

隐花植物学

下 册

G. M. 史密斯 著

科学出版社

隐花植物学

(下 册)

G. M. 史密新著

苔藓植物 廖邦杰 译

蕨类植物 李正理 译



科学出版社

1959



137447

McGRAW-HILL BOOK COMPANY, INC. 1955

定价：2.00 元

譯 者 前 言

本书原著为美国各大学孢子植物学普遍采用的教本，也是一部具有綜合性的孢子植物形态学方面的世界名著。全书以植物界的系統发育为綱而以孢子植物各类的个体发育过程来加以充实和验证，所以是一部簡明易讀、理論系統性較強的教学用书。当然，原著是作为美国大学用书来写的，取材与举例未必能完全符合我国的具体情况；但其主要内容确是研究孢子植物学方面必要的参考資料。目前，我国有关这方面的研究尚在萌芽时期，参考資料极感需要；因此，本书的譯出是符合客观要求的。

本书系根据 1955 年第二版譯出的。譯文上如有錯誤与缺点，請讀者随时函告或提出批評，以便更正。

譯者 1959.7.1.

目 录

译者前言.....	i
第一章 苔藓植物与蕨类植物	1
第二章 苔藓植物 緒論	4
第三章 苔綱	10
第四章 角苔綱	65
第五章 蘚綱	72
第六章 蕨类植物 -- 引言.....	100
第七章 裸蕨門.....	120
第八章 鱗叶門.....	135
第九章 芦木門.....	177
第十章 真蕨門.....	197

第一章

苔蘚植物与蕨类植物

苔蘚植物和蕨类植物在植物界的演化地位上較高于藻类植物，但較低于种子植物。这两类植物的演化地位較高于藻类的特征包括：具有不育性細胞组成的外壁的多細胞性器官；合子长期的保留在雌性生殖器官(頸卵器)中；胚胎期的孢子体亦存留于頸卵器中；以及孢子体至少在发育的初期系寄生在配子体上。种子植物比苔蘚和蕨类植物演化地位較高的特征包括：雄配子的轉移系經過雄配子体与雌配子体之間的一种管状的联系；雌配子体常存于孢子体組織中；产生种子；和孢子体的胚胎时期在发育的适当阶段中有生长上的暂时休止現象。

在苔蘚植物与蕨类植物中，不管这二者之間的演化上的关系如何(參閱第100頁)，蕨类植物的孢子体是远較苔蘚植物的为进化。苔蘚植物的孢子体在成长后不是一个独立生活的植物体，而是在发育期中或多或少地依賴配子体的营养而生活，很少具有无限生长的潛能；并且沒有分化为木質部和韌皮部的輸导系統。蕨类植物孢子体当成熟时常成为独立的植物体；依靠光合作用自給，具有无限生长的能力；且有分化为木質部与韌皮部的輸导系統。

自然系統中的地位 在植物的分类中，种是一个基本的分类单位(taxon)；由此集成为不同范畴的分类单位。由种組合为属，由属逐級向上构成其他的分类单位(科、目、綱)。最初将植物分成各种单位是完全依照人为的系統；其后，远在达尔文发表进化論之前，植物已被按照自然的系統来分类，而各种类羣的建立，也是認為系按照他們之間自然具有的相似性。

七、八十年前所提出的各种自然的分类系統，并不是已被放弃。将植物界中的隱花植物部份，分成为三門[藻菌植物門(Thallophyta)，苔蘚植物門(Bryophyta)，和蕨类植物門(Pteridophyta)]的分类系統，是在1880年起开始采用的，¹⁾其后即被广泛引用，或者在近代許多植物学教本中，形式上略加改变以后加以采用。近代植物学者对于苔蘚植物自成一类已属毫無疑問，但在本世紀的前一、二十年，植物学者对于藻菌植物和蕨类植物是否各成为一自然的門类已有怀疑。这些問題已在本书第一册第一章中討論过，但关于蕨类植物的部分，将仍在本册中加以重述，以便利于那些手边未有本书第一册的人的参考。

1) 此种划分为藻菌，苔蘚，蕨类三門的方法常被認為首先見于1883年 Eichler 著的“总覽(Syllabus)”第三版，因在1880年該书第二版中尚未有此意見。但 Schimper 在1879年植物界总覽(Synopsis)中已有此分类法。Thallophyta 一詞系 Endlicher 1836年所創議，他是作为一个界(kingdom)来命名的。Bryophyta 和 Pteridophyta 系1866年 Haeckel 所首創的(?)，但最初不是作为門(division)的地位。

蕨類植物門的正確性 長時期以來,真蕨、石松和木賊等植物被認為有足夠的親緣關係而應列于一門:蕨類植物門。對於蕨類植物門的正確性的問題開始是在 Jeffrey (1902) 指出維管植物 (Vascular plants) 有兩種基本不同的類型,他稱做兩種類型的“類族”。蕨類、裸子植物和被子植物是屬於蕨羣植物 (Pteropsida)。它們都具有大葉型,如維管中柱為管狀中柱時則有葉隙(參閱第 103 及 110 頁)。石松類和木賊類則屬於石松羣植物 (Lycopsida)。這些都具有小葉型,並且沒有葉隙。Jeffrey 并未指明此兩“類族”應分為門或亞門。Scott (1909) 才正式把它們分列為門,并也把木賊類植物列為一個獨立的門,稱之為楔葉羣植物 (Sphenopsida)。其后 Scott (1923) 也將裸蕨目 (Psilophytales) 提升為門,但仍用原來的名稱。

