

DOI: 10.3969/j.issn.1000-3142.2013.01.001

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

Yang DM, He RR, Xing FW, et al. Study on spore and leaf epidermis morphology of *Pteris* (Pteridaceae) from China[J]. Guihaia, 2013, 33(1):1-19

中国凤尾蕨属(凤尾蕨科)的孢粉学 与叶表皮形态学研究

杨东梅^{1,2}, 何蓉蓉³, 邢福武³, 王发国^{3*}

(1. 热带作物种质资源保护与开发利用教育部重点实验室(海南大学), 海口 570228; 2. 海南大学 园艺园林学院, 海口 570228; 3. 中国科学院 华南植物园, 中国科学院 植物资源保护与可持续利用重点实验室, 广州 510650)

摘要: 对中国凤尾蕨属 44 个分类群进行孢粉学与叶表皮形态学研究。结果表明:在属的水平,该属的孢子形态稳定。根据赤道环的有无和脊类纹饰的情况,该属可划分成 6 种类型。但这与该属的孢子体形态不相关。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。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。基本气孔器类型在种间重复性较高,可作为该属稳定的形态特征之一,在属的水平上具有一定的分类学价值,但不宜作为该属属下的分类学依据。综合两方面的数据,对部分疑似种进行初步的分类学处理,并探讨了易混淆种分类学关系。

关键词: 凤尾蕨属; 中国; 孢子; 叶表皮; 分类学

中图分类号: Q949 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2013)01-0001-19

Study on spore and leaf epidermis morphology of *Pteris* (Pteridaceae) from China

YANG Dong-Mei^{1,2}, HE Rong-Rong³, XING Fu-Wu³, WANG Fa-Guo^{3*}

(1. Key Laboratory of Protection and Development Utilization of Tropical Crop Germplasm Resources (Hainan University), Ministry of Education, Haikou 570228, China; 2. College of Horticulture and Landscape Architecture, Hainan University, Haikou 570228, China; 3. Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Sustainable Utilization, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: Forty-four taxa in *Pteris* (Pteridaceae) from China were selected for spore and leaf epidermis morphology studies. Spore morphology is stable at the genus level. *Pteris* can be divided into six groups based on the equatorial flange and lophate ornamentations. However, its spore morphology is not consistent with its sporophyte morphology. Stoma types are quite stable at the genus level and the species level. Polocytic type and axillocytic type are the primary stoma types for most *Pteris* species. However, stoma density, size and length to width are unstable at the genus level and the species level. So they are valueless for taxonomy. Due to the high repeating frequency in *Pteris*, primary stoma types are less valuable for species delimitation than for genus delimitation. Based on these, systematic relations of confusing species are discussed.

Key words: *Pteris*; China; spore; leaf epidermis; taxonomy

* 收稿日期: 2012-06-10 修回日期: 2012-08-07

基金项目: 国家自然科学基金(30800056); 中国科学院植物资源保护与可持续利用重点实验室基金; 海南大学科研启动基金(KYQD1207); 海南大学植物学国家重点学科项目(071001)

作者简介: 杨东梅(1983-), 女, 广东佛山人, 博士, 主要从事蕨类植物分类学研究, (E-mail) ydm5711_student@sina.com。

* 通讯作者: 王发国, 博士, 主要从事华南植物区系地理、蕨类植物系统分类学研究, (E-mail) wangfg@scib.ac.cn。

凤尾蕨属(*Pteris*)隶属凤尾蕨科(Pteridaceae)。建立之初,凤尾蕨属仅 12 种(Shieh, 1966)。目前凤尾蕨属已成为蕨类植物中的一个属,全世界约有 300 种,广泛分布于世界热带、亚热带和温带地区(Copeland, 1947; Tryon *et al.*, 1982)。《中国植物志》收录的凤尾蕨属植物有 66 种,主要分布于华南和西南地区(吴兆洪, 1990)。我国为世界凤尾蕨属的分布中心之一。由于无融合生殖和天然杂交的频繁发生(Walker, 1962),凤尾蕨属种间关系复杂,存在多个复合体,某些类群孢子体形态极为相似,从孢子体形态难以区分,一直被蕨类植物学家视为分类难度较大的类群。自凤尾蕨属建立以来,众多学者分别从孢粉学、叶表皮形态学、细胞学、分子系统学等多角度对其展开了分类学研究。戴锡玲等(2005)、丁明艳(2006)分别利用扫描电镜对中国产凤尾蕨属 29 种 4 变种植物和 32 种植物(含变种)的孢子进行了观察,初步从孢粉学的角度探讨了本属的系统演化关系和分类问题,但所选取的种类少,不到中国凤尾蕨属植物总种数的一半,而且种类的代表性不高,多数近似种、易混淆种并未研究到。有关中国凤尾蕨属叶表皮特征研究的文献不多。纵有研究,所涉及的种类少,所选取的形态特征仅限于气孔器类型和叶表皮细胞形状等定性的指标。张耀甲等(1999)在研究蕨科、凤尾蕨科、姬蕨科 3 个近缘科的叶表皮特征时,仅选取了蜈蚣草(*P. vittata*)与凤尾蕨(*P. cretica* var. *nervosa*)这两种凤尾蕨属植物作为研究对象;尽管 Chuang *et al.* (2003)选取了台湾产的 20 种凤尾蕨属植物进行研究,但所研究的叶表皮特征仅限于定性的特征,如气孔器类型、叶表皮细胞的形状等,没有对本属的种间关系进行深入的分析,不足以解决本属分类上的问题。总之,有关中国凤尾蕨属的分类学研究还存在一定程度的局限性,本属仍存在诸多分类学问题,尤其是孢子体形态相近种的种间关系不明确,种间划分标准不合理。

鉴于在蕨类的分类学研究中,孢子形态及叶表皮特征,尤其是气孔器类型,在科、属、种水平上都具有较高的分类学价值,本文选取了中国凤尾蕨属大部分的近似种、易混淆种以及未被《中国植物志》收录的种来进行孢粉学与叶表皮形态学方面的研究,并结合前人的研究结果,分析孢子形态及叶表皮特征的分类学意义,旨在理清中国凤尾蕨属的种类,为构建本属较自然的分类系统提供重要依据。

1 材料与方法

1.1 材料

选取了中国凤尾蕨属植物 44 个分类群(种或变种),考察其孢子和叶表皮的形态特征,并探讨所考察的形态特征的分类学意义。为考察所研究的形态特征的稳定性,部分类群具有 2 个以上的样品,本研究共计 77 个样品(表 1)。本研究所选取的凤尾蕨属植物的名称采用《中国植物志》第 3 卷(吴兆洪, 1990)的分类处理,未被中国植物志收录的种采用《云南植物志》第 20 卷(陆树刚, 2006)的分类处理。文中所用术语,孢子表面纹饰方面参考王全喜(2001),气孔器类型方面参考张耀甲等(1999)。

1.2 方法

取一小段成熟叶片,于无水乙醇中用毛刷清洗,去除表面杂质,置滤纸上自然晾干。选取形状完好的裂片,垂直于裂片中脉切取 2 个 6 mm×2 mm 小块,用双面胶带分别将上、下表皮粘于样品台上,用 JFC-1100 离子溅射仪喷金镀膜。孢子的前处理较简单,先从孢子叶上抖落孢子到铺有滤纸的培养皿中,在体视镜下用镊子挑取适量孢子,均匀地粘到已粘有双面胶带的样品台上,再喷金镀膜。用 JSM-6360LV 扫描电镜,分别观察孢子形状和表面纹饰、叶表皮细胞的形状、排列形式及气孔器类型,并适当拍照。

1.3 数据处理

每个样品选取 20 个孢子和 20 个气孔器,用 Smile View 软件测量孢子赤道轴长和极轴长、气孔器长和宽等,用软件 SPSS 13.0 对数据进行分析处理。每个样品的孢子大小、气孔器大小为所得数据的平均值,气孔器密度用每平方微米内的气孔器个数表示。

2 结果与分析

2.1 孢粉学研究

2.1.1 中国凤尾蕨属的孢子形态 在属的水平,凤尾蕨属的孢子形态稳定。其孢子辐射对称。极面观常为钝三角形(多数为近等边三角形,偶呈椭圆形、圆球形或多边形),赤道面观常为半圆形、超半圆形或椭圆形(偶呈弯月形)。孢子极轴长 21.6~54 μm ,赤道轴长 34.4~97 μm 。具三裂缝(少数为单裂缝),长为孢子半径的 2/3 或更长。外壁厚,形成孢子表面纹饰的轮廓。周壁厚,紧贴于外壁上,不易

表 1 孢粉学与叶表皮形态学研究的类群及材料来源
Table 1 Materials of spore and leaf morphology studies

分类群 Taxon	样品号 Sample No.	采集地与时间 Locality and time	凭证标本 Voucher
猪鬃凤尾蕨 <i>P. actiniopteroides</i>	1-1 25-2 27	云南漾濞竹林下, 1 450 m, 1984 云南普洱市龙潭乡, 1 700 m 云南富宁田蓬石灰山脚, 1 500 m, 1973	Sino-Amer. Bot. Exped. 27 (KUN) H. Wang 4742 (HITBC) Z. H. Yang 7555 (HITBC)
红杆凤尾蕨 <i>P. amoena</i>	26 78	云南西双版纳勐腊南贡山林下路边, 1 400 m, 1990 台湾	B. G. Li 45755 (HITBC) S. Sazuki 2908 (IBSC)
线裂凤尾蕨 <i>P. angustipinnula</i>	79 87	广西扶绥, 1957 广西龙津, 1957	S. H. Chun 12149 (IBSC) S. H. Chun 12754 (IBSC)
紫轴凤尾蕨 <i>P. aspericaulis</i> *	2-1 13-1	云南漾濞劝桥河, 1 400 m, 1988 云南独龙江马库, 1 860 m, 1985	M. Kato, Y. Shimizu, N. Murakami, S. Akiyama & X. Cheng 157 (KUN) W. M. Chu & S. G. Lu 18996 (PYU)
高原凤尾蕨 <i>P. aspericaulis</i> var. <i>cuspidigera</i>	41	云南勐海巴达乡, 1 850 m, 1996	B. G. Li & L. Sun 960459 (HITBC)
三色凤尾蕨 <i>P. aspericaulis</i> var. <i>tricolor</i>	40	云南勐海南糯山箐沟林下, 1 500 m, 1998	B. G. Li 50538-B (HITBC)
华南凤尾蕨 <i>P. austro-sinica</i>	80	广西瑶山, 1 000 m, 1928	S. S. Sin 483A (IBSC)
钝裂凤尾蕨 <i>P. blumeana</i>	38	云南景洪纳板曼点河至纳板河口, 1988	G. D. Tao & Q. J. Li 43573 (HITBC)
条纹凤尾蕨 <i>P. cadieri</i>	72	广西那坡, 1998	H. N. Qin <i>et al.</i> 908 (IBSC)
海南凤尾蕨 <i>P. cadieri</i> var. <i>hammanensis</i>	73 74	海南 广东, 1924	S. K. Lau 5469 (IBSC) S. K. Lau 25124 (IBSC)
粗糙凤尾蕨 <i>P. cretica</i> var. <i>laeta</i>	5-1 5-2	云南腾冲明关公社大尖山, 2 200 m, 1980 云南武定关坡大树村, 2 430 m, 2002	S. T. Li 80-473 (KUN) H. Li, S. X. Yang, R. Li, Y. H. Ji and B. X. Liu 0749 (KUN)
凤尾蕨 <i>P. cretica</i> var. <i>nervosa</i>	37-2	云南景洪大勐龙勐宋, 1 620 m, 1990	B. G. Li 9901077 (HITBC)
凤尾蕨 <i>P. cretica</i> var. <i>nervosa</i>	113	四川峨眉山, 1 500 m	B. G. Li 09008 (IBSC)
指叶凤尾蕨 <i>P. dactylina</i>	82	四川, 2 200 m, 1958	H. Li 46803 (IBSC)
岩凤尾蕨 <i>P. deltodon</i>	112	四川峨眉山, 800 m, 2009	C. H. Li 09001 (IBSC)
刺齿半边旗 <i>P. dispar</i>	83	广东乳源, 1956	C. Wang 42474 (IBSC)
疏羽半边旗 <i>P. dissitifolia</i>	115	云南勐腊县补蚌村, 2009	D. M. Yang 111 (IBSC)
阔叶凤尾蕨 <i>P. esquirolii</i>	7-1 114	云南西双版纳勐腊小腊公路 45 km ² 处, 850~1 000 m, 1988 四川峨眉山, 900 m, 2009	M. Kato, Y. Shimizu, N. Murakami, S. Akiyama & X. Cheng 2704 (KUN) C. H. Li 09011 (IBSC)
溪边凤尾蕨 <i>P. excelsa</i>	106	四川峨眉山, 850 m, 2009	C. H. Li 09002 (IBSC)
变异凤尾蕨 <i>P. excelsa</i> var. <i>inaequalis</i>	85	广东乐昌, 1955	W. Y. Chun 10611 (IBSC)
傅氏凤尾蕨 <i>P. fauriei</i>	89 117	贵州黎平县, 150 m, 1991 海南吊罗山, 700 m, 2009	F. Wang <i>et al.</i> 91613 (IBSC) D. M. Yang 22 (IBSC)
疏裂凤尾蕨 <i>P. finotii</i>	90	海南万宁, 1995	F. W. Xing 5974 (IBSC)
鸡爪凤尾蕨 <i>P. gallinopes</i>	101 102	四川峨眉山, 810 m, 2009 四川峨眉山, 1 300 m, 2009	C. H. Li 09003 (IBSC) C. H. Li 09004 (IBSC)
林下凤尾蕨 <i>P. grevilleana</i>	75	海南, 1981	F. W. Xing 无号 (s. n.) (IBSC)
广东凤尾蕨 <i>P. guangdongensis</i>	91	广东阳春, 300 m, 1991	N. Liu 3066 (IBSC)
狭叶凤尾蕨 <i>P. henryi</i>	17-1 17-2 17-3 104	云南贡山丙中洛四季通, 1 650 m, 1988 云南玉龙山, 1957 四川安乐周礼, 250 m, 1984 四川峨眉山, 710 m, 2009	W. M. Chu 22761 (PYU) W. M. Chu & Y. M. Feng 1062 (PYU) H. G. Zhou 17826 (PYU) C. H. Li 09010 (IBSC)
长尾凤尾蕨 <i>P. heteromorpha</i>	28 116	云南勐腊大坡小腊公路 146~147 km ² 间路边坡上, 800 m, 1994 云南西双版纳植物园, 2009	B. G. Li 94015 (HITBC) D. M. Yang 77 (IBSC)
平羽凤尾蕨 <i>P. kiuschiuensis</i>	100 124	江西南坪, 600 m, 1969 广东乳源天井山	J. S. Yue 3492 (IBSC) F. G. Wang 3941 (IBSC)
岭南凤尾蕨 <i>P. maclurioides</i>	94 95	广东乐昌, 500 m, 1987 广东始兴, 400 m, 1958	Le-Chang Nanling Exped. 4159 (IBSC) L. Teng 6650 (IBSC; Isotype D)
硕大凤尾蕨 <i>P. majestica</i>	42 43 86	云南普洱把边至大桥, 820 m, 1990 云南普洱德化乡后山, 1 500 m, 1991 广西, 320 m, 1958	B. G. Li 45203 (HITBC) B. G. Li 46333 (HITBC) Y. K. Li 402956 (IBSC)

