

南京大學學報

NANJING DAXUE XUEBAO

藻類專輯



1982

南 京 大 学 学 报

(藻类专辑)

1 9 8 2

内 容 提 要

本专辑系生物系藻类教研室近几年在朱浩然教授领导下，从事藻类学方面多课题研究成果的一次总结。共有15篇论文，涉及到蓝藻系统学的研究、藻类经济利用、杀藻剂机理、固氮蓝藻、湖泊生产力、绿藻培养、穿钙藻、蓝藻和金藻新属种的报导，前寒武纪微体藻类化石，硅藻土的沉积环境以及藻类研究方法等。这些论文在理论和实践上都有一定的价值，可供有关的教学、科研单位和生产部门参考。

目 录

蓝藻类分类系统的探讨.....	朱浩然	(1)
藻类的分类系统及在国民经济上发展的意义.....	朱浩然	(25)
苏南鱼腥藻属及其固氮力的研究(一).....	刘志礼	刘雪娟
	黄有馨 汪廷 姚萍 苏国峰	(57)
斜生栅藻的低温适应特性.....	钱凯先	黎尚豪 (67)
真蓝甲藻——一种甲藻隐藻的共生有机体.....	曾昭琪	(71)
中国穿钙藻类的研究(一) 江苏连云港海区的穿钙藻类.....	朱浩然	钱凯先 (83)
从浮游藻类及其生活因子评价太湖水质的营养状况.....	陈 曦	顾丁锡 (93)
甘肃榆中兴隆山发现的水树藻的初步报道.....	朱浩然	程子俊(105)
西沙群岛蓝枝藻属一新种.....	朱浩然	华茂森(111)
一种高盐习性蓝藻在我国的发现及其经济意义.....	朱浩然	钱凯先(115)
河北蔚县雾迷山组微体藻类化石及其地质意义.....	刘志礼	(121)
吉林省长白等地区硅藻土中硅藻植物群和其沉积环境的研究.....	刘雪娟	(167)
1.3—二噻茂叉二酸二异丙酯的合成及其应用.....	曾昭琪	区兆华 陈子涛 李建忠(181)
杀藻剂对藻类细胞的作用.....	曾昭琪	陈子涛 蒋虎祥 黄金生(187)
蓝藻类的标本采集保存及微物标本制作法介绍.....	朱浩然	(209)

蓝藻类分类系统的探讨

朱浩然

(南京大学生物学系藻类教研室)

引言

本文内容系介绍百余年来各学者间对蓝藻类分类系统的观点,虽有相当的差异,但都从现下生存在地面上蓝藻类的形态体制的简单和复杂,以及它们间的异同作为出发点的。作者认为除应当考虑到这些问题外,更应当配合古代的蓝藻类(化石蓝藻类)从远古的地质时代(32—35亿年)出现后其遗体埋藏在不同地层中的序次,以及机体从简单到复杂的情况,作为蓝藻类的分系统的根据,应当更可靠些。

对蓝藻类和细菌类间的亲缘关系,从地质史上的出现,以及细胞机构等方面若干相同之处,两者的亲缘关系是比和其他植物要接近得多,但把蓝藻纳在细菌门中,作为细菌中的一个分枝,称为蓝色细菌则是不确切的,因为两者间在形态构造,生理生化各方面都截然不同的。

作者根据现代蓝藻的形态和化石蓝藻出现的情况,作出了一个蓝藻类的系统图解。

一、蓝藻类的分类研究进展概况

林奈(Linnaeus)——在他的名著“植物的属(Genera Plantarum)的第五版(1854)中,把整个植界划分为25个纲。他把第24纲的植物称为隐花植物纲(Cryptogamia);在这个纲中包含4个目,即:(1)真蕨目(Filices);包括那时已知的全部蕨类植物(Pteridophytes);(2)藓目(Musci),包括那时已知的全部藓类植物(mosses)和具叶的苔类植物(leafy liverworts);(3)藻目(Algae),其中仅包括两种藻类,即:丝藻(Conferva)和墨角藻(Fucus);此外他把地衣(lichens)以及原植体状的地钱类(thallose liverworts)也包括在他的藻目中;(4)真菌目(Fungi),包括那时已知的真菌类。从内容讲,林奈的“藻目”是一个杂烩,实际上是以苔类为主,藻类和地衣为辅的一些植物群。而且其中的“丝藻”这一名词,现在已被废弃了。蓝藻类在这个“藻目”中,根本没有它的地位。

早在林奈发表他的“植物的属”以前十八年,在英国学者Harvey写的名著“藻类(Algae)”(1836)中,他第一个认定各大群藻类之间存在着密切的亲缘关系和区别之处。他把

“藻类”归纳为三个亚纲,即: (1) 绿子藻亚纲 (Chlorospermae), 即现下一般习知的绿藻类 (Green algae), 但他把那时已知的蓝藻类 (Blue-green algae), 也包括在这个纲中; (2) 褐子藻亚纲 (Phaeospermae), 即现下已知的褐藻类 (Brown algae); (3) 红子藻亚纲 (Rhodospermae), 即现下熟知的红藻类 (Red algae)。

仅在数年之后, 蓝藻类不同于其他各大群藻类间的特征, 已被藻类学家们识别出来, 他们把蓝藻类从Harvey所定的绿子藻亚纲中抽出来给予各种不同的名词, 例如: (1) (Stizenberger) (1860), 把蓝藻类称为粘藻纲 (Myxophyceae), 这个名词现下还被不少学者所采用; (2) 蓝藻纲 (Cyanophyceae) 系Sachs (1874) 所定的学名, 目下仍是各国藻类学家普遍采用的名称; (3) 粘质藻纲 (Myxophykea), 系Walther (1833) 所创建, 但现下已不被藻类学家所采用; (4) 胶管藻纲 (Gloeosiphoneae), 系Kützing (1843) 所建立, 目下已作为一个异名处理; (5) 隐藻纲 (Cryptophyceae) 系Thuret (1853) 所创的名, 现下已转作另一类藻类(隐藻门中纲名)之用; (6) 裂殖藻纲 (Schizophyceae), 系Cohn (1879) 所建立, 目下仅有少数学者在区别蓝藻类和细菌的的分类学方面时应用; (7) 藻色藻纲 (Phycchromophyceae) 系Rabenhorst (1865) 所拟的名, 目下也有不少学者采纳。

