

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

王任翔^{1,2}, 陆树刚³

(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部共建教育部重点实验室, 广西 桂林 541004; 3. 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 12 种铁角蕨科植物即大盖铁角蕨、齿果铁角蕨、黑柄铁角蕨、半边铁角蕨、胎生铁角蕨、西南铁角蕨、岭南铁角蕨、剑叶铁角蕨、江南铁角蕨、巢蕨、狭基巢蕨和水鳖蕨植物的叶表皮微形态进行观察比较。结果表明: 12 种铁角蕨科植物的叶表皮细胞多为不规则型, 垂周壁为浅波状、波状或深波状; 叶上下表皮均无毛。它们的气孔器类型有 7 种, 为极细胞型、腋下细胞型、不等细胞型、无规则四细胞型、无规则细胞型、横列型和辐射状细胞型。不同种间叶表皮微形态特征表现出一定差异, 对属、种的划分有一定分类学意义。对巢蕨属与铁角蕨属、水鳖蕨属与铁角蕨属的亲缘关系进行讨论, 为铁角蕨科植物的系统分类研究提供新的资料。

关键词: 铁角蕨科; 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(2010)06-0748-05

Leaf micromorphology of 12 species of Aspleniaceae and its taxonomic significance

WANG Ren-Xiang^{1,2}, LU Shu-Gang³

(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. Institute of Ecology and Geobotany, Yunnan University, Kunming 650091, China)

Abstract: The leaf micromorphology of 12 species of Aspleniaceae distributing in Southwest China was observed and compared under light microscope(LM). The form of epidermal cells of the Aspleniaceae was usually irregular, with the anticlinal walls sinuolate, sinuous to sinuate. The stomatal apparatus in all species only existed on the abaxial epidermis. The major stomatal apparatus were polocytic, axillocytic, aisocytic, anomotetracytic, anomocytic, diacytic and aotinocytic types. The stomata on a single leaf belonged to two or more types in all species. The differences among the leaf micromorphology of these species were discussed. Based on the leaf micromorphology, the relationships between *Neottopteris* and *Asplenium*, *Sinephropteris* and *Asplenium* were also discussed. It seemed to contribute to the materials for systematics of Aspleniaceae.

Key words: Aspleniaceae; leaf epidermis; micromorphology; systematic significance

铁角蕨科(Aspleniaceae)约有 10 属, 700 余种, 广布于世界各地, 主产热带(吴兆洪等, 1991)。中国现有 8 属 131 种, 分布于全国各地, 南部和西南部为其分布中心(傅立国等, 2008)。铁角蕨科为蕨类植

物中最自然的一个分类群, 但铁角蕨科各类群之间的形态差异较大; 尤其是铁角蕨属的形态变异大, 分类较困难。国内学者对其细胞学和孢粉学等方面开展了一些研究(Wang 等, 2003; 邓晰朝等, 2006; 戴

收稿日期: 2009-09-11 修回日期: 2010-04-12

基金项目: 国家自然科学基金(31060030)[Supported by the National Natural Science Foundation of China(31060030)]

作者简介: 王任翔(1965-), 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工作, (E-mail) wrx05@126.com。

锡玲等, 2005), 这些工作对铁角蕨科植物种的分类及种间关系的确定起到了一定的辅助作用。近年来, 蕨类植物叶表皮微形态特征的研究越来越受到我国植物分类学家的重视, 叶表皮微形态特征的多样性曾用在种间、属间甚至科的和系统演化关系方面的探讨(孙稚颖等, 2006; 张耀甲等, 1999; 王玛丽等, 1997)。但依据叶表皮细胞形态、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铁角蕨科植物的研究尚很欠缺。本文对中国西南地区铁角蕨科中的铁角蕨属(*Asplenium*)、巢蕨属(*Neottopteris*)和水鳖蕨属(*Sinephropteris*)共 3 属 12 种铁角蕨科植物叶表皮微形态进行了光学显微镜观察比较研究, 旨在为进一步探讨铁角蕨

