

中国蕨类植物区系地理若干问题研究进展

陈功锡¹, 杨 斌^{1,2}, 邓 涛¹, 夏石头^{2*}

(1 吉首大学/植物资源保护与利用湖南省高校重点实验室, 湖南吉首 416000; 2 湖南农业大学 植物激素与生长发育湖南省重点实验室, 生物科学技术学院, 长沙 410128)

摘 要:在简述蕨类植物系统发生关系、传统分类系统与基于分子系统学的现代分类系统的基础上, 概述了中国蕨类植物区系地理研究的现状及最新进展, 并对今后的研究工作进行了展望。根据分子系统学研究, 传统的蕨类植物门以及一些蕨类植物类群并不是自然类群。中国蕨类植物区系及分布的基本规律是东南多、西北少, 华南、西南极为丰富, 西南地区是许多温带属的分布中心。分析了中国蕨类植物区系研究的主要问题, 指出关于蕨类植物在生态系统中发挥的作用, 特殊生境研究、数值分析方法在蕨类区系地理中的应用, 区系地理学与其他学科的交叉是今后可能的热点与亟待加强的几个领域。

关键词:蕨类植物; 植物区系地理; 研究进展

中图分类号: Q949.36; Q948.5

文献标志码: A

Progress in Understanding Several Issues of the Floristic Geography of the Pteridophytes in China

CHEN Gongxi¹, YANG Bin^{1,2}, DENG Tao¹, XIA Shitou^{2*}

(1 Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Utilization/Jishou University, College of Hu'nan Province, Jishou, Hu'nan 416000, China; 2 Hunan Provincial Key Laboratory of Phytohormones and Growth Development; College of Bioscience and Biotechnology, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China)

Abstract: After brief introduction of the phylogenetic relationships of pteridophytes, we summarized the traditional classification system and system based on modern molecular systematics, current situation and new progress as well as future study expectation of floristic geography of the pteridophytes in China in the paper. The results of molecular phylogeny showed that the pteridophyta and some groups are not natural groups. The diversity of the floras and distribution in ferns in southeast China is abundant, while northwest is less. The diversity of the south and southwest China is extraordinarily rich, and the distribution center of many temperate genera is the southwest China. The main issues of flora of pteridophytes in China were analyzed here, and the effect of ferns in ecosystem, the study of special habitat, the application of numerical analysis in ferns' floras study, and the intersect between floristic geography and other related subjects could be hot topics and areas needed to reinforce in the future.

Key words: pteridophyta; floristic geography; progress

1 蕨类植物的起源与演化

在整个植物界的系统发育中, 蕨类植物介于较低的藻类植物、苔藓植物和较高等的种子植物之

间。苔藓植物以配子体生活, 种子植物以孢子体生活, 而蕨类的孢子体和配子体都能独立生活, 这似乎暗示植物生命最开始可能是无性的, 后来才出现了有性的二倍体, 并由于二倍体的优势而逐渐在生活

收稿日期: 2014-05-17; 修改稿收到日期: 2014-08-13

基金项目: 国家科技基础性工作专项重点项目(2013FY111500-2-5); 国家自然科学基金(30770157, 31260056); 湖南省生态学重点学科项目(JSU0713)

作者简介: 陈功锡(1966—), 男, 教授, 主要从事植物区系地理、植物生态学及植物资源学研究。E-mail: chengx@jsu.edu.cn

* 通信作者: 夏石头, 教授, 主要从事植物生理与植物分子生物学研究。E-mail: xstone0505@163.com

史中占据主要地位。

从化石资料来看,大约 4 亿年前,作为登陆先锋的裸蕨植物,它们所发展出的维管束、根、茎及叶等成为今后所有高等陆生植物都必须具有的结构。由裸蕨类演化出石松类、木贼类和真蕨类。裸蕨类、石松类和木贼类在古生代曾经十分繁茂,特别是在石炭纪到二叠纪,达到了鼎盛。在二叠纪末的灭绝事件中,除少数类群外,绝大多数类群由于不能适应环境的急剧变化而灭绝,只留下少数种类(如草本的石松类和木贼类)延续至今^[1]。而裸蕨类的另一支后裔——真蕨类则继续辐射演化发展出众多类群,这就是今天所见的大部分蕨类植物。

一般认为,蕨类植物作为一个古老的类群,虽有曾经辉煌的历史,但随着被子植物的出现而逐渐衰落,只留下少数类群至今,它们几乎不演化,或者不能演化。但近期有关学者的研究^[2-3]完全改变了这一认识,他们的研究结果展示了另外一幅关于蕨类植物和被子植物演化关系的图像:大部分蕨类植物是在白垩纪以后才产生并进行辐射演化的,而大多数被子植物类群是在中侏罗纪到早白垩纪发生辐射演化,也就是说,蕨类植物的辐射演化是在被子植物出现之后。究其原因,尽管被子植物的兴起导致了許多孢子植物的消亡,但是被子植物的兴起反过来又导致了陆地生态系统的根本改变,这为新类群的产生创造了条件。当被子植物在陆地生态系统中占主导地位时,生境的多样化导致更多的蕨类植物新类群产生。由此可见,古老的蕨类植物在经历了动荡之后,在被子植物的庇护之下又重新找回了自信^[4-7]。

