

· 研究报告 ·

## 蕨类植物孢子囊形态 I. 鳞始蕨科

周喜乐<sup>1</sup>, 金冬梅<sup>1</sup>, 刘以诚<sup>2</sup>, 商辉<sup>1</sup>, 严岳鸿<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>上海辰山植物园, 中国科学院上海辰山植物科学研究中心, 上海 201602; <sup>2</sup>嘉义大学生物资源系, 嘉义 600004

**摘要** 孢子囊是蕨类植物的繁殖器官, 其形态在蕨类植物的分类和系统发育研究上具有重要意义。用次氯酸钠溶液处理新鲜成熟的孢子囊, 在光学显微镜下获得清晰的孢子囊图像, 系统研究了中国鳞始蕨科4属13种孢子囊的形态特征。结果表明, 鳞始蕨科孢子囊呈椭球形, 孢子囊柄由3列细胞构成, 环带类型为垂直环带。通过分析孢子囊形态数据探讨了中国鳞始蕨科属内及属间差异。结果表明, 乌蕨属(*Odontosoria*)、香鳞始蕨属(*Osmolindsaea*)、达边蕨属(*Tapeinidium*)和鳞始蕨属(*Lindsaea*)的孢子囊环带细胞数依次减少, 囊蒴体积、唇细胞数和囊壁细胞数的变化由大(多)到小(少)依次为乌蕨属、达边蕨属、香鳞始蕨属和鳞始蕨属。孢子囊属内差异最大的是阔片乌蕨(*Odontosoria biflora*)与乌蕨(*O. chinensis*)以及香鳞始蕨(*Osmolindsaea odorata*)与日本鳞始蕨(*O. japonica*); 而达边蕨属和鳞始蕨属的属内差异则很小。研究结果为揭示鳞始蕨科系统发育关系提供了形态基础, 特别是提出阔片乌蕨和乌蕨以及香鳞始蕨和日本鳞始蕨在孢子囊形态上的差异值得进一步研究。

**关键词** 孢子囊形态, 系统发育, 鳞始蕨科

周喜乐, 金冬梅, 刘以诚, 商辉, 严岳鸿 (2017). 蕨类植物孢子囊形态 I. 鳞始蕨科. 植物学报 52, 322–330.

孢子囊是蕨类植物的繁殖器官, 在分类学和系统发育研究上具有重要意义。孢子囊形态不仅可以作为建立高级分类单位的一个重要依据, 而且能用来区分仅靠其它形态难以区分的种类。例如, 裸蕨亚门、石松亚门、楔叶蕨亚门和真蕨亚门可以单独按照孢子囊的形态, 将它们清楚地互相分开(Foster and Gifford, 1983)。Bower (1923, 1926, 1928)和Bierhorst (1971)在薄囊蕨类的研究中, 将孢子囊的类型分为侧生环带(lateral)、顶生环带(apical)、斜生环带(oblique)和垂直环带(vertical); 并认为紫萁目(Osmundales)为侧生环带, 莎草蕨目(Schizaeales)为顶生环带, 里白目(Gleicheniales)、桫欏目(Cyatheaales)和膜蕨目(Hymenophyllales)为斜生环带, 水龙骨目(Polypodiales)为垂直环带(图1)。近年来, 对蕨类植物孢子囊作用机制的研究表明, 孢子囊的环带犹如没有横杆的弹射器, 在孢子散播的过程中起重要作用(Noblin et al., 2012, Poppinga et al., 2015)。

鳞始蕨科(Lindsaeaceae)为水龙骨类(polypods)的基部类群(Pryer et al., 2004; Smith et al., 2006; 刘红梅等, 2008; Christenhusz and Chase, 2014),

起源于1.33亿年前(Pryer et al., 2004), 全世界约有200种, 主要分布在泛热带地区(Kramer, 1957; Wu et al., 2013)。分子系统学兴起之前, 鳞始蕨科是一个庞杂而富有争议的类群。该科部分类群的系统位置早期被处理为骨碎补科(Davalliaceae)的成员(Presl, 1836; Christensen, 1938), 后来又被处理为碗蕨科(Dennstaedtiaceae)的种类(Holttum, 1947; Tryon and Tryon, 1982; Kramer and Green, 1990)。在属的划分上, 鳞始蕨科曾被划分为多个属。最新研究结果表明, 该科有6属, 另有3属的系统关系还未得到确认(表1)。其中中国产4属: 乌蕨属(*Odontosoria*)、香鳞始蕨属(*Osmolindsaea*)、达边蕨属(*Tapeinidium*)和鳞始蕨属(*Lindsaea*) (Wu et al., 2013)。中国不产的2个属, *Sphenomeris*主要分布在新热带地区, *Nesolindsaea*主要分布在印度洋北部地区(塞舌尔和斯里兰卡) (Lehtonen et al., 2010)。基于分子证据的鳞始蕨科的系统发育关系相对稳定, 但缺乏孢子囊形态的支持。

本研究选取用次氯酸钠溶液处理的新鲜成熟孢子囊并在光学显微镜下观察, 得到了孢子囊形态的清

收稿日期: 2016-05-06; 接受日期: 2016-07-12

基金项目: 国家自然科学基金(No.31370234)和泛喜马拉雅地区植物综合考察与植物志编研(No.2013FY112100)

