



中国冷蕨属孢子形态研究

廖曾慧, 王玛丽*

(西北大学 生命科学学院, 西安 710069)

摘要: 采用光学显微镜和扫描电子显微镜对中国产冷蕨属(*Cystopteris* Bernh.) 8种植物的孢子进行详细的观察与比较。结果表明: (1) 冷蕨属孢子均为单裂缝, 两侧对称, 极面观为椭圆形, 赤道面观为肾形。但不同种孢子在大小和周壁纹饰等方面均有差异。 (2) 依据周壁表面纹饰将冷蕨属植物分为3种类型: 第一种类型是刺状纹饰(或以刺状纹饰为主), 主要有冷蕨(*Cystopteris fragilis*)、西宁冷蕨(*C. kansuana*)、膜叶冷蕨(*C. pellucida*)、藏冷蕨(*C. tibetica*)、欧洲冷蕨(*C. sudetica*)和宝兴冷蕨(*C. moupinensis*); 第二种类型是瘤状纹饰, 主要有高山冷蕨(*C. montana*); 第三种类型是颗粒状纹饰, 主要有皱孢冷蕨(*C. dickieana*)。依据孢子纹饰的类型支持高山冷蕨作为独立类群, 同时发现颗粒状纹饰是皱孢冷蕨的明显特征。

关键词: 冷蕨属; 孢子形态; 扫描电子显微镜; 中国

中图分类号: Q944.58

文献标志码: A

Study on the Spore Morphology of *Cystopteris* Bernh. in China

LIAO Zenghui, WANG Mali*

(College of Life Science, Northwest University, Xi'an 710069, China)

Abstract: The spore morphology of 8 species in the genus *Cystopteris* Bernh. was investigated and compared under light microscope and scanning electron microscope. The results showed that: (1) The spores of *Cystopteris* are all monolete, bilaterally symmetric, ellipsoidal in polar view, kidney-shaped in equatorial view. But spores of different species have differences in spore size, ornamentation length and structure. (2) According to the surface ornamentation of the perine, the spores in *Cystopteris* can be divided into three types. Type I is characterized by having echinate processes (or mostly echinate processes) on the perine: *Cystopteris fragilis*, *C. kansuana*, *C. pellucida*, *C. tibetica*, *C. sudetica*, *C. moupinensis*; type II is characterized by having tuberculate processes on the perine: *C. montana*; type III is characterized by having granulate processes on the perine: *C. dickieana*. The Classification supports *C. montana* as an independent group. Having granulate processes on the perine is an obvious feature for distinguish *C. dickieana*.

Key words: *Cystopteris*; spore morphology; SEM; China

冷蕨属(*Cystopteris*)是 Bernh. 于 1806 年以 *Polypodium fragile* Linn. 为模式种建立起来的, 本属现知约有 20 种, 分布于世界温带、寒温带及热带高山^[1]。中国现知有 11 种, 分布于东北、华北、西

北及西南各省区的高山地带^[2]。

冷蕨属一直以来隶属于蹄盖蕨科(Athyriaceae)。Schmakov^[3]于 2001 年提出成立冷蕨科(*Cystopteridaceae*), 该科包括冷蕨属、羽节蕨属(*Gymnocarpium*)、光叶蕨属(*Cystoathyrium*)及亮毛蕨属

收稿日期: 2014-01-13; 修改稿收到日期: 2014-05-28

基金项目: 陕西省教育厅重点实验室科研计划(13JS094)

作者简介: 廖曾慧(1989—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事蕨类植物研究。E-mail: liaozenghui4267@163.com

* 通信作者: 王玛丽, 教授, 主要从事植物学系统与进化研究。E-mail: mali_wang2000@sina.com

(*Acystopteris*)等 4 属,这一观点得到分子系统学的支持^[4-5]。目前也得到 Christenhusz 等^[6]和张宪春等^[7]的认可。

关于国内冷蕨属植物孢粉学研究,通常是针对某一地区,如刘家熙等^[8-9]对北京地区分布的冷蕨属 2 种植物的孢子形态进行观察,随后又对北京地区分布的冷蕨属另 2 种植物的孢子形态进行观察,并讨论了种间差异。王兵等^[10]对新疆冷蕨属植物孢子进行了观察,并就其进化趋势和分类作了进一步讨论。或国内冷蕨属植物部分种,如中国科学院植物研究所古植物学孢粉组^[11]对本属部分种类光学显微镜下的结构进行了报道,另外还有王全喜等^[12]对国产冷蕨属 7 种植物的孢子进行观察及种属间周壁纹饰的比较。

