

# Study on the Stable Carbon Isotope of the Mid-Late Devonian Plants from North Xinjiang

Jing Feng, Honghe Xu\*, Qing Jiang

State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing

Email: \*[hwxu@nigpas.ac.cn](mailto:hwxu@nigpas.ac.cn)

Received: Sep. 9<sup>th</sup>, 2014; revised: Oct. 8<sup>th</sup>, 2014; accepted: Oct. 19<sup>th</sup>, 2014

Copyright © 2014 by authors and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## Abstract

The stable carbon isotope ( $\delta^{13}\text{C}$ ) is analyzed from 206 samples of 7 genera, 9 species of fossil plants from the Upper Member of the Hujiersite Formation, the Hoxtolgay Area, Xinjiang, China, including *Haskinsia*, *Leclercqia*, *Hoxtolgaya*, *Serrulacaulis*, *Tetraxylopteris*, *Compsocradus*, *Taneo-crada* and uncertain roots. The age of these taxa ranges from the early Mid Devonian (Eifelian) to the early Late Devonian (Frasnian). The  $\delta^{13}\text{C}$  value of Devonian plants of North Xinjiang ranges from  $-26\text{‰}$  to  $-19\text{‰}$ , which is similar to that of modern C3 plants. Individual taxon has its own  $\delta^{13}\text{C}$  value range, which is probably a result of different water use efficiency. The  $\delta^{13}\text{C}$  value of different organs of the single plant is not completely same. Normally the  $\delta^{13}\text{C}$  value of the axis is larger than that of sporophyll. From the Givetian to Frasnian, the  $\delta^{13}\text{C}$  value of plants decreases by about  $3\text{‰}$ . It is inferred that the decline corresponds to the rise of atmospheric  $\text{pCO}_2$  and the climate warming. However, the  $\delta^{13}\text{C}$  value of plants rarely changes from Eifelian to Givetian, suggesting the relative stability of the Mid Devonian climate.

## Keywords

Organiccarbon, Devonian, Geochemistry, Palaeoclimate

## 新疆北部中 - 晚泥盆世植物稳定碳同位素研究

冯 净, 徐洪河\*, 蒋 青

\*通讯作者。

中国科学院南京地质古生物研究所, 现代古生物学与地层学国家重点实验室, 南京  
Email: [hwxu@nigpas.ac.cn](mailto:hwxu@nigpas.ac.cn)

收稿日期: 2014年9月9日; 修回日期: 2014年10月8日; 录用日期: 2014年10月19日

## 摘要

对新疆北部和布克赛尔地区呼吉尔斯特组上段中一晚泥盆世7属9种植物, 206个样品开展了植物稳定碳同位素分析, 包括草本石松类*Haskinsia*、*Leclercqia*, 乔木状石松*Hoxtolegaya*, 工蕨类*Serrulacaulis*, 前裸子植物*Tetraxylopteris*, 原始真蕨类*Compsocradus*, 带蕨*Taneocrada*等, 时代跨度从中泥盆世Eifelian期至晚泥盆世Frasnian期。新疆北部泥盆纪陆生植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值分布范围在 $-26\text{‰}$ ~ $-19\text{‰}$ 之间, 与现代C3植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值分布范围一致。不同类群植物稳定碳同位素组成存在一定的差距, 这与植物水分利用效率大小有一定的对应关系。同一植物属种不同器官的 $\delta^{13}\text{C}$ 值并不完全相同,  $\delta^{13}\text{C}$ 茎轴  $>$   $\delta^{13}\text{C}$ 孢子叶。从Givetian期至Frasnian期, 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值下降3‰左右, 推测与其对应的是 $\text{CO}_2$ 浓度的小规模上升, 气候变暖。中泥盆世Eifelian期至Givetian期, 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值并未表现出明显的变化趋势, 反映了整个中泥盆世气候可能相对稳定。

## 关键词

有机碳, 泥盆纪, 地球化学, 古气候

## 1. 简介

植物稳定碳同位素组成( $\delta^{13}\text{C}$ )在植物生理生态研究和全球变化等领域得到越来越广泛的应用。植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值除受其自身的遗传因素控制外, 还受到外界环境的影响。因此, 探讨当前环境因子与植物碳同位素组成的关系, 可以将之有效地应用于古气候和古环境研究中[1]-[4]。

利用古植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值反演古环境的方法, 在中、新生代的研究中开展较早, 目前也相对成熟。而对于古生代植物的研究, 尤其是对于泥盆纪早期陆生植物化石的研究, 由于化石材料的局限性, 缺乏最近亲缘种进行比较等因素, 研究程度较低。

泥盆纪是陆生植物演化的关键时期。我国中泥盆世植物群可划分为南方和北方两个植物区, 我国中泥盆世植物非常发育, 既有一些全球分布的植物类群, 又有许多地方性的特有属种, 其中的北方区植物组合主要分布于新疆北部, 以石松类植物为主, 还发育有一些其它植物类群[5]。

近年来, 对新疆北部呼吉尔斯特组植物化石的研究工作取得了一定的进展。本文基于呼吉尔斯特植物群中所报导植物化石, 开展了植物稳定碳同位素方面的尝试性研究, 对泥盆纪植物的生理学特征及其环境背景作了分析和探讨。

## 2. 材料与方法

本文所研究的化石都采自新疆维吾尔自治区塔城市和布克赛尔蒙古自治县内, 具体的化石产地有三处: 1) 和什托洛盖镇以北 20 公里的 251 山[6] [7]; 2) 和布克赛尔自治县东 50 km 和什托洛盖镇以北的干那仁; 3) 呼吉尔斯特, 即, 新疆区域地质调查大队进行野外工作时确定的呼吉尔斯特组的命名剖面。

这些化石产出的地层都属于呼吉尔斯特组上段层位, 化石产自黄绿色、灰绿色的凝灰质泥岩和粉砂岩中, 以压型化石为主。对同层中产出的孢子等微体化石的研究解释了它们的地质时代: 1) 251 山的地

质时代为 Eifelian 最晚期至 Givetian 早期, 大量植物化石均产自 Givetian 期的层位; 2) 干那仁剖面呼吉尔斯特组的地质时代较新, 可能从 Givetian 期上延到 Frasnian 期; 3) 呼吉尔斯特组命名剖面的年龄为 Eifelian 期(化石产地位置图以及地质时代结论请参见[7])。

