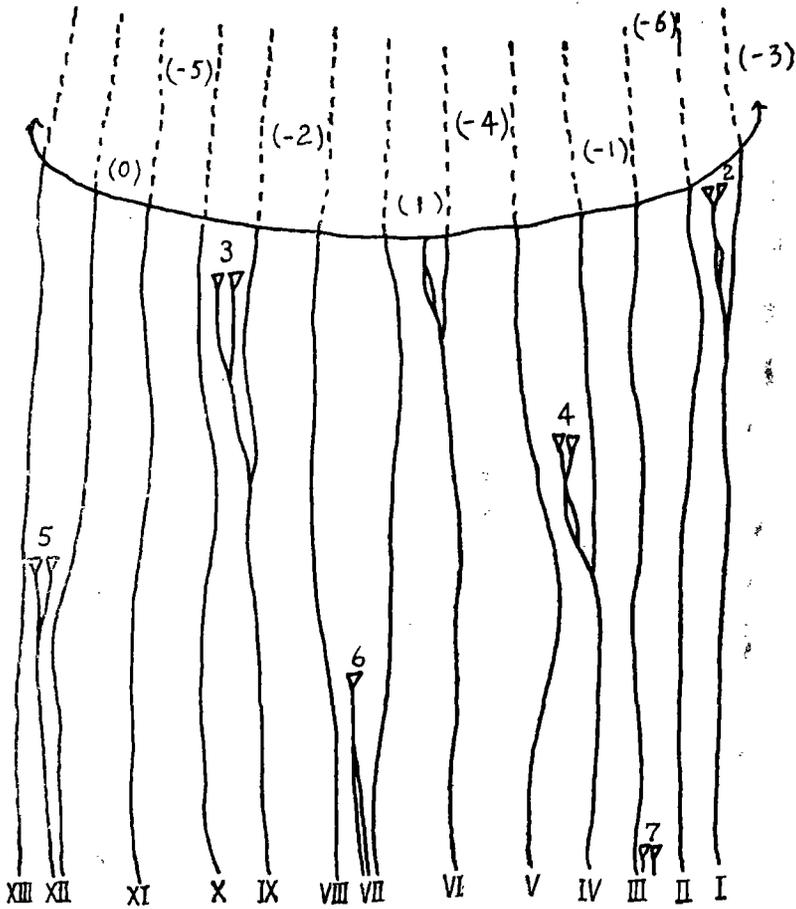


插图 6 *Pennsylvanioxylon tianii* 初生维管系统 (Primary vascular system)

***Pennsylvanioxylon tianii* Wang et Tian, 1985**

对副模标本 T₃-120 做了连续横切片，一共 12 张。插图 4 为最下面 1 张的茎的横切面构造轮廓图，其余 11 张由于篇幅所限未画出。可以看出，该种茎的合轴不形成合轴复合体，而是比较均匀地散布于髓的周围，一共有 13 根，分别以罗马数字标为 I、II、……、XIII。为了便于说明，我们将连续横切面的第四张至第九张的局部描绘下来以插图 5 表示。