随着其他各大类群藻类的系统地位的升级, 蓝藻类也由纲的等级提升为门, 现下把蓝藻类作为门的有: (1) 蓝藻门 (Cyanophyta), 系Schüssnig (1925) 所定, 目下已被一般学者所接受, (2) 蓝色素藻门 (Cyanophycophyta) 系Papenfuss (1925) 所拟定的名, 目下有不少藻类学家所采用; (3) 蓝绿藻门 (Cyanochloronata), 系Bold (1973) 所定的名, 目下尚未被普遍采用。

从十八世纪后期到最近一百多年中, 各国学者对蓝藻类的分类系统的理论极多, 此地无法把他们的意见一一介绍, 现把各国著名的研究蓝藻分类系统的专家姓名介绍, 供参横:

1. 意大利—有Borzi, A.; Forti, A.等。

2. 法国—有Thuret, G.; Bornet E. et Flahault; Fremy, P.; Gomont, M.; Chadeaud, M.等

3. 德国—有Rabenhorst, F.T.; Kirchner, O.; Wettstein, F. V.; Lemmermann, E.; Geitler, L.; Schmidt, J.等

4. 英国—有Harvey, M.H.; West, G. et M.; Fritsch F.E.等。

5. 美国—有Tilden, J.E.; Gardner, N.L.; Copeland, J.; Drouet, F., 等

6. 苏联—有Elenkin, A.A.; M.M. ГОЛЛЕРБАХ, E.K. КОСИНСКАЯ, B.И. ЛОЛЯНСКИЙ等

7. 丹麦—有Boye-peterson等

8. 日本—有Umezaki, I. (梅崎勇) 等

9. 印度—有Desikachary, T, 等

10. 我国—有李良庆, 王志稼, 钦饶止, 黎尚豪和朱浩然等。

关于上列专家中一些人下蓝藻类分类系统的意见概况, 将在以后介绍。

二、蓝藻类和细菌类间的亲缘关系

蓝藻类和细菌类间的亲缘关系，早在一百多年前已被不少学者们所发现。裂殖植物门 (Schizophyta) 这个名称，是由Cohn在1874年所定。实际上他把Migula所建立的裂殖菌纲 (Schizomycetes) (其中包括各种细菌)和Kirchner所建立的裂殖藻纲 (Schizophyceae) (其中包括全部蓝藻) 合并为裂殖植物门。这个裂殖植物名称，在1900年德国出版的“自然的植物科 (Die natürlichen pflanzenfamilien) 中已正式确立了。在近代，原核生物 (Prokaryota) 这个名词就是专指细菌类和蓝藻类，用以和真核生物 (Eukaryota) 作对比的。在最近20多年的深入研究过程中，人们发现蓝藻类和细菌类间的亲缘关系确实比和其他群(即真核植物 (Eukaryotic Plants)) 间的亲缘关系接近得多，也就是说：两者之间有不少相似的特征，其中包括：

1. 细胞壁的机构——用电子显微镜所摄制的相片中，两者的超微机构十分近似，两者都属于革蓝氏阳性反应，也就是蓝藻类的细胞壁和革蓝氏阳性细菌细胞壁的重要组成部分都是粘质缩氨酸 (粘缩肽)。

2. 细胞核——两者都没有真核生物式的细胞核，在细胞质内有核质，这种机构在细胞学上称为原始核 (Pronucleus)；在电子显微镜的观察对比中，两者不但相似，而且两者的染色质分子的外表都有一层极薄的膜包围和周围的核质分开。

3. 细胞器——两者的细胞内都没有粒线体、液泡、内质网体等细胞器 (Organelle)，而这三者则是真核植物中各种藻类以及高等植物细胞内都存在的。

4. 多 β -羟基丁酸的存在——这是一种有机酸贮蓄物，仅见于蓝藻类和细菌类的细胞中，在真核生物的细胞中至今还没有这种贮蓄物的发现。

5. 细胞分裂——两者都以细胞分裂为主要的繁殖或增加其机体机构的方法，两者在分裂过程中，都从细胞的中部处的周围逐渐向中心发生隔壁状的内长物，这种细胞的分裂方式和真核植物的分裂模式是有明显区别的，也就是说两者的细胞分裂只有无丝分裂，没有有丝分裂和减数分裂。

6. 色素——两者中的有色素的种类 (绝对多数的蓝藻类的细胞内有色素，在细菌类中仅有绿色细菌和紫色细菌的原生质内有色素) 的色素都弥散在原生质体的周围部分的色素质 (Chromatoplasm) 中，不形成色素体 (Chromoplast)。

7. 对高温的适应力——在正常的情况下，蓝藻类和细菌类都能在25℃以上的温度中生长和繁殖 (蓝藻类的温泉种 (thermal species) 的最高耐热度在80℃以上)，这比真核植物的最高耐热度要高得多。

8. 固氮作用——生物中具有直接进行固氮作用的，迄今为止所知的仅有细菌类中的固氮细菌 (Azotobacter)，粪殖菌 (Closteridium) 和根疣菌 (Rhizobium) 等以及蓝藻类中的念珠藻属 (Nostoc)，项圈藻属 (Anabaena) 等一百数十种证明确实有固氮作用。

9. 对抗毒素的抑制——细菌和蓝藻对于抗毒素中的青霉素和链霉素所发生的抑制作用，比其他微生物的敏感性为强。

10. 遗传的再组合——在真核生物中，它们的遗传的再组合是由核配和减数分裂完成的，

在细菌类和蓝藻类中，它们的遗传的再组合是由一种副性生殖 (Parasexual reproduction) 完成的。

在另一方面，从各方面最近研究中所得的资料，证明蓝藻类和细菌类之间，除上列的相同的各特征性外，还确实证明两者间存在不少重要的、决定性的区别点，其中包括：

1. 机体的构造——细菌类的机体十分简单，但多数蓝藻类的机体不但复杂，而且呈现多样性，例如：(1) 在蓝藻类的某些属种 (例如真枝藻属 (*Stigonema*)) 的细胞和细胞之间，有原生质联丝 (Protoplasmic connection) 的存在，但在细菌类中迄今没有发现这种胞间的原生质联丝；(2) 在蓝藻类的高级属种中，例如上述的真枝藻属等的原植体是一种多列细胞机体，在细菌类中迄今没有发现这种体制；(3) 细菌类密集生长时所成的群体，一般无一定的形状，而蓝藻类密集时所组成的群体，往往表现出属或种的特征性机构。

