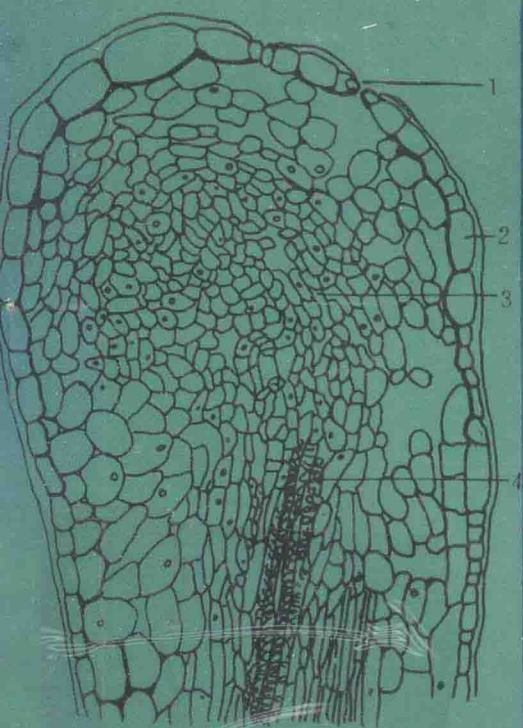


WEIGUAN
ZHIWU
YANHUA
XINGTAIXUE

维管植物 演化形态学

谷安根 陆静梅 王立军 著



吉林科学技术出版社

维管植物演化形态学

EVOLUTIONAL MORPHOLOGY OF VASCULAR PLANTS

谷安根 陆静梅 王立军 著

中国科学院植物研究所系统与进化
植物学开放研究实验室资助项目

【吉】新登字 03 号

维管植物演化形态学

谷安根 陆静梅 王立军 著

责任编辑：吴玉兰

封面设计：王劲涛

出版 吉林科学技术出版社 787×1092 毫米 16 开本 16.25 印张
插页 4 382,000 字

1993 年 8 月第 1 版 1993 年 8 月第 1 次印刷

印数：1-1000 册定价：13.80 元

印刷 吉林工大印刷厂

ISBN 7-5384-0924-6/S · 157

前 言

本书是一本把维管植物的形态学和解剖学的基础知识结合在一起的专著。第一篇介绍外部形态；第二篇介绍内部形态。在第一篇中重点描述维管植物的各种器官的系统发育原理；第二篇则侧重从系统解剖学的角度解释维管植物的内部结构从简单到复杂，由低级向高级演化的全过程。

本书的大部分内容是继承前人的知识，但是在中柱学说与子叶节区学说等部分有我们自己的看法。

作者多年来痛感从系统发育的方向来学习与研究植物形态学与植物解剖学的重要，但遗憾的是到目前为止，在我国尚未见有这方面的专著问世。因此，为了抛砖引玉，作者完成了本书的编写任务。

由于我们的知识面不宽，学术水平有限，书中一定会有许多错误与不妥之处，谨希读者批评指正，以便今后做进一步修改。

另外，本书的出版承蒙中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室的大力资助，于此深致谢意。

同时，鸣谢东北师大生物系赵毓棠教授在审定植物学名方面给予的支持和帮助。

谷 安 根

1993 年 4 月

目 录

第一篇 维管植物外部形态及其演化

第一章 孢子体	(3)
第一节 孢子体的概念	(3)
第二节 孢子体的起源	(3)
一、诱发变异(同源)学说	(3)
二、插入(倍增)学说	(3)
第三节 维管植物的分类系统	(4)
一、塔赫他间的分类系统	(4)
二、吉福德和福斯特的分类系统	(5)
第二章 营养孢子体	(7)
第一节 茎、叶的起源	(7)
一、茎、叶异源学说	(7)
二、茎、叶同源学说	(7)
三、茎、叶混合起源学说	(7)
四、顶枝学说	(7)
五、小型叶起源的突起体学说	(8)
第二节 茎的形态及其演化	(10)
一、茎干的分枝式	(10)
二、木本茎与草本茎	(11)
三、木本植物与草本植物的比较	(12)
第三节 叶的形态及其演化	(14)
一、蕨类植物叶的形态及其演化	(14)
二、前裸子植物叶的形态及其演化	(16)
三、裸子植物叶的形态及其演化	(17)
四、被子植物叶的形态及其演化	(22)
第四节 根的起源及其演化	(26)
一、根的起源	(26)
二、根的演化	(27)
第三章 孢子囊和孢子叶球	(29)
第一节 裸蕨植物的孢子囊	(29)
一、莱尼蕨门的孢子囊	(29)
二、工蕨门的孢子囊	(29)

