

被子植物的曙光

——揭秘花的起源及
陆地植物生殖器官的演化

王 鑫 著



科学出版社

被子植物的曙光

——揭秘花的起源及陆地植物生殖器官的演化

王 鑫 著

科学出版社

北 京

图字：01-2018-6964 号

内 容 简 介

本书记述了包括侏罗纪被子植物在内的早期被子植物化石，提出了一个可以在古植物学中应用的被子植物的定义，在种子植物的大背景下讨论被子植物的演化并对植物的演化规律进行了总结和讨论。第 1 章对被子植物进行了简要的介绍。第 2 章介绍了曾经被当成被子植物祖先类型的化石植物。第 3 章讨论了用来定义被子植物的特征，并建议选择一种作为判断化石被子植物的指标。第 4 章介绍了本书中所记述的植物化石的地质和时代背景。第 5 章到第 7 章介绍了我国东北和德国南方出产的被子植物化石或者和被子植物可能有关的植物化石。第 8 章在现有知识的基础上，提出了新的成花理论，并讨论了被子植物起源和演化及其与陆地植物的演化关系。第 9 章对整本书的内容进行了总结，并为相关学科的研究提供了建议。

本书的读者对象为从事植物演化相关研究的科研人员、相关学科方向的研究生和高年级本科生，以及对被子植物起源感兴趣的大众读者。

审图号：GS（2018）4858 号

图书在版编目（CIP）数据

被子植物的曙光：揭秘花的起源及陆地植物生殖器官的演化 / 王鑫著.
—北京：科学出版社，2018.11

ISBN 978-7-03-059347-4

I. ①被… II. ①王… III. ①花-生物起源 ②植物-繁殖器官-器官发育
IV. ①Q944.5

中国版本图书馆 CIP 数据核字（2018）第 247721 号

责任编辑：孟美岑 / 责任校对：张小霞

责任印制：肖 兴 / 封面设计：北京图阅盛世

科学出版社出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码：100717

<http://www.sciencep.com>

北京画中画印刷有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2018 年 11 月第 一 版 开本：720×1000 1/16

2018 年 11 月第一次印刷 印张：23 插页：8

字数：463 000

定价：198.00 元

（如有印装质量问题，我社负责调换）

献给长期以来持续支持我的父母亲和家人

序

在一百五十多年前主张生物通过自然选择演变形成新物种的达尔文对被子植物在白垩纪突然大量涌现，而此前却“杳无踪迹”的现象无法解释，因而做出了被子植物起源是个“讨厌的谜”的论述。历经漫长的岁月，古植物学已经得到了长足的发展，对被子植物化石的研究也日益深入。这不仅表现在发现早期被子植物化石的数量和多样性的丰富程度上，而且表现在研究手段和方法方面的日新月异上。从零星分散保存的营养枝叶和种子等的采集和观察，到保存内部构造的生殖器官“中型化石”的大量发现和研究，以及古分子生物学的发展都为探索被子植物起源和早期演化提供了许多有价值的资料和信息。

尽管目前大量的化石记录和主流的学术观点都仍然支持被子植物在早白垩世急剧兴起的学说，对于被子植物的来源、起源时间和发展的形式仍存在着不容忽视的分歧意见和认识。甚至在化石状态下如何正确识别被子植物的准则和标准也不尽一致。

王鑫研究员从事古植物学研究已二十多年。他自国外获得博士学位回国工作以来，一直十分关注被子植物起源的问题，并且在这方面倾注了大量的心力和时间来进行探索和研究。本书就是他十多年来主要结合我国丰富植物化石资源对白垩纪和侏罗纪被子植物和有关的存疑化石研究的一个阶段性的总结。

古植物学家对于用什么标准从植物化石中正确地辨识出被子植物，并没有完全取得共识，而且在实践中对不同器官化石，采用的标准也不尽相同。这对于早期被子植物的识别和鉴定成为一个突出的问题。在古植物研究史上不乏把其他具有个别或某些“被子植物性状”的化石当作早期被子植物的事例，结果许多当时的结论被后来的工作推翻了，有关化石的归属至今仍然存疑。王鑫通过对各个有关性状进行分析、讨论和梳理，主张把确定植物“在受粉时或此前胚珠是否被包裹或心皮是否封闭”作为辨识早期被子植物的一个可以操作的检验准则。

