

华夏植物区系理论与有花植物的起源*

苏志尧

(华南农业大学林学院, 广州 510642)

廖文波

(中山大学生物系, 广州 510275)

摘 要 本文评述了有花植物起源的各种理论。作者支持张宏达教授提出的华夏植物区系理论, 并把该理论与北极起源说和热带起源说作了比较, 要点如下: (1) 北极起源说和热带起源说都从海陆不变的观点出发, 而忽视了中国广大亚热带地区的丰富植物区系, 因此这两个理论无法解释越来越多的新发现; (2) 华夏植物区系起源说以大陆漂移理论为基础, 符合中国亚热带植物区系的实际, 该理论正为植物学界广泛接受; (3) 有花植物起源的问题, 将随着华夏植物区系理论的广泛应用以及古植物学等相关学科的发展而得到解决。

关键词 华夏植物区系; 有花植物; 起源

ON THE THEORY OF CATHAYSIAN FLORA IN RELATION TO THE ORIGIN OF THE FLOWERING PLANTS

Su Zhiyao

(College of Forestry, South China Agricultural University, Guangzhou, 510642)

Liao Wenbo

(Department of Biology, Zhongshan University, Guangzhou 510275)

Abstract The present paper is devoted to the review of the research on the origin of the flowering plants. The authors advocate the Cathaysian Origin Theory by Professor Chang Hungta and compare it with the other theories, i. e. the Hypothesis of Arctic Origin and the Hypothesis of Tropical Origin. The main points are as follows:

1. Both the Hypothesis of Arctic Origin and the Hypothesis of Tropical Origin are based on the concept of the so-called Unchanged Continent and Sea, and the abundant flora of the vast subtropical region of China is neglected. So the two theories have been proved to be inappropriate.

1995-10-23

第一作者简介: 苏志尧, 男, 1963 年出生, 理学博士, 副教授, 森林生态学和植物区系学专业。

* 国家自然科学基金资助课题

2. The Cathaysian Origin Theory builds its basis on the Continental Drift Theory, which is widely accepted by the scientists. It well accords with the historical and present state of the subtropical flora of China. The theory has come to be widely accepted in the botanical field.

3. It is expected that the problem of the origin of the flowering plants will soon be solved with the popularization of the Cathaysian Flora Theory and by further research into the palaeobotany and other fields of plant sciences.

Key words Cathaysian Flora; flowering plants; origin

1 前言

尽管当代科学的发展已使不少问题得到了解决,但是有花植物的起源问题仍然是困扰着古植物学家的难题。没有什么比有花植物的起源更神秘的了,就连伟大的进化论者查理斯·达尔文(Darwin, 1879)也对这个问题慨叹:“实在不可思议(abominable mystery).”这不仅因为化石资料的匮乏,而且还因为不同的系统学家从不同的观点出发对这个问题进行研究。由于这个问题的内在吸引力及其理论价值,不少植物学家对这个问题进行了不懈的努力,提出了很多理论和假说,对于我们进一步探索有花植物的起源,对于推动植物系统学和植物地理学的发展都有着殊深的意义。

但是过去的古植物学家和植物系统学家都是从海陆不变的观点出发去分析有花植物的起源,这样就不能准确地把握有花植物起源的根本的揭示其起源的细节。自七十年代起,张宏达教授从大陆漂移和板块学说的理论出发,提出了华夏植物区系起源的学说,完整地论述了有花植物的起源问题^[1~4]。该理论早在 70 年代末就被有识之士认为是从中国植物区系的实际出发而提出来的创见¹⁾,这个学说对于指导我们的植物系统学、植物地理学的理论和实践活动有着重大的意义。

有花植物的起源包括起源的时间、起源的地点、祖先植物以及起源的方式等一系列问题。其中祖先来源从根本上来说是最重要的。但是这几个方面又是互相关联的,譬如说起源的时间和地点将会帮助我们确定祖先来源;而对于起源方式(是单元的抑或是多元的)的不同认识会影响对其余问题的回答。华夏植物区系理论是关于有花植物起源的完整理论体系,它回答了有关有花植物起源的各个问题。

