

蕨类植物细胞学概说

吴兆洪

(中国科学院华南植物研究所)

A SURVEY OF CYTOLOGY IN THE PTERIDOPHYTA

Wu Shiew-hung

(South China Institute of Botany, Academia Sinica)

现代蕨类植物细胞学是1950年 Irene Manton 教授创始的,在她的创造性著作《蕨类植物的细胞学与进化问题》(Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta, 1950)中,提出了主要是产于欧洲的27属和90种蕨类植物的细胞学证据。这本经典著作是相当大的、相当综合的和相当细致的,它激发了这一研究领域中的高潮。现在这一课题已经积累了相当数量的文献资料,能够把细胞学对蕨类植物提供的证据进行一般的评述。

蕨类植物细胞学的发展具有两个不平凡的特点。第一是在短短的三十年的时期内,蕨类植物在1950年以前从一个在细胞学上几乎还是空白的一群植物发展成为今天比诸任何一个大类群的有机体中知道得最多的一个类群。在1950年以前,也曾有过一些蕨类植物染色体数目的纪录,但很大一部分是不可靠的,因为当时的细胞学工作者都是应用传统的石蜡切片法,由于技术水平低,还不能处理蕨类植物的高染色体数目。后来, Manton 创立了现在通用的压片技术(squash technique),首次应用了醋酸洋红压片法(acetocarmine squash method),对孢子母细胞内的(即在减数分裂时的)染色体进行染色,才保证了数据的正确性,从而开始了用现代的新技术研究蕨类植物的染色体。第二个特点是,对任何其他类群的植物或动物,其染色体数据的搜集之广都比不上蕨类植物。目前这一工作已遍及整个世界,尤其是热带地区。世界任何一个地区或国家都有了蕨类植物染色体的资料或正在进行这项工作。迄今除了南美洲和中国大陆外,全世界的属和种的广泛横切面已经检阅了。

根据 T.G.Walker (1972, 1973) 的估计,全世界的一万二千多种蕨类植物中,有1800种已有细胞学的数据,约占总数的15%,这不包括大量的亚种、变种和细胞型(cyto-types)在内。在属的水平上,已有207属有了染色体数据,约占整个蕨类植物属的60%。这个高比例的属的染色体数据的一个结果是,现在已有可能来做出分类系统上的概括,以保证在一个科内亲缘近一些的属可以分在一起。同样地,并且在某些方面更为重要的是,它也能使人们认识到有些属是被错误地在分类系统上放在一起的,因为它们具有一个或多个的共同特征,而这些特征与其说是指示相近的亲缘关系,倒不如说是平行进化的结果。这样的例

子如蕨属 *Pteridium* ($X=52$), 近来已从凤尾蕨属 *Pteris* ($X=29$) 的附近分立出来。

染色体数目在种内通常是稳定的, 它作为传统分类学的一些性状往往是重要的。迄今大家都知道, 染色体数目能表示许多属或种的特状, 并且证明近亲的分类群具有同样的或稍微不同的数目。相反, 有一些属、种根据外貌(表象)归入一群的, 已证明在染色体方面是如此不同, 以致需要重新研究其在分类系统上的位置。解剖学和细胞学的研究表明, 过去长期用作分类依据的外部形态性状只是平行进化的结果, 而不是具有什么系统发育上的意义。

细胞学对蕨类植物分类的影响已表现在大多数现代分类系统都自觉地利用细胞学数据, 并且通常在属、科等分类等级的特征简介中引证染色体基数。一些分类系统之间的明显差别实际上涉及到较大类群的范围和它们应享的身份——是否为目、科或亚科的等级, 这是分类学上的现实问题。不过, 统计学揭露了一个骤然看来不大明显的弱点, 这个弱点在于, 虽然大约15%的蕨类植物已经过细胞学的检验, 表面上看来有了大量的资料作根据来做出分类系统学上的判断, 但在较严谨的检验时, 事实并不能总是保证这样的判断。这一弱点的重要性, 在各个类群的蕨类植物中有所不同。

