

肿足蕨属植物叶表皮微形态及其系统学意义

王任翔^{1,2}, 邵文³, 邓晰朝⁴, 陆树刚⁵

(1. 广西师范大学 生命科学学院, 广西 桂林 541004; 2. 珍稀濒危动植物生态与环境保护省部共建教育部重点实验室, 广西 桂林 541004; 3. 中科院上海辰山植物科研中心, 上海 201602; 4. 河池学院 化学与生命科学系, 宜州 546300; 5. 云南大学 生态学与地植物学研究所, 昆明 650091)

摘要: 利用光学显微镜对 9 种肿足蕨属植物即肿足蕨、光轴肿足蕨、修株肿足蕨、鳞毛肿足蕨、稻城肿足蕨、球腺肿足蕨、山东肿足蕨、福氏肿足蕨、腺毛肿足蕨和 2 种近缘种林下凸轴蕨及大膜盖蕨叶表皮微形态进行观察。结果表明: 9 种肿足蕨属植物的叶表皮细胞均为不规则型, 垂周壁为深波状; 叶上下表皮均有毛; 气孔器类型有 6 种, 为极细胞型、腋下细胞型、不等细胞型、不规则四细胞型、不规则细胞型和横列型。不同种间叶表皮微形态特征表现出一定差异, 对种的划分有一定的分类学意义。讨论了肿足蕨属植物与蹄盖蕨科、鳞毛蕨科、金星蕨科、林下凸轴蕨及大膜盖蕨的亲缘关系, 为肿足蕨属植物的系统学研究提供新的资料。

关键词: 肿足蕨属; 叶表皮; 微形态; 系统学意义

中图分类号: Q949 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2012)04-0452-05

Leaf epidermal micromorphology of *Hypodematum* and its systematic significance

WANG Ren-Xiang^{1,2}, SHAO Wen³, DENG Xi-Chao⁴, LU Shu-Gang⁵

(1. College of Life Sciences, Guangxi Normal University, Guilin 541004, China; 2. Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection(Guangxi Normal University), Ministry of Education, Guilin 541004, China; 3. Shanghai Chenshan Plant Science Research Center, CAS, Shanghai 201602, China; 4. Department of Chemistry and Life Sciences, Hechi University, Yizhou 546300, China; 5. Institute of Ecology and Geobotany, Yunnan University, Kunming 650091, China)

Abstract: The leaf epidermal micromorphology of 9 species of *Hypodematum*: *H. crenatum*, *H. hirsutum*, *H. gracile*, *H. squamuloso-pilosum*, *H. daochengensis*, *H. glanduloso-pilosum*, *H. sinense*, *H. fordii*, and *H. glandulosum*, and 2 allied species: *Metathelypteris hattorii* and *Leucostegia immersa* was observed and compared under light microscope(LM). The form of epidermal cells of the *Hypodematum* was usually irregular, with the anticlinal walls sinuate. All species with abaxial stomatal apparatus, with polocytic, axillocytic, anisocytic, anomotetracytic, and anomocytic types. Two or more stomatal types in each species. The differences in leaf epidermal micromorphology of these species were discussed. The relationships among *Hypodematum*, *Dryopteridaceae*, *Athyriaceae*, *Thelypteridaceae*, *Metathelypteris*, and *Leucostegia* were discussed in the terms of leaf epidermal micromorphology. All the data would contribute to systematics of *Hypodematum*.

Key words: *Hypodematum*; leaf epidermis; micromorphology; systematic significance

* 收稿日期: 2012-02-21 修回日期: 2012-04-12

基金项目: 国家自然科学基金(31060030, 30970186); 广西自然科学基金(2011GXNSFA018089); 广西教育厅项目(201010LX070); 省部共建教育部重点实验室研究基金(桂科能 1001Z017) [Supported by the National Natural Science Foundation of China (31060030); the Natural Science Foundation of Guangxi(2011GXNSFA018089); the Education Department of Foundation Guangxi(201010LX070); the Foundation of Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection(Guangxi Normal University), Ministry of Education(1001Z017)]

作者简介: 王任翔(1964-), 男, 湖南资兴市人, 博士, 教授, 从事植物系统学研究及细胞生物学教学, (E-mail) wrx05@126.com.