分析处理的植物化石标本包括草本石松: *Haskinsia*、*Leclercqia*; 乔木状石松: *Hoxtolegaya*; 前裸子植物: *Tetraxylopteris*; 早期蕨类: *Compsocradus*、带蕨 *Taneocrada*。标本经过室内挑选、鉴定、拍照、记录, 剥离化石植物表面的有机碳膜, 用 HCl 水溶液( $H_2O:HCl = 1:1$ )反复漂洗至无气泡冒出以除去无机碳, 再用蒸馏水漂洗若干次至中性, 置于 70° 的烘箱中烘干, 后用玛瑙研钵粉碎, 用于稳定碳同位素分析。样品的处理和分析均在中国科学院南京地质古生物研究所国家重点实验室实验技术中心进行, 同位素结果采用的是 PDB 标准(美国卡罗莱纳州白垩系皮狄组中美洲拟箭石化石的碳酸盐岩的碳氧同位素组成), 标准偏差为 $\pm 0.15\text{‰}$ 。

### 3. 结果

对来自呼吉尔斯特、251 山及干那仁的 9 种植物化石, 共 206 个样品进行了有机碳分析, 植物化石时代延限从中泥盆世 Eifelian 期至晚泥盆世 Frasnian 期。实验结果如下(图 1): 植物稳定碳同位素组成  $\delta^{13}C$  值的范围为 $-26\text{‰} \sim -20\text{‰}$ , 各属种的  $\delta^{13}C$  值相对离散, 具体的数值分别为工蕨类 *Serrulacaulis spineus* [8] 共 20 个样品, 其  $\delta^{13}C$  值范围为 $-23.35\text{‰} \sim -22.33\text{‰}$ , 平均值为 $-22.607\text{‰}$ ; 前裸子植物 *Tetraxylopteris* sp. [9] 共 17 个样品, 其  $\delta^{13}C$  值范围为 $-23.105\text{‰} \sim -20.471\text{‰}$ , 平均值为 $-21.935\text{‰}$ ; 原始真蕨类 *Compsocradus givetianus* [10] 共 20 个样品, 其  $\delta^{13}C$  值范围为 $-23.998\text{‰} \sim -22.631\text{‰}$ , 平均值为 $-23.219\text{‰}$ ; 草本石松类 *Haskinsia sagittata* [11] 共 22 个样品, 其  $\delta^{13}C$  值范围为 $-23.752\text{‰} \sim -22.413\text{‰}$ , 平均值为 $-23.172\text{‰}$ ; 草本石松类 *Leclercqia uncinata* [12] 共 21 个样品, 其  $\delta^{13}C$  值范围为 $-23.52\text{‰} \sim -21.195\text{‰}$ , 平均值为 $-22.898\text{‰}$ ; 未定草本石松类共 21 个样品, 其  $\delta^{13}C$  值范围为 $-25.63\text{‰} \sim -24.84\text{‰}$ , 平均值为 $-25.24\text{‰}$ ; 乔木状石松 *Hoxtolegaya robusta* [13] 共 25 个样品, 其  $\delta^{13}C$  值范围为 $-24.778\text{‰} \sim -22.074\text{‰}$ , 平均值为 $-23.674\text{‰}$ ; 另两个属种由于分类位置待定, 取样较少, 其中 *Taneocrada* 的  $\delta^{13}C$  值范围为 $-23.51\text{‰} \sim -23.372\text{‰}$ , 平均值为 $-23.441\text{‰}$ ; 疑似根系的  $\delta^{13}C$  值范围为 $-23.635\text{‰} \sim -22.63\text{‰}$ , 平均值为 $-23.132\text{‰}$ 。

#### 3.1. 呼吉尔斯特剖面植物分析结果

呼吉尔斯特命名剖面所研究的植物化石为工蕨类 *Serrulacaulis spineus*, 其地质时代为中泥盆世 Eifelian 期, 其植物稳定碳同位素组成的范围为 $-23.35\text{‰} \sim -22.33\text{‰}$ , 围岩的稳定碳同位素组成  $\delta^{13}C$  值的范围为 $-23.66\text{‰} \sim -22.68\text{‰}$ , 平均值为 $-23.298\text{‰}$ , 与同层位的植物  $\delta^{13}C$  值相比, 偏负  $1\text{‰} \sim 2\text{‰}$  (图 2)。

呼吉尔斯特剖面植物稳定碳同位素组成平均值为 $-22.607\text{‰}$ , 围岩稳定碳同位素组成平均值为 $-23.298\text{‰}$ 。

#### 3.2. 251 山剖面植物分析结果

本文研究的大部分植物化石均采自 251 山剖面, 包括了除未定草本石松和工蕨类外的其余 7 个种, 其地质时代为 Givetian 期, 该剖面植物稳定碳同位素组成  $\delta^{13}C$  值的范围 $-24\text{‰} \sim -20\text{‰}$ 。

对于不同属种的植物化石, 稳定碳同位素组成  $\delta^{13}C$  值存在差异, 尤其是不同门类的植物间, 其  $\delta^{13}C$  值差异更为显著。前裸子植物 *Tetraxylopteris* sp. 的稳定碳同位素组成  $\delta^{13}C$  值为 $-21.935\text{‰}$ 左右, 与该剖面的石松类、原始真蕨类相比, 其  $\delta^{13}C$  值偏正  $1\text{‰} \sim 2\text{‰}$  (图 1)。

本文的取样部位 95% 为茎轴部分, 5% 为孢子叶、孢子囊部分。同一植物属种不同器官的  $\delta^{13}C$  值并不完全相同, 若均为茎轴, 不同级枝系间稳定碳同位素组成  $\delta^{13}C$  值并不存在明显差异, 如原始真蕨类

