

蕨类植物孢子萌发影响因素的研究进展

鲁翠涛¹, 梅兴国^{2*}, 钟凡¹

(1. 华中科技大学生命科学与技术学院, 湖北武汉 430074; 2. 军事医学科学院毒物药物研究所, 北京 100850)

摘要: 蕨类植物经孢子萌发, 产生配子体和形成孢子体, 从而完成其世代交替的生活史; 其中孢子萌发在整个生活周期中起着关键性的作用。简要介绍了近年来关于孢子萌发的研究进展。

关键词: 蕨类植物; 孢子萌发; 影响因子; 生物学特性

中图分类号: Q944 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2002)06-0503-06

Studies on factors of pteridophyte spore germination

LU Cui-tao¹, MEI Xing-guo^{2*}, ZHONG Fan¹

(1. School of Life Science and Technology, Huazhong University of Science and Technology, Wuhan 430074, China;

2. Institute of Toxicology and Pharmacology, Academy of Military Medical Sciences, Beijing 100850, China)

Abstract: In the pteridophyte, there exists alternate life cycle by producing gametophyte and sporophyte, and the spore germination process plays an elemental and critical role in its whole life. The research progress on spore germination is introduced in this paper briefly.

Key words: pteridophyte; spore germination; factors; biological characterization

蕨类植物又称羊齿植物, 陆生、淡水生或附生, 以热带和亚热带地区的种类最多。蕨类植物除少数原始种类仅具有假根外, 均有根、茎、叶的分化, 内有维管组织, 生有吸收能力较好的不定根。蕨类植物具有明显的世代交替, 即孢子体(无性)和配子体(有性), 这种无性世代和有性世代都可独立生活; 但占优势的是它的孢子体, 即孢子体世代。孢子萌发后直接形成配子体, 配子体又称原叶体(prothallus)。极大多数蕨类植物的配子体为绿色, 具有背腹分化的叶状体, 有假根和叶绿体。蕨类植物资源丰富, 全世界有1万多种, 中国约占1/5。目前, 蕨类植物的各种用途正日益受到人们的关注。了解蕨类植物尤其是其孢子体的生物学特性, 对有效地开发利用蕨类资源很有必要。关于蕨类植物孢子萌发的研究, 目前国内这方面的工作并不多见, 本文综述了国际

上的一些研究进展, 旨在对蕨类植物有一个更系统更全面的认识。

1 影响蕨类植物孢子萌发的因子

1.1 光照

光照对蕨类植物的生长具有重要的影响, 这种影响涉及到蕨类的整个生活周期(配子体和孢子体)。研究表明, 增加光照强度(或时间)能显著加速蕨类孢子囊的发育^[1]。光质对细小莎草蕨(*Schizaea pusilla*)孢子萌发的促进效率为: 红光 > 白光 > 远红光 > 蓝光, 蓝光几乎不能提高孢子的萌发率。对大多数蕨类植物来说, 远红光能逆转红光对孢子萌发的促进效应, 即存在典型的光敏色素光逆转变性。孢子的萌发和编码光系统 II 的重要捕光多

肽 mRNA 的表达这两种反应均受到光敏色素的诱导而受到蓝光的抑制(光敏色素和蓝光受体分别独立地起作用)。光敏色素介导大叶鳞毛蕨(*Dryopteris paleacea*)孢子的萌发,在红光照射后的某一时段内需要有外源 Ca^{2+} 的存在。已知 Ca^{2+} 作为第二信使,在光敏色素介导的信号转导链中具有重要作用。进一步的研究发现,钙的吸收和释放只是依赖建立于质膜两侧的 Ca^{2+} 梯度, Ca^{2+} 从基质向孢子的流入是光敏色素介导的孢子萌发过程中的重要事件。但在光敏色素活化形式 Pfr 起始的信号转导链中并无直接的 Pfr 与 Ca^{2+} 之间的相互作用^[2]。总之,光敏色素调控蕨类植物孢子的形态学及分子生物学进程,而且这些过程遵循着共同的信号转导途径^[3]。孢子一般在黑暗状态下不萌发,但黑暗预处理能够提高红光对孢子萌发的促进效应^[4]。营养状况和光照预处理会影响光敏色素介导的孢子萌发^[5]。实验发现,当将孢子置于只含有蒸馏水的琼脂培养基中时,需要好几小时的红光照射后才可能萌发;而当用富含矿质营养的琼脂培养基时,只是短时的红光(约 1 min)照射就可诱导孢子的完全萌发。在后面这种情况下,孢子在培养后的几分钟内就会对光照敏感;远红光照射后可消除红光预处理对孢子萌发的直接诱导效应。以前文献曾报道个别物种间存在对光敏感性以及暗萌发水平的差异,就可能与不同的营养状况以及光照在孢子培养早期的作用有关。经适当的预处理可以提高孢子在各种培养基中的萌发,但离子与光敏色素以及光敏色素与光敏色素之间的相互作用的机理还不很清楚。

