

科學譯叢

被子植物的起源

塔赫他間著

科學出版社

科學譯叢

被子植物的起源

A.И. 塔赫他納著

朱 澂 汪勁武譯

王 伏 雄 校

科學出版社

1955年9月

內 容 提 要

本書是蘇聯植物學家塔赫他間根據他本人的研究，深入淺出地論述被子植物起源問題的著作。作者首先討論了被子植物對人類生活上的重要性及其在進化上的優越性。接着介紹了被子植物出現的地質年代；分析了被子植物在白堊紀大量出現的原因，特別指出了地理變遷及昆蟲傳粉的重要性。作者又着重的討論了被子植物的祖先及現代原始的被子植物類羣的親緣關係；討論了單被植物及單子葉植物的起源問題。最後提出了作者本人制定的新的被子植物的系統。本書的特色是作者在討論該問題時引用了植物形態學、解剖學、生態學、花粉學、古植物學、植物地理學等資料，按照被子植物系統發育的過程，逐一論證了被子植物進化過程中的重要問題和提供了充分的事實根據。

被子植物的起源問題，係植物學中極為重要和極有興趣的問題，雖然經過了長期的研究，但至今尚缺少具體的實證。因此本書可以作為研究高等植物系統發育學的重要參考書，並可作為大、中學教師及同學學習植物學的參考書。

被子植物的起源

Происхождение покрытосеменных
растений "Советская наука"
Москва, 1954

原 著 者	塔 赫 他 間 (А. Л. Тахтаджян)
翻 譯 者	朱 熾 汪 勁 武
校 訂 者	王 伏 雄
出 版 者	科 學 出 版 社
北京東四區帽兒胡同2號 北京市書刊出版業營業許可證出字第061號	
原書出版者	蘇 聯 科 學 出 版 社
印 刷 者	北 京 新 華 印 刷 廠
總 經 售	新 華 書 店

書號 0281

1955 年 9 月 第 一 版

(譯) 175

1955 年 9 月 第一次印刷

(章) 0001—2,080

開本: 787×1092 1/25

字數: 64,000

印張: 3 7/25 插頁: 1

定價: (8) 0.50 元

“作者將本書獻給阿夫里卡·尼克
拉維契·克里什托佛維契，以資紀
念。”

序 言

被子植物的起源及進化是現代植物學中最突出的問題之一，早就引起許多自然歷史學家的注意。可是現代的科學還遠不能解決所有關於被子植物的起源及歷史發展的基本問題。因此在本書中我們要提醒讀者注意，除了事實和綜合外，他可以見到牢固建立了的科學，也可以見到不少假設，其中不少是反映了作者本人的觀點。爲了和自己辯解，作者提請讀者注意哥德的話：“假設——這是腳手架，它升起在建築物的前面，當建築物完成後，就拆除了；對工作者來說，它們是必要的；但他不應該僅僅用腳手架來建築”。而被子植物系統發育的建築物還未建成，它的輪廓才剛剛出現。

在本書的敘述中，提出了作者制定的新的被子植物系統概要，一直排到了科。在組成這個系統時我們企圖利用一切事實的總體，不僅是形態學、生態學和植物地理學領域中的事實，而且也利用了比較解剖學、花粉學、胚胎學和一部分細胞學和生物化學領域中爲科學所累積的事實。作者採用了專門的章節詳細的敘述及論證自己的被子植物的系統。

感謝列寧格勒大學昆蟲學教研室 Б.Н. 什凡維契 (Шевальер) 教授的許多珍貴的意見，作者認爲這是自己最大的愉快。

А. И. 塔赫他間

目 錄

序言

第一章	被子植物的重要性·····	1
第二章	被子植物——陸地的征服者·····	4
第三章	地質紀錄的一頁·····	7
第四章	被子植物之謎·····	10
第五章	被子植物的祖先·····	23
第六章	古代生命的片段·····	29
第七章	“單被植物”的起源·····	46
第八章	單子葉植物的起源·····	55
附錄	被子植物的系統·····	62
參考文獻	·····	73

