

论文

华南古生代陆生维管植物多样性演变

王怿*, 王军, 徐洪河, 何学智

现代古生物学和地层学国家重点实验室, 中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008

* E-mail: yiwang@nigpas.ac.cn

收稿日期: 2010-01-18; 接受日期: 2010-06-12

中国科学院知识创新工程方向性项目(编号: KZCX2-YW-105, KZCX2-YW-Q05-01)、国家自然科学基金(批准号: 40523004)、国家重点基础研究发展计划项目(编号: 2006CB806400)资助

摘要 基于华南古生代(主要从志留纪到二叠纪, 涉及少许早三叠世)植物资料, 通过数据综合分析, 揭示华南古生代陆生维管植物多样性演变特征: 华南古生代(志留纪到二叠纪)陆生维管植物多样性总体呈现上升趋势; 在志留纪, 陆生维管植物处于最早期演化阶段, 其多样性处于建立阶段; 从早泥盆世到早石炭世, 陆生维管植物处于分化和分异阶段, 其多样性起伏较大, 植物类型的更替快, 是陆生维管植物物种类型发展最快的时期, 植物从开始到完全占据不同陆地生态系统; 从二叠纪早期开始, 植物的多样性迅速发展, 并在中晚二叠世达到了整个古生代植物多样性的最高峰. 华南晚古生代海、陆生物多样性对比显示: 在共同的地球生态系统中, 华南晚古生代陆、植物多样性协同发展, 体现了海、陆地生态系统中多样性演变的各自特征. F/F 和二叠纪末生物大灭绝事件造成了陆生维管植物多样性变化, 前者主要表现为多样性在 Frasnian 期大幅下降, 后者除了多样性极度下降外, 植物类群发生了根本的更替.

关键词

古生代
陆生维管植物
多样性
海陆协同演变
对比
华南

生物多样性对全球变化的响应已经成为当今各国和全人类非常关注的议题. 生物多样性已不是一个仅仅有关动、植物数量概念的问题, 而是一个事关人类生存和未来发展的大问题. 通过将现代生物多样性危机放进地质历史框架中去分析, 既是对人类活动影响自然的反思, 同时为认识地质时期生物多样性演变和现今生物多样性演变趋势提供大尺度的对比.

全球地史时期生物多样性变化分析十分重要, 但是区域生物多样性的研究也应被重视^[1]. 在区域范围内的各个地质时期, 其生态环境、生物类群和生物地理等具有明显差异, 而这种差异在全球多样性演

变中反映不一定明显. 重要的是: 如果基于各块体生物多样性数量而形成全球生物多样性分析结果更能反映其真实变化. 根据数据库分析^[1], 对华南元古代晚期至中生代早期海洋生物多样性演变初步分析, 其演变趋势与全球总体演变趋势基本一致, 主要表现在全球性重大事件上, 如生物的大灭绝和大辐射, 但是, 由于在不同地质时期, 华南地处不同的古地理位置、受不同的大气和海洋环境的影响、不同构造单元的作用、以及区域沉积条件的制约, 在一些特定地质时期内, 华南海洋生物多样性呈现了与众不同的演变特征.

作为地球生态系统中重要的组成部分, 陆生

态系统演变十分令人关注,特别是地史时期中陆地生物多样性演变特征及其趋势。尽管对华南古生代海洋生物多样性演变已经取得重要进展,但是对该区域中陆地生态系统生物多样性的演变仍处于待查之中。华南古生代陆地生物多样性的建立将有助于全面解译该区域生物多样性演变过程,并能揭示海洋和陆地生物多样性演变的相关性、差异性等。本文基于华南古生代(主要从志留纪到二叠纪,涉及少许早三叠世)植物资料,通过数据综合分析,揭示华南古生代陆生维管植物多样性演变特征,并在陆地植被继承性、相关重要植物群发生等方面提出见解。

1 研究方法和数据来源

植物大化石是植物演化最直接的,最有效的证据,分析不同地质历史时期中植物大化石属数量就成为分析植物多样性演变的主要并有效手段之一。植物大化石保存多不完整,很多产地的植物类型较单一,种一级鉴定的精确性有待提高。在志留-泥盆纪早期陆生维管植物中,科或目及更高一级分类单元的数量较少,而且很多类群的世系关系不明确。而属通常被视为最为重要和基础的分类单元^[2]。鉴于以上种种原因,分析属多样性的变化更能反映真实植物多样性演变。

由于演化位置不同,类群间属的多样性变化存在差异。为了认识这种差异,需分析不同类群多样性变化模式。志留-泥盆纪主要植物类群有瑞尼蕨类、工蕨类、三枝蕨类、石松类、有节类、真蕨类(包括前蕨类植物)和前裸子植物+裸子植物;石炭-二叠纪主要有石松类、有节类、真蕨类、种子蕨类、裸子植物等。此外,我国尚未建立起石炭-二叠纪陆相地层与国际地层表的精确对应关系,在统计历年来发表的有关石炭-二叠纪植物资料时,本文使用了地方性和陆相系统中的年代地层单元,与国际标准年代地层单元大致对应关系为: Namurian 早期对应于 Serpukhovian 期; Chihshian(栖霞期)相当于 Artinskian-Kungurian 期; Maokouan(茅口期)相当于 Roadian-Wordian 期; Lungtanian(龙潭期)对应于 Capitanian-Wuchiapingian 期。

