

[美] G. R. 沃 勒 著  
[波] E. K. 诺瓦茨基

# 生物碱的生物学及其 在植物中的代谢作用



科学出版社

# 生物碱的生物学 及其在植物中的代谢作用

〔美〕 G. R. 沃 勒 著

〔波〕 E. K. 诺瓦茨基

朱太平 佟绍华 马忠武 等 译

何关福 朱太平 等 校

科学出版社

1984

## 内 容 简 介

这是一本介绍近 20 年来在生物学中关于生物碱研究方面的较新进展的书籍，内容包括：(1) 生物碱在化学分类中的关系；(2) 生物碱产生的遗传控制；(3) 环境对生物碱产生的影响；(4) 生物碱形成的部位；(5) 生物碱在植物体内的作用；(6) 植物生物碱的代谢(分解代谢)变化。章节分明叙述简要，参考的文献比较全面，许多引证出自原始发表的文章。是一本较好的参考书。

本书可供从事农业科学、植物学、生物学、天然产物化学和药物学等方面的专业工作者，以及有关大专院校师生参考。

G. R. Waller and E. K. Nowacki

Alkaloid Biology and Metabolism in Plants

Plenum Press, New York, 1978

## 生物碱的生物学 及其在植物中的代谢作用

[美] G. R. 沃 勒 著

[波] E. K. 诺瓦茨基 编

朱太平 佟绍华 马忠武 等 译

何关福 朱太平 等 校

责任编辑 陈培林

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

\*

1984年 8月第一版 开本：850×1168 1/32

1984年 8月第一次印刷 印张：9 1/8

印数：0001—5,300 字数：234,000

统一书号：13031·2632

本社书号：3626·13—8

定 价： 1.70 元

## 序 言

本书是为国际科学团体,特别是对农艺学、农业科学、植物学、生物科学、天然产物化学、药物化学及生物化学感兴趣的高等学校学生和专业工作者设想的。其目的是向读者介绍在生物学和植物生物碱的代谢方面的重大进展。因为生物碱通常被认为是“次生代谢产物”,这些代谢反应与大部分讨论过的主要代谢的途径没有关系。我们感兴趣的反应是已经发展形成这些次生代谢产物的途径,作为它们的开始分子通过主要或初生代谢途径产生的一种化合物。这些初生代谢途径为所有的植物(实际上是大多数有机体)所共有的,而高度特化至形成生物碱的植物,在已知植物中发现了仅约 10—20%。植物代谢如此多样化的原因是不清楚的,不过,似乎就像高度的个别化与特化途径的形成一样,是依靠自然选择的结果。控制生物碱产生的遗传特性,不仅为科学家们提供了极为有趣的问题,而且还构成了在生物化学中自然优选能力的有力证据。

本书的两位作者是想将最合适的材料汇集在一起并写出一部有权威性的新书。经常参考的一些杰出文献有: R. H. F. Manske 编著的《生物碱》(The Alkaloids), K. Mothes 与 Schuette, H. R. 编著的《生物碱的生物合成》(Biosynthese der Alkaloide), Luckner, M. 著的《植物和动物的次生代谢》(Secondary Metabolism in Plants and Animals), 以及 Robinson, T. 著的《生物碱的生物化学》(The Biochemistry of Alkaloids)。作者认为有增益的丛书有 Saxton, J. E. 编著的《关于生物碱的专门定期报道》(The Alkaloids-Specialist Periodical Reports); Pelletier, S. W. 著的《生物碱化学》(Chemistry of the Alkaloids); 以及那些早期有权威性的书籍如: Henry, T.E. 著的《植物生物碱》(The Plant Alkaloids) 共四卷; George, Trier