染色体基数 现在的工作大部分集中于决定现代蕨类的染色体基数和按照这些植物的亲缘性来加以解释。蕨类植物学的最明显的共同性状是趋向于具有较高的染色体基数, 绝大多数发生在 $X=21$ 和 $X=69$ 之间, 大多数基数为 25—45, 这与大多数其他植物群成了最鲜明的对比。在其他植物群中, 低基数——例如 5, 6, 7 或 8, 几乎成为规律。这种情况导致这样的信念, 即这些高基数起源于过去地质时期的远较低的基数, 通过一个过程, Chiarugi (1960) 叫做古多倍性 (palaeoploidy), 涉及到可以称为祖先的基数的倍增。这种概念得到今日出现在一些其他蕨类植物中的低染色体数目的支持, 例如卷柏属 *Selaginella*, $X=7, 8, 9$ 和 10 (Jermy, Jones & Colden, 1967) 或水韭属 *Isoetes*, $X=10$ 。不过, 应当特别指出, 对于以前存在于真蕨类的特别低的祖先的基数的有力证据是很贫乏的, 主要是来源于膜蕨科 *Hymenophyllaceae* 和 水生蕨类 *aquatic ferns*, 以及来自一些染色体组型分析的支持。这两群真蕨是直接表现出低染色体数目存在的唯一的两个群, 但与这些低基数有联系的, 也有多倍体系列。

在异型孢子的真蕨类——水生蕨类中, 保持了较低的染色体数目, 如苹科 *Marsileaceae*, $X=10$; 槐叶苹科 *Salvinaceae*, $X=9$; 满江红科 *Azollaceae*, $X=11, 12$ 。在同型孢子的真蕨类中, 染色体数目较高。按照细胞学传统的解释, 认为同型孢子蕨类中较高的染色体数目是来源于多倍体。某些研究认为, 同型孢子蕨类几乎全部为多倍体。但另一个假设也应受到注意, 即同型孢子蕨类的高数目的染色体是原始的, 而异型孢子蕨类是通过减少而产生基数低的数目。

对于其他蕨类植物的低的祖先的基数的一个较不直接的证据来自日本 Tatuno & Kawakami (1969) 及 Kawakami (1970)。在他们对铁角蕨科 *Aspleniaceae* 成员的染色体组型的细致分析中, 这些作者们断定了经过检验的五种的染色体组能够分成六个形态类型, 每一类型能够分成两群。他们做了这样的演译, 即铁角蕨属 *Asplenium* 的祖先的基数是 12, 他们称之为古基数 b 。因此, 他们的结论是: 现今的基数 (X) 实际上是从他们称之为 b 的数目 (古基数) 演变来的, 所以铁角蕨属 $b=12$; 又如紫萁属 *Osmunda*, $2n=$

44和 $X=11$, 他们认为 $b=11$, 就是说, 现今的紫萁是古代的多倍体。

关于祖先的基数的充分而可靠的情报可以存在于科间和它们的高级范畴分类的亲缘性中, 它提供了一些线索, 似乎合乎逻辑的结论是: 蕨类植物今天高过种子植物的基数是从低数目演变而来的。可是, 祖先的低数目的思想必须有所警惕, 它已被证明是满布着陷阱的诱饵, 不少的作者们已掉进了这陷阱里。

染色体组型分析 与种子植物成为鲜明对照的是, 蕨类植物的染色体组型分析工作做得非常之少, 对系统发育问题仍然未能发挥它的重要性。主要原因是蕨类植物所经常遇到的高的染色体数目、染色体的较小的形体、在许多情况下染色体的明显的形态上的一致性、和根尖分裂的缓慢, 这些都是重大的障碍, 造成很大的技术上的困难。在这方面, 只有日本的植物学家们进行了创造性的工作, 尝试了不同种的染色体组型比较的费力工作。Tatuno & Kawakami (1969) 及 Kawakami (1970) 对铁角蕨属 *Asplenium* 五个种的染色体组型做了细密的分析, 推断铁角蕨属的染色体基数应从 36 降为 12。这方面的工作还有 Kawakami (1969, 1971), Takei (1969), Tatuno & Yoshida (1966, 1967), Tatuno & Okada (1970) 及 Tatuno & Takei (1969)。

不过, 染色体组型分析也许不需要在每一种实例中都非常细致的, 因为在某些例子中, 较粗糙的方法也有可能获得足够的证据。如 Walker 在新几内亚的鳞始蕨属 *Lindsaea* 的细胞制片中, 就发现有明显大小不同的染色体。后来 Kramer 把大小不同的染色体的种归入了不同的亚属。在这种情况下, 比较简单的较粗糙的方法也许能够获得对染色体平均大小的数据来告诉我们关于植物的亲缘性和分类的证据。

