



# 云南的早期 陆地植物及其环境

EARLY LAND PLANTS AND  
ENVIRONMENT IN YUNNAN, CHINA

李代芸  
LI DAIYUN

戈宏儒  
GE HONGRU

云南科技出版社  
YUNNAN SCIENCE AND TECHNOLOGY PRESS

云南省应用基础研究基金 (93D059)  
国家自然科学基金重点项目 (39230030 项)  
中国科学院 STZ-1-01  
本书受云南省学术著作出版基金资助出版

# 云南的早期 陆地植物及其环境

李代芸 戈宏儒  
(云南省地质科学研究所)

云 南 科 学 出 版 社

## 图书在版编目 (CIP) 数据

云南的早期陆地植物及其环境/李代芸, 戈宏儒编著.  
昆明: 云南科技出版社, 2000.12

ISBN 7-5416-1454-8

I. 云... II. ①李...②戈... III. 古植物学-研究-  
云南省 IV. Q914.727.4

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2000) 第 57381 号

- 书 名: 云南的早期陆地植物及其环境  
Yunnan de Zaoqi Ludi Zhiwu Jiqi Huanjing
- 作 者: 李代芸 戈宏儒
- 出 版 者: 云南科技出版社 (昆明市环城西路 609 号  
云南新闻出版大楼, 邮编: 650034)
- 责任编辑: 单沛尧 李永丽
- 封面设计: 李代芸
- 护封摄影: 李代芸
- 责任校对: 金 唐
- 印 刷 者: 云南地质矿产局印刷厂
- 发 行 者: 云南科技出版社
- 开 本: 787mm×1092mm 1/16
- 印 张: 13.5
- 字 数: 320 千字
- 版 次: 2001 年 4 月第 1 版
- 印 次: 2001 年 4 月第 1 次印刷
- 印 数: 0001 ~ 1000 册
- 书 号: ISBN 7-5416-1454-8/Q·59
- 定 价: 60.00 元
- 若发现印装错误请与承印厂联系

## 内 容 简 介

本书综述了自 20 世纪，特别是新中国成立以后，笔者和国内外古植物学家对云南早期陆地植物研究的主要成果；70 年代以来的新发现、新材料、新方法，对云南早期陆地植物进行的系统分类。采用比较形态学与地质学、现代生物学相结合，以生命活动为主体，研究了从具有陆生习性的非维管植物到早期维管植物，重建各类植物的本来面貌，为研究早期陆地植物的起源与演化提出了许多翔实而具有启发性的见解。

全书分 7 章，分别论述了云南早期陆地植物的研究现状及前景、地理分布、植物地理区划、埋藏类型、生长环境、组成特征、总体面貌、性质、特征、地质历程，以及有关起源、演化、系统分类等具有云南特色的若干古植物学论题。

本书系统的描述了藻类、苔藓植物门、鹿角蕨门、工蕨门、三枝蕨门、原始维管植物、石松植物门及分类位置尚未确定的植物共 32 属，45 种。全书共 32 万字，附表 5 个，附图 49 幅，图版 36 帧。

本书可作为国内外地球学科和生命学科同行深入了解和研究早期陆地植物及其起源、演化的必不可少的参考书，还可作大学本科和研究生以及生物学、地质学、跨学科有关专业的主要参考书，也是生物、环境、地质、石油、煤炭等方面的教授、学者、研究人员及广大野外工作者的主要参考书。

## PREFACE

This book deals with the main research results of the early land plants in Yunnan province, studied by the authors and paleo - botanists at home and from abroad in 20 century, especially after the foundation of P. R. China. The book includes new discoveries, materials and study methods since 1970' s. the systematics of early land plants is based on the combination of comparative morphology with geology and neontology. Taking live activities as a clue to the study, we have examined the evolution from non - vascular plants to vascular plants, which adhere to the terrestrial habits. The true features of every kinds such plants have been restored. A full, accurate and enlightening understanding of the origion and evolution of early land plants has been advanced.

The book includes 7 chaoters, which deal separately with many topics of paleobotany being characteristic of Yunnan area, such as the current research status and prospect of early land plants in Yunnan, their geographical distribution, phytogeographical divisions, buried types, habitats, overall features, natures, characteristics, geological history, origin, evolution, systematics, etc.

The book has described 32 genera and 45 species of Alage, Bryophyta, Rhyniophyta, Zoslerophyllophyta, Trimerophytrophyta, ? primitive vascular plant, Lycopsida, and plants incertae sedis. The book consists of 320 000 words, 5 tables, 49 figures and 36 plates.

The book serves as an essential reference for colleagues of geosciences and life sciences at home and from abroad, who are interested in the early land plants, their origin and evolution. This is also an essential reference book for undergraduate and graduate students in the majors of biology, geology and interdisciplinary sciences, as well as for professors, scholars, researchers and the broad masses of field workers in the field of biology, environmental protection, geology, and petroleum and coal industries.