科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

研究材料均取自野生植株。材料来源见表 1, 凭证标本存于云南大学标本馆(YUN)。

1.2 方法

叶片用毛刷清洗干净, 去除表面的杂质后, 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

表 1 实验材料及凭证标本

Table 1 Materials and voucher specimens of leaf micromorphology of Aspleniaceae

种名 Species	采集地 Location	凭证标本 Vouchers	海拔 Altitude (m)
大盖铁角蕨 <i>Asplenium bullatum</i>	云南新平	Xu Cheng-Dong 29889	2 000
齿果铁角蕨 <i>A. cheilosorum</i>	云南新平	Xu Cheng-Dong A0356	1 800
黑柄铁角蕨 <i>A. subtoramanum</i>	广西宜州	Deng Xi-Chao 31672	400
半边铁角蕨 <i>A. unilaterale</i>	广西木论	Deng Xi-Chao 31673	400
胎生铁角蕨 <i>A. indicum</i>	云南景东	Xu Cheng-Dong 29885	2 400
西南铁角蕨 <i>A. praemorsum</i>	云南楚雄	Xu Cheng-Dong A0321	1 750
岭南铁角蕨 <i>A. sampsoni</i>	广西宜州	Deng Xi-Chao 31671	300
剑叶铁角蕨 <i>A. ensiforme</i>	广西九万山	Deng Xi-Chao 31679	1 050
江南铁角蕨 <i>A. loxogrammoides</i>	云南景东	Xu Cheng-Dong 29887	2 400
巢蕨 <i>Neottopteris nidus</i>	云南屏边	Wang Ren-Xiang 022	1 200
狭基巢蕨 <i>N. antrophyoides</i>	广西木论	Deng Xi-Chao 31674	400
水鳖蕨 <i>Sinephropteris delavayi</i>	云南楚雄	Xu Cheng-Dong A0242	1 180

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。

2 观察结果

2.1 叶表皮细胞的特征

12 种铁角蕨科植物的叶表皮细胞多数为不规则型, 少数为多边形; 垂周壁为深波状、波状或浅波状、少数近平直; 叶上下表皮均无毛。12 种铁角蕨科植物的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。关于叶表皮细胞特征的比较详见表 2 与图版 I。

2.2 气孔器类型

气孔器类型的分类和命名主要采用了 Dilcher

(1974) 和 Fryns-Claessens 等 (1973) 所提出的名称; 其分类和命名主要是依据成熟保卫细胞与副卫细胞的排列方式。在 12 种铁角蕨科植物中, 发现了极细胞型、腋下细胞型、不等细胞型、无规则四细胞型、无规则细胞型、横列型和辐射状细胞型共 7 种气孔器类型。12 种铁角蕨属植物的气孔器类型详见表 3 和图版 I。

3 分析与讨论

3.1 铁角蕨属的属下划分

铁角蕨属是铁角蕨科最大的一个属, 约有 600 种, 我国有 100 余种(吴兆洪等, 1991)。铁角蕨属的形态变异大, 分类较困难。该属植物按其形态特征可分为 4 个组, 即单叶组(*Asplenium* sect. *Holophyllum*)、叉叶组(*Asplenium* sect. *Acropteris*)、铁角蕨组(*Asplenium* sect. *Asplenium*)和薯叶组(*As-*

plenium sect. *Darea*)。从结果看出,铁角蕨组的气孔器类型以腋下细胞型和无规则细胞型为主,菁叶组的气孔器类型以不等细胞型为主,单叶组气孔器类型则为无规则四细胞型或辐射状细胞型;不同组气孔器类型差别明显,这与组的划分相吻合。但9种铁角蕨属植物共有6种气孔器类型,它们所属的

气孔器类型并不完全与它们所属的组相一致,如铁角蕨组的大盖铁角蕨、齿果铁角蕨、黑柄铁角蕨和半边铁角蕨以腋下细胞型为主,胎生铁角蕨和西南铁角蕨则以无规则四细胞型和无规则细胞型为主;而不同组的单叶组中的剑叶铁角蕨的气孔器类型也以无规则四细胞型为主;这与铁角蕨属植物的孢子纹

