

华夏植物区系的起源与发展

张 宏 达

(生物学系)

一、前 言

华夏植物区系 (Cathaysia-Flora) 是指三迭纪以来, 在华南地台及其毗隣地区发展起来的有花植物区系。在这以前, 这里的古生代蕨类和种子蕨为主的裸子植物区系亦从当地演发出来, 并沟通了贡瓦纳和劳亚的植物区系, 表现出联合古陆植物区系的统一整体。以往研究中国植物区系的学者, 把中国北部的植物归入古北极植物区, 把南方热带植物区系划为古热带植物区, 事实上, 中国北部的植物是华夏植物区系的衍生后裔。华夏植物区系还和各个大陆的植物区系存在着密切的关系。由于华夏植物区系具有最古老的多心皮类植物, 并具备系统发育各个阶段的代表科和目, 加上在华夏植物区陆续发现许多古植物化石及花粉, 不可避免地联系到华夏植物区系和被子植物起源的地点和时代等问题。首先, 我们将根据华夏植物区系的特征来探讨所谓被子植物北极起源及热带起源的论点, 然后转到关于被子植物究竟是在中生代初期还是后期诞生的问题。北极起源的设想认为有花植物从北极圈开始, 然后向南迁移, 经过日本到达喜马拉雅山, 再折向中国西部和南部, 形成中国亚热带植物区系。这种陈旧的理论已逐渐被摒弃。因为早在喜马拉雅出现之前, 中国的亚热带植物区系就已经形成。主张热带起源的人, 认为被子植物的起源中心在印度阿萨密到西南太平洋的斐济之间, 或者说在日本到新西兰之间, 他们把中国亚热带植物区系看成热带区系的衍生物。这个设想和中国植物区系的实际恰恰相反, 许多表征热带植物的类群, 它们的原始代表和分布中心往往在中国亚热带, 而不是在热带地区。

关于被子植物起源的地质年代问题, 历来的植物区系学者及古植物学者根据化石资料, 认定被子植物出现于白垩纪, 并在第三纪获得了迅速的发展。近几十年来由于新的植物化石及花粉不断被发现, 有力地冲击了白垩纪诞生的理论。植物系统学者都承认被子植物来自种子蕨, 而种子蕨从上石炭纪就很发达, 许多真正的裸子植物如科达目、银杏目甚至松柏目在石炭纪就已出现, 那么原始的被子植物也应有可能出现于三迭纪。其次是到了白垩纪时期原始的联合古陆已分割为好几个陆块, 怎能解释被子植物完整的系统和构造上严格的一致性呢? 如果承认被子植物是单元起源, 就不可能坚持白垩纪起源的设想。大陆漂移和板块学说为研究被子植物起源提供新的途径, 随着较多的化石和花粉等资料的发现, 解决被子植物起源的问题已初露端倪。

华夏植物区系一辞是哈里 (Halle, T. G.) 使用于东亚古生代以大羽羊齿为代表的植物区系。本文涉及的华夏植物区系是指中生代初期包括几个古陆在内的华南地台上

发育起来的被子植物区系。

二、华夏植物区系的特点

从古生代以来,华夏植物区系就和北面的安格拉植物区系以及南面的,后来分离出去的贡瓦纳植物区系形成了一个统一的植物区系。古生代的华夏区系包括华夏、江南、四川及康滇等古陆的植物,具有许多古蕨和种子蕨是包括欧亚古陆在内的四大陆块所共有。它们是鳞木(*Lepidodendron*)、轮木(*Annularia*)、楔叶(*Sphenophyllum*)、栉羊齿(*Sphenopteris*)、脉羊齿(*Neuropteris*)、美羊齿(*Callipteris*)等。另一些同时分布于南、北古陆的有木贼类的杯叶属(*Phyllothea*),种子蕨类的贡瓦纳羊齿(*Condwaniidum*)和延座羊齿(*Alethopteris*),近似科达狄的匙叶(*Noeggerathiopsis*)及类似银杏的扇叶属(*Rhipidopsis*)等。古植物的资料表明,华夏植物区系中的裸子植物特别丰富,除了种系稀弱的五道木目(*Pentoxylales*)之外,几乎全部的裸子植物如开通目(*Caytoniales*),苏铁目(*Cycadales*),本内苏铁目(*Bennettitales*),银杏目(*Ginkgoales*),科达狄目(*Cordaitales*),松柏目(*Coniferae*),紫杉目(*Taxales*)及倪藤目(*Gnetales*)等都见于华夏。现代的裸子植物尤其如此。无论是南北两半球的科属,包括银杏科、苏铁科、罗汉松科、松科、杉科、紫杉科、粗榧科、金钱松科、柏科、倪藤科与麻黄科等在华夏都很丰富,唯有南洋杉科只在第三纪以前存在过,现在也找到它的花粉化石。上述各科有许多是特有的科属,同时又是孑遗科属,它们是银杏、粗榧、金钱松、紫杉、白豆杉、穗花杉、榧属、油杉、银杉、水杉、杉属、柳杉、台湾杉、水松及福建柏等。

