

贯众属 10 种植物染色体数目*

卢金梅, 成晓**

(中国科学院昆明植物研究所, 云南昆明 650204)

摘要: 对鳞毛蕨科 Dryopteridaceae 贯众属 *Cyrtomium* Presl 的 10 种植物的染色体数目进行报道。其中低头贯众 *C. nephrolepioides* $n = 82$, $2n = 164$; 单叶贯众 *C. hemionitis* $n = 123$, $2n = c. 123$; 蕙水贯众 *C. grossum* $n = c. 82$, $2n = 164$; 披针贯众 *C. devexiscapulae* $2n = 164$; 小羽贯众 *C. lonchitoides* $2n = 82$; 大叶贯众 *C. macrophyllum* $2n = 164$; 云南贯众 *C. yunnanense* $n = 123$ 为首次报道。

关键词: 贯众属; 染色体数目

中图分类号: Q 943 **文献标识码:** A **文章编号:** 0253 - 2700(2003)06 - 0663 - 08

Chromosome Numbers of 10 Species of *Cyrtomium* (Dryopteridaceae)

LU Jin-Mei, CHENG Xiao

(Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China)

Abstract: The chromosome numbers and putative reproductive manners of 10 species of *Cyrtomium* Presl from Yunnan and Guizhou, Southwest of China, were investigated. Data included 7 new records as regards species or cytotype. They were: *C. nephrolepioides* $n = 82$, $2n = 164$; *C. hemionitis* $n = 123$, $2n = c. 123$; *C. grossum* $n = c. 82$, $2n = 164$; *C. devexiscapulae* $2n = 164$; *C. lonchitoides* $2n = 82$; *C. macrophyllum* $2n = 164$; *C. yunnanense* $n = 123$. These species or cytotype all are endemic species in China.

Key words: *Cyrtomium*; Chromosome number

贯众属 (*Cyrtomium* Presl) 约 40 种, 主要分布在亚洲东部, 以中国西南地区为分布中心 (邢公侠, 1965; Nakaike, 1982; Iwatsuki, 1995; 孔宪需, 2001; 王培善和王筱英, 2001), 中国有 30 余种。到目前为止, 贯众属有 6 个种, 一个杂交种的染色体数目已经被报道 (Manton, 1950; Mitui, 1965, 1966, 1973; Tsai & Shie, 1975; Löve, 1977; Shimura 等, 1978; 裘佩熹, 1981; Matsumoto & Shimura, 1985; Tsai & Shieh, 1985; Weng & Qiu, 1988; 翁若芬, 1990; Kato 等, 1992; Nakato 等, 1995; Takamiya, 1996)。贯众属染色体数目普遍较高, 形体小, 着丝点不明显, 并且属内具有二倍体、三倍体和四倍体的倍性变化。本属的细胞学研究目前仅限于倍性和染色体数目的报道。由于倍性变异、杂交性和无融合生殖的存在,

* 基金项目: 中国科学院知识创新工程基金及西南基地研究基金资助

** 通讯联系人 To whom correspondence should be addressed.

收稿日期: 2003 - 05 - 16, 2003 - 08 - 07 接受发表

作者简介: 卢金梅 (1977 -) 女, 在读博士研究生, 主要从事鳞毛蕨科植物的系统学研究。

贯众属植物的形态变异复杂而连续。这就使得以形态学特征为分类依据的经典分类学不能对各系、亚系、种及变种间的亲缘关系给予很好的阐明。因此对本属种类进行细胞学研究, 可为进一步探讨贯众属的系统分类和进化生物学等方面的问题提供部分证据。

1 材料和方法

研究材料采自云南和贵州(表1), 并栽培于中国科学院昆明植物园。孢子体细胞染色体记数方法: 取植株的新生幼嫩根尖, 0.002 mol/L 8-羟基喹啉溶液在冰水中预处理 8 h; 卡诺 I 固定液(95%乙醇:冰乙酸=3:1)在冰水中固定 24~48 h; 95%、70%、50%的乙醇, 蒸馏水依次洗脱; 用 1 mol/L 盐酸在 60℃的水浴锅中解离 12~14 min; 2%醋酸地衣红染色 30~90 min, 压片。配子体染色体记数方法: 取有幼嫩孢子囊群的叶片, 卡诺 I 固定液在冰水中固定 24~48 h; 95%乙醇洗脱; 70%的乙醇保存于冰箱中; 50%的乙醇、蒸馏水依次洗脱; 醋酸洋红染色 30~90 min, 压片。凭证标本存放于中国科学院昆明植物所标本馆(KUN)。

