

科學譯叢

——植物學：第1種——

高等植物系統的系統發育原理

A. Л. 塔赫他間著

中國科學院出版

科 學 譯 叢

——植物學：第1種——

高等植物系統的系統發育原理

A. Л. 塔赫他間著

胡 先 驪 譯

中國科學院出版

1954年4月

13.721/1

高等植物系統的系統發育原理

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СИСТЕМЫ
ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

(英文書名 Phylogenetic Principle of System of Higher Plants)

А. Л. Тахтаджян
D. L. Lalkow

原 作 者
英文本譯者

胡	先	驢	翻	譯
中	國	科	學	院
新	華	印	刷	廠
新	華	書	店	發
				行

(譯)54003

1954年3月第 一 版

(京)0001—5,200

1954年3月第一次印刷

字數：36,500

定 價：3,000 元

本書內容提要

本書原是一篇論文，爲蘇聯列寧格勒大學塔赫他間教授（Проф. А. Л. Тахтаджян）所著，登載於1950年蘇聯植物學雜誌第35卷，譯者轉譯自一個英文譯本，登載於1953年的植物學評論，這篇論文根據盾近幾十年來的形態學與分類學，尤其是近三十年來的所謂新形態學的研究，對於高等植物的分類系統的系統發育原理作一綜合的敘述與批評，並建立一個新的分類系統，內容十分豐富而精到，爲大中學各級學校教授植物學必不可少的參考書。

高等植物系統的系統發育原理^{(1), (2)}

A. Л. 塔赫他間

建造高等植物的系統發育的系統正如建造全部植物世界的系統一樣，曾經是而現在仍是演化植物學一個最重要的論題。此論題的重要性不僅為理論的，就廣義而言亦是有關於實踐的，尤其是建造一個發育系統是用演化來說明植物分類原理的必要條件。

在近數十年來曾經發表了許多系統，它們差別甚大，而常常根據絕對相反的原理，它們在精心結撰與細節的報道的程度上，以及在發育歷程關係的圖式的表達上皆有不同。然新的發育系統的發展在其本身並不能代表對於有機體真正系統發育相互關係的進步的接近，系統發育學以曲折的途徑前進，常常後退，有時恢復廢棄了的意見，而甚至於退回到此科學在早期發展時已到達的階段。可尊敬的美國植物學家甘培爾 (Campbell) 在 1940 年刊布的巨著在系統發育學中可認為此種退化的

(1)此文原由作者 A. Л. Тахтаджян 在 Ботанический Журнал Том. 35, 1950, № 2 發表，題為 Филогенетические Основы Системы Высших Растений。

(2)此特許的英文譯本為拉爾考博士 Dr. D. L. Lalkow 所寫而經加拿大 Ottawa 的 Carleton College 植物學副教授伊爾曼 W. I. Illman 所校訂，在 1953 年 1 月發表於 Botanical Review。

一個典型例子，此書在許多方面代表一種真正背了時的現象。在此書中當代的高等植物的系統發育學與演化形態學的最重要的成就，甚至包括美國著者的成就，皆被可驚地漠視了，可認為遺憾的是我們可舉出許多此類的例子，這些例子最好地證明一種見解，即系統發育研究的成功不僅依賴着實在的材料，而且在不較少的程度下依賴着對於系統發育史的過程與規律的理論觀點，系統發育規律性的知識成為建立系統發育的決定性的條件。在這部門中，從何欒寧諾夫 (Pavel Horaninov) 在 1830 年時期對於植物的系統發育加以研究起，經過如此著名的科學家如柯瓦列夫斯基 (Vladimir Kovalevski)，季米里亞捷夫 (K. A. Timiriachev) 與謝維爾佐夫 (A. N. Severtzov) 的工作，俄國的科學有了甚大的成就。彼得格勒大學的哥璧教授 (Prof. Christoffer Gobi) 在 1916 年發表的一個關於全植物界的新的創造性的歷史發育系統。在近數十年來，由於柯卓坡里安斯基 (B. N. Kozo-Polianskii) 及一二十位較年青的植物學家用馬克思的辯證法的觀點去研究形態學與系統發育學的問題，研究工作已經大規模地發展了。