华夏植物区系的被子植物区系有许多古老的类群,包括木兰目(*Magnoliales*)、毛茛目(*Ranunculales*)、昆栏树目(*Trochodendrales*)、水青树目(*Tetracentrales*)、云叶目(*Eupteleales*)、连香树目(*Cercidiphyllales*)、睡莲目(*Nymphaeales*)、金缕梅目(*Hamamelidales*)等,还有大量在系统发育过程各个阶段具有关键作用的科和目,以及它们的原始代表。它们是五桠果目(*Dilleniales*)、杜仲目(*Eucommiales*)、虎耳草目(*Saxifragales*)、堇菜目(*Violales*)、山茶目(*Theales*)、芸香目(*Rutales*)、卫矛目(*Celastrales*)、泽泻目(*Alismatales*)、百合目(*Liliales*)等,组成了系统发育完整的体系,这种被子植物系统的网络是任何其他大陆都无法比拟的。

木兰目的木兰科被认为是被子植物中最原始的代表,其中的鹅掌楸属(*Liriodendron*)、横裂兰果属(*Talauma*)及木兰属(*Magnolia*)在晚侏罗纪及下白垩纪已分布到格陵兰、北美、阿拉斯加、北欧及澳洲等地。现代木兰科有14个属,集中分布在华夏植物区及其附近。这个科从分布中心向四周扩展,在形态上也起着相应的变化发展。两性花变为单性花,并由雌雄同株(*Kmeria*)发展为雌雄异株(*Parakmeria*);与此相适应的还有花被由多数到少数,两性花的香木兰(*Aromadendron*)有花被18片,单性花的*Kmeria*只有花被6片;花药由侧向到内向;心皮由多数而旋生到少数而轮生,并互相结合,这些变化由分布于中南半岛及马来西亚的合蕊木兰(*Pachylarnax*)得到反映,最后到达西南太平洋的斐济的单蕊木兰(*Degeneria*)只剩下一个心皮,尽管它在受精之前保留着不完全

封闭的心皮。木兰科已经不具管胞,在同目的另一些科,如分布于澳洲、西南太平洋岛屿和南美的 *Drimys* 是具有管胞的,但其他器官则表现为较高级的特征,诸如花被已经分化,雌蕊从缺乏雌蕊轴,排成轮生,雄蕊的特化水平亦较高。在华夏植物区系,木质部保持原始的管胞的有昆栏树目,水青树目和金粟兰目的草珊瑚(*Sarcandra*)等。

毛茛目常被视为来自木兰目的草本多心皮类,通过它演化出中央子类。这个目除了两个单属的科(*Hydrastidaceae*, *Glaucidiaceae*)分布于日本和北美之外,其余 8 个科都集中于华夏植物区系。其中的木通科、大血藤科、南天竹科及星叶科(*Circaeasteraceae*)是华夏植物区系所特有。毛茛科有 50 属 2000 种,在华夏植物区系里有 42 属 600 余种,原始的类群如黑儿波族(*Helleboreae*)及毛茛族(*Ranunculeae*)的许多属都分布在华夏。这个科还有独叶草(*Kingdonia*)和星叶科的星叶(*Circaeaster*)的叶片还保持着叉状的叶脉,所有这些都是从华夏植物区系的原始多心皮类保留下来的原始特征。由毛茛目演化出来的中央子类,包括石竹目、蓼目和蓝雪目等 19 个科当中有 10 个科分布于华夏。

昆栏树目、水青树目、云叶目等都是单种的科和目(云叶有 2 种),在系统发育方面十分孤立,它们具两性花,无花被,常排成总状花序,心皮轮生,均分布于华夏。或认为它们来自木兰目,实际上它们和木兰目具有同样原始的特征,还保留着管胞及风媒特性,可能和木兰目具有平行发展的态势。被子植物来自种子蕨,不可能在开头就具虫媒特性,在这个意义上,风媒特征的昆栏树目及水青树目等可能比木兰目保持更多的原始特征。

金缕梅目以金缕梅科为主体,在系统学上可划分为双花木、马褂荷、红苞木、壳菜果、枫香树及金缕梅六个亚科。前面五个比较原始的双花木亚科等集中分布在华夏,这里无疑是它们的起源中心。第六个亚科—金缕梅亚科的起源中心亦在华夏。在 20 个属中只有 7 个属扩展到澳洲、马达加斯加、北美和中美。古植物的资料说明,在侏罗纪时金缕梅科已是一个自然的群,在贡瓦纳和劳亚古陆离开之前就已经分布于整个联合古陆。在系统发育方面,金缕梅目被认为一方面和昆栏树目及水青树目发生联系,同时通过杜仲目演化出蕁麻目、木麻黄目、山毛榉目、桦木目、杨梅目及胡桃目等柔荑花序类。

五桠果目是一个泛热带分布的类群,共有 18 属 530 种,主要分布于亚洲和南太平洋各岛屿。本目以五桠果属(*Dillenia*)具有比较原始的结构,心皮基本上是离生的,导管非常细长,具阶状穿孔。在系统发育上被认为是和木兰目有联系,另一方面可能演化出山茶目、大风子目、蔷薇目、虎耳草目等。热带和亚热带亚洲许多具有表征性的科,如龙脑香科、藤黄科、水东哥科、猕猴桃科、山茶科等都明显地和五桠果目有联系,在华夏植物区系南部可能是五桠果属的发源地。

