

榧栎叶复合群及其地史学和系统学意义*

周浙昆

(中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650204)

摘要 根据榧栎叶复合群研究的最新成果订正了国产榧栎叶属(*Dryophyllum*)的化石。通过对该属9种化石的整理, 将*Dryophyllum dewalquei*、*D. parvum*、*D. relongtanense*、*D. yunnanensis* 和 *D. sp.* 等5种分别归入 *Berryophyllum dewalquei*、*B. parvum*、*B. relongtanense*、*B. yunnanensis* 和 *B. sp.*; 将 *D. fushunense* 归入 *Castaneophyllum fushunense*; 将 *D. nervosum* 归入 *Quercus nervosum*; 将 *D. relongtanense* 的一部分归入 *Q. lantenoisii*; *D. subfalcatum* 尚不能确定归属, 但可以肯定不属榧栎叶复合群。同时, 还讨论了榧栎叶复合群的地史学意义。该复合群是原始壳斗科向现代壳斗科过渡的中间类群, 壳斗科各现代属出现的时间不早于古新世。

关键词 榧栎叶复合群; 古栗叶属; 古壳斗叶

STUDIES ON *DRYOPHYLLUM* COMPLEX FROM CHINA AND ITS GEOLOGICAL AND SYSTEMATIC IMPLICATIONS

Zhou Zhe-kun

(Kunming Institute of Botany, Academia Sinica, Kunming 650204)

Abstract Chinese specimens of *Dryophyllum* which regarded as 9 species have been revised based on Jones's researches on *Dryophyllum*. Five of them have been moved to *Berryophyllum* (*Dryophyllum dewalquei*, *D. parvum*, *D. relongtanense*, *D. yunnanensis* and *D. sp.*); *D. fushunense* to *Castaneophyllum fushunense*; *D. nervosum* to *Quercus nervosum*, and some specimen identified as *D. relongtanense* to *Q. lantenoisii*. Specimen of *Dryophyllum subfalcatum* from the Cretaceous of Northeastern China does not belong to *Dryophyllum*. Geological significance were discussed. *Berryophyllum* and *Castaneophyllum* seem to be middle-groups between ancient Fagaceae and modern Fagaceae. It also indicates that the modern genera of Fagaceae did not occur until the Eocene.

Key words *Dryophyllum* complex; *Berryophyllum*; *Castaneophyllum*

榧栎叶复合群(*Dryophyllum* complex)或榧叶属(*Dryophyllum*)一直被认为是壳斗科的一个化石属^[1-3]。有的学者甚至认为榧栎叶复合群是壳斗科的祖先, 所有壳斗科的现代属包括南水青冈属(*Nothofagus*)都源于榧栎叶复合群^[2,3]。在以后的研究中, 这个属又成了包罗万象的大口袋。所有与壳斗科有关又难于定属的化石, 甚至与壳斗科无关的一些化石都被放进了这个大口袋。这个大口袋的运用, 给壳斗科化石的分类和鉴定以及地史分

收稿日期: 1995-03-30 接受日期: 1995-06-09

陶君容教授提示研究课题并馈赠资料, 仅此鸣谢。

国家自然科学基金资助项目。

布、系统演化的研究都带来了极大的混乱。槲栎叶复合群始于晚白垩纪, 盛于古新世, 在始新世后逐步减少至消亡。这一时期又是壳斗科起源、演化和发展的关键时期。虽然这个复合群包含的类群十分复杂, 但不可否认其中一些种类是壳斗科最原始类群的代表^[4]。因此, 清理这一复合群分类上的混乱, 对壳斗科的起源、系统演化及其化石植物的研究都有重要的意义。我国植物学文献中, 以 *Dryophyllum* 定名的化石共 9 种, 集中分布于辽宁抚顺始新统和云南景谷始新统^[3, 5-7]。本文将结合国际上对槲栎叶复合群研究的最新进展, 清理这 9 个化石种的分类, 讨论槲栎叶复合群的地史学和系统学意义, 为壳斗科起源及地史演变的研究提供新资料。