系統發育學的目標是建造一株生物的系譜樹，及其證實與解釋。系統發育的圖式，除去其建造的式樣外，大體指示着關係的線路與其分枝的方式 (第一圖)，但通常這些關係的線路象徵着某些類型逐漸地與均一地蛻變為其他的類型。就系統發育學而論沒有何物比這種平衡的與逐漸的演化見解更為有害。列寧曾寫道：“在自然界中生命與發展在其自身同時包含着緩慢的演化與迅速的飛躍——繼續中的間斷”。在其所有的施為

的方式中演化皆是被間斷着的，因此，用一種雙重發展的觀念，我們樂於摹想系統發育的過程是有機體飛躍的蛻變——變遷創造的間隙，繼續中的間斷。所以分類的單位似乎是生物界發展中的節點，繼續的但是分離的鎖鍊的環節，正是這鎖鍊而不是線成為系統發育的連續的象徵；過渡的類型是自祖先類型與其後裔間的缺隙所分隔開的中間環節，因此關於系統發育的任何哲學必須建基於演化的不連續的觀念上，但這種觀念在建立系統發育的實施上亦有重大的價值。

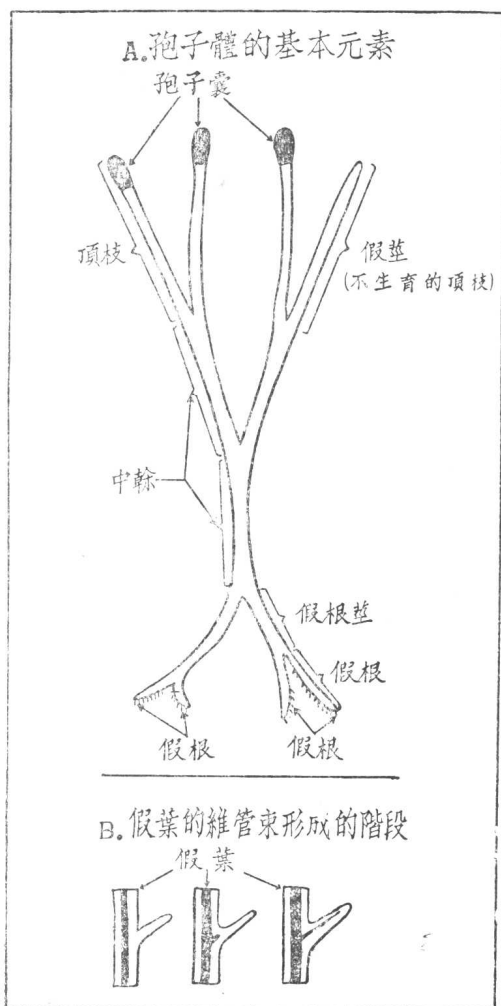
在此文中我不擬精詳地涉及建立系統發育的原理與方法的工作。我的目的為陳說與建立高等植物的一個發展系統，（見附錄1）。除去蘚苔植物外此系統一直下分到科。它包括所有的高等的或頂枝植物（telomous plants），除去被子植物，那是我
要寫一專書來討論的，(3)

頂枝的概念

我提出一新名詞‘頂枝植物 Telomophyta’來稱呼高等植物，頂枝（telome）是所有的高等植物包括蘚苔植物型的孢子體的一種最重要的構成分子，同時這頂枝植物的名詞強調着較高的頂枝植物與較低的無節體植物（thallose plants）的主要區別。

頂枝（第二圖）是原始無葉的高等植物的兩歧分枝的中軸器官的最後的小枝。連結這些頂枝的植物體部分名為“中榦（mesomes）”。載有一孢子囊的枝代表一生育的頂枝，在其原始形

