

文章编号: 1674-7054(2018)01-0123-06

凤尾蕨属植物的分类学研究进展

杨东梅¹, 王佳玫¹, 王小娇¹, 王发国²

(1. 海南大学 热带农林学院 园艺学院, 海口 570228;

2. 中国科学院 华南植物园/广东省应用植物学重点实验室, 广州 510650)

摘要: 凤尾蕨属(*Pteris* L.) 隶属于凤尾蕨科(Pteridaceae)。由于自然杂交和多倍化的频繁发生, 凤尾蕨属拥有多个复合群, 属内种间界限模糊, 部分类群孢子体形态极为相似。该属的分类学研究主要经历了经典分类学、微观形态学、细胞学、分子系统学4个阶段。由于叶脉联结的不稳定性, 经典分类学阶段主要以叶脉联结的情况作为该属等级划分的首要依据; 微观形态学阶段发现, 孢子表面纹饰有助于揭示该属的种间关系, 而气孔器类型则是该属区别于其他属的有效依据; 细胞学阶段揭示, 该属主要的生殖方式为有性生殖和无融合生殖, 而且该属存在多个复合群; 分子系统学阶段进一步揭示该属具有复杂的种间关系, 目前正逐步对该属复合群展开研究, 主要集中在条纹凤尾蕨复合群(*P. cadieri* complex)和傅氏凤尾蕨复合群(*P. fauriei* complex)上, 其研究范围尚有待扩大。理清复合群的起源问题和成员间的关系不仅有助于解决该属的分类学问题, 还有助于推动该属物种起源与分化规律的研究。

关键词: 凤尾蕨属; 经典分类学; 微观形态学; 细胞学; 分子系统学

中图分类号: Q 949

文献标志码: A

DOI: 10.15886/j.cnki.rdsxb.2018.01.016

凤尾蕨属(*Pteris* L.) 隶属于凤尾蕨科(Pteridaceae), 于1753年由林奈在其著作《植物种志》中正式以*P. longifolia* L. 为模式种建立^[1]。*Pteris* 来自希腊语 *Pteryx*, 意指本属植物叶片多为羽状。该属为蕨类植物中种类最多的属之一, 全世界大约有300种, 广泛分布在世界热带、亚热带和温带地区, 南达新西兰、澳大利亚(Tasmania)及南非洲, 北至日本、韩国、美国及地中海地区^[2]。美洲产55种^[3]; 印度地区产50种7亚种^[4]; 中国为凤尾蕨属植物的分布中心之一, 《中国植物志》记载的有66种, 主要分布于华南和西南地区, 少数种类可达华东及秦岭南坡^[5]。凤尾蕨属的主要特征为^[6]: 根状茎被鳞片; 孢子囊群线形, 着生于叶缘内联结的小脉上, 沿叶缘连续延伸; 囊群盖线形, 干膜质, 由变质的反折的叶边组成; 孢子多为四面型, 具三裂缝。染色体基数常为 $x = 29$ 。由于自然杂交和多倍化的频繁发生, 凤尾蕨属不仅种类多, 而且种间界限模糊, 部分类群孢子体形态极为相似, 一直被蕨类植物学家视为分类难度较大的类群^[3, 5-9]。自凤尾蕨属建立以来, 众多学者逐步对其展开了分类学研究。凤尾蕨属的分类学研究主要经历了经典分类学、微观形态学、细胞学、分子系统学4个阶段。笔者从4个方面阐述凤尾蕨属的分类学研究进展, 为该属分类学的进一步研究提供参考。

1 经典分类学阶段

经典分类学阶段主要利用凤尾蕨属植物的孢子体形态特征对该属进行属下等级的划分。在这一阶段, 叶脉的联结情况长期作为凤尾蕨属及属下等级划分的首要依据。Presl^[10] 根据叶脉的分离或网结程度, 将凤尾蕨属所包含的种类分成3个属, 分别是 *Pteris*, *Campteris*, *Litobrochia*。*Pteris* 的叶脉不联结, *Campteris* 的叶脉联结, 并在羽轴两侧各形成一系列网眼, *Litobrochia* 的叶脉联结情况最复杂多样。*Christensen*^[11] 同样根据叶脉的联结情况, 将凤尾蕨属分成3个亚属: *Eupteris*, *Campteria* 和 *Lithobrochia*。

