

华南紫萁和粗齿紫萁的配子体发育研究

曾汉元^{1,2}, 丁炳扬²

(1. 怀化学院生物系, 湖南怀化 418008; 2. 浙江大学生命科学院, 浙江杭州 310012)

摘要: 以腐叶土为基质, 对华南紫萁和粗齿紫萁进行了孢子繁殖; 利用 Olympus 显微镜观察和记录了它们的孢子萌发和配子体发育过程。结果表明, 两者的孢子及配子体性状极为相似: 孢子同型, 三裂缝, 壁厚, 含叶绿体, 萌发快; 在常温下, 孢子的存活期短; 孢子萌发需要光, 萌发类型为紫萁型; 丝状体阶段不发达, 仅 2~3 个细胞; 原叶体无毛状体, 中脉厚, 精子器和颈卵器较大; 由原叶体发育成幼孢子体所需时间极长。不同之处: 粗齿紫萁的孢子和精子器大些、颈卵器成对着生、成熟配子体多数为雌雄异株、受精率极低。华南紫萁和粗齿紫萁的孢子及配子体发育特点与紫萁、分株紫萁、绒紫萁、桂皮紫萁的极为相似, 它们既具有大量的原始性状, 也具有少数进化性状, 支持把紫萁科列入原始薄囊蕨纲的观点。此外, 也从孢子和配子体性状方面说明了紫萁属是一个自然的分类群。

关键词: 配子体; 华南紫萁; 粗齿紫萁; 蕨类植物

中图分类号: Q949.36 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2004)04-0342-03

Studies on the development of gametophytes of *Osmunda vachellii* and *Osmunda banksii folia*

ZENG Han-yuan^{1,2}, DING Bing-yang²

(1. Department of Life Science, Huaihua College, Huaihua 418008, China; 2. College of Life Science, Zhejiang University, Hangzhou 310012, China)

Abstract: The spore propagations of *Osmunda vachellii* and *O. banksii folia* with leaf mould substrate are studied. The process of their spore germination and gametophyte development are observed and registered on Olympus microscope. The results indicate that both of them have similar behaviors in spore germination and gametophyte development, i. e. having spore homosporous, trilete, thick spore parietes and chloroplast; growing fast. In ordinary temperature, their spores can only survive a short time. The spore germination needs light and is of the *Osmunda* type. The stages of mitoplast are undeveloped which are formed with two to three cells. The prothallium has no trichome but thick midvein, large antherid and archegonium. However, *O. banksii folia* has larger spores and antherid, pairs of archegonium and most of the ripe gametophytes are belong to dioecism. The development characters of *O. vachellii* and *O. banksii folia* are similar to the ferns *O. japonica*, *O. cinnamomea*, *O. claytoniana* and *O. cinnamomea* var. *asiatica*. The six ferns have not only lots of primordial behaviors, but also have some evolutionistic behaviors too, which support that *Osmunda* is of Protoliptosporangiopsida. Moreover, they also instruct that *Osmunda* is a natural class group.

Key words: gametophyte; *O. vachellii*; *O. banksii folia*; pteridophyte

紫萁科 (Osmundaceae) 属于原始薄囊蕨纲 (Protoliptosporangiopsida) 紫萁目 (Osmundales),

本目仅紫萁科 1 科 3 属: 紫萁属 (*Osmunda*)、块茎蕨属 (*Todea*) 和薄膜蕨属 (*Leptopteris*), 其中后两属

收稿日期: 2003-08-22 修订日期: 2003-11-20

作者简介: 曾汉元(1966-), 男, 湖南绥宁县人, 硕士, 副教授, 主要从事植物生物学的教学和科研工作。

特产于南半球,紫萁属则产于北半球。紫萁属共有 15 种,我国产 9 种。(中国大百科全书生物学编辑委员会,1991)。

在紫萁科蕨类植物的繁殖和配子体发育研究方面, Momose 等人对紫萁 (*Osmunda japonica* Thunb)、分株紫萁 (*O. cinnamomea* L.)、绒紫萁 (*O. claytoniana* L.) 等种类做过初步的研究工作(包文美等,1986);包文美等(1986)、韩见宇等(1998)研究了亚洲分株紫萁(桂皮紫萁) (*O. cinnamomea* L. var. *asiatica* Fernald) 的配子体发育、孢子繁殖和商品化育苗技术;最近,曹建国等(2003)利用扫描电镜和树脂切片技术又对桂皮紫萁的颈卵器和精子器的形态和发育进行了深入细致地研究;袁艺等(1999, 2002)研究了紫萁的配子体发育和组培快繁技术,何义发(2003)研究了 GA_3 、2,4-D、 KH_2PO_4 对紫萁孢子萌发和配子体发育过程的影响。

