

★ 高等学校试用教材

苔藓植物学

高等教育出版社

★ 胡人亮 编著

5

内 容 提 要

本书是胡人亮教授在多年的教学和科研基础上,参阅了国内外有关苔藓植物的主要资料,并着重结合我国苔藓植物的研究历史和成果编著而成。共分 8 章,对苔藓植物的研究历史、基本形态结构、细胞学特点、化学成分、系统分类、地理分布及起源与演化等均作了较全面和扼要的叙述,并配有 389 幅图。可作为高等院校生物系本科高年级以及植物学专业研究生的教材和其它有关院校师生及科研人员的参考书。

责任编辑 林金安

高等学校试用教材

苔 藓 植 物 学

胡人亮 编著

高等教育出版社出版

新华书店上海发行所发行

上海复旦大学印刷厂印装

开本 787 × 1092 1 / 16 印张 29.75 字数 675,000

1987 年 10 月第 1 版 1987 年 10 月第 1 次印刷

印数 00001-1,550

ISBN7-04-000076-8 / Q.8

书号 13010.01453 定价 5.70 元

前 言

本书为1980年6月生物学教材编审委员会武汉会议,制定的生物教材五年规划的任务。武汉会议之后,编者即开始编写工作。1981年10月至1982年10月因出国考察而中辍,回国后继续工作,于1984年初完成初稿并油印成册。1984年6月下旬至7月初,由张宏达教授主持审稿会,上海师大陆时万同志,中科院林业土壤研究所高谦同志,云南大学徐文宣同志,东北师大郎奎昌同志,福建师大梁良弼同志,北京师院陈阜东同志以及高教出版社唐克宽同志等参加了审稿会。同志们对初稿进行了仔细的审阅,提出了许多宝贵意见,编者已据此作了认真修改。

本书可供各综合性大学及高等师范院校生物系师生及植物研究班使用,并可供各农林院校及林业和孢子植物科研工作者参考。

在编写过程中,参阅了国内外大量有关书籍和文献(直至1985年出版的最新书刊)。从形态、解剖、发生、生态、生理、分类、地理分布及起源演化等各个方面,较全面、系统地介绍了有关苔藓植物学方面的知识。迄今为止,国内从未出版过同类书籍,编者大胆尝试,因限于水平,且从世界范围看,有关书籍和文献浩如烟海,本书疏漏和错误难免,尚祈海内专家及广大读者提出宝贵意见。

在编写此书过程中,得到高谦同志,徐文宣同志,郎奎昌同志诸多鼓励与帮助。王幼芳、孙雪琴、乐一凡、袁凤娟、黄彬彬诸同志帮助绘图、誊写和整理稿件,于此一并表示诚挚的谢意。

编者

一九八五年四月于上海

目 录

绪论	1
第一节 苔藓植物学研究的历史	1
第二节 苔藓植物在植物界中的系统位置	6
第三节 苔藓植物在自然界中的作用	7
一、苔藓植物是自然界的拓荒者	7
二、苔藓植物是某些植被类型的组成部分	7
三、苔藓植物对森林发育的影响	8
四、苔藓植物促使湖沼陆地化森林沼泽化	8
第四节 苔藓植物的化学成分及其用途	9
一、苔藓植物的化学成分	9
二、苔藓植物的用途	10
第一章 概述	15
第一节 苔藓植物的一般特征	15
一、形体结构上的特征	15
二、发生上的特征	16
三、世代交替现象	16
四、生态上的特征	17
第二节 苔纲、角苔纲和藓纲的差异	17
一、配子体的形态结构	18
二、假根	18
三、叶绿体	18
四、精子器和颈卵器	18
五、孢子体	18
六、弹丝	19
第二章 苔纲	21
第一节 苔纲的一般特征	21
一、孢子和孢子的萌发	21
二、植物体的形态结构	25
三、生殖器官及其附属机构的形态和发生	34
四、孢子体及其发育	41
五、细胞学特征	46

六、 营养繁殖	51
第二节 苔纲分类概要	54
一、 藻苔目	54
二、 美苔目	55
三、 叶苔目	56
四、 叉苔目	114
五、 囊果苔目	120
六、 地钱目	121
第三章 角苔纲	136
第一节 角苔纲的一般特征	136
一、 配子体的形态结构	136
二、 精子器和颈卵器的发生	136
三、 孢子体的发生及结构	139
第二节 角苔纲分类概要	140
一、 角苔目	140
第四章 藓纲	144
第一节 藓纲的一般特征	144
一、 孢子及孢子萌发	144
二、 植物体	159
三、 生殖苞	172
四、 孢子体	177
第二节 真藓亚纲分类概要	188
一、 分类系统发展的历史回顾	188
二、 Reimers 系统简介	192
三、 各亚纲、目、科、属简介	195
第五章 苔藓植物生态学	424
第一节 苔藓植物的生活环境	424
一、 温泉	424
二、 湖泊	425
三、 苔藓植物与岩石形成	425
四、 海水	426
五、 砂地	427
六、 火烧地	428
七、 树木	429
第二节 苔藓群落	430
一、 群落的概念	430

二、群落的分类	431
第三节 苔藓植物的生态生理	433
一、与水分的关系	433
二、光照与温度	436
三、溶质与光合作用产物	438
四、无机营养	439
第六章 苔藓植物与大气污染	440
一、大气污染	440
二、金属污染	441
三、苔藓对空气污染的监测作用	442
四、苔藓对矿藏的指示作用	444
第七章 苔藓植物的地理分布	446
第一节 世界苔藓分布	446
一、劳亚分布类型	446
二、冈瓦纳分布类型	449
三、热带分布类型	450
四、两极分布	450
五、世界广布种	450
第二节 中国苔藓的分布	451
一、岭南区	451
二、华中区	452
三、华北区	452
四、东北区	453
五、云贵区	454
六、青藏区	454
七、新蒙区	455
第八章 苔藓植物的起源与演化	456
第一节 苔藓植物的起源	456
第二节 苔藓植物的演化	460
一、角苔的演化	460
二、苔类的演化	461
三、藓类的演化	462
主要参考书目	464

