

## 狭基巢蕨叶表皮的结构和气孔器发育的观察

周云龙 陈焱

(北京师范大学生物系, 北京 100875)

**摘要** 狭基巢蕨 *Neottopteris antrophyoides* (Christ) Ching 叶片的上表皮无气孔器, 仅具表皮细胞, 下表皮由表皮细胞和气孔器组成, 气孔指数为2.5。上下表皮细胞和气孔器的细胞中均含有叶绿体。每个气孔器由2个肾形的保卫细胞和2~6个副卫细胞组成, 其中以3个和4个副卫细胞的占绝大多数(3细胞的占45.1%, 4细胞的占43.5%)。从发育上看, 气孔器原始细胞进行2次分裂, 产生2个保卫细胞和1个同源的副卫细胞。气孔器的发育过程大体可分为4个时期: (1) 气孔器原始细胞的分化和分裂期; (2) 保卫细胞母细胞成熟期; (3) 保卫细胞母细胞分裂和气孔器幼期; (4) 气孔器成熟期。狭基巢蕨的气孔器属于中周型。

**关键词** 狭基巢蕨; 表皮细胞; 气孔器; 叶绿体

## A STUDY OF STRUCTURE OF LEAF EPIDERMIS AND DEVELOPMENT OF STOMATAL APPARATUS ON NEOTTOPTERIS ANTROPHYOIDES

Zhou Yunlong Chen Yan

(Department of Biology, Beijing Normal University, Beijing 100875)

**Abstract** The epidermis of the leaf of *Neottopteris antrophyoides* (Christ) Ching is constructed of epidermal cells and stomatal apparatus but stomatal apparatus only exist in lower epidermis. Both epidermis cell and stomatal apparatus contain chloroplast. Each stomatal apparatus has two kidney—form guard cells and two to six subsidiary cells, and mostly three and four subsidiary cells. Only one subsidiary cell origin in common with guard cells. The development of stomatal apparatus may be divided into four stages: (1) the differentiation and division of stomatal apparatus original cell; (2) the maturation of the guard mother cell; (3) the appearance of guard mother cell division and young stomatal apparatus; (4) the maturation of the stomatal apparatus.

**Key words** *Neottopteris antrophyoides*; leaf epidermis; stomatal apparatus; chloroplast

### 1 材料和方法

狭基巢蕨属于铁角蕨科, 标本采自北师大生物系温室栽培的生活植物。该植物为多年生草

本, 单叶, 草质, 呈莲座状辐射丛生, 叶倒披针形, 著名观赏蕨类植物。

取其有拳卷叶尖的叶片, 自尖端向基的依次用小镊子撕取上、下表皮, 分别按常规方法制作临时和永久装片, 永久制片用苏木精和固绿染色。由于拳卷的叶尖无法撕取表皮, 采用薄刀片削取法和用 3% 纤维素酶酶解法制备表层细胞装片。最后在显微镜下观察和摄影。

## 2 观察结果

### 2.1 叶表皮的结构

狭基巢蕨叶片的上表皮无气孔器, 上、下表皮的表皮细胞其垂周壁均呈波状, 每个细胞内含 1 个细胞核和多个近球形的叶绿体 (图版 I :2)。成熟叶表皮细胞长约  $50 \sim 75 \mu\text{m}$ , 宽  $32.5 \sim 62.5 \mu\text{m}$ 。在拳卷的幼叶部分有很多从小鳞片边缘生出的具分枝或不分枝的多细胞表皮毛 (图版 I :6)。下表皮具气孔器, 气孔指数为 2.5。

### 2.2 叶表皮细胞的发育

叶表皮细胞是由叶尖端的原表皮细胞发育来的, 在拳卷尖端约 0.5 cm 的长度, 其表面细胞基本处于原表皮细胞阶段, 细胞的特点是多为近方形或长方形, 平均长约  $13.5 \mu\text{m}$ , 宽  $9.7 \mu\text{m}$ , 排列紧密整齐, 无叶绿体, 细胞核大, 球形, 染色深, 处于活跃的细胞分裂状态, 常可见细胞的有丝分裂 (图版 I :1)。表皮细胞的发育过程大体是: 大多数原表皮细胞经过均等分裂增加细胞数目, 随之细胞体积逐渐增大, 形状也由方形渐变为多角形, 并逐渐开始出现叶绿体 (图版 I :5~9)。最后, 细胞进一步增大, 垂周壁明显形成波状, 叶绿体变大变圆。

### 2.3 气孔器的结构和发育

狭基巢蕨的气孔器由 1 对肾形的保卫细胞和 2~6 个副卫细胞 (或周边邻近细胞) 组成 (图版 II :1~5)。保卫细胞和副卫细胞中均含有叶绿体和 1 个细胞核。副卫细胞数以 3 胞型和 4 胞型最多, 前者占 45.1%, 后者占 43.5%, 二者之和为 88.6%。5 胞型占 10.6%, 2 胞型和 6 胞型极少, 各占 0.4% (图版 II :1、5)。