## 前 言

陆地植物 (Land Plants), 一般指具有木质输导柱 (Xylem Conducting Stele) 的植物, 也就是维管植物 (Vascular Plants)。早期陆地植物 (Early Land Plants) 是最原始、最古老、最早的陆地植物, 或称登陆植物。本文论述的早期陆地植物, 包含陆地维管植物 (Land Vascular Plants) 和一些具有很多类陆生习性或陆生习性, 又无木质输导柱的陆地非维管植物 (Land Non-vascular Plants)。在早期陆地植物中, 保存成为化石, 数量和种属最多者, 首推陆地维管植物。因此, 研究早期陆地植物的对象, 往往多侧重于陆地维管植物, 然而, 云南在这一时期陆地非维管植物也十分茂盛, 这不仅仅是别具一格的景观, 对于研究早期陆地植物的起源 (Origin)、系统演化 (Systematic Evolution)、分类 (Taxon) 等课题提供了丰富而可靠的资料, 显示出得天独厚的条件。还有助于相关学科利用云南早期陆地植物的资料, 对某些问题进行深入探索, 进而提高云南及我国乃至整个古植物学、植物学, 甚至生命学科及地球科学的研究水平。

对早期陆地植物的研究, 是生命学科中古植物学 (Paleobotany)、植物学 (Botany) 的核心内容; 同时也是植物系统演化研究中四大重要问题之一 (另三个问题是: ①生命的起源和早期演化; ②裸子植物的起源和演化; ③被子植物的起源和演化); 还是地球科学的关键问题之一。植物界, 由水域登上陆地, 是生物界一大变革; 是地壳变迁的重要标志。研究这一课题, 对人类认识陆地植物的起源, 早期演化 (Early Evolution), 恢复原来的演化系列, 探讨当时的植物地理分区, 了解当时的古地理格局, 古环境, 古气候, 沉积变迁, 相关矿产的形成, 地壳运动规律, 都有重要的科学价值。

全球早期陆地植物, 除产于我国外, 还分布于加拿大、美国、英国、德国、瑞典、比利时、挪威、乌克兰、西西北利亚、哈萨克斯坦、澳大利亚、利比亚、玻利维亚及越南等国。我国四川、贵州、广西、湖南和新疆也有产出, 但以云南分布最广泛, 种类最齐全, 形态特征最完整, 类群新异而独特, 生长环境特殊, 保存较完整, 显示了昔日生机盎然, 多姿多态的景象, 吸引了不少中外有关专家学者前来考察研究。进入 20 世纪 80 年代, 电子显微镜、计算机、生物化学、地球化学、统计学、现代生物技术的应用及宏观和微观领域相结合, 新成果不断问世; 许多新属、新种、新类群的发现, 揭示了有关起源、演化、分类、地质历程等方面的诸多新问题。在此基础上得到云南省科学技术委员会应用基础研究基金和国家自然科学基金重点项目 (39230030 项), 中国科学院 STZ—1—01 项目的资助, 开展“云南早期陆地植物及其环境”的研究。

在研究进程中，特别重视植物化石这个有机界和赋存这些化石的地层无机界之间相互紧密的关系。在全面开展工作中，选择云南东部为重点，深入剖析了曲靖地区早期陆地植物及产出这些植物的地层的种种特征，新测制或补充描述尽可能多的地层剖面，采集了相当丰富的植物化石和与其共生的动物化石，并注意收集它们的保存状态、富集程度和埋藏形式，积累有关早期陆地植物生长环境标志的资料。采用传统和现代生物与地质的先进技术（如电镜扫描、电子探针、地球化学、计算机、统计学等综合研究方法），获得了扎实可靠的资料，使我们对云南的早期陆地植物有了全新的认识，进而丰富了古植物学的内容，提高了云南乃至我国古植物学的研究水平。

本书全面而系统地总结研究了云南早期陆地植物的分布规律，植物地理分区，生长环境，埋藏类型，组成特征，地质历程以及有关早期陆地植物的起源、演化、系统分类等问题的全新观点和结论。广泛而全面地收集了自上个世纪以来，尤其是近30年来各家研究的成果。系统描述了藻类 (Algae)，苔藓植物门 (Bryophyta)，鹿角蕨门 (Rhyniophyta)，工蕨门 (Zosterophyllophyta)，三枝蕨门 (Trimerophytophyta)，? 原始维管植物 (Primitive Vascular Plants)，分类位置尚未确定的植物 (Plants Incertae Sedis) 及石松植物植物门 (Lycophyta) 共 32 属 45 种，其中，包括在云南发现的 18 新属，34 新种。书稿文字 32 万字，附图 49 幅，表 5 个，图版 36 帧。

