

維管植物比较形态学

A. S. 福斯特 E. M. 吉福德 Jr

科学出版社

維管植物比較形態學

吳人鑑 著 王德成 校稿



— 1 —

5-8.13
51

維管植物比較形态学

A. S. 福斯特 E. M. 吉福德 Jr. 著

李 正 理 譯

科 学 出 版 社

1 9 6 3

內 容 簡 介

此书共分十九章;前六章先将有关形态的各种問題給以綜合地說明,然后自裸蕨亞門开始,比較地討論了各种維管植物在系統演化过程中的形态变化;同时敘述了近年来在植物形态学上的各种新成就,全面扼要地介紹了当前植物比較形态学的动态。讀者通过此书不仅可以得到一般維管植物形态学的基础知識,并且可以进一步了解到近年来在系統发育形态学方面的各种进展。此书可作为系統植物学和植物形态学的补充材料,并且也为植物形态学、植物解剖学、植物胚胎学以及植物分类学等学科的研究工作者必需的参考。

維管植物比較形态学

A. S. 福斯特 E. M. 吉福德 Jr. 著

李 正 理 譯

*

科学出版社出版 (北京朝阳門大街 117 号)

北京市书刊出版业营业許可証出字第 061 号

中国科学院印刷厂印刷 新华书店总經售

*

1963 年 11 月第 一 版

书号: 2888 字数: 455,000

1963 年 11 月第一次印刷

开本: 787×1092 1/18

(京) 0001—2,100

印张: 22 1/3 插頁: 2

定价: 3.10 元

譯 者 前 言

植物形态学在植物学中是一門較老的学科，在十九世紀就已提出了很多重要的理論。这些理論随着近年物理和化学的进展，也經過了許多实验的考驗。一般所謂植物形态学近年也由較多比較描述的轉向实验的途径。作者从比較的观点，論述了維管植物的一般形态，同时綜合了近代在形态学中的各种分科，如实验形态学，发育解剖学，实验胚胎学等各方面的新成就，进行了全面綜合地介紹。尤其目前对于植物形态学的范围，意見十分分歧的时候，本书明显地从比較形态上来闡述植物的系統演化，可予讀者在这方面有一个清晰的概念。

同时更重要的，普通一提起比較形态学，难免会觉得“学科陈腐落后”，“新的发展不可能”等等錯誤的概念。如果讀了此书，就可看到目前的比較形态学仍在迅速发展，而且不断地提出新方向。讀者由本书中也可清楚地体会到原著者所提出的，很多是接触到生物学的中心問題。

关于本书的編著目的，叙述范围及讀者对象等等，原著者在序言中都已詳細地說明，在此不作贅述。譯者認為本书的最大优点在于能将近年在維管植物比較形态学上的各种新成就給以扼要地介紹，因此讀了此书以后，除了得到这方面的一般基础知识以外，尚可窺知这学科的一些新的动向。

不过此书原来的目的系作美国高年级大学生及研究生在这方面的一种基础教本。因此有些举例及叙述上，不免有偏向当地材料的地方（少数的已在譯文中删去）。但是主要内容則是世界性的，尤其象卷柏、銀杏等都有我国植物形态学工作者的研究。如此作为这学科的参考資料还是有它的价值。

全书在編排上，也还存在着一些問題；就是前六章就先討論一般的概念，往往会使初学者不易接受。如果将第七章到第十三章完全略去，似更象比較形态学，但如此又会缺乏縱的叙述。这样，在实际讲授时，如何弥补安排，还值得研究。

另外，书中还有一些需要改进的地方，例如几乎所有的插图（除极少数），为了太強調“艺术化”，都沒有注明放大的倍数，初学者就很难从图上得到一个正确的大小概念。这些地方，因非編譯，所以一切都未作任何更动或补充。

