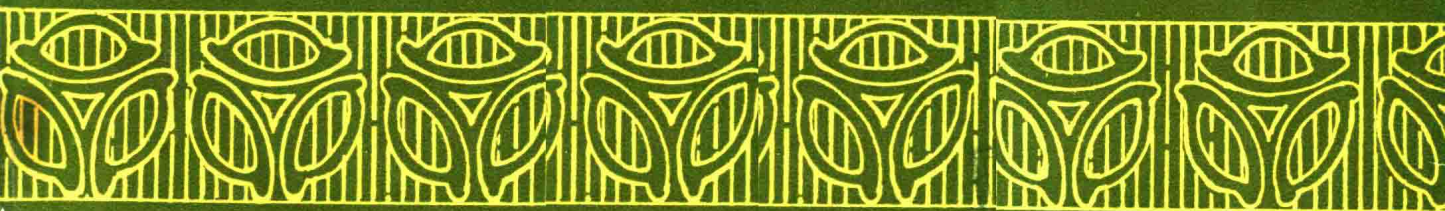


孢粉学译丛

第一集

中国科学院植物研究所古植物研究室孢粉组 译



科学出版社

孢粉学译丛

第一集

中国科学院植物研究所古植物研究室孢粉组 译

科学出版社

1980

内 容 简 介

本译丛收集了近年来国外有关孢粉学与植物系统发育及进化问题的八篇论文,其中包括植物各大类维管植物(蕨类植物、裸子植物和被子植物)孢粉形态的研究,特别是被子植物早期花粉类型的分化和原始被子植物花粉的进化问题,内容较为新颖丰富。此书可供从事孢粉学、古植物学、植物分类学、植物系统学、植物地理学等科研、教学以及产业部门从事孢粉分析工作者参考。

孢 粉 学 译 丛

第 一 集

中国科学院植物研究所古植物研究室孢粉组 译

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

1980 年 11 月 第 一 版 开本: 787×1092 1/16

1980 年 11 月 第一次印刷 印张: 10 插页: 1

印数: 0001—1,670 字数: 227,000

统一书号: 13031·1342

本社书号: 1865·13—8

定价: 1.60 元

目 录

论花粉和孢子形态的进化阶段	L. A. Kuprianova	(1)
孢子的结构和蕨类植物系统发育的关系	Warren H. Wagner, Jr.	(11)
裸子植物化石花粉的进化趋向	M. A. Millay 和 T. N. Taylor	(26)
被子植物早期分化的孢粉学证据	J. Muller	(44)
原始被子植物花粉萌发孔的进化	J. W. Walker	(66)
原始被子植物花粉外壁进化的意义	J. W. Walker	(91)
化石孢粉外壁适应特征的进化	W. G. Chaloner	(135)
鹰粉 (<i>Aquilapollenites</i>) 和檀香类某些属的植物比较	D. M. Jarzen	(145)

论花粉和孢子形态的进化阶段

L. A. Kuprianova

1. 进化中的平行和趋同

进化阶段的问题是与平行和趋同的问题紧密相连的。一个阶段是通过平行或趋同进化发展起来的相似形态所构成的。在花粉形态研究中,明确地区分这些基本的概念是很重要的。

依照趋同和平行的现有定义,前者是指模糊的相近分类单位类似特征的独立获得,因而它们比它们的祖先彼此成为更加相似,而后者是指根据它们共同的祖先的特征,在紧密相关的分类单位中,类似特征的独立发端和平行发展。从这些定义出发,我们面临主要的必要性,是确定所研究类群的亲缘关系程度,建立它们共同的祖先和获得其构造特征的资料,这是很困难的,而且常常易凭主观的看法。此外,平行的遗传变异不仅发生在紧密相关的类群中,而且也发生在关系较比遥远的类群中,正如 Vavilov(1967)所指出的那样。所谓形态的平行性是在比较高级的分类单位中所观察到的,是某些器官等同进化可能性的结果(Philipschenko, 1924, 1927)。

平行和趋同的概念是在很晚才被引进花粉形态,所以,无论在建立这些概念或者用例子来说明时,都遇到很多的困难。

因此,假定最早陆生植物的孢子获得坚固的孢壁和发展了若干稳定的孢壁类型;在这些类型之间的相似性,从单元的观点,可以被看作是平行的结果,或从多元的观点可以被看作是趋同的结果。同样,对于开通尼亚目(Caytoniales)或松科双气囊的花粉是平行或趋同发育的结果,到目前为止,还是不可能确切解决的。然而,就近代比较年轻的植物类群来说,根据孢粉学资料在趋同和平行之间加以区别是非常可能的。

在孢子和花粉形态结构较低的进化阶段时,其进化速度是很缓慢的;然后进化的过程加速了,因此当探索平行的例子时,高级的分类单位常常具有相互可以比较的特征。此外,在较低的分类阶段,在平行和趋同之间要加以区别是很难的。

花粉和孢子二者,正如属于生殖范围的器官系统一样,较少反受适应环境的过程的影响。唯一例外的是它们对散布方式的适应,也就是被不同媒介物所传播。因为花粉和孢子的有性特征在高级的分类单位,诸如属、科、目是一致的,所以,在花粉形态中平行的特点,在比较疏远类群中常常被认识到。在疏远的和紧密相关的类群当中,其趋同的特点是更稀少了。

假如平行和趋同的定义建立在某些器官上,例如说建立在花粉粒和孢子的形态特征上,那么,对于亲缘关系并没有大的明确的意义。在这种情况下,只有考虑到阶段古老性和花粉及(或)孢子传播的方式是适合的。

作者用“平行”一词是指从相似类型发展到新的相似类型的意义。

“趋同”一词用来指从不相似类型发展到相似类型的意义。

2. 萌发孔形态学

萌发孔的构造乃是孢子和花粉最本质的形态特征。它们或者是孔或者是具明确界限的变薄的孢壁区域,从那里是花粉管或孢子细胞内含物长出的地方。萌发孔或是简单的(裂缝、沟、孔等)或是复杂的(沟—孔,沟—内孔,孔—内孔等)。花粉粒和孢子的类型分类是依据萌发孔它们的位置、数目和特征。一般,花粉的类型被称为具槽的(远极萌发孔),具近极沟的(近极萌发孔),具散孔的(球面萌发孔)等等。依照 Erdtman 和 Straka(1961)建立 25 个这样的类型。主要萌发孔类型的数目可能还要大些,大概可达到约 40。因此,萌发孔类型纯粹是形态上的。形态类型与分类的类型是应该加以区别的。上述的类型(25—40)是形态上的。至于分类上的类型其数量是无定量的多。它们相当于分类单位:科、属、种;例如木兰科 (*Magnoliaceae*) 类型,木兰属 (*Magnolia*) 类型,或荷花玉兰 (*Magnolia grandiflora*) 类型。

