中国科技论文在线 http://www.paper.edu.cn

北京大学学报(自然科学版),第 38 卷,第 2 期,2002 年 3 月
Acta Scientiarum Naturalium
Universitatis Pekinensis, Vol.38, No.2 (Mar,2002)

述 评
Review

陆生植物的起源和维管植物的早期演化[1)]

郝守刚 王德明 王 祺
(北京大学地质学系,北京,100871)

摘 要 陆生植物的起源和演化是地球生命中的重大事件,它影响到地球上所有的其他生命和全球环境。在过去的 20 年中,从中奥陶世历经整个志留纪至早泥盆世的岩层中,化石植物(微化石和大化石)的新发现改变了人们对陆生植物起源的认识,并且为陆生植物和维管植物早期演化分异提供了基部类群分化的时间框架。据此人们识别出地史中的 3 个陆生植物的时代:始胚植物时代、始维管植物时代和真维管植物时代。另一方面,分子系统的研究使人们深入认识了植物的系统发育和早期分支。通过比较形态学研究和基因序列的共同努力,建立了植物系统发育树。总结了最近的进展和新的认识,评价了基于分支分析的系统发育研究。

关键词 起源;演化;陆生植物;维管植物
中图分类号 Q 914.1

0 引 言

生命出现在陆地气生状态下最早的时间,现在不得而知。有证据表明在前寒武纪的陆地表面已有了生命的披盖物。同位素($\delta^{13}C$)的数据表明大约 12 亿年前(Pt_2,中元古代),在美国亚利桑那州的亚气生的 Meseal 灰岩中已有了某些植物存在的证据。另外的证据存在于寒武纪的古土壤结构中[1,2],它显示的结构表明生物曾经作用过。至于这些最早的陆生生物的性质,人们也做出了推测。Golubic 和 Cambell (1979) 认为前寒武纪陆地表面已有了蓝菌(prokarytes)生存,是从潮间带的藻菌群落中移居而来[3]。绿藻也有可能是最早的陆地的开拓者。当藻类和真菌类移居到陆地的气生环境中时,会很快结合形成地衣,它们可以在荒芜的地表形成披壳。

古生代从中奥陶世(距今约 475 Ma)经志留纪至早泥盆世(距今约 386 Ma)的这近亿年期间是陆生有胚植物起源与演化分异的重要时期,对整个陆生生命的演化、陆生生态系统的建立及全球环境的演化产生了深远的影响。在这个时期内陆生植物从一个简单的叶状体(苔类、藓类)演化成为具有不等世代交替生活史以及一系列组织系统和各种器官的复杂植物体。在泥盆纪结束时(距今约 362 Ma),特化的性器官(配子囊)、复杂的输导组织(维管组织)及结构(木材)、营呼吸与交换机制的表皮结构及气孔器、不同类型的叶子(小型叶、大型叶及孢子叶)和根,多样化的孢子体生殖器官(孢子囊及孢子叶球),种子性状和森林,均已出现在地球上。在这个时候能够见到除了被子植物以外的所有现生植物的谱系类群。

古植物的化石纪录(包括大化石、微体化石以及分散的孢子)为人们认识陆生植物的起源

1) 国家自然科学基金(No.49972009)及国家基础研究发展规划项目(G200007700)资助项目
收稿日期:2001-01-03;修回日期:2001-03-22

转载

和分异过程提供了直接的依据。特别是在奥陶纪和志留纪期间，大植物化石出现的几率很低，分散的孢子则成为人们做出推测的重要依据。到了志留纪晚期和早泥盆世，遇到大化石的几率明显上升，最常见的大植物化石的保存方式是炭化的压印化石（adpression）和铁质浸染过的印痕化石（impression）。它们通常保存在河流相、浅海相等的沉积岩层中。苏格兰莱尼（Rhynie，布拉格期）泥炭沼泽燧石层植物化石的保存是个例外，由于沉积作用发生后不久硅化作用的影响，植物化石被原位保存下来，茎轴组织结构完美无缺。

