

银杏型胚珠器官的异时发育起源

周志炎

(中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008)

内 容 提 要

比较中侏罗世以来银杏属各种的胚珠器官, 显示除了胚珠大小外, 它们在形态上并不构成明显的年代梯变。中侏罗世出现的义马银杏型(*Ginkgo yimaensis*)的胚珠器官具有分别单独着生在珠柄上的2—4个胚珠, 不同于(现生)银杏型的胚珠器官仅有1个直接生在总柄上的能育胚珠, 但和现生银杏胚珠器官发育阶段产生的某些畸型(通常不育)却形态相同。推测银杏型胚珠器官是由义马银杏型胚珠器官在 k 型选择压力下, 胚珠不断增大, 最终导致胚珠数目减少、珠柄消失而形成的, 并且是属于异时发育(heterochrony)中过型形成(或作超越形成 peramorphosis, 以超期发生 hypermorphosis 为主)起源。目前已知最早的银杏型胚珠器官化石见于古新世的铁线蕨型银杏(*Ginkgo adiantoides*)。此种叶部化石曾被记载于中生代晚期, 因而银杏型胚珠器官很可能在第三纪以前即已出现。

关键词 银杏 胚珠器官 进化 过型形成起源

一、前 言

长期以来有不少学者曾推测银杏(*Ginkgo biloba* L.)的胚珠器官是由具珠柄的多胚珠生殖短枝经退缩演变而来(Coulter and Chamberlain, 1917; Florin, 1949), 但由于缺乏有关化石证据, 对其实际过程几无所知, 更无从探讨进化的机制和方式。银杏状的营养叶的化石记录分布几乎遍及全球, 在地质历史上可追溯至晚二叠世, 一般公认比较可靠的银杏属叶部化石在中侏罗世也已出现(Tralau, 1968; Jongmans and Dijkstra, 1973), 然而保存较完好的生殖器官却极其罕见。国外已发现的可能为银杏属的花粉器官和胚珠器官化石大多十分破碎(Harris, Millington and Miller, 1974; Harris, 1976; Konijnenberg-Van Cittert, 1971, 1972), 人们很难从其中获得有关演变过程的信息。自从Archangelsky (1965)证实在阿根廷早白垩世地层中所产的一种银杏状营养叶(*Ginkgoites tigrensis* Archangelsky)竟然和一种全然不同于银杏的胚珠器官(*Karkenian incurva* Archangelsky)属于同一植物以后, 银杏属的进化历史变得更模糊不清了。有的古植物学者(Hughes, 1986)甚至认为把中生代的所谓“银杏类植物”与现生银杏联系起来缺乏根据, 主张对中生代的化石采取“真正不确定的”态度来进行描述和命名。这种悲观的论调在一定程度上动摇了人们在中生代继续寻找银杏进化线索的信心。不久前, 在我国河南义马中侏罗世义马群发现的义马银杏(*Ginkgo yimaensis* Zhou et Zhang)是地质历史上已知最古老的、保存又最完整的银杏化石。它不仅是银杏属在中生代存在的可靠证据, 而且对该属植物, 特别是生殖器官在地质历史时期的进化

和演变的情况提供了有价值的材料。对义马银杏的营养叶、长短枝、鳞叶、胚珠器官和附着的花粉粒,已有专文作了详细的描述和研究(周志炎、章伯乐,1988;Zhou and Zhang,1988,1989)。本文的目的是根据银杏属中这一已知最古老成员的胚珠器官结构,结合其它有关化石证据探讨银杏属的胚珠器官在地质历史时期演变过程和方式以及银杏型(*Ginkgo biloba*-type)胚珠器官的可能起源问题。

