

•研究报告•

铁角蕨科的多倍化与物种多样性形成

常艳芬*

(中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303)

摘要: 铁角蕨科植物约800种, 广布世界各地, 主产热带和亚热带地区。本文统计了铁角蕨科188种植物的细胞学资料, 发现167种植物具有多倍化现象, 占总种数的88.8%, 表明该类群植物中普遍存在多倍化事件。具有多倍化现象的物种中, 90种只有1种细胞型, 占总种数的47.9%; 77种具有种内多倍性, 即种下存在多个细胞型组合, 占总种数的41.0%。多倍体细胞倍性极其丰富, 有三倍体、四倍体、六倍体、八倍体、十倍体、十二倍体以及十六倍体。本文还对铁角蕨科多倍化现象与其物种多样性形成的关系进行了讨论, 同时对铁角蕨科多倍化研究中存在的问题进行了探讨。

关键词: 蕨类植物; 多倍化; 物种多样性; 网状进化; 无融合生殖

Polyploidy and the formation of species diversity in Aspleniaceae

Yanfen Chang*

Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303

Abstract: Ferns are considered to have the highest frequency of polyploidy in plants. Based on the published cytological data of 188 species, we analyzed the relationship between polyploidy and the formation of species diversity in the fern family Aspleniaceae, which comprises approximately 800 species. The results show that polyploids, including triploids, tetraploids, hexaploids, octoploids, decaploids, dodecaploids and hexadecaploids, have been documented in the family. Of the 188 Aspleniaceae species with cytological data, 88.8% exhibit polyploidy, 41.0% show intraspecific polyploidy and 47.9% are the result of polyploid speciation. In addition, the diverse ploidy levels suggest that these species have a complex evolutionary history and their taxonomic problems require further study. The perplexity and future directions of study of Aspleniaceae were also discussed.

Key words: Pteridophytes; polyploid; species diversity; reticulation; apomixes

多倍化指产生多倍体的过程, 通常包括同源多倍体和异源多倍体两种类型(Jackson, 1976; Grant, 1981; 洪德元, 1990)。多倍化为植物的物种进化提供了一个快速通道, 是植物最重要的遗传变异之一, 在植物的物种多样性形成中具有重要的意义(Grant, 1981; Rieseberg & Willis, 2007)。植物通过杂交产生的后代由于具有不同的基因组, 其染色体同源性较低, 在减数分裂时不能形成正常的配子体, 往往导致杂交后代不育; 即使后代可育, 也会由于染色体之间的同源性低, 表达的不协调以及核质互作等原因导致杂种衰退。然而, 如果杂交后代发生染色体

加倍, 则其染色体在减数分裂时就可以正常配对, 不仅可以避免杂种衰退, 而且亲本基因在形成合子后, 常常会发生基因重组或重排, 可以丰富物种的基因库并加速基因的突变频率, 使杂种后代形成杂种优势, 具有比亲本更强的适应性。因此, 杂交后的多倍化过程是非常重要的物种形成机制, 是所谓量子物种形成(quantum speciation)、同域物种形成(sympatric speciation)以及生态物种形成(ecological speciation)的重要原因(Rieseberg & Willis, 2007)。

蕨类植物的多倍体比例在植物界是最高的(王任翔等, 2007; Wood et al, 2009)。其中, 铁角蕨科就

收稿日期: 2017-04-13; 接受日期: 2017-06-28

基金项目: 国家自然科学基金(31500171)和生物标本馆经典分类学青年人才项目(ZSBR-008)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: cyf@xtbg.org.cn

因有着丰富的多倍化现象而成为研究蕨类植物物种形成和进化机制的模式类群(Wagner, 1954; Lovis, 1977; Reichstein, 1981; Werth et al, 1985)。该类群物种丰富, 广布世界各地, 主产热带和亚热带地区, 由700余种的铁角蕨属(*Asplenium*)和约30种的膜叶铁角蕨属(*Hymenasplenium*)组成, 共约800种(吴兆洪, 1999; Lin & Viane, 2012; 张宪春, 2012; 张宪春等, 2013)。该类群中多倍体倍性最高达到了16倍, 是蕨类植物细胞倍性水平最高的类群(Braithwaite, 1986)。迄今为止, 我们对多倍化与铁角蕨科中物种多样性形成的关系还知之甚少。

本文介绍了铁角蕨科植物中多倍化的研究现状, 并对该类群植物中多倍化与物种多样性形成的关系进行了探讨, 同时对铁角蕨科植物多倍化研究中存在的问题及未来的研究方向进行了讨论, 旨在进一步推动铁角蕨科植物的物种起源与分化及其演化规律的研究。

1 材料与方法

通过收集和整理Tropicos (<http://www.tropicos.org>)数据库中记载的铁角蕨科植物的染色体数目信息, 以及查阅相关的文献及著作(Kato et al, 1992; Cheng & Zhang, 2010; Lin & Viane, 2012; Liu et al, 2012), 得到铁角蕨科植物中已有报道的细胞学数据。为便于分析, 本文将种下分类群的细胞学数据处理到种级分类群的数据。

2 结果

2.1 铁角蕨科植物的多倍化情况

据整理, 铁角蕨科中共有188种植物有细胞学数据(附录1)。其中167种具有多倍化现象, 占总种数的88.8%; 21种为二倍体种, 占总种数的11.2%。多倍化的倍性多样, 有三倍体、四倍体、六倍体、八倍体、十倍体、十二倍体以及十六倍体。167种具有多倍化的物种中, 90种具单一倍性(种下仅有单一细胞型), 占总种数的47.9%, 其中四倍体种最多, 有67种; 三倍体种有2种; 六倍体种有11种; 八倍体种有9种; 十倍体种有1种。

