

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201709008

引文格式: 黄红慧, 李景照. 地质时期樟科植物花化石及其系统演化意义 [J]. 广西植物, 2018, 38(2):210-219
HUANG HH, LI JZ. Flower fossils of Lauraceae in the geological time and its phylogenetic evolutionary significance [J]. *Guihaia*, 2018, 38(2):210-219

地质时期樟科植物花化石及其系统演化意义

黄红慧, 李景照*

(南阳师范学院 生命科学与技术学院, 河南 南阳 473061)

摘 要: 该研究对地质时期樟科植物花化石的主要类群, 即 *Androglandula*、*Lauranthus*、*Mauldinia*、*Neusenia*、*Perseanthus* 和 *Potomacanthus* 属分别从属和种的形态特征、分布、地层以及系统意义进行了论述, 并结合现代樟科植物从地层和分布、花序类型、花部形态特征和显微构造特征进行了分析。结果表明: (1) 樟科植物在中晚白垩纪已经起源于劳亚古陆的中纬度区域; (2) 樟科植物花序类型为 *Mauldinia* 属的侧生花序类型和假伞形花序类型; (3) 花为 3 基数的两性花, 花被片 6 枚排列为 2 轮, 雄蕊 12 或 6, 排列为 4、3 或 2 轮, 最内轮雄蕊不育, 第三轮雄蕊基部常见一对附属腺体, 雄蕊药室瓣裂, 4 或 2 药室, 雌蕊为单心皮; (4) 花被片上常有大量的油细胞、并列型气孔器和单细胞毛。该研究结果中樟科花化石的发现, 为樟科植物的系统演化提供了古生物学的证据和资料。

关键词: 樟科, 花化石, 地质时期, 系统演化

中图分类号: Q941 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2018)02-0210-10

Flower fossils of Lauraceae in the geological time and its phylogenetic evolutionary significance

HUANG Honghui, LI Jingzhao*

(School of Life Sciences and Technology, Nanyang Normal University, Nanyang 473061, Henan, China)

Abstract: This article systematically reviews the fossil record of the Lauraceae flower, including *Androglandula*, *Lauranthus*, *Mauldinia*, *Neusenia*, *Perseanthus* and *Potomacanthus* which were found in the geological times, the morphological characters, distribution, stratum and phylogenetic significance of these genera and species are systematically discussed. This article explores the stratum, distribution, inflorescence types, floral morphological characters, microstructural characters with the modern Lauraceae. The results were as follows: (1) Lauraceae originated in the mid-latitude region of the Laurasia from middle to late Cretaceous. (2) Two inflorescences are found in the fossil flower of Lauraceae, one is *Mauldinia* type, which has elongated axes bearing distinctive, spirally arranged lateral, bilobed cladode-like units with five sessile bisexual flowers on the adaxial surface, the other is pseudoumbel type which has three

收稿日期: 2017-10-23

基金项目: 国家自然科学基金(31300168); 南阳师范学院校级专项(ZX2011005) [Supported by the National Natural Science Foundation of China(31300168); the Special Research Program of Nanyang Normal University(ZX2011005)]。

作者简介: 黄红慧(1982-), 女, 河南新野人, 硕士, 讲师, 主要从事植物学教学和研究工作, (E-mail) huanghonghuiabc@163.com。

* 通信作者: 李景照, 博士, 讲师, 主要从事被子植物系统学研究, (E-mail) ljzqbasic@163.com。

sessile and closely spaced flowers with enclosed by two broad and strongly truncate bracts. (3) Bisexual flowers with three cardinal numbers, six perianth lobes arranging in two whorls, twelve or six stamens in four, three or two whorls, innermost whorl reduced to staminodes, the third whorl stamen usually bearing two sessile and distinct basal glandular protuberances, anthers have two or four valved chamber, the gynoecium has single carpel. (4) A large number of oil cells, paracytic stomatal apparatus and unicellular hairs are often present on perianth. The flower fossils of Lauraceae provide geological and historical evidences for the phylogenetic evolutionary study of the Lauraceae.

Key words: Lauraceae, flower fossils, geological time, phylogenetic evolution

樟科是一个包含约 50 属、2 500~3 000 种的本木植物类群[除草本植物无根藤属(*Cassytha*)外],此类群的现代种类广泛分布于世界的热带和亚热带地区,以亚洲东南部和中、南美洲为现代分布中心,尤以巴西的属和种最多,亦产于非洲和大洋洲,欧洲仅在地中海和高加索等地区分布有月桂属(*Laurus*)的植物(李锡文等,1982)。然而,地质时期的樟科植物广布于世界各大陆,特别是欧亚和北美的化石种类比较多(刀克群等,2011;刘裕生,1990;Bandulska,1926,1929;Balthazar et al,2007;Drinnan et al,1990;Eklund & Kavacek,1998;Eklund,2000;Frumin et al,2004;Herendeen et al,1994,1999;Hill,1986;Pole,2007;Li et al,2009;Takahashi et al,1999,2001;Taylor,1988;Viehofen et al,2008);而保存下来的樟科植物化石主要是木化石、叶化石、花化石和很少的原位花粉,种类最多的属木化石和叶化石。但是,樟科植物木材解剖特征和叶外部形态角质层的研究缺乏该科所特有的形态学识别特征,因此相对樟科植物花化石,其木化石和叶化石就不是那么可靠。现代樟科植物的分类系统主要是基于樟科植物的花序形态(主要为假伞形花序和圆锥花序的对立)、花部形态学特征(花基数、药室数目、苞片脱落否、花被片宿存或脱落)和果实形态(子房位于花被片下的厚壳桂属)而建立的族级或属级的系统演化关系,另外樟科植物花粉因其花粉壁比较薄很难在长期的地质条件下保存,因此樟科植物花化石的发现就显得弥足珍贵,能为我们准确系统了解樟科植物起源和演化提供直接证据,也便于更好地理解现代樟科植物各类群之间的亲缘关系。

