



走出歌德的阴影：迈向更加科学的植物系统学

王鑫^{1*}, 刘仲健^{2,3}, 刘文哲⁴, 廖文波⁵, 张鑫⁶, 刘忠⁷, 胡光万^{8,9}, 郭学民¹⁰, 王亚玲¹¹

¹中国科学院生物演化与环境卓越中心, 南京地质古生物研究所, 现代古生物学和地层学国家重点实验室, 南京 210008; ²福建农林大学园林学院, 兰科植物保护与利用国家林草局重点实验室, 福州 350002; ³福建农林大学林学院, 自然生物资源保育利用福建省高校工程研究中心, 福州 350002; ⁴西北大学生命科学学院, 西安 710069; ⁵中山大学生命科学学院, 国家生物防治重点实验室, 广东省植物资源重点实验室, 广州 510275; ⁶西北农林科技大学林学院, 陕西秦岭森林生态系统国家野外科学观测研究站, 杨凌 712100; ⁷上海交通大学药学院, 上海 200240; ⁸中国科学院武汉植物园, 中国科学院植物种质创新与特色农业重点实验室, 武汉 430074; ⁹中国科学院中-非联合研究中心, 武汉 430074; ¹⁰河北科技师范学院海洋资源与环境学院, 昌黎 066600; ¹¹陕西省西安植物园, 西安 710061

摘要 传统的植物学理论中, 被子植物雌蕊的基本单位心皮被认为是变态的叶(即大孢子叶)通过纵向对折和内卷演化而来。该理论造成了被子植物和裸子植物之间不可逾越的鸿沟。近年来提出的一统理论认为被子植物的心皮由长胚珠的枝和包裹这个枝的叶共同组成, 从而弥合了被子植物与裸子植物之间的鸿沟。最近, 当代植物学界两大权威人物Peter R. Crane和Peter K. Endress分别撰文, 发表了不同于传统理论的观点。Endress认为, 心皮由胚珠和叶性器官组成; 而Crane认为, 所有的胚珠都长在枝上。结合二者的结论, 不难得出“心皮实际上等同于一个长胚珠的枝加上一个叶”的论断。这在某种意义上等于认同了一统理论的观点。两位权威人物观点的转变预示着植物学理论将很快发生根本性的转变。该文向国内植物学同行通报这一最新动态, 以期让我国学者能够了解最新理论。

关键词 演化, 歌德, 被子植物, 植物系统学

王鑫, 刘仲健, 刘文哲, 廖文波, 张鑫, 刘忠, 胡光万, 郭学民, 王亚玲 (2020). 走出歌德的阴影: 迈向更加科学的植物系统学. 植物学报 55, 505–512.

人类对植物资源的认识和利用很大程度上决定着人类社会的生活水平。植物学的发展历史实际上在东西方有着类似的起点——药。中国历史上最系统的植物著作是明朝李时珍编著的《本草纲目》，而西方早期的植物学发展也毫无例外地与植物有效成分的提取和药物利用紧密相连(Arber, 1938)。上百年来, 在植物学(尤其是植物系统学)研究上中国处于追随的位置。虽然不乏有不同想法者, 但是大部分中国学者(包括笔者)都在入门的时候从老师和课本那里接受了真花学说(本文称为传统理论)。该理论认为, 被子植物(也叫有花植物、显花植物)中最原始的类群是木兰类, 而被子植物原始的特征包括高大乔木、大花、花两性、离生的对折心皮、边缘胎座、花部器官多数且螺旋排列、胚珠倒生、具双层珠被且着生于心皮腹侧、

花药四室、花粉单沟型, 而所谓的对折心皮由其祖先中原来两侧长胚珠的大孢子叶通过纵向对折、内卷演化而来, 其它类型的雌蕊都是经过不同的演化路线从这种原始的类型变化而来。传统理论统治植物学界上百年, 至今依然影响着人们关于植物形态演化问题的思考。约30年前随着植物分子系统学的兴起建立了APG (Angiosperm Phylogeny Group)系统, 但未能给出一个关于心皮同源性的可信解释。

1 传统理论的由来

被子植物的大孢子叶理论是现有植物学教材中关于被子植物起源的主要理论, 但是大多数师生并不知道其来龙去脉, 更无法深入思考这个理论的可信度和合

收稿日期: 2019-05-21; 接受日期: 2020-04-15

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(B类) (No.XDB26000000)、国家自然科学基金(No.41688103, No.91514302, No.41572046)及陕西省归国留学博士科研启动基金(No.A279021830)

