晚古生代特提斯区热带、亚热带植物群的东西分异

江新胜　潘桂棠　李兴振

（地质矿产部成都地质矿产研究所）

[内容提要] 从早石炭世开始，地球出现明显受气候带控制的植物分区现象，产生了分别代表南、北温—寒带的冈瓦纳植物区和安加拉植物区以及夹在其间的代表热带、亚热带的欧美植物区（广义）。

随着南、北大陆在特提斯西部的汇聚，广义的欧美植物区在晚石炭世产生了东西分异，形成了西部狭义的欧美植物区和东部的华夏植物区。本文从分析东、西两植物区的生态特征、演化阶段、古构造格局的重组和古地理环境等因素入手，探讨了两植物区之间的区别及其分异的原因。可以认为植物区的东西分异是由气候的东西分异造成的，而气候的东西分异则是由于特提斯西部的板块汇聚造成的，它促使西部特提斯地区转变为干旱的大陆性气候，而东部特提斯地区为裂解阶段，保持着潮湿的海洋性气候。

关键词 晚古生代　欧美植物区　东西分异

长期以来，关于晚古生代植物群的南北分带现象及其成因的讨论很多，且已基本得到了较一致的结论。然而关于当时植物群的东西分带现象及其成因的研究甚少。本文旨在将笔者在研究特提斯演化过程中形成的关于晚古生代特提斯热带，亚热带植物群东西分异的粗浅看法呈献给读者，望能达到抛砖引玉之效。

早古生代以来，全球古地理格局发生了重大变化，主要表现在北美劳伦大陆与欧洲波罗的大陆拼贴形成了原始劳亚大陆。劳亚陆块群与冈瓦纳陆块群南北对峙，并与它们东部的泛华夏陆块群构成三足鼎立之势（潘桂棠，1994）[1]。介于三大陆块群之间的古特提斯洋（D—T）向东分为多支的轮廓更加明显，而且处于收缩阶段，三大陆块群逐渐贴近并处于赤道或低纬度地区；加里东末的海平面下降和北方陆块群间各板块的汇聚造成了陆地面积的扩大。这一古构造、古地理格局的变化使得气候南北向分带开始明显，气候类型增加。到了晚古生代中、晚期，受气候控制的植物地理分区现象也随之出现。在南北向上出现了分别代表温—寒带和热带、亚热带的三大植物区系：安加拉植物区、冈瓦纳植物区和欧美植物区（广义）。随着冈瓦纳陆块群和原始劳亚陆块群于晚石炭世早期在中亚和欧洲的汇聚，古特提斯的进一步收缩或消亡，气候发生了东西分带，使处于热带、亚热带的欧美植物区（广义）发生了东西分异，形成了欧美植物区（狭义）和华夏植物区。

1　植物的散布和阻隔

生物地理分区主要受温度控制和地理隔离两因素的制约，是长期形成的生物分类、生态类型和演化体系重要因素的具体表现。温度控制对陆生生物来说是通过气候带来制约(有时也与地形高低所反映的气候垂向分带有关)；海生生物则主要受与纬度高低有关的海水温度控制，有时也受到不规则的海流分布范围的影响。地理阻隔对陆生生物来说，主要是海洋阻隔，对海生生物来说则有大陆、地峡和陆地阻隔等因素。

温度和地理阻隔因素不是绝对的，它们和生物克服阻隔的能力分不开的。由于生物对阻隔的跨越，就会造成生物区系的混生和迁移现象。

生物区系的混生和迁移是通过生物散布来实现的。散布可分为三种类型：(1)生物体散布 (organic dispersal)；(2)物种散布(species dispersal)；(3)生物群散布(biotic dispersal)。后两种类型对生物区系混生和迁移起着关键作用。

散布的途径有三种：(1)走廊式(corridor)，两区系之间无明显的阻隔，物种可自由地双向扩散，造成混合型的区系混生现象。这种现象在两板块汇聚碰撞后极易发生；(2)滤过式(filter)，阻隔较大，仅对部分物种无效，造成少量分子的混生；(3)抽彩式(sweepstake route)，阻隔作用最强，大多数生物不发生散布，仅在偶发事件中可以得到散布机会，如植被"岛"、风、洋流等可携带物种进行远距离散布。

