

渐尖毛蕨和齿牙毛蕨的配子体发育研究

张开梅^{1,2}, 方炎明^{1*}, 万劲³, 陶峰²

(1. 南京林业大学 森林资源与环境学院, 南京 210037; 2. 江苏陶峰观光农业发展有限公司, 江苏 溧阳 213372; 3. 三江学院, 南京 210012)

摘要: 采用混合土培养渐尖毛蕨和齿牙毛蕨的孢子, 显微镜下观察记录了它们的孢子萌发及配子体发育过程。结果表明: 两者的孢子均为深褐色, 极面观为椭圆形, 赤道面观为半圆形, 单裂缝; 渐尖毛蕨的孢子萌发所需时间较渐尖毛蕨短, 但两者萌发类型均为书带蕨型; 丝状体阶段均发达; 原叶体边缘均可产生少量毛状体; 成熟原叶体均呈心脏形; 由原叶体发育成幼孢子体所需时间略有差异。该文为毛蕨属的研究积累了配子体发育方面的详实资料, 为相关类群分类地位和系统关系的研究提供了条件。

关键词: 渐尖毛蕨; 齿牙毛蕨; 孢子萌发; 配子体

中图分类号: Q949.36 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2011)03-0318-05

Observation on the gametophyte development of *Cyclosorus acuminatus* and *C. dentatus*

ZHANG Kai-Mei^{1,2}, FANG Yan-Ming^{1*}, WAN Jin³, TAO Feng²

(1. College of Forest Resources and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; 2. Tao Feng, Jiangsu Tourism Agriculture Development Co., Ltd, Liyang 213372, China; 3. Sanjiang University, Nanjing 210012, China)

Abstract: The spores of *Cyclosorus acuminatus* and *C. dentatus* were cultured in the mixed soil. Their spore germination and gametophyte development were observed by microscope. The result shows that spores of both species are dark-brown, monolete, semicircle-shaped in equatorial view and elliptical in polar view. The spores of *C. acuminatus* germinate faster than those of *C. dentatus*. Germination of both species is of the Vittaria-type. Filamental stages of both species are developed. Few hairs can occur on margin of the prothalli of both species. The mature prothalli of both species are cordate. Gametophyte developing time from prothalli to sporophytes differs between both species. This paper accumulates detailed information for gametophyte development of *Cyclosorus* and provides conditions for systematic classification of pteridophyte.

Key words: *Cyclosorus acuminatus*; *C. dentatus*; spore germination; gametophyte

关于蕨类植物配子体的发育过程, 国内外学者已作过许多研究(Nayar等, 1971; 曾汉元等, 2004; 罗顺元等, 2008; 檀龙颜等, 2009)。毛蕨属(*Cyclosorus*)是金星蕨科(Thelypteridaceae)中种类最

多的属, 遗憾的是, 前人对该属的研究集中在孢子形态方面(戴绍军等, 2002), 对该属配子体发育的研究较少(Nayar等, 1971; 谢桂琴等, 2008; 王丽曼等, 2008)。渐尖毛蕨(*C. acuminatus*)根状茎长而横走,

收稿日期: 2010-10-14 修回日期: 2010-12-12

基金项目: 国家自然科学基金(30270110); 浙江丽水市技术开发委托项目(2008-2012); 中国博士后科学基金(20100481152); 江苏省博士后科研资助计划(1001078C)[Supported by the National Natural Science Foundation of China(30270110); Technology Development Commissioned Project of Lishui, Zhejiang Province(2008-2012); China Postdoctoral Science Foundation(20100481152); Jiangsu Planned Projects for Postdoctoral Research Funds(1001078C)]

作者简介: 张开梅(1980-), 女, 山东日照市人, 博士后, 讲师, 主要从事蕨类植物发育生物学科研及教学工作, (E-mail)kaimeizhang@163.com。

