

梨蒴珠藓孢子萌发与原丝体发育特征研究

黄士良¹, 金红霞², 曹珍³, 董祯¹, 高英杰⁴, 李琳⁴

(1. 河北女子职业技术学院, 石家庄 050091; 2. 河北外国语学院, 石家庄 050091; 3. 河北工业职业技术学院, 石家庄 050091; 4. 河北师范大学生命科学院, 石家庄 050024)

摘要: 为了解梨蒴珠藓(*Bartramia pomiformis*)孢子萌发和原丝体发育特征, 在显微镜下观察室内人工培养的梨蒴珠藓单倍配子体发育过程。结果表明, 梨蒴珠藓孢子吸水膨胀 5 d 后, 开始破壁萌发, 原丝体系统以丝状绿丝体为主, 轴丝体在绿丝体上分化产生。培养 22 d 后, 配子体在轴丝体细胞上分化产生。参照 Nishida 的标准, 梨蒴珠藓孢子萌发类型为真藓型(*Bryum*-type)。这为梨蒴珠藓的人工扩繁提供了发育学基础资料。

关键词: 梨蒴珠藓; 孢子萌发; 原丝体发育; 配子体发生

doi: 10.11926/jtsb.4212

Studies on the Characteristics of Spore Germination and Protonema Development of *Bartramia pomiformis*

HUANG Shi-liang¹, JIN Hong-xia², CAO Zhen³, DONG Zhen¹, GAO Ying-jie⁴, LI Lin⁴

(1. Hebei Women's Vocational College, Shijiazhuang 050091, China; 2. Hebei Foreign Languages University, Shijiazhuang 050091, China; 3. Hebei College of Industry and Technology, Shijiazhuang 050091, China; 4. College of Life Science, Hebei Normal University, Shijiazhuang 050024, China)

Abstract: In order to understand the spore germination and protonema development of *Bartramia pomiformis*, the development process of haploid gametophyte cultured in laboratory was observed under microscope. The results showed that the spores began to germinate from the wall after 5 days, the protonema system was mainly composed of chloronema, and the axonema was differentiated from chloronema. The gametophyte was differentiated from the cells of axonema cultured after 22 days. According to Nishida's standard, the spore germination of *B. pomiformis* was *Bryum*-type. Therefore, these would provide the basic data of development for the artificial propagation of *B. pomiformis*.

Key words: *Bartramia pomiformis*; Spore germination; Protonema development; Gametophysis

藓类植物生活史中的孢子萌发、原丝体发育和配子体发生均在单倍体阶段, 不同藓类植物单倍体阶段的性状特征存在差异性^[1]。目前, 国内外对藓类植物原丝体发育、配子体发生的相关研究还比较薄弱。Hedwig 和 Nishida 是比较早研究藓类植物原丝体发育的两位专家, 为藓类植物原丝体的发育研究奠定了基础^[2]。此后, Duckett 等和 Pressel 等对不同苔藓植物原丝体各个发育阶段进行了观察^[3-4]。

2016 年, Ruiz-Molina 等研究了多年生药用苔藓的原丝体悬浮培养^[5]。1986 年, 高谦等研究了苔藓植物不同分类群孢子萌发和原丝体发育的关系及其在种系发生和系统演化中的意义^[6]。2002 年, 赵建成等研究了红蒴立碗藓(*Physcomitrium eurystomum*)、无疣墙藓(*Tortula mucronifolia*)和钟帽藓(*Venturiella sinensis*)等 10 种藓类植物的孢子萌发与原丝体发育特征, 认为孢子萌发所需时间因种不同而有差异^[7]。

收稿日期: 2020-03-03 接受日期: 2020-05-21

基金项目: 河北省自然科学基金项目(D2019106006, C2019205175); 河北省社会科学基金项目(HB19SH012)资助

This work was supported by the Natural Science Foundation in Hebei Province (Grant No. D2019106006, C2019205175), and the Social Science Foundation in Hebei Province (Grant No. HB19SH012).

作者简介: 黄士良(1977~), 男, 硕士, 副教授, 主要从事苔藓植物发育学研究。E-mail: bryophyta@126.com

梨蒴珠藓(*Bartramia pomiformis*)隶属于珠藓科(*Bartramiaceae*)珠藓属, 该科藓类植物主要分布在热带或温带的山地, 属于典型的湿生藓类^[1,8-9]。梨蒴珠藓含有三黄酮类化合物, 全草可以入药, 对淋巴细胞白血病、神经胶质细胞癌等有一定抑制作用^[10-11]。目前, 对珠藓科藓类植物的研究主要集中在分类学方面, 1977 年, Hirohama 用扫描电镜观察了珠藓科中 8 属 35 种植物的孢子形态结构, 描述了珠藓属植物孢子的共性特征^[12]; 1993 年, Boros 等研究报道了 6 种珠藓科植物的孢子形态结构, 包括珠藓属梨蒴珠藓; 2006 年, 裴林英等研究了 7 种中国珠藓科植物的孢子形态, 包括珠藓属亮叶珠藓(*B. halleriana*)和直叶珠藓(*B. ithyphylla*)^[13]; 杨志平等对贵州珠藓科植物进行了分类学研究, 描述了珠藓属梨蒴珠藓等 4 种藓类植物的形态特征^[14]。2011 年, 付素静等以梨蒴珠藓无菌藓株为外植体开展诱导愈伤组织和配子体再生研究, 筛选出了梨蒴珠藓愈伤组织的诱导体系^[15]。

目前, 国内尚未见关于梨蒴珠藓孢子萌发、原丝体发育和配子体发生的研究报道。本研究采用室内人工培养的方式, 观察梨蒴珠藓孢子萌发阶段、原丝体发育阶段和配子体发生阶段的形态特征, 对深入了解该科藓类植物生活史, 探索其单倍配子体与二倍孢子体间的生活交替特点, 为开展室内大规模人工扩繁提供发育学基础资料。

1 材料和方法

1.1 材料

试验材料取自梨蒴珠藓(*Bartramia pomiformis*)标本成熟孢蒴内的孢子, 凭证标本黄士良 N0053, 于 2017 年 8 月 6 日采自河北省平山县前大地驼梁(38°43'18.91" N, 113°48'53.10" E), 海拔 400 m, 林下腐木^[8-9], 存放于河北师范大学植物标本馆(HBNU)。

1.2 方法

采用改良 Knop 营养液^[16-17]的固体培养基, pH 7.0。改良 Knop 营养液配方为 1 g/L $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ + 250 mg/L KNO_3 + 250 mg/L KH_2PO_4 + 250 mg/L $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ + 3 mg/L $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ + 12.5 mg/L $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ + 微量 NaNO_3 , 用蒸馏水补足 1 L。在改良 Knop 营养液中加入 2% 琼脂, 加热融化后倒入 60 mm 的培养皿中制成固体培养基。

把梨蒴珠藓孢蒴先浸入 75% 的酒精溶液 20 s, 用无菌蒸馏水清洗 5 次; 然后, 用镊子和解剖针将孢子取出并散入无菌蒸馏水中, 制成孢子悬液, 用移液器将稀释的孢子悬液转移至培养基上。培养皿加盖后置于光照培养箱(KRG-250A)中培养, 温度为 $(23 \pm 2)^\circ\text{C}$, 相对湿度大于 80%, 光照强度 $24 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 光照时间 12 h/d。每隔 24 h 在显微镜下观察梨蒴珠藓孢子发育情况, 详细记录发育状况, 并照相和绘图^[17]。

2 结果

生物显微镜下观察, 梨蒴珠藓孢子为球形的单细胞, 棕黄色, 直径为 $15 \sim 26 \mu\text{m}$, 具粗疣。在室内人工培养条件下, 梨蒴珠藓的单倍配子体发育阶段分为孢子萌发过程、原丝体发育过程和配子体发生过程 3 个阶段。

2.1 孢子萌发

在室内孢子接种 24 h, 梨蒴珠藓孢子体积开始缓慢增加, 由于孢壁较厚, 未能观察到孢子内部叶绿体的变化。接种 4 d 时, 显微镜下可见孢子直径达到 $20 \sim 25 \mu\text{m}$, 但仍未萌发(图 1: 1)。培养 5 d 时可见少数孢子开始破壁萌发, 进行第一次分裂(图 1: 2), 形成绿丝体原始细胞(chloronema primitive cell), 并不断伸长生长(图 1: 3)。培养 6 d 时孢子的萌发率为 19.8%, 以单极萌发为主(图 1: 4, 5)。梨蒴珠藓孢子萌发初期没有产生初生假根(primary rhizoid)和初生轴丝体(primary caulonema)。

2.2 原丝体发育

培养 8 d 时, 梨蒴珠藓孢子全部萌发, 萌发极向为 1~2 极, 绿丝体生长速度很快, 长度达 $500 \mu\text{m}$, 绿丝体开始产生 1~5 个一级侧枝(图 1: 6, 7A)。培养 12 d 时, 绿丝体继续伸长生长, 二级侧枝数量迅速增加, 出现 3 极生长。原丝体系统仍未分化产生轴丝体和假根。培养 19 d 时, 绿丝体继续分枝生长, 产生二级分枝和绿丝体主轴呈叉状结构(图 1: 7B, 8A), 这与本实验室前期培养的葫芦藓(*Funaria hygrometrica*)(图 1: 9)和金灰藓(*Pylaisiella polyantha*)(图 1: 10)的原丝体有明显的分枝角度差异。梨蒴珠藓绿丝体的二级分枝与一级分枝产生的夹角要大于一级侧枝和主轴绿丝体的角度。培养 20 d 时, 梨蒴珠

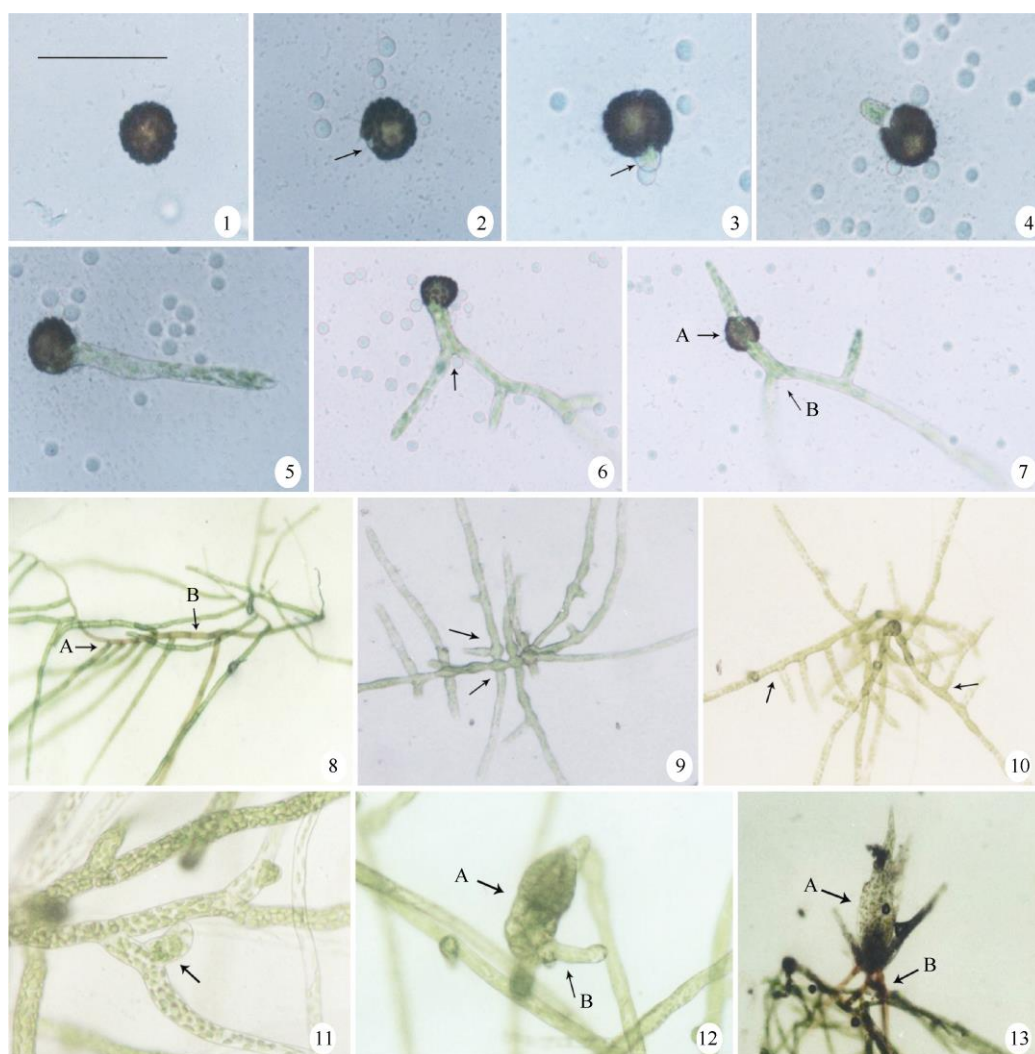


图 1 梨蒴珠藓的孢子萌发和原丝体发育。1: 孢子; 2: 孢子第一次分裂; 3: 绿丝体原始细胞; 4~5: 单极分化的孢子; 6: 绿丝体一级分枝; 7A: 2 极分化的孢子; 7B, 8A: 绿丝体叉状分枝; 8B: 褐化的轴丝体; 9: 葫芦藓原丝体分枝; 10: 金灰藓原丝体分枝; 11: 配子体原始细胞; 12A: 分生细胞团; 12B: 假根; 13A: 幼小的配子体; 13B: 褐化的假根。标尺: 1~5, 11=50 μm ; 6~7, 12=100 μm ; 8~10, 13=200 μm

Fig. 1 Spore germination and protonema development of *Bartramia pomiformis*. 1: Spore; 2: The first division of spore; 3: Initial cell of chloronema; 4~5: Unipolar differentiated spore; 6: Primary branches of chloronema; 7A: Bipolar differentiated spore; 7B, 8A: Dichotomy of chloronema; 8B: Browning caulonema; 9: Branches of *Funaria muhlenbergii* protonema; 10: Branches of *Pylaisiella polyantha* protonema; 11: Initial cell of gametophyte; 12A: Meristematic cell mass; 12B: Rhizoid; 13A: Young gametophyte; 13B: Browning rhizoid. Bars: 1~5, 11=50 μm ; 6~7, 12=100 μm ; 8~10, 13=200 μm

藓绿丝体基部细胞两侧开始分化产生具有斜壁细胞的轴丝体(caulonema)。轴丝体在发育后期发生褐化(图 1: 8B)。培养 21 d 时, 绿丝体生长发育速度加快, 形成网状结构。

2.3 配子体发生

培养 22 d 时, 梨蒴珠藓的轴丝体生长到约 100 μm 时, 开始分化产生配子体原始细胞(gametophyte initial cell) (图 1: 11)。培养 24 d 时, 配子体原始细胞逐渐分化成为桑葚状群体细胞结构, 以不对

称分裂(asymmetric division)方式快速产生分生细胞团(meristem) (图 1: 12A), 桑葚状群体细胞结构基部分化产生不含叶绿体的丝状假根(rhizoid) (图 1: 12B), 假根呈正向地性, 且生长速度很快。培养 25 d 时, 配子体原始细胞的数量快速增多, 在绿丝体主轴和轴丝体上产生大量配子体原始细胞, 并快速分化成桑葚状群体细胞结构。培养 28 d 时, 桑葚状的分生细胞团开始分化形成具 1~4 片幼叶的幼小配子体(图 1: 13A)。培养 30 d 时, 配子体上假根开始出现褐化(图 1: 13B)。

3 结论和讨论

3.1 孢子萌发类型

梨蒴珠藓孢子壁外 1~3 极萌发, 产生长圆柱状的丝状原丝体, 在原丝体发育阶段绿丝体分化产生丝状轴丝体, 配子体原始细胞在轴丝体上分化产生。参照 Nishida 对藓类植物发育类型的划分标准, 确定梨蒴珠藓孢子萌发类型为真藓型(*Bryum-type*)^[2,8,17]。Nishida 认为, 在原丝体的性状演化顺序上, 具有长圆柱状细胞的丝状原丝体系统是原丝体发育形态中的最高级的性状特征, 孢子萌发类型为真藓型的藓类植物具有相对较高的演化地位^[1-2]。

3.2 孢子萌发时间与形态特征的相关性

藓类植物孢子破壁萌发时间因物种不同而存在差异性^[1,8]。高谦等对刺边葫芦藓(*Funaria muhlenbergii*)和丝瓜藓(*Pohlia elongate*)等 9 种藓类植物的研究表明, 一般 3~4 d 孢子即开始萌发^[6]。赵建成等对红蒴立碗藓和无疣墙藓等 10 种藓类植物的研究表明, 约 50% 藓类植物的孢子萌发时间在 5 d 以内^[7]。本研究室对从藓科小扭口藓(*Barbula indica*)等 18 种藓类植物的研究表明, 孢子直径平均为 23 μm , 孢子萌发时间多在 2~4 d^[18]。杜桂森等研究了 5 种中国藓类植物的孢子形态, 扫描电镜下梨蒴珠藓的孢子较大, 平均直径达 24.9 μm ^[19]。裴林英等的研究表明, 珠藓属藓类植物的孢子平均直径达 26 μm , 孢子外壁厚度平均达 2.6 μm , 比其他藓类植物孢子的直径大, 孢壁相对较厚^[13]。本试验中梨蒴珠藓孢子在培养 5 d 时开始萌发, 培养 8 d 时才全部萌发, 孢子从吸水膨胀到萌发时间较长, 这与其孢壁较厚有较大相关性, 这也是孢子接种后不能观察到内部结构的变化, 尤其是叶绿体的数量变化的原因之一。而前人的研究中均能观察到孢子吸水膨胀时内部叶绿体数量变化^[16-17], 这是由于梨蒴珠藓孢壁较厚, 增加了绿丝体原始细胞破壁萌发的难度和时间。

3.3 原丝体发育特征与生境相关性

在原丝体发育阶段, 梨蒴珠藓绿丝体上的分枝和绿丝体主轴呈叉状形态结构, 原丝体 90% 以上的二级分枝角度呈现叉状分枝, 这与孢子萌发类型同为真藓型, 且具有发达丝状原丝体系统的葫芦藓、金灰藓等藓类植物有较大差异。葫芦藓和金灰藓等藓类植物的绿丝体分化产生的一级侧枝基本与主

轴绿丝体呈垂直, 产生的二级侧枝与一级侧枝间的夹角小于 90°^[17-18,20]。而梨蒴珠藓主轴绿丝体上产生的一级侧枝和二级侧枝夹角均以小于 90°的分叉方式向前生长。从生态学的角度看, 藓类植物经过缓慢进化, 演化到目前的性状特征, 一是为了适应生存的环境需求而产生的特有性状; 二是为了达到快速扩大种群数量目的, 产生的发育性状。梨蒴珠藓原丝体二级分枝形成的叉状分枝结构, 能快速扩大原丝体系统的面积, 减少原丝体生长发育过程中产生的相互交叉。如果每个侧枝角度和上一级侧枝保持垂直角度生长, 原丝体发育过程会交叉重叠严重, 影响原丝体发育阶段占有生境面积的速度。梨蒴珠藓作为湿生藓类植物, 其生存环境水分条件相对优越, 在其生活史中单倍配子体阶段, 采用无性繁殖的方式, 即可迅速扩大种群数量。因此, 本研究认为梨蒴珠藓原丝体的这种性状特征与其他藓类植物采用垂直生长的原丝体分枝发育策略相比, 在种群数量扩张效率上更具优势。

3.4 配子体发生途径的选择

通过研究梨蒴珠藓生活史中不同阶段的发育特性, 探究一条配子体快速繁殖途径, 以期得到大量纯化植株。藓类植物配子体的产生可以选择从孢子萌发、原丝体发育到配子体发生途径, 也可以通过外植体组织培养, 产生愈伤组织, 进而分化产生配子体。本研究通过孢子萌发这条途径, 在室内用 22 d 的时间, 培养出梨蒴珠藓配子体。付素静等采用组培的方式, 同样用 20 d 左右的时间通过梨蒴珠藓愈伤组织诱导配子体再生^[6]。可见, 这 2 种方式产生配子体的时间基本一致。因此, 还需要深入开展系列对比试验, 探索室内最佳扩繁途径。

梨蒴珠藓孢子为壁外萌发, 萌发时间 5 d, 绿丝体细胞为长圆柱状细胞, 能分化产生轴丝体。配子体原始细胞在轴丝体上分化产生, 需时 22 d, 孢子萌发为真藓型。通过室内人工培养, 探究了药用藓类植物梨蒴珠藓生活史中单倍体阶段的发育特点, 积累了发育学数据资料, 为室内人工规模化扩繁提供了科学数据。

参考文献

- [1] WU P C. Bryological Biology [M]. Beijing: Science Press, 1998: 35-37.
吴鹏程. 苔藓植物生物学 [M]. 北京: 科学出版社, 1998: 35-37.
- [2] NISHIDA Y. Studies on the sporeling types in mosses [J]. J Hatt Bot Lab, 1978, 44: 371-454.
- [3] DUCKETT J G, LIGRONE R. Studies of protonemal morphogenesis in

- mosses: III. The perennial gemmiferous protonema of *Rhizomnium punctatum* (Hedw.) Kop [J]. J Bryo, 1994, 18(1): 13–26. doi: 10.1179/jbr.1994.18.1.13.
- [4] PRESSEL S, DUCKETT J G. Studies of protonemal morphogenesis in mosses: XII. *Ephemeropsis*, the zenith of morphological differentiation [J]. J Bryo, 2009, 31(2): 67–75. doi: 10.1179/174328209X415095.
- [5] RUIZ-MOLINA N, VILLALOBOS-LÓPEZ M Á, ARIAS-ZABALA M. Protonema suspension cultures of the medicinal moss *Polytrichum juniperinum* [J]. *In vitro* Cell Dev Biol Plant, 2016, 52(4): 419–426. doi: 10.1007/s11627-016-9783-4.
- [6] GAO Q, ZHANG Y. A preliminary study on spore germination and protonema development of some Chinese mosses [J]. J Wuhan Bot Res, 1986, 4(2): 123–132.
- 高谦, 张钺. 中国藓类植物孢子萌发和原丝体发育的初步研究 [J]. 武汉植物学研究, 1986, 4(2): 123–133.
- [7] ZHAO J C, LI X Q, ZHANG H Z. A preliminary study on spore germination and protonema development of ten species of mosses [J]. Arid Zone Res, 2002, 19(1): 32–38. doi: 10.13866/j.azr.2002.01.007.
- 赵建成, 李秀芹, 张慧中. 十种藓类植物孢子萌发与原丝体发育的初步研究 [J]. 干旱区研究, 2002, 19(1): 32–38. doi: 10.13866/j.azr.2002.01.007.
- [8] HU R L. Bryophyte Botany [M]. Beijing: Higher Education Press, 1987: 144–159.
- 胡人亮. 苔藓植物学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 1987: 144–159.
- [9] WANG L S, JIA Y, ZHANG X C, et al. Species Catalogue of China, Vol. 1 [M]. Beijing: Science Press, 2018: 9–11.
- 王利松, 贾渝, 张宪春, 等. 中国生物物种名录, 第 1 卷 [M]. 北京: 科学出版社, 2018: 9–11.
- [10] MA J P, XIONG Y X, ZHANG W, et al. A study on matrix population of medicinal bryophytes in Guiyang [J]. Guizhou Sci, 2011, 29(3): 59–63. doi: 10.3969/j.issn.1003-6563.2011.03.012.
- 马建鹏, 熊源新, 张雯, 等. 贵阳市药用苔藓植物基质类型研究 [J]. 贵州科学, 2011, 29(3): 59–63. doi: 10.3969/j.issn.1003-6563.2011.03.012.
- [11] HAN G Y, ZHAO Z T. The medicinal use of 65 bryophyte species found in China [J]. Biol Teach, 2008, 33(12): 4–6. doi: 10.3969/j.issn.1004-7549.2008.12.002.
- 韩国营, 赵遵田. 我国重要药用苔藓植物的药用功效 [J]. 生物学教学, 2008, 33(12): 4–6. doi: 10.3969/j.issn.1004-7549.2008.12.002.
- [12] HIROHAMA T. Spore morphology of bryophytes observed by scanning electron microscope: II. Bartramiaceae [J]. Bull Natl Sci Mus Ser B Bot, 1977, 3: 37–44.
- [13] PEI L Y, JIA Y, ZHAO Z T. Spore morphological observation for seven species of Bartramiaceae in China [J]. Acta Bot Yunnan, 2006, 28(5): 481–487. doi: 10.3969/j.issn.2095-0845.2006.05.008.
- 裴林英, 贾渝, 赵遵田. 七种中国珠藓科植物孢子形态研究 [J]. 云南植物研究, 2006, 28(5): 481–487. doi: 10.3969/j.issn.2095-0845.2006.05.008.
- [14] YANG Z P, XIONG Y X, WU C Z, et al. Study on Bartramiaceae in Guizhou [J]. J Mount Agric Biol, 2006, 25(3): 208–216. doi: 10.15958/j.cnki.sdnyswxb.2006.03.005.
- 杨志平, 熊源新, 吴翠珍, 等. 贵州珠藓科植物种类记述 [J]. 山地农业生物学报, 2006, 25(3): 208–216. doi: 10.15958/j.cnki.sdnyswxb.2006.03.005.
- [15] FU S J, FANG Y M, ZHANG Q X. Studies on callus induction and gametophyte regeneration of *Bartramia pomiformis* [J]. Guihaia, 2011, 31(3): 403–406. doi: 10.3969/j.issn.1000-3142.2011.05.023.
- 付素静, 方炎明, 张启香. 梨蒴珠藓愈伤组织诱导和配子体再生研究 [J]. 广西植物, 2011, 31(3): 403–406. doi: 10.3969/j.issn.1000-3142.2011.05.023.
- [16] LIU B D, CONG Y Z. Studies on spores culture and developmental biology of *Atrichum undulatum* [J]. Bull Bot Res, 2003, 23(2): 159–163. doi: 10.3969/j.issn.1673-5102.2003.02.011.
- 刘保东, 丛迎芝. 波叶仙鹤藓的孢子培养及发育生物学研究 [J]. 植物研究, 2003, 23(2): 159–163. doi: 10.3969/j.issn.1673-5102.2003.02.011.
- [17] HUANG S L. Study on the spore germination and protonema development of pleurocarpous mosses [D]. Shijiazhuang: Hebei Normal University, 2009: 10–20. doi: 10.7666/d.y1643386.
- 黄士良. 侧蒴藓类植物孢子萌发与原丝体发育研究 [D]. 石家庄: 河北师范大学, 2009: 10–20. doi: 10.7666/d.y1643386.
- [18] HUANG S L, WANG X R, JIN H X, et al. Studies on the characteristics of spore germination and protonema development of eighteen species of family Pottiaceae [J]. J Hebei Norm Univ (Nat Sci), 2015, 39(1): 71–78. doi: 10.13763/j.cnki.jhebnu.nse.2015.01.012.
- 黄士良, 王晓蕊, 金红霞, 等. 丛藓科 18 种藓类植物孢子萌发与原丝体发育特征研究 [J]. 河北师范大学学报(自然科学版), 2015, 39(1): 71–78. doi: 10.13763/j.cnki.jhebnu.nse.2015.01.012.
- [19] DU G S, WANG H J, WANG M Z. Study on spore morphology of 5 moss species in China [J]. J Chin Electr Microsc Soc, 1997, 6(1): 6–10.
- 杜桂森, 汪洪杰, 汪楣芝. 五种中国藓类孢子的形态研究 [J]. 电子显微学报, 1997, 6(1): 6–10.
- [20] FAN Q S, ZHAO J C, HUANG S L. Experimental observations on the gametophyte development of *Pylaisiella polyantha* [J]. J Wuhan Bot Res, 2004, 22(2): 140–144. doi: 10.3969/j.issn.2095-0837.2004.02.010.
- 范庆书, 赵建成, 黄士良. 金灰藓(*Pylaisiella polyantha*)配子体发生的实验观察 [J]. 武汉植物学研究, 2004, 22(2): 140–144. doi: 10.3969/j.issn.2095-0837.2004.02.010.