1 槲栎叶复合群的分类简史

Dryophyllum 属这个名称首次出现于 Debey 的手稿中^①, 但 Debey 的手稿从未发表过。1865 年 Saporta^[1] 首次用 *Dryophyllum* 这一属名发表了产于法国巴黎盆地早古新世的两个叶化石, 但没有进行属特征的描述。根据国际植物学命名法规第 43 条, Saporta^[1] 不能作为 *Dryophyllum* 属的合格发表者。1868 年 Saporta^[8] 第一次描述了 *Dryophyllum*, 因此, 1868 年是 *Dryophyllum* 属合格的发表时间。Saporta^[1, 9, 10] 所发表的 *D. subcretaceum* 被指定为 *Dryophyllum* 的属模式。以后, *Dryophyllum* 属的特征、范围和定义不断被改变和扩大, 许多不同的种类都被放进了 *Dryophyllum* 属, 成了包罗万象的大口袋。

Jones 等^[4, 10] 对 *Dryophyllum* 进行了较为彻底的清理, 发现 *Dryophyllum* 包括至少以下 3 个大类的化石:

1.1 古胡桃叶属 (*Dryophyllum*)^[1, 4, 10]

根据图版描述, *Dryophyllum* 属的模式种叶基部偏斜、不对称, 表现出复叶的特征。再结合其它叶结构特征, 不属于壳斗科而明显属于胡桃科 (Juglandaceae)。我国发现和定名的 *Dryophyllum* 属不属此类。模式种产于法国巴黎盆地古新系统。

1.2 古栗叶属 (*Dryophyllum*)^[10]

主要叶结构特征、鉴定特征与现代栗属 (*Castanea*) 和栲属 (*Castanopsis*) 的叶结构特征相似。角质层特征: 上表皮中等厚度, 下表皮薄, 气孔限于下表皮, 气孔器为不规则型 (anomocytic), 气孔由 7 个副卫细胞包围。上下表皮均具单细胞的长毛、束状毛、星状毛^[5]。这几种毛被类型在壳斗科中主要见于栗属、栲属和栎属 (*Quercus*), 不规则型气孔在壳斗科各属中均有分布^[11, 12]。模式种 *Castaneophyllum tennesse* 产于美国田纳西古新统。

1.3 古壳斗叶属 (*Berryophyllum*)

主要鉴定特征具有壳斗科的某些特征, 但又不能归入任何一个现代属, 它与青冈亚属 (*Quercus* subg. *Cyclobalanopsis*) 的叶结构特征最为相似。角质层特征: 上表皮中等厚度, 下表皮薄, 上表皮具假气孔, 下表皮具不规则型气孔。气孔由 4~7 个副卫细胞包围, 有具柄束状毛 (stipitate tufts)。这种毛在壳斗科中仅限于栎属^[11, 12], 在高山栎类 (sect. *Brachylepides*) 和巴东栎类 (sect. *Engleriana*) 中发育最完善^[12]。模式种 *Berryophyllum w armanense* 产于美国田纳西古新统。

① Debey M. Sur les feuilles Querciformes des sables d'Aix-la-Chapelle. Comp. Rend. du Congrès de Bot. et d'Horticult. 2me partie, Bruxelles 1880. 83-97, fig. 1-26

2 中国槲栎叶复合群的订正

在我国发现和报道的槲栎叶复合群共 9 种, 经笔者清理分归 *Berryophyllum*、*Castaneophyllum* 和 *Quercus* subg. *Cyclobalanopsis* 等 3 属。

2.1 古壳斗叶属 (*Berryophyllum*)

2.1.1 狭叶古壳斗叶 (新组合) (*B. dewalquei* (Sap. et Mar.) Z. K. Zhou, comb. nov.)

1922 *Dryophyllum dewalquei* Sap. et Mar. Florin, p. 11; pl. 1: 8 ~ 11

1942 *D. dewalquei* Sap. et Mar. Endo, p. 42; pl. 17: 1 ~ 2

1978 *D. dewalquei* (狭叶槲叶, 中国新生代植物) WGCPC^① p. 43; pl. 31: 2; pl. 40: 3, 8 ~ 10, 12; pl. 41: 9

讨论: 从图版和描述看, 本种具有明显的壳斗科的叶结构特征, 但又不能归入任何一个现代属, 与古壳斗叶的特征吻合。

产于辽宁抚顺始新统。

2.1.2 小壳斗叶 (新组合) (*B. parvum* (Tao) Z. K. Zhou com. nov.)

