

# 突破当代植物系统学的困境

王鑫<sup>1</sup>, 刘仲健<sup>2</sup>, 刘文哲<sup>3</sup>, 张鑫<sup>4</sup>, 郭学民<sup>5</sup>, 胡光万<sup>6</sup>, 张寿洲<sup>7</sup>, 王亚玲<sup>8</sup>, 廖文波<sup>9</sup>

1. 中国科学院南京地质古生物研究所现代古生物学与地层学国家重点实验室, 南京 210008
2. 深圳市兰科植物保护研究中心; 国家兰科植物种质资源保护中心, 深圳 518114
3. 西北大学生命科学学院, 西安 710069
4. 西北农林科技大学林学院, 杨凌 712100
5. 河北科技师范学院生命科技学院, 秦皇岛 066600
6. 中国科学院武汉植物园, 武汉 430074
7. 深圳市中国科学院仙湖植物园, 深圳 518004
8. 陕西省西安植物园, 西安 710061
9. 中山大学生命科学学院, 广州 510275

**摘要** 真花学说一直被看作是被子植物系统发育的主流传统理论, 100多年来人们亦步亦趋。但仍然有许多尚未解决的基本问题阻碍着当今植物系统学的和谐发展, 甚至导致不同学科和学派之间的分歧。综合分析植物学研究进展, 发现当代植物系统学的这些难题实际上是后人盲目崇拜权威、囿于前人的理论造成的, 放下这个历史包袱是植物学进步的必然选择。因此提出了可以验证的新的成花学说以供参考。

**关键词** 植物系统学; 花; 真花学说; 成花学说

**中图分类号** Q941.1; Q949.4; Q914.1 **文献标志码** A **doi** 10.3981/j.issn.1000-7857.2015.22.017

## Breaking the stasis of current plant systematics

WANG Xin<sup>1</sup>, LIU Zhongjian<sup>2</sup>, LIU Wenzhe<sup>3</sup>, ZHANG Xin<sup>4</sup>, GUO Xuemin<sup>5</sup>, HU Guangwan<sup>6</sup>,  
ZHANG Shouzhou<sup>7</sup>, WANG Yaling<sup>8</sup>, LIAO Wenbo<sup>9</sup>

1. State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, CAS, Nanjing 210008, China
2. Shenzhen Key Laboratory for Orchid Conservation and Utilization, National Orchid Conservation Center of China and Orchid Conservation and Research Center of Shenzhen, Shenzhen 518114, China
3. College of Life Sciences, Northwest University, Xi'an 710069, China
4. College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling 712100, China
5. College of Life Science & Technology, Hebei Normal University of Science & Technology, Qinhuangdao 066600, China
6. Wuhan Botanical Garden, CAS, Wuhan 430074, China
7. Shenzhen Fairy Lake Botanical Garden, Shenzhen 518004, China
8. Xi'an Botanical Garden of Shaanxi Province, Xi'an 710061, China
9. School of Life Sciences, Sun Yat-Sen University, Guangzhou 510275, China

**Abstract** The plant systematics has been dominated by the Euanthium Theory for over hundred years. Despite all progress made, several important problems defy solutions and block further progress of botany, and one sometimes even sees conflicts among different

收稿日期: 2015-07-02; 修回日期: 2015-09-02

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(973计划)项目(2012CB821901); 国家自然科学基金项目(40772006, 91114201, 41172006)

作者简介: 王鑫, 研究员, 研究方向为被子植物起源与系统进化、植物细胞质化石, 电子信箱: xinwang@nigpas.ac.cn

引用格式: 王鑫, 刘仲健, 刘文哲, 等. 突破当代植物系统学的困境[J]. 科技导报, 2015, 33(22): 97-105.

branches and schools in botany. From the history of botany in the past centuries, it is realized that the stasis in the current plant systematics is actually a result of a blind reverence to authority and the self-restriction within the dominating theories. Any progress in the plant systematics would not be possible without dropping these burdens. A new testable hypothesis on the making of flowers is advanced in this paper.

**Keywords** plant systematic; flower; euanthium theory; theory of flowering

## 1 自相矛盾的植物学

植物学这门科学虽然经过长期的积累和丰富并取得了巨大的进步,但是植物学家对许多基本概念和重要理论问题持有不同甚至完全相反的看法。

1) 植物的叶片有近轴面和远轴面之分。植物形态学家将近轴面叫腹面,远轴面叫背面<sup>[1,2]</sup>。但是至少有些研究功能基因的植物学家的叫法却恰恰相反,即将远轴面叫作腹面,近轴面叫作背面<sup>[3,4]</sup>。

2) 比较主流的说法认为,种子植物的雌性生殖器官的基本单位是大孢子叶,大孢子叶上着生胚珠,被子植物的心皮就是从大孢子叶演化而来的<sup>[2,5,6]</sup>。然而另一种说法认为,大孢子叶是人为的概念,在植物界实际上并不存在<sup>[7-10]</sup>。

3) 很多人认为心皮是被子植物花雌蕊的基本单位,每个被子植物都有<sup>[2,6]</sup>。可是偏偏就有植物学家报道了“无心皮”的雌蕊<sup>[11]</sup>。

4) 流行的假说认为,心皮是由远古被子植物祖先的一个边缘长胚珠的大孢子叶经过对折、包裹而来的<sup>[2,5,6]</sup>。另一种假说认为,所谓的心皮是由植物的叶及其叶腋着生的繁殖枝共同组成的复合器官<sup>[12-14]</sup>。

5) 关于最繁盛的被子植物的起源、祖先以及最近外类群,众说纷纭<sup>[15,6,15,16]</sup>。在没有化石证据支持的情况下,难以做出选择。

对于这些问题做出回答貌似简单,但是实际上牵一发而动全身,难怪很多植物学家对此讳莫如深。出现这种状况,究其根源只有一个:植物学基本理论脱离了实际。

## 2 植物系统学简史

历史上,早期的植物学与宗教密不可分,最初认为每一个物种是上帝创造的,彼此独立,相互之间没有任何关系。经过植物学家上千年的努力,人们对植物的认识越来越深入。达尔文进化论发表以后,进化论的思想被引入到植物学中。19世纪出现了众多不同的被子植物系统<sup>[16]</sup>,其理论基础主要是基于假花学说(Pseudanthium theory)<sup>[15]</sup>和真花学说(Euanthium theory)<sup>[17]</sup>。假花学说是恩格勒系统<sup>[15]</sup>的基础,该学说认为,茱萸花序类是较原始的类群,被子植物的花和裸子植物的球花完全一致,雄蕊和雌蕊分别对应于裸子植物极端退化的雄花和雌花,被子植物是来自裸子植物的麻黄类,雄花的苞片变成花被,雌花的苞片变成心皮,雄花的小苞片消失后形成一个雄蕊,雌花小苞片消失后形成基生的胚珠。

真花学说的踪迹至少可以追溯到1897年Bessey<sup>[17]</sup>的表述。20世纪初Arber和Parkin<sup>[5]</sup>借助于当时刚刚发现的本内

苏铁植物化石,明确提出了关于被子植物祖先的假说,为真花学说提供了决定性的支持。这个学说认为,被子植物的花是由本内苏铁植物两性孢子叶球演化而来,其孢子叶球上的苞片进化为花被,小孢子叶进化为雄蕊,两侧着生胚珠的大孢子叶对折形成具有边缘胎座的对折心皮,其孢子叶球轴则缩短为花轴,现代被子植物中的多心皮类(尤其是木兰类)被视为被子植物最原始的类群。

