

文章编号: 0529-6579 (1999) 06-0072-06

种子蕨的肉籽类 Sarcocarpidiates^{*}

古生代具果实的种子植物

张 宏 达

(中山大学生命科学学院, 广州 510275)

摘 要: 苏铁纲、银杏纲、紫杉纲及买麻藤纲, 由于胚珠的珠被里及假花被和套被里出现形成层, 在受精之后形成层行次生长, 形成肉质的果皮, 包着种子, 起着保护作用, 是维形的果实, 有别于后继的被子植物由子房 (心皮叶) 发育所成的果实, 这种维形果实从种子蕨类出现的初始阶段就已存在, 并在种子蕨类占有优势和主流的地位, 明显地存在着系统发育的意义. 这一大类的种子包括上泥盆世的芦松 *Calamopitys*、早石炭世的髓木 *Medulosa* 和皱羊齿 *Lyginopteris*. 与肉籽类在晚泥盆世出现的种子蕨类, 包括狭轴羊齿 *Stenomylon*、晚石炭世的华丽木 *Callistophyton*、及盾籽 *Peltosperma* 代表着不具壳斗, 珠被里不存有维管束, 种子缺乏肉质保护组织, 应归入狭义的种子蕨类. 从晚泥盆世出现的第三支派的种子植物是科达 *Cor-daites* 为代表的松柏类.

关键词: 珠被内维管束; 次生长; 肉质果; 肉籽类种子蕨

中图分类号: Q 949 **文献标识码:** A

肉籽类是种子蕨类当中一个植物群. 小孢子不具气囊 (罗汉松例外). 胚珠常托以壳斗、杯状体或套被. 珠被及套被内出现维管束, 受精后维管束继续分生, 形成肉质保护^[1]. 这种肉质准果实是古生代种子蕨类及其后继种子植物系统发育的主流, 是在被子植物出现之前原始形式的果实. 从上泥盆统的芦松 *Calamopitys* 开始, 到石炭世的皱羊齿 *Lyginopteris* 和髓木 *Medulosa*, 一脉相承并发展出二叠纪的银杏类和苏铁类, 三叠纪的巴列杉 *Pallisa* 和罗汉松, 侏罗纪的紫杉类 *Taxales*, 粗榧 *Cephalotaxus* 和倪藤类 *Gnetales*, 形成了种子植物系统发育的主流. 据此, 将它们归为肉籽植物亚门 *Sarcocarpidiophytina*, 包括 5 个纲, 19 个目.

本文提出肉籽类是根据器官发生的相关性. 肉籽类的原始代表芦松、皱羊齿和髓木, 除了胚珠的珠被存在维管束之外, 胚珠都长在壳斗或杯状体内, 它们的小孢子都没有气囊. 反过来, 珠被不具维管束的狭轴羊齿, 华丽木及盾籽类, 胚珠不具壳斗, 小孢子都有气囊. 从泥盆统至石炭纪的原始肉籽类与二叠纪以后的苏铁、银杏存在着明确的系统发育上的亲缘, 因此肉籽类作为一个自然类群是合适的.

* 基金项目: 广东省自然科学基金 (970187) 资助项目

收稿日期: 1999-01-05 作者简介: 张宏达, 男, 1914 年生, 教授.

1 肉籽纲 Sarcocarpidiopsida

1.1 芦松目 (芦茎羊齿目) Calamptoyales

茎具细小中始式原生中柱乃至真中柱。次生木质部为疏木型, 有大形管胞和多列射线。叶迹二歧分支成多束, 并在叶柄切面排成“C”型。与芦松有亲缘关系的化石种子叫琴籽 *Lyrasperma*, 横切面呈椭圆形, 珠被全部包住珠心, 在近珠心的两侧有维管束通过, 珠心顶端有储粉室。花粉圆形, 具 3 裂缝, 与芦松有关的营养叶为楔形羊齿 *Sphenopteridium*。

芦松见于上泥盆统至下石炭统, 本目还有二歧羊齿 *Diplotmema*、三裂羊齿 *Triphyllopteris* 等。本目中见于晚泥盆世至早石炭世的种类与前种子蕨类(前裸子植物)有密切关系。