① 在 A 处可见叶迹 4，由双维管束构成，因此是双叶迹。其两侧各有一根茎维管束 IV 和 V。叶迹 4 就是从茎维管束 IV 上分出的。

② 叶迹 4 的双维管束合并成 1 根成为单

叶迹，并开始向外分出。从叶迹 4 向左数至第五根茎维管束 IX (即 B 处)，它正在进行径向分裂，形成两个初生木质部束，其中左边一个即为叶迹 3。

③ 叶迹 4 又分叉变为双叶迹。茎维管束 IX 已经形成 3 个初生木质部束，其中左边的两个就是叶迹 3 的双维管束。

④ 叶迹 4 分出，无明显叶隙。叶迹 3 的双维管束更加明显。

⑤ 叶迹 3 逐渐向外分出。茎维管束 VI (即 C 处) 通过径向分裂形成 3 个初生木质部束，其中左边的两个是叶迹 1 的双维管束。

⑥ 叶迹 3 已经分出。叶迹 1 形成明显的双维管束。

由上可知，该种茎的合轴在纵向上是这样

变化的：在某一茎维管束即将形成叶迹时，它便与左边相邻的 1 个茎维管束相互靠拢，然后它经过二次径向分裂形成 3 个初生木质部束，其中左边的两个是叶迹的双维管束。当我们继续向顶追索时，这个双叶迹越来越明显，它们向上可以一直保持着双维管束不变；或者合并成 1 根维管束然后再分开；也可以不分开，分出去成为单叶迹。当叶迹分出后，叶迹两边的两根茎维管束便开始逐渐远离，最后恢复到正常的间距。紧接着（或更早一些时候）在左边第五根茎维管束上又开始了新的叶迹形成过程。

根据以上分析，我们可以恢复该种茎的初生维管系统如插图 6。由图我们可以看出，该种茎的初生维管系统比较简单，由 13 根彼此分离的合轴构成。空心三角形代表叶迹分出的位置阿拉伯数字代表叶迹的编号。叶迹 7 至叶迹 1 是实际切到的，而叶迹 0 至叶迹(-6)则是推算的。

叶迹自茎维管束的左侧分出，因而叶迹的分出是左旋的，与 *S. sinense* 的相反。如果将叶迹 1 至叶迹 7 顺次用曲线连接起来，就会得到一个逆时针方向旋转的螺旋线，因此该种茎的发生的螺旋的方向是逆时针的。叶迹(-6)和叶迹 7 自同一根茎维管束 II 上分出，从叶迹 7 至叶迹(-6)要在茎上盘绕 5 圈，包含 13 根叶迹，因此叶序数为 5/13。相邻两根叶迹之间相隔 4 根茎维管束。由于叶迹只与一根合轴有联系，且合轴又不聚集成合轴复合体，因此该种茎的初生维管系统是简单的开放式维管系统。

图版 III，图 1—4 说明该种茎的叶迹的形成过程。图 1 示 2 根相距很近的茎维管束，其中下面 1 根已经变平变宽，即将分裂形成叶迹。图 2 示该茎维管束已经分裂，形成双叶迹，但还不太清楚。在图 3，叶迹已经变得很清楚。图 4 示叶迹已经向外分出。图 5 示叶迹水平地通过次生木质部。

比较和讨论

迄今为止，我们所知道的保存有初生维管

构造的科达茎化石共有 3 个属：*Mesoxylon*，*Pennsylvanioxyton* 和 *Shanxioxyton*。K. L. Whiteside (1974) 对前两个属的初生维管系统进行了研究，并恢复了它们的初生维管系统。但他对 *Mesoxylon* 属的初生维管系统的研究现在还存在着一些争论，因为他认为 *Mesoxylon* 属不具真正的合轴构造，髓边缘所见到的初生木质部束都是叶迹，也就是说由叶迹构成了茎的初生维管系统。这确实很令人难以相信。S. H. Costanza 认为 *Mesoxylon* 属具真正的合轴构造，只不过难以追索研究就是了。K. K. Namboodiri 和 C. B. Beck (1968c) 也认为 *Mesoxylon* 属具合轴构造。因此，关于 *Mesoxylon* 属的初生维管系统现在还不太清楚。不过在不久的将来，这一问题肯定会得到澄清。

Pennsylvanioxyton validum 的初生维管系统与本文所研究的 *Shanxioxyton sinense* 的很相似，也是由若干个合轴复合体所构成，所不同的是前者的每个合轴复合体所包含的合轴的数目可以多于 3 个，另外两根合轴之间有时可以相互合并。而后者的每个合轴复合体所包含的合轴的数目从不超过 3 个，两根合轴之间从不相互合并。除此而外，这两个种的初生维管系统很相似，为复杂的开放式维管系统。