2. 生殖细胞分化情况——细菌型内孢子 (bacterial endospores) 在蓝藻类中不存在；蓝藻类中的异形胞 (heterocyst)，厚壁孢子 (Akinetes)，藻殖段 (Hormogonia) 等在细菌类中没有发现。

3. 运动工具——一些蓝藻类，例如颤藻 (*Oscillatoria*) 虽能运动，但没有运动的工具如鞭毛等；在细菌类中的一些属种，已有单一的纤维型的鞭毛发现，但不是 $9 + 2$ 的纤维型 (绞线型) 鞭毛。

4. 光合作用的色素——蓝藻类的细胞内有叶绿素 a (Chlorophyll a) 的存在；细菌类中的绿色细菌 (green bacteria) 虽也有色素的存在，但不是叶绿素 a，而且叶绿素 c, d 或 e。

5. 光合器 (Photosynthetic Apparatus) 的存在场所——细菌类中的紫色细菌 (Purple bacteria) 的光合器存在于细胞膜 (Cell membrane) 中，绿色细菌的光合器存在于绿菌泡囊 (Chlorobium vesicles) 中；蓝藻类和红藻类的光合器存在于类囊体 (thylakoid) 和藻胆体 (Phycobilisome) 中；绿藻类及其他高等绿色植物的光合器，都存在于类囊体中，因此，它们的存在场所是各不相同的。

6. 游离氧的产生——蓝藻类在光合作用的过程中放出氧气；细菌类中能行光合作用的种类，在其光合的过程中，没有放出氧气的作用。

7. 分解水的能力——蓝藻类在光合作用中能利用水作为氢的供体 (Hydrogen donor)，细菌类没有这种分解水的能力。

8. 脂肪酸情况——蓝藻类的脂肪酸组成中，含有多不饱和脂肪酸 (Poly-unsaturated fatty acid)，细菌类的脂肪酸组成中，含有单不饱和脂肪酸 (mono-unsaturated fatty acid)。

总的说来，蓝藻类和细菌类的相同特征比蓝藻和其他藻类间或高等植物间的相同特征为多些。蓝藻类和细菌类之间的相异之处，不如和其他藻类或高等植物间的相异之处为多。Stanier et al (1971) 根据上列细菌类和蓝藻类间的细胞机构和生物化学方面比较接近的特性，把蓝藻类作为细菌类中的一个分部，称为蓝色细菌类 (blue-green bacteria)。其后 (Dodson (1972) 为了强调蓝藻和细菌的共性，并区别于其他生物起见，把两者合并在一起，并提升为一个新界 (kingdom) 称为细菌界 (Mychota)，或称为原核生物界 (Proca-yota)，其中分为蓝藻门 (Cyanophyta) 和裂殖菌门 (Mychophyta)，甚至有些人把

蓝藻类称为蓝色细菌类 (Cyanopacteria)。Bold (1978) 则认为蓝藻类不同于细菌类之主要重点在于 (1) 叶绿素a的存在, (2) 光合作用的结果是释放出游离氧这两特征在细菌类中都没有的, 因此把蓝藻类作为一个独立于细菌外的藻类, 称为蓝绿藻门 (Cyanophyta) 或蓝绿色藻门 (Cyanochloronata)

三、蓝藻门和红藻门间亲缘关系

过去和现在, 研究藻类的分类系统的学者, 大都有一些共同的想法或推论, 即蓝藻类和红藻类之间的亲缘关系, 比其他藻类间的亲缘关系为近, 而且在进化系统树上, 人们往往把红藻类纳入蓝藻类主干的分枝上。因为两者间有许多相同之点, 如下列各项所示:

1. 光合器 (Photosynthetic Apparatus) 一红藻类的光合器和蓝藻类的光合器的相似之处极为显著; 它们的光合器的主要色素——叶绿素a——基本上是相同的。

2. 蓝藻蛋白 (Phycobilin), 蓝藻类和红藻类, 都有藻蓝蛋白存在于细胞的色素中; 惟前者为c-藻蓝蛋白, 而后者R-藻蓝蛋白, 两者虽非绝对相同, 但从免疫学的原理讲, 两者间有密切的关系。隐藻类也有, 但在免疫学上有区别。

3. 辅助色素—— β -胡萝卜素 (β -carotene), 两者都有存在, 惟红藻类中尚有a-胡萝卜素 (a-Carotin), 而蓝藻类没有。此外两者还有异藻胆蛋白 (allophycocyanin)。

4. 鞭毛——两者的营养细胞和生殖细胞都没有鞭毛 (flagellum)。红藻类是真核藻类中唯一没有鞭毛的。有人在紫球藻 (Porphyridium) 中发现了鞭毛, 但尚须证实。

5. 生活场所——两者都有生活于各种淡水水体, 微盐水体和海洋中的属种; 惟在比例上不一致, 即蓝藻类生活于淡水水体 (包括亚气生) 远远多于红藻类, 而红藻类生活于海洋中的多于蓝藻类。

在另一方面, 红藻类和蓝藻类之间也存在着不少差异之点, 如下:

1. 蓝藻类细胞内的贮藏食物是蓝藻颗粒体 (Cyanophycean granules), 这是一种丙氨酸 (alanine) 和天冬氨酸 (aspartic acid); 红藻类细胞内的贮藏食物是红藻淀粉 (Floridean starch), 呈糖元状 (glycogenlike)。

2. 蓝藻类的细胞壁的组成分子是 α , ϵ -双氨基庚二酸 (α , ϵ -diaminopimelic acid) 葡糖胺 (glucose amine) 和丙氨酸 (alanine) 等; 红藻类细胞壁的组成分子是纤维素 (cellulose), 木聚糖 (Xylane), 和几种硫酸多糖 (sulfated polysaccharides), 以及半乳聚糖类 (galactans) 等。

3. 蓝藻类的原生质体中没有被核膜包围的细胞核, 仅有含核质的中央体; 红藻类的细胞内有明显的细胞核和细胞质的分化。

4. 蓝藻类除细胞分裂外, 以各式样的孢子 (内生孢子, 外生孢子, 厚壁孢子) 以及藻殖段, 藻殖胞等进行繁殖, 红藻类的生殖中除以多种形式的孢子 (单孢子, 果孢子, 壳孢子, 四分孢子等) 繁殖外, 还有雌雄性细胞的接合现象等。

上述的各种相似点和相异点, 在藻类的分类系统上是要强调其重要性的, 但也要多方考虑。我们可以推想, 这三大类群生物 (细菌类, 蓝藻类和红藻类) 在生物界 (或是植物界) 的进化过程中不但有密切的相互关系, 而且有连续的发展过程中的阶段性存在的可能。例

