

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201803053

引文格式: 王小娇, 王佳玫, 杨东梅, 等. 傅氏凤尾蕨复合群的分子系统学研究 [J]. 广西植物, 2019, 39(5): 581–589.

WANG XJ, WANG JM, YANG DM, et al. Molecular systematics study on *Pteris fauriei* complex (Pteridaceae) [J]. *Guihaia*, 2019, 39(5):581–589.

傅氏凤尾蕨复合群的分子系统学研究

王小娇¹, 王佳玫¹, 杨东梅^{1*}, 王发国², 陈红锋², 郎月婷¹

(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: 杂交和多倍化是蕨类植物物种形成的主要机制, 往往导致多倍体复合群的出现。同一复合群的成员在形态上具有明显的连续性与过渡性, 复合群内部往往存在复杂的亲缘关系, 给分类带来很大困难。傅氏凤尾蕨复合群是凤尾蕨属中分类学问题最为突出的复合群之一, 成员间仅以植株的高度、羽片的大小、裂片间隙的大小、裂片先端的形状或孢子囊群的长短等细小的特征相区别。为确定该复合群某些成员的分类学位置, 并理清成员间的亲缘关系, 该研究选取了 3 个叶绿体 DNA 片段 *atpB*、*matK* 和 *trnL-F* 构建傅氏凤尾蕨复合群的系统发育树, 并结合孢粉学证据, 探讨该复合群成员间的亲缘关系。结果表明: 百越凤尾蕨和傅氏凤尾蕨的关系最为密切, 建议把百越凤尾蕨归并到傅氏凤尾蕨中; 硕大凤尾蕨与傅氏凤尾蕨的关系较远, 但其孢子形态与傅氏凤尾蕨有一定重叠, 两者的亲缘关系待深入研究; 线裂凤尾蕨是一独立的种, 与该复合群其它成员明显不同; 隆林凤尾蕨都较早分化出来, 单独作为一支, 但其孢子形态多变, 暗示其可能是杂种起源。

关键词: 傅氏凤尾蕨复合群, 分子系统学, 孢粉学, 亲缘关系

中图分类号: Q949 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2019)05-0581-09

Molecular systematics study on *Pteris fauriei* complex (Pteridaceae)

WANG Xiaojiao¹, WANG Jiamei¹, YANG Dongmei^{1*},
WANG Faguo², CHEN Hongfeng², LANG Yueting¹

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

Abstract: Hybridization and polyploidation are the main mechanisms of speciation of ferns, which lead to the formation of polyploid complexes. Members of the same complex have obvious continuity and transition in morphology, and the genetic relationships within the complex group are complicated, which cause much taxonomic confusion to ferns. *Pteris fauriei* complex is one of the most confusing complexes in *Pteris*. Members in this complex are highly similar in morphology and just classified by a few tiny characteristics, such as height of plant, size of pinnae, size of the gap in the lobes, the distance between segments and the length of sori and so on. In order to determine the taxonomic position of some members of the com-

收稿日期: 2018-07-03

基金项目: 国家自然科学基金(31360042) [Supported by the National Natural Science Foundation of China(31360042)]。

作者简介: 王小娇(1993-)女, 海南临高县人, 硕士研究生, 研究方向为植物资源学, (E-mail) 154026856@qq.com。

* 通信作者: 杨东梅, 博士, 讲师, 研究方向为植物分类学、植物资源学, (E-mail) ydm5711@126.com。

plex and clarify the genetic relationships among members, three chloroplast DNA fragments, *atpB*, *matK*, and *trnL-F* were selected to construct a phylogenetic tree of the *Pteris fauriei* complex. Based on the results from molecular systematics study and palynological study, the genetic relationships among members of the *P. fauriei* complex were discussed. The results showed that the relationship between *P. fauriei* var. *chinensis* and *P. fauriei* was very close, and we suggest to incorporate *P. fauriei* var. *chinensis* into *P. fauriei*. The relationship between *P. majestica* and *P. fauriei* was relatively far, but the spore morphology of *P. majestica* overlaps with that of *P. fauriei*. Therefore, their genetic relationship needs further study. *P. angustipinnula* is an independent species, different from other members of the complex. *P. splendida* was early differentiated as a separate branch, but its spore morphology was variable, suggesting that it may be a hybrid origin.

Key words: *Pteris fauriei* complex, molecular phylogeny, palynology, genetic relationship

杂交和多倍化是蕨类植物物种形成的主要机制 (Grant, 1981; Rieseberg & Willis, 2007)。由于自然杂交和多倍化的频繁发生 (Chao et al., 2012b), 凤尾蕨属 (*Pteris* L.) 种类丰富, 约有 250 种, 而且类型多样, 广泛分布于热带、亚热带及温带地区 (Tryon et al., 1990)。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, 常常被鉴定为不同的种, 但整体上却具有明显的连续性与过渡性, 而且成员间存在复杂的亲缘关系 (杨东梅, 2011; Chao et al., 2010, 2012a, 2014; 张良, 2013; Chang et al., 2013; Jaruwattanaphan et al., 2013)。理清复合群成员间的亲缘关系不仅有助于解决分类学问题, 还有助于理解复合群的形成机制, 从而推动凤尾蕨属植物的物种起源与分化规律的研究。

