

高等植物

A. П. 塔赫他间藹

I

科学出版社

高等植物

I

A. Л. 塔赫他間 著

匡可任	王文采	崔鴻賓	譯
戴倫凱	陳芝林	廖復蓀	
	匡可任	校	

科學出版社

1963

ACADEMIA SCIENTIARUM URSS
INSTITUTUM BOTANICUM NOMINE V.L. KOMAROV

A. L. TAKHTAJAN

TELOMOPHYTA

I

PSILOPHYTALES -
- CONIFERALES

EDITIO ACADEMIAE SCIENTIARUM URSS

MOSQUA • LENINGRAD

1 9 5 6

A. Л. ТАХТАДЖЯН
ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

I

От псилофитовых до хвойных

內 容 簡 介

本书是一部论述高等植物系统发育的理论性著作,也就是广义的高等植物分类学。本卷总论之部讨论高等植物形态演化原理;各论之部详论高等植物中(即顶枝植物门中)最原始的裸蕨植物部至羽叶植物部中的裸子植物纲的起源及系统。本书可供高等植物学研究工作者参考。

高 等 植 物

I

A. Л. 塔赫他简 著

匡可任 王文采 崔鸿宾 译
戴伦凯 陈艺林 廖复蓀
匡可任 校

*

科学出版社出版 (北京朝阳门大街 117 号)
北京市书刊出版业营业许可証出字第 061 号

中国科学院印刷厂印刷 新华书店总经售

*

1963 年 6 月第 一 版 书号: 2750 字数: 560,000
1963 年 6 月第一次印刷 开本: 787×1092 1/18
(京) 0001—2,350 印张: 27 1/9 插页: 4

定价: 3.80 元

譯校者附言

本书是塔赫他間教授 1938—1948 年在亚美尼亚埃里温，繼而自 1948 年直至現在数十年間进行研究工作和講授植物演化形态及系統学的成果。著者批判地綜合了与植物系統学有关各学科的广泛成就，并以自己独特的見解全面地詳細論述了頂枝植物門(Telomophyta)的起源及其系統发育。书名称为“高等植物”(Высшие растения)，从其內容上看亦即是广义的高等植物分类学，更确切些說，應該是高等植物系統学。“高等植物”是一个一般应用的名称，因分类观点相异，其含义亦不相同；有时其含义是指有花和有种子的一类植物，即显花植物或称种子植物，但在本书其含义相当于茎叶植物(Cormophyta)，本书著者特称之为頂枝植物，亦即指藻类以上的全部植物。

本书是一部理論性的专著，与此同性質的論著或譯本在国内外尚不甚多見。第一卷总論部分討論高等植物形态演化的原理，各論部分始自最原始的裸蕨植物部至羽叶植物部中的裸子植物綱为止。第二卷將論述被子植物綱，尚未出版。

譯本是按照原著者来信作了些修改后譯出，故与国内通行的原本略有出入，插图亦有更改之处，其中銀杉屬亦是应塔赫他間教授建議而加入于譯本的。

譯文中的術語一般是依据中国科学院自然科学名詞編訂室編訂的術語，也有些術語是由譯者拟定的。在譯文中譯者增加了几个插图，还加了一些譯注。

1962 年 9 月 14 日于北京

著者序言

本书的基础是著者从 1938 年起至 1948 年間在亚美尼亚埃里温繼而又在列宁格勒大学講授高等植物形态学及系統学的講稿。

完全可能我将会听到本书的許多讀者对本书“材料安排上”感到有一些不平衡的責难。这种責难,倘若是关系到苔蘚植物方面,那末可以說,我在这方面完全是有意識地这样处理的。这样一个十分广泛的多种多样的而且在生物学性質方面极其有趣的羣类,我已經把材料压縮到最小限度,而原稿在这方面也大大地节略了。这样处理不仅是因为作者不是这类專門的生物学者,而且也从来就沒有亲身从事研究过苔类及蘚类,主要是由于苔蘚植物是一个极其專門性的羣类,需要特殊的研究方法,因而應該託专家写出单独的专书。关于这样的生物学上参考指南手冊的需要,已經酝酿很久了。