2 起源的方式问题

由于有花植物属种十分庞杂,形态变化很大,生境和习性多样,分布极广,因此粗看起来,很难用统一的特征将所有的有花植物归入同一类群;又由于关键的化石证据十分缺乏,已有的少量的化石也残缺不全,因此,对于有花植物的起源方式问题植物学家提出了不少假说^[19~22],归纳起来有多元论(Polyphyletic theory)和单元论(Monophyletic theory)两种。主张多元论的代表主要是维兰德(G. R. Wieland)、米塞(Meeuse)、兰姆(Lam),浅间一男等。

主张有花植物多元起源的主要是一些古植物学家,他们为现代有花植物庞杂的种系所困惑,

1) 中国植物学会 45 周年学术会议的总结报告, 1978

又苦于找不到确证的化石材料, 因而猜测有花植物可能有两个或多个来源; 同时多元论的代表常常也认为现代被子植物区系不仅有不同的祖先来源, 而且是起源于不同的地方, 然后通过平行演化 (Parallel evolution) 而达到今天世界广布的有花植物区系。例如维兰德认为现代有花植物和其他一些裸子植物如科达树 (Cordaitea)、银杏类 (Ginkgo)、松杉类 (Conifers)、苏铁类 (Cycads) 都有联系, 显然有着不同的起源; 米塞则认为被子植物至少有四个不同的祖先来源。

当代大多数植物学家都主张有花植物单元起源。虽然关键性的化石证据不充分, 但是有花植物的发生和发展是有其一定的连续性的, 因此, 对现今全球有花植物区系进行细致周密的分析, 结合已有的化石资料, 是完全有可能推知有花植物的过去的。而且现代有花植物有许多独特和高度特化的特征, 如双受精作用和三倍体的胚乳; 小孢子囊特有的药室内层; 雄蕊围绕着雌蕊的位置固定不变; 筛管和伴胞的存在等等, 这些高度特化的特征使得当代大部分植物学家摒弃多元起源的观点, 因为同时具有这么多高度特化的显著有别于其他类群的特征的现代有花植物, 是不可能从不同的祖先起源, 通过平行演化而达到一致的, 统计学的分析也证实了这一点。因此当代著名的植物学家如塔赫他间 (A. Takhtajan)、克朗奎斯特 (A. Cronquist)、张宏达、吴征镒等以及大部分的植物学工作者都赞同单元论, 他们所发表的系统都是以单元论为出发点的。华夏植物区系理论正是以单元论为基础去揭示有花植物的起源的。

3 起源的地点问题

关于有花植物是在地球上什么地方最先出现的, 这是有花植物起源问题中分歧最大的课题。古植物学家和植物系统学家对此问题提出过不少假说, 综合起来有以下几个方面: (1) 以希尔 (Heer) 为代表的北极起源说 (Hypothesis of Arctic Origin); (2) 以史密斯 (Smith)、塔赫他间 (Takhtajan) 等为代表的热带起源说 (Hypothesis of Tropical Origin); (3) 张宏达教授提出的华夏起源说 (Hypothesis of Cathaysian Origin), 又称亚热带起源说 (Hypothesis of Subtropical Origin)

希尔 (1886) 是在分析北极化石植物区系的基础上提出北极起源说的, 曾得到许多植物学家和植物地理学家的支持。这个假说认为有花植物在北极圈范围内起源后沿着三个方向向全球扩散: (1) 由欧洲向非洲南进; (2) 从欧亚大陆向南发展到日本和中国, 再向南伸展到大洋洲; (3) 由加拿大通过美国进入拉丁美洲, 最后扩散到全球。但是后来的化石证据表明最早的有花植物化石不是出现在北极, 而是出现在低纬地区, 因此近年来已极少有人再坚持北极起源说的观点了。

热带起源假说 (狭义) 主要是根据对现代有花植物的分布进行分析而提出的。这一派学者依据的论点是: 现代有花植物特别是那些原始的科如木兰科 (Magnoliaceae)、八角科 (Illiciaceae)、连香树科 (Cercidiphyllaceae) 等都集中分布于太平洋沿岸及其岛屿这些热带地区。如塔赫他间从西南太平洋的斐济岛有德榉木 (Degeneria) 着眼认为有花植物起源中心是从印度的阿萨姆 (Assam) 到西南太平洋的斐济之间。目前热带起源说还有不少支持者和信奉者。

