

古植物整体研究和重建

周志炎

(中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008)

内 容 提 要

尽最大努力、利用一切有效手段对古植物进行整体研究和重建已成为现代古植物学的一个首要任务,因为只有这样才能在比较充分的基础上来探讨古植物的生态、生物学性质、个体发育和系统发育关系。由于植物本身的特殊性,材料的不完整性更为严重。自上世纪以来开展的器官表型分类仍然在古植物学中有不可替代的价值,有些学者甚至把它作为植物进化的证据。不过,由于植物性状的异级性而使结论的可信程度大大降低。本文对古植物重建的方法据引实例作了综述,对重建的意义也作了较深入的讨论。

关键词 植物化石 整体重建 整体植物的生物学

前 言

随着学科的深入发展,古植物学家越来越不满足于传统的、基本上由 G. K. Sternberg (1820—1828) 和 A. Brongniart (1828—1838) 自上一世纪二十一三十年代创始的对分散器官化石分别进行研究和命名的方法,希望能从化石材料中获得更多的信息,把主要为形态学的、比较解剖学的和实用的古植物研究在更大程度上转变为生物学的 (biological)、理论性的和有时带实验性的研究 (Banks, 1987; Andrew, 1961; Knoll and Rothwell, 1981)。要达到这一目的,首先必须尽可能地找出同一种古植物各分散器官之间的联系,以便从整体上来对它进行研究和重建。在这个基础之上就有可能比较可靠地探讨古植物的分类位置、生态和生物学性质、个体发育、系统发育和进化等理论问题。难怪有些古植物学家把整体研究和重建视为现在古植物研究的根本和首要的任务 (Taylor and Stubblefield, 1986)。

由于难度很大,对古植物进行整体研究和重建也是古植物研究中最具挑战性的课题之一 (Knoll and Rothwell, 1981)。早在上一世纪后期和本世纪初期就有古植物学家进行这方面的尝试,但那时的工作主要是依靠一些保存得特别完美的标本(如煤核和硅化标本)进行的。通常这样的标本也不是有目的和有意识地去搜集来的。可以说工作在很大程度上是随机的,因此,除了少数植物因其形体纤细和矮小、易于获得较完整化石材料而有较精确可靠的重建图象以外(如 Kidston and Lang, 1921 对 *Rhynia*, *Horneophyton* 等的研究),成功的例子不多。我们在过去教科书中所看到的一些象鳞木和科达树等整个植株图象通常是理想化了的,并不是严格地根据某一种特定植物的各分散器官重建的。还有一些,如裸蕨(*Psilophyton princeps* Dawson, 1888 见 Hirmer, 1927) 等则是根据完全不同的植物错误地拼凑而成的 (Banks, Leclercq and Hueber, 1975)。近年来对具体古植物进行成功的整体重建和研究日渐增多。一些研究工作已在较大程度上摆脱了标本保存状况的限制性和随机性,并且已逐渐发展了一整

套较完备的方法论和较系统的研究程序 (Rothwell, 1985; Chaloner, 1986 等)。在我国这方面的研究主要是在八十年代进行的 (徐仁, 1966; 李星学等, 1986; 李承森, 1982; Zhang and Mo, 1981; Wang and Wang, 1982; Zhou, 1983a, b, 1987; Zhou and Zhang, 1989a; Li and Hsü, 1987 等)。本文拟就古植物整体研究和重建的有关问题作一综合论述。

古植物材料的不完整性和器官表型分类

在古植物整体研究和重建中面临的最大问题是材料的不完整性。虽然不完整性是几乎所有化石门类共有的缺陷,而在程度上、甚至性质上却差别甚大。造成古植物材料不完整程度大于许多古动物的主要原因是动、植物本身性质上的不同。植物和动物的重要差别之一在于它们的生活史。植物通常具有代表两个不同世代的,在不同程度上独立的生物体: 有性状世代的配子体(单倍体)和无性世代的孢子体(双倍体),而绝大多数动物仅有单一的躯体。保存为化石时不完整程度的差异自然很大。与之多少相关联的是植物的生殖器官并不象动物那样永久性地长在体内,而只是短暂地(尽管可能是多次性地)着生在母株之上。虽然,在植物分类、生态和生殖机制等研究中,生殖器官具有极高的价值 (Taylor and Stubblefield, 1986),要确证分散保存的生殖器官属于何种植物却通常是十分困难的。至于极为常见的单独保存的枝、叶化石,它们大多数是在被搬运和埋藏并保存为化石以前即已脱离了母株。植物的一些器官在生长过程中有规律地不断脱落和更新的现象在动物中是不存在的*。除了不完整性以外,建立古植物分散材料之间相互联系的困难还在于植物各器官之间的相关性 (correlation) 比较不明显。植物不同于许多动物在于常常具有开放的、无限生长的能力(因此往往形体巨大),并且还有很强的可塑性以适应环境的改变。这些特性不可避免地增加了同种植物甚至同一植株本身器官的变异程度**,同时也不可避免地增加了不同植物(包括了完全不同类的植物)之间形态构造上的同塑(homoplasy)现象。加上植物器官各自的独立性较强,它们在系统发育过程中常速度不一,呈现出异级性 (heterobathmy)、即不同步现象,而在各个相近的分类单元之间则往往表现为性状的镶嵌分布 (mosaic distribution)。此外,植物中杂种和多倍体也远比动物中多见,等等。所有这些都增加了问题的复杂性。如果说古动物学家能够根据一枚牙齿对古动物的整体性质作出推测的话,古植物学家甚至不大可能凭藉一个孤立的器官去恢复古植物的大致面貌。很明显,寻找古植物各分散器官之间的联系难度要大得多。也就是说:要对古植物进行正确的重建除了考虑象个体发育、生态影响、种内及种群内变异等动植物共同存在的因素以外,还必须考虑、并妥善地解决上述这些特有的问题。

