

# 苔蘚植物概述（上）

賴明洲

國立自然科學博物館籌備處

## 壹、緒 言

在春雨連綿，氣候溫暖潮濕的季節，庭院的牆頭和瓦頂上，古老建築物的天井裡、台階上，常滋生著一層翠綠的植物，它們被統稱為「青苔」。古詩中也有不少描寫苔蘚的句子，如唐代詩人岑參云：「雨滋苔蘚浸階綠」，又如群芳譜：「空庭幽室，陰翳無人行，則生苔蘚。」

然而，上面所說的「青苔」或「苔蘚」，已大大超越了植物界中「苔蘚植物門」的範圍。它常常包括了一些大氣中生長的氣生性綠藻或藍綠藻，或甚至包括某些小型的種子植物呢！陰濕的地面常常長出青綠的一層，使人滑倒，它被俗稱為「青苔」，其實大多是比苔蘚植物更低等的藍綠藻。因此，古詩中或通常所說的“苔蘚”，常常不完全是植物學中的苔蘚植物。

苔蘚類植物在整個植物界中是一群嬌小玲瓏的組成份子，點綴在大自然中，構成一幅清靜而令人遐思的圖畫。青翠的綠色，徜徉於鬱閉陰濕的牆角、庭院、溪旁、樹幹和石頭上，到處都是它們的家園。而它那迷人的姿態，正是經過億萬年演化後，所呈現出來的難以捉摸的奧妙生命的一部份呢。

苔蘚植物和其他的植物有何不同？要瞭解這個問題，必須從植物的繁殖方法開始說起；通常植物的生活史可以分成兩個世代：其一稱為孢子體世代，這個世代的植物體稱為孢子體（Sporophyte），生長成熟以後產生孢子。另一個叫做配子體世代，植物體稱為配子體（Gametophyte），體內會產生藏卵器（Archegonia）和藏精器（Antheridia），各長出卵和精子，成熟後兩者相結合而成為接合子。靠著這兩種世代的交互發生（稱為“世代交替”*Alternation of generations*），植物才生生不息的繁衍下去。

植物界中具有胚胎（即接合子留存在雌性生殖器官內發育為多細胞的幼小植物體）的植物，包括了苔蘚植物和具有維管束的蕨類植物與種子植物。其中苔蘚植物和蕨類植物的胚（Embryo），乃是由藏卵器內的卵經過受精作用後發育形成，一般將此兩類植物合稱為藏

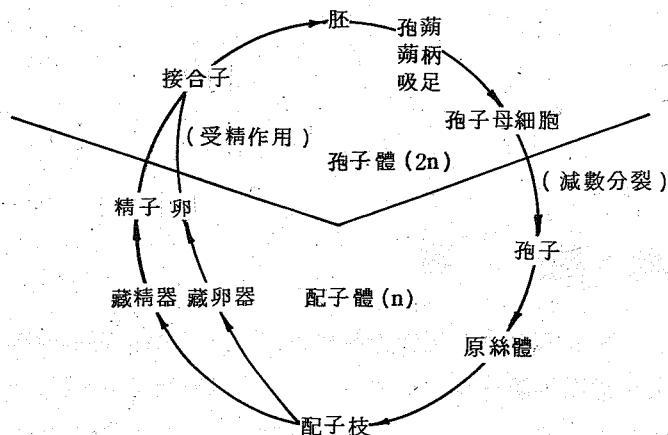
### 卵器植物 ( Archegoniatae ) 。

苔蘚植物一般體型較小，是一群簡單而原始的陸生植物，僅有不發達的輸導組織。它們具有雙體生活史 (Diplobiontic life cycles) (圖 1)，世代交替極為明顯。其配子體較為發達而能營獨立的生活；孢子體則不很發達，雖有部份的綠色細胞可以製造養分，但尚需仰賴配子體來供給大部份的養料。孢子體基部具有相連於配子體組織的吸足 (Foot)，以便自配子體中吸收水分和養分。有性生殖為異配型結合 (Heterogamous)，雌配子 (即卵) 產生於多細胞的燒瓶狀藏卵器內；雄配子 (即精子) 具有鞭毛，生長在藏精器內，必須藉水游泳至藏卵器內與卵結合而成接合子 (Zygote)。