表1 观察材料

Table 1 The materials for observation

种名 Taxon	采集地 Locality	海拔/m Elevation	凭证标本 Voucher
低头贯众 <i>C. nephrolepioides</i>	贵州安顺牛山 (Mt. Niu, Anshun, Guizhou)	1340	Lujinmei022
单叶贯众 <i>C. hemionitis</i>	云南西畴偏岩 (Pianyan, Xichou, Yunnan)	1350	Lujinmei003
惠水贯众 <i>C. grossum</i>	贵州荔波甲良 (Jialiang, Libo, Guizhou)	850	Lujinmei035
披针贯众 <i>C. devexiscapulae</i>	贵州荔波立化 (Lihua, Libo, Guizhou)	720	Lujinmei030
小羽贯众 <i>C. lonchitoides</i>	云南昆明果东 (Guodong, Kunming, Yunnan)	2300	Lujinmei055
尖羽贯众 <i>C. hookerianum</i>	云南昭通朝天马 (Chaotianma, Zhaotong, Yunnan)	1830	Lujinmei056
大叶贯众 <i>C. macrophyllum</i>	云南昭通朝天马 (Chaotianma, Zhaotong, Yunnan)	1750	Lujinmei057
	云南昭通朝天马 (Chaotianma, Zhaotong, Yunnan)	1740	Lujinmei058
贯众 <i>C. fortunei</i>	贵州安顺牛山 (Mt. Niu, Anshun, Guizhou)	1400	Lujinmei025
刺齿贯众 <i>C. caryotideum</i>	贵州紫云猴场 (Ziyun, Guizhou)	1150	Lujinmei026
云南贯众 <i>C. yunnanense</i>	云南景东漫湾 (Manwan, Jingdong, Yunnan)	1700	Lihongzhe-fl

2 结果

本次研究对 10 种贯众的孢子体细胞及(或)配子体细胞的染色体进行了观察和记数(表2)。

表2 10种贯众属植物的染色体数目

Table 2 A list of chromosome numbers of 10 species of *Cyrtomium*

种名 Taxon	染色体数目 Chromosome number	孢子数目/孢子囊 Spore number	倍性 Ploidy	图版 Plate No.
低头贯众 <i>C. nephrolepioides</i>	n = 82, 2n = 164	64	4x	I: 1, II: 1
单叶贯众 <i>C. hemionitis</i>	n = 123, 2n = c. 123	32	3x	I: 6, II: 3
惠水贯众 <i>C. grossum</i>	n = c. 82, 2n = 164	64	4x	I: 3, II: 2
披针贯众 <i>C. devexiscapulae</i>	2n = 164	64	4x	I: 2
小羽贯众 <i>C. lonchitoides</i>	2n = 82	64	2x	I: 8
尖羽贯众 <i>C. hookerianum</i>	2n = 82	64	2x	I: 4
大叶贯众 <i>C. macrophyllum</i>	2n = 82	64	2x	I: 7
	2n = 164	64	4x	I: 5
贯众 <i>C. fortunei</i>	n = 123	32	3x	II: 4
刺齿贯众 <i>C. caryotideum</i>	n = 123	32	3x	II: 5
云南贯众 <i>C. yunnanense</i>	n = 123	32	3x	II: 6

n: 配子体细胞的染色体数目 2n: 孢子体细胞的染色体数目

在薄囊蕨类中, 通常一个孢子囊中的孢原细胞发生 4 次相继的有丝分裂, 形成 16 个孢子母细胞, 然后进行减数分裂形成 64 个具减半染色体数的孢子, 所以在一般的有性生殖的每个孢子囊中具有 64 个大小一致的孢子。而无融合生殖的种, 其产生孢子的类型有两种, 在普通型里, 在孢原细胞分裂 3 次以后, 进行一次补偿分裂, 形成 8 个具有再组核的孢子母细胞, 然后进行正常的减数分裂, 形成 32 个具正常功能的孢子 (Walker, 1979)。