本文所用的数据主要源于已发表资料^[3-13]。

2 华南志留-泥盆纪早期陆生维管植物多样性演变特征

2.1 总体特征

根据近几十年来我国志留纪和泥盆纪早期陆生维管植物研究的资料,对其多样性进行了量化分析。华南从 pre-Pridoli 到 Famennian 期陆生维管植物属多样性演变曲线显示(图 1): (1) 总体上,从 Pridoli 到 Famennian 属的数量呈现增加趋势,但出现了两次下降,分别在 Emsian+Eifelian 和 Frasnian 期。(2) 从 pre-Pridoli (晚 Llandovery 期)到泥盆纪最早期陆生植物多样性演化缓慢,只有 1~4 属,但这显示了早期陆生维管植物群的雏形,其多样性演变已经开始。(3) Pragian 期,早期陆生维管植物迅速演化和分异,达到了高峰,具有多达 24 属,但是其绝大多数为单属种。(4) Givetian 和 Famennian 期,多样性达到了更高的水平(分别有 20 和 29 属),在形态和解剖特征上呈现出明显的多样化。(5) Emsian-Eifelian 和 Frasnian 期,多样性出现了明显的下降(分别为 12-7 和 10)。分析 Emsian-Eifelian 期植物多样性下降的因素,主要由于化石保存偏差和研究力度不够造成的,或受制于华南该时期古地理和地层沉积相。Frasnian 期植物多样性下降与泥盆纪 F/F 生物灭绝事件相关。

2.2 植物类群演变分析

对华南志留-泥盆纪陆生维管植物进行了不同类

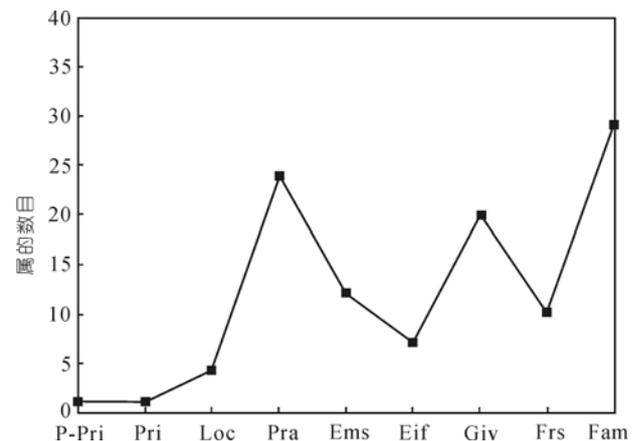


图 1 华南 Pre-Pridoli 期到 Famennian 期陆生维管植物属多样性演变曲线

P-Pri, Pre-Pridoli(late Telychian, Llandovery); Pri, Pridoli; Loc, Lochkonian; Pra, Pragian; Ems, Emsian; Eif, Eifelian; Giv, Givetian; Frs, Frasnian; Fam, Famennian

群多样性演变趋势的分析(图 2). 不同植物类群显示了不同植物形态和解剖特征, 反映了植物的演变趋势. 根据不同类群多样性变化趋势的差异, 以 Eiflian 期为界可以将志留-泥盆纪植物分为 EF1 和 EF2 两个进化植物群组(evolutionary floras), EF1 群组包括了蕨类和三枝蕨类植物, EF2 群组包括石松类、前裸子植物/种子植物、前真蕨植物/真蕨植物和有节植物. 将每一个进化植物群组中各类群植物属数合成, 揭示了两个进化植物群组间的演变和替换过程(图 3). 在志留纪普里道利世到早泥盆世布拉格期陆生维管

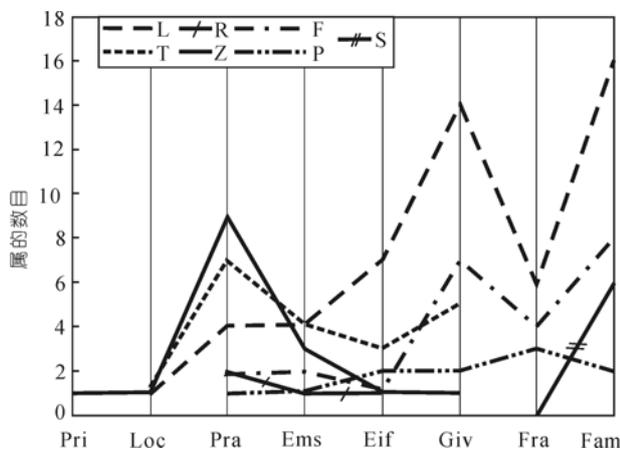


图 2 华南志留-泥盆纪植物主要类群多样性变化图

地质时代缩写见图 1. L, Lycopsid; T, trimerophyte; Z, zosterophyllophyte; S, sphenopsid; P, progymnosperms/seed plants; F, ferns/pre-ferns

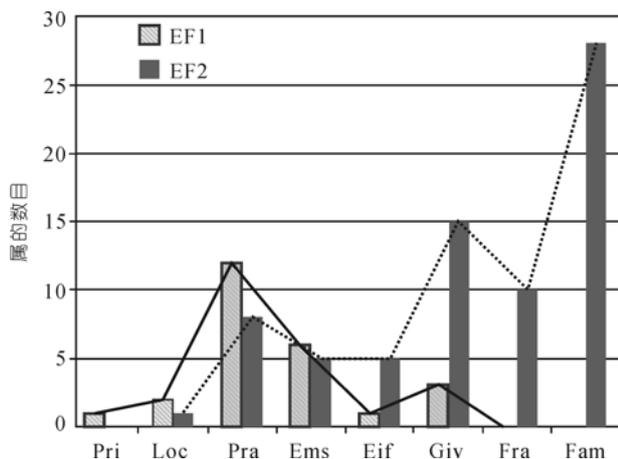


图 3 华南志留-泥盆纪进化植物群组演变关系

地质时代缩写见图 1. EF1, 第一进化植物群组; EF2, 第二进化植物群组

植物多样性迅速增加中, EF1 群组贡献最大, 它们共同构成了早泥盆世陆生植被的主体. 从埃姆斯期开始, EF1 群组迅速衰落, 同时 EF2 群组快速分化, 多样性迅速增加, 并取代了 EF1 群组, 在陆生植被中占据绝对的优势.

