

<http://www.geojournals.cn/georev/ch/index.aspx>

古植代陆地维管植物的 多样性演化和绝灭

李 中 明

(中国科学院植物研究所, 北京)



本文描述了石炭一二叠纪陆地维管植物在物种、生态和遗传方面的多样性。并根据古生代末这些植物在时空上的演化过程和数量统计数字, 确认二叠一三叠纪集群绝灭事件同样在植物中存在。进而还探讨了植物集群绝灭事件发生的原因, 笔者认为其直接外部原因, 可能是局部地质事件(如: 构造活动、火山爆发)引起热带雨林大面积消失, 使气候变干旱所致。又根据当今对化石植物生殖生物学的研究结果, 认为当时大部分植物(即古植代植物)的生殖方式较单一, 胚在发育时无休眠期, 成熟的胚缺少良好的保护结构, 不适合在干旱环境下传种繁殖是这次植物集群绝灭事件发生的主要原因。

关键词 古植物多样性 二叠一三叠纪 古植物绝灭 生殖生物学

石炭一二叠纪是生物极其繁盛的一个时代, 但至二叠纪末, 发生了大量生物绝灭事件, 并导致了二叠一三叠纪的古一中生代生物的演替。这一事件已为不少古生物学家及地层学家所描述, 并对其原因进行了探讨。不过过去的研究大多把注意力放在动物界的变化, 而较少注意植物界的情况^[1-3]。作为完整的生物圈, 植物不仅是动物生存的基本条件, 而且是动物最好的保护伞。研究表明“一种植物的绝灭, 可能影响到20—30种与之相依存的物种生存”。同时因为陆地维管植物形成的热带雨林里, 集中了成千上万的物种(据估计当今有86%的物种集中于热带), 所以热带雨林对物种多样性的保护作用极为重要^[4], 这样热带雨林的变化成了研究生物物种多样性演化绝灭的不可忽视的因素之一。因此, 我们有理由认真研究古代热带雨林的变化对物种绝灭的影响。

另一方面, 一些研究者认为植物(下文中植物一词均指陆地维管植物)对环境(例如温度)的变化, 往往比动物更敏感, 加之植物的迁移要比动物困难, 因此通过植物推测环境的变化, 并探讨生物界集群绝灭事件的原因是一件有意义的工作。本文拟通过古一中生代植物演替过程和当时环境变化, 探讨植物集群绝灭是否存在和发生的原因。

1 石炭一二叠纪植物的多样性

按照古植物学家的建议, 整个植物界的发生和发展, 按时间可分为几个阶段, 其中之一认为

注: 本文为国家自然科学基金和中国科学院古生物与古人类学科基础研究特别支持费资助项目, 编号: 9212, 并应用CPFR小组数据。

本文1992年8月收到, 1993年8月改回, 萧品芳编辑。

可分成：原植代（前寒武—奥陶纪），裸植代（志留纪—中泥盆世），古植代（晚泥盆世—二叠纪），中植代（三叠纪—早白垩世）和新植代（阿尔必期—现代）^[5,6]。由于（1）这些不同阶段之间仍存在不同类型植物的交错；（2）明显的植物地理分区始于石炭纪^[7]；（3）二叠—三叠纪是植物更替的主要界线。因此，本文以讨论石炭—二叠纪为主。

石炭—二叠纪的古植代分子主要有：石松类、有节类、古真蕨类（蕨蕨和莲座蕨类）、古裸子植物（髓木、科达、芦髓木、皱羊齿、俊美种子类等）。其中木本石松类（鳞木和封印木）被认为是典型喜湿热植物，相比之下，科达类则是湿温植物。因此，它们在森林林木中的比例对确定其植被类型有一定的意义。

从物种的数量来看，同裸植代相比，古植代植物比前一时期明显增多。据笔者按属统计，裸植代植物的化石记录只有52个属，分归3个纲的4个目。而古植代的植物多达854个属，分归6个纲的22个目，它们涉及维管植物门19个纲的32.1%，39个目的56.4%，而属数占维管植物门中全部石化属的20.9%，占全部古生代植物的84.2%，是裸植代化石记录的16.4倍（图1）。这充分显示了古植代的物种的多样性。