绪 论

苔藓植物学(Bryology)是以苔藓植物为研究对象的植物学中的一个分支学科。

苔藓植物是植物界中的一个重要门类。就种类而言,全世界约有 23,000 种,不到种子植物种数的十分之一,但比蕨类植物多出约一倍;就分布而言,从南北两极至赤道,世界各处几乎都有分布,但迄今尚未发现有海产的种类;就形态结构而言,它既有独立生活、外形上具有茎叶分化的配子体,又有终生寄居于配子体上、分化亦相当复杂的孢子体。它成功地适应了陆地环境,并在大陆和岛屿上广泛的分布开来,但所采取的却是一种与其它高等植物适应陆地环境迥异的、非常独特的方式。有的种类生活于淡水中,不能脱离水的环境,但也有不少种类能够忍耐极度的干旱,生长在完全光裸的岩石上,它对干旱环境的忍受能力仅次于地衣。因此,苔藓和地衣常被生态学家誉称为大自然的拓荒者。

苔藓植物虽不能象种子植物那样能形成草原和丛林,但它却常常铺满林地,成为地被物的主要成分。或者满披在树干、树枝或岩石上,构成丰富的层外植物。由于它们的生长,使土壤的水分不致过分丧失,从而保持大气和土壤中一定的湿度;在自然界中起着一定的作用。

在植物界的系统演化中,苔藓植物独树一帜,与维管植物走了一条不同的道路。它的登陆成功,是以其矮小的身躯和广泛的适应性为特征的,从而形成了一条进化的旁枝。从古植物的资料看,苔藓植物几乎与裸蕨类同时登陆,共同组成地球上最原始的陆地植被,不过登陆之后,分道扬镳,经过亿万年的发展才成为今天这个模样。

苔藓植物学的任务:就是从不同的角度出发,对苔藓植物的分类、分布、形态结构、生理、生态进行多方面的研究,从而达到对它较全面的认识。这对较完整地认识整个植物界以及更好地利用苔藓植物资源都是非常必要的。

第一节 苔藓植物学研究的历史

由于苔藓植物一般比较矮小,而且为人类直接利用的种类不多,所以很少引起人们的重视。对苔藓植物研究的历史远不及对种子植物长远,但追溯起来也有两个半世纪了。

早在 1727 年,意大利人米奇里(P. A. Michili)在其所著“新植物属志”(Nova plantarum genera)一书中已有有关苔藓植物的记载,并绘有插图。当时由于对苔藓的器官、结构缺乏基本认识,所以错误地将地钱属(*Marchantia*)的生殖托比附为种子植物的花,还错将弹丝(elaster)比附为雄蕊,并将雄器苞(perigonium)错误地比附为萼片。弟伦(Dillen 1741)也研究过苔藓的分类。1747 年斯密脱(C. C. Schmeidel)在其专著《植物图谱与分析》(Icones plantarum et analyses)一书中记载了多种苔藓。但上述两位学者都错称孢蒴(capsule)为花药,或又称其为果实,而将孢子错误地当作种子,精子器(antheridium)当作雄蕊,颈卵器(archigonium)当作雌

蕊。时至 1753 年,动植物分类学大师瑞典生物学家林奈(Linnae)的经典巨著《植物种志》(Species plantarum)问世,在该书中苔藓植物被列入隐花植物部(cryptogamae)。但林奈对苔藓植物的器官仍缺乏正确的认识,因此还是重复了前人的错误。1782 年,赫德维希(Joh. Hedwig)出版了《藓类植物自然系统基础》(Fundementum historiae naturalis muscorum frondosorum)一书,后来又出版了《藓类显微结构的描述和图谱》(Descriptio et adumbratio microscopica analytica muscorum frondosorum)一书。上述著作作为苔藓植物学奠定了基础。然而,他也错误地把精子器当作雄蕊,颈卵器当作雌蕊。至 19 世纪的第一年,即 1801 年,赫德维希的《藓类植物种志》(Species muscorum frondosorum)问世。在该书中,他力图按照藓类的形态特征进行分类,同时十分重视蒴齿(peristome)和生殖苞(imflorescence)的结构,他所订的属名,有 35 个至今仍成立。但是由于过分重视蒴齿,所以也带有片面性,如他将现今属于绀藓科(Entodontaceae)的腋苞藓属(*Pterigynandrum*)与属于大帽藓科(Encalyptaceae)的大帽藓属(*Encalypta*)置于同类;将属于葫芦藓科(Funariaceae)的葫芦藓属(*Funaria*)与属于灰藓科(Hypnaceae)的灰藓属(*Hypnum*)放在一起,其实它们在现代认识的系统位置上都相差甚远。相反,却将同属于丝瓜藓属(*Pohlia*)的不同种分得很远。首先对苔类进行分类的著作,当推安德利歇(Endlicher)的《植物学手册》(Enchiridion botanicum)。他根据形态特征建立苔类系统并进行分类,其中的许多观点后来(1844—1847)被古希(Gottsche)、林登伯格(Lindenberg)和尼斯(Nees)在编辑《苔类植物纲要》(Synopsis hepaticarum)时所采用。赫德维希的《藓类植物种志》及上述三位作者的《苔类植物纲要》均为苔藓植物分类学的重要著作,上面所采用的许多植物名称至今仍作为合法发表的学名加以使用。

从 19 世纪 30 年代开始,对苔藓植物的形态结构和个体发育研究有了新的进展。1834 年翁格(F. unger)发现了泥炭藓的精子。次年来拉贝(M. Mirabal)对地钱作了详尽的解剖,并对它的生长发育作了一些科学实验,发现地钱胞芽(gemmae)两侧有生长点,并由此发育成二叉分的植物体。1837 年,瓦伦汀(W. Valentine)发现了颈卵器中的卵细胞。1839 年梅耶(J. Meyer)在多种苔藓植物中发现了精子。1845 年耐格里(C. Von Nageli)研究了地钱和其它苔藓植物的生长发育,对顶端细胞的分裂作了详细的观察,并首先认识到苔藓植物胚胎发育的规律。1851 年,霍夫梅斯特(W. Hofmeister)所著“高等隐花植物发育的比较研究”(Vergleichende Untersuchung uber die Entwicklung hoherer Kryptogamen)一书的出版,使人们对苔藓植物的认识起了飞跃性的发展,该书不仅阐明了孢子的形成、孢子的萌发、精卵的结合、胚胎的发育,而且查明了苔藓植物的世代交替。所有这些,对于正确地认识苔藓植物都是极其重要的。

