

骨碎补科植物叶表皮特征及其系统学意义

马晓东^{1,3}, 何春梅², 王发国^{1*}, 王爱华^{1,3}, 邢福武¹

(1. 中国科学院华南植物园, 中国科学院植物资源保护与可持续利用重点实验室, 广州 510650;

2. 广东省林业科学研究院, 广州 510520; 3. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 基于骨碎补科(Davalliaceae)植物属的界定和属下等级的划分一直存在较大争议, 本研究首次对骨碎补科6属39种(秦仁昌系统)植物的叶表皮进行了扫描电镜观察。结果显示, 骨碎补科有9种类型的角质层, 其中, 阴石蕨属(*Humata*)的角质层有密集的孔状凹陷结构; *Wibelia*条纹突起较厚, 排列整齐且细密紧致; 广义钻毛蕨属(*Davalloides*)内存在多种角质层类型, 需要在属下进一步细分。本研究还根据角质层特征讨论了骨碎补科与一些近缘种类的关系。角质层特征是骨碎补科内种属分类的重要依据, 而保卫细胞形状和气孔密度, 均不能用来界定骨碎补科的属和种。本研究按角质层分类的结果与Kato和Tsutsumi的分子系统学分类观点一致。

关键词: 骨碎补科; 叶表皮; 角质层特征; 系统学意义

中图分类号: Q944; Q949.36

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2015)04-0438-10

Structural Characteristics of Leaf Epidermis and Their Systematic Significance in Davalliaceae

MA Xiao-Dong^{1,3}, HE Chun-Mei², WANG Fa-Guo^{1*}, WANG Ai-Hua^{1,3}, XING Fu-Wu¹

(1. Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Sustainable Utilization South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. Guangdong Academy of Forestry, Guangzhou 510520, China;
3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Because the classification in Davalliaceae is significantly controversial, we observed for the first time the leaf epidermis of 39 species representing six genera of Davalliaceae in the classification system of Ching RC using scanning electron microscopy (SEM). Results showed that Davalliaceae had nine types of cuticular layer. *Humata* had dense pinhole structures; *Wibelia* had thick projections in stripes, which were orderly arranged, fine and compact; *Davalloides* had many types of cuticular layers, and required further subdivision under the genus. Our research also examined the relationship among many relative species on the basis of cuticular layer characteristics, which could be used among and below genera for classification in Davalliaceae. However, both the shape of guard cells and stomatal density could not be used for classification of genera and species in Davalliaceae. Our classification is consistent with that of molecular systematics by Kato & Tsutsumi.

Key words: Davalliaceae; Leaf epidermis; Cuticular layer characteristics; Systematic significance

自Frank建立骨碎补科(Davalliaceae)以来, 科内属的界定和属下等级的划分一直存在较大争议。Copeland^[1,2]根据叶形、叶质、鳞片、毛被和

孢子囊群的形态和大小将骨碎补科分为8个属, 即: 小膜盖蕨属 *Araiostegia* Copel. (包括雨蕨属 *Gymnogrammiti* Griffith)、骨碎补属 *Davallia* Sm.、

收稿日期: 2015-01-19, 退修日期: 2015-02-10。

基金项目: 国家自然科学基金(30800056); 中国科学院知识创新工程重要方向性项目(KSCX2-EW-Z-1); 中国科学院青年创新促进会基金。

作者简介: 马晓东(1990-), 男, 硕士研究生, 研究方向为蕨类植物系统学(E-mail: civsmg@163.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: wangfg@scib.ac.cn)。

钻毛蕨属 *Davallodes* Copel.、阴石蕨属 *Humata* Cav.、大膜盖蕨属 *Leucostegia* C. Presl、*Parasorus* Aldrew.、*Scyphularia* Féé 和 *Trogostolon* Copel.。而近年来的研究倾向于采用广义的分类概念, 如: Kramer^[3]将阴石蕨属、*Parasorus*、*Scyphularia* 和 *Trogostolon* 全部归入骨碎补属, 将骨碎补科分为 5 个属, 即: 小膜盖蕨属、骨碎补属、钻毛蕨属、雨蕨属、大膜盖蕨属。Nooteboom^[4,5]将骨碎补科已知的 100 多种植物归并为 49 种, 隶属于骨碎补属、钻毛蕨属、雨蕨属、大膜盖蕨属 4 个属, 并将其中的骨碎补属细分为 *Davallia* (Sm.) Noot. 和 *Scyphularia* (Fée) Noot. 两个亚属。Tsutsumi 和 Kato 等^[6,7]的分子系统学研究认为, 骨碎补科有 6 个分支, 分别是骨碎补属的 2 个分支(毛根蕨组 Sect. *Trogostolon* 和骨碎补组 Sect. *Davallia*), 以及阴石蕨属、广义钻毛蕨属、*Wibellia* Bernh. 和 *Araiostegiella* M. Kato & Tsutsumi (此 5 属在中国均有分布), 而将雨蕨属和大膜盖蕨属排除在骨碎补科之外。其中, 广义钻毛蕨属包括狭义钻毛蕨属所有种, 以及小膜盖蕨属的部分种和假钻毛蕨 *Paradavallodes multidentatum* (Hook. et Bak.) Ching, 该属内各成员之间分辨率较低, 关系复杂, 很难用统一的形态特征与其他各属区分。

秦仁昌^[8,9]将中国骨碎补科分为 6 属约 40 种, 其中的假钻毛蕨属 *Paradavallodes* Ching 被 Sen 等^[10]并入小膜盖蕨属。Nooteboom^[11]研究了中国各大标本馆的骨碎补科标本后认为, 中国地区只有 1 属 13 种。吴征镒^[12]、吴兆洪等^[13]则认为中国有骨碎补科植物 5 属 31 种, 其中包含中国地区特有 9 种。对骨碎补科中国特有种的界定意见分歧较大, 如特产于麻栗坡的麻栗坡骨碎补 *Davallia brevisora* Ching, 被 Nooteboom^[11]认为是假脉骨碎补 *D. denticulata* (Burm. f.) Mett. ex Kuhn 的一种特殊情况, 而中国学者^[8,13]则认为它应该单独列种。

叶表皮形态结构在植物的鉴定、分类以及系统演化中具有重要的研究价值, 是蕨类植物经典系统分类的重要依据^[14]。有关骨碎补科植物的叶表皮形态特征研究较少, 仅见对几个常见种(如圆盖阴石蕨 *Humata tyermannii* Moore、阔叶骨碎补