真蕨類、石松類和木賊類是從裸蕨植物分成三枝趨異演化的結果;種子植物則是一枝或一羣分枝的由真蕨類演化的結果。問題是在於一個綜合的羣類中的趨異分子應該佔有何種地位。有些學者 (Eames, 1936; Tippo, 1942) 把這樣綜合的羣類列為一個門:管胞植物門 (Tracheophyta), 下面再分為四個亞門,即裸蕨亞門 (Psilopsida), 石松亞門 (Lycopsida), 楔葉亞門 (Sphenopsida) 和真蕨亞門 (Pteropsida)。這樣把它們縮小為四個亞門是低估了它們彼此之間的分歧。著者的意見認為裸蕨類、石松類和楔葉類的差異已足夠各成為一門。此外,屬於真蕨類各羣中,也存在着差異程度上的問題。雖然蕨類植物為種子植物的祖先,但是可以認為有足夠差異,而自成為一獨立的門。其中明顯的區別是在配子的接合,系由於自由游動的精子;配子體在最初發育時或後來都進行獨立的生活;孢子體自合子到成長,并無休止生長的階段,並且沒有種子的構造。

最后,如果裸蕨類、石松類、木賊類和真蕨類都給以門的地位,則門的名稱究應如何命名?根據 1950 年國際植物命名規則,門的語尾應該是 -phyta, 而維管植物的各亞門的語尾應該為 -opsida。因此 Lycopsida 和 Sphenopsida 雖然已用做門的名稱 (Scott, 1909), 但是不妥當的。在較早的系統中,曾以 Lepidophyta 用以指石松羣, Calamophyta 指木賊羣。而門的名稱 Pteridophyta 則限于真蕨類。因為 Pteridophyta 一名詞曾用于包括所有維管隱花植物的一個門,所以建議僅包括真蕨類的門的名稱用 Pterophyta。裸蕨植物另列為裸蕨門 (Psilophyta)。

苔蘚植物和蕨類植物的大分類單位 關於苔蘚植物中的分綱,各方面尚沒有統一的意見。部分苔蘚學者把真苔類和角苔類合為一綱;另一部分人則把它們分成二綱。所有蘚類全部往往列為一綱;但也有列為三綱的。苔蘚植物的比較自然的分類,似應把真苔類和角苔類分為二個綱,而蘚類可成為一個綱。蕨類植物中的四個門的各個門中,其性質上的分歧不大,可不再劃分為不同的綱。苔蘚植物和蕨類植物的門、綱名稱列后:

苔蘚植物門 (Bryophyta)

1. 真苔綱 (Hepaticae) (苔類)
2. 角苔綱 (Anthocerotae) (角苔類)
3. 蘚綱 (Musci) (蘚類)

裸蕨門 (Psilophyta)

1. 裸蕨綱 (Psilophytinae) (裸蕨類)

鱗葉門 (Lepidophyta)

1. 石松綱 (Lycopodinae) (石松類)

蘆木門 (Calamophyta)

1. 木賊綱 (Equisetinae) (木賊類)

眞蕨門 (Pterophyta)

1. 眞蕨綱 (Filicinae) (蕨類)

参 考 文 献

- Bessey, C. E. 1907. *Univ. Nebr. Studies* 7, No. 4: 1—99. [Classification of plants.]
- Fames, A. J. 1936. Morphology of vascular plants. Lower groups. (Psilophytales to Filicales.) New York. 433 pp. 215 figs.
- Eichler, A. W. 1880. Syllabus der Vorlesungen über specielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik. 2d ed. Berlin. 47 pp. 1883. *Ibid.* 3d ed. Berlin. 68 pp.
- Haeckel, E. 1866. Generelle Morphologie der Organismen. Bd. 2, clx + 462 pp. 8 pl.
- Jeffrey, E. C. 1902. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B.* 195: 119—146, 6 pl. [Stelar theory.]
- Schimper, W. P. 1879. Palaeophytologie. In K. A. Zittel, Handbuch der Palaeontologie. 2, Lief. 1: 1—152. 117 figs.
- Scott, D. H. 1909. Studies in fossil botany. 2d ed. Vol. 2, London. 321 pp. 95 figs.
1923. *Ibid.* 3d ed. Vol. 2, London. 446 pp. 136 figs.
- Tippe, O. 1924. *Chronica Botanica* 7: 203—206. [Classification of plants.]

