

## 再论华夏植物区系的起源\*

张宏达

(中山大学生物学系, 广州 510275)

**摘要** 在古生代时期, 中国古陆上存在着由于海侵所分割的华夏、康滇、扬子、华北、松江、塔里木、唐古拉、广西、北越等陆块。它们的北面有准噶尔大兴安地槽, 西部有昌都地槽和藏南地槽。中生代之后, 燕山运动和印度支那运动相继出现, 海水从华夏等古陆之间退出, 形成了联成一体的华夏古陆。自泥盆纪以来, 在华夏各古陆出现了11群的种子蕨, 组成了古生代的华夏植物区系。它们当中的大羽羊齿类 *Gigantopterides* 及舌羊齿类 *Glossopterides* 到了二迭纪达到了全盛的时期。它们都和被子植物有较密切的联系, 可归入前被子植物。中生代初期, 华夏古陆及北美已出现了和现代被子植物一脉相联的原始被子植物, 如北美三迭纪的 *Sanmiguelia lewisii*, 福建晚二迭纪的心叶大羽羊齿 *Gigantopteris ? cordata*。到了侏罗纪, 在华夏古陆已存在着许多现代仍然继续生存的昆栏树属 *Trochodendron*、水青树属 *Tetracentron*, 木兰属 *Magnolia*、茱萸花序类, 鼠李科及禾本科等。进到白垩纪早期, 现代被子植物各个纲、目和科已遍布于全球。最后, 在福建龙岩找到的心叶大羽羊齿 *Gigantopteris ? cordata* Yabe et Oishi 应从大羽羊齿类分出来, 列入到前被子植物纲。

**关键词** 华夏范畴, 古生代被子植物远祖, 中生代被子植物

**分类号** Q 941.1

传统上一一直认为有花植物出现于晚白垩纪甚至第三纪, 中国植物则来自泛北极或热带。因而对中国的有花植物是在侏罗纪或三迭纪发源于华夏古陆的提法难于置信, 也不能接受。而有识之士则认为《华夏植物区系的起源与发展》一文, 是从中国植物区系的实际为依据, 提出来的创见<sup>①</sup>。最近几十年来, 古植物学方面不断地在侏罗纪甚至三迭纪的地层里找到有花植物的化石。例如潘广<sup>①</sup>在燕辽地区中侏罗海防沟组的地层里, 找到了大量有花植物化石和种子蕨的化石混在一起, 证明了被子植物与种子蕨的关系。国际上长期以来对有花植物起源的问题一直在争论。传统的认识始终坚持晚白垩纪起源的观点, 不同意也不承认有花植物起源于侏罗纪或三迭纪的事实。Axelrod D. I.<sup>②</sup>于1970年发表了1956年采自科罗拉多三迭纪的 *Sanmiguelia* 作为棕榈类的化石, 就遭到各方面的反对,

收稿日期: 1993-10-06

\* 国家自然科学基金和国家教委博士点基金资助项目

① 中国植物学会45周年学术会的总结报告, 1978

认为他误把苏铁类作为棕榈. 而1980年, Bruce Cornet<sup>[3]</sup>在德克萨斯州三迭纪地层里找到大量的 *Sanmiguelia* 的根、茎、叶、花和果实的化石, 有力支持了有花植物起源于三迭纪的事实.

关于现代被子植物存在于白垩纪及侏罗纪亦有过许多报导. Axelrod<sup>[4]</sup>在50年代曾报导过有36科的被子植物见于白垩纪. Gothan 等<sup>[5]</sup>提到有62科的被子植物见于白垩纪. 其中单子叶植物15科, 离瓣花类41种, 合瓣花类6科, 遍布于南、北美洲, 欧洲, 格陵兰, 非洲和亚洲, 并提到木兰科的花粉存在于中侏罗纪, 而水青树及昆栏树的花粉则存在于下侏罗. 至于被子植物化石见于侏罗纪及三迭纪的也有过报告. Harris TM 于1932年报导过产于格陵兰晚三迭纪的子植物 *Farcula grandulifera* 的化石. Seward AC<sup>[7]</sup>于1904年也报导过产于英国 Stonefield Slate, 中侏罗的被子植物 *Phyllites*. 上述的叶化石和印痕有充分的证据属于被子植物或原始被子植物. 可是这些发现并没能改变传统上根深蒂固的认识. 但是更多的化石证据的出土, 最终将证实被子植物起源于侏罗纪或三迭纪, 而前被子植物存在于古生代晚期.