此后两种学说的论战中,真花学说占据了优势<sup>[2,6,18-20]</sup>。虽然这些支持者的观点之间有微小的差别,但是他们基本上认同被子植物来源于目前未知的裸子植物祖先类型,现存的被子植物中最原始的是木兰类,其主要特征是高大木本植物,具全缘叶,羽状脉,叶脉结网,花大,两性,花器官多数,螺旋排列于伸长的花轴上,心皮对折,无明显的花柱,具边缘胎座和倒生胚珠<sup>[2,5,6]</sup>。在植物系统学研究中,持续至20世纪80年代真花学说一直得到了广泛的支持;虽然不乏例外,但是这些例外都被以各种理由忽略或粉饰过去。分支分类学的广泛应用促进了人们对于植物系统学的认识,并且在针对植物界各类群的系统发育研究中取得重要进展。但仔细分析,分支分类中的性状编码大多都是遵循真花学说的假定,因此这项新技术的应用并没有为被子植物的系统发育带来本质上的突破。20世纪90年代,随着分子生物学的兴起,人们开始尝试用DNA序列来分析植物之间的谱系关系。1999年,Qiu等<sup>[21]</sup>基于DNA序列认为以无油樟为代表的ANITA族是现存所有其余被子植物的姊妹类群,为APG系统<sup>[22]</sup>的发展奠定了基础。现在主流的植物系统学思想认为被子植物中最原始的类群是以无油樟为代表的ANITA族,其特征是木本植物,叶具羽状脉,叶脉结网,花小,功能上单性,花器官5数,轮状排列,无明显伸长的花轴,心皮瓶状,无明显花柱,具悬生直立胚珠<sup>[23]</sup>。

虽然信者众多,真花学说没有能够成功地指导人们找到所谓的被子植物祖先。目前的植物系统学现状和命运归根结底是与1907年Arber和Parkin的论断<sup>[24,25]</sup>以及后来所谓的支持证据<sup>[18,26]</sup>密切相关。

Arber和Parkin<sup>[5]</sup>的重要贡献在于提出了一个假设的被子植物祖先,与其他论文之间的重要区别是该学说有确实的化石证据支持,因为此前古植物学家刚刚发表了一种具有两性器官的本内苏铁化石,而且这种化石中的器官空间排列和木兰类的毫无二致<sup>[27]</sup>。表面上看,Arber和Parkin的假说似乎言之凿凿,但实际情况却远非如此。按照Arber和Parkin的记述,1907年当时人们眼中的木兰、本内苏铁、假设的被子植物祖先具有表1中所列的特征。仔细对比后不难发现,木兰和

表1 对比 Arber 和 Parkin 所理解的本内苏铁类、假想的被子植物祖先和木兰显示前二者的差别及后二者的相似

Table 1 Comparison among Bennettitales, hypothetical angiosperm ancestor and *Magnolia* showing the great difference between the first two as well as the great resemblance between the last two, according to the interpretation of Arber and Parkin (1907)

序号	Characters 特征	本内苏铁类	假想被子植物祖先	木兰
1	Conical axis amphisporangiate 花轴两性	是	是	是
2	Conspicuous perianth 花被显著	是	是	是
3	Lateral organs large 侧生器官大	是*	是	是
4	Lateral organs numerous 侧生器官多数	是	是	是
5	Lateral organs spirally arranged 侧生器官螺旋排列	是	是	是
6	Female above male 雌蕊在上	是	是	是
7	Flower solitary 花单生	是	是	是
8	Flower terminal/axillary 花顶生/腋生	是	是	是
9	Carpel numerous 心皮多数	不适用	是	是
10	Carpel apocarpous 心皮离生	不适用	是	是
11	Ovary monocarpellary 单心皮子房	不适用	是	是
12	Several ovules per carpel 心皮内胚珠多数	不适用	是	是
13	Marginal placentation 边缘胎座	不适用	是	是
14	No style 无花柱	不适用	是	是
15	Stigma apical 柱头顶生	不适用	是	是
16	Stigma sticky 柱头粘	不适用	是	是
17	Carpel slightly open 心皮微开	不适用	是	否***
18	Ovule orthotropous 胚珠直立	是	是	是**
19	Ovule bitegmic 胚珠具双层珠被	否	是	是
20	Fruit dehiscence ventral 果实腹部开裂	否	是	否***
21	Seed fall off 种子脱落	否	是	是
22	Embryo germination rapid 胚胎萌发快	是	是	是
23	Two cotyledons 子叶2个	是	是	是
24	Germination epigeal 地上萌发	?	是	是
25	Stamen numerous 雄蕊多数	是	是	是
26	Anthers long 花药长	是	是	是
27	Filament short 花丝短	是	是	是
28	Connective expanded 药隔膨大	否	是	是
29	Perianth member numerous 花被片多数	是	是	是
30	Perianth member leaf-like 花被片叶状	是	是	是
31	Perianth member spirally arranged 花被片螺旋排列	是	是	是
32	Pollination entomophilous 虫媒	否	是	是
33	Pollen collected by carpels 心皮接收花粉	否	是	是
34	Polypetalous 花瓣多数	是*	是	是
35	Hypogyny 花下位	是	是	是

注: \*特征尽量靠近假想的被子植物祖先; \*\*Arber 和 Parkin(1907)认为如此; \*\*\*只有在这两个特征上木兰和假想的被子植物祖先不同。

假想的被子植物祖先共有的特征有 33 个,二者不同的特征只有 2 个。本内苏铁和假想的被子植物祖先共有的特征只有 19 个,二者不同的特征却有 16 个,这表明所谓的被子植物祖先几乎是照着木兰描绘出来的,与化石证据几无关系。Arber 和 Parkin 认为,两侧边缘着生胚珠的大孢子叶发生对折、内卷从而完成对于胚珠的包裹并形成心皮。但是问题的关键就在于这个所谓的大孢子叶是否真实存在?答案是否定的。一方面,这样的大孢子叶在苏铁植物和其他裸子植物中根本不存在<sup>[18,10,28-30]</sup>;另一方面,百余年来不计其数的植物学家(包括古植物学家)都在努力寻找这个所谓的大孢子叶,都无一例外地失望而归。这个关键证据的缺失使 Arber 和 Parkin 的假说沦为一个空中楼阁。实际上,仅仅十几年后帕克本人就已经意识到相关化石证据的缺失,但是他不仅不反思自己的论点,而是从容不迫地坚称自己理论的合理性<sup>[31]</sup>。

近百年来,似乎不乏所谓的植物学证据支持真花学说,其中很有影响的是木兰科花和果实的解剖学证据<sup>[18]</sup>和早白垩世的被子植物化石古果<sup>[26]</sup>。虽然表面上看起来这些工作的结论似乎印证了木兰科对折心皮、边缘胎座、螺旋排列等特征的原始性,但是事实远非如此。