2.2 种内多倍性

铁角蕨科具有多倍化现象的167种中, 77种具有种内多倍性, 即种下存在多个细胞型, 占总种数的41.0%。其中, 具有2种细胞型的有57种, 最普遍

的是二倍体和四倍体的组合, 有33种; 其他具有2种细胞型组合的还有二倍体和三倍体(或八倍体), 三倍体和四倍体(或六倍体), 四倍体和六倍体(或八倍体)以及八倍体和六倍体(或十六倍体)等的组合。具有3种细胞型的有16种, 分别是二倍体、三倍体和四倍体, 二倍体、四倍体和六倍体(或八倍体和十二倍体), 以及四倍体、六倍体(或八倍体和十二倍体)。具有4种细胞型的有4种, 其中, 药蕨(*Asplenium ceterach*)和铁角蕨(*A. trichomanes*)具有二倍体、三倍体、四倍体及六倍体, 倒挂铁角蕨(*A. normale*)中含有二倍体、四倍体、六倍体及八倍体, *A. aethiopicum*中含有四倍体、八倍体、十二倍体及十六倍体。

2.3 无融合生殖及非整倍体

铁角蕨科中43种植物有繁殖方式的记录, 其中10种存在无融合生殖, 占比为23.3%, 其余均行有性生殖。然而, 在膜叶铁角蕨属中, 18种植物中就有5种具有无融合生殖方式, 占比高达28%。在这些无融合生殖的类群中, 三倍体是最多的。例如膜叶铁角蕨属中的三倍体均为行无融合生殖的类群, 如齿果膜叶铁角蕨(*Hymenasplenium cheilosorum*)、东亚膜叶铁角蕨(*H. hondoense*)、无配膜叶铁角蕨(*H. apogamum*)和荫湿膜叶铁角蕨(*H. obliquissimum*); 铁角蕨属的*A. curtissii*、*A. dentatum*和*A. monanthes*的三倍体也行无融合生殖。

铁角蕨属中, 大部分物种的染色体基数为 $x = 36$, 而在*Asplenium centrafricanum*、*A. diplazisorum*、*A. loxoscaphoides*、*A. rutifolium*、*A. sertularioides*、以及*A. theciferum*中的染色体数目均为 $x = 35$ 的整数, 染色体基数为 $x = 36$ 的非整倍体变异。在膜叶铁角蕨属中, 大多数物种的染色体基数为 $x = 39$, 而在*Hymenasplenium subnormale*中出现了例外, 染色体基数为 $x = 38$ 。

3 讨论

3.1 铁角蕨科的多倍化与物种多样性形成

多倍化是植物物种多样性形成的一个重要过程(Rieseberg & Willis, 2007)。种子植物中多倍体种的比例是15%, 蕨类植物中多倍体种的比例高达31% (Wood et al, 2009)。而在有细胞学数据记录的188种铁角蕨科植物中, 90种为单一倍性的多倍体种, 占总种数的47.9%。由此可见, 多倍化成种在铁角蕨科植物的物种多样性形成中具有重要作用。

铁角蕨科中大量的多倍体种的形成可能与其地理分布有关。Manton (1959)对蕨类植物多倍体种分布的研究结果显示, 欧洲温带地区的多倍体种的比例均不到50%, 而非洲热带和美洲热带地区分布的多倍体种比例均超过60%。Wood等(2009)对美洲热带地区木本植物多倍体种分布的研究也得到相似的结果。铁角蕨科植物主要分布于热带地区, 该地区生物多样性异常丰富, 物种可能产生更多的变异来提供重组机会, 从而有助于形成更多的物种(Haufler et al, 2000; Haufler, 2002; Hendry, 2009)。另外, 有研究认为, 极端生境条件也是多倍化产生的重要因素(洪德元, 1990)。铁角蕨科植物广泛分布在世界各地, 多为石生或附生, 其普遍的多倍化现象也可能与其特殊生境有关。

3.2 铁角蕨科的种内多倍化与物种多样性形成

铁角蕨科中41.0%的物种中存在种内多倍性, 这些物种不是单型种, 而是复杂的复合体种, 种间除了具有不同的细胞倍性, 还常常在形态特征、生境、生殖方式等方面也存在变异。另外, 这些复合体种中的多倍化常常与杂交共同作用, 形成的杂种由于具有两个亲本的基因组, 形态特征常介于两个亲本之间, 形成中间过渡形态, 使种与种之间形成复杂的网状进化关系, 种间界限变得模糊不清。研究这些复合体种的种间关系及物种分类异常困难。目前为止, 只有少量的复合体种得到了比较详细的研究。

例如, 北美分布的Appalachian铁角蕨复合体是铁角蕨科中著名的研究网状进化的例子。该复合体种涉及11个分类群, 由3个二倍体祖先种*A. montanum*、*A. rhizophyllum*和*A. platyneuron*相互杂交, 随后发生多倍化并回交, 最终形成二倍体杂种*A. ebenoides*, 以及异源四倍体种*A. gravesii*、*A. pinatifidum*、*A. ebenoides*、*A. bradleyi*和三倍体种*A. trudellii*、*A. bradleyi*、*A. kentuckiense*。这些类群相互之间又会进行新一轮的杂交, 最后形成错综复杂的网状进化关系(Wagner, 1954; Werth et al, 1985)。铁角蕨复合体(*A. trichomanes* complex)由祖先二倍体的原亚种铁角蕨(*A. t. subsp. trichomanes*)和喜钙亚种(*A. t. subsp. inexpectans*)杂交或自行加倍, 衍生出异源四倍体亚种*A. t. subsp. quadrivalen*、*A. t. subsp. hastatum*, 以及同源四倍体粗轴亚种(*A. t. subsp. pachyrachis*); 这些四倍体种和另一个四倍体