## 1 华夏古陆的范畴与华夏植物区系的涵义

在古生代时期, 位于现在的中国大陆及其毗邻地区, 存在着被海侵所分割的许多古陆块, 诸为东部的华夏古陆、中部的扬子古陆, 西部的四川古陆、康滇古陆、北部有松江古陆、华北古陆, 西北部有塔里木及唐古拉古陆, 南部有广西陆块及北越古陆等. 在这些古陆块的北面有准噶尔大兴安地槽, 使之与北面的安加拉分隔开, 西部有昌都地槽和藏南地槽为界. 中生代以后, 燕山运动及印度支那运动连续出现, 迫使海水从华夏等古陆之间退出, 各陆块联成一片, 出现一个新的华夏古陆. 它的范畴, 北起黑龙江和内蒙, 东北部包括日本的本部和朝鲜半岛, 西北部包括准噶尔盆地中段. 南部包括印支半岛、马来半岛、苏门答腊及加里曼丹. 这些地区都能找到古生代华夏植物区系的化石, 最西部包括第三世上升起来的喜马拉雅山地. 从事古生代植物区系研究者把上述各古陆块的植物区系统称为华夏植物区系 Cathaysian Flora, 而不计入中生代的植物区系. 我们从植物区系的系统发育的角度着眼, 主张把古生代的种子蕨类以及中生代由种子蕨演化出来的原始被子植物, 还有中生代以后的有花植物, 统归入华夏植物区系.

自泥盆纪以来, 在华夏等古陆找到了许多种子蕨化石, 反映出华夏植物区系的繁荣. 它们不仅具有全球各古陆的种子蕨类化石, 还有华夏植物区系特有的代表. 如瓣轮叶 *Lobatannularia*, 齿叶 *Tingia*, 华夏羊齿 *Cathaysicpteris*, 单网羊齿 *Gigantonodea* 以及大羽羊齿 *Gigantopteris*. 它们当中的大羽羊齿类以及中生代地层找到的开通类的 *Sagenopteris*, 被认为是和被子植物有联系的. 特别是大羽羊齿类 *Gigantopteris*, 在19世纪80年代被发现的初期, 各方面对它的系统位置有过不同的看法, 目前大羽羊齿类约有90余种, 有80余种集中于华夏地区. 其中的烟叶大羽羊齿 *Gigantopteris nicotianaeifolia* 被认为是和被子植物有联系的. 而另一种被命名为心叶大羽羊齿 *G?cordata Yabe et Oishi* 的化石, 可能就是原始的被子植物. 它和烟叶大羽羊齿都应该从大羽羊齿类分出来, 作为原始的被子植物的代表.

华夏植物区系一词，在过去是以研究中国古生代的蕨类和种子蕨为对象，大羽羊齿为华夏植物区系所特有，而且属种繁多，能够代表华夏区系的特点，因此在古生物方面有采用大羽羊齿区系 *Gigantopteris Flora* 作为华夏植物区系的同义词。考虑到古生代及其后继的华夏植物区系的完整性，中生代的华夏植物区系无疑地属于华夏植物区系的一个组成部分。当前有越来越多的植物化石反映了原始有花植物发轫于晚古生代，尤其是大羽羊齿类在华夏区系里大量的发现，并被认为它可能是有花植物的前驱<sup>[8]</sup>，对华夏植物区系一词，不能再局限于古生代的区系。传统上古生代专攻蕨类和种子蕨，中生代则专攻裸子植物及种子蕨，新生代则专攻有花植物，这对弄清各个地质时代的区系是方便的。为了有利于研究种子植物的系统发育，似乎不宜受到地层时代的分割。即以种子植物系统发育为纲，避免不同地质时代横向的遮断，避免导致侏罗纪以前不可能有被子植物的简单结论。我们认为，种子蕨从泥盆纪开始，到二迭纪发展到最盛时期，然后进到三迭纪后期开始走下坡，到了侏罗纪已趋于衰竭。其实在种子蕨当中有一些属种是属于前被子植物或原始被子植物。当种子蕨到了衰竭的侏罗纪，它们将不可能演发出被子植物。

