

水蕨孢子萌发及配子体发育研究进展

詹忠根, 李煜键

(浙江经贸职业技术学院, 浙江 杭州 310018)

摘 要:水蕨作为研究植物性别决定和配子体形态建成的模式植物, 孢子萌发及配子体发育在其系统发育研究中占重要地位。综述了近 20 a 来水蕨孢子的发生过程, 孢子萌发机制及影响萌发的环境因素, 配子体发育及性器官分化、雌雄配子的发生及合子形成过程所取得的成果。

关键词:水蕨; 孢子萌发; 配子体发育

中图分类号:S 688.9 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2011)19-0181-05

水蕨(*Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongn) 为蕨类水蕨科(Parkeriaceae)水蕨属(*Ceratopteris*)的 1 a 生多汁淡水水生或沼泽草本植物, 漂浮或生于淤泥中。主要分布于热带及亚热带, 在我国长江流域以南地区(如江苏、安徽、浙江、江西、福建、台湾、广东、广西、湖北、四川、云南等)和日本等均有分布记录^[1]。

水蕨具有重要的资源价值。首先, 由于其生活史短, 单倍的配子体能够独立生活, 且能通过自体受精形成每一个位点都纯合的纯合子, 因此, 经诱变, 突变基因容易在配子体上直接表达而得到快速分离^[2], 被认为是可以与拟南芥媲美的模式植物, 在现代分子生物学研究中受到了高度重视^[2-6]; 其次, 水蕨的幼小配子体仅由一层细胞组成, 能直接在光镜下研究其细胞的大小、形状、分裂速度、生长速度和分裂面的变化; 配子体存在不同的细胞类型(如假根)、不同发育阶段(丝状体、片状体)和不同结构类型(如精子器和颈卵器)的特征, 为细胞骨架、超微结构、信号传导、抗原抗体免疫反应、代谢产物、孢子萌发调控、光形态建成、分生组织发育、游动精子分化、无孢子生殖、外源激素对性别分化的影响及其它生理生化过程的研究创造了条件; 第三, 其雄配子体和雌雄同体配子体 2 种类型, 是研究植物性别决定和配子体形态建成的理想材料^[2-3]; 第四, 水蕨是食用蕨类植物中的佼佼者, 本草纲目中将其收录为菜部, 古书《吕氏春秋》赞之为“菜之美者”, 可作为蔬菜种质资源, 值得开发利用; 第五, 水蕨入药具有消炎拔毒、治疮毒的作用^[7], 也是湿地环境的观赏植物^[8]。

因此, 近几十年来, 国内外学者对水蕨孢子萌发及配子体发育进行了深入的研究, 现对此进行较为系统全面的分析和总结, 以期为进一步深入研究水蕨生殖生物学提供有价值的参考信息。

1 孢子萌发

1.1 孢子体及孢子形态

水蕨的孢子体根状茎短而直立, 以须根固着于淤泥中。叶二型, 光泽无毛; 不育叶直立或幼叶漂浮, 狭矩圆形, 长 10~30 cm, 2~3 回羽状深裂, 末回裂片披针形或矩圆状披针形, 宽约 6 mm; 能育叶较大, 矩圆形或卵状三角形, 2~3 回羽状深裂, 末回裂片条形, 角果状。水蕨的孢子体每月形成的孢子叶能产生约 10^6 个单细胞的同型孢子, 孢子个体在同型孢子蕨类植物中最大, 其极轴长 100~130 μm ; 赤道轴长 107~150 μm 。孢子极面观为三角圆形, 赤道面观为扇形或超半圆形。三裂缝, 长度为半径的 $1/2 \sim 2/3$ ^[9]。