我国植物分类学家吴征镒教授也支持热带起源说, 他从中国植物区系研究的角度出发, 认为整个有花植物区系早在第三纪前就在统一大陆的热带地区发生^[5]。

但是随着大陆漂移 (Theory of Continental Drift) 和板块学说 (Plate Tectonics Theory) 被人们广泛接受, 热带起源说正受到越来越多的质疑, 因为有花植物起源的年代久远, 而当今的太

平洋沿岸地区及其岛屿在有花植物可能的起源年代尚是一片茫茫大海, 况且当今地理上同一地区的地方也可能是由不同的板块组成的, 过去它们并不在同一位置。因此, 承认有花植物的单元和同地起源, 就很自然不能相信有花植物的热带起源; 而且热带起源(狭义)的提出忽视了中国广大的亚热带地区丰富和独特的有花植物区系。北极起源说认为中国亚热带区系是北极区系的衍生物, 热带起源说则认为是热带区系的衍生物, 这两个设想不符合中国植物区系的实际。中国的亚热带区系(华夏植物区系)不仅有丰富的现代有花植物, 而且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(Teracentrales)、金缕梅目(Hamameliales)等等, 还有大量有花植物系统发育中起关键作用的特有科属和孑遗植物(relic plants), 这是其他地区无法比拟的。虽然太平洋沿岸热带地区现代也生存着丰富的植物区系, 但是它们缺乏象中国亚热带区系这样多的古老属种和孑遗植物, 没有象中国的亚热带区系那样存在着一系列代表不同系统发育阶段的特有类型, 因此热带地区只能是有花植物的现代分布中心, 而不可能是起源中心; 它们是亚热带区系的后裔。正是针对北极起源说和热带起源对有花植物起源的解释无能为力, 张宏达教授经过长期和周密的研究, 提出了有花植物起源于中国亚热带地区——华夏植物区系的理论。

4 祖先来源问题

关于有花植物是来源于哪一个祖先或哪一群植物, 植物学家也有不同的看法。几乎所有的化石维管植物都曾被不同的作者提议作为被子植物的祖先, 但是随着时间的推移和更多化石证据陆续被发现, 以及形态学、胚胎学、比较解剖学、孢粉学和植物化学研究的深入, 目前许多学者都赞成有花植物来源于种子蕨(Pteridosperms)。但对于有花植物是来源于哪一类种子蕨, 则看法上还有分歧。有些学者把中生代种子蕨的高等代表开通目(Caytoniales)作为原始被子植物看待, 这类植物有类似有花植物胚珠的保护结构, 但其他特征则和有花植物有较大的差别, 因此它不可能是有花植物的祖先, 而可能跟有花植物的祖先是平行发展的; 梅尔维尔(Melville)从叶脉类型的对比研究出发, 支持有花植物起源于舌羊齿(Glossopteris)的观点; 而日本的浅间一男则从叶的形态演化和脉序类型着眼, 认为有花植物的祖先就是大羽羊齿(Gigantopteris)^[6]。总之, 要确定有花植物具体的祖先是什, 还有待进一步的研究和化石资料的证实, 但是有一点可以肯定, 就是有花植物起源于某一种或某一类种子蕨。

5 起源的时间问题

关于有花植物起源的地质年代问题, 也是最令植物学家和古植物学家头痛的问题之一。因为有花植物起源的地质年代的确定, 完全有赖于化石证据的支持。而由于目前所发现的化石证据有限, 已有的化石资料也不完整, 而且最能表明有花植物特征的花和果实的化石由于其质地等原因又是最不利于形成化石的, 此外象双受精作用等有花植物的独特特征也不易于从化石中表现出来, 地质学家和古植物学家在鉴别植物化石时也常受很多陈规约束而倾向于保守。因此在中生代(Mesozoic)早期地层中发现的一些实际上可能是有花植物的化石, 却可能被错误地归到裸子植物或木本真蕨中去, 这就更给确定有花植物起源的地质年代增添了困难。所以现在尚有不少人认为有花植物是在中生代的白垩纪(Cretaceous)起源的, 更有的人甚至认为是在新生代(Cenozoic)的第三纪(Tertiary)起源的。虽然在白垩纪前的地层找到有花植物化石不多, 但是有花植物在白垩纪时出人意料地在全球中扩展开来, 而且其特征也和现代有花植物的特征一样,