本项目研究过程中，云南省地质科学研究所提供了方便，本所资料、图书、绘图、复印等部门给予协助与合作，同时还得到国家自然科学基金重点项目 (39230030 项) 项目组负责人李承森研究员及项目组其他成员在工作上 and 经费方面的特别支持，北京大学郝守刚教授，中国科学院南京地质古生物研究所李星学、蔡重阳研究员，中国科学院北京植物研究所李承森、耿宝印、朱为庆研究员提供他们对云南早期陆地植物研究的有关成果——植物化石照片及文献，在引用国内外文献方面，也征得有关学者的同意与支持；成都理工大学吴熙纯教授翻译英文内容简介。此外，还得到云南省地质矿产厅总工程师丁俊先生、科技处处长赵劲先生，云南省地质科学研究所杨家瑞、陈良忠先生的鼓励与支持。在此，一并表示诚挚的谢意！

作者于昆明

# 目 录

<b>第一章 云南早期陆地植物研究现状与展望</b> .....	1
第一节 云南早期陆地植物研究进展.....	1
第二节 云南早期陆地植物研究前景.....	6
<b>第二章 云南早期陆地植物的分布及地理分区</b> .....	9
第一节 滇东区早期陆地植物的分布.....	10
第二节 滇西区早期陆地植物的分布.....	10
<b>第三章 云南早期陆地植物产出的地层及其对比</b> .....	12
第一节 云南早期陆地植物产出的地层.....	12
第二节 云南早期陆地植物产出地层的对比.....	30
<b>第四章 云南早期陆地植物的组成及其地质时代</b> .....	32
第一节 云南早期陆地植物组成特征.....	32
第二节 云南早期陆地植物的地质时代.....	38
<b>第五章 云南早期陆地植物生长的古环境</b> .....	49
第一节 云南早期陆地植物埋藏类型.....	49
第二节 云南早期陆地植物保存形式.....	52
第三节 云南早期陆地植物生长环境.....	54
<b>第六章 早期陆地植物的起源及其演化的新认识</b> .....	62
第一节 早期陆地植物的起源.....	62
第二节 早期陆地植物系统演化的新认识.....	69



第七章 云南早期陆地植物分类系统描述 ..... 74

参考文献 ..... 124

索引 ..... 145

    一、表格索引 ..... 145

    二、插图索引 ..... 145

    三、种属学名索引 ..... 149

图版说明 ..... 154

图 版 ..... 167

# CONTENTS

<b>Chapter 1</b>	<b>Current research status and forecast of early land plants in Yunnan</b>	1
Section 1	Research proceeding of early land plants in Yunnan	1
Section 2	Research prospect of early land plants in Yunnan	6
<b>Chapter 2</b>	<b>Distribution and geographical zonation of early land plants in Yunnan</b>	9
Section 1	Distribution of early land plants in east Yunnan	10
Section 2	Distribution of early land plants in west Yunnan	10
<b>Chapter 3</b>	<b>Occurrence horizons and correlation of early land plants in Yunnan</b>	12
Section 1	Occurrence horizons of early land plants in Yunnan	12
Section 2	Stratigraphic corretalion of occurrence of early land plants in Yunnan	30
<b>Chapter 4</b>	<b>Composition and geologic age of early land plants in Yunnan</b>	32
Section 1	Characteristics of composition of early land plants in Yunnan	32
Section 2	Geologic age of early land plants in Yunnan	38
<b>Chapter 5</b>	<b>Paleo-environment of early land plants in Yunnan</b>	49
Section 1	Buried types of early land plants in Yunnan	49
Section 2	Reserved manners of early land plants in Yunnan	52
Section 3	Paleo-environment of early land plants in Yunnan	54

<b>Chapter 6</b>	<b>New understanding of origin and evolution of early land plants</b>	62
	.....	
Section 1	Origin of early land plants	62
Section 2	New understanding of systematic evolution of early land plants	69
<b>Chapter 7</b>	<b>Systematics and description of early land plants in Yunnan</b>	74
	.....	
<b>Major Reference</b>	.....	124
<b>Index</b>	.....	145
1	Index of tables (in chinese and English)	145
2	Index of figures (in chinese and English)	145
3	Index of species and genera nomenclature (Latin – Chinese, Chinese – Latin)	149
	.....	
<b>Explanation of Plates</b>	.....	154
<b>Plates</b>	.....	167

