



•研究报告•

普通针毛蕨颈卵器和卵的发育

詹 臻 张剑锋 曹建国 戴锡玲*

(上海师范大学生命科学学院, 上海 200234)

摘要: 蕨类植物卵发生是有性生殖研究的重要内容。真水龙骨科II的卵发生尚无人研究, 本文对该类群中的普通针毛蕨(*Macrothelypteris torresiana*)卵发生过程进行了光镜和透射电镜研究。结果显示: 卵细胞刚形成时, 与腹沟细胞紧密相连, 随着卵进一步发育, 卵细胞和腹沟细胞之间逐渐形成分离腔, 但孔区处卵细胞和腹沟细胞始终相连。随后, 卵细胞上表面有不定型物质堆积在质膜外, 形成一层加厚的卵膜, 孔区处没有卵膜覆盖的位置最后形成受精孔。在卵发育后期, 卵细胞核变得不规则, 近成熟时卵核产生大量核外突。卵发育过程中卵膜的出现、受精孔的产生以及核外突等特征, 与进化的真水龙骨科中其他蕨类植物的卵发生研究结果相似, 与薄囊蕨类中原始基部类群的卵发生现象有显著差别。由此可见, 普通针毛蕨属于进化类型。依据卵发生中卵膜和受精孔等特征推测原始薄囊蕨类经过里白类、桫欏类, 最终演化为水龙骨科。

关键词: 蕨类植物; 颈卵器; 卵发生; 超微结构; 普通针毛蕨

Development of archegonium and oogenesis of the fern *Macrothelypteris torresiana*

Zhen Zhan, Jianfeng Zhang, Jianguo Cao, Xiling Dai*

College of Life Sciences, Shanghai Normal University, Shanghai 200234

Abstract: Fern oogenesis is a vital process in sexual reproduction, yet Polypodiaceae II oogenesis has not been studied. This paper studies sexual reproduction oogenesis of *Macrothelypteris torresiana* of Polypodiaceae. Our findings document oogenesis and egg movement throughout sexual reproduction. The appearance of egg envelope, the formation of fertilization pore and nuclear evaginations during the development of *Macrothelypteris torresiana* are similar to other pteridophytes in eupolypods, and are significantly different from those of the primitive basal groups in leptosporangiates. This indicates that *Macrothelypteris torresiana* may be a evolutionary fern. Based on the characteristics of the egg envelope and the fertilization pore, we infer that primitive leptosporangiates evolved into polypods after passing through gleicheniales and cyatheales.

Key words: ferns; archegonium; oogenesis; ultrastructure; *Macrothelypteris torresiana*

蕨类植物在植物界中属于低等的维管植物, 植物体虽有了真正的根、茎、叶和维管组织的分化, 但仍然以孢子进行繁殖, 不产生种子。根据Smith分类系统, 蕨类植物可分为松叶蕨类、木贼类、瓶尔小草类、合囊蕨类和薄囊蕨类, 其中前4类较为原始 (Smith et al, 2006), 薄囊蕨类最为进化。依进化程度, 薄囊蕨类又可以分为基部类群和核心薄囊蕨类 (core leptosporangiates), 前者包括紫萁目、膜蕨目、

里白目和沙草蕨目, 后者则包括槐叶苹目、桫欏目和水龙骨科。水龙骨科是核心薄囊蕨类的主要成员, 其中的鳞始蕨科、碗蕨科和凤尾蕨科是水龙骨科的原始成员, 而水龙骨科中的进化类群统称为真水龙骨科 (Eupolypods); 真水龙骨科又可以进一步分成真水龙骨科I和真水龙骨科II (Smith et al, 2006)。

蕨类植物的演化与生殖器官结构密切相关。有关蕨类植物精子发生的演化意义已经有较深入的

收稿日期: 2019-05-10; 接受日期: 2019-08-12

基金项目: 上海植物种质资源工程技术研究中心项目 (17DZ2252700)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: daixiling2010@shnu.edu.cn

报道(Cao et al, 2010), 但对卵发生的演化意义报道较少。本课题组对多种演化地位不同的蕨类卵发生进行了报道, 发现蕨类卵发生在纲和目级演化上具有重要的指示意义(Cao et al, 2011)。蕨类植物中最为原始的种类问荆(*Equisetum arvense*)颈卵器大, 卵发生时颈沟细胞(neck canal cell, NCC)一分为二, 一大一小, 均呈倾斜排列, 有时也能观察到2个腹沟细胞(ventral canal cell, VCC)的出现, 卵核始终保持圆形, 表现为原始的特征(Wang et al, 2014); 薄囊蕨基部类群中的紫萁(*Osmunda japonica*)颈卵器也较大, 卵细胞(egg cell)发育与问荆类似, 均产生大量造粉体, 无卵膜和受精孔, 这也是较为原始的特征(曹建国, 2012); 海金沙(*Lygodium japonicum*)是从紫萁至核心薄囊蕨的过渡种类, 虽然没有受精孔的形成, 但观察到了孔区的存在; 而在核心薄囊蕨类的卵发育过程中均观察到了颈沟细胞的核裂、卵核的高度不规则及加厚的卵膜和受精孔的出现, 如扇叶铁线蕨(*Adiantum flabellulatum*)、阔鳞瘤蕨(*Phymatosorus hainanensis*)、水蕨(*Ceratopteris thalictroides*)等(Jeffrey et al, 2010; Wang et al, 2014; Cao et al, 2016, 2017)。由此可见, 蕨类植物生殖器官的变化与系统演化是密切相关的, 卵发育过程经历了颈沟细胞分裂的多样化, 卵膜和受精孔的从无到有, 及卵核由规则转为高度不规则等重要性状的变化, 这些变化的从无到有, 从简单到复杂, 为探究现有蕨类植物类群的多样性提供了一定的依据, 也与传统分类的结果相契合。而真水龙骨科作为蕨类植物中最进化的类群, 真水龙骨科II金星蕨科的卵发生的研究暂未有报道(曹建国, 2012; 邹红梅等, 2014; Dai et al, 2019)。

本文利用光镜和透射电子显微镜, 对真水龙骨科II金星蕨科的普通针毛蕨(*Macrothelypteris torresiana*)颈卵器和卵发生的超微结构进行观察, 以进一步探讨普通针毛蕨颈卵器和卵发生的特点及其演化地位, 也有助于了解蕨类植物有性生殖器官和卵发生的多样性。