苔蘚類之生活史。接合子為孢子體世代的開端；孢子則為配子體世代之開端。孢子體之孢蒴內部細胞經過減數分裂後，形成染色體單元之孢子。孢子萌發後則形成為綠色的配子體，是生活史中主要的營養時期。配子枝 (Gametophore) 將來生配子器，基部長有許多假根。原絲體殆為苔蘚植物所特有的一種配子體的前期形態。

在長達數億年的植物演化歷史劇中，苔蘚植物究竟扮演了什麼角色呢？我們知道，最早的苔蘚植物化石發現於石炭紀中，它的形態結構與現今生存的苔蘚植物相比，幾乎很難找出明顯的差別。這一方面說明了苔蘚植物在自石炭紀始至今三億五千萬年的漫長歲月裡演化十分緩慢，形態上無大變化；另一方面也說明了苔蘚植物的起源應該早於石炭紀。但是從出現到現在，苔蘚植物從來沒有成為陸地上佔優勢的類群，主要是歸因於苔蘚植物之營養體乃為配子體世代，其結構簡單、體質柔軟、形體較小，沒有維管束組織，故不易以化石形式保留下來。而且還由於它體形纖小，生於地表或附生於樹幹或石上，一般在有高大喬木的陰濕地方才能繁茂生長。在另一群同樣原始的早期陸生植物“裸蕨類”發展成石松類、木賊類、真蕨類，並通過種子蕨這一中間類群發展成種子植物的過程中，孢子體適應於陸地環境的形態結構漸趨完善，分佈範圍也由囿於水邊而逐漸向遠離水域的大陸擴展，使大地逐漸披上綠色的新裝。而苔蘚植物則以其獨特的方式，即配子體同樣得到發展的方式，走了一條與植物演化主幹不同的道路，却也成功地適應了現在地球陸地環境，成為種子植物的一支小小的同盟軍，共同擔負起裝飾大自然的責任。

苔蘚植物具有獨特的適應陸地旱生生活的形態結構和機能。它的配子體在外形上雖有分化，但在機能上並不像種子植物那樣分工明確。它的“根”是由單列細胞組成的“假根”



苔蘚類之生活史。接合子為孢子體世代的開端；孢子則為配子體世代之開端。孢子體之孢蒴內部細胞經過減數分裂後，形成染色體單元之孢子。孢子萌發後則形成為綠色的配子體，是生活史中主要的營養時期。配子枝 (Gametophore) 將來生配子器，基部長有許多假根。原絲體殆為苔蘚植物所特有的一種配子體的前期形態。

( Rhizoids )，並非專司吸收作用，倒不如說主要為固著作用。“莖”外圍表皮細胞也無角質加厚。“葉”一般僅由單層細胞組成，未具有層次的分化。所以，“葉”和“莖”都能直接從大氣中吸收水分。它們既是光合作用的器官，又是吸收器官。因而它不怕土壤裡缺水。這使得苔蘚植物能夠分佈到種子植物無法生長的環境中去。高山裸露的岩石上，成片地生長著苔蘚，它們使大氣中的灰塵積聚，經年累月，層層苔蘚植物遺體重疊，岩石上逐漸形成一層富含有機質的薄土，為一些小型耐旱的種子植物創造立足之地。它們也能分泌一些酸性物質，逐漸融解岩面。因此，苔蘚植物素有植物界的拓荒者之稱譽。

苔蘚植物在全世界上有二萬多種。在森林、草原、沼澤、荒漠、高山、平地都有苔蘚植物的踪跡，尤其是在熱帶、亞熱帶和暖溫帶多雲霧的山區林地生長最為茂盛，種類繁多，常形成為“苔蘚林”(Mossy forest)。在台灣的中高海拔山岳地帶便經常可以看到這種情景。許多種苔蘚植物密密麻麻地附生於其他草木上，在林內由樹幹到枝梢幾乎全都可以長滿苔蘚。有些蔓蘚科的苔蘚植物還長長地懸掛在樹枝上，成為熱帶雨林的特有景色。