1 地球历史上陆生植物群的分期

Gray（1993）、Kenrick 和 Crane（1997）依据分散的孢子和大植物化石的纪录识别出了地球历史上 3 个陆生植物的时代[4,5]：始胚植物时代（Eoembryophytic epoch），始维管植物时代（Eotracheophytic epoch）和真维管植物时代（Eutracheophytic epoch）。它们涵盖了陆生有胚植物的起源和维管植物演化分异的最重要的时间阶段。

1.1 始胚植物时代（Eoembryophytic epoch）

自中奥陶世兰维恩期（476 Ma）至早志留世兰德维里期（432 Ma），时间跨度为 44 Ma。隐孢四分体提供了有胚陆生植物出现的证据。隐孢子（cryptospore）为具有分化明显的接触区，但不具射线特征的无缝孢，通常为四分体、二分体型以及单分体型[6]。它的能抵御侵蚀的外壁（意味着孢粉素的存在）和四分体结构（意味着单倍体和减数分裂的产物）证明它属于陆地气生植物。这些孢子的母体植物尚待进一步证实。人们推测它是由象苔类这样的植物产生的。某些浸解出的隐孢子和似表皮的结构也可能代表了一类已经绝灭了的、介于轮藻和苔类之间的过渡类型植物。

1.2 始维管植物时代（Eotracheophytic epoch）

自早志留世兰德维里晚期（432 Ma）至早泥盆世洛霍考夫期（402 Ma），时间跨度为 30 Ma。隐孢四分体分异度下降，分散的、简单的三缝孢子含量上升并占据统治地位。这些孢子可以和陆生植物几个基部类群的孢子相类比（例如：苔类、一些藓类和早期的维管植物）。它们的出现表明陆生植物分异度的增加以及植被性质的改变。大多数分散孢子的母体植物是不清楚的，妨碍了人们对这个陆地气生植物群性质的认识。

明确无误的、最早的陆生维管植物化石产自北欧的中志留世，玻利维亚和澳大利亚晚志留世，以及中国的新疆北部的志留系最上部普里多里阶的层位中。最早的植物群组合包括了原始的石松类（例如 *Baragwanathia*）以及一些已经绝灭了的早期陆生维管植物的类群，如工蕨（*Zosterophyllum*）、库克逊蕨（*Cooksonia*）等等。后者通常个体很小，匍匐生长，茎轴裸露没有叶性结构，圆形或椭圆形的孢子囊，顶生或侧生，原生中柱，外始式或内始式的初生木质部的发生顺序[7]。但是也有明显的例外，中国贵州凤冈的黔羽枝（*Pinnatiramosus qianensis*）[8]发现于早志留世兰德维里的上部（431 Ma），这是一种宏体的植物。形态及分枝与红藻及绿藻类（如：*Caulerpales*）的某些植物相似，尽管没有发现维管植物的中柱状结构，却分离出与维管植物相似的输水管胞。形态上，它完全不同于目前所知晓的早期陆生维管植物，且先于最早的库克逊蕨（426 Ma，文洛克上部）有 5 Ma 的时间间隔。它的生殖结构如何？它的系统分类位置如何？是否它代表了维管植物登陆前的一次失败的尝试？对于这一神秘的植物，仍留有太多的问题要去探索。

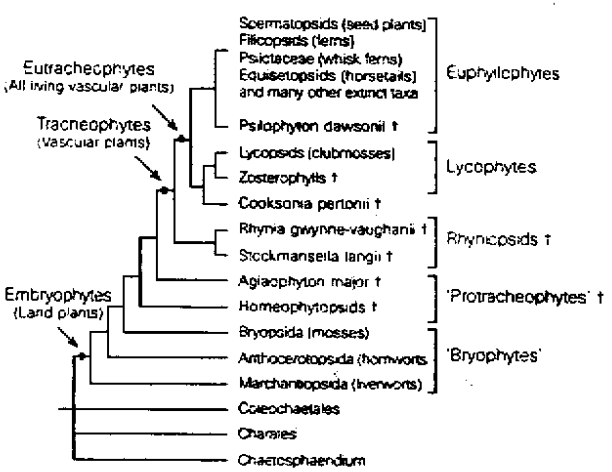
中国科技论文在线 http://www.paper.edu.cn

1.3 真维管植物时代(Eutracheophytic epoch)