三、三枝蕨门的孢子囊	(29)
第二节 蕨类植物的孢子囊和孢子叶球	(31)
一、松叶兰门的孢子囊	(31)
二、石松门的孢子囊和孢子叶球	(32)
三、楔叶蕨门的孢子囊和盾形孢子囊柄	(33)
四、真蕨门的孢子囊、孢子囊群和孢子叶球	(33)
第三节 裸子植物的孢子囊和孢子叶球	(39)
一、种子蕨门的孢子囊和孢子叶球	(39)
二、准苏铁门的孢子囊和孢子叶球	(40)
三、苏铁门的孢子囊和孢子叶球	(42)
四、银杏门的小孢子叶球和具胚珠的结构	(42)
五、松柏门的孢子囊和孢子叶球	(43)
六、买麻藤门的孢子囊和孢子叶球	(44)
七、裸子植物的起源及其演化	(45)
第四章 被子植物的花、果实和种子	(47)
第一节 花	(47)
一、花托的类型及其演化	(47)
二、花被的类型及其演化	(48)
三、雄蕊群及其演化	(48)
四、雌蕊群及其演化	(49)
五、花序及其演化	(50)
第二节 果实	(51)
一、果实的概念	(51)
二、果实的分类及其演化	(52)
第三节 种子	(56)
一、种子的概念	(56)
二、种子的形态及其演化	(56)
第五章 幼苗	(58)
第一节 幼苗的分区	(58)
一、子叶节区	(58)
二、上胚轴——苗区	(58)
三、下胚轴——根区	(59)
第二节 幼苗的初生维管系统	(60)
一、幼苗的根——茎过渡区	(60)
二、子叶节区理论在研究幼苗系统发育上的意义	(61)
第三节 幼苗的类型	(61)
一、根据萌发时子叶的位置	(61)
二、根据幼苗的生长发育期长短	(62)
三、种子植物幼苗的类型	(63)

第四节 幼苗的演化.....	(67)
一、子叶出土与子叶留土	(67)
二、子叶功能	(68)
三、胚乳对幼苗的演化	(68)
四、种皮对幼苗的演化	(69)

第二篇 维管植物内部形态及其演化

第六章 植物的细胞和组织.....	(73)
第一节 植物细胞的演化.....	(73)
第二节 植物组织的分类.....	(74)
第七章 分生组织.....	(77)
第一节 顶端分生组织.....	(77)
一、苗端	(77)
二、根端	(81)
第二节 侧生分生组织.....	(83)
一、维管形成层	(83)
二、木栓形成层	(87)
三、周边形成层	(87)
第三节 居间分生组织.....	(87)
一、不间断的分生组织	(88)
二、居间分生组织	(88)
第四节 原分生组织、初生分生组织与次生分生组织.....	(88)
一、原分生组织	(88)
二、初生分生组织	(88)
三、次生分生组织	(89)
第五节 关于分生组织的演化趋势.....	(89)
第八章 薄壁组织.....	(91)
第一节 薄壁组织的概念和分类.....	(91)
一、概念	(91)
二、分类	(91)
第二节 初生薄壁组织.....	(92)
一、吸收组织	(92)
二、同化组织	(93)
三、贮藏组织	(93)
四、通气组织	(94)
五、通水组织	(94)

第三节 次生薄壁组织·····	(94)
一、次生木质部中的薄壁组织及其演化·····	(94)
二、次生韧皮部的薄壁组织及其演化·····	(110)
三、栓内层及其演化·····	(111)
第九章 输导组织·····	(112)
第一节 输导水分和无机盐的管胞与导管·····	(112)
一、管胞·····	(112)
二、管胞的演化趋势·····	(118)
三、导管·····	(120)
四、导管的演化趋势·····	(123)
第二节 输导有机养料的伸长细胞和筛分子·····	(127)
一、伸长细胞和筛分子·····	(127)
二、伴胞·····	(129)
三、筛分子的演化趋势·····	(131)
第十章 机械组织·····	(133)
第一节 厚角组织·····	(133)
一、角隅厚角组织·····	(133)
二、片状厚角组织·····	(133)
三、环状厚角组织·····	(133)
四、腔隙厚角组织·····	(133)
第二节 厚壁组织·····	(134)
一、纤维·····	(134)
二、石细胞·····	(136)
第三节 机械组织的演化趋势·····	(137)
第十一章 保护组织·····	(139)
第一节 初生保护组织·····	(139)
一、表皮·····	(139)
二、气孔·····	(140)
三、毛状体和突出体·····	(145)
四、表皮层的演化趋势·····	(148)
第二节 次生保护组织·····	(148)
一、木栓形成层的产生·····	(148)
二、木栓形成层的活动·····	(149)
三、周皮的结构、寿命及有关组织·····	(149)
四、次生保护组织的演化趋势·····	(151)
第三节 单子叶植物的保护组织·····	(152)
第十二章 分泌组织·····	(153)
第一节 外部的分泌结构·····	(153)
一、分泌表皮·····	(153)