Davallia solida (Forst.) Sw.) 有过光学显微镜观察报道^[15]。本研究采用扫描电子显微镜对国产骨碎补科植物叶表皮形态特征进行系统研究, 以期为骨碎补科植物的鉴定、分类以及系统演化关系提供新的资料和证据。

1 材料和方法

本研究选取骨碎补科植物 6 属 39 种, 包括来源于国产的 5 属 32 种和来源于国外的 2 属 7 种(表 1)。凭证标本存放于中国科学院华南植物园标本馆 (IBSC) 和中国科学院植物研究所标本馆 (PE)。全部实验材料均取自烘干后的标本。

叶片材料用酒精清洗后自然晾干, 然后粘贴于铜台上, 置于 60℃ 干燥箱干燥 1 h 后取出, 自然冷却至室温, 喷金镀膜, 用 JSM-6360 LV 扫描电子显微镜观察、计数、测量并拍照。每个种选 20 个以上气孔分别测量其长和宽, 再取平均值。气孔密度测定方法: 于电子显微镜下选取 2~3 个视野(放大 180~350 倍), 统计相应视野面积中气孔个数, 取平均值。

2 观察结果

2.1 叶下表皮细胞的角质层特征

对骨碎补科 6 属 39 种植物叶下表皮特征的显微观察结果详见表 2。根据叶下表皮的角质层不同特征可分为 9 组: (1) 角质层为深波状条纹, 排列较乱, 大多数物种属此类型, 如: 假美小膜盖蕨、小膜盖蕨、绿叶小膜盖蕨、长片小膜盖蕨、美小膜盖蕨、云南小膜盖蕨 6 种; (2) 角质层条纹突起较厚, 排列整齐且细密紧致, 属此类型的有 4 种, 即: 华南骨碎补、假脉骨碎补、大叶骨碎补、*Davallia elegans* (中国不产); (3) 角质层条纹上可见明显孔状凹陷, 属此类型的有 6 种, 即: 亚阔叶骨碎补、马来阴石蕨、阴石蕨、鳞叶阴石蕨、热带阴石蕨、*D. corniculata* (中国不产); (4) 角质层为混合型条纹, 既有深波也有浅波条纹, 且 2 种条纹约各占一半, 属此类型的有 2 种, 即: 阔叶骨碎补、*D. phyxidata* (中国不产); (5) 角质层条纹隆起部分较薄, 属此类型的有 7 种, 即: 骨碎补、长叶阴石蕨、杯盖阴石蕨、云南阴石蕨、半圆

表1 材料来源
Table 1 Origin of material

物种 Species	采集地点 Locality	凭证标本 Specimen No.
假美小膜盖蕨 <i>Araiostegia beddomei</i> (Hope) Ching	西藏林芝 Linzhi, Xizang	何春梅等 2113 (IBSC, 标本馆简称, 下同)
小膜盖蕨 <i>A. delavayi</i> (Bedd. ex Clarke et Bak.) Ching	云南宾川 Binchuan, Yunnan	马晓东等 20131017001 (IBSC)
宿枝小膜盖蕨 <i>A. hookeri</i> (Moore ex Bedd.) Ching	西藏察隅 Chayu, Xizang	何春梅等 1282 (IBSC)
绿叶小膜盖蕨 <i>A. imbricata</i> Ching	云南景东 Jingdong, Yunnan	马晓东等 13100401 (IBSC)
鳞轴小膜盖蕨 <i>A. perdurans</i> (Christ) Copel.	云南景东 Jingdong, Yunnan	何春梅等 021 (IBSC)
长片小膜盖蕨 <i>A. pseudocystopteris</i> (Kunze) Copel.	云南鹤庆 Heqing, Yunnan	马晓东等 20131017008 (IBSC)
美小膜盖蕨 <i>A. pulchra</i> (Don) Copel.	云南景东 Jingdong, Yunnan	马晓东等 13100411 (IBSC)
云南小膜盖蕨 <i>A. yunnanensis</i> (Christ) Copel.	云南西畴 Xichou, Yunnan	马晓东等 13092930 (IBSC)
华南骨碎补 <i>Davallia austro-sinica</i> Ching	广西那坡 Napo, Guangxi	马晓东等 2013123003 (IBSC)
麻栗坡骨碎补 <i>D. brevisora</i> Ching	云南麻栗坡 Malipo, Yunnan	马晓东等 13093001 (IBSC)
云南骨碎补 <i>D. cyclindrica</i> Ching	云南沧源 Cangyuan, Yunnan	马晓东等 13100602 (IBSC)
假脉骨碎补 <i>D. denticulata</i> (Burm. f.) Mett. ex Kuhn	英国邱园 Kew, UK (中国有分布)	王发国等 K003 (IBSC)
大叶骨碎补 <i>D. formosana</i> Hayata	广东广州 Guangzhou, Guangdong	马晓东 SCBG01 (IBSC)
骨碎补 <i>D. mariesii</i> Moore ex. Bak.	台湾台北 Taipei, Taiwan	翟俊文 52 (IBSC)
中国骨碎补 <i>D. sinensis</i> Ching	云南麻栗坡 Malipo, Yunnan	马晓东等 2014010302 (IBSC)
亚阔叶骨碎补 <i>D. subsolida</i> Ching	台湾兰屿 Orchid island, Taiwan	陈正为 WADE1124 (IBSC)
长叶阴石蕨 <i>Humata assamica</i> (Bedd.) C. Chr.	云南景东 Jingdong, Yunnan	何春梅等 095 (IBSC)
杯盖阴石蕨 <i>H. griffithiana</i> (Hook.) C. Chr	台湾 Taiwan	陈正为 WADE1150 (IBSC)
云南阴石蕨 <i>H. henryana</i> (Bak.) Ching	云南景东 Jingdong, Yunnan	马晓东等 13100420 (IBSC)
马来阴石蕨 <i>H. pectinata</i> (Sm.) Desv.	台湾兰屿 Orchid island, Taiwan	陈正为 WADE777 (IBSC)
半圆盖阴石蕨 <i>H. platylepis</i> (Bak.) Ching	云南思茅 Simao, Yunnan	马晓东等 13101317 (IBSC)
阴石蕨 <i>H. repens</i> (L. f.) Diels	台湾兰屿 Orchid island, Taiwan	陈正为 WADE979 (IBSC)
鳞叶阴石蕨 <i>H. trifoliata</i> Cav.	英国邱园 Kew, UK (中国有分布)	王发国等 K008 (IBSC)
圆盖阴石蕨 <i>H. tyermannii</i> Moore	广东广州 Guangzhou, Guangdong	何春梅等 090 (IBSC)
热带阴石蕨 <i>H. veatita</i> (Bl.) Moore	台湾兰屿 Orchid island, Taiwan	陈正为 WADE591 (IBSC)
大膜盖蕨 <i>Leucostegia immerse</i> (Wall. ex Hook.) Presl	云南麻栗坡 Malipo, Yunnan	马晓东等 13093021 (IBSC)
秦氏假钻毛蕨 <i>Paradavallodes chingae</i> (Ching) Ching	云南麻栗坡 Malipo, Yunnan	K.M.Feng 13127 (PE)
甘肃假钻毛蕨 <i>P. kansuense</i> Ching	云南勐腊 Mengla, Yunnan	马晓东等 13100902 (IBSC)
膜叶假钻毛蕨 <i>P. membranulosum</i> (Wall. ex Hook.) Ching	云南沧源 Cangyuan, Yunnan	马晓东等 13100606 (IBSC)
假钻毛蕨 <i>P. multidentatum</i> (Hook. et Bak.) Ching	云南泸水 Lushui, Yunnan	何春梅等 033 (IBSC)
假钻毛蕨属存疑种 <i>Paradavallodes</i> sp.	云南沧源 Cangyuan, Yunnan	马晓东等 13100607 (IBSC)
<i>Davallia canariensis</i> (L.) Sm.*	加纳利特内里费 Tenerife, Canary	邢福武等 Tenerife016 (IBSC)
<i>D. corniculata</i> Moore*	英国邱园 Kew, UK	王发国等 K009 (IBSC)
<i>D. elegans</i> Hedw.*	英国邱园 Kew, UK	王发国等 K011 (IBSC)
<i>D. phyxidata</i> Cav.*	英国邱园 Kew, UK	王发国等 K005 (IBSC)
阔叶骨碎补 <i>D. solida</i> (Forst.) Sw.	英国邱园 Kew, UK (中国有分布)	王发国等 K012 (IBSC)
<i>D. trichomanoides</i> Blume*	英国邱园 Kew, UK	王发国等 K002 (IBSC)
<i>Scyphularia dorsalis</i> Copel.*	英国邱园 Kew, UK	王发国等 K006 (IBSC)
<i>S. pentaphylla</i> Féée*	英国邱园 Kew, UK	王发国等 K007 (IBSC)