二、银杏属的胚珠器官化石

迄今为止,可能属于银杏属的胚珠器官化石仅见于北半球的中、高纬度地区(大约 34° — 54° N)。Heer (1876, 1878, 1882) 研究西伯利亚和黑龙江等地侏罗纪植物化石时,最先记载了银杏属的胚珠器官。其中较完整的标本也只保存了 1 个顶端膨大或分叉的珠柄或总柄(Heer, 1876, Taf. IV, Fig. 14b; Taf. X, Fig. 8b),既没有胚珠着生其上,也不知道它们究竟和何种银杏叶部化石有关。类似的化石后来 Принада (1962, табл. I, фиг. 6, 7; рис. 34) 也记载过。产于美国科罗拉多州始新世 Denver 组的 *Ginkgo? truncata* (Lesquereux) Knowlton (1903, pl. 9, fig. 3),其珠柄顶端的珠托状器官中有一肉质球形“果实”,但没有充分的证据足以说明它和银杏属确有某种联系。隶属关系比较可信的标本曾在英国约克郡中侏罗世地层中发现过。保存成对的胚珠的一端彼此由可能代表着珠柄的角质化组织残片相连。Harris 等 (1974, p. 72; pl. 7, fig. 9; text-figs. 22N—P, 23I) 研究了它的细微角质层结构并从它密切地和归于胡顿银杏 *Ginkgo huttonii* (Sternberg) 的营养叶伴生而确信它的归属 (Harris, 1976)。美中不足的是英国种的标本太少(仅 1 块)而且也没有保存总柄。

义马银杏的胚珠器官经多次采集,保存较完整的标本已有 50 号以上。它们不仅和其它银杏型的营养器官(长短枝、鳞叶和营养叶)密切伴生,而且在珠被和总柄角质层特征和气孔器构造上也和那些营养器官一致(Zhou and Zhang, 1989)。这种胚珠器官有 1 个长可达 45mm 的总柄,其顶部二歧式或交互地分出 2—3(—4)个,(6—)8—12(—15)mm 长的珠柄。胚珠直立单生在珠柄顶端的珠托中(插图 2-A—C;图版 I)。和现在银杏成熟胚珠器官相比,义马银杏具有珠柄,胚珠数至少 2 个,少数 3 个,偶见具 4 个的。现在银杏正常的胚珠器官不具珠柄,虽也有 2 个胚珠,但通常只有其中的 1 个成熟,另 1 个败育(插图 1-M)。

在中侏罗世以后漫长的地质年代中,一直没有可靠的银杏属的生殖器官记录。最近,美国北达科他州 Almont 古新世沉积中发现大量铁线蕨型银杏 *Ginkgo adiantoides* (Unger) Heer 的营养叶、胚珠器官和分散的种子(Crane, Manchester and Dilcher, 1990)。这种银杏的胚珠器官与现生种已无明显差别。它所具有的 2 个胚珠也直接着生在总柄上,而且其中 1 个呈败育状,只是成熟的胚珠个体较小。为讨论方便起见,本文把铁线蕨型银杏和现生银杏的胚珠器官统称为银杏型胚珠器官。

从表 I 列举的地质历史时期银杏属已知种和现生银杏的胚珠器官形态、结构和度量可以看出,随着地质年代变新,银杏属的种子(或成熟的胚珠)个体渐趋增大,大致呈一年代渐变(chronocline),中侏罗世的两种银杏的种子只有铁线蕨型银杏的 $1/2$ — $2/3$,而后的只有现生银杏的 $1/2$ — $2/3$ 大小(Zhou and Zhang, 1989)。然而,对于胚珠器官上种子数目以及是否具有珠柄来说,则是不连续的。也就是说在化石记录中尚未发现在形态上足以联接义马银杏和铁线蕨型银杏的、在多少缩短了珠柄上具有 2 个种子的过渡型的胚珠器官化石。按