自早泥盆世洛霍考夫晚期(402 Ma)到中二叠世(256 Ma),时间间隔146 Ma。如前所述,维管植物组织系统和器官的演化分异主要是发生在泥盆纪。从洛霍考夫晚期到晚泥盆世的法门期(362 Ma)的40 Ma期间是陆生维管植物多样性起源的奠基阶段。在这一时期开始的布拉格期,大植物化石和分散的孢子分异度明显增加,其中包括了许多重要的现生维管植物谱系的祖先类群。早期陆生维管植物的化石组合产自世界的许多地点,包括苏格兰、加拿大的魁北克、美国纽约州、德国、比利时、澳大利亚和中国云南。其中,中国云南早泥盆世的陆生维管植物以其丰富的内容和高度进化的营养器官和生殖器官组合特征给人们留下了深刻的印象,为重构陆生植物多样性的起源和早期演化提供了极为珍贵的科学资料。到了晚泥盆世,当今陆生植物群的多样性的蓝图业已构筑完成。

2 陆生有胚植物的起源

系统学的研究表明陆生植物(有胚植物)是与绿藻类轮藻纲(Charophylean)关系最为密切,后者是陆生植物的姐妹群[9],基因序列(18 s rRNA,线粒体DNA,Cox Ⅲ)也支持陆生植物的单元起源说[10](图1)。现生的轮藻类生活在淡水中,但志留-泥盆纪的轮藻化石也常发现于海相地层。尽管现生的轮藻具有合成某些植物陆生生活所必需的生物化合物的能力,例如,角质、酚类化合物及乙二醇氧化酶等。真正的陆生植物的生活史中多细胞的二倍体阶段,也即孢子体世代,可能只是在陆生的环境中演化出来的。植物从水生向气生的演化,面临新的物理及化学环境的改变,这导致一系列生理和结构的变化,表现在木素、角质、某些植物生长激素和代谢方式的演化成功。尽管它们演化的历程我们仍不十分清楚,但是可能的酚的成分已在轮藻纲的绿藻类中被发现,植物生长素的新陈代谢的分子也在藓类中被识别出。



陆生植物的关系,左面的箭头分别指出了陆生植物大类群的分支位置,自下而上分别为有胚植物Embryophytes、维管植物Tracheophytes和真维管植物Eutracheophytes。右面为陆生植物的主要分支类群,自下而上分别为苔藓植物Bryophytes、前维管植物Protracheophytes、莱尼蕨植物Rhyniopsids、石松类植物Lycophytes和真叶植物Euphyllophytes。† 绝灭的植物类群

图1 陆生植物的关系

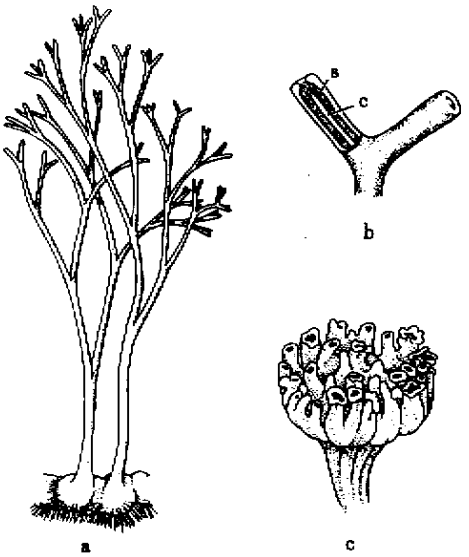
Fig.1 Relationships among land plants[1)]

苔藓植物和维管植物是姐妹群。系统学的研究推测最早的陆生维管植物是纤细的、简单的孢子体,相似于苔藓植物的孢蒴。通过比较研究,发现这种相似性也表现在长有孢子的生殖器官和维管束的解剖结构细节上。同时化石纪录也证实了早期陆生维管植物和现生的植物类群的主要区别。这种区别主要表现在生

1) 引自Kenrick和Crane,1997a.