(3) 著者的專書——被子植物的(分類)系統——正在印刷中。



第二圖. 孢子體的各部分

態頂枝與中幹表現在裸蕨植物門 (psilophytes)。裸蕨植物的孢子體代表頂枝與中幹的整個系統 (柯卓坡里安斯基名之爲複頂枝 (polytelome) 1937)。蘚苔植物門的孢子體則代表一單體 (單頂枝 monotelome)，如近代的蕨類的葉這類器官代表整個系統的相互合成的頂枝，或稱爲複合頂枝 (Syntelome)，侵墨曼 (Zimmermann 1930) 與包韋爾 (Bower 1935) 的 telome 相當於立格尼葉 (Lignier 1903, 1908) 與伯特南德 (Bertrand 1947) 的 Caulody 與坡多尼 (Potonie 1912) 與柯卓坡里安斯基 (1922) 的 Caulosome。頂枝植物的起源是由於其藻類的祖先的無節體繼續增加的分歧化與維管束化。裸蕨植物的孢子體是兩歧化的與維管束化的無節體，在無節體的分歧與分化，一開始即有兩極性的表現。無節體的異化應開始於植物的上下兩極的兩歧化。在孢子體的氣生部分的兩歧化過程中，原來散生的四分孢子乃聚集於頂枝 (telome) 的末端，因而此部分乃分化爲各別的器官 (孢子囊)。由於孢子囊自身是代表發生孢子的枝的變形的末端，它們的原始的地位便是頂端。由此，原始植物的孢子體的氣生部分的頂枝 (telomes) 最初便是生育的，而有不育的部分，即中幹 (mesomes)，與之連結。但孢子體的下極最初便是不育的，因此處兩歧化的結果，頂枝未能發達，而代以有中幹與之連結的根莖狀的枝，這些部分我建議名之爲“假根莖 rhizomoids”。於是頂枝與假根莖並與連結它們的部分 (中幹) 成爲高等植物孢子體原始的構造原素，假根 (rhizoids 是自毛狀體發源的或者是主要地自假根莖的本身，發展出來的。

在植物的氣生部分，早在演化過程中，營養性的頂枝 (ster

ile telomes) 亦即假莖 (cauloid) (侵墨曼名之爲“假葉 (phylloid)”) 發生了。這是由於某些生育的頂枝不育化的結果而形成的。在假莖與中軸上，葉狀 (phylloidal) 生長體 (自表皮生出的) 有時發生了，這些應當名爲假葉 (phylloid, 立格尼的名詞)。最後由於頂枝系統一部分連合的結果複合頂枝乃發生了。

在演化關係上，頂枝構成高等植物孢子體中最重要原素。頂枝的發達爲植物界歷史中最有意義的演化的上升 (包維磯夫名之爲上進的形成 aromorphosis)，故“頂枝植物”的名詞是最適用於高等植物的，由此觀點，翁格爾 (Unger) 所提出的“莖葉植物 Cormophyta”一名是遠爲不合式的，“抽條植物” (Κορμος——幹) 對於大多數裸蕨植物與所有的蘚苔植物是斷然不適用的，由於類似的考慮“有胚植物” (Embryophyta) 與“導管植物” (Tracheophyta) “木質植物” (Xylophyta)， “中柱植物” (Stelophyta) 以及其他在近數十年所提議的名詞皆全部不能使用。

頂枝植物系統以裸蕨植物門開始。孕藏在此廣大羣中有促成高等植物各門的發達的主要演化傾向，裸蕨植物門 (Psilopsida) 代表那種原始的系統發育羣體，在其中混雜有高等植物演化的主要環節——蘚苔植物，(Bryopsid) 石松植物，(Lycopsid) 松葉蘭植物 (Tmesopsid—Psilotales)，楔葉植物 (Sphenopsid)，羽葉植物。(Pteropsid)，高等植物適應性的基本發展線路，在它們的最後的分枝上雖如此不同，但在歷史上是自這類原始的似藻類的古代陸生植物羣上升的。

在最初的時代這類原始裸蕨植物的兩歧分枝的孢子體是難

於滿足半氣生生存的要求的，蘚苔植物門，其演化集中在配子體，是在裸蕨植物孢子體的演化的退化路線上起源的。在高等植物這種發達的路線，我們不見有任何可見的上進的形成，演化在此處只現出爲純粹的狹窄的適應性而無演化的上進（如謝維爾佐夫的名詞“特殊的適應性演化”（*idioadaptive evolution*））。在此範例中沒有構造標準的增進。植物界的未來需要孢子體前進的演化。一種裸蕨的孢子體倘若不能增加其光合作用的面積是不能成功地發達與增大其軀體的，爲了達到此目的只存在着兩種生物學的可能的途徑；或者特殊的光合作用器官能在中軸的部分發達成生出體，或者側生的小枝或整個的枝系統能變成這種器官，自然同時選擇了這兩個途徑。第一，假葉——石松植物的“延生葉”（*enation leaves*）是形成了，第二，由於枝化法（*Cladodification*），頂枝葉（*telomic leaves*）形成了，——即所有其他的高等植物各門的葉。在後的範例中存在有小型側枝系統的互生式（松葉蘭植物門）或輪生式（楔葉植物門）的發達，或者發生了多少大的枝系統的枝化（蕨類植物門）。

