

■ 李承森 主编

植物科学进展

(第二卷)

ADVANCES IN PLANT SCIENCES Vol.2



CHEP

高等教育出版社



Springer

施普林格出版社

植物科学进展

(第二卷)

ADVANCES IN PLANT SCIENCES vol.2

李承森 主编



CHEP
高等教育出版社



Springer
施普林格出版社

(京) 112 号

内 容 简 介

本卷分六个专题,共收集论文 20 篇,分别从系统与演化植物学、结构与生殖生物学、发育与分子生物学、生态学、资源与利用、新技术与新方法等方面论述了植物科学的发展趋势和解决问题的新思想。作者均为国内科研一线的青年科学工作者,他们结合自己的研究实践详细地介绍了该领域的前沿研究成果和对一些问题的新见解。本书可作为从事植物科学和农、林业生物学研究的科技工作者、管理人员以及大专院校师生的参考书。

图书在版编目(CIP)数据

植物科学进展(第二卷)/李承森 主编. - 北京:高等教育出版社;
海德堡:施普林格出版社,1999.12
ISBN 7-04-008411-2

I. 植… II. 李… III. 植物学-文集 IV. Q94-53

中国版本图书馆 CIP 数据核字(1999)第 69030 号

植物科学进展(第二卷)

李承森 主编

出版发行 高等教育出版社 施普林格出版社

社 址 北京市东城区沙滩后街 55 号

邮政编码 100009

电 话 010-64054588

传 真 010-64014048

网 址 <http://www.hep.edu.cn>

经 销 新华书店北京发行所

印 刷 中国青年政治学院印刷厂

开 本 787×1092 1/16

版 次 1999 年 12 月第 1 版

印 张 13.75

印 次 1999 年 12 月第 1 次印刷

字 数 390 000

定 价 24.00 元

©China Higher Education Press Beijing and Springer-Verlag Heidelberg 1999

版权所有 侵权必究

《植物科学进展》编委会

顾 问 吴征镒 张新时 许智宏 肖培根 匡廷云
洪德元 王文采 郝 水 蒋有绪 朱大保

主 编 李承森

副主编 陈家宽 林金星 祖元刚
顾红雅 王宇飞 林金安

编 委 (按姓氏笔划排序)

王士俊	王仁卿	王凤春	王幼群	王印政
王德利	左家哺	白书农	刘公社	刘博林
安树青	朱玉贤	余懋群	吴庆余	吴雪梅
吴 鸿	李俊清	李 冠	李凌浩	杨 劼
杨亲二	杨 继	陈永喆	陈建群	陈 放
陈晓亚	范六民	杭悦宇	郑海雷	施苏华
施国新	唐 亚	徐正尧	郭友好	高玉葆
阎秀峰	黄百渠	傅承新	葛 颂	韩兴国
谭仁祥	潘晓玲	魏令波		

后 记

《植物科学进展》(第一卷)于1998年出版后,受到许多读者尤其是青年植物科学工作者的欢迎,使我们深受鼓励。经过一年左右的准备,第二卷又与大家见面了。从本卷起将由高等教育出版社(CHEP)和施普林格出版社(Springer)联合出版。

《植物科学进展》主要收集国内外植物科学工作者系统总结某一分支学科或交叉学科研究成果的专题评述,或该学科最新进展的综合评述。我们根据本卷文章的内容,大致分了六个专题,便于读者阅读。

《植物科学进展》(第三卷)的征稿工作也已经开始,截止日期为2000年5月20日。稿件要求每篇约10 000字,文献50篇左右。欢迎广大植物科学工作者投稿,同时也欢迎大家提出批评和建议,使之不断改进和完善。

关于稿件的具体要求请与高等教育出版社林金安或吴雪梅联系。

联系地址:100037 北京西城区百万庄大街8号(2207厂院内)

高等教育出版社

电 话:(010)68344002

传 真:(010)68344003

Email: jalin@center.njtu.edu.cn

李承森

1999.11.

目 录

I. 系统与演化植物学

早期陆地植物和早期陆地生态系统的研究进展.....	李承森(2)
---------------------------	--------

II. 结构与生殖生物学

细胞壁与植物的生长、发育和分化.....	李一勤(14)
细胞壁木质化过程的细胞生物学研究进展	贺新强 胡玉熹 林金星(23)
植物胞间连丝通透性及其调节研究	吴晓东 杨世杰(35)
光周期与高等植物的成花诱导	康 彬 童 哲(44)

III. 发育与分子生物学

现象、对现象的解释及植物发育单位.....	白书农(52)
高等植物细胞 Ca^{2+} 跨膜运输机制	范六民 武维华(70)
植物大分子胞间转移及其机制	吴晓东 张孝英 杨世杰(83)
植物同源基因沉默研究概况	魏令波 陈 凡 吴乃虎(91)
植物昼夜节律的分子生物学研究进展.....	戴 亚 李家洋(102)