许多蕨类植物的孢子极性受到光的调控。有方向性的光照影响孢子的极性,但这种影响较轻微,从属于重力^[6]。

1.2 温度

黑暗预处理期间的低温能大大提高细小莎草蕨(*Schizaea pusilla*)孢子培养时的萌发率。单一的温度对孢子萌发的影响,表现为较高的温度段(18.4~25.2 °C)一些蕨类孢子的萌发时间较短^[7]。适当地升温可以促进孢子的萌发,但培养温度如果由 22 °C 上升到 32 °C,由光敏色素介导的孢子萌发则会受到抑制。这种温度对孢子萌发产生抑制的现象,有人^[8]认为其原因可能是,温度可逆地消除了细胞对 Pfr 反应的竞争力,并且这种影响能够延续到 Pfr 加倍期。在光敏色素诱导孢子萌发的过程

中,首先存在的是一个 4~5 h 的亚阶段,表现为对升温的敏感,随后紧跟一个对温度不敏感的亚阶段;约 15 h 后再出现一个短暂的需钙时段,终止前两个亚阶段^[9]。但也存在这样一个现象:在大叶鳞毛蕨(*Dryopteris paleacea*)中,如果在诱导前的早期阶段就开始升温,则 Pfr 对随后的加倍期的影响是促进而不是抑制。因此,Haupt 又认为,这种光诱导的孢子萌发受升温抑制的现象,只有在温度处理处于信号转导链 Pfr 加倍期时才会表现出来。

1.3 孢子年龄及孢子的表面消毒情况

孢子年龄及孢子的清洁情况影响孢子萌发和早期配子体的发育。对二叉鹿角蕨(*Platyserium bifurcatum*)来说,经过表面消毒的孢子在贮存 2~3 个月萌发率最高;以后随孢子年龄增加,孢子的萌发率和假根的首次发生率都将会下降。孢子年龄还会影响到光对孢子萌发的效应^[10],但孢子年龄不影响未经消毒孢子的萌发率。对消毒了的和未经消毒的孢子来说,孢子年龄的增加都将会延迟配子体早期的发育^[11]。将孢子洗净,经次氯酸钠消毒、浸泡、过滤并冲洗干净,在将孢子播于含有制霉菌素的培养基之前,最好先清除真菌及细菌等污染物,因为真菌代谢物严重干扰孢子的萌发^[12]。

1.4 成精子囊素

一些蕨类植物,其分生组织的配子体能够产生成精子囊素或者不确定的代谢物,这种不确定代谢物能够诱发“成精子囊素效应”,即诱导孢子在黑暗中萌发、雄性早熟,以及分生组织缺刻的延迟发育等^[13]。一般地说,成精子囊素可以诱导同种孢子在黑暗中的萌发,并在黑暗条件下形成精子,进一步提高配子体间配对的可能性。成精子囊素能够将孢子从需光条件下释放出来,刺激孢子的萌发。成精子囊素浓度越高,孢子萌发率就越高^[14]。

1.5 植物激素对孢子萌发的影响

1.5.1 赤霉素 赤霉素 GA_3 对孢子萌发的促进作用大于 GA_{4+7} 。添加外源 GA_3 可促进穗乌毛蕨(*Blechnum spicant*)孢子的萌发,但强烈抑制其配子体的发育^[15]。赤霉素 GA 不能诱导孢子在黑暗条件下萌发。对海金沙(*Lygodium japonicum* (Thunb.) Sw.)来说,红光和 GA_3 均能诱导孢子的萌发,而且这两种诱导过程均对外源 Ca^{2+} 敏感。经进一步研究发现,红光通过光敏色素来诱导赤霉素的生物合成,进而赤霉素诱导了孢子的萌发^[16]。

1.5.2 乙烯 乙烯抑制北美球子蕨(*Onoclea sensi-*

bilis) 孢子的萌发, 这个过程可以被光照所逆转^[17,18]。干燥的孢子吸水迅速且不被乙烯所抑制。乙烯只是阻止孢子 DNA 的合成、核酸的移动以及细胞的分裂, 处于 DNA 合成前的孢子对乙烯最为敏感。而且, 乙烯并不直接抑制 DNA 的复制, 而是阻止某些早期基础阶段的孢子萌发。将乙烯释放并将孢子置于光照下, 则乙烯对孢子萌发的抑制作用可完全被解除; 其中, 红光对乙烯抑制的逆转作用最为有效。若置于黑暗条件下, 孢子的萌发恢复很慢, 认为这可能是因为光通过在光合成过程上克服了乙烯对孢子的抑制作用。与此相一致的现象是, 在孢子萌发仅 2 h 后就显示有净光合生成。实验发现, 提高 CO₂ 浓度则可以刺激 *Pyrrosia piloselloides* (L.) Price 孢子的萌发及其配子体的生长。在生长过程中, 性器官的出现、孢子体的形成也受到高浓度 CO₂ 的促进, 净光合速率饱和的辐射能和暗呼吸速率也得到提高^[19]。