不仅植物因本身性质上的特点造成材料不完整性以及重建的困难,作用于生物遗体的地质营力往往也起着消极的作用。不同于许多动物完整个体(外壳或骨骼)常因搬运、分选而集中埋藏,植物的遗体除了纤小的个体和早已脱离母株的器官以外,绝大多数都会被解体。不同的分散器官或残体则常被搬运、分选到遥遥相距的地方和完全不同的沉积区域 (Krassilov, 1976)。另外,以陆生植物和海生无脊椎动物相比,后者生活在纯沉积区,前者生长地域则总体上为一个剥蚀区。陆生植物如能保存下来的话,所受到地质营力的破坏也无疑强烈得多。很

* 脊椎动物毛发和牙齿等的更新约略可与之相比拟。某些动物能再生因受伤等原因失去的器官和部分肢体是属于不同性质的。

** 据 Gottlieb(1984),同种植物器官的变异程度可比某些人用来划分同属各种的形态区别还大;而 Rothwell (1987)认为有时甚至比用以区分属和科等的形态差别还大。

明显,有许多在地质历史时期生存过的植物可能再也无法进行整体重建了。

需要补充的是: 植物化石因保存方式不同造成的异质性 (heterogeneity) 也通常大于动物化石。同一种植物的(同一或不同的)器官可以分别保存为印痕、模型、压缩 (compressed) 和渗矿化 (permineralized) 等多种类型的化石。这种异质性虽然有可能使较多的性状得以保存下来,却给寻找古植物各分散器官之间的联系带来了更多的问题,因为通常很难对比保存状态不同的标本。由于古植物材料的不完整性和整体重建的巨大困难,迄今为止古植物研究中仍保留和广泛地应用着上一世纪 Brongniart (1828—1838) 等创始的、分别研究和命名分散器官化石的方法,不过在命名的科学性和合理性方面目前已有了很大的改进 (Cleal, 1986; Chaloner, 1986)。这种分散器官的表型分类,虽然对研究整体古植物的生物学性质 (whole plant biology) (Rothwell, 1985; Knoll and Rothwell, 1981) 不能作出直接贡献,但也并非毫无价值。首先,到目前为止还找不到任何其它更好的替代的办法来记录这些零星的古植物发现,以积累材料备有条件时进行整体研究时参考或利用。同时这些分散的器官是在特定的时空条件下保存下来的,它们本身通常具有指示时代和环境的意义,在生物地层学和古生态学的研究中有较大的价值。另外,它们毕竟是地质历史时期生活过的植物遗体,尽管不完整,还是在多少不同程度上保留着有关这些植物的性质、分类位置等的线索。人们通常对分散器官采用形态属 (form genera)、器官属 (organ genera)、类 (turma) 等来加以分类,就如 Potonie (1956—1960) 对孢粉,中国古生代植物 (1974)、Gothan 和 Weyland (1954) 和 Remy 等 (1959) 对蕨型叶, Kräusel (1949) 等对木材以及 Меґен (1965) 和 Roselt 等 (1969) 对分散角质层的分类等工作。当然也有人尝试从中寻找古植物分类、演化和生态等方面的证据。这类研究工作大都根据单独保存的孢子、花粉和种子等,也有结合同一沉积中分散的叶部的性状进行的,如 Wodehouse (1935), Chaloner (1967), Doyle 和 Hickey (1976), Hickey 和 Doyle (1977) 和 Meyen (1984) 等。Chaloner 把志留纪末至泥盆纪的 74 属孢子在各个期中分布情况作了统计,发现不仅孢子属种随时代变新而增多,而且孢子个体也渐渐变大,至埃姆斯期已有直径超过 200 μm 的孢子出现,达到了一般公认大孢子的临界直径。这种孢子的出现意味着早期的陆生植物的生殖机制的进一步复杂化。Hickey 和 Doyle 应用花粉和叶部化石探讨早白垩世早期被子植物分化的著名工作也是饶有兴味的。不过,由于性状异级性现象的普遍存在等原因,单独保存的分散器官若不和母株的其它器官联系起来作整体的考察,只能提供相当有限的信息。我们根据这些信息只能作出十分谨慎和包含有许多假设成分的结论。上述这些研究所阐明的显然并不是植物的系统发育过程而充其量也只是器官演变的过程。在古植物研究史中可以举出许多例子来说明仅仅根据单独保存的器官研究得出结论的危险性。譬如在不久以前人们发现原来根据木材化石证据归入科达树目的晚泥盆世和早石炭世早期的标本中有的是种子蕨 (*Pitys*), 另一些(如美木 *Callixylon*) 则甚至还不是真正的裸子植物 (Beck, 1960; Long, 1963)。

