

阔叶鳞盖蕨和粗毛鳞盖蕨(碗蕨科) 配子体发育的研究

张凌献， 刘保东^{*}， 檀龙云

(哈尔滨师范大学生命与环境科学学院, 哈尔滨 150025)

摘要:以腐殖土为基质,对阔叶鳞盖蕨 *Microlepia platyphylla* (D. Don) J. Sm.和粗毛鳞盖蕨 *M. strigosa* (Thunb.) Presl 进行了孢子繁殖;利用光学显微镜观察和记录了它们的孢子萌发和配子体发育过程。结果表明,两者的孢子及配子体性状极为相似:孢子同型,三裂缝,萌发慢;孢子萌发需要光,萌发方式为书带蕨型 *Vittaria*-type;配子体生长慢,发育类型为铁线蕨型 *Adiantum*-type;原叶体心形或其他形状,无毛状体,多数为雌雄异株。性器类型为薄囊蕨型 *Leptosporangiate*-type。它们既具有大量的原始性状,也具有少数进化性状。与阔叶鳞盖蕨相比,粗毛鳞盖蕨的配子体发育特征更为原始,说明粗毛鳞盖蕨的系统位置更加低下。首次观察到阔叶鳞盖蕨中细胞自然死亡时的叶绿体聚集现象,粗毛鳞盖蕨原叶体老化时叶绿体呈现规则的、相互镶嵌的多边形的形状以及在正常光照下粗毛鳞盖蕨某些细胞中的部分叶绿体成链珠状排列等现象。

关键词: 配子体;发育;粗毛鳞盖蕨;阔叶鳞盖蕨;碗蕨科

中图分类号:Q944.4

文献标识码:A

文章编号:1005-3395(2008)03-0249-06

Gametophyte Development of *Microlepia strigosa* and *M. platyphylla* (Dennstaedtiaceae)

ZHANG Ling-xian, LIU Bao-dong^{*}, TAN Long-yun

(College of Life and Environment Sciences, Harbin Normal University, Harbin 150025, China)

Abstract: The spore propagations of *Microlepia strigosa* (Thunb.) Presl and *M. platyphylla* (D. Don) J. Sm. with leaf mould substrate were studied. The process of their spore germination and gametophyte development were observed and photoed by microscope. The results indicate that both of them have similar behaviors in spore germination and gametophyte development, i.e. having spore homospory, trilete, growing slow. The spore germination need light and is of the *Vittaria*-type. The gametophyte grows slowly and is of the *Adiantum*-type. The prothallia are cordate or other shapes with no trichome, most of the adult gametophytes are dioecious, sex organs are of the *Leptosporangiate*-type. They have not only lots of primordial behaviors but also some evolutionistic behaviors. The characters of gametophyte and the place of phylogenesis of *M. platyphylla* are more primordial than that of *M. strigosa*. It is the first time to be observed that the chloroplasts gather in cell of gametophyte of *M. platyphylla* when the cell dies down, the polygonal chloroplasts are lying as a tessellation in cell of prothallium of *M. strigosa* when the cell break down, and some chloroplasts are lying like a chain in some cells of gametophyte of *M. strigosa*.

Key words: Gametophyte; Development; *Microlepia strigosa*; *Microlepia platyphylla*; Dennstaedtiaceae

鳞盖蕨属 *Microlepia* 自 1836 年成立以来,曾被放置于蚌壳蕨科 Dicksoniaceae、蕨科 Pteridiaceae、

骨碎补科 Davalliaceae、姬蕨科 Hypolepidaceae 等^[1-2],后由秦仁昌依据其毛被特征,囊群盖及孢子

等特征将其划归为碗蕨科 Dennstaedtiaceae^[3],之所以产生这些分歧,主要原因是因为仅强调并依靠孢子体特征来进行分类。

在真蕨类的生活史中,配子体独立生活,着生有雌雄性器并产生雌雄配子,担负着有性生殖及孕育胚的重要使命^[4~6],对于解决系统分类问题有一定帮助^[7]。关于鳞盖蕨属,目前 Tanaka、Wade 等对边缘鳞盖蕨 *M. marginata* 的化学成分进行过分析^[8~10];Chang 等观察过鳞盖蕨属一些种的维管结构、孢子形态等^[11~12];Hsu 从细胞学角度研究过粗毛鳞盖蕨 *M. strigosa*^[13];Nakto 统计过边缘鳞盖蕨的染色体数目^[14]等,但他们的工作多集中在孢子体方面。在配子体方面,只有 Nayar 对鳞盖蕨属的配子体特征进行了简单的描述,如是否光滑、原叶体是否为心形等^[15]。Momose 描述了几种鳞盖蕨配子体在成熟期的形态,遗憾的是他并没有给出形态发育过程中各环节的详细特征^[16]。因此,相比于其他类群以及这个属其他方面的研究,鳞盖蕨属配子体资料还十分欠缺。为此,本研究对鳞盖蕨属中的阔叶鳞盖蕨 *M. platyphylla* (D. Don) J. Sm. 和粗毛鳞盖蕨的配子体发育和形态建成过程进行了详细观察,包括孢子及孢子萌发、原丝体、原叶体、精子器和颈卵器等特征,为该类群积累基础资料,同时讨论了配子体发育的系统学意义。

1 材料和方法

本文所用孢子均由刘保东于 2004 年 7 月采自中国科学院昆明植物研究所标本园。粗毛鳞盖蕨 (*Microlepia strigosa* (Thunb.) Presl) 的凭证标本(刘保东 200407L-036)和阔叶鳞盖蕨 (*Microlepia platyphylla* (D. Don) J. Sm.) 的凭证标本(刘保东 200407L-037)现存于哈尔滨师范大学植物标本室。

孢子采集及保存按刘保东等^[17]的方法。将用细筛筛过的山林腐殖土装袋灭菌,然后放入塑料盘中,厚约 2 cm,将基质表面整平、压实后,将塑料盘洇水至基质表面开始出现水痕,将孢子均匀播撒于土壤表面,玻璃板盖住。培养条件为:温度 20~28℃,光照时间 10~14 h d⁻¹,光照强度 150~200 μmol m⁻² s⁻¹,日光,相对湿度 85%~95%。待原叶体出现性器后,每天定期喷水,以促进受精。每种重复培养 3 次,每次 3~5 份。用 Olympus-BH₂ 光学显微镜定期镜检,取典型材料进行活体制片观察,并用 Nikon ECLIPSE E600 相机照相记录其稳

定而典型的形态特征。文中所用数值大小是采用随机测得的 20 个数的平均值,并给出所测数值的范围;颜色以肉眼所见为准。

2 结果

2.1 孢子及其萌发

阔叶鳞盖蕨孢子同型,褐色,具周壁,三裂缝,呈四面体形,极面观为钝三角形,三边稍凹入,极轴长为 26.3 (22.3~28.5) μm,赤道面观为肾形,赤道轴长约为 36.2 (33.5~40.3) μm(图版 I :1)。孢壁表面具网状纹饰,壁厚为 2 (1.83~2.08) μm。接种 10 d 后,孢子吸水膨胀,使孢子壁沿裂缝成三瓣裂开,此时孢子细胞内有少许叶绿体,以及一些淡黄色油滴;随后长出 1~2 条无色透明、粗细均匀的假根(图版 I :2),萌发方式为书带蕨型 *Vittaria*-type^[18]。

粗毛鳞盖蕨孢子同型,褐色,具周壁,三裂缝,呈四面体形,大小为 27.2 (22.5~30.3.5) μm × 40.2 (35.2~42.6) μm,接种 10~15 d 后萌发,孢子壁自三裂缝处裂开,伸出 1~2 条初生假根,有时初生假根粗细并不均匀(图版 I :19),萌发方式为书带蕨型 *Vittaria*-type^[18]。

2.2 丝状体

阔叶鳞盖蕨接种 20 d 左右,孢子分裂形成基原细胞和原叶体母细胞。基原细胞不再分裂,而原叶体母细胞进行连续几次横分裂,形成 4~6 个细胞的丝状体(图版 I :3),丝状体细胞圆筒状,先端细胞较基端细胞短小,但叶绿体数量较多。

粗毛鳞盖蕨接种 20~25 d 左右,原叶体母细胞分裂形成基原细胞和原叶体细胞,原叶体细胞再经 1~2 次横分裂形成原丝体(图版 I :20),原丝体长度只有 2~4 个细胞,随后即开始纵分裂进入片状体时期。

2.3 片状体

阔叶鳞盖蕨培养 30~40 d 左右,原丝体顶端细胞纵裂一次后再连续几次横分裂,形成两列细胞的幼片状体,通常幼片状体都偏向一侧,成“L”状(图版 I :4)。幼片状体顶端细胞经连续的横向、纵向分裂,逐渐形成片状体。片状体呈倒三角形,具 5~10 条假根,假根数目随片状体细胞增加而增多。片状体边缘光滑,波状起伏,细胞大小不一。顶端细胞逐渐下陷,形成生长点(图版 I :5),发育

初期生长点常偏向一侧,经较长时间调整后,会逐渐趋于对称。发育类型为铁线蕨型 *Adiantum*-type^[18]。

粗毛鳞盖蕨培养 35~40 d 后,开始形成片状体,片状体呈扇形,顶端细胞较基部细胞小,中部略凹陷,形成以后的生长点(图版 I :21)。片状体发育初期,假根只着生在基原细胞上,约 3~5 条。随片状体不断生长,假根着生位置也逐渐上移至片状体的腹面其它细胞,数目也不断增加。发育类型为铁线蕨型 *Adiantum*-type^[18]。

2.4 原叶体

阔叶鳞盖蕨培养 50~60 d 后,片状体发育为幼原叶体。幼原叶体近心形,叶缘光滑,无毛状体。经过 70~80 d 后,原叶体逐渐发育成熟,在统计的 150 株成熟配子体中,83 株雄配子体,55 株雌配子体,12 株雌雄同株配子体,雌雄异株数占总体的 92%。雌配子体呈心形,翼片呈倒卵形,在生长点上方不重叠,腹面中下部长有大量假根,生长点向内深度凹陷,颈卵器着生于生长点下方腹面的中褶上(图版 I :6)。雄配子体呈狭长的心形或条形,两翼片边缘不规则,先端 V 字形开口。精子器混生于假根丛中(图版 I :7);雌雄同株配子体的形态介于上述两者之间(图版 I :8)。

粗毛鳞盖蕨经过 70~75 d 后开始出现精子器,成熟配子体大多数雌雄异株,形态差异较大:雌配子体呈阔心形,两翼宽大近圆形,生长点深陷,呈“V”字形开口,颈卵器着生于生长点正下方的中褶上(图版 I :22);雄配子体个体较小,形态多变,生长点居中,或偏向一侧,精子器遍生于腹面(图版 I :23);雌雄同株配子体形态与雌配子体相似,只是体形略小,两翼略窄。

2.5 原叶体细胞及叶绿体

阔叶鳞盖蕨原叶体细胞大小不一:生长点细胞小而密集,略呈方形(图版 I :9 箭头所示),其他区域细胞较大,形状不规则;叶缘细胞长方形或多边形,排列紧密,并向内挤压内部细胞(图版 I :10)。叶绿体一般呈椭球形,也有圆盘状和哑铃形;细胞在死亡过程中,叶绿体开始聚集,随后逐渐萎缩变小,直至最后消失(图版 I :11)。在 120~180 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 的光强下,叶绿体均匀分布;而在光强大于 200 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 的情况下,叶绿体则分布于细胞的侧向壁;光强小于 100 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 时,与光强大于 250 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 的

情况相同,当正常光照改为较强单侧光时,可以明显地看到细胞中的叶绿体背光做趋向运动(图版 I :12)。

粗毛鳞盖蕨的原叶体细胞形状大小也与位置相关:生长点细胞小而密,其他部位细胞较大且形状多不规则,叶缘细胞近方形,排列紧密,并向内挤压(图版 I :24)。叶绿体除了通常的椭球形、圆盘形和哑铃形外,本文还观察到近多边形的叶绿体(图版 I :25)和成链珠状排列的叶绿体。此外,在正常情况下,也会发生局部细胞坏死(图版 I :26),这种死亡并不影响旁边的细胞正常生长。

2.6 精子器及颈卵器

阔叶鳞盖蕨培养 70~80 d,开始出现精子器,在统计的 20 株雄配子体上,精子器数目为 12~25 个,由于精子器的发生是持续进行的,因此,实际数目可能会更多。精子器散落分布于配子体腹面下部的假根丛中(图版 I :13),于营养细胞下表面呈泡状突起。成熟精子器高为 31.2 (28.2~33.5) μm , 直径为 37.7 (34.1~40.6) μm 。精子器成熟前盖细胞封闭,成熟时盖细胞以盖裂方式破裂,精细胞溢出(图版 I :14),精子为球形,直径 4.2 (3.0~5.3) μm , 外被薄膜。2~3 min 后,薄膜溶解,精子开始游动。

约 80~90 d,颈卵器开始出现,通常着生于生长点下方。在统计的 20 个雌配子体中,颈卵器的数目为 5~21 个。成熟颈卵器细长,侧面观为圆筒形,向基部弯曲,约 5~7 层细胞,外径约 30.6 (28.5~33.6) μm , 内径约 10.5 (8.8~13.0) μm (图版 I :15)。性器类型为薄囊蕨型 *Leptosporangiate*-type^[18]。卵细胞成熟后,在适宜条件下,盖细胞外裂,露出颈沟,同时释放一些粘液物质,引导精子游入。

粗毛鳞盖蕨培养 75~80 d 左右开始产生精子器(图版 I :27),成熟精子器高为 30.1 (25.2~32.3) μm , 直径为 33.7 (30.2~37.4) μm 。精子器成熟前盖细胞封闭,成熟时盖细胞以盖裂方式破裂(图版 I :28),精子游出。颈卵器出现于约 85~80 d 后,圆筒状,约 5~6 层细胞,性器类型为薄囊蕨型 *Leptosporangiate*-type^[18]。

2.7 假根

孢子萌发初期,孢子萌发产生 1~2 条初生假根,有时还可观察到 3 条初生假根。初生假根呈管状,无色透明,直径约为 5~10 μm , 假根发生于原丝体形成之后,由营养细胞外凸分裂产生,初期只

分布于丝状体基部和片状体边缘细胞,随配子体发育,逐渐扩展到原叶体腹面。假根幼时无色透明,少数含有叶绿体或其他内容物质,形状大小不一致,在阔叶鳞盖蕨配子体中,存在有末端膨大或基部膨大(图版 I :16),或由多个细胞组成分枝状(图版 I :17)的假根。假根生长约 20 d 后,逐渐变为褐色并慢慢枯萎,最后死亡。

2.8 营养繁殖

在营养充足,条件适宜的情况下,除生长点细胞分裂生长外,其他部位的营养细胞也可能进行分裂,形成新的小片状体(图版 I :18)。新的片状体继续生长可独立形成新的原叶体。

2.9 人工繁殖

精子器出现后约 5 d,可观察到有褐色的精子器出现时,表明原叶体已经成熟,在保持温度约 25℃,光照强度约 $160 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$,湿度为 90% 以上,每天于上午 9 时和下午 5 时定时喷水使原叶体上凝结小水珠,可促进配子体受精,在观测的阔叶鳞盖蕨 100 个雌配子体中,有 78 个可孕育出幼孢子体。当幼孢子体出现 3~4 叶时,即可将其移植至湿度约 80%,温度 25℃,日常光照环境中培养,并每天不定时通风 0.5~1 h,当幼孢子体开始适应生长后(约 15~20 d),开始逐日增加通风时间,并最终适应外界环境,此时幼孢子体已长成小孢子体,可进行下一步的带土移栽,每天适量喷水,幼孢子体成活率可在 90% 以上。

3 讨论

碗蕨属及鳞盖蕨属原属经典的水龙骨科,1940 年秦仁昌将碗蕨属提升为科,将鳞盖蕨属放置于该科之下,并将碗蕨科定义于薄囊蕨纲水龙骨目鳞始蕨-骨碎补类群 Lindsayoid-Davallloid Series 中较为原始的位置^[3],目前这一观点已为大多数蕨类学者所接受,但科的范畴却有不同观点^[2]。就本文所观察的结果表明,阔叶鳞盖蕨和粗毛鳞盖蕨在孢子形态和配子体发育过程中表现的一系列性状:如孢子四面体、三裂缝、萌发慢、书带蕨型萌发、配子体生长慢、无毛状体等特征,表明了阔叶鳞盖蕨和粗毛鳞盖蕨是薄囊蕨中比较原始的类群,这与秦仁昌依据孢子体特征进行分类的观点一致。

与阔叶鳞盖蕨相比,粗毛鳞盖蕨的孢子萌发更慢,原丝体更不发达,片状体发育更慢,成熟配子体

尤其是雄配子体形态更不稳定,说明粗毛鳞盖蕨的系统位置更加原始。

Nayar 认为这个属的成熟配子体都是阔心形,具有宽大的侧翼^[5],发育方式为铁线蕨型;而 Momose 观察的几种的成熟配子体则多为心形或倒三角心形,且大都是雌雄同株^[6]。而本文的观察结果是:阔叶鳞盖蕨雌配子体为心形,雌雄同株配子体为狭长的心形或倒三角心形,雄配子体为狭长的条形或心形,发育方式为铁线蕨型;粗毛鳞盖蕨雌配子体为阔心形,侧翼宽大,雌雄同株配子体为心形,雄配子体多为不对称的心形或畸形,发育方式为铁线蕨型或水蕨型。

基于中国蕨科、蕨科和铁线蕨科的共同特征,包括四面体形孢子、三裂缝、书带蕨型萌发、铁线蕨或水蕨型发育、裸露原叶体等方面原始特征,包文美等认为这三科可能有共同的原始性,且关系较近^[19]。对比阔叶鳞盖蕨和粗毛鳞盖蕨,也具有类似特征,这也可能说明鳞盖蕨属或碗蕨科与它们三者同样原始且关系相近。

本文观察到阔叶鳞盖蕨和粗毛鳞盖蕨的细胞中叶绿体随光照强度的不同发生位移和叶绿体在细胞内无丝分裂的现象,这与刘保东等^[17]在对开蕨 *Phyllitis scolopendrium* (L.) New 配子体以及王晓楠等^[20]在东方荚果蕨 *Matteuccia orientalis* (Hook) Trev 配子体中所观察到的结果基本一致。此外,本文还首次观察到阔叶鳞盖蕨中细胞自然死亡时的叶绿体聚集现象,粗毛鳞盖蕨原叶体老化时叶绿体呈现规则的、相互镶嵌的多边形的形状以及在正常光照下粗毛鳞盖蕨某些细胞中的部分叶绿体成链珠状排列等,这些现象反映了细胞中叶绿体怎样的运动机制和演化规律,还有待于作进一步的细胞学或生理学研究。

阔叶鳞盖蕨和粗毛鳞盖蕨均是生长于热带、亚热带的大型蕨类,植株高约 1~2 m^[2],具有很强的观赏性,本研究完成了这两种鳞盖蕨的生活史,建立了粗毛鳞盖蕨孢子的人工繁殖方法。通过控制光照、温度、湿度等培养条件,配子体受精率可达 80% 左右,并发育出幼孢子体。幼孢子体移栽成活率可达 90% 以上。因此,可以尝试这两种鳞盖蕨的规模化生产,为其开发和推广提供可靠的资料。

参考文献

- [1] Ching R C(秦仁昌). *Flora Reipublicae Popularis Sinicae*, Tomus 2 [M]. Beijing: Science Press, 1959: 207~246.(in Chinese)

- [2] Wu S H(吴兆洪), Ching R C(秦仁昌). Fern Families and Genera of China [M]. Beijing: Science Press, 1991: 202–206.(in Chinese)
- [3] Ching R C. On the natural classification of the famili “Polypodiaceae” [J]. Sunyatsenia, 1940, 5: 202–268.
- [4] Atkinson L R, Stokey A G. Comparative morphology of the gametophyte of the homosporous ferns [J]. Phytomorphology, 1964, 14: 51–70.
- [5] Xu Y(徐艳), Shi L(石雷), Liu B D(刘保东), et al. Observation on the gametophyte development of *Phymatosorus hainanensis* (Polypodiaceae) [J]. Bull Bot Res(植物研究), 2005, 25 (1): 34–38.(in Chinese)
- [6] Granados B, Pérez-García B, Mendoza A. Fase sexual de los helechos *Odontosoria schlechtendalii* y *Odontosoria scandens* (Dennstaedtiaceae) [J]. Rev Biol Trop, 2003, 51(3): 675–682.
- [7] Atkinson L M. The gametophyte and family relationships [J]. J Linn Soc Bot, 1973, 67(Suppl. 1): 73–90.
- [8] Tanaka N, Kobayashi K, Obata C, Nose Y, et al. Chemical and chemotaxonomical studies of fern constituents. LXXXIII Variation of *Microlepia marginata* (1) [J]. Yakugaku Zashi, 1993, 113(1): 70–78.
- [9] Wada H, Daidouji K, Fuchina H, et al. Chemical and chemotaxonomical studies of ferns. LXXXV. Constituent variation of *Microlepia marginata* (2) [J]. Yakugaku Zashi, 1994, 114(1): 27–32.
- [10] Tanaka N, Wade H, Daidouji H, et al. Chemical and chemotaxonomical studies of ferns. XCV II . Constituent variation of *Microlepia marginata* (3) [J]. Nat Med, 1998, 52: 60–67.
- [11] Chang S L, Yong C O. The vascular cycular and stellar types of stipes and rhizomes in the Korean Pteridaceae [J]. Korean J Plant Taxon, 1990, 20(3): 157–164.
- [12] Chang S L, Yong C O. A taxonomy of Korean Pteridaceae on the basis of spore morphology [J]. Korean J Plant Taxon, 1990, 20(4): 243–256.
- [13] Hus H Y, Tsai J L. Cytological studies on the populations of *Microlepia strigosa* in Taiwan [J]. Yushania, 1991, 7: 21–27.
- [14] Nakto N. Note on chromosome of Japanese Pteridophytes (3) [J]. J Jpn Bot, 1990, 65(7): 204–209.
- [15] Nayar B K, Kour S. Fern of India—VIII: *Microlepia* Presl [J]. Bull Natl Bot Gards, 1963(79): 1–25.
- [16] Momose S. Prothallia of the Japanese Ferns [M]. Tokyo: University of Tokyo Press, 1967: 97–105.
- [17] Liu B D(刘保东), Bao W M(包文美), Ao Z W(敖志文). Studies on the development of gametophyte of *Phyllitis japonica* from China [J]. Bull Bot Res(植物研究), 1991, 11 (2): 93–100.(in Chinese)
- [18] Nayar B K, Kour S. Gametophytes of homosporous ferns [J]. Bot Rev, 1971, 37(3): 295–396.
- [19] Bao W M(包文美), Wang Q X(王全喜), Ao Z W(敖志文). Studies on the development of ferns from north-eastern China VI. Sinopteridaceae [J]. Bull Bot Res(植物研究), 1995, 15 (3): 373–376.(in Chinese)
- [20] Wang X N(王晓楠), Liu B D(刘保东), Shi L(石雷). Studies on the development of gametophyte in *Matteuccia orientalis* [J]. J Wuhan Bot Res(武汉植物学研究), 2006, 24 (4): 310–315.(in Chinese)

图版说明

图版 I

1 ~ 18. 阔叶鳞盖蕨配子体发育;1. 孢子;2. 孢子萌发;3. 丝状体;4. 幼片状体;5. 片状体;6. 雌配子体;7. 雄配子体;8. 雌雄同株配子体;9. 生长点;10. 边缘细胞;11. 叶绿体聚集;12. 叶绿体定向运动;13. 精子器群;14. 精子器侧面观;15. 颈卵器侧面观;16. 假根局部膨大;17. 假根分支;18. 营养繁殖;19 ~ 28: 粗毛鳞盖蕨配子体发育;19. 孢子萌发;20. 原丝体;21. 片状体;22. 雌配子体;23. 雄配子体;24. 边缘细胞;25. 叶绿体;26. 坏死细胞;27. 成熟精子器侧面观;28. 成熟精子器正面观。

Explanation of plate

Plate I

1 ~ 18. Gametophyte development of *Microlepia strigosa*. 1. Spores; 2. Spore germination; 3. Mitoplast; 4. Distichous germfilament; 5. Young prochallus; 6. Female prochallus; 7. Male prochallus; 8. Bisexual prochallus; 9. Meristem; 10. Marginal cells; 11. Chloroplasts assemble; 12. Chloroplasts tropism; 13. Antheridium; 14. Lateral view of antheridium; 15. Lateral view of archegonium; 16. Bulge of rhizoid; 17. Embouchement of rhizoid; 18. Agamogenesis; 19 ~ 28. Gametophyte development of *M. platyphylla*; 19. Spore germination; 20. Mitoplast; 21. Young prochallus; 22. Female prochallus; 23. Male prochallus; 24. Marginal cell; 25. Chloroplasts; 26. Necrotic cells; 27. Lateral view of mature antheridium; 28. Top view of mature antheridium.

