

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201405029

张开梅, 沈羽, 刘颖, 等. 蕨类植物配子体发育与生理生态研究进展[J]. 广西植物, 2016, 36(4):419-424

ZHANG KM, SHEN Y, LIU Y, et al. Research progress on development and physio-ecology of fern gametophytes[J]. *Guihaia*, 2016, 36(4):419-424

## 蕨类植物配子体发育与生理生态研究进展

张开梅, 沈羽, 刘颖, 方炎明\*

(南京林业大学南方现代林业协同创新中心, 生物与环境学院, 南京 210037)

**摘要:** 蕨类植物配子体为单倍体, 结构简单, 独立于孢子体生活, 在研究其对环境的响应以及揭示其机理上都具有独特的优势。该研究从我国和国际两个分支出发, 梳理了近年来全球范围内相关的文献资料, 透视了蕨类配子体的发育和生理生态前沿科学和研究动态。在发育部分以研究进展为主要内容, 国内研究以传统植物蕨类植物的配子体形态和发育的观察为主, 而国外学者更关注于新技术和新方法在传统学科中的运用, 如 X 光透射技术和流式细胞术。生理生态部分分为光合与呼吸作用、土壤逆境的响应、气候变化的响应以及对化感物质的响应 4 个板块。在光合作用的研究中, 发现蕨类配子体会在光强的变化下产生自我保护机制, 碳水化合物和脂质是配子体能量代谢中的重要指标。在土壤逆境的响应研究中, 对砷有超富集作用的蜈蚣草配子体和耐高盐的铁角蕨配子体是配子体研究中较为突出的材料。荷兰地区广泛存在的耳蕨属蕨类, 哥斯达黎加热带雨林的 20 种蕨类植物及水生蕨类槐叶萍, 成为了证明配子体成活率和温度之间重要关系的实验例证。在化感作用研究中, 主要通过紫茎泽兰根、茎和叶水提液对扇蕨等 4 种蕨类配子体的作用, 证明了入侵植物对于蕨类植物配子体生长发育具有危害作用。在美国佛罗里达的一类爬树蕨也发现了同样的入侵植物现象。此外, 还对几个新兴技术在配子体研究的前景进行了展望, 并对已有技术进行了描述。该研究以多个角度介绍了国内外配子体的研究进展, 希望有助于促进我国学者对该领域的深入研究。

**关键词:** 蕨类植物, 配子体, 形态发育, 生理生态

中图分类号: Q945 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2016)04-0419-06

## Research progress on development and physio-ecology of fern gametophytes

ZHANG Kai-Mei, SHEN Yu, LIU Ying, FANG Yan-Ming\*

(Co-innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, College of Biology and the Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China)

**Abstract:** Fern gametophyte, with simple structure, is haploid and independent of sporophyte. It possesses unique advantages in investigating its response to environmental signals and revealing the mechanism as compared to sporophyte. The recent literatures are included in this paper reviews both at home and abroad, as well as the development and frontier science on physiological and ecological dynamics of fern gametophyte. The advanced research contents are the main

收稿日期: 2014-10-13 修回日期: 2015-01-03

基金项目: 国家自然科学基金(31200233); 江苏省高校协同创新计划项目; 江苏高校优势学科建设工程项目; 南京林业大学高层次人才科研启动基金(G2014001); 江苏政府留学奖学金; 美国史密森研究中心国家自然历史博物馆分析生物学实验室项目[Supported by the National Natural Science Foundation of China(31200233); Collaborative Innovation Plan of Jiangsu Higher Education; the Priority Academic Program Development of Jiangsu High Education Institutions (PAPD); the Scientific Research Starting Foundation of Higher Level Scholars in Nanjing Forestry University (G2014001); Jiangsu Government Scholarship for Overseas Studies; the Laboratories of Analytical Biology of the National Museum of Natural History, the Smithsonian Institution]。

作者简介: 张开梅(1980-), 女, 山东日照人, 博士后, 研究方向为蕨类植物配子体发育及化感作用, (E-mail) kaimeizhang@163.com。

