

# 三突起类花粉形态学及其度量 and 描述\*

吴一笑<sup>1, 2)</sup> 李建国<sup>1, 3)</sup>\*\* 朱怀诚<sup>1)</sup>

1) 中国科学院南京地质古生物研究所, 现代古生物学和地层学国家重点实验室, 南京 210008, jgli@nigpas. ac. cn;

2) 中国科学技术大学, 合肥 230026;

3) 中国科学院生物演化与环境卓越创新中心, 南京 210008

**摘要** 三突起类 (*Triprojectacites Mtchedlishvili*, 1961 emend. Stanley, 1970) 是晚白垩世—古新世北半球广泛分布的一类被子植物花粉, 具有重要的孢粉植物分区和地层意义。其主要特征是发育突出于体的突起和其末端的沟状萌发器。由于形态复杂多变, 该类花粉在度量和描述中存在不少难点, 缺少明确而统一的标准, 制约了其分类的进展。本文根据对松辽盆地白垩系三突起类标本的萌发器、极性、突起形态和纹饰等分类性状的观察, 结合对前人在三突起类描述、分类中存在问题的剖析, 提出了一套形态学术语、度量方法和参数。它们不仅能有效避免各种误差、准确反映和描述三突起类花粉的形态特征, 而且还适用于不同位置保存的标本, 有助于建立这些标本之间的联系, 为三突起类花粉分类系统提供了科学合理的形态学度量 and 描述基础。

**关键词** 三突起类 鹰粉类 系统分类 白垩纪 松辽盆地

## 1 前言

三突起类 (*Triprojectacites*) 是北半球上白垩统一古新统分布广泛的一类被子植物花粉, 对上白垩统划分和对比以及孢粉植物分区具有重要意义 (张一勇, 1993; 宋之琛等, 1999; Stanley, 1965; Hengreen and Chlonova, 1981; Nichols *et al.*, 1982; Farabee and Canright, 1986; Srivastava, 1994; Hengreen *et al.*, 1996; Vajda and Bercovici, 2014)。此类花粉在我国北方和东部的白垩系和古近系有广泛的产出, 如松辽盆地、苏北盆地等 (宋之琛等, 1981, 2000; 周山富、王连元, 1983; 高瑞琪等, 1999; 周山富等, 2009)。三突起类从被发现至今虽已有半个多世纪的研究历史, 但其分类系统还存在很多混乱和争议, 包括一些属种之间的区分也还存在问题。造成这种现状的根本原因是三突起类形态的复杂性和多变性, 这导致其度量和描述标准不易掌握、难以统一。本文尝试从三突起类花粉的性状特征入手, 依据我们对松辽盆地大陆科学钻探 1 井 (简称松科 1 井或 SK-1) 嫩江组到明水组化石标本

的观察, 并结合对前人各种资料和方法的剖析, 针对其中最关键的形态度量问题提出我们的建议和解决方案。

## 2 三突起类溯源及其涵义

三突起类 (*Triprojectacites*) 是由 Mtchedlishvili (1961) 以其新属 *Triprojectus* 为模式而建立的, 其定义为: “花粉粒中等到大, 等极、亚等极或异极, 具三沟或三孔, 沟 (孔) 位于突起末端。”同年 (七月, 晚于 Mtchedlishvili 的四月), Chlonova (1961) 提出了 UNICA 型 (UNICA type) 一词用以涵盖类似的花粉, 但她除了言及该类花粉“赤道面观呈四叶形, 极面观呈三角形”外, 再无更多的描述。Krutzsch (1970) 基于 *Aquilapollenites* Rouse, 1957 创立了鹰粉类 (*Aquilapolles*), 但未做具体描述。上述三个术语, 以三突起类 (*Triprojectacites*) 提出最早且涵义明确。然而, 其模式属 *Triprojectus* 实为 *Aquilapollenites* 的同物异名 (Srivastava, 1968; Krutzsch, 1970; Tschudy and Leopold, 1970; 宋之琛等, 1981)。根据《国际藻类、真菌和植物命名法

收稿日期: 2018-01-16

\* 中国科学院战略性先导科技专项 (XDB 26000000, XDA 20070202) 和国家自然科学基金项目 (41688103, 41872004) 资助。

\*\* 通讯作者。

规》(Turland *et al.*, 2018)第 7.2 条“命名模式是指与分类群的名称所永久依附的成分,无论该名称是正确名称或异名”,尽管 *Triprojectus* 是异名,但并不影响 *Triprojectacites* 是最早且合法的命名,只不过其模式应改为 *Aquilapollenites*。

Stanley(1970)对 *Triprojectacites* 做了修订,他描述该类花粉为:“具三个(有时为四个)突起的花粉,异极或等极,长椭球到扁椭球形;萌发器为在突起远端的子午向沟,不存在孔,外壁发育不同程度的加厚;花粉粒大小不一,外壁纹饰多变。”Stanley(1970)的修订明确了萌发器类型,并补充了许多形态细节。因此,我们建议使用 *Triprojectacites* Mtchedlishvili, 1961 emend. Stanley, 1970 作为此类花粉的统一正式称谓,“triprojectate(三突起的)”(Batten, 1982; Farabee, 1987; McIver *et al.*, 1991; Braman, 2013)是此类花粉的形容词(Punt *et al.*, 2007)。其他一些作者的“*Aquilapollen*”(高瑞琪、赵传本, 1976)、“*Triprojectaperturates*”(Nandi and Chattopadhyay, 2002)等则都是一些非正式的或晚出的名称,应予避免使用。

根据这一修订,三突起类的萌发器应限定于沟。Funkhouser(1961)所谓的“半沟(demi-colpus)”只是外壁内层的加厚,并不是沟(Belsky *et al.*, 1965; Potonié, 1966)。一些学者根据突起顶端的外壁减薄推测萌发器为孔,如 Chlonova(1961, 1962)和 Mtchedlishvili(1961)。Stanley(1970)在研究了她们的原始薄片后认为所有“具孔类型”,均为具(拟)沟类型,不存在孔。Simpson(1961)建立的 *Taurocephalus* 也仅具沟而没有孔,因此是 *Aquilapollenites* 的晚出异名(宋之琛等, 1981; Martin, 1968; Tschudy, 1969; Srivastava and Rouse, 1970; Stanley, 1970)。我们对松辽盆地白垩系大量标本的观察也证实,突起末端减薄部分只发育沟、不存在孔。因此,不存在仅具孔的类似花粉。具孔沟类型的 *Jianghanpollis* Wang and Zhao, 1979, *Morinoipollenites* Wang and Zhao, 1979 和 *Pentapollenites* Krutzsch, 1958 的孔处外壁向外突翘,形成类似突起的形状而常被一些学者视为三突起类(Mtchedlishvili, 1980; Takahashi and Shimono, 1982; 宋之琛等, 1981)。*Morinoipollenites* 和 *Jianghanpollis* 的“突起”实际仅是外壁外层的向外膨凸而形成一种腔状或囊状构造,这异于三突起类的突起是整个外壁的向外突出(王大宁、赵英娘, 1979; 周山富, 1992; Braman, 2015)。*Pentapollenites* 轮廓虽

然由极部向赤道逐渐膨凸,但并未形成明显的突起(Châteauneuf, 1980; Akkiraz and Akgün, 2005; Hofmann and Gregor, 2018),且在凸出部位并无外壁内层加厚(Kedves and Stanley, 1976)。综上,本文不建议将具孔沟的类型归入三突起类。

### 3 三突起类基本形态构造

三突起类花粉形态复杂(插图 1),发育多种独特的形态构造,对此,研究者们提出了许多术语对其进行描述。它们有些定义明确,但有些则蕴意不清或者不够恰当,还有的则是对同物的不同表述,因此需要厘清和规范。本文采用以下术语描述三突起类花粉的基本构造。

突起(projection)和体(body):沿赤道方向上的伸长称为突起,是三突起类最显著的特征;突起附着的花粉粒主体部分,称为体。突起因其长短及基部和末端的轮廓变化而呈板状、舌状、耳状、披针状等,体同样也会由于长短和顶端的轮廓变化而呈柱形、椭球形、双锥形、钻石形等(插图 2)。花粉粒还会因为突起在体上的着生位置和角度不同而表现出不同的极性(插图 3)。突起着生于体的一端称基部(base),远离体的一端称末端(terminal)。体被突起分隔成的两部分常常被称为“极突起”(polar projection),我们认为这一概念并无必要。因为在体形状规则、上下对称的情况下(如柱形、椭球形、双锥形等),体不存在向任何一极的突出,极性变化只是由于突起的着生位置变化所致(插图 3a, b);在体形状不规则、上下不对称的情况下(如钻石形),即使体存在向一极方向的突出,也无法确定它的明确边界,也即“极突起”是无法识别和评判的(插图 3c)。Farabee(1993)将这种“体”和“极突起”无法区分的情形称作“体/极突复合体(body/polar-projection complex)”,也无必要。

赤道带(equatorial zone)和赤道面(equatorial plane):突起着生区域所限定的体的部分称为赤道带;赤道带水平方向的对称面为赤道面,它与极轴相垂直(插图 1)。在形状规则的一般花粉中,赤道面是指两极的中间面,中心点则为赤道面和极轴的交点。但在三突起类花粉中,赤道面常被一些作者理解为突起的对称面。这在突起与体相垂直的情况下很好理解,但在突起与体斜交时,它就不再是一个平面(插图 4a),这与通常理解的赤道面是个平面的概念相违背。而且,在这种理解下,极性相似的标本,