1 材料与方法

普通针毛蕨孢子采自浙江临山的西天目山。将带有成熟孢子的叶片收集于标本纸中, 干燥通风 10 d 后将孢子去杂并收集于硫酸纸袋中, 置于 4℃ 冰箱中保存备用。凭证标本现存放于上海师范大学

蕨类植物标本室。

孢子经 5% 的次氯酸钠消毒 3 min, 无菌水离心洗涤 3 次, 接种于改良的 knop's 固体培养基上。将接种好的培养皿置于 ZRX-300E 智能人工气候培养箱内培养, 培养条件为光照 18 h (25℃)、黑暗 6 h (20℃)。经过 45 d 发育为配子体, 配子体多为雌雄同株。在 Nikon SMZ1500 型解剖镜下, 选取不同发育阶段的配子体在室温下放置于 0.1 mol/L 磷酸缓冲液配制的 3% 戊二醛中, 固定 6 h, 然后经过相同缓冲液冲洗后, 用 2% 锇酸固定 2 h, 经系列丙酮(50%、70%、90%、100%)脱水后, 用 Spurr's 树脂包埋剂渗透并包埋, 经 73℃ 聚合 9 h 得到包埋块。用 PowerTome-XL 超薄切片机切成 850–1,000 nm 的薄片。薄片经甲苯胺蓝染色后, 用 Nikon E800 光学显微镜观察和照相。树脂包埋块经初步定位后, 转入 PowerTome-XL 超薄切片机进行切片, 切片厚度为 70 nm。将切片置于铜网, 经醋酸双氧铀和柠檬酸铅染色后, 用 Hitachi-600 透射电子显微镜观察和照相。

2 结果

2.1 颈卵器的发生

普通针毛蕨的颈卵器是由原叶体生长点下方的颈卵器原始细胞(initial cell)发育而来, 原始细胞经过两次不等的平周分裂产生 3 个纵向排列的细胞, 切面观顶细胞将发育成颈卵器颈部壁细胞; 基细胞将会发育成颈卵器底部壁细胞; 中间的细胞为初生细胞(the primary cell), 初期近似长方形(图 1A)。随着初生细胞的发育, 颈卵器顶部逐渐向上隆起, 体积不断增大, 初生细胞的细胞核在细胞中央, 核仁明显(图 1B)。初生细胞经过再次平周不等分裂, 形成 2 个大小不等的细胞(图 1C)。上部形成单核颈沟细胞(mononucleated neck canal cell, MNC); 下部形成中央细胞(central cell, CC) (图 1C; 图 2A、B)。颈沟细胞进行一次核分裂, 形成双核颈沟细胞(neck canal cell, NCC) (图 1D; 图 2C)。

2.2 卵细胞的发生

在颈沟细胞的单核分裂为双核时, 颈卵器的颈部壁细胞也经过多次分裂, 形成颈卵器的颈部(图 2D)。中央细胞成熟后进行一次不等分裂, 上方细胞称作腹沟细胞, 下方细胞为卵细胞(图 1D; 图 2C)。切面观腹沟细胞近长方形, 细胞核位于中央位置, 细胞核左右两侧含大量囊泡和细胞器(图 2D、E;