然而, 在另一些例子中, 更为精细的分析可能是需要的, 如上面提到的铁角蕨属。瘤足蕨属 *Plagiogyria* 也是这样的例子。这个属的分类位置一直是很有问题的, 在过去曾与凤尾蕨类、乌毛蕨类或桫欏类结合在一起的, 或者被认为与紫萁科 *Osmundaceae* 有疏远的亲缘性。这是一个经典的例子, 在这里, 染色体本身目前还几乎不甚有意义。如牙买加的 *Plagiogyria semicorda* (Presl) Christ, $n=66$, 新几内亚的 *P. tuberculata* Cop. 也是相同的, 而爪哇的 *P. glauca* (Bl.) Mett., $n=c. 132$ 。Kurita (1963) 对日本三个种的染色体报道, $n=c. 75, c. 100$ 和 $c. 125$, 这使情况更加复杂化了。不过, 如果我们集中注意 $n=66$ 这个系列的话, 可以发现这个数字并不有效地取消瘤足蕨属与过去提出的几个属的任何一个属的结合, 例如, 如果假定其基数事实上为 66 的话, 这个数字是在桫欏类的染色体数目的范围之内; 如果假定 $n=66$ 是从 $x=33$ 演化来的话, 这在乌毛蕨类的范围之内; 如果是从 $n=22$ 演化来的话, 这或者是在紫萁科的范围之内。但在瘤足蕨属的细胞学的一个非常突出的特征是在一个细胞中的染色体大小变异极大, 这个现象不仅在来自牙买加、新几内亚、爪哇的标本, 也在来自 Kurita 的图解中的日本标本。因此, 这个特征似乎是这个属的共同属性, 可能通过这个属的一些种类的细致的染色体组型分析将会使人们演绎出一个真正的基数以及决定本属的最近的亲缘关系。

染色体数目与蕨类植物的分类 蕨类植物有些目、科的组成成员在细胞学上是一致的, 并且形成明显的自然的类群, 例如, 莲座蕨目 *Marattiales*, 所有经过检查的属都是根据染

染色体数目 40 (或者次生地根据 39)。在紫萁科 *Osmundaceae*, $X=11$ 似乎是不变的规律。大多数蕨类植物的科、属的细胞学数据是较为明晰的, 并且基本上每一科或其他明确可见的类群都倾向于根据一个染色体数字或者少数几个易于解释的数字。

在所有的蕨类植物的科中, 铁角蕨科 *Aspleniaceae* 的染色体基数是最稳定的科中之一。在这个科中, 除了 *Asplenium unilaterale* Lam. ($2n=71, 80, c. 116, 160$) 和 *Boniniella cordiophylla* (Hance) Tagawa ($2n=76$) 是突出的例外, 在大约 10—11 个属约 200 种中, 只发现 36 及其倍数, 表现出染色体数字的一致性。值得注意的是, 在铁角蕨科这样一个大科中, 几乎没有发现背离其常数的证据, 可是这个科的中心属——铁角蕨属 *Asplenium* 却显示出这么多的多倍体, 不但在其种的百分比范围内, 而且也在它能达到的水平上 (已经发现 *A. affine* Sw. 和 *A. aethiopicum* Bech. 为 12 倍体, *A. erosum* L. 为 16 倍体), 还有广泛的种间杂交和特别是属间杂交的出现, 这和这个类群的稍为呆板的染色体形成了鲜明的对比。这群植物是最为激动人心的一群, 它有丰富的代表种, 但没有活着的近亲族, 它是处于进化活跃状态的高度进化的一个科, 属的界线仍处于分化的过程中, 它的慷慨的杂交亲和性特别适合于生物系统学的研究途径。

与铁角蕨科相对照, 乌毛蕨科 *Blechnaceae* 发现有一个大幅度的染色体基数, 形成一个几乎不断裂的系列, 从 28—36 (或 37?), 所有这些数字在乌毛蕨属 *Blechnum* 本身都具有。值得怀疑, 可能在这个属 33 是原始数字, 这个数字也发现于苏铁蕨属 *Brainea* 和 *Sadleria* 属, 乌毛蕨属的染色体似乎是从这中心数字的增加或损失而来的, 这种变化往往伴随着形态的、生态的和解剖的特化作用。