山茶目以山茶科为代表,有 28 属 600 余种,是全球性热带及亚热带分布的大科,比较原始的山茶亚科有 11 个属,基本是分布于华夏,其中 7 个属包括最原始的山茶属(*Camellia*)和石笔木(*Tutcheria*)两个属,还有木荷属(*Schima*)、山赤属(*Parapyrenaria*)、核果茶属(*Pyrenaria*)、圆籽荷属(*Apterosperma*)及摺柄茶属(*Hartia*)或者是华夏所特有或者以华夏植物区系为中心分布区。在解剖学上,山茶科保持了较古老的性状。山茶族和梧桐族(*Adinandreae*)的导管都是非常细长的,顶壁的阶状穿孔多达 100。在地质史上,埃

及的白垩纪地层有过紫茎(*Stewartia*)的木材化石。在系统学上,山茶目一面和五桠果目有联系,另一方面可能发展出石南目,二者都是华夏植物区系的表征类群。

堇菜目可能是五桠果目通向侧膜胎座的阶梯。这个目的原始代表——大风子科在木质部结构方面仍然具有某些原始的特征。导管有阶状穿孔,甚至在堇菜科、秋海棠科及西番莲科的导管都具有阶状穿孔。大风子科是一个泛热带分布的大科,有83属1300种,华夏植物区系里有13属60种,其中天料木(*Homalium*)、嘉赐树(*Casearia*)、柞木(*Xylosma*)、刺柞(*Scolopia*)是泛热带分布的。现代分布中心在非洲(32属)、南美(22属)和亚洲热带(17属)。本科具1室的子房,唯有分布于华夏至非洲的刺篱木(*Flacourtia*)具有完全或不完全的2—8室的子房,反映出它和五桠果目或其他的近缘目的关系。

虎耳草目是一个种系复杂的类群。它们当中的木本科属分布于亚热带,尤以华夏最为集中;草本的科属则分散于北温带。木本的科属具有离生的心皮。木质部保留梯状穿孔的导管,在鼠刺科、茶藨子科及八仙花科等可以找到。本目的代表植物虎耳草科有80属1200种,我国有30属500余种,多数是木本的。这个目一方面和五桠果目及蔷薇目有联系,另一方面通过有花盘类(*Disciflorae*)及桃金娘目(*Myrtales*)和合瓣花类相联系。也有认为虎耳草目与侧膜胎座类有亲缘关系,因为鼠刺科及茶藨子科都具有侧膜胎座的特征。

在多心皮类的睡莲目有一个蓴菜科,比较原始的蓴菜属(*Brasenia*)分布极广,除欧洲之外,广布于中国及全世界亚热带的淡水湖沼。它具有三数的两轮花被,多数的离生心皮和散生的胚珠。这些特征在单子叶植物的花蔺科(*Butomaceae*)也可以找到,因此被认为是多心皮类通向单子叶植物的桥梁。

百合目是陆生单子叶植物的总枢纽,它具有五轮三数的典型结构。其中分布于华夏的樱井草(*Petrosavia*)仍具有离生的心皮,显示出它和原始单子叶植物的联系。百合目的百合科有230属3000种,是世界性分布的大科,华夏植物区系有51属500余种,说明它在这里同样是获得长足的发展。

作为华夏植物区系的表征,还有许多种系繁茂的热带和亚热带代表性科属。它们是樟科、大戟科、山毛榉科、冬青科、山矾科、野茉莉科及竹亚科等。樟科有32属2200种,是泛热带——亚热带分布的大科,华夏有20属400种。这个科的比较原始的两个族,樟族(*Cinnamomeae*)和楠木族(*Perseeae*)的多数属种都见于华夏。它们是樟属(*Cinnamomum*)、黄肉楠(*Actinodaphne*)、檫木(*Sassafras*)、桢楠(*Machilus*)、楠木(*Phoebe*)、莲桂(*Dehaasia*)、琼楠(*Beilschmiedia*)、土楠(*Endiandra*)、油丹(*Alseodaphne*)、赛楠(*Nothophoebe*)、桂果樟(*Caryodaphnopsis*)及新樟(*Neocinnamomum*)等,其中许多还是华夏的特有属。产于四川的楠木属 *Phoebe* 还具有三个离生的合皮,由此可见,樟科在现代是泛热带分布,但原始代表仍在华夏。

大戟科也是泛热带分布的,有300属5000种。华夏有70属450种,占的比重不很大。但本科的原始类群叶下珠亚科的许多属包括木奶果(*Baccaurea*)、银柴(*Aporosa*)、五月茶(*Antidesma*)、算盘子(*Glochidion*)、黑面神(*Breynia*)、一叶萩(*Securinega*)、叶下珠(*Phyllanthus*)、核实木(*Drypetes*)、黑勾叶(*Andrachne*)、守宫木(*Sauropus*)等

