

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2016.50669

周喜乐, 严岳鸿, 赵国华, 刘红梅. 14 种剑蕨属植物的孢子形态特征及其系统分类学意义[J]. 植物科学学报, 2016, 34(5): 669-679
Zhou XL, Yan YH, Zhao GH, Liu HM. Spore morphology of *Loxogramme* (Blume) C. Presl and its taxonomic significance[J]. *Plant Science Journal*, 2016, 34(5): 669-679

14 种剑蕨属植物的孢子形态特征及其系统分类学意义

周喜乐¹, 严岳鸿¹, 赵国华¹, 刘红梅^{2*}

(1. 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; 2. 深圳市热带亚热带植物多样性重点实验室, 深圳市中国科学院仙湖植物园, 广东深圳 518004)

摘要: 利用扫描电子显微镜对水龙骨科(Polypodiaceae)剑蕨属(*Loxogramme*) 14 种植物的孢子形态和表面纹饰进行了观察。结果显示: 剑蕨属的孢子具有单裂缝和三裂缝两种类型, 个别物种具有中间过渡类型。剑蕨属的孢子纹饰为蠕虫状或浅波纹状。经比较发现, 具三裂缝孢子的物种通常植株较小, 而具单裂缝的种类则通常植株较大。从进化的角度来看, 三裂缝孢子为原始类型, 单裂缝孢子为进化类型, 因而从孢子形态特征的角度支持剑蕨属为水龙骨科基部类群。

关键词: 水龙骨科; 孢子形态; 扫描电镜; 分类学

中图分类号: Q949.36

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2016)05-0669-11

Spore Morphology of *Loxogramme* (Blume) C. Presl and Its Taxonomic Significance

ZHOU Xi-Le¹, YAN Yue-Hong¹, ZHAO Guo-Hua¹, LIU Hong-Mei^{2*}

(1. Shanghai Chenshan Botanical Garden, Shanghai Chenshan Plant Science Research Center, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 201602, China; 2. Key Laboratory of Southern Subtropical Plant Diversity, FairyLake Botanical Garden, Shenzhen & Chinese Academy of Sciences, Shenzhen, Guangdong 518004, China)

Abstract: *Loxogramme* (Blume) C. Presl is a small genus and the basal lineage of the derived fern family Polypodiaceae. In this study, new spore observations on *Loxogramme* were observed using scanning electron microscopy. The newly generated data were integrated and compared with previously reported evidence on this genus. Two main spore shapes, trilete and monolete, were found, with transitional types also observed in some species. In addition, two different ornamentation types were found in this genus, either rugate or vermiculate with or without globes. The two different spore types of *Loxogramme* are distinct within the family Polypodiaceae, and also are taxonomically useful in clarifying groups of this genus.

Key words: Polypodiaceae; Spore morphology; SEM; Taxonomy

剑蕨属(*Loxogramme*) 为水龙骨科(Polypodiaceae)成员, 与分布在澳大利亚和新几内亚的 *Dictymia* 为姐妹群, 并共同构成水龙骨科的基部类群 *Loxogrammoids*^[1]。剑蕨属曾被作为一个独立的科, 即剑蕨科(*Loxogrammaceae*)^[2-7], 但目前分子证据支持将其作为水龙骨科的一个基部分

支^[1,8,9], 并被给予亚科等级, 即剑蕨亚科(*Loxogrammoideae*)^[10]。广义的剑蕨属包括两个属, 即剑蕨属和 *Anarthropteris* 属(单种属, 仅 1 种, 即 *A. lanceolata*), 后者仅分布于新西兰, 目前分子证据支持其为剑蕨属成员^[11], 并恢复其物种学名为 *Loxogramme dictyopteris* Copel。

收稿日期: 2016-04-08, 退修日期: 2016-05-24。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31300183)。

This work was supported by a grant from the National Natural Science Foundation of China (31300183).

作者简介: 周喜乐(1985-), 男, 硕士, 研究方向为蕨类植物多样性与形态解剖(E-mail: hnzhouxile@163.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: sorolepidium@hotmail.com)。

全世界剑蕨属约 33 种, 主要分布于亚洲热带及亚热带地区, 中美洲 1 种, 太平洋岛屿 1 种, 非洲 4 种。中国是世界上剑蕨属植物较为丰富的地区之一, 现已记录剑蕨属植物 12 种^[12], 主要分布于四川、云南、贵州、广西、广东、台湾、湖北西部、安徽和江西南部。

研究表明孢子纹饰特征可以作为蕨类植物分类和系统学研究的辅助证据^[13-16], 可用于检视类群的自然性、同质性、属种差异和类群关系, 甚至可以推测植物类群的染色体倍性和生殖方式^[17-19]。有关剑蕨属孢粉学的研究目前主要有国内学者张玉龙等^[20,21]、王全喜^[22]、李晓丹等^[23]和台湾学者陈琦娟^[24]等, 国外学者如 Nayar^[17]及 Tryon 和 Lugardon^[18], 其中张玉龙^[20]的研究取样最全、研究最为透彻。研究显示剑蕨属植物大部分孢子为球形、三裂缝, 少数为宽椭圆形、单裂缝, 同时尚有部分类群存在两种类型孢子共存以及孢子裂缝形状有变异的情况。但张玉龙^[20]的研究是基于光学显微镜, 受条件限制, 未能对剑蕨属的孢子纹饰进行观察和分析。陈琦娟^[24]对台湾产 6 种剑蕨属植物中的 4 个物种进行了取样观察, 结果同样揭示剑蕨属存在两种孢子类型以及中间过渡形态, 且剑蕨属的新鲜孢子还含有叶绿素。Tryon 和 Lugardon^[18]观察了 8 个物种的孢子, 发现不同物种孢子大小存在较大差异, 推测该属植物可能存在不同的染色体倍性; Nayar^[17]研究了剑蕨属的 2 个物种, 根据孢子具有两种纹饰类型且存在中间过渡形态的特征, 推测这一现象可能是由于该属植物发生杂交事件引起。

鉴于剑蕨属孢子特征的特殊性, 以及孢子纹饰等相关研究较为缺乏, 我们选取了剑蕨属 14 种植物的孢子进行扫描电镜观察, 其中包括前期研究没有取样的 9 种植物, 测量了成熟孢子的大小, 以期通过孢子微形态特征观察加深对剑蕨属植物的认识, 并探讨它们的分类学意义。

1 材料与方法

1.1 实验材料

本文所用材料包括剑蕨属 14 个物种, 其中我国 12 种, 涵盖了所有剑蕨属种类^[12]; 另外 2 种产自国外, 分别是非洲剑蕨 (*Loxogramme lanceolata* (Sw.) C. Presl) 和白鲁姆剑蕨 (*L. blumeana*