3. 进化的阶段

在高等植物进化过程中,萌发孔的多样性增加了。因此,在苔藓植物和蕨类植物中,只有 3—4 萌发孔类型,在裸子植物中萌发孔数目为 4—5,在单子叶植物中具有 20 种以上的不同类型。虽然萌发孔的多样性增加,但数量并不多。因此,被子植物 350 科中,大家知道的只有 30 种主要的萌发孔类型,在几个不同的科中往往反复出现了同一种的类型。

依据时间在追溯花粉和孢子类型的发育时,可以看到具有某些一定的多样性,它们形成了进化的阶段。

在维管束植物中萌发孔构造出现了 3 个主要的阶段(表 1): (1) 近极阶段(苔藓植物、蕨类植物、少数裸子植物、单子叶植物和双子叶植物); (2) 远极阶段(裸子植物、单子叶植物和双子叶植物); (3) 赤道阶段(双子叶植物)。

(1) (2) 和 (3) 阶段分别相当于古生代、中生代和新生代 (Kuprianova, 1966, 1967)。

表 1 萌发孔构造的进化阶段

赤道萌发孔——双子叶植物。

远极萌发孔——裸子植物、单子叶植物和双子叶植物。

近极萌发孔——苔藓植物、蕨类植物、少数裸子植物、单子叶植物和双子叶植物。

3.1 古生代阶段

萌发孔第一阶段,即古生代阶段。包含苔藓和蕨类植物的孢子。这个阶段的特点是孢子具有裂缝状的近极萌发孔。

3.1.1 萌发孔的形状

属于(1)阶段的萌发孔只有两种主要的类型——三裂缝和单裂缝。派生的类型稍更多,值得提出的有下列一些:近极孔类型、外壁变薄类型和无萌发孔类型。三裂缝的萌发孔是与辐射对称相联系,单裂缝萌发孔具有左右对称的特点,而具孔和外薄壁萌发孔是与上述两种对称类型有关。

此外,在蕨类植物中,有时还遇到另外两种萌发孔的类型:1)双极近极的三裂缝和远极单裂缝;2)双极的三裂缝。

在苔藓和蕨类植物中,孢子是靠风和水散布。在最初的陆生植物中,孢子进化的初期阶段是坚实孢壁的发育。可以假定,这种孢壁的发育在陆生植物出现之前是平行的、并排的或在进化的不同线上是趋同的。

到目前为止,在所有最早陆生植物的类群中,是否都具有四分体的痕迹,也就是四分体母细胞中相互接触的痕迹:“裂缝线”(Riss linæ) (Mahabale, 1969)还不清楚。无论如何,苔类(Hepaticae)各类群现代的孢子认为是古老的,诸如角苔目(Anthocerotales)具有长而细的四分体痕迹,而在另外古老的美苔目(Calobryales)和叶苔目(Jungermaniales)孢子完全缺少四分体痕迹,虽然其孢子亦在四分体母细胞中发育。

3.1.2 早期陆生植物的孢子

陆生植物的最早孢子是 Naumova (1949) 在苏联波罗的海下寒武纪和 Timofeyev (1966) 所发现。前寒武纪和下寒武纪的孢子的发现,引起活跃的讨论,而且常常产生某些怀疑,这些孢子是否应该认为是陆生植物的孢子。从绘图和描述判断,这些孢子体积不大,球形,几乎没有任何雕纹;按照作者的描述,它们具有小的三裂缝痕迹。

Hoffmeister (1959) 从利比亚下志留纪所描述的无疑是陆生植物的孢子。下志留纪的孢子大,具有厚的,几乎光滑的孢壁,而且一个萌发孔具三条长的射线。孢子大小变异从 30 微米到 60 微米。在标本中,只有发现几粒单粒的孢子,表明这些孢子的植物本身是罕见的。显然, Hoffmeister 发现的孢子并不属于最初陆生植物的孢子,因为它们是代表在发育中非常进化的类型。这些孢子显示出与蕨类植物孢子相似的某些特征。

其次进入下泥盆纪的植物,如松叶蕨(*Psilophyton*)*、*Cooksonia* 和鹿角蕨(*Horneophyton*),应当指出,孢子具有明显的三裂缝痕迹,但孢壁薄且光滑(Potonie, 1962; Kremp, 1967)。据我们知道,早期陆生植物孢子之间外部的差异是微弱的,而且根据目前的概念,相当于在种也许属的阶段分化。

3.1.3 孢子的进化

可用的资料提示孢子的进化从体积小、具有难以觉察到的四分体痕迹和薄的孢壁到体积大、具有明显的四分体痕迹和厚的有雕纹的孢壁。在蕨类植物和许多藓类植物类群中的孢子的孢壁具有很复杂的雕纹图案。具有长的辐射状萌发孔和各种多样的雕纹图案的蕨类植物孢子在石炭纪时期达到很大的多样性。这样繁多的、各种各样的孢子雕纹图案的出现,是由于什么原因仍然还不清楚。可能,蕨类植物某些先进类群的翼状突起の特

* 或译为裸蕨——译者

征,是由于它们的易变性,或由于浮力性所导致的。然而,众所周知,孢子由风传播,但从产生孢子的植物传播只有很短的距离,而从河中流水传播则可远达几百公里之外。从 Feodorova (1952) 的工作中指出,石松的孢子由河水从其分布区的南界,可以达到 700 公里之外,而泥炭藓的孢子则可远达 1,300 公里之多。某些现代的热带蕨类孢子可由蚂蚁传播 (Faegri 和 Pijl, 1966), 在这种情况下,外壁纹饰的图案也可能与增加孢子扩散有联系。