中国科技论文在线 http://www.paper.edu.cn

活史的有性生殖阶段。莱尼燧石层(早泥盆世 380 ~ 408 Ma)配子体的研究，表明早期陆生维管植物的配子体要比现在的复杂。它是一个独立的植物体，具分叉的茎轴，相似于孢子体并与孢子体一样具有一些共同的特征(输水组织、表皮和气孔器)。顶生杯状或盾状的深陷在植物组织内的颈卵器是细瓶颈状的结构，具有领沟和卵室。精子器近球形，无柄或不明显的柄，表生[11](图 2)。化石的系统学研究表明，在发育有一个简单的、不分叉的、孢子体寄生的苔藓植物之后存在有一个前维管植物(Protracheophytes)类群，在这些植物的生活史中，孢子体和配子体世代同等的发育。只是在随后的维管植物演化过程中，配子体形态上逐渐简化直至寄生在孢子体上。莱尼燧石层的阿格劳蕨(*Aglaophyton*)和羊角蕨(*Horneophyton*)可以作为这一类植物的代表。它们是苔藓植物和基部维管植物之间的一类植物，既具有分枝的营养上独立的孢子体也保留有苔藓类的某些特征，如蒴轴等。



a. 力氏羊角蕨 *Horneophyton lignieri* 孢子体的复原；b. 分叉孢子囊的细节，左枝显示了含孢子的囊(s)围绕着一个中央不育轴(c)；c. 推测的羊角蕨的配子体 *Langiophyton mackiei* 远端部分的复原，显示了具有指状颈卵器的囊托

图 2 羊角蕨的孢子体和它的配子体的复原

Fig. 2 Reconstruction of sporophytes *Horneophyton* and its gametophyte *Langiophyton*1)

3 陆生维管植物的早期分异及演化谱系

3.1 陆生维管植物的早期分异

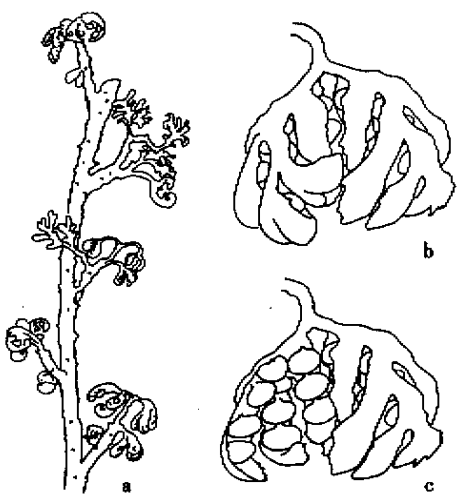
植物为了适应陆地气生环境导致了内部结构和器官的一系列演化革新，促使植物产生了更高层次的组织和器官分异。角质膜和气孔器，多细胞的性器官和储存孢子的生殖器官，以及输水管孢，都是在这种状态下演化成功的。陆生维管植物演化分异的历史就是这些组织和器官不断完善以适应陆地气生环境的演化史，也包括配子体戏剧性地缩减和孢子体复杂性的明显增加。顶端的分生生长和着生孢子的生殖器官的分枝的迟延也是维管植物演化过程中的创新。它导致了更加复杂化的组织和器官的产生。维管植物不同的营养器官和生殖器官的形成也可以用基本分支单位的结构形态的变异来解释。

裸蕨类(psilophytes)一度曾是早期陆生维管植物的代名词。无根、无叶，茎轴裸露曾是人们对这个时期植物的形态特征的概括。1968 年，Banks[12]依据比较形态学的特征将裸蕨类分解为三个类群：莱尼蕨亚门(Rhyniophytina)、工蕨亚门(Zosterophyllophytina)和三枝蕨亚门(Trimerophytina)。Chaloner 和 Sheerin(1979)对维管植物器官特征的形态和组织结构在地球上的初次显现做出了总结[13]。依据大植物化石的形态学和解剖学方面的研究结合着地层学的划

1) 引自 Kenrick 和 Crane，1997b.