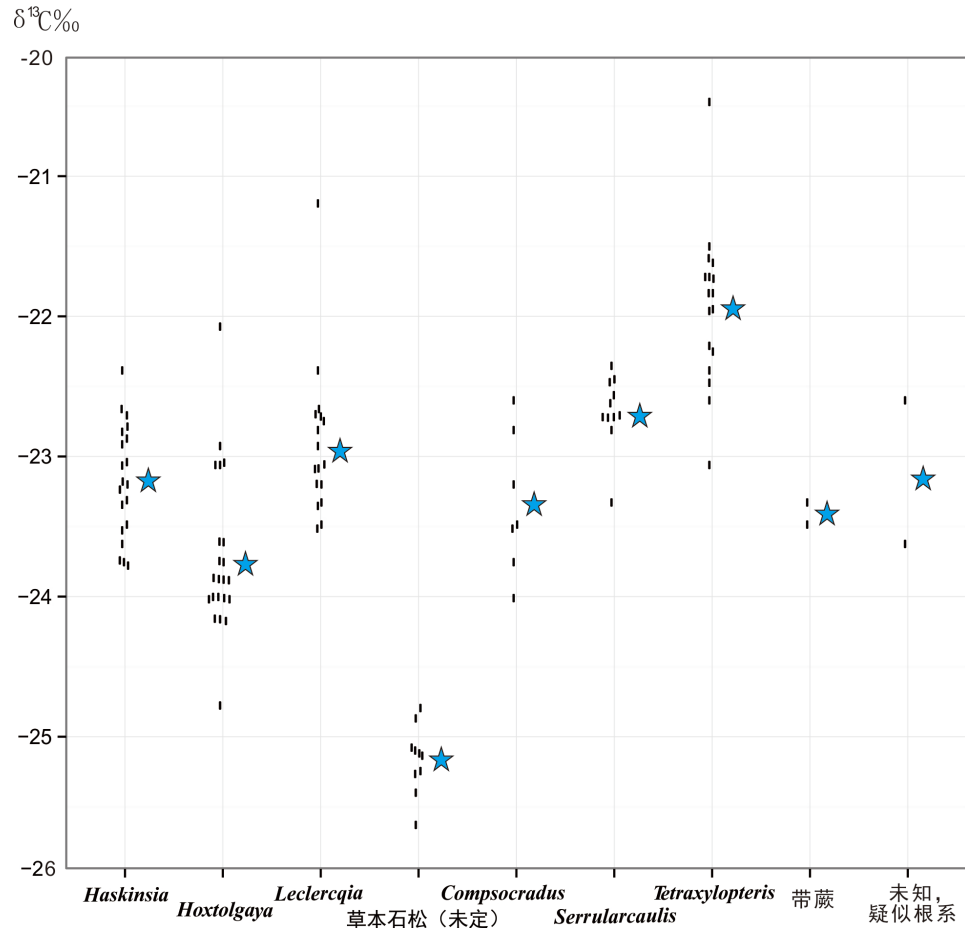


Figure 1.  $\delta^{13}\text{C}$  distributions of Devonian plants from North Xinjiang, China. Data of individual plant taxon are shown in one column. The star marks the  $\delta^{13}\text{C}$  mean value of the taxon

图 1. 新疆北部泥盆纪植物  $\delta^{13}\text{C}$  值分布图，每一列示一个植物属种，星形表示该属种的  $\delta^{13}\text{C}$  平均值

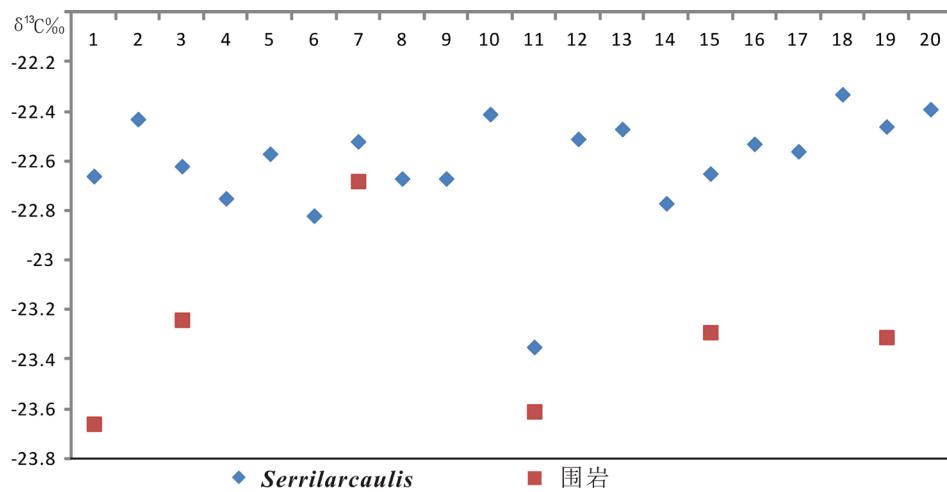


Figure 2.  $\delta^{13}\text{C}$  distributions of the zosterophyll *Serrularcaulis spineus* and its fossil matrix from the Hujiersite section. The horizontal axis represents sample numbers of *Serrularcaulis*

图 2. 呼吉尔斯特剖面工蕨类 *Serrularcaulis spineus* 及其相对应围岩的  $\delta^{13}\text{C}$  值分布图，其中横坐标为 *Serrularcaulis* 的样品编号

*Compsocradus givetianus*, 稳定碳同位素组成  $\delta^{13}\text{C}$  值在其末三级枝、末二级枝、末级枝之间并不存在一个变化趋势, 各自也没有一个明显的域值分布规律(图 3), 类似的现象在前裸子植物 *Tetraxylopteris* sp. 中也同样存在; 但是同一属种的孢子叶与茎干的稳定碳同位素组成  $\delta^{13}\text{C}$  值有细微的差异, 如在乔木状石松 *Hoxtolgaya robusta* 中, 孢子叶更富集  $^{12}\text{C}$ , 其稳定碳同位素组成  $\delta^{13}\text{C}$  值偏负(图 4)。

在 251 山剖面进行了 8.8 米厚的逐层连续采样, 获得原始样品 21 袋, 对其中的植物化石及围岩进行了有机碳分析, 共计 37 个同位素样品, 实验结果显示: 植物的稳定同位素组成  $\delta^{13}\text{C}$  值的范围为  $-24\text{‰} \sim -19\text{‰}$ , 围岩的稳定同位素组成  $\delta^{13}\text{C}$  值的范围为  $-26\text{‰} \sim -19\text{‰}$ , 围岩的  $\delta^{13}\text{C}$  值与同层位的植物  $\delta^{13}\text{C}$  值相比, 除极少部分没有显著差异外, 大部分围岩的  $\delta^{13}\text{C}$  值偏负  $1\text{‰} \sim 2\text{‰}$ 。煤线层的稳定同位素组成  $\delta^{13}\text{C}$  值与其他层位砂岩、粉砂岩中的稳定同位素组成  $\delta^{13}\text{C}$  值相比, 明显偏正  $1\text{‰} \sim 3\text{‰}$  (图 5)。