IV. 生 态 学

生态异质性及其研究进展.....	白永飞 许志信 李德新(113)
由确定到随机——土壤异质条件下生态系统水转化研究进展.....	牛海山 陈佐忠(126)
土壤生物在有机质分解过程中的作用研究进展.....	黄建辉 韩兴国(132)
机理 I 植物铁营养研究进展.....	崔晓勇 陈佐忠(142)
光胁迫下植物光合生理生态特性研究进展.....	张守仁 高荣孚(152)

V. 资源与利用

民族植物学进展.....	刘爱忠 龙春林(166)
主要农作物种子蛋白质的基因表达与品质改良.....	刘博林 荆玉祥 匡廷云(174)
植物内生菌的生物与次生产物多样性及其潜在应用.....	邹文欣 谭仁祥(183)

VI. 技术与方法

低温电镜技术及其在植物免疫细胞化学中的应用·····	吴 鸿 赵桂仿 胡正海(192)
分子标记在林木改良上的应用·····	尤 勇 洪菊生(202)

I . 系统与演化植物学

早期陆地植物和早期陆地生态系统的研究进展

李承森

(中国科学院植物研究所, 北京 100093)

Proceeding of Researches on Early Land Plants and Early Terrestrial Ecosystems

Chengsen Li

(Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093)

-
- 1 引言
 - 2 陆地植物起源的时间和早期演化的分期
 - 3 早期陆地植物的结构和功能
 - 4 早期陆地生态系统

1 引言

陆地植物起源是生物界进化的重大事件。陆地植物早期演化和生物多样性的迅速发展, 不仅为动物登陆创造了条件, 而且促进了陆地生态系统的发展, 使荒漠的陆地变成绿色, 呈现了勃勃生机。陆地植物起源和早期演化的研究, 以及早期陆地生态系统的研究是生物学基础理论研究的重要内容。近年来, 国际上对陆地植物起源和早期演化的研究, 以及对早期陆地生态系统的研究都有了新的进展。例如对陆地植物起源的时间和早期演化的分期, 对早期陆地生态系统的特征有了新的认识(李承森, 1994; Kenrick, Crane, 1997)。

2 陆地植物起源的时间和早期演化的分期

地质历史时期的沉积岩石中能够发现的最早的陆地植物的化石记录包括微体标本和宏观标本(肉眼可见)。近年来, 通过分解岩石获得的微体标本的数量远比宏观标本要多。微体标本包括分散的孢子, 角质层和输导水分的管状结构。具有这些结构的植物是可以脱离水体生活在陆地上。

因此,这3类结构的发现标志着陆地植物的出现和存在。

综合20世纪70年代以前的研究成果,认为距今4亿2千万年的晚志留世(Late Silurian)到距今3亿9千万年的早泥盆世(Early Devonian)是陆地植物起源和维管植物出现及分化的时期(Banks, 1975; Chaloner, Sheerin, 1979),指出形态和结构简单的植物,如 *Cooksonia* 是陆地植物的祖先,并提出早期陆地植物的演化存在两条路线,石松类代表一条,其他类群包括楔叶类、真蕨类和种子植物代表另外一条。

20世纪70年代和80年代的研究工作发现了在距今4亿7千万年的中奥陶世(Middle Ordovician)的岩石中的分散的孢子(Gray, 1993)。同时对现生绿藻的孢子的研究也有了新的进展(Graham, 1993; Mishler, *et al*, 1994)。这些促使人们对维管植物以外的其他陆地植物的类群,如苔藓植物,在陆地植物起源上的作用和意义有了新的认识(Mishler, *et al*, 1994)。综合分子生物学对现代相关植物类群的研究所提供的资料(Mishler, *et al*, 1994; Manhart, Palmer 1990; Manhart, 1994; Raubeson, Jansen, 1992; Chapman, Buchheim 1991; McCourt, *et al*, 1996; Pryer, *et al*, 1995; Kranz, *et al*, 1995; Kranz, Huss, 1996; Hiesel, *et al*, 1994; Qiu, *et al*, 1998)和对已知的志留纪和泥盆纪植物的生物性状的分析(Edwards, *et al*, 1992, 1995; Fanning, *et al*, 1992; Kenrick, 1994; Kenrick, Crane, 1991; Remy, Hass, 1996; Remy, *et al*, 1993, 1994; Stein, *et al*, 1994; Taylor, Osborne, 1996; Taylor, 1996; 李承森, 1994),新的观点认为陆地植物的诞生和早期分化应发生在晚志留世以前,即把陆地植物起源的时间,上溯到距今4亿7千万年的中奥陶世。

20世纪90年代以来,根据已有的资料,陆地植物起源和早期演化被划分为3个时期:

2.1 始胚植物期(Eoembryophytic)

发生在距今4.76亿至4.32亿年的中奥陶世到早志留世。

最早的孢子四分体的发现,特别是它们具有含孢粉素的壁和经减数分裂产生的单倍体的四分同裂的结构,是陆地植物出现的证据。但是这些孢子四分体的母体植物目前尚不清楚。根据晚志留世的孢子四分体和其他孢子二分体的类型,以及泥盆纪的植物大标本(Edwards, *et al*, 1995; Fanning, *et al*, 1991),综合其他证据,如孢子壁的超微结构(Taylor, 1996),分散角质层的特征(Kroken, *et al*, 1996),推测最早的陆地植物类似现生的苔类植物(liverwort-like plants),并且有可能在当时存在过轮藻类植物与苔类植物之前的过渡关系(图1)。