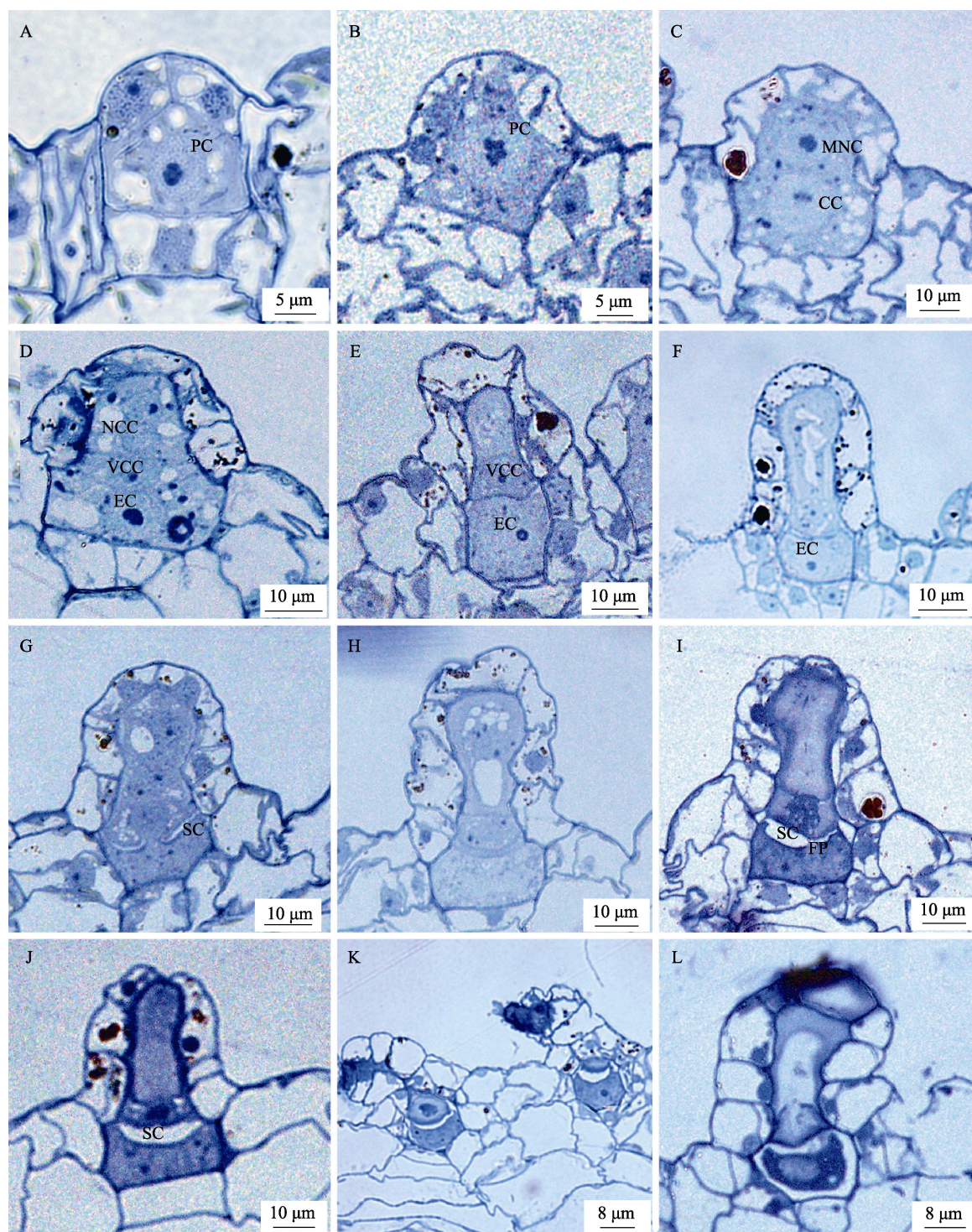


图1 普通针毛蕨颈卵器发育的光学显微镜图。(A–B): 初生细胞(PC); (C): 中央细胞(CC)和单核颈沟细胞(MNC); (D–E): 幼卵细胞(EC)、腹沟细胞(VCC)与双核颈沟细胞(NCC); (F): 卵细胞发育早期; (G): 卵细胞(EC)与腹沟细胞(VCC)之间分离腔(SC)逐渐形成; (H): 卵细胞与腹沟细胞之间完全分离; (I): 受精孔(FP)形成; (J): 成熟卵时期的颈卵器; (K): 颈卵器壁细胞向基部弯曲; (L): 成熟卵后期, 双核颈沟细胞、腹沟细胞完全退化。FP: 受精孔; SC: 分离腔。

Fig. 1 The generation of the archegonium of the fern *Macrothelypteris torresiana* under light microscopy. (A–B), A primary cell (PC); (C), The central cell (CC) and mononucleated neck canal cell (MNC); (D–E), The young egg cell (EC), the ventral canal cell (VCC) and the neck canal cell (NCC); (F), The stage of maturing egg cell; (G), The separation cavity (SC) between the egg cell and the ventral canal cells (VCC) gradually formed; (H), Complete separation of the egg cell and the ventral canal cells; (I), Fertilization pore (FP) formation; (J), The archegonium in mature egg stage; (K), Jacket cell of the archegonium bend to the base; (L), At the matured egg anaphase, the neck canal cell and the ventral canal cell have completely degenerated. FP, Fertilization pore; SC, Separation cavity.

图3B)。这个时期的卵细胞与腹沟细胞和颈卵器壁细胞紧密相连, 卵细胞与腹沟细胞之间存在发达的胞间连丝, 但与颈卵器壁细胞之间则没有, 此外, 腹沟细胞在这个时期含有大量质体(图2E; 图3A)。切面观腹沟细胞和双核颈沟细胞之间仍然通过胞间连丝紧密相连(图2E)。卵细胞体积较大, 呈圆柱形; 细胞核位于细胞中央, 核仁较大且清晰; 细胞质浓厚, 细胞器较丰富, 细胞核周围存在大量线粒体及质体, 卵细胞上方存在大量内质网(图2F; 图3B)。此时, 颈卵器的壁细胞大约有3-4层高, 且逐渐液泡化, 细胞内出现嗜钨性物质, 较中央细胞时期数量增多。

2.3 分离腔和孔区的形成

切面观双核颈沟细胞逐渐向上伸长, 细胞质丰富, 质体减少、囊泡数量减少、体积增大。双核颈沟细胞边缘出现轻微退化, 出现与颈卵器壁细胞分

离的趋势(图1E、F)。卵细胞内质体体积较大, 囊泡的数量减少, 体积也减小, 而线粒体和内质网等细胞器发达。卵细胞与周围颈卵器壁细胞的联系仍较为紧密。但随着颈卵器的发育, 卵细胞与腹沟细胞之间的细胞壁也可以看到明显增厚, 开始从卵细胞边缘逐渐出现分离腔, 并向中央位置扩展, 但在两细胞的偏中央位置仍会有一处相连的区域, 称之为孔区(图1G), 卵细胞与颈卵器壁细胞之间也开始出现分离腔。

2.4 卵膜和受精孔的形成及颈卵器和卵的发育成熟

随着颈卵器继续发育, 双核颈沟细胞进一步伸长, 细胞内各类细胞器减少并退化。切面观发育卵后期发现, 双核颈沟细胞与颈卵器壁细胞出现明显分离, 双核颈沟细胞完全退化, 细胞内出现大量不定型物质(图1F、H; 图3C)。后期, 腹沟细胞也完全退化, 细胞核位置出现大量黑色絮状物质; 腹沟细