李捷和李锡文(2004)从形态学、孢粉学、胚胎

学、叶角质层、分子系统学以及生物地理学六个方面对樟科植物系统学进行了综述,认为樟科植物形态上最为可靠的特征是花序,彻底弄清楚樟科植物的花序基本类型和形态变异,各类型和变异的起源方式、演化阶段以及彼此的联系等问题,是建立世界樟科植物自然系统的必要前提。Li et al (2006)应用 nrDNA ITS 和 ETS 序列探讨黄肉楠属的系统演化关系时,证实了该属为一个复系类群,认为花序类型特征可能是重新界定黄肉楠属的重要性状。因此研究地质时期樟科植物花化石能厘清地质时期樟科植物的原始花序类型,能为樟科植物的花序类型演化提供可靠证据。

目前,对于樟科植物起源时间和起源地点的研究主要依据现代樟科植物的形态学、地理分布和分子证据来推断樟科植物的起源和演化。其起源时间和地点都不太一致,李锡文(1995)在研究樟科木姜子属群的起源和演化时认为该属群起源于古北大路南部和古南大陆北部以及古地中海周围热带地区,起源时间不早于中白垩纪。他的观点与 Raven & Axelrod(1974)根据樟科植物地理分布、特有种现象和化石记录的分析而做出的起源地的结论相一致。而吴征镒等(2003)以形态地理的观点并结合化石资料对该科各属逐一进行分析,提出樟科可能在泛大陆时已经起源,古南大陆、古北大路和古地中海的分布式样可能是分化后期的产物。李捷研究组(Huang et al,2016;王小箐等,2016)对具有典型热带、亚热带环太平洋间断分布格局的樟属群(*Cinnamomum* group)进行系统发育和生物地理分析,认为该类群起源早始新世的劳亚古陆,在新生代最暖的时候经历了辐射扩散,扩张到了北半球的高纬度地区,在晚始新世

后随着气候变冷向南退回形成间断分布。樟科植物起源地和起源时间的不一致性需要用准确的化石记录来给予证明,因此樟科植物花化石的研究能直接提供樟科植物起源时间和地点的证据,也比以上利用现代樟科植物形态学、地理学和分子生物学的证据更加准确可靠。

随着近二十多年来古植物学对于地质时期早期被子植物生殖器官(主要为白垩纪时期)的深入研究,特别在东亚、北美、欧洲等地樟科植物花化石被逐渐的发现并报道出来,这些研究资料对樟科植物的起源演化无疑具有非常重要的研究意义,然而国内对于樟科植物花化石的研究还处于起步阶段。因此,本研究就近二十多年来世界樟科植物花化石的重要类群做一初步的论述,以期对樟科植物的系统演化提供古生物学的证据和资料,也为现代樟科植物科下的系统演化关系的研究提供参考。

1 主要类群

1.1 *Androglanula* 属

属描述:花较小直径为 5.2 mm,具有光滑无毛的苞片和花梗,其上具有油细胞和并列型气孔器,花由 6 枚长 2.5 mm、宽 1.2 mm 的卵形花被片排列为两轮构成,花被片基部联合为花托;雄蕊近无柄(长约 1.2 mm),具有 4 室花药,一些雄蕊贴生于花被片,另外一些雄蕊基部具有一对腺状附属物连接花丝。花粉直径约 16 μm (Taylor, 1988)。

种类:本属仅 1 种 *Androglanula tennesensis*, 种的描述和属的描述一致。

分布:美国的 Tennessee 州 (36° 17' 15" N, 88° 31' 49" W)。

地层:中晚始新世 Claibome 期。

系统意义:本种和现代樟科植物的 *Cinnamomineae* 亚族下 *Ocotea* 属或樟属 (*Cinnamomun*) 类群比较相近,但由于相关雄蕊群的性状信息很少被保存下来,因而此类植物很难被归为现代这些类群下的任何一个属或作为这些类群的姐妹类群 (Taylor, 1988)。

1.2 *Lauranthus* 属

属描述:花具柄,辐射对称,3 基数;花被片两轮,每轮 3 片,其大小相同;近轴面的花被片具毛,远轴面光滑无毛;花托不存在。雄蕊群由三轮互生的雄蕊构成,最外轮雄蕊与最内轮花被片互生,雄蕊的花丝相互分离,基部缺少附属腺体。在 9 枚雄蕊中,所有花药都瓣裂,且由 4 个瓣片排列成 2 排构成,每个瓣片从基部到顶部开裂,最外 2 轮雄蕊的药室内向开裂,最内雄蕊的药室上部为侧向开裂,下部为外向开裂。雌蕊群发育不完全或不存在 (Takahashi et al, 2001)。

种类:本属仅发现 1 种 *Lauranthus futabensis* (Takahashi et al, 2001), 本种保存有较好的三维结构,其种的特征和属的特征基本相同,仅在花的基部位置具有明显一对疤痕,表明本种植物花基部具有一对苞片,在花被片近轴面的基部覆盖有大量单细胞毛,构成雄蕊群的所有 9 枚雄蕊都明显分为花丝和花药两部分,所有雄蕊基部都无腺状附属物,9 枚雄蕊都为能育雄蕊,雌花中部保存有一个组织疤痕,很可能雌蕊群败育或为不完全发育的子房,本种植物很可能为单性花。

分布:日本西北部的 Kamikitaba (37° 12' N, 140° 57' E)

地层:晚白垩纪 Ashizawa 期。

系统意义:该种樟科花化石不同于现代樟科所有属的花部形态特征,主要因其花的尺寸较小,第四轮退化雄蕊存在的可能性和其雄蕊基部无腺状附属物的特征,很难将其归为现存樟科植物的任何一个属, Rohwer (2000) 将樟科分为两个族月桂族 (tribe Laureae) 和鳄梨族 (tribe Perseae), Laureae 族为总状花序,第三轮(最内轮)雄蕊的花药内向开裂,而 Perseae 族的花序为伞形花序,最内轮雄蕊的花药为外向开裂。而本种植物最内轮雄蕊(第三轮雄蕊)的花药具有侧向和外向的开裂方式,因此很难归为以上两个类群,可能和 Perseae 族群下的部分类群接近。