1.2 孢子发育

1.2.1 孢子囊和四分孢子的形成 水蕨孢子囊由囊壁、绒毡层和孢子母细胞组成的, 刚形成的孢子母细胞为方形, 具有明显的细胞壁, 但细胞器较为退化。随着囊壁和绒毡层的消融, 孢子母细胞由方形逐渐变为圆形并相互分离, 分解后的产物分散于孢子母细胞之间。与此同时, 孢子母细胞减数分裂形成四分孢子, 呈四分体型排列。四分孢子形成后, 孢子内的原生质收缩, 尤其是在四分孢子的近极面, 原生质向内收缩形成痕褶^[9]。

1.2.2 孢子壁的形成与发育 孢子壁从外到内由周壁、外壁和内壁构成(内壁在孢子形成时通常是不存在的, 只有在孢子萌发时才会显现^[10])。先形成的是外壁, 是四分孢子时期孢粉素在痕褶表面沉积而成, 表面光滑, 质地均匀, 具三裂缝和肋条状纹饰, 形状弯曲。外壁厚约 3~5 μm , 脊高约 5~7 μm ^[9]。外壁形成后, 周壁开始形成, 由绒毡层残余物在外壁表面沉积形成, 表面具有杆状或颗粒状突起。周壁很薄, 厚度只有 0.1 μm , 即使在扫描电镜下也无法判断它是否具有周壁, 因此, 早期的光镜工作认为水蕨孢子是不具周壁的^[11-12], 但通过透射电镜切片, 可以清楚地观察到周壁的存在。

第一作者简介: 詹忠根(1971-), 男, 硕士, 副教授, 现主要从事孢子植物生殖研究及教学工作。

基金项目: 浙江省教育厅资助项目(Y20110402)。

收稿日期: 2011-06-29

1.3 孢子萌发

1.3.1 孢子萌发过程 孢子萌发时,水蕨孢子在光照条件下打破休眠,利用所贮存的淀粉、蛋白质和 mRNA 等,在光及重力作用下建立极性,完成细胞核的迁移,进行一次不对称的有丝分裂,其中小细胞发育成假根,极性生长,而大细胞则继续分裂,长成原叶体,当原叶体细胞和极性生长的假根从孢子壁的裂缝处伸出时,即意味着孢子萌发^[13-14]。可见,蕨类植物的孢子萌发是真正意义上的单细胞极性建立与生长过程。

1.3.2 光照与重力对孢子萌发的影响 影响蕨类孢子萌发的外界因素一直以来是人们研究的焦点。相对于水蕨来说,研究比较深入的主要是光照及重力。孢子萌发时,光照会影响孢子内的光敏色素和蓝光受体,致使第 1 次有丝分裂过程(S 期是关键点)中细胞核朝背光的一侧迁移,产生不对称分裂^[15-16]。但是,相对于光照,重力对细胞核迁移的影响更大,细胞核会向着因重力作用而建立的极性方向移动^[13]。此外,孢子大小、培养基质、培养密度及光照强度均对孢子萌发具有一定影响^[17-19]。

1.3.3 孢子萌发机制 自从发现钙调蛋白(CAM)后,有关 Ca^{2+} 与 CAM 的研究随即成为植物生理学及细胞信号学上的研究热点,特别是 Ca^{2+} 作为第二信使与 CAM 结合后对细胞内多种重要的酶具有调节作用。同样, Ca^{2+} 对重力调控下水蕨孢子萌发过程中的极性建立和假根极性生长也起着关键作用^[14,20], Ca^{2+} 流沿着依靠重力建立的极性从孢子底部流入孢子内并从顶部流出,从而决定了细胞核迁移、细胞不对称分裂和假根伸出的方向。此外, Ca^{2+} 通过调节 NO 合成酶活性,参与调控假根极性生长的方向及速率^[21-22];而在假根顶端分布的膜联蛋白,因具有 Ca^{2+} 依赖的磷酸二酯酶活性和 Ca^{2+} 离子通道活性,并且与高尔基体调节的囊泡分泌和细胞骨架成分(如 F-actin)都有关联,推测膜联蛋白很可能是在假根顶端生长过程中起关键作用的中介分子^[23-28]。在分子生物学方面,Salmi 等^[29] 通过 EST 和基因芯片技术分析了水蕨孢子的萌发过程,结果表明,有超过 14 000 个基因在孢子萌发过程中表达;最初 24 h,光照启动孢子萌发是依靠重力建立极性的阶段,此时转录本的表达丰度基本不变;而在 48 h,细胞核完成迁移并进行第 1 次分裂,此时有 29% 转录本(约 900 多个)的表达丰度发生明显变化,表明孢子细胞第 1 次分裂后由静止状态迅速转为活跃的代谢状态。而且萌发的水蕨孢子中含有与拟南芥花粉管磷脂酶 D、Rop1 同源的转录本,表明磷脂酶 D、Rop-GEFs 参与调节的信号系统在假根的顶端生长过程中具有调节作用^[30-31]。

