

文章编号:1007-3701(2002)02-60-06

长江流域中三叠世肋木植物的衰退 及其适应性生存对策

孟繁松 李旭兵

(中国地质调查局地层古生物研究中心,湖北 宜昌 443003)

摘要:肋木植物茎细,不分枝,茎上却顶生一枚十分庞大的孢子囊穗,给人以头重脚轻的印象,因而被视为生命力不强的特化类群。这类植物为了更好地延续物种后代和防止衰退,采取了增强生殖力、生殖器官远距离传播能力和叶形态多样化等一系列适应性生存对策。肋木在长江流域的分布层位由东向西逐渐升高,表明安尼早期它在该地区几乎是同时出现的,其扩展方向由西向东而入,而中、晚期分布区则由东向西逐渐缩小。

关键词:肋木;植物衰退;生存对策;中三叠世;长江流域

中图分类号: Q914.81

文献标识码: A

肋木(*Pleuromeia*)系全球十分珍贵的植物化石之一,它不仅对鉴定三叠纪早、中期的地层时代有重要意义,而且在生物系统演化上具有古生代鳞木类与现代水韭植物的过渡性质,因而深受广大地质古生物学者的重视^[1]。该属植物系古生代鳞木类的后裔^[2],始现于二叠、三叠纪之交全球生物大绝灭之后的复苏期,在三叠纪早、中期曾大为发展,昌盛一时,并为当时植被中的优势类群,其分布范围十分广泛,几乎遍布欧、亚大陆^[3,4],甚至在澳大利亚东部也有发现^[5]。从中三叠世拉丁期开始,才走上绝灭之路。

肋木是一种矮小的灌木状石松植物,它自出现以来就有天生的不足,一直被视为生命力不强的特化类群。但是,为什么它在生物发展史上能占据 23 Ma 时间,曾一度长命不衰呢?本文依据长江流域大量的肋木化石资料,对以上问题提出一些粗浅的看法。

1 地层简介

在华南地区,肋木化石首次发现于川东奉节县大窝凼^[6],后来在鄂西、湘西北、鄂东、苏南等地陆续发现,但其分布范围都限于长江南岸一带^[7]。近几年随着研究的不断深入,在长江北岸一带,如川东巫山、鄂西秭归香溪等地也有发现。化石产出层位均为中三叠统。长江流域的中三叠统出露很好,厚度巨大(一般 1 000 m 左右),岩石组合类型甚为复杂。在长江三峡一带基本为紫红色碎屑岩与碳酸盐岩交替沉积;在湘西北一带大致以紫红色碎屑岩为主,且上部夹碳酸盐岩沉积;而鄂东、皖南及苏南一带则主要为紫红色碎屑岩沉积。在红层中常夹灰绿色砂质泥岩薄层或灰绿色砂质泥岩透镜体,所有肋木植物化石几乎都发现于这些灰绿色泥岩薄层或透镜体中。

长江流域的肋木化石产于川东、鄂西和湘西北中三叠统巴东组、鄂东中三叠统陆水河组及蒲圻组和苏南中三叠统仙鹤门组及黄马青组。上述各地中三叠统划分与对比见表 1。

收稿日期:2002-03-12

基金项目:中国地质调查局项目(20011390072)。

作者简介:孟繁松(1938—),男(汉族),研究员,从事地层古植物学研究。

表1 长江流域中三叠统划分与对比

Table 1 Subdivision and correlation of the Middle Triassic Series in the Yangtze valley

	川 东		鄂 西		鄂 东		皖 南	苏 南
中 三 叠 统	巴 东 组	五 段	巴 东 组	五 段	蒲 圻 组 ※		黄 马 青 组	黄 马 青 组
		四 段		四 段				
		三 段		三 段				
		二 ※ ※ 段		二 ※ ※ 段				
		一 ※ 段		一 ※ 段				
					陆 水 河 组	砂泥岩段※ 灰岩段	马山桥组 东马鞍山组	仙鹤门组※ 周冲村组

注：※为肋木化石的分布层位。

2 肋木植物的衰退现象

从植物体的形态来看,肋木实际上是古生代树状石松植物的“孑遗”^[1],其形态十分奇异,茎直立,不分枝(图1),茎不粗,最粗直径不过10 cm,最小仅3 mm,一般5~10 mm,其茎上却顶生一枚十分庞大的孢子囊穗(图1,A;图版-1~7),给人以头重脚轻的印象。

植株矮小,长江流域的肋木植物高约70~80 cm,最矮不足5 cm(图版-6),一般10~20 cm,在物种发展过程中这类植物茎干不断缩短,而孢子囊穗则逐渐伸长膨大。

