科學譯叢

被子植物的起源

塔赫他間著

科學出版社

科學譯叢

被子植物的起源

A.Л. 塔赫他間著

朱澂　汪勁武譯

王伏雄　校

科學出版社

1955年9月

中國科學院 圖書館

內容提要

本書是蘇聯植物學家塔赫他間根據他本人的研究，深入淺出地論述被子植物起源問題的著作。作者首先討論了被子植物對人類生活上的重要性及其在進化上的優越性。接着介紹了被子植物出現的地質年代；分析了被子植物在白堊紀大量出現的原因，特別指出了地理變遷及昆蟲傳粉的重要性。作者又着重的討論了被子植物的祖先及現代原始的被子植物類羣的親緣關係；討論了單被植物及單子葉植物的起源問題。最後提出了作者本人制定的新的被子植物的系統。本書的特色是作者在討論該問題時引用了植物形態學、解剖學、生態學、花粉學、古植物學、植物地理學等資料，按照被子植物系統發育的過程，逐一論證了被子植物進化過程中的重要問題和提供了充分的事實根據。

被子植物的起源問題，係植物學中極爲重要和極有興趣的問題，雖然經過了長期的研究，但至今尚缺少具體的實證。因此本書可以作爲研究高等植物系統發育學的重要參考書，並可作爲大、中學教師及同學學習植物學的參考書。

被子植物的起源

Происхождение покрытосеменных растений "Советская наука" Москва, 1954

原著者	塔赫他間 (А. Л. Тахтаджян)
翻譯者	朱澂 汪勁武
校訂者	王伏雄
出版者	科學出版社 北京東四區帽兒胡同2號 北京市書刊出版業營業許可證出字第061號
原書出版者	蘇聯科學出版社
印刷者	北京新華印刷廠
總經售	新華書店

書號 0281　　1955年9月第一版
(譯) 175　　1955年9月第一次印刷
(京) 0001—　80　　開本：787×1092　1/25
字數：　　印張：3 7/25　插頁：1

定價：(8) 0.50元

目　錄

序言
第一章　被子植物的重要性……1
第二章　被子植物——陸地的征服者……4
第三章　地質紀錄的一頁……7
第四章　被子植物之謎……10
第五章　被子植物的祖先……23
第六章　古代生命的片段……29
第七章　"單被植物"的起源……46
第八章　單子葉植物的起源……55
附錄　被子植物的系統……62
參考文獻……73

1476881

‘作者將本書獻給阿夫里卡·尼克拉維契·克里什托佛維契，以資紀念。”

序　言

被子植物的起源及進化是現代植物學中最突出的問題之一，早就引起許多自然歷史學家的注意。可是現代的科學還遠不能解決所有關於被子植物的起源及歷史發展的基本問題。因此在本書中我們要提醒讀者注意，除了事實和綜合外，他可以見到牢固建立了的科學，也可以見到不少假設，其中不少是反映了作者本人的觀點。爲了和自己辯解，作者提請讀者注意哥德的話：“假設——這是脚手架，它升起在建築物的前面，當建築物完成後，就拆除了；對工作者來說，它們是必要的；但他不應該僅僅用脚手架來建築”。而被子植物系統發育的建築物還未建成，它的輪廓才剛剛出現。

在本書的敍述中，提出了作者制定的新的被子植物系統概要，一直排到了科。在組成這個系統時我們企圖利用一切事實的總體，不僅是形態學、生態學和植物地理學領域中的事實，而且也利用了比較解剖學、花粉學、胚胎學和一部分細胞學和生物化學領域中爲科學所累積的事實。作者採用了專門的章節詳細的敍述及論證自己的被子植物的系統。

感謝列寧格勒大學昆蟲學教研室 Б.Н. 什凡維契（Шванвич）教授的許多珍貴的意見，作者認爲這是自己最大的愉快。

A. Л. 塔赫他間

第一章　被子植物的重要性

被子植物是最豐富和對人類最重要的一個植物類羣。在現代植物界中被子植物的優勢不僅表現在它們種的數目已達三十萬，而且它們的個體也有巨大的數量。因此在覆蓋陸地的植物組成中，被子植物起了主要的作用。除開地衣類和苔原的蘚類，沼澤的水蘚和在氣候寒冷地區佔有相當廣闊的面積的針葉林以外，覆蓋着我們行星陸地的，主要是被子植物的代表。即使在針葉林中就種和個體的數量來說常常佔優勢的還是被子植物，而在苔原和蘚類的沼澤中它們常常起着十分顯著的作用。

被子植物對於人類有十分特殊的意義，在利用它們如食物上是這樣，在其他許多方面，如造紙，建築材料和很多別的用途上也是這樣。自然，隨着化學合成的發展，人類就逐漸以有機合成產品來代替植物原料，例如我們目前的橡膠的生產。

甚至在我們這時代人類社會的生活不利用植物界是不可能想像的，而且人類的食物歸根到底還是植物。而在人類生活中起着最重要作用的植物，在絕大多數情況下屬於高等植物，主要是被子植物，少數是屬於松柏植物。在低等植物中對人類生活起最大作用的是眞菌、細菌和在較少的程度上是藻類的代表。但是和被子植物比較起來，細菌和眞菌起的作用仍是極小的。當然，不是所有的被子植物對於人類的生活都有同等的意義。其中最重要的是用作營養的，特別是粮食禾穀類以及馬鈴薯和其他的塊根植物（番藷、薯蕷、芋）。粮食禾穀類中特別是稻子、小麥和玉米以及塊根植物在人類生活中有最大的意義。然而各種果樹植物也具有重要的意義，在亞熱帶和熱帶

國家中所佔比重特別大。對於阿拉伯人說海棗是每日的食物，而對於熱帶國家的居民說香焦也起了這樣的作用。對於人類有很大意義的還有植物油類。除開充作人類的營養以外，植物油類還廣泛的應用於機器、醫學、染料、化粧品工業等等上。工業生產要耗費掉比人類用作食物還要多的植物油。含油植物的數量是很多的。食用植物中還有些種類是出產糖的，特別是甜菜和甘蔗。在人類生活中蔬菜植物也有相當大的作用，蔬菜植物的數量也是很大的。很多香料植物而且是最有價值的，起源於熱帶和亞熱帶，這些植物如樟樹、丁子香樹、肉桂、胡椒等等。含有刺激性物質的植物，特別是茶、咖啡、可可有很大的意義。這些植物在人類生活中佔有特殊的地位，其中含有廣泛運用在醫學上(古柯鹼、嗎啡等等)的麻醉物質。

可是植物在人類生活中的作用不限於用作食物或被應用爲調味的和刺激劑。對於衣着的製造植物也有很大的意義。世界上一切民族的大部衣着是由各種紡織植物的纖維製造出來的事實足以說明。但是，除了穿着的布匹以外，植物纖維可用作製造汽車外胎、帆布、線、繩索等等工業紡織物。紡織植物和許多其他植物的纖維也用作紙張的生產。同時，製造用於各種目的的紙張，紙漿和纖維素。而現今在紙張製造上有最大意義的是木材。與木材相比，所有其他獲得製造紙漿的來源都是很小的。

木材不僅僅被用作紙漿的製造。木材用作獲得熱和光的來源也是很重要的。由於燃料的需要還引起了比在獲得紙漿的原料上還要大的木材的消耗。在建築業和造船業上，以及在傢具和很多旁的日用品的製造上，木材有很大的用處。除開木材以外，人類還利用煤、泥炭、煤氣和石油作爲燃料。但是煤和泥炭也是古代生活植物的殘骸，而石油無疑的是有機物的來源，因而歸根到底仍是植物界的產物。

藥用植物和原料植物有很大的意義；人們利用了超過一萬種的藥用植物。原料植物的種數就少得多，但是其中有一些，特別是熱帶的橡膠植物有非常重要的意義。從植物裏面還可提取各種香精油、

染料、單寧物質和軟木塞等等。最後，在人類生活中有甚大意義的被子植物還可用作觀賞植物。

但是人類不僅僅利用自然所賦與的植物，而且也創造了新的栽培植物類型，創造了許多新的品種，並且經常改善它們。人類爲了自己的需要而栽培植物，積極影響其周圍的自然環境。在從資本主義的奴隸地位獲得了解放的人們面前，對於植物富源的最合理的利用和對自然的改造開闢了從未有過的可能性。在綠化都市和鄉村的同時我們改變了它們的面貌，而灌溉廣闊的沙漠，改變它們成爲花園[1]。這是指日可待的，當生命的過程更深入的認識後，會給予我們充分掌握這些過程和創造出過去人們祇有夢想過的植物類型的可能性。

1) 關於被子植物對於人類生活特別是在蘇聯國民經濟上的深遠意義可參看 M. И. 戈林金(Голенкин)的"植物界是自然的生產力"一書，莫斯科自然研究者協會出版社，1949年。同時也可參考下面這一本有趣的書：哈欽松和密爾凡耳，植物的故事和它們對於人類的用途。倫敦，1948年(J. Hutchinson and R. Melville, The story of plants and their uses to man, London, 1948)。

第二章　被子植物——陸地的征服者

被子植物具有比蕨類和裸子植物廣泛得多的適應性。它們容易適應於各種各樣的生存條件，在那兒只要可能生長高等植物就隨處生長。從最高山峯的寒冷的懸崖上到熱而乾燥的鹽土地和沙漠中我們到處能看到被子植物的代表。甚至在淡水中被子植物也起了最重要的作用。它們也適應海水中的生活，雖然只有數十種是唯一的高等植物居住在海水中的代表。在苔蘚、石松、木賊、蕨類以及裸子植物中沒有足夠可塑的類型，得以適應鹹的海水中的生活。可見被子植物可塑性的限度是最大的。

生長在最不同的環境條件下，被子植物能夠形成無窮盡的各種各樣的形態和結構，大小的變化由最小的植物如浮萍，到高過百米的巨大樹木[1]。同時，除了直立的木本和草本被子植物以外，我們常常可以看到，特別是在熱帶和亞熱帶國家，各種大藤本植物——纏繞的和攀緣的植物。在潮濕的熱帶森林中很多被子植物，特別是蘭科、天南星科和鳳梨科，適宜於生活在各種木本植物上——變爲附生植物。附生植物不寄生於其他植物，而僅僅在它們上面生活。它們產生一些很特殊的適應，容許它們生活在這種缺少土壤和水分的特殊的生活條件下。只要想到產自東印和馬來的極巧妙的附生植物 *Dischidia rafflesiana*（瓜子金屬）就夠了，這種植物除了普通葉子以外，還有變態的瓶狀葉子，在其中聚集爲螞蟻帶來的泥土，還有由樹上滴下來的水。在這種天然的"花瓶"裏面，植物形成不定根，它們在瓶裏沿着壁强烈分枝，並取得營養物和水分。在蕨類中也有很大數目的

1) 例如幾種桉樹

附生植物，但是我們很少看到過這樣複雜的適應。我們還看到在肉食的被子植物，常常稱做"食蟲植物"中，有更奇怪的適應，它們甚至不祇是依靠昆蟲爲生。爲了獲取犧牲者，這些兇險植物竟採取這樣的詭計：當昆蟲和其他的小動物附着在植物上時，就被像茅膏菜所有的特殊的有黏性的腺體黏住了，葉片很快就閉合而靈巧地捕捉了動物，如捕蠅草（*Dionaea*），或者，最後，犧牲者落入特殊的瓶狀，罐狀或小藥瓶狀葉子裏面，在那裏它們被消化了，如熱帶的豬籠草和我們廣泛分佈於淡水中的貍藻。貍藻腺囊的結構是很巧妙的，這種異常複雜的機構，它的作用直到本世紀頭二十五年才被闡明（參看 Lloyd, 1942）。被子植物中還有各種寄生植物，從別的植物中吸收營養物質，因而靠別的植物生活。如列當或兔絲子是大家都知道的寄生植物。但是特殊有趣味的是在婆羅洲和蘇門答臘島遇到的著名的寄生植物：大花草（*Rafflesia arnoldii*），其營養器官强烈的改變了，簡化了，只是爲了從寄主植物的根上吸取營養物質。相反的，大花草的花達到了很大的體積，有一米以上的直徑。極爲多種多樣的適應性也發現於荒漠及水生植物中。若是談到各種花的傳粉和種子果實的散佈的適應性，那就一言難盡了。在這裏充分顯示了大自然無窮無盡的創造。

按照被子植物本身結構的水平，它在植物界系統中所佔的地位，正如哺乳類在動物界所佔的地位一樣。在被子植物中孢子體外表的區分及其組織的分化達到了最完善的程度。被子植物葉的器官達到了很大的可塑性，而輸導系統是最高的組織。被子植物的機械組織，保護組織和儲藏組織也已經完善了。被子植物的花也充分的達到了相當高級的組織，它的不同在於比裸子植物的球花有多得多的形式。被子植物的配子體達到很高的發展水平，大大簡化，以最少的分裂次數而發育。在被子植物雌配子體中的頸卵器已不發育，而配子體本身得到了很特殊的結構。在被子植物中發生特殊的所謂"雙受精作用"給予它們特別大的生物學上的優越性。

被子植物形態上的進步與它們明顯表示的機能上的進步有密切

的聯系。生理機能的分化在被子植物中達到了最複雜的程度，並且機能本身是顯著的完善了的。特別是被子植物比裸子植物和蕨類植物有大得多的對光利用的適應性。研究光對於變綠過程的影響，光合作用和有機物質的積聚，柳比明科(Любименко, 1927, 1933)曾作出結論，就是對於光的生活方式的適應是與植物形態的進化平行發展了的，被子植物類羣在這方面達到了適應的頂點。被子植物需要大量光能，因爲在原葉綠素還原爲葉綠素而變綠時已利用了光能。

光在被子植物生活中的重要性的提高，不僅因爲用於有機物質的合成的光比在低等植物類羣中要大，而且也因爲光更多的參與了營養過程和植物地上部分可塑性物質的改造。這特別明顯地表現於所有具葉綠素植物中葉綠素的形成和積聚過程中。按照柳比明科的話，"這兒我們看到了被子植物與其餘的植物明顯區別的生理界限，如在生殖器官的形態上。"按照他的見解"被子植物在生理上的類型可以說是具葉綠素植物的類型，這種植物在進化過程中喪失了無光條件下綜合葉綠素的能力。"同時被子植物葉綠素的形成在很微弱的光中開始了，而當光的强度比溫帶全日光照微弱得多時，色素的聚集達到了最大的限度。甚至在蕨類和裸子植物中已漸漸地發展適應於更廣泛的和各種各樣的對光的利用。而被子植物的祖先同時伴隨着失去了對暗反應和過渡到光化學反應的能力。被子植物是一羣適應於最完善的利用日光能的植物類羣。由於這種原因就有了喜光被子植物類型產生的很大的可能，喜光植物的特徵是具有更高度的感光性，因此發生了特殊化的光週期反應，這種情形在一年生牧草中間特別的發展。

究竟何時出現了被子植物，它們起源於甚麼地方，裸子植物中那一種是它們的祖先呢？

第三章　地質紀錄的一頁

被子植物形成的最初階段，它們的前期歷史至今還隱藏在地球內部。這兒特別有力的表現在早爲達爾文所敍述的地質紀錄的致命的"不完全"上。關於被子植物進化初期古植物資料的缺乏，說明了大概它們在最初時期在地球上的植被中起着很小的作用，而且只有很有限的分佈。按照A.H.克里什托佛維契（Криштофович, 1950）的見解，我們在化石狀態所找到的新的類型，通常是在它們已經開始起着更加明顯作用的時候而不是在它們剛剛發生或只是佔據很小的地位時。但是被子植物初次出現是在侏羅紀植物區系中或甚至在三疊紀末期，而在當時位統治地位的蕨類植物銀杏目、蘇鐵目、本納蘇鐵目和松柏目中只起着極小的作用。

被子植物的遺跡的發現開始於侏羅紀的地層中，而且開始時它們的代表祇是小孢子。從蘇格蘭的勃羅爾（Бpop）侏羅紀煤層中發現被子植物的小孢子。它們有兩種類型——單溝的，和睡蓮的小孢子相似，以及三溝的，和蓮的小孢子相似，與單溝和三溝小孢子相似的類型也曾發現於斯卡尼亞(Scania)西北部下侏羅紀的地層中。按照埃爾特曼（Erdtman）的意見，在那裏所發現的小孢子類型之一是木蘭類型，但是十分可能也屬於裸子植物的小孢子，在裸子植物代表中也遇到過典型的單溝類型。而第二種類型屬於三溝類型，三溝類型僅發現於雙子葉植物中而在裸子植物和蕨類植物中是完全不知道的。因此在侏羅紀發現三溝小孢子是被子植物已生存於侏羅紀的無可疑義的證明。但是因爲三溝類型是從單溝類型衍生出來的，因此後者的類型應當發生得早得多，大概還在三疊紀末期。因之，被子植

物起源於三疊紀是完全可能的。

在侏羅紀的地層中也有木材，它們的組成好像現代一些原始無導管被子植物的木材一樣。這樣的木材標本中的一種在靠近加爾各答的西北部孟加拉發現，爲印度植物學家薩赫尼(Сахни, 1932)所描寫，命名爲 *Homoxylon rajmahalense*。後來，雅爾莫連科(Ярмоленко, 1939)描寫了同型木質部屬(*Homoxylon*)的兩個新種——一種來自天山西部的下侏羅紀，另一來自烏拉爾東斜坡上的下白堊紀。薩赫尼和雅爾莫連科把同型木質部屬列入原始的無導管的被子植物類型，水青樹屬(*Tetracentron*)昆欄樹屬(*Troehodendron*)和八角科(Winteraceae)之中。但是根據同型木質部屬木材結構看，與本納蘇鐵有很多共同之點，正如中國[1]及印度植物學家徐仁和鮑斯(Hsü & Bose, 1952)的研究所證明的一樣，同型木質部屬應當屬於本納蘇鐵科，而且顯然是合掌木屬(*Bucklandoa*)的一部分。

被子植物葉子的印痕初次發現於北美及葡萄牙的下白堊紀前半期的地層中，但是它們還不多，而且不完全確實。只有在下白堊紀的下半期(阿爾勃斯及阿泊茲基層)才出現了無可置疑的雙子葉植物葉子的印痕，雖然這樣發現目前還是很少的。不過這些爲數不多的被子植物葉子的印痕在北半球的各個地點(西哈薩克斯坦、遠東、北美、葡萄牙)同時出現。從阿列勃(Альб)開始，被子植物小孢子的數目顯然的增加了。然而到下白堊紀末期被子植物還是出現得很少而且到處都是佔少數，任何地方也不超過總種數的25%。在下白堊紀末期以前這種被子植物很少的發現不僅說明了它們在植物界中還沒有起多大作用，遇到很少的個體和常常出現於以蕨類、蘇鐵、銀杏和松柏爲代表的典型的中生代植物區系中，而且也說明了它們居住地方的條件。下白堊紀和侏羅紀的被子植物大概主要是生長於山上，在那兒在化石狀態中保存它們的條件是不利的。山地植物葉子的遺跡在轉移時受到損耗，不能達到經常積聚的區域，而在低地和河岸地區植物的遺跡是處於對保存上有更適合的條件中。這一點就能說明如

[1] "中國"兩字係譯者所添 按徐仁係我國植物學家——譯者。

瓦赫拉麥耶夫(Вахрамеев, 1952)所想的，被子植物的小孢子和木材比它們的葉子比較早的出現在地層中。

但是，在陸地植物覆蓋中，被子植物的次要作用只繼續到白堊紀前半期的末尾。而在白堊紀中期也發生了地球上的植被組成中最劇烈的變化之一，並且被子植物彷彿突然以巨大數量的類型而出現，且以驚人的速度不可遏止的散佈到整個陸地上。同時我們知道的白堊紀的所有被子植物是屬於現存的"科"甚至於"屬"，而且無論是多少原始的類型（如：木蘭科和接近於它的科，蓮等等），或者是進步的類型(山毛櫸科，桑科，大戟科，楊柳科，柿樹科，鼠李科，無患子科，槭樹科，胡桃科等等的代表)。因此十分明顯，被子植物到白堊紀中期是活過了很長的發展的道路，而且在這個時期中得以分化成爲許多科。但是在白堊紀中期以前它們只起了附屬的作用，遇到的植株不多，而只有相當少數的個體爲代表。而在白堊紀中期它們獲得了以驚人速度分佈的可能性，且在較短的時期內佔領了廣闊的空間。同時老的，在陸地上較早佔優勢的中生代植物區系的代表很快就讓給這些新的陸地征服者。

被子植物很快的和大量的分佈是有機體生活在陸地上的歷史的一個很重要的時期。它標誌着在整個陸地生活中新的轉折點，並且對於所有以後的陸地生物界特別是昆蟲、鳥類和哺乳動物的命運具有決定性的意義。

因此白堊紀中期是我們星球上生命歷史中新紀元的開始。

第四章　被子植物之謎

怎樣解釋被子植物在白堊紀中期的大量出現呢？驟然看來，彷彿完全不能解釋的。難怪1879年達爾文寫信給他的朋友植物學家霍克(Hooкея)說，被子植物這樣快的發展眞是"討厭的秘密"。但是達爾文自己却已找到了揭開這個秘密的途徑。還在1875年他就作出如下的假設，被子植物"應該是廣泛地發展在某個隔離的區域，由於那裏地理的變遷，而使他們分散，最後很快的分佈到全世界"。但是關於假想的地理變遷，達爾文是毫無所知的。而在今日，對我們來說是完全清楚的，被子植物在白堊紀中期的這種突然蓬勃擴展的原因是古地理上大規模的變遷，這種變遷使被子植物對中生代區系植物的代表，有可能表現出自己生物學的優越性，表現出極大的進化可塑性，表現出創造最多樣性的適應的巨大能力。但這種變遷是怎樣的呢？