运用上述准则，王鑫对德国早侏罗世和我国侏罗纪、早白垩世的十多种新发现的和有所争议的可疑分子做了详细的观察、比较或再研究，对他们是否属于早期被子植物进行了判断，认为可靠早期被子植物出现的时间至少要比现有记录提早了近7千万年。其间，它们可能已经分化为多个演化路线，早白垩世只是被子植物演化过程中的一个爆发时期。

关于被子植物的祖先类型历来有茱萸花类、木兰类、本内苏铁类等种种假说。近年又认为被子植物的演变曾经历过一个基位被子植物(basal angiosperms)的早期发展阶段。以往普遍流行的观点认为有花植物特有的心皮是胚珠为大孢子叶包裹

所成，因而有花植物和种子蕨类那样具有叶生种子的植物关系最为密切。王鑫根据他的研究得出子房是一种轴和叶共同组成的复合器官，不是主流观点所认为的叶生器官；种子不是着生在心皮边缘的，而是在胎座(退化的生殖枝)上的。被子植物的花和果和其他许多裸子植物，如松柏、银杏、买麻藤类等生殖器官一样都可以解释为是由科达类的生殖枝系经过不断退缩演变而成的。这一假说，也在王鑫所研究的侏罗纪、白垩纪化石中得到了验证，为今后继续探索被子植物起源提供了新的方向，拓宽了思路，具有积极意义。

被子植物起源是生物学中的一个重大的科学问题。如何正确识别早期的被子植物更是摆在古植物学家前面的一个难题。我们不期望一个发现和一次研究就能完全解开所有谜团，只有不断发现新问题，寻找新化石证据，提出新的认识，开拓思路，持续努力才可能取得进展。王鑫根据他的新发现和研究结果，提出了与早白垩世起源的主流学术观点不同的认识和结论，有利于深化对被子植物起源问题的认识。

我们应该秉持理性和开放的态度来对待科学研究中不同认识和持不同观点学者之间的学术讨论，甚至争辩。我赞同本书作者在书的前言中表达的态度：他在书中提出的每一个论点、准则、定义和对化石的理解和结论都欢迎读者以他们的自己的认识和理解做出反馈、参与讨论。这无疑将十分有利于对被子植物起源问题的探讨和深入研究。

中国科学院院士 周志英

2018年11月

前言

被子植物是当今世界上多样性最高的植物类群，大约有归属于 400 科的 30 万种。跟所有的生命形式（包括我们人类）一样，被子植物也有它们自己的历史，也经历了很多演化时期才达到今天的状态。被子植物（也叫有花植物）的起源是很有争议的一个话题，因为这是生命历史中的重大事件，对我们正确理解被子植物之间及其与种子植物的关系有重要的意义。尽管人们已经投入了大量的精力来进行研究，但是大多数的古植物学家只是在白垩纪和更年轻的地层中才会找到被子植物化石。这个结果和分子钟计算结果互相矛盾，也使被子植物好像是从石头缝里突然蹦出来的似的，变成了无源之水和无本之木了。

笔者在过去二十几年间从事中生代化石植物的研究。其间笔者先后研究的若干化石植物，有些是作为侏罗纪被子植物来发表的，这不可避免地引起了人们的质疑和讨论。这些质疑应当严肃对待，但是杂志上没有足够的空间来展开比较和讨论。在本书中，笔者首先对这些先锋被子植物进行了详细的描述和记录，其中包括一些新标本，同时提出了一个可以在古植物学中应用的被子植物的定义。这么做的目的在于在开始研究之前就有一个明确的定义，使得后续的判断更加清楚和客观。然后在种子植物的大背景下讨论被子植物的演化。最后，笔者对植物的演化规律进行了总结和讨论。