如：(1) 由于叶绿素a的出现，使蓝藻类和细菌类之间划出了一个重要的进化阶段，(2) 由于有核膜包围核结构的出现，显示了蓝藻类和红藻类之间，发生了一个重要的发展阶段；(3) 由于构造复杂的鞭毛的获得，标志着向高等植物的演化的进展。虽然我们现在根据前人的许多研究的成果，可以天真地设想，蓝藻类是直接地由现下细菌类的祖先(古代的细菌类)演化而来；今日的红藻类的祖先是古代的蓝藻类所衍生出来的。但是问题的解决，决不是凭空而定的。在现下资料的不充足，研究的深入度还不够的情况下，上述的结论，都是从一些线索中加以推论的，贸然肯定是不可以的。

根据上述蓝藻类和红藻类之间，有相当多的相同之处，如果依某些学者因为蓝藻类和细菌类之间有不少相同之点，而把蓝藻类纳在细菌类中称为蓝色细菌，那么推而广之，红藻类也应纳在细菌类中而称为红色细菌了(Red bacteria)了。这不是一个大笑话么！现在举一个例子：在地面上温泉中经常可以发现的一种学名温泉蓝球藻(Cyanidium cladarium)，从它的细胞的机构讲，它是具有不少介于蓝藻类和红藻类间的中间性特征的一种真核藻(eucaryotic alga)。但是在我们目下没有得到它的直接的系统发生链(Polygenetic Link)证据之前，学者们都是以慎重的态度对待这种藻类的系统地位。这种治学态度，我认为是正确的。

四、在蓝藻类的系统分类中所采用的标准

过去和现在，自然科学研究者，对于研究的事物，总是用分类的方法，经过分析和综合，“求同存异”地加以解决。在生物学的研究中，尤其在动物和植物的系统分类中，更是如此；蓝藻类的系统分类，自然不会例外。

蓝藻类是地面上最早出现的自营绿色植物，它们在32亿年(或更早一些)前就在地面上出现，而且绵延到现在。现代生存的蓝藻的估计数字，极不一致，最少的为1227种，最多的为2500种(Biology pata Book. III)；它们在整个植物界的总数50多万种中仅占有0.5%还不足；但是即此小群，它们间在形态上形形色色的差异，人们除了利用“求同存异”的分类方法外就无法解决。

所谓“求同存异”，就是人们利用科学的分析和综合的方法找出它们间(本文指的是蓝藻类)相同的形态和性能以及差异的地方，把所得的资料有系统地排列，一方面把它们间的相同之处放在一起，另一方面又必须把它们间的差异之处放在另一边，然后经过十分仔细的归纳和分析来求得解决。但是，世界上的事物，决没有完全“相同”的，在“相同”之中，一定还存在“相异”之处。这和两条所谓“平行线”之间，实际上决没有自始至终“绝对平行”的情况一样。因此，我们在研究蓝藻类的分类系统中，对它们的藻体机构的观察时，不应当单凭它们间某些表面形性的相同，而把它们归纳在一个科属中而称之为“同”，必须从它们的“相同”中找出其“相异”之处，方不致犯误差。举一个简单的例子：如“毛状藻丝(hair-trichomes)”这种机构，在蓝藻类的分类系统中，人们往往把具有“毛状藻丝”机构的蓝藻类纳在胶须藻科(Rivulariaceoae)中。但是，如果作进一步的研究，我们就可以发现这一结论就有问题了，因为具有“毛状藻丝”的蓝藻类实际上并不全属于胶须藻科，其中有些属种属于双歧藻科(Scytonemataceae)中的铁氏藻属(Tildenia)，鞭枝藻科(Mastigocladaceae)中的短毛藻属(又名海雹菜属(Brachytrichia))。此外真枝藻科

(Stigonemataceae) 中的软骨藻属 (*Chondrogloea*) 等的藻体也有“毛状藻丝”的存在。我们不当贸然地把所有具“毛状藻丝”的蓝藻类，归纳在一起作为分类系统中的绝对标准而把它们列在同一的目或科中，那就是人为的主观标准。因为：如果我们进一步观察后，可以发现它们之间除了“毛状藻丝”的一点相同外，还有许多相异的形性存在，必须加以考虑，“相同”和“相异”是相对的而不是绝对的。因此在进行蓝藻类以及其他藻类的系统分类工作中，必须把它们间的“主要矛盾”和“次要矛盾”，亦即是“相同”和“相异”的形性搞清楚，才能引入正规。反之，如果把“主要矛盾”和“次要矛盾”搞不清楚，其结果就会引入错误的系统分类。又如：分枝式 (Ramification) 在研究蓝藻类的系统分类中，应当占有比较重要的标准地位。但是，就我们所熟知的蓝藻类的分枝式中，藻体的分枝式和藻丝的分枝式，或在同一的原植体上，不但有藻体各部发生的分枝，而且还有很多种蓝藻类的藻丝，发生出多种多样的分枝。例如蓝柄藻科 (*Cyanostylonaceae*) 中的蓝柄藻属 (*Cyanostylon*) 的胶柄伪枝，颤藻科中的裂须藻属 (*Schizothrix*) 的束状伪枝，真枝藻科中的真枝藻属的真分枝等等。我们在区别蓝藻类的分枝式中，就不能不认真研究这些分枝的本质 (原植体的分枝、藻丝的分枝，或兼有原植体分枝及藻丝分枝) 和发生的情况，找出它们间的异、同之点，就比较易于确定其分类系统地位。又如：在某些蓝藻中，其原植上除有正规的真枝外，还偶而伪枝的出现。这种情况在鞭枝藻科中的鞭枝藻属 (*Mastigocladus*)，双线藻科 (*Diplonemataceae*) 中的双线藻属 (*Diplonema*) 和层线藻属 (*Handeliella*) 等都能发现。在这类既有真分枝又有伪枝的蓝藻类出现时，如不采用其他的特征，就将难以安排它们的分类系统地位。

在蓝藻类的分类系统研究中，各学者的意见是不一致的，而且也随着新的研究成果发展而有相当大的出入的。就我们现下所定的标准讲，主要还是根据蓝藻类各属种间形态上的异同而定的。这些标准当然多半是主观的，不能完全满意的，但是在我们目下的科研条件下 (设备的不充足) 不能不先采用的。我们相信，在以后短时期内，当其他学科 (例如生物化学) 或设备 (例如电子超薄切片机) 能应用到我们研究蓝藻类的属种时，我们在分类系统中采用的标准，一定和现下单以形态学为主的截然不同。这里仅依据形态学上的区别点作为分类系统的依据，提供一些理论基础。