收稿日期: 2017-10-02

修回日期: 2017-11-09

基金项目: 国家自然科学基金项目(31360042)

作者简介: 杨东梅(1983-), 女, 博士, 讲师。研究方向: 植物分类学、植物资源学。E-mail: ydm5711@126.com

但叶脉的联结情况不稳定。Christensen^[2]意识到叶脉的联结情况仅可作为种的区分标准,而不适于更高的分类阶元。Walker^[3]认为 Christensen 对凤尾蕨属所作的属下等级的划分具有一定的应用价值,但同时指出那是一种人为的划分方式,因为在狭眼凤尾蕨 *P. biautita* L. 中作为划分标准的叶脉联结情况是不稳定的。不过, Walker 并没有提出新的属下等级划分标准。Shieh^[4]也认为叶脉的特征不稳定,不适宜作为凤尾蕨属属下等级划分的首要依据,而改用叶片的分枝方式,结合鳞片、叶片是否为二型、羽片边缘是否有锯齿及假脉的有无等形态特征,对其所研究的凤尾蕨属植物进行属下等级的划分。他根据叶的分枝方式,将所研究的凤尾蕨属植物分为 2 个亚属: *Pteris* (叶片一回或二回羽状分裂) 和 *Tripodiopsis* (叶三轴分枝,每一小分枝为二回羽状分裂)。在此基础上,根据假脉的有无、鳞片的形状和颜色、叶脉是否联结等,再细分成组、亚组。同样地, Tryon 和 Tryon^[5]并没有以叶脉的联结情况为首要依据来进行凤尾蕨属属下等级的划分,而是结合了叶片的形态结构,将产于热带美洲的凤尾蕨属植物分成 6 个组。

但是,仍有学者支持以叶脉的联结情况作为凤尾蕨属属下等级划分的重要依据,尽管他们已经意识到叶脉联结情况的不稳定性。我国学者秦仁昌和吴兆洪^[3]以叶脉的联结情况为首要依据,将凤尾蕨属分成 3 组: 凤尾蕨组 *Section Pteris* (叶脉分离,羽片从不篦齿状羽裂); 篦形凤尾蕨组 *Section Quadriauricula* Ching (叶脉分离,羽片篦齿状羽裂); 网眼凤尾蕨组 *Section Campteria* (Presl) Ching (叶脉网结,沿羽轴或裂片主脉两侧形成 1 行或多行狭长网眼,其余特征似 *Section Quadriauricula* Ching)。Jesudass 等^[4]认为对于蕨类植物而言,叶脉类型是非常有效的分类手段。他们详细描述了 15 种凤尾蕨科植物的脉序特征,并给出了识别凤尾蕨属植物的脉序特征检索表。由此可见,叶脉的联结情况在凤尾蕨属属下等级的划分中仍然占有一席之地。

近 10 年,我国学者在对凤尾蕨属植物进行分类修订时,没有跟随前人把叶脉联结情况作为凤尾蕨属属下等级划分的首要依据,而是结合叶分枝情况、羽片类型,对凤尾蕨属植物进行属下等级的划分。如朱维明等^[3]、宋晓卿和陆树刚^[6]对云南产凤尾蕨属植物进行分类修订时,根据羽片类型,把云南产凤尾蕨属植物分成 2 组: 凤尾蕨组 *Section Pteris* 与 篦形凤尾蕨组 *Section Quadriauricula* Ching。把《中国植物志》中属于网眼凤尾蕨组 *Section Campteria* (Presl) Ching 的种类并入篦形凤尾蕨组 *Section Quadriauricula* Ching,然后再根据叶分枝情况及叶脉联结情况进行分类。杨东梅^[7]根据叶分枝情况,将中国产凤尾蕨属植物分成凤尾蕨组 *Section Pteris* 和三叉凤尾蕨组 *Section Tripodiopsis* (Shieh) D. M. Yang & F. W. Xing,然后根据羽片类型、叶脉联结情况进行组下等级划分。

