

中国水龙骨目（真蕨目）植物 孢子形态的研究

Spores of Polypodiales (Filicales) from China

王全喜 戴锡玲 编著
WANG Quan-Xi DAI Xi-Ling

内 容 简 介

本书利用扫描电镜对我国产水龙骨目(真蕨目)47科156属674种19变种2变型以及国外产17种蕨类植物的孢子形态进行了观察,并利用透射电镜对其主要类型的孢子壁层结构进行了研究,记述了每种植物孢子的主要特征,从孢子形态的角度分析了种、属间的关系;根据孢子的裂缝类型、外壁和周壁的结构以及表面纹饰将中国水龙骨目的孢子形态划分为33个类型;对中国水龙骨目植物的孢子形态与系统演化关系进行了探讨。本书是我国利用电子显微镜系统细致而深入地研究蕨类植物孢子形态的著作,多数种类的扫描电镜下形态观察属于首次,是孢粉学及其蕨类植物分类与系统发育研究领域中有重要价值的参考书。本书内容丰富、条理清晰、文字简洁、照片清晰,便于读者理解和识别孢子的纹饰和细部特征。

本书可作为生物、农林、地理、地质、古生物、医学和刑侦等相关专业的高等院校、科研院所的师生和科研人员的参考书。对其他植物爱好者也有参考价值。

图书在版编目(CIP)数据

中国水龙骨目(真蕨目)植物孢子形态的研究 / 王全喜,戴锡玲编著. —北京:科学出版社,2010
ISBN 978-7-03-029240-7

I. ①中… II. ①王…②戴… III. ①真蕨目—研究—中国
②古植物学—孢子植物—研究—中国 IV. ①Q949.36②Q914.81

中国版本图书馆CIP数据核字(2010)第200766号

责任编辑:朱 灵 陈 露 / 责任校对:刘珊珊
责任印制:刘 学 / 封面设计:殷 靓

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>

南京展望文化发展有限公司排版

常熟市华通印刷有限公司印刷
科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2010年11月第 一 版 开本:889×1194 1/16

2010年11月第一次印刷 印张:17

印数:1~800

字数:524 000

定价:158.00 元

Spores of Polypodiales (Filicales) from China

WANG Quan-Xi DAI Xi-Ling

Supported by

the National Natural Science Foundation of China (39470067)

and

Leading Academic Discipline Project of Shanghai Municipal Education
Commission (J50401)

Science Press
Beijing

20 世纪 80 年代末,美国蕨类植物学家 Alice F. Tryon 告诉我,她们的 *Spores of the Pteridophyta* 即将出版,同时不无遗憾地说,“可惜取自中国的材料很少”。我当时想,中国是世界上蕨类植物最丰富的国家之一,由秦仁昌教授开创的中国蕨类植物研究成果辉煌,可惜我国大陆尚无利用电镜扫描技术从事蕨类孢子研究的专门人才。但时隔不久却欣慰地发现,王全喜博士有志于此项工作。

应用扫描电镜对蕨类植物孢子细微结构所进行的研究,对分类学和系统发育研究极具意义。但要完成我国的这部分内容,却称得上是一项艰苦的大工程。

王全喜博士从 1994 年立题到 1999 年,在他的同事和同学的紧密配合下,到中国科学院植物标本馆、贵州省生物研究所蕨类植物标本室以及国内许多标本馆收集孢子;去野外采集;开展细致、繁重的电镜室操作,其精力、体力的耗费令常人难以想象。

水龙骨科是蕨类植物中最大的类群,其种类数占蕨类植物总数的 90%,本书作者利用扫描电镜技术,对本目 47 科 156 属 700 余种和变种的蕨类孢子形态进行了观察,为水龙骨科的系统分类和孢粉学研究积累了重要资料。在大量观察的基础上,依据扫描电镜观察的形态,对孢子表面纹饰描述特征术语进行了补充和修订;根据孢子裂缝类型、外壁和周壁的结构以及表面纹饰将中国水龙骨科的孢子形态划分为 33 个类型;并研究了其形态特征的演化及与系统分类之间的关系,从孢子形态上分析了种间、属间的亲缘关系;从孢粉学的角度对秦仁昌蕨类植物分类系统的合理性作了探讨。所有这些大胆的探索都具有创新价值。

本书是利用电镜技术对中国蕨类植物孢子形态作系统研究的先导,是作者辛勤劳动的硕果,相信它必将推动我国蕨类植物研究事业和相关学科向纵深发展,同时还期盼《中国蕨类植物孢子形态研究》早日问世。

王培善

2010 年 10 月

序

1 前言 1

- 1.1 中国蕨类植物研究概况 1
- 1.2 孢粉学研究历史及其发展 4
- 1.3 国外蕨类植物孢子形态学的研究历史及发展 5
- 1.4 中国有关蕨类植物孢子形态的研究概况 6
- 1.5 本书的内容和目的 7

2 材料和方法 8

- 2.1 材料来源 8
- 2.2 扫描电镜的材料制备和观察 8
- 2.3 透射电镜的材料制备和观察 8
- 2.4 孢子特征的描述和术语 9
- 2.5 科属排列顺序和记述 9