最后，譯文上如有錯誤和缺点，請讀者随时函告或提出批評，以便更正。

譯者 1962年6月20日

序 言

根据現代維管植物比較形态学方面的資料,来編写一本正确而有意义的教科书,是一件不可輕視的重要任务。在大专学校教学上如何对待上一世紀所累积下来的大量形态学方面的知識,已有各种不同的分歧意見,并且已清楚地反映在某些新近出版的教科书中。有些著者只詳細地叙述了低等維管植物的結構、生殖和进化;而另外一些著者,則將維管植物作为一个整体,結合整个植物界的概觀,予以比較簡單的处理。因为在讲授的方法,以及各大学的植物学的課程內容上有这么多的不同,每一类型的书籍,无疑地都是有一定的价值,也会在教学上达到一定的目的。我們相信当前很需要一本,除了能提供所有維管植物重要类羣純粹事实的描述以外,还可以清楚地表现出比較形态学的程序、一般原理、及其目的的教科书。本书就是根据这种观点来編写的。我們认为本书不仅活跃了植物形态学的教学,同时也着重的指出形态学、分类学、及实验形态发育学上的重要联系。

本书是在以往教学經驗基础上写成的,其主要目的是作为較高年級一学期的植物形态学課程——这是著者們在加州大学中已教了多年的課程,其中包括每周二次的讲授和六小时的实验,共十五周。不过,就我們看来,本书的內容不論在最高年級学生或研究生的水平上,亦很足够作为一年的課程。

由于植物学的所有領域是非常的零碎,因此首先有必要广泛討論一下有关植物形态学这一門科学的性質和其目的;这将在第一章中論述。同时亦适当地討論了植物的同源概念,以及关于形态学上解释所根据的一些主要証据。我們相信讀者在有意識地深入探討比較形态学的不可避免的細节以前是需要有这样的一个引論(这在現代教科书中則往往是省略了的)。

植物形态学的讀者,可能也会象在其他科学中所容易发生的一样——見树不見林。为了尽量避免这种普通的困难,因此在討論維管植物的各个类羣的比較形态以前,将先提出一系列的指引方向的导論(自第二章到第六章)。在这些章中,我們想总结及評述以下几点:(1)維管植物生殖史中的显著形态特征与一般方式,(2)营养孢子体的普通器官学及解剖学,及(3)孢子囊、配子囊、和胚胎的結構与发育。这几章的重要題材可以作为讲授植物形态学的入門基础。但是我們也希望在前几章导論与书中較后部分不时的互相参考,可以使形态学的原理,更容易密切地联系維管植物特殊类

型的結構和生殖的討論。

在第二章中曾扼要地說明了我們採用“管胞植物”(Tracheophyta)來代表植物界中維管植物門的理由。在這一門中,我們主要的分為四個亞門:裸蕨亞門、石松亞門、楔葉亞門、及蕨羣亞門。由於維管植物中大的分類單位的概念和命名有不斷的改變,本書中所依據的分類方法可能會被批評為過於保守或陳舊。不過,我們認為現在這種分類系統在教授法上是有相當的價值;而關於維管植物內的分門的數目,教師如果有不同的觀點時,也很容易將我們在比較形態學上所採用的陳述,納入他們自己的指導思想。

在各章中討論維管植物的亞門或目時,我們已經努力要使這部分有一個完整和平衡的處理。特別是有關裸蕨亞門,石松亞門,和楔葉亞門等几章中,包括了相當多的古植物學方面的資料;這樣在更廣泛的討論這些類羣內所存留的型式時,可以提供一個歷史的背景。本書所有的各章,在某一問題上都適當的直接引用了許多模範作品及已發表的相關文章;而完全的參考文獻,則按照字母的次序排列在每章的結尾處。當然,不能認為這種收集是一個全面無遺的參考目錄。但是可以相信,這裡所列举的文獻,已可以說明是本書中所採用的絕大部分解釋的來源,同時在有關維管植物形態學的大量文獻中,亦可能提供讀者們一些必需的線索。

插图說明是植物形態學教科書中一個重要的組成部分;在本書中無數的繪圖、圖解、及照片等,系經過慎重的選擇,用以幫助讀者抓住每章中所發展出來的要點。有些插图是從著者們自己的原圖及顯微照片中製備的。不過,絕大部分的墨綫圖,是從已發表的文章及書本中的材料,經過 Evan L. Gillespie 先生熟練的妙筆所重繪的;我們對他這種熱情的、富於想象的、和理解的合作,致以衷心的感謝。(下略)

