

创刊30年
特邀综述

中国现代石松类和蕨类的系统发育与分类系统

张宪春^{1*}, 卫然¹, 刘红梅², 何丽娟¹, 王丽¹, 张钢民³

¹中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室, 北京 100093; ²深圳市亚热带植物多样性重点实验室, 深圳 518004

³北京林业大学生物科学与技术学院, 北京 100083

摘要 石松类和蕨类植物是以孢子繁殖的维管植物, 在陆地植物演化上占据重要地位。随着分子系统学研究的开展, 各大类群间的系统发育关系得以阐明, 传统上的概念得以修正, 新的现代石松类和蕨类植物的分类系统也被提出, 并不断得到完善。该文介绍国内外在蕨类植物系统发育方面的研究成果, 重点讨论中国分布的类群的分类处理。文中提出了一个完整的中国现代石松类和蕨类植物的分类系统, 包括5亚纲、14目、39科及12亚科、约140余属。

关键词 石松类, 蕨类, 系统发育, 分类系统

张宪春, 卫然, 刘红梅, 何丽娟, 王丽, 张钢民 (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.

石松类和蕨类现存约12 000种, 代表着有胚植物(Pirani and Prado, 2012)中以孢子繁殖的一大类群(Kramer and Green, 1990; 吴兆洪和秦仁昌, 1991; Moran, 2008)。由于具真正的维管系统且仍借助孢子进行繁殖和传播, 因此它们长期以来被认为是高等植物中一个自然的门类(Kramer and Green, 1990; 吴兆洪和秦仁昌, 1991)。传统上蕨类植物一般分为4类, 即松叶蕨类(*whisk ferns*)、石松类(*lycops*)、木贼类(*horsetails*)和真蕨类(*ferns*)。通常把松叶蕨类、石松类和木贼类称为拟蕨类(*fern allies*), 而把其余的蕨类植物称为真蕨类, 后者又包括厚囊蕨类、原始薄囊蕨类和薄囊蕨类(秦仁昌, 1978; 吴兆洪和秦仁昌, 1991)。相比藻类和苔藓植物, 蕨类植物在演化过程中其生活史的大部分时期脱离了水体环境的束缚, 体现了对陆地生态环境的充分适应。因此, 研究蕨类植物的系统进化对揭示整个陆地植物的起源和演化历史具有重要的借鉴和启示。

自秦仁昌1940年发表了“水龙骨科的自然分类”一文, 把沿用了近一个世纪的多系的水龙骨科划分为33个科之后, 世界上相继出现了一系列基于形态学的蕨类分类系统。但不同分类系统的科属概念差别较

大, 如秦仁昌(1978)的分类系统包括了5亚门、11目、63科、222属; 而在Kramer和Green(1990)的世界系统中, 科和属的概念都很大, 认为全世界蕨类植物包括4个纲、38个科、221属。已发展200多年并依赖于形态特征的传统分类系统, 目前正受到来自其它各方面不同证据的检验, 尤其是在近年来以DNA序列标记等为基础的分子生物学技术越来越广泛地被应用于探讨蕨类植物的系统发育研究中(Pryer et al., 2001, 2004; Schneider et al., 2004a; Qiu et al., 2007; Schuettpelz and Pryer, 2007; Rai and Graham, 2010; Lehtonen, 2011; Rothfels et al., 2012a)。分子生物学技术和新的系统发育分析方法, 不仅为我们对蕨类植物系统演化和相互关系的认识提供了新的角度和思路, 同时也对一些基于形态解剖学证据的传统分类学观点产生了不断的冲击和挑战。Pryer等(2001)首次从分子角度阐明了拟蕨类和真蕨类的相互关系。即现存整个蕨类植物并非单系类群, 其中石松类(包含石松科、水韭科和卷柏科)为最早演化的类群, 并和其它维管植物(包括石松类以外的其它所有蕨类植物、裸子植物和被子植物)互为姐妹群, 而传统观点上认为起源古老的松叶蕨类和木贼类