2.2 始维管植物期(Eotracheophytic)

发生在距今4.32亿至4.02亿年的早志留世至早泥盆世。

孢子四分体多样性的减少和大量分散的形态简单的孢子的出现是这个时期的开始。这些孢子多属于角苔类,藓类和早期维管植物。孢子类群的多样性反映了陆地植物多样性分化和陆地植被的发展。

这个时期最重要的植物有中国早志留世的羽枝属(*Pinnatiramosus*)(耿宝印, 1986),这是一种形态上像藻类,但是又具有输导水分的管子的植物,属于从水生向陆生过渡的中间类型。澳洲晚志留世的巴拉曼蕨(*Baragwanathia*)和欧洲晚志留世的 *Cooksonia* 是这个时期陆地植物的代表,也是最早的维管植物。

自早泥盆世开始,早期陆地植物多样性的发展进入了一个新时期,欧洲、西伯利亚、乌克兰、越南、利比亚、玻利维亚、澳洲,中国的新疆和云南等地形成了各具特色的但又互有联系的植物群。

2.3 真维管植物期(Eutracheophytic)

发生在距今4.02亿年至2.56亿年的早泥盆世到二叠纪。

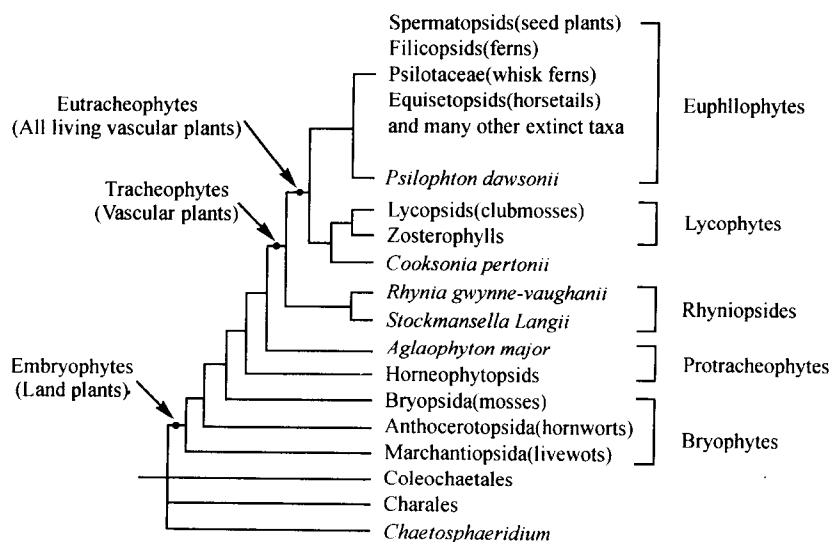


图1 陆地植物的演化关系

这是孢子类群和植物宏观标本所反映的类群呈现出多样性大发展的时期。苏格兰、加拿大东部、美国纽约州、德国莱茵河地区、比利时、澳洲和中国的云南成为早期陆地植物群的重要分布地。从本期开始到泥盆纪结束的大约3 000万年的时间里,陆地植物早期多样性的迅速发展产生了所有现存植物的各大类群:裸蕨类、石松类、楔叶类、真蕨类、绝灭的前裸子植物和原始的种子植物(图2)。

3 早期陆地植物的结构和功能

系统学研究认为陆地植物是单元起源,现生轮藻类植物(charalean algae)中的两个目, Coleochaetales 和 Charales 单独或共同成为陆地植物的姐妹群(Mishler, *et al*, 1994; McCourt, *et al*, 1996; Kranz, *et al*, 1995; Melkonian, Surek, 1995)。陆地植物从绿藻门的轮藻类植物的祖先类型演化而来,已基本成为共识。现生轮藻类主要生活在淡水环境,这并不意味着陆地植物是从淡水环境中起源,因为化石记录表明,古生代中期的轮藻类不仅生活在淡水环境里,更多的是生活在咸水环境里。

现生轮藻类植物具有某些陆地植物的生物合成的功能,如产生孢粉质(sporopollenin),角质(cutin),酚化合物(phenolic compound)和乙二醇氧化酶(glycolate oxidase)。但是由于现生轮藻类一直生活在稳定的水体中,保持、延续和发展了适合水生环境的结构和习性,明显缺少陆地植物的重要性状,如缺少适合在陆地上生长的孢子体和配子体及其性器官——配子器,缺少角质层(cuticle)和能在空气中传播的具孢粉质壁的孢子。这些陆地植物的重要性状,特别是双倍体的孢子体世代是植物在由水生到陆生的漫长的发展过程中逐渐产生的(Graham, 1993; Kenrick, 1994)。

植物从水生到陆生,从本质上讲是从水生到气生。在这个变化过程中,首先是生活的物理条件的改变,并由此导致植物生理和植物结构发生重要的改变。从古老的轮藻类和苔藓类植物的相对低级的新陈代谢向维管植物的新的代谢途径的发展,产生了木质(lignin),黄酮类(flavanoid),角质和植物激素。