在苔藓植物中孢子过渡到具雕纹和纵辐射状类型在现代的材料中也可以找到。古老的苔纲 (Hepaticae) 孢子, 诸如扁萼苔属 (*Radula*)、壶苞苔属 (*Blasia*) 和溪苔 (*Pellia*) 具有薄的孢壁和四分体痕迹完全缺乏。角苔 (*Anthocerca*) 孢子, 具有薄的孢壁, 和难以看到的长辐射状的四分体痕迹。比较更进化的属, 诸如 *Exormotheca*、钱苔 (*Riccia*) 和 *Oxymitra*, 具有厚孢壁和明显的雕纹以及长辐射状的四分体痕迹孢子。同时, 苔纲 (Hepaticae) 和真藓目 (Bryales) 大多数孢子完全缺少四分体的痕迹。

应当指出,在苔藓植物中,除了进化的主要方向外,引起四分体痕迹的伸长,存在着引起四分体痕迹退化的过程。例如,在泥炭藓孢子中,四分体痕迹的射线是长的,似乎完全占领近极的半球,而在真藓目 (Bryales) 比较进化类群的大多数代表孢子中,四分体痕迹几乎常常退化,而且该处被变薄区或近极孔所占领 (Ariskina, 1968; Savicz-Liubitzkaya & Smirnova, 1968)。谈论这个问题是有价值的,真藓目 (Bryales) 孢子与某些苔类的孢子,诸如扁萼苔 (*Radula*)、*Capania*、片叶苔 (*Riccardia*) 等分辨不出的。

蕨类植物和苔藓植物古老科的孢子,具有薄的孢壁和微弱可见的四分体痕迹 (膜蕨科、紫萁科) 特点,而比较进化的科则具有厚的孢壁及明显的雕纹。这个过程为孢子个体发育过程中的孢子所重复,如在幼嫩的孢子囊中,在孢子成熟的不同阶段的孢子中容易追溯。

在早期发育阶段,孢壁是薄和光滑的,没有雕纹;后来雕纹逐渐发育。在个体发育中,孢子的变化为 Rybakova (1960) 所描述。她研究了属于桫欏科 (Cyatheaceae)、水龙骨科 (Polypodiaceae) 和海金沙科 (Schizaceae) 三个不同科的三种不同成熟阶段的孢子。在所有情况下,其过程是同样的,其发育是逐渐地从具薄而光滑孢壁到具明显的雕纹类型。

在孢子发育中一个平行的显著例子是在蕨类植物 (图 1) 和苔藓植物的一些科中,出现左右对称的单裂缝的孢子。单裂缝孢子无疑地比三裂缝孢子发育晚;根据 Kremp (1967),单裂缝孢子的出现从中泥盆时开始。在第三纪时单裂缝孢子类型在孢粉组合中,逐渐占领着重要的位置。比较进化的水龙骨科 (Polypodiaceae)、骨碎补科 (Davalliaceae)、铁角蕨科 (Aspleniaceae)、乌毛蕨科 (Blechnaceae)、和三叉蕨科 (Aspidiaceae) 等的现代代表几乎都只具有单裂缝孢子的特点。根据 Kremp 在上述引文中的资料,在蕨类植物现代类群中,单裂缝孢子比三裂缝孢子更为广布,它们的比例为 49%,而三裂缝大约为 29%,过渡的孢子类型比率大约为 22%。从辐射对称到左右对称孢子的过渡目前还在进行中,在同一种的孢子中都可以追溯。

Sladkov (1957, 1962) 在井栏边草 (*Pteris cretica*) 中详细描述这种现象。这种过渡是与四分体母细胞从四面体形到等同左右对称或十字形的重建有关系。在个别的彼此不是很相关的种中——石松 (*Lycopodium*)、观音座莲 (*Marattia*)、松叶蕨 (*Psilotum*)、瓶

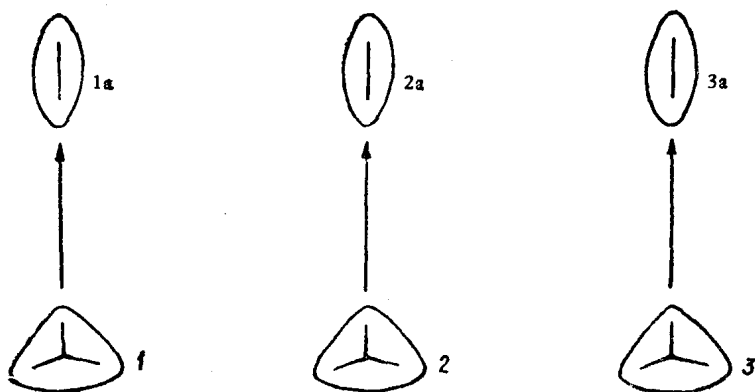


图1 不同类群的蕨类植物中在三裂缝基础上平行发育成为单裂缝孢子

(1) 松叶蕨科 (Psilotaceae); (2) 海金沙科 (Schizaceae); (3) 里白科 (Gleicheniaceae)

尔小草 (*Ophioglossum*) 等属的种中的孢子混合类型相当多的情况, 在文献中 (Selling, 1944) 描述过。这是在不同分类群中单裂缝孢子独立发育令人信服的证据。这个结论为 Sladkov (1967) 和 Kremp 在上述引文中同时做出的。

关于这一点后者 (Kremp 在上述引文中), 谈到单裂缝孢子导致 Schopfopollenites 类型的超槽花粉粒在中宾夕法尼亚时代的沉积中发现过。关于单裂缝孢子与单槽花粉粒的联系, 几乎不可能一开始就出现, 因为这样的孢子是蕨类植物和苔藓植物各科高度特异化最进化的特征。也许更有利于以后进化的证明, 是在化石的种子植物不同科和现代的剑蕨科 (Loxogrammaceae) (张玉龙, 1964)、蕨科 (Osmundaceae) (Kuprianova, 1965, 1966, Bobrov, 1966)、瓶尔小草科 (Ophioglossaceae) 和水龙骨科 (Polypodiaceae) (Ribakova, 1968) 中发现的双极类型的孢子。