* 通讯作者。E-mail: xinwang@nigpas.ac.cn

理性。该理论的基础是心皮(本文遵从Endress (2019)所用的“心皮”概念),其与在已知的裸子植物中踪迹全无的大孢子叶同源。因此在被子植物和裸子植物之间人为地制造了一个巨大的鸿沟,以至于传统理论的代表人物认为,被子植物心皮的同源器官全世界没人知道!这一结论折射出传统理论的无奈。

为了厘清传统理论的历史,让我们追溯到20世纪初的1907年。当时植物学界关于被子植物的起源和系统在真花学说和假花学说之间的论战非常激烈。此前,双方已进行了相当长时间的争论,处于胶着状态(真花学说或者类似的说法至少在1897年就已经出现了(Bessey, 1897))。直到古植物学家Wieland (1906)描述了中生代的本内苏铁化石植物的两性生殖器官,而且该生殖器官中雌蕊、雄蕊和叶性器官的空间排列与木兰类花中的雌蕊、雄蕊和花瓣的空间排列一一对应。尽管后来的研究证明,二者之间的相似性仅限于空间排列关系上,但是本内苏铁化石的出现还是改变了当时真花学说和假花学说之间原本势均力敌的局面:天平的指针偏向了真花学说。在这一过程中,起到关键作用的正是Arber和Parkin (1907)的论文。此后的植物学工作者几乎一边倒地接受了真花学说(Eames, 1926, 1961; Hutchinson, 1926, 1968; Eames and MacDaniels, 1947; Cronquist, 1988)。这个抉择最终导致今天世界著名的植物学家在面对被子植物的花和心皮起源这些重大问题时陷入面面相觑的尴尬困境。

2 支持传统理论的证据

如果仅是Arber和Parkin (1907)的论文,植物系统学恐怕也不至于陷入今天的尴尬境地。关键是后续出现了不少支持传统理论的研究论文,它们起到了推波助澜的作用,把植物系统学带到了今天左右为难的境地。坚持木兰类原始的传统观点已经不合时宜;而放弃这个观点,APG系统中的基部类群ANITA (Ambo-rellaceae-Nymphaeaceae-Illiciaceae-Trimeniaceae-Austrobaileyaceae)又没有形态学共有衍征(synapomorphy),也没有对于心皮同源性一个可信的解释(Doyle and Endress, 2000; Endress and Doyle, 2009)。在分子系统学出现之前,植物的形态学和解剖学特征(Eames, 1926, 1961; Hutchinson, 1926, 1968; Eames and MacDaniels, 1947)为传统

理论的确立立下了汗马功劳。在这个过程中,一些著名的古植物学家对化石的曲解使得人们对心皮的认识更加偏离事实。

植物维管束的空间排布在一定程度上可反映其祖先器官的形态(Eames, 1926)。虽然这个理论在具体应用中存在不少争议,但还是有一些相关工作陆续发表。利用该原理,Canright (1960)研究了木兰科植物的心皮结构,通过总结和归纳,发现表面上各不相同的心皮,其背后有着统一的结构框架,即胚珠着生在心皮的腹侧维管束上(Canright, 1960),这正与传统理论认为被子植物心皮是由边缘长胚珠的大孢子叶纵向内卷而来的假说完全吻合!Endress (2005)在研究菝葜(*Brasenia*)花的解剖结构时提到心皮中的维管束均为外韧式。这个看似简单的描述“恰恰”与传统理论认为心皮本质上是一片叶的论述(典型的叶中维管束是外韧式)不谋而合,似乎进一步强化了传统理论在人们心目中的“正确”形象。

造成目前在心皮本质这个关键问题上模糊不清的窘境,现代植物学家固然负主要责任,但是古植物学家似是而非的支持和对化石材料的曲解使得人们更加背离真相。Dilcher和Crane (1984)发表了著名的早期被子植物化石——古花*Archaeanthus*。该化石当时被认为是代表木兰科在白垩纪的记录,其生殖器官与现代木兰类在很多方面(包括胚珠着生在果实/心皮的腹侧)几乎完全相同。这一发现从化石角度上似乎印证了传统理论的合理性和正确性。更加有影响力的是,Sun等(1998, 2002)在*Science*上发表了早白垩世的被子植物化石古果*Archaeofructus*。他们认为化石古果具有螺旋排列的对折心皮,而这些特征一方面似乎表明该化石正好代表着最原始的被子植物类群,另一方面似乎确认了传统理论的合理性,因为这些特征恰巧符合传统理论的预期。无独有偶,按照传统理论,早期被子植物的胚珠应当具有双层珠被,而Friis等(2009)在其早白垩世被子植物化石*Monetianthus*中看到的胚珠又“恰巧”具有双层珠被。按照传统理论,原始被子植物的心皮是离生的,心皮之间的愈合被认为是后来发生的,是更进化的表现。蹊跷的是,Mendes等(2014)在早白垩世的被子植物化石*Kajanthus*中“恰巧”看到的心皮又是“离生”的。凡此种种对于传统理论的支持和呼应给植物学工作者造成一个深刻的印象:传统理论似乎是千真万确的