1958 年 12 月

A. S. 福斯特

E. M. 吉福德 Jr.

目 录

第一章 植物形态学.....	1
同源的概念; 形态学解释的証据来源	
第二章 維管植物的显著特征.....	10
孢子体世代; 配子体世代; 世代交替; 維管植物的分类	
第三章 营养孢子体.....	17
茎干和根; 茎干的分枝型式; 小型叶和大型叶; 孢子体的比較解剖; 中柱学說	
第四章 孢子囊.....	39
孢子囊的位置; 孢子囊的結構; 孢子囊的个体发育和分类; 摘要和結論	
第五章 配子囊.....	49
配子囊的位置; 配子囊的結構; 配子囊的个体发育; 配子囊的同源和系統发育上的起源	
第六章 胚胎发生.....	59
胚胎的一般器官学; 极性与早期的胚胎发生; 器官的来源与发育; 从系統发育的观点論胚胎发生	
第七章 裸蕨亞門.....	68
分类; 裸蕨目; 松叶兰目; 摘要和結論	
第八章 石松亞門.....	88
分类; 石松目; 卷柏目——卷柏科; 卷柏; 鱗木目; 草本的石松类; 水韭目——水韭科; 水韭; 肋木目; 摘要和結論	
第九章 楔叶亞門.....	131
分类; 木賊目——木賊科; 木賊; 海尼蕨目——海尼蕨科; 楔叶蕨目——楔叶蕨科; 芦木目——芦木科; 拟木賊目——拟木賊科; 拟木賊; 摘要和結論	
第十章 蕨羣亞門.....	152
营养器官学和解剖学; 孢子囊; 配子体和胚胎	
第十一章 眞蕨綱.....	159
一般的特征; 分类	
第十二章 厚囊蕨类.....	166
瓶尔小草目——瓶尔小草科; 观音座蓮目——观音座蓮科	

第十三章	薄囊蕨类.....	178
	經濟上的重要性;分布及生长习性;茎干的形态学与解剖学;根;配子体;受精作用的动力学与胚胎发生;蕨类形态学中的一些特殊問題;系统分类学和系统发育学	
第十四章	裸子植物.....	222
	一般的特征;种子的个体发育和結構	
第十五章	現存的苏鉄类和銀杏.....	234
	苏鉄类;銀杏;摘要及結論	
第十六章	松柏目植物.....	257
	系统分类学;一般器官学与解剖学;孢子叶球和孢子囊;松的生殖史;摘要和結論	
第十七章	买麻藤目植物.....	289
	生长习性与分布;营养器官学和解剖学;麻黄的生殖史;麻黄、买麻藤及百岁兰之間的形态学比較;摘要和結論	
第十八章	被子植物的一般形态学与演化.....	307
	器官学与解剖学;花;传粉作用、配子体和受精作用;果实和种子;摘要和結論	
第十九章	被子植物的生殖史.....	340
	小孢子囊的結構和发育;小孢子发生;雄配子体;胚珠;大孢子母細胞的起源;大孢子发生;胚囊发育的类型;受精作用;胚乳的发育;胚胎发生;种子和幼苗;摘要	
参考文献		374
中名索引		375
学名索引		391

第一章 植物形态学

植物的形态、身材和习性有极大的不同；这是一件經驗上所熟知的事实，即使未經科学訓練的观察者也能認識。海洋的“海藻”，低洼处的“蘚类”和林地里优美的“蕨类”，北部森林里聳立着的松杉，以及果园和花园里变化多端的有花植物；所有这些不同的种类，多少都能被普通人从表面的样子上辨認出来。

不过，偶然观察植物的外貌，無論用来将植物分成自然的类羣，或者要对植物各部分的本質及关系获得深入的了解，都是一种十分不可靠的方法。因此，例如池塘或花园的水池表面上飘浮着的小的綠色植物，一般往往成一团，因为它们形状細小又缺少明显的花，就籠統的称为“水綿”，“藻类”，或甚至于称为“青苔”。但是从形态学的观点，将这些水生植物經過严格的科学研究以后，可能发现其中不仅含有藻类（在科学的意义上），而且还有水生蕨类和一些小的有花植物！表面辨認陆生植物外部的异同，也往往会同样地得到錯誤的結論。常常有許多种完全无关的植物，因为它们具有全裂的或羽状半裂的叶子，而被一般人称为蕨类。根据广义的比較形态学的观点，清楚地說明：真蕨类在叶子的形状上是十分多样化的；并且它們的區別特征，是基于精巧而可靠的結構上的相似性和生殖的方式上。最后，一些沒有訓練的观察者，会对有花植物感到混杂。一般人容易了解庭园或温室里鮮艳美丽的花卉，但是很难了解禾草类和許多乔木和灌木的生殖器官結構也是花。这样会普遍引导到一些即使是最普通的植物生殖本性的完全錯誤的概念，同时非常低估了整个有花植物的形状和习性上的差异。