第一章 被子植物的重要性

被子植物是最豐富和對人類最重要的一個植物類羣。在現代植物界中被子植物的優勢不僅表現在它們種的數目已達三十萬，而且它們的個體也有巨大的數量。因此在覆蓋陸地的植物組成中，被子植物起了主要的作用。除開地衣類和苔原的蘚類，沼澤的水蘚和在氣候寒冷地區佔有相當廣闊的面積的針葉林以外，覆蓋着我們行星陸地的，主要是被子植物的代表。即使在針葉林中就種和個體的數量來說常常佔優勢的還是被子植物，而在苔原和蘚類的沼澤中它們常常起着十分顯著的作用。

被子植物對於人類有十分特殊的意義，在利用它們如食物上是這樣，在其他許多方面，如造紙，建築材料和很多別的用途上也是這樣。自然，隨着化學合成的發展，人類就逐漸以有機合成產品來代替植物原料，例如我們目前的橡膠的生產。

甚至在我們這時代人類社會的生活不利用植物界是不可能想像的，而且人類的食物歸根到底還是植物。而在人類生活中起着最重要作用的植物，在絕大多數情況下屬於高等植物，主要是被子植物，少數是屬於松柏植物。在低等植物中對人類生活起最大作用的是真菌、細菌和在較少的程度上是藻類的代表。但是和被子植物比較起來，細菌和真菌起的作用仍是極小的。當然，不是所有的被子植物對於人類的生活都有同等的意義。其中最重要的是用作營養的，特別是糧食禾穀類以及馬鈴薯和其他的塊根植物（番薯、薯蕷、芋）。糧食禾穀類中特別是稻子、小麥和玉米以及塊根植物在人類生活中有最大的意義。然而各種果樹植物也具有重要的意義，在亞熱帶和熱帶

國家中所佔比重特別大。對於阿拉伯人說海棗是每日的食物，而對於熱帶國家的居民說香蕉也起了這樣的作用。對於人類有很大意義的還有植物油類。除開充作人類的營養以外，植物油類還廣泛的應用於機器、醫學、染料、化粧品工業等等上。工業生產要耗費掉比人類用作食物還要多的植物油。含油植物的數量是很多的。食用植物中還有些種類是出產糖的，特別是甜菜和甘蔗。在人類生活中蔬菜植物也有相當大的作用，蔬菜植物的數量也是很大的。很多香料植物而且是最有價值的，起源於熱帶和亞熱帶，這些植物如樟樹、丁香樹、肉桂、胡椒等等。含有刺激性物質的植物，特別是茶、咖啡，可有很大的意義。這些植物在人類生活中佔有特殊的地位，其中含有廣泛運用在醫學上(古柯鹼、嗎啡等等)的麻醉物質。

可是植物在人類生活中的作用不限於用作食物或被應用為調味的和刺激劑。對於衣着的製造植物也有很大的意義。世界上一切民族的大部衣着是由各種紡織植物的纖維製造出來的事實足以說明。但是，除了穿着的布匹以外，植物纖維可用作製造汽車外胎、帆布、線、繩索等等工業紡織物。紡織植物和許多其他植物的纖維也用作紙張的生產。同時，製造用於各種目的的紙張，紙漿和纖維素。而現今在紙張製造上有最大意義的是木材。與木材相比，所有其他獲得製造紙漿的來源都是很小的。

木材不僅僅被用作紙漿的製造。木材用作獲得熱和光的來源也是很重要的。由於燃料的需要還引起了比在獲得紙漿的原料上還要大的木材的消耗。在建築業和造船業上，以及在傢具和很多旁的日用品的製造上，木材有很大的用處。除開木材以外，人類還利用煤、泥炭、煤氣和石油作為燃料。但是煤和泥炭也是古代生活植物的殘骸，而石油無疑的是有機物的來源，因而歸根到底仍是植物界的產物。

藥用植物和原料植物有很大的意義；人們利用了超過一萬種的藥用植物。原料植物的種數就少得多，但是其中有一些，特別是熱帶的橡膠植物有非常重要的意義。從植物裏面還可提取各種香精油、