真理。很自然, 围绕这个“正确理念”, 不同学者先后提出了大同小异的被子植物系统(Hutchinson, 1926, 1968; Takhtajan, 1969, 1980, 1997; Cronquist, 1988)。

Arber和Parkin (1907)在论文中提到的一个重要论据是, 西方文化名人歌德先生是支持他们的。歌德在他唯一的植物学著作中, 就植物的形态提出了一个简明扼要且普适的论断, 即“一切都是叶”(Alles ist Blatt) (Goethe, 1790)。如此, 把被子植物的心皮等同于边缘长胚珠的大孢子叶也就似乎顺理成章。

至此, 传统理论的来龙去脉基本清楚了。那么, 为什么时至今日在被子植物起源这个重要问题上植物学家依然逡巡不前, 给不出一个可信的解释呢?

3 从植物学理论到脱离实际的信条

问题出在哪里? 我们不妨梳理一下传统理论的论证过程, 再作结论。

首先, Parkin作为Arber和Parkin (1907)论文的作者之一在其后续论文(Parkin, 1925)中承认, 他们掌握的证据不支持从本内苏铁直接衍生出被子植物……他们的理论前途未卜(the peculiar nature of the female part of the cone precludes the direct origin of the Angiosperms from the Bennettitales……The whole speculation……still awaits confirmation or refutation)。考虑到传统理论之所以赢得与假花学说的论战, 恰恰是由于依靠1906年刚出现的本内苏铁化石证据, Parkin的这番坦白对于Arber和Parkin (1907)的论点来说, 等于是说他们所依据的化石证据实际上无助于证实其理论。这种情况本当引起当时植物学家的足够重视和警惕, 但是在传统理论盛行的形势下, 大家都不约而同选择性地对这一令人难以接受的坦白视而不见、保持沉默。

其次, Canright在西方是很有声望的植物学家。他的木兰科心皮的工作(Canright, 1960)使得很多人相信传统理论正确无误。这多少与人们过于相信Canright本人有着不可分割的关系。但是, 仔细检查Canright (1960)的论文, 我们发现, Canright在论文中对数据进行了“巧妙”的“加工”: 其论文中唯一显示胚珠维管束连接关系的图8 (Canright, 1960)中, 胚珠维管束并非如图17 (Canright, 1960)中所画的那

样连接在所谓的腹侧维管束上, 而是连在皮层维管束(cortical bundle)。尽管从实事求是的角度看Canright是错了, 但是按照传统理论他的错误结论却“恰巧”是“正确的”, 也是传统理论需要的。实际上, 对于Canright所归纳的规律来说例外很多。例如, 在蕨菜中胚珠着生在心皮的背脉上(Endress, 2005)。Canright论文中数据与结论自相矛盾的明显错误是如何出现的? 又是如何顺利地通过评审得以作为严肃的科学论文发表的? 这些都值得反思。

Endress (2005)曾报道蕨菜心皮中维管束均为外韧式。这一描述之所以没有引起怀疑, 很大程度上是由于这合乎传统理论的期望(传统理论中心皮的叶性本质决定了其维管束就应该是外韧式的, 就像在普通的叶中一样)。但是, 仔细审阅Endress (2005)的文章, 我们不难发现至少在该论文的图3T上部就有心皮维管束的木质部是位于维管束的中央(而非一侧), 表明该维管束不是外韧式的! 那么值得深思的是, Endress到底是如何犯下这个明显的错误的? 不管问题的答案如何, Endress的论文显然不能作为支持传统理论的证据。