表2 光学显微镜下铁角蕨科植物叶表皮的特征

Table 2 Characteristics of leaf epidermis of the Aspleniaceae 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 Shape of cells	垂周壁 Pattern of anticlinal	细胞形状 Shape of cells	垂周壁 Pattern of anticlinal	大小 Size	形状 Stomatal shape	
大盖铁角蕨 <i>Asplenium bullatum</i>	不规则	波状	不规则	波状	46.78×34.62	椭圆形	1,2
齿果铁角蕨 <i>A. cheilosorum</i>	不规则	浅波状	不规则	波状	37.61×19.81	椭圆形	3,4
黑柄铁角蕨 <i>A. subtoramanum</i>	不规则	波状	不规则	波状	46.23×23.76	椭圆形	5,6
半边铁角蕨 <i>A. unilaterale</i>	不规则	浅波状	不规则	波状	55.43×23.27	椭圆形	7,8
胎生铁角蕨 <i>A. indicum</i>	不规则	深波状	不规则	波状	50.51×45.34	椭圆形	9,10
西南铁角蕨 <i>A. praemorsum</i>	不规则	浅波状	不规则	浅波状	38.62×35.76	近圆形	11,12
岭南铁角蕨 <i>A. sampsoni</i>	不规则	浅波状	不规则	浅波状	58.13×34.23	椭圆形	13,14
剑叶铁角蕨 <i>A. ensi forme</i>	不规则	浅波状	不规则	深波状	48.23×39.52	椭圆形	15,16
江南铁角蕨 <i>A. loxogrammoides</i>	不规则	浅波状	不规则	深波状	55.44×51.71	近圆形	17,18
巢蕨 <i>Neottopteris nidus</i>	近多边形	近平直	不规则	深波状	45.55×32.67	椭圆形	19,20
狭基巢蕨 <i>N. antrophyoides</i>	不规则	近平直	不规则	深波状	65.83×43.76	椭圆形	21,22
水鳖蕨 <i>Sinephropteris delavayi</i>	不规则	深波状	不规则	深波状	38.91×26.43	椭圆形	23,24

表3 光学显微镜下广西铁角蕨科植物气孔器类型的比较

Table 3 Types of stomatal apparatus of the Aspleniaceae under the light microscope

种名 Species	极细胞型 Polocytic	腋下 细胞型 Axillocytic	不等 细胞型 Aisocytic	无规则四 细胞型 Anomote- tracytic	无规则 细胞型 Anomocytic	横列型 Diacytic	辐射状 细胞型 Aotinoctytic	图版 I Plate I
大盖铁角蕨 <i>Asplenium bullatum</i>	+	+++	++	++				Plate I : 1,2
齿果铁角蕨 <i>A. cheilosorum</i>	+++	+++						Plate I : 3,4
黑柄铁角蕨 <i>A. subtoramanum</i>	++	+++		+				Plate I : 5,6
半边铁角蕨 <i>A. unilaterale</i>	++	+++						Plate I : 7,8
胎生铁角蕨 <i>A. indicum</i>				++	+++			Plate I : 9,10
西南铁角蕨 <i>A. praemorsum</i>				++	+++			Plate I : 11,12
岭南铁角蕨 <i>A. sampsoni</i>			+++					Plate I : 13,14
剑叶铁角蕨 <i>A. ensi forme</i>				+++				Plate I : 15,16
江南铁角蕨 <i>A. loxogrammoides</i>		++					+++	Plate I : 17,18
巢蕨 <i>Neottopteris nidus</i>			+++			+		Plate I : 19,20
狭基巢蕨 <i>N. antrophyoides</i>			+++	++				Plate I : 21,22
水鳖蕨 <i>Sinephropteris delavayi</i>				+++	+			Plate I : 23,24

