

蹄盖蕨科三属植物管状分子的研究

徐皓¹, 王玛丽^{2*}

(1. 陕西理工学院 生物科学与工程学院, 陕西 汉中 723001; 2. 西北大学 生命科学学院, 西安 710069)

摘要: 扫描电镜观察假冷蕨属 4 种、冷蕨属 3 种、蹄盖蕨属 3 种植物根状茎中的管状分子, 结果显示: 这些管状分子端壁和侧壁的形态、结构相同且侧壁具有穿孔板(多穿孔板)。根据穿孔板的类型和穿孔的纹孔膜残留程度, 我们发现假冷蕨属与蹄盖蕨属亲缘关系较近, 进化地位较高, 冷蕨属的进化地位相对原始。

关键词: 扫描电镜; 管状分子; 穿孔板; 纹孔膜

中图分类号: Q949 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2009)03-0300-04

Study on tracheary elements of three genera in Athyriaceae

XU Hao¹, WANG Ma-Li^{2*}

(1. Department of Biological Science & Engineering, Shaanxi University of Technology, Hanzhong 723001, China; 2. College of Life Sciences, Northwest University, Xi'an 710069, China)

Abstract: Tracheary elements of rhizomes of 4 species in *Pseudocystopteris*, 3 species in *Cystopteris* and 3 species in *Athyrium* were examined on scanning electron microscopy(SEM). The results indicated that the end walls had the same morphological characteristics and structure as the lateral walls, which contained perforation plates (multi-perforation plates). According to the type of perforation plates and degree of pit membrane remnants, the results showed that *Pseudocystopteris* and *Athyrium* had close relation and the systematic position is relatively higher, and *Cystopteris occupies* a lower position.

Key words: scanning electron microscopy; tracheary elements; perforation plates; pit membrane

导管是维管植物木质部的主要组成成分, 与管胞合称为管状分子, 主要与输导水分有关, 并具有一定的支持功能。长期以来, 人们普遍认为导管是被子植物的特征, 管胞是蕨类植物和裸子植物疏导水分和矿质元素的分子, 在演化过程中, 两个端部相接的管胞的端壁特化成穿孔板, 从而形成导管。穿孔板的出现和纹孔膜的消失是导管区别于管胞的重要特征。近年来随着扫描电镜技术的发展, 国内外出现了越来越多的关于蕨类植物和裸子植物具有导管的报道, 并发现了许多不同于被子植物的重要特征。本文对假冷蕨属 4 个种、冷蕨属 3 个种、蹄盖蕨属 3

个种的植物根状茎进行解剖观察, 发现管状分子具有多种形态特征, 可以为探讨蹄盖蕨科属间的系统位置提供一定的依据。

1 材料与方 法

实验材料均取自蜡叶标本, 凭证标本保存于西北大学生科院植物标本馆(WNU)和中国科学院植物研究所标本馆(PE)(表 1)。按照传统的离析方法, 将根状茎或叶柄放入 10% 硝酸和 10% 的铬酸等体积混合的离析液中浸泡 20~36 h, 流水冲洗 3~4

收稿日期: 2008-07-21 修回日期: 2008-11-10

基金项目: 陕西省教育厅项目(07JK211); 陕西省自然科学基金(2006C119)[Supported by Education Department of Shaanxi(07JK211); Shaanxi Provincial Natural Science Foundation(2006C119)]

作者简介: 徐皓(1972-), 女, 陕西汉中, 副教授, 硕士, 从事植物系统分类与进化研究, (E-mail) xh2003@126.com。

* 通讯作者(Author for correspondence, E-mail: xhxbdx@126.com)

遍, 选取比较柔韧的丝状部分放入 50% 的酒精中保存, 然后挑取少许于双面胶带上分散后制片, 喷金, 并在扫描电镜 (SEM) 下观察照相。

2 观察结果

扫描电镜观察假冷蕨属、冷蕨属、蹄盖蕨属植物根状茎的管状分子, 结果表明这些管状分子上都分布有大量的穿孔板, 与被子植物的导管分子差异明显: 第一, 没有明显的端壁, 端壁和侧壁在形态和结

构上相似 (图版 I : 3, 11; 图版 II : 24, 30, 34, 49); 第二, 在侧壁中出现了多穿孔板, 即在管状分子上的多个面上均具有穿孔板 (图版 I : 5, 12, 16, 21; 图版 II : 23, 25, 33, 38); 第三, 出现了穿孔的二型性 (图版 I : 1, 20; 图版 II : 22, 24, 28), 即在同一个穿孔板上, 一些穿孔比较大, 其中没有纹孔膜残余, 同时又有一些小的穿孔, 这些穿孔上有大量的纹孔膜残留。