C. Presl)。同时, 我们也对日本剑蕨 (*L. saziran* Tagawa ex M. G. Price) 的孢子进行取样和观察, 该物种在 *Flora of China* 中已并入褐柄剑蕨 (*L. duclouxii* Chirst)^[12]。取样时, 除了顶生剑蕨 (*L. acroscopa* (Christ) C. Chr.) 和白鲁姆剑蕨因仅有 1 号标本而只取 1 份外, 其余物种均取 2 ~ 3 号标本。孢子材料均取自中国科学院植物研究所植物标本馆, 具体材料详见表 1。

1.2 实验方法

植物材料采用扫描电镜 JSM-6380LV 观察并拍照, 根据所拍图片测量每个物种 3 ~ 5 个孢子的裂缝长、极轴长与赤道轴长, 记录数据的变化范围, 并取平均值。孢子纹饰的描述参照王全喜等^[25]所使用的术语。

孢子体积采用近似计算, 将孢子看做椭球形, 从而采用椭球形体积公式近似计算, 即: $\frac{4}{3} \pi \times \text{赤道轴} / 2 \times (\text{极轴} / 2)^2$ 。

2 结果

通过测量剑蕨属植物孢子的大小及计算孢子体积(表 2), 发现剑蕨属孢子大小差异显著, 其中体积最小的为白鲁姆剑蕨, 最大的为拟内卷剑蕨 (*L. porcata* M.G. Price), 两者体积相差近十倍。

剑蕨属孢子形态特征: 孢子三裂缝或单裂缝, 辐射对称或两侧对称, 球形或肾形, 孢子极轴长为 25.26 ~ 53.52 μm , 赤道轴长为 33.94 ~ 74.82 μm , 裂缝明显而突出, 长度为 8.29 ~ 41.49 μm 。其中, 单裂缝孢子为肾形、两侧对称极面观多为椭圆形, 赤道面观为豆形或扁圆形; 三裂缝孢子为球形、辐射对称, 极面观为圆形、近圆形或圆三角形, 赤道面观为扁圆形。外壁较厚, 表面呈蠕虫状或略带波纹状纹饰。

2.1 孢子具三裂缝的种类

2.1.1 顶生剑蕨(图版 I: 1、2)

孢子三裂缝, 辐射对称, 球形, 极面观为圆形、近圆形或圆三角形, 赤道面观为扁圆形。孢子平均大小为 35.09 (31.82 ~ 37.27) \times 47.08 (46.16 ~ 48.00) μm , 裂缝平均长 12.42 (8.59 ~ 16.33) μm 。孢子纹饰为蠕虫状。该物种孢子除正常三裂缝外(3 条裂缝长度相等), 还有部分为不正常的三裂缝孢子, 即 1 条裂缝长、另外 2 条裂缝短, 形如“Y”(图版 I: 1)。

表 1 材料来源
Table 1 Material sources

种名 Species	采集地 Locality	凭证标本 Vouchers
顶生剑蕨 (<i>Loxogramme acroscopa</i> (Christ) C. Chr.)	贵州平塘 Pingtang Guizhou	Y. Tsiang 7084
黑鳞剑蕨 (<i>L. assimilis</i> Ching)	重庆金佛山 Jinfoshan Chongqing	无采集人 (no collector) 1007
中华剑蕨 (<i>L. chinensis</i> Ching)	湖南新宁舜皇山 Shunhuangshan Xinning Hunan	朱仲龙等 (Zhu <i>et al</i>) 1996
匙叶剑蕨 (<i>L. grammitoides</i> (Baker) C. Chr.)	湖南桑植天平山 Tianpingshan Sangzhi Hunan	吴世福(Wu) 557
老街剑蕨 (<i>L. lankokiensis</i> (Rosenst.) C. Chr.)	西藏墨脱 Motuo Xizang	青藏队 (Qinghai-Tibet Expedition) 74-4351
白鲁姆剑蕨 (<i>L. blumeana</i> C. Presl)	新加坡 Pahang; Sungei Boh. Singapore	Md. Nur 32982
西藏剑蕨 (<i>L. cuspidata</i> (Zenker) M. G. Price)	云南丽江 Lijiang Yunnan	K. M. Feng 440
褐柄剑蕨 (<i>L. duclouxii</i> Christ)	湖南洪江八面山 Bamianshan Hongjiang Hunan	周喜乐等 (Zhou <i>et al</i>) 1731
日本剑蕨 (<i>L. saziran</i> Tagawa ex M. G. Price)	湖北神农架 Shenlongjia Hubei	中美联合鄂西考察队 (China-USA Expedition) 1294
台湾剑蕨 (<i>L. formosana</i> Nakai)	台湾花莲 Hualien Taiwan	Chen Tien Tsai 12635
内卷剑蕨 (<i>L. involuta</i> (D. Don) C. Presl)	西藏聂拉木樟木 Zhangmu Nyalam Xizang	中日考察队 (China-Japan Expedition) T358
拟内卷剑蕨 (<i>L. porcata</i> M. G. Price)	云南景洪曼牙 Manya Jinghong Yunnan	C. W. Wang 79004
柳叶剑蕨 (<i>L. salicifolia</i> (Makino) Makino)	台湾 Tausui District Taiwan	Mr. W. Hancock. 20
剑蕨 (<i>L. avenia</i> C. Presl)	美国 USA	T. S. Walker 12300
非洲剑蕨 (<i>L. lanceolata</i> (Sw.) C. Presl)	国外 Foreign	无采集人 (no collector) 7016

表 2 剑蕨属孢子大小
Table 2 Spore size of the genus *Loxogramme*

物种 Species	孢子大小(μm) Spore size	体积(μm ³) Volume
顶生剑蕨	35.09 × 47.08	30337.63
黑鳞剑蕨	45.53 × 51.22	55566.53
中华剑蕨	46.21 × 51.99	58099.20
匙叶剑蕨	40.00 × 46.48	38919.25
老街剑蕨	29.52 × 38.38	17503.14
白鲁姆剑蕨	25.26 × 33.94	11333.31
西藏剑蕨	42.36 × 70.77	66456.81
褐柄剑蕨	42.96 × 67.12	64827.44
日本剑蕨	39.54 × 64.84	53051.14
台湾剑蕨	31.38 × 47.31	24380.20
内卷剑蕨	37.71 × 71.87	53485.88
拟内卷剑蕨	53.52 × 74.82	112157.50
柳叶剑蕨	39.28 × 53.53	43223.37
剑蕨	33.94 × 42.87	25843.75
非洲剑蕨	41.54 × 65.69	59321.30