续表 1

分类群 Taxon	样品号 Sample No.	采集地与时间 Locality and time	凭证标本 Voucher
硕大凤尾蕨 <i>P. majestica</i>	88	云南, 1946	T. N. Liou 22592 (IBSC)
	96	广东英德, 2001	F. W. Xing 13083 (IBSC)
	118	海南七仙岭, 730 m, 2009	D. M. Yang 46 (IBSC)
	30	云南普洱西门岩子石灰山, 550~160 m, 1990	B. G. Li 45166 (HITBC)
两广凤尾蕨 <i>P. mcclurei</i>	92	广西大瑶山, 640 m, 1956	H. F. Qin 700276 (IBSC)
	93	印度支那(越南?) 大黄花山, 1936	W. T. Tsang 27142 (IBSC)
勐腊凤尾蕨 <i>P. menglaensis</i>	29-1	云南勐海勐满乡勐因寨附近, 1 200 m, 1998	B. G. Li <i>et al.</i> 9810267 (HITBC)
	29-2	云南勐海勐阿乡, 1 100 m, 1993	B. G. Li 930568 (HITBC)
勐海凤尾蕨 <i>P. monghaiensis</i>	34-1	云南普洱西门岩子, 170~600 m, 1990	B. G. Li 45146 (HITBC)
	34-2	云南普洱西门岩子, 170~500 m, 1990	B. G. Li 45162 (HITBC)
	44	云南普洱西门岩子石灰山, 1 400 m, 1990	B. G. Li 45173 (HITBC)
琼南凤尾蕨 <i>P. morii</i>	97	海南东方, 380 m, 1956	Hainan Exped. 506 (IBSC)
	121	海南七仙岭, 440~480 m, 2009	D. M. Yang 45 (IBSC)
井栏边草 <i>P. multifida</i> * *	111	四川峨眉山, 800 m, 2009	B. G. Li 09005 (IBSC)
斜羽凤尾蕨 <i>P. oshimensis</i>	108	四川峨眉山, 810 m, 2009	C. H. Li 09013 (IBSC)
	110	广西花坪, 2009	X. S. Qin 090819 (IBSC)
柔毛凤尾蕨 <i>P. puberula</i>	10-1	云南漾濞中山, 1984	K. Iwatsuki, H. Hara, S. Kurosawa, H. Ohashi, S. Mitsuta, M. Zang, S. -K. Wu, X. Cheng, K. Y. Guan & Y. Fei 1076 (KUN)
	20-1	云南永德城后索梨山, 2 600 m, 1982	W. M. Chu <i>et al.</i> 15172 (PYU)
五叶凤尾蕨 <i>P. quinquefoliata</i>	122	海南七仙岭, 380 m, 2009	D. M. Yang 47 (IBSC)
半边旗 <i>P. semipinnata</i>	120	海南七仙岭, 2009	D. M. Yang 42 (IBSC)
有刺凤尾蕨 <i>P. setulosocostulata</i> *	21-1	云南无量山景东温普麻栎林山, 1 900 m, 1979	W. M. Chu & Z. Z. Jin 9265 (PYU)
	39	云南景洪大勐龙勐宋, 1 660 m, 1997	B. G. Li 9704042 (HITBC)
三叉凤尾蕨 <i>P. tripartita</i>	99	海南崖县, 1933	C. Wang 33682 (IBSC)
绿轴凤尾蕨 <i>P. viridissima</i>	19-1	云南孟连城后, 950 m, 1982	W. M. Chu <i>et al.</i> 15681c-1 (PYU)
西南凤尾蕨 <i>P. wallichiana</i>	32	云南勐腊蚌蚌南沙河电站渠道旁, 750 m, 1997	B. G. Li 9704026 (1) (HITBC)
	81	四川峨眉山	T. H. Tu 716 (IBSC)
	109	四川峨眉山, 1 680 m, 2009	C. H. Li 09007 (IBSC)
云南凤尾蕨 <i>P. wallichiana</i> var. <i>yunnanensis</i> *	33	云南普洱普义乡, 2 000 m, 1990	B. G. Li 45809-I (HITBC)
西畴凤尾蕨 <i>P. xichouensis</i>	31	云南	P003C-24 (HITBC)

注: * 表示该样品因没有孢子叶而只进行了叶表皮形态学研究; ** 表示该样品因叶片小且易碎, 而只进行了孢粉学研究。

Note: * Only for leaf epidermis morphology studies because no spores were available; ** Only for spore morphology studies because laminae were tiny and tender.

剥落。多数种类孢子外壁具沿赤道加厚的赤道环(equatorial flange)。孢子表面具瘤状、疣状、块状或隆起的脊状等纹饰, 脊状纹饰有时连成如网状般的拟网状脊状纹饰; 有的种类沿赤道环形成环状纹饰, 靠近远极面的称远极脊(distal ridge), 靠近近极面的称近极脊(proximal ridge); 部分种类在裂缝的两边还有条状隆起的裂缝边缘(laesural ridge)。本研究中, 脊状、拟网状脊状、远极脊、近极脊统称为脊类纹饰, 小瘤状、瘤状、瘤块状统称为瘤类纹饰, 疣状、疣块状统称为疣类纹饰, 瘤块状、疣块状统称为块类纹饰。赤道环及脊类纹饰是此属孢子的重要特征, 在种间有较明显的区别。根据赤道环的有无和脊类纹饰的情况, 本属可划分为以下 6 种类型:

类型 I. 具赤道环、远极脊及近极脊: 本研究中较多种类属此类型, 一共有 14 个分类群, 如高原凤

尾蕨、钝裂凤尾蕨、硕大凤尾蕨、两广凤尾蕨、勐海凤尾蕨、柔毛凤尾蕨、有刺凤尾蕨、蜈蚣草、西畴凤尾蕨。除了赤道环、远极脊、近极脊, 它们的孢子在远极面和近极面上还具有拟网状脊状、脊状等其它脊类纹饰。

类型 II. 具赤道环、远极脊: 本研究观察到 11 个分类群属此类型, 如岩凤尾蕨、疏羽半边旗、溪边凤尾蕨、狭叶凤尾蕨、斜羽凤尾蕨、西南凤尾蕨。属此类型的孢子一般在远极面还具有拟网状脊状或脊状纹饰。

类型 III. 具赤道环、近极脊: 本研究共有 5 个分类群属此类型, 分别是猪鬃凤尾蕨、粗糙凤尾蕨、鸡爪凤尾蕨、硕大凤尾蕨、勐腊凤尾蕨。它们的孢子在远极面虽然不具有远极脊, 但一般具有拟网状脊状或脊状纹饰。

类型 IV. 具赤道环、脊状或拟网状脊状纹饰, 但

不具远极脊、近极脊：本研究的大部分种类属此类型，一共有 18 个分类群，如红杆凤尾蕨、线裂凤尾蕨、刺齿半边旗、阔叶凤尾蕨、傅氏凤尾蕨、疏裂凤尾蕨、广东凤尾蕨、长尾凤尾蕨、平羽凤尾蕨、琼南凤尾蕨、井栏边草、五叶凤尾蕨。它们的孢子在远极面总是具有拟网状脊状或脊状纹饰，某些种类的孢子在近极面也具有拟网状脊状或脊状纹饰。

类型 V. 具赤道环，不具脊类纹饰：虽然本研究仅观察到 10 个分类群属此类型，但如果结合戴锡玲等(2005)、丁明艳(2006)的结果来看，本属一共有 30 个分类群属此类型，约占中国产凤尾蕨属植物的 40%。它们一般具有瘤状、疣状、块状纹饰，某些种类还会出现小瘤状、颗粒状、乳头状等小型的纹饰，如半边旗的少数孢子在远极面及近极面仅具小瘤状纹饰，高山凤尾蕨(*P. aspericaulis* var. *subindivisa*)的少数孢子在近极面仅具颗粒状纹饰，琼南凤尾蕨的孢子在远极面、近极面常出现与瘤状或疣状纹饰混生的乳头状纹饰。但是，个别种类的孢子在远极面或近极面不具任何明显的纹饰，表面粗糙或呈皱状，如疏羽半边旗的少数孢子在远极面仅比较粗糙，却不具任何明显的纹饰。

类型 VI. 不具赤道环、脊类纹饰：本研究中只有条纹凤尾蕨及其变种海南凤尾蕨和林下凤尾蕨属此类型。三者的孢子均无赤道环，条纹凤尾蕨及海南凤尾蕨的孢子在远极面和近极面仅具棒状纹饰，而林下凤尾蕨的孢子同时具有棒状及带刺的短棒状纹饰。戴锡玲等(2005)、丁明艳(2006)所观察到的是带刺的瘤状纹饰。这可能因为棒状纹饰的顶端膨大，呈圆形，从该纹饰的顶端往下看，看到的是近似“瘤状”的纹饰。所以本研究推断戴锡玲等(2005)、丁明艳(2006)所描述的“林下凤尾蕨仅具带刺的瘤状纹饰”应该更正为“林下凤尾蕨仅具带刺的短棒状纹饰”。即使如此，他们的描述仍然欠妥，因为从他们所拍的扫描电镜图来看，并不是所有棒状纹饰都带刺。在条纹凤尾蕨和海南凤尾蕨孢子的表面纹饰方面，本研究所得的结果与戴锡玲等(2005)、丁明艳(2006)的大有不同。丁明艳(2006)观察到条纹凤尾蕨和海南凤尾蕨的孢子也不具有赤道环，但和林下凤尾蕨的孢子一样具有带刺的瘤状纹饰(如上述，应该更正为带刺的短棒状纹饰)。这可能因为条纹凤尾蕨是杂交起源，具有二倍体与三倍体两种细胞型(赵怡珊等，2010)，所以其孢子具有不只一种的表面纹饰。戴锡玲等(2005)所得的结果与本研究的结果

相差更远。戴锡玲等(2005)所观察到条纹凤尾蕨的孢子具有赤道环，在远极面、近极面具有瘤块状纹饰，而不是棒状纹饰。

从分组的情况可见，凤尾蕨属的孢子形态特征与孢子体的形态特征不相关。本属植物根据孢子赤道环的有无、脊类纹饰及其它孢子表面纹饰划分的组别与根据孢子体特征划分的组之间相去甚远，没有相关性，这支持戴锡玲等(2005)研究所得的结论。

本属植物的孢子表面纹饰常常是瘤、疣、块、脊等纹饰的混合。来自同一植株的孢子形态一般比较稳定，虽然有时会出现畸形的或瘪的孢子。除去内容物外流导致孢子不饱满的情况，瘪的孢子或畸形的孢子很可能由复杂的生殖方式引起(Walker, 1962)。来自同一分类群但不同植株的孢子，其形态差异就比较明显。结合戴锡玲等(2005)、丁明艳(2006)的研究数据来看，仅有 4 种凤尾蕨植物的孢子形态不受植株来源的影响，呈现出高度的一致性，即它们的孢子尽管分别采自同种但产地不同的植株，但都具有同样的形态特征，它们分别是能育叶形态多变的条纹凤尾蕨及其变种，孢子体形态稳定的林下凤尾蕨、勐海凤尾蕨及井栏边草。除此 4 种之外，本研究所涉及的种类的孢子均具有 2 种或以上的纹饰类型(表 2)。凤尾蕨属植物的孢子形态如此多变，除了与多倍化、杂交等生殖方式有关外，还可能受生境影响(Wanger, 1954; Kott *et al.*, 1983; Barrington *et al.*, 1986)。

