

## “生长迟滞论”的简介与评述

沈光隆 谷祖刚 李克定

(兰州大学地质地理系)

近年来,日人浅间一男分析了我国晚古生代某些植物化石的叶形变化后,提出一种解释植物界发展与演化的观点——生长迟滞论(Growth Retardation Theory)。浅间的观点,主要是根据我国六十年代以前所发表的有关华夏植物群的研究论著为素材而提出的,同时他还建立了一些新属种。为便于参考,现对生长迟滞论作些简略的介绍与评述。

### 一、什么是生长迟滞论

植物和环境有着密切的依存关系,环境适宜,能够加速植物的生长发育,使其枝叶繁茂,浅间称这种关系为促进发育,或称生长促进(Growth Acceleration)。相反,如果环境条件恶化,变得不利于植物生长,就能抑制植物的生长发育,或导致部分植物死亡,或导致植物变更自身的形态结构以适应变化着的新环境。浅间称这种关系为迟滞发育,或称生长迟滞(Growth Retardation)。

环境条件中,温度和雨量是两个重要的因素,温度的变化在引起植物形态的变化上较重要,特别是干旱气候的出现,更加速了植物的更替。早、中泥盆世、二迭—三迭纪和侏罗—白垩纪出现的全球性干旱气候,在植物大类的更替上,起过十分重要的作用。但在地质时代中,并未出现过连续几个纪的干旱现象,我们认为,用持续于整个地质时代的干旱气候来解释植物界的演变是不行的。浅间在分析了现代植物的分布明显和温度有关后指出,年温差的增大,是导致植物生长迟滞的重要原因。在年温差的变化中,高温持续不断增高的现象,在地质时代中并不明显,而低温的日益下降,则是随地质时代的推移逐渐明显的。年温差、特别是低温的日益增大,使植物的生长周期缩短,并逐渐导致了它们的形态变化。因此,浅间强调指出,年温差、特别是低温的明显增大,是引起植物生长迟滞的根本原因。

浅间认为,从晚古生代以来,古气候的变化正是逐年降低着最低温度的。晚古生代和中生代,年温差的变化虽然日渐明显,但还未形成明显的四季变化。到更新世,几乎全球都出现了冰川,年温差的变

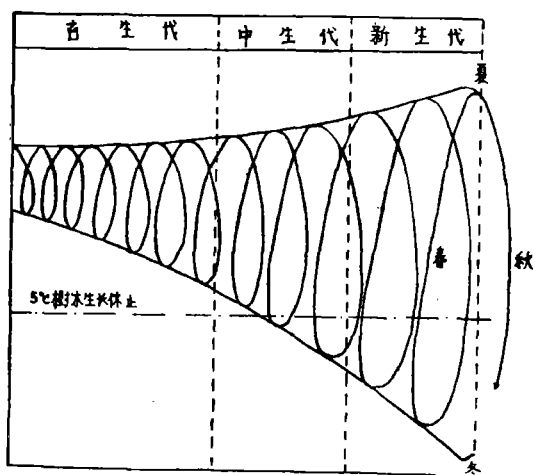


图 1. 古气候变化示意图(据浅间)

化和一年中的最低温度,都达到了高峰。随着地质时代的推移,地球上才逐渐有了明显的四季变化(图1)。是什么原因引起年温差的变化呢? 浅间认为,这和地球的黄赤交角的变化有关。他设想,地球初生时,自转轴是垂直的,没有黄赤交角,以致赤道附近全年都是夏季,两极附近全年都是冬季,地球上没有季节变化。后来,地球的自转轴偏斜,使黄赤交角慢慢变化到今天的  $23^{\circ}27'$ , 地球上各部分接受光能的幅度不均匀,才出现了明显的气候分带和四季变化。

## 二、生长迟滞叶形变化的基本原则

植物的叶形,最能反映外界环境的变化。植物在长期适应年温差、特别是低温日益增大的过程中,普遍采取生长迟滞的发育方式,并在叶形上打下明显的印记。浅间将生长迟滞的叶形变化,归纳为七种方式,并称之为生长迟滞原则(图2):