肿足蕨属(*Hypodematium*)过去认为只有 1 种,目前认为全世界有 16 种,其中我国有 12 种,1 变种(邢公侠等,1999)。它为一小群生于干旱的石灰岩的奇特植物,多数生于低地干旱荫蔽的石灰岩缝中,少数生于荫蔽的石灰岩壁上或石灰岩旁边的土壤中。肿足蕨属植物为石灰岩地区特有的蕨类植物,我国为该属的分布中心,主要产云南、广西、山东、广东和贵州等地的石灰岩地区。

肿足蕨属的系统位置一直有争议。由于它的中柱体型同蹄盖蕨科(*Athyriaceae*)和金星蕨科(*Thelypteridaceae*),毛被类型同金星蕨科,孢子囊群和盖又同蹄盖蕨科,而叶型和染色体数目又近鳞毛蕨科(*Dryopteridaceae*)。因此,过去曾将它放在金星蕨科(秦仁昌,1963)、鳞毛蕨科(Christensen,1905)或蹄盖蕨科(Pichi,1977)。秦仁昌(1975)将肿足蕨属从金星蕨科中分出成立了肿足蕨科(*Hypodematiaceae*),其位置介于蹄盖蕨科与金星蕨科之间。国内外学者对其部分种类的形态学、配子体发育、孢粉学和分子系统学等开展了研究(张玉龙等,1976; Li & Zhou,1988; Tryon,1991; 周凤琴等,1999; Smith 等,2006; Liu 等,2007),这些工作对肿足蕨属植物的分类及系统位置的确定起到一定作用。近年来,蕨类植物叶表皮微形态特征的多样性被用在种间、属间甚至科间的分类和系统演化关系方面的探讨(张耀甲等,1999; 王任翔等,2010)。但依据叶表皮毛的有无、表皮细胞形态、气孔周围的副卫细胞的有无、数目和排列式样等叶表皮微形态特征对肿足蕨属植物的研究尚欠缺。本文对肿足蕨属 9 种和近缘类群 2 种植物的叶表皮微形态进行光学显微镜观察比较研究,旨在为进一步探讨肿足蕨属植物的分类和演化等问题提供参考。

1 材料和方法

1.1 材料

研究材料均取自野外居群,凭证标本存于广西师范大学标本馆和云南大学标本馆(表 1)。

1.2 方法

叶片用毛刷清洗干净,去除表面的杂质后,将材料转移到 5% 的氢氧化钠溶液中离析 10~24 h,待叶片变白,叶肉组织和上、下表皮可以分离时,将离析后的材料用水洗净,移至盛有蒸馏水的小烧杯中,撕下叶表皮,去除叶表皮上残留的叶肉组织。在载

玻片上用 1% 的番红染色 5~10 min,水洗、常规脱水后在 Olympus BX51-DP70 数码显微镜下观察拍照。气孔器的大小在光学显微镜下测得。

表 1 肿足蕨属植物叶表皮微形态研究的实验材料及凭证标本

Table 1 Materials and voucher specimens of leaf epidermis micromorphology of *Hypodematium*