二、腺毛	(153)
三、蜜腺	(154)
四、排水器	(154)
五、盐腺	(155)
六、消化腺	(156)
第二节 内部的分泌结构	(156)
一、分泌细胞	(156)
二、分泌腔(囊)	(156)
三、分泌道	(156)
四、乳汁管——乳汁器	(157)
第三节 分泌组织的演化趋势	(158)
第十三章 中柱和维管束	(159)
第一节 中柱学说及其发展	(159)
一、中柱的概念	(159)
二、中柱学说的发展	(159)
三、维管植物的中柱类型	(163)
四、维管植物的中柱演化	(165)
第二节 维管束的类型及其演化	(169)
一、维管束的类型	(169)
二、维管束的演化	(171)
第十四章 维管植物叶的解剖	(174)
第一节 蕨类植物叶的解剖	(174)
一、松叶兰门叶性附属物的解剖	(174)
二、石松门叶的解剖	(174)
三、楔叶蕨门叶的解剖	(175)
四、真蕨门叶的解剖	(175)
第二节 裸子植物叶的解剖	(177)
一、紫杉科叶的解剖	(177)
二、松科叶的解剖	(177)
第三节 被子植物叶的解剖	(182)
一、双子叶植物叶的解剖	(183)
二、单子叶植物叶的解剖	(185)
第四节 关于维管植物叶的形态演化问题	(186)
第十五章 次生韧皮部的解剖	(188)
第一节 松柏类的次生韧皮部	(188)
一、筛胞	(189)
二、蛋白质细胞	(189)
三、韧薄壁组织细胞	(190)
四、韧皮纤维	(190)

五、树脂道	(190)
第二节 双子叶植物的次生韧皮部	(190)
一、韧皮纤维	(191)
二、筛管和伴胞	(191)
三、韧薄壁组织	(192)
第三节 次生韧皮部的活动期	(192)
第四节 次生韧皮部的演化趋势	(193)
第十六章 次生木质部	(195)
第一节 蕨类植物和前裸子植物的次生木质部	(195)
一、蕨类植物的次生木质部	(195)
二、前裸子植物门的次生木质部	(198)
第二节 裸子植物的次生木质部	(198)
一、种子蕨门的次生木质部	(199)
二、准苏铁门的次生木质部	(200)
三、苏铁门的次生木质部	(200)
四、银杏门的次生木质部	(201)
五、松柏门的次生木质部	(201)
六、买麻藤门的次生木质部	(216)
第三节 被子植物的次生木质部及异常肥大生长	(217)
一、被子植物的次生木质部	(217)
二、异常肥大生长	(218)
第四节 维管植物次生木质部的演化	(220)
一、蕨类植物、前裸子植物和裸子植物次生木质部的演化趋势	(220)
二、被子植物次生木质部的演化趋势	(222)
第十七章 果实的解剖	(225)
第一节 干果的果皮结构	(225)
一、裂果	(225)
二、闭果	(227)
第二节 肉质果的果皮结构	(229)
一、浆果	(229)
二、橙果	(229)
三、核果	(230)
第三节 假肉质果的果皮结构	(230)
一、梨果	(230)
二、瓠果	(231)
第四节 果皮结构及其演化	(232)
一、干果的结构及其演化	(232)
二、肉质果、假肉质果的结构及其演化	(232)
主要参考文献	(233)

第一篇

维管植物外部形态及其演化

第一章 孢子体 (Sporophyte)

第一节 孢子体的概念

孢子体 (sporophyte) 指在植物的世代交替 (alternation of generations) 过程中, 产生孢子 (spore) 阶段的植物体, 即一般具二倍 ($2n$) 染色体数的植物体, 称作孢子体。我们经常在森林、草原等地所接触到的蕨类植物、裸子植物、被子植物; 在农田、果园、菜园、花园、药园等处所看到的各种栽培植物, 其绚丽多姿的植物体都是孢子体。