2.1.2 黑鳞剑蕨(图版 I：3 ~ 9)

孢子大部分为三裂缝，辐射对称，球形，极面观为圆形、近圆形或圆三角形，赤道面观为扁圆形。孢子大小为 45.53(43.60 ~ 47.80) × 51.22 (50.09 ~ 52.50) μm，裂缝长 15.51 (10.55 ~ 21.13) μm。孢子纹饰为蠕虫状。该种孢子裂缝变异极大，个别有五裂缝(图版 I：6、8)，也有一条裂缝不明显、另外两条合成一条的孢子(图版 I：7)。

2.1.3 中华剑蕨(图版 I：10 ~ 12)

孢子三裂缝，辐射对称，球形，极面观为圆形、近圆形或圆三角形，赤道面观为扁圆形。孢子大小为 46.21(42.50 ~ 49.91) × 51.99(47.52 ~ 55.22) μm，裂缝长 21.76(18.91 ~ 24.18) μm。孢子纹饰为蠕虫状，略带波纹状。

2.1.4 匙叶剑蕨(图版Ⅱ: 13, 14)

孢子三裂缝, 辐射对称, 球形, 极面观为圆形、近圆形或圆三角形, 赤道面观为扁圆形。孢子平均大小为 $40.00 (36.82 \sim 42.27) \times 46.48 (47.27 \sim 48.64) \mu\text{m}$, 裂缝平均长 $15.72 (13.82 \sim 17.82) \mu\text{m}$ 。孢子纹饰为蠕虫状, 略带波纹状, 与中华剑蕨类似。

2.1.5 老街剑蕨(图版Ⅱ: 15 ~ 18)

孢子三裂缝, 辐射对称, 球形, 极面观为圆形、近圆形或圆三角形, 赤道面观为扁圆形。孢子平均大小为 $29.52 (28.73 \sim 30.90) \times 38.38 (37.10 \sim 38.97) \mu\text{m}$, 裂缝平均长 $9.38 (7.17 \sim 12.14) \mu\text{m}$ 。孢子纹饰为蠕虫状, 且蠕虫状纹饰较稀疏。

2.1.6 白鲁姆剑蕨(图版Ⅱ: 19 ~ 21)

孢子三裂缝, 辐射对称, 球形, 极面观为圆形、近圆形或圆三角形, 赤道面观为扁圆形。孢子平均大小为 $25.26 (23.38 \sim 27.14) \times 33.94 (30.51 \sim 41.59) \mu\text{m}$, 裂缝平均长 $8.29 (7.47 \sim 9.79) \mu\text{m}$ 。孢子纹饰为蠕虫状。该种孢子裂缝也有中间变异状态呈“Y”形, 且孢子椭圆形(图版Ⅱ: 19)。

2.2 孢子具单裂缝的种类

2.2.1 西藏剑蕨(图版Ⅱ: 22 ~ 24)

孢子单裂缝, 两侧对称, 极面观为椭圆形, 两端圆钝, 赤道面观为豆形。孢子平均大小为 $42.36 (39.90 \sim 46.99) \times 70.77 (68.95 \sim 76.16) \mu\text{m}$, 裂缝平均长 $37.99 (28.67 \sim 47.13) \mu\text{m}$ 。孢子纹饰为浅蠕虫状。

2.2.2 褐柄剑蕨(图版Ⅲ: 25 ~ 27)

孢子单裂缝, 两侧对称, 极面观为椭圆形, 两端圆钝, 赤道面观为扁半圆形。孢子平均大小为 $42.96 (42.09 \sim 44.42) \times 67.12 (62.18 \sim 69.73) \mu\text{m}$, 裂缝处平直, 裂缝平均长 $40.81 (36.42 \sim 49.64) \mu\text{m}$ 。孢子纹饰为浅蠕虫状, 但其纹饰较西藏剑蕨明显。

日本剑蕨的孢子为单裂缝, 两侧对称, 极面观为椭圆形, 两端圆钝, 赤道面观为豆形。孢子平均大小为 $39.54 (37.21 \sim 43.53) \times 64.84 (61.48 \sim 70.51) \mu\text{m}$, 裂缝处微凹, 裂缝平均长 $32.66 (31.57 \sim 33.75) \mu\text{m}$ 。孢子纹饰为浅蠕虫状(图版Ⅲ: 28)。

2.2.3 台湾剑蕨(图版Ⅲ: 29 ~ 31)

孢子单裂缝, 两侧对称, 极面观为椭圆形, 两端圆钝, 赤道面观为扁半圆形。孢子平均大小为 $31.38 (28.14 \sim 35.31) \times 47.31 (42.85 \sim 50.78) \mu\text{m}$, 裂缝处平直, 或略突起, 平均长 $26.42 (23.77 \sim 28.85) \mu\text{m}$ 。孢子表面光滑, 略有波纹状凸起。

2.2.4 内卷剑蕨(图版Ⅲ: 32 ~ 34)

孢子单裂缝, 两侧对称, 极面观为椭圆形, 两端圆钝, 赤道面观为豆形。孢子平均大小为 $37.71 (34.40 \sim 41.14) \times 71.87 (62.60 \sim 75.68) \mu\text{m}$, 裂缝处内凹, 裂缝平均长 $35.14 (29.94 \sim 37.93) \mu\text{m}$ 。孢子表面光滑, 有蠕虫状凸起。

2.2.5 拟内卷剑蕨(图版Ⅲ: 35, 36; 图版Ⅳ: 37)

孢子单裂缝, 两侧对称, 极面观为椭圆形, 两端圆钝, 赤道面观为扁半圆形。孢子平均大小为 $53.52 (49.82 \sim 55.37) \times 74.82 (69.00 \sim 78.32) \mu\text{m}$, 裂缝处平直, 裂缝较短, 平均长 $34.28 (25.73 \sim 37.50) \mu\text{m}$ 。孢子纹饰为浅蠕虫状, 纹饰较褐柄剑蕨稀疏。

2.2.6 柳叶剑蕨(图版Ⅳ: 38 ~ 40)

我们观察了该物种两份标本, 其中覃海宁等3985号(湖南桑植)标本孢子为三裂缝, Mr. W. Hancock. 20号(台湾)标本孢子为单裂缝。鉴于张玉龙^[20]和陈娟娟^[24]认为该物种孢子为单裂缝, 我们推测具三裂缝的标本可能鉴定错误。因此该物种孢子应为单裂缝, 两侧对称, 肾形, 极面观为椭圆形, 两端圆钝, 赤道面观为扁圆形。孢子平均大小为 $39.28 (38.95 \sim 39.60) \times 53.53 (52.50 \sim 54.32) \mu\text{m}$, 裂缝平均长 $24.31 (21.30 \sim 28.53) \mu\text{m}$ 。孢子纹饰为蠕虫状。