根据穿孔板的形态各异可将其分为 4 种类型。类型 I: 梯状穿孔板, 无穿孔的二型性现象, 10 种植物都有此类型的穿孔板。类型 II: 梯状穿孔板, 具有

表 1 材料来源
Table 1 Origin of materials

种名 Species	鉴定人 Judge	采集人 Collector	采集地 Collection locality	凭证标本存放处 Depository of vouchers
大叶假冷蕨 <i>Pseudocystopteris atkinsoni</i>	秦仁昌	谢寅堂	陕西	WNU 36050
假冷蕨 <i>P. spinulosa</i>	谢寅堂	徐养鹏	陕西	WNU36049
三角叶假冷蕨 <i>P. subtriangularis</i>	谢寅堂	李芬兰	陕西	WNU 12543
大卫假冷蕨 <i>P. davidii</i>	秦仁昌	洪德元	西藏	PE 0904870
冷蕨 <i>Cystopteris fragilis</i>	谢寅堂	屈巧先	宁夏	WNU 065252
高山冷蕨 <i>Cyopterus montana</i>	谢寅堂	屈巧先	宁夏	WNU 065253
膜叶冷蕨 <i>C. pellucida</i>	谢寅堂	徐养鹏	甘肃	WNU 089629
疏叶蹄盖蕨 <i>Athyrium dissitifolium</i>	谢寅堂	谢寅堂	云南	WNU 40929
宿蹄盖蕨 <i>A. anisopterum</i>	谢寅堂	朱维民	云南	WNU 41517
轴果蹄盖蕨 <i>A. epirachis</i>	谢寅堂	谢寅堂	四川	WNU 39604

穿孔的二型性现象, 除宿蹄盖蕨 (*A. anisopterum*) 外, 其它有 9 种都具有此特征。类型 III: 网状穿孔板, 存在于蹄盖蕨属的宿蹄盖蕨和轴果蹄盖蕨 (*A. epirachis*) 中。类型 IV: 梯状—网状混合的穿孔板, 主要存在于假冷蕨属的 4 种植物中。

根据穿孔板上穿孔的纹孔膜残留程度, 可分为 3 种类型。类型 I: 部分区域有完整的纹孔膜 (图版 I : 4, 11, 16, 17; 图版 II : 24, 28, 36, 40, 45)。类型 II: 纹孔膜残留呈网状或线状 (图版 I : 2-4, 6-9, 12, 14, 15, 19, 20; 图版 II : 23, 25, 26, 27, 30, 32, 33, 34, 37, 38, 39, 47, 49)。类型 III: 很少或无纹孔膜残留 (图版 I : 1, 5, 10, 13, 21; 图版 II : 22, 29, 31, 35, 41, 43, 44, 46, 48)。