收稿日期: 2013-02-22; 接受日期: 2013-03-06

基金项目: 国家自然科学基金(No.31070182, No.31170199)和系统与进化植物学国家重点实验室开放课题

* 通讯作者。E-mail: zhangxc@ibcas.ac.cn

(Wagner, 1977; Bremer, 1985)与真蕨类植物具有较近的亲缘关系,并统称为monilophytes (蕨类植物),与lycophytes(石松类植物)分别与基于传统分类学定义的蕨类和拟蕨类相对应。基于此,Smith等(2006)综合当时一系列蕨类系统发育的研究成果提出了一个世界蕨类植物分类系统(不包括石松类)。在他们的系统框架中,一些基于传统分类学特征定义的目和科被拆分、归并或重新组合,同时整个分类系统分为薄囊蕨类(leptosporangiates)、核心薄囊蕨类(core leptosporangiates)、水龙骨科(polypods)、真水龙骨科(eupolypods)以及真水龙骨科I和II(eupolypods I, II)6个阶元。然而,一些较为复杂的类群,如鳞始蕨科(Lindsaeaceae)、岩蕨科(Woodsiaceae)、鳞毛蕨科(Dryopteridaceae)、藤蕨科(Lomariopsidaceae)以及三叉蕨科(Tectariaceae)在其分类系统中不是单系类群,其界定仍然十分模糊。同时,许多科下类群的划分和界定还存在很大的争议,如凤尾蕨类(pteroids)、金星蕨类(thelypteridoids)、蹄盖蕨类(athyrioids)、鳞毛蕨类(dryopteridoids)以及水龙骨科-禾叶蕨类(polygrammoids)等。其后,Schuettpelz和Pryer(2007)从400个类群中取样,利用3个叶绿体片段(*atpA*、*atpB*和*rbcL*)对整个薄囊蕨类进行了系统发育研究。虽然结果显示的薄囊蕨类系统发育框架与Smith等(2006)的蕨类系统大致相同,但包含了一些新的发现和认识。例如,原本属于蹄盖蕨类的冷蕨类植物(cystopteridoids)既不属于蹄盖蕨类,也不与岩蕨类近缘,而是作为一个单独的类群与真水龙骨科II中的其它所有类群互为姐妹群。参照Chase和Reveal(2009)对陆地植物的高级分类阶元系统和被子植物APG系统,Christenhusz等(2011)提出了一个新的世界石松类和蕨类植物线性分类系统。该系统涵盖了现存蕨类所有的种类,具体划分为5亚纲、14目、49科、12亚科、约285属。该系统中新成立肠蕨科(Diplaziopsidaceae)、轴果蕨科(Rhachidosoraceae)以及Hemidictyaceae 3个新科,并重新定义了蹄盖蕨科(Athyriaceae)、冷蕨科(Cystopteridaceae)、肿足蕨科(Hypodematiaceae)、肾蕨科(Nephrolepidaceae)以及岩蕨科(Woodsiaceae)等之前一直存在争议的科。同时该分类系统在一定程度上解决了前人留下的一些问题,如凤尾蕨类、鳞毛蕨类以及水龙骨科的科下划分。该分类系统也分别得到了Kuo等

(2011)、Lehtonen(2011)和Rothfels等(2012a, 2012b)在相关研究中的支持。按照该分类系统,中国现代石松类和蕨类包含5亚纲、14目、38科及12亚科、约160属、2300多种植物(张宪春, 2012)。

目前,虽然我们对整个石松类和蕨类植物系统演化关系的认识有了进一步发展,但与种子植物的系统发育研究相比,涉及蕨类领域的相关研究仍很缺乏。一方面,随着研究的深入,一些复杂类群的系统位置逐渐清晰,但其内部各个类群的相互关系仍存在争议(Qiu et al., 2007; Rai and Graham, 2010; Rothfels et al., 2012a);一些类群的系统位置和范围尚不能完全确定,特别是一些大属的概念和范围,如复叶耳蕨属(*Arachniodes*)、耳蕨属(*Polystichum*)、鳞毛蕨属(*Dryopteris*)、蹄盖蕨属(*Athyrium*)、三叉蕨属(*Tectaria*)以及禾叶蕨属(*Grammitis*)等,还需要开展深入研究。另一方面,新的DNA分子标记(如叶绿体基因片段*matK*以及核基因片段*LEAFY*、*pgiC*和*gapCp*)的不断开发和应用也为我们进一步理解蕨类植物各个类群间的相互关系和演化提供了新的思路和证据(Kuo et al., 2011; 赵惠娟, 2011; Sessa et al., 2012a; Schneider et al., 2012)。本文基于Smith等(2006)、刘红梅等(2008)、Christenhusz等(2011)和张宪春(2012)提出的分类系统框架,重点综述了近几年来国内外蕨类植物系统学研究的最新成果,并对各主要类群的系统演化关系进行了阐述和讨论。由于刘红梅等(2008)结合DNA分子序列证据和国际上的新进展,已对国产类群的系统关系进行了梳理和综述,而石松类的研究进展较少,本文仅着重介绍蕨类植物系统发育研究方面的最新成果。