\* 通讯作者。E-mail: yhyan@sibs.ac.cn

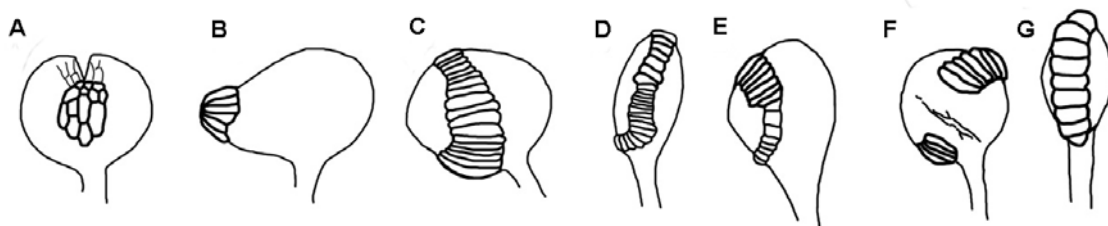


图1 孢子囊环带类型(Foster et al., 1983)

(A) 侧生环带; (B) 顶生环带; (C)–(F) 斜生环带; (G) 垂直环带

Figure 1 Type of sporangia annulus (Foster et al., 1983)

(A) Lateral; (B) Apical; (C)–(F) Oblique; (G) Vertical

表1 鳞始蕨科中的属

Table 1 The genera of Lindsaeaceae

Associated with Lindsaeaceae in the past	Recognized today	Unsolved
<i>Lindsaea</i> Dryand. ex Sm.	<i>Lindsaea</i> Dryand. ex Sm. (Synonym: <i>Ormoloma</i> ; <i>Schizoloma</i> )	<i>Xyopteris</i> Kramer
<i>Odontosoria</i> Fée	<i>Odontosoria</i> Fée	<i>Cystodium</i> J. Sm.
<i>Ormoloma</i> Maxon	<i>Sphenomeris</i> Maxon (Synonym: <i>Stenoloma</i> )	<i>Lonchitis</i> L.
<i>Sphenomeris</i> Maxon	<i>Tapeinidium</i> (C.Presl) C.Chr.	
<i>Tapeinidium</i> (C.Presl) C.Chr.	<i>Osmolindsaea</i> (K. U. Kramer) Lehtonen & Christenh.	
<i>Schizoloma</i> Gaud.	<i>Nesolindsaea</i> Lehtonen & Christenh.	
<i>Stenoloma</i> Fée		
<i>Xyopteris</i> Kramer		
<i>Cystodium</i> J. Sm.		
<i>Lonchitis</i> L.		

Presl, 1836; Christensen, 1938; Holttum, 1947; Tryon and Tryon, 1982; Kramer and Green, 1990; Lehtonen et al., 2010

晰图像,对孢子囊环带细胞、囊壁细胞、唇细胞、囊柄和囊蒴等多个指标进行定量测定。通过比较分析中国鳞始蕨科4属13种的孢子囊形态特征,为鳞始蕨科的分类和系统发育研究提供新的资料与思路。同时,希望以此为开端,推动整个蕨类植物孢子囊的形态研究,充分发掘蕨类植物孢子囊形态的研究价值。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

本研究所用材料为鳞始蕨科4属13种植物,涵盖了中国鳞始蕨科所有的属。所选材料均有腊叶凭证标本和用FAA固定的凭证材料。凭证标本均保存在上海辰山植物园植物标本馆(CSH)。材料来源见表2。

### 1.2 方法

所取材料为当年已成熟的孢子囊,且里面的孢子已散

落。将孢子囊从叶片上攫取出来制成水装片(不盖盖玻片),向中央滴加2滴次氯酸钠,将材料完全浸没。由于次氯酸钠有氧化性,因此可看到材料的颜色逐渐变深,然后又逐渐变浅,此时可在体视镜下持续观察。在孢子囊环带颜色褪去之前向材料滴加2滴蒸馏水稀释次氯酸钠,以免材料过度褪色。然后用滤纸吸掉玻片上的次氯酸钠,滴加2滴蒸馏水,再用滤纸吸掉,然后再次滴加2滴蒸馏水,盖上盖玻片观察并拍照。在用滤纸吸收时,注意不要将玻片上的溶液完全吸干,要保证孢子囊一直有溶液浸润其中,以免有气泡进入。上述褪色过程大概持续10–20分钟,制备好的孢子囊环带颜色呈黄棕色,囊壁略呈无色,且囊壁上看不到明显杂质。

将上述制备的装片盖上盖玻片,置于光学显微镜下观察,选取形态特征清晰完整的孢子囊拍照并保存。由于孢子囊呈椭球形,所用显微镜拍照软件需要有景深合成功能,或者用第三方景深合成软件。根据

表2 材料来源

Table 2 Source of materials

Species	Locality	Vouchers
<i>Odontosoria biflora</i>	Lanyu, Taiwan	Y. C. Liu et al., 6003
<i>O. chinensis</i>	Xiuning, Anhui	X. L. Zhou et al., 1-20
<i>Osmolindsaea odorata</i>	Wuming, Guangxi	X. L. Zhou et al., 5161
<i>Os. japonica</i>	Zihuai, Sichuan	X. L. Zhou et al., 5680
<i>Lindsaea eberhardtii</i>	Lingshui, Hainan	Y. H. Liu et al., 1-55
<i>L. merrillii</i> subsp. <i>yaeyamensis</i>	Lanyu, Taiwan	Y. C. Liu et al., 6012
<i>L. javanensis</i>	Pingbian, Yunnan	X. L. Zhou et al., 5887
<i>L. orbiculata</i>	Shangsi, Guangxi	X. L. Zhou et al., 5093a
<i>L. cultrata</i>	Lanyu, Taiwan	Y. C. Liu et al., 6014
<i>L. heterophylla</i>	Shanghai Chenshan Botanical Garden, Shanghai	X. L. Zhou, 1-B2
<i>L. ensifolia</i>	Menghai, Yunnan	X. L. Zhou et al., 5801
<i>Tapeinidium pinnatum</i>	Lanyu, Taiwan	Y. C. Liu et al., 6011
<i>T. pinnatum</i> var. <i>biserratum</i>	Lanyu, Taiwan	Y. C. Liu et al., 6015