古植物重建的方法

为了对古植物进行整体或部分地重建,首先必须有意识和有目的地采集化石。除了渗矿化标本以外,一般的压缩/印痕标本都要在采集过程中进行直接观察并随时了解所采掘到的标本的保存状况好坏、属种和器官类别等情况,以便及时调整或确定重点采掘目标、层位和地点。当然,只有具备较丰富的化石采集经验,同时还有相当的专业知识方能现场不失时机地找出

在以后室内研究中感到必不可少的材料。譬如：在采集中选择化石保存良好的产地层位，尽可能地找到搬运不远、各器官构造特征完备、有可能进行深度研究的标本以及植物整体研究所需要的共同保存的不同器官化石，特别要注意采集器官相联的标本，还可以搜集说明各器官的变异(包括发育过程中的变化)情况的标本等等。至于标本的数量，应尽可能多些。目前，对化石进行大量采集已成为许多古植物学研究者的一个基本方法，因为有了充足的原始材料不仅可以避免因标本不足带来的认识片面性和局限性，而且有可能更多地揭示出有关器官相互间的联系的线索和各器官的变异范围。

有了丰富的材料以后，当然需要对本标进行加工修理，以揭露被掩埋部分。这道工序虽属常规却不容忽视，因为精细修理 (degagement) (比利时古植物学家 Leclercq, S. 倡导的) 常会提供一些意料不到的形态上的细节和分类的依据。

对经过修理后的材料进行研究可能获得以下种种有利于古植物整体重建的证据：

1. 最理想的是不同器官的直接连生 (organic connection)，它们的保存方式可以相同或不同(如 Wang and Wang, 1982; 李承森, 1982; Beck, 1960)。

2. 生殖器官中有原位的 (*in situ*) 胚珠或孢子、花粉(如 Zhou, 1987)。

3. 不同器官共同保存，虽不直接相连，但它们在：a. 形态构造上一致，b. 角质层特征相同，或 c. 生殖上吻合(如胚珠的花粉室或珠孔内发现的花粉和分散雄花所产的一致等)(如 Zhou, 1983a)。

4. 不同器官分别保存在不同地点的同一沉积中或同一时期的沉积中，但它们有一定的形态构造方面的一致性，或具有相同的“伴生”分子(如王自强, 1986)。

5. 不同器官共同保存：

a. 在许多地点重复共同保存 (recurrent association) (如 Zhou and Zhang, 1989b)，b. 只在个别地点共同保存。

除了前面3种情况为古植物整体重建提供了可靠的证据以外，后两种情况所提供的都是不同程度上可信度较低的 (Rothwell, 1985)。现代古植物研究也在一定程度上利用或考虑这些可信度较低的证据和信息。它们可以作为辅助性的论据；人们或据以作出某种暂时性的假设或推测。

在古植物整体研究和重建中，我们也不完全排除比较形态学 (comparative morphology) 知识的运用。尤其对于时代较新的化石以现生植物作参照和比较常可获得满意的结果。不过和上述直接证据相比，比较形态学知识只有间接和参考的价值。不少古植物的发现已证明是和比较形态学的知识不符甚至是与之相悖的。

古植物整体研究和重建的内容除了恢复各器官之间的联系外，还包括了对个体发育、居群和物种内的变异全范围 (full range) 的探索。当前这方面的工作也正在引起人们愈来愈多的重视。看来，通过仔细地分析、比较大量材料，同时和代表着不同生态环境的地区材料，所显示的变异进行对比，完全有可能找出各种不同性质的变异的范围 (Cleal, 1986 等)。这方面的知识将有助于探讨古植物的小进化问题 (microevolution)。当然，对于古植物而言变异的性质只能依凭形态的比较而推断，无法象对现代植物那样用杂交和培育等方法来加以检验。

古植物整体研究和重建的进展也离不开新技术和新方法的利用。近年来愈来愈多的古植物得以较完整的认识和现代技术象撕片、复型、薄片和超薄切片的制备以及光学和电子显微镜

等的应用无疑是有关的 (Taylor, 1981; 叶美娜, 1980; 周志炎, 1987 等)。古植物学家已有可能从材料中获取比以往任何时候都多得多的信息, 以便更有效和正确地确定古植物各分散器官和变异幅度和它们之间的联系。利用上述手段研究各器官的角质层就是一种常用而有效的方法。作者 (Zhou, 1983a, b) 曾用以确定松柏类化石分散保存的叶和球果(或球花)间的联系, 还应用同样的方法研究了个体发育过程中枝叶的变异范围。