按照秦仁昌(1978)的分类系统,现存蕨类植物分为松叶蕨亚门、石松亚门、水韭亚门、楔叶蕨亚门和真蕨亚门,前 4 个亚门统称为拟蕨类,真蕨亚门又分为厚囊蕨纲、原始薄囊蕨纲和薄囊蕨纲。与现今流行的分类系统不同的是,旧的水龙骨科被分为 33 个科(1940),水韭独立出来成为一个亚门(以前作为石松类的一支)。这是中国长期所采用的主要系统。

尽管化石资料是系统演化最直接、最可靠的证据,但由于蕨类植物自身的特殊性,导致很多化石资料不全,以致于依靠化石资料追寻系统演化线索的可能性大为降低。所以按照传统方法重建蕨类植物的系统演化关系也就显得更加困难,尤其是真蕨类的辐射演化等问题。分子系统学研究能够为此提供一些重要的补充,同时,也提出了完全不同的新观点。

Pryer 等^[8]分子系统学研究表明,通常所说的蕨类植物并不是一个自然类群。在其系统中石松类

是一个单独支系,是维管植物最早的分支,而其他植物,即真叶类(Euphyllophytes)构成另外一个分支。真叶类又分为种子植物(Spermatophytes)和蕨类(Monilophytes,并非传统意义上的蕨类)两大分支,后者包括松叶蕨、剑蕨、莲座蕨、木贼和薄囊蕨^[1]。不仅传统的蕨类植物不是一个自然类群,就是真蕨类、拟蕨类、厚囊蕨类的范畴和分类位置都有一定变化。在这里,传统上的蕨类植物实际上包括了蕨类(Monilophytes)和石松类(Lycophytes),真蕨类包括了薄囊蕨(leptosporangiate ferns)、莲座蕨(marattoid ferns)和剑蕨(ophioglossoid ferns),拟蕨类包括了石松类、松叶蕨(whisk ferns)和木贼类(Horsetails),厚囊蕨包括了莲座蕨和剑蕨。而薄囊蕨仍旧是一个自然类群,其范畴不变^[1,9-11]。

随着对蕨类植物系统发育的不断认识,特别是对蕨类植物基部类群和真水龙骨科大群的研究,世界蕨类植物分类系统的轮廓已基本定型,包括石松和蕨类在内共 50 科、大约 1 万余种^[12]。但分布在中国的若干大科的概念和范畴还未完全确定,其属种的数量仍在不断变化,为此张宪春等提出了中国蕨类植物的一个新系统^[13],但中国蕨类植物的调查仍有待深入。可见,蕨类植物的起源与演化,仍有诸多问题需要探讨。

2 中国蕨类植物的地理分布

按 Edith 等^[7]的报道,中国共有蕨类植物 63 科,约 2 600 种(也有资料报道约有 3 000 种)。最大的科为鳞毛蕨科(13 属约 700 种),其他大科依次为蹄盖蕨科(20 属约 450 种)、金星蕨科(20 属 320 种)、水龙骨科(28 属 290 种)、铁角蕨科(8 属 160 种)、叉蕨科(8 属 100 种),这 6 科植物种数占了我国蕨类植物总种数的 2/3。根据严岳鸿等^[14]最近的统计,中国蕨类植物实际为 63 科,221 属,2 452 种。

由于气候的南北差异显著,以及地势自西向东呈现三级巨大阶梯的影响,中国蕨类植物的分布也具有明显的南北向和东西向变化。大致以大兴安岭、阴山、贺兰山至青藏高原东部为一条分界线,其西北主要是亚洲内陆干旱荒漠和草原气候,青藏高原则为高寒的高原气候,这一广大地区的蕨类植物极为贫乏,仅有极少属种,主要是一些世界或温带广布成分和高山种类,它们大多为耐寒及耐旱的中小型蕨类如冷蕨属(*Cystopteris*)、珠蕨属(*Cryptogramma*)、鳞毛蕨属(*Dryopteris*)、卷柏属(*Selaginella*)、木贼属(*Hippochaete*)、岩蕨属(*Woodsia*)、

粉背蕨属(*Aleuripteris*)、药蕨属(*Ceterach*)等。据吴玉虎等研究,在东昆仑山及毗邻地区 72 万 km² 范围内(相当于 21 个海南省)只有 48 种蕨类植物,而其中东经 95°以西的高原则已无蕨类植物分布^[15]。