注：表中物种学名依据秦仁昌系统^[8]；*国外种类参照邱园物种铭牌注释。

Notes: Species names refer to "Flora of China (Chinese edition)"^[8]; * Foreign species refer to explanations given by the Kew Royal Gardens.

表2 扫描电镜下骨碎补科植物叶下表皮特征
Table 2 Leaf lower epidermal characteristics of Davalliaceae under SEM (surface view)

种名 Species name	角质层 Cuticular layer	气孔大小 Stomatal size	保卫细胞形状 Guard cells shape	气孔密度(No./mm ²) Stomatal density	图版 Plate
假美小膜盖蕨 <i>Araiostegia beddomei</i>	深波条纹, 条纹细 Sinuate stripes, stripes fine	46.42 × 28.35	椭圆 Elliptic	38.89	I : A
小膜盖蕨 <i>A. delavayi</i>	深波条纹, 条纹粗 Sinuate stripes, stripes coarse	51.24 × 26.18	椭圆、近圆 Elliptic, suborbiculate	33.99	I : B
细裂小膜盖蕨 <i>A. faberiana</i>	浅波条纹, 条纹细 Sinuolate stripes, stripes fine	58.76 × 27.83	椭圆、长椭圆 Elliptic, long elliptic	-	I : C
宿枝小膜盖蕨 <i>A. hookeri</i>	浅波条纹, 条纹极细 Sinuolate stripes, stripes very fine	59.24 × 35.20	椭圆、长椭圆 Elliptic, long elliptic	-	I : D
绿叶小膜盖蕨 <i>A. imbricata</i>	深波条纹, 条纹细 Sinuate stripes, stripes fine	56.55 × 31.99	椭圆 Elliptic	51.94	I : E
鳞轴小膜盖蕨 <i>A. perdurans</i>	浅波条纹, 条纹细 Sinuolate stripes, stripes fine	53.73 × 25.61	椭圆、长椭圆 Elliptic, long elliptic	-	I : F
长片小膜盖蕨 <i>A. pseudocystopteris</i>	曲折条纹, 条纹极细 Zigzag stripes, stripes very fine	50.87 × 28.27	椭圆、长椭圆 Elliptic, long elliptic	41.53	I : G
美小膜盖蕨 <i>A. pulchra</i>	深波条纹, 条纹细 Sinuate stripes, stripes fine	55.20 × 28.79	椭圆 Elliptic	49.78	I : H
云南小膜盖蕨 <i>A. yunnanensis</i>	深波条纹, 条纹粗 Sinuate stripes, stripes coarse	49.72 × 28.79	椭圆 Elliptic	92.29	I : I
华南骨碎补 <i>Davallia austro-sinica</i>	波状条纹, 条纹排列规整 Wavy stripes, stripes orderly	43.69 × 23.36	椭圆 Elliptic	61.79	I : J
麻栗坡骨碎补 <i>D. brevisora</i>	浅波条纹, 条纹细 Sinuolate stripes, stripes fine	54.82 × 29.13	椭圆、长椭圆 Elliptic, long elliptic	73.35	I : K
云南骨碎补 <i>D. cylindrica</i>	浅波条纹, 条纹细 Sinuolate stripes, stripes fine	59.62 × 28.69	长椭圆 Long elliptic	-	I : L
假脉骨碎补 <i>D. denticulata</i>	波状条纹, 条纹排列规整 Wavy stripes, stripes orderly	52.84 × 29.70	椭圆 Elliptic	35.74	I : M
大叶骨碎补 <i>D. formosana</i>	波状条纹, 条纹排列规整 Wavy stripes, stripes orderly	34.87 × 22.07	椭圆、近椭圆 Elliptic, subelliptic	112.57	I : N
骨碎补 <i>D. mariesii</i>	浅波条纹, 条纹粗、隆起部分浅 Sinuolate stripes, stripes coarse, hunch shallow	60.72 × 30.08	椭圆 Elliptic	-	I : O
中国骨碎补 <i>D. sinensis</i>	浅波条纹, 条纹细 Sinuolate stripes, stripes fine	51.19 × 23.22	椭圆 Elliptic	74.13	I : P
亚阔叶骨碎补 <i>D. subsolida</i>	条纹间界限模糊, 可见孔状凹陷 Blurred lines between stripes, pinholes visible	43.95 × 25.08	椭圆 Elliptic	155.80	I : Q
长叶阴石蕨 <i>Humata assamica</i>	浅波条纹, 条纹粗、隆起部分浅 Sinuolate stripes, stripes coarse, hunch shallow	43.77 × 24.57	椭圆 Elliptic	-	I : R
杯盖阴石蕨 <i>H. griffithiana</i>	浅波条纹, 条纹粗、隆起部分浅 Sinuolate stripes, stripes coarse, hunch shallow	59.70 × 35.26	椭圆 Elliptic	35.74	I : S
云南阴石蕨 <i>H. henryana</i>	条纹间界限模糊、突起部分浅 Blurred lines between stripes, hunch shallow	63.49 × 40.80	椭圆 Elliptic	36.78	I : T
马来阴石蕨 <i>H. pectinata</i>	表面有很多孔状凹陷 Many pinholes in surface	47.79 × 26.05	椭圆 Elliptic	-	II : A
半圆盖阴石蕨 <i>H. platylepis</i>	浅波条纹, 条纹粗、突起部分浅 Sinuolate stripes, stripes coarse, hunch shallow	56.85 × 33.62	椭圆 Elliptic	51.86	II : B
阴石蕨 <i>H. repens</i>	条纹模糊, 条纹上可见孔状凹陷 Blurred lines between stripes, pinholes visible	81.58 × 25.82	长椭圆 Long elliptic	-	II : C
鳞叶阴石蕨 <i>H. trifoliata</i>	条纹模糊, 条纹上可见孔状凹陷 Blurred lines between stripes, pinholes visible	58.11 × 31.58	长椭圆 Long elliptic	44.79	II : D
圆盖阴石蕨 <i>H. tyermannii</i>	浅波条纹, 条纹粗、突起部分浅 Sinuolate stripes, stripes coarse, hunch shallow	53.68 × 29.55	近圆 Suborbiculate	-	II : E
热带阴石蕨 <i>H. vestita</i>	条纹模糊, 条纹上可见孔状凹陷 Blurred lines between stripes, pinholes visible	55.77 × 29.00	椭圆、近椭圆 Elliptic, subelliptic	-	II : F