251 山剖面植物稳定碳同位素组成平均值为  $-23.054\text{‰}$ , 围岩稳定碳同位素组成平均值为  $-23.224\text{‰}$ 。

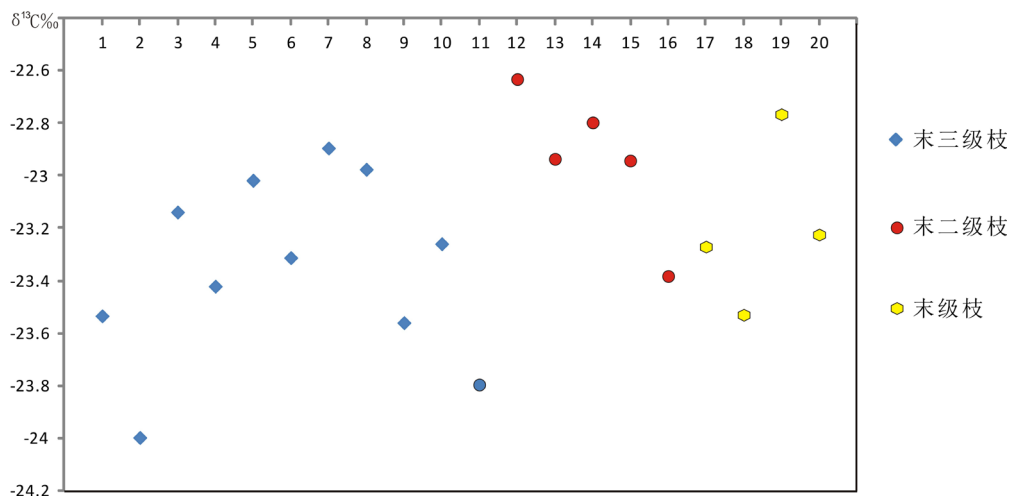


Figure 3.  $\delta^{13}\text{C}$  values of different axes of *Compsocradus givetianus* from the 251 Hill section. The horizontal axis represents sample numbers of *Compsocradus*

图 3. 251 山剖面原始真蕨类 *Compsocradus givetianus* 不同级枝的  $\delta^{13}\text{C}$  值分布图, 其中横坐标为 *Compsocradus* 的样品编号

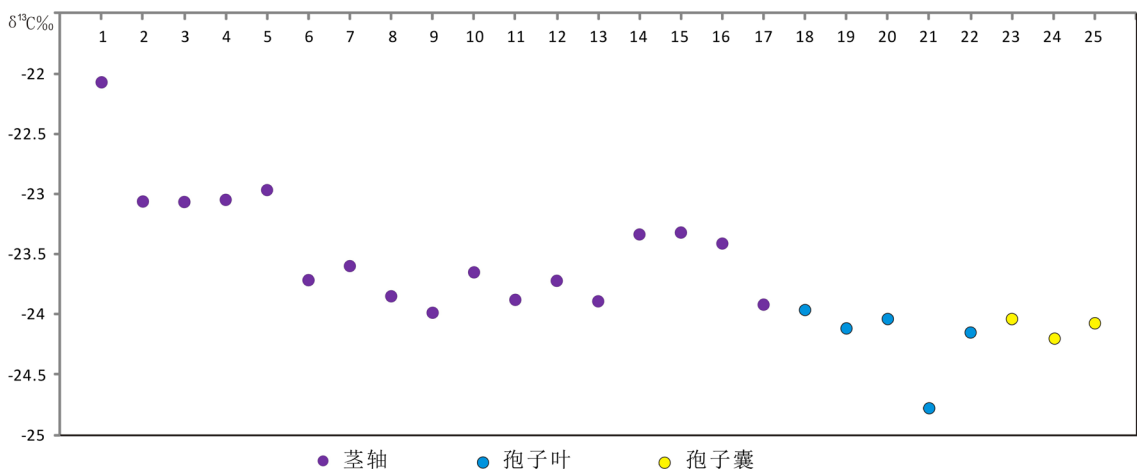


Figure 4.  $\delta^{13}\text{C}$  values of the stems and leaves of *Hoxtolgaya robusta* from the 251 Hill section. The horizontal axis represents sample numbers of *Hoxtolgaya*

图 4. 251 山剖面乔木状石松 *Hoxtolgaya robusta* 茎轴、孢子叶的  $\delta^{13}\text{C}$  值比较, 其中横坐标为 *Hoxtolgaya* 的样品编号