中国科技论文在线 http://www.paper.edu.cn

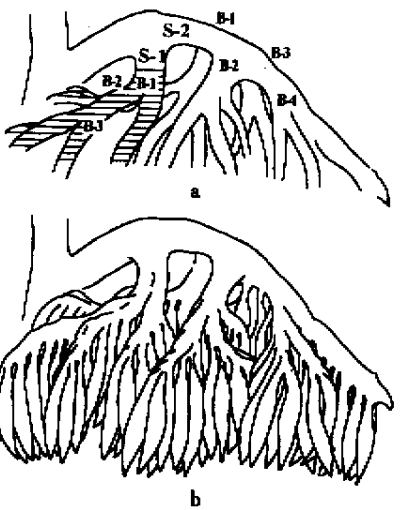
分,Banks(1980)和 Edwards(1990)划分了七个维管植物化石的组合带[7,14],跨越了从晚志留世普利多利阶(距今约410 Ma)直至晚泥盆世法门阶(距今362 Ma)大约50 Ma的时间间隔。也主要是依据劳亚大陆(也就是今天的中欧、北欧、格陵兰和北美)的化石材料,形成了维管植物的二元演化模式:即工蕨类-石松类谱系和三枝蕨-戟枝木类至种子植物的谱系。近年来中国云南早泥盆世坡松冲植物群的研究[15~18],不仅将维管植物某些器官及结构(例如,小型叶、大型叶、孢子叶、孢子叶球、"原始的壳斗"和"原始的髓")在地球上初次显现的化石纪录前推到早泥盆世的布拉格期,丰富多彩的植物也为人们再现了一幅近4亿年前的陆生维管植物群欣欣向荣的景象[19]。在这里,长有片化的、枝系起源叶和下垂的叶性生殖结构的始叶蕨(*Eophyllophyton*)[20](图3)以及长有羽状排列、纺锤形孢子囊的多囊蕨(*Polythecophyton*)[21](图4)明显挑战了主导的三枝蕨类-戟枝蕨类至种子植物的演化谱系[22]。它们的叶性器官和生殖结构的演化程度要比三枝蕨类(*Psilophyton* 或 *Pertica*)高,然而出现的层位却要低。这表明维管植物谱系的分异要比人们以前想象的要早[17]。



发现于云南早泥盆世坡松冲组的优雅始叶蕨 *Eophyllophyton bellum*。a. 植物体的复原;b. 一个完整的叶性生殖单位;c. 一些叶片部分被移去后,显示了成列的孢子囊着生在叶子的上表面。它的叶性结构被推测来自一个枝系统,代表了最原始的大型叶结构(引自 Hao and Gensel,2001)

图3 早泥盆世坡松冲组的始叶蕨

Fig.3 *Eophyllophyton* of Early Devonian[1)]



发现于中国云南早泥盆世坡松冲组的悬垂多囊蕨(*Polythecophyton demissum*);a. 生殖结构的羽状分枝,S-代表生殖结构的一级分枝,B-代表生殖结构的次级分枝,数字代表分枝的顺序;b. 纺锤形孢子囊在羽状分枝上的排列。这种生殖结构可以和属于前裸子植物的戟枝木(*Aneurophyton*)及四裂木(*Tetraxylopteris*)的生殖结构相比较(引自 Hao,Gensel and Wang,2001)

图4 早泥盆世坡松冲组的多囊蕨

Fig.4 *Polythecophyton* of Early Devonian[2)]