辛普森(Simpson, C. G., 1953)[2]认为，物种的散布是一个随机过程，一旦越过阻隔，就会在新的生态领域扩充范围，直到被新的阻隔确定了它们的边界。随后，它们可以克服另一个阻隔，到达另一个新地点。所以散布迁移是跳跃式的，也就是说，散布的物种多数具随机性，一旦"抢渡"成功，只要"新大陆"适于它们生存，就能迅速地发展起来。

长期以来，海洋被认为是植物迁移的最大阻隔，然而植物是可以适应长距离散布(long distance dispersal)的。大部分蕨类和低等植物的孢子非常细小(0.01—0.1mm)，容易被风携带相当距离。有些植物种子甚至在鸟胃中停留两周后仍能萌发。有些植物种子可在海水中远漂。植物界在早古生代末才完成从水生到陆生的进化过程，因此依水性依然存在，主要生长在近海环境。植物的"种子"除了可在空气中作长距离漂移，也可在水中随波逐流，一旦气候条件适宜便大量繁殖起来。晚古生代华夏植物群为例，在石炭—二叠纪期间，华夏植物群的产地——泛华夏陆块群并非一个统一大陆，而是一群陆块，之间出现了许多海洋，因此华夏植物群就必须克服这些阻隔才能分布到各个陆块上去。另外，据研究(殷鸿福等，1988)[3]个别冈瓦纳舌羊齿植物群分子亦可出现于特提斯洋彼岸的北方安加拉植物区中(前苏联滨海区和吉林开山屯有 *Glossopteris* 等)，这也是一个植物散布的实例。

夏威夷群岛位于太平洋中部，四面环海，是研究生物隔离和散布的最理想的场所。推测晚古生代东特提斯域各陆块之间的距离及其和其他两大陆块群之间的距离莫过于此，但其生物界和外界仍然存在着物种交流。从表1可见植物类迁入率最高，达5.4种/0.1Ma。据Cox, C. B. 和 Moore, P. D. (1976)[4]研究，夏威夷种子植物1729个种和变种中，40%来自马来西亚，18%来自美洲。同样，蕨类植物168种中，近一半来自马来西亚，12%来自美洲。植物迁入的营力主要为风、鸟类和洋流。

显然，水体阻隔对植物的迁移影响不大，区系之间的区别的形成除与植物迁入的概率大小有关外，更重要的因素可能是对新环境适应程度的差异性。笔者认为，植物分区现象有两

个重要因素：首先是物种的能动性；其次是环境的同一性和差异性。在研究植物分区时，应同时考虑其内因和外因。大区的形成主要受控于气候差异，地理阻隔为第二位因素。也就是说板块分离不一定造成大的分区现象，而统一的植物分区不一定表示板块曾经连接。

表 1 夏威夷群岛不同生物门类的入侵(中彩)率 (据殷鸿福等，1988)[3]

Table 1 Invasion (lottery) rates of different biospecies on Hawaii Islands (after Yin Hongfu *et al.*, 1988)

类 群	本地种	入侵祖先种估计数	第十万年的入侵移植种数*	每年中彩(入侵)率
陆地哺乳类	0	0	0	$<1/5\times10^7$
陆地岛类	70	15	0.3	$1/33\times10^5$
昆 虫	3722	250	5	$1/2\times10^5$
陆地螺类	1061	25	0.5	$1/20\times10^5$
种子植物	1633	270	5.4	$1/1.8\times10^5$

* 以夏威夷岛年龄为 5Ma，有人认为更老，则入侵机遇率更低

2 植物群地理分布的分带性

古今植物群的地理分布主要是受气候条件控制(热量、水份)，而气候条件基本上又受其特定的地理位置控制。地球上气候条件通常是按三个方向变化的，即纬向、经向和垂向。因此，植物的地理分布也具有三向地带性。人们在考虑古代植物地理分区时，往往更多地考虑其纬向分布特点，而对经向方向的影响则有所忽略，例如石炭—二叠纪全球按气候类型可将植物群划为三大区系：北半球中高纬度的安加拉植物区，南半球中高纬度的冈瓦纳植物区和位于中低纬度热带、亚热带的欧美植物区(即特提斯区热带、亚热带植物群)。实际上，气候的经向变化也是相当显著的，如陆地面积大小、离海远近、所处的大气环流带的位置、地形变化等均能造成气候的经向变化，从而导致植物区系的经向分区。一般说来，大陆内部较干旱，沿海较潮湿；东海岸潮湿而西海岸干旱，这种现象在低纬度地区最为明显。另外，与陆地面积大小也有关系，面积越大，内陆及西部地区干旱程度越高；面积越小，受海洋影响较大，越接近海洋性气候。美州西海岸现代植被带的分布(Walter, H. 和 Breckle, 1985, Fig. 5；孙革，1987，图 1)[5]即为现代植物经向分布的典型例子。图中表明，代表干旱气候的植被多分布于大陆西部或大陆内部，而代表潮湿气候的植被多分布于大陆东部或海岛和半岛之中。