1.5.3 茉莉酸 茉莉酸(JA)对鹿角蕨孢子的萌发以及最初假根的发生没有什么影响, 但是能显著促进早期的配子体发育, 这可从假根的伸长及每个配子体上生成的大量假根可以看出。JA 还促进配子体从丝状生长向平滑状生长的转化以及孢子体原生质体的分裂。因此 JA 是对蕨类植物早期阶段的发育产生影响^[20]。

1.5.4 脱落酸 脱落酸(ABA)对孢子萌发和原叶体生长具有一定的不利影响^[21]。

1.6 金属离子

金属离子促进孢子萌发时假根的伸长, 而孢子外壳又可作为离子的贮存库^[22]。北美球子蕨(*Onoclea sensibilis*)孢子周壁(外衣)可以用化学方法即短时的稀 NaClO 溶液处理后去除。经处理后的孢子可在无离子水基质中正常萌发, 但在萌发过程中分化假根的伸长受到严重抑制; 而去除外壁的孢子在 Knop's 矿质营养或单盐溶液(如 Ca²⁺、Mn²⁺ 或 Mg²⁺)中萌发时, 假根正常伸长。研究发现, 未去除外壁的孢子在无离子水中假根正常伸长; 当外部基质缺乏离子时, 外壁作为孢子可用的离子源而维持假根的伸长。电镜显示, 去除外壁的孢子在蒸馏水中进行萌发和孢子在营养液中进行萌发, 两者的假根壁之间存在结构上的差异; 同样, 在两者假根的顶端细胞质的泡囊数目上也存在差别。重金属镉对蕨类植物则具有毒害作用。长期暴露于低剂量的镉中, 水蕨(*Ceratopteris thalictroides*)的整个生活周

期都将受到影响, 其中以配子体对镉最为敏感^[23]。研究发现, 镉对蕨类植物的影响具有叠加效应: 对整个生活周期都处在 0.1 mg/L 镉影响下的植株, 亲代孢子的萌发并不受到抑制, 而是到了下几代才受到影响。

1.7 酸性气体和酸雾

酸性气体和酸雾对孢子萌发具有强烈的抑制作用, 经 pH3~5 处理的孢子其萌发率显著降低^[24]。

1.8 盐类

1.8.1 硝酸盐 在 Pfr 介导的信号转导链中, 硝酸盐(以及其他电子受体物)能显著提高孢子的萌发率^[25]; 但在 GA₃ 诱导的孢子萌发过程中不存在这种效应。有人认为, 赤霉素受体开启了导致孢子萌发的信号转导链, 这个过程是部分独立于 Pfr 介导的信号转导链的; 而 NO₃⁻只是对某一特定的 Pfr 介导的信号转导链产生影响^[26]。

1.8.2 亚硫酸盐 亚硫酸盐对孢子萌发产生不利的影 响, 并且会导致假根生长的异常化^[27]。经 SO₂ 熏蒸后会降低孢子的萌发速率, 出现假根发育异常, 如顶尖肿块等^[28]。例如海金沙的配子体就是检测 SO₂ 污染的良好指示体。

1.8.3 羟基巴比妥酸盐 羟基巴比妥酸盐对孢子萌发也产生一定的负面影响。Bannon 等人^[29]发现, 巴比妥、异戊巴比妥以及司可巴比妥等神经活性物质对日光照射下的孢子萌发具有抑制作用, 并在一定程度上影响到配子体的发育。在影响效果上, 司可巴比妥 > 异戊巴比妥 > 巴比妥。

1.9 蔗糖和生长辅助物质

国内鲍敏^[30]等人在无机培养基中加入蔗糖, 实验发现, 在 50 g/L 蔗糖浓度下, 蕨菜(*Pteridium revolutum*)的孢子萌发率达到 6.7×10^{-2} , 这比在单纯的无机培养基上孢子萌发率高出近 10 倍。关于蔗糖提高蕨孢子萌发率的原因, 作者认为有两个方面: (1)糖是生物体新陈代谢的能源物质, 作为有机碳源起到营养作用; (2)蔗糖可以调节培养基的渗透压。实验同时发现, 蕨叶提取液作为生长辅助物质对孢子萌发效果很好。这可能是由于蕨叶提取液含有孢子萌发和原叶体生长的全营养。

1.10 亲脂性溶剂

亲脂性溶剂对孢子萌发具有抑制效应^[31]。研究发现, 一些醇类溶剂抑制北美球子蕨(*Onoclea sensibilis*)孢子的萌发。如果将孢子转移至非醇溶剂中时, 抑制作用则可被逆转。溶剂的脂溶性能与

对孢子萌发的抑制作用成正比。脂溶性能越大,对孢子萌发的半抑制浓度(抑制达 50% 所需的浓度)就越小。从甲醇到正庚醇的直链醇与脂溶性能高度相关。

2 蕨类植物孢子萌发的生物学特性

孢子萌发的过程常以一系列瀑布似的细胞反应体现出来,如叶绿素的形成、细胞的有丝分裂、假根的伸长等等。光通过光敏色素在两个独立的时间段发生作用:第一个 Pfr 的出现,诱导了叶绿素的形成以及第一个细胞不均等分裂,由此引起假根的发生,这称作第一个光敏色素介导反应;假根的伸长则需要第二个光敏色素介导反应。这两个反应相对独立^[32]。