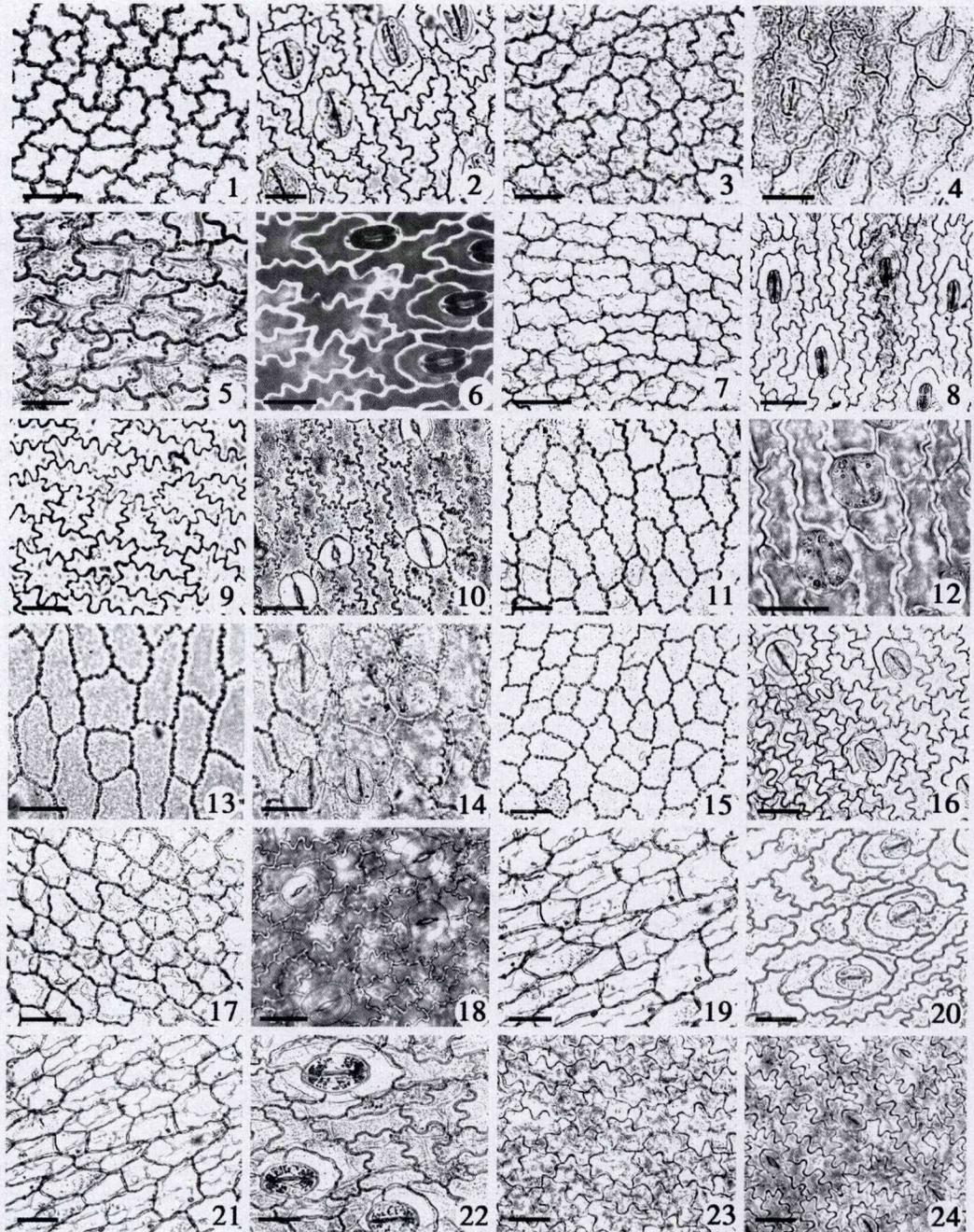
注:+++表示较多;++表示较少;+表示个别出现。

饰类型在同组或不同组的类群中有的相同有的不同的报道相一致(邓晰朝等,2006;戴锡玲等,2005)。这说明铁角蕨属植物叶表皮微形态特征重叠、复杂,属下分类较困难。

3.2 巢蕨属与铁角蕨属的关系

巢蕨属过去常被归入铁角蕨属(吴兆洪等,

1991)。最近,孢粉学特征也表明巢蕨属与铁角蕨属的亲缘关系可能较近,将它们放在一个属中可能较为合适(戴锡玲等,2005)。也有学者认为它是一个自然的类群,除孢子囊群外,与铁角蕨属很少有共同特征,因此成为独立的属较为合适(吴兆洪等,1991)。我们对叶表皮微形态特征的观察结果表明,巢蕨属