Dilcher和Crane (1984)发表的早期被子植物化石古花*Archaeanthus*曾经被当成是白垩纪木兰类的代表。木兰类的对折心皮中胚珠长在腹缝线上, 作者在复原图(Dilcher and Crane, 1984)中也是这么画的。一切似乎顺理成章、无可挑剔, 完美验证了传统理论的正确性。但是, 仔细观察其图版和原始化石材料, 我们发现, 与他们所描述的不同, 至少化石材料中有些胚珠实际上着生在果实的背缝线上(Wang, 2018b)。Dilcher和Crane (1984)发表的图24中也能清楚地看到胚珠着生于背缝线上。很显然, 他们的证据并不支持传统理论。

Sun等(1998, 2002)发表的早白垩世被子植物化石古果*Archaeofructus*引起了全球轰动。他们认为, 古果具有螺旋排列、源于对折心皮的蓇葖果。其背后隐含的意思是, 古果的胚珠是长在果实的腹侧。但是, 后来的独立研究表明, 古果的胚珠/种子是连接到果实的背侧(Ji et al., 2004; Wang and Zheng, 2012)。而当初所说的心皮的螺旋排列现在看来也并不存在(Wang and Zheng, 2012)。所以古果化石并不支持所谓的传统理论。

Friis 等 (2009) 在早白垩世的被子植物化石 *Monetianthus* 中报道了具有双层珠被的胚珠。这个胚珠的特征很符合传统理论的预期。但是, 细心的人很快会发现, 这个关键的特征在他们的图片 (Friis et al., 2009) 中完全看不出来。如果用此证据来支持传统理论, 其实际效果只能适得其反。

无独有偶, Mendes 等 (2014) 在早白垩世早期被子植物化石 *Kajanthus* 中看到了“离生”心皮, 似乎印证了传统理论的预言。但是, 我们不难发现, 他们发表的图 2b–h (Mendes et al., 2014) 中 3 枚心皮竟然全都愈合到一起, 这与文中图 2a 所示完全不同。这个正确的“错误”与传统理论期望值的不谋而合似乎是不争的事实。

如果说普通植物学家盲目崇拜权威的理论只是郑人买履的话, 那么这些著名的植物学家显然已经达到削足适履、自相矛盾的地步。值得深思的是, 为什么 Dilcher 和 Crane (1984)、Friis 等 (2009) 和 Mendes 等 (2014) 这样的工作竟然会被 Herendeen 等 (2017) 作为全世界被子植物化石最好的研究范例展示?

最后回到歌德先生身上。按照 Charles Sherrington 的说法, 歌德就是一个超级植物学爱好者 (Arber, 1946)。他的“一切都是叶”既不是自己的发明, 也谈不上正确。早在公元前 300 多年 Theophrastus 就说过类似的话 (Arber, 1946); 而 1672 年的 Grew、1675 年的 Malpighi 和 1768 年的 Wolff 也说过类似的话 (Arber, 1946)。歌德本人并不了解应有的植物学文献, 对植物的兴趣也起伏不定, 对植物的观察有着独特的个人偏好和取舍, 以至于自己承诺要写的系列植物著作最后都胎死腹中 (Arber, 1946)。他本人似乎根本就没有意识到前人已经有过专业的观察和表述, 这才有了“他的”金句。但是, 即使歌德金句的知识产权无懈可击, 古植物学研究早已确认, 最早的陆地植物根本就没有叶, 叶是多条枝平面化、蹼化的结果 (Edwards, 2003; Hao and Xue, 2013)。这样一来, 歌德金句的唯一优势就剩下“好听、好记”了, 与真正的植物学实际和真正的科学都无关系。没有歌德这把鸡毛做的令箭, Arber 和 Parkin (1907) 的理论以及由此衍生的结论的合理性确实堪忧。

