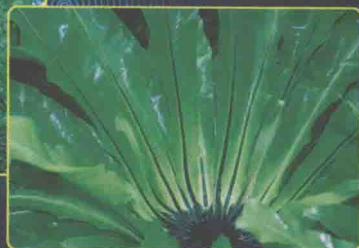


热带农业科学
一流学科丛书



雨林空中花园植物 ——鸟巢蕨

徐诗涛 王 鹏 梁靖雯 著



科学出版社

热带农业科学一流学科丛书

国家自然科学基金 (31660229)

中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所资助项目 (PZS081)

海南省科技厅重点科技项目 (ZDXM20110005)

雨林空中花园植物——鸟巢蕨

徐诗涛 王 鹏 梁靖雯 著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书主要介绍了亚洲区域热带雨林林冠附生植物的代表——鸟巢蕨的生物学、园艺学、生态学价值和功能,通过研究鸟巢蕨来了解热带雨林空中花园的奥秘,探明鸟巢蕨在海南热带沟谷雨林中的附生特性,包括生态环境特点、生态位及与宿主乔木的关系,在此基础上分析鸟巢蕨在雨林生态系统中的价值,并进一步探索人工栽培鸟巢蕨的基质适应性,为全面了解鸟巢蕨在热带雨林群落中的位置、功能和生长特点等提供资料,为热带雨林群落生态学、林冠附生植物生态学、鸟巢蕨生态与资源学提供理论知识,为合理开发、保护海南等地的热带山地雨林提供科学参考资料。本书不仅提供了丰富的热带雨林物种多样性知识,也为蕨类科学工作者和爱好者提供了参考资料,同时为普及热带雨林保护及可持续发展知识提供了基础资料。

本书可作为高等院校和科研机构的师生及科研工作者、自然科学爱好者的参考书。

图书在版编目(CIP)数据

雨林空中花园植物——鸟巢蕨 / 徐诗涛, 王鹏, 梁靖雯著. —北京: 科学出版社, 2018.12

(热带农业科学一流学科丛书)

ISBN 978-7-03-060310-4

I. ①雨… II. ①徐… ②王… ③梁… III. ①蕨类植物-教材

IV. ①Q949.36

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2018) 第 293982 号

责任编辑: 张静秋 / 责任校对: 杨 赛

责任印制: 张 伟 / 封面设计: 蓝正设计

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

北京建宏印刷有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2018 年 12 月第 一 版 开本: 720×1000 1/16

2018 年 12 月第一次印刷 印张: 8 3/4

字数: 180 000

定价: 49.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)

前 言

海南省位于我国热带地区，地处热带北缘，物种分化明显，保存有丰富的热带雨林物种，对我国乃至整个东南亚植物区系研究具有重要意义。热带雨林具有丰富的物种和复杂的生态系统，热带雨林沟谷是热带山地雨林中河流水系长期冲刷形成的一个自然生态系统，属于典型特殊生境区域，有着独特多样且非地带性的植物区系，是组成该植物区系的关键地带，成为研究植物物种分化和多样性形成机制最理想的区域。多年来人们对热带雨林沟谷内的乔木和灌木系统比较关注，却忽视了该系统中丰富的蕨类植物系统。

蕨类植物是自然界中的重要类群，在地质变迁和自然进化中具有重要作用，目前针对蕨类植物的研究较少。本书集中研究了鸟巢蕨及生境相似的其他几种蕨类植物，期待抛砖引玉，帮助人们认识蕨类植物，引起更多关注和兴趣。鸟巢蕨（bird's nest fern）是热带雨林大型附生植物，具有重要的生态功能。随着市场对鸟巢蕨的药用价值、食用价值和观赏价值的进一步认知与需求，人们对野生鸟巢蕨资源的采集已经严重威胁到鸟巢蕨的生存。因此，需要对鸟巢蕨及其相关的热带雨林加大保护与保育力度，必须加强相关研究。本研究通过对霸王岭和黎母山两个自然保护区内的热带沟谷雨林设立样地，以鸟巢蕨为研究对象，目的是探明鸟巢蕨在海南热带沟谷雨林中的附生特性，包括生态环境特点、生态位及与宿主乔木的关系，在此基础上分析鸟巢蕨在雨林生态系统中的价值，并进一步探索人工栽培鸟巢蕨的基质适应性及食用价值，为全面了解鸟巢蕨在热带雨林群落中的位置、功能和生长特点等提供资料，为热带雨林群落生态学、林冠附生植物生态学、鸟巢蕨生态与资源学提供理论与知识，为合理开发、保护海南等地的热带山地雨林提供科学参考资料。