照片记录每个孢子囊的环带细胞数、囊壁细胞数、唇细胞数和唇细胞加厚细胞数, 测量囊柄长度以及孢子囊蒴的长度和宽度, 再根据囊蒴的长和宽计算囊蒴的近似体积, 即囊蒴体积 $=\frac{4}{3}\pi[(\text{囊蒴长}+\text{囊蒴宽})/4]^3$ 。记录环带细胞个数时每个种随机选取30个完整的孢子囊, 测量其它数据时选取10个正常发育的成熟孢子囊。孢子囊形态特征如图2所示。

利用R软件3.2.3版(R Core Team, 2015)和上述所测数据做箱线图, 比较孢子囊囊蒴体积、环带细胞数、囊壁细胞数和唇细胞数4组形态数据的差异。

## 2 结果与讨论

### 2.1 鳞始蕨科孢子囊的形态特征(表3; 图3, 图4)

孢子囊呈椭球形, 靠近孢子囊柄的一端较小, 另一端较大; 环带隆起, 类型为垂直环带, 也叫纵行环带, 环带与孢子囊柄相连。孢子囊囊壁细胞15.9 (14.3–19.1)个, 唇细胞8.4 (7.8–10.2)个, 唇细胞加厚细胞(裂口处) 2.4 (2.0–2.7)个, 孢子囊环带细胞12.9 (10.2–17.9)个。孢子囊柄由3列细胞构成, 囊柄长326.0 (293.5–388.2)  $\mu\text{m}$ 。囊蒴长195.0 (166.5–240.6)  $\mu\text{m}$ , 囊蒴宽158.8 (137.4–199.0)  $\mu\text{m}$ , 囊蒴体积为0.003 (0.002–0.006)  $\text{mm}^3$ 。各项指标详细特征见表3。

### 2.2 乌蕨属的孢子囊特征(表3; 图3 A, B)

乌蕨属孢子囊囊壁细胞19.1 (18.2–20.0)个, 唇细胞



图2 已开裂的具纵行环带的孢子囊示意图

下面未着色的为孢子囊柄, 上面着色部分为孢子囊蒴。棕色部分为环带。粗黑线为加厚的细胞壁。绿色部分为唇细胞, 唇细胞中间位置壁较厚的为唇细胞加厚细胞。黄色部分为孢子囊壁细胞。

Figure 2 Sporangium with vertical annulus

The pedicel is uncolored, the colored part is capsule. The annulus in brown color. Bold black line shows thick-wall. The stomium in green color, and with thick-walled stomium in centre. The wall of capsule in yellow color.