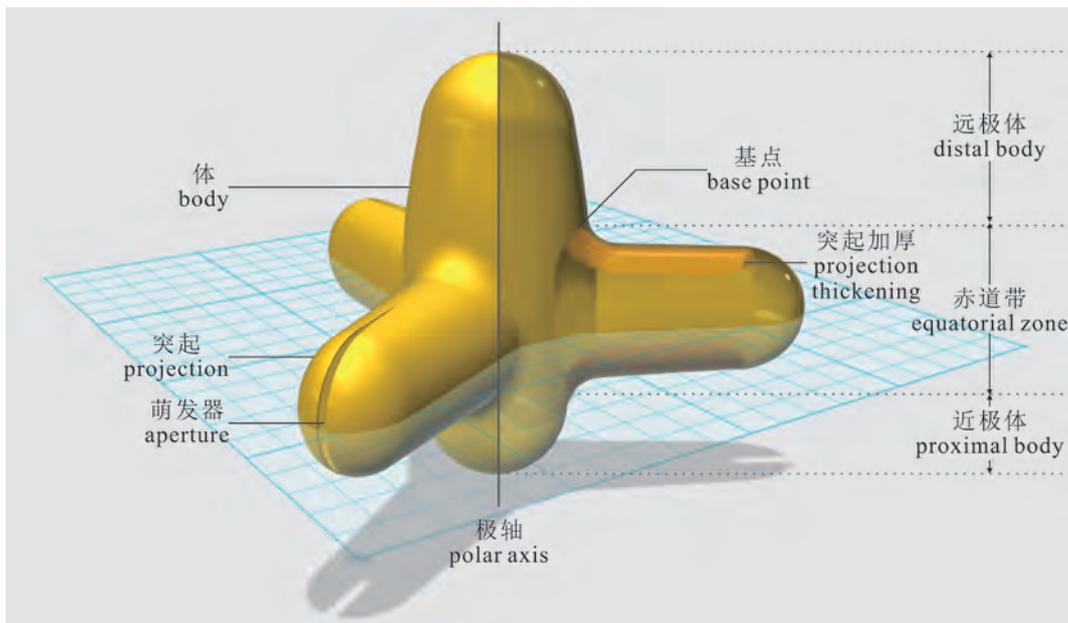


插图 1 三突起类花粉形态学示意图及术语  
Morphology and terminology of Triprojectacites

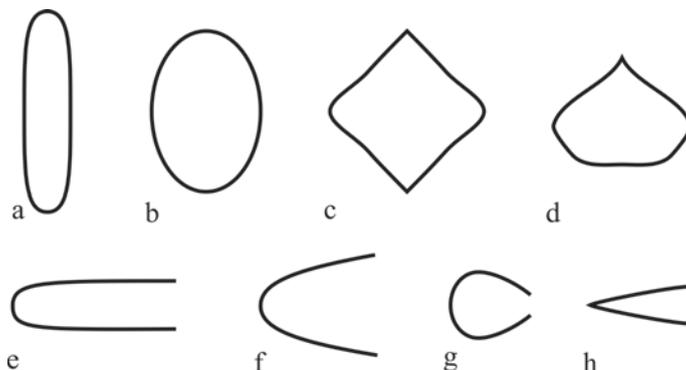


插图 2 三突起类体与突起的形状

Body and projection shapes of Triprojectacites

a—d. 体: a. 柱形, b. 椭球形, c. 双锥形, d. 钻石形; e—h. 突起: e. 板状, f. 舌状, g. 耳状, h. 披针状。

a—d. Body: a. cylindrical, b. ellipsoidal, c. biconical, d. diamond-shaped; e—h. Projection: e. slat-like, f. lingulate, g. ear-like, h. lanceolate.

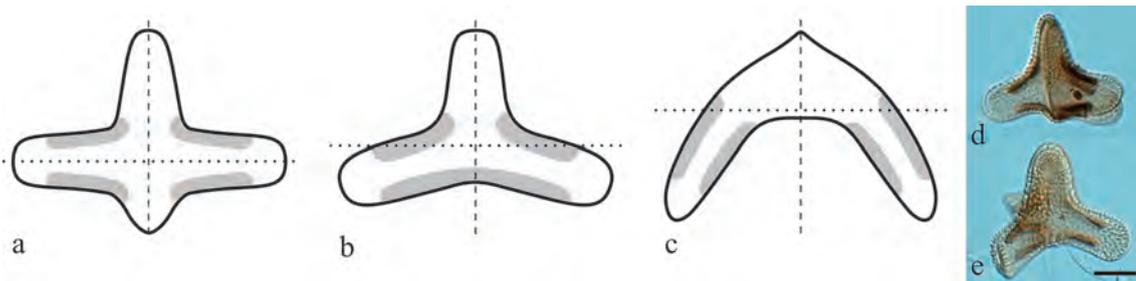


插图 3 三突起类花粉异极类型示意图(a—c)及 B 型两枚标本(d, e)

Schematic drawing of various heteropolar types in Triprojectacites (a—c) and two specimens of type B (d, e)

a. A 型, b. B 型, c. C 型(角状); d, e. *Aquila pollenites senonicus* (Mtchedlishvili, 1961), 示突起与极轴垂直(d)或锐角相交(e)。点线示赤道轴(面); 短划线示极轴。化石标本产自松科 1 井明水组一段。比例尺=10 μm。

a. type A, b. type B, c. type C (angled); d, e. *Aquila pollenites senonicus* (Mtchedlishvili, 1961), showing projections perpendicular (d) or oblique (e) to the polar axis. Dotted lines show equatorial axis (plane); dashed lines show polar axis. Specimens are from the first member of the Mingshui Formation, SK-1 well. Scale bar=10 μm.

会由于突起着生角度的变化而导致中心点产生显著的偏移。对于角状类型的标本(插图 3c),因为其突起为弧形而更无法确定赤道面。有些研究者将赤道面处理成突起顶端(插图 4b)或最远端(插图 4c)所在的平面,它们同样仅适用于突起与体垂直的情况,而当突起与体斜交或者突起呈弧形的情况下就不适用,甚至会出现中心点和部分赤道面偏移出花粉体外的极端情况(插图 4b)。而且,若采用上述这几种理解,受保存位置变化和变形作用的影响,形状相似

的花粉粒甚至同一粒花粉的不同突起会产生完全不同的赤道面和中心点。显然,突起只是体的附属物,其形状和着生角度的变化不应改变花粉粒的赤道面和中心点。因此,我们认为三突起类的赤道面可以理解成突起着生区域的水平对称面,而中心点则理解为极轴长的中点,即体的中心点(插图 4d)。如此,赤道面和中心点就不会受到突起形状和着生角度变化的影响,可以统一我们对极性强弱的评价。

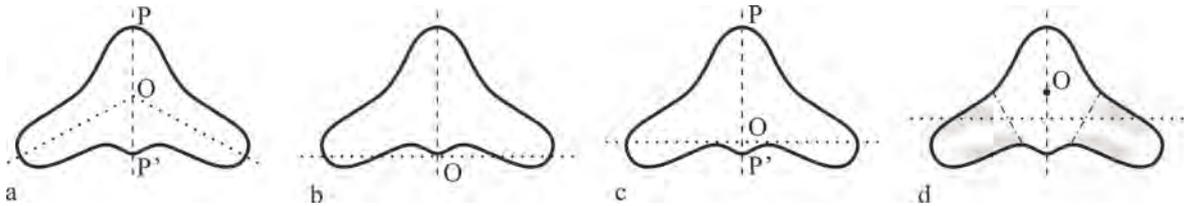


插图 4 对三突起类赤道面(点线)和中心点(O)的不同解释(a—c)及与本文概念(d)的对比  
 Different interpretations of equatorial plane (dotted lines) and center point (O) of Triprojectacites (a—c) as compared to the viewpoint of the present paper (d)

近极体 (proximal body) 和远极体 (distal body): 赤道带的上下两个平面将体分为近极体和远极体,其基部称为颈部(collar)。根据对四分体的观察,较小的一极为近极,较大的一极为远极 (Catterall and Srivastava, 1985)。颈部和体的末端(极区)常发育不同的纹饰。

始于突起基部,终于突起末端(插图 5)。加厚起点是体和突起的分界,可以指示突起的开始。但是,由于突起在体上的着生位置是辐射对称的(即相互之间大约为 120°的夹角),且体在压扁作用下通常会向外变形,突起基部不一定恰好位于变形后的体的轮廓线上,造成加厚构造在透射光下或多或少伸入体内的假象(如前文插图 3d、e 及本文其他插图中的许多标本)。

突起加厚 (projection thickening): 沿突起近极远极两侧发育的外壁内层 (endexine) 加厚构造,它

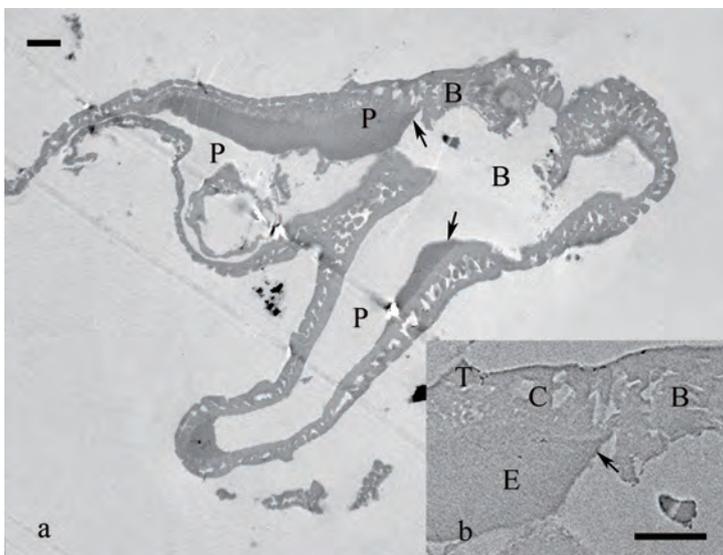


插图 5 三突起类外壁在透射电镜下的结构,示突起加厚开始于体(箭头)

Pollen wall structure of Triprojectacites under TEM, showing the initiation of endexinous thickening (arrows) from body  
 图 b 示图 a 线框部位的放大。B: 体, P: 突起, E: 外壁内层, C: 基柱层, T: 盖层。化石标本产自松科 1 井明水组一段。比例尺=2 μm。  
 b shows details in the box of a. B: body, P: projection, E: endexine, C: columellae layer, T: tectum. The specimen is from the first member of the Mingshui Formation, SK-1 well. Scale bars=2 μm.

除了突起和体,三突起类的有些属还发育其它一些特有的构造,我们称之为附属构造(appendix)。它们是这些属的重要鉴别特征。附属构造包括以下三种。

颈环(collar ring)(插图 6a):颈环是颈部发育的一圈竹节状环带构造。Bratzeva(1965)最早注意

到了这一特殊构造并据此建立“*Parviprojectus*”*amurensis*。Takahashi 和 Shimono(1982)则依据这一构造建立了新属 *Bratzevaea* 以纪念 Bratzeva。根据我们的观察,在颈环处花粉轮廓常有起伏但表面纹饰却无变化,平行条纹贯穿环带而不间断,表明颈环是由花粉内部壁层在此处的变化所致。



插图 6 三突起类的附属构造(箭头所示)  
Appendices of Triprojectacites (arrows)

a. *Bratzevaea amurensis* (Bratzeva, 1965) Takahashi in Takahashi and Shimono, 1982 中的颈环构造; b. *Pseudoaquilapollenites conatus* (Norton, 1965) Liu, 1983 中的次突起(每极各三个); c. *Integricorpus bellus* Mtchedlishvili, 1961 中的赤道横裂构造。标本 a, c 产自松科 1 井明水组一段; 标本 b 产自松科 1 井明水组二段。比例尺 = 10  $\mu\text{m}$ 。

a. Collar rings in *Bratzevaea amurensis* (Bratzeva, 1965) Takahashi in Takahashi and Shimono, 1982; b. secondary projections in *Pseudoaquilapollenites conatus* (Norton, 1965) Liu, 1983, note there are three at each pole; c. equatorial lateral fissures in *Integricorpus bellus* Mtchedlishvili, 1961. Specimens a and c are from the first member of the Mingshui Formation, SK-1 well, specimen b is from the second member of the Mingshui Formation, SK-1 well. Scale bars = 10  $\mu\text{m}$ .