* 通讯作者: 方炎明, 博士, 教授, 博士生导师, 研究方向为植物学, (E-mail:)jwu4@njfu.com.cn。

深棕色,先端密被棕色披针形鳞片,叶二列远生,叶片长圆状披针形,孢子囊群圆形,生于侧脉中部以上,囊群盖大,深棕色或棕色,密生短柔毛,宿存。产我国陕西、甘肃、河南、山东、湖南、台湾、广东、云南等地,生灌丛、草地、田边、路边、沟旁湿地或山谷乱石中,海拔 100~2 700 m。在日本也有分布(中国植物志编辑委员会,1999)。齿牙毛蕨(*C. dentatus*)根状茎短而直立,先端及叶柄基部密被披针形鳞片及锈棕色短毛,叶簇生,孢子囊群小,生于侧脉中部以上,囊群盖厚膜质,深棕色,有短毛,宿存,产福建、台湾、广东、海南、云南等地,生山谷疏林下或路旁水池边,海拔 1 250~2 850 m。在印度、缅甸等地也有分布(中国植物志编辑委员会,1999)。关于渐尖毛蕨和齿牙毛蕨配子体发育方面,至今尚无全面报道。本文利用显微摄影技术,详细观察记录了它们配子体形态发育的各个时期,以期为蕨类植物配子体发育提供基础资料,并为蕨类植物系统学研究提供依据。

1 材料和方法

1.1 孢子的采集

渐尖毛蕨的成熟孢子于 2008 年 9 月采自江苏省南京市紫金山林下沟边。齿牙毛蕨的成熟孢子于 2009 年 9 月采自云南西双版纳。将采集的新鲜孢子叶放于干燥通风处,约 1 周后,轻轻拍打干燥后的孢子叶,使孢子自然散落,用硫酸纸收集孢子,置于 4 ℃ 冰箱中保存备用。

1.2 培养方法

渐尖毛蕨的孢子培养按张开梅等(2006)的方法。对其各发育阶段进行显微镜活体观察并用 Olympus-BH2 照相。

2 结果与分析

2.1 渐尖毛蕨

2.1.1 孢子及孢子萌发 孢子深褐色,大小为 $26 \mu\text{m} \times 32 \mu\text{m}$ (取 10 个孢子大小的平均值),两侧对称,单裂缝,极面观为椭圆形,赤道面观为半圆形(图版 I:1)。外壁具颗粒。周壁两层,外层向外隆起形成孢子纹饰,呈鸡冠状。孢子播种 3 d 左右萌发(图版 I:2),孢子萌发为书带蕨型(*Vittaria*-type)(Nayar 等,1971)。

2.1.2 丝状体 从孢子的单裂缝的一侧伸出一条无

色透明的假根后,孢子内原叶体细胞进行不断的横分裂,成为单列丝状体,长为 4~10 个细胞(图版 I:3)。细胞呈长圆筒形,壁薄,侧壁向外凸出。丝状体细胞叶绿体数量较多,呈鲜绿色。