染料、單寧物質和軟木塞等等。最後，在人類生活中有甚大意義的被子植物還可用作觀賞植物。

但是人類不僅僅利用自然所賦與的植物，而且也創造了新的栽培植物類型，創造了許多新的品種，並且經常改善它們。人類爲了自己的需要而栽培植物，積極影響其周圍的自然環境。在從資本主義的奴隸地位獲得了解放的人們面前，對於植物富源的最合理的利用和對自然的改造開闢了從未有過的可能性。在綠化都市和鄉村的同時我們改變了它們的面貌，而灌溉廣闊的沙漠，改變它們成爲花園¹⁾。這是指日可待的，當生命的過程更深入的認識後，會給予我們充分掌握這些過程和創造出過去人們祇有夢想過的植物類型的可能性。

¹⁾ 關於被子植物對於人類生活特別是在蘇聯國民經濟上的深遠意義可參看 М. И. 戈林金 (Голенин) 的“植物界是自然的生產力”一書，莫斯科自然研究者協會出版社，1949 年。同時也可參考下面這一本有趣的書：哈欽松和密爾凡耳，植物的故事和它們對於人類的用途。倫敦，1948 年 (J. Hutchinson and R. Melville, The story of plants and their uses to man, London, 1948)。

第二章 被子植物——陸地的征服者

被子植物具有比蕨類和裸子植物廣泛得多的適應性。它們容易適應於各種各樣的生存條件，在那兒只要可能生長高等植物就隨處生長。從最高山峯的寒冷的懸崖上到熱而乾燥的鹽土地和沙漠中我們到處能看到被子植物的代表。甚至在淡水中被子植物也起了最重要的作用。它們也適應海水中的生活，雖然只有數十種是唯一的高等植物居住在海水中的代表。在苔蘚、石松、木賊、蕨類以及裸子植物中沒有足夠可塑的類型，得以適應鹹的海水中的生活。可見被子植物可塑性的限度是最大的。

生長在最不同的環境條件下，被子植物能夠形成無窮盡的各種各樣的形態和結構，大小的變化由最小的植物如浮萍、到高過百米的巨大樹木¹⁾。同時，除了直立的木本和草本被子植物以外，我們常常可以看到，特別是在熱帶和亞熱帶國家，各種大藤本植物——纏繞的和攀緣的植物。在潮濕的熱帶森林中很多被子植物，特別是蘭科、天南星科和鳳梨科，適宜於生活在各種木本植物上——變為附生植物。附生植物不寄生於其他植物，而僅僅在它們上面生活。它們產生一些很特殊的適應，容許它們生活在這種缺少土壤和水分的特殊的生活條件下。只要想到產自東印和馬來的極巧妙的附生植物 *Dicchi-dia rafflesiana* (瓜子金屬) 就夠了，這種植物除了普通葉子以外，還有變態的瓶狀葉子，在其中聚集為螞蟻帶來的泥土，還有由樹上滴下來的水。在這種天然的“花瓶”裏面，植物形成不定根，它們在瓶裏沿著瓶壁強烈分枝，並取得營養物和水分。在蕨類中也有很大數目的

¹⁾ 例如幾種橡樹

附生植物，但是我們很少看到過這樣複雜的適應。我們還看到在肉食的被子植物，常常稱做“食蟲植物”中，有更奇怪的適應，它們甚至不祇是依靠昆蟲為生。爲了獲取犧牲者，這些兇險植物竟採取這樣的詭計：當昆蟲和其他的小動物附着在植物上時，就被像茅膏菜所有的特殊的有黏性的腺體黏住了，葉片很快就閉合而靈巧地捕捉了動物，如捕蠅草 (*Dionaea*)，或者，最後，犧牲者落入特殊的瓶狀，罐狀或小藥瓶狀葉子裏面，在那裏它們被消化了，如熱帶的豬籠草和我們廣泛分佈於淡水中的狸藻。狸藻腺囊的結構是很巧妙的，這種異常複雜的機構，它的作用直到本世紀頭二十五年才被闡明（參看 Lloyd, 1942）。被子植物中還有各種寄生植物，從別的植物中吸收營養物質，因而靠別的植物生活。如列當或兔絲子是大家都知道的寄生植物。但是特殊有趣味的是在婆羅洲和蘇門答臘島遇到的著名的寄生植物：大花草 (*Rafflesia arnoldii*)，其營養器官強烈的改變了，簡化了，只是爲了從寄主植物的根上吸取營養物質。相反的，大花草的花達到了很大的體積，有一米以上的直徑。極爲多種多樣的適應性也發現於荒漠及水生植物中。若是談到各種花的傳粉和種子果實的散佈的適應性，那就一言難盡了。在這裏充分顯示了大自然無窮無盡的創造。

