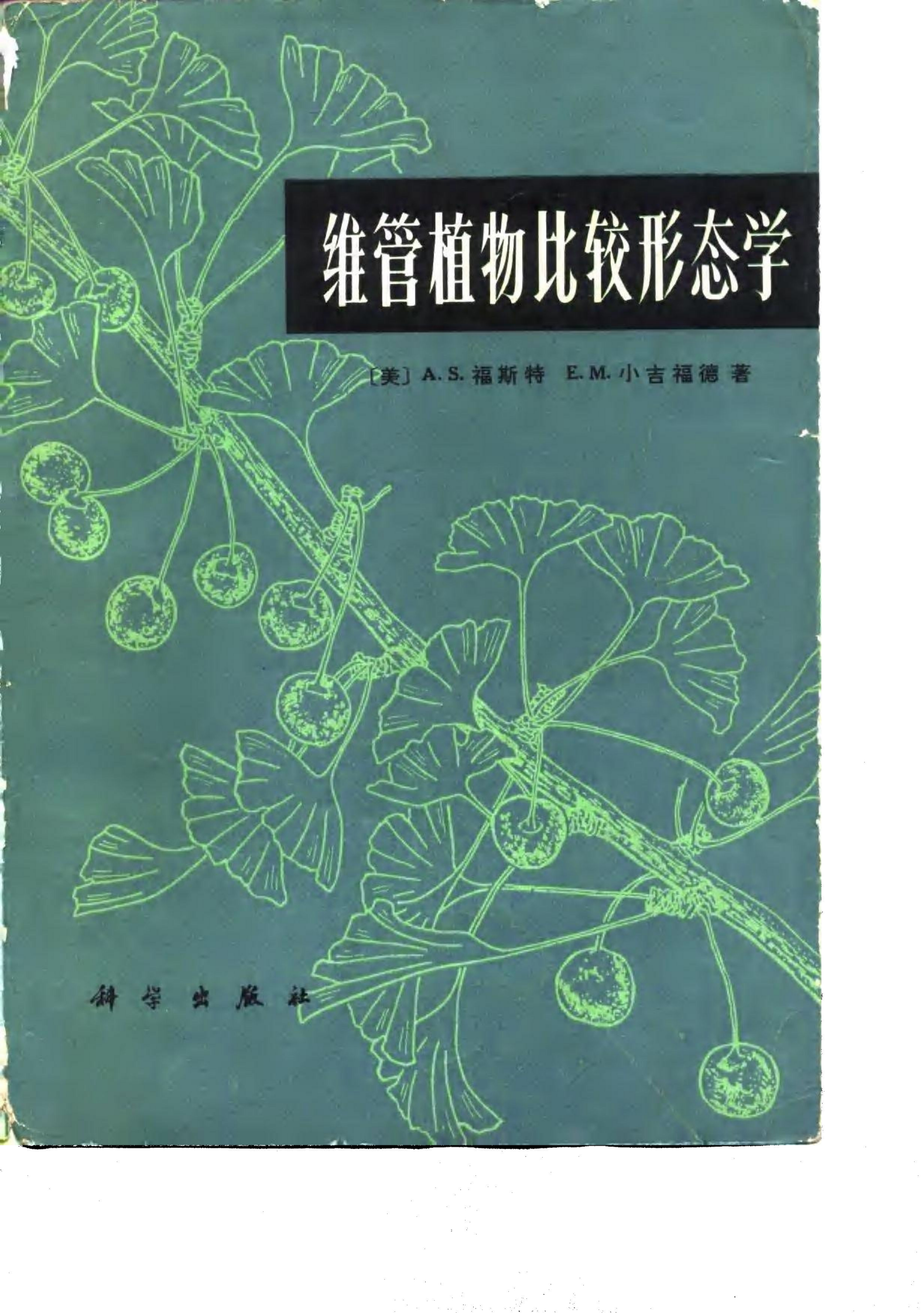




维管植物比较形态学

[美] A. S. 福斯特 E. M. 小吉福德 著

科学出版社

维管植物比较形态学

〔美〕 A. S. 福斯特 E. M. 小吉福德 著

李正理 张新英 李荣敖 崔克明 译

李正理 校

ly40/3

科学出版社

1983

内 容 简 介

《维管植物比较形态学》第二版,除仍保留原书简要的叙述和精湛的图版外,还介绍了有关这方面的新进展。第1—6章,综合说明了形态学的一些基本问题;第7—21章,分章比较了裸蕨类到被子植物的各种形态特征和演化趋势。本书是根据《维管植物比较形态学》第二版翻译的。

此书可作为系统植物学、植物形态学和古植物学教学的补充教材,也可作为植物胚胎学、植物实验形态学、植物解剖学和植物分类学等方面研究工作者的必要参考。

A. S. Foster E. M. Gifford, Jr.
COMPARATIVE MORPHOLOGY OF VASCULAR PLANTS
(Second Edition)
W. H. Freeman and Company 1974

维管植物比较形态学

[美] A. S. 福斯特 E. M. 小吉福德 著

李正理 张新英 李荣敖 崔克明 译

李正理 校

责任编辑 翟汝康

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

*

1983年6月第一版 开本:787×1092 1/16

1983年6月第一次印刷 印张:41

印数:0001—3,350 字数:959,000

统一书号:13031·2251

本社书号:3081·13—8

定价:6.25元

序 言

虽然这版是完全修订了第一版的题材,但是该书的主要意图仍没有改变,即为高年级和研究生水平的学生提供一本结合详细说明器官学的维管植物形态学、解剖学和管胞植物所有大分类群的生殖方式的基本概念的教科书。由于过去十五年中,差不多形态学的每一个方面都有大量的研究论文、评述和书籍,要完成这个目标,已证明是一种需要而艰巨的任务。对于植物形态学的大量文献来说,在任何意义上,我们并不自认为这新版是“完备的”指南。但是我们抱着希望,编在每一章章末的新文献,将对教员和有兴趣的学生从中找出一些有关维管植物研究新近进展的最重要的出版资料有所帮助。