2.3 与世界志留-泥盆纪陆生维管植物多样性演变趋势的对比

与全球统计的Pridoli到Famennian早期陆生维管植物属多样性变化曲线相比^[2,9,14], 两者在总体趋势上基本一致. 但有如下几点差异: (1) 后者显示植物多样性在Emsian期高于Pragian期, 而华南数据显示Pragian期出现了早泥盆世第一峰值, 远高于Emsian期. (2) 后者在Eifelian期植物多样性仅稍有下降, 而华南数据显示Eifelian期下降到泥盆纪的最低点. (3) 尽管两者在Frasnian期植物多样性均呈现下降趋势, 但是华南数据显示其下降幅度达 50%(全球仅为 25%).

华南(区域)与全球植物多样性差异的主要原因有: (1) 华南 Emsian, Eifelian 和 Frasnian 期植物化石采集不够, 未能充分反映植物群总体面貌. (2) 由于处于不同的、隔离的古地理单元, 具有不同古气候条件, 其植物繁盛程度有所不同. (3) 华南植物多样性特征反映了局部陆地生态系统的地方特征, 是个性特征; 全球指示了整个全球的陆地生态系统特征, 代表了总体趋势, 是共性特征.

3 华南石炭-二叠纪植物多样性特征

3.1 总体特征

华南晚石炭世-早二叠世(大约 Namurian 晚期-Westaphalian 期-Stephanian 期-Asselian 期)缺乏陆相沉积和相关的植物群记录, 而早石炭世和二叠纪的绝大部分时段则发育了丰富的植物群. 其多样性曲线如图 4 所示, 由此反映的植物群多样性总体特征是: 植物群在早石炭世和二叠纪分别呈现出多样性增高之后又微弱降低的趋势. 两个时段的多样性增高反映了植物群演替趋于繁荣的历程. 早石炭世的多样性增高导致了前华夏植物群的形成; 二叠纪的多样性增高则导致形成了典型的华夏植物群. 两个时段的多样性降低, 则可能缘由不同: Visean 期到 Namurian 早期的多样性降低, 主要原因可能是华南

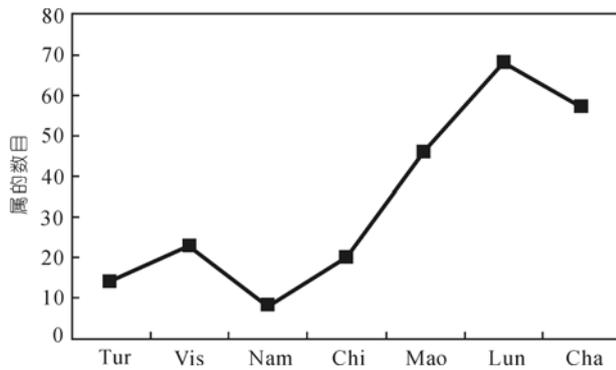


图 4 华南石炭-二叠纪植物属多样性演变曲线

Tur, Tournaisian; Vis, Visean; Nam, Namurian; Chi, Chihhsian; Mao, Maokouan; Lun, Lungtanian; Cha, Changhsingian

大面积海侵导致陆地生态域减少. 我国华北地台上发育良好的晚石炭世植物群表明了当时特提斯海岛屿上适宜于植物群发育的气候条件. 二叠纪Lungtanian期与Changhsingian期之间的多样性降低则反映了华夏植物群衰落的开始, 具体观察两期之间的植物类群更替, 前、后两期植物群的灭绝率达到 62%^[5], 更反映了华夏植物群内植物种类发生的剧变.

3.2 植物类群演变分析

对应于上述华南石炭-二叠纪植物群整体的多样性变化趋势, 植物群内各大类群多样性演变历程表现如下: (1) 穿越整个石炭-二叠纪的类群包括石松类、有节类、真蕨类和种子蕨类. 它们都在晚石炭世和早二叠世经历了多样性下降之后又恢复到与之前相当的多样性甚或多样性进一步提高. 石炭纪的石松类多样性较高, 在植物群整体中是主导和优势类群. 然而, 它们很少成为高大乔木. 二叠纪以后的石松类多样性略有降低, 但仍然是植物群中比较常见的类群, 并且多为高大乔木, 成为主要的成煤植物. 有节类的多样性前后相比有比较明显的提高, 个体显著增大, 也是主要的成煤类群. 真蕨类植物是多样性提高最为显著的类群, 它们在石炭纪植物群中十分少见, 在二叠纪则演变为植物群中的优势类群, 并将这种优势基本保持到二叠纪末. 这也是华夏植物群的重要特征. 种子蕨类植物在石炭纪和二叠纪都具有较高的多样性, 但前后存在重要的不同, 并非这类植物简单的持续. 石炭纪的种子蕨为古相种子蕨(如*Pariapteris*, *Linopteris*等), 二叠纪的则为先进种子

蕨(如*Peltaspermales*和*Corystospermales*等); 前者往往在植物群中居显要位置, 而后者只是植物群常见类群, 在植物群中并不占居优势地位. 不过, 到了二叠纪末期, 一些高地植物群中, 种子蕨往往占有优势地位, 显示出与三叠纪植物群类似的一面. (2) 裸子植物从早二叠世出现, 并迅速增长达到很高的多样性, 是华南二叠纪植物群多样性演变的一个重要特征. 图 5 所示的“种子”多数代表了裸子植物散落的胚珠/种子, 由于与母体植物的联系不确定而单独进行了统计, 它们的存在一定程度上表明裸子植物的多样性可能比实际统计的还要高. 这种多样性演变趋势反映了“古植代(Palaeophyte)”向“中植代(Mesophyte)”的过渡. 虽然大多数类群在二叠纪最后时段Changhsingian期多样性略有下降, 但裸子植物仍然保持了增高的态势. (3) 分类位置不明的植物, 包括系统位置不确定的瓢叶目类, 在二叠纪植物群中占有一定的分量. 它们都是二叠纪植物界辐射演化的产物, 大多数可能属于已知的植物类群, 但有的则可能代表新的类型, 如鬃子羊齿科*Nystroemiaceae*代表了二叠纪一种新的阔叶种子植物^[15]; 瓢叶目可能属于前裸子植物, 但也有可能代表一个独立的类群^[16].