大兴安岭至青藏高原东部一线的东南半部,尤其是西南及华南地区的蕨类植物则极为丰富。西南四省区共有蕨类植物约 2 000 种,其中仅云南省就有 1 400 余种,超过中国总种数的一半^[16]。该区亦是许多温带属的分布中心,如鳞毛蕨属、耳蕨属(*Polystichum*)、蹄盖蕨属(*Athyrium*)在高山地带得到充分发育,这里还集中了大部分中国特有属。自西南地区经华中、华东向北,越过秦岭淮河一线,蕨类植物种类迅速减少。有些属如对开蕨属(*Phyllitis*)、假鳞毛蕨属(*Lastrea*)、过山蕨属(*Camptosorus*)、球子蕨属(*Onoclea*)等在中国仅产此区^[17]。华南地区(包括台湾、海南等)属于亚热带及热带,中国蕨类 228 属中至少有 50 属仅产此区的南部,典型的如荷包蕨属(*Calymmodon*)、莎草蕨属(*Schizaea*)、卤蕨属(*Acrostichum*)均为典型热带属,一些热带广布的大属如短肠蕨属(*Allantodia*)、鳞盖蕨属(*Microlepia*)在这里也都有大量种类^[18]。

众多研究表明,中国蕨类植物的地理成分组成与种子植物区系基本一致,只是由于荒漠和草原植物区系中蕨类植物极少(由于这 2 类生态系统中缺少森林成分,而蕨类植物的分布又与森林密切相

关),仅有的蕨类植物其大部分也属于北温带成分或者亚洲温带成分,所以,中国蕨类植物区系缺少这 2 个类型^[17]。在全部 14 种分布区类型(表 1)中热带和亚热带成分占绝对优势,其次是温带成分。这与中国种子植物区系中各类型的顺序是一致的。

尽管蕨类植物区系与种子植物区系的分布格局基本一致,但有时也有例外。例如我们曾在研究武陵山区蕨类植物区系^[19]时指出:“在种子植物区系区划上,习惯上将武陵山地区和庐山分别划归在华中地区和华东地区,但就蕨类植物区系而言,本研究显示出位于华中地区的武陵山地区与位于华东地区的庐山关系十分密切,而与同属华中地区的神农架和化龙山关系却又比较疏远。显然,从蕨类植物的角度考虑,应将武陵山区系和庐山区系同归于‘耳蕨—鳞毛蕨植物区系’比较合理。可见种子植物区系与蕨类植物区系应属各自独立的研究单元。”实际上,蕨类植物区系与种子植物区系既有区别,也有联系。与种子植物相比,蕨类植物的起源更加古老,且有不同的古地质、古地理背景,区系上的差别自然是可以理解的。另一方面,作为现存蕨类主体的真蕨类,正是在以被子植物为主体的生态系统中发展起来的,它们的发展演化一定程度上依赖于被子植物所营造的环境,这一点在区系上也必然有所反映,比如前面所说的区系中各类型顺序的一致性,以及荒漠、草原区系中缺乏蕨类分布等。

表 1 中国蕨类植物科属种的分布区类型统计^[14,16]

Table 1 The areal-types of fern families, genera and species in China

	分布类型 Area type	科数 Family No.	占总科数比例 Percent of total/%	属数 Genus No.	占总属数比例 Percent of total/%	种数 Species No.	占总种数比例 Percent of total/%
1	世界分布 Cosmopolitan	17	—	9	—	11	0.45
2	泛热带分布 Pantropic	26	56.52	54	24.65	18	0.73
3	热带亚洲和热带美洲间断分布 Trop. Asia & Trop. Amer. disjuncted	1	2.17	4	1.83	2	0.08
4	旧世界热带分布 Old World Tropics	2	4.35	9	4.11	19	0.77
5	热带亚洲至热带大洋洲分布 Trop. Asia & Trop. Australasia	2	4.35	8	3.65	46	1.88
6	热带亚洲至热带非洲分布 Trop Asia to Trop. Africa	2	4.35	16	7.31	15	0.61
7	热带亚洲分布 Trop. Asia	7	15.21	60	27.39	759	30.95
8	北温带分布 North Temperate	4	8.70	25	11.41	39	1.59
9	东亚和北美间断分布 E. Asia & N. Amer. disjuncted	0	0	4	1.83	11	0.45
10	旧世界温带分布 Old World Temperate	0	0	1	0.46	6	0.24
11	温带亚洲分布 Temperate Asia	0	0	1	0.46	9	0.37
12	地中海、中亚至西亚分布 Mediterranean, W. Asia to C. Asia	0	0	1	0.46	313	12.77
13	东亚分布 E. Asia	2	4.35	26	11.87	1 204	49.10
14	中国特有分布 Endemic to China	0	0	10	4.57	1 222	49.67
	合计 Total	63	100.00	228	100.00	2 452	100.00

注:科属数据来自文献^[16];种类数据来自文献^[14],其中中国特有分布已被纳入到相应类型中而不再重复计算。

Note: Family and genus data from the literature ^[16]; Species data from literature ^[14].