蘚苔植物門 (*Bryopsida*),

蘚苔植物門或者是裸蕨植物的直接後裔(參看 Kidston and Lang, 1917; Scot, 1923, 1929, Halle, 1936; Kozo-Poliansky, 1941, 1949; Haskell, 1949)，所有古植物學上可得到的資料大體上贊成這種假設。Horneophyton (*Hornea*) 與 *Sporogonites* 兩屬的孢子囊在這方面有特別的興味，因爲有一中軸 (*Columnella*) 它們有力地形似那些蘚苔植物如同角蘚 (*Anthoceros*)，

水苔 (*Sphagnum*) 與黑苔 (*Andreaea*) 的孢子囊 (蒴果), 甘培爾 (1940) 亦強調角蘚科 (*Anthocerotaceae*) 與 *Horneophyton* 的孢子體的相似, 雖然他認為裸蘚植物出自角蘚科, 這便是他認為較原始的類型自簡化了的後裔演出。蘚苔植物的孢子體 (*Sporogonium*) 看起來是從 *Horneophyton* 型較為發達的孢子體退化而成。蘚苔植物孢子體的簡化特別有力地顯現在受到退化的輸導系統, 僅僅在蘚苔植物的孢子體中的孢子囊可見有前進發展的特徵, 尤其在其子囊壁, 這在許多高度發達的類型中在開裂與釋放孢子的方式上, 形成了頗為複雜的機構, 在所有的蘚苔植物的代表型中其孢子體代表——簡單的生育的頂枝, 就是——單獨的孢子囊, 位於簡單不分枝的柄的頂端, 蘚苔植物的簡單頂枝起源於兩歧分枝的孢子體或裸蘚植物亦可以畸形現象的資料來印證 (在各類型的蘚苔植物中的分叉甚或分枝的孢子體)。有趣味的是, 各階段的孢子囊分叉例如在 *Bryum argenteum*, 頗類似在裸蘚植物 *Horneophyton* 屬中的相似的現象,

蘚苔植物孢子體的退化亦顯現於有典型性的維管束的高等植物中輸導組織的消失。在許多例證中此類植物具有典型性高等植物所具的構造, 退化氣孔, 似乎是輸導 (與光合) 系統退化的顯明證據, 在蘚苔植物的孢子體中特化的輸導組織的消失並不可怪, 便是在裸蘚植物中亦有不具輸導組織的退化類型。在 *Horneophyton* 只是在假根莖中輸導組織消失了, 而在 *Sporogonites* 則輸導組織已全部消失, 且後一屬在其孢子囊的構造上與蘚苔植物有密切的關係。可能是 *Sporogonites* 真正代表着

裸蕨植物門與蘚苔植物門的中間環節。

蘚苔植物門分爲三綱：蘚綱 (Hepaticae)，角蘚綱 (Anthocerotae)，苔綱 (Musci)，它們之間的過渡類型未經發現，這三支的演化遵循着不同的道路，但在它們的系譜的來源，蘚苔植物門無疑地是可能遠追到它們的共同祖先型。在蘚苔植物的演化中，有背腹面的無節體狀的配子體的類型是發源於有直立的輻射相稱的配子體的類型的。無節體狀的類型在蘚苔植物中無疑地是後起的而發展自輻射相稱的“有葉的”祖先(參看 Wettstein 1903, 1908; Golenkin, 1904; Church, 1919; Evans, 1939)。故在蘚綱最原始的羣應認爲是美蘚目 Calobryales；較高的爲鱗蘚目 (Jungermanniales)；最高的爲地錢目 (Marchantiales) 與球囊目 (Sphaerocarpaceae)。地錢目發源於鱗蘚科，而是經過 Monocleaceae 與後者有關係。但球囊目爲蘚綱中最簡化了的。角蘚綱在系統發育上是深植根於古生代，而與其他的蘚苔植物一樣是在裸蕨植物中有其共同祖先的。在角蘚綱植物的孢子體中某些純粹的裸蕨植物的性質仍可辨別出來，雖它們的配子體是大爲簡化了。角蘚綱的各屬形成一系列的退化型，其中最原始的爲角蘚屬 (Anthoceros) 與大角蘚屬 (Megaceros)，而退化最甚的是 Notothylas 屬的某些種。至於苔綱，它們或者發源於某些已經滅絕了的鱗蘚目植物。水苔目 (Sphagnales) 是苔綱中比較最原始的，水苔科 (Sphagnaceae) 植物的孢子體具有不但與那些類型如角蘚有一定相似的特徵，甚至與某些裸蕨植物如 Horneophyton 的孢子體亦有相似之處。在水苔的構造與發育上顯示有二十餘個性質，它們表示着在一方面與蘚綱及