为了深入挖掘热带蕨类植物的价值，我们采用最新的生物信息学技术，选取了4个基因组组装结果已经公布的蕨类植物：鳞叶卷柏（*Selaginella lepidophylla*）、江南卷柏（*Selaginella moellendorffii*）、细叶满江红（*Azolla filiculoides*）和勺叶槐叶萍（*Salvinia cucullata*），以已经公布基因组组装结果的两种苔藓植物——地钱（*Marchantia polymorpha*）和小立碗藓（*Physcomitrella patens*）为外类群，通过最大似然法构建了这6个物种的进化树。由进化树可以看出4种蕨类植物的进化关系：鳞叶卷柏和江南卷柏亲缘关系较近，属于一个类群；细叶满江红和勺叶槐叶萍亲缘关系较近，属于一个类群。该结果为未来热带蕨类植物研究、开发利用提供了指导，具有重要意义。

本书由徐诗涛、王鹏、梁靖雯撰写，具体分工如下：徐诗涛负责第 1~6 章及附录；徐诗涛、王鹏负责第 7 章；王鹏、梁靖雯负责第 8 章。徐诗涛负责全书统稿。

由于时间和条件所限，本书仅为现阶段研究初步成果的总结，内容有待进一步完善。书中难免存在疏漏之处，恳请各位专家及广大读者批评指正。

著 者

2018 年 9 月

目 录

前言

第 1 章 概况	1
1.1 附生植物研究进展	2
1.1.1 附生植物的概念	3
1.1.2 附生植物种类	4
1.1.3 附生植物多样性	4
1.1.4 附生植物的作用	5
1.2 蕨类植物生活史与生存策略	5
1.3 鸟巢蕨研究进展	7
1.3.1 鸟巢蕨分布	7
1.3.2 鸟巢蕨生态功能与作用	8
1.3.3 鸟巢蕨药用、食用功能与园林绿化价值	10
1.3.4 鸟巢蕨面临的威胁与挑战	11
1.3.5 海南鸟巢蕨资源保存现状	11
1.4 海南岛自然概况及样地生境	12
1.4.1 地理位置、地质和地貌	12
1.4.2 气候	12
1.4.3 气温与降水	12
1.4.4 土壤	13
1.4.5 植被	13
1.4.6 森林类型	13
1.4.7 样地概况	15
1.5 研究目的与主要内容	17
1.5.1 目的、意义	17
1.5.2 主要内容	17
1.6 技术路线	18
第 2 章 热带沟谷雨林群落鸟巢蕨微生境特征	19
2.1 研究区域及方法	20
2.1.1 样地概况	20
2.1.2 调查方法与工具	20
2.1.3 数据处理	22

2.1.4	物种区系组成和区系地理分析	23
2.2	结果	23
2.2.1	附生鸟巢蕨沟谷雨林伴生群落特征	23
2.2.2	生境特点	24
2.2.3	盖度	25
2.2.4	附生鸟巢蕨与地形和坡度的关系	26
2.2.5	物种与不同微地形单元的关系	26
2.2.6	微地形伴生物种组成	27
2.2.7	伴生物种分布与微地形	28
2.2.8	霸王岭、黎母山保护区植被类型及伴生物种	35
2.3	讨论	41
2.3.1	样地取样规则	41
2.3.2	微地形单元的物种组成	42
2.3.3	微地形单元与生境异质性的关系	42
2.3.4	物种多样性形成及维持机制	43
2.3.5	附生鸟巢蕨与地形及海拔的关系	43
2.4	本章小结	43
第3章	热带沟谷雨林鸟巢蕨生态位特征	44
3.1	材料与方法	44
3.1.1	研究地点	44
3.1.2	样地调查	45
3.1.3	数据分析	45
3.2	结果与分析	46
3.2.1	群落分类	46
3.2.2	生态位宽度、生态位重叠及鸟巢蕨附生群落树种的竞争	48
3.3	讨论	52
3.3.1	鸟巢蕨生态位特征	52
3.3.2	鸟巢蕨附生机制与生态适应性	52
3.3.3	鸟巢蕨资源保护与利用	52
3.4	本章小结	53
第4章	热带山地沟谷雨林鸟巢蕨与宿主树相关性分析	54
4.1	材料与方法	55
4.1.1	野外调查	55
4.1.2	分析方法	55
4.2	结果与分析	56
4.2.1	附生专一性分析	56