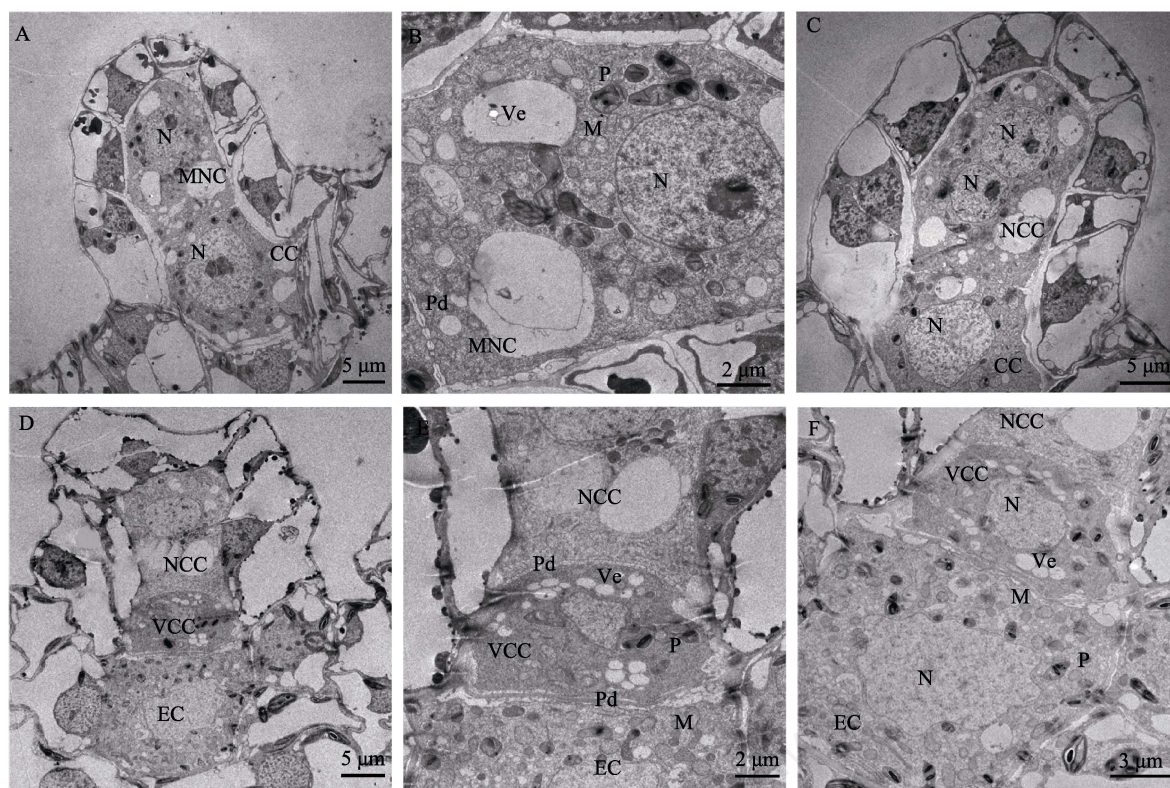


图2 普通针毛蕨颈卵器发育和卵发生的电镜图。(A): 中央细胞(CC)和单核颈沟细胞(MNC); (B): 单核颈沟细胞(MNC)放大及其细胞器; (C): 双核颈沟细胞(NCC)与中央细胞(CC); (D): 幼卵阶段, 颈卵器颈部4-5层细胞高; (E): 腹沟细胞(VCC)呈凸透镜状; (F): 腹沟细胞(VCC)和卵细胞(EC)内细胞器发达。M: 线粒体; N: 核; P: 质体; Ve: 囊泡; Pd: 胞间连丝。

Fig. 2 Electron microscopic charts of archegonium development and the oogenesis of *Macrothelypteris torresiana*. (A), The central cell (CC) and the mononucleated neck canal cell (MNC); (B), The amplification of the mononucleated neck canal cell (MNC) and its organelles; (C), Neck canal cell (NCC) and central cell (CC); (D), The 4-5 layer height of the archegonium in the young egg stage; (E), The ventral canal cell (VCC) presenting convex lenticular shape; (F), The ventral canal cell (VCC) and the egg cell (EC) have developed organelles. M, Mitochondria; N, Nucleus; P, Plastid; Ve, Vesicles; Pd, Plasmodesmata.

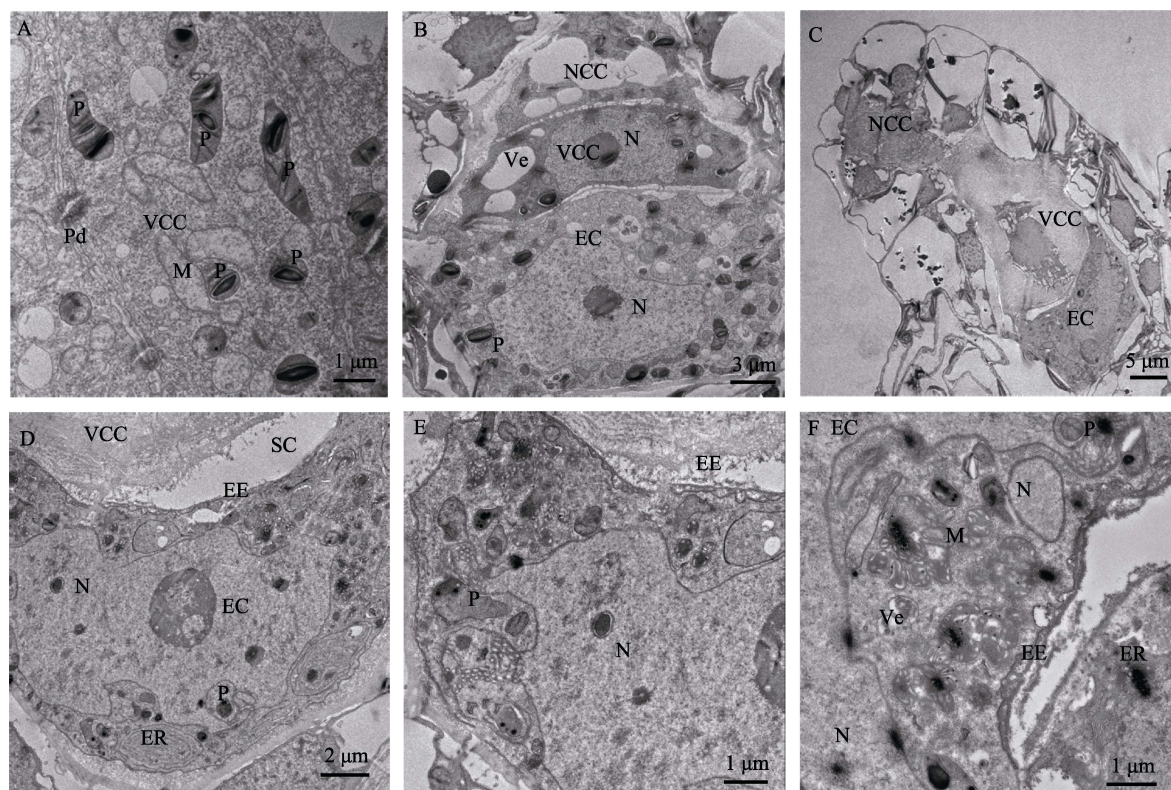


图3 普通针毛蕨卵发生电镜图。(A): 腹沟细胞(VCC)与双核颈沟细胞(NCC)和卵细胞(EC)之间有胞间连丝相连;(B): 卵细胞细胞核规则, 腹沟细胞的细胞核位于中央;(C): 双核颈沟细胞完全退化, 细胞内出现大量不定型物质;(D): 卵细胞细胞核(N)变形, 卵膜(EE)开始堆积;(E): 卵膜下方线粒体、质体发达;(F): 卵细胞内出现圆形内质网(ER)和嗜钨性囊泡(Veo)。M: 线粒体; N: 核; P: 质体; Ve: 囊泡; ER: 内质网; SC: 分离腔。