1978 *B. parvum* Tao (小槲叶, 中国新生代植物), WGCPC, p. 44 ~ 45; pl. 37: 7; pl. 43:

2

讨论: 本种的叶结构特征与古壳斗叶属的模式种 *B. saffordii* 十分相似, 区别是本种叶较小。

产于云南景谷渐新统。

2.1.3 龙潭壳斗叶 (新组合) (*B. relongtanensis* (Colani) Z. K. Zhou. com. nov.)

1920 *D. relongtanense* Colani, p. 193; pl. 7: 8, pl. 8: 1 ~ 2, 11

1978 *D. relongtanense* (龙潭槲栎叶, 中国新生代植物) WGCPC, p. 45; pl. 31: 1; non. pl. 40: 4, 7, 13; pl. 41: 1 ~ 3

讨论: 在《中国新生代植物》引证的图版中仅 pl. 31: 1 具备古壳斗叶属的叶结构特征。其余引证的图版与同一产地的兰亭栎 (*Quercus lantenoisii*) 叶结构特征相同, 可归入现代青冈亚属 (详见以下订正)。

产于云南景谷渐新统。

2.1.4 云南古壳斗叶 (新拟) (*B. yunnanense* (Colani) Z. K. Zhou com. nov.)

1920 *D. yunnanense* Colani, p. 108; pl. 7: 4, 7, 10

1920 *Phyllites* cf. *Dyophyllum yunnanense* Colani, p. 189; pl. 7: 2

1978 *D. yunnanense* (云南槲叶, 中国新生代植物) WGCPC, p. 46; pl. 29: 2, 4; pl. 40: 5, pl. 41: 4 ~ 7

1978 *D. puryearense*, WGCPC, p. 45; pl. 40: 6

讨论: 本种的叶型、齿型及叶脉特征与古壳斗叶的鉴定特征吻合。在古壳斗叶中与之最相近的是 *B. saffordii*, 但后者齿更尖锐、叶脉较密而有别于本种。在《中国新生代植物》中还有一标本被定为 *D. puryearense*, 但 *D. puryearense* 已经被归入 *Berryophyllum saffordii*。产云南剑川双河中新统定为 *D. puryearense* 的标本在叶型、齿型和叶脉特征

上与 *B. saffordü* 都有一定差距, 而更接近于 *B. yunnanense*。

产于云南景谷渐新统、剑川中新统。

2. 1. 5 古壳斗叶未定种(*Berryophyllum* sp.)

1982 *Dryophyllum* sp. Li et Guo, p. 299; pl. 140: 1

讨论: 叶结构特征似古壳斗叶属, 但标本数量较少难于定种。

2. 2 古栗叶属(*Castaneophyllum*)

2. 2. 1 抚顺古栗叶片(*C. fushunense*(Chen et Wang) Z. K. Zhou comb. nov.)

1934 *D. tennesseensis* Endo, p. 43

1978 *D. fushunense*(抚顺槲叶, 中国新生代植物), WG CPC, p. 44; pl. 30: 2; pl. 35: 1; pl. 42: 2, 3; text-f. 22

讨论: 日本学者 Endo^[13], 在研究抚顺植物群时曾列出了 *D. tennesseensis* 的种名。后来发现在抚顺采集的化石中, 脉间距较稀而与 *D. tennesseensis* 可区别^[3]。笔者根据原描述和图版对照比较发现, 定为 *D. fushunense* 的标本齿式为古栗叶的 C1 而不是古壳斗叶的 C2 和 C3^[14, 15]。此外, 叶脉也明显宽于壳斗叶, 其余叶结构特征也接近古栗叶属而不是古壳斗叶属, 因此将其归入古栗叶属, 保留原来的种加词。 *C. tennesseensis* = *D. tennesseensis* 已被指定为古栗叶属的模式种。

产于辽宁抚顺始新统。

2. 3 青冈亚属(*Quercus* subg. *Cyclobalanopsis*)

2. 3. 1 显脉青冈(新组合)(*Q. nervosum*(Wang et Tao) Z. K. Zhou com. nov.)