# 第一章 云南早期陆地植物 研究现状与展望

## 第一节 云南早期陆地植物研究进展

早在 20 世纪初, 法国学者柯伦尼 (Colani M., 1917) 最早描述了采自云南“大南铺层” (Gisement de Ta-nong-pon) 的一些泥盆纪植物化石, 但因标本保存较差, 产地和层位均不详, 无法进一步鉴定其属种。与此同时, 我国地质学家丁文江 (V. K. Ting 1914), 王日伦 (1930), 分别在曲靖 (Qujing) 翠峰山 (Cuifengshan)、沾益龙华山 (Langhaushan of Zhanyi) 一带, 采集了早中泥盆世 (Early and Middle Devonian) 的一些植物化石, 经瑞典 T. G. 赫勒 (T. G. Halle 1927, 1936) 研究, 以专著发表。书中将翠峰山标本定名为刺镰蕨 (*Drepanophycus spinaeformis* Goepfert), 龙华山标本定名为夏丽安原始鳞木 (*Protolepidodendron scharyanum* Kr. et Weyl.) 和小原始蕨 (*Protopteridium minuta* Halle)。这引起古植物学家、地质学家的关注, 纷纷载入各类论著和中外有关教科书中。

斯行健 (1941) 首先描述了昭通 (Zhaotong) 最古老的植物化石——首要裸蕨<sup>①</sup> (*Psilophyton princeps* Daws.)。尔后 (1944) 又研究了原始鳞木与沟鳞鱼的地层时代。

徐仁 (1947) 在纪念 M. O. P. Lyengar 专辑中, 报道了产于云南东部曲靖、沾益、华宁 (Huaning)、盘溪 (Panxi) 的泥盆纪植物化石刺镰蕨、小原始蕨及刺带蕨 (比较种) (*Taeniochrada* cf. *dubia* Kraus et Weyl.)。斯行健、徐仁 (1954) 将上列化石, 作为中国唯一的最早的陆生植物, 编入中国第一部化石图册——中国标准化石图册第一册。新中国成立以后, 徐仁首先 (1962) 率领朱为庆、段淑英等, 亲临曲靖、沾益一带, 进行详细的野外考察, 采集了丰富的植物化石标本, 然后 (1966) 对这些标本的形态学 (Morphology) 和解剖学 (Anatomy) 特征进行了深入系统地研究与比较, 首次在云南, 也是在中国, 发现了具有世界性的、最古老的早期陆生植物化石——工蕨 (*Zosterophyllum*)。而这种工蕨植物, 与前人曾经描述过的世界各地的各种化石特征迥异, 故此, 新建立了云南工蕨 (*Zosterophyllum yunnanicum* Hsü) 新种, 同时还描述了云南古孢子体 (*Sporogonites yunnan* Hsü), 并详细讨论了小原始蕨 (*Protopteridium minutum* Halle) 的形态特征和分类位置。论述了上述植物在植物系统分类方面的重要意义和对划分对比地层方面, 具有世界性标志化石的特殊作用。为云南乃至我国、全球早期陆地植物的研究开创

① 1974 年中国植物化石第一册, 中国古生代植物一书修订为拟裸蕨 (未定种) *Psilophylites* sp. 1

了新的篇章。

李代芸对全省广大地质工作者采自不同地区的标本,经过鉴定研究后,发现越来越多的地方有早期陆地植物存在,分别载入各类地质研究报告中。首先(1974)报道了在云南首次发现的产自澳大利亚早泥盆世地层中,最古老的石松类化石——巴拉蔓属(*Baragwanathia*)。稍后(1983)又报道了云南西部昌宁、丽江、墨江等地有工蕨(*Zosterophyllum*),带蕨(*Taeniochrada*)等植物化石和赋存这些化石的相应地层。其后(1985)对曲靖地区早期陆地植物及其共生的动物化石和产这些化石的地层进行了全面的研究,系统地描述了藻类(Algae)、工蕨类(Zosterophylls)、鹿角蕨类(Rhyniophytes)、分类位置不明的植物(Psilopsida incertae Sedis)、石松类(Lycopods)等17属,28种植物化石。将一概称为刺镰蕨(*Drepanophycus spinaeformis* Goepf.)的标本,以其形态特征的差异,区分出中华镰蕨(*Drepanophycus sinensis*)和分枝镰蕨(*Drepanophycus ramificanalis*)不同的种。并把这一地区早泥盆世的植物化石,依据它们在地层剖面上出现的先后顺序和区别,自下而上划分出四个组合:①工蕨—缙状裸蕨组合(*Zosterophyllum—Sciadophyton orientalis* Assemblage);②盘藻—钩藻组合(*Discinella cuijengshanensis—Uncatoella verticillata* Assemblage);③米尔顿工蕨—刺镰蕨组合(*Zosterophyllum myretonianum—Drepanophyllum spinaeformis* Assemblage);④云南工蕨—镰蕨组合(*Zosterophyllum yunnanicum—Drepanophycus* Assemblage)。同时指出了它们的地质时代,1、2组合相当于西欧的吉丁期(Gedinnian),3组合相当于西根期(Siegenian),4组合则相当于埃姆斯期(Emsian)。