这个众所周知的事实预示着在白垩纪很久以前有花植物就已出现。这是因为生物的进化过程是极端缓慢的, 而且进化还有一个加速度规律。有花植物在出现初期, 特化的程度还不高, 器官和组织机能还不完善, 因此在当时地球植物区系中处于被支配的地位, 分布不多, 形成化石少, 且混杂于真蕨类和裸子植物中, 从而妨碍了植物学工作者准确地了解有花植物的起源年代。

张宏达教授纵观了植物界的发生和发展历史, 从现代有花植物区系研究出发, 兼顾古植物的研究, 正视近年来陆续发现的有争议的有花植物化石资料。以大陆漂移和板块学说为研究的前提, 在他的华夏植物区系理论中, 指出: 有花植物起源的时代不是在白垩纪或侏罗纪 (Jurassic)。而是在三迭纪 (Triassic)。这个大胆有创见的假说有其预见性和深刻的理论基础, 近年来挖掘到的一些化石, 虽然尚有争议, 但已被许多人确认是有花植物。某些化石如 *Sagentopteris*, 以及三迭纪到侏罗纪出现的单沟、三沟及双孔花粉得到了 Krassilov、Axelrod 等学者的确认; 潘广先生在燕辽平原侏罗纪地层中找到的许多原始有花植物化石也不同程度得到确认, 它们都可能是原始的有花植物^(7~8)。孙革、郭双兴等对我国现知最早的被子植物报道则为华夏植物区系理论关于有花植物起源的时间问题提供了重要的依据⁽⁹⁾。

6 讨论和结论

尽管古植物学和植物系统学的研究还在不断深入, 对于有花植物起源的问题还有众多分歧, 但是华夏植物区系这一新颖理论无疑给有花植物起源问题的探究投下了曙光, 目前已越来越多人接受这个理论, 运用它来指导植物学相关学科的研究。张宏达教授从本世纪四十年代至今一直不懈地进行着植物学的研究, 他的足迹遍及中国各地和其他一些国家及地区。经过深入细致的研究, 他发现, 我国广大的亚热带地区, 有花植物区系网络完整, 是世界其他地区无法相比的, 这个事实无论用热带起源说和北极起源说都无法解释, 于是在 70 年代初期他提出了有花植物起源于华夏植物区系的理论。这个理论的学术思想主要体现在 1980 年公开发表的“华夏植物区系的起源与发展”, 1986 年发表的“大陆漂移和有花植物区系的发展”, 以及 1962 年就发表的“广东植物区系的特点”⁽¹⁰⁾中。

华夏植物区系理论完整地回答了有花植物起源的各方面问题, 它的内容可以扼要地概述为:

(1) 关于有花植物的起源地。这个理论告诉我们, 中国广大的亚热带地区以及中南半岛 (相当于古老的华夏古陆的大部), 不仅是有花植物的现代分布中心, 而且是有花植物的发源地。因为这个地区具有其它地区无法相比的丰富植物区系和众多原始的、在系统发育各个阶段起关键作用的属种, 而且华夏古陆在古生代到中生代整个时期是最稳定的, 最适于孕育有花植物。

(2) 关于有花植物起源的时间。这个理论告诉我们, 有花植物是在三迭纪起源的, 而不是在白垩纪或侏罗纪, 只要承认有花植物的单元起源和大陆漂移理论, 就不会对这点产生动摇。大陆漂移理论认为联合古陆 (Pangaea) 是三迭纪以后开始分裂, 到侏罗纪末已形成冈瓦纳 (Gondwana) 和劳亚 (Laurasia) 两古陆, 因此有花植物必须在统一的联合古陆分离之前就完成其诞生和扩展过程。有花植物从诞生起经过四个阶段: 即萌芽阶段 (又称前被子植物阶段)、适应阶段、扩展阶段、全盛阶段才发展成为白垩纪——第三纪繁盛的植物区系。