4.2.2	鸟巢蕨附生宿主树种	60
4.2.3	附生优势度对比	61
4.2.4	附生指数	61
4.2.5	鸟巢蕨在不同胸径宿主树上的分布	64
4.2.6	霸王岭与黎母山鸟巢蕨与宿主关系的比较	65
4.3	讨论	66
4.3.1	鸟巢蕨附生专一性	66
4.3.2	鸟巢蕨附生宿主选择与环境的关系	67
4.4	本章小结	68
第 5 章	热带山地沟谷雨林鸟巢蕨高位土壤特性分析	69
5.1	材料与方法	70
5.1.1	研究地区自然概况	70
5.1.2	样品采集及预处理	70
5.1.3	测定方法	71
5.1.4	数据处理	71
5.2	结果与分析	71
5.2.1	沟谷高位土壤与林下不同坡位土壤的理化特性	71
5.2.2	土壤酶活性	72
5.3	讨论	74
5.4	本章小结	75
第 6 章	鸟巢蕨对不同栽培基质的适应性	76
6.1	材料与方法	76
6.1.1	材料	76
6.1.2	方法	77
6.1.3	数据处理	78
6.2	结果	78
6.2.1	栽培基质营养元素含量测定	78
6.2.2	不同栽培基质对鸟巢蕨生长量的影响	79
6.2.3	不同栽培基质对鸟巢蕨比叶重的影响	80
6.2.4	不同栽培基质对鸟巢蕨叶绿素含量的影响	81
6.2.5	不同栽培基质对鸟巢蕨可溶性糖含量的影响	81
6.2.6	不同栽培基质对鸟巢蕨可溶性蛋白含量的影响	82
6.2.7	不同栽培基质对鸟巢蕨可溶性淀粉含量的影响	83
6.2.8	主成分分析	83
6.3	讨论	85
6.3.1	混合基质对鸟巢蕨生长的影响	85

6.3.2	基质理化性状对鸟巢蕨生长发育的影响	85
6.4	本章小结	87
第7章	海南沟谷雨林附生鸟巢蕨的营养成分分析及评价	88
7.1	材料与方法	89
7.1.1	试验材料	89
7.1.2	试验方法	89
7.1.3	蛋白质、氨基酸评价	90
7.2	结果与分析	91
7.2.1	鸟巢蕨中主要营养成分分析	91
7.2.2	鸟巢蕨中的矿物质及微量元素	94
7.2.3	鸟巢蕨中的维生素	95
7.3	讨论	95
7.3.1	野生鸟巢蕨的贮藏物质、维生素	95
7.3.2	野生鸟巢蕨的氨基酸组分	96
7.3.3	附生鸟巢蕨作为蔬菜开发的潜在价值和发展模式	96
7.4	本章小结	96
第8章	热带蕨类植物信息学研究	98
8.1	丙酮酸脱羧酶基因	99
8.1.1	家族基因鉴定	99
8.1.2	结构域的鉴定和进化树的构建	100
8.1.3	寻找含有相同结构域的江南卷柏序列	100
8.2	<i>PDC1</i> 基因不同结构域的基因鉴定	102
8.2.1	含 PF02776.17 结构域的基因鉴定	102
8.2.2	含 PF02776.17 结构域的基因进化树的构建	103
8.2.3	含 PF00205.21 结构域的基因鉴定	103
8.2.4	含 PF00205.21 结构域的基因进化树的构建	104
8.2.5	含 PF02775.20 结构域的基因鉴定	106
8.2.6	含 PF02775.20 结构域的基因进化树的构建	106
8.3	组蛋白去乙酰化酶基因	108
8.3.1	家族基因鉴定	108
8.3.2	结构域的鉴定和进化树的构建	108
8.3.3	寻找含有相同结构域的江南卷柏序列	110
8.4	液泡质子焦磷酸酶基因	112
8.4.1	家族基因鉴定	112
8.4.2	结构域的鉴定和进化树的构建	112
8.4.3	寻找含有相同结构域的江南卷柏序列	114