## 貳、苔蘚植物的中文名稱問題

苔蘚植物的名稱在我國漢晉時代，已分別見諸典籍，經常用於詩歌詞賦之中。苔的古字為「落」，(見許慎說文解字)。蘚字則首見於崔豹古今注中。

苔蘚植物一般分為兩大類——苔類和蘚類。關於苔類和蘚類的中文名稱和拉丁文原名間，在我國近數十年來一直存在着混亂的現象。教師們講授到苔蘚植物一節，都感受到名稱上顛倒不統一的困擾。學生們由各級學校，經過不同的教師講授，使用過不同的植物學教本，則前後矛盾處，更使得學生的觀念模糊不清。

苔蘚植物的兩大類即Muscí與Hepaticae，而中文名稱的“苔”和“蘚”二字各指何一大類，紛歧混亂已久。大致上苔蘚植物的名稱，最初皆從日譯，即以Muscí為蘚，而以Hepaticae為苔。例如：商務(民國4年)出版的「辭源」，馬君武(民國7年)的「植物學」。民國12年商務出版的鄒秉文、錢崇澍、胡先驥「高等植物學」才開始將苔、蘚名稱互換，即苔指Muscí，而蘚指Hepaticae。不過當時其他著譯者亦有持反對意見者，如杜亞泉(民國22年商務)「下等植物分類學」，陳兼善(民國23年中華)「高中生物學」，杜亞泉等(民國26年商務)「植物學大辭典」，仍沿用日譯方式。然而，亦有部份著譯者開始遵循「高等植物學」使用以苔指Muscí，蘚指Hepaticae的方式，如賈祖璋、賈祖珊(民國26年開明)「中國植物圖鑑」，張景鉞(民國37年北京大學)「普通植物學(形態之部)」，李揚漢(民國37年商務)「大學叢書普通植物學」，李亮恭、劉棠瑞(民國63年)「正中植物學辭典」，康有德主編(民國67年台大園藝系)「英漢園藝學辭典」(但 Hepaticae 一詞在該書中仍被譯為「蘚」)。

ticae 項下同時註釋爲苔類及蘚類，而 Musci 項下則註釋爲苔類，Liverworts 爲蘚類，Moss 爲苔類，hepatic 爲蘚類）。政府遷台後，一般的有關生物學及植物學方面的中文教本和普通書報，亦均採用以苔指 Musci，蘚指 Hepaticae 的稱呼方式。

總之，苔和蘚中文名稱的紛歧，僅是一個譯名的問題，而且顛倒應用不統一的局面，遷延了數十年未得解決，以致使得教師們和學生們因此發生困擾不已的情形。

由考訂苔和蘚的字源和我國古籍上所指苔蘚植物之後，已知苔字的意義最先指的是水生纖柔的植物，其後漸及陸生的小型植物。所包括的植物，逐漸擴及到隱花植物的其他類群如藻類，地衣類，水韭和卷柏等的小型擬蕨類和少數矮小迷你的種子植物。蘚字後出，崔豹古今注中已有「綠蘚」的名稱，但蘚的原始意義和苔並無大的差異，二字實是指一類相似的植物。唐代以後的詩文中，苔蘚二字常相提並用，在詩文中常互相代用或對比。由此可證明至少在詩文中苔蘚二字是一類植物的總稱，而苔字在使用上較爲普遍。

從苔和蘚的字源方面，我們無法區別其原始意義而據以決定 Hepaticae 和 Musci 的名稱問題。因爲苔和蘚的名稱在古籍上確也是含混不清的。既然前人對於苔和蘚二字已屬混用，若擬再從古籍上追求字源或字義上的考證，顯然爲枉然無功者。因此，作者認爲可以取植物學名稱上“從先”的觀念和規律來求解決。爲了求得統一，應不必再從古籍文字上推敲，而可就苔和蘚的名稱在近代植物學上最先應用的情形來決定。既然日譯原係就漢名採用在先，且一直以苔字爲指 Hepaticae，蘚字爲指 Musci 者，名稱既無誤謬而從其名稱用法，應屬合理。

