植物学通报 2005, 22 (6): 708~714
Chinese Bulletin of Botany

实 验 简 报

五种藓类植物的孢子萌发与原丝体发育

[1,2]衣艳君① [1]强 胜

[1](南京农业大学杂草研究室 南京 210059) [2](曲阜师范大学生命科学学院 曲阜 273165)

摘要 本文对中华缩叶藓(*Ptychomitrium sinense*)、狭叶缩叶藓(*P. linearifolium*)、威氏缩叶藓(*P. wilsonii*)、葫芦藓(*Funaria hygrometrica*)和立碗藓(*Physcomitrium sphaericum*) 5种国产藓类植物的孢子萌发和原丝体发育进行研究, 结果表明不同藓类孢子萌发和原丝体发育类型不同, 孢子萌发和原丝体发育方式与藓类植物的生态环境有关。

关键词 藓类植物, 孢子萌发, 原丝体发育

Study of Spore Germination and Protonema Development of Five Species of Mosses

[1, 2]YI Yan-Jun① [1]QIANG Sheng

[1](*Weed Research Laboratory, Nanjing Agricultural University*, Nanjing 210059)
[2](*College of Life Science, Qufu Normal University*, Qufu 273165)

Abstract This paper covers spore germination and protonema development of 5 species of mosses: *Ptychomitrium sinense*, *P. linearifolium*, *P. wilsonii*, *Funaria hygrometrica* and *Physcomitrium sphaericum*. The results indicated many different ways of spore germination and protonema development in mosses. Spore germination and protonema development is related to the living environment of mosses.

Key words Moss, Spore germination, Protonema development

原丝体是苔藓植物生活史的重要阶段, 是由孢子萌发后形成, 并由此进一步发育成为绿色的植物体。早在1782年Hedwig就已报道过藓类植物的原丝体形态, 但很长时间内有关研究极少, 直到20世纪50年代末才开始增加这方面的工作 (Hatcher, 1963; Anderson and Crosby, 1965)。对原丝体较为系统的研究是日本学者Nishida (1978), 他在总结了78种藓类植物原丝体形态特征的基础上划分出13种藓类原丝体发育类型。此后的研究都是1至几种植物的零散工作 (Nishida, 1980a, 1980b, 1981)。直到近10年, 这方面的工作又有所增加 (Kapoor and Bhatla, 1996; Lamparter *et al.*, 1998; Nakazatoa *et al.*, 1999; Koedyum *et al.*, 1999; Bartholomenw, 2000; Khorkavtsiv and Kardash, 2001)。到目前为止, 人们已对全世

①通讯作者。Author for correspondence. E-mail: qfyiyanjun@126.com
收稿日期: 2004-12-16 接受日期: 2005-03-02 责任编辑: 孙冬花

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-205

界约44科107属156种藓类的原丝体进行了研究。国内这方面的研究更少, 涉及原丝体发育研究的藓类只有十几种(高谦和张钺, 1986; 赵建成等, 2002)。我国是苔藓植物多样性十分丰富的国家, 选择在系统学上有代表性以及不同生态环境下的典型群落的藓类孢子, 进行萌发培养, 可为阐明苔藓植物种系发生和系统演化提供有意义的资料。本实验观察了5种藓类植物孢子萌发和原丝体发育特征, 除葫芦藓外, 其余4种为国内首次研究。

1 材料和方法

1.1 实验材料

5种藓类孢子均由作者野外采集所得(表1)。

1.2 仪器设备

Olympas光学显微镜, 体视显微镜, 显微图像分析系统, LRH-400-GSⅡ型人工气候箱, 超净工作台以及微生物培养常用实验仪器设备。

1.3 培养液配方

参照高谦(1986)的方法, 选用适当稀释的Hoaglands 培养液。

1.4 培养方法

采用高谦和张钺(1986)的方法。把灭菌的瓦片置于直径12 mm的无菌培养皿内, 注入Hoaglands培养液, 使液体达于瓦片上部但不浸没瓦片。待培养液渗透到瓦片表面后, 将孢子散播于瓦片的表面, 然后加盖于人工气候室中培养。接种前, 孢蒴用0.2%的升汞浸泡2分钟。培养箱光照强度20 $mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$(12小时光照＋12小时黑暗), 培养温度20 ~ 22 ℃。