8.5 线粒体转录因子.....	114
8.5.1 家族基因鉴定	114
8.5.2 结构域的鉴定和进化树的构建	114
8.5.3 寻找含有相同结构域的江南卷柏序列.....	115
8.6 本章小结.....	118
参考文献	119
附录 鸟巢蕨栽培技术规程	126

第1章 概 况

全世界热带森林覆盖面积约 6.25 亿 hm^2 ，占地球面积的 5%，主要分布在赤道南北纬 $5^\circ \sim 10^\circ$ 的地区，在大陆东岸因受暖流影响，其分布可延伸至 $15^\circ \sim 25^\circ$ 。南美洲亚马孙流域是世界上最大的热带雨林区，非洲刚果盆地、几内亚湾周边国家南部、马达加斯加岛，亚洲马来半岛、菲律宾群岛南部、印度半岛西南部、斯里兰卡等地，大洋洲的澳大利亚北部、巴布亚新几内亚，以及其他太平洋岛屿国家均有热带雨林分布。热带雨林在高温多雨条件下，结构复杂、物种丰富、林层众多、终年常绿 (Myers et al., 2000)。作为地球上最繁盛的生态系统，热带森林不仅拥有高大的乔木、众多的灌丛，还有众多的附生、攀缘植物，这些物种相互依存、相互竞争，组成了热带森林多样的生态系统。热带森林物种丰富度惊人，仅热带雨林就估计有 17.5 万种植物，占全球植物种类的三分之二以上 (宋亮和刘文耀, 2011; Waide, 2011)。热带雨林最显著的现象和特征有：藤本植物、附生植物、绞杀植物、板状根、老茎生花、奇花异果等 (李振基和陈圣宾, 2011; Waide, 2011)。附生植物中有大量是高等植物，主要有兰科、天南星科、凤梨科、萝藦科和蕨类植物等。

蕨类植物是地球上最古老、种类最丰富、演化形式多样的植物，全世界有 12 000 种左右，中国有 2600 种左右，占世界蕨类总数的 22%，中国西南地区是世界蕨类分布最集中的蕨类分化中心之一，海南岛是其组成部分之一 (陆树刚, 2007)。研究证实，如今世界蕨类植物均起源于热带地区。蕨类植物的研究在近 15 年呈倍数增长，但相对于种子植物来说，研究尚显不足。蕨类植物在生长方式、生殖模式、孢子传播方式、生活类型和生活史等方面具有广泛的适应性，世界范围内蕨类植物研究的重点逐渐从温带地区转移到热带地区，从个体研究转移到系统研究层面 (Klaus et al., 2010)。

作为远古时期的优势物种，如今蕨类植物的优势地位已退让给种子植物，蕨类植物逐渐演化成低矮地被或附生植物，成为森林林冠层中丰富而重要的组成部分 (村田威夫, 2006)。林冠附生植物及其枯死、凋落、残留物是构成热带森林生态系统中生物区系、结构和功能的重要组成部分。由于过去在林冠接近技术上的限制，科学家们没有办法仔细研究林冠附生植物在生态系统结构和功能中的作用。随着近 20 年来研究技术的发展和在林冠生物多样性及其在生态系统过程中作用

的认识的深入,人们对林冠附生植物的研究也逐渐从个体水平转移到系统水平(刘广福, 2010)。

近年来林冠附生植物多样性、生物量及其生态学效应已成为国际上新兴研究领域——林冠学(forest canopy)的研究热点之一。林冠附生植物丰富的物种组成、较高的生物量、独特的生理形态特征,以及它们分布于森林与大气相互作用的关键界面的特征,使得它们在生态系统物种多样性形成及其维持机制,养分和水分循环,气候变化,指示环境质量等方面具有重要作用。蕨类植物作为林冠附生植物中的热带附生特性植物占有重要地位,是附生植物的重要组成部分之一(刘文耀等, 2006)。

海南岛热带森林属于亚洲雨林的北缘类型,是我国森林植被中区系和结构最复杂的类型,具有很高的特有性、多样性和复杂性,有十分重要的保护价值和科学意义(王伯荪等, 2005)。海南岛也是世界生物多样性研究的热点地区之一,如今却仅存为数不多的热带雨林,随着国际旅游岛建设和森林旅游的大量开发,海南有限的热带森林将受到严重的影响,因此迫切需要加强对海南热带森林的研究与保护。目前,关于海南热带森林的研究重点主要是高大乔木及附生兰花(方精云等, 2004; 蒋有绪等, 2002; 李意德等, 2002; 宋希强, 2010),但研究还不够系统和深入,针对蕨类植物尤其是附生植物与生态系统的关系尚未有系统报道(杨洁等, 2008)。