狭基巢蕨气孔器的发育大体可分为以下 4 个时期:

#### 2.3.1 气孔器原始细胞的分化和分裂期

在拳卷幼叶尖端下表面约 0.5~1 cm 的区域, 有少数原表皮细胞分化为气孔器原始细胞 (气孔母细胞), 这些细胞在外观上和原表皮细胞无明显差异, 只有在它进行不等分裂时才可辨别 (图版 I :3、4)。经不等分裂所产生的 1 个较长而微弯的细胞, 即为以后发育成和保卫细胞同源的 1 个副卫细胞, 所产生的另 1 个体积较小, 呈三角形或扇形的细胞即为保卫细胞母细胞的最初阶段 (图版 I :3、4)。核大, 无叶绿体。

#### 2.3.2 保卫细胞母细胞的成熟期

刚形成的保卫细胞母细胞核大, 尚未出现叶绿体, 随后, 该细胞体积不断增大, 渐变圆, 并开始出现叶绿体, 但叶绿体也很微小, 此时表明保卫细胞母细胞已发育成熟 (图版 I :5、6)。

#### 2.3.3 保卫细胞母细胞分裂和气孔器幼期

成熟的保卫细胞母细胞进行 1 次均等分裂, 分裂面通常与其同源的 1 个副卫细胞的长轴垂直, 所产生的 2 个细胞即为早期的保卫细胞 (图版 I :7~9)。此时的保卫细胞体积较小, 呈半圆形, 细胞中的叶绿体渐增大, 胞壁仍较薄, 2 个细胞相邻接的胞壁间的物质尚未膨胀, 未出现气孔器的开口。此外, 围绕保卫细胞周围的原表皮细胞 (多为 2~3 个) 也开始由多角形渐变为长形或稍弯曲, 形成幼气孔器的非同源的副卫细胞 (或邻近细胞)。气孔器幼期阶段多见于距叶尖

2~4 cm 的区域。

### 2.3.4 气孔器成熟期

距叶尖 4~5 cm 以下的部位, 气孔器逐渐发育成熟, 其标志是保卫细胞的体积渐增大并变成肾形, 叶绿体增大, 胞壁有一定增厚, 特别是 2 个保卫细胞的相邻壁之间的物质膨胀而彼此分开, 形成气孔器的开口。与此同时, 除 1 个同源的副卫细胞通常保持弯月形外, 其它几个由原表皮细胞发育来的非同源的副卫细胞也通常变长, 与保卫细胞相连的胞壁也多呈不同程度的弧形弯曲, 细胞中的叶绿体也变大变圆 (图版 II: 1~5)。

## 3 问题与讨论

(1) 狭基巢蕨的叶表皮细胞和副卫细胞中均含有叶绿体, 这与绝大多数种子植物不同, 其主要原因可能和其生于荫湿环境有关。

(2) 气孔器是一种复合体, 研究蕨类的气孔器不仅要观察其结构, 同时还应重视它的发育和来源。国外一些学者正是依据气孔器原始细胞 (即气孔母细胞) 形成气孔器时发生的细胞分裂次数和分裂面的方向来划分气孔器的模式, 如 Kondo, T. 把 450 种蕨类植物分成 10 种气孔模式<sup>[1]</sup>, Thurston 根据 61 种蕨类植物气孔器发育的结果提出了 4 种气孔模式<sup>[2]</sup>, 在气孔器的结构上他们只考虑和保卫细胞同源的副卫细胞。根据他们的观点狭基巢蕨的气孔器应属于气孔器原始细胞进行两次分裂, 产生 2 个保卫细胞和 1 个同源的副卫细胞的类型。他们不考虑非同源的副卫细胞的数目和排列。另一些学者如 Pant, D.<sup>[3]</sup> 和 K. 伊稍<sup>[4]</sup> 等对种子植物气孔器的结构则主张包括与保卫细胞同源和非同源的副卫细胞或邻近细胞, 并把气孔器的模式归为三种主要类型: 中源型 (保卫细胞与副卫细胞或邻近细胞有共同起源)、周源型 (保卫细胞与副卫细胞或邻近细胞无共同起源) 和中周型 (至少有 1 个副卫细胞或邻近细胞有共同起源)。根据这一观点, 狭基巢蕨的气孔器应属于中周型。这一类型是较进步的类型, 周云龙等<sup>[5]</sup> 曾于 1993 年报道的肾蕨也属于这一类型。