2 配子体发育

2.1 配子体生长

水蕨配子体的生长要经过丝状体、片状体、原叶体等阶段。丝状体有 2 种,单列丝状体是由原叶体原始

细胞横裂后的前端细胞再经多次横裂所形成的 4~8 个细胞组成,而双列丝状体是原叶体原始细胞横裂后纵裂形成,整个丝状体成圆锥状,顶端不出现楔形的顶端细胞。由于无顶端细胞,丝状体前端的营养细胞会持续分裂形成匙形片状体,当片状体前端宽至 5~8 个细胞时中部出现一行小型细胞,称为分生组织细胞。分生组织的活动使幼原叶体长成心形,心形原叶体的边缘细胞小而整齐,自前端到外侧体积逐渐增大,翼细胞呈六边形,边缘细胞多为四边形。成熟的原叶体叶绿体丰富,呈深绿色,仍为不对称心形,但后端急尖为尾状,两翼强力向斜上方扩展,边缘全缘。边缘细胞长方形或不规则形,翼细胞五边形或不规则形。中脉较薄,不明显,仅 2~3 层细胞厚^[32-33]。

2.2 配子发生

2.2.1 性器官分化 水蕨配子体在适合的条件下可能发育为具精子器或颈卵器的单性配子体或同时具有精子器和颈卵器的两性配子体。水蕨性器官的分化受多种因素影响,如成精子囊素会促进雄配子体的形成。研究表明,如果在孢子壁破裂到配子体 4 个细胞大时,环境中成精子囊素存在,则形成雄配子体。但雄配子体上还未发生性分化和性别决定的细胞会因环境中成精子囊素的去除而发生逆转,从而发育为雌雄同体配子体^[34-35]。遗传学研究表明,这一过程是成精子囊素通过调节水蕨中 2 个主要性别决定基因-FEM 与 TRA 的结果。FEM 与 TRA 分别促进雄配子体和雌配子体的形成,且二者的表达相互抑制,在同一配子体中只有 1 个能表达。当成精子囊素存在时,HER 基因被激活,从而抑制 TRA 基因,FEM 基因得以表达,产生雄配子体。当成精子囊素缺乏时,FEM 基因被抑制,TRA 基因得以表达,产生雌配子体^[35-37]。此外,水蕨孢子萌发时间、配子体发育速度、孢子的大小、培养密度和营养状态等因素也与性别分化相关,通常是快速生长的配子体发育成雌雄同体配子体,而发育较慢的配子体发育成雄配子体,而较弱的光照、较高的培养密度、处于饥饿状态等有利于精子器的形成。

2.2.2 雌配子体的发生 颈卵器的形成:水蕨颈卵器形成要经历原始细胞、初生细胞和中央细胞 3 个阶段。首先是成熟的雌配子体生长点下方出现 1 个核周围原生质浓而周围质体和液泡少的原始细胞。接着,原始细胞经过一次不等分裂和一次平周分裂后形成 3 层细胞,初生细胞位于中间,其再经过一次不等分裂后产生 1 个中央细胞和 1 个颈沟细胞,而上、下 2 层细胞后来发育成颈卵器颈部壁细胞和底部壁细胞。最后,中央细胞经过一次不等分裂,产生 1 个腹沟细胞和 1 个卵细胞。可见,颈卵器形成过程中细胞均发生了不等分裂,使参与卵发生的细胞获得大部分的细胞质,并最终使卵细胞获得丰富的营养物质,以保障随后的合子发育顺利进行^[38]。杨耐英等^[38] 在显微水平上对颈卵器形成过程进行了观察,认为水蕨自初生细胞至卵细胞形成的过程中质体退化,与蕨、鳞毛蕨的情况基本相