1 蕨类植物基部类群的系统学研究进展

按照目前最新的观点,蕨类植物的基部类群主要有木贼类(horsetails)、瓶尔小草类(ophioglossoids)、松叶蕨类(whisk ferns)和合囊蕨类(marattioids)(Pryer et al., 2004; Smith et al., 2006; Rai and Graham, 2010)。然而,由于蕨类植物在漫长的演化过程中丢失了大量的系统发育信息,且一些类群(如木贼类和松叶蕨类)在形态上极为简化,从而导致可用于比较和区分的分类性状较为缺少,因此弄清蕨类基部类群间的相互联系和系统关系一直是困扰人们的一个难

题。即使是结合来自线粒体、叶绿体以及核基因的7个片段(Qiu et al., 2007)或是叶绿体基因的17个片段(Rai and Graham, 2010)的信息也难以得到令人满意的结果。尽管Rai和Graham(2010)的研究进一步揭示了瓶尔小草-松叶蕨分支以及木贼分支可能为所有其它蕨类(monilophytes)的姐妹群, 但由于得不到较高的支持率致使二者之间的关系仍十分模糊。

对于合囊蕨类植物的系统发育研究, 主要集中在对科下各个类群间相互关系的探讨上。Murdock (2008a)的研究发现原始观音座莲属(*Archangiopteris*)嵌套于观音座莲属(*Angiopteris*)中, 并建议将其合并入后者。这一结果同Li和Lu(2007)的结论相吻合。由于天星蕨属(*Christensenia*)和观音座莲属均嵌套于广义合囊蕨属(*Marattia* s.l.), 并使后者为多系类群, 因此Murdock(2008b)将广义合囊蕨属划分为狭义合囊蕨属(*Marattia* s.s.)、粒囊蕨属(*Ptisana*)和*Eupodium*。近期的相关研究还包括对南美洲特产的多孔蕨属(*Danaea*)的系统发育研究(Christenhusz et al., 2008; Christenhusz, 2010)。

2 薄囊蕨类早期成员的系统发育研究进展

薄囊蕨类(leptosporangiates)是现存蕨类植物中数量最多、分布最广的类群, 约11 000多种, 是组成现今蕨类植物的主要类群(Pryer et al., 2001, 2004; Schuettpelz and Pryer, 2007)。该类群植物的孢子囊通常由单个细胞发育而来, 成熟的孢子囊壁仅由1层细胞构成, 且大多数种类具有可以释放成熟孢子的环带结构(Pryer et al., 2004)。

早期薄囊蕨类包括紫萁类(osmundaceous ferns)、膜蕨类(filmy ferns)、里白类(gleichenioids)和莎草蕨类(schizaeoids)。Rai和Graham(2010)的研究显示, 紫萁科位于整个薄囊蕨类的基部, 且得到了分子证据的支持。这一结果也与前人的研究结果一致(Pryer et al., 2004; Schuettpelz and Pryer, 2007)。膜蕨科由于植物形体微小、结构简单且类群数量多, 使其进行分类学研究变得十分困难。虽然该科的单系性和科下各类群之间的相互关系得到不同分子证据的支持(Ebihara et al., 2002, 2007; Dubuisson et al., 2003; Hennequin et al., 2003, 2008), 但科的系统位置则因为得不到满意的支持而一直存在争议

(Pryer et al., 2004; Smith et al., 2006; Schuettpelz and Pryer, 2007)。Rai和Graham(2010)基于17个叶绿体基因片段确定了膜蕨科的系统位置, 支持膜蕨科为除紫萁科外其它所有薄囊蕨类的姐妹群。