3 讨论

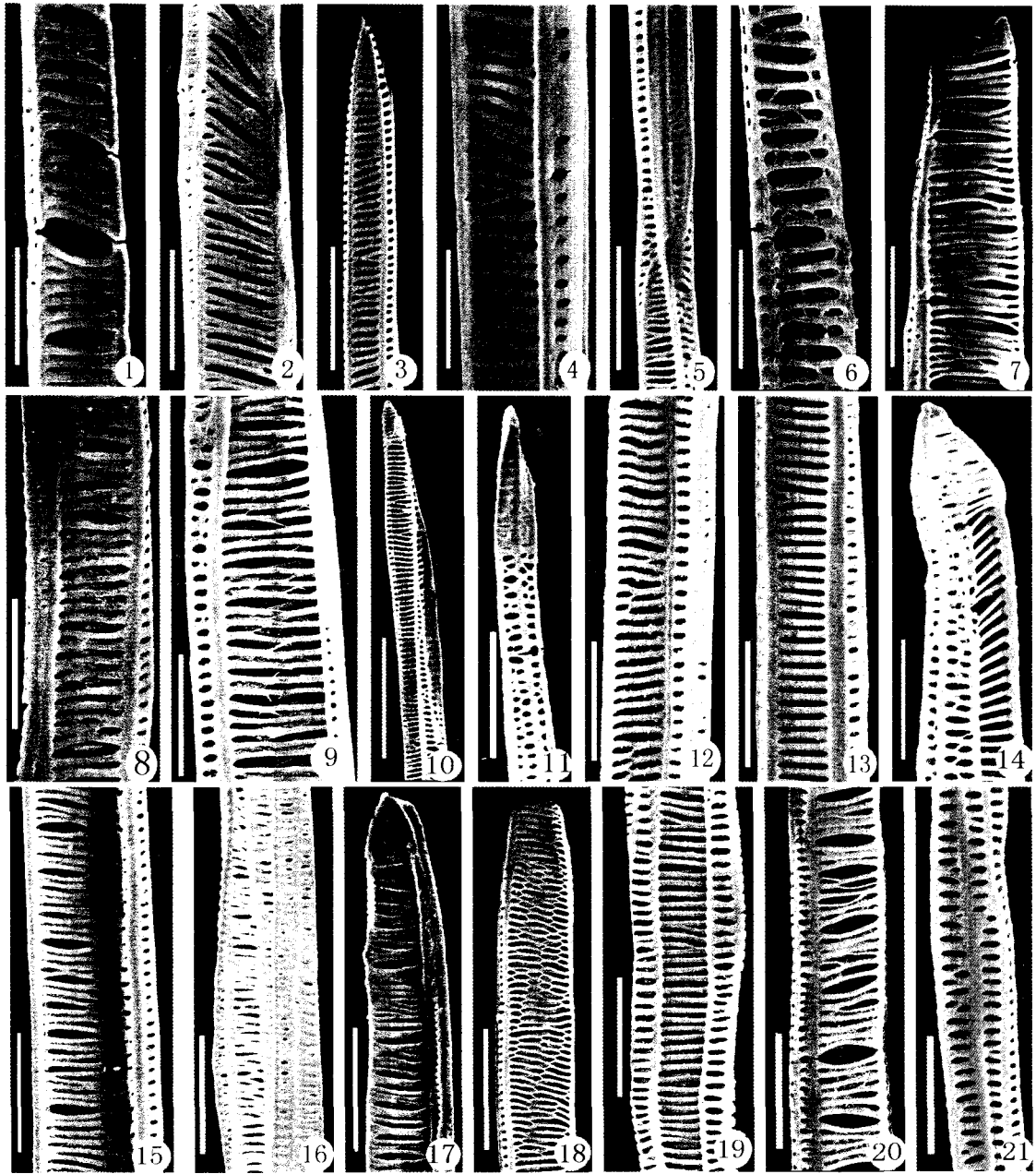
3.1 蹄盖蕨科三属植物管状分子的特点

扫描电镜观察蹄盖蕨科 3 属植物管状分子, 发现其与被子植物的导管分子相比存在明显差异: 没有明显的端壁, 侧壁中出现了多穿孔板现象。这些管状分子与真正的管胞很相似, 李红芳等 (2005) 将

这种类似于管胞的管状分子称之为“管胞状导管”。管胞和导管分子的区别不能仅仅根据纹孔膜的存在与否, 而应该根据穿孔板存在于端壁还是侧壁, 即穿孔板仅存在于端壁的管状分子为导管分子, 无明显端壁, 侧壁有或无穿孔板的管状分子为管胞。蕨类植物管状分子就是靠相邻接触面上形成穿孔板运输水分和矿物质, 有纹孔膜残留的接触面, 则依靠纹孔对来运输水分和矿物质的, 只是相对于无纹孔膜残留的穿孔板来说, 运输效率较低。由此推测蕨类植物和裸子植物中输导水分和矿物质的管状分子主要为管胞。

3.2 蹄盖蕨科三属植物的演化关系

穿孔板的类型与管状分子的作用密切相关, 不同类型的穿孔板之间存在着演化关系。穿孔板的演化过程中, 梯状穿孔板较原始, 网状穿孔板较进化, 而梯状—网状混合穿孔板则是一种过渡类型。冷蕨属只具有梯状穿孔板, 假冷蕨属具有梯状穿孔板和梯状—网状混合穿孔板, 而蹄盖蕨属具有梯状穿孔板和网状穿孔板。说明冷蕨属在进化中比较原始, 蹄盖蕨属进化位置较高, 假冷蕨属和蹄盖蕨属的亲缘关系较近。