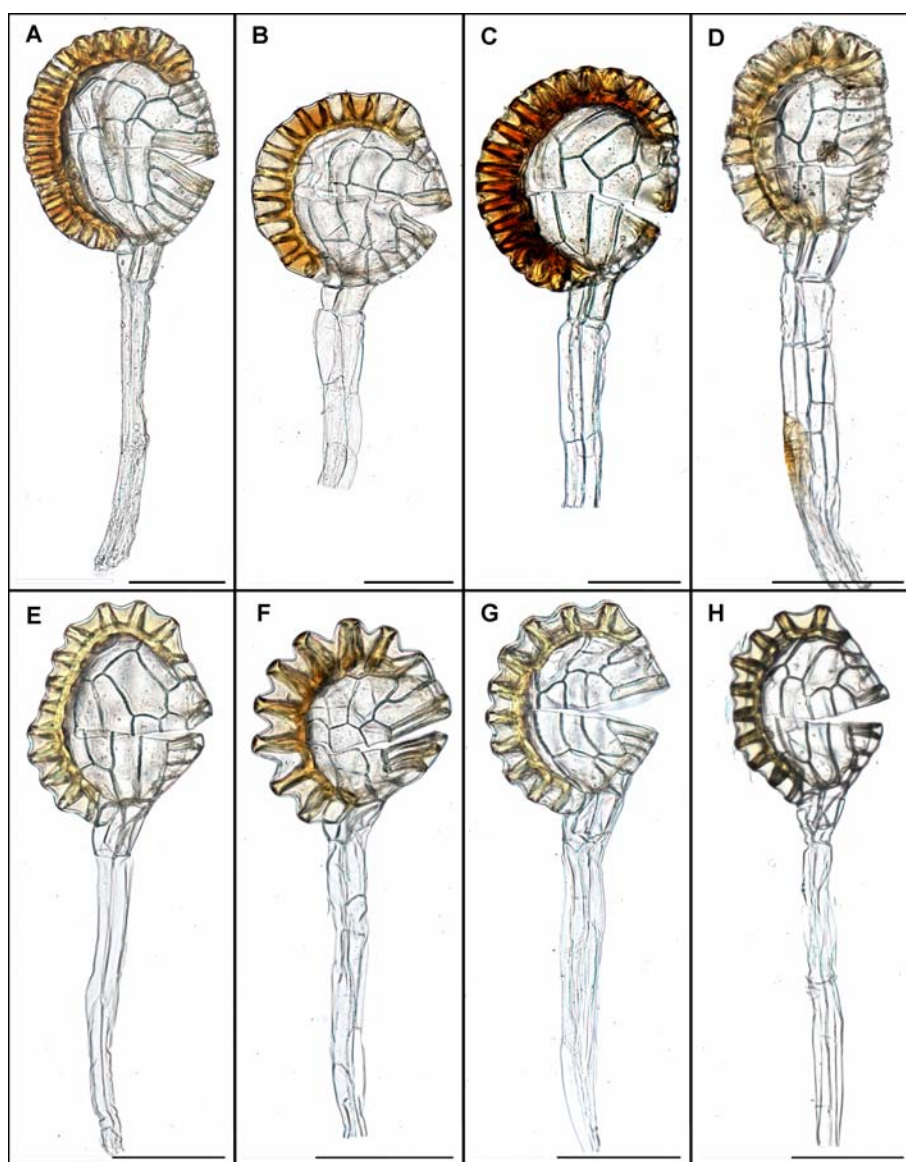


图3 鳞始蕨科孢子囊形态

(A) 阔片乌蕨; (B) 乌蕨; (C) 香鳞始蕨; (D) 日本鳞始蕨; (E) 线片鳞始蕨; (F) 攀缘鳞始蕨; (G) 爪哇鳞始蕨; (H) 团叶鳞始蕨。Bar=100  $\mu\text{m}$ 。图中囊柄有断裂情况, 故其长度不做比较。

Figure 3 Sporangia morphology of Lindsaeaceae

(A) *Odontosoria biflora*; (B) *O. chinensis*; (C) *Osmolindsaea odorata*; (D) *Os. japonica*; (E) *Lindsaea eberhardtii*; (F) *L. merrillii* subsp. *yaeyamensis*; (G) *L. javanensis*; (H) *L. orbiculata*. Bar=100  $\mu\text{m}$ . The length of pedicel can not be used for comparing since some of it was broken.

10.2 (9.3–11.1)个, 唇细胞加厚细胞2.7 (2.0–3.3)个, 孢子囊环带细胞17.9 (14.2–21.6)个。孢子囊柄长309.1 (287.2–331.0)  $\mu\text{m}$ 。囊蒴长240.6 (228.7–252.6)  $\mu\text{m}$ , 囊蒴宽199.0 (198.2–199.7)  $\mu\text{m}$ , 囊蒴体积为0.006 (0.005–0.006)  $\text{mm}^3$ 。

### 2.3 香鳞始蕨属的孢子囊特征(表3; 图3C, D)

香鳞始蕨属孢子囊囊壁细胞17.1 (16.0–18.2)个, 唇细胞7.9 (7.8–7.9)个, 唇细胞加厚细胞2.0个, 孢子囊环带细胞16.5 (13.5–19.4)个。孢子囊柄长313.2

表3 中国鳞始蕨科孢子囊的形态特征

Table 3 Sporangia morphology of Lindsaeaceae

Taxon	Cell No. of annulus	Length of pedicel ( $\mu\text{m}$ )	Length of capsule ( $\mu\text{m}$ )	Width of capsule ( $\mu\text{m}$ )	Volume of capsule ( $\text{mm}^3$ )	Cell No. of stomium	Thick-walled stomium	Cell No. of capsule
Lindsaeaceae	12.9	326.0	195.0	158.8	0.003	8.4	2.4	15.9
<i>Odontosoria</i>	17.9	309.1	240.6	199.0	0.006	10.2	2.7	19.1
<i>Osmolindsaea</i>	16.5	313.2	213.0	172.4	0.004	7.9	2.0	17.1
<i>Tapeinidium</i>	13.6	388.2	231.1	180.1	0.005	9.1	2.7	17.4
<i>Lindsaea</i>	10.2	293.5	166.5	137.4	0.002	7.8	2.3	14.3
<i>Odontosoria biflora</i>	21.6	331.0	252.6	199.7	0.006	11.1	3.3	20.0
<i>O. chinensis</i>	14.2	287.2	228.7	198.2	0.005	9.3	2.0	18.2
<i>Osmolindsaea odorata</i>	19.4	329.7	270.6	215.5	0.008	7.9	2.0	18.2
<i>Os. japonica</i>	13.5	296.8	155.3	129.2	0.002	7.8	2.0	16.0
<i>Tapeinidium pinnatum</i>	13.0	359.5	223.7	174.8	0.004	8.6	2.0	16.8
<i>T. pinnatum</i> var. <i>biserratum</i>	14.2	416.9	238.5	185.4	0.005	9.6	3.4	18.0
<i>Lindsaea eberhardtii</i>	11.5	333.7	183.1	141.5	0.002	8.0	2.0	15.0
<i>L. merrillii</i> subsp. <i>yaeyamensis</i>	9.7	319.9	146.2	139.0	0.002	7.0	2.9	13.0
<i>L. javanensis</i>	10.2	408.1	171.0	132.6	0.002	7.4	2.0	14.0
<i>L. orbiculata</i>	10.0	348.0	172.7	140.8	0.002	7.9	2.0	13.8
<i>L. cultrata</i>	9.7	213.6	150.4	132.6	0.001	7.0	3.1	15.2
<i>L. heterophylla</i>	10.2	250.3	168.3	142.6	0.002	8.6	2.0	14.6
<i>L. ensifolia</i>	10.2	180.8	174.2	132.9	0.002	8.8	2.0	14.4