营养叶呈针状或伸长狭三角形(图1,B),其常缩存,易脱落,在茎上仅留下叶的痕迹(图1,B)。因营养叶的脱落,植物仅靠生殖叶进行光合作用。因此,在植物化石中,通常只能见到散落的营养叶,而且保存为化石的极其稀少,其茎干化石上一般只能见到生殖叶。这是植物衰退现象的一种表现。

植物通常雌雄同株,大孢子囊较小孢子囊为下位,自孢受精。这种情况类似近亲结婚,所产生的后代必然生命力不强,以致肋木在物种形成过程中成为特化的类群。

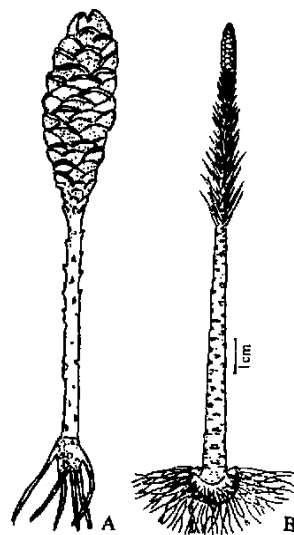


图1 肋木植物复原图

Fig.1 Reconstruction of *Pleuromeia*

3 肋木植物抗衰退的生存对策

长江流域中三叠世肋木植物存在明显的衰退现象是肯定的,但它为了增强物种的延续能力,采取了一系列抗衰退的生存对策,其主要表现在:

(1) 增强生殖器官远距离传播能力

据笔者研究,肋木植物生存的生态领域是相当广阔的。有的生长在距海岸较远、带微咸的陆地河湖附近,如华北山西和陕西的肋木^[8,9];有的分布在较平坦、受海浪冲击很小的滨海岸边,如长江流域的肋

木^[7]。这类植物的孢子囊适于在水上漂流^[10],并随着河流或洋流进行远距离的传播。

肋木之所以适于在水上漂浮,是因为它具有很特殊的生态结构,而这些结构的产生是其适应外界环境的结果。如肋木的孢子囊近似盘形,上表面凹,下表面凸,并紧贴于孢子叶的腹面,脱落时通常与孢子叶连在一起;孢子叶一般呈短椭圆形,前端尖凸,后端平截,下表面光滑,整个形态如同水上的小船。这样的结构无疑有利于孢子囊在水上漂浮,同时孢子囊在长距离漂流过程中,孢子叶可保护其免受破坏,以提高孢子的成活力。

更为重要的是,肋木生长在滨海岸边,时而受到潮水和海浪的影响。涨潮时,肋木植物部分或全部被水所淹没,这里就变成了泻湖环境;退潮时其又露出来,此地又变成了干化泻湖。肋木植物为了适应这种海水进退频繁的高能环境,而不被水淹死,其孢子叶具有很巧妙的结构与此相适应。例如,肋木孢子叶的前缘有一叶舌坑和一很特别的唇瓣(图 2:6~10)。推测这种叶舌坑可能相当于储气腔,而唇瓣可能相当于气腔盖并能自动开与关。当植物被水淹没时,其唇瓣就自动关闭,利用叶舌坑内的空气来呼吸;当植物露出水面时,其唇瓣又自动张开,不断地进行吐水,将体内的水分和盐分排泄出来。

总之,肋木的孢子囊在远距离传播过程中,总有机会找到适合于它生存的生态环境,生长发育,繁殖后代,并尽可能向四周扩展,最后聚集成植物群落,达到物种繁荣和防止植物衰退的目的。

(2) 增强植物的生殖力

增强植物自身的生殖能力,是植物抗衰老又一重要的生存对策。肋木植物在漫长的发展过程中,不断强化生殖器官,加强繁殖功能。它的孢子囊穗大而长,呈圆柱形或穗状,由许多孢子囊组成。孢子囊穗比茎长得多(图版-2,5~7),大、小孢子囊都很大,几乎占满整个孢子叶的腹面(图 2:7~17),最大者可达 40 mm×30 mm,一般 25 mm×20 mm。在孢子囊内含大量的大孢子或数以千计的小孢子,孢子散落的周围形成无数密密麻麻的小黑点(图版-8)。据估计,在孢子囊内每立方厘米至少有 500 个大孢子,假设大孢子受精后,成活力为千分之一,就足够物种繁殖后代了。更有趣的是,肋木植物生长在十分动荡的滨海岸边,其孢子囊常被海水带来带去,不易落于原地萌发,但它的大孢子重而坚实,这显然有利于孢子散落 after 快速落地,就地发育成新的植株。很明显,植物只有提高生殖力,才能使自己长盛不衰,保持生命活力。