Pennsylvanioxyton tianii 的初生维管系统则和上面两个种的有很大区别。它的合轴不形成所谓的合轴复合体，而是一个个近于等间距地分布于髓的周围，为简单的开放式维管系统。

K. K. Namboodiri 和 C. B. Beck (1968a, 1968b) 研究了具螺旋状叶序、轮生叶序和对生叶序的现代松柏类植物的初生维管系统，认为具螺旋状叶序的种类是原始的和基本的类型，另外两种叶序则是由它演化而来。他们认为科达目植物均具螺旋状叶序。从目前资料来看，他们这一观点是正确的，因为已经研究过的科达茎 3 个属均具螺旋状叶序。

令人感到迷惑不解的是，*Shanxioxyton sinense* 和 *Pennsylvanioxyton validum* 的初生维

管系统在现代松柏类植物中找不到任何例证。它是一种进化的特征,还是原始的特征呢? K. L. Whiteside (1974) 认为这种复杂的初生维管系统代表了一种进化的特征,甚至比现代一些具开放式初生维管系统的种类都要高级,表明当时这种科达植物已经进化到了很高的程度,已经不处在向现代松柏类植物演化的路线上,即它不是现代松柏类植物的直接祖先。这种具合轴复合体的初生维管系统可能是由更早的某种原始裸子植物(如早石炭世的 *Eristophyton fascicularis*, *Bilignea solida* 等)演化而来,这些植物具较简单的合轴构造,然后由每根合轴进一步分裂为合轴复合体,从而形成 *Pennsylvanioxylon validum* 和 *Shanxioxylon sinense* 所具有的初生维管系统。

然而, *Pennsylvanioxylon tianii* 的初生维管系统却给我们提出了新的问题:它和上面两个种的初生维管系统显然不同,却和现代一些松柏类植物的很相似,而且该种在其他一些解剖构造特征上也与现代松柏类植物很相似,如髓很小,次生木质部很致密,常发育有生长轮(图版 III, 图 6),次生木质部管胞径向壁上多具单列圆形具缘纹孔等,这些特征表明它较 *Pennsylvanioxylon validum* 和 *Shanxioxylon sinense* 更加适应较为干燥的环境。因此,我们似乎可以得到这样一种印象:科达植物中存在着两个演化方向。一个以具比较特化的初生维管系统的

Pennsylvanioxylon validum 和 *Shanxioxylon sinense* 为代表,它们是自早石炭世的一些原始裸子植物演化而来,由于它们只适应于在潮湿的环境(如泥炭沼泽)中生活,因此一遇全球性的气候变干便遭绝灭;另一个以 *Pennsylvanioxylon tianii* 为代表,它可能是由更早一些时候的某种较原始的科达植物演化而来,由于它比较适应于干燥(不是干旱)环境,因而可以一直延续下来,由其演化为中生代的某种松柏类植物。至于 *Mesoxylon* 属,由于其初生维管系统现在还不太清楚,因此很难说它属于那条演化路线。

主要参考文献

- 田宝霖,王士俊,1987:山西太原西山煤田太原组煤核中的科达茎化石。古生物学报,第26卷,第2期。
- K. 伊稍著,李正理译,1979:种子植物解剖学(第二版)。上海科学技术出版社。
- Namboodiri K. K. and C. B. Beck, 1968a: A comparative study of the primary vascular system of conifers. I. Genera with helical phyllotaxis.-Am. J. Bot. 55: 447—457.
- and ———, 1968b: II. Genera with opposite and whorled phyllotaxis.-Am. J. Bot. 55: 458—463.
- and ———, 1968c: III. Stellar evolution in gymnosperms.-Am. J. Bot. 55: 464—472.
- Rothwell, G. W., 1976: Primary vasculature and gymnosperm systematics.-Rev. Palaeobot. Palynol. 22: 193—206.
- Whiteside, K. L., 1974: Petrified cordaitean stems from North America. Ph. D. thesis. pp. 115.