1. 细胞的分裂面——主要着重在研究色球藻科 (*Chroococccaceae*) 时，从此科中各属细胞分裂的情况来定它们的属种。此科中各种蓝藻的分裂面的演化情况是：从三个分裂面→两个分裂面→一个分裂面。

2. 细胞体的极化 (Polarity) ——从球形、半球形、椭圆形和圆柱形等无极性分化的细胞→有基部 (固着在基质上) 和顶部 (游离顶端) 分化的细胞。

3. 藻丝的分化——从没有分化的丝体细胞→丝体下部有附着的基础细胞和上方逐渐发展为长圆形的细胞→末端形成毛状。

4. 藻体的发展和分化——从球形或圆柱形的单细胞，在细胞分裂后互相分离→细胞分裂后，其后代的细胞聚集在一起形成球形、椭圆形、平板形以至立方形的各式样的群体，外被公共的胶质包被体→细胞分裂后的子细胞上下相接形成少数以至多数细胞所组成，但无分化的单一丝体→在丝体上发生具特殊功能，特殊机构的细胞 (异形胞)→在异形胞的一端或上下两端处或丝体上的其他部位，发生具厚壁的繁殖细胞 (厚壁孢子 (*Akinete*))→在丝体上发

生伪枝 (false branch) 或真枝 (true branch) → 整个藻体分化为匍匐性丝体和直立的真枝 (异丝性丝体 heterotrichous filament) → 发展成假薄壁组织 (Pseudoparenchyma)。

5. 生殖功能的分化——从兼有营养功能和生殖功能的细胞 → 发生细胞的顶端部的缢缩作用由此形成外孢子 (exospore) → 每个细胞在生殖时期产生内孢子 (endospore) → 内生孢子的产生, 局限于丝体上的称为孢子囊 (sporangium) 的某些个别细胞中 → 丝体上局部的细胞在某种环境下转变为具有厚壁孢子 (或称休眠孢子 resting spore), 或是丝体上的少数或多数细胞相连在一起的细胞列, 称为藻殖段 (hormogons) (外无厚壁包围) 或藻殖胞 (hormocysts) 外被厚壁, 它们从母丝体上脱离后, 能发育成新的丝状体。

6. 异形胞 (heterocyst) 的问题——在丝状蓝藻类中, 除颤藻目 (Oscillatoriales) 外, 绝大多数的属种的藻丝上, 几乎都有异形胞存在。在十八世纪的末期, 不少研究蓝藻分类的学者, 如法国的 Gomont, Bornet et Flahault 等都把异形胞作为丝状蓝藻类分类系统方面的主要决定条件。但是, 从现下的许多事实看, 异形胞的有无, 在单列丝体机构的蓝藻类的分类系统中, 已从原先的主要地位, 降到次要地位了。这是由于在下列不少事实中指出的, 如 (1) 颤藻目中的颤藻科 (Oscillatoriaceae), 和戈芒藻科 (Gomontiellaceae) 中的一些属种都没有异形胞。(2) 在念珠藻目 (Nostocales) 中的绝对多数属种, 虽然都是有异形胞的, 但是就在念珠藻科 (Nostocaceae) 中的等胞藻属 (Isocystis) 和双尖藻属 (Raphidiopsis) 两属就没有异形胞。在同目中的胶须藻科 (Rivulariaceae) 中的绝对多数属种, 虽然都有异形胞的, 但此中的须藻属 (Homoeothrix), 双尾藻属 (Hammatoidia), 细毛藻属 (Leptochaete) 异线藻属 (Amphithrix), 和细线藻属 (Tapinothrix) 等中许多属种的藻体上却没有异形胞的发现。在双歧藻科中的各属也都有异形胞, 但也有一些例外的属种, 在它们的单列丝体上没有异形胞, 例如织线藻科 (Plectonema), 和穴线藻属 (Spelaopogon) 的个别种, (3) 真枝藻目的不少科中, 例如单线藻科 (Loriellaceae) 中的歧枝藻属 (Colteronema) 中的种是没有异形胞的。在真枝藻科的侧枝藻属 (Albrightia), 假链藻属 (Doljocatella) 和瑰枝藻属 (Rosaria) 等的丝体上都没有异形胞存在, 因此如单以异形胞在藻丝上的有无, 作为主要的分类标准、对于科目的安排, 有时就会发生困难了, 所以异形胞这种特殊细胞的有无, 虽在决定某些 (或是决定大多数) 科属方面可起主导作用, 但在另外一些属种中, 只能供参考。这时必须和另外一些特征互相配合, 然后在进行分类工作中不致徬徨无所决定。

7. 毛 (hairs) 的问题——前面已经提到, 在胶须藻科的各属中, 一般在藻丝的末端部分, 有少数以至多数细胞, 逐渐由细胞宽度减小, 高度增加, 内含物逐渐减少以至消失, 最后形成无色而狭尖的毛。但有毛的特征, 不是胶须藻科各属所特有, 双歧藻科的铁氏藻属 (Tildenia) 的分枝末端也引伸成毛, 真枝藻目中同样具多细胞的毛状体的, 有海鬚菜属 (Brachytrichia), 鞭鞘藻属 (Mastigocladus), 鞭鞘藻属 (Mastigocoleus) 等。因此, 如以“毛”作为胶须藻科蓝藻类的特征是可以的, 但不能把凡有细胞毛状体的蓝藻类一律归纳在胶须藻科下。而且, 即使在胶须藻科中的某些有毛的属种, 也有在丝体的末端部不延伸成毛状体的。

8. 异丝体性 (Heterotrichous habit) — 异丝体性 (Heterotrichomes) 在丝状蓝藻

类中,应可以认为在藻体的发展阶段中,可以属于最高级类型的特征。原因是这种机构在蓝藻类中已达到相当高度的分化了,具有异丝体性特征的蓝藻类,如果和其他各大门藻类如绿藻门、褐藻门和红藻门的形性相对比,可以设想在机构上已超越一般的群体或简单的丝体了。