次突起(secondary projection)(插图 6b):刘牧灵(1983)发现在某些三突起类中,体的顶部发育纬向的小突起,两极各三个,与赤道位置的突起相间排列,他将它们称为“小极突起”,并以此为特征创立了 *Pseudoaquilapollenites*。Braman(2013)出于分类逻辑的需要,将 *Pseudoaquilapollenites* 修订为不具颈环的、等极的条纹类型,这不仅与原命名者明确提出的“(*Pseudoaquilapollenites*)以花粉的两极各具 3 个小极突起而区别于鹰粉类其他各属”这一根本原则相违,在实践中也是脱离事实的,并不恰当。Choi(1984)发现刺状类型中也有类似的构造,称之为次极突起(secondary polar projection),并以此为特征建立了新属 *Novemprojectus*。我们认为,这些突起与所谓“极突起”的子午向伸长不同,因此“小极突起”、“次极突起”,以及 Farabee(1993)的“亚极突起(subpolar projection)”等称谓都不太恰当。这些突起形状较小而且仅在个别类型中可见,我们将之称为次突起,以示与赤道位置的突起相区分。

赤道横裂(equatorial lateral fissure)(插图 6c):赤道横裂是指位于赤道面的横向沟状构造。最初,

Funkhouser(1961)认为其为横沟,而 Stanley(1970)和 Tekleva 等(2015)认为此沟状构造不是真正意义上的萌发器而仅是壁层的破裂,称之为赤道横裂。Takahashi(见 Takahashi and Shimono, 1982)依据赤道横裂建立了 *Pseudointegricorpus*, 认为该属以具有这一构造而区别于 *Integricorpus* Mtchedlishvili, 1961。但事实上,尽管该构造在 *Integricorpus* 建立时没有被提及,但在该属模式种 *I. bellus* 的模式标本上是清晰可见的(Samoilovitch, 1965)。因此, Takahashi 将 *Integricorpus* 理解为不具赤道横裂的做法并不准确,他所建立的 *Pseudointegricorpus* 实则是 *Integricorpus* 的晚出异名。Braman(2013)将 *Integricorpus* 限定为具赤道横裂的网状类型,而将网状的不具横裂的类型归于 *Parviprojectus* Mtchedlishvili, 1961,我们认为这一修订是合理的。

#### 4 三突起类分类中的形态学问题及讨论

三突起类的分类问题随着新材料的持续增加而

不断积累、日渐突出。最初,三突起类仅有 *Aquilapollenites* 一属。在当时化石发现还较少的情况下,研究者们倾向于用此一属来囊括所有三突起类花粉(Funkhouser, 1961; Kedves and Király, 1970)。但是,随着新材料的不断发现, *Aquilapollenites* 一个属显然已经很难代表三突起类丰富的形态多样性,于是研究者们提出了许多新的属。但是,受不同时期研究手段和认识水平的限制,对于其中一些属种的特征及其如何与其它属种相区分产生了不少争议。导致这些争论的一个关键是研究者对三突起类花粉的极性、形态、纹饰等赖以分类的形状或特征观察和理解存在偏差,对形态如何度量也缺乏统一的标准和方法。

#### 4.1 极性的强弱

根据突起着生于体的位置不同,三突起类花粉可分为等极和异极两类。等极类型的突起着生于体的中部,体被赤道带分为接近相等的两部分。异极类型的突起着生位置偏于体的一侧(近极侧),又分为三种类型:A. 赤道带将体分为一大一小两部分,体的形状规则,上下对称(插图 3a); B. 突起完全偏至近极末端,在近极点相接近或融合,但体的形状基本规则,上下仍然近于对称(插图 3b); C. 突起位于近极末端并以明显角度向近极一侧伸展,体形状不对称,呈钻石形,远极常尖锐,近极平钝或内凹(插图 3c)。C 型又称角状(angled)类型。“角状”的定义是由 Farabee(1993)提出,泛指所有突起与体斜交的类型,这就包括了 B 型中的一些标本。但根据我们的观察, B 型中的这些突起向近极偏转的角度一般与垂直类型之间并无明确的界限(插图 3d、3e),也即无法与垂直类型相区分。因此,将体、突起和纹饰等各方面都无甚变化的标本由此归为不同的类群是不恰当的,我们在这里将角状类型限定于 C 型,其体在近极有明显的减弱。

极性是三突起类属种划分的重要依据,但在早期并未被重视。例如, *Aquilapollenites* 在提出的时候,其模式种 *A. quadrilobus* 的模式标本既有等极的也有异极的,其中正模(Radforth and Rouse, 1954; Rouse, 1957)为异极 A 型,而副模则是等极或亚等极的。Mtchedlishvili(1961)认为应该区分等极和异极类型,为此她创立了 *Mancicorpus* 用以代表异极类型,但由于其中包括了异极的所有三种类型而与 *Aquilapollenites* 产生了重叠。为此, Krutzsch(1970)对 *Mancicorpus* 进行了修订,将之

限于模式种 *M. anchoriformis* 所代表的异极 C 型,从而解决了其与 *Aquilapollenites* 部分重叠的问题。但 Krutzsch 同时又将 A、B 型指定了一个新属 *Hemicorpus*,这样就使得 *Aquilapollenites* 的范畴变为仅仅限于等极类型。然而,如上已述, *Aquilapollenites* 的模式是异极 A 型,因此, Krutzsch(1970)的这种修订是不合法的, *Hemicorpus* 实际是 *Aquilapollenites* 的晚出异名,几乎没有得到后来研究者的采用。

由于等极和异极类型之间存在各种过渡类型,这给界定 *Aquilapollenites* 和 *Mancicorpus* 以及其下的种带来了困难。Srivastava(1968)提出用突起中心到近极点的距离与该点到远极点的距离的比值(我们称之为 Srivastava 比值,简称 Sr 值,插图 4c 中的 OP'/OP)来进行区分:若这一比值大于等于 0.5,归入 *Aquilapollenites*,反之则归入 *Mancicorpus*。他将中心点定义为赤道直径的中点,这一定义在突起与极轴垂直的类型中是适用的。然而,大多数异极类型突起与体是不垂直的,这种情况下中心点可以有不同的理解(插图 4),导致这一比值在应用中会产生偏差。即使给其一个明确的定义,此比值还会受到突起高度的影响,并不能真实反映两极的发育情况。最后, Sr 比值 0.5 的阈值是人为的,并无科学依据:若以此值为标准, *Aquilapollenites* 的模式种 *A. quadrilobus* 应被归于 *Mancicorpus* (Tschudy and Leopold, 1970)。

理论上,用赤道面偏离中心点的程度可以判断异极的程度,例如中心点到赤道面的距离和体长的比值。但由于赤道面是一个假想的平面,中心点也是一个假想点,所以测量起来容易产生较大误差,并不是最理想的方法。这里我们建议用近极体和远极体的长度比值(PI)来反映极性情况(具体度量方法及判别标准见下文)。此比值越小异极性越强:等极情况下此比值接近 1,当突起完全偏向一极时(包括 B、C 型)其值为零。

#### 4.2 突起的发育程度

突起是三突起类极为重要的构造,也是属种鉴定的重要依据。突起的发育情况由其大小和形状决定。在三突起类花粉研究中经常见到“突起显著”这样的描述,它常常是指突起与体的界线比较明显,但有时则意味着突起比较强壮。不管是哪一方面,突起的显著与否都需要以有效的测量和参数为基础。

对突起起始位置的判定是三突起类测量中的一

个难点。突起常常在基部与体接合的部位存在一个比较明显的折角,这时体和突起的界限比较容易确定,误差不大。但是,也有不少类型突起向基部着生位置会逐渐变粗变高,其与体之间的转折并不强烈甚至与体的轮廓形状连续过渡,这时就非常难以把握它与体之间的界线,从而影响对突起长、宽和形状的判定。可以说,如何科学、正确地界定两者之间的边界直接影响到测量结果的准确性,对分类和鉴定也会产生影响。

根据我们对松辽盆地大量三突起类花粉及前人各种化石图版的观察和描述资料的分析,三突起类花粉的突起通常都在近极和远极两侧发育外壁内层加厚,这一构造开始于突起着生部位(插图 5)。因此,我们认为突起可以此构造在体上开始发育的地

方为起点(称为突起基点,插图 1)测量宽度和长度。

关于突起的强弱评判,虽然长、宽数值能反映绝对大小,但并不能帮助评判突起相对于体的大小程度。Stanley(1970)提出了体-突起比(body/projection ratio),即体长与突起宽度的比值(插图 7a 中的  $h/w$ ),称为 Stanley 比值(Takahashi and Shimono, 1982),简称 St 比值。这一比值可以反映突起宽度的相对强弱,然而 Stanley(1970)并未说明突起宽度该如何准确测量。其文中的示意图为突起与体垂直的情况(插图 7a),但在突起与体不垂直以及突起与体边界不明显(如插图 7b 的  $w_A$  和  $w_B$ )的情况下,测量结果将受到所测位置和角度的影响(如插图 7b 的  $w_A$  和  $w_B$ )。本文以突起加厚起点为标志测量突起基部的宽度(插图 7c),可以有效避免上述理解上的偏差、统一测量标准。

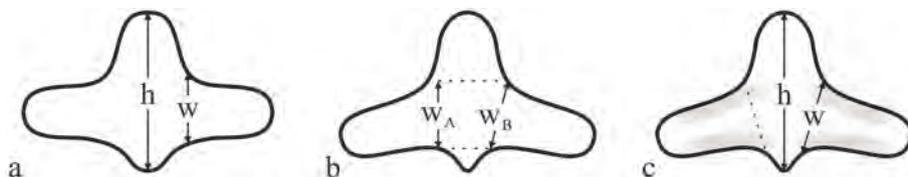


插图 7 Stanley 比值及其测量方法

Definition and measurement of Stanley's Ratio

a. Stanley 比值的定义; b. 突起宽的不同测量方式; c. 本文测量方法。h: 体长, w: 突起宽。

a. Definition of Stanley's Ratio; b. different measuring of the width of projection; c. measuring method in the present paper. h: length of body, w: width of projection.

Takahashi 和 Shimono(1982)把 St 比值应用到了 10 个属,并尝试以此来反映突起与体分界的明显程度。因为分界不明显的类型通常 St 比值会较小,他们提出以 St 比值来区分 *Aquila pollenites* (2.0—3.3)、*Pentapollenites* (1.5—1.8) 和 *Fibulapollis Chlonova*, 1961 (1.1—1.5)。且不论 *Pentapollenites* 是具孔沟的类型,仅看他们的推论就是有问题的,因为虽然分界不明显的类型 St 比值常常较小,但这并不意味着反过来 St 比值越大突起与体的分界就越明显,分界是否明显还受到突起和体的形状的影响。因此,在 St 比值之外,我们还需寻求关于长度和形状的评价参数。关于长度特征,我们认为可以用突起的长度与花粉体的宽度比值(具体度量方法及判别标准见下文)来反映其相对体的伸展长短;关于形状,我们认为可以用突起长宽比和收缩比(即突起宽度由基部至末端的缩减比率)来分析。这些参数结合在一起,就可以比较全面地描述和反映体与突起的相对强弱以及界限是否明显等特征。

### 4.3 不同保存位置标本间的联系

因为石化过程中的压扁作用,三突起类花粉可以保存为不同位置。赤道位置时标本呈各种四叶状,而极面位置时则为凹凸不等的三角形。同一构造在不同位置会表现出不同特点,比如体长在极面观上显示不准确甚至无法显示、突起之间以及突起与体之间的界限在极面观不易确定,等等。这就带来了一个重要问题:如何正确地建立不同保存位置的标本之间的对比联系?