孢子体具有真正的根、茎、叶等营养器官, 以及与生殖有关的孢子叶、孢子囊、孢子叶球或花、果实和种子等。

维管植物的孢子体常具有完善的初生维管系统与次生维管系统, 以完成其地上器官与地下器官之间的水和溶于水中的物质运输。孢子体又具有分布于植物体表面的保护组织 (表皮层、木栓层、树皮等), 以保证植物体新陈代谢的平衡。在维管植物中, 孢子体比配子体要大几百倍至几千万倍, 例如, 松的胚乳 (雌配子体) 与其植物体 (孢子体)。除蕨类植物外, 所有种子植物已退化的配子体都寄生在孢子体上。

第二节 孢子体的起源

关于孢子体的起源问题, 一个多世纪以来一直争论不休, 主要学说及其理论基础如下:

一、诱发变异 (同源) 学说 (Modification (homologous) theory)

主张孢子体是直接由配子体演化来的, 孢子体是一个中性的世代, 它最初的作用是产生孢子 (Church, 1919; Fritsch, 1945; Zimmermann, 1932)。他们认为原始的陆生植物, 其配子体与孢子体可能是同形的。如果孢子体依附在配子体上, 结果孢子体失去复杂性而出现现象苔藓类的简单孢子体; 如果孢子体不终生依附在配子体上, 进行独立生活, 即演化成蕨类植物的孢子体; 如果孢子体十分发达, 而配子体寄生在孢子体上, 即演化成种子植物的孢子体。

二、插入 (倍增) 学说 (intercalation (antithetic) theory)

主张孢子体世代的起源, 基本上由新的二倍体营养阶段的合子延迟减数分裂和发育的结果。简言之, 即孢子体是一种完全新生的结构, 在两个配子体世代之间发展而成的。孢子体是通过孢子体组织的逐渐不育化, 由简单趋向于复杂。

Bower (1935) 支持插入学说, 他认为孢子体的起源基本上是由新的二倍营养体阶段的合子, 延迟减数分裂和发育的结果。随着孢子体的不断发展和演化, 在器官学和解剖学上都增加了复杂性, 从孢子体发展来看, 可以清楚地观察到陆生植物的绿藻状祖先, 从水生到陆生环境的逐渐适应的全过程。

Fritsch (1945) 支持同源学说, 他认为陆生植物是从绿色丝状藻经如下的各阶段进化成的。

- (1) 形成匍匐在基质上的丝系;
- (2) 形成直的, 向上伸展的枝;
- (3) 由于细胞纵的分裂产生一个或几个基本组织丝体;
- (4) 由此而产生的含有叶绿素, 并习惯于光合作用的外层组织和拉长的细胞组成的, 起着一定的物质输导作用的内层组织的分化;
- (5) 由于韧皮层和木质部分化而形成维管系统;
- (6) 与气孔的发展同时, 表面上分化出角质层。

这种植物的最初形态, 可能是由匍匐的和上升的丝构成的藻类, 即异丝体习性的生长结果。匍匐丝系统的形成, 是由其在岸边浅水处铺展的条件决定的, 它的形成早于上升丝。

Fritschella (一个绿藻属), 是可以代表原始的无维管束的陆生植物发育的早期阶段。

Fritsch 的观点认为孢子体与配子体的演化有时是同样的 (比如二叉状分枝等), 也有时失去突出地面的能力。

Lemoigne (1968, 1969) 近年在泥盆纪的莱尼蕨类 (*Rhynia*) 发现有根状茎的维管束化的配子体。例如, 现已弄清楚, 格汶氏莱尼蕨 (*Rh. gwynne-vaughanii*), 即为大莱尼蕨 *Aglaophyton* (*Rhynia*) *major* 的配子体, 两种植物实际上是同一种植物的不同世代的代表。

鉴于松叶兰属 (*Psilotum*) 和梅西蕨属 (*Tmesipteris*) 的配子体和孢子体的根状茎外部相似, 而且, 它们的配子体也都有维管组织, 这样就为与世代交替起源有关的同源学说提供了有力证据。

第三节 维管植物的分类系统

维管植物 (Vascular Plants) 系指植物体内已具备由韧皮部与木质部构成的维管系统 (Vascular system) 的植物。维管植物是构成过去与现代植被的主要类群。