在侏羅紀，地殼經歷了巨大的先上後下的昇降運動的波動。同時在這種波動的開始和結束時，都引起了巨大的造山期。在侏羅紀的末期，由於新的龐大的造山期，產生了巨大的隆起，同時到處發生了退海現象。這些大規模的古地理的變遷不能不反映在地球的氣候條件上，因此在侏羅紀末期發生了劇烈的氣候變化，表現在北半球出現了乾旱地帶，尤其在安加拉古陸內部。同時在南北相鄰的地區，氣候條件也發生變化。這些氣候的變化對於喜濕的侏羅紀植被是極端不利的，並在歐亞大陸和北美乾旱地帶的範圍內，它們完全消失，而從那裏向南向北，植被的組成發生强烈的變化，帶有更旱性結構的外貌。這種退海現象及隨着成爲廣闊的乾旱地帶，在下白堊紀的時期，

尤其是泥歐克姆紀，繼續發生，更促進了裸子植物和蕨類植物區系的滅亡和變種。相反的，還在下白堊紀的後半期（亞普第——亞爾俾）被子植物開始起着更大的作用和在地球的不同地點同時出現。但它們大量的出現，像已經指出過的僅在白堊紀的中期。大約隨着下白堊紀的結束和上白堊紀的開始，在地殼的歷史上發生着重要的變革。岡德凡斯基岩塊徹底的崩毀，其大部分浸沒於海平面之下，而同時獲得印度洋和大西洋南部的輪廓。這些巨大的沉沒引起了上白堊紀龐大的海浸現象，基本上佔據了整個南半球，因此，這種大規模的變革根本改變了以前的植物區系的組成和創造了被子植物佔絕對優勢的條件，這並不是偶然的。A.H. 克里什托佛維契（1946）是完全正確的，他在多年研究了廣闊的歐亞大陸的化石植物區系的基礎上，得出如下的結論：白堊紀的"以新生代植被代替中生代植被的更替是在造山運動，海浸和退海過程的影響下發生的，而由於這些過程的結果，改變了廣大面積的氣候，即一方面創造了新的獨立的地區或具有新的生存條件的地區，而另一方面——或者完全消滅了這些地區（被海所淹沒），或者根本改變了它們自然地理的條件，這對於有機體的生命無異於完全的被選擇的遭受了消滅"。

但是爲什麼這種地理的變遷恰恰能夠使被子植物很快的散佈，而對某些其他的植物類羣却不能夠呢？它們表現在異常多樣性上的高度進化的可塑性可能是被子植物迅速散佈的基本條件。在其他植物類羣中，沒有一種像我們所觀察到的有如此巨大的區別，例如在木蘭和禾穀類之間，蘭和鎖鎖樹（*Holoxylon*）之間。我們可以看到侏羅紀和下白堊紀植物區系的所有其他代表植物的特點是進化的可塑性相當小和類型的多樣性極爲貧乏。侏羅紀及白堊紀的裸子植物較低的可塑性，特別是可以用它們還在低級的發育水平的輸水組織來說明，由於這個緣故，甚至在潮濕的氣候下，它們的葉子也常常具有旱性植物的結構，如現代的蘇鐵科植物。在木本類型中僅僅用相當小的葉叢來補償導管的缺少。在大的羽狀葉的情況中，它們在植物體上的數目保持不多，而具有强烈的旱性植物的結構，如蘇鐵科及許

多本納蘇鐵科植物。裸子植物光合作用表面的總面積，由於受到輸水組織發育水平的某些限制，最後降低了它們在生存鬥爭中成功的機會。原始的同型木質部的被子植物在這方面並不較裸子植物優越，它們的光合作用表面也是不夠大的。而現代的同型木質部的被子植物決不是屬於繁盛的類羣，而在本質上僅是"活化石"而已。因此某些泥歐克姆，亞普第和亞爾俾地層中的最古的被子植物的特點是有一定的小葉性，和具有某些旱性結構的外貌，這並非是偶然的。按照 A.H. 克里什托佛維契(1946)的意見，這種"原始類型所特有的小葉性"應該特別重視。B.A. 瓦赫拉麥耶夫(1952)也强調了它的重大意義。最古的被子植物相當小的及旱性的葉子還沒有足夠的可塑性的特點，而提高新陳代謝强度的可能性還是有限的。僅在上白堊紀開始時，這些小葉型才隨着被子植物開始廣泛的擴張而爲闊葉型所代替。闊葉型的發生也許由於導管的發生和進步[1]。顯然，導管的發生和改進是和光合作用過程中綜合有機物質量上的顯著增加，處於緊密的聯系之中。所有這些就容許被子植物容易適應於那種白堊紀特有的自然地理狀態的急劇改變。這樣就容許它們不僅廣佈在山上，而且也佔據了廣大的平原地區，甚至適應於乾旱的氣候條件。作爲從山上新來者的被子植物，很快地既征服了廣闊的熱帶地區，也征服了北半球廣闊的溫帶地區。在山區達到了結構上高度水平和形態上極大的多樣性之後，它們很容易變成陸地的平原地區的征服者。

但僅僅一個完善的輸導系統和葉子，要保證被子植物在陸地上佔絕對優勢也許還是不夠的。不僅被子植物具有導管，而在某些發育較高的裸子植物（麻黃，百歲蘭，及倪藤）甚至蕨類植物的蕨屬，卷柏屬中某些種也是有的。而這些植物在現代植物界中沒有一個起過一點顯著的作用，因此僅僅導管的存在對於征服陸地還嫌太少。固然，在被子植物中發生了整個輸導系統的進步的發育，而且不僅是木質部的份子，這種進步發育還伴隨着所有營養機能的加强，特別是光

[1] 按照 A.H. 克里什托佛維契(1946)的意見，"輸導組織的完善化使得植物具有闊葉片的葉子"。這個一般的假設特別可以應用在被子植物中。

合作用的機能。即使是這樣，對生存鬥爭的勝利還是不夠的。

可能對被子植物的發生和發展有特殊而決定性意義的是和動物界代表的複雜的相互關係，這種關係我們在現代的裸子植物中已觀察不到，或只能觀察到表現極爲微弱的形式，如在百歲蘭中。被子植物的進化一開始就以最密切的方式和昆蟲聯系，而被子植物的花，十之八九是從蟲媒的（昆蟲傳粉的）孢子葉球發生的，因此是蟲媒植物的產物。這種思想在很早以前在大體上已形成，而最早爲法國的古植物學家達爾文主義者薩巴塔(Saporta)所提出。達爾文在 1877 年給薩巴塔的信中寫道："您的思想，即當還沒有進化成具有吸器的昆蟲以前，雙子葉植物直到那時沒有全力發展，對我來說是珍貴的。奇怪的是這種思想我從來沒有想到過，但當人們初次聽到關於某些神奇的現象新的簡明的解釋時，常常會這樣的"。著名的古植物學家達爾文主義者斯科脫 (D. Scott, 1927) 也發表過同樣的看法，他寫道："和昆蟲生活的親密聯系可能是決定被子植物綱的進化和造成它們爲現代植被中首要地位的主要條件"。和薩巴塔、達爾文一樣，斯科脫認爲昆蟲傳粉在被子植物的進化上有特殊的意義。"當被子植物在我們看來如此突然的在白堊紀出現時，地球的外貌已經改變，而像我們現在所熟悉的那樣的花，已變爲到處都出現了。在植物界中某個時候所完成的這個最偉大的變革，按其作用來說，幾乎和人類從動物界中出現是一樣的，無疑地，這種變革主要依賴於高級形式的昆蟲的同時發展"（斯科脫，1927）。按照斯科脫的意見，這種假設並不與許多風媒的，即不是昆蟲傳粉的被子植物的存在相矛盾的，因爲十分可能風媒的科發生於藉昆蟲幫助而傳粉的祖先。現今被子植物風媒的次生性可以認爲是被充分證明了的。

薩巴塔的思想，雖然許多植物學家也有分歧，但在實際上並沒有獲得進一步的發展。同時許多研究，不論在花的傳粉的生物學方面，或者在它們的形態學中，都能使這種初步的思想相當詳盡化和發展，並可以作出一系列關於被子植物進化的原則性的重要結論。因此，應該首先闡明這個問題：什麼樣的昆蟲是花的最初的傳粉者。

圖1 *Paeonia Wittmaniana* 的甲蟲傳粉(A.A.科拉科夫斯基攝)

最初花的訪問者大概不是具吸器的昆蟲，像薩巴塔和達爾文所想像的，而是比一切出現得最早的甲蟲，它們一般還沒有吻[1]。還在1916年季爾斯(Diels)已得出這樣的假定：蟲媒植物的最初類型是甲蟲媒，即爲甲蟲所傳粉的。許多作者指出這些古代遺留的植物，像木蘭屬、勺藥屬、睡蓮科、優畔馬提亞屬(*Eupomatia*)，臘梅屬是甲蟲傳粉的。有理由設想這樣的原始被子植物，像八角科，*Degeneria* 等也是甲蟲傳粉的。有趣的是蘇鐵科中的 *Encephalartos* 被確定爲甲蟲傳粉的，可能它是本內蘇鐵目的高級階段。特別是在本內蘇鐵目的孢子葉球上有雌蕊先熟的特性，像現代的甲蟲傳粉的花一樣。由於甲蟲媒介的古老性，也可以說甲蟲本身有極大的古老性。和其他類羣的昆蟲傳粉者比較起來，甲蟲是在十分古老之列。它們還在中生代已達到了高度的發展，同時像蠅，蜜蜂和蝴蝶僅在下第三紀時才開始極快的發育。400個種以上的中生代甲蟲已爲大家所知道，它們

[1] 在甲蟲中，發育的吻僅在某些 Cantharidae 中可以看到。同時原始的膜翅目(葉蜂)和低級的蛾蝶類中，吻尚未形成(希凡維契，Шванвич，1949)。

大約佔那時昆蟲的動物區系的37%。而出尾蟲科(Nitidulidae)還在三疊紀和侏羅紀已經存在了。另一方面雙翅目和膜翅目在中生代的動物區系中起着比較不大的作用，而鱗翅目在中生代還完全沒有發現過。蜜蜂，九花蜂，黃蜂，花蠅，長吻虻，蛾和蝶的出現不會早於下第三紀，或在中生代昆蟲的動物區系中起着十分微弱的作用，例如雙翅目，最初的出現是在澳大利亞的上三疊紀。因此，被子植物花的發生是裸子植物孢子葉球迅速的適應甲蟲受精的結果。甲蟲在花的發生中有什麼作用呢？對於被子植物後來的命運有什麼後果呢？

被子植物的花，也像裸子植物的孢子葉球(球果)一樣，是縮短的帶孢子的苗。它好像是芽，但不是營養的，而是一個生殖的芽。郭良尼諾夫(Горянинов)還在1841年就寫道：花"是有重大意義的芽，以完成繁殖。"而季米里亞捷夫在"植物的生活"一書中寫道"整個花——不是別的，而是轉變了的葉芽。"這種花與芽的比較，我們也可在其他的作者中遇到，是極成功的。要知道花，像孢子葉球一樣是和這種保持長期幼型(幼年期)狀態的苗符合的。生長的强烈抑制引起莖的縮短(花軸)和葉器官(花被，雄蕊，心皮)的緊密貼近。同時必需注意到孢子葉球及花不是從營養苗發生的，而是從帶有大孢子葉和小孢子葉的具孢子的苗所發生的。原始的裸子植物最初的孢子葉球是由種子蕨類型的帶孢子的長苗發生的，而被子植物的花，是由裸子植物的孢子葉球發生的。花是孢子葉球在進化中質上的新階段，它的特點是有封閉的大孢子葉——心皮的存在。孢子葉球轉變爲花究意是怎樣引起的呢？

在孢子葉球轉變爲花的過程中起決定性作用的是昆蟲傳粉者。爲被子植物祖先的孢子葉球傳粉的甲蟲或其他昆蟲，被豐富的小孢子(花粉)所引誘，它們吃食小孢子和在孢子葉球中找到隱閉處。就被甲蟲本身促成異花傳粉。但同時它們也吃掉胚珠，給植物帶來了極重大的危害。因此，早就提出了這種假說，由甲蟲實現的原始蟲媒引起了對胚珠保護的必要性。在不同類羣的種子植物中，這種胚珠的保護是由不同的方法來完成的，本內蘇鐵目的胚珠是由特殊的種

子間的鱗片來保護的，可是並不能足夠有效的避免更後期的昆蟲傳粉者，可能因此在下白堊紀時引起這類植物的死亡。在被子植物中，種子適應防護的完成達到了遠爲有效的形式。由於個別的大孢子葉封閉的結果，就發生所謂心皮，在其中種子得到了很好的保護，不僅對甲蟲，而且也對更後期的具吸器的昆蟲。這種封閉的過程，在許多這樣的最原始的被子植物中，大概也在它們最接近的祖先中，即它們的葉子在芽中時，具有沿着中脈對褶的捲疊式的特點，更容易發生。在這一點上被子植物不僅不同於極大量的蕨類植物，而且也不同於許多種子蕨和本內蘇鐵目和大量的蘇鐵目，它們的特點是蝸牛式或螺旋的捲疊式。在開通尼阿科(Caytoniaiceae)中，它們多少具有蝸牛式幼葉捲疊式的特性，僅能封閉部分的大孢子葉的裂片，而所有大孢子葉仍然是開放的。相反的，在被子植物中，它們對褶的捲疊式對封閉整個大孢子葉來說乃是個體發育中的先決條件。因此從開放的大孢子葉轉變爲心皮，在被子植物中可能是由於簡單的固定了個體發育早期階段，即它們還處於重疊狀態的芽的時期的結果。在某些原始的被子植物中，例如在林仙屬(*Drimys*)塔斯孟尼亞(*Tasmannia*)組的幾個種中或在 *Degeneria* 屬中，心皮異常酷似這種對褶的葉子。最初大孢子葉邊緣之間還未連生，而心皮是簡單的對褶的孢子葉。這種對褶的邊緣分開而還未合攏的大孢子葉甚至在現今的原始被子植物中，我們也能看到(*Drimys piperita* 及其相近的種，*Bubbia*, *Degeneria*)。後來發生邊緣逐漸連生的心皮，開始時在它們的下部，導向更典型的心皮的發生。心皮的發生不僅保證了種子的保護，而且引起特殊的柱頭狀表面的產生，它的進一步特化在傳粉機械的進化過程中有巨大的意義。心皮的發生對整個雌蕊羣的完善化和發生十分完善的合心皮的雌蕊羣，也創造了極大的可能性。這樣一來，由於甲蟲傳粉者和被子植物祖先之間長期生物學的相互關係的結果，就發生了被子植物的具對褶大孢子葉的花。

最原始的，古老的花已經導向異花傳粉的完善化，而使那最古老的被子植物比風媒的裸子植物，甚至比十分不完善的蟲媒植物本內

蘇鐵還具有更高的優越性。而在白堊紀的前半期，異花傳粉的機械達到更高的發育階段，甲蟲，它失去了對花傳粉的特殊適應，退居次要地位，而對於傳粉高度特化的膜翅目和鱗翅目，尤其是長吻類，在被子植物的"服務"中起着主要的作用。昆蟲傳粉者的這種替換具有巨大的影響，並反映在整個後來被子植物的命運上。特化的昆蟲傳粉者的發生，導向十分重要的異花傳粉上的進步——導向訪花持久性的增加。還在亞里斯多德本人的"動物的歷史"中就寫道：蜜蜂每次的起飛，僅採訪一種植物的花，例如僅採堇菜的花。達爾文特別注意到這個問題，確定一切蜜蜂的種及某些其他的昆蟲，通常在轉到另一種植物以前，採訪同一種植物的花儘可能長久。達爾文（1876）寫道：昆蟲採訪同一種植物的花儘可能長久，對植物來說是十分重要的，因爲這樣可以在同一種植物的不同個體之間進行異花傳粉[1]。"當每次起飛後，多少表現出持久的採訪同一種植物的昆蟲，我們也能在某些甲蟲中碰到，而在膜翅目和鱗翅目中，它們達到最高度的發展。這種採訪的持久性要求昆蟲有高度特化的結構和發育水平較高的神經信號的機制。它不僅要求它們的本能進一步複雜化和完善化，而且也要求在距離上有反射信號的機制。這種更高發展的昆蟲傳粉者的特點有較完善的臨時聯系的機制，並形成和環境的，特別是和花的新反應聯系的巨大能力。同時昆蟲採花持久性的發展要求在本身結構上相當的進步，首先要求蜜腺和花粉在花中隱藏的適當完善化。

在具多數雄蕊和容易達到蜜腺和花粉的花中，採訪的持久性發展得最弱，或者甚至沒有，因爲在這種情況下，採訪同一個種昆蟲並不能獲得特殊的優越性。這些種受到昆蟲的採訪完全相同的，它們常常從一種的花飛到另一種的花。相反的，在具合瓣花冠的花中，在

1) 當每次昆蟲起飛時，爲一種植物的花傳粉，照達爾文的說法"它們儘可能的長久"。如果植物種內的個體足夠的多，則可能在整個傳粉者的"工作日"期間一直繼續。而在種內的個體數目不多的情況中 昆蟲很容易從一個種轉到另一個種。

其中雄蕊數目減少，增加了蜜腺的分泌和蜜腺隱在花筒基部的可能性，當昆蟲每次出動時它們的採訪就變成持久的了。這種持久性被蜜蜂，長吻蠅及蝶所實現。

採訪的持久性對花和昆蟲彼此都是有利的，對花來說能更好的傳粉和更少的浪費花粉，對昆蟲來說能更好的以此爲生。持久採訪是更高度的達到了被子植物和昆蟲傳粉者的協同的進化，這種進化，是這種最複雜形式的自然選擇的結果，有時也被稱爲相互選擇[1]。持久採訪不僅像達爾文所指出的能夠使同一個種的不同個體之間異花傳粉，而且像多勃斯 (Dobbs, 1750) 早就指出過的，也可以防止，或者在任何情況中至少可以强烈的減少種間雜交的可能性。不但如此它還減少在花的結構、顏色、氣味不同的種羣之間雜交的可能性[2]。而種羣的生物學隔離，像任何隔離一樣是衆所周知的形成新種的前奏。這意味着由蜜蜂或長吻蝶傳粉的被子植物比適應較低級的傳粉者所傳粉的被子植物進化更快。被子植物進化的速度不斷在增長。在中白堊紀時期，昆蟲和花的協同進化已經導向異花傳粉的高度完善的機構和持久的採訪，因此被子植物達到了十分可觀的形態學和生態學的分化。由於昆蟲及被子植物協同進化的結果，它們

---

1) 相互選擇的機制是十分複雜的，還有待於研究，尤其重要的，相互選擇無論對昆蟲傳粉者的進化，或者對廣大的被子植物綱的進化乃是最偉大的創造性的因素。

2) 由被子植物中可以雜交的蟲媒(及普通的動物媒的)植物的二個種所組成的混雜種羣中，種間傳粉大家知道有二種方法可以預防。一種情況是花的結構或機能二個種有如此的不同，以致每一個種傳粉的昆蟲或鳥爲另一個種傳粉時不能得到成功。而在另一種情況二個相鄰種的雜交是這樣來防止的，傳粉者本身把自己限制在只採訪一個種的花，這些花按照它們的形狀及顏色而區別，昆蟲不會從一個種飛到另一個種。這二種隔離的形式祇有在從原始的無規則的傳粉，過渡到有固定的動物傳粉之後才發生的。這樣的在植物傳粉的關係上更大的特化，在花的特徵上比傳粉由於昆蟲本身的不專一而無規則的植物表現出更大的種的分化。因此具有更特化的傳粉機構的植物的花結構的特徵比具原始的無規則傳粉的植物具有更大的系統上的意義.花的進化的速度，也影響到一般的進化速度的提高(參閱格倫特，Grant, 1949)。

表現出最多樣性的有機體類羣，而被子植物達到了植物界的組織的最高度。

有性世代所發生的根本變異也促成被子植物的勝利。大概還在被子植物新生的時期雌配子體遭受激烈的變化，强烈地退化和簡化。在被子植物中我們可以觀察到在我們所知道的植物界中最簡單的，同時又是最完善的雌配子體，它是由最少量的細胞所組成和在形成時需要最少次數的細胞分裂。同時受精過程在被子植物中達到了極度的特化。在被子植物中發生極特殊的"雙受精"現象，二個精子(無鞭毛的游動精子)中的一個和卵細胞融合，而另一個和雌配子的中央細胞(次生核)或和尚未合併的極核融合。這種中央細胞的受精完全不同於眞正的卵細胞的受精，因爲這樣受精的結果並不產生胚，而產生所謂胚乳，用作受精卵發育成胚時的營養物質，在許多科中，特別是較原始的科，胚乳在成熟的種子中也繼續存在，常常是十分豐富的，而其他許多科中，在種子成熟時，胚乳完全被消耗或幾乎完全被消耗，此時胚充滿了整個種子。在前一種情況胚乳不僅爲胚所利用，而且也供給種子萌發時的需要，在後一種情況，胚乳僅用於胚的形成。而在兩種情況中，胚乳的意義都是十分巨大的。起先認爲這種中央細胞的受精僅僅用作增加核的物質和加速胚乳核的分裂。嚴格地說這裏不是受精而只是刺激發育而已。精子和極核(或中央細胞)的融合刺激胚乳很快的發育。這種融合

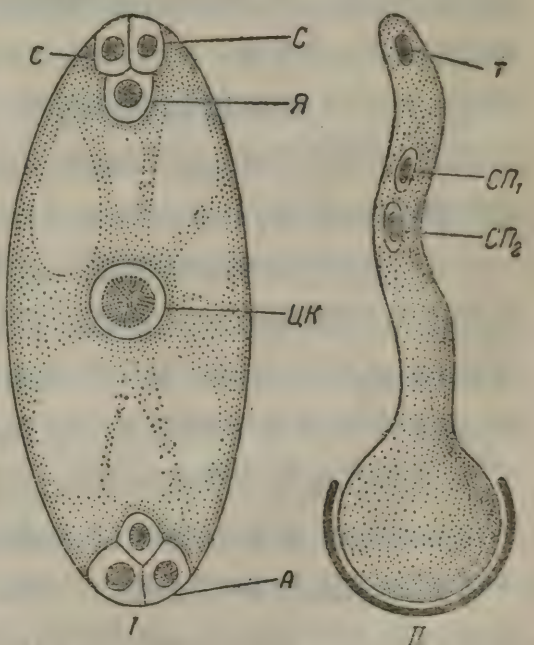

圖 2　被子植物雌配子體及雄配子體的結構(圖解)