2.1.2 中国凤尾蕨属孢子形态的分类学意义

2.1.2.1 对疑似种的分类学关系讨论 1. 仅根据能育叶上有无突出圆形或长圆形裂片来区分的条纹凤尾蕨与海南凤尾蕨(吴兆洪, 1990)，无论是从本研究还是从丁明艳(2006)研究的结果来看，它们在孢子大小、形状、表面纹饰上都高度一致，而且两者在孢子体形态上存在明显的过渡形态，因此本人认为两者是不可割裂的同一物种。这与丁明艳(2006)的研究结论相一致。

2. 吴兆洪(1990)认为变异凤尾蕨(*P. excelsa* var. *inaequalis*)侧生羽片形态多变，从近二叉、羽轴下侧深羽裂至羽轴两侧均为篦齿形羽裂，而区别于羽轴两侧均为篦齿形羽裂的变异凤尾蕨。但笔者发现，两者在孢子体形态上存在明显的连续性与过渡性，在同一居群的变异凤尾蕨中，羽片不分裂呈披针形，或二至三叉，或仅羽轴下侧深羽裂，或羽轴两侧均为篦齿形羽裂。而且本研究的结果表明，两者在

表 2 中国凤尾蕨属孢子形态
Table 2 Spore morphology of the genus *Pteris* in China

分类群 Taxon	纹饰类型 Ornamentation type	赤道面观 Shape in equatorial view	极面观 Shape in polar view	远极面 Ornamentation on distal face	近极面 Ornamentation on proximal face	大小 Size (μm^2)
<i>P. actiniopteroides</i>	Ⅲ、Ⅳ	半圆形、超半圆形	等边三角形、圆球形	脊类+瘤类 ²	脊类+块类 ²	(35.4~51.1)×(24.7~40.3) ⁴
<i>P. amoena</i>	I、Ⅳ、V	半圆形、超半圆形、椭圆形	等边三角形	瘤类±脊类 ² ; 疣类±脊类 ²	块类	(40.9~47.0)×(29.0~36.0) ⁴
<i>P. angustipinnula</i>	Ⅳ、V	半圆形、超半圆形	等边三角形	疣类±脊类 ²	疣类	(42.2~42.6)×(25.0~31.0) ⁴
<i>P. aspericaulis</i>	I、Ⅳ	半圆形	等边三角形	脊类	块类; ³ 近极脊	(39.0~52.0)×(22.6~37.0) ⁴
<i>P. aspericaulis</i> var. <i>cuspidata</i>	I、V	半圆形、超半圆形、椭圆形	等边三角形、近等腰三角形、椭圆形	颗粒状; ³ 远极脊	颗粒状; ³ 近极脊	(52.6~54.2)×(39.5~40.0) ⁴
<i>P. aspericaulis</i> var. <i>subindivisa</i>	V	半圆形	等边三角形	颗粒状、瘤块状(极少)	颗粒状	56.2×39.6 ⁵
<i>P. aspericaulis</i> var. <i>tricolor</i>	I	半圆形、超半圆形	等边三角形、近等腰三角形、长方形	远极脊(大部分)、疣状、疣块状	近极脊、光滑或粗糙、带疣状纹饰	46.6×32.5 ⁵
<i>P. austro-sinica</i>	V	半圆形、超半圆形	等边三角形(偏圆)	疣状、疣块状、皱状	疣状、疣块状、皱状	39.9×25.6 ⁵
<i>P. blumeana</i>	I	半圆形	等边三角形	远极脊(全部)、疣状、疣块状	近极脊(全部)、瘤状、疣块状	36.4×26.2 ⁵
<i>P. cadieri</i> *	Ⅵ	半圆形、超半圆形	等边三角形	棒状; ³ 带刺的短棒状纹饰	棒状; ³ 带刺的短棒状纹饰	(39.6~43.4)×31.4 ⁴
<i>P. cadieri</i> var. <i>hainanensis</i> *	Ⅵ	半圆形、超半圆形	等边三角形	棒状; ³ 带刺的短棒状纹饰	棒状; ³ 带刺的短棒状纹饰	(34.4~43.8)×(25~34.9) ⁴
<i>P. cretica</i> var. <i>laeta</i>	Ⅲ、Ⅳ	半圆形、超半圆形、椭圆形、近弯月形	等边三角形、近圆形	脊类±块类 ²	块类	(44.0~52.0)×(30.4~37.0) ⁴
<i>P. cretica</i> var. <i>ner-vosa</i>	Ⅳ、V	半圆形、弯月形	等边三角形、椭圆形、近长方形	瘤块状; ³ 疣块状; ³ 拟网状	瘤类±疣块状 ²	(42.2~50.8)×(31.6~38.0) ⁴
<i>P. cretica</i> var. <i>silvestris</i>	V	/1	等边三角形	瘤块状	矮瘤状	48.0×38.0 ⁵
<i>P. dactylina</i>	I	半圆形、近椭圆形、椭圆形	等边三角形、椭圆形、锐角三角形(角圆)	远极脊(部分)、拟网状脊状(大部分)、瘤状、疣块状	近极脊(部分)、疣状、瘤块状	49.4×37.2 ⁵
<i>P. decrescens</i>	V	椭圆形	等边三角形	瘤状	瘤状	38.0×31.4 ⁵
<i>P. decrescens</i> var. <i>parviloba</i>	V	半圆形	等边三角形	瘤状	瘤状	43.3×38.1 ⁵
<i>P. deltodon</i>	Ⅱ、V	半圆形	等边三角形	块类±脊类 ²	块类	(46.8~49.0)×(37.2~39.0) ⁴
<i>P. dispar</i>	Ⅳ	半圆形、超半圆形	等边三角形	拟网状脊状	瘤状	(39.4~49.0)×(28.1~33.2) ⁴
<i>P. dissitifolia</i>	Ⅱ、V	半圆形	等边三角形	粗糙; ³ 瘤状; ³ 远极脊、疣状	颗粒状; ³ 瘤状; ³ 粗糙、皱状、瘤状	(37.6~46.0)×(26.5~30.2) ⁴
<i>P. ensiformis</i>	Ⅱ	/1	等边三角形	远极脊、带刺的瘤状纹饰	带刺的瘤状纹饰	44.0×35.0 ⁵
<i>P. esquirolii</i>	Ⅱ、Ⅳ、V	半圆形、椭圆形、弯月形	等边三角形、等腰三角形、椭圆形、近长方形	瘤类±脊类 ²	瘤类	(50.0~54.0)×(27.9~44.0) ⁴
<i>P. excelsa</i>	Ⅱ、V	半圆形、超半圆形、近椭圆形、椭圆形	等边三角形	块类±脊类 ²	瘤类±疣状 ²	(37.8~53.7)×(26.4~40.4) ⁴
<i>P. excelsa</i> var. <i>inaequalis</i>	Ⅳ、V	半圆形	等边三角形	瘤类±脊类 ²	瘤状、疣状	(53.3~56.1)×(35.2~36) ⁴
<i>P. fauriei</i>	Ⅳ、V	超半圆形、椭圆形	等边三角形	瘤类±脊类 ² ; ³ 疣类±脊类 ²	瘤类±疣类 ²	(42.6~50.3)×(32.7~40.0) ⁴
<i>P. finotii</i>	Ⅳ、V	半圆形	等边三角形	瘤类	瘤类	(38.6~41.0)×(26.0~30.0) ⁴
<i>P. gallinopes</i>	I、Ⅲ、V	半圆形、椭圆形	等边三角形、椭圆形、近圆形	块类±脊类 ²	块类±脊类 ²	(43.0~57.8)×(34.0~42.0) ⁴
<i>P. grevilleana</i> *	Ⅵ	半圆形、椭圆形	等边三角形、椭圆形、扁平的四棱形	棒状、带刺的短棒状纹饰	棒状、带刺的短棒状纹饰	(37.5~46.0)×(25.1~36.0) ⁴
<i>P. guangdongensis</i>	Ⅳ	半圆形	等边三角形、近圆形	拟网状脊状(大部分)、耳状(少数)、瘤状、疣状	脊状(部分)、瘤状、疣状	39.5×26.7 ⁵

续表 2

分类群 Taxon	纹饰类型 Ornamentation type	赤道面观 Shape in equatorial view	极面观 Shape in polar view	远极面 Ornamentation on distal face	近极面 Ornamentation on proximal face	大小 Size (μm^2)
<i>P. henryi</i>	I、II、IV	半圆形、超半圆形	等边三角形	脊类±块类 ²	块类±脊类 ²	(35.0~44.7)×(23.8~33.9) ⁴
<i>P. heteromorpha</i>	IV、V	半圆形	等边三角形	小瘤状; ³ 疣类±脊类 ²	瘤类	(52.8~53.8)×32.9 ⁴
<i>P. insignis</i>	II	/1	等边三角形	远极脊、瘤块状	瘤块状	50.0×34.0 ⁵
<i>P. kiuschiuensis</i>	IV、V	超半圆形、椭圆形、弯月形	等边三角形、近等腰三角形、近长方形、椭圆形	瘤块±疣块 ²	瘤类; ³ 疣类	(41.5~50.0)×(26.0~38.0) ⁴
<i>P. kiuschiuensis</i> var. <i>centro-chinensis</i>	V	超半圆形	等边三角形	块类	颗粒状; ³ 疣状	(50.3~52.0)×(36.0~39.4) ⁴
<i>P. longipes</i>	V	椭圆形	等边三角形	瘤块状、条状	瘤块状、条状	36.2×25.7 ⁵
<i>P. maclurioides</i>	I、II	半圆形	等边三角形	块类±脊类 ²	块类±脊类 ²	(36.8~37.4)×(24.1~24.4) ⁴
<i>P. majestica</i>	I、II、III、IV	半圆形、超半圆形、近椭圆形、椭圆形	等边三角形、等腰三角形、椭圆形	脊类+疣类 ²	脊类±瘤类 ² ; ³ 脊类±疣类 ²	(43.4~49.6)×(28.0~34.9) ⁴
<i>P. mcclurei</i>	I、II、IV	半圆形	等边三角形	块类±脊类 ²	块类±脊类 ²	(34.0~37.5)×(23.7~25.3) ⁴
<i>P. menglaensis</i>	III、V	超半圆形、椭圆形、弯月形	等边三角形、近圆形	瘤类	瘤类±脊类 ²	(46.4~56.4)×(23.7~44.6) ⁴
<i>P. monghaiensis</i>	I	半圆形、超半圆形	等边三角形、近等腰三角形	脊类+瘤类±疣类 ²	近极脊+疣状 ²	(37.9~50.5)×(28.0~33.5) ⁴
<i>P. morii</i>	IV、V	半圆形	等边三角形、六边形	瘤状+疣类 ²	瘤状	35.9×(21.6~25.4) ⁴
<i>P. multifida</i>	IV	半圆形、超半圆形	等边三角形	脊状+瘤状 ²	瘤类	(40.0~42.3)×(32.0~32.9) ⁴
<i>P. oshimensis</i>	II、IV、V	半圆形、椭圆形、弯月形	等边三角形、等腰三角形	瘤块±脊类 ²	瘤类±疣类 ²	(42.9~51.0)×(31.9~38.0) ⁴
<i>P. oshimensis</i> var. <i>paraemeiensis</i>	IV	半圆形	等边三角形	拟网状脊状	长瘤状	38.5×33.7 ⁵
<i>P. puberula</i>	I、II、V	半圆形、超半圆形、椭圆形	等边三角形	脊类+块类 ²	脊类+瘤类 ² ; ³ 脊类+疣类 ²	(40.8~44.7)×(28.9~36.8) ⁴
<i>P. quinquefoliata</i>	IV	半圆形	等边三角形、锐角三角形	拟网状脊状(部分)、脊状(部分)、瘤状、疣块状	瘤状、疣块状	36.0 ⁶
<i>P. semipinnata</i>	V	半圆形、超半圆形、椭圆形	等边三角形	瘤块状; ³ 小瘤状	颗粒状; ³ 小瘤状	(37.7~40.7)×(24.4~27.9) ⁴
<i>P. setulosus-costulata</i>	I、II、V	半圆形、近椭圆形	等边三角形、近等腰三角形、五边形	脊类±疣类 ²	脊类	(41.0~57.0)×(31.1~45.0) ⁴
<i>P. tripartita</i>	V	半圆形、超半圆形	等边三角形	疣类; ³ 瘤类	疣类; ³ 瘤类	(35.7~41.0)×(25.7~30.0) ⁴
<i>P. viridissima</i>	I	半圆形、弯月形	等边三角形、等腰三角形、长圆形	远极脊(少数)、拟网状脊状(部分)、脊状(部分)、耳状(少数)、瘤状、瘤块状、疣块状	近极脊(全部)、脊状(部分)、瘤状、疣块状	53.2×41.5 ⁵
<i>P. vittata</i>	I	/1	等边三角形	远极脊、拟网状脊状、瘤状	近极脊	43.0×32.0 ⁵
<i>P. wallichiana</i>	II、V	半圆形、椭圆形、弯月形	等边三角形	块类±脊类 ²	疣状; ³ 矮瘤状	(36.2~47.0)×(24.6~37.0) ⁴
<i>P. wangiana</i>	V	半圆形	等边三角形	瘤块状	瘤块状、颗粒状	39.4×24.8 ⁵
<i>P. xichouensis</i>	I	半圆形	等边三角形	远极脊(全部)、脊状(部分)、瘤状、疣块状	近极脊(全部)、瘤状	40.8×27.4 ⁵

注: * 无赤道环; 1. 未观察到赤道面观形状; 2. “+”兼有, “±”兼有或无; 3. 用“;”所隔开的纹饰类型分别出现在不同植株的孢子中, 如“颗粒状, 远极脊”表颗粒状纹饰、远极脊分别出现在不同植株的孢子中; 4. 孢子大小的数据取自本人及戴锡玲等(2005)、丁明艳(2006)的研究结果; 5. 孢子大小的数据仅出自本人的研究结果, 而戴锡玲等(2005)、丁明艳(2006)的研究中均没有提及; 6. 仅为极轴长, 赤道轴长未获。

Note: * No equatorial flange; 1. Equatorial view was not found; 2. “+” means having, “±” means having or not; 3. Ornamentations divided by a semicolon are from different spores of different samples; 4. From the data of this study, Dai *et al.* (2005) and Ding(2006); 5. Only from the data of this study; 6. Only the length of the polar axis.