本书附有詳細的关于书目提要性的文献索引,这一索引虽則不是詳尽无遺,但是包括着尽可能較为完全的几乎所有高等植物中諸羣类的著作目录。

在本书的編写中,給以极大注意的是插图的选择,著者力图尽量采用大量的原图,然而,这一点未必都能做到。

为了繪制列举現存裸子植物木材結構的一系列解剖学上的插图,著者非常感謝 Н. Т. Скворцова。相当数量的解剖学上和形态学上的插图是 Н. С. Снигиревская 所繪制的,著者也向她表示衷心的感謝。

本书第一卷原稿曾由 К. И. Мейер、Б. К. Шишкин 及 Б. М. Козо-Полянский 諸氏校閱,著者对他們表示衷心的感謝。著者同样也非常感謝 И. И. Абрамов 氏,他校閱了各論部分的苔蘚部。以上諸氏提出的評論意見,著者在校閱最后原稿时,都曾加以考虑。

虽然它对于弥补高等植物系統学和比較形态学教科书和参考书不足之处还很不够,但著者希望此书并非无用。本卷对內容更丰富的第二卷“陆地征服者”——被子植物的完成,可能将起促进作用。

1955 年 7 月 29 日于列宁格勒

目 录

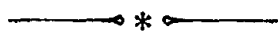
譯校者附言.....	ix
著者序言.....	x
总論之部.....	1
高等植物的起源	1
高等植物的生活史周期的起源及演进	3
孢子体形态上的分区	6
孢子囊的起源	9
表皮的发生以及气孔装置的起源和演进	10
輸导系統的发生及演进	11
配子器的起源	19
高等植物門的分部	21
各論之部.....	23
第一部 裸蕨植物部(Psilopsida)	23
第一科 立泥蕨科(Rhyniaceae)	24
第二科 Pseudosporochneaceae 科	26
第三科 裸蕨科(Psilophytaceae).....	26
第四科 Zosterophyllaceae 科.....	27
第五科 星木科(Asterozylaceae)	28
第二部 苔蘚植物部(Bryopsida)	34
第一綱 苔綱(Hepaticae)	35
第一目 美苔目(Calobryales)	36
第二目 鱗苔目(Jungermaniales)	37
第一亞目 頂雌鱗苔亞目(Jungermanineae).....	38
第二亞目 側雌鱗苔亞目(Metzgerineae)	40
第三目 地錢目(Marchantiales).....	41
第一科 地錢科(Marchantiaceae)	45
第二科 浮苔科(Ricciaceae)	46
第四目 球囊苔目(Sphaerocarpaceae)	47
第一科 球囊苔科(Sphaerocarpaceae)	47
第二科 側翅苔科(Riellaceae)	49
第二綱 角苔綱(Anthocerotae)	49
第三綱 蘚綱(Musci)	52
第一目 泥炭蘚目(水蘚目)(Sphagnales)	54
第二目 黑蘚目(Andreaeales)	58

第三目 真蕨目(Bryales)	60
第三部 石松植物部 (Lycopsida)	65
第一目 刺石松目 (Baragwanathiales)	67
第二目 原始鳞木目(Protolepidodendrales)	68
第三目 石松目 (Lycopodiales)	69
第四目 卷柏目 (Selaginellales)	80
第一科 卷柏科 (Selaginellaceae)	80
第二科 古卷柏科 (Miadnesmiaceae)	90
第五目 鳞木目(Lepidodendrales)	90
第一科 鳞木科 (Lepidodendraceae)	91
第二科 封印木科 (Sigillariaceae)	97
第三科 水韭木科 (Pleuromeiaceae)	98
第六目 水韭目 (Isoetales)	99
第一科 水韭科(Isoetaceae)	99
第四部 松叶兰植物部 [Tmesopsida (Psilotopsida)]	109
第五部 楔叶植物部 (Sphenopsida)	117
第一目 叉叶目(Hyeniales)	117
第二目 羽叉叶目(Pseudoborniales)	120
第三目 楔叶目(Sphenophyllales)	120
第一科 楔叶科 (Sphenophyllaceae)	120
第四目 木贼目 (Equisetales)	125
第一科 星芦木科(Asterocalamitaceae)	126
第二科 芦木科 (Calamitaceae)	127
第三科 木贼科 (Equisetaceae)	131
第六部 羽叶植物部 (Pteropsida)	140
第一綱 蕨类植物綱(羊齿植物綱) (Filicinae)	140
第一亚綱 原始蕨亚綱 (Primofilices)	145
第一目 原始蕨目 (Protopteridiales)	146
第一科 原始蕨科 (Protopteridiaceae)	146
第二科 无脉蕨科 (Aneurophytaceae)	147
第二目 枝叶蕨目 (Cladoxylales)	148
第三目 对叶蕨目[Zygopteridales (Coenopteridales)]	148
第一科 对叶蕨科(Zygopteridaceae)	150
第二科 总状蕨科 (Botryopteridaceae)	151
第三科 退化蕨科(Anachoropteridaceae)	153
第四科 十字蕨科 (Stauropteridaceae)	153
第四目 古蕨目 (Archaeopteridales)	156
第二亚綱 瓶尔小草亚綱(Ophioglossidae)	156
第三亚綱 納吉拉梯阿亚綱(Noeggerathiidae)	165
第四亚綱 观音座蓮亚綱(Marattiidae)	167
第五亚綱 薄囊蕨亚綱 [Leptofilices (Leptosporangiateae)]	176
第一目 水龙骨科[Filicales (Polypodiales)]	180