第 1 章对被子植物进行了简要的介绍。第 2 章介绍了曾经被当成被子植物祖先类型的化石植物。第 3 章讨论了用来定义被子植物的特征，并建议选择一种作为判断化石被子植物的指标。第 4 章介绍了本书中所记述的植物化石的地质和时代背景。第 5 章到第 7 章介绍了我国东北和德国南方出产的被子植物化石或者和被子植物可能有关的植物化石。这些章节构成了本书的重心，对于关心化石证据的读者，这些也许是你们的最爱。第 8 章在现有知识的基础上，提出了新的成花理论，并讨论了被子植物起源和演化及其与陆地植物的演化关系。对于关心植物演化的规律，特别是生殖器官的演化规律的读者，这一章是重点。第 9 章对整本书的内容进行了总结，并为相关学科的研究提供了建议。

本书中有 170 个图件，包含近七百幅图。相较于更能反映笔者本人倾向的文字描述，这些图件更加接近于客观存在。书中引用了六百余篇文献，有兴趣的读者可以从中追寻自己更加感兴趣的信息。

和所有的著作一样，本书肯定会有会引起争议的部分。本书的出版只能是作为一个对于这些化石开展研究和对被子植物起源进行讨论的新起点。本书中的所有

观点,包括标准、定义、解读和结论,都可以讨论。欢迎所有的读者就这些话题展开讨论并提出自己的观点,也欢迎大家把意见反馈给笔者,这将对未来的早期被子植物研究有所裨益。

本人的相关研究始于 20 世纪 90 年代,其中一些标本的收集时间更早。在这段不短的时期内,得到了导师段淑英、陈烨、大卫·迪尔切、周志炎的支持和指导。很多同事也给予很大的帮助,包括并不限于现在能够列出的,在此向他们表示感谢。这些同事包括和笔者共同发表文章的郑少林、崔金钟、王仕俊、耿宝印、刘仲健、毛礼米、詹克平、韩刚、杨永。很多同事和朋友包括张武、徐兆良、李振宇、沙金庚、王军、王永栋、郭双星、朱家楠、季强、王怿、薛耀松、周传明、任东、王原、吴舜卿、郑芳、张树仁、王伟铭、李建国、曹美珍、何翠玲、王春朝、卓二军、王志勤、程西亭、杜开和、肖荫厚、冯旻、温洁、杜治、杨学剑、孟昭义、徐心、葛颂、李良千、孔宏志、张强、李罡、张海春、冷琴、罗毅波、刘红霞、梁燕、史恭乐、方艳、蔡洪涛、梁士宽、陈岩、Peter Stevens、Dennis W. Stevenson、Michael Frohlich、Walter Judd、Kevin Nixon、James Doyle、Peter Crane、Michael Krings、Stefan Schmeißner、Günter Dötsch、Martin Kirchner、Johanna H. A. van Konijnenburg-van Cittert、Steve McLoughlin、Pam & Doug Soltis、William E. Friedman、Thomas N. Taylor、Nora Dotzler、Larry Hufford、Catarina Rydin、Steven Manchester、Ian Glasswool、José B. Diez Ferrer、Michael Heads、Drs. Douglas McKinnon、Williams Rose 都为对我研究工作的各个方面提供了重要的帮助和建议。Ms. Margaret Joyner 为英文版的语言进行了润色。Christopher Hill 检查了英文版的初版,并提出了建设性的具体意见。中文版出版过程中得到了孟美岑编辑的悉心帮助。最后,也是最重要的,我的家庭尤其是我的妻子马慧军长期以来给我最大的支持。对于所有这些支持和帮助过我的人,我在此表示诚挚的感谢。

本书的出版得到了中国科学院战略性先导科技专项(B类)(XDB26000000)、中国科学院南京地质古生物研究所现代古生物学和地层学国家重点实验室、国家自然科学基金项目(41688103, 91514302, 91114201)的支持、中国科学院植物研究所系统与进化国家重点实验室、教育部海外归国人员科研基金、Deep Time RCN 的资助。本书是 IGCP 632 项目的一部分。