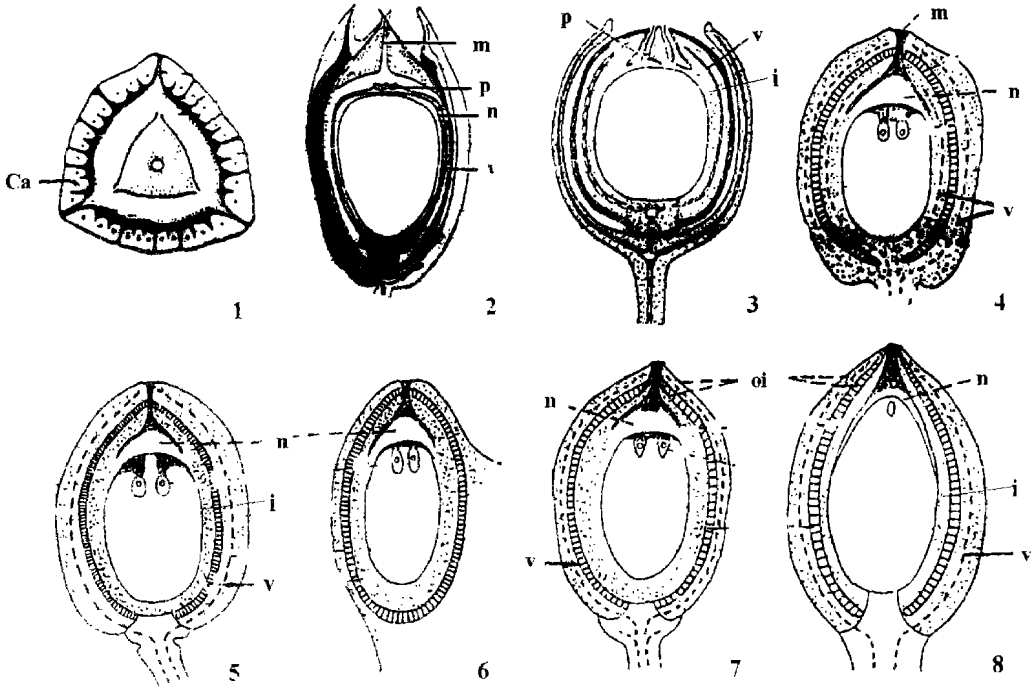


图 1 肉籽类 Sarcocapidiates 的胚囊结构

Fig. 1 Structure of the embryo sac of Sarcocapidiates

1 髓木类的 *Pachytesta* 胚珠横切面; 2 *Pachytesta* 胚珠纵切面; 3. 皱羊齿属 *Lyginopteris* 的胚珠;

4 苏铁属 *Cycas* 的胚珠; 5 银杏属 *Ginkgo* 的胚珠; 6 松属 *Pinus* 胚珠, 缺维管束;

7 榧属 *Torreya* 的胚珠; 8 买麻藤属 *Gnetum* 的胚珠

ca 果肉; i 珠被; m 珠孔; n 珠心; oi 外珠被; p 花粉室; v 维管束

1~3 见文献 [2], 4~8 见文献 [1]

1.2 皱羊齿目 Lyginopteridales (图 1-3)

茎细小, 藤状或灌木状, 具真中柱, 初生木质部中始式, 分 5~10 束, 管胞具螺旋和孔纹。次生木质部为疏木型, 管胞具有具缘纹孔, 木射线多列, 髓部宽大。叶为大型扁平蕨叶。蕨叶上有具壳斗的胚珠和花粉囊, 具腺毛。

皱羊齿的壳斗状种子叫瓶籽 *Lagenostema*, 胚珠小, 胚珠外围有浅裂的壳斗, 珠被与

珠心合生, 珠孔狭小, 顶有储粉室. 珠被有维管束. 雄性小孢子囊排成圆形聚合囊. 花粉囊为原始型, 近极面有 3 裂缝. 皱羊齿目见于石炭纪.

1.3 髓木目 Medulosales (图 1-1, 1-2)

大乔木, 是古生代最大的种子植物. 中柱由多个维管束裂片组成的单体中柱或真中柱. 原生木质部由大量薄壁细胞和后生木质部组成初生中柱. 次生木质部为疏木型. 管胞大, 有多列具缘纹孔, 有分泌细胞或管.

髓木目的胚珠叫厚壳籽 *Pachytesta*, 胚珠表面有三射对称脊. 珠心与珠被分离, 具双重维管束. 珠被分为 3 层, 外层是由壳斗所形成, 内珠被是大孢子囊之外的孢子叶转化而成, 双重的维管束是由原来外珠被子(壳斗)及内珠被子(大孢子叶)所具有的, 小孢子叶为多种形态的聚合囊构成, 花粉为单沟粉 *Monoletes*.

髓木始见于早石炭世, 极盛于晚石炭世的早、中期, 少数分布在欧洲二叠纪.