古植物整体重建的意义

古植物整体重建无疑对于古植物学的发展有着难以估量的价值。可以说, 古植物学研究史上的重要发现几乎无一不是与弄清了不同器官间的联系和对古植物整体情况获得更多的了解有关。本世纪古植物学中最富戏剧性和令人兴奋的两大成就——种子蕨类和前裸子植物类的发现就是最好的例证 (Oliver and Scott, 1904; Beck, 1960)。在未被证实以前, 谁也不曾料到具有蕨型叶的植物竟然着生种子, 而具有次生木质部的植物仍以孢子繁殖。这些成就纠正了以往因囿于现代植物知识的框框而得出的错误认识, 揭示了地质历史时期植物的真实面貌, 更重要的是使以往假设的植物进化图(系统树)、甚至植物分类学的一些基本概念得到根本性的改变和更新。

毋庸置疑, 对古植物整体尽可能全面地了解在古植物的分类学和系统发育研究上有着重要的意义。这样做可能有效地克服前述古植物材料的不完整性以及各器官本身由于大幅度变异和同塑而带来的种种困难, 逐渐改变凭分散器官的形态命名造成的古植物分类上的紊乱和不确切性, 把不同的古植物分别归入到自然类群和它们原来的系统发育的位置上去。也只有在这一基础之上, 古植物学才有可能对植物的系统发育研究作出一份应有的贡献。新兴的分支系统学(或称支序分类学)虽然并不认为每个性状都具有等同的分类和系统发育方面的价值, 但只有在全面地了解古植物的本来面目的基础上才能正确地分辨哪些性状是近祖的 (plesiomorphic), 哪些是近裔的(或衍生的) (apomorphic) (周明镇、张弥曼、于小波等, 1983; 周志炎, 1989), 才能在较大程度上避免应用在分类和系统发育上不具意义的性状而导出错误的结论。对中生代常见的茨康目 (Czekanowskiales) 的研究取得进展就是一个很好的例证。这类化石发现和研究已有一百多年历史 (Heer, 1876)。它的主要器官——叶 (*Czekanowskia*) 和雌性生殖器官 (*Leptostrobus*) 之间的关系是在数十年前研究角质层和共同保存关系后才确定的 (Harris, 1935, 1951)。由于叶部化石具两歧分叉的叶片并着生在短枝之上, 长期以来都被归入银杏类 (直到今日仍有人采用这种习惯的分类法) (见斯行健、李星学等, 1963), 不过其表皮结构特征和银杏仍有所区别。它的雌性生殖器官则与银杏区别极大。它的胚珠并不是单个(或 2—3 个)地顶生在长柄之上而是着生在扁球形的、由两个瓣片构成的蒴果状构造之内。每个瓣内胚珠可多达 8 个。这种蒴果状构造若完全封闭的话, 就很象现代被子植物的双心皮子房。根据近年研究 (Krassilov, 1977; 也见 Taylor, 1981), 这种生殖器官的瓣片边缘还具有柱头状凸缘 (stigmatic flange), 显然更不是银杏类和其它裸子植物所具有的。因此, 有人认为它应是前被子植物 (proangiosperm) 中的一员。以分支系统学的方法论来分析, 叶型和胚珠本身裸子植物式的结构等等都是普遍性很大的近祖性状。根据这些实际上没有限定性意义的性状势必得不出正确的系统发育关系的结论; 而生殖器官的一些特征则明显是衍生的(有的可能是自体衍生的 automorphic), 把它和银杏类分开, 也就是从裸子植物这一包罗广泛的大类中分出来, 无疑于植物系统发育更有裨益。

由于整体研究和重建有可能较多地了解各器官的形态变异范围和性质,就为阐明植物个体发育的过程提供了可能。作者(Zhou, 1983b)对早白垩世的缝鞘杉枝叶异形叶性(heterophylly)的研究就是属于这一性质的。根据对大量(数以千计)的标本形态分析和角质层研究,查明这一植物自幼枝直至成熟的枝上叶形有3种不同的主要类型(不包括异常的枝叶在内)。虽然枝叶的可塑性极大,有关这方面个体发育的知识在探讨缝鞘杉和掌鳞杉科系统发育关系方面仍很有价值。根据异时性(heterochrony)(Rothwell, 1987)的原理,完全可以为掌鳞杉科(包括Hlůstik分出的狭义的拟节柏科)起源于具短叶杉型枝叶的祖先这一假设(周志炎、曹正尧, 1977; Hlůstik, 1987)提供有力的佐证。