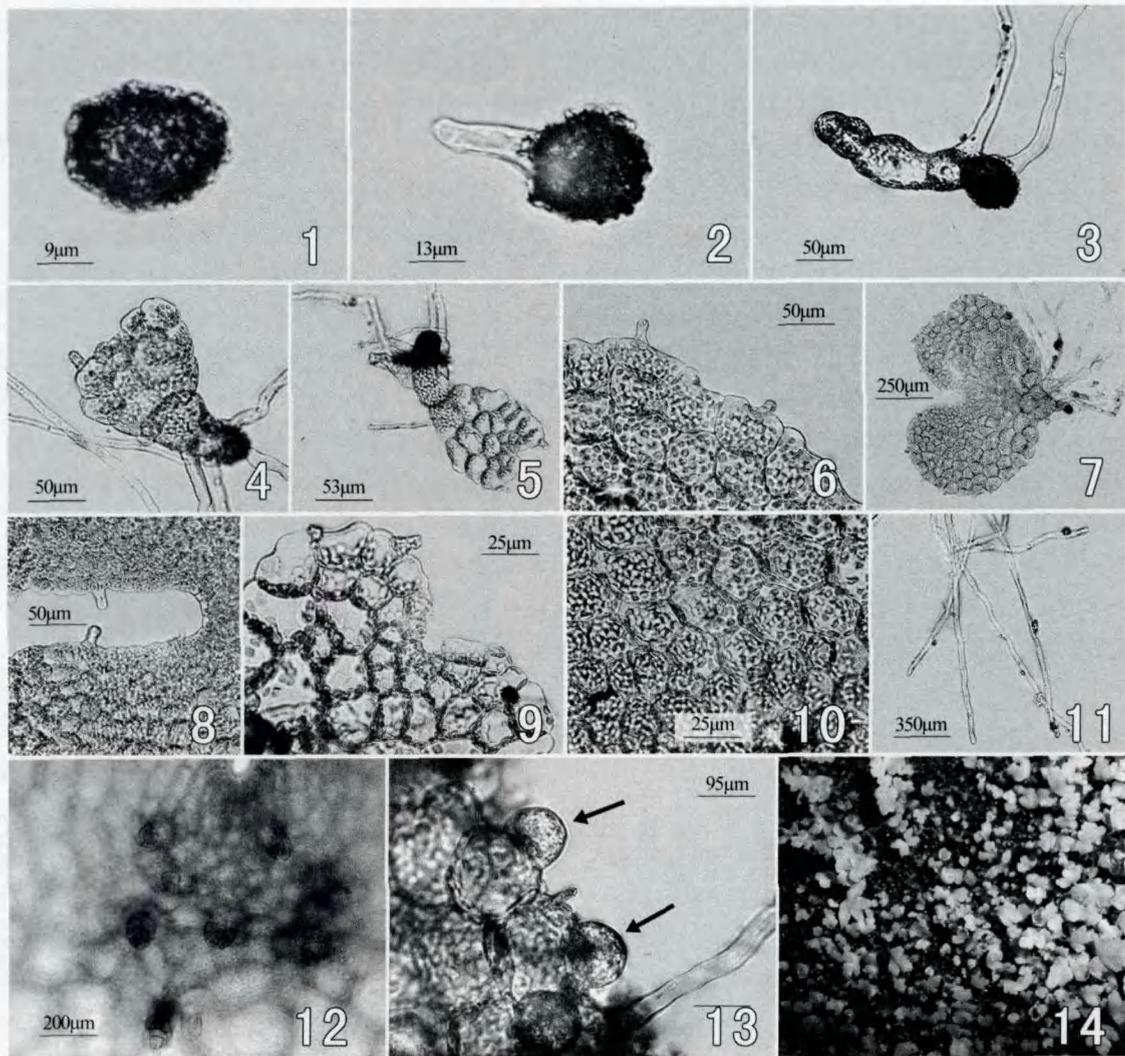
2.1.3 片状体 孢子播种 5 d 左右,丝状体的第 2~10 个细胞开始纵分裂,由一维生长转为二维生长,此后细胞连续分裂形成片状体(图版 I:4)。

2.1.4 原叶体 自播种一周后,幼原叶体形成(图版 I:5)。幼原叶体腹面发育出几条假根,边缘产生 1~15 条毛状体,毛状体(图版 I:6)乳头状圆球形至细棒形,有些毛状体顶端帽状腺体发达,直至原叶体成熟时,腺体仍宿存而明显,与毛状体相连的边缘细胞不向外突出或向外突出(图版 I:6)。成熟原叶体(图版 I:7)墨绿色,呈心脏形,体薄柔软,细胞壁薄,两翼展开,内侧基本平行(图版 I:8),外侧边缘平展。有些边缘细胞外侧向内凹陷(图版 I:6)。幼原叶体细胞内叶绿体排列与细胞边缘(图版 I:9),成熟原叶体细胞内叶绿体呈均匀分布(图版 I:10)。

2.1.5 毛状体 毛状体仅分布于原叶体的边缘(图版 I:7),且数量极少,为单细胞,由营养细胞外突形成,乳头状圆球形至细棒形。毛状体单独生长于基细胞之上(图版 I:6)。每个成熟原叶体上有毛状体 20 条左右。

2.1.6 假根 初生假根从孢子壁内伸出,无色透明(图版 I:2)。幼原叶体的假根发生在基部,由营养细胞外突分裂形成,少数为无色直立管状,直径 $35 \mu\text{m}$ 左右,多数假根发生弯曲(图版 I:11),未发现假根膨大现象。

2.1.7 性器官 颈卵器(图版 I:12)着生在生长点腹面下方中脉处,于孢子播种 2 个月左右成熟,顶面观为铜钱状,侧面观呈烟囱状,颈部 4 层细胞,中间近方形的孔为精子游入的孔道。精子器(图版 I:13)大多着生在配子体基部,少量位于配子体边缘,分布在配子体边缘的精子器与边缘细胞垂直。每个原叶体上可产生十几个精子器。精子器近水珠状,大小不一,内含大量精细胞,侧面观截圆形,顶面观为透明圆形,高约 $130 \mu\text{m}$,直径约 $95 \mu\text{m}$,精子器成熟后,盖细胞打开,释放精子后逐渐老化。精子自精子器中逸出后,有时旋转运动,有时无规则游动,一部分精子借助原叶体表面的自由水游进颈卵器,完成受精作用;另一部分精子未游进颈卵器,10 min 左右死亡。大部分受精后的颈卵器腹部内腔细胞壁都会变为褐色(图版 I:12)。