第二章

苔藓植物 Bryophyta

緒論

苔藓植物具有明显的,异形的世代交替现象,其中二倍体的无性世代(孢子体)与单倍体的有性世代(配子体)完全不同形态,但前者着生于后者体上且完全不成为独立生活的植物体。这样生活状态和蕨类植物以及更高等的植物相反。蕨类和种子植物的孢子体在成熟时期总是独立生活的。较苔藓植物高等的植物内部构造上分化成为木质部(xylem)和韧皮部(phloem),苔藓植物的构造上则没有这些组织。

苔藓植物的配子体具有绿色体,营养上是自给的,因此在成熟时也是独立生活的。部分苔藓植物的配子体呈叶状体形,没有根,茎和叶的分化。大多数苔藓植物具有分化的茎和叶,但没有真正的根,仅有单细胞行列构成的假根(rhizoids)。

所有的苔藓植物都是卵配生殖(oögamous),并且配子都从多细胞的生殖器官中产生的。这些生殖器官具有不育性的外壁细胞层,和藻类中常是单细胞构成的生殖器官,或是多细胞构成的,全部细胞都产生配子的完全不同。

苔藓植物的生活史 苔藓植物的生活史包括有规律的轮递的产生配子的世代和产生孢子的世代。这些最初是由 Hofmeister 在 1851 年搞清楚了(Hofmeister, 1851),但是联系到是由双倍染色体和单倍染色体的世代轮流出现的事实,一直到 1894 年才弄明白(Strasburger, 1894)。世代交替最重要的意义是:一个合子是从配子结合而构成的并且萌发成为孢子体,而孢子是从孢子体形成的并萌发成为配子体。至于说孢子体和配子体是否经常彼此轮替是次要的,因为在生命史中也可能在配子体产生孢子体之前有由营养繁殖过程构成的配子体出现。

另外营养繁殖也不是完全产生同样的世代。例如孢子体组织的无性芽可以产生配子体。象这样由孢子体不通过形成孢子而直接产生配子体的现象称做无孢子生殖(apospory),不经过配子的结合而直接由配子体产生孢子体的现象称做无配子生殖(apogamy)。无孢子生殖和无配子生殖在苔藓植物中是稀见的¹⁾。

不象蕨类植物那样并且多数记录都是在孢子体受伤的情况下而产生出配子体(Marchal and Marchal, 1911)。角苔纲中也常有无孢子生殖现象(Bornhagen, 1926; Rink, 1935)。

苔藓植物的起源 和蕨类植物相反,不曾发现化石的苔藓植物比现代的苔藓植物更原始些。因此,关于原始苔藓植物的特性和怎样方法产生的,就只有从现存植物

1) 这种现象的详细情况参阅本书 114—116 页。

的比較形态和个体发育的过程来作討論的基础了。除了少数 (Haskall, 1949) 主张苔蘚植物起源于蕨类植物的以外, 絕大多數的人相信苔蘚植物是从藻类植物发生的。通常认为这种藻类就是綠藻类 (Chlorophyceae), 因为藻类中惟有綠藻类植物具有和苔蘚植物相同的叶綠素 (chlorophyll) 和叶黄素 (xanthophyll) (Strain, 1948)。

有一时期, 通常认为卵配生殖的藻类可由水中向陆地轉移, 然后通过演化成成为具有苔蘚植物特征的有性生殖器官的有性植物体。和轉移的同时就产生了具有苔蘚特征的世代交替。其实也不必设想作为祖先的藻类是卵配生殖的; 也可能原先是同配生殖的, 而在迁移陆地之后才变为卵配生殖的。在多种独立系統的藻类中都可以有从同配生殖演化为异配生殖, 就証明这种变化是随时可以发生的。在亲緣不相近的綠藻种羣中, 如: 胶毛藻科 (Chaetophoraceae), 刚毛藻目 (Cladophorales) 和石莖目 (Ulvales) 均有世代交替現象的出現; 因此, 苔蘚植物的世代交替很可能是在藻类祖先的有性叶状体已发展到一定的程度, 即已不是藻类而是足够地已可认为是苔蘚。因为有这样的可能, 所以最好把两个世代可能的起源分別开来討論。

配子体的起源 关于古代苔蘚植物配子体的构造有两种对立的看法: 一种看法是 (Church, 1919; Evans, 1939; Harris, 1938; Kashyap, 1919; von Wettstein, 1908): 原始苔蘚植物的配子体是直立的有叶的植物体。另一种看法是 (Campbell, 1891, 1918, 1936; Cavers, 1910):

它們是简单的叶状体构造, 沒有外部和内部的分化現象。假如原始苔蘚植物的配子体是一种直立的有叶的植物体, 則对于現存的任何綠藻类的关系来



图 1 假想的陆生的綠藻或有假設的配子囊, 从这些配子囊可以发展成为苔蘚植物的精子器和頸卵器。

談都是一种大的飞跃。另一方面, 一种由薄壁細胞組成的陆生綠藻, 如: 佛氏藻 (*Fritschella*) (Iyengar, 1932; Singh 1941, 1947) 就表現出一种演化傾向的开始, 令人可以推断原始苔蘚植物有简单的叶状的配子体。

在同形配子或异形配子多細胞的綠藻中, 叶状体的大多数細胞均可能产生 1—多数配子, 并且是多数邻近的細胞同时进行的。但是在苔蘚植物中就絕對不同了, 它們的生殖器官是多細胞的, 并且表面細胞成为不育性的外壁层。最令人注意的假說 (Davis, 1903) 以解释苔蘚植物有性生殖器官特征的起源的是认为苔蘚植物的頸卵器和精子器是基本上近似于自多細胞的配子囊, 有同于水云 (*Ectocarpus*) 配子囊的外形, 其外壁細胞不育化而产生的。这个假說的弱点是这样的配子囊虽然在褐藻中是普遍的, 但在綠藻中是沒有的。此外却有些分枝的胶毛藻科 (Chaetophoraceae) 它們同形配子的形成仅限于小形細胞的枝, 并且每一細胞仅产生一个游动配子 (swarmer)。也有一些絲状綠藻的生殖部分超过一个細胞寬。因此, 从綠藻产生一种具有苔蘚类型的植物体, 它有較大的个体, 上面附有圓筒形、多細胞的、而且超过一細胞厚的、产生配子的突出物, 就不是不可能的 (图 1)。配子囊的假說认为一部分的突出物产生