乌毛蕨科中最突出的成员之一是一个单种属, 即 *Salpichlaena* J. Sm. (*S. volubilis* (Kaulf.) J. Sm.)。在这个种, 特化作用采取了不平凡的形式, 它的叶子形如海金沙属 *Lygodium*, 高攀树上, 羽片也细裂。虽然有这些特点, 但它的主要特征仍属于乌毛蕨科。这个种已多次在 Trinidad 岛采到, 但不易栽培成功, 经历了一些技术上的困难, 最后确信 $n=40$ 。这样就把乌毛蕨科的染色体从 28 进一步扩展到 40 了。

一个有意义的情况出现在里白科 *Gleicheniaceae*。里白科的基本自然性是毋庸置疑的。在这个科里, 分别进行了分类学的修正和细胞学的研究, 两者的结果彼此吻合。*Gleichenia* (sensu lato) 这个属曾受到不同的分类学处理, 有些作者赞同一个属的概念, 而有些作者则分立为若干个属, 秦仁昌 (1940) 和 Copeland (1947) 承认为四个属, 即 *Gleichenia*、里白属 *Hicriopteris* [= *Diplopteridium* (Diels) Nakai]、假芒萁属 *Sticherus* 和芒萁属 *Dicranopteris*, Holttum (1957) 则承认有五个分类群, 组成两个属, 每个属分裂为亚属, 在他的系统中, *Gleichenia* 属包含有三个亚属: *Gleichenia*、*Diplopteridium* 和 *Mertensia*, 而 *Dicranopteris* 属则分为二个亚属: *Dicranopteris* 和 *Acropteridium*。

正如 Holttum 所指出那样, 根据细胞学, 这里存在着五个分类群, 究竟每个分类群应该给予属的等级或亚属的等级是可以继续讨论的。Walker (1966) 在评论其分类位置时, 他注意到在当时有记载的 16 个细胞型中, 每一个类型可以归纳到一个基数, 每个基数又是一个特定的分类群所特有的, 它们是 20 (+22) 在 *Gleichenia* 亚属, 56 在 *Diplopteridium* 亚属, 34 在 *Mertensia* 亚属, 39 在 *Dicranopteris* 亚属和 43 在 *Acropteridium*

亚属。这些都是很不相等的数目, 既不形成一非整倍体, 也不形成一个多倍体。这种格局后来又被 Sarsa (1968) 在南美洲和 Walker 在新几内亚和印度尼西亚的材料中更加证实了。

金星蕨科 *Thelypteridaceae* 是一个长期有争论的科。除了几个小属以外, 亚洲金星蕨类与美洲金星蕨类之间很少有共同之处。C. Christensen (1913, 1919) 研究了美洲的种类, 当时把它们归入鳞毛蕨属 *Dryopteris* 的一些不同的亚属中。后来这些亚属的代表几乎都受到细胞学的检验, 其结果是再一次表明与分类学的判断是符合的。目前较常采用的秦仁昌或 Holttum 的分类系统, 他们提出的属中的绝大多数, 每个属在细胞学上是一致的。

广义的水龙骨科过去是一个大杂烩, 近半个世纪以来已对它进行了比较彻底的整理, 在这里也表现出细胞学的检验结果支持了分类学的判断。例如, 双扇蕨属 *Dipteris* 通常被认为是水龙骨科的最原始的成分。它的原始性反映在配子体的发育和特征 (Stokey, 1945), 使它不同于水龙骨科属 *Polypodium* (*sensu lato*) 的一些配子体。Stokey 的这个发现证实了双扇蕨应维持作为独立的科, 这在一定程度上也被细胞学的证据所支持。这个属的染色体为 33, 双倍体和四倍体的种都被发现了。

瓦韦属 *Lepisorus* 在水龙骨科中是独特的, 它具有幅度宽的染色体数字, 即 22、23、25、26、35、37 和 47。Mitui (1968, 1970, 1971) 根据形态学的研究得出结论说: 就日本产的种类而言, 存在着两种系统发育的成分。一种是根据 25 和 26 个染色体, 另一种成分是根据 35。可以扩大这个研究到本属的所有成员, 来看看是否这种分裂基本上出现于具有从 22 到 26 的那些种 (也包括 47, 对于这个数字有相当的证据来证明它是从属于这个系列的, 即 22+25) 的成员之间的杂交和多倍性演化来的。另一方面是从具有从 35 到 37 染色体的那些种演化来的。