显著地与这种在形状和結構上缺乏慎重的对待成对比的，就是植物形态学是企图应用严格的技术和精密的观察，来寻求这些表面下面的真相——简单地說，探索和比較这些形状、結構和生殖等潛在的情况；而这些組成則是解释植物异同的基础。早期形态学方面的研究的最大收获之一，就是認識到由一些比較少数基本器官类型所組成的植物体。如此，叶、茎及根被認為是营养器官的主要类型；而它們的大小、形状、比例、和排列則很可有各种不同的发育或改变。当植物的生殖史方面的知識增加以后，这种主要器官范畴的短行列中加入了孢子囊和配子囊；因此同时建立起了对植物器官的相似或同源的广泛比較研究的重要性。这里讓我們先較仔細的检查一下同源的概念，因为这是要用来解释植物的形状与結構的。

同源的概念

伟大的詩人和哲学家 Goethe 的著作中曾表达了同源概念的精華；他并且首創了“形态学”这一名詞（照字义上是形状的科学）。Goethe 討論了高等植物各类叶状附属物之間形态关系上的性質。他在 1790 年发表的“植物的变形”的著名論文中，认为这些器官：如子叶、营养叶、苞片、以及花的各部分之間是沒有真正的界綫，它們都是属于叶子的同一类型器官（Arber, 1946）。虽然 Goethe 的学說曾被批評为一种唯心的形态学，但是事实証明，这是一种很敏銳的观点；而已成为近年将花当作是一种具有叶状附属物的有限軸的理論基础（参看第十八章）。

十九世紀植物学知識的迅速发展，加強了同源概念的重要性的說明了許多同源現象研究的需要。Goethe 的意見，以及較早 K. F. Wolff (1759) 对于茎干¹⁾生长点上叶子起源的觀察，給植物中一系列同源現象鋪平了一条更好的了解途徑。从茎干上來說，这种系列同源的名詞，相当于指茎干上一連串的叶性附属物的起源的方式和位置上的相互关系。因此，芽的鱗片可以认为与营养叶是系列同源的；因为芽鱗象营养叶一样是从茎干頂端的側面上发生。古典的和現代的个体发育的研究，已經說明营养茎干与花茎干上的各种类型的叶性器官，其起源与早期的組織发生在細節上十分相似。而且，在同一植物中，各种不同类型的叶性附属物常常連接着中間的形式或过渡的器官。另一方面，植物的一般同源概念，很难用个体发育來說明[参看 Mason (1957) 的評論]。因为，植物不象高等动物，乃系特具有一种开放的生长型式——植物的胚胎并不是成长时的縮影；因此不能根据不同种类植物中的二种器官的位置、发育、和形状上的相似性來說明同源現象。种子植物的子叶系在胚胎的第一节上发生；在这一点上，各种之間可能是同源的。但是，譬如說，無論从个体发育或系統发育上来看，維管植物中所有的营养叶是否都是同源的，却是一个很不容易解决的問題（参看第三章）。

植物的同源問題，自从达尔文在 1859 年发表了經典的“物种起源”一书以后，已經完全改觀。他的关于植物和动物的形状及器官方面逐漸适应改变的自然选择理論，使得同源的所有問題上，都发生了深刻的影响。目前形态学的目标已变得很清楚：即由历史（系統发育上）的观点来解释形状与結構。器官之間的相似性或同源，可能认为是从一个共同祖先“类型”所演化的結果。如此，从上世纪的后半期一直到現在，已有強烈的傾向用系統发育来解释形状和結構。另外，就所有各种同源的概念的

1) Shoot 一字，始終还没有一个适当的譯名；已审定的几个譯名，对此处都不甚适合，現在試譯成“茎干”，不过其中系包括叶的部分。——譯者注

影响來說，形态学的系統发育研究已經提供了植物界中一种更真实而自然的分类系統。

同源現象的可靠說明，很明显地是需要考虑到广泛地从各种不同来源的証据。而形态学上的各种学說，促进了侧面証据互相調和的可能性。因此这一章可能从扼要的評論証据来源而得出最适当的总结；而这些証据来源，应该充分的被重視来解释植物的任何形状和結構的問題。