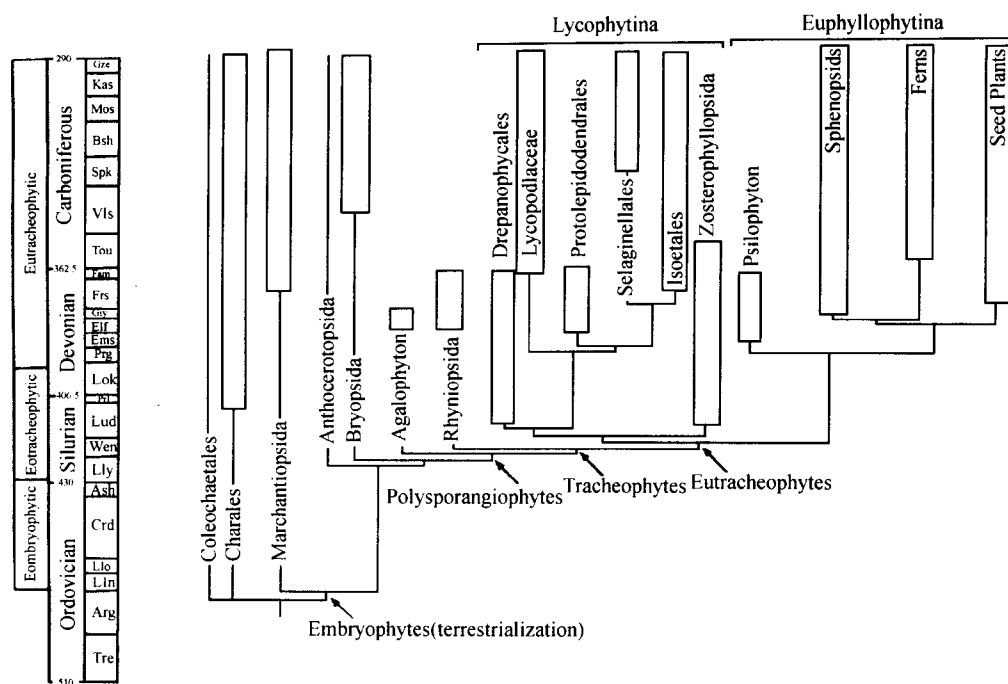


图2 陆地植物各大类群的起源和早期演化的关系, □表示该类群存在的时间范围

陆地植物的3个基本结构(表皮结构,输导结构和孢子的孢粉壁的结构)的产生,保证了它们能在陆生生态环境中生存下去。具有角质层和气孔的表皮结构在防止植物体内水分散失的同时,通过气孔进行体内外气体交换,保证植物同化作用的进行。早期陆地植物普遍缺乏叶性器官。叶绿体散布在茎轴表层的薄壁组织中和孢子囊壁的细胞里,同时气孔器也分布于茎轴的表皮和孢子囊壁上(Li, 1992)。这些器官是早期陆地植物进行光合作用的场所。在植物演化的过程中,随着叶性器官的诞生,植物光合作用的效率得到迅速提高。

早期陆地植物输导结构中的管状系统或维管系统不仅可以向植物的远端部位输送水分,还可以起到支撑植物体在空气中生长的作用,使植物获得更多的太阳光照射。

最原始的维管结构是木质部的成熟方式为心始式(centrarch)的原生中柱。位于中心的原生木质和位于四周的后生木质部都是由具有环状和螺旋状次生加厚的管胞构成。这些加厚在管胞的纵切面上呈现出为梯状,而在三维空间的保存上是紧密的环纹状(close-set annular)和紧密的螺旋状(close-set spiral)(Li, 1992, 图3)。

早期陆地植物维管结构管胞壁上次生加厚类型的演化,从环纹和螺旋加厚发展出纹孔结构,包括单纹孔和具缘纹孔。具缘纹孔中存在过一种绝灭的类型——具多穿孔的具缘纹孔(multiperforate bordered pit)。在这类具缘纹孔的纹孔口上,有一块板状结构覆盖着孔口,在这块薄板上有1~2列小的穿孔。小穿孔圆型或不规则圆型,一列小穿孔可多达24个(Li, 1990, 图4)。具多穿孔的具缘纹孔发现在泥盆纪的裸蕨类和石松类的某些植物的管胞上。在现代植物中尚未发现这种类型的纹孔。石炭纪的鳞木类植物的管胞壁上有一种纤维状的次生加厚,称为威廉森纹(Williamson's striation),也是一种绝灭的维管结构。