*A. t. subsp. coriaceifolium*进行杂交组合再产生四倍体*A. t. nothosubsp. lovisianum*、*A. t. nothosubsp. moravicum*和*A. t. nothosubsp. staufferi* (Lovis, 1964; Bennert & Fischer, 1993; 侯鑫和王中仁, 2000; Ekrt & Stech, 2008)。目前的分子证据提示东亚分布的三翅铁角蕨(*A. tripteropus*)和产太平洋岛屿的*A. anceps*可能也属于铁角蕨复合体, 但它们与铁角蕨复合体其他类群之间的演化关系还需要进一步的研究(Schneider et al, 2004, 2013)。分布于亚洲的华中铁角蕨复合体(*A. sarelii* complex)由3个基本的二倍体祖先种, 即华中铁角蕨(*A. sarelii*)、细茎铁角蕨(*A. tenuicaule*)和庐山铁角蕨(*A. lushanense*)经过自身染色体加倍, 形成同源四倍体北京铁角蕨(*A. pekinense*)、变异铁角蕨(*A. varians*)和云南铁角蕨(*A. yunnanense*), 这些类群间进一步杂交衍生出新的分类群, 最终使华中铁角蕨复合体的成员达到13个之多(Wang et al, 2003)。

另外, 巢蕨(*Asplenium nidus*)也可能是一个复杂的复合体种, 该复合种内也存在复杂的杂交及多倍化过程, 并存在至少6个隐存种, 因此导致对该类群进行分类学研究异常困难(Yatabe et al, 2001, 2009; Yatabe & Murakami, 2003); 药蕨复合体(*Asplenium ceterach* complex)的多倍体类群*A. aureum*、*A. hybridumhas*、*A. lolegnamense*、*A. punjabense*以及*A. octoploideum*等为异源多倍体, 它们的起源也与网状进化紧密相连(Pinter et al, 2002; van den Heede et al, 2003); 新西兰产澳大利亚铁角蕨类群(Austral group)的8个八倍体类群中至少有7个来源于7个四倍体类群的杂交组合(Shepherd et al, 2008); *A. monanthes* complex复合体和倒挂铁角蕨复合体(*A. normale* complex)中也存在着复杂的网状进化(Dyer et al, 2012; Chang et al, 2013)。这些复合体种的物种分类及网状进化关系还需要进一步研究。

相对于铁角蕨科内广泛存在的多倍化和网状进化事件, 上述研究揭示的可能还只是冰山一角。研究网状进化关系的关键是阐明复合体种内多倍体类群的起源, 然而, 由于选择压力、遗传漂变等因素的影响, 多倍体种与祖先种的性状常常有明显间断, 甚至有的祖先种已灭绝, 导致研究异常困难。由于铁角蕨科中存在大量的杂交和多倍化事件, 因此, 只有阐明了多倍化在铁角蕨科的分布和复杂程度及其对该类群系统演化的影响, 才能阐明其演

化历史,并最终得到一个可以被广泛接受的铁角蕨科系统。

3.3 铁角蕨科的非整倍性及无融合生殖与物种多样性形成

染色体的非整倍体变异是植物进化的一个重要过程(Bellefroid et al, 2010)。膜叶铁角蕨属中少数物种的染色体基数为 $x = 38$ (Mitui et al, 1989; Cheng & Murakami, 1998),可能是由染色体基数为 $x = 39$ 的祖先核型演化而来,而铁角蕨属中少数物种的染色体基数为 $x = 35$,则可能是由染色体基数为 $x = 36$ 的祖先核型演化而来(Bellefroid et al, 2010),而且非整倍体变异可能在铁角蕨科中发生了多次起源,可能是促进该类群植物物种分化的原因之一(Bellefroid et al, 2010)。

蕨类植物的无融合生殖是指未经受精的配子体直接发育成孢子体(洪德元, 1990; Grusz, 2016)。据统计,蕨类植物中约10%的物种存在无融合生殖,该比例远远高于种子植物的不到1% (van den Heede et al, 2003; Liu et al, 2012)。而铁角蕨科中的无融合生殖类群所占比例更高。因此,无融合生殖方式可能在铁角蕨科植物的进化过程中发挥着巨大的作用。而且,在铁角蕨科无融合生殖的类群中,三倍体行无融合生殖是最多的。所以,有必要对三倍体的物种形成与无融合生殖的关系进行深入的研究。另外,目前对铁角蕨科中一些具有无融合生殖的类群研究发现,大多无融合生殖类群虽然是行无性生殖却具有较高的遗传变异,它们常常与其他无融合生殖类群或有性生殖类群形成复杂的网状进化关系,或形成复杂的复合体种,例如*A. resiliens*、*A. palmeri*、*A. hallbergii*和*A. monanthes* complex (Ebihara et al, 2005; Grusz et al, 2009; Dyer et al, 2012; Hori et al, 2014)。因此,无融合生殖可能与铁角蕨科的物种多样性形成具有密切的关系。