3 水龙骨目植物孢子形态特征和术语 10

- 3.1 孢子的形态 10
- 3.2 孢子的大小 11
- 3.3 孢壁的结构 11
- 3.4 表面纹饰 11

4 中国水龙骨目植物孢子形态特征 14

- 4.1 瘤足蕨科 Plagiogyriaceae 14
- 4.2 里白科 Gleicheniaceae 15

4.3	莎草蕨科 Schizaeaceae	16
4.4	海金沙科 Lygodiaceae	16
4.5	膜蕨科 Hymenophyllaceae	18
4.6	蚌壳蕨科 Dicksoniaceae	21
4.7	桫欏科 Cyatheaceae	21
4.8	稀子蕨科 Monachosoraceae	23
4.9	碗蕨科 Dennstaedtiaceae	24
4.10	鳞始蕨科 Lindsaeaceae	25
4.11	竹叶蕨科 Taenitidaceae	26
4.12	姬蕨科 Hypolepidaceae	27
4.13	蕨科 Pteridiaceae	27
4.14	凤尾蕨科 Pteridaceae	28
4.15	卤蕨科 Acrostichaceae	32
4.16	光叶藤蕨科 Stenochlaenaceae	33
4.17	中国蕨科 Sinopteridaceae	33
4.18	铁线蕨科 Adiantaceae	41
4.19	水蕨科 Parkeriaceae	43
4.20	裸子蕨科 Hemionitidaceae	43
4.21	车前蕨科 Antrophyaceae	46
4.22	书带蕨科 Vittariaceae	47
4.23	蹄盖蕨科 Athyriaceae	49
4.24	肿足蕨科 Hypodematiaceae	66
4.25	金星蕨科 Thelypteridaceae	66
4.26	铁角蕨科 Aspleniaceae	79
4.27	睫毛蕨科 Pleurosoriopsidaceae	86
4.28	球子蕨科 Onocleaceae	87
4.29	乌毛蕨科 Blechnaceae	88
4.30	岩蕨科 Woodsiaceae	89
4.31	球盖蕨科 Peranemaceae	91
4.32	鳞毛蕨科 Dryopteridaceae	93
4.33	叉蕨科 Aspidiaceae	101
4.34	实蕨科 Bolbitidaceae	104
4.35	藤蕨科 Lomariopsidaceae	104
4.36	舌蕨科 Elaphoglossaceae	105
4.37	肾蕨科 Nephrolepidaceae	105
4.38	条蕨科 Oleandraceae	106
4.39	骨碎补科 Davalliaceae	106
4.40	雨蕨科 Gymnogrammitidaceae	107
4.41	双扇蕨科 Dipteridaceae	107
4.42	燕尾蕨科 Cheiropleuriaceae	108
4.43	水龙骨科 Polypodiaceae	108
4.44	槲蕨科 Drynariaceae	118

4.45	鹿角蕨科 <i>Platyneriaceae</i>	119
4.46	禾叶蕨科 <i>Grammitidaceae</i>	119
4.47	剑蕨科 <i>Loxogrammeaceae</i>	121

5 中国水龙骨科植物孢子形态主要类型及其演化 123

5.1	中国水龙骨科植物孢子形态主要类型	123
5.2	蕨类植物孢子形态特征的演化趋势	129
5.3	中国水龙骨科植物孢子类型的演化路线	130

6 中国水龙骨科植物孢子形态与系统分类的关系 132

6.1	关于瘤足蕨科、里白科、莎草蕨科和海金沙科	132
6.2	关于凤尾蕨科、竹叶蕨科、中国蕨科、裸子蕨科、卤蕨科、铁线蕨科、水蕨科、蕨科和光叶蕨科	132
6.3	关于碗蕨科、鳞始蕨科、稀子蕨科和姬蕨科	133
6.4	关于桫欏科、蚌壳蕨科和膜蕨科	133
6.5	关于书带蕨科、车前蕨科和睫毛蕨科	134
6.6	关于铁角蕨科、蹄盖蕨科、岩蕨科、球盖蕨科、乌毛蕨科、金星蕨科、肿足蕨科、鳞毛蕨科、球子蕨科和叉蕨科	134
6.7	关于骨碎补科、肾蕨科、雨蕨科和条蕨科	135
6.8	关于藤蕨科、实蕨科和舌蕨科	135
6.9	关于水龙骨科、槲蕨科、鹿角蕨科、禾叶蕨科和剑蕨科	136
6.10	关于双扇蕨科和燕尾蕨科	136

图版 I-CXIII 139

参考文献 253

后记 261

1.1 中国蕨类植物研究概况

蕨类植物是苔藓植物与种子植物之间的过渡类群。它具有明显的世代交替,孢子体发达,配子体退化,两者都能独立生活。蕨类植物约有 12 000 种,广布于世界各地,以温带和热带为分布中心。我国是蕨类植物种类最多的国家之一,约有 2 500 种,主要分布在西南、华南,尤以云南为最多,号称蕨类植物王国。蕨类植物不但在植物界的演化位置上有着重要意义,而且还有许多经济价值,可以成为医药、食品、工业、农业、工艺品的原料,也是水土保持的优良植物,还可以作为土壤、气候、矿物质的指示植物和重要的观赏植物。因此,对蕨类植物进行多方面、深入的生物学基础理论和应用研究有着极其重要的意义。

蕨类植物的研究历史源远流长。我国历史上对蕨类植物的认识可以追溯到周代,周代的《诗经》、汉代的《神农本草经》、唐代李世绩与苏恭的《唐本草》(659)、宋代马志的《开宝本草》(974)、明代李时珍的《本草纲目》(1596)、清代吴其浚的《植物名实图考》(1848)等著作中都有蕨类植物食用或药用的记载。但总的来说,历史上有关蕨类植物的记载为数并不多,而且在研究方法上一直采用以用途来分类,并未跃升到亲缘关系的研究,就算是清代吴其浚的著作也只是本草的著作,不能认为是现代的植物分类学著作。

对我国蕨类植物真正的研究始于林奈(Carl Linne),在他的经典著作《植物种志》(*Species Plantarum*, 1753)一书中,系统地记述了当时已知的世界各地的植物,其中记载了 17 属 213 种蕨类植物,也包括了在中国广东所采的蕨类植物 10 种(实为 9 种)。这是中国蕨类植物第一次出现在国际科学文献中。

在 19 世纪中叶以后,欧洲一些资本主义国家派遣了大批人员在我国各地采集了大量的标本,其中包括丰富的蕨类植物。1861 年,英国植物学家 G. Bentham 的《香港植物志》(*Flora Hongkongensis*)一书中,记载了香港及九龙半岛的蕨类植物 23 属 81 种。1905 年,丹麦蕨类植物学家 Carl Christensen 发表《蕨纲植物索引》(*Index Filicum*),其中列有 477 种我国的蕨种(不包括拟蕨类)。在 1906~1934 年,又先后发表了 3 册《蕨纲植物索引补遗》,其中又列入我国蕨类植物 533 种。与此同时许多学者也发表了有关中国蕨类植物的论文,如 H. Christ(瑞士)、J. G. Baker(英国)、A. Franchet(法国)、L. Diels(德国)、E. B. Copeland(美国)、C. Christensen(丹麦)和 B. Hayata(日本)等。1911 年,英国驻香港海军军医 C. G. Matthew 曾在林奈学会的《植物学报》上发表了《中国蕨类植物名录》(*Enumeration of Chinese Ferns. in Journ. Linn. Soc. Bot. vol 39*),报道了我国蕨类植物 910 种。自从林奈起至 20 世纪 30 年代这 180 年中,中国蕨类植物全部被外国人所研究。这期间,各国学者用拉丁、英、法、德、日、俄 6 种文字发表了与我国蕨类植物有关的长短论文约 250 篇,报道了我国蕨类植物 1 000 多种,其原始资料和模式标本全部流失在国外。