编著的《生物碱》(Die Alkaloide), 和 Amé Pictet (由 Biddle, H. C. 翻译为英文的)著的《植物生物碱》(The Vegetable Alkaloids)。这个目录未包括全部著作。我们在为《生物碱生物学及其在植物中的代谢作用》(Alkaloid Biology and Metabolism in Plants) 一书选用材料时, 认为生物合成(这是一个非常广泛的领域, 需要单独写书叙述)、分解代谢、遗传学的、化学分类学的、环境的影响、生物碱形成的部位和生物碱在植物生理学中的作用是必须考虑在内的。许多已介绍的在所有植物中进行的研究, 即: 遗传的控制, 化学分类学的亲缘关系, 环境的影响和生物碱形成的部位等, 还是了解得很不够。同位素标记研究的结果将会更为可靠, 这种方法的应用发展已有25年的历史了, 有些内容也在本书中作了报道。生物碱的代谢研究还没到达像有些其他中间植物或动物代谢领域中所达到的那样高的尖端水平。

本书的合作者分住在相距五千英里以外, 要写一本这种类型的书是有许多困难的。书的初稿是 1968 到 1969 年大家在斯蒂尔沃特 (Stillwater) 地方写成的, 最近我们又会晤过, 并就某些问题作了一些工作; 其他的人曾有过通讯联系。1975 年完成了整个文献。错误或遗漏的地方, 欢迎指正。

G. R. 沃 勒

E. K. 诺瓦茨基

(朱太平译 王宗训校)

## 绪 论

20年前为人们所知的生物碱约有800种。迄今生物碱和类生物碱化合物估计已超过6,000种。它们大多数是在被子植物中发现的，只有少数存在于裸子植物中[包括红豆杉属(*Taxus*)和松属(*Pinus*)的伪生物碱]。石松目(*Lycopodiales*)和木贼目(*Equisetales*)含有一些生物碱，但一般蕨类和苔藓植物则不含生物碱。

“生物碱”一词是指含氮的化合物，主要产生于高等植物中，但在低等有机体和某些动物中也能产生，它具有明显的药理学活性，对生物碱作这样的解释是适当的。将它们归并为一类，是因为它们的结构中都含有一个基本的氮原子而不论其环的大小和类型。生物碱代表着一类极庞大而多样的天然化合物类，并且含有某些极复杂的分子结构。

长期以来，生物碱一直被认为是植物新陈代谢所独有的特化产物。直到最近人们才从脊椎动物和无脊椎动物中分离到生物碱。某些动物的生物碱，可清楚地追溯到它们所摄取的某种食用植物。例如，从海狸(*Castor canadense*)分离到的海狸碱(*Castoramine*)与睡莲(*Nuphar spp.*)的生物碱类似，而这些睡莲可供海狸作为食物。有些毛虫从所采食的植物积聚生物碱。然而，另外的一些生物碱，如在蟾蜍、蝾螈和某些鱼类中所发现的，是真正的动物代谢产物。

可以认为，生物碱是脱离植物和动物正常代谢途径而产生的。许多生物碱对于动物的神经系统有扰乱作用；因而，导致新陈代谢里的由一种生物碱合成引起突变(由杂交引起)是不太可能成立的，因为那样将会使自身危害(致死因子)。生物只有在一定的耐受[前适应(preadapted)]系统内出现的突变才能保存下来。在许多实验室中，认为生物碱不过是正常代谢的分枝，即所谓的代谢“反

常形式”。然而,为何科学工作者要花费这么多的时间和财力去研究这些作为代谢的奇品——生物碱呢?特别是当我们对于高等植物的基础代谢知识还非常贫乏的时候要这样呢?我们将努力来解答这个问题。地球上90%以上的生物性化合物是来源于高等植物,但是我们对于这些植物的代谢过程知识却只一知半解。我们对于高等植物的基本代谢知识既然如此有限,那么还有什么理由要对生物碱的研究去操心呢?