1.3 *Mauldinia* 属

属描述:复合的花序由一个中心主轴构成,在主轴上螺旋状排列着侧生花序单元。侧生花序单元压扁,排成两列,形成一个轴系统,其基部具有

苞片,每个侧生花序单元在近轴面着生数朵小花。花较小,两性,辐射对称,3基数。花被片两轮,每轮由3枚花被片构成。雄蕊群由12枚雄蕊构成,分四轮,互生,最外三轮雄蕊可育,第四轮雄蕊由3个背腹压扁的退化雄蕊构成,第三轮雄蕊的基部具有一对棍棒状的箭形腺状附属物。雄蕊明显分化为花丝和花药,花药开裂,顶端具两个窄椭圆形的瓣片铰链在一起。子房上位,单心皮,具有一个倒生的下垂胚珠。气孔器为并列型(Drinnan et al, 1990)。

种类:本属已发现的植物有6种(Drinnan et al, 1990; Eklund & Kavacek, 1998; Frumin et al, 2004; Herendeen et al, 1999; Viehofen et al, 2008; Moreau et al, 2016)分别为 *M. mirabilis*、*M. bohémica*、*M. hirsuta*、*M. angustiloba*、乔治亚州三冬期的 *Mauldinia* 属植物和法国森若曼时期(Cenomanian)的 *Mauldinia* 属植物。

本属最早发现的种类为 *M. mirabilis* (Drinnan et al, 1990),该种的花序类型很奇特,侧生花序单元由五朵具柄的小花构成,其中中间的位置有一朵小花,位于整个近轴面的顶端,整个轴分裂为两列,在每列具有两朵花。花在横截面上为三角形,外轮的花被片为短三角形,内轮花被片为狭长三角形,且内轮花被片具有一个龙骨状凸起。最外两轮可育雄蕊的药室内向开裂,而第三轮可育雄蕊的药室为侧外向开裂。花被片的近轴面、雄蕊和退化雄蕊都覆盖有密集的毛。

M. bohémica 的花序类型和 *M. mirabilis* 比较近似(Eklund & Kavacek, 1998),但其侧生花序单元一般由7枚具柄小花构成,有时可能为3、5或7枚小花;花被片两轮,每轮三个,外轮花被片短阔三角形,内轮花被片长窄三角形且具龙骨状凸起;雄蕊群也同样有三轮可育雄蕊和一轮不育雄蕊构成,且在第三轮雄蕊基部具有腺状附属物,最外两轮雄蕊的药室内向开裂,第三轮雄蕊的药室外向开裂,花药的药隔膨大;单心皮,直立,卵球形;在苞片、花被片和花药上密集分布有球形的油细胞;毛较短常分布在侧生单元的近轴面,较稀少的分布在心皮、可育雄蕊的花丝上和不育雄蕊上。

M. hirsuta 的主轴上具有两种不同类型侧生花

序单元脱落留下的疤痕(Frumin et al, 2004)。大型的疤痕为卵形至窄倒卵形,有时具有弯曲的顶端,小型疤痕分布在大疤痕之间,菱形,小型疤痕的存在可能代表未完全发育的侧生花序单元。侧生花序单元具有五朵具柄小花;外轮花被片短,宽三角形,内轮花被片较长,窄倒卵形至匙形,也同样具有龙骨状凸起。腺状附属物扁平分化为柄部和三角形的头部。不育雄蕊短,较狭窄,具短尖,背腹压扁。花托凹陷,形成一个窄的花管。油细胞分布于侧生花序单元和心皮上。除了不育雄蕊和雄蕊基部外,其它部位都分布有大量密集的毛。气孔器类型也为典型的并列型。

M. angustiloba 和 *M. hirsuta* 具有相同的侧生花序单元脱落留下的两类疤痕(Viehofen et al, 2008)。其侧生花序单元的基部有一个窄的苞片,光滑无毛,窄卵形。侧生花序单元的裂片形状从窄长方形到窄椭圆形,具有几朵小花,小花基部具有两个苞片,苞片的基部大而粗壮。侧生花序单元近轴面一般具有五朵小花,偶尔可见九朵,其远轴面有芽状的结构。花被片光滑无毛,外轮较短,阔宽卵形到三角形,内轮花被片较长,舌形或龙骨状。第三轮雄蕊花丝基部有一对腺状附属物,其有短柄。除了花药和腺状附属物外其它的雄蕊部位都覆盖有大量的单细胞毛。雌蕊群光滑无毛。球形的油细胞在花被片、雄蕊、腺状附属物、退化雄蕊和雌蕊上都密集分布。

乔治亚州三冬期的 *Mauldinia* sp. (Herendeen et al, 1999),该种保存的条件较差,很多性状都未保存下来,仅保存下二裂的侧生花序单元,花被片也为两轮,每轮3片,外轮较内轮短,子房上位,单心皮。

法国东南部的森若曼时期的 *Mauldinia* sp. 植物具有保存良好的果实,具有典型的内、外和中果皮,且具有两片子叶,该种因花梗上长的节间而明显的区别于该属的其它种类。

分布:北美、欧洲和亚洲,其中 *M. mirabilis* 分布于美国的 Maryland 州(39°29'15" N, 75°59'44" W), *M. bohémica* 分布于欧洲的捷克斯洛伐克(50°06'00" N, 14°32'00" E 和 50°08'00" N, 13°54'00" E)、*M. hirsuta* 分布于哈萨克斯坦的西北