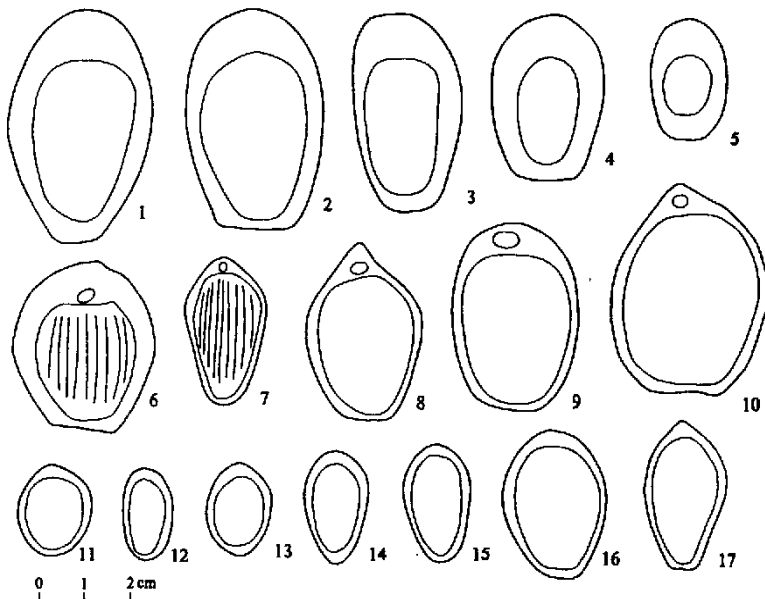


图 2 肋木孢子叶和孢子囊的形态

Fig.2 Morphologies of the sporophylls and sporangia of *Pleuromeia*

(3) 叶形态多样化

肋木植物的叶子可塑性很大,不仅随其在茎上着生部位的不同而变化,而且也因生态环境的不同而改变。生殖叶呈椭圆形、卵形、近菱形、近圆形。叶形态多样化,在某种程度上有利于植物适应变化了的环境条件,扩大其生存领域和分布范围^[11]。前已提及,它的营养叶常萎缩,易脱落,一般为狭三角形,叶厚,角质层也厚,这也是植物抗衰老的一种表现。植物一旦遇到对自己生长不利的环境条件,就尽可能减小自身的表面积或增厚表皮角质层,以防止水分过分的蒸腾和养分不必要的散失。尽管这是植物对外界环境的一种消极适应,但能确保物种的生存。

以上种种现象表明,肋木虽然有先天不足,但物种具有很强的抗衰老能力,既能适应滨海环境,又能在近海陆地生长,以致在生物发展史上占据很长一段时间。但须指出的是,肋木植物这种抗衰老现象是无意识的,没有思维的,实质上是它长期适应外界环境的结果^[12]。

4 肋木孢子囊传播与海平面变化

由于肋木的孢子囊能随着河流或洋流而漂流,所以它能漂洋过海,其分布是跨洲的、全球性的。它之所以在三叠纪早、中期得到最广泛的扩展,可能与当时全球海平面升降密切相关^[13]。

据笔者研究,长江流域肋木的分布层位自东向西有一定的规律,其具体层位(表1)是:在苏南一带,肋木仅分布于仙鹤门组上部至黄马青组的底部;在鄂东一带,仅分布于陆水河组砂泥岩段至蒲圻组的底部,此地产出层位与苏南大体相当;在鄂西一带,分布层位明显升高,见于巴东组1段至2段中部;川东一带分布层位则更高,见于巴东组1段至2段顶部。由此不难看出,在中三叠世安尼期早期,肋木在长江流域几乎是同时出现的,其传播方向大致由西向东而入,但安尼期中、晚期,它的分布区则由东向西逐渐退缩。

长江流域肋木传播和分布区退缩的根本原因可能为当时海平面变化所致。早三叠世时,华南除海南岛和康滇古陆有陆相沉积外,基本上是一片汪洋大海,此时肋木植物显然无着生之地,因而华南迄今没有可靠的化石记录。但随着中三叠世来临,扬子地台普遍抬升,致使三峡和扬子中、下游出现大片的滨海环境。此时由于中、下扬子海盆的海水仍相互沟通,海水来自特提斯海,海浸方向经云南、四川沿长江流域自西向东大举而入,从而导致适于在水上漂流的肋木孢子囊也向东迅速传播和发展。但安尼期中、晚期,由于印支运动的影响,扬子地台构造分异加强,造成了台地东升西拗的局面,进而导致台地的海退作用又由东向西周期性发生,由此引起肋木分布区也由东向西逐渐退缩。