3.4 铁角蕨科多倍化研究中存在的问题

3.4.1 研究不够充分

有研究指出,热带地区多样性异常丰富,物种可能产生更多的变异来提供重组机会(Haufler et al, 2000; Haufler, 2002; Hendry, 2009),因此,分布于热带地区的铁角蕨科植物的多倍体数目可能会更多,其多倍化程度可能比我们想象的要复杂得多。然而,目前对铁角蕨科的细胞学和系统学研究大多基于欧洲和北美的类群。因此,要详细了解铁角蕨

科的多倍化情况,还需要进一步扩大对该类群的研究范围。

3.4.2 形态分类和物种鉴定困难

铁角蕨科中丰富的细胞倍性暗示着该类群可能具有复杂的进化历史,复合体种中可能还存在隐存种(Yatabe et al, 2001, 2009; Yatabe & Murakami, 2009; Chang et al, 2013),这些类群的物种分类还需要进一步的澄清。目前对铁角蕨科植物的物种分类研究主要基于形态学。然而,大量的杂交和多倍化事件导致该类群植物形态变异较大,性状重叠,而且形态性状经历了多次起源(Murakami et al, 1999; Schneider et al, 2004; 顾钰峰等, 2014)。只靠形态特征对铁角蕨科进行物种分类研究容易产生分类学上的混乱。因此,除了形态特征外,研究该类群的物种分类还需要综合考虑其他方面的证据,例如分类群的细胞学特征、遗传学特征和地理分布格局等。

3.4.3 网状进化研究困难

多倍化及网状进化在铁角蕨科的进化中起到了至关重要的作用。只有充分了解铁角蕨科中的多倍化事件,并深入研究其物种间的网状进化关系,才能真正认识该类群的物种分类及物种间复杂的演化关系。然而,目前对铁角蕨科系统发育的研究大多基于叶绿体基因组的DNA序列(Schneider et al, 2013)。叶绿体基因组进化速率缓慢,很难用于解决种下水平分类群间的系统发育关系及研究最近发生的进化事件(Sang & Zhong, 2000; Brysting et al, 2007, 2011)。而核基因不仅进化速率快,且网状进化容易在单亲遗传的叶绿体基因片段和双亲遗传的核基因片段上以基因树冲突的形式表现出来(邹新慧和葛颂, 2008)。因此,要正确理解铁角蕨科的多倍化和网状进化,必须引入具有双亲遗传特性的核基因分子序列。近来有研究显示,单(低)拷贝核基因片段在揭示铁角蕨科网状进化事件时起到了关键作用(Dyer et al, 2012; Chang et al, 2013; Schneider et al, 2013),特别是通过多个单(低)拷贝核基因序列的联合使用,可以有效区分直系同源或旁系同源以及杂合态等位基因或祖先多态性等因素的影响,从而在探讨网状进化关系上十分有效(Schneider et al, 2013)。