研究发现,北美球子蕨(*Onoclea sensibilis*)处于黑暗中的孢子(未萌发)和光诱导的孢子(萌发),两者叶绿体的生理活性很相似。核 DNA 的合成在孢子萌发过程中具有广泛的生理作用;在孢子萌发过程中,往往以翻译水平上的调节(包括贮存 mRNA)来起作用^[33]。在光诱导的孢子萌发中,孢子最初的有丝分裂是关键性的一步;光敏色素以 Pfr 的形式诱导孢子萌发中最初的有丝分裂,而阻止随后在原丝体中的有丝分裂;蓝光受体的作用则刚好相反^[34]。

蕨类植物的孢子萌发可以作为一种不均等细胞分裂和分化的研究模式,这可从生理方面和超微结构方面的特性来加以说明^[35,36]。在球子蕨孢子萌发过程中,随着几何不对称地细胞分裂,小细胞伸长分化为假根且不再分裂,大细胞则分裂形成为心形的原叶体^[37]。桫欏(*Cyathea spinulosa*)孢子经连续光照培养后,大多数孢子第三天即开始同步萌发,在该孢子萌发过程中蛋白质的合成分为两步:早期合成的蛋白质主要来源于伴随多核糖体的形成而激活的贮存 mRNA,而新合成的多聚腺苷酸(A)、超级正链(+)RNA 则参与合成随后的蛋白质,即假根和原叶体的形成^[38]。

在含叶绿素的蕨类——球子蕨的孢子萌发过程中,脂类物质的削减和乙醛酸循环酶如异柠柠檬酸裂合酶、苹果酸酶等的活性上升成相关趋势。在孢子萌发的最早时期,叶绿素含量以及乙醇酸氧化酶活性同时升高;异养和自养反应不存在时间上的间隔,因此乙醛酸循环和乙醇酸循环并行发生^[39]。

3 结语与展望

综上所述,影响蕨类植物孢子萌发的因素众多而复杂。大多数蕨类植物的孢子比较容易萌发,而有些蕨类尤其是具有重要药用价值的蕨类植物的孢子则很难人工萌发,阻止了人们对它的开发和利用。随着研究的深入,这些影响孢子萌发的因素(尤其是内部因素)将逐渐被发现,其影响机理也将逐渐被阐明。通过对孢子萌发的生物学特性的了解,使人们对蕨类植物的认识也将更加清楚。这不仅对于科学研究,也将对于开发利用蕨类植物资源起到一定的指导作用。

参考文献:

- [1] Wynn JM, Small JL, Pakeman RJ, *et al.* An assessment of genetic and environmental effects on sporangial development in bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) using a quantitative method[J]. *Annals of Botany*, 2000, **85**: 113—115.
- [2] Scheuerlein R, Wayne R, Roux SJ. Calcium regulation of phytochrome-mediated germination: No direct phytochrome-calcium interaction in the phytochrome-initiated transduction chain[J]. *Planta*, 1989, **178**: 25—30.
- [3] Christensen S, Tokuoka Y, Silverthorne J, *et al.* Phytochrome regulation of expression of mRNA encoding the major light-harvesting chlorophyll a/b-binding protein of photosystem in the haploid phase of *Adiantum capillus-veneris*[J]. *Plant and Cell Physiology*, 1998, **39**(6): 647—654.
- [4] Perez G, Orozco S, Riba R. The effects of white fluorescent light, far-red light, darkness, and moisture on spore germination of *Lygodium heterodoxum* (Schizaeaceae)[J]. *American Journal of Botany*, 1994, **81**: 1 367—1 369.
- [5] Haupt W. Effects of nutrients and light pretreatment on phytochrome-mediated fern-spore germination[J]. *Planta*, 1985, **164**: 63—68.
- [6] Chatterjee A, Porterfield DM, Smith E, *et al.* Gravity-directed calcium current in germinating spores of *Ceratopteris richardii*[J]. *Planta*, 2000, **205**(4): 553—560.
- [7] Rana MA. Effects of temperature on spore germination in some fern species from semideciduous meso-