中国人系统地研究我国的蕨类植物是从秦仁昌开始的。1926 年,秦仁昌选择了我国蕨类植物作为终生研究的课题,在一无所知和一无所有和一无所知的情况下开始了准备工作。他在江苏、浙江、安徽、湖北、内蒙

古、甘肃、青海、广西、广东等地广泛采集标本,同时搜集有关文献资料。1929年春,秦仁昌到国外去学习考察,他先后到了丹麦的哥本哈根、瑞典、英国以及柏林、巴黎、维也纳、布拉格等地查阅蕨类植物标本和搜集文献资料。1932年秦仁昌回国后,将这些资料综合整理,修订了他于1930年编写的《中国蕨类植物志初稿》(*Monograph of Chinese Ferns. Ms.*)。此书稿约80万字,记载了11科86属1200多种,是早期研究我国蕨类植物比较完整的资料,为我国蕨类植物研究最早的两本专著之一。

秦仁昌回国以后,首先选择了蕨类植物中最大的类群之一的鳞毛蕨属(广义)进行研究,于1936~1938年完成了《中国与印度及其邻邦产鳞毛蕨属之正误研究》(*A Revision of the Chinese and Sikkim-Himalayan Dryopteris with Reference of Some Species from Neighbouring Regions*)一文,此文分10部分,约30万字,它第一次清晰地阐明了这群植物的亲缘关系和系统发育。随后,他把研究范围从鳞毛蕨属扩展到经典的“水龙骨科”,这是当时蕨类植物学中难度最大的课题。经典的“水龙骨科”包含1万种以上,约占全世界蕨类植物总数的90%以上。经过多方面的深入研究,于1940年在*Sunyatsenia*第五卷上发表了另一篇重要论文《水龙骨科的自然分类》(*On Natural Classification of the Family "Polypodiaceae"*)。秦老按照新的分类原则,根据形态学和解剖学的特征,参考了系统发育的理论,把多谱系的水龙骨科(广义)分列为33科、249属,归纳为5条进化线,比较清晰地显示出水龙骨科的进化过程,这是世界蕨类植物系统分类发展史上的一个巨大突破,使蕨类植物分类系统的研究进入了一个新的阶段。这个新的分类方法就是国际上通称的“秦仁昌系统”。这个系统使我国蕨类植物学家在国际上赢得了一个新的地位,秦仁昌为祖国赢得了荣誉。由于他对蕨类植物分类系统研究的卓越贡献,1940年荣获荷印隆佛氏生物学奖金。

在20世纪20年代,我国植物形态学家张景钺研究了蕨的根状茎的形态,于1927年发表了重要论文*Origin and Development of Tissues in Rhizome of Pteris aquilina*,这也是我国植物形态学的最早文献。

我国蕨类植物学研究早期的另一本专著是吴印禅的《广西瑶山水龙骨科植物》(*Polypodiaceae Yaoshanensis Kwangsi. 1932*)。此书全面论述了大瑶山蕨类植物的区系组成及地理分布概况,并附有164幅精确的插图。

1949年后,蕨类植物学也和其他学科一样开始发生了变化。1954年,秦仁昌发表了《中国蕨类植物科属名词及分类系统》一文,提出了我国蕨类植物新的分类系统,使我国蕨类植物标本管理有了统一的规范,大大便于后来各方面工作的开展。中国蕨类植物学的研究也逐步由分类学扩展到形态解剖学、细胞学、孢粉学、生态学、植物地理学、古蕨类、园艺等方面,开展多学科的综合研究,发表了一批成果。在20世纪50年代,傅书遐编著了《中国蕨类植物属志》(1954)和《中国主要植物图说(蕨类植物门)》(1957)两本书。70年代以后,《秦岭植物志》第二卷(1974)、《中国蕨类植物孢子形态》(1976)、《蕨类植物名词及名称》(1982)相继出版。1978年秦仁昌又发表了《中国蕨类植物科属的系统排列和历史来源》这一重要论文。文中对错综复杂的蕨类植物系统发育问题作了更深入的探讨,用新的研究成果修订和补充1940年与1954年的分类系统。1978年系统包括了蕨类植物门中产于中国的全部科属,将蕨类植物门分为5个亚门、63科、223属,阐明了科、属的起源及其演化关系。该成果对当代蕨类植物,特别是分布于亚洲的蕨类植物的一些重大分类学问题进行了评论,提出了一个新的中国蕨类植物分类系统,该系统比诸旧的蕨类植物分类系统更为合理,得到国际蕨类学界的普遍重视,在植物志的编著和标本馆标本系统排列上已得到广泛应用,也奠定了中国蕨类植物研究在国际学术界的地位。该成果于1993年获国家自然科学一等奖,是我国植物学研究获得的最高奖项之一。在此基础上,吴兆洪等(1991)出版了《中国蕨类植物科属系统》一书,此书在秦仁昌1978年系统上稍作修订,全面地介绍了我国蕨类植物63科223属的特征、分布等方面的资料,是对我国蕨类植物研究阶段性总结,是蕨类植物研究和教学方面的重要参考书。

《中国植物志》的蕨类植物门的编写工作是解放后我国蕨类植物工作者所从事的重要工作,在《中国植物志》中,蕨类植物门被安排在第二至第六卷,共计10册,1959年出版了《中国植物志》第二卷,1990年出版了《中国植物志》第三卷第一分册,1999~2004年,其余卷册也陆续出版。在此期间《广州植物志》、

《东北草本植物志》、《海南植物志》、《秦岭植物志》、《安徽植物志》、《江苏植物志》、《福建植物志》、《西藏植物志》、《内蒙古植物志》、《四川植物志》、《台湾植物志》、《江西植物志》、《湖南植物志》、《贵州蕨类植物志》等包括蕨类植物门的地方志也相继出版。这标志着我国蕨类植物经典分类方面的工作已告一段落。