傅氏凤尾蕨复合群是凤尾蕨属中分类学问题最为突出的复合群之一。Huang et al. (2006, 2007)、杨东梅 (2011) 和张良 (2013) 的研究表明, 该复合群包括傅氏凤尾蕨 (*Pteris fauriei*)、小傅氏凤尾蕨 (*P. fauriei* var. *minor*)、百越凤尾蕨 (*P. fauriei* var. *chinensis*)、线裂凤尾蕨 (*P. angustipinnula*)、硕大凤尾蕨 (*P. majestica*)、隆林凤尾蕨 (*P. splendida*)、江西凤尾蕨 (*P. obtusiloba*)、贵州凤尾蕨 (*P. guizhouensis*) 等。除傅氏凤尾蕨和小傅氏凤尾蕨外, 其余 5 种均原产我国, 与傅氏凤尾蕨形态相近, 仅以植株的高度、羽片的大小、裂片间隙的大小、裂片先端的形状或孢子囊群的长短等细小的特征而区别于傅氏凤尾蕨 (秦仁昌和吴兆洪, 1983)。如硕大凤尾蕨以高大的形体、宽大的羽片而异于傅氏凤尾蕨, 但杨东梅 (2011) 通过孢粉学

研究发现硕大凤尾蕨与傅氏凤尾蕨的孢子形态特征重叠明显, 而且硕大凤尾蕨的孢子形态多变, 暗示其可能是杂种起源。另外, 傅氏凤尾蕨是广布种, 在华南、华中、华东、西南等地可见, 日本、东南亚也产, 可生于海拔 50~2 300 m 处, 几乎覆盖了其它 7 种的分布区域 (Shieh, 1975, 1994; 吴兆洪, 1990)。形态学及生物地理学的证据初步表明, 该复合群成员间的亲缘关系密切, 但种间界限模糊。另外, 百越凤尾蕨、江西凤尾蕨及贵州凤尾蕨三者的分类学位置仍有待确定。百越凤尾蕨以侧生羽片较宽较长, 裂片较宽较长而区别于傅氏凤尾蕨, 但杨东梅 (2011) 认为其羽片形态特征均在傅氏凤尾蕨的变化范围之内。秦仁昌和吴兆洪 (1983) 认为江西凤尾蕨的裂片短, 两侧边缘平行, 先端圆, 羽轴上有针状长刺而异于傅氏凤尾蕨, 但丁明艳 (2006) 发现江西凤尾蕨的模式标本为幼体植株, 无成熟孢子囊, 鉴于其部分裂片顶端变狭, 有钝头, 基部扩大, 而把其处理为斜羽凤尾蕨 (*P. oshimensis*) 的异名。秦仁昌和吴兆洪 (1983) 认为贵州凤尾蕨以叶柄远短于叶片, 羽片披针形, 不呈镰刀状, 裂片上部 1/3 至 3/5 不育, 而异于傅氏凤尾蕨。杨东梅 (2011) 发现其他凤尾属植物的标本也存在羽片高度不育的情况。因此, 杨东梅 (2011) 认为贵州凤尾蕨具有如此高度不育的裂片, 可能与叶片的成熟度有关, 而并非其独有的特征。杨东梅 (2011) 查阅贵州凤尾蕨的模式标本时发现, 其叶柄稍短于叶片或与叶片等长, 而并非远短于叶片。

尽管傅氏凤尾蕨复合群存在以上突出的分类学问题, 但是专门针对该复合群的分分类学研究寥寥无几。除了台湾学者 Huang et al. (2006, 2007)

先后从细胞学、生物地理学角度深入研究了傅氏凤尾蕨、小傅氏凤尾蕨的分类学关系外,其他相关研究都集中在傅氏凤尾蕨一个种上,并未涉及该复合群的其他成员(翁若芬,1985;Kato et al.,1992;李春香等,2004;戴锡玲等,2005;丁明艳,2006;Schuettpezel et al.,2007;Zhang et al.,2008)。纵有涉及该复合群其他成员,如硕大风尾蕨、隆林凤尾蕨,也是从属的水平讨论属下种类的关系(张良,2013;Chao et al.,2014)。因此,傅氏凤尾蕨复合群成员间的亲缘关系仍有待澄清。

为确定该复合群某些成员的分类学位置,理清成员间的亲缘关系,在前人研究的基础上,本研究以居群生物学的理论为基础,主要运用孢粉学、分子生物学等手段,分析该复合群形态特征的变异规律,综合评价各特征的分类学意义,并选取3个叶绿体DNA片段 *atpB*、*matK* 和 *trnL-F* 构建系统发育树,结合孢粉学数据,探讨该复合群成员间的亲缘关系。孢粉学方面的研究结果已经有发表(王佳玫等,2016),本文着重阐述分子生物学的研究结果。

1 材料与方法

1.1 样品采集

根据傅氏凤尾蕨复合群的分布范围,赴广东、广西、海南、贵州、云南等主要分布区进行野外采样,共采集12个居群,各居群个体间距在5 m以上。每个个体采集新鲜、干净的叶片(首选嫩叶)放入茶布袋中,做好标记,再放入装有硅胶的自封袋中保存。凭证标本存放在海南大学热带农林学院。

按照《中国植物志》(第3卷)(吴兆洪,1990),把野外采集的凤尾蕨属植物进行分类处理(表1)。

1.2 DNA 片段测序

使用改良的CTAB DNA提取方案提取叶片总DNA。对得到的DNA进行3个叶绿体片段 *atpB*、*matK* 和 *trnL-F* PCR扩增。用3对引物(表2)分别扩增 *atpB*、*matK* 和 *trnL-F* 叶绿体基因3个区域。PCR反应体积为30 μL ,包括每种引物(5 p)(1.2 ± 1.2) μL ,样品DNA 4.2~6 ng, Taq DNA聚合酶0.6