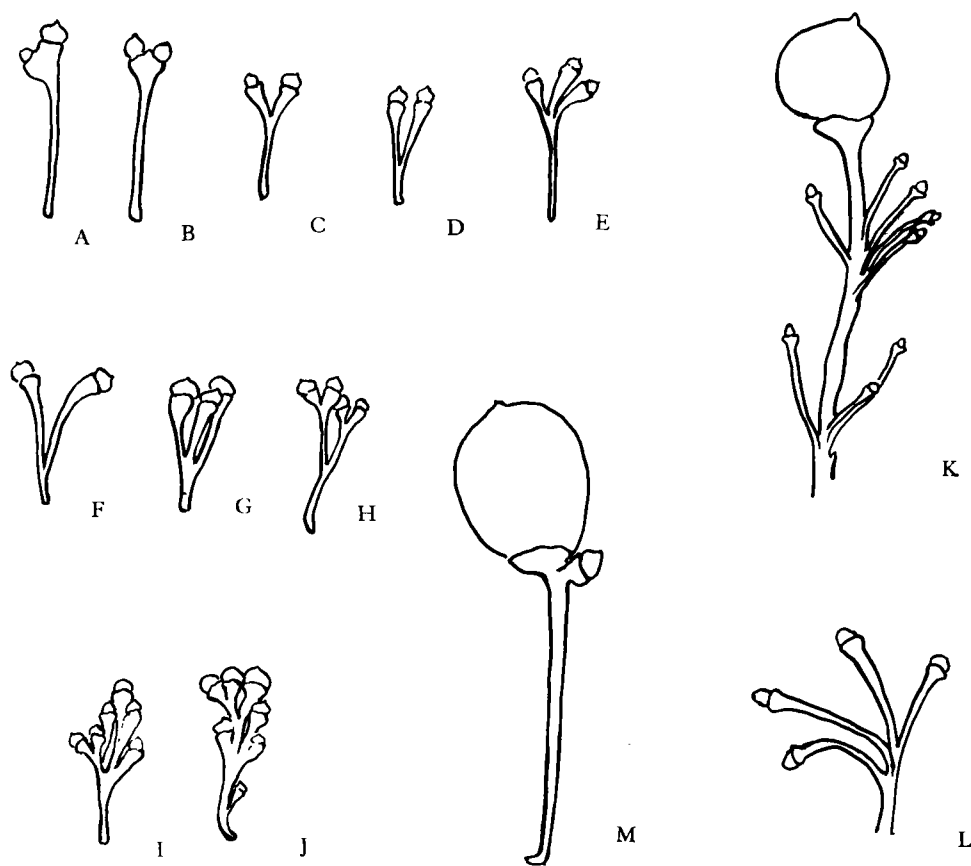


插图1 *Ginkgo biloba* L. (全为原大, all in natural size)

A—E. 具2个直接着生在总柄上或2—3个分别单独生在珠柄顶端的胚珠, 采自南京地质古生物研究所大院 (with two ovules directly on the peduncle or 2—3 ovules borne singly on the pedicels respectively, collected from Nanjing Institute of Geology and Palaeontology); F—J. 示2—7个胚珠, 单独顶生在珠柄上, 采自南京玄武湖公园环洲 (showing 2—7 ovules, each terminating a pedicel, collected from Huanzhou, Xuanwu Lake, Nanjing); K. 示9个胚珠, 仅一个成熟, 据 Fujii 自 Seward, 1979 重绘 (bearing 9 ovules, only one of them mature, after Fujii, redrawn from Seward, 1919); L. 示4个生在珠柄顶端的胚珠, 据 Rothwell, 1987 照片描绘 (4 ovules borne singly on the pedicels, drawn from Rothwell, 1987); M. 正常的胚珠器官, 仅一个胚珠成熟 (ordinary ovule-bearing organ with only one mature ovule)

照新达尔文主义的学说 (Arthur, 1984; Rothwell, 1987), 这样的过渡类型应该曾经存在过, 有关化石的缺乏应归咎于古生物记录的不完整性。近年来, 这种在历史上通常被因袭地用来解释生物进化过程的观点和模式已遭受到严重的挑战 (Eldridge and Gould, 1972; Gould and Eldridge, 1977; 殷鸿福, 1986; 杨湘宁, 1988)。已有许多事例说明生物进化并不都是缓慢、渐变和积累的过程, 即所谓的世系渐变 (phyletic graduation), 而相反是可以通过迅速的成种作用 (speciation) 来实现的, 对于属、科以上的分类单元来说更是如此 (McNamara,

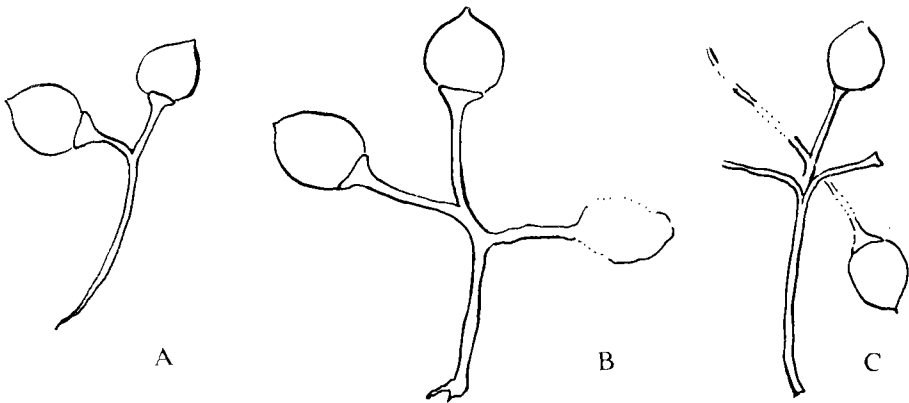


插图 2 *Ginkgo yimaensis* Zhou et Zhang

A—C. 分别示 2—3 或可能 4 个胚珠的具珠柄的胚珠器官. 图 A、B 据周志炎、章伯乐 (1989) 照片绘. $\times 1$: 登记号: PB14212. 14191. 15531 (showing ovule-bearing organs with 2—3 or possibly 4 ovules singly on pedicels, figs. A and B drawn from Zhou and Zhang, 1989, both $\times 1$; registered nos. PB14212. 14191. 15531)

