

濒危植物光叶蕨配子体发育

孟文瑞¹ 刘思怡² 黄雄¹ 陈小红^{1*}

(1. 四川农业大学林学院, 成都 611130; 2. 四川省天全县林业局, 雅安 625599)

摘要 配子体作为衔接孢子萌发和孢子体形成的关键节点,其发育对蕨类植物的繁衍与存续至关重要,是蕨类植物生命周期的核心枢纽。本研究以国家一级重点保护野生植物光叶蕨(*Cystopteris chinensis*)为对象,通过对光叶蕨孢子的无菌培养,观察记录其孢子萌发及配子体发育过程。结果表明:光叶蕨孢子大小平均值为 $32.83\ \mu\text{m}\times 27.37\ \mu\text{m}$,极面观椭圆形,赤道面观半圆形,单裂缝长度几乎达到赤道线,周壁纹饰为刺状纹饰,表面还存在一些小疣状或瘤状突起。孢子播种12 d后开始萌发,15 d后进入丝状体阶段,30 d后出现原叶体,50 d后分化出性器官。孢子萌发类型为向心性,原叶体发育为三叉蕨型;成熟原叶体为对称的广宽圆状心脏形,平均大小为 $2.9\ \text{mm}\times 1.8\ \text{mm}$;原叶体的边缘和背、腹面具稀疏毛状体。颈卵器和精子器分别位于不同的原叶体上,雌雄原叶体比例约为5:1。颈卵器由4列细胞构成,高约 $75\ \mu\text{m}$,直径约 $45\ \mu\text{m}$;精子器为圆球形,高约 $49\ \mu\text{m}$,直径约 $44\ \mu\text{m}$,受精后颈卵器为褐色。光叶蕨配子体发育特征与冷蕨属(*Cystopteris*)珠芽冷蕨类(*bulbifera* clade)植物相似,表明二者亲缘关系更为密切。

关键词 蕨类植物;光叶蕨;配子体发育

中图分类号:Q944.5;Q914.3 文献标志码:A doi:10.7525/j.issn.1673-5102.2026.01.007

Gametophyte Development of the Endangered Plant *Cystopteris chinensis*

MENG Wenrui¹ LIU Siyi² HUANG Xiong¹ CHEN Xiaohong^{1*}

(1. College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130; 2. Tianquan Forestry Bureau, Ya'an 625599)

Abstract As a critical node connecting spore germination and sporophyte formation, the gametophyte plays a vital role in the reproduction and survival of ferns, serving as the central hub of the fern life cycle. In this study, aseptically cultured spores of *Cystopteris chinensis* were used to observe and document the entire process of spore germination and gametophyte development under a light microscope. The results showed that the spores of *C. chinensis* had an average size of $32.83\ \mu\text{m}\times 27.37\ \mu\text{m}$, appearing elliptical in polar view and semicircular in equatorial view; the length of the single laesura nearly extended to the equatorial line, the perispore ornamentation was spinose, and additional small verrucous or tuberculate protrusions were present on the spore surface. Spores began to germinate 12 days after sowing, enter the filamentous stage after 15 days, develop into prothalli after 30 days, and differentiate into sex organs after 50 days. The spore germination type was centripetal, and the prothallus development followed the *Aspidium*-type. The mature prothallus was symmetrically broad and rounded cordate, with an average size of $2.9\ \text{mm}\times 1.8\ \text{mm}$; sparse trichomes were present on the margin, dorsal and ventral surfaces of the prothallus. The archegonia and antheridia were borne on separate prothalli, with a ratio of female to male prothalli being approximately 5:1. The archegonia were composed of four rows of cells, with a height of approximately $75\ \mu\text{m}$ and a diameter of approximately $45\ \mu\text{m}$; the antheridia were spherical, with a height of approximately $49\ \mu\text{m}$ and a diameter of approximately $44\ \mu\text{m}$. The archegonia were brown after fertilization. The gametophyte developmental characteristics of *C. chinensis* resembled those of the *bulbifera* clade within the genus *Cystopteris*, suggesting a close genetic relationship.