粗齿紫萁 (*O. banksii folia* Kuhn.) 和华南紫萁 (*O. vachellii* Hook.) 是优美的蕨类植物,可以盆栽或在绿化带内种植供观赏。它们的自然繁殖能力差,不利于种群的扩大和人工栽培。本文研究了它们的孢子萌发和配子体生长发育过程的生物学特性,为探讨紫萁属各种类的亲缘关系和本属的系统发育以及人工繁殖技术积累资料。

1 材料与方 法

1.1 培养基质的制作

以泥制小花盆作培养容器,以腐叶土为培养土, pH 值为 5.8。播种前,先将花盆和培养土放在锅中煮沸 30 min 或置干燥箱中高温干燥处理 4 h,以杀灭土壤中其它植物种子和孢子,然后在花盆底部垫上瓦片,装好培养土,再将花盆放在浅水盆中以使培养土吸水湿润。

1.2 孢子播种与培养

以从浙江省苍南县引种栽培的华南紫萁和粗齿紫萁的孢子为培养材料。6 月初,采集绿色孢子叶放入信封中,带回实验室后立即播种在花盆内的培养土表面,用塑料薄膜包扎好盆口,放入装有浅水的大盆中以保湿,再将大盆放在有明亮散射光的窗边。两种蕨类的孢子各培养 3 盆。6 月底重复播种 1 次。

1.3 观察与记录方法

孢子播种后,定期取样用 Olympus SZH-II 型

显微镜进行观察、摄影和记录,第 1 周每天观察 1 次,以后每周观察 1 次,重点记录各发育阶段的特点。孢子、精子器和颈卵器的大小是各 10 个的平均值。

2 结 果

2.1 华南紫萁

2.1.1 孢子及孢子萌发 孢子同型,孢子壁为淡灰褐色,内部呈绿色;孢子的赤道面观为椭圆形,极面观为近圆形;孢子的大小变化较大,为 $(40\sim 68)64\times 48.3(40\sim 50)\mu m$,三裂缝(图版 I:1)。

孢子保存在室温下,萌发率逐渐下降,约 2 周后失去萌发力。黑暗中培养的孢子不能萌发。

孢子在培养基上吸胀后,细胞核明显可见,叶绿体围绕核呈放射状排列。采来的孢子立即播种,2 d 后即开始萌发,孢子的壁从三裂缝处裂开,现出细胞内的叶绿体。细胞分裂为离心型,即两极萌发。孢子分裂产生两个细胞,较小的细胞穿出裂缝,伸长为假根,内含叶绿体,大的为配子体的原始细胞,仍保留在壁内(图版 I:2)。两细胞之间的横壁与赤道面平行,此二细胞沿极轴各自向两极生长,这种萌发方式属紫萁型(Nayar 和 Kaur,1971)。

2.1.2 丝状体和片状体 配子体的原始细胞分裂 1 次成为 2 个细胞,形成 3 细胞组成的丝状体。以后,进入片状体发育阶段,前端细胞左右斜向分裂,出现顶端细胞,顶端细胞继续分裂的结果,逐渐产生分生组织代替顶端细胞,成为前端扁平的长匙形片状体(图版 I:3)。

2.1.3 原叶体 孢子播种 5 周后开始出现肉眼可见的微小原叶体,无毛状体着生。再经过 3~4 周的生长发育,成为长有成熟的精子器和(或)颈卵器的心形的原叶体(图版 I:4)。密生的原叶体呈楔形或披针形。