3 核心薄囊蕨类成员

核心薄囊蕨类(core leptosporangiates)包括异形孢子的水生蕨类(aquatic ferns)、树蕨类(tree ferns)和水龙骨科(polypods)。关于整个核心薄囊蕨类植物的系统演化关系在近期的分子系统学研究中均有探讨(Pryer et al., 2004; Schuettpelz and Pryer, 2007; Kuo et al., 2011; Lehtonen, 2011), 尤其是 Schuettpelz 和 Pryer(2007)选取400种现存蕨类利用3个基因(*atpA*、*atpB*和*rbcL*)进行分析, 较为全面和彻底地解决了核心薄囊蕨类植物内部3个大类群的系统关系。而近年来大多数分子系统学研究主要集中于水龙骨科的成员, 这也是本文叙述的重点。

4 水龙骨科早期成员的系统关系研究进展

水龙骨科(polypods)是核心薄囊蕨类的主要成员, 处于蕨类植物演化过程的顶端, 不仅数量庞大, 而且形态丰富多样。正因为如此, 揭示水龙骨科植物尤其是其中复杂的大类群, 如凤尾蕨科、鳞毛蕨科以及水龙骨科的系统演化一直是国内外学者研究的热点问题。水龙骨科又进一步划分为水龙骨科的早期类群和真水龙骨科。其中水龙骨科的早期演化类群包括鳞始蕨类(lindsaeoids)、碗蕨类(dennstaedtioids)以及凤尾蕨类(pteroids)等。本文以凤尾蕨类为例, 重点介绍其系统发育研究所取得的最新成果。

凤尾蕨类植物(pteroids; bracken ferns)在系统进化上处于承前启后的位置, 有着非常丰富的物种多样性, 全世界约有50属、950种, 占整个薄囊蕨种群数的近1/10(Smith et al., 2006)。该类植物包括了秦仁昌系统中的狭义凤尾蕨科(Pteridaceae)、铁线蕨科(Adiantaceae)、中国蕨科(Sinopteridaceae)、裸子蕨科(Hemionitidaceae)、卤蕨科(Acrostichaceae)、水蕨科(Parkeriaceae)、竹叶蕨科(Taenitidaceae)、车前蕨科(Antrophyaceae)和书带蕨科(Vittariaceae)等(秦仁昌, 1978)。除后两者外, 这些类群均被国外的分类学家(Kramer and Green, 1990)作为广义凤尾蕨科

成员。该类植物生态位多样,形态性状复杂,是蕨类植物中分类最为困难的类群之一,其科属概念和类群划分尚存在较大争议(Tryon and Tryon, 1982; Schuettpelz et al., 2007)。分子系统学的研究表明,秦仁昌定义的中国蕨科、裸子蕨科和凤尾蕨科等均不是单系类群,结果支持整个凤尾蕨类共同构成新概念的广义凤尾蕨科(*Pteridaceae s.l.*),包括5个类群:珠蕨类(*cryptogrammoids*)、水蕨类(*ceratopteridoids*)、碎米蕨类(*cheilanthoids*)、凤尾蕨类(*pteroids*)和铁线蕨类(*adiantoids*)(Zhang et al., 2003, 2007; Smith et al., 2006; Prado et al., 2007; Schuettpelz and Pryer, 2007; Schuettpelz et al., 2007; 刘红梅等, 2008; Bouma et al., 2010),并被分别给予了亚科等级(Christenhusz et al., 2011)。

珠蕨类包括珠蕨属(*Cryptogramma*)、凤了蕨属(*Coniogramme*)和特产美洲的*Llavea*,它们共同构成广义凤尾蕨科其它成员的姊妹群(Zhang et al., 2005; Schuettpelz et al., 2007)。水蕨群包括卤蕨属(*Acrostichum*)和水蕨属(*Ceratopteris*)(Prado et al., 2007; Schuettpelz et al., 2007),二者均为典型的水生蕨类。凤尾蕨群包括凤尾蕨属(*Pteris*)及Kramer和Green等(1990)定义的竹叶蕨类(*Taenitioids*)等14个属,如金粉蕨属(*Onychium*)、翠蕨属(*Anogramma*)、粉叶蕨属(*Pityrogramma*)和竹叶蕨属(*Taenitis*)等(Gastony and Johnson, 2001; Nakazato and Gastony, 2003; Sánchez-Baracaldo, 2004; Schuettpelz et al., 2007; Christenhusz et al., 2011)。铁线蕨群包括铁线蕨属(*Adiantum*)及10余个书带蕨类(*vittarioids*)的属,如书带蕨属(*Vittaria*)和车前蕨属(*Antrophyum*)等。尽管铁线蕨属在形态和所处生态环境等方面区别明显,但在系统发育树上并没有独立开来(Prado et al., 2007; Bouma et al., 2010)。Lu等(2012)运用5个分子标记对国产铁线蕨属的系统发育进行了研究。近期, Schneider等(2013)通过地区性取样阐明了翠蕨属、粉叶蕨属、金粉蕨属以及扇掌蕨属(*Actiniopteris*, 中国不产)的系统关系,其研究结果表明翠蕨属并非一个单系类群,强烈支持翠蕨(*Anogramma microphylla*)与产于非洲的粉叶蕨属植物*Pityrogramma argentea*聚为一支。结合形态性状支持了前人将这2个种从原来各自的属中分出并成立新属*Cerosora*的观点(Tryon, 1986)。另一方面,集中分布于喜马拉雅