2.2.7 剑蕨(图版Ⅳ: 41 ~ 43)

我们观察了该物种3份标本, 均来自国外, 其中T. S. Walker 12300号(美国)标本孢子为单裂缝, 9290(印度尼西亚)和T. S. Walker 12246号(美国)标本孢子为三裂缝。鉴于张玉龙^[20]记载该物种孢子为单裂缝, 我们推测具三裂缝的标本可能鉴定错误, 因此该物种孢子应描述为: 孢子单裂缝, 两侧对称, 肾形, 极面观为椭圆形, 两端圆钝, 赤道面观为扁圆形。孢子平均大小为 $33.94 (30.06 \sim 41.45) \times 42.87 (39.04 \sim 46.72) \mu\text{m}$,

裂缝处较平直, 裂缝平均长 18.44 (15.83 ~ 20.72) μm 。孢子纹饰为蠕虫状, 且蠕虫状纹饰较稀疏。

2.2.8 非洲剑蕨(图版IV: 44, 45)

孢子单裂缝, 两侧对称, 极面观为椭圆形, 两端圆钝, 赤道面观为豆形。孢子平均大小为 41.54 (33.46 ~ 48.80) \times 65.69 (62.87 ~ 71.40) μm , 裂缝处内凹, 裂缝平均长 41.49 (36.55 ~ 49.54) μm 。孢子纹饰为浅蠕虫状。

3 讨论

水龙骨科位于蕨类植物系统进化的顶端^[5, 8-10, 26], 现知约 1200 种^[10], 是核心薄囊蕨类的主要成员, 也是蕨类植物适应以被子植物为主导的生态系统最为成功的一大类群^[8]。剑蕨属是水龙骨科的一个独特成员, 主要体现在以下三个方面: 首先, 在孢粉特征上, 不同于其他多数水龙骨科成员仅具有单裂缝孢子的情况(禾叶蕨类为三裂缝孢子), 剑蕨属的孢子同时具有三裂缝和单裂缝两种类型^[17, 18, 20]; 其次, 在生境特征上, 剑蕨属植物多为土生或附生岩石上, 而其他多数成员以附生树干为主; 最后, 在形态特征上, 剑蕨属植物在外形上一致性很高, 均为披针形的肉质单叶, 形态单一。因此, 剑蕨属在水龙骨科的性状分化、生态适应和系统演化中具有特殊意义。

3.1 剑蕨属孢子形态的复杂性

从孢子形态来看, 在研究观察的 14 种剑蕨属植物中, 有 8 种植物的孢子为单裂缝, 其余 6 种的孢子为三裂缝。除观察到单裂缝和三裂缝两种孢子类型, 剑蕨属个别物种还存在过渡形态的孢子, 如老街剑蕨、白鲁姆剑蕨和顶生剑蕨, 这与已有研究结果一致。张玉龙^[20]报道黑鳞剑蕨和匙叶剑蕨为三裂缝孢子, 但也有个别孢子呈现由三裂缝向单裂缝过渡的现象, 其中黑鳞剑蕨为两条裂缝逐渐消失, 从而过渡到单裂缝; 而匙叶剑蕨为一条裂缝逐渐消失, 另两条裂缝逐渐合为一条, 从而过渡到单裂缝。此外还发现在 *L. parallela* Copel. 中多数孢子为单裂缝, 但有少数出现三裂缝且裂缝发生变异; 陈绮娟^[24]的研究提到台湾剑蕨和柳叶剑蕨为单裂缝, 有个别形似“卜”的裂缝, 被视作不对称的三裂缝; 而匙叶剑蕨则为三裂缝, 但个别孢子有向单裂缝过渡的现象, 其裂缝形如“Y”或“卜”, 类

似于张玉龙^[20]的观察结果。

综合已有研究和本文研究结果, 我们发现这种裂缝过渡现象并非固定出现在某些物种, 如在张玉龙^[20]的研究中未提到台湾剑蕨、柳叶剑蕨、老街剑蕨、白鲁姆剑蕨和顶生剑蕨的孢子裂缝具有过渡现象, 本文的研究也未发现台湾剑蕨、柳叶剑蕨和匙叶剑蕨的孢子裂缝有过渡现象。Nayar^[17]曾经推测这可能是由于该属存在自然杂交事件导致的, 然而目前剑蕨属开展的此类研究工作十分有限, 还无法判定这种推测是否成立。今后应进一步开展剑蕨属植物细胞学和分子系统学方面的研究, 以揭示这种过渡状态孢子存在的原因。

剑蕨属孢子纹饰主要有两种类型, 即蠕虫状和浅波纹状。三裂缝孢子纹饰为蠕虫状, 单裂缝孢子既有蠕虫状也有浅波纹状。蠕虫状纹饰可理解为深波纹状纹饰, 这样单裂缝孢子纹饰即呈现深浅过渡变化, 纹饰最深的为柳叶剑蕨和剑蕨, 最浅的为台湾剑蕨和内卷剑蕨, 纹饰近光滑状态, 其余物种则处于中间形态。

3.2 剑蕨属孢子形态的分类学意义

蕨类植物孢子裂缝的类型在蕨类植物的系统演化上具有重要的指示意义。一般认为, 三裂缝的孢子是原始的类型, 而单裂缝的孢子是进化的类型^[19]。从这个角度来看, 水龙骨科植物可划分为三大类群: 一类是剑蕨类, 孢子具有单裂缝和三裂缝; 第二类是禾叶蕨类, 孢子为三裂缝; 第三类是剑蕨类和禾叶蕨类以外的其他所有类群, 孢子为单裂缝。目前分子系统学证据支持剑蕨类植物为水龙骨科的基部类群^[1], 而其同时具有三裂缝和单裂缝的特征也支持了这种观点。

如果以孢子形态作为特征划分依据, 剑蕨属可划分为两大类: 一类是球形三裂缝孢子, 具有该类型孢子的物种包括老街剑蕨、匙叶剑蕨和中华剑蕨等, 该类植物通常个体较小; 第二类是肾形单裂缝孢子, 具有该类型孢子的物种包括褐柄剑蕨、柳叶剑蕨和剑蕨等, 此类植物通常个体较大, 同时形态上的变异也较大。因此, 孢子特征具有一定的系统分类学意义, 可以用于剑蕨属植物的初步类群划分。

