

藻类学教程

傅华龙 陈昭麟 编译



四川大学出版社

藻类学教程

傅华龙 陈昭麟

谢琳 罗通 编译

兰利琼

四川大学出版社

1993年·成都

〔川〕新登字014号

责任编辑：马佑国

技术设计：马佑国

封面设计：冯先洁

藻 类 学 教 程

傅华龙 陈昭麟 等编译

※

四川大学出版社出版发行 (成都市望江路29号)

四川省新华书店经销 四川省郫县犀浦印刷厂印刷

※

开本 787×1092毫米 1/32 印张：13.18 字数：276千

1993年7月第1版

1993年7月第1次印刷

印数：001—500册

ISBN7-5614-0735-1/Q·18

定价：7.00元

目 录

第一章 绪论	(1)		
什么是藻类 (1)	藻类与其它类群植物和生物的关系 (2)		
藻类作为同一和单—的植物类群 (5)			
第二章 分类	(8)		
藻类在植物界中的位置 (8)	藻类的分类 (11)		
分类的依据 (16)			
第三章 分布、细胞形态、原植体构造和生殖	(25)		
细胞形态 (29)	原植体的构造 (37)	生殖 (42)	
第四章 原核生物	(52)		
一般特征 (54)	微囊藻属 (84)	色球藻属 (85)	
胶球藻属 (87)	颤藻属 (88)	念珠藻属 (91)	
鱼腥藻属 (96)	双歧藻属 (99)	胶须藻属 (103)	
胶刺藻属 (105)	真枝藻属 (109)		
第五章 真核生物	(112)		
分布 (112)	一般特征 (113)	串珠藻属 (125)	
多管藻属 (132)			
第六章 硅藻门	(144)		
分布 (144)	原植体构造 (145)	壳缝和运动 (150)	
细胞分裂和无性繁殖 (153)	有性生殖和复大孢子的产生 (154)	分类 (156)	亲缘关系 (158)
第七章 黄藻门	(159)		
分布 (159)	一般特征 (159)	气球藻属 (162)	
无隔藻属 (166)			

第八章 褐藻门..... (177)

- 分布 (177) 一般特征 (179) 水云属 (186)
海带属 (195) 网地藻属 (202) 墨角藻属 (207)
马尾藻属 (218)

第九章 绿藻门..... (222)

- 分布 (222) 一般特征 (223) 团藻目 (239)
衣藻属 (240) 团藻属 (254) 绿球藻目 (262)
小球藻属 (262) 水网藻属 (266) 盘星藻属 (270)
丝藻目 (274) 丝藻属 (275) 石莼属 (281)
刚毛藻目 (286) 刚毛藻属 (286) 黑孢藻属 (290)
胶毛藻目 (291) 毛枝藻属 (292) 竹枝藻属 (295)
拟竹枝藻属 (297) 鞘毛藻属 (302) 肋球藻属 (307)
鞘藻目 (309) 鞘藻属 (310) 双星藻目
(接合藻目) (319) 水绵属 (320) 双星藻属 (326)
新月藻属 (333) 鼓藻属 (337) 管藻目 (338)
蕨藻属 (340) 轮藻目 (345) 轮藻属 (346)

第十章 其它主要分类群..... (357)

- Cyanidium (357) 甲藻纲 (358) 隐鞭藻纲 (362)
Eustigmatophyceae (366) 绿胞藻纲 (367)
定鞭藻纲 (368) Coccolithopheridaceae (369)
裸藻纲 (369) 绿枝藻纲 (371)

第十一章 藻类性的起源和进化..... (373)

- 有性生殖的起源 (373) 有性生殖的进化 (375)
生活史和世代交替 (376) 系统发育和进化 (379)
藻类主要门内的演化 (381)

第十二章 藻类的重要意义和经济价值..... (382)

第十三章 研究方法..... (397)

- 实地观察 (397) 采集 (398) 固定和保存 (399)