自此之后的百余年中,苔藓植物各个领域的研究均有很大进展。在分类学方面,从 19 世纪后半叶,陆续出版了一些有重要价值的地方志,其中如布施(Buch)、辛普(Schimper)和贡伯(Gumbel)三人历时 20 年(1836—1855)编成的《欧洲藓类图志》(Bryologia Europea),多茨(Dozy)和 Molkenboer 历时 15 年(1855—1870)完成的《爪哇藓类图志》(Bryologia Javanica),这两部志书描述详尽,绘图精确,有很重要的参考价值。进入 20 世纪以后,地方志更如雨后春

笋,应运而生。其中如 Stephani 历时 24 年(1900—1924)完成的《苔类植物志》(Species Hepaticarum), 佛莱歇 (Fleischer) 于 1900—1922 年完成的《爪哇藓类志》(Die Musci der Flora von Buitenzotg), 缪勒 (Müller) 的《德国、奥地利和瑞士苔类植物志》(Die Lebermoose Deutschlands, Osterreichs U. D. Schweiz), 均为同时代的产物。进入 30 年代后至今, 亚洲、欧洲、北美洲、拉丁美洲、非洲及大洋洲各地区的苔藓调查工作广泛展开, 各地区的地方苔藓志相继问世, 大大丰富了苔藓分类学和分布学方面的知识。

在区域性调查蓬勃开展的同时, 世界各地的学者还分别开展了苔藓植物形态学、解剖学、发生学、实验形态学、生理学、生态学、细胞学和遗传学诸方面的研究。目前, 苔藓植物学已发展成多科性的学科。在生态学方面, 人们研究水分、PH、温度、光照等诸因子对苔藓植物的影响, 同时还研究苔藓的群落组成和演替。在地植物学方面, 人们研究世界各地苔藓区系之间的相互关系。在细胞学方面, 不少植物细胞学家以苔藓为材料研究液泡和叶绿粒的结构和功能。

本世纪发展起来的苔藓植物学的另一个分支学科是有关苔藓植物的细胞分类学 (Cytotaxonomy)。它的创始人是德籍瑞士学者海兹 (Emil Heitz)。在本世纪 30 年代, 海兹引进并发展了醋酸洋红 (acetocarmine) 染色法, 从而使得在短期内, 对许多种苔藓的染色体数目进行统计成为可能。1948 年罗利 (Lowry) 发表了第一篇有关苔藓植物细胞分类的专著, 题为“提灯藓属细胞分类的研究”。到目前为止, 已有千余种苔藓植物的染色体被研究过, 但是这对全世界二万多种苔藓来说仍属少数。对染色体数目在苔藓分类学上的价值问题目前尚有争论。例如被研究过的苔类, 其中 75% 的种染色体的单倍数均为 9, 仅片叶苔科 (Aneuraceae) 为 10, 还有少数属为 8, 藻苔属 (Takakia) 为 4。因此, 染色体数在苔类分类工作中似乎没有什么实际用途。但有人并不以为这样, 他们仍然企图用细胞分类方法来澄清诸如耳叶苔属 (全世界已报导的有 1200 种) 和羽苔属 (全世界已报导的有 1500 种) 等在分类上混乱不堪的情况。

另一门新兴的学科称为苔藓化学系统学 (chemosystematic of bryophytes)。早在本世纪初, 德国苔藓学者缪勒 (Müller) 便曾提出过研究苔类植物油体 (oil bodies) 成分的建议。但由于当时收集和分离大量纯种标本不容易, 加上分析工作既困难又费时, 所以缪勒的建议久久未能付诸实现。近年来, 由于分析仪器和方法的进步, 诸如气相色谱分析仪、分光光度计的发明使得分析工作既简便又迅速、准确; 而且可测微量, 即便少到以毫克计的样品亦能进行分析。苔藓植物中进行过植化分析的至今大约已有 200 多种。测定的内容包括萜类、固醇类、脂肪酸及芳香族化合物, 所得到的结果表明, 苔藓所含次生物质与亲缘远近有一定关系, 如萜类化合物仅见于苔类, 藓类中无。在藓类中普遍产生高级的不饱和脂肪酸、甘油三酸酯及固醇。苔类的每一个属都产生具有某种特性的萜类化合物或芳香族化合物, 这种特殊的化合物, 应视为每一属重要的化学分类标志 (chemosystematic marker)。例如耳叶苔属 (*Frullania*) 的多个种均产生倍半萜烯内酯化合物, 光萼苔属 (*Porella*) 的多个种含有倍半萜, 羽苔属 (*Plagiochila*) 产生一种特殊的有辛味倍半萜烯类化合物, 特称为羽苔萜 (plagiochiline A)。同一属的各个种之间, 又可借化合物的相似性来确定它们之间的亲疏关系。

迄今为止, 对苔藓的分类仍处于经典分类学 (即所谓的 α 分类学) 阶段。分种和属的标准

主要是根据配子体的特征,诸如分枝形式、叶的形状、中肋的有无和数目、叶细胞形状及细胞壁的厚薄变化。在孢子体方面则根据孢蒴的形状及蒴齿的结构。这些特征作为分类的标准当然是可以应用的,但是也存在一定困难,因为任何种,任何个体都存在一定幅度的变异。变异可以由各种因素引起,由生态环境的变化而引起的变异称生态型(ecotype),例如耳叶苔属中的某些种在潮湿的环境中腹瓣并不卷成囊状,而成为平展式的。腹瓣的形状是苔类分种或分属的重要标准,假使不了解它的生态变异,就很容易把生长在不同环境下的同一种植物分成2个或2个以上的种,造成同物异名的混乱。例如,目前耳叶苔属已发表的就有1200种之多,羽苔属甚至多到1500种,这里面谬误必多。有人估计,耳叶苔属至多只有400—500种,也许还远不及此数。为了排除这种干扰,所以出现了实验分类学这一学科,将同一种植物的不同个体培养在不同的条件下,或是将不同种的个体培养在同一条件下,观察其变异幅度。同一种不同个体培养在同一条件下产生的变异应是相同的,反之,不同种的个体培养在同一条件下产生的变异亦不同。这样便可将形态上相似的种区分开来,也可将同物异名的植物加以归并。