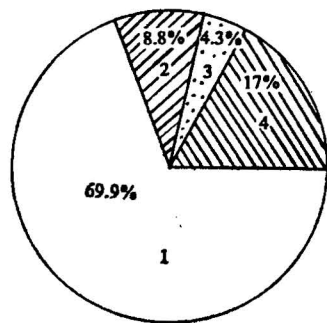


图1 古生代陆地维管植物多样性比较
Fig.1 Comparison of diversity of Paleozoic land vascular plants

- 1—中植代植物；2—古植代植物；3—裸植代植物；4—有问题的植物
1—Mesophytic plants；2—Paleophytic plants；3—Rhynophytic plants；4—problematic plants

尤应指出的是石炭—二叠纪植物的生殖方式，也远比裸植代植物多种多样。裸植代植物大多为同形孢子的，只有少数为异形孢子植物。而在石炭—二叠纪，不仅有形形色色的同孢或异孢的高等孢子植物，而且这类植物中还出现了种子状结构（如鳞木类鳞籽等）。而一直被认为由种子进行繁殖的古植代裸子植物，则是一群完全不同于中生代喜湿喜暖的，胚无休眠期的植物（在下文中讨论），进而至二叠纪还出现了适应干旱生境的，具体休眠期的中植代植物，它们是当时在生殖上最进步的成员^[8]。另一方面根据化石植物传粉学的研究，石炭—二叠纪植物除了由水传播的孢子花粉外，风媒和虫媒植物也有了相当大的发展。这表现在具气囊花粉和胚珠上的传粉小滴的出现。总之，这些都说明当时植物在遗传上的多样性有很大的增加^[9]。

从形成植物化石地层的岩相条件，自石炭纪至今几乎无新增这一点来看，石炭—二叠纪植物几乎占领了全部生境。进而从当时植物组成千差万别的化石植物群，以及由它们形成的分异明显的植物地理区来看，由于大陆漂移，至晚泥盆世古劳亚大陆已分离成一些较小的陆块：冈瓦纳、西伯利亚、中朝、劳亚、哈萨克斯坦……。这在客观上为物种多样性的发展创造了条件。结果从石炭纪起，地球上的植被发生明显分异，先后形成冈瓦纳、欧美、华夏和安加拉四个主要植物区，这也间接证明当时植物在生态方面的多样性^[5,7]。但全球而言，石炭纪植被的主要组成仍为古植代分子。一般认为，至石炭纪末位于赤道的欧美和华夏区的热带雨林中以木本石松类占很大优势，而科达、树蕨（真蕨）、有节类和种子蕨类则次之，因此是湿热带植被区；而分别位于上述两区南北的安加拉和冈瓦纳区，经几度变迁已成为以科达类为主的湿温带植被区^[5]。

2 古—中植代植物演替

虽然石炭纪在不同地区和不同时间都有古植代分子绝灭，但是全球而言在石炭纪的大部分时间里，植被主要为古植代分子统治。至二叠纪这种植被面貌才开始有了不同程度的改变，即：苏

铁、银杏及松杉类等更适应干旱生境的中植代分子相继在各大陆出现。同时, 在一些地区典型的古植代分子开始明显减少, 甚至绝迹, 随后中植代分子开始取代古植代分子。看来在古一中植代植物演替中最早绝灭的是瓢叶和皱羊齿类, 因为它们几乎没延伸到二叠纪。然后, 蕨蕨和俊美羊齿类在二叠纪初覆没^[6]。不过由于它们都是下层林木中的小植物所以对地球上的植被和气候的影响并不大。而影响较大的是中上层林木分子(如: 髓木、楔叶、芦木、木本石松、科达等), 在全球的绝灭较晚。一般在晚二叠世初至二叠纪末。据统计, 在石炭一二叠纪生存的植物共有 22 个目, 其间绝灭的 15 个目里有 11 个目消失在晚石炭世至二叠纪末, 其中完全在晚二叠世绝灭的有 9 个目, 而在早石炭世绝灭的只有 4 个包含属数不多的小目, 如枝木目、芦髓木目等从泥盆纪延伸过来的分子。值得指出的是在其余的 7 个目中也还有不少重要分子是在晚二叠世绝灭的, 如石松目中的巨大鳞木和封印木, 莲座蕨目中巨大的辉木, 节蕨类中的芦木和楔叶等(表 1)。由于这些植物是当时热带雨林中占最重要地位的分子, 所以它们对地球上植被面貌的影响是不言而喻的。因此, 不能不认为在古生代末确实存在一个规模可与动物集群绝灭规模相媲美的植物绝灭事件。