[1985年10月14日收到,1987年9月修改]

STUDY ON PRIMARY VASCULAR SYSTEMS OF CORDAITEAN STEMS *SHANXIOXYLON SINENSE* AND *PENNSYLVANIOXYLON TIANII* IN COAL BALLS FROM SHANXI

Tian Bao-lin and Wang Shi-jun

(Beijing Graduate School, China Institute of Mining and Technology)

Summary

Two kinds of cordaitean stems, *Shanxioxylon sinense* and *Pennsylvanioxylon tianii*, in coal balls

from Upper Carboniferous in Taiyuan, Shanxi, are very well-preserved, providing material for us

to study their primary vascular systems in detail.

In *Shanxioxylon sinense*, there are 21 sympodia, which unite into 8 sympodial complexes, each consisting of 2 or 3 sympodia. From one of the sympodia arises a single leaf trace, with mesarch primary xylem, and thus the stem's primary vascular system appears to be an open and complex one. The leaf trace goes through the secondary xylem in a nearly horizontal course; then it bends upward abruptly and divides into two strands in the outer cortex. The stem possesses a 8/21 phyllotaxy.

In *Pennsylvanioxylon tianii*, the primary vascular system consists of 13 sympodia, which do not unite into sympodial complexes. From each of the sympodia arises a double leaf trace, and thus the stem's primary vascular system appears to be an open and simple one. The leaf trace goes through the secondary xylem in a horizontal course, and the stem possesses a 5/13 phyllotaxy.

The primary vascular system of *Shanxioxylon sinense* is comparable to that of *Pennsylvanioxylon validum*, consisting of sympodial complexes, but in *P. validum* there are 2 to 3 or 4 sympodia, with some of them fused together. The sympodial complex of *Shanxioxylon sinense* consists of 2 or 3 sympodia, with none of them fused together, however.

The primary vascular system of *Pennsylvanioxylon tianii* is different from those of *Shanxioxylon sinense* and *Pennsylvanioxylon validum*, but very similar to those of modern conifers.

K. L. Whiteside (1974) considered that the primary vascular system of *P. validum* consisting of sympodial complexes was advanced, even higher than those of some modern conifers, and so he reached a conclusion that cordaites was not the direct ancestor of modern conifers. But how to explain the similarity in the primary vascular system between *P. tianii* and some of those modern conifers still remains a problem. It seems that there are two evolutionary lines in cordaites. One is represented by *Shanxioxylon sinense* and *Pennsylvanioxylon validum*, which could only lived in a warm and humid environment, probably descending from certain earlier plants (such as *Eristophyton fascicularis* and *Biliginea solida* in Earlier Carboniferous) and becoming extinct due to the coming of a dry climate at the end of Permian. The other is represented by such elements as *Pennsylvanioxylon tianii*, which had adapted themselves to a dry environment, thus capable of persisting into Permian or even into Mesozoic, and from which some of the modern conifers have derived.

图 版 说 明

本文所描述的煤核、薄片均存放于中国矿业学院北京研究生部地质研究室。煤核均采自山西太原西山煤田，晚石炭世太原组7号煤层

图 版 I

1—4. *Shanxiioxylon sinense* Wang et Tian

连续横切片，示叶迹的形成。

1. ×54, Paratype。玻片号: T7-60A2/2。
2. ×54, Paratype。玻片号: T7-60 A2/4。
3. ×54, Paratype。玻片号: T7-60 A2/7。
4. ×54, Paratype。玻片号: T7-60A2/9