本研究采用光学显微镜和扫描电子显微镜对中国产冷蕨属 8 种植物的孢子进行了系统的观察与分析,并根据纹饰特点对其进行分类整理,旨在进一步研究本属每个种的孢子形态特征,讨论种间差异,试图为属内种间分类提供孢粉学依据。

1 材料和方法

1.1 材 料

实验所用孢子材料均取自腊叶标本(表 1),凭证标本保存于西北大学生命科学学院植物标本馆(WNU)和中国科学院植物研究所标本馆(PE)。

1.2 方 法

将取自腊叶标本的孢子均匀撒在双面胶上,然

表 1 材料来源

Table 1 Origin of materials

种名 Species	凭证标本 Voucher
冷蕨 <i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh.	植被三队(The third vegetation Exped.) WNU 00003757 陕西志丹山 Zhidan Mountain, Shaanxi
西宁冷蕨 <i>C. kansuana</i> C. Chr.	青藏队(Qinghai-Tibet Exped.) PE 00750320 西藏错高湖 Cuogao Lake, Tibet
膜叶冷蕨 <i>C. pellucida</i> (Franch.) Ching ex C. Chr.	徐养鹏(XU Y. P.) WNU 00003771 陕西北山 Ningshan, Shaanxi
藏冷蕨 <i>C. tibetica</i> Z. R. Wang	易同培(YI T. P.) PE 00750618 西藏察隅 Chayu, Tibet
欧洲冷蕨 <i>C. sudetica</i> A. Br. et Milde	中德队(China and Germany Exped.) PE00750597 黑龙江伊春 Yichun, Heilongjiang
宝兴冷蕨 <i>C. moupinensis</i> Franch.	应俊生等(YING J. S. et al.) PE 00750461 四川道孚 Daoфу, Sichuan
高山冷蕨 <i>C. montana</i> (Lam.) Bernh. ex Desv.	屈巧先(QU Q. X.) WNU 00003776 宁夏贺兰山 Helan Mountain, Ningxia
皱孢冷蕨 <i>C. dickieana</i> Sim	西藏队(Tibet Exped.) PE 00750090 西藏南木林 Namulin, Tibet 郎凯永等(LANG K. Y. et al.) PE 01561052 新疆昭苏 Zhaosu, Xinjiang

后固定在标本台上,经喷金后在 HITACHI S-570 型扫描电子显微镜下观察和照相。同时,每种再取 20 粒孢子,无任何处理直接在光学显微镜下观察和测量孢子大小及纹饰,孢子大小以极轴×赤道轴计,结果为 20 个测量值的平均值。

2 结果与分析

2.1 冷蕨属孢子形态特征

冷蕨属的孢子为两侧对称,极面观为椭圆形,赤道面观为肾形。单裂缝,其长度为孢子全长的 1/2~2/3。极轴长为 14.51~46.09 μm,赤道轴长为 24.69~60.06 μm,不同种植物孢子大小存在差异。周壁表面形成各种突起,如刺状,瘤状,颗粒状,皱褶状或不规则突起,不同种类纹饰长短及疏密程度存在差异(表 2;图版 I, 1~18)。

2.2 冷蕨属孢子周壁类型

冷蕨属植物的孢子周壁表面隆起形成下列 3 种纹饰类型:

(1) 刺状纹饰(或以刺状纹饰为主) 冷蕨:刺状纹饰,形态单一。周壁表面还具疣状突起或者细褶皱(图版 I, 1, 2)。西宁冷蕨:刺状纹饰,分布均匀,较稀疏。表面遍布均匀的细褶皱(图版 I, 3, 4)。膜叶冷蕨:刺状纹饰,分布均匀,长短不一致。纹饰整体较粗短。周壁表面具较明显的细褶皱(图版 I, 5, 6)。藏冷蕨:刺状纹饰和耳状纹饰,多为不规则形刺状纹饰,基部多宽阔分叉(图版 I, 7, 8)。欧洲冷蕨:刺状纹饰和棒状纹饰,分布较稀疏,棒状纹饰基部较宽阔接近耳状纹饰,此外周壁表面还具瘤状突起(图版 I, 9, 10)。宝兴冷蕨:刺状纹饰和瘤状纹饰,分布稀疏(图版 I, 11, 12)。