泳动的雄配子,其他可产生同形或较大形的泳动的雌配子。在两种突出物中,表面的细胞都失去它们产生配子的能力而构成不育层(外壁)而包被能育的细胞。雄性突出物中全部能育的细胞保存了产生配子的能力,就构成了苔藓植物精子器的形式(图2)。颈卵器的演化就伴有在突出物中除了最下面细胞产生雌配子外其余原属于能育的细胞又继续有不育化的现象。这一个单细胞仍保留能育性,但失去形成鞭毛的能力,并一直留存在雌性突出物之中,就成为卵。根据这种建议,颈卵器的颈沟细胞

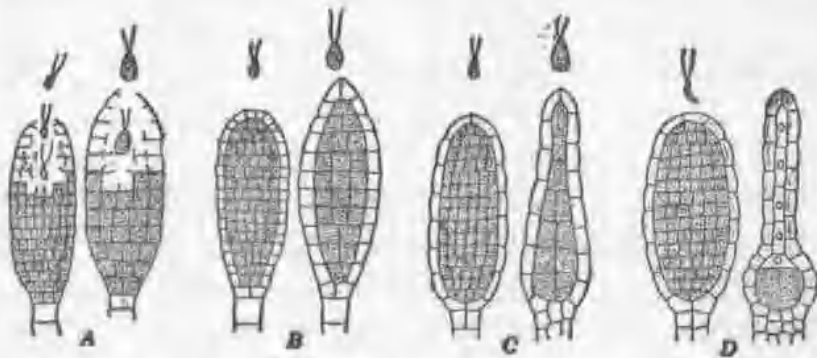


图2 表示苔藓植物有性生殖器官起源的假说的略图。

(neck canal cells), 腹沟细胞(venter canal cells)和精子器中最初形成的能育细胞是同源的。支持这种苔藓植物生殖器官起源的证明是从多种苔类和藓类变态的生殖器官中获得的(Bryan, 1927; Florin, 1923; Haupt, 1926, 1943; Holferty, 1904; Meyer, 1912)。这种反常的生殖器官常常是颈卵器。有时是在最下面的细胞以外的细胞又成为能育的。有时这些细胞就成为卵,但最常见的是又继续分裂构成大片的方块形细胞和在精子器中所见到的一样(图3)。表面细胞又回复成为能育的现象是不常见的,只报告过极少数的例子(Meyer, 1912)。



图3 蔓灯藓(Mnium)变态的颈卵器表示类似精子器的内部组织。

孢子体的起源 有一时期普遍地相信在自藻类祖先发展成为最初陆生植物迁上陆地之前,植物界是没有世代交替现象的。我们现在知道具有独立生活的配子体和孢子体世代之间的交替现象在不同演化系统的水生绿藻类之间是存在的。所以从水生环境到陆生环境的转移对于世代交替现象的出现并不是重要的。有些具有世代交替的水生藻类是同形的交替,它们的两个世代是同形同大的;另一些是异形的交替,它们的两个世代是不同大小和构造的。

许多著者对于苔藓植物孢子体的起源的意见都纠缠于有关孢子体特性的下列两种学说:根据变化(同原)学说[modification (homologous) theory] 孢子体是配子体

的直接变化。这种学说的维护者认为：孢子体应作为一个中性的世代，它最初的作用是产生孢子。支持变化学说的证据是曾经从藻类，苔藓和蕨类获得。这包括在某些藻类中同形的交替现象，苔藓植物孢子体具有光合作用，蕨类植物配子体中具有管胞并有无配子生殖和无孢子生殖的现象。对变化学说坚持的人们（Church, 1919; Fritsch, 1945; Zimmermann, 1932），他们推测原始陆生植物（苔藓植物或是颈卵器植物）的性质认为两个世代应是同形的，独立生活的和外形上有些复杂构造的。当孢子体逐渐永久的附属于配子体，并部分的依赖配子体而生活，结果就使孢子体逐渐失去复杂性。

根据内展（对抗）学说 [intercalation (antithetic) theory] 认为孢子体是一种完全新生的构造，在两个配子体世代之间发展而成的。苔藓植物孢子体的出现是在配子体已经产生颈卵器之后，合子留存在颈卵器之中，不立即作减数分裂，而作有丝分裂构成相当数量的双倍体细胞，每个细胞再经减数分裂形成 4 个孢子。结果就产生一个和配子体构造不同的、简化的孢子体，其所有的细胞都是孢子组织。从这样构造可产生一种孢子体，其表面不成为孢子组织而转化为不育性的。孢子体更进一步的演化是孢子组织中不育的部分增加，结果，在较高级的苔藓植物的孢子体就分化为基足（foot），蒴柄（seta）和孢蒴（capsule）。和变化学说相反，赞成内展学说的认为孢子体是通过孢子组织的逐渐不育化，由简单趋向于复杂的。这种学说的证明是不育化的现象在发育不正常的孢子体中可以见到，如光萼苔（*Porella*）（Anderson, 1923）中，即有基足和蒴柄的内部是配子组织的。