从孢子纹饰的特征来看, 剑蕨属植物都是蠕虫状或蠕虫状纹饰的变异, 如蠕虫状纹饰过渡到光滑纹饰。其中三裂缝孢子均为蠕虫状纹饰, 如顶生剑

蕨、黑鳞剑蕨、中华剑蕨、匙叶剑蕨和白鲁姆剑蕨。单裂缝孢子有蠕虫状、浅蠕虫状和光滑 3 种纹饰,具蠕虫状纹饰的有柳叶剑蕨和剑蕨;具浅蠕虫状纹饰的有西藏剑蕨、褐柄剑蕨、拟内卷剑蕨和非洲剑蕨;纹饰近光滑的有台湾剑蕨和内卷剑蕨。因此,仅根据纹饰类型无法鉴定剑蕨属三裂缝孢子,但能大致区分剑蕨属单裂缝孢子,如柳叶剑蕨和剑蕨纹饰明显,西藏剑蕨、褐柄剑蕨、拟内卷剑蕨和非洲剑蕨纹饰较浅,台湾剑蕨和内卷剑蕨纹饰较光滑。

致谢:感谢中国科学院植物研究所标本馆(PE)提供部分孢子样品。

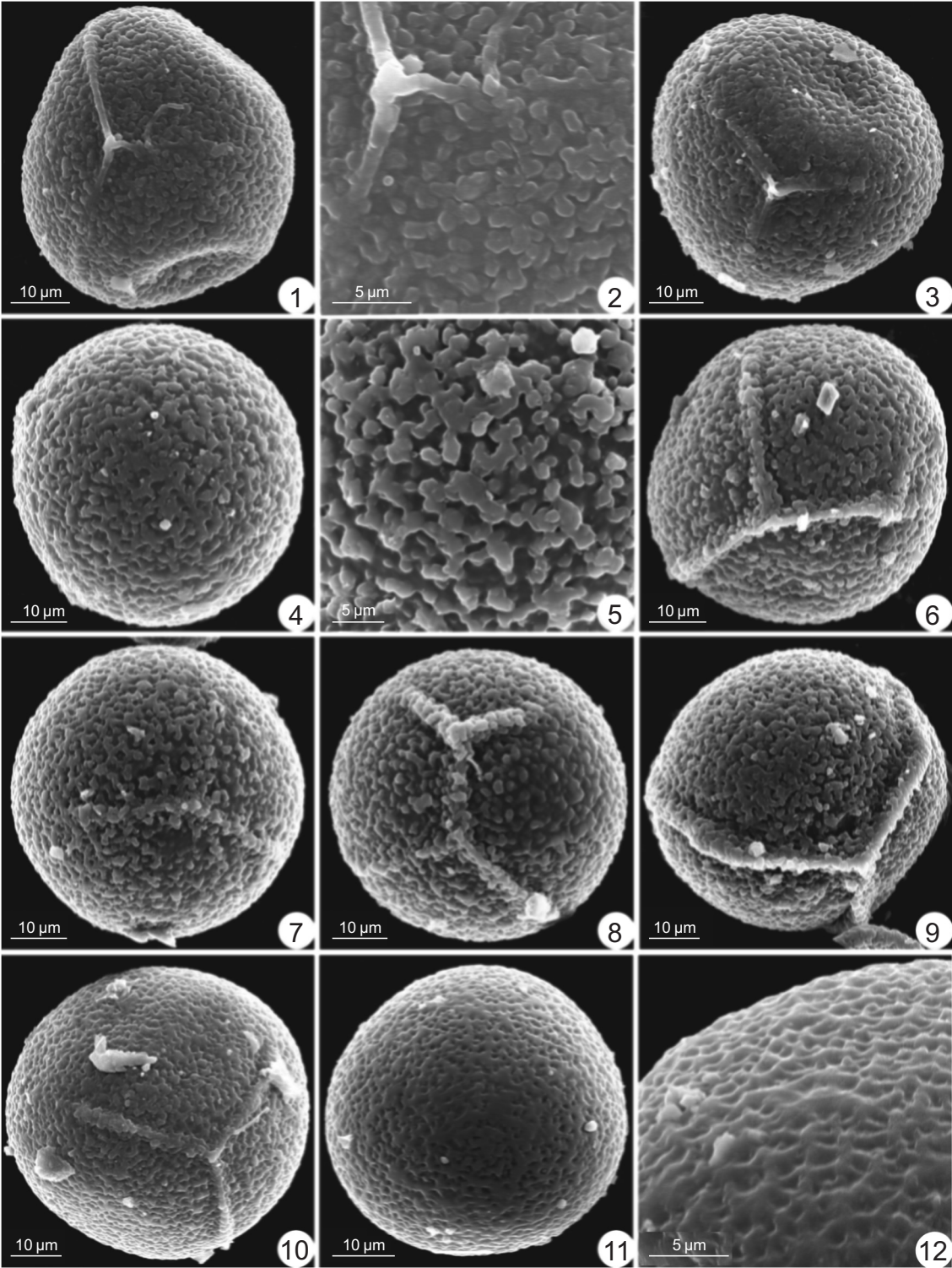
参考文献:

- [1] Schneider H, Kreier HP, Janssen T, Otto E, Muth H, Heinrichs J. Key Innovations Versus Key Opportunities: Identifying Causes of Rapid Radiations in Derived Ferns [M]//Glaubrecht M, eds. *Evolution in Action*. Berlin: Springer-Verlag, 2010: 61–75.
- [2] Nayar BK. Classification of homosporous ferns[J]. *Taxon*, 1970, 19: 229–236.
- [3] Pichi Seemolli REG. Fragmenta pteridologiae V[J]. *Webbia*, 1974, 29(1): 1–16.
- [4] Ching RC. On natural classification of the Polypodiaceae [J]. *Sunyatsenia*, 1940, 5: 201–268.
- [5] 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.
Ching RC. The Chinese fern families and genera: systematic arrangement and historical origin[J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1978, 16(3): 1–19.
- [6] 吴兆洪, 秦仁昌. 中国蕨类植物科属志[M]. 北京: 科学出版社, 1991.
Wu ZH, Ching RC. Fern Families and Genera of China [M]. Beijing: Science Press, 1991.
- [7] 刘红梅, 王丽, 张宪春, 曾辉. 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[J]. 植物分类学报, 2008, 46(6): 808–829.
Liu HM, Wang L, Zhang XC, Zeng H. Advances in the studies of lycophytes and monilophytes with reference to systematic arrangement of families distributed in China [J]. *Journal of Systematics and Evolution*, 2008, 46(6): 808–829.
- [8] Schneider H, Smith AR, Cranfill R, Hildebrand TJ, Haufler CH, Ranker TA. Unraveling the phylogeny of polygrammoid ferns (Polypodiaceae and Grammitidaceae): exploring aspects of the diversification of epiphytic plants [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2004, 31: 1041–1063.
- [9] Liu HM. Embracing the pteridophyte classification of Ren-Chang Ching using a generic phylogeny of Chinese ferns and lycophytes[J]. *J Syst Evol*, 2016, 54(4): 307–335.
- [10] 张宪春, 卫然, 刘红梅, 何丽娟, 王丽, 张钢民. 中国现代石松类和蕨类的系统发育与分类系统[J]. 植物学报, 2013, 48(2): 119–137.
Zhang XC, Wei R, Liu HM, He LJ, Wang L, Zhang GM. Phylogeny and classification of the extant lycophytes and ferns from China[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2013, 48(2): 119–137.
- [11] Kreier HP, Schneider H. Reinstatement of *Loxogramme dictyopteris*, based on phylogenetic evidence, for the New Zealand endemic fern, *Anarthropteris lanceolata* (Polypodiaceae, Polypodiidae)[J]. *Aust Syst Bot*, 2006, 19(4): 309–314.
- [12] Zhang XC, Gilbert MG. *Loxogramme* [M]// Wu ZY, Raven PH, eds. *Flora of China: Vol. 2–3*. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2013: 761–764.
- [13] 刘家熙. 北京水龙骨科孢子形态的研究[J]. 植物学报, 1998, 15(1): 68–71.
Liu JX. Studies on the spore morphology of Polypodiaceae from Beijing [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 1998, 15(1): 68–71.
- [14] 常艳芬, 王任翔, 张碧波. 云南水龙骨科水龙骨科孢子形态的研究[J]. 云南植物研究, 2006, 28(2): 139–144.
Chang YF, Wang RX, Zhang BB. Study on the spore morphology of Subfam. Polypodiodeae (Polypodiaceae) in Yunnan, China[J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 2006, 28(2): 139–144.
- [15] 王任翔, 陆树刚, 邓晰朝, 张义正. 广西蕨类植物孢子形态的研究 I. 水龙骨科[J]. 广西植物, 2006, 26(5): 565–569.
Wang RX, Lu SG, Deng XC, Zhang YZ. Spore morphology of pteridophytes from Guangxi I. Polypodiaceae[J]. *Guihaia*, 2006, 26(5): 565–569.
- [16] Wang FG, Liu HM, He CM, Yang DM, Xing FW. Taxonomic and evolutionary implications of spore ornamentation in Davalliaceae[J]. *J Syst Evol*, 2015, 53(1): 72–81.
- [17] Nayar BK. Spore morphology of *Loxogramme*[J]. *Grana Palynologica*, 1963: 388–392.
- [18] Tryon AF, Lugardon B. Spores of the Pteridophyta[M]. New York: Springer, 1991.
- [19] Liu HM, Dyer RJ, Guo ZY, Meng Z, Li JH, Schneider H. The evolutionary dynamics of apomixis in ferns: a case study from Polystichoid ferns[J]. *J Bot*, 2012: 1–11.
- [20] 张玉龙. 剑蕨属(*Loxogramme* Presl)孢子形态的研究[J]. 植物学报, 1963, 11(1): 26–37.
Zhang YL. Studies in the spore morphology of *Loxogramme* Presl[J]. *Acta Botanica Sinica*, 1963, 11(1):

- 26-37.
- [21] 张玉龙, 席以珍, 张金谈, 高桂珍, 杜乃秋, 孙湘君, 孔昭宸. 中国蕨类植物孢子形态[M]. 北京: 科学出版社, 1976.
Zhang YL, Xi YZ, Zhang JT, Gao GZ, Du NQ, Sun XJ, Kong ZC. Spore Pteridophytorum Sinicorum[M]. Beijing: Science Press, 1976.
- [22] 王全喜. 中国水龙骨科(真蕨目)孢子形态的研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2001.
Wang QX. Study on spore morphology of Polypodiales (Filicales) from China [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2001.
- [23] 李晓丹, 肖娅萍, 孙蓉蓉. 秦岭水龙骨科和剑蕨科植物孢子形态研究[J]. 内蒙古师范大学学报: 自然科学汉文版, 2008, 37(3): 422-426.
Li XD, Xiao YP, Sun RR. Study on the spore morphology of Polypodiaceae from Qinling mountain[J]. *Journal of Inner Mongolia Normal University*: Natural Science Edition, 2008, 37(3): 422-426.
- [24] 陈绮娟. 台湾产水龙骨科与禾叶蕨科植物孢子的电子显微镜观察研究[D]. 台北: 国立中山大学, 2001.
Chen QJ. Scanning electron microscope studies on the spores of Polypodiaceae and Grammitidaceae from Taiwan[D]. Taipei: National Sun Yat-sen University, 2001.
- [25] 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.
Wang QX, Dai XL. Spores of Polypodiales (Filicales) from China[M]. Beijing: Science press, 2010.
- [26] Smith AR, Wolf PG. A classification for extant ferns[J]. *Taxon*, 2006, 55(3): 705-731.
- [27] Price MG. Four new Asian *Loxogramme*[J]. *Am Fern J*, 1990, 80(1): 4-8.
- [28] Hennipman E, Veldhoen P. Kramer KU. Polypodiaceae [M]// Kramer KU, Green PS eds. The families and genera of vascular plants. Vol. 1 Pteridophytes and gymnosperms. Heidelberg: Springer-Verlag, 1990: 203-230.
- [29] Lu SG, Yang ATY. The checklist of Taiwanese pteridophytes following ching's system[J]. *Taiwania*, 2005, 50(2): 137-165.
- [30] Knapp R. Ferns and Fern Allies of Taiwan[M]. Taiwan: Yuan-Liou Publishing Co. Ltd., 2011.
- [31] 郭城孟. 台湾维管束植物简志: 第 1 卷[M]. 台北: 行政院农业委员会, 1997.
Guo CM. Manual of Taiwan Vascular Plants: Vol. 1 [M]. Taipei: Council of Agriculture, Republic of China, 1997.
- [32] 张宪春. 剑蕨科. 中国植物志: 第 6 卷, 第 2 分册[M]. 北京: 科学出版社, 2000.
Zhang XC. Loxogrammeaceae. Flora Reipublicae Popularis Sinicae: Vol. 6, No. 2 [M]. Beijing: Science Press, 2000.