绝大多数情况下,这种联系都是基于研究者的直觉。例如, *Aquila pollenites spinulosus* Funkhouser, 1961 和 *A. rectus* Tschudy, 1969 在建种时就有赤道位置和极面位置两种视角的标本。但这种做法不一定让人信服。另一种做法是,将极面观与赤道面观标本分别归入不同属,如不少学者将条纹和刺状纹饰类型呈极面位置保存的标本都归于 *Translucentipollis* Chlonova, 1961 (高瑞琪、赵传本, 1976; 宋之琛等, 1981; 余静贤等, 1983; 周山富等, 2009)。这种方法虽然便于应用,但显然也不完

全合理。我们认为,如果能通过有效的方法正确测量出赤道面观和极面观时同一性状的值,然后再借助相关参数和纹饰等特征,就有可能建立不同保存位置标本之间的联系。

根据我们对松辽盆地化石标本和前人文献图影的实践,我们为赤道面观和极面观标本分别提出了一套测量方法。除了极面观的体长无法测得之外,其它测量值都能一一对应地获得。以此为基础,我

们可以从极面位置标本获得与赤道位置标本相同的(除了与体长相关的之外)所有参数,从而建立形态学特征的对比评价。

#### 4.4 纹饰

纹饰容易观察和区分,历来是孢粉分类的一个重要性状。三突起类花粉的纹饰类型多种多样,包括刺、棒瘤、条纹、网、条纹-网、细颗粒等(插图 8)。

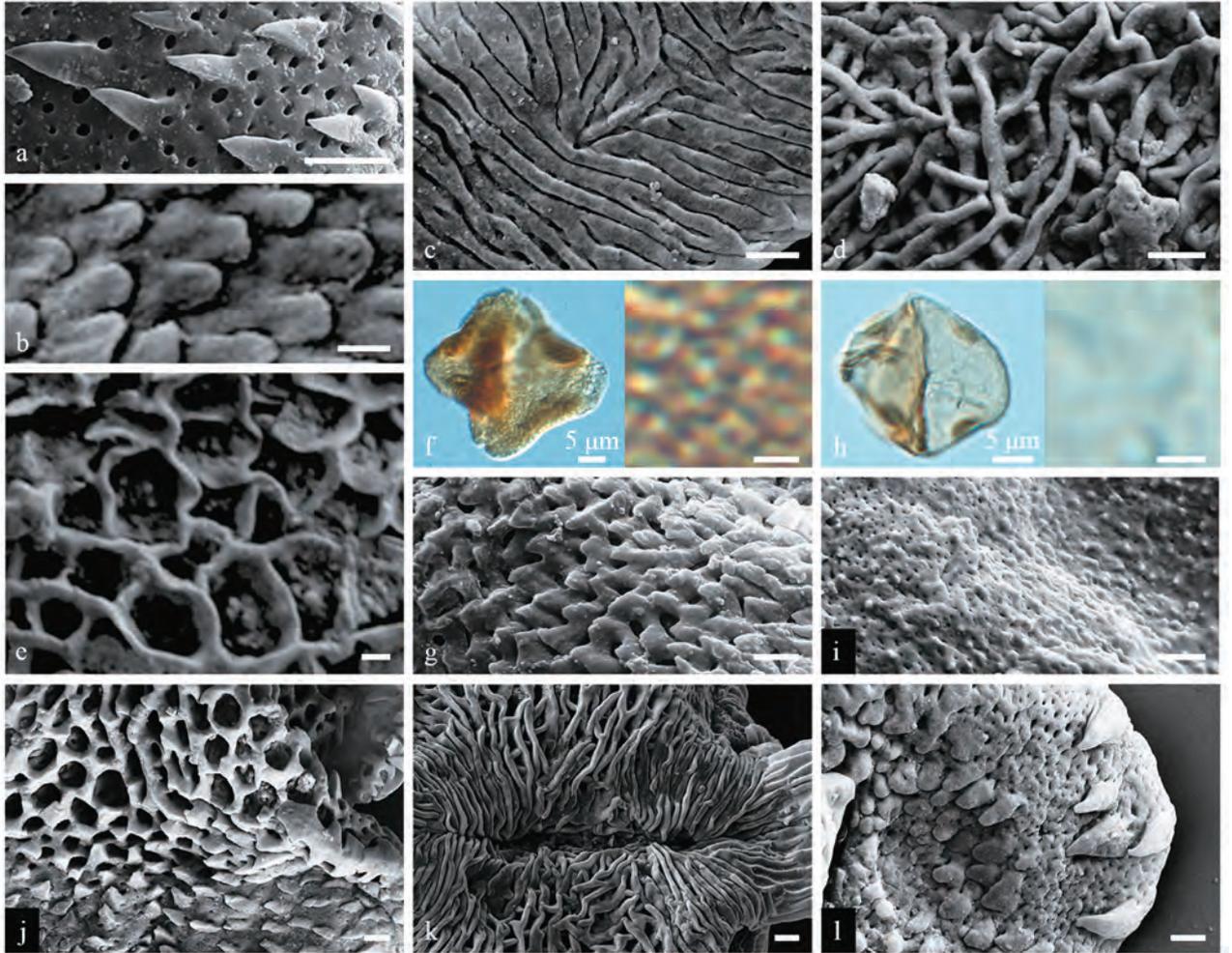


插图 8 扫描电镜与光学显微镜(f, h)下的三突起类纹饰类型

Ornamentations of Triprojectacites under SEM and LM (f and h)

a. 刺状, b. 棒瘤状, c. 条纹状, d. 条纹网状, e. 网状, f, g. 同一粒标本在透射光下呈颗粒状(f)、在扫描电镜下呈密刺状(g), h, i. 同一粒标本在透射光下平滑(h)、在扫描电镜下细颗粒(i), j. 颈部附近的刺与网, k. *Integricorpus* 赤道横裂附近的条纹与条纹网, l. 突起主体部位的棒瘤与末端的粗刺。标本 f 产自松科 1 井嫩江组, 其他标本产自松科 1 井明水组。比例尺 = 1 μm(注明者除外)。

a. spinulose, b. baculate, c. striate, d. striato-reticulate, e. reticulate, f, g. the same grain appearing granulate under LM (f) and densely spinulose under SEM (g), h, i. the same grain appearing psilate under LM (h) and finely granulate under SEM (i), j. spinules and reticula nearby collar, k. striae and striato-reticula nearby the equatorial lateral fissure in *Integricorpus*, l. bacula at the major part and spines at terminal of a projection. The specimen f is from Nenjiang Formation, SK-1 well, others are from Mingshui Formation, SK-1 well. Scale bars = 1 μm unless otherwise stated.

刺状(spinulose)是三突起类中很常见的一种纹饰。刺大小、高低不等,通常长 1—3 μm(插图 8a)。

有些纹饰类似刺,但上下粗细相当、末端圆钝(插图 8b),Farabee(1993)称之为棒杵状(clavate)。但据

我们观察,其末端并不膨大,因此,以棒瘤状(baculate)称之似更恰当。

网状(reticulate)是由网脊(muri)相互交叉构成多边形的网眼(lumina)所形成(插图 8e),条纹状(striate)则是由长而基本平行的凸起构成(插图 8c)。条纹有时在槽(groove)间发生分叉并相互交叉,从而形成条纹网状(striato-reticulate)纹饰(插图 8d)。

一些三突起类在光学显微镜下表面为颗粒状(granulate)(插图 8f)或光滑(psilate)(插图 8h)。但通过扫描电子显微镜观察,它们其实在盖层表面仍然发育有很细小的刺或颗粒,其大小不足  $1\ \mu\text{m}$ (插图 8g、8i)。

纹饰在三突起类分类中所受到的重视程度不同时期有所不同。Funkhouser(1961)修订 *Aquilapollenites* 为包含粒状、刺状、条纹状和网状等各种纹饰类型。Farabee(1987,1990)将三突起类分为刺状和非刺状两大支,后者包括条纹状、网状等多个形态属。Braman(2013)的分类系统将纹饰分为刺状、网状、条纹状和光滑四个大类,再根据极性、形状和附属构造进一步划分成不同的属。

纹饰在分类中的重要性毋庸置疑。然而,纹饰在花粉粒上的发育情况十分复杂,并不像 Braman(2013)方案中设计的那样简单。我们与前人的扫描电镜观察都表明,许多三突起花粉上的纹饰类型都

不是单一的,常有各种类型的组合,如刺和网(插图 8j)、条纹和条纹网(插图 8k)、刺和棒瘤(插图 8l)等。在一粒花粉上,不同纹饰之间既可以相互区分明显,也可相互过渡、界限不清,甚至还有更加复杂的组合情况。花粉粒的不同部位,如突起末端和基部以及体的颈部和顶部,纹饰类型都有可能不同。这种复杂性增加了纹饰在分类应用中的难度。

## 5 三突起类形态的度量与描述

综合上文可以发现,在三突起类赖以分类的萌发器、纹饰、形状、极性等因素中,关于突起形状和极性的评判是最大的困难。其根本原因是三突起类形态复杂和多变,导致我们目前还没有明确、统一的度量方法和描述标准。怎样准确有效地对各种形态性状进行度量并寻找到合适、有效的参数对极性和突起强弱等进行准确的评价和描述是解决上述困难的根本。虽然有研究者提出过一些参数,但如前文分析,它们或多或少都存在缺陷。而对于如何对三突起类进行度量目前还没有令人信服的标准。

我们在仔细分析三突起类形态学特点的基础上,针对现行度量中的难点和不足以及分类的要求,以定义明确、操作可行为原则,通过对松辽盆地白垩系大量三突起类化石标本的实践检验,提出了以下的测量方法、参数及其描述术语(插图 9),以供参考。