1978; Stidd, 1980; Johnson, 1982; Rothwell, 1987)。在另一方面,物种形成后也并不都是经常不断地演变着,而可以在形态上保持较长时期的稳定。Cheetham (1986), Hallam (1978) 及 Stanley 和杨湘宁 (1987) 等对苔藓动物和双壳类化石的研究都证明了这一点。这样的进化过程事实上更符合于“点断平衡”(Punctuated equilibria, 或译作“间断平衡”)模式。对于银杏属的胚珠器官来说,目前已知和渐变假说不一致之处是:至少自古新世以来的 60—70Ma 中,除了种子大小有别以外,在胚珠器官结构上并没有发生任何变化,尽管人们根据其它特征在习惯上把它们分为两个不同的种。双壳类研究也证实在进化速率近于“停滞”状态的情况下,个体大小的变化可以甚为显著 (Hallam, 1978 等)。这与古新世以来银杏属胚珠器官的进化过程可以相互印证。至于珠柄的强烈缩短以致缺失这样的变化,自然也并不一定需要经过漫长岁月和许多世代的积累才能完成的。因此,没有发现过渡型的胚珠器官化石并不一定由于化石记录的不完整,同样有可能的是由于这样的标本从未在自然界存在过。

表 I 银杏属各种胚珠器官的比较

Comparison of ovule-bearing organs of different ginkgos

	<i>G. yimaensis</i>	<i>G. huttonii</i>	<i>G. adiantoides</i>	<i>G. biloba</i>
能育种子数 Fertile ovule(s)	2—3(—4)	$>2(?)$	1	1
种子大小 Size of seed(s)	10—15mm \times 8—12.5mm	10.5—12mm \times 8—10mm	长 >2 mm	30mm \times 20mm (\times 15mm)
籽核大小 Size of stone	—	6—7mm \times 5.5—6mm	8—15mm \times 9—12mm	>21 mm \times 15mm
珠 柄 Pedicel	有 present	有(?) present(?)	无 absent	无 absent
年 代 Age	中侏罗世 Middle Jurassic	中侏罗世 Middle Jurassic	古新世 Palaeocene	现 代 Present

注:除银杏根据古生物所庭园中采集的干标本测量并取其平均值外,其余材料来源见正文所引文献。

三、银杏的畸型胚珠器官

银杏胚珠器官在个体发育过程中出现的畸型很早就有人记述 (Fujii, 1896; Seward and Gowan, 1900; Seward, 1919; Sprenger, 1907 in Coulter and Chamberlain, 1917 and Chamberlain, 1934; Sakisaka, 1929 in Florin, 1949)。插图 1-A—L 所示的形形色色的胚珠器官, 有的 2 个胚珠直接着生在总柄上, 有的从总柄上二歧分出 2 个顶生在珠柄上的胚珠, 有的具多于 2 个的胚珠 (据记载最多的可达 17 个), 珠柄螺旋状着生。还有的则是胚珠着生叶片边缘 (未附图)。除了那种长在叶片上胚珠以外, 其余的胚珠器官都是腋生 (长在叶或鳞叶腋部) 的。因而, 它们应是和银杏正常的腋生胚珠器官同源的。由于这些不同的类型 (phenotypes, 或称表型) 往往可以在同一棵树、同一条树枝、甚至在短枝的同一条直列线上找到, 它们无疑代表着同一基因型 (genotype) (Rothwell, 1987)。正常情况下, 不同物种应该具有不同的生长和发育过程 (轨迹) 和各自的成熟型式。在世系延续过程中, 生物形态的改变是生物体 (或某些部分) 生长和发育阶段 (由于调节基因 regulatory genes 等的作用) 在速度、起始和终止时间上的差异, 即所谓异时发育 (heterochrony) 造成的。对于在同一物种的同一棵树、甚至同一枝条上出现种种变异类型的现象, Rothwell (1987) 推测可能是由于植物对胚珠器官发育的控制松弛或调节作用失效所致。有趣的是根据 Fujii (1896) 的观察, 凡胚珠器官出现异常类型的现生银杏几乎都是老年树。