4 非传统的解释——一统理论

越来越多的证据指向一个与传统理论不同的解释——

一统理论。一统理论认为, 孢子囊(包括特化的孢子囊, 即胚珠/种子)都着生在枝上; 所有陆生植物生殖器官都是由着生孢子囊的枝及其衍生物(包括叶)共同组成; 被子植物的雌蕊是由长胚珠的枝和叶性器官通过不同的空间组合、彼此消长、彼此愈合, 在受粉前完成对其胚珠的包裹(王鑫等, 2015; Wang, 2018a; 王鑫, 2018)。具体到传统理论所谓的离生对折心皮, 其本质上是由一片叶及其叶腋的一个长胚珠的枝共同组成(王鑫等, 2015; Zhang et al., 2017, 2019; Wang, 2018a; 王鑫, 2018)。这种说法不仅得到功能基因研究结果(Rounsley et al., 1995; Roe et al., 1997; Skinner et al., 2004; Mathews and Kramer, 2012)、现代植物解剖学和形态学(Guo et al., 2013, 2017; Liu et al., 2014; Zhang et al., 2017)、化石证据(Wang and Wang, 2010; Han et al., 2013, 2017; Liu and Wang, 2017, 2018; Wang, 2018a)的支持, 而且连与传统理论最契合的木兰类(Liu et al., 2014; Zhang et al., 2017)也与传统理论相悖, 转向支持一统理论。当初人们以为是天经地义的传统理论的核心概念——“大孢子叶”——在自然界的对应实体竟然根本就不存在(Wang and Luo, 2013; Miao et al., 2017)! 之所以传统理论能够盛行, 很大程度上得益于“大孢子叶”这个经常出现于教科书的名词, 很多人信以为真, 使得传统理论中从“大孢子叶”衍生心皮的看法看似合情合理。“大孢子叶”的消失使得传统理论中的心皮成了无源之水、无本之木。

相较于传统理论, 一统理论认为, 被子植物的心皮是由一个叶性器官和着生胚珠的枝愈合而成, 这种解释不仅能够弥合传统理论中被子植物和裸子植物之间的鸿沟, 调和历史上长期存在的心皮枝性和叶性之争, 而且能够将其适用范围扩展到包括蕨类植物和早期陆地植物在内的几乎所有陆地植物类群(Wang, 2018a; 王鑫, 2018)。当然, 一统理论的正确与否以及适用范围还有待于未来植物学研究的实践检验。但是, 作为系统地对所有陆地植物生殖器官的演化做出统一的、普适的解释, 这还是人类历史上的首次尝试。

5 靠近渐显的真相

当代植物学界的两个权威人物 Peter R. Crane (Shi et al., 2019) 和 Peter K. Endress (Endress, 2019) 近期

分别撰文, 阐述了他们对于植物雌性生殖器官的理解。与以往不同, 这次Endress关于心皮同源器官的表述破天荒地脱离了传统理论的轨道。传统理论认为, 一个心皮是由原来边缘长胚珠的大孢子叶演化而来。而Endress (2019)整篇综述的落脚点是, 至少在被子植物的早期演化阶段, 心皮是由一个叶性结构和胚珠结合而来。与传统理论的重要区别在于, 传统理论认为心皮是单元的, 是一个完整不可分割的单位——大孢子叶(本质上是叶); 而Endress (2019)认为心皮是二元的, 即所谓心皮由2个部件(叶和胚珠)组合而成。虽然Endress未指明被子植物祖先类型中胚珠究竟长在什么结构上, 但是该文的表述暗示胚珠是长在一个“非叶”的结构上。这一点相较于传统理论和Endress本人以前的表述已经发生了根本性改变。几乎同一时间Crane (Shi et al., 2019)直接承认胚珠/种子是着生在枝(不是传统理论所说的叶)上的。Crane显然是认真的, 原因是: (1) 他知道早在1933年Thomas就认识到种子蕨的种子长在枝上(而不是叶上) (Shi et al., 2019), 而且木兰类中胚珠也是长在枝上(Zhang et al., 2017); (2) Crane本人近年来在不同场合下反复重申过这一观点(Shi et al., 2016, 2019; Crane et al., 2018)。虽然Crane等涉及的类群仅限于裸子植物的种子蕨、银杏类及松柏类, 但是他们发现的是植物生殖器官结构上的共性。考虑到苏铁类、银杏类、本内苏铁类、科达类、松柏类、倪藤类的种子(王鑫, 2018)乃至所有早期陆地植物的种子/孢子囊都是长在枝上, 而且木兰类中胚珠也长在枝上(Zhang et al., 2017, 2019), 因此可以说Crane等的新论断不仅符合事实, 而且符合植物演化的前提和逻辑: 所有的孢子囊(包括胚珠)都长在枝上(Wang, 2018a; 王鑫, 2018)。至此, 万事俱备: 把Crane和Endress的论断连起来正好就是一统理论的表述!