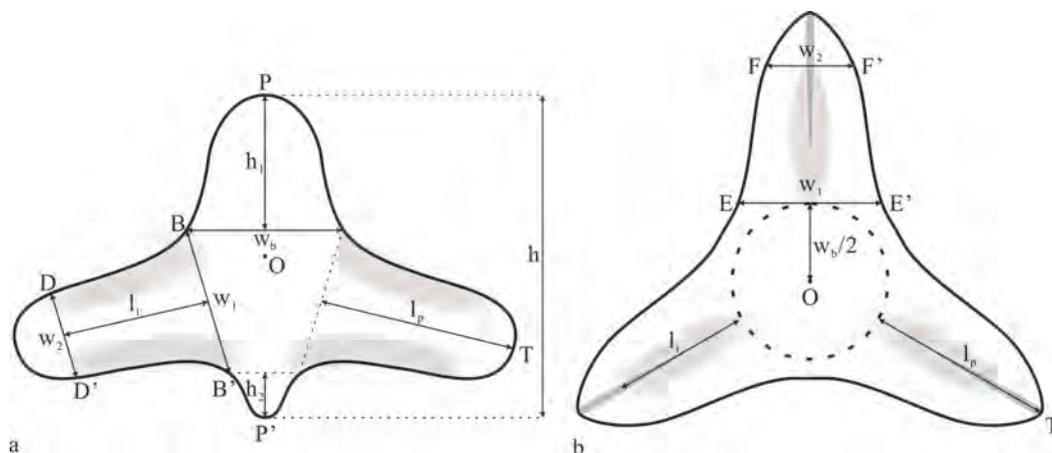


插图 9 三突起类形态学测量方法(各测量值及参照点的含义见正文)

Morphologic measurement of Triprojectacites (See the text for definition of measurements and referring points)

### 5.1 度量方法

科学、准确的度量是描述和分类的基础。三突起类花粉度量中最大的难点是我们应该测量哪些性状、以及如何准确定义各种测量的基本参照点(或

线)。另外,测量中还应考虑尽量避免保存位置对测量结果的影响。三突起类的三个突起,由于相互之间存在  $120^\circ$  的夹角,它们很少能理想地保存于赤道位置,也即有两个突起以极轴为对称轴平整地向两侧展开(插图 10a、10e、10g、10l、10o)。多数情况下

只有一个突起能最大限度地平展、体现真实的长和宽,另两个突起通常则是以一定的角度斜向保存,并不能真实地反映形态。因此,我们认为,三突起类花粉在度量中应该尽量在单个近平面展布的突起上测量而避免在横跨体的两个突起间取值。这些数值可以通过辐射对称的原理来分析花粉粒的各种形态特征。我们设定的各种测量数值及对各种基点/基线的确定方法如下(插图9)。

基点和基线:

极轴(polar axis)与极点(pole):极轴是纵贯花粉体的对称轴,它与体的交点为极点,远极点为P,近极点为P'。

突起基点(Base Point):突起着生于体的区域为基部,其在径向上距离最远的两个点,我们称为突起基点(B、B'),简称基点。突起基点限定了突起的最大宽度,也限定了赤道带,并将体划分成远极、近极和赤道三部分。突起基点在赤道面观有两种方法可以界定,一是大多数类型都会在突起两侧发育带状外壁内层加厚,它起始于体与突起的接触处,因此可以认为其开始的地方代表突起基部(插图5);二是突起基部常常会因压扁作用而产生凹褶,它也可近似指示突起基点位置。在加厚构造和凹褶不明显的情况下,则以体与突起轮廓转折最明显处为基点。

突起顶点(Tip Point):顶点(T)是突起伸展的最远端。

加厚远点(Distal Point):外壁内层加厚不会贯穿整个突起,我们以其终点代表突起末端的开始,称为加厚远点(D、D')。

以这些点为基本参照点,三突起类各种类型的度量指标与方法如下(插图9)。

体长(h):近极点至远极点的距离,即极轴长PP'。两个极点P、P'距赤道带上下顶面的距离为远极体长 $h_1$ 和近极体长 $h_2$ 。

体宽( $w_b$ ):体的最大宽度。在非角状类型中,体一般在中部最宽,但此处因为着生有突起,其边界难以限定,不易准确测量。此时我们将体宽限定为突起基点附近体的宽度(异极类型取远极一侧)。在角状类型中,体常常近、远极不对称,我们以体更为发育的远极体宽度代表体宽。

突起基部宽( $w_1$ ):突起两个基点之间的距离,即BB'。

突起末端宽( $w_2$ ):突起两个加厚远点之间的距离,即DD'。

突起长( $l_p$ ):突起顶点(T)至体也即突起基部基

点连线的中点的距离。

突起加厚长( $l_t$ ):突起基点连线与加厚远点连线两中点之间的距离,即突起加厚在突起长的测量方向上的投影长度。我们不以加厚带的自身长度来测量,是为了保持赤道位置和极面位置保存的标本在测量上的统一。

以上测量方法适用于所有赤道面观保存的标本。对于侧面位置保存的标本,则需选择变形最小的一个突起进行测量,以将测量结果的误差控制至最小。

对于极面位置保存的标本(插图9b),除了体长无法测得之外,其他长度几乎都能获得。正视的极面观为凹凸程度不同的三角形,体有时表现为一个清晰的具有边界的圆,外壁内层加厚通常都终止于此圆,其直径就是体的宽度 $w_b$ ,突起顶点到此圆的最短距离就是突起的长度 $l_p$ 。当体为椭球形且远极体和近极体长度较小时,其在极面观上表现为不具边界的圆滑过渡,此时其范围可由内层加厚起点来限定,花粉中心点距其中任何一个加厚的起点的距离为体的半径,其两倍即为体宽。加厚起点距突起末端顶点的距离即为突起的长度。加厚带内外两端处角部的宽度(EE'、FF')为突起的基部和末端宽度。若两加厚带位置不完全重合,则以中心点到基点(加厚终点)连线的距离为体宽的一半,顶点到基点连线的中点的距离即为突起长。

上述具体描述定义的各种被测指标的测量方法,可以尽量减小保存位置和人为因素带来的误差,从而大大提升测量数据的准确性,为进一步寻求有效的分类参数提供了可靠基础。插图10列举了松辽盆地松科1井白垩系不同类型、不同保存位置的三突起类花粉突起基部的标定实例,短划线表示突起基部宽的测量部位,其两端即为突起基点;点线表示极面位置体宽一半的测量方法。极点、加厚远点和突起顶点的位置易于确定,在此不再一一标注。根据基点和基线,就能测得上述体和突起的各项数据。在这些标本中,b、d、f、i、n为极面位置保存的标本,除了体宽一半的测量方法,f的体小,极面观呈圆形,可以其直径为体宽;b、i、n的体较长,偏向一侧,颈部明显,可以其底部宽度为体宽,i号标本甚至可测得近极体和远极体的视长,以计算它们之间的比值(即极性参数);d的体宽圆,与突起之间的界限不明显,则用中心点到基点连线的距离为体宽一半的测量方法。g、m、p为异极类型,体的宽度以远极体宽为准。a、g、l两突起关于极轴呈较好的对称状态,其基部在透射光下呈现伸入体的轮廓内的假

象。h、k、o 各突起保存状态不一,选择最平展的一个突起来测量,其结果最真实。j 的突起与体的界

限在轮廓上无法区分,但用突起加厚终点为标志,就能准确地测量体和突起,不会产生疑义。

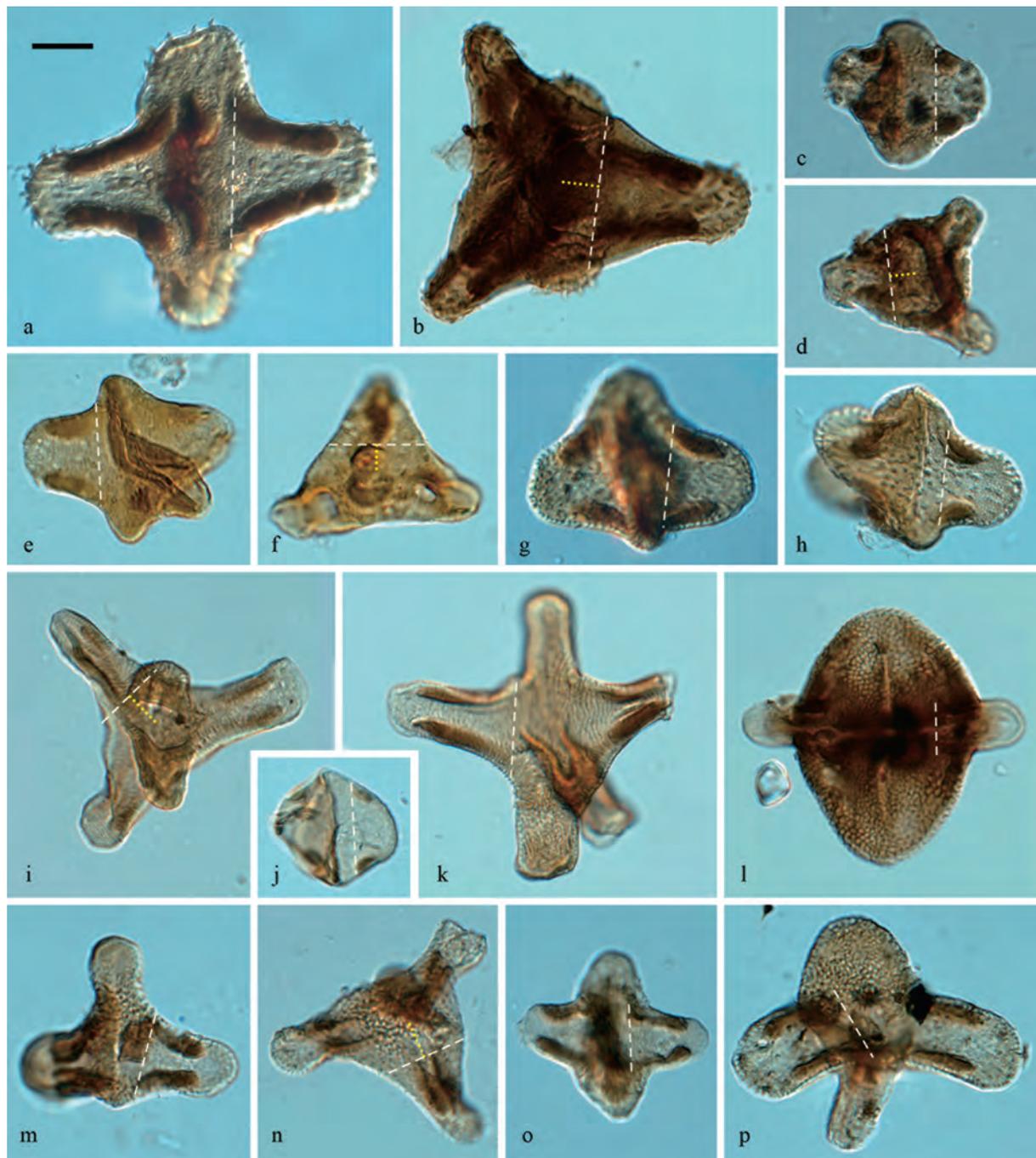


插图 10 松辽盆地白垩系三突起类标本的测量实例

Measurement examples of Triprojectacites on specimens extracted from the Cretaceous System in the Songliao Basin

a, b. *Aquilapollenites attenuates* Funkhouser, 1961, c, d. *A. normalis* (Takahashi in Takahashi and Shimono, 1982), e, f. *A. striatolongus* Hofmann and Zetter, 2007, g. *A. kentii* Braman, 2013, h. *A. turbidus* Tschudy and Leopold, 1970, i, k. *A. quadrinus* Takahashi, 1964, j. *Fibulapollis mirificus* Chlonova, 1961, l. *Integricorpus clarireticulatus* Samoilovitch, 1965, m, n. *A. senonicus* (Mtchedlishvili, 1961), o. *A. melior* Takahashi in Takahashi and Shimono, 1982, p. *A. trapezi forme* (Mtchedlishvili, 1961).