李星学、蔡重阳(1977)研究西南地区的早泥盆世工蕨植物群,首先发表了在云南新发现的除云南工蕨以外的,澳大利亚工蕨(*Zosterophyllum australianum* Lang et Cookson),双叉工蕨(*Zosterophyllum bifurcatum* Li et Cai),紧帖工蕨(*Zosterophyllum contiguum* Li et Cai),龙华山工蕨(*Zosterophyllum longhuashanense* Li et Cai),米尔顿工蕨(*Zosterophyllum myretonianum* Penh),匙工蕨(*Zosterophyllum spathulatum* Li et Cai),亚轮生工蕨(*Zosterophyllum subverticillatum* Li et Cai)等18种(含9种未定种),展示了云南工蕨类化石丰富多彩且前所未及。稍后(1987),又以曲靖下西村——徐家冲剖面及沾益龙华山剖面为基准,结合西南地区早泥盆世植物群的特性,将这一地区早泥盆世植物群,统称为工蕨植物群(*Zosterophyllum* Flora),并划分为早、中、晚三个组合:早期钩藻—工蕨组合(*Uncatoella verticillata—Zosterophyllum* sp. Assemblage);中期米尔顿工蕨—澳大利亚工蕨组合(*Zosterophyllum myretonianum—Zosterophyllum australianum* Assemblage);晚期刺镰蕨—云南工蕨组合(*Drepanophycus spinaeformis—Zosterophyllum yunnanicum* Assemblage)。其地质时代分别相当于西欧早泥盆世的吉丁期(Gedinnina),西根期(Siegenian)及埃姆斯期(Emsian)。他们堪称这一植物群为西南乃至我国最早的陆生植物的首要代表,其早泥盆世地层剖面,也是西南,甚至我国唯一的标准剖面。为云南及我国早泥盆世地层和植物群的研究奠定了基础。

卢礼昌、欧阳舒(1976, 1978),卢礼昌(1980),徐仁、高联达(1991),高联达(1981)分别对曲靖、沾益地区早泥盆世—中泥盆世地层中的大孢子(Megaspores)及孢子(Spore)进行了研究;同一时期,刘玉海(1963, 1965, 1975, 1979)、张弥曼、余小

波 (1981), 张国瑞 (1978), 潘江, 王世涛 (1978、1980) 报道了曲靖、沾益地区与植物化石同时期的早期脊椎动物的研究成果, 同样引起国内外古生物学家和地质学家的浓厚兴趣。

国际地质科学联合委员会泥盆分会 (1977) 的英国、美国、加拿大、法国、西德、瑞士、日本等国的古生物学家和地质学家前往曲靖、沾益地区, 对晚志留世一早泥盆世生物地层进行了考察, 认为该区丰富多彩的早泥盆世植物化石为世界少见, 提出了诸多研究方案。

进入 20 世纪 80 年代, 随着电子显微镜、计算机等先进生物技术的应用和广泛的国际学术交流, 以及一批年青的科学家的崛起, 新发现、新成果不断问世, 把云南早期陆地植物的研究推向了一个新的阶段。李承森 (1982, 1992) 首先对采自曲靖徐家冲、沾益龙华山早泥盆世晚期 (相当西欧的 Emsian) 徐家冲组中的标本, 通过形态学和解剖学特征的研究, 新建立了徐氏蕨 (*Hsia robusta* C. S. Li) 一属, 赠誉他的导师徐仁教授, 并确定此种植物属于鹿角蕨目 (Rhyniales), 顶囊蕨科 (Cooksoniaceae), 且率先对顶枝演化及早期陆地植物的起源问题进行了探讨。此后他又与徐仁 (1987) 共同研究了产于湖北、湖南中泥盆统的标本, 新命名了泥盆原始蕨 (*Protopteridophyton devonicum* C. S. Li et Hsü) 一新种新属。其后 (1990) 对广布于云南曲靖、沾益及全国中泥盆统中的夏丽安原始鳞木<sup>①</sup> (*Protolpidodendron scharyanum* Krejci) 的形态和解剖学特征进行了再次研究, 认为这些化石不同于原始鳞木属, 另创小木属 (*Minorodendron*) 新名, 仍采用蔡重阳、斯维尔兹 (Schweitzer, H. J.) 的种名, 为华夏小木 (*Minorodendron cathaysiense* Cai et Schweitzer C. S. Li), 置于原始鳞木目 (Protolpidophytales), 原始鳞木科 (Protolpidodendraceae)。后来, 先后 (1992, 1995, 1996) 与 D. 爱德华 (Edwards D.) 合作, 系统地 对李星学、蔡重阳建立的紧贴工蕨 (*Zosterophyllum contiguum* Li et Cai) 和亚轮生工蕨 (*Zosterophyllum subverticillatum* Li et Cai) 进行了重新研究, 论证这 2 个种不应归为工蕨属, 分别另立新名。紧贴工蕨仍具工蕨植物门、工蕨科的特征, 但有别于工蕨属, 而新建嵌囊蕨 (*Demersatheca*) 一属, 保留原种名, 称紧贴嵌囊蕨 (*Demersatheca contiguum* Li et Cai C. S. Li et Edwards)。亚轮生工蕨实质上具有石松类 (Lycopods) 的特征, 而置于前石松类 (Pre-Lycopods) 命名为奇异蕨 (*Adoketophyton*) 新属, 仍沿用其种名, 而称亚轮生奇异蕨 (*Adoketophyton subverticillatum* Li et Cai C. S. Li)。此外, 对曲靖、沾益一带原赫勒 (T. G. Halle, 1996) 定名的早泥盆世翠峰山的刺镰蕨 (*Drepanophycus spinaeformis* Geoppt) 重新进行了形态特征及解剖构造的研究, 指出这些标本与 1852 年 Geoppt 建种时的特征区别颇大, 另定曲靖镰蕨 (*Drepanophycus qujinensis* C. S. Li et D. Edwards) 新名而置于前石松类。稍后 (1997), 又与爱德华 (D. Edwards) 共同研究了产于文山古木纸厂的另一植物, 新建立纸厂哈氏蕨 (*Halleophyton zhichangense* C. S. Li et D. Edwards) 新属新种, 而置于石松植物门。次年 (1998) 李承森又与法国植物学家肯瑞克 (Paul Kenrick) 合作对产于曲靖早泥盆世西屯组中的轮生钩藻 (*Uncatoella verticillata* Li et Cai)