毫无疑问,古植物整体研究和重建也为正确鉴定分散保存的标本提供了便利。不考虑古植物材料的不完整性以及各器官潜在的变异性,就会导出把同一种植物的不同标本错误地归入不同的属种,甚至不同的大类中去的结果。相反地,也不是不可能把由于同塑或平行演化造成的不同类别的植物器官表面的相似而把它们定为同一个种。在古生物学中,分类和命名一直是一个令人困惑的问题。有些在地层学上颇有价值的化石甚至连是哪类生物(或其残骸都还不清楚,有不少化石类别,种(显然不是自然物种)的区分只是根据一些细微的差别。在怎样合理分种的问题上,历来有两种不同的观点:有些古生物学家(粗分者lumper)主张粗略地划分,另一些(细分者splitter)则坚持尽可能细地分种,认为这样做“可以避免在已经存在着的无数纠纷中,再加上新的纠纷”(Arnold, 1949; Halle, 1927; 斯行健, 1956)。现代古植物学则更注重探究化石在生物学上的真实性质,而不拘泥于人为的“统一的分类准则”。它提倡在可能条件下寻找出古植物各分散器官间的联系并确定它们的以及古植物整体的变异幅度,目的是在探究和恢复自然的分类。当然,从整体上来讲这是一个长期的战略任务。不过,即使只是点滴的成就也有益于古植物的正确鉴定并且可以防止和减少许多不必要的、由人为因素造成的命名混乱和分类单元的膨胀(inflation of taxa)。

重建或部分重建后的古植物所提供的将不仅仅是形态学方面的知识,而且还有许多生物学方面的信息。譬如:根据茎和根的次生木质部发育的情况可以推测古植物是草本还是木本,是一年生还是多年生的等(Grauvogel-Stamm, 1978, 关于*Aethophyllum*的研究),综合分析枝、叶的形态、特征除了可以获得古植物的发育方面的知识以外,还可判断它们是落叶的还是常绿的(Harris, 1976; Zhou, 1987);根据雌、雄生殖器官的形态和相互关系也可以进行许多生殖生物学方面的研究,如探讨它们是单性抑两性、风媒还是虫媒的以及其受粉机制的特点等。

对于生态环境的研究自然更需要古植物整体所提供的全面的信息。就象著名的科达树,在以往许多复原图象中它的根部形态都被假设为水平伸展的,外观近似鳞木类的根座(*Stigmaria*)以适应在稀松的沼泽土壤里支撑其高大的躯体。近年研究北美的一种科达树却发现它具有升高根(stilt roots),其解剖上显示出兼有通气组织和皮孔+管状中柱这样的特点,再结合叶呈革质等性状推测它是象现代红树林(mangrove)植物那样生长在滨海环境的(Cridland, 1964; Stewart, 1983)。

结 语

应该说,当前国际古植物界流行的古植物整体研究和重建并不是新事物。就其基本的工作方法而论也并不复杂而且和以往的古植物研究并无截然的差异。区别只是在学术思想上和

研究的侧重点上有所不同。我们知道,许多最有意义的发现和科研成就并不一定都是一切从头开始或另辟蹊径才取得的,往往只是在以往工作轨道上的一种研究重点的转移(a shift in investigation emphasis)的结果。在古植物研究中这种转移是基于这样的学术思想,即把地质历史时期的植物作为一些完整的、生物学上的实体(entire biological entites)而不只是杂乱的、互不相关的残枝、败叶来对待。一如前述:通过详尽地占有化石材料,尽可能地弄清和掌握各有关器官间的联系和它们的变异范围,古植物同样可能提供很多分类、生态、系统发育和其它生物学方面的信息。当然,这样的研究是工作量极大而又艰辛的,不过却是逐渐正确、全面地认识和恢复地质历史时期植物界真实面貌的唯一途径,是提高古植物学科研究水平和发展学科所不应忽视的。在今天,虽然不大可能出现象上一世纪初某些作者(如 Martius, 1825)那样把石炭纪古植物定为仙人掌、丝兰和竹子这样的现代植物的谬误,但根据不完整标本及其所显示的有限性状作出有争议的鉴定和过分的推测的情况并非不可能出现(见徐仁, 1987)。至于根据不完整材料轻率地建立许多特征和含义不明确的新属、种,甚至新科的做法也将难以完全避免。现代古植物学之所以提倡尽可能全面和完整地研究古植物是因为这样做至少在客观上可以防止因认识上的片面性和局限性而造成的种种谬误,即使是对于训练有素、富有实践经验的专家也是有益的。