早在 19 世纪, 人们就猜想畸形生物 (器官) 或许会有助于了解和探究相应的正常生物 (器官) 的本来面目。E. Haeckel (1866) 所提出的“个体发育为系统发育的重演”的“规律”曾被生物学界普遍地作为自然法则来接受和认可 (Gould, 1977; Rothwell, 1987)。在遗传学说和实验发育生物学已获得长足发展的今天, 这种过于简单化的“重演律”固然在理论上难以成立, 个体发育过程的了解对我们探究系统发育的潜在意义却仍然不容忽视 (Gould, 1977; McNamara, 1982; Fink, 1982; Nelson and Platnick 1981)。在无脊椎动物 (Cheetham, 1986; McNamara, 1987; Schweitzer *et al.*, 1986), 脊椎动物 (Alberch and Alberch, 1981; Bemis, 1984 等) 和植物 (Stidd, 1980; Guerrant, 1982; Rothwell, 1982 等) 方面的实践已充分证明了这一点。按照 Alberch 等 (1979) 的分类, 异时发育可能对系统发育造成两种不同的结果。一种叫幼态形成 (paedomorphosis, 或译成幼态持续), 是由于生长减速 (neoteny, 或译作幼态性熟), 性成熟提前 (progenesis), 生长的起始期推迟或某些部分在生长开始时出现停滞 (post-displacement) 造成的; 另一种叫过型形成或超越形成 (peramorphosis, 也有人写作 paramorphosis, 如 Rothwell, 1987) 是由于生长速率加快 (acceleration), 生长期延长而性成熟推迟 (hypermorphosis), 生长期提前或某些部分较早开始生长 (pre-displacement) 造成的。异时发育的理论对探究银杏的系统发育和起源有着重要的价值。

四、银杏型胚珠器官的起源

前面已指出: 中侏罗世的义马银杏的胚珠器官 (图版 1, 图 1—5, 插图 2-A—C) 和现生银杏的成熟的胚珠器官 (插图 1-M) 的区别是后者不具珠柄, 直接长在总柄上的两个胚珠中只有 1 个发育成熟。有意义的是现生银杏胚珠器官在个体发育过程中出现的某些异常类型

(插图 1-C—L)却和义马银杏的胚珠器官形态是一致的。它们的总柄上都具有 2—4 个(或更多)二歧状或交互地着生在珠柄上的胚珠,唯一不同的是现生银杏的异常类型通常不到成熟就已凋落。根据异时发育的原理,我们完全有理由推测银杏型(现生银杏和铁线蕨型银杏)的胚珠器官是源自义马银杏型的胚珠器官,而且还可以确定这是一种超越形成,即银杏型的胚珠器官在特定的个体发育的轨迹上已达到了义马银杏型胚珠器官所未曾达到过的阶段。近年对银杏叶和大孢子膜的研究证明它们同样也是超越形成的(Zhou, 1991, 1993)。

银杏属于多年生乔木,它是以巨大的形体和漫长的生命,以及不断产生有限成活的幼株的方式来生存和繁殖的。这种生存策略在理论生态学中被称为 k 型策略(k -strategy)。也就是说,银杏是 k 型选择压力下的产物。所谓 k 型选择是指在近于或达到自然环境负荷能力(接近生态饱和)的条件下,对居群中个体的选择(Gould, 1977)。这种环境通常较稳定,有利于生长缓慢、性成熟推迟和个体增大(符合超越形成中超期发生 hypermorphosis)的选择方向(Gould, 1977; Mckinney, 1986)。推测具义马银杏型胚珠器官的祖先种(义马银杏或其近似的种)(周志炎, 1990; Zhou, 1991)当时也是在类似的环境下生存和繁殖的。祖先种的后裔在 k 型选择压力下,种子体积趋于增大,为了解决重量和支持强度的关系最终导致种子数目的减少和珠柄的消失等形态上的突变,产生了银杏型的胚珠器官。