对华南石炭-二叠纪孢子植物(包括石松类、有节类、瓢叶类和真蕨类)和种子植物(种子蕨类和裸子植物)属数进行的对比统计分析(图 6), 显示孢子植物和种子植物多样性基本上相当, 仅在早石炭世时孢子植物多样性显著高于种子植物, 反映了华南晚古生代植物群在古植代与中植代更替之前, 种子植物与

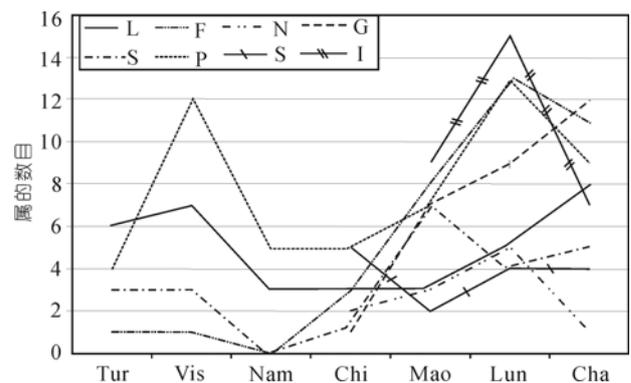


图 5 华南石炭-二叠纪植物主要类群多样性变化图

地质时代缩写见图 4. L, Lycophytes; S, Sphenophyte; F, Fillicophytes; P, Pteridosperms; N, Noeggerthiales; S, Seeds; G, Gymnosperms; I, Incertae sedis

孢子植物经历了漫长的共存时期. 对种子植物内种子蕨类与裸子植物(松柏类、银杏类和苏铁类)进行了对比统计分析(图 7), 显示裸子植物作为中植代的优势类群从早二叠世肇始, 并在二叠纪多样性增长迅速, 到 Changhsingian 期甚至超出了种子蕨植物, 完全改变了石炭纪时唯有种子蕨植物的局面.

3.3 与世界石炭-二叠纪植物群多样性演变趋势的对比

众所周知, 石炭-二叠纪时地球植被发生了显著的植物地理分区, 包括北温带安加拉区(Angaran Realm)、南温带冈瓦纳区(Gondwanan Realm)、热带、

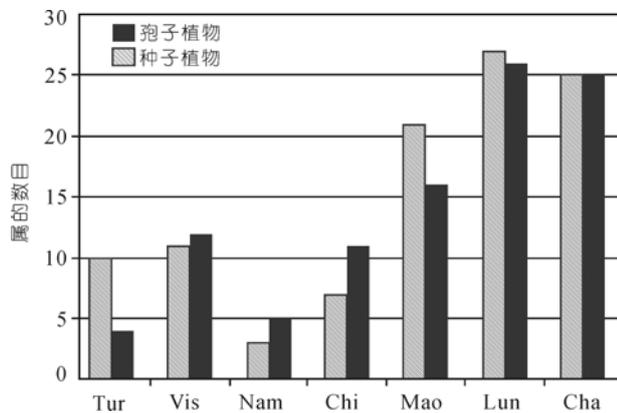


图 6 华南石炭-二叠纪孢子植物与种子植物多样性演变对比

地质时代缩写见图 4

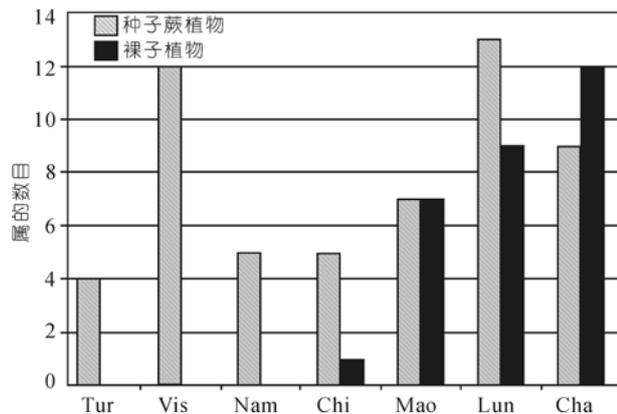


图 7 华南石炭-二叠纪裸子植物和种子蕨植物多样性演变对比

地质时代缩写见图 4

亚热带的欧美区(Euramerican Realm)和华夏区(Cathaysian Realm). 由于各个植物地理区研究程度不同, 很难进行准确的石炭-二叠纪植物群多样性对比研究. Rees^[17]公布了一组二叠纪各个植物地理区的属一级多样性曲线, 把我国华南、华北分别统计. 从这些多样性曲线看, 华南二叠纪多样性比华北低得多, 与安加拉和冈瓦纳植物区相比亦如此, 倒是在晚二叠世多样性较欧美植物群高. 值得指出的是, 由于无法考究作者统计得出上述多样性曲线的基础数据, 所得曲线的数据是否全面不得而知. 据当前研究, 中、晚二叠世华北和华南植物化石记录统计结果显示, 在属级水平上华南与华北基本相当, 在种级水平上差距要大一些^[5]. 华南和华北作为华夏植物群的两个亚区, 二叠纪晚期的植物面貌有明显差别: 华北长长期(孙家沟组)植物群是大量的欧美植物群分子混生少量安加拉植物群成分, 加上少数中二叠世华夏植物群分子^[18]; 而华南Changhsingian期植物群则仍然是典型的华夏植物群^[11].