同,不同于紫萁等原始蕨类,其卵细胞内含有丰富淀粉粒^[39]。囊泡的数量与分布可能与细胞代谢有关,可能来自高尔基体或内质网的分泌活动而不是来源于退化的线粒体^[40-41]。此外,颈卵器内细胞核的分裂顺序是有一定规律的,Nishida 等指出水蕨科植物是在腹沟细胞产生后,颈沟细胞的细胞核才进行分裂^[42],而杨耐英等^[38]的研究表明,当中央细胞完成有丝分裂时,颈沟细胞仍未进行核分裂。卵细胞发育:卵细胞的发育过程大致分成 3 个阶段,即新卵、发育卵、成熟卵。新卵细胞核为扁平的椭圆形,核仁明显,含有大量丰富细胞器,质体不发达,缺乏内囊体膜,几乎不含淀粉粒,与腹沟细胞及颈沟细胞之间存在发达的胞间连丝。发育卵最主要的特征是卵细胞侧上方的细胞膜和细胞壁之间出现分离腔,并逐渐向中央扩展,腹沟细胞和卵细胞之间的胞间连丝连接的部位也相应变窄,当连接部位的直径逐渐缩小至 2.5 μm 时不再继续缩小,形成孔区。当卵细胞接近成熟时,失去了细胞膜和细胞壁,大量的内质网靠近卵细胞外侧分布形成卵膜,以阻止配子体分子进入;同时,腹沟细胞和卵细胞分离,孔区出现受精孔。至此,卵细胞发育成熟^[43]。Cao 等^[43]通过超微观察发现,水蕨卵细胞分离腔的形成类似于其它蕨类植物,与卵细胞内的囊泡被排除细胞外有关^[45-46],先是在卵细胞的上表面旁侧出现分离腔,并逐渐向中心扩展,整个过程中卵细胞和腹沟细胞孔区始终存在胞间连丝。Cao 等^[43]还证明了上部卵膜是形成于细胞膜的内侧而不是外侧,而且卵膜是随着片层状内质网和质膜贴近,通过强嗜锇性物质的不断沉积形成的,而不是源于细胞质中退化的器官和囊泡^[44-45],但是在孔区不会产生卵膜,以便于形成受精孔。可见,水蕨卵发生与蕨卵的发生类似^[46],是一个卵细胞与配子体越来越分离的过程,即当卵细胞刚形成时,参与卵发生的细胞之间胞间连丝发达而与旁侧的营养细胞之间胞间连丝少;当卵细胞成熟时,在卵的周围形成分离腔和卵膜。

2.2.3 精子器的发生与精子发育 水蕨精子器结构和其它薄蕨植物相似,当原叶体成熟后精子器突出于原叶体边缘及后半部,近球形,壁由盖细胞、基细胞和环细胞组成。位于精子器颈端的盖细胞较小,精子器利用基细胞附着于原叶体上,精细胞由位于中央的 3 个环细胞包围。精子器成熟时,盖细胞向一侧掀开脱落,精子细胞逸出,并转化为精子。刚释放出来的精子细胞不能游动,外包有薄膜,呈球形,随后精子前端慢慢从球形的薄膜中钻出,伸出前端呈轮状排列的多数鞭毛,当精子全部出来时,成为流动精子。游动精子呈螺旋状卷曲,数十条鞭毛着生在顶端,球形薄膜变小并残留在精子尾部的一侧,精子运动一段时间后,其尾部的球形薄膜消失。随后,流动精子快速游向成熟的颈卵器,并与卵细胞结合形成合子^[47]。