3.2 陆生维管植物的演化谱系

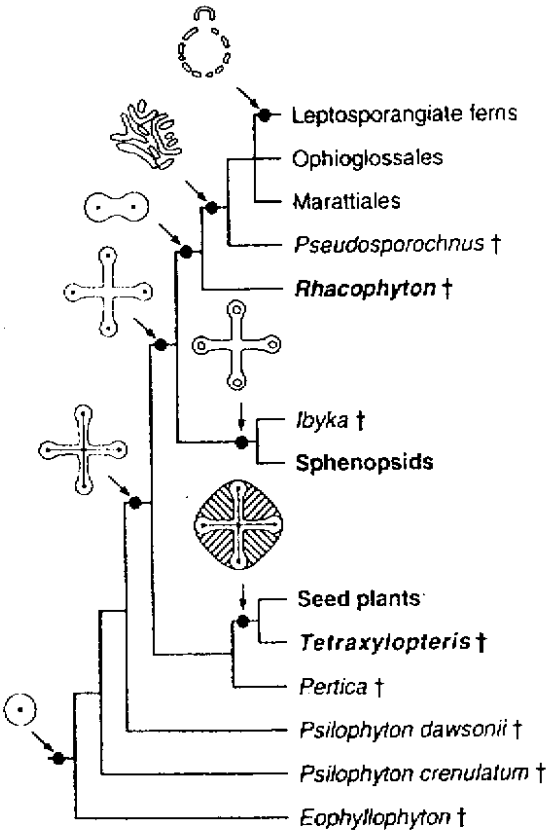
追溯生物的演化历史,建立能反映进化谱系的分支图解是人们所追求的目标。化石的研

1) 引自 Hao and Beck,1993.

2) 引自 Hao,Gensel and Wang.

中国科技论文在线 http://www.paper.edu.cn

究能够指示主要生物类群起源和重要器官性状发生的历史顺序，填补现生类群在多样性方面的缺环。分子生物学的发展使得这种探索改变了仅依据表型特征的状况。现生物种的蛋白质大分子及编码它们的 DNA 和 RNA 的信息和进化改变量可以作为衡量不同进化单位之间亲缘关系远近的指标。近年来利用核糖核酸的小亚单位（srRNA）序列比较而建立起来的分子系统树涵盖了原核生物和真核生物的大多数门类，揭示出远比表型分析更多的、涉及到亲缘关系的信息[23]。然而由于进化信息的不完全，推断出的分子演化谱系具有某种程度的不确定性，它也需要宏观的形态特征来验证。因此，古生物学家、分子生物学家和发育生物学家联合起来，从化石、编码基因等不同的角度共同探讨生物的起源，构筑现生和绝灭类群的演化谱系，这种学科的交叉代表了生物演化研究的最新动态[24]。正是在这种学科的交叉中，通过分子系统学和形态性状的分析，采取简约性原则对现生和绝灭了的维管植物各类群之间的亲缘关系做出了最优化的分支图[5,25]（图 1）。真叶植物（Euphyllophytes）是和我们关系最密切的类群，也是一个形态明显分异的类群（图 5）。它包括了所有现生的维管植物。分子系统学、叶绿体基因内的 30-kb 转化，及来自 18 s rRNA 和线粒体 DNA（Cox Ⅲ）的基因序列强烈地支持真叶植物为单系[5,26]。它们解剖结构的特征是主茎轴具辐射状排列的木质部束、木质部输水管胞具梯形具缘纹孔。Kenrick 和 Crane（1997）的包含许多早期维管植物化石和主要现生类群的支系分析显示，真叶植物的基部类群是具有柱形原生中柱、心始式初生木质部的裸蕨（*Psilophyton*）和始叶蕨（*Eophyllophyton*）。裸蕨主要发育在劳亚大陆。处在最基部位置的始叶蕨是来自中国云南坡松冲组的一种矮小植物，但是它的管胞是环纹和螺纹式样，且加厚之间具穿孔，属于 G 型输水管胞，并不是梯形具缘纹孔[20]。很显然，人们对真叶植物基部类群的认识还很不完善。这个支序分析还表明在真叶植物内部，前裸子植物加种子植物分支和楔叶加真蕨植物分支作为姐妹群，在谱系的基部已经分出。有趣的是，这种分析



基部真叶植物的分支关系。分支处显示了中柱结构的变化，茎轴中的圆圈代表原生木质部的位置；开口代表了腔隙。黑体表明具有射线的次生木质部的类群。† 绝灭的植物类群（引自 Kenrick and Crane，1997b）

图 5 基部真叶植物的分支关系

Fig.5 The cladistic relationships among basal Euphyllophytes[1)]

1）引自 Kenvick 和 Crane，1997b.