孢子大小、形状、近极面纹饰上非常接近(虽然在远极面纹饰上有些区别)。因此,本人建议把两者作为同一种来处理。

3. 长尾凤尾蕨羽片形态多变,有时候在同一居群中会出现“勐腊凤尾蕨”样的植株。本研究发现,从典型的长尾凤尾蕨和典型的勐腊凤尾蕨植株上取得的孢子,均具有瘤状及脊类纹饰(拟网状脊状、近极脊、远极脊),而且两者孢子形状一致,孢子大小相差不大,所以本人建议把两者作为同一种来处理。需要指出的是,长尾凤尾蕨的羽片形态多变,其孢子形态也多变,取自本种不同植株的孢子,其表面纹饰差别较大,某一样本的孢子全为小瘤状纹饰,而另一样本的孢子不具有小瘤状纹饰,在远极面以脊类纹饰为主,在近极面以瘤状为主。这暗示长尾凤尾蕨可能是杂交起源。

4. 孢子体形态非常接近的两广凤尾蕨与岭南凤尾蕨在《中国植物志》中仅根据两者羽轴两侧狭翅的宽度及网眼所占狭翅宽度的比例来进行区分(吴兆洪,1990)。本研究发现,两者在孢子大小、形状、表面纹饰上呈现出较高的一致性,因此本人认为两者实为同一种。

5. 华南凤尾蕨原来作为西南凤尾蕨的变种处理,后来又被提升为种,主要以叶片下面伏生红棕色节状毛而区别于叶片下面近无毛的西南凤尾蕨(吴兆洪,1990)。从孢子形态来看,华南凤尾蕨的孢子形态特征都在西南凤尾蕨的变化范围之内,后者兼有前者的孢子表面纹饰,而且两者的孢子形状相同,大小相近。并且由于两者在孢子体形态上区别甚小,所以本人认为把华南凤尾蕨作为西南凤尾蕨的变种来处理比较合理。

2.1.2.2 对易混淆种的分类学关系讨论 1. 指叶凤尾蕨、猪鬃凤尾蕨、狭叶凤尾蕨、鸡爪凤尾蕨四者孢子体形态相近,尤其是猪鬃凤尾蕨和狭叶凤尾蕨,在《中国植物志》中主要以叶柄、叶轴的颜色及粗糙程度来进行区分(吴兆洪,1990)。如表2所示,它们的孢子都具有脊类和块类纹饰,鸡爪凤尾蕨的孢子较大,猪鬃凤尾蕨和狭叶凤尾蕨的孢子大小相近。可见,它们在孢子形态方面也具有较高的相似性。

2. 紫轴凤尾蕨与其3个变种高原凤尾蕨、高山凤尾蕨、三色凤尾蕨在孢子形态方面区别比较明显。其中,紫轴凤尾蕨与三色凤尾蕨的孢子形态特征比较接近,在远极面和近极面上都具有脊类纹饰,孢子大小相仿。而高原凤尾蕨和高山凤尾蕨的孢子具有前两

者所没有的颗粒状纹饰,两者孢子大小也较为接近。

3. 条纹凤尾蕨与林下凤尾蕨不仅孢子体形态相似(两者仅以能育叶的叶形相区别,前者的能育羽片线形,而后者的能育叶为二回深羽裂,与不育叶形态相同)(吴兆洪,1990),在孢子形态上也呈现出较高的一致性。两者的孢子形状、大小一致,林下凤尾蕨的孢子兼有条纹凤尾蕨孢子的两种纹饰。这暗示两者具有较近的亲缘关系,支持赵怡珊等(2010)认为林下凤尾蕨可能是条纹凤尾蕨的亲本的观点。

4. 粗糙凤尾蕨、银叶凤尾蕨(*P. cretica* var. *silverstris*)的孢子形态特征,尤其是孢子大小、表面纹饰,均在凤尾蕨的变化范围之内。这与它们的分类学关系相一致。

5. 侧生羽片均为篦齿状深羽裂或仅半侧羽片为篦齿状深羽裂的刺齿半边旗、疏羽半边旗、半边旗,在孢子形态方面区别较明显。在孢子表面纹饰方面,疏羽半边旗的孢子表面纹饰多样,而其它两种的孢子表面纹饰比较单一,如刺齿半边旗的孢子在远极面几乎仅具有拟网状脊状纹饰,半边旗的孢子仅具小瘤状纹饰或在远极面全为瘤块状纹饰,在近极面全为颗粒状纹饰。半边旗的孢子在三者之中最小。

6. 孢子体形态相近的傅氏凤尾蕨、线裂凤尾蕨、硕大凤尾蕨在孢子表面纹饰、大小方面比较接近,而孢子体形态相近的勐海凤尾蕨与钝裂凤尾蕨也出现类似的情况。柔毛凤尾蕨与其形态近似种绿轴凤尾蕨在孢子大小方面相差较大,但都具有相似的孢子表面纹饰。

2.2 叶表皮形态学研究

2.2.1 中国凤尾蕨属的叶表皮特征 凤尾蕨属各种间叶片上表皮细胞形态相似,其垂周壁呈不规则的浅波状,无明显的长轴方向,上表皮细胞在长轴方向出现分枝(图版VI,图版VIII)。下表皮常具毛,沿叶脉处尤密,上表皮沿叶脉偶见毛。在本研究中,仅条纹凤尾蕨及其变种海南凤尾蕨,和林下凤尾蕨在叶表皮中出现假脉,假脉在叶片下表皮较密集(图版VI)。本属的气孔为“下生气孔”,仅出现在下表皮中(张耀甲等,1999)。

参考张耀甲等(1999)的气孔器类型划分标准,本研究观察到凤尾蕨属一共有9种气孔器类型,如表3所示。在属和种的水平上,气孔器类型在凤尾蕨属中都具有较高的稳定性。本研究中,每一分类群或样本中所占比例最大的两种气孔器类型称为该分类群或样本的主要气孔器类型或基本气孔器类

型。本研究中大部分种类(29 个分类群)的气孔器类型以极细胞型(polocytic type)和腋下细胞型(axillocytic type)为主,部分种类(19 个分类群)以极细胞型(polocytic type)和共环极细胞型(copolocytic type)为主,其余种类(9 个分类群)分别以不同的气孔器类型为主(表 3)。某些种类尽管具有 2 个或以上产地不同的样本,但是同一分类群的不同样本间基本气孔器类型没有差异,如猪鬃凤尾蕨、红杆凤尾蕨、阔叶凤尾蕨、鸡爪凤尾蕨、琼南凤尾蕨和柔毛凤尾蕨等。可见,气孔器类型受生境的影响比较小,在种的水平上稳定性较高,这与张耀甲等(1999)与

Chuang *et al.* (2003)的研究结果相一致。

由表 3 所示,基本气孔器类型在种间重复性较高。但是基本气孔器类型在种间仍具有一定的差异,如西南凤尾蕨的气孔器类型以极细胞型和不规则四细胞型(anomotetracytic type)为主,或以极细胞型、腋下细胞型和不规则四细胞型为主(表 3),有别于本属其它种类。另外,某些气孔器类型仅出现在某一种凤尾蕨属植物的叶表皮中,如横列型气孔器类型(diacytic type)仅出现在疏羽半边旗的叶表皮中,带状细胞型(desmocytic type)仅在疏裂凤尾蕨的叶表皮上发现(表 3)。

表 3 中国凤尾蕨属各气孔器类型所占比例
Table 3 Percentage of each stoma type of the genus *Pteris* in China

分类群 Taxon	样本号 Sample No.	极细胞型 Polo- cytic type	共环极 细胞型 Copoloc- ytic type	腋下细 胞型 Axillocy- tic type	聚腋下 细胞型 Coaxillo- cytic type	不规则四 细胞型 Anomotetra- cytic type	不等细 胞型 Aisocy- tic type	不规则型 Anomo- cytic type	带状细 胞型 Desmo- cytic type	横列型 Dia- cytic type
<i>P. actiniopteroides</i>	27	0.8		0.2						
	1-1	0.39		0.51	0.05	0.02	0.02			
	25-2	0.64		0.32				0.05		
<i>P. amoena</i>	26		0.71		0.29					
	78	0.11	0.54	0.11	0.24					
<i>P. angustipinnula</i>	79	0.1	0.23	0.29	0.23	0.03		0.13		
	87	0.36	0.15	0.33	0.15					
<i>P. aspericaulis</i>	13-1	0.31	0.33	0.23	0.13					
	2-1	0.63	0.04	0.26	0.07					
<i>P. aspericaulis</i> var. <i>cuspidigera</i>	41	0.15	0.44	0.21	0.12	0.06		0.03		
<i>P. aspericaulis</i> var. <i>tricolor</i>	40	0.39	0.1	0.38	0.14					
<i>P. austro-sinica</i>	80	0.58		0.42						
<i>P. blumeana</i>	38	0.28	0.55	0.07	0.07	0.03				
<i>P. cadieri</i>	72	0.36	0.25	0.31	0.08					
<i>P. cadieri</i> var. <i>hanmanensis</i>	73	0.35	0.35	0.26	0.03					
	74	0.63	0.32	0.05						
<i>P. cretica</i> var. <i>laeta</i>	5-1	0.76	0.15	0.1						
	5-2	0.79	0.02	0.19						
<i>P. cretica</i> var. <i>nervosa</i>	113	0.55	0.02	0.35	0.08					
	37-2	0.35	0.55	0.08	0.02					
<i>P. dactylina</i>	82	0.36		0.25	0.06	0.19	0.1	0.06		
<i>P. deltodon</i>	112	0.47	0.05	0.44	0.01	0.03				
<i>P. dispar</i>	83	0.43	0.05	0.52						
<i>P. dissitifolia</i>	115	0.33	0.29	0.27	0.06	0.02				0.02
<i>P. esquirolii</i>	114	0.4	0.4	0.16	0.04					
	7-1	0.13	0.77		0.1					
<i>P. excelsa</i>	106	0.41	0.31	0.21	0.07					
<i>P. excelsa</i> var. <i>inaequalis</i>	85	0.41	0.05	0.5	0.05					
<i>P. fauriei</i>	89	0.39	0.23	0.29	0.1					
	117	0.07	0.49	0.17	0.24	0.02				
<i>P. finotii</i>	90	0.33		0.37		0.16	0.02		0.12	
<i>P. gallinopes</i>	101	0.54		0.34		0.06	0.06			
	102	0.54	0.11	0.24	0.11					
<i>P. grevilleana</i>	75	0.52	0.24	0.24						
<i>P. guangdongensis</i>	91	0.28	0.6	0.08			0.04			
<i>P. henryi</i>	104	0.33	0.29	0.18	0.16		0.04			
	17-1	0.74	0.24	0.02						
	17-2	0.45	0.11	0.37	0.01	0.01		0.05		
	17-3	0.53	0.24	0.21			0.03			