1.1 附生植物研究进展

热带森林有着独特的植物组配机制,由垂直分层组成的结构包括:树冠层、林冠层(图 1-1)、林下叶层、矮树层和地表层。林冠层指森林中地表以上所有植冠的集合,包括所有枝干、树干、叶片等和其上各种附生物及其枯死残留物(刘文耀等, 2006)。热带森林容纳了全球 50%的植物种类,有 70%~90%的物种生存于树上。林冠层中,附生植物是林冠层生态系统多样性的特征和重要组成部分,有 28 000 多种,附生植物形成独特的微生境生态系统,提供了其他物种生存的生态位。附生植物指维管束或非维管束植物,生活在其他植物(即宿主)上,如以树作为支撑,而不从宿主上直接吸取养料或水分。依据其不同的生活习性,附生植物可以分成如下几类。①按生活史时期特性分为全附生和半附生:全附生植物整个生命周期均附生;半附生植物在某个生命阶段与地面接触,成为地生植物。②按对树皮的专一性特性分为兼性附生、专一性附生和随机性附生。③按光需求特性分为阳生和阴生。④按基质附生位置特性分为枝干附生、小枝附生和分枝附生等。⑤按营养方式分为自养型附生、半自养型附生和异养型附生(Benzing, 2004; Nieder et al., 2001)。各种类均有很大区别。兰科、凤梨科、天南星科、胡椒科及蕨类植物是林冠附生植物的主要类群。林冠拥有多样化的小生境并具备镶嵌式的分布格局,附生植物有着

良好的空中环境适应能力,使其在林冠层中与其他生物间形成既竞争又共生的相互依赖的权衡关系,这些相互依赖关系已发展了数百万年,构成了生态系统的基础。生态系统中一个物种的消失可能会削弱另一物种的生存机会,一个与许多其他物种关联的关键种的消失,可能会造成整个生态系统功能的崩溃。

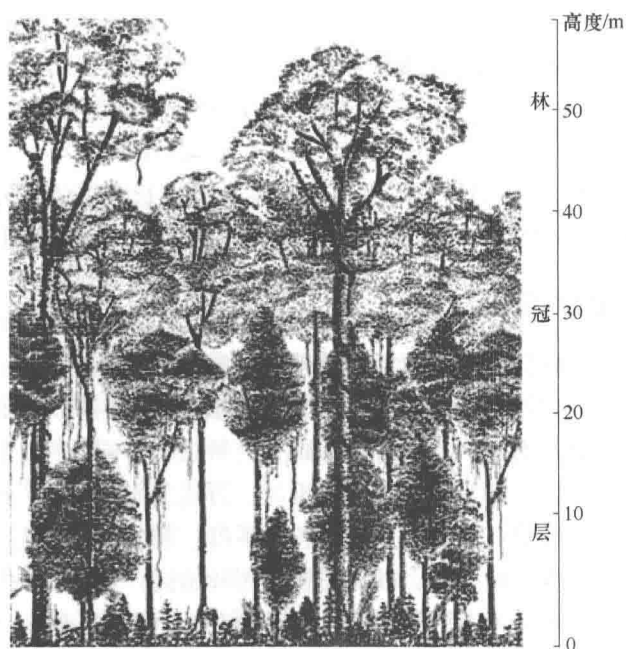


图 1-1 林冠层示意图 (仿自 <http://global.mongabay.com/cn/kids/rainforests/004.html>)

1.1.1 附生植物的概念

附生植物通常指萌发于宿主植物,生活史全部或部分时期生长在空气中,不与地面接触的植物,其养分来源于本身的光合作用,不从宿主身上摄取。因此,据其生活史和生态习性,附生植物可分为如下几类。

1.1.1.1 真附生植物

真附生植物 (holo-epiphyte, true epiphyte) 指绝对生活在附生环境里,整个族群的生活史全部在空中进行,未与地面接触的植物。

1.1.1.2 半附生植物

半附生植物 (hemi-epiphyte) 生活史的某一阶段与地面有联系,根据联系发生的时段,又可分为以下两种。

(1) 初级半附生植物 (primary hemi-epiphyte) 这类植物幼苗萌发于宿主植物树皮上,在成株后,根部渐渐伸入地面土壤中,成为地生植物,代表植物是