图 版 II

1—6. *Shanxiioxylon sinense* Wang et Tian

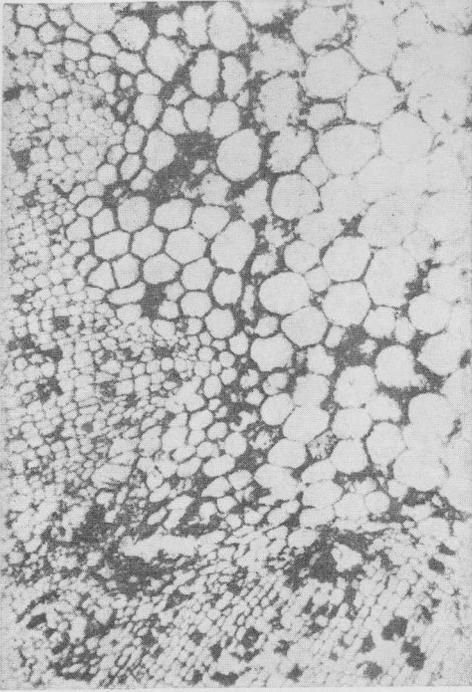
1. ×22, Holotype。玻片号: T7-39A-R/1。
2. ×22, Holotype。玻片号: T7-39B。

3. ×54, Paratype。玻片号: T7-60A2/1。
4. ×54, Paratype。玻片号: T7-60A2/6。
5. ×16。玻片号: T7-39B。
6. ×160。玻片号: T7-39B。

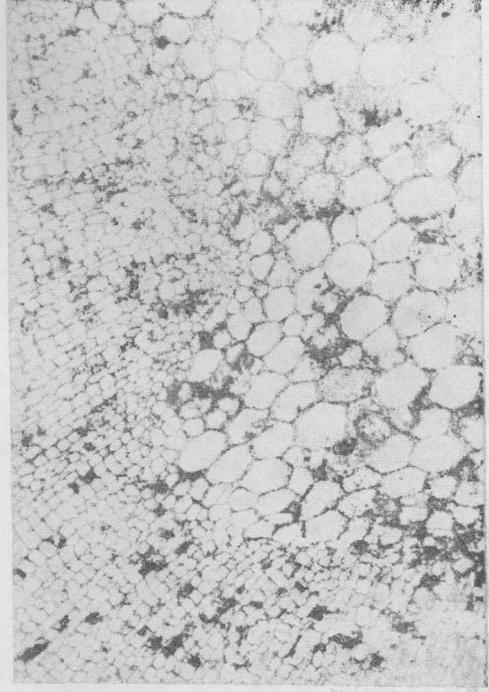
图 版 III

1—6. *Pennsylvanioxylon tianii* Wang et Tian

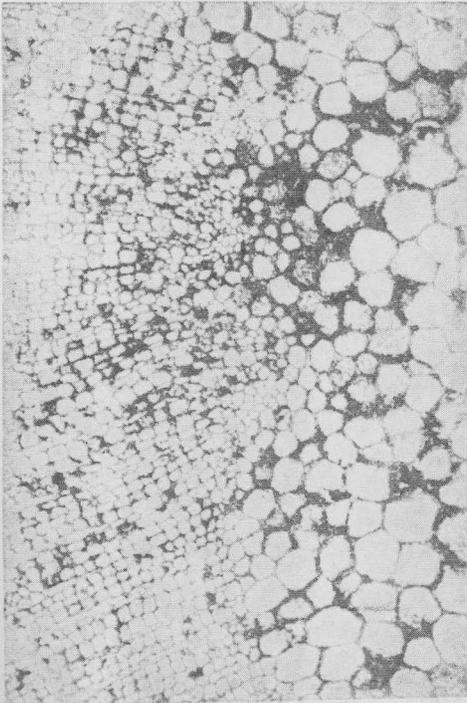
1. ×54。玻片号: TN-120B BOT/5。
2. ×54。玻片号: TN-120B BOT/8。
3. ×54。玻片号: TN-120B BOT/11。
4. ×54。玻片号: TN-120B BOT/12。
5. ×54, Holotype。玻片号: T7-28A-1。
6. ×15, Holotype。玻片号: T7-28A-1。