- phytic forest[J]. *American Fern Journal*, 1999, **89**(2): 149—158.
- [8] Haupt W. Phytochrome-mediated fern-spore germination—A temperature-sensitive phase in the transduction chain after the action of Pfr[J]. *Journal of Plant Physiology*, 1992, **140**(5): 575—581.
- [9] Durr S, Scheuerlein R. Characterization of a calcium-requiring phase during photochrome-mediated fern spore germination of *Dryopteris-paleacea* SW [J]. *Photochemistry and Photobiology*, 1990, **52**(1): 73—82.
- [10] Haupt W, Leopold K, Scheuerlein R. Light-induced fern-spore germination—Effect of spore age on responsiveness to light[J]. *Journal of Photochemistry and Photobiology-B-Biology*, 1988, **1**(4): 415—427.
- [11] Camloh M. Spore age and sterilization affects germination and early development of *Platyserium bifurcatum*[J]. *American Fern Journal*, 1999, **89**(2): 124—132.
- [12] Simabukuro EA, Dyer AF, Felipe GM. The effect of sterilization and storage conditions on the viability of the spores of *Cyathea delgadii* [J]. *American Fern Journal*, 1998, **88**(2): 72—80.
- [13] Chiou WL, Farrar DR. Antheridiogen production and response in *Polypodiaceae species* [J]. *American Journal of Botany*, 1997, **84**(5): 633—640.
- [14] Haufler CH, Welling CB. Antheridiogen, dark spore germination, and outcrossing mechanisms in *Bommeria* (Adiantaceae) [J]. *American Journal of Botany*, 1994, **81**(5): 616—621.
- [15] Fernandez H, Bertrand AM, Feito I, et al. Gametophyte culture in vitro and antheridiogen activity in *Blechnum spicant* [J]. *Plant Cell Tissue and Organ Culture*, 1997, **50**(1): 71—74.
- [16] Kagawa T, Sugai M. Involvement of Gibberellic acid in phytochrome-mediated spore germination of the fern *Lygodium japonicum* [J]. *Journal of Plant Physiology*, 1991, **138**(3): 299—303.
- [17] Fisher RW, Shropshire W. Ethylene-induced inhibition of fern spore germination—Photoreversible phenomenon [J]. *Plant Physiology*, 1978, **61**(4): 34—34.
- [18] Fisher RW, Shropshire W. Reversal by light of ethylene-induced inhibition of spore germination in the sensitive fern *Onoclea sensibilis* action spectrum [J]. *Plant Physiology*, 1979, **63**(6): 984—988.
- [19] Ong BL, Koh CK, Wee YC. Effects of CO₂ on growth and photosynthesis of *Pyrrosia piloselloides* (L.) Price gametophytes [J]. *Photosynthetica*, 1998, **35**(1): 21—27.
- [20] Camloh M, Ravnkar M, Zel J. Jasmonic acid promotes division of fern protoplasts, elongation of rhizoids and early development of gametophytes [J]. *Physiologia Plantarum*, 1996, **97**(4): 659—664.
- [21] Chia S, Raghavan V. New Absciscic-acid effects on spore germination and protonemal growth in the fern, *Mohria Caffrorum* [J]. *New Phytologist*, 1982, **92**(1): 31—37.
- [22] Miller JH, Vogelmann Tc, Bassel AR. Promotion of fern rhizoid elongation by metal-ions and the function of the spore coat as an ion reservoir [J]. *Plant Physiology*, 1983, **71**(4): 828—834.
- [23] Gupta, Devi S, Singh J. Effects of long-term low-dose exposure to cadmium during the entire life cycle of *Ceratopteris thalictroides*, a water fern [J]. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 1992, **23**(2): 184—189.
- [24] Lawrence PA, Ashenden TW. Effects of acidic gases and mists on the reproductive capability of 3 fern species [J]. *Environmental Pollution*, 1993, **79**(3): 267—270.
- [25] Haas CJ, Scheuerlein R. Nitrate effect on phytochrome-mediated germination in fern spores—investigations on the mechanism of nitrate action [J]. *Journal of Plant Physiology*, 1991, **138**(3): 350—357.
- [26] Haas CJ, Kopp H, Scheuerlein R. Nitrate effect of Pfr-mediated and GA₃-induced germination in spores of *Anemia-phyllitidis* (L) SW [J]. *Photochemistry and Photobiology*, 1992, **56**(5): 633—640.
- [27] Sahi AN, Singh SK. Effects of sulfite on spore germination and rhizoid development in the tropical fern *Lygodium japonicum* (Filicales, Lygodiaceae) [J]. *Revista de Biologia Tropical*, 1994, **42**(1~2): 53—57.
- [28] Wada M, Shimizu H, Kondo N. A model system to study the effect of SO₂ on plant cells. II. Effect of sulfite on fern spore germination and rhizoid development [J]. *Bot Mag (Tokyo)*, 1987, **100**(1 057): 51—62.
- [29] Bannon M, Kordan H, Sheffield E. Effects of Oxy-