4 华南古生代植物多样性总体演变及其植被更替

4.1 总体演变规律

依据华南志留纪到三叠纪早期植物属的统计分析, 华南古生代植物多样性演变特征(图 8(b))如下:

(1) 总体上, 从志留纪到二叠纪, 植物多样性呈现上升趋势, 并在二叠纪晚期达到了最高峰.

(2) 志留纪之前陆生维管植物处于最早期演化阶段, 其多样性处于建立阶段.

(3) 从早泥盆世到早石炭世, 陆生维管植物处于分化和分异阶段, 其多样性起伏较大, 植物类型的更替快, 是陆生维管植物物种类型发展最快的时期, 植物从开始到完全占据不同陆地生态系统.

(4) 从二叠纪早期开始植物的多样性迅速发展, 并在中晚二叠世达到了整个古生代植物多样性的最高峰.

(5) 从二叠纪晚期开始植物多样性开始下降, 在三叠纪早期只有二叠纪晚期多样性的 15%, 其植物的组成特征发生了重要的变化, 这次多样性的巨变主要是由于二叠纪末生物大灭绝事件造成的.

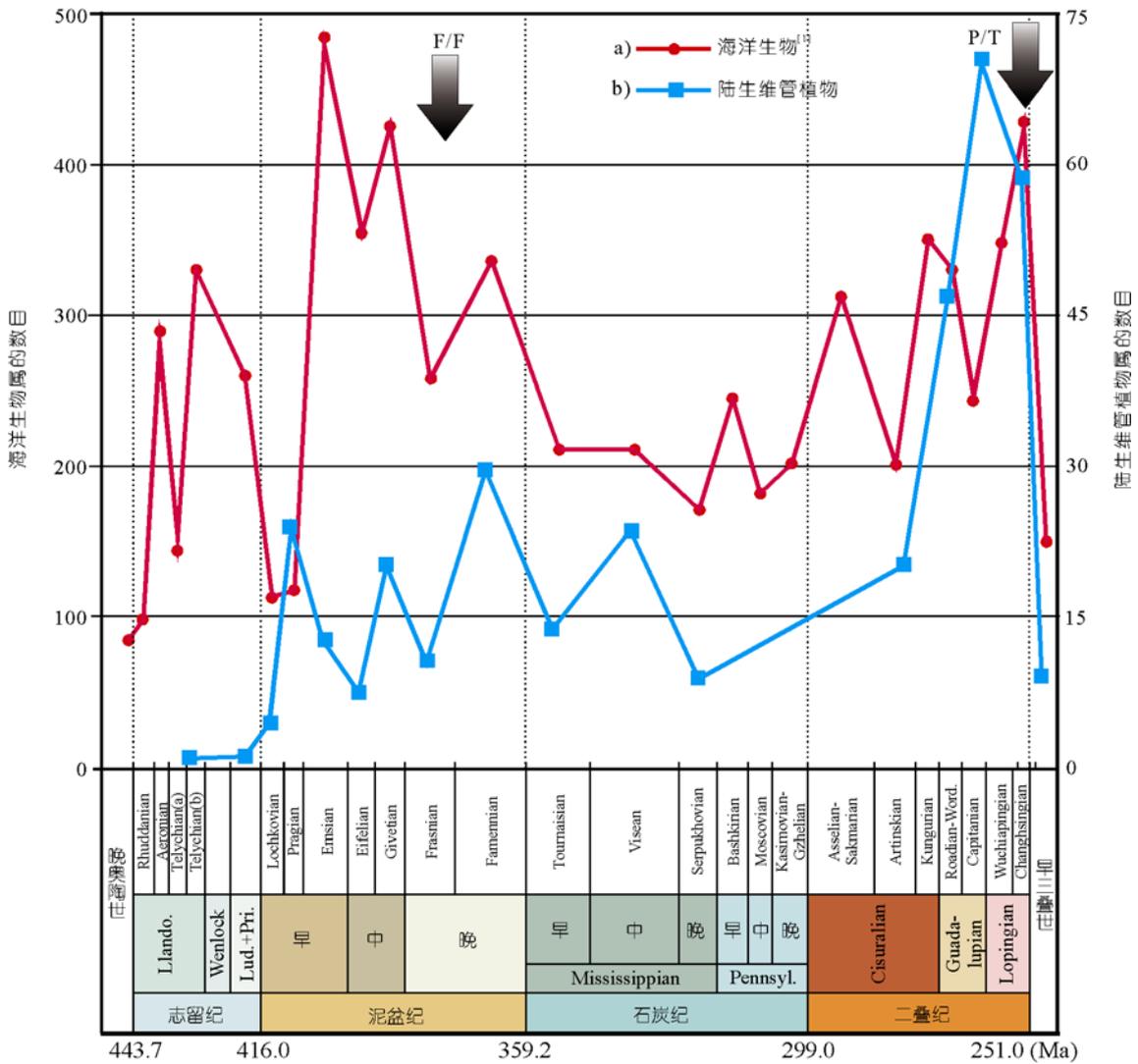


图 8 华南志留纪-古生代末生物属多样性演变曲线

4.2 华夏植物群之前植被更替过程

来自同一古地理单元、不同地质时期序列植物群的分析对于研究植物群的系统发生和演变具有重要意义。通过华南志留-泥盆纪植物群的分析,至少在泥盆纪,华南发育了一套前华夏序列植物群组。该群组指华南志留-泥盆纪一系列植物群的总称^[19]。在三个重要时段的植物群显示了前华夏序列植物群的存在: (1) 早泥盆世,云南发育了坡松冲植物群,该植物群在种的特征和组合类型上与世界上同期植物群具有较大的差异,是一个以地方性分子为主的特