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

branches of the development part, native researchers paid more attention on the traditional botany of the fern gametophyte morphology and development, while the overseas showed more interests in the new technology and new science applying in classical botany, we took X-ray optical transmission and Flow Cytometry (FCM) as examples. The domestic and foreign research progress on fern gametophytes development is mainly summarized in the second part. Photosynthesis and respiration, responses to the soil adversity, climate changes, as well as allelochemicals are included in the physio-ecology part, respectively. In the photosynthesis and respiration part, the fern gametophyte would produce self-protection mechanisms under the change of the light source, and the critical index of gametophyte development is carbohydrates and lipids. Then in stress research of the soil part, the as hyperaccumulator-*Pteris vittata* and the salt tolerance plant-*Asplenium marinum*, their gametophytes were the best choices for the reaction between soil and fern in the environmental material recently. Meanwhile, the widely spread fern of *Polystichum* in Holland, 20 kinds of fern of tropical rainforest in Costa Rica and the water fern, *Salvinia natans*, their survival rate of fern gametophyte inducts the vital relationship with the changeable temperature in the experiments. And in the allelopathy research, the water extract of root, stem and leaf of *Ageratina adenophora* presented the harm roles on the development and the growth of the 4 kinds of gametophyte, such as *Neocheiropteris palmatopedata*, and the results gave the conclusion that the invasive plants were harm to both native fern and native environment, as well as the same evidence happened to the invasive *Lygodium microphyllum* in Florida. In the end, we also summarized the new tendency and different methods applied in this research field, as gene and plant stem cell in fern research are outstanding and meaningful. And plant nutrition methods and phytohormone applied in the fern of physio-ecology also can be utilized in the gametophyte. The existing research problems and future research trend are discussed in the end that maybe helpful to the scholars of our country for the further research in this field.

**Key words:** fern, gametophyte, morphogenesis, physio-ecology

蕨类植物的生活周期具有明显的世代交替现象。通过无性生殖产生孢子,由孢子发育形成单倍体的雌、雄配子体;有性生殖经配子体中的雌、雄配子融合产生二倍体的孢子体。蕨类植物的孢子体发达,配子体形态结构简单,生活期短,但能独立生活。蕨类植物配子体具有植物进化史上的特殊地位和独特的发育方式。配子体发育环境因子有着密切的关系。植物生理生态学是研究生态因子与植物发育生理之间关系的科学。它从生理机制上探讨植物与环境的关系、物质代谢和能量流动规律以及植物在不同环境条件下的适应性。本文对近年来蕨类植物配子体发育和生理生态研究进行了总结和简评。

## 1 蕨类配子体发育研究新进展

### 1.1 国内研究动态

据统计 2008–2013 年,我国学者对约 23 科 77 种蕨类植物进行了配子体发育研究。2013 年,刘保东团队对我国珍稀蕨类鹿角蕨 (*Platyserium walllichii*) 和中华水韭 (*Isoetes sinensis*) 进行了配子体基本形态研究,以及温度和光照对配子体生长的影响,阐述鹿角蕨配子体的发育节律。该团队采用石蜡切片技术,以人工培养的中华水韭幼苗的最初几枚叶片

至成熟植株的叶片为材料,连续解剖观察其叶舌和缘膜的发生、发育进程,并分析其发育进程与孢子囊和叶片的关系(李勇等,2008;郭捡等,2013)。在保护我国特有珍稀蕨类方面,刘保东研究组对我国特有蕨类细辛蕨 (*Asarum sieboldii*) 进行了配子体发育研究,对细辛蕨配子体的假根、体细胞及叶绿体和精子器与颈卵器的发生进行分析(李范等,2013)。邵文和陆树刚(2013)报导了 3 种假瘤蕨属植物的配子体发育和孢子体发育的形态比较。王任翔等(2012)报导了爬树蕨属 2 种植物爬树蕨 (*Arthropteris pallisotii*) 和桂南爬树蕨 (*A. repens*) 配子体发育及其系统学意义。张开梅等(2010,2011)对渐尖毛蕨 (*Cyclosorus acuminatus*)、普通针毛蕨 (*Macrothelypteris torresiana*)、日本蹄盖蕨 (*Athyrium niponicum*) 等 30 多种观赏蕨类植物的配子体发育进行研究。

曹建国等对凤尾蕨科的蕨 (*Pteridium aquilinum*)、铁线蕨科的扇叶铁线蕨 (*Adiantum flabellulatum*)、水龙骨科的阔鳞瘤蕨 (*Phymatosorus hainanensis*) 以及实蕨科的中华刺蕨 (*Egenolfia sinensis*) 和长耳刺蕨 (*Egenolfia bipinnatifida*) 的配子体发育进行了系统研究,为蕨类植物配子体的形态发育和配子体和孢子体世代交替规律提供了重要的材料依据(黄武杰等,2011;曹建国等,2010;代小菲等,2010;