综上所述,自凤尾蕨属建立以来,叶脉联结的不稳定性给该属属下等级的划分带来了很多困难和争议。而且以叶脉为代表,凤尾蕨属的宏观形态多变,这同时也意味着凤尾蕨属具有复杂的起源途径。

2 微观形态学阶段

微观形态学阶段主要通过孢子形态、叶表皮形态这 2 方面微观形态特征对凤尾蕨属进行属下等级的划分及种间关系的探讨。

蕨类植物的孢子具有相对稳定且保守的结构^[8],其孢子形态在蕨类植物的分类学研究中具有较高的价值。我国学者先后利用光镜、扫描电镜对凤尾蕨属植物的孢子形态进行研究观察。早期有张玉龙等^[7]利用光镜观察了该属 51 种植物的孢子形态。根据外壁赤道环的有无及外壁纹饰是否形成念珠状或带状纹饰环,他们把凤尾蕨属孢子分成 3 组: (1) 孢子外壁不具赤道环; (2) 孢子外壁具 1 条赤道环; (3) 孢子外壁具 1 条赤道环,且由于外壁纹饰在孢子赤道附近排列较整齐,因而孢子还具有 1~2 条念珠状或带状的赤道纹饰环。同期,黄增泉^[9]利用光镜对台湾产的 25 种凤尾蕨属植物进行孢粉学研究,研究结果记述在《Spore Flora of Taiwan》一书中。后来,扫描电镜由于可以更清楚地观察到孢子的立体形态和孢子表面的纹饰结构,而被广泛地用到蕨类植物的孢粉学研究中。戴锡玲等^[9]利用扫描电镜对中国凤尾蕨属 29 种 4 变种的孢子进行了观察。他们认为凤尾蕨属植物孢子形态稳定,种间差异明显,可根据赤道环、近极脊及远极脊的有无,把凤尾蕨属植物分成 4 组,但该属的孢子形态特征与孢子体形态特征之间没有相关性。丁明艳^[10]也发现类似的情况,作者根据赤道环、近极脊和远极脊的情况把凤尾蕨属的孢子分为 4 种类型,但发现根据孢子形态划分的类型与根据孢子体形态划分的组之间没有相关性,并从孢粉学的角度探讨了

该属某些形态相似种的亲缘关系,并发现条纹凤尾蕨 *P. cadieri* Christ、海南凤尾蕨 *P. hannanensis* Ching 和林下凤尾蕨 *P. grevilleana* Wall. ex J. Agardh 除了孢子体形态相似,三者的孢子表面纹饰也相似,均不具赤道环,裂缝无边缘,表面具相同的均匀的带刺的瘤状纹饰。因此,丁明艳认为海南凤尾蕨作为变种处理不恰当,并推断三者可能为杂交复合群。杨东梅^[9]研究发现,在属的水平上,凤尾蕨属的孢子形态比较稳定,个别种的孢子具有独特的表面纹饰,可作为区别于其他种的分类学依据,而且某些孢子体形态相近的种,其孢子形态也比较相似。如孢子体形态相似的傅氏凤尾蕨 *P. fauriei* Hieron 与硕大凤尾蕨 *P. majestica* Ching ex Ching et S. H. Wu,两者的孢子形态特征重叠明显,而且硕大凤尾蕨的孢子形状、表面纹饰多变,暗示其可能是杂种起源。丁明艳^[9]和杨东梅^[9]的研究结果表明,孢粉学证据,尤其是孢子表面纹饰,有助于揭示凤尾蕨属的种间关系,可用于探讨某些形态相似种的亲缘关系。