至于义马银杏型胚珠器官进化为银杏型胚珠器官的确切时间,因中侏罗世至古新世之间漫长岁月(约 100Ma)中缺乏化石证据而无法得知。不过根据叶化石证据铁线蕨型银杏在晚白垩世已有广泛分布(Байковская, 1956; Jongmans and Dijkstra, 1973),较早的可追溯至早白垩世巴列姆——阿普第期(Вахрамеев и Долуденко, 1961)。据 Шапаленко (1936)、Вахрамеев (1980)的记载,该种甚至可分布在侏罗系。如果这些记录(有些是基于角质层研究确定的)今后再经进一步证实,则银杏型胚珠器官出现的时间将大大地提前。

很明显,目前已知化石材料对于探讨银杏属胚珠器官演变过程和机制来说还是相当不足的。以上根据有限证据所得出的结论和推测只是初步和相当粗略的,有待今后发现更多的银杏属的胚珠器官化石(特别是中生代后期的)来加以检验和修正。

本文所引用的义马银杏胚珠器官化石是江苏煤田地质勘探 4 队章仁保、桑少华和章伯乐发现和采集的,特在此志谢。

参 考 文 献

- 周志炎, 1990: 中生代银杏目植物的系统发育和进化趋向. 理论古生物学文集, 1—19 页. 南京大学出版社。
- 周志炎、章伯乐, 1988: 河南义马中侏罗世两种银杏目的雌性生殖器官. 科学通报, 33(3): 216—217。
- 杨湘宁, 1988: 点断平衡学说的提出、质疑和进展. 古生物学报, 27(4): 514—520。
- 殷鸿福, 1986: 古生物演化的新思潮及其地质学的影响. 地质论评, 32(1): 73—79。
- Alberch, P. and Alberch, J., 1981: Heterochronic mechanisms of morphological diversification and evolutionary change in the neotropical salamander *Bolitoglossa occidentalis* (Amphibia: Plethodontidae). J. Morphol., 167: 249—264。
- Alberch, P., Gould, S. J., Oster, G. F. and Wake, D. B., 1979: Size and shape in ontogeny and phylogeny. Paleobiology, 5: 296—317。
- Archangelsky, S. A., 1965: Fossil Ginkgoales from the Ticó flora, Santa Cruz Province, Argentina. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geology, 10: 121—137。
- Arthur, A., 1984: Mechanism of Morphological Evolution. Wiley, New York, N. Y., 275pp。