山脉的金粉蕨属和主产自非洲马达加斯加地区的扇掌蕨属则在系统树上互为姐妹群。因此, Schneider等(2013)推测欧亚大陆和非洲大陆之间频繁的物种交流以及由中生代复杂气候所导致的快速适应是形成此地理分布模式的主要原因。

碎米蕨类植物是一群独特的旱生类群,既包括孢子囊群边生的狭义碎米蕨属(*Cheilanthes s.s.*)、旱蕨属(*Pellaea*)、黑心蕨属(*Doryopteris*)、隐囊蕨属(*Notholaena*)和粉背蕨属(*Aleuritopteris*)等,也包括孢子囊群沿叶脉着生的金毛裸蕨属(*Paragymnopteris*)和泽泻蕨属(*Hemionitis*)等(Gastony and Rollo, 1995, 1998; Zhang et al., 2007; Kirkpatrick, 2007; Prado et al., 2007; Schuettpelz et al., 2007; Rothfels et al., 2008; Windham et al., 2009; 张钢民等, 2009; Bouma et al., 2010; Eiserhardt et al., 2011)。研究表明,传统概念的真碎米蕨属(Zhang et al., 2007; Schuettpelz et al., 2007; Eiserhardt et al., 2011)、隐囊蕨属(Rothfels et al., 2008)、旱蕨属(Kirkpatrick, 2007)以及黑心蕨属(Zhang et al., 2007; Schuettpelz et al., 2007)等都不是单系类群。为保证类群的单系性,一些小属被独立出来,如戟叶黑心蕨属(*Calciphlopteris*)(Yesilyurt and Schneider, 2010)等。Zhang等(2007)利用2种叶绿体基因构建亚洲碎米蕨类植物的系统关系,发现美洲与亚洲的“*Cheilanthes*”成员并没有聚在一起,两者可能处于不同的演化路线。这些亚洲“*Cheilanthes*”成员包括秦仁昌系统(秦仁昌, 1978)的碎米蕨属(*Cheilosoria*)、中国蕨属(*Sinopteris*)、粉背蕨属、薄鳞蕨属(*Leptolepidium*)、隐囊蕨属及旱蕨属的大部分种类。它们是一群关系近缘的类群,但其系统关系和属间界定等问题仍需进一步研究。

5 真水龙骨类成员

铁角蕨类(*spleenworts*)、蹄盖蕨类(*athyrioids*)、金星蕨类(*thelypteroids*)、岩蕨类(*woodsias*)、乌毛蕨类(*blechnoids*)、球子蕨类(*onocleoids*)、鳞毛蕨类(*dryopteridoids*)、肾蕨类(*Nephrolepis*)、藤蕨类(*lomariopsids*)、三叉蕨类(*tectarioids*)、条蕨类(*Oleandra*)、骨碎补类(*davallioids*)和水龙骨-禾叶蕨类(*polypgrammoids*)处于蕨类植物演化的顶级地位,共同组成真水龙骨类(*eupolypods*)。真水龙骨类又可

以进一步分成两大类: 真水龙骨科I (eupolypods I)和真水龙骨科II (eupolypods II)(Smith et al., 2006; Schuettpelz and Pryer, 2007)。前者包括鳞毛蕨类、肾蕨类、藤蕨类、三叉蕨类、条蕨类、骨碎补类和真正的水龙骨科; 后者则包括铁角蕨类、蹄盖蕨类、金星蕨类、岩蕨类、乌毛蕨类和球子蕨类。这一划分结果不仅得到了分子证据的有力支持(Schuettpelz and Pryer, 2007; Kuo et al., 2011; Lehtonen, 2011), 而且从形态上也与叶柄维管束的相关性状相一致(刘红梅等, 2008)。