在晚石炭世，植物也同样具有经向分布的现象。在当时，欧亚热带、亚热带特提斯区欧美植物群(广义)产生了东西分异，形成了西部欧美植物群(狭义)和东部华夏植物群两大分区。

3. 特提斯区欧美植物群(广义)的东西分异

该植物群在早石炭世尚无明显的分异，整个热带、亚热带地区(西部欧美和东部华夏)同属欧美植物区系(广义)。从晚石炭世早期开始，华夏区逐渐从欧美区(广义)分离，在晚期形成了华夏植物区。欧美(狭义)和华夏植物区同样处于热带、亚热带气候占优势的赤道附近，然而两植物中的植物群无论在生态类型、属种构成和演化进程等均有重大区别。

1. 欧美植物群(狭义)和华夏植物群的组成不同。欧美植物群(狭义)在石炭纪以 *Lepidodendron*, *Calamites* 和 *Sphenophyllum* 等种子蕨类最为丰富。石炭纪分子有 *Lepidodendron*, *Sigillaria*, *Sphenophyllum*, *Calamites*, *Annularia*, *Mariopteris*, *Neuropteris*,

Alethopteris, *Cordaites* 等，二叠纪出现了针叶型蕨类和松柏类 *Callipteris conferta*, *Walchia*, *Lebachia piniformis*。欧美植物群主要分布于北美、北非、欧洲、高加索、小亚细亚的中亚(图1)。在中国和东南亚，仅早石炭世之前的植物群可归于欧美区，晚石炭世早期以后则被华夏植物群所代替。

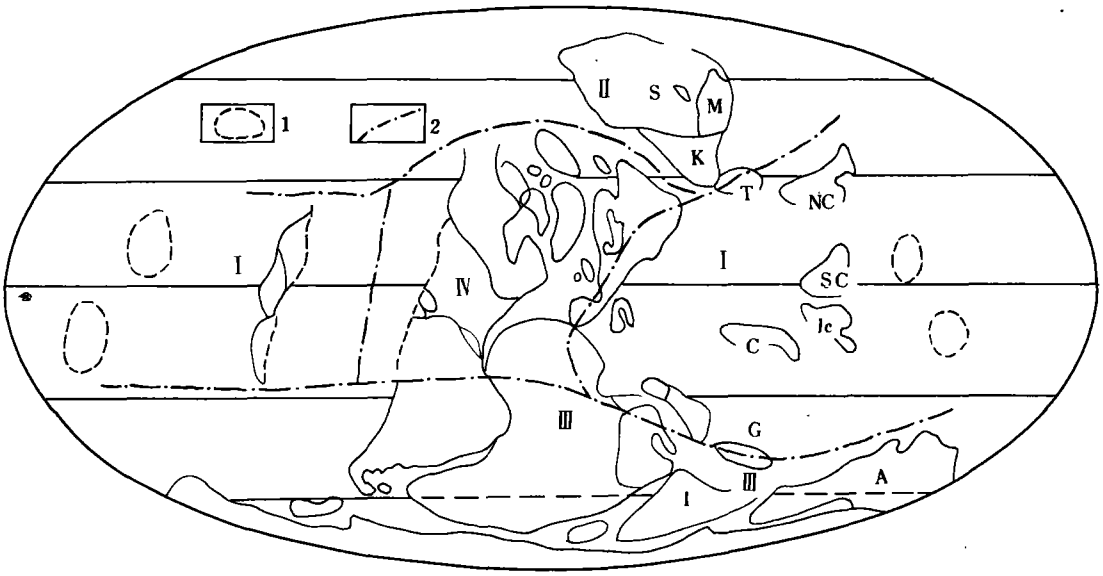

图 1　晚石炭世—二叠纪古植物地理分区图(据殷鸿福等，1988，修改)

Ⅰ. 华夏植物区；Ⅱ. 安加拉植物区；Ⅲ. 冈瓦纳植物区；Ⅳ. 欧美植物区(狭义)

