

植物进化生物学

陈家宽 杨继 主编

进化是生物和其环境长期相互作用的结果。近年来,新技术、新手段的引入使进化研究有了飞速进展。本书就植物进化的基本概念、原理和方法作了系统的探讨。



武汉大学学术丛书

WUHAN UNIVERSITY ACADEMIC LIBRARY 武汉大学出版社

植物进化生物学

PLANT EVOLUTIONARY BIOLOGY

陈家宽 杨继 主编

Edited by
Jia-kuan Chen, Ji Yang

武汉大学出版社

Published by
Wuhan University Press

(鄂)新登字 09 号

图书在版编目(CIP)数据

植物进化生物学=Plant Evolutionary Biology/陈家宽,杨继主编

——武汉:武汉大学出版社,1994.11

ISBN 7-307-01869-1

I. 植…

II. ①陈… ②杨…

III. ①植物进化学 ②进化生物学

N. Q111.1 Q941

武汉大学出版社出版

(430072 武昌 珞珈山)

新华书店湖北发行所发行

武汉正佳公司激光照排

湖北省京山县印刷厂印刷

1994年11月第1版 1994年11月第1次印刷

开本:850×1168毫米 1/32 印张:12.125 插页:3

字数:312千字 印数:1—2000(内含精装300册)

ISBN 7-307-01869-1/Q·14 定价:(平)11.80元

(精)16.80元

武汉大学学术丛书 编委会

主任委员
副主任委员
秘书长
委员

陶德麟
侯杰昌
牛太臣

(以姓氏笔画为序)

马克昌	牛太臣	王仁卉
田德诚	齐民友	刘花元
刘纲纪	刘德厚	朱英国
李进才	李裕宜	杨小岩
杨弘远	张尧庭	张泽乾
郑传寅	卓一禧	查全性
侯杰昌	郭吴新	陶德麟
黄惠贤	康立山	彭斐章
路见可		



陈家宽 1947年生,上海人,理学博士。现任植物学教授、博士生导师,武汉大学研究生院副院长。主要从事系统与进化植物学、保护生物学以及水生植物学教学与研究,先后出版多部学术著作,发表学术论文50余篇。



杨继 1961年生,江苏人。现任北京大学生命科学学院植物分子与发育生物学系副教授。主要从事植物进化生物学教学和研究,多次承担国家自然科学基金课题,发表论文20余篇。

目 录

第1章 居群生物学与进化生物学	陈家宽(1)
1.1 居群概念	(3)
1.2 居群生物学	(16)
1.3 居群生物学与进化生物学	(32)
1.4 小结	(43)
参考文献	(44)
第2章 植物的变异	杨 继(48)
2.1 什么是变异	(49)
2.2 个体变异的基础	(50)
2.3 自然居群中的遗传变异	(67)
2.4 变异与自然选择	(88)
2.5 变异在植物进化中的作用	(93)
参考文献	(94)
第3章 植物种内的生态变异	徐炳声(102)
3.1 可塑性和耐受性	(104)
3.2 生态型变异	(106)
3.3 梯度变异	(110)
3.4 生态变异的其他式样	(115)
3.5 导致种内分化的选择因素	(118)
参考文献	(121)
第4章 染色体显带技术及其在植物进化生物学中的应用	王青锋 陈家宽(128)
4.1 染色体显带技术的发明和发展	(128)