A. Traverse^[10]曾引用 Knoll 的资料说明二叠—三叠纪植物演替。虽然这份资料对当时不同地区、不同时间的演替作了很好的显示, 但是“对古生代来说, 由于根据人为形态系统鉴定孢子和花粉, 甚至难以与植物自然系统中的目纲联系起来, 所以孢粉资料只在很少情况下能加以利用”^[5]。为更好地说明不同地区植被的变化, 我们将完全根据植物大化石来观察不同植物区的变化。

最早发生植被类型变化的地点, 是发生在位于赤道的欧美区。在那里从早二叠世起就发生木本石松类和科达类的绝灭事件, 继而该地区的植被逐渐为适于干旱生境的中植代分子——苏铁, 松杉, 银杏等取代^[5], 至晚二叠世那里的湿热带植被已完全消失。晚些时候(至晚二叠世末), 这种更替继续由西向东沿赤道发生, 因此华夏区的木本石松类和科达类的消失及中植代分子的出现要比欧美区晚。在某些地方甚至直到二叠纪末还可见到这两类植物。笔者对贵州水城汪家寨矿区晚二叠世煤核的研究发现在那里的长兴组内, 仍有鳞木和科达类, 看来其中的植物极难与同期欧美区的任何植物群相比^[11, 12], 而只能与较早的欧美区植物群对比。这说明华夏区的整个更替速度显然比欧美区快, 因此给人以华夏植物群是在顶盛期突然消失的感觉^[13]。在二叠纪的大部分时间里安加拉区及冈瓦纳区植被的变化极小, 直至二叠纪末, 那里的古植代植物才很快消失。因此至今未见联接古植代和中植代森林植物群的中间环节^[5]。不过在冈瓦纳区由于从二叠纪初起在古植代森林中, 出现了比科达类更适于干旱生境的舌羊齿类林木, 因此至二叠纪末虽然其中的科达及鳞木类等许多古植代分子, 因气候干旱而绝灭, 但是人们仍认为舌羊齿在冈瓦纳区并未因此而完全消失, 延续到了三叠纪^[14]。

从上述的植物在古生代末的时空演替情况来看, 与动物相比, 植物的绝灭在时间上不那么整齐划一, 规模也不大, 而且由于古植代植物的绝灭与中植代植物的产生同时发生, 所以这种演替看来象是镶嵌的。这样, 有人认为植物是以“另一不同节奏”, “逐渐更替和平稳过渡的, 而不是集群绝灭”。但事实上, 动物的集群绝灭在时间上也不是完全整齐划一的。据研究, 在二叠纪末集群绝灭的动物类群中三叶虫纲、四射珊瑚亚纲、瓣目等早在二叠纪以前就经历过几次大绝灭。即使那些看来完全是在二叠—三叠纪界线上绝灭的动物群, 在不同剖面上消失的最后层位也并不一致, 有的甚至消失在远离界线以下几十厘米至几百厘米处(这代表几万至几十万年的地质历程)。因此, “一般说来, 动物群的绝灭都有一定时间差异, 包括白垩纪末的大绝灭也是有先后次序的”^[1]。

由于与动物相比植物的种类少, 分类等级低, 形态属多, 所以表面看植物在古生代末绝灭的规模不如动物大。还有形态属的存在有时令人很难把古植代与中植代的植物区别开来, 结果不得