凤尾蕨属植物的叶表皮形态也有一定的分类学价值。国内外学者对凤尾蕨属叶表皮的研究主要集中在气孔器类型和叶表皮细胞形状等特征上。Lee 和 Oh^[24]对韩国凤尾蕨科 11 属植物进行叶表皮模式和叶表皮形态的研究,发现凤尾蕨属自成一组,以其副卫细胞大多呈环形围绕保卫细胞区别于其他属。Graciano^[21]对巴西 Rio Doce State Park 的凤尾蕨科 4 属植物的叶片进行解剖学研究,发现该属植物的叶柄具 1 个分生中柱,叶表皮细胞仅 1 层,气孔器类型为极细胞型,异细胞在叶片边缘处明显增加,从而有别于其他 3 个属。Jesudass 等^[22]对印度南部高止山 15 种凤尾蕨属植物的叶表皮形态进行研究,发现气孔的特征对于凤尾蕨属植物而言不适宜作为区分种的标准,但对于识别变种、特殊的种或复合群非常有价值。Chuang 和 Liu^[23]对台湾的 20 种凤尾蕨属植物的叶表皮特征进行研究,发现凤尾蕨属的气孔器类型以不规则型和极细胞型为主,生境差异对叶表皮特征影响很小,叶表皮特征在种的水平上具有很高的恒定性。杨东梅等^[24]对中国凤尾蕨属 44 个分类群进行了叶表皮形态学研究,研究表明在属和种的水平,该属的气孔器类型均具有较高的稳定性,大部分种类以极细胞型和腋下细胞型为主,而且气孔器密度、面积、长宽比这 3 个定量特征在属和种的水平上稳定性都较差,因此不具有分类学价值。以上研究结果表明,叶表皮形态,尤其是气孔器类型,可作为区分凤尾蕨属与其他属的有效依据之一,但不适用于区分种,因为该属植物都拥有相似的气孔器类型。

3 细胞学阶段

凤尾蕨属细胞学方面的研究始于 1950 年^[25],Manton 精确测定了营无融合生殖的欧洲凤尾蕨 *P. cretica* L. 的染色体数为 $2n = 58$,并推断凤尾蕨属的染色体基数可能为 29。后来,有关凤尾蕨属细胞学方面的研究范围不断扩大,层次也不断加深,逐步从简单的染色体计数深入到利用细胞学手段探讨该属种间的亲缘关系和起源问题。Walker^[5, 26-27]从细胞学方面探讨了该属的进化问题,发现了 1 个杂种峰群 *P. multiaurita* - *P. quadriaurita*。同时在 Walker 研究的 82 种凤尾蕨属植物中,大约有 55% 的种类为多倍体,54 种为有性生殖,其余 28 种为无融合生殖。并且 Walker 建议把遗传关系相近且具有过渡形态特征的种类作为复合群 (complex) 处理^[5]。在结合形态学证据的前提下,Verma 和 Khullar^[28]探讨了产于喜马拉雅山脉西部的营无融合生殖的欧洲凤尾蕨的 2 个细胞型 ($2x, 3x$) 的起源问题。他们认为营无融合生殖的二倍体可能来源于以前的有性生殖个体,并且是无融合生殖三倍体个体的父本。Jha 和 Sinha^[29]对某些凤尾蕨属植物的杂交相容性研究时发现,欧洲凤尾蕨可与 *P. pellucida* Presl. var. *stenophylla* 结合形成杂交种, *P. pellucens* Agardh 可与剑叶凤尾蕨 *P. ensiformis* Burm., *P. quadriaurita* Retz., *P. biaurita* Hook. 结合形成杂交种,从中推测出不同种间的亲缘关系。Khare^[30]对蜈蚣草 *P. vittata* L. 进行详细的细胞学研究时发现,蜈蚣草为一复合群,包含了二倍体至六倍体的 5 个细胞型:二倍体和四倍体是正常分裂的有性生殖个体,而其他细胞型为自然条件下不同基因个体杂交产生的杂交种。

我国学者在凤尾蕨属细胞学方面的研究起步较晚,而且所涉及的种类较少。裴佩熹^[31]观察到刺齿半边旗 *P. dispar* Kunze 染色体基数为 $x = 29$ 。王中仁^[32]报道了 8 种国产凤尾蕨属植物的细胞学研究结果。台湾学者 Huang 等^[33]利用细胞学手段对孢子体形态极为相似的傅氏凤尾蕨及其变种小傅氏凤尾蕨 *P. fauriei* var. *minor* Hieron 进行了比较。研究发现,傅氏凤尾蕨为三倍体,营无融合生殖,而小傅氏凤尾蕨为二倍体,营有性生殖。台湾学者 Chao 等^[34]总结了本属 106 种植物,发现约有 40% 的种类仅具有二