### 參、苔蘚植物的分類

蘚綱（ Musci ）是德國的 J. Hedwig 氏於 1782 年所定義而命名者。苔綱（ Hepaticae ）則爲於 1789 年由法國的植物學家 A. L. de Jussieu 氏所創用。當時及其以後約百年期間，都將角苔類包括於苔綱之中，直至 1899 年才由美國的 M. A. Howe 氏將之分離，另提升爲一個獨立的角苔綱（ Anthocerotae ）。首先將苔、蘚類植物連合爲關係密切的一個自然植物群的，是英國的植物學家 S. F. Gray 氏（西元 1821 年），其後始有苔蘚植物門（ Bryophyta ）的創立。

一般沿用長久而廣被採用的分類法，爲將苔蘚植物區分爲三個綱：

苔蘚植物門（ Bryophyta ）

一、苔綱（ Class Hepaticae, Liverworts ）

葉苔亞綱（ Jungermanniae ）

地錢亞綱（ Marchantiae ）

二、角苔綱 ( Class Anthocerotae, Hornworts )

三、蘚綱 ( Class Musci, Mosses )

泥炭蘚亞綱 ( Sphagnidae )

黑蘚亞綱 ( Andreaeidae )

真蘚亞綱 ( Bryidae )

苔綱又稱 Hepaticopsida 或 Marchantiopsida , 角苔綱又稱 Anthocerotopsida , 蘚綱又稱 Bryopsida 。此外，亦尚有將苔綱下再區分為角苔亞綱 ( Anthocerotidae ) 與葉苔亞綱 ( Hepaticiidae ) 的分類方法。

美國的植物形態學者鮑德氏 ( H.C. Bold ) 則提倡將苔類植物另獨立為一苔類植物門 ( Hepatophyta )，而 Bryophyta 則僅包括蘚類，專指蘚類植物門。鮑德氏所著「植物形態學 ( Morphology of Plants ) 」一書的第二版 ( 1967 ) 與第三版 ( 1973 ) 中，提出了下列的分類系統：

I. 苔類植物門 ( Division Hepatophyta )

一、苔綱 ( Class Hepatopsida )

二、角苔綱 ( Class Anthocerotopsida )

II. 蘚類植物門 ( Division Bryophyta )

一、泥炭蘚綱 ( Class Sphaguopsida )

二、黑蘚綱 ( Class Andreaeopsida )

三、真蘚綱 ( Class Mnionopsida )

一九八〇年由鮑德氏等三位合著的「植物形態學」第四版中，苔蘚類的分類又作了重大的修正，即角苔類獨立為一個單獨的植物門：

I. 苔類植物門 ( Division Hepatophyta )

苔綱 ( Class Hepatopsida )

II. 角苔類植物門 ( Division Anthocerotophyta )

角苔綱 ( Class Anthocerotopsida )

III. 蘚類植物門 ( Division Bryophyta )

一、泥炭蘚綱 ( Class Sphagnopsida )

二、黑蘚綱 ( Class Andreaeopsida )

三、真蘚綱 ( Class Bryopsida )