虽然此前已有更加全面和完善的论述认为被子植物的心皮=长胚珠的枝+叶(Wang, 2010, 2018a; Zhang et al., 2017, 2019; 王鑫, 2018), 但是作为当代著名的植物学家, Crane和Endress在观点上的悄然转变默默地确认了一统理论的合理性。他们勇于面对植物学事实而做出改变是一个真正的植物学家应有的姿态。他们回归植物学真相标志着植物学界终于摆脱了歌德长达230年的巨大阴影, 植物学必将迎来一个全新的发展时期。

6 结论

随着歌德的植物学光环消散、虚假支持证据的清除、领军人物的觉悟, 面对分子系统学和一统理论的挤压, 传统理论已经举步维艰。一统理论提出了一个比传统理论更加可信、可检验的解释。过去观点对立的植物学家似乎正在迈向一个新的共识, 即心皮=长胚珠的枝+叶。这个共识的达成标志着植物系统学将进入一个更加科学、健康发展的后歌德时代。

参考文献

- 王鑫 (2018). 被子植物的曙光: 揭秘花的起源及陆地植物生殖器官的演化. 北京: 科学出版社. pp. 348.
- 王鑫, 刘仲健, 刘文哲, 张鑫, 郭学民, 胡光万, 张寿洲, 王亚玲, 廖文波 (2015). 突破当代植物系统学的困境. 科技导报 33(22), 97–105.
- Arber A (1938). Herbs, Their Origin and Evolution, A Chapter in the History of Botany 1470–1670. London: Cambridge University Press. pp. 358.
- Arber A (1946). Introduction to Goethe's botany. *Chron Bot* 10, 63–87.
- Arber EAN, Parkin J (1907). On the origin of angiosperms. *Bot J Linn Soc* 38, 29–80.
- Bessey CE (1897). Phylogeny and taxonomy of the angiosperms. *Bot Gaz* 24, 145–178.
- Canright JE (1960). The comparative morphology and relationships of the Magnoliaceae. III. Carpels. *Am J Bot* 47, 145–155.
- Crane PR, Herendeen PS, Herrera F, Shi G (2018). Diversity and homologies of corystosperm seed-bearing structures from the Early Cretaceous of Mongolia and China. In: McElwain J, ed. 10th European Palaeobotany & Palynology Conference. Dublin: Trinity College Dublin. pp. 88.
- Cronquist A (1988). The Evolution and Classification of Flowering Plants. Bronx: New York Botanical Garden. pp. 555.
- Dilcher DL, Crane PR (1984). *Archaeanthus*: an early angiosperm from the Cenomanian of the Western Interior of North America. *Ann Missouri Bot Gard* 71, 351–383.
- Doyle JA, Endress PK (2000). Morphological phylogenetic analysis of basal angiosperms: comparison and combination with molecular data. *Int J Plant Sci* 161, S121–S153.
- Eames AJ (1926). The role of flower anatomy in the deter-