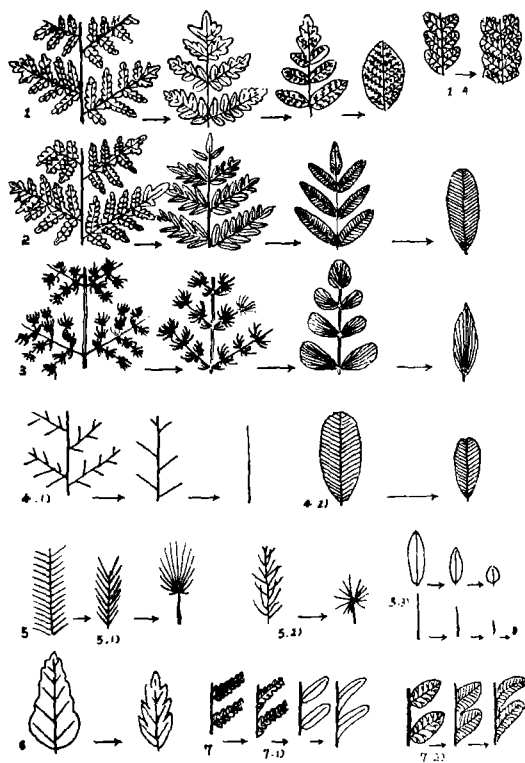


图 2. 生长迟滞叶形变化的基本原则(据浅间)

一) 叶的融合 (Fusion): 羽状复叶的植物,迟滞发育时,末级枝上的小羽片逐渐融合一起,使植物的分裂减少一次。在连续的迟滞发育中,随着羽状分裂次数的减少,最终演变成具网状叶脉的单叶。二) 扩大 (Enlargement): 主要是羽状叶脉的植物,因迟滞发育,首先从末级枝上的小羽片开始,因扩大而相互连接,使分枝逐级减少,最终形成具羽状叶脉的单叶。三) 既扩大又融合 (Enlargement and Fusion): 有节类植物迟滞发育时,末级枝上的叶片既扩大又融合,最终形成具平行叶脉的单叶。四) 减化 (Reduction): 包括分枝的减化与体积的萎缩。五) 短化 (Shortening): 植物因迟滞发育使植株变短,并导致叶呈掌状或轮状排列。六) 齿裂化 (Indentation): 叶缘由全缘,浅裂至锯齿状。七) 下延 (Decurrency): 包括羽片和小羽片的下延。

各类植物在迟滞发育过程中,因初始阶段的形态各不相同,对生长迟滞原则的反映就不一样,有时

表现为一种原则,有时几种原则均有体现。浅间认为,整个陆生植物的发展与演化,都是连续生长迟滞的结果。他还注意到,现代被子植物的叶形,无论是单子叶纲还是双子叶纲,都是单叶或者阔叶,而地质时代中植物迟滞发育的最终结果,也是形成单叶或者阔叶。因此,浅间认为,现代阔叶类型的被子植物,是由晚古生代或中生代的某些种子蕨类,通过叶的融合原则迟滞发育而来的。现代棕榈科类型的被子植物,是由古生代或中生代带羊齿类型的植物,以叶的扩大原则迟滞发育演变成的。现代禾本科类型的单子叶植物,则是古生代或中生代的有节类植物,以叶的既扩大又融合的原则迟滞发育而成的。这样,浅间主张被子植物的起源是多元的而不是一元的。同时,他还从生长迟滞论的观点出发,将整个维管植物分为小叶系、大叶系和有节系三大类,每一大类又分为向上群和退行群两个亚类。这种维管植物分类,主要是植物在生长迟滞过程中采取不同的生长迟滞原则的结果。

### 三、迟滞发育的一个例证

浅间分析了我国山西太原一带的晚古生代生物地层资料后,指出这里某些植物化石的叶形变化,是随古气候的变化而变化的。太原一带从上石炭统太原群到上二迭统上部石千峰组的岩性表明,古气候是由温湿的海洋性气候向干旱的大陆性气候逐渐变化的。太原一带的晚古生代植物在适应这种古气候的变化中,体现了不同的生长迟滞原则。据此,浅间将我国晚古生代的植物,划分成如下演化系列:

瓣轮叶系 (*Lobatannularia* Series): *Annularia stellata* → *L. sinensis* → *L. lingulata* → *L. heianensis*。齿叶系 (*Tingia* Series): *T. parvita* → *T. carbonica* → *T. crassinervis*。织羊齿系 (*Emplectopteris* Series): *E. triangularis* → *Gigantonoclea lagreltii* → *Bicoemplectopteris halleii*\* (= *Gigantonoclea halleii*) → *Tricoemplectopteris taiyuanensis*\* (= *G. taiyuanensis*)。编羊齿系 (*Emplectopteridium* Series): *E. alatum* → *Bicoemplectopteridium longifolium*\* (= *G. longifolia*) → *Gigantopteris nicotianaeifolia*。今野羊齿系 (*Konnoa* Series): *Konnoa penchihuensis*\* (= *Callipteridium tachingshanense*) → *Cathaysiopteris whitei*。座延羊齿系 (*Alethopteris* Series): *A. norinii* → *Protoblechnum wongii* (= *Compsopteris wongii*) → *Psymphyllum multipartitum*。楔叶系 (*Sphenophyllum* Series): 浅间根据叶是否呈三对型排列和叶脉是否与叶缘切交,将楔叶分成四个属,即楔叶属 *Sphenophyllum*, 叶不呈三对型排列,叶脉直达叶端,本属的叶形变化不明显;副楔叶属 *Parasphenophyllum*\*, 叶不呈三对型排列,叶脉与叶缘切交,演化趋向是叶由大到小 *P. shansiense*\* → *P. thonii* (= *S. thonii*) → *P. thonii* var. *minor* (= *S. minor*) → *P. neofimbriatum* (= *S. neofimbriatum*);

三对楔叶属 *Trizygia*\*, 叶呈三对型排列,叶脉直达叶端,演化趋向是叶由小到大: *T. oblongifolia* (= *S. oblongifolium*) → *T. speciosa* (= *S. speciosum*) → *T. densinervia* (= *S. densinerve*) → *T. sino-coreana* (= *S. sino-coreanum*); 副三对楔叶属 *Paratrizygia*\*, 叶呈三对型排列,叶脉与叶缘切交,演化趋向是叶由大到小,我国仅有相当于本属演化最末阶段的 *P. koboensis* (= *S. koboense*) 一种。此外,尚有带羊齿系 (*Taeniopteris* Series) 和栉羊齿系 (*Pecopteris* Series), 但浅间未作任何说明。现以织羊齿系为例,简介演变过程如下:

织羊齿属 *Emplectopteris* 生存于晚石炭世晚期至早二迭世早期,处于温湿的海洋性气候环境,植物枝系发育(三次羽状)。早二迭世晚期开始,织羊齿以叶的融合原则来适应变化着的环境,末级枝上的小羽片彼此融合一起,便由山西组的三角织羊齿 *E. triangularis* 演变成下石盒子组中的波缘单网羊齿 *G. lagreltii* (二次羽状)。气候进一步干旱,波缘单网羊齿末级枝上的小羽片又融合一起,再减少一次分枝,便演变成栗叶二阶织羊齿 *Bicoemplectopteris halleii* (= *Gigantonoclea halleii*) 的一次羽状复叶。至晚二迭世早期,栗叶二阶织羊齿的小羽片再融合一起,终于演变成了单叶的太原三阶织羊齿 *Tricoemple-*

\* 属种名称上标有星号\*者,是浅间建立的或复活使用的名称,括号内的名称,是《中国古生代植物》一书中采用的名称。下同。

*ctopteris taiyuanensis* (= *Gigantonoclea taiyuanensis*) (图 3) 由于羽状分裂次数的逐级减少,前一阶段的末级羽轴,便在后一阶段的小羽片中,以中脉的形式保存下来,使后一阶段的侧脉,增加一级。这种演变