① 蔡重阳 & 施维尔兹 (Schweitzer H. J.) 1987 年修订为华夏原始鳞木 (*Protolpidodendron cathaysiense* Cai & Schweitzer H. J.)。

进行了深入研究，认为它并非是轮藻植物 (Sycidium) 而是绿藻植物门 (Chlorophyta)，伞藻目 (Dasycladales) 伞藻科 (Dasycladaceae) 的非钙化叶状体。他们在建立上述新属、新种的同时，均对那些植物的分类位置，系统演化及有关早期陆地植物的起源等问题，提出了论述和探讨。其后又相继 (1994, 1999) 对陆地植物的起源和早期陆地植物及早期陆地生态系统研究的新进展作了进一步研究，指出最早的陆地植物类似现生的苔类植物 (Liverwort-like plants)，最早的陆地植物起源于距今 4 亿 7 千万年的中奥陶纪 (Middle Ordovician)。并把陆地植物的起源和早期分化划分为始胚植物期、始维管植物期及真维管植物期三个期，极大地推动了对早期陆地植物研究的新进展，揭示了有关早期陆地植物系统演化的新问题，丰富了早期陆地植物的新内容。

耿宝印 (1983) 在研究文山古木下泥盆统坡松冲组中的植物化石时，首创穗蕨 (*Stachyophyton*) 一新属，新定名云南穗蕨 (*Stachyophyton yunnanense* Geng)，暂将它列入分类位置不清的大类 (Plants incertae sedis)，但与石松类 (Lycopods) 有一定亲缘关系，同时指出，穗蕨的发现在植物系统演化中具有重要意义。其后 (1985) 又发表了产自同一层位的先骊蕨 (*Huia* gen. n.) 新属，赠誉已故植物学家胡先骕先生。并将此属置于鹿角蕨类 (Rhyniophytes)，且建议早期陆生植物的分类中建立一个新科——带蕨科 (Taeniocradaceae)，它包括带蕨 (*Taeniocrada*) 和先骊蕨 (*Huia*) 两属，同时还着重讨论了带蕨科与早期陆生植物系统演化的关系，指出早期陆生植物可能存在第三条演进路线，即起源于鹿角蕨类的带蕨科，向巴里蕨科 (Barinophytaceae) 的方向发展。此后 (1989) 对李星学、蔡重阳 (1978) 发现于曲靖西山村的轮生钩藻 (*Uncatoella verticillata* Li et Cai) 的形态特征及着生于植物体上的雌性生殖器——藏卵器 (Reproductive) 进行了研究，确定轮生钩藻是一种原始的轮藻植物 (Sycidium Plant)，可能属于轮藻植物的直立轮藻目 (Sycidiales)，直立轮藻科 (Sycidiaceae)。增添了云南早期陆地植物的新内容。