第一科 紫萁科(蕨科) (Osmundaceae)	181
第二科 瘤足蕨科 (Plagiogyriaceae)	186
第三科 海金沙科 (Schizacaceae)	186
第四科 里白科 (Gleicheniaceae)	192
第五科 膜蕨科(Hymenophyllaceae)	196
第六科 Loxsomaceae 科	200
第七科 蚌壳蕨科(Dicksoniaceae)	201
第八科 蕨科(Pteridaceae)	203
第九科 骨碎补科 (Davalliaceae)	208
第十科 桫欏科(Cyatheaceae)	209
第十一科 叉蕨科(Aspidiaceae)	210
第十二科 铁角蕨科 (Aspleniaceae)	215
第十三科 馬通尼阿科(Matoniaceae)	215
第十四科 水龙骨科(Polypodiaceae)	218
第二目 苹目 (Marsileales)	222
第三目 槐叶苹目 (Salviniales)	231
第一科 槐叶苹科 (Salviniaceae)	231
第二科 滿江紅科(Azollaceae)	235
第二綱 裸子植物綱 (Gymnospermae)	241
第一亞綱 蕨狀裸子植物亞綱(种子蕨亞綱) (Pteridospermidae)	245
第一目 苏鉄蕨目(种子蕨目)(Cycadofilicales)	245
第一科 柔蕨科(Lyginopteridaceae)	246
第二科 髓木科 (Medullosaceae)	252
第三科 盾状种子科(Peltaspermaceae)	258
第二目 开通尼阿目 (Caytoniales)	259
第一科 兜生种子科 (Corystospermaceae)	260
第二科 开通尼阿科(Caytoniaceae)	261
第三目 舌蕨目 (Glossopteridales)	262
第二亞綱 叶生裸子植物亞綱 (Phyllospermidae)	263
第一目 苏鉄目(Cycadales)	263
第二目 本納苏鉄目(Bennettitales)或称拟苏鉄目 (Cycadeoideales)	281
第一科 魏立松科(Williamsoniaceae)	286
第二科 拟苏鉄科(本納苏鉄科) (Cycadeoideaceae)	290
第三目 五柱木目(Pentoxylales)	291
第三亞綱 衣被裸子植物亞綱 (Chlamydospermidae)	293
第一目 麻黄目 (Ephedrales)	293
第二目 千岁兰目(維物且目) (Welwitschiales)	298
第三目 卖麻藤目 (Gnetales)	306
第四亞綱 軸生裸子植物亞綱 (Stachyospermidae)	315
第一目 苛达德目 (Cordaitales)	315
第二目 銀杏目 (Ginkgoales)	321
第三目 球果目(松柏目) (Coniferales)	330