2 银杏纲 Ginkgopsida (图 1-5)

高大乔木, 具长、短枝, 具内始式真中柱, 次生木质部的管胞具圆形散生具缘纹孔, 射线单列. 叶扇形或线形. 雌雄同株. 花粉发育有花粉管及具纤毛的游动精子, 雌花有 2 个直立胚珠, 珠被有 1 列维管束.

肉籽类植物到了二叠纪已摆脱了种子蕨类不完善的结构, 无论营养器官或生殖器官都达到较完善的结构, 从而获得发展并延续下来.

2.1 银杏目 Ginkgoales

本目包括如下各属:

(1) 银杏属 *Ginkgo*, 仅 1 种, 现生于中国. 叶扇形, 具叉状脉, 表皮为单面或两面气孔型, 气孔散布于叶脉间.

(2) 拟银杏属 *Ginkgoidea*, 最早见于山西下二叠统.

(3) 准银杏属 *Ginkgodium*, 化石见于中国、朝鲜及日本的侏罗-白垩系.

2.2 拜拉目 Baierales

叶具线状裂片, 叶片与叶柄缺乏明显界线, 每一裂片的叶脉不多于 4 条. 化石见于二叠纪.

(1) 楔拜拉属 *Sphenobaiera*, 化石始见于二叠纪, 中生代常见. 我国山西太原晚二叠世早期有细纹楔拜拉 *Sphenobaiera tenuistriata*.

(2) 拜拉属 *Baiera*, 化石始见于二叠纪, 延续到中侏罗世.

2.3 茨康目 Czekanowskiales

叶线形, 分叉 2~3 次. 雌球花有螺旋排列的瓣状蒴果, 每瓣圆形, 内藏 3~8 个胚珠. 从二叠纪延至白垩纪, 全球分布. 主要有茨康叶 *Czekanowskia*, 薄果穗 *Leptostrobus* 及 *Phoenicopsis* 等, 分布于西伯利亚、蒙古、朝鲜、日本, 我国华北、东北.

2.4 扇叶目 Rhipidopsiales

叶扇形, 具长柄, 掌状深裂, 裂片楔形, 中央裂片大. 叶脉细而密, 二歧分叉, 化石见于二叠纪. 主产华夏植物区及冈瓦纳区.

(1) 扇叶属 *Rhipidopsis*, 常见的有银杏叶扇叶 *R. ginkgoidea*. 化石产贵州盘县、宣威的晚二叠世.

(2) 拟扇叶属 *Pseudorhipidopsis*, 化石产河南禹县及江西乐平组的晚二叠世早期。

3 苏铁纲 Cycadopsida

苏铁类最早出现于下二叠统。茎直立, 次生木质部为疏木型, 管胞具梯状或圆形具缘纹孔。叶为 1~3 次羽状复叶。雌雄异体, 稀同株。小孢子叶球较大。雌雄球果叶状, 胚珠 1~14 个, 珠被有维管束 1~2 列。种子有肉质组织包着。本纲 4 目, 仅苏铁目存活。

3.1 苏铁目 Cycadales

(1) 苏铁科 Cycadaceae, 1 属, 苏铁属 *Cycas*, 约 60 种, 分布于热带亚洲及澳大利亚。中国 40 种, 集中分布于广西及云南。

苏铁科的化石已知有卵叶苏铁 *Yuania*, 始苏铁 *Primocycas* 及古生铁花 *Cycadostrobilus*, 均见于中国山西太原早二叠世。

(2) 南非苏铁科 Stangeriaceae, 茎短。叶为一次羽状复叶, 羽状脉, 有锯齿。雄球果长筒形, 小孢子球形。雌果筒形。胚珠 2 个。核果椭圆形。1 属, *Stangerisa*, 产南非。

(3) 鲍文苏铁科 Boweniaceae, 茎短, 叶 2 次羽状复叶, 雄球花长卵球形, 小孢子叶六角形。雌球果比雄球果大, 大孢子叶排成 6 行, 六角盾形, 每侧有胚珠 1 个。种子有革质果皮。1 属, *Bowenia*, 产澳大利亚, 2 种。

(4) 双子苏铁科 Dioonaceae, 茎圆柱形, 叶羽状深裂, 裂片具平行脉。雄球花长筒形, 小孢子叶三角柱形, 小孢子有单裂缝。雌球果卵圆形, 大孢子叶三角戟形, 胚珠 2 个, 种子有肉质包着, 1 属, *Dioon*, 产墨西哥, 3~4 种。