部(52°58'00" N, 63°07'00" E)、*M. angustiloba* 分布于欧洲的德国(51°16'54.920" N, 7°00'56.120" E), 未定名 *Mauldinia* sp. 分布于美国的乔治亚州、另一未定名 *Mauldinia* sp. 分布于法国东南部。

地层: 该属植物分布于中晚白垩纪的地层, 中白垩纪植物有 *M. mirabilis*、*M. bobemica* 和 *M. angustiloba*, 晚白垩纪植物有 *M. hirsuta* 和 *Mauldinia* sp.。

系统意义: 该属在地质时期是一个分布广泛的类群, 分布于欧亚大陆和北美大陆中晚白垩纪地层, 该属一个明显的特征是具有一个侧生的花序单元, 该类型的花序很难归为现代樟科的任何类群, 但该类群的花序类型无疑为我们研究现代樟科植物的系统演化提供了证据, 该类群的侧生花序单元为一个有限花序类型, 在侧生花序单元的基部具有苞片, 且该苞片在花期还宿存, 这无疑表明具有这类性状的现代樟科植物在地质时期较早演化, 该类型的花序类型和现代樟科植物的圆锥花序类型具有比较近的亲缘关系, 但是其迟落的苞片和具有圆锥花序的类型又有所不同, 这些特征和现代樟科木姜子类群中具有宿存或迟落的苞片类群又有些相似, 因而该属的化石研究提示我们可以从研究现代樟科不同类群植物花序类型的个体发育过程来解释樟科植物花序的系统演化。另外本属的个别类群的侧生花序单元具有不同的发育阶段, 也可能代表了在整个花序轴上其侧生的花序发育具有不同的成熟阶段, 其侧生的花序单元发育过程具有不同步性, 此种现象在现代樟科植物花序发育中是否具有普遍演化意义更值得深入的探究。

1.4 *Neusenian* 属

属描述: 花具梗, 花被片两轮, 每轮 3 片, 外轮花被片稍微较内轮花被片小, 花被片在基部融合形成一个短的花被管。雄蕊群由 9 枚可育雄蕊和 3 枚不育雄蕊构成, 雄蕊排列 4 轮每轮 3 枚, 第三轮雄蕊基部具有一对腺状附属物。花药具有四个花粉囊, 每边具有一对, 每对具有一个长的边缘着生花粉囊和一个短的中部着生花粉囊, 第一和第二轮雄蕊的中部花粉囊内向开裂, 其边生花粉囊为内-侧向开裂, 第三轮雄蕊的中部花粉囊外向开裂, 边生花粉囊外-侧向开裂。子房单心皮, 具有

一个细小花柱(Eklund, 2000)。

种类: 本属仅发现了 1 种, 即 *Neusenian tetrasporangiata*(Eklund, 2000), 该种的花序未保存下来, 但为三基数, 所有的花被片都直立且紧紧包围内部的花部器官, 花被片的远轴面和近轴面都具有明显的球形细胞(应为油细胞)并覆盖有密集的毛或毛基。第三轮雄蕊基部的附属物分化为腺状头部和短的柄部, 腺状头部也具有球形的细胞(应为油细胞)。花药和花丝的近轴面和远轴面也同样具有这类球形的细胞和密集的直立毛。不育雄蕊圆锥状三角形, 其远轴面也同样覆盖有直立毛和球形细胞。花粉球形, 直径约 34 μm , 光滑无萌发孔。

分布: 北美洲, 美国的加利福尼亚州(35°21' N, 78°1' W)。

地层: 晚白垩纪地层。

系统意义: 该种具有明显的四药室的花粉囊, 表明在白垩纪的晚期樟科植物已经分化为四室的花粉囊, 该种药室瓣裂且雄蕊的基部具有一对腺体附属物, 在现代植物中 *Monimiaceae* 科和莲叶桐科(*Hernandiaceae*) 也同样具有此特征, 但此两科的雄蕊药室一般为两室。

1.5 *Perseanthus* 属

属描述: 花两性, 辐射对称, 3 基数; 花被两轮, 每轮三片, 外轮花被片较内轮花被片小, 花被片远轴面具毛, 近轴面光滑; 花托较短, 雄蕊群由四轮雄蕊构成, 最外三轮为可育雄蕊, 花丝之间分离, 第三轮雄蕊基部外面具有一对微具柄的腺状附属物, 第四轮雄蕊不育; 单心皮子房上位, 具有一个胚珠, 子房密集单细胞的毛(Herenden et al, 1994)。

种类: 本属仅 1 种 *Perseanthus crossmanensis* (Herenden et al, 1994)。属的描述基本种的描述一致, 但该种花基本未保存完整看起来具柄, 本种花粉球形, 直径稍大, 28~33 μm , 外壁较薄, 无萌发孔, 花粉外壁上具有大量的小刺。

分布: 北美洲, 美国新泽西州。

地层: 晚白垩纪地层。

系统意义: 本类群和樟科的 *Perseeae* 族群最相近, 与 *Caryodaphnopsis* 在花粉形态上相近, 但内外花被片的大小比例不同, 本种是樟科植物保存花粉较为清晰的种类, 显示了早期樟科植物花粉外

壁具有小的刺状结构。

1.6 *Potomacanthus* 属

属描述:花较小,两性,辐射对称,3 基数。花被片两轮,每轮 3 片,互生。雄蕊群由 6 枚雄蕊排列成两轮,互生,外轮雄蕊和最外层花被片对生。退化雄蕊不存在。雄蕊分化为花药和花丝,但花药的基部和花丝相连不明显。花药两室,瓣裂。雌蕊子房上位,单心皮,具有一个倒生的下垂胚珠,子房瓶状,花柱具折皱。心皮腹缝线融合,腹缝线最内面具有沟(Balthazar et al,2007)。