短划线示突起宽( $w_1$ );点线为极面位置的标本体长的一半( $w_b/2$ )。标本 e—g 产自松科 1 井嫩江组三段,其他标本产自松科 1 井明水组一段。比例尺=10  $\mu\text{m}$ 。

Dashed lines show the width of projections ( $w_1$ ); dotted lines show half the width of the body in polar view ( $w_b/2$ ). Specimens e—g are from the third member of the Nenjiang Formation, SK-1 well; others are from the first member of the Mingshui Formation, SK-1 well. Scale bar=10  $\mu\text{m}$ .

## 5.2 参数及意义

通过以上测量,我们获得了花粉粒体和突起一些长宽数据,对其绝对大小有了掌握。根据这些数据,我们就可以计算获得各种能有效反映花粉极性和突起发育特点的参数,并据此建立明确的描述术语。通过对松辽盆地大量标本的实践检验,我们认为这些新参数可以比较准确可靠地描述或反映三突起类的形态学特征。虽然这些参数不能独立地用作某属或某种的定义,但可以很好地用作某个特定性状的评价指标。

### 5.2.1 参数

体长宽比  $R_b$  (length-width ratio of body): 体的长和宽的比值,即  $R_b = h/w_b$ , 用于反映体的形状: 该比值大, 则体修长; 该比值小, 则体宽胖。

突起长宽比  $R_p$  (length-width ratio of projection): 突起长和宽的比值, 即  $R_p = l_p/w_1$ , 该比值用于反映突起本身的形状, 越大, 则突起越瘦长; 越小, 则突起越宽短。

$R_p$  并不能反映突起相对于体/花粉粒的强弱。比如, 突起本身可以瘦长, 但其相对于体却较小 (插图 10l); 突起本身宽短, 但相对于体却很粗壮 (插图 10c、10j)。这时我们需要借助以下参数。

突起宽度指数 WI (Width Index of projection): 突起宽与体长的比值, 即  $WI = w_1/h$ , 该比值能反映突起相对于体长的粗壮程度, 相当于 St 比值的倒数。

突起长度指数 LI (Length Index of projection): 突起长与体宽的比值, 即  $LI = l_p/w_b$ , 用于反映突起在横向上相对于体的伸展程度。LI 也能通过上述三个参数计算得到, 即  $LI = R_b \times R_p \times WI$ 。尽管如此, LI 的好处是无需测量体长, 这使得它在极面位置的标本上也能获得, 有助于建立极面观和赤道面观的联系。

WI (或 LI) 与  $R_p$  相结合, 能很好地反映突起的相对强弱和形状。它们避免了突起的长和宽只能代表突起绝对大小而不能反映突起相对于体的粗壮和伸长程度的局限, 因而可以用来对比不同大小的花粉粒之间的突起发育情况。

突起收缩比  $R_r$  (Reduction Rate of projection): 突起基部宽与末端宽的差与突起加厚长的比值, 即  $R_r = (w_1 - w_2)/l_1$ 。该比值反映突起从基部到末端变窄的速率, 因此也反映突起的形状。该比值越接近于 0, 突起变窄越缓慢, 两边越平行; 该比值越大, 突起收缩越迅速, 突起两边相对于对称轴的倾斜角

度越大。

极性指数 PI (Polarity Index): 近极体和远极体的长度之比, 即  $PI = h_1/h_2$ 。这一比值既不会受到突起是否垂直于极轴的影响, 也不会受到对中心点定义不同的影响, 能反映出极性的真实情况。甚至即使在一些侧面位置保存的标本 (如插图 10i), 在体没有因压扁而发生折曲变形的情况下, 我们可以通过两部分的视长度比较准确地获得这一比值。从我们对松辽盆地标本的测量结果看, PI 值能很好地区分不同极性: 等极类型 PI 值约为 0.6—1, 异极 A 型 PI 值集中于 0.3 以下, B、C 型 PI 值均为 0 (或接近为 0), 指示突起附着于近极末端。

### 5.2.2 描述与应用

运用上文介绍的各种直接测量数据和运算得到的参数, 我们就可以定量描述三突起类花粉的各种形态和大小特征。首先, 在三突起类花粉研究的大量文献中可见大量此类的描述性术语, 它们中很多欠缺明确的定义或具体的定量指标。这里我们应用本文提出的测量指标或参数对它们赋予如下的定义或说明 (插图 2)。

关于体的形状的描述术语有 (我们将体视为去除了突起的部分, 是一个整体):

柱形 (cylindrical): 体的两边近平行, 末端平钝, 横截面大小几乎不变化 (插图 2a)。该形状通常体较瘦长, 但也存在矮胖的类型。体长宽比  $R_b$  通常约 2.1—3.1 (图 4.5), 大于 3.1 的称为长柱形 (long-cylindrical), 小于 2.1 的称为短柱形 (short-cylindrical)。

椭球形 (ellipsoidal): 三突起类体最常见的形态, 体的边缘和末端均圆滑, 可因不同的长短粗细呈现不同的曲率 (插图 2b)。借鉴 Erdtman (1943; 1952) 对 P:E 比值的划分, 我们根据长宽比  $R_b$  将体分为: 扁球 (oblate, <1)、近球 (spheroidal, 1—1.4)、亚长球 (subprolate, 1.4—2.2)、长球 (prolate, 2.2—3.0)、超长球 (perprolate, >3.0)。

双锥形 (biconical): 体从中部向两极疾缩, 末端尖锐, 边缘平直至稍内凹。  $R_b$  可大可小, 由于此种类型的属种较少, 故不再进一步区分 (插图 2c)。

钻石形 (diamond-shaped): 体形状不规则, 上下两部分不对称, 远极部分较近极部分宽大, 远极端常尖锐, 近极端平钝或内凹, 形如一枚倒置的钻石 (插图 2d)。仅见于异极 C 型。

插图 10 中, a、k、m 的体为柱形, 其中 k 为长柱形; 其余赤道位置的标本体均为椭球形, 其中 p 为近

球形, g、h、l 为亚长球形, e、j、o 为长球形。

运用相对长比值、相对宽比值以及收缩比率等参数可以将突起划分为以下几种基本形状:

板状(slat-like): 突起两边平直且近平行, 基部与末端宽度相近, 收缩比  $R_r$  小于 0.4 (插图 2e)。该形状的突起通常较为瘦长, 长宽比  $R_p > 1$ ; 若  $R_p < 1$ , 则称为短板状(short-slat-like)。

舌状(lingulate): 三突起类突起最常见的形态, 突起两边不平行, 由基部向末端渐狭,  $R_r > 0.4$  (插图 2f)。若突起相对较瘦长,  $R_p > 1$ , 则称为长舌状(long-lingulate); 若突起相对较宽短,  $R_p < 0.6$ , 则称为短舌状(short-lingulate)。短舌状的收缩比一般

也较大。

耳状(ear-like): 突起末端圆滑, 与瓣状相似, 但基部缢缩, 即突起的最大宽度位于基部和末端之间(插图 2g)。这种形状的突起一般较短, 长宽比  $R_p$  约为 0.6—1.2。

披针状(lanceolate): 突起末端收窄并呈尖锐的匕首状(插图 2h)。

插图 10 中, i、k、l、p 的突起为板状; 其余标本均为舌状, 其中 c、d、j 为短舌状, a、b、m、n 为长舌状。

以插图 10 所列举的松辽盆地松科 1 井明水组三突起类花粉为例, 我们对它们进行了测量并计算获得了各种参数如表 I。由这些数据我们可以发现:

表 I 松科 1 井部分标本(插图 10)测量值以及参数值  
Measurements and indices of selected specimens from SK-1 well in Fig. 10

编号	测量值( $\mu\text{m}$ )								参数					
	h	w <sub>b</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	w <sub>1</sub>	w <sub>2</sub>	l <sub>p</sub>	L <sub>t</sub>	R <sub>b</sub>	R <sub>p</sub>	W <sub>1</sub>	L <sub>1</sub>	R <sub>r</sub>	P <sub>1</sub>
a	49.25	18.14	13.32	11.45	23.07	13.75	24.34	17.75	2.71	1.05	0.47	1.34	0.53	0.86
b	NA	17.91	NA	NA	25.64	13.59	26.54	18.38	NA	1.03	NA	1.48	0.66	NA
c	24.35	13.37	5.51	4.32	15.14	11.48	8.56	4.33	1.82	0.57	0.62	0.64	0.85	0.78
d	NA	12.42	NA	NA	14.52	10.65	8.57	4.01	NA	0.69	NA	0.69	0.89	NA
e	28.37	9.63	4.93	4.55	18.54	11.57	12.90	8.91	2.95	0.70	0.65	1.34	0.78	0.92
f	NA	7.35	NA	NA	15.02	8.32	10.20	6.30	NA	0.69	NA	1.39	0.97	NA
g	30.99	18.07	9.89	3.12	19.08	13.39	14.24	8.82	1.71	0.75	0.62	0.79	0.65	0.32
h	26.67	13.84	6.22	3.62	16.24	12.63	12.80	5.98	1.93	0.79	0.61	0.92	0.60	0.58
i	NA	11.88	10.05	8.42	12.28	8.90	18.25	14.07	NA	1.49	NA	1.54	0.24	0.84
j	20.14	9.52	3.14	2.73	15.93	11.76	6.75	3.16	2.12	0.42	0.79	0.71	1.32	0.87
k	48.22	14.40	16.27	15.54	13.33	8.61	21.80	17.37	3.35	1.63	0.28	1.51	0.27	0.96
l	41.70	29.27	18.28	14.93	8.30	7.72	13.49	9.16	1.42	1.63	0.20	0.46	0.06	0.82
m	28.91	12.54	13.66	2.39	13.45	8.83	15.71	8.94	2.31	1.17	0.47	1.25	0.52	0.17
n	NA	11.45	NA	NA	13.36	6.97	15.25	7.83	NA	1.14	NA	1.33	0.82	NA
o	28.78	13.05	8.14	8.08	12.02	6.53	12.08	8.89	2.21	1.00	0.42	0.93	0.62	0.99
p	24.00	21.26	13.32	0	13.45	13.16	19.48	12.13	1.13	1.45	0.56	0.92	0.02	0

注: NA=不适用的(not applicable)

g、h、m 的 PI 值为 0.17—0.58, 为异极 A 型; p 的 PI 值可视为 0, 突起完全偏向近极, 但体是上下对称的, 属异极 B 型; 其余赤道位置保存的标本 PI 几乎都在 0.6—1 之间, 可看作是等极类型。极面和侧面位置保存的标本 PI 不能准确测得, 但从体的痕迹来看, b、i、d、f 的体在两极都有发育, 且横断面大小相近, 应为等极类型; n 可以观察到体在一极发育而在另一极较小或没有, 应为异极 A 或 B 型。