(3) 关于有花植物的祖先来源, 这个理论认为有花植物起源于某种种子蕨或被归入种子蕨的某些半被子植物。种子蕨从古生代 (Palaeozoic) 的泥盆纪 (Devonian) 开始出现, 到二迭纪达到高峰, 原始的有花植物正是那时从高度发展的种子蕨中分化出来的。很有可能有花植物和裸子植物都在相隔不久的时候共同起源于种子蕨, 以后种子蕨开始走向衰落, 地球植被为种子植物

所主导。

(4) 华夏植物区系理论的本身又是在不断地发展和完善的。进入 90 年代, 学术界对华夏植物区系理论给予了极大的关注, 并展开了热烈的讨论; 而国家自然科学基金重大课题“中国种子植物区系研究”等一系列工作又为华夏植物区系理论提供了更多的佐证^{〔11~17〕}。有鉴于此, 华夏植物区系理论的建立者不失时机地发表了“再论华夏植物区系的起源”。这既是对该理论近 10 年来发展的总结, 又明确地回答了学术界对该理论一些问题的疑问^{〔18〕}。

一个新颖理论的提出, 总是在综合前人有益研究成果的基础上, 克服了已有理论的缺点而为人们所接受的, 因此这种理论的提出, 反过来又指导了人们的研究, 使得有关的研究获得更大的进展。华夏植物区系理论的提出正是这样。这个理论使有关有花植物起源的研究又向前迈进了一大步。

参 考 文 献

- 1 中国植物学会. 中国植物学会45周年大会论文集. 1987
- 2 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, (1): 1~12
- 3 张宏达. 大陆漂移和有花植物区系的发展. 中山大学学报(自然科学版), 1986, (3): 1~11
- 4 张宏达. 从印度板块的漂移论喜马拉雅植物区系的特点. 中山大学学报(自然科学版), 1984, (4): 93~101
- 5 吴征镒. 中国植物区系的热带亲缘. 科学通报, 1965, 1月号, 25~33
- 6 浅间一男(谷祖纲, 琳林译). 被子植物的起源. 北京: 海洋出版社, 1988
- 7 潘 广. 华北燕辽地区侏罗纪被子植物先驱与被子植物的起源. 科学通报, 1983年, 24
- 8 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
- 9 孙 革, 郭双兴等. 现知最早的被子植物化石在中国发现. 中国科学, 1992, B5: 542~548
- 10 张宏达. 广东植物区系特点. 中山大学学报(自然科学版), 1962, (1): 1~34
- 11 苏志尧, 张宏达. 广东植物区系的特有现象. 热带亚热带植物学报, 1994, 2(1): 1~9
- 12 苏志尧, 张宏达. 广西植物区系属的地理成分分析. 广西植物, 1994, 14(1): 3~10
- 13 苏志尧, 张宏达. 广西植物区系与邻近地区植物区系的关系. 华南农业大学学报, 1994, 15(2): 38~43
- 14 张宏达. 亚洲热带—亚热带植物区系与植被的整体性. 中山大学学报(自然科学版), 1993, 32(3): 55~66
- 15 陈 涛, 张宏达. 南岭植物区系地理学研究I. 植物区系的组成和特点. 热带亚热带植物学报, 1994, 2(1): 10~23
- 16 廖文波, 张宏达. 广东蕨类植物区系的特点. 热带亚热带植物学报, 1994, 2(3): 1~11
- 17 廖文波, 张宏达, 钟锦铭. 广东亚热带植物区系表征科的区系地理分析. 生态科学, 1994, (1): 47~55
- 18 张宏达. 再论华夏植物区系. 中山大学学报(自然科学版), 1994, 33(2): 1~9
- 19 Axelrod D I. Mesozoic paleogeography and Early angiosperm history. *Bot. Rev.*, 1970, 36: 277~319
- 20 Cronquist A. An integrated system of classification of the Flowering Plants. New York: Columbia Univ Press, 1981
- 21 Hutchinson J. Evolution and phylogeny of Flowering Plants. London: Academic Press, 1969
- 22 Takhtajan A. Flowering Plants—origin and dispersal. Washington: Smithsonian Institute Press, 1969