通过观察孢子囊产生孢子的数目就可以初步断定一个种的生殖方式和孢子体及配子体的倍性水平。即孢子囊内有 64 个孢子, 则说明其为有性生殖; 如果为 32 个孢子的话, 则说明其为无融合生殖 (王中仁, 1984)。

低头贯众 *Cyrtomium nephrolepioides* (Cop.) Christ

本种分布于湖南西部、四川、贵州和广西, 是国家二级保护植物。本种的染色体数目为首次报道。观察材料采自贵州安顺牛山, 其体细胞中期染色体数目为 164 (图版 I: 1), 孢子母细胞减数分裂中期具 82 个双价体 (图版 II: 1), 每个孢子囊包含 64 个正常的孢子。因为本属的染色体基数是 41, 所以它是一个有性的同源四倍体。

单叶贯众 *Cyrtomium hemionitis* Christ

本种分布于贵州南部、重庆金佛山、广西那坡和云南的西畴、麻栗坡, 其染色体数目为首次报道。观察材料采自云南西畴。其体细胞中期染色体数目约为 123 (图版 I: 6), 孢子母细胞减数分裂中期具 123 个双价体 (图版 II: 3), 而每个孢子囊中有 32 个孢子, 所以它是一个无融合三倍体。

惠水贯众 *Cyrtomium grossum* Christ

本种分布于贵州荔波、惠水, 其染色体数目为首次报道。观察材料采自贵州荔波, 孢子母细胞减数分裂中期约有 82 个双价体 (图版 II: 2), 每个孢子囊中有 64 个孢子, 体细胞中期染色体数目为 164 (图版 I: 3)。所以它是一个有性四倍体。

披针贯众 *Cyrtomium devexiscapulae* (Koidz.) Ching

本种分布于浙江、江西、福建、广东、广西、四川及贵州, 日本、朝鲜和越南北部亦有分布。本种的染色体数目为首次报道。观察材料采自贵州荔波, 其体细胞中期染色体数目为 164 (图版 I: 2)。每个孢子囊中具 64 个正常的孢子, 所以判断它为一个有性四倍体。Nakaike (1982) 认为本种为全缘贯众 *C. falcatum* (L. f.) Presl 的四倍体变种, 但从形态地理学的角度分析, 将其视为两个种更为合适。全缘贯众分布于海拔较低的沿海地区, 披针贯众分布于海拔 200 ~ 1 000 m 的山区; 其次, 全缘贯众的叶片暗绿色, 羽片三角状披针形, 上侧具耳状突, 叶柄上的鳞片浅棕色, 腹面纵沟不明显, 仅在顶端可见; 披针贯众的叶片绿色, 羽片披针形, 上侧无耳状突, 叶柄上的鳞片黑棕色至两色 (鳞片中间黑棕色, 边缘浅棕色), 腹面纵沟较明显。

小羽贯众 *Cyrtomium lonchitoides* (Christ) Christ

本种分布于甘肃、河南、四川、贵州和云南, 其染色体数目为首次报道。观察材料采自云南昆明, 体细胞中期染色体数目为 82 (图版 I: 8), 每个孢子囊内有 64 个孢子, 所以判断它为一有性二倍体。

尖羽贯众 *Cyrtomium hookerianum* (Pr.) C. Chr.

本种分布于台湾、湖南、广西、四川、贵州、云南和西藏, 也分布于日本、越南北

部、印度北部、不丹、锡金和尼泊尔。观察材料采自云南昭通。其体细胞中期染色体数目为 82 (图版 I : 4)。而其孢子囊中的孢子数为 64, 所以判断它为一个有性二倍体。这与前人的观察结果是一致的 (Tsai & Shie, 1975; Löve, 1977; 裘佩熹, 1981; Matsumoto & Shimura, 1985; Tsai & Shieh, 1985; Takamiya, 1996)。