郭严冬等, 2013)。郭治友和刘红梅(2009), 郭治友和张宪春(2009), 郭治友和俞筱押(2009), 郭治友等(2010a, b)对海金沙科的海金沙(*Lygodium japonicum*)、蹄盖蕨科的亮毛蕨(*Acystopteris japonica*)、肿足蕨科的肿足蕨(*Hypodematum crenatum*)、鳞毛蕨科的低头贯众(*Cyrtomium nephrolepioides*)和水龙骨科的龙头节肢蕨(*Arthromeris lungtauensis*)等蕨类植物的配子体进行了研究, 丰富了我国蕨类配子体的研究内容。Zhang et al(2008, 2001)在“American Fern Journal”上发表了6种凤尾蕨科和8种鳞毛蕨科的蕨类配子体的发育研究成果; Li et al(2010)在“Australian Journal Botany”上发表了3种桫欏科植物孢子的低温储存研究, 加强了与国外同行的进一步交流。

但纵观国内蕨类配子体发育研究, 仅限于配子体的形态部分, 包括丝状体、片状体和毛状体的形态观察以及假根的发育, 以及颈卵器的发生和胚的发育等。而对外界环境变化影响蕨类配子体发育的研究报道较少, 需要总结这方面的研究结果。

## 1.2 国外研究动态

据统计 2008–2013 年间, 国外学者对约 26 科 104 种蕨类植物进行了配子体发育研究。Martínez(2010)在开展美洲大陆的四种凤尾蕨科植物凤尾草(*Pteris cretica*)、剑叶凤尾蕨(*P. ensiformis*)、井栏边草(*P. multifida*)和蜈蚣草(*P. vittata*)的配子体发育研究。Johnson & Renzaglia(2008)在水蕨(*Ceratopteris thalictroides*)的胚胎发育研究中, 提出了一种结合蕨类植物发育特性和遗传特征的解剖方法。Ganguly et al(2009)对印度和锡金南部的特有物种琉璃节肢蕨(*Arthromeris himalayensis*)进行了系统的配子体发育研究。Srivastava et al(2008)研究了水龙骨科 *Microsorium punctatum* 配子体发生和精子囊器对生殖发育的影响。Naoko et al(2012)研究了不对称心形配子体密毛蕨科的 *Anemia phyllitidis* 的发育。

科学技术的发展和新技术手段的引入, 丰富了蕨类配子体研究的宽度。Kashiwabara et al(2010)使用了 X 光透射技术对重金属砷胁迫后的禾秆蹄盖蕨(*Athyrium yokoscense*)、蜈蚣草和凤尾草进行观察研究, 并记录了发育过程。Ramirez-Trej et al(2013)采用扫描电子显微镜, 对鳞毛蕨科蕨属的 *Pteridium caudatum* 的配子体发育过程和幼孢子体的发生进行了清晰的记录。Kazmierczak(2008)使用流式细胞术(FCM), 对密穗蕨科的 *Anemia phyllit-*

*idis* 的配子体进行了 DNA 含量的测定, 通过记录 DNA 含量的变化描述配子体的发育。

## 2 蕨类配子体生理生态研究新进展

蕨类配子体的生理生态研究国内尚处于起步阶段。主要是对配子体发育中的变化做了对比实验, 如培养基的改变, 光照强度的变化, 孢子大小的情况变化等。蕨类配子体的体形小、结构简单, 是研究植物对环境变化的良好材料。研究配子体的逆境生理, 是认识环境影响的一个重要方式, 也对揭示蕨类配子体在环境变化与监控上具有重要意义。

### 2.1 光合与呼吸作用

光合作用是植物能量循环中聚集能量的重要环节, 也是整个地球生命圈的重要反应。光强度、CO<sub>2</sub> 浓度以及环境温度等一系列因素都会影响着能量的转移。Whittier(2008)以东北石松(*Lycopodium clavatum*)配子体作为研究材料, 以不同波长光的刺激, 证明了红光波段的光波可抑制孢子萌发, 即能量传递在植物中, 波长较长的光具有抑制植物光合作用的特点。Tsuboi & Wada(2011)用不同光强度的光源刺激铁线蕨配子体(*A. capillus-veneris*), 观察铁线蕨中叶绿体的移动, 发现叶绿体会随着光强度的变化产生移动, 较强光时也会采取自我保护机制进行躲避。

