

亮毛蕨的配子体发育特征及其系统学意义

郭治友, 潘洪旭, 何进, 覃兰, 李倩

(黔南民族师范学院 生命科学系, 贵州 都匀 558000)

摘要: 采用原生境土培养方法对亮毛蕨(*Acystopteris japonica*)进行培养, 并对其配子体发育过程进行了观察。结果表明: 亮毛蕨植物的孢子二面体型, 极面观为椭圆形, 赤道面观肾形, 单裂缝, 无周壁, 外壁具棒状纹饰, 孢子萌发为书带蕨型(*Vittaria*-type), 原叶体发育为铁线蕨型(*Adiantum*-type)。丝状体4~7个细胞, 片状体小楔状, 仅3~5个细胞宽, 成熟原叶体心形, 裸露, 初生假根具叶绿体, 颈卵器较短; 配子体发育较迅速, 假根具分枝和膨大, 精子器囊由3个壁细胞构成, 颈卵器略弯曲。本研究首次观察到亮毛蕨的颈卵器壁细胞内含有球形颗粒, 但其功能不详。亮毛蕨的配子体发育过程兼有原始和进化的特点。在适宜的光照和温度下, 土壤培养亮毛蕨原叶体的成苗率达95%以上, 移栽成活率达89%以上。

关键词: 亮毛蕨; 孢子萌发; 配子体发育; 系统学意义

中图分类号: Q949.36 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2010)03-0324-05

Gametophyte development of *Acystopteris japonica* and its systematic significance

GUO Zhi-You, PAN Hong-Xu, HE Jin, QIN Lan, LI Qian

(Department of Life Science, Qiannan Normal College for Nationalities, Duyun 558000, China)

Abstract: The gametophyte development of *Acystopteris japonica* was cultured in humus soil of wild pro-habitat and its gametophyte development was observed by microscope. The results showed that the spores are bilateral type, monolete, elliptical in polar view, kidney-shape in equatorial view. Spores have not perispore and the baculate ornamentation was formed by the exine. The type of spore germination is of *Vittaria*-type while that of gametophyte development is *Adiantum*-type. Filamentous were 4-7 cells long, and the prothallial plates is somewhat spatulate with 3-5 cells wide. The mature prothallium was cordate and bare. Primary rhizoids have chloroplasts and archegonium are relatively shorter. The gametophyte development was very quickly, its rhizoids were usually bifurcated and enlarged. The antheridia consist of 3 cells and the archegonia always are somewhat curved. Globular bodies were firstly observed in the present study with yet unknown function. Under suitable light and temperature, the percentage of gametophyte to the sporophyte was up to 95%, and the survival ratio of transplantation was found to be over 89%.

Key words: *Acystopteris japonica*; spore germination; gametophyte development; systematic significance

蕨类配子体发育过程中所表现出来的一些特征并不是过分可塑、易受环境影响且在分类学上毫无用处的, Nayar(1971)及 Nayar & Kaur(1971)认为配子体发育过程中表现出来的特征有助于阐明类群之间的亲缘关系, 它们包括蕨类的孢子萌发、丝状

体、片状体、原叶体形态(特别是成熟原叶体的形态和配子囊)等特征, 且认为是蕨类分类上具有重要价值的特征。所以, 比较蕨类配子体发育能为解释不同类群的种系发生提供一些证据。现在虽然有一些蕨类的配子体形态发育特征曾被描述, 但大量的蕨

收稿日期: 2009-11-06 修回日期: 2010-01-30

基金项目: 贵州省自然科学基金(黔科合J字[2008]2102)[Supported by the Natural Science Foundation of Guizhou Province(20082102)]

作者简介: 郭治友(1973-), 男, 贵州独山县人, 副教授, 主要从事植物学教学和科研工作, (E-mail) guozhiyou888@126.com.