6 真水龙骨科II的系统发育研究进展

真水龙骨科II的成员起源于白垩纪晚期(Schneider et al., 2004a; Schuettpelz and Pryer, 2009)。由于当时复杂的气候和地质历史, 其大部分类群都经历了快速适应、辐射分化或网状进化, 因此理解和解决其中各类群间的相互关系一直是困扰研究人员的难点问题(Rothfels et al., 2012a)。其中尤其以金星蕨类和蹄盖蕨类的系统界定和科下关系最具争议(Sano et al., 2000a; Smith and Cranfill, 2002; Smith et al., 2006; Schuettpelz and Pryer, 2007)。本文选取金星蕨类和蹄盖蕨类对真水龙骨科II的系统发育研究进展进行阐述。

金星蕨类(thelypteroids)在系统位置上位于薄囊蕨纲水龙骨科的一个独立的分支, 包括1 000余种, 广泛分布于世界热带及亚热带地区(Kramer and Green, 1990)。由于该科植物起源复杂且不同类群在形态上具有高度的趋同性, 致使其分类历史错综复杂, 属的概念和界定模糊不清。依据传统的分类概念, 该科可划分为3—32个属不等(Holttum, 1971, 1982; Pichi-Sermolli, 1977; 秦仁昌, 1978; Kramer and Green, 1990; Smith et al., 2006)。尽管目前分子手段在蕨类系统发育研究中得到了广泛的应用, 但对金星蕨科系统位置以及科下属间相互关系的探讨仍相当缺乏(Smith and Cranfill, 2002; Schuettpelz and Pryer, 2007; Alvarez-Fuentes, 2011; He and Zhang, 2012)。Smith和Cranfill(2002)以及Schuettpelz等(2007)分别从分子系统学的角度揭示该科为一自然的单系类群, 并与乌毛蕨类、蹄盖蕨类、球子蕨类以及岩蕨类具有较近的亲缘关系。He和Zhang(2012)基于较全面的类群取样并利用3个叶绿体基因片段重

建了该科的系统发育关系, 并对多个常用分类性状(如叶脉类型、腺体等)进行祖先状态溯祖分析。研究结果表明, 通常用于小属划分的形态性状大多在该科中经历了多次起源和频繁的趋同进化。结合形态性状, 将金星蕨科划分为9个属, 即钩毛蕨属(*Cyclogramma*)、针毛蕨属(*Macrothelypteris*)、假鳞毛蕨属(*Oreopteris*)、金星蕨属(*Parathelypteris*)、卵果蕨属(*Phegopteris*)、紫柄蕨属(*Pseudophegopteris*)、溪边蕨属(*Stegnogramma*)、沼泽蕨属(*Thelypteris*)和广义毛蕨属(*Cyclosorus*); 圣蕨属(*Dictyocline*)和获蕨属(*Leptogramma*)应作为溪边蕨属成员; 秦仁昌系统的毛蕨属(*Cyclosorus sensu Ching*)和新月蕨属(*Pronephrium*)均被证明为多系。此外, 位于基部类群中的*Amauropelta*、*Coryphopteris*以及金星蕨属(*Parathelypteris*)各自为并系或多系, 它们与另一单系类群凸轴蕨属(*Metathelypteris*)的亲缘关系尚不明确, 因此还需对这4个类群进行深入研究。

