

苔 蘚 植 物 概 述 (下)

賴明洲

國立自然科學博物館籌備處

伍、角苔類概說

角苔類一般均生長於潮濕的地面上。葉狀體有背腹之分，扁平、質脆、外形輪廓近於圓形而稍作波狀，邊緣不規則兩叉分歧而多少呈瓣裂狀或撕裂狀。配子體皆由數層細胞組成；不具有中肋；內部組織無任何分化。體內細胞中一般均具有一個大形葉綠體，其內並含有一枚明顯的澱粉核（Pyrenoid），此為所有苔蘚類之中所特有者，有將葡萄糖轉化為澱粉的功用。有些種類在葉狀體的背面有小突起，內為充滿黏液之細胞腔，其裂口朝向腹面，腔內有內棲藻類（Endophytic algae）葛仙米群體生長，因此之故，致外觀上配子體呈暗綠色。

大多數的角苔類，其藏精器及藏卵器都生長於同一植物體上，但各自成群生長。二者的發育都在葉狀體背面之內進行，故藏精器及藏卵器都埋陷於葉狀體背面之組織中。成熟的孢子體呈現高度的組織分化（圖9）。整個蒴內層發育為不孕性組織的蒴軸（Columella）部分，其由縱長而厚壁之細胞構成，具有輸導的功能。蒴周層的外層為蒴壁之起源細胞，內層為原孢。成熟的孢子體，其蒴壁有4至6層細胞之厚；其最外層為表皮，由形狀縱長而胞壁角質化的細胞組成，其下的數層細胞為薄壁組織。原孢發育為拱蓋整個蒴軸的孢原組織，除形成為孢子母細胞外，一部份的孢原組織之細胞分裂，並伸長為不孕性的假彈絲（Pseudolaters）。在孢子體發育之早期，於相當蒴柄之部位，保持繼續不斷向上分裂生長的功能，稱為生長帶

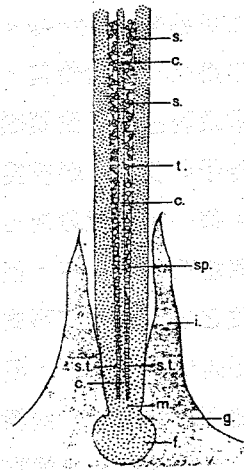


圖9. 角苔孢子體之縱切面。
c. 蒴軸；f. 吸足；g. 配子體；i. 苞膜；m. 生長帶；s. 孢子；sp. 孢子母細胞；st. 孢原組織；t. 四分孢子。

(Meristematic zone)，致孢子體的基部可不斷生長而繼續延伸孢蒴的長度。孢子體基部的細胞保持為胚體時期之狀態，其內僅顯示有蒴軸、孢原組織及蒴壁早期分化的開始而已。孢子體基部的鄰近配子體組織形成為鞘狀的保護構造，稱為苞膜 (Involucre)。孢子體的延伸期間可持續數月之久，成孢作用 (Sporogenesis) 及孢子的散放為持續狀且緩緩進行，而非如一般苔蘚類之於同一時期內進行完畢。孢蒴的蒴壁細胞含有葉綠體以進行光合作用，此對於孢子體之營養功能扮演相當重要的角色。成熟的孢子體呈長柱針刺狀，綠色，其頂端部分的孢子先行逐漸成熟後，周圍的組織亦逐漸失去葉綠素而呈褐色及乾枯狀態；表皮細胞的胞壁變厚，而孢子體表面的若干縱向淺溝處內的縱列細胞之間的胞壁仍維持薄壁，孢蒴就延此上端向下延伸開裂。蒴瓣 (依據種類之不同而可為 2 片、4 片或以上) 及假彈絲的各自呈現扭曲及吸濕運動皆有助於孢子的散放。裂開的蒴瓣於最頂端之處可維持連結或為相互分離。蒴軸宿存變黑而位處開裂的蒴瓣中央，角苔 (*Phaeoceros laevis* (Linn.) Prosk. subsp. *carolinianus* (Michx.) Prosk.) 在市郊或屋角陰濕的地上或花房的花盆內到處可見。