## 2 被子植物的远祖问题

现代被子植物的形态结构，及其对生境的适应，都是植物界中最完善的，是经过亿万年的改造、适应、再改造再适应的结果。从已知的各种关于种子蕨的结构，包括输导组织系统、保护组织系统、繁殖器官等，发展到现代被子植物的相应结构，都是逐步的、渐进的，不可能有什么突变的结构改造与适应。以输导组织为例，它是陆生植物首先需解决的结构，它仍然经历着从没有管胞到有管胞，然后出现导管最后发展出现代较完善而复杂的管胞和导管系统，这种结构的完善，在种子蕨类大约需要1亿年的时间。繁殖器官的改造可能需要更长的时间。泥盆纪开始就出现了种子蕨，人们从中生代的侏罗纪的 *Sagantopteris* 所见到的并非最完善的雌器和胚囊，经过了1.6亿年的时间。所以双受精现象是经过漫长的适应和改造才完成的。倪藤属 *Gnetum* 是被子植物之外唯一有双受精现象的类群。它在地史上的出现时间不详，估计是在中生代后期，那么双受精现象的完成决不少于1.6亿年。在现代生存着的被子植物当中，被人们认为较原始的木兰目等并不是最原始的。木兰科的雌器及雄器，即心皮与雄蕊仍保持较原始的结构，但木质部的结构则进步得多。导管的端壁的横向穿孔为数不多，甚至有单孔的导管，这方面远不如金缕梅目及五桠果目原始。这一事实反映出几个值得思考的问题。即现存的多心皮类并不是最原始，应该在系统发育过程存在着更原始的被子植物或前被子植物的代表。再以 *Degeneria* 为例，它的心皮在受精之前是半开放，在受精之后才闭合起来，这一现象存在于开通类 *Caytoniales*，可是 *Degeneria* 的木质却具有明显的次生结构，而且胚珠集中于胎座，这一事实又反映出另一问题，即在系统发育过程，改造与进化是不同步的。为了证实这一观点，可以再举出北美得克萨斯州及佛罗里达的三迭纪地层中发现的原始被子植物 *Sanmiguelia* 为例，它具有花和果实，根部已出现维管束组织，可是茎里却没有维管束，足以说明器官的改造与适应是不同步的。这一事实同时也说明了被子植物的改造与适应首先着重于繁殖器官，它是改造与适应的首要问题，有利于生存竞争，保存和发展种系。

探讨被子植物起源究竟是单元的还是多元的,是一个长期争论不休的原则问题。现代被子植物具有较完整的统一发展体系,主张现代被子植物单元起源的理论是较有说服力的。但对古生代及中生代的种子蕨,它们之间并不存在直接的亲缘关系,缺乏完整而统一的体系,因此从事古植物研究者多主张多元起源的理论。我们认为系统发育是单元的,发展是多方向的,亦即单元多系的,改造与适应是渐进的,突变是偶然发生的,非主要的。至于化石证据所表现的不连续现象,是有多种原因的,诸如化石的形成和保存都是不易的。被子植物在发展过程不断改造和适应,不占有优势的植被,不可能象蕨类及裸子植物的成煤现象,使被子植物的起源问题,有如“谜”一样困扰着系统学研究者。

关于被子植物起源的时间和时代问题,除了直接依靠化石的证据之外,还可以从蕨类植物和种子蕨以及裸子植物的发育得到启示。蕨类植物从志留纪—泥盆纪到全盛的晚石炭世,经历了不下0.8~1亿年的时间。裸子植物从晚泥盆世到全盛的中生代,历时1.5亿年,而种子蕨从晚泥盆世到极盛的二迭—三迭纪,也经历了1亿年的时间。至于有花植物由前被子植物经过原始被子植物到全盛的白垩纪,决不少于裸子植物发展所需的1.5亿年。因此,被子植物的祖先的出现必不迟于二迭纪,现代被子植物形成的年代亦将不迟于三迭纪。