参考文献

Bellefroid E, Rambe K, Leroux O, Viane R (2010) The base

- number of 'loxoscapoid' *Asplenium* species and its implication for cytoevolution in Aspleniaceae. *Annals of Botany*, 106, 157–171.
- Bennett HW, Fischer G (1993) Biosystematics and evolution of the *Asplenium trichomanes* complex. *Webbia*, 48, 743–760.
- Braithwaite AF (1986) The *Asplenium aethiopicum* complex in South Africa. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 93, 343–378.
- Brysting AK, Mathiesen C, Marcussen T (2011) Challenges in polyploid phylogenetic reconstruction: a case story from the arctic-alpine *Cerastium alpinum* complex. *Taxon*, 60, 333–347.
- Brysting AK, Oxelman B, Huber KT, Moulton V, Brochmann C (2007) Untangling complex histories of genome mergings in high polyploids. *Systematic Biology*, 56, 467–476.
- Chang YF, Li J, Lu SG, Schneider H (2013) Species diversity and reticulate evolution in the *Asplenium normale* complex (Aspleniaceae) in China and adjacent areas. *Taxon*, 62, 673–687.
- Cheng X, Murakami N (1998) Cytotaxonomic study of genus *Hymenasplenium* (Aspleniaceae) in Xishuangbanna, south-western China. *Journal of Plant Research*, 111, 495–500.
- Cheng X, Zhang SZ (2010) Index to chromosome numbers of Chinese Pteridophyta (1969–2009). *Journal of Fairylake Botanic Garden*, 9, 1–58.
- Dyer RJ, Savolainen V, Schneider H (2012) Apomixis and reticulate evolution in the *Asplenium monanthes* fern complex. *Annals of Botany*, 110, 1515–1529.
- Ebihara A, Ishikawa H, Matsumoto S, Lin SU, Iwatsuki K, Takamiya M, Watano Y, Ito M (2005) Nuclear DNA, chloroplast DNA, and ploidy analysis clarified biological complexity of the *Vandenboschia radicans* complex (Hymenophyllaceae) in Japan and adjacent areas. *American Journal of Botany*, 92, 1535–1547.
- Ekrt L, Stech M (2008) A morphometric study and revision of the *Asplenium trichomanes* group in the Czech Republic. *Preslia*, 80, 325–347.
- Grant V (1981) *Plant Speciation*, pp. 273–317. Columbia University Press, New York.
- Grusz AL (2016) A current perspective on apomixis in ferns. *Journal of Systematics and Evolution*, 54, 656–665.
- Grusz AL, Windham MD, Pryer KM (2009) Deciphering the origins of apomictic polyploids in the *Cheilanthes yavapensis* complex (Pteridaceae). *American Journal of Botany*, 96, 1636–1645.
- Gu YF, Wei HJ, Wei R, Dai XL, Yan YH (2014) *Diplazium × kidoi* Sa. Kurata, a newly recorded species of *Diplazium* (Athyriaceae) from China. *Plant Science Journal*, 32, 336–339. (in Chinese with English abstract) [顾钰峰, 韦宏金, 卫然, 戴锡玲, 严岳鸿 (2014) 中国双盖蕨属一新记录种—*Diplazium × kidoi* Sa. Kurata. *植物科学学报*, 32, 336–339.]
- Haufler CH (2002) Homospory 2002: an odyssey of progress in pteridophyte genetics and evolutionary biology. *BioScience*, 52, 1081–1093.
- Haufler CH, Hooper EA, Thierrien JP (2000) Modes and mechanisms of speciation in pteridophytes; implications of contrasting patterns in ferns representing temperate and tropical habitats. *Plant Species Biology*, 15, 223–236.
- Hendry AP (2009) Evolutionary biology: speciation. *Nature*, 458, 162–164.
- Hong DY (1990) *Plant Cytotaxonomy*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [洪德元 (1990) 植物细胞分类学. 科学出版社, 北京.]
- Hori K, Tono A, Fujimoto K, Kato J, Ebihara A, Watano Y, Murakami N (2014) Reticulate evolution in the apogamous *Dryopteris varia* complex (Dryopteridaceae, subg. *Erythrovariae*, sect. *Variae*) and its related sexual species in Japan. *Journal of Plant Research*, 127, 661–684.
- Hou X, Wang ZR (2000) A subspecific taxonomic study on *Asplenium trichomanes* L. from China. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 38, 242–255. (in Chinese with English abstract) [侯鑫, 王中仁 (2000) 中国铁角蕨的种下分类学研究. *植物分类学报*, 38, 242–255.]
- Jackson RC (1976) Evolution and systematic significance of polyploidy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 7, 209.
- Kato M, Nakato N, Cheng X, Iwatsuki K (1992) Cytotaxonomic study of ferns of Yunnan, southwestern China. *Journal of Plant Research*, 105, 105–124.
- Lin YX, Viane R (2012) Aspleniaceae. In: *Flora of China* (ed. Editorial Committee of Flora of China). Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Liu HM, Dyer RJ, Guo ZY, Meng Z, Li JH, Schneider H (2012) The evolutionary dynamics of apomixis in ferns: a case study from polystichoid ferns. *Journal of Botany*, 2012, <http://dx.doi.org/10.1155/2012/510478>.
- Lovis JD (1964) The taxonomy of *Asplenium trichomanes* in Europe. *British Fern Gazette*, 9, 147–160.
- Lovis JD (1977) Evolutionary patterns and processes in ferns. *Advances in Botanical Research*, 4, 229–415.
- Manton I (1959) Cytological information on the ferns of West Tropical Africa. In: *The Ferns and Fern Allies of West Tropical Africa* (ed. Alston AHG). Grown Agents, London.
- Mitui K, Murakami N, Iwatsuki K (1989) Chromosomes and systematics of *Asplenium* sect. *Hymenasplenium* (Aspleniaceae). *American Journal of Botany*, 76, 1689–1697.
- Murakami N, Nogami S, Watanabe M, Iwatsuki K (1999) Phylogeny of Aspleniaceae inferred from *rbcL* nucleotide sequences. *American Fern Journal*, 89, 232–243.
- Nyhus GC (1987) The subspecies of *Asplenium trichomanes* in Norway. *Blyttia*, 45, 12–24.
- Perrie LR, Brownsey PJ (2005) Insights into the biogeography and polyploid evolution of New Zealand *Asplenium* from chloroplast DNA sequence data. *American Fern Journal*, 95, 1–21.
- Pinter I, Bakker F, Barrett JA, Cox C, Gibby M, Henderson S, Morgan-Richards M, Rumsey F, Russell S, Trewick S, Schneider H, Vogel J (2002) Phylogenetic and biosystematic relationships in four highly disjunct polyploidy complexes in the subgenera *Ceterach* and *Phyllitis* in *Asplenium* (Aspleniaceae). *Organisms, Diversity and Evolution*, 2, 299–