图版 I 渐尖毛蕨配子体发育阶段 1. 孢子; 2. 孢子萌发; 3. 丝状体; 4. 片状体; 5. 幼原叶体; 6. 毛状体; 7. 成熟原叶体; 8. 原叶体内侧; 9. 幼原叶体内的叶绿体; 10. 成熟原叶体内的叶绿体; 11. 假根弯曲; 12. 颈卵器; 13. 精子器(箭头示); 14. 幼孢子体(数码相机拍摄)

Plate I Stages of the gametophyte development of *Cyclosorus acuminatus* 1. Spore; 2. Spore germination; 3. Filament; 4. Prothallial plate; 5. Young prothallus; 6. Trichome; 7. Mature prothallus; 8. Inside prothallus; 9. Chloroplast of young prothallus; 10. Chloroplast of mature prothallus; 11. Bending of rhizoid; 12. Archegonium; 13. Antheridium (arrow shows); 14. Young sporophytes (by Sony F717)

2.1.8 胚的发育 渐尖毛蕨的精卵受精后一个月内即可观察到从原叶体上生成的幼胚。第一叶无拳卷现象。幼孢子体长出后,原叶体仍继续发育,直至幼胚生成,并发育出 3~6 枚真叶后,原叶体方渐枯死。用混合土培养出的渐尖毛蕨配子体均有 80% 左右发育为幼孢子苗(图版 I:14)。