在中泥盆世晚期,早期陆地植物分生组织由仅具有顶端分生组织向同时具有顶端和侧生分生

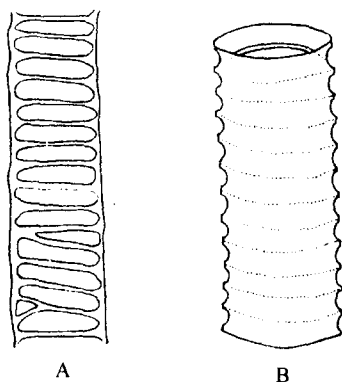


图3 早期陆地植物的维管结构

A. 管胞壁上紧密的环纹和螺纹加厚; B. 管胞壁上纹孔加厚

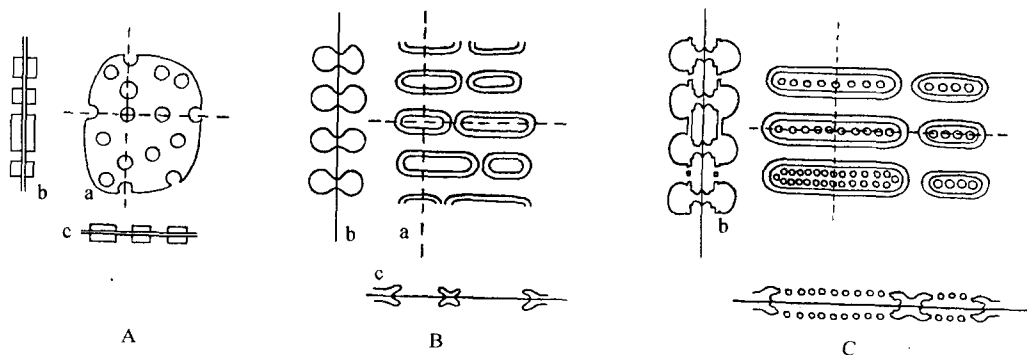


图4 早期陆地植物的维管结构

A. 简单纹孔类型; B. 具缘纹孔类型; C. 具多穿孔的具缘纹孔类型
a. 管胞壁的内面观; b. 管胞壁的纵切面观; c. 管胞壁的横切面观

组织的方向演化,产生了形成层和次生木质部的木材结构。因此,木本石松类、楔叶类、真蕨类、前裸子植物和种子蕨类的大发展,构成了自石炭纪开始的晚古生代的大森林。

早期陆地植物生殖结构的演化是从同型孢子开始,经过异型孢子阶段,在晚泥盆世时发展到种子繁殖。种子的诞生是植物界自植物登陆以来的又一次重大的演化事件。

种子是成熟的胚珠。胚珠由珠被(营养部分)、珠心(大孢子囊)和珠孔构成。种子则是由种皮、胚和胚乳构成。在保存为化石的早期种子植物的生殖结构中,由于珠心、雌配子体和胚保存下来的机率很小,同时,一部分早期的种子有可能处在无胚阶段,因此在确定该生殖结构是处在受精前的胚珠阶段还是处在受精后的种子阶段是十分困难的。所以,我们在文献中多见到的是用种子的术语来描述早期种子植物的生殖结构。

如果以营养结构包裹一个具单个大孢子的大孢子囊作为最原始的胚珠/种子结构的标准,那么最古老的类似种子的结构是生活在我国湖北晚泥盆世早期的 *Sphinxia wuhania* (Li, Hilton, et Hemsley, 1997)(图5)。*Sphinxia* 是由起保护作用的珠被状的结构包裹一个含充分发育的单个大孢子的孢子囊。但是由于缺少充分发育的珠心,特别是缺少珠心端部的珠孔结构,因此还不能确认

Sphinxia 就是种子/胚珠。*Sphinxia* 大孢子壁的超微结构表明该结构与进化的石松类有亲缘关系。

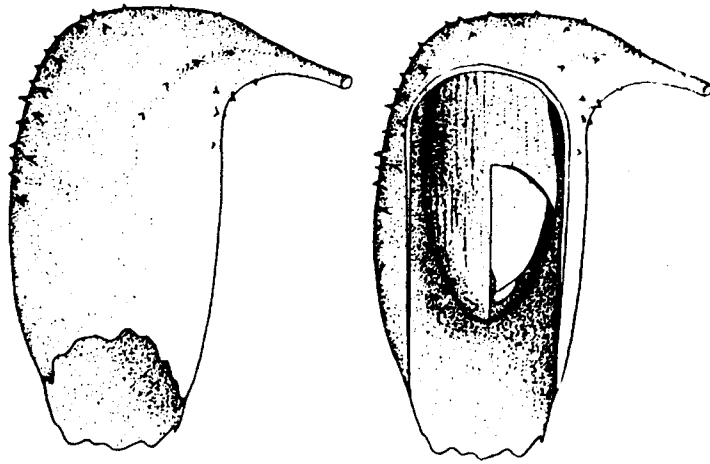


图5 *Sphinxia wuhania* 早期种子状的结构(Li, Hilton et Hemsley, 1997)