续表2

种名 Species name	角质层 Cuticular layer	气孔大小 Stomatal size	保卫细胞形状 Guard cells shape	气孔密度(No./mm ²) Stomatal density	图版 Plate
大膜盖蕨 <i>Leucostegi immersa</i>	曲折条纹, 条纹极细 Zigzag stripes, stripes very fine	53.37 × 32.7	椭圆 Elliptic	-	II : G
秦氏假钻毛蕨 <i>Paradavallodes chingae</i>	浅波条纹, 条纹粗、突起部分浅 Sinuolate stripes, stripes coarse, hunch shallow	54.34 × 31.27	椭圆 Elliptic	-	II : H
甘肃假钻毛蕨 <i>P. kansuense</i>	浅波条纹, 条纹缩短成为骨突状 Sinuolate stripes, stripes shortened to apophysis	47.00 × 33.66	椭圆 Elliptic	-	II : I
膜叶假钻毛蕨 <i>P. membranulosum</i>	浅波条纹, 条纹缩短成为骨突状 Sinuolate stripes, stripes shortened to apophysis	53.98 × 31.10	椭圆 Elliptic	-	II : J
假钻毛蕨 <i>P. multidentatum</i>	曲折条纹, 条纹极细 Zigzag stripes, stripes very fine	49.99 × 27.85	椭圆 Elliptic	-	II : K
假钻毛蕨属存疑种 <i>Paradavallodes</i> sp.	曲折条纹, 条纹细 Zigzag stripes, stripes fine	53.17 × 32.86	椭圆 Elliptic	31.61	II : L
加纳利骨碎补 <i>Davallia canariensis</i>	曲折而模糊的条纹, 条纹极细 Zigzag stripes blurry, stripes very fine	45.26 × 30.71	椭圆 Elliptic	-	II : M
<i>D. corniculata</i>	浅波条纹, 可见孔状凹陷 Sinuolate stripes, pinholes visible	47.05 × 26.28	椭圆、长椭圆 Elliptic, long elliptic	113.22	II : N
<i>D. elegans</i>	波状条纹, 条纹排列规整 Wavy stripes, stripes orderly	46.34 × 26.24	椭圆、长椭圆 Elliptic, long elliptic	140.36	II : O
<i>D. phyxidata</i>	混合型条纹 Compound stripes	41.46 × 29.06	椭圆、近圆 Elliptic, suborbiculate	94.23	II : P
阔叶骨碎补 <i>D. solida</i>	混合型条纹 Compound stripes	34.7 × 22.14	椭圆 Elliptic	149.66	II : Q
<i>D. trichomanoides</i>	浅波条纹, 条纹细 Sinuolate stripes, stripes fine	55.92 × 30.68	椭圆、长椭圆 Elliptic, long elliptic	91.76	II : R
<i>Scyphularia dorsalis</i>	浅波条纹, 条纹细 Sinuolate stripes, stripes fine	49.47 × 29.38	椭圆 Elliptic	27.99	II : S
<i>S. pentaphylla</i>	浅波条纹, 条纹细 Sinuolate stripes, stripes fine	52.73 × 32.7	椭圆 Elliptic	108.27	II : T

盖阴石蕨、圆盖阴石蕨、秦氏假钻毛蕨; (6) 角质层为浅波条纹, 条纹缩短为骨突状, 属此类型的有2种, 即: 甘肃假钻毛蕨、膜叶假钻毛蕨; (7) 角质层为曲折线状条纹, 条纹细, 属此类型的有3种, 即: 大膜盖蕨、假钻毛蕨、假钻毛蕨属存疑种(该种既有曲折线状条纹, 也有浅波状条纹, 界于假钻毛蕨和膜叶假钻毛蕨之间, 本文暂且将其归为此类); (8) 角质层有不太明显的骨突和极细的曲折条纹, 属此类型的有加纳利骨碎补; (9) 角质层浅波条纹, 其他种类均属于此类型。