种名 Species	采集地 Location	凭证标本 Vouchers	海拔(m) Altitude
肿足蕨 <i>Hypodematium crenatum</i>	广西桂林	王任翔 0101	162
肿足蕨(台湾) <i>H. crenatum</i>	台湾花莲	吕碧凤 A0356	750
光轴肿足蕨 <i>H. hirsutum</i>	甘肃康县	王任翔 0108	2 370
修株肿足蕨 <i>H. gracile</i>	山东泰山	王任翔 0109	820
鳞毛肿足蕨 <i>H. squamuloso-pilosum</i>	山东塔山	王任翔 0110	659
稻城肿足蕨 <i>H. daochengensis</i>	四川稻城	王任翔 0111	2 700
球腺肿足蕨 <i>H. glanduloso-pilosum</i>	广西桂平	王任翔 0112	635
山东肿足蕨 <i>H. sinense</i>	山东泰山	王任翔 0113	678
福氏肿足蕨 <i>H. fordii</i>	广西柳州	王任翔 0114	243
腺毛肿足蕨 <i>H. glandulosum</i>	贵州遵义	王任翔 0115	450
林下凸轴蕨 <i>Metathelypteris hattorii</i>	广西九万山	邓晰朝 31669	1 050
大膜盖蕨 <i>Leucostegia immersa</i>	云南镇沅	徐成东 29943	1 550