Key words fern; *Cystopteris chinensis*; gametophyte development

基金项目:四川省自然科学基金项目(2022NSFSC0135)。

第一作者简介:孟文瑞(2000—),女,硕士研究生,主要从事光叶蕨的培育与保护研究。

* 通信作者:E-mail: Xiaohong_chen@sicau.edu.cn。

收稿日期:2025年11月10日。

孢子繁殖是蕨类植物生活史中不可或缺的生长方式,具有重要的生态适应价值和进化意义。而在孢子繁殖进程中,配子体阶段是衔接孢子萌发和孢子体形成的关键节点,包含丝状体、片状体、原叶体等环节,在物种繁衍和种群维系方面发挥重要作用^[1]。蕨类植物的配子体可独立生存,是雌雄配子产生的场所,其发育状况直接影响孢子体的形成及种群更新效率^[2]。因此,诸多学者通过观察蕨类植物配子体的发育过程,研究其孢子萌发类型、配子体发育类型及发育特征,来探究蕨类植物的繁殖机制、系统演化关系及生态适应性^[3-5]。

光叶蕨 (*Cystopteris chinensis*), 属冷蕨科 (*Cystopteridaceae*) 冷蕨属 (*Cystopteris*), 为国家一级重点保护植物和中国特有物种, 其种群现仅零散分布于四川省天全县、峨眉山市和洪雅县三地^[6]。自发现以来, 学界对其研究仅局限于形态分类、资源调查与生境保护等基础层面; 孢子繁殖方面, 仅四川省林业科学研究院开展过研究, 但孢子萌发时间长, 且产生的原叶体数量少, 也未对其配子体发育过程进行观察、记录^[7-8]。本研究以光叶蕨孢子为研究对象, 拟对孢子形态、孢子萌发及配子体发育进程进行观察, 全面剖析其配子体在不同发育阶段的形态结构特征, 深入探究其繁殖机制和生物学特征, 旨在为光叶蕨孢子扩繁和科学保护提供理论依据与技术支持。

1 材料与方法

1.1 孢子采集

试验材料来自四川省天全县二郎山光叶蕨居群。在不破坏植株情况下, 于2024年7月用镊子采集成熟孢子囊群, 将其收纳于牛皮纸袋内, 放置在阴凉环境中。待孢子囊自然裂开, 成熟孢子散落, 对孢子进行除杂处理, 随后将其放入硫酸纸袋中, 置于冰箱中4℃保存, 以备后续使用。

1.2 孢子形态观察

在样品台上粘上一层导电胶, 将收集到的孢子囊群粘于导电胶上, 移入 Smart Coater 离子溅射仪进行喷金处理, 然后置于 JSM-IT700HR 扫描电子显微镜下观察拍照。完成上述操作后, 将样品转移至体式显微镜下, 使用解剖针分离并挑取孢子、孢子囊, 将其转移至新的导电胶上, 重复上述喷金处理步骤, 随后置于 JSM-IT700HR 扫描电子

显微镜下观察拍照。

1.3 孢子无菌培养

依据已有研究^[9]采用的方法, 对光叶蕨孢子进行消毒后接种。共培养3次, 每次接种10盘培养皿, 每盘培养皿中有10~30个孢子。把接种后的培养皿放入BSG-800培养箱中培养。培养条件为光照12 h·d⁻¹, 光照强度3 000 lx, 温度(18±1)℃, 相对湿度80%~90%。定期观察, 用Olympus SZX16型光学显微镜拍摄记录各发育阶段孢子及配子体形态特征。孢子及配子体形态数据均为10个数据计算的平均值。

2 结果与分析

2.1 光叶蕨孢子形态观察

光叶蕨孢子囊群幼时呈白色不规则状, 成熟后呈褐色圆形, 着生于叶背小羽片的末级小脉中部, 紧靠羽轴两侧各排成1列(图1A)。囊群盖灰绿色, 幼时为圆形, 成熟后卵圆形, 逐渐退化在基部宿存。孢子囊黄褐色, 呈椭球形, 环带类型为纵形环带, 环带细胞数量为14个左右; 开裂方式为横向开裂, 唇细胞1列, 较扁平; 囊壁细胞较大, 形状较规则, 囊柄也较短(图1B)。

每个孢子囊内含64个孢子。孢子黑褐色, 两侧对称, 极面观椭圆形, 赤道面观半圆形, 大小为32.83 μm×27.37 μm。裂缝类型为单裂缝, 长度几乎达到赤道线(图1C)。孢子周壁纹饰为刺状纹饰, 表面存在一些小疣状或瘤状突起; 刺基部较宽, 长短不一, 先端较圆钝(图1D)。