如果论证过程无懈可击,那么 Canright<sup>[18]</sup>的工作确实支持真花学说。但是实际上,Canright 的数据并不支持自己的结论:含笑(*Michelia*)胚珠维管束的来源在照片(图 8<sup>[18]</sup>)中是来自侧脉的,但是在其手绘图(图 9<sup>[18]</sup>)中却是来自腹脉的。自相矛盾使 Canright 和真花学说理论的可信度大打折扣<sup>[32]</sup>。造成这个错误的原因有可能是 Canright 的疏忽和失察,也可能是 Canright 有意为之以迎合真花学说。但是无论如何,Canright 对真花学说的压倒性偏爱显而易见。

来自 1.25 亿年前的被子植物化石古果(*Archaeofructus*)曾引起了全球的轰动,因为作者认为古果的胚珠沿心皮的腹缝线分布,而且心皮在花轴上呈螺旋排列<sup>[26]</sup>,似乎印证了真花学说的预言。但是后来研究证明,古果的胚珠沿心皮的背缝线分布,而且心皮在花轴上并不呈螺旋排列<sup>[33-35]</sup>。当初古果中所谓的对折心皮和螺旋排列的心皮更可能是古果作者在深受真花学说影响、未加仔细观察的情况下臆想出来的。

表 1 对比的结果显示,Arber 和 Parkin 很可能在 1907 年之前就已经有了“木兰类最原始”的概念。Arber 和 Parkin 在他们的文章中承认,他们相信 1) 歌德的名言“一切都是叶子”是对的,2) 苏铁的胚珠着生于大孢子叶两侧边缘。对于这两个论断的相信是他们论文的重要基石,但现在就是这两个论断的基础看来有悖于事实。

德国著名的文学家、诗人歌德年轻时候曾经对植物学一度有过兴趣,出版过一本在植物学界很有影响的小册子《植物形变论》。在这个小册子里,歌德做出了植物学中著名的论断“一切都是叶子”<sup>[36]</sup>。Arber 和 Parkin 似乎对此深信不疑,从“The dictum of Goethe that the carpel is a fertile leaf, more or less modified, has stood unshaken”<sup>[5]</sup>可见一斑。但是化石证据显示“一切都是枝”<sup>[37]</sup>,因此歌德在这一点上搞错了。其实歌德在植物学界顶多只能算是一个爱好者而已<sup>[38]</sup>,人们对他的

植物学知识的认可很大程度上是受其文学成就的影响,以至于爱屋及乌。这一方面表现在他所承诺的后续植物学著作从未出现,另一方面表现在 Charles Sherrington 的论断“要不是歌德的诗歌,我们肯定不会理睬他的科学”<sup>[39]</sup>。

那么,苏铁的胚珠是否着生在大孢子叶两侧边缘呢?答案同样是否定的。苏铁大孢子叶的“叶状”外形其实是一个由于这些器官之间的相互挤压而形成的假象。如果给予足够的空间,苏铁的胚珠就会回归其自然的位置即该器官的近轴面<sup>[10]</sup>。不仅如此,苏铁大孢子叶中的周韧维管束、维管束的次生长、三维的维管束分支方式更像是枝条中的<sup>[40,41]</sup>。这些证据有力地证明,苏铁的雌性器官实际上是一个枝,而不是人们原来所想象的叶。最新的研究进展表明,苏铁类的大小孢子囊可以同时出现在同一个所谓的孢子叶上,进一步证明所谓的孢子叶只是一个孢子囊(群)的聚合体而已<sup>[42]</sup>。实际上,几十年前 Meeuse<sup>[8]</sup>就指出过,大孢子叶是子虚乌有的东西,可惜至今相信的人不多。

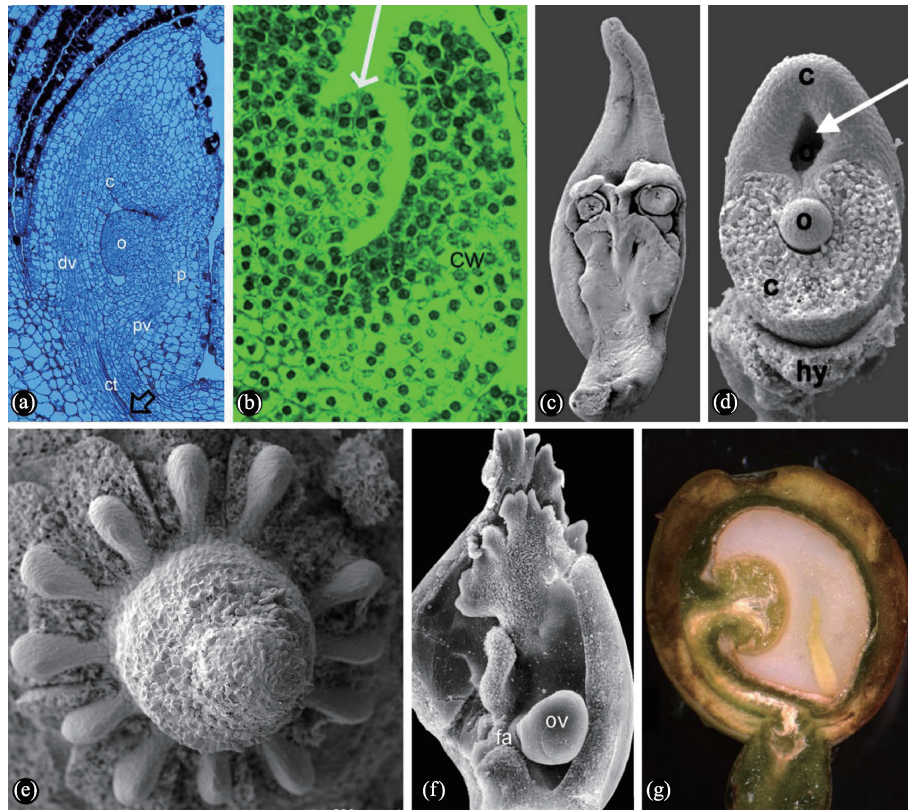
### 3 植物科学的新进展

为了探讨被子植物雌蕊的性质,有必要在植物学相关但独立的学科中为植物系统学的发展寻找支撑点,为此我们有必要了解植物学以下几个分支的最新进展。

#### 3.1 植物发育形态学

裸子植物中胚珠都是着生在枝上,而非叶上。苏铁大孢子叶中胚珠并非着生于两侧,而是多少倾向于近轴面<sup>[10]</sup>,所谓苏铁的“大孢子叶”其实是特化的枝。其他裸子植物中亦是如此:1) 银杏类的胚珠是着生在三维分叉的枝上<sup>[7,29]</sup>,2) 松柏类和科达类的胚珠着生在腋生的次级枝上<sup>[28]</sup>,3) 尼藤类的胚珠也是着生在腋生的次级枝的顶端<sup>[43,44]</sup>。这和 Herr<sup>[9]</sup>对于胚珠起源的结论不谋而合,同时也得到令人信服的化石证据的支持:孢子囊早在 4 亿年前就直接着生在轴上而不是叶上<sup>[45]</sup>。

