

竹叶蕨配子体发育的培养观察

檀龙颜, 刘保东*

(哈尔滨师范大学 生命科学与技术学院, 哈尔滨 150025)

摘要: 首次在光学显微镜下观察竹叶蕨孢子及其萌发、丝状体发育、片状体和生长点的形成及分化、原叶体细胞形态、假根及性器的发育等方面所表现出的显微特征。初步讨论竹叶蕨科从鳞始蕨科中分立出来的合理性, 以及原叶体边缘细胞的形态、叶绿体对光的敏感性、假根的形态和精子器的形成及分化的系统学意义。

关键词: 蕨类植物; 竹叶蕨; 配子体发育

中图分类号: Q944.58; Q949.36 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2009)04-0446-04

Gametophyte development of *Taenitis blechnoides*

TAN Long-Yan, LIU Bao-Dong*

(College of Life Sciences and Technology, Harbin Normal University, Harbin 150025, China)

Abstract: Characteristics of spore and spore germination, filament development, the formation and differentiation of prothallial plate and apical point, the shape of prothallus cell, the rhizoid, and the development of sexual organs in *Taenitis blechnoides* are observed under light microscope for the first time. The rationality of that *Taenitidaece* divided from *Lindsaeaceae* is discussed, as well as the systematic significance in the shape of prothallal border cell, the sensitivity of chloroplasts to light, the shape of rhizoids and the formation and differentiation of the antheridium.

Key words: fern; *Taenitis blechnoides*; gametophyte development

竹叶蕨属(*Taenitis*)为竹叶蕨科(*Taenitidaece*)植物,共4种,中国仅产竹叶蕨(*Taenitis blechnoides*)1种,主要分布于海南(钱崇澍等,1959)和广西(周厚高等,2004)。一方面,竹叶蕨叶形独特,具有很高的观赏价值(曾宋君等,2002);另一方面,竹叶蕨有着特殊的区系分布,在中国为单种科(吴兆洪等,1991),具有较高的科研价值。以往对竹叶蕨的研究主要有:植物多样性及保育(董仕勇等,2003)、分子进化(Mitsuyasu等,1994)和解剖学(Gwynne-vaughan,1903)等。但上述研究主要集中在孢子体方面,而在其配子体方面,只有Atkinson(1970)和Nayar & Kaur(1971)有过阶段性的简报,个体发育资料尚不全面。另外,竹叶蕨科是从鳞始蕨科(*Lindsaeaceae*)分立出来的,二者亲缘关系较近,特别是根状茎上的毛状鳞片结构基本一致,而在解剖

学上的差异又较大,吴兆洪等(1991)认为其分类位置有争议,因此从配子体方面寻找更细致的资料是十分必要的。而竹叶蕨作为竹叶蕨属的代表种,其配子体的发育特征则更加重要。本文在多次实验的基础上,全面细致记录了竹叶蕨配子体的连续发育过程,以期为竹叶蕨的系统分类及开发利用提供较详实的基础资料和科学依据。

1 材料和方法

竹叶蕨(*Taenitis blechnoides*)的孢子由张宪春和刘保东于2004年12月21日采自海南省吊罗山。凭证标本现存哈尔滨师范大学植物标本室。将采集的新鲜成熟的孢子叶,置阴凉、干燥、无风的环境中,于孢子自然脱落后,收集于硫酸纸袋中,直接播种或

收稿日期: 2007-10-29 修回日期: 2008-06-13

基金项目: 哈尔滨师范大学科技创新基金[Supported by Science and Technology Innovation Foundation of Harbin Normal University]

作者简介: 檀龙颜(1981-),男,黑龙江省哈尔滨人,硕士,主要从事植物系统学科研及教学工作,(E-mail)lytan_confidence@yahoo.com.cn。

* 通讯作者(Author for correspondence, E-mail: 99bd@163.com)

置 4℃ 冰箱保存。

培养方法和条件与王金娟等(2007)基本相同, 只是将培养基的 pH 值调至 6.5。为测定环境因素对配子体发育的影响, 特在试管中沉水条件下培养竹叶蕨孢子, 其它条件同前。依各发育阶段进行显微活体观察、记录, 并用 Nikon ECLIPSE E600 相机拍照。所得数值均为随机测得的 20 个数值的平均值, 颜色以肉眼所见为准。