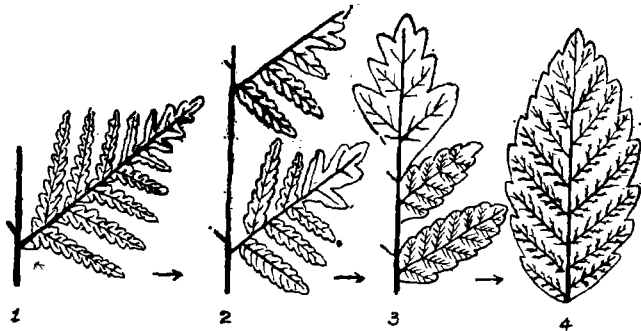


图 3. 织羊齿系叶形演变示意图

1.三角织羊齿 2.波缘单网羊齿 3.栗叶二阶织羊齿(二栗叶单网羊齿) 4.太原三阶织羊齿(二太原单网羊齿)

方式形成的小羽片,体积越来越大,似乎不适应气候越来越干旱的情况。但是,每一演化阶段上的小羽片,都代表着它演变前一阶段的末次羽片,其叶的总面积要小得多,这正是植物减少蒸发面积以适应干旱气候的结果。织羊齿系的演化特征,综合于表 1 中。

表 1. 织羊齿系演化特征比较表(据浅间, 1962, 表 3)

属 种		三角织羊齿	波缘单网羊齿	栗叶二阶织羊齿 (二栗叶单网羊齿)	太原三阶织羊齿 (二太原单网羊齿)
层 位		下石盒子组下部 第九—十六层	下石盒子组上部 第十八层	上石盒子组上部 第二十一—二十二层	上石盒子组上部 第二十一层
萌叶形态		三次羽状	二次羽状	一次羽状	单 叶
小羽片	中脉粗	<1mm	1mm	1—3 mm	8 mm
	面 积	约 0.3 cm <sup>2</sup>	约 0.6 cm <sup>2</sup>	约 50cm <sup>2</sup>	约 1000cm <sup>2</sup>
	数 目	约1000	约 100	约 10	1
叶脉和羽轴的对应关系		一级侧脉为细脉 中 脉 → 末级羽轴 → 末二级羽轴 → 末三级羽轴 →	二级侧脉为细脉 一级侧脉 → 中 脉 → 末级羽轴 → 末二级羽轴 →	三级侧脉为细脉 二级侧脉 → 一级侧脉 → 中 脉 → 末级羽轴 →	四级侧脉为细脉 三级侧脉 二级侧脉 一级侧脉 中 脉
羽轴+叶脉		3+2=5	2+3=5	1+4=5	0+5=5
脉 网 形 态		稀疏网织脉	网 织 脉	网 织 脉	网 织 脉
细脉伸出处		由 中 脉	由一级侧脉	由二级侧脉	由三级侧脉

浅间指出,瓣轮叶系是生长迟滞既扩大又融合原则的体现,齿叶系是扩大原则的实例,座延羊齿系是短化原则的表现,织羊齿系是融合原则的结果,而楔叶系则是几种生长迟滞原则的综合体现。

四、对生长迟滞论的几点看法

生长迟滞论的观点,目前已为某些古植物学者所接受,有的还应用生长迟滞论的原则,解释过某些地区植物化石的形态变化。我们认为,生长迟滞论的某些内容,对于探讨植物界的发展与演化,可能会

有一定的启发与帮助,浅间所拟定的少数演化系列,也许是存在的。但总的看来,生长迟滞论的主要内容,特别是浅间所拟定的许多演化系列,假定和推测的成分较多,确切的实证依据不足。