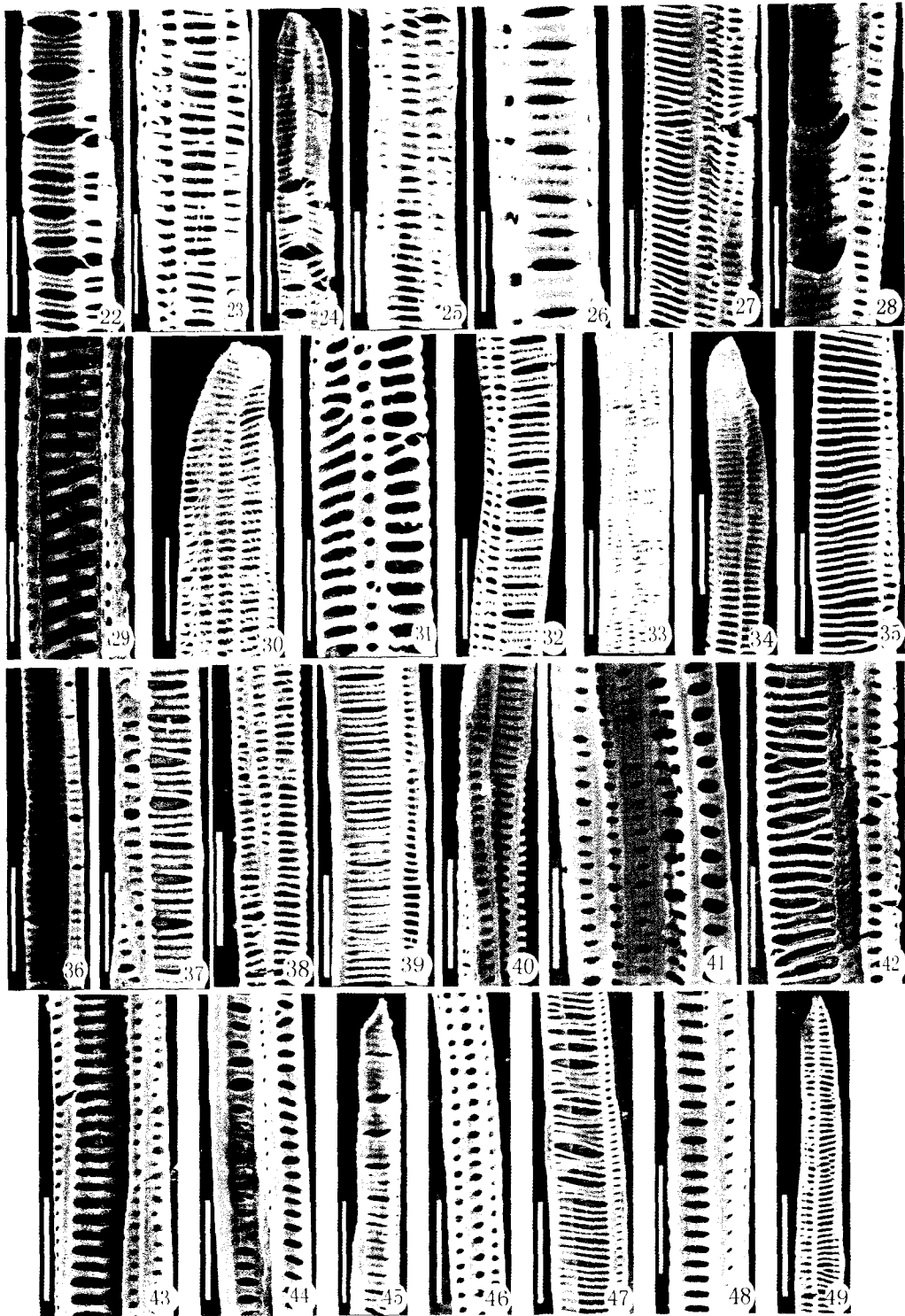
图版 I 1-5. 大叶假冷蕨 *P. atkinsoni*; 6-11. 假冷蕨 *P. spinulosa*; 12-16. 三角叶假冷蕨 *P. subtriangularis*; 17-21. 大卫假冷蕨 *P. davidii*。

Plate I 1. bar=30 μm ($\times 1000$); 2. bar=50 μm ($\times 600$); 3. bar=60 μm ($\times 500$); 4. bar=30 μm ($\times 1000$); 5. bar=60 μm ($\times 500$); 6. bar=30 μm ($\times 1000$); 7. bar=50 μm ($\times 600$); 8. bar=50 μm ($\times 600$); 9. bar=43 μm ($\times 700$); 10. bar=86 μm ($\times 350$); 11. bar=60 μm ($\times 500$); 12. bar=27 μm ($\times 100$); 13. bar=38 μm ($\times 800$); 14. bar=43 μm ($\times 700$); 15. bar=43 μm ($\times 700$); 16. bar=60 μm ($\times 500$); 17. bar=60 μm ($\times 500$); 18. bar=50 μm ($\times 600$); 19. bar=30 μm ($\times 1000$); 20. bar=30 μm ($\times 1000$); 21. bar=27 μm ($\times 100$).