生物碱是最古老的药物。在古希腊(Hippocrates)时代,人们就已知道用植物的提取物作为治疗一些疾病的药物。后来,辨别出那些植物提取物的有关活性原质是生物碱。如今,虽然有机化学有了很大的发展,有很多合成药物问世,但仍有一些最有效的药物是来源于植物的。鉴于这些复杂分子结构的有机合成的成本往往极高,从植物生产这些有机物却显然容易而成本又低;所以植物仍将是某些有机物的重要来源。近40年来,制药工业直接注意到低等植物,着重于真菌,作为抗菌素等的资源。既然高等植物是生长在细菌和真菌聚集的世界上,那么我们就没有理由认为高等植物完全不含抗菌素物质。在研究生物碱抗癌活性过程中,发现有些化合物可以阻止肿瘤的发展。使许多科学家们惊讶的是从一种普通的观赏植物——长春花(*Vinca rosea*)中可以产生这种生物碱类的化合物。其他如娃儿藤(*Tylophora creniflora*)、玫瑰树(*Ochrosia elliptica*),鲍氏山油柑(*Acronychia baueri*)和喜树(*Camptotheca acuminata*)也可以产生这类抗癌的其他物质。此外,某些甾类生物碱在制药工业上也是很重要的。一些合成的甾类化合物由于价格高昂,而有些植物积聚的化合物,经过简单化学的改变之后,即成为甾类激素,这些甾类激素同样可以调节动物和人体的代谢。由于全世界有成百万的妇女使用“口服避孕药”,对甾类生物碱的需要量日益增加。现在我们对于植物界里生物碱的分布知识已大大地增长了。最好的资源是热带植物区系,但有些地处温带的国家,想限制原料进口。因此,在继续从当地植物中寻找含甾类生物碱的植物,并为在植物中获得这类化合物的最高产量正在进行各种试验。

很久以来，一直认为原植体植物（Thallophyta）是不含生物碱的，但最近，却从不同的低等植物中分离出多种有生物碱性质的化合物。这些新生物碱，按其结构，代表着新的生物碱类群，还尚难解释它们在植物代谢与化学分类学上的意义。对于大多数低等植物的代谢来说仍然是未知数。但是，异养的有机体如真菌（链孢霉 *Neurospora*，曲霉 *Aspergillus*，麦角菌 *Claviceps* 和酵母 *Saccharomyces*）的研究对生物学中的某些领域也曾经是有益的。“低等植物”是一个人为的概念，因为它指的是一群可以追溯到前寒武纪有共同祖先的分类学上的单位。进一步研究低等植物，有可能发现更多的类生物碱性质的新化合物。这些化合物确实已经被分离到，很多事例说明，这类化合物（如类肽化合物），它们的抑菌性质是很有价值的。不少抗菌素都显现出生物碱的性质。

近 10—15 年，许多实验室的工作已部分地阐明了生物碱生物合成的途径。尽管生物碱是大量存在的，但为人们所知的生物碱生物合成的途径只有几种。有些途径系从主要的氨基酸到生物碱，有的是从一个维生素，烟酸或者从它的辅酶形式 NAD (coenzyme form NAD)，有的从类异戊间二烯化合物 (isoprenoids) 以及其他小分子活性的中间体到生物碱。分离一种生物碱往往比分离一种氨基酸或维生素要容易。但若要将分离出来的化合物纯化则更加困难。从最近的研究得知，一定的生物碱是一个氨基酸衍生物，我们可以应用生物碱作为模式化合物研究这个氨基酸的生物合成。虽然它不是直接的，但困难较少。当阐述生物碱的结构时，对降解过程的详细解释是有助于说明如何把前体转变为氨基酸的，而反转过来，它又是生物碱生物合成的底物。能够做这种间接研究氨基酸代谢的，只是几种已知的氨基酸，它们是生物碱生物合成的中间体。这些很重要的氨基酸，有赖氨酸、色氨酸、酪氨酸、苯丙氨酸和天门冬氨酸。它们是人类和有些动物所不可缺少的氨基酸类。在不久的将来，我们需要有更多的知识能以运用植物代谢，使植物生产更多的和高质量的蛋白质。在植物和动物中，烟酸的生物合成途径是完全不同的，这可能是仅仅由于生物碱研究的帮助而得