就全球范围来说,肋木孢子囊传播方向也有一定的规律,笔者依据其始现的时代及早期类型的生态环境,推测在北半球,肋木及其相似的植物最初可能起源于高纬度或近极地寒冷的地方,由此向低纬度即特提斯海北岸传播,然后再随特提斯海自西向东的海浸经云南、四川扩展到整个长江流域;而南半球,与此类似的植物孢子囊则可能发生于高纬度的地方,它们随着冈瓦纳古陆的解体及板块向低纬度漂移,亦随之向赤道一带传播。

参考文献:

- [1] 王立新,解志民,王志强. 山西沁水盆地早三叠世肋木属的发现及其地层意义[J]. 古生物学报,1978,17(2):195—211.
- [2] 徐仁. 植物的发展. 生物史(第二分册)[M]. 北京:科学出版社,1980.1—247.
- [3] Dobruskina I A. Triassic floras of Eurasia. Trans Geol Inst Acad Sci USSR,1970,208:158—212.
- [4] Fuchs G, Grauvogel-Stannl, Mader D. Vnne remarquable flore a *Pleuromeia* et *Anomopteris* in situ du Buntsandstein moyen (Trias inferieur) de l'Eifel (R.F. Allemagne). Morphologie, paleoecologie et paleogeographie. Palaeotographica B, 1991, 222 (4—6):89—120.
- [5] Retallack G J. The life and time of a Triassic lycopod. Alcheringa, 1975, 1:3—29.
- [6] 孟繁松,张振来,盛贤才. 长江三峡地区三叠—侏罗纪地层,古生态和古气候分析[A]. 中国地质科学院地层古生物编委会. 地层古生物论文集[C]. 北京:地质出版社,1995.107—129.

- [7] 孟繁松,徐安武,张振来,等. 长江三峡及邻区巴东组非海相生物群和沉积相[M]. 武汉:中国地质大学出版社, 1995.1—76,1—20.
- [8] 王自强,王立新. 华北石千峰群早三叠世早期植物化石[J]. 山西地质,1989,4(1):23—40.
- [9] 王自强,王立新. 华北石千峰群早三叠世晚期植物化石[J]. 山西地质,1990,5(2):7—154.
- [10] 周志炎,厉宝贤. 海南岛琼海九曲江早三叠世植物的初步研究[J]. 古生物学报,1979,18(50):444—462.
- [11] 李杨汉. 植物学(上册)[M]. 北京:高等教育出版社,1959.1—293.
- [12] 郭学聪. 达尔文主义[M]. 北京:人民教育出版社,1961.1—326.
- [13] Wang Z Q. Advance on the Permo-Triassic lycopods in North China. I am Isoetes from the Mid-Triassic in northern Shanxi Province. *Palaeontographica B*, 1991, 222(1-3):1—30.

DECLENSION AND SURVIVAL STRATEGY OF THE MIDDLE TRIASSIC *PLEUROMEIA* IN THE YANGTZE VALLEY

MENG Fan-song, LI Xu-bing

(Center for Stratigraphy and Palaeontology, China Geological Survey, Yichang 443003, China)

Abstract: The genus *Pleuromeia*, being one of the very valuable fossil plants of the world, is widespread during the Middle Triassic in the Yangtze valley. The stems of the genus are erect, unbranched, thin, terminating in a quite large strobilus, which give us a impression of top heaving and weak vitality. Through a series of survival strategy, such as increasing the plant reproductive power, long distance spread of reproductive organs and variety of leaf morphology, the genus *Pleuromeia* successfully continued species progeny and preventing declension. The genus *Pleuromeia* appeared in the Yangtze valley during the Anisian Period.

Key words: genus *Pleuromeia*; plant declension; survival strategy; Middle Triassic; Yangtze valley

图 版 说 明

1~8. *Pleuromeia sanzaiensis* Meng 长江三峡肋木

1~7. 均为较完整的小植株,具假根、茎和孢子囊穗,其中 1、6, $\times 2$; 2~5、7, $\times 1$;

8. 茎的下部和根托,具假根,其周围密密麻麻的小黑点为大孢子, $\times 1$.

产地层位:四川奉节县大窝凼中三叠统巴东组 2 段中部