S. 西伯利亚；M. 蒙古；K. 哈萨克斯坦；T. 塔里木；NC. 华北；SC. 华南；Ic. 印度支那；

I. 印度；C. 羌塘；G. 冈底斯；A. 澳大利亚；1. 消失了的陆块；2. 分区界线

Fig. 1　Palaeobotanic provinces during the Late Carboniferous and Permian

(modified from Yin Hongfu *et al.*, 1988)

Ⅰ = Cathaysian floral province; Ⅱ = Angara floral province; Ⅲ = Gondwana floral province;

Ⅳ = Euramerian floral province (sensu stricto); S = Siberia; M = Mongolia; K = Kazakhstan; T = Tarim;

NC = North China; SC = South China; I = India; Ic = Indochina; C = Qiangtang; G = Gangdise;

A = Australia; 1 = lost block; 2 = boundary of provinces

华夏植物区是在晚石炭世晚期由先前的欧美植物区(广义)华夏植物省发展起来的一个植物大区。尽管晚石炭世时许多欧美植物属 *Lepidodendron*, *Neuropteris*, *Odontopteris*, *Cordaites* 和欧美植物区的 *Sphenophyllum*, *Annularia*, *Pecopteris* 的种继续存在，但在很大程度上由华夏植物区地方属 *Tingia*, *Cathaysiodendron*, 和 *Lepidodendron*, *Bothrodendron*, *Sphenopteris*, *Pecopteris*, *Rhacopteris*, *Callipteridium* 等属的地方性种为特色。晚石炭世晚期正当 *Lepidodendron* 在华夏植物群中繁盛时，在西部的欧美植物区中则已消失，显示了西消东长的消长关系。到了二叠纪，华夏植物群更富特色的独立性，出现了 *Gigantopteris*, *Cathaysiopteris*, *Protoblechnum*, *Emplectopteris*, *Lobatannularia*, *Lepidodendron oculusfelis* 等。与欧美植物区相比其主要差异正如 Meyen(1988)[6] 所指出的，二叠纪的华夏植物群的主要特征是缺乏松柏类，而欧美植物群(狭义)则以松柏类占主导地位；另外，在华夏植物区中 *Callipteris* 和科达类罕见，并缺乏封印木类。

2. 两植物区系的植物群演化进程是不相同的。植物界从古植代到中植代的演变发生于晚二叠世至早三叠世，其标志是石松、节蕨、真蕨和种子蕨类大大衰退，代之而起的是裸子植物中的银杏类、苏铁类、本内苏铁类和松柏类。应当说明，中植代的开始时间在全球范围内具穿时性。欧美区(狭义)中植代始于晚二叠世，华夏区始于早三叠世早期(刘本培，1986)[7]。实际上欧美区(狭义)于石炭纪末就开始初显中植代面貌，明显早于华夏区，以致于使 Meyen (1988)[6]认为产于早二叠世华夏含煤地层中的华夏植物群在外观上更象欧美区(狭义)的晚石炭世植物群而不象其早二叠世植物群。

3. 虽然欧美植物区(狭义)和华夏植物区同处于热带、亚热带之中，但在生态类型上却有极大区别。高大石松类 *Lepidendron* 可高达 40m，直径 2m，基本无年轮，显然为代表湿热环境的高大乔木。它在华夏植物区盛于晚石炭世到早二叠世，而在欧美植物区却盛于早石炭世到晚石炭世早期。而同属于鳞木类的 *Sigillaria* 为一种较 *Lepidodendron* 矮小的乔木(25—30m 高)，茎杆相对粗短，分枝减少，中柱较进步，输导作用增强，盛产于欧美植物区(狭义)，而在华夏植物区中少见。杨关秀(1980)[8]认为这是由于欧美地区在石炭、二叠纪时环境逐渐变得干旱，鳞木目的有些种类发生了相应的生态变异而成。

另外，同属芦木属(*Calamites*)的枝叶化石 *Annularia* 和 *Lobatannularia* 的分布也显示了两大植物区生态差异。*Annularia* 属于轮生叶类型，在两大区均有分布。而具明显分瓣叶的 *Lobatannularia* 却仅分布于华夏植物区中。据研究，这种分瓣现象主要是用于适应潮湿环境的生态适应现象。孙克勤(1992)[9]研究发现，*Lobatannularia* 的一些种具有明显的滴水叶尖，是热带雨林叶相的主要特征。