周喜乐等：图版 I

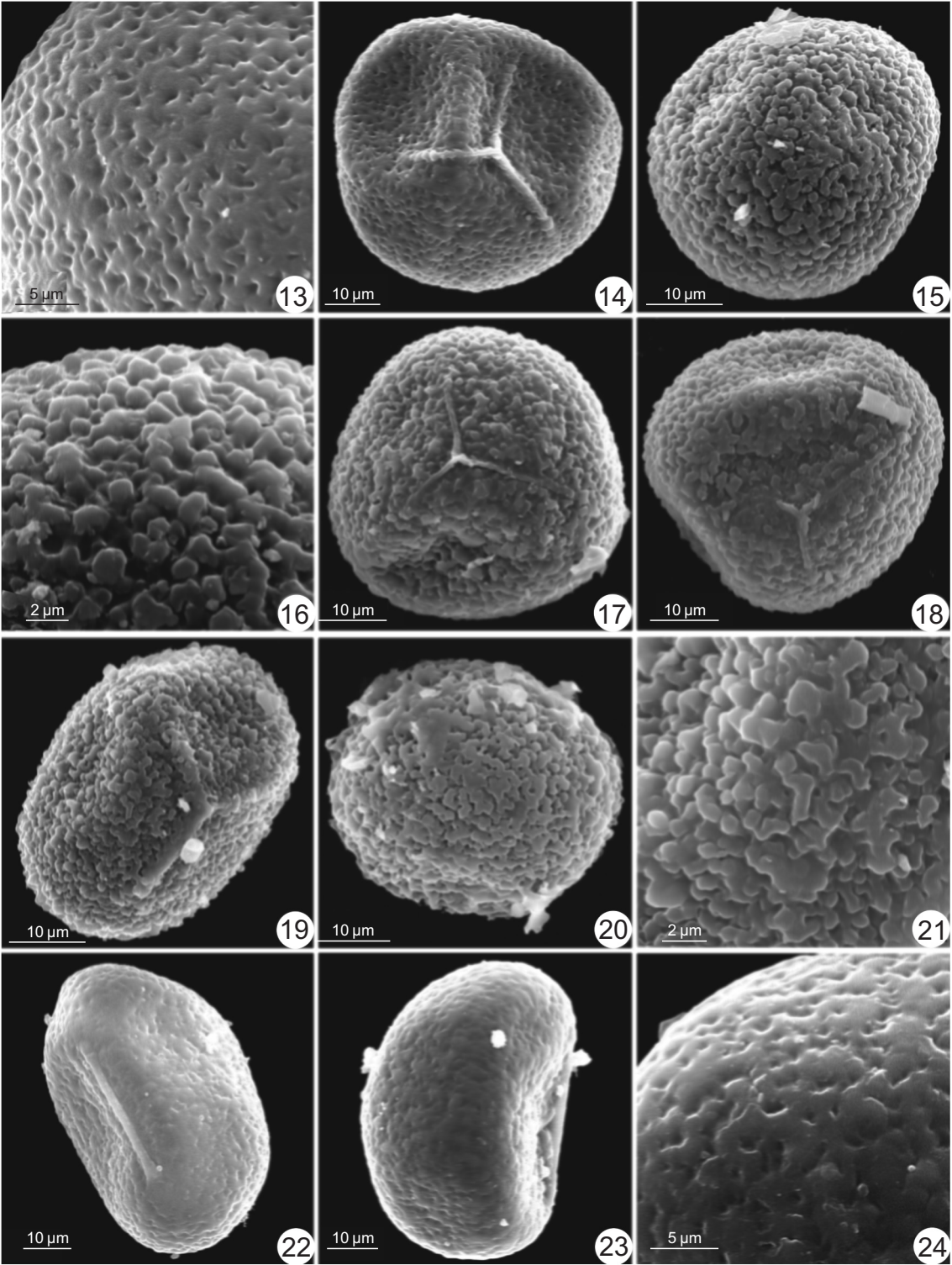
ZHOU Xi-Le *et al.*: Plate I



三裂缝孢子。1, 2: 顶生剑蕨; 3 ~ 9: 黑鳞剑蕨; 10 ~ 12: 中华剑蕨。
Trilete spores. 1, 2: *Loxogramme acroscopa*; 3-9: *Loxogramme assimilis*; 10-12: *Loxogramme chinensis*.