最后,研究被子植物起源问题,决不能以现代被子植物最完善的结构去衡量古生代及中生代前期所发现的化石。开通类的 *Sagopteris*, 它的雌器结构已经属于被子植物,否则,能把 *Degeneria* 归并到种子蕨吗?烟叶大羽羊齿 *Gigantopteris nicotinaefolia* 及心叶大羽羊齿 *Gigantopteris? cordata* 亦应从大羽羊齿类分出来,作为前被子植物的代表。至于 *Sanmiquelia lewisii* 毫无疑问是属被子植物早期的代表。

### 3 古生代的前被子植物

古生代的植物化石有蕨类、种子蕨类及裸子植物。石炭纪以前出现并在晚石炭世消亡的某些种子蕨类,在结构上比较原始,可能和被子植物的联系不明显,晚石炭世及早二迭以后出现的种子蕨类则和被子植物有一定程度的联系。古生代出现的裸子植物当中,除了松柏类保持着裸子植物的特征之外,银杏与苏铁已经超越了裸子植物的范畴<sup>(6)</sup>。在中国已知的种子蕨类有11群,其中的一部分出现于晚泥盆世、消失于晚石炭或早二迭。另一部份出现于中、晚石炭世,延续到晚二迭及三迭纪和侏罗纪或白垩化的,有齿羊齿类 *Odontopterides*, 美羊齿类 *Callipterides*, 带羊齿类 *Taenopterides*, 舌羊齿类 *Glossopterides* 及大羽羊齿类 *Gigantopterides*, 它们在不同程度上与被子植物有某些联系,现从它们的形态结构及出现与消失的年代,分别探讨它们与被子植物的关系。

古羊齿类 *Archaeopterides*. 在华夏区系有铲羊齿属 *Cardiopteridium*、三裂羊齿属 *Triphyllopteris*, 扇羊齿属 *Rhacopteris* 及楔叶羊齿属 *Sphenopteridium*. 它们从晚泥盆开始,到早石炭世消失。多为2~3次羽叶。无论是形态结构与繁殖器官均与被子植物缺乏联系。

楔羊齿类 *Sphenopterides*. 在华夏有楔羊齿属 *Sphenopteris*, 皱羊齿属 *Lyginopteris* 及须羊齿属 *Rhodea*, 它们也在晚泥盆世开始出现,到晚石炭世消失,个别见于早二迭世,可能与被子植物没有多大联系。

栉羊齿类 *Pecopterides*. 这一类中只有山西栉羊齿 *Pecopteris wongii* 等属于种子蕨, 其余多属真蕨类. 出现层位从晚石炭世到早二迭世. 可能和被子植物缺乏联系.

脉羊齿类 *Neuropterides*. 这一类包括羽状脉的脉羊齿属 *Neuropteris* 和网状叶脉的网羊齿属 *Linopteris*. 雄性生殖器官为囊状, 种子呈筒状, 出现于早石炭世, 到早二迭世消失. 它们都是有2~3次羽叶, 和被子植物的联系不大.

座延羊齿类 *Alethopterides*. 这一类包括座延羊齿属 *Alethopteris*, 矛羊齿属 *Lonchopteris* 及杂羊齿属 *Palaeoweichselia* 等, 具2~3次羽叶, 羽状脉或网状脉. 出现于中石炭世早期, 少数延续到早二迭世晚期.

畸羊齿类 *Mariopterides*. 在华夏只有畸羊齿属 *Mariopteris*. 茎呈“之”字形, 1~2次两歧式分枝的羽叶. 出现于中石炭世, 至早二迭世晚期消失. 似与被子植物缺乏联系.

齿羊齿类 *Odontopterides*. 以齿羊齿属 *Odonopteris* 为主, 具2~3次羽叶, 叶缘有齿. 出现于中石炭世晚期, 延续到晚二迭世. 种子长在小羽片背面. 与被子植物联系不大.