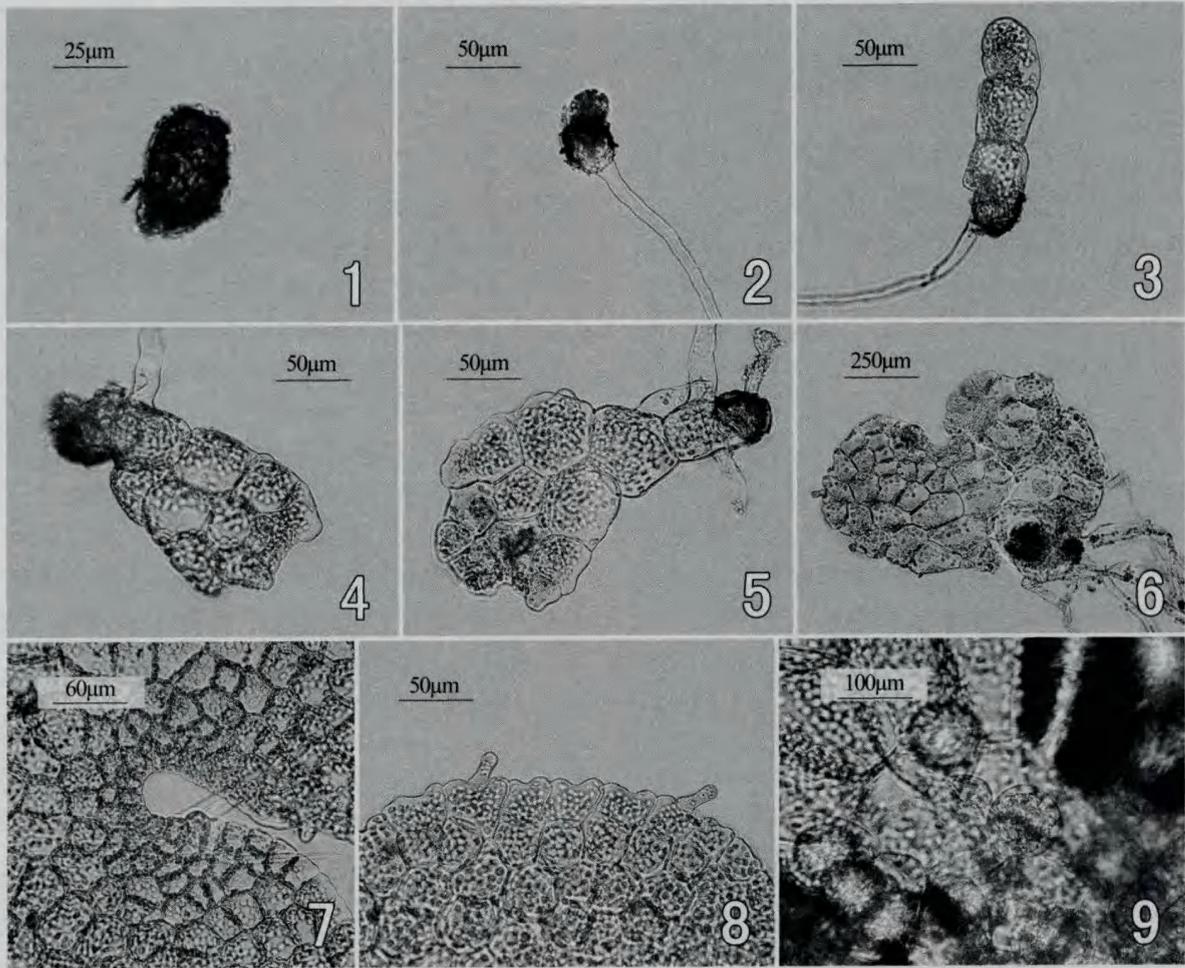
2.2 齿牙毛蕨

2.2.1 孢子及孢子萌发 孢子褐色,大小为 $24 \mu\text{m} \times 35 \mu\text{m}$ (取 10 个孢子大小的平均值),左右对称,单裂缝,极面观为长椭圆形(图版 II:1),赤道面观为半圆形。具有周壁,周壁两层,外层向外隆起形成孢

子纹饰,呈翅状。播种 4 d 左右,从孢子单裂缝处伸出一条无色透明的初生假根,标志着孢子的萌发。此后在与假根相对的位置,出现一个绿色细胞,即原叶体母细胞(图版 II:2)。孢子萌发为书带蕨型(Vittaria-type)。

2.2.2 丝状体 孢子内原叶体母细胞出现后,进行不断的横分裂,成为单列丝状体,长为 3~10 个细胞(图版 II:3)。细胞呈长圆筒形,壁薄。

2.2.3 片状体 孢子播种 2 周左右,丝状体的第 2~10 个细胞开始纵分裂,由一维生长转为二维生长,此后细胞连续分裂形成片状体(图版 II:4)。



图版 II 齿牙毛蕨配子体发育阶段 1. 孢子; 2. 孢子萌发; 3. 丝状体; 4. 片状体; 5. 幼原叶体; 6. 成熟原叶体; 7. 原叶体内侧; 8. 毛状体; 9. 精子器。

Plate II Stages of the gametophyte development of *Cyclosorus dentatus* 1. Spore; 2. Spore germination; 3. Filament; 4. Prothallial plate; 5. Young prothallus; 6. Mature prothallus; 7. Inside prothallus; 8. Trichome; 9. Antheridium.

2.2.4 原叶体 幼原叶体时期,生长点偏向一侧(图版 II :5)。成熟原叶体墨绿色,呈片状心型(图版 II :6),两侧对称,体薄柔软,细胞壁薄。随着原叶体的生长,其两翼变得近乎重叠(图版 II :7)。原叶体上某些边缘细胞外侧向内凹陷(图版 II :8),少数边缘细胞较长,有 2 个以上凹陷。

2.2.5 毛状体 毛状体仅分布于某些原叶体的边缘,且数量极少,为单细胞,由营养细胞外突形成,呈乳头状短棒形(图版 II :8),有分泌物。毛状体单独生长于基细胞之上(图版 II :8)。

2.2.6 假根 初生假根从孢子壁内伸出,无色透明。幼原叶体的假根发生在基部,由营养细胞外突分裂形成,大部分发生弯曲,直径 $30\ \mu\text{m}$ 左右。

2.2.7 性器官 颈卵器着生在生长点腹面下方中脉处,于孢子播种 50 d 左右成熟,顶面观为铜钱状,侧

面观呈烟筒状,颈部 4 层细胞,中间近方形的孔为精子游入的孔道。受精后的颈卵器腹部内逐渐变为褐色。精子器着生在配子体下部,近水珠状,内含大量精细胞。精子器(图版 II :9)大小不一,侧面观截圆形,顶面观为透明圆形,高约 $120\ \mu\text{m}$,直径约 $100\ \mu\text{m}$,精子器成熟后,盖细胞打开,释放精子后逐渐老化。精子自精子器中逸出后,一部分精子借助原叶体表面的自由水游进颈卵器,完成受精作用;另一部分精子未游进颈卵器,几分钟后死亡。