我们认为非列入不可而用来修订这一版的一些维管植物形态学的重大进展,是将有启发性的。这些进展中显著重要的是某些最近古植物学上的发现,它们已多少强烈地改变了我们以前维管植物的分类方案。例如,我们可以提出(1)我们修订了第七章的泥盆纪“裸蕨类植物”,现在似已认为这不是一单个分类群,而是代表早期维管植物演化特化中的三条平行路线;并且(2)如在第十四章中所讨论的,根据近年对古蕨(*Archaeopteris*)及其他古生代原裸子植物的重建复原和研究,我们决定摒弃了“蕨群亚门”作为一个正确的分类群。维管植物形态学第二迅速发展的领域是形态发生学,这是调节个体发生过程,和由此“决定”植物形态表现的各种因素的试验研究。本版中,更加注意了真蕨类的形态发生问题(第十三章)和顶端分生组织分化出孢子叶球与花的发育过程(第十七章和第十九章)。自从第一版出版以来,电子显微镜所示出的细胞学和形态学的超微结构方面,已引起了极大的兴趣。应用这些仪器得到有价值的资料说明,也已引用在本版的有些地方,例如真蕨类囊群各种类型的描述,和第十九章中关于花粉和花的器官发生的新的阶段。最后,我们根据比较孢子囊、配子体、配子囊和胚胎,以及有花植物种子的胚乳组织的基本结构的新评述文章和专著,已经修订了先前有关形态学、系统学和生殖周期的描述。

在准备这一版时,我们已经认识到形态学随着教科书的扩大,有无法避免的危险。引用第一版的话,学生在开始接触比较形态学时,可能容易“见树不见林”。为了尽可能避免这种困难状况,我们保留了经过修订的原来“指引方向的章节”(第一章到第六章),其中我们企图总结(1)整个维管植物显著的形态特征,(2)营养孢子体的一般器官学和解剖学,及(3)孢子囊、配子囊和胚胎的结构与发育。我们相信这些导论章节与书中较后部分不时的互相参考,将可以帮助读者使形态学原理更容易密切地联系维管植物特殊类型的结构和生殖的详细讨论。

虽然我们仍保留了第一版的许多插图,但是我们这修订版中也包括了差不多所有已扩充的题材内所必不可少的许多新的照片、线图和图解。这些插图的来源,在插图说明中已标明。许多同行们为此书慷慨赠送的插图,这些或者已在图版说明中提到,或者在下面另列感谢。(下略)

A. S. 福斯特

E. M. 小吉福德

1973年3月

• i •

目 录

序言	
第一章 植物形态学	1
第二章 维管植物的显著特征	13
第三章 营养孢子体	24
第四章 孢子囊	55
第五章 配子囊	65
第六章 胚胎发生	75
第七章 早期维管植物：莱尼蕨亚门、带状蕨亚门和三部蕨亚门	84
第八章 松叶兰亚门	94
第九章 石松亚门	111
第十章 楔叶亚门	168
第十一章 蕨群亚门：真蕨类	198
第十二章 厚囊蕨类	209
第十三章 薄囊蕨类	226
第十四章 裸子植物的一般形态	313
第十五章 苏铁亚门	332
第十六章 松柏亚门：银杏	362
第十七章 松柏亚门：松柏目	379
第十八章 买麻藤亚门	425
第十九章 被子植物的一般形态学与演化	448
第二十章 被子植物的生殖史	520
第二十一章 果实,种子和幼苗	583
汉英对照索引	599
英汉对照索引	623

第一章 植物形态学

植物的形态、身材和习性有极大的不同，这是一件经验上所熟知的事实，即使未经科学训练的观察者也能认识。海洋的“海藻”，低洼处的“藓类”和林地里优美的“蕨类”，北部森林里耸立着的松杉，以及果园和花园里变化多端的有花植物，所有这些不同的种类，多少都能被普通人从表面的样子上辨认出来。

不过，偶然观察植物的外貌，无论用来将植物分成自然的类群，或者要对植物各部分的本质及关系获得深入的了解，都是一种十分不可靠的方法。因此，例如池塘或花园的水池表面上飘浮着的小的绿色植物，一般往往成一团，因为它们形状细小又缺少明显的花，就笼统的称为“水绵”，“藻类”，或甚至于称为“青苔”。但是从形态学的观点，将这些水生植物经过严格的科学研究以后，可能发现其中不仅含有藻类（在科学的意义上），而且还有水生蕨类和一些小的有花植物！表面辨认陆生植物外部的异同，也往往会同样地得到错误的结论。常常有许多种完全无关的植物，因为它们具有全裂的或羽状半裂的叶子，而被一般人称为蕨类。根据广义的比较形态学的观点，清楚地说明：真蕨类在叶子的形状上是十分多样化的，并且它们的区别特征，是基于精巧而可靠的结构上的相似性和生殖的方式上。最后，一些没有训练的观察者，会对有花植物感到混乱。一般人容易了解庭园或温室里鲜艳美丽的花卉，但是很难了解禾草类和许多乔木和灌木的生殖器官结构也是花。这样会普遍引导到一些即使是最普通的植物生殖本性的完全错误的概念，同时非常低估了整个有花植物的形状和习性上的差异。

显著地与这种在形状和结构上缺乏慎重的对待成对比的，就是植物形态学是企图应用严格的技术和精密的观察，来寻求这些表面下面的真相——简单地说，探索和比较这些形状、结构和生殖等潜在的情况，而这些组成则是解释植物异同的基础。早期形态学方面的研究的最大收获之一，就是认识到由一些比较少数基本器官类型所组成的植物体。如此，叶、茎及根被认为是营养器官的主要类型，而它们的大小、形状、比例、和排列则很可能有各种不同的发育或改变。当植物的生殖史方面的知识增加以后，这种主要器官范畴的短行列中加入了孢子囊和配子囊，因此同时建立起了对植物器官的相似或同源的广泛比较研究的重要性。这里让我们先较仔细的检查一下同源的概念，因为这是要用来解释植物的形状与结构的。

同源的概念

伟大的诗人和哲学家 Goethe 的著作中曾表达了同源概念的精萃，他并且首创了“形态学”这一名词（照字义上是形状的科学）。Goethe 讨论了高等植物各类叶状附属物之间形态关系上的性质。他在 1790 年发表的“植物的变态”的著名论文中，认为这些器官：如子叶、营养叶、苞片、以及花的各部分之间是没有真正的界线，它们都是属于叶子的同一类型器官（图 1-1）。虽然 Goethe 的学说曾被批评作为一种唯心的形态学，但是事实证