我国人民对苔藓植物的认识已有悠久的历史。在许多古代的诗、词、歌、赋中曾出现过对苔藓的描述,在某些农、医书籍中也曾提到它们的用途。据陈邦杰教授考证,苔字出自公元100年前后汉朝许慎著的《说文解字》中的“蒨”字。公元300年左右,晋朝崔豹所著的《古今注》一书中出现了藓字。又据最近考证,苔藓植物最早作为药用植物出现于6世纪(公元502—536年),梁时陶弘景所著《名医别录》上,称为“垣衣”。11世纪中期《嘉佑本草》称土马踪可败热散毒。13世纪50年代宋时陈景沂所著《全芳备祖》正式列入苔藓一词。明万历24年即1596年,李时珍所著《本草纲目》中则载有“土马踪,生垣墙之上,比垣衣更长,故谓之马踪,苔之类也”,并云“气味甘酸、无毒、主治骨热、烦败、热壅、鼻衄、通大小便”。1621年,明王象晋编著的《群芳谱》则云“空庭幽室阴翳无人行则生苔藓”。清道光28年(即1848年),吴其浚著《植物名实图考》中称大叶藓为“一把伞”,并云“壮元阳,强腰肾”。古代的一些诗词中还把钱苔作过如下生动的描绘“布叶如钱个个青,不争要路占闲庭。斑斑染黛色差匀,个个微圆类绿萍”等等。

以近代科学方法研究中国苔藓植物起始于19世纪中叶。1846年,英国人亚历山大(W. T. Alexander)在我国浙江、福建沿海采集了一部分苔藓标本,经威尔逊[W. Wilson(1846)]研究发表了第一篇论文。继之,鲍林(J. C. Bowring)在香港等地所采标本,经米腾[W. Mitten(1859, 1864, 1891)]研究发表。后来亨林(A. Henring)等人在滇、川、鄂、粤、闽、辽、吉等省所采苔藓标本,主要由沙蒙[E. S. Salmon(1900)]等研究发表,标本保存于英国邱植物园。其后在我国采集苔藓标本较多、时间较长的有法国人德拉维[J. M. Delavay(1882—1892)],他所采的标本主要由柏胥黎[E. Bescherelle(1892, 1893)]和斯特封[E. Stephani(1894, 1895, 1900—1924)]研究发表,标本存放于巴黎博物馆。此外尚有格拉第(J. Giraldi)在陕西秦岭采集了大量标本,藓类经缪勒[C. Müller(1896, 1897, 1898)]研究,分三次发表。苔类经马萨朗哥[C. Massalongo(1897, 1898, 1906)]研究,分两次发表。外国人在中国采集苔藓标本最多的则是奥国人韩迪马(H. Handel-Mazzetti),他采的藓类由勃罗泰鲁[V. F. Brotherus(1922, 1924, 1929)]研究,苔类由尼柯松(W. E. Nicholson)、赫尔

楚 (T. Herzog) 及维尔东 (F. Verdoorn) 等人研究, 均发表于《Symbolae sinicae》(IV, V, 1929, 1930) 上。在我国台湾省进行过苔藓研究的日本人较多, 较早期的有 H. Sasaoki (1912, 1918, 1920, 1927, 1928)、A. Savada、野口彰 [A. Noguchi (1934, 1935, 1936, 1947)]、屈川芳雄 [Y. Horikawa (1932, 1933, 1934, 1935)]、E. Iheiba (1935)。近期则有服部新佐 (S. Hattori)、井上浩 (H. Inoue) 及岩月善之助 (Z. Iwatskuki) 等都对台湾苔藓植物进行过研究。

在此期间, 我国植物学家秦仁昌在 20 年代, 在东南沿海山区和甘肃地区采集蕨类和种子植物的同时, 也采集了部分苔藓标本, 经英国人狄克逊 [H. N. Dixon (1928)] 研究发表。钱崇澍收集了湖北省宜昌等地标本。刘慎谔、钟补求等在安徽黄山和华北地区采集过苔藓标本, 这些标本经陈伯川、杨承元研究于 1936 年发表。1926 年至 1928 年, 辛树帜在广西、广东所采苔藓标本及钟心焯在福建采的标本送往德国由 H. Reimers (1929) 和 J. Theriot (1932) 研究发表。王启无 (1935—1936) 在云南西双版纳、滇西北、川西和华北地区采集苔藓标本 15,000 号, 并继 H. Reimers 之后发表了《关于中国苔藓植物之研究及其文献》(1935), 总结了那时以前我国苔藓研究工作, 对推动中国的苔藓研究起了一定的作用。厦门大学赵修谦 (1935) 在福建山区进行了苔藓调查, 发表了美苔新纪录。