苔藓植物的演化（图 4）苔藓植物中有三条主要的演化趋向（苔类，角苔类和藓类），究竟在三条演化趋向中那一条是生存苔藓中最原始的，这就要看根据把那样当做配子体的原始类型，和把那样当做孢子体的原始类型。著者的意见，认为最原始苔藓植物的配子体是一种简单叶状的植物体的看法是较妥当的，而且根据内展学说，最原始的孢子体应是简单的球形类型。根据这样的建议，最接近原始类型的苔藓植物应是苔类。那就是最简单的配子体应属于囊果苔科（*Sphaerocarpaceae*），最简单的孢子体应属于钱苔科（*Ricciaceae*）（关于孢子体简化情况究竟是原始现象还是退化现象的讨论，请参阅 20—21 页。）

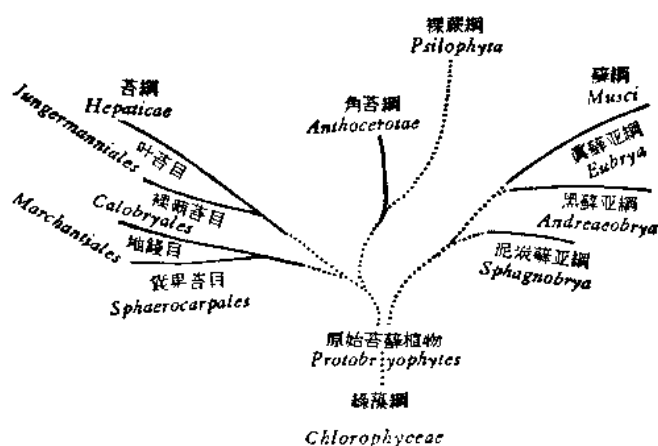


图 4 苔藓植物中内在演化关系的示意图

Lotsy (Lotsy, 1909, 88 页) 曾建议比现在生存的苔藓植物还要原始的假想苔藓植物是合併简单的配子体如囊果苔和简单的孢子体如钱苔科的类型构成幻想的属：囊果钱苔（*Sphae-*

ro-riccia)。

若是两个世代同时加以考虑,则生存苔类中最原始的可算是囊果苔目。地錢类的苔类具有一种特征,就是具有外形简单而内部复杂配子体。在生殖器官构造上和孢子体孢蒴具有外壁层是和囊果苔类相似的,这就提供了这两者之间是有亲缘关系的。有性生殖器官在个体发育过程中所显示的现象,特别是精子器和孢子体中孢蒴的构造指出叶苔目(Jungermanniales)和裸蒴苔目(Calobryales)与其他苔类的亲缘关系是疏远的。著者的意见这两目在苔类中是比较高级的类型,但必须指出有些人认为它们是最原始的(参阅 11—12 页)。无论苔类的内在的演化关系怎样,苔类总是侧生的演化的盲枝。

藓类看来也同样是一个侧生的演化盲枝。它们的配子体是特别的复杂而且内部组织有分化现象。它们中大多数的孢子体和任何一种苔类比较都有较多的组织分化。但是,所有藓类的孢子体的生长都是有限制的。有人曾设想藓类是从有茎叶分化的苔类(叶苔目,裸蒴苔目)发生的,但是,这样设想,从有性生殖器官的个体发育过程和胚体的初期发育看来,未必可能。最可能的,是设想藓类是由苔类的祖先趋异发生的,而不是由现在生存的苔类发生的。

角苔类的配子体,除开它们的有性生殖器官沉没在配子体组织之内而外,和其他叶状体的苔类是极相象的。相反地,角苔类的孢子体具有无限制的生长,这和其他苔藓比较起来是较高级的类型。因为配子体的相似和有性生殖器官的发育过程,角苔类可以认为是与囊果苔目和地錢目同一个发展路线的原始苔类的一个分支。

苔藓植物的分类 通常习惯把苔藓植物分为二纲:苔纲和藓纲。近来渐趋向于建議(Howe, 1899)把角苔类放在和苔纲和藓纲同等的分类地位上。

藓类中有三条明显的分支。三个分支的差异包括:孢子组织层的起源,孢蒴裂开的形式,假蒴柄的有无和原丝体的构造各方面。有些苔藓学者建議(Schaffner, 1927, 1934)这些差异足可把藓类分为三个纲;但是,从三者的演化关系看来,最好把它们放在亚纲的地位统属于藓纲较好。若是把苔藓植物分为三个纲,它们的特征如下:

苔纲(Hepaticae)有背腹分明的配子体,外形简单或分化为茎和叶。配子体内部是均一的或有几种组织。生殖器官除顶生的外,是常由叶状体的背部的表面细胞形成的。孢子体可能是简单的或是有基足和孢蒴;或是有基足,蒴柄和孢蒴。任何一种,在生长上都是有限制的,并且孢原组织是从胚体的蒴内层(endothecium)产生的。

角苔纲(Anthocerotae)有外形简单,内部构造均一,背腹分明的配子体。生殖器官埋藏于配子体中,雌性的由叶状体背部的表面细胞形成,雄性的则由表皮下层细胞形成。孢子体分为孢蒴和基足。孢蒴的下部是分生组织而且继续向上生长。孢蒴的孢原组织是从胚体的蒴周层(amphithecium)产生的,而且环绕着中部的蒴轴(columella)。