第一科 Lechiaceae (Walchiaceae) 科	348
第二科 南美杉科 (Araucariaceae)	351
第三科 罗汉松科 (Podocarpaceae)	358
第四科 粗榧科 (Cephalotaxaceae)	366
第五科 紫杉科(紅豆杉科)(Taxaceae)	368
第六科 松科 (Pinaceae)	373
第七科 日本金松科 (Sciadopityaceae)	393
第八科 杉科 (Taxodiaceae)	395
第九科 柏科 (Cupressaceae)	405
参考文献	418
总論之部	418
各論之部	420
I. 裸蕨植物部	420
II. 苔蘚植物部	422
III. 石松植物部	424
IV. 松叶兰植物部	428
V. 楔叶植物部	429
VI. 羽叶植物部	431
A. 蕨类植物綱	431
1) 概論	431
2) 原始蕨亞綱	433
3) 瓶尔小草亞綱	434
4) 納吉拉梯阿亞綱	435
5) 观音座蓮亞綱	435
6) 薄囊亞綱	436
a) 概論	436
b) 水龙骨目	436
b) 旱目	439
r) 槐叶旱目	440
B. 裸子植物綱	441
1) 概論	441
2) 苏鉄蕨目	442
3) 开通尼阿目	444
4) 舌蕨目	444
5) 苏鉄目	444
6) 本納苏鉄目	447
7) 五柱木目	448
8) 麻黄目、千岁兰目及卖麻藤目	449
9) 苛达德目	451
10) 銀杏目	453
11) 球果目	454
植物拉丁名索引	468
植物中名索引	481

总 論 之 部



高等植物是植物界最大而具有最高結構的一个部門。这一部門包括从最古老的裸蕨綱一直到被子植物綱全部的羣类,而是陆地上的主导植物。高等植物現存种类的数目超过三十万种,而其中被子植物占第一位,苔类及蘚类占第二位,蕨类則占第三位。但按照它們在陆地植被的作用以及对人类的重要性來說,則裸子植物仅次于被子植物,而占第二位。

高等植物是复杂地分化了的多細胞有机体,适应于陆地上大气环境中生活。除了較少数的显然是次生性的水生类型以外,它們都是陆生植物。陆地生活条件,气生生活方式,使它們带有高等植物体軀外部的分化和体内的构造上的形象。高等植物的基本器官和組織是在对陆地生活的适应演进过程中发生出来的。

对高等植物來說,除了发生次生性的无配子生殖的类型(апогамные формы)以外,其特征是具有有性世代(配子体或配子期)和无性世代(孢子体或孢子期)两个世代經常地有节奏的交替。高等植物的特征是:具有多細胞的孢子囊生于孢子体上及多細胞的配子器(在高等的类型則极退化)生于配子体上。孢子囊和配子器二者都有壁膜防护。孢子囊同形或者还常分化成两种类型(异形)(即小孢子囊和大孢子囊),但配子器則經常是具有两种类型,即雄性配子器及雌性配子器[亦即精子器(或称藏精器)及頸卵器(或称藏卵器)]。雌性配子經常是单个的,靜止而不动的(即卵細胞)。在高等植物具有被防护着的胚,这样的胚在頸卵器中或雌性配子体内进行它的初期发育阶段。发生特化的輸导組織,包括木質部和篩部,但在某些羣类,这样的輸导組織已退化了。存在有具气孔及角質层的表皮。高等植物的叶綠素沒有輔助性的别的色素存在,因此,植物体进行光合作用的部分的顏色是綠色的。

高等植物的起源

大部分高等植物的演进,除次生性的水生类型之外,是沿着增进对于陆地生活条件的适应的途径进行的。演进是以逐漸征服陆地为方向进行的。这样的对陆生条件的适应,在裸子植物,尤其在被子植物性的繁殖上早已无需依赖于少量的水。但高等植物的演进发展的水平愈低,在其有性的发育过程方面,則依赖于水的程度愈大。在

如此的較為原始的陆生植物,例如石松类、木賊类、蕨类特别是苔类和蘚类,这些有机体的若干发育期是与水有密切而不可分开的关系的:它們的授精过程需要少量的水来活跃游动精子的游动,仅就其有性世代本身为了生存,它的生活基質及周围的大气也需要大量的湿气。从而可以得出这样一个結論,即陆生植物的祖先是全部发育阶段在水生环境中渡过的水生植物。

高等植物曾起源于藻类,这首先就是說,在地球的历史中,藻类发生的时代先于高等植物。下面的那些事实就可以証明这一看法:1)最原始的高等植物——裸蕨植物与藻类的相似性,特别是它們的二叉式分枝的特点、2)高等植物的世代交替与許多藻类的世代交替的相似性、3)高等植物中原始羣类的多細胞性器官与褐藻类的多細胞性器官有若干相似性、4)較原始的高等植物具有游动精子、5)高等植物的孢子与綠藻类的非核分裂厚壁生殖細胞(акинеты)的相似性以及6)叶綠粒的结构和机能的相似性。此外若干褐藻(以及其它另一些藻类)具有生活在水外的生活力,而仅仅只需一点儿浪花水沫就能滿足,而且 Nematophytales 目中的化石藻类(志留紀及泥盆紀)是以其孢子具有角质化的孢子壁为特征。