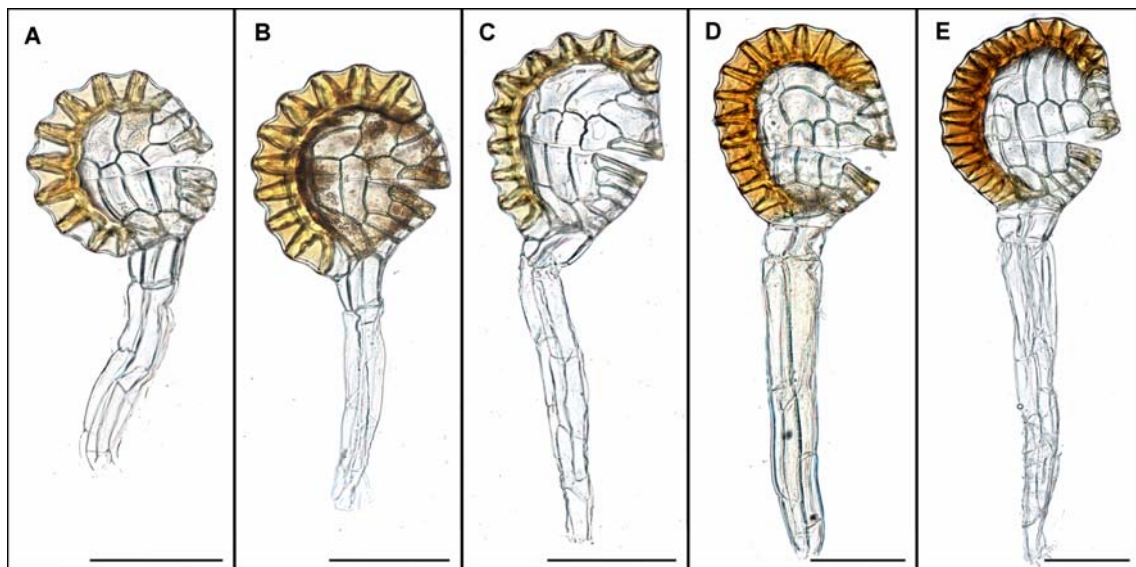


图4 鳞始蕨科孢子囊形态

(A) 网脉鳞始蕨; (B) 异叶鳞始蕨; (C) 剑叶鳞始蕨; (D) 达边蕨; (E) 二羽达边蕨。Bar=100  $\mu\text{m}$ 。图中囊柄有断裂情况, 故其长度不做比较。

Figure 4 Sporangia morphology of Lindsaeaceae

(A) *Lindsaea cultrata*; (B) *L. heterophylla*; (C) *L. ensifolia*; (D) *Tapeinidium pinnatum*; (E) *T. pinnatum* var. *biserratum*. Bar=100  $\mu\text{m}$ . The length of pedicel can not be used for comparing since some of it was broken.

(296.8–329.7)  $\mu\text{m}$ 。囊蒴长213.0 (155.3–270.6)  $\mu\text{m}$ , 囊蒴宽172.4 (129.2–215.5)  $\mu\text{m}$ , 囊蒴体积为0.004 (0.002–0.008)  $\text{mm}^3$ 。

#### 2.4 鳞始蕨属的孢子囊特征(表3; 图3E–H, 图4A–C)

鳞始蕨属孢子囊囊壁细胞14.3 (13.0–15.2)个, 唇细胞7.8 (7.0–8.8)个, 唇细胞加厚细胞2.3 (2.0–3.1)个, 孢子囊环带细胞10.2 (9.7–11.5)个。孢子囊柄长293.5 (180.8–408.1)  $\mu\text{m}$ 。囊蒴长166.5 (146.2–183.1)  $\mu\text{m}$ , 囊蒴宽137.4 (32.6–142.6)  $\mu\text{m}$ , 囊蒴体积为0.002 (0.001–0.002)  $\text{mm}^3$ 。

#### 2.5 达边蕨属的孢子囊特征(表3; 图4D, E)

达边蕨属孢子囊囊壁细胞17.4 (16.8–18.0)个, 唇细胞9.1 (8.6–9.6)个, 唇细胞加厚细胞2.7 (2.0–3.4)个, 孢子囊环带细胞13.6 (13.0–14.2)个。孢子囊柄长388.2 (359.5–416.9)  $\mu\text{m}$ 。囊蒴长231.1 (223.7–238.5)  $\mu\text{m}$ , 囊蒴宽180.1 (174.8–185.4)  $\mu\text{m}$ , 囊蒴体积为0.005 (0.004–0.005)  $\text{mm}^3$ 。

#### 2.6 形态数据的比较

根据表3的形态数据, 利用方差分析与Turkey's多重比较法, 比较孢子囊囊蒴体积、环带细胞数、囊壁细胞数和唇细胞数4组形态数据在属间的差异, 所得结果如图5。

#### 2.7 讨论

##### 2.7.1 中国鳞始蕨科各属之间孢子囊的形态变化

鳞始蕨科全世界已确定有6属, 约200种, 中国有4属18种, 分别是乌蕨属、香鳞始蕨属、达边蕨属和鳞始蕨属, 中国不产的2属为 *Sphenomeris* 和 *Nesolindsaea*。各属之间的系统关系如图6所示(Lehtonen et al., 2010)。由表3可知, 乌蕨属、香鳞始蕨属、达边蕨属和鳞始蕨属的孢子囊形态有一定的规律性, 如环带细胞数逐渐减少, 分别为17.9、16.5、13.6和10.2个; 囊蒴体积、唇细胞数和囊壁细胞数具有相同的变化规律, 即从大(多)到小(少)依次为乌蕨属、达边蕨属、香鳞始蕨属和鳞始蕨属(图6)。图6所示的5种形态数据中, 各项数值最大的都是乌蕨属。 *Sphenomeris* 和 *Nesolindsaea* 由于中国不产, 未获得其孢子