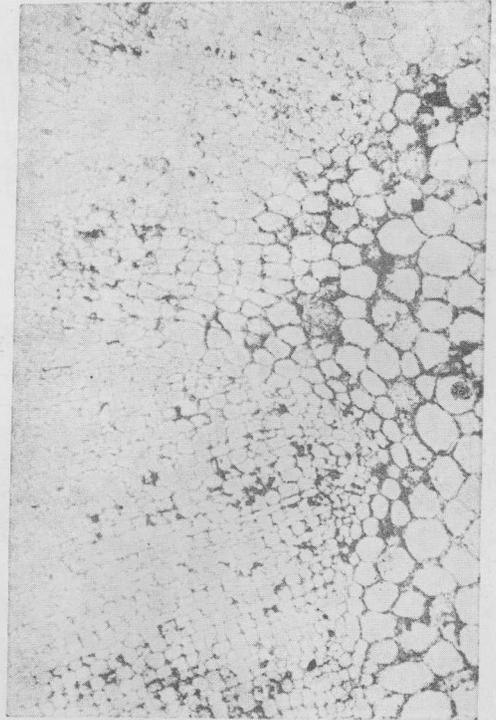
1



2



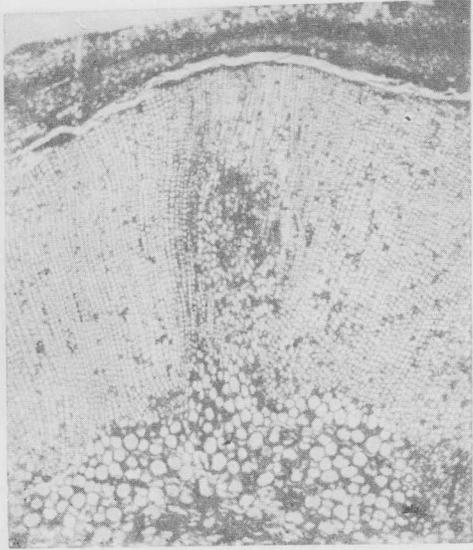
3



4



1



2



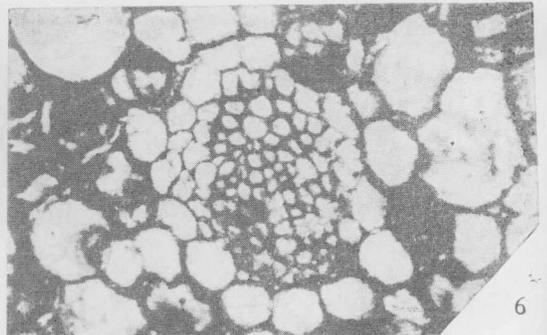
3



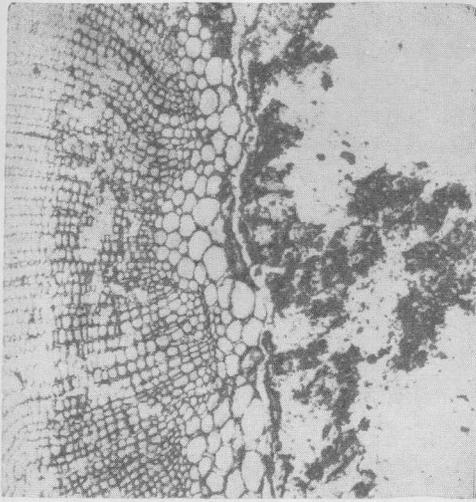
4