高等植物的祖先大概是某种海藻。高等植物由淡水綠藻起源的可能性是較小的,而由土壤中生的綠藻或藍綠藻起源的可能性則更小了。在海藻的发育周期中,沒有为淡水类型所特有的休眠期的存在,而海藻是藻类植物中最初の羣类,在这最初の羣类中,常常可以遇到和高等植物相似的结构特点。但是不可以在这一基础上,就认为高度结构化了の有組織化了の海藻是高等植物的祖先。在我們已知的化石高等植物中,最原始的植物,其结构較現存海藻中最复杂的为簡單。高等植物曾是由某种頗为原始的而可能早已死絕了の海藻发展而来。高等植物的藻类状态的祖先,看来似乎最相近于褐藻类型。然而也有一些著者认为高等植物与綠藻类接近。

从水生环境过渡到气生环境,可能是在极其长远的演进过程中进行的。陆上的生存条件与水中的生活条件是有极大差别的。气生环境的特点是其所含有的氧气远較水生环境为多,加以其它別的条件,即矿物质养料,尤其是水分的供給亦有很大差别。因此高等植物的祖先轉向对它們来說是完全新的居住环境的过渡,只有在对水分的供給以及对防止配子器的干萎而能保証有性世代的发育过程产生特殊适应性的可能程度内,才能进行。在陆生植物的先峯者,应该已产生了完全新的适应性,应该已发生了新的器官和組織。这些适应性表现在它們的孢子体与配子体的发生差别上,以及其具有由不孕性細胞組成防护层的多細胞配子器的出現上,表现在它們孢子体深远的形态上的分化上,以及其多細胞的孢子貯藏所(孢子囊)的发生上,表现在其輸导机械性系統的发展、表皮和气孔的出現、叶綠粒及其它等等的性能的改变上。

高等植物的生活史周期的起源及演进

高等植物的生活史周期 (жизненный цикл) 是由两个有节奏地相互交替的世代组成, 即有性世代 [配子体 (гаметофит) 或称配子期 (гаметофаза)] 及无性世代 [孢子体 (спорофит) 或称孢子期 (спорофаза)]。在雌雄配子接合时, 染色体的数目成为二倍, 因而由接合子形成的孢子体的特征是二倍的染色体, 就是说, 是二倍性的 (диплоидный) [二倍相 (диплофаза)]。但当其形成期间, 孢子染色体的数目由于减数分裂的结果, 都减少到一半, 因而由孢子形成的配子体是单倍性的 (гаплоидный) [单倍相 (гаплофаза)]。这样说来, 植物的世代交替与动物的世代交替其特异的区别点是在于植物的有性世代是由一个已减半了染色体的单细胞 (孢子) 发生出来的, 可是动物的有性世代是由一羣细胞发生, 而且其染色体的数目亦未经先行减半。因此植物的两个世代是以不同的核相为特征的, 而在动物其核相是相同的。

这样说来, 在高等植物的生活史周期中, 由于结合着两个不同的世代, 因而出现其特有的二重个体性。孢子体与配子体一同组成复杂的个体。但是这样的个体的二重性特点在高等植物, 是以两个不同的形态出现的。在多数高等植物, 例如松叶蕨 (松叶兰)、石松类、木贼类及蕨类, 它们的两个世代是生理上各不相关的各自独立的生存物。但在苔藓类尤其是在种子植物, 其中两个世代之一却是依存于另一世代的, 并且在生理作用上成为属于另一世代的一个器官。虽则在生理上它们不再是独立的, 在这里它们却是各别的世代 (独立的实体), 但是按照它们的起源来说, 它们完全与其另一世代是对等的, 而配子体和孢子体这两个术语仍然完全可以适用于它们。那末在高等植物生活史周期中, 这两个世代究竟是如何发生的呢?