3 讨论

渐尖毛蕨和齿牙毛蕨孢子深褐色,单裂缝,左右对称,具周壁,孢子萌发为书带蕨型,毛状体有分泌物,片状体细胞排列紧密,成熟原叶体边缘细胞呈凹

陷状,这与谢桂琴等(2008)描述的3种毛蕨属植物(毛蕨 *C. interruptus*、顶育毛蕨 *C. terminana* 和缩羽毛蕨 *C. abbreviatus*)配子体发育特征一致。渐尖毛蕨和齿牙毛蕨不存在“拟生长点”现象,原叶体两侧对称,这与该属毛蕨、顶育毛蕨的原叶体发育特征一致。但是,它们的假根顶端均不膨大为球形,无分支,因此笔者不同意谢桂琴等(2008)将毛蕨属假根顶端膨大为球形,有分支理解为该属的共同特征。

渐尖毛蕨孢子周壁两层,外层向外隆起形成孢子纹饰,呈鸡冠状。齿牙毛蕨具有周壁,周壁两层,外层向外隆起形成孢子纹饰,呈翅状。卵果蕨(*Phegopteris polypodioides*)孢子周壁具脊状隆起,连成拟网状,网间有颗粒状纹饰和孔穴;沼泽蕨(*Thelypteris palustris*)孢子周壁具不规则块状和小刺状突起(包文美等,1994)。渐尖毛蕨的丝状体长为4~10个细胞,细胞呈长圆筒形。齿牙毛蕨的丝状体长为3~10个细胞,细胞亦呈长圆筒形。卵果蕨丝状体3~7个细胞长,细胞长圆筒形,连成肠形,或长气球形,顶端常弯曲并产生分枝;沼泽蕨丝状体2~6个细胞长,细胞圆筒形,无分枝(包文美等,1994)。渐尖毛蕨的毛状体在片状体11细胞时出现,而卵果蕨毛状体发生常在片状体前端宽至14个或有时4个细胞时期;沼泽蕨毛状体在丝状体出现顶端细胞后即产生。渐尖毛蕨配子体上与毛状体相连的边缘细胞不突出。卵果蕨配子体上与毛状体相连的边缘细胞向外突出极甚,形成原叶体裂片;沼泽蕨配子体上与毛状体相连的边缘细胞稍向外突出或不突出,几无裂片(包文美等,1994),由上述3种蕨类配子体发育中的巨大差别可见,将此3种蕨类分别划分到3个属,即毛蕨属、卵果蕨属(*Phegopteris*)和沼泽蕨属(*Thelypteris*) (秦仁昌,1963),从配子体角度来看是合理的。

渐尖毛蕨的精子若未游进颈卵器,10 min左右死亡。傅氏凤尾蕨的精子若不与卵结合,大约6 min后,精子即死亡而且随即解体(张开梅等,2005);普通针毛蕨(张开梅等,2006)、三角鳞毛蕨(张开梅等,2005)、齿牙毛蕨的精子若未游进颈卵器,几分钟后死亡,但并不立即解体。日本蹄盖蕨(张开梅等,2010)的精子若没有与卵结合,会在10 min后死亡,但不解体。上述蕨类孢子培养方法一致,不存在因环境条件的影响而引起的差异,但精子表现不同,除因种类不同而引起差别之外,是否还有其他方面的原因?近年来,国内外专家对蕨类植物

性器官超微结构的研究非常有限(Schedlbauer等,1973;Helpler,1976;Kotenko,1990;Doonan,1986;Bao等,2003;曹建国等,2005),笔者建议应多开展此方面的研究,以利于揭示更多的问题,为蕨类发育生物学、分子生物学、系统学提供更多的参考资料,为重要蕨类植物的繁育提供良好的条件。

渐尖毛蕨大部分受精后的颈卵器腹部内腔细胞壁都会变为褐色,而未受精的颈卵器则无色素沉着,这与张开梅等(2006)在研究该科普通针毛蕨配子体发育时所观察到的现象一致。此外,齿牙毛蕨配子体发育过程中也有此现象发生。褐色变化与卵受精直接有关,可以根据颈卵器颜色变褐而判断其卵已受精,但是否是细胞壁栓质或色素沉淀所致还无法证明,有待进一步研究。