2 观察结果与分析

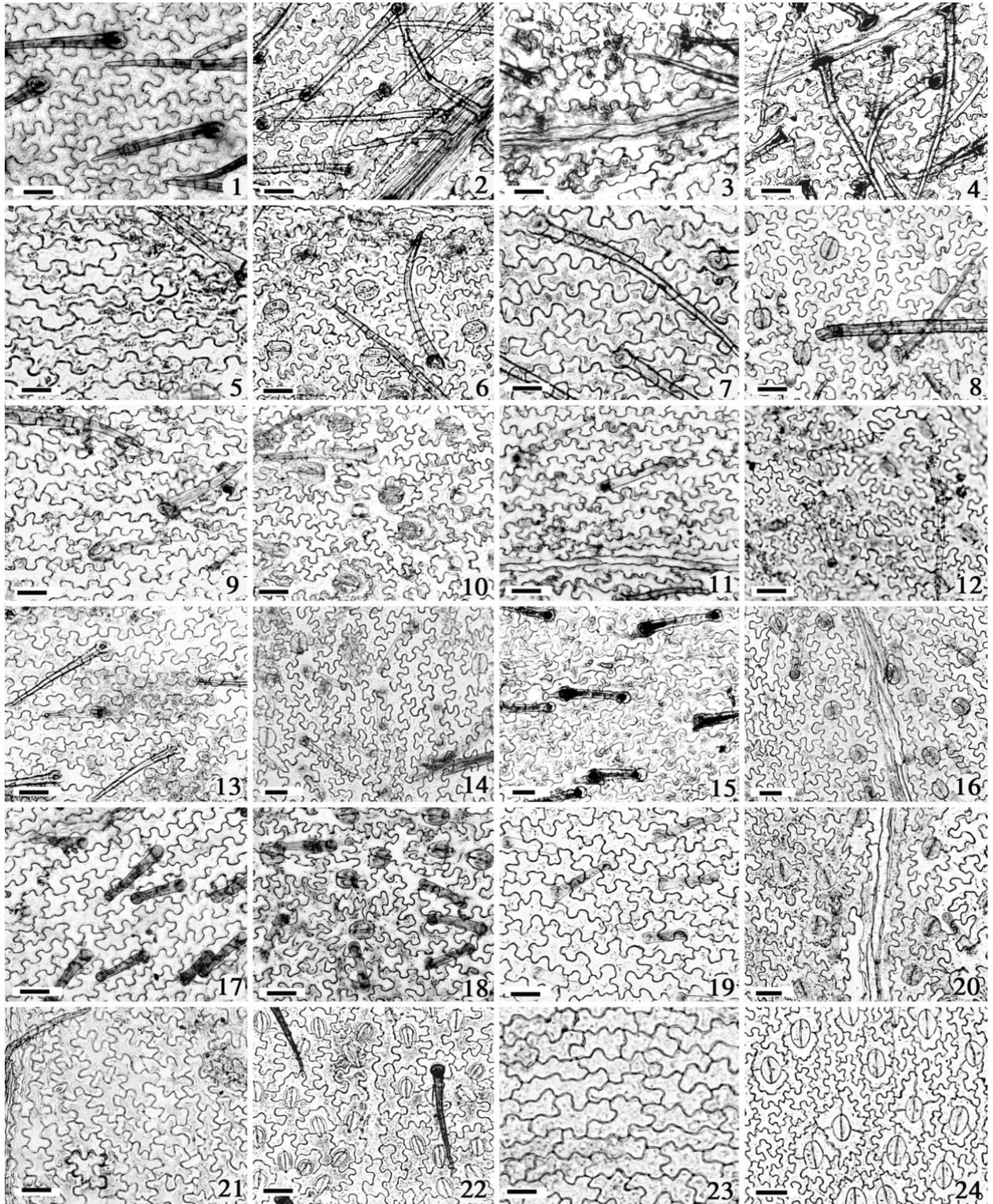
2.1 11 种植物的叶表皮细胞的特征

叶表皮细胞均为不规则型,垂周壁为深波状;肿足蕨属植物和林下凸轴蕨的叶上下表皮具针状毛、柔毛或腺毛,大膜盖蕨的叶上下表皮无毛。气孔器不均匀分布在叶的下表皮,保卫细胞和表皮细胞几乎都分布在一个水平面上,气孔一般沿着叶的长轴方向分布,偶尔在局部地方取向不一致,在同一叶表皮中存在着不同类型的气孔器(图版 I,表 2)。

2.2 气孔器类型

气孔器类型的分类和命名主要采用 Dilcher (1974)和 Fryns-Claessens 等(1973)所提出的名称,其分类和命名主要依据成熟保卫细胞与副卫细胞的排列方式。在 11 种植物中,气孔器的形状为椭圆形或近圆形,共发现 6 种气孔器类型(表 3,图版 I)。

(1)极细胞型(Polocytic type):两个保卫细胞大部分被一个“U”型副卫细胞所包围,只有一极为单个的表皮细胞所包围。(2)腋下细胞型(Axillo-



图版 I 光学显微镜下肿足蕨属植物的叶表皮微形态 1,2. 肿足蕨; 3,4. 肿足蕨(台湾); 5,6. 光轴肿足蕨; 7,8. 修株肿足蕨; 9,10. 鳞毛肿足蕨; 11,12. 稻城肿足蕨; 13,14. 球腺肿足蕨; 15,16. 山东肿足蕨; 17,18. 福氏肿足蕨; 19,20. 腺毛肿足蕨; 21,22. 林下凸轴蕨; 23,24. 大膜盖蕨。1,3,5,7,9,11,13,15,17,19,21,23 上表皮。2,4,6,8,10,12,14,16,18,20,22,24 下表皮,示气孔器。标尺=50 μm 。

Plate I Leaf micromorphology under the light microscope in *Hypodematiaceae* 1,2. *Hypodematiaceae crenatum*; 3,4. *H. crenatum*; 5,6. *H. hirsutum*; 7,8. *H. gracile*; 9,10. *H. squamuloso-pilosum*; 11,12. *H. daochengensis*; 13,14. *H. glanduloso-pilosum*; 15,16. *H. sinense*; 17,18. *H. fordii*; 19,20. *H. glandulosum*; 21,22. *Metathelypteris hattorii*; 23,24. *Leucostegia immerse*. Adaxial epidermis 1,3,5,7,9,11,13,15,17,19,21,23; Abaxial epidermis, showing stomatal apparatuses 2,4,6,8,10,12,14,16,18,20,22,24. Scale bar=50 μm .

cytic type): 一个副卫细胞几乎将 2 个保卫细胞包围, 只有一游离极被 2 个表皮细胞所包围, 这两个表皮细胞的公共垂周壁从极向外伸, 与保卫细胞的长轴平行。(3) 不等细胞型 (Anisocytic type): 3 个副卫细胞组成单环包围保卫细胞, 其中 1 个副卫细胞