4.2 应用于植物染色体研究的主要显带方法	(130)
4.3 染色体显带技术在进化植物学中的应用	(137)
参考文献	(142)
第5章 同工酶和植物进化生物学研究	葛 颂(153)
5.1 同工酶的概念和应用价值	(154)
5.2 遗传变异和居群的遗传结构	(164)
5.3 植物物种形成和同工酶证据	(175)
5.4 同工酶遗传标记的局限及其应用前景	(191)
参考文献	(194)
第6章 限制性片段长度多态性(RFLPs)分析在植物系统 与进化研究中的应用	顾红雅(209)
6.1 研究原理	(210)
6.2 选材及实验研究方法	(214)
6.3 结果分析	(224)
6.4 应用	(224)
参考文献	(228)
第7章 传粉生物学与植物进化	郭友好(232)
7.1 传粉生物学的发展简史	(234)
7.2 传粉模式与植物的繁育系统	(237)
7.3 传粉生物学与植物的进化	(255)
参考文献	(270)
第8章 被子植物系统学的原理和方法	路安民 陈之瑞(281)
8.1 系统学研究的时空观	(282)
8.2 被子植物的起源和早期分化的研究是建立被子植物分类 系统的重要基础	(283)
8.3 性状、性状分析以及分类群关系	(284)
8.4 研究分类群的空间关系对于揭示时间关系的重要性	(293)
8.5 被子植物系统学正由比较走向证明	(296)

参考文献	(305)
第 9 章 早期植物进化史上的主要事件与地质记录	
..... 张 昀	(309)
9.1 什么是植物? 关于新的分类系统和概念	(309)
9.2 光合作用和光合自养生物的起源及有关的地质记录	(312)
9.3 蓝菌的繁荣与衰落	(314)
9.4 元古宙的真核浮游植物	(316)
9.5 多细胞植物的起源和早期多细胞植物化石记录	(317)
9.6 维管植物的起源与早期进化	(320)
9.7 结语	(325)
参考文献	(325)
第 10 章 绝灭及其与植物进化的关系	王印政 (328)
10.1 绝灭的概念	(329)
10.2 造成绝灭的因素	(330)
10.3 绝灭和幸存的式样	(341)
10.4 绝灭与植物进化的关系	(347)
10.5 绝灭的进化含义	(352)
参考文献	(353)
第 11 章 居群概念和方法在植物分类学中的应用	
..... 陈家宽 王徽勤	(365)
11.1 居群——一个应当引起我国植物分类学工作者足够重视的 生物层次	(365)
11.2 居群概念对传统分类工作的价值	(367)
11.3 居群方法为进化植物学研究提供最基础、最丰富的资料 ...	(370)
11.4 对我国开展进化植物学研究的几点建议	(372)
参考文献	(373)
跋	(375)

第1章 居群生物学与进化生物学

陈 家 宽

生物世界最富特色的性质之一是其多层次的结构模式。依据不同的组织水平 (levels of organization) 和逐级结合的关系, 我们可以将生物划分为基因 (genes) — 细胞 (cell) — 器官 (organ) — 有机体 (organism) — 居群 (population) — 群落 (community) 等 6 个主要的生物层次 (biotic levels), 这一多层次的结构模式被称之为“组成的阶层系统 (constitutive hierachies)” 或者“生物学谱 (biological spectrum)”。这是与分类的阶层系统 (taxonomic hierachy) 性质完全不同的阶层系统。后者是指把分类群作界、门、纲、目、科、属、种……的安排以及它们彼此间的层次关系, 本质上讲只是为了分类方便而设计的信息存取系统的框架而已。在生命科学中, 人们显然要与这两种阶层系统打交道, 然而, 科学地认识生物学谱显得尤为重要。对生物学谱中每一个独特层次的发现都有一个历史过程, 一般说来是从有机体这一层次逐渐向宏观和微观两个方向先后发现各个层次, 细胞以及基因的发现历史就是很好的例证。可以预言, 人们还可能发现一些生物层次, 但要借助于崭新的认识工具。在我们仔细分析上下层次的关系时, 看不到分明的界线, 即从相互依存、相互作用和生存观点来看, 沿着这条谱线的任何地方都不可能有明显的断裂。例如, 有机体不能没有它的居群而长期存在, 就如同器官不能够没有它的有机体而作为一个自持单元 (self perpetuating unit) 长期