在华夏极常见。毫无疑问它们后来在热带地区比在亚热带获得了更大的发展。

山毛榉科是热带及亚热带山地分布的大科,有8属900种,我国有5属350种。较原始的属为石柯(*Lithocarpus*)及槭属(*Cyclobalanopsis*)和栲属(*Castanopsis*)都是东亚的特有属,它们的导管很细长,具有阶状穿孔的顶壁,有的还保留有管胞。栲属的原始类群(*Eucastanopsis*)有84种,绝大部份集中于华夏,还有槭属也可能起源于华夏。至于石柯属的原始代表多在热带亚洲的山区,马来西亚和加里曼丹可能是它的原始中心,华夏则是它的现代分布中心。

竹亚科有50属600余种,分布于全世界热带及亚热带,华夏有25属200余种,原始类型具有6个雄蕊,多集中在华夏,它们当中有苏麻竹(*Dendrocalamus*)、簕竹(*Bambusa*)、箬竹(*Lingnania*)、鹤膝竹(*Indosasa*)、箬劳竹(*Schizostachyum*)、箬竹(*Sasa*)、慈竹(*Sinocalamus*)、类箬竹(*Sasamorpha*)、滇竹(*Oxytenanthera*)。

华夏植物区系再一个特征是单种的或寡种的特有科属很多。除了前面提到的昆栏树科、水青树科、云叶科、杜仲科之外,还有连香树科、大血藤科(*Sargentodoxaceae*)、马尾树科(*Rhoipteleaceae*)、南华木科(*Bretschneideraceae*)、南天竹科(*Nandinaaceae*)、牡丹科(*Paeoniaceae*)、毒药树科(*Sladeniaceae*)、珙桐科(*Davidiaceae*)、叨里木科(*Torricelliaceae*)等,至于单种的属不一一列举。

三、华夏植物区系的起源与发展

华夏植物区系是指中生代初期在华南地台孕育滋长起来的被子植物区系。它包括了长江流域以南广大地区,东部到达江苏、浙江、福建及台湾沿海地带,西部拥川、康、云、贵等地台,还包括第三纪以后上升起来的西藏和喜马拉雅山区,南部则有两广及毗连的印度支那半岛在内。从前寒武纪以来,这里存在着四川古陆、康滇古陆、江南古陆及华夏古陆。在漫长的地质时代里,这个地区经历着海浸和海退的多次海陆交替现象,并且是蕨类、种子蕨类和真正的裸子植物滋生繁衍的场所。

进到中生代,当三迭纪初,海水最终退出华南地台,川黔地带的陆地面积不断扩大。到了三迭纪中期,位于古陆南部出现了印支运动,使这个古陆迅速扩大它的陆地面积,以后再没有海侵现象,在这片地台上盛长着苏铁类植物的森林,形成了华南地区的造煤时期。云南—平浪、江西萍乡及广东小坪等煤系都是三迭纪末华南造煤时期的产物。

现代被子植物之前,可能有过原始的被子植物,即所谓前被子植物 *Pro-angiosperms*。从三迭纪的前被子植物到侏罗纪出现和现代差不多的多心皮类,其间还可能存在着过渡阶段的中间型产物,即原始的多心皮类。因为现代以木兰科为代表的多心皮类并不是最原始的代表,它具有若干次生性特征,包括由导管组成的木质部、虫媒的传粉特征,有定数的轮生花被,大型而耀眼的花朵,受精之前就已经愈合的心皮,雄蕊已完全脱离了小孢子叶的形态,极端简化的颈卵器和完善的双受精,以及外层花粉壁特有的盖层等。原始的被植物必然具有和上述次生特征相反的原始特征,在现存的多心皮类中只能分别在某些类群中偶尔保存下来,例如具管胞的木质部仅见于昆栏树、水青树及 *Drimys* 等,

受精前保持开放的心皮仅见于 *Degeneria*, 风媒的特征仅见于昆栏树及水青树等。至于具有全部或大部份的原始特性的前被子植物或原始多心皮类, 一直没有发现过, 这就是被子植物系统发育上最难解决的谜。

华夏植物区系的被子植物是从当地起源的前被子植物发展出来的, 后者可能在种子蕨出现以后的三迭纪或侏罗纪由种子蕨演化形成的。据资料报导, 在华南地台北面的陕北延长层, 在下侏罗纪的地层发现过 3 属 8 种的种子蕨, 越南北部上三迭纪至下侏罗纪也发现过种子蕨化石。华南地区的鄂西香溪煤系及福建长汀下侏罗纪都找到种子蕨(斯行健1956)。

孢粉的资料也提供有效的佐证。四川广元小唐子的晚三迭纪地层曾找到花粉外壁还没有盖层的 3 沟花粉; 在浙江长兴煤层龙潭组的晚二迭纪早期甚至找到了双孔的原始被子植物花粉(欧阳舒1962), 这种双孔花粉还在三迭纪地层找到。此外在甘肃灵武县下侏罗纪地层还找到过近似单子叶植物化石 *Spirangium sinocoreanum* (斯行健1954b), 据说这种化石在欧洲及北美的二迭纪、三迭纪、侏罗纪及下白垩纪地层发现过好几种。