Fig. 3 Electron microscopic charts of the oogenesis of *Macrothelypteris torresiana*. (A), Plasmodesmata are connected between ventral canal cell (VCC), the neck canal cell (NCC) and the egg cell (EC); (B), The nuclear of the egg remain unchanged, the nuclear of the ventral canal cell is located in the center; (C), Ventral canal cell degenerated completely and a large number of amorphous substances appeared in the ventral canal cells; (D), The egg cell have deformed nucleus (N) and the egg envelope (EE) begins to accumulate; (E), Under the egg envelope, there are developed mitochondrial and plastids; (F), Circle endoplasmic reticulum (ER) and vesicle containing the osmiophilic materials (Veo) appeared in the egg. M, Mitochondria; N, Nucleus; P, Plastid; Ve, Vesicles; ER, Endoplasmic reticulum; SC, Separation cavity.

胞与周围壁细胞分离, 但与双核颈沟细胞和卵细胞之间的细胞壁仍明显。随着分离腔和孔区的逐渐形成, 卵细胞上表面开始出现一层嗜钨性结构, 即为卵膜(the egg envelope)(图4E)。随着卵细胞的继续发育, 分离腔内出现絮状沉积物, 卵膜逐渐加厚。在卵细胞上方质膜下出现大量囊泡(vesicles), 这些结构可能与卵膜的形成有重要关系(图2E、F; 图3E)。在卵膜加厚过程中, 卵细胞表面不同位置的卵膜厚度不同, 除了孔区外, 卵膜覆盖整个卵细胞的上方(图3F)。随着卵细胞与腹沟细胞之间的分离腔不断扩大, 当卵细胞与腹沟细胞完全分离后, 孔区消失, 形成受精孔(fertilization pore), 卵细胞即发育成熟(图1I、J; 图4A)。

卵细胞成熟时, 颈卵器颈部一般有5-6层细胞

高, 并且向配子体基部弯曲(图1K、L)。双核颈沟细胞顶部的颈卵器壁细胞膨胀, 细胞完全退化, 细胞核和细胞器均不可见, 细胞内含有大量的不定型物质(图1L, 图4B)。切面观腹沟细胞呈圆柱形, 与双核颈沟细胞相同, 细胞完全退化, 细胞核与细胞器均不可见且残留大量的不定型物质。双核颈沟细胞与腹沟细胞之间细胞壁开始变薄(图1L; 图4C)。成熟的卵细胞一般呈月牙形。当孔区与腹沟细胞断开连接后, 受精孔形成, 位于卵上表面偏侧方的位置, 大小与孔区保持一致, 直径大约2 μm。卵细胞内有大量的同心圆膜囊泡位于细胞核周围以及受精孔之下, 卵膜在受精孔位置明显变厚。卵细胞内线粒体发达, 内质网、高尔基体丰富; 内质网多圆形、长线形, 盘绕在囊泡及核外突左右(图4D、E)。卵细

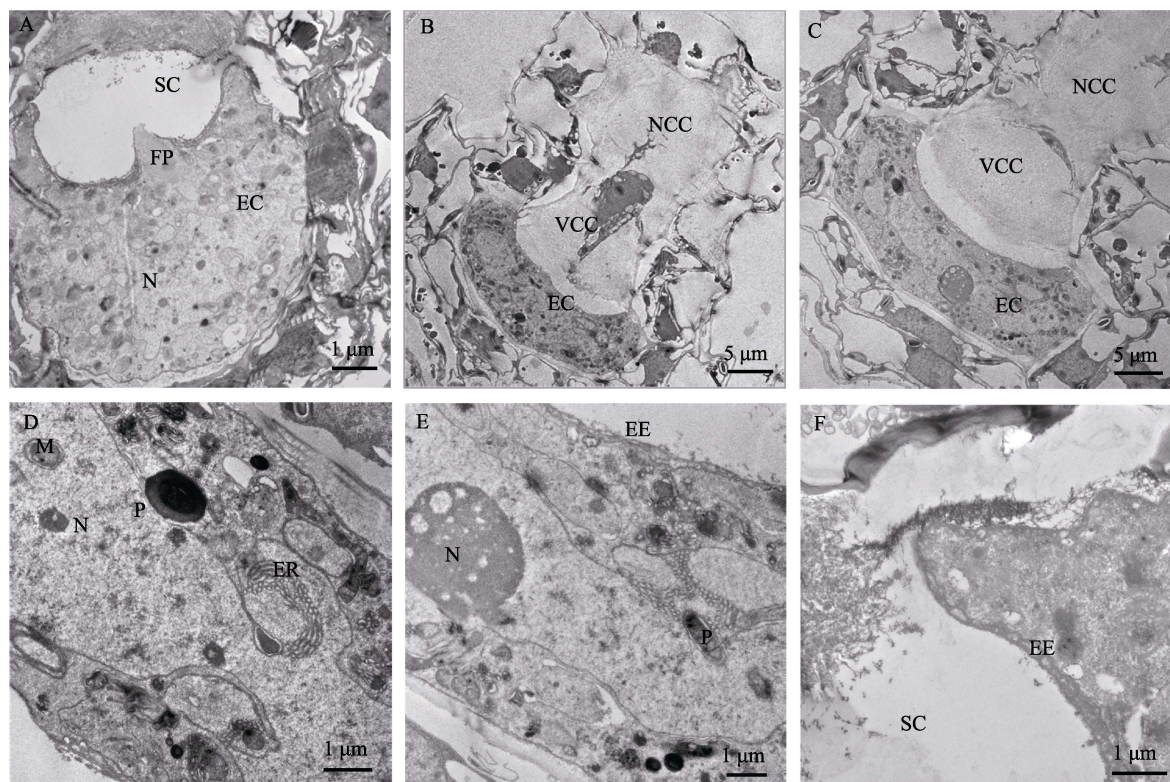


图4 普通针毛蕨卵发生电镜图。(A): 孔区与腹沟细胞(VCC)分离, 出现受精孔(FP); (B): 卵细胞弓形; (C): 腹沟细胞(VCC)和双核颈沟细胞(NCC)完全退化; (D): 成熟卵细胞内的细胞器; (E): 卵细胞(EC)侧面; (F): 卵细胞与周围颈卵器壁细胞分离。M: 线粒体; N: 核; P: 质体; SC: 分离腔; FP: 受精孔; EE: 卵膜。

Fig. 4 Electron microscopic charts of the oogenesis of *Macrothelypteris torresiana*. (A), Separation of the pore region from the ventral canal cell (VCC) and a fertilization pore (FP) appears; (B), Arcuate egg; (C), The ventral canal cell (VCC) and the neck canal cell (NCC) are completely degenerated; (D), Organelles in mature egg cell; (E), A side of egg cell (EC); (F), The separation of the egg from the jacket cell of the archegonium. M, Mitochondria; N, Nucleus; P, Plastid; SC, Separation cavity; FP, Fertilization pore; EE, Egg envelope.