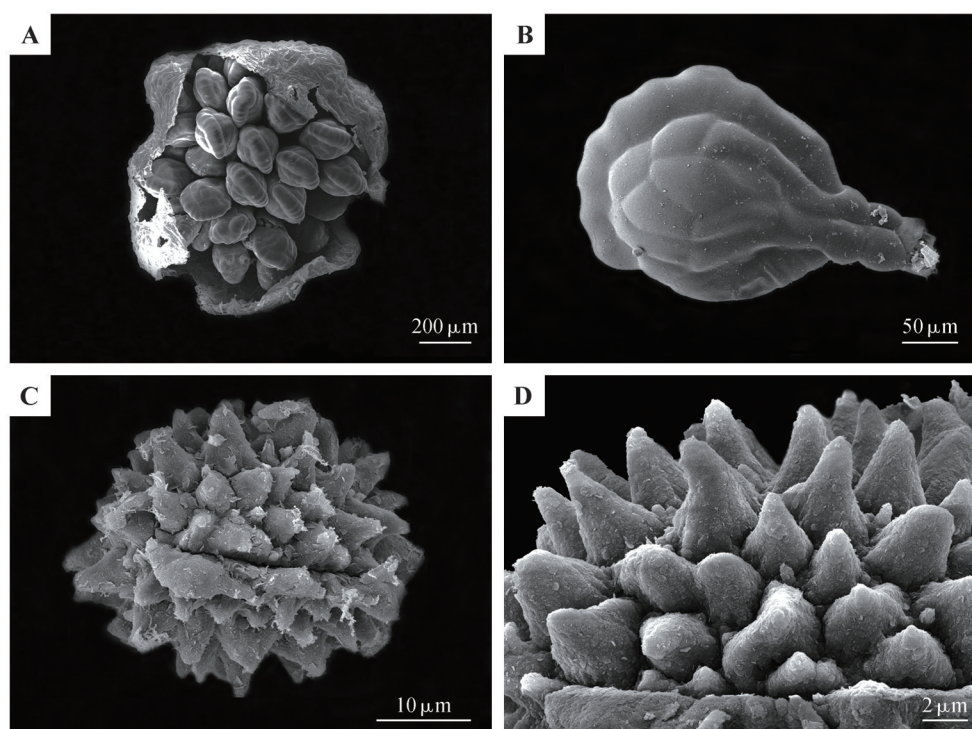
2.2 光叶蕨配子体发育特征

2.2.1 孢子萌发

孢子接种12~15 d后开始萌发, 孢子吸水膨胀, 从孢子壁的单裂缝处裂开, 此时孢子细胞内含叶绿体(图2A); 随后伸出初生假根, 呈无色透明状且内含少量叶绿体, 同时长出原叶体细胞, 内部含有丰富的叶绿体(图2B)。多数孢子壁宿存, 个别孢子壁脱落(图2C)。孢子萌发类型为向心型。

2.2.2 丝状体

原叶体原始细胞分裂为2, 进入丝状体发育阶段(图2D)。前端细胞再次分裂, 成为3个细胞的丝状体, 且这3个细胞相邻, 呈三角状(图2E)。前端2个细胞纵向或斜向分裂, 各产生2个细胞, 成为双列丝状体; 而后前端2个细胞之一发生斜向分



A. 孢子囊群; B. 孢子囊; C. 孢子; D. 孢子纹饰。

A. Sorus; B. Sporangium; C. Spore; D. Spore ornamentation.

图1 光叶蕨孢子形态

Fig.1 Spores morphology of *Cystopteris chinensis*

裂产生顶端细胞(图2F)。

2.2.3 片状体

丝状体5~7个细胞时,通过顶端和居间细胞的分裂活动,丝状体开始向片状体发育(图2G)。片状体顶端细胞持续进行左右交替斜向分裂,两侧衍生的细胞增多,顶部形成分生组织(图2H)。此时,片状体顶端细胞上无毛状体。培养40 d左右,因分生细胞分裂速度较慢,而其衍生细胞分裂速度较快,致使生长点两侧凸出,生长点下陷,进入幼原叶体时期(图2I)。

2.2.4 原叶体

原叶体的发育类型为三叉蕨型。孢子接种30~35 d后,原叶体开始发育,在分生组织持续分裂下,原叶体成熟(图2J)。成熟原叶体绿色,体薄柔软,为左右对称的广宽圆状心脏形,宽度大于长度,平均大小为2.9 mm×1.8 mm,最大5.9 mm×3.1 mm(图2K)。两翼为圆形蝶状,内侧叉开,外侧边缘呈波状,有毛状体,翼细胞为多角形。在原叶体的生长点区域,其分生组织产生的边缘细胞位于边缘内侧,为排列整齐且紧密的楔型细胞(图2L)。边缘细胞内叶绿体一般为圆盘状,内部细胞的叶