(2) 瘤状纹饰 高山冷蕨:瘤状纹饰,多为不规则瘤状纹饰(图版 I, 13, 14)。

(3) 颗粒状纹饰 皱孢冷蕨不同于其他种类的明显特征是周壁密被颗粒状纹饰。西藏的皱孢冷蕨,周壁具明显不规则突起,整个周壁(包括纹饰)上均分布有细小颗粒(图版 I, 15, 16);新疆的皱孢冷蕨,周壁具皱状纹饰和脊状纹饰,整个周壁(包括纹饰)上分布着密集的颗粒状纹饰(图版 I, 17, 18)。产自于新疆的皱孢冷蕨的孢子明显大于产自于西藏的皱孢冷蕨。

3 讨 论

3.1 表面纹饰

冷蕨属植物孢子纹饰的分类,与王全喜等^[12]将

表 2 冷蕨属植物孢子形态
Table 2 Spore morphology of *Cystopteris*

种名 Species	孢子大小 Spore size/ μm	表面纹饰 Ornamentation	纹饰长度 Orn. length/ μm	图版 Plate
冷蕨 <i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh.	29.04(24.82~37.23)×50.07(44.62~56.78)	刺状 Echinate	1.30~7.96	I, 1,2
西宁冷蕨 <i>C. kansuana</i> C. Chr.	33.54(29.40~37.54)×50.72(46.65~56.83)	刺状 Echinate	2.60~7.82	I, 3,4
膜叶冷蕨 <i>C. pellucida</i> (Franch.) Ching ex C. Chr.	21.33(14.51~24.27)×30.53(24.69~34.45)	刺状 Echinate	0.26~7.61	I, 5,6
藏冷蕨 <i>C. tibetica</i> Z. R. Wang	20.84(16.34~24.48)×32.57(29.57~36.70)	刺状,耳状 Echinate, auriculate	2.08~6.51	I, 7,8
欧洲冷蕨 <i>C. sudetica</i> A. Br. et Milde	20.12(17.31~23.41)×30.25(26.47~35.63)	刺状,棒状,瘤状 Echinate, baculate, tuberculate	2.60~3.91	I, 9,10
宝兴冷蕨 <i>C. moupinensis</i> Franch.	19.80(17.31~23.41)×34.84(29.52~40.72)	刺状,瘤状 Echinate, tuberculate	2.61~3.91	I, 11,12
高山冷蕨 <i>C. montana</i> (Lam.) Bernh. ex Desv.	22.83(19.34~29.52)×33.59(29.52~37.67)	瘤状 Tuberculate	1.30~3.90	I, 13,14
皱孢冷蕨 <i>C. dickieana</i> Sim	29.00(21.66~32.86)×40.83(35.91~46.09)	颗粒状,不规则突起 Granulate, irregular rugulate	≤2.00	I, 15,16
皱孢冷蕨 <i>C. dickieana</i> Sim	34.2(30.54~40.72)×51.01(40.72~60.06)	颗粒状,皱状,脊状 Granulate, rugate, lophate	无明显突起 No distinct processes	I, 17,18

冷蕨属孢子纹饰分为 3 种类型的观点相近,他将冷蕨属孢子表面纹饰分为刺状纹饰、瘤状纹饰和具颗粒的皱状纹饰,并提到宝兴冷蕨是介于刺状和瘤状之间的。

依据观察将冷蕨属的孢子纹饰也分为 3 种,分别是刺状纹饰、瘤状纹饰和颗粒状纹饰。冷蕨、西宁冷蕨和膜叶冷蕨含结构单一的刺状纹饰,藏冷蕨含刺状纹饰和耳状纹饰,欧洲冷蕨含刺状纹饰、棒状纹饰及瘤状突起,宝兴冷蕨含刺状纹饰和瘤状突起;高山冷蕨所含纹饰中多为瘤状纹饰;皱孢冷蕨不同于其他种类的明显特征是周壁密被颗粒状纹饰。