种子习性的产生有可能是植物在环境变化的压力下在不同大的植物类群中向着同一方向发展的结果。但是,只有在种子植物的类群中种子习性才真正得以实现和完善。

种子植物起源的研究,根据已有的证据认为种子植物(spermatophytes)起源于前裸子植物(progymnosperms)。前裸子植物是蕨类植物中的一个绝灭类群,生活在中、晚泥盆世时代,其维管结构由形成层产生出裸子植物类型的木材,但是它的生殖结构还处在蕨类植物孢子生殖的水平。系统学的研究也表明前裸子植物是种子植物的姐妹群,特别是前裸子植物中的古羊齿目(Archaeopteridales)不仅与种子植物的亲缘关系最近(Rothwell, Serbet, 1994),而且种子植物有可能从这个目起源(Beck, 1981)。进一步寻找更进化的前裸子植物和最原始的种子植物以及连接这两个类群的过渡类型,是今后探讨种子植物起源的研究方向(Hilton, 1998)。

陆地植物生活周期(世代交替),是以多细胞的有性世代,即单倍体(N)的配子体世代和多细胞的无性世代,即双倍体($2N$)的孢子体世代的交替为特征。系统学的研究表明陆地植物继续和保持了藻类祖先的多细胞的配子体结构,而多细胞的孢子体是在陆地植物产生的过程中由于孢子母细胞减数分裂的推迟而产生的。早期陆地植物化石记录中多为孢子体的标本。直到近年来,苏格兰早泥盆世瑞尼燧石层(距今3亿8千万年至4亿8千万年)中早期陆地植物配子体的研究才取得了重大的进展(Kenrich, 1994; Remy, et al, 1993)。早期陆地植物的配子体是由分枝的茎顶生杯状或盾状的结构组成,精子器近于圆球状,无柄或具短柄着生在杯状或盾状结构的表面。颈卵器为长颈瓶状,像角苔类和维管植物的颈卵器一样,下陷在杯状或盾状结构的组织中。早期陆地植物的配子体和孢子体不仅形态上相近似,而且在解剖学特征上也相近似,如都具备相近似的输送水分的管状系统,表皮结构和气孔类型(图6)。

现有资料表明,陆地植物世代交替的发展,很可能是向两个方向发展,即向苔藓植物配子体世代(N)占优势和维管植物孢子体世代($2N$)占优势的不同方向发展(图7)。最早征服陆地的苔藓植物中的藓类发展出简单的不分枝的寄生生长的孢子体。在苔藓植物演化的过程中,其孢子体始终没有摆脱对配子体的依赖,依靠配子体提供营养物质。由于苔藓植物的配子体以水作为媒介让

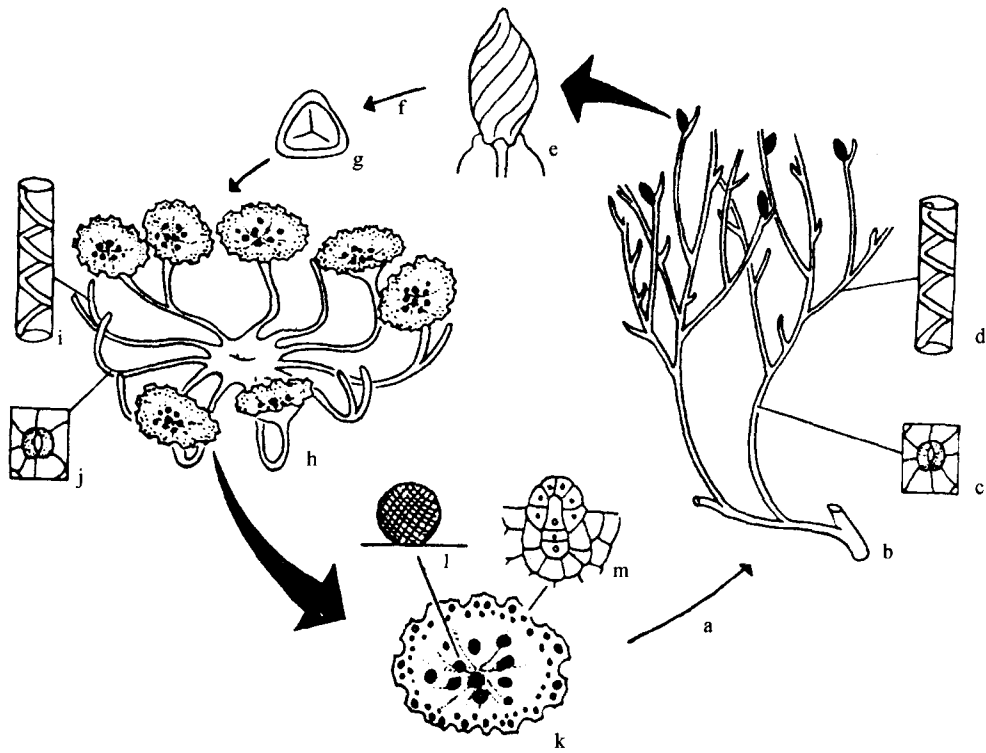


图6 早期陆地植物世代交替

a. 受精; b. 孢子体; c. 气孔; d. 管胞; e. 孢子囊; f. 减数分裂;
g. 孢子; h. 配子体; i. 管胞; j. 气孔; k. 配子体; l. 精子器; m. 颈卵器