纹孔膜的缺失与否是管状分子输导能力的标志,冷蕨属的纹孔膜残留丰富,多为部分完整保留或网状残留,蹄盖蕨属和假冷蕨属纹孔膜残留相对少些。所以冷蕨属管状分子输导能力就会较弱,可能在系统位置上处于比较原始的地位,而假冷蕨属和蹄盖蕨属纹孔膜残留程度相似,系统位置接近。

参考文献:

- 吴树明,刘德义. 1990. 植物解剖学[M]. 天津:南开大学出版社:102-113
Bailey IW. 1944. The development of vessels in angiosperms and its significance in morphological research[J]. *Am J Bot*, 31:421-428



图版 II 22-26. 冷蕨 *C. fragilis*; 27-31. 高山冷蕨 *C. montana*; 32-36. 膜叶冷蕨 *C. pellucida*; 37-40. 疏叶蹄盖蕨 *A. dissitifolium*; 41-44. 宿蹄盖蕨 *A. anisopterum*; 45-49. 轴果蹄盖蕨 *A. epirachis*。

Plate II 22. bar=30 μm ($\times 1\ 000$); 23. bar=23.1 μm ($\times 1\ 300$); 24. bar=38 μm ($\times 800$); 25. bar=30 μm ($\times 1\ 000$); 26. bar=15 μm ($\times 2\ 000$); 27. bar=60 μm ($\times 500$); 28. bar=30 μm ($\times 1\ 000$); 29. bar=30 μm ($\times 1\ 000$); 30. bar=38 μm ($\times 800$); 31. bar=30 μm ($\times 1\ 000$); 32. bar=27 μm ($\times 1\ 100$); 33. bar=43 μm ($\times 700$); 34. bar=60 μm ($\times 500$); 35. bar=30 μm ($\times 1\ 000$); 36. bar=30 μm ($\times 1\ 000$); 37. bar=30 μm ($\times 1\ 000$); 38. bar=43 μm ($\times 700$); 39. bar=43 μm ($\times 700$); 40. bar=30 μm ($\times 1\ 000$); 41. bar=30 μm ($\times 1\ 000$); 42. bar=38 μm ($\times 800$); 43. bar=30 μm ($\times 1\ 000$); 44. bar=30 μm ($\times 1\ 000$); 45. bar=38 μm ($\times 1\ 000$); 46. bar=30 μm ($\times 1\ 000$); 47. bar=60 μm ($\times 500$); 48. bar=27 μm ($\times 1\ 100$); 49. bar=60 μm ($\times 500$).

(下转第 416 页 Continue on page 416)