类植物中详细的配子生物学特点,人们并不完全知晓,为此,陈贵菊等(2008)和张钢民等(2008)认为未来的研究应当深入地掌握蕨类配子体发育。

根据秦仁昌系统,我国蹄盖蕨科(Athyriaceae)有 20 属约 500 种。蹄盖蕨科植物是较为复杂而混乱的一个大类群,其系统分类问题迄今没有彻底解决,要弄清楚其系统分类问题,需多学科多方面提供证据。刘保东等(1995)提出从它们的配子体发育研究可以为该系统演化提供必要的“佐证”。蹄盖蕨科的一些属,如蹄盖蕨属(*Athyrium*),蛾眉蕨属(*Lunathyrium*)、介蕨属(*Dryoathyrium*)、新蹄盖蕨属(*Neoathyrium*)、冷蕨属(*Cystopteris*)、假冷蕨属(*Pseudocystopteris*)、羽节蕨属(*Gymnocarpium*)、单叶双盖蕨属(*Triblemma*)和双盖蕨属(*Diplazium*)中少数种已有配子体发育描述的报道(Momose, 1938, 1968; Methra, 1949; Nayar, 1960; Atkinson, 1967; Bir, 1970; 刘保东等, 1995; 林孝辉等, 1996; 戴锡玲等, 2007),但亮毛蕨属的配子体发育均未见报道。

亮毛蕨属由中井猛之进氏 Nakai 于 1933 年在东京植物杂志上发表,描述时还误认为其孢子囊无盖而以此作为本属学名,这是与事实不符的,其实本属具有小鳞片形的膜质盖,与冷蕨属相同,它们的主要区别在于:地理分布区和垂直分布带、植株形体与分枝图式、各回羽片基部对称和遍体被有节的透明长柔毛与鳞片状毛等显著不同,这些得到了在 1977 年 Pichi Sermolli 和在 1978 年秦仁昌的支持;但一些学者(如 Blasdel, 1963)认为,两者关系密切,亮毛蕨应归于冷蕨属并成为一个亚属。本属全世界现知有 4 种,我国 4 种均产,主要分布于我国的亚热带地区,我国为其分布中心(吴兆洪等, 1991)。本文通过培养该属亮毛蕨(*Acystopteris japonica*)的孢子,详细地观察其配子体发育全过程,旨在为该科系统发育建立积累基础资料。

1 材料与方 法

亮毛蕨的孢子于 2009 年 6 月 8 日和 8 月 17 日分 2 次采自贵州省都匀市斗逢山,凭证标本(gzy090462)存放于黔南民族师范学院民族生物资源研究所标本室。选取具成熟孢子的叶片,装入洁净、干燥的硫酸纸袋,带回实验室放于干燥通风处,使其孢子自然散落,收集孢子后存放在 4 °C 冰箱中

备用。

采用郭治友等(2009)的原生境腐殖土培养方法,培养温度为 22~26 °C,自然光培养,照度用 Model ZDS-10F-2D 型照度计测量,重复培养 3 次,每次 3 份。依据各发育阶段,定期选取典型而稳定的活体材料做装片,采用 Motic AE32 型倒置显微镜及摄像系统进行观察记录。丝状体发育之前制片观察为 1 次/d,丝状体后期制片观察为 1 次/3 d。颜色描述以肉眼观察色为准,形态结构上的数值均为随机测得的 30 个数值的平均值。

2 结 果

2.1 孢子及孢子萌发

亮毛蕨孢子淡棕黄色,二面体型,赤道面观为肾形(图版 I : 1),极面观为椭圆形(图版 I : 2),大小为 27.5(18.1~35.3) μm × 38.3(30.2~54.9) μm ,不具周壁,外壁表面具棒状纹饰。播孢 9 d 后,孢子开始萌发,单裂缝,细胞增大变长从裂缝处伸出(图版 I : 3),可见细胞中含有许多叶绿体,随着细胞的生长,在与长轴垂直的分裂面分裂出假根,假根细胞延长,内含少量叶绿体,孢子萌发表现为书带蕨型(Vittaria-type)(Nayar & Kaur, 1971)(图版 I : 4)。