I. 雌配子體：Я. 卵細胞；C. 助細胞；A. 反足細胞；ЦК. 中央細胞；

II. 雄配子體：$СП_1$ 及 $СП_2$. 精子；T. 管細胞的核

的發生是幾乎完全失去它自己的營養物質不足的一種適應。因此斯屈萊斯堡格 (Strasburger, 1900) 表示這種"延遲的配子體組織",胚乳是和雌配子體極端的簡化相聯系的,以及是特殊形式的補償的適應 (勃林克及庫彼爾 Brink & Cooper, 1940)。在 1898 年著名的俄國植物學家 С.Г. 那瓦興 (Навашин) 所發現的雙受精的生物學意義,即得出這樣的結論。雙受精的發生在種子植物的進化中有重要成就。它在構成高度完善的被子植物雌配子體上達到了使用極端經濟的材料,並異常的縮短了它的形成過程。同時,還在 1900 年湯姆斯[1] (Thomas) 就指出這一點,由於胚乳有雙重的性質,胚發育的食物比通常爲母本產生的食物更爲適合。這樣的食物顯然對胚的發育是最合適的。這也一定促進異花傳粉和異花受精,而且它本身還加强了被子植物進化的可塑性。雙受精過程除了不多的顯然是次生的和畸型類型以外,在一切被子植物中的普遍性可以說是和花本身的起源密切聯系着的,也可以說它是有極大的古老性。最古老的被子植物無疑已具有這種顯著的適應,相當提高了種子繁殖的產量。這也是爲什麼被子植物能夠如此强盛的在各方面進步和改變,而導向無窮盡的多樣性的原因之一。

在下白堊紀的時期所發生的這種異常多種多樣的被子植物類型引起了它們整個羣落的出現。與裸子植物不同,被子植物由於它的可塑性,具有形成複雜分化的多層性羣落的能力,這種羣落是由喬木、灌木和草本植物所組成的。無論那一種裸子植物的類羣,我們都沒有看到過有形成多層性羣落的能力。可以這樣解釋,在裸子植物中草本植物是完全沒有的,而在木本植物中並不形成在多層性羣落中彼此能共處的相當不同的生活型。它們之間,大概從白堊紀的時期起已經存在主要是或僅是由不同生活型的被子植物所組成的十分複雜的羣落。在被子植物中,多種多樣的草本類型還在很早以前已

[1] 湯姆斯的假設曾在 Э. 薩爾承特 (Сарджэнт, 1900) 論雙受精的論文中敍述過。以後類似的觀點也爲溫麥茨 (Немец, 1910),勃林克及庫彼爾 (1940, 1947) 和某些其他作者表示過。

經發生了，而它們的木本類型比裸子植物的更爲分化，它們是由很多不同的生活型所組成的，不僅在它們的喜光性上，而且在許多其他的生理和生態的特性上，彼此常常有極大的區別。被子植物這種多種多樣的的生活型也使它們形成最不同的羣落，這種羣落係由能夠發育在不同的羣落層次的這種生活型所組成的。由於被子植物羣落的分化，在地上及地下的層次，在一定的面積上能夠定居最高數目的種，而且這些種能夠代表最不同的植物類型。被子植物在中白堊紀迅速和大量的分佈，可以這樣來解釋：此時已經發生了大量被子植物的羣落，它給予了整個羣落正面進攻的可能性。正是植物羣落的遷徙，保證了被子植物在中白堊紀的廣泛分佈（塔赫他間，1948，1953）。同時這種分化了的，由十分不同的生活型組成的羣落的發生，使被子植物更强烈地去利用環境。達爾文寫信給阿沙·葛雷（Asa Grag，1857）道："在同一面積上居住者的形態愈是多樣化，能夠保證愈多的生命"。

被子植物究竟在怎樣的條件下從那裏產生的呢？

最原始的被子植物的生物學特性的研究指出被子植物可能的發源地最可能是在潮濕和溫暖的亞熱帶氣候的國家，而並不是許多人想像的那樣總是在熱帶和寒帶地區。現今的木蘭科及其鄰近的科的分佈圖，可以說有利於這種假設。原始的被子植物顯然是山地植物。它們最可能是起源於亞熱帶區域的山上。在現今大多數最原始的被子植物是典型的山地居住者可以證明。只要想想屢次引起植物學家驚奇而想拜訪的喜馬拉雅山坡上的木蘭科植物的森林就可以了。

要回答被子植物發源地的問題是異常困難的：古植物學的資料說明被子植物最可能發生於北半球。可是古植物的資料是遠遠不夠的，而一部分的現代原始被子植物如 *Degeneria*，大多數的八角科，某些木蘭科植物和 *Amborella* 屬分佈在南半球。因此某些作者提出被子植物可能起源於南半球的假設。在東南亞，太平洋的島嶼，特別是新喀列多尼亞和菲吉羣島，可以看到現今原始被子植物的最大集中。關於被子植物故鄉的問題要得到最後的解答，只有對各國上

三叠紀，侏羅紀和下白堊紀地層作有計劃的古植物學研究之後，才有可能。那時就可能指出地球上首先出現被子植物的區域，而從那裏它們向不同的方向分佈到地球的表面。

第五章　被子植物的祖先

要回答關於被子植物的祖先問題有不少困難。僅僅由現代的及化石的植物不能推出作爲被子植物可能的祖先。現代植物可能作爲被子植物祖先的種類不僅僅有蘇鐵類、倪藤和麻黃，甚至有松柏類，而在化石羣中可提供作這種脚色的不僅有本內蘇鐵目、五道木目(Pentaxylales)、科得狄目和種子蕨(特別是開通尼阿科)，甚至有蕨類和木賊類。近年來有些植物學家曾有認爲被子植物直接起源於裸蕨綱的看法，而哈格魯普(Хагерup 1934—1939)提出了完全空想的二元假設，認爲被子植物起源於蘇鐵目以及起源於科得狄目、松柏目和倪藤目，可是這種的假設居然還有效法者。同時在大多數情況下，這些如此矛盾的假設的作者十分軟弱地證實他們的觀點，而且有時甚至完全不注意它們的根據。到底這些假設中間那一個比較接近於眞實呢?

首先，所有認爲被子植物不經過裸子植物類羣直接從蕨類或特別是裸蕨引伸出來的企圖應當看作是完全沒有根據的。所有的種子植物由種子蕨(蕨類形狀的裸子植物)起到被子植物爲止乃是一條統一的發展枝幹，具有嚴密的單元起源。各種種子植物類羣之間無論在解剖結構上或者在胚珠結構上有如此多的共同性，這就消除了所有關於多元起源的假設。毫無疑問，種子植物是起源於單元祖先而不是如有些作者所推想的起源於更低等羣的各種代表。種子植物與蕨類的聯系只是通過它們最原始的代表——種子蕨。種子蕨作爲種子植物和蕨類植物間聯系環節的作用已經爲季米里亞捷夫充分估價過了。關於這個完整化石植物羣的發現他寫道："任何時候，進化學

說討論所有生物一致性的根本原則，未必獲得過這樣決定性的，根本的和寬廣的證據。”沒有任何一羣種子植物能夠繞過種子蕨階段而直接起源於蕨類。種子植物尤其不能直接起源於裸蕨類。至於說到木賊類，在現在可以認爲已被證明它們有完全獨特的進化方向。它們也開始於裸蕨類，但它們的發展走過了完全不同於蕨類和種子植物進化方向的另一個方向。因此被子植物與任何木賊類植物代表的親緣關係是根本談不上的。

因此，剩下的是在現存的或化石的裸子植物中尋找被子植物的祖先。但同時應當注意到一個很重要的情況，即大多數裸子植物按它們的許多特徵，已達到了比有一些原始被子植物更高度的進化階段。這樣的裸子植物當然不可能是被子植物的祖先。例如麻黃屬、百歲蘭屬和倪藤屬在其次生木質部中有導管，而在現代的被子植物中有一些“同型木質部”的科，在其木質部中却完全沒有導管。因此如果認爲被子植物的起源是多元的話，就不可能是這三屬裸子植物中任何一種的後代。而且如專門的研究所指出的，在這三屬中的導管與被子植物的導管有完全不同的起源。但更值得注意的是，在這些同型木質部的被子植物中，在其中有的類型（林仙屬和 *Bubbia* 的數種，昆欄樹屬、水青樹屬和 *Amborella*）裏面，我們觀察到有比全部松柏目、銀杏屬、科得狄目、五道木科、及蘇鐵目和本內蘇鐵目的一部分更原始的木質部結構。在這些植物的早材中，我們看到有原始的具梯狀紋孔的管胞，但在所有松柏目、銀杏目、科得狄目、蘇鐵目（*Zamia* 和 *Stangeria* 除外）的大部分，幾種本內蘇鐵、五道木科全部，種子蕨的大多數，以及在麻黃屬、百歲蘭屬和倪藤屬次生木質部中，全部管胞具有多多少少的環狀（有時具稜角的）具緣紋孔。因爲現在一般公認圓形的具緣紋孔發生於梯狀紋孔，可見這種無導管被子植物的管胞比所有上述的裸子植物有更原始的結構。因此被子植物和裸子植物木質結構比較的研究引導我們得出結論，被子植物祖先的可能的數目只能包含幾種種子蕨（如 *Tetrastichia*）、本內蘇鐵的大部和幾種蘇鐵。其餘的裸子植物因爲比原始被子植物中的某一

些有更高級的導水器官的結構，就不可能是被子植物的祖先。此外在松柏目、銀杏目、和倪藤目中有圓形具緣紋孔，不同於被子植物的具緣紋孔，紋孔塞已達到很完善的程度。同時，對其他解剖學結構作比較的分析也能引導我們得出相似的結論，不過這裏不可能談到這些了。

如果我們轉向生殖器官的時候，被子植物祖先的範圍還要更縮小。如所周知，大多數被子植物的花是兩性的。就在花是單性的情況下，在花中我們常發現有小孢子葉（雄蕊）或大孢子葉（雌蕊）的退化器官。這種退化器官（退化雄蕊和退化雌蕊）例如在林仙屬和 *Sassafras* 中的幾個種、釣樟屬（*Lindera*）、大血藤屬（*Sargentodoxa*）中的幾個種、檬立米科（*Monimiaceae*）、*Garrya*，許多桑科、蕁蘇科、篠懸木屬（*Platanus*）和很多其他被子植物的花裏面我們可以找到。在這些植物的單性花中找到退化器官的存在，無疑地證明了它們的祖先有兩性花。在單性花進一步進化的過程中，這些退化器官常常十分萎縮，在這些情況下，系統發育的研究常常得出結論，具有這樣的花的植物是由具兩性花的祖先發生來的。此外，在具單性花的植物中有時也發現有不正常的兩性花，好像恢復了祖先的類型。所有這些指明了被子植物花的最初類型是兩性花，而單性花乃是從兩性花發生來的次生類型。因此被子植物的祖先應當到具有兩性孢子葉球的裸子植物中去尋找。

無論在松柏目或銀杏目，過去從來也沒有過兩性的孢子葉球。同時在科得狄目中也沒有兩性的孢子葉球。在所有這些植物中孢子葉球常常是單性的，而且最初開始是風媒傳粉的。即在蘇鐵目孢子球中也沒有兩性的特徵。在它們裏面退化器官完全不存在，而返祖的兩性孢子葉球的情況完全沒有看到。顯然，在所有這些裸子植物中，孢子葉球是從單性的生殖苗發生的，因此從開始就是單性的。在百歲蘭屬中我們觀察到完全不同的情形。在這種現今僅僅生長於西南非洲著名的裸子植物的小孢子葉球中，很好保存了退化的胚珠。退化胚珠的存在很清楚證明了百歲蘭的祖先有兩性的孢子葉球。在

相近的麻黃屬中，沒有這樣的退化器官，但這種植物有時發現有返祖的兩性孢子葉球，由此也能作出關於孢子葉球祖先兩性特性的結論。在倪藤屬中這種情況目前還不知道，但它的祖先具有兩性孢子葉球也是很可能的。可是從這三屬中不論那一屬都不可能作爲被子植物的祖先。被子植物的祖先應當有兩性的孢子葉球，而在這些植物中在良好的情況下我們祇發現退化的胚珠。此外，它們不能被認爲被子植物的祖先也還有很多其他的理由，包括它們單個的大孢子葉的極端退化的性質以及木質部的解剖結構。因此，離開百歲蘭屬、麻黃屬和倪藤屬我們應當注意到它們可能的祖先。

圖 3 百歲蘭（*Welwitschia mirabilis*）的小孢子葉球：右示中央具有退化胚珠的張開的小孢子葉球

這樣的祖先大概是本內蘇鐵目。這是比較可能的，本內蘇鐵是唯一的科學上知道的裸子植物類羣，在其中我們發現有兩性的孢子葉球。

本內蘇鐵目曾經被再三提出作爲被子植物可能的祖先。同時常常指出亞蘇鐵屬（*Cycadeoidea*）的孢子葉球和木蘭的花相類似。可是這種相似是很表面的。幾乎僅僅局限於這一點，就是它們兩者都是兩性的，而且在兩種情況下大孢子葉排列在小孢子葉之下，而小孢子葉跟隨着保護葉。但是除了這些不多的相似點之外有根本的區別。木蘭屬的小孢子葉像其他原始被子植物的小孢子葉一樣彼此不合生，並且是螺旋排列的。而本內蘇鐵目也和百歲蘭屬一樣，小孢子葉成環狀排列而且大部分情況下基部合生。此外，本內蘇鐵目的小孢子囊也如百歲蘭屬一樣，合生爲聚合囊，可是在原始被子植物中，我們有時還看到完全離生的小孢子囊。例如，在很原始的不久前在菲吉羣島發現的 *Degeneria* 屬中單個的細而長的小孢子囊，雖然成對地接近，但尚未合生成聚合囊。在大孢子葉之間還有更大的區分。本內蘇鐵目的大孢子葉是退化的，減退爲一個小軸，有時大大縮短，

在頂端具有自己的單一的直生胚珠。在這種棒狀大孢子葉之間，互相輪列着生不育的小軸（種子之間的鱗片），這是變形而不育的大孢子葉。這些不育的小軸以它們頂端擴大部分相結合，形成圍繞胚珠四周的覆蓋物。因此胚珠獲得保護的途徑與被子植物是完全不同

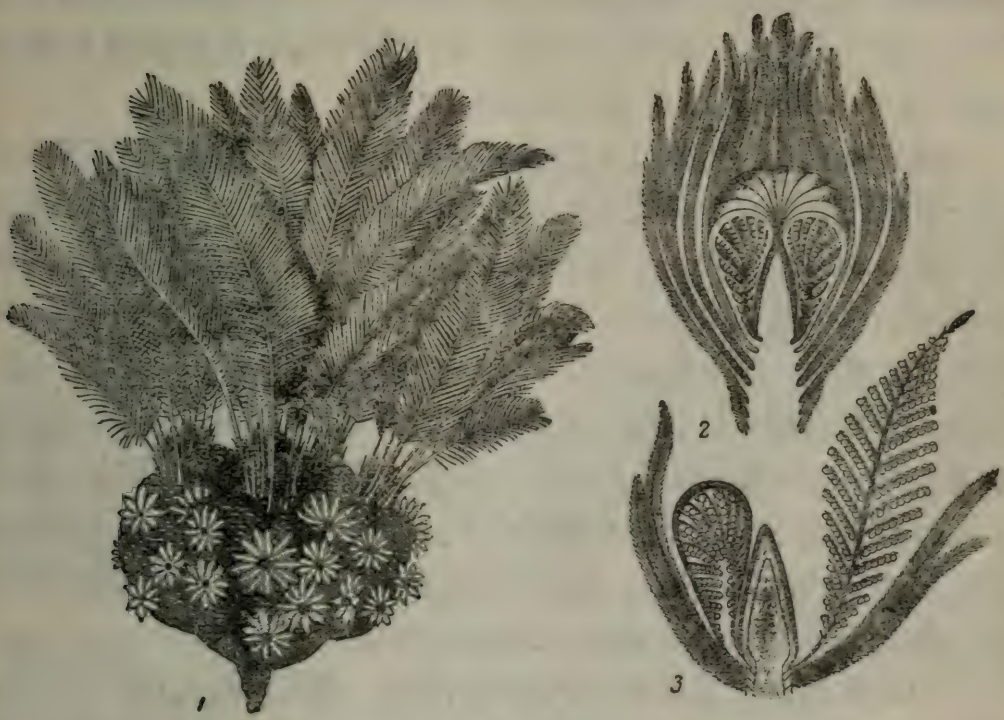

圖4　亞蘇鐵屬（*Cycadeoidea*）

1.具多數孢子葉球的復原了的植物；2.未開展的孢子葉球；3.開展的孢子葉球

的。百歲蘭屬，麻黃屬和倪藤屬的大孢子葉也完全是像在本內蘇鐵目中一樣的類型，但它們的數目僅減退到一個。十分明顯，這種退化的和簡單化的大孢子葉，如本內蘇鐵目及其後代——麻黃屬、百歲蘭屬和倪藤屬的大孢子葉，不能產生被子植物的心皮。這些植物的大孢子葉早已失去了它們的葉狀的特性，可是更原始的被子植物的心皮完全有葉片狀大孢子葉的特性，並且常常具有很多胚珠。必須有很大部分的假想才能想像出這種棒狀大孢子葉能轉變爲被子植物的心皮。最後，按胚珠的結構被子植物也大大有別於本內蘇鐵目及其現今的後代。被子植物缺少爲本內蘇鐵目、麻黃屬、倪藤屬和百歲蘭

屬所有的用以捉住小孢子的珠孔管。在被子植物中捕捉小孢子是以柱頭進行的。所有這些都說明了本內蘇鐵目尤其是麻黃屬、倪藤屬和百歲蘭屬不可能是被子植物的祖先。可是"本內蘇鐵"假說目前很少有人支持它。相反地，倪藤假說在我們今天任何一個國家中有很多的擁護者。例如法格爾林特(Fagerlind, 1947)主要根據倪藤和被子植物雌配子體的某些相似的地方，認爲被子植物可能由倪藤類型起源，這種言論在現在看來是落後於時代的。

但是如果本內蘇鐵目不可能是被子植物的祖先，那末被子植物由一個祖先類羣起源是完全可能的。這個祖先類羣只能是種子蕨而且是最原始的種子蕨。不難想到大多數本蘇鐵目的次生木質部也像今天原始被子植物早期的次生木質部一樣，是由具梯紋具緣紋孔的管胞所組成的。而這樣子的管胞僅僅在最原始的種子蕨中見到過。但是如果本內蘇鐵目和被子植物有共同的起源，那末它們的分歧應當是很早，也許還在孢子葉球形成以前。可是被子植物和本內蘇鐵目也可能是由不同種子蕨類羣發生的。在本內蘇鐵目大孢子葉和被子植物中間的極端的區別有利於最新的假定。對於這個問題的最後決定應當根據新的事實，新的化石植物的獲得。

因此我們得到了結論，被子植物從某一種原始的有梯紋加厚的管胞和分離小孢子囊的種子蕨類羣所發生，同時假定它們與任何其他裸子植物有共同的起源，則它們共同的親屬只能是中生代的本內蘇鐵目。

第六章　古代生命的片段

早期的被子植物——現代類型的祖先應當是怎麼樣的呢？這個問題擺在每一個急於想知道被子植物的起源和進化問題的人的面前。但是回答這個問題不是這樣容易的。地質記錄的不完全奪去了我們依據古植物學資料的可能性；爲了解決這個有趣而重要的問題的古植物學資料目前還是比較少的。因此對於恢復最古的被子植物的外貌和結構，我們應當主要是根據分析現代的類型和它們與裸子植物，特別是與種子蕨、本內蘇鐵目和蘇鐵目的比較。這種基於研究現代類型的補充是完全合理的，在其中沒有什麼僥倖和不科學的地方。不過以這樣的補足方法我們只能恢復現代原始被子植物最近的祖先，就是那些植物，它們的特徵尚保留在現今生活着的代表中。雖然如此，這種解答不能不引起自然學家引人入勝的興趣。

無疑地，所有最古的被子植物起初是木本植物。要知道在裸子植物中無論是化石或者是現代的種類，我們不知道有任何一種草本植物，由此可以作出完全自然的結論，早期的被子植物也不是草本。但是被子植物由於它們有異常的可塑性，它們在進化的最初時期，已從木本類型中發生了爲數不多的草本，如在蘇格蘭侏羅紀的地層中發現睡蓮科類型的小孢子可作爲證明。在被子植物中最初的草本類型大概是很少的，但是後來它們的數目逐漸增加，並且在新生代它們達到了最大的發展。木本被子植物本身自然是很少像今天雄偉而整齊的樹木如山毛櫸或梾樹。它們是極不大的小樹，具有很少分枝的樹冠和不多的粗分枝，如種子蕨、本內蘇鐵目和蘇鐵目一般。同樣的具有古老分枝式的小樹，現今我們還能在這些原始類型如木蘭屬的

幾種、昆欄樹屬、八角屬等等中看得到。

這些最初的木本被子植物的解剖上的構造自然是極原始的，它們還沒有導管。它們的莖是"同型木質部的"，就是說它們的木質部僅僅由管胞組成。但是根據現今子遺的中國有的幾個屬：昆欄樹屬和水青岡屬木質部的研究，指出了它們是具有梯紋加厚的管胞的植物，就是有比松柏目和衣被植物更原始的結構。可是在現代被子植物中同型木質部的植物不僅是昆欄樹屬和水青岡屬。所有八角科（六個屬）的代表，爲新喀利多尼亞特有的金粟蘭科中的 *Amborella* 和 *Sarcandra*（東南亞，馬來亞）也有無導管木質部的植物。在 *Amborella* 和 *Sarcandra* 的次生木質部中管胞上的具緣紋孔是由梯形到圓形的，但在八角科中圓形紋孔佔多數。可見古式的無導管木質部類型尙保留在現代的被子植物中。