## 肆、苔類概說

苔類中構造最複雜的一群是地錢目 (Marchantiales)。配子體扁平葉狀、具有中肋及腹背兩面，頂端兩叉分歧。葉狀體雖然外形簡單，但內部的組織具有高度的分化；一般構造（圖 2）包含：(1)上表皮 (Upper epidermal layer)，外表面並有無數與氣室相通的通氣孔 (Air pore)；(2)疏鬆的綠色組織構成背部 (Dorsal region)，由一或多層的氣室 (Air chambers) 組成；(3)緻密而無色的腹部 (Ventral region)，為薄壁細胞構成，具有儲藏的功能。地錢屬 (Marchantia) (台灣常見者為 *M. tosana* Steph.) 的通氣孔為四層上下相疊的細胞圍繞而成，頂底各有一個開口。氣室內部由底面生出許多綠色的同化細胞群，稱為營養絲。葉狀體表面明顯的多角形網眼，就是氣室的分隔細胞於表面區劃而成；通氣孔位於每一個網眼的中央。葉狀體腹面有腹鱗片及假根。假根為單細胞構成，有兩種型式。有的假根其細胞壁平滑，稱為平滑假根 (Smooth-walled rhizoids)；若細胞壁具有細胞腔內瘤狀的突起物，則稱為有紋假根 (Tuberculate rhizoids)。前者可以穿入土中以固定植物體並吸收水分養分。後者密生於腹面，可保持水分及具有類似燈心之毛細管作用。葉狀體背面著生一種特殊的無性繁殖器官——胞芽杯 (Gemma cups)，具有齒牙狀邊緣缺刻。胞芽 (Gemma) (圖 3) 產生於胞芽杯內的底部，微小，為扁平盤狀而中央部份稍厚的多細胞構造；大部份的細胞含有葉綠體，表面生有一些單獨的無色細胞。由雨水的濺潑到達適宜的環境後，從接近土表一面的無色細胞處發生假根。來自雄株的胞芽形成為雄配子體，而雌株的胞芽形成為雌配子體。

地錢為雌雄異株，有性生殖器官分別著生於直立的有柄傘狀構造上，稱為配子器柄 (Gametophores)。藏卵器生於雌器柄 (Archegoniophores) (圖 4) 上。除地錢屬外，地錢目的其他科屬中，雄性配子體不具有直立的雄器柄 (Antheridiophores)，藏精器可不規則地群狀著生於葉狀體背部中肋處，或著生於無柄的特殊器托 (Receptacles) 上。

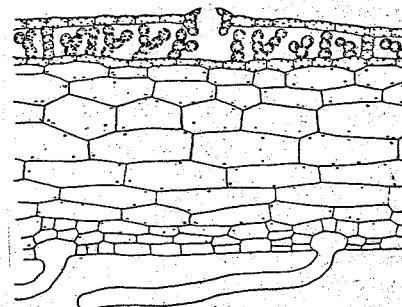


圖 2 地錢葉狀體之縱切面圖。

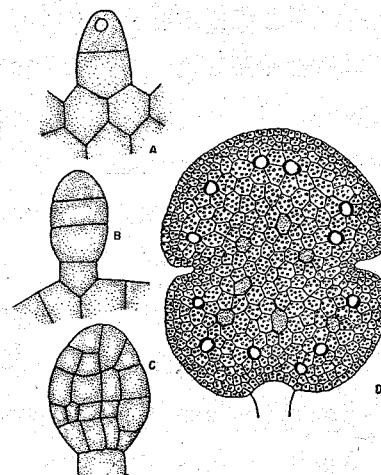


圖 3 A-C. 地錢胞芽之發育；D. 成熟之胞芽

。受精後，藏卵器腹部（Venter）膨大形成爲蒴帽（Calyptra），胚體於其內發育。藏卵器群之外並有苞膜（Involucre）被覆；受精完成之後，另外生出一層顯著的保護性被鞘，稱假苞被（Pseudoperianth），包圍將來每一個懸垂的孢子體（圖5）。球形的胚孢子體伸出吸足（Foot）穿過腹部的基部而伸入雌器柄的組織

中，以吸收配子體的養分。其餘的細胞則分化成爲一個短柱形的蒴柄（Seta）及孢蒴（Capsule），亦即孢囊體（Sporogonium）。孢蒴內的組織不久分化成爲蒴周層（Amphitheciun）及蒴內層（Endothecium）。前者後來形成爲蒴壁層（Jacket layer），僅有單一層細胞的厚度。後者最初均爲原孢（Archesporium）細胞，經過一再分裂，形成爲大量的孢原組織（Sporogenous tissue），隨即分化爲孢子母細胞（Sporocytes）（經減數分裂而生成四分孢子，個别的孢子在增厚其細胞壁之後，便解離爲4個孢子）及長形的彈絲（Elaters）。成熟的彈絲其細胞壁對於大氣濕度的變化非常敏感，能作圈繞及放鬆等扭曲運動，而幫助孢子的散佈。當孢子成熟後，蒴柄急速伸長，將孢蒴向外推出。蒴壁層從頂端縱裂至約中央的部位，使孢蒴裂開成爲數個花瓣狀的裂片。但這不同於葉苔目之形成爲定數的四片蒴瓣。孢子經由風力攜帶而散佈出去，如遇到適宜的環境，則萌發而發育生長成新的配子體。每一個四分孢子中的二個孢子將來長成雌配子體，而另外二個則長成雄配子體。據研究，此與性染色體有關。