有植物群。(2) 中泥盆世晚期,云南发育了西冲植物群,是一个地方性特有植物群,其中尤以石松类植物发育,其中一些类群继承了中国早泥盆世植物群的某些特征。(3) 晚泥盆世晚期,中国长江中下游地区发育了五通植物群,该植物群是一个以地方性分子为主的特有植物群,以石松类和有节植物为主,其中石松类继承了中泥盆世晚期植物的特征。尽管目前对 Pridoli, Emsian, Eifelian 和 Frasnian 期植物群的研究有待进一步充实,但是,前华夏序列植物群组确实存在,始于早泥盆世坡松冲植物群(可能更早些),经过

中泥盆世晚期西冲植物群和晚泥盆世晚期五通植物群, 直至最终形成石炭-二叠纪的华夏植物群。

4.3 华夏植物群演变过程

如上所述, 石炭-二叠纪时地球植被显著地分化为四个大的植物地理区系, 我国是晚古生代华夏植物群的主要分布区和发祥地。华夏植物群的代表类群包括^[20]: *gigantopterids*, *emlectopterids*, *lobatannularians*, *tingialeans*, *fascipterids*, *Conchophyllum*, *taeniopterids*和*oriental lepidophytes*等。根据上述代表植物类群的起源与演化状况, 一般认为早石炭世晚期(Namurian)至二叠纪末的植物群为典型华夏植物群(Cathaysian flora); 此前的早石炭世植物群称为前华夏植物群(ProCathaysian flora)^[21]。如前所述, 华南晚石炭世-早二叠世早期地层为海相沉积, 缺乏植物群记录, 其他石炭-二叠纪时段都发育了丰富程度不等的植物群^[3,4]。植物群整体演变过程体现为: (1) Tournaisian期石松类和节类较为繁盛, 伴生有一定数量的真蕨-种子蕨植物。(2) Viséan期植物群有了显著的发展, 各大类群丰度和分异度均有显著提升。(3) Namurian早期仅有十分零星的植物化石记录, 反映了种子蕨类植物进入一个新的快速发展期。不过, 由于保存状况所限无法了解植物群整体面貌。之后直至早二叠世早期, 尽管华南未发育植物群, 但从华北、西北等地的记录来看, 这一时段是前华夏植物群演化、并过渡为典型华夏植物群的关键时期, 发育了很多华夏植物群的前驱分子。(4) Chihsonian期植物群中真蕨和种子蕨植物逐渐占优势, 新增了飘叶目植物。植物群以华夏区的分子为主, 混有少量欧美植物区成员。(5) Maokouan期植物群保持了连续发展态势, 并一直延续至华夏植物群的繁荣阶段。大羽羊齿类植物开始大量发育, 迅速成为植物群中的优势类群。(6) Lungtanian期植物群生态域得到较大扩充, 代表华夏植物群的鼎盛时期。大羽羊齿类植物更为多见, 裸子植物银杏类、苏铁类和松柏类均有了一定的代表。植物群整体上仍然是真蕨-种子蕨类植物占据优势。(7) Changhsingian期植物群保持了原有的基本组成, 但是华夏植物群的代表分子如大羽羊齿类等呈衰微之势, 分异度和丰度均大幅度降低。裸子植物银杏类、苏铁类和松柏类则均有一定的发展。这一时期末, 华夏植物群基本上退出了历史舞台。

5 华南晚古生代海洋生物与植物多样性对比分析

5.1 总体多样性特征的对比

华南海洋生物多样性演变规律^[1](图 8(a))与华南晚古生代植物多样性(图 8(b))相比, 具有如下特征:

(1) 由于华南 Lochkovian 和 Pragian 期缺乏海相地层沉积, 其海洋生物多样性降到晚古生代最低点; 这一点与世界范围内多样性特征具有明显差异, 是一个区域环境变化造成的, 正是这个区域海退的影响, 华南陆生维管植物得以迅速发展, 属数达到泥盆纪第二高峰。

(2) 随着华南早泥盆世中晚期海进范围得扩大, Emsian 期海洋生物多样性达到晚古生代最高点, 只是在 Eifelian 期略有下降, 而在 Givetian 期快速回升, 达到仅次 Emsian 水平; 在 Emsian-Eifelian 期, 陆生维管植物多样性演变过程与海洋生物相反, 属种数量上达到晚古生代植物多样性的最低点, 而 Givetian 植物多样性的回升与海洋生物相似, 尽管 Givetian 期的植物多样性低于 Pragian 期, 但是, 植物类群发生了重要变化, 植物开始占据不同陆地生态域, 开始出现局部森林。

(3) 华南海洋生物多样性在 Frasnian 期下降了 40%~50%, 其直接原因是 F/F 生物灭绝事件的影响, Fammennian 期回升, 达到了一个较高的水平; 尽管 F/F 生物灭绝事件对陆地生物的影响有待进一步证实, 但是, 华南陆生植物多样性在 Frasnian 期大幅下降(50%), 其下降幅度甚至超过了海洋生物下降, 随后 Fammennian 期植物多样性达到了泥盆纪植物最高峰, 并占据陆地生态系统不同生态域。

(4) 由于海退事件的影响, 华南 Tournian 期海洋生物多样性逐步下降; 尽管海退造成了陆地的扩张, 从 Fammennian 到 Tournian 期陆地维管植物多样性急剧下降, 这似乎与海洋生物多样性变化相近。但是, 需要说明的是: Tournian 期植物多样性低的主要因素是: 化石记录偏差、研究程度不足。

(5) 华南石炭-二叠纪早期海洋生物多样性一直处于一种低迷的状况, 这主要由于冈瓦纳冰川的形成及其变化以及全球海平面频繁升降。华南二叠纪中、晚期海洋生物多样性不断上升, 由于华南大范围

海退和峨眉山玄武岩喷发事件的影响, Capitanian 期生物多样性下降; 到 Changhsingian 期, 华南海洋生物多样性达到了仅次泥盆纪的一个高峰值, 多门类生物拥有很高的演替速率. 与海洋生物多样性低迷正相反的是, 华南石炭-二叠纪陆生植物无论在属数量还是植被的丰度上均达到古生代高峰值, 陆生维管植物处于一个快速发展和繁盛时期, 植物占据了不同生态域, 形成地史上最茂盛植被. 尽管中间出现了多样性的下降, 其主要原因是: 海进事件造成植物化石记录的偏差, 如华南 Serpukhovian 期开始大范围海进造成了石炭纪晚期到二叠纪早期陆生维管植物化石记录的缺失.