原始被子植物的篩管份子是狹而長的，有很斜的端壁，如今天的林仙屬以及許多其他的代表。在裸子植物中，如所周知，篩管份子末端是長而尖銳的，並且末端的壁與側壁沒有明顯的區別。在被子植物篩管份子進化的初期階段，也像在裸子植物中一樣的類型，但在長遠的進化過程中發生了短而寬的，具有橫的末端壁的份子。在現代被子植物中篩管份子的端壁在大多數情況中都是很清楚的。同時有趣的是篩管份子的進化和木質部份子的進化有相關的聯系，並且無導管被子植物具有最原始類型的篩管。

根據現代被子植物的研究以及其與裸子植物的比較，可以作出關於木質部儲藏組織——木質部薄壁組織及射綫的最初類型的結論。在早期被子植物中木質部薄壁組織（縱的薄壁組織束）是輪界型的，就是固定的或多或少不同厚度的、連續的或不連續的層次，在生長層的末端，這種邊界區域儲存薄壁組織的機能是有效地把容易通過的營養物質供應生長區的細胞。在現代被子植物中，典型的輪界薄壁組織在這些原始的代表如同型木質部的昆欄樹屬以及木蘭科和云葉科可以發現，雖然在許多更進步的類羣中也存在。在進化的過程中從輪界薄壁組織發生了其他更完善的薄壁組織細胞排列的類

型。還在更古老的被子植物中，木薄壁組織大概是沒有的。至於射綫就是儲藏薄壁組織的輻射狀小區。在最古的被子植物中，它們是所謂異型的類型，由形態上不同的細胞——直立的（沿莖的長度伸長）和橫臥的（沿莖的半徑伸長）所組成。這樣的射綫在種子蕨和本內蘇鐵目中有之，同樣的射綫現今我們也在蘇鐵目和很多的被子植物中遇見，包括最原始的被子植物在內（昆欄樹科、水青樹科、木蘭科、八角科、五味子科和 Himantandraceae 等等）。在最原始的異型射綫類型中，多列的和單列的射綫同時存在。這就是所謂混合異型射綫，這種射綫同樣的也有幾種樣式，這兒我們沒有可能再談。而在高等被子植物中，也像在高等裸子植物中一樣，射綫是同型的，僅僅由輻射狀的伸長的橫臥細胞所組成。

最古的被子植物的葉子是常綠的，如幾乎全部裸子植物和大多數現代木本被子植物一樣。葉子是互生的，如所有低等裸子植物，大多數松柏目和絕大多數最原始的被子植物（包括全部無導管的類型，*Sarcandra* 除外）。葉子是簡單的、全緣或淺裂、具羽狀脈，基部的第二級的葉脈很發達，全部第二級葉脈呈銳角的分出，並且具兩個很大的用以保護幼葉的托葉。在白堊紀的植物區系中，這種葉子比在現代的植物區系中佔更大的比例，而在今天的被子植物中，它們在原始的類羣中要比在更完善的類羣中更常遇見。例如它們可作爲木蘭目、胡椒目、金縷梅目、薔薇目以及其他目的許多代表的特徵。同時在最原始的葉脈類型中還有羽狀邊緣型，就是第二級葉脈在葉的邊緣以鈍鋸齒或淺裂而終止。這種最原始類型的羽狀葉脈在某種程度上接近於掌狀葉脈。在進化過程中，它爲掌狀脈和弧形脈以及更完善的羽狀葉脈類型的開端。

古代被子植物的花究竟是怎麼樣的呢？

被子植物的花也像裸子植物的孢子葉球一樣，是生長受抑制的短的具孢子囊的苗。因此，愈原始的花，它的軸就愈縮短，而且它的組成部分——花被，雄蕊（小孢子葉）和雌蕊（大孢子葉）的着生也就愈爲分離。這樣的花還是相當大，單個而頂生，而不是腋生。這正是

現代木蘭屬花的類型。這種花的部分不僅僅是離生的，而且還是螺旋排列的。古代被子植物的花被大概還只有花萼而沒有花冠。花冠在花萼之後發生，並且在某些情況中花冠由內部的萼片發生，而在大多數情況下由不育的雄蕊發生。在早期被子植物中花瓣可能由萼片發生。按照某些作者的見解，木蘭科、番荔枝科、五味子科、臘梅科、芍藥屬等的花瓣的起源就是如此的。但是，可能在被子植物進化過程中很早已發生了由雄蕊起源的花瓣，這種花瓣最後排擠了前一種更古的花瓣類型。如果在第一種情況下我們看到了從外部的綠色花被逐漸過渡到內部的花瓣，如在木蘭屬或臘梅屬中一樣，則在第二種情況下，花萼和不同起源的花冠區分得更清楚了。

最古的被子植物的花是虫媒的，兩性而輻射狀。它們還沒有蜜腺，如木蘭屬的花一樣。風媒，單性而兩側對稱的花發生較晚，由於花增加了異花傳粉的適應性，蜜腺是從花的各部分發生的。

現代被子植物祖先的小孢子葉是闊的、綫狀的、延長而高出於花葯，沒有分成花絲和葯隔，具有三跡的三出脈，有氣孔，有四個成對地接近的綫形小孢子囊，但還沒有連結成聚合囊。如果我們承認被子植物的雄蕊終究是發生於種子蕨的分枝的綠色小孢子葉，所有這些現象就很明瞭了。但是如果我們知道這種古式類型的綫狀雄蕊，也在這樣一些現代被子植物，如木蘭科、八角科、Degeneriaceae、Himantandraceae 等等中遇見時，那末這種情形就成爲更加無疑的了。在這些葉狀的雄蕊上有時發現有氣孔，這種氣孔是典型的退化器官，且可作爲雄蕊曾經是綠色的，適應於光合作用，像種子蕨的小孢子葉一樣的證據。同時很重要的，在大多數木蘭科、在林仙屬和幾個其他原始的科中，雄蕊是三出脈的，具有三個維管束，可是在極大多數被子植物中，它們是具單出脈的。因此完全可能設想被子植物的雄蕊是從三出脈的以及可能是從掌狀淺裂的小孢子葉發生的，同樣地，這種小孢子葉還從種子蕨的更多分枝的小孢子葉所發生的。在現代被子植物最原始而還沒有分化的葯隔的葉狀小孢子葉中，成對的小孢子囊彼此有相當的距離，這種事實也是很有意義的。我們

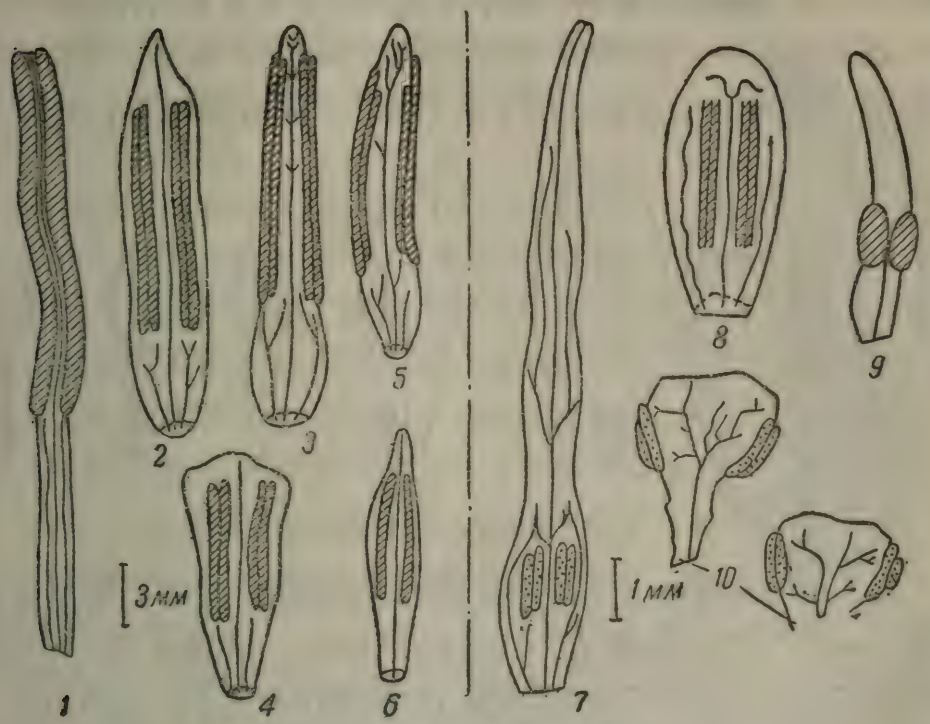

圖5　木蘭目各種代表的雄蕊

1. *Liriodendron tulipifera;* 2. *Magnolia lennei;* 3. *Magnolia soulangeana;* 4. *Talauma pumila;* 5. *Michelia yunnanensis;* 6. *Michelia baillonii;* 7. *Himantandra belgraveana;* 8. *Degeneria vitiensis;* 9. *Belliolum haplipus;* 10. *Schisandra henryi*

在上面不只一次提到過的極妙的 *Degeneria* 屬的單生小孢子囊，雖然已成對地接近，但還沒有結合爲聚合囊。在原始的被子植物中，可以看到從這種接近而尚未結合的小孢子囊到現代的聚合囊的一系列的過渡類型。

早期被子植物的小孢子大概也是如在本內蘇鐵目、蘇鐵目、銀杏屬、木蘭目及其親緣的類型，卽是單溝的。它們是相當的大，還多少是光滑的，龍骨狀的，如木蘭屬所有的。有趣的是現代木蘭屬的原始小孢子，按其外形非常像本內蘇鐵目的小孢子，而且很像蘇鐵目和銀杏屬的小孢子。它們只比蘇鐵目的小孢子稍微長一點，比銀杏屬的小孢子稍許尖一點。它們的溝膜還是連續的，沒有像裸子植物一般

的開口。從木蘭型的單溝小孢子發生所有令人驚異的各種被子植物的小孢子。在雙子葉植物中有特別多種多樣的小孢子。而在單子葉植物中，小孢子在大多數情況下仍保持在單溝類型的水平上。

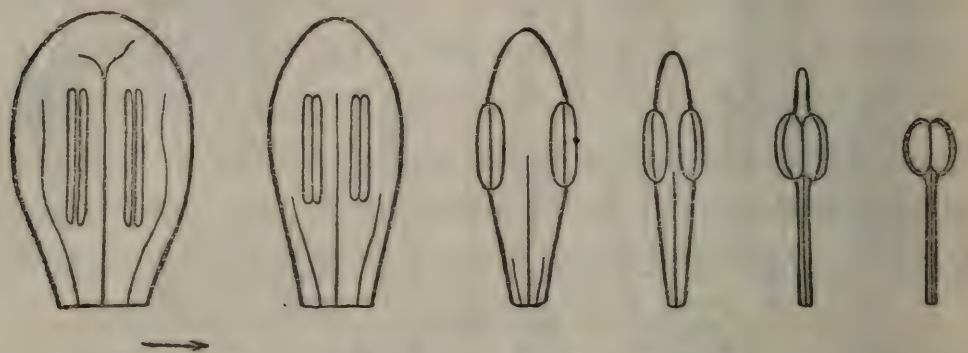

圖 6 被子植物雄蕊(小孢子葉)的進化過程

最古的被子植物大孢子葉還是半閉的類型，如林仙屬的數種和 *Degeneria*。可見，這還是"半被子的"植物。這種原始的心皮還有完整的葉狀的（大孢子葉的）特徵，好像對摺的葉子。它們的脈序是掌狀的，它們有三個輸導束，像被子植物原始的葉子。接近的但還未結合的心皮邊緣，就形成了後來的柱頭表面的原生型。柱頭由接縫發展出來，因此它開始沿着整個心皮延伸。這種下延狀的柱頭我們還在像林仙屬、連香樹屬、雲葉屬、五味子屬等等許多現代原始的被子植物中看到。在像 *Drimys piperita* 和接近它的種以及 *Degeneria* 的這樣的被子植物中，我們發現柱頭的表面好像正是在它們發生的時刻。

在早期被子植物中，胚珠的排列像在 *Drimys piperita* 和林仙屬其他塔斯孟尼亞組的種，在 *Degeneria* 屬和數種其他的原始被子植物中的一樣。因此，它們佔據了心皮內表面的側面部分，且固着於中脈和側脈之間。胚珠多數且相當的大。它們大致從一開始就是倒生的，且具有兩層珠被。它們的珠被雙重性可能甚至比現代的被子植物還表現得更顯著些。被子植物胚珠的"外珠被"大概是從種子蕨變態的和退化的苞被發生的。這種苞被（"Купулы"）也是種子蕨複大孢子葉變態的裂片。因此，如果被子植物"外珠被"是從苞被發生

的，那末它們也就有葉子的本性，這就是說相當於變態的大孢子葉的裂片。這種假設當觀察到外珠被葉狀的發展的和珠被本身發育不全的異常情況中，胚珠的綠色化可以證明。

古代被子植物的大孢子囊，它們有很顯著的"厚珠心"型，就是它們的壁是多層的，由成熟的配子體和胚形成之後長久保留着的許多列細胞所組成的。如在許多現代被子植物中一樣，造孢組織是多細胞的。古代被子植物雌配子體大概就在初期已達到高度的發展水平，這一點甚至於在最原始的現代被子植物中也能觀察到的。雌配子體是八個核的"正常型"。

圖 7　洋玉蘭（*Magnolia grandiflora*）原始的單溝小孢子（高倍的放大）

種子有豐富的胚乳和小的具有兩個子葉的小胚；種皮有厚的發達的像木蘭一樣的薄壁組織層。果實是多蓇葖，個別蓇葖縱裂。種子是依靠動物吃了而散佈的，如蘇鐵目植物。

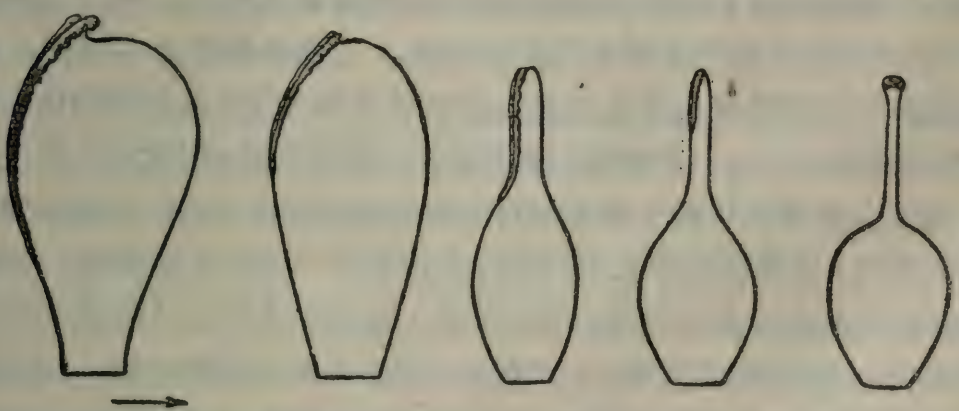

圖 8　被子植物心皮（大孢子葉）的進化過程

這種假想最古被子植物類羣組織的基本特徵，給予我們一個了解較晚類型的開端。在現代被子植物中，沒有保留任何一種包含有

全部這些古代祖先特徵的類型。但是幸而今天還存在的被子植物種類中，我們找到了很多古的特徵。它們是"古代生命的片段"，或者如達爾文(1860)稱這種有機體爲"活化石"。由於某些有利的生存條件，它們避免"競爭和殘殺"活到了我們的時代。在陸地覆蓋植物中，它們平常不起多大明顯的作用，而且主要在有古代的子遺植物區系的地區中遇到。這些"活化石"在前面我們已經不止一次提到過。研究它們對於解決被子植物形態和系統發育最原則性的問題有很大的意義。不明瞭這些植物，在解決被子植物基本器官和組織的起源以及進化的許多最重要問題時將引起很大的困難。

現代被子植物最原始的科歸結於木蘭目，那裏差不多只包含有木本植物。木蘭目具有最多數量的古老特徵。具有古代的無導管的原始裸子植物的木質部類型的木本植物在木蘭目，而且僅僅在它們裏面發現過；在幾個接近木蘭目的目中，還觀察到具有長軸和分離而螺旋形的花部的最原始型的花。僅僅在木蘭目中，我們看到了原始的半封閉的心皮。

這一目最著名的代表屬於木蘭科。木蘭科主要分佈於北半球的溫帶，而且最大數目的種集中於東南亞和北美的東南部；在美洲它們進入巴西東南部，而在亞洲南方分佈的邊界爲爪哇島。在上白堊紀和第三紀時，木蘭科廣泛分佈於北半球。它們全都是木本植物。木蘭科的解剖結構在大多數情況是很原始的類型，而且它們的導管常有所謂梯狀穿孔。這種梯狀穿孔常有很多的橫條，梯狀穿孔在很斜的端壁上常常在外形上與管胞的梯狀具緣紋孔很相像。這種相像不是偶然的，因爲梯狀穿孔中的穿孔是由梯狀具緣紋孔發生的。這種導管的梯狀具緣紋孔轉變爲梯狀穿孔，是由於紋孔的封閉膜消失了的結果。封閉膜的消失可以追踪到導管發展過程的早期。這樣一來，我們深信木蘭科的導管的起源不同於麻黃屬、百歲蘭屬和倪藤屬導管的途徑。木蘭科導管原始的特徵也表現在這方面，即在導管側壁上的紋孔常常也是梯狀的。這再一次證明這樣的導管份子發生於具梯紋管胞，而不是發生於圓具緣紋孔的管胞。木蘭科木薄壁組織

屬於原始的輪界型。但是木蘭科的花比木質部還更原始，還常常有長軸的特徵（花托），而且這種軸有全部縮短而節間接近的莖的結構

圖 9　已落掉了雄蕊的洋玉蘭的花
（A.A. 柯拉柯夫斯基攝）

特徵。任何沒有成見的觀察，研究木蘭屬花的結構，明顯的它是縮短了的具有有限生長的苗。在大多數現代被子植物中，由於花苗性質的軸大大的縮短，已經不常有這麼明顯的表現出來了，但在木蘭科中它還是極爲明顯的。木蘭科的花被還很原始，而且它的全部成員可能有無性的起源，就是從營養葉子發生。在木蘭科的範圍內，可能觀察到花被的數目由 12—18 到 9 的減少，從它們的螺旋排列逐漸過渡到輪狀排列，而且在內外部的區別越來越大（分化成花萼和花冠）。雄蕊多數而螺旋狀排列，也是原始性狀。雄蕊本身也還是很原始的類型，多少成綫狀，延長而高出於花葯，未分化爲花絲和葯隔，且爲三出脈的。小孢子很原始，單溝，呈龍骨瓣狀，和本內蘇鐵目、蘇鐵目及銀杏目的小孢子很相像。心皮多數而且呈螺旋狀排列，常常是分離的。在每一心皮的胚珠的數目常常不多（2—6），但在 *Pachylarnax*

圖 10 *Liliodendron tulipifera* 的花(木蘭科)
(A.A. 柯拉柯夫斯基攝)

屬中，我們找到了多數的胚珠。木蘭科原始的性狀還表現在胚的微小和胚乳的豐富，這些是木蘭目大多數種子所具有的一般的特徵。

很接近於木蘭科的是不大的科 Degeneriaceae，只包含一個種，即生長在菲吉羣島的 *Degeneria*。*Degeneria* 的雄蕊很原始，寬廣，三出脈，未分化爲花絲和葯隔，有四個還是分離的小孢子囊。因此，按照 *Degeneria* 雄蕊的結構，甚至比木蘭科還原始些，因爲在大多數木蘭科小孢子囊是兩個小孢子囊成對地合生，可是在 *Degeneria* 屬中，它們僅僅成對地接近，而尚未合生。和木蘭科一樣，小孢子是單溝的。但是 *Deglneria* 最值得注意的特性是它的心皮。不同於多心皮的木蘭科，在 *Degeneria* 的花中，心皮數目減少到一個，同時又是唯一的保留下來的心皮具有非常原始的結構。*Degeneria* 心皮的邊緣不只還是完全分離的，而且在它們發展的初期彼此之間相距很遠；心皮具有兩行多數的胚珠，排列於與它的邊緣有相當大距離的地方。當開花時心皮邊緣和胚珠之間的廣大空間大大接近，但是除了心皮下部以外，所有的都不接觸，爲多數密集的短腺毛所分開。可見

Degeneria 心皮的柱頭表面還是很古的類型，並且在心皮內面沿着它的邊緣延伸，形成邊緣和胚珠着生的區域之間的空隙。這些分離心皮的邊緣靠近，並且只在果實發展過程中結合。心皮向外反折的邊緣部分覆蓋的腺毛上附有小孢子。在這兒小孢子產生花粉管，經過兩個相靠近的心皮邊緣內表面相鄰接的腺毛中間而達到胚珠。可見，如果反折的心皮邊緣是担負柱頭表面的作用，那末內部腺表面區域執行"引導"組織的機能。

八角科也屬於現代最原始的被子植物。這也是活化石，"古代生

圖 11　*Degeneria vitiensis*

1.帶花的小枝；2.花；3.心皮；4.雄蕊；5.小孢子

命的片段”，在它的組織上它還保存了很多古的特性。八角科是不大的科，分佈於熱帶美洲（從墨西哥到麥哲倫海峽），在東澳洲，在瓊·富納狄斯島（Juan Fernandez），在塔斯孟尼亞，在新西蘭，新喀拉多尼亞和馬來羣島。可見八角科的分佈區比木蘭科的分佈區更接近熱帶，而也像木蘭科一樣，它們分佈於太平洋區域諸國家。同時，如果在過去木蘭科遠遠超出太平洋區域範圍以外，那末化石的林仙屬的遺跡僅僅發現於北美西沿岸和南極洲（Земля Грейама）。顯然，木蘭科和八角科發展的途徑在很早還在被子植物進化初期就分歧了，它們十分顯著的形態的區分也說明了這點。有趣的是按木質部結構、心皮結構和胚珠排列八角科比木蘭科更原始些，雖然根據其他性