明,这是一种很敏锐的观点,而已成为近年将花当作是一种具有叶状附属物的有限轴的理论基础(参阅第十九章)。

十九世纪植物学知识的迅速发展,强调了同源概念的重要性,并说明了许多同源现象

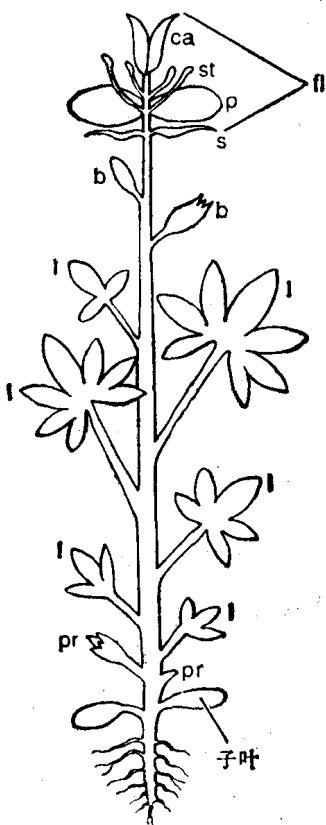


图 1-1 有花植物的器官图解,说明 Goethe 的变态学说。注意初生叶(pr)和长成叶型(l)之间,上面营养叶和苞片(b)之间的“过渡”。依照 Goethe 的学说,花的各部分(fl)——萼片(s),花瓣(p),雄蕊(st)和心皮(ca),形态学上也等同“叶子”。[自 Wardlaw, C. W., *Organization and Evolution in Plants*, 1965, 重绘]

研究的要求。Goethe 的意见,以及较早 C. F. Wolff (1774) 对于茎干*生长点上叶子起源的观察,给植物的系列同源现象铺平了一条更好的了解途径。从茎干上来说,这种系列同源的名词,相当于指茎干上一连串的叶性附属物的起源的方式和位置上的相互关系。因此,芽的鳞片或花的苞片,可以认为与营养叶是系列同源的,因为这些和营养叶一样是从茎干顶端的侧面上发生。古典的和现代的个体发育的研究,已经说明营养茎干与花茎干上的各种类型的叶性器官,其起源与早期的组织发生在细节上十分相似。而且,在同一植物中,各种不同类型的叶性附属物,常常连接着中间的形式或过渡的器官(图1-2)。另一方面,植物的一般同源概念,很难用个体发育来说明(参阅 Mason, 1957 的评论)。因为植物不象高等动物,而是特具有一种生长的开放系统——植物胚胎并不是成长时的缩影,因此在不同种类植物中的两个器官,如果根据位置、发育和形状上的相似性就说明同源现象,可能会引起严重问题(图 1-3)。种子植物的子叶是在胚胎的第一节上,在这一点上,各种之间可能是同源的。但是,譬如说,维管植物中所有的营养叶是否都是同源的,无论从个体发育或系统发育上来看,却是一个很不容易解决的问题(参阅第三章)。

植物的同源问题,自从达尔文在 1859 年发表了经典的《物种起源》一书以后,已经完全改观。他的关于植物和动物的形状及器官方面逐渐适应改变的自然选择

理论,使得同源的所有问题上,都发生了深刻的影响。目前形态学的目标已变得很清楚:即由历史(系统发育上)的观点来解释形状与结构。器官之间的相似性或同源,可能认为是从一个共同祖先“类型”所演化的结果。如此,从上世纪的后半期一直到现在,已有强烈的倾向用系统发育来解释形状和结构。另外,就所有各种同源的概念的影响来说,形态学的系统发育研究已经提供了植物界中一种更真实而自然的分类系统。

虽然有亲缘关系的植物的器官和组织之间的基本结构,由于植物从共同祖先起源,显然好象是“同源的”,有许多广泛可辨认的相似性,但是也有例证说明分类上并无亲缘关系的种或一群植物之间,也有显著结构上的相似。后一种情况,形态上的一致,只是“相似的”,是所谓趋同演化的结果。维管植物上趋同演化的一个很好例子,就是种子的存在于

* Shoot 一字,始终还没有一个适当的译名,已审定的已有几个译名,此处试译成“茎干”,不过其中并包括叶的部分。——译者注

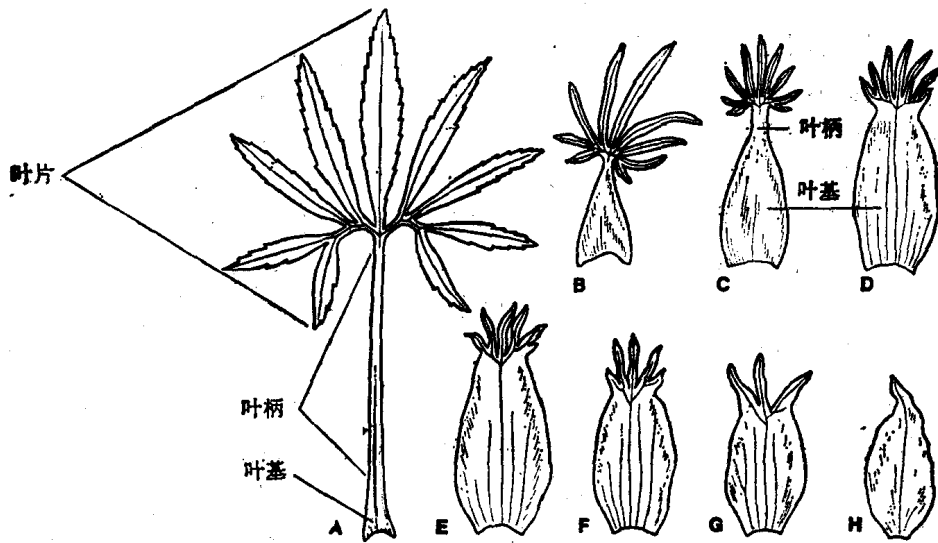


图 1-2 *Helleborus foetidus* 营养叶(A)和花的苞片(B-H)连续变化之间的一系列同源。注意随着叶基部明显的增大,叶柄区域(苞片 B-H)的逐步被抑制和叶片(苞片 E-H)的不断退化。[自 Troll, W., *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*, 1935, 重绘]