3 特殊生境蕨类植物区系研究

特殊生境即特殊生态环境的简称,是指那些在结构与功能上具有明显的特殊性(或异质性),并导致生态元的数量或品质明显不同的生态环境。包括基质特殊生境(如荒漠、草原、湿地、盐碱土、石灰岩地区)、地貌特殊生境(如高原特殊生境、岛屿特殊生境、峡谷和溶洞特殊生境)以及功能特殊生境(如生态交错区、过渡地带)等等。显然,因环境因子的异质性,特殊生境下植物区系的组成以及区系植物的适应性特征必然有别于普通生境。在长期的历史演化中蕨类植物也形成了对特殊生境的适应机制,如蜈蚣草(*Pteris vittata*)、铁线蕨(*Adiantum capillus-veneris*)主要生长在钙质土生境,而芒萁(*Dicranopteris dichotoma*)等则成为典型的酸性土指示植物。

中国特殊生境蕨类植物区系的研究,可以海南岛石灰岩地区蕨类植物区系为例。据报道,该岛共有蕨类植物 46 科 130 属 402 种、8 变种,其中 69 种为特有种,占 17%。优势科为水龙骨科、蹄盖蕨科、铁角蕨科、金星蕨科、凤尾蕨科、膜蕨科、鳞毛蕨科、叉蕨科。按属数的统计,主要的地理成分依次为:热带亚洲分布(19%)、旧世界热带分布(16%)、东亚分布(15%)等^[20],这 3 种成分占总数的 50%,反映了海南岛蕨类植物区系的热带性质。海南岛已发现 6 个县(市)有石灰岩分布,总面积达 400 km²。分布于石灰岩地区的蕨类植物共计 37 科 70 属 181 种,优势科依次为金星蕨科、铁角蕨科、水龙骨科、凤尾蕨科、卷柏科、叉蕨科、蹄盖蕨科^[21-22],与整个海南岛相比,不但先后顺序发生了变化,还出现了“中国蕨—卷柏类”植物区系成分,说明石灰岩生境与干旱河谷在植物适应方式上具有一定的相似性^[7]。占优势的地理成分依次为:亚洲热带分布、亚洲带—大洋洲热带分布、东亚分布与旧世界热带分布等。可见同样是以热带成分为主,但增加了大洋洲成分的比例,各地理成分的先后顺序也有变化。尽管石灰岩地区的面积只占海南岛总面积的 1.2% 左右,但石灰岩地区的特有种已达到 8 种,占海南岛蕨类植物总种数的 4%,占海南岛蕨类植物特有种总数的 12%,如肿足蕨(*Hypodematium crenatum*)、石生铁角蕨(*Asplenium saxicola*)、海南复叶耳蕨、白沙双盖蕨(*Diplazium basahense*)等,表明该生境下的特有率明显高于一般生境。

其他代表性研究还有《湖南猛洞河河谷特殊生境蕨类植物区系分析》^[23]、《贵阳喀斯特地区蕨类植

物区系初探》^[24]、《贵州红水河沟谷残存季雨林蕨类植物区系初步研究》^[25]、《西双版纳石灰岩山地森林蕨类区系的初步研究》^[26]、《雅鲁藏布江大拐弯地区蕨类植物科属区系特征分析》^[27]。这些研究结果一定程度上反映出了特殊生境与当地一般生境蕨类植物区系的不同之处,比如具有特别优势的科属以及具有较高的特有性等等,同时也暗示特殊生境蕨类植物区系研究具有重要和特殊的科学价值。

4 蕨类植物区系地理研究方法的探讨

目前中国关于蕨类植物区系的研究还远远不像在种子植物中那样广泛和深入。从数量上来看,关于蕨类植物区系的文献共约 180 篇,远远低于种子植物。从研究层次来看,主要是研究某个具体地区,或者某个具体科属的区系,很少有深入基础理论和研究方法(尤其是新方法)层次的论文^[19]。总体上,依然是在为吴征镒、秦仁昌等泰斗级大师打下的框架添砖加瓦。就研究方法来说,这些文献绝大多数沿用经典分析方法,这样难免会夹带一些主观意识在内。因此,导致研究同一个问题得出的结论不一样,甚至分歧较大,其主要原因除了各个学者所掌握的材料、研究环境及探究问题的角度等不同外,还与经典方法本身存在某些缺陷有关。

为克服经典方法的缺陷,20 世纪 90 年代初以来,左家哺^[28]提出了数值分析的方法,运用该方法在研究植物区系时比经典分析方法更能反映植物区系的本质特征。所谓植物区系的数值分析(Floristic Numerical Analysis)就是将植物区系诸定性内容转化为定量,运用计算机借助概率论、统计学、信息论、模糊数学,图论和拓扑等数学方法进行研究。

比如物种多样性比较,当所比较的地区很多、各地区的科、属、种数量不相上下时,经典的列表方法就很难奏效。而数值分析法,如常见的以概率论为基础的 Simpson 多样性指标、以信息论为基础的 Shannon-Wiener 多样性指标、均匀度等,则可以直接给出一个具体的数值以供比较。在区系相似性分析方面,也常利用 Jaccard 系数、Czekanowski 系数等进行计算分析^[29]。值得一提的是,一般认为世界广布科(属、种)的存在会冲淡该区系的特征,所以在计算时往往予以扣除。但我们在比较武陵山区蕨类植物与其他区系时发现,扣除与不扣除广布成分分别得出的结果并无排列顺序上的差别^[15]。同样,划分地理成分可以通过聚类分析来实现,聚类分析一般有系统聚类法、图论聚类法、主分量聚类法、信息