圖 12 *Drimys winteri* 帶花的小枝

質，相反地它們更進步些。八角科沒有導管是被子植物古代生命遺跡，而且無可爭辯的是這一科顯著的特性之一。八角科的管胞很長，一般具2—3行大而圓的具緣紋孔。圓形的具緣紋孔是比梯狀具緣紋孔更晚的紋孔式，因此，八角科的木材比幾種原始的裸子植物更進步。但有趣的是在林仙屬和 *Bubbia* 屬某些種的早材(春材)中看到了梯狀紋孔，這種類型的具緣紋孔即是蘇鐵目的一部分，大多數本內蘇鐵目和數種種子蕨所具有的。按其他木材結構的特徵八角科也是很原始的。在八角科花的結構上既能看到原始的特徵，有時甚至有深遠的古老性，又能看到有更進步結構的次生特徵，有時是相當明顯的。花有時單生或成花序，兩性或單性，具有原始的或更完善的心皮(有限的柱頭表面)，有短軸，它們的花被比木蘭科的更加分化。雄蕊常常爲數不多(很少到65)，成幾圈，但爲十分原始的結構，多多少少爲綫狀，尚未分化爲花絲和藥隔，且有時延伸高出於花葯。八角科的小孢子雖然爲單溝的，但是聯合成四分體，具網狀外壁。心皮數也不多(罕到24)，有時它們的數目縮減到甚至只有一個。它們常排列爲一圈，雖大部是分離的，但有時特別在結果實時多少有些聯合(Exospermeae 族)。雖然如此，除美洲外分佈在各處的林仙屬塔斯孟尼亞組的代表中，我們還看到了很原始的心皮，好像成對的葉子。不但如此，在這組代表裏，如 *Drimys piperita* 和其他的種，心皮邊緣尚未結合，但僅僅接近而且不是以表皮，而只以柱頭表面的腺毛接觸。柱頭表面在心皮內面擴張爲寬條，並且從它的最邊緣深入到胚珠的區域。所有這些原始柱頭表面很少相像於一般嚴格局限於心皮的一定部位的柱頭，並且只有腺毛像一般的柱頭。落在蓋滿了分離心皮邊緣的腺毛上的小孢子，在那兒產生花粉管，花粉管進一步通過接近心皮內部的柱頭表面的腺毛之間，這種情形像我們在 *Degeneria* 中所見的。可見，嚴格地說，只有心皮最邊緣的腺表面執行柱頭表面的機能，而內部的腺體區域已執行所謂花柱的"引導組織"的機能，就是促進花粉管的通過。幾種新喀拉多尼亞特產的 *Bubbia* 中，也看到很相類似的心皮類型，在那裏正如在 *Degeneria* 中一般柱頭

表面只有一點點向上靠近。

八角科心皮的原始結構，同時適應於胚珠的原始排列。蓋着腺毛的心皮內表面的邊緣地區執行着如上所說的柱頭的（外部反折的部分）和引導組織的（內部的）機能。因此這兒胚珠離心皮邊緣相當遠，且着生於心皮中脈和側脈之間。*Drimys piperita* 和其接近的種以及 *Bubbia* 屬中的數種（像在 *Degeneria* 屬中一般）胚珠佔據心皮內表面的側面部分。類似的胚珠排列的方式（胎座）同具有最原始心皮結構類型的密切聯系，可以認爲這一種"林仙屬狀"的胎座型是現代被子植物起始的初生的類型。但隨着進化的過程，心皮邊緣結合了，而且柱頭表面逐漸局限於它的上部，廣闊的不育的邊緣的腺毛的區域便逐漸消失。邊緣具腺毛的區域縮短而消失了，是因爲在封閉着的心皮中具有更特化的局限於上部的柱頭表面，它們更不需要。胚珠本身好像接近於心皮邊緣，雖然它們從未達到嚴格的邊緣地位。結果從原始的"側面"胎座式產生了爲多數被子植物所有的一般的"角"胎座式。側面胎座轉化到角胎座的階段可以在八角科範圍內看到。

同樣很有趣的是在現代分成獨立一科的莽草科（Illiciaceae）中原始的茴香屬（*Illicium*）。這一屬共有 40 多種，分佈於東南亞，在馬來亞和北美東南部。化石種發現於北美和英吉利的第三紀以及在澳大利亞的漸新統。這是常綠的小樹和灌木，具有互生的革質的全緣葉。茴香屬最有趣的特徵之一是它的特別原始的管胞似的導管。導管節是長的，具有很斜的有梯狀穿孔的端壁。穿孔很窄而數目很大，達到 150。茴香屬幾乎具有一切我們所知的被子植物中的最原始的導管型的特徵。但是它們的小孢子並非如前所述的科和本內蘇鐵目及蘇鐵目那樣一般是單溝的，而是具三溝的。三溝型比單溝的更晚一些。

同樣有趣的是同型木質部的屬，昆欄樹屬和水青樹屬，現在被分開成爲獨立的昆欄樹科和水青樹科。昆欄樹屬僅僅由一種生長在日本，朝鮮和台灣的昆欄樹（*Trochodendron aralioides*）所組成。在

蘇聯栽培於阿特列爾(Адлер)。昆欄樹屬的管胞很長且在早材中有梯狀具緣紋孔，在晚材中管胞相當狹而具有圓的具緣紋孔。雖然沒有導管，而這種植物的花有很進步的形式，而且小孢子是三溝的。水青樹屬有唯一的種水青樹(*Tetracentron sinense*)，分佈於中國中部和西部以及上緬甸。水青樹屬是落葉喬木。它的管胞是和昆欄樹屬同樣的類型，並且在早材中有大大伸長的梯狀具緣紋孔，在晚材中被圓形具緣紋孔所替代。不過花還是比昆欄樹屬更進步的類型，而且

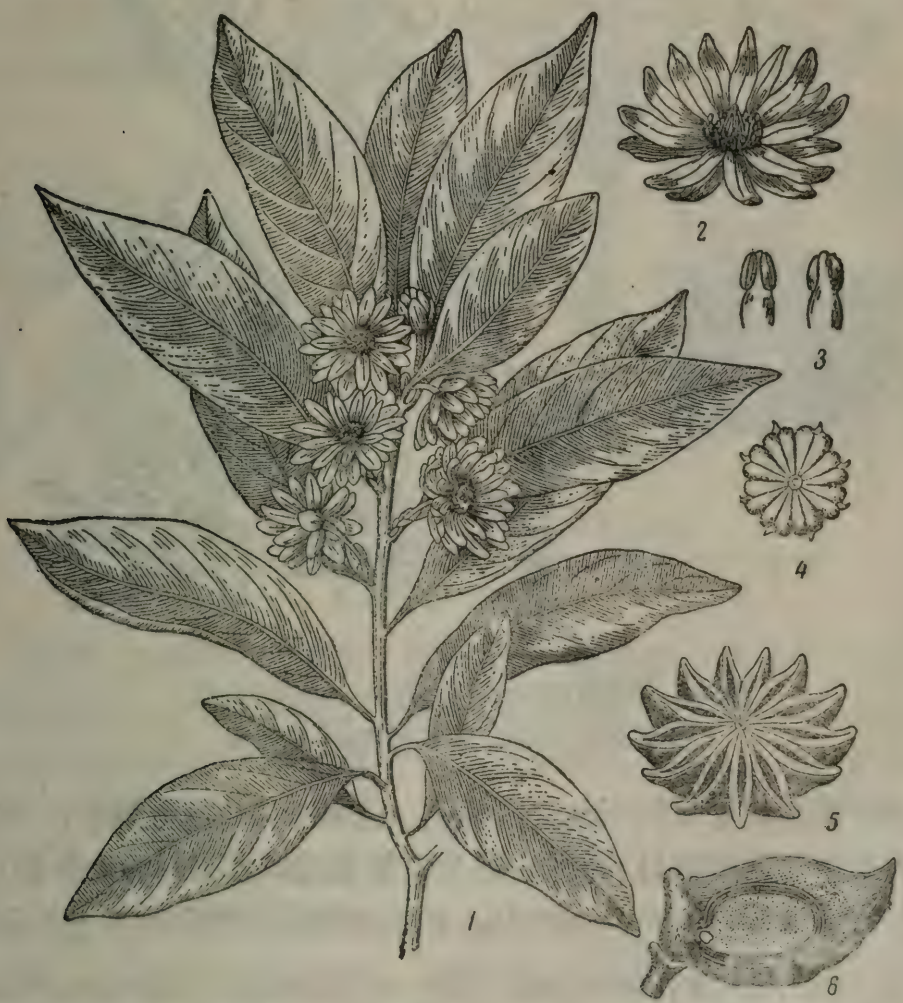

圖13 毒八角(*Illicium anisatum*)

1.帶花小枝；2.花；3.雄蕊；4.未成熟的果實；5.成熟的果實；6.果實及種子的切面

小孢子是三溝的。這樣，有趣的是雖然在許多特點上有相當高度的組織，而在這兩個被隔離而獨立的子遺的屬中，我們還看到了一些古代生命的痕跡，其中最顯著的是它們的無導管性質。

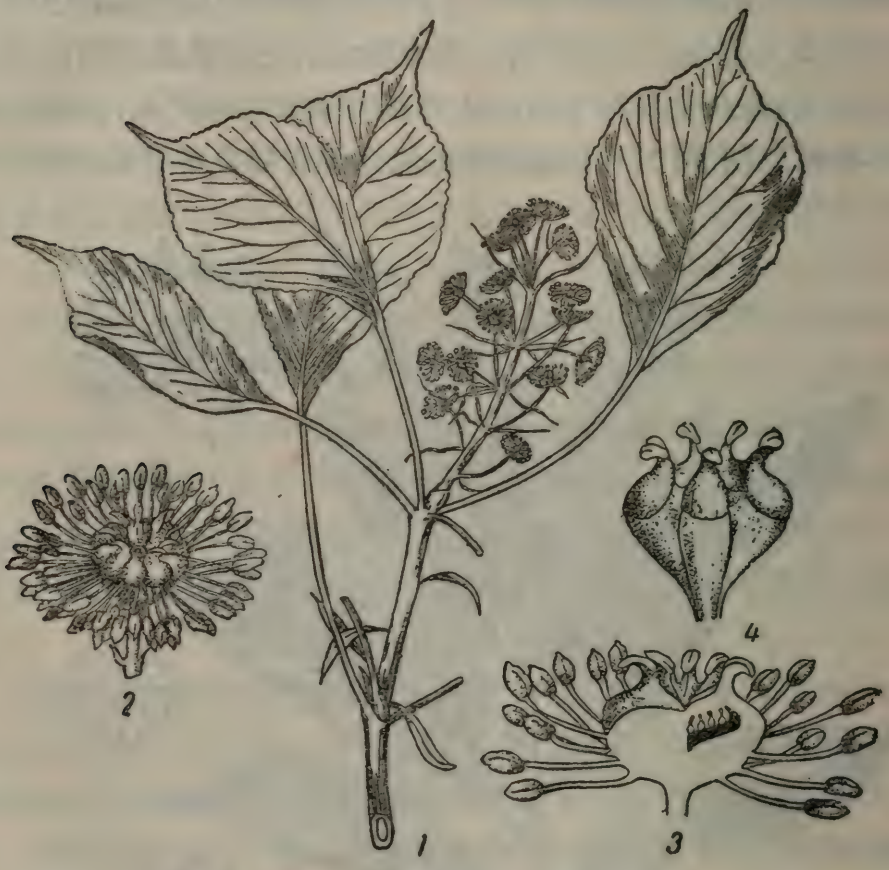

圖 14 昆欄樹(*Trochodendron aralioides*)
1.帶花小枝；2.花；3.花的切面；4.果實

無導管的被子植物不僅是八角科、昆欄樹科和水青樹科。有一些分類學家歸於胡椒目，而另一些分類學家歸於木蘭目的金粟蘭科，在其中有無導管的 *Sarcandra* [1]。這一分佈於熱帶亞洲不大的屬的

[1] 在 1912 年赫利爾 (Hallier) 關於 *Sarcandra* 的無導管性質是什麼也不知道的，把金粟蘭科從胡椒目中分出歸於番荔枝目 (Anonales)。根據他的意見，金粟蘭科由於退化而發生於檬立米科 (Monimiaceae)。金粟蘭科有別於胡椒目，特別是在種子中沒有外胚乳。

無導管性質只在 1950 年才被發現。*Sarcandra* 的早材具梯狀具緣紋孔的管胞佔優勢，而晚材中較窄的管胞有圓形具緣紋孔。在早材和晚材的過渡區中管胞的紋孔是過渡型的。金粟蘭科其餘的三屬具有很原始的導管的特徵。這些導管節非常長，具有很多橫條的（在木珠蘭屬 *Hedyosmum* 中有 100 或更多橫條）梯狀穿孔。如果按金粟蘭科的木材結構有極其原始的特徵，那末按其小而不好看的花的結構，花聚集爲花序，花中具唯一留下的雄蕊，它們的花是有高度結構的。雄蕊雖爲一個並且還與自己的心皮生在一起，但是有原始的結構，好像幾種更原始的木蘭目的雄蕊結構一般。

圖 15　水青樹（*Tetracentron sinense*）
1.花枝；2.花的外部形態；3.花的縱切面；4.心皮；5.果實；
6.小孢子（放大 600 倍）

最後，*Amborella* 屬也是無導管的，僅有的一種生長在新喀拉多尼亞島上，在那兒集中了很多古老的類型。*Amborella* 早先歸於檬立米科，但現在已分爲獨立的 Amborellaceae 科。這是一種灌木，具有互生的，簡單的，全緣或具裂片的葉子。這一屬的管胞有梯狀的和圓形的具緣紋孔，而導管缺如，這只是在 1948 年才確定的。

因此，活到今天的原始和古的類型的活化石已全部呈現在我們的面前。這些類型中的任何一個沒有完全凍結在被子植物“古代生命”的階段，在某種程度上它們都改變了形態而適應於現代的生活。時間是漫長的，但還在它們身上印上了烙印。即使這些過去的影子對於我們說來還是古代被子植物生活的珍貴的古蹟。

第七章　“單被植物”的起源

認識了現今被子植物最古老的特性和熟悉了它們最原始的類型之後，在我們面前揭開了探索的可能性，例如某些導向更現代類型的菊科、唇形科、蘭科或禾本科進化的某些途徑。被子植物從低等類型到它們高等代表的發展道路，我們已能探索，因爲現代科學已能闡明它們低等和高等機構的基本特徵，但這並不是一開始就明白的，而是長期的思想鬥爭的結果。這種思想鬥爭還在達爾文時代已經開始了。查理士·達爾文在他自己不朽的著作“物種起源”中寫道：“我們可以遇到這樣的植物學家，他們認爲那些植物是高級的，在其中一切器官，例如，萼片、花瓣、雄蕊、雌蕊，在每一朵花中都是完全發育的，同時也有另外一些植物學家，大概也有極大的根據，認爲那些植物是高級的，其中具有變化極大的各種器官，而它們的數目可以是縮減的”。因此，根據達爾文的觀點，花被發育的和花部多數的兩性花比單性的，花部少數的無瓣花更爲原始。這意味着這樣的植物，像山毛櫸科、樺木科、木麻黃、蕁麻科及楊柳科比那些植物，像木蘭科、毛茛科、睡蓮科或澤瀉科更爲進步（高等）。但從關於完全的兩性花是初生的，和花部數目減少的單性花是次生的這種合理的假設，沒有立刻作出木蘭科及其鄰近的科是最原始的現代被子植物的應有的結論。這種結論更後才作出，那時在植物學家中關於花的觀念更鞏固了，即花是縮短的帶孢子的苗，具有有限的生長，這種苗和低級的裸子植物的孢子葉球（球果）相符合的。要知道如果花是變相的苗，則原始的苗必然是這樣的，它們最充分的表現出普通苗的特徵，具螺旋式排列的和數目不定的分離的葉子。像現在我們所認識的木蘭科及其親緣植

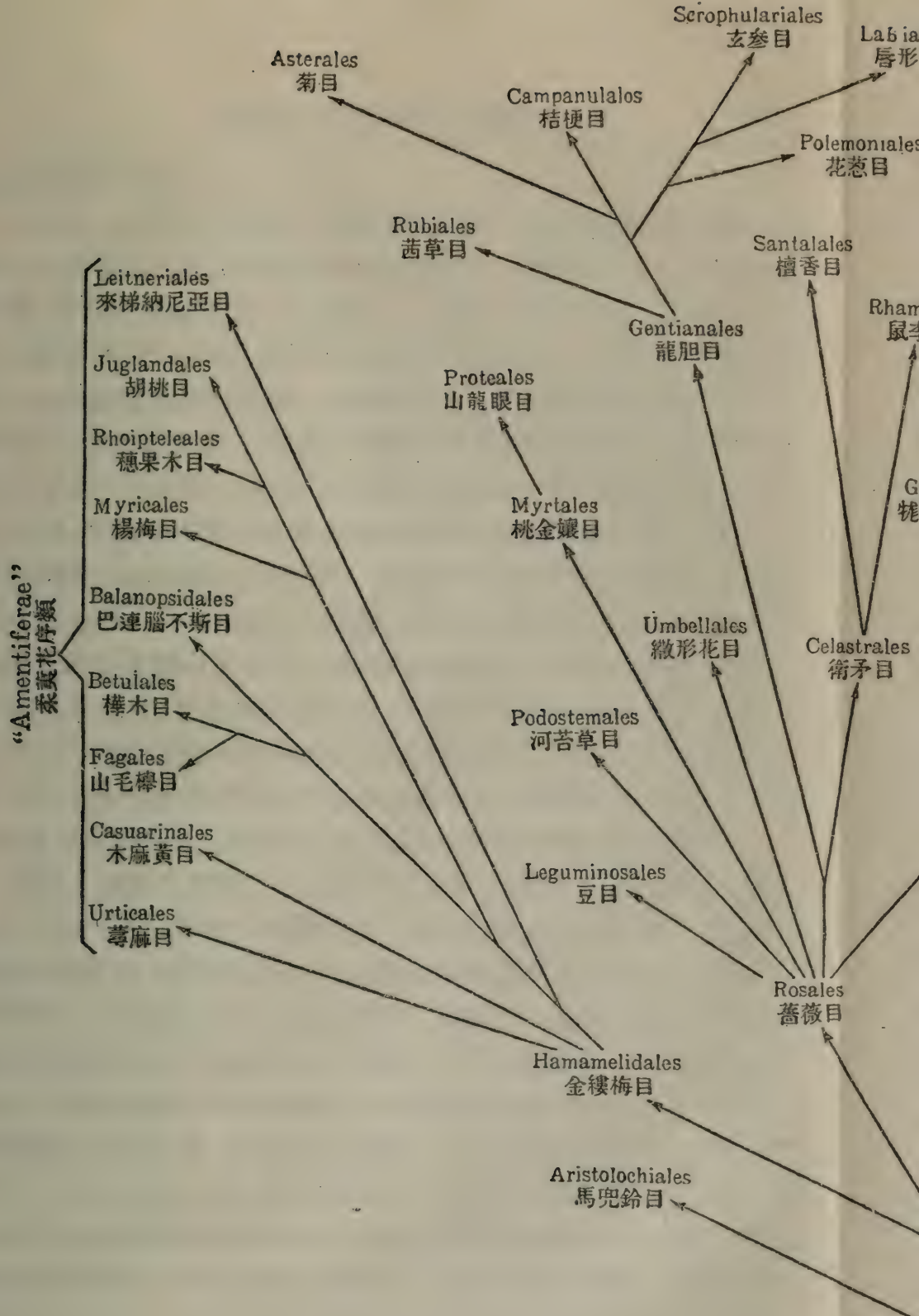
"Amentiferae"
柔荑花序類
Leitneriales
來梯納尼亞目
Juglandales
胡桃目
Rhoipteleales
穗果木目
Myricales
楊梅目
Balanopsidales
巴連腦不斯目
Betulales
樺木目
Fagales
山毛櫸目
Casuarinales
木麻黃目
Urticales
蕁麻目
Asterales
菊目
Campanulalos
桔梗目
Scrophulariales
玄參目
Labiales
唇形
Polemoniales
花葱目
Rubiales
茜草目
Gentianales
龍胆目
Santalales
檀香目
Proteales
山龍眼目
Myrtales
桃金孃目
Umbellales
繖形花目
Celastrales
衛矛目
Podostemales
河苔草目
Leguminosales
豆目
Rosales
薔薇目
Hamamelidales
金縷梅目
Aristolochiales
馬兜鈴目