叶相(foliar physioghomy)包括叶片大小、叶缘、叶形及叶脉等特征，它与气候关系密切。特定的叶相特征反映一定的气候条件。郭英廷(1991)[10]总结的贵州西部晚二叠世大羽齿类植物的共同叶相特征是：(1)叶形多样，有椭圆形、披针形、卵形、心形等，基本上为热带、亚热带植物的常见叶形；(2)大—巨型的羽状复叶和单叶；(3)脉序重网或单网，网眼细密。

因此，他认为贵州西部大羽羊齿植物群为热带、亚热带季雨林。

孙克勤(1992)[9]在研究山东淄博地区晚石炭世和早二叠世华夏植物群时，在研究植物组成和叶相特征的基础上，采用形态功能分析和现实主义类比方法，论证了华夏植物群所代表的气候条件。

现代植物研究表明，热带地区的热带雨林具大叶级的植物比例最高，可达 70%以上。而淄博地区华夏植物群大叶级的种占统计数的 78.7%，反映了热带雨林的气候条件。叶缘类型与气候关系也十分密切。热带雨林中具全缘叶的种大于或等于 75%。而淄博地区华夏植物群中全缘叶占 77%，反映了热带雨林气候条件。另外，植物群有些属种具滴水叶尖(如 *Lobatannularia sinensis*，*Taeniopteris mucronata*)，能够使叶面积水便于流散，是高湿度环境的一种适应现象，为热带雨林的显著特征之一。因此它的存在也反映了热带雨林的气候条件。一般情况下具复叶和羽状脉序叶的属种在热带区常见，淄博地区华夏植物群的叶型统计表明该植物群的种多为复叶，主要为羽状脉序叶，同样指示了热带气候条件。

欧美植物区(广义)在早石炭世东西分异之前面貌基本一致，同样具高大石松类，含煤地层发育，属热、亚热带潮湿气候。到了晚石炭世东西分异之后，欧美植物区(狭义)处于干旱环境，发育大量红层，煤系地层不发育，此时植物群的重要特点是出现大量针叶林，如松柏类 *Lebachia*，*Walchia* 和种子蕨 *Callipteris*，鳞木类大量减少。它们和同期华夏植物群的大型羽

状复叶，盛产高大石松，煤系地层发育等特征形成了鲜明对照。Meyen(1988)[6]认为松柏类和针叶蕨类森林的广泛分布的变化是和气候干旱有关的。上述欧美植物群(狭义)为代表热带、亚热带干旱环境的种群。

通过上述分析可见，虽同处于热带、亚热带，但华夏植物区所在陆块群及其东特提斯带为热带雨林气候，而欧美植物区(狭义)所在陆块群及其行将消亡的狭窄的西特提斯等为热带、亚热带干旱气候。

4　东西分异的原因

一般认为植物群的分异除受板块位置和纬度控制外，很大程度取决于气候的分异。上述特提斯区气候的东西分异无疑是热带、亚热带特提斯植物群东西分异的主要原因。

然而，造成这种气候分异的原因是不能用米兰柯维奇旋回和纬度变化来解释的。笔者认为，洋陆变迁和古构造重组伴随古地理环境的变迁应是上述气候分异的重要原因。

由于冈瓦纳陆块群自晚古生代以来持续北漂，西特提斯海越来越窄，其气候开始向大陆性气候转变。早石炭世末，南北两大陆在西部对接后，大陆性气候开始明显。随着联合大陆向全盛期发展，西部就完全处于大陆性气候条件之下。造成此处热带、亚热带干旱气候的主要原因是山地阻挡和大陆效应。由板块汇聚碰撞而造成的山脉，特别是南北向山脉(如阿巴拉契山)能有效地阻挡海洋潮湿气流进入大陆腹地。热带的风是由东往西吹，由于雨影作用，大陆内部和西部一般是干旱的。同时，陆块面积越大，大陆效应就越强。当时的联合大陆，无疑是一个超级大陆，其大陆效应的强度是可想而知的。