聚类法和模糊聚类等 5 种^[28]。目前,大部分学者主要根据研究范围内各地的植物区系起源、发生发展、特有成分(科、属、种)数量以及各地植被的区系组成等情况来进行植物区系的分区。植物区系的分区同样也能通过聚类分析来实现,即选取在研究范围内广泛分布的几个代表类群,对研究范围分为若干小区进行聚类,并辅以各小区的植被情况、种类分布特征与生态地理等进行综合分析。左家哺、徐炳声等分别对国内一些种子植物具体科属用该方法进行分析,其结论与吴征镒的基本一致^[1,17]。

与经典方法相比,数值分析不仅具有计算一次完成、结果直观简单,很多方法具有严格的逻辑性和严密的数学证明,而且能更准确地反映植物区系的本质特征及其各种植物区系之间的亲密或疏远关系。它为植物区系研究提供了另外一条途径。但是,现在国内数值分析方法的应用还主要集中在对种子植物区系研究上。在蕨类区系研究上的应用,除计算相似性系数外,还很少见于文献^[30,31]。

此外,少数文献中出现了诸如“药用蕨类植物区系”等等这样的提法。需要指出的是,一种植物有没有药用价值是以人们的认识尺度来衡量的,所谓的“药用植物”完全是人为的定义。所以,对这样一群人为划分的植物进行统计分析,显然不能说明该区系的任何科学问题和自然规律。同理,“保护植物区系研究”、“观赏植物区系研究”等等也都没有任何实际区系学意义,这样的内容可以放在分析某个自然区系的研究中,将其作为其中的一部分来进行论述。

值得一提的是,一些交叉学科的兴起也逐步运用到蕨类植物区系研究中。例如从细胞、分子的层次(而不是传统的科属种或形态特征)来考察植物区系的规律。得益于 1950 年 Irene Manton 首次采用醋酸洋红压片法对孢子母细胞的染色体进行染色制片,蕨类植物的染色体计数才有了准确性。目前全世界范围内,做过染色体计数的蕨类植物已达 2 000 多种,涉及的类群达 200 余属,成为细胞学情况了解得最清楚的一大类群。将染色体数目和地理分布资料相结合,对于分析和推断某一类群的起源中心以及植物类群的分布规律具有重要作用。例如有研究表明,广布种蜈蚣草实际上是一个种复合体,在中国至少有 4 个细胞型,其中有性生殖的二倍体细胞型在中国亚热带地区分布广泛,据此推测该地区可能是蜈蚣草复合体的起源和分化中心^[1]。

5 展 望

左家哺^[30]在对中国植物区系文献进行统计和

分析后指出,中国在这方面文献中“经典分析研究手段的文献占绝对优势,基础理论及研究方法(尤其新方法)的文献占比例较少,苔藓蕨类植物区系地理的文献极少”。此后若干年所发表的文献中,这种局面仍未见有大的改变,可见蕨类植物区系研究仍然是中国植物区系研究的薄弱类群。无疑,蕨类植物区系的进一步深入研究必将产生很多新的“生长点”,而解决这些“生长点”问题则可进一步充实、完善蕨类植物相关科学理论,使蕨类植物研究重新焕发青春,况且这方面的研究距离“天花板”还有相当的距离。

5.1 关键及研究薄弱地区蕨类植物区系调查

横断山区是中国蕨类植物资源最为丰富的地区,甚至是被子植物的次生起源中心。植物的迁移路线、发展中心与起源中心同样有重要的研究价值,一般认为以中国西南横断山区为核心的植物区系成分向东迁移扩散大致有 3 条路线:南岭、武陵山、秦岭。虽然在文献上并没有出现“武陵山路线”或者“武陵山中心”一词,但实际上,无论是应俊生(1984)提出的“鄂西—川东特有现象中心”还是王荷生^[29]提出的“三峡特有现象中心”,都含有大量的武陵山成分或者它们与武陵山成分具有较大的交集。

现在中国大多数论文还是研究某个具体地区的植物区系,很少有研究站在一个整体高度来审视。相对其他高等植物而言,蕨类植物区系研究是远远不够的。而对于一些关键和薄弱地区的调查研究是非常重要和迫切的,对此空白分析方法也许是可取的。如果能够将足够多的研究素材集中起来进行整理、归纳,就能够绘制出一张中国蕨类植物大致的分布图,在这张图上应该能够显示出蕨类的分布中心、地理成分的划分情况等。同时,研究某个具体的科属,也可以从这张图上找到有价值的信息^[32-35]。对此,严岳鸿等^[14]在全国性蕨类植物格局分析方面,已迈出坚实的一步。