中国科技论文在线 http://www.paper.edu.cn

还表明曾一度被看作是裸蕨类子遗的现生松叶兰(*Psilotum nudum*)类和蕨类及种子植物的谱系要比和其他维管植物的基部类群植物(例如石松类分支)更接近(图1,图5)。

石松类加工蕨类成为广义的石松类(Lycophytes)和一种古老、矮小的维管植物,具有圆形孢子囊的 *Cooksonia pertonii* 互为姐妹群。它是以管胞具加厚的木质化壁层,加厚之间有穿孔,作为共有裔征的。它们也共同构筑成真叶植物的姐妹群,并一起共同组成了真维管植物类群(Eutracheophytes)。

已发现的化石植物类群的数量明显少于现生的类群,地质历史时期中有大量的植物类型尚待描述和研究,这当中不乏有重要演化谱系的缺环。每一个新的、具有不同性状组合器官的发现,当把它引入到分支图解中都会改变共有裔征的分布,从而影响到彼此姐妹群的关系。Kenrick 和 Crane(1997)在总结大量的资料的基础之上,利用分支分析对陆生植物的起源和早期分异所做的有意义的探讨[25],给了人们许多新的启示。但是由于化石资料的不完整,这是完全可以理解的,也限制了共有裔征的识别和谱系的分析。某些化石可以保留有完整的形态,但缺乏解剖学和组织学上的特征(例如,多囊蕨 *Polythecophyton*),而在另外一些植物的研究中解剖结构近于完整,但外部形态却不尽人意(例如,云蕨 *Yunia*)。因而被确定的某些共有裔征不能涵盖整个支系中的各个类群。无疑,这些向古植物学家提出了挑战,他们期待着更多新材料的发现,更深入地研究工作以便揭示出更有价值的性状特征,加深对陆生维管植物演化谱系的认识。

参 考 文 献

1 Retallack. Fossil Soils as Grounds for Interpreting the Advent of Large Plants on land. Phil Trans R Soc London, 1985, B 309: 105 ~ 142

2 Wright. The Precursor Environment for Vascular Plant Colonization. Phil Trans R Soc London, 1985, B 309: 143 ~ 145

3 Golubic, Cambell. Analogous Microbial Forms in Recent Subaerial Habitats and in Precambrian Cherts: *Gloeuthece coerulea* Geitler and *Eosynechococcus moorei* Hofman. Precambrian Res, 1979, 8: 201 ~ 217

4 Gray, J. Major Paleozoic land Plant Evolutionary Bio-events. Palaeogeog. Palaeoclimatol. Palaeoecol, 1993, 104: 153 ~ 169

5 Kenrick, P., Crane, P. R. The Origin and Early Evolution of Plants on Land. Nature, 1997a, 389: 33 ~ 39

6 Richardson, J B. Lower and Middle Palaeozoic Records of Terrestrial Polynomorphs. In: Palynology: principles and applications. I Jansonius and D C McGregor Eds. AASP Foundation, 1996, 2: 555 ~ 574

7 Edwards D. Constraints on Silurian and Early Devonian Phytogeographic analysis Based on Megafossils. In: Palaeozoic palaeogeography and biogeography, W. S. Mckerrow and C. R. Scotese Eds. London: Geological Society 1990. 233 ~ 242

8 耿宝印. 贵州中志留世羽枝属(新属)的形态和解剖. 植物学报, 1986, 28(6): 664 ~ 672

9 Graham L E. Origin of Land Plants. New York: Wiley, 1993

10 Hiesel R, von Haeseler A, Brennicke A. Plant Mitochondrial Nucleic Acid Sequences as a Tool for Phylogenetic Analysis. Proc Nati Acad Sci USA, 1994, 91: 634 ~ 638