2.2 丝状体

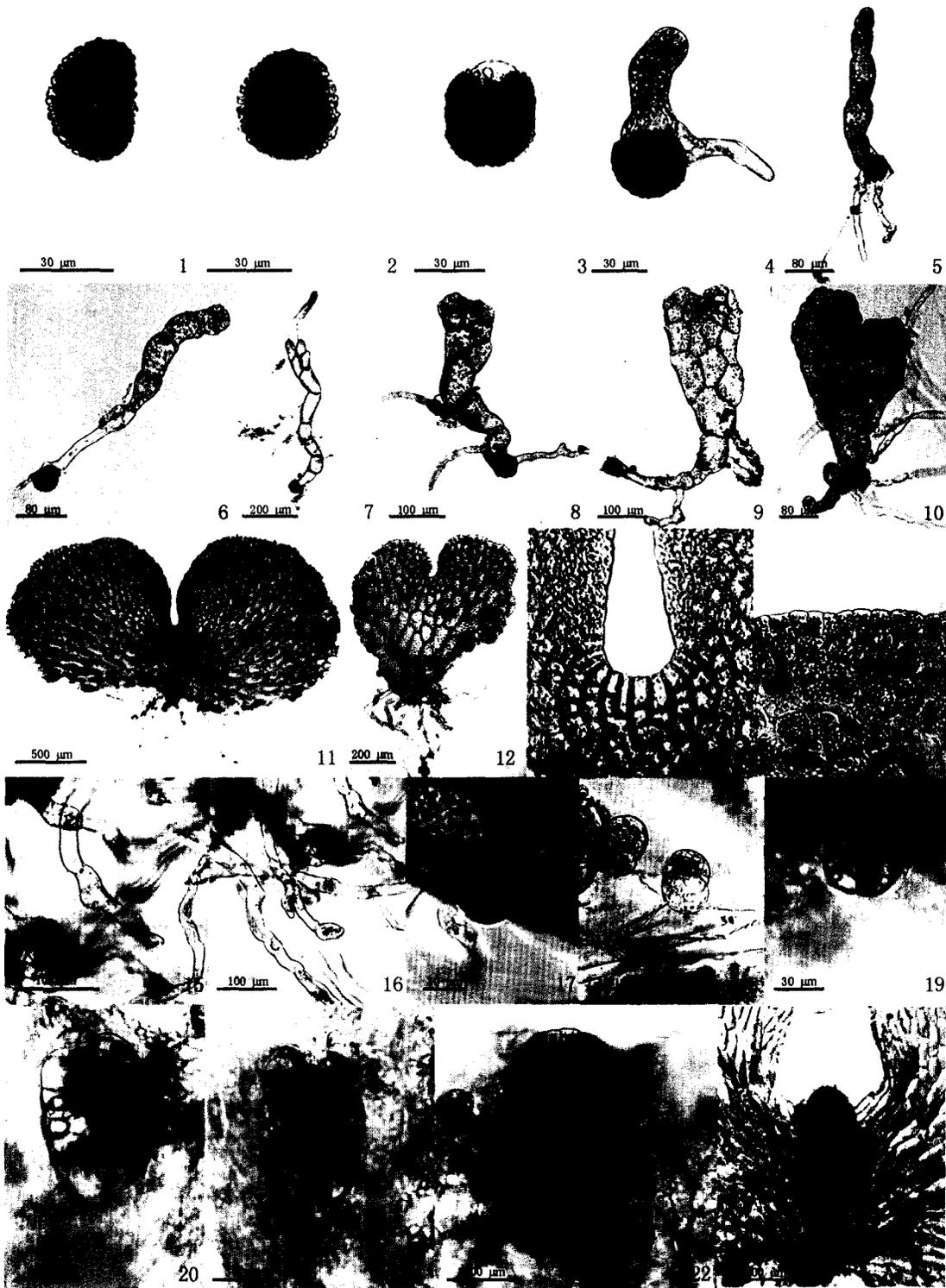
播孢 12 d 后,原叶体细胞不断横分裂,发育成 4~7 个细胞的单列丝状体,细胞呈长柱形。通常丝状体的第一原叶体细胞延长(长是宽的 4 倍以上),这可能与适应土壤环境生长有关,能使丝状体尽快地从土壤颗粒间隙伸出接受光照。丝状体前端钝圆,叶绿体较丰富(图版 I : 5)。在播孢密集处的丝状体会出现二叉分支。