(5) 查米亚科 Zamiaceae, 茎长柱形, 叶一次羽叶, 具平行脉, 雄球花长柱形, 小孢子叶盾状, 小孢子球形。雌球果近雄球花, 较长大, 大孢子叶盾形, 每侧有 1 个胚珠。6 属 65 种, 产南美、中美、非洲及澳大利亚, 以查米亚 *Zamia* 较常见; 30 种, 产中、南美。

3.2 拟苏铁目 Cycadeoidales (Bennettitales)

茎不分枝, 叶一次羽叶, 气孔复唇形, 雌雄同株, 近似两性花, 本目出现于二叠纪至白垩世绝灭。

(1) 拟苏铁科 Cycadeoidaceae, 茎短, 球形, 叶生于茎顶, 花腋生, 两性花状, 大孢子叶位于茎顶中央, 由多数具柄的胚珠和不孕种间鳞组成。小孢子叶基生, 外围有不孕苞片。

(2) 威廉逊科 Williamoniaceae, 茎偶有二歧分叉。叶为单叶或一次羽叶。大、小孢子叶生叶腋或枝顶, 单性或呈两性状。代表植物为 *Williamsonia sevardiana*。

属于拟苏铁目的还有拟查米亚属 *Zamitis*, 查米亚叶 *Zamiophyllum*, *Pseudocycas*, *Nezamites* 等。

3.3 蕉羽叶目 Nilssoniales

单叶或羽状深裂, 宽披针形至线形。叶脉分叉或不分叉。雄球花由多数鳞片状小孢子叶组成。雌球花 (*Beania*), 长 10 cm; 大孢子叶有 2 个胚珠。种子有果肉, 本目蕉羽叶属 *Nilssonia*, 从晚石炭世晚期到早白垩世。侏罗纪最茂盛, 遍布欧洲及亚洲。我国有 20 余种。此外还有侧羽叶属 *Pterophyllum* 等。

3.4 五柱木目 Pentaxylales

木本具长枝及短枝, 初生木质部中始式, 次生木质管胞有具缘纹孔, 密木型, 具年

轮, 射线单列, 叶为单叶, 披针形. 雄球花生茎顶, 多分枝, 雌球花 (*Camconites*), 生枝顶, 卵球形, 珠心无花粉室, 维管束仅达珠心基部. 仅有少数种分布于印度西北部的下、中侏罗统. 维管束近似髓木, 叶、气孔及花粉近似苏铁.

3.5 斜羽叶目 *Plagiozamiales*

枝条羽叶状, 叶卵形, 抱茎, 两列, 叶脉分叉. 叶轴及羽轴的维管束近似 *Cycas*. 分布于欧美区, 安加拉区, 华夏区. 我国河北、山西, 晚石炭世晚期至早二叠世.

4 紫杉纲 *Taxopsida*

乔木, 茎具次生生, 密木型, 有树脂道. 叶条形, 具气孔带, 对生. 雌雄异株, 稀同株. 雄球花穗状, 雄蕊多数, 花粉无气囊 (罗汉松有), 雌雄花生叶腋, 胚珠 1 个, 基部有珠托或套被, 珠被有维管束, 种子核果状 (图 1-7).

最早化石见于三叠纪, 侏罗纪及白垩纪最盛. 除少数已灭绝外, 大多数为现存科属, 其有 4 目 4 科 15 属 160 种.

4.1 巴列杉目 *Palissyaes*

乔木. 叶线形或条形. 雌球果穗状或圆球形, 每鳞苞有 1~6 个胚珠, 有杯状体托着. 种子有肉质组织包着. 已知 2 属, 均已灭绝. 巴列杉属 *Palissya*, 化石见于下侏罗统. 穗果杉属 *Stachyotaxus*, 化石见于北欧及格陵兰三叠纪.

4.2 罗汉松目 *Podocarpaceles*

木本. 叶多型, 条状至鳞片状, 雌雄异株, 稀同株. 雄球花穗状, 花粉具气囊或缺. 雌珠花有苞片多枚, 直立胚珠 1 个, 包以囊状套被. 珠被或套被内有维管束. 种子有肉质组织包着.

1 科, 8 属 130 余种, 集中于半球. 我国 3 属. 罗汉松化石最早见于澳大利亚及非洲三叠系的 *Rissikia*; 另 *Mataia* 见于新西兰及澳大利亚的侏罗系. 我国内蒙古及东北的下白垩统有 *Podocarpites*, *Nageiopsis* 及 *Ussuriocladus* 化石.

罗汉松科 *Podocarpaceae*, 叶条状至鳞片状. 花粉有 2 个气囊. 雌球花的苞片有倒生胚珠 1 个, 下有套被, 与珠被合生, 套被内有维管束, 苞片与套被能发育成肉质种托. 种子核果状. 中国产 3 属, 即罗汉松属 *Podocarpus*、竹柏属 *Nageia* 和陆均松属 *Dacrydium*.