郝守刚 (1985) 对采自沾益龙华山下泥盆统徐家冲组 (相当于西欧的埃姆斯阶) 的云南工蕨 (*Zosterophyllum yunnanicum* Hsü) 进行再研究，发现除显示等二歧分枝 (Equal dichotomy) 外，还具有假单轴分枝 (Pseudomonopodial braching) 及原位孢子 (In situ spore)、气孔器 (Stomatal apparatus)、管胞 (Tracheids) 等特征；表明云南工蕨在工蕨植物中处于演化较高级的阶段，并有明显的陆地性质。接着 (1988) 他又在文山古木纸厂下泥盆统坡松冲组 (相当于西欧的西根阶) 中发现枝系复杂，并且又有多次分叉的脉序和片状结构、扇形的大型叶 (Megaphyll) 新植物——始叶蕨 (*Eophyllophyton*)，这一发现不仅改变了人们认为早泥盆世尚未出现片化大型叶的论点，而且宣告早泥盆世西根期 (Siegenian) 一个缩合 (Condensed) 的、蹼化 (Webbing) 并部分并合的片形枝系起源的大型叶已经在地球上形成。在结合该产地其他新的早期陆生植物的出现，与已知澳大利亚、西欧、北美比较，其面貌独具特色，说明早期陆生维管植物是在不同地区或不同板块发生的。不久 (1989a, 1989b) 又在同一产地、同一层位中，发现工蕨类中两个孢子囊 (Sporangia)，茎轴 (Axis) 形态、着生和排列方式差异较大而与前人描述过的所有属不同的新属、新种；曲折古木蕨 (*Gumuia zyzata* Hao) 与长柄盘囊蕨 (*Discalis longistipa* Hao)，这不仅增添了工蕨植物群的新内容，表明早泥盆世裸蕨植物的分枝性状已经发

生了明显分异, 还显示了早期陆地维管植物多样化的性质。其后, 又与 Beck, C. B. (1991a, 1991b) 共同研究了采自文山古木纸厂及菖蒲塘 (Changputang) 的标本, 新命名二叉云蕨 (*Yunia dichotoma* Hao and Beck, C. B.) 和指形链囊蕨 (*Catenalis digitata* Hao and Beck, C. B.) 二个新种, 云蕨被列入三枝蕨类, 指形链囊蕨的形态特征与某些褐藻类相似, 可能代表了或者本身就是维管植物的祖先类型, 亦或就是一种原始的维管植物。那么, 可以推测: 陆生植物的祖先或陆生植物的起源可能是多元的。次年 (1992) 在曲靖下泥盆统徐家冲组中, 发现澳大利亚工蕨 (*Zosterophyllum australianum* Lang and Cookson), 说明曲靖地区在早泥盆世时的植物群与澳大利亚同期植物群的相似性。随后, 与 Beck, C. B. (1993, 1994) 以始叶蕨 (*Eophyllophyton*) 为依据, 对维管植物叶子的起源进行了研究。在以往工作的基础上, 与 Gensel (1995, 1996) 再次研究了分布于文山 (Wenshan)、广南 (Guangnan)、蒙自 (Mengzi)、西畴 (Xichou)、砚山 (Yanshan) 下泥盆统坡松冲组中的坡松冲植物群 (Posongchong Flora)。坡松冲植物群包括鹿角蕨类 (Rhyniophytes): 长囊蕨 (*Hedeia* sp.)、先驱蕨 (*Huia recurrata* Geng); 工蕨类 (Zosterophylls): 澳大利亚工蕨 (*Zosterophyllum australianum* Long et Cookson)、云南工蕨 (*Zosterophyllum yunnanicum* Hsü)、长柄盘囊蕨 (*Discalis longistipa* Hao)、古木蕨 (*Gumua zyzata* Hao)、紫帖嵌囊蕨 (*Demergothea contiguum* (Li et Cai) C. S. Li et Edwards); 三枝蕨类 (Trimerophytes): 二叉云蕨 (*Yunia dichotoma* Hao and Beck)、贝氏隐囊蕨 (*Celatheca beckii* Hao and Gensel)、原始裸蕨 (*Psilophyton primitium* Hao); 石松类 (Lycopods): 巴拉蔓属 (*Baragwanathia* sp.)、亚轮生奇异木 (*Adoketophyton subverticillatum* (Li et Cai) C. S. Li et Edwards) 及分类位置不明的植物 (*Plants incertae sedis*): 始叶蕨 (*Eophyllophyton bellum* Hao et Beck)、指形链囊蕨 (*Catenalis digitata* Hao and Beck)、云南穗蕨 (*Stachyophyton yunnanense* Geng) 共 14 属。其中, 工蕨属 (*Zosterophyllum*)、裸蕨属 (*Psilophyton*) 为世界性的属, 澳大利亚工蕨 (*Zosterophyllum australianum* Long and Cookson)、巴拉蔓属 (*Baragwanathia* sp.)、长囊蕨 (*Hedeia* sp.) 是澳大利亚维多利亚 (Victoria of Australia) 早泥盆世西根期 (Siegenian) 的重要代表, 证明了该时期两地植物群的相似性; 而坡松冲植物群大量新种、新属、新类型的出现, 又表明了这个植物群还具有它自身的独特性质。因此, 云南东南部坡松冲植物群在研究早期陆地植物的起源、演化、系统分类及其生长的古地理、古环境等问题中均有着不可忽视的地位。