2 结果与讨论

2.1 5种藓类孢子萌发和原丝体发育特征

2.1.1 缩叶藓科(Ptychomitriaceae) 本科植物多见于高山地区干燥砂质或花岗岩石上, 常在岩石面上成圆形垫状。全世界有2属约62种, 我国仅有1属8种。本研究观察1属3种。

中华缩叶藓(*Ptychomitrium sinense*)(图1) 孢子圆球形, 黄褐色, 表面具细密疣, 直径14～18 μm。孢子接种后8～12日萌发, 多极, 开始发生在外孢壁内, 继而的分裂在破裂的外孢壁外进行。绿丝体有两种类型, 初为10～20个球形细胞组成的块状, 并由此产生由5～10个圆筒状细胞组成的粗短丝状体。茎丝体由块状绿丝体上产生, 类似丝状绿丝体, 斜壁, 叶绿体少。芽体的启动细胞在茎丝体上产生。芽体发育成配子体的过程中, 茎丝体变成红褐色, 粗大, 其上可进一步形成粗短分枝的绿丝体和芽体。

原丝体系由块状原丝体、绿丝体和茎丝

表1 实验材料

Table 1 Material used in this study

Family	Species	Ecological environment	Locality	Specimen
Ptychomitriaceae	*Ptychomitrium sinense*	On rock	Mt. Meng, Shandong	YI Yan-Jun 200104011
	P. linearifolium	In soil of rock	Jiuzhaigou, Sichuan	YI Yan-Jun 200310101
	P. wilsonii	In soil of rock	Jiuzhaigou, Sichuan	YI Yan-Jun 200310119
Funariaceae	*Funaria hygrometrica*	In soil	Qufu, Shandong	YI Yan-Jun 200104001
	Physcomitrium sphaericum	In soil	Qufu, Shandong	YI Yan-Jun 200104002