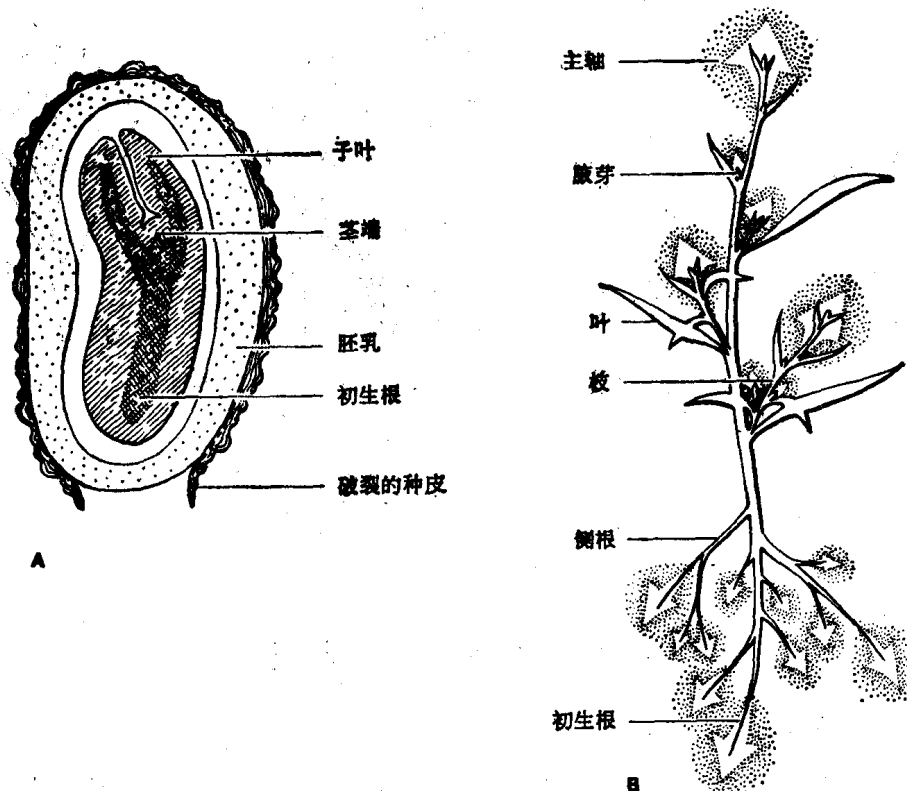


图 1-3 维管植物的开放生长系统。A, 双子叶种子的纵切面, 简单的说明胚胎的器官, B, 图解说明一个幼小孢子体的茎干和根系顶端生长的开放形式, 以及连续形成的器官。[A. 自 Avery, *Amer. Jour. Bot.* 20:309, 1933, 重绘]

广泛分歧的类群, 如已绝灭的种子蕨和本内苏铁目(拟苏铁目) (Cycadeoidales) (中生代的化石苏铁), 现代的松柏类(例如松、云杉、冷杉和红杉), 以及高度进化的现代有花植

物的各种分散的类群。所有这些分类群,在形态组成非常不同,但却都共同具有种子,这很可能是由于趋同演化或平行演化的结果。

在维管植物中,另一些相似的发育的有趣例子, Wardlaw (1952, 1955, 1965, 1968 a, 1968b) 曾有非常详细的描述和分析,他认为这些是“机体形成的同源”,而且值得结合比较形态学,个体发生学、遗传学、生物化学和生物物理学进行深入的研究(图1-4)。不过,必须着重指出,真正实际,要将非同源相似和同源相似分开是非常地困难,就我们现在的知识,要严格的来区分恐怕是不可能的。这样,必须经常想到,结构上的相似——不管将它们解释成同源的相似,还是非同源的相似,都是遗传的,生理的和环境因素,在维管植物漫长的演化历史过程中,以不同的方式和不同的程度,相互作用的结果。Wardlaw (1965, 第73页)曾总结说:“要获得一种平衡的观点,因此必需查问一下,流行的机体形成的同源,究竟多少程度可用遗传因素来说明,而另一方面,为了方便起见,其他究竟有多少可以描述成共同的,内在的(或者不是特殊遗传的)因素。”

同源现象的可靠说明,很明显地是需要考虑到广泛地从各种不同来源的证据。而形态学上的各种学说,促进了侧面证据互相调和的可能性。因此这一章可能从扼要的评论证据来源而得出最适当的总结;而这些证据来源,应该充分的被重视来解释植物的任何形状和结构的问题。

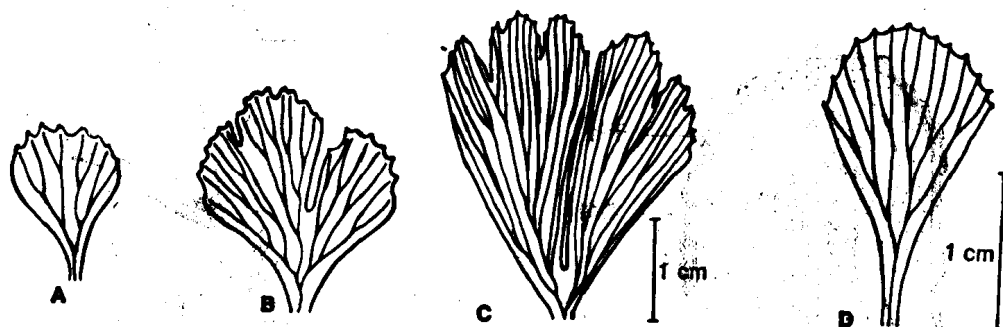


图 1-4 无亲缘关系的植物的叶子,具有同样脉序式样,用以说明“机体形成的同源”。A, B, 一种真蕨类 *Anemia adiantifolia*, 具有二叉分枝脉序的幼叶; C, 一种双子叶植物 *Kingdonia uniflora*, 具有二叉分枝脉序的部分叶片; D, 一种双子叶植物 *Circaeaster agrestis*, 开放的二叉分枝脉序的叶片。[引自 Wardlaw, C. W., *Organization and Evolution in Plants*, 1965]

形态学解释的证据来源

成长的形状和结构

比较形态学上数量最多的材料,是关于成长植物的形态的研究结果*。从这些研究

* 严格地说,高等植物个体中所谓“成年”与动物(例如脊椎动物)个体中的意义并不相同。脊椎动物中,胚胎发生的过程,产生了真正的成年有机体,其正常的个体生活史中,不再产生新的器官,但是在维管植物,由于茎干和根顶端的胚性区域或分生组织的不断活动,形成了一种生长的开放系统,这样,个体的整个生活史中,特有新器官的形成(图1-3)。而且,在许多维管植物中,维管形成层相当长期地形成了茎和根较老部分的次生维管系统。为了方便,因此可以说,成年将不是指整个植物,而只是指完全发育的器官或组织而已。