在解释植物的叶形演变时,生长迟滞论完全归结为年温差、特别是低温的日益增大的结果,没有综合考虑其他方面的外界因素,更没有从植物的内部构造方面加以考察。在解释织羊齿系的演化时,浅间完全根据侧脉的级数来作属的划分标准,没有注意植物性状特征上的本质差别。例如,从三角织羊齿到波缘单网羊齿,不仅是侧脉级数的增加,更重要的是脉序的不同。而从波缘单网羊齿到栗叶二阶织羊齿,再到太原三阶织羊齿,虽有侧脉级数的增加,但脉序的基本形态并无变化。因此,浅间建立的二阶织羊齿属和三阶织羊齿属,都只能当作单网羊齿属的不同的种来看待。浅间在分析大羽羊齿属 *Gigantopteris* 的来源时,将我国华北地区的古气候条件搬到华南地区,显然是值得商榷的。大羽羊齿属分布在我国华南的龙潭组及其相当地层中,其古地理环境是温湿的成煤环境。即令如浅间所设想的那样,大羽羊齿是由二阶编羊齿属 *Bicoemlectopteridium* 演变来的,但生物的演化是不可逆的,它虽然生存于促进环境中,也不可能返回到它祖先多次羽状分裂的阶段上去。我们认为,大羽羊齿生存的环境有利,枝系发育、叶体增大,必然导致生理机能的相应改变,促进了叶脉的复杂化,演变出了重网状脉序。如果再用生长迟滞的融合原则来解释生存于促进环境中的大羽羊齿,显然是说不通的。

生长迟滞论建立的许多演化系列,有的只能当成是叶形外表上的相似和地层层位上的吻合,完全缺乏内部解剖构造(包括表皮构造)和生殖器官方面的证据。浅间据此建立的维管植物分类和被子植物的起源,也只能是假定的、人为的形态分类,不能当成植物的自然类群看待。在浅间确定的各演化系列中,每一演化阶段上植物的命名,显得相当混乱,有的是种名的变更(如瓣轮叶系)、有的是属级的更替(如织羊齿系)、有的还把分类位置不同或分类未明的植物类群,硬拉到一起,显然是值得怀疑的。浅间确立的楔叶演化系列,存在的问题似更多。我们知道,楔叶的生殖器官,类型极为多样,而浅间又根本没有引证这方面的资料,他所拟定的楔叶的演化趋向,也就值得进一步探讨了。还应当指出,植物叶形外表形态的相似,往往也可以由趋同或平行演化的结果造成,若无生殖器官和内部解剖上的证据,无论它们的外形如何相似、层位多么吻合,都不足以证明它们必定处于某一演化系列之中。

总之,生长迟滞论的论述,有些可能只是从文献上得到的结果,缺乏系统的化石材料的研究,特别是保存有内部构造和生殖器官的化石材料的研究,基本上没有涉及。在尚无这些宝贵的实际材料以资佐证前,生长迟滞论所拟定的那些演化系列和维管植物的分类以及推论的被子植物的起源,都需要进行认真的、细致的检验。

## 主 要 参 考 文 献

- Asama, K. (浅间一男), 1959: Systematic Study of So-Called *Gigantopteris*. *Tohoku Univ., Sci. Rep.*, 2nd Ser. (Geol.), 31 (1).
- , 1960: Evolution of the Leaf Forms Through Ages Explained by the Successive Retardation and Neoteny. *Ibid.*, Spec. Vol. 4.
- , 1962: Evolution of Shansi Flora and Origin of Simple Leaf. *Ibid.*, Spec. Vol. 5.
- , 1966: Two Types of Evolution in *Sphenophyllum*. *Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo*, 9.
- , 1970: Evolution and Classification of Sphenophyllales in Cathaysia Land. *Ibid.*, Vol. 13, No. 2.
- , 1974: Origin of Angiosperms Inferred from the Evolution of Leaf Forms. *Symp. on Origin and Phytogeogr. of Angiosperms*.
- , 1975: The Rise of the Paleobotanical Provinces in the Latest Paleozoic Era. *Jour. Geogr.*, Vol. 84, No. 2.
- 浅间一男, 1976: 被子植物の起源。三省堂。

(1978年1月10日收到)

## A BRIEF REVIEW ON "GROWTH RETARDATION THEORY"

Shen Guanglong Gu Zugang Li Keding

(*Department of Geology & Geography, Lanzhou University*)

### 中国古生物学会征集论文启事

中国古生物学会将于 1979 年 4 月召开第十二届年会, 1979 年 3 月召开孢粉分析专业会议及微体古生物专业会议。欢迎全体会员及古生物工作者踊跃提交学术论文。

中国古生物学会