绿体一般为哑铃形、圆盘形或椭圆形。

2.2.5 毛状体

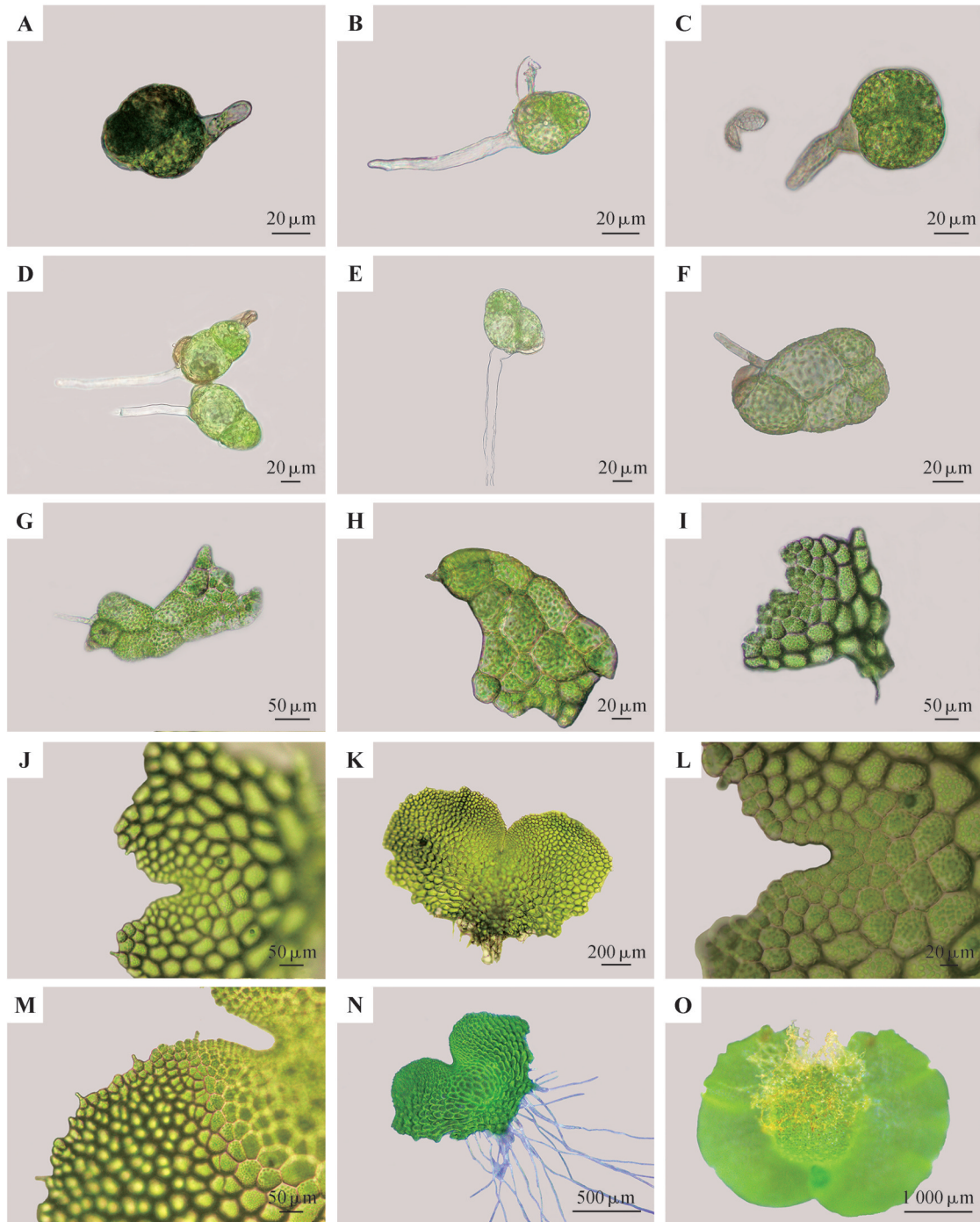
成熟的原叶体边缘每隔4~12个细胞有1条毛状体(图2M),分布稀疏。在原叶体背、腹面毛状体数量较少,均为乳突状单细胞毛状体,长棒形,瘦弱,长度27 μm左右,直径8 μm左右,顶端似球形,略有分泌物。

2.2.6 假根

初生假根呈无色透明的管状细胞形态。幼原叶体的假根主要着生于基部,有数十条至近百条,粗细不均,长短不等,透明管状,内含少量叶绿体(图2N)。成熟原叶体的假根直径12~25 μm,长1.5~3.0 mm。随原叶体的生长,多数假根颜色逐渐转为黄褐色,形状也由直立变得弯曲,其顶端常呈棕褐色,有顶端膨胀现象(图2O)。

2.3 光叶蕨性器官的出现

孢子接种50 d后开始出现性器官,分别出现在不同原叶体上。颈卵器多出现在生长良好的原叶体上,位于生长点之下至原叶体中部的中脉范围内(图3A),向后倾斜,通常有3~5列,数量在10~30个不等。成熟的颈卵器由4列细胞构成,每列



A~C. 孢子萌发; D~F. 丝状体发育; G~I. 片状体发育; J~L. 成熟原叶体发育; M. 毛状体; 图 N~O. 假根。

A~C. Spore germination; D~F. Filament development; G~I. Prothallial plate development; J~L. Mature prothallus development; M. Trichomes; N~O. Rhizoid.