3 受精作用

水蕨的受精作用包括精子入卵、精核松弛、精卵核

融合、精子细胞器的消化、受精卵细胞膜和细胞壁的重建等过程。具体来说,当精子器释放精子后,精子通过水汇聚到颈卵器的颈部开口处。但只有少数的几个精子能通过颈卵器到达成熟卵上方的分离腔,最后只有 1 个精子以旋转的运动方式通过受精孔,当精子完全进入卵细胞的细胞质后,在受精孔处马上覆盖上一层膜结构以阻止其它精子通过。此后,受精卵开始膨胀,精核的染色质开始解浓缩,最终转变成纤维状。Cao 等^[48]超微观察表明,精子进入受精孔但未进入卵细胞的细胞质时,仍保留原有结构,且在精核表面包裹着一层微管带。一旦精子进入卵细胞,微管带将在线粒体的作用下和精核脱离开来,这一变化可能有利于解浓缩的精子染色体渗透到精核内及为染色质的分散提供空间^[49-50];同时卵细胞核由原先的杯形变成不规则环状,核膜向精核表面延伸,包裹精核,实现核融合,Cao 等^[48]的观察认为水蕨的精卵核融合是卵核主动发生的,这种主动发生可能与精子前端的肌动蛋白丝有关,它能将精子固定在卵细胞核上,然后把精核和卵核拽近^[51-53]。最后,精子的运动细胞器,包括多层结构、微管带和线粒体等最终都在受精卵的细胞质中被逐渐消化^[49-50,53],受精核恢复原先的杯状,并逐渐变圆,最终完成受精作用及合子细胞膜和细胞壁的重建。

4 小结与展望

水蕨作为一种模式植物,在生殖生物学研究方面具有重要的地位,孢子萌发与配子体发育是其生活史中的关键环节,是非常精细的基因与环境 2 种调控机制的耦合过程。但现有的报道主要集中在萌发过程的生理生态学现象的描述及配子体发育过程观察,缺乏分子机制研究,因此利用分子生物学与蛋白质组学技术分析决定孢子萌发过程及配子体发育中关键事件的重要基因/蛋白质是其研究方向之一。此外,虽然对配子体发育过程有较为详尽的研究,但一些细节问题仍有待解决,如卵膜的功能、精子染色体的解浓缩机制等。

参考文献

- [1] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志[M]. 第 3 卷. 北京:科学出版社,1990:283-285.
- [2] 贾效成,陈贻竹,彭长连. 模式植物水蕨的突变体[J]. 植物生理学通讯,2003,39(3):245-247.
- [3] Coke T J, Hickok L G, Sugaj M. The fern *Ceratopteris richardii* as a lower plant model system for studying the genetic regulation of plant photomorphogenesis[J]. International Journal of Plant Sciences, 1995, 156: 367-373.
- [4] Hickok I J, Warne T R, Fribourg R S. The Biology of the fern *Ceratopteris* and its use as a model system. International[J]. Journal of Plant Sciences, 1995, 156: 332-345.
- [5] 李景原,王太霞. 水蕨是研究植物遗传学的好材料[J]. 生物学通报,1997,32(10):40.
- [6] 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.
- [7] 彭东辉. 闽北地区药用蕨类植物资源[J]. 中国野生植物资源, 2004, 23(1): 15-17.
- [8] 吴育萍,邓小明. 江西观赏蕨类植物[J]. 江西教育学院学报,1997,

18(6):42-44.

[9] 李新国,戴锡玲,王全喜. 中国水蕨属孢子形态及其系统学意义的研究[J]. 植物研究, 2001, 21(2): 200-202.

[10] Tryon A F, Lugardon B. Spores of the Pteridophyta[M]. New York: Spriger-Verlag Inc., 1991: 35.

[11] Nayar B K. A comparative study of the spore morphology of *Ceratopteris*, *Anemia* and *Mohria* and its bearing on the relationship of the Parkeriaceae[J]. J. Indian Bot. Soc., 1968, 47: 246-256.