按照被子植物本身結構的水平，它在植物界系統中所佔的地位，正如哺乳類在動物界所佔的地位一樣。在被子植物中孢子體外表的區分及其組織的分化達到了最完善的程度。被子植物葉的器官達到了很大的可塑性，而輸導系統是最高的組織。被子植物的機械組織，保護組織和儲藏組織也已經完善了。被子植物的花也充分的達到了相當高級的組織，它的不同在於比裸子植物的球花有多得多的形式。被子植物的配子體達到了很高的發展水平，大大簡化，以最少的分裂次數而發育。在被子植物雌配子體中的頸卵器已不發育，而配子體本身得到了很特殊的結構。在被子植物中發生特殊的所謂“雙受精作用”給予它們特別大的生物學上的優越性。

被子植物形態上的進步與它們明顯表示的機能上的進步有密切

的聯系。生理機能的分化在被子植物中達到了最複雜的程度，並且機能本身是顯著的完善了的。特別是被子植物比裸子植物和蕨類植物有大得多的對光利用的適應性。研究光對於變綠過程的影響，光合作用和有機物質的積聚，柳比明科(Любименко, 1927, 1933)曾作出結論，就是對於光的生活方式的適應是與植物形態的進化平行發展了的，被子植物類羣在這方面達到了適應的頂點。被子植物需要大量光能，因為在原葉綠素還原為葉綠素而變綠時已利用了光能。

光在被子植物生活中的重要性的提高，不僅因為用於有機物質的合成的光比在低等植物類羣中要大，而且也因為光更多的參與了營養過程和植物地上部分可塑性物質的改造。這特別明顯地表現於所有具葉綠素植物中葉綠素的形成和積聚過程中。按照柳比明科的話，“這兒我們看到了被子植物與其餘的植物明顯區別的生理界限，如在生殖器官的形態上。”按照他的見解“被子植物在生理上的類型可以說是具葉綠素植物的類型，這種植物在進化過程中喪失了無光條件下綜合葉綠素的能力。”同時被子植物葉綠素的形成在很微弱的光中開始了，而當光的強度比溫帶全日照微弱得多時，色素的聚集達到了最大的限度。甚至在蕨類和裸子植物中已漸漸地發展適應於更廣泛的和各種各樣的對光的利用。而被子植物的祖先同時伴隨着失去了對暗反應和過渡到光化學反應的能力。被子植物是一羣適應於最完善的利用日光能的植物類羣。由於這種原因就有了喜光被子植物類型產生的很大的可能，喜光植物的特徵是具有更高度的感光性，因此發生了特殊化的光週期反應，這種情形在一年生牧草中間特別的發展。

究竟何時出現了被子植物，它們起源於甚麼地方，裸子植物中那一種是它們的祖先呢？

第三章 地質紀錄的一頁

被子植物形成的最初階段，它們的前期歷史至今還隱藏在地球內部。這兒特別有力的表現在早爲達爾文所敘述的地質紀錄的致命的“不完全”上。關於被子植物進化初期古植物資料的缺乏，說明了大概它們在最初時期在地球上的植被中起着很小的作用，而且只有很有限的分佈。按照 А.Н. 克里什托佛維契 (Криштофович, 1950) 的見解，我們在化石狀態所找到的新的類型，通常是在它們已經開始起着更加明顯作用的時候而不是在它們剛剛發生或只是佔據很小的地位時。但是被子植物初次出現是在侏羅紀植物區系中或甚至在三疊紀末期，而在當時位統治地位的蕨類植物銀杏目、蘇鐵目、本納蘇鐵目和松柏目中只起着極小的作用。