到目前为止还不很清楚为什么在远极孔出现萌发孔。A. G. Bobrov (1966) 曾经假定, 除了近极萌发孔外, 远极萌发孔的出现, 是与双极萌发的发育有关系。有趣的是, 新的萌发孔类型在不同的科中单独出现, 其中没有紧密的亲缘关系。同样重要的是, 在紫萁属 (*Osmunda*) 的不同种中, 它们之中有一定的比例是双极的萌发孔。关于这一点, 在蕨类植物的孢子中, 关于赤道上萌发的报告 (Nayar, 1968) 是很重要的。

3.2 中生代阶段

3.2.1 花粉类型

第二阶段或中生代阶段的萌发孔包括裸子植物、单子叶植物和某些属于多心皮目古老的双子叶植物多心皮的科。这个阶段突出的特点, 是体积大, 具有一个远极沟, 左右对称的花粉粒。第二阶段的萌发孔比第一阶段具有更多种多样的类型。下列的花粉类型可以看作上述三个等级的普通类型: 三裂缝, 单裂缝, 单沟, 单孔, 薄壁区和三沟, 以及常见的完全无萌发孔的花粉粒。沟 (furrow) 在本阶段是新的构造。

孢子的大裂缝特征已不再需要, 因为孢子的全部内含物往外跑出, 现在成为不需要了。沟为花粉粒表面新的弹性部分, 除了作为花粉管萌发处的作用外, 也实现了调节器作用, 也就是在水分含量变换情况下, 花粉粒体积的调节。这种新的作用对于花粉粒成为需

要, 由于和孢子相比, 它们具有较大的易变性。专门飞行作用的发育, 例如气囊, 也是本阶段的特征。这些气囊提供更适合于花粉长距离的花粉传递。

3.2.2 传粉机理

决定进化第二个阶段的形态构造发育是与风媒性有联系, 从而与植物产生大量的花粉有联系。后者是由植物产生大量的孢子所构成的, 正如远在中生代时期一样。

然而, 在中生代时风媒性的流行, 决不排除虫媒性的发展。裸子植物(苏铁目, 本内苏铁目, 买麻藤目)具槽的花粉以及南洋杉科、杉科和柏科各属和买麻藤属具棍棒状或刺状雕纹的花粉粒, 显示出这些植物是昆虫传粉的。大家知道, 甲虫和蜜蜂参与了现代苏铁科植物的传粉。虽然, 买麻藤目是以风媒性占优势, 而买麻藤属的雌花产生花蜜 (Faegri 和 van der Pijl, 1966)。进一步适应于虫媒性, 也就是在这方面, 植物专化的结果减少了花粉的产量。最早被子植物的传粉可能是非专化的。N. V. Pervukhina (1967) 专门的文章来论述这个问题。

3.2.3 进化设想

孢子和花粉粒的辐射对称形态, 形成了第一和第二进化阶段的基础, 紧接着, 辐射对称结构消失了, 并为左右对称形态所代替了。属于第二进化阶段的任何分类群似乎都可以看到。

因此, 在最早的种子蕨植物中, 花粉粒的辐射对称占优势 (Remy, 1964 引自 Gothan Weyland, 1954), 某些现代松柏类 [罗汉松 (*Podocarpus*)、冷杉 (*Abies*)] 两侧具气囊的花粉粒有时在近极面还保存三裂缝的痕迹, 表明它们初期结构是辐射对称的。三裂缝的痕迹有时在 *Classopolis* 的化石属以及另外某些具有亲缘关系的属中可以找到, 可以看到朝着它们退化的一种明确趋势 (Venkatachala 引自 Vakhromeyev 和 Kuprianova, 1966)。辐射对称的三槽 (trifissurates) 花粉粒在本内苏铁目中 (*Cycadocephalus sewardii*, 根据 Wodehouse, 1935) 也可以遇到。

在单子叶植物中, 所有的花粉粒都具有左右对称的特征, 古老的科(棕櫚科, 百合科, 石蒜科)中的某些种, 具有辐射对称的三槽萌发孔的花粉粒。在某些多心皮的槽花粉粒中, 在 *Camella* (Wilson, 1964) 还可以找到具三槽的花粉粒。这种花粉粒的特殊形态意义和蕨类植物孢子具有显著的相似性, 但是, 和后者又不同, 三裂缝是在远极。在三裂缝与单槽花粉粒之间的联系, 明显地在单子叶植物的不同类型中, 可以探索到 (Kuprianova, 1948)。根据作者的意见, 具三裂缝的萌发孔类型是比单槽类型更为原始, 因为前类型的萌发孔类似于孢子, 是没有任何膜盖住的不间断的裂缝。具三裂缝的萌发孔只有在上述单子叶植物三个最古老的科和南半球热带、亚热带的代表性花粉粒中遇到。反之, 具单槽萌发孔的花粉粒, 在生长于各个带(包括北方的带在内)的单子叶植物之中是分布很广的。

单子叶植物的花粉粒与裸子植物的某些类群, 特别是苏铁目和本内苏铁目很相似, 显然是代表一个分支, 可以说是与后者平行的。支持这种假设的证据, 被普通萌发孔类型所提供, 诸如三裂缝痕迹和单槽; 但在单子叶植物和上述裸子植物之间, 在外壁构造上可以观察到最明显的相似性。

然而, 应该指出的, 在另一方面, 象孢子的棕櫚科三槽花粉粒, 可能正象与蕨类植物的

双极三裂缝孢子有联系。为了证实这种假设,可以充分设想孢子的近极萌发孔的退化,而远极萌发孔仍旧能起作用的可能性。

关于这一点,由 Boureau (1954) 从 Turis 阿尔必 (Albian) 褐煤沉积中以 *Palmoidopteris dapparenti* Boureau 命名的化石值得提一提。在这种褐煤中棕栎树干的解剖结构,是与蕨类相结合的,由此引出属的名称。虽然这只是单一的发现,但正如 Boureau 所指出的,它可以提供单子叶植物和蕨类植物之间亲缘关系问题的可能性。

在苏铁科、本内苏铁科和银杏科中,具有单槽萌发孔的花粉粒的发育是平行性最明显的证据。在裸子植物、单子叶植物和双子叶植物(图 2)中,类似于三槽花粉粒的发育也应该得到注意。这个类型是从单槽的花粉粒类型衍生出来的。