[12] 中国科学院北京植物研究所古植物研究室孢粉组. 中国蕨类植物孢子形态[M]. 北京: 科学出版社, 1976: 324.

[13] Edwards E S, Roux S J. Gravity and light control of the developmental polarity of regenerating protoplasts isolated from prothallial cells of the fern *Ceratopteris richardii* [J]. Plant Cell Rep, 1998, 17: 711-716.

[14] Chatterjee A, Roux S J. *Ceratopteris richardii*: a productive model for revealing secrets of signaling and development[J]. J Plant Growth Regul, 2000, 19: 284-289.

[15] Furuya M, Kanno M, Okamoto H, et al. Control of mitosis by phytochrome and a blue-light receptor in fern spores[J]. Plant Physiol, 1997, 13: 677-683.

[16] Tsuboi H, Suetsugu N, Wada M. Negative phototropic response of rhizoid cells in the fern *Adiantum capillus-veneris*[J]. J Plant Res, 2006, 119: 505-512.

[17] 陈雨虹, 徐丹, 林丽宜, 等. 孢子大小和培养基对水蕨孢子萌发及配子体性别分化的影响[J]. 武汉植物学研究, 2010, 28(3): 336-340.

[18] 郭冷冷, 陈文博, 姜楠, 等. 培养密度对水蕨孢子萌发及配子体性别分化的影响[J]. 上海师范大学学报(自然科学版), 2010, 39(2): 210-212.

[19] 孙鑫, 朱旋律, 张莹, 等. 光照强度对水蕨孢子萌发及配子体性别分化的影响[J]. 植物研究, 2010(2): 170-173.

[20] Stout S C, Porterfield D M, Roux S J. Calcium signaling during polarity development in *Ceratopteris richardii*[J]. Gravit Spac eBiol Bull, 2003, 17: 18-18.

[21] Parton R M, Fischer-Parton S, Watahiki M K, et al. Dynamics of the apical vesicle accumulation and the rate of growth are related in individual pollen tubes[J]. J Cell Sci, 2001, 114: 2685-2695.

[22] Morris K E, Porterfield D M. Nitric oxide and cGMP signaling and gravity dependent cell polarity in *Ceratopteris richardii*[J]. Gravit Space Biol Bull, 2004, 18: 13-13.

[23] Blackburn H D, Barker P J, Huskisson N S, et al. Properties and partial protein sequence of plant annexins [J]. Plant Physiol, 1992, 99: 864-871.

[24] Clark G B, Turnwald S, Tirlapur U K, et al. Polar distribution of annexin-like proteins during phytochrome-mediated initiation and growth of rhizoids in the ferns *Dryopteris* and *Anemia* [J]. Planta, 1995, 197: 376-384.

[25] Calvert C M, Gant S J, Bowles D J. Tomato annexins p34 and p35 bind to F-actin and display nucleotide phosphodiesterase activity inhibited by phospholipid binding[J]. Plant Cell, 1996(8): 333-342.

[26] Hofmann A, Proust J, Dorowski A, et al. Annexin 24 from *Capsicum annuum*: X-ray structure and biochemical characterization[J]. J Biol Chem, 2000, 275: 8072-8082.

[27] Hable W E, Kropf D L. Sperm entry induces polarity in fucoid zygotes[J]. Development, 2000, 127: 493-501.

[28] Clark G B, Lee D, Dauwalder M, et al. Immunolocalization and histochemical evidence for the association of two different Arabidopsis annexins with secretion during early seedling growth and development[J]. Planta, 2005, 220: 621-631.

[29] Salmi M L, Bushart T J, Stout S C, et al. Profile and analysis of gene expression changes during early development in germinating spores of *Ceratopteris richardii*[J]. Plant Physiol, 2005, 138: 1734-1745.

[30] Bushart T J, Roux S J. Conserved features of germination and polarized cell growth: a few insights from a pollen-fern spore comparison[J]. Ann Bot, 2007, 99: 9-17.