存在。甚至在单细胞生物中，我们可以将有机体（个体）和细胞等同起来，在木本被子植物中，我们可以将一棵大树看作一个构件居群。尤其重要的是之所以每一层次可作为独特的层次存在，原因在于每一层次分别具有其他层次所没有的特点，即每一层次都有自身的科学问题。一般说来，上一层次是由下一层次结合而成的，上一层次对于下一层次来说是整体，下一层次对于上一层次来说是组分。生物世界中整体与组分之间的关系远比非生物世界的要复杂得多，整体的特征往往不能够从组分的最完备的知识中推断出来，即在较低层次上的发现对于高一层次上提出的问题的解决通常很少有什么补益。所以，研究每一层次的独特的科学问题就导致生命科学的独立分支学科的产生，这些分支学科（例如分子生物学、细胞生物学……）可以相互促进但决不可能相互替代。只有所有分支学科发展起来，生命科学才能完整，才能走向真正的繁荣。然而，并非所有生物学家都能意识到这一点，有些人有意无意地贬低某些分支学科，例如系统学；有些人则将某一学科的重要程度强调至极端，例如一位获得诺贝尔奖的著名生物学家说：“只有一个生物学，这就是分子生物学”，Mayr (1982) 一针见血地批评说：“这只能说明他的无知和不懂生物学。”

作者费这么多笔墨来讲清这一道理的原因有三个：第一，生命科学中最著名的统一理论是进化论，广义的进化可定义为每一生物层次的物质由无序到有序、从同质到异质、由简单到复杂、由低级到高级的发展过程，换言之，每一层次都有独特的进化过程和机制问题。大量术语例如分子进化、染色体进化、细胞进化、器官进化等等的出现已证实了这一点。因此，完整的进化论要求我们研究每一层次上的独特的进化问题，而不能企望某一支学科可以解决所有的进化问题。第二，到目前为止，居群远没有象细胞、基因等层次受到人们的重视。由于植物的特殊性，植物学界的情况更糟些。对很多中国植物学家来说，“居群”的术语甚至还显得十分陌生。但是，进化研究中，居群层次的重要性可能超过

其他层次。Mayr (1988) 在考察居群概念发生历史后指出：“通过自然选择而进化的学说之所以能够建立，正是由于能够从本质论观点转变到居群思想的结果。”，也就是说，Mayr 将进化论的建立归功于居群思想的发生和发展。Dobzhansky (1953) 甚至说得更透彻：“进化就是亲代居群和子代居群间的相异性的发展。”陈世骧等 (1991) 在《中国大百科全书》(生物卷) 中也持相同的观点，定义“进化”是“生物群体 (即居群——作者注) 的遗传组成部分或全部的不可逆转变”。尽管进化生物学中的学派众多，观点对立，然而绝大多数人都认为居群是研究进化的关键层次，综合进化论者更是强调这一点，而且近年来又一次进化生物学发展高潮中有更加重视居群层次的倾向。第三，尽管进化论传播到中国后对我国社会产生了巨大影响，然而认真想一想，其对我国生命科学发展的影响却很有限，更谈不上我国学者对进化论作出过什么实质性贡献。除了谈家桢、陈世骧、施立明、陈宜瑜、洪德元等少数学者的工作外，就我国进化研究的总体水平而言，连本世纪三、四十年代产生的综合进化论的水平还未达到，更谈不上产生出象 R. A. Fisher、T. Dobzhansky、J. Huxley、E. Mayr、G. L. Stebbins、G. G. Simpson、S. T. Gould、V. Grant、P. Raven 和木村资生这样的杰出的进化论者。造成这种状况的内外原因很多，据我看来，我国学者尚未意识到居群是研究进化问题的关键层次是一个重要原因。如果我们不尽快改变这种状况，我国进化研究则会继续落后。本文将就居群、居群生物学以及与进化生物学的关系作些初步讨论，以期引起我国学者的重视。

1.1 居群概念

1.1.1 Population 一词中译名的考证

居群的英文是 population，该词源于拉丁文 populus。该词多义 (参见谢大任主编的《拉丁语汉语词典》第 426 页，商务印书馆，1988 年)，其中有“人群”的原意。最初，经济学家在人口统