2 结果

2.1 配子体发育

孢子三裂缝, 极面观钝三角形(图版 I: 1), 赤道面观椭圆形。孢子大小为 $(40-31)28\ \mu\text{m} \times (53-59)54\ \mu\text{m}$ 。外壁沿赤道部分有明显的加厚, 形成环状, 但三角处加厚较少(图版 I: 2), 外壁表面具颗粒状纹饰(图版 I: 1)。培养 7 d 左右, 孢子萌发, 自三裂缝交汇处开裂, 发育出前端钝圆、含有少量叶绿体的原叶体母细胞(图版 I: 3)。

接种 10 d 左右, 原叶体母细胞发育出假根和丝状体。丝状体在三细胞时呈长管状, 形状似假根, 前端两细胞的叶绿体聚集在两细胞相接的细胞壁处, 两条假根较小, 膨大呈椭球状, 无色透明(图版 I: 4)。有的三细胞丝状体在初生假根很长时才开始发育出第二条假根, 丝状体细胞壁略向外膨起, 叶绿体在细胞内均匀分布(图版 I: 5)。个别丝状体三细胞时期不产生假根, 第二个细胞细长, 且叶绿体聚集于细胞中央, 先端细胞近椭圆形, 叶绿体分布均匀(图版 I: 6)。也有的丝状体生长至 5~6 个细胞时仍无假根形成, 且先端细胞膨大, 叶绿体聚集于细胞中央, 而丝状体其它细胞内叶绿体则分布较均匀(图版 I: 7)。

培养 30 d 左右, 幼原叶体呈狭长心形(图版 I: 8)。生长点及其附近细胞较小, 细胞排列整齐, 呈平滑曲线状, 叶绿体趋向细胞内侧壁分布(图版 I: 9), 其它部位细胞较大, 且形状大多不规则。成熟原叶体形状变化较大, 大小不一, 与 Nayar & Kaur (1971) 的观察结果基本相同。

2.2 细胞及叶绿体

原叶体边缘形状不规则: 有的原叶体边缘较平滑, 细胞近长方形, 叶绿体沉积于细胞内侧壁处(图版 I: 10); 有的边缘呈阶梯状, 细胞形状与桔子的瓣状果肉形状相似, 叶绿体多分布于内侧壁附近(图版 I: 11); 也有的边缘呈缺刻状, 细胞形状从多边形至

长椭圆形(图版 I: 12); 还有的边缘呈较大波状, 细胞近方形(图版 I: 13); 个别凹陷较大的边缘处细胞较规则, 叶绿体均匀分布(图版 I: 14)。

成熟原叶体营养细胞形态各异: 有的近椭圆形, 正常情况下叶绿体均匀分布(图版 I: 15); 但当光强显著增加时, 如 $180\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 叶绿体则沿细胞侧壁分布, 细胞中央几乎无叶绿体(图版 I: 16); 个别营养细胞呈六边形, 叶绿体“下沉”于细胞的一角(图版 I: 17)。营养细胞易被真菌感染而坏死, 而且其附近的细胞也容易受到感染(图版 I: 18)。叶绿体多呈圆球形, 直径约 $5\ \mu\text{m}$ (图版 I: 19)。有的叶绿体较大, 直径可达 $8\ \mu\text{m}$ (图版 I: 20), 在 40 倍光学显微镜下, 可以观察到叶绿体无丝分裂(图版 I: 21)。

2.3 假根

竹叶蕨的假根后于原叶体母细胞发育。成熟假根多着生于原叶体腹面基部, 管状, 直径约 $15\ \mu\text{m}$ 。但随假根的逐渐老化呈现诸多变化: 如弯曲(图版 I: 22)、分叉(图版 I: 23)、末端显著膨大(图版 I: 24)等, 少数假根具深色的内含物(图版 I: 25)。