有一些植物学者认为高等植物的孢子体由于植物适应陆地生活方式的结果, 是补插到二个有性世代之间的新形成物 [插入论假说 (гипотеза интерполяции)]。

由于孢子体的形成, 接合子才得到了其体躯诸部分的数量在演进过程中共同增长的可能性。与此同时, 孢子体的体躯的分化也发生了, 这一分化特别表现在造孢细胞羣部分的不孕性, 以及造孢组织分隔成隔离的区段或分隔而成孢子囊。这一理论, 在当时看来仿佛是很严整而真实的。但裸蕨植物的发现, 熟悉了现存高等植物中最原始的配子体以及对藻类的二相交替的最新研究, 完全不能证实这一陆生孢子体起源的假说。

在藻类植物, 二倍相与单倍相的各种各样的相互关系是大家所知道的。生活史周期最最原始及最初的类型是单细胞的单倍相与同时亦是单细胞的二倍相互交替。例如 *Chlamydomonas* 属就以这样的生活史周期为特征。生活史周期的演进, 就

从这里出发向着各不相同的方向进行。从单细胞形式的生活史周期出发,其演进的方向之一是单细胞的单倍相变为多细胞的单倍相。即在这里,生活史周期转变成多细胞的单倍体与单细胞的二倍体(接合子)相互交替。其减数分裂在接合子内完成。这样的生活史周期在绿藻类是极其普遍的。另一个方向是正相反的方向,即发生多细胞的二倍体。在这一情况下,生活史周期是由多细胞的二倍体与单细胞的单倍体(配子)相互交替而组成,而且其减数分裂是在配子形成期间进行的。因而在这里,这二个期相的相互关系正与在动物一样。这样的生活史周期是管藻目[сифоновые (Siphonales)],硅藻类[диатомей (Diatomeae)]及马尾藻科[фукусовые (Fucaceae)]的特征。这两种生活史周期的类型都是从具有两个单细胞相的类型起源而来的。

生活史周期向着单倍相及二倍相的两个方向演进之外,同时还存在着第三个方向,即向着二倍相与单倍相同时演进的方向。这一个方向发生在如石蓴科(Ulvaceae)和盐藻科(Cladophoraceae)以及各种褐藻类和红藻类中,它的特点在于多细胞的二倍体与同样也是多细胞的单倍体互相交替。这是两个相等形的生活史周期(изоморфный жизненный цикл)。在这里,这两个相在形态上是同形的,但只是二倍体(диплонт)产生出单倍相的游走子(гаплоидные зооспоры),而单倍体(гаплонт)则生出单倍相的配子(гаплоидные гаметы)。减数分裂发生在游走子形成期间。这种向二倍体和单倍体同时演进的类型,看来似乎是由向单倍体演进的类型发生出来的。属于单倍体周期内的二倍体性质的接合子的变成多细胞的二倍体是很容易想象出来的。吾人只需设想接合子的核的有丝分裂及减数分裂先天地延迟就会达到这一变化。因此,等形的二倍体及单倍体的生活史周期是能够发生出来的,在这里两个相的组成完全是一样的,而二者的区别仅仅是在于,孢子在二倍体上的形成应该是不可避免地同时发生减数分裂。在实际上,关键仅仅是在于减数分裂从接合子的分裂转移到孢子母细胞的分裂上去。但是在这同一个接合子,其减数分裂由于如此延迟的结果,第二次有性活动量未曾增加,因而能够形成无限数的孢子。发生二倍体的主要优越性是在于不依赖有性的活动而增加无性生殖的可能性。因此二倍体作为孢子体形式早已在藻类就发生而且发展了。有丝分裂的延迟是绝对具有演进上的意义的,因为由于这样,遗传上有可能组合的数量增大了。

最后,在褐藻类,生活史周期的演进从等形的二倍体及单倍体同时演进的类型走向了向二倍体演进的异形的类型。在 *Dictyota* 属,其单倍体与二倍体二者之间无论在大小上,无论在外观上,还是没有区别的:这里我们遇到的是典型的等形生活史周期。但例如在 *Cutleria* 属,其单倍体与二倍体无论在外观上,无论在大小上,已经有了区别,而且是单倍体占优势。这是一个典型的异形生活史周期(гетероморфный

жизненный цикл)。在巨大的海藻——昆布 [ламинария (*Laminaria*)]——其二倍体已经达到巨大的发展而往往是多年生的,但其单倍体则细小到了微观状态。