泛华夏陆块群作为华夏植物群的栖息地，晚古生代中晚期北部的古亚洲洋尚未消亡，西部和南部有古特提斯洋环绕，始终保持着洋-陆间列的格局，和其西部的欧美植物群(狭义)的栖息地有着本质区别。各小陆块由于面积小，且四面环海，完全是一种热带岛海气候。由于受海洋性气候影响强烈，加之处于低纬度区，气候条件无疑是潮湿炎热，适合热带雨林生长。这种局面一直维持到三叠纪末(由于古亚洲洋的消亡，众多泛华夏陆块群的成员，如塔里木、华北等陆块相继和劳亚大陆板块拼合，大陆性气候逐渐明显)，随着大陆性气候出现而消失。因此笔者认为劳亚与冈瓦纳南北两大陆汇聚是欧美植物群(广义)东西分异的直接原因。从 Rowley, D. B 等(1985)[11]所作的石炭纪全球气候复原图中(图 2)可见早石炭世(汇聚前)到晚石炭世(汇聚后)干旱区的分布趋势看，它和本文的推论是一致的。

尚需提及的是，在北美西部科迪勒拉一带的"地体"上由于存在大羽洋齿、原始鸟毛洋齿和织羊齿的华夏种，但也含有欧美植物群分子 *Callipteris* 和 *Walchia* 等，有人主张划为华夏植物区，有人则持反对意见。笔者认为，这些"地体"应属泛华夏陆块群的成员，但有可能是陆块群东部边缘分子，比华夏植物群中心的扬子、华北、印支等地块更接近美洲大陆，因而气候条件和物种成份均显示了两区的过渡特征。这种过渡现象在华夏植物区西部边缘的塔里木地块上也得到了证实。据研究(吴绍祖，1993，a、b)，塔里木石炭二叠纪植物群的特点是具有大量欧美植物群(狭义)成份，也常见华夏植物群的分子，应归于欧美和华夏植物区之间的过渡类型。