计学中引入该词作“人口”解释，随后生物学家引入该词。对该词的生物学含义有一个逐步深化的过程，据 Mayr (1982) 认为，1800 年之前居群的思想在生物学中实际上并不存在，甚至象拉马克这样坚定反对本质论的人，也只是从（相同）个体的角度去思考进化问题，而不是从包括了不同独特个体的居群角度去思考。之所以引入 population 概念，主要因为发现模式概念（concept of type）是错误的，即发现同一物种并非是完全相同的个体组成的，相反，同一物种中任何两个个体都是不同的，而且物种并非由个体直接组成，而是个体组成居群，再由居群组成物种。这一认识是生物学哲学上的重大进步，不但对进化论的建立提供了哲学基础，而且对整个生物学产生重要影响。

我国学者在介绍西方的综合进化论著作中接触到这一频繁出现的术语，翻译自然存在了分歧。1964 年，科学出版社出版了胡先骕等翻译的 J. Huxley 主编的 *The New Systematics*（中译名为《新系统学》）。其中钟补求的校后记长达 15000 字，主要用来讨论术语的翻译，这在我国自然科学的译作中极为罕见。据我看来，这是一篇很有学术价值的翻译学论文，可惜很少有人注意。钟补求用 1500 余字的篇幅讨论了 population 一词的翻译，为了让更多人了解前辈科学家的认识过程和治学态度，本文全部加以引用：

“2. population 这个术语的译义可以算作最为混乱的一个了！在本书原译文中就有四种译法：‘群众’、‘团聚’、‘种群’、和‘群体’。此外，也还有人把它译成‘群丛’（参阅 W. Rothmaler: *Allgemeine Taxonomie und Chorologie der Pflanzen* 的中译本‘普通植物分类学与分布学’页 23）。当我们经过对比与思考之后，觉得这些都不妥当，现试申述其理由。

象‘群众’这样一般专指人类而言的、和很普通而只表示一种动作的‘团聚’，其不能代表 population 的含义是不待言的。‘群丛’大家都知道是一个地植物学里的术语，它的含义中包括所

有生长在某一特定等级的植被类型中的不同种的植物，而其研究的目的是了解其所由组成的不同种类的分子在数量上的关系，和其与环境之间的联系，而 population 呢，却是动植物地理学和遗传进化研究方面应用的一个术语，因为生物的种的分布面积并不是完全连续的，而是以断断续续的 population 合成的，在整个植物和动物区系中它只指属于同一个种的许多聚群而居的个体而言，同时无视于所有生在一起、但属于其他的种的个体，更不用说属于其他属、科的个体了。更由于在 population 中的个体之间不断地交换着基因，也由于种种关系而形成各色的隔离，以及因为各种缘故而造成个体在数目上的波动等等，这在种的形成中起着重要的作用，所以它也是遗传进化研究的对象。更有进者，在地植物学中‘群丛’已为 association 这个相对的外语所占用。据此，则‘群丛’两字之不能借用是很了然的了。‘种群’表面上看来似乎是一个不坏的译法，它可以表示属于同一个种的集群，但是可惜的是这个术语所表示的意义并不属于生物地理和遗传进化的范畴，而是属于分类学范畴之内的，所以另有从后一观点出发的 species-group（种群，见原书 402、449、502 等页，译本见 252、282、318 等页）、group of species（种群，见原书 449 页，译本 281 页；也见 A. B. Rendle: The Classification of Flowering Plants II, 313 页和其他地方）以及 subspecies-group（亚种群）等等存在着。如果我们把 population 译作‘种群’，则不但观点不对，在实际运用中 species-group 也将没有适当的字来表达了。最后来看一下‘群体’这一术语。它在近两年自从殷宏章同志提创‘群体’与‘群体生理’概念以来，已变为农业实践上一个非常习见的词了。但是经过本人与王天铎和朱培仁两位同志的论辩之后，看来已然达到了一个必然的结论，那就是殷、王两位命意中的‘群体’两字，显然是‘群落’两字的误称，因此农业中的‘群体’应改称为‘群落’，而‘群体结构’则亦应改称‘群落结构’。至于‘群体’两字之被认为与 population 相当，也无疑是错误的。关于它