2.1.4 中脉 原叶体背面从生长点下方开始出现中脉,随着细胞的分裂和生长,中脉加厚,成熟原叶体的中脉有 3~6 层细胞厚,由于细胞重叠,在显微镜下无法看清该处的细胞结构。

2.1.5 性器官 孢子播种后 6~7 周开始出现精子器,数量较多,位于原叶体腹面的边缘(图版 I:5,6)和假根区域(图版 I:7),成熟的精子器近球形,平均大小为 $50\mu m\times 46\mu m$ 。精子器的壁约由 7~9 个弯曲形的不规则细胞组成:1 个盖细胞(图版 I:5,箭

头所示),5~7个环细胞和1个腹壁细胞(基细胞),基部通过基细胞与配子体相连,内部为产精组织(图版I:6,10)。精子成熟时,盖细胞开裂,精子逸出。

颈卵器比精子器要晚2周左右出现,数量少,只有4~6个,位于配子体腹面中肋两侧,其腹部包埋原叶体中,腹壁由一层细胞构成,颈部由5~6个细胞组成,颈部细胞在颈卵器成熟时解体(图版I:8,9)。华南紫萁的成熟配子体在密度低、营养良好和有明亮散射光的条件下常为两性,而在营养不良和密度极大时常为雄性。在孢子播种20周以后,始出现肉眼可见的幼小孢子体。

2.2 粗齿紫萁

孢子同型,呈绿色,孢子内的叶绿体围绕细胞核呈放射状排列,平均大小为 $66\ \mu\text{m}\times 77\ \mu\text{m}$,比华南紫萁的要大(图版II:1)。

在室温下存放2周的孢子,不能萌发。在黑暗中培养的孢子也不能萌发。

采来的孢子立即播种,2d后即可萌发,孢子的壁从三裂缝处裂开,孢子萌发方式为紫萁型(图版II:2)。丝状体细胞长度为2~3个细胞(图版II:3),片状体的生长点细胞为圆形,近基端的细胞为长方形至椭圆形,比生长点细胞要大得多(图版II:4)。假根对土壤颗粒具有很强的吸附性,经反复清洗后往往不能去尽。成熟的原叶体为心形(图版II:6),但在长得过于密集时,成为楔形(图版II:5)。

孢子播种后6周开始出现精子器,数量较多(图版II:7);9周开始出现成对着生的颈卵器(图版II:8),数量为几个至十多个。出现精子器的原叶体,往往不再出现颈卵器,因此,原叶体多为雌雄异株。精子器比华南紫萁的要大,颈卵器的大小与华南紫萁的相近。原叶体无毛状体等附属物着生。孢子播种6个月后,仍未见孢子体幼苗。

3 讨论

(1)本文研究的华南紫萁和粗齿紫萁的孢子萌发和配子体发育,具有蕨类植物的一些原始性状(吴兆洪,1991):①孢子同型,三裂缝,壁厚;②丝状体阶段不发达,仅2~3个细胞;③原叶体心形,由原叶体发育成幼孢子体所需时间极长,成熟较缓慢,无毛状体,中脉厚;④精子器和颈卵器较大。但它们也具有一些进步性状:孢子含叶绿体,能够进行光合作用;孢子萌发快;原叶体上的精子器数目较少等等。

以上孢子萌发和配子体发育特点表明,华南紫萁和粗齿紫萁既具有厚囊蕨纲的特点,又具有薄囊蕨纲的特点,是介于两纲之间的类型,支持了根据孢子体的性状将紫萁科列入原始薄囊蕨纲的观点。

(2)华南紫萁和粗齿紫萁的孢子及配子体发育与紫萁、分株紫萁、桂皮紫萁的极为相似。此外,以上紫萁属蕨类植物在孢子体的形态结构方面也极为相似,染色体数目均为 $X=11$ (张朝芳等,1993),因此,紫萁属是1个自然的分类群。

(3)华南紫萁和粗齿紫萁的孢子保存在室温下,萌发率逐渐下降,约2周后失去萌发力。可能原因是:华南紫萁和粗齿紫萁的成熟孢子即已含有叶绿体,具有了较旺盛的光合作用和代谢作用,没有休眠性,因此,孢子的存活期短。