图版 I 光学显微镜下铁角蕨科植物的叶表皮微形态 1,2. 大盖铁角蕨; 3,4. 齿果铁角蕨; 5,6. 黑柄铁角蕨; 7,8. 半边铁角蕨; 9,10. 胎生铁角蕨; 11,12. 西南铁角蕨; 13,14. 岭南铁角蕨; 15,16. 江南铁角蕨; 17,18. 剑叶铁角蕨; 19,20. 巢蕨; 21,22. 狭基巢蕨; 23,24. 水鳖蕨; 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 Aspleniaceae. 1,2. *Asplenium bullatum*; 3,4. *A. cheilosorum*; 5,6. *A. subtoramanum*; 7,8. *A. unilaterale*; 9,10. *A. indicum*; 11,12. *A. praemorsum*; 13,14. *A. sampsoni*; 15,16. *A. loxogrammoides*; 17,18. *A. ensiforme*; 19,20. *Neottopteris nidus*; 21,22. *N. antrophyoides*; 23,24. *Sinephropteris delavayi*; 1,3,5,7,9,11,13,15,17,19,21,23. Adaxial epidermis; 2,4,6,8,10,12,14,16,18,20,22,24. Abaxial epidermis, showing stomatal apparatuses. scale bar=50 μm.

的上表皮细胞垂周壁近平直,其气孔器类型以不等细胞型为主;而铁角蕨属植物的上表皮细胞垂周壁为浅波状、波状或深波状,气孔器类型以腋下细胞型和无规则四细胞型为主,两者有明显区别,因此,从

叶表皮微形态特征看,支持将巢蕨属单立为属。

3.3 水鳖蕨属与铁角蕨属的关系

水鳖蕨属的上下表皮细胞垂周壁都为深波状,气孔器类型以无规则四细胞型为主;铁角蕨属植物

的上下表皮细胞垂周壁为浅波状、波状或深波状,气孔器类型以腋下细胞型为主,两者有明显区别。因此,从叶表皮微形态特征看,支持将水鳖蕨属单立为属的观点(吴兆洪等,1991)。

3.4 种的划分

巢蕨和狭基巢蕨的上表皮细胞垂周壁为近平直,与其余 10 个种的上表皮细胞形状明显不同;其中巢蕨以独特的横列型气孔器而区别于狭基巢蕨。江南铁角蕨则以独特的辐射状气孔器而区别于其他类群。水鳖蕨的上下表皮细胞形状都为明显的深波状。这些都为种间类群的鉴别提供了新的依据。

致谢 在研究过程中,河池学院化学与生命科学系邓晰朝副教授和楚雄师范学院徐成东教授提供部分研究材料,在此表示衷心感谢!

参考文献:

- 傅立国,陈潭清,郎楷永,等. 2008. 中国高等植物[M]. 第 2 卷,青岛:青岛出版社:399-444
- 吴兆洪,秦仁昌. 1991. 中国蕨类植物科属志[M]. 北京:科学出版社:356-375
- Dai XL(戴锡玲),Wang QX(王全喜),Bao WM(包文美). 2005. Spore morphology of pteridophytes from China V. Aspleniaceae (中国蕨类植物孢子形态的研究 V. 铁角蕨科)[J]. *Acta Phytotaxon Sin*(植物分类学报),**43**(3):246-261
- Deng XC(邓晰朝),Lu SG(陆树刚),Wang RX(王任翔), et al. 2006. Spore morphology of pteridophytes from Guangxi II. *Asplenium* L. (广西蕨类植物孢子形态的研究 II. 铁角蕨属)[J]. *Guihaia*(广西植物),**26**(6):592-596
- 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
- Sun ZY(孙稚颖),Zhang XC(张宪春),Cui SM(崔绍梅), et al. 2006. Leaf morphology of 29 Chinese and one Thailand species of the Selaginellaceae and its taxonomic significance(中国 29 种和泰国 1 种卷柏科植物的叶形态学研究及其分类学意义)[J]. *Acta Phytotaxon Sin*(植物分类学报),**44**(2):148-160
- Wang ML(王玛丽),Ren Y(任毅). 1997. Comparative morphological studies on leaf epiderm of Athyriaceae(蹄盖蕨科植物叶表皮特征的比较形态学研究)[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*(西北植物学报),**17**(5):37-43
- Wang ZR, Wang Q, Zhang F. 2003. A biosystematic study on *Asplenium sarelii* Complex[J]. *Acta Bot Sin*,**45**(1):1-14
- 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 Edi*(兰州大学学报·自然科学版),**35**(1):130-139
- (上接第 775 页 Continue from page 775)
- Ding GY(丁炳扬),Chen GR(陈根荣),Cheng QB(程秋波), et al. 2000. A floristic statistics and analyses of seed plants of Fengyangshan nature reserve in Zhejiang Province(浙江凤阳山自然保护区种子植物区系的统计分析)[J]. *Acta Bot Yunnan*(云南植物研究),**22**(1):27-37
- Dobson AP,Bradshaw AD,Baker AJM. 1997. Hopes for the future: restoration ecology and conservation biology[J]. *Science*,**277**(25):515-522
- Hao RM(郝日明). 1997. On the areal-types on the Chinese endemic genera of seed plants(试论中国种子植物特有属的分布区类型)[J]. *Acta Phytotaxon Sin*(植物分类学报),**35**(6):500-510
- Jin ZX(金则新),Liu BL(柳宝林). 2007. Floristic analysis on seed plants of Taizhou in Zhejiang Province(浙江省台州市种子植物区系的分析)[J]. *Guihaia*(广西植物),**27**(3):420-425
- Lei ZP(雷祖培),Kang HJ(康华靖),Zhang SR(张书润), et al. 2009. Analysis the floristic character of seed plants in Wuyanling National Nature Reserve from Zhejiang Province(乌岩岭国家级自然保护区种子植物区系的特征分析)[J]. *J Wuhan Bot Res*(武汉植物研究),**27**(3):290-296
- Liu FX(刘昉勋),Liu SL(刘守炉),Yang ZB(杨志斌), et al. 1995. A floristic study on the seed plants from the region of East China(华东地区种子植物区系研究)[J]. *Acta Bot Yunnan*(云南植物研究),增刊Ⅺ:93-110
- Peng JL(彭佳龙),Shi XH(史小华),Zhang RZ(张汝忠). 2008. Floristic analysis of seed plants in Kuocangshan Nature Reserve of Zhejiang Province(浙江括苍山自然保护区种子植物区系分析)[J]. *Fore Res*(林业科学研究),**21**(5):713-718
- Wang FG(王发国),Ye HG(叶华谷),Zhao NX(赵南先). 2003. Studies on the spermatophytic flora of Ehuangzhang Nature Reserve in Yangchun of Guangdong Province(广东阳春凤凰嶂自然保护区种子植物区系研究)[J]. *Guihaia*(广西植物),**23**(6):495-504
- Wang YP,Zhang JC,Feeley KJ, et al. 2009. Life-history traits associated with fragmentation vulnerability of lizards in the Thousand Island Lake, China[J]. *Animal Conservation*,**12**:329-337
- Wu ZY(吴征镒). 2003a. The areal-types of the world families of seed plants(世界种子植物科的分布区类型系统)[J]. *Acta Bot Yunnan*(云南植物研究),**25**(3):245-257
- Zhang JC(张竞成),Wang YP(王彦平),Jiang PP(蒋萍萍), et al. 2008. Nested analysis of Passeriform bird assemblages in the Thousand Island Lake region(千岛湖雀形目鸟类群落嵌套结构分析)[J]. *Biodiversity Sci*(生物多样性),**16**(4):321-331
- Zheng CZ(郑朝宗),Jin XF(金孝锋). 2008. Study on the Chinese endemic genera of seed plants distributed in the region of East China(华东地区分布的中国种子植物特有属的研究)[J]. *J Zhejiang Univ; Sci Edi*(浙江大学学报·理学版),**35**(6):659-673