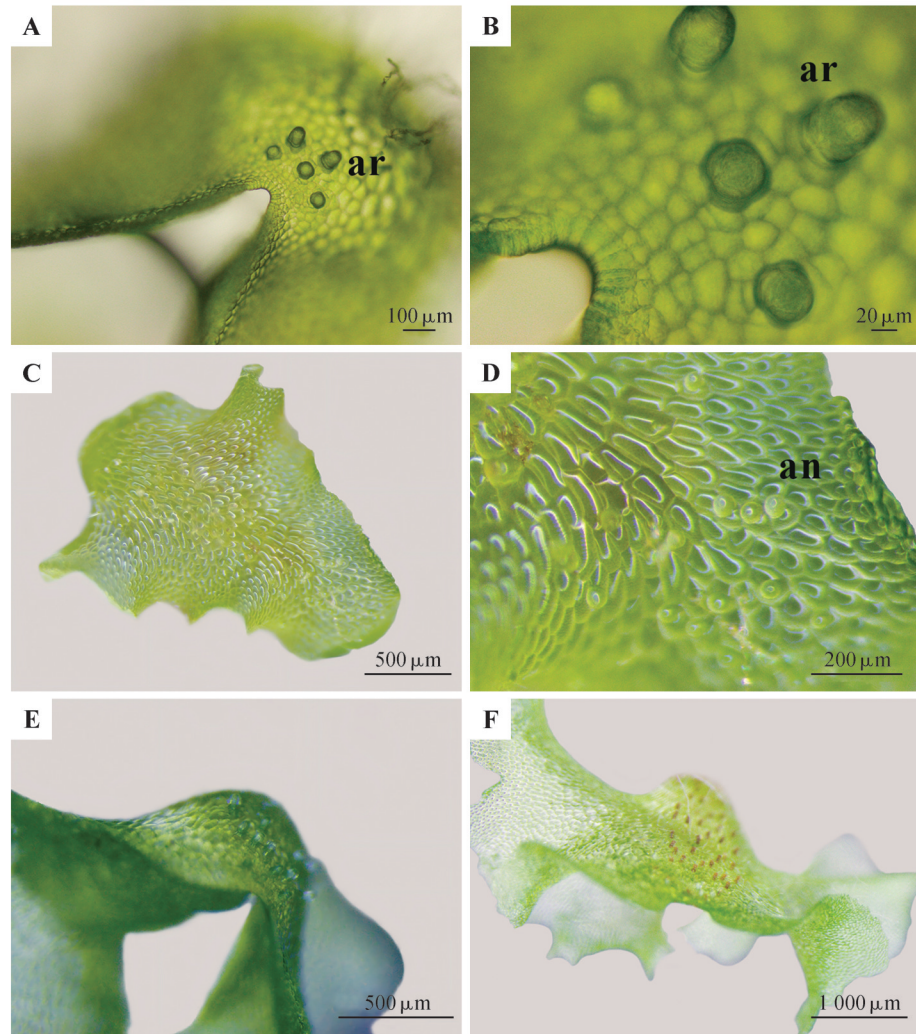
图 2 光叶蕨配子体发育特征

Fig.2 Characteristics of gametophyte development of *Cystopteris chinensis*

4~5层细胞,高约75 μm ,直径约45 μm (图3B)。

原叶体发育到一定时期精子器出现,精子器多发生在心脏形原叶体的基部或边缘,但雄原叶体皆为畸形(图3C)。精子器圆球形,高约49 μm ,

直径约44 μm ,由基细胞、环细胞和盖细胞组成(图3D)。精子细胞成熟时盖细胞孔裂使精子放出,进入颈卵器。受精后的颈卵器为褐色(图3F)。



A~B. 颈卵器形态; C~D. 精子器形态; E~F. 受精前后颈卵器的形态变化; ar. 颈卵器; an. 精子器。

A~B. Morphology of archegonia; C~D. Morphology of antheridia; E~F. Morphological changes of archegonia before and after fertilization; ar. Archegonium; an. Antheridium.