突起的发育情况主要考察其长宽比、宽度指数、长度指数和收缩比率。前文已经应用收缩比  $R_r$  讨论了突起是板状还是舌状。现对其它三种参数进行分析以讨论突起的相对强弱问题。c、e、g、h、j 宽度指数 WI 较大, 说明有相对较宽的突起, 而 k 和 l 的 WI 较小, 其突起相对较窄, a、o 介于上述两类之间。c、d、j、l 长度指数 LI 较小, 说明突起相对于体伸展

较短。但 l 的突起长宽比  $R_p$  较大, 其 LI 小是由于体宽造成的, 说明整个突起相对于体来说较小, 但突起本身瘦长; 而 c、d、j 的  $R_p$  较小, 说明突起相对较短确实是因为其自身绝对长度较短造成的。i 和 k 的 LI 和  $R_p$  均较大, 说明突起既宽又长。

b、d、f、i、n 为极面位置或稍偏斜的侧面位置保存的标本。除体长无法测得外, 其他长度均能测得, 从而能得到突起长宽比、长度指数和收缩比三个参数。将它们与极面位置的标本进行对比, 就会发现 a 和 b、c 和 d、e 和 f、i 和 j、m 和 n 突起的三个指数都相近, 说明突起形状类似。而且, b 和 i 的体较长, 突出于轮廓之外, 与体长宽比  $R_b$  较大但突起宽度指数 WI 较小的 a 和 j 相似。d 的体没有清晰的轮廓, 与体和突起界限不明显的 c 相似。e 宽度指数 WI 较大, 说明赤道带较宽, 近极体和远极体相对较短

小,与f特征相似。N的体仅在一极发育,且颈部与顶部宽度相似,为柱状,可与m对比。最后,再辅以纹饰特征的一致性,可以说a和b、c和d、e和f、i和j、m和n分别属于同一种。上述三个参数中,极面观的R<sub>v</sub>值普遍比赤道面观大,这是由于突起末端比基部更扁平导致其宽度测量值偏小更强烈的缘故。

总的来说,通过松辽盆地松科1井白垩系中三突起类花粉的实践,可以证明我们提出的测量方法和形态学参数具有很好的合理性和实用性。我们选取的参考点可以有效避免测量中的人为误差,提出的参数能有效地描述刻画三突起类花粉体和突起的形状特征,并适用于不同位置保存的标本上,从而可以帮助建立这些标本之间的联系,提高分类的科学性和可靠性。

## 6 结 论

三突起类(Triprojectacites Mtchedlishvili, 1961 emend. Stanley, 1970)是北半球上白垩统一古近统一类具有重要地层和分布意义的被子植物花粉。本文以松辽盆地松科1井白垩系三突起类化石材料为基础,结合对前人文献资料的分析,对其涵义和形态学特征进行了分析和讨论,指出其本质特征是具有赤道方向的突起并发育沟状萌发器,其它萌发器类型的不应包括在内。针对三突起类形态复杂多变、体和突起的形状与大小易受保存位置影响而不易准确测量这一难点问题,本文在分析、明确各种形态构造的涵义和特点的基础上提出了一套测量方法和标准,包括各种基点、基线及测量指标。它们可以最大限度地统一度量标准、减少人为和变形对测量结果的影响。在这些测量指标基础上我们还针对性地提出了一套评价三突起类突起和体的形状、大小及极性的参数,它们单独或联合在一起就可以对三突起类各种形态特征进行比较准确和清晰的描述。其中,反映体和突起形状的有体和突起的长宽比值( $R_b$ 、 $R_p$ )和收缩比( $R_r$ ),反映突起强壮程度的有宽度指数WI和长度指数LI。我们采用近极体和远极体的长度比值(PI)来评价极性强弱。该参数比前人的Sr比值更科学更有效;等极情况下为0.6—1.0,异极时 $<0.6$ ,角状类型则接近为零。我们的测量方法可以适用于不同位置保存的标本,通过松辽盆地标本的实际检验证明可以有效建立赤道位置和极面位置保存的标本,使得最后的分类结果更加科学、可信。

当然,本文涉及的松辽盆地白垩系三突起类化石类型还比较有限,对于这些指标和参数在其它属种上的效果还有待检验。尽管我们针对性地设置、新增了一些参数,但现有的参数和测量指标相对于三突起类的形态复杂多样性来说仍然不够。例如,我们对角状类型复杂的突起变化(包括弯曲、伸展角度等)情况还没有满意的参数;对体的末端还缺少有效的参照点和参数来测量和反映其形态变化。这些都有待后续工作来完善。

**致谢** 感谢张一勇研究员和王伟铭研究员审阅本文并提出了有益的修改意见。

## 参 考 文 献 (References)

- Akkiraz M S, Akgün F, 2005. Palynology and age of the Early Oligocene units in Çardak-Tokça Basin, southwest Anatolia; paleoecological implications. *Geobios*, **38**(3): 283—299.
- Batten D J, 1982. Palynology of shales associated with the Kap Washington Group volcanics, central North Greenland. *Rapport Grønlands Geologiske Undersøgelse*, **108**: 15—23.
- Belsky C Y, Boltenhagen E, Potonié R, 1965. Sporae dispersae der oberen Kreide von Gabun, äquatoriales Afrika. *Paläontologische Zeitschrift*, **39**: 72—83.
- Braman D R, 2013. Triprojectate Pollen Occurrence in the Western Canada Sedimentary Basin and the Group's Global Relationships. Drumheller, Alberta; Royal Tyrrell Museum of Palaeontology. 1—538.
- Braman D R, 2015. Evidence of an Asia to North America dispersal of palynomorphs in the Late Cretaceous. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **52**(8): 537—541.
- Bratzeva G M, 1965. Pollen and spores in Maastrichtian deposits of the Far East. *Trudy Geologicheskogo Instituta, Akademiya Nauk SSSR*, **129**: 1—42 (in Russian).
- Catterall R A, Srivastava S K, 1985. *Aquilapollenites* tetrads from the Maastrichtian Edmonton Group of Alberta, Canada, and their affinity. *Pollen et Spores*, **27**: 391—412.
- Châteauneuf J J, 1980. Palynostratigraphie et Paléoclimatologie de L'Éocène Supérieur et de L'Oligocène du Bassin de Paris (France). Orleans, France; Bureau de Recherches Géologiques et Minières. 1—357.
- Chlonova A F, 1961. Spores and pollen of the upper half of the Upper Cretaceous of the eastern part of the West Siberian Lowland. *Trudy Instituta Geologii i Geofiziki, Akademiya Nauk SSSR*, **7**: 1—138 (in Russian).
- Chlonova A F, 1962. Some morphological types of spores and pollen grains from Upper Cretaceous of eastern part of West Siberian Lowland. *Pollen et Spores*, **4**: 297—309.
- Choi D K, 1984. A new Eocene triprojectate pollen genus from the

- Canadian Arctic, *Novemprojectus*. Review of Palaeobotany and Palynology, **43**: 337–341.
- Erdtman G, 1943. An Introduction to Pollen Analysis. Waltham, Massachusetts; Chronica Botanica Company. 1–239.
- Erdtman G, 1952. Pollen Morphology and Plant Taxonomy: Angiosperms. Stockholm; Almqvist and Wiksell. 1–539.
- Farabee M J, 1987. Systematics of Aquilapollens and Selected Upper Cretaceous and Tertiary Pollen. Ph. D Thesis of the University of Oklahoma. 1–308.
- Farabee M J, 1990. Triprojectate fossil pollen genera. Review of Palaeobotany and Palynology, **65**: 341–347.
- Farabee M J, 1993. Morphology of triprojectate fossil pollen: form and distribution in space and time. The Botanical Review, **59**: 211–249.
- Farabee M J, Canright J E, 1986. Stratigraphic palynology of the lower part of the Lance Formation (Maestrichtian) of Wyoming. Palaeontographica Abteilung B, Palaeophytology, **199**: 1–89.
- Funkhouser J W, 1961. Pollen of the genus *Aquila pollenites*. Micropaleontology, **7**(2): 193–198.
- Gao Rui-qi (高瑞琪), Zhao Chuan-ben (赵传本), 1976. Late Cretaceous Palynological Assemblage of Songliao Basin. Beijing; Science Press. 1–83 (in Chinese).
- Gao Rui-qi (高瑞琪), Zhao Chuan-ben (赵传本), Qiao Xiu-yun (乔秀云), Zheng Yu-long (郑玉龙), Yan Feng-yun (闫风云), Wan Chuan-biao (万传彪), 1999. Cretaceous Oil Strata Palynology from Songliao Basin. Beijing; Geological Publishing House. 1–373 (in Chinese with English abstract).
- Herngreen G F W, Chlonova A F, 1981. Cretaceous microfloral provinces. Pollen et Spores, **23**: 441–557.
- Herngreen G F W, Kedves M, Rovnina L V, Smirnova S B, 1996. Cretaceous palynofloral provinces; a review. In: Jansonius J, McGregor D C (eds.), Palynology: Principles and Applications, Volume 3. Dallas, Texas; American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation. 1157–1188.
- Hofmann C C, Gregor H J, 2018. Scanning electron microscope and light microscope investigations of pollen from an atypical mid-Eocene coal facies in Stolzenbach mine (PreußenElektra) near Borken (Kassel, Lower Hesse, Germany). Review of Palaeobotany and Palynology, **252**: 41–63.
- Hofmann C C, Zetter R, 2007. Upper Cretaceous pollen flora from the Vilui Basin, Siberia; Circumpolar and endemic *Aquila pollenites*, *Manicorpus*, and *Azonia* species. Grana, **46**(4): 227–249.
- Kedves M, Király E, 1970. Problems of Cretaceous-Palaeogene palaeophytogeographical regions based on palynological results II. Acta Biologica Szegediensis, **16**: 63–72.
- Kedves M, Stanley E A, 1976. Electron microscope investigations of the form-genus *Pentapollenites* Krutzsch 1958, and its re-establishment as a valid genus. Pollen et Spores, **18**: 289–297.
- Krutzsch W, 1958. Sporen- und Pollengruppen aus der Oberkreide und dem Tertiär Mitteleuropas und ihre stratigraphische Verteilung. Zeitschrift für Angewandte Geologie, **11**: 509–548.
- Krutzsch W, 1970. Taxonomie syncolp (or) ater und morphologisch benachbarter Pollengattungen und-Arten (Sporae dispersae) aus der Oberkreide und dem Tertiär II. Aquilapollen (= Triprojectacites). Pollen et Spores, **12**: 103–122.
- Liu Mu-ling (刘牧灵), 1983. The Late Cretaceous to Palaeocene spore pollen assemblages from the Furao area, Heilongjiang Province. Bulletin of Shenyang Institute of Geology and Mineral Resources, Chinese Academy of Sciences (中国地质科学院沈阳地质矿产研究所所刊), **7**: 99–132 (in Chinese with English abstract).
- Martin A, 1968. *Aquila pollenites* in the British Isles. Palaeontology, **11**: 549–553.
- McIver E E, Sweet A R, Basinger J F, 1991. Sixty-five-million-year-old flowers bearing pollen of the extinct triprojectate complex — a Cretaceous-Tertiary boundary survivor. Review of Palaeobotany and Palynology, **70**: 77–88.
- Mtchedlishvili N D, 1961. Triprojectacites. In: Samoilovitch S, Mtchedlishvili N D (eds.), Spores and Pollen of West Siberia, the Jurassic-Palaeogene. Leningrad; VNIGRI. 1–352 (in Russian).
- Mtchedlishvili N D, 1980. A new pollen genus of the Triprojectacites group. In: All-Union Petroleum Science Research and Geological Reconnaissance Institute, USSR Ministry of Geology (ed.), New Genera and Species of Ancient Plants and Invertebrates of the USSR. Leningrad; Nedra Publishers. 20–24 (in Russian).
- Nandi B, Chattopadhyay S, 2002. Triprojectate pollen grains from the Late Cretaceous sediments of Meghalaya. Acta Palaeontologica Sinica, **41**: 601–610.
- Nichols D J, Jacobson S R, Tschudy H R, 1982. Cretaceous palynomorph biozones for the central and northern Rocky Mountain region of the United States. In: Powers R B (ed.), Geologic Studies of the Cordilleran Thrust Belt. Boulder; Rocky Mountain Association of Geologists. 721–733.
- Norton J N, 1965. Three new species of *Aquila pollenites* from the Hell Creek Formation, Garfield County, Montana. Pollen et Spores, **7**: 135–143.
- Potonié V R, 1966. Synopsis der Gattungen der Sporae dispersae IV. Nachträge zu allen Gruppen (Turmae). Beihefte zum Geologischen Jahrbuch, **72**: 1–244.
- Punt W, Hoen P P, Blackmore S, Nilsson S, Le Thomas A, 2007. Glossary of pollen and spore terminology. Review of Palaeobotany and Palynology, **143**: 1–81.
- Radforth N W, Rouse G E, 1954. The classification of recently discovered Cretaceous plant microfossils of potential importance to the stratigraphy of western Canadian coals. Canadian Journal of Botany, **32**: 187–201.
- Rouse G E, 1957. The application of a new nomenclatural approach to Upper Cretaceous plant microfossils from western Canada. Canadian Journal of Botany, **35**: 349–375.