(6) 二叠纪末华南发生了生物大灭绝事件, 海洋生物多样性丧失极其严重, 近 90% 的属灭绝或消失; 这次史前华南发生的最大、最惨烈的灭绝事件同样造成了陆地生态系统的严重破坏, 华南陆地维管植物多样性极度下降, 陆地植被被毁, 植物类群由以蕨类植物为主体的植被面貌转而形成了中生代以裸子和被子植物为主体的植被.

通过上述晚古生代海、陆生物多样性对比, 显示: 在共同的地球生态系统中, 华南晚古生代动、植物多样性协同发展, 体现了海、陆地生态系统中多样性演变的各自特征.

5.2 华南泥盆纪 F/F 灭绝事件中植物多样性特征

华南陆生维管植物多样性在 Givetian 后出现了明显的下降(达 50%). 陆生植物多样性在 late Frasnian-middle Famennian 降到最低点, 植物区化程度也变得很低, 一直持续到法门期的结束^[22,23]; Frasnian 晚期的孢子多样性出现很大下降, 并一直持续到 Famennian 早期^[24]. 结合华南区域植物多样性演变特征, 表明在 F/F 前后陆生植物经历了其历史上的第一次危机.

F/F 灭绝事件中陆生维管植物属多样性降低, 但是, 并没有像海洋生物那样产生大灭绝, 其因是植物本身具备抵御环境变化的内在机制, 如孢子和种子, 地下茎或根在地上部分死亡后能够重新生长等^[25,26]; 与动物相比, 植物可塑性大, 在遗传上受种群大小限制较小, 能从很小的种群中可以恢复^[26]. F/F 灭绝事件对陆生植物产生的影响还是巨大的, 在事件之后, 许多重要的石炭纪类群, 如早生型和蔓生型的木贼

类、早期蕨类和种子植物开始大量出现和扩展.

5.3 华南 P/T 灭绝事件中陆生植物多样性特征

相对于我国其他地区, 华南有比较丰富的晚二叠世和早三叠世植物群记录. 特别是贵州西部和云南东部的海陆交互相和陆相上二叠统剖面发育良好, 植物化石丰富, 一直以来都是研究陆生植物在二叠-三叠纪界线附近演替变化的重点地区^[27-29]. 迄今为止, 华南晚二叠世 Changhsingian 期植物报道有 57 属(图 4), 早三叠世早期 Induan 期植物 9 属^[30,31]和早三叠世晚期 Olenekian 期 28 属^[32,33]. 由此反映华南 P/T 灭绝事件当中, 植物群多样性确有显著的减少, 植物群由古植代的华夏植物群演变为中植代植物群. 前者以真蕨和种子蕨类占优势, 有石松类、有节类等蕨类植物和银杏、松柏、苏铁类等裸子植物; 后者则以松柏类占优势, 具有一定数量的先进种子蕨类, 新的蕨类植物等.

6 结论

(1) 华南古生代(志留纪到二叠纪)陆生维管植物多样性总体呈现上升趋势; 志留纪时, 陆生维管植物处于最早期演化阶段, 其多样性处于建立阶段; 从早泥盆世到早石炭世, 陆生维管植物处于分化和分异阶段, 其多样性起伏较大, 植物类型的更替快, 是陆生维管植物物种类型发展最快的时期, 植物从开始到完全占据不同陆地生态系统; 从二叠纪早期开始, 植物的多样性迅速发展, 并在中晚二叠世达到了整个古生代植物多样性的最高峰.

(2) 华南晚古生代海、陆生物多样性对比显示: 在共同的地球生态系统中, 华南晚古生代动、植物多样性协同发展, 体现了海、陆地生态系统中多样性演变的各自特征.

(3) 由于 F/F 事件的影响, 华南陆生维管植物多样性在 Frasnian 期大幅下降(50%), 其下降幅度甚至超过了海洋生物下降.

(4) 二叠纪末华南发生了生物大灭绝事件, 海洋生物多样性丧失极其严重, 同样, 华南陆地维管植物多样性极度下降, 植物类群由以蕨类植物为主体的植被面貌转而形成了中生代以裸子和被子植物为主体的植被.

(5) 华南古生代陆生维管植物多样性演变过程

证明: 在泥盆纪之前, 存在前华夏序列植物群组, 它始于早泥盆世坡松冲植物群(可能更早些), 经过中泥盆世晚期西冲植物群和晚泥盆世晚期五通植物群, 在石炭-二叠纪时, 发展形成我国特有的华夏植物群。