胞与颈卵器壁细胞的分离腔内有大量的絮状物质, 这可能也与卵膜的堆积有关(图4F)。

3 讨论

3.1 颈沟细胞分化的多样性

大量观察表明, 不同演化地位的蕨类植物颈沟细胞的分化有一定的差异。在薄囊蕨类中的紫萁科中, 颈沟细胞在中央细胞时期可一分为二, 变为2个颈沟细胞(Bao et al, 2003)。而在其他薄囊蕨类中, 颈沟细胞一般只进行核分裂形成双核颈沟细胞, 而细胞不分裂(黄武杰等, 2011; 包家茜等, 2014; 郭严冬等, 2014b)。颈沟细胞的分裂时间在不同演化地位的蕨类植物中也有差异。Nishida和Sakuma (1961)指出, 在核心薄囊蕨类的水龙骨科中, 颈沟细胞是在中央细胞分裂之后才进行核分裂的。水龙骨科的水蕨、乌蕨(*Stenoloma chusanum*)和阔叶鳞盖蕨

(*Microlepia platyphylla*)的双核颈沟细胞均是在中央细胞分裂后才形成的, 这些蕨类都属于水龙骨科的基部类群(Nishida & Sakuma, 1961; 包家茜等, 2014; 郭严冬等, 2014b)。本研究中的普通针毛蕨的颈沟细胞核分裂是发生于中央细胞分裂之前, 与阔鳞瘤蕨(邹红梅等, 2014)相同, 二者都属于真水龙骨科, 这表明, 在核心薄囊蕨类的不同类之间, 蕨类植物颈卵器内细胞发育的顺序存在差异, 越进化的蕨类植物, 卵发生过程中颈沟细胞的分裂发生越早(曹建国等, 2003; Cao et al, 2012; 邹红梅等, 2014)。普通针毛蕨的颈沟细胞早于其中央细胞分裂的分裂方式, 为其在整个薄囊蕨类中处于较高的演化地位提供了一定的依据。这种颈沟细胞分裂方式的差异在有性生殖中的功能值得进一步研究。

3.2 分离腔的形成

在普通针毛蕨卵发生过程中, 卵细胞与腹沟细

胞之间会产生分离腔,同水蕨、铁线蕨(*Adiantum capillus-veneris*)等核心薄囊蕨类一样,它们的分离腔从细胞两侧边缘开始产生,随着卵细胞的不断发育逐渐向细胞中央扩大,但在卵细胞与腹沟细胞间的孔区位置,两细胞始终通过胞间连丝相连,直到卵发育后期,孔区处胞间连丝的联系才断开,形成受精孔(杨耐英等, 2009; 曹建国等, 2010)。普通针毛蕨分离腔的形成过程中,卵细胞内质网片层堆积,尤其是上表面边缘,卵细胞上表面下方还存在大量的嗜钺性囊泡与线粒体;腹沟细胞中两侧细胞器发达,这些活跃的细胞器可能与分离腔的产生以及之后卵膜的堆积有一定关系。普通针毛蕨分离腔的形成与较进化蕨类相似,表明普通针毛蕨在卵细胞发育特征上属于较为进化的类型(杨耐英等, 2009; 王戈等, 2012; 邹红梅等, 2014)。

3.3 卵发生中卵膜与受精孔形成的多样性

研究表明,在薄囊蕨类的非核心薄囊蕨中,仅在里白科的里白(*Hicriopteris glauca*)卵发生中观察到了卵膜(Dai et al, 2019)。而在核心薄囊蕨中,已观察的种类中其成熟卵上均具有卵膜,但不同演化地位的种类卵膜形成有一定的差异。大部分种类如蕨(*Pteridium aquilinum*)、栗蕨(*Histiopteris incisa*)和瘤足蕨(*Plagiogyria adnata*)的卵膜呈网状,普通针毛蕨的卵膜形状与之相似。这些蕨类在卵膜形成时,其分离腔内的不定型物质消失,推测是这些消失的不定型物质参与了卵膜的形成(Bell, 1980; Cao et al, 2011; 黄武杰等, 2011; 曹建国, 2012)。而水蕨、铁线蕨和峨眉凤丫蕨(*Coniogramme emeiensis*)中的卵膜呈层状,推测是在卵细胞上表面下方的囊泡和内质网的作用下,由多层嗜钺性小囊泡堆积形成了卵膜,一些脂类物质也可能参与卵膜的形成(曹建国等, 2010; 王戈等, 2012)。

在非核心薄囊蕨类中,除了里白以外,其他已观察的蕨类植物在卵发育后期都未观察到受精孔的出现。在海金沙科的海金沙中,虽然能观察到孔区的形成,但后期始终没有形成受精孔(郭严冬等, 2014a; Cao et al, 2017)。而在核心薄囊蕨类中受精孔是普遍存在的,且不同演化地位的蕨类植物受精孔的位置有所不同。绝大部分蕨类植物的受精孔位于卵细胞上表面的中央位置,而本研究中的普通针毛蕨的受精孔位于卵细胞上表面的侧方,与真水龙

骨类II中的阔鳞瘤蕨和水龙骨目中的蕨相同,与水龙骨目中的水蕨不同,这种受精孔位置的迁移可能是蕨类植物防止多精现象的一种进化表现(Cao et al, 2012; 邹红梅等, 2014)。总的来说,加厚的卵膜和具有侧方受精孔这些现象都表明普通针毛蕨在系统演化中有较为进化的地位。