(3) 狭基巢蕨副卫细胞的数目有 2 个特点: ①同源的副卫细胞恒定, 常为 1 个, 其细胞长轴常与 2 个保卫细胞分裂面或长轴呈垂直状态; ②非同源的副卫细胞或邻近细胞多为 2 个或 3 个, 常有些变化。从个体发育上观察, 气孔器发育的第 1、2 阶段可明显地看出, 在保卫细胞母细胞周围多有 2 个或 3 个原表皮细胞围绕, 未发现多于 3 个的。由此推断: 5 胞型和 6 胞型副卫细胞是由 3 胞型或 4 胞型的某些副卫细胞进行分裂衍生出来的, 大多可能是由非同源副卫细胞分裂所衍生, 也不排除由同源的 1 个副卫细胞分裂产生, 因为 5 胞型和 6 胞型的副卫细胞都较短, 而且通常见不到其长轴与 2 个保卫细胞分裂面呈垂直状态的 1 个弯月形副卫细胞的典型特征。

总之, 蕨类叶表皮的结构和气孔器的发育是研究蕨类植物分类及其系统进化的重要内容, 但我国目前尚未开展这一研究, 仅见周云龙等 1993 年的一篇文章。1991 年吴兆洪、秦仁昌先生在《中国蕨类植物科属志》一书中曾对这一研究的重要性作了说明, 因此, 系统地开展这一研究是有意义的。

## 参 考 文 献

1 Kondo T. A contribution to the study of the fern stomata. *Res Bull. Shizuoka Univ. Fac. Ed.* 1962, B: 239~267

2 Thurston L. E. Taxonomic significance of stomatal patterns in the fern. *American Fern Journal*, 1969, 59: 68~79

- 3 Pant D D. On the ontogeny of stomata and other homologous structures. *Plant Sci Ser Allahabad*, 1965, **1**: 1~24
- 4 K 伊稍著, 李正理译. 种子植物解剖学(第二版). 上海: 上海科学技术出版社, 1982
- 5 周云龙, 吴承军. 肾蕨叶表皮的结构和气孔器发育的研究. 北京师范大学学报(自然科学版), 1993, **29** (3): 404~408

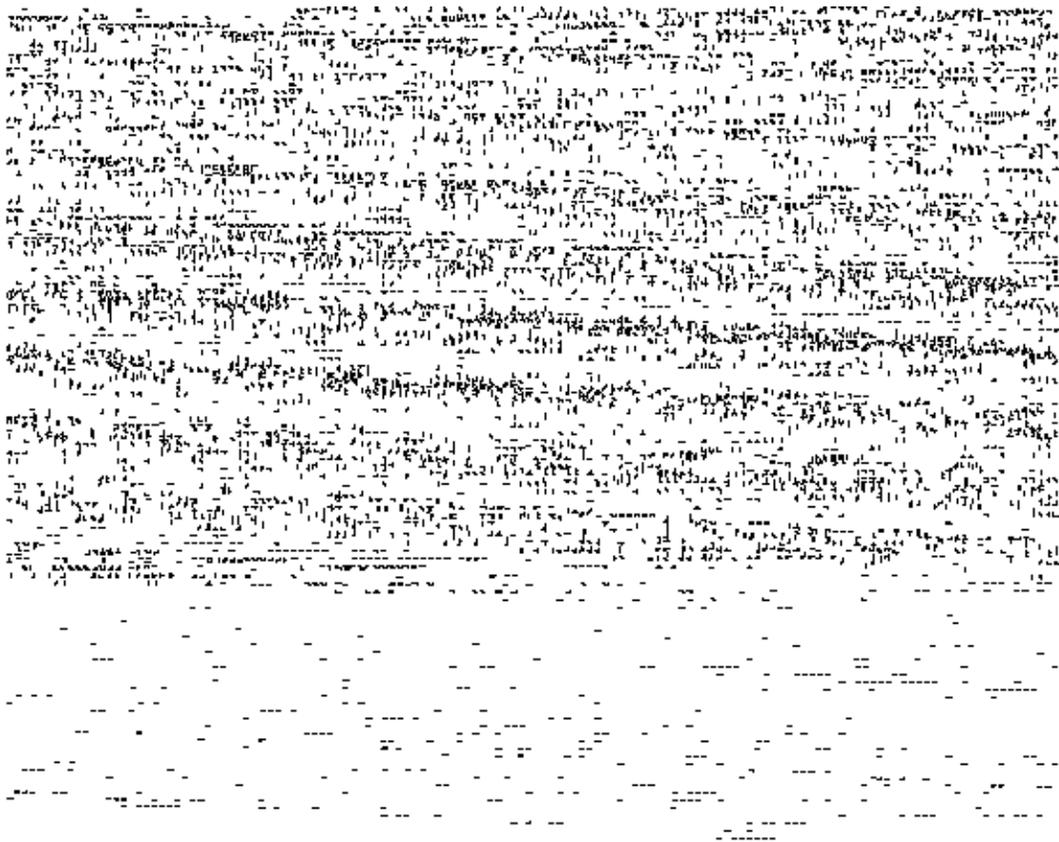
## 图 版 说 明

图版 I 狭基巢蕨叶表皮和气孔器发育(放大倍数均为 $\times 530$ )