被子植物的遺跡的發現開始於侏羅紀的地層中，而且開始時它們的代表祇是小孢子。從蘇格蘭的勃羅爾 (Броу) 侏羅紀煤層中發現被子植物的小孢子。它們有兩種類型——單溝的，和睡蓮的小孢子相似，以及三溝的，和蓮的小孢子相似，與單溝和三溝小孢子相似的類型也曾發現於斯卡尼亞 (Scania) 西北部下侏羅紀的地層中。按照埃爾特曼 (Erdtman) 的意見，在那裏所發現的小孢子類型之一是木蘭類型，但是十分可能也屬於裸子植物的小孢子，在裸子植物代表中也遇到過典型的單溝類型。而第二種類型屬於三溝類型，三溝類型僅發現於雙子葉植物中而在裸子植物和蕨類植物中是完全不知道的。因此在侏羅紀發現三溝小孢子是被子植物已生存於侏羅紀的無可疑義的證明。但是因爲三溝類型是從單溝類型衍生出來的，因此後者的類型應當發生得早得多，大概還在三疊紀末期。因之，被子植

物起源於三疊紀是完全可能的。

在侏羅紀的地層中也有木材，它們的組成好像現代一些原始無導管被子植物的木材一樣。這樣的木材標本中的一種在靠近加爾各答的西北部孟加拉發現，為印度植物學家薩赫尼(Сахни, 1932)所描寫，命名為 *Homoxylon rajmahalense*。後來，雅爾莫連科(Ярмоленко, 1939)描寫了同型木質部屬(*Homoxylon*)的兩個新種——一種來自天山西部的下侏羅紀，另一來自烏拉爾東斜坡上的下白堊紀。薩赫尼和雅爾莫連科把同型木質部屬列入原始的無導管的被子植物類型，水青樹屬(*Tetracentron*)昆欄樹屬(*Trochodendron*)和八角科(*Winteraceae*)之中。但是根據同型木質部屬木材結構看，與本納蘇鐵有很多共同之點，正如中國¹⁾及印度植物學家徐仁和鮑斯(Hsü & Bose, 1952)的研究所證明的一樣，同型木質部屬應當屬於本納蘇鐵科，而且顯然是合掌木屬(*Bucklandia*)的一部分。

被子植物葉子的印痕初次發現於北美及葡萄牙的下白堊紀前半期的地層中，但是它們還不多，而且不完全確實。只有在下白堊紀的下半期(阿爾勃斯及阿泊茲基層)才出現了無可置疑的雙子葉植物葉子的印痕，雖然這樣發現目前還是很少的。不過這些為數不多的被子植物葉子的印痕在北半球的各個地點(西哈薩克斯坦、遠東、北美、葡萄牙)同時出現。從阿列勃(Альб)開始，被子植物小孢子的數目顯然的增加了。然而到下白堊紀末期被子植物還是出現得很少而且到處都是佔少數，任何地方也不超過總種數的25%。在下白堊紀末期以前這種被子植物很少的發現不僅說明了它們在植物界中還沒有起多大作用，遇到很少的個體和常常出現於以蕨類、蘇鐵、銀杏和松柏為代表的典型的中生代植物區系中，而且也說明了它們居住地方的條件。下白堊紀和侏羅紀的被子植物大概主要是生長於山上，在那兒在化石狀態中保存它們的條件是不利的。山地植物葉子的遺跡在轉移時受到損耗，不能達到經常積聚的區域，而在低地和河岸地區植物的遺跡是處於對保存上有更適合的條件中。這一點就能說明如