续表 3

分类群 Taxon	样本号 Sample No.	极细胞型 Polo- cytic type	共环极 细胞型 Copolocy- tic type	腋下细 胞型 Axillocy- tic type	聚腋下 细胞型 Coaxillo- cytic type	不规则四 细胞型 Anomotetra- cytic type	不等细 胞型 Aisocy- tic type	不规则型 Anomo- cytic type	带状细 胞型 Desmo- cytic type	横列型 Dia- cytic type
<i>P. heteromorpha</i>	28	0.6	0.24	0.11	0.05					
	116	0.79	0.11	0.07		0.04				
<i>P. kiuschiuensis</i>	100	0.53	0.21	0.26						
	124	0.7	0.15	0.11	0.04					
<i>P. maclurioides</i>	94	0.13	0.5	0.17	0.21					
	95	0.29	0.23	0.23	0.17	0.07				
<i>P. majestica</i>	30	0.4	0.16	0.4				0.04		
	42	0.32	0.12	0.4	0.08		0.04	0.04		
	43	0.54	0.37	0.09						
	86	0.13	0.46	0.17	0.21			0.04		
	88	0.42	0.21	0.24	0.03	0.06		0.03		
	96	0.05	0.38	0.14	0.43					
	118	0.34	0.26	0.26	0.13					
<i>P. mcclurei</i>	92	0.22	0.33	0.25	0.19	0.01				
	93	0.14	0.67	0.04	0.14					
<i>P. menglaensis</i>	29-1	0.76	0.1	0.14						
	29-2	0.57	0.33	0.1						
<i>P. monghaiensis</i>	44	0.16	0.4	0.13	0.28	0.03				
	34-1	0.56	0.04	0.37	0.04					
	34-2	0.23	0.1	0.36	0.15	0.15				
<i>P. morii</i>	97	0.48	0.1	0.43						
	121	0.8	0.08	0.11						
<i>P. oshimensis</i>	108	0.29	0.43	0.17	0.11					
	110	0.29	0.21	0.31	0.19					
<i>P. puberula</i>	10-1	0.74	0.04	0.17			0.04			
	20-1	0.55		0.4				0.05		
<i>P. quinquefoliata</i>	122	0.61		0.35	0.03					
<i>P. semipinnata</i>	120	0.22	0.63	0.05	0.09					
<i>P. setuloso-costulata</i>	39	0.34	0.32	0.19	0.15					
	21-1	0.2	0.11	0.56	0.09	0.04				
<i>P. tripartita</i>	99	0.3	0.05	0.62		0.03				
<i>P. viridissima</i>	19-1	0.26	0.16	0.58						
<i>P. wallichiana</i>	81	0.22		0.17		0.52	0.02	0.07		
	109	0.32	0.01	0.24	0.01	0.4	0.01			
	32	0.26	0.06	0.42		0.26				
<i>P. wallichiana</i> var. <i>yunnanensis</i>	33	0.39		0.31	0.03	0.21		0.05		
<i>P. xichouensis</i>	31	0.69	0.06	0.22				0.03		

本研究还发现,基本气孔器类型与孢子体形态之间没有相关性,即基本气孔器类型相同的种类,其孢子体形态不一定相似,有时候反而大相径庭。如猪鬃凤尾蕨、刺齿半边旗和柔毛凤尾蕨,虽然它们都以极细胞型和腋下细胞型为基本气孔器类型(表3),但它们的孢子体形态各不相同,被吴兆洪(1990)划分到不同的组中。

与气孔器类型相比,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。在属的水平,这3个定量特征变化范围大,气孔器密度为 $0.00001 \sim 0.000214 \mu\text{m}^{-2}$,气孔器面积为 $608.46 \sim 1983.69 \mu\text{m}^2$,气孔器长宽比为 $1.39 \sim 2.46$ 。在种的水平,这3个定量特征受生境影响明

显。如图1所示,狭叶凤尾蕨(图编号36-39)、硕大凤尾蕨(图编号46-52)、西南凤尾蕨(图编号72-74)的气孔器密度、面积、长宽比在同种的不同样本间相似性极低,反而与其它分类群的这3项定量特征较为接近。而且,这3项定量特征在种间的相似高低与孢子体形态之间没有相关性,具有较高的随机性,这也是受生境影响所造成的。如凤尾蕨散点图编号为20的样本与琼南凤尾蕨散点图编号为61的样本的这3项定量特征比较接近,但是它们的另外一号样本却分别与云南凤尾蕨(图编号75)、勐海凤尾蕨(图编号57)聚集在一起。可见,气孔器密度、面积、长宽比这3个定量特征由于受生境影响较大,稳定性差,不具有分类学价值。这可能也是前人没有选

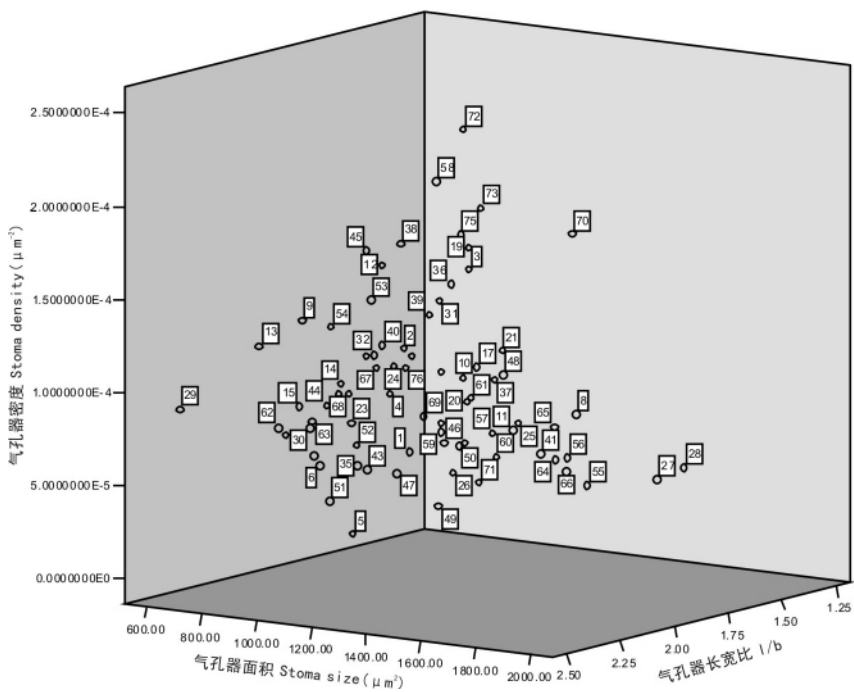


图 1 中国凤尾蕨属气孔器密度、面积、长宽比三维散点图

Fig. 1 3-D scatter of stoma density, stoma size and the ratio of length to width of the genus *Pteris* in China

图上编号对应的样本号: 1. 27; 2. 1-1; 3. 25-2; 4. 26; 5. 78; 6. 79; 7. 87; 8. 13-1; 9. 2-1; 10. 41; 11. 40; 12. 80; 13. 38; 14. 72; 15. 73; 16. 74; 17. 5-1; 18. 5-2; 19. 113; 20. 37-2; 21. 82; 22. 112; 23. 83; 24. 115; 25. 114; 26. 7-1; 27. 106; 28. 85; 29. 89; 30. 117; 31. 90; 32. 101; 33. 102; 34. 75; 35. 91; 36. 104; 37. 17-1; 38. 17-2; 39. 17-3; 40. 28; 41. 116; 42. 100; 43. 124; 44. 94; 45. 95; 46. 30; 47. 42; 48. 43; 49. 86; 50. 88; 51. 96; 52. 118; 53. 92; 54. 93; 55. 29-1; 56. 29-2; 57. 44; 58. 34-1; 59. 34-2; 60. 97; 61. 121; 62. 108; 63. 110; 64. 10-1; 65. 20-1; 66. 122; 67. 120; 68. 39; 69. 21-1; 70. 99; 71. 19-1; 72. 81; 73. 109; 74. 32; 75. 33; 76. 31.

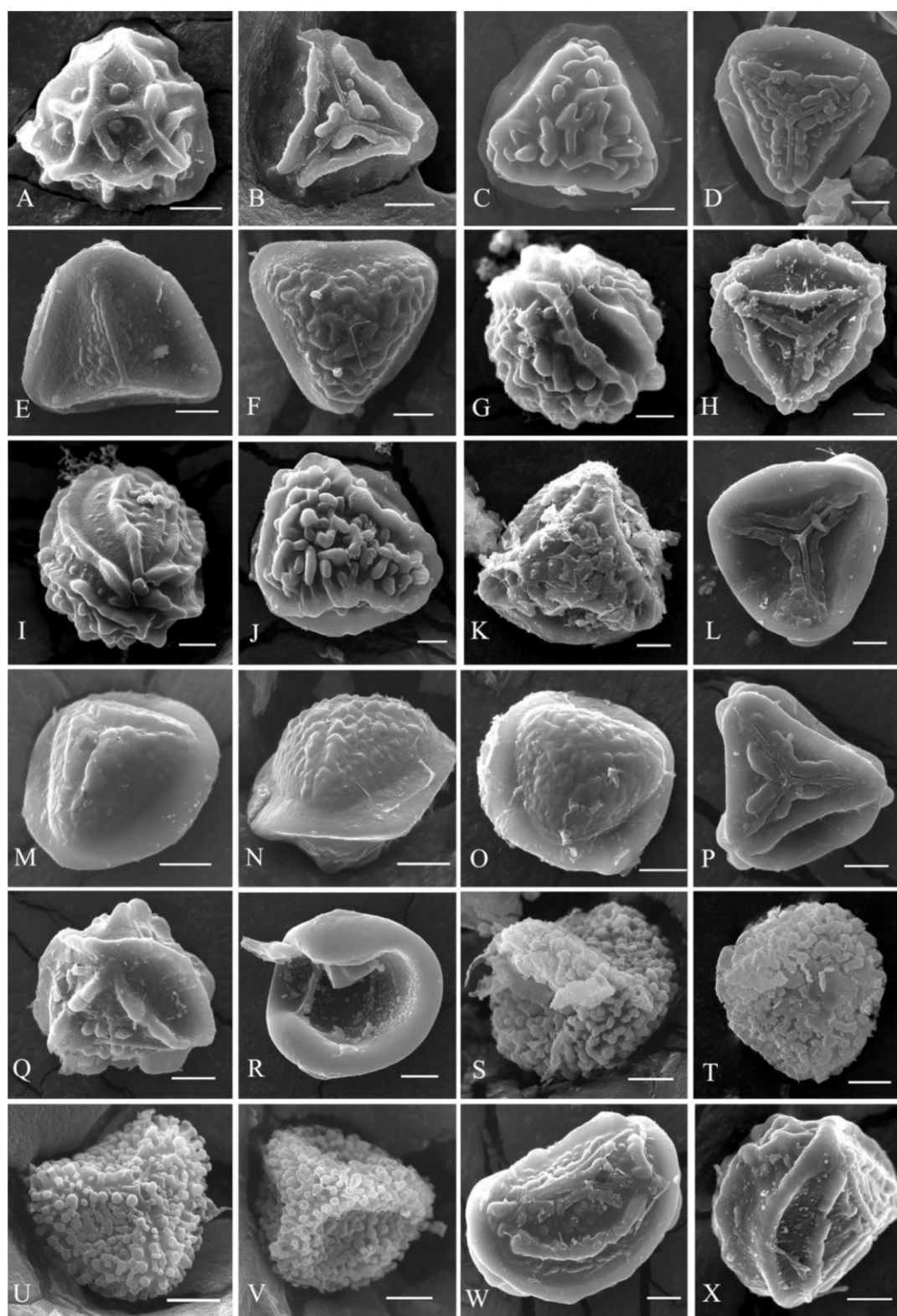
取它们作为凤尾蕨属的分类依据的原因之一(张耀甲等, 1999; 刘清飞等, 2002; Chuang *et al.*, 2003)。

由于本属上表皮细胞形态高度相似, 而气孔器密度、面积、长宽比这 3 个定量特征稳定性相当低, 因此, 在讨论本属叶表皮形态的分类学意义时, 仅考虑气孔器类型这一项因素。

2.2.2 中国凤尾蕨属气孔器类型的分类学意义 由于基本气孔器类型在凤尾蕨属中种间重复性较高, 所以本研究认为基本气孔器类型可以作为本属稳定的形态特征之一, 在属的水平上, 具有一定的分类学价值。Chuang *et al.* (2003) 研究台湾产的凤尾蕨科植物的叶表皮形态时发现, 凤尾蕨属在叶表皮形态上具有极高的一致性, 根据其基本气孔器类型、气孔器下生情况、叶表皮细胞伸展情况等可以有效地把凤尾蕨属从其它属中区分出来, 其它属包括卤蕨属 (*Acrostichum*)、铁线蕨属 (*Adiantum*)、翠蕨属 (*Anogramma*)、水蕨属 (*Ceratopteris*)、碎米蕨属 (*Cheilanthes*)、珠蕨属 (*Cryptogramma*)、金粉蕨属 (*Onychium*)、金毛裸蕨属 (*Paragymnopteris*)、粉叶

蕨属 (*Pityrogramma*)。但由于基本气孔器类型在种间的相似性较高, 而且与孢子体形态之间没有相关性, 所以本研究认为基本气孔器类型在属下水平的分类学价值较弱, 不宜作为本属属下的分类学依据。