图3 光叶蕨性器官

Fig.3 Sexual organs of *Cystopteris chinensis*

3 讨论

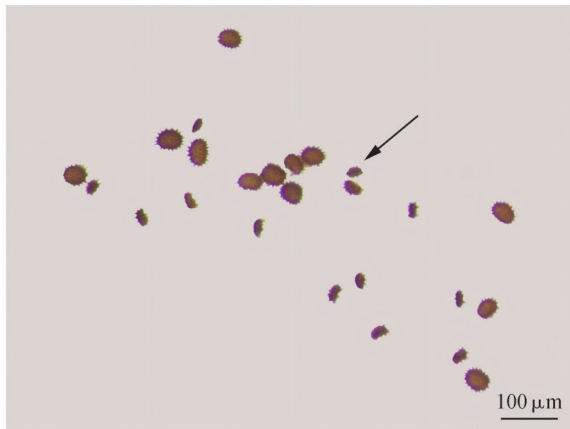
3.1 光叶蕨孢子形态

冷蕨属植物在孢子形态方面具有一些相似特征^[10],如孢子两侧对称,单裂缝,裂缝长度为孢子全长的1/2~2/3,孢子大小差异不明显,光叶蕨孢子同样具有以上特征。但孢子周壁表面纹饰作为冷蕨属物种鉴别的关键特征,不同种间有明显差异,有刺状、颗粒状、褶皱、不规则突起、瘤状突起等,纹饰分布的疏密程度及纹饰长短都不一致^[11-12]。光叶蕨的孢子周壁纹饰为刺状纹饰,刺较短,先端圆钝,且排列更紧凑,表面有小疣状或瘤状突起,与珠芽冷蕨(*C. bulbifera*)和田纳西冷蕨(*C. tennes-*

seensis)的孢子形态相似^[13]。从光叶蕨的孢子特征来看,它和珠芽冷蕨等的亲缘关系更为密切,应划归到冷蕨属珠芽冷蕨类群(the bulbifera clade),这和光叶蕨的分子系统进化研究结果^[14]一致,证实该中国特有物种与北美物种存在亲缘关系,同时否定了亚洲不存在这一类群的结论^[12]。

光叶蕨与珠芽冷蕨类植物的孢子形态高度相似,孢子体也具有珠芽冷蕨类植物的特有形态特征,包括叶片上的可育珠芽,但在珠芽着生位置和珠芽形态特征上存在明显差异^[15]。Wei和Zhang^[14]的研究提到光叶蕨可能源自珠芽冷蕨的杂交演化,可能是一广泛杂交种或异源多倍体现象。本

研究中,光叶蕨每个孢子囊内的孢子数量多为64个,但在试验过程中发现形状不规则、已发生形变的败育孢子(图4),表明可能存在无融合生殖现象,其系统发育仍有待进一步验证。



黑色箭头指示败育孢子。

The black arrow showed an aborted spore.

图4 光叶蕨败育孢子

Fig.4 Aborted spores of *Cystopteris chinensis*

3.2 光叶蕨配子体发育过程

Nayar 和 Kaur^[16]指出,高等蕨类原叶体的生长周期通常在8个月内完成,心脏形原叶体属于较进化的发育类型,具有毛状体的三叉蕨型原叶体更是发育中的进化类型。本研究发现,光叶蕨的孢子萌发周期为12~15 d;孢子萌发方式为向心型;原叶体发育为三叉蕨型;原叶体生长周期在30~80 d;原叶体边缘存在毛状体,在孢子形态和配子体发育方面都表现出高度进化的特征,与薄囊蕨类植物系统发育较进化相吻合。但冷蕨属植物在孢子萌发时间、片状体形态、原叶体大小等方面存在差异^[13],如欧洲冷蕨(*C. sudetica*)的孢子萌发时间(6~9 d)较光叶蕨短,成熟原叶体较光叶蕨大^[9];透明冷蕨(*C. diaphana*)的原叶体边缘显著不规则,而光叶蕨边缘细胞虽偶有凹凸,但整体轮廓相对平滑;这些发育特征的差异表明,尽管光叶蕨与冷蕨属其他种类在系统演化上关系密切,但其在特定生境的长期适应过程中,形成了独特的配子体发育策略,这为探讨该濒危物种的致濒机制及保育措施提供了重要依据。

蕨类植物原叶体的毛状体可分为乳头状单细胞毛状体、针状单细胞毛状体、棍棒状多细胞毛状体和鳞毛4种类型;从发育时序来看,有的毛状体在原叶体发育早期出现,有的仅在成熟原叶体上

形成^[17]。本研究中,光叶蕨的配子体上存在毛状体,且为乳头状单细胞毛状体,这与冷蕨属毛状体性状保持一致,但不同种之间存在些许差别:如冷蕨(*C. fragilis*)的毛状体仅分布在原叶体边缘细胞,且数量极少^[13];透明冷蕨的毛状体发育时序较早,且分布密度高;欧洲冷蕨的毛状体,在尺寸上较光叶蕨的毛状体更长^[9];而珠芽冷蕨和田纳西冷蕨的毛状体分布情况^[18]则与光叶蕨一致,尤其在原叶体边缘,每隔4~12个细胞就有1条毛状体,且整体分布均较为稀疏。这种毛状体分布及大小的差异,可能是种间遗传分化的体现,也从侧面支持“光叶蕨隶属珠芽冷蕨类群”这一观点。