显著比另外 2 个要小。(4) 不规则四细胞型 (Anomotetracytic type): 4 个副卫细胞不规则地以各种方式包围保卫细胞。(5) 不规则细胞型 (Anomocytic type): 气孔的副卫细胞和一般的表皮细胞没有区别。(6) 横列型 (Diacytic type): 由 2 个与保卫细胞的长轴

表 2 光学显微镜下肿足蕨属植物叶表皮的特征

Table 2 Characteristics of leaf epidermis of *Hypodematium* under the light microscope

种名 Species	上表皮 Adaxial epidermis		下表皮 Abaxial epidermis		气孔 Stomata		图版 I Plate I
	细胞形状 Cell shape	垂周壁 Anticlinal wall	细胞形状 Cell shape	垂周壁 Anticlinal wall	大小 (μm) Size	形状 Shape	
肿足蕨 <i>Hypodematium crenatum</i>	不规则	深波状	不规则	深波状	47.49×31.52	椭圆形	1,2
肿足蕨(台湾) <i>H. crenatum</i>	不规则	深波状	不规则	深波状	49.71×32.78	椭圆形	3,4
光轴肿足蕨 <i>H. hirsutum</i>	不规则	深波状	不规则	深波状	46.82×32.83	椭圆形	5,6
修株肿足蕨 <i>H. gracile</i>	不规则	深波状	不规则	深波状	42.37×34.72	椭圆形	7,8
鳞毛肿足蕨 <i>H. squamuloso-pilosum</i>	不规则	深波状	不规则	深波状	41.89×35.914	椭圆形	9,10
稻城肿足蕨 <i>H. daochengensis</i>	不规则	深波状	不规则	深波状	47.63×32.47	椭圆形	11,12
球腺肿足蕨 <i>H. glanduloso-pilosum</i>	不规则	深波状	不规则	深波状	46.28×33.27	椭圆形	13,14
山东肿足蕨 <i>H. sinense</i>	不规则	深波状	不规则	深波状	42.28×36.78	近圆形	15,16
福氏肿足蕨 <i>H. fordii</i>	不规则	深波状	不规则	深波状	43.72×37.74	近圆形	17,18
腺毛肿足蕨 <i>H. glandulosum</i>	不规则	深波状	不规则	深波状	45.48×31.66	椭圆形	19,20
林下凸轴蕨 <i>Metathelypteris hattorii</i>	不规则	深波状	不规则	深波状	43.78×30.84	椭圆形	21,22
大膜盖蕨 <i>Leucostegia immersa</i>	不规则	深波状	不规则	深波状	50.42×30.21	椭圆形	23,24

表 3 光学显微镜下肿足蕨属植物气孔器类型的比较

Table 3 Types of stomatal apparatus of the *Hypodematium* under the light microscope

种名 Species	极细胞型 Polocytic	腋下细胞型 Axillocytic	不等细胞型 Anisocytic	不规则四细胞型 Anomotetracytic	不规则细胞型 Anomocytic	横列型 Diacytic	图版 I Plate I
肿足蕨 <i>Hypodematium crenatum</i>	+++	++	+	+	+		1,2
肿足蕨(台湾) <i>H. crenatum</i>	+++	++	++	+			3,4
光轴肿足蕨 <i>H. hirsutum</i>	+++	++	+	+			5,6
修株肿足蕨 <i>H. gracile</i>	+++	+	+	+	+		7,8
鳞毛肿足蕨 <i>H. squamuloso-pilosum</i>	+++	+++	+				9,10
稻城肿足蕨 <i>H. daochengensis</i>	+++	+	+	+			11,12
球腺肿足蕨 <i>H. glanduloso-pilosum</i>	+	+++	+	+++	+++	+++	13,14
山东肿足蕨 <i>H. sinense K. Iwats</i>	+	+++	+	+++	+	+	15,16
福氏肿足蕨 <i>H. fordii</i>	+	+	+	+++			17,18
腺毛肿足蕨 <i>H. glandulosum</i>	++	+++	+	+++			19,20
林下凸轴蕨 <i>Metathelypteris hattorii</i>	++	+	+++	+			21,22
大膜盖蕨 <i>Leucostegia immersa</i>			+++	++	+	++	23,24

注: +++ 表示较多; ++ 表示较少; + 表示个别出现。

Note: +++ more appearance; ++ less appearance; + individual.