2.3 片状体

播孢 22 d 后,孢子首先斜分裂,之后的分裂面垂直于前一分裂面,产生倒三角形的细胞,发育进入到片状体时期(图版 I : 6)。在播孢密集处有的片状体倒三角形细胞延伸较长(图版 I : 7)。正常情况下片状体为较小的楔状,仅有 3~5 个细胞宽,片状体发育所需时间较短,配子体发育也较迅速。

2.4 原叶体

播孢 26 d 后,片状体为 3~5 个细胞宽时,前端的倒三角形细胞分裂加快,由该细胞不断分裂产生大量新细胞,使三角形细胞处内凹为生长点(图版 I : 8),片状体增厚,发育进入原叶体阶段。幼原叶



图版 I 1. 孢子的赤道面观; 2. 孢子的极面观; 3,4. 孢子的萌发; 5. 丝状体; 6-8. 片状体; 9,10. 幼原叶体; 11,12. 成熟原叶体; 13. 生长点; 14. 成熟原叶体边缘细胞; 15,16. 假根; 17. 精子器顶面观; 18. 精子器侧面观; 19. 颈卵器顶面观; 20. 颈卵器侧面观; 21. 未受精的颈卵器; 22. 具胚的颈卵器; 23. 幼孢子体。
 Plate I 1. Equatorial view of spore; 2. Polar view of spore; 3,4. Spore germination; 5. Filament; 6-8. Prothallial plate; 9,10. Young prothallus; 11,12. Adult prothallus; 13. Growing point; 14. Marginal cells of the adult prothallium; 15,16. Rhizoid; 17. Apical view of the antheridium; 18. Lateral view of the antheridium; 19. Apical view of the archegonium; 20. Lateral view of the archegonium; 21. Unfertilized archegonium; 22. Embryo in archegonium; 23. Young sporophyte.

体呈对称心形(图版 I:9)或偏对称心形(图版 I:10),经生长点细胞不断分裂调节,最后形成左右对称的原叶体(图版 I:11,12)。播孢 42 d 后,原叶体上出现精子器,标志着原叶体进入成熟阶段。成熟的原叶体为对称心形(图版 I:11),其发育方式为铁线蕨型(*Adiantum-type*)(Nayar & Kaur, 1971)。播孢密集时,原叶体上仅形成精子器(图版 I:12)。原叶体生长点的细胞长形,排列紧密,上两侧翼不交叉或不重叠(图版 I:13)。成熟和老化的原叶体边缘细胞外侧常内凹,不平整(图版 I:14)。原叶体裸露,无毛状体。随原叶体的发育,假根数量不断增多。

2.5 假根

孢子萌发时就出现了假根,此时的假根具有少量叶绿体。随着原叶体的发育,假根数量增多,长度变长,在片状体和原叶体上的假根有的出现分枝(图版 I:8),有的中部或尖部膨大(图版 I:9),成熟原叶体的假根数量更多,长度更长,直径为 20.4(14.1~30.9) μm ,假根具分枝和膨大(图版 I:15,16)。

2.6 性器官

播孢 42 d 后出现性器官,雌雄同株,在播孢密集时,原叶体上仅出现精子器,如在光线较弱时,发育到丝状体或片状体上也能出现精子器,说明较弱光照有利于精子器的分化形成。颈卵器产生和成熟的时间较精子器约晚 9 d。精子器一般位于原叶体腹面的边缘区域,数量较多,假根丛中极少见到。精子器球形,顶面观呈圆饼状(图版 I:17),中央有星状孔,顶径 48.0(35.4~57.6) μm 。侧面观呈烟囱状,侧高 55.7(44.5~76.6) μm ,具短柄,柄细胞圆形(图版 I:18)。成熟的精子器盖裂,精子从裂孔中溢出,经旋转数秒后形成游动的精子。