蜡叶标本的制备 (401) 染料的使用 (404)

培养技术 (405)

第十四章 藻类学的发展历史..... (409)

简短的回顾 (409) 印度藻类研究的进展 (412)

术语 (略)

第一章 绪 论

世界上经正式鉴定，属于植物的种约有35万种。其中约3万余种属于结构简单、能行光合放氧的拟原植物体类型(thal-loid forms)——即一般所知的藻类(algae)。涉及藻类研究的科学，称为藻类学(Phycology或Algology)。

“Phycology”一词是由古希腊字“Phykos”(海草, sea Weeds)而来的。已知这些植物几乎在有光和潮湿的任何地方都能发生。它们主要分布于海洋和淡水的湖泊、地坑、池塘、沟渠、河流、潮湿的土壤、墙壁、树干等处，还可发现它们甚至也能生长在象荒漠、被雪覆盖的极地、温泉和弱光的洞穴、高山极顶等如此荒凉的生境里。藻类由于其原植体和生殖体结构简单而被公认为是低等的原始类型，但它们却具有重要的生物学意义。它们几乎从生命诞生时代就在生物圈(biosphere)里起着增加大气氧的富集的作用(约占90%)。人类也将它们用于不同的方面，如作为鱼、家畜以及一些东方国家人的食物来源。如菜肴、肥料和污水处理。然而少数令人讨厌的藻类会排泄某些有毒物质污染内陆和海水。

什么是藻类

早在1754年林奈用“藻类”这一术语而将其作为植物中的一个目，其中也包括地衣和苔藓植物门中的苔纲。后来

(1789), De Jussieu 限定这个类群仅仅是现在被公认为是藻类的一些植物。Fritsch(1935)曾给出一个明确而否定的定义,他说:“除非纯属人为划定界限,则所指的藻,必须包括未达到具有颈卵器植物 (archegoniate plants)特征分化水平的所有自养生物 (holophytic organisms) (正如它们为数众多的无色派生种类一样)。按Singh (1974)的意见。”它们(藻类)是显示光合色素光谱和在光合作用过程中释放氧气的一大类简单植物。所有这些定义都指出:这个类群包括最低等的、自养的放氧植物,与具有颈卵器的高等植物相比,它们的营养和生殖特征是非常简单和原始的。现在普遍认为,藻类包括为数众多而较为简单的一类似叶状体植物的庞杂集合物 (heterogeneous assemblage) (仅光合作用和放氧相似),同时具有裸露的无性和有性细胞,即无不育细胞层,对于这一点尚未给予非常明确的、精确和肯定的定义。

藻类与其它类群植物和生物的关系

A. 藻类与光合细菌的关系

除蓝藻外,所有的藻类容易和光合细菌相区别,是由于它们有较大的原植体 (thalli) 和真核细胞 (eucaryotic cell) (细胞具有明显的由双层膜束缚的细胞器,如细胞核、载色体、线粒体、分散的高尔基体、内质网等)。虽然蓝藻象细菌一样是原核细胞 (细胞内缺少双层膜束缚的细胞器,如细胞核、载色体等),但是,它们所具有叶绿素 a 而不是细菌叶绿素 (bacteriochlorophyll) 和副色素——藻胆素 (biloproteins): 蓝藻藻蓝素 (C-phycoyanin)

及蓝藻藻红素 (C-phycoerythrin) 却不同于细菌。它们在光合作用过程中, 伴随着有氧气释放, 而光合细菌却是一个单一光系统, 而且氧气不是光合作用的副产品 (byproduct); 蓝藻无鞭毛, 而在细菌中却很常见。细菌的每条鞭毛是由一些单一的纤维构成; 蓝藻缺乏具抗性的厚壁内生孢子 (endospore), 也不具有某些细菌所具有的发酵潜力。