角蘚綱有關係，在另一方面則與其他的蘚苔植物有關係，黑苔目 (Andreaeales) 在某些方面代表着水苔目與真苔目 (Bryales) 二者之間的中間羣，大的真苔目似乎是蘚苔植物中最高的一羣。

石松植物門 (*Lycopsida*)

石松植物門代表着高等植物的完全各別的(小葉的)演化路線，其特性為無真正的(頂枝的)葉，而代以假葉。石松植物的假葉起源於表皮，通常簡單，較稀見為二裂，極少為三次兩歧(泥盆紀 *Calpodexylon* 屬)，其中柱 (stele) 上之無葉痕的缺口，而有枝的缺口是它的特性，石松植物單生孢子囊的位置，或在假葉的腋間，或在莖上位於假葉腋的上面之處，或極少在假葉的腹面，也是有趣味的。假葉上的孢子囊經常是單生的，石松植物門直接發源於裸蕨植物門，如同 *Asteroxylon* 的小葉和有頂生孢子囊的裸蕨植物的存在證明一事實，即在裸蕨植物門中的某一部分亦有具假葉的演化路線的證據，其光合作用器官乃為中軸器官的表皮的延生物。因之石松植物可能是直接自裸蕨植物發展而成的。若承認具有頂生孢子囊的裸蕨植物為高等植物的原始型，便很容易從它們推尋出石松植物典型地具有側生或腋生的位置，倘若人們承認一種發達是由於孢子體的全部分枝系統的聳出(歧足式的發展 *dichopodial development*) 與側生的生孢子囊的小枝的縮短。如此頗可能設想在裸蕨植物的“小葉”類型中，與主軸或中軸的聳出與生長增加同時，發展着一種側枝的逐漸減短與簡化，因而它們變成了短而簡單的生育頂枝。這些頂枝的柄縮短的結果孢子囊便顯着是最後分佈在主軸或中

軸上而位於假葉之間。照這個方式，在石松植物門中孢子囊的位置顯着是所謂假側生的，因為由於生育頂枝的縮減與其軸的部分隨着多少完全消失的結果，孢子囊乃由其頂生的位置而變為側生了。原來石松植物門的側生孢子囊是間斷地位於不育的延生體之間，但隨後它們便遷移到它們的腋間，而因此得到了較好的營養與保護情況。

侵墨曼 (1930, 1938) 與藍姆 (Lam, 1948) 對於石松植物型的孢子囊位置的起源提供了一個完全不同的畫面，他們亦承認裸蕨植物祖先的孢子囊的頂生位置的原始性，但他們對於石松植物的孢子囊的腋生位置作了一種完全不同的推論。這些著者的意見以為石松植物的光合作用器官似乎不是中軸器官表面上的延生體而是不育化與縮減了的頂枝（頂枝葉）。照藍姆 (1948) 的意見，由於原始鱗木屬 (*Protolpidendron*) 的葉尖是兩歧的，而在原始鱗木屬，*Drepanophycus* 屬，封印木屬 (*Sigillaria*) 與 *Pleuromeia* 屬其葉的基部有二平行的葉脈，這證明了石松植物的葉是起源於縮減了的頂枝葉，然而事實是石松植物的假葉，如同 *Asteroxylon* 的假葉一樣，原來便是不育的，而從來不是頂枝。一個頂枝自來是孢子體的氣生部分的一分子，而自始便是產生孢子的，但假葉是後起的，是形成在頂枝或其延生體的表面上的，而原來便是不育的，只在以後由於孢子囊遷移至假葉的腋間不育的假葉始發展為生育的假葉。在大多數的石松植物裏其孢子囊的腋生位置並不證明小葉與孢子囊的起源的統一，石松植物的假葉，如同 *Asteroxylon* 的假葉一樣，其發達完全與孢子囊無關。假葉可完全無孢子囊；而孢子囊可能