颈卵器位于原叶体腹面近生长点处的中肋上。成熟的颈卵器顶面观为铜钱状(图版 I:19),顶宽 51.0(45.5~57.2) μm ,孔径 18.9(13.4~21.6) μm 。颈卵器侧面观为棒状,略弯曲(图版 I:20),5 层细胞高,约 87.2(81.0~94.5) μm ,颈沟宽 20.3(17.4~23.7) μm 。未受精的颈卵器基部色深而逐渐衰老(图版 I:21)。组成颈卵器的细胞均含有 1 个明显的圆形颗粒状结构(图版 I:17-20),直径为 7.5(4.0~10.6) μm ,在细胞内能看到明显的移动,从颈卵器的出现到颈卵器成熟,受精出现胚或衰老过程此颗粒均存在,这在蕨类配子体颈卵器形态结构特点描述中为首次观察描述,经碘液染色后颗粒

颜色无变化,具体功能不详。

2.7 胚的发育

播孢约 72 d 后,能看到受精颈卵器基部膨大(图版 I:22),胚开始发育,幼胚从颈卵器伸出,并开始发育为幼孢子体(图版 I:23)。每个原叶体上仅有 1 个颈卵器能发育成幼孢子体。

2.8 光照对配子体发育的影响

培养的紫砂花盆口径大(直径 25 cm),培养土约为盆深 1/2,培养时保持固定的方位,盆中实际为一个连续不同照度的培养环境,经观察和测量,亮毛蕨孢子在照度低于 3.76 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,仅观察到萌发和丝状体,在 3.76~4.94 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间可见到孢子萌发率较高,且配子体可发育成片状体;在照度高于 4.94 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,可发育成原叶体,其中能正常而较快地出现幼孢子体的照度约为 10.00~14.12 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。说明亮毛蕨的孢子萌发和配子体的发育受光的影响很大,需要适量的光才能正常发育。

3 结论和讨论

上述研究结果表明:亮毛蕨的原叶体裸露,无毛状体,初生假根具叶绿体,表现出较为原始的配子体发育特征。但其原叶体发育较迅速,成熟原叶体上的假根具分叉和膨大,精子器由 3 个细胞构成,颈卵器呈略弯曲等,这些性状又具有较进化的发育特点(Nayar, 1971)。因此,根据它的配子体发育特征分析,亮毛蕨可能是一个中间过渡类群。

吴兆洪等(1991)根据染色体基数,孢子囊群的形态和着生情况等孢子体的特征,认为中国的蹄盖蕨科 20 个属可分为 3 个大类群,一是以冷蕨属为主的冷蕨类群,是该科中最原始的类群,二是以蹄盖蕨属为主的蹄盖蕨类群,是该科中较原始的类群,三是以双盖蕨属为主的双盖蕨类群,是该科中比较进化的类群。并认为在蕨类配子体发育进化特征上,配子体出现毛状体与否是一个重要特征,原始的类群无毛状体,而进化的类群有毛状体(林孝辉等, 1996)。本文观察的亮毛蕨配子体发育结果与冷蕨属的山冷蕨(*Cystopteris sudetica*)和粗柄毛冷蕨(*C. tenuisecta*)相比,有显著差异。主要表现在后者原叶体发育为叉蕨型(*Aspidium-Type*),发育过程中出现毛状体(林孝辉等, 1996)。本文研究的配子体发育结果表明,亮毛蕨可能比冷蕨属的一些种类

较为原始,为 Nakai(1933)将亮毛蕨属从冷蕨属中分出来独立成属提供了配子体方面的证据。但是,由于本文观察的种类只有一种,更科学的结论还有待今后全面深入研究才能得出。

据我们观察,在亮毛蕨配子体发育过程中,颈卵器壁上每个细胞均含有 1 未知球形颗粒状结构,能随细胞质流动,从颈卵器出现至胚发育过程都明显可见,持续时间较长。在现有蕨类配子体形态发育文献中尚未见描述报道,其功能和意义都有待进一步研究。

本研究还发现:在适宜的光照和温度下,用土壤培养亮毛蕨原叶体的成苗率达 95% 以上,移栽成活率达 89% 以上。采用原生境腐殖土培养最为接近亮毛蕨在自然状态下的配子体发育过程,观察结果为正常自然性状。我们通过原生境腐殖土播孢繁殖种苗,为研究其生物学特性以及保护性开发这尚待开发利用的植物资源提供必要的资料,且该法较为简单快捷,经济高效。

致谢 在野外采集和研究过程中,得到董仕勇副研究员和张宪春研究员帮助,特此致谢!