B. 藻类与其它游动生物的关系

一些自由运动的单细胞生物, 涉及它们的分类位置, 过去往往是混乱的。不过现在藻类中通常是包括具有一个明显的细胞壁和载色体的游动生物 (motile organism)。与此相对应, 细胞裸而无壁, 有或无载色体, 具动物性营养 (holozoic nutrition), 以及沿纵向面分裂的鞭毛类 (flagellates), 被认为是原生动物 (Protozoa)。它们缺乏有性生殖, 它们的细胞很容易被包在一个厚囊里渡过休眠期。

C. 藻类与真菌的关系

藻类和真菌都具有简单植物的形态, 生殖体 (产生孢子和产生配子) 可以是单细胞的或多细胞的, 但决无能育细胞层所围绕, 而且合子 (zygote) 决不在雌性器官里发育成多细胞的胚。Unger (1838) 认识了这些相似性后, 提出了包括藻类和真菌这两个原叶体类群的“原植体植物门或菌藻植物门” (Thallophyta) 的术语, 而使其上升为与苔藓植物门 (Bryophyta) 和蕨类植物门 (Pteridophyta) 相平行的一个门。尽管如此, 这两个类群——藻类和真菌在许多方面仍是有区别的。真菌和藻类的区别不仅是在它们的腐生或寄生习性和营养方式上, 而且也在于真菌均无光合色素。原植体由假组织或拟薄壁组织 (pseudoparenchyma) 组

成，它们的细胞壁是由真菌纤维素或几丁质与胼胝质（callose）、戊糖等混合物组成的，而且具有储藏物质的糖元（glycogen）。许多现代的权威侧重于这两个类群之间的共同特点，他们确信藻类和真菌的相似，是由于这两个类群平行演化的结果（Smith, 1955）。而另一派植物学家则认为：真菌可能是由简单藻类丧失光合系统演化或派生而来的。他们的论点是基于原植体相似，即一些藻状菌与绿藻、黄藻的生殖构造，游动细胞鞭毛的构造，以及在这两个类群的细胞壁中多糖等的分布相似。尽管在藻类和真菌中这些密切的类同不能被忽视，但对于保留原植体植物门（Thallophyta）这一术语，却成了不合理的事。就我们目前的认识看来，甚至藻类也不能看作是一个绝对单源的分类群（monophyletic taxon）。Alexopoulos和Bold（1968）指出：“这些生物间的差别是如此强烈地侧重在形态上的差别，因此通常的综合分类群‘藻类’这一名词已被放弃，而且对这些生物盛行一种多源处理（polyphyletic treatment）”。在细胞超微结构、比较形态学和化石记录提供的各种证据的基础上，人们日益认识到蓝藻门（Cyanophyta）——蓝绿藻类，远远地离开了大部分其它藻类类群，因此同细菌一起被放置在原核生物亚界（Subkingdom Prokaryota）里，而所有其它藻类的类群和所有其它植物的类群都被放置在真核生物亚界（Subkingdom Eucaryota）里。这同我们早期的考虑也是相似的，即藻类的不同类群具有某些固有的特征，它们之间也许不是密切相关的。因此，藻类不能被判定为植物界中的一个自然的单元类群，当然所谓的原植体植物门这个类群更不是自然的单元类群了。

D. 藻类与苔藓植物的关系

藻体是一种没有分化成根、茎、叶的原植体，而某些苔类 (liverwort) 也是如此。不过这两个类群即藻类和苔藓植物在以下的生殖特征中是很清楚地彼此相区别的。在藻类中，无性生殖的结构不是单细胞的就是多细胞的孢子囊 (Sporangia)，若是多细胞时，则所有细胞都是能育的孢子 (spore)，而无任何不育细胞包被它。而在苔藓植物中，无性生殖体，即孢子囊总是多细胞的，而且具有一个不育细胞层包被着孢子。同样，有性生殖体雄配子囊和雌配子囊，即藏精器 (antheridium) 和藏卵器 (oogonium)，在藻类中可以是单细胞的或多细胞的，不过在后一种情况中，除轮藻目 (Charales) 外，所有细胞都是能育的。根据一些人的意见，认为轮藻不是藻类 (轮藻的藏精器和藏卵器是多细胞的，而且有不育组织包被雄配子，不过一些学术权威者认为它是营养性质的)。在苔藓植物中，有性生殖体，即藏精器和颈卵器 (archegonium) 总是多细胞的，而且具有一个不育细胞包被层。进一步的研究发现，在苔藓植物和蕨类植物 (pteridophyte) 中的典型构造——颈卵器在藻类中是完全没有的。在藻类中，当合子还包被在雌性生殖器官里时，决不发育成多细胞的胚。