- 311.
- Rasbach H, Rasbach K, Reichstein T, Bennert HW (1990) *Asplenium trichomanes* subsp. *coriaceifolium*, a new subspecies and two new intraspecific hybrids of the *A. trichomanes* complex (Aspleniaceae, Pteridophyta). I. Nomenclature and typification. Willdenowia, 19, 471–474.
- Rasbach H, Rasbach K, Reichstein T, Bennert HW (1991) *Asplenium trichomanes* subsp. *coriaceifolium*, a new subspecies and two new intraspecific hybrids of the *A. trichomanes* complex (Aspleniaceae, Pteridophyta). II. Description and illustrations. With an appendix on pairing behaviour of chromosomes in fern hybrids. Willdenowia, 21, 239–261.
- Reichstein T (1981) Hybrids in European Aspleniaceae (Pteridophyta). Botanica Helvetica, 91, 89–139.
- Rieseberg LH, Willis JH (2007) Plant speciation. Science, 317, 910–914.
- Sang T, Zhong Y (2000) Testing hybridization hypotheses based on incongruent gene trees. Systematic Biology, 49, 422–434.
- Schneider H, Navarro-gomez A, Russell SJ, Ansell S, Grundmann M, Vogel J (2013) Exploring the utility of three nuclear regions to reconstruct reticulate evolution in the fern genus *Asplenium*. Journal of Systematics and Evolution, 51, 142–153.
- Schneider H, Russell SJ, Cox CJ, Bakker F, Henderson S, Rumsey F, Barrett J, Gibby M, Vogel JC (2004) Chloroplast phylogeny of asplenoid ferns based on *rbcL* and *trnL-F* spacer sequences (Polypodiidae, Aspleniaceae) and its implications for biogeography. Systematic Botany, 29, 260–274.
- Shepherd LD, Perrie LR, Brownsey PJ (2008) Low copy nuclear DNA sequences reveal a predominance of allopolyploids in a New Zealand *Asplenium* fern complex. Molecular Phylogenetics and Evolution, 49, 240–248.
- Tigerschöld E (1981) The *Asplenium trichomanes* complex in East Central Sweden. Nordic Journal of Botany, 1, 12–16.
- van den Heede CG, Viane R, Chase MW (2003) Phylogenetic analysis of *Asplenium* subgenus *Ceterach* (Pteridophyta: Aspleniaceae) based on plastid and nuclear ribosomal ITS DNA sequences. American Journal of Botany, 90, 481–495.
- Vogel JC, Russell SJ, Barrett SA, Gibby M (1996) A noncoding region of chloroplast DNA as a tool to investigate reticulate evolution in European *Asplenium*. In: Pteridology in Perspective (eds Camus JM, Johns RJ, Gibby M). Royal Botanic Garden, Kew, Richmond.
- Wagner WH (1954) Reticulate evolution in the Appalachian *Asplenium*. Evolution, 8, 103–118.
- Wang RX, Lu SG, Deng XC (2007) Cytotaxonomic studies of the Chinese pteridophytes: a review. Acta Phytotaxonomica Sinica, 45, 98–111. (in Chinese with English abstract) [王任翔, 陆树刚, 邓晰朝 (2007) 中国蕨类植物细胞分类学研究概况. 植物分类学报, 45, 98–111.]
- Wang ZR, Zhang F, Hou X (2003) A biosystematic study on *Asplenium sarelii* complex. Acta Botanica Sinica, 45, 1–14.
- Werth CR, Guttman SI, Eshbaugh WH (1985) Recurring origins of allopolyploid species in *Asplenium*. Science, 228, 731–733.
- Wood TE, Takebayashi N, Barker MS, Mayrose I, Greenspoon PB, Rieseberg LH (2009) The frequency of polyploid speciation in vascular plants. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 106, 13875–13879.
- Wu ZH (1999) Aspleniaceae. In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae (ed. Editorial Committee of Flora Reipublicae Popularis Sinicae, Chinese Academy of Sciences), Tomus, 4(2). Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴兆洪 (1999) 铁角蕨科. 见: 中国植物志(中国科学院中国植物志编辑委员会编), 4(2). 科学出版社, 北京.]
- Yatabe Y, Masuyama S, Darnaedi D, Murakami N (2001) Molecular systematics of the *Asplenium nidus* complex from Mt. Halimun National Park, Indonesia: evidence for reproductive isolation among three sympatric *rbcL* sequence types. American Journal of Botany, 88, 1517–1522.
- Yatabe Y, Murakami N (2003) Recognition of cryptic species in the *Asplenium nidus* complex using molecular data—a progress report. Telopea, 10, 487–496.
- Yatabe Y, Shonohara W, Matsumoto S, Murakami N (2009) Patterns of hybrid formation among cryptic species of bird-nest fern, *Asplenium nidus* complex (Aspleniaceae), in West Malesia. Botanical Journal of the Linnean Society, 160, 42–63.
- Zhang XC (2012) Lycophytes and Ferns from China. Peking University Press, Beijing. (in Chinese) [张宪春 (2012) 中国石松类和蕨类植物. 北京大学出版社, 北京.]
- Zhang XC, Wei R, Liu HM, He LJ, Wang L, Zhang G (2013) Phylogeny and classification of the extant lycophytes and ferns from China. Chinese Bulletin of Botany, 48, 119–137. (in Chinese with English abstract) [张宪春, 卫然, 刘红梅, 何丽娟, 王丽, 张钢 (2013) 中国现代石松类和蕨类的系统发育与分类系统. 植物学报, 48, 119–137.]
- Zou XH, Ge S (2008) Conflicting gene trees and phylogenomics. Journal of Systematics and Evolution, 46, 795–807. (in Chinese with English abstract) [邹新慧, 葛颂 (2008) 基因树冲突与系统发育基因组学研究. 植物分类学报, 46, 795–807.]

(责任编辑: 严岳鸿 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 188种铁角蕨科植物的染色体数目、细胞倍性和繁殖方式

Appendix 1 Chromosome number and ploidy levels of the 188 Aspleniaceae species

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017117-1.pdf>

附录1 188种铁角蕨科植物的染色体数目、细胞倍性和繁殖方式(√表示只有细胞倍性记录, 没有染色体数目计数; S表示有性生殖; A表示无融合生殖)

Appendix 1 Chromosome number and ploidy levels of the 188 Aspleniaceae species. √ Chromosome counts are not available but with ploidy level recorded; S, sexual reproduction; A, apomictic reproduction.