王兵等^[10]和 Parks 等^[13]观察到皱孢冷蕨的 2 种纹饰,我们也观察发现了皱孢冷蕨孢子表面纹饰的不一致性。常见的是周壁具明显不规则突起,整个周壁(包括纹饰)上均分布有细小颗粒(图版 I, 15、16);另一种周壁具无明显突起的皱状纹饰,同时还有少量脊状隆起,整个周壁(包括纹饰)上分布着密集的颗粒状纹饰(图版 I, 17、18)。王兵等^[10], Parks 等^[13]和王中仁^[14]认为 2 种纹饰类型的出现是可能是基因水平上的差异导致的。比较皱孢冷蕨 2 种纹饰类型,发现它们最明显的或一致性的特征是周壁密被颗粒状纹饰。因此,我们认为该特征可以作为区分皱孢冷蕨的依据。

3.2 属内种间分类问题

Carl 等^[15]依据分子系统学将全球冷蕨属植物分为 4 个类型:高山冷蕨型(*Cystopteris montana*

clade)、欧洲冷蕨型(the *sudetica* clade)、球茎冷蕨型(the *bulbifera* clade)和其他型(*C. fragilis* complex)。他们认为高山冷蕨作为独立的类群已得到广泛支持;欧洲冷蕨和宝兴冷蕨关系密切,同时这 2 种冷蕨与膜叶冷蕨有很近的亲缘关系,他们共同归于欧洲冷蕨型;球茎冷蕨型不存在于亚洲;除此之外的其他冷蕨属植物均归于其他型。中国产其中 3 类型:高山冷蕨型、欧洲冷蕨型和其他型,从孢子形态上分析支持高山冷蕨作为独立类型的观点。欧洲冷蕨和宝兴冷蕨纹饰形状类似,同时两者纹饰分布均比较稀疏,区分于其他种类,这与 Carl 认为欧洲冷蕨和宝兴冷蕨关系密切的观点相符。

冷蕨和皱孢冷蕨在生境,外部形态等方面几乎一样^[13-14]容易造成混淆。在周壁纹饰方面,冷蕨孢子含刺状纹饰,形态单一;皱孢冷蕨含明显颗粒状纹饰,且周壁表面有不规则褶皱状突起或皱状纹饰。可以作为辨别冷蕨和皱孢冷蕨的依据。

3.3 科内属间分类问题

Sano 等^[4]、王玛丽等^[5]和 Carl 等^[15]依据分子系统学得出冷蕨属和亮毛蕨属亲缘关系密切,而与羽节蕨属亲缘关系较远。从孢子形态上来看,冷蕨属与光叶蕨属比较接近,而与亮毛蕨属、羽节蕨属的孢子形态差异较大^[12]。因此认为,孢子形态不能单独用于确定属间关系,只能作为结合形态及分子系统等综合因素进行分类及亲缘关系鉴定时的一个参照。

参考文献:

- [1] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志(第3卷第2分册)[M]. 北京:科学出版社,1999:43.
- [2] 郭晓思,徐养鹏. 秦岭植物志(第2卷)[M]. 北京:科学出版社,2013:118.
- [3] SCHMAKOV A. Synopsis of the ferns of Russia[J]. *Turczaninowia*, 2001, 4: 36—72.
- [4] SANO R, TAKAMIYA M, KURITA S, *et al.* Phylogeny of the lady fern group, tribe Physematieae (Dryopteridaceae), based on chloroplast *rbcL* gene sequences[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2000, **15**(3): 403—413.
- [5] WANG M L(王玛丽), CHEN ZH D(陈之端), ZHANG X CH(张宪春), *et al.* Phylogeny of the Athyriaceae: evidence from chloroplast *trnL-F* region sequences[J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), 2003, **41**(5): 416—426(in Chinese).
- [6] CHRISTENHUSZ MJM, ZHANG X C, SCHNEIDER H. A linear sequence of extant families and genera of lycophytes and ferns[J]. *Phytotaxa*, 2011, 19: 7—54.
- [7] ZHANG X CH(张宪春), WEI R(卫然), LIU H M(刘红梅), *et al.* Phylogeny and classification of the extant lycophytes and ferns from China[J]. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学报), 2013, **48**(2): 119—137(in Chinese).
- [8] LIU J X(刘家熙), LI X D(李学东). Studies on the spore morphology of athyriaceae from Beijing I. *Cystopteris*, *Gymnocarpium*, *Allantodia*[J]. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 1997, **14**(4): 38—41(in Chinese).
- [9] 刘家熙,李雅轩. 北京冷蕨属孢子形态研究[C]//张宪春. 纪念秦仁昌论文集. 北京:中国林业出版社,1999:328—330.
- [10] WANG B(王兵), YANG CH Y(杨昌友), LÜ X X(吕巡贤). Study on the spore morphology of *Cystopteris* Bernh. in Xinjiang[J]. *Journal of Xinjiang Agricultural University* (新疆农业大学学报), 1999, **22**(3): 204—208(in Chinese).
- [11] 中国科学院植物研究所古植物学孢粉组. 中国蕨类植物孢子形态[M]. 北京:科学出版社,1976:219—222.
- [12] 王全喜,戴锡玲. 中国水龙骨科(真蕨目)植物孢子形态的研究[M]. 北京:科学出版社,2010:50.
- [13] PARKS J C, DYER A F, LINDSAY S. Allozyme, spore and frond variation in some scottish populations of the ferns *Cystopteris dickieana* and *Cystopteris fragilis*[J]. *Edinb. J. Bot.*, 2000, **57**(1): 83—105.
- [14] WANG ZH R(王中仁). *Cystopteris dickieana* Sim in China[J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), 1983, **21**(1): 102—104(in Chinese).
- [15] CARL J R, MICHAEL D W, KATHLEEN M P. A plastid phylogeny of the Cosmopolitan fern family Cystopteridaceae (Polypodiopsida) [J]. *Systematic Botany*, 2013, **38**(2): 295—306.