囊材料, 仅从文献中得知 *Sphenomeris clavata* 的孢子囊囊蒴大小为200–250  $\mu\text{m}$ , 环带细胞15–23个(Lehtonen et al., 2010)。而乌蕨属的囊蒴长度为228.7–252.6  $\mu\text{m}$ , 环带细胞14.2–21.6个。因此从这2项形态指标来看 *Sphenomeris clavata* 更接近乌蕨属。

##### 2.7.2 阔片乌蕨和乌蕨的关系

据记载, 乌蕨属在中国有2种, 即阔片乌蕨(*Odontosoria biflora*)和乌蕨(*O. chinensis*), 之前认为线片鳞始蕨(线片乌蕨)是乌蕨属成员(《中国植物志》编辑委员会, 1959), 现已归为鳞始蕨属成员(Wu et al., 2013)。阔片乌蕨和乌蕨的归属问题错综复杂, 据文献报道曾将其处理为 *Stenoloma* 成员(《中国植物志》编辑委员会, 1959)、 *Sphenomeris* 成员(朱维明等, 2006)或 *Odontosoria* 成员(Kramer and Green, 1990), 而 *Stenoloma* 现已处理为 *Sphenomeris* 的异名(Lehtonen et al., 2010)。从孢子囊形态来看, 阔片乌蕨与乌蕨相比有环带细胞多、囊蒴体积大、囊柄长、唇细胞多、囊壁细胞多和唇细胞加厚细胞多等特点。从地理分布和生境来看, 阔片乌蕨主要分布在中国东南沿海的岛屿、日本、菲律宾和太平洋岛屿, 所处生境主要是有太阳直射的灌丛、路边或石头边; 乌蕨主要分布在中国南部和东部以及邻近的国家, 南至马来西亚以及太平洋岛屿, 所处生境主要是无太阳直射的林下路边。因此, 不管是从孢子囊形态还是生境来看, 二者都差别较大。 *Sphenomeris* 是产自新热带的属, 该属很多种曾被鉴定为 *Odontosoria* 成员(Lehtonen et al., 2010), 且该属有些种所处生境也是较暴露的灌丛或石头边(Lellinger, 1985), 与阔片乌蕨的生境类似。根据已有文献(Lehtonen et al., 2010)报道, *Sphenomeris clavata* 的孢子囊囊蒴长度为200–250  $\mu\text{m}$ , 环带细胞15–23个, 更接近阔片乌蕨(阔片乌蕨孢子囊囊蒴长度为242–252  $\mu\text{m}$ , 环带细胞17–25个; 而乌蕨孢子囊囊蒴长度为229–231  $\mu\text{m}$ , 环带细胞13–17个)。因此我们推测阔片乌蕨与 *Sphenomeris* 属的成员有较密切的关系, 值得深入研究。

##### 2.7.3 香鳞始蕨和日本鳞始蕨的关系

香鳞始蕨属是Lehtonen等(2010)发表的新属, 之前是鳞始蕨属中的1个组(*Lindsaea* Dryand. ex Sm.

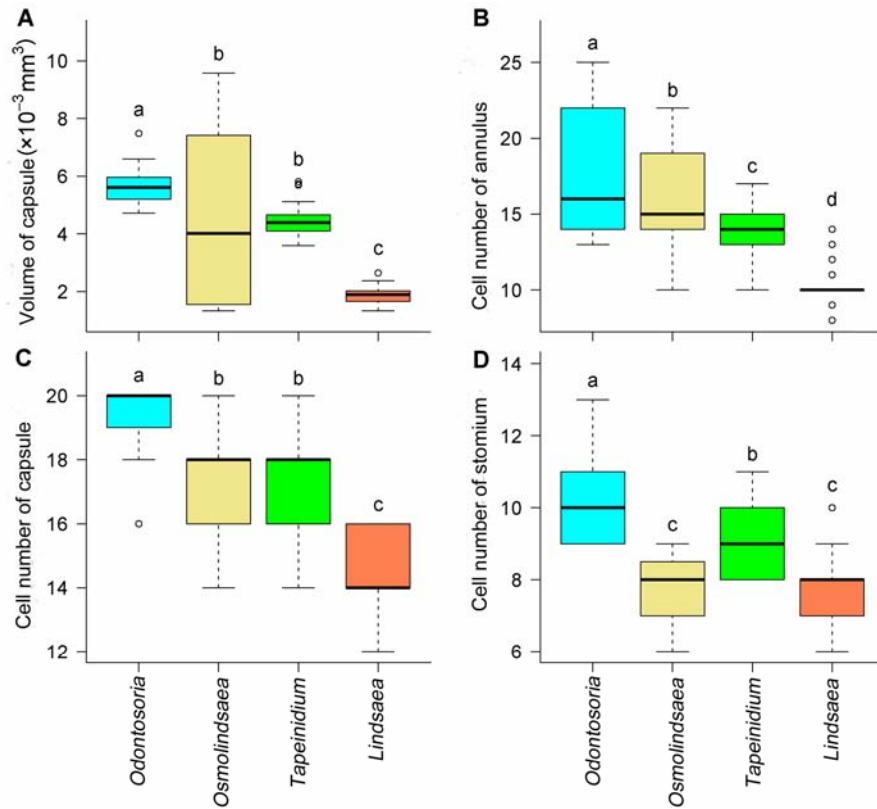


图5 鳞始蕨科4属孢子囊形态数据比较

(A) 囊蒴体积; (B) 环带细胞数; (C) 囊壁细胞数; (D) 唇细胞数。无共同字母表示属间差异显著(Turkey's多重比较,  $P < 0.05$ )。在每个箱线图中, 箱体显示25%、中位数和75%的四分位数。箱体外的虚线延伸至距箱体1.5倍四分位距(箱体长度)范围内的极值, 超过此限的极值以散点表示。