形态学解释的証据来源

成长的形状和結構

比較形态学上数量最多的材料，是关于成长植物的形态的研究結果¹⁾。从这些研究所得到的資料，对于我們来了解下列的各种問題都有显著的貢獻：(1)叶性器官的形状、脉序和叶序(在軸上的排列)，(2)根和茎干系統中分枝的式样，(3)产生孢子的結構，如孢子叶、孢子叶球和花的形态組成。在十九世紀后半期，植物中初生維管系統的研究逐渐受到了重視；并認為这是解释植物器官的形态本質或同源的关键。今天形态学中繼續广泛应用的維管形式是根据这样一个基本假設：就是初生維管系統在系統发育上，比起其他組織系統較為稳定或保守，因此可靠的可以作为形态学上解释的标准。支持这种假設的很多例証，不仅是根据現存的植物中的比較研究，而且还很多，是从灭絕了的植物的营养和生殖結構中所完整保存下来的維管化型式。应用維管解剖学来确定同源的許多例証中，显著的有下面一些：花部器官形态学的解释(詳細的，參看第十八章)；維管植物叶迹的系統发育上的解释(意指在节上分散到叶中維管丛的数目)；以及原始的植物和进化的植物茎和根中初生木質部发育形式的比較。除了強調初生維管組織以外，对于次生木質部，木材的細微結構或組織学亦曾予以詳尽的觀察。这些研究的結果，已經应用在鉴定种子植物分类的科属；特别是用在决定管胞和导管的演化特化作用的起源和趋向(Metcalf and Chalk, 1950; Bailey, 1954)。

1) 严格的說，“成长的”这一个名詞，对于单个高等植物的涵义，和单个动物，例如脊椎动物，并不相同。脊椎动物经过胚胎发生，产生出一个真正成长的生物有机体，其中在个体的一生中不再产生新的器官。但是在維管植物的茎干和根中，由于頂端上的分生組織或胚胎性区域的繼續活动，結果形成了一种开放的生长体系。这在个体的整个生命活动过程中，特别的可不断的形成新器官(图 1-1)。而且，許多維管植物的維管形成层，比較广泛的在茎和根的較老部分，有周期性的增加次生維管系統。因此为了說明上的方便，“成长的”将指完全发育了的植物器官或組織而言，而不是指整个植物。

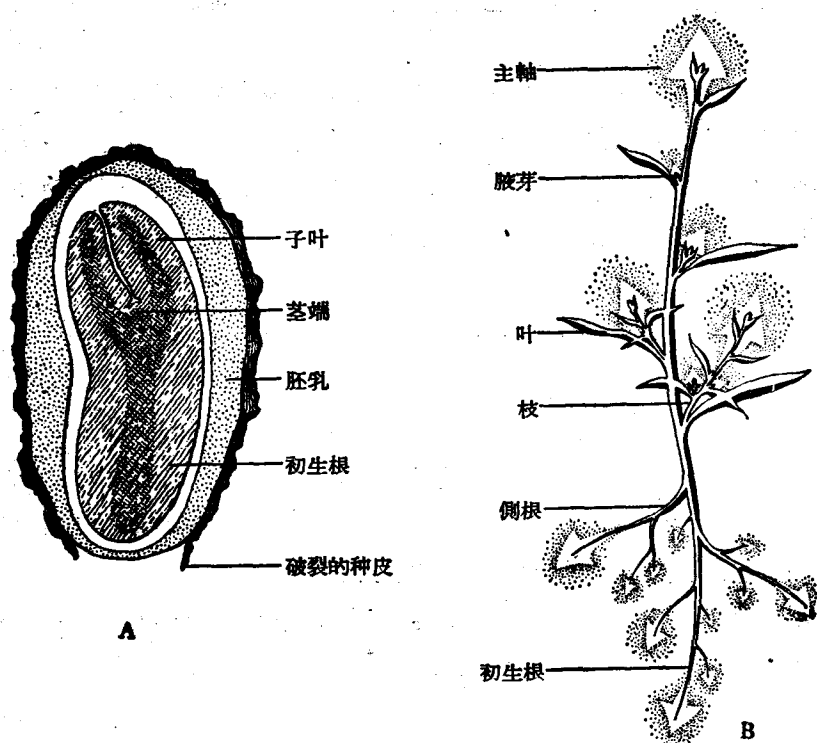


图 1-1 維管植物的开放生长系統。A, 双子叶种子的纵切面, 簡單的說明胚胎的器官, B, 图解說明一个幼小孢子体的茎干和根系頂端生长的开放形式, 和連續形成的器官。[A, 自 Avery, Amer. Jour. Bot. 20: 309, 1933, 重繪。]