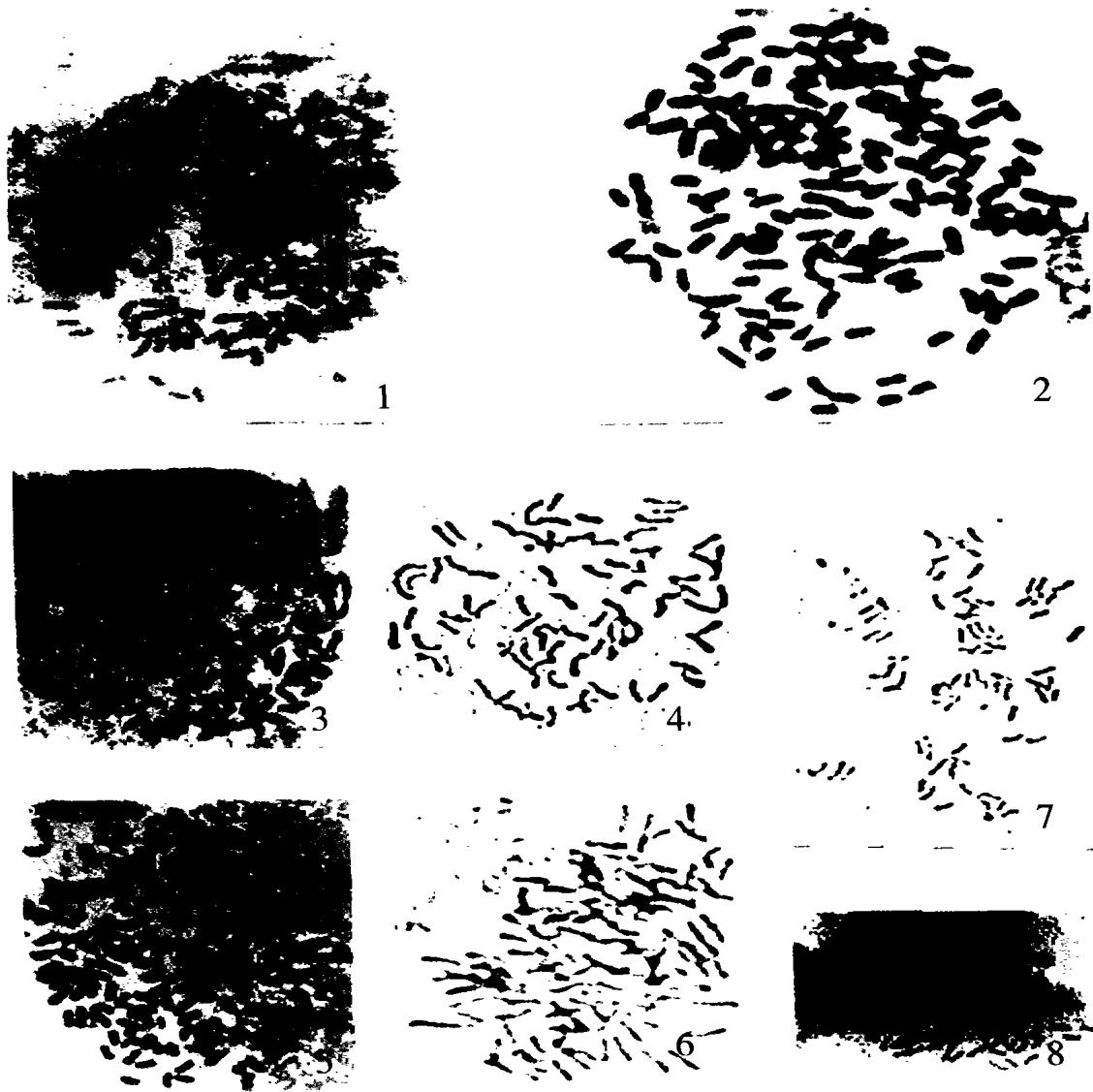


图 1 体细胞中期染色体 1. 低头贯众 $2n=164$; 2. 披针贯众 $2n=164$; 3. 惠水贯众 $2n=164$; 4. 尖羽贯众 $2n=82$;
5. 大叶贯众 $2n=164$; 6. 单叶贯众 $2n=c. 123$; 7. 大叶贯众 $2n=82$; 8. 小羽贯众 $2n=82$. (标尺 = $10 \mu\text{m}$)