凡具有异丝体性藻类的原植体(植物体),都可以从形态上区分为两个明显的部分,即一个是在基质上匍匐生长的部分,称为匍匐部(prostrate part);另一部是由匍匐部上发生的直立、具有分枝或没有分枝的直立丝体,称为直立部(ereect part)。在蓝藻类中,它们十分简单,仅由一条在基质上伸展的丝体所组成。有的则由具分枝的匍匐丝体所构成的形成的匍匐部成为一个匍匐系统(Prostrate system)。它们的直立部或多或少地由具有少数以至多数直立丝体所组成;在直立丝体上,有的发生分枝,有的没有分枝。它们共同组成了直立系统(Erect system)。直立部的形成,是由匍匐部上某些丝体上的细胞改变了分裂方向,由此分裂出来的子细胞向上发展而成。

蓝藻类中具有异丝体性藻体的,可以归纳为两个目,即:(1)宽球藻目(Pleurocapsales), (2)真枝藻目。在这两目中,它们藻体上的匍匐部和直立部的发展,往往是不平衡的,这种不平衡发育的情况,不但在目、科之间有明显的差异,甚至在同一属的种与种之间,也往往有很大的差异;例如在蓝枝藻属(Hyella)中的三个种中:一种学名为簇聚蓝枝藻(H.caespitosa)的,它的直立系统和匍匐系统两部分,都十分发达。在另一种学名为藤壶蓝枝藻(H.balani)的,它的穿入石灰质基质内的直立丝体就比上一种简单得多。在最近华茂森同志和我们发现的一个新种,学名为简单蓝丝藻(H.simplex),它的直立丝体仅有少数细胞所组成的一列或基部为二列细胞所组成的短丝体。就一般的讲:在具有异丝体性的蓝藻类种中,一个系统的发展,往往导致另一系统的被抑制,甚至另一系统的十分退化或竟至萎缩。这种情况在宽球藻目的异球藻属(Xenococcus)中特别明显。它的藻体中,匍匐部是相当发展的,但它的直立部,往往仅由1—2个细胞所组成的不易被人注意到的短丝体,有时还显示出一个细胞的短分枝。又如在这目中的宽球藻属(Pleurocapsa)的代表种微小宽球藻(P.minor)中,它的直立部不但有真分枝,而且其直立丝体往往在侧面互相愈合而形成一种假薄壁组织机构,但是它的匍匐部则十分退化,仅由少数细胞所组成的短丝体。

五、从蓝藻类的化石资料来研究蓝藻类的系统发育

蓝藻类的化石研究,早在1950年左右就被古生物学学者加以极大的重视了,到目下为止,从地面上各国地层中发掘出来已定名的,可以比较肯定的化石蓝藻标本(对于定名上有怀疑的蓝藻化石标本不列在内),已达100种以上。在这些化石蓝藻中,属于从前寒武纪地层中发掘出来的,不但属种多,而且占这个地质时代化石标本中的绝对优势。前寒武纪(Precambrian)这个地质学名词,由于保存着大量的蓝藻化石的原因,已被人们公认这个地质时代为蓝藻类世纪(Age of blue-green algae)。

迭层石(Stromatolites)这一名词,是指一类从离开现代15亿年到31亿年以前早已存在的,具有明显层理的宏观的碳酸钙(石灰石)或硅化的宏观岩石机构,从前寒武纪早期一直延绵到现代还在继续形成,不过从前寒武纪晚期真核生物化石出现后就逐渐减少。在现代某

些热带地区海中的高潮线和潮间带的区域中, 还有新的迭层石在形成, 据人们研究现代迭层石的主要造岩分子, 证明是现代的蓝藻类。由于蓝藻类的活动所产生的沉积物, 和化石迭层石十分近似这一情况, 推断古代迭层石的主要形成者是古代的蓝藻类。虽然我们还不能十分肯定前寒武纪等古代迭层石形成的确切情况, 以及其中的造岩生物中的主要成员和现代形成迭层石中的蓝藻成员是一致的。但是如果我们承认现代在地面上生存的蓝藻类是从它们的祖先即古代的蓝藻类所衍生而来。那么, 保存在前寒武迭层石中的无数微型的生物化石是古代的蓝藻类, 是不可否认了。它们是那个时代独霸天下的生物, 它们中极大多数是单细胞或群体的种类(根据从化石材料中所得的结论), 它们在那时地面上的海洋中占统治地位。

如果我们对前寒武纪早期岩石中是否确有单细胞蓝藻类的存在尚有怀疑时, 那么对离开现代大约在17—25亿年的中寒武纪(前寒武纪中期)的岩石中有单细胞蓝藻类化石的存在的怀疑应当减少了。这是因为我们从前寒武纪中期的岩石中, 可以确实证明那个地质时代中生存的色球藻科(*Chroococcuaceae*)状的蓝藻类是非常丰富的, 例如在加拿大的根勿林脱组(*Gunflint Formation*)的藻类化石中, 不但可以肯定有单细胞没有胶质衣鞘的蓝藻类化石和单细胞被有胶质衣鞘的蓝藻类化石, 而且还发现有不少群体性的蓝藻类化石。此外, 在这个前寒武纪中期的地层中, 人们还发现了发育良好的念珠藻属状和颤藻属状的蓝藻化石。此外, 在离现代16—17亿年的前寒武纪晚期的地层中, 古生物学家还发现了不少群体性机构的蓝藻类化石, 其中包括形如现代的立方藻属(*Eucapsis*)的化石。在离现代已有10亿年左右的地层中发现了石囊藻科(*Entophysalidaceae*)和宽球藻科(*Pleurocapsaceae*)化石。这些古蓝藻类的形态是极易识别的。据美国著名的化石藻类专家Schopf(1971)的意见, 念珠藻状的蓝藻化石的出现, 可能早于颤藻型化石的出现。但后者的化石在前寒武纪晚期的地层中, 是占有极大优势的。保存极度良好的化石蓝藻类, 在澳洲的苦泉组(*Bitte Spring Formation*)的地层中获得, 在那里, 颤藻型的蓝藻化石不但较多, 而且保存良好。此外, 又发现了一种项圈藻状的化石, 具有异形胞, 学名定为长胞古线藻(*Archaeonema longicellularis*)。在我国, 现下有不少学者对前寒武纪地层的岩石深入研究中, 也发现了不少前人未报道的蓝藻类化石, 属于不同的目科中。

但是, 上面所讲的蓝藻化石, 在藻体的机构方面, 大都属于比较简单的类型; 至于藻体机构比较复杂的丝状蓝藻类可以和现下生存在地面上的胶须藻科(*Rivulariaceae*)、双歧藻科(*Scytonemataceae*)以及真枝藻科等的蓝藻科化石, 在前寒武纪地层中, 虽也有少数发现, 但大都存在疑问, 尚须进一步深入研究后方能肯定。就是说, 除非我们能获得更好的这些蓝藻或其近亲的化石材料后, 才能作为更可靠的证据。