种类:本种仅发现 1 种,即 *Potomacanthus lobatus* (Balthazar et al,2007),本种的外轮花被片和内轮花被片长短接近,但外轮稍较内轮宽,基部覆盖内轮花被片。单细胞的毛分布在花被片的外面。药室的瓣片侧向开裂。花柱的横切面在基部呈三角形,但在子房部位横切为四个裂片。

分布:北美洲,美国弗吉尼亚州。

地层:早白垩纪地层。

系统意义:该种发现的地层较早,表明在白垩纪的早期,樟科植物花的雄蕊已经分化为两室的孢子囊,且药室开裂的方向为侧向开裂,另外本种的子房虽为单心皮,但子房部位横切显示为四个裂片,本种的子房可能为四室,而现代樟科植物多室的现象很少见。

1.7 其它樟科未命名类群

Eklund(2000)在北美的加利福尼亚州晚白垩纪发现了两个未命名的化石类群 No Name Taxon A 和 No Name Taxon B,这两个类群由于保存的不是太好,其花部的有些特征缺失,因此很难给以合适的系统位置。另外在亚洲的日本晚白垩纪地层发现有樟科未命名类群 Hypogynous flower type 2(Takahashi et al,1999),其系统地位也有待确定。

No Name Taxon A 的花序由 3 个密集无柄小花构成(Eklund,2000),3 个小花被两个宽截形的苞片包围,该花序两侧对称,由于该花保存较差,花被片和雄蕊都未保存下来,但花的组织形式为 3 基数,其中该种的一个标本看起来为两轮,外轮花被片较内轮短但宽,具明显的穿孔(可能为油细胞),另外子房明显的单心皮,上面密集有毛,心皮单室具有 1 个顶生胚珠。

No Name Taxon B 的花具有 1 个明显的花柄(Eklund,2000),此种植物花由 6 个被片两轮排列构成,外轮较内轮短,内轮被片具有明显的球形细胞(可能为油细胞),雄蕊未能保存完整,因此其数目未定,但雄蕊之间分离,一些雄蕊基部具有 1 对腺状附属物,其分为头部和柄部,头部半球形,其柄部的顶端具有一个像嘴一样形状的褶皱,该种的标本具有球形的果实,且花梗部位在果期稍微增粗,外轮的 3 个花被片在果期仍宿存。

Hypogynous flower type 2 类群花具有 15 个标本(Takahashi et al,1999)。花具柄,3 基数,1.2 mm 长,1.2 mm 宽。花被片两轮,每轮 3 个,具有 1 个短杯状的花托。雄蕊数目未定,但至少 6 枚,或者 9 个,雄蕊具有四药室的花粉囊,药室瓣裂,雌蕊单心皮,花被片在果期宿存。此种植物属于樟科植物但由于许多性状未保存下来很难给以明确的系统位置。

Eklund(2000)发现的 No Name Taxon A 和 No Name Taxon B 类群明显的是樟科的植物,No Name Taxon A 很明显具有被两个苞片包围的 3 个小花构成的花序,这些特征和现代樟科植物的木姜子族 Litseeae 下的月桂亚族 Lauriineae 的类群比较相近,且该花序的类型解释为聚伞花序较伞形花序更为合理,该种花序组织形式和果实基部宿存的花被片和现代种类的 *Lindera spicata* 最为接近。

No Name Taxon B 类群具有的不等两轮花被片和裸露的果实在增大的花梗上,这些特征和现代种类的油果樟属(*Caryodaphnopsis*)、莲桂属(*Dehaasia*)、赛楠属(*Notaphoebe*)和鳄梨属(*Persea*)最为相近,由于该种的外轮花被片在果期仍然宿存,因此该属和莲桂属最为相近。

2 讨论

2.1 地层和分布

樟科植物花化石分布的地质时期比较早,最早的发现于早白垩纪如 *Potomacanthus lobatus* 类群(Balthazar et al,2007),最晚的分布于中晚始新世的 *Androglandula tennesensis* 类群(Taylor,1988),且集中主要分布于中晚白垩纪时期;从分布的范

围来看,樟科植物在地质时期是一个分布较为广泛的类群,广布于欧洲、亚洲和北美,从亚洲的东部到西部都有分布,而现代樟科植物仅限于热带和亚热带的地区似乎表明该科植物是热带起源,但以上化石的发现则提示上述分布地区在地质时期具有适合樟科植物生存和演化的环境。樟科作为被子植物比较大的科,其较早的地质分布历史表明该科在被子植物形成的早期阶段的白垩纪和始新世时期已经大量出现,其花化石的分布纬度也比较高,与现代樟科植物分布中心的低纬度不一致,这一切表明樟科植物的起源地很可能位于现存樟科植物分布区域纬度稍高的区域。

2.2 花序类型

地质时期樟科植物花序类型目前发现的有两类,一类为 *Mauldinia* 属的由侧生花序单元在总花序轴上螺旋排列的花序类型,侧生花序单元一般由 3~9 朵小花构成,该单元的基部具有苞片,小花在中部有 1 朵,其它的排列为对称的两列 (Drinnan et al, 1990; Eklund & Kavacek, 1998; Frumin et al, 2004; Herendeen et al, 1999; Viehofen et al, 2008), 该类型花序在现代的樟科植物很少发现; 另一类花序类型即为 No Name Taxon A 的由三个密集的小花基部且其基部具有两个苞片类型的构成的假伞形花序 (Eklund, 2000), 该类花序在现代的樟科植物发现较多。 *Mauldinia* 属花序的演化方式由 Eklund & Kavacek (1998) 提出, 其花序的产生最初由总状花序产生多分枝的含有三个小花的侧生单元, 接着该单元再进一步分化为多分枝的系统, 该多分枝的系统可包括总状花序、伞形花序、聚伞圆锥花序和二歧或多歧花序, 而 *Mauldinia* 属的两列侧生花序单元通过花苞片的增大和融合、花序轴的节间缩短和二歧或多歧花序的压扁产生, 该花序的侧生花序单元中部的小花较侧生的小花早发育成熟, 显示其侧生的花序单元为有限花序类型, 而总花序轴上则显示基部的花先成熟为无限花序类型。而 No Name Taxon A 的花序为典型的无限花序类型。