然而, 对我国苔藓研究贡献最大的当推陈邦杰教授。他从本世纪 30 年代开始即在江苏、四川的峨眉山、南川、金佛山、马边、雷波等地收集了大量苔藓标本。1936 年至 1940 年他赴德国从事苔藓研究, 完成并发表了《东亚丛藓科植物研究》一文, 论述了该科的分类、系统演化、地理分布、为世界重要文献之一。回国后, 他在教学之余, 在抗日战争极其艰苦的条件下, 仍坚持其研究工作。但单枪匹马、力量单薄, 难以将研究工作向纵深发展。新中国成立以后, 教育和科研事业的蓬勃发展, 使陈邦杰教授能充分发挥自己的专长, 为祖国的科学事业作出更大贡献。首先, 他着手人才的培养。从 50 年代开始, 采取办进修班, 招进修生、研究生多种途径为全国高等学校和有关科研单位培养了一批苔藓专家, 他们现正在全国各地发挥作用。大规模的采集活动亦开发起来。解放前, 全国苔藓标本总数不及 20,000 号, 采集的范围亦小。解放后, 采集范围遍及全国各省区, 标本总数达 300,000 份, 在各大行政区都在有关单位建立了苔藓标本室。其中存放标本 5 万以上者有 3—4 处。在学术研究方面也取得了很大的成绩。其中包括对我国苔藓区系的研究; 生态群落和地理分布的研究; 对化石的研究; 对孢粉的研究; 形态学和细胞学的研究以及对苔藓植物应用的研究。在区系研究方面, 成果累累, 反映在出版了一系列的科学专著:《中国藓类植物属志》上册 (1963), 下册 (1978);《中国高等植物图鉴》第一册;《东北藓类植物志》(1977);《东北苔类植物志》(1981);《秦岭植物志》第三册藓类植物 (1980);《西藏苔藓植物志》(1985); 在台湾的学者完成并出版了《台湾藓类植物分类地理》专著 (1972)。《中国苔类植物属志》, 即将出版。此外, 还对中国苔藓植物的专科专属进行了一系列的研究。计有泥炭藓科、黑藓科、虾藓科、提灯藓科、花叶藓科、白齿藓科、白发藓科、绢藓科、金发藓科以及叶附生苔、光萼苔科。目前, 正组织有关人员编写《中国苔藓植物志》。在生态群落和地理分布的研究方面也发表了一系列文章。计有《东北地区苔藓植物的研究》(1982)《东喜马拉雅南翼苔藓植物的区系特征及其成因》《西藏藓类植物的区系成分与地理分布》、《西藏丛

藓科植物的区系分析》、《西藏苔类植物的区系成分的初步研究》以及黄山、海南岛、天目山、川西、鼎湖山、长白山、九龙山等地的调查报告。上述文章都是结合当地的苔藓植物区系成分、生态群落、地史和气候因素,论述该地区与邻近地区的关系。在化石研究方面只有为数不多的报告。《云南泥盆纪植物化石和其在该区泥炭系地层划分上的意义》(1946)一文首次报道了云南孢体(*Sporogonites yunnanensis*),其四纵裂的孢蒴与当今的黑藓属植物孢蒴相似。《中国植物化石:第一册中国古生代植物》一书中,报导了中国江宁古叶状体(*Hepaticitis jianensis*),《第四纪藓类化石在中国的发现》(1976)一文报导了拟花叶藓属(*Calymperopsis*)一新种的化石。在孢粉学研究方面发表了《苔类孢子的扫描电镜研究》(1977)一文,报导了我国 11 种苔类孢子形态。在形态学和细胞学研究方面刚刚开展,正对孢子萌发及原丝体发育进行研究。在应用方面报导了泥炭藓属(*Sphagnum*)的应用,它能被用以作敷料,因其含有泥炭藓酚,故有防腐作用。上海第四制药厂对暖地大叶藓(*Rhodobryum giganteum*)进行了化学成分分析,其中含有挥发油、类酯、氨基酸,民间草药用以治心血管病。引人注目的“五倍子及其繁殖增产的途径”的研究,肯定了提灯藓属的几个种是五倍子蚜虫的越冬宿主,为提高五倍子产量找到了途径。苔藓植物对环境污染非常敏感,被用来作指示植物。我国已有人著文介绍国际上这方面的情况,并有《上海地区苔藓植物与大气污染》一文发表。

总之,我国的苔藓研究工作方兴未艾。10 年动乱中断的研究又得以恢复,国际学术交流也得以恢复与加强,且范围日益扩大。随着四化建设的日益发展,苔藓植物学的研究必有广阔的前途。

第二节 苔藓植物在植物界中的系统位置

植物界(*plantae*)一词的现代概念是指具有真正的细胞核、叶绿体,能进行自养,并能进行有性生殖的生物类群,全世界约有 350,000 种。植物界分若干门,苔藓植物是其中的一门——苔藓植物门(*Bryophyta*)。现代有的学者如美国德克萨斯大学的博德(Harold C. Bold)教授将苔藓植物门又进一步分成三个门,即苔门(*Hepatophyta*)、角苔门(*Anthocerophyta*)及藓门(*Bryophyta*)。因此(*Bryophyta*)一词有广义和狭义的两种,前者包括苔类、角苔类和藓类在内的全部苔藓植物,后者则仅指藓类植物。此处所指的是广义的苔藓植物门。

苔藓植物的共同特征是:有发达的有性生殖器官,即精子器和颈卵器,这种结构在藻类植物中尚未出现。因此,苔藓植物与蕨类植物及部分裸子植物合称为颈卵器植物(*Archegonitae*);苔藓植物绝大多数为陆生植物,而藻类均为水生;所有的苔藓植物均有明显的异型世代交替,而藻类则只有少部分有异型世代交替;苔藓植物由合子发育成孢子体时要经过胚的阶段,在藻类中则无。上述诸点都显示出苔藓植物与藻类相比已进化到较为高级的水平。所以苔藓植物与蕨类、种子植物又合称为高等植物。然而,苔藓植物的孢子体远不及蕨类和种子植物复杂与完善。而且苔藓的孢子体还不能脱离配子体而独立生存。因此,苔藓植物在整个高等植物中属于较低级的类型。