¹⁾ “中國”兩字係譯者所添，按徐仁係我國植物學家——譯者。

瓦赫拉麥耶夫 (Вахрамеев, 1952) 所想的, 被子植物的小孢子和木材比它們的葉子比較早的出現在地層中。

但是, 在陸地植物覆蓋中, 被子植物的次要作用只繼續到白堊紀前半期的末尾。而在白堊紀中期也發生了地球上的植被組成中最劇烈的變化之一, 並且被子植物彷彿突然以巨大數量的類型而出現, 且以驚人的速度不可遏止的散佈到整個陸地上。同時我們知道的白堊紀的所有被子植物是屬於現存的“科”甚至於“屬”, 而且無論是多少原始的類型 (如: 木蘭科和接近於它的科, 蓮等等), 或者是進步的類型 (山毛櫸科, 桑科, 大戟科, 楊柳科, 柿樹科, 鼠李科, 無患子科, 槭樹科, 胡桃科等等的代表)。因此十分明顯, 被子植物到白堊紀中期是活過了很長的發展的道路, 而且在這個時期中得以分化成為許多科。但是在白堊紀中期以前它們只起了附屬的作用, 遇到的植株不多, 而只有相當少數的個體為代表。而在白堊紀中期它們獲得了以驚人速度分佈的可能性, 且在較短的時期內佔領了廣闊的空間。同時老的, 在陸地上較早佔優勢的中生代植物區系的代表很快就讓給這些新的陸地征服者。

被子植物很快的和大量的分佈是有機體生活在陸地上的歷史的一個很重要的時期。它標誌着在整個陸地生活中新的轉折點, 並且對於所有以後的陸地生物界特別是昆蟲、鳥類和哺乳動物的命運具有決定性的意義。

因此白堊紀中期是我們地球上生命歷史中新紀元的開始。

第四章 被子植物之謎

怎樣解釋被子植物在白堊紀中期的大量出現呢？驟然看來，彷彿完全不能解釋的。難怪 1879 年達爾文寫信給他的朋友植物學家霍克(Нюкея)說，被子植物這樣快的發展真是“討厭的秘密”。但是達爾文自己却已找到了揭開這個秘密的途徑。還在 1875 年他就作出如下的假設，被子植物“應該是廣泛地發展在某個隔離的區域，由於那裏地理的變遷，而使他們分散，最後很快的分佈到全世界”。但是關於假想的地理變遷，達爾文是毫無所知的。而在今日，對我們來說是完全清楚的，被子植物在白堊紀中期的這種突然蓬勃擴展的原因是古地理上大規模的變遷，這種變遷使被子植物對中生代區系植物的代表，有可能表現出自己生物學的優越性，表現出極大的進化可塑性，表現出創造最多樣性的適應的巨大能力。但這種變遷是怎樣的呢？

在侏羅紀，地殼經歷了巨大的先上後下的昇降運動的波動。同時在這種波動的開始和結束時，都引起了巨大的造山期。在侏羅紀的末期，由於新的龐大的造山期，產生了巨大的隆起，同時到處發生了退海現象。這些大規模的古地理的變遷不能不反映在地球的氣候條件上，因此在侏羅紀末期發生了劇烈的氣候變化，表現在北半球出現了乾旱地帶，尤其在安加拉古陸內部。同時在南北相鄰的地區，氣候條件也發生變化。這些氣候的變化對於喜濕的侏羅紀植被是極端不利的，並在歐亞大陸和北美乾旱地帶的範圍內，它們完全消失，而從那裏向南向北，植被的組成發生強烈的變化，帶有更旱性結構的外貌。這種退海現象及隨着成為廣闊的乾旱地帶，在下白堊紀的時期，

尤其是泥歐克姆紀，繼續發生，更促進了裸子植物和蕨類植物區系的滅亡和變種。相反的，還在下白堊紀的後半期（亞普第——亞爾俾）被子植物開始起着更大的作用和在地球的不同地點同時出現。但‘它們大量的出現，像已經指出過的僅在白堊紀的中期。大約隨着下白堊紀的結束和上白堊紀的開始，在地殼的歷史上發生着重要的變革。岡德凡斯基岩塊徹底的崩毀，其大部分浸沒於海平面之下，而同時獲得印度洋和大西洋南部的輪廓。這些巨大的沉沒引起了上白堊紀龐大的海浸現象，基本上佔據了整個南半球，因此，這種大規模的變革根本改變了以前的植物區系的組成和創造了被子植物佔絕對優勢的條件，這並不是偶然的。A.H. 克里什托佛維契（1946）是完全正確的，他在多年研究了廣闊的歐亞大陸的化石植物區系的基礎上，得出如下的結論：白堊紀的“以新生代植被代替中生代植被的更替是在造山運動，海浸和退海過程的影響下發生的，而由於這些過程的結果，改變了廣大面積的氣候，即一方面創造了新的獨立的地區或具有新的生存條件的地區，而另一方面——或者完全消滅了這些地區（被海所淹沒），或者根本改變了它們自然地理的條件，這對於有機體的生命無異於完全的被選擇的遭受了消滅”。