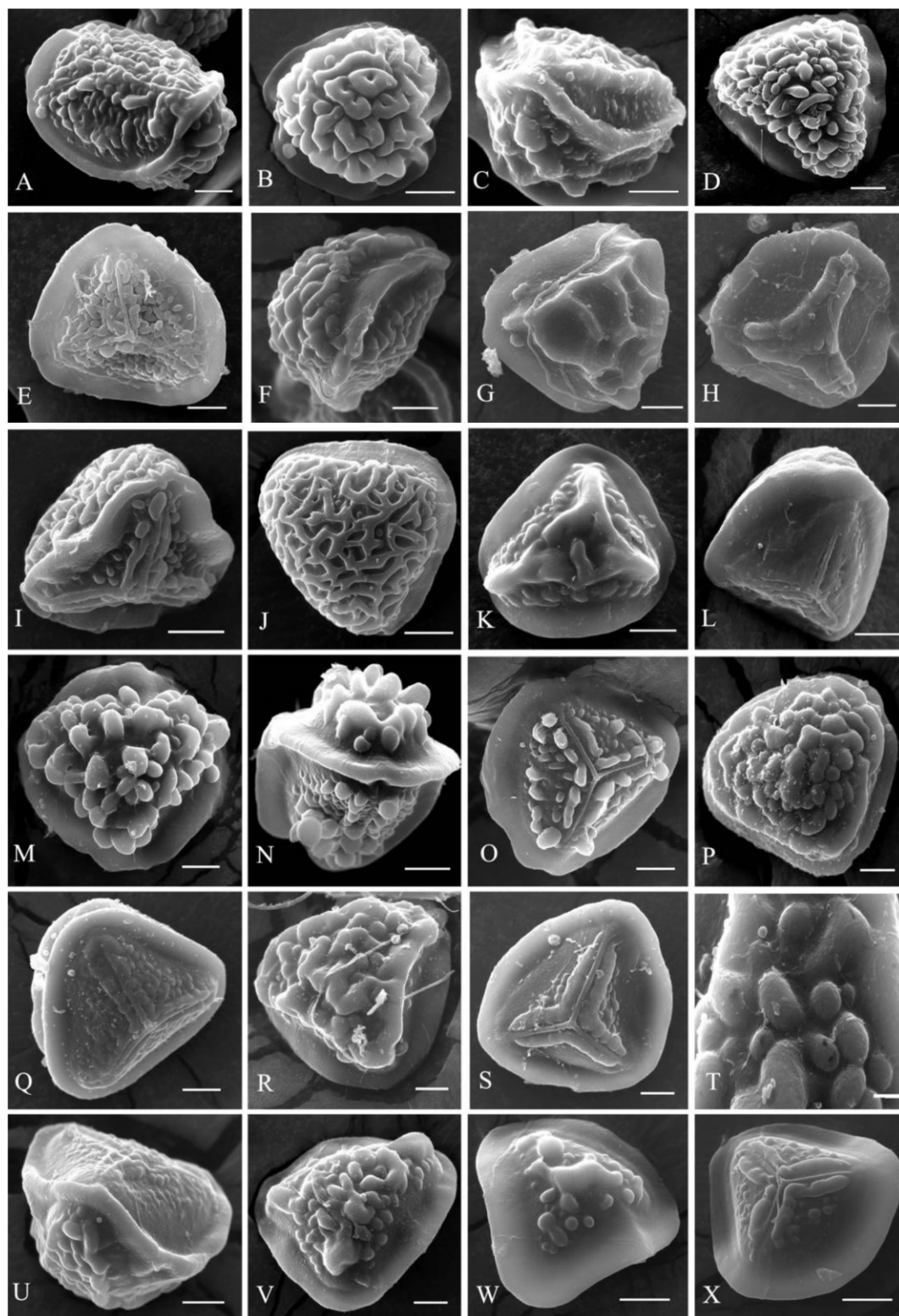
尽管如此, 对于部分孢子体形态相似的种, 其气孔器类型具有比较高的一致性, 可以作为证明它们具有较近亲缘关系的佐证之一。如猪鬃凤尾蕨、指叶凤尾蕨、狭叶凤尾蕨、鸡爪凤尾蕨的气孔器类型都以极细胞型和腋下细胞型为主, 而且除鸡爪凤尾蕨外, 其余 3 种都会出现不规则型气孔器类型 (anomocytic type), 除狭叶凤尾蕨外, 其余 3 种都偶见不等细胞型气孔器类型; 凤尾蕨与粗糙凤尾蕨不仅孢子体形态相差甚微, 而且具有相同的基本气孔器类型, 前者具有后者所有的气孔器类型 (表 3)。对于孢子体形态极相似但基本气孔器类型不尽相同的种类, 纵观其所有气孔器类型, 也不难发现共同之处。如溪边凤尾蕨和其变种变异凤尾蕨, 两者拥有相同的气孔器类型, 虽然各气孔器类型所占的比例有所区别, 同样的情况也出现在岭南凤尾蕨与两广凤尾



图版 I 孢子形态 A-B. 样本 1-1, 猪鬃凤尾蕨; C-D. 样本 26, 红杆凤尾蕨; E-F. 样本 87, 线裂凤尾蕨; G-J. 样本 41, 高原凤尾蕨; K-L. 样本 40, 三色凤尾蕨; M-O. 样本 80, 华南凤尾蕨; P-R. 样本 38, 钝裂凤尾蕨; S-T. 样本 72, 条纹凤尾蕨; U-V. 样本 73, 海南凤尾蕨; W-X. 样本 82, 指叶凤尾蕨。A-X. 比例尺=10 μm 。

蕨上; 条纹凤尾蕨与其变种海南凤尾蕨, 尽管两者具有相近但不相同的基本气孔器类型, 但前者具有后

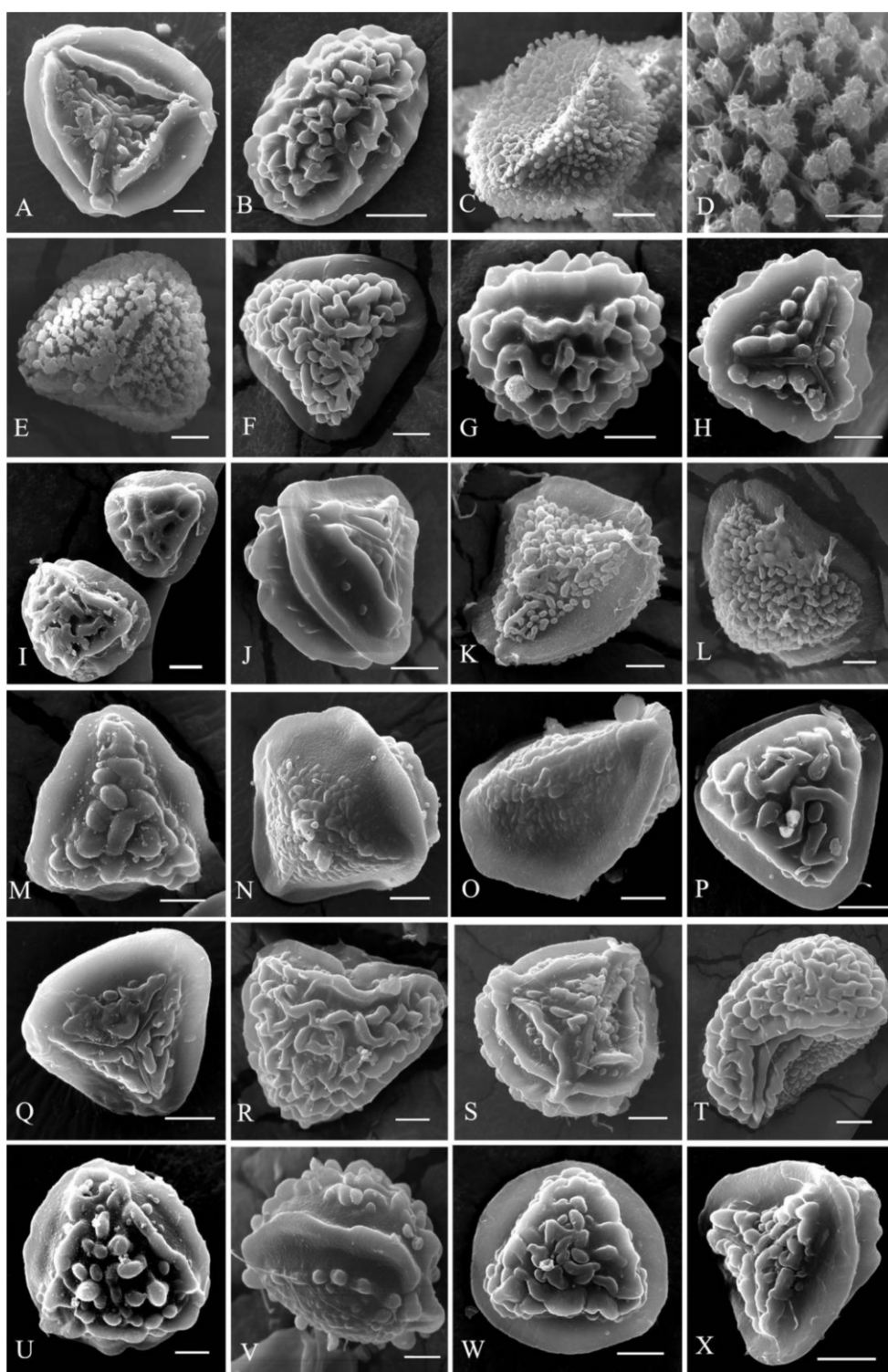
者所有的气孔器类型, 同样的情况也出现在长尾凤尾蕨与勐腊凤尾蕨上。由此看来, 气孔器类型方面



图版 II 孢子形态 A-B. 样本 5-1, 粗糙凤尾蕨; C. 样本 5-2, 粗糙凤尾蕨; D-E. 样本 37-2, 凤尾蕨; F. 样本 113, 凤尾蕨; G-H. 样本 112, 岩凤尾蕨; I-J. 样本 83, 刺齿半边旗; K-L. 样本 115, 疏羽半边旗; M-O. 样本 7-1, 阔叶凤尾蕨; P-Q. 样本 106, 溪边凤尾蕨; R-T. 样本 85, 变异凤尾蕨; U-V. 样本 117, 傅氏凤尾蕨; W-X. 样本 90, 疏裂凤尾蕨。A-S, U-X. 比例尺=10 μm ; T. 比例尺=5 μm 。

的数据也支持上一节孢粉学研究中溪边凤尾蕨和其变种变异凤尾蕨、岭南凤尾蕨与两广凤尾蕨、条纹

凤尾蕨与其变种海南凤尾蕨、长尾凤尾蕨与勐腊凤尾蕨的分类学处理。

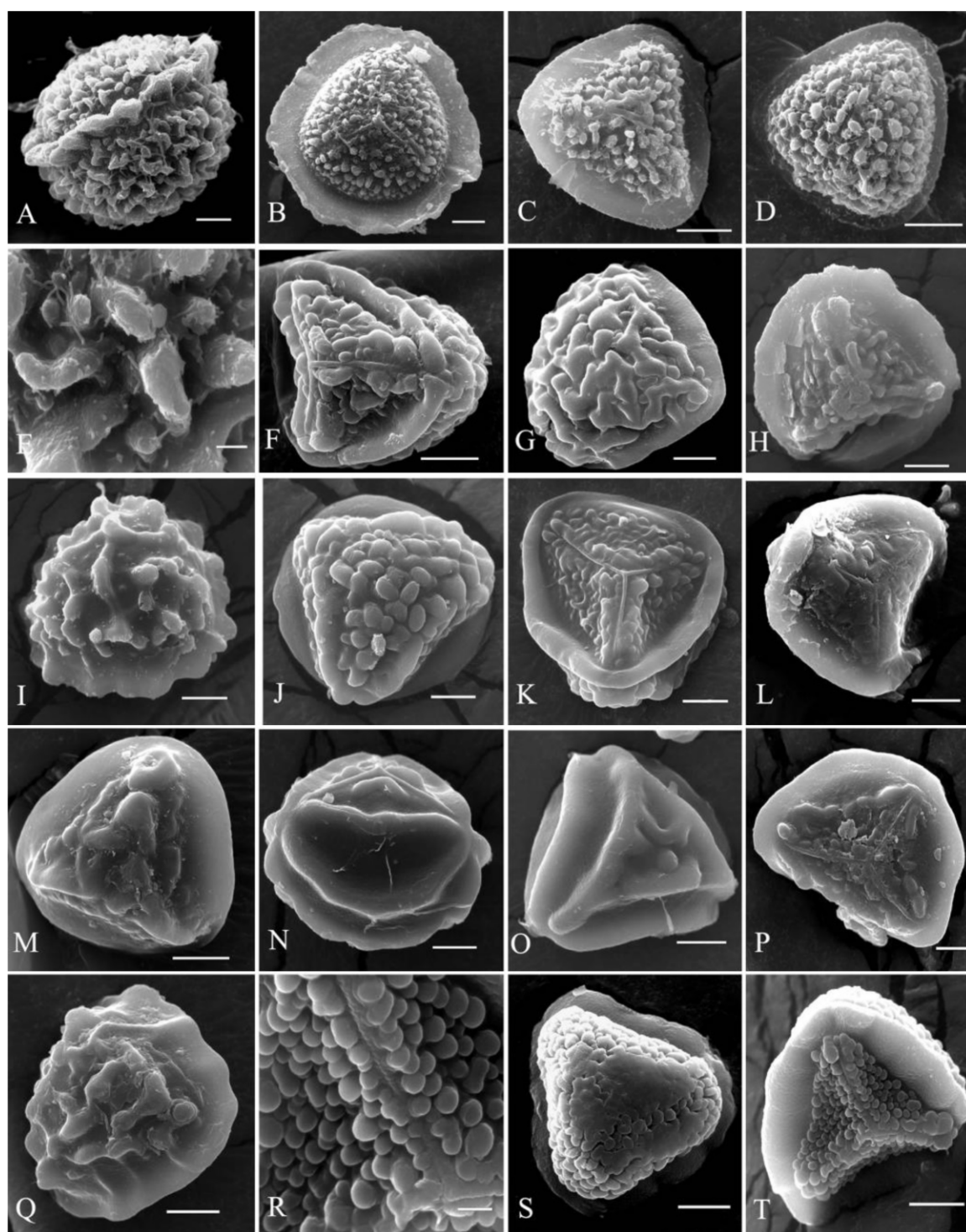


图版 III 孢子形态 A-B. 样本 101, 鸡爪凤尾蕨。C-E. 样本 75, 林下凤尾蕨。F-H. 样本 91, 广东凤尾蕨。I. 样本 17-2, 狭叶凤尾蕨。J. 样本 104, 狭叶凤尾蕨。K-L. 样本 116, 长尾凤尾蕨。M-O. 样本 124, 平羽凤尾蕨。P-Q. 样本 95, 岭南凤尾蕨。R-T. 样本 88, 硕大凤尾蕨。U-V. 样本 96, 硕大凤尾蕨。W-X. 样本 92, 两广凤尾蕨。A, C, E-X. 比例尺=10 μm ; B. 比例尺=20 μm ; D. 比例尺=5 μm 。