现代樟科植物的花序类型更为复杂, 但一般为有限花序, 仅在无根藤属为无限花序, 花序类型是樟科分类的重要依据, 特别是樟科属级以上的

划分, 常将其分为两类: 一类为不具明显总苞的圆锥花序; 另一类为具有总苞的假伞形花序 (李锡文等, 1982)。花序类型在樟科属下的划分仍然具有意义, 如李志明 (2005) 在研究黄肉桂属的系统学时发现了四种类型的花序类型: 短枝型的聚伞花序、聚伞圆锥花序、假总状花序和假伞形花序。 *Flora of China* 将樟科花序类型为归纳为圆锥花序、穗状花序、总状花序和假伞形花序。

关于樟科植物花序的演化由崔鸿宾 (1987) 提出了一个缩短枝的概念, 用来解释樟科山胡椒属的花序演化式样, 而且 Eklund & Kavacek (1998) 提出的 *Mauldinia* 属花序演化假说也和崔鸿宾 (1987) 的演化模式比较相近, 都认为樟科的花序是由基本的总状花序进一步演化形成。实际上樟科的花序存在两种类型: 一种为有限花序即现代樟科的假伞形花序、圆锥花序上面的聚伞花序和地质时期发现的 No Name Taxon A 类群; 另一种为无限花序即现代樟科植物的圆锥花序、穗状花序、总状花序和 *Mauldinia* 属的总花序轴的式样, 而现代樟科的聚伞圆锥花序和 *Mauldinia* 属实际上可以看作两种类型的复合。 Li et al (2004) 和 Li et al (2006) 的分子生物学资料也支持花序类型的研究是解决樟科木姜子属群和黄肉楠属的系统演化的重要性状, 因此樟科植物系统演化关系的解决还要靠花序类型的深入研究。

2.3 花部形态特征

地质时期樟科植物花的基数都为 3 基数, 然而现代樟科植物的花基数在油果樟属 *Syndiclis*、新木姜子属 *Neolitsea* 和月桂属 *Laurus* 具有 2 基数的花 (李锡文等, 1982), 但樟科大部分类群都为 3 基数, 早期樟科植物花化石的 3 基数可能代表了樟科比较原始的性状特征。

地质时期樟科植物的花大部分为两性花, 如 *Mauldinia* 属 (Drinnan et al, 1990)、 *Neusenina* 属 (Eklund, 2000)、 *Perseanthus* (Herendeen et al, 1994) 和 *Potomacanthus* 属 (Balthazar et al, 2007), 但也可能有单性花的存在, 如 *Lauranthus* 属 (Takahashi et al, 2001)。现代樟科植物的花一般为两性花或由于败育形成的单性花 (李锡文等, 1982), 单性花常发现于现代樟科植物的木姜子族 *Litseeae*,

樟科两性花的类群也可能代表这原始的性状特征。

地质时期樟科植物花的花被片基本都为六枚,排列为两轮(Balthazar et al, 2007; Drinnan et al, 1990; Eklund, 2000; Herendeen et al, 1994; Taylor, 1988; Takahashi et al, 1999, 2001),所有类群外轮花被片较内轮花被片较小或相等,这和现代的樟科植物的大部分类群的特征也比较近似,但现代樟科植物土楠属 *Endiandra* 的部分类群其外轮花被片稍大。*Maulidinia* 属的大部分类群的内轮花被片具有龙骨状的凸起,但在现代樟科植物的花被片很少有此特征,这可能是植物的花在化石保存的过程中形成(在植物碳化的过程中),也可能是此类植物本身具有的性状特征,其系统演化意义还有待进一步的阐明。现代樟科植物花的花被片一般脱落,但在润楠属、赛楠属、楠属、新樟属等存在宿存的现象,而地质时期樟科植物花被片宿存的现象仅发现于 No Name Taxon B 类群。

已经发现的樟科植物花化石的雄蕊一般为 12 (Drinnan et al, 1990; Eklund, 2000; Eklund & Kavacek, 1998; Frumin et al, 2004; Herendeen et al, 1994, 1999; Viehofen et al, 2008)、9 (Takahashi et al, 2001) 或 6 枚(Balthazar et al, 2007),排列为 4、3 或 2 轮,如果为四轮雄蕊,其最内轮一般为不育雄蕊,其它都为可育雄蕊,可育雄蕊分化为花丝和花药,在第三轮雄蕊的基部也常见一对附属腺体,雄蕊的药室都为瓣裂,有 4 或 2 药室,2 药室的有 *Maulidinia* 属、No Name Taxon A 类群和 *Potomacanthus* 属,4 药室的有 *Neusenienia* 属、*Lauranthus* 属和 *Androglandula* 属。但现代樟科植物的雄蕊数目更加多变,除了 3 基数外,在一些类群如油果樟属 *Syndiclis* 则有 4 枚雄蕊,为二基数的花。另外现代樟科植物雄蕊的药室数目更具多样化,除了常见的 2 或 4 药室外,在油果樟属(*Syndiclis*)或檫木属(*Sassafras*)存在 3 室的情况,如西畴油果樟(*Syndiclis sichourensis*)种类中有些 2 药室的雌蕊进一步愈合成为 1 室,台湾檫木(*Sassafras randaiense*)最外轮雄蕊的花药有时为 3 室。

樟科植物花化石的雌蕊一般都为单心皮(Drinnan et al, 1990; Eklund, 2000; Herendeen et

al, 1994),子房内具有一个倒生的胚珠,仅在 *Potomacanthus* 属发现有心皮进一步分裂为 3 到 4 的裂片(Balthazar et al, 2007)。现代樟科植物一般也为单心皮单室的子房,但中国植物志中文版认为可能为 3 心皮,现代樟科植物部分类群有些子房分裂为 6~12 室。从地质时期樟科植物心皮特征看,其原始类群应为单心皮单室的类群。