美羊齿类 *Callipterides*. 茎两歧分枝, 具多次羽状复叶. 华夏有美羊齿属 *Callipteris* 及丽羊齿属 *Callipteridium*. 出现于晚石炭世, 少数延续到晚二迭世. 它们与被子植物的联系并不明显.

带羊齿类 *Taeniopterides*. 仅带羊齿属 *Taeniopteris*, 具1次羽叶或单叶, 呈带状披针形, 近似莲座蕨的叶. 全属约20种, 出现于晚石炭世, 至二迭世最盛, 延续到白垩纪. 由于生殖器官构造不明, 无法明确它们与被子植物的关系.

舌羊齿类 *Glossopterides*. 单叶, 全缘, 有中脉. 叶脉分叉结成网状. 本类包括舌羊齿属 *Glossopteris* 及恒河羊齿属 *Gangamopteris*. 是冈瓦纳植物群的代表植物, 少见于北半球. 最早出现于晚古炭世, 盛见于二迭世, 少数延续到早三迭世. 华夏区系有2~3种. 贵州舌羊齿 *Gl. guizhouensis* 产贵州盘县的晚二迭世早期.

从事贡瓦纳植物区系的人, 如 Plumstead E P, Melville R 及 Meeuse A D 等, 认为舌羊齿类属于前被子植物. 由二迭纪的舌羊齿 *Glossopteris* 到三迭一侏罗的开通类的 *Sagopteris*, 再发展出白垩纪的被子植物.

大羽羊齿类 *Gigantopterides*. 本类的种系繁复, 是属种均较多的一类. 它出现于晚石炭世, 晚二迭纪最盛, 少数延续到早三迭世. 共有9属90余种, 主要分布于华夏, 南北均有, 约80余种, 另印度尼西亚有2属2种, 土耳其有1属2种, 北美有3属4种. 叶片以3次羽叶到2次及1次羽叶, 最后出现单叶. 叶脉多数呈网状.

具3次羽叶的有编羊齿属 *Emplectopteridium*, 织羊齿属 *Emplectopteris*. 具2次羽叶的有今野羊齿属 *Konnnea*、单网羊齿属 *Gigantonoclea*, 及 *Zeilleropteris*. 具1次羽叶的有华夏羊齿属 *Cathaysiopteris* 及双鞭织羊齿属 *Bicoemplectopteris*. 具单叶的三鞭织羊齿属 *Tricoemplectopteris* 及大羽羊齿 *Gigantopteris*. 1883年在湖南第一次发现的烟叶大羽羊齿 *Gigantopteris nicotianaeifolia* Schek, 经研究认为是介于种子蕨和被子植物之间的前被子植物. 这一论断支持了浅间一男 (Asama) 关于被子植物起源于华夏北部山区二迭纪地层的大羽羊齿的意见<sup>[9]</sup>. 而另一种心叶大羽羊齿 *Gigantopteris? cordata* Yabi et Oishi, 采自福建龙岩的龙潭组, 晚二迭世早期, 则更接近于现代被子植物. 自烟叶大羽羊齿在湖南永兴第一次被采到之后, 在华夏大地从北到南不断地找到了各种大羽羊齿的化石. 吉林的

开山屯,河北开平,山西太原,陕西的陕北,河南平顶山,江苏句容,以及安徽、浙江、江西、广东、福建、贵州、云南及四川等地,陆续找到80余种大羽羊齿类的化石。此外,朝鲜半岛亦有2种。大羽羊齿类作为华夏区系的特有和表征种系,遍布于华夏大地。从早二迭世开始,延续到三迭纪。其中具羽状复叶的属种在地史上出现较早,多见于早二迭世。而单叶的烟叶大羽羊齿、心叶大羽羊齿、三辐织羊齿,都出现于晚二迭世早期,反映出大羽羊齿类从早二迭世到晚二迭世,从羽状复叶发展出单叶的时间表。而在全部的种子蕨类区系当中,都不像大羽羊齿类在华夏二迭世那样集中、普遍和繁荣,并表现出系统发育路线。再从生殖器官的构造看,李星学等<sup>[10]</sup>第一次确证了大羽羊齿属于种子植物。李洪起等<sup>[11]</sup>研究了贵州单网羊齿 *Gigantonoclea guizhouensis* 的叶片结构后证实它兼具种子蕨和被子植物双重结构的特征,并认为它是前被子植物。综上所述,大羽羊齿类体现出不断发展,逐渐趋于完善的过程,并且有与被子植物某些类似的结构,属于前被子植物是可信的。更兼它的种系繁复,又广泛分布于华夏古陆各个角落,那么,华夏古陆作为被子植物的起源地是有说服力的。