所得到的资料,对于我们来了解下列的各种问题都有显著的贡献:(1)叶性器官的形状、脉序和叶序(在轴上的排列),(2)根和茎干系统中分枝的式样,(3)产生孢子的结构,如孢子叶、孢子叶球和花的形态组成。在十九世纪后半期,植物中初生维管系统的研究逐渐受到了重视,并认为这是解释植物器官的形态本质或同源的关键。今天形态学中继续广泛应用的维管形式是根据这样一个基本假设:就是初生维管系统在系统发育上,比起其他组织系统较为稳定或保守,因此可靠的可以作为形态学上解释的标准。(维管组织保守性的概念的评述,参阅 Schmid, 1972)。支持这种假设的很多例证,不仅是根据现存的植物中的比较研究,而且还有很多,是从灭绝了的植物的营养和生殖结构中所很好保存下来的维管化样式。应用维管解剖学来确定同源的许多例证中,显著的有下面一些:花部器官形态学的解释(详细的,参阅第十九章),维管植物叶迹的系统发育上的解释(意指在节上分散到叶中维管丛的数目),以及原始的植物和进化的植物茎和根中初生木质部发育样式的比较。除了强调初生维管组织以外,对于次生木质部,木材的细微结构或组织学亦曾予以详尽的观察(参阅第十九章)。这些研究的结果,已经应用在鉴定种子植物分类的科属,特别是用在决定管胞和导管的演化特化作用的起源和趋向上(Metcalf 和 Chalk, 1950; Bailey, 1954)。

化石的证据

有关一般系统发育说明上的一个突出问题,就是很难确定器官、组织和细胞演化发育的次序。在维管植物的孢子囊或叶子的演化历史上,一个完整的化石,可以作为这些重要结构的特化作用的起源和趋向的证据,但是不幸得很,就古植物研究上所得到的化石是十分的零碎。因此,系统发育的各种学说,大部分仍是根据有关而非主要的,或由现存植物的比较研究所推想出来的间接证据。植物形态学的历史中充满了这样的例子,就是各种形态类型的同一系列中,有些观察者解释为是一种综合进化的系列,而另外的一些人,却认为是顺行退化的系列。换一句话说,决定某一构造是原始的还是进化的,是依靠对于系列中显著“简单的”类型的解释,这就是说:这些类型可能认为是刚开始,或者已经是特化了的终点。许多简单的类型,过去认为是原始的,现在却觉得是特化的,是由于演化上退化的结果。因此很清楚的说明,要论断系统发育上一种器官的本质,必须根据植物的古代和现存的型式加以审慎的估价。新的古植物学上的发现,将继续要求形态学家重新考虑和修改许多仅仅根据现存植物的所谓经典的观点。

要测定含有化石的岩石年龄,必须把地质大事(和化石的存在)的相对时间比例转换成具有时间标准单位的数量比例。应用这种程序,称之为“沙漏”法。上一世纪中期,沙漏法是根据海洋的盐度,沉积作用的速率和沉积的厚度,这些度量用年计算,提供了粗略的时间表框架。

历史学家和天文学家用时间的绝对单位描述事件,现在对地质学家和古植物学家已有可能发展出一个满意的数量地质时间表(表 1-1)。这是本世纪的成就,而是基于某些元素的放射性同位素。现在用辐射计方法,已可在相当狭窄的限度内,测定了许多矿物和岩石的年龄。非常古老的岩石和地层的年代,可分析镭和钍的衰变来确定,例如铅和氦,或钾(K^{40})到氩(Ar^{40}),和铷(Rb^{87})到锶(Sr^{87})。铀-238(U^{238})经一系列的辐射蜕变,成同位素铅(Pb^{206}), U^{238} 经 45 亿年有一半数量蜕变。如果,在镭矿的样品,由于

表 1-1 地质时间表

代	纪 和 世 (时间开始到现在年份)		特征植物和大事	代表的地质大事和动物
新 生 代	第四纪	现 代		
		更新世大约 1,500,000—2,000,000	植被的退却和前进与重要的大陆冰被的几次前进和退却一致	大陆和科迪耶拉中度升高。现代人类发生
	第 三 纪	上新世 7,000,000	草原扩展。在温带纬度由于气候的变化,许多植物种在局部地方消灭或在有限范围	安第斯升高和世界许多地方的大陆上升。柱牙象类,猫类
		中新世 26,000,000	森林群从“现代化”。阔叶常绿植物限于低纬度。气候逐渐变冷	阿尔卑斯开始上升。各处的大陆上升。气候变冷,表现在植物和动物的分布
		渐新世 37,000,000—38,000,000	广泛分布有现在残遗种: <i>Metasequoia</i> , <i>Cercidiphyllum</i> 。干旱气候广布北美洲的西南部	高纬度气候稳定。啮齿类。犀牛类
		始新世 53,000,000—54,000,000 古新世 65,000,000	温带纬度的北方和南方的森林非常不同。有许多现已灭绝的木本被子植物属,但与现代属有密切的亲缘关系	海湾和美国沿大西洋各州继续泛滥。原始马类
中 生 代	白垩纪 136,000,000		被子植物形成优势。在晚白垩纪有许多仍存的属: <i>Magnolia</i> , <i>Liriodendron</i> , <i>Quercus</i> , <i>Persea</i> 。松属很好发育	美国落基山脉和内华达山脉开始上升。大陆普遍泛滥结果,气候均匀一致。哺乳类扩展。恐龙临终
	侏 罗 纪 190,000,000—195,000,000		被子植物起源(?),全世界都有银杏目和松柏目。“苏铁时代”。在地质史上有最众多的世界性植物	高等昆虫和鸟类发生。恐龙繁盛
	三 叠 纪 225,000,000		苏铁类和现代蕨类各科发生。松柏类自它们的古生代祖先散开	萨凡纳型气候广布。恐龙发生。最初的哺乳类
古 生 代	二 叠 纪 280,000,000		松柏类-沃兹杉类发生。石炭纪植物,除了一些衍生形态:草本石松类,木贼目,逐渐消灭	沿着阿巴拉契亚轴低上升。较冷较早旱气候。南半球冰川作用。爬虫类扩展
	石炭纪	宾夕法尼纪 325,000,000	广布森林树木和煤沼泽。种子蕨,楔叶蕨,芦木类,石松类,真蕨类,荷得狄类,藓类,苔类	南半球冰川作用。陆缘海广泛分布。温和而稳定的气候。巨大煤田形成。爬虫类发生。昆虫繁盛
		密西西比纪 345,000,000	种子蕨出现,石松类,荷得狄类,楔叶类,芦木类	陆缘海广泛分布和美国内陆沉积石灰岩。煤层。二栖类发育。鲨鱼
	泥 盆 纪 395,000,000		最初的种子植物(?)。石松类发生。 <i>Rhynia</i> , <i>Horneophyton</i> , <i>Asteroxylon</i> 。原始的楔叶类,原始蕨类,原始裸子植物	新英格兰造山运动。海中鱼类丰富。腹足类。三叶虫衰落
	志 留 纪 430,000,000—440,000,000		简单的维管陆地植物。 <i>Cooksonia</i> (在晚志留纪)。真菌类	节肢动物,棘皮动物,腕足类
	奥 陶 纪 500,000,000		藻类普遍,细菌	最初的鱼状动物。珊瑚。腕足类
	寒 武 纪 570,000,000		藻类,细菌。真菌类证实	气候暖而而稳定。三叶虫繁盛。其他海洋无脊椎动物,已有大多数主要类群的代表
寒武纪前和更早的时期 1,500,000,000—3,200,000,000			肯定证明有原核藻类和细菌生命	一些尚有疑问的无脊椎动物的显微化石

来源: 时间划分根据“地质学会时间表”, *Quart. J. Geol. Soc.*, London 120(s): 260—262, 1964.