3.4 卵发生后核外突的多样性

薄囊蕨类中的原始蕨类植物紫萁的卵核在其卵发育过程中始终保持圆形,与水龙骨类中的水蕨和阔鳞瘤蕨等相对进化的蕨类有明显的不同,水蕨、铁线蕨、峨眉凤丫蕨等核心薄囊蕨类的卵核在卵发育过程中均由最初的圆形逐渐成为杯状,在卵发育后期核表面呈不规则状(曹建国等, 2003; 杨耐英等, 2009; Cao et al, 2012; 王戈等, 2012)。真水龙骨类I的普通针毛蕨在卵发育的过程中同样是卵核变化明显。此外,大部分核心薄囊蕨类的卵核还会在卵成熟阶段生成明显的核外突,每个核外突呈规则的球形或椭球形,通过峡道与核本体相连接,也有一些核外突与细胞核脱离,进入细胞质。普通针毛蕨在卵发育后期也产生大量核外突;但在一些进化的种类如水蕨的卵发生过程中并没有形成核外突,因此,核外突的产生及核质互作在蕨类植物演化进程中的意义仍有待进一步探索。

3.5 真水龙骨类的演化

真水龙骨类I与真水龙骨类II有着相似的卵发育特征,但与水龙骨类的基部类群有微小的差别,前两者的受精孔在卵细胞上方的一侧形成,而水龙骨类基部类群的受精孔均位于卵细胞上方中央。真水龙骨类的卵发育特征可能最早来源于原始薄囊蕨类(曹建国, 2012),在经历了里白类(Dai et al, 2019)、桫欏类(Cao et al, 2011)后,最终演化为水龙骨类(邹红梅等, 2014) (图5A、B、C、D)。卵发育特征也经历了从简单到复杂的过程,这条演化路径形成的卵膜均呈网状,卵膜和受精孔从无到有,核外突从简单到复杂,但该路径下卵发生的中间过渡类群尚未发现,需进一步研究。此外,卵膜和受精孔发生还存在另一条路径,即从原始薄囊蕨经海金沙类(Cao et al, 2017)至凤尾蕨类(曹建国, 2012; 王戈等, 2012; Cao et al, 2017),两条路径推测是平行演化的。卵发生性状的变化对于揭示蕨类植物演化具有一定的指示意义,值得进一步研究。

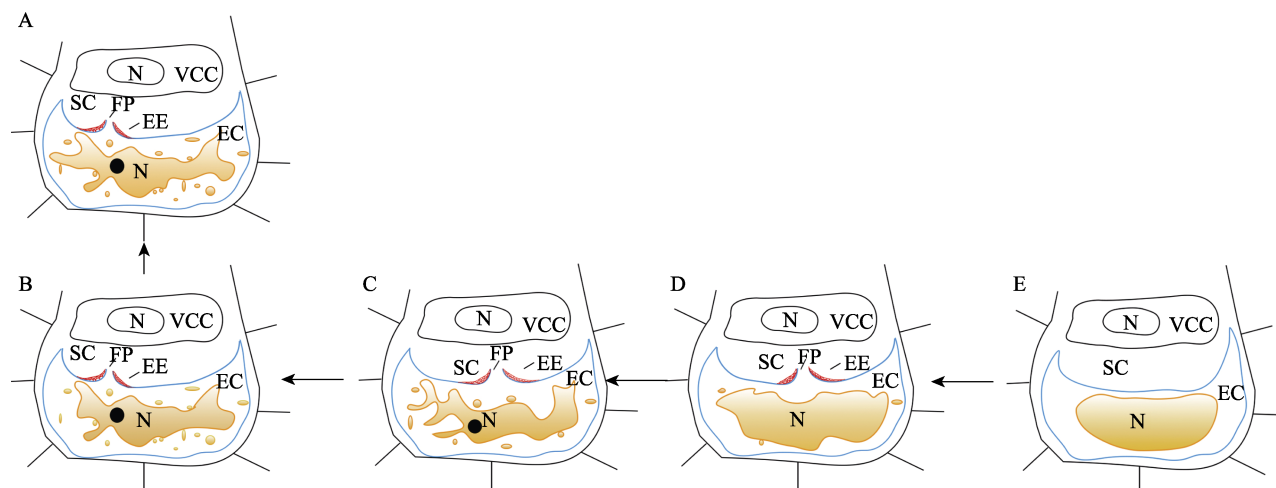


图5 真水龙骨科卵发生可能的演化路径。(A): 真水龙骨科I, 卵发育后期形成卵膜和受精孔(侧方), 卵核不规则且产生大量核外突;(B): 真水龙骨科II, 卵发育后期形成卵膜和受精孔(侧方), 卵核不规则且产生大量核外突;(C): 桫欏类, 卵发育后期形成卵膜和受精孔(中央), 卵核不规则且产生大量核外突;(D): 里白类, 卵发育后期形成卵膜和受精孔(中央), 卵核外产生少量核外突;(E): 原始薄囊蕨类, 卵发育后期无卵膜、受精孔, 卵核规则且不产生核外突。VCC: 腹沟细胞; EC: 卵细胞; N: 核; SC: 分离腔; FP: 受精孔; EE: 卵膜。

Fig. 5 Potential evolution path of oogenesis of Eupolypods. (A), Eupolypods I, an egg envelope and a fertilization pore (lateral) are formed in the late stage of egg development, the egg nucleus is irregular and produces extensive evaginations; (B), Eupolypods II, an egg envelope and a fertilization pore (lateral) are formed in the late stage of egg development, the egg nucleus is irregular and produces extensive evaginations; (C), Cyatheales, an egg envelope and a fertilization pore (central) are formed in the late stage of egg development, the egg nucleus is irregular and produces extensive evaginations; (D), Gleicheniales, an egg envelope and a fertilization pore (central) are formed in the late stage of egg development, the egg nucleus is regular and produces a few evaginations; (E), Fundamental group of Leptosporangiates, there is no egg envelope and fertilization pore at the later stage of egg development. The egg nucleus is regular and do not produce evaginations. VCC, The ventral canal cell; EC, Egg cell; N, Nucleus; SC, Separation cavity; FP, Fertilization pore; EE, Egg envelope.