- barbiturates on fern spore germination and gametophyte development[J]. *Atla-Alternatives to Laboratory Animals*, 1991, **19**(3): 308—315.
- [30] 鲍敏, 吴学明, 丁莉. 蔗糖和生长辅助物质对蕨孢子人工繁殖的影响[J]. *青海师范大学学报(自然科学版)*, 2000, **3**: 39—43.
- [31] Miller JH. Inhibition of fern spore germination by lipophilic solvents[J]. *American Journal of Botany*, 1987, **74**(11): 1706—1708.
- [32] Raghavan V. Chloroplast activities of dark-imbibed and photoinduced spores of the fern *Onoclea sensibilis*[J]. *Protoplasma*, 1993, **175**: 75—84.
- [33] Raghavan V. Gene activity during germination of spores of the fern, *Onoclea sensibilis*-Cell-free translation analysis of messenger-RNA of spores and the effect of Alpha-Amanitin on spore germination[J]. *Journal of Plant Physiology*, 1992, **140**(4): 434—440.
- [34] Furuya-Masaki, Kanno-Misao, Okamoto-Haruko, et al. Control of mitosis by phytochrome and a blue-light receptor in fern spores[J]. *Plant Physiology Rockville*, 1997, **113**(3): 677—683.
- [35] Miller JH. Asymmetric cell-division and differentiation-fern spore germination as a model; 1. Physiological aspects[J]. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh Section-Biological Sciences*, 1985, **86**: 213.
- [36] Bassel AR. Asymmetric cell-division and differentiation-fern spore germination as a model; 2. Ultrastructural studies[J]. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh Section-Biological Sciences*, 1985, **86**: 227.
- [37] Huckaby CS, Miller JH. Spore germination and rhizoid differentiation in *Onoclea sensibilis*: A two dimensional electrophoretic analysis of the extant soluble proteins[J]. *Plant Physiology*, 1984, **74**(3): 656—662.
- [38] Miura M, Koshiba T, Minamidawa T. Characterization and role of RNAs synthesized during early spore germination of the fern *Cyathea*[J]. *Journal of Plant Physiology*, 1986, **123**(5): 487—495.
- [39] Demaggio AE, Greene C, Stetler D. Biochemistry of fern spore germination; Glyoxylate and glycolate cycle activity in *Onoclea sensibilis* L [J]. *Plant Physiol*, 1980, **66**: 922—924.

~~~~~

( 上接第 520 页 Continue from page 520 )

- [J]. *植物生理学通讯*, 1983, **3**(1): 29.
- [8] Ahmad D H. Multiplication of *Acacia mangium* by Stem Cutting and tissue culture technique. *Advances in Tropical Acacia Research; Proceedings of an international workshop held in Bangkok, Thailand, 11—15 February*[J]. *ACIAR Proceeding No.* 1991, **35**: 32—35.
- [9] Galiana A, Tibok A, Duhoux E. In vitro propagation of the nitrogen-fixing tree-legume *Acacia mangium* Willd[J]. *Plant and Soil*, 1991, **135**: 151—159.
- [10] Mittal A, Agarwal R, Gupta S C. In vitro development of plantlets from axillary buds of *Acacia auriculiformis*-a leguminous trees, *Plant Cell*[J]. *Tissue and Organ Culture*, 1989, **19**: 65—70.
- [11] Ranga Rao G V, Prasad M N V. Plantlet Regeneration from the Hypocotyl Callus of *Acacia auriculiformis*—Multipurpose Tree Legume[J]. *J. Plant Physiol.*, 1991, **137**: 625—627.
- [12] Semsuntud N, Nitiwattanachai W. Tissue culture of *Acacia auriculiformis*. *Advances in tropical Acacia Research; Proceeding of an international workshop held in Bangkok*[J]. *Thailand, 11—15 February, ACIAR Proceedings No.* 1991, **35**: 39—42.
- [13] 张宏伟, 黄学林, 傅家瑞, 等. 大叶相思、马占相思腋芽培养和植株再生[J]. *热带亚热带植物学报*, 1995, **3**(3): 62—68.
- [14] 唐启义, 冯光明. 实用统计分析及其计算机处理平台[M]. 北京: 中国农业出版社, 1997. 77—91.

作者: 鲁翠涛, 梅兴国, 钟凡  
作者单位: 鲁翠涛, 钟凡(华中科技大学生命科学与技术学院, 湖北武汉, 430074), 梅兴国(军事医学科学院毒物药物研究所, 北京, 100850)  
刊名: 广西植物 ISTIC PKU  
英文刊名: GUIHAIA  
年, 卷(期): 2002, 22(6)  
被引用次数: 21次

## 参考文献(39条)

1. [Wynn JM;Small JL;Pakeman RJ An assessment of genetic and environmental effects on sporangial development in bracken\(Pteridium aquilinum\(L.\)Kuhn\)using a quantitative method 2000](#)