另外有一些構造稍爲簡單的葉狀苔類，屬於錢苔科（Ricciaceae）。其葉狀體組織之分化不甚發達，可完全沈浸在水中，漂浮於水面，或水分乾枯後，繼續在泥濘表面上生長；亦有在陰暗潮濕之泥土表面上生長者。葉狀體背部爲許多含有大量葉綠體的垂直細胞列組成；細胞列之間形成爲氣室部分（圖6）。最先端的細胞常爲無色，並互相連接成爲表皮。雌雄同株，藏精器及藏卵器隱埋於葉狀體分歧的背面中肋凹陷溝槽內。孢子體亦深埋於葉狀體內。孢子並非在成熟後立即放出，而係留存至配子體老死腐爛後，始能逸出。錢苔（*Riccia*

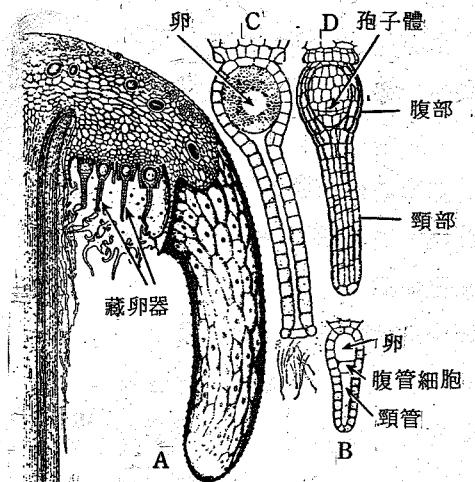


圖4 A. 延伸之雌器柄縱切面；B. 未受精之藏卵器；C. 具有成熟卵細胞之藏卵器；D. 發育中之孢子體。

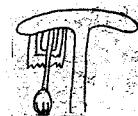


圖5 地錢目孢子體之保護構造。孢蒴爲不規則開裂，不同於葉狀苔類之形成爲定數的四片蒴瓣。

*glaucia* L.) 在陰濕之庭園泥土表面常可見到，其葉狀體分裂瓣互相疊蓋而形成近於圓形的輪廓。叉錢苔 (*Riccia fluitans* L.) (圖 7) 則在水溝或溝壁上大量生長，葉狀體背部為 2 至 3 層不規則大形、疏鬆而網狀的氣室組成。

其實苔類中最大的一群是葉苔目 (Jungermanniales)，其配子體已分化為莖葉狀而具有莖軸及葉片，故稱為葉苔類 (Leafy liverworts)，經常被誤認為蘚類。葉苔類包括了一些外形構造極為簡單的高木苔屬 (*Takakia*) (台灣至今尚未發現) 及燭枱苔屬 (*Haplomitrium*)。高木苔屬為極端原始者，可能類似現存之苔蘚類的祖先，但亦可能為一退化異常的葉狀苔類。燭枱苔屬的植物體直立，葉成三列排列，葉片大小幾相等；其係沿著與葉苔目一致的演化途徑，然而顯然於早