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-205

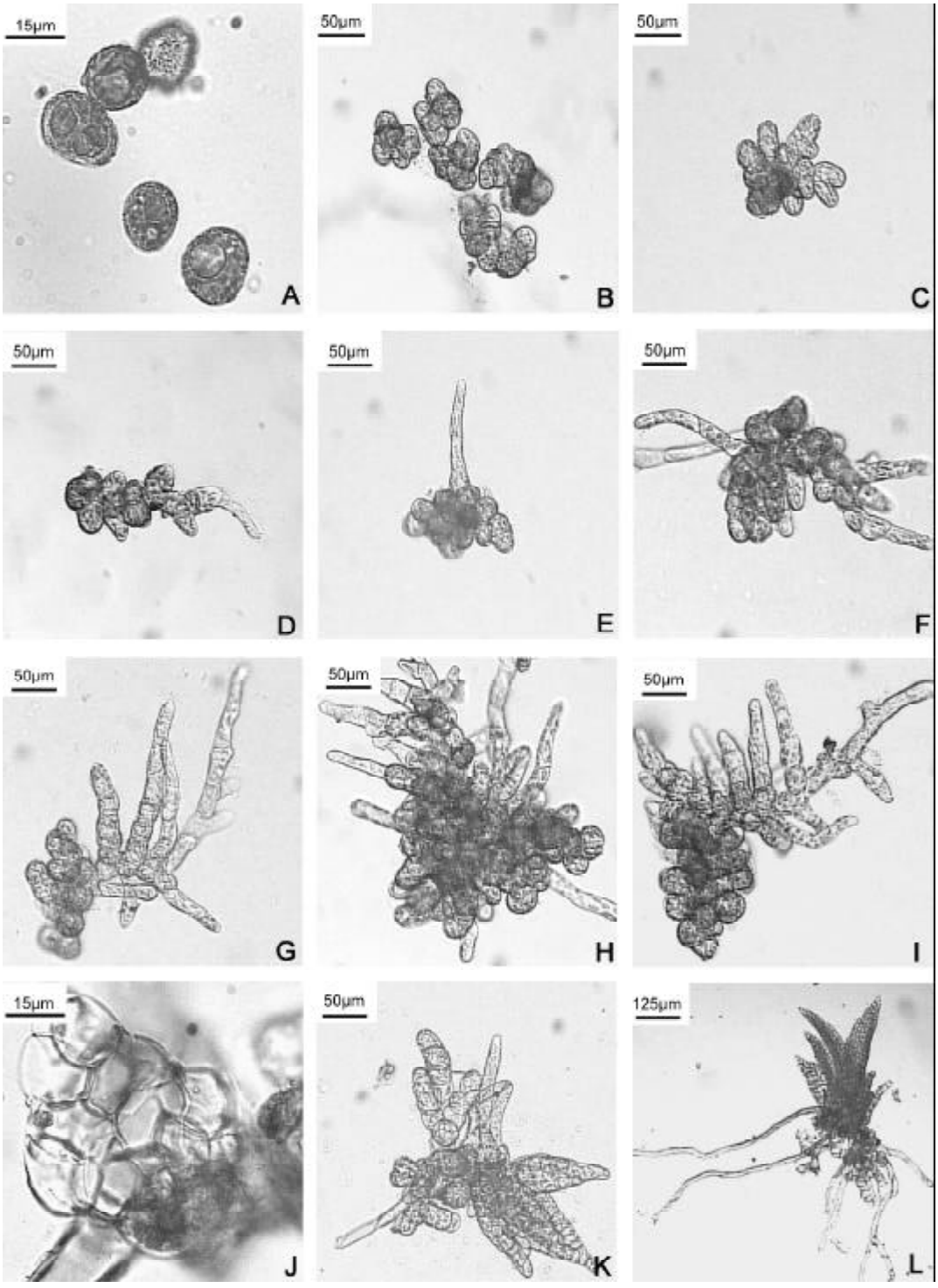


图 1
Fig. 1

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-205

体组成。

狭叶缩叶藓(*P. linearifolium* **)** 孢子圆球形, 黄绿色, 表面略具细疣, 直径12～17 μm。4～8天后外孢壁外萌发, 1～3极。孢子萌发时一端先突出萌发管, 并延伸成绿丝体, 另一端突出形成初生假根, 有时还可出现第3个萌发管。绿丝体丝状, 具细长分枝, 细胞圆筒形, 初期稍短, 后期变长。茎丝体由绿丝体转变而成, 褐绿色, 斜壁, 具顶生假根。

原丝体系由绿丝体、茎丝体、初生假根和次生假根构成。

威氏缩叶藓(*P. wilsonii* **)**(图2: A～F) 孢子圆球形, 黄绿色, 有细疣, 直径11～14 μm。孢子接种15天后萌发, 多为单极, 少数出现2极。绿丝体具分枝, 细胞长管状, 长32～65 μm, 直径10～13 μm。发育方式同狭叶缩叶藓。

原丝体系由绿丝体、茎丝体、初生假根和次生假根构成。

2.1.2 葫芦藓科(Funariaceae) 本科为矮小、土生且喜氮藓类, 常见于林地、林缘土坡、田边地角和房前屋后, 在山林火烧地上生长尤好。本科全世界有16属255种, 我国记录有5属20种1亚种, 本实验研究了2属2种。

葫芦藓(*Funaria hygrometrica)* 孢子球形, 浅黄色, 具细疣, 直径17.5～20 μm。约5～8日后外孢壁外萌发, 1～2极。萌发前孢子膨胀, 外壁脱落, 一端突出萌发管, 继而伸长成为绿丝体, 而后在孢子的另一侧突出形成初生假根, 有的无初生假根。绿丝体细胞长管状, 长约137.5 μm, 宽约8.75～12.65 μm, 分枝逐渐增多。17日后出现斜壁的茎丝体, 25日后出现芽体。有顶生假根。