表 1 石炭—二叠纪植物绝灭时间
Table 1 Extinct time of Permo-Carboniferous plants

	中 文 名	拉 丁 名	在古生代绝灭的时间
中 植 代 植 物	石松目	Lycopodiales	
	卷柏目	Selaginellales	
	水韭目	Isoetales	
	莲座目	Marattiales	
	松杉目	Pinales	
	盾籽目	Peltaspermeles	
	紫萁目	Osmundales	
	水龙骨科 (=真蕨目)	Polypodiales (=Filicales)	
	古 植 代 植 物	阿比利亚目 (=舌羊齿目)	Arberiales (=Glossopteridales)
木贼目		Equisetales	
芦穗目 (=芦木目)		Calamostachyales (=Calamitales)	晚二叠世晚期
三棱籽目 (=髓木目)		Trigonocarpales (=Medullo sales)	晚二叠世晚期
科达穗目 (=科达目)		Cordaitanthales (=Cordaitales)	晚二叠世晚期
叉叶目		Dicranophyllales	晚二叠世晚期
齿叶目		Tingiales	晚二叠世晚期
拟单网羊齿目 (=大羽羊齿目)		Gigantonomiales (=Giganopteridales)	晚二叠世晚期
群囊蕨目		Botryopteridales	晚二叠世晚期
楔叶穗目		Bowmaniales	晚二叠世晚期
蕨蕨目		Zygopteridales	晚二叠世早期
俊美羊齿目 (=楔叶目)		Callistophytales (=Sphenophyllales)	晚二叠世早期
瓢叶目		Noeggerathiales	晚石炭世晚期
瓶籽目 (=皱羊齿目)		Lagenostomales (=Lygopteridales)	晚石炭世晚期
芦茎羊齿目		Calamopityales	早石炭世早期
原始髓蕨目		Protopytales	早石炭世早期
巴锐诺蕨目		Barinophytales	早石炭世早期
枝木目		Cladoxylales	早石炭世早期

注：本表据 Meyen 的资料汇编。因为他的分类和目名有些不同于常用的，故在括号内注明了相应的目名。

不认为某些植物类群有较长的地质历程（即从古生代延续到了中生代），这也影响对绝灭率的统计。即使这样，如按目统计绝灭率时，在晚二叠世绝灭的古植代植物共 9 个目，占到当时全部古植代植物 19 个目的 47%（表 1），而如按较低的级别统计的话，绝灭率将更高。

此外，在研究古生代末植物界变化时曾强调古、中植代植物的区别。但是实际上这种区别只在较高的级别（目一级以上）才能观察到，而在较低的级别如属级及以下级别是很难观察到的，所以实际上是无法确定那些是古植代植物的子遗，那些是新生的中植代分子的。即使在较高的级别上有时也很难区分古、中植代分子（如舌羊齿类）^[15]。因此，所谓的镶嵌性，在一定程度上是人为的。

由此可以肯定在二叠纪末植物中也确实存在类似动物的集群绝灭事件。这导致了古植代植物基本上在地球上消失,如上所述由于植物对环境变化的反应比动物敏感,而动物的生存对植物有很大依赖性,因此上面的结论,并不排除在古生代末发生的集群绝灭事件中在时间上和方式上动植物之间有所差别。

3 二叠—三叠纪集群绝灭事件原因

为弄清古、中植代植物演替和二叠—三叠纪集群绝灭原因,本文拟从外因和内因两方面进行讨论。

许多事实已经证明,至石炭纪末地球上分为沿赤道的湿热带和南北两个湿温带,不过湿热带和湿温带之间的温度和湿度的差别并不大,因此这两个植被带的4个植物区的植物,主要组成成份只是大同小异而已,即所有的植物都是喜暖喜湿的。据美国W. Di Michele^[16]等的研究,在宾夕法尼亚期间北美曾出现过二次干旱,不过这种干旱从程度和范围来讲并不太深太大,因此结果只是造成煤沼泽中鳞木和科达类的此消彼长,但是至早二叠世起那里的干旱日趋严重,结果在欧美区喜暖喜湿的古植代分子逐渐消失,代之以适应干旱生境的中植代植物。然后干旱向东和南北扩展(而不是象有些人认为的那样是由北向南扩展)^[6]。因此全球的植被变化也顺这个方向发展,到三叠纪干旱已相当严重,成为全球性的干旱性气候,所以喜欢温暖的古植代植物完全为中植代植物取代(图2)。