μL ,10 \times 缓冲液(包括 Mg^{2+}),2.5 mmol \cdot L⁻¹ dNTP,超纯水(ddH₂O)等。

atpB PCR反应的条件:先95 $^{\circ}\text{C}$ 预变性2 min;然后95 $^{\circ}\text{C}$ 变性20 s,52 $^{\circ}\text{C}$ 退火30 s,72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸100 s,循环34次;最后72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸10 min。*trnL-F* PCR反应的条件:先94 $^{\circ}\text{C}$ 预变性5 min;然后94 $^{\circ}\text{C}$ 变性45 s,51 $^{\circ}\text{C}$ 退火1 min,72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸90 s,循环34次;最后72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸7 min。*matK* PCR反应的条件:先94 $^{\circ}\text{C}$ 预变性2 min;然后94 $^{\circ}\text{C}$ 变性45 s,51 $^{\circ}\text{C}$ 退火1 min,72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸90 s,循环34次;最后72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸10 min。PCR产物经InvitrogenTM(Shanghai,China)纯化并测序。*matK* 和 *atpB* 用两个引物双向测序,*trnL-F* 用一个引物单向测序。

2 结果与分析

叶绿体基因的联合数据包含3个基因及基因间隔区片段,串联顺序依次为 *matK*、*atpB* 和 *trnL-F*。各基因片段的序列依次为898、1 141、360 bp,联合矩阵序列的长度为2 399 bp。本文对3个叶绿体DNA片段的数据矩阵采用最大简约法(maximum parsimony method,MP)进行分析,采用贝叶斯分析法(Bayesian inference,BI)对单个基因片段进行逐个分析。

本研究中,设置狭眼凤尾蕨(*Pteris biaurita*)为外类群(outgroup),狭眼凤尾蕨(*P. biaurita*)的3条相关序列来自NCBI GenBank,序列号分别为KF289546、ZL213和AY545508。

2.1 最大简约法(maximum parsimony method,MP)分析结果

在单个叶绿体片段的MP树中,*matK*基因构建的进化树(图1)结果表明,来自云南景东的硕大风尾蕨(YJ)分化相对较晚,支持其作为一个种。除硕大风尾蕨外的傅氏复合群的其它成员作为一大支,自展支持率达99%。其中,来自贵州赖子山的傅氏凤尾蕨(GL)聚在一支,其自展支持率为87.2%;来自其他采集地的傅氏凤尾蕨和百越凤尾蕨基本聚在一支,自展支持率为85.2%;虽然线裂凤尾蕨和隆林凤尾蕨从傅氏凤尾蕨一支分出来的自展支持率只有32.5%,但之后有90.1%的自展支

表 1 傅氏凤尾蕨复合群植物样品采集情况
Table 1 Sample sources of *Pteris fauriei* complex

种 Species	采集地编号 Collection location code	样本份数 No. of samples	凭证标本 Voucher specimen
线裂凤尾蕨 <i>Pteris angustipinnula</i>	XB	3	Wang JM 5, Wang JM 6, Wang JM 7
	XX	2	Wang JM 9, Wang JM 10
傅氏凤尾蕨 <i>P. fauriei</i>	HN	1	Luo WQ 20150202
	XN	3	Wang JM 4, Wang JM 8, Wang JM 11
	XX	1	Wang JM 15
	GL	4	Wang JM 16, Wang JM 17, Wang JM 19, Wang JM 20
	GF	2	Wang JM 21, Wang JM 23
	GH	1	Wang JM 24
	LL	4	Wang JM 27, Wang JM 30, Wang JM 35, Wang JM 40
	LD	3	Wang JM 43, Wang JM 45, Wang JM 49
	LS	6	Wang JM 60, Wang JM 61, Wang JM 63, Wang JM 66, Wang JM 69, Wang JM 71
	YJ	1	Wang JM 88
	百越凤尾蕨 <i>P. fauriei</i> var. <i>chinensis</i>	XN	5
硕大凤尾蕨 <i>P. majestica</i>	YJ	3	Wang JM 77, Wang JM 78, Wang JM 79
隆林凤尾蕨 <i>P. splendida</i>	XX	1	Wang JM 12
	LL	1	Wang JM 37
	LD	2	Wang JM 49, Wang JM 50

注: **XN**. 广西龙州弄岗保护区弄岗保护站附近; **XB**. 广西龙州板闭村; **XX**. 广西大新下雷保护区; **HN**. 海南五指山水满乡五指山; **GL**. 贵州册亨赖子山; **GF**. 贵州册亨福尧村; **GH**. 贵州册亨花冗; **LL**. 贵州荔波保护区三岔河保护站漏斗森林; **LD**. 贵州荔波保护区翁昂保护站洞羊山; **LS**. 贵州荔波保护区翁昂保护站石上森林; **YJ**. 云南景东无量山自然保护区。

Note: **XN**. Nonggang Protection Station in Longgang Protection Area, Longzhou, Guangxi; **XB**. Banbi Village, Longzhou, Guangxi; **XX**. Daxin Xialei Protection Reserve in Guangxi; **HN**. Wuzhishan, Shuiman Township, Hainan; **GL**. Laizi Mountain, Ceheng Guizhou; **GF**. Fuyao Village, Ceheng, Guizhou; **GH**. Huarong, Ceheng, Guizhou; **LL**. Fungal Forest, Sancha River Conservation Station, Guizhou Libo Nature Reserve; **LD**. Dongyang Mountain in Wengang Protection Station, Guizhou Libo Nature Reserve; **LS**. Shishang Forest in Weng'ang Protection Station, Guizhou Libo Nature Reserve; **YJ**. Wuliangshan Nature Reserve, Jingdong, Yunnan.