11 Remy. W., Gensel, P. G., Hass, H. The Gametophyte Generation of Some Early Devonian land plants. Int J Plant Sci., 1993, 154: 35 ~ 58

12 Banks H P. The Early History of Land Plants. In: Evolution and Environment, E T Drake Ed, Yale Univ Press, 1968, 73 ~ 107

中国科技论文在线 http://www.paper.edu.cn

13 Chaloner W G, Sheerin A. Devonian Macrofloras. In: The Devonian System. M R House, C T Scrutton and M G Bassett Eds, Special Papers in Palaeontology, 1979, 23: 145 ~ 146

14 Banks H P. Floral Assemblages in the Siluro-Devonian. In: Biostratigraphy of Fossil Plants, T N Taylor Eds, Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, 1980, 1 ~ 24

15 耿宝印. 云南早泥盆世穗蕨属(新属)的发现及意义. 植物学报, 1983, 25(6): 574 ~ 579

16 郝守刚. 早泥盆世始叶蕨(新属)及叶子起源的讨论. 植物学报, 1988, 30(4): 441 ~ 448

17 郝守刚. 维管植物叶子的起源. 北京大学学报(自然科学版), 1994, 30(1): 106 ~ 115

18 Li Cheng-sen, Edwards D. A New Genus of Early Land Plants with Novel Strobilar Construction from the Lower Devonian Posongchong Formation, Yunnan Province, southern China. Palaeontology. 1992, 35: 257 ~ 272

19 Hao Shou-gang, Gensel P G. The Posongchong Flora Assemblages of Southeastern Yunnan, China—diversity and Disparity in Early Devonian Plant Assemblages. In: Plants invade the land: Evolutionary and Environmental Considerations P. G. Gensel and D. Edward Eds. Columbia University Press, 2001, 103 ~ 119

20 Hao Shou-gang, Beck C B. Further Observations on *Eophyllophyton bellum* from the Lower Devonian (Siegenian) of Yunnan, China. Palaeontographica Abt B, 1993, 27 ~ 41

21 Hao Shou-gang, Gensel P G, Wang Deming. *Polythecophyton demissum*, gen. et sp. nov., a new plant from the lower Devonian (Pragian age) of Yunnan, China and its phytogeographic significance. Rev Palaeob Palyn, 2001, 55 ~ 71

22 Stewart W N. Paleobotany and the evolutionof plants, Cambridge University Press, 1983

23 Wilmotte A. Molecular Evolution and Taxonomy of the Cyanobacteria. In: The Molecular Biology of Cyanobacteria. D. A. Bryant Ed, Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1994

24 朱敏. 新兴的"进化—发育生物学". 科学, 1999, 51(5): 14 ~ 18

25 Kenrick P, Crane P R. The origin and early diversification of land plants. Washington: Simithsonian Institution Press, 1997b

26 Raubeson L A, Jansen R K. Chloroplast DNA Evidence on the Ancient evolutionary Split in Vascular Land Plants. Science, 1992, 255, 1697 ~ 1699

The Origin of Land Plants and the Early Evolution of Land Vascular Plants

HAO Shougang *WANG Deming* *WANG Qi*

(*Department of Geology, Peking University, Beijing, 100871*)

Abstract The origin and evolution of land plants was an important event in the history of earth life and has affected all other lives on the earth and global environment. During the past two decade, the new discoveries of fossil plants (microfossils and megafossils) from the mid-Ordovician through all Silurian to the lower Devonian improved knowledge of the origin of land plants, provided a time framework of the basal groups for the land plants and the early evolution diversity of vascular plants. Three new plant based epochs have been recognized. On the other hand, molecular sequence studies have provided insights into the phylogeny and early branches of land plants. A phylogenetic tree has been established by the joint of a study of comparative morphology and gene sequences. This paper summarizes recent advances and new knowledges, comments on the phylogenetic studies based on the cladistic analysis.

Key words origin; evolution; land plant; vascular plant