被子植物的胎座和子房壁由两个相互独立的原基发育而来<sup>[46]</sup>。例如,澳洲杨(*Homalanthus*,大戟科)的雌蕊中,子房壁从两侧和下方完成了对胚珠的包围,而胚珠是独立于子房壁的、直接着生于花轴的顶端(图 1(d))。南天竹(*Nandina*,小檗科)雌蕊的胚珠直接着生在花轴顶端并被子房壁从外侧包围(图 1(f)),泽泻科、唇形科<sup>[47]</sup>、石蒜科<sup>[1]</sup>、卫矛科<sup>[48]</sup>、大戟科<sup>[48]</sup>、毛茛科<sup>[47]</sup>也有类似情形。毛茛类(*Adonis*,文献[49]图 19~47; *Myosurus*,文献[50]图 31~36)的心皮是由两个相互独立的原基(分别对应于子房壁和其腋部、直接着生于花轴上的胎座/胚珠)发育而来。木兰(*Magnolia*,木兰科)的心皮也是由两个相互独立分别对应于子房壁和其腋部、直接着生于花轴上胎座的原基发育而来(图 1(b))<sup>[32]</sup>。含笑(*Michelia*,木兰科)的心皮发育异常时,会变成一个苞片及其腋部的一个长胚珠的枝(图 1(c)),暗示胎座的独立性和枝本性。八角(*Illicium*,八角科)的十几个胚珠是轮生在花轴上,由十几个子房壁分别完成对每一个胚珠的包裹(图 1(e))。APG 系统中最基部的无油樟中,心皮由远轴的子房壁及其腋部的、后来长出胚珠的、近轴的胎座共同组成(图 1(a),图 3(g),图 4(a)~(d))<sup>[51,52]</sup>。



(a) 无油樟 (*Amborella*) 早期发育的心皮纵切面, 显示子房壁 (c) 及其叶腋的顶端长胚珠(o)的胎座 (p), 胎座维管束 (pv) 和子房壁维管束 (dv) 在底部融合; (b) 木兰 (*Magnolia*) 早期发育的心皮纵切面, 显示子房壁 (cw) 及其叶腋的胎座原基 (箭头), 选自文献[32]; (c) 含笑 (*Michelia*) 的畸形心皮, 显示子房壁及其叶腋的长胚珠的胎座; (d) 澳洲杨 (*Homalanthus*) 早期发育的雌蕊, 其中一个心皮已打开显示子房壁 (c) 及其叶腋的胚珠直接着生于花轴顶端 (o), 选自文献[90]; (e) 八角 (*Illicium*) 早期发育的雌蕊, 子房壁已经剥离, 露出多数胚珠轮生于花轴周围; (f) 南天竹 (*Nandina*) 雌蕊, 显示胚珠 (ov) 直接着生在花轴顶端 (fa) 并被子房壁包围, 选自文献[91]; (g) 瘦椒树 (*Tapiscia*) 子房纵切, 显示基生胎座中胚珠的柄与一侧 (左侧) 子房壁愈合。

图1 不同类群被子植物的雌蕊显示独立于子房壁的胎座和胚珠

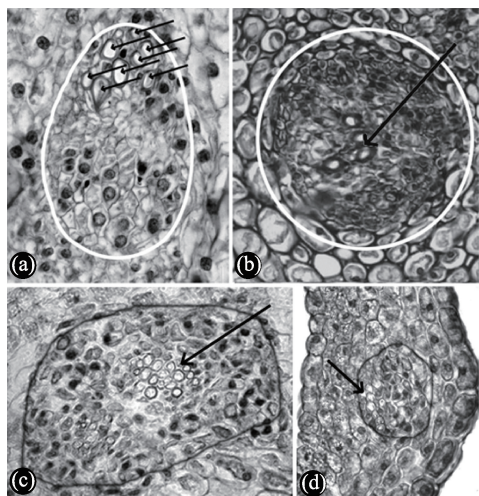
Fig. 1 Various gynoecia in different groups of angiosperms showing ovules and placenta independent of ovarian wall

实际上, 所谓的 Q-zone, Cross-zone 就是独立于子房壁的胎座, 其在本质上是长胚珠的枝, 只是由于其与子房壁的融合和传统的观念的影响, 它被当成所谓心皮不可分割的一部分。而这种不可分割在具有基生胎座和特立中央胎座的类群中就根本不存在: 胚珠是直接着生在花轴的顶端, 与周围的子房壁没有任何关联和关系, 这种情况下有时被称之为“无心皮雌蕊”<sup>[11,53-55]</sup>。猕猴桃 (*Actinidia*, 猕猴桃科) 的中轴胎座是独立于周围的子房壁的<sup>[55]</sup>。所谓的顶生胎座至少可以解释为基生的胎座或者特立中央胎座中胚珠的珠柄或胎座愈合到子房的一侧的结果<sup>[56-58]</sup>, 尽管这个演化序列的方向在文献中经常被解释成相反的<sup>[56,57]</sup>。

### 3.2 植物解剖学

被子植物的胎座和子房壁维管束有着不同的来源和结构, 分别对应于一个枝性和一个叶性器官。至少在大多数情况下, 枝叶解剖学特征之间的区别是明显的, 即枝横断面呈辐射对称、其韧皮部位于维管束的周围 (周韧式), 叶横断面呈两侧对称、其韧皮部位于维管束一侧 (外韧式)<sup>[1]</sup>。木兰的

胎座和子房壁分别拥有自己独立的维管束, 而且二者的维管束在结构上迥然不同, 胎座中维管束是周韧式的, 而子房壁中的维管束是外韧式的 (图 2(a)、(b))<sup>[32]</sup>。矮牵牛 (*Petunia*, 茄科) 中胎座和子房壁分别拥有独立的维管束, 同样胎座中维管束是周韧式的, 而子房壁中的维管束是外韧式的 (图 2(c)、(d))。在较为进化的真双子叶植物猕猴桃中也可以看到, 其中的胎座维管束也是周韧式的, 子房壁中至少上部的维管束是外韧式的<sup>[55]</sup>。当然, 例外的情形不是没有, 但是这些例外并不影响本文的结论。例如, 鹅掌柴 (*Schefflera*, 五加科) 中独立于所有其他维管束的胎座维管束在大部分种类中具有外韧式维管束<sup>[59]</sup>。这种情形似乎和实际结论相悖, 但是实际上, 鹅掌柴中最基部的种 *Schefflera delavayi* 中胎座维管束是周韧式的<sup>[59]</sup>, 因此上面看到的外韧式胎座维管束是进化、特化的结果, 不代表胎座的原始状态。也曾有人认为莼菜花中的维管束全都是外韧式的, 但是这个说法很快就攻破, 因为文献[60]中的图 3(i) 中维管束中木质部位于中央位置<sup>[60]</sup>。



(a) 木兰 (*Magnolia*) 子房壁中的外韧维管束, 注意维管束轮廓 (白线) 和位于一侧的木质部 (箭头); (b) 木兰胎座中的周韧维管束, 注意维管束轮廓 (白线) 和位于中央的木质部 (箭头), 选自文献[32]; (c) 矮牵牛 (*Petunia*) 胎座中的周韧维管束, 注意维管束轮廓 (黑线) 和位于中央的木质部 (箭头); (d) 矮牵牛子房壁中的外韧维管束, 注意维管束轮廓 (黑线) 和位于一侧的木质部 (箭头)。

图2 解剖结构显示被子植物子房壁和胎座中不同的维管束  
Fig. 2 Vascular bundles of different organizations in ovarian wall and placenta