随着蕨类植物分类学的发展,蕨类植物学其他领域的研究也逐渐开展起来。在形态解剖研究方面,严楚江 1953 年写成了《蕨类植物形态学》一书,后来,其内容包含在他 1959 年出版的《孢子植物形态学》一书中;60 年代,张芝玉也发表了一篇重要的论文《原始莲座蕨属的形态研究及其与莲座蕨属的关系的探讨》。

在植物地理学方面的论文有《喜马拉雅-东南亚水龙骨科植物的分布中心》(1979)、《西藏蕨类植物区系的特点及其与喜马拉雅隆升的关系》(1980)、《四川蕨类植物地理特点,兼论“耳蕨-鳞毛蕨类植物区系”》(1984)、《贵州荔波蕨类植物》(1985)等。

在蕨类植物生态学方面,除侯学煜的《贵州省的蕨类植物的生态调查》(1954)、《贵州省及其邻近地区的蕨类植物生态环境的初步观察》(1957)外,还有朱维明的《玉龙山蕨类植物的垂直分带和生态的初步观察》(1962)和裘佩熹的《黄山的蕨类植物》(1965)以及王铸豪的《海南蕨类植物的生态特点》(1983)等。

在孢粉学方面,有关蕨类植物孢子形态的研究工作最早是张玉龙(1963)在《植物学报》上发表的《剑蕨属的孢子形态的研究》一文。1976 年,中国科学院植物所古植物室孢粉组出版了《中国蕨类植物孢子形态》一书,这是我国蕨类植物孢子研究中的阶段性成果,为蕨类植物系统发育和孢粉学的研究提供了宝贵的基础资料。20 世纪 70 年代以后,有关蕨类植物孢子扫描电镜方面的研究开始出现,目前已发表一些相关文章。

在配子体发育的研究方面,哈尔滨师范大学的包文美在东北蕨类植物配子体的发育、形态结构和性器官的性状等方面取得的成果,为蕨类植物的系统发育研究提供佐证。

细胞学的工作大量集中在北京(植物研究所王中仁等)。蕨类植物细胞学除了资料性的染色体普查工作外,主要任务是通过杂交实验方法进行种的分类,把经典分类学提高到应有的水平。

进入 21 世纪以来,随着我国研究生教育的发展,一大批青年工作者加入到蕨类植物的研究队伍中,在蕨类界老一辈和导师的指导与带领下,使得我国蕨类植物研究工作迅速发展,在中外学术刊物上发表的论文近千篇,大致可以归纳为以下几个方面:

蕨类植物系统分类仍是近年来的研究重点,中国科学院植物研究所、云南大学、中科院昆明植物研究所、西北大学等是主要研究力量。主要涉及国内和地区蕨类植物的增补和新资料,属及属下分类单位的修订等。在经典分类学研究的基础上,借助于细胞学、孢粉学、分子生物学的手段进行专科专属的系统分类的研究逐渐增多,在鳞毛蕨科、蹄盖蕨科、水龙骨科等领域取得了一些突出的成绩。

区系地理和生态也是近年来研究的重点内容,发表论文也较多,主要的研究工作包括:海南岛,云南云岭、哀牢山、西双版纳热带雨林,贵州梵净山、红水河谷,四川巴山、金佛山,广西大瑶山,陕西太白山、大木山,广东新会的古兜山、深圳大鹏半岛,浙江天目山等区域。

在配子体发育和种质资源保育方面,以中科院植物研究所、哈尔滨师范大学、深圳仙湖植物园等单位开展了大量的工作,在蕨类植物种质资源库建立,水韭栽培,蕨类植物的引种保护等方面取得了显著成效。

孢粉学和生殖生物学:上海师范大学及其合作者近年来在蕨类植物孢子形态和孢壁发育、蕨类植物有性生殖过程中性细胞的超微结构变化等领域开展了大量研究,发表了一系列论文,形成了自己的特色,丰富了蕨类植物的研究内容。

资源利用:近年来在蕨类植物资源与利用领域发表的文章最多,涉及经济蕨类的资源调查、组织培养和快速繁殖技术、有效物质的提取和检测(主要是多糖和黄酮类物质)、食用蕨类作为山野菜的研究、观赏蕨类及其在园林绿化中的应用等方面,为蕨类植物的开发利用提供了丰富的资料。

除此之外,在蕨类植物的植物化学、数量分类学、古植物学以及应用方面也做了一些工作,发表了一

些文章,在此不一一列举了。

虽然我国在蕨类植物学各方面做了一些工作,取得了一些成绩,但与国际上的差距还很大,尤其在蕨类植物生物学方面的研究,还需要做大量的工作。

1.2 孢粉学研究历史及其发展

人们对花粉的认识,已有几千年的漫长历史。早在三四千年以前,东方民族就将人工传粉的先进方法运用到农业生产实践中。在我国,6世纪的《齐民要术》一书中,就有“即放勃,拔去雄,若未放勃去雄者,则不成子实”之说。明代李时珍的《本草纲目》中也有“思邈曰,七月勿食生蜜,令人暴下霍乱”的记述。由此可见,我们的先辈对花粉早有认识。

国外关于花粉的最早记载应追溯到 Hammurabi 时期,在 Assgrian 国王居住宫殿的砖石上,就有海棠授粉的雕刻画。早在 16 世纪,Turner 研究草本药物时,记载了花粉(Floure),这些金黄色的粉末是植物中最微妙的部分。1739 年,James Logan 进行玉米授粉的实验研究,并初步认识了昆虫在授粉中的媒介作用。1820 年,法国著名植物学家 Turpin 和意大利科学家 Amici 同时各自独立地发现了植物花粉管的存在。18 世纪中叶,Koelreuter 明确地阐明了花粉粒的结构,并得出结论:花粉是被坚韧且具弹性的薄膜包围着 2~3 个细胞组成的。到了 19 世纪末,花粉中最后的秘密被揭开了——发现了植物精子。