倍体,38% 的种类具有多倍体,其余 28% 种既有二倍体也有多倍体,并确定有 48 种为有性生殖,33 种为无融合生殖,13 种能够通过 2 种途径繁殖。

细胞学的研究表明,有性生殖和无融合生殖均为凤尾蕨属植物主要的生殖方式,而且由于自然杂交和多倍化的频繁发生,凤尾蕨属种间关系、种内关系复杂,存在多个复合群。

4 分子系统学阶段

和凤尾蕨科下的分子系统学研究相比,凤尾蕨属下的分子系统学研究起步较晚^[63],就我国凤尾蕨属植物而言,李春香等^[64]首次对中国产凤尾蕨属植物进行了分子系统学方面的研究。研究发现,被选取的 18 种凤尾蕨属植物都来自一单系群,蜈蚣草自成 1 支,所以推测蜈蚣草分化得较早;剑叶凤尾蕨、爪哇凤尾蕨 *P. venusta* Kunze、西南凤尾蕨 *P. wallichiana* J. Agardh、狭叶凤尾蕨 *P. henryi* Christ 和井栏边草 *P. multifida* Poir. 组成另外一支,其中前两者的关系较近,后两者的关系较密切;其他种组成第 3 支;来自不同居群的西南凤尾蕨的 trnL-F 间隔序列长度不一,但是来自野生和栽培的狭眼凤尾蕨的 trnL-F 间隔序列长度却完全一样。台湾学者 Chao 等^[67]通过孢粉学、细胞学、繁殖生物学等证据推断条纹凤尾蕨和林下凤尾蕨都是杂交起源,两者拥有共同的祖先,但产生自不同的杂交途径。该团队^[68]又利用核基因片段 *PgiC* 和叶绿体基因间隔区 *atpB-rbcL* 及叶绿体基因 *rbcL* 研究条纹凤尾蕨复合群的起源问题,研究表明,该复合群存在复杂的网状进化关系,使得该复合群植物具有多样的形态。Jaruwattanaphan^[69]利用核基因片段 *gapCP* 和叶绿体基因片段 *rbcL*, *trnV-trnM* 构建欧洲凤尾蕨的系统发育关系,并结合其他证据探讨该种的多倍化起源。张良^[65]首次在全球范围内取样,运用了 6 个叶绿体基因片段,对凤尾蕨属植物进行了较为全面的分子系统学研究,重新构建了凤尾蕨属及其邻近属的分子系统发育关系,并探讨了凤尾蕨属几个主要复合群的种间关系及起源问题。王佳玫^[66]利用 3 个叶绿体基因片段,结合地理分布、孢子形态、叶表皮形态等证据,对傅氏凤尾蕨复合群进行了研究。研究结果支持线裂凤尾蕨是一独立的种,建议把百越凤尾蕨与傅氏凤尾蕨的异名处理,推断硕大凤尾蕨可能是杂交起源。

可见,分子系统学证据进一步表明凤尾蕨属具有复杂的种间关系;合理利用叶绿体基因片段和核基因片段,有助于理清复合群的起源问题和成员间的网状进化关系。

5 展 望

蕨类植物常在自然状态下进行杂交。自然杂交的后代由于具有不同的基因组,即其染色体的同源性较低,在减数分裂时不能形成正常的配子体,所以杂交后代往往不育。即便杂交后代可育,也会因为染色体的同源性低,容易导致杂种衰退。多倍化指产生多倍体的过程,一般包括同源多倍体和异源多倍体^[41-42]。多倍化不仅可以使杂交后代染色体加倍,使其染色体在减数分裂时可以正常配对,从而避免杂种衰退,还可以丰富物种的基因库,因为亲本基因在形成合子时,往往发生基因重组或基因突变。蕨类植物的多倍化比例在植物界中最高^[43-44]。多倍化在蕨类植物的物种多样性形成中具有重要意义,加速了蕨类植物物种的进化,带来了丰富的遗传变异^[45-46]。