陸、蘚類概說

泥炭蘚屬 (*Sphagnum*) 喜生長於沼澤酸性的環境。在沼澤區域地層中長期積聚一種半腐化的植物物質，稱為泥炭 (Peat)，為形成煤炭之前之初期產物，係植物殘體，草本及苔蘚類受到緊壓堆積而形成。沼澤地豐富生長的本屬蘚類亦因之得名稱作泥炭蘚。孢子萌發後，形成為扁平、綠色、葉狀之原絲體，而非如一般蘚類皆形成絲狀的原絲體。每一原絲體最後可由一底部邊緣細胞發生出單一個莖葉狀配子體。葉片僅為單層細胞厚，且沒有中肋之分化。最初形成之幼葉，起初其所有細胞均為相同形狀及大小，但在成熟之葉其細胞則分化成二種不同形狀。有些細胞變成無色較大而為偏斜菱形，老化後已失去細胞質，細胞壁上並有明顯加厚之網狀螺旋紋及圓形穿孔，稱為儲水細胞 (Water-storage cells) (圖 10)。泥炭蘚所具有之特異的吸儲大量水分的性質 (據試驗，泥炭蘚保持之水分量可高達其自身乾重之 16~25 倍，或甚

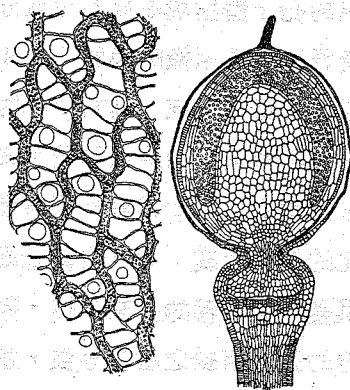
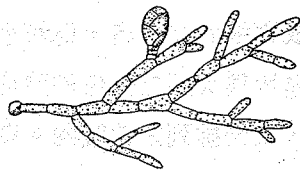


圖 10. 泥炭蘚類之葉細胞型式及孢子體。

至可高達200倍之多），即大部分靠此種細胞之作用。相間於這種大型無色細胞之周圍而成網眼狀排列者，為較小而長形之綠色細胞。泥炭蘚之所以常呈灰綠色或淡黃綠色，即是因為大型之無色細胞佔葉之絕大部分之故。藏精器發生於接近頂端較短之特殊側枝上，緊密排列之葉腋內。藏卵器通常3枚連生於接近主莖頂端較短的側枝叢中。受精後，僅由頂生之藏卵器中之合子發育成孢子體；側生之兩個雖然受精，但並不發育為孢子體，而與頂生藏卵器並存一段時期後，停止生長而萎縮。孢子體發育之初，上部分化為蒴內層與蒴周層。中央佔據孢蒴之絕大部分者為由整個蒴內層產生之不孕性組織，稱為蒴軸（Columella）。孢原組織自蒴周層之最內層產生，有2至4層細胞厚，覆蓋於蒴軸而成圓頂狀，蒴軸上部不穿過孢原組織。蒴周層之外部則形成為孢蒴之壁，有5至7層細胞厚，為綠色之組織，有細胞間隙。孢原組織外有一層明顯的營養層（Tapetum）。在孢子體（圖10）基部，吸足相當顯著而為球形膨大之物，然蒴柄（Seta）不發達，僅為極端短小而狹窄之頸狀部分。孢蒴為圓球形，表面之細胞其細胞壁均變厚，且孢蒴的表面也變成黑褐色或黑色。在孢蒴頂端與真蘚類一樣地具有一環特殊細胞，稱為環帶（Annulus），其細胞仍為薄壁。環帶處的細胞斷裂後，孢蒴上部的蒴蓋（Operculum）掉落，使其內孢子散出。在孢蒴未開裂之前，於孢子成熟後，長有孢子體之側枝頂端處可伸出生長迅速的長柄，稱為假蒴柄（Pseudopodium），將整個孢子體從莖葉狀配子體中高舉突出。一般認為泥炭蘚類是一個綜合了苔類與蘚類特徵的複合群。