Fig. 1 The somatic metaphase chromosomes 1. *C. nephrolepioides* $2n=164$; 2. *C. devexiscapulae* $2n=164$; 3. *C. grossum* $2n=164$; 4. *C. hookerianum* $2n=82$; 5. *C. macrophyllum* $2n=164$; 6. *C. hemionitis* $2n=c. 123$; 7. *C. macrophyllum* $2n=82$; 8. *C. lonchitoides* $2n=82$. (bar = $10 \mu\text{m}$)

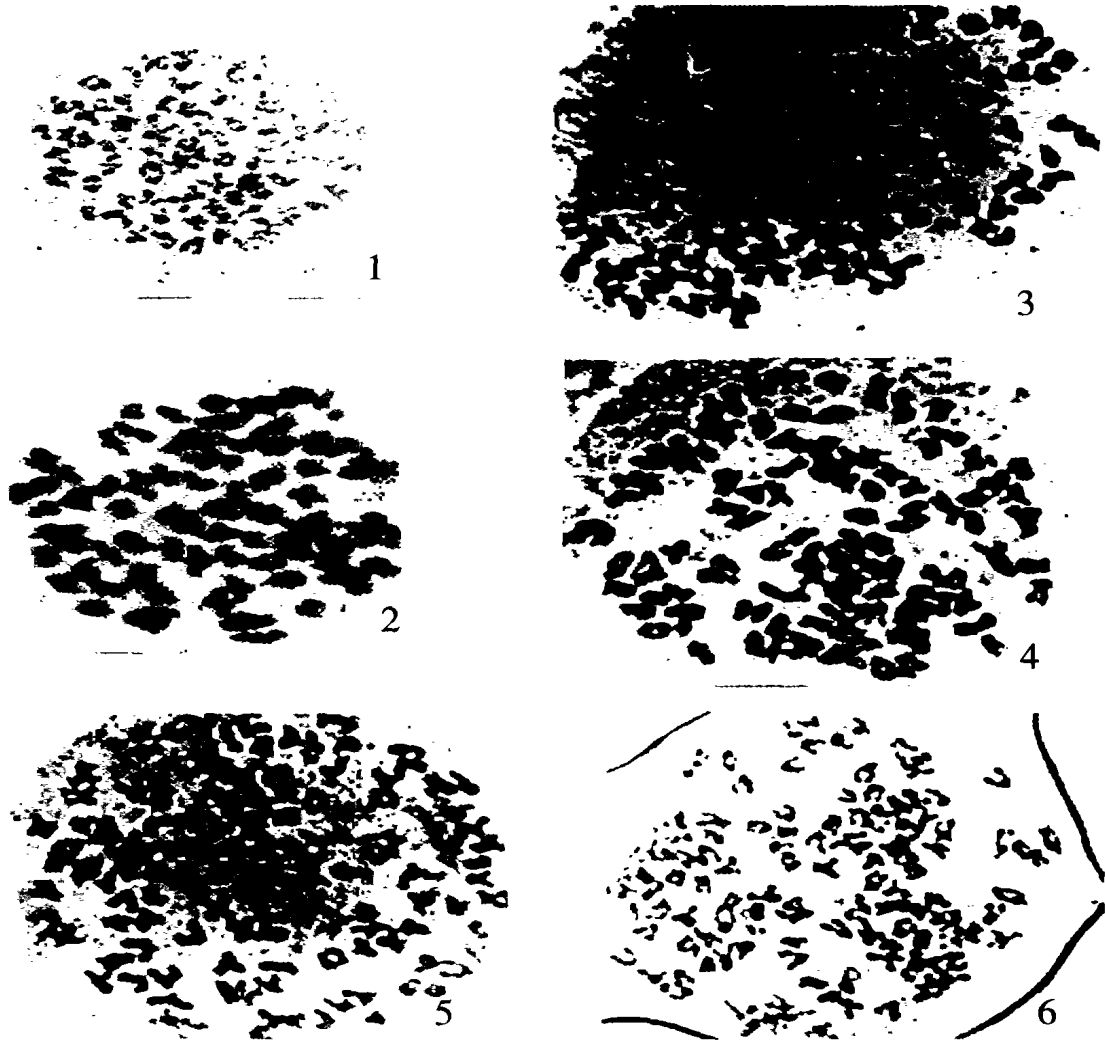


图2 孢子母细胞减数分裂时的染色体 1. 低头贯众 $n=82$; 2. 惠水贯众 $n=c. 82$; 3. 单叶贯众 $n=123$;
4. 贯众 $n=123$; 5. 刺齿贯众 $n=123$; 6. 云南贯众 $n=123$. (标尺 = $10 \mu\text{m}$)

Fig. 2 The gametic chromosomes 1. *C. nephrolepioides* $n=82$; 2. *C. grossum* $n=c. 82$; 3. *C. hemionitis* $n=123$;
4. *C. fortunei* $n=123$; 5. *C. caryotideum* $n=123$; 6. *C. yunnanense* $n=123$ (bar = $10 \mu\text{m}$).