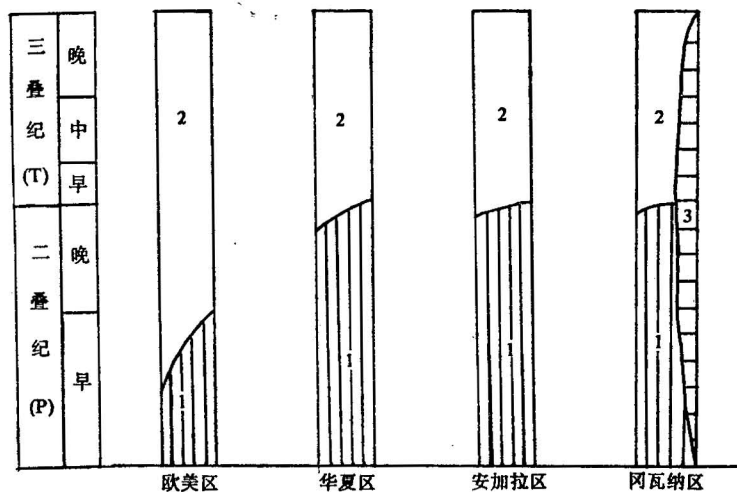


图 2 古—中生代陆地维管植物演替

Fig. 2 Alternation of Paleo-Mesozoic land vascular plants

1—古植代植物; 2—中植代植物; 3—舌羊齿植物

1—Paleophytic plants; 2—Mesophytic plants; 3—Glossopterids

据上述气候变干旱的过程,笔者认为气候变干旱的直接原因不可能是一次性的地外事件或全球性事件(如,大冰期和磁场反转)所致,而只可能是多种局部地质事件(如:火山爆发、海进和构造活动等)持续并发生所致。那么局部地质事件何以导致全球性集群绝灭事件的呢?对现代生物的研究表明,如果热带雨林大面积消失,不仅直接造成大量物种消失,而且还会使气候变干旱和沙漠化扩大。进而如果这种热带雨林消失的趋势得不到抑制,将导致全球性干旱。因此归纳起来古生代末集群绝灭事件可能是从二叠纪初局部构造活动事件开始的。它导致了欧美区热带雨

林消失和局部气候逐渐变干,之后,至二叠纪末华夏区热带雨林由于火山爆发和海进等原因而消失^[1],造成全球性干旱,结果城门失火殃及鱼池,使安加拉和冈瓦纳区的湿温带森林也在短时期内消失,这就是古生代末发生的全球性植物集群绝灭事件(图3)。看来尽管局部地质事件的性质可能在不同地区有所不同,但是,这次集群绝灭事件显然是由热带雨林消失和气候变干引起的。因此,看来“古植代植物组合与中植代植物组合的更替在不同地区发生在不同地质时代里。在有些地区,这一更替表现得相当明显,而在另一些地区则延续较长的时间,可以是一次发生或者逐步发生”^[5],不过总的来讲在二叠—三叠纪界线之前有一全球性植物集群绝灭事件是无疑的。