成直角的副卫细胞组成的单环包围保卫细胞。

3 结论与讨论

3.1 肿足蕨属植物叶表皮微形态特征

9 种肿足蕨属植物的叶表皮细胞均为不规则型, 垂周壁为深波状; 叶上下表皮具针状毛、柔毛或腺毛, 它们的气孔器类型主要为极细胞型、腋下细胞

型和四细胞型。因此, 从叶表皮微形态特征看, 支持肿足蕨属是一个自然的分类群。

不规则细胞型气孔器只存在于肿足蕨、修株肿足蕨、球腺肿足蕨和山东肿足蕨, 其中, 球腺肿足蕨含有较多的不规则细胞型气孔器。单细胞针状毛和柔毛只在肿足蕨、光轴肿足蕨、修株肿足蕨、鳞毛肿足蕨、稻城肿足蕨和球腺肿足蕨中出现; 而球杆状腺毛只在山东肿足蕨、福氏肿足蕨和腺毛肿足蕨中出

现;稻城肿足蕨和球腺肿足蕨则两种毛都有。这些不同特征为肿足蕨属植物种间的鉴定提供了依据。

3.2 肿足蕨属与蹄盖蕨科和鳞毛蕨科的关系

蹄盖蕨科植物叶上下表皮多数不具毛,少数有腺毛;气孔器类型有共环极细胞型和十字型。鳞毛蕨科植物的叶上表皮无毛,下表皮主要为多细胞节状毛,偶见腺毛和单细胞针状毛,气孔器类型以不等细胞型(原文称为胞环型)为主(郭庆梅等,1999)。这些与肿足蕨属植物叶表皮微形态特征差别较大,因此,从叶表皮微形态特征看,肿足蕨属与蹄盖蕨科和鳞毛蕨科亲缘关系较远。

3.3 肿足蕨属与大膜盖蕨、林下凸轴蕨及金星蕨科的关系

Smith等(2006)在新的世界蕨类分类系统中,认为肿足蕨属与大膜盖蕨属的亲缘关系最近,并把它们放在鳞毛蕨科中;Liu等(2007)的分析结果支持肿足蕨属和大膜盖蕨属近缘,但与鳞毛蕨科亲缘关系远。从表2、表3和图版I看,大膜盖蕨的叶表皮上下均无毛,气孔器类型主要为不等细胞型,且含有独特的横列型气孔器,在叶表皮微形态特征方面与肿足蕨属有明显区别,这与肿足蕨属与大膜盖蕨属外部形态具明显差异相一致(吴兆洪等,1999)。因此,从叶表皮微形态特征和外部形态看,不支持肿足蕨属与大膜盖蕨属近缘的观点。

秦仁昌(1963)根据叶脉分离,孢子囊群圆形、有盖等特征曾把肿足蕨属放在金星蕨科金星蕨族(tribe *Thelypterideae*)金星蕨亚族(subtribe *Thelypteridinae*),认为可能接近凸轴蕨属(*Metathelypteris*)。金星蕨科植物的叶上下表皮主要为密集的单细胞针状毛,气孔器类型主要有极细胞型、腋下细胞型、不等细胞型(郭庆梅等,2007)。从表2、表3和图版I来看,林下凸轴蕨的叶表皮特征与金星蕨科相似,从叶表皮微形态特征看,支持秦仁昌(1963)将肿足蕨属放在金星蕨科中,不支持秦仁昌(1975)将肿足蕨属从金星蕨科中分出成立肿足蕨科的观点。但肿足蕨属植物具有叶柄基部膨大并密被红棕色大鳞片的独特特征,染色体数($x=41$)与金星蕨科($x=31, 34, 36$)相差较大,分子系统学结果又与形态结果相矛盾。因此,肿足蕨属的系统位置还有待进一步研究。

致谢 台湾植物分类学会吕碧凤女士和江西庐山植物园牛艳丽女士提供部分研究材料,国立台湾大学

郭立园博士提供部分文献资料,在此表示衷心感谢!