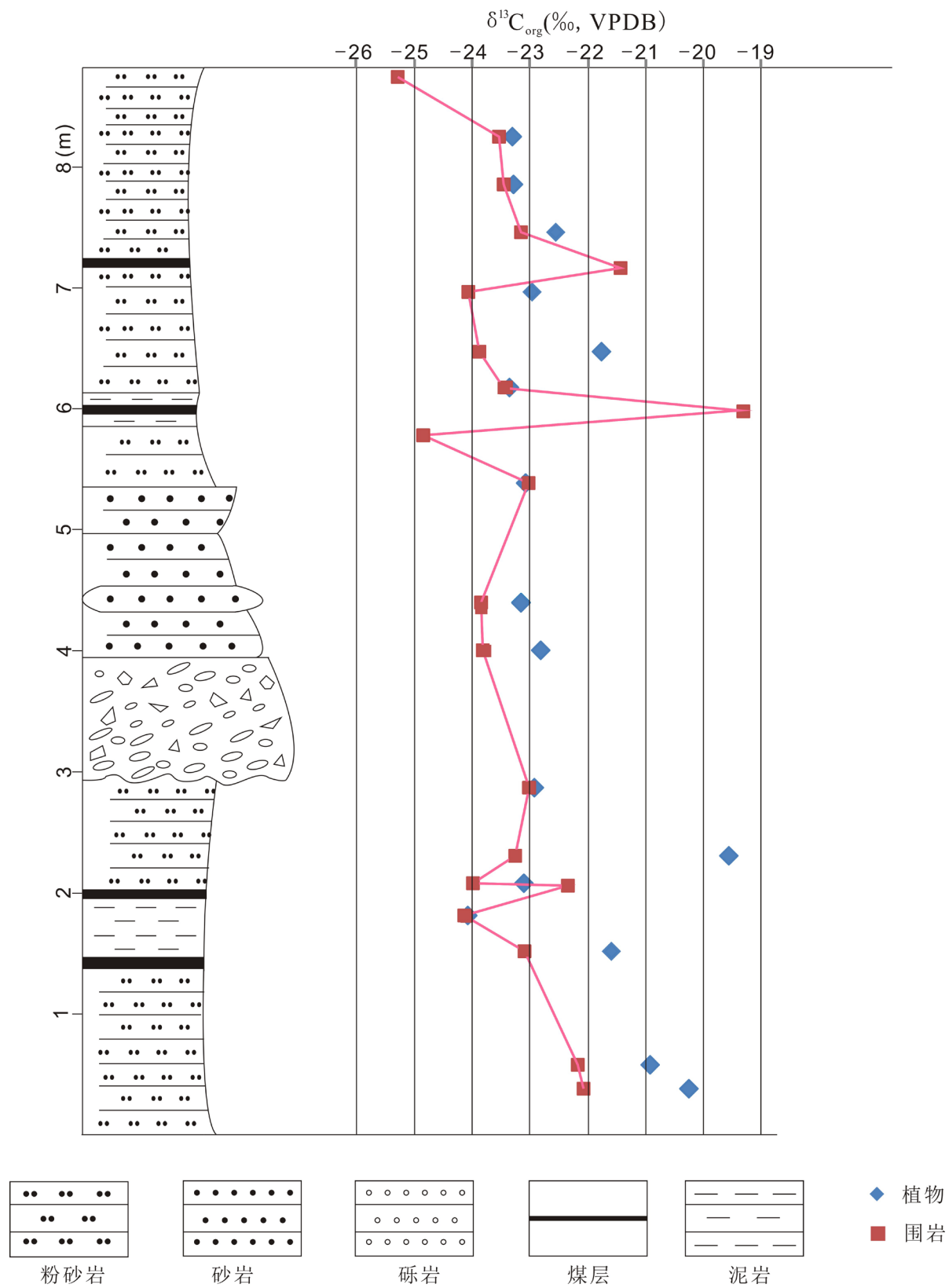


Figure 5.  $\delta^{13}\text{C}$  values of plants and the matrix from the 251 Hill section  
图 5. 251 山剖面连续取样的植物与围岩的  $\delta^{13}\text{C}$  值

### 3.3. 干那仁剖面植物稳定碳同位素组成

干那仁剖面地质时代为晚泥盆世 Frasnian 期, 采自该剖面的草本石松的稳定碳同位素组成  $\delta^{13}\text{C}$  值的范围为  $-25.63\text{‰} \sim -24.84\text{‰}$ , 围岩的稳定碳同位素组成  $\delta^{13}\text{C}$  值的范围为  $-26.01\text{‰} \sim -25.26\text{‰}$ , 平均值为  $-25.676\text{‰}$ , 与同层位的植物  $\delta^{13}\text{C}$  值相比, 偏负  $1\text{‰} \sim 2\text{‰}$  (图 6)。

干那仁剖面: 地质时代为 Frasnian 期, 该剖面植物稳定碳同位素组成平均值为  $-25.24\text{‰}$ , 围岩稳定碳同位素组成平均值为  $-25.676\text{‰}$ 。

## 4. 分析与讨论

### 4.1. 光合作用途径探讨

陆生植物大多数为 C3 植物, C3 植物  $\delta^{13}\text{C}$  值一般为  $-32\text{‰} \sim -20\text{‰}$  之间, 其中,  $-27\text{‰}$  的频率最高, 这类植物主要包括乔木、灌木、寒冷地区的草本植物。而 C4 植物在光合作用中的最初的形成产物是 C4 化合物, 其  $\delta^{13}\text{C}$  值范围在  $-19\text{‰} \sim -9\text{‰}$  之间, 主要包括热带草本(禾本科, 莎草科)、小部分灌木(大戟科, 藜科)和苔属植物[14]。利用 C3、C4 植物  $\delta^{13}\text{C}$  值分布范围不同这一特点可以有效地鉴别植物的光合途径。本文研究的新疆中-晚泥盆世植物  $\delta^{13}\text{C}$  值范围为  $-26\text{‰} \sim -19\text{‰}$ , 与现代 C3 植物  $\delta^{13}\text{C}$  值分布范围是一致的。目前研究认为, 最早的 C4 植物出现在晚中新世[15], 泥盆纪植物的  $\delta^{13}\text{C}$  值暗示了这些早期陆生植物均为 C3 植物, 它们与现代 C3 植物遵循相同的光合作用路径, 其稳定碳同位素组成  $\delta^{13}\text{C}$  值的变化同样是植物自身生化机制与其生长时期的环境状况共同作用的结果。

### 4.2. 不同类群植物稳定碳同位素组成的差异

Brooks 等[16]测定了北美 3 个北方森林生态系统主要优势种的  $\delta^{13}\text{C}$  值, 发现不同生活型的植物  $\delta^{13}\text{C}$  值表现出相同的大小顺序, 即  $\delta^{13}\text{C}$  常绿乔木  $> \delta^{13}\text{C}$  落叶乔木  $\approx \delta^{13}\text{C}$  常绿和落叶灌木  $\approx \delta^{13}\text{C}$  常绿草本  $>$