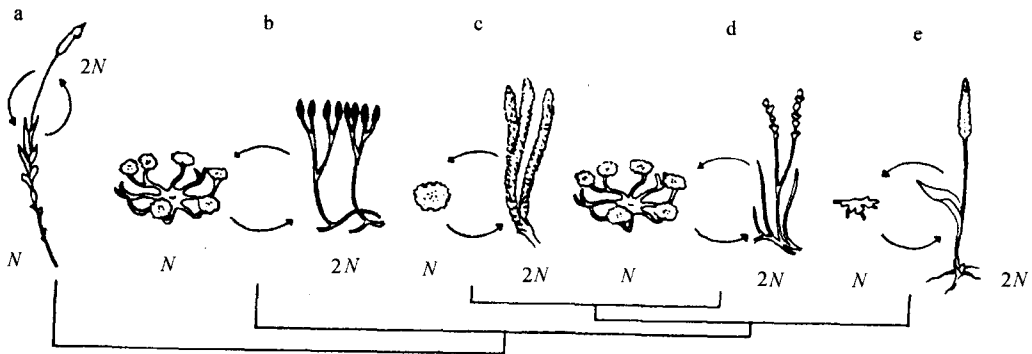


图7 陆地植物的世代交替

a. 苔藓植物; b. 早期维管植物; c. 石松类植物; d. 工蕨类植物;
e. 真蕨类植物; N: 单倍体的配子体; 2N: 双倍体的孢子体

游动精子到达卵细胞完成受精过程,因此其配子体的发展依赖一个潮湿有水的环境。这不仅限制了苔藓植物配子体的发展,更限制了寄生在配子体上的孢子体的发展。所以,苔藓植物是一类古老而形体弱小的陆地植物。维管植物的孢子体中维管结构的出现使其孢子体能向三维空间充分发

展,形成高大的树木和适应多种多样的生态环境。但是早期维管植物的配子体像苔藓植物一样离不开水,以水作为媒介让精子游到卵细胞。这样的受精条件限制了维管植物配子体的发展,不仅它们形体弱小,而且在演化过程中越来越简化。石松类和真蕨类的配子体很小,结构简单,生活在地下,营腐生生长。到了裸子植物阶段,配子体完全寄生在孢子体上,到了被子植物阶段,配子体进一步简化成为几个细胞的结构;3个细胞的雄配子体和8个细胞的雌配子体。

4 早期陆地生态系统

距今4亿7千万年到3亿6千万年不仅是陆地植物起源和早期演化的重要时期,也是地球上陆生生物和陆地生态系统发生和发展的重要时期。

从简单的仅有少数细胞的水生植物发展成为由复杂的组织和器官构成的具有两个不同世代交替的生活周期的陆地植物,无论是在植物的结构和功能的发展上还是在植物与环境的协调关系上都是一次重大飞跃。

由于时代的久远,正像对陆地植物起源和早期演化的过程已无法直接观察一样,对早期陆地生态系统的直接观察也是不可能的。我们只能研究地质历史时期遗留下来的植物残体和痕迹,认识和确定它们的分类位置和亲缘关系,复原和重建这些绝灭的植物的体态,将植物演化的链条一环一环衔接起来,进一步恢复不同时期的植物群,并把区域性的植物群融汇到大的陆地景观中去,综合地球科学和环境科学的资料,在大的时间尺度上和大的空间范围内分析和认识生物进化的机制和规律及其与环境发展的关系。在此基础上分析和认识当时的陆地生态系统。

陆地植物的出现,对于陆地生态系统和淡水生态系统之间的能量和营养的流动起了重要的推动作用(DiMichele, *et al*, 1992; Beerbower, 1985),同时也为动物的登陆和在陆地上的发展创造了条件。

志留纪和泥盆纪的早期陆地植被的发展影响了大气的变化和全球环境的改变。除了植物光合作用对环境的影响外,植物根的出现和迅速生长,造成对岩石的破坏和土壤的酸化,促进了自然界硅酸盐矿物中钙与镁的风化。而这一风化作用被认为导致大气中CO₂浓度的降低。在志留纪的古土壤中可以发现最早的根状器官对环境影响的证据(Retallack, 1986),而最早的真正的根是出现在早泥盆世的维管植物上(Kenrick, Crane, 1997)。根的功能的完善是在中泥盆世至晚泥盆世期间在不同的植物类群中各自实现的,发展成为高大的树木的根。早期高大树木的出现,与早期陆地植物木质的生物合成的功能和形成层的出现,以及与植物个体对太阳的需要是分不开的。中泥盆世结束时,地球上已经形成了由不同植物类群的树木构成的广阔的森林景观。大量的木质化的木材成为不易分解的有机物质。目前对当时的分解木质的真菌的情况尚不了解(Taylor, Osborne, 1996),但是可以认为这类真菌有可能介入陆地有机碳的循环过程。

最早的陆地植物遇到的是由细菌、原生生物(Knoll, 1992; Bengtson, 1994)、藻类、地衣(Stein, *et al*, 1994; Taylor, *et al*, 1995)和真菌构成的陆地生态系统。如今弱小的真菌类在当时可以成长为高大的树状结构,如生活在泥盆纪的真菌植物 *Prototaxites* 的植物体的直径可达69 cm(Hueber, 1994),曾被当作裸子植物的树干来命名。成长为灌木状的真菌类植物在泥盆纪早期的出现,表明其内生菌根的存在会在植物征服陆地的过程中起相当重要的作用。