[31] Monteiro D, Liu Q, Lisboa S, et al. Phosphoinositides and phosphatidic acid regulate pollen tube growth and reorientation through modulation of $(Ca^{2+})_c$ and membrane secretion[J]. J Exp Bot, 2005, 56: 1665-1674.

[32] 戴锡玲, 金沁, 王全喜. 水蕨配子体发育的研究[J]. 植物研究, 2005, 25(3): 274-276.

[33] 陈蔚辉, 肖卫彬. 水蕨配子体和孢子体发育的研究[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2008, 34(3): 306-310.

[34] Kerpelainen H. Labile sex expression in plants [J]. Biol Rev Cambridge Philosophic Society, 1998, 73(2): 157-180.

[35] Eberle J, Nemacheck J, Wen C K. *Ceratopteris*: A model system for studying sex-determining mechanisms in plants[J]. Int J Plant Sci., 1995, 156(3): 359-366.

[36] Eberle J R, Banks J A. Genetic interactions among sex-determining genes in the fern *Ceratopteris richardii* [J]. Genetics, 1996, 142(3): 973-985.

[37] Banks J A. The transformer genes of the fern *Ceratopteris* simultaneously promote meristem and archegonia development and repress antheridia development in the developing gametophyte[J]. Genetics, 1997, 147(4): 1885-1897.

[38] 杨耐英, 曹建国, 王全喜. 水蕨颈卵器的形成与发育[J]. 武汉植物学研究, 2009, 27(6): 569-573.

[39] Bell P R. Features of egg cells of living representatives of ancient families of ferns[J]. Ann Bot, 1986, 57: 613-621.

[40] Bell P R, Jeffrey G, Duckett F L S. Gametogenesis and fertilization in pteridium[J]. Bot J Linn Soc, 1976, 73: 47-78.

[41] Bell P R. The cytoplasmic vesicles of the female reproductive cells of *pteridium aquilinum*[J]. Z Zellforsch, 1969, 96: 49-62.

[42] Nishida M, Sakuma T. Abnormalities in archegonia of the fern prothallia and its bearing to systematic[J]. J Jap Bot, 1961, 36: 142-152.

[43] Cao J G, Wang Q X, Bao W M. Formation of the fertilization pore during oogenesis of the fern *Ceratopteris thalictroides* [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2010, 52(6): 518-527.

[44] Bao W M, Cao J G, Dai S J. Ultrastructure of oogenesis in *osmunda cinnamomea* var. *asiatica*[J]. Acta Botanica Sinica, 2003, 45(7): 843-851.

[45] Bao W M, He Q, Wang Q X, et al. Ultrastructure of oogenesis in *dryopteris crassirhizoma* Nakai [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2005, 47(2): 201-213.

[46] Bell P R, Mithlethaler K. The fine structure of the cells taking part in oogenesis in *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn [J]. J Ultrastructure Res, 1962(7): 452-466.

[47] 戴锡玲, 王全喜, 曹建国. 水蕨精子器及精子形态的显微观察[J]. 生物学通报, 2007, 42(2): 56.

[48] Cao J G, Wang Q X, Yang N Y, et al. Cytological events during zygote formation of the fern *Ceratopteris thalictroides* [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2010, 52(3): 254-264.

[49] Bell P R. Observations on the male nucleus during fertilization in the fern *pteridium aquilinum*[J]. J Cell Sci, 1975, 17: 141-153.

[50] Myles D G. The fine structure of fertilization in the fern *Marsilea vestita*[J]. J Cell Sci, 1978, 30: 265-281.

[51] Fasciati R, Schneller J, Roos U P. Fertilization in the fern *Athyrium filix-femina* I. Live observations[J]. Crypt Bot, 1994(4): 329-335.

[52] Fasciati R, Schneller J, Jenni V. Fertilization in the fern *Athyrium filix-femina* II. Ultrastructure[J]. Crypt Bot, 1994(4): 356-367.