原来含镭的矿物形成后,所有 Pb^{206} 都是辐射蜕变过程所形成,这时就可测定和 U^{238} 的半衰期有关的 Pb^{206}/U^{238} 的比率。应用辐射计法,加以适当的精化,已可估计出地球的年龄约为 45 亿年。

虽然象上面所说的,应用同位素这些方法,在测定过去的代和纪是重要的,但是在测定近代的地层上,因为要用非常长的半衰期,例如 U^{238} , 它们只有有限的价值。

碳-14 (C^{14}) 法, 在确定 30,000—50,000 年以前的生物标本是十分有用。宇宙射线以高速强烈地射入地球空中, 产生包含一些中子的核质点。大多数中子为氮所吸收, 改变成为放射性同位素 C^{14} 。因此, C^{14} 变成世界上储藏碳的部分。 C^{14} 回复到氮-14 (N^{14}) 的半衰期约为 5,570 年。一旦生物死亡, 空气中的放射性碳就不再交换, 而 C^{14} “钟” 开始。放射性碳 (C^{14}) 开始衰变(回复)到 N^{14} 。化石样品中的 C^{14} 数量和近代木材或组织中 C^{14} 数量的比率, 可说明生物已死亡了多久。这种方法可有几种错误来源, 但是予以适当的预防措施, 可以得到化石和史前文物人工制品的非常有价值的年代资料。

化石本身已用来指示它所在的岩石的年代。这是根据世界上观察到某些地层中含有特殊的植物或动物类型(标准化石)。生物进化迅速, 有广泛的地理分布和在灭绝以前只生存在地史上一个短时期的, 成为最好的标准化石。不知道年代而存在标准化石的岩石, 可以结合某些地质标准和一些区域中已知含有特殊化石的岩石年代的岩石, 进行比较, 就有可能测定这些岩石的年代。

在结束这种非常扼要的讨论已知化石纪录, 在评价系统演化理论的应用和限度时, 需要说明灭绝的植物器官和组织的一些重要的保存方式。对于认真的读者, 此时, 用各种特殊技术所显示出真正异常详细的古代植物的形态和组织学, 应该比结构的零碎知识重要得多。过去 10 年, 新的一些发现, 已对我们关于维管植物中间的亲缘关系的观念有了深刻的影响, 而古植物学研究继续下去, 这方面的知识, 很可能将会得到同样或甚至于更重要的进展。

一种最普通保存化石材料的类型, 称为压型化石。这是一种器官, 例如叶子, 被沉积在上面的沉积物重量压扁的结果。一般的压型化石虽然很少或没有存留内部结构, 但是角质膜(就是覆盖在表皮层的腊质外层)是非常抗腐的, 而通常明显的现出原来表皮细胞和气孔的排列式样和形态。气孔的组成可以依照植物的科、属或甚至于种, 而有不同, 因此在鉴定远古植物的叶子和其他器官时, 很有价值 (Florin, 1931, 1951)。根据 Harris (1956), 分离角质膜研究泥盆纪化石, 可看到地球上亿万年以前的植物表皮层的组成。

沉积物从化石的表面分开, 形成植物部分的一些压印(没有有机物质), 称为印痕化石。如 Delevoryas (1962, 第 4 页) 指出的, 印痕化石真正是压痕化石的“负象”, 最多只能显出象叶子这种结构的轮廓和一般脉序式样。化石印痕的另一种类型, 只有用于复原灭绝植物的部分(例如茎)的形状和大体组成的, 称为内模化石。在有些场合, 内模化石是由于植物的茎干中央组织全部或部分腐烂后, 沉积物沉积在空腔中的结果。这种类型的内模化石可显出木材内表面的相应部分的结构, 例如 *Cordaites* 和 *Calamites* 茎的所谓“髓-内模化石” (Arnold, 1947, 第 140 页, 图 61)。

最有用处的保存类型是石化化石。这种石化化石可显出非常详细的细胞组成, 象这样一些复杂结构的一部分: 次生木质部(木材), 茎, 叶, 孢子囊; 少数记载例子, 甚至可看出顶端分生组织和颈卵器(第七章)。石化化石由于植物组织的细胞腔和胞间隙中侵填了碳酸钙, 碳酸镁或碳酸铁; 二氧化硅或其他矿质, 后来形成结晶的结果。石化化石可以做成片子进行观察, 将小部分化石切割下, 粘在载玻片上磨薄, 并将表面磨光, 及到标本磨薄到可以完全用透光的显微镜能观察为止。另一种较省事的方法, 也可以得到一系列制

片,特别是包埋在碳酸钙或碳酸镁基质中的石化化石,非常成功。化石标本磨光以后,先用稀盐酸处理,将岩石表面的矿物质基质溶去,只留下组织的细胞壁。如果基质是硅质的,那么必须用氢氟酸代替盐酸,进行处理。标本表面上的酸洗净以后,在上面倒上丙酮,以后倒上一薄层醋酸纤维素,干后揭下。这种“皮”,就成为含有化石有机物质的一薄片。上面所说的过程可以重复多次,制成所希望的一系列制片。每一片“皮”可以直接观察或者做成永久制片在显微镜下详细研究(有关这些化石类型的详细资料和研究它们的技术方法,参阅 Arnold, 1947; Andrews, 1961, 和 Delevoryas, 1962)。

个体发育学

形态学上说明的一种很重要的证据来源,是由个体发育的研究中得来,——植物或其组成的器官、组织或细胞,从原基时期一直到成熟的真正发育。组织发生是个体发育研究的一方面,是讨论细胞和组织的起源;而胚胎发生和器官发生则关系到胚胎和器官的发育的历史。不过这里必须着重说明一点,就是个体发育的研究中划分出这样一些界线,大部分只是为了便于将植物作为整体的来了解发育特征上的各种情况。