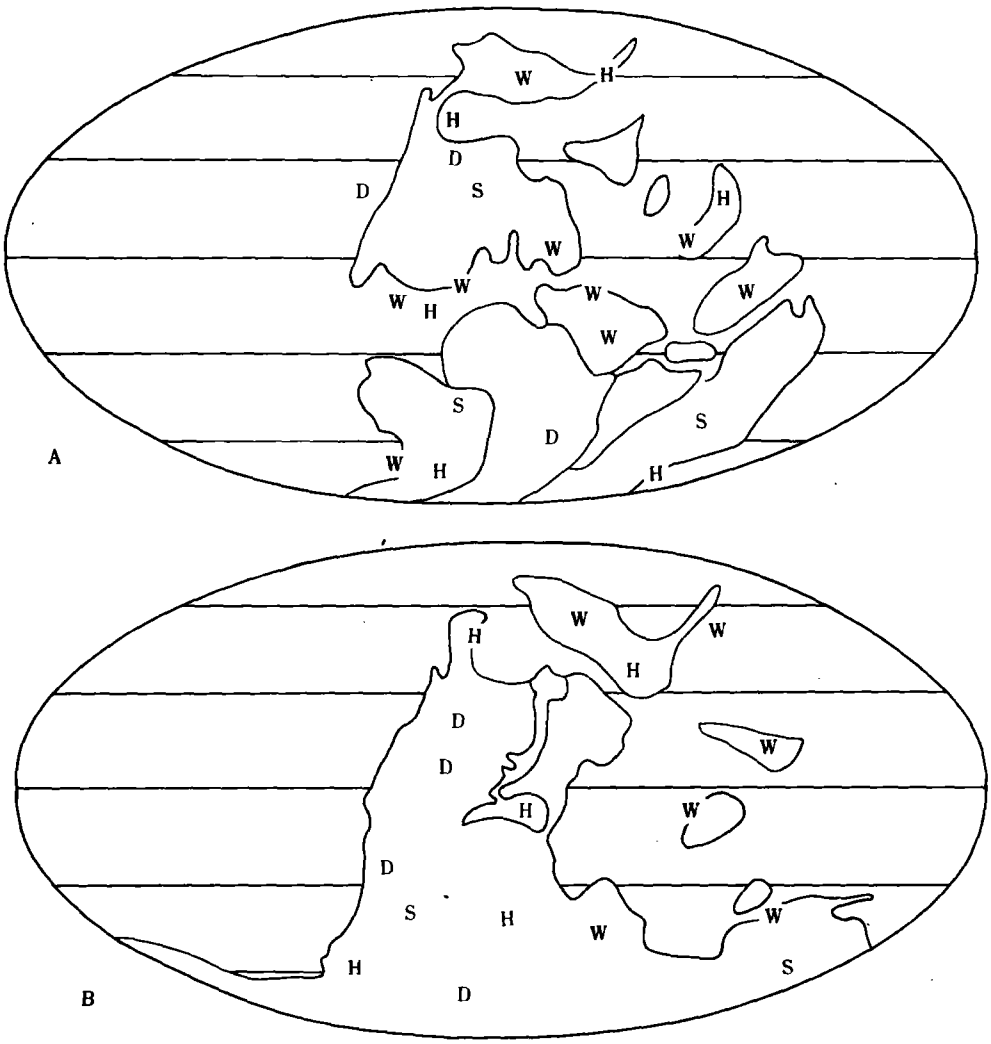

图 2 石炭纪全球古气候复原图(据 D. B. Rowley 等,1985)

A. Visean 期;B. Westphalian 期;W. 潮湿;H. 半潮湿;S. 半干旱;D. 干旱

Fig. 2 Global palaeoclimatic reconstruction during Carboniferous time (after D. B. Rowley *et al.*, 1985)

A=Visean; B=Westphalian; W=wet; H=hemiwet; S=semiarid; D=dry

主要参考文献

1 潘桂棠. 全球洋-陆转换中的特提斯演化. 特提斯地质,1994,第 18 期,23—40

2 Simpson, C. C. Evolution and geography. Eugen, Oregon State System of Higher Education, 1953, 1—94

3 殷鸿福等. 中国古生物地理学. 武汉:中国地质大学出版社,1988

4 Cox, C. B. and Moore, D. D. 生物地理学——生物进行的途径(中译本). 北京:高等教育出版社,1979

5 孙革. 论中国晚三叠世植物地理分区及古植物分区原则. 地质学报,1987,第 1 期,1—90

6 Meyon, S. V. 古植物学基础(中译本). 武汉:中国地质大学出版社,1988

7 刘本培. 地史学教程. 北京:地质出版社,1986

8 杨关秀. 古生物学教程. 北京:地质出版社,1980,423—481

9 孙克勤. 山东淄博地区晚石炭世和早二叠世植物群显示的古气候条件. 长春地质学院学报, 1992, 第 22 卷, 第 1 期, 1—8

10 郭英廷. 贵州西部晚二叠世大羽羊齿类植物的生态. 煤田地质与勘探, 1993, 第 2 期, 12—15

11 Rowley, D. B., Raymond, A., Parrish, J. TL., Lottes, A. L., Scotese C. R. and Ziegler, A. M. Carboniferous paleogeographic, phytographic and paleoclimatic reconstructions. Intern. Coal. Geol., 1985, 5: 7—42

12 吴绍祖. 新疆石炭—二叠纪植物地理区的形成与演变. 新疆地质, 1993a 第 11 卷, 第 1 期, 13—22

13 吴绍祖. 塔里木北缘晚二叠世外区植物入侵事件. 新疆地质, 1993b 第 11 卷, 第 2 期, 140—146

EAST-WEST DIFFERENTIATION OF LATE PALAEOZOIC TETHYAN TROPICAL-SUBTROPICAL FLORAS

Jiang Xinsheng　Pan Guitang　Li Xingzhen

Chengdu Institute of Geology and Mineral Resources,
Chinese Academy of Geological Sciences

ABSTRACT

The floral provinciation apparently controlled by climatic zones appeared on the Earth from the Early Carboniferous onwards, forming three floral provinces, i. e., the Gondwana floral province which represents the southern temporate and/or frigid zones, the Angara floral province which represents the northern temperate and/or frigid zones, and the Euramerican floral province (sensu lato) which represents the tropical-subtropical zones.

With the convergence of the Laurasia and Gondwana continental landmasses in western Tethys during the Late Carboniferous, the Euramerican floras (sensu lato) were differentiated in the eastern and western parts, resulting in the formation of two floral provinces, i. e., the Euramerican floral province (sensu stricto) in the west and Cathaysian floral province in the east. The differences between the two floral provinces and the origin of the east-west differentiation are probed in this paper on the basis of the ecological characteristics and evolutional stages of the two floral provinces, the reconstruction of palaeotectonic framework and the palaeogeographical environments. It is suggested that the floral differentiation was caused by the east-west climatic differentiation which, in turn, resulted from the plate convergence in western Tethys giving rising to the dry continental climates in the west, while the climates in the east remained to be the humid marine climates.

Key words: Late Palaeozoic, Euramerican floral province, east-west differentiation