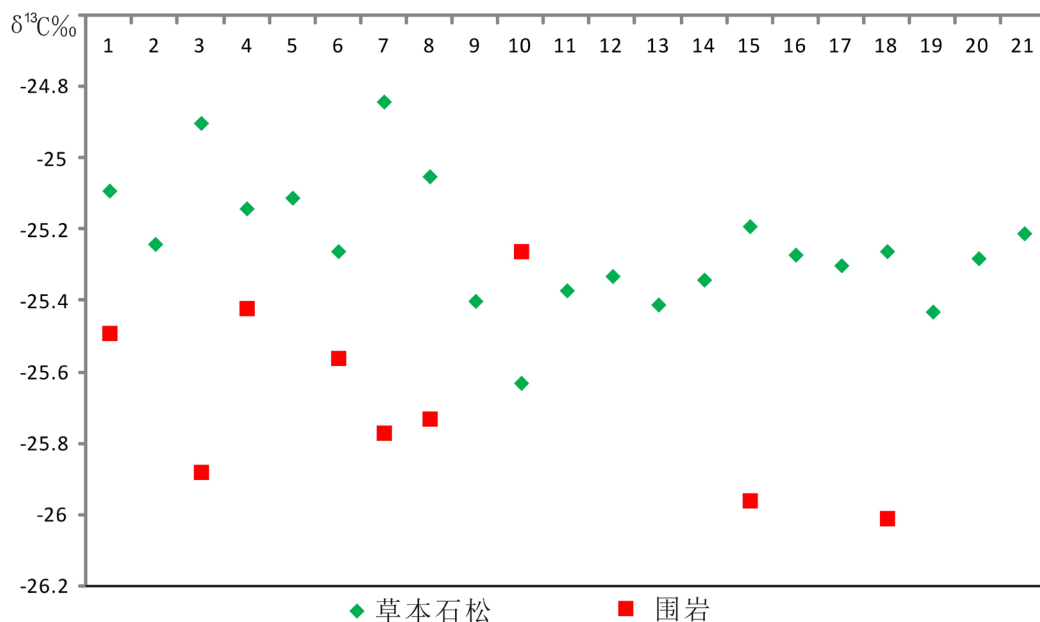


Figure 6.  $\delta^{13}\text{C}$  distributions of the herbaceous lycopsids and the matrix from the Gannaren section. The horizontal axis represents sample numbers of the herbaceous lycopsids

图 6. 干那仁剖面未定草本石松类  $\delta^{13}\text{C}$  值及对应的围岩  $\delta^{13}\text{C}$  值分布图, 其中横坐标为草本石松类的样品编号



$\delta^{13}\text{C}$  落叶草本  $\approx \delta^{13}\text{C}$  苔藓。

本文研究发现,对于地质时代相同,同一地理区域不同属种的化石植物,其稳定碳同位素组成  $\delta^{13}\text{C}$  值存在差异,尤其是不同门类的植物间,其  $\delta^{13}\text{C}$  值差异更为显著。在 251 山剖面植物体的不同部位共同产出,植物体各个部位的有机联系保存完整,同时毫米级别的非常纤细的结构也得到了清晰保存,比如 *Leclercqia uncinata* 的可能具有攀援习性的叶末端钩状结构[12], *Compsocradus givetianus* 植物体纤细多次分叉末端和着生孢子囊[10], *Tetraxylopteris* sp. 的复杂生殖部分和营养枝系均得以完好的保存等。这些植物化石的保存形式说明,这些植物并未经历长距离的搬运,植物的埋藏地点距其生长地点相距不远,甚至可能就在其生长地附近被埋藏下来。因此该剖面的植物体生长时期所面临的气候条件相同,环境因素对植物稳定碳同位素组成( $\delta^{13}\text{C}$ )的影响可能远远小于植物体自身遗传基因的作用。

Wan [17]测定了纽约州(New York)中泥盆世 Givetian 期的 *Leclercqia* 的稳定碳同位素比值,其  $\delta^{13}\text{C}$  值为-22.775‰左右,而本文新疆地区的 *Leclercqia* 的  $\delta^{13}\text{C}$  值为-22.9‰左右,考虑到实验误差等因素,这两个地区 *Leclercqia* 的  $\delta^{13}\text{C}$  值差别极小。在中泥盆世,纽约州与新疆分别位于南北半球的热带—亚热带气候区,地理位置上相距甚远。她还对不同地区其它共同的植物属种进行了系统的稳定碳同位素研究,魁北克(Quebec)和新不伦瑞克(New Brunswick)均保存了同时期的 *Psilophyton* 和 *Sawdonia* 的化石,对大量的标本测试了其碳同位素比值,发现在两个地区, *Psilophyton* 的  $\delta^{13}\text{C}$  值与 *Sawdonia* 的  $\delta^{13}\text{C}$  值相比,均偏正,其差异达到 2 个千分点左右。同样的现象也发生在宾夕法尼亚州(Pennsylvania)和西弗吉尼亚州(West Virginia)相同的化石 *Archaeopteris* 和 *Rhacophyton* 中, *Archaeopteris* 的  $\delta^{13}\text{C}$  值比 *Rhacophyton* 的  $\delta^{13}\text{C}$  值偏负 1 个千分点左右。由此可以认为,同一地区不同植物属种间的  $\delta^{13}\text{C}$  值差异远远大于不同地区同一属种间的  $\delta^{13}\text{C}$  值差异。在 251 山剖面中,不同植物类群间  $\delta^{13}\text{C}$  值的差异表现为:  $\delta^{13}\text{C}$  前裸子植物  $> \delta^{13}\text{C}$  石松类  $\approx \delta^{13}\text{C}$  原始真蕨类。

### 4.3. 不同植物器官稳定碳同位素组成的差异

植物学研究表明植物不同器官组织的  $\delta^{13}\text{C}$  值存在差异[18]。Brendel 等[19]对欧洲赤松(*Pinus sylvestris* L.)的研究发现针叶的  $\delta^{13}\text{C}$  值约比小枝的  $\delta^{13}\text{C}$  值偏负 1.3 个千分点。刘海燕[20]对油松(*Pinus Tabulaeformis*)的研究表明小枝和针叶  $\delta^{13}\text{C}$  值的差异有 2.1 个千分点。祁连圆柏(*Sabina przewalskii* Kom.)的树叶  $\delta^{13}\text{C}$  值(-26.24‰)比茎干  $\delta^{13}\text{C}$  值(22.94‰)偏负约 3.30‰ [21]。Martinelli 等[22]对巴西热带雨林树木研究也表明,叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值与树干  $\delta^{13}\text{C}$  值的差异达 1‰~3‰,叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  值为-32.1‰,树干的  $\delta^{13}\text{C}$  值为-28.7‰。多数的研究结果均显示,枝的  $\delta^{13}\text{C}$  值要高于叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值,而根茎等其他器官的  $\delta^{13}\text{C}$  值则因物种不同而存在差异。

植物不同器官  $\delta^{13}\text{C}$  值的差异主要是因为植物不同的器官组织,其生物化学组分各不相同,生理生态特性差距较大,不同生物化学组分具有各自的稳定碳同位素比率。植物叶片作为光合作用的场所,合成的有机产物(糖类占主导)主要储存在叶片中,而植物的茎干中木质素、半纤维素占的比重较大,可溶性糖的  $\delta^{13}\text{C}$  值低于纤维素的  $\delta^{13}\text{C}$  值,因此,植物不同器官间的  $\delta^{13}\text{C}$  值差异较大[23],表现为叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  值会偏负于枝的  $\delta^{13}\text{C}$  值。