种名 Species	S/A	2X	3X	4X	6X	8X	10X	12X	16X
<i>Asplenium abscissum</i>		72							
黑色铁角蕨 <i>A. adiantum-nigrum</i>				√	√				
合生铁角蕨 <i>A. adnatum</i>				√					
<i>A. adulterinum</i>				144					
<i>A. aethiopicum</i>				144		288		√	√
匙形铁角蕨 <i>A. affine</i>						√			
西部铁角蕨 <i>A. aitchisonii</i>				√	√				
阿尔泰铁角蕨 <i>A. altaicense</i>				√					
<i>A. alternifolium</i>			108	144					
<i>A. anceps</i>	S	72		144					
广布铁角蕨 <i>A. anogrammoides</i>				√					
大鳞巢蕨 <i>A. antiquum</i>				√					
狭翅巢蕨 <i>A. antrophyoides</i>				√					
黑鳞铁角蕨 <i>A. asterolepis</i>				√					
<i>A. aureum</i>	A			144	216	288			
<i>A. auritum</i>	A	72		144					
<i>A. australasicum</i>				144					
华南铁角蕨 <i>A. austrochinense</i>				√		√			
<i>A. azomanes</i>				144					
<i>A. azoricum</i>				144					
<i>A. balearicum</i>		72							
<i>A. belangeri</i>				144					
<i>A. billotii</i>				144					
<i>A. bradleyi</i>				√					
<i>A. bulbiferum</i>				144					
大盖铁角蕨 <i>A. bullatum</i>				√		√			
<i>A. capense</i>		72							
线柄铁角蕨 <i>A. capillipes</i>	S	√		√					
东海铁角蕨 <i>A. castaneoviride</i>				144					
高加索铁角蕨 <i>A. caucasicum</i>	S	72		√					
<i>A. caudatum</i>				144					
<i>A. centrafricanum</i>				140					
药蕨 <i>A. ceterach</i>		√	√	√	√				
<i>A. chathamense</i>				144					
<i>A. chihuahuense</i>					216				
<i>A. cimmeriorum</i>						288			
<i>A. claussenii</i>		72							
<i>A. cordatum</i>		72		144					
线裂铁角蕨 <i>A. coenobiale</i>				√					
壮乡铁角蕨 <i>A. cornutissimum</i>				√					
毛轴铁角蕨 <i>A. crinicaule</i>				√		√		√	
<i>A. cristatum</i>	S	72		144					
乌来铁角蕨 <i>A. cuneatifforme</i>				√					
<i>A. curtissii</i>	A		108						
<i>A. cyprium</i>					216				
苍山蕨 <i>A. dalhousiae</i>	S	√		√					
<i>A. decrescens</i>				144					
水鳖蕨 <i>A. delavayi</i>				√					
<i>A. dentatum</i>	A	72	108						
<i>A. diplazisorum</i>				144					
圆叶铁角蕨 <i>A. dolomiticum</i>	S	72		144					
<i>A. dolosum</i>					216				

种名 Species	S/A	2X	3X	4X	6X	8X	10X	12X	16X
<i>A. ebenoides</i>		72		144					
剑叶铁角蕨 <i>A. ensiforme</i>				√					
<i>A. erectum</i>		72							
云南铁角蕨 <i>A. exiguum</i>				√					
网脉铁角蕨 <i>A. finlaysonianum</i>				√		√			
<i>A. fissum</i>		72							
<i>A. flabellifolium</i>				√	√			√	
<i>A. flaccidum</i>				144					
西藏铁角蕨 <i>A. fontanum</i>	S	√		√					
<i>A. foresiense</i>	S			144					
南海铁角蕨 <i>A. formosae</i>				√					
易变铁角蕨 <i>A. fugax</i>				√					
腺齿铁角蕨 <i>A. glanduliserrulatum</i>				√					
<i>A. goudeyi</i>				√					
<i>A. grevillei</i>		72							
厚叶铁角蕨 <i>A. griffithianum</i>	S	72		144				√	
撕裂铁角蕨 <i>A. gueinzianum</i>				√					
海南铁角蕨 <i>A. hainanense</i>			√	√					
<i>A. haughtonii</i>				√					
<i>A. haussknechtii</i>				144					
<i>A. helii</i>	S	72							
<i>A. hemionitis</i>		72							
<i>A. heterochroum</i>				144	216				
<i>A. hindusthanensis</i>		72							
<i>A. hobdyi</i>				√					
江南铁角蕨 <i>A. holosorum</i>				√	√				
<i>A. hostmannii</i>			108	144					
扁柄巢蕨 <i>A. humbertii</i>					√				
<i>A. hybridum</i>		72							
<i>A. inaequilaterale</i>	S	72		144					
虎尾铁角蕨 <i>A. incisum</i>	S	√		√					
胎生铁角蕨 <i>A. indicum</i>	S	√		√		√			
<i>A. indopakistanicum</i>		72							
贵阳铁角蕨 <i>A. interjectum</i>	S	√		√					
<i>A. juglandifolium</i>				144					
对开蕨 <i>A. komarovii</i>		√		√					
新疆铁角蕨 <i>A. kukkonenii</i>				√					
<i>A. lepidum</i>				144					
<i>A. loxoscaphoides</i>				140					
庐山铁角蕨 <i>A. lushanense</i>	A	√		√					
<i>A. macilentum</i>						288			√
大叶苍山蕨 <i>A. magnificum</i>						√			
<i>A. majoricum</i>				144					
<i>A. marinum</i>		72							
<i>A. milnei</i>				144					
<i>A. monanthes</i>	A		108		216				
<i>A. montanum</i>		72							
<i>A. morganii</i>			108						
<i>A. murbeckii</i>	S			144					
巢蕨 <i>A. nidus</i>				√	√				
倒挂铁角蕨 <i>A. normale</i>	S	√		√	√	√			
黑鳞巢蕨 <i>A. oblanceolatum</i>				√					
<i>A. obovatum</i>	S	72		144					
<i>A. onopteris</i>	S	72		144					
<i>A. pagesii</i>	S				216				
<i>A. paleaceum</i>				144					