热带地区的榕属植物 (*Ficus* spp.), 这类植物长大后以其茎部缠绕宿主植物致其死亡, 称为植物绞杀现象。

(2) 次级半附生植物 (secondary hemi-epiphyte) 这类植物在生活史前期是地生植物, 种子萌发在地表土壤中, 借气生根攀缘至宿主植物, 长大后, 与地面联系的根部逐渐老朽腐烂, 成为真正的附生植物。许多天南星科的攀缘植物都属于这类生活型, 如柚叶藤、桫欏藤等。

1.1.1.3 兼性附生植物

某些种类植物中的一部分是附生植物, 其余可生长在坡边、岩壁、倒木等具有浅薄土壤的地生环境中, 称为兼性附生植物 (facultative epiphytes)。

1.1.2 附生植物种类

附生植物的种类比较丰富, 包括低等植物和高等植物。据统计, 全世界约有附生植物 65 科 850 属 3 万种。附生蕨类植物常见的有铁角蕨科的鸟巢蕨, 水龙骨科的瓦韦、星蕨、书带蕨、石韦、水龙骨等; 附生兰科植物有蝴蝶兰、牡丹金钗兰、秘兰、金钗石斛、金石斛、虎头兰、流苏贝母兰、万代兰等; 附生苔藓植物主要优势种类有东亚鞭苔、小叶鞭苔、齿边广萼苔、树平藓、刺果藓、青毛藓、小蔓藓、尖喙藓等; 此外还有地衣类的松萝, 杜鹃花科的凹叶越橘, 苦苣苔科的生长果藤等, 桑科的榕树、雀榕、白榕, 天南星科的仙叶藤等 (利子, 2007; Rebecca and Jan, 2009)。

众所周知, 在植物界中植物种类的分布具有梯度特征, 从低纬度的赤道附近到高纬度的温带和两极, 由于温度和降雨量的逐渐降低趋势, 单位面积的物种丰富度和数量具有逐渐减少的趋势。附生植物也遵循此规律, 从赤道向北, 附生植物的种类和数量都有减少的趋势 (林勇明等, 2009; 沈泽昊等, 2000)。在热带原始雨林中, 附生植物覆盖在高大乔木湿漉漉的树干上, 而温带森林的乔木树干上则很少看到这种附生植物。除了南、北两极, 世界各地几乎都能见到附生植物, 甚至在沙漠里也有其踪迹, 如在墨西哥沙漠中生长的空中凤梨。由于附生植物喜生长在高温多湿的地区, 因此随着海拔的升高, 附生现象有逐渐减少的趋势 (利子, 2007)。

1.1.3 附生植物多样性

据估算, 全球约有 10% 的植物是附生植物, 热带地区的附生植物种类占维管束植物种类的四分之一 (Nieder et al., 2001)。丰富的多样性及林冠生存的适应性使附生植物广泛分布于热带和温带地区的天然林和人工林中, 然而, 其全球附生格局尚未所知。例如, 温带地区的研究相比较热带地区, 更着眼于附生树皮的作用, 这种附生现象的差异性在几个地区 (Moller and Leon, 1999; Boegner, 1999) 及不同类群附生物种 (Galloway, 1992) 中均有所证实。热带地区的附生植物附

生特性更多样、物种更丰富,相关研究也更多,如研究人员在委内瑞拉卡波那拉森林中一株 50 m 高的罗汉松 (*Decussocarpus rospigliosii*) 树上发现了 66 种全附生植物,而在赞比亚森林中的宿主树上仅发现 14 种植物附生 (Chomba et al., 2011)。植物类群及附生类群之间的分布也有差异,约 2.5 万种维管束附生植物中,80% 是单子叶植物 (Benzing, 1990),蕨类植物、被子植物和裸子植物占其余的 20%,而最大植物类群的菊科、豆科和禾本科很少或没有附生现象 (Benzing, 2004)。关于非维管束植物中苔藓植物的研究较少,其全球分布格局、丰富程度及附生特性需要进一步研究和了解。