化石的証据

有关一般系統发育說明上的一个突出問題,就是很难确定器官、組織和細胞演化发育的次序。在維管植物的孢子囊或叶子的演化历史上,一个完整的化石,可以作为这些重要結構的特化作用的起源和趋向的証据;但是不幸得很,就古植物研究上所得到的化石是十分的零碎。因此,系統发育的各种学說,大部分仍是根据現存植物的比較研究所推想出来的間接証据。植物形态学的历史中充滿了这样的例子,就是各种形态类型的同一系列中,有些观察者解释为是一种綜合进化的系列,而另外的一些人,却认为是一种順行退化的系列。換一句話說,决定某一构造是原始的还是进化的,是依靠对于系列中显著“簡單的”类型的解释;这就是說这些类型可能认为是刚开始,或者已经是特化了的終点。許多簡單的类型,过去认为是原始的,現在却觉得是特化的,是由于演化上退化的結果。因此很清楚的說明,要論断系統发育上一种器官的本

質,必須根据植物的古代和現存的型式加以审慎的估价。新的古植物学上的发现,將繼續要求形态学家重新考虑和修改許多仅仅根据現存植物的所謂經典的观点。

除开叶、茎、及其他結構的印痕化石或內模化石外,最重要的是部分或全部保存下来的維管植物的器官和組織的化石。表皮层(包括显著的气孔)往往被完整的保存下来,并且已为 Florin (1931)很出色地用來說明裸子植物的演化历史。关于早期陆生植物輸导系統的结构亦已有很多的研究;这些資料对于現存植物維管化式样的理論解释提供了一个真实的背景 (Bower, 1935)。生殖构造,例如孢子囊、孢子、孢子叶球、果实和种子,亦被发现有保存得很好的;这些材料經過了古植物学家和形态学家的仔細研究,对于重建古代世界上植物的生活,和繼續修正植物的相互关系及分类,作出了显著的貢獻 (Arnold, 1947)。

扼要地总结这部分討論时,必須特別指出,由于化石所显示出来的事实,已經說明了植物中的平行演化或非同源之間相似的可能性。这些名詞指出,在互相分离得很远的各类中有各自独立的起源和演化发育,但明显的可有相似的构造。一个平行演化的很好例子,就是有許多明显区别的植物类羣中的各自独立发育的种子。这些类羣中,有的,例如本內苏鉄目,系代表一羣已灭絕了的裸子植物,并且很少証据能够証明这一目是演化成近代种子植物的古代类羣。如果接受平行演化这种观念的話(有許多事实可用来支持这种观点),在假定这些基本形态結構,如叶、种子或孢子囊的单源时(由同一原祖演化时),必須十分小心。所有这些結構,在現存和化石植物的各种不同类羣的演化上,可能不只起源于一种方式。

个体发育学

形态学上說明的一种很重要的証据来源,是由个体发育的研究中得来,——植物或其組成的器官、組織或細胞,从原基时期一直到成熟的真正发育。組織发生是个体发育研究的一方面,系討論細胞和組織的起源;而胚胎发生和器官发生則关系到胚胎和器官的发育的历史。不过这里必須着重說明一点,就是个体发育的研究中划分出这样一些界綫,大部分只是为了便于將植物作为整体的来了解发育特征上的各种情况。

因此,个体发育有如系統发育,是討論发育上的起源和阶段。个体发育研究的惹人注意是依靠观察者的能力,以相当正确和全面的重建了形状和結構的改变順序,这种改变是真正的存在一个器官的原基和成熟之間的。系統发育——討論过去在形状和結構上的变化程序,象我們所見到的,由于非常零碎的化石,在复原上是受到了限制。