黑蘚屬（*Andreaea*）主要產於寒冷地帶，在溫帶則僅侷限於高海拔山岳地帶。臺灣產有3種，僅可見於中央山脈海拔三千公尺以上之高山嚴寒地帶乾旱的暴露岩壁上。植物體微小，黑綠色，叢生。孢子萌發後，發生類似泥炭蘚之葉狀體狀的原絲體，其上有多數枝芽，由之長成多數莖葉狀植物體。大部分的種類為雌雄同株，但藏精器與藏卵器各著生於不同之枝條頂端。孢子體之發育在某些方面各與真蘚類、泥炭蘚類及葉苔類有密切關連。孢原組織衍生自蒴內層之最外層細胞而與真蘚類相同。然蒴內層之大部分形成為中央之圓柱形蒴軸，孢原組織則形成為圓頂狀而覆蓋於其上。蒴柄發育不全而由莖葉狀配子體伸出之假蒴柄代其作用，將孢蒴高舉。孢蒴成熟後，其開裂方式係藉蒴壁四縱裂為之，然其裂瓣並不完全脫開而在頂端部分連接一起，而且裂瓣之張閉對水濕之改變非常敏感，孢子可從其裂縫散放。黑蘚類可能位居於葉狀苔類與高等真蘚類之間的橋樑。其可能由葉苔類或其類似之祖先演進，並可能與泥炭蘚類或甚至真蘚類為平行演化。但目前仍缺乏進一步證據以推論從葉苔類經由泥炭蘚類至黑蘚類，以至達於最高點之真蘚類，是一直線的演進路線，雖然其間的關係是確切存在的。

真蘚類共約六百餘屬，為所有苔蘚類植物中最大的一群。雖然在外觀形態上呈形形色色的歧異性，然皆表現非常一致之基本形態構造而組成極端特化且獨立之一群。孢子萌發後，形成外形有如絲狀藻類的原絲體（



Protonemata) (圖 11)，細胞內含有多數的葉綠體，分散之色素體，及歪斜的細胞間橫隔壁。原絲體之與

圖 11. 真蘚類之原絲體及其上的枝芽。

絲狀藻類外形上相似，亦可用來推測其演化上的關係及由藻類演進為原絲體之可能性。原絲體上分化許多小形枝芽 (Buds; Gametophore initials)，每一枝芽可形成為一幼小的莖葉狀配子體。原絲體死亡後，可成為多數植株，故蘚類植物常成為緊密群生。莖葉狀植物體發育到適當的時期就產生出雌性及雄性配子器，故稱為配子枝 (Leafy gametophores)。幼植物體的假根系是由原絲體上面部分向下的分枝組成。由成熟植物體的莖及葉基的表面細胞可生出次生假根 (Secondary rhizoids)。葉片僅為單層細胞厚度 (少數屬種有特化之厚葉)，而中軸部分常分化加厚成為中肋。藏精器與藏卵器的周圍常有特化的苞葉 (Perichaetia) 保護，故較一般營養枝易於辨認。生殖苞尚存有一些不孕性的副絲 (Paraphyses)，可增加總表面積以保持毛細管水分，以防止生殖器官過於乾燥。成熟後之藏精器遇水濕時，由外殼 (Jacket) 先端部分的某些大形的特化細胞 [亦稱為孔蓋 (Operculum)] 破裂，散放出成團的精子。藏精器周圍的雄苞葉常排列緊密而成為藏精器生殖苞盤 (Antheridial disc)。通常雌性生殖苞中有數個藏卵器存在，但可能僅有一個發育為孢子體，或同時發育為數個孢子體。早期時幼胚孢子體以蒴柄的發育為最快，致藏卵器的壁在相當時間後，斷裂為兩部分，上部分覆蓋於幼嫩孢子體的上方，成為蒴帽 (Calyptra)，具有保護幼孢蒴的作用，直到孢蒴成熟後始脫落。下部留在原處發育成為基鞘 (Vaginula)。孢子體生於莖、枝的頂端部分者，稱為頂蒴的或孢子體頂生的 (Acrocarpous)。若雌性生殖苞生於植株側生的短枝頂端，則從整個植株看來，孢子體似為側生的，稱為側蒴的或孢子體側生的 (Pleurocarpous)。