- in maize tissues under water deficit[J]. *J Experimental Bot*, **58**:211—219
- Ro DK, Arimura G, Lau SY, et al. 2005. Loblolly pine abietadienol/abietadienal oxidase PtAOCYP720B1 is a multifunctional, multisubstrate cytochrome P450 monooxygenase[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, **102**:8 060—8 065
- Saito S, Hirai N, Matsumoto C, et al. 2004. *Arabidopsis* CYP707As Encode (+)-Abscisic Acid 8'-Hydroxylase, a key enzyme in the oxidative catabolism of abscisic acid[J]. *Plant Physiol*, **134**:1 439—1 449
- Schuler MA. 1996. Plant cytochrome P450 monooxygenases[J]. *Crit Rev Plant Sci*, **15**:235—284
- Schuler MA, Werck-Reichhart D. 2003. Functional genomics of P450s[J]. *Annu Rev Plant Biol*, **54**:629—667
- Shimada Y, Fujioka S, Miyauchi N, et al. 2001. Brassinosteroid-6-oxidases from *Arabidopsis* and tomato catalyze multiple C-6 oxidations in brassinosteroid biosynthesis[J]. *Plant Physiol*, **26**:770—779
- Shimomura H, Ettoh H, Mizutani M, et al. 2007. Effect of the minor ABA metabolite 7-hydroxy-ABA on *Arabidopsis* ABA 8-hydroxylase CYP707A3. Bioorg[J]. *Med Chem Lett*, **17**:4 977—4 981
- Todoroki Y, Hirai H, Ohigashi H. 2000. Analysis of isomerization process of 8'-hydroxyabscisic acid and its 3'-fluorinated analog in aqueous solutions[J]. *Tetrahedron*, **56**:1 649—1 653
- Umezawa T, Okamoto M, Kushiro T, et al. 2006. CYP707A3, a major ABA 8'-hydroxylase involved in dehydration and rehydration response in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant J*, **46**:171—182
- Wilkinson S, Davies WJ. 2002. ABA-based chemical signalling: the coordination of responses to stress in plants[J]. *Plant Cell Environ*, **25**:195—210
- Yang SH, Choi D. 2006. Characterization of genes encoding ABA 8'-hydroxylase in ethylene-induced stem growth of deepwater rice *Oryza sativa* [J]. *BBRC*, **350**:685—690
- Yang SH, Zeevaart JAD. 2006. Expression of ABA 8'-hydroxylases in relation to leaf water relations and seed development in bean[J]. *Plant J*, **47**:675—686
- Zaharia IL, Gai Y, Nelson K, et al. 2004. Oxidation of 8'-hydroxy abscisic acid in Black Mexican Sweet maize cell suspension cultures[J]. *Phytochemistry*, **65**:3199—3209
- Zaharia IL, Walker-Simmons MK, Rodriguez CN, et al. 2005. Chemistry of abscisic acid, abscisic acid catabolites and analogs [J]. *J Plant Growth Reg*, **24**:274—284
- Zeevaart JAD. 1999. Abscisic acid metabolism and its regulation [M]//Hooymaas PJJ, Hall MAK, Libbenga R(eds). *Biochemistry and Molecular Biology of Plant Hormones*. Amsterdam: Elsevier, 189—207
- Zhang DP, Chen SW, Peng YB, et al. 2001. Abscisic acid-specific binding sites in the flesh of developing apple fruit[J]. *J Exp Bot*, **52**:2 097—2 103
- Zhou R, Cultler AJ, Ambrose SJ, et al. 2004. A new abscisic acid catabolic pathway[J]. *Plant Physiol*, **134**:361—369
- Zou J, Abrams GD, Barton DL, et al. 1995. Induction of lipid and oleosin biosynthesis by (+)-abscisic acid and its metabolites in microspore-derived embryos of *Brassica napus* cv. Reston [J]. *Plant Physiol*, **108**:563—571

(上接第 303 页 Continue from page 303)

- Carlquist S, Scheider EL. 2002. The tracheid-vessel element transition in angiosperms involves multiple independent features: cladistic consequences[J]. *Am J Bot*, **89**(2):185—195
- Carlquist S, Scheider EL. 1998. Near-vesselness in *Ephedra* and its significance[J]. *Am J Bot*, **66**:1—8
- Carlquist S, Scheider EL. 2001. Vessels in ferns: structural, ecological and evolutionary significance[J]. *Am J Bot*, **88**:1—13
- Huang WQ(黄文琦), Wang HY(王好友). 2000. SEM study on vessels of two species in *Athyrium*(两种蹄盖蕨导管分子的扫描电镜研究)[J]. *J Harbin Norm Univ(Nat Sci)*(哈尔滨师范大学学报·自然科学版), **16**(5):82—87
- Huang YY(黄玉源), Zhang HD(张宏达). 1999. The brief report on first discovery of vessel in *Cycads*(首次在苏铁类植物中发现导管)[J]. *J Guangxi Agric Bio Sci*(广西农业生物科学), **18**(2):161—162
- Huang YY(黄玉源), Liao WB(廖文波). 2004. Primary report on discovering vessel in plants of Coniferae and Taxinae(在松柏纲、红豆杉纲植物中发现导管初报)[J]. *J Zhongshan Univ(Nat Sci)*(中山大学学报·自然科学), **43**(1):125—128
- Li HF(李红芳), Tian XH(田先华), Ren Y(任毅). 2005. Research progress in vessel and perforation plate of vascular plants and some considerations for future research(维管植物导管及其穿孔板的研究进展)[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*(西北植物学报), **22**(2):312—316
- Scheider EL, Carlquist S. 1999. SEM studies on vessels in ferns 11 *Ophioglossum* [J]. *Bot J Linnean Society*, **129**:105—114
- Thompson WP. 1923. The relationships of the different types of angiospermic vessels[J]. *Ann Bot(Lond)*, **37**:183—191
- Wang YH(王彦涵), Gao JP(高建平), Qiao CF(乔春峰), et al. 2003. Comparative anatomical study on the structures of vessel elements in Chinese Schisandraceae(国产五味子科植物导管分子的比较解剖)[J]. *Guihaia*(广西植物), **21**(3):45—48