致谢 感谢审稿专家提出的宝贵意见。

参考文献

- 1 戎嘉余, 樊隽轩, 李国祥. 华南史前海洋生物多样性的演变型式. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 周忠和, 等. 生物的起源、辐射与多样性演变——华夏化石记录的启示. 北京: 科学出版社, 2006. 785—816, 960—962
- 2 Knoll A H, Niklas K J, Gensel P G, et al. Character diversification and patterns of evolution in early vascular plants. *Paleobiology*, 1984, 10: 34—47
- 3 Wu X Y. Carboniferous floras. In: Li X X, Zhou Z Y, Cai C Y, et al, eds. *Fossil Floras of China Through the Geological Ages*. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press, 1995. 78—126
- 4 Shen G L, Permian floras. In: Li X X, Zhou Z Y, Cai C Y, et al, eds. *Fossil Floras of China Through the Geological Ages*. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press, 1995. 127—223
- 5 田宝霖, 王士俊, 李承森, 等. 晚古生代华夏植物群的起源中心、演化中心和演化、绝灭机制的探讨. *植物学通报*, 2000, 17: 21—33
- 6 Cai C Y, Li X X. A review of Silurian and Devonian macrofloras in China. *Palaeontol Cath*, 1994, 6: 167—214
- 7 Cai C Y, Wang Y. Devonian floras. In: Li X X, Cai C Y, Zhou Z Y, et al, eds. *Fossil floras of China Through the Geological Ages*. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press, 1995. 28—77
- 8 蔡重阳. 非海相泥盆系. 见: 中国科学院南京地质古生物研究所, 编著. *中国地层研究二十年(1979—1999)*. 合肥: 中国科学技术大学出版社, 2000. 95—127
- 9 Hao S G, Gensel P G. The Posongchong floral assemblages of southeastern Yunnan, China—Diversity and disparity in Early Devonian plant assemblages. In: Gensel P G, Edwards D, eds. *Plants Invade the Land—Evolutionary & Environmental Perspectives*. New York: Columbia University Press, 2001. 103—119
- 10 王怿, 郝守刚, 傅强, 等. 中国志留-泥盆纪早期陆生维管植物的多样性. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 周忠和, 等. 生物的起源、辐射与多样性演变——华夏化石记录的启示. 北京: 科学出版社, 2006. 383—398, 882—884
- 11 刘陆军, 姚兆奇. 广西扶绥东罗二叠纪长兴期海相地层中的植物大化石. *古生物学报*, 2007, 46: 195—212
- 12 吴秀元, 王军, 张宜. 中国前晚石炭世植物群的性质——对“前华夏植物群”的讨论. *古生物学报*, 2008, 47: 1—20
- 13 王士俊, 孙克勤, 崔金钟, 等. *中国化石植物志(第一卷)*. 中国煤核植物. 北京: 高等教育出版社, 2009. 222
- 14 Knoll A H, Niklas K J, Gensel P G, et al. Phanerozoic land plant diversity in North America. *Science*, 1979, 206: 1400—1402
- 15 Wang J, Pfefferkorn H W. Nystroemiaceae, a new family of Permian gymnosperms from China with an unusual combination of features. *Proc Biol Soc*, 2010, 277: 301—309
- 16 Wang J, Pfefferkorn H W, Bek J. *Paratingia wudensis* sp. nov., a whole noeggerathialean plant preserved in an air fall tuff of earliest Permian age (Inner Mongolia, China). *Amer J Bot*, 2009, 96: 1676—1689
- 17 Rees P M. Land-plant diversity and the end-Permian mass extinction. *Geology*, 2002, 30: 827—830
- 18 王自强, 王立新. 华北石千峰群下部晚二叠世植物化石. *中国地质科学院天津地质矿产研究所所刊*, 1986, 15: 1—80
- 19 Wang Y, Berry C M, Hao S G, et al. The Xichong flora of Yunnan, China: Diversity in late Mid Devonian plant assemblages. *Geol J*, 2007, 42: 339—350
- 20 Li X X, Shen G L, Tian B L, et al. Some notes on Carboniferous and Permian floras in China. In: Li X X, Zhou Z Y, Cai C Y, et al, eds. *Fossil floras of China Through the Geological Ages*. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press, 1995. 244—304
- 21 李星学, 吴秀元, 沈光隆, 等. 北祁连山东段纳缪尔期地层和生物群. 济南: 山东科学技术出版社, 1993. 482
- 22 Raymond A, Metz C. Land plants and the Frasnian-Famennian extinction event. *Geol Soc Amer Abstr Prog*, 1992, 24: A271
- 23 Raymond A, Metz C. Laurussian land-plant diversity during the Silurian and Devonian: Mass extinction, sampling bias, or both? *Paleobiology*, 1995, 21: 74—91
- 24 Raymond A. Terrestrial-marine Links in the Frasnian-Famennian Extinction Event (Abstracts). Washington: Seattle Annual Meeting, November 2—5, 2003, Paper No. 188-8, 2003
- 25 Knoll A H. Patterns of extinction in the fossil record of vascular plants. In: Nitecki M H, ed. *Extinctions*. Chicago: University of Chicago Press, 1984. 21—68
- 26 Traverse A. Plant evolution dances to a different beat. *Histor Biol*, 1988, 1: 277—301

- 27 姚兆奇, 徐均涛, 郑灼官, 等. 黔西滇东晚二叠世生物地层和二叠系与三叠系的界线问题. 见: 中国科学院南京地质古生物研究所, 编. 黔西滇东晚二叠世含煤地层和古生物群. 北京: 科学出版社, 1980. 1—69
- 28 赵修祜, 莫壮观, 张善祯, 等. 黔西滇东晚二叠世植物群. 见: 中国科学院南京地质古生物研究所, 编. 黔西滇东晚二叠世含煤地层和古生物群. 北京: 科学出版社, 1980. 70—99
- 29 王尚彦, 殷鸿福. 滇东黔西陆相二叠纪-三叠纪界线地层研究. 武汉: 中国地质大学出版社, 2001. 1—88
- 30 姚兆奇. 华南“大羽羊齿煤系”和大羽羊齿植物群的时代. 古生物学报, 1978, 17: 281—292
- 31 喻建新, 黄其胜, Broutin J, 等. 黔西滇东早三叠世早期 *Annalepis*(脊囊属)的出现及其地层意义. 古生物学报, 2008, 47: 292—300
- 32 周志炎, 厉宝贤. 海南岛琼海县九曲江早三叠世植物的初步研究. 古生物学报, 1979, 18: 444—463
- 33 孟繁松. 巴东组植物化石. 见: 孟繁松, 徐安武, 张振来, 等. 长江三峡及邻区巴东组非海相生物群和沉积相. 武汉: 中国地质大学出版社, 1995. 6—27