## 4 中生代的被子植物

晚二迭世是植物界地质年代作为中生代的开始。大羽羊齿类从晚石炭世出现,到晚二迭世开始衰退,只有少数延续到早三迭世。从结构看来,它们还不是真正的被子植物。而真正的被子植物化石在早三迭纪并未发现,一直到中侏罗纪才找到现代的被子植物,这中间存在着6000多万年的空白。开通类的 *Sagenopteris* 曾被某些学者认为是被子植物前驱<sup>[12]</sup>。它共有10余种,出现于二迭世,延续到早白垩,散布于北欧、澳洲、埃及、亚洲等地。日本有4种。中国有2种,分布于陕北的晚三迭世及福建永安的下白垩。*Sagenopteris* 具羽状复叶,子房在受精之前是开放的。联系到木兰目的 *Degeneria* 具有类似的结构,则 *Sagenopteris* 可能是原始被子植物的一个支系,它落后于被子植物出现的三迭纪,不可能是现代被子植物的祖先。

潘广<sup>[13]</sup>于1984年报导过在华北燕辽地区海房沟组中侏罗世地层里,有前被子植物中华缘蕨 *Sinodicotites*, 具卵圆形单叶,羽状脉,全缘,生殖器官棒形,介乎苏铁与被子植物之间。与中华缘蕨在一起的有银杏、苏铁、本内苏铁、松柏类及种子蕨,还有茱萸花序类的果序,木兰的种子等。1990年,潘广<sup>[13]</sup>再发表同一地区和层位里的鼠李科滨枣属 *Paliurus* 和枣属 *Zizyphus* 的果实。最近,潘广在国际植物学会第十五届年会上又报导了同一地区和层位有关菊科头状果序的化石以及茱萸花序类的化石。这些发现反映出中侏罗已有大量现代被子植物存在。

为了证实中生代早期的被子植物,可以举出北美得克萨斯三迭纪地层于1980年大量出土的 *Sanmiguelia lewisii* Brown。它具有大型褶皱的椭圆形叶片,近似棕榈,最先是在1956年在科罗拉多的三迭纪地层采得,曾经 Axelrod<sup>[12]</sup>加以报导。1980年, Bruce Cornet 在得克萨斯三迭纪地层采到大量的 *Sanmiguelia* 化石,包括茎、根、叶、生殖枝上的雄花(具原位花粉)和雌花、果实及种子。根据营养器官及解剖学的证据,认为 *Sanmiguelia* 兼具单子叶和双子叶植物的特征。它的花不为3数,茎及根的构造类似双子叶植物,茎缺

乏导管，而根有导管，反映出 *Sanmiguelia* 比单子叶及双子叶植物原始得多。它的出现证实了三迭纪存在着比现存的有花植物为原始的被子植物。与此同时，*Sanmiguelia* 的出现也说明了单子叶植物是在晚三迭之后就原始的被子植物和双子叶植物分道扬镳，各自发展。而不像多心皮学派所假设的，单子叶植物出自双子叶植物的多心皮类。此外，也显示出，被子植物在改造与适应的过程，首先着重繁殖器官，然后才到营养器官，而根部为了吸收作用又先于茎的输导作用而出现维管束系统。