图版说明:

图版 I 1. 冷蕨孢子形态, $\times 2\ 200$; 2. 冷蕨孢子表面纹饰, $\times 5\ 000$; 3. 西宁冷蕨孢子形态, $\times 2\ 000$; 4. 西宁冷蕨孢子表面纹饰, $\times 3\ 500$; 5. 膜叶冷蕨孢子形态, $\times 3\ 000$; 6. 膜叶冷蕨孢子表面纹饰, $\times 5\ 000$; 7. 藏冷蕨孢子形态, $\times 2\ 500$; 8. 藏冷蕨孢子表面纹饰, $\times 5\ 000$; 9. 欧洲冷蕨孢子形态, $\times 3\ 000$; 10. 欧洲冷蕨孢子表面纹饰, $\times 6\ 000$; 11. 宝兴冷蕨孢子形态, $\times 2\ 200$; 12. 宝兴冷蕨孢子表面纹饰, $\times 5\ 000$; 13. 高山冷蕨孢子形态, $\times 2\ 500$; 14. 高山冷蕨孢子表面纹饰, $\times 6\ 000$; 15. 皱孢冷蕨孢子形态(西藏), $\times 1\ 700$; 16. 皱孢冷蕨孢子表面纹饰(西藏), $\times 5\ 000$; 17. 皱孢冷蕨孢子形态(新疆), $\times 1\ 500$; 18. 皱孢冷蕨孢子表面纹饰(新疆), $\times 5\ 000$.

Explanation of plate:

Plate I Fig. 1. Spore morphology of *C. fragilis*, $\times 2\ 200$; Fig. 2. Surface ornamentation of *C. fragilis* spore, $\times 5\ 000$; Fig. 3. Spore morphology of *C. kansuana*, $\times 2\ 000$; Fig. 4. Surface ornamentation of *C. kansuana* spore, $\times 3\ 500$; Fig. 5. Spore morphology of *C. pellucida*, $\times 3\ 000$; Fig. 6. Surface ornamentation of *C. pellucida* spore, $\times 5\ 000$; Fig. 7. Spore morphology of *C. tibetica*, $\times 2\ 500$; Fig. 8. Surface ornamentation of *C. tibetica* spore, $\times 5\ 000$; Fig. 9. Spore morphology of *C. sudetica*, $\times 3\ 000$; Fig. 10. Surface ornamentation of *C. sudetica* spore, $\times 6\ 000$; Fig. 11. Spore morphology of *C. moupinensis*, $\times 2\ 200$; Fig. 12. Surface ornamentation of *C. moupinensis* spore, $\times 5\ 000$; Fig. 13. Spore morphology of *C. montana*, $\times 2\ 500$; Fig. 14. Surface ornamentation of *C. montana* spore, $\times 6\ 000$; Fig. 15. Spore morphology of *C. dickieana* (Tibet), $\times 1\ 700$; Fig. 16. Surface ornamentation of *C. dickieana* spore (Tibet), $\times 5\ 000$; Fig. 17. Spore morphology of *C. dickieana* (Xinjiang), $\times 1\ 500$; Fig. 18. Surface ornamentation of *C. dickieana* spore (Xinjiang), $\times 5\ 000$.

图版 I Plate I