藻类作为同一和单一的植物类群

我们进一步的研究，表明在藻类本身的不同类群里，也有细胞学的、生物化学的以及生理学的差别。例如，绿藻有与苔藓植物，甚至有花植物相同的细胞构造、代谢、储

藏食物和细胞壁的化学性质。但在蓝藻、褐藻和红藻中，却发现细胞构造、代谢、色素、储藏食物以及细胞壁成分是显然不同的。对于具有某些共同特征，如简单的原植体、简单的生殖过程的各藻类类群的难解之点是：它们普遍表现出平行分枝演化。除绿藻外的所有藻类类群，则可能出现进化的盲枝。这一趋向充分表现在 Smith (1955) 所设想的植物界的进化树 (evolutionary tree) 里 (图 1.1 和) 一个真核生物如像 Leedale (1974) 提出的“扇形”系统图 (“Fan” Scheme) 中设想的多起源 (polyphyletic origin) 和多界系统图 (multikingdom scheme) (图 1.2)。

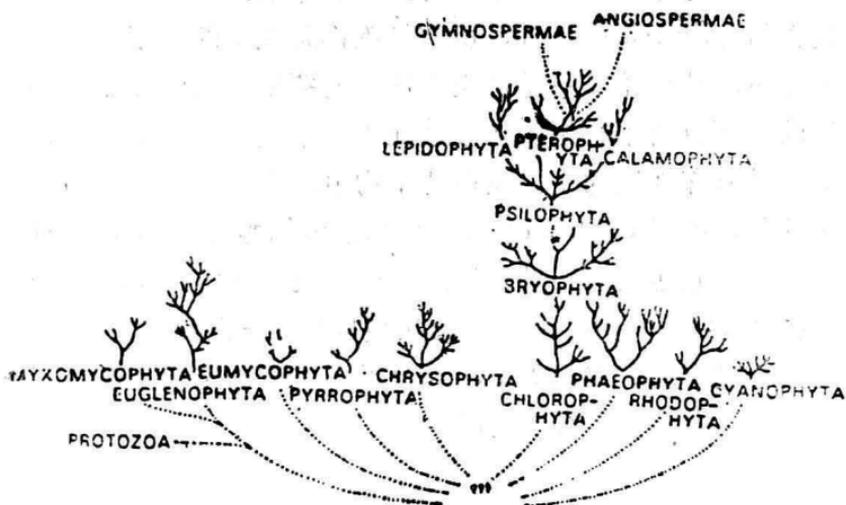


图 1.1 Smith 1955 年提出的不同植物多种起源的示意图

鉴于这些生物的不同类群之间的显著差异，以致于许多现代权威相信，这些植物是真正的多起源，因此，也提出废弃“藻类”这个集体的名称。另一方面，根据藻类不同类群中都

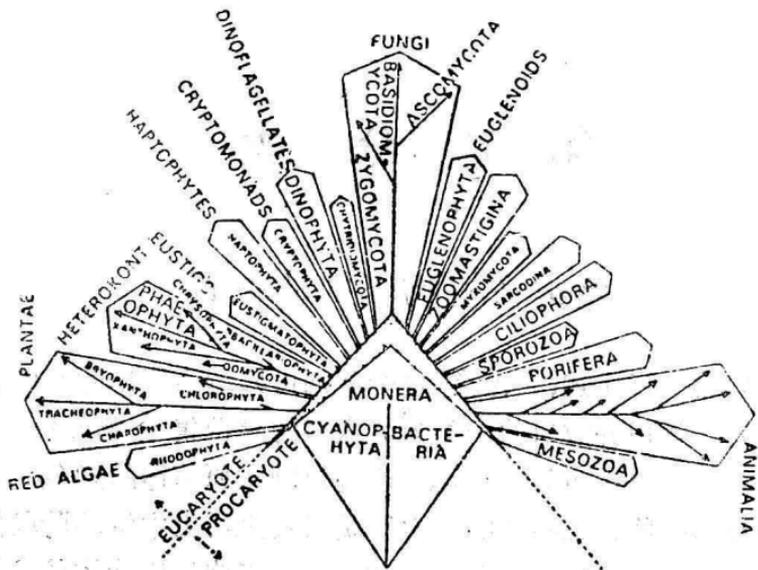


图1.2 “扇形图”示不同分类群生物的多元进化，箭头所指处代表未确定和与真核生物起源失去联系的种类

有叶绿素 a 的存在和相似的光合作用机制，提出了所有门(phyta 或 division)的多起源的设想(图 1.3)。然而，在现代任何分类系统中，“藻类”这一名词虽然都还没有找到一个适当的位置，但仍被广泛地使用，这是因为至今还没有找到一个更适当的名词能归纳这类简单的光合生物(见图 1.3)。