詳細了解个体发育的重要性,清楚的表現在說明維管植物的生活史方面。自从 Hofmeister (1862) 对于世代交替的經典研究以后,已經重复的証明这二个世代(孢子体与配子体)中的每一个,在个体发育上都是从单个細胞开始的。由減数分裂的結果所形成的孢子是原基細胞,由此产生配子体;而配子結合或受精作用以后,則形成了合子,并成为孢子体的起点。这样,植物形态学中最奧妙的一般法則之一的世代交替,系根据个体发育研究的結果(參看图 2-1)。

个体发育的研究对于解决許多形态学上特殊的問題也証明是重要的。例如区别維管植物中孢子囊的二种主要类型,主要的是根据它們的起源和早期的发育方式(第四章)。同样,从上世纪到現在很多关于叶性器官的个体发育的研究,已闡明了如托叶、芽鳞和特别是花器官等的結構在形态学上的解释 (Foster, 1928, 1935)。近二十年来在維管植物頂端分生組織的結構和生长等經典問題上的注意,已有显著的复兴。这些研究不仅非常扩大了我們对于器官发生和組織发生方面的知識,并且着重的指出在探討植物发育的問題时需要应用試驗的办法 (Gifford, 1954; Wardlaw, 1952; Torrey, 1955)。

不考虑个体发育証据的論証价值,要清楚地了解形态学問題上个体发育的解释是有一些限制。其中最重要的一种限制,就是假定在植物中存在着重演的現象。按照重演的理論,一个有机体的个体发育系趋向于——以縮減的形式——重复或重演它的演化历史。所謂植物重演中一个通常引用的例子为幼苗发育时的幼态叶;这种叶子与同一植物成熟时的营养叶,在大小、形状、和脉序等都有明显的不同。不过,这种幼态叶,在形态学上能否在任何情况下都可作为祖先的叶子类型的可靠綫索,是有很大的疑問。一般地,个体发育的順序,不管幼小植物中叶子类型的連續变化,或一种器官或組織的种种发育阶段,并不能完全正确地描述演化历史的复杂途径;因此作出重演理論时應該十分的小心 (Sahni, 1925)。真的,个体发育順序的范围和特征的变化很大。在有些場合,某些結構的个体发育可能比較地延长,如此可以有一系列很清楚的时期用作系統发育上的估价。例如导管分子在个体发育的后期才获得了它們特有的穿孔形式,而其发育的早期可能十分象管胞,这种无疑的反映了系統发育上的进化。不过,某种构造的个体发育历史很普遍的是显著地縮簡或随意伸縮;因此,用来研究系統发育的問題可能很少或没有什么价值。

总之,我們可以很好的認識到个体发育过程和系統发育过程之間的重要的相互关系 (Mason, 1957)。演化或系統发育系包含着历史上的改变,但是从我們現在的觀點:“改变”是受許多因素的影响;这些因素使得个体发育的过程发生逐漸的或突然的变化。成熟的管胞是不会变成导管分子;一个单叶亦不会产生出复叶。但是,不論管

狀細胞或葉性器官演化上的改變,都是由於這些結構在個體發育上向前變化的結果。誠如 Bailey (1944)已清楚的說過:“在比較形態學和發育形態學中,將維管植物作為整體,依照廣泛的系統發育觀點,以個體發育的變化來研究其相互關係的問題時,對於一般通則的歸納,將會有更好的收穫。”

生理學與形態發生

如果認為植物形態學在植物學中只是描述形狀和結構以及說明系統發育的學科,那麼可能覺得這與植物的機能活動可能很少或甚至於毫無關係,而也就會將那些部分完全歸入到植物生理學。但是,難道這不是十分人為,而不是我們所非常不希望要促成這種形態學和生理學的巨大割裂? Goebel (1900)在他的巨著“植物器官學”中曾認為:“器官的形態和機能之間互相有着最密切的關係”。Haberlandt (1914)企圖以功能作為基礎來分類和表達植物的組織系統特徵時,也遵循了同樣的觀點。大量的證據說明,要解釋形狀和結構,論理上是不可能和功能分離的。維管植物中的孢子囊和配子囊是複雜的多細胞器官;它們的結構、個體發育和系統發育等構成了形態學重要部分。但是這些器官不僅在植物的結構上表現出特殊,——它們在功能上亦很重要;孢子囊中產生孢子,由此形成配子體,而配子囊則發生出植物正常有性生殖中所不可缺少的精子和卵。另一個說明結構和功能相互關係的例子,為維管植物木質部中的管胞與導管分子。這二類細胞的形狀與構造有很大的變化;從形態學上這些可以作為很有價值的标准來廣泛的說明整個維管植物的木質部。管胞與導管分子在植物的生理上,主要的作用是輸導水分;這種重要的功能和它們進化上的特化,則明顯的有密切的關係 (Bailey, 1953)。最後,我們還可以舉一個結構與功能相關的例子:維管植物的營養葉。這種器官雖然在形狀、大小及詳細結構上有很大的變化,而主要的則是大部分維管植物進行光合作用的一種結構。