真蘚類的孢子體較之苔類或其他蘚類為複雜，但沒有彈絲發生。成熟後，孢蒴部分發生特化而成為極端的複雜構造。其各部形態如圖 12 及 13。孢蒴的外部形態包括：(1) 環帶 (Annulus)，為蒴蓋與蒴壺二者分界的環形構造。其細胞為薄壁、厚壁或是加厚不均勻的。由於對水濕及乾燥表現不同的性質，因此可以產生收縮、膨脹和變形的運動，致促使蒴蓋易於脫落。有些蘚類的環帶退化或不發育，以致造成閉蒴 (孢蒴不開裂)。

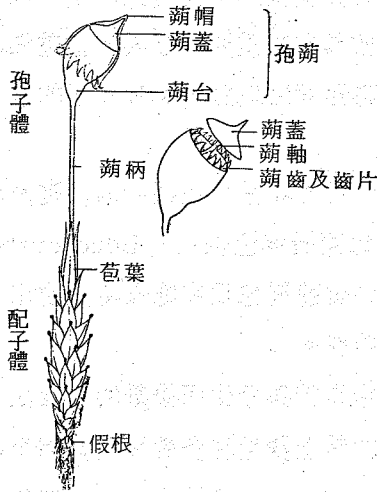


圖 12. 眞蘚類之孢子體各部。

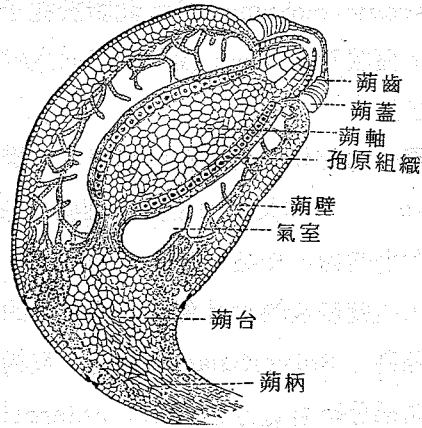


圖 13. 眞蘚類孢蒴之剖面圖。

或蒴蓋不易脫落的現象。(2)蒴壺 (Theca; Urna) 爲產生孕性孢子組織的部分，通常呈球形、卵形、橢圓形、長圓柱形、梨形、葫蘆形、絲瓜形、碗形或稜柱形等。(3)蒴蓋 (Operculum; Lid)，乃由於環帶的斷離作用，使孢蒴上部容易和其他部分脫離，所成爲的蓋狀構造，孢子得以向外擴散。(4)蒴台 (Apophysis; Hypophysis)，爲孢蒴下面不產生孢子組織的不孕性部分。大多數眞蘚類孢蒴的蒴壺和蒴台部分沒有明顯之分界，或是不發達。但一些種屬具有特別發育的蒴台，如葫蘆蘚屬 (*Funaria*)，絲瓜蘚屬 (*Pohlia*)，長蒴蘚屬 (*Trematodon*) 或壺蘚科 (*Splachnaceae*)。蒴台是光合作用之進行相當繁盛之部分。從合子發育成胚體之後，孢原組織起源於蒴內層，最後成爲孢子母細胞，每一孢子母細胞再經減數分裂形成爲 4 個孢子。孢原組織以內的蒴內層衍生爲蒴軸，且蒴軸穿過孢原組織。眞蘚類在蒴蓋之內方具有一種特殊的構造，稱爲蒴齒 (Peristome)，通常呈黃褐色，在蒴蓋脫落之後，可見其覆蓋於孢蒴之口。蒴齒之特徵爲眞蘚類科、目分類上極爲重要的部分。蒴齒的構造，有的係由蒴周層組織中的單一細胞層之加厚的細胞壁形成者，稱爲節齒類 (Arthrodontae)，爲大多數眞蘚類之蒴齒形成方式；另有少數眞蘚類的蒴齒是由數層整個的細胞構成的，稱爲線齒類 (Nematodontae)。節齒類之中又有蒴齒爲單層及雙層之分，各稱爲單層齒類 (Haplolepidae) 及雙層齒類 (Diplolepidae)。後者蒴齒具有內外二列，在外者稱爲外齒層 (Exostome)，在內者稱爲內齒層 (Endostome)。單層齒或雙層齒類的外齒層通常具有 8、16、32 或 64 枚齒片 (Teeth; Dentium)。有的種類蒴齒頂端常常形成兩裂狀。蒴齒由於