圖 1

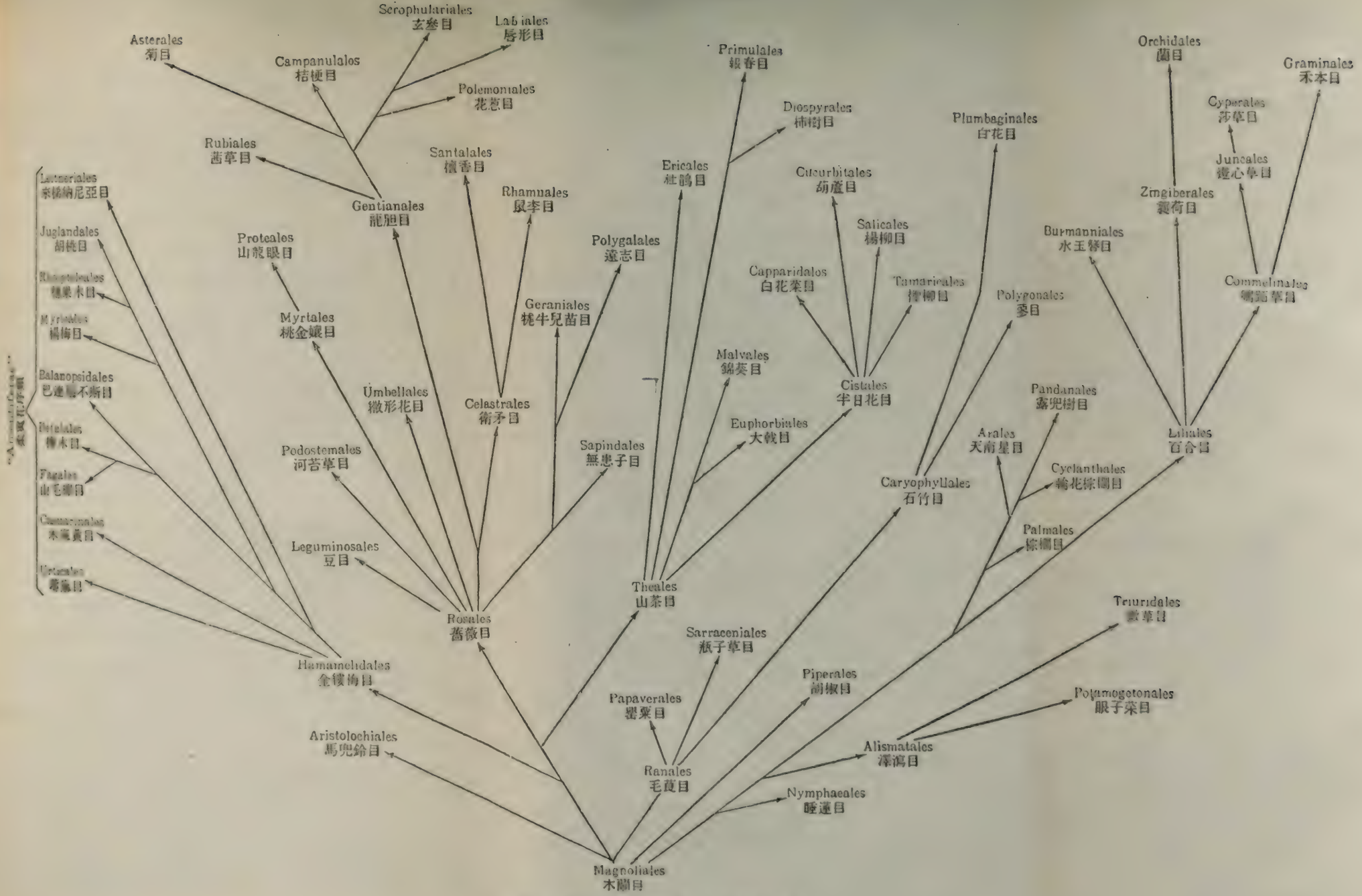

圖 16　被子植物親緣系統圖（依據塔赫他間，1952）

物的花就是這樣的。

在現今，在科學上還確定了被子植物統一性的思想，這種統一性即基於所有多種多樣的類型共同起源於同一開端的類羣。這種祖先的類羣，像我們所看到的，爲木蘭目。與更古老的，它們原始的起源類型（種子蕨）已絕滅的裸子植物類羣不同，在更年輕的被子植物類羣中，它們祖先類型的代表，雖然强烈的變形，但尙能過渡到今日。這種情況，在相當程度上補償了古植物學上關於被子植物過去歷史資料的不足。因此裸子植物的系統樹的構成絕大部分是根據化石類型的研究，而被子植物系統樹的構成幾乎完全基於現代代表的研究。被子植物的系統樹還是"活的樹"，而並非絕滅類型的譜系樹。這種譜系樹的基礎是活的木蘭目。顯然，這並非意味着現今被子植物直接起源於現今木蘭目的代表。要知道木蘭目，八角科及其鄰近的目，像我們所見到的，已經是成功了的，或多或少在各方面特化了的類型，在它們中間已經不再保留全部的原始特性。因此當我們說到木蘭目時，作爲在被子植物進化中的起源類羣，我們並非指現今的類型，而是更原始的化石類型，尙未被古植物學家所發現的類型。

承認木蘭科及其他"多心皮植物"是被子植物原始的類型不能不導向下列的結論：所謂"單被植物"，即具簡單的單性花的木麻黃、山毛欅科、蕁麻科、楊柳科、胡椒科及其他植物是次生的，以及它們的花的"簡單"並非是原始的，而是進化的。還在上一世紀，某些先進的植物進化學家已經發生這種思想，"簡單"可以有兩種——初生的和次生的。同時在那個時候的科學中，單被植物被認爲是被子植物最低級的類羣，就是因爲它們的花的簡單。這種思想的殘餘一直保留到今天。Б.М. 科佐-波梁斯基在他的"有花植物的祖先"（1928）一書中，給予這種認爲單被植物是原始的思想以科學的評論。科佐-波梁斯基論進化論以前時期的分類學寫道："就是這個時候，當進化的思想在生物學中尙未受到大家承認時，具體知識的狀況是十分不能令人滿意的。那時還沒有抱定這種思想，必須區別兩種'簡單'的結構：尙未達到更高級結構的原始的'簡單'和已經喪失較高級結構的簡化

的'簡單'。沒有考慮到兩種'相似'形式之間的差異：本質上的'相似'(同源——即按照內部結構，按照與其他部分的關係，按照發育等的相似)和表面的'相似'，即同功，由於前者是起源的共同性，而後者是生存條件的共同性"。A.A. 格羅斯蓋姆(1945)對"單被植物"原始性的觀念給予類似的論斷，他也是從花是一般的苗的觀念出發。按照他的意見，"兩性花是古老的和原始的類型，而一切情況和一切形式的雌雄異花是進化過程的次生結果，而不是它的開始"。A.A. 格羅斯蓋姆認爲"單被植物"(單被花類 Monochlamydeae)是花結構的"特化的簡化"。它們的花並非初生的簡化，而是次生的簡化。"這種次生的，爲初期分類學家照例當作初生的'簡化'，直到現在還是一個妨礙，它攪亂了許多有花植物的系統。這是不了解花的辯證的發展及其相互作用的最顯著的例子，是韋特士坦及恩格勒的系統包含着把單被類的花看作是'簡單'的錯誤假設。雖然我們現在認識了單被花類並非是簡單的，而是簡化的，終究使人迷惑的傳統力量使得只有少數分類學家在建立分類系統時能作出這樣正確的結論"。其次，A.A. 格羅斯蓋姆還回到這個問題上寫道："所有單被植物的形態學，甚至從恩格勒形態學法則的觀點，很清楚是次生的，但不勝引爲驚訝的是作者本人的 35 條'形態學法則'却漠視和忽略了形態學的事實，以單被花類爲例證明關於形態次生性比任何其他類羣爲好。大多數單被植物是單性的，這一點已經指出了它們的次生性。在整個單被植物中下位子房的發育，少數的花輪(雌蕊羣總是一輪的)，每輪只有少數的份子，尤其是花被的簡化，甚至花被完全消失(胡椒目，楊柳目)——所有這些很清楚的是高級結構的次生特徵。雄蕊與花被中的萼片相對的排列，在它們的原始性上，像恩格勒及以後的 H.И. 庫茲湟佐夫(Кузнецов)所主張的，和雄蕊與萼片互生相比，可以認爲僅是次生的現象"。A.A 格羅斯蓋姆及其他作者把這種單被植物花的簡化和從蟲媒過渡到風媒相聯系起來。

我們觀察了某些單被植物類羣，試圖指出它們結構的次生特性。我們從胡椒目開始，H.И. 庫茲湟佐夫(1936)認爲胡椒目是"獨特的

站在分類系統中"。胡椒目缺少花被無疑是次生現象，是和過渡到風媒相聯系的，可以用原始的三白草屬（*Saururus*）有時有花被的存在來證實。風媒花的過渡在這裏引起了個別花的簡化，形成稠密的花序，以適應於風的傳粉。因此胡椒目的代表不是初生的單被植物，而在過去曾具有正常發育的花被。同時胡椒目沒有從被子植物的系統中分離開來，而是像恩格勒，韋特士坦，庫茲涅佐夫及其他支持者認爲是單被植物的原始性。胡椒目無疑是從木蘭目起源的。它尤其接近金粟蘭科，也具有許多拉克多里科(Lactoridaceae)的共同性。

首先應該注意到胡椒目具有托葉，在胡椒目中托葉像木蘭科一樣包圍着芽的頂端。在胡椒目的三白草科（Saururaceae）中最原始的代表的導管具有原始的梯狀穿孔，在側壁上具有許多橫條和梯狀的或間隔的紋孔，異常接近木蘭目的導管所具有的樣子。在胡椒目中，節是三腔隙的(原始的特徵)，而更重要的是三白草科還存在單溝的小孢子，和金粟蘭科的 *Ascarina* 屬的小孢子也有明顯的單溝，少有無溝的（蕺草屬 *Peperomia*）。最後，雌蕊羣在原始的三白草屬中是心皮分離的，這使胡椒目極大的接近了木蘭目。胡椒目不同於木蘭目的特點主要僅僅是外胚乳的存在。因此，胡椒目是直接起源於木蘭目的類羣，而且還並沒有失去和自己祖先的聯系。

在單被植物這混雜的類羣中，也常常包括石竹目，亦稱中央種子目。這一目也認爲是原始的和曾否認(有時現在也否認)它們起源於"多心皮植物"的一個類羣的可能性。Н.И. 庫茲涅佐夫認爲由蕁麻目分出。而赫利爾（Hallier, 1912），別賽（Bessey, 1915），Х. 戈比Гобн, 1916），Б.М. 科佐-波梁斯基(1922)和許多其他作者具有充分的根據認爲石竹目直接由毛茛目分出，而毛茛目也是起源於木蘭目。和毛茛目最密切聯系的是石竹目中最原始的商陸科。關於這一目的起源問題，要不是在其中按照某些科的特徵，如商陸科，不是有相當足夠的原始性，大概會遇到極大的困難。因此 Б.М. 科佐-波梁斯基是完全正確的，他肯定了中央種子目起源問題歸結於商陸科來源的問題。而商陸科還表現出許多接近毛茛目的特徵，尤其是接近毛

莨目中的防己科。在商陸科中還可以遇見具有眞的離心皮雌蕊的類型(*Anisomeria*, *Ercilla*, 商陸屬中的 *Phytolacca* 亞屬),因此更接近毛莨目。而和毛莨目的親緣關係,可以說不僅是有離心皮雌蕊的存在。在原始的商陸科中,除了離心皮雌蕊外,我們也可以遇到毛莨目型的三溝的小孢子,具有溝膜中部的顆粒狀彫紋和薄的花粉外壁的特徵。商陸科及其他中央種子目植物的種子有外胚乳的存在,指出和離心皮目的親緣關係,那裏外胚乳也在某些科中遇到,而彎曲的胚也指明和防己科的親緣關係。在中央種子目中有時也可以遇到托葉,而托葉對防己科某些植物也是存在的。許多石竹目植物莖的多形成層的結構也和防己科相似。生物化學的資料(在藜科和仙人掌科中出現衍生的異喹啉)也說明和毛莨目的親緣關係。

而特別有趣的是金縷梅目,它也被韋特士坦包括在混雜的單被花類的類羣中。金縷梅目的有趣主要它是一個聯系的環節,一方面和木蘭目,另一方面和單被植物中的木麻黃目,蕁麻目,山毛櫸目,胡桃目,楊梅目等聯系。金縷梅目緊密的和木蘭目相接近,在木材的解剖結構上尤其接近,而大多數金縷梅的花是相當高級特化了的和明顯地表現出花部或幾種花部的退化,而常常形成頭狀花序和葇荑花序的特徵,這是和逐漸從蟲媒花過渡到風媒花相聯系的。金縷梅目花的進化是從兩性的和蟲媒的類型過渡到單性的、無花瓣的和風媒的類型,從離心皮雌蕊羣的形式到合心皮雌蕊羣的形式。小孢子的進化是從三溝類型(水靑樹屬及昆欄樹屬的小孢子類型)到多孔的類型,酷似許多"葇荑花序類"的小孢子。按照它們許多的特性,金縷梅目的原始的代表和昆欄樹科、水靑樹科相似。佐萊列捷爾(Золеревер, 1899)已經表示過這種思想,金縷梅科是通過中間類型而和昆欄樹科聯系的,按照他的意見,卽通過連香樹屬(*Cercidiphyllum*)和杜仲屬(*Eucommia*)。以後赫利爾(1903)說明金縷梅科是廣義的木蘭科和所謂"葇荑花序類"類羣之間過渡的類羣。他把昆欄樹科歸於金縷梅科。在戈比(1916)的系統中,金縷梅目(包括金縷梅科,連香樹科,杜仲科和篠懸木科),也是由木蘭目分出來的。科佐-波梁

斯基(1922)把金縷梅科從昆欄樹科分出來。金縷梅科和昆欄樹科及水青樹科的親緣關係也爲克魯阿沙(Croizat, 1947)所指出。尤其是在它們的雌蕊羣結構上,包括花柱枝的結構,具有沿合縫向下彎曲的還是原始柱頭的許多共同性。

組成單被植物核心的目的類羣是從金縷梅目獲得的。這些目常常合併爲"蓁蕎花序類"。現今可以認爲已經清楚,它們是風媒的金縷梅目進一步的發展,金縷梅目的花已達到極大的簡化,而花序更特化以適應風的傳粉。蕁麻目處於最接近金縷梅目的地位。

蕁麻目通過杜仲科和金縷梅目緊密的聯系,也可能直接由它起源的。杜仲科係由單一的杜仲屬組成,一方面表現出和金縷梅科的親緣關係,另一方面和蕁麻科有親緣關係。因此某些作者把它接近於原始的科,而另一些作者把它放在蕁麻目中,靠近榆科,或者至少指出有這種聯系的可能性。佐萊列捷爾(1899)根據下列特徵把杜仲屬包括於金縷梅科中:無花被的單性花,具尖端的葯隔,兩個合生的心皮,具上部的倒生胚珠和發育良好的柱頭,大的胚,梯狀穿孔的導管,纖維狀份子有具緣紋孔及窄的單列射綫。同時佐萊列捷爾已經指出杜仲屬在科中佔據相當孤立的地位,因爲雌花還是單獨的,而果實完全成另一種結構。此外,在金縷梅科中是沒有乳汁管的,而梯狀穿孔在杜仲屬中只在初生木質部遇到。杜仲屬遠爲接近蕁麻目的各科尤其是接近榆科。與榆科的親緣關係的可能性最先爲奧立凡(Oliver, 1819)所指出,他基於一般相似及其果實類型的相似。後來的作者也指出過葉子脈序的相似和花、花序、果實、種子及木材結構的相似。其中這種解剖結構上的特徵的相似也是十分重要的,如單穿孔,導管側壁上互生的紋孔,導管節的長度,有具緣紋孔的纖維狀份子,射綫特化的水平和胞壁整個或部分矽化或灰化的單細胞的圓錐形的毛。因此蕁麻目是通過杜仲科而和金縷梅目相聯系的。

由僅僅具有一個木麻黃屬(*Casuarina*)的木麻黃科所組成的木麻黃目,也緊密的和金縷梅目相聯系。這一屬主要是在澳大利亞的,而也能在新喀拉多尼亞、塔斯馬尼亞、馬來亞、菲律賓、馬斯卡倫斯基

羣島、太平洋各島遇到。恩格勒和葦特士坦把木麻黃放在雙子葉植物系統最開始的地位，而按照 H.И. 庫茲湟佐夫的意見，它是被子植物中最值得注意的，最簡單的類型之一。庫茲湟佐夫寫道："實在的，木麻黃在許多方面是一個奇怪的植物，具有許多極端原始的特徵，可以說是"古老的"特徵，完全不是現今極大量的活的有花植物所固有的。它像是完全從另一個世界所產生的。按照木麻黃在結構上一系列的特徵，似乎更接近於裸子植物，甚至蕨類植物，可是按照它的花和果實的結構無疑的是屬於被子植物的雙子葉植物。同時在雙子葉植物中，木麻黃在分類系統上完全佔有孤立的地位，初看起來在其他的被子植物中覓找親緣關係是困難的，而且甚至覓找它們的同功形態也是困難的"。因此隨着恩格勒之後，庫茲湟佐夫認爲木麻黃屬完全站在雙子葉植物系統中獨特的地位，並不和其他科聯系。難道就是這樣的嗎？

驟然看來，木麻黃似乎眞的處在雙子葉植物中完全獨特的地位，而要說明它和其他被子植物系統發育的關係是十分困難的。然而木麻黃這種表面上的獨立性被解釋爲它的生殖器官和葉子的高度而獨特的特化，與被子植物比較變成更和麻黃相似。風媒、單性花、全部缺少花被[1]、極度退化的單雄蕊雄花唯一的雄蕊有分裂的趨向，雌蕊羣十分特化的類型，子房室後部的萎縮，具 2—4 胚珠及萎縮後只有一個胚珠成熟，種皮和苞片相聯合，種子內缺少胚乳，大的胚——所有這些都是高級進化發展的特徵，遠遠地深入到形態的特化。它們退化的鱗片狀葉子，許多解剖上的特性，也同樣是特化的特徵，以及一般是風媒的退化的花所有的合點受精和多細胞的孢原也是特化的特徵。小孢子也是特化的類型，它的孔和樺木科的小孢子極相似，也和榛科(Corylaceae)、楊梅科(Myricaceae)和胡桃科(Guglandaceae)相似。但木麻黃並不是像初看時那樣單獨和分離的。按照許多形態學的特徵它們接近這些目，如蓼麻目、樺木目和金縷梅目。瓦

[1] 根據葦特士坦(1935)及 H.И. 庫茲湟佐夫(1936)，雄花具有兩個苞片狀花被，但是這是不正確的。代替花被的是它們具有一對向上的苞片。

爾敞 (Warming) 把木麻黃科放入蕁麻目中，雖然加上疑問號，而他這樣做並不是沒有一些根據的。按照木麻黃花的許多結構的特徵，無疑的是接近於蕁麻目。它們的雌蕊羣是由兩個中央心皮組成的，爲假單心皮，而單種子的翅果好像榆的翅果。木麻黃的兩個長的柱頭也是蕁麻目某些代表的特徵。在另一方面木麻黃按照雌蕊羣的結構及發育接近樺木科，甚至接近楊梅科（戈比，1916）。難怪在赫利爾的分類系統中，木麻黃是處於楊梅科和樺木科之間；合成葇荑花科 (Amentaceae)。木麻黃的接近樺木科並非解釋爲直接由樺木科起源的，而最可能是從金縷梅目類型共同起源的。別賽 (1915) 已經把木麻黃科從金縷梅科中分出來，這完全被（莫斯利 Мосли，1948）以最新的形態學、胚胎學和解剖學的研究所證實了。按照木材解剖木麻黃比金縷梅目要高些（而比蕁麻目原始），它們的花是金縷梅科類型的花退化和簡化的結果。木麻黃一切最重要的結構上的特徵終能在某些金縷梅科的代表中遇到。這些特徵就是單性的和風媒的花及花序的結構，退化的花被，由兩個中央心皮形成的雌蕊羣，僅有兩個胚乳的存在等等。

聯系到山毛櫸目，樺木目，Balanopsidales, Leitneriales 和其他葇荑花序類的系統發育的研究，必然會得出同樣的結論。所有這些目的特徵，明顯地表現在花部退化的過程，花部數目的減少和花序的特化，都和對風媒的適應相聯系的。但這種花的簡化，不能認爲是簡單的退化，因爲在風媒花的進化道路上這種變化是進步的和導向更特化的類型的發生。除此之外，這種花的簡化也和花序高度特化的發生相聯系的，它們的結構比原始的單花遠爲複雜。花的簡化和花序的複雜化相聯系着。

最後，也可以考察一下組成楊柳目的楊柳科的原始性問題。楊柳科長期沒有找到它在分類系統中的地位，而和樺木科、山毛櫸科、木麻黃科、蘭科等比起來，和它離得如此的遠。哈欽松 (Hutchinson, 1926) 把楊柳目同時和葇荑花序類從金縷梅目中分出來，這完全和楊柳科的形態的資料不符合的。按照雌蕊羣的結構和許多其他

的特徵，楊柳科是半日花目（Cistales）的後代，而並非金縷梅目的後代。按照種子上冠毛的存在，胚珠的基部排列和蒴果的等裂，楊柳科和檉柳科相似，因此許多人認爲它們有親緣關係，甚至認爲它們是從檉柳科起源的。楊柳科和檉柳科是有親緣關係的，但它們的親緣關係僅是共同起源於更原始的椅科（Flacourtiaceae）。楊柳科無疑是從椅科起源的，這早就爲赫利爾（1908, 1911, 1912）以及後來一些作者令人信服的指出過。楊柳科尤其和椅科、一部分 Homalieae 科接近，在它們之中已經可以觀察到這種發育的趨向，導向楊柳科類型的發生。和楊柳科的類型最接近的，我們在 Idesiinae（Flacourtieae）類羣中可以看到，例如單種型的日本及中國的山桐子屬（*Idesia*），在木材解剖上，也可以證明這一點。艾契勒（Eichler）和凡立諾夫斯基（Velenovsky）已經想到楊柳科的花是從兩性的蟲媒花發生的，具有正常發育的花被。這種假設也可以用楊柳科的花明顯表現的退化過程來證明，也可以用不退化的返祖的反常情況來證明（兩性花）。楊柳科花的輸導系統的研究，以及在反常情況中，也使某些現代作者得出結論：楊屬及柳屬的蜜腺是花被强烈的退化，由於退化而改變了自己的機能的結果。這樣，在楊柳科中存在的花被的遺跡，因而可以認爲確定了的是它們的祖先爲典型的蟲媒植物。