因此,个体发育有如系统发育,是讨论发育上的起源和阶段。个体发育研究的惹人注意是依靠观察者的能力,以相当正确和全面的重建了形状和结构的改变顺序,这种改变是真正的存在于一个器官的原基和成熟之间的。系统发育——讨论过去在形状和结构上的变化程序,象我们所见到的,由于非常零碎的化石,在复原上是受到了限制。

详细了解个体发育的重要性,清楚的表现说明维管植物的生活史方面。自从 Hofmeister (1862) 对于世代交替的经典研究以后,已经重复的证明这两个世代(孢子体与配子体)中的每一个,在个体发育上都是从单个细胞开始的。由减数分裂的结果所形成的孢子是原基细胞,由此产生配子体,而配子结合或受精作用以后,则形成了合子,并成为孢子体的起点。这样,植物形态学中最奥妙的一般法则之一的世代交替,是根据个体发育研究的结果(参阅图 2-1)。

个体发育的研究对于解决许多形态学上特殊的问题也证明是重要的。例如区别维管植物中孢子囊的两种主要类型,主要的是根据它们的起源和早期的发育方式(第四章)。同样,从上世纪到现在很多关于叶性器官的个体发育的研究,已阐明了如托叶、芽鳞和特别是花器官等的结构在形态学上的解释(Foster, 1928, 1935)。近 20 年来在维管植物顶端分生组织的结构和生长等经典问题上的注意,已有显著的复兴(Gifford, 1954; Gifford 和 Corson, 1971; 以及 Nougarede, 1967)。这些研究不仅非常扩大了我们对于器官发生和组织发生方面的知识,并且着重指出在探讨植物发育的问题时需要应用试验的办法(Cutter, 1965, 1966; Gifford 和 Corson, 1971; Wardlaw, 1952, 1968a)。

不考虑个体发育证据的论证价值,要清楚地了解形态学问题上个体发育的解释是有一些限制。其中最重要的一种限制,就是假定在植物中存在着重演的现象。按照重演的理论,一个有机体的个体发育是趋向于——以缩减的形式——重复或重演它的演化历史。所谓植物重演中一个通常引用的例子为幼苗发育时的幼态叶;这种叶子与同一植物成熟时的营养叶,在大小、形状、和脉序等都有明显的不同。不过,这种幼态叶,在形态学上能否在任何情况下都可作为祖先的叶子类型的可靠线索,是有很大的疑问。一般地,个体发

育的顺序,不管幼小植物中叶子类型的连续变化,或一种器官或组织的种种发育阶段,并不能完全正确地描述演化历史的复杂途径,因此作出重演理论时应该十分的小心 (Sahni, 1925)。真的,个体发育顺序的范围和特征的变化很大。在有些场合,某些结构的个体发育可能比较的延长,如此可以有一系列很清楚的时期用作系统发育上的估价。例如导管分子在个体发育的后期才获得了它们特有的穿孔形式,而其发育的早期可能十分象管胞,这种无疑的反映了系统发育上的进化。不过,某种构造的个体发育历史很普遍的是显著地缩简或层层简缩;因此,用来研究系统发育的问题可能很少或没有什么价值。

总之,我们可以很好的认识到个体发育过程和系统发育过程之间的重要的相互关系 (Mason, 1957)。演化或系统发育包含着历史上的改变,但是从我们现在的观点:“改变”是受许多因素的影响,这些因素使得个体发育的过程发生逐渐的或突然的变化。成熟的管胞是不会变成导管分子;一个单叶亦不会产生出复叶。但是,不论管状细胞或叶性器官演化上的改变,都是由于这些结构在个体发育上向前变化的结果。诚如 Bailey (1944) 已清楚的说过:“在比较形态学和发育形态学中,将维管植物作为整体,依照广泛的系统发育观点,以个体发育的变化来研究其相互关系的问题时,对于一般通则的归纳,将会有更好的收获。”

生理学与形态发生

如果认为植物形态学在植物学中只是描述形状和结构以及说明系统发育的学科,那么可能觉得这与植物的机能活动可能很少或甚至于毫无关系,而也就会将那些部分完全归入到植物生理学。但是,难道这不是十分人为,而不是我们所非常不希望要促成这种形态学和生理学的巨大割裂? Goebel (1900) 在他的巨著“植物器官学”中曾认为:“器官的形态和机能之间互相有着最密切的关系”。Haberlandt (1914) 企图以功能作为基础来分类和表达植物的组织系统特征时,也遵循了同样的观点。大量的证据说明,要解释形状和结构,论理上是不可能和功能分离的。维管植物中的孢子囊和配子囊是复杂的多细胞器官;它们的结构、个体发育和系统发育等构成了形态学重要部分。但是这些器官不仅在植物的结构上表现出特殊,——它们在功能上亦很重要;孢子囊中产生孢子,由此形成配子体,而配子囊则发生出植物正常有性生殖中所不可缺少的精子和卵。另一个说明结构和功能相互关系的例子,为维管植物木质部中的管胞与导管分子。这两类细胞的形状与构造有很大的变化;从形态学上这些可以作为很有价值的标准来广泛的说明整个维管植物的木质部。管胞与导管分子在植物的生理上,主要的作用是输导水分;这种重要的功能和它们进化上的特化,则明显的有密切的关系 (Bailey, 1953)。最后,我们还可以举一个结构与功能相关的例子:维管植物的营养叶。这种器官虽然在形状、大小及详细结构上有很大的变化,而主要的则是大部分维管植物进行光合作用的一种结构。

从这几个例子已可以清楚的说明植物的器官和组织,在形态与功能上是肯定的有相互的关系。虽然植物中许多解剖特征的适应或功能上的意义还不能用实验来证明,但是严格的将形态和功能分开,会象 Goebel 所指出的,这样一种态度,势必导向“都没有结果的一些空论”。

这一章里我们企图说明一下比较形态学,基本上是要解决植物之间所显出它们的组成器官和组织的演化关系(就是同源)的复杂问题。与着重系统发育问题相对应的,迅速

发展的形态发生学领域,已应用了遗传的,生化的,生理的和环境的全部因素,这些一起关系到植物形态的发生和发育。形态发生学的许多目标之一,就是要更好的了解“组成的同源”,就是无亲缘关系的生物之间结构上的相似性,这可能由平行进化和演化的独立途径产生。Wardlaw (1968b, 第99页)认为阐明相似的发育或平行发育,“不仅是形态学家,而且也是所有植物学家的重大任务。”在这一点上,形态发生学就不只是同源的或相似的结构连续发育阶段的简单准确观察和描述:它的目标是更为全面,并且已由“因果形态学”(就是形态发生的实验研究)所清楚指明。诚然,现代形态发生学的研究,应用了非常广泛的实验技术,例如在生活的顶端分生组织的各种显微手术操作,和离体细胞,愈伤组织,胚胎,以及根与茎的顶端分生组织的人工培养(详细说明,参阅 Cutter, 1965, 1966; Halperin, 1966; Soetiarso 和 Ball, 1969a, 1969b; Steward, 1968; Steward 和 Mohan Ram, 1961; Wardlaw, 1968a, 1968b)。