从生态角度看,苔藓植物是由水生生活方式向陆生生活方式的过渡类群。它们虽然已经生活在陆地上,但尚不能完全脱离水的环境,因为在有性生殖过程中,务必借水作为媒介,精子才能游入颈卵器与卵结合完成受精作用。倘若精、卵均已达到成熟阶段,却缺少作为媒介的水,苔藓便不能完成有性生殖,这样也就产生不出孢子体。因此有些地区条件比较严酷,雨水太少,那里的苔藓很少长孢子体,只能靠营养繁殖的方式繁殖后代。作为植物界中最高级的类群的种子植物,特别是其中的被子植物则摆脱了水的束缚,它们的受精过程无须水作媒介,精子是借花粉管的递送而达到卵并与之受精。蕨类植物在这一方面与苔藓植物相似,因此严格地说它们都不能算是完全的陆生植物。有人称苔藓为两栖植物,言其象两栖动物一样,虽然生活在陆地上,但有性生殖过程必须在水中才能完成。

从进化水平看,苔藓植物是介于藻类与蕨类之间的植物类群。它们已基本摆脱了水生环境,适应于陆地环境。孢子的传播已不再靠水,而是靠风力或其它机械力。此外,在苔藓植物中还发展了另一些适应陆地生活的结构。如出现了导液细胞和导水细胞、孢子囊和配子体结构的复杂化和多样化,营养繁殖方式的多样性。所有这些都是完成了由水生到陆生这一重要飞跃之后发展出来的特性。苔藓植物在现阶段仍处在积极发展进化之中。

第三节 苔藓植物在自然界中的作用

一、苔藓植物是自然界的拓荒者

苔藓植物中有不少种属具有很强的耐旱能力,它们能够生长在裸露的石壁上,新断裂的岩层上,新崩裂的土坡上,它们常尾随细菌,蓝藻和地衣之后附生于各种干燥基质上,用它们那紧密丛集的植物体积累水分和浮尘,用它们的酸性代谢产物分解岩石表面,促使其分化。这一过程虽然是缓慢的,但经过漫长的岁月,这种微小的作用逐渐积累起来,就会使原来不易生长其它植物的地方,变成其它植物有立足之地。例如花岗岩和砂岩上在紫萼藓(*Grimmia*)生长上去之后,常常有景天科的植物接踵而至,其它如黑藓(*Andreaea*)、缩叶藓(*Ptychomitrium*)、曲柄藓(*Campylopus*)、虎尾藓(*Hedwigia*)、囊藓(*Macromitrium*)以及苔类中的扁萼苔(*Radula*)、歧舌苔(*Schistochila*)、合叶苔(*Scapania*)、羽苔(*Plagiochila*)和耳叶苔(*Frullania*)也是常见的石生藓类。土坡上常见的则有葫芦藓(*Funaria*)、立碗藓(*Physcomitrium*)、长蒴藓(*Trematodon*)、牛毛藓(*Ditrichum*)、仙鹤藓(*Atrichum*)、小金发藓(*Pogonatum*)、金发藓(*Polytrichum*)以及地钱(*Marchantia*)、石地钱(*Reboulia*)、紫背苔(*Plagiochasma*)、鞭苔(*Bazzania*)和拟大萼苔(*Cephaloziella*)等。

二、苔藓植物是某些植被类型的组成部分

(一) 苔藓是组成苔原的主要成分。在高纬度或高海拔地区,常常由大量的地衣和苔藓(以及极少量的种子植物)组成一望无垠的苔原。参加组成各种类型苔原的苔藓有裂叶苔(*Lophozia*)、折瓣苔(*Sphenolobus*)、睫毛苔(*Blepharostoma*)、广萼苔(*Chandonanthus*)、以及藓类中的砂藓(*Rhacomitrium*)、金发藓(*Polytrichum*)、美姿藓(*Timmia*)、真藓(*Bryum*)、炼

齿藓 (*Desmatodon*)、对叶藓 (*Distichium*)、极地藓 (*Arctoa*)、大帽藓 (*Encalypta*)、凯氏藓 (*Kieeria*)、泥炭藓 (*Sphagnum*)、皱蒴藓 (*Aulacomnium*)、镰刀藓 (*Drepanocladus*)以及湿原藓 (*Calliergon*)等。

(二) 沼泽中生长着丰富的苔藓。最常见的为泥炭藓 (*Sphagnum*)、曲尾藓 (*Dicranum*)、金发藓 (*Polytrichum*)、皱蒴藓 (*Aulacomnium*)、寒藓 (*Meesea*)、沼寒藓 (*Paludella*)等耐酸性的种类。

(三) 热带雨林中、林地、树干和树枝上常满披苔藓。热带雨林气温高,湿度大,最适合苔藓生长。其中有白齿藓科 (*Leucodontaceae*)、蔓藓科 (*Meteoriaceae*)、蕨藓科 (*Pterobryaceae*)、锦藓科 (*Sematophyllaceae*)、平藓科 (*Neckeraceae*)以及苔类中的须苔属 (*Mastigophora*)、皱萼苔属 (*Ptychanthus*)、管叶苔属 (*Colura*)、耳叶苔属 (*Frullania*)等均为常见的科属。它们铺生在林地成为饱含水分的地被物,还附生于树干,树枝上并向下悬挂,成为层间植物。

以上仅举三例,其实在各种类型的植被中几乎都或多或少有苔藓成分。

三、苔藓植物对森林发育的影响

大片生长的苔藓植物具有很强的蓄水能力。例如泥炭藓可以吸收相当于自身重量 30 倍的水分,因此它具有水土保持的作用,但若苔藓生长过于繁茂反而影响森林的发育和更新。例如我国东北大、小兴安岭的落叶松林,树高可达 30 米,林下生长着大量泥炭藓、塔藓 (*Hylocomium*)和金发藓。它们不仅盖满地面,而且沿着树干向上延伸,使树木根部呼吸困难,发育不良,树木的种子成熟后,落在饱含水分的厚苔藓层上,迅速萌发,但长成幼苗后根部扎不进土中,而在苔藓层中横向生长,形成头重脚轻,风一刮就倒,从而影响森林的自然更新。因此,有时不得不为清除林地苔藓层而付出相当的劳动。