从性状稳定性与进化地位来看,原叶体毛状体的形态、出现时序及脱落周期等性状具有较高的种内稳定性,是蕨类植物分类与系统演化研究的重要鉴别特征^[18]。着生于原叶体边缘与表面的毛状体,广泛存在于进化地位较高的类群中^[16]。光叶蕨的毛状体位于原叶体边缘及背腹面,其毛状体特征与高级真蕨类的演化趋势高度吻合,进一步佐证了其在薄囊蕨类植物中属于演化程度较高的陆生真蕨类类群。

3.3 光叶蕨孢子培养的性别表达

真蕨目蕨类的成熟原叶体大多是两性的,兼具精子器和颈卵器,受精后形成合子,进而发育出根、茎和叶,最终形成幼孢子体^[19]。Blasdel^[13]指出,多数冷蕨属物种的精子器形成早于颈卵器,如冷蕨、透明冷蕨、道格拉斯冷蕨(*C. douglasii*)等。本研究发现,光叶蕨先形成颈卵器后形成精子器,这与珠芽冷蕨、田纳西冷蕨的原叶体性器官发育过程一致^[18]。这种性器官发育顺序的差异,不仅体现冷蕨属物种存在显著的种间差异,也暗示光叶蕨可能与珠芽冷蕨类存在亲缘关系。此外,本研究还发现,光叶蕨性器官分别出现在不同原叶体上。有研究^[20]表明,所有同型孢子蕨的性表现都是不稳定的,可能由配子体的年龄、大小决定,也可能由环境因子决定。光叶蕨这种发育模式或许与其作为濒危物种所面临的生存压力有关,植物本身避免配子体自交导致的遗传衰退,通过强制异交保留更丰富的遗传变异,以提升种群的遗传多样性,增强对环境变化的适应能力。

蕨类植物的长距离传播依赖于分离孢子介导的有性繁殖。Peck^[21]对14种蕨类植物分离孢子的繁殖潜力进行测试,结果显示雄性配子体占比在

0到21%之间,雌性配子体占比在0到77%之间;Haufler和Ranker^[18]研究亦发现,珠芽冷蕨的雄性配子体100%为雌性,即仅产生颈卵器。在本研究中,光叶蕨的精子器多存在于形态不规则的雄性原叶体上,且数量极少,雌性原叶体占比较大,约83.3%,表明光叶蕨的分离配子体可能倾向于发育为雌性并保持单性。

总体而言,光叶蕨配子体数量多但雌、雄配子体比例严重失衡,有性繁殖成功率低,使得光叶蕨种群陷入极为艰难的生存困境。其在局部生境中的存续,很可能得益于根状茎的营养增殖及珠芽的无性繁殖。但这种特化的无性繁殖能力,可能使光叶蕨对有性繁殖的依赖度较低,且无法突破该物种长距离扩散的瓶颈,加之缺乏基因分离和重组,种群内遗传变异和遗传多样性将会急剧下降甚至丧失,该物种生存、繁育、抗病、适应性等能力将持续衰减,最终导致种群衰退甚至灭绝。目前,光叶蕨种群植株数量过少,在自然群落中竞争力较弱,加上分布范围狭窄,一旦发生泥石流、山洪等自然灾害,面临的灭绝风险极高。因此,光叶蕨种群保护工作已刻不容缓,亟需聚焦现有种群开展就地保护和遗传拯救,强化人工育苗及野外回归的实施力度,逐步扩大其种群规模。