本文详细观察并记录了渐尖毛蕨和齿牙毛蕨的生活史,成功获得了用孢子人工繁殖渐尖毛蕨的方法。在控制光照、温度的条件下,配子体的受精率达80%,并发育出幼孢子体。幼孢子体移栽入盆成活率在90%以上。因此,可以尝试渐尖毛蕨和齿牙毛蕨的人工繁殖和批量育苗。

参考文献:

- 王丽曼,孟宪利,刘保东. 2008. 毛蕨配子体发育的研究[C]. 中国蕨类植物学术研讨会论文摘要集,深圳:深圳仙湖植物园,76
- 中国植物志编辑委员会. 1999. 中国植物志(第4卷第1分册)[M]. 北京:科学出版社:234-237
- 中国植物志编辑委员会. 1999. 中国植物志(第4卷第1分册)[M]. 北京:科学出版社:189-191
- Bao WM, Cao JG, Dai SJ. 2003. Ultrastructure of oogenesis in *Osmunda cinnamomea* var. *asiatica* [J]. *Acta Bot Sin*, **45**(7):843-851
- Bao WM(包文美), Wang QX(王全喜), Ao ZW(敖志文). 1994. Studies on the development of gametophytes of ferns from north eastern China VII. Thelypteridaceae(东北蕨类植物配子体发育的研究VII. 金星蕨科)[J]. *Bull Bot Res*(植物研究), **14**:409-415
- Cao JG(曹建国), He Q(何群), Wang QX(王全喜), et al. 2005. Spermatocyte and spermatozoid ultrastructures of *Dryopteris crassirhizoma*(绵马鳞毛蕨精母细胞和游动精子超微结构特征的研究)[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*(西北植物学报), **25**(4):761-769
- Dai SJ(戴绍军), Wang QX(王全喜), Bao WM(包文美), et al. 2002. Spore morphology of pteridophytes from China III. Thelypteridaceae 1. *Cyclosorus* Link(中国蕨类植物孢子形态的研究III. 金星蕨科 1. 毛蕨属)[J]. *Acta Phytotax Sin*(植物分类学报), **40**(4):334-344
- Doonan JH, Llord CW, Duckett JG. 1986. Anti-tubulin antibodies lo
- (下转第 397 页 Continue on page 397)

- ventitious root formation in Scots pine *in vitro* [J]. *Tree Physiology*, **22**(6):373-381
- Niemira BA, Hammerschmidt R, Safir GR. 1996. Postharvest suppression of potato dry rot (*Fusarium sambucinum*) in pre-nuclear minitubers by arbuscular mycorrhizal fungal inoculum [J]. *Am Potato J*, **73**:509-515
- Phillips JM, Hayman DS. 1970. Improved procedure for clearing roots and staining parasitic and vesicular arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection [J]. *Trans Br Mycol Soc*, **55**:158-161
- Scagel CF. 2004. Changes in cutting composition during early stages of adventitious rooting of miniature rose altered by inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi [J]. *J Am Soc Hort Sci*, **129**(5):624-634
- Smith SE, Read DJ. 1997. *Mycorrhizal Symbiosis* [M]. London: Academic Press:453-469
- Tranvan H, Habricot Y, Jeannette E, et al. 2000. Dynamics of symbiosis establishment between an IAA-overproducing mutant of the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma cylindrosporum* and *Pinus pinaster* [J]. *Tree Physiol*, **20**:123-129
- Uva. 2003. Growth and yield of beach plum (*Prunus maritima*) in horticultural, land restoration, and ecological systems [D]. Ph. D. dissertation, Cornell University
- Wei YN (魏益宁). 1984. Study on activities of polyphenol oxidase and peroxidase, and tendency in changes of isozyme spectra in Chinese white poplar (*Populus tomentosa*) leaves after infected with *Melampsora magnusiana wagneri* (毛白杨叶片受马格栅锈菌侵染以后多酚氧化酶和过氧化物酶活性及同工酶谱带变化趋势的研究) [J]. *J Beijing Fore Coll* (北京林学院学报), **3**:73-92
- Ye JR (叶建仁), Huang SH (黄素红), Li CD (李传道), et al. 1994. Studies on the relation of glucose-6-phosphate dehydrogenase and phenylalanine ammonia-lyase in slash needles with resistance to brown spot needle blight (磷酸葡萄糖脱氢酶和苯丙氨酸解氨酶与抗松针褐斑病的关系) [J]. *Sci Silv Sin* (林业科学), **30**(5):430-436
- Zai XM, Qin P, Wan SW, et al. 2007. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the rooting and growth of beach plum (*Prunus maritima*) cuttings [J]. *J Hort Sci Biotech*, **82**(6):863-866
- Zhu L (朱琳), Jiang JZ (蒋继志), Wang HX (王会仙), et al. 2010. Effects of antagonistic microorganisms on growth and resistance enzymes activities of *Phytophthora infestans* (拮抗菌对致病疫霉生长及抗性酶活性的影响) [J]. *J Agric Univ Hebei* (河北农业大学学报), **33**(2):70-73