2.2 叶下表皮保卫细胞形状

从表2观察结果可见, 骨碎补科植物的叶下表皮保卫细胞可分为4种类型: (1) 保卫细胞长椭圆形, 属此类型的有: 细裂小膜盖蕨、宿枝小膜盖蕨、鳞轴小膜盖蕨、长片小膜盖蕨、麻栗坡骨碎补、云南骨碎补、阴石蕨、鳞叶阴石蕨、*Davallia corniculata*、*D. elegans*、*D. trichomanoides*;

(2) 保卫细胞近圆形, 属此类型的有: 小膜盖蕨、圆盖阴石蕨; (3) 保卫细胞近椭圆形, 即形状不规则的椭圆形, 属此类型的有: 大叶骨碎补、热带阴石蕨; (4) 保卫细胞椭圆形, 其他种类均属此类型。

保卫细胞椭圆形是大多数骨碎补科植物种类的共有特征, 但同种植物同时包含不同类型保卫细胞的情况也常有发生。

2.3 叶下表皮气孔密度

显微观察结果可见(表2), 骨碎补科植物叶片的气孔密度因末回小羽片分裂程度不同而有所差异(小羽片分裂越细, 气孔密度越小; 反之, 气孔密度越大)。如: 长片小膜盖蕨气孔密度为33.15个/mm²、假美小膜盖蕨气孔密度为41.70个/mm², 两者小羽片的分裂程度极细, 宽度小于1 mm; 而*Scyphularia pentaphylla*的气孔密度为108.27个/mm²、阔叶骨碎补气孔密度为149.66个/mm², 两者的小羽片都大于5 mm。

3 讨论

3.1 骨碎补科叶表皮特征的系统学意义

骨碎补科植物的叶表皮细胞形状均为不规则型, 气孔器除个别种类外, 大多数种类都只分布在下表皮。根据角质层性状的多态性可将骨碎补科分为9组, 每组内的角质层形状较为相似, 而不同组间的角质层有明显的区分特征, 而且即便是同一组内的不同角质层之间也存在差异。角质层特征是骨碎补科植物的一个极为重要的分类依据, 对于处理属间关系、属下分类均有重要的作用。

骨碎补科植物叶表皮保卫细胞形态具有高度的一致性, 但依据其形状从长椭圆形到近圆形的变化, 大致可分为4种类型, 即: 近圆形、椭圆形、长椭圆形和近椭圆形。分析气孔数据发现, 骨碎补科植物的气孔密度从 $25\sim155\text{个}/\text{mm}^2$ 不等, 同一种类可能同时存在几种不同类型保卫细胞, 但椭圆形细胞在所有保卫细胞中数量最多。研究还发现, 骨碎补科植物的气孔密度受植物自身条件和外界环境影响较大。气孔密度与末回小羽片的分裂程度关系密切, 小羽片分裂越细, 气孔密度越小, 但这并不能表明它们之间亲缘关系的远近; 气孔密度还可能与生境密切相关, 如: 华南骨碎补和大叶骨碎补在植株外形和大小上极为相似、亲缘关系很近, 但两者地理分布不同, 气孔密度差距很大(华南骨碎补 $61.79\text{个}/\text{mm}^2$, 大叶骨碎补 $112.57\text{个}/\text{mm}^2$)。因此, 叶表皮的保卫细胞形状和气孔密度均不能作为骨碎补科的分类证据。

3.2 角质层类型对骨碎补科分类的参考意义

本研究根据角质层的特征将骨碎补科分为9组, 也代表了9个分类群, 此分类方法与Kato和Tsutsumi^[7]用分子系统树展示的各种类间的亲缘关系相似, 因此以下讨论出现的属均引用Kato和Tsutsumi的概念。

根据对骨碎补科6属39种植物叶下表皮细胞角质层特征的分类结果: (1)组的6个种类是去除*Araiostegilla*全部种类之后的中国小膜盖蕨属(*Araiostegia*)全部物种, 它们的角质层特征与假钻毛蕨属(*Paradavallodes*)有明显的区别。这表明

在系统进化树内部支持率较低的广义钻毛蕨属需要进一步研究细分。(2)组的4个种类除华南骨碎补外, 都属于*Wibelia*的种类, 而华南骨碎补无论从生境还是形态特征来看都与大叶骨碎补非常相似, 据此可推测: 条纹突起较厚, 排列整齐且细密紧致是*Wibelia*的主要特征。(3)组6种除亚阔叶骨碎补外(此种是一个疑难种类, 后面会做详细分析), 马来阴石蕨、阴石蕨、鳞叶阴石蕨、热带阴石蕨、*Davallia corniculata*均为阴石蕨属的种类, 因而叶表皮细胞中有密集的孔状凹陷是阴石蕨属的重要特征。(4)组的2种, 在系统进化树中位于同一个分支, 但对于属间的关系意义不大。(5)组的7种中, 有4种未做分子系统学研究, 根据秦仁昌系统^[8,13], 除秦氏假钻毛蕨外, 长叶阴石蕨、云南阴石蕨、半圆盖阴石蕨、圆盖阴石蕨均属于阴石蕨属, 而骨碎补属于骨碎补属, 该组包含了秦仁昌系统中3个属的物种。从叶表皮特征来看, 不能为秦仁昌系统找到统一的分类特征, 但与分子系统学分类处理不冲突^[7]。(6)组的甘肃假钻毛蕨与膜叶假钻毛蕨, Nooteboom^[11]认为前者是假钻毛蕨, 但实际上两者角质层特征有所区别, 它与膜叶假钻毛蕨角质层特征更为相近。(7)组的大膜盖蕨已经被证实不属于骨碎补科成员, 它相对于骨碎补科来说起源更原始, 因此该组的特征对于了解骨碎补科的进化有重要意义, 即: 位于骨碎补科系统树基部的假钻毛蕨, 与大膜盖蕨同为极细的曲折线形条纹, 为骨碎补科进化历史上最原始的种类之一。(8)组的加纳利骨碎补是骨碎补属的模式种, 关于该种Kato和Tsutsumi未做分子系统研究, 无论是从地理分布还是形态特征上看该种类均有独特之处。(9)组包含的种类较为复杂, 膜盖蕨属、骨碎补属均有该类型的物种。从这9组的分组情况来看, 叶表皮细胞特征与Kato和Tsutsumi^[7]的分子系统学研究结果并不冲突, 可以作为其分类修订的一个佐证, 同时也可以反映分子系统学所不能显示的一些问题。