古植物整体研究开拓了一条克服古植物材料不完整等固有障碍的途径。这种学术思想和研究方向已经为古植物学的发展作出了不少贡献,将来也必然会作出更多的贡献。尽管一些具体的方法和技术肯定会不断有所改进和革新,这样的研究将继续下去。它对古植物学科发展的深远意义现在还难以正确评估。很可能象被子植物起源那样的重大问题的研究也会由于整体研究的学术思想和研究方法的运用而得到好处。上百年来,人们利用单独保存的器官化石已经在被子植物起源方面取得了不少成绩,但由于性状异级性现象的存在以及有关古植物个体发育情况等知识的贫乏还很少有称得上突破性的进展。运用整体研究和重建方法可望有效地克服这些困难,把揭开被子植物起源和早期演化的奥秘的研究推向新的高度。

我国幅员辽阔,地层发育完备,植物化石保存良好,而且还有代表性相当齐全的古植物区系。古植物材料的多样性和丰富程度在世界上还很少有可与之匹敌的。这是我国古植物工作者为古植物学作出重要贡献的物质基础。作者希望今后在国内外古植物论著和教科书中愈来愈多地看到根据我国材料重建的古植物图象。

参 考 文 献

- 中国科学院南京地质古生物研究所、植物研究所编, 1974: 中国古生代植物, 227 页。科学出版社。
- 王自强, 1986: *Liulinia lacunculata*——山西二叠纪末期一类新型苏铁植物的雄球果。古生物学报, 25(6): 610—616。
- 叶美娜, 1980: 关于化石角质层的研究和技术处理方法。中国古生物学会第十二届学术年会论文选集, 170—179 页。科学出版社。
- 李星学、宴亚伟、孙喆华, 1986: 论薄皮木属。古生物学报, 25(4): 349—379。
- 李承森, 1982: 徐氏蕨属——中国云南早泥盆世陆地植物的一个新属。植物分类学报, 20: 331—342。
- 徐 仁, 1966: 云南泥盆纪植物化石及其在该区泥盆系地层划分上的意义。植物学报, 14(1): 50—69。
- , 1987: 果真华北燕辽地区侏罗纪地层中出现了被子植物吗? 科学通报, 32(6): 461—462。
- 周志炎, 1987: 电子显微镜在古植物研究中的应用。古生物研究的新技术新方法(穆西南主编), 1—8 页。科学出版社。
- , 1989 (译): 克利斯托弗 R. 希尔和彼得 R. 克伦著—进化分支系统学和被子植物起源。1—113。南京大学出版社。
- 、曹正尧, 1977: 中国东部白垩纪 8 种新的松柏类化石及其分类位置和演化关系。古生物学报, 16(2): 165—181。
- 周明镇、张弥曼、于小波等, 1983: 分支系统学译文集, 209 页。科学出版社。
- 斯行健, 1956: 陕北中生代延长层植物群。中国古生物志, 总 139 册, 新甲种 5 号, 217 页。
- 、李星学等, 1963: 中国中生代植物。429 页。科学出版社。