(4)黑暗中培养的孢子不能萌发,表明华南紫萁和粗齿紫萁的孢子萌发需要光。

(5)华南紫萁的成熟配子体在密度低、营养良好的条件下常为两性,而在营养不良和密度极大时常为雄性,可见,华南紫萁的配子体性别与环境条件有关。

参考文献:

- 中国大百科全书生物学编辑委员会编. 1991. 中国大百科全书, 生物学(II)[M]. 北京: 科学出版社, 2320.
- 吴兆洪, 秦仁昌. 1991. 中国蕨类植物科属志[M]. 北京: 科学出版社, 43-46.
- 张朝芳, 章绍尧. 1993. 浙江植物志(第一卷)[M]. 浙江: 浙江科学技术出版社, 28-31.
- Bao WM(包文美), Aur ZW(敖志文), Liu BD(刘保东). 1986. Studies on the development of gametophytes of ferns from north-eastern China(III) Osmundaceae(东北蕨类植物配子体发育的研究III紫萁科)[J]. *Bulletin of Botanical Research*(植物研究), 6(3): 117-125.
- Cao JG(曹建国), Bao WM(包文美), Dai SJ(戴绍军). 2003. Study on the morphology and development of the archegonium and antheridium of the fern *Osmunda cinnamomea*(蕨类植物桂皮紫萁颈卵器和精子器形态和发育的研究)[J]. *Bulletin of Botanical Research*(植物研究), 23(1): 42-47.
- Han JY(韩见宇), Dong Y(董艳), Sun C(孙超), et al. 1998. A study on spore reproduction in *Osmunda cinnamomea* var. *asiatica* Fernald(桂皮紫萁的孢子繁殖)[J]. *Guizhou Science*(贵州科学), 16(1): 69-72.
- HE YF(何义发). 2003. The adjustment and control of the (下转第353页 Continue on page 353)

此时期幼苗娇嫩细弱,抗性差,应及时搭盖荫棚,为幼苗出土创造良好的条件;同时注意冬季的保温防寒工作。(2)幼苗期:2月上旬至4月上旬,持续时间约60 d。南方气温回升较早,苗木较快进入生长初期,育苗的关键技术是采取保苗措施,每隔7~10 d喷药预防立枯病害的发生(可选用波尔多液、或800倍液的多菌灵、甲基托布津等);加强水肥管理,及时松土除草,追肥可施用低N高P的混合肥,促进地下根系生长;雨季应特别注意及时排水,以防积水而影响根系的生长;3月下旬可分次拆除荫棚,给苗木逐步增加光照,并进行1~2次间苗。(3)苗木速生期:从4月上旬至9月中旬,持续时间约160 d。此期是决定苗木质量的关键时期,育苗措施应满足苗木在速生期所需的水、肥和光照,加强苗木田间管理,及时中耕除草,适时进行灌溉;10~15 d追肥1次,前期施用氮肥,后期施磷、钾肥,到9月上旬停止施肥;注意排水防涝。采用浓度为 50×10^{-6} mg/L的ABT6对西南桦苗木叶面喷施,在苗木分枝数、单株叶面积、苗木干鲜重及苗木根系生长发育方面有显著的提高(王凌晖等,2002)。(4)苗木生长后期:9月中旬到12月上旬,持续时间约80 d。此期间育苗技术措施主要是促进苗木木质化,控制或停止灌溉,防止苗木徒长,提高苗木对低温和干旱的抗性,采取适当的御寒防冻措施。

西南桦苗木的苗高、地径及地下根系生长过程呈现明显的“慢—快—慢”节律。出苗期和幼苗期苗木生长缓慢,种子细小,苗木娇弱,抗性差,防病保苗是关键,注意灌溉采用喷雾式,西南桦苗期生长要注意水肥的管理,特别是水的管理,幼苗期水分不可过多,更不能缺水,土表发白即应浇水,否则苗木一旦出现枝叶干枯现象就难恢复生长或导致死亡(郑海

水等,2001);苗木速生期是促进苗高和地径生长、提高苗木质量的关键时期,应加强水肥管理,保证苗木有充足的水肥条件。

参考文献:

- 王达明. 1996. 西南桦的分布与生态环境[A]. 见:云南省林业科学院. 热区造林树种研究论文集[C]. 昆明:云南科技出版社, 99—105.
- 成俊卿. 1980. 中国热带及亚热带木材识别、材性和利用[M]. 北京:科学出版社, 78—79.
- 吴征镒. 1983. 西藏植物志[M]. 北京:科学出版社, 474—484.
- Fox J, Krummel J, Yarnasarn S, et al. 1995. Land use and landscape dynamics in Northern Thailand: assessing change in three upland water sheds[J]. *Ambio*, 24(6): 328—334.
- Shukla NK, Aswal SS. 1986. Physical and mechanical properties of *Betula alnoides* from chelrang, Kalimpong Division (W. B.) [J]. *J Timb Dev Assoc (India)*, 32(3): 28—35.
- Sun H(孙航), Zhou ZK(周浙昆). 1996. The characters and origin of the flora from the big bend gorge of yalutsangpu(brahmabuttra) river, eastern himalayas(喜马拉雅东部雅鲁藏布江大峡谷河谷地区植物区系的特点及来源)[J]. *Acta Botanica Yunnanica*(云南植物研究), 18(2): 185—204.
- Wang LH(王凌晖), Wei YL(韦原莲), Ding YH(丁允辉), et al. 2002. Influence of plant growth of the *Betula alnoides* Buch-Ham plantlet(植物生长调节剂对西南桦苗木生长和生理指标的影响)[J]. *Guihaia*(广西植物), 22(5): 458—462.
- Zheng HS(郑海水), Zeng J(曾杰), Weng QJ(翁启杰), et al. 2001. Cultivation techniques of *Betula alnoides*(西南桦的栽培技术)[J]. *Forest Research*(林业科学研究), 14(6): 668—673.

(上接第344页 Continue from page 344)

- progress of spore sprouting and sporophyte shaping of *Osmunda japonica*(紫萁孢子萌发与孢子体形成进程的调控)[J]. *Journal of Hubei Institute for Nationalities*(湖北民族学院学报), 21(1): 65—67.
- Nayar, Kaur. 1971. Gametophytes of homosporous ferns [J]. *Botany Review*, 37(3): 295—396.
- Yuan Y(袁艺), Lu PL(卢佩玲), Ten YF(滕艳芬), et al. 1999. Study on gametophytes development of *Osmunda ja-*