(上接第 322 页 Continue from page 322)

- cate the blepharoplast during spermatogenesis in the fern *Platyzom amicrophyllum* R. BR. : a correlated immunofluorescence and electron microscopic study [J]. *J Cell Sci*, **81**:243-256
- Helper PK. 1976. The blepharoplast of Marsilea; its de novo formation and spindle association [J]. *J Cell Sci*, **21**:361-390
- Kotenko JL. 1990. Spermatogenesis in a homosporous fern, *Onoclea sensibilis* [J]. *Amer J Bot*, **77**(6):809-825
- Luo SY (罗顺元), Wang RX (王任翔). 2008. Gametophyte development of *Leptorumohra quadri-pinnata* (四回毛枝蕨配子体发育的研究) [J]. *Guihaia* (广西植物), **28**(3):332-335
- Nayar BK, Kaur S. 1971. Gametophytes of homosporous ferns [J]. *Bota Rev*, **37**:295-396
- Qin RC (秦仁昌). 1963. A reclassification of the family Thelypteridaceae from the mainland of Asia (亚洲大陆的金星蕨科的新分类系统) [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), **8**(4):269-335
- Schedlbauer MD, Cave CF, Bell PR. 1973. The incorporation of DL-(3-14C) cysteine during spermatogenesis in *Ceratopteris thalictroides* [J]. *J Cell Sci*, **12**:765-779
- Tan LY (檀龙颜), Liu BD (刘保东). 2009. Gametophyte development of *Taenitis blechnoides* (竹叶蕨配子体发育的培养观察) [J]. *Guihaia* (广西植物), **29**(4):446-449
- Wang QX (王全喜), Shao CW (邵成文), Cao JG (曹建国). 1995. Studies on the development of gametophytes of ferns from north-eastern China XI. Dyopteridaceae (东北蕨类植物配子体发育的研究 XI. 鳞毛蕨科) [J]. *J Harbin Normal Univ; Nat Sci Edi* (哈尔滨师范大学学报·自然科学版), **11**:83-89
- Xie GQ (谢桂琴), Wang Y (王玥), Zhao JB (赵金博), et al. 2008. Comparative observation of the development of gametophytes of three species in *Cyclosorus* Link (毛蕨属三种植物配子体发育的比较观察) [J]. *J Harbin Normal Univ; Nat Sci Edi* (哈尔滨师范大学学报·自然科学版), **24**(2):91-96
- Zeng HY (曾汉元), Ding BY (丁炳扬). 2004. Studies on the development of gametophytes of *Osmunda vachellii* and *O. banksii folia* (华南紫萁和粗齿紫萁的配子体发育研究) [J]. *Guihaia* (广西植物), **24**(4):342-344
- Zhang KM (张开梅), Shi L (石雷). 2005. Gametophyte development of *Pteris fauriei* (傅氏凤尾蕨配子体发育的研究) [J]. *Chin Bull Bot* (植物学通报), **22**:50-56
- Zhang KM (张开梅), Shi L (石雷), Li D (李东). 2006. Observation on the gametophyte development of *Macrothelypteris torresiana* (普通针毛蕨配子体发育的研究) [J]. *Bull Bot Res* (植物研究), **26**(1):70-73
- Zhang KM (张开梅), Shi L (石雷), Zhang XC (张宪春). 2005. Observation on the gametophyte development of *Dryopteris subtriangularis* (三角鳞毛蕨配子体发育的研究) [J]. *J Wuhan Bot Res* (武汉植物学研究), **23**(3):276-279
- Zhang KM (张开梅), Fang YM (方炎明), Wan J (万劲). 2010. Gametophyte development of *Athyrium niponicum* (日本蹄盖蕨配子体发育的研究) [J]. *Bull Bot Res* (植物研究), **30**(5):513-516