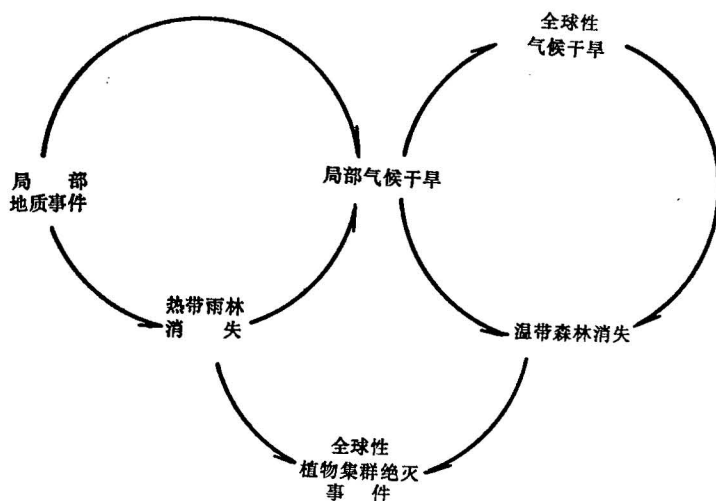


图 3 二叠—三叠纪植物绝灭的外因

Fig. 3 The external cause of Permo—Triassic plant extinction

上述植物集群绝灭事件就其内因而言,笔者认为除应注意晚古植代植物的形态结构外,还特别应注意其生殖方式,充分利用当代对化石植物生殖生物学的研究成果来探讨这个问题。传统认为陆地维管植物包括蕨类、裸子植物和被子植物。蕨类由同形的或异形的孢子繁衍后代,裸子植物和被子植物由种子传宗接代。不过被子植物有双受精作用。其种子有更强的生命力,植物有更大的适应性。裸子植物则由于形成保护生殖结构的种子,因而一般认为更适于干旱生境。按照这种认识,传统上将古生代的种子蕨和科达类归作裸子植物,即古植代裸子植物。不过,在将近一个世纪的研究中始终未见它们的种子中有成熟的胚。这使许多从事化石植物生殖生物学研究的古植物学家感到惊讶,并提出了种种不同的解释^[8,17-19]。1973年C. N. Miller等首次从古生代的中植代分子——过渡松杉类伏脂杉的种子中发现了成熟的胚,并把胚的保存与否同其发育过程联系起来,认为古生代的种子蕨和科达类种子的胚如同银杏那样是后熟的^[8]。不过这并无充分的说服力,因为过去研究的大多数古生代种子都是脱落的,即便胚是后熟的,无论如何总应发现一些有胚的种子。因此“用这理论不可能完全说明为何古生代种子无胚,而从中生代发现的大量胚来看古生代种子无胚现象是极其令人费解的。”^[17]因而对这个问题只有提出一种新的解释才能圆满地回答。

笔者曾对古生代种子进行了大量研究^[11,20-22]。注意到了在古生代还有一些植物类群(鳞木类)中也出现过类似种子的结构。这种类似种子的结构虽然在形态上与种子类似,但是由于胚的发育过程不同于典型种子,即它们受精作用和胚的发育是在一个开放系统中发生的,因此这种结

构只对大孢子囊和雌配子体有保护作用, 而对胚的保护作用不大。结果在气候变干旱时逃脱不了绝灭的命运。同样有理由相信, 在所谓的古植代裸子植物中, 尽管它们的营养体和雌性生殖结构在形态上与其他裸子植物一样, 但是实际上这种生殖结构也只对大孢子囊和雌配子体有保护作用, 对成熟的胚并无保护作用, 即由于种子受精后胚很快发育且无休眠期, 所以一旦胚成熟, 它们马上萌发(即脱离胚珠不受其保护)。因此, 这些种子里很难有成熟的胚被保存。看来这种生殖结构所起的作用, 有点类似上述鳞木类中出现的情况, 即它们在生殖上并不比某些孢子植物先进。而且由于它们的大孢子数量很少又是高大的乔木, 所以在二叠纪持续变干旱的情况下, 还不及那些完全由孢子繁殖后代的草本植物——细小的真蕨、石松和木贼类等对环境的适应能力强, 而随同木本石松类和木本有节类一起覆没了。应该指出的是舌羊齿的生殖方式, 看来也类似于上述古植代裸子植物, 但是它们的雌性生殖结构在形态上受到新的机构的更好保护。这样在冈瓦纳区古植代分子均遭绝灭时, 舌羊齿类却延续到了三叠纪, 即绝灭于在更干旱的气候中。因此, 虽然如上所述石炭一二叠纪植物总体来看显出明显的多样性, 但就占多数的古植代植物(无论孢子植物还是裸子植物)而言, 由于当时处于系统发育的早期阶段, 生殖方式较单一, 胚在发育时无休眠期, 成熟的胚缺少良好的保护结构, 不适于干旱生境, 所以在环境骤变时, 除水韭类和部分草本孢子植物外, 仍难免受绝灭之灾。

4 结论

1. 石炭一二叠纪是植物极其繁盛的时代, 也是植物在物种、生态和遗传方面极多样性的时代。
2. 古生代末确实存在植物集群绝灭事件。
3. 古生代末植物集群绝灭事件不是由一次全球性地质事件造成的, 而是多种局部地质事件合并连续发生所致。
4. 局部地质事件造成热带雨林大面积消失。这种趋势的不断扩大, 导致全球气候干旱是植物绝灭的外因; 而古植代植物生殖方式较单一, 胚在发育时无休眠期, 成熟的胚缺少良好的保护结构, 不适应干旱生境是绝灭的内因。