呼吸作用与光合作用是植物体能量代谢的重要反应, 是能量流动的基础。研究能量流动和物质循环, 可以揭示植物体的生命发育。Crow et al(2011)研究了中国蕨科的 *Cheilanthes lanosa* 配子体发育过程中碳水化合物和脂质的变化, 发现幼小的配子体碳水化合物含量相对较高, 而脂质含量相对较低, 而随着生长的继续两者含量都会升高。由于现阶段实验手段还没有完全进入微量分析阶段, 植物个体的呼吸作用还不能实现实时定量监测, 并且物质代谢也是一个微量的变化, 加强这方面的研究在植物生理生态学未来的研究领域是个突破点。

### 2.2 蕨类植物配子体对土壤逆境的响应

蜈蚣草可以富集大量重金属砷, 成为 21 世纪最重要的发现之一, 并已在土壤环境重金属污染治理上得到推广应用。但配子体对重金属砷的响应机制还不是很明确。戴锡玲等(2012)对砷超富集植物蜈蚣草的孢子和配子体的形态和生理发生进行了描述。麻密研究组用重金属铜砷处理蜈蚣草配子体, 发现在 0.25 mmol/L Na<sub>3</sub>AsO<sub>4</sub> 处理下, 随着时间的推移

移,配子体叶绿素含量增加,在 1.0 mmol/L  $\text{Na}_3\text{AsO}_4$  处理下细胞膜通透性增强;在同浓度  $\text{CuSO}_4$  处理下,叶绿素的含量和细胞存活率随着时间的推移而降低,而膜通透性也在 1.0 mmol/L  $\text{CuSO}_4$  处理下增强 (Zheng et al, 2008)。Raj et al (2008) 研究了蜈蚣草配子体的抗氧化体系,对 SOD、CAT、APX、GR 和 GST 保护酶体系的分析,发现蜈蚣草配子体具有耐重金属砷的能力。Sarangi & Chakrabarti (2008) 研究了蜈蚣草配子体对砷的耐性和砷在植物体内的积累。Turnau et al (2013) 发现 Barberton 附近的 Agnes 矿区中,凤尾蕨科的 *Pellaea viridis* 配子体体内富集了较高浓度的 Ni, Cr, Fe, Co 和 Ti, 首次发现配子体也能富集重金属。

土壤盐碱化也是土壤矿质元素研究的一个热点。Pangua et al (2009) 在不同盐浓度的培养基中培养海滨铁角蕨配子体 (*Asplenium marinum*), 发现海滨铁角蕨是一种可以耐高盐的植物,可以在盐碱化较重的海岸生长。Bogdanovic' et al (2012) 选取了 2 种苔藓植物和 3 种铁角蕨科植物的配子体进行耐盐性比较试验,结果证明苔藓的耐盐性比蕨类植物要强,盐胁迫对蕨类的危害要比对苔藓高。

### 2.3 蕨类植物配子体对气候变化的响应

观察和研究配子体的生理变化对环境气候变化有着重要的意义。Groot et al (2012) 以荷兰地区两种亲缘关系较近的常见鳞毛蕨科耳蕨属植物 *Polystichum aculeatum* 和 *P. setiferum* 为研究对象,并对其生物量进行了为期三年的统计分析,结果表明,温度变化对 *P. aculeatum* 的配子体存活率影响不大,而 *P. setiferum* 配子体存活率受温度影响较大,温暖季节配子体存活率高,寒冷季节配子体存活率低。Watkins & Cardelús (2012) 开展了哥斯达黎加的热带雨林的植物生境分化研究,选取了 21 种附生植物和 20 种陆生的蕨类植物,发现 20 种蕨类植物都能以降解的半附生生物和一般化合物为养料,为蕨类植物和附生生物在自然条件下的共生关系研究提供了参考。Gałka & Szmeja (2008) 以水生蕨类槐叶萍 (*Salvinia natans*) 配子体为材料,发现槐叶萍配子体在  $(2.1 \pm 1.1)$  °C 下可以正常生长发育,在  $(6.8 \pm 4.5)$  °C 温度下孢子体可以产生孢子,表明槐叶萍是一种很好的可以监测全球气候变暖的指示植物。