已有的知识认为,植物对陆地的成功的征服仅仅发生过一次,但是不同的动物类群由水向陆地的迁移是以不同的方式,是各自独立的进行的(Raven, 1985; Selden, Edwends, 1989; Gray, Shear, 1992)。迄今为止,陆生动物起源的最早的证据仍然是缺乏的。已知的最早的节肢动物群已被发现在北美、德国和英国的早泥盆世的地层里(DiMichele, *et al*, 1992; Selden, Edwards, 1989; Gray,

Shear, 1992)。这些动物群已呈现出节肢动物的多样性,包括 centipedes(蜈蚣类), millipedes(千足虫类), trigonotarbids, spiders(蜘蛛类), pseudoscorpions(假蝎类), mites(螨类), arthropleurids, archaeognathans(古颚类), collembolans(弹尾类)和 bristletails(无翼昆虫)。这些小动物主要是食肉类和食碎屑动物类,当然也存在有食草的小动物,这可以从植物茎的虫咬损伤和虫的粪便中含大量孢子得到间接的证实(Scott, *et al*, 1992; Banks, Colthart, 1993; Edwards, *et al*, 1995)。但是,在食草的脊椎动物出现之前,能量在很大程度上是通过植物的分解者进入早期陆地生态系统的动物环节的(DiMichele, *et al*, 1992)。

根据对化石植物的研究所获得的直接证据和对比现存植物性状的间接证据,我们把陆地植物起源的时间和祖先,早期陆地植物的结构、功能和分期,以及早期陆地生态系统的简要情况做了介绍。但是,已经获得的知识远非解决陆地植物起源和早期演化的问题,仅仅是把问题分解为更具体的部分。如古老的苔藓类植物在陆地植物起源的过程中的地位 and 作用;陆地植物各大类群(除被子植物外),包括其主要性状特征,在泥盆纪的 4 000 万年的时间里全部诞生的过程和机理,即陆地植物生物多样性发生和早期发展的过程和机理;早期陆地植物在早期陆生态系统发展变化过程中的地位和作用,以及与全球变化的关系等等问题至今仍激励着我们从生命科学、地球科学和环境科学三个方面开展综合性的研究,去探索生物的演化和环境的变迁。

参考文献

- Banks H P. Reclassification of Psilophyta. *Taxon*. 1975, 24: 401~413
- Banks H P, Colthart B J. Plant-animal-fungal interactions in Early Devonian trimerophytes from Gaspé, Canada *J Bot*. 1993, 80: 992~1001
- Beck C B. *Archaeopteris* and its role in vascular plant evolution. In: Niklas K J ed. *Palaeobotany, Palaeoecology and Evolution*. New Jersey: Prentice Hall. 1981, 193~230
- Beerbower R. Early Development of Continental Ecosystems. In: *Geological Factors and the Evolution of Plants* (ed. Tiffney, B. H.), Yale Univ. Press, New Haven, CT. 1985, 47~92
- Bengtson S. *Early Life on Earth*. New York: Columbia Univ Press. 1994
- Chaloner W G, Sheerin A. Devonian macrofloras. In: *The Devonian System* (eds House M R, Scrutton C T, Bassett M G). The Palaeontological Association, London, 1979, 145~161
- Chapman R L, Buchheim M A. Ribosomal RNA gene sequences: analysis and significance in the phylogeny and taxonomy of green algae. *Crit Rev Plant Sci*. 1991, 10: 343~368
- DiMichele W A, *et al*. Paleozoic terrestrial ecosystems. In: *Terrestrial Ecosystems Through Time: Evolutionary Paleocology of Terrestrial Plants and Animals*. (ed. Behrensmeier, A. K.) Univ. Chicago Press. 1992, 205~235
- Edwards D, Davies K L, Axe L. A vascular conduction strand in the early land plant *Cooksonia*. *Nature*. 1992, 357: 683~685
- Edwards D, Seldon P A, Richardson J B, Axe L. Coprolites as evidence for plant-animal interaction in Siluro-Devonian terrestrial ecosystems. *Nature*. 1995, 377: 329~331
- Edwards D, Duckett J G, Richardson J B. Hepatic characters in the earliest land plants. *Nature*. 1995, 374: 635~636
- Fanning U, Edwards D, Richardson J B. A diverse assemblage of early land plants from the Lower Devonian of the Welsh Borderland. *Bot. J. Linn. Soc*. 1992, 109: 161~188
- Fanning U, Richardson J B, Edwards D. In: *Pollen and Spores*. (eds Blackmore, S., Barnes, S. H.) Clarendon, Oxford. 1991, 25~47
- Graham L E. *Origin of Land Plants*. Wiley, New York. 1993
- Gray J. Major Paleozoic land plant evolutionary bio-events. *Palaeogeog. Palaeoclimatol. Palaeocol*. 1993, 104: 153~169