Figure 5 Comparisons of sporangia morphology among four genera in Lindsaeaceae

(A) Volume of capsule; (B) Cell number of annulus; (C) Cell number of capsule; (D) Cell number of stomium. Genera with no letters in common are significantly different (multiple comparisons using Turkey's method,  $P < 0.05$ ). For each box-and-whisker plot, the box shows 25%, median and 75% quantile of the given values. The whiskers extend to the most extreme data points that are not more than 1.5 times the interquartile range (length of the box) from the box.

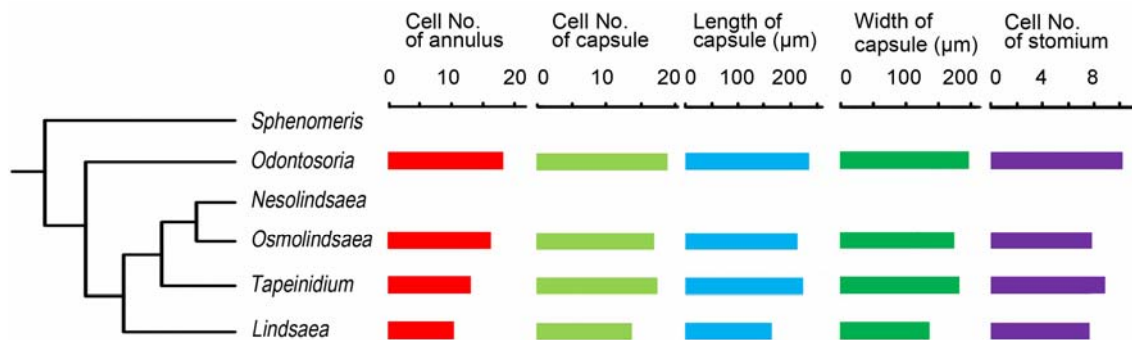


图6 鳞始蕨科属间系统关系(Lehtonen et al., 2010)

Figure 6 Phylogenetic relationships within Lindsaeaceae (Lehtonen et al., 2010)

Section *Osmolindsaea* K.U.Kramer)。该属在形态上具单裂缝孢子和管状中柱, 区别于鳞始蕨属的三裂缝孢子和原生中柱, 且该属植物具芳香味(Wu et al., 2013)。目前中国有2种, 即香鳞始蕨(*Osmolindsaea odorata*)和日本鳞始蕨(*O. japonica*)。这2种植物在形态上很相似, 均为一回羽状复叶, 着生在溪流长满苔藓的潮湿石壁上; 不同点在于香鳞始蕨高约30 cm, 孢子囊群中断, 而日本鳞始蕨高约10 cm, 孢子囊群连续, 少有中断。然而香鳞始蕨在孢子囊形态上与日本鳞始蕨有较大差异, 如环带细胞多, 囊蒴体积大, 囊柄长, 唇细胞和囊壁细胞多。而日本鳞始蕨除了环带细胞和囊壁细胞略多于鳞始蕨属成员外, 其它孢子囊特征与鳞始蕨属成员差异很小。因此从孢子囊形态来看, 日本鳞始蕨更接近鳞始蕨属。

#### 2.7.4 达边蕨和二羽达边蕨的关系

达边蕨属在中国仅产于台湾地区, 且仅产达边蕨(*Tapeinidium pinnatum*)和二羽达边蕨(*T. pinnatum* var. *biserratum*), 后者是前者的1个变种。该属叶片一至二回羽状复叶, 孢子囊群着生在单个叶脉顶端。从孢子囊形态来看, 该属孢子囊的各项形态数据(环带细胞数和囊柄长度除外)都介于乌蕨属和香鳞始蕨属之间。而该属属内的孢子囊形态差异则很小。

#### 2.7.5 鳞始蕨属孢子囊形态

鳞始蕨属是鳞始蕨科中最大的属, 全世界约200种, 中国有13种(Wu et al., 2013)。我们观察了其中7个种的孢子囊形态。该属大部分为土生类型, 也有攀缘类型, 如攀缘鳞始蕨(*Lindsaea merrillii* subsp. *yae-yamensis*)。与其它3属相比, 该属成员的孢子囊具有较少的环带细胞、囊壁细胞、唇细胞以及较小的体积, 因此容易区分开来, 是较自然的属。在属内各个种的孢子囊形态比较中, 环带细胞数、囊蒴长度和唇细胞数中数值最小的为攀缘鳞始蕨和网脉鳞始蕨(*L. cultrata*), 这2种在中国仅产于台湾; 环带细胞数和囊蒴长度数值最大的是线片鳞始蕨(*L. eberhardtii*), 其囊壁细胞数也在已观察的鳞始蕨属中位居第2。线片鳞始蕨曾被认为是乌蕨属成员(《中国植物志》编辑委员会, 1959), 但最新研究表明其为鳞始蕨属成员(Wu et al., 2013)。从孢子囊形态来看, 线片鳞始蕨与其它鳞始蕨属成员差异较小, 而与乌蕨属成员差异较大,