知的；特别是研究了蓖麻碱和烟碱的生物合成途径，为高等植物中吡啶核苷酸代谢的循环提供了证据。如果植物中的烟酸浓度低于1毫克/克(干重)时，要检查烟酸这样一种化合物的生物合成是极困难的。但在有些例子中，生物碱积聚的浓度可达干物质重量的10%。要将一种物质从低浓度中分离出来往往是困难的，而且价钱昂贵；但对比之下，当找到适宜的方法时，一种生物碱的分离会简单和快速的。

生物间个体的相互依存性是十分重要的基本特征，它适用于植物、动物、微生物或人类。当今人类要更多的依靠智慧来生存，并且懂得食物是必不可少的；某些食物习惯和对于饮食的看法十分强烈。生物的进化历史使有的文明已经消逝，而另外的一些还保存着；对此，某些含生物碱植物可能是负有责任的。众所周知，有些动物有嗅出或尝出含有很高生物碱的植物的能力。所以，如果让动物有选择的机会，它们将会避开含生物碱高的植物而吃掉含生物碱低的植物；如果没有这种选择机会，则吃掉含生物碱高的植物，有时便引起了动物自身的死亡。

在我们生活的这个世界中，很多植物产生次生代谢物，这些物质对于我们的健康并不是没有意义的。正确地应用，它们可以治病，但它们也可能是有毒的。由于加工食物的进步，如今大量由生物碱引起中毒的事已没有过去那样普遍了，例如，制作面包的面粉被麦角菌属(*Claviceps*)污染的问题。但是又产生了新的危险。合成化肥使用的增长，破坏了栽培作物的新陈代谢的不稳定的平衡，结果可以产生有生物碱性质的化合物。直到最近为止，已经知道有几个这样的事例，发现食草家畜受害。在一定条件下栽培植物的可食性变种，当生长在另外的条件下时，则证明是有毒的。关于引起生物碱代谢改变过程的知识，迄今我们了解的仍然有限，但已经有了些线索。有些生物碱初看起来似乎是无害的，但经过深入研究，则认为可以引起突变或癌变，例如麦角酸二乙酰胺[Lysergic acid diethylamide (LSD)]和某些双稠吡咯兹啶类(pyrrolizidines)生物碱。每一个人每天从食物里摄取微量生物碱。人们可以完全自

觉的从他们的饮料，像咖啡、茶和可可(皆含咖啡因)饮入生物碱，但是由于植物的环境条件改变，结果出现了增多的生物碱，它们也可以被不自觉地摄入人体中。

从上述材料可知，研究生物碱是应该并且是将会进行下去的。有些植物已得到了所谓的“代谢珍品”之名，重要的是研究它和包括对它自身的价值，其价值在于了解基础营养进程。从这个意义上来说，生物碱也可以作为营养研究的工具。生物碱在医药上不论是对生理性疾病，或是越来越多的精神性疾病，都是重要的药物资源。因此，需要研究那些作为食物和饲料植物中的生物碱的产生。例如，科学家们在培育了一种抗病作物品种，接着致病的一个新的具有破坏性品系又产生了，科学家们又得重新开始研究。当从一个国家培育出一个优良品种而被引入到另一个国家生长时，在新的环境条件下，营养上的有价值组分和生物碱，都应该进行研究。

当今世界正处在能量技术转变的时代，农产品的作用更加显得重要。尤其是那些生产巨大能量的作物更有特殊意义(通过光合作用与固氮作用，这是植物和微生物的两种能量过程)，这正是人类在下一世纪中要保持与促进经济增长和提高生活水平所需求的。我们对于生物碱和它们的产物，如何与日益强调的能量联系起来，所知甚少。在今后 100 年中，对活体植物的研究，应包括生物碱在农业、生物学、医学和生物化学等方面的问题是非常重要的。