周喜乐等：图版 II

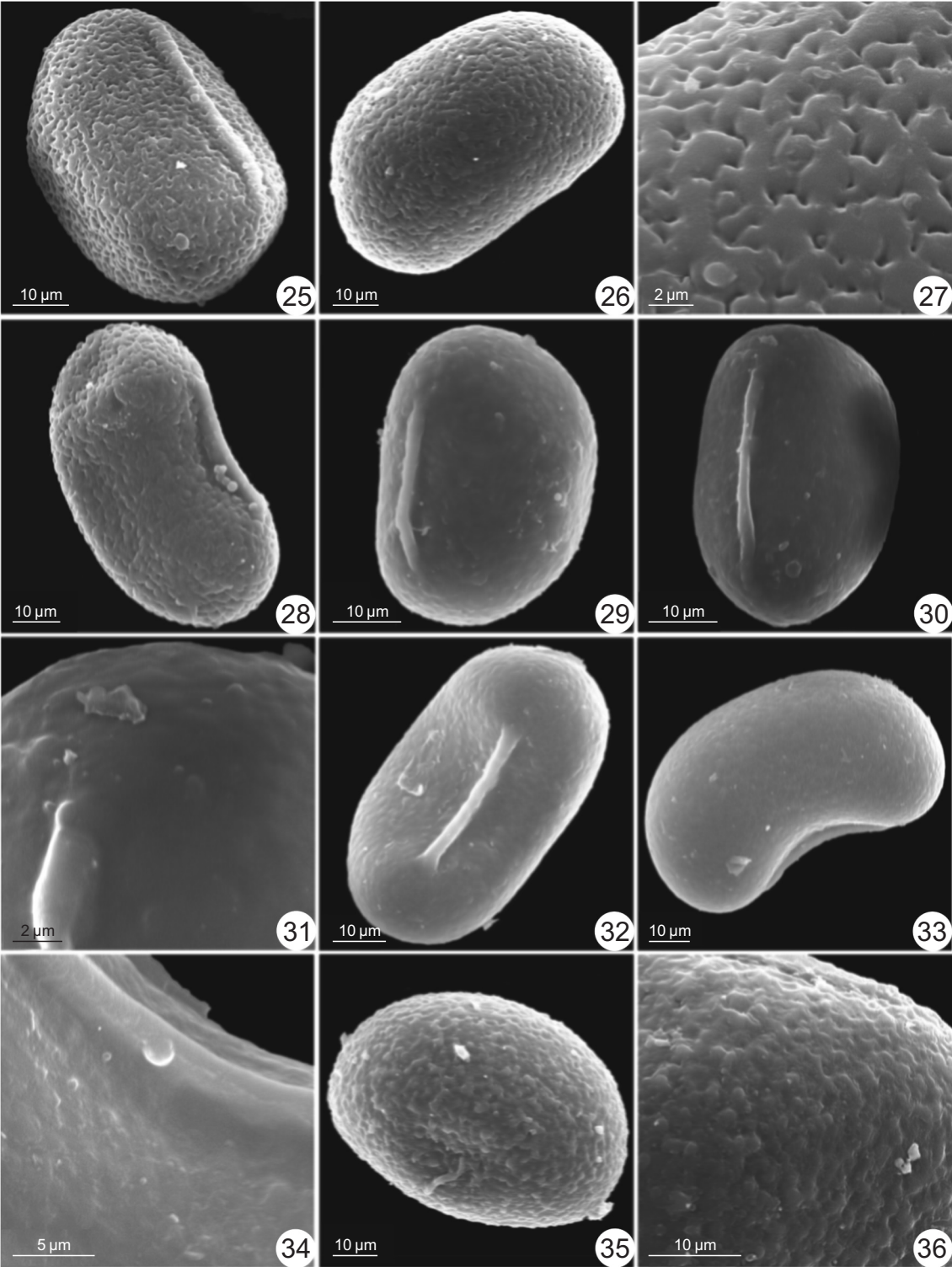
ZHOU Xi-Le *et al.*: Plate II



三裂缝 (13 ~ 21) 与部分单裂缝孢子 (22 ~ 24)。13, 14: 匙叶剑蕨; 15 ~ 18: 老街剑蕨; 19 ~ 21: 白鲁姆剑蕨; 22 ~ 24: 西藏剑蕨。
Trilete (13-21) and monolete spores (22-24). 13, 14: *Loxogramme graminoides*; 15-18: *Loxogramme lankokiensis*; 19-21: *Loxogramme blumeana*; 22-24: *Loxogramme cuspidata*.

周喜乐等：图版Ⅲ

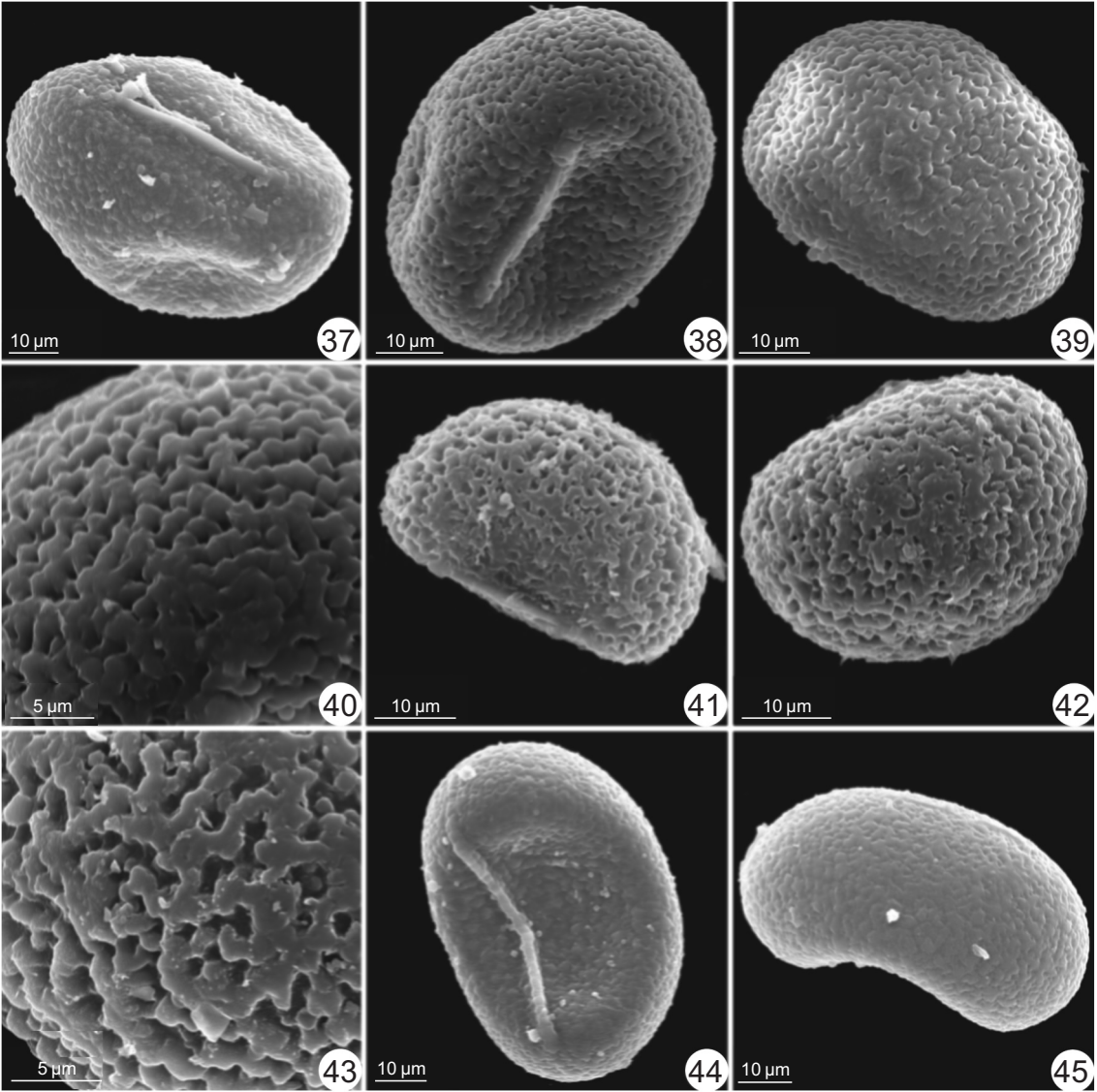
ZHOU Xi-Le *et al.*: Plate Ⅲ



单裂缝孢子。25 ~ 27：褐柄剑蕨；28：日本剑蕨；29 ~ 31：台湾剑蕨；32 ~ 34：内卷剑蕨；35,36：拟内卷剑蕨。
Monolete spores. 25-27: *Loxogramme duclouxii*; 28: *Loxogramme saziran*; 29-31: *Loxogramme formosana*; 32-34: *Loxogramme involute*; 35,36: *Loxogramme porcata*.

周喜乐等：图版Ⅳ

ZHOU Xi-Le *et al.*: Plate IV



单裂缝孢子。37：拟内卷剑蕨；38 ~ 40：柳叶剑蕨；41 ~ 43：剑蕨；44,45：非洲剑蕨。
Monolete spores. 37: *Loxogramme porcata*; 38-40: *Loxogramme salicifolia*; 41-43: *Loxogramme avenia*; 44,45: *Loxogramme lanceolate*.

(责任编辑：周 媛)