本文对乔木状石松 *Hoxtolegaya* 不同部位的取样分析结果也呈现出  $\delta^{13}\text{C}$  孢子叶  $< \delta^{13}\text{C}$  茎轴,茎干的  $\delta^{13}\text{C}$  值约为-23.441‰,孢子叶  $\delta^{13}\text{C}$  值约为-24.209‰,孢子囊  $\delta^{13}\text{C}$  值约为-24.103‰,孢子叶与茎干之间的差距近 1 个千分点。这些差异显示出它们在光合作用碳同位素分馏等机制方面已经与现代植物很相似,另外, *Hoxtolegaya* 营光合作用的器官不仅仅包括它的孢子叶,可能也包括它硕大的孢子囊。

### 4.4. 水分对植物稳定碳同位素组成的影响

植物稳定碳同位素组成( $\delta^{13}\text{C}$ )在植物体内的形成过程主要是指大气中  $^{13}\text{C}$  经过一系列物理和生物化学



反应进入植物体内并合成植物组成物质的过程,是植物叶片光合作用和蒸腾作用的综合效应[24] [25]。因此,植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值能反映与植物光合作用、蒸腾强度相关联的水分利用效率(water use efficiency, WUE) (Martinelli, 1991)。水分利用效率(WUE)是用以描述植物产量与消耗水量之间关系的名词,普遍认为,对植物叶片来说:  $\text{WUE} = \text{光合作用 A (Assimilation)}/\text{蒸腾作用 E (Evapotranspiration)}$ 。

植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值已被许多研究验证为一种估计植物长期水分利用效率的可靠指标,叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  值越偏正,植物水分利用效率(WUE)越高[26] [27]。

根据植物稳定碳同位素的平均值,在 251 山剖面的各种植物中,前裸子植物 *Tetraxylopteris* 水分利用效率最高,草本石松类其次,乔木型石松类 *Hoxtolgaya* 水分利用效率最低。由此可推断出,前裸子植物可能生长在距离水源较远的高地上,这也与这类植物内部解剖结构上的更为进化[28]存在一定的对应关系。草本石松类与原始真蕨类水分利用效率稍低,在空间分布上,它们可能生活在近水源的水边低地。而乔木型石松类水分利用效率最低,其对水分的依赖最强,可能在分布上最接近水源地。

#### 4.5. 不同时代植物稳定碳同位素组成比较

将三条剖面的植物稳定碳同位素组成进行比较,我们发现,晚泥盆世植物稳定碳同位素组成相对于中泥盆世植物偏负 2‰~3‰。Wan [17]对泥盆纪不同时代的同一属植物进行了系统的碳同位素值比较,发现几乎所有属的稳定碳同位素组成( $\delta^{13}\text{C}$ )均表现出中泥盆世时期数值最高,约偏正 3~4 个千分点。

植物的碳同位素组成是植物的生理过程对大气进行“加工”的结果,植物是大气  $\text{CO}_2$  浓度变化最灵敏的指示剂。低浓度的  $\text{CO}_2$  是光合作用的限制因子,植物细胞因供应不足而来不及分馏重碳同位素,从而使植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值偏正[29]。研究表明,随着大气  $\text{CO}_2$  浓度的上升,植物的  $\delta^{13}\text{C}$  值逐渐偏负,并呈显著负相关[30]-[32]。本文中,从中泥盆世 Eifelian 期到晚泥盆世 Frasnian 期,植物  $\delta^{13}\text{C}$  值偏负达到 3‰~4‰,表明在晚泥盆世  $\text{CO}_2$  分压( $\text{pCO}_2$ )上升,大气  $\text{CO}_2$  浓度上升,这可能导致了晚泥盆世气候的变暖。

对泥盆纪的古温度研究表明,早泥盆世 Lochkovian 期,气候炎热,平均温度达到 30℃ 左右,从早泥盆世 Pragian 期开始,气温开始逐渐变冷,到中泥盆世 Givetian 期下降到最低值,约 23℃ 左右,到晚泥盆世 Frasnian 期温度又开始回升,到 Frasnian 期与 Famennian 期之交,温度再一次达到 30℃ 左右[33]。本文的推论与此结论非常吻合,结合泥盆纪时期北美植物  $\delta^{13}\text{C}$  值数据[17],推测在中泥盆世晚期到晚泥盆世早期,全球曾发生过一次大规模的气候变暖事件。

#### 基金项目

国家自然科学基金(41272001)和现代古生物学与地层学国家重点实验室项目(Y326110209)资助。

#### 参考文献 (References)

- [1] Scartazza, A., Lauteri, M., Guido, M.C., et al. (1998) Carbon isotope discrimination in leaf and stem sugars, water-use efficiency and mesophyll conductance during different developmental stages in rice subjected to drought. *Functional Plant Biology*, **25**, 489-498.
- [2] Saurer, M., Siegenthaler, U. and Schwingruber, F. (1995) The climate—Carbon isotope relationship in tree rings and the significance of site conditions. *Tellus B*, **47**, 320-330.
- [3] Long, E.S., Sweitzer, R.A., Diefenbach, D.R., et al. (2005) Controlling for anthropogenically induced atmospheric variation in stable carbon isotope studies. *Oecologia*, **146**, 148-156.
- [4] Dawson, T.E., Mambelli, S., Plamboeck, A.H., et al. (2002) Stable isotopes in plant ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 507-559.
- [5] Cai, C.-Y. and Wang, Y. (1995) Devonian floras. In: Li, X.-X., Ed., *Fossil floras of China through the geological ages*, Guangdong Science and Technology, Guangzhou, 28-77.
- [6] Xu, H.-H., Marshall, J.E.A., Berry, C.M., et al. (2012) Mid Devonian megaspores from Yunnan and North Xinjiang,