大叶贯众 *Cyrtomium macrophyllum* (Makino) Tagawa

本种分布于江西、台湾、陕西、甘肃、湖北、湖南、四川、贵州、云南和西藏，也分布于日本、不丹、尼泊尔、印度和巴基斯坦。观察材料采自云南昭通。观察到两种细胞型（这两种细胞型的植株在野外生长于同一生境下，且相隔很近），这两种不同细胞型的孢子囊都有 64 个孢子。一种其体细胞中期染色体数目为 164（图版 I：5），另一种其体细胞中期染色体数目为 82（图版 I：7），可证明大叶贯众在云南东北部的昭通地区分布有两种具有性生殖的细胞型——有性四倍体和有性二倍体。而到目前为止，在日本仅发现了

无融合生殖的三倍体 (Takamiya, 1996), 而 Tsai & Shieh (1985) 曾报道台湾产的大叶贯众的一个变种 *C. macrophyllum* var. *acuminate* 其孢子母细胞减数分裂期具 41 个双价体, 即其研究材料为一有性二倍体。综合这些研究资料和目前的实验结果, 大叶贯众有 3 种细胞型: 有性二倍体、有性四倍体和无融合三倍体, 而其有性生殖的细胞型仅分布于中国。这个种的生殖类型与细胞型的地理分布的内在联系, 极大的支持了无融合生殖三倍体来源于有性生殖二倍体和有性生殖四倍体的杂交的假说。

贯众 *Cyrtomium fortunei* J. Sm.

本种分布于河北、山西、陕西、甘肃、山东、江苏、安徽、浙江、江西、福建、台湾、河南、湖北、湖南、广东、广西、四川、贵州和云南。日本、朝鲜南部、越南北部和泰国亦有分布。观察材料采自贵州安顺。其孢子母细胞减数分裂中期具有 123 个双价体 (图版 II: 4), 而每个孢子囊中有 32 个孢子, 所以判断它为一个无融合三倍体。这与前人的观察结果是一致的 (Manton, 1950; Löve, 1977; 裘佩熹, 1981; Matsumoto & Shimura, 1985; 翁若芬, 1990; Kato 等, 1992)。而 Nakato 等 (1995) 用江苏的材料观察到 $2n = 82$, 即其为一有性二倍体。翁若芬 (1988) 用浙江的材料观察到了 $n = 82$, 也就是他们的观察材料为一有性四倍体。这些研究说明贯众在不同地区有不同的细胞型发生, 就目前的研究发现来说, 其有性生殖的细胞型仅分布于中国沿海地区江浙一带, 这与大叶贯众的分布又有所不同。

刺齿贯众 *Cyrtomium caryotideum* (Wall. ex Hook. et Grev.) Pr.

本种分布于陕西、甘肃、江西、台湾、湖北、湖南、广东、四川、贵州、云南和西藏, 也分布于菲律宾、日本、越南、尼泊尔、不丹、印度和巴基斯坦。观察材料采自贵州紫云, 其孢子母细胞减数分裂期的染色体数目是 123 个双价体 (图版 II: 5), 孢子囊中有 32 个孢子, 所以判断它为一个无融合三倍体。这与 Manton 等人所报道的 $n = 123$, $2n = 123$ 是一致的。Tsai & Shieh (1985) 曾报道台湾产的刺齿贯众其孢子母细胞减数分裂期的染色体数目是 41 个双价体和 41 个单价体。

云南贯众 *Cyrtomium yunnanense* Ching et Shing

本种分布于云南南部和中部。观察材料采自云南景东。本种的染色体数目为首次报道。孢子母细胞减数分裂中期具 123 个双价体 (图版 II: 6), 每个孢子囊中的孢子数为 32, 所以判断它为一个无融合三倍体。