3.3 叶表皮特征对疑难种类的分类学意义

中国地区的骨碎补科, 尤其是中国特有种的界定, 不同学者观点不同。例如, 特产于麻栗坡的麻栗坡骨碎补, Nooteboom^[11]认为它是假脉骨碎补

的一种特殊情况，中国学者^[8,13]认为它应该单独成种。骨碎补科内存在杂交、多倍化而产生的复合体现象^[16]，单从宏观形态来看，很难对这些疑难种类进行界定。从本研究结果来看，叶表皮的微形态特征，尤其是角质层特征，对解决这些疑难种的分类问题很有帮助。

(1) 骨碎补、云南骨碎补与 *Davallia trichomanoides* 的关系

根据 Nooteboom^[4,5]的广义分类学观点，骨碎补、云南骨碎补 2 个种同时被并入 *D. trichomanoides*。然而，Kato 和 Tsutsumi^[7]认为骨碎补与 *D. trichomanoides* 不属于同一个种类，骨碎补与圆盖阴石蕨的亲缘关系较后者近。本研究也发现，实际上云南骨碎补与 *D. trichomanoides* 同为一组，而骨碎补确实与圆盖阴石蕨、杯盖阴石蕨的形态相似。在野外考察和标本审阅中发现，骨碎补的孢子囊群盖形状存在变异，从管状(长小于 1/2 高)到杯状(长略大于 1/2 高)的情况均有，根状茎鳞片也与圆盖阴石蕨相近，为灰白色，钻形。而云南骨碎补与 *D. trichomanoides* 的孢子囊群盖几乎无杯状的情况，鳞片为红棕色，针形。因此骨碎补、云南骨碎补都应该单独列种。同时，这也有力证明了骨碎补科植物的囊群盖形状并不是一个稳定的性状，囊群盖形状相近的种类，亲缘关系可能会较远。因此，用囊群盖的形状作为分属依据欠妥当，这样可能会割离本来亲缘关系较近的种类(如骨碎补和圆盖阴石蕨)。

(2) 中国骨碎补、麻栗坡骨碎补和阔叶骨碎补的关系

前人对这 3 个种的争议较大，Nooteboom^[11]将中国骨碎补归入阔叶骨碎补，认为麻栗坡骨碎补是假脉骨碎补的一种特殊情况；吴兆洪等^[13]认为中国骨碎补应归入阔叶骨碎补，但支持麻栗坡骨碎补单独列种；邢福武等^[17]认为麻栗坡骨碎补应归入中国骨碎补，中国骨碎补、阔叶骨碎补均应单独列种。根据角质层特征观察结果，中国骨碎补、麻栗坡骨碎补形态相似，它们与阔叶骨碎补不属于同一类型，我们支持将中国骨碎补、麻栗坡骨碎补与阔叶骨碎补区分开来，但前两者的关系还有待更多证据考证。

(3) 亚阔叶骨碎补和阔叶骨碎补的关系

有关亚阔叶骨碎补的研究较少，Nooteboom^[11]、吴兆洪^[13]都将其归入阔叶骨碎补。然而实际情况并非如此，该种类分布稀少(仅分布于台湾兰屿)，与该种类同分布于台湾兰屿的还有阴石蕨属的马来阴石蕨、阴石蕨、鳞叶阴石蕨、热带阴石蕨等，这些种类存在典型的复合体现象^[18]。从本实验结果来看，亚阔叶骨碎补与阔叶骨碎补角质层特征相去甚远，支持将其并入阴石蕨属。

(4) 秦氏假钻毛蕨的归属

秦氏假钻毛蕨被 Nooteboom^[11]归入假钻毛蕨。本研究结果表明，秦氏假钻毛蕨与假钻毛蕨属的其它 3 个种类均有所区别，与长叶阴石蕨(图版 II : H 和图版 I : R)所代表的一组较为相近，但考虑到两者宏观形态相差较大，认为将秦氏假钻毛蕨并入骨碎补属并不合适。与秦氏假钻毛蕨叶表皮微形态较接近的种类仅有膜叶假钻毛蕨，它们的小羽片均为下先出，在其它宏观形态上也较为相近。Sen 等^[10]认为羽轴上的各回小羽片上先出还是下先出，是区分小膜盖蕨属或钻毛蕨属的重要依据。然而，本研究中甘肃假钻毛蕨(小羽片上先出)与膜叶假钻毛蕨(小羽片下先出)角质层特征更为相近，仅根据小羽片上先出还是下先出并不能判定亲缘关系远近。

(5) 加纳利骨碎补的归属

加纳利骨碎补在中国并无分布，实际上它是一个地理隔离种，骨碎补科仅此一种可以自然分布于欧洲、马卡洛尼西亚以及北非地区，该种被认为是骨碎补属的模式种^[18]。Tsutsumi 和 Kato^[6,7]也并未对该种做分子系统学研究，因此该种类在分子系统树的位置还不能确定。Liu 和 Schneider^[16]利用 2 个叶绿体基因组片段证实，该种类位于 *Wibelia* 的分支中。加纳利骨碎补的角质层特征比较特别，本研究观察发现，其条纹有较细的线形曲折条纹和模糊的波状条纹 2 种，从前者来看它应该属于起源较为古老的种类，这与刘红梅和 Schneider 的结论一致。鉴于该种类在叶表皮微形态上与骨碎补属其它种类区别明显，将其归为骨碎补属不太合适，本研究支持将其置于广义钻毛蕨属。关于骨碎补属还需做深入的系统分类学研究。