- Samoilovitch S, 1965. New species of Upper Cretaceous angiosperm pollen of Yakut. *Trudy VNIGRI*, **239**: 121–141.
- Simpson J B, 1961. XVI-The Tertiary pollen-flora of Mull and Ardnamurchan. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, **64**: 421–468.
- Song Zhi-chen (宋之琛), Zheng Ya-hui (郑亚惠), Liu Jin-ling (刘金陵), Ye Ping-yi (叶萍宜), Wang Cong-feng (王从凤), Zhou Shan-fu (周山富), 1981. Cretaceous-Tertiary Palynological Assemblages from Jiangsu. Beijing: Geological Publishing House. 1–268 (in Chinese).
- Song Zhi-chen (宋之琛), Zheng Ya-hui (郑亚惠), Li Man-ying (李曼英), Zhang Yi-yong (张一勇), Wang Wei-ming (王伟铭), Wang Da-ning (王大宁), Zhao Chuan-ben (赵传本), Zhou Shan-fu (周山富), Zhu Zong-hao (朱宗浩), Zhao Ying-niang (赵英娘), 1999. Spores and Pollen of China, Volume 1. Late Cretaceous and Tertiary. Beijing: Science Press. 1–910 (in Chinese with English abstract).
- Srivastava S K, 1968. Reticulate species of *Aquilapollenites* and emendation of the genus *Mancicorpus* Mchedlishvili. *Pollen et Spores*, **10**: 665–699.
- Srivastava S K, 1994. Evolution of Cretaceous phytogeoprovinces, continents and climates. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **82**(3–4): 197–224.
- Srivastava S K, Rouse G E, 1970. Systematic revision of *Aquilapollenites* Rouse 1957. *Canadian Journal of Botany*, **48**: 1591–1601.
- Stanley E A, 1965. Upper Cretaceous and Paleocene plant microfossils and Paleocene dinoflagellates and hystrichosphaerids from northwestern South Dakota. *Bulletins of American Paleontology*, **49**: 179–384.
- Stanley E A, 1970. The stratigraphical, biogeographical, paleoautecological and evolutionary significance of the fossil pollen group Triprojectacites. *Bulletin of the Georgian Academy of Sciences*, **28**: 1–44.
- Takahashi K, 1964. Sporen und pollen der Oberkretaxeischen Hakobuchi-Schichtengruppe, Hokkaido. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu University, Series D, Geology*, **14**: 159–271.
- Takahashi K, Shimono H, 1982. Maestrichtian microflora of the Miyadani-gawa Formation in the Hida District, central Japan. *Bulletin of the Faculty of Liberal Arts, Nagasaki University, Natural Science*, **22**: 11–118.
- Tekleva M, Markevich V, Bugdaeva E, Sun G, Gavrilova O, 2015. *Pseudointegricorpus clarireticulatum* (Samoilovitch) Takahashi: morphology and ultrastructure. *Historical Biology*, **27**(3–4): 355–365.
- Tschudy B D, 1969. Species of *Aquilapollenites* and *Fibulapollis* from two Upper Cretaceous localities in Alaska. United States Geological Survey, Professional Paper, **643**: A1–A15.
- Tschudy B D, Leopold E B, 1970. *Aquilapollenites* (Rouse) Funkhouser—selected Rocky Mountain taxa and their stratigraphic ranges. *Geological Society of America Special Papers*, **127**: 113–168.
- Turland N J, Wiersema J H, Barrie F R, Greuter W, Hawksworth D L, Herendeen P S, Knapp S, Kusber W H, Li D Z, Marhold K, May T W, McNeill J, Monro A M, Prado J, Price M J, Smith G F, 2018. International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants (Shenzhen Code) Adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. *Regnum Vegetabile* 159. Glashütten: Koeltz Botanical Books.
- Vajda V, Bercovici A, 2014. The global vegetation pattern across the Cretaceous-Paleogene mass extinction interval: a template for other extinction events. *Global and Planetary Change*, **122**: 29–49.
- Wang Da-ning (王大宁), Zhao Ying-niang (赵英娘), 1979. New Late Cretaceous pollen genera and species in the Jiang Han Basin of Hubei. *Acta Botanica Sinica (植物学报)*, **21**(4): 320–327 (in Chinese with English abstract).
- Yu Jing-xian (余静贤), Guo Zheng-ying (郭正英), Mao Shao-zhi (茅绍智), 1983. Cretaceous palynological assemblages from the district south of the Songhua River. *Professional Paper of Stratigraphy and Palaeontology (地层古生物论文集)*, **10**: 1–118 (in Chinese).
- Zhang Yi-yong (张一勇), 1993. Late Cretaceous palynofloras of China. *Acta Micropalaeontologica Sinica (微体古生物学报)*, **10**: 131–157 (in Chinese with English abstract).
- Zhou Shan-fu (周山富), 1992. Structural function and evolution of *Morinoipollenites* and *Jianghanpollis*. *Acta Palaeontologica Sinica (古生物学报)*, **31**(5): 585–594 (in Chinese with English abstract).
- Zhou Shan-fu (周山富), Wang Lian-yuan (王连元), 1983. Pollen of *Aquilapollis* from Rutung of northern Jiangsu. *Acta Palaeontologica Sinica (古生物学报)*, **22**(5): 531–541 (in Chinese with English abstract).
- Zhou Shan-fu (周山富), Zhou Li-qing (周荔青), Wang Wei-ming (王伟铭), Wu Yu-yuan (吴聿元), Yang Xue-ying (杨学英), 2009. Cretaceous Angiosperm Pollen and Its Evolution of Jiangsu. Hangzhou: Zhejiang University Press. 1–470 (in Chinese).

# ON THE MORPHOLOGY, MEASUREMENT AND DESCRIPTION OF TRIPROJECTACITES

WU Yi-xiao<sup>1, 2)</sup> LI Jian-guo<sup>1, 3)</sup> and ZHU Huai-cheng<sup>1)</sup>

1) *Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China;*

2) *University of Science and Technology of China, Hefei 230026, China;*

3) *Center for Excellence in Life and Palaeoenvironment, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China*

**Key words** Triprojectacites, *Aquila pollenites*, classification, Cretaceous, the Songliao Basin

## Summary

Triprojectacites Mchedlishvili, 1961 emend. Stanley, 1970 is a group of angiosperm pollen with great significance in the Late Cretaceous and Paleocene stratigraphy and palynofloristic biogeography in the Northern Hemisphere. Their extreme complexity in morphology makes it very difficult in measuring and describing these pollen. There is no clear and uniform standard so far, which as a result hampers the progress on the classification of Triprojectacites.

Triprojectacites is diagnosed by three or occasionally four to five projections with colpate apertures, which excludes tricolporate types from this group. The equatorial zone, where projections grow from body, divides the body into two parts, which determine the polarity of the pollen grain (Fig. 1). The initiation area of projections from the body is called the base of projection while the distal part at the opposite direction is called the terminal of projection.

Based on the observation of a large number of specimens from the Cretaceous strata in the Songliao Basin, northeastern China, a standard of measuring methodology of Triprojectacites is here proposed. Base Point (B) of projection is defined as the beginning of the endexinous thickening along the projection, which marks the border between projection and body. Similarly, Distal Point (D) of the endexinous thickening represents the base of terminal of a projection. These referring points, together with Tip Point (T) of

projection and two poles (P), provide the basis for an accurate implementation of the following measurements (Fig. 7), i. e. length ( $h$ ) and width ( $w_b$ ) of body, length of distal ( $h_1$ ) and proximal ( $h_2$ ) body, length ( $l_p$ ) and width ( $w_1$ ) of projection, terminal width of projection ( $w_2$ ) and length of endexinous thickening ( $w_t$ ).

Based on these measurements, six mathematical indices are designated for evaluating the morphology of body and projection. Length-width ratios of body ( $R_b$ ) and projection ( $R_p$ ) can describe the shape of body and projection. Width Index of projection ( $WI = w_1/h$ ) and Length Index of projection ( $LI = l_p/w_b$ ) can tell if the projection is robust or not as compared to body. Reduction Rate of projection ( $R_r$ ) reveals the narrowing gradient from the base towards the terminal of a projection. Polarity Index ( $PI = h_1/h_2$ ) shows how much projection is deviated away from the center of the body. The last index has an advantage in avoiding the interference of the angle and width of projection.

With the assistance of the indices above, body can be divided into different types of shapes as cylindrical, ellipsoidal, biconical, or diamond-shaped and projection can be described as slat-like, lingulate, ear-like, or lanceolate. Also, specimens preserved at different position, e. g. in polar view and equatorial view, can be well compared.

These description terms and indices and their measurement methodology will provide a significant contribution to the establishment of a scientific and reasonable classification system for Triprojectacites.