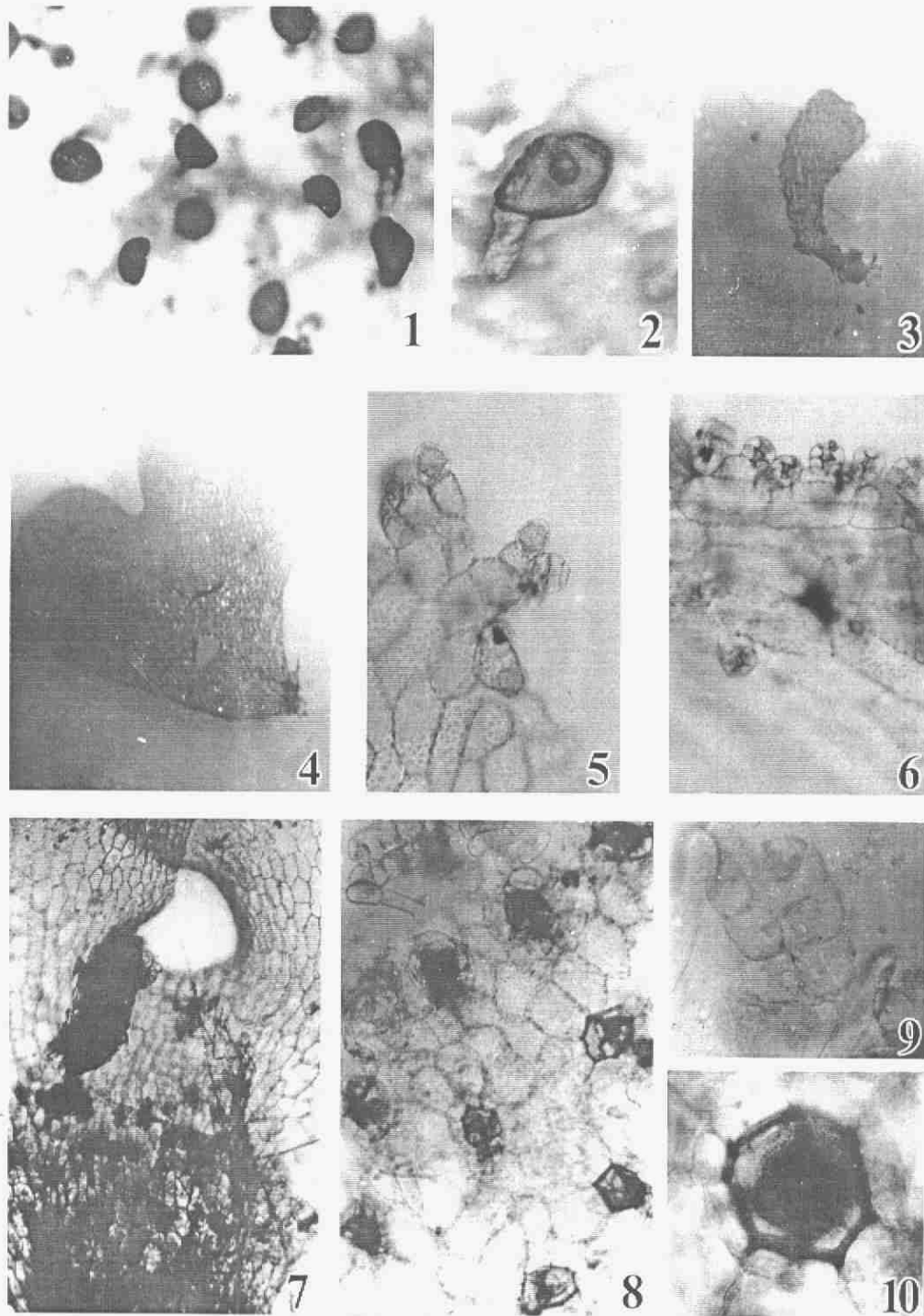
ponica Thunb(紫萁配子体发育的研究)[J]. *Journal of Anhui Agricultural University*(安徽农业大学学报), 26(4): 502—505.

- Yuan Y(袁艺), Tian SN(田胜尼), Ye AH(叶爱华), et al. 2002. Studies on the rapid propagation of *Osmunda japonica* Thunb(紫萁快速繁殖技术的研究)[J]. *Acta Horticulturae Sinica*(园艺学报), 29(3): 247—250.

曾汉元, 等: 华南紫萁和粗齿紫萁的配子体发育研究

ZENG Han-yuan, et al.: Studies on the development of gametophytes of *Osmunda vachellii* and *O. banksii* folia