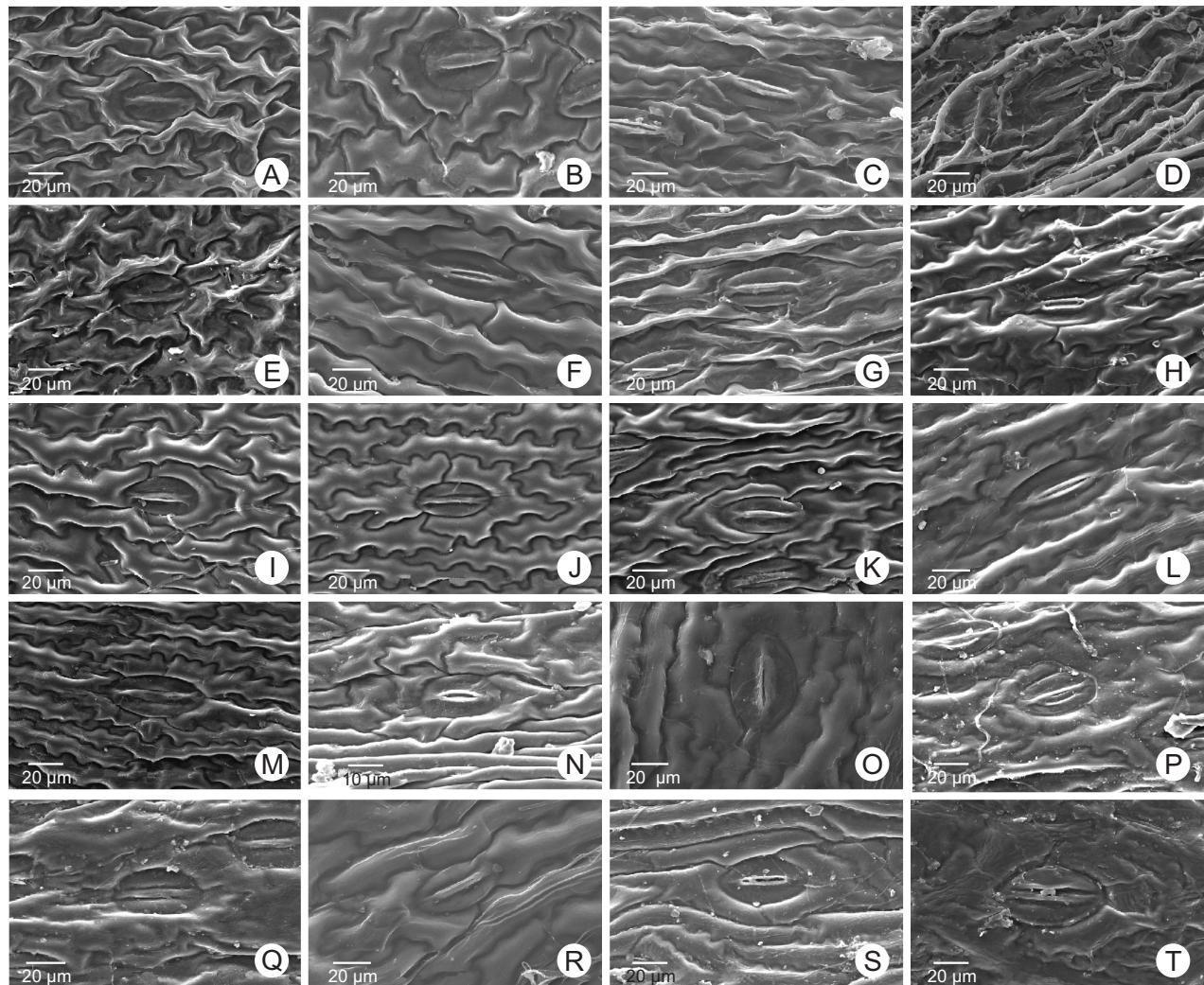
致谢: 在研究过程中, 陈正为提供部分研究材料, 胡晓颖协助电镜观察, 在此表示感谢!

参考文献:

- [1] Copeland EB. New or interesting Philippine ferns II [J]. *Philippine Jour Sci*, 1908, 3C: 31–39.
- [2] Copeland EB. *Davalloides* and related genera [J]. *Philippine Jour Sci*, 1927, 34: 239–257.
- [3] Kramer KU. Davalliaceae [M]//Kubitzki K, Kramer KU, Green PS, eds. The Families and Genera of Vascular Plants: Pteridophytes and Gymnosperms: Vol. 1. Berlin: Springer-Verlag, 1990: 74–80.
- [4] Nooteboom HP. Notes on Davalliaceae I. The genera *Araiostegia*, *Davalloides*, *Leucostegia* and *Gymnogrammitis* [J]. *Blumea*, 1992, 37: 165–187.
- [5] Nooteboom HP. Notes on Davalliaceae II. A revision of the genus *Davallia* [J]. *Blumea*, 1994, 39: 151–214.
- [6] Tsutsumi C, Kato M. Molecular phylogenetic study on Davalliaceae [J]. *Fern Gazette*, 2005, 17: 147–162.
- [7] Kato M, Tsutsumi C. Generic classification of Davalliaceae [J]. *Acta Phytotax Geobot*, 2008, 59 (1): 1–14.
- [8] 秦仁昌. 中国植物志: 第2卷 [M]. 北京: 科学出版社, 1959: 280–378.
- [9] 秦仁昌. 中国蕨类植物科属的系统排列和历史来源 [J]. 植物分类学报, 1978, 16(3): 1–19.
- [10] Sen T, Sen U, Holttum RE. Morphology and anatomy of the genus *Davallia*, *Araiostegia* and *Davalloides*, with a discussion on their affinities [J]. *Kew Bull*, 1972, 27: 217–243, fig. 1–26.
- [11] Nooteboom HP. Davalliaceae of China [J]. *Acta Phytotax Sinica*, 1996, 34(2): 162–179.
- [12] 吴征镒. 西藏植物志: 第1卷 [M]. 北京: 科学出版社, 1991: 281–288.
- [13] 吴兆洪, 王铸豪. 中国植物志: 第6卷, 第1分册 [M]. 北京: 科学出版社, 1999: 163–198.
- [14] 焦瑜, 王士俊. 三种国产阴地蕨科植物叶的表皮构造 [J]. 植物学通报, 2000, 17(4): 352–359.
- [15] Coetzer WV. Comparative morphological study of the stomata in the Filicopsida [J]. *Bull Nat Plantentuin Belg*, 1970, 40: 81–239.
- [16] Liu HM, Schneider H. Evidence supporting *Davallia canariensis* as a Late Miocene relict endemic to Macaronesia and Atlantic Europe [J]. *Australian Systematic Botany*, 2013, 26: 378–385.
- [17] Xing FW, Wang FG, Nooteboom HP. Flora of China: Vol. 2–3 (Pteridophytes) [M]. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2013: 749–757.
- [18] Chen CW, Ngan LT, Hidayat A, Evangelista L, Nooteboom HP, Chou WL. First insights into the evolutionary history of the *Davallia repens* complex [J]. *Blumea*, 2014, 59: 49–58.