杂交和多倍化往往导致多倍体复合群的出现。蕨类植物中同一复合群成员间的孢子体形态虽然有所区别,常常因此被鉴定为不同的物种,但整体上却具有明显的连续性与过渡性^[67, 47]。因此,复合群的产生给蕨类植物的分类带来了新的挑战。只有弄清复合群成员间的亲缘关系,才能明确其分类学位置。分子生物学的发展推动了蕨类植物复合群的研究。近年来有关蕨类植物复合群的研究主要集中在铁角蕨属 (*Asplenium* L.) 上^[47-48],如常艳芬等^[47]利用若干个叶绿体基因和 1 个能同时反映双亲遗传物质来源的单拷贝核基因 *pgiC*,以及比较形态学、孢粉测量和流式细胞分析基因组值等方法对倒挂铁角蕨复合体类群 (*Asplenium normale* complex) 进行了研究。研究发现,倒挂铁角蕨复合体种是一个由支持率较高的 6 个分支组成的单系类群,组成该类群的分支间存在异源多倍化的网状进化关系。

铁角蕨属与凤尾蕨属皆为蕨类植物中种类丰富的大属^[45, 47-48]。与铁角蕨属相似,部分凤尾蕨属植物具有较高的多倍化水平,如欧洲凤尾蕨和蜈蚣草^[25, 30, 32, 49]。尽管凤尾蕨属中具有较多的多倍体复合群,迄今为止,对杂交、多倍化与凤尾蕨属物种多样性形成的关系还知之甚少。近 10 多年来的研究集中

在条纹凤尾蕨复合群(*P. cadieri* complex)和傅氏凤尾蕨复合群(*P. fauriei* complex)上^[33, 36, 37, 40, 50]。凤尾蕨属中还有众多多倍体复合群有待研究。理清复合群的起源问题和成员间的关系不仅有助于解决分类学问题,还有助于推动凤尾蕨属物种起源与分化规律的研究。

参考文献:

- [1] Linnaeus C. Species Plantarum in Stockholm [M]. [S. l.]: [S. n.], 1753: 1073–1077.
- [2] Tryon R M, Tryon A F. Ferns and Allied Plants with Special Reference to Tropical America [M]. New York: Springer – Verlag New York Inc., 1982: 332–341.
- [3] Fraser-Jenkins C R. Pteridaceae Taxonomic Revision of Three Hundred Indian Subcontinental Pteridophytes with a Revised Census-List [M]. Dehra Dun (India): Bishen Singh Mahendra Pal Singh, 2008: 113–118.
- [4] 邢公侠, 林尤兴, 吴兆洪, 等. 中国植物志(第三卷 第一册) [M]. 北京: 科学出版社, 1990: 10–88.
- [5] Walker T G. Cytology and evolution in the fern genus *Pteris* L. [J]. Evolution, 1962, 16(1): 27–43.
- [6] Shieh W C. A synopsis of the fern genus *Pteris* in Japan, Pyukyu, and Taiwan [J]. Bot. Mag. Tokyo, 1966, 79: 283–292.
- [7] 丁明艳. 蕨科与凤尾蕨科的系统学研究及篦形凤尾蕨组的分类修订 [D]. 广州: 中山大学, 2006.
- [8] 宋晓卿, 陆树刚. 云南产凤尾蕨属植物(凤尾蕨科)的新修订 [J]. 广西植物, 2010, 30: 451–454.
- [9] 杨东梅. 中国凤尾蕨属(凤尾蕨科)的系统分类学研究 [D]. 广州: 中国科学院华南植物园, 2011.
- [10] Presl C. Tentamen Pteridographiae [M]. Prague: Theophilus Haase, 1836.
- [11] Christensen C. Index Filicum: Sive Enumeratio Omnium Generum Specierumque Filicum et Hydropteridum [M]. Copenhagen: H. Hagerup, 1906.
- [12] Christensen C. Index Filicum – Supplementum Tertium (1917 – 1933) [M]. Copenhagen: H. Hagerup, 1934.
- [13] 秦仁昌, 吴兆洪. 我国凤尾蕨属植物资料 [J]. 中国科学院华南植物研究所集刊, 1983, 1: 1–16.
- [14] Jesudass L, Manickam V, Gopalakrishnan S. Venation pattern of the family Pteridaceae of the Western Ghats, South India [J]. Acta Bot. Indica, 1998, 26: 143–148.
- [15] 朱维明, 张光飞, 陆树刚, 等. 云南植物志(第二十卷) [M]. 北京: 科学出版社, 2006: 241–268.
- [16] 陈晓端, 周云龙, 常崇艳, 等. 中国3种重点保护蕨类植物孢子的扫描电镜观察 [J]. 北京师范大学学报(自然科学版), 2002(2): 250–254.
- [17] 张玉龙, 席以珍, 张金谈. 中国蕨类植物孢子形态 [M]. 北京: 科学出版社, 1976.
- [18] Huang T C. Spore Flora of Taiwan [M]. Taipei: Meitai Color Print Co. Ltd, 1981.
- [19] 戴锡玲, 王全喜, 于晶等. 中国蕨类植物孢子形态的研究VI. 凤尾蕨科 [J]. 云南植物研究, 2005, 27(5): 489–500.
- [20] Lee C S, Oh Y C. A taxonomic study of Korean Pteridaceae on the morphology of leaf epidermis [J]. Korean J. Pl. Taxon, 1988, 18: 275–290.
- [21] Gracano D, Azevedo A A, Prado J. Leaf anatomy of Pteridaceae species from Rio Doce State Park (PERD)–MG [J]. Revista Brasileira de Botanica, 2001, 24: 333–347.
- [22] Jesudass L, Manickam V, Gopalakrishnan S, et al. Epidermal studies in the genus *Pteris* (Pteridaceae: Pteridophyta) from the Western Ghats, South India [J]. Indian Fern Journal, 2001, 18: 55–66.
- [23] Chuang Y Y, Liu H Y. Leaf epidermal morphology and its systematic implications in Taiwan Pteridaceae [J]. Taiwania, 2003, 48: 60–71.
- [24] 杨东梅, 何蓉蓉, 邢福武, 等. 中国凤尾蕨属(凤尾蕨科)的孢粉学与叶表皮形态学研究 [J]. 广西植物, 2013, 33(1): 1–19.
- [25] Manton I. Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta [M]. Cambridge [England]: Cambridge University Press, 1950.
- [26] Walker T G. Hybridization in some species of *Pteris* L. [J]. Evolution, 1958, 12: 82–92.
- [27] Walker T G. The *Pteris quadriaurita* complex in Ceylon [J]. Kew Bulletin, 1960, 14: 321–332.
- [28] Verma S C, Khullar S P. Cytogenetics of the western Himalayan *Pteris cretica* complex [J]. Annals of Botany, 1965, 29: 673–681.
- [29] Jha J, Sinha B M B. Cross-compatibility studies in some taxa of the genus *Pteris* [J]. Indian Fern Journal, 1988, 5: 92–103.
- [30] Khare P. Studies in *Pteris vittata* [J]. Indian Fern Journal, 1995, 12: 43–50.
- [31] 裴佩熹. 中国蕨类植物染色体数目的观察 [J]. 植物分类学报, 1981, 19: 451–455.
- [32] 王中仁. 中国凤尾蕨属细胞学的初步研究 [J]. 植物分类学报, 1989, 27: 421–438.
- [33] Huang Y M, Chou H M, Hsieh T H, et al. Cryptic characteristics distinguish diploid and triploid varieties of *Pteris fauriei* (Pteridaceae) [J]. Canadian Journal of Botany, 2006, 84: 261–268.
- [34] Chao Y S, Liu H Y, Huang Y M, et al. Polyploidy and speciation in *Pteris* (Pteridaceae) [J]. Journal of Botany Studies,