期便朝歧異的方向演進。葉苔目大多集中於熱帶地區，種屬歧異，數目繁衆；植物體內部組織的簡單性與外部形態的複雜分化兼備。配子體植物一般皆為匍匐狀，並著生二列側葉 (Lateral leaves) 及一列較小而形狀相異的腹葉 (Under leaves; Amphigastria)。多數的種屬中，側葉經常明顯地分化為背片 (Antical lobes; Dorsal lobes) 及腹片 (Postical lobes; Ventral lobes; Lobules)，稱為二裂折合 (Complicate-bilobed)。腹片有時形成水囊 (Water sac)，如耳葉苔屬 (*Frullania*)。葉片由單一層綠色細胞構成，一般均無中肋。莖的內部由相當一致的組織構成，沒有分化。從莖軸腹面，尤其是腹葉的基部，常著生無數的平滑胞壁型假根。假根的主要功能顯然為固著作用。葉片及莖都缺乏角質層的構造，故大量水分的吸收可直接經由葉片及莖的細胞行之。而且，莖葉狀植物體常緊密群生，葉片的排列又互相蓋覆，加上葉片的裂片呈現種種奇妙的變化，造成大量的毛細空間而可保持適量的水分。藏精器與藏卵器可產生於同一植物體上，或各生於不同的植物體上而成為單性。其著生的位置可在主枝的頂端，或特殊的側生短枝上。與生殖器官連生的葉片特稱為苞葉 (Bracts)，通常其大小與形狀均與配子體上的營養葉不同。著生藏卵器的最上面 2 或 3 片苞葉常連結而形成為苞被 (Perianth) (圖 8)，包圍蒴帽及其內的胚孢

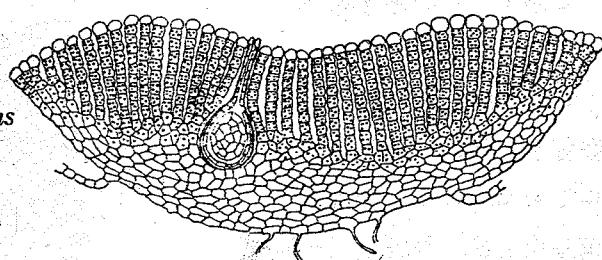


圖 6 錢苔葉狀體之橫向垂直切面。

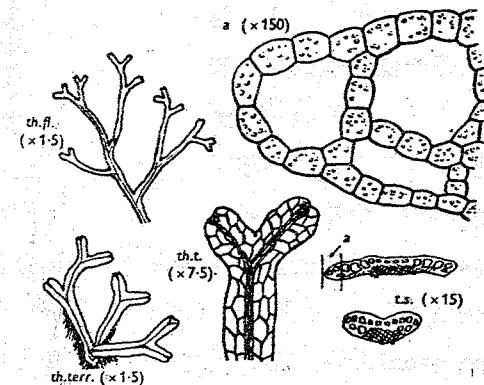


圖 7 叉錢苔。th.fl. 漂浮型；th. terr. 土生型；th. t. 土生型葉狀體頂端；t.s. 土生型葉狀體之橫向垂直切面；a. 氣室。

子體。藏精器外形為圓形或近於圓形並具有長柄。孢子體的蒴柄極長，孢蒴的蒴壁層具有二層細胞以上的厚度。孢蒴之內亦有彈絲，成熟後，蒴壁縱裂為四個蒴瓣（Valves）（圖8）。孢子散放之後，萌發形成為無定形的原絲體。平地最容易找到的葉苔類是小笠原細鱗苔（*Lejeunea borneensis* Steph.），鞭苔類（*Bazzania*），耳葉苔屬（*Frullania*），紫鱗苔屬（*Scapania*），羽苔屬（*Plagiochila*）及光萼苔屬（*Porella*）等則是野外經常可以採到的常見葉苔類。

苔類的藏卵器中，構成頸部周圍之細胞縱列數目，在各目之間稍有差異。地錢目、圓蒴苔目及高木苔目，其藏卵器的頸部均由6縱列細胞構成；然而葉苔目為5列，而燭柏苔目則為4列。

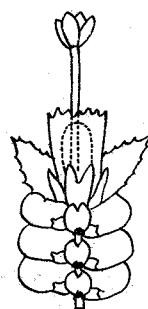


圖8 葉狀苔類“莖葉”配子體腹面觀及開裂之孢蒴（縱列為四片蒴瓣）。腹面可見有二列側葉（分化為背片及腹片）及中間的腹葉。頂端則生有苞葉及苞被。

（待續）

## 封面、封底彩圖：

封面：疣金髮蘚 *Pogonatum urnigerum* (Hedw.) P. Beauv.