王 鑫

2018 年 3 月

机构名称及术语缩写

APG	被子植物系统小组 (Angiosperm Phylogeny Group)
BSPG	德国巴伐利亚古生物学与地质学国家博物馆 (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München, Deutschland)
CNU	首都师范大学
GDPC	Günter Dürsch 个人收藏
IBCAS	中国科学院植物研究所国家植物标本馆
LHFM	辽宁凌源洪涛化石博物馆
LM	光学显微镜
NIGPAS	中国科学院南京地质古生物研究所
NOCC	全国兰科植物种质资源保护中心
IVPP	中国科学院古脊椎动物与古人类研究所
SEM	扫描电镜
FBGSCAS	深圳市中国科学院仙湖植物园
SSPC	Stefan Schmeißner 个人收藏
STMN	山东天宇自然博物馆
TEM	透射电镜

目 录

序	
前言	
机构名称及术语缩写	
第 1 章 绪言	1
参考文献	4
第 2 章 被子植物祖先类型的备选类群	8
2.1 尼藤类	9
2.2 大羽羊齿类	10
2.3 舌羊齿类	11
2.4 <i>Sanmiguelia</i>	12
2.5 薄果穗	12
2.6 开通	13
2.7 本内苏铁类	15
2.8 <i>Umkomasia</i>	16
2.9 <i>Problematospermum</i>	16
2.10 <i>Dirhopalostachyaceae</i>	17
2.11 <i>Ktalenia</i>	18
2.12 五柱木目	18
2.13 <i>Irania</i>	19
2.14 总结	19
参考文献	19
第 3 章 被子植物: 特征与标准	27
3.1 众说纷纭的被子植物定义	27
3.2 被子植物的特征	28
3.3 标准的标准	34
3.4 化石被子植物的判定标准	34
参考文献	37
第 4 章 有关植物化石的背景资料	43
4.1 地层学	43
4.2 动物群	47

4.3 植物群	49
参考文献	49
第5章 早白垩世的花	56
5.1 朝阳序 <i>Chaoyangia</i>	56
5.2 古果 <i>Archaeofructus</i>	81
5.3 中华果 <i>Sinocarpus</i>	87
5.4 丽花 <i>Callianthus</i>	89
5.5 辽宁果 <i>Liaoningfructus</i>	106
5.6 白氏果 <i>Baicarpus</i>	109
5.7 假人字果 <i>Nothodichocarpum</i>	117
5.8 新果 <i>Neofructus</i> Liu and Wang	123
参考文献	128
第6章 侏罗纪与花有关的化石	139
6.1 施氏果 <i>Schmeissneria</i>	139
6.2 星学花 <i>Xingxueanthus</i>	168
6.3 太阳花 <i>Solaranthus</i>	181
6.4 真花 <i>Euanthus</i> Liu and Wang	198
6.5 雨含果 <i>Yuhania</i> Liu and Wang	206
6.6 侏罗草 <i>Juraherba</i> Han and Wang	214
6.7 总结	222
参考文献	223
第7章 可能与被子植物有关的植物化石	236
7.1 类群 A	236
7.2 伪麻黄 <i>Pseudoeophedra</i> Liu and Wang	238
7.3 毛籽 <i>Problematospermum</i>	245
7.4 云之果 <i>Nubilora</i>	252
参考文献	260
第8章 花的形成	266
8.1 植物历史中的重大事件	266
8.2 陆地植物中生殖器官的基本单位	276
8.3 心皮的定义	293
8.4 从心皮上剥离胎座	300
8.5 胎座的来源	303
8.6 裸子植物中胚珠与附近器官之间的空间关系	306
8.7 包裹胚珠	307

8.8 花	310
8.9 支持的证据	311
8.10 被子植物的原型及其与其他种子植物的关系	313
8.11 一统理论的优点	316
8.12 种子植物演化的总体规律	320
8.13 未解决的问题	321
8.14 对于种子植物谱系的启示	322
8.15 植物演化的路线图	324
8.16 传统理论的缺陷	324
参考文献	326
第9章 总结	339
9.1 被子植物的起源与祖先类群	339
9.2 单系还是多系	342
9.3 动物和植物	342
9.4 通向成功的道路	343
9.5 被子植物的标志性特征还是演化的阶梯?	343
9.6 向更深处挖掘	344
参考文献	344