图版 I
Plate I



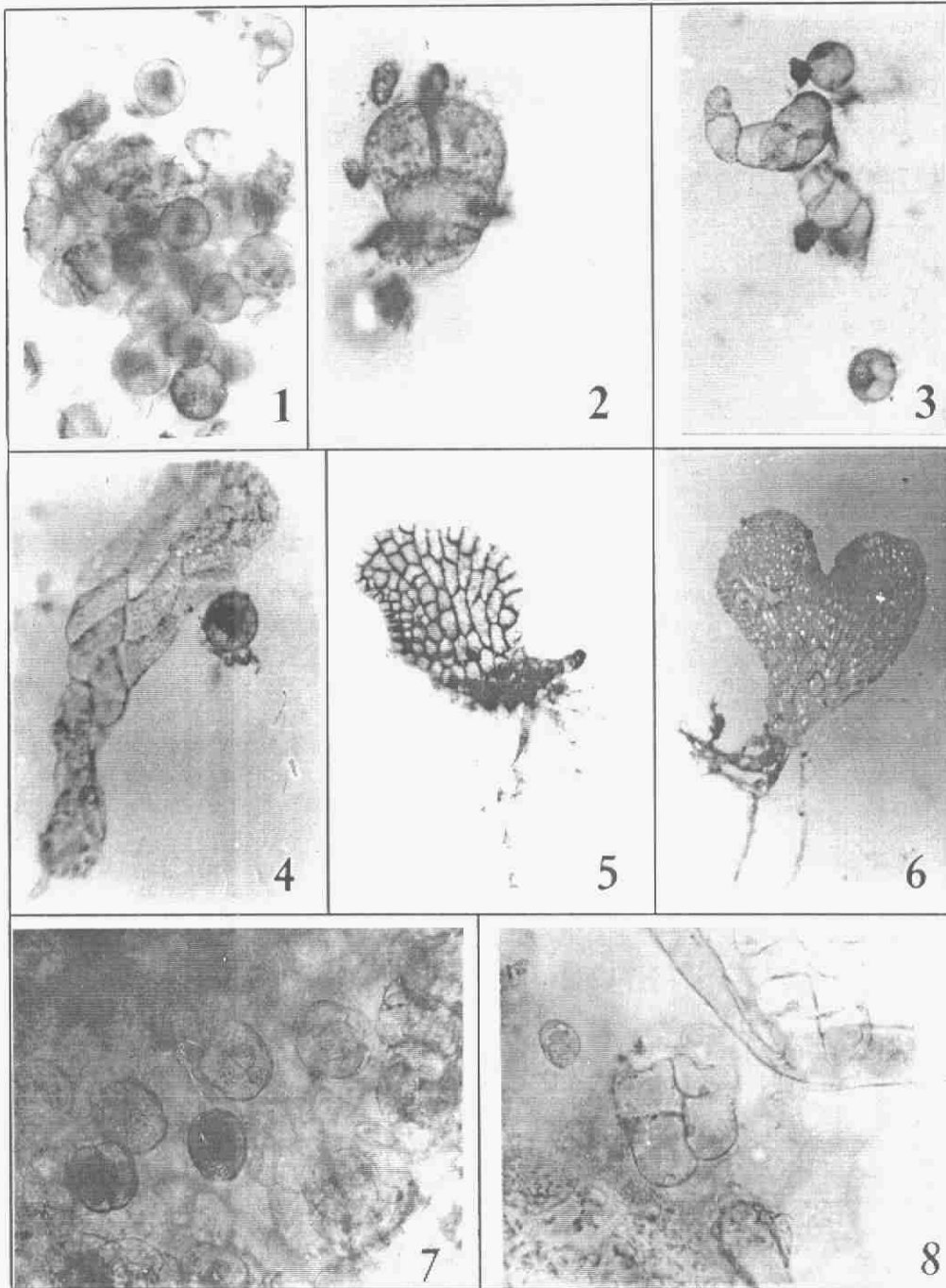
华南紫萁的配子体发育过程 1. 孢子(a,b 两个孢子能看到三裂缝); 2. 孢子萌发; 3. 幼原叶体; 4. 成熟的心形原叶体; 5. 原叶体边缘开始形成精子器(箭头示盖细胞); 6. 成熟的精子器; 7. 成熟原叶体(示假根区的性器官); 8. 性器官着生区的局部放大; 9. 颈卵器; 10. 精子器(顶面观)。

Process of gametophyte development of *Osmunda vachellii* 1. spores(a and b can see trilete); 2. spore germination; 3. young prothallium; 4. ripe prothallium; 5. An antherid is forming(the arrow shows cover-cell); 6. ripe antherid; 7. ripe prothallium showing sexual organs in rhizine zone; 8. magnification of the sectional sexual organs; 9. archegonium; 10. antherid(apical view).

67

曾汉元, 等:
ZENG Han-yuan, *et al.*;

图版 II
Plate II



粗齿紫萁的配子体发育过程 1. 孢子; 2. 孢子萌发; 3. 丝状体; 4. 片状体; 5. 楔形的原叶体;
6. 心形原叶体; 7. 成熟原叶体假根区的精子器; 8. 颈卵器(成对着生)。

Process of gametophyte development of *O. banksii folia* 1. spore; 2. spore germination; 3. mitoplast;
4. schistose; 5. sphenoidal prothallium; 6. heart-shaped prothallium; 7. antherids in the
rhizoid zone of ripe prothallium; 8. archegonium growing in pairs.