- Bemis, W. E., 1984: Paedomorphosis and the evolution of the Dipnoi. *Paleontology*, **10** (3): 293—307.
- Chamberlain, C. J., 1934: *Gymnosperms, structure and evolution*. Univ. Chicago Press. 486pp.
- Cheetham, A. H., 1986: Tempo of evolution in Neogene bryozoan: rates of morphologic change within and across species boundaries. *Paleobiology*, **12**: 190—202.
- Coulter, J. M. and Chamberlain, C. J., 1917: *Morphology of Gymnosperms* (revised edition). Chicago. 466pp.
- Crane, P. R., Manchester, S. R. and Dilcher, D. L., 1990: A preliminary survey of fossil leaves and well-preserved reproductive structures from the Sentinel Butte Formation (Paleocene) near Almont, North Dakota. *Fieldiana (Geology)*, New Series, **20**: 1—63.
- Eldridge, N. and Gould, S. J., 1972: Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In T. J., Schopf (ed.): *Models in Paleobiology*. Freeman and Cooper, San Francisco, Calif., pp. 82—115.
- Fujii, K., 1896: On the different views hitherto proposed regarding the morphology of the flowers of *Ginkgo biloba* L. *Bot. Mag., Tokyo*, **10** (15): 104—110.
- Fink, W. L., 1982: The conceptual relationship between ontogeny and phylogeny. *Paleobiology*, **8** (3): 254—264.
- Florin, R., 1949: The morphology of *Trichopitys heteromorpha* Saporta, a seed-plant of Palaeozoic age, and the evolution of the female flowers in the Ginkgoinae. *Acta Horti Bergiani*, **15** (5): 79—109.
- Gould, S. J., 1977: *Ontogeny and phylogeny*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., 501 pp.
- Gould, S. J. and Eldridge, N., 1977: Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, **3**: 115—151.
- Guerrant Jr., E. O., 1982: Neotenic evolution of *Delphinium nudicaule* (Ranunculaceae): A hummingbird-pollinated larkspur. *Evolution*, **36**: 699—712.
- Hallam, A., 1978: How rare is phyletic gradualism and what is its evolutionary significance? Evidence from Jurassic bivalves. *Paleobiology*, **4**: 16—25.
- Harris, T. M., 1976: The Mesozoic gymnosperms. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **21**: 119—134.
- Harris, T. M., Millington, W. and Miller, J., 1974: The Yorkshire Jurassic Flora. IV: Ginkgoales and Czekanowskiales. *Brit. Mus. (Nat. Hist.) London*. 146pp.
- Heer, O., 1876: Beiträge zur Jura-Flora Ostsibiriens und des Amurlandes. *Mem. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg.*, **22** (7): 1—222.
- Heer, O., 1878: Beiträge zur fossilen Flora Sibiriens und des Amurlandes. *Flora Fossilis Arctica*, **5** (5): 1—58.
- Heer, O., 1882: Flora fossilis Grönlandica: Die fossile Flora Grönlands. I. *Flora Fossilis Arctica* 6.
- Hughes, N. F., 1986: The problems of data-handling for early angiosperm-like pollen. In Spicer, R. A., and Thomas, B. A. (eds.): *Systematic and Taxonomic Approaches in Palaeobotany*. The Systematics Association Special Volume, **31**: 233—251.
- Johnson, J. G., 1982: Occurrence of phyletic gradualism and punctuated equilibria through geological time. *J. Paleontol.*, **56** (6): 1329—1331.
- Jongmans, W. J. and Dijkstra, S. J., 1973: *Fossilium catalogus I. Plantae*, 82. *Gymnospermae (Ginkgophyta et Coniferae)*. Uitgeverij Dr W. Junk, v. 's-Gravenhage. pp. 175—422.
- Knowlton, F. H. 1930: The flora of the Denver and associated formation of Colorado. *U. S. Geol. Surv., Prof. Paper*, **155**: 1—139.
- Konijnenburg-Van Cittert, J. H. A. van. 1971: In situ gymnosperm pollen from the Middle Jurassic of Yorkshire. *Acta Bot. Neerl.*, **20** (1): 1—96.
- Konijnenburg-Van Cittert, J. H. A. van. 1972: Some additional notes on male gymnosperm fructifications from the Jurassic flora of Yorkshire. *Acta Bot. Neerl.*, **21** (1): 95—98.
- McKinney, M. L., 1986: Ecological causation of heterochrony: a test and implications for evolutionary theory. *Paleobiology*, **12** (3): 282—289.
- McNamara, K. J., 1978: Paedomorphosis in Scottish olenellid trilobites (Early Cambrian). *Palaeontology*, **21**: 635—

655.

- McNamara, K. J., 1982: Heterochrony and phylogenetic trends. *Paleobiology*, **8** (2): 130—142.
- Nelson, G. and Platnick, N., 1981: Systematics and biogeography. Columbia Univ. Press, New York, 567pp.
- Rothwell, G. W., 1982: New interpretations of the earliest conifers, *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **37**: 7—28.
- Rothwell, G. W., 1987: The role of development in plant phylogeny: a paleobotanical perspective. *Rev. Palaeobotany Palynol.*, **50**: 97—114.
- Schweitzer, P. N., Kaesler, R. L. and Lohmann, G. P., 1986: Ontogeny and heterochrony in the ostracode *Cavellina* Coryell from Lower Permian rocks in Kansas. *Paleobiology*, **12** (3): 290—301.
- Seward, A. C., 1919: Fossil plants N. Ginkgoales, Coniferales, Gnetales. Univ. Press, Cambridge, 543pp.
- Seward, A. C. and Gowan, J., 1900: The maidenhair tree (*Ginkgo biloba* L.). *Ann. Bot.*, London, **14**: 109—154.
- Stanley, S. M., and Yang, X. N., 1987: Approximate evolutionary stasis for bivalve morphology over millions of years: a multivariate, multilineage study. *Paleobiology*, **13** (2): 113—139.
- Stidd, B. M., 1980: The neotenus origin of the pollen organ of the gymnosperm *Cycadeoidea* and implications for the origin of higher taxa. *Paleobiology*, **6**: 161—167.
- Tralau, H., 1968: Evolutionary trends in the genus *Ginkgo*. *Lethaia*, **1**: 63—101.
- Zhou Zhiyan, 1991. Phylogeny and evolutionary trends of Mesozoic ginkgoaleans——a preliminary assesment. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **68**: 203—216.
- Zhou Zhiyan, 1993: Comparative ultrastructure of fossil and living ginkgoalean megaspore membrane. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **78**: 167—182.
- Zhou Zhiyan and Zhang Bole, 1988: Two new Ginkgoalean female reproductive organs from the Middle Jurassic of Henan Province. *Kexue Tongbao (Sci. Bult.)*, **33** (14): 1201—1203.
- Zhou Zhiyan and Zhang Bole, 1989: A middle Jurassic *Ginkgo* with ovule-bearing organ from Henan, China. *Palaeontographica. B.*, **211**: 113—133.
- Вахрамеев В. А. (ред.), 1980: Мезозойские голосеменные растения СССР. Н. Москва, 229 стр.
- Вахрамеев В. А. и Долуденко М. Л., 1961: Верхнеюрская и нижнемеловая флора Бурейнского бассейна и её значение для стратиграфии. *Тр. Геол. ин-та, АН СССР*, **54**: 1—133.
- Принада В. Д., 1962: Мезозойская флора Восточной Сибири и Забайкалья. М. ГОСГЕОТЕХИЗДАТ, Москва, 368 стр.
- Шапаренко К. К., 1936: Ближайшие предки *Ginkgo biloba* L. *Тр. Бот. ин-та АН СССР*, **1**: 5—32.