2. [Scheuerlein R;Wayne R;Roux SJ Calcium regulation of phytochrome-mediated germination: No direct phytochrome-calcium interaction in the phytochrome-initiated transduction chain 1989](#)
3. [Christensen S;Tokuoka Y;Silverthorne J Phytochrome regulation of expression of mRNA encoding the major light-harvesting chlorophyll a/b-binding protein of photosystem in the haploid phase of Adiantum capillus-veneris 1998\(06\)](#)
4. [Perez G;Orozco S;Riba R The effects of white fluorescent light, far-red light, darkness, and moisture on spore germination of Lygodium heterodoxum\(Schizaeaceae\) 1994](#)
5. [Haupt W Effects of nutrients and light pretreatment on phytochrome-mediated fern-spore germination 1985](#)
6. [Chatterjee A;Porterfield DM;Smith E Gravity-directed calcium current in germinating spores of Ceratopteris rhichardii 2000\(04\)](#)
7. [Ranal MA Effects of temperature on spore germination in some fern species from semideciduous mesophytic forest 1999\(02\)](#)
8. [Haupt W Phytochrome-mediated fern-spore germination-A temperature-sensitive phase in the transduction chain after the action of Pfr 1992\(05\)](#)
9. [Durr S;Scheuerlein R Characterization of a calcium-requiring phase during photochrome-mediated fern spore germination of Dryopteris-paleacea SW 1990\(01\)](#)
10. [Haupt W;Leopold K;Scheuerlein R Light-induced fern-spore germination-Effect of spore age on responsivity to light 1988\(04\)](#)
11. [Camloh M Spore age and sterilization affects germination and early development of Platycerium bifurcatum 1999\(02\)](#)
12. [Simabukuro EA;Dyer AF;Felippe GM The effect of sterilization and storage conditions on the viability of the spores of Cyathea delgadii 1998\(02\)](#)
13. [Chiou WL;Farrar DR Antheridiogen production and response in Polypodiaceae species 1997\(05\)](#)
14. [Haufler CH;Welling CB Antheridiogen, dark spore germination, and outcrossing mechanisms in Bommeria\(Adiantaceae\) 1994\(05\)](#)
15. [Fernandez H;Bertrand AM;Feito I Gametophyte culture in vitro and antheridiogen activity in](#)

Blechnum spicant 1997(01)

16. Kagawa T;Sugai M Involvement of Gibberellic-acid in phytochrome-mediated spore germination of the fern *Lygodium japonicum* 1991(03)

17. Fisher RW;Shropshire W Ethylene-induced inhibition of fern spore germination-Photoreversible phenomenon 1978(04)

18. Fisher RW;Shropshire W Reversal by light of ethylene-induced inhibition of spore germination in the sensitive fern *Onclea sensibilis* action spectrum 1979(06)

19. Ong BL;Koh CK;Wee YC Effects of CO<sub>2</sub> on growth and photosynthesis of *Pyrrosia piloselloides*(L.) Price gametophytes 1998(01)

20. Camloh M;Ravnikar M;Zel J Jasmonic acid promotes division of fern protoplasts,elongation of rhizoids and early development of gametophytes 1996(04)

21. Chia S;Raghavan V New Abscisic-acid effects on spore germination and protonemal growth in the fern, *Mohria Caffrorum* 1982(01)

22. Miller JH;Vogelmann Tc;Bassel AR Promotion of fern rhizoid elongation by metal-ions and the function of the spore coat as an ion reservoir 1983(04)

23. Gupta;Devi S;Singh J Effects of long-term low-dose exposure to cadmium during the entire life cycle of *Ceratopteris thalictroides*, a water fern 1992(02)

24. Lawrence PA;Ashenden TW Effects of acidic gases and mists on the reproductive capability of 3 fern species 1993(03)

25. Haas CJ;Scheuerlein R Nitrate effect on phytochrome-mediated germination in fern spores- investigations on the mechanism of nitrate action 1991(03)

26. Haas CJ;Kopp H;Scheuerlein R Nitrate effect of Pfr-mediated and GA<sub>3</sub>-induced germination in spores of *Anemia-phyllitidis*(L)SW 1992(05)