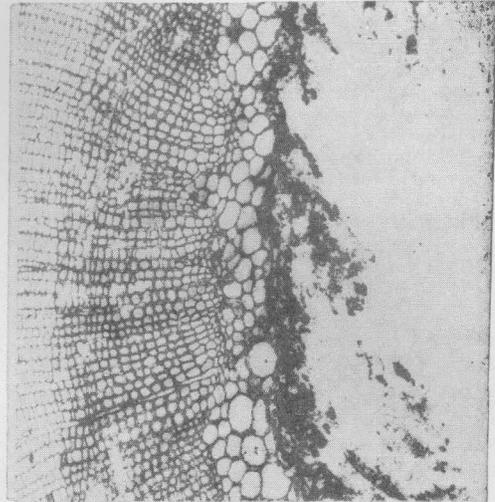
5



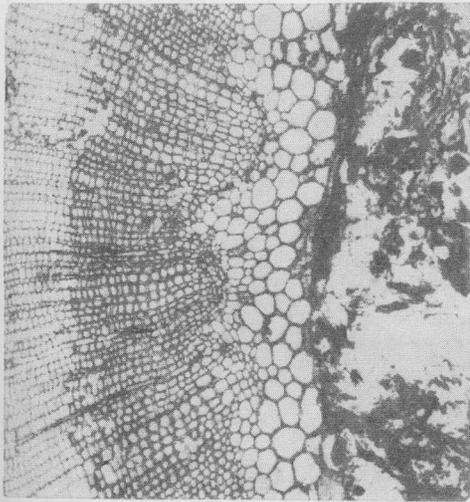
6



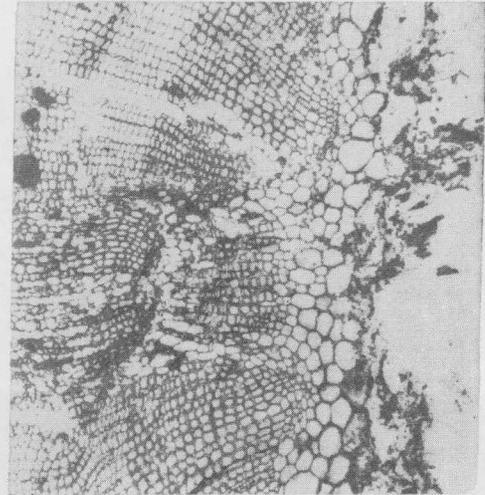
1



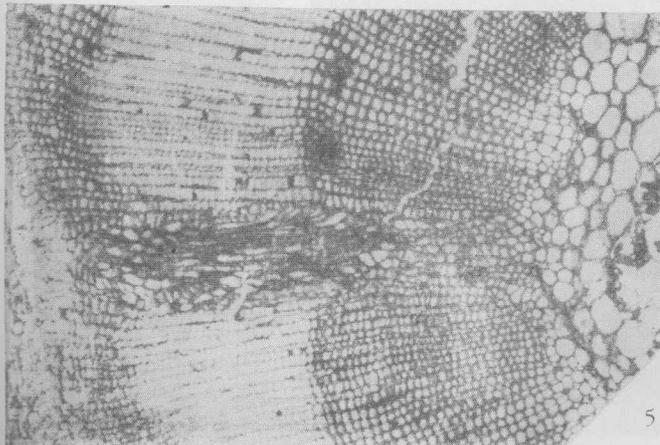
2



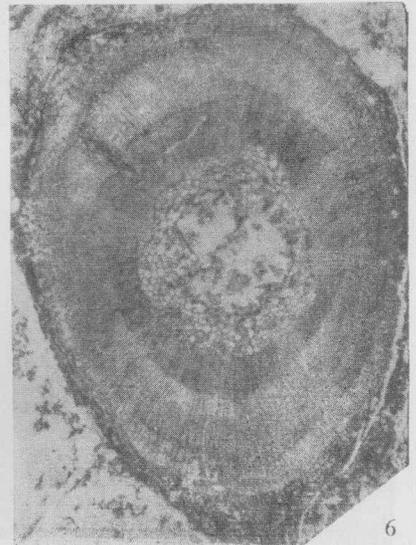
3



4



5



6