第八章　單子葉植物的起源

被子植物分成單子葉植物及雙子葉植物，還在約翰·雷（John Ray十七世紀末）時代已經採用了，一直保持到今天。尤其是本世紀開始的二十五年中許多植物學家，企圖證實單子葉植物並不是一個分枝而僅僅是被子植物發育上沒有得到成功的一個階段。把單幹的單子葉植物區分成爲個別的，在它們之間無親緣關係的類羣，把這些類羣放在雙子葉植物分類系統中的不同地位，這樣是不可能具備足夠的令人信服的根據的。因此在大多數現代的分類系統中單子葉植物按照單元的系統發育的起源仍是保持單幹的。

只有非常少數的最近的植物學家像布士（Буш, 1940）和格羅斯蓋姆（1945）隨着庫茲涅佐夫之後，倡議單子葉植物是二元的類羣，即有雙重的起源。但大多數現代作者站在單子葉植物單元起源的觀點上，即認爲它們是被子植物自然發育的幹系之一。這種關於單子葉植物單元起源的思想是基於歸入單子葉植物中的各科的緊密聯系的基礎上。單子葉植物無疑是彼此極有區別的十分分化的類羣和有極端不同的形態。可是不論怎樣有區別，例如浮萍科（Lemnaceae）和天南星科（Araceae）。但通過天南星科中的大漂屬（*Pistia*）很容易確定它們的親緣關係。通過不同的中間類羣所有單子葉植物系統發育上都可以在彼此之間聯系起來，而形成同一起源的單獨的發育支。

單子葉植物究竟是怎麼樣起源的呢？對於這個問題在科學中曾經提出過極不相同的假設。但在現時幾乎都公認單子葉植物起源於雙子葉植物。同時一切事實，包括古植物學的資料，都說明單子葉植物還在被子植物進化的黎明時期已經發生。它們的祖先是一些最原

始的雙子葉植物。在原始的單子葉植物中還保持具有離心皮雌蕊羣的類型，即是由分離的心皮所組成的。如花蘺科(Butomaceae)，Limnocharitaceae，澤瀉科(Alismataceae)，某些棕櫚等。原始單子葉植物離心皮雌蕊的存在無疑證明單子葉植物的祖先可能就是木蘭目、毛茛目及其相鄰的類羣的雙子葉植物。

單子葉植物的祖先大半被認爲是毛茛目(毛茛科，小蘗科及其相鄰的科)。可是毛茛目的小孢子是三溝的，多溝的，或多孔的，從不會是單溝的，同時大多數的單子葉植物的特點就是具有單溝的小孢子，而單溝的小孢子在所有被子植物花粉的類型中是最原始的，因此按照單子葉植物小孢子的結構比毛茛目更爲原始。因此具有單溝小孢子的雙子葉植物可能才是單子葉植物的祖先。衆所周知，單溝小孢子在許多木蘭目的代表，睡蓮目的大多數植物，胡椒目和馬兜鈴科(Aristolochiaceae)的 *Saruma*，即比較不多的雙子葉植物中可以遇到。就是在這些雙子葉植物中應該找到最接近單子葉植物化石祖先的類羣。但要得出這樣的結論也應該分析單子葉植物其他的特徵。

像單子葉植物輸導系統的現代比較解剖學的研究所指出的，單子葉植物導管的發生和雙子葉植物是無關的(起特耳 Cheadle，1953)。這證明在原始的單子葉植物中或者是完全沒有導管的，像水鼈科(Hydrocharitaceae)，或者僅僅在根中具有導管，像花蘺科，Limnocharitaceae 和澤瀉科。而在大多數其餘的單子葉植物中，包括最特化的，在其他的器官中(常常在整個植物的部分)也具有導管。起特耳由此作出結論，單子葉植物導管的發生開始於根的後生木質部中，以後也在莖及葉子之中。即在根的後生木質部中遇到最原始的導管類型——具有梯狀穿孔，共計多於 100 的橫條。因此，如果單子葉植物導管獨立起源的思想是正確的(而在極大程度上是可能的)，則我們應該在無導管的雙子葉植物中去尋找單子葉植物的祖先。

在古老的雙子葉植物中，無導管的類型，像我們所看到的，僅在一部分原始的木蘭目代表中保存着。而在草本雙子葉植物中只有睡

蓮目是初生的無導管植物。雖然這一目的代表能趨向水生生活的方式，但在這種情況中導管的缺少大概並非是退化的結果。在水生的環境中，並不一定能引起導管的退化的，而它們也常常保留的，例如典型的水生植物像雨久花科(Pontederiaceae)、眼子菜科(Potamogetonaceae)等的根中。在睡蓮目植物的根中導管也常常可以完全保留的。但睡蓮科的導管在後生木質部中也可以完全缺少，我們在這裏只能發現極長的十分原始型的梯紋管胞。因此睡蓮目類羣的最基本特徵是原生的無導管同型木質部。如果要尋找最接近於最可能的單子葉植物的祖先的類羣，我們祇可以在木蘭目和睡蓮目中加以選擇。

在單子葉植物中完全缺少眞的雙子葉植物型的木本類型。棕櫚，露兜樹及其他木本狀單子葉植物既不是喬木也不是灌木，而是只有發生在單子葉植物進化過程中的完全特殊的生長類型。而澤瀉目(Alismatales)中最原始的單子葉植物是典型的草本類型，在許多方面很接近睡蓮目的代表。因此可以得出結論，最接近的單子葉植物的祖先是草本植物，和現代的睡蓮目尤其是和原始的蕑菜科(Cabombaceae)植物具有許多共同點。

這樣一來，我們可以獲得結論，單子葉植物起源於最古老的，大概早已絕滅的睡蓮目的代表，而睡蓮目是起源於木蘭目。至於說到毛茛目，它也是木蘭目的後代，爲進化特殊的一綫，而並非與單子葉植物的祖先相接近的。

單子葉植物的起源是和它們祖先的水生或兩棲的生活方式相聯系的。原始單子葉植物形態及系統發育的研究獲得肯定的結論，它們發生於最古老的雙子葉植物的一支，是水生生活進化的結果。觀察水生沼澤生的雙子葉植物可以證明，在水的環境影響之下，許多草本類型發生一定的單子葉植物結構的特徵。營養器官一般的退化是水的環境對植物結構作用的基本結果，即營養器官相當的簡化。植物的許多部分和組織的發育或多或少停滯了，消失了在水中不必要的爲適應陸地生活的器官，抑制主根的發育，簡化了所有營養器官的

解剖結構，它們的輸導系統退化了，形成了氣道等等。按照它們營養器官的結構，許多水生植物符合於陸生種類較早的發育階段，即是幼態的類型。因此可以作出假設，單子葉植物是從水生的幼態的雙子葉草本類型起源的。這樣，單子葉植物是由於草本雙子葉植物水生生活進化的結果所發生的。

單子葉植物最大的特點之一是它的胚，僅僅具有一個頂生的子葉。在單子葉植物中所遇到的雙子葉的胚僅是十分稀有的反常的返祖現象(例如在百子蓮屬 Agapanthus 中)。而在雙子葉植物中某些種甚至某些屬，它們正常的發育一個子葉的胚。這就是 *Ficaria*、紫堇屬(*Corydalis*)某些種、仙客來屬(*Cyclamen*)、知蘭芹屬(*Carum*)、苦苣苔科某一些種等等。它們的第二個子葉或者是退化(仙客來屬)或者是完全消失(*Ficaria* 屬、知蘭芹屬等)。可是從發育史上顯示出來，這些"假單子葉"植物子葉的着生是成另一樣子的，即是倒生的而並非頂生的。因此，雙子葉植物的單子葉胚的起源是另一形式的，不同於典型的眞的單子葉植物的單子葉胚。在前一情況中單子葉的胚起源於兩個子葉中的一個子葉不發育的結果，而第二種情況它的起源應該是不一樣的。問題的困難在於，在大多數的雙子葉植物中所遇到的二個在胚軸生長點的兩側對稱排列的子葉，在單子葉植物中既無類似的結構，在它的胚胎發育中，也沒有一個相同的階段。單子葉植物唯一的子葉的生長點正是分佈在胚軸上，而類似於胚的側生生長點的任何其他生長點，這裏是沒有的。這樣完全可以作出自然的結論，第二個生長點的不發育不能算作這個生長點從來也沒有的簡單的原因。誠然在許多雙子葉植物中(例如在 *Ficaria* 中)可以觀察到兩個子葉中的一個發育不足，而發育的子葉在這樣的"假單子葉"植物中，按照和胚軸的關係總是側生的，從來也不會像現今的單子葉植物那樣頂生的。此外，不同於眞的單子葉植物，不發育的一片子葉的痕跡還常在胚發育的早期可以看到。在這種情況中單子葉的胚究竟怎樣起源的呢?

雙子葉的胚過渡到單子葉的胚是對稱排列的器官數目變異的個

別情況。這種器官的數目，例如在輪生中葉子的數目，決定於葉原基的數目和它進一步的發育。因此，這種器官的數目的減少可以用減少原基的數目的方法，或者在它們發育的早期階段上合生的結果。在雙子葉植物的胚中，子葉數目的減少究竟是用什麼方式呢？

詳細的研究了單子葉植物輸導系統及子葉發育的歷史，清楚地指明它們並不是"雙重的"本質，即並不是像以前所假設的那樣是兩個子葉合生的結果。因此子葉數目變化的剩下的可能只能是原基數目改變的結果。和輪生中葉子的數目一樣，僅在早期可以劇烈的變化，即改變原基的數目，因此具有兩個側生子葉的胚轉變成只具一個頂生子葉的胚，可能僅在發育的開始階段才能實現。這究竟怎樣發生的呢？在 1945 年我已經提出過假設，雙子葉的胚的轉變爲單子葉的胚是由於兩個側生生長點被一個頂生生長點所代替的結果，即並非是逐漸的，而是突發的，中斷的（飛躍的）。這樣來了解單子葉胚的起源對缺少第二個子葉的任何痕跡就很容易解釋了，即使在最原始的單子葉植物中。

單子葉植物另一個特徵是在莖中的形成層幾乎完全退化。可是在許多單子葉植物中在維管束內可以看到形成層的遺跡，可以說過去它們具有活動的形成層。形成層的退化伴隨着莖的薄壁組織化和葉基的强大發育，引起單子葉植物特有的莖的特殊類型，即所謂散生中柱。與雙子葉植物典型的莖（眞中柱）不同，在散生中柱中封閉的維管束在橫切面上是星散的。單子葉植物的莖就以這樣的特點來和佔絕對優勢的雙子葉植物相區別。在整個單子葉植物中僅薯蕷科（Dioscoreaceae）一些植物在幼莖中有排列成一圈的輸導束。而另一方面在睡蓮科、毛茛科的許多種（類葉升麻屬 *Actaea* 唐松草屬 *Thalictrum*、銀蓮花屬 *Anemone* 的某些種）、小蘗科（鬼臼屬 *Podophyllum* 等）、胡椒科（豆瓣綠屬 *Peperomia*）的輸導束具有或多或少退化的形成層和按照單子葉植物的類型排列。

雙子葉植物草本莖和木本莖比較起來是跨進了一步。而單子葉植物散生中柱的結構形式和雙子葉植物草本結構比較起來更向前跨

進了一步。單子葉植物莖的薄壁組織進化到了最高程度，而輸導束在莖中的通過總是分開的，從一個節到另一個節並不連成一起。在單子葉植物的莖中，輸導束像從管狀圓柱體的空間限制中解放出來，由於這樣的結果，數目衆多的葉跡在莖的橫切面上以最適當的形式分散。在極端薄壁組織化的莖中，星散分佈的輸導束是最合宜的和適當的。但這樣分佈的輸導束僅在消失了形成層活動後才有可能。在單子葉植物中輸導束的星散排列變得更爲必要，由於在單子葉植物中產生了大量的葉跡。這樣大量的葉跡不可能像雙子葉植物一樣限制在莖的周邊，因此以自然的方式發生了在莖中的星散排列。

由於單子葉植物是作爲水生草本植物起源的，因此它們喬木狀的類型毫無例外的是次生的，是從草本的祖先發生的。喬木狀的單子葉植物的次生加厚是在皮部的最內層或在中柱鞘中形成形成層的方法進行的。這樣的形成層所形成的組織幾乎和莖的中心完全分離。這些次生輸導束的分佈通常無一定的次序，有時在某種程度上按照徑向的行列排列。

單子葉植物的葉子具有特殊的，或多或少在脈序系統的上部及下部是封閉的。葉脈從葉基分出後，在葉子的頂部重新會合。因此之故，在單子葉植物的葉子中，側脈比縱脈發育弱得多，而且或多或少是退化的。許多棕櫚、天南星科和蘘荷目的脈序在葉子的頂部重新變爲開放的。可是就在這樣的情況中，幼苗初生葉的脈序是封閉的，封閉的類型對單子葉植物可以說是更原始的。單子葉植物葉子的輸導束的數目通常是十分多的，在莖節處集合，因此有大量的輸導束。大量的葉跡從葉基進入莖中是和單子葉植物大量的光合作用產物密切聯系着的。

因爲單子葉植物無疑是最古的、最原始的雙子葉植物類羣之一的後代，所以它們的葉子應該起源於極原始的單葉形。過渡的類型大概具有羽狀弧形的脈序和寬的具鞘的葉基。從這樣的類型發生具弧形脈序的葉子，它也開始產生具有所謂“平行”脈序的葉子。弧形的，尤其是“平行的”脈序主要是單子葉植物葉子的特點，雖然弧形

的脈序在某些雙子葉植物中也能遇到。

水生的環境也抑制着根系的發育，甚至常常也引起根的完全消失。因此單子葉植物的主根很早就死亡，而爲不定根和側根所代替。誠然，在有的單子葉植物中可以觀察到發育很弱的主根，而在許多單子葉植物中，在胚中初生根發育頗好，但這只能證明單子葉植物"多纖維的"根系的特點，是在進化上次生的結構。有趣的是許多雙子葉植物，例如 *Ficaria*，主根也是發達不足的。在許多雙子葉植物中主根發育不足是好水性或好地性的結果。

單子葉植物的花是從原始的雙子葉植物的花起源的。在原始的單子葉植物和雙子葉植物蕁菜科的代表的花之間幾乎沒有任何的差異。大多數單子葉植物，和大多數最原始的雙子葉植物一樣，花是三數的。單子葉植物和原始雙子葉植物的花的結構的相似加强了，單子葉植物的蜜腺總是葉器官的產物，通常是雄蕊，而常常也是花被的一部，有時是心皮的一部，而在高等雙子葉植物的蜜腺，照例由花軸發生的。除了一般三數類型的花，在某些單子葉植物中能遇到四數的花(百部科 Stemonaceae、許多棕櫚和薑科)或具有其他的花數。

單子葉植物的進化，開始於具蕁菜科的原始型花的類型，這種蕁菜型的花還具有眞的離心皮的雌蕊羣。在花藺科和 Limnocharitaceae 科的代表中，我們可以遇到最原始形式的花。這兩科以及某些其他的科組成單子葉植物中最原始的澤瀉目。

附錄　被子植物系統

被子植物門(Angiospermae)

I. 雙子葉植物綱(Dicotyledones)

A. 多心皮類(Polycarpicae)

第一目：木蘭目(Magnoliales)

科：木蘭科(Magnoliaceae)，Degeneriaceae，喜曼坦多拉科(Himantandraceae)，拉克多里科(Lactoridaceae)，八角科(Winteraceae)，莽草科(Illiciaceae)，五味子科(Schisandraceae)，昆欄樹科(Trochodendraceae)，水青樹科(Tetracentraceae)，番荔枝科(Annonaceae)，優畔馬提亞科(Eupomatiaceae)，Austrobaileyaceae，金粟蘭科(Chloranthaceae)，Amborellaceae，Trimeniaceae，檬立米科(Monimiaceae)，哥麻得加科(Gomortegaceae)，樟科(Lauraceae)，蓮葉桐科(Hernandiaceae)，肉豆蔻科(Myristicaceae)，Canellaceae，臘梅科(Calycanthaceae)。

第二目：睡蓮目(Nymphaeales)

科：蕪菜科(Cabombaceae)，睡蓮科(Nymphaeaceae)，Nelumbonaceae，金魚藻科(Ceratophyllaceae)。

第三目：胡椒目(Piperales)

科：三白草科(Saururaceae)，胡椒科(Piperaceae)。

第四目：馬兜鈴目(Aristolochiales)

科：馬兜鈴科(Aristolochiaceae)，大花草科(Rafflesiaceae)(包括奴草屬

(*Mitrastemon*)),希得腦拉科(Hydnoraceae)。

第五目：毛莨目(Ranales)

科：木通科(Lardizabalaceae)，大血藤科(Sargentodoxaceae)，防己科(Menispermaceae)，牡丹科(Paeoniaceae)，毛莨科(Ranunculaceae)，小葉科(Berberidaceae)。

第六目：罌粟目(Papaverales)

科：罌粟科(Papaveraceae)，Hypecoaceae，紫堇科(Fumariaceae)。

第七目：瓶子草目(Sarraceniales)

科：瓶子草科(Sarraceniaceae)，豬籠草科(Nepenthaceae)。

B. 中央種子類(Centrospermae)

第八目：石竹目(Caryophyllales)

科：商陸科(Phytolaccaceae)，Gyrostemonaceae，Achatocarpaceae，粟米草科(Molluginaceae)，番杏科(Aizoaceae)，仙人掌科(Cactaceae)，馬齒莧科(Portulacaceae)，落葵科(Basellaceae)，石竹科(Caryophyllaceae)，Dysphaniaceae，Halophytaceae，莧科(Amaranthaceae)，藜科(Chenopodiaceae)，巴梯斯科(Batidaceae)，Thelygonaceae，紫茉莉科(Nyctaginaceae)，滴滴愛麗亞科(Didiereaceae)。

第九目：蓼目(Polygonales)

科：蓼科(Polygonaceae)。

第十目：白花丹目(Plumbaginales)

科：白花丹科(Plumbaginaceae)。

C. 薔薇類(Rosiflorae)

第十一目：金縷梅目(Hamamelidales)

科：連香樹科(Cercidiphyllaceae)，雲葉科(Eupteleaceae)，金縷梅科(Hamamelidaceae)，阿丁楓科(Altingiaceae)，篠懸木科(Platanaceae)，美

蘿善姆那科 (Myrothamnaceae), Daphniphyllaceae, 黃楊科 (Buxaceae), Simmondsiaceae。

第十二目: 薔薇目(Rosales)

科: 苦腦尼亞科 (Cunoniaceae), 由古里菲亞科 (Eucryphiaceae), 隱翼科 (Crypteroniaceae), Brunelliaceae, 不路尼亞科 (Bruniaceae), 牛栓藤科(Connaraceae), Krameriaceae, Tetracarpaeaceae, 老鼠刺科(Escalloniaceae), Iteaceae, Brexiaceae, Rousseaceae, Montiniaceae, Phyllonomaceae, Pterostemonaceae, 八仙花科(Hydrangeaceae), 醋栗科(Grossulariaceae), Roridulaceae, 海桐花科 (Pittosporaceae), 比不里斯科(Byblidaceae), 古羅梭馬科(Crossosomataceae), 薔薇科(Rosaceae), Neuradaceae, Malaceae, Amygdalaceae, 可可李科(Chrysobalanaceae), 虎耳草科(Saxifragaceae), Eremosynaceae, 白鬚草科 (Parnassiaceae), 茅膏菜科 (Droseraceae), Francoaceae, Penthoraceae, 景天科(Crassulaceae), 粗榧科(Cephalotaceae)。

第十三目: 豆目(Leguminosales)

科: 含羞草科(Mimosaceae), 云實科(Caesalpiniaceae), 豆科(Papilionaceae)。

第十四目: 河苔草目(Podostemales)

科: 河苔草科(Podostemaceae), 水穗草科(Hydrostachyaceae)。

D. 葇荑花序類(Amentiferae)

第十五目: 蕁麻目(Urticales)

科: 杜仲科(Eucommiaceae), 榆科(Ulmaceae), 巴比耶科(Barbeyaceae), 桑科(Moraceae), 大麻科(Cannabaceae), 蕁麻科(Urticaceae)。

第十六目: 木麻黃目(Casuarinales)

科: 木麻黃科(Casuarinaceae)。

第十七目: 山毛櫸目(Fagales)

科: 山毛櫸科(Fagaceae)。

第十八目：樺木目(Betulales)

科：樺科(Betulaceae)，榛科(Corylaceae)。

第十九目：巴連腦不斯目(Balanopsidales)

科：巴連腦不斯科(Balanopsidaceae)。

第二十目：楊梅目(Myricales)

科：楊梅科(Myricaceae)。

第二十一目：馬尾樹目(Rhoipteleales)

科：馬尾樹科(Rhoipteleaceae)。

第二十二目：胡桃目(Juglandales)

科：胡桃科(Juglandaceae)。

第二十三目：來梯納尼亞目(Leitneriales)

科：來梯納尼亞科(Leitneriaceae)。

第二十四目：桃金孃目(Myrtales)

科：階梭羅馬科(Geissolomataceae)，木乃耳科(Penaeaceae)，瑞香科(Thymelaeaceae)，線柱科(Gonystylaceae)，胡頹子科(Elaeagnaceae)，千屈菜科(Lythraceae)，異裂果科(Heteropyxidaceae)，阿里尼亞科(Oliniaceae)，海桑科(Sonneratiaceae)，石榴科(Punicaceae)，玉蕊科(Lecythidaceae)，桃金孃科(Myrtaceae)，使君子科(Combretaceae)，紅樹科(Rhizophoraceae)，野牡丹科(Melastomataceae)，柳葉菜科(Onagraceae)，菱科(Trapaceae)，Haloragaceae，Gunneraceae，杉葉藻科(Hippuridaceae)。

第二十五目：山龍眼目(Proteales)

科：山龍眼科(Proteaceae)。

F. 有花盤類(Disciflorae)

第二十六目：衛矛目(Celastrales)