们的定义和与相当的外语，留待本题讨论完毕后再附带谈及。

既然以上所提到的译法都不能用，我们就有必要提出一个新的、比较切合原义的词来。考虑到原义与‘居住’的意义有密切的关系，而有时指人事而言也被称为‘人口’、‘户口’，而两者在含义上也只与城市、乡村等相关联，而并不与‘个体’相对，所以建议把这个字译成‘聚居群’，以与其他容易混淆的术语相区别。

关于‘群体’这一术语的问题，本来无庸在此谈及，但因为与本书亦有关涉，所以必须一提。这两个字曾由朱同志在同一文章中（页 37 左半，倒 2 行中）给予‘它是由同一亲缘互相派生、以至于形体粘连、解剖生理成为整体、而成员间无营养与生殖分工、且能独立生存的个体，所组成的有机体的形态类型。’这样一个定义。虽然按此定义与他的前后文对照，尚有矛盾之处，然而再加修正、规定，还是可以被接受的。此词在外文中的相对词是 colony，这样，就与本书中所用的 colony 有了不同的意义了。在本书中 colony（原书 309 页 2 行）并不寓有上述的定义，而只是一个大 population 的一部分，所以我们把它译成‘部落’（译本 193 页倒 17 行）。这两个不同的意义，如果都归这个词来代表的话，那就应该依照 phase 那样一方面既表示一种生物的某一特定征状同时出现许多差别的等级，如本书中所说的‘色变相’（colour-phase；原书 481 页，译本 302 页），另一方面也表示在时间上分为若干阶段的例子，明确地规定其有两种意义，庶不至发生混乱。”

这一大段引文足以证明术语翻译之重要、之难，钟补求不但是一位著名的植物系统学家，也是很有造诣的翻译家。顺便说一下，Stebbins 的《植物的变异与进化》（复旦大学遗传学研究所译，上海科学技术出版社 1963 年出版）以及 Heywood 的《植物分类学》（柯植芬译，科学出版社 1979 年出版）是两部质量很高的自然科学类译作。《植物的变异与进化》尤其是罕见的翻译佳作，堪称典范，显示译者不但有精深的学术造诣，而且有极高的语言修养。

遗憾的是近十年来我国出版了不少低劣的译著，给学术界造成混乱，真令人痛心！

可惜《新系统学》中文译本出版于1964年，特殊的历史背景使这部重要译作没有在我国产生应有的作用。钟补求建议 *population* 的中文译名“聚居群”也未被同行采用。

1978年，陈世骧出版了著名的作品：《进化论与分类学》，在文中的注脚中对 *population* 的译法作了说明：“‘居群’原称‘种群’，这个名词不很好，对一般读者来讲，很易误会为‘一群物种’。我们于1973年建议改用今名，目前已得到植物分类学界的采用。居群是物种的一个居住点的群体，亦可直称‘群体’。‘居’字突出了物种的空间存在。”一年后，《植物分类学》中译本出版，译者柯植芬亦在注脚中作了讨论：“*population* 这个词用在生物学上还有‘种群’、‘群丛’、‘聚居群’和‘群体’等译法。‘种群’和‘群丛’的译法显然是不恰当的，因为‘种群’易与‘种的群’(*a group of species*) (简译‘种群’)相混，本书就有两处出现这个术语。‘群丛’则是生态学上的术语，即‘*association*’。‘群体’的译法虽较普遍，但也觉欠妥，‘群体’一词最好只用于象空球藻那种集群，即许多个体虽独立生活，但彼此不分离，的确体现出‘体’来。‘聚居群’和‘居群’意思一致，但不如‘居群’一词简洁。”尽管这两位分类学家热切地希望我国学术界统一 *population* 的中文译名，但不同专业的学者还是各行其是。在生态学中，将 *population* 译作“种群”，在遗传学和生理学中，将 *population* 译作“群体”，在系统学中，将 *population* 译作“居群”，同一含义的术语竟有三个不同的中文名，对初学者带来了困惑，对写作者带来了麻烦，但目前看来毫无统一的希望。本文作者则认为“居群”的译法最为科学和准确，因此此著作凡遇到与 *population* 组合的词，都统一译为：“居群……”，例如“*population biology*”译作“居群生物学”，“*population ecology*”译作“居群生态学”而不是生态学中习惯的译法“种群生态学”，“*population genetics*”译