齒片內外面加厚物質的不同，致對外界的吸濕能力發生差異，而可以產生一種吸濕運動（Hygrosopic movement）。此對於孢子的散放具有極重要的意義。當乾燥時，蒴齒向外反捲，而讓孢子散放；潮濕時又向內彎曲，將孢蒴之口遮覆。故孢子的散佈為緩慢而長期的步驟。

絕大部份的蘚類其葉片僅為單層細胞構成。但野外經常可以採到的白髮蘚屬（*Leucobryum*），其葉片則由數層細胞組成，在每兩層無色細胞（*Leucocysts*）之間夾有一層較小的綠色細胞（*Chlorocysts*），故白髮蘚屬種類在乾燥時顯現出蒼白顏色。事實上，白髮蘚屬的葉片係由整個很寬的中肋組成。

金髮蘚科（*Polytrichaceae*）是一群構造上相當特殊分化而複雜的真蘚類。其葉片腹面之中肋部分顯著寬厚而硬化（*Sclerotic*）；從其上發生許多縱長而互相平行，由含豐富葉綠體的一行薄壁細胞連串形成的櫛片（*Lamella*）。櫛片末端為一無色細胞，稱為末端細胞（*Terminal cell*），其形狀特徵可用來區別種類。蒴帽大形而密生毛茸。其蒴齒是由一細胞層的各個細胞都變成為馬蹄形而合併形成 32 或 64 枚短小實體的齒片，齒片並連接於白色膜狀構造的口膜（*Epiphragm*）而覆蓋於孢蒴之口，孢子則由齒片間的接縫散放。

柒、臺灣苔蘚類植物之研究史略

臺灣有關於苔蘚類植物方面的研究，始於早期的來臺植物採集者如俄德罕氏（*Richard Oldham*）、亨利氏（*Augustine Henry*），三宅驥一及豪里氏（*U. Faurie*）等人，於採集高等植物之時，附帶採得一些苔蘚類。惟所採得之標本均送往歐洲，俾供當時日內瓦的德國苔類學者斯特法尼氏（*F. Stephani*）及法國的蘚類學者卡爾豆氏（*J. Cardot*）從事鑑定與研究。1905 年卡爾豆氏根據豪里氏所採集之蘚類標本加以研究，發表了「臺灣島之蘚類植物（*Mousses de l'île Formose*）」一文，記載了臺灣產的蘚類共計 130 種。1900 年至 1924 年間斯特法尼氏陸續出版的六冊「苔類種誌（*Species Hepaticarum*）」中，依據豪里氏，三宅驥一及亨利氏等人的採集品研究而發表了 24 種臺灣產苔類植物，其中 19 種為新種。日本菌類學者澤田兼吉亦於 1914 年發表「臺灣の蘚類」一文，臚列了臺灣產蘚類植物共計 130 種。其後，東京帝國大學的岡村周謠及根據了島田彌市、早田文藏及笹岡久彥等人在臺灣調查植物資源時，順便採集的苔蘚類標本（主要為蘚類），由獨自研究或送往當時的芬蘭赫爾辛基大學蘚類權威布