以花粉粒具有单槽萌发孔为特征的百合科中,某些郁金香很特殊,具有三槽的极特别类型(Kuprianova, 1948)。这些花粉粒与双子叶植物具三沟的花粉粒不相同,因为它们主要的沟是在远极,而另外两个沟是在左右两侧面形成。所有三个槽都平行于赤道,而不交叉,正如它们和双子叶植物一般都具三沟花粉粒一样。三槽的花粉粒,正如单子叶植物那样,在双子叶植物杜仲科和连香树科(Cercidiphyllaceae)中发现过。然而,最令人惊异的是,类似的花粉粒在化石的与苏铁目相近的裸子植物中乃是固有的。这样的花粉最初被 Erdtman 描述为 *Eucommidiites troedssonii*, 后来,它们被 Hughes (1961) 在化石裸子植物的花粉室和珠孔中所发现。这种花粉在侏罗系和下白垩统中,是经常可以遇到的。

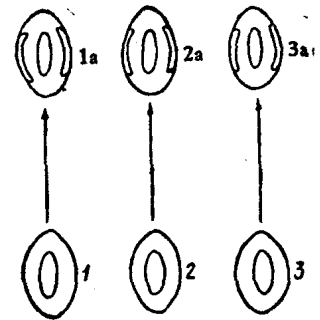


图 2 在裸子植物(1, 1a), 单子叶植物(2, 2a), 双子叶植物(3, 3a)中从单槽平行发育三槽的花粉粒

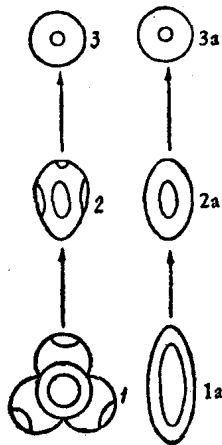


图 3 在莎草科和禾本科中单孔花粉粒趋同发展的例子

1, 1a, 衍生的四合体形态(formstetrada)和单粒(monada); 2, 2a, 假单粒(pseudomonada)和单粒(monada); 3, 3a, 播鼓芳属(*Mapania*)和早熟禾属(*Poa*)的单孔花粉粒

在化石的松柏类花粉中, 可能与罗汉松科相近, 从加拿大早中生代遇到三薄壁区的花粉粒, 定名为 *Ovalipollis enigmatica* (Staplin 等, 1967)。这种花粉可能属于同样的或某些紧密相似的萌发孔类型。因此, 显然三槽花粉粒正如单槽花粒那样, 在化石的裸子植物中, 在现代单子叶植物和古老的双子叶植物中, 以同样的方法平行发育。

禾本科和莎草科具单孔的花粉粒可以作为花粉形态中趋同相似的好例子(图 3)。这儿单孔的花粉类型是通过不同的进化途径形成的。在禾本科花粉中单孔花粉粒显然是远极槽退化的结果。这种从槽到孔的进化途径在帚灯草科(Kuprianova, 1948; 图 2)的花粉中显然也可以找到。

莎草科的花粉是沿着不同的途径发展。它们祖先的形态是形成四合体的。假单粒(Pseudomonads)(假四合体)的形成是退化的结果。后来假单位“侧”孔退化了, 花粉粒表面只保留一个孔。

在比较花粉粒形态进化中平行和趋同类型的例子时, 可以指出的是, 就平行来说, 进化是从类似的单槽类型到相似的三槽类型进行的; 在花粉形态中尽管这些纲(单子叶植物、双子叶植物和裸子植物)具有相当的遗传的隔离, 但其平行性是

十分明显的。就趋同来说, 进化是从不相似的形态到相似的单孔类型进行着。在莎草科和禾本科中这种趋同也是十分明显的。

3.2.4 结 束 语

在结束第二进化阶段的简要特征时, 还有一个问题应该加以考虑。许多作者引证广布于裸子植物和多心皮类(特别是在木兰科, 狭义的)的古老的科中, 具单槽的花粉粒作为赞成被子植物单元和起源于裸子植物的论证之一。看来无疑地是萌发孔类型的相似性, 并不是相当的分类单位的遗传亲缘关系的决定论据; 它在进化中, 可能除平行性以外没有指示更多意义了。真实的亲缘关系在形态进化系列中可以探索到, 这种形态自然地可以相互衍生, 虽然有时是不相似的。

提出的图解对第一和第二进化阶段都是适用的。差别只达到萌发孔的安排。第一个阶段的特征是孢子具有近极面的萌发孔, 而属于第二阶段的花粉粒, 其萌发孔位于远极面。

3.3 新生代阶段

3.3.1 萌发孔的类型

第三或新生代进化阶段是以双子叶植物的花粉为代表。本阶段的特点是花粉粒不大, 具赤道萌发孔, 萌发孔分为简单和复合两种(图4)。

在第三阶段萌发孔类型有很大多样性, 主要依靠衍生的类型。其中分布最广的是: 三沟的, 三沟孔的, 三孔的和散孔的。

这些类型的萌发孔, 在双子叶植物中很多科可以遇到。本阶段的新特点是赤道萌发孔的出现及其复杂的构造, 花粉粒体积相对地较小, 形状大多数为椭圆和长球——椭圆形。

3.3.2 花粉和传粉机理

在本阶段风媒不占主导地位。虫媒花植物的花粉得到高度的特化。与虫媒发育有关的是雕纹图案已发展得十分复杂。有时花粉粒还保持成为四合体状态。花粉四合体发展, 并在不同的类群中成为独立地稳定; 在虫花植物中, 只有四合体的存在可以作为趋同类似的性状。

3.3.3 四 合 体

花粉粒形成四合体是被子植物的突出特点, 在苔藓植物和蕨类植物中, 四合体是很少的, 前者只有 *Acroschisma* 和 *Andreaea* 有之, 后者只有卷柏属具有。在现代的裸子植物中从未遇到四合体, 只有在化石的 *Brachyphyllum* 和 *Pagiophyllum* 属有之。在单子叶植物中, 四合体花粉只有在最进化