一、塔赫他间 (Takhtajan, 1956) 的分类系统

亚美尼亚植物系统学家塔赫他间, 根据比较形态学和杰福黎 (Jeffrey, 1912) 的按叶隙的有无, 把维管植物分成大型叶具叶隙的蕨群植物 (*Pteropsida*) 与小型叶不具叶隙的石松群植物 (*Lycopsida*) 的理论为基础, 将维管植物分成 1 门 5 亚门, 而把真蕨类、裸子植物和被子植物分别划分为三个纲, 隶属于羽叶植物亚门之下。

(一) 顶枝植物门 (*Telomophyta*)

1. 裸蕨植物亚门 (*Psilopsida*)
2. 石松植物亚门 (*Lycopsida*)
3. 松叶兰植物亚门 (*Psilopsida*)
4. 楔叶植物亚门 (*Sphenopsida*)

5. 羽叶植物亚门 (*Pteropsida*)

真蕨纲 (*Filicinae*)、裸子植物纲 (*Gymnospermae*)、被子植物纲 (*Angiospermae*)。

二、吉福德和福斯特 (Gifford 和 Foster, 1988) 的分类系统

根据现代比较形态学的进展,特别是部分地接受了邦克斯 (Banks, 1968) 系统的理论基础,而将维管植物分成 15 个门 (Division)。这一系统的主要特点在于他们接受了贝克 (Beck, 1962, 1964, 1970, 1971) 对前裸子植物的研究结果提出的问题,“如果古羊齿 (*Archaeopteris*) 既不是一种原始的蕨类,又不是蕨类的祖先,那么引用什么证据来支持松柏类等裸子植物可能是由前裸子植物进化来的呢?”这一问题,根据 Namboodiri 和 Beck (1968 a, b, c) 对前裸子植物与现存松柏类中柱的研究,正确而令人信服的解答了这一问题。即前裸子植物与松柏类的真中柱,并非来自类似真蕨类的管状中柱,而系直接来自原生中柱*,其叶迹直接自其真中柱的合轴维管束 (*Sympodia bundle*) 发生,故只有叶迹而无叶隙。Devadas 和 Beck (1971, 1972) 通过对蔷薇科和豆科植物的初生维管系统的比较解剖研究,证明基本上与松柏类相同;Gu An-gen et al (1990),在毛茛科某些属初生维管系统的研究中,也得出了类似的结论,故证明了 Gifford 和 Foster (1988) 如下的分类系统是比较合理的。他们把维管植物总共分成 15 个门。

(一) 莱尼蕨门 (*Rhyniophyta*)

(二) 工蕨门 (*Zosterophyllophyta*)

(三) 三枝蕨门 (*Tremmerophytophyta*)

(四) 松叶兰门 (*Psilophyta or Psilotophyta*)

(五) 石松门 (*Lycophyta*)

(六) 楔叶蕨门 (*Sphenophyta*)

(七) 真蕨门 (*Filicophyta*)

(八) 前裸子植物门 (*Progymnospermophyta*)

(九) 种子蕨门 (*Pteridospermophyta*)

(十) 准苏铁门 (*Cycadeoidophyta*)

(十一) 苏铁门 (*Cycadophyta*)

(十二) 银杏门 (*Ginkgophyta*)

(十三) 松杉门 (*Coniferophyta*)

(十四) 买麻藤门 (*Gnetophyta*)

(十五) 木兰门 (*Magnoliophyta*); 有花植物门 (*Anthophyta*)、被子植物或有花植物 (*Angiosperms or Flowering Plants*)