蹄盖蕨类(athyrioids; lady ferns)和岩蕨类(woodsias; cliff ferns)的分类等级和系统位置长期以来一直存在较大争议(Christensen, 1906; Copeland, 1947; Holttum, 1954; Pichi-Sermolli, 1977; 秦仁昌, 1978)。虽然Pichi-Sermolli(1977)和秦仁昌(1978)分别支持将蹄盖蕨类作为一个独立的科——蹄盖蕨科(Athyriaceae), 但大多数学者仍将其处理为广义鳞毛蕨科(Dryopteridaceae)的一个族(Physematieae)(Tryon and Tryon, 1982; Kramer and Green, 1990); 或将其与岩蕨属(*Woodsia*)、滇蕨属(*Cheilanthes*)以及膀胱蕨属(*Protowoodsia*)一同作为岩蕨科(Woodsiaceae)成员(Smith et al., 2006, 2008; Schuettpelz and Pryer, 2007)。此外, 蹄盖蕨类的科属界定一直也是困扰蕨类学家的一个难点(Ching, 1964; Kato, 1977; Smith et al., 2006; Schuettpelz and Pryer, 2007)。Sano等(2000a)首先利用叶绿体*rbcL*基因序列对整个蹄盖蕨类进行系统发育研究, 其结果支持广义对囊蕨类(*Deparia* s.l.)的单系性, 包括假蹄盖蕨属(*Athyriopsis*)、介蕨属(*Dryoathyrium*)、蛾眉蕨属(*Lunathyrium*)、网蕨属(*Dictyodroma*)以及其它相关种类。但传统分类定义的蹄盖蕨属(*Athyrium*)和双盖蕨属(*Diplazium*)的单系性却未得到支持, 且肠蕨属(*Diplaziopsis*)、同囊蕨属(*Homalosorus*)和轴果蕨属(*Rhachidosorus*)同其它蹄盖蕨类植物亲缘关

系较远。王玛丽等(2003)基于*trnL-F*序列分析的结果支持了Sano等的结论,并重新定义了蹄盖蕨亚科(Athyrioideae)、对囊蕨亚科(Deparioideae)和双盖蕨亚科(Diplazioideae)(王玛丽等,2004)。卫然等(2010)利用2个叶绿体基因片段(*rbcL*和*rps4-trnS*)对肠蕨属和同囊蕨属进行了系统发育研究,其结果支持2个属的单系性,并进一步结合形态特征指出其与铁角蕨科(Aspleniaceae)可能具有更近的亲缘关系。这一观点此后也分别得到了Kuo等(2011)、Li等(2011)和Rothfels等(2012a)研究结果的支持。Christenhusz等(2011)在其世界性蕨类新分类系统中分别重新承认了蹄盖蕨科和岩蕨科,并将肠蕨类(包括肠蕨属和同囊蕨属)和轴果蕨属植物分别提升至科的等级(Diplaziopsidaceae X.C. Zhang & Christenh.和Rhachidosoraceae X.C. Zhang)。根据Christenhusz等(2011)的系统,蹄盖蕨科包含3个主要的类群(即蹄盖蕨属、对囊蕨属和双盖蕨属)和一些小属,如安蕨属(*Anisocampium*)、角蕨属(*Cornopteris*)等。Rothfels等(2012a)利用5个叶绿体基因片段(*atpA*、*atpB*、*matK*、*rbcL*和*trnG-trnR*)从分子系统学角度澄清了蹄盖蕨类和岩蕨类植物的相互关系,其研究结果不仅支持了秦仁昌(1978)、Pichi-Sermolli(1977)和Christenhusz等(2011)将其独立为科的观点,也否定了Smith等(2006, 2008)对岩蕨科的定义。作者在随后的研究中对岩蕨科进行了定义,认为该科仅包含岩蕨属(包括*Hymenocystis*、溲蕨属和膀胱蕨属)(Rothfels et al., 2012b),但各属之间的系统关系仍不清楚。虽然新定义的蹄盖蕨科更加自然合理,然而科下属间的相互关系仍错综复杂。Sano等(2000a, 2000b)通过基于*rbcL*基因的系统发育研究发现单叶双盖蕨(*Diplazium subsinuatum*)及相近种与对囊蕨属植物有着较近的亲缘关系。Liu等(2011)基于*rbcL*和*trnL-F*基因片段澄清了蹄盖蕨属与安蕨属的关系,认为安蕨属应从蹄盖蕨属中独立出来,而原蹄盖蕨属成员日本蹄盖蕨(*Athyrium niponicum*)以及与其近缘的拟鳞毛蕨属(*Kuniwatsukia*)都应作为新界定的安蕨属成员。近期,Wei等通过6个叶绿体基因片段(*atpA*、*atpB*、*matK*、*rbcL*、*rps4-trnS*和*trnL-F*)对双盖蕨亚科植物的属间关系进行了深入探讨,并结合叶片分裂形式、鳞片以及孢子囊群等形态性状,提出将短肠蕨属(*Allantodia*)、菜蕨属(*Callipteris*)和毛子蕨属(*Monomelangium*)并