藓纲(Musci)的配子体是在匍匐生长阶段(原丝体 protonema)上产生直立的、有性世代的分枝,这些继续生长,在匍匐部分消失后,就成为独立的植物体。有性世代的分枝有茎和叶的分化,通常放射对称,生殖器官由茎的顶端表面细胞产生。孢子

体的生长是有限制的,孢子体分为基足,孢蒴或基足,蒴柄和孢蒴。孢原組織由胚体的蒴内层或蒴周层产生。无论怎样,总是围绕蒴轴的。

参 考 文 献

- Anderson, Flora 1923. *Proc. Ind. Acad. Sci.* 1922: 261—262, 1 fig. [Abnormal sporophytes.]
- Bornhagen, Hedwig. 1926. *Biol. Zentralbl.* 46: 578—586, 7 figs. [Apospory.]
- Bryan, G. S. 1927. *Bot. Gaz.* 84: 89—101, 20 figs. [Abnormal sex organs.]
- Campbell, D. H. 1891. *Ibid.* 16: 323—333. [Interrelationships.]
1918. The structure and development of mosses and ferns. 3d ed. New York, 708 pp. 322 figs.
1936. *Bot. Rev.* 2: 53—66. [Interrelationships.]
- Cavers, F. 1910. *New Phytol.* 9: 81—112, 157—186, 193—234, 269—304, 341—353, 54 figs. [Interrelationships.]
- Church, A. H. 1919. Thalassiophyta and the subaerial transmigration. *Oxford Bot. Mem.* No. 3, 1—95.
- Davis, B. M. 1903. *Ann. Bot.* 17: 477—492, 2 figs. [Origin of sex organs.]
- Evans, A. W. 1939. *Bot. Rev.* 5: 49—96. [Classification.]
- Florin, R. 1923. *Ark. Bot.* 18, No. 5: 1—58, 1 pl. 25 figs. [Abnormal sex organs.]
- Fritsch, F. E. 1945. *Ann. Bot. N.S.* 9: 1—29, 22 figs. [Origin of Bryophyta.]
- Harris, T. M. 1938. The British Rhaetic flora. London, 84 pp. 5 pl. 26 figs.
- Haskall, G. 1949. *Bryologist* 52: 49—57. [Origin of Bryophyta.]
- Haupt, A. W. 1926. *Bot. Gaz.* 82: 30—54, 2 pl. 16 figs. [Abnormal sex organs.]
1943. *Bryologist* 46: 139—141, 4 figs. [Abnormal sex organs.]
- Hofmeister, W. 1851. Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen (Moose, Farn, Equisetaceen, Rhizocarpeen, und Lycopodiaceen) und der Samenbildung der Coniferen. Leipzig, 179 pp. 33 pl.
- Holferty, G. M. 1904. *Bot. Gaz.* 37: 106—126, 2 pl. [Abnormal sex organs.]
- Howe, M. A. 1899. *Mem. Torrey Bot. Club* 7: 1—208, 35 pl. [Hepaticae and Anthocerotae of California.]
- Iyengar, M. O. P. 1932. *New Phytol.* 31: 329—335, 1 pl. 2 figs. [Frittschiella.]
- Kashyap, S. R. 1919. *Proc. Asiatic Soc. Bengal N.S.* 15: cli-clxvi. [Origin of Bryophyta.]
- Lotsy, J. P. 1909. Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Jena, 902 pp. 553 figs.
- Marchal, E., and E. Marchal. 1911. *Bull. Cl. Sci. Acad. Roy. Belgique* 1911: 750—778, 1 pl. [Apospory.]
- Meyer, K. 1912. *Bot. Zeitschr. Moskau* 1912: 177—187, 12 figs. [Abnormal sex organs.]
- Rink, W. 1935. *Flora* 130: 87—130, 28 figs. [Apospory.]
- Schaffner, J. H. 1927. *Ohio Jour. Sci.* 27: 249—261. [Classification.]
1934. *Quart. Rev. Biol.* 9: 129—160, 2 figs. [Classification.]
- Singh, R. N. 1941. *New Phytol.* 40: 170—182, 49 figs. [Frittschiella.]
1947. *Ann. Bot. N.S.* 11: 159—164, 11 figs. [Frittschiella.]
- Strain, H. H. 1948. *Year Book Carnegie Inst. Washington* 47: 97—100. [Pigments.]
- Strasburger, E. 1894. *Ann. Bot.* 8: 281—316. [Alternation of chromosome numbers.]
- Weustein, R. von. 1908. Handbuch der systematischen Botanik, 1st ed. Leipzig, 577 pp. 369 figs.
- Zimmermann, W. 1932. Phylogenie. In F. Verdoorn, Manual of bryology. The Hague, pp. 433—464, 8 figs.