未来生物碱的研究，应结合新的科学方法来提高世界粮食产量。采用生物技术和化学技术来发展农业，其结果可以产生新类型的生物碱。最近科学家们已成功地将两种不同的烟草细胞融合成一种新型的烟草。已有 2 种以上的植物的细胞，在一些国家的实验室里融合成功。我们预期细胞融合与细胞培育在今后，经过几十年的实验工作会成为具有商业上的实用价值。这将是最有希望的途径去挖掘植物和动物新的生物性能的潜在力量，这项工作正在开始。全世界的各大学、政府、农业工业实验室有上百的科

学家们正在努力进行这种富有想像力的实验，来探寻植物生长的机理，以达到提高粮食产量的目的。另外的科学家们正在从事寻找繁殖更多数量的和优良品种的家畜。这些自然种群所具有的“次生代谢”产物，有的是合乎理想的，有的是不理想的，因此，未来生物碱的研究将是令人非常振奋的，同时也是极困难的和有争议的。

(朱太平 译 王宗训 校)

# 目 录

序言.....	i
绪论.....	vii
<b>1. 生物碱在化学分类中的作用 .....</b>	<b>1</b>
1.1 引论 .....	1
1.2 生物碱的分类特征 .....	2
1.3 结论 .....	51
<b>2. 生物碱产生的遗传控制 .....</b>	<b>52</b>
2.1 一个基因、一种酶、一种反应假说 .....	52
2.2 种内富含生物碱和贫含生物碱的植物：其遗传型式 .....	54
2.3 单个生物碱的遗传型式 .....	59
2.4 种内和种间杂交 .....	68
2.5 不同氧化水平的生物碱贮存能力的遗传 .....	73
2.5.1 莱若烷生物碱类 .....	73
2.5.2 噻唑里嗪类生物碱 .....	74
2.6 贮存氧-甲基化生物碱类能力的遗传 .....	78
2.7 氮甲基化的遗传型式 .....	82
2.8 遗传型式与分子式的复杂性有关 .....	85
2.9 结论 .....	87
<b>3. 环境对生物碱产生的影响 .....</b>	<b>89</b>
3.1 引论 .....	89
3.2 光、水和一般气候条件的影响 .....	89
3.3 氮、钾和其他矿物质营养 .....	101
3.4 外界的影响 .....	115
3.5 结论 .....	123

<b>4. 生物碱形成的部位</b>	125
4.1 引论	125
4.2 茄科生物碱	126
4.3 羽扇豆生物碱	133
4.4 罂粟科生物碱	138
4.5 莨麻中的莨麻碱	138
4.6 其他植物	143
4.7 生物碱在种子中的积累	143
4.8 结论	145
<b>5. 生物碱在植物体中的作用</b>	147
5.1 引论	147
5.2 生物碱作为生长刺激剂和生长抑制剂	147
5.3 生物碱作为植物保护的化合物	162
5.4 防御真菌和细菌	163
5.5 生物碱与病毒的对抗	166
5.6 植物-昆虫共同进化：生物碱的作用	169
5.7 生物碱与食草的脊椎动物	178
5.8 生物碱的其他功能	185
5.9 结论	185
<b>6. 植物生物碱的代谢(分解代谢)变化</b>	187
6.1 引论	187
6.2 用于研究生物碱次生代谢的方法	189
6.3 新陈代谢或分解代谢的证据	190
6.4 每天的变化和发育上的变化	193
6.5 周转速率	199
6.6 去甲基化作用	202
6.6.1 甲基化和去甲基化作用之间的关系及其生物学意义	202
6.6.2 烟碱的 N-去甲基化作用	204
6.6.3 莨麻碱的 N-去甲基化作用	209