[1990年2月收到]

HETEROCHRONIC ORIGIN OF *GINKGO* *BILOBA*-TYPE OVULE ORGANS

Zhou Zhi-yan

(Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica, Nanjing 210008)

Key words ginkgos, ovule organs, evolution, peramorphosis

Summary

It appears that the ovule organs of *Ginkgo yimaensis* Zhou et Zhang (1988, 1989) from the Middle Jurassic of Henan, Central China together with those of other species of *Ginkgo*

so far known from the strata of younger geological ages and/or from other countries do not form a well-defined chronocline except for their sizes (see Table 1 in the Chinese text). Over 50 ovule organs of the Middle Jurassic species have been found. They are characterized by having more than 2 (sometimes 3 or 4) ovules, each terminating a long pedicel given off dichotomously or helically from the peduncle (Pl. 1; text-fig. 2-A—C). Counterparts of such (*G. yimaensis*-type) ovule organs are known to occur sometimes as teratologies in the development course of ovule organs of *G. biloba* (text-fig. 1-C—L). The kind of mature ovule organs of *G. biloba* and also of *G. adiantoides* (Unger) Heer (viz. the *G. biloba*-type), which normally bears only one functional sessile ovule connected directly with the peduncle (text-fig. 1-M), appears to be originated through peramorphosis (most likely hypermorphosis) of the *G. yimaensis*-type ovule organ. Ginkgos with *G. yimaensis*-type ovule organs might have survived in environmental conditions in which *k* selection predominated. Their ovules successively increased in size. In order to keep the balance of the weight of ovules and the strength of supporting organs, the number of ovules decreased and the pedicels disappeared (with ovules directly attached to the peduncle). This led to an additional ontogenetic stage, a stage of the *G. biloba*-type ovule organ.

It is not known exactly when the *G. biloba*-type ovule organs occurred. Although the ovule organs of *G. adiantoides* are so far only known from the Palaeocene of North Dakota (Crane *et al.*, 1990), the foliage leaves of this species are widespread in the Late Cretaceous deposits of Holarctic regions (Jongmans and Dijkstra, 1973; Байковская, 1956). According to the Russian authors (Вахрамеев и Длуденко, 1961; Шапаленко, 1936; Вахрамеев, 1980), this species might exist in the Barremian—Aptian floras or even occur in the Jurassic rocks. If these records could prove to be authentic, the *G. biloba*-type ovule organs would have occurred much earlier than Tertiary.

图 版 说 明

所有图影均未加修饰,凡未特别注明的均为原大,标本保存在中国科学院南京地质古生物研究所,由邓东兴、宋之耀摄影。

图 版 I

1—5. *Ginkgo yimaensis* Zhou et Zhang

1, 2. 示两个胚珠分别顶生在珠柄顶端,珠柄细长,二歧状自总柄生出。登记号:PB14203. 14210。3. 4个着生在珠柄上的胚珠,彼此关系不明。登记号:PB14200。4. 左上为一可能着生有4个胚珠的胚珠器官,数字1, 2, 3, 4分别表示自总柄分出的珠柄的次序;右下方可见一单独保存的具珠托的胚珠及营养叶。登记号:PB15531。5. 4个胚珠分别着生在自总柄呈二歧状伸出的珠柄顶端,×3。登记号:PB14218. 14219。