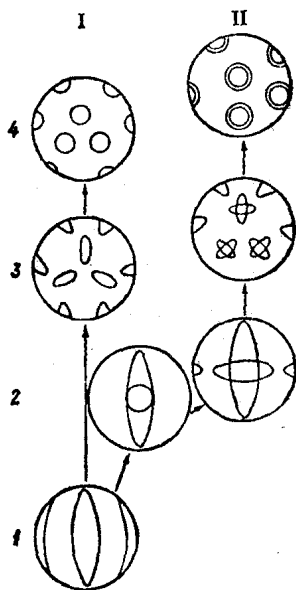


图4 在某些双子叶植物花粉粒发育中平行性的例子

I. 简单萌发孔的进化阶段;
II. 复合萌发孔的进化阶段。
在第三进化阶段中发育的时期
1. 三沟类型的亚阶段; 2. 三沟孔类型的亚阶段; 3. 短沟类型的亚阶段; 4. 具孔或具孔类型的亚阶段

和特化的虫媒花植物中碰见。有时几个四合体, 聚合成为多合体或花粉块。在双子叶植物中, 四合体花粉甚至在具有许多原始特征的古老科中, 例如八角茴香科 (Winteraceae)、檬尼米科 (Monimiaceae) 和番荔枝科 (Anonaceae) 都有发现。然而, 四合体也是一些进化的科例如灯心草科 (Juncaceae)、莎草科 (Cyperaceae)、茅膏菜科 (Droseraceae)、含羞草科 (Mimosaceae) 和萝藦科 (Asclepiadaceae) 的特点。特别重要的是, 具有四合体花粉的植物中, 染色体数目是很高的, 不管在古老的和比较年轻的科中都是如此。

关于这方面有趣地指出, 在很多杂交植物的花粉粒中保持四合体状态。四合体花粉的出现, 开始可能与杂交过程有关, 而四合体特征后来稳定下来, 是对昆虫传粉有利的。

3.3.4 形态和进化的分析

第三进化阶段如第一、第二阶段那样, 具有辐射对称的类型。其中在形态上最古老的是八角茴香科 (Winteraceae)、北五味子科 (Schizandraceae) 和八角科 (Illiciaceae) 的花粉粒。在这些科中, 沟仍然具狭的裂缝的样子, 沟膜在沟的中部形成一条两边具缝。金缕梅科的花粉粒与五味子科和八角科的花粉特别相似; 其中某些仍然保持中部的沟膜。八角茴香科 (Winteraceae) 花粉粒具有位于远极面的一个萌发孔, 并且还有大孔的出现, 而在茜草属 (*Rubbia*) 中, 在远极面有三槽萌发孔, 这与蕨类植物或裸子植物远极萌发孔很相象。可能在八角茴香科、北五味子科和八角科中的萌发孔应看作前沟 (precolpate)。

在双子叶不同的科中, 反复多次出现同样类型的花粉粒。三沟花粉粒在离瓣花双子叶植物 70 科中遇到。双子叶植物一半以上, 特别是合瓣花植物, 具有复合萌发孔 (三沟孔), 大约 25 科具有多短沟的花粉类型, 和超过 30 科是以散孔类型为特点的。这种在第三进化阶段类型平行发展的重复是再区分为四个亚阶段的理由。在遗传上相关的花粉粒类型垂直排列于表上, 形成两个相似的平行系列。其中第一列是代表简单的萌发孔, 并且是毛茛类各科花粉粒的特征。第二列是与第一列有关系的, 它在大戟科、金虎尾科 (Malpighiaceae)、锦葵科、楝科和其他某些科中可以见到。第一列最初为 Wodehouse (1935) 所描绘, 后来又被 Pla Dalmau (1961)、Takhtajan (1964) 和其他学者所补充。

某些科的花粉是所有亚区分存在的特点。花粉类型的更替, 从三沟到散孔在有些毛茛科、罂粟科、虎耳草科、仙人掌科、马齿苋科、石竹科以及某些其他科可以看到。同样的进化系列在某些属, 例如毛茛属 (*Ranunculus*)、银莲花属 (*Anemone*) (*A. caucasica* 和 *A. rivularis*; Campo, 1966) 和某些其他属有时也可以碰到。

甚至在一种杂交种中存在所有的萌发孔类型表明在很多双子叶植物的花粉粒中, 萌发孔的不同可能与若干遥远过去的杂交性有关。

第一个亚阶段是代表木本的和草本的双子叶植物各科的花粉; 在木本中, 例如 Trochodendraceae、Tetracentraceae、小檗科 (Berberiaceae)、杨柳科 (Salicaceae)、悬铃木科 (Platanaceae) 和 Hamamelidaceae, 第伦桃科 (Dilleniaceae)、桤木科 (Tamaricaceae) Frankeniaceae 很多属中; 在草本中有 Nelumbonaceae、十字花科 (Cruciferae)、Verbenaceae、Phrymaceae、唇形科 (Labiatae) 和有些 Scrophulariaceae, 第二个亚阶段包括双子叶植物中大多数的科, 例如菊科 (Compositae)、伞形科 (Umbelliferae)、紫草科 (Boraginaceae)、山茱萸科 (Cornaceae)、五加科 (Araliaceae)、葡萄科 (Vitaceae)、忍冬科 (Caprifoliaceae)、椴科 (Tiliaceae)、卫矛科 (Celastraceae)、蔷薇科 (Rosaceae)。第三和第四亚

阶段是以主要分布于北方带的草本植物花粉为代表, 如藜科 (Chenopodiaceae)、苋科 (Amaranthaceae)、石竹科 (Caryophyllaceae) (部分), 有些毛茛科 (Ranunculaceae) (部分)、锦葵科 (Malvaceae) 等。三沟花粉比较古老的证明之一, 是由于在上白垩下部和开始的沉积中发现三沟花粉粒的古老化石。这种花粉多数在现代科中有, 例如山毛榉科 (Fagaceae)、金缕梅科 (Hamamelidaceae)、悬铃木科 (Platanaceae) 及杨柳科 (Salicaceae)。

在双子叶植物花粉中, 可以建立多于两个进化系列。其中有些不是起源于赤道排列的三沟类型, 但由其他也是古老的类型, 并且平行或趋同发展, 往往达到三沟孔、三孔或散孔花粉类型。

[张金谈译自 *Advances in Pollen-spore Research*,
1974, 1: 31—49; 王伏雄校]