把这些所有的世代交替的类型加以比较,表明世代交替早已在水中就发生了,而且在这里已经向着极不相同的方向发展了。同时假若绿藻类的充分发达的两个相的交替,在大多数的情况下,表现在两个形态上形状相同的相的交替,那末,在褐藻类,这一原始的生活史周期的类型就曾经是进一步演进的出发点。褐藻类生活史周期的演进却是向着二倍体(孢子体)发展而单倍体逐渐退化的方向进行的。在这里可见,在藻类中发生的这一现象就是我们在陆地上看到的高等植物的同一的现象。同时褐藻类单倍体的退化,进行得更甚于被子植物——达到其单倍体完全消失。这个褐藻类的和被子植物的世代交替演进上的并行现象,表明了孢子体的向前演进首要是与无性生殖这一任务有联系的。无论在水中,无论陆上,生存竞争迫使植物产生最大限度的游走子及孢子,这就必然导致孢子体的向前发展。

裸蕨纲的植物仅仅是一个无性世代成化石状态被保存下来的。这一点能够说明在最原始的陆生植物,其二倍体的发展较单倍体为完善。由此可以作出结论,即二倍相早已在其藻类状态的祖先已经相当强烈地发展了。显然,高等植物的祖先是一种具有或多或少明显地现出异形世代交替的藻类。但同时,吾人了解了最原始的现存高等植物的生活史周期可以得出结论,即在现存最原始的高等植物,其孢子体与配子体之间的区别尚不甚大。

高等植物生活史周期的演进是向着两个相反的方向进行的。在苔藓类,是向着增长配子体的独立性方面进行的,其配子体的形态上分化成各部分,同时其孢子体丧失了独立性而形态上也减退了。苔藓类生活史周期中自给营养的阶段是配子体,而孢子体废退到成为配子体上的一个器官的程度。但在其它的高等植物,其生活史周期中独立的自给营养阶段是孢子体,而其配子体在演进过程中逐渐缩小而减退了。配子体极大限度的退化与孢子的异形性有相关关系,即与雌雄两性的分开有关。单性的配子体的退化和减退是极其加速度地进行的,它们极快地失去叶绿素而它们的发育则依靠孢子体贮积起来的营养物质。最为退化的配子体可在现时占优势的羣类中,即种子植物中看到。令人注目的是无论在低等植物中,无论在高等植物中,体躯巨大而结构复杂的有机体都是孢子体(昆布、鳞木、封印木、芦木、裸子植物、被子植物)。但在体躯相当微小的藓类和苔类,其配子体却达到了极大的发展。这就是表明在植物界的演进过程中,孢子体看来可塑性较大而是具有向前发展的较大能力的。

孢子体形态上的分区

高等植物藻类状态的祖先的孢子世代在形态上是还没有显明分化的，而且不存在有输导系统和多细胞的孢子囊。孢子体上组织形态上的分区及分化曾是由于对气生环境适应的结果。在陆上生活条件中，孢子繁殖是完全具有特别作用的，因而很快地发展了起来。但是大批孢子的产生需要贮存足够量的有机物质，这就导致孢子体体躯的增大及其进行光合作用的表面面积的扩展。

孢子体体躯的增大必然不可避免地同时发生孢子体外部及内部部位的分区。这一点可由下面的原理说明，即作为有机体的正常的机能，其体躯体积与表面面积之间必需有一定相应关系。但当有机体体躯增大时，其表面面积是由狭长的线形增大成正方形，而其体积也就成为立方体[加里莱氏(Galileo)的等比原理(принцип подобия)]。因此，当有机体体积增大时，在其表面面积与体积之间，逐渐达到对于生活机能正常的过程不利的比例关系。为了保持其体积和面积之间生物性能上适合的比例关系，植物体必然较强烈地发生分枝，就借这样的方法来增大它的表面面积。这一“大小与形状”原理在孢子体演进的初期阶段，应该曾经具有特别重大意义过的。这一原理促进了孢子体的分化和其体躯各部之间机能的分工。由于最初体躯的分区还很微弱的孢子体，继而进行二叉分枝化，因而同时出现输导系统及多细胞的孢子贮藏所——孢子囊。

最原始的陆生植物早已有初步的器官分化了。原始的高等植物是二叉状分枝的轴，其末端的小枝称为顶枝(телом)，而联接着诸顶枝的区段称为中段(мезом)。裸蕨部植物的顶枝和中段是其最初的形式。