参考文献:

- 邢公侠等. 1999. 中国植物志(第4卷,第1分册)[M]. 北京:科学出版社:1-14
- 张玉龙,席以珍,张金谈, et al. 1976. 中国蕨类植物孢子形态[M]. 北京:科学出版社:283-285
- 吴兆洪等. 1999. 中国植物志(第6卷,第1分册)[M]. 北京:科学出版社:178-179
- 周凤琴,高翠芳,张照荣. 1999. 山东肿足蕨科植物形态解剖学的研究及其在分类学上的意义[M]. 北京:中国林业出版社:357-369
- Ching RC(秦仁昌). 1963. A reclassification of the family Thelypteridaceae from the mainland of Asia(亚洲大陆金星蕨科新分类系统)[J]. *Acta Phytot Sin*(植物分类学报),8(4):289-335
- Ching RC(秦仁昌). 1975. Two new fern families(蕨类植物的两新科)[J]. *Acta Phytot Sin*(植物分类学报),13(1):96-98
- Dilcher DL. 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains[J]. *Bot Rev*,40(1):1-157
- Fryns-Claessens E, Van Cotthem WRJ. 1973. A new classification of the ontogenetic types of stomata[J]. *Bot Rev*,39(1):71-138
- Guo QM(郭庆梅), Gao H(高慧), Zheng JY(郑吉营), et al. 1999. Studies on the Morphology and Anatomy of *Dryopteris* from Shandong Province(山东产鳞毛蕨属植物形态解剖学的研究)[M]//Zhang XC, Shing KH(eds). Ching Memorial Volume. Beijing:China Forestry Publishing House:316-327
- Guo QM(郭庆梅), Zhou FQ(周凤琴), Li JX(李建秀). 2007. Comparative anatomy of 3 species of thelypteridaceae from Shandong(山东3种金星蕨科植物的比较解剖)[J]. *J Shandong Normal Univ: Nat Sci Edit*(山东师范大学学报·自然科学版),22(2):116-119
- Li JX, Zhou FQ. 1988. Study on the Spore Morphology of Hypodematium in China[M]//Shing KH, Kramer KU(eds). Proceedings of International Symposium on Systematic Pteridology. Beijing:China Science and Technology Press:269-272
- Pichi Sermolli REG. 1977. Tentamen pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi[J]. *Webbia*,31:313-512
- Smith AR, Pryer KM, Schuettpelz E, et al. 2006. A classification for extant ferns [J]. *Taxon*,55:705-731
- Liu HM, Zhang XC, Wei W, et al. 2007. Molecular phylogeny of the fern family Dryopteridaceae inferred from chloroplast rbcL and atpB genes[J]. *Inter J Plant Sci*,168(9):1 311-1 323
- Tryon AF, Lugardon B. 1991. Spores of the Pteridophyta[M]. New York Inc:Spriger-Verlag
- Wang RX(王任翔), Lu SG(陆树刚). 2010. Leaf micromorphology of 12 species of Aspleniaceae and its taxonomic significance (中国西南地区铁角蕨科植物叶表皮微形态及其系统学意义)[J]. *Guihaia*(广西植物),30(6):748-752
- Zhang YJ(张耀甲), Yu HF(于海峰), Lu YX(卢云霞), et al. 1999. Stomatal apparatus of Chinese Polypodiaceae and its systematic significance (国产水龙骨科植物的气孔器类型及其系统学意义)[J]. *J Lanzhou Univ: Nat Sci Edit*(兰州大学学报·自然科学版),35(1):130-139