[53] Lopez S R, Renzaglia K. Sperm cell architecture, insemination, and fertilization in the model fern, *Ceratopteris richardii*[J]. Sex Plant Reprod, 2008, 21: 153-167.

塑料地膜环保型替代品的研究进展

关法春¹, 王超¹, 张金萍², 宋瑞琴¹, 王换¹

(1. 西藏农牧学院, 西藏 林芝 860000; 2. 松辽水利委员会, 吉林 长春 130021)

摘要:在环保型地膜研究的基础上, 综述了当前国内外环保型地膜的研究进展, 同时提出了环保型地膜目前存在的问题, 并指出了今后的发展方向。

关键词:地膜; 生物降解; 研究进展

中图分类号:S 626.2 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2011)19-0185-02

数十年来, 塑料地膜一直是主要的农业保水措施之一, 尤其在保护地生产上的应用, 带动了农业生产方式的变革和农业生产力的飞跃发展。但随着地膜应用年限的延长, 其以往的潜在危害已经逐渐显现出来, 塑料地膜因其不易降解性, 以及田间残留的地膜碎片导致土壤理化性质恶化, 同时给地下水和周边环境带来污染, 由此带来了一系列社会和环境问题^[1-2], 加之石油能源紧缺引起地膜生产原料上涨, 成本上升限制塑料地膜应用范围等因素, 使得塑料地膜应用和可持续发展之间的矛盾日益突出。以上诸多原因, 使得传统塑料地膜替代品的研究和推广在国内外引起了极大的关注。发展环保型地膜, 开发出塑料地膜的替代品, 成为今后世界农业发展过程中的必然趋势^[3-4]。

第一作者简介:关法春(1976-), 男, 博士, 讲师, 现主要从事农业生态学研究。E-mail: guanfachun2003@yahoo.com.cn。

基金项目:教育部重点科研资助项目(210217); 西藏自治区自然科学基金资助项目; 211 工程师队伍资助项目(SZRC-211-04); 西藏重点科研资助项目(2010016)。

收稿日期:2011-06-28

1 新型地膜种类

为了充分利用地膜的增产作用, 同时又消除塑料地膜带来的农田土壤地力下降、环境污染以及使用成本过高等问题, 以往国内外对该难题开展了广泛研究, 开发出了多种新型地膜产品^[5-6]。主要包括可降解塑料地膜、化工合成型降解膜和植物纤维地膜三大类。可降解塑料地膜主要是在塑料地膜中加入光敏物质、促进剂、淀粉等可降解物质后, 形成的可降解塑料地膜, 但是该地膜的塑料部分只是改变其形状及提高其分解性能, 仍属于非完全降解地膜, 不能彻底解决环境污染问题^[7-8]; 化工合成型降解膜多是在分子结构中引入能被微生物分解的酯基结构如聚酯、聚乙醇酸、聚乳酸、聚乙烯醇等, 采用化学法合成的生物降解塑料地膜, 其具有良好的韧性, 适合加工成高附加值的薄膜^[9], 但生产成本极高使其推广应用领域十分有限^[10]。

2 植物纤维地膜的特点

植物纤维地膜目前在生产上应用较多, 它是以植物纤维为原料, 经过适当加工处理制成的地膜, 因其材

Progress in Study on Spore Germination and Gametophyte Development of *Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongn

ZHAN Zhong-gen, LI Yu-jian

(Zhejiang Economic and Trade Polytechnic, Hangzhou, Zhejiang 310018)

Abstract: *Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongn as a model system for studying sex-determining mechanisms and gametophyte morphogenesis in plants, spore germination and gametophyte development had been considered to be one of the important characters in the phylogeny. This article reviewed the *Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongn's new progress within the recent twenty years of the processes sporogenesis, mechanism of spore germination and effects of environmental factors, development of gametophyte and differentiation of sex organ, formation of male and female and zygote.

Key words: *Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongn; spore germination; gametophyte development