5.2 重要科属蕨类植物区系地理研究

新型的分子系统学完全重建了蕨类植物的系统演化关系,也为蕨类植物的系统研究提供了一条新的途径。传统的形态分类学有它的局限性,而古生物学常常受化石资料不全的困扰,所以现在真蕨类的系统关系,尤其是各科之间的演化关系还是比较模糊的。目前已经有人用分子系统学重建这个演化关系,一些古老的类群,如石松、卷柏、木贼,必将是研究的重点。分子系统学的研究表明,石松类不只是蕨类植物中古老的类群,也是维管植物中最早的分支,对它的研究对认识整个植物界的进化都有重

要意义。较进化的科,能够反映白垩纪以后蕨类植物对种子植物为主的生态系统的适应和辐射演化。以水龙骨科为例,秦仁昌(1940)对其进行系统研究,创造性地将其细分为 33 个科,得到了广泛承认和运用。但从这以后,对该科的研究并无大的建树。另有一些处于中间位置的科,如鳞始蕨科、凤尾蕨科、铁线蕨科、蹄盖蕨科等^[36],它们在系统演化上衔接着原始的科和进化的科。如果原始的、进化的、中间的科同时在一地出现,虽不能断言这里曾是这些科的发展和起源中心,但至少能够说明该地区长期保存着蕨类植物良好的生存发展条件。一些衔接高低两个科的类群,更具有进化上的意义。

5.3 特殊生境蕨类植物区系研究

随着当今生物多样性研究的不断深入,特殊生境植物区系的研究也逐渐成为当今植物学领域的一个新热点。如前所述,尽管已有一些文献涉及到特殊生境蕨类植物物种多样性、区系组成特点等问题,但对区系规律的认识,特别是特殊生境对区系多样性及维持机制的影响等问题还没有充分阐明^[37]。

事实上,目前关于特殊生境蕨类植物区系的研究依然少见,一些问题比如在某些特殊生境下,蕨类植物区系成分结构与其他地区和一般生境下会有什么不同,是否会存在适应该生境的特殊类群,以及同一个物种的个体形态、结构、生理、生态、发育和繁殖特点有什么变化规律,等等。这是当前蕨类植物区系地理研究中较薄弱的一环,也是亟待加强研究的一个重要方向^[38]。

5.4 蕨类植物与种子植物区系关系研究

虽然蕨类植物与种子植物所代表的是陆生植物发展主线上的两个阶段,但蕨类植物与种子植物往往能够较好共存,并在生态系统中发挥不同的作用。以往的一般都是通过种子植物区系来研究蕨类植物,因为这两者的区系确实有着相似性,如前所述,蕨类植物对种子植物提供的生态环境有一定的依赖性。但是,从我们研究武陵山区蕨类植物区系时发现这两者的区系是互相独立的单元。所以,蕨类植物与种子植物的区系到底有多大程度上的联系,这

种联系或者依赖对两者的生态、分布以及个体和系统发育有着什么样的影响,这都是很值得探讨的问题。

5.5 蕨类植物区系生态功能研究

从前高大的乔木状蕨类植物已经消失,今天所见的大部分都是草本。如前所述,既然现代蕨类植物是在以种子植物为主体的生态系统下发展起来的。那么,蕨类植物与种子植物在生态上有着什么样的关系? 蕨类植物在这样的生态系统中发挥着什么样的作用? 一种看法认为,蕨类植物针对被子植物的出现也呈现出了一种生态适时的反应,即产生了许多适应被子植物生态习性的新类群,许多现代水龙骨科类在被种子植物所形成的森林天篷中生长很好就是明显例证^[1]。但这种机制的普遍性以及这些蕨类植物对生态系统的结构与功能以及演化上的意义如何,目前仍缺乏有效、系统和深入的探究^[39-40]。

5.6 蕨类植物区系方法论研究

除经典的植物区系地理研究方法外,数值分析法为我们提供了另外一条有效的途径来。数学方法具有严格的逻辑性和严密的数学证明,可以将人的主观因素的影响降至最低,并且可以分析一些不适用传统方法的复杂的、大量的数据。“一门学科是否成熟的标志,就是看它运用数学的程度。”有理由认为,数值分析方法的应用,是蕨类植物区系学从“定性”走到“定量”的强大推动力。

蕨类植物的染色体小、数量多,目前染色体数目在科属间的差异只看作是可以用到的分类学形态性状,还未像在种子植物中那样广泛应用在进化和系统发育上。新兴的染色体地理学是以细胞遗传学和细胞分类学为基础的学科,它从地理学的观点研究植物染色体的特征及其生态、地理变异规律,其研究结果可以进一步解释植物区系的起源、演化迁移途径、分布区的形成等问题。如,要区别基因组相同或极相似的个体需要长期的试验,如果用遗传学试验的方法,得到遗传变异地理规律或趋势的普遍结论就需要很长时间,而比较不同地区各种环境中所有植物的染色体组可能就会很快得到结论^[41-42]。