表 2 PCR 扩增及测序的引物
Table 2 Primers used for amplification and sequencing

扩增片段 Region	引物名称 Primer name	引物序列 Primer sequence (5'-3')	引物参考来源 Reference
<i>atpB</i>	ATPB672F	TTGATACGGGAGCYCCTCTWACTGT	Pryer et al., 2004
	ATPE384R	GAATTCCAAACCTATTCGATTAGG	Pryer et al., 2004
<i>matK</i>	FERmatK fEDR	ATTCATTCRATRITTTTTATTTHTGGARGAYAGATT	Kuo et al., 2011
	FERmatK rAGK	CGTRTTGTACTYYTRTGTTRRCVAGC	Kuo et al., 2011
<i>trnL-F</i>	e	GGTCAAGTCCTCTATCCC	Taberlet et al., 1991
	f	ATTTGAAGTGGTGACACGAG	Taberlet et al., 1991

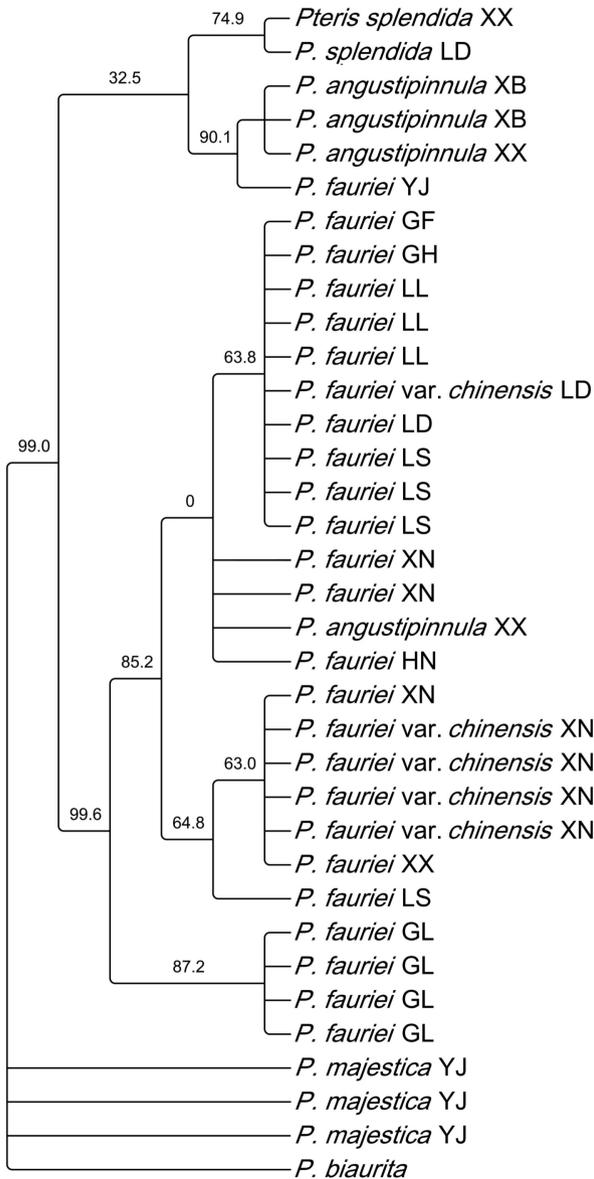


图 1 基于傅氏凤尾蕨复合体的叶绿体基因 *matK* 所得的最大简约树

Fig. 1 Maximum parsimony tree of *Pteris fauriei* complex based on the chloroplast gene *matK*

支持率支持线裂凤尾蕨作为一支,有 74.9% 的自展支持率支持隆林凤尾蕨作为一支。3 个叶绿体基因片段的联合数据分析结果(图 2)与 *matK* 基因的 MP 树的拓扑结构类似(MP 的自展支持率大于 70%),虽然受 *atpB* 基因和 *trnL-F* 基因间隔区的影响,但总体的自展支持率相对较低。

两个 MP 树都表明,来自云南景东的硕大凤尾蕨与该复合体其他成员的亲缘关系最远,聚合成

一支;百越凤尾蕨与傅氏凤尾蕨亲缘关系最近,两者聚合成一支;线裂凤尾蕨和隆林凤尾蕨各单独聚成一支。与王佳玫等(2016)的孢粉学结论相一致,具体为线裂凤尾蕨的孢子具有远极脊、近极脊及脊状或拟网状纹饰,能清晰地从傅氏凤尾蕨复合体其它成员中区分出来;傅氏凤尾蕨和百越凤尾蕨的孢子形态具有脊状或拟网状纹饰但不具远极脊,两者形态则较为相近,难以区别;隆林凤尾蕨的部分孢子只具有远极脊,推测其可能是杂种起源;硕大凤尾蕨的孢子以其均具有远极脊和近极脊而区别于其他孢子(图 2)