樟科植物的花粉因其花粉壁较薄很难在地质条件下保存下来,这也是为什么利用孢粉学构建古气候缺少热带亚热带代表类群樟科的原因。而以上发现的樟科花化石中仅 *Androglandula* 属(Taylor, 1988)、*Neusenienia* 属(Eklund, 2000)和 *Perseanthus* 属(Herendeen et al, 1994)保存了部分原位花粉,早期樟科植物花粉基本无萌发孔,花粉大小变化较大,*Androglandula* 属花粉直径仅仅 16 μm ,而 *Neusenienia* 属和 *Perseanthus* 属则在 28~34 μm 之间;花粉壁的形态仅 *Perseanthus* 属具有刺状的小刺。

2.4 显微构造特征

地质时期樟科植物花化石上发现了大量的球状结构,此特征很可能是樟科植物含有的分泌细胞在化石的形成过程中留下来的特征。分泌细胞在樟科植物木化石、叶化石和花化石中都有发现,最早发现樟科植物化石分泌细胞的是 Bandulska (1929),他在樟科植物化石 *Litsea bournensis* 的叶肉中发现,这些分泌细胞在强酸的处理下仍能保存,笔者在研究海南岛长昌盆地始新世樟科植物中也同样发现此种结构(李景照, 2010)。但现代的樟科植物普遍认为分泌细胞有两种类型(初庆刚和胡正海, 1999):一类为粘液细胞;另一类为油细胞。虽然在化石的植物细胞中很难将其区分开来,但此类细胞作为鉴定化石植物却可以作为一个很好的识别特征。

在樟科植物花化石的花被片上发现有并列型的气孔器(Paracytic types),此作为樟科植物的识别特征也具有一定的普遍意义。虽然樟科的植物都为并列型的气孔器,但其形态的进一步划分值得探讨。Dicher(1974)将并列型的气孔器分为五类:paracytic、amphiparacytic、brachyparacytic、amphibrachyparacytic 和 hemiparacytic,而现代樟科植物

叶表皮的气孔器类型至少包括有以上的三类,即 paracytic、brachyparacytic 和 hemiparacytic。另外,樟科的部分叶表皮存在副卫细胞由一些念珠状的一圈细胞包围的类型(Bandulska, 1926),此种情况目前仅发现于山胡椒属的黑壳楠(*Lindera megaphylla*)。已经发现的樟科植物花化石上基本上属于 paracytic 类型和 brachyparacytic 类型的气孔器。

在樟科植物花化石中发现的另外一个值得关注的性状为单细胞的毛或毛基(Pole, 2007),这可以作为樟科植物有鉴定意义的性状,而且在不同的类群中这些毛的分布位置和密集的程度都可以作为划分种类的依据。

参考文献:

- BANDULSKA H, 1926. On the cuticles of some fossil and recent Lauraceae [J]. Bot J Linn Soc, 47: 383-424.
- BANDULSKA H, 1929. Secretory cells in a fossil leaf [J]. Ann Bot, 43: 203-204.
- BALTHAZAR MV, PEDERSEN KP, CRANE PR, et al, 2007. *Potomacanthus lobatus* gen. et sp. nov., a new flower of probable Lauraceae from the Early Cretaceous (Early to Middle Albian) of Eastern North America [J]. Am J Bot, 94 (12): 2041-2053.
- CHU QG, HU ZH, 1999. Comparative anatomy of oil cells and mucilage cells in the leaves of the Lauraceae in China [J]. Acta Phytotax Sin, 37(6): 529-540. [初庆刚, 胡正海, 1999. 中国樟科植物叶中油细胞和粘液细胞的比较解剖研究 [J]. 植物分类学报, 37(6): 529-540.]
- CUI HB, 1987. A study on the system of *Lindera* [J]. Acta Phytotax Sin, 25(3): 161-171. [崔鸿宾, 1987. 山胡椒属系统的研究 [J]. 植物分类学报, 25(3): 161-171.]
- DAO KQ, XIE SP, SUN BN, et al, 2011. Leaf morphology and cuticular microstructure of *Cinnamomum* cf. *camphora* from the Pliocene of Tengchong, Yunnan [J]. Acta Palaeontol Sin, 50 (2): 240-250. [刀克群, 解三平, 孙柏年, 等, 2011. 云南腾冲上新统 *Cinnamomum* cf. *camphora* 叶形态和表皮微细构造研究 [J]. 古生物学报, 50(2): 240-250.]
- DICHER, 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains [J]. Bot Rev, 40(1): 1-157.
- DRINNAN AN, CRANE PR, FRIIS EM, et al, 1990. Lauraceous flowers from the Potomac Group (mid-Cretaceous) of eastern North America [J]. Bot Gaz, 151(3): 370-384.
- EKLUND H, 2000. Lauraceous flowers from the late Cretaceous of North Carolina, USA [J]. Bot J Linn Soc, 132: 397-428.
- EKLUND H, KAVACEK J, 1998. Lauraceous inflorescences and flowers from the Cenomanian of Bohemia (Czech Republic, central Europe) [J]. Int J Plant Sci, 159(4): 668-686.
- FRUMIN S, EKLUND H, FRIIS EM, 2004. *Mauldinia hirsuta* sp. nov., a new member of the extinct genus *Mauldinia* (Lauraceae) from the late Cretaceous (Cenomanian-Turonian) of Kazakhstan [J]. Int J Plant Sci, 165(5): 883-895.
- HERENDEEN PS, CREPET WL, NIXON KC, 1994. Fossil flowers and pollen of Lauraceae from the Upper Cretaceous of New Jersey [J]. Plant Syst Evol, 189: 29-40.
- HERENDEEN PS, MAGALLON-PUEBLA S, LUPIA R, et al, 1999. A preliminary conspectus of the Allon flora from the Late Cretaceous (late Santonian) of central Georgia, USA [J]. Ann Mo Bot Gard, 86(2): 407-471.
- HILL R, 1986. Lauraceous leaves from the Eocene of Nerriga, New South Wales [J]. Alcheringa, 10(4): 327-351.
- HUANG JF, LI L, WERFF H, et al, 2016. Origins and evolution of cinnamon and camphor: A phylogenetic and historical biogeographical analysis of the *Cinnamomum* group(Lauraceae) [J]. Mol Phylogenet Evol, 96: 33-44.
- LI J, LI XW, 2004. Advances in Lauraceae systematic research on the world scale [J]. Acta Bot Yunnan, 26(1): 1-11 [李捷, 李锡文, 2004. 世界樟科植物系统学研究进展 [J]. 云南植物研究, 26(1): 1-11.]
- LI J, CHRISTOPHEL DC, CONRAN JG, et al, 2004. Phylogenetic relationships within the 'core' Laureae (*Litsea* complex, Lauraceae) inferred from sequences of the chloroplast gene *matK* and nuclear ribosomal DNA ITS regions [J]. Plant Syst Evol, 26(1): 19-36.
- LI JZ, QIU J, LIAO WB, et al, 2009. Eocene fossil *Alseodaphne* from Hainan Island of China and its paleoclimatic implications [J]. Sci Chin Ser D, 52 (10): 1537-1542.
- LI JZ, 2010. Eocene Lauraceae plants from Changchang Basin, Hainan Island of China and its paleoenvironment significance [D]. Guangzhou: Sun Yat-Sen University: 1-103. [李景照, 2010. 海南岛长昌盆地始新世樟科植物及古环境意义 [D]. 广州: 中山大学: 1-103.]
- LI XW, BAI PY, LI YR, et al, 1982. Flora Republicae Popularis Sinicae [M]. Beijing: Science Press, 31: 1-465. [李锡文, 白佩瑜, 李雅茹, 等, 1982. 中国植物志 [M]. 北京: 科学出版社, 31: 1-465.]
- LI XW, 1995. The origin and evolution of *Litsea* Genera Group (Laureae) in Lauraceae [J]. Acta Bot Yunnan, 17(3): 251-254. [李锡文, 1995. 樟科木姜子属群的起源与演化 [J]. 云南植物研究, 17(3): 251-254.]
- LI ZM, LI J, LI XW, 2006. Phylogenetic of the genus *Actinodaphne* Nees (Lauraceae) inferred from the analyses of nrDNA ITS and ETS sequences [J]. Acta Phytotax Sin, 44 (3): 272-285.
- LI ZM, 2005. A phylogenetic study on the genus *Actinodaphne* Nees (Lauraceae) inferred from the morphological and molecular systematic data [D]. Kunming: Xishuangbanna Trop-