参考文献:

- [1] 陆树刚. 蕨类植物学[M]. 北京:高等教育出版社,2007.
- [2] LI CH X(李春香), WANG Y(王 恽), SUN X Y(孙晓燕). Origin and evolution of Pteridophytes: new insights to “ancient” lineage[J]. *Chinese Bulletin of Life Sciences*(生命科学), 2007, **19**(2): 245—249(in Chinese).
- [3] LI CH X(李春香), LU SH G(陆树刚), YANG Q(杨 群). Advances in the studies of the origin and systematics of Pteridophytes[J]. *Chinese Bulletin of Botany*(植物学通报), 2004, **21**(4): 478—485(in Chinese).
- [4] LIU H M(刘红梅), ZHANG X CH(张宪春), ZENG H(曾 辉). Application of DNA sequences in Pteridophyte phylogenetic study[J]. *Chinese Bulletin of Botany*(植物学报), 2009, **44**(2): 143—158(in Chinese).

- [5] GU A G(谷安根), WANG M(汪 矛), WANG L J(王立军). Different opinions on the origins and evolutions of Pteridophyte and Gymnosperms[J]. *Chinese Bulletin of Botany*(植物学通报), 1990, **7**(2): 58—62(in Chinese).
- [6] 郭 平. 苏北盆地兴化孔晚更新世以来的古植被和古气候记录[D]. 南京: 南京师范大学, 2004.
- [7] EDITH L T, THOMAS N T. Seed ferns from the late Paleozoic and Mesozoic: Any Angiosperm ancestors lurking there? [J]. *American Journal of Botany*, 2009, **96**(1): 237—251.
- [8] PRYER K M, SCHNEIDER H, SMITH A R, *et al.* Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants[J]. *Nature*, 2001, 409: 618—622.
- [9] LIU H M(刘红梅), WANG L(王 丽), *et al.* Advances in the studies of lycophytes and monilophytes with reference to systematic arrangement of families distributed in China[J]. *Journal of Systematics and Evolution*(植物分类学报), 2008, **46**(6): 808—829(in Chinese).
- [10] WU ZH Y, WU S G. A proposal for a new floristic kingdom (Realm)[M]. Proceedings of the IFCD(1996), Beijing: China Higher Education Press, 1998: 3—42.
- [11] GAR W R, ERIC E K. Growth, development, and systematics of ferns: Does *Botrychium* S. L.(Ophioglossales) really produce secondary xylem[J]. *American Journal of Botany*, 2008, **95**(4): 414—423.
- [12] CHRISTENHUSZ M J M, ZHANG X C, *et al.* A linear sequence of extant families and genera of lycophytes and ferns[J]. *Phytotaxa*, 2011, 19: 7—54.
- [13] ZHANG X CH(张宪春), WEI R(卫 然), LIU H M(刘红梅), *et al.* Phylogeny and classification of the extant Lycophytes and ferns from China[J]. *Chinese Bulletin of Botany*(植物学报), 2013, **48**(2): 119—137(in Chinese).
- [14] 严岳鸿, 张宪春, 马克平. 中国蕨类植物多样性与地理分布[M]. 北京: 科学出版社, 2013: 29—75.
- [15] WU Y H(吴玉虎), LU X F(卢学峰), *et al.* The characteristics of ecology and geographical distribution of Pteridophyte from eastern Kunlun Mountains and adjoining area in China[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 1994, **14**(1): 56—62(in Chinese).
- [16] 陆树刚. 中国蕨类植物区系概论[M]//李承森. 植物科学进展(第6卷). 北京: 高等教育出版社, 2004: 29—42.
- [17] ZANG D K(臧得奎). A preliminary study on the ferns flora in China[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 1998, **18**(3): 459—465(in Chinese).
- [18] WANG X Y(王筱英), WANG P SH(王培善). Comparison of the Pteridophyte floras of Guizhou Province, China, and Japan[J]. *Guizhou Science*(贵州科学), 1997, **15**(2): 142—150.
- [19] CHEN G X(陈功锡), AO CH Q(敖成奇), LIAO W B(廖文波), *et al.* Comparative analysis on the Pteridophyte floral relationships between Wulingshan region and its neighboring floras[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2003, **23**(1): 120—126(in Chinese).
- [20] QIN X SH(秦新生), YAN Y H(严岳鸿), WANG F G(王发国), *et al.* Flora characteristics of Pteridophytes in limestone regions in Hainan island[J]. *Acta Sci. Nat. Univ. Sun.* (Nat. Sci. Ed.) (中山大学学报·自然科学版), 2005, **44**(S2): 200—208(in Chinese).
- [21] LI M(黎 明), WANG ZH L(王祝年). Research advance of ferns in Hainan[J]. *Journal of Anhui Agri. Sci.* (安徽农业科学), 2007, **35**(23): 7 148—7 149(in Chinese).
- [22] YANG F CH(杨逢春), HU X W(胡新文), YOU L L(尤丽莉). Geographical distribution and floristic composition of Pteridophytes in Hainan Island[J]. *Acta Botanica Yunnanica*(云南植物研究), 2007, **29**(2): 155—160(in Chinese).