1.1.4 附生植物的作用

附生现象是植物对大自然的一种进化适应,植物的生命力很强,其种子只要遇到合适的条件就能生根、发芽。附生现象的发生须具备种源、腐殖质(土壤)、水分等因素,当种子被风吹起或通过鸟类传播时,偶然落在符合生存条件的活树或枯萎的树干上就成长为附生植物 (Benzing, 2004)。在热带雨林中,植物生长茂密,由于物种之间对阳光的争夺比较激烈,附生植物通过附着在高大的树木上可较易获取来之不易的光照,附生植物在形态和生理上已形成非常适应这种环境的特性,如鸟巢蕨的形态似鸟巢,可以截留尽量多的雨水及枯落物、鸟粪等,海绵状的根部土壤可储存水分并提供营养物质,可为其他植物的生长创造特化条件 (中国科学院中国植物志编辑委员会, 1999)。

在生态系统中附生植物具有多方面的生态功能,对森林生态系统多样性的形成及其维持、养分和水分循环都有一定的作用。另外,附生植物对环境变化还具有指示作用等。人类活动会影响附生现象的存在,人类活动频繁的地方,附生现象会大大减少,甚至消失,这也是附生植物对环境质量具有指示作用的原因之一 (宋亮, 2011)。

1.2 蕨类植物生活史与生存策略

蕨类为低等的维管束植物,依其生活的环境可分为陆生和水生。以孢子来繁殖的是隐花植物 (村田威夫, 2006)。蕨类植物的生活史常由两种不同世代连接而成:一个是体积较大、具有双套染色体的孢子体世代;另一个是体积微小、只有单套染色体的配子体世代,二者相互交替的过程称为“世代交替”。拥有世代交替的生活史,是蕨类的重要特征之一 (郭城孟, 2010)。两者间可用箭头连接成如下的结果:孢子体→孢子,配子体→配子,而根据观察孢子又可发育为配子体,配子(精子及卵子)又可互相结合发育为胚(幼孢子体),蕨类植物的生活史(世代交替)如图 1-2 (陆树刚, 2007) 所示。

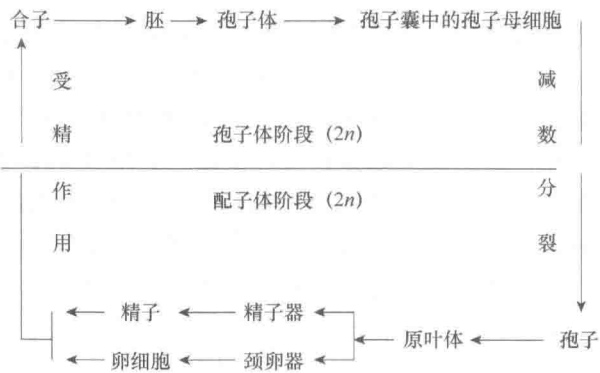


图 1-2 蕨类植物生活史

孢子成熟后，孢子囊由唇细胞处开裂，由弹性环将孢子弹出，随风飘散。孢子落在适宜环境中便开始生长，成为仅有单层细胞的配子体（gametophyte），也称原叶体（村田威夫，2006）。配子体中有藏卵器及藏精器，每一藏卵器中有一个卵子，每一藏精器中有许多具有鞭毛的精子，精子需借水才能与卵子结合。精卵结合后发育成胚再长成幼孢子体。配子体染色体为单倍体，由原叶体下方的假根进行吸收水分及养分的功能，配合叶绿素进行光合作用，让配子体逐渐成长，在发育成熟时配子体会产生藏卵器（archegonium）与藏精器（antheridium），藏精器中的精子以水为媒介游至藏卵器中与卵结合，成为具有双倍体的合子（zygote）。合子经由细胞分裂逐渐成长壮大，成为幼孢子体后，逐渐成长为成熟个体，再产生孢子，再一次开始蕨类植物世代交替的过程，如此周而复始的配子体世代与孢子体世代的交互替换，是蕨类植物生活史最特别的一部分（陆树刚，2007）。鸟巢蕨的生活史如图 1-3 所示。