还有一种化石果(*Carpolithus*), 被认为是被子植物的果实或种子(Axelrod 1970)。这种化石果在河南平顶山的二迭纪煤层发现过(斯行健1954a), 在陕北延长层的上三迭纪植物群也有它(斯行健1956)。此外, 在甘肃陇南徽成县的侏罗纪地层里再次找到它(沈光隆1961)。1965年在广东、高明小坪组晚三迭纪地层也找到同样的化石(曹正尧1965)。在德国, 这种化石果还被命名为 *Magnoliaespermum* (Buchheim 1964)。

前被子植物将经过下列几个阶段才能发展出白垩纪——第三纪的被子植物。

1. 萌芽阶段——前被子植物阶段, 它出现在三迭纪或晚二迭纪, 起源于某种种子蕨或被归入种子蕨的某些半被子植物, 上述三迭纪发现的 3 沟花粉, 晚二迭纪的双孔花粉, 或者三迭纪发现的化石果, 都有可能属于前被子植物的遗骸。这些前被子植物可能和裸子植物具有平行发展的趋势。换句话说, 前被子植物非常接近种子蕨。在某些所谓种子蕨当中, 可能就混有前被子植物(斯行健1956, P.56, 59), 例如开通类的 *Sagenopteris* 有可能是前被子植物, 它的子房在受粉之前是开放的, 到了结果实之后才关闭起来, 这种特性在现代的 *Degeneria* 仍被保存下来。

2. 适应阶段: 从晚三迭纪到下侏罗纪, 前被子植物无论是繁殖器官或营养器官都是不完善的, 必须在适应过程逐步获得改造。这种改造包括传粉的方式从风媒到虫媒, 花的构造完善化, 大小孢子叶完全转为雄蕊和雌蕊。胚囊的进一步简化, 包括双受精的出现, 木质部的改造从管胞发展为导管, 可能还伴随有叶形从等面的小型叶转化为不等面的大型叶等, 通过这一系列的改造, 前被子植物转化为真正的被子植物——原始多心皮类 *Protopolycarpicae*。

3. 扩展阶段: 从中侏罗纪到下白垩纪属于扩展阶段。被子植物到了下侏罗纪的晚期已获得了完善的结构, 就有可能以裸子植物不能比拟的高速度扩展开去, 很快在整个联合古陆占有优势。不仅华夏地区及亚洲各地遍布有被子植物, 西欧和北美也有被子植物, 如在英格兰的中侏罗纪找到了木兰、睡莲及莲的花粉(Buchheim et al.), 在瑞典下侏罗纪找到了拟杜仲 *Eucommidites* 的花粉。

联合古陆从三迭纪末期开始分裂, 到晚侏罗纪或白垩纪完全解体为南北古陆。在这

以前,前被子植物或原始的多心皮类已经从它的发生地扩散开来,随着联合古陆的解体把被子植物带到南方古陆——贡瓦纳的各个陆块,使全球的被子植物具有一个共同的起源。

4. 全盛阶段:从白垩纪开始,被子植物已经遍布于南北古陆各大陆块。在发源地许多较原始的种系如木兰目、毛茛目、昆栏树目、金缕梅目等已经形成了完整的自然系统,并扩展到各大陆块,形成了被子植物系统发育的完整体系。由原始种系进一步的分支发展,使系统发育出现阶段性。在发源地具有较多数而集中的多心皮类的类群,当它的后裔传播到各个次生中心或迁移中心往往演化出新的支系。南美、澳洲及北美等地的多心皮类是华夏多心皮类的后裔,在这些地区所演化出的新支系可能比发源地更为繁盛。番荔枝目在南美及非洲的发育就比亚洲热带及华夏更繁茂,尽管华夏的木兰目远比南美及非洲集中。由多心皮类演化出来的系统发育各阶段的种系,在发源地是比较完整,它们当中一些科或目可以在发源地迅速发展起来,但不一定以同样的速度和支系散布到次生中心。而一些科或目,则从起源中心逸出,并在次生中心发展得比起源中心更为繁茂的支系,这就是为什么金缕梅目、山茶目、山毛榉目在华夏植物区系特别集中而发达,而大风子目、桃金娘目等则在非洲及南美发展得比华夏为强。

四、华夏植物区系与被子植物起源

大陆漂流的理论认为联合大陆是在三迭纪以后才开始分裂。直到侏罗纪末才形成贡瓦纳及劳亚两古陆。劳亚古陆包括北极区或称为欧洲—北美区(*Euramerica*),安格拉(*Angara*)及华夏(*Cathaysia*)古陆。各个古陆都有自己的表征性植物。贡瓦纳以舌羊齿为代表,北极区系以鳞木(*Lepidodendron*)为代表,安格拉兼有鳞木、舌羊齿及大羽羊齿(*Gigantopteris*),华夏则以大羽羊齿为表征。

贡瓦纳除了舌羊齿之外,还有恒河羊齿(*Gongamopteris*)、贡瓦纳羊齿(*Gondwanidium*)、*Belmnopteris*等种子蕨。木贼植物则有杯叶属(*Phyllothea*)、裂鞘叶属(*Schizoneura*),及近似科达狄的匙叶(*Noeggerathiopus*)、近似银杏的扇叶(*Rhipidopsis*)。