孢子的结构和蕨类植物系统发育的关系

Warren H. Wagner, Jr

仅仅在过去的二十五年中,蕨类植物孢子才被广泛地用来阐明系统的亲缘关系。奇怪的是 F. O. Bower (1923—1928) 几乎未曾用孢子。在他的《蕨类植物》第一卷的“比较的标准”(Criteria of Comparison) 中,没有关于孢子自身的章节,而对这个题目他只给了少数几页的篇幅(258—274)。对于应用孢子结构的趋势开始于 Copeland (1947) 的《蕨类植物属志》(Genera Filicum) 一书,他用孢子描述分类群的特征。从此以后,对蕨类植物孢子的兴趣才有了一个真正的高涨。更为精密的光学仪器,特别是扫描电子显微镜的出现,提供了对孢粉学研究的一个强有力的普遍推动,特别是在种、变种和杂种一级的水平上。对于取自标本室中干标本上的孢子的研究,使用胶带技术〔如 Martin 和 Drew (1969) 所描述的〕已证明特别有价值。

实际上蕨类植物孢子作为研究的对象已有一百多年的历史,但很多早期的文章被忽视了或不知道。自然,有些文章贡献不大,但其中有一篇是 E. Hanning 的重要论文,它开创了周壁发育的研究,以及关于这个在系统的意义上多少有争论的结构〔后来 Alston (1956) 把周壁资料应用到分类上,是 Hanning 早已所预料到了〕。在其他著名的早期工作者中还有 Fischer (1892), Fischer von Waldheim (1864) 和 Tchistiakoff (1874), 他们都对蕨类植物孢子的形态和发育的知识作出了贡献。

地区性的蕨类植物孢子的研究已经普及了多年, C. B. Weaver 在 1895 年发表的《北美蕨类植物孢子的比较研究》(A Comparative Study of the Spores of North American Ferns), 是这种早期研究中的一个。在这里他描述了 59 种。在 1935 年 McVaugh 对美国东北部蕨类植物作了一个相似的研究。Reed 在 1953 年发表了关于马里兰州和特拉华州的蕨类植物和拟蕨类植物一书,不但描述了植物本身,而且以对它们的孢子也同样地描述而著称。不久前, Oliver (1968) 描述了印第安纳州的蕨类植物孢子,以及 Maloney (1961a, 1961b) 的明尼苏达州蕨类植物孢子。

在世界的其他地区,也有许多著作,例如, Knox (1951) 关于英国的蕨类植物, Sladkov (1959a, 1959b, 1959c, 1961, 1968) 关于苏联的蕨类植物以及 Sorsa (1964) 关于斯堪的纳维亚的蕨类植物的工作。对一般系统学家特别有价值的著作有: Selling 在夏威夷的研究 (1944, 1946), Tschudy 和 Tschudy 在委内瑞拉的研究 (1965), 以及特别是 Harris 关于新西兰蕨类植物孢子一书 (1955)。Tardieu-Blot 关于马达加斯加的报告 (1964, 1965, 1966) 在其描绘的卓越性上是引人注目的。

对利用现在地理区域的所有可利用的这些资料,蕨类植物系统学家在作出结论时,被鼓励应用孢子比较形态的各个方面,已是不足为奇了。被系统学家对蕨类植物孢粉学研究的进一步激励已产生了一些应用广泛的著作,例如 Brown (1960a, b) 关于制片的技术, Foster (1956) 关于显微技术, Kremp (1965) 关于命名学,特别是 Erdtman (1957)

关于裸子植物、蕨类和苔藓植物的孢粉形态的专书。作为在孢子结构和蕨类植物亲缘关系之间所产生的有意义的结果,我们已经看到很多关于专门分类群¹⁾的报道。例如鳞毛蕨属(*Dryopteris*)由于它的非常有趣的细胞遗传和演化情况,已经是特别注意的焦点。在专科专属的孢子结构的研究方面的学者中,Nayar和他的同事(看文献)堪称范例。对于许多关键性的属和种群,他们已经贡献了很多有价值的报道。

本文涉及到画出一幅孢子结构和系统发育关系的广阔图案。我想审查一下各种特征以及它们对广泛的系统发育问题的亲缘关系中的趋势。着重在同型孢子而不是在高度特化的异型孢子方向,而在这里使用的术语主要是传统性的。对于术语的一个颇为保守的应用,读者可参看Harris(1955:12—25)。在整个外形上,蕨类植物孢子经常是四面体形或两侧形的,裂痕分别为三射线或者单射线的,壁的层次由外壁的精细结构而产生的,虽然在蕨类植物也可能有明显的外面的壁,在性质上多少不同于外壁,它被称为周壁(perine 或者 perispore)(最好地显示于鳞毛蕨和铁角蕨中)。在萌发前,原生质体具有一个单核,而且有前质体和有时候有叶绿体作为细胞器存在。贮藏的物质是可以看见的,经常成为小滴状。在复合光学显微镜下观察时,孢子大多数是透明的,这样就可能颇为清楚地识别其一些主要的结构。然而,光的干扰往往使得正确地估计表面的结构发生困难,因为这个原故,精密的观察表面结构最好是使用扫描电子显微镜。

在蕨类植物孢子中构成一种原始状况的任何决定,必须是在同源的基础上做出的。假使,如果一个分类单位的“周壁”是一种起源,而另外一个分类单位的“周壁”是另一种起

表 1 在现有证据的基础上孢子结构的进化趋势似乎是可能的

特 性	原 始 的	次 生 的	特 性	原 始 的	次 生 的
a. 数目	256 或更多	128, 64, 32, 16, 4	j. 裂痕	平的或近乎如此	抬高的或具脊的
b. 直径	25—70 微米	70 微米或更多	k. 周壁	无	有
c. 分裂类型	减数分裂孢	有丝分裂孢		皱纹状	平坦的
d. 形状	四面体形	球形		鸡冠状突起的	具小刺的
	四面体形	两侧形		鸡冠状突起的	瘤状的
e. 分化	同型孢	异型孢	l. 孢子群的颜色	黄褐色到黄色的	黑色的
f. 变化	狭	宽	m. 细胞器	原生质体	叶绿体
g. 外壁厚度	1 微米	2 微米或更多	n. 食物的总量	中等	丰富
h. 外壁雕纹	细致雕纹	粗糙雕纹	o. 休眠期	有	无
	细致雕纹	光滑	p. 生存	几个月到几年	几个星期到几天
	无脊的	有平行脊的	q. 萌发时间	一星期或更多	一天或更少
	单一雕纹	双雕纹	r. 萌发介质	仅需矿物质	有机物
i. 赤道结构	弱的	明显的	s. 萌发图式	线形的	三辐射状的