### 3.3 植物发育基因学

对于不同模式植物的功能基因研究表明, 被子植物的胎座和子房壁由不同的基因控制, 分别对应于一个枝性器官和一个叶性器官。拟南芥的花具有四轮花器官, 分别由不同的基因组合来控制其生长发育<sup>[61,62]</sup>。当控制子房壁发育的基因被敲除后, 胚珠还能在分枝的胎座上发育<sup>[63]</sup>, 表明子房壁的丧失并不严重影响胎座和胚珠的发育并且独立于后二者。当控制胎座的基因被人为改动后, 子房壁发育正常, 但是胎座却发生很大的变化<sup>[64]</sup>。在胎座的原基中 REV 和 STM 的联袂表达是典型的枝顶端的特征, 暗示胎座本质上是一个枝条<sup>[61]</sup>。胎座很可能是在后来的演化过程中愈合到所谓的心皮上的<sup>[61]</sup>。在矮牵牛花 (*Petunia*) 和水稻 (*Oryza*) 中, 子房壁和胎座同样被不同的两套基因所控制<sup>[65,66]</sup>。这些结论和植物形态学家此前信以为真的真花学说直接矛盾, 因为按照真花学说, 如果大孢子叶/心皮消失, 其上着生的胚珠就会变成无皮之毛。

### 3.4 古植物学

侏罗纪的化石被子植物中华星学花中多枚胚珠螺旋排列于子房内的一个轴上<sup>[67]</sup>, 表明被子植物的胎座与长胚珠的枝等同<sup>[64]</sup>。早白垩世的被子植物古果的胚珠并没有着生在传统理论所希望的心皮腹缝线上, 而是在所谓的心皮背缝线上<sup>[34,35]</sup>。近期报道的中侏罗世的完全花——潘氏真花似乎具有侧膜胎座, 超乎所有植物演化理论的预期<sup>[68]</sup>。最近报道的西班牙白垩纪化石植物 *Montsechia* 中种子是着生在一个靠近远轴的、基生的珠柄上的, 尽管该化石的被子植物身份还有待证实<sup>[69,70]</sup>。这些观察结果一方面否定了传统理论, 另一方

面说明胎座是独立的, 可以愈合到子房壁上包括中脉在内的任何部位。

上述证据显示, 原以为单元的心皮实际上由两个性质不同的独立器官共同组成的复合结构。此前也有人<sup>[13,71]</sup>曾提出过类似的解释, 只是当时缺乏化石证据和更加可靠的现代植物学证据的有力支持而已。

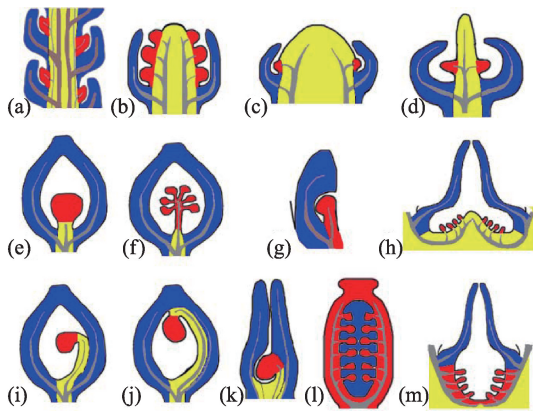
## 4 重新解读被子植物的雌蕊

被子植物相对于其他裸子植物的最大区别在于授粉时它们的胚珠是被包裹着的<sup>[2,14]</sup>。被子植物的胚珠是如何被包裹起来的是一个重要的演化学问题。传统的真花学说中, 胚珠是长在大孢子叶的边缘上并且是大孢子叶的一部分, 大孢子叶的纵向内卷使得胚珠被包裹起来<sup>[5]</sup>。但是, 一方面, 真花学说所假设的大孢子叶虽经百年追寻, 依然杳无音信; 另一方面, 种种迹象表明胎座/胚珠是独立于子房壁(狭义上的心皮)的。正反两方面的证据都不支持真花学说。

按照这些新的植物学资料和结论, 认为传统意义上的“心皮”是个复合结构, 应当拆分成胎座和子房壁两个部件, 这样被子植物雌蕊的来源就变得容易理解了: 胎座作为着生胚珠的枝(或者大孢子囊的聚合体)在授粉前被一个或者多个叶片包裹起来, 这样的枝叶复合体组成被子植物的雌蕊。按照二者之间的空间关系可以形成两种不同类型的雌蕊。

第一类型, 胎座位于子房壁的腋部。这种情形下, 子房壁从下面、侧面、甚至上面完成对于胚珠的包裹。当胎座长着少数胚珠且与子房壁不愈合时, 可以形成木兰类中常见的心皮类型(图3(a), 木兰科<sup>[32]</sup>, 毛茛科<sup>[47,49]</sup>, 小檗科(图1(f)), 泽泻科、唇形科<sup>[47]</sup>、石蒜科<sup>[11]</sup>、卫矛科<sup>[48]</sup>、大戟科<sup>[48]</sup>)。当着生多数胚珠的胎座与子房壁的边缘愈合时, 可以形成典型的具有边缘胎座的对折心皮(含笑<sup>[18]</sup>, 毛茛科<sup>[47]</sup>, 豆科<sup>[72]</sup>)。如果胎座发育充分并参与柱头的形成, 胎座与子房壁之间缝隙最终可以形成一个横向的裂缝, 就可以得到类似莲叶桐科、樟科<sup>[48,50]</sup>、腺齿木科、金鱼藻科<sup>[73]</sup>、排水草科<sup>[74]</sup>、无油樟中的瓶状心皮(图1(a), 图3(g), 图4(a)~(d))。当胎座与子房壁的中脉愈合时, 可以形成具有片状胎座的心皮(如莼菜<sup>[60]</sup>, 古果<sup>[34,35]</sup>)。当螺旋排列的心皮变成轮生且每个心皮内的胚珠数目减少到1时, 可以形成类似环蕊科<sup>[75,73]</sup>(图3(c))或者八角科的雌蕊(图3(d))。

第二类型, 胎座/胚珠着生于花轴的顶端, 对它的包裹由周围、近顶端生的叶性器官共同完成。这时如果花轴维持形态不变, 会形成仅有一个胚珠的基生胎座(图3(e))或者多个胚珠的特立中央胎座(图3(b)、(f), 如仙人掌科、胡椒科、石竹目、唇形目、肉豆蔻科、荨麻科、杜鹃花目、檀香目<sup>[11,47,73]</sup>)。如果胎座和子房壁的一侧愈合, 根据珠柄的长度不同以及愈合位置和程度的不同, 会形成由基生过渡到顶生的各种胎座类型(图3(i)、(j), 如蕁麻目、省沽油科、金鱼藻科<sup>[47,58]</sup>)。当顶生分叉的胎座被与之相间的叶性器官封闭起来, 就形成十字花科<sup>[76]</sup>、罂粟科<sup>[73]</sup>、堇菜目具有侧膜胎座的雌蕊<sup>[47]</sup>。在具有特立中央胎座的类型中, 如果子房壁边缘上传导组织的表皮毛发育充分并完全分割子房腔, 最终可以形成常见的中轴胎座