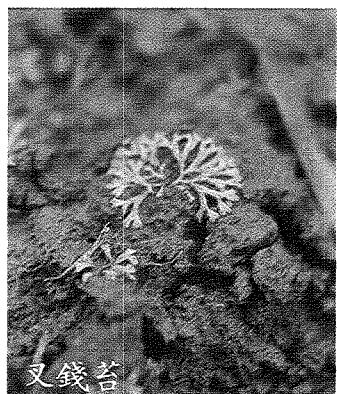
封底：1. 庭角苔 *Phaeoceros laevis* (Linn.) Prosk. subsp. *carolinianus* (Michx.) Prosk.

2. 叉錢苔 *Riccia fluitans* L.
3. 庭地錢 *Marchantia tosana* Steph.
4. 蛇苔 *Conocephalum conicum* (Linn.) Dum.
5. 地錢 *Marchantia polymorpha* L.
6. 帶葉苔 *Pallavicinia lyellii* (Hook.) Gray.
7. 擬齒萼苔 *Heteroscyphus argutus* (Reinw. et al.) Schiffn.
8. 日本羽苔 *Plagiochila acanthophylla* Gott. subsp. *japonica* (Sande-Lac.) Inoue.
9. 毛地錢 *Dumontiera hirsuta* (Sw.) R. B. et N.

# —苔鮮植物—



庭角苔



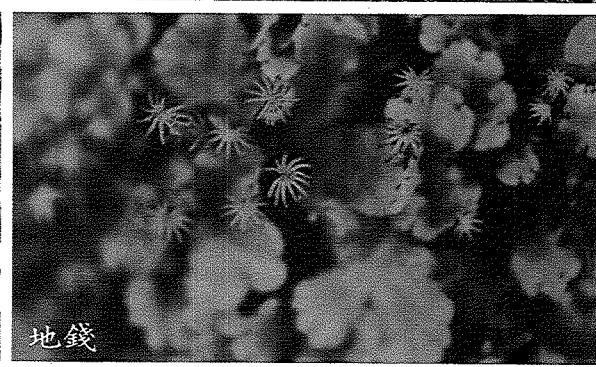
叉錢苔



庭地錢



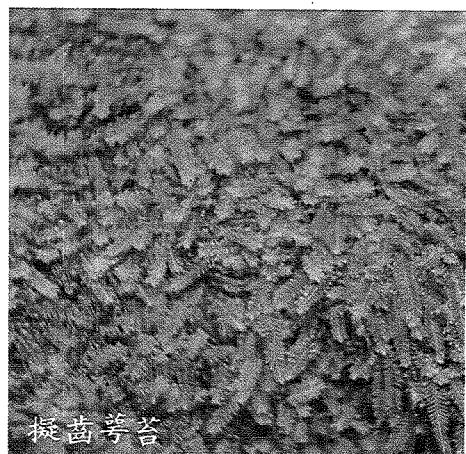
蛇苔



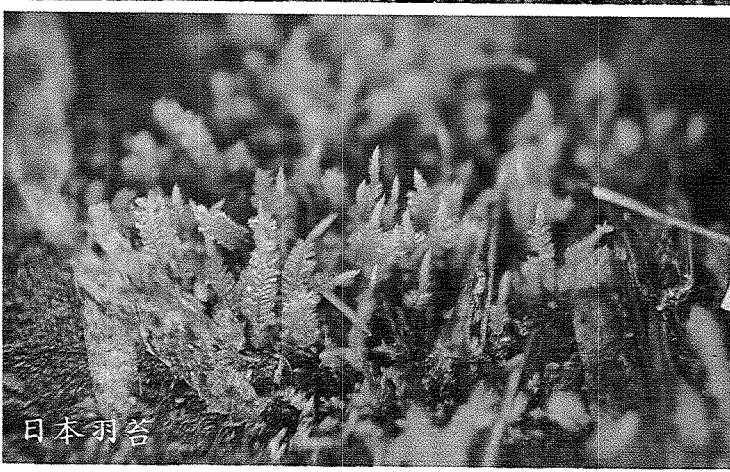
地錢



帶葉苔



擬菌苔



日本羽苔

