

金缕梅科系统发育的古孢粉学证据

王 宪 曾

(北京大学地质系, 北京 100871)

PALAEOPALYNOLOGICAL EVIDENCE OF PHYLOGENY IN HAMAMELIDACEAE

WANG XIAN-ZENG

(Department of Geology, Peking University, 100871)

Abstract This paper deals with evolution, classification and pollen morphology of the Hamamelidaceae, an important family in phylogeny of angiosperms.

I. Pollen morphology and systematics of modern Hamamelidaceae.

The pollen morphology of the family may be divided into the following four types: (1) Tricolpate: *Hamamelis*, *Loropetalum*, *Mytilaria*, *Corylopsis*, *Sysopsis*, and *Distylum* etc.; (2) Tricolpate with operculum: *Disanthus*; (3) Tricolporate: *Rhodoleia*; (4) Pantoporate: *Liquidambar*.

The tricolpate pollen of the Hamamelidaceae is a primitive type in angiosperms, but the most ancient type is monocolpate pollen. Therefore, the family might have evolved from the Magnoliaceae of the monocolpate pollen. The pantoporate pollen is an evolutionary type in the family. It might have evolved from the tricolpate pollen.

II. The fossil pollen of the Hamamelidaceae

1. General introduction of the fossil pollen of the family Hamamelidaceae

The most ancient fossil pollen belonging to the family was found in the middle-late Early Cretaceous. Palynologists call the fossil pollen of the Hamamelidaceae *Retitricolpites*, which consists of three genera: *Hamamelis* L., *Corylopsis* Sieb. et Zucc and *Fothergilla* Murr. *Liquidambar* is of an advanced type in the fossil pollen of the Hamamelidaceae. It was found in the period from the Palaeogene to the Neogene in China.

2. The geological history of the Hamamelidaceae may be divided into the following four stages:

(A) The Early Cretaceous stage or origination stage. The family may be evolved from Magnoliales in the middle-late Early Cretaceous. (B) the Late Cretaceous stage or formation stage. The family is much developed in the period. (C) The Tertiary stage or development stage. The family was a much developed one among angiosperms. (D) The Neogene to modern stage or perfection stage. The evolutionary type, the *Liquidambar* type of the Hamamelidaceae, was much developed in the Neogene.

III. The palaeopalynological evidence of evolution of the Hamamelidaceae

The earliest fossil pollen of angiosperms was found in the Barremian (Early Cretaceous) in England, Israel, the United States of America etc., and was named as *Clavatipollenites* by Couper (1953). In recent years, *Clavatipollenites* was also found in the middle-late Early Cretaceous in Nei Monggol and Jiangxi Province of China. We also found *Retitricolpites* in the middle-late Early Cretaceous in Nei Monggol and Jiangxi Province. *Retitricolpites*, belonging to the Hamamelidaceae, is a primitive type among angiosperms, but it is younger than *Clavatipollenites*. Therefore, the pollen of Hamamelidaceae may have evolved from *Clavatipollenites*, which may have evolved in turn from that of Magnoliales.

Key words: Hamamelidaceae; Phylogeny; Palynology

摘要 本文系统描述了现代金缕梅科中主要属的花粉形态特征,并在此基础上运用孢粉学的资料探讨了金缕梅科的系统分类及其演化规律。

文中还详细记述了金缕梅科中化石花粉的形态、出现的地质时代及分布;并进一步探讨了金缕梅科的地质演进历史。文章认为,早白垩世时期为金缕梅科的发生期,晚白垩世为金缕梅科的发展期。在这一时期金缕梅科中的主要属——金缕梅属 *Hamamelis*、蜡瓣花属 *Corylopsis*、弗特吉属 *Fothergilla* 均已出现。被子植物第一次在植物界中占据优势。进入早第三纪时期金缕梅科得到了进一步的发展和完善,花粉形态由三沟型演进出散孔型。

最后,本文通过对金缕梅科孢粉形态学的研究和生物地层学的研究,详细的论述了金缕梅科演化的古孢粉学证据。文章认为金缕梅目可能由棒纹粉(*Clavatipollenites*)直接演进而来,而后再演进金缕梅科中其他各属种。文中还根据孢粉形态学的分析和孢粉生物地层学的研究,提出金缕梅科中的枫香属 *Liquidambar* 是和金缕梅科中的主要类群(三沟型)完全不同的两个类群,从而同意枫香属应当从金缕梅科中独立出来,另建立一个阿丁枫科 *Altingiaceae*。

关键词 金缕梅科;系统发育;孢粉学

金缕梅科 Hamamelidaceae 是被子植物系统发育中的一个关键的科,深入研究金缕梅科的现代和化石花粉的形态特征、演化规律、分类系统及其地质演进历史,将会对被子植物的起源及早期演化提供宝贵的科学资料。

(一) 现代金缕梅科花粉形态及分类

金缕梅科(广义)共有 24 个属、100 多种;我国有 16 属、66 种;主要分布于亚热带地区。

从已研究过的金缕梅科的花粉形态特征看(中国科学院植物研究所古植物室孢粉组

等 1982; 张金谈 1958), 绝大多数的属种为三沟类型, 少数具三孔沟、散孔的类型。现根据萌发孔的特征及纹饰可将金缕梅科的花粉形态分为如下四个类型:

1. 三沟型花粉: 金缕梅科中大多数属种均属于三沟花粉。如, 金缕梅属 *Hamamelis*、榧木属 *Loropetalum*、四药门花属 *Tetrathyrium*、壳菜果属 *Mytilaria*、蜡瓣花属 *Corylopsis*、秀柱花属 *Eustigma*、水丝梨属 *Sycopsis*、蚊母树属 *Distylium*、山白树属 *Sinowilsonia*、牛鼻栓属 *Fortunearia* 以及马蹄荷属 *Symingtonia* 等。

花粉(以金缕梅属为例)近球形、扁球形、长球形, 极面观为三裂球形; 大小 $15-23 \times 18-32 \mu\text{m}$ 。具三沟, 沟细长, 末端尖, 具沟膜。外壁厚 $1.3-2.3 \mu\text{m}$; 具细网状纹饰(图 1:1,2)。

2. 三沟具沟盖型花粉: 该类型花粉在金缕梅科中只有一属一种, 即双花木属。该属为落叶灌木, 分布于湖南、江西、浙江和日本南部山地。该属花粉形态特征为: 花粉扁球形, 极面观为三裂圆形, 赤道面观为椭球形。大小 $24.5 \times 23.5 \mu\text{m}$ 。具三沟, 沟细长, 末端尖, 具明显的沟盖, 盖宽 $1.2 \mu\text{m}$, 外壁厚 $1.2-1.7 \mu\text{m}$, 具网状纹饰(图 1:3,4)。

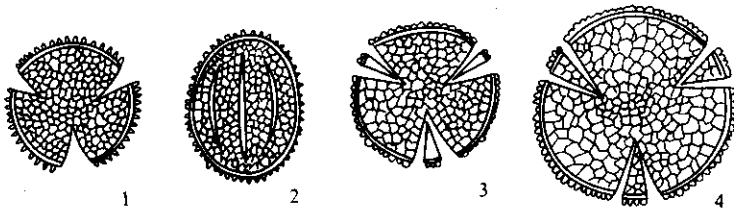


Fig.1 1,2. *Hamamelis* 3,4. *Disanthus*

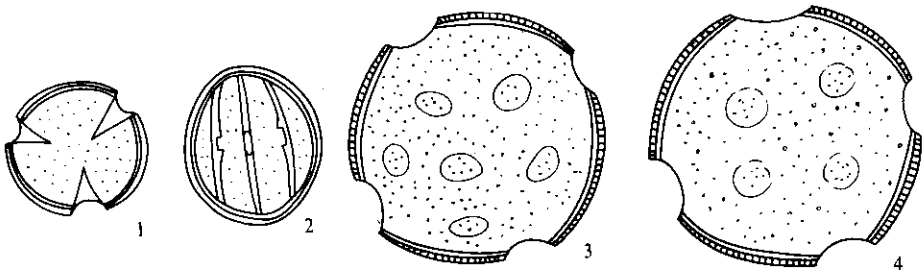


Fig.2 1,2. *Rhodoleia* 3,4. *Liquidambar*

3. 三孔沟型花粉: 金缕梅科中具三孔沟类型的花粉只有红花荷属 *Rhodoleia* 一属。花粉(以红花荷属为例)长球形或扁球形; 极面观为三裂圆形。大小为 $19-28 \times 19-26 \mu\text{m}$; 具三孔沟, 沟长, 内孔不明显, 外壁具细颗粒状纹饰(图 2:1,2)。

4. 散孔型花粉: 该类型的代表属为枫香属 *Liquidambar*。其花粉形态特征为: 近球形, 直径 $28-46 \mu\text{m}$, 具散孔, 孔 $12-25$ 个, 孔径 $4.8-11.9 \mu\text{m}$, 具孔膜, 孔膜上具颗粒状纹饰。外壁厚为 $1.8-3 \mu\text{m}$, 两层, 外层厚于内层, 表面具细网状至粗颗粒状纹饰(图 2:3,4)。

从上述金缕梅科的花粉类型及其形态特征可以看出金缕梅科的最主要的花粉类型为

三沟型。三沟型的花粉一般认为是被子植物中比较原始的花粉类型之一。在被子植物中，比三沟花粉更原始的则为木兰目的单沟型花粉。显然在金缕梅科中是没有单沟型的花粉的。所以金缕梅科至少应当较木兰目 Magnoliales 为进化。

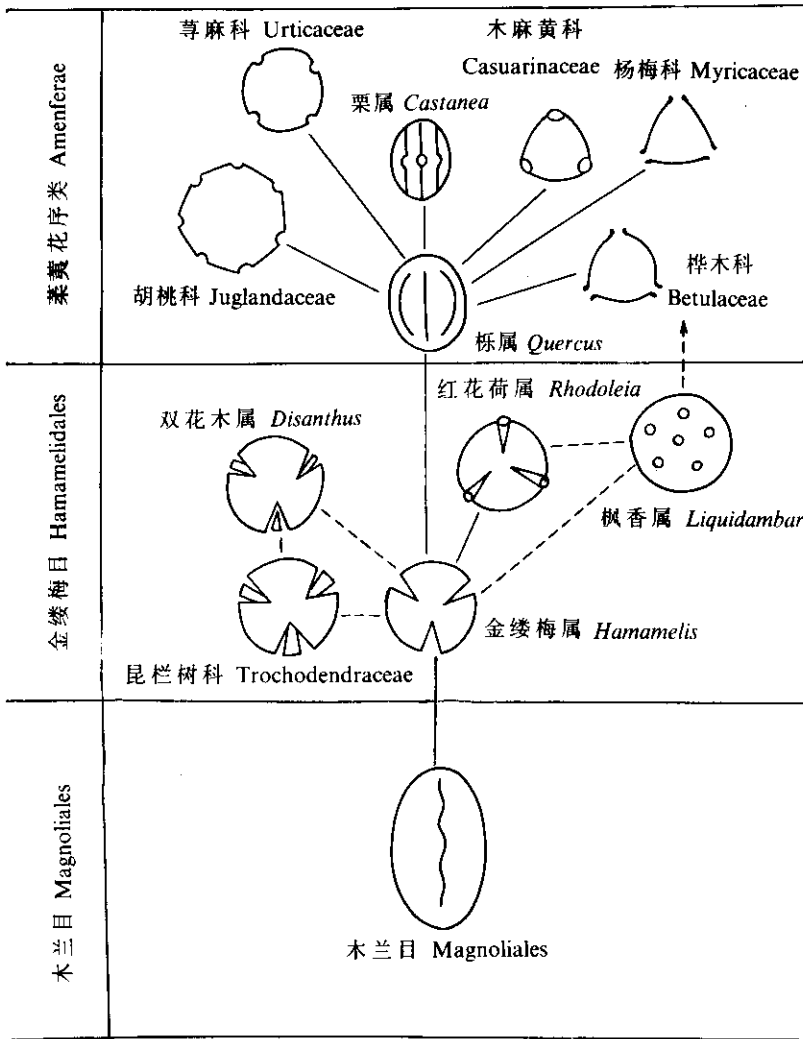


图3 金缕梅科的分类及演化

Fig. 3 Classification and evolution of the Hamamelidaceae

另据 Cronquist (1968) 的分类, 昆栏树目归入金缕梅亚纲之中, 现代昆栏树科也具三沟型花粉, 而且也具有沟盖, 该特点恰好和金缕梅科中的双花木属的花粉形态特点十分相似。据此笔者认为金缕梅科可能由木兰目演进而来。(图3)

在金缕梅科中还包括了一些较进化的类型; 如三孔沟型的红花荷属、特别是具散孔的枫香属。随着花粉形态学研究的深入, 不少分类学家和孢粉形态学家(张金谈 1979)指出, 鉴于金缕梅科的枫香属的花粉为散孔类型, 和以三沟型花粉为主体的金缕梅科的花粉差别悬殊, 建议将具散孔的枫香属和蕈树属 *Altingia* 独立成立一个科, 称阿丁枫科

Altingiaceae(张金谈 1958)。另外,许多分类学家认为金缕梅科和壳斗科、桦木科、胡桃科等(他赫他间 1959)三沟、三孔型花粉有一定的亲缘关系,一般认为孔型花粉是从沟型花粉演化而来的。(图 3)

(二) 金缕梅科的化石花粉

1. 金缕梅科化石花粉概述

我国发现的最早的可能属于金缕梅科(广义)的化石花粉产出于早白垩世中晚期的地层之中(中国科学院南京地质古生物研究所等 1986,江西省地质矿产局赣西地质调查大队等 1985),它相当于国际分期上的阿普第(Aptian)—阿尔必期(Albian)。该花粉古孢粉学家命名为网面三沟粉(Retitricolpites)。它的形态特征为:极面观近圆形,赤道面观椭圆形,大小约 23 至 34 μm ,具三沟,长达两极,表面具网状纹饰。根据上述的花粉形态特征,从植物系统学和花粉形态学方面分析,该花粉应当属于金缕梅科的花粉。从比较形态学上更相似于金缕梅科中的具三沟型的花粉。这些网面三沟粉自早白垩世(Couper 1953)出现之后,随着地质历史的发展其数量也逐渐增加,进入早第三纪时世界各地均发现了相当数量的网面三沟粉(Doyle 1969)。

笔者 1978 年研究江苏早第三纪孢粉时(王宪曾等 1979),将在江苏早第三纪发现的全部网面三沟粉进行了花粉形态学的详细研究,并且与现代金缕梅科的网纹三沟型的花粉进行了比较形态学方面的研究,现将发现于我国白垩—第三系地层中的网面三沟类的花粉归入自然分类中金缕梅科中的如下三个自然属之中,其形态特征,描述如下:

(1) 金缕梅属 *Hamamelis* L.

花粉椭圆形,大小 15—24 μm ,具三沟,沟长达两极,表面具细网状纹饰(图 4:1,2)。

(2) 蜡瓣花属 *Corylopsis* Sieb. et Zucc.

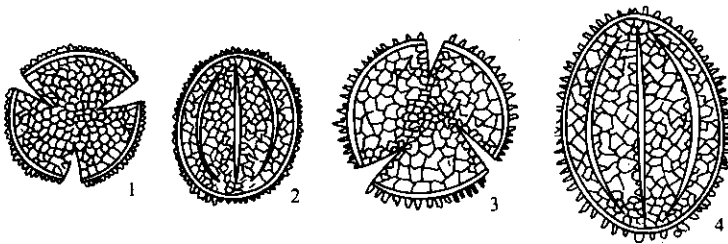


Fig.4 1,2. *Hamamelis* 3,4. *Corylopsis*

花粉椭圆形,大小 20—33 μm ,具三沟,沟细长,达两极,表面具网状纹饰,网眼较大,但在两极和沟边缘部位网眼变小(图 4:3,4)。

(3) 弗特吉属 *Fothergilla* Murr.

花粉椭圆形,大小 25—44 μm ,具三沟,沟长达两极,表面具粗网状纹饰(图 5:1,2)。

在广义的金缕梅科中还包括了枫香属,枫香属的化石花粉称枫香粉属 *Liquidambar pollenites*,该属多分布于我国早第三纪—晚第三纪。花粉形态特点和现代枫香属花粉十分相似。其主要形态特征为球形、近球形,大小 35—55 μm ,具散孔,孔的数目由 10—25 个不等,孔径较大,孔上常具颗粒状的孔膜,表面具细网状至颗粒状纹饰(图 5:3,4)。

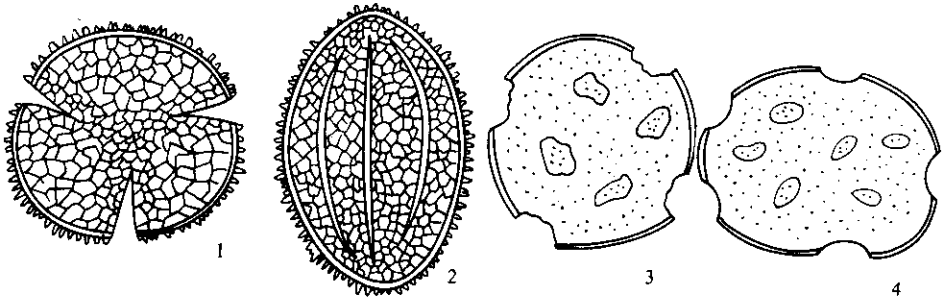


Fig.5 1,2. *Fothergilla* 3,4. *Liquidambar pollenites*

2. 金缕梅科的地质演变历史

由上述金缕梅科中主要化石花粉出现的地质时代以及伴生的孢粉植物群 (Palynofloras) 可以看出金缕梅科是被子植物形成过程中早期(早白垩世中晚期)出现的一类较原始的被子植物。当时被子植物类群中科属单调,只有木兰目 Magnoliales、百合目 Liliales、金缕梅目 Hamameliales 中的一些原始类型存在(王宪曾 1982);而且金缕梅目在被子植物类群中也十分稀少(一般不超过 1%)。在金缕梅科出现时期的(早白垩世)植物界仍然以裸子植物中的松柏目为主体,其中以掌鳞杉科 Cheirolepidiaceae 的短叶杉属¹⁾ *Brachyphyllum* 和坚叶杉属¹⁾ *Pagiophyllum* 最为常见,其花粉称之为内环粉²⁾ (Classopollis)。蕨类植物也是早白垩世植物界中一个重要组成部分,常见科为海金沙科 Lygoliaceae、希指蕨科 Schizaeaceae、紫萁科 Osmundaceae 等。到了晚白垩世(大约距今一亿至六千万年)时期,金缕梅科得到了进一步的发展,除金缕梅属、蜡瓣花属、弗特吉属等金缕梅科的主要属进一步繁盛和数量大大增加以外,由金缕梅科演化出来的具三沟、三孔的花粉的类群开始发展起来,如壳斗科 Fagaceae、胡桃科 Juglandaceae、桦木科 Betulaceae 等已经出现,而且很快的得到发展。此时金缕梅科中除乔木以外还出现了灌木类型。晚白垩时期是被子植物在整个植物界中在数量方面开始占据优势。

进入早第三纪(距今六千万年—二千五百万年)时期金缕梅科又得到了进一步的发展,在三沟、三孔沟类型的基础上又演进出具散孔的枫香属。从此金缕梅科的演化已进入一个新的时期。生态类型上乔木、灌木都已存在。从分布范围上由低纬度很快向高纬度发展。

晚第三纪(Neogene)到现在金缕梅科中的先进类型——枫香属得到了进一步的发展。在晚第三纪早期的中新世(Miocene)时期金缕梅科的枫香属极为繁盛,成为当时孢粉植物群中的一个重要分子(如山东山旺中新世孢粉植物群)自晚第三纪的上新世(Pliocene)开始金缕梅科的面貌已基本上和现代金缕梅科的面貌相似。在此时期被子植物中的一个最大特点为以菊科 Compositae、藜科 Chenopodiaceae、禾本科 Gramineae 为

1) 坚叶杉属和短叶杉属均为繁盛于侏罗纪、白垩纪时期的重要裸子植物,现已绝灭。

2) 内环粉一般认为是坚叶杉属和短叶杉属植物产生的花粉,故内环粉也同样是侏罗纪—白垩纪时期的重要裸子植物的花粉。

主体的喜干旱的陆生草本植物非常繁盛。从生态类型上草本植物已占优势, 乔木类型退居次要地位。从此开始被子植物形成了一个完整的大型多样植物群。

纵观金缕梅科发生、发展和演化的地质历程, 可以明显的看出, 金缕梅科花粉演进序列为: 早期由木兰目发生→金缕梅目出现→三沟、三孔类植物。

(三) 金缕梅科系统演化的古孢粉学证据

据古孢粉学(Palaeopalynology)和生物地层学(Biostratigraphy)的综合研究表明, 肯定属于被子植物的花粉化石最早发现于英国早白垩世的巴列姆期(Doyle 1969)(Barremian, 距今约一亿年), 以后在以色列的内格夫北部的赞威亚组的巴列姆至下阿普第(Barremian—Lower Aptian)期的地层中发现; 随后在美国和南美洲的阿根廷的同期地层中也相继发现了最原始的被子植物花粉化石(Doyle 等 1972), 该被子植物的花粉被命名为棒纹粉(Couper 1953)。近年来, 我国的内蒙、江西等地也相继发现了棒纹粉, 其产出的地层时代也是在早白垩世中晚期巴尔姆至阿普第期(如在内蒙的赛汉塔拉组, 江西的冷水坞组)(江西省地质矿产局赣西地质调查大队等 1985)。有趣的是在我国早白垩世中晚期的地层中还发现了我们把亲缘关系归入金缕梅科的网纹三沟粉(王宪曾 1982)的被子植物花粉化石。由此可见, 网纹三沟粉类的化石花粉也是被子植物演化中早期出现的一个原始类型。由于世界上大多数孢粉学家认为具单远极沟的被子植物花粉为被子植物中最古老的一个类群(Muller 1969)。而具网纹三沟的被子植物花粉至少是略晚于具单远极沟类型的被子植物花粉的另一个重要的古老类型。目前大多数植物分类学家都认为木兰目是被子植物的最原始的一个类群(Cronquist 1968), 而木兰目中大多数花粉均为单远极沟类型, 而在世界各地发现的肯定属于被子植物的最原始的花粉——棒纹粉也都具有单沟。据此笔者认为金缕梅科的早期演化规律可能是从原始的木兰目中直接演进出具棒网纹单沟的棒纹粉。但金缕梅科的花粉萌发器官又为较木兰目进化的三沟型, 因此我们认为棒纹粉可能是木兰目和金缕梅目之间的一个过渡类型, 也就是说由棒纹粉可能演进出具网纹三沟的金缕梅科的花粉(图 6)。

这里还必须谈一下百合目花粉的问题, 因为百合目中许多科的花粉也为网纹单沟的类型, 它在形态上和棒纹粉有十分相似之处, 而且百合粉和棒纹粉几乎在同一地质时期(早白垩世中晚期)产生, 因此, 我们认为百合粉也和棒纹粉一样也可能为一原始的被子植物类型(图 6)。晚白垩世时金缕梅科中的许多重要属(如: 金缕梅属、蜡瓣花属、弗特吉属等)相继出现, 但金缕梅科的枫香属花粉不但在晚白垩世时没有发现; 即使在早第三纪的早期(古新世)也没有出现, 直到早第三纪的晚期(渐新世)枫香属的花粉才真正出现。由此可见, 不论从孢粉形态上的极大差异(散孔和三沟), 还是从生物地层学的不连续性; 金缕梅科中的枫香型花粉(具散孔型)和绝大多数金缕梅科中的其他具三沟的属种是完全不同的两个花粉形态类群, 具散孔的枫香型花粉是被子植物花粉演化中比较高级的演化阶段才能出现的一个进化的花粉类型。而金缕梅科中大多为具网纹三沟的较原始的花粉形态, 而且在地层中出现的时代也较早(图 6)。因此, 根据孢粉学和生物地层学的综合研究, 金缕梅科中的枫香属和金缕梅科中的其他属种比较应属于截然不同的两大类型。因而应当将枫香属从金缕梅科中独立出来, 笔者支持建立阿丁枫科(Altingiaceae)(张金谈

1958)的主张。

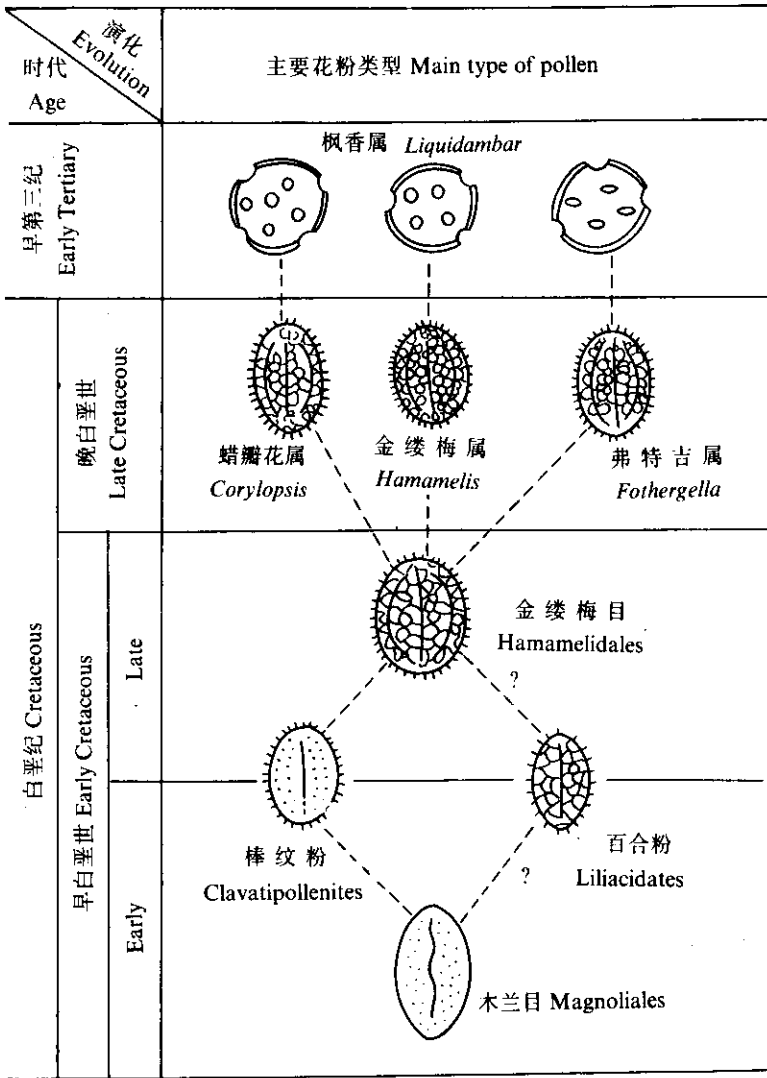


图6 金缕梅科化石花粉演化

Fig. 6 Evolution of the fossil pollen of the Hamamelidaceae

参 考 文 献

[1] 中国科学院植物研究所古植物室孢粉组, 华南植物研究所形态研究室, 1982: 中国热带亚热带被子植物花粉形态. 科学出版社, 北京, 172—179页.

[2] 中国科学院南京地质古生物研究所, 石油工业部华北石油管理局第一勘探公司地质大队, 1986: 内蒙古二连盆地白垩纪介形类和孢粉化石. 安徽科学技术出版社, 合肥. 278页.

[3] 王宪曾、周山富、徐淑娟, 1979: 江苏北部早第二纪晚期孢粉植物群及其古气候、古地理意义. 植物学报, 21(2): 151—152.

- [4] 王宪曾, 1982: 苏、皖白垩纪被子植物花粉及其意义. 地质研究论文集. 北京大学出版社. 1982: 70—74页.
- [5] 江西省地质矿产局赣西地质调查大队, 中国地质科学院地质研究所, 1985: 江西白垩纪孢子花粉. 地质出版社, 北京. 143—148页.
- [6] 张金谈, 1958: 枫香属现代和某些化石的花粉形态特征. 植物学报, 7(4): 215—229.
- [7] 张金谈, 1979: 从孢粉形态特征试论植物某些类群的分类与系统发育. 植物分类学报, 17(2): 3—5.
- [8] 塔赫他间著 (1954), 朱熹、汪劲武译, 1955年: 被子植物的起源. 科学出版社, 北京. 62页.
- [9] Couper R.A. 1953: Upper Mesozoic and Cainozoic spore and pollen grains from New Zealand, New Zealand Geol. Surv. Paleont. Bull. 22.
- [10] Cronquist, A. 1968: The Evolution and Classification of Flowering Plants. Houghton, Boston.
- [11] Doyle, J.A., 1969: Cretaceous angiosperm pollen of the Atlantic Coastal Plain and its evolutionary significance. *J. Arnold Arbor.* 50: 1—50.
- [12] Doyle, J.A. and Hickey L.J. 1972: Coordinated evolution in Potomac Group angiosperm pollen and leaves. *Amer. J. Bot.* 59: 660.
- [13] Muller, J. 1969: A palynological evidence on early differentiation of angiosperms. *Biol. Rev. Cambridge Phil.Soc.* 45: 50—417.

新书介绍

《中国海菜花属的系统植物学与物种生物学研究》

《中国海菜花属的系统植物学与物种生物学研究》一书已于 1991 年 12 月由武汉大学出版社出版。这部专著的前半部分属系统植物学范围, 作者摒弃模式概念, 坚持居群概念, 利用栽培观察、同工酶电泳、野外居群考察和形态研究诸方面得到的证据, 在数值分类和分支分类研究的基础上, 以综合分类学的观点解决了中国海菜花属植物的分类和系统发育问题。著作的后半部分属物种生物学领域, 作者以野外居群观察和取样分析为基础, 用数理统计方法分析所获数据, 辅以栽培观察和同工酶研究结果及细胞学资料, 探讨了该属形态特征、染色体和同工酶酶谱在个体内、居群内个体间、种内居群间及种间等不同层次上的变异、变异式样、变异机制及其与生境或遗传相关联的变异规律及生物学意义。

本书内容丰富、资料翔实、系统性和理论性强。可供植物分类学、植物学、植物生态学等学科的科技工作者及大专院校有关专业的师生参考。

(何景彪)