1) 为了说明现代工作的性质和范围,可以列举以下的著作:阴地蕨亚科(Botrychioideae):阴地蕨属(*Botrychium*), Haeggstrom 和 Niemi (1964—1965)。瓶尔小草亚科(Ophioglossoidae):瓶尔小草属(*Ophioglossum*); Nakamura 和 Shibasaki (中村和柴崎, 1959); Sladkov (1959a)。紫萁科(Osmundaceae): Bobrov (1966)。水龙骨科(Polypodioidae): Kawasaki (川崎, 1968); N. Pal 和 S. Pal (1964); S. Pal 和 N. Pal (1970); 水龙骨科(*Polypodium*), Evans (1968)。莎草蕨亚科(Schizaeoideae): Bolkhovitina (1959, 1962); 莎草蕨属(*Schizaea*), Selling (1944)。密穗蕨亚科(Anemioideae):密穗蕨属(*Anemia*), Mickel (1962)。铁线蕨亚科(Adiantoidae):碎米蕨属(*Cheilanthes*), Knobloch (1966, 1969);凤尾蕨属(*Pteris*), Sladkov (1957, 1959b, 1961)。鳞毛蕨亚科(*Dryopteridoideae*):“骨碎补科”(Davalliaceae), Braggio (1966);鳞毛蕨属(*Dryopteris*), Britton (1968, 1972a, 1972b); Crane (1955, 1960); Kanamori (金森, 1969); Mitui (1972a, 1972b); Reed (1954);耳蕨属(*Polystichum*), Daigabo (1967);实蕨属(*Bolbitis*), Hennipman (1970);冷蕨属(*Cystopteris*), Blasdel (1963); Hagenah (1961)。铁角蕨亚科(Asplenioideae): Bir (1966—1967a); Wagner (1952, 1966)。满江红科(Azollaceae): Fulvio (1961)。

源的话,则关于这些植物的周壁的任何系统发育上的结论可能是错误的。我们不能说一个是从另一个衍生,或者一个是和另一个有亲缘的证据。事实是蕨类植物孢子是非常简单的结构,具有比较地少数特征的;象趋同进化一样,平行进化可能已经重复发生的(参看下述)。蕨类植物的化石记载是相对贫乏的。从化石所知道的情况意味着孢子的四面体类型是最原始的类型(在泥盆纪和石炭纪这种类型是占优势的)。假如我们比较蕨类植物以外的同型孢植物门的孢子结构,我们发现四面体形孢子又是最优势的。在蕨类植物里面作比较,又显示出四面体形的情况是广泛分布。在亚科一级的25个分类群中,两侧形孢子在6个中占优势,在2个分类群中与四面体形几乎相等,而在17个分类群中只占少数或完全没有。

应用上面的这样的基础来判断,则祖先的蕨类植物孢子可以暂描述如下:四面体形,直径20—25微米,由减数分裂产生,每个孢子囊有256个或更多的孢子,不分化成异型孢以及表示出只是微小的孢间变异,外孢壁约1微米厚,有微弱雕纹或者光滑,只具有一个单一的图式以及赤道是一个简单的棱角,周壁缺乏。当看大量孢子时,孢子是黄色到黄褐色的和含有前质体(不是叶绿体)。代谢产物是看得见的,在里面成一些小滴或小体,以及在自然条件下,从数月到数年的时期内,孢子仍能有萌发力。萌发需要几个星期,或者开始是无定形的或者是单极的。

象上面这样的一个描述,决不可以作为蕨类植物的原始孢子的最后结论。至少作为实际可能性,我们必须承认其他的替代形式。象逆转和平行这些进化现象非常可能重复发生,或者可以充分地改变真正的趋势,而使它们模糊起来。新的证据可能改变整个图式。

表1,总结了若干在孢子结构中的进化趋势。这种趋势在作为我们现有证据的基础上似乎是可能的。在这一点上,还难于想象双侧形孢子有什么样的适应价值,胜过了四面体形的孢子,或者的确有周壁对缺乏周壁,或者大多数的其他的趋势。在这方面,可能适应“综合特征”这个题目将在下面予以讨论。

Bower (1923: 264) 相当详细地论述了每个孢子囊中的孢子数目的趋势。当我们发现每个孢子囊只有32个或16个孢子时,这可以是两种过程的结果——无配子生活周期的采取(以后讨论),或者是由于孢子母细胞的数目和导致减数分裂的原始孢子的分裂次数的减少的结果,致使孢子数目实际的减少了。在蕨类植物中,64这个数目肯定是最广泛分布的;但是象瓶尔小草科(Ophioglossaceae)、莲座蕨科(Marattiaceae)和紫萁科(Osmundaceae)这群原始类群有更高的数目,这暗示减少到64在进化上有着重要的适应意义。当每个孢子囊只有4个孢子时,这可是与大孢子性相联系的。

虽然对收集的所有发表的资料没有作统计上的分析,在文献中(例如Harris, 1955; Selling, 1946; Tschudy 和 Tschudy, 1965),很多关于孢子大小的报告有力地暗示着,孢子的大小超过70微米是衍生的。“标准的”蕨类植物孢子是在25和60微米之间。对增加孢子的大小,有几个因素可能是起作用的,其中两个在下面被考虑。在孢子母细胞具有 $2n$ 或孢子体的染色体数目时,典型的蕨类植物从减数分裂产生它们的孢子。不过有几种特化是属于无配子生殖的,在那里有细胞动力学的起源的一些变化。在最普遍的无配子生殖情况中,减数分裂的无配子生殖(meiotic apogamy),孢子体在细胞遗传上是一个“杂种”,在减数分裂时,染色体不能成对。然而,在减数分裂之前,发生再组核形成,这样使染