因此支持将其置于鳞始蕨属。

#### 参考文献

- 刘红梅, 王丽, 张宪春, 曾辉 (2008). 石松类和蕨类植物研究进展: 兼论国产类群的科级分类系统. 植物分类学报 46, 808–829.
- 《中国植物志》编辑委员会 (1959). 中国植物志(第2卷). 北京: 科学出版社. pp. 256–278.
- 朱维明, 张光飞, 陆树刚, 和兆荣 (2006). 云南植物志(第20卷). 北京: 科学出版社. pp. 230–235.
- Foster AS, Gifford EM (李正理, 张新英, 李荣敖, 崔克明译) (1983). 维管植物比较形态学. 北京: 科学出版社. pp. 55–64; 238–240.
- Bierhorst DW (1971). Morphology of Vascular Plants. New York: The Macmillan Company. pp. 291–326.
- Bower FO (1923). The Ferns (Filicales) I. London: Cambridge University Press. pp. 250–255.
- Bower FO (1926). The Ferns (Filicales) II. London: Cambridge University Press.
- Bower FO (1928). The Ferns (Filicales) III. London: Cambridge University Press. pp. 33–34; 67–68.
- Christenhusz MJ, Chase MW (2014). Trends and concepts in fern classification. *Ann Bot* 113, 571–594.
- Christensen C (1938). Filicinae. In: Verdoorn F, ed. Manual of Pteridology. The Hague: Martinus Nijhoff. pp. 522–550.
- Holttum RE (1947). A revised classification of leptosporangiate ferns. *Bot J Linn Soc* 53, 123–159.
- Kramer KU (1957). A revision of the genus *Lindsaea* in the New World with notes on allied genera. *Acta Bot Neerland* 6, 97–281.
- Kramer KU, Green PS (1990). Pteridophytes and gymnosperms. In: Kubitzki K, ed. The Families and Genera of Vascular Plants. Berlin: Springer-Verlag. pp. 89–93.
- Lehtonen S, Tuomisto H, Rouhan G, Christenhusz MJ (2010). Phylogenetics and classification of the pantropical fern family Lindsaeaceae. *Bot J Linn Soc* 163, 305–359.
- Lellinger DB (1985). A Field Manual of the Ferns and Fern-allies of the United States and Canada, Vol.3. Washington: Smithsonian Institution Press.
- Noblin X, Rojas NO, Westbrook J, Llorens C, Argentina M, Dumais J (2012). The fern sporangium: a unique catapult. *Science* 335, 1322.
- Poppinga S, Haushahn T, Warnke M, Masselter T, Speck T (2015). Sporangium exposure and spore release in the peruvian maidenhair fern (*Adiantum peruvianum*, Pteri-

daceae). *PLoS One* **10**, e0138495.

**Presl CB** (1836). Tentamen pteridographiae, seu, genera filicacearum praesetim juxta venarum decursum et distributionem exposita. Prague: A. Haase.

**Pryer KM, Schuettpelz E, Wolf PG, Schneider H, Smith AR, Cranfill R** (2004). Phylogeny and evolution of ferns (monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergences. *Am J Bot* **91**, 1582–1598.

**R Core Team** (2015). R: a Language and Environment for Statistical Computing. Vienna: R Foundation for Statistical

Computing. URL <https://www.R-project.org/>.

**Smith AR, Pryer KM, Schuettpelz E, Korall P, Schneider H, Wolf PG** (2006). A classification for extant ferns. *Taxon* **55**, 705–731.

**Tryon R, Tryon A** (1982). Ferns and Allied Plants with Special Reference to Tropical America. New York: Springer-Verlag.

**Wu ZY, Raven P, Hong DY** (2013). Flora of China, Vol.2–3 (Pteridophytes). Beijing and St. Louis: Science Press & Missouri Botanical Garden Press. pp. 139–146.

## Sporangia Morphology of Ferns I. Lindsaeaceae

Xile Zhou<sup>1</sup>, Dongmei Jin<sup>1</sup>, Yicheng Liu<sup>2</sup>, Hui Shang<sup>1</sup>, Yuehong Yan<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Shanghai Chenshan Plant Science Research Center, Shanghai Chenshan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 201602, China; <sup>2</sup>Department of Biological Resources, National Chiayi University, Chiayi 600004, China

**Abstract** Sporangia are propagative organs of ferns and their morphology has great significance for fern taxonomy and phylogeny. In this study, we used sodium hypochlorite solution to observe fern sporangia. By this process, we could obtain sporangia photos under light microscopy. We studied the sporangia morphology of 13 species belonging to four genera of the fern family Lindsaeaceae and found that the shape of the capsule is ellipsoidal, with a vertical annulus; the pedicel is composed of three rows of cells. The cell number annulus is reduced in *Odontosoria*, *Osmolindsaea*, *Tapeinidium* and *Lindsaea*, whereas the volume of capsule and cell number of stomium and capsule are reduced in *Odontosoria*, *Tapeinidium*, *Osmolindsaea* and *Lindsaea*. As well, the same genus shows more differences between species, such as *Odontosoria biflora* and *O. chinensis* as well as *Osmolindsaea odorata* and *Os. japonica*, but less difference between the genera of *Tapeinidium* and *Lindsaea*. Studies of sporangia morphology will be useful for further research in other groups of ferns.

**Key words** sporangia morphology, phylogeny, Lindsaeaceae

**Zhou XL, Jin DM, Liu YC, Shang H, Yan YH** (2017). Sporangia morphology of ferns I. Lindsaeaceae. *Chin Bull Bot* **52**, 322–330.

\* Author for correspondence. E-mail: yhyan@sibs.ac.cn

(责任编辑: 白羽红)