2.2 贝叶斯分析法 (bayesian inference, BI) 分析结果

由于傅氏凤尾蕨复合体的 3 个叶绿体基因片段 *matK*、*atpB* 和 *trnL-F* 的最优碱基替代模型各不相同,因此本文分别对这 3 个叶绿体基因片段建立 BI 树。建树结果经 Tracer v1.5 软件检验,ESS 值大于 200,且 Estimates 呈正态分布,说明本次运行的 BI 树结果可靠。

matK 基因的 BI 树(图 3)表明,虽然存在来自海南的样品(HN)嵌合到某个分支中,但是傅氏凤尾蕨基本按居群聚集为三大支,分别是来自广西的傅氏凤尾蕨(XN、XX),来自贵州册亨县赖子山的傅氏凤尾蕨(GL)和来自贵州其他地区的傅氏凤尾蕨(GF、GH、LL、LD、LS),另外,有很高的后验概率分别支持线裂凤尾蕨、隆林凤尾蕨分别作为单独一支。

atpB 基因的 BI 树(图 4)支持傅氏凤尾蕨和百越凤尾蕨作为一支(BI PP 为 98%),线裂凤尾蕨、隆林凤尾蕨、硕大凤尾蕨各自单独为一支。*trnL-F* 基因间隔区的 BI 树型并不理想,几乎为梳子结构(图 5)。其结果支持百越凤尾蕨和傅氏凤尾蕨聚成一支,线裂凤尾蕨所有样本都聚成一支。

此外,在 MP 树和 BI 树中,来自贵州册亨县赖子山的傅氏凤尾蕨(GL)都独立成一系。这应该是特殊的生境造成的。赖子山位于贵州黔西南地区册亨县,是一片山群的统称,位置偏僻,来自该地的样本生长在被石灰岩包围的一小片土壤中。可见,该样本的生境类似孤岛。孤岛效应导致赖子山的样本与外界缺少基因交流,而自成一系。

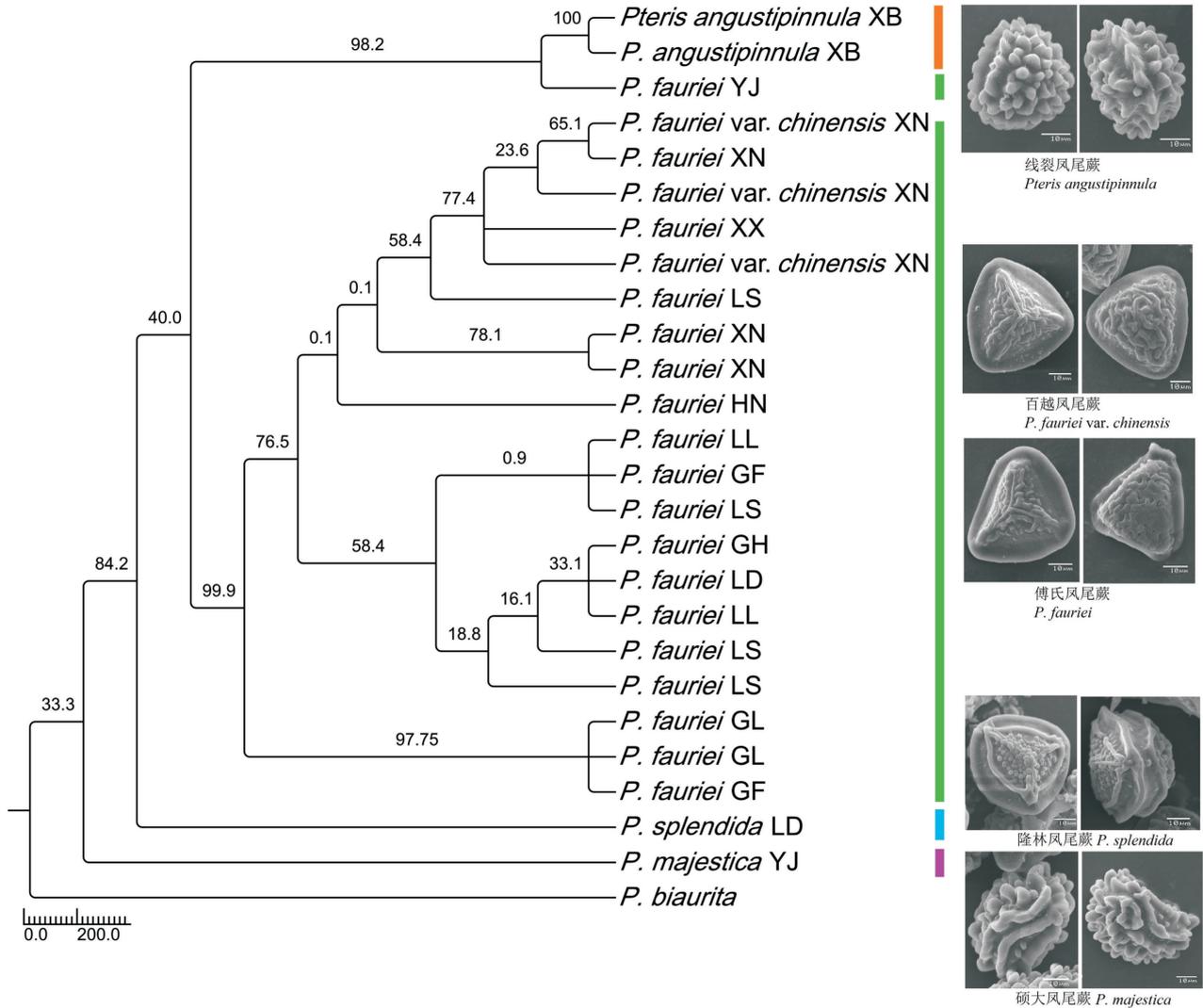


图 2 基于傅氏凤尾蕨复合体的 3 个叶绿体基因所得的最大简约树 (左边), 右边为孢子图

Fig. 2 Maximum parsimony tree of *Pteris fauriei* complex based on the combined three chloroplast genes (left), right is the spore picture

3 傅氏凤尾蕨复合群成员间的亲缘关系讨论

由于未采集到小傅氏凤尾蕨、贵州凤尾蕨和江西凤尾蕨的样本, 因此这三者与傅氏凤尾蕨的亲缘关系, 本文不作讨论。

3.1 百越凤尾蕨与傅氏凤尾蕨的关系

在单个叶绿体片段或联合叶绿体序列矩阵得到的 MP 树和 BI 树中, 百越凤尾蕨和傅氏凤尾蕨都聚在一起。这表明在傅氏凤尾蕨复合群中, 百

越凤尾蕨和傅氏凤尾蕨的关系最为密切。

百越凤尾蕨因羽片宽度和长度稍大于傅氏凤尾蕨, 而作为傅氏凤尾蕨的变种发表。杨东梅 (2011) 发现百越凤尾蕨的羽片大小在傅氏凤尾蕨的变化范围之内, 建议把百越凤尾蕨归并到傅氏凤尾蕨中。张良 (2013) 的研究结果与杨东梅 (2011) 一致。他发现, *P. fauriei* 复合亚群在形羽片对数、侧生羽片与叶轴的角度、裂片的数目和轴刺的长短等特征上变异较大, 而且这些特征都具有明显的过渡性。根据王佳玫等 (2016) 的发现, 除了孢子体形态, 百越凤尾蕨与傅氏凤尾蕨在孢子形态上区别甚

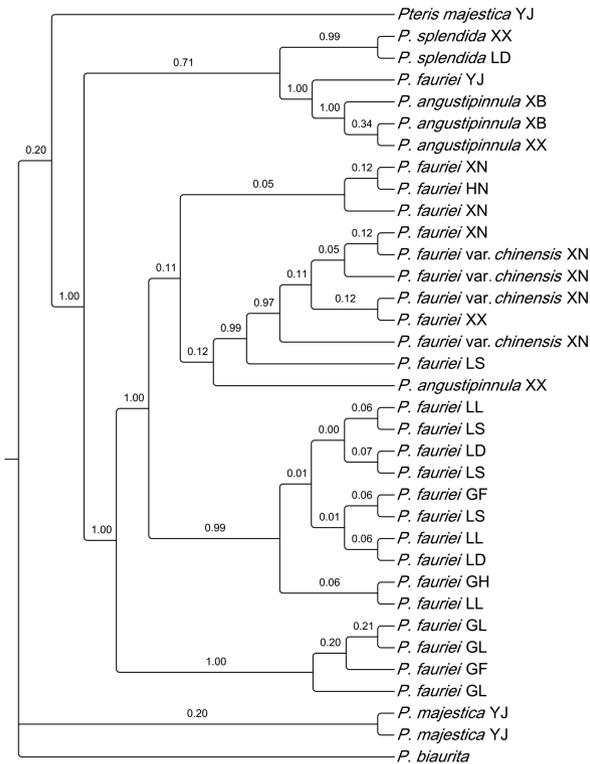


图 3 基于傅氏凤尾蕨复合体的叶绿体基因 *matK* 的所得的贝叶斯树

Fig. 3 Bayesian inference tree of *Pteris fauriei* complex based on the chloroplast gene *matK*

微,本研究建议把百越凤尾蕨归并到傅氏凤尾蕨中,把 *P. fauriei* var. *chinensis* 作为 *P. fauriei* 的异名处理。

3.2 硕大风尾蕨与傅氏凤尾蕨的关系

单个基因片段的 MP 树和 BI 树都表明,硕大风尾蕨远离傅氏凤尾蕨复合群其它成员组成的那一大支,表明硕大风尾蕨与傅氏凤尾蕨的关系较远。杨东梅(2011)发现其孢子形态多变,与傅氏凤尾蕨有一定的重叠,推测其可能是杂种起源,与傅氏凤尾蕨具有相同的祖先。王佳玫等(2016)通过扫描电镜发现,硕大风尾蕨的孢子具有近极脊和远极脊,异于该复合群其它成员。因此,两者的亲缘关系还有待深入研究。