孢粉学作为一门新兴边缘学科问世是 20 世纪 40 年代的事。1944 年前后,Hyde 和 Williams 等首次提出孢粉学这一名称,它是一门介于古植物学、植物分类学和地质、地理等学科之间的新兴边缘科学,它研究古今植物的孢子和花粉的形态、分类、数量统计、孢粉组合等。最初它的研究范围只限于花粉的形态大小、表面纹饰、外壁层次、超微结构以及沟孔关系等,一般不涉及细胞的内含物。随着孢粉学的飞速发展,尤其是新技术、新方法的广泛应用,使它的研究范围大大扩大了。

从孢粉学的问世,到孢粉分析的广泛应用,简要地概括为三个发展阶段:

孢粉形态学阶段:从 19 世纪到 20 世纪初期,主要对现代植物的孢粉形态进行描述,很少涉及生产实际问题,而化石孢粉的研究,则是在 19 世纪中叶才开始的。

孢粉分析的产生:最早涉及化石孢粉的是 Ehrenberg 和瑞士地质学家 J. Friih。1916 年,北欧孢粉学家 L. F. Post 采用孢粉分析的新方法研究泥岩沼泽,成为孢粉分析的奠基人。1935 年, R. Wodehouse 的《花粉粒》一书问世。1933 年, A. C. Ibrahim 发表了化石孢子-花粉的命名原则和分类系统。1937 年,那乌莫娃进一步提出孢子分类法。1954 年, Potonei 和克伦鲁在总结前人工作的基础上,提出了一个孢粉形态的人为分类方案,直到现在还被人们广泛采用。1947 年,瑞典著名孢粉学家 G. Erdtman 根据现代孢粉形态,也提出了一个人为命名原则和分类系统。1943 年, Erdtman 的《花粉分析入门》和前苏联出版的《花粉分析》(1950)及《化石孢子-花粉分析及其在古地理学上的应用》(1948)等著作,都是孢粉分析工作者的重要参考书。

孢粉分析的深入发展阶段:第二次世界大战以后,孢粉分析不但大量应用于煤田地质研究,而且进一步广泛应用于生物地层学上。此时孢粉分析的范围,已从最初主要应用于研究泥炭扩展到对灰岩、砂岩和泥岩甚至有机岩进行孢粉分析,以后,逐渐应用到古地理、古气候、古植被以及第四纪地质的研究上,孢粉分析成为找油、找气、找矿、找水的重要手段之一。

近年来,扫描电镜、透射电镜、微型计算机、超声波和荧光显微镜等新技术新方法,以及数学等在孢粉领域中的广泛应用,使这门新兴的边缘学科如虎添翼,获得了突飞猛进的发展。特别是在扫描电镜下观察到了许多在光镜下无法看清楚微细纹饰,并使纹饰呈现立体形象,把孢粉形态研究提高到了一个崭新的水平。

现在,这门学科在基础理论研究方面已广泛涉及植物的系统演化和分类、植物生理、生态、物理、化学以及地理分布和地质,古今植物区系的形成和发展,各地质时期植被的演替、植被的发生、发育和孢粉素

的化学结构及其与孢粉分析的关系等等基本问题。在应用研究方面,它广泛涉及地层的划分和对比,石油地质、煤炭地质、海洋地质、构造地质,以及古气候、古地理和古植被,以及森林和草原的起源、发展,古人类的居住环境、栽培植物和农业的起源、有毒花粉的形态鉴别、花粉病的起因、孢粉在公安侦破案件中的作用,以及当今风靡世界各国的花粉食品、花粉药物及花粉化妆品等与人类的密切关系和化石孢粉颜色与有机质热成熟度及油气田与远景评价的关系等一系列问题。

1.3 国外蕨类植物孢子形态学的研究历史及发展

蕨类植物孢子形态的研究历史已超过一个世纪,早期的文章被忽视了或不知道。19 世纪中叶,Waldheim(1864)和 Tchstiakoff(1874)为蕨类植物孢子的系统和发育提供了重要知识。Hanning(1911)对蕨类植物孢子形态和系统发育进行了研究,并预言周壁可以作为蕨类分类的证据之一。

地区性的蕨类植物孢子的研究也早已普及,C. B. Weaver(1895)发表的《北美蕨类植物孢子的比较研究》(*A Comparative Study of the Spores of North American Ferns*)是这种早期研究之一,他描述了 59 种蕨类的孢子形态。以后,McVaugh(1935)、Reed(1953)、Oliver(1961)等对美国,Knox(1951)对英国,Sladkov(1959a, 1959b, 1959c, 1961, 1968)对前苏联等地区性的蕨类植物孢子进行了研究。对一般系统学家特别有价值的著作有:Selling(1944, 1946)在夏威夷的研究,Tschudy(1965)在委内瑞拉的研究,特别是 Harris(1955)关于新西兰蕨类植物孢子一书,Tardieu-Blot(1964, 1965, 1966)关于马达加斯加的报告在其描绘的卓越性上是引人注目的。

20 世纪 50 年代以后,关于蕨类植物的孢子其他方面的研究也迅速开展起来,如 Foster(1956)关于显微技术,Brown(1960a, 1960b)关于制片技术,Kremp(1965)关于命名学,特别是 Erdtman(1957)关于裸子植物、蕨类植物和苔藓植物的孢粉形态学的专著更被以后广泛应用。关于蕨类植物孢子结构和亲缘关系方面的研究更是普遍,如 Grane(1953, 1955, 1956)对鳞毛蕨属的孢子进行了研究;Kawasaki(1960, 1970)介绍了蹄盖蕨属与双盖蕨属以及水龙骨科的孢子形态;Kruttsch(1959, 1962, 1963, 1967)作了大量的孢子与花粉的研究工作;Nayar 和 Devi 对叉蕨科(1964)、铁角蕨科(1964)、水龙骨科(1964)、禾叶蕨科(1965)、凤尾蕨科(1966)、雨蕨科(1967)、藤蕨科(1963)的一些种类的孢子形态进行了研究等。这些研究为孢粉学积累了大量的资料,为蕨类植物系统学研究也提供了帮助。