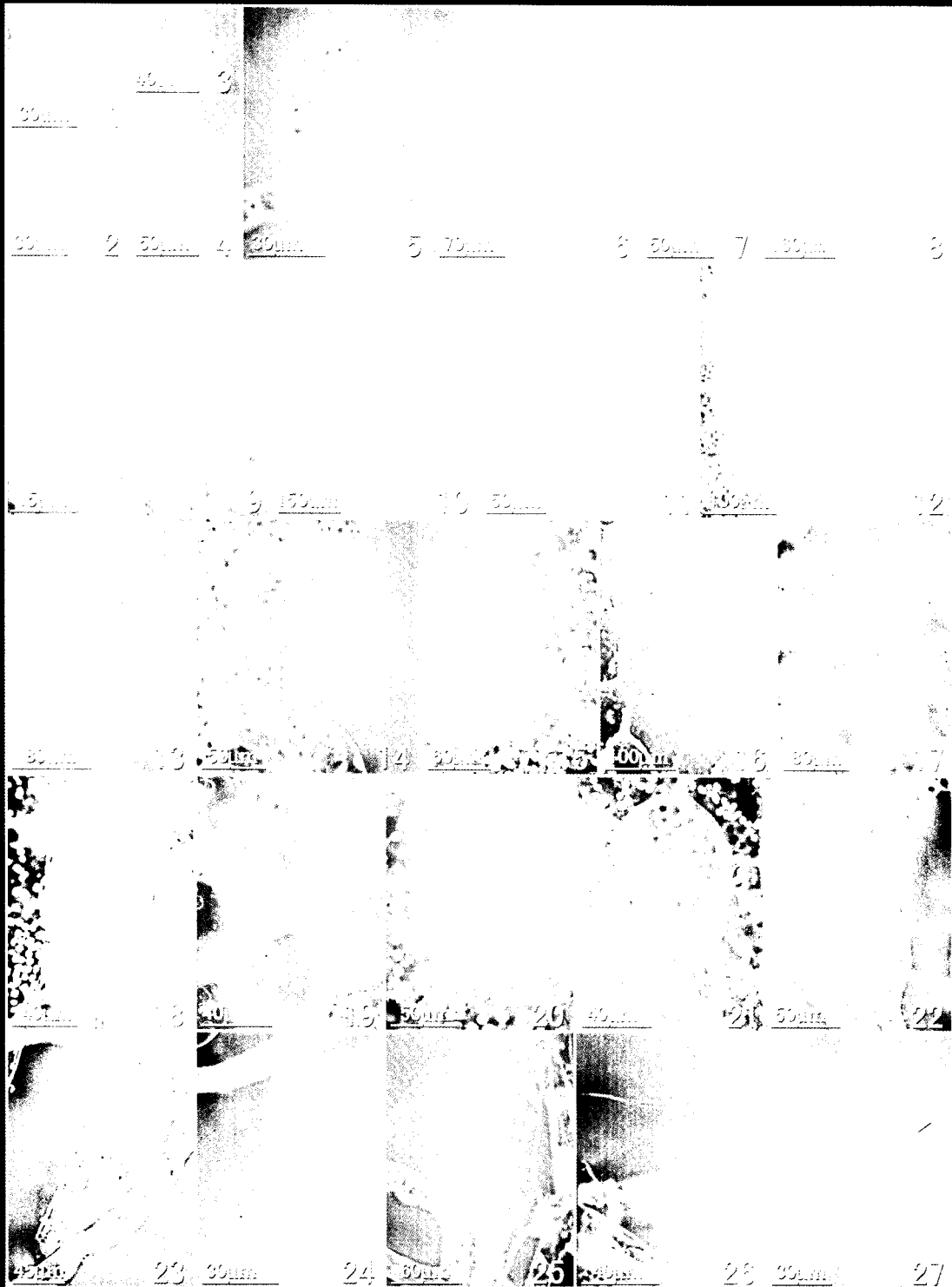
2.4 精子器

竹叶蕨的性器类型为同型孢子真蕨类所具有的一般类型。精子器着生于假根丛内及其附近, 侧面观呈椭圆形(图版 I: 26); 沉水培养个体的精子器在丝状体时就有发生(图版 I: 27, 箭头所示)。