- mination of angiosperm phylogeny. In: International Congress of Plant Sciences, Section of Morphology, Histology, and Paleobotany. New York: Ithaca. pp. 423–427.
- Eames AJ** (1961). *Morphology of the Angiosperms*. New York: McGraw-Hill Book Company, Inc. pp. 518.
- Eames AJ, MacDaniels LH** (1947). *An Introduction to Plant Anatomy*. New York: McGraw-Hill Book Company, Inc. pp. 427.
- Edwards D** (2003). Embryophytic sporophytes in the Rhynie and Windy field cherts. *Trans Royal Soc Edinb Earth Sci* **94**, 397–410.
- Endress PK** (2005). Carpels in *Brasenia* (Cabombaceae) are completely ascidiate despite a long stigmatic crest. *Ann Bot* **96**, 209–215.
- Endress PK** (2019). The morphological relationship between carpels and ovules in angiosperms: pitfalls of morphological interpretation. *Bot J Linn Soc* **189**, 201–227.
- Endress PK, Doyle JA** (2009). Reconstructing the ancestral angiosperm flower and its initial specializations. *Am J Bot* **96**, 22–66.
- Friis EM, Pedersen KR, Von Balthazar M, Grimm GW, Crane PR** (2009). *Monetianthus mirus* gen. et sp. nov., a nymphaealean flower from the Early Cretaceous of Portugal. *Int J Plant Sci* **170**, 1086–1101.
- Guo XM, Xiao X, Wang GX, Gao RF** (2013). Vascular anatomy of kiwi fruit and its implications for the origin of carpels. *Front Plant Sci* **4**, 391.
- Guo XM, Yu YY, Bai L, Gao RF** (2017). *Dianthus chinensis* L: the structural difference between vascular bundles in the placenta and ovary wall suggests their different origin. *Front Plant Sci* **8**, 1986.
- Han G, Fu X, Liu ZJ, Wang X** (2013). A new angiosperm genus from the Lower Cretaceous Yixian Formation, Western Liaoning, China. *Acta Geol Sin (English Edition)* **87**, 916–925.
- Han G, Liu Z, Wang X** (2017). A *Dichocarpum*-like angiosperm from the Early Cretaceous of China. *Acta Geol Sin (English Edition)* **90**, 1–8.
- Hao S, Xue J** (2013). *The Early Devonian Posongchong Flora of Yunnan*. Beijing: Science Press. pp. 366.
- Herendeen PS, Friis EM, Pedersen KR, Crane PR** (2017). Palaeobotanical redux: revisiting the age of the angiosperms. *Nat Plants* **3**, 17015.
- Hutchinson J** (1926). The phylogeny of flowering plants. In: International Congress of Plant Sciences, Section of Morphology, Histology, and Paleobotany. New York: Ithaca. pp. 413–421.
- Hutchinson J** (1968). *Key to the Families of Flowering Plants of the World*, 2nd edn. Oxford: Clarendon Press. pp. 117.
- Ji Q, Li H, Bowe M, Liu Y, Taylor DW** (2004). Early Cretaceous *Archaeofructus eoflora* sp. nov. with bisexual flowers from Beipiao, Western Liaoning, China. *Acta Geol Sin (English Edition)* **78**, 883–892.
- Liu WZ, Hilu K, Wang YL** (2014). From leaf and branch into a flower: *Magnolia* tells the story. *Bot Stud* **55**, 28.
- Liu ZJ, Wang X** (2017). *Yuhania*: a unique angiosperm from the Middle Jurassic of Inner Mongolia, China. *Histor Biol* **29**, 431–441.
- Liu ZJ, Wang X** (2018). A novel angiosperm from the Early Cretaceous and its implications for carpel-deriving. *Acta Geol Sin (English Edition)* **92**, 1293–1298.
- Mathews S, Kramer EM** (2012). The evolution of reproductive structures in seed plants: a re-examination based on insights from developmental genetics. *New Phytol* **194**, 910–923.
- Mendes MM, Grimm GW, Pais J, Friis EM** (2014). Fossil *Kajanthus lusitanicus* gen. et sp. nov. from Portugal: floral evidence for Early Cretaceous Lardizabalaceae (Ranunculales, basal eudicot). *Grana* **53**, 283–301.
- Miao Y, Liu ZJ, Wang M, Wang X** (2017). Fossil and living cycads say "No more megasporophylls". *J Morphol Anat* **1**, 1000107.
- Parkin J** (1925). The phylogenetic classification of flowering plants. *Nature* **115**, 385–387.
- Roe JL, Nemhauser JL, Zambryski PC** (1997). TOUSLED participates in apical tissue formation during gynoecium development in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **9**, 335–353.
- Rounsley SD, Ditta GS, Yanofsky MF** (1995). Diverse roles for MADS box genes in *Arabidopsis* development. *Plant Cell* **7**, 1259–1269.
- Shi G, Crane PR, Herendeen PS, Ichinnorov N, Takahashi M, Herrera F** (2019). Diversity and homologies of coxystosperm seedbearing structures from the Early Cretaceous of Mongolia. *J Syst Palaeontol* **17**, 997–1029.
- Shi G, Leslie AB, Herendeen PS, Herrera F, Ichinnorov N, Takahashi M, Knopf P, Crane PR** (2016). Early Cretaceous *Umkomasia* from Mongolia: implications for ho-