- China: Their palaeogeographical and palaeoenvironmental significances. *Palaeoworld*, **21**, 11-19.
- [7] Xu, H.-H., Marshall, J.E.A., Wang, Y., et al. (2014) Devonian spores from an intra-oceanic volcanic arc, West Junggar (Xinjiang, China) and the age, palaeogeography and tectonic significance of the associated fossil plant beds. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **206**, 10-22.
  - [8] Xu, H.-H., Berry, C.M. and Wang, Y. (2011) Morphological study on the Devonian zosterophyll *Serrulacaulis* Hueber and Banks: New materials and emendation. *Palaeoworld*, **20**, 322-331.
  - [9] 蒋青 (2013) 新疆北部中泥盆世晚期前裸子植物研究. 博士论文, 中国科学院南京地质古生物研究所, 南京.
  - [10] Fu, Q., Wang, Y., Berry, C.M., et al. (2011) Complex Branching Patterns in a Newly Recognized Species of *Compso-cratus* Berry et Stein (Iridopteridales) from the Middle Devonian of North Xinjiang, China. *International Journal of Plant Sciences*, **172**, 707-724.
  - [11] Xu, H.H., Wang, Y., Berry, C.M. and Cai, C.Y. (2008) Two species of *Haskinsia* Grierson et Banks (Lycopsida) from the Middle Devonian of Xinjiang, China, and their palaeogeographical considerations. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **157**, 633-644.
  - [12] Xu, H.H., Berry, C.M., Wang, Y. and Marshall, J.E.A. (2011) A new species of *Leclercqia* Banks, Bonamo et Grierson (Lycopsida) from the Middle Devonian of North Xinjiang, China, with a possible climbing habit. *International Journal of Plant Sciences*, **172**, 836-846.
  - [13] Xu, H.H., Wang, Y. and Wang, Q. (2012) A new homosporous, arborescent lycopsid from the Middle Devonian of Xinjiang, Northwest China. *Palaeontology*, **55**, 957-966.
  - [14] Deines, P. (1980) The isotopic composition of reduced organic carbon. In: Fritz, P. and Fontes, J., Eds., *Handbook of Environmental Isotope Geochemistry*, Vol. 1, Elsevier, Amsterdam, 329-406.
  - [15] Thomasson, J.R., Nelson, M.E. and Zakrzewski, R.J. (1986) A fossil grass (Gramineae: Chloridoideae) from the Miocene with Kranz anatomy. *Science*, **233**, 876-878.
  - [16] Brooks, J.R., Flanagan, L.B., Buchmann, N. and Ehleringer, J.R. (1997) Carbon isotope composition of boreal plants: Functional grouping of life forms. *Oecologia*, **110**, 301-311.
  - [17] Wan, Z.Z. (2012) Stable carbon and nitrogen isotopic studies of Devonian land plants—An indicator of paleoclimate and paleoenvironmental changes. PhD Thesis, University of Cincinnati, Cincinnati.
  - [18] Benner, R.A., Fogel, M.L., Sprague, E.K. and Hodson, R.E. (1987) Depletion of  $^{13}\text{C}$  in lignin and its implications for stable carbon isotope studies. *Nature*, **329**, 708-710.
  - [19] Brendel, O., Handley, L. and Griffiths, H. (2003) The  $\delta^{13}\text{C}$  of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) needles: Spatial and temporal variations. *Annals of Forest Science*, **60**, 97-104.
  - [20] 刘海燕 (2008) 油松稳定碳同位素遗传稳定性及环境影响的研究. 北京林业大学, 北京.
  - [21] 陈拓, 陈发虎, 安黎哲, 刘晓宏 (2004) 不同海拔祁连山柏树轮和叶片  $^{13}\text{C}$  值的变化. *冰川冻土*, **6**, 767-771.
  - [22] Martinelli, L.A., Almeida, S., Brown, I.F., Moreira, M.Z., Victoria, R.L., Sternberg, L.S.L., et al. (1998) Stable carbon isotope ratio of tree leaves, boles and fine litter in a tropical forest in Rondonia, Brazil. *Oecologia*, **114**, 170-179.
  - [23] Francey, R.J., Grifford, R.M., Sharkey, T.D. and Weir, B. (1985) Physiological influences on carbon isotope discrimination in huon pine (*Lagarostrobos franklinii*). *Oecologia*, **66**, 211-218.
  - [24] Brugnoli, E. and Lauteri, M. (1991) Effects of salinity on stomatal conductance, photosynthetic capacity, and carbon isotope discrimination of salt-tolerant (*Gossypium hirsutum* L.) and salt-sensitive (*Phaseolus vulgaris* L.) C3 non-halophytes. *Plant Physiology*, **95**, 628-635.
  - [25] Korol, R., Kirschbaum, M.U., Farquhar, G.D. and Jeffreys, M. (1999) Effects of water status and soil fertility on the C-isotope signature in *Pinus radiata*. *Tree Physiology*, **19**, 551-562.
  - [26] Diefendorf, A.F., Mueller, K.E., Wing, S.L., Koch, P.L. and Freeman, K.H. (2010) Global patterns in leaf  $^{13}\text{C}$  discrimination and implications for studies of past and future climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **107**, 5738-5743.
  - [27] Kohn, M.J. (2010) Carbon isotope compositions of terrestrial C3 plants as indicators of (paleo) ecology and (paleo) climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **107**, 19691-19695.
  - [28] Beck, C.B. and Wight, D.C. (1988) Progymnosperms. In: Beck, C.B., Ed., *Origin and Evolution of Gymnosperms*, Columbia University Press, New York, 1-84.
  - [29] O'Leary, M.H. (1981) Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry*, **20**, 553-567.
  - [30] Van de Water, P.K., Leavitt, S.W. and Betancourt, J.L. (1994) Trends in stomatal density and  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ratios of *Pinus flexilis* needles during last glacial-interglacial cycle. *Science*, **264**, 239-243.
  - [31] Feng, X. and Epstein, S. (1995) Carbon isotopes of trees from arid environments and implications for reconstructing

atmospheric CO<sub>2</sub> concentration. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **59**, 2599-2608.

- [32] Chen, F.H., Rao, Z.G., Zhang, J.W., Jin, M. and Ma, J.Y. (2006) Variations of organic carbon isotopic composition and its environmental significance during the last glacial on western Chinese Loess Plateau. *Chinese Science Bulletin*, **51**, 1593-1602.
- [33] Joachimski, M.M., Breisig, S., Buggisch, W., Talent, J.A., Mawson, R., Gereke, M., et al. (2009) Devonian climate and reef evolution: Insights from oxygen isotopes in apatite. *Earth and Planetary Science Letters*, **284**, 599-609.