种名 Species	S/A	2X	3X	4X	6X	8X	10X	12X	16X
疏脉苍山蕨 <i>A. paucivenosum</i>				√					
北京铁角蕨 <i>A. pekinense</i>				√					
<i>A. petersenii</i>				144					
<i>A. petrarchae</i>	S	72	108	144					
<i>A. phillipsianum</i>		72							
长叶巢蕨 <i>A. phyllitidis</i>				√					
<i>A. pinnatifidum</i>				144					
<i>A. platyneuron</i>		72							
<i>A. plenum</i>				√					
镰叶铁角蕨 <i>A. polyodon</i>					√		√		
长叶铁角蕨 <i>A. prolongatum</i>				√					
<i>A. protomajoricum</i>				144					
假大羽铁角蕨 <i>A. pseudolaserpitiifolium</i>						√			
斜裂铁角蕨 <i>A. pseudopraemorsum</i>				√					
叶基宽铁角蕨 <i>A. pulcherrimum</i>				√					
<i>A. pumilum</i>		72							
<i>A. punjabense</i>					216				
<i>A. radicans</i>		72				288			
<i>A. recoderi</i>			108		216				
<i>A. reichsteinii</i>		72	108						
<i>A. resiliens</i>					216				
<i>A. rhizophyllum</i>		√							
骨碎补铁角蕨 <i>A. ritoense</i>				√					
瑞丽铁角蕨 <i>A. rockii</i>					√				
<i>A. rosselloi</i>		72				288			
<i>A. rouyi</i>				144					
过山蕨 <i>A. ruprechtii</i>	S	√		√					
卵叶铁角蕨 <i>A. ruta-muraria</i>				√					
<i>A. rutifolium</i>				140		280			
<i>A. salicifolium</i>						288			
<i>A. samarkandense</i>				144					
岭南铁角蕨 <i>A. sampsonii</i>							√		
华中铁角蕨 <i>A. sarelii</i>	S	72		144					
<i>A. scolopendrium</i>		√							
狭叶铁角蕨 <i>A. scortechinii</i>				√	√			√	
近变异铁角蕨 <i>A. semivarians</i>	S	√		√					
叉叶铁角蕨 <i>A. septentrionale</i>	S	√		√					
<i>A. serra</i>						288			
<i>A. serratum</i>				144		288			
<i>A. sertularioides</i>				140					
<i>A. simplicifrons</i>				144					
<i>A. sleepiae</i>		72				288			
<i>A. souchei</i>				144		288			
<i>A. subhastatum</i>						288			
<i>A. surrogatum</i>		72							
<i>A. tabulense</i>				√					
膜连铁角蕨 <i>A. tenerum</i>				√					
细茎铁角蕨 <i>A. tenuicaule</i>	S	√		√					
细裂铁角蕨 <i>A. tenuifolium</i>	S	72		144					
<i>A. theciferum</i>				140		280		√	
<i>A. ticinense</i>		72	108						
铁角蕨 <i>A. trichomanes</i>	S	√	√	√	√				
台南铁角蕨 <i>A. trigonopterum</i>						√			
三翅铁角蕨 <i>A. tripteropus</i>	S	√		√					
<i>A. triquetrum</i>				144					
<i>A. troodeum</i>					√				

种名 Species	S/A	2X	3X	4X	6X	8X	10X	12X	16X
<i>A. trudellii</i>			108						
<i>A. ulbrichtii</i>				144					
变异铁角蕨 <i>A. varians</i>	S	√		√					
欧亚铁角蕨 <i>A. viride</i>	S	√		√	√				
狭翅铁角蕨 <i>A. wrightii</i>						√	√	√	
<i>A. wudangense</i>				144					
<i>A. × artanense</i>		72		144					
<i>A. × centovallense</i>				144					
<i>A. × diasii</i>					216				
<i>A. × sarniense</i>		72		144	216				
<i>A. × sollerense</i>				144					
<i>A. × tyrrhenicum</i>		72							
棕鳞铁角蕨 <i>A. yoshinagae</i>						√			
无配膜叶铁角蕨 <i>H. apogamum</i>	A/S		117	156					
细辛膜叶铁角蕨 <i>H. cardiophyllum</i>	S	√		√					
齿果膜叶铁角蕨 <i>H. cheilosorum</i>	S	√	√	√					
切边膜叶铁角蕨 <i>H. excisum</i>	S	√		√					
东亚膜叶铁角蕨 <i>H. hondoense</i>	A/S		√	√					
单边膜叶铁角蕨 <i>H. murakami-hatanakae</i>		√							
荫湿膜叶铁角蕨 <i>H. obliquissimum</i>	A/S	√	√	√					
绿杆膜叶铁角蕨 <i>H. obscurum</i>		√		√					
尖峰岭膜叶铁角蕨 <i>H. pseudobscurum</i>		√		√					
小膜叶铁角蕨 <i>H. subnormale</i>		76		152					
<i>H. unilaterale</i>		√	√	√					