第 三 章

苔 綱 Hepaticae

特性 苔类配子体的外形是很分歧的,但是除开少数例外,它們在背腹分化上基本上都是相似的。生殖器官是背生的,或生在前端的,并且是从单一的原始細胞形成的。

孢子体的生长是有限制的,也就是沒有分生組織的分化。所有的孢原組織都是从胚体的蒴內层产生的。和其他的苔蘚植物不同的是孢子体抱蒴部分的孢原組織中沒有不育性的蒴軸。

本綱植物全世界約有 225 属, 8,500 种。

存在 温暖气候地区的苔类多限于阴湿土生的生境,那里,夏季时,基質常是潤湿的。这类生境包括湿原,沼泽,沟谷兩側壁,阴湿的石壁,浓密森林中的腐木上,树干基部或林地上。少数苔类是真正的水生而且飘浮在水面上的,例如某种錢苔 (*Riccia*)*;或如紐苔 (*Riella*) 完全沉生水中。

并不是所有的苔类植物仅限于在常有水的生境才能生长。假平叶光萼苔 [*Porella platyphyllodea* (Schwein.) Lindb.]** 就是一个例子,它的叶状体生于石上或树干上能抵抗干旱达数月之久而沒有显著的損害。在温带有較长的干燥的夏季的地区如加利福尼亚地方,裸露田野及空曠山谷的苔类在旱季开始时即干縮,整个夏季均呈休眠状态。这些配子体的成熟部分均死去,但其頂端部分的組織則仍生存,并在湿润时又能恢复生长活动。因此,在雨季开始时,在令人惊讶的短時間內即可見到完全发育的叶状体并生有成熟的生殖器官。

从地理分布的观点而言,在热带地区,属的数量远远超过世界的其他地区。两个区域具有极丰富的苔类:美洲热带和东印度羣島(按即印尼羣島),有莖叶分化的叶苔类的属(約有 180 属)的地理分布研究得比較詳細些 (Fulford, 1951)。这些属中有些属是世界各地均有的 (cosmopolitan), 凡是气候适宜生长的地方均有。其他的属都是特有的 (endemic), 有一定的連續的或不連續的地理分布。图 5 表示有莖叶分化的叶苔类中特有属的分布,以显示热带苔类植物的丰富,并表示热带美洲是各地区中

* 这里所指錢苔属,可能包括浮苔属 (*Ricciocarpus*) 在內。——譯者註

** 在我国这类的例子很多:例如光萼苔属的平叶光萼苔 [*Porella platyphylla* Lindb.] (北部),尖叶光萼苔 [*Porella urophylla* (Mass.) Chen] (中部,北部),毛叶光萼苔 [*Porella ciliatodentata* Chen] (长江流域),黄色光萼苔 [*Porella pallida* (Nichol.) Chen] (南部)。另外多数树生或石生的耳叶苔 (*Brullonia*) 和戴菊苔 (*Ptychanthus*), 和石生的广萼苔 (*Chandanthus*) 和羽叶苔 (*Herberta*) 均具有极强的耐旱性。——譯者註

最丰富的。不連續的地理分布常見于南半球，一属的各种往往見于各洲。不連續分布中稀見的类型是同一属，既見于北温带又見于南温带，但中間过渡的热带却没有。

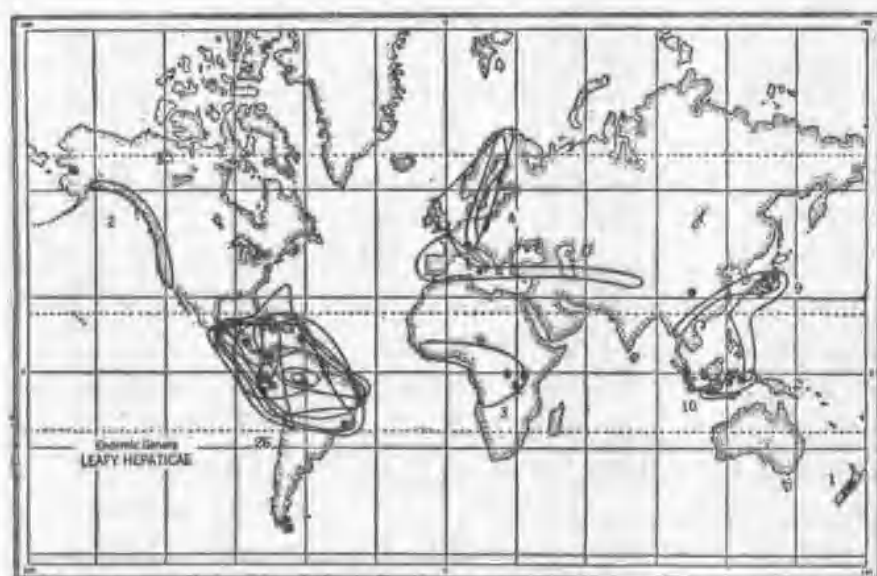


图 5 地理分布图，表示全世界具茎叶分化肝苔类的特有属的分布。图中数字表示各地区特有属的数量。^{*}

化石苔类 和蕨类植物比較起来，已知的化石苔类是很少的，并且除了 *Naiadita* 以外都是仅发見营养体。已知道最古老的苔类化石是在上石炭紀 (Walton, 1925)。这是属于腋蒴叶苔类 (*Anacrogynous Jungermanniales*)，并且其中的种都和近代生存的属相似，如片叶苔 (*Aneura*) 和爪哇苔 (*Treubia*)。和地錢目相似的属是直到下白堊紀才找到 (Steere, 1946)。*Naiadita* 属具有頸卵器和成熟的孢子体的配子体发现广布在侏儸紀地层中。这种苔类曾經列于囊果苔目 (Harris, 1938)，但是看来也頗有理由认为和裸蒴苔目很接近。