從這幾個例子已可以清楚的說明植物的器官和組織,在形態與功能上是肯定的有相互的關係。雖然植物中許多解剖特徵的適應或功能上的意義還不能用實驗來證明,但是嚴格的將形態和功能分開,會象 Goebel 所指出的,這樣一種態度,勢必導向“完全沒有結果的一些空論”。

這一章里我們企圖說明一下形態學,主要的是來肯定一種結構系代表什麼(即其同源的問題),和在個體發育或系統發育上的如何產生。但是這在生物學的基本問題上,仍有許多問題還沒有得到解答:為什麼器官和組織的形成過程中,會特別具有這樣有秩序的、完整系列的各種發育時期?為什麼各類維管植物的受精卵能產生出完全不同類型而有一定組成的胚胎,從而發育成十分不同的成熟孢子體?為什麼在莖

干的頂端所产生結構上相似的叶原基,能够发育成如芽鳞、营养叶、和花器官等这样許多不同的附屬物?再为什么当在組織形成时,有些起源于同一分生組織的細胞,会向着这样根本不同的方向分化?要在素因形态学中找出这些和相似的問題是实验形态发生学的目标,而这一方面也是近代植物科学中发展得最为迅速的一个領域。

用实验的形态发生学探討形状与結構的問題时,主要的是依靠一些决定因素(遗传的,生物物理的,生物化学的)的各种技术;这些因素可以“决定”发育形式的某一类型。应用近代的方法,在生活的莖端上已經有可能进行許多精巧的操作——包括切开或除去頂端或幼小叶原基的一部分等手术。如果这种毀損了的頂端仍能存活时,那么就可以追尋它的反应,并且加以切片,而来决定这些存留細胞和原基器官的分化形式。这样的实验方式,已在眞蕨类(Wetmore and Wardlaw, 1951)和被子植物(Ball, 1950, 1952a, 1952b)中获得成功。其結果已应用来解释維管植物的組織发生和器官发生的原因(第十三章)。研究者亦已在适当的人工培养基中培养成功了分离的莖端或根端,并且試驗了各种生物化学和生物物理因素对它們发育上的影响(Wetmore 1953, 1956; Torrey, 1955)。某些低等的和高等的維管植物在人工培养下,已有可能从一个分离的莖端产生出整个植物。

在莖干和根頂端分生組織的形态发生实验,以及最近很多在細胞、組織、及器官的人工培养上的观察,都討論了植物被分离部分的能够有独立生长和分化的潛能。这种研究,在更好的了解植物的形状和結構的发生上,将有很大的前途;不过在本书中因为限于篇幅,尚不能就所得的这些結果予以詳細地评价。关于植物形态发生方面的广泛討論和大量文献中的一些参考資料,可参閱 White (1943); Maheshwari (1950); Wardlaw (1952, 1955); Wetmore (1953, 1956); Ball (1956a, 1956b); Torrey and Shigemura (1957); Steeves, Gabriel, and Steeves (1957); Steeves and Sussex (1957)。

总之,这里值得指出实验形态发生学是一种綜合的科学。其中必須調和的包含了比較形态学,遗传学,生物化学,生物物理学,以及个体发育学等方面的証据。但是我們必須記住,实验性的探索范围應該建立在現存植物的多种多样形态和結構类型的真正幅度以內。象我們所看到的这种形态上的体制,是植物在难以相信的一个漫长时期进化后的产物。因此,誠如 Wardlaw (1952) 所已指出的,我們万分需要应用对于特殊因素的已有了解,繼續努力使比較形态学的数据和观念趋于完善;这些特殊的因素,在目前好象是控制着植物的形状和結構的发展。

参 考 文 献

Arber, A. 1946. Goethe's Botany. *Chronica Botanica*. 10: 67—124.