3 讨论

鳞始蕨科植物的孢子外壁不加厚, 书带蕨型(Vittaria-type)萌发, 丝状体纤细, 初生假根着生于丝状体第一和第二个细胞间的细胞壁处, 成熟原叶体心型, 原叶体两翼细胞自中褥斜向上生长, 分裂列明显, 精子器通过盖细胞破碎释放精细胞(Nayar & Kaur, 1971)。竹叶蕨的孢子外壁沿赤道部分明显加厚, 萌发类型不明确, 丝状体较短且先于假根萌发, 初生假根着生在丝状体第一个细胞, 成熟原叶体形态较多, 原叶体没有明显的分裂列, 中褥分支或偏生, 精子器在盖细胞近边缘处形成小孔释放精子等。基于以上诸多不同, 本文支持秦仁昌系统(吴兆洪, 1984)将竹叶蕨科从鳞始蕨科分立出来的观点。

Momose(1967)将原叶体边缘形态总结为边缘向内凹陷、波状和平坦等类型, 并认为这些类型是属一级的稳定特征。但本文仅在竹叶蕨一个种内, 除观察到 Momose 所列举的平坦和波状类型外, 还有



图版 I 1. 孢子极面观; 2. 孢子外壁加厚; 3. 孢子萌发; 4. 丝状体具两条假根; 5. 丝状体第二条假根发育; 6. 丝状体不具假根; 7. 丝状体六细胞不具假根; 8. 幼原叶体; 9. 生长点; 10. 原叶体边缘平坦; 11. 原叶体边缘阶梯状; 12. 原叶体边缘缺刻; 13. 原叶体边缘波状; 14. 原叶体边缘凹陷; 15. 原叶体营养细胞正常; 16. 光强大时的原叶体细胞; 17. 特殊原叶体细胞; 18. 坏死细胞; 19. 叶绿体下沉; 20. 叶绿体较大; 21. 叶绿体无丝分裂; 22. 假根弯曲; 23. 假根分叉; 24. 假根膨大; 25. 假根具内含物; 26. 精子器侧面观; 27. 具精子器的丝状体。

Plate I 1. Polar view of the spore; 2. Exine with an additional thick layer; 3. Spore germination; 4. Filament with two rhizoids; 5. Development of the second rhizoid of filament; 6. Filament without rhizoid; 7. Six cells filament without rhizoid; 8. Young prothallus; 9. Apical point; 10. Smooth prothallial border; 11. Scalariform prothallial border; 12. Erode prothallial border; 13. Undulate prothallial border; 14. Recessed prothallial border; 15. Natural prothallial vegetative cells; 16. Prothallial vegetative cells with high light intensity; 17. Special prothallial vegetative cells; 18. Necrotic cell; 19. Defixed chloroplasts; 20. Big chloroplasts; 21. Caryoclastic chloroplasts; 22. Curvate rhizoids; 23. Bifurcate rhizoids; 24. Ventricose rhizoids; 25. Rhizoids with inclusion; 26. Lateral view of the antheridium; 27. Filament with antheridium.

阶梯状、缺刻状及较大的凹陷状等等。这似乎表明竹叶蕨与其它同型孢子真蕨类有较大的区别。当然原叶体边缘形状多样化的现象是否在其它蕨类植物中也普遍存在,还应做更广泛的调查。

吴鹏程(1998)认为强光照射能抑制苔藓配子体光合色素的合成,笔者认为此类机理也适用于竹叶蕨配子体,叶绿体的避光运动可能是细胞的一种自我保护机制。此外,造成竹叶蕨某些营养细胞内的叶绿体常常“下沉”到细胞内一角处的原因尚不清楚。

Momose(1967)虽对假根特征做过总结,但仅对假根的着生位置及颜色做了简单的描述,而竹叶蕨假根的诸多形态特征,值得在讨论系统演化时予以关注。另外,竹叶蕨精子器在丝状体时就有发生,这与邸娜等(2007)在巢蕨(*Neottopteris antrophyoides*)配子体中观察到的现象类似。

参考文献:

- 吴兆洪,秦仁昌. 1991. 中国蕨类植物科属志[M]. 北京:科学出版社,212—215
- 吴鹏程. 1998. 苔藓植物生物学[M]. 北京:科学出版社,133
- 钱崇澍,陈焕镛. 1959. 中国植物志(第2卷)[M]. 北京:科学出版社,279—280
- 曾宋君,邢福武. 2002. 观赏蕨类[M]. 北京:中国林业出版社,127—128
- Atkinson LR. 1970. Gametophyte *Taenitis pinnata* and development of the gametophytic plate in *Taenitis blechnoides* and *Syngramma alismifolia*[J]. *Phytomorphology*, **20**:40—48
- Dong SY(董仕勇),Chen ZC(陈珍传),Zhang XC(张宪春). 2003. Biodiversity and conservation of pteridophytes from Diaoluo Mountain, Hainan Island(海南岛吊罗山蕨类植物的多样性及其保育)[J]. *Biodiversity Sci*(生物多样性), **11**(5):422—431
- Di N(邸娜),Wang XN(王晓楠),Liu BD(刘保东). 2007. Newly observed on the gametophyte of *Neottopteris*(巢蕨配子体的新观察)[J]. *Bull Bot Res*(植物研究), **27**(4):398—401
- Gwynne-vaughan DT. 1903. Observations on the anatomy of *Solenostelic Ferns*[J]. *Part II Ann Bot*, **os-17**:689—742
- Momose. 1967. *Prothallia of the Japanese Ferns*[M]. Tokyo: University of Tokyo Press;35—37,44
- Mitsuyasu H, Tomoyuki O, Miyuki N, et al. 1994. rbcL gene sequences provide evidence for the evolutionary lineages of leptosporangiate ferns[J]. *Proceedings of National Academy of Science USA June Evolution*, **91**:5 730—5 734
- Nayar BK, Kaur S. 1971. Gametophytes of homosporous ferns[J]. *Bot Rev*, **37**(3):341—342
- Wu SH(吴兆洪). 1984. The systematic scheme of pteridophyta by R. C. CHING(秦仁昌系统(蕨类植物门)总览)[J]. *Guihaia*(广西植物), **4**(4):289—307
- Wang JJ(王金娟),Zhang XC(张宪春),Liu BD(刘保东), et al. 2007. Gametophyte development of three species in Cyatheaceae(桫欏科三种植物配子体发育的研究)[J]. *J Trop Subtrop Bot*(热带亚热带植物学报), **15**(2):115—120
- Zhou HG(周厚高),Li H(黎桦),Zhou Q(周琼), et al. 2004. Study on pteridophyte flora of Guangxi, China(广西蕨类植物区系的基本特征)[J]. *Guihaia*(广西植物), **24**(4):311—316
- mental plants(转座子在观赏植物嵌合花色形成中的应用)[J]. *Plant Physiol Commun*(植物生理学通讯), **41**(4):542—546
- Li MY. 2005. Observation of high-frequency occurrence of chimeral adventitious shoots in tissue culture from the chimeral tissues of *Pelargonium zonale*[J]. *Hort Sci*, **40**:1 461—1 463
- Li MY. 2008. Somatische Variabilitaeten bei Chimaeren Pflanzen [M]. Saarbrücken: VDM-Verlag, 23—40
- Marcotrigiano M. 1997. Chimeras and variegation: patterns of deceit[J]. *Hort Sci*, **32**:773—784
- Poethig RS. 1997. Leaf morphogenesis in flowering plants[J]. *The Plant Cell*, **9**:1 077—1 087
- Pohlheim F. 2003. Vergleichende Untersuchungen zur Sprossvariation bei *Plectranthus L'HERIT*(Lamiaceae)[J]. *Feddes Repertorium*, **114**:488—496
- Sessions A, Martin F, Yanofsky D. 2000. Cell-cell signaling and movement by the floral transcription factors *LEAFY* and *AP-ETALA*[J]. *Science*, **289**:779—781
- Simon R. 2001. Function of plant shoot meristems[J]. *Cell Developmental Biology*, **12**:357—362
- Stewart R, Dermen H. 1979. Ontogeny in monocotyledons as revealed by studies of the developmental anatomy of periclinal chloroplast chimeras[J]. *Amer J Bot*, **66**:47—58
- Szymkowiak EJ, Sussex IM. 1996. What chimeras can tell us about plant development[J]. *Ann Review Plant Physiol Mol Biol*, **47**:351—76

(上接第441页 Continue from page 441)