原丝体系由绿丝体、茎丝体、初生假根和次生假根组成。

立碗藓(*Physcomitrium sphaericum)*(图2: G～L)孢子圆球形, 褐色, 较大, 具密疣, 直径25～28 μm。约12～20天后2～3极萌发。萌发前孢子膨大, 直径37～43 μm。萌发时一端先出现萌发管, 进一步伸长为绿丝体, 接着在同侧出现初生假根。绿丝体细胞长管状, 叶绿体多, 长约12～16 μm, 宽2.25~2.63 μm。后期绿丝体大多转变为褐色的茎丝体, 其上产生芽体。较老的茎丝体上可再形成分枝的绿丝体。部分绿丝体顶端形成顶生假根。

原丝体系由绿丝体、茎丝体、初生假根和次生假根组成。

Nishida (1978) 将葫芦藓科原丝体发育方式定为葫芦藓型, 指出孢子萌发的早期阶段有4种情况: 1)仅产生绿丝体; 2) 先萌发初生假根, 然后再萌发出绿丝体; 3)初生假根和绿丝体同时萌发出来; 4)绿丝体先出现, 接着再出现初生假根。本实验观察的2种藓类均为第4种方式, 发育相似。

2.2 讨论

观察表明, 不同藓类孢子萌发的方式不同。5种藓类孢子的萌发可分为2大类: 一是孢子在孢子壁内就开始萌发, 如中华缩叶藓; 二是孢子在破裂的外孢壁外萌发, 狭叶缩叶藓、威氏缩叶藓、葫芦藓和立碗藓均属于此类。孢子壁内萌发的中华缩叶藓具有多个萌发极, 其余4种则有1～3个萌发极。1～3极萌发的藓类孢子进一步发育成丝状类型的绿丝体, 整个原丝体系仅由丝状结构组成。而

←

图1 中华缩叶藓 *Ptychomitrium sinense*

A. 孢子; B. 孢子萌发; C. 块状原丝体; D～F. 块状原丝体及绿丝体; G～I. 绿丝体及茎丝体; J. 芽体; K, L. 配子体

Fig.1 *Ptychomitrium sinense*

A. Spores; B. Spore germination; C. Mass of protonema. D-F. Mass of protonema and chloronemata; G-I. Chloronemata and caulonemata; J. Bud; K, L. Gametophyte