3 结论

孢粉学与叶表皮形态学研究表明:在属的水平,

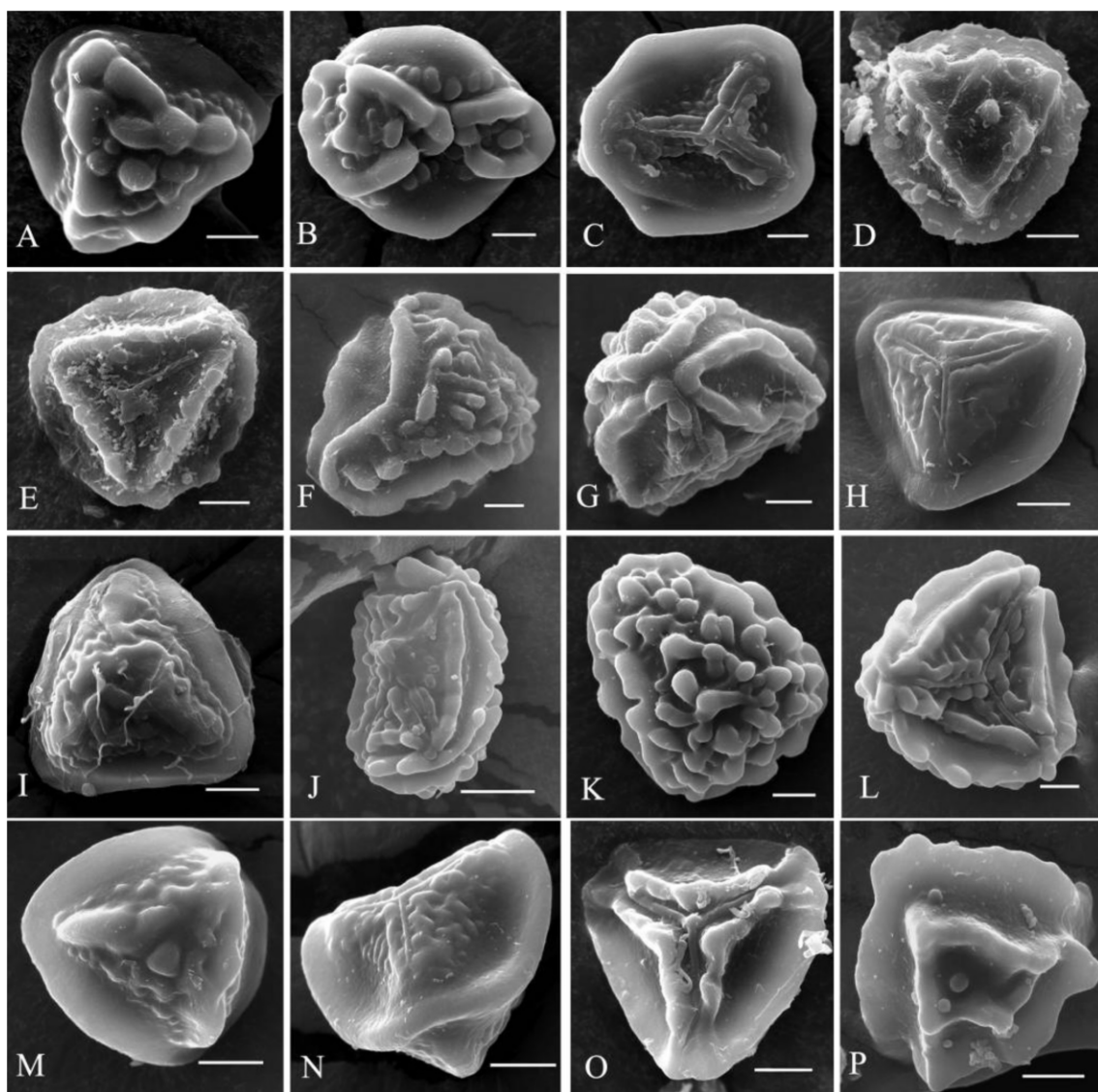
凤尾蕨属的孢子形态稳定,其孢子表面纹饰常常由瘤、疣、块、脊等纹饰混合而成。赤道环及脊类纹饰是此属孢子的重要特征,在种间有较明显的区别。根据赤道环的有无和脊类纹饰的情况,本属植物可



图版 IV 孢子形态 A-B. 样本 29-2, 勐腊凤尾蕨。C-E. 样本 97, 琼南凤尾蕨。F-G. 样本 121, 琼南凤尾蕨。H-I. 样本 111, 井栏边草。J-K. 样本 108, 斜羽凤尾蕨。L-M. 样本 10-1, 柔毛凤尾蕨。N-O. 样本 20-1, 柔毛凤尾蕨。P-Q. 样本 122, 五叶凤尾蕨。R-T. 样本 120, 半边旗。A-Q, S-T. 比例尺=10 μm ; R. 比例尺=2 μm 。

划分成 6 种类型。除少数种类, 本属大部分植物具有 2 种或以上的孢子表面纹饰类型。但是, 本属的孢子形态与孢子体形态不相关。凤尾蕨属种间的叶片上表皮细胞形态相似。在属和种的水平上, 其气孔器类型都具有较高的稳定性。大部分种类的气孔

器类型以极细胞型和腋下细胞型为主, 部分种类以极细胞型和共环极细胞型为主。但是, 基本气孔器类型与孢子体形态不相关。与气孔器类型相比, 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, 不具有分类学价值。本属的



图版 V 孢子形态 A-C. 样本 21-1, 有刺凤尾蕨。D-E. 样本 34-1, 勐海凤尾蕨。F-G. 样本 44, 勐海凤尾蕨。H-L. 样本 99, 三叉凤尾蕨。J-L. 样本 19-1, 绿轴凤尾蕨。M-N. 样本 109, 西南凤尾蕨。O-P. 样本 31, 西畴凤尾蕨。A-I, K-P. 比例尺 = 10 μm ; J. 比例尺 = 20 μm 。

基本气孔器类型在种间重复性较高, 仅宜作为本属在属水平上的分类学依据, 不宜作为属下的分类学依据。对于部分孢子体形态相似的种, 其气孔器类型也具有比较高的一致性, 因此气孔器类型可以作为证明它们具有较近亲缘关系的佐证之一。综合考虑孢粉学与叶表皮形态学的数据, 建议把海南凤尾蕨并入条纹凤尾蕨, 把变异凤尾蕨并入溪边凤尾蕨, 把勐腊凤尾蕨并入长尾凤尾蕨, 把岭南凤尾蕨并入两广凤尾蕨。

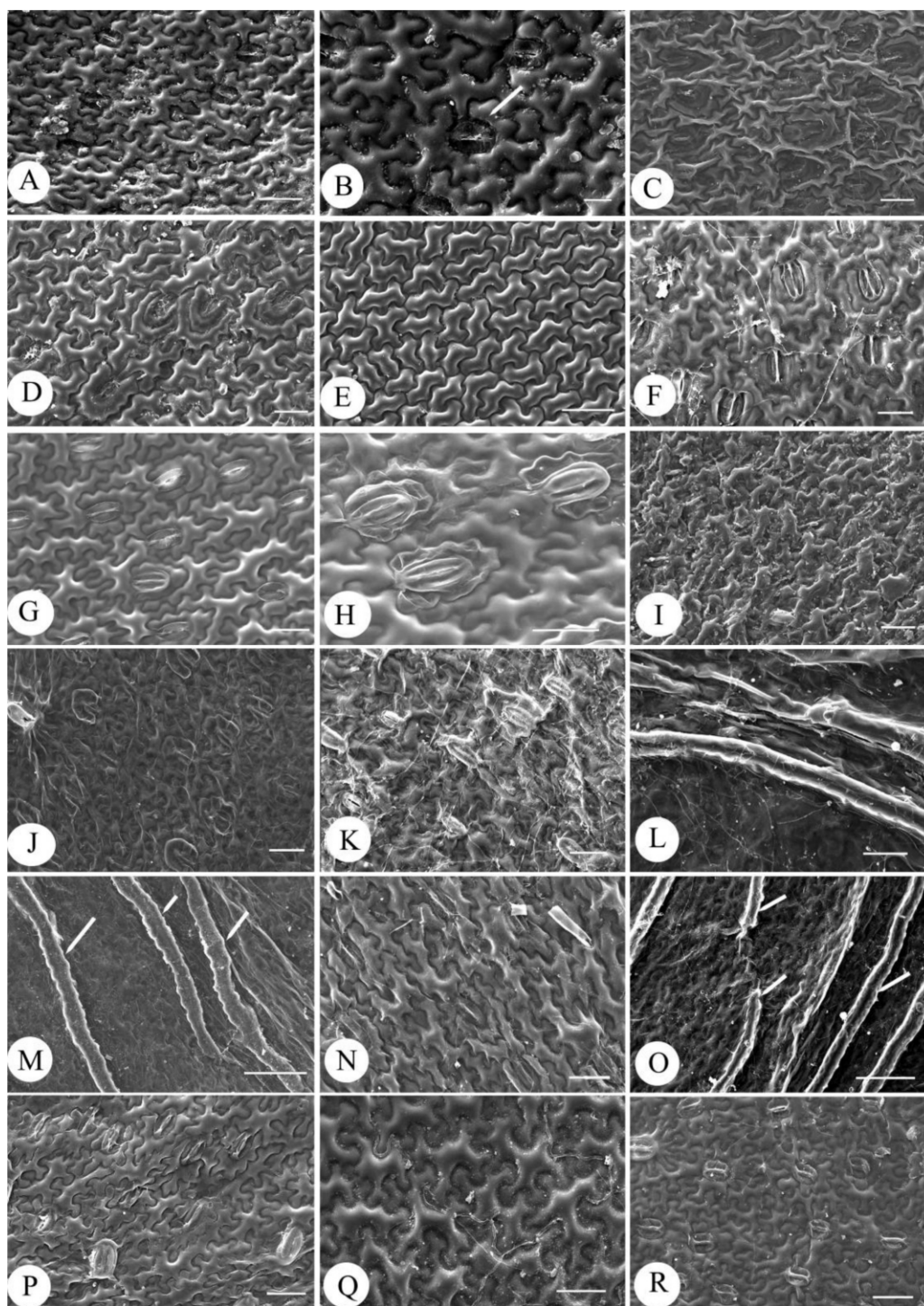
由于孢子形态、叶表皮特征都与孢子体形态不相关, 所以在对本属植物进行分类学处理时, 应该结合孢子、叶表皮、孢子体 3 方面的形态来进行。

致谢 HITBC、IBSC、KUN、PE、PYU 及 SYS 为

查阅标本及取样提供方便; 张宪春研究员、朱维明教授给予学业上的指导与帮助; 王洪、李保贵、李策宏、殷建涛先生和常艳芬博士给予野外工作的帮助; 胡晓颖高级工程师在实验中给予指导与帮助。在此一并致谢!