- 2012, 1–7.
- [5] 张良. 凤尾蕨属的分子系统学研究 [D]. 成都: 中国科学院成都生物研究所, 2013.
- [6] Li C X, Lu S G, Yang Q. Phylogenetics of *Pteris* (Pteridaceae) from China based on the chloroplast *trnL-F* intergenic space sequences [J]. Journal of Genetics and Molecular Biology, 2004, 15(1): 58–63.
- [7] Chao Y S, Liu H Y, Huang Y M, et al. Reproductive traits of *Pteris cadieri* and *P. grevilleana* in Taiwan: Implications for their hybrid origin [J]. Botanical Studies, 2010, 51(2): 209–216.
- [8] Chao Y S, Dong S Y, Chiang Y C, et al. Extreme multiple reticulate origins of the *Pteris cadieri* complex (Pteridaceae) [J]. Int. J. Mol. Sci., 2012, 13(4): 4523–4544.
- [9] Jaruwattanaphan T, Matsumoto S, Watano Y. Reconstructing Hybrid Speciation Events in the *Pteris cretica* Group (Pteridaceae) in Japan and Adjacent Regions [J]. Systematic Botany, 2013, 38(1): 15–27.
- [10] 王佳玫. 傅氏凤尾蕨复合体的亲缘关系研究 [D]. 海口: 海南大学, 2016.
- [11] Jackson R C. Evolution and systematic significance of polyploidy [J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1976, 7: 209.
- [12] 洪德元. 植物细胞分类学 [M]. 北京: 科学出版社, 1990.
- [13] 王任翔, 陆树刚, 邓晰朝. 中国蕨类植物细胞分类学研究概况 [J]. 植物分类学报, 2007, 45: 98–111.
- [14] Wood T E, Takebayashi N, Baker M S, et al. The frequency of polyploidy speciation in vascular plants [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 2009, 106: 13875–13879.
- [15] Grant V. Plant Speciation [M]. New York: Columbia University Press, 1981.
- [16] Rieseberg L H, Willis J H. Plant speciation [J]. Science, 2007, 317: 910–914.
- [17] Chang Y F, Li J, Lu S G, et al. Species diversity and reticulate evolution in the *Asplenium normale* complex (Aspleniaceae) in China and adjacent areas [J]. Taxon, 2013, 62: 673–687.
- [18] Schneider H, Navarrogomez A, Russell S J, et al. Exploring the utility of three nuclear regions to reconstruct reticulate evolution in the fern genus *Asplenium* [J]. Journal of Systematics and Evolution, 2013, 51(2): 142–153.
- [19] Khare P, Kaur S. Intraspecific polyploidy in *Pteris vittata* Linn. [J]. Cytologia, 1983, 48(1): 21–25.
- [10] Huang Y M, Chou H M, Wang J C, et al. The distribution and habitats of the *Pteris fauriei* complex in Taiwan [J]. Taiwan-ia, 2007, 52(1): 49–58.

Research Advances in Taxonomy of *Pteris*

YANG Dongmei¹, WANG Jiamei¹, WANG Xiaojiao¹, WANG Faguo²

(1. College of Horticulture, Institute of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University, Haikou 570228, China; 2. Guangdong Key Laboratory of Applied Botany, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: Due to hybridization and polyploidization, a number of complexes occur in *Pteris* (Pteridaceae) and some speceis in *Pteris* are highly similar in morphology. The history of taxonomy in *Pteris* can be divided into four parts: classical taxonomy, micromorphology, cytology and molecular systematics. In classical taxonomy, it was controversial that anastomosing veins should be the primary basis for classification of *Pteris* because veins were not always anastomosing in some *Pteris* species. In micromorphology, ornamentation of spores was found valuable to clarify genetic relationships in *Pteris*, and stomatal types were useful to distinguish *Pteris* from other genera. In cytology, sexual reproduction and apomixes were found to be the main reproduction styles in *Pteris*, and quite a few complexes were also found. *Studies* in molecular systematics helped a lot to clarify complicate relationships in some *Pteris* complexes, such as *P. cadieri* complex and *P. fauriei* complex. More complexes in *Pteris* need to be studied, which should focus on the origins of complexes and the genetic relationships of members in complexes. The study of complexes could improve the study on the origin and evolution of species in *Pteris* and clear up some taxonomic confusion in *Pteris*.

Keywords: *Pteris*; classical taxonomy; micromorphology; cytology; molecular systematic

(责任编辑: 钟云芳)