4.3 三尖杉目 *Cephalotaxales*

叶条状, 排成 2 列, 下面有 2 条气孔带. 雄花 6~11 聚成头状, 雄蕊 4~16 枚, 花粉无气囊. 雌球花有交叉对生苞片, 每苞片有 2 个直立胚珠, 基部有珠托, 种子有肉质组织包着.

1 科 1 属 9 种, 中国 7 种, 产西南及华南.

4.4 红豆杉目 *Taxales*

叶条形, 排成两列, 雄球花穗状, 雄蕊多数, 各有 8~9 个花药, 花粉无气囊. 雌球果有交叉对生苞片, 有直立胚珠 1 个, 基部有珠托. 种子有肉质果肉, 先端露出种子. 1 科 5 属 23 种, 除 *Austrotaxus* 产澳大利亚, 其余产东亚、北美有 2 属. 中国产 4 属, 为红豆杉属 *Taxus*, 白豆杉属 *Pseudotaxus*, 穗花杉属 *Amentotaxus* 和榧属 *Torreya*, 日本 1 种.

5 盖子植物纲 *Chlamydospermopsida*

木本, 茎有分节, 具导管, 球花单性, 雄花有不育雌蕊, 有膜质囊状或肉质管状假花

被, 雄蕊 1~8 个, 花药 1~3 室, 花粉无气囊. 雌花有假花被, 中有数条维管束. 胚珠 1 个, 珠被 1~2 层, 常延长为珠被管, 种子肉质果肉包着, 有 3 目 3 科 3 属 80 种.

5.1 百岁兰目 Welwitschiales

仅 1 科 1 属 1 种, 产南非.

5.2 麻黄目 Ephedrales

灌木, 叶膜质, 雌雄异株, 雄球花有 2~8 对苞片, 每 1 苞片有 1 雄花, 有膜质假花被合生, 雄蕊 2~8 个对生苞片, 仅最顶 1~3 苞片有雌花, 雌花有囊状假花被, 胚珠有 1 层膜质珠被. 苞片及假花被在受精后增厚成肉质组织.

1 科 1 属 40 种, 分布于亚洲, 北美、东南欧、北非的干旱荒漠. 中国 12 种.

5.3 买麻藤目 Gnetales

木质藤本, 茎有关节. 单叶对生, 雌雄异株, 雄花位于轮生总苞内, 每 1 总苞有雄花 20~80 个, 雄花有肉质环状假花被, 雄蕊 1~2 个, 雌球花穗单生. 每轮总苞有雌花 4~12 朵, 假花被囊状, 胚珠内藏, 有 2 层珠被, 内层珠被伸长成管, 外层珠被分为肉质外层及骨质内层, 内层珠被能发育成肉质组织. 种子核果状. 1 科 1 属 30 余种, 分布于亚洲、非洲及南美的热带, 中国 7 种.

参考文献:

- [1] 严楚江. 花果形态学 [M]. 福州: 福建人民出版社, 1964.
- [2] 杨关秀. 古植物学 [M]. 北京: 地质出版社, 1994.
- [3] GOTHAN W, WEYLAND H. Lehrbuch der Paläobotanik [M]. Berlin: Akademie Verlag, 1954.
- [4] ZIMMERMANN W. Die phylogenie der pflanzen [M]. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1959.

Sarcocarpidiophytina, a Fruited Subphyta of Pteridospermophyta during Palaeozoic

CHANG Hung Ta (ZHANG Hong-da)*

Abstract: Since the spermatophytes arose from the Lower Devonian, there are lots of fruited plants existed. Within the integument of the embryo-sac the vascular tissues were appeared, after fertilization the vascular bundle started secondary growth, and formed the protective tissue to the seeds, they are the primitive fruited plants before the Angiospermae appeared. These primitive fruited spermatophytes are the *Calamopitys* of Upper Devonian, the *Medulosa* and *Lyginopteris* of Lower Carboniferous, and after Permian there are the successors of *Ginkgopsida*, *Cycadopsida* and *Taxopsida*, as well as the *Chlamydospermopsida*. They are the principal seeded plants and more flourish than the other Tribes of Pteridospermae represented by the *Stenomylon*, *Callistophyton* and *Peltosperma* and the *Cordaite*s during the Palaeozoic.

Keywords: vascular bundle within integument; secondary growth; sarcocarpal Pteridospermatophytes

* School of Life Sciences, Zhongshan University, Guangzhou 510275, China