北极植物区系除了鳞木之外,还有封印木(*Sigillaria*)、芦木(*Calamites*)、楔叶(*Sphenophyllum*)、轮木(*Annularia*)等蕨类。还有栉羊齿(*Pecopteris*)、楔羊齿(*Sphenopteris*)、座延羊齿(*Alethopteris*)、脉羊齿(*Neuropteris*)、美羊齿(*Callipteris*)、玛丽羊齿(*Mariopteris*)、矛羊齿(*Lonchopteris*)、准美羊齿(*Callipteidium*)、齿羊齿(*Odontopteris*)、带羊齿(*Taeniopteris*)等种子蕨。后来在巴西的Bahia也发现了北极区系的座延羊齿,在南罗得西亚亦有北极的长楔叶(*Sphenophyllum oblongifolium*)和栉羊齿等种子蕨和舌羊齿混在一起。

安格拉古陆是现在的西伯利亚一带,那里的植物区系除了鳞木、舌羊齿及大羽羊齿之外,还有*Iniopteris*,安格拉木(*Angalodendron*)、安格拉叶(*Angalidium*)、*Zamiopteris*,同时也有许多北极成分,如美羊齿、楔羊齿、栉羊齿、脉羊齿、楔叶、轮木、鳞木等。并且还有贡瓦纳的成分,如杯叶、贡瓦纳羊齿、扇叶及匙叶等。

华夏植物除了大羽羊齿之外,还有华夏羊齿(*Cathaysiopteris*)、丁氏蕨(*Ting-*

ia)、原乌毛蕨(*Protolechnum*)、织羊齿(*Emplectopteris*)、鳞木、瓣轮木(*Lo-batannularia*)等。这里还有北极成分的轮木,星叶(*Asterophyllites*),楔叶、芦木、栉羊齿、座延羊齿、脉羊齿、网羊齿(*Linopteris*)、楔羊齿、齿羊齿、带羊齿、美羊齿、准美羊齿、科达狄等;同时还有贡瓦纳的舌羊齿。

由此可见,四个古陆具有共通的成分,特别是贡瓦纳与劳亚古陆具有相同的成分。舌羊齿、杯叶、楔叶、栉羊齿、扇叶、座延羊齿、贡瓦纳羊齿、匙叶等同时见于南北古陆。这一事实说明在古生代时期南北古陆的植物区系是有共同起源的,并从而证实南北古陆是曾经联合在一起的。

对于被子植物的起源中心及时代问题,历来都是争论的焦点。根据古植物的资料,长期以来形成了一种概念,认为被子植物诞生于白垩纪,但是半个世纪以来发现的化石及孢粉资料,不断冲击着白垩纪起源的论断,许多来自侏罗纪甚至三迭纪的化石和花粉资料,使人们对这个问题扩大了视野。在美国科罗拉多的三迭纪地层发现了近似轮花草科的被子植物化石;在法国侏罗纪岩层中找到了一种棕榈化石前棕榈(*Propalmophyllum*)。Krassilov, V. A. 最近的报导所列举的关于侏罗的化石资料是有说服力的。我国陕北发现的开通类化石 *Sagenopteris*, 在二十年代就被认为是最古老的被子植物。最近 Krassilov 也认为它是前被子植物。在花粉方面,我们在前面已提到过的四川北部广元发现的晚三迭纪 3 沟花粉及浙江二迭纪的双孔花粉,都预示了被子植物诞生的年代是在三迭纪。最近在捷克举行的国际会议(IAAP)介绍了晚三迭纪和早侏罗纪的具盖层的单沟被子植物花粉,再一次引起了广泛的注意。

被子植物来自种子蕨,后者从上泥盆纪开始出现,到了二迭纪及三迭纪达到发展的高峰。前被子植物出现在三迭纪,无论是在具体的古植物资料或理论上都是站得住脚的。

关于被子植物起源中心的问题,近来也引起了争议,自从北极起源的假设被否定之后,热带地区集中保存了许多较古老的被子植物吸引了系统学者和区系学者们的注意,并提出了热带起源的设想。塔赫他间(Takhtajan)提出从印度阿萨密到西南太平洋的斐济是被子植物起源的中心。史密斯(Smith, A. C.)则认为被子植物起源中心位于日本到新西兰之间。他们都着眼于斐济存在着木兰目的德榲木(*Degeneria vitiensis*)。这种植物具有受精前保持开放的单心皮,是比较原始的性状,但它有许多别的次生特征,包括腋生的单花,退化的雄蕊,单一的心皮和二列的胎座,同时木质部已不存在管胞,这些特征在多心皮及木兰目里还比不上木兰科或昆栏树那样原始。它那保持开放的心皮,可能是在和外界隔绝的孤岛上偶尔保持下来的保守特征罢了。如果那里是被子植物的发源地,必然有更多的原始多心皮类相伴生,它们将会在孤岛上被保存下来,但事实上这种可能性并不存在,而且在地史上,无论从斐济到阿萨密,还是从日本到新西兰,彼此双方各自代表不同的古陆,它们是在不同的时代形成或出现的。印度是南方的贡瓦纳古陆的一部份;斐济则可能是第三纪以后才升起来的海岛,因为它的地层主要是由玄武岩性的火山活动的产物,玄武岩上部不同程度地复盖着珊瑚礁,不可能是南极或澳洲分离出来的碎陆块。日本是安格拉古陆的一部份,新西兰则是第四纪才从澳洲分离开来的海洋岛屿,地质年代绝对地不能协调。在古植物化石方面也找不到可靠的证