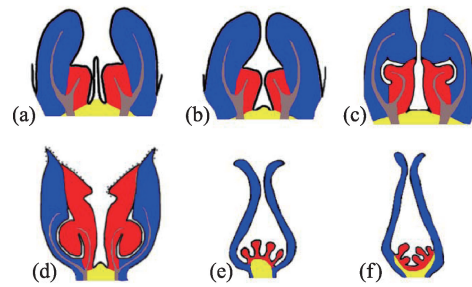
(a) 螺旋排列的心皮, 注意子房壁和其叶腋的胎座, 见于木兰类、毛茛类; (b) 排列于花轴上的胚珠被周围的子房壁所包围, 见于中籽目; (c) 轮生于花轴上的胚珠被周围的子房壁所包围, 见于环蕊科; (d) 轮生于花轴上的胚珠被周围的子房壁所包围, 见于八角科; (e) 着生于花轴顶端上的单个胚珠被周围的子房壁所包围, 见于胡椒科; (f) 着生于花轴顶端上的多数胚珠被周围的子房壁所包围, 见于中籽目; (g) 单个早期的心皮中着生于子房壁腋部的单个胚珠, 见于无油樟科; (h), (m) 着生于花轴顶端上的多数胚珠被周围的子房壁所包围, 见于仙人掌科; (i) 着生于花轴顶端上的单个胚珠的珠柄与一侧的子房壁愈合, 见于省沽油科、荨麻目; (j) ~ (k) 着生于花轴顶端上的单个胚珠与一侧的子房壁出现不同程度的愈合, 见于荨麻目; (l) 着生于花轴顶端上分叉的胎座上的多数胚珠被前景和背景的子房壁所包围, 见于十字花科。

图3 不同类群被子植物的雌蕊结构示意图

Fig. 3 Structures of gynoecia in various groups of angiosperms

(菖蒲科、龙舌兰科、鸢尾科、茶科、龙脑香科、马兜铃科<sup>[47]</sup>)。如果这些表皮毛不能完全分割子房腔, 可以形成底部多室、上部单室的雌蕊(桦木科、胡桃科<sup>[7]</sup>、爵床科、车前草科、河苔草科<sup>[73]</sup>)。

对于上述两种类型, 如果花轴顶端的生长被周围的组织超越, 都可以形成顶端凹陷。此情形下, 在第一类型中会形成类似腊梅中看到的雌蕊, 而在第二类型中就会形成具有(半)下位子房的侧膜胎座(图3(h)、(m), 仙人掌科)。上述两大类型之间看起来似乎区别很大, 很难有过渡类型存在。但是实际情况可能是二者之间的差别并没有那么大。例如, 腋生胚珠和顶生胚珠可以同时出现在柏科的同一个属(刺柏)中<sup>[78,79]</sup>。而常常认为相差甚远的特立中央胎座和侧膜胎座实际上可以出现在同一棵灰柳树上的不同花中(图4(e)、(f))<sup>[80]</sup>。如此看来, 上述表面看起来千差万别的被子植物雌蕊完全可能由同一个祖先分化而来, 尽管二者之间哪一个类型更加原始还需要进一步的考证。最近的研究显示, 控制花器官发育的MADS Box基因实际上在裸子植物中也有表达<sup>[81-86]</sup>。这个现象和介于麻黄和被子植物之间难于处理的化石植物<sup>[87]</sup>异曲同工: 被子植物和裸子植物之间的鸿沟并没有原来想像的那么大。MADS Box基因的演化和表达式样也许未来能够弥补这个鸿沟以及探索花的起源和演化提供一些新的线索。



(a) 无油樟早期发育的雌蕊, 注意中央的花轴顶端, 独立的子房壁和其叶腋的胎座; (b) 无油樟稍晚的雌蕊, 注意中央的花轴顶端的缺失, 独立的子房壁和其叶腋的胎座; (c) 无油樟较发育的雌蕊, 注意独立的子房壁和其叶腋较为发育的内弯胎座; (d) 无油樟成熟的雌蕊, 注意独立子房壁和其发育良好的胎座; (e) 灰柳树上着生于花轴顶端上的多数胚珠被周围的子房壁所包围, 形成特立中央胎座, 参照文献[80]; (f) 灰柳树上着生于花轴顶端上的多数胚珠被周围的子房壁所包围, 注意胎座发生了分裂和凹陷, 形成侧膜胎座, 参照文献[80]。

图4 无油樟和灰柳的雌蕊发育示意图

Fig. 4 Development of the gynoecium in *Amborella* and *Salix*

## 5 结论

虽然真花学说得到很多人的长期虔诚拥戴, 但是研究表明其中关于被子植物雌蕊的说法缺乏可靠的证据支持。新的植物学研究显示, 传统意义上的“心皮”不是一个独立、不可分的植物器官, 是由不可育的子房壁和可育的胎座(长胚珠的枝)共同组成的复合器官。子房壁和胎座在时空上的变化组合成就了被子植物中雌蕊的多样性。这个假说可以称之为“一统理论”(Unifying Theory), 因为其中所有种子植物的雌性生殖器官均可以用统一的模式来解释<sup>[14]</sup>。这个理论有待于通过未来植物形态学、解剖学、基因学和古植物学的发展来检验。

人们似乎有理由认为, 现代植物系统学困境的根本症结在于歌德的错误。但是实际上歌德的研究不如人们所想像地那么全面, 他并没有研究单子叶植物、根、芽和胚珠。很显然, 后人忽略了歌德研究的局限性, 把他的结论不加思索地推广到植物的所有器官上去了。Arber和Parkin是这么做的, 很多追随者也是亦步亦趋<sup>[2,6,16,88,89]</sup>。因此可以认为, 虽然歌德在这个问题上有过, 但是后人的盲从才是最终酿成今天植物系统学困局的主要原因。

Cronquist<sup>[6]</sup>认为, 关于被子植物祖先最好的证据应当是化石材料, 人们假想的被子植物祖先并不完美, 但是在别无选择的情况下有这个假想比什么都没有好。很显然, Cronquist是很小心地采用前人的假设, 而且明白这只是个权宜之计而已。这种态度值得学习借鉴, 在学习植物学理论的时候也要全面、仔细、批判地吸收并处理好传承和发展的关系。

致谢: 冯旻博士提供部分照片。

参考文献 (References)