将来继续应用这些和其他一些技术,可能开始回答下面一些基本类型问题:(1)为什么器官和组织的开始发生和分化的过程中,会特别具有这样有秩序的和完整系列的各种发育时期?例如胚胎发育的每一步骤是渐成的,就是依靠前一步骤的,而每一个生长的胚胎在它的每一个发育阶段,都是一个完整的“有机体”。(2)怎样和为什么茎干顶端相继产生结构上相似的原基,能够发育成如芽鳞、营养叶和花器官(例如花萼、花瓣、雄蕊和雌蕊)这样不同的附属物?(3)什么因素控制或“决定”起源于同一分生组织的细胞,向着分歧的途径发育?回答这些问题是对将来的挑战,而需要实验形态学家和演化形态学家的协同努力。

在结束本章时,似应适当的强调一下,植物学已极度专门化的现在,植物形态学的科学必须要有广博的多种训练。形态学问题仅从有限的或一边去探讨的极大危险,今天已很明显。这种进退两难的情况,从下面引证 Wardlaw (1968a, 第14页)的最近有关植物形态发生的论文中,清楚说明:“实在太常见,形态学家正好就停留在恰是需要更多研究的潜在生理-遗传因素真正开始的这一点上;不过,他完成了极其重要的贡献:他指出什么地方值得观察。但是我们也可以想到卓越想象的生理学研究,显然已在没有应遵守的形态发生发育的正确知识下进行。这些极端中间的某一地方我们应该做得更好!

参 考 文 献

- Andrews, H. N., Jr.
1961. *Studies in Paleobotany*. Wiley, New York.
- Arnold, C. A.
1947. *An Introduction to Paleobotany*. McGraw-Hill, New York.
- Bailey, I. W.
1944. The development of vessels in angiosperms and its significance in morphological research. *Amer. Jour. Bot.* 31:421-428.
1953. Evolution of the tracheary tissue of land plants. *Amer. Jour. Bot.* 40:4-8.
1954. *Contributions to Plant Anatomy*. Chronica Botanica Co., Waltham, Mass.
- Cutter, E. G.
1965. Recent experimental studies of the shoot apex and shoot morphogenesis. *Bot. Rev.* 31:7-113.
1966. *Trends in Plant Morphogenesis*. Wiley, New York.
- Darwin, C.
1859. *The Origin of Species*. J. Murray, London.
- Delevoryas, T.
1962. *Morphology and Evolution of Fossil Plants*. Holt, Rinehart and Winston, New York.
- Florin, R.
1931. Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales. *Svenska Vetensk. Akad. Handl. Ser. 5*. 10:1-588.
1951. Evolution in Cordaites and Conifers. *Acta Horti Bergiani*. Bd. 15. No. 11.
- Foster, A. S.
1928. Salient features of the problem of bud-scale morphology. *Biol. Rev.* 3:123-164.
1935. A histogenetic study of foliar determination in *Carya Buckleyi* var. *arkansana*. *Amer. Jour. Bot.* 22:88-147.
- Gifford, E. M., Jr.
1954. The shoot apex in angiosperms. *Bot. Rev.* 20:477-529.
- Gifford, E. M., Jr., and G. E. Corson, Jr.
1971. The shoot apex in seed plants. *Bot. Rev.* 37:143-229.
- Goebel, K.
1900. *Organography of Plants*, Eng. Ed., Pt. I. Clarendon Press, Oxford.
- Goethe, J. W., von
1790. *Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären*. Gotha.
- Haberlandt, G.
1914. *Physiological Plant Anatomy*. Macmillan, London.
- Halperin, W.
1966. Alternative morphogenetic events in cell suspensions. *Amer. Jour. Bot.* 53(5): 443-453.
- Harris, T. M.
1956. The fossil plant cuticle. *Endeavour* 15(60): 210-214.
- Hofmeister, W.
1862. *On the Germination, Development and Fructification of the Higher Cryptogamia and on the Fructification of the Coniferae*. Published for the Ray Society by Robert Hardwicke, London.
- Mason, H. L.
1957. The concept of the flower and the theory of homology. *Madroño* 14:81-95.
- Metcalf, C. R., and L. Chalk
1950. *Anatomy of the Dicotyledons*. 2 v. Clarendon Press, Oxford.
- Nougarède, A.
1967. Experimental cytology of the shoot apical cells during vegetative growth and flowering. *Int. Rev. Cytol.* 21:203-351.
- Sahni, B.
1925. The ontogeny of vascular plants and the theory of recapitulation. *Jour. Ind. Bot. Soc.* 4:202-216.
- Schmid, R.
1972. Floral bundle fusion and vascular conservatism. *Taxon* 21:429-446.
- Soetiarso, S. R. and E. Ball
1969a. Ontogenetical and experimental studies of the floral apex of *Portulaca grandiflora*. I. Histology of transformation of the shoot apex into the floral apex. *Can. Jour. Bot.* 47:133-140.
1969b. Ontogenetical and experimental studies of the floral apex of *Portulaca grandiflora*. II. Bisection of the meristem in successive stages. *Can. Jour. Bot.* 47:1067-1076.
- Steward, F. C.
1968. *Growth and Organization in Plants*. Addison-Wesley, Reading, Mass.
- Steward, F. C., and H. Y. Mohan Ram
1961. Determining factors in cell growth: some implications for morphogenesis in plants.

- Pp. 189-265 in Abercrombie, M., and J. Brachet (eds.), *Advances in Morphogenesis*, Vol. I. Academic Press, New York.
- Wardlaw, C. W.
 1952. *Phylogeny and Morphogenesis*. Macmillan, London.
 1955. *Embryogenesis in Plants*. Methuen, London.
1965. *Organization and Evolution in Plants*. Longmans, London.
 1968a. *Morphogenesis in Plants. A Contemporary Study*. Methuen, London.
 1968b. *Essays on Form in Plants*. University Press, Manchester.
- Wolff, C. F.
 1774. *Theoria Generationis*, Editio nova. Halle.