参 考 文 献

- 1 杨遵仪, 吴顺宝, 殷鸿福等. 华南二叠—三叠纪过渡期地质事件. 北京: 地质出版社, 1991. 1—190页.
- 2 赵清舟. 地球灾变作为生物进化一个重要动因的实证与机制. 地质论评, 1991, 36(1): 518—527.
- 3 殷鸿福, 徐道一, 吴瑞棠. 地质演化突变观. 武汉: 中国地质大学出版社, 1988. 201页.
- 4 金鉴明, 王礼嬿, 薛迟元. 自然保护概论. 北京: 中国环境出版社, 1991. 1—419页.
- 5 梅因 C B. 欧亚大陆古生代植物群和植物地理区系. 姚兆奇编译. 南京: 南京大学出版社, 1991. 1—177页.
- 6 克里什托弗维奇 A H. 古植物学. 姚兆奇译. 北京: 中国工业出版社, 1965. 1—597页.
- 7 Meyen S V. Fundamentals of palaeobotany. London: Chapman and Hall, 1983. 285—346.
- 8 Miller C N, Brown, J T. Paleozoic seeds with embryos. Science, 1973, 179: 183—185.
- 9 Rothwell G W. Evidence for a pollination-drop mechanism in Paleozoic pteridosperms. Science, 1977, 198: 1251—1252.
- 10 Traverse A. Plants evolution dances to a different beat; Plant and animal evolutionary mechanisms compared. Hist. Boil., 1988, 1(4): 277—301.
- 11 李中明. 古生代两种种子研究. 植物学报, 1992, 34(10): 790—795.
- 12 Li Zhongming. Studies on *Parataxospermum taiyuanensis* gen. et sp. nov., Rev. Palaeobot. Palynol., 1993, 77: 65—74.
- 13 Li Xingxue, Yao Zhaoqi. An outline of recent researches on the Cathaysia flora in Asia. Paper for the con-

- frence of the international organization of palaeobotany. Landon & Reading, 1980. 1—13页。
- 14 瓦赫拉梅耶 B A. 侏罗—白垩纪全球植物群及气候。孙革, 张志诚, 郑少林译。南京: 南京大学出版社, 1990. 1—169.
 - 15 Gothen W, Remy W. Steinkohlenpflanzen Essen; Gluchauf, 1957. 1—248.
 - 16 DiMichele W, Phillips T, Peppers R. The influence of climate and depositional environment on the distribution and evolution of Pennsylvanian coal-swamp plants. In: Nikless K J. ed. Palaeoecology and evolution vol 2. New York; Praeger, 1981. 223—256.
 - 17 Taylor T N, Smooth E L. Paleobotany part 1; Precambrian through Permian. New York; Van Nostrand Reinhold Company, 1984. 1—409.
 - 18 泰勒 T N. 古植物学导论—化石植物生物学。梅美棠, 杜贤铭, 李中明译。北京: 科学出版社, 1992. 1—462.
 - 19 Stewart W N, Paleobotany and the evolution of the plants, Cambridge; Cambridge University Press, 1983. 1—405.
 - 20 李中明. 古生代种子的新分类系统。植物分类学报, 1992, 30(3): 212—218.
 - 21 Li Zhongming. On the structure and affinities of *Pachytesta parva* sp. nov., Chinese J. Bot., 1991, 2(1): 67—76.
 - 22 Li Zhongming. *Stephanospermum* cf. *akenioides* Brongniart and *Sacorspermum petiolulatum* Z. M. Li. sp. nov. in Chinese coal boals. Cathaya, 1991, (3): 115—133.

ON THE DIVERSE EVOLUTION AND EXTINCTION OF PALAEOPHYTIC LAND VASCULAR PLANTS

Li Zhongming

(Institute of Botany, Academia Sinica, Beijing)

Abstract

This paper deals with the diversity of Permo-Carboniferous land vascular plants in species, genetics and ecology, and based on the alternation of Palaeophytic and Mesophytic plants in time and space and based on the statistics of the taxa, it is demonstrated that there was a Permo-Triassic mass extinction of land vascular plants.

The causes of the mass extinction are discussed. It is suggested that the direct external cause was various local geological events (e. g. tectonic activity and volcanic eruption) that led to disappearance of extensive tropical rain forests and occurrence of drought. On the other hand, the internal cause was that the reproductive modes of most plants (including Palaeophytic gymnosperms) at that time were unadaptive to the droughty environment.

Key words: palaeobotanic diversity, Permo—Triassic, extinction of fossil plants, reproductive biology

作 者 简 介

李中明, 江苏省苏州市人。生于1945年, 1970年毕业于北京大学生物系植物专业。1981年在中国科技大学获理学硕士学位, 1989年在中国科学院植物研究所获理学博士学位。现任中国科学院植物研究所副研究员, 主要从事化石植物解剖学研究并致力于计算机在古植物学上的应用研究。通讯地址: 北京市香山南辛村()号中国科学院植物研究所。邮政编码: 100093。