彩色图版

第1章 绪 言

被子植物起源一直是植物学尤其是古植物学中争论很大的话题。20 世纪 60 年代之前人们认为白垩纪之前应该有不少被子植物的化石记录。尽管时不时会有谜一样的植物化石发现，但是 70 年代开始古植物学家越来越倾向于认为被子植物在早白垩世才发生了迅速的辐射。按照笔者的观察，目前的研究状况是由于在古植物学中认定被子植物的标准太多且参差不齐造成的。因此笔者建议用一个公开的被子植物判断标准来解开目前的困局。本章简要地介绍目前研究状况的历史背景。

“被子植物”这个植物学术语的英文 (Angiosperm) 来源于希腊文 $\alphaγγειον$ (托) 和 $\σπερμα$ (种子)，是 Paul Hermann 于 1690 年创造出来的，指的是植物界中的一大类群。相对于裸子植物，被子植物指的是那些种子被包裹起来的有花植物 (Harper, 2001)。早在 1827 年 Brown 就已指出，被子植物与其他的种子植物 (裸子植物) 的区别在于它们的胚珠是被包裹着的 (Arber and Parkin, 1908)。这个看似微小的差别在植物系统学中的影响深远。现今的被子植物是植物界最为繁盛的类群，拥有至少 30 万种，占胚胎植物种类的 89.4% (Crepet, 2000)。它们曾经是我们所用的纤维、食物、药物和建筑材料的主要来源。它们是热带雨林中的主导类群，定义着地球上绝大多数的生态系统 (Crepet, 2000)。对于被子植物之间的关系和演化的理解直接影响着我们对于它们物种多样性、时空分布和生态学意义的解读。这进一步有助于我们更加有效地寻找和利用自然资源、评估植物资源、做出有效的多样性保护决策 (Crepet, 2000)。我们人类的起源、演化和可持续发展在没有被子植物的情况下就变成了空中楼阁。鉴于被子植物对于地球生态系统和人类生存的重要性，人们关心被子植物的各个方面尤其是起源与演化就是理所当然的事情了。

一个多世纪以来，被子植物的起源是植物学界最难啃的骨头之一。达尔文时代人们就已经开始讨论被子植物在中白垩世的迅速分化，达尔文所谓的“讨厌之谜”就是关于这个看起来很突然的历史事件的 (Friedman, 2009)。John Ball (1818~1889) 著文认为，大气中二氧化碳的浓度是被子植物发展的重要制约因素，被子植物此前一直局限于高山环境，形成化石的机会很小。他认为，被子植物一直到二氧化碳浓度下降以后才开始出现在化石记录中。Joseph D. Hooker (1817~1911) 和查尔斯·达尔文 (1809~1882) 对这个假说持怀疑态度 (Friedman, 2009)，但是被子植物在中白垩世的突然大量出现成了达尔文头疼的事，因为这直接和他所倡导的渐变论迎头相撞了 (Friedman, 2009)。达尔文设想，过去在南半

球曾经有一片荒蛮的大陆，被子植物在传播到其他大陆之前一直在那里繁衍生息 (Friedman, 2009)。直到今天，地质学家一直没有找到这个想象中的大陆。Gaston de Saporta (1823~1895) 也曾经为中白垩世被子植物的迅速分化所困扰，他提出了一个新的解释：被子植物的繁盛是它们和昆虫的协同演化造成的。这个说法得到了达尔文的垂青，也为很多生物学家津津乐道 (Ren, 1998; Friedman, 2009; Ren et al., 2009)。但是按照 Hughes (1994) 的说法，这个时期昆虫并没有发生对应的变化。