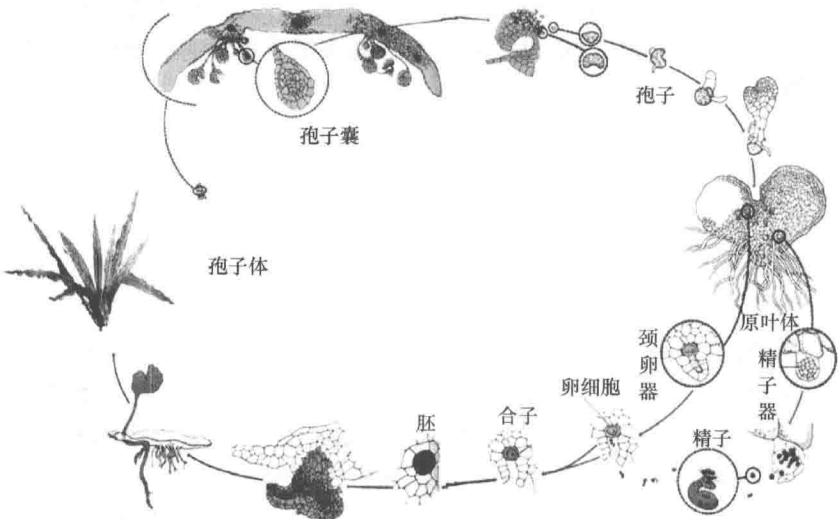


图 1-3 鸟巢蕨生活史（改编自陆树刚，2007）

蕨类的叶背常可见如虫卵状的孢子囊群，是肉眼可见的构造单元。有的种类的孢子囊群有孢膜保护，孢子囊群由多个孢子囊集结而成，其基座称为孢子囊托。孢子囊大小如灰尘一般，用肉眼不易看到。每个孢子囊在正常情况下会具有 64 个孢子，这是孢子母细胞在减数分裂的过程中分裂 6 次所得到的结果。孢子比起孢子囊更不容易用肉眼看到，它们随着气流无所不在地散布于各地。蕨类的孢子较适宜生长在潮湿的环境，一棵蕨类植物所产生的数亿个孢子，可能只有几个能够存活，这是近代蕨类的生存策略之一：将孢子变小，将数量变多，分散风险地将孢子分批释放出去，在传播的过程中可以脱离水的控制 (Klaus et al., 2010)。真蕨类的配子体通常为心形，在心形尖端常生长着假根，因为配子体没有维管束，其根与孢子体的根在结构上并不一样，但具有相似的功能。在假根之间可发现圆球形突起的藏精器，而在心形配子体凹入处附近可找到外形似长颈瓶的藏卵器。前述的假根、藏精器、藏卵器都生长在配子体的背面，紧贴地面，如此精子才可利用配子体与地面之间的水膜游至藏卵器，再由其颈部进入继而与卵子结合，因此，蕨类植物通常必须生长在潮湿环境中。高等植物的胚胎外有硬壳保护，有些硬壳内还储存有养分丰富的各种组织，以备胚胎发育所需，蕨类植物则没有。种子植物出现在地球上之后，蕨类植物即失去优势地位。蕨类的胚胎一形成就必须面对外在的环境压力，无法像种子植物的种子一样，可利用休眠方式等待适当的时机来临。蕨类的胚胎长大以后，就形成蕨类植物 (村田威夫, 2006)。

1.3 鸟巢蕨研究进展

鸟巢蕨 (bird's nest fern) 是铁角蕨科 (*Asplenium*) 巢蕨属 (*Aspleniaceae*) 植物的总称，分布于热带、亚热带和温带雨林中，中国主要分布于华南及西南地区 (中国科学院中国植物志编辑委员会, 1999)。鸟巢蕨是多年生常绿植物，根茎粗短，直立，附生一大团气根，株高 100~150 cm，叶片宽大，自圆形基座长出，丛生于短根状茎的顶端，两面亮绿色，有光泽，叶柄短，形似鸟巢，故称为鸟巢蕨 (中国科学院中国植物志编辑委员会 1999; 叶德铭和李晖, 1989)。在我国台湾，鸟巢蕨被称为山苏 (郭城孟, 2010)。

1.3.1 鸟巢蕨分布

巢蕨组有 16 个形体相近的种，分布于热带地区，绝大部分生长在亚洲热带雨林中，大洋洲及南太平洋岛屿有 3~4 种。该组的模式种鸟巢蕨 (*Aspleniaceae nidus*) 分布相对广泛，东至夏威夷群岛和亨德森岛，西南至马达加斯加岛和东非大陆 (肯尼亚和赞比亚)，北至日本南部，南至澳大利亚的新南威尔士。《中国植