在禾叶蕨科 *Grammitaceae*, 除了 *Grammitis hartii* (Jenm.) Proctoe 为 $X=33$ 外, 所有迄今检查过的属和种证明其基数为 36 或 (和) 37, 这两个数字也是绝大多数水龙骨科 (较狭义的) 的特点。虽然禾叶蕨科与水龙骨科在染色体数据方面有相同之处, 然而, 禾叶蕨科的配子体是颇为特别的, 它们起初产生一个生长非常缓慢的、长寿的、分枝丝状的原叶体, 这与水龙骨科的大而宽的心脏形原叶体大不相同。禾叶蕨科与水龙骨科的细胞学的相似指示它们具有亲近的亲缘性, 但其他形态学的证据却支持它应作为独立的科。

在蕨类植物的少数科、属中, 细胞学的证据却说明它们是异质的, 是明显不自然的类群, 膜蕨科 *Hymenophyllaceae* 就是这种例子, 它现在存在着足够多的染色体数据可供议论时参考。在老的分类系统中, 这个科的大约 700 种是归入到两个属的, 即瓶蕨属 *Trichomanes* 和膜蕨属 *Hymenophyllum*。1938 年, Copeland 进行了一次大的修正, 承认了 33 个属, 后在他的《Genera Filicum》(1947) 又增加了一属。骤然看来, 这个科大约报道了 100 种的染色体数目, 似乎有充分的细胞学资料, 但当检阅一下这些数字的分布情况时, 就发现大约 60 种归到 Copeland 的 34 个属中的仅仅 5 个属, 其余 40 种则分布于其他的 19 个属。现在, 大概是我们所知的那些有细胞学证据的属都不是同源的属。恰恰是那些有大多数的染色体数目已经知道的属, 例如膜蕨属 *Hymenophyllum* (*sensu stricto*) 在已检查过的 7 个种中具有 11、13、21 及 36 染色体数目; 在蹄盖蕨属 *Mecodium* 中有 22 个种的染色体是根据 7 的倍数或者 36; 在厚壁蕨属 *Moringium* 的 5 个种中的染色体数目为 21、22、26 及 36。就是

在形态上最为一致的大属瓶蕨属 *Trichomanes* 中, 11个种的染色体数目为36, 而 *T. scandens* L. 则 $2n=128$, 即为32的倍数而非36, 显示了不协调的现象。大概这种局面在整个膜蕨科中还会重复出现, 尤其是当我们从其余的属中获得一二个染色体数据时。在这样的基础上, 显然不可能在现阶段从细胞学的角度来讨论本科两种分类法的优缺点, 正如 Morton (1968) 所提出的那样, 尽管骤然一看染色体数据似乎是充足的, 然而有一点却是很明确的, 即 Copeland 提出的这些属都是不自然的群。因此, 本科迫切要求一个深入细致的形态学研究。

在 Copeland (1947) 所承认的蕨类植物的21个科中, 凤尾蕨科 *Pteridaceae* (sensu Copeland) 的分类处理是最不能令人满意的。他的凤尾蕨科十分庞杂, 包括了系统上及形态上大不相同的一些科, 使人根本无法捉摸他的含义。秦仁昌 (1954) 曾予以评述, 后来 Manton (1958) 根据细胞学的研究支持了秦仁昌1940年系统中关于凤尾蕨类中所建立的一些独立的科。Manton 曾指出, 大概通过 Copeland 的凤尾蕨科的属的名单的中部可以划一条非常清楚的分界线。在线的上半部是 *Pteris*, *Adiantum*, *Cheilanthes* 等属, 它们的染色体数目是基于29和(或)30的。Walker (1973) 建议归于铁线蕨群。在线的下半部是另一群的属, 称碗蕨群, 它们具有幅度宽的染色体基数, 并且有些属本身就有几个不同的染色体数目, 例如碗蕨属 *Dennstaedtia*。