27. Sahi AN;Singh SK Effects of sulfite on spore germination and rhizoid development in the tropical fern *Lygodium japonicum*(Filicales, Lygodiaceae) 1994(1-2)

28. Wada M;Shimizu H;Kondo N A model system to study the effect of SO<sub>2</sub> on plant cells. II. Effect of sulfite on fern spore germination and rhizoid development 1987(02)

29. Bannon M;Kordan H;Sheffield E Effects of Oxybarbiturates on fern spore germination and gametophyte development 1991(03)

30. 鲍敏, 吴学明, 丁莉 蔗糖和生长辅助物质对蕨孢子人工繁殖的影响[期刊论文]-青海师范大学学报(自然科学版) 2000(3)

31. Miller JH Inhibition of fern spore germination by lipophilic solvents 1987(11)

32. Raghavan V Chloroplast activities of dark-imbibed and photoinduced spores of the fern *Onclea sensibilis* 1993

33. Raghavan V Gene activity during germination of spores of the fern, *Onclea sensibilis*-Cell-free translation analysis of messenger-RNA of spores and the effect of Alpha-Amanitin on spore germination 1992(04)



34. [Furuya-Masaki;Kanno-Misao;Okamoto-Haruko](#) [Control of mitosis by phytochrome and a blue-light receptor in fern spores](#) 1997(03)
35. [Miller JH](#) [Asymmetric cell-division and differentiation-fern spore germination as a model: 1. Physiological aspects](#) 1985
36. [Bassel AR](#) [Asymmetric cell-division and differentiation-fern spore germination as a model: 2. Ultrastructural studies](#) 1985
37. [Huckaby CS;Miller JH](#) [Spore germination and rhizoid differentiation in Onoclea sensibilis: A two dimensional electrophoretic analysis of the extant soluble proteins](#) 1984(03)
38. [Miura M;Koshiba T;Minamidawa T](#) [Characterization and role of RNAs synthesized during early spore germination of the fern Cyathea](#) 1986(05)
39. [Demaggio AE;Greene C;Stetler D](#) [Biochemistry of fern spore germination: Glyoxylate and glycolate cycle activity in Onoclea sensibilis L](#) 1980

#### 本文读者也读过(10条)

1. [廖雪兰](#) [蕨类植物孢子萌发培养基质的研究进展](#)[期刊论文]-[科技咨询导报](#)2007(25)
2. [曾汉元. 丁炳扬](#) [蕨类植物孢子萌发及原叶体发育的观察](#)[期刊论文]-[武汉植物学研究](#)2004, 22(4)
3. [韩敬. 赵莉](#) [蕨类植物繁殖研究进展](#)[期刊论文]-[安徽农业科学](#)2005, 33(7)
4. [戴锡玲. 王全喜. 李新国. DAI Xi-Ling. WANG Quan-Xi. LI Xin-Guo](#) [液体培养基条件下乌毛蕨配子体发育的研究](#)[期刊论文]-[武汉植物学研究](#)2007, 25(2)
5. [郭治友. GUO Zhi-you](#) [濒危植物金毛狗的配子体发育观察及孢子繁殖研究](#)[期刊论文]-[种子](#)2009, 28(5)
6. [郭治友. 俞筱押. GUO Zhi-you. YU Xiao-ya](#) [石灰岩地区蕨类植物低头贯众的配子体发育研究](#)[期刊论文]-[西北植物学报](#)2009, 29(6)
7. [刘刚. 高德武. 石长金](#) [几种蕨类植物孢子采集与保存技术研究](#)[期刊论文]-[现代园艺](#)2009(10)
8. [张开梅. 石雷. 李东. ZHANG Kai-Mei. SHI Lei. LI Dong](#) [剑叶凤尾蕨配子体发育的研究](#)[期刊论文]-[植物学通报](#)2005, 22(5)
9. [蒋中海](#) [蕨类植物组织培养研究进展](#)[期刊论文]-[江苏农业科学](#)2005(5)
10. [于晶. 王全喜. 包文美. YU Jing. WANG Quan-xi. BAO Wen-mei](#) [中国蕨类植物孢子形态的研究 II. 中国蕨科](#)[期刊论文]-[植物分类学报](#)2001, 39(3)

#### 引证文献(15条)

1. [沈建, 李新国, 戴锡玲, 郑洁](#) [温度及孢子消毒对黄腺羽蕨配子体发育的影响](#)[期刊论文]-[上海师范大学学报\(自然科学版\)](#) 2009(03)
2. [刘刚, 高德武, 石长金](#) [几种蕨类植物孢子采集与保存技术研究](#)[期刊论文]-[现代园艺](#) 2009(10)
3. [赵天荣, 蔡建岗, 施永泰, 倪建刚](#) [蜘蛛人凤尾蕨采孢母株的选择和栽培技术研究](#)[期刊论文]-[安徽农业科学](#)2009(33)
4. [张泽宏, 吴小霞](#) [5种蕨类植物叶片解剖结构及其对阴生环境的适应性研究](#)[期刊论文]-[华中师范大学学报\(自然科学版\)](#) 2013(06)
5. [刘媛, 龙春林, 程治英, 孟博](#) [刺齿贯众的组织培养](#)[期刊论文]-[云南农业大学学报](#) 2007(06)
6. [余凌帆, 高健, 何让, 杜俊杰, 尤继勇, 邓东周](#) [天全县光叶蕨资源现状调查与保护对策研讨](#)[期刊论文]-[四川林业科](#)

技 2015(03)

7. 郭建瑞, 吴鸿, 陈霞, 李勇 苏铁蕨配子体发育的研究[期刊论文]-热带亚热带植物学报 2008(02)
8. 韩敬, 赵莉 蕨类植物繁殖研究进展[期刊论文]-安徽农业科学 2005(07)
9. 李雁群, 黎颖菁, 黎桦, 黄棉, 黄荣韶, 陈超君, 朱柏任 广西石韦属七种植物叶片结构与孢子形态的比较研究[期刊论文]-广西植物 2010(04)
10. 崔秋芳 三种观赏蕨的耐荫性研究[学位论文]硕士 2007
11. 张明如, 何明, 温国胜, 张汝民, 张建国, 侯平 芒萁种群特征及其对森林更新影响评述[期刊论文]-内蒙古农业大学学报(自然科学版) 2010(04)
12. 余道平 经济植物繁殖研究进展[期刊论文]-经济林研究 2006(04)
13. 张明如, 温国胜, 张汝民, 侯平 千岛湖森林群落下层芒萁层片发育机理初步判断[期刊论文]-内蒙古农业大学学报(自然科学版) 2010(03)
14. 肖维林 种超富集植物蜈蚣草产后处置及其资源化研究[学位论文]硕士 2007
15. 王馨 环境因子对金毛狗Cibotium barometz孢子萌发及配子体发育影响研究[学位论文]硕士 2011

引用本文格式: 鲁翠涛, 梅兴国, 钟凡 蕨类植物孢子萌发影响因素的研究进展[期刊论文]-广西植物 2002(6)