*Sanmiguelia* 作为原始的被子植物，是无可争辩的，因此，三迭纪可以作为被子植物的新纪元。现代生存的被子植物是从侏罗纪一直延续到现在。除了潘广所报导的中侏罗已经存在着现代被子植物的化石之外，木兰属 *Magnolia* 的花粉在北欧及英国的中侏罗地层均有报导。而水青树 *Tetracentron* 曾被报导见于新喀里多尼亚 (New Calidonia) 的三迭纪及印度的侏罗纪<sup>[14]</sup>。到了白垩纪，被子植物已达到全盛的阶段。Gothan, Weyland<sup>[15]</sup> 在他们的古植物教本里，提到了被子植物62科见于白垩纪。郭双兴<sup>[15]</sup> 在报导我国和北半球白垩纪植物群时，列举了从东北到华南有杨柳科、木兰科、昆兰树、水青树科、山毛榉科、鼠李科、莎草科、香蒲科及禾本科等23个被子植物科。西伯利亚地区则有毛茛科、昆兰树科及樟科等14科。在北美的早白垩纪则有杨柳科、杨梅科、山毛榉科等18个科。到了晚白垩纪则为数更多。在欧洲的早白垩纪亦有木兰科、蕁菜科、豆科、泽泻科及禾本科等19科。由此可见，被子植物在白垩纪已在全球占有优势。作者分析过尼泊尔的植物区系，在1451属5000多种被子植物当中，只有14个特有属，缺乏特有科，这事实证明6000万年历史的喜马拉雅区系没有特有的科分化或产生出来，何况喜马拉雅复杂多变的条件正是区系分化的理想场所。由此反证，现代生存的科都在亿年以上。至于更原始的昆兰树科、水青树科、木兰科、金缕梅科及茱萸花序类，都是多于亿年以上的产物。因此被子植物存在于侏罗纪完全可靠。这和 *Sanmiguelia* 存在于三迭纪是一脉相承，符合被子植物发展的历史。传统上认为被子植物是在晚白垩才发展起来的说法，必须放弃。

## 5 结 论

### 5.1 被子植物发展的阶段性

被子植物是最复杂最完善的植物群。从原始类型到现代的高级结构的类型，需经过几个不同的阶段：即前被子植物 Pre-angiosperm。例如大羽羊齿类；再发展到原始被子植物 Primary angiosperm，如 *Sanonigulia*；然后发展出现代的被子植物。

### 5.2 发展是渐进的而且是不同步的

无论营养器官或生殖器官的改进都是逐渐的，而且生殖器官的改进是在营养器官之前，*Sanmiguelia* 已发展出花及果实，但茎里不具输导的导管，仅在根部先出现导管，很能说明问题。

### 5.3 发展是多方向的

无论是种了蕨类本身的系统发育，或裸子植物已知5纲的发育，都是以放射的形式从某一原始类型向多个方向发展，即属于单元多系的，决不是单元单系的。单元单系的假

设, 最终将导致多元起源. 裸子植物各纲、单子叶纲、双子叶纲都是在发展前期就已各自分化, 分头发展.

#### 5.4 被子植物起源的时代

确认原始被子植物 *Sanmiguetia* 出现于三迭纪, 则前被子植物无论是否属于大羽羊齿, 都不迟于晚二迭世. 前面提到过, 蕨类的发展需要1亿年, 裸子植物需要1.5亿年, 那么被子植物从前被子植物到全盛的早白垩, 决不少于1.5亿年, 就得追溯到二迭纪或晚石炭世.

#### 5.5 被子植物从哪里开始

在被认为与被子植物起源有关系的舌羊齿属 *Glossopteris* 和大羽羊齿类 *Gigantopterides*. 二者比较起来, 大羽羊齿类更有可能与被子植物的起源有关. 其它具单叶的种子蕨类还有带羊齿属 *Taeniopteris*, 但生殖器官不清楚. 大羽羊齿类已为华夏区系的特有类群, 则华夏古陆将是被子植物的发源地<sup>[16~21]</sup>之一.