3 讨论

将现有的细胞学研究结果与形态学研究相结合, 可得出如下结论: 贯众属植物可分为三种类型——镰羽型, 全缘型和刺齿型。镰羽型的叶片先端为羽裂渐尖状, 包括尖羽贯众 *C. hookerianum*, 小羽贯众 *C. lonchitoides* 和镰羽贯众 *C. balansae* 等, 这些种均为有性二倍体。全缘型的叶片为奇数羽状复叶、羽片全缘、边缘有缺刻状钝齿或羽片顶端或多或少有锯齿, 包括单叶贯众 *C. hemioniti*, 低头贯众 *C. nephrolepioides*, 全缘贯众 *C. falcatum*, 披针贯众 *C. devexiscapulae* 和大叶贯众 *C. macrophyllum* 等, 具有三种生殖型——有性二倍体, 无融合三倍体和有性四倍体。刺齿型的叶片为奇数羽状复叶、羽片边缘具齿, 包括刺齿贯众 *C. caryotideum* 和云南贯众 *C. yunnanense* 等, 这些种为无融合三倍体。此外, 贯众属的种间

杂交现象应该也很普遍,但目前并没有这方面的研究报道。

目前,蕨类植物学家普遍认为贯众属是从耳蕨属中直接分化出来的(邢公侠, 1965; Mitsuta, 1977),并且分子系统学证据也表明它们的亲缘关系比较近(Little & Barrington 2003, Yatskievych & Gastony 1988)。在贯众属中,从形态分类上看,镰羽型与耳蕨属内一回羽状复叶的类群亲缘关系最近。蕨类植物中存在两种生殖类型——有性生殖和无融合生殖,其中有性生殖型是比较古老的类型(Manton, 1950)。而在植物染色体的演化过程中,多倍体的进化几乎是不可逆的,二倍体是相对古老和原始的祖先种。Manton (1950)和 Walker (1979)认为无融合生殖的三倍体起源于有性二倍体和有性四倍体种类的杂交或者二次起源于无融合生殖的二倍体和有性二倍体的杂交。到目前为止,在贯众属内发现的无

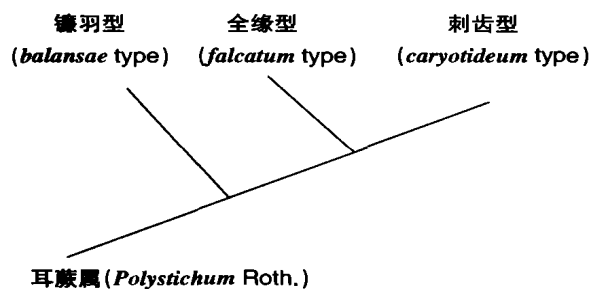


图3 假设的贯众属的系统发生图表

Fig. 3 Phylogenetic diagram showing the presumed relationship of *Cyrtomium* Presl

融合生殖种均为三倍体,而没有二倍体,我们支持有性四倍体和有性二倍体杂交产生无融合三倍体的假说。基于以上这些假说,可以进一步提出一种假设:在贯众属的系统进化路线中,镰羽型是分化较早的类群;刺齿型是分化最晚的类群;而全缘型是介于两者之间的类群(图3)。其中全缘型和刺齿型的相对进化关系得到了分子系统学的支持(Little & Barrington, 2003)。

基于对贯众属植物染色体数目的研究,结合形态学研究,将对该属的属下分类系统进行修订,另文发表。

致谢 材料采集与标本查证得到云南大学朱维明教授与贵州生命科学院的王培善教授的大力帮助。实验过程得到昆明植物所武素功研究员,杨永平研究员及向建英女士的支持与帮助。

[参 考 文 献]