姬蕨属 *Hypolepis* 也表示出染色体数目上的明显分歧。在一些种内, 具有 $n=52$ 或 104 , 这个数目有助于姬蕨属与蕨属 *Pteridium* 和曲轴蕨属 *Paesia* 连接起来, 因为后二属也具有 $n=52$ 的种类, 并且有许多共同的形态性状。但是, 墨西哥和牙买加产的 *Hypolepis nigrescens* Hook. 由几位学者分别观察到 $n=29$ 。骤然一看, 我们似乎感到本属具有一个基数断裂的例子, 在这个例子中, 是基数52和29之间的断裂。不过, 这似乎不是固有的, 因为新西兰产的 *Paesia scaberula* (A. Rich.) Kuhn 具有 $n=26$, 这样, 52和104的染色体可以解释为根据26的多倍体系列, 这就立刻缩小了26对29两群之间的实际断裂。随着更好的选择, 可能发现这个缩小了的断裂是不存在的。我们现在所看到的仅仅是一个短短的非整倍体系列, 而这种情况也存在于乌毛蕨属 *Blechnum* 之中。

在鳞始蕨属 *Lindsaea*, 许多学者已从世界不同地区报道过多种多样的染色体数目, 这些资料已被 Kramer (1971) 全部引证了。在这群蕨类中, 染色体数字从34至220, 它的不确定性的程度比诸任何其他类群要大过好多倍, 但这并非固有的细胞学的特点, 而是牵涉到实际的困难。鳞始蕨类植物倾向于在一定的时间内只产生极少几个处于减数分裂的合适阶段、可供分析用的孢子囊, 其结果是从一种固定材料中得到一个满意结果的机会就大大减少了。而且这样蕨类极难栽培, 所以人们不得不完全依赖于野外的固定材料。因此, 鳞始蕨属的染色体数据在分类上的利用价值非常局限, 大多数已知数字都处在44到 c.50这个范围内, 但其不确定性的程度不能做出关于鳞始蕨属内组成亚属和组的结论。

竹叶蕨属 *Taenitis* 的少数几个样品的细胞学观察明显地表明其染色体数字指示着22或44这个范围。这个数字处于鳞始蕨属的幅度之内, 但它有很大的解剖学的差异, 表示其亲缘关系并不密切。

一般来说, 在科和属的水平上, 染色体数据对系统分类是很有价值的, 但在种的水平上, 染色体数据所起的作用就远较小了。然而通过杂交, 观察杂种细胞减数分裂时染色体的

行为仍可提供有价值的分类依据, 如 Vida (1974) 就是通过杂交解决了欧洲的冷蕨复合体 *Cystopteris fragilis complex* 的长期争论的问题。

到目前为止, 蕨类植物约有100个属还没有染色体数据, 约占全部蕨属的1/3左右, 它们是一些小属或单种属, 而其中许多个属具有有限的地理分布。按地区来看, 亚洲有50属, 中南美洲有34属, 大洋洲有6属, 其他地区有6属, 它们的染色体还有待于检查。

除了上述的空白之外, 我们还有相当多的选择性的清点工作要做, 这些清点工作主要是在两种水平——属的和种的水平进行的。当前, 本课题要避免费时而又收获不大的计数染色体工作, 因为这种结果只有较低的百分比可能会丰富我们的知识。因此颇为细心的选择是十分必要的, 以便在种的水平上对染色体数目的清点工作能产生最大的效果。在一些细胞学上明显稳定的属, 再积累大量的清点数据, 对分类系统和它们的亲缘性来说是不大可能提供更多的新发现。相反, 在适当选择的一些科、属, 大规模的数据积累是十分重要的, 如膜蕨科, 细胞学是会对分类贡献一些相当肯定的佐证的, 而不是如目前那样颇为否定的位置。现在, 细胞学的作用显示了现系统的缺点, 但没有能够以较好的系统来替代它。

对一些属来说, 对尽可能多的地区的尽可能多的种的染色体数字的观察进一步努力, 这对一些现象的解释是有帮助的。如姬蕨属, 其基数29或52(或26), 是否是只有这两个数目并且代表着一些主要的断裂(也与形体和形态有联系), 还是它们是代表着在一个连续的(不存在这样断裂的)非整倍体系列的两端。