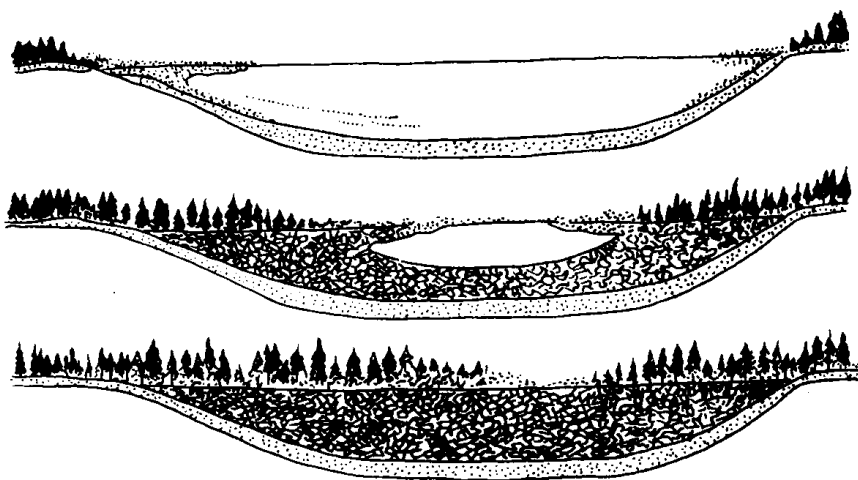
四、苔藓植物促使湖沼陆地化、森林沼泽化

在湖泊和沼泽的周边,常大量生长着泥炭藓,镰刀藓 (*Drepanocladus*),湿原藓之类藓类。它们在湖泊中大量繁衍,下部逐渐腐朽,死亡,上部继续生长,时间一长,愈积愈厚。下部藓类遗体由于过分密集,且因细胞壁水解成酸性物质,致使腐化细菌不能滋生,因而藓类遗体也不会腐解,逐年沉集于水底,而且变得愈益坚实。此时,种子植物逐步侵入藓丛,先是草木,接着是灌丛,最后乔木也生长上去。这样湖沼的面积渐渐收缩、干涸,并趋向陆地,演替递成森林。这样形成的森林,中部往往有一小形沼地,它是残存的湖沼,可作上述演替过程的佐证(图绪-1),这种现象常发生于低洼地或地下水位较高的沼地或湖泊,通常称为低位沼泽的地方。

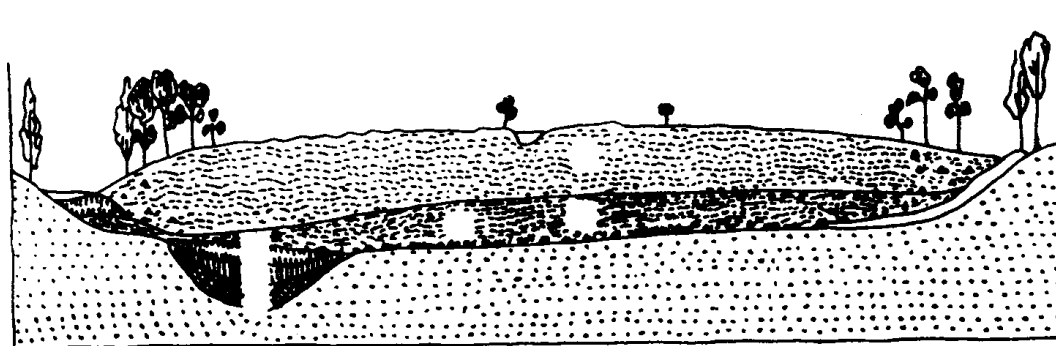
由于苔藓植物还具有吸收空气中水分的能力,所以森林中苔藓繁殖过剩尤其是泥炭藓会促使森林毁灭,变为高位沼泽(图绪-2),但这种过程是可逆的。当气候变得干旱时,苔藓发育不良,沼泽便停止发展或向后退缩,森林又可恢复生长。反之,若气候再变得潮湿,上述过程又可逆转过来,造成森林的再度毁灭,沼泽再度形成。

从上面列举的事例中可以看出,苔藓植物虽然体轻形微。但由于它广泛的适应性和强大

的繁殖能力,所以在自然界中起着一定的作用。假使我们能很好地研究和掌握它们的生理、生态特性,就能够更好地控制它,利用它,消除它有害的一面,发挥它有利的一面,使之能为改造自然,发展生产服务。



图绪 -1 苔藓植物使湖沼陆地化过程示意图



图绪 -2 苔藓植物在森林中形成高湿原(高位沼泽)及其演变示意图

第四节 苔藓植物的化学成分及其用途

一、苔藓植物的化学成分

目前已进行过化学研究的苔藓植物种类不多,主要因为它们分散生长,不易收集到足够量材料。从已分析过的种看,它们都不含毒素,而含有下列化学物质:

(一) 碳水化合物

主要有葡萄糖、果糖、蔗糖、麦芽糖,棉子糖、水苏糖,聚果糖等。

(二) 氨基酸

在毛壁泥炭藓(*Sphagnum imbricatum* Hornsch ex . Russ .)中含有与高等植物相类似的

游离的氨基酸。此外,泥炭藓目、真藓目和某些苔类中含有尿囊酸(allantoin)及尿囊素(allantoin)

(三) 脂肪酸及其衍生物

已有人从桧叶金发藓(*Polytrichum juniperinum* Willd.)、虎尾藓(*Hedwigia ciliata* Ehrh.)、塔藓[*Hylocomnium splendens*(Hedw.) Br.]及一种泥炭藓中分析出脂肪酸。此外在拟垂枝藓[*Rhytidiadelphus triquetrus*(L.) Warnst.]中还含有花生酸(arachidon)。

(四) 蜡质

拟垂枝藓、白发藓[*Leucobryum glaucum*(L.) Schimp]、蛇苔[*Conocephalum conicum*(L.) Dum]、温带光萼苔[*Porella platyphylla*(L.) Dum.]、花叶溪苔[*Pellia endiviaefolia*(Dick.) Dum]及溪苔[*Pellia epiphylla*(L.) Lindb.]中含有蜡质,这些蜡质主要系由具长链的正烷烃所组成。