### 2.4 蕨类植物配子体对化感物质的响应

近年来,随着人类活动范围的扩大和活动的频繁,一些物种由原生存地借助于人为作用或其他途

径移居到另一个新的生存环境并在新的栖息地繁殖并建立稳定种群,由此危害了当地生物的多样性。蕨类植物作为一种较原始的植物类群,其对外来物种入侵的敏感度可能比其他种子植物更高。对蕨类植物化感作用研究曾有过综述讨论 (张开梅等, 2004)。其后,以金毛狗 (*Cibotium barometz*) 的配子体为实验材料,以紫茎泽兰 (*Ageratina adenophora*) 的根、茎和叶水浸提液来处理金毛狗的配子体,发现叶水浸提液的抑制作用最强,随着叶水浸提液浓度的升高,配子体发育阶段滞后 (张开梅等, 2008)。以扇蕨 (*Neocheiropteris palmatopedata*) 等四种蕨类配子体为实验材料,研究了外来入侵植物紫茎泽兰 (*A. adenophora*) 对上述蕨类植物配子体的化感作用。研究表明,紫茎泽兰根、茎、叶提取液会延迟蕨类孢子萌发,使配子体发育阶段滞后,甚至改变蕨类配子体形态 (Zhang et al, 2007, 2008, 2010)。

Langeland & Hutchinson (2013) 发现旧世界的攀援蕨 (*Lygodium microphyllum*) 在佛罗里达蔓延,就以攀援蕨的配子体为材料,发现当地气候条件非常适合攀援蕨生长,其作为一种入侵物种很难去除。在外来入侵物种研究的方向中,存在着许多困难,比如入侵植物的根系分泌物收集困难、蕨类配子体个体小,很难选择传统的生理指标等等。但是,随着研究的深入和全面开展,在外来入侵物种的研究领域中,配子体研究会成为一个新的亮点。

## 3 结论与展望

近年来,蕨类植物配子体已日益成为实验生物学家的一种极为有用的研究材料。

在蕨类植物干细胞和基因研究方向中, Nardmann & Werr (2012) 认为,在拟南芥中的 *WOX* 基因家族中 *WUS* 和 *WOX5* 的两个基因表达在根和茎的分生组织的干细胞中可以发生,通过五种蕨类植物比对发现, *WUS* 同源基因是真蕨类植物和种子植物共同祖先保留下来的,同时在真蕨类和种子植物中,其基因表达被放大和功能性,尤其在被子植物中的表现,这也是种子植物是植物较进化的证据之一。Kwantes et al (2012) 以 *MIKC \* MADS-box* 基因在蕨类植物中的分布,研究了维管束植物配子体进化的演变问题。同样的, Bomfleur et al (2014) 在一亿八千万年前的紫萁科植物化石中,发现其核基因和叶绿体基因从来没有改变过,可见蕨类植物基因的保

存对研究生物的系统进化具有较好的科学价值。但配子体部分的研究尚不充足,这也是值得我们关注的一个重要方面。

蕨类植物光合生理研究方向中,McAdam & Brodribb(2012)发现蕨类植物的保卫细胞的张开与否与种子植物的内源 ABA 调节无关,蕨类植物叶片 ABA 的升高同样使保卫细胞的水势升高,作者也提出了关于这个问题的分子假设,认为这可能与气孔控制的渐变进化规律有关,进一步解释就是调节气孔的 ABA 及其合成的相关基因的渐变进化有关,这也给了我们蕨类植物配子体的生理中更关注其分子水平调节与进化的相关领域进行深入研究。

蕨类植物营养生理研究方向,Chau et al(2013)发现澳大利亚的桫欏科白桫欏属的 *Sphaeropteris cooperi* 在夏威夷富含 N 和 P 营养元素的土壤中成为当地的优势蕨类物质,危害到了当地金毛狗蕨科金毛狗属的 *Cibotium glaucum* 正常生长,并能改变当地植物对 N 的吸收。蕨类植物由于其生态幅较大,这也为我们研究蕨类生境中植物营养的问题提供了思路。