总的说来, 从我们现下所得的蓝藻化石材料中, 可以肯定地答出一个结论, 即单细胞类型的蓝藻类, 在整个蓝藻门的进化过程中, 应当可以肯定它们是在地面上出现的有机体机构中最原始型的种类。丝状种类在蓝藻类的进化过程中可以认为从原始型种类最先演化出来的, 其中的念珠藻科的出现可能比颤藻科的蓝藻类要早一些。至于机体构造比较复杂如胶须藻科, 双歧藻科以及真枝藻目中的蓝藻类, 到目下为止, 还没有良好的化石材料足以确实证明它们在前寒武纪已有繁生。真正能确定它们存在于地质史中的材料, 到离现代4亿年左右的泥盆纪(*Devonian*)的地层中才能肯定其存在。

进一步的思考是必要的, 但必须依赖科学研究的成果作为基础。任何关于由化石资料来

推论蓝藻类的分类系统的发展，必须从许多事实——其中包括可采用的蓝藻类的化石证据的质和量，以及在地层中的分布——方能确定。因此，本文中的论据，只能说是根据目下积累的蓝藻类化石资料而定的，不是一成不变的。今后在发现更多的蓝藻类的化石时，目下所推论关于蓝藻类进化的分类系统理论，可能有变动。换句话说，现下的推论可能被改变，也可能保留着。

六、两种在系统分类上占有重要地位的蓝藻

在蓝藻类的系统演化上，学者间的意见有很大的出入。Geitler (1925, 1932) 把真枝藻目的蓝藻类纳在丝状机构比较复杂蓝藻类中的最低级的地位。相反他却把丝状机构最简单的颤藻科蓝藻类放在系统地位中最高的地位。Fritsch (1945) 的意见恰是相反，他把颤藻科列在丝状机构蓝藻类中最原始性的系统地位，把真枝藻科的蓝藻类列在这个门中的最高级的地位。

为了判断这两位学者的意见，化石蓝藻给予我们正确的判断。前面已经提到，颤藻科蓝藻的化石和项圈藻状的古线藻属 (*Archaeonema*) 在澳洲的苦泉组的岩层中已有发现，而真枝藻类的蓝藻化石则远远落在后面。因此如从化石材料讲，Fritsch的蓝藻系统意见，应当是正确的。

从现代蓝藻类中，人们已经发现，从某些蓝藻的发育和机体构造讲，也或多或少地显示出它们在系统分类上占有相当重要的地位。现在举两种蓝藻供我们探讨。

1. 管线藻属 (*Siphononema*)*，——这是一种迄今仅在澳洲和欧洲莱因河的山间溪流中生长的丝状蓝藻，在它的幼年期，其藻体为一种管孢藻状细胞 (*Chamaesiphon-cells*)，它以基部附着于基质上。到了老年期，体外的壁变成黄棕色。当这类细胞引伸时，细胞中的内含物进行多次连续的分裂 (主要为横裂)，由此产生一串的长圆形的内生孢子。以后由于进一步的分割作用，产生一串盘形的两端凸起的双凸细胞 (*Biconvex cells*)。在这时期的藻体，和内线藻科 (*Endonemataceae*) 中的内线藻属 (*Endonema*)，十分近似。进一步，此中的细胞各发生三个面的分裂，由此产生一群一群的粘球藻状的集合体 (*Gloeocapsalike packet*)，其外面被有桔黄色或红色的胶质包被体。在最初时，此等细胞仍是被包围在它们原始母体的膜内；不久，在母体的顶部处破裂而被散出，在老的植物体上的集合体可以互相分开。另一些细胞则引伸而发生内生孢子形成作用 (*Endospore formation*)，其情形和幼年期产生内生孢子一样。在另外一些细胞中则和管孢藻属 (*Chamaesiphon*) 一样产生外生孢子 (*exospores*)。此外又产生和宽球藻属 (*Pleurocapsa*) 相似的时期，其体上有短而直立的细胞群，显出类似的双叉分枝型 (*Dichotomy*)，外面有棕色包被体，最后互相愈合。

从上面所述，管线藻属在发育过程中，不但表现出和管孢藻属，内线藻属，粘球藻属有相当的亲缘关系，甚至和宽球藻属间也有些联系。换句话说，它和色球藻目、皮果藻目和宽球藻目之间，或多或少地在系统分类上有些联系。

*关于管线藻属原植体的形态及发育过程，参阅 Geitler, 1925: *Synopt. Darst. Cyan. Beih. Bot. Centralbl.* 2. Abt. 41, p. 251, 和 1932: *Cyanophyceae*, p. 445—452,

2.拟短毛藻属*(*Brachytrichiopsis*)——这是我国饶钦止先生1944年在广西阳朔地区发现的蓝藻类,发表37年来未被人们重视。1981年,我们在桂林标本采集中,又发现了这个属,经仔细研究后,认为在蓝藻类的分类系统方面应占有相当重要地位,其学各的原义是:brachy = short (短) + trich = hair + opsis = like (似短毛藻属),但从其外部形态和内部机构上讲,则和海产的短毛藻属(*Brachytrichin*) (福建产)完全不同。

这种蓝藻的藻体是直立的圆柱状原植体,高1-2公分,外围桔黄色具层理的包被体,有少数枝状分叉。藻体内有许多藻丝。藻丝自藻体基部起至顶端处发生许多过渡性的变化,即:(1)在基部内的许多藻丝,互相盘绕扭曲,细胞近于半球形,胞间有明显的缢缩,每隔一段距离有一个异形胞;从形态上讲,完全是念珠藻状的机构。至藻体老年期时,丝体沿异形胞折断,成为短而有顶端异形胞的藻殖段。(2)在基部以上的藻体内,许多藻丝由互相盘绕扭曲,逐渐分开而成为螺旋走向或由扭曲而微弯,近于直走的藻丝,细胞间的缢缩逐渐减低。异形胞有的仍为胞间位。从这种藻丝情况,看除有异形胞外,其中形性和螺旋藻(*Spirulina*)及鞘颤藻(*Lyngbya*)十分近似。(3)更向上升时,其中的藻丝数减少,螺旋及扭曲情况逐渐消失,代之以直走向上或微弯曲。细胞的直径减小而高度增加,胞间缢缩即或存在,亦十分浅。异形胞逐渐消失,仅偶而有出现。(4)到了藻体的末端顶部)或分枝的末端处,藻丝数愈少,平行,仅有一、二条达到游离部,细胞的高大于其直径,胞间缢缩完全消失。这种情况和颤藻科中的裂须藻属(*Schizothrix*),水鞘藻属(*Hydrocoleus*)十分近似。因此,就系统分类讲,这属的蓝藻和念珠藻科及颤藻科有相当密切的亲缘关系。就形态讲,它是具有介于两科之间的一类蓝藻。

问题的发生,并不就此为止。在藻体的中段处,其中的许多藻丝,又发生各式类型的分枝,此中有(1)倒V字形分枝,(2)U-形分枝,(3)真分枝。这样它又和Geitler定的鞭枝藻科中的鞭枝藻属,褶丝藻属(*Kyrtuthrix*)等的分枝十分近似。在Geitler的著作中,把鞭枝藻科列在真枝藻目中。在Fritsch的著作中,则把褶丝藻属、短毛藻属列在念珠藻目中的双歧藻科(*Scytonemataceae*)下的一个亚科,称为短毛藻亚科(或海雹菜亚科(*Brachytrichieae*))从系统分类讲,却足以说明了这个属的系统地位是相当重要的,它的形性特征不但介于几个科之间,甚至介于几个目之间。

七、各家对蓝藻类系统演化的意见

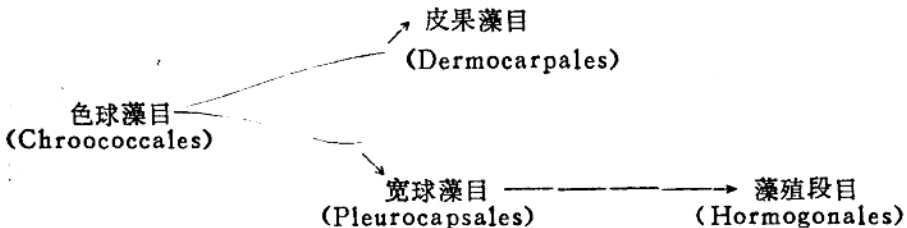
蓝藻类的系统演化问题,就是争论在许多蓝藻的属种中,谁是最低级,谁是最高级和谁由谁演化而来的问题。这个问题由于学者间对于蓝藻类的演化观点和采用的标准不一致的原因,其所得出的结论就不同了。自Harvey (1836)把蓝藻类作为绿子藻纲中成员的观点被人们发现其不符合客观规律而被否认后,蓝藻类在植物界的分类系统中的地位,就开始引起争议了。这时已有一些人把蓝藻类和细菌列在一个系统之内。裂殖植物门这个名辞,就是把两者归纳在一个门之下(Kirchner, 1889)。Oltmann这个有名的学者,在他的名著“藻类的形态学和生物学(*Morphologie und Biologie der Algen*) (1925)一书中,就没有把蓝藻类列在藻类中。在Engler的植物的科名录(*Syllabus der Pflanzenfamilien*) (1936)中,把蓝藻类和细菌都作为一个纲处理,称为裂殖菌纲(*Schizomycetes*)和裂殖藻纲(*Schizophyceae*),同属于裂殖植物门(*Schizophyta*)之下。最近自原核生物界

(Prokaryota) 这个名词出现后, 有些学者如 Dodson (1972), Stanier (1977), Round (1980) 等人, 在他们的著作中, 把蓝藻类纳在细菌类中, 称之为“蓝绿细菌类 (blue-green bacteria 或 Cyanobacteria)”。这种小鱼吃大鱼的分系统设想, 是不能令人满意的。在前面已经比较过, 细菌和蓝藻类间有它们的共同特征之处, 但亦有相异之处。这种情况和蓝藻类和红藻类之间有某些相同之处, 亦有不少相异之处一样。我们不能因红藻和蓝藻间的若干相同点而把红藻类并入蓝藻类中。因此, 我们认为关于细菌和蓝藻纳在原核生物界是对的, 但纳在一个门中是不同意的。

关于蓝藻类自身的系统安排, 在欧美亚各国的专家中, 例如 Kirchner (1898), Wettstein (1901, 1924), Tilden, (1935), Elenkin (1934), Geitler (1925, 1932, 1936, 1959), Fritsch, (1935, 1942, 1945, 1949), Drouet, (1951), Chadeaud (1951), Schmidt (1955), Desikachary (1959) 等人, 此地因篇幅限制, 只能介绍少数学者发表的有关蓝藻类分类意见作参考。读者可依据本文后面参考文献中所列的题目自行查阅。现选取几个比较重要的意见, 作简单的介绍后, 再把个人的观点引述出来供参考。

1. Tilden——在她所著的“藻类和他们的生命关系 (The Algae and their life relations) 一书 (1935) 中谈到了藻类的系统发生时有这一段话: “地面上生命出现的时期, 可能是被我们所能接受的或设想的要早得多。当然, 生命的出现应和当时地面上的环境条件 (水、空气、日光等) 是有密切关系的。原始性的生物, 在有日光、水和叶绿素的条件下, 制造食物。这类生物就是蓝藻类。它们先是单细胞的, 经过发展, 由单细胞演化为多细胞的群体以至丝状体, 从简单的丝状体发展成为具有分枝的, 在机构上比较复杂的蓝藻类”。Tilden 这个意见, 十分扼要而正确。

2. Geitler——在他所著的“在形态学和系统学的关系中的蓝藻类提纲 (Synoptische Darstellung der Cyanophyceen in morphologischer und systematischer Hinsicht (1925) 中提到管线藻属 (Siphononema) 和真枝藻属 (Stigonema) 之间可能存在亲缘关系。因此推想真枝藻目可能是从管线藻属 (他把该属归属于管孢藻目 (Chamaesiphonales) 中) 进化而来。他认为具异形胞的蓝藻类是初级型的, 而无异形胞的种类则是次生性的。他的蓝藻类的各目间的关系如下列的图解:



3. Elenkin——在1917年的论文中, 对于蓝枝藻科 (Hyellaceae) 和缺鞘藻科 (Loefgreniaceae) 在蓝藻类中的地位认为极重要。他认为藻殖段目中的许多科, 都是由这两科中的蓝藻类衍生出来的。他把整个蓝藻类分为三个目和一些亚目及无数的科。他的蓝藻类分类系统图解十分复杂; 现把它简化如下图、