3.3 线裂凤尾蕨与傅氏凤尾蕨的关系

叶绿体片段得到的 MP 树和 BI 树都表明,线裂凤尾蕨单独作为一支,与王佳玫等(2016)的结论一致。王佳玫等(2016)发现,线裂凤尾蕨的孢

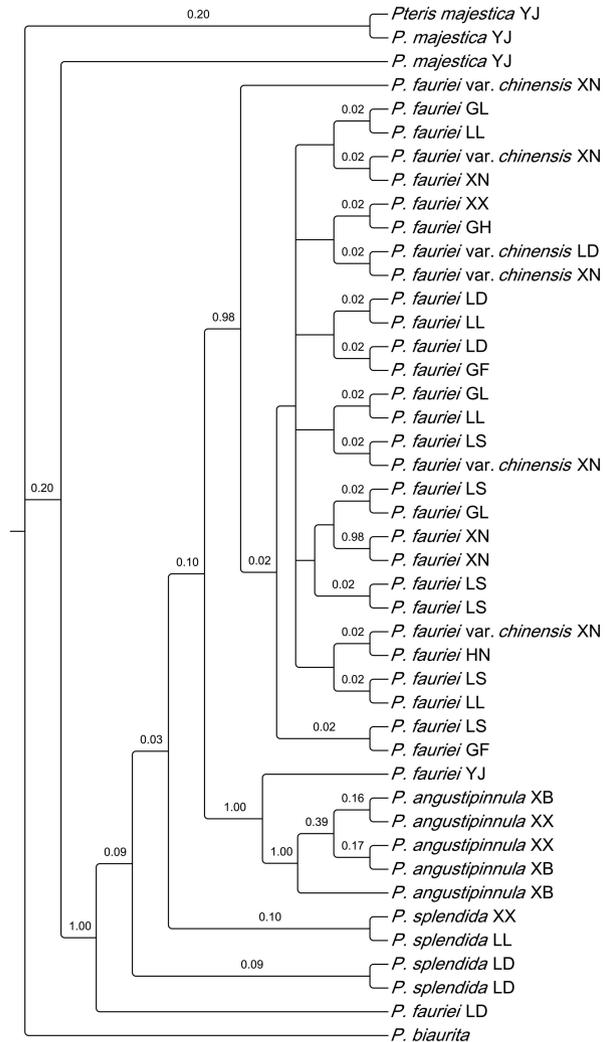


图 4 基于傅氏凤尾蕨复合体的叶绿体基因 *atpB* 的所得的贝叶斯树

Fig. 4 Bayesian inference tree of *Pteris fauriei* complex based on the chloroplast gene *atpB*

子形态稳定而且特殊,只有一种瘤刺状纹饰,能清晰地从傅氏凤尾蕨复合体其它成员中区分出来。因此,本研究认为线裂凤尾蕨是一独立的种,与该复合群其它成员明显不同。

3.4 隆林凤尾蕨与傅氏凤尾蕨的关系

隆林凤尾蕨以裂片羽裂几乎达羽轴,羽轴上面有较多的长刺,裂片顶端有一短尖刺,裂片基部一对叶脉几以直角开展并与羽轴近平行而区别于傅氏凤尾蕨(秦仁昌和吴兆洪,1983)。在叶绿体片段得到的 MP 树和 BI 树中,隆林凤尾蕨都较早

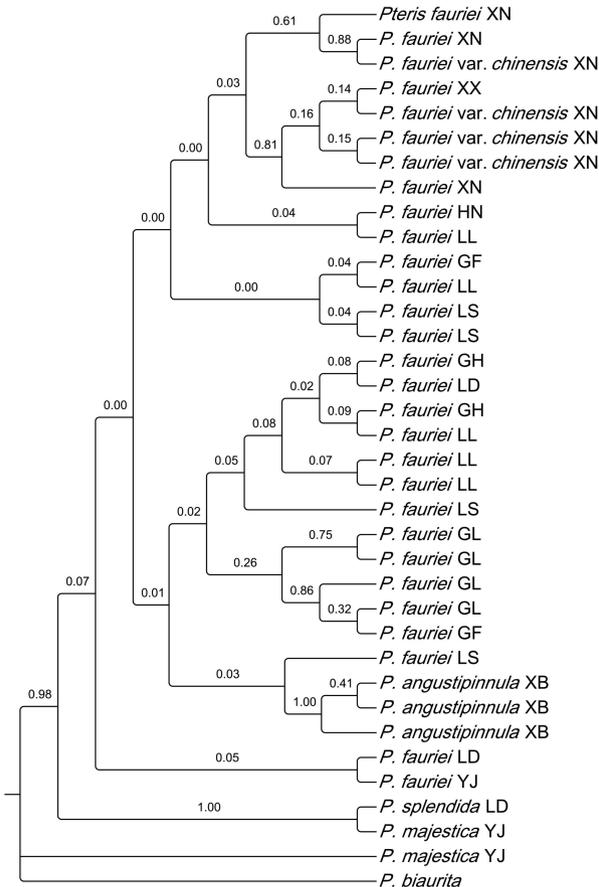


图 5 基于傅氏凤尾蕨复合体的叶绿体基因间隔区 *atpL-F* 的所得的贝叶斯树

Fig. 5 Bayesian inference tree of *Pteris fauriei* complex based on the chloroplast gene *atpL-F*

分化出来,单独作为一支,与张良(2013)的研究结果一致。而且,隆林凤尾蕨的孢子形态多变,暗示其可能是杂种起源(王佳玫等,2016)。

参考文献:

- CHANG YF, LI J, LU SG, et al., 2013. Species diversity and reticulate evolution in the *Asplenium normale* complex (Aspleniaceae) in China and adjacent areas [J]. *Taxon*, 62: 673-687.
- CHAO YS, DONG SY, CHIANG YC, et al., 2012a. Extreme multiple reticulate origins of the *Pteris cadieri* complex (Pteridaceae) [J]. *Int J Mol Sci*, 13(4): 4523-4544.
- CHAO YS, LIU HY, CHIANG YC, et al., 2012b. Polyploidy and speciation in *Pteris* (Pteridaceae) [J]. *Botany*: 1-7.