扫描电子显微镜的出现,为研究孢粉学提供了极大的帮助,它可以清楚地观察到孢子表面的纹饰而且使纹饰有立体影像。应用扫描电镜对蕨类植物孢子的细微结构进行研究,在国外已有许多学者做了大量的工作,比较著名的有:Wagner(1974)研究了孢子结构与系统发育的相关性;Devi(1980, 1988)研究了蕨类植物的孢子形态和孢子周壁的发育及其评价;Gastony(1974, 1976)做了 Cyatheaceae 的孢子形态学的研究,其中包括周壁和孢子囊的功能以及 *Lophosoria*、*Metaxya*、*Sphaeropteris*、*Alaophola* 和 *Nephrolepis* 等七属的形态学研究;Ferrarini 等(1986)对意大利的蕨类植物孢子形态进行了系统的研究;Hidkey(1986)对水韭大孢子的形态进行了研究,积累了一套电镜下的术语;Uffelen(1985, 1986, 1993, 1997)研究了水龙骨科植物的孢子形态;Burrows(1997)研究了 *Ophioglossum* 的孢子形态;Lellinger 和 Taylor(1997)对蕨类植物的孢子纹饰进行了分类;Lorscheitter 等(1998, 1999)的巴西蕨类孢子志等。特别是 Tryon 和 Lugardon(1991)的 *Spores of the Pteridophyta* 一书,在他们近 30 年的研究基础上,系统地介绍了 32 科 232 属(按 R. M. Tryon 和 A. F. Tryon, 1982 年系统)蕨类植物孢子的表面形态、外壁结构和多样性以及外壁的发育,是目前为止世界上有关孢子形态方面的最全面的专著。但此书所用的材料主要取自欧美和澳洲的标本,涉及中国产的种类很少。

扫描电镜虽能较好地观察孢子表面纹饰形态,但对孢壁的结构仍不能很好地观察,因此许多学者开展了透射电镜的工作,对蕨类植物孢壁的超微结构进行研究。透射电镜的切片上可以清楚地体现孢子壁的细微结构,这方面的工作最为突出的是 Lugardon 和他的合作者,他们在这方面做了大量工作:他在工

作初期,做了大量的蕨类植物孢子发生的早期超微结构研究,其中包括 *Blechnum spicant*, *Osmunda regalis* 和 *Equisetum maximum* 的细胞学的研究(1966, 1968, 1969, 1970);接着,他定义了蕨类植物孢子各壁层的描述中用到的术语,同时,他确定了孢子外壁的分层,解释了花粉中这些层的结构术语,并强调花粉中的术语不能全部应用到蕨类孢子外壁中(1971, 1972);后来,他又描述了在具同型孢子蕨类植物的远缘育种中的孢子壁结构(1974, 1975, 1976)并将花粉和蕨类植物孢子壁进行了比较(1978)。在 Tryon 和 Lugardon(1991)的著作中,几乎每一属都有孢子的透射电镜照片,其工作量之大和细致令人惊叹。除此之外, Gullvag(1970)把 *Lycopodium annotinum* 孢子发育期间和被子植物小孢子发生期间发生的活动进行了比较; Robert(1970, 1971a, 1971b, 1979)研究了 *Selaginella kraussiana* 和 *S. selaginoides*, 讨论了孢壁组成中的绒毡层,并对 *Polypodium* 及相关属的孢子周壁进行了研究; Sheffield 和 Bell(1979)发表了 *Pteridium aquilinum* 减数分裂期间孢壁的超微结构; Lloyd(1981)对 *Polypodium* 及其相关属的孢子周壁进行了研究; Gabarayeva(1984, 1985)观察了 *Psilotum nudum* 的孢子母细胞,揭示了在减数分裂时期的细胞质和细胞器的变化; Uehara 和 Kurita(1991)对 *Lycopodium clavatum* 的孢子壁和 *Isoetes japonica* 的小孢子壁形态的超微结构进行了研究。Uehara 和 Murakami(1995)对 *Equisetum arvense* 在孢子形成期间的微管的排列进行了研究等等。

在研究孢壁的内部结构的同时,人们开始重视孢壁发育的问题。在这方面近年来也开展了一些工作,主要有: Lugardon(1966, 1968, 1969, 1970, 1979)做了 *Blechnum spicant*, *Osmunda regalis*, *Equisetum maximum* 和 *Psilotum* 的孢子发生并对孢壁发育进行了研究; Gullvag(1970)把 *Lycopodium annotinum* 孢子发育期间和被子植物小孢子发生期间发生的活动进行了比较; Pettitt(1979)在 *Botrychium lunaria* 孢壁发生的超微结构和细胞化学方面进行了研究并综合报道了同型孢子蕨类植物中孢子发生和孢壁发育; Bell(1981)、Herd 等(1986)、Kott 和 Britton(1983)、Lehmann 等(1984)分别做了 *Marsilea*, *Azolla microphylla*, *Soetes* 和 *Equisetum fluviatile* 等典型蕨类植物的孢子发生; Schraudolf(1984)描述了 *Anemia phyllitidis* 孢子壁内部的发育; Koiwa 等(1988)研究了 *Thelypteris palustris* 在孢子囊的个体发育时期质体的发育以及孢子母细胞和绒毡层的形成; Uffelen(1985, 1986, 1987, 1991, 1992)对水龙骨科孢子壁的形成、形态和演化及孢子个体发育进行了研究; Uehara 和 Kurita(1989a, 1989b)分别研究了 *Equisetum arvense* 和 *Ophioglossum thermale* 的孢子发育过程; Uehara 和 Nishino(1999)又研究了 *Thelypteris decursive-pinnata* 的孢子形态发育; Parkinson(1990, 1991, 1995a, 1995b)对 *Schizaea pectinata* 的周壁、孢子囊的发育、孢子的个体发育及绒毡层的形成进行了研究,描述了从孢原组织到周壁形成这一过程中绒毡层和孢子壁的个体发育,并比较了蕨类植物和被子植物绒毡层结构和功能的不同。

在研究孢子发育上,透射电镜是最常用的技术。除此之外,冷冻断裂术配合扫描电镜来观察孢子的发育也有良好的效果(Blackmore 和 Barnes, 1985)。

孢壁个体发育研究的重大意义在于:首先能更好地理解在成熟孢子中的变异情况;其次,同种性的确立也依赖于不同种群的孢壁各层之间的结构和发育情况;再次,可以找到应用孢子特征来阐明种间和种群间的不同分类学水平(如基因水平或科水平),甚至蕨类和其他植物种群之间的系统发育关系的新方法。可见,在用扫描电镜观察孢子表面形貌的基础上进一步用透射电镜研究孢子壁发育方面的工作是非常有价值的。