参考文献:

- 王培善,王筱英. 2001. 贵州蕨类植物志[M]. 贵阳:贵州科技出版社,8:35-37
- 吴兆洪,秦仁昌. 1991. 中国蕨类植物科属志[M]. 北京:科学出版社,3:294-296
- Atkinson L.R. 1967. The gametophyte of *Diplazium*[J]. *Phytomorphology*,17:99-109
- Bir SS. 1970. A note on the gametophytes of *Cystopteris tenuisepta*[J]. *Amer Fern J*,60:98-101
- Chen GJ, Cheng X, Liu BD, et al. 2008. Comparative studies on gametophyte morphology and development of seven species of Cyatheaceae[J]. *Amer Fern J*,98:83-95
- Dai XL(戴锡玲),Cao JG(曹建国),Zhang Y(张莹),et al. 2007. Studies on the development of gametophyte in *Diplazium sub-sinuatum*(单叶双盖蕨配子体发育的研究)[J]. *Bull Bot Res*(植物研究),27(2):151-153
- Guo ZY(郭治友),Yu XY(俞筱押). 2009. Development of gametophyte of *Cyrtomium nephrolepioides* in limestone area(石灰岩地区蕨类植物低头贯众的配子体发育研究)[J]. *Acta Bot Borreal-Occident Sin*(西北植物学报),29(6):1144-1148
- Liu BD(刘保东),Wang ZH(王志宏). 1995. Observation on the formal development of gametophyte of *Lunathyrium coreanum*(朝鲜蛾眉蕨配子体形态发育的研究)[J]. *Chin Bull Bot*(植物学通报),12(1):49-51
- Lin XH(林孝辉),Wang QX(王全喜),Bao WM(包文美),et al. 1996. Studies on the development of gametophyte of ferns from North-Eastern China [X *Athyriaceae*(东北蕨类植物配子体发育的研究 [X 蹄盖蕨科)] [J]. *Bull Bot Res*(植物研究),16(3):322-335
- Methra PN. 1949. Some observations on the prothallus of *Diplazium esculentum*[J]. *J Indian Bot Soc*,28:28-35
- Momose S. 1938. Studies on the gametophytes of ferns; On the prothallium of *Diplazium thungergi* and *D. latifolia*[J]. *J Jap Bot*,14:43-49
- Momose S. 1968. Prothallia of the ferns from Thailand[J]. *Tonnan Aja Kenkyu*(Southeast Asian Studies),6(1):146-155
- Nayar BK. 1960. The gametophyte and young sporophyte of *Athyrium sculentum*[J]. *Amer Fern J*,50:194-203
- Nayar BK, Kaur S. 1971. Gametophytes of homosporous ferns [J]. *Bot Review*,37(3):295-396
- Nayar BK. 1971. Morphology of the adult prothallus of homosporous ferns and its taxonomic significance[J]. *J. Indian bot*,50:140-153
- Zhang KM, Shi L, Zhang XC, et al. 2008. Gametophyte morphology and development of six Chinese species of *Pteris*(Pteridaceae) [J]. *Amer Fern J*,98:33-41

(上接第 342 页 Continue from page 342)

References:

- Ching RC. 1964. On the genera *Phymatopsis* J. Sm. and *Crypsinus* Presl [J]. *Acta Phytotax Sin*,9(2):194
- Copeland EB. 1947. Genera Filicum[M]. Waltham:Chronica Botanica Company:205-207
- Holtum RE. 1954. A Revised Flora of Malaya[M]. 2nd ed. Singapore:Government Printing Office:197
- Hovenkamp P. 1998. An account of the Malay-Pacific species of *Selliguea*(Polypodiaceae)[J]. *Blumea*,43:57-58
- Pichi Sermolli REG. 1973. Phragmenta pteridologiae IV (*Phymatopteris*)[J]. *Webbia*,28(2):464
- Shao W, Lu SG. 2009. First recognition of the genus *Crypsinus* (Polypodiaceae) in China[J]. *Acta Bot Yunnan*,29(1):29-31