

研究報告

台灣產金狗毛蕨屬配子體及幼孢子體的形態

黃曜謀¹⁾ 郭巧瑜¹⁾ 邱文良^{1,2)}

摘 要

台灣原產之金狗毛蕨屬包含兩物種，分別為泛亞洲分布型的金狗毛蕨及台灣特有種台灣金狗毛蕨。兩種的每一孢子囊內都有 64 顆孢子。金狗毛蕨及台灣金狗毛蕨之新鮮孢子發芽率分別為 93%、100%，經過一年 4℃ 低溫乾儲藏，台灣金狗毛蕨孢子仍維持 100% 發芽率，而金狗毛蕨孢子發芽率則降至 50%。兩物種之孢子發芽為「杪擺型」；配子體發育屬於「鐵線蕨型」及「槲蕨型」；典型配子體呈心臟型，表面光滑無毛，藏精器由 5 個細胞組成，出現在配子體腹面之翼面及中肋上；藏卵器 4-7 個細胞長，集中於配子體腹面近分生組織之中肋上；雄配子體、雌配子體及兩性配子體同時出現於 8 週之培養中；台灣金狗毛蕨及金狗毛蕨的幼孢子體分別在孢子播撒後第 12、16 週出現，兩者幼孢子體的第一片葉子主要是無中肋型，偶會有單脈或中肋型出現，葉子具單列多細胞毛。

關鍵詞：金狗毛蕨、台灣金狗毛蕨、蚌殼蕨科、配子體、幼孢子體。

黃曜謀、郭巧瑜、邱文良。2003。台灣產金狗毛蕨屬配子體及幼孢子體的形態。台灣林業科學 18(3): 163-70。

Research paperMorphology of Gametophytes and Young Sporophytes
of *Cibotium* Kaulf. Native to TaiwanYao-Moan Huang¹⁾ Chiao-Yu Kuo,¹⁾ Wen-Liang Chiou^{1,2)}

【Summary】

There are 2 species of *Cibotium* Kaulf. native to Taiwan. *Cibotium barometz* (L.) J. Sm. is of pan-Asian distribution, and *C. taiwanense* Kuo is endemic to Taiwan. Both species produce 64 spores per sporangium. Germination rates of fresh spores were 93% in *C. barometz* and 100% in *C. taiwanense*. After 1 yr of dry-storage at 4℃, the germination rate of spores remained at 100% for *C. taiwanense* but decreased to 50% for *C. barometz*. The pattern of spore germination of both species was “*Cyathea*-type”, and the development of their gametophytes exhibited both “*Adiantum*-type” and “*Drynaria*-type”. Typical gametophytes were heart-shaped, and naked. Antheridia, composed of 5 cells, were produced on the wings and midrib of the ventral side. Archegonia, 4-7 cells long, were produced on the anterior part of the midrib as it approaches the

¹⁾ 行政院農業委員會林業試驗所森林生物組，台北市 100 南海路 53 號 Division of Forest Biology, Taiwan Forestry Research Institute, 53 Nanhai Rd., Taipei 100, Taiwan.

²⁾ 通訊作者 Corresponding author, e-mail: chiou@serv.tfri.gov.tw

2003 年 1 月送審 2003 年 3 月通過 Received January 2003, Accepted March 2003.

meristem. Male, female, and hermaphroditic gametophytes were simultaneously produced by 8-wk cultures in both species. Young sporophytes of *C. taiwanense* and *C. barometz* began to appear at 12 and 16 wk, respectively, after spores were sown. The first frond of both species was prominently midribless, but single-vein or midrib-vein fronds were occasionally observed. Uniseriate-multicellular hairs were distributed on the whole fronds of both species.

Key words: *Cibotium barometz*, *Cibotium taiwanense*, Dicksoniaceae, gametophyte, young sporophyte.

Huang YM, Kuo CY, Chiou WL. 2003. Morphology of gametophytes and young sporophytes of *Cibotium* native to Taiwan. *Taiwan J For Sci* 18(3):163-70.

緒言

金狗毛蕨屬(*Cibotium*)，隸屬蚌殼蕨科(Dicksoniaceae)，全世界有8-9種(Tryon and Lugardon 1990)，臺灣有2種，分別為金狗毛蕨(*Cibotium barometz* (L.) J. Sm.)和臺灣金狗毛蕨(*Cibotium taiwanense* Kuo) (Kuo 1985, DeVol and Shieh 1994)。金狗毛蕨分布於印度、東南亞、印尼、菲律賓及臺灣，在臺灣其族群僅分布於中部低海拔森林內。臺灣金狗毛蕨常見於臺灣低海拔地區，以往蕨類學者將台灣金狗毛蕨鑑定為菲律賓金狗毛蕨(*C. cumingii* Kunze) (DeVol 1975)，後經確認台灣金狗毛蕨為台灣特有种，而非東南亞分布型的菲律賓金狗毛蕨(Kuo 1985)，不過，DeVol and Hsieh (1994)仍沿用「菲律賓金狗毛蕨」為其中文名稱。

蕨類孢子體世代及配子體世代各自獨立生活，它的生活史是由兩個世代交互輪替。蕨類一般是依據成熟孢子及孢子體外部形態來加以鑑定；另一方面配子體形態，包括成熟個體、孢子發芽、發育、配子器、毛被物等特徵亦提供蕨類親緣、生態及生殖生物學的資料(Nayar and Kaur 1971, Huang et al. 2001)。Stokey (1930)、Momose (1967)也曾詳細描述金狗毛蕨配子體形態，但對台灣金狗毛蕨配子體形態及此兩種配子體的性狀表現，與幼孢子體的形態描述仍有所欠缺。民間常採金狗毛蕨屬之葉柄基部與橫走地下莖的金黃色多細胞毛當作止血傷藥，亦有利用其根莖為工藝用品者，因具經濟價值，且生長在低海拔地區，族群數量及生育地有嚴重受到破壞之虞。故本研究進行其孢子數、發芽率、配子體發育與形態、幼孢子體形態等深

入詳細之探討，提供分類與繁殖的參考。

材料與方法

金狗毛蕨與臺灣金狗毛蕨之孢子分別採自南投蓮華池(Huang 236)及台北陽明山(Huang 308)，存證標本存放於林業試驗所標本館(TAIF)，孢子收集後置於4℃冰箱中保存。

每一來源，各從新鮮孢子葉中，任意取出10個成熟的孢子囊，置於光學顯微鏡(Leitz, Dialux 20)計數每一孢子囊內的孢子數目。

分別檢視新鮮孢子(孢子採收後一個月內)與經過一年低溫乾燥儲藏孢子的發芽率，孢子播撒於直徑寬47 mm孔徑0.45 μm的過濾膜(membrane filter, Gelman Laboratory)上，過濾膜底下鋪約2cm厚的溼潤水苔，置於透明塑膠培養盒中(114 × 86 × 65 mm, Phytatray II, Sigma)，每一種各播撒4盒，孢子播撒後，每週從每盒逢機計數25顆孢子，觀察其發芽率，孢子伸出第一假根視為發芽。

另外，為觀察配子體形態，將孢子直接播撒於二號根基旺培養基中(蛭石：泥炭土：珍珠石=4：4：2; King-root, 根基旺綠化園藝公司)，播撒前先加水使根基旺保持潮溼，容器規格同上，每一種各播撒4盒。所有培養條件為23-30℃之溫度下，每天日光燈連續光照期為12 h，光照強度約24 μmole m⁻²s⁻¹，孢子播撒後，每二週自每盒中逢機取出25個配子體，觀察其性狀表現及度量其寬度，直至有幼孢子體出現。

配子體及幼孢子體形態均以顯微鏡(Leica, Wild M8; Leitz, Dialux 20)觀察, 並透過繪圖管繪圖。

配子器除用上述顯微鏡觀察其發生時間與次序外, 並取成熟之配子體經過固定及序列脫水後(Chen et al. 1991), 用雙面膠黏於載物台, 經鍍金膜處理後, 以Hitachi S2400掃描式電子顯微鏡觀察配子器形態。

結果

金狗毛蕨及台灣金狗毛蕨每一孢子囊之孢子數均為64。

金狗毛蕨的新鮮孢子在播撒1wk後開始發芽, 第3wk後發芽率達93%; 經過1yr低溫乾燥儲藏的孢子, 其開始發芽與達到穩定發芽率所需時間與新鮮孢子相同, 但孢子發芽率僅有50%。臺灣金狗毛蕨的新鮮孢子播撒1wk後, 發芽率達91%, 至第3wk時孢子已全部發芽, 經過一年低溫乾燥儲藏之孢子, 播撒後其孢子發芽時間與新鮮孢子相同, 並維持100%的發芽率(Fig. 1)。

兩物種之孢子發芽時, 其孢子外壁沿著三

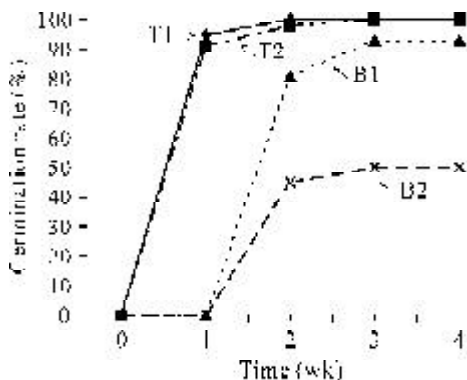
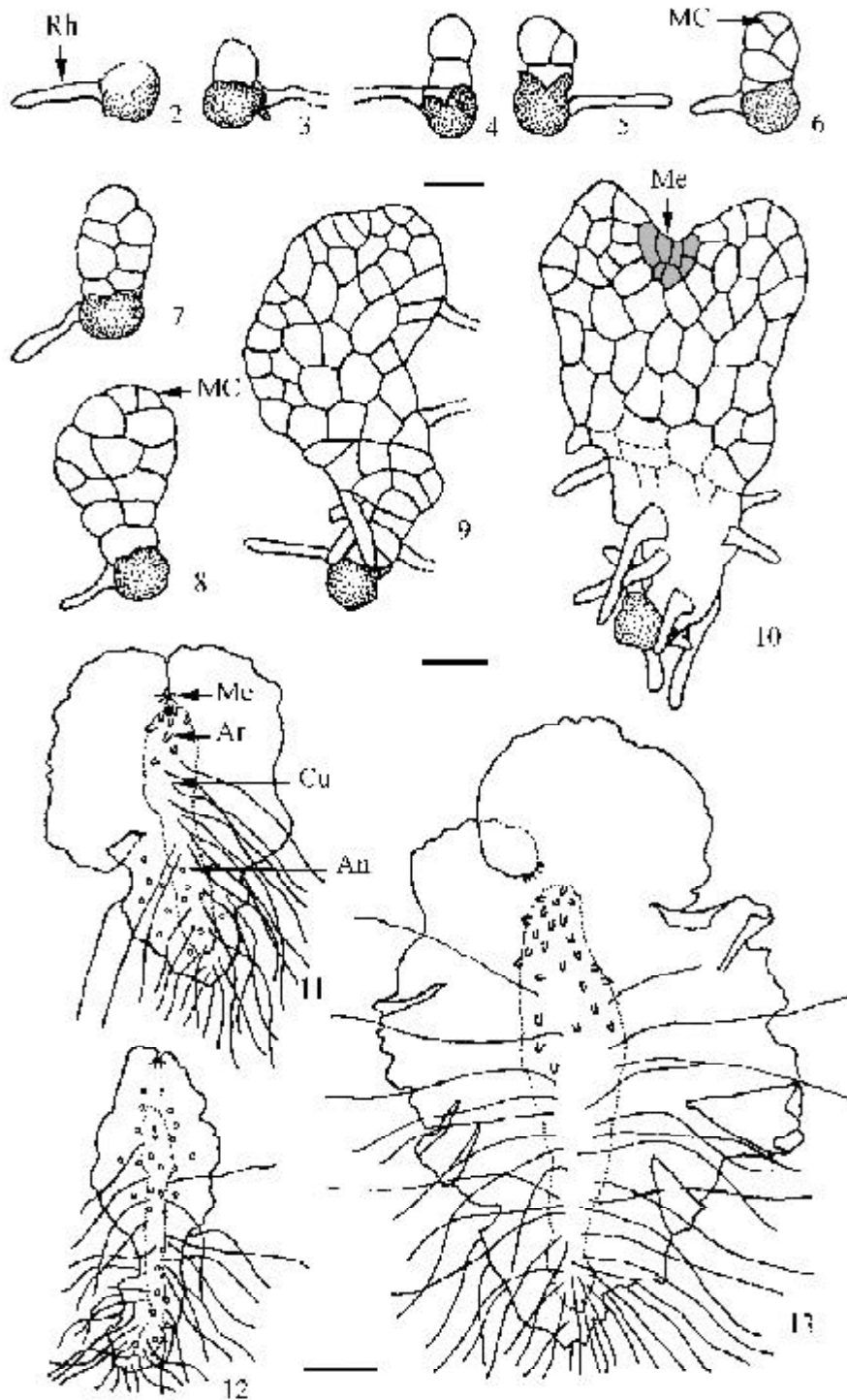


Fig. 1. Germination rates after spores were sown from different sources of *Cibotium barometz* and *C. taiwanense*. T1: Fresh spores of *C. taiwanense*. T2: One-yr-old spores of *C. taiwanense*. B1: Fresh spores of *C. barometz*. B2: One-yr-old spores of *C. barometz*.

稜脊之臂(arm)開裂, 基原細胞(basal cell)以與孢子極軸(polar axis)平行的方向進行第一次細胞分裂產生假根(Fig 2), 假根為透明長條形單細胞。基原細胞以垂直孢子極軸方向進行第二次細胞分裂(Fig 3), 此時基原細胞大部分體積仍保留在孢子殼內; 基原細胞以垂直於孢子極軸的方向進行數次細胞分裂, 形成絲狀配子體(Fig 4)。絲狀體的長短受族群密度所影響, 族群密度越大, 則絲狀體越長。當單列細胞絲狀體達3-5個細胞長度時, 有些絲狀體之先端細胞即行兩次斜切分裂, 產生楔形分生細胞(Figs. 5, 6), 有些絲狀體之先端細胞延遲分裂, 其餘之細胞以長軸方向一分為二, 形成二列細胞(Fig 7), 先端中央之細胞再經過兩次斜切分裂, 產生楔形分生細胞, 而最基部之1-2個細胞通常會保留原狀不會進行分裂(Fig 8), 分生細胞持續分裂, 並形成3-6個細胞寬的匙形配子體(Figs. 8, 9); 當配子體增至10個細胞寬度左右時, 先端中間漸形凹陷, 並形成分生組織, 最後形成心臟形配子體, 假根則多由配子體腹面後端之兩翼及中肋處長出(Fig. 10), 配子體兩側之翼會隨著年齡而增加其波浪及皺褶程度; 配子體表面無任何毛被物出現。

兩物種配子器的發育都受族群密度影響, 當配子體族群密度較低時(e.g., <10個配子體 cm^2), 藏精器出現在心臟形配子體腹面基部的兩翼及中肋上(Fig. 11); 隨族群密度逐漸增加, 藏精器除在腹面基部的兩翼及中肋出現之外, 亦有向腹面之兩翼中央位置分布之趨勢, 在族群密度擁擠時(e.g., >50個配子體 cm^2), 配子體多呈長條狀心臟型, 中肋較不明顯甚或闕如, 藏精器分布在腹面整個兩翼及中肋上(Fig. 12), 並維持一段相當長的雄性階段, 直到生長條件獲得改善, 如族群密度下降、養分及光線充足, 始有利於藏卵器形成; 成熟之藏精器, 由5個細胞組成, 由下而上依序為基細胞(basal cell)、下細胞(lower cell)、上細胞(upper cell)、弦月形細胞(crescent-shaped cell)、蓋狀細胞(opercular cell)(Fig. 14), 在遇到水之後蓋狀細胞會掀開並釋放出游動精子。藏卵器開始出現於生長速度較快且中肋發達的配子體上, 其位置多集中於配子



Figs. 2-13. Morphology of gametophytes of *Cibotium taiwanense*. Figs. 2-10. Young gametophytes. Bar = 50 μm. Figs. 11-13. Mature gametophytes. An, antheridium; Ar, archegonium; Cu, cushion; MC, meristematic cell; Me, meristem; Rh, rhizoid. Bar = 1 mm.

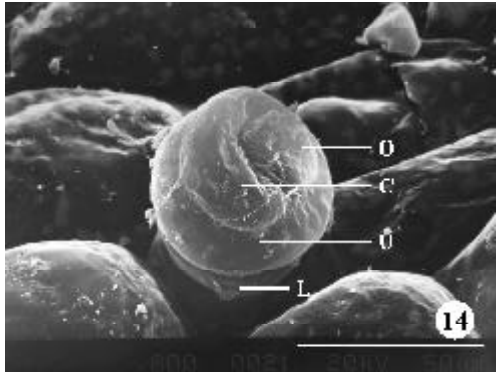


Fig. 14. Antheridium of *Cibotium taiwanense*. The basal cell is at the bottom and is not shown in this photo. Bar = 50 μ m. C, crescent cell; L, lower cell; O, opercular cell; U, upper cell.

體腹面近先端的中肋上(Figs. 11, 13);成熟的藏卵器,由四列頸細胞排列而成,每一列4-7細胞長(Fig. 15);藏卵器的形態與配子體發育時間有關,較早期出現的藏卵器較短,較晚期出現者較長;成熟藏卵器先端細胞會向外張開,游動精子可由中間的管狀空腔進入,與卵子結合。台灣金狗毛蕨在根基旺介質培養條件下,孢子播撒後第4、6週,即可分別觀察到藏精器及藏卵器出現;金狗毛蕨配子器形態及發生位置同台灣金狗毛蕨,但無論藏精器或藏卵器其發育速度均較台灣金狗毛蕨慢2 wk (Table 1)。兩者在孢子播撒後第8週後,雄配子體、雌配子體及兩性配子體三者幾乎同時存在。當孢子播撒14週後,台灣金狗毛蕨的雄配子體寬度均低於2.0 mm,有86.7% (26/30)的雌配子體寬度大於2.0 mm,96.6% (28/29)的兩性配子體寬度介於0.5-3.0 mm間,換言之,大多數雄配子體小於雌配子體,而兩性配子體居於兩者之間;同樣地,金狗毛蕨亦有雌配子體最大,兩性配子體次之,雄配子體最小之趨勢。

在根基旺培養基中,台灣金狗毛蕨與金狗毛蕨的幼孢子體分別於孢子播撒後第12、16週出現,幼孢子體均由配子體腹面藏卵器著生位置長出。幼孢子體的第一片葉子之葉脈多為二次二叉分裂(Fig. 17),少數會呈三次二叉分裂

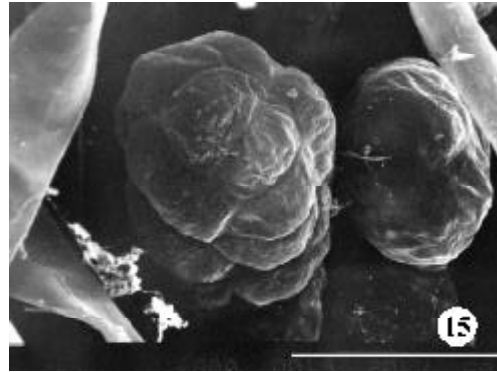


Fig. 15. Archegonia of *Cibotium taiwanense*. Bar = 50 μ m.

(Fig. 18),葉片深裂,偶見一回羽裂之中肋型發生(Fig. 22)。如果在配子體族群密度過高時,則第一片葉子葉脈簡化至一次二叉分裂(Fig. 16)或單脈,第二片葉子似第一片葉子,但體型稍大且具較多次之二叉分裂(Figs. 19, 20)。中肋通常發生於第三或更後期之葉子,然而,偶會出現第三、四片葉子仍維持多次之二叉分裂,最高可達五次二叉分裂(Fig. 21),隨著植株的成熟,後續出現之葉子逐漸增大,葉型與脈型均轉為羽狀並具中肋(Figs. 23-25)。

單列多細胞毛均發生於兩種幼孢子體羽片之羽脈上及葉柄表面(Fig. 26),其先端圓鈍。最先出現之前幾片葉子之毛為透明無色,越成熟之葉子,毛的長度會隨之增長,其顏色漸轉為金黃色且多集中於葉柄基部。

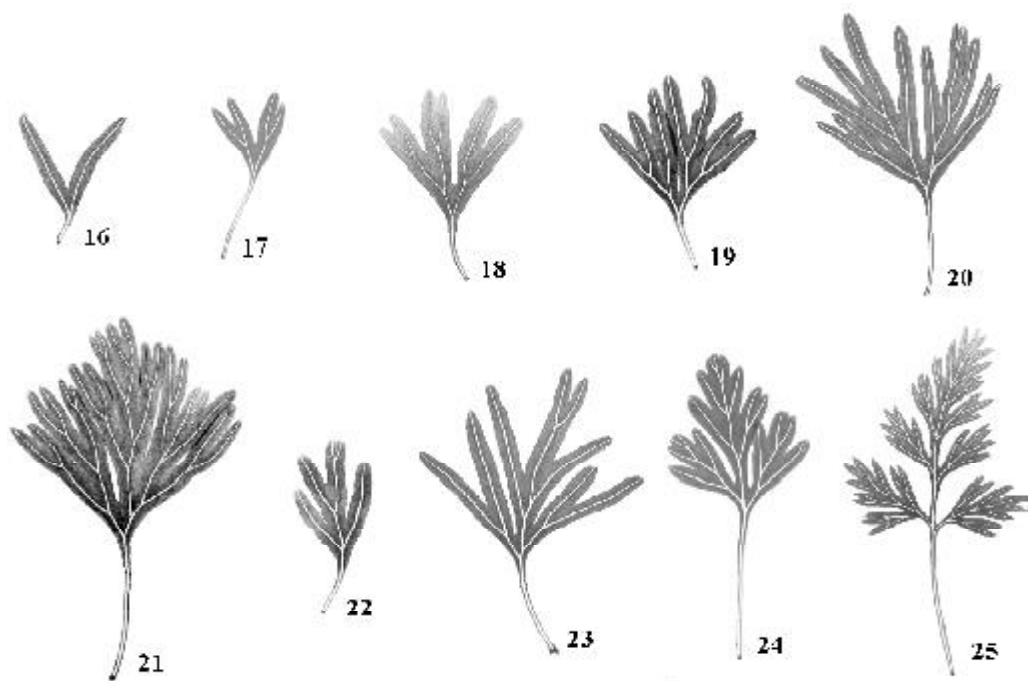
討論

如同大多數較進化之薄囊蕨類一樣,金狗毛蕨、台灣金狗毛蕨每一孢子囊內都有64顆孢子(Holtum and Sen 1961, Gastony 1974)。

Nayar and Kaur (1971)指出蚌殼蕨(亞)科孢子發芽及配子體發育與杪欏(亞)科相同,根據Nayar and Kaur (1971)對同型孢子蕨類發芽型式之定義,金狗毛蕨及台灣金狗毛蕨的發芽型都屬於杪欏型,台灣產杪欏科(Cyatheaceae)物種,亦同屬此一發芽型式;兩物種之配子體發育型式都包括鐵線蕨型及槲蕨型,同樣的配子體發

Table 1. Sexual status (%) and size (mm) of gametophytes of *Cibotium barometz* and *C. taiwanense* of different ages grown in multispore cultures on King-root medium. A, asexual; M, male; F, female; H, hermaphroditic

mm	4 wk				6 wk				8 wk				10 wk				14 wk			
	A	M	F	H	A	M	F	H	A	M	F	H	A	M	F	H	A	M	F	H
<i>Cibotium barometz</i>																				
< 0.5	57	-	-	-	54	-	-	-	20	2	-	-	25	7	1	-	16	20	-	-
0.6-1.0	43	-	-	-	24	7	-	-	18	28	-	-	5	33	-	-	1	29	1	5
1.1-2.0	-	-	-	-	8	7	-	-	5	17	3	-	2	23	2	-	-	13	3	8
2.1-3.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	4	-	-	2	-	-	-	3	-
3.1-4.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
4.1-5.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
> 5.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Total	100	-	-	-	86	14	-	-	43	47	6	4	32	63	5	-	17	62	8	13
<i>C. taiwanense</i>																				
< 0.5	34	10	-	-	26	-	-	-	-	1	-	-	7	6	-	-	8	5	1	1
0.6-1.0	11	25	-	-	7	14	-	-	-	13	-	-	1	17	-	2	1	12	1	8
1.1-2.0	7	13	-	-	5	26	2	-	1	35	4	2	1	23	3	5	1	14	2	14
2.1-3.0	-	-	-	-	5	1	7	-	1	-	16	9	-	1	12	3	-	-	13	6
3.1-4.0	-	-	-	-	2	1	4	-	-	-	15	1	-	-	9	1	-	-	12	-
4.1-5.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	5	-	-	-	-	-
> 5.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	1	-
Total	52	48	-	-	45	42	13	-	2	49	37	12	9	47	33	11	10	31	30	29



Figs. 16-25. Leaves of young sporophytes of *Cibotium taiwanense*. The venation was emphasized by drawing it in by hand. Bar = 1 cm. Figs. 16-21. Midribless leaves. Figs. 22-25. Midrib leaves.

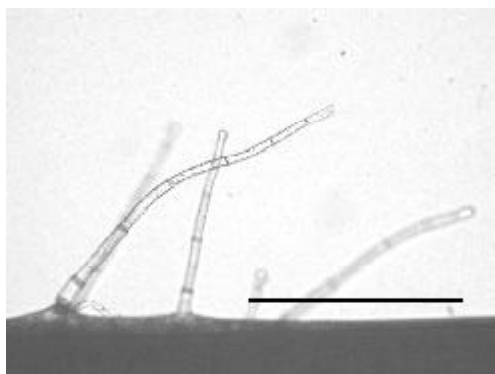


Fig. 26. Uniseriate-multicellular hairs on a petiole of *Cibotium taiwanense*. Bar = 1 mm.

育型亦出現於杪欏科中(Huang et al. 2001)。Stokey (1930)提到蚌殼蕨(亞)科之配子體基部不進行與絲狀體長軸平行分裂的細胞通常只有1個，極少數會達3個之多，本研究中金狗毛蕨及台灣金狗毛蕨配子體基部不進行此種分裂的細胞有1-2個，此一特徵與杪欏科配子體基部不進行此種分裂的細胞通常達3-4個之多有所區別(Stokey 1930, Huang et al. 2001)。

金狗毛蕨與台灣金狗毛蕨和杪欏科若干物種的藏精器，均由5個細胞所組成，其細胞間排列位置亦相同，似乎兩科之間具有某程度的遺傳意義(Stokey 1930)。藏卵器4-7細胞長度較一般杪欏科的4-5個細胞稍微來得長些(Stokey 1930, Momose 1967, Huang et al. 2001)。

如同其它已發表之金狗毛蕨屬配子體的形態報告(Stokey 1930, Momose 1967, Nayar and Kaur 1971)，金狗毛蕨及台灣金狗毛蕨的配子體亦無毛被物出現。兩者之孢子體毛被物均為單列多細胞毛，雖然越成熟之葉片毛被物會隨之增長，但未有鱗片狀毛被物出現。蚌殼蕨科曾被放在杪欏科內，作為一個亞科——蚌殼蕨亞科(Diels 1899)，後來蕨類學家認為兩類群之間存在著許多基本上的區別特徵，而將蚌殼蕨科另立一科(Holttum 1954)，例如前者之配子體無毛，孢子體被毛而無鱗片狀毛(Wu and Ching 1991)；Huang et al. (2001)觀察台灣產杪欏科幼孢子體均被具棍棒狀毛(筆筒樹除外)及鱗片狀毛，這些毛狀物都未出現在金狗毛蕨與台灣金

狗毛蕨之幼孢子體上；此外，台灣產杪欏科鱗片狀毛被物之頂端銳尖，而本研究中此二物種之所有毛被物先端則為圓鈍狀。

蕨類植物幼孢子體在由配子體長出的第一片葉，通常比較簡化，隨著植株的成熟，逐漸長出複雜度漸增的葉子(Kao 1998)。金狗毛蕨與台灣金狗毛蕨之幼孢子體均經由二叉分裂葉逐漸發育成羽狀葉、脈型由二叉分裂發育成中肋型、增加其葉脈回數等三方面，來增加葉子構造的複雜度。大多數金狗毛蕨與台灣金狗毛蕨幼孢子體的第一片葉子，與杪欏科相同，依Wagner(1952)的定義，都屬無中肋型，也是蕨類植物中最常見的一種，然而，偶出現中肋型第一片孢子葉，這種中肋分歧之變異，可能受配子體活力所影響(Wagner 1952)，其發生之機制尚不明確。不過，杪欏科幼孢子體第一片葉子以一次二叉分裂居多(Huang et al. 2001)，而金狗毛蕨與台灣金狗毛蕨則以較複雜的二次二叉分裂居多，一次二叉分裂次之；杪欏科無中肋型最多達三次二叉分裂(Huang et al. 2001)，而金狗毛蕨與台灣金狗毛蕨則可高達五次二叉分裂。

在低溫乾儲存條件下，台灣金狗毛蕨較金狗毛蕨維持較高之孢子活力。台灣金狗毛蕨經過一年的低溫儲藏後，孢子發芽率仍維持100%，而金狗毛蕨經過相同的處理，其孢子發芽率則由新鮮孢子的93%降至50%。成熟孢子具有較大的活力，發芽所需時間較短，而未成熟的孢子活力低，發芽所需時間較長，因此，成熟度可能造成金狗毛蕨與台灣金狗毛蕨新鮮孢子發芽率及發芽時間差異的原因之一；另一方面，孢子活力的保持亦受內在遺傳性質所控制(Hoshizaki and Moran 2001)。造成金狗毛蕨孢子不耐儲存的原因尚待進一步探討。

表1資料顯示金狗毛蕨在第8週有4個兩性配子體，第10週並未記錄到兩性配子體，還有第14週兩性配子體卻較第8週兩性配子體小；另外，臺灣金狗毛蕨然在第6、10週分別有2、1個雄配子體寬度大於2.0 mm，而孢子播撒14 wk後，雄配子體寬度均低於2.0 mm，此等現象可能是逢機取樣造成的誤差。

配子體族群密度的大小，會影響到配子體

的形狀及性狀表現(Cousens 1979, Chiou 1986, Lee et al. 1999, Huang et al. 2001), 本研究顯示, 擁擠的配子體較為狹長且通常為雄性個體, 而分布稀疏的配子體形狀較寬闊, 通常為雌性或兩性; 成熟單性配子體的發生, 可增加異配交配(intergametophytic mating)的發生機會, 因此, 在進行人工繁殖時如妥善控制與運用配子體族群密度, 可提高配子體的受孕率, 加速孢子體的產生。

謝誌

本研究承行政院農業委員會林業試驗所經費補助(90農科-1.3.2-森-G1(1)), 黃倩容小姐在電子顯微鏡拍照的協助, 謹此致謝。

引用文獻

- Chen GC, Lee GW, Yang RS. 1991.** Biological electron microscopy. Taipei: Precision Instrument Center Development. 266 p. [in Chinese].
- Chiou WL. 1986.** The gametophytes and juvenile sporophytes of *Woodwardia orientalis* Sw. var. *formosana* Rosenst. Yushania 3:7-13. [in Chinese with English summary].
- Cousens ML. 1979.** Gametophyte ontogeny, sex expression, and genetic load as measures of population divergence in *Blechnum spicant*. Am J Bot 66:116-32.
- DeVol C. 1975.** Dicksoniaceae. In: Li HL, Liu TS, Huang TC, DeVol CE, editors. Flora of Taiwan I. Taipei: Epoch. p 131-3.
- DeVol C, Shieh WC. 1994.** Dicksoniaceae. In: Editorial Committee of the Flora of Taiwan, editors. Flora of Taiwan I (2nd ed.). Taipei: Editorial Committee of the Flora of Taiwan. p 140-3.
- Diels L. 1899.** Cyatheaceae. Die Natürlichen Pflanzen Familien 1: 113-39. [in German].
- Gastony GJ. 1974.** Spore morphology in the Cyatheaceae. I. The perine and sporangial capacity: general considerations. Am J Bot 61: 672-80.
- Holtum RE. 1954.** A revised flora of Malaya. Vol. II. Ferns of Malaya. Singapore: Government Printing Office. 643 p.
- Holtum RE, Sen U. 1961.** Morphology and classification of the tree ferns. Phytomorphology 11:406-20.
- Hoshizaki BJ, Moran RC. 2001.** Fern grower's manual (revised and expanded edition). Portland (OR): Timber Press. p 72-4.
- Huang YM, Chiou WL, Lee PH. 2001.** Morphology of the gametophytes and young sporophytes of Cyatheaceae native to Taiwan. Taiwania 46:274-83.
- Kao MF. 1998.** A study on the relationship between venation pattern and systematic evolution of ferns in Taiwan [master's thesis]. Taipei: Natl Taiwan Univ. 81 p. [in Chinese with English summary].
- Kuo CM. 1985.** Taxonomy and phytogeography of Taiwanese Pteridophytes. Taiwania 30: 5-99.
- Lee PH, Ying SS, Chiou WL. 1999.** Morphogenesis of gametophytes and juvenile sporophytes of *Cyathea podophylla* (Hook.) Copel. J Exp For Natl Taiwan Univ. 13:193-202. [in Chinese with English summary].
- Momose S. 1967.** Prothallia of the Japanese ferns (Filicales). Tokyo: Univ Tokyo Press. 627 p. [in Japanese].
- Nayar BK, Kaur S. 1971.** Gametophytes of homosporous ferns. Bot Rev 37: 296-396.
- Stokey AG. 1930.** Prothallia of the Cyatheaceae. Bot Gaz 90:1-45.
- Tryon A, Lugardon B. 1990.** Spores of the Pteridophyta. New York: Springer-Verlag. 648 p.
- Wagner HW Jr. 1952.** Types of folia dichotomy in living ferns. Am J Bot 39:578-92.
- Wu S, Ching R. 1991.** Fern families and genera of China. Beijing: Science Press. 630 p. [in Chinese].