1.4 中国有关蕨类植物孢子形态的研究概况

在我国,利用光镜进行孢粉学的研究起始于 20 世纪 60 年代。张玉龙(1963, 1965)分别对剑蕨属和书带蕨属的孢子进行了观察;秦仁昌(1966)描述了雨蕨科植物孢子形态;中国科学院北京植物研究所古植物研究室孢粉组张玉龙等(1976)在《中国蕨类植物孢子形态》一书中,系统描述了我国蕨类植物 52 科

174 属约 1 000 种的孢子形态,这是我国蕨类植物孢子研究中的阶段性成果,为我国蕨类植物孢子形态的研究奠定了基础。黄增泉(Huang Tseng-chieng, 1981)编著的 *Spore Flora of Taiwan* 一书中,记述了台湾产 38 科 159 属 535 种孢子形态。这两本著作作为蕨类植物系统发育的研究提供了宝贵的基础资料,在国外也产生了较大的影响。

我国利用扫描电镜研究孢子形态的工作起步较晚。近年来,张玉龙等(1974)、张金谈(1978)、李国范和敖志文(1988)、吴玉书(1989)、刘保东等(1989)、李建秀等(1989, 1991)、李娜和谢寅堂(1992)、向莉琳(1992)、张丽兵和孔宪需(1994)、王全喜等(1994, 1997a, 1997b, 2001)、程治英和武素功(1997)、刘家熙(1997a, 1997b, 1997c, 1998a, 1998b)、范亚文等(1998, 1999)、张宪春(1998)、石雷和张宪春(1999)、王兵等(1999)、于晶等(2001)、李新国等(2001)、常纓等(2001a, 2001b)、张钢民等(2002)、石雷(2002)、王玛丽等(2002)、戴绍军等(2002, 2004)、戴锡玲等(2005a, 2005b, 2007, 2010);王任翔等(2006)、常艳芬等(2006)、曹建国等(2007)共对中国产 500 余种蕨类植物孢子进行了扫描电镜观察,为蕨类植物孢子形态的研究积累了进一步的资料。

国内有关蕨类植物孢壁结构和发育的研究主要集中在上海师范大学蕨类植物研究室的工作中,我们对瓦韦(*Lepisorus thunbergianus*)、乌蕨(*Sphenomeris chinensis*)、水蕨(*Ceratopteris thalictroides*)、朝鲜介蕨(*Dryoathyrium coreanum*)、凤丫蕨(*Coniogramme japonica*)、海金沙(*Lygodium japonicum*)和贯众(*Cyrtomium fortunei*)等七种孢子类型孢壁的结构和发育进行了透射电镜观察和研究(戴锡玲等, 2006a, 2006b, 2008, 2009, 2010a, 2010b;王全喜等, 2008)。由于同型孢子真蕨类植物种类众多,大量的工作尚需进一步开展。

1.5 本书的内容和目的

中国是蕨类植物种类最多的国家之一,在系统研究方面在国际上处于领先地位。据吴兆洪和秦仁昌(1991)记载,中国有蕨类植物 63 科 224 属大约 2 150 种,其中不少种类是以我国为分布中心,许多类群主产我国或特产我国。因此,对我国蕨类植物孢子形态进行研究有着重要的意义。我国有关蕨类植物孢子形态光镜下的工作已有较好的基础,但扫描电镜方面的工作只有零散的报道,有关透射电镜方面的工作未见报道。我们在中国科学院植物研究所和贵州科学院生物研究所等单位同行的协作和帮助下,从 1995 年起开展了中国蕨类植物孢子形态电镜方面的研究。本书对中国产水龙骨科(真蕨目)47 科 156 属 674 种 19 变种 2 变型以及国外产 17 种植物的孢子进行了扫描电镜观察,并用透射电镜对其中主要类型进行了孢子壁层结构的研究,对中国产水龙骨科植物孢子形态特征进行了分析,对中国水龙骨科植物的孢子特征与系统分类的关系进行探讨,从孢粉学的角度探讨秦仁昌蕨类植物分类系统的合理性。

2.1 材料来源

本文所用蕨类植物的孢子主要取自中国科学院北京植物研究所植物标本馆(PE)、贵州科学院生物研究所蕨类植物标本室(HGAS)、中国科学院成都生物研究所(CDBI),少数种类由作者野外采集将标本保存于哈尔滨师范大学植物标本室(HANU)、贵州植物园标本室(GBG)和取自中国科学院沈阳应用生态研究所(IFS BH)、上海师范大学奉贤植物标本室(SHNU)。所用材料采集地涉及全国各省区,材料来源及有关资料详见“中国水龙骨科植物孢子形态特征”一节中每个种的记述。

对存放在标本馆中的凭证标本,在放大镜和解剖镜下检查其孢子囊的开裂情况和孢子的成熟程度。尽量选择模式标本和孢子成熟的标本进行采集,采集时还要注意兼顾不同产地的标本。对所采每号孢子进行编号(孢子编号),同时记录本号标本的采集记录和标本的鉴定信息、标本室编号等资料以备核查。

2.2 扫描电镜的材料制备和观察

将干燥成熟的孢子直接均匀地撒在双面胶带上,然后固定在样品台上,经喷金后置于 HITACHIS-520 型扫描电子显微镜下观察。在对样品台上的大量孢子进行观察的基础上,选择有代表性的孢子,对其极面、赤道面以及开裂部位等进行照相。照相时依据孢子的大小选择合适的放大倍数。