- [23] YANG B(杨 斌), CHEN G X(陈功锡), JIANG D S(蒋道松). Flora analysis of pteridophyte in Mengdong River scenic spot canyon of Hunan Province[J]. *Journal of Hunan Agricultural University*(Nat. Sci. Ed.) (湖南农业大学学报·自然科学版), 2011, **37**(5): 497—502(in Chinese).
- [24] ZHENG K Y(郑开颜), GOU G Q(苟光前), XUE G L(薛高亮). Pteridophyte floras in Guiyang karst region[J]. *Guizhou Agricultural Sciences*(贵州农业科学), 2011, **39**(3): 195—198(in Chinese).
- [25] GAO H Y(高焕晔), XIONG Y X(熊源新), GOU G Q(苟光前). Pteridophyte flora in remnant monsoon forest from valley of the Hongshui River, Guizhou Province[J]. *Journal of Zhejiang Forestry College*(浙江林学院学报), 2008, **25**(1): 48—54(in Chinese).
- [26] LI B G(李保贵), ZHU H(朱 华), WANG H(王 洪), *et al.* A preliminary study on the Pteridoflora in Xishuangbanna limestone forest [J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*(武汉植物学研究), 1996, **14**(2): 131—140(in Chinese).
- [27] ZHENG W L(郑维列). Analyses of the floristic features on the families, genera of Pteridophyta from the big bend region at Yalu Tsangpo (River), Xizang (Tibet), China[J]. *Acta Botanica Yunnanica*(云南植物研究), 1999, **21**(1): 43—50(in Chinese).
- [28] ZUO J F(左家哺). A numerical analysis of flora[J]. *Acta Botanica Yunnanica*(云南植物研究), 1990, **12**(2): 179—185(in Chinese).
- [29] 王荷生. 植物区系地理[M]. 北京: 科学出版社, 1992.
- [30] ZUO J F(左家哺). Metrological analysis of literatures on floraistic geography in China[J]. *Guihaia*(广西植物), 1992, **12**(2): 107—117(in Chinese).
- [31] ZUO J F(左家哺). A comment on the study of floristic geography by using mathematical method[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*(热带亚热带植物学报), 1993, **1**(1): 14—19(in Chinese).
- [32] JIANG D S(蒋道松), CHEN D M(陈德懋), ZHOU P H(周朴华). A monographic study on families of Pteridophytes in Shennongjia[J]. *Journal of Hunan Agricultural University*(湖南农业大学学报), 2000, **26**(3): 171—177(in Chinese).
- [33] ZHANG W H(张文辉), LU T(卢 涛), ZHOU J Y(周建云), *et al.* A floristic study on seed plants in the upper reaches of Minjiang River[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2003, **23**(6): 888—894(in Chinese).
- [34] MICHAEL K, MARCUS L. Are ridge habitats special sites for endemic plants in tropical Montane rain forests? A case study of Pteridophytes in Ecuador[J]. *Folia Geobot.*, 2009, 44: 387—398.
- [35] MICHAEL K, MARCUS L. Do ridge habitats contribute to Pteridophyte diversity in tropical Montane forests? A case study from south-eastern Ecuador[J]. *J. Plant Res.*, 2009, 122: 421—428.
- [36] WANG J H(王金虎), HAO R M(郝日明), TANG G G(汤庚国). Analysis of floristic geography of Chinese *Athyrium* Roth[J]. *Journal of Nanjing Forestry University*(Nat. Sci. Ed.) (南京林业大学学报·自然科学版), 2009, **33**(3): 25—30(in Chinese).
- [37] GAO H Y(高焕晔). Advance in the species diversity research of Pteridophytes in China[J]. *Journal of Mountain Agriculture and Biology*(山地农业生物学报), 2004, **23**(5): 431—437(in Chinese).
- [38] JEFFREY H B, STEWART B R, LORI A G, *et al.* Analyzing the impacts of dams on riparian ecosystems: A review of research strategies and their relevance to the Snake River through hells canyon[J]. *Environmental Management*, 2008, 41: 267—281.
- [39] DI MICHELE W A, PHILIPS T L. The ecology of paleozoic ferns[J]. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2002, 119: 143—159.
- [40] GAI J P, CHRISTIE P, FENG G, *et al.* Twenty years of research on community composition and species distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in China: a review[J]. *Mycorrhiza*, 2006, 16: 229—239.
- [41] LI X W(李锡文), SUN X J(孙湘君), WALKER D. The potential for palaeo botany in the explanation of China's plant geography[J]. *Acta Botanica Yunnanica*(云南植物研究), 1984, **6**(2): 121—140(in Chinese).
- [42] RENAUD L, MICHELLE VAN DER B, *et al.* DNA barcoding the floras of biodiversity hotspots[J]. *PNAS*, 2008, **105**(8): 2 923—2 928.