- [1] Esau K. Plant anatomy [M]. New York: John Wiley & Sons Inc, 1953.
- [2] Eames A J. Morphology of the angiosperms [M]. New York: McGraw-Hill Book Company, Inc, 1961.
- [3] Waites R, Hudson A. *phantastica*: A gene required for dorsoventrality of leaves in *Antirrhinum majus*[J]. Development, 1995, 121: 2143-2154.
- [4] Tasaka M. From central-peripheral to adaxial-abaxial [J]. Trends in Plant Science, 2001, 6: 548-550.
- [5] Arber E A N, Parkin J. On the origin of angiosperms[J]. Journal of the Linnean Society of London, Botany, 1907, 38: 29-80.
- [6] Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants[M]. Bronx: New York Botanical Garden, 1988.
- [7] Florin R. The morphology of *Trichopitys heteromorpha* Saporta, a seed plant of Palaeozoic age, and the evolution of the female flowers in the Ginkgoinae[J]. Acta Horti Bergiani, 1949, 15: 79-109.
- [8] Meeuse A D J. From ovule to ovary: A contribution to the phylogeny of the megasporangium[J]. Acta Biotheoretica, 1963, XVI: 127-182.
- [9] Herr J M J. The origin of the ovule[J]. American Journal of Botany, 1995, 82: 547-564.
- [10] Wang X, Luo B. Mechanical pressure, not genes, makes ovulate parts leaf-like in *Cycas*[J]. American Journal of Plant Sciences, 2013, 4: 53-57.
- [11] Sattler R, Lacroix C. Development and evolution of basal cauline placentation: *Basella rubra*[J]. American Journal of Botany, 1988, 75: 918-927.
- [12] Wilson C L. The telome theory and the origin of the stamen [J]. American Journal of Botany, 1942, 29: 759-764.
- [13] Taylor D W. Angiosperm ovule and carpels: their characters and polarities, distribution in basal clades, and structural evolution [J]. Postilla, 1991, 208: 1-40.
- [14] Wang X. The dawn angiosperms[M]. Heidelberg: Springer, 2010.
- [15] Engler A, Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien, III [M]. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1898.
- [16] Bhattacharyya B, Johri B M. Flowering plants — Taxonomy and phylogeny[M]. Berlin: Springer-Verlag, 1998.
- [17] Bessey C E. Phylogeny and taxonomy of the angiosperms[J]. Botanical Gazette, 1897, 24: 145-178.
- [18] Canright J E. The comparative morphology and relationships of the Magnoliaceae. III. Carpels[J]. American Journal of Botany, 1960, 47: 145-155.
- [19] Carlquist S. Toward acceptable evolutionary interpretation of floral anatomy [J]. Phytomorphology, 1969, 19: 332-362.
- [20] Takhtajan A. Flowering plants, origin and dispersal[M]. Edinburgh: Oliver & Boyd Ltd, 1969.
- [21] Qiu Y L, Lee J, Bernasconi-Quadroni F, et al. The earliest angiosperms: evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes[J]. Nature, 1999, 402: 404-407.
- [22] APG. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III[J]. Botanical Journal of Linnean Society, 2009, 161: 105-121.
- [23] Endress P K, Doyle J A. Reconstructing the ancestral angiosperm flower and its initial specializations[J]. American Journal of Botany, 2009, 96: 22-66.
- [24] Crane P R. Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of angiosperms[J]. Annals Missouri Botanical Garden, 1985, 72: 716-793.
- [25] Bateman R M, Hilton J, Rudall P J. Morphological and molecular phylogenetic context of the angiosperms: contrasting the 'top-down' and 'bottom-up' approaches used to infer the likely characteristics of the first flowers[J]. Journal of Experimental Botany, 2006, 57: 3471-3503.
- [26] Sun G, Dilcher D L, Zheng S, et al. In search of the first flower: a Jurassic angiosperm, *Archaeofructus*, from Northeast China[J]. Science, 1998, 282: 1692-1695.
- [27] Wieland G R. American fossil cycads[M]. Washington DC: The Wilkens Sheiry Printing Co, 1906.
- [28] Florin R. Evolution in cordaites and conifers[J]. Acta Horti Bergiani, 1951, 15: 285-388.
- [29] Zhou Z, Zheng S. The missing link in *Ginkgo* evolution[J]. Nature, 2003, 423: 821-822.
- [30] Rothwell G W, Crepet W L, Stockey R A. Is the anthophyte hypothesis alive and well? New evidence from the reproductive structures of Bennettitales[J]. American Journal of Botany, 2009, 96: 296-322.
- [31] Parkin J. The phylogenetic classification of flowering plants[J]. Nature, 1925, 115: 385-387.
- [32] Liu W-Z, Hilu K, Wang Y-L. From leaf and branch into a flower: *Magnolia* tells the story [J]. Botanical Studies, 2014, 55: 28.
- [33] Sun G, Ji Q, Dilcher D L, et al. Archaeofructaceae, a new basal angiosperm family [J]. Science, 2002, 296: 899-904.
- [34] Ji Q, Li H, Bowe M, et al. Early Cretaceous *Archaeofructus eoflora* sp. nov. with bisexual flowers from Beipiao, Western Liaoning, China [J]. Acta Geologica Sinica, 2004, 78: 883-896.
- [35] Wang X, Zheng X T. Reconsiderations on two characters of early angiosperm *Archaeofructus*[J]. Palaeoworld, 2012, 21: 193-201.
- [36] Goethe J W V. Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären [M]. Gotha: Carl Wilhelm Ettinger, 1790.
- [37] Zimmermann W. Die Phylogenie der Pflanzen[M]. Stuttgart: Fischer, 1959.
- [38] Arber A. The natural philosophy of plant form[M]. Cambridge: University Press, 1950.
- [39] Arber A. Goethe's botany [J]. Chronica Botanica, 1946, 10: 63-126.
- [40] Worsdell W C. The vascular structure of the sporophylls of the Cycadaceae [J]. Annals of Botany, 1898, os-12: 203-241.
- [41] Stevenson D W. Morphology and systematics of the Cycadales [J]. Memoirs of the New York Botanical Garden, 1990, 57: 8-55.
- [42] Rousseau P, Vorster P J, Wyk A E V. Reproductive anomalies in *Encephalartos* (Zamiaceae) [C]//Calonje M. Cycad 2015, 10th International Conference on Cycad Biology. Medellín, Colombia: Cycad 2015 Organizing Committee, 2015, 53.
- [43] Eames A J. The relationships of Ephedrales[J]. Phytomorphology 1952, 2: 79-100.
- [44] Rothwell G W, Stockey R A. Evolution and phylogeny of Gnetophytes: Evidence from the anatomically preserved seed cone *Protoephedrites eamesii* gen. et sp. nov. and the seeds of several Bennettitalean species [J]. International Journal of Plant Sciences, 2013, 174: 511-529.
- [45] Kerp H, Wellman C H, Krings M, et al. Reproductive organs and *in situ* spores of *Asteroxylon mackiei* Kidston & Lang, the most complex plant from the Lower Devonian Rhynie chert[J]. International Journal of Plant Sciences, 2013, 174: 293-308.
- [46] Taylor D W, Kirchner G. The origin and evolution of the angiosperm carpel [M]// Taylor D W, Hickey L J. Flowering Plant Origin, Evolution & Phylogeny. New York: Chapman & Hall, 1996.
- [47] Melchior H A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. II. Angiospermen Übersicht über die Florengebiete der Erde[M]. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1964.
- [48] Corner E J H. The seeds of dicotyledons[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1976.
- [49] Foster A S, Gifford E M. Comparative morphology of vascular plants [M]. W H Freeman and Company, 1974.
- [50] Van Heel W A. A SEM-investigation on the development of free carpels [J]. Blumea, 1981, 27: 499-522.
- [51] Buzgo M, Soltis P S, Soltis D E. Floral developmental morphology of *Amborella trichopoda* (Amborellaceae)[J]. International Journal of Plant Sciences, 2004, 165: 925-947.
- [52] Williams J H. *Amborella trichopoda* (Amborellaceae) and the