(五) 萜类

有不少苔类植物体内含有挥发油,因此具有芳香气味。如蛇苔和齿萼苔[*Lophocolea bidentata*(L.) Dum.]有类似松节油的香气。芳香疣冠苔[*Grimaldia fragrens*(Balb.) Corda.]有类似松柏木的香味。革质花地钱[*Corsinia coriandrina*(Spreng.) Lindb.]有类似茺荑的气味。倒卵扭萼苔[*Plectocolea obovata*(Nees.) Mitt.]有类似胡萝卜的气味。罗伯氏皮叶苔(*Targionia lorbeeriana* K. Muell.)有类似梨酯的气味。经分析,这些挥发油中含有倍半萜、三萜类及三萜类化合物。

(六) 甾体化合物

从多种泥炭藓中分离出植物甾醇。

(七) 萜衍生物

在三角叶护蒴苔[*Calypogeia trichomanies*(L.) Cord.]中曾发现萜的衍生物。

(八) 类胡萝卜素

在许多苔类和藓类中发现下列几种类胡萝卜素: α -胡萝卜素、 β -胡萝卜素、叶黄素、玉米黄素、新黄素(Neoxanthin)及隐黄素(Cryptoxanthin)。

(九) 叶绿素

叶绿素 a 及 b

(十) 酚类化合物。其中包括黄酮、木质素、二氢芪等。

二、苔藓植物的用途

(一) 古代人对苔藓植物的利用

古代人对苔藓植物的利用早已开始,有些甚至一直流传到今天。在荷兰一度曾从比利时进口藓类,将其用柏油浸泡,用它来堵塞船缝。此法至少延续到16世纪。而在苏格兰北部,藓类用于此目的则一直延续到19世纪初。林奈也曾报导过,在斯堪的纳维亚半岛,人们将赤茎藓(*Pleurozium schreberi*)收集起来,用以堵塞墙缝,在建造土屋时也用于同一目的。在欧洲有大量的水生藓类如水藓(*Fontinalis antipyretica*)常被用来堵塞烟囱与墙壁之间的空隙,以便排

除热气,避免墙壁着火。因此,水藓学名的种加词“*antipyretica*”的含义即为“退热”和“抗火”的意思。在英格兰北部,人们用金发藓属(*Polytrichum*)藓类来作床垫,它远比稻草和麦秆为佳。而灰藓属(*Hypnum*)则常被用来塞枕头。“*Hypnum*”一词来自希腊文,其原意是“睡觉”。提普兰族人(北欧的一个民族)也用金发藓作床垫。当林奈在斯堪的纳维亚半岛旅行时也曾用过这种被褥,他说“我常常以赞赏的心情使用它,我想,我们的被子一定是受此启发而造成的。他们(指当地人)把床折起来,并用绳索捆好,以便带到下一晚睡觉的地方。如果睡久了,干燥了,压紧了,只要再用水湿润一下,又能恢复松软”。在英格兰北部,人们用金发藓编织门前的脚垫。在英格兰南部,人们用它做成小刷子,拭去床垫、窗帘、地毯的灰尘。有时还作为一种饰物悬挂室内。

在英国维多利亚时代,人们将藓类洗干净放在花盆四周,或裹在花束外面拿到市场上去卖。当时有一本书名为“采苔藓的人”的儿童读物,就是以此为背景写的。在20世纪初,美国波士顿妇女喜欢用进口的藓类制成的绳和绳装饰她们帽子的扣带。前者用的是大绢藓(*Pseudoscleropodium purum*),后者则用波叶平藓(*Neckera crispa*)。在纽约,于同一时期,市场上可以买到用万年藓(*Climacium dendroides*)扎成的球和用塔藓(*Hylocomnium splendens*)做成的花。新几内亚的土著还用藓类作装饰,在举行庆祝活动时他们头上放着很多苔藓作为头饰,苔藓有时还被染成褐色、紫色或蓝绿色,以备作装饰用。

在北美洲的印地安人用曲尾藓属的 *Dicranum bonjeanii* 作吸水剂,用长叶曲尾藓(*Dicranum elongatum*)做灯蕊,用真藓属(*Bryum*)、泽藓属(*Philonotis*)、提灯藓属(*Mnium*)和其它灰藓类的藓类捣碎做成药膏,用以治疗烧伤,减轻伤口的疼痛。还将藓类置于固定骨骼的夹板之下,起缓冲作用,减少振动。生活于北极地区的爱斯基摩人则用长毛砂藓(*Rhacomitrium lanuginosum*)做灯心,同时用它垫床,人死后也是躺在这上面进行火化的。

(二) 现代的用途

1. 苔藓的栽培

在日本,苔藓的栽培达到了最精致、完善的地步。人们精心挑选山石,树木造成园林景色,在树木和岩石上以及两者之间种上苔藓,给游人以一种恬静、清新的感觉。除了业余爱好者个人经营的小型苔藓花园外,在京都西郊的山脚下还有许多有名的大型苔藓公园,它们都被设置于寺庙周围,由于不断的清除杂草、枯枝落叶和碎砖断瓦,所以一片片藓丛长得很纯,如金发藓属(*Polytrichum*)、桧藓属(*Rhizogonium*)和提灯藓属常形成大片、美丽、柔软,状如地毯。白发藓属(*Leucobryum*)呈灰绿色,状如曲折起伏的小圆丘。鞭苔属(*Bazzania*)生长得也很茂盛。青藓属(*Brachythecium*)是最能抵抗践踏的,因此种在小径旁边,形成明显的带。在日本,由于对苔藓公园的高度重视,所以观众甚为踊跃。在东京的国家科学博物馆中有时还举行苔藓专门展览,也吸引了大批观众,据统计,两周来观众竟多达6万人次。

2. 在果园与牧场中的苔藓

在现代果树栽培(苹果和梨)技术中多采用铲割裸露或施洒除莠剂的办法清除杂草。用后一种办法常造成果树之间出现的土地,于是金发藓的某些种;仙鹤藓(*Atrichum undulatum*);和角齿藓(*Ceratodon purpureus*)便相继出现。此外占优势的常为真藓(*Bryum argenteum*)。这