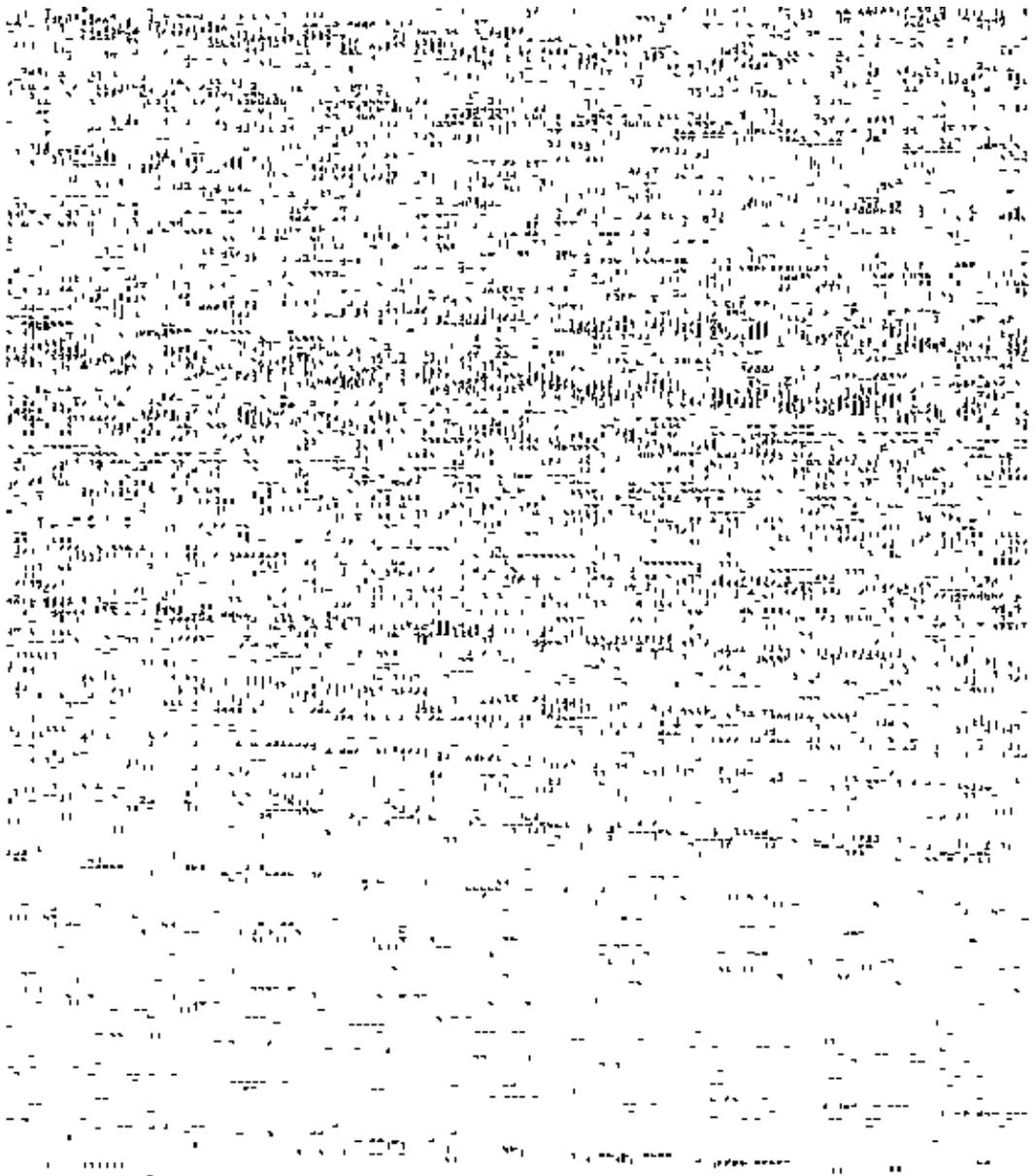
1. 原表皮细胞, 箭头示细胞有丝分裂
2. 叶表皮细胞
- 3~9. 气孔器发育各时期 CH — 叶绿体; SC — 1 个同源的副卫细胞; PEC — 原表皮细胞; GMC — 保卫细胞母细胞

图版 II 狭基巢蕨气孔器的结构和表皮(放大倍数均为 $\times 530$ )

- 1~5. 示气孔器不同数目的副卫细胞及其内的叶绿体 CH — 叶绿体; S — 鳞片
6. 表皮毛和鳞片



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text