- Andrews, H., 1961: Studies in Paleobotany. Wiley, New York, 487pp.
- Arnold, C. A., 1947: An Introduction to Paleobotany. MacGraw-Hill Book Co., 433pp.
- Banks, H. P., 1987: Comparative morphology and the rise of paleobotany. Rev. Palaeobot. Palynol., 50: 13—29.
- , S. Leclercq and F. M. Hueber, 1975: Anatomy and morphology of *Psilophyton dawsonii* sp. n., from the Late Devonian of Quebec (Gaspé) and Ontario, Canada. Palaeontographica Amer., 8: 77—127.
- Beck, C. B., 1960: The identity of *Archaeopteris* and *Callixylon*. Brittonia, 12: 351—368.
- Brongniart, A., 1828—38: Histoire des végétaux fossiles ou recherches botaniques et géologiques sur les végétaux renfermés dans les diverses couches du globe. 1. 2. Paris.
- Chaloner, W. G., 1967: Spores and land-plant evolution. Rev. Palaeobot. Palynol., 1: 83—93.
- , 1986: Reassembling the whole fossil plant, and naming it. In Spicer, R. A. and B. A. Thomas (eds.) Systematic and taxonomic approaches in palaeobotany. Systematics Association Special Volume 31(1986): 67—78. Academic Press, London and New York.
- Cleal, C. J., 1986: Identifying plant fragments. In Spicer, R. A. and B. A. Thomas (eds.) Systematic and taxonomic approaches in palaeobotany. Systematics Association Special Volume 31(1986): 53—66. Academic Press, London and New York.
- Cridland, A., 1964: *Ameylon* in American coal balls. Palaeontology, 7: 186—209.
- Dawson, J. W., 1888: Geological history of Plants. New York, 290pp.
- Doyle, J. A. and L. J. Hickey, 1976: Pollen and leaves from the Mid-Cretaceous Potomac Group and their bearing on early angiosperm evolution. In C. B. Beck (ed.): Origin and early evolution of angiosperms. Columbia Univ. Press, New York, 139—206.
- Gothan, W. and H. Weyland, 1954: Lehrbuch der Paläobotanik. Akademie-Verlag, Berlin, 594S.
- Gottlieb, L. D., 1984: Genetics and morphological evolution in plants. Amer. Nat., 123: 681—709.
- Grauvogel-Stamm, L., 1978: La flore du grès à *Voltzia* (Buntsandstein supérieur) des Vosges du Nord (France). Mém. Inst. Géol. Univ. Louis Pasteur, Strasbourg, 50, 225 pp.
- Halle, T. G., 1927: Palaeozoic plants from Central Shansi. Palaeontologia Sinica, A, 2(1), 316pp.
- Harris, T. M., 1935: The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland, 4: Ginkgoales, Coniferales, Lycopodiales and isolated fructifications. Medd. om Greenl., 112: 1—176.
- , 1951: The fructification of *Czekanowskia* and its allies. Phil. Trans. Roy. Soc. London. B, 235: 483—508.
- , 1961: The fossil cycads. Palaeontology, 4: 313—323.
- , 1976: Two neglected aspects of fossil conifers. Amer. J. Bot., 63: 902—910.
- Heer, O., 1876: Beiträge zur Jura-Flora Ostsibiriens und des Amurlands. Mém. Acad. Imper. Sci. St.-Petersbourg, 7 sér., 22(12), 122S.
- Hickey, L. J. and J. A. Doyle, 1977: Early Cretaceous fossil evidence for angiosperm evolution. Bot. Rev., 43: 3—104.
- Hirmer, M., 1927: Handbuch der Paläobotanik, Bd. 1. Verlag V. R. Oldenbourg, München u. Berlin, 708S.
- Hlůstík, A., 1987: Frenelopsidaceae Fam. nov., a group of highly specialized *Classopollis*-producing conifers. Acta Palaeobotanica Polonica, 27(2): 3—20.
- Kidston, R. and W. H. Lang, 1921: On Old Red Sandstone plants showing structure from the Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire, pt. 4: Restorations of the vascular cryptogams, and discussion of their bearing on the general morphology of the Pteridophyta and the origin of the organization of land-plants. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 52: 831—854.
- Knoll, A. H. and G. W. Rothwell, 1981: Paleobotany: Perspectives in 1980. Paleobiology, 7: 7—35.
- Krassilov, V. A., 1975: Paleocology of terrestrial plants. Basic principle and techniques. Wiley, New York. 283pp.
- , 1977: The origin of angiosperms. Bot. Rev., 43: 143—176.
- Kräusel, R., 1949: Die fossilen Koniferen-Holzer (unter Ausschluss von *Araucarioxylon* Kraus) II. Kritische Untersuchungen zur Diagnostik lebender und fossiler Koniferen-Holzer. Palaeontographica, B, 89: 81—203. Stuttgart.
- Li Chengsen and J. Hsü, 1987: Studies on a new Devonian plant *Protopteridophyton devonicum* assigned to primitive fern from South China. Palaeontographica, B, 207: 111—131.
- Long, A. G., 1963: Some species of "*Lyginorachis papilio*" Kidston associated with stems of "*Pitys*". Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 65: 211—224.
- Martius, C. F. P. de, 1825: On certain Antidiluvian plants susceptible of being illustrated by means of species now living within the tropics. Edin. Phil. J., 12: 47—56, 270—281.
- Meyen, S. V., 1984: Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record. Bot. Rev., 50: 1—111.
- Oliver, F. W. and D. H. Scott, 1904: On the structure of the Palaeozoic seed *Lagenosroma lomazi*, with a statement of the evidence upon which it is referred to *Lyginodendron*. Phil. Trans. Roy. Soc., London, B197: 193—249.