很有希望获得较多数据的另一个领域是鳞始蕨类, 如上面讨论过的那样, 在这里, 实际上的困难造成了现有数据中的一些可疑的正确性。

染色体数目和染色体大小之间的关系

从细胞学的角度来看, 蕨类植物是十分合适的研究对象, 因为它们表现一系列的染色体数目, 从卷柏属 *Selaginella* 的 $2n=18$ 递增至箭蕨属的 *Ophioglossum reticulatum* L. 的 $2n=c. 1260$, 卷柏属的个体染色体的长度变异为 $1-1.5\mu$, 而箭蕨属的个体染色体长度变异为 $1.5-4.5\mu$ 。松叶蕨属 *Psilotum* 具有 $2n=208-210$, 它的染色体长度变异为 $4.5-18\mu$, 这是出现在蕨类植物中最大的染色体。在真蕨类中, 膜蕨科和紫萁科具有最大的染色体, *Osmunda regalis* L. 的染色体长度变异为 $6.6-10\mu$ 。而 *Marsilea quadri folia* L. 的染色体是最小的, 长度变异为 $1.7-2.8\mu$ 。

Litardiere 曾经指出, 薄囊蕨的染色体的绝对大小表现出一个按系统发育上顺序的递减情况。根据他的研究, 膜蕨科和紫萁科具有比较大的染色体, 桫欏科 *Cyatheaaceae* 和水龙骨科 *Polypodiaceae* 的染色体的大小呈现出中间型, 而最小的染色体则出现于营养器官大大简化和生殖器官特化的异孢型的科。

对于蕨类植物中染色体体积大小不同的原因, 现在还未有满意的解释。有人认为可能是营养中缺少磷, 造成染色体体积显著缩小的现象。也有人推测染色体的螺旋程度的不同和异染色质的分布不同, 也许是同染色体的不同大小有关。Tobgy 提出螺旋结构和核酸的沉积也可能造成染色体体积不同的结果。螺旋线的紧密性造成染色体长度的显著缩短, 而它们的疏松性可能造成长度的增长。在古老的蕨属, 如松叶蕨属 *Psilotum*、莲座蕨属 *Angiopteris*、合囊蕨属 *Marattia* 和海金沙属 *Lygodium* 等等, 它们的染色体在减数分裂时的体积不仅

比较大,而且同时染色体呈现出绒毛状质地和扩散的轮廓。这种绒毛状质地 在莲座蕨属和合囊蕨属中可以清楚地观察到,在较小的程度也可在松叶蕨属和紫萁属的植物细胞中看到同样的现象,可是在进步的蕨类植物中则其染色体表面光滑,轮廓清晰。上面几个属的染色体的独特质地可能就是染色线的螺旋圈较为疏松的缘故。Manton 等人指出,在这些属中,其细胞在减数分裂中染色体所表现的这种奇特的质地,也可能指示这些属的亲缘关系和共同起源。这也进一步表明了染色线的螺旋圈的相对紧密性的程度,也可能对研究染色体体积大小时是一个重要的方面。

早已知道,染色体的螺旋形成和核酸的负荷量之间存在着一定的联系。根据 Darlington 等人的研究表明,最大的螺旋形成是伴随着最大的核酸附着量。

广义的石松属 *Lycopodium* (sensa lato) 的体细胞染色体的研究表明,在某些附生种类中,其染色体是极为细长的结构,这与减数分裂中期的基质物质的不足是有联系的。

上面仅就蕨类植物细胞学的一些基本问题概述了近几十年来的进展。可以看出,细胞学对蕨类植物系统发育的研究是有重要影响的,但必须警惕它的局限性和实验材料的准确性。因此,蕨类植物细胞学必须和经典分类学结合起来,确保足够的正确资料是根据来自整个分布区的、为数众多的群体和正确鉴定的植物,否则,一个单一的个体的染色体研究将会导致虚假的境地,特别是鉴定错误的话。

主要参考文献

- [1] Britton, D.M. 1974. The Significance of Chromosome Numbers in Ferns, in Ann. Missouri Bot. Gard. 61(2): 310—317.
- [2] Löve, A., D. Löve & R.E.G. Pichi Seromlli. 1977. Cytotaxonomical Atlas of the Pteridophyta. J. Cramer.
- [3] Manton, I. 1950. Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta. Cambridge University Press.
- [4] Walker, T.G. 1973. Evidence from Cytology in the Classification of Ferns, in Jermy, A.C. et al. (eds.): The Phylogeny and Classification of the Ferns, in Bot. Journ. Linn. Soc. London 67 (Suppl. 1) 91—110.
- [5] ——— 1979. The Cytogenetics of Ferns, in Dyer, A.F. (ed.): The Experimental Biology of Ferns, pp.87—132, fig. 1—7.