自 1882 年达尔文逝世以来，关于早期被子植物化石的发现和理论研究有了不少进展。Hugh H. Thomas (1885~1962) 从中侏罗世的地层中发现了一种叫开通 (*Caytonia*) 的植物化石并认为它与被子植物有关 (Thomas, 1925)。尽管 Thomas M. Harris (1903~1983) 发现这种植物的受粉方式是裸子植物的而不是被子植物的，开通植物直到最近一直是人们钟爱的被子植物祖先类群之一 (Doyle, 2006, 2008; Rothwell et al., 2009)。Thomas 认为盾形种子 *Corytospermum* 是另外一个被子植物祖先类群 (Doyle, 2006, 2008; Rothwell et al., 2009)。Scott (1906) 及 Arber 和 Parkin (1907) 提出本内苏铁类和被子植物有亲缘关系，这种说法成为了后来持续至今的生花学说 (Crane, 1985, 1986) 的基础，尽管相关演化细节尚待搞清 (Rothwell et al., 2009)。此外，Sahni 认为冈瓦纳中生代的五柱木 *Pentoxylon* 和被子植物有关系 (Hughes, 1994)。Retallack 和 Dilcher (1981) 把舌羊齿目与被子植物联系起来，而 Taylor 和 Hickey (1996) 则认为尼藤类和被子植物有亲缘关系。Meyen (1988) 提出了 Gamoheterotopy 理论，而 Frohlich 和 Parker (2000) 则提出多数雄性理论来解释被子植物的祖先问题。Asama (1982) 基于叶的特征提出大羽羊齿类和被子植物有关，而 Taylor 等 (2006) 基于生物地球化学研究支持这一结论。但是遗憾的是，所有这些理论提出的被子植物祖先类型与被子植物之间的关系都没有得到确认。因此，这些植物和被子植物之间有着不可逾越的鸿沟。

20 世纪 60 年代之前，很多前白垩纪的植物被直接和现代被子植物对应起来 (Wieland, 1926; Eames, 1961; Hill and Crane, 1982)，后来这些化石的被子植物属性大都被人们排除 (Scott et al., 1960)。此后，先后有白垩纪和更早时期的植物化石看起来多少和被子植物有关系，但是这些植物的真实情况还是备受争议。这些发现包括 *Sanmiguelia*，施氏果 *Schmeissneria*，星学花 *Xingxueanthus*，真花 *Euanthus*，雨含果 *Yuhania*，侏罗草 *Juraherba*，朝阳序 *Chaoyangia*，古果 *Archaeofructus*，中华果 *Sinocarpus*，丽花 *Callianthus*，白氏果 *Baicarpus*，辽宁果 *Liaoningcarpus*，假人字果 *Nothodichocarpum* 以及各种三叠纪和侏罗纪的和被子植物类似的花粉 (Cornet, 1986, 1989a, b, 1993; Li et al., 1989; Martin, 1989a, b; Cornet and Habib, 1992; Hill, 1996; Duan, 1998; Sun et al., 1998, 2002; 孙革等, 2001; Leng and Friis, 2003, 2006; Hochuli and Feist-Burkhardt, 2004; Wang

et al., 2007; 王鑫等, 2007; Wang and Zheng, 2009; Wang, 2010; Wand and Wang, 2010; Han et al., 2013, 2016, 2017; Liu and Wang, 2017)。这些化石提高了我们对种子植物的多样性的理解, 不断激发人们对相关问题进行讨论。Friis, Crane 以及他们的同行所描述的中化石占据了早白垩世被子植物多样性的绝大部分 (Friis et al., 2003, 2005, 2006, 2009), 但是不可讳言的是这些化石的残片性质限制了人们了解整体植物的可能性 (Friis et al., 2003, 2005, 2006, 2009, 2011; Rothwell et al., 2009)。从大化石来讲, 早—中白垩世的被子植物的辐射记录得比较详细 (Doyle and Hickey, 1976; Archangelsky et al., 2009)。现在大多数人认为, 被子植物不可能在白垩纪之前出现 (Cronquist, 1988; Friis et al., 2005, 2006)。

某些相关信息经常被人们忽略, 例如被认为更加进化的三沟型花粉早在巴雷姆期就已出现, 义县组 (巴雷姆期—阿普特期) 的早期被子植物 (广泛接受的最早的被子植物化石) 具有令人意外的高多样性。这些事实显示被子植物的起源时间一定更早, 支持根据施氏果和其他早期被子植物化石做出的结论 (Cornet, 1986, 1989a, b, 1993; Cornet and Habib, 1992; Hill, 1996; Duan, 1998; Sun et al., 1998, 2002; 孙革等, 2001; Leng and Friis, 2003, 2006; Hochuli and Feist-Burkhardt, 2004; 王鑫等, 2007; Wang et al., 2007; Wang and Zheng, 2009; Wang and Wang, 2010; Wang, 2010; Liu and Wang, 2016, 2017; Han et al., 2013, 2016, 2017)。