- 孔宪需, 2001. 中国植物志(第5卷,第2分册)[M]. 北京: 科学出版社
- 王培善, 王筱英, 2001. 贵州蕨类植物志[M]. 贵阳: 贵州科技出版社
- 王中仁, 1984. 蕨类植物分类和进化研究的细胞遗传学途径[J]. 植物学通报, 2(2-3): 26-34
- Chiu PS (裘佩燕), 1981. Observations on the chromosome numbers of Chinese ferns [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 19(4): 451-455
- Iwatsuki K, 1995. Dryopteridaceae [A]. In: Iwatsuki K, Yamazaki T, David E Boufford, *et al* (eds), *Flora of Japan* (Volume I) [M]. Tokyo: Kodanshi, 120-124
- Kato M, Nakato N, Cheng X, *et al*, 1992. Cytotaxonomic study of ferns of Yunnan, southwestern China [J]. *Bot Mag Tokyo*, 105: 105-124
- Little DP, Barrington DS, 2003. Major evolutionary events in the origin & diversification of the fern genus *Polystichum* (Dryopteridaceae) [J]. *Am J Bot*, 90: 508-514
- Löve A, Löve D, Pichi Sermolli REG, 1977. Cytotaxonomical Atlas of the Pteridophyta [M]. In der A. R. Gantner Verlag Kommanditgesellschaft

- Manton I, 1950. Problems of Cytology & Evolution in the Pteridophyta [M]. Cambridge: Cambridge University Press
- Matsumoto S, Shimura Y, 1985. Chromosome numbers & reproductive modes of Japanese *Cyrtomium* [J]. *Ann Tsukuba Bot Gard*, **3**: 1—7 (in Japanese)
- Mitsuta S, 1977. Evolution of simple fronds in *Cyrtomium* [J]. *Acta Phytotax Geobot*, **28** (4—6): 131—142
- Mitsuta S, 1986. A preliminary report on reproductive type of *Cyrtomium* (Dryopteridaceae) [J]. *Acta Phytotax Geobot*, **37** (4—6): 117—122. (in Japanese)
- Mitsuta S, 1988. Distribution & reproduction types of genus *Cyrtomium* (Dryopteridaceae) in China [J]. *The Science & Engineering Review of Doshisha University*, **28** (3—4): 199—219. (in Japanese)
- Mitui K, 1965. Chromosome studies on Japanese ferns (1) [J]. *J Jap Bot*, **40** (4): 117—124
- Mitui K, 1966. Chromosome studies on Japanese ferns (2) [J]. *J Jap Bot*, **41** (2): 61—63
- Mitui K, 1973. A cytological survey on the pteridophytes of the Bonin Islands [J]. *J Jap Bot*, **48** (8): 247—253
- Nakaïke T, 1982. New Flora of Japan Pteridophyta [M]. Tokyo: Shibundo CO. LTD. Publishers, 349—360. (in Japanese)
- Nakato N, Kato M, Liu BD, 1995. A cytotaxonomic study of some ferns from Jiangsu & Zhejiang provinces, China [J]. *J Jpn Bot*, **70**: 194—204
- Shimura Y, Matsumoto S, Yamamoto M, 1978. Cytological, morphological & ecological studies on the intermediate form between *Cyrtomium falcatum* & *Cyrtomium caryotideum* [J]. *J Geobot*, **25**: 247—259. (in Japanese)
- Shing KH (邢公侠), 1965. A taxonomical study of the genus *Cyrtomium* Presl [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), **Add**. **I**: 1—48
- Takamiya M, 1996. Index to Chromosome of Japanese Pteridophyta [J]. *J Pteridological Society*, 16—17
- Tsai JL, Shie WC, 1975. Chromosome numbers of the family Aspidaceae (Sensu Copland) in Taiwan (1) [J]. *J Sci Engin*, **12**: 321—334
- Tsai JL, Shieh WC, 1985. A cytotaxonomic survey of the fern family Aspidaceae (Sensu Copland) in Taiwan [J]. *J Sci Engin*, **22**: 121—144
- Walker TG, 1979. The Cytogenetics of Ferns [A]. In Dyer AF ed., *The Experimental Biology of Ferns* [M]. London: Academic Press, 87—132
- Weng RF, Qiu PS, 1988. Chromosome counts of some ferns from Zhejiang [J]. *Invest Stud Nat*, **8**: 43—52
- Weng RF (翁若芬), 1990. Cytological observations on some Chinese ferns [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), **28** (1): 27—33
- Yatskievych G, Stein DB, Gastony GJ, 1988. Chloroplast DNA evolution & systematics of *Phanerophlebia* (Dryopteridaceae) & related genera [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, **85**: 2589—2593