蔡重阳、李星学 (1982) 在编写中国各地地层对比表及说明书的“中国泥盆纪陆相地层的划分与对比”一章中, 再次提及了云南早期陆地植物的重要地位。并同时采自文山古木纸厂坡松冲组中一些具类似扇状叶, 以长柄螺旋状着生于主轴的营养枝部分标本, 暂定为文山原杉藻 (*Prototaxites wenshanensis* Li et Cai)。其后 (1992) 曾对这一植物的特征和复原图进行了讨论。蔡重阳与斯维尔兹 (Schweitzer H. J. 1983, 1987) 先后分别对云南工蕨 (*Zosterophyllum yunnanicum* Hsü) 和夏丽安原始鳞木 (*Protolepidodendron scharyanum* Krejci) 进行了再研究, 从夏丽安原始鳞木的原产地新采集的标本上发现, 该植物的叶不是二分叉, 而是三分叉, 且叶缘具刺状附属物, 与夏丽安原始鳞木不同, 而改定为新种——华夏原始鳞木 (*Protolepidodendron cathaysiense* Schweitzer et Cai)。

蔡重阳、方宗杰、李星学、王怿、高联达、李代芸等 (1994) 和方宗杰、蔡重阳、



王恽、李星学、王成源、高联达、李代芸等（1994）研究了云南东部，特别是曲靖地区非海相生物地层学，进一步采用多学科的证据论证了产早期陆地植物的地层时代，为早泥盆世早期至晚期，相当于西欧早泥盆世的吉丁期至埃姆斯期（Gedinnian - Emsian），且与其上、下地层均为连续过渡关系。

王恽、蔡重阳（1996）又再次研究了耿宝印（1983）建立的云南穗蕨（*Stachyophyton yunnanense* Geng），对其主轴和侧枝进行了解剖学和形态学特征的研究，修正和完善了复原图，明确论证了该植物的分类位置，与石松类（Lycopods）植物的关系比较密切。

朱为庆、肯瑞克（Paul Kenrick 1999）研究了文山古木纸厂早泥盆世坡松冲组另一种似工蕨植物，该植物体简单，但孢子囊排列方式与其他植物不同，而另立一新属——文山蕨（*Wenshania*），定一新种为纸厂文山蕨（*Wenshania zhichangensis* Zhu et Kenrick），将它置入工蕨类，增添了云南早期陆地植物的新内容。

由前述可以看出，对云南早期陆地植物的研究，人们不再把这些植物化石当成是孤立的、静止的痕迹或仅仅是古代植物碳化的残骸，而是从比较形态学的角度着手，进而采用现代生物技术，把大量分散的植物器官（Organ），如茎（Stem）、孢子（Spore）、叶（Leaf）及花粉（Pollen）等等，进行系统的形态学和解剖学研究，恢复植物体生长的本来面貌及昔日生机盎然、多姿多态的自然景观，从而揭示早期陆地植物有关起源、演化等问题，促使对云南早期陆地植物的研究获得了重大的新进展，引起了全球植物学家、古植物学家、地质学家的瞩目！为生命学科有关问题的研究展现了丰富的、有价值的论据和广阔的前景！

## 第二节 云南早期陆地植物研究前景

云南早期陆地植物的研究已取得了十分丰硕的成果。但是，陆相、海陆交互地层在云南非常发育。其中，保存着丰富的，稀有而完美的，具有很高科学价值的早期陆地植物化石，且类型多样，不但囊括了全球已经发现的、分布广泛的世界性的主要几类的重要种属，而且，还出现了越来越多的、独具特色的地方性的新种、新属、新类型。这些实际资料展示了研究有关早期陆地植物的起源、分类、系统演化及植物地理分区等新问题的新途径，存在解决上述问题的重要依据。此外，赋存这些植物化石的陆相、海陆交互地层中，除产大植物化石外，还产轮藻、孢子等微体化石及早期脊椎动物——鱼和无颌类化石，在其海相夹层中，还产海生无脊椎动物化石，因此，为确定早期陆地植物及产这些植物化石的地层时代，与同一时代海相与陆相或海陆交互地层的划分与对比，提供了极其重要的生物地层学的依据，展现了广阔的研究前景！

综述前人的研究，提出下列几个方面的问题，进行深入研究，为提高云南乃至中国及整个古植物学的研究水平，同时有助于提高相关学科利用古植物资料对某些问题的深入研究。

（1）云南早期陆地植物不仅仅只分布于云南东部，还产于西部某些地区。但目前仅