6.6.4	蓖麻碱的 O-去甲基化	210
6.6.5	蓖麻碱 (N-去甲基蓖麻碱和 O-去甲基蓖麻碱) 可能的生理学或代谢意义	211
6.6.6	天仙子胺的 N-去甲基化作用	214
6.6.7	大麦芽碱的去甲基化作用	215
6.6.8	咖啡碱的去甲基化作用	216
6.7	生物碱类的更广泛降解及它们的分解代谢产物引入初生代谢途径	216
6.7.1	烟碱和其他烟草生物碱类	216
6.7.2	烟碱的特殊代谢物	217
6.7.3	蓖麻碱	219
6.7.4	生物碱类降解成其他的生物碱化合物	221
6.7.5	甾体生物碱的降解	226
6.7.6	大麦芽碱	226
6.7.7	芦竹碱转化为色氨酸	227
6.7.8	咖啡碱	229
6.7.9	吗啡碱	233
6.8	生物碱类的亚细胞定位作用	234
6.9	生物碱类的结合形式	239
6.9.1	毒芹碱和 $\gamma$ -去氢毒芹碱	239
6.9.2	吗啡碱和有关的生物碱类	242
6.10	代谢途径的调节	243
6.11	用代谢格子解释蓖麻的蓖麻碱和豆科喹诺里唆啶生物碱类的代谢作用	252
6.12	结论	254
	参考文献	255

# 1. 生物碱在化学分类中的作用

## 1.1 引 论

利用化学分析获得的结果来订正以形态学为基础的植物系统学这一想法是比较新颖的。James petiver 在十七世纪就力图证明“构成同一分类群的”同样形态的植物具有同样的效力，他把这种现象描述为“等效”。接着，大量证据已经积累，而且目前化学分类学已很好地建立起来。最早研究的材料中，有一些是含大量蛋白质的豆科 (Leguminosae) 中蝶形花亚科 (Papilionoideae) 植物的种子和淀粉含量高的禾谷类(小麦、黑麦和玉米)植物。本世纪初，Gohlke (1913)、Mez 和 Gohlke (1913)、Mez 和 Ziengenspeck (1926) 开始利用血清反应试图在这些植物中间建立起系统关系(图 1.1，表 1.1)。虽然仅有相当原始的手段可以利用，但是，由他们所得的粗糙结果设法建立了系统发育树，其内容部分地同植物纲之间，和植物科之间亲缘关系的近代观点一致。例如，Mez 和 Gohlke 由抗兵豆 (*anti-lens*) 血清[从普通的兵豆 (*Lens esculenta*) 来的]，采用如下稀释度： 兵豆 (*lens*) 血清和蚕豆 (*Vicia faba*) 蛋白质为 1:25,600；豌豆 (*Pisum*) 1:12,800；菜豆 (*Phaseolus*) 和三叶草 (*Trifolium*) 为 1:6400 得到一种沉淀反应；而从紫云英 (*Astragalus*)、百脉根 (*Lotus*)、草木犀 (*Melilotus*)、毒豆 (*Laburnum*)、羽扇豆 (*Lupinus*)、金合欢 (*Acacia*) 和含羞草 (*Misoma*) 的蛋白质给予沉淀反应的稀释度为 1:3200。非豆科植物蛋白质没有反应；然而，一些蔷薇科植物在很长时间以后才显示出微弱反应。19 世纪 30 年代 Molisch 和 McNair 把化学和形态学特征结合的这一想法首先发展成一个系统的途径。因为他们的分类，没有得到对上述问题持有不同观点的植物学家、有机化学家和药物学家 (Molisch, 1933;

McNair, 1930, 1965; Hennig, 1966; Swain, 1966, 1974; Gottlieb, 1972; Florkin, 1974; Hughes 和 Genest, 1973) 的同意而遭到大量的批评。