参考文献:

- 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: 中山大学生命科学学院
王全喜. 2001. 中国水龙骨科(真蕨目)孢子形态的研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学
吴兆洪. 1990. Pteris[M]//秦仁昌, 邢公侠. 中国植物志. 北京: 科学出版社, 3(1): 10-88
张耀甲, 李辉东. 1999. 蕨科及其近缘科植物叶表皮特征的研究[C]//张宪春, 邢公侠. 纪念秦仁昌论文集. 北京: 中国林业出版社: 352-356



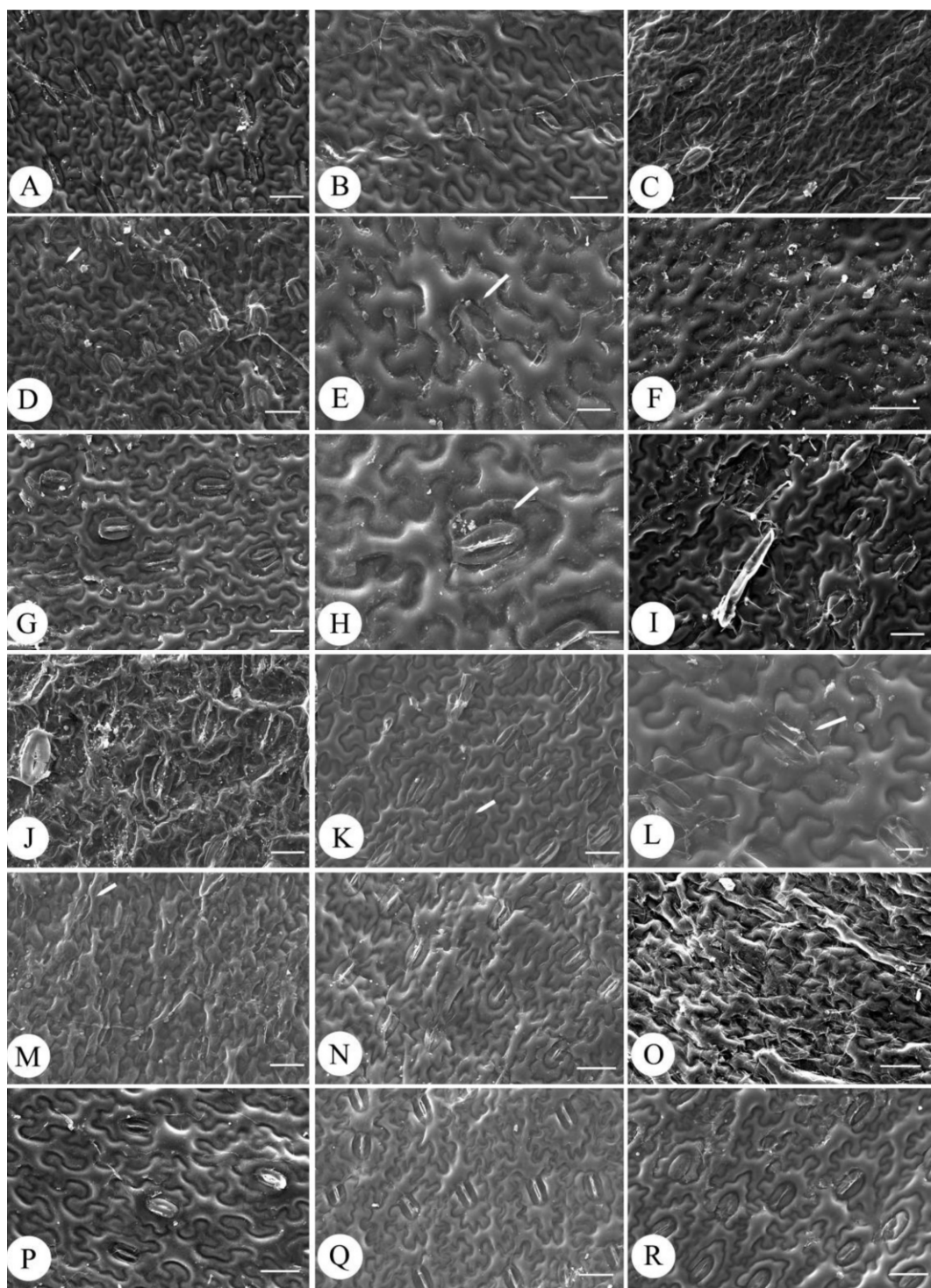
图版 VI 叶表皮形态 A-B. 样本 1-1, 猪鬃凤尾蕨; A. 上表皮; B. 下表皮(箭头所示为不等细胞型)。C. 样本 78, 红杆凤尾蕨, 下表皮。D-E. 样本 79, 线裂凤尾蕨; D. 下表皮; E. 上表皮。F. 样本 3-1, 紫轴凤尾蕨, 下表皮。G. 样本 41, 高原凤尾蕨, 下表皮。H. 样本 40, 三色凤尾蕨, 下表皮。I. 样本 80, 华南凤尾蕨, 下表皮。J. 样本 38, 钝裂凤尾蕨, 下表皮。K-L. 样本 72, 条纹凤尾蕨; K. 下表皮; L. 上表皮。M-N. 样本 73, 海南凤尾蕨; M. 上表皮(箭头所示为假脉); N. 下表皮。O. 样本 74, 海南凤尾蕨, 上表皮(箭头所示为假脉)。P. 样本 5-1, 粗糙凤尾蕨, 下表皮。Q-R. 样本 113, 凤尾蕨; Q. 上表皮; R. 下表皮。A, C, F, L, N, P-R. 比例尺=50 μm ; B. 比例尺=20 μm ; D. 比例尺=80 μm ; E, M, O. 比例尺=100 μm 。

陆树刚. 2006. *Pteris* [M]//朱维明, 张光飞, 陆树刚, 等. 云南植物志(第 20 卷). 北京: 科学出版社: 241—268

Barrington DS, Paris CA, Ranker TA. 1986. Systematic inferences from spore and stomata size in the ferns[J]. *Am Fern J*, **76**: 149—159

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 Stud*, **51**: 209—216

Chuang YY, Liu HY. 2003. Leaf epidermal morphology and its systematic implications in Taiwan Pteridaceae[J]. *Taiwania*,



图版 VII 叶表皮形态 A. 样本 82, 指叶凤尾蕨, 下表皮。B. 样本 112, 岩凤尾蕨, 下表皮。C. 样本 83, 刺齿半边旗, 下表皮。D-E. 样本 115, 疏羽半边旗, 下表皮; D. 横列式(箭头所示); E. 腋下细胞型(箭头所示)。G-H. 样本 7-1, 阔叶凤尾蕨, 下表皮; H. 共环极细胞型(箭头所示); I. 样本 106, 溪边凤尾蕨, 下表皮。J. 样本 85, 变异凤尾蕨, 下表皮。K-L. 样本 117, 傅氏凤尾蕨, 下表皮; K. 聚腋下细胞型(箭头所示); L. 共环极细胞型(箭头所示)。M. 样本 90, 疏裂凤尾蕨, 下表皮(带状细胞型, 箭头所示)。N. 样本 102, 鸡爪凤尾蕨, 下表皮。O. 样本 75, 林下凤尾蕨, 下表皮。P. 样本 91, 广东凤尾蕨, 下表皮。Q. 样本 17-1, 狭叶凤尾蕨, 下表皮。R. 样本 28, 长尾凤尾蕨, 下表皮。A-D, F-G, I-K, M-R. 比例尺=50 μm ; E, H, L. 比例尺=20 μm 。

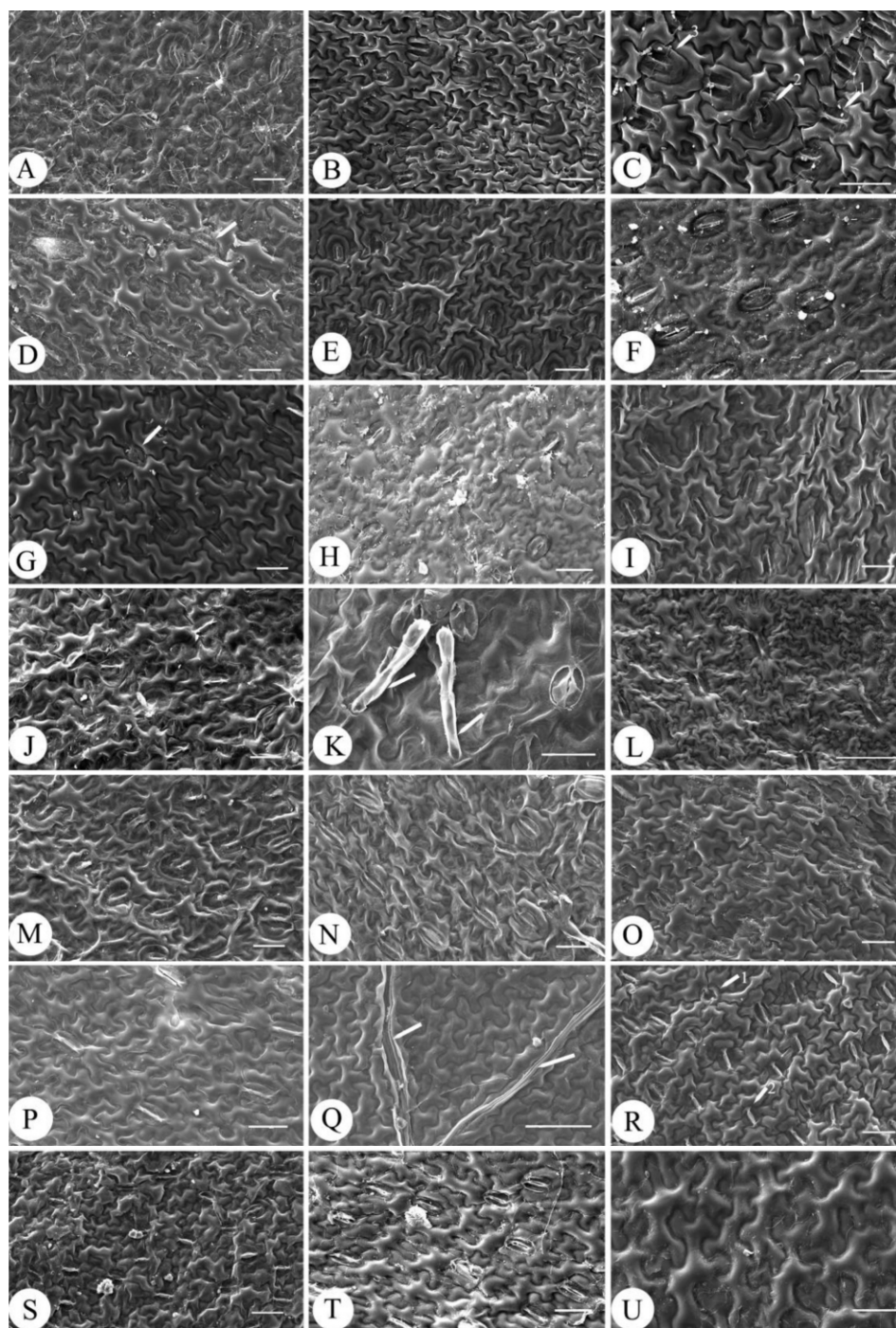
48: 60—71

Copeland EB. 1947. *Pteris* [M]//Genera Filicum. Waltham; Chronica Botanica Company: 60—62

Dai XL(戴锡玲), Wang QX(王全喜), Yu J(于晶), et al.. 2005. Spore morphology of Pteridophytes from China VI. Pteridaceae(中

国蕨类植物孢子形态的研究 VI. 凤尾蕨科)[J]. *Acta Bot Yunnan*(云南植物研究), 27: 489—500

Kott L, Britton DM. 1983. Spore morphology and taxonomy of isoetes in northeastern North America [J]. *Can J Bot*, 61: 3 140—3 163



图版 VIII 叶表皮形态 A. 样本 100, 平羽凤尾蕨, 下表皮。B-C. 样本 95, 岭南凤尾蕨, 下表皮; C. 1. 不规则四细胞型, 2. 共环极细胞型, 3. 聚腋下细胞型(箭头所示)。D. 样本 86, 硕大凤尾蕨, 下表皮(箭头所示为不规则细胞型)。E. 样本 92, 两广凤尾蕨, 下表皮。F. 样本 29-2, 勐腊凤尾蕨, 下表皮。G. 样本 34-2, 勐海凤尾蕨, 下表皮(箭头所示为不规则细胞型)。H. 样本 97, 琼南凤尾蕨, 下表皮。I. 样本 110, 斜羽凤尾蕨, 下表皮。J-K. 样本 20-1, 柔毛凤尾蕨; J. 下表皮; K. 上表皮(箭头所示为毛)。L. 样本 122, 五叶凤尾蕨, 下表皮。M. 样本 120, 半边旗, 下表皮。N. 样本 21-1, 有刺凤尾蕨, 下表皮。O. 样本 99, 三叉凤尾蕨, 下表皮。P-Q. 样本 19-1, 绿轴凤尾蕨, 下表皮; Q. 小脉(箭头所示); R. 样本 109, 西南凤尾蕨, 下表皮; 箭头示 1. 不规则型, 2. 不规则细胞型。S. 样本 33, 云南凤尾蕨, 下表皮。T-U. 样本 31, 西畴凤尾蕨; T. 下表皮; U. 上表皮。A-K, M-P, R-U. 比例尺=50 μm ; L, Q. 比例尺=100 μm 。

Liu QF(刘清飞), Qin MZ(秦明珠). 2002. Morphological and historical study on *Pteris* in China(凤尾草的形态组织学研究)[J]. *J Chin Med Mat(中草药)*, **25**:704—707

Shieh WC. 1966. A synopsis of the fern genus *Pteris* in Japan, Ryukyu, and Taiwan[J]. *Bot Mag Tokyo*, **79**:283—292

Tryon RM, Tryon AF. 1982. *Pteris* [M]//Ferns and Allied

Plants; with Special Reference to Tropical America. New York: Springer-Verlag New York Inc. :332—341

Wagner WHJ. 1954. Reticulate evolution in the Appalachian aspleniums[J]. *Evolution*:103—118

Walker TG. 1962. Cytology and evolution in the fern genus *Pteris* [J]. *Evolution*, **16**(1):27—43