勞特魯斯氏（V. F. Brotherus，為著名的植物分類系統經典之作——恩格勒“植物自然分科誌要”（Die Natürlichen Pflanzenfamilien）中苔蘚植物部分的執筆者）鑑定，於1915～1916年共發表「日本苔蘚類植物考察資料」二篇，將臺灣產的苔蘚類收錄其中。

在臺灣總督府設立植物調查課專司臺灣植物資源的採集調查之時，日本植物採集家所採的標本均以蘚類為主，且大部份皆寄往芬蘭的布勞特魯斯處鑑定。笹岡久彥除了於1915～1918及1920～1928年陸續零星發表了有關臺灣產的蘚類新記錄種類外，並於1928年發表「臺灣蘚類植物目錄」一文，所根據者為卡爾豆之後，堀川安市、佐佐木舜一、鈴木重良、島田彌市及松田英二等人所採的蘚類植物標本，分別請布勞特魯斯及岡村周謐研究鑑定者，共列出臺灣產蘚類277種。布勞特魯斯氏於1926年及1928年分別發表有關日本產蘚類的研究報告中，亦有根據日本採集者採自臺灣的標本描述了許多新種蘚類。1935年飯柴永吉氏發表「臺灣產蘚類目錄」一文，列出了當時已知的蘚類植物共計275種，18變種及3個型。迨後，日本苔蘚類學者野口彰及堀川芳雄於1928年至1935年間數度前來臺灣採集研究。野口氏並於1934年至1936年間發表「臺灣產蘚類植物考察」，及於1937年發表「日臺產蘚類植物考察」等共計八篇。堀川氏曾於1932年8月9日至25日，12月28至31日，1933年元月1至5日及1934年4月10日至11日在臺灣各地廣泛採集苔類，並於1934年在廣島大學發表「南日本苔類植物誌」一文，其中記載了臺灣產苔類共計246種，內包括新種達207種。1928年臺北帝國大學（今國立臺灣大學）成立之後，鈴木時夫、中村泰造及島田彌市等人亦採集了若干苔蘚標本送往堀川氏處鑑定。1946至1947年間，臺北帝國大學的德籍藻類學家許瓦培氏（G. H. Schwabe）曾在臺灣各地及蘭嶼、綠島等處附帶採集苔蘚類標本，分別送往野口氏及德國苔類學家黑爾柔氏（T. Herzog）研究鑑定，並於1955年由後二氏聯合發表「臺灣、紅頭嶼及び火燒島の蘚苔類」一文。野口及堀川兩氏對臺灣苔蘚類植物學研究上的貢獻實不分軒輊。堀川氏的重要研究材料及標本不幸毀於二次世界大戰美軍原子彈轟炸廣島之時，誠為學術界之一大損失。彼即從此悶默迄至1976年3月18日去世。野口氏則於戰後在日本的熊本大學與服部植物研究所兩地繼續長期研究，並陸續發表有關日本及其鄰近地區的蘚類研究論文。

臺灣光復之後，陸續有日本及歐美的苔蘚學者前來臺灣採集研究。1963年及1965年日本的地衣類學者黑川迨兩度抵臺灣採集地衣類標本時，亦附帶採集了一些苔蘚類標本。1963年3月日本神戶大學臺灣山岳學術調查隊的中西哲亦在臺灣採集了大