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-205

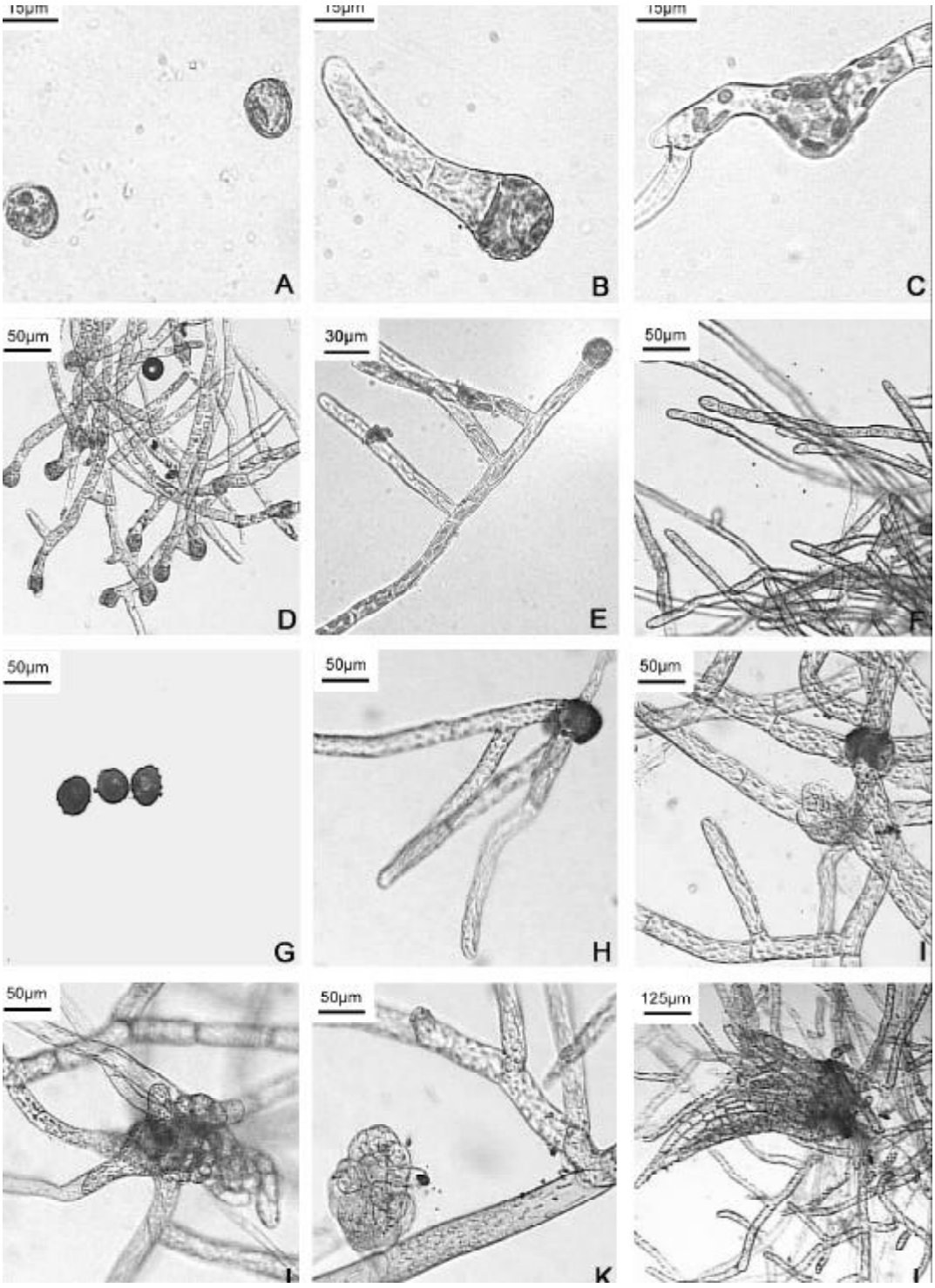


图 2
Fig. 2

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-205

多极萌发的孢子, 原丝体系最初为块状, 后期出现丝状原丝体, 整个原丝体系由块状和丝状2种类型的原丝体组成。

我们将野外采集的藓类孢子在室内相同条件下进行萌发培养, 结果表明不同藓类植物的孢子萌发和原丝体发育类型不同, 表明藓类植物孢子萌发和原丝体发育在遗传上具有稳定性。藓类植物孢子萌发与原丝体发育的类型可能与藓类的生长环境有关。本实验观察的葫芦藓和立碗藓属于中生环境下生长的藓类, 水分条件适中, 原丝体系呈现丝状。而3种缩叶藓属植物, 在原丝体系的组成和发育上差别较大。狭叶缩叶藓和威氏缩叶藓均采于四川九寨沟林下荫蔽岩石表面的薄土上, 环境中水分充足, 湿度大, 形成丝状原丝体。中华缩叶藓采于山东蒙山裸露而光照强烈的花岗岩和片麻岩上, 植物体较小, 叶干时强烈卷缩, 潮湿时伸展以适应干旱、光照强烈的环境, 原丝体系也明显不同于狭叶缩叶藓和威氏缩叶藓的丝状原丝体, 而是形成块状原丝体。两者的生境在水分、光照和着生基质都有很大不同, 因此环境中水湿、光照以及着生基质都可能对藓类植物原丝体发育产生很大影响。形成丝状原丝体系的藓类可能是生活在光照适度和水湿条件较好的环境, 而块状原丝体则可能是对强光和干旱环境的一种适应。中华缩叶藓孢子在外孢壁内萌发, 也可以避免萌发时受到外界干旱的影响。