据, 无论从新西兰到日本, 或者从阿萨密到斐济, 都未发现比上白垩纪更古老的多心皮类化石 (Gothan 1918), 这样的地区决不可能成为被子植物的摇篮。

其他象南美、非洲及澳洲的热带地区, 从它们的地质史及植物区系成分看, 可能性也不大。澳洲古陆在石炭纪末曾被强大的冰川所包围。二迭纪时澳洲的东部和西部又被海洋所淹没, 一直到上白垩纪, 澳洲北部才逐渐上升, 露出水面, 原来在陆块中部的海变为湖泊, 直到第三纪, 南部仍为海洋所淹没。这样的陆块很难成为被子植物的发祥地。

非洲陆块在侏罗纪—白垩纪和澳洲分离。在二迭纪初, 非洲也被大冰川所复盖, 冰川溶解之后, 陆块出现大湖, 它的北部及西北部被海水所淹, 一直延续到白垩纪。其余部分在这个时期开始上升。前被子植物早在这个时期以前已在地球上出现, 因此非洲的被子植物的命运比澳洲更坏些。

南美是在白垩纪或下第三纪才和非洲分离的。据地质资料, 南美西部的安第斯山脉从二迭纪以后一直是汪洋大海, 到白垩纪之后, 才陆续上升。巴西台地则从中生代以来一直保持着陆地状态, 所以这里蕴藏有极丰富的植物区系, 仅巴西一地就不少于40,000种。可是从现在的区系成分分析看来, 多心皮类的代表远不如华夏植物区系, 就是比之亚洲古热带区也有逊色。许多系统发育中各阶段的代表, 如金縷梅目, 毛茛目、山茶目甚至五桠果目也不象东亚那么丰富。特别是它在白垩纪—第三纪才和非洲分离, 并没有给非洲留下多大的影响。因此南美也不可能是被子植物发轫的摇篮。

华南地台自古生代以来就存在着几个古陆, 到了三迭纪中由于印支运动把几个古陆扩大成为整个华南地台, 就在这里孕育着前被子植物, 前面提到的古植物化石和花粉可资佐证。这里还保存了地球上最丰富的木兰目及其他多心皮类就是前被子植物的后裔。还有系统发育过程各个阶段上存在着许多关键性的科和目, 使华夏植物区系最有可能是被子植物的发源地。继续深入的研究工作, 最后将证明这一点。

参 考 文 献

- 〔1〕 斯行健, 古生代末华夏植物群与北极圈群、盎格兰、恭华那各植物群的关系, 古生物学报, 1(1953) 224—241.
- 〔2〕 斯行健, 陕北中生代延長层植物群, 中国古生物志, 总139册, 1956.
- 〔3〕 徐仁、周和仅, 根据孢粉组合推论甘肃酒泉下惠堡系底部的地质时代, 古生物学报, 4(1956), 49—508, 509—524.
- 〔4〕 沈光隆, 隴南徽成县一带侏罗纪沔县群植物化石, 古生物学报, 9(1956), 167—180.
- 〔5〕 张春彬, 江苏句容早白垩纪孢粉组合, 古生物学报, 10(1962), 246—273.
- 〔6〕 欧阳舒, 浙江长兴龙潭组孢子花粉组合, 古生物学报, 10(1962), 76—119.
- 〔7〕 张宏达, 广东植物区系的特点, 中山大学学报, 1962, 1, 1—34.
- 〔8〕 张瑞璜, 河南省浉池县义马含煤岩组中的孢粉组合及其意义, 古生物学报, 13(1965), 160—196.
- 〔9〕 曹正尧, 广东高明小坪组植物化石, 古生物学报, 13(1965), 510—528.
- 〔10〕 徐仁、江德昕、杨惠秋, 甘肃酒泉下新民堡群孢粉组合及其地质时代, 植物学报, 16(1974), ,

365—379.

- [11] 徐仁, 藏南舌羊齿植物群的发现和其在地质学及古地理学上的意义, *地质科学*, 1976, 4, 323—331.
- [12] Takhtajan, A., *Flowering Plants, Origin and Dispersal*, English ed., 1969.
- [13] Axelrod, D.I., Mesozoic Paleogeography and Early Angiosperm History, *Bot. Rev.*, 36 (1970), 277—319.
- [14] Schuster, R.M., Continental Movements, 'Wallace's Line' and Indomalayan-Australasian Dispersal of Land Plants, Some Eclectic Concept, *Bot. Rev.*, 38 (1972), 3—86.
- [15] Hickey, L. J., Early Cretaceous Fossil Evidence for Angiosperm Evolution, *Bot. Rev.*, 43(1977), 3—104.
- [16] Hughes, N. F., Palaeo-Succession of Earliest Angiosperm Evolution, *Bot. Rev.*, 43(1977), 105—127.
- [17] Pacltova, B., Cretaceous Angiosperms of Bohemia, Central Europe, *Bot. Rev.*, 43(1977), 128—142.
- [18] Krassilov, V.A., The Origin of Angiosperms, *Bot. Rev.*, 43(1977), 143—176.