1978 *D. nervosum*, WG CPC, p. 44; pl. 42: 1, 4; text-f. 23

讨论: 古壳斗叶属的主要鉴定特征是具有壳斗科的叶结构特征, 但不能归入任何一个现代属。从地层上看, 古壳斗叶在渐新世就逐步减少至消亡。在云南剑川中新统发现的定为 *D. nervosum* 的标本叶为长椭圆形, 侧脉对数较多、中脉凹陷等叶结构特征与现生种曼青冈(*Quercus oxyodon*) 非常接近, 具有明显的青冈亚属的叶结构特征, 可归入此亚属。

产于云南剑川中新统。

2. 3. 2 兰亭栎(*Q. lantenoisii*)

1920 *Q. lantenoisii* Colani, p. 305; pl. 14: 1, 3 ~ 7

1978 *Q. lantenoisii*, WG CPC, p. 50; pl. 36: 6. "*Quercus lahtenoisii*"

1978 *D. relongtanense*, WG CPC, p. 45; pl. 40: 4, 7; pl. 41: 1 ~ 3, non. pl. 31: 1

讨论: 在以上引证中定为 *D. relongtanense* 的标本, 叶较宽、侧脉对数较少、叶型等特征与青冈亚属更接近, 而与古壳斗叶属差异较大, 古壳斗叶属叶通常较窄^[4]。在已发现的青冈亚属中这些标本与同时代同产地的兰亭栎最接近。

产于云南景谷渐新统、开远中新统。

2. 4 排除种

2. 4. 1 亚镰槲叶(*D. subfalcatum*)

1878 *D. subfalcatum* Lesquereus, p. 163; pl. 63: 3

1938 *Dryophyllum subfalcatum* Dorf, p. 51 ~ 52; pl. 5: 1 ~ 2, 6

1984 *Dryophyllum subfalcatum* Guo, p. 86 ~ 87; pl. 1 ~ 1a

讨论: 从图版和描述看, 产于黑龙江晚白垩世的亚镰槲叶具腺齿、环结脉序这两个叶结构性状显然不是壳斗科的叶结构性状^[14, 15], 也不是 *Castaneophyllum* 和 *Berryophyllum* 的性状^[4]。而叶型和其它叶结构特征与古胡桃叶属也有较大差异。可以肯定亚镰槲叶不属于槲栎叶复合中的任何一种。它的归属有待更深入的研究。

3 讨 论

在槲栎叶复合群的三大类化石中“*Dryophyllum*”归入胡桃科已无疑问^[4, 10]。古栗叶属就其总体叶结构, 如有严格规律的达缘脉序 (craspedodromous)、发育完善的贯穿型三级脉 (percurrent tertiary veins)、刺状齿式、无规则型气孔器 (anomocytic) 等特征, 无疑属于壳斗科^[4, 14, 15]。在壳斗科中与之相似的有: 栗属、栲属、石栎属 (*Lithocarpus*)、青冈亚属和栎属的 *Q. variabilis* 和 *Q. acutissima*。在发现的古栗叶属的地层中还发现了全包坚果的刺状壳斗、花序及原位花粉^[5, 16]。这种全包坚果的刺状壳斗在壳斗科中仅见于栗属和栲属。因此, 古栗叶属是栗属和栲属的可能性最大。然而, 仅凭叶结构特征和全包坚果的刺状壳斗这一性状, 在化石中区分两者是很困难的。因此, 将古栗叶属认为是栗亚科 (包括: 栗属、栲属和石栎属) 而不是栗属^[5]的代表更合适。