入双盖蕨属,并将新定义的双盖蕨属划分为4个亚属,同时否定了Pacheco和Moran(1999)对美洲产菜蕨属的重新定义(待发表)。综上所述,虽然目前蹄盖蕨类植物的系统发育框架已逐渐清晰,但是其中一些类群的界定(如蹄盖蕨属和对囊蕨属)仍然存在较大的疑问和争议,各个类群间的相互关系(如蹄盖蕨属与角蕨属)还需要进一步的梳理和探究。

7 真水龙骨科I的系统发育研究进展

鳞毛蕨类(dryopteroids; male ferns)是真水龙骨科I乃至整个薄囊蕨类中所包含物种最丰富最复杂的类群,其分类范畴和科属划分一直是蕨类系统分类学研究的难点之一(秦仁昌, 1978; Kramer and Green, 1990; Smith et al., 2006)。对鳞毛蕨类植物的分类学争议主要存在于科的范畴以及对小属和特有属种分类等级的不同处理上(Liu et al., 2007a)。李春香和陆树刚(2006)及Liu等(2007a)借助分子证据对鳞毛蕨科(Dryopteridaceae)的分类范畴和科属划分进行了研究,认为秦仁昌定义的鳞毛蕨科概念需要扩展。其中, Liu等(2007a)通过对鳞毛蕨类植物类群广泛取样并利用2个叶绿体基因(*rbcL*和*atpB*)片段的分析,认为欧美学者定义的鳞毛蕨科(Tryon and Tryon, 1982; Kramer and Green, 1990)是个多系类群,真正的鳞毛蕨科植物除包括秦仁昌分类系统中的鳞毛蕨科成员外(拟贯众属(*Cyclopeltis*)除外),还包括其分类系统中的球盖蕨科(Peranemaceae)、实蕨科(Bolbitidaceae)、舌蕨科(Elaphoglossaceae)、三叉蕨科(Tectariaceae)的4个属(包括肋毛蕨属(*Ctenitis*)、轴鳞蕨属(*Dryopsis*)、黄腺羽蕨属(*Pleocnemia*)和节毛蕨属(*Lastreopsis*))以及藤蕨科(Lomariopsidaceae)的网藤蕨属(*Lomagramma*)。综合形态学和分子系统学研究的各种证据, Smith等(2006)和Christenhusz等(2011)分别对鳞毛蕨科的范畴进行了界定。此外,不同学者分别基于形态学(广义)和分子证据在鳞毛蕨科科下属间、近缘属间以及谱系地理学等方面开展了不少研究工作,包括耳蕨类植物(Little and Barrington, 2003; 李春香等, 2004b; Lu et al., 2005, 2007; Driscoll and Barrington, 2007; Li et al., 2008; Liu et al., 2010)、鳞毛蕨类(Geiger and Ranker, 2005; Li and Lu, 2006; Juslén et al., 2011; Sessa et al., 2012a, 2012b; Zhang et al., 2012)和舌

蕨属(Rouhan et al., 2004; Skog et al., 2004; Moran et al., 2010)。其中, Zhang等(2012)认为应将鱼鳞蕨属(*Acrophorus*)、假复叶耳蕨属(*Acrorumohra*)、球盖蕨属(*Diacalpe*)、轴鳞蕨属(*Dryopsis*)、肉刺蕨属(*Nothoperanema*)、红腺蕨属(*Peranema*)等全部归并入鳞毛蕨属(*Dryopteris*)。Moran等(2010)根据分子证据建立了舌蕨类的一个新属——*Mickelia*。

在秦仁昌的分类系统中, 实蕨科、舌蕨科和藤蕨科为3个具有独特形态学特征的小科, 而在分子系统框架下(Liu et al., 2007a; Schuettpelz and Pryer, 2007; 刘红梅等, 2008), 藤蕨科的藤蕨属(*Lomariopsis*)和网藤蕨属分别与不同的类群聚在一起, 前者同拟贯众属聚在一起形成一支, 而后者则嵌套在鳞毛蕨类成员内部, 并且同舌蕨属(*Elaphoglossum*)-实蕨属(*Bolbitis*)形成近缘类群。Smith等(2006)对藤蕨科进行了重新界定, 该科包括拟贯众属