* 误用,实际应称裸蕨类的心始式原生中柱以外的原生中柱状的中柱为单中柱 (*Haplostele*)。

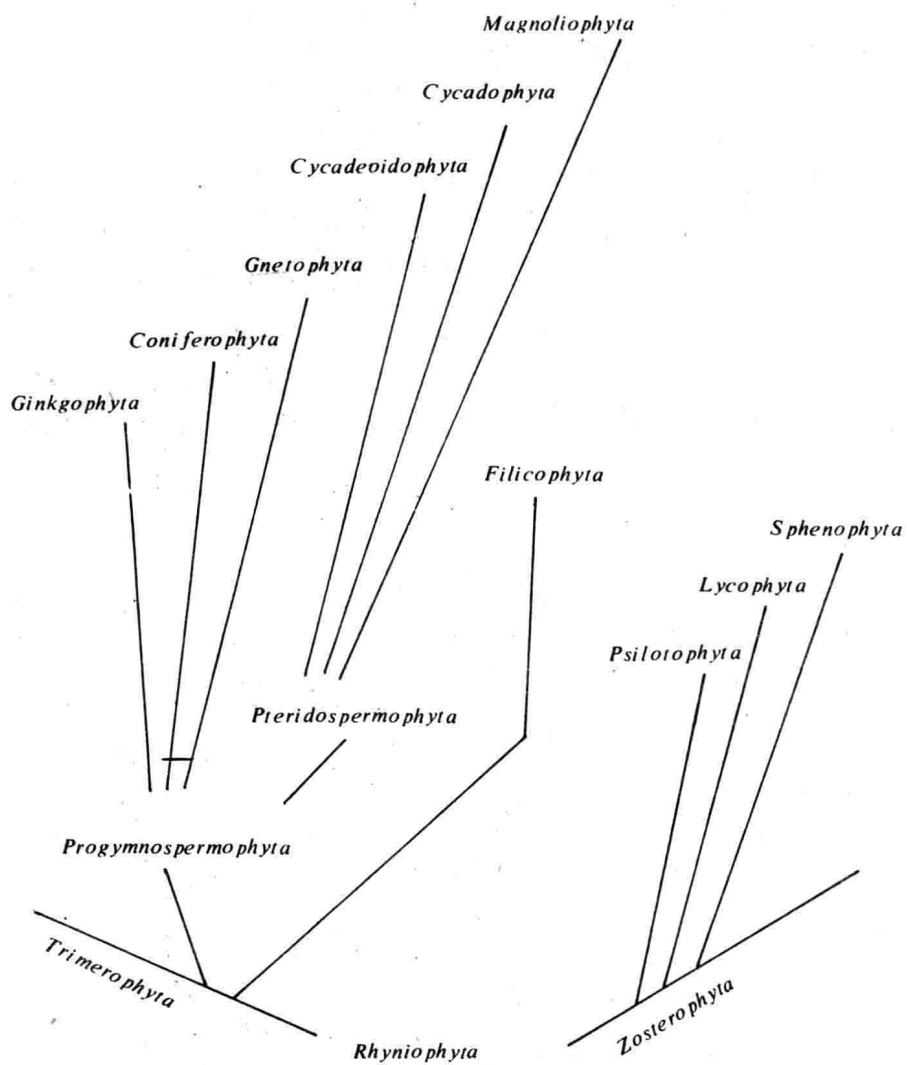


图 1-1 维管植物系统的系统发育图

第二章 营养孢子体 (Vegetative sporophyte)

茎、叶和根等三部分，统称为维管植物的营养孢子体，也就是在植物学中介绍的植物营养器官。它是展现在我们眼前植物体的主要部分，由它构成自然界广袤的植被形象，它为人类提供极其丰富的生活资料来源和物质财富基础。

第一节 茎、叶的起源

关于茎、叶的起源认识从历史发展来看，大致可以分成五个时期。

一、茎、叶异源学说

Wolff (1759); Braun (1843) 认为茎和叶是单独起源的彼此无关的器官，叶是着生在茎上的。

二、茎、叶同源学说

与上述观点相反，大诗人歌德 (Goethe, 1790) 认为茎和叶并非一开始就有区别，是由某一原基的相异部分，分别形成茎和叶。他是第一个提出此种假说的。其后，Gandichand (1841) 提出植物体是由一种称作“Phyton”的原基集合而成，再由各“Phyton”构成茎、叶的一部分；Schultz (1843) 又提出“Anaphyton”；Hochstetter (1847) 相继提出“Stockwerk”等构成植物体的各种原基名称。但归根到底，他们都是主张茎、叶同源理论，是支持歌德观点的。

三、茎、叶混合起源学说

为 Hofmeister (1851) 所创，主张茎和叶虽为单独器官，但两者的一部分却相互接着，即茎与叶的基部结合的假说——包围说 (Berindungs theory)。其后 Potonie (1893) 的茎周学说 (Perikaulom theory)，Saunders (1922) 提出的叶皮学说 (Leafskin theory) 等亦均类似，即认为由叶的基部包围茎的表面构成茎的皮层部分。

四、顶枝学说 (Telome theory)

为 Zimmermann (1930, 1938, 1953, 1954, 1965) 所创并不断完善。他是在 Potonie (1912) 的工作基础上，进一步发展与完善化的。他称孢子体顶端的简单分枝为顶枝 (telome)，下面的两个分歧点之间的节间为枝间 (mesome)。在个体发育中每一个枝间开始时即为顶枝。他把顶枝分成能育的和不能育的顶枝，或者集合成群，称为顶枝束 (telome trusses)。由顶枝形成高等植物茎叶型，可分四个过程：