古壳斗叶属同样具备了一些壳斗科的叶结构特征, 如刺状齿、达缘脉序、贯穿三级脉等叶结构特征^[4]。对叶角质层的研究还发现, 古壳斗叶属有具柄的毛^[4], 具柄束状毛在壳斗科中仅见于栎属 (包括青冈亚属)^[4, 11, 12]。因此, 认定古壳斗叶属最接近栎属。在栎属中, 从叶形看, 又与青冈亚属最相似, 特别是与 *Q. oxycodon*、*Q. gambleana*、*Q. lamellosa* 和 *Q. bambusaefolia* 的相似。但化石标本又以叶形较窄、长宽比较大、叶脉对数较多而不能归入现代青冈亚属中。

古栗叶属和古壳斗叶属同时出现于古新世, 在相同地质时代无壳斗科现代属的化石发现。渐新世以后, 这两个化石属逐渐减少, 至中新世完全灭亡。与此同时, 壳斗科现代各属的化石不断被发现和报道, 说明壳斗科在古新世已经分化成为两个大类, 同时表明壳斗科现代各属出现的时间不早于古新世。古栗叶属和古壳斗科是古代类群和现代类群之间的一种过渡, 两者之间确切的系统关系有待于更深入的工作来证实。

我国古栗叶属和古壳斗叶属最早见于抚顺始新统。云南景谷渐新统有较多的古壳斗叶属, 至中新统双河仍发现有少数古壳斗叶属化石。古壳斗叶属在中国灭绝的时间明显晚于在北美灭绝的时间。

参 考 文 献

- 1 Saporta G de. Etudes sur la vegetation du sud-est de la France a l'epoque tertiaire. *Ann Sci Nat (Bot)*, 1865. **3**: 46
- 2 Berry E W. Tree ancestors. Baltimore: Williams & Wilkins Co., 1923. 270
- 3 中国新生代植物编写组. 中国新生代植物化石. 见: 中国科学院北京植物研究所, 南京地质古生物研究所主编, 中国植物化石, 第三册. 北京: 科学出版社, 1978. 42~57
- 4 Jones J H, Dilcher D L. A study of the “*Dryophyllum*” Leaf forms from the Paleocene of Southeastern North America. *Palaeontographica Abt B*, 1988. **208**: 53~80
- 5 郭双兴. 松辽盆地晚白垩世植物. 古生物学报, 1984. **23**: 85~90
- 6 Colani M M. Etude sur les flores Tertiaires de quelques gisements de l'Indochine et du Yunnan. *Bull Serv l'Indochine*, 1920. **8**: 1~260
- 7 李浩敏, 郭双兴. 种子植物. 见: 南京地质矿产研究所主编, 华东地区古生物图册 (三), 中生代分册. 北京: 地质出版社, 1982. 280~316
- 8 Saporta G de. Prodrome d'une flora fossile des travertins anciens de Sezanne. *Soc Geol Fr Ser. 2, 8; Mem*, 1868. **5**: 289

~ 436

- 9 Andrews H N. Index of generic names of fossil plants, 1820 ~ 1965. *US Surv Bul*, 1970. **1300**: 354
- 10 Jones J H, Manchester S R, Dilcher D L. *Dryophyllum* Debey ex Saporta, Juglandaceae not Fagaceae. *Re Palaeob Palyt*, 1988. **56**: 205 ~ 211
- 11 Jones J H. Evolution of the Fagaceae: The implications of folia features. *Ann Mo Bot Gard*, 1986. **73**: 228 ~ 297
- 12 Zhou Zhe-Kun, Wilkinson H, Wu Zheng-yi. Taxonomical and evolutionary implications of the leaf anatomy and architecture of *Quercus* L. subgenus. *Quercus* from China. *Cathaya*, 1995. **7**: 1 ~ 34
- 13 Endo S. The Geological age of the Fu-shun group, south Manchuria. *Proc Imp Acad*, 1934. **10** (8): 11 ~ 18
- 14 Hickey L J. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. In: Metcalfe C R, Chalk Z eds., *Anatomy of the Dicotyledons*. 2nd ed. Oxford: Clarendon Press, 1979. 25 ~ 29
- 15 Hickey L J, Wolfe J K. The bases of angiosperms phylogeny: Vegetative morphology. *Ann Mo Bot Gard*, 1975. **62** (3): 538 ~ 589
- 16 Crepet W L, Daglian C P. Castaneoid inflorescences from the middle Eocene of Tennessee and the diagnostic value of pollen (at the subfamily level) in the Fagaceae. *Am J Bot*, 1980. **67**: 739 ~ 757