- mology of corystosperm cupules. *New Phytol* **210**, 1418–1429.
- Skinner DJ, Hill TA, Gasser CS** (2004). Regulation of ovule development. *Plant Cell* **16**, S32–S45.
- Sun G, Dilcher DL, Zheng S, Zhou Z** (1998). In search of the first flower: a Jurassic angiosperm, *Archaeofructus*, from Northeast China. *Science* **282**, 1692–1695.
- Sun G, Ji Q, Dilcher DL, Zheng S, Nixon KC, Wang X** (2002). Archaeofructaceae, a new basal angiosperm family. *Science* **296**, 899–904.
- Takhtajan A** (1969). Flowering Plants, Origin and Dispersal. Edinburgh: Oliver & Boyd Ltd. pp. 301.
- Takhtajan A** (1980). Outline of the classification of flowering plants (magnoliophyta). *Bot Rev* **46**, 225–359.
- Takhtajan A** (1997). Diversity and Classification of Flowering Plants. New York: Columbia University Press. pp. 643.
- von Goethe JWV** (1790). Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Gotha: Carl Wilhelm Ettinger. pp. 68.
- Wang X** (2010). The Dawn Angiosperms: Uncovering the Origin of Flowering Plants. Heidelberg: Springer. pp. 236.
- Wang X** (2018a). The Dawn Angiosperms: Uncovering the Origin of Flowering Plants, 2nd edn. Cham: Springer. pp. 407.
- Wang X** (2018b). An era of errors: unveiling the truth of *Archaeanthus* and its implications for angiosperm systematics. *ChinaXiv* 201804.201934.
- Wang X, Luo B** (2013). Mechanical pressure, not genes, makes ovulate parts leaf-like in *Cycas*. *Am J Plant Sci* **4**, 53–57.
- Wang X, Wang S** (2010). *Xingxueanthus*: an enigmatic Jurassic seed plant and its implications for the origin of angiosperm. *Acta Geol Sin (English Edition)* **84**, 47–55.
- Wang X, Zheng XT** (2012). Reconsiderations on two characters of early angiosperm *Archaeofructus*. *Palaeoworld* **21**, 193–201.
- Wieland GR** (1906). American Fossil Cycads. Washington: The Wilkens Sheiry Printing Co. pp. 295.
- Zhang X, Liu W, Wang X** (2017). How the ovules get enclosed in magnoliaceous carpels. *PLoS One* **12**, e0174955.
- Zhang X, Zhang Z, Zhao Z** (2019). Floral ontogeny of *Illium lanceolatum* (Schisandraceae) and its implications on carpel homology. *Phytotaxa* **416**, 200–210.

Stepping out of the Shadow of Goethe: for a More Scientific Plant Systematics

Xin Wang^{1*}, Zhongjian Liu^{2,3}, Wenzhe Liu⁴, Wenbo Liao⁵, Xin Zhang⁶, Zhong Liu⁷
Guangwan Hu^{8,9}, Xuemin Guo¹⁰, Yaling Wang¹¹

¹State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology and Center for Excellence in Life and Paleoenvironment, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China; ²Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration for Orchid Conservation and Utilization at College of Landscape Architecture, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; ³Fujian Colleges and Universities Engineering Research Institute of Conservation and Utilization of Natural Bioresources, College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; ⁴College of Life Sciences, Northwest University, Xi'an 710069, China; ⁵Guangdong Provincial Key Laboratory of Plant Resources, State Key Laboratory of Biocontrol, School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China; ⁶Qinling National Forest Ecosystem Research Station, College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling 712100, China; ⁷School of Pharmacy, Shanghai Jiao Tong University, Shanghai 200240, China; ⁸Key Laboratory of Plant Germplasm Enhancement and Specialty Agriculture, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China; ⁹Sino-Africa Joint Research Center, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China; ¹⁰College of Marine Resources and Environment, Hebei Normal University of Science & Technology, Changli 066600, China; ¹¹Xi'an Botanical Garden of Shaanxi Province, Xi'an 710061, China

Abstract According to the Traditional Theory, a carpel (basic unit of angiosperm gynoecium) is derived from a modified leaf or megasporophyll through longitudinal folding and inward enrolling. Unfortunately, this theory introduces an unnegotiable gap between angiosperms and gymnosperms. Different from the Traditional Theory, the Unifying Theory provides a link bridging the gap mentioned above—an angiosperm carpel is derived from the synorganization between an ovule-bearing branch and an enclosing leaf. Recently two papers authored by leading botanists, Peter R. Crane and Peter K. Endress, respectively, expressed their opinions different from the Traditional Theory of angiosperm evolution. Endress stated that a carpel is result of synorganization between foliar part(s) plus ovule(s); and Crane stated that ovules/seeds are borne on the termini of branches. Combining the two, it is easy to infer that a carpel is equivalent to a foliar part plus an ovuliferous branch, a conclusion in line with the core conception of the Unifying Theory. The subtle changes in perspectives of these two leading botanists imply that there will be a major paradigm shift in botany soon. In order to make our botanists aware of the coming-soon changes in plant evolution theory, we summarize the latest progresses in relevant areas.

Key words evolution, Goethe, angiosperms, plant systematics

Wang X, Liu ZJ, Liu WZ, Liao WB, Zhang X, Liu Z, Hu GW, Guo XM, Wang YL (2020). Stepping out of the shadow of Goethe: for a more scientific plant systematics. *Chin Bull Bot* **55**, 505–512.

* Author for correspondence. E-mail: xinwang@nigpas.ac.cn

(责任编辑: 白羽红)