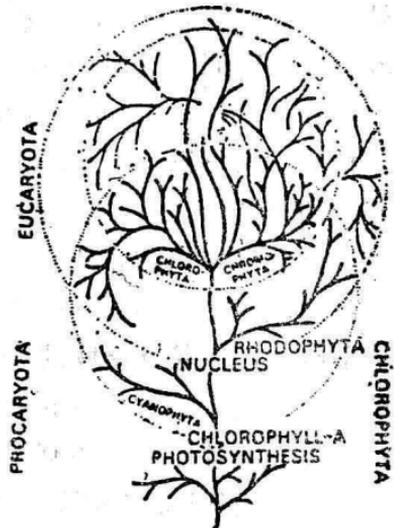


图1.3 Christensen 1962 提出的进化树，示不同藻类及其它真核生物的起源和进化

第二章 分 类

藻类在植物界中的位置

如第一章所述，“藻类”这个名词可归纳为似原叶状的、能行光合作用并放氧的一类为数众多的异源集合物 (heterogeneous assemblage)。这些植物在原植体的颜色、色素、代谢产物、细胞壁的化学性质以及生活史中游动阶段的特征，都显示出广泛的差别，即使在多细胞的原叶体状的类型中，完全缺乏维管组织 (vascular tissue)，而且表皮也缺乏气孔 (stoma)。在那里常出现独立的配子体世代 (gametophytic generation) 和孢子体世代 (sporophytic generation)，但配子体阶段占优势。

植物学家早已认识到，科学的系统化的植物学知识必须以正确的分类学为基础，根据它们间的自然关系分为不同的类目。因而整个植物界被分为亚界、门、纲、目、科、属和种。

许多植物分类学家目前将植物界分成两个亚界：

亚界 I：原植体植物亚界 (Thallophyta)——雄配子和雌配子的融合，不导致胚的形成。

根据植物体叶绿素的有无，原植体植物亚界进一步分成 (a) 有叶绿素的原植体植物 (藻类)。

(b) 无叶绿素的原植体植物 (粘菌和真菌)。

(a) 有叶绿素的原植体植物 (藻类) 是由下列的门组成的：

门1.绿藻门 (Chlorophyta)

门2.蓝藻门 (Cyanophyta)

门3.裸藻门 (Euglenophyta)

门4.金藻门 (Chrysophyta)

门5.甲藻门 (Pyrrhophyta)

门6.褐藻门 (Phaeophyta)

门7.红藻门 (Rhodophyta)