科：冬青科(Aquifoliaceae)，西里拉科(Cyrillaceae)，五列木科(Pentaphyllacaceae)，衛矛科 (Celastraceae)，Goupiaceae，希藤科(Hippocrateaceae)，茶茱萸科(Icacinaceae)，露兜樹科(Pandaceae)，馬桑科(Coriariaceae)，刺茉莉科(Salvadoraceae)，斯達客豪西亞科(Stackhousiaceae)，榛果樹科(Corynocarpaceae)。

第二十七目：鼠李目(Rhamnales)

科：鼠李科(Rhamnaceae)，葡萄科(Vitaceae)。

第二十八目·檀香目(Santalales)

科：鐵青樹科(Olacaceae)，Erythropalaceae，山柚仔科(Opiliaceae)，線狀胎座科(Oktoknemataceae)，古露比亞科 (Grubbiaceae)，檀香科(Santalaceae)，南美寄生木科(Myzodendraceae)，桑寄生科(Loranthaceae)，鎖陽科(Cynomoriaceae)，蛇菰科(Balanophoraceae)。

第二十九目　無患子目(Sapindales)

科：漆樹科(Anacardiaceae)(包括 Julianieae)，橄欖科(Burseraceae)，云香科(Rutaceae)，苦木科(Simaroubaceae)，楝科(Meliaceae)，阿加尼亞科(Akaniaceae)，省沽油科(Staphyleaceae)，槭樹科 (Aceraceae)，無患子科(Sapindaceae)，七葉樹科(Hippocastanaceae)，伯樂樹科(Bretschneideraceae)，清風藤科 (Sabiaceae)，蜜花科(Melianthaceae)，Greyiaceae。

第三十目：牻牛兒苗目(Geraniales)

科：亞麻科(Linaceae)，休米立亞科 (Humiriaceae)，Lepidobotryaceae，高根科(Erythroxylaceae)，蒺藜科(Zygophyllaceae)，Cneoraceae，酢醬草科(Oxalidaceae)，牻牛兒苗科(Geraniaceae)，旱金蓮科(Tropaeolaeae)，鳳仙花科(Balsaminaceae)，林南齒科(Limnanthaceae)。

第三十一目：遠志目(Polygalales)

科：窩奇西亞科(Vochysiaceae)，金虎尾科(Malpighiaceae)，三數木科(Trigoniaceae)，遠志科 (Polygalaceae)(包括 Diclidanthera)，獨勒門多拉科 (Tremandraceae)。

G. 繖形類(Umbelliflorae)

第三十二目：繖形目(Umbellales)

科：珙桐科(Davidiaceae)，紫樹科(Nyssaceae)，八角楓科(Alangiaceae)，Mastixiaceae，山茱萸科(Cornaceae)，陀利塞科(Torricelliaceae)，加里亞科(Garryaceae)，五加科(Araliaceae)，繖形科(Umbelliferae)。

H. 半日花類(Cistiflorae)

第三十三目：山茶目(Theales)

科：五極果科(Dilleniaceae)，獼猴桃科(Actinidiaceae)，似梨木科(Ochnaceae)，Lophiraceae，龍腦香科(Dipterocarpaceae)，Strasburgeriaceae，鉤枝藤科(Ancistrocladaceae)，山茶科(Theaceae)，馬克拉維亞科(Marcgraviaceae)，Tetrameristaceae，油桃木科(Caryocaraceae)，Asteropeiaceae，克林那科(Chlaenaceae)，Pelliceriaceae，魁伊那科(Quiinaceae)，水母果科(Medusagynaceae)，Bonnettiaceae，藤黃科(Guttiferae)，金絲桃科(Hypericaceae)，蒲繁縷科(Elatinaceae)。

第三十四目：半日花目(Cistales)

科：大風子科(Flacourtiaceae)，十齒萼科(Dipentodonaceae)，拉昔斯齒馬科(Lacistemaceae)，堇菜科(Violaceae)，Leoniaceae，彎子木科(Cochlospermaceae)，胭脂樹科(Bixaceae)，半日花科(Cistaceae)，旌節花科(Stachyuraceae)，Dioncophyllaceae，西番蓮科(Passifloraceae)，團勒那科(Turneraceae)，阿加里亞科(Achariaceae)，馬萊顯比亞科(Malesherbiaceae)，番木瓜科(Caricaceae)。

第三十五目：白花菜目(Capparidales)

科：白花菜科(Capparidaceae)，辣木科(Moringaceae)，木犀花科(Resedaceae)，駝瓦麗亞科(Tovariaceae)，十字花科(Cruciferae)。

第三十六目：葫蘆目(Cucurbitales)

科：葫蘆科(Cucurbitaceae)，秋海棠科(Begoniaceae)，打提斯加科(Datiscaceae)，刺蓮花科(Loasaceae)。

第三十七目：檉柳目(Tamaricales)

科：檉柳科(Tamaricaceae)，福桂拉科(Fouquieriaceae)，佛蘭堪尼亞科(Frankeniaceae)。

第三十八目：楊柳目(Salicales)

科：楊柳科(Salicaceae)。

I. 柱狀雄蕊類(Columniferae)

第三十九目：錦葵目(Malvales)

科：梧桐科(Sterculiaceae)，Scytopetalaceae，杜英科(Elaeocarpaceae)，椴樹科(Tiliaceae)，木棉科(Bombacaceae)，錦葵科(Malvaceae)。

第四十目：大戟目(Euphorbiales)

科：大戟科(Euphorbiaceae)，毒鼠子科(Dichapetalaceae)，Aextoxicaceae。

J. 異基數類(Heteromerae)

第四十一目：杜鵑花目(Ericales)

科：山柳科(Clethraceae)，杜鵑花科(Ericaceae)，鳥飯樹科(Vacciniaceae)，耳拔古利斯科(Epacridaceae)鹿蹄科(Pyrolaceae)，水晶蘭科(Monotropaceae)，岩高蘭科(Empetraceae)，岩梅科(Diapensiaceae)。

第四十二目：柿目(Diospyrales)

科：安息香科(Styracaceae)，山礬科(Symplocaceae)，光果科(Lissocarpaceae)，柿科(Diospyraceae)，赤鐵科(Sapotaceae)，Sarcospermataceae，單位花科(Hoplestigmataceae)。

第四十三目：報春目(Primulales)

科：紫金牛科(Myrsinaceae)，Theophrastaceae，報春科(Primulaceae)。

K. 管花狀類(Tubifiorae)

第四十四目：龍胆目(Gentianales)

科：木犀科(Oleaceae)，Desfontainiaceae，馬錢科(Loganiaceae)，Buddlejaceae，龍胆科(Gentianaceae)，睡菜科(Menyanthaceae)，夾竹桃科(Apocynaceae)，蘿摩科(Asclepiadaceae)。

第四十五目：茜草目(Rubiales)

科：茜草科(Rubiaceae)，忍冬科(Caprifoliaceae)，五福花科(Adoxaceae)，敗醬科(Valerianaceae)，川斷續科(Dipsacaceae)，Morinaceae。

第四十六目：花荵目(Polemoniales)

科：花荵科(Polemoniaceae)，旋花科(Convolvulaceae)，菟絲子科(Cuscutaceae)，田基麻科(Hydrophyllaceae)，紫草科(Boraginaceae)，忍奴亞科(Lennoaceae)。

第四十七目：玄參目(Scrophulariales)

科：茄科(Solanaceae)，Nolanaceae，玄參科(Scrophulariaceae)，紫葳科(Bignoniaceae)，脂麻科(Pedaliaceae)，角胡麻科(Martyniaceae)，苦苣苔科(Gesneriaceae)，苳隆墨里亞科(Columelliaceae)，列當科(Orobanchaceae)，鞭藻科(Lentibulariaceae)，撒拉哥科(Selaginaceae)，球花科(Globulariaceae)，爵床科(Acanthaceae)，車前科(Plantaginaceae)。

第四十八目：唇形目(Lamiales)

科：苦檻藍科(Myoporaceae)，馬鞭草科(Verbenaceae)，海欖雌科(Avicenniaceae)，透骨草科(Phrymaceae)，Stilbaceae，Symphoremaceae，唇形科(Labiatae)，Tetrachondraceae，水馬齒科(Callitrichaceae)。

L. 鐘狀花類(Campanulatae)

第四十九目：桔梗目(Campanulales)

科：桔梗科(Campanulaceae)，Pentaphragmataceae，Sphenocleaceae，山梗菜科(Lobeliaceae)，草海桐科(Goodeniaceae)，Brunoniaceae，Donatiaceae，花柱草科(Stylidiaceae)，加里色拉科(Calyceraceae)。

第五十目：菊目(Asterales)

科：菊科(Compositae)。

II. 單子葉植物綱(Monocotyledones)

A. 沼生類(Helobiae)

第一目：澤瀉目(Alismatales)

科：花藺科(Butomaceae)（只有 *Butomus* 花藺屬），Limnocharitaceae，澤瀉科(Alismataceae)，水鼈科(Hydrocharitaceae)。

第二目：眼子菜目(Potamogetonales)

科：芝菜科(Scheuchzeriaceae)，麗麗草科(Lilaeaceae)，菠喜蕩草科(Posidoniaceae)，水蘿科(Aponogetonaceae)，大葉藻科(Zosteraceae)，眼子菜科(Potamogetonaceae)，川蔓藻科(Ruppiaceae)，角果藻科(Zannichelliaceae)，Cymodoceaceae，茨藻科(Najadaceae)。

第三目：黴草目(Triuridales)

科：黴草科(Triuridaceae)。

B. 佛焰花類(Spadiciflorae)

第四目：棕櫚目(Palmales)

科：棕櫚科(Palmae)。

第五目：輪花棕櫚目(Cyclanthales)

科：輪花棕櫚科(Cyclanthaceae)。

第六目：天南星目(Arales)

科：天南星科(Araceae)，浮萍科(Lemnaceae)。

第七目：露兜樹目(Pandanales)

科：露兜樹科(Pandanaceae)，黑三稜科(Sparganiaceae)，香蒲科(Typhaceae)。

C. 百合類(Liliiflorae)

第八目：百合目(Liliales)

科：百合科(Liliaceae)，鈴蘭科(Convallariaceae)(天門冬族和拂葉族)，延齡草科(Trilliaceae)，百部科(Stemonaceae)，馥麗莊科(Philesiaceae)(Lusuriagaceae)，Cyanastraceae，德各菲拉草科(Tecophilacaceae)，Alliaceae (Agapantheae, Allieae 和 Gillesieae)，龍舌蘭科(Agavaceae) (Dracaenoideae，和 Agavoideae)，石蒜科 (Amaryllidaceae)，仙茅科(Haemodoraceae)，小金海草科(仙茅科)Hypoxidaceae，韋羅藉科(Velloziaceae)，假蘭科(Apostasiaceae)，箭根薯科(Taccaceae)，田葱科(Philydraceae)，絲瓣藤科(Stenomeridaceae)，毛柄花科(Trichopodaceae) (Trichopus 和 Avetra)，薯蕷科(Dioscoreaceae)，Isophysidaceae，蔦尾科(Iridaceae)，Geosiridaceae。

第九目：水玉簪目(Burmanniales)

科：水玉簪科(Burmanniaceae)，Corsiaceae。

第十目：薑目(Zingiberales)

科：芭蕉科(Musaceae)，旅人蕉科(Strelitziaceae)，蘭花蕉科(Lowiaceae)，薑科(Zingiberaceae)，美人蕉科(Cannaceae)，竹芋科(Marantaceae)。

第十一目：蘭目(Orchidales)

科：蘭科(Orchidaceae)。

D. 對胚類 (Enantioblastae) (Farinosae)

第十二目：鴨跖草目(Commelinales)

科：鴨跖草科(Commelinaceae)，Cartonemataceae，Mayacaceae，黃谷精科(Xyridaceae)，谷精草科(Eriocaulaceae)，鬚葉藤科(Flagellariaceae)，刺鱗草科(Centrolepidaceae)，帚燈草科(Restionaceae)，雨久花科(Pontederiaceae)，鳳梨科(Bromeliaceae)，Rapateaceae。

E. 穎花類(Glumiflorae)

第十三目：燈心草目(Juncales)

科：燈心草科(Juncaceae)，吐尼亞科(Thurniaceae)。

第十四目：莎草目(Cyperales)

科：莎草科(Cyperaceae)。

第十五目：禾本目(Graminales)

科：禾本科(Gramineae)。

參考文獻

[1] Благовещенский А. В., Биохимические основы эволюционного процесса у растений, Изд-во АН СССР, М.—Л., 1950.

[2] Вахрамеев В. А., Роль геологической обстановки в развитии и распространении покрытосеменных флор в меловое время, Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. геол., 22 (6). 1947, стр. 3—17.

[3] Вахрамеев В. А., Стратиграфия и ископаемая флора меловых отложений Западного Казахстана, Региональная стратиграфия СССР, 1, 1952, стр. 1—340.

[4] Гайдуков Н., О филогенетической системе скрытосеменных в связи с серодиагностикой, компликациями и конвергенциями, Зап. Белорусск. гос. ин-та сельск. и лесн. хоз., 8, 1925, стр. 1—15.

[5] Гоби Х., Обозрение системы растений, Петроград, 1916.

[6] Гоби Х., Генетическая классификация плодов, Зап. лабор. семеновед, 4, 1921, стр. 5—30.

[7] Голенкин М. И., Победители в борьбе за существование, изд. Асс. научно-исслед. ин-та при физ.-мат. факульт. 1-го Моск. гос. ун-та, М., 1927.

[8] Голенкин М. И., Курс высших растений Биомедгиз, М.—Л., 1937.

[9] Гроссгейм А. А., К вопросу о графическом изображении системы цветковых растений, Сов. бот., 13 (3), 1945, стр. 3—27.

[10] Дарвин Ч., Избранные письма, Изд-во иностр. лит-ры, М., 1950.

[11] Дарвин Ч., Происхождение видов путем естественного отбора, М., 1952.

[12] Козо-Полянский Б. М., Введение в филогенетическую систематику высших растений, Воронеж, 1922.

[13] Козо-Полянский Б. М., Ближайшие перспективы в филогенетической систематике Angiospermae. Вологда, 1925.

[14] Козо-Полянский Б. М., Предки цветковых растений, М., 1928.

[15] Козо-Полянский Б. М., О природе цветка Angiospermae, Тр. Воронеж., гос. ун-та, 9, 1936, стр. 28—63.

[16] Козо-Полянский Б. М., Филогения (и филогенез) покрытосеменных растений, БСЭ, 57, 1936, стр. 402—411.

[17] Козо-Полянский Б. М., Против идеализма в морфологии растений, Бот. журн., 36 (2), 1951, стр. 115—128.

[18] Козо-Полянский Б. М., Какой должна быть систематика растений? Тр. Томск. гос. ун-та им. Куйбышева, 116, 1951, стр. 133—142.

[19] Кречетович Л. М., Вопросы эволюции растительного мира, изд. Моск. общ. исп. прир., М., 1952.
[20] Криштофович А. Н., Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы, Материалы по истории флоры и растительности СССР. вып. 2, Изд-во АН СССР 1946.
[21] Криштофович А. Н., Эволюция растений по данным палеоботаники, Проблемы ботаники, I, 1950, стр. 5—27.
[22] Кузнецов Н. И., Введение в систематику цветковых растений, Л., 1936.
[23] Любименко В. Н., По поводу книги М. И. Голенкина «Победители в борьбе за существование», Журн. Русск. бот. общ-ва, 12., 1927, стр. 341—345.
[24] Любименко В. Н., К теории процесса приспособления в растительном мире, Природа, 1933, 5—6, стр. 42—53; 3, стр. 23—35; 12, стр. 44—54.
[25] Мейер К. И., Эволюция мужского гаметофита покрытосеменных растений, Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол., 58 (5), 1953, стр. 57—61.
[26] Мережковский К. С., Конспективный курс общей ботаники, Казань, 1910.
[27] Модилевский Я. С., К вопросу о происхождении зародышевого мешка покрытосеменных растений, Бот. журн., 38 (1) 1953, стр. 31—43.
[28] Навашин С. Г., Пол—фактор органической эволюции, Вологда, 1926.
[29] Скотт Д. Г., Эволюция растительного мира, Перевод с английского под. ред. и с дополн. проф. Л. М. Кречетовича, М.—Л., 1927.
[30] Тахтаджян А. Л., О принципах, методах и символах филогенетических построений в ботанике, Бюлл. Моск. общ. исп. прир., 5, 1947, стр.95—120.
[31] Тахтаджян А. Л., Морфологическая эволюция покрытосеменных, изд Моск. общ. исп. прир., М, 1948.
[32] Тахтаджян А. Л., Филогенетические основы системы высших растений. Бот. журн., 35 (2), 1950, стр. 113—139.
[33] Тахтаджян А, Л., Теломная теория и «новая морфология» (к вопросу об историческом методе в морфологии растений), Бот. журн., 37 (5), 1952, стр. 647—658.
[34] Тахтаджян А. Л., Происхождение покрытосеменных, Тезисы доклада на научной сессии Ленинградского Государственного ордена Ленина университета им. А. А. Жданова, Научная сессия 1952—1953 г., Ленинград, 1953.
[35] Тимирязев К. А., Исторический метод в биологии., М., 1922.
[36] Шванвич Б. Н., Общая энтомология, изд-во «Сов. наука», М., 1949.
[37] Ярмоленко И. В., О лишенных сосудов ископаемых древесинах из мезозоя Союза ССР, Сов. бот., 6—7, 1939, стр. 234—245.
[38] Яценко-Хмелевский А. А., Принципы систематики древесины, Тр. Бот. ин-та АН Арм. ССР, 5, 1948, стр. 5—155.

* * *

[39] Arber N. A. N. and. J. Parkin, On the origin of angiosperms, Jour.

Linn. Soc. Bot., London, 38, 1907, 29—80.
[40] Bailey I. W. Origin of the angiosperms: need for a broadened outlook., Jour. Arnold Arb. 30, 1949, 64—70.
[41] Bailey I. W. and B. G. L. Swamy. The conduplicate carpel of dicotyledons and its initial trends of specialization, Amer. Jour. Bot., 38 (5), 373—379.
[42] Bessey C. E., The phylogenetic taxonomy of flowering plants, Ann. Missouri Bot. Gard., 2, 1915, 109—164.
[43] Bews J. W., Studies in the ecological evolution of the angiosperms, New Phyt., 26, 1927, 1—26, 65—84, 129—148, 209—231, 273—204.
[44] Braun A. 1876 (1875), Die Frage nach d. Gymnospermie d. Cycadeen erläutert durch die Stellung dieser Familie im Stufengang des Gewächsreichs. Monatsberichte der Königlich Preussischen Akad. d. Wissenschafften zu Berlin 241—267, 289—377.
[45] Brink R. A. and Cooper D. C., Double fertilization and development of the seed in angiosperms. Bot. Gaz. 102, 1—25. 1940.
[46] Cheadle V. I. Independent origin of vessels in the monocotyledons and dicotyledons. Phytomorphology. 3 (1, 2), 1953, 23—44.
[47] Diels L., K ferblumen bei d., Ranales und ihre Bedeutung, Ber. Deutsch. Bot. Ges, 34, 1916.
[48] Dobbs A., Concerning bees, and their method of gathering wax and honey, Philos. Trans, Roy Soc., 46, 1750, 536—549.
[49] Eames A. J., Again «The New Morphology», New Phyt, 50 (1), 1951, 17—35.
[50] Erdtman G., Did dicotyledonous plants exist in early Jurassic times? Geolog. Föreningens, 70 (2), 1948, 265—271.
[51] Erdtman G., Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Uppsala, 1952.
[52] Grant V., Pollination systems as isolating mechanisms in angiosperms, Evolution, 3, 1949, 82—97.
[53] Grant V., The protection of the ovules in flowering plants, Evolution, 4, 1950, 179—201.
[54] Gundersen A., Families of dicotyledons, Waltham, U. S. A., 1950.
[55] Hallier H., L'origine et le systéme phyletique des Angiosperms exposes à l'aide de leur arbre génèalogique, Archives Nèerland. Ser., II, B, I. 1912, 146—234.
[56] Hsü J. and. W. N. Bose., Further information on Homoxylon rajmahalense Sahni. Journ. Ind. Bot. Soc., 31 (1—2), 1952, 1—12.
[57] Hutchinson J., The families of flowering plants I, II, London, 1926, 1934.
[58] Lloyd F. E., Carnivorous plants, Waltham, U. S. A., 1942.
[59] Maheshwari P., An introduction to the embryology of angiosperms,

N. Y.. 1950.
[60] Metcalfe C. R. and L. Chalk, Anatomy of the dicotyledons. I, II, Oxford, 1950.
[61] Ozenda P., La nature morphologique du carpelle, Rev. Scientif, 84 (7), 1946, 393—404.
[62] Ozenda P., Remarques sur quelques interpretations de l'etamine, Phytomorphology, 2 (4), 1952, 225—231.
[63] Parkin J., The strobilus theory of angiospermous descent, Proc. Linn. Soc. London. 153, 1923, 51—64.
[64] Parkin J.. The protrusion of the connective beyond the anther and its bearing on the evolution of the stamen. Phytomorphology. 1 (1, 2), 1951, 1—8.
[65] Parkin J., The unisexual flower—a criticism. Phytomorphology, 2 (1), 1952. 75—79.
[66] Rothmaler W., Die Gymnospermen und der Ursprung der Angiospermen. Wiss. Zeit. d. Martin—Luther—Univ. Halle—Wittenburg, Math—nat. Beihe 3, 1951—1952, 1—12.
[67] Schaffner J. H., Phylogenetic taxonomy of plants, Quart, Rev. Biol., 9, 1934, 129—160.
[68] Stebbins G. L., Natural selection and the differentiation of angiosperm families, Evolution, 5 (4), 1951, 299—324.

1955 九月廿 七日

1476881 58.81/605.1

被子植物的起源

塔赫他间著

昆

書 號 58.81/605.1

登記號 1476881

商17A-乙