- ical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences: 1-74. [李志明, 2005. 基于形态学和分子系统学资料的樟科黄肉楠属系统学研究 [D]. 昆明: 中国科学院西双版纳热带植物园: 1-74.]
- LIU YS, 1990. Cuticular studies on two Pleistocene species of Lauraceae in Baise Basin, Guangxi [J]. Acta Bot Sin, 32(10): 805-808. [刘裕生, 1990. 广西百色盆地更新世樟科两种植物角质层研究 [J]. 植物学报, 32(10): 805-808.]
- MOREAU JD, GOMEZ B, DAVIERO-GOMEZ V, et al, 2016. Inflorescences of *Mauldinia* sp. (Lauraceae) and associated fruits from the Cenomanian of Languedoc Roussillon, France [J]. Cretac Res, 59: 18-29.
- POLE M, 2007. Lauraceae macrofossils and dispersed cuticle from the Miocene of Southern New Zealand [J]. Palaeontol Electr, 10(1) 3A:38p.
- RAVEN PH, AXELROD DI, 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements [J]. Ann Mo Bot Gard, 61: 539-673.
- ROHWER JG, 2000. Toward a phylogenetic classification of the Lauraceae: Evidence from *matK* sequences [J]. Syst Bot, 25(1): 60-71.
- TAKAHASHI M, CRANE PR, ANDO H, 1999. Fossil flower and associated plant fossils from the Kamikitaba locality (Ashizawa Formation, Futaba Group, Lower Coniacian, Upper Cretaceous) of Northeast Japan [J]. J Plant Res, 112: 187-206.
- TAKAHASHI M, HERENDEEN PS, CRANE PR, 2001. Lauraceous fossil flower from the Kamikitaba locality (Lower Coniacian; Upper Cretaceous) in northeastern Japan [J]. J Plant Res, 114(4): 429-434.
- TAYLOR DW, 1988. Eocene floral evidence of Lauraceae: corroboration of the North American megafossil record [J]. Amer J Bot, 75(7): 948-957.
- VIEHOFEN A, HARTKOPF-FRODER C, FRIIS EM, 2008. Inflorescences and flowers of *Mauldinia angustiloba* sp. nov. (Lauraceae) from middle Cretaceous karst infillings in the Rhenish Massif, Germany [J]. Int J Plant Sci, 169(7): 871-889.
- WANG XJ, XIAO LT, DONG AW, et al, 2017. Advances in plant science in China in 2016 [J]. Chin Bull Bot, 52(4): 394-452. [王小箐, 萧浪涛, 董爱武, 等, 2017. 2016年中国植物科学若干领域重要研究进展 [J]. 植物学报, 52(4): 394-452.]
- WU ZY, LU AM, TANG YC, et al, 2003. The families and genera of angiosperms in China, a comprehensive analysis [M]. Beijing: Science Press: 1-1209. [吴征镒, 路安民, 汤彦承, 等, 2003. 中国被子植物科属综论 [M]. 北京: 科学出版社: 1-1209.]