但是爲什麼這種地理的變遷恰恰能夠使被子植物很快的散佈，而對某些其他的植物類羣却不能夠呢？它們表現在異常多樣性上的高度進化的可塑性可能是被子植物迅速散佈的基本條件。在其他植物類羣中，沒有一種像我們所觀察到的有如此巨大的區別，例如在木蘭和禾穀類之間，蘭和鎖鎖樹（*Holoxylon*）之間。我們可以看到侏羅紀和下白堊紀植物區系的所有其他代表植物的特點是進化的可塑性相當小和類型的多樣性極爲貧乏。侏羅紀及白堊紀的裸子植物較低的可塑性，特別是可以用它們還在低級的發育水平的輸水組織來說明，由於這個緣故，甚至在潮濕的氣候下，它們的葉子也常常具有旱性植物的結構，如現代的蘇鐵科植物。在木本類型中僅僅用相當小的葉叢來補償導管的缺少。在大的羽狀葉的情況中，它們在植物體上的數目保持不多，而具有強烈的旱性植物的結構，如蘇鐵科及許

多本納蘇鐵科植物。裸子植物光合作用表面的總面積，由於受到輸水組織發育水平的某些限制，最後降低了它們在生存鬥爭中成功的機會。原始的同型木質部的被子植物在這方面並不較裸子植物優越，它們的光合作用表面也是不夠大的。而現代的同型木質部的被子植物決不是屬於繁盛的類羣，而在本質上僅是“活化石”而已。因此某些泥歐克姆，亞普第和亞爾卑地層中的最古的被子植物的特點是有一定的小葉性，和具有某些旱性結構的外貌，這並非是偶然的。按照 A.H. 克里什托佛維契(1946)的意見，這種“原始類型所特有的小葉性”應該特別重視。B.A. 瓦赫拉麥耶夫(1952)也強調了它的重大意義。最古的被子植物相當小的及旱性的葉子還沒有足夠的可塑性的特點，而提高新陳代謝強度的可能性還是有限的。僅在上白堊紀開始時，這些小葉型才隨着被子植物開始廣泛的擴張而為闊葉型所代替。闊葉型的發生也許由於導管的發生和進步¹⁾。顯然，導管的發生和改進是和光合作用過程中綜合有機物質量的顯著增加，處於緊密的聯系之中。所有這些就容許被子植物容易適應於那種白堊紀特有的自然地理狀態的急劇改變。這樣就容許它們不僅廣佈在山上，而且也佔據了廣大的平原地區，甚至適應於乾旱的氣候條件。作為從山上新來者的被子植物，很快地既征服了廣闊的熱帶地區，也征服了北半球廣闊的溫帶地區。在山區達到了結構上高度水平和形態上極大的多樣性之後，它們很容易變成陸地的平原地區的征服者。

但僅僅一個完善的輸導系統和葉子，要保證被子植物在陸地上佔絕對優勢也許還是不夠的。不僅被子植物具有導管，而在某些發育較高的裸子植物（麻黃，百歲蘭，及倪藤）甚至蕨類植物的蕨屬，卷柏屬中某些種也是有的。而這些植物在現代植物界中沒有一個起過一點顯著的作用，因此僅僅導管的存在對於征服陸地還嫌太少。固然，在被子植物中發生了整個輸導系統的進步的發育，而且不僅是木質部的份子，這種進步發育還伴隨着所有營養機能的加強，特別是光

¹⁾ 按照 A.H. 克里什托佛維契(1946)的意見，“輸導組織的完善化使得植物具有闊葉片的葉子”。這個一般的假設特別可以應用在被子植物中。