化感作用研究方面,化合物 p-Hydroxybenzoic acid (pHBA) 是一类广泛存在的具有化感效应的化合物,土壤中的 pHBA 能够明显抑制某些植物的生长发育。Guan et al(2014)利用模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)为材料,发现极低浓度的 pHBA 就能够明显地抑制拟南芥根系的正常伸长,并在根系中伴随着大量的一氧化氮与过氧化氢的产生;遗传学实验表明与野生型拟南芥相比,pHBA 处理不能在一氧化氮与过氧化氢相关突变体中有效诱导一氧化氮与过氧化氢的产生,并且 pHBA 处理加重这些突变体根系化感抑制作用,但是外源附加低浓度的一氧化氮与过氧化氢可以部分削弱 pHBA 处理对这些突变体的抑制作用。但蕨类化感的细胞和分子水平研究还处于起步阶段,这也是我们蕨类植物研究的一个重要方向。

然而,与种子植物相比,蕨类植物配子体发育与生理生态研究起步较晚,研究的类群也有限,在诸多方面的研究需要深入。配子体发育必须结合新的领域才能继续发展,现在的电子显微成像技术、分子生物学技术以及流式细胞术等已经在其他植物学科领域得到广泛应用,相信在不久的将来,这些新的技术会在蕨类植物配子体研究中实现广泛应用,届时我们对该类植物的研究也将得到深入。

## 参考文献:

- BOGDANOVIĆ M, ILIĆ M, ŽIVKOVIĆ S, 2012. Comparative study on the effects of NaCl on selected moss and fern representatives [J]. Austr J Bot, 59(8):734-740.
- BOMFLEUR B, MCLOUGHLIN S, VAJDA V, 2014. Fossilized nuclei and chromosomes reveal 180 million years of genomic stasis in royal ferns [J]. Science, 343(6177):1376-1377.
- CAO JG, HUANG WJ, WANG QX, 2010. Microstructural observation on the development of gametophytes and oogenesis in the fern *Adiantum flabellulatum* L. [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 4:702-707. [曹建国,黄武杰,王全喜,2010. 扇叶铁线蕨配子体发育及卵发生的显微观察 [J]. 西北植物学报,4:702-707.]
- CHAU MM, WALKER LR, MEHLTRETER K, 2013. An invasive tree fern alters soil and plant nutrient dynamics in Hawaii [J]. Biol Inv, 15(2):355-370.
- CROW WE, MACK MR, DIAMOND HL, et al, 2011. Narrow Substrate Niche of *Cheilanthes lanosa*, the Hairy Lip Fern, is determined by carbohydrate and lipid contents in gametophytes [J]. Am J, 101(2):57-69.
- DAI XF, CAO JG, WANG QX, et al, 2010. Primary study on the archegonium formation and oogenesis in the fern *Phymatosorus hainanensis* [J]. Bull Bot Res, 4:411-415. [代小菲,曹建国,王全喜,等. 2010. 阔鳞瘤蕨颈卵器形成与卵发生的初步研究 [J]. 植物研究,4:411-415.]
- DAI XL, ZHANG L, WANG QX, 2012. Microscopic observation on development of arsenic rich plant spores and gametophyte of *Pteris vittata* [J]. Bull Biol, 47(5):55-56. [戴锡玲,张蕾,王全喜,2012. 富砷植物蜈蚣草孢子和配子体发育的显微观察 [J]. 生物学通报,47(5):55-56.]
- GANGULY G, SARKAR K, MUKHOPADHYAY R, 2009. *In vitro* study on gametophyte development of an epiphytic fern, *Arthromeris himalayensis* (Hook.) Ching, of South Sikkim, India [J]. Am Fern J, 99(3):217-225.
- GAŁKA A, SZMEJA J, 2008. Phenotypic responses to water flow and wave exposure in aquatic plants [J]. Acta Soc Bot Pol, 77(1):59-65.
- GROOT GA, ZUIDEMA PA, GROOT H, et al, 2012. Variation in ploidy level and phenology can result in large and unexpected differences in demography and climatic sensitivity between closely related ferns [J]. Am J Bot, 99(8):1375-1387.
- GUAN Y, LIN H, MA L, et al, 2014. Nitric oxide and hydrogen peroxide are important signals mediating the allelopathic response of *Arabidopsis* to p-hydroxybenzoic acid [J]. Physiol Plant, doi: 10.1111/pp1.12164.
- GUO J, LIU TT, LIU BD, et al, 2013. Spore culture and propagation of *Platyserium wallichii* [J]. Acta Hort Sin, 40(1):155-162. [郭拴,刘婷婷,刘保东,等,2013. 鹿角蕨的孢子培养及其繁殖 [J]. 园艺学报,40(1):155-162.]
- GUO YD, CAO JG, DAI XL, et al, 2013. Studies on the development of gametophyte of *Egenolfia sinensis* and *Egenolfia bipinnatifida* [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 33(2):301-305. [郭严冬,曹建国,戴锡玲,等,2013. 中华刺蕨和长耳刺蕨配子体发育研究 [J]. 西北植物学报,33(2):301-305.]
- GUO ZY, LIU BD, ZHANG XC, 2010a. A new observation on several morphological characteristics of gametophyte in *Lygodium japonicum* [J]. Bull Bot Res, 1:18-21. [郭治友,刘保东,张宪春,2010a. 海金沙配子体形态学特征的新观察 [J]. 植物