《中国地质时期植物群》之书评

《中国地质时期植物群》是近年根据从前一世纪中叶以来,中外学者,特别是近 40 多年中国学者逾千篇论文(包括专著和资料)进行的综合性的、系统的总结,是一部可与国际本科学术著作接轨的专著。本书不但以大量出自我国学者调查研究的第一手资料证明了我国是研究地质时期全球性植物群及其区划与历史演变的不可缺少的重要地区,也证明了我国是最早陆生植物的故乡之一。其材料对研究陆生维管植物早期分化、演变有极重要的价值,证明了我国是石炭纪、二叠纪华夏植物群的摇篮和故乡,是当时四大植物群交汇的唯一地区。侏罗纪、白垩纪化石不但提供苏铁、银杏等起源演化的重要材料,尤其重要的是和其一脉相承的新生代植物群,而为解决被子植物起源和大发展这一“不解之谜”提供重要线索。凡此诸端,本书都做了系统的叙述、重点的论证,并尽量和国外同期植物群进行对比,以图文并茂的有关表格、插图和大量标本精照来表达。由于本书各章节具自己的特色,如第一、二章第五节,有关陆生维管植物的多元起源问题和南北半球不同地理分区的问题;第三章第三、四节,有关前华夏植物群的提出和何时形成问题以及许多欧美区植物分子的超前出现现象;第四章第四节,我国兼有华夏、安加拉、欧美和岗瓦纳四大植物地理区的提出;第五章和第六章,安加拉、华夏两植物群的关系,华夏植物群的起源、演替和衰亡、大羽羊齿的演化、煤核植物群与华夏植物群的关系等的论述;第七章第四节,关于古植物地理分区的三原则;第八章第二节、五、有关侏罗纪苏铁、卷柏科、麻黄目和银杏科的研究,以及关于被子植物的报道;第九章第三节,早白垩世被子植物事件;第十章第七节,三、关于中国晚白垩世至早第三纪植物区系与北半球孢粉植物区系的关系;第十一章第四、五节,植物群区系的划分和古气候特征;第十二章第二、三节,更新世和全新世植被与环境(或气候)的研究等等,这些特色都体现了中国学者对有关问题的研究深度和广度,常有精细论述和精辟见解,对有关学科都有着启发和指导作用,因此本书具有既全面概括而又重点突出的特点,是中国古植物学的划时代的巨著。正如本书序言和内容简介所指出,它反映“我国在古植物学领域的主要成就”。它“以地质时代为纵线,分别详述了志留纪至第四纪各地质时期植物群的总体面貌与演化历史,侧重系统分析总结各纪植物群(以植物大化石为主,结合孢粉化石)的组成、性质、特征与对比、植物地理区的划分与演替,以及具我国特色的若干古植物学论题”,诚然是“了解我国古植物群发展历史的必不可少的参考书”。它“提供了丰富而较准确的资料,并有助相关学科……对某些问题的深入研究”。当然,像这样多人执笔的系统巨著,不可避免地会存在一些小疵,如名词的统一问题(如劳亚大陆和劳俄大陆),或限于资料的体例问题,但已是绝无仅有或已有言在先,不足为病。但中国也是研究生命起源的重要基地,古生代的寒武纪及寒武纪以前的海相植物群未有涉及,不免令生物学出身的读者略有遗憾,且亦觉书题应有“中国陆相”字样才更符合内容。另觉如果综合各章,以图表示各纪主要植物纲目科及植物群的消长情况,或许使相关学科读者更能掌握和运用如此丰富的资料。有关各古植物的形态解剖研究,特别是新生代古植物的果实、种子、木材等实物的深入研究,似亦为今后继续深入工作的当务之急。



吴征镒

(中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650204)