参 考 文 献

- [1] 季艳秋,秦召远,王全喜,等.下延叉蕨和芽胞叉蕨配子体发育的研究[J].西北植物学报,2014,34(4):689-694.
JI Y Q, QIN Z Y, WANG Q X, *et al.* Development of gametophytes of *Tectaria decurrens* and *Tectaria fauriei* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2014, 34(4): 689-694.
- [2] KRIEG C P, CHAMBERS S M. The ecology and physiology of fern gametophytes: a methodological synthesis [J]. *Applications in Plant Sciences*, 2022, 10(2): e11464.
- [3] 张开梅,方炎明,万劲.日本蹄盖蕨配子体发育的研究[J].植物研究,2010,30(5):513-516.
ZHANG K M, FANG Y M, WAN J. Gametophyte development of *Athyrium niponicum* [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2010, 30(5): 513-516.
- [4] 高晓雯,周施雨,卞竹箐,等.不同水分条件对3种蕨类植物配子体形态发育的影响[J].上海师范大学学报(自然科学版),2018,47(6):726-733.
GAO X W, ZHOU S Y, BIAN Z J, *et al.* Effects on morphological development of gametophytes of three fern species under different moisture conditions [J]. *Journal of Shanghai Normal University (Natural Sciences)*, 2018, 47(6): 726-733.
- [5] 梅红雪,顾钰峰,李婧,等.榭蕨配子体形态发育的扫描电镜观察[J].西北植物学报,2020,40(7):1164-1170.
MEI H X, GU Y F, LI J, *et al.* Observations on the morphological gametophyte development of *Drynaria roosii* Nakaike by SEM [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2020, 40(7): 1164-1170.
- [6] 李小杰,李策宏,卫然,等.濒危植物光叶蕨在四川峨眉山的地理分布新记录[J].亚热带植物科学,2021,50(1):72-74.
LI X J, LI C H, WEI R, *et al.* A new distribution record of the endangered species *Cystopteris chinensis* (Cystopteridaceae) in Mountain Emei of Sichuan Province, China [J]. *Subtropical Plant Science*, 2021, 50(1): 72-74.
- [7] 陈洪连,余凌帆,文智猷,等.光叶蕨孢子繁殖技术研究[J].四川林业科技,2016,37(4):97-99.
CHEN H L, YU L F, WEN Z Y, *et al.* Propagation technique of *Cystoathyrium chinense* spores [J]. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 2016, 37(4): 97-99.
- [8] 蔡煜,余凌帆,文智猷,等.濒危植物光叶蕨孢子离体培养与萌发研究[J].四川林业科技,2016,37(6):76-79.
CAI Y, YU L F, WEN Z Y, *et al.* A study of the method of isolated culture of *Cystoathyrium chinense* spores [J]. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 2016, 37(6): 76-79.
- [9] 林孝辉,王全喜,包文美,等.东北蕨类植物配子体发育的研究:IX蹄盖蕨科[J].植物研究,1996,16(3):323-335.
LIN X H, WANG Q X, BAO W M, *et al.* Studies on the development of gametophytes of ferns from northeastern China: IX Athyriaceae [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 1996, 16(3): 323-335.
- [10] 廖曾慧,王玛丽.中国冷蕨属孢子形态研究[J].西北植物学报,2014,34(6):1138-1142.
LIAO Z H, WANG M L. Study on the spore morphology of *Cystopteris* Bernh. in China [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2014, 34(6): 1138-1142.
- [11] PARKS J C, DYER A F, LINDSAY S. Allozyme, spore and frond variation in some Scottish populations of the ferns *Cystopteris dickieana* and *Cystopteris fragilis* [J]. *Edinburgh Journal of Botany*, 2000, 57(1): 83-105.
- [12] ROTHFELS C J, WINDHAM M D, PRYER K M. A plastid phylogeny of the cosmopolitan fern family Cystopteridaceae (Polypodiopsida) [J]. *Systematic Botany*, 2013, 38(2): 295-306.
- [13] BLASDELL R F. A monographic study of the fern genus

- Cystopteris* [J]. *Memoirs of the Torrey Botanical Club*, 1963, 21(4): 1-102.
- [14] WEI R, ZHANG X C. Rediscovery of *Cystoathyrium chinense* Ching (Cystopteridaceae): phylogenetic placement of the critically endangered fern species endemic to China[J]. *Journal of Systematics and Evolution*, 2014, 52(4): 450-457.
- [15] 陈小红, 郭泽娟, 赵霞, 等. 濒危植物光叶蕨的珠芽形成与特征[J]. *植物研究*, 2024, 44(5): 655-661.
CHEN X H, GUO Z J, ZHAO X, *et al.* Gemmae formation and characteristics of the endangered plant *Cystopteris chinensis* [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2024, 44(5): 655-661.
- [16] NAYAR B K, KAUR S. Gametophytes of homosporous ferns[J]. *The Botanical Review*, 1971, 37(3): 295-396.
- [17] 戴锡玲, 王全喜, 曹建国. 蕨类植物贯众原叶体的毛状体观察[J]. *生物学通报*, 2007, 42(5): 49.
DAI X L, WANG Q X, CAO J G. Observation on trichomes of prothallus of fern *Cyrtomium fortunei* [J]. *Bulletin of Biology*, 2007, 42(5): 49.
- [18] HAUFLER C H, RANKER T A. Differential antheridigen response and evolutionary mechanisms in *Cystopteris* [J]. *American Journal of Botany*, 1985, 72(5): 659-665.
- [19] 曾汉元, 丁炳扬. 蕨类植物配子体发育的研究[J]. *植物研究*, 2003, 23(2): 154-158.
ZENG H Y, DING B Y. Studies on the gametophyte development in ferns [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2003, 23(2): 154-158.
- [20] 刘建武, 刘宁. 蕨类植物配子体发育及其性器官分化的研究进展[J]. *植物学通报*, 2001, 18(2): 149-157.
LIU J W, LIU N. The progress in study on development of fern gametophytes and differentiation of sex organ [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2001, 18(2): 149-157.
- [21] PECK C J. Reproductive biology of isolated fern gametophytes [D]. Ames: Iowa State University, 1985.