配子体的演化 因为所有发見的化石都类似现代的类型，关于原始苔类的形性怎样，就只有从現在的苔类中推求。誠如前面 (5 頁) 已經提过的，关于原始苔类配子体的形性有两个对立的学說。

一个学說认为苔类的原始配子体是简单的、匍匐的、有背腹面的叶状体构造。最近似的形式在今天的片叶苔 (*Aneura*) 或叉苔 (*Metzgeria*) 属 (Campbell, 1891, 1918) 中可以見到，或如在囊果台 (*Sphaerocarpus*) 属中的，但没有有性生殖器官的总苞 (Cavers, 1910)。从这样构造出发保存着叶状体的外形，但在内部构造上深入分

* 图中所表示的关于我国苔类的分布情况是不完整的。根据中国科学院植物研究所青藓标本室的历年資料的研究，原日本全部特有属例如囊蒴苔 (*Trichocoleopsis*)，新蒴苔 (*Neotrichocolea*)，牧野苔 (*Makinoa*)，魏氏苔 (*Wienerella*) 完全在我国均有广大分布，并且可能我国中部是这些苔类系統发育上的原产地。——譯者註

化,性器官再聚集成生殖托,这就演化成地錢类一派了。若是在外形上发生細致的分化,而保留内部构造上簡單,則就构成叶苔类一派,并且可以高度发展成为直立的具叶的形式。

另一学說,最初由 von Wettstein 提出假設 (von Wettstein, 1908, p. 43; 1911, p. 282), 认为苔类的原始的配子体的形性近似于直立的,具叶的叶苔类的形式。这一学說有多数人贊同 (Church, 1919; Evans, 1939; Harris, 1938; Kashyap, 1919), 虽然,在較細的情节上是有不同意見。通常认为现代苔类中象有直立而且辐射相称的配子体的美苔 (*Calobryum*) 类型 (参閱 58 頁) 就很近似于苔类的原始配子体。通常也认为象这样直立有三行叶子的叶状体可以轉变为匍匐生长,并且腹面的叶子逐漸形体变小,最后消失。与之同时,莖可扁化,侧叶也可变小,以至成为乳头,或完全消失。这种类型再配合上内部組織上的分化,就成为地錢的一派。通常也认为它們叶状体腹面的鱗片可以是原来腹叶轉化的。认为苔类源于綠藻类 (*Chlorophyceae*) 是比认为源于褐藻类或其他藻类有較充足的理由。虽然在褐藻和紅藻中叶状体已具有軸与叶的分化,这些在綠藻中尚是沒有的。在綠藻中,苔类可能起源于一种綫形分枝的,而且具有单細胞的叶状体的綠藻。綠藻中具有皮部的輪藻除外,其他沒有傾向于綫形分枝的,并且超过一个細胞厚的*。但也有綫形綠藻类有較厚的壳状的叶状体。因此看来原始苔类的配子体是叶状体的比是莖叶分化的較多可信。为此,苔类中配子体的演化是向繁复演进的而不是向簡化演进的。

孢子体的演化 因为苔类中所有的各种孢子体的类型在地錢目中均有,所以这个目可以作为苔类孢子体演化的例証。在这些孢子体行列中,最簡單的类型是錢苔 (*Riccia*) 型,相反的是地錢 (*Marchantia*) 孢子体的类型。許多苔蘚学者 (Evans, 1939; Kashyap, 1919; Meyer, 1931; Verdoorn, 1932) 同意 Goebel (Goebel, 1910) 的意見,根据配子体的比較,把背托苔 (*Preissia*)**和地錢 (*Marchantia*) 认为是地錢目的近乎原始的类型。根据这种建議,孢子体的演化是退化的趋向,即从地錢中的复杂到錢苔中的簡單。

另一部分人 (Bower, 1908, 1935; Campbell, 1918; Cavers, 1910) 认为孢子体的演化是和上述相反的。他們认为錢苔科的孢子体是最原始的。这里,仅有胚体的表面細胞成为不育組織,而且孢原細胞直到孢子体成熟时才行减数分裂。这样孢子体和花地錢 (*Corsiniaceae*) 和紫背苔 (*Plagiochasma*) (两者均屬地錢科的) 是被认为地錢目中最原始的,仅有胚体的下基部 (hypobasal) 发展成为不育性組織。其中, (图 21 g, 28 頁) 不育性的下基部成为小形吸收器官 (基足), 沒有蒴柄 (蒴柄的意义是一种构造可以伸长并使孢蒴推出配子体組織之外)。在这些孢子体中,孢原細胞不经过

* 最近日本苔蘚类学者服部新佐,高木典雄和井上浩在日本中部高山地带岩石上及瑞典苔蘚学者 Persson 在北美加拿大西部沙罗特后羣島发现有具有三列細叶,莖有分枝,无假根的苔类,外形极似藻类,但有頸卵器,經服部新佐和井上浩訂名为 *Takahia lepidosoides* Hatt. et Inoue (原属名系紀念最初采得此苔类的高木典雄,中名建議可命名为藻苔) 虽尚未能見到它的孢子体,但就其形体而論,可认为系一种古代藻类和原始苔类的孑遺种类型。——譯者註

** 本属在我国尚未見紀录,但在我国东北和阿尔泰山区很有发现可能。——譯者註