量的地衣類與苔蘚類標本。1965 年 3 月日本服部植物研究所的岩月善之助及其美籍業師田納西大學夏普氏（A. J. Sharp）聯袂前往菲律賓及印境喜馬拉雅山區採集時，曾取道臺灣乘便採集臺灣的苔蘚類標本。日本東京國立科學博物館的井上浩亦曾於 1966 年 4 月及 10 月和 1967 年的 3 月中，三度專程來臺採集苔類。當時於國立臺灣大學植物系任教的莊清漳亦曾陪同採集。1968 年 7 月至 8 月間，日本廣島大學的安藤久次亦前來臺灣採集苔蘚類。1968 年 5 月加拿大籍苔蘚類學者史可飛德氏（Wilfred B. Schofield）抵臺，亦由莊清漳陪同採集苔蘚類標本。其後，莊氏乃於臺灣各地進行採集，並將標本寄往加拿大，隨後復辭去臺大之教職，遠赴加國攻讀博士學位。其博士論文「臺灣頂蒴蘚類」發表於 1973 年。莊氏不幸英年早逝，痛於 1976 年 11 月 22 日因腦溢血症在加拿大去世。

1970 年 10 月間，北歐芬蘭赫爾辛基大學植物博物館的蘚類學者柯伯年氏（Timo Koponen）來臺採集研究，當時即由筆者陪同前往各地從事採集工作，並承其在野外多方面教導。迨後即自行在全省各地辛勤跋涉採集調查，並於 1976 年發表「臺灣苔蘚類目錄」一文，臚列了迄當時為止共計達 92 科，359 屬及 1,129 種的臺灣苔蘚類植物。該目錄經多年來訂正補增，擬於最近再另行發表。1978 年 9 月筆者取道美國華盛頓史密森研究院前往芬蘭赫爾辛基大學的植物研究所進修。



堀川芳雄



野口彰



芬蘭赫爾辛基大學植物博物館

捌、參考文獻

1. 劉棠瑞、賴明洲(1973), 臺灣苔蘚類及地衣類植物之科、屬。臺大森林學刊7: 136~144。

2. 劉棠瑞、賴明洲 (1975), 臺灣苔蘚植物之分類。臺灣省立博物館科學年刊 18: 57~92。
3. 賴明洲 (1975), 臺灣植物總覽。vii + 199 頁, 中華書局。
4. 賴明洲 (1976), 苔類植物之分類綱要。臺大植物系植物苑 8: 14~16。
(註: 本文所指為蘚類)
5. 賴明洲 (1976), 臺灣苔蘚植物科之檢索表。Taiwania 21(1): 73~82。
6. 賴明洲、王貞容 (1976), 臺灣苔蘚類目錄。Taiwania 21(2): 159~203。
7. 劉棠瑞、賴明洲 (1977), 蘚類與角蘚類之形態學研究。臺灣省立博物館科學年刊 20: 151~178。(註: 本文所指為苔類與角苔類)
8. 賴明洲 (1977), 苔蘚類植物專用術語彙編。中華林學季刊 10(2): 110~138。
9. 賴明洲 (1977), 苔蘚類與地衣類植物之國際名制法規研究。中華林學季刊 10(4): 37~58。
10. 賴明洲 (1980), 苔蘚世界知多少。農業週刊 6(43): 10~11。
11. 賴明洲 (1980), 經濟用途最多的水苔。豐年 30(24): 44~45。
12. 賴明洲 (1982), 苔蘚植物妙用多。農業週刊 8(7): 28。

封底彩圖：

1. 曲尾蘚 *Dicranum scoparium* Hedw.
2. 毛梳蘚 *Ptilium cristacastrensis* (Hedw.) De Not.
3. 刺葉檜蘚 *Rhizogonium spiniforme* (Hedw.) Bruch.
4. 疣金髮蘚 (雄株) *Pogonatum urnigerum* (Hedw.) P. Beauv.
5. 垂蘚 *Chrysocladium retrorsum* (Mitt.) Fleisch.
6. 暖地長蒴蘚 *Trematodon longicollis* Michx.
7. 毛尖卷柏蘚 *Racopilum aristatum* Mitt.
8. 紅蒴立碗蘚 *Physcomitrium eurystomum* sendtn
9. 銀葉真蘚 *Bryum argenteum* Hedw.
10. 理氏曲柄蘚 *Campylopus richardii* Brid.
11. 東亞短頸蘚 *Diphyscium fulvifolium* Mitt.
12. 狹葉泥炭蘚 *Sphagnum cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm.