

生物进化的重大事件

——陆地植物的起源及其研究的新进展

李承森

(中国科学院植物研究所,北京 100093)

[摘要] 植物由水生向陆生发展是生物进化的重大事件。陆地植物起源的研究是植物学基础理论的重要内容。必须综合生物学和地学的研究,才能正确认识陆地植物起源的问题。目前认为陆地植物起源的时间在中奥陶世至晚奥陶世(距今 4.7 亿年至 4.5 亿年)之间。当时新的陆生环境对植物造成很强的选择压力。植物在累代延续中发生结构和生理的改变,逐步适应新环境。认识当时的全球环境有助于理解植物登陆的过程。现代植物性状的研究认为陆地植物起源于轮藻类植物。推断陆地植物世代交替的起源是由于合子的减数分裂推迟发生所致。早期陆地植物配子体的发现倾向于陆地植物世代交替是同源起源。

距今四亿多年前,植物由水生向陆生的发展是生物进化过程中的重大事件。这个过程持续了上千万年,最终以陆地植物^{*}的出现及其对陆地的广泛征服而告成功。早期陆地植物分化形成苔藓植物和维管植物。早期维管植物迅速分化形成裸蕨类、石松类、楔叶类、真蕨类和前裸子植物。与植物登陆几乎同时或略晚一些的动物由水生向陆生的发展是以早期陆地植物提供的食物和栖息场所作为重要的条件。陆地植物的出现不仅为高等植物的发展和全球植被的形成奠定了基础,而且为陆生动物的起源和发展打开了大门。

对于植物由水生向陆生发展的重大历史事件的认识,包括对陆地植物起源的时间、环境和过程的认识,对陆地植物祖先及其早期分化的认识,始终是植物学基础理论研究的重要内容。近十多年,欧美和我国在本领域的研究都有重大进展。

由于植物登陆的过程已经淹没在生物进化的历史长河中,既不可能被人类直接观察到,也不可能重演。因此,本领域的研究应该包括两个方面的工作:一方面,从地层中寻找植物保存下来的遗体或残骸(化石植物),对化石植物进行生物学研究。同时,开展地学领域里的相关性研究,如地质构造学、地球化学、沉积学、埋藏学、古生物学、古地理学、古气候学和古生态学的研究,综合分析植物演化有关的各种资料,恢复绝灭植物的本来面目,重建植物演化的系列,确定当时的生态环境和认识植物演化的过程;另一方面,对现存各个门类的植物采用生物学研究领域的各种方法,如形态学、解剖学、细胞学、生理学、生物化学、系统学和分子生物学的研究方法,进行性状的对比研究,探讨各个类群之间的亲缘关系,推测曾经发生过的演化事件。前一种研究是寻求演化的直接证据,恢复演化过程的本来面目和认识进化的规律。后一种研究得到的

本文于 1993 年 12 月 24 日收到。

*)陆地植物——包括现代的维管植物和苔藓植物,即有胚植物;历史上应包括维管植物和非维管植物;后者包括苔藓植物和某些尚未完全认识的原始的陆地非维管植物。

是演化的间接证据,推断历史上进行的演化过程,提出进化理论方面的假设。

由于化石植物保存的局限性和研究方法上的不足,不同程度地限制了直接证据的发现和对其价值的认识。而现存植物性状的对比研究,又必须考虑到植物今天的性状,如形态、生化和核苷酸序列(nucleotide sequences)的特征,是经历了长达四亿多年的演变保存下来的结果,至少不能完全代表它们祖先的面貌。特别是不同性状的演化速率的不同,同样发生在各个类群中,这些无疑都影响到间接证据的价值和对演化过程推断的准确性。因此,必须把这两个方面的研究有机地结合起来。间接证据的发现和进化理论上的假设有助于指导直接证据的寻找和研究,而直接证据的获得可以验证、完善和修改进化理论的假设。近年来,国际上取得重大进展的研究都是成功地结合了这两个方面的工作。这一点应引起我国植物学界的重视。

陆地植物起源的时间

陆地植物起源的时间,长期以来是以生活在英国中志留世(Wenlock)期(距今4.3亿年)(表1)的植物*Cooksonia*的出现为标准的。这是个体小、形态简单、不用显微镜可以观察到的早期陆地植物。英国学者花费了20多年时间寻找和研究了大量标本,终于在1992年证明这种植物同时具有陆地维管植物的三个基本特征:(1)具有次生加厚的输导水分的管胞;(2)具有防止水分散失的表皮角质层和交换气体的气孔;(3)具有能在空气中传播的三缝孢子。*Cooksonia*是迄今为止已知的世界上最古老的维管植物^[1]。由于维管植物孢子体保存为化石的几率相对较高,对*Cooksonia*同时代或其后出现的早期维管植物的发现和研究已取得重大进展。虽然各主要类群的演化谱系已有轮廓,但是许多关键的演化环节尚未十分清楚,仍处在研究中^[2,3]。

近年来植物微体化石研究表明,在Wenlock期以前的几百万年的时间里已有原始的早期陆地植物出现。酸解岩石可以获得三种类型的植物标本,即孢子、表层(sheet)和管子(tube)。它们分别含有不同程度的孢粉素、角质素和木质素,或者含有类似的物质。这是植物适应陆生生活在结构和化学成分上发生的改变。早志留世晚期的孢子为三缝孢,类似现代非种子的维管植物的类型。奥陶纪和早志留世早期的孢子很小,常以二分体或四分体为一个单位出现在世界很多地方的地层里。这些孢子有可能属于陆生藻类和苔藓植物^[4]。在晚志留世出现的早期陆生动物以陆地植物为食源。一个陆生生态系统的存在同样证明早期陆地植物的发展已经经历了一个较长的时期,即从中奥陶世到中志留世的几千万年的发展^[5]。早期陆生群落不一定包括维管植物。早期陆生动物可以苔藓植物、多分化的陆生藻类、甚至真菌和地衣为食源。

目前认为陆地植物起源的时间应从*Cooksonia*的出现再向前推进几千万年,大约在中奥陶世至晚奥陶世(距今4.7亿年至4.5亿年)之间,植物开始由水生向陆生发展^[6]。

陆地植物起源的环境

距今4.5亿年前后的地球上的生物圈,和今天的生物圈一样,它的物理、化学和生物的特性是互相依赖、互相影响和互相制约的。大气中氧气和二氧化碳的含量受到植物光合作用和钙化作用的影响。植物的活动又受到太阳辐射和气候条件的制约。气候情况又与两极的位置有关,而两极的位置又取决于大陆运动的结果。总的看来,生物活动是对大气化学成分,地球的辐射环境和土壤组成的一个反馈效应(feedback effect)。所有这些因素都与植物对陆生生活的适应有着紧密的联系。

通过对相当于太阳几百万年年龄的年轻的 T-Tauri 星体的研究,发现它放出的紫外线量是现在太阳的 1 万倍。可以推测,早期地球接受了大量紫外线的照射^[7]。而年轻太阳的发光度(luminous)却相当低。以今天地球的反照率(albedo)和空气组分为标准,在地球前半段的历史中(距今约 46 亿至 23 亿年),理论上地表温度应低于冰点。但是古老岩石的研究表明,在 38 亿年前地球上就存在液态的水。如果认为当时地球的反照率与今天的一样,那么,地表温度高于冰点则是由于大气中二氧化碳的含量远远高于今天,估计可高达 100 到 1000 倍,起到一个基本的热效应作用,补偿了太阳低发光度的不足^[8]。到了距今 9 亿到 6 亿年时,太阳的发光度逐渐达到今天的 93%。发光度的增加和高含量的二氧化碳,有利于海生菌藻类的光合作用和碳酸钙的形成。

根据古土壤中碳同位素的测定和铁的状态的研究,可以确定古代空气中二氧化碳和氧气的含量。接近距今 4.5 亿年时,大气中二氧化碳含量是今天的 16 倍^[9],氧气的含量已接近今天的水平^[10]。在紫外线的催化作用下,空气中的氧气可以形成光化学产物——臭氧。臭氧层又具有吸收紫外线的功能。众所周知,紫外线对地球上的生物有极大的伤害性,而臭氧层的出现减低了这种伤害作用。

以古地磁为主要资料的古地理的研究,重建了当时海陆的分布:北半球基本上全是海洋,环绕赤道是陆地条带和浅海,主要陆地——冈瓦纳大陆仍在南极附近。随着 Iapetus(亚皮特斯海)的消失,劳伦和波罗的海陆块缝合在一起^[11-14]。地质学的证据表明,当时陆地上曾广泛出现过冰川现象,海平面下降 70 米,浅海出露,并出现了一个生物绝灭事件,50%的类群和 12%的科消灭了。尚无证据表明这次事件是由于外星体与地球碰撞造成的,而可能是由于连续的生物演化和类群分化的结果。在这个海陆变迁的重要时期,陆表被蓝绿藻类、真核藻类甚至地衣所覆盖^[15-17, 4]。

陆地植物的祖先和陆地植物世代交替的起源

陆地植物起源于绿藻,久已成为共识。近年来现代植物性状的综合研究进一步指出,陆地植物和绿藻中的轮藻类植物有着非常紧密的亲缘关系,不仅它们有着共同的祖先,而且陆地植物很可能是从属于轮藻类植物的单细胞的古老淡水藻衍生而来,这向陆生植物起源于类似现代海藻的多细胞的古老海生藻类的观点提出了挑战。

轮藻类植物的传统分类是一纲 Charophyceae(轮藻纲)、一目 Charales(轮藻目)下属一科 Characeae(轮藻科)。80 年代以超微结构的特征作为分类标准,轮藻纲*被重建^[18]。新的轮藻纲下属五个目: Charales(轮藻目含 *Chara*, *Nitella* 等属), Coleochaetales(含 *Coleochaete* 等属), Zygnematales, Klebsormidiales 和 Chlorokybales。

对现代植物形态学和生物化学的资料进行分枝系统学的处理,所得出的分枝图谱表明,现存陆地植物即有胚植物是单元起源。*Coleochaete*(属)和 Charales(目)与陆地植物的亲缘关系最近^[19-22]。细胞核和叶绿体的染色体的比较研究支持这个观点。细胞核蛋白体(nuclear riboso-

*)在术语上以 charophycean algae(轮藻类植物)和 charaphytes(轮藻类植物)代表所有属于重建的轮藻纲的植物,以 charalean algae(轮藻植物)代表 Charales 轮藻目的植物。过去文献中曾使用的 charophytes 所代表的植物应与现在的术语 charalean algae 相当。

mal)、DNA 基因树也表明这个观点^[23,24]。但这并不意味着从 *Coleochaete* 或从 Charales 中产生出现代陆地植物的祖先,而是说它们有着共同的祖先。分子生物学的证据表明,轮藻类植物和有胚植物的共同祖先,自真核生物出现时起就与其它植物类群有着明显区别。基因树告诉我们,Charales 所代表的轮藻植物是从导向有胚植物的演化线上最后分离出去的。最新的观点认为,*Coleochaete*, Charales 和有胚植物可能是从已经高度适应浅水生活,形态上具分枝的丝状体,生殖上为卵式生殖的古老藻类植物衍生而来,随后沿着各自特化的道路发展。这种古老的藻类植物在分类上应属于轮藻类植物,极象现代的 *Coleochaete* 的某些原始种。

根据陆地植物起源于轮藻类植物的认识,引伸出两个推论:(1) 由于现代轮藻类植物均生活在淡水环境里,陆地植物应起源于淡水藻类而不是海生藻类;(2) 由于轮藻类植物缺少世代交替,代表合子生活周期的仅仅是一个两倍体的细胞——合子。因此,陆地植物世代交替的起源和孢子体的产生,理论上应来自合子减数分裂的推迟,即支持陆地植物世代交替起源理论中的异源世代交替学说(插入学说)(antithetic theory/interpolation theory)。

植物界只有在 Charales, *Coleochaete* 和有胚植物卵子受精时,卵子仍保留在母体内,受精后的合子也保留在母体内。为了减数分裂产生的孢子能够在光和二氧化碳都充分的环境里萌发。一方面合子产生大量的孢子,以适应生存需要。而合子要做到这点必须依赖母体提供光合作用形成的营养物质。另一方面合子推迟减数分裂发生的时间,也是适应生存的需要。最早的孢子体仅仅是减数分裂前的几次有丝分裂。有丝分裂的规模逐渐扩大,以适应有性生殖过程的发展。陆地植物孢子体和孢子体世代随着合子减数分裂的一再推迟而形成。由于现代非种子植物都具有颈卵器,而轮藻类植物不具有,在胚和颈卵器起源的问题上,颈卵器是否一定要早于胚而出现呢?轮藻类植物提供的证据表明:胚的习性的出现如果以母体提供营养物质和单倍体与双倍体世代间的相互影响为标准,那么胚的出现可能早于可确认的颈卵器的出现。包括颈卵器的出现在内的配子体的进一步发展,是与适应陆生环境相关联的。可以推测,最早的有胚植物应是生活在浅水环境里,而不是完全成长在陆地上。但是,最早的颈卵器植物则应该完全生活在陆地上^[6]。

最早期的陆地植物是什么样子?古植物学的研究^[4]和现代植物学的研究(后者包括对现代苔藓植物进行分子系统学^[25]的研究,免疫荧光研究^[26]和对其形态、发育和生物化学特征的分枝系统学的研究^[19]),都倾向于最早期的陆地植物无论是从形态上还是从生殖上都很象现代苔藓植物中叶状体的肝苔类(liverworts)植物。

早期陆地植物配子体的研究

从现代植物性状的对比研究转到早期陆地植物直接证据的寻找和研究,我们就进入了一个极其艰难的领域。特别是配子体保存为化石的几率很低,长期以来对早期陆地植物配子体的研究进展缓慢。

80年代开始,德国学者对英格兰瑞尼镇燧石层中保存的早泥盆世陆地植物配子体的研究,包括形态学和解剖学以及对配子器和配子的研究,代表了当今世界先进水平^[27,28]。

三种配子体植物都是轴性结构,顶生杯状的配子器托,其上或其内产生配子器。其中两种植物 *Lyonophyton* 和 *Kidstonophyton* 产生的是精子器,精子保存完好。一种植物 *Langiophyton* 产生颈卵器,其结构清晰。这三种植物的轴表面具有角质层和气孔,轴内具有输送水分的组织。

以具有相似的角质层和输送水分的组织为依据,推测同层发现的另外三种植物可能是这些配子体植物的相对应的孢子体植物,即:*Lyonophyton*—*Aglaophyton*, *Kidstonophyton*—*Nothia*, *Langiophyton*—*Horneophyton*。这是一类很特殊的早期陆地植物,其表皮具有明显的角质层和气孔,轴内形成输送水分的组织,显然比苔藓植物进化。但是它们输导水分的管子又不同于管胞,因此又有别于维管植物。它们代表了一条不同于苔藓植物和维管植物的演化路线。

这类植物的孢子体和配子体都具有轴性营养体,具有角质层、气孔和输送水分的组织,生殖器官(孢子囊和配子囊)同样高度复杂化。它们的孢子体和配子体形态的相似性,即在它们的生活周期史中,二倍体的孢子体世代和单倍体的配子体世代的相似性,在某种程度上支持陆地植物世代交替起源的同源学说(homological theory)。但是,由于这类植物生活在早泥盆世,距陆地植物起源已有几千万年的时间,因此不能以它们的生活周期史完全代表最初登陆的植物的生活周期史,也不能因此就排除早期孢子体是合子推迟减数分裂而产生的假设。

表 1 寒武纪到泥盆纪地质年代简表

地质时代			重大事件	距今年龄 (亿年)
纪	世	期		
泥盆纪	中泥盆世			3.86
	早泥盆世			4.08
志留纪	晚志留世	Pridoli		4.11
		Ludlow		4.24
	中志留世	Wenlock	维管植物出现(管胞)	4.30
	早志留世	Llandovery		4.39
奥陶纪	晚奥陶世	Ashgill		4.43
		Caradoc	最早陆地植物出现 (表层、管子、孢子)	4.64
	中奥陶世	Llandeilo		4.68
		Llavirn		4.76
	早奥陶世	Arenig		4.93
		Tremadoc		5.1
寒武纪				

近年来,无论是陆地植物起源和演化的直接证据的发现,还是现代植物对比研究的间接证据的获得,都使我们对陆地植物起源的认识前进了一大步,但是距离最终目标还有很长很艰难的路。我国在这个领域的研究已有长期积累的基础,取得了许多优异的成绩^[29-31]。特别是发现了丰富的研究材料,不少早期陆地植物为我国所特有。相信在人类认识陆地植物起源和植物进化规律的研究中,中国的成就将具有十分重要的价值。

参考文献

- [1] Edwards, D. K. L., Davies and L. Axe, 1992, A vascular conducting strand in the early land plant *Cooksonia*, *Nature* 357:683-685.
- [2] Taylor, T. N. and E. L. Taylor, 1993, The biology and evolution of fossil plants, Prentice Hall, Inc.
- [3] Stewart, W. N. and G. W. Rothwell, 1993, Paleobotany and the evolution of plants, Cambridge University Press.
- [4] Gray, J. and W. Shear, 1992, Early life on land, *Am. Sci.*, 80: 444-456.
- [5] Jeram, A. J., P. A. Selden and D. Edwards, 1990, Land animals in the Silurian; arachnids and myriapods from Shropshire, England, *Science*, 250:658-661.
- [6] Graham, L. E., 1993, Origin of land plants, John Wiley & Sons, Inc., New York.
- [7] Canuto, V. M., J. S. Levine, T. R. Augustsson and C. L. Imhoff, 1982, UV radiation from the young sun and oxygen and ozone levels in the prebiological paleoatmosphere, *Nature*, 296:816-820.
- [8] Kastung, J. F., 1987, Theoretical constraints on oxygen and carbon dioxide concentrations in the Precambrian atmosphere, *Precambrian Research*, 34:205-229.
- [9] Yapp, C. Y., and H. Poths, 1992, Ancient atmospheric CO₂ pressures inferred from natural goethites, *Nature*, 355:342-344.
- [10] Berner, R. A., and D. E. Canfield, 1989, A new model of atmospheric O₂ over Phanerozoic time, *Am. J. Sci.*, 289: 336-361.
- [11] Holland, C. H., 1985, Synchronology, pp. 11-24, In: Chaloner and Lawson (eds.), Evolution and Environment in the Late Silurian and Early Devonian, The Royal Society, London.
- [12] Livermore, R. A., A. G. Smith and J. C. Briden, 1985, Palaeomagnetic constraints on the distribution of continents in the Late Silurian and Early Devonian, pp. 29-56. In: Chaloner and Lawson (eds.), Evolution and Environment in the Late Silurian and Early Devonian, The Royal Society, London.
- [13] Scotese, C. R., R. Van der Voo and S. F. Barrett, 1985, Silurian and Devonian base maps, pp. 57-76. In: Chaloner and Lawson (eds.), Evolution and Environment in the Late Silurian and Early Devonian, The Royal Society, London.
- [14] Murphy, J. B., and R. D. Nance, 1992, Mountain belts and the supercontinent cycle, *Sci. Am.*, (April):84-91.
- [15] Beerbower, R., 1985, Early development of continental ecosystems, pp. 47-91. In: Tiffney (ed.), Geological Factors and the Evolution of Plants, Yale Univ. Press, New Haven.
- [16] Wright, V. P., 1985, The precursor environment for vascular plant colonization, pp. 143-145, in: Chaloner and Lawson (eds.), Evolution and Environment of the Late Silurian and Early Devonian, The Royal Society, London.
- [17] Selden, P. A., and D. Edwards, 1989, Colonisation of the land, pp. 122-152. In: Allen and Briggs (eds.), Evolution and the Fossil Record, Belhaven Press, London.
- [18] Mattox, K. R., and K. D. Stewart, 1984, Classification of the green algae; a concept based on comparative cytology, pp. 29-72, In: Irvine and John (eds.), Systematics of the Green Algae, Academic Press, London.
- [19] Mishler, B. D. and S. P. Churchill, 1984, A cladistic approach to the phylogeny of the "bryophytes", *Brittonia*, 36:406-404.
- , 1985, Transition to a land flora; Phylogenetic relationships of the green algae and bryophytes, *Cladistics*, 1:305-328.
- [20] Sluiman, H. J., 1985, A cladistic evaluation of the lower and higher green plants (Viridiplantae), *Plant Systematics & Evolution*, 149:217-232.
- [21] Bremer, K., C. J. Humphries, B. D. Mishler and S. P. Churchill, 1987, On cladistic relationships in green plants, *Taxon*, 36:339-349.
- [22] Graham, L. E., C. F. Delwiche and B. Mishler, 1991, Phylogenetic connections between the green algae and the bryophytes, *Adv. in Bryol.*, 4:213-244.
- [23] Chapman, R. L., and M. A. Buchheim, 1991, Ribosomal RNA gene sequences: analysis and significance in the phylogeny and taxonomy of green algae, *Crit. Rev. Pl. Sci.*, 10:343-368.
- [24] Wilcox, L. W., P. A. Fuerst and G. L. Floyd, 1993, The phylogenetic relationships of four charophycean green algae inferred from complete nuclear encoded small subunit rRNA gene sequences, *Am. J. Bot.* 80:1028-1033.
- [25] Waters, D. A., M. A. Buchheim, R. A. Dewey and R. L. Chapman, 1992, Preliminary inferences of the phylogeny of

bryophytes from nuclear-encoded ribosomal RNA sequences, *Am. J. Bot.*, 79:459-466.

- [26] Brown, R. C., and B. E. Lemmon, 1990, Monoplastidic cell division in lower land plants, *Am. J. Bot.* 77:559-571.
- [27] Remy, W., and R. Remy, 1980, Devonian gametophytes, with anatomically preserved gametophytes, *Science*, 208:295-296.
- [28] Remy, W., P. G. Gensel and H. Hass, 1993, The gametophyte generation of some Early Devonian land plants, *Int. J. Plant Sci.*, 154(1):35-58.
- [29] Li, Cheng-Sen, 1982, *Hsia robusta*, a new land plant from the Lower Devonian of Yunnan, China (in Chinese), *Acta Phytotax. Sinica*, 20:331-342.
- , 1990, *Minarodendron cathaysiense* (gen. et comb. nov.), a lycopod from the late Middle Devonian of Yunnan, China, *Palaeontographica*, 220B:97-117.
- and J. Hsü, 1987, Studies on a new Devonian plant Protopteridophyton devonicum assigned to primitive fern from south China, *Palaeontographica*, 207B: 111-131.
- Li, Cheng-Sen, 1992, *Hsia robusta*, an early Devonian plant from Yunnan Province, China and its bearing on some structures of early land plants. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 71: 121-147.
- Li, Cheng-Sen & Edwards, D., 1992, A new genus of early land plants with novel strobilar construction from the Lower Devonian Posongchong Formation, Yunnan Province, China, *Palaeontology*, 35:257-272.
- [30] Geng, B., 1983, *Stachyophyton* gen. nov. from Lower Devonian of Yunnan and its significance (in Chinese), *Acta bot. sin.*, 25(6): 574-579.
- Geng, B., 1985, *Huia recurvata* n. gen. et sp.: a new plant from the Lower Devonian of Southeastern Yunnan, China (in Chinese), *Acta bot. sin.*, 27(4):419-426.
- [31] Hao, S.-G., 1988, A new Lower Devonian genus from Yunnan, with notes on the origin of the leaf (in Chinese), *Acta Bot. Sinica*, 30:441-448.
- , 1989, A new zosterophyll from the Lower Devonian (Siegenian) of Yunnan, China, *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 57:155-171.
- and C. B. Beck, 1991, *Yunia dichotoma*, a Lower Devonian plant from Yunnan, China, *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 68:181-195.

ORIGIN OF LAND PLANTS IS AN IMPORTANT EVENT OF LIFE EVOLUTION

Li Chengsen

(Institute of Botany, Academia Sinica, Beijing 100093)

Abstract

Origin of land plants is an important event in the history of life on earth. The evidence of microfossils indicates that the land-adapted plants appeared about 450 to 470 million years ago, during the period from mid to late Ordovician. It is several ten million years earlier than the appearance of *Cooksonia*, the oldest vascular plant living in Wenlock time. The comparison of living plants suggests that land plants derived from the algae ancestor which belongs to charophytes and looks like Coleochaete. Antithetic theory, origin of alternation of generation in land plants by delay in zygotic meiosis, is strongly supported by the research on living plants. But the evidence of Early Devonian gametophytes is more or less in favour of the homological theory.