- 研究,1:18-21.]
- GUO ZY, LIU HM, 2009. Studies on the Gametophyte development of *Hypodematium crenatum* (Forssk.) Kuhn [J]. *J Trop Subtrop Bot*,18(3):245-250. [郭治友,刘红梅,2009. 肿足蕨的配子体发育研究 [J]. *亚热带植物学报*,18(3):245-250.]
- GUO ZY, PAN HX, HE J, et al, 2010b. Gametophyte development of *Acystopteris japonica* and its systematic significance [J]. *Guihaia*,30(2):324-328. [郭治友,潘洪旭,何进,等,2010b. 亮毛蕨的配子体发育特征及其系统学意义 [J]. *广西植物*,30(2):324-328.]
- GUO ZY, YU XY, 2009. Development of gametophyte of *Cyrtomium nephrolepioides* (Christ) Cop. in limestone area [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*,6:1 144-1 148. [郭治友,俞筱押,2009. 石灰岩地区蕨类植物低头贯众的配子体发育研究 [J]. *西北植物学报*,6:1 144-1 148.]
- GUO ZY, ZHANG XC, 2009. A study on gametophytes development of *Arthromeris lungtauensis* [J]. *Bull Bot Res*,5:513-516. [郭治友,张宪春,2009. 龙头节肢蕨配子体发育的研究 [J]. *植物研究*,5:513-516.]
- HUANG WJ, CAO JG, WANG QX, 2011. Microstructural observations on the development of gametophytes and oogenesis in the fern *Pteridium aquilinum* var. *latiusculum* [J]. *Bull Bot Res*,31(2):159-163. [黄武杰,曹建国,王全喜,2011. 蕨配子体发育及卵发生的显微结构观察 [J]. *植物研究*,31(2):159-163.]
- JOHNSON GP, RENZAGLIA KS, 2008. Embryology of *Ceratopteris richardii* (Pteridaceae, tribe Ceratopterideae), with emphasis on placental development [J]. *J Plant Res*,121(6):581-592.
- KASHIWABARA T, MITSUO S, HOKURA A, et al, 2010. *In vivo* micro X-ray analysis utilizing synchrotron radiation of the gametophytes of three arsenic accumulating ferns, *Pteris vittata* L., *Pteris cretica* L. and *Athyrium yokoscense*, in different growth stages [J]. *Metallomics*,2:261-270.
- KAZ'MIERCZAK A, 2008. Cell number, cell growth, antheridogenesis, and callose amount is reduced and atrophy induced by deoxyglucose in *Anemia phyllitidis* gametophytes [J]. *Plant Cell Rep*, 27:813-821.
- KWANTES M, LIEBSCH D, VERELST W, 2012. How MIKC MADS-Box genes originated and evidence for their conserved function throughout the evolution of vascular plant gametophytes [J]. *Mol Biol Evol*, 29(1):293-302.
- LANGELAND KA, HUTCHINSON JN, 2013. Natural area weeds: old world climbing fern (*Lygodium microphyllum*) [J]. *Univ Flor IFAS Ext*, SS-Agr-21.
- LI F, LIU JH, LIU BD, et al, 2013. Research on the development of ligule and velum in *Isoetes sinensis* Palmer [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*,33(1):17-21. [李范,刘婧宏,刘保东,等,2013. 中华水韭叶舌和缘膜的发生及其发育进程研究 [J]. *西北植物学报*,33(1):17-21.]
- LI Y, YANG JF, LIU BD, et al, 2008. Gametophyte development of *Boniniella ikenoi* [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 28(8): 1 596-1 600. [李勇,杨建芬,刘保东,等,2008. 细辛蕨配子体发育的研究 [J]. *西北植物学报*,28(8):1 596-1 600.]
- LI Y, ZHANG YL, JIANG CD, et al, 2010. Effect of storage temperature on spore viability and early gametophyte development of three vulnerable species of *Alsophila* (Cyatheaceae) [J]. *Austr J Bot*, 58(2): 89-96.
- MARTÍNEZ OG, 2010. Gametophytes and young sporophytes of four species of the fern genus *Pteris* (Pteridaceae) naturalized in the American continent [J]. *Rev Biol Trop*,58(1):89-102.