马晓东等: 图版 I

MA Xiao-Dong et al.: Plate I

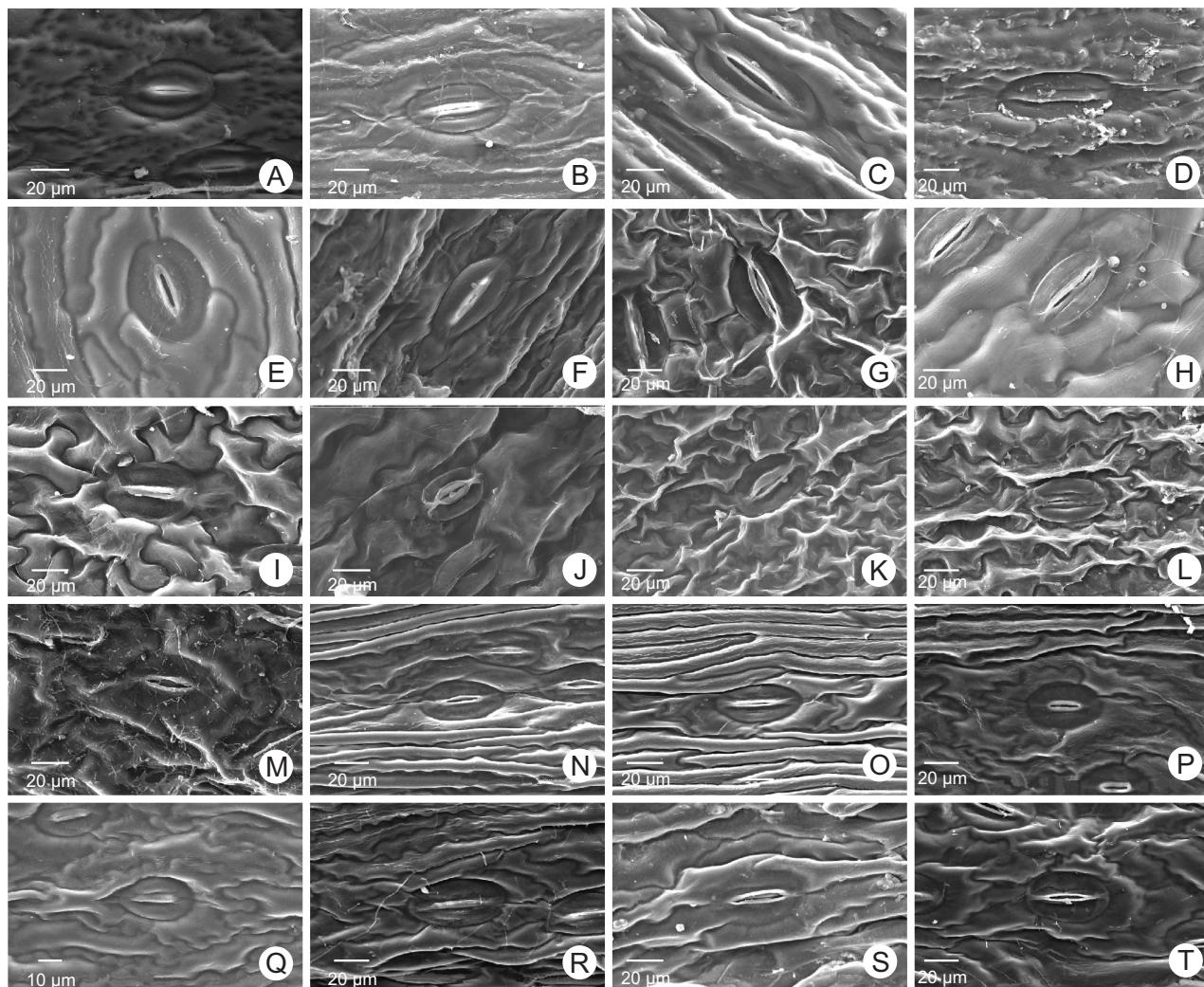


骨碎补科角质层特征。 A. 假美小膜盖蕨; B. 小膜盖蕨; C. 细裂小膜盖蕨; D. 宿枝小膜盖蕨; E. 绿叶小膜盖蕨; F. 鳞轴小膜盖蕨; G. 长片小膜盖蕨; H. 美小膜盖蕨; I. 云南小膜盖蕨; J. 华南骨碎补; K. 麻栗坡骨碎补; L. 云南骨碎补; M. 假脉骨碎补; N. 大叶骨碎补; O. 骨碎补; P. 中国骨碎补; Q. 亚阔叶骨碎补; R. 长叶阴石蕨; S. 杯盖阴石蕨; T. 云南阴石蕨。

Plates of cuticular layer characteristics in Davalliaceae. A. *Araiostegia beddomei*; B. *A. delavayi*; C. *A. faberiana*; D. *A. hookeri*; E. *A. imbricata*; F. *A. perdurans*; G. *A. pseudocystopteris*; H. *A. pulchra*; I. *A. yunnanensis*; J. *Davallia austro-sinica*; K. *D. brevisora*; L. *D. cylindrica*; M. *D. brevisora*; N. *D. formosana*; O. *D. mariesii*; P. *D. sinensis*; Q. *D. subsolida*; R. *Humata assamica*; S. *H. griffithiana*; T. *H. henryana*.

马晓东等: 图版 II

MA Xiao-Dong et al.: Plate II



骨碎补科角质层特征。A. 马来阴石蕨; B. 半圆盖阴石蕨; C. 阴石蕨; D. 鳞叶阴石蕨; E. 圆盖阴石蕨; F. 热带阴石蕨; G. 大膜盖蕨; H. 秦氏假钻毛蕨; I. 甘肃假钻毛蕨; J. 膜叶假钻毛蕨; K. 假钻毛蕨; L. 假钻毛蕨属存疑种; M. 加纳利骨碎补(外国种); N. *D. corniculata*(外国种); O. *D. elegans*(外国种); P. *D. phyxidata*; Q. 阔叶骨碎补(外国种); R. *D. trichomanoides*(外国种); S. *S. dorsalis*(外国种); T. *S. pentaphylla*(外国种)。

Plates of cuticular layer characteristics in Davalliaceae. A. *Humata pectinata*; B. *H. platylepis*; C. *H. repens*; D. *H. trifoliata*; E. *H. tyermannii*; F. *H. vestita*; G. *Leucostegia immersa*; H. *Paradavallodes chingae*; I. *P. kansuense*; J. *P. membranulosum*; K. *P. multidentatum*; L. *Paradavallodes* sp.; M. *Davallia canariensis* (foreign species); N. *D. corniculata* (foreign species); O. *D. elegans* (foreign species); P. *D. phyxidata* (foreign species); Q. *D. solida* (foreign species); R. *D. trichomanoides* (foreign species); S. *Scyphularia dorsalis* (foreign species); T. *S. pentaphylla* (foreign species).

(责任编辑: 张平)