- Potenie, R., 1956—60: Synopsis der Gattungen der Sporae disperse. Teil. I—III. Beih. Geol. Jb., 23(1956): 1—103; 31(1958): 1—114; 39(1960): 1—189.
- Remy, W. und R. Remy, 1959: Pflanzenfossilien. Akademie-Verlag, Berlin, 285S.
- Roselt, G. und W. Schneider, 1969: Cuticulae dispersae, ihr Merkmale, Nomenklatur und Klassifikation. Paläont. Abh., Abt. B, Paläobotanik, 3(1): 1—128.
- Rothwell, G. W., 1985: The role of comparative morphology and anatomy in interpreting the systematics of fossil gymnosperms. Bot. Rev., 51: 319—327.
- , 1987: The role of development in plant phylogeny: a paleobotanical perspective. Rev. Palaeobot. Palynol., 50: 97—114.
- Sternberg, G. K., 1820—1828: Versuch einer Geognostischen Botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. Bd. 1—2. Leipzig u. Prague.
- Stewart, W. N., 1983: Paleobotany and the evolution of plants. Cambridge Univ. Press, 405pp.
- Taylor, T. N., 1981: Paleobotany. An Introduction to fossil plant biology. McGraw-Hill Book Co., 589pp.
- and S. P. Stubblefield, 1986: The role of reproductive organs in the classification of fossil. In Spicer, R. A. and B. A. Thomas (eds.): Systematics and taxonomic approaches in palaeobotany, Systematics Association Spec. Vol. 31(1986): 79—90, Academic Press, London and New York.
- Wang Ziqiang and Wang Lixin, 1982: A new species of the lycopsid *Pleuromcia* from the early Triassic of Shanxi, China, and its ecology. Palaeontology, 25(1): 215—225.
- Wodehouse, R. P., 1935: Pollen grains: their structure, identification and significance in science and medicine. McGraw-Hill Book Co., New York and London.
- Zhang S.-Z. and Mo Z.-G., 1981: On the occurrence of Cycadophytes with slender growth habit in the Permian of China. Spec. Pap. Geol. Surv. Amer., 187: 237—242.
- Zhou Zhiyan, 1983a: *Stalagma samara*, a new podocarpaceous conifer with monocolpate pollen from the Upper Triassic of Hunan, China. Palaeontographica, B. 185: 56—78.
- , 1983b: A heterophyllous Cheirolepidiacean conifer from the Cretaceous of East China. Palaeontology, 26: 789—811.
- , 1987: *Elatides harrisii*, sp. nov., from the Lower Cretaceous of Liaoning, China. Rev. Palaeobot. Palynol., 51: 189—204.
- and Zhang Bole, 1989a: A middle Jurassic *Ginkgo* with ovule-bearing organs from Henan, China. Palaeontographica, B, 211: 113—133.
- and ———, 1989b: A sideritic *Protocupressinoxylon* with insect borings and frass from the Middle Jurassic, Henan, China. Rev. Palaeobot. Palynol., 59: 133—143.

[1988年12月3日收到]

WHOLE-PLANT STUDIES AND RECONSTRUCTIONS IN PALAEOBOTANY

Zhou Zhi-yan

(Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica, Nanjing 210008)

Key words : plant fossils, reconstruction, whole-plant biology.

Summary

It has become a primary goal of modern palaeobotany to study and reconstruct fossil plants in full so far as sufficient evidence is available, because a better understanding of palaeoecology, biology, development and phylogenetic relationships of fossil plants is possible only when they are more completely known. In so doing, the biggest obstacle to overcome is the fragmentary character of the material. Although incompleteness is a common deficiency for almost all fossil groups, the complex

life history, the short duration of attachment to the mother plant of reproductive organs (also leaves or branches of deciduous plants) and the open, often indeterminate and modular growth architecture of plants cause the situation much worse than it is in most animal groups (Knoll and Rothwell, 1981). The difficulties in restoring whole plants also lie in the fact that the correlation among organs is always less pronounced in plants than in animals, especially vertebrates. It is even more difficult to reconstruct a fossil plant when its disintegrated portions (or organs) were transported to and deposited in various areas and preserved in different ways. For these reasons, the organ-phenetic classification of fossil plants initiated in the last century still plays an unreplaceable role in recording the fragmentary discoveries. Practically, it is useful in ecological and biostratigraphical studies. Some palaeobotanists even make an attempt at exploring the potential evolutionary or phylogenetic implication of the isolated organs, particularly the reproductive organs, including the important works of Chaloner (1967), Hickey and Doyle (1977) and Meyen (1984). The disadvantage is, however, obvious as heterobathmy is so common that it is usually impossible to envisage the whole-plant based on the limited information obtained from isolated organs.

In order to study and reconstruct fossil plants in part or in full, it is necessary to obtain an abundant material by mass collecting. Most ideal are plant fossils preserved *in situ* or those which have suffered little transportation. The highly valuable specimens are those which bear intact ovules, spores or pollen, or two or more organs in organic connection. Palaeobotanists also take morphological consistency, and similarity in cuticular structure of the associated isolated organs as the important evidence. The discovery of pollen grains in the micropyle or pollen chamber of gymnospermous ovules usually provides a sound basis for linking the pollen-bearing organs with the ovule-bearing ones (Zhou, 1983a). The recurrent occurrence of the same organ-assemblage or of different organs in the same plant assemblage in different localities may be regarded as evidence in a lower degree of certainty.

Besides the organic reassembling of the whole fossil plants, palaeobotanists also aim at uncovering the full range of their variation. According to the principle of heterochrony (Rothwell, 1987), such variation may be served for phylogenetic interpretation of fossil plants. Furthermore, a full understanding of the morphological variation would possibly prevent specific (or generic) determination of fragmentary specimens from uncertainty and incorrectness in a greater degree and would materially lessen the unnecessary inflation of taxa.

There is no doubt that a more completely known fossil plant would contribute much to our knowledge of classification and phylogeny of plants. Both the dramatic discoveries of pteridosperms and progymnosperms are well-known examples. It is obvious that such fossil plants would also provide the basis for biological and ecological interpretation. In this sense, they may be considered as more or less entire biological entities rather than simple assemblages of isolated plant debris.

It is expected that major progress in palaeobotany will be made in China as more and more whole fossil plants are studied and reconstructed.