关于早期被子植物化石并没有严格意义上的一致意见。例如, 古果和中华果曾经是人们讨论的热点话题 (Sun et al., 1998, 2002; Friis et al., 2003; Leng and Friis, 2003, 2006; Dilcher et al., 2007)。其他化石也难免同样的厄运。一个外行的人不禁要问: “你们这些古植物学家为什么不能就这些化石达成一个一致的结论?” 这个问题值得人们深入思考。理想状态下, 所有发表观点的作者都应该是聪明的、诚实的、有逻辑的, 他们应该用图片和文字对化石进行详细的描述, 使用植物学术语按照一致的标准进行解读。如果真是这样, 那么就不会有古植物学中所谓的争议。那么这些争议缘何而来呢? 这些争议至少有很大一部分是由于描述、讨论和争论中使用了不同的判断标准。按照上述理想的状态, 人们应该使用一个共同的普适的判断被子植物化石的标准。但是理想很丰满, 现实很骨感。现实情况是不同的研究者使用的是不同的标准, 这些人强调这些特征, 别的人强调其他的特征。这就意味着在没有找到一个公开的、可操作的判断被子植物化石的标准之前, 一切寻求关于早期被子植物化石的一致意见的努力都是徒劳的。因此寻找一个可操作的关于被子植物化石的定义成为了早期被子植物化石研究中的当务之急。

在本书中, 笔者将从这里出发, 首先建立一个可以接受的、可以操作的早期被子植物的定义, 来讨论被子植物起源的问题。然后将记录若干来自中国东北和德国的侏罗系和下白垩统的被子植物化石, 应用这个定义来证明这些化石植物的

被子植物属性。最后，将借助这些化石资料来讨论被子植物起源和相关的话题。

可以预料，本书中的很多观点和既有的观点并不完全吻合，甚至对立，多少会在这个或者那个方面得罪很多同行。文献的引用也不见得详尽和全面，很多重要但不直接相关的工作可能并没有纳入。这并不意味着笔者有意忽略它们，只是本书的容量有限，不可能是一本面面俱到的百科全书。被子植物的定义也许会成为未来争论的焦点。但是，既然我们是做科学的，不同观点持有者之间的公开的争论是不可避免的，也将最终有益于本学科的科学发展。真诚希望持不同观点者站出来公开他们的理论和证据来共同解决我们面对的问题，笔者也会尽量吸收和采纳更好的建议和想法。笔者认为只要古植物学家能够就被子植物的定义达成一致，那么我们就有希望结束目前古植物学中的混乱状态。在新的状态下，关于化石的一致意见将在古植物学中取代权威人士的说法并占据主导地位。

参 考 文 献

- 孙革, 郑少林, D. 迪尔切, 王永栋, 梅盛吴. 2001. 辽西早期被子植物及伴生植物群. 上海: 上海科技教育出版社
- 王鑫, 段淑英, 耿宝印, 崔金钟, 杨永. 2007. 侏罗纪的施迈斯内果 (*Schmeissneria*) 是不是被子植物? 古生物学报, 46(4): 486-490
- Arber E A N, Parkin J. 1907. On the origin of angiosperms. J Linn Soc Lond Bot, 38: 29-80
- Arber E A N, Parkin J. 1908. Studies on the evolution of the angiosperms: the relationship of the angiosperms to the Gnetales. Ann Bot, 22: 489-515
- Archangelsky S, Barreda V, Passalia M G, Gandolfo M, Pramparo M, Romero E, Cuneo R, Zamuner A, Iglesias A, Llorens M et al. 2009. Early angiosperm diversification: evidence from southern South America. Cretac Res, 30: 1073-1082
- Asama K. 1982. Evolution and phylogeny of vascular plants based on the principles of growth retardation. Part 5. Origin of angiosperms inferred from the evolution of leaf form. Bull Natl Sci Mus Tokyo Ser C, 8: 43-58
- Cornet B. 1986. The leaf venation and reproductive structures of a late Triassic angiosperm, *Sanmiguelia lewisii*. Evol Theory, 7: 231-308
- Cornet B. 1989a. Late Triassic angiosperm-like pollen from the Richmond rift basin of Virginia, USA. Paläontographica B, 213: 37-87
- Cornet B. 1989b. The reproductive morphology and biology of *Sanmiguelia lewisii*, and its bearing on angiosperm evolution in the late Triassic. Evol Trends Plants, 3: 25-51
- Cornet B. 1993. Dicot-like leaf and flowers from the Late Triassic tropical Newark Supergroup rift zone, U. S. A. Mod Biol, 19: 81-99
- Cornet B, Habib D. 1992. Angiosperm-like pollen from the ammonite-dated Oxfordian (Upper