與假葉無任何關係，由此觀點看來在志留紀泥盆紀各屬如 *Zosterophyllum* 與 *Bucherta* 之中，其孢子囊的位置問題是有甚大的興味的，在這些植物中孢子囊位於短而簡單的側生小枝的頂端。如此，在我們的面前有一過渡類型，即在裸蕨植物中孢子囊由頂上的位置，在最原始的石松植物中走向在莖上的側生位置。因此，這兩屬指示着在孢子囊的分佈的主要類型之間的過渡類型是完全地真實的，在石松目 (Lycopodiales) 中其孢子囊的位置的進一步演化是從側生（莖上的）類型，經過腋生的而走向軸的 (Adaxial 即在假葉的上面) 類型。由這個方式，在石松植物門中其延生的光合作用器官不像他型的高等植物頂枝葉，原來是不育的，而在許多的代表中至今仍是如此。故石松植物的孢子葉與楔葉植物門和蕨類植物門的頂枝的自來即生育的孢子葉是不同源的 (Nonhomologous)。藍姆 (1948) 建議稱如此的生育孢子葉為“包被葉” (Stegophyll)，這個名詞是不能認為完全合宜的，我們建議稱它們為“假孢子葉” (Sporophyll-oid)。

早期的石松植物與其裸蕨植物祖先一樣是微小，草本與同孢植物，石松植物的最原始羣為 *Baragwanathiales*，這是小葉的裸蕨植物與典型的石松植物之間的連鎖環節，由 *Baragwanathiales* 目一面衍生了同孢而無葉舌的石松目，另一面衍生子異孢而有葉舌的卷柏目 (*Selaginellales*) 與鱗木目 (*Lepidodendrales*)，在某些性質上石松科比泥盆紀的原始鱗木 (*Protolepidendron*) 較為原始，因此石松恐不能認為原始鱗木科 (*Protolepidendraceae*) 的直接後裔，雖然它們無疑地有共同的起源。卷柏目與鱗木

目無疑地有共同的起源，但它們在最早的時候，便是在泥盆紀，就分開了，但是，鱗木目已變成了木本植物，卷柏目的代表種永久存留為草本，卷柏目共有兩科——卷柏科 *Selaginellaceae* 與 *Miadesmiaceae*，石炭紀的 *Miadesmia* 屬的大孢子囊完全包藏在卷疊起的假孢子葉內，後者還有許多的裂片與延生物，有些著者將這種被覆比之於種子植物的珠被，雖然自其起源來說，它與後者無共同之處，一類似的自一假孢子葉而成的被覆亦發達在鱗果屬 (*Lepidocarpon* 出自鱗木目)，有時由於沒有決定性的理由被分開而分為屬於一特別目，鱗果目 (*Lepidocarpaceae*) 代表鱗木目形態演化上的一較高階段，木本的石松植物無充足的可塑性，故在更進一步的演化過程中減少了它們的重要性，而在三疊紀便滅絕了，古代的草本類型如石松屬與卷柏屬則證明為較堅韌，而一直存留至今日。在木本的鱗木與封印木的科中只有後起的草本類型如水韭尚存在，這一屬表示着是石炭紀的偉大的鱗木——封印木羣系最末的後裔。水韭的起源與水韭目的一般演化呈現着頗多的興味。*Pleuromeiaceae* 與水韭科 *Isoetaceae* 是放在此目中的，西華德 (Seward 1910) 曾指出現在的水韭屬與三疊紀的化石屬 *Pleuromeia* 的親緣，更進一步的研究只更證實了此假說 (Mägdefrau, 1932, Hirmer, 1933)。這些屬在莖與根的構造上是符合的，而二者皆有具葉舌的假葉與隔膜的孢子囊。但在另一方面 *Pleuromeia* 與封印木屬有許多共同之處。故 *Pleuromeia* 顯示着是封印木與水韭科之間的一個連鎖環節，雖然它與後者有較密的關係。在一長期間皆以為 *Pleuromeia* 的孢子囊，與其他所有