- CHAO YS, LIU HY, HUANG YM, et al., 2010. Reproductive traits of *Pteris cadieri* and *P. grevilleana* in Taiwan: Implications for their hybrid origin [J]. *Bot Study*, 51(2): 209-216.
- CHAO YS, ROUHAN G, AMOROSO VB, et al., 2014. Molecular phylogeny and biogeography of the fern genus *Pteris* (Pteridaceae) [J]. *Ann Bot*, 114: 109-124.
- DAI XL, WANG QX, YU J, et al., 2005. Spore morphology of Pteridophytes from China VI. Pteridaceae [J]. *Acta Bot Yunnan*, 27(5): 489-500. [戴锡玲, 王全喜, 于晶, 等, 2005. 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*, 27(5): 489-500.]
- DING MY, 2006. Systematic study of fern and Pteridaceae and classification and revision of Pteridophyte [D]. Guangzhou: Sun Yat-sen University. [丁明艳, 2006. 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.]
- GRANT V, 1981. Plant speciation [D]. New York: Columbia University Press.
- HUANG YM, CHOU HM, HSIEH TH, et al., 2006. Cryptic characteristics distinguish diploid and triploid varieties of *Pteris fauriei* (Pteridaceae) [J]. *Can J Bot*, 84: 261-268.
- HUANG YM, CHOU HM, WANG JC, et al., 2007. The distribution and habitats of the *Pteris fauriei* complex in Taiwan [J]. *Taiwania*, 52(1): 49-58.
- JARUWATTANAPHAN T, 2013. Biosystematic studies on the *Pteris excelsa* and *P. cretica* complexes including multiple cyto-reproductive types [D]. Chiba: Chiba University.
- KATO M, NAKATO N, CHENG X, et al., 1992. Cytotaxonomic study of ferns of Yunnan, southwestern China [J]. *J Plant Res*, 105: 105-124.
- KUO LY, LI FW, CHIOU WL, et al., 2011. First insights into fern matK phylogeny [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 59: 556-566.
- LI CX, LU SG, YANG Q, 2004. Phylogenetics of *Pteris* (Pteridaceae) from China based on the chloroplast *trnL-F* intergenic space sequences [J]. *J Genet Mol Biol*, 15(1): 58-63.
- PRYER KM, SCHUETTPELZ E, WOLF PG, et al., 2004. Phylogeny and evolution of ferns (monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergences [J]. *Am J Bot*, 291(10): 1582-1589.
- QIN RC, WU ZH, 1983. The Chinese *Pteris* plant [M]//South China Botanical Garden. South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences. Guangzhou: 1:1-16. [秦仁昌, 吴兆洪, 1983. 我国凤尾蕨属植物资料 [M]//中国科学院华南植物研究所. 中国科学院华南植物研究所集刊. 广州: 1: 1-16.]
- RIESEBERG LH, WILLIS JH, 2007. Plant speciation [J]. *Sci-*

- ence, 317(5840): 910–914.
- SCHUETTPELZ E, SCHNEIDER H, HUIET L, et al., 2007. A molecular phylogeny of the fern family Pteridaceae: Assessing overall relationships and the affinities of previously unsampled genera [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 44: 1172–1185.
- SHIEH WC, 1994. *Flora of Taiwan I*. 2nd ed [M]//Editorial Committee of the Flora of Taiwan. Taipei: Epoch Publishing Co. Ltd: 206–233.
- SHIEH WC, 1975. *Flora of Taiwan I*. 1st ed [M]//LI HL, LIU TS, HUANG TC. Taipei: Epoch Publishing Co. Ltd: 281–301.
- TABERLET P, GIELLY L., PAUTOU G, et al., 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA [J]. *Plant Mol Biol*, 17: 1105–1109.
- TRYON RM, TRYON AF, KRAMER KU, 1990. The families and genera of vascular plants. Vol. 1. [M]//KRAMER KU, GREEN PS. *Pteridophytes and Gymnosperms*. Berlin. Springer-Verlag: 230–256.
- WANG JM, YANG DM, WANG AH, et al., 2016. Morphological observation of the spores from *Pteris fauriei* complex by SEM [J]. *J Trop Biol*, 7(3):387–394. [王佳玫, 杨东梅, 王爱华, 等, 2016. 傅氏凤尾蕨复合群孢子形态的扫描电镜观察 [J]. *热带生物学报*, 7(3):387–394.]
- WENG RF, 1985. Observation on chromosomes of some Chinese ferns [J]. *J Wuhan Bot Res*, 3: 367–370. [翁若芬, 1985. 一些中国蕨类植物染色体的观察 [J]. *武汉植物研究*, 3: 367–370.]
- WU ZH, 1990. *Chinese flora* [M]//QIN RC, XING GX. Beijing: Science Press, 3(1):10–88. [吴兆洪, 1990. *中国植物志* [M]//秦仁昌, 邢公侠. 北京: 科学出版社, 3(1): 10–88.]
- YANG DM, 2011. Systematic studies of *Pteris*(Pteridaceae) in China [D]. Guangzhou: South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences. [杨东梅, 2011. 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.]
- ZHANG KM, SHI L, ZHANG XC, et al., 2008. Gametophyte morphology and development of six Chinese species of *Pteris* (Pteridaceae) [J]. *Am Fern J*, 98(1): 33–41.
- ZHANG L, 2013. Systematic studies of *Pteris* L. [D]. Chengdu: Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences. [张良, 2013. 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.]