- Jurassic) of France. *Rev Palaeobot Palynol*, 71: 269-294
- Crane P R. 1985. Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of angiosperms. *Ann Mo Bot Gard*, 72: 716-793
- Crane P R. 1986. The morphology and relationships of the Bennettitales. In: Spicer R A, Thomas B A (eds) *Systematic and taxonomic approaches in palaeobotany*. Oxford: Clarendon Press. 163-175
- Crepet W L. 2000. Progress in understanding angiosperm history, success, and relationships: Darwin's "abominably" perplexing phenomenon. *Proc Natl Acad Sci USA*, 97: 12939-12941
- Cronquist A. 1988. *The evolution and classification of flowering plants*. Bronx: New York Botanical Garden
- Dilcher D L, Sun G, Ji Q, Li H. 2007. An early infructescence *Hyrceantha decussate* (comb. nov.) from the Yixian Formation in northeastern China. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104: 9370-9374
- Doyle J A. 2006. Seed ferns and the origin of angiosperms. *J Torrey Bot Soc*, 133: 169-209
- Doyle J A. 2008. Integrating molecular phylogenetic and paleobotanical evidence on origin of the flower. *Int J Plant Sci*, 169: 816-843
- Doyle J A, Hickey L J. 1976. Pollen and leaves from the Mid-Cretaceous Potomac Group and their bearing on early angiosperm evolution. In: Beck C B (ed) *Origin and early evolution of angiosperms*. New York: Columbia University Press. 139-206
- Duan S. 1998. The oldest angiosperm—a tricarous female reproductive fossil from western Liaoning Province, NE China. *Sci China Ser D Earth Sci*, 41: 14-20
- Eames A J. 1961. *Morphology of the angiosperms*. New York: McGraw-Hill
- Friedman W E. 2009. The meaning of Darwin's "abominable mystery". *Am J Bot*, 96: 5-21
- Friis E M, Doyle J A, Endress P K, Leng Q. 2003. *Archaeofructus*—angiosperm precursor or specialized early angiosperm? *Trends Plant Sci*, 8: S369-S373
- Friis E M, Pedersen K R, Crane P R. 2005. When earth started blooming: insights from the fossil record. *Curr Opin Plant Biol*, 8: 5-12
- Friis E M, Pedersen K R, Crane P R. 2006. Cretaceous angiosperm flowers: innovation and evolution in plant reproduction. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 232: 251-293
- Friis E M, Pedersen K R, von Balthazar M, Grimm G W, Crane P R. 2009. *Monetianthus mirus* gen. et sp. nov., a nymphaealean flower from the early Cretaceous of Portugal. *Int J Plant Sci*, 170: 1086-1101
- Friis E M, Crane P R, Pedersen K R. 2011. *The early flowers and angiosperm evolution*. Cambridge: Cambridge University Press
- Frohlich M W, Parker D S. 2000. The mostly male theory of flower evolutionary origins: from genes to fossils. *Syst Bot*, 25: 155-170
- Han G, Fu X, Liu Z-J, Wang X. 2013. A new angiosperm genus from the lower Cretaceous Yixian