- MCADAM SAM, BRODRIBB TJ, 2012. Fern and lycophyte guard cells do not respond to endogenous abscisic acid [J]. *Plant Cell Onl*, 24(4): 1 510-1 521.
- NAOKO T, CHIEKO K, NANA M, et al, 2012. Comparative development of heavily asymmetric-cordate gametophytes of *Anemia phyllitidis* (Anemiaceae) focusing on meristem behavior [J]. *J Plant Res*, 125,(3): 371-380.
- NARDMANN J, WERR W, 2012. The invention of WUS-like stem cell-promoting functions in plants predates leptosporangiate ferns [J]. *Plant Mol Biol*, 78(1-2): 123-134.
- PANGUA E, BELMONTE R, PAJARO'NS, 2009. Germination and reproductive biology in salty conditions of *Asplenium marinum* (Aspleniaceae), a European coastal fern [J]. *Flora*,204: 673-684.
- RAJ A, PANDEY AK, SHARMA YK, et al, 2008. Arsenate reduces copper phytotoxicity in gametophytes of *Pteris vittata* [J]. *J Plant Physiol*,165:1 906-1 916.
- RAMIREZ-TREJO MR, PEREZ-GARCIA B, MENDOZA-RUIZ A, et al, 2013. Observations of the spore, gametophyte and young sporophyte of *Pteridium caudatum* (L.) Maxon using scanning electron microscopy [J]. *Micron*, 45:37-44.
- SARANGI BK, CHAKRABARTI T, 2008. Characterization of an ecotype of brake-fern, *Pteris vittata*, for arsenic tolerance and accumulation in plant biomass [J]. *Cytol Gen*,42(5):300-313.
- SHAO W, LU SG, 2013. Comparative morphology of development of the gametophyte and juvenile sporophyte of *Phymatopteris* [J]. *Plant Divers Res*, 35(4): 522-528. [邵文,陆树刚,2013. 假瘤蕨属植物配子体与幼孢子体发育的比较形态学研究 [J]. *植物分类与资源学报*, 35(4): 522-528.]
- SRIVASTAVAR, SRIVASTAVA J, BEHERA SK, et al, 2008. *In vitro* studies on development of gametophyte, sex-ontogeny and reproductive biology of a threatened fern, *Microsorium punctatum* (L.) Copel. [J]. *Ind J Biotechnol*, 7(2):266-269.
- TSUBOI H, WADA M, 2011. Chloroplasts can move in any direction to avoid strong light [J]. *J Plant Res*, 124(1):201-210.
- TURNAU K, PRZYBYŁOWICZ WJ, RYSZKA P, et al, 2013. Mycorrhizal fungi modify element distribution in gametophytes and sporophytes of a fern *Pellaea viridis* from metaliferous soils [J]. *Chemosphere*,92:1 267-1 273.
- WANG RX, LIU L, LIANG SC, et al, 2012. Development and taxonomic significance of gametophytes of 2 species in *Arthropteris* J. Sm. [J]. *J Guangxi Norm Univ: Nat Sci Ed*,30(3): 263-268. [王任翔,刘灵,梁士楚,等,2012. 爬树蕨属2种植物配子体发育及其系统学意义 [J]. *广西师范大学学报·自然科学版*,30(3): 263-268.]
- WATKINS JR JE, CARDELÁS CL, 2012. Ferns in an angiosperm world: cretaceous radiation into the epiphytic niche and diversification on the forest floor [J]. *Intern J Plant Sci*, 173(6): DOI: 10. 1086/665974.
- WHITTIER DP, 2008. Red light inhibition of spore germination in *Ly-copodium clavatum* [J]. *Am Fern J*, 98(4):194-198.
- ZHANG KM, FANG YM, WAN J, 2010. Gametophyte development of *Athyrium niponicum* [J]. *Bull Bot Res*,30: 513-516. [张开梅,方炎明,万劲,2010. 日本蹄盖蕨配子体发育的研究 [J]. *植物研究*,30: 513-516.]