- evolutionary developmental origins of the angiosperm progamic phase [J]. *American Journal of Botany*, 2009, 96: 144–165.
- [53] Lister G. On the origin of the placentas in the tribe Alsineae of the order Caryophyllales[J]. *Journal of Linnean Society Botany*, 1884, 20: 423–429.
- [54] Zheng H C, Ma S W, Chai T Y. The ovular development and perisperm formation of *Phytolacca americana* (Phytolaccaceae) and their systematic significance in Caryophyllales[J]. *Journal of Systematics and Evolution*, 2010, 48: 318–325.
- [55] Guo X M, Xiao X, Wang G X, et al. Vascular anatomy of kiwi fruit and its implications[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4: 391.
- [56] Bechtel A R. The floral anatomy of the Urticales[J]. *American Journal of Botany*, 1921, 8: 386–410.
- [57] Omori Y, Terabayashi S. Gynoecial vascular anatomy and its systematic implications in Celtidaceae and Ulmaceae (Urticales) [J]. *Journal of Plant Research*, 1993, 106: 249–258.
- [58] Liu W Z, Kang H Q, Zheng H C, et al. An investigation on the sexual reproductive cycle in *Tapiscia sinensis* [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 2008, 46: 175–182.
- [59] Nuraliev M S, Sokoloff D D, Oskolski A A. Floral anatomy of Asian *Schefflera* (Araliaceae, Apiales): Comparing variation of flower groundplan and vascular patterns [J]. *International Journal of Plant Sciences*, 2011, 172: 735–762.
- [60] Endress P K. Carpels of *Brasenia* (Cabombaceae) are completely ascidiate despite a long stigmatic crest[J]. *Annals of Botany*, 2005, 96: 209–215.
- [61] Skinner D J, Hill T A, Gasser C S. Regulation of ovule development [J]. *Plant Cell*, 2004, 16: S32–S45.
- [62] Mathews S, Kramer E M. The evolution of reproductive structures in seed plants: A re-examination based on insights from developmental genetics [J]. *New Phytologist*, 2012, 194: 910–923.
- [63] Roe J L, Nemhauser J L, Zambryski P C. TOUSLED participates in apical tissue formation during gynoecium development in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 1997, 9: 335–353.
- [64] Wynn A N, Seaman A A, Jones A L, et al. Novel functional roles for PERIANTHIA and SEUSS during floral organ identity specification, floral meristem termination, and gynoecial development[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5: 130.
- [65] Angenent G C, Franken J, Busscher M, et al. A novel class of MADS box genes is involved in ovule development in *Petunia*[J]. *The Plant Cell Online*, 1995, 7: 1569–1582.
- [66] Li H, Liang W, Yin C, et al. Genetic interaction of OsMADS3, DROOPING LEAF, and OsMADS13 in specifying rice floral organ identities and meristem determinacy [J]. *Plant Physiology*, 2011, 156: 263–274.
- [67] Wang X, Wang S. *Xingxueanthus*: an enigmatic Jurassic seed plant and its implications for the origin of angiospermy [J]. *Acta Geologica Sinica*, 2010, 84: 47–55.
- [68] Liu Z J, Wang X. A perfect flower from the Jurassic of China [J]. *Historical Biology*, 2015: 1–13.
- [69] Krassilov V. On *Montsechia*, an angiospermoid plant from the Lower Cretaceous of Las Hoyas, Spain: New data and interpretations [J]. *Acta Palaeobotanica*, 2011, 51: 181–205.
- [70] Gomez B, Daviero-Gomez V, Coiffard C, et al. *Montsechia*, an ancient aquatic angiosperm[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2015.
- [71] Hickey L J, Taylor D W. Origin of angiosperm flower[M]//Taylor D W, Hickey L J. *Flowering Plant Origin, Evolution & Phylogeny*. New York: Chapman and Hall, 1996.
- [72] Tucker S C, Kantz K E. Open carpels with ovules in Fabaceae[J]. *International Journal of Plant Sciences*, 2001, 162: 1065–1073.
- [73] Endress P K. Patterns of angiospermy development before carpel sealing across living angiosperms: diversity, and morphological and systematic aspects [J]. *Botanical Journal Linnean Society*, 2015.
- [74] Sokoloff D D, Remizowa M V, Macfarlane T D, et al. Comparative fruit structure in Hydatellaceae (Nymphaeales) reveals specialized pericarp dehiscence in some early-divergent angiosperms with ascidiate carpels [J]. *Taxon*, 2013, 62: 40–61.
- [75] Hufford L. Developmental morphology of female flowers of *Gyrostemon* and *Tersonia* and floral evolution among Gyrostemonaceae [J]. *American Journal of Botany*, 1996, 83: 1471–1487.
- [76] Ferrandiz C, Fourquin C, Prunet N, et al. Carpel development *Advances in Botanical Research: Academic Press*, 2010.
- [77] Judd W S, Campbell S C, Kellogg E A, et al. *Plant systematics: a phylogenetic approach* [M]. Sunderland, MA: Sinauer Associate Inc, 1999.
- [78] Tomlinson P B, Takaso T. Seed cone structure in conifers in relation to development and pollination: a biological approach [J]. *Canadian Journal of Botany*, 2002, 80: 1250–1273.
- [79] Zhang Q, Sodmergen, Hu Y S, et al. Female cone development in *Fokienia*, *Cupressus*, *Chamaecyparis* and *Juniperus* (Cupressaceae) [J]. *Acta Botanica Sinica*, 2004, 46: 1075–1082.
- [80] Hagerup O. On the origin of some angiosperms through Gnetales and the Coniferae. III. The gynaecium of *Salix cinerea* [J]. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Meddelelser*, 1938, 14: 1–34.
- [81] Becker A, Saedler H, Theissen G. Distinct MADS-box gene expression patterns in the reproductive cones of the gymnosperm, *Gnetum gnemon* [J]. *Development Genes and Evolution*, 2003, 213: 567–572.
- [82] Vazquez-Lobo A, Carlsbecker A, Vergara-Silva F, et al. Characterization of the expression patterns of LEAFY/FLORICAULA and NEEDLY orthologs in female and male cones of the conifer genera *Picea*, *Podocarpus*, and *Taxus*: implications for current evo-devo hypotheses for gymnosperms [J]. *Evolution and Development*, 2007, 9: 446–459.
- [83] Chanderali A S, Yoo M-J, Zahn L M, et al. Conservation and canalization of gene expression during angiosperm diversification accompany the origin and evolution of the flower [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2010, 107: 22570–22575.
- [84] Lovisetto A, Guzzo F, Tadiello A, et al. Molecular analyses of MADS-box genes trace back to gymnosperms the invention of fleshy fruits [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2011.
- [85] Carlsbecker A, Sundström J F, Englund M, et al. Molecular control of normal and *acrocona* mutant seed cone development in Norway spruce (*Picea abies*) and the evolution of conifer ovule-bearing organs [J]. *New Phytologist*, 2013, 200: 261–275.
- [86] Gramzow L, Weilandt L, Theißen G. MADS goes genomic in conifers: towards determining the ancestral set of MADS-box genes in seed plants[J]. *Annals of Botany*, 2014, 114: 1407–1429.
- [87] Liu Z J, Wang X. An enigmatic *Ephedra*-like fossil lacking micropylar tube from the Lower Cretaceous Yixian Formation of Liaoning, China [J]. *Palaeoworld*, 2015, doi:10.1016/j.palwor.2015.07.005.
- [88] Hutchinson J. The phylogeny of flowering plants. *International congress of plant sciences, section of morphology, histology, and paleobotany* [R]. Ithaca, New York, 1926: 413–421.
- [89] Takhtajan A. *Diversity and classification of flowering plants* [M]. New York: Columbia University Press, 1997.
- [90] Zhang X. The evolutionary origin of the integument in seed plants, Anatomical and functional constraints as stepping stones towards a new understanding[D]. Bochum: Ruhr-Universität Bochum, 2013.
- [91] Feng M. *The family Berberidaceae: floral development morphology, embryology and systematics*[D]. Beijing: Institute of Botany, CAS, 1998.

(责任编辑 刘志远)