### 参 考 文 献

- 1 潘 广, 华北燕辽地区侏罗纪被子植物先驱与被子植物起源. 科学通报, 1983, 28 (24): 1520
- 2 Axelrod D I. Mesozoic Paleogeography and Early Angiosperm History. Bot Rev, 1970, 36: 277~319
- 3 刘裕生. 被子植物的早期历史及起源时间. 古植物简讯, 1990 (26): 7~11
- 4 Axelrod D I. A Theory of Angiosperm Evolution. Evolution, 1952, 6: 29~60
- 5 Gothan W, Weyland H. Lehrbuch Der Paläobotanik. Berlin: Akademie-Verlag, 1954
- 6 Harris T M. The Fossil Flora of Scoresdy Sound. East Greenland, Pf III. Meddel Gronland, 1932, 85: 1~133
- 7 Seward A C. The Jurassicflora - I. Laissic and Ooliticfloras of England, British Museum (Natural History), 1904
- 8 张宏达. 种子植物系统分类提纲. 中山大学学报(自然科学版), 1980, 19 (1): 1~12
- 9 浅间一男 (Asama). 被子植物的起源 (谷祖纲等译). 北京: 海洋湖沼出版社, 1988
- 10 Li Xingxue, Yao Zhaogi. Fructifications of Gigantopterids From South China, in Palaeontographica, Abt. 8, 1993
- 11 李洪起, 田宝霖. Gigantonoclea quizhouensis Guet Zhi 的叶部解剖研究. 古生物学报, 1990, 29 (2): 216~227
- 12 斯行健. 中国古生物志, 陕北中生代延长植物群. 北京: 科学出版社, 1956
- 13 潘 广. 华北燕辽地区侏罗纪鼠李科植物. 中山大学学报(自然科学版), 1990, 29 (4): 61~72
- 14 朱 彤. 福建二迭纪含煤地层及古生物群. 北京: 地质出版社, 1990. 98~100, Fig. 39~49
- 15 郭双兴. 我国及北半球白垩纪植物群面貌和演变. 古植物学与孢粉学文集, 1986 (1): 31~45
- 16 张宏达. 华夏植物区系的起源和发展. 中山大学学报(自然科学版), 1980, 19 (1): 1~12
- 17 中国古生代植物编写组. 中国植物化石, 第一册, 中国古生代植物. 北京: 科学出版社, 1974

- 18 姚兆奇. 烟叶大羽羊齿 (*Gigantopteris nicotianaefolia shenk*) 的标准产地和地模标本. 古生物学报, 1983, 22 (1): 1~8
- 19 何锡麟, 梁敦士. 大羽羊齿类植物研究的历史及现状. 中国区域地质, 1991 (5): 274~278
- 20 金建华等. 中国早石炭晚期植物地理分区问题初见. 长春地质学院院报, 1992, 22: 361~365
- 21 郝杰, 李日俊. 论华夏大陆及有关问题. 中国区域地质. 1993 (3): 274~278
- 22 Engler A. Herausgeben von H Melchior. Syllabus den Pflanzenfam. XI Auflage, I Band, 1964

## A Review on the Origin of the Cathaysian Flora

*Chang Hung Ta* \*

**Abstract** During the Palaeozoic Era, on the ancient Chinese continent existed many landmasses, such as Cathaysia, Kangdian, Youngzi, North—China, Songjiang, Tarim, Tangula, Guangxi and North Vietnam etc. Landmasses, which were divided by the sea transgression. On the north of these landmasses, there existed the Jungor—Dahingan Geosyncline, and the west existed Changdu and South Tibet Geosynclines. Until Mesozoic Era the sea transgression was ceased by the Yanshan and Indo—china mountain movements, Cathaysia and the other landmasses were combined together, and formed a complete new Cathaysia ancient Land. From Devonian of Palaeozoic to early Mesozoic, there were 11 orders of *Pteridosperma* found from the Cathaysian ancient land, among them, the *Gigantopteris* and *Glossopteris* were fully developed at Permian Period, and were supposed relative with Angiosperm. At Triassic Period of Mesozoic, there is the dawn of Angiosperm, the fossil of *Gigantopteris cordata* Yabe et Oishi found from Fujian and *Sanmiquelia lowisii* Schen from Texas and Colorado are directly related to the Angiosperm. And at Jurassic, the modern angiosperm such as *Trochodendron*, *Tetra-centron*, *Magnolia* and genera of *Amentiflorac* are readily presented. And at the early Cretaceous, all the classes and orders of Angiosperm are dispersed on the whole world.

**Keywords** Cocthaysian flora, paleozoic pre—angiosperm, mesozoic angiosperm

---

\* Department of Biology, Zhongshan University, Guangzhou 510275