门8.轮藻门 (Charophyta)

(b) 无叶绿素的原植体植物:

门9.裂殖菌门 (Schizomycophyta)

门10.粘菌门 (Myxomycophyta)

门11.真菌门 (Eumycophyta)

亚界 II: 有胚植物亚界 (Embryophyta) ——雌雄配子融合后形成胚。

门1.苔藓植物门 (Bryophyta) ——植物体原叶状,无维管束 (vascular bundle)。

纲1.苔纲 (Hepaticae)

纲2.角苔纲 (Anthocerotae)

纲3.藓纲 (Musci)

门2.维管植物门 (Tracheophyta) ——植物体常有具维管束的根、茎和叶。

亚门A.裸蕨亚门 (Psilopsida)

纲1.裸蕨纲 (Psilophytineae)

亚门B.石松亚门 (Lycopsida)

纲1.石松纲 (Lycopodineae)

亚门C.乌韭亚门 (Sphenopsida)

纲1.木贼纲 (Equisetinae)

亚门D.羽叶亚门 (Pteropsida)

纲1.蕨纲 (Filicinae)

纲2.裸子植物纲 (Gymnospermae)

亚纲1.苏铁亚纲 (Cycadophytae) 亚纲2.松柏亚纲 (Coniferophytae) 纲3.被子植物纲 (Angiospermae)

另一现代分类的趋向是将植物界分成下列3个亚界和24个门 (Bold, 1957, 1967):

亚界 I. 原核植物亚界 (Procaryota)

1.蓝藻门 (Cyanophycophyta)

2.裂殖菌门 (Schizomycotay)

亚界 II. 绿色植物亚界 (Chlorota)

3.绿藻门 (Chlorophycophyta)

4.裸藻门 (Euglenophycophyta)

5.褐藻门 (Phaeophycophyta)

6.金藻门 (Chrysophycophyta)

7.甲藻门 (Phrrophycophyta)

8.红藻门 (Rhodophycophyta)

9.轮藻门 (Charophyta) 10.苔门 (Hepatophyta)

11.苔藓植物门 (Bryophyta) 12.裸蕨门 (Psilophyta)

13.小叶门 (Microphyllphyta)

14.有节门 (Arthropphyta) 15.羽叶门 (Pterophyta)

16.苏铁门 (Cycadophyta)

17.银杏门 (Ginkgophyta)

18.松柏门 (Coniferophyta)

19.买麻藤门 (Gnetophyta)

20. 有花门 (Anthophyta)

亚界 I: 真菌亚界 (Mycota)

21. 粘菌门 (Myxomycota)

22. 藻菌门 (Phycomycota)

23. 担子菌门 (Basidiomycota)

24. 子囊菌门 (Deuteromycota)

作者 (Bold, 1957, - 1967) 在分类中放弃了象隐花植物 (Gryptogamae)、原植体植物 (Thallophyta)、藻类植物 (Algae)、真菌 (Fungi)、有胚植物 (Embryophyta)、维管植物 (Tracheophyta)、蕨类植物 (Pteridophyta)、显花植物 (Phanerogamae)、种子植物 (Spermatophyta) 和裸子植物 (Gymnospermae) 等这些分类群的名词。以上的前 8 个门 (除裂殖菌外) 归于藻类。

藻类的分类

早期的分类, 主要根据原植体的颜色分为绿藻、蓝绿藻、褐藻和红藻。Fritsch (1935) 提出了一个广泛的分类系统, 他承认下列 11 个纲——

1. 绿藻纲 (Chlorophyceae) (等鞭毛纲 Isokontae)
2. 黄藻纲 (Xanthophyceae) (不等鞭毛纲 Heterokontae)
3. 金藻纲 (Chrysophyceae)
4. 硅藻纲 (Bacillariophyceae) (Diatoms)
5. 隐藻纲 (Cryptophyceae)
6. 横裂甲藻纲 (Dinophyceae) (Peridineae)