2.3 透射电镜的材料制备和观察

- ① 固定: 选择纯净孢子放在 4% 戊二醛中固定 2~4 h, 适当抽气, 使孢子下沉。
- ② 水洗: 用 0.1 mol/L 磷酸缓冲液冲洗。
- ③ 后固定: 用 1%~2% 锇酸在室温黑暗条件下进行固定。
- ④ 水洗: 用 0.1 mol/L 磷酸缓冲液冲洗。
- ⑤ 脱水: 用 30%, 50%, 70%, 85%, 95%, 100% (加吸水剂) 的丙酮逐级脱水。
- ⑥ 渗透: 将材料置于不同比例的丙酮与包埋剂的渗透液中逐级进行渗透。
- ⑦ 包埋: 用纯包埋剂将材料包埋, 在 37℃ 烘箱中开始聚合, 12 h 后升温至 45℃, 12 h 后升温至 60℃, 48 h 后可以取出包埋块。在此实验中我们所用的包埋剂为 Epon 812。
- ⑧ 切片: 在 ULTRACUT E 型切片机上用钻石刀切片。
- ⑨ 染色: 切片固定在铜网上用醋酸双氧铀和柠檬酸铅进行染色。
- ⑩ 透射电子显微镜观察、照相、记录: 用 HITACHI H600 型透射电子显微镜观察切片并选择有代表性的材料进行照相和记录。

2.4 孢子特征的描述和术语

孢子形态特征的描述以属为基本单位,每属只有一个种时,只记录此种孢子形态特征;每属两种以上时,记录所观察种的综合特征,每个种的特点在表中列出孢子大小及表面纹饰特征,每种都有对应的照片,详细形态可见图版。由于本文涉及的种类较多,为了节约版面,每个种一般情况下只选一张照片,但我们每个种都有 3~5 张反映各个面的照片备查。

孢子的形态及对称性等按张玉龙等(1976)的术语进行描述;孢子大小的测量是从孢子赤道面测量其赤道轴和极轴两个数值,种的记录取平均值,单位用微米(μm),一般不保留小数。孢子外壁、周壁、壁层结构及孢子表面纹饰的描述主要根据 Tryon 和 Lugardon(1991)的概念,在此基础上,根据我们的观察结果,对其中部分术语进行了修订并增加了一些内容,详见“水龙骨目植物孢子形态特征和术语”一节。

在对孢子纹饰描述时,从四个方面进行:① 纹饰的来源,是周壁还是外壁形成纹饰;② 周壁的结构;③ 表面纹饰的类型;④ 纹饰的排列方式。

2.5 科属排列顺序和记述

本书科的概念和排列顺序以吴兆洪和秦仁昌(1991)为准;属的排列顺序参照吴兆洪和秦仁昌(1991)以及《中国植物志》的顺序,并考虑到孢子的形态结构特征适当调整;种的顺序完全按照孢子的形态特征,将相近的形态放在一起的原则进行排列。对每个科和每个属的种类数以及地理分布情况,按吴兆洪和秦仁昌(1991)以及《中国植物志》上的记述,以最新观点为依据。对植物的种名,也以《中国植物志》为准,有的种类,我们所采植物标本上的名称已被《中国植物志》作为异名处理的,我们则将用《中国植物志》上承认的正式名称,不再列出原来的异名,但从引证标本我们仍能知道原来的名称。对个别在《中国植物志》上不能找到的种,我们仍用标本上记录的种名列出;无中文名称的,我们只将拉丁名列出。

3.1 孢子的形状

二面型孢子(bilateral spore): 孢子母细胞经过减数分裂产生的四分体排列成四边形, 每个孢子具有两个对称面, 为两侧对称的孢子(bilaterally symmetrical spore), 称二面型孢子或肾形孢子。一般为单裂缝(monolete), 见图 2-1a。

四面型孢子(tetrahedric spore): 孢子母细胞经过减数分裂, 产生四分体, 四分体排列成四面体型, 每个孢子具有两个以上的对称面, 为辐射对称的孢子(radially symmetrical spore), 称四面体型孢子或圆形孢子。一般具三裂缝(trilete), 见图 2-1b。

孢子的极性: 孢子的极性是由孢子在四分体中所处的地位决定的。由四分孢子的中心向外引伸而到达孢子的另一面划一条假想的线, 这条线称为极轴(polar axis)。靠近四分体中心的点为近极(proximal pole), 极轴的另一面为远极(distal pole)。通过孢子中心与极轴垂直的线为赤道轴(equatorial axis), 与极轴垂直的面为赤道面(equatorial plane)。赤道面将孢子分为两个面, 靠近具近极的一面为近极面(proximal surface), 具远极的另一面为远极面(distal surface), 赤道面与孢子表面相接的线为赤道(equator), 见图 2-2。

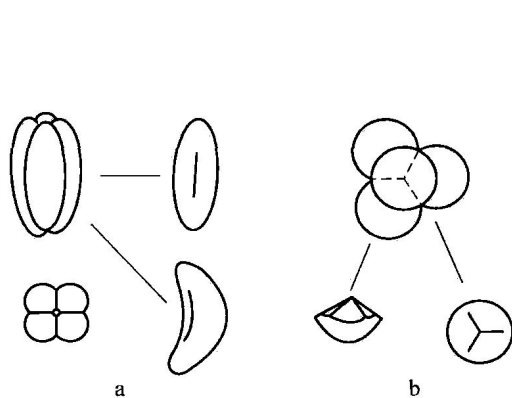


图 2-1 孢子的对称性(自张玉龙等, 1976)

a. 左右对称性 b. 辐射对称性

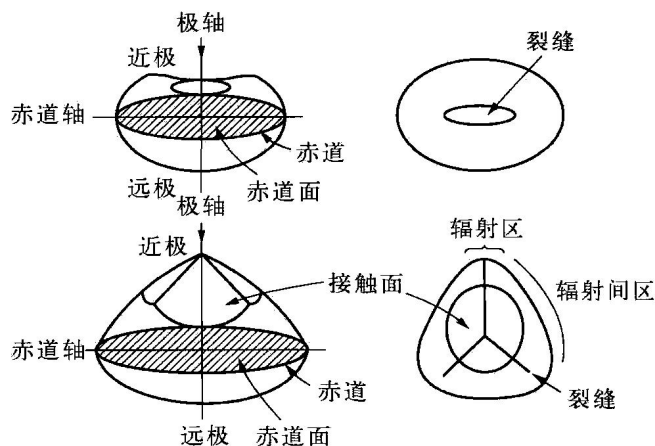


图 2-2 孢子的极性(自张玉龙等, 1976)

孢子的形状: 孢子的形状可以从两个角度来看: 一个是立体的概念, 如球形、椭球形、四面体型、豆形等; 另一个是平面的概念, 即从轮廓投影来观察, 我们从极面观(polar view)和赤道面观(equatorial view)分别来描述。