参考文献

- Bao JQ, Cao JG, Wang QX, Dai XL (2014) Microstructural observation on the development of gametophytes and oogenesis in the fern *Stenoloma chusanum*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 34, 1352–1357. (in Chinese with English abstract) [包家茜, 曹建国, 王全喜, 戴锡玲 (2014) 乌蕨配子体发育及卵发生的显微观察. *西北植物学报*, 34, 1352–1357.]
- Bao WM, Cao JG, Dai SJ (2003) Ultrastructure of oogenesis in *Osmunda cinnamomea* var. *asiatica*. *Acta Botanica Sinica*, 45, 843–851.
- Bell PR (1980) Nucleocytoplasmic interaction during maturation of the egg of the fern *Histiopteris incisa* (Thunb.) J. Smith. *Annals of Botany*, 45, 475–481.
- Cao JG (2012) New advances on the cytological studies of oogenesis and fertilization of the homosporous ferns. *Journal of Shanghai Normal University (Natural Sciences)*, 41, 104–110. (in Chinese) [曹建国 (2012) 同型孢子蕨类植物卵发生和受精作用的细胞学研究新进展. *上海师范大学学报(自然科学版)*, 41, 104–110.]
- Cao JG, Bao WM, Dai SJ (2003) Study on the morphology and development of the archegonium and antheridium of the fern *Osmunda cinnamomea*. *Bulletin of Botanical Research*, 23, 42–45. (in Chinese with English abstract) [曹建国, 包文美, 戴绍军 (2003) 蕨类植物桂皮紫萁颈卵器和精子器形态和发育的研究. *植物研究*, 23, 42–45.]
- Cao JG, Dai XL, Wang QX (2012) Ultrastructural and cytochemical studies on oogenesis of the fern *Pteridium aquilinum*. *Sexual Plant Reproduction*, 25, 147–156.
- Cao JG, Dai XF, Dai XL, Wang QX (2016) Observations on fertilization and a novel cytological mechanism for preventing polyspermy in the fern *Osmunda japonica*. *International Journal of Plant Sciences*, 177, 287–293.
- Cao JG, Guo YD, Cao YC, Wang QX (2017) Studies on oogenesis of the fern *Lygodium japonicum*. *American Fern Journal*, 107, 124–135.
- Cao JG, Huang WJ, Wang QX (2010) Microstructural observation on the development of gametophytes and oogenesis in the fern *Adiantum flabellulatum* L. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 30, 702–707. (in Chinese with English abstract) [曹建国, 黄武杰, 王全喜 (2010) 扇叶铁线蕨配子体发育及卵发生的显微观察. *西北植物学报*, 30, 702–707.]
- Cao JG, Wang QX, Dai XL (2011) Archegonial development and oogenesis of the fern *Plagiogyria euphlebia* and their phylogenetic significance. *American Fern Journal*, 101, 231–240.

- Cao JG, Wang QX, Yang NY, Bao WM (2010) Cytological events during zygote formation of the fern *Ceratopteris thalictroides*. *Journal of Integrative Plant Biology*, 52, 254–264.
- Dai XL, Bao JQ, Wang QX, Cao YC, Cao JG (2019) Ultrastructural studies of oogenesis in the fern *Diplopterygium glaucum*. *American Fern Journal*, 109, 1–10.
- Guo YD, Cao JG, Li XG, Wang QX (2014a) Development of gametophyte and oogenesis of the fern *Lygodium japonicum*. *Bulletin of Botanical Research*, 34, 164–169. (in Chinese with English abstract) [郭严冬, 曹建国, 李新国, 王全喜 (2014a) 海金沙配子体发育及卵发生的显微观察. *植物研究*, 34, 164–169.]
- Guo YD, Wang QX, Li BG (2014b) Studies on the development of gametophyte and oogenesis of the fern *Microlepia platyphylla*. *Plant Diversity and Resources*, 36, 747–754. (in Chinese with English abstract) [郭严冬, 王全喜, 李保贵 (2014b) 阔叶鳞盖蕨配子体发育及卵发生的研究. *植物分类与资源学报*, 36, 747–754.]
- Huang WJ, Cao JG, Wang QX (2011) Microstructural observations on the development of gametophytes and oogenesis in the fern *Pteridium aquilinum* var. *latiusculum*. *Bulletin of Botanical Research*, 31, 159–163. (in Chinese with English abstract) [黄武杰, 曹建国, 王全喜 (2011) 蕨配子体发育及卵发生的显微结构观察. *植物研究*, 31, 159–163.]
- Jeffrey GD, Dai XL, Cao JG (2010) Ultrastructural observations of oogenesis in the fern *Adiantum flabellulatum* L. (Adiantaceae). *American Fern Journal*, 100, 93–102.
- Nishida M, Sakuma T (1961) Abnormalities in archegonia of the fern prothallia and its bearing to systematic. *Journal of the Japanese Botany*, 36, 142–152.
- Smith R, Pryer K, Schuettpelz E, Korall P, Schneider H, Wolf G (2006) A classification for extant ferns. *Taxon*, 55, 705–731.
- Wang G, Dai XL, Wang QX, Cao JG (2014) Microstructural observations on the development of gametophytes and oogenesis in *Equisetum arvense*. *Indian Fern Journal*, 31, 84–95.
- Wang G, Yang H, Wang QX, Cao JG (2012) Development of gametophyte and oogenesis in the fern *Coniogramme emeiensis*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 32, 263–269. (in Chinese with English abstract) [王戈, 杨浩, 王全喜, 曹建国 (2012) 峨眉凤丫蕨配子体发育及卵发生的研究. *西北植物学报*, 32, 263–269.]
- Yang NY, Cao JG, Wang QX (2009) Formation and development of archegonium in the fern *Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongn. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 27, 569–573. (in Chinese with English abstract) [杨耐英, 曹建国, 王全喜 (2009) 水蕨颈卵器的形成与发育. *武汉植物学研究*, 27, 569–573.]
- Zou HM, Dai XF, Wang QX, Cao JG (2014) Ultrastructural observations on the egg development of the fern *Phymatosorus hainanensis* (Polypodiaceae). *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 34, 925–931. (in Chinese with English abstract) [邹红梅, 代小菲, 王全喜, 曹建国 (2014) 阔鳞瘤蕨(水龙骨科)卵细胞发育超微结构观察. *西北植物学报*, 34, 925–931.]

(责任编辑: 严岳鸿 责任编辑: 闫文杰)