The Origin and Development of the Cathaysian Flora

Zhang Hongda (Chang Hung-ta)

Abstract

More primitive angiosperms are found in the Cathaysian flora or the South-China flowering flora than elsewhere. It is also characterized by such key families and orders as *Magnoliales*, *Trochodendrales*, *Tetracentrales*, *Eupteleales*, *Cercidiphyllales*, *Hamamelidales*, *Ranales*, *Dilleniales*, *Theales*, *Violales*, *Rosales*, *Rutales*, *Celastrales*, *Alismatales* and *Liliales* etc., which derived from more primitive forms and developed then into more advanced descendants, composing transitional stages of the phylogenetic process. Thus it possesses a complete network of system.

From botanical and palaeobotanical evidences we find that the Cathaysian flora is indigenous to the South-China platform; it is not a mixture of the Arctic and tropic flora as suggested by certain writers. Early in the beginning of the Mesozoic era, the Cathaysian flora arose from the Cathaysia, South-Youngtze and Sikong-Yuanan ancient land masses, which had existed all along from the Precambrian. The *Proangiosperms* seem to have been the most primitive forms of the angiosperms derived from the *Pteridosperms*, which previously flourished on these ancient lands. During the period of the Middle-Triassic, these ancient lands expanded as a result of the Indo-China movement and acquired the same dimension and appearance as modern South-China platform. The development of the Cathaysian flora underwent four stages.

In the earliest stage, the proangiospermous representatives such as *Sagenopteris* of *Caytoniales* etc. are supposed to be among the forerunners. Other examples are the double-operture pollens found in the Late-permian deposit of the Lungtan Series in Chekiang, and also possibly the tricolpate pollens recently found in the Late-Triassic of Kwangyang in Szechuan. Yet a further example is the fruit-fossil *Carpolithus* found in Permian deposit of Ping-Ding-shan in Honan and in Yenchang Formation of Upper Triassic in North Shensi.

In the second of the adaptive stage, from Late-Triassic to Lower-Jurassic, the *Proangiosperms* have been subjected to lots of modifications, attained to the level of the primitive *Polycarpicae*.

In the third of the dispersed stage, from late Lower-Jurassic to Lower-Cretaceous, the primitive *Polycarpicae* spread from the centre of the origin to the whole continental land masses. The pollens of *Magnolia*, *Nymphaea* and *Nelumbo* found in the Middle-Jurassic of England, and *Eucommidites* in Lower-Jurassic of Sweden sufficiently prove this.

In the fourth of the flourishing stage, namely, after the Cretaceous,

the angiosperms are distributed throughout the world, and possess a complete natural system. In the centre of origin there are many primitive families and orders composing a perfect network of phylogenetic system as compared with those of the secondary centres, where they have usually developed another new taxa not seen in the centre of origin. For these reasons, the Cathaysian flora is much superior to the other continents.

Palaeobotanical investigations have shown that the origin of *Pteridophytes* and *Pteridosperms* in the Palaeozoic era is monophyletic. Many common genera such as *Glossopteris*, *Phyllothea*, *Sphenophyllum*, *Pecopteris*, *Rhipidipteris*, *Alethopteris*, *Gondwanidium* and *Noeggerathiopsis* etc. are found on both the ancient land masses of Gondwana and Laurasia. Unlike the question of the *Pteridophytes* and *Pteridosperms*, that concerning the origin of the angiosperms, in many ways not satisfactorily unanswered, attracts very much the attention of the taxonomists and the plant geographers. For half a century, many divergent views were expressed by scholars, the disputation having focused on the era of origin and the situation of the centre of origin. As the palaeobotanical materials have shown, the *Pteridosperms* was thrived on the period of Carboniferous, since the angiosperms came from the *Pteridosperms*, there is reason to believe that the dawn of the angiosperms is not later than the Triassic. As to the question of the centre of origin of the angiosperms, one of the dominant opinions towards the 'tropic origin' hypothesis. Takhtajan suggested that the centre of origin is situated between Assam and Fiji, A. C. Smith holds a similar view, i.e. the birthplace of the angiosperms is located between Japan and New Zealand. But neither of them can find support from the geological and the palaeobotanical evidences. Geologically, Assam is a part of Gondwana, and Fiji probably emerged in Tertiary, while Japan is a part of Angara ancient land, and New Zealand was not departed from Australia until Quaternary. Palaeobotanically, neither fossils nor pollens were found in the Cretaceous deposit from the above-mentioned regions. The places mentioned by them can hardly become the cradle of the angiosperms.

Other continental land masses such as Australia, Africa and South-America were either covered by the glaciers or submerged under the sea throughout the length of the period from Triassic to Jurassic. It seems that the South-China Platform is the only place where the flowering plants could have originated.