## 1.2 生物碱的分类特征

表 1.1 相应于图 1.1 数目名称一览表

1. Chroococcus (色球藻属)	16. Hypocreaceae (内座菌科)	32. Clavaria (珊瑚菌属)
2. Nostocaceae (念珠藻科)	17. Exobasidium (外担菌属)	33. Hydnnum (齿菌属)
3. Scytonemataceae (双枝藻科)	18. Stereum (韧革菌属)	34. Fistulina (牛排菌属)
4. Tetrasporaceae (四孢藻科)	19. Vuilleminia	35. Boletus (牛肝菌属)
5. Mougeotia (转板藻科)	20. Tulostoma (柄灰色菌属)	36. Cantharellus (鸡油菌属)
6. Protococcaceae (原球藻科)	21. Geaster (地星属)	37. Schizophyllum (裂褶菌属)
7. Hydrodictyaceae (水网藻科)	22. Melanogaster (黑腹菌属)	38. Lentinus (香菇属)
8. Chrysomonadales (金藻目)	23. Hymenogaster (腹菌属)	39. Limacium (光壳炱)
9. Peridiniales (多甲藻目)	24. Secotium (灰菇包属)	40. Paxillus (柱菇属)
10. Siphonocladiales (管枝藻目)	25. Hysterangium (辐片包属)	41. Russula (红菇属)
11. Cladophora (刚毛藻属)	26. Dacrymyces (花耳属)	42. Clitocybe (杯伞属)
12. Saprolegnia (水霉属)	27. Uredineae (锈菌科)	43. Tricholoma (口蘑属)
13. Saccharomyctes (酵母属)	28. Craterellus (喇叭菌属)	44. Chaetophora (胶毛藻属)
14. Aspergillaceae (曲霉科)	29. Peniophora (隔孢伏革属)	45. Coleochaeta (鞘毛藻属)
15. Exoascus (外子囊菌属)	30. Tremellaceae (银耳科)	46. Fegatella (蛇苔属)
	31. Pilacre	

续表 1.1

47. Pellia	(楔叶蕨属)	84. Cycadofilices
(溪苔属)	(化石群)	(苏铁蕨纲)
48. Blasia	67. Calamitaceae	(化石群)
(壶孢苔属)	(芦木科)	85. Marattia
49. Sphagnaceae	(化石群)	(合囊蕨属)
(泥炭藓科)	68. Equisetum	86. Angiopteris
50. Archidiaceae	(木贼属)	(莲座蕨属)
(无轴藓科)	69. Pseudoborneales	87. Todea
51. (略)	(化石群)	(块茎蕨属)
52. Fossombronia	70. Aneurophytum	88. (略)
(小叶苔属)	(化石群)	89. Cyathea
53. Chiloscyphus	71. Eofilices	(桫罗属)
(裂萼苔属)	(化石群)	90. Alsophila
54. Scapania	72. Callixylon	(珠蕨属)
(合叶苔属)	(化石群)	91. Ceratopteris
55. Ptilidium	73. Mesoxylon	(水蕨属)
(毛叶苔属)	(化石群)	92. (略)
56. Marsupella	74. Cordaitales	93. Blechnum
(钱袋苔属)	(科达木目)	(鸟毛蕨属)
57. Plagiochila	(化石群)	94. Aspidium
(羽苔属)	75. Lepidospermatae	(三叉蕨属)
58. Madotheca	(鳞子莎类)	95. Cystopteris
(先尊苔属)	(化石群)	(冷蕨属)
59. Georgia	76. Kaulfussia	96. (略)
(四齿藓属)	77. Helminthostachys	97. (略)
60. (略)	(七指蕨属)	98. Trichomanes
61. Anthoceros	78. Botrychium	(瓶蕨属)
(角苔属)	(阴地蕨属)	99. Aneimia
62. (略)	(化石群)	(密穗蕨属)
63. Hostimella	79. Baiera	100. Pilularia
(化石群)	(古银杏属)	(线叶萍属)
64. Astroxyylon	(化石群)	101. Araucaria
(星木属)	80. Stangeria	(南洋杉属)
(化石群)	81. Ceratozamia	102. Selaginella
65. Hyenia	82. (略)	(卷柏属)
(歧叶节蕨属)	83. Cycadoidae	103. Walchia
(化石群)	(拟苏铁属)	(瓦契杉属)
66. Sphenophylla	(化石群)	(化石群)