顶枝的发生是与孢子体曾经在植物体体躯两端发生了的二叉式的分枝的增长有相关关系。由于二叉分枝化的结果，就在孢子体的下端发生被有假根(ризоиды)的相当于根状茎的小枝或称拟根状茎(ризомойды)。拟根状茎并不是通常所称为的根状茎(корневища)。它们的发生不是由于变形的结果，而是最初的基本器官。拟根状茎乃是根的原始型(прототип)，而假根则是根毛的原始型。在某些情况下，例如在蕨类，全部的假根茎变成根，但在另一些情况下，例如在石松类，仅是其拟根状茎的侧生小枝变成根，而其主轴则成为载根器(ризофор)。

因此，顶枝及拟根状茎连同联接此二部分之间的区段，即中段是陆生植物的孢子体结构上的最初的分子(器官)。这些基本器官的发生是植物界演进上最重大的事件。其基本器官的发生大大提高了植物体机构化的水平，扩大了它们的可塑性，促进了它们的扩张速度而开辟了植物更为广泛地进一步演进的可能性。

裸蕨类植物的孢子体乃是顶枝及拟根茎的一个完整的系统或称多顶枝合体(полителом)。但在裸蕨纲的后裔苔藓植物,其多顶枝合体的孢子体已为单顶枝性的孢子体所替代。这个在植物界历史中惟一的单顶枝性演进路线是与孢子体的倒退发展相关联的。这一路线不能导致形成进一步的巨形的新形成体,不能使机构化的水平提高。苔藓植物的单顶枝是由多顶枝合体发生出来的论证之一乃是在某些苔类及角苔科(Anthocerotaceae)中有不完全气孔的存在。苔藓植物单一的顶枝是由裸蕨类二叉状分枝的孢子体发生,同样也有其畸形学上的资料(即其孢子体不正常的叉状二分叉或叉状分枝的情况)证实之。

陆生植物孢子体最初的分枝形式是二叉状分枝(дихотомическое ветвление)。它们无论在大气中的部分,无论在地下的部分都是分枝系统,其分枝系统的

两末端的小枝借其顶端的分生组织增长其长度而在一定的间隔处再行第二次叉状分枝。由于顶端分生组织这样的二分叉的结果,就发生了同一性质的器官连续分化(成系列的分化)。在演进的第一阶段,两个分枝的顶端分生组织大小的相同为其特征以及生长的速度亦相同而生出相同子分枝(дочерние ветви)。相同而相等的二叉分枝式[等二叉分枝式(изотомия)]是二叉式分枝最初的类型。这样的等二叉分枝式是某些裸蕨类植物的特征,但是同样也可在某些现存的石松类和蕨类植物以及也在松叶蕨属遇到。由于二个子分枝不相等生长,二者之间的一个子分枝的生长超过另一个子分枝时,等二叉分枝式就转变到不相等的二叉分枝式[不等二叉分枝式(анизотомия)]。

在分枝式的演进中,进一步的形式是二叉合轴式的分枝,但往往不正确地称为合轴式的分枝(синподиальное ветвление)。不等二叉分枝式转变为二叉合轴式分枝是由于二个子分枝强烈地不均等发展的结果,只要二子分枝之一“超越”其它的另一子分枝。超越的作用引起了二叉合轴分枝式(дихоподий)的发生,外观上儼如具有曲折主轴的被子植物的合轴分枝式(симподий)。早已在等二叉分枝式时已经开始增大的中段部分,在二叉合轴式分枝时达到了更大发展,而顶枝分子的部分则移动到侧面,以及在生长上也受到限制而停止了。但在单轴式分枝时,其主轴却完全挺直而倘若仍旧保持有顶枝,则其顶枝成为生长受到限制的侧生小枝。在典型的单轴式分枝情况,其不同于二叉式分枝及二叉合轴式分枝之处是,其侧生枝位于主轴顶端的下

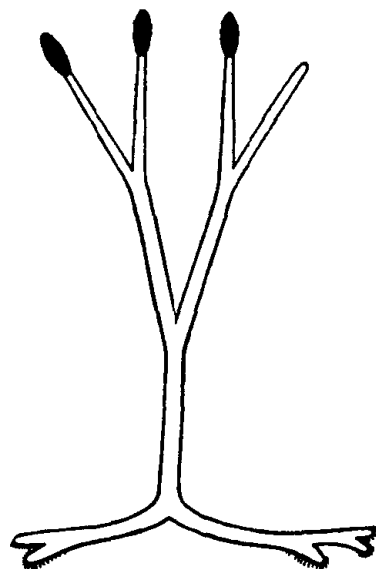


图1 高等植物的原始孢子体的构造概图。