作“居群遗传学”而不是遗传学中习惯的译法“群体遗传学”，等等。虽然有点别扭，但至少不会犯同一部著作中将同一英文术语译成多种中文名词的错误。

由于原来 population 有人口的意思，我国学者视不同分类群而将兽类居群、鸟类居群、鱼类居群、昆虫居群、植物居群等译成兽口、鸟口、鱼口、虫口、植口，这种译法不但难以推广，也令人费解。我国学者（如单国桢）曾将其译成“繁群”。日语中则统一将其译成“个体群”。

1.1.2 居群的定义

居群这一术语，不但被进化论者使用，而且在分类学、遗传学和生态学等领域中被广泛使用，并与这些学科交叉衍生出一些交叉学科。与科学中几乎所有的术语的状况相似，居群这词没有统一、明确的定义。原因有两个，一是不同学科的专家所强调的侧面有不同，二是人们对居群性质的认识本身也有一个历史过程。在英语中 population 最初用于统治者的臣民，行政区的人口，后来又用于人类物种的任何组成部分——人群，再后来被生物学家应用于动物或植物物种的组成部分。可惜，population 的涵义又被不同学者向不同侧面去发展着，数学家（主要指统计学家）有时口头讲的 population 实际上指的“群”（或集合，set）。某些居群遗传学家（population genetist）在使用该词时也是按数学上的意义而不是指真正的生物居群。到了后来，一些生态学家甚至将之扩展到超出单个物种的范围，例如湖泊中的浮游生物居群或大草原的动物居群，这实际上已是一种混合居群（mixed population）。在这种意义上使用 population 从而使该术语丧失了居群的大部分性质——内聚力和变异性（Mayr, 1988）。置居群不同涵义而不顾并不加区分地运用的情况已在生物学界持续了相当长的一段时间了，Mayr（1963）就此曾作过评述。

为了便于讨论，我们列出了一系列强调不同侧重点的居群的

种种定义：

“分布在同一生态环境中，能自由交配、繁殖的一群同种个体。”（《辞海》，1975年）

“每一物种都有一定的空间结构，在其分散的、不连续的居住场所或地点，形成为大大小小的群体单元，称为居群。”（《进化论与分类学》，陈世骧，1978年）

“是同种生物在特定环境空间内和特定时间内的所有个体的集群。能自由交配、繁殖。”（《简明生物学词典》，冯德培等，1983年）

“在一定空间范围内同时生活着的同种个体的集群，例如同一鱼塘内的鲤鱼或同一树林内的杨树。”“广义的种群（即居群，作者注）即是一切可能交配并繁育的同种个体的集群（该物种的全部个体。”（《中国大百科全书》生物卷Ⅲ，蔡晓明，1991年）

“居群是在实验室里或自然界内存在着的，可以用某些量上的严格性来研究和表明的密切相互作用的系统之任何一个单一的或混合的物种集合体。”（Park, 1942; Allee et al, 1949）

“在有性繁殖的生物方面，居群的定义可说是：凡一群个体之间能发生一定程度的相互交配与基因交换者，这一群个体就叫做一个居群。”（Stebbins, 1957）

“在生物群落中占据特定空间的、起功能的组成单位作用的任何一个同种（或其他能互换遗传信息的类群）的个体群。”（Odum, 1983）

“居群，1. 在特定区域内一个或多个物种的全部个体；2. 占据一定区域、通常又与其他相似的个体群存在着某种程度上隔离的同种个体群；3. 在统计学中，指被调查的个体或项目的整个集群。”（A Dictionary of Ecology, Evolution and Systematics, Lincoln et al., 1982）

从上述种种定义看来，多种定义并存，而且近似的定义中强调的侧重面也是不同的。由于生物具有多样性，例如活动空间高