近年来, 国外部分学者研究了生长素、赤霉素和细胞分裂素等植物激素以及光照、pH值和温度等环境条件对原丝体发育的影响(Kapoor and Bhatla, 1996; Lamparter *et al.*, 1998; Nakazatoa *et al.*, 1999; Koedyum *et al.*, 1999; Bartholomenw, 2000; Khorkavtsiv and Kardash, 2001)。结果表明, 苔藓植物原丝体的发育及芽体的形成受植物激素、光照、温度和生长基质的控制, 更有可能受光照和植物激素的综合作用及生长信号传输的控制(Christianson, 2000), 因此有关藓类植物原丝体发育的调控机制有待于进一步的研究。

参 考 文 献

高谦, 张钺 (1986) 中国藓类植物孢子萌发和原丝体发育的初步研究. 武汉植物学研究, **4:** 124-133

赵建成, 张慧中, 李秀芹 (2002) 十种藓类植物孢子萌发与原丝体发育的初步研究. 干旱区研究, **19(1):** 32-38

Anderson LE, Crosby MR (1965) The protonema of *Sphagnum meridense* (Hamp.) Muell. *The Bryologist*, **68(1):** 47-54

Bartholomenw SE (2000) Protonemal and sporeling ontogeny of *Leucobryum glaucum* (Hedw.) Angstr. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, **88:** 179-190

Christianson ML (2000) Control of morphogenesis in bryophytes. In: Shaw AJ, Gofinet B eds, Bryophyte Biology. Camberidge University Press, Camberidge, pp. 199-224

←

图2 五种藓类植物的孢子萌发与原丝体发育

A～F 威氏缩叶藓 *Ptychomitrium wilsonii* A. 孢子; B～D. 孢子萌发; E, F. 绿丝体; G～L. 立碗藓 *Physcomitrium sphaericum* G. 孢子; H. 孢子萌发, 示绿丝体及初生假根; I, J. 芽体; K. 茎丝体及芽体; L. 配子体

Fig.2 Spore germination and protonema development of five species of mosses

A-F. *Ptychomitrium wilsonii* A. Spores; B-D. Spore germination; E, F. Chloronemata; G-L. *Physcomitrium sphaericum* G. Spores; H. Spore germination, showed chloronemata and primary rhizoid; I, J. Buds; K. Caulonemata and bud; L. Gametophyte

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-205

Hatcher R (1963) Sporeling development in the genus *Lipidoladeana*. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, **26:** 10-14

Kapoor S, Bhatla SC (1996) Phytohormone interaction in protonema differentiation in the wild strain and auxin mutants of the moss *Funara hygrometrica*. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, **80:** 297-305

Khorkavtsiv OY, Kardash OR (2001) Gravity-dependent reactions of the moss *Pohlia nutans* protonema. *Advance Space Research*, **27:** 989-993

Koedyum EL, Demkiv OT, Khorkavtsiv OY, Khorkavtsiv YD (1999) The gravireaction of *Ceratodon protonema* treated with gibberellic acid. *Advance Space Research*, **24:** 717-721

Lamparter T, Hughes J, Hartmann E (1998) Blue light- and genetically-reversed gravitropic response in protonemata of the moss *Ceratodon purpureus*. *Planta*, **206:** 95-102

Nakazatoa T, Kadota A, Wada M (1999) Photoinduction of spore germination in *Marchantia polymorpha* ismediated by photosynthesis. *Plant Cell and Physiology*, **40:** 1014-1020

Nishida Y (1978) Studies on the sporeling types in Mosses. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, **44:** 371-454

Nishida Y (1980a) Studies on the sporeling of Japanese mosses (1) *Campylopodium euphorocladum* (C.Muell.) Besch. *Miscellanea Bryologica et Lichenologica*, **8(8):** 159-161

Nishida Y (1980b) Studies on the sporeling of Japanese mosses (2) *Encalypta rhaptocarp* Schwaegr. and *Tayloria hornschuchii*(Grev.) Broth. *Miscellanea Bryologica et Lichenologica*, **8(8):** 165-168

Nishida Y (1981) Studies on the sporeling of Japanese mosses (3) *Eccremidium minutum* (Mitt.)Stone et Scott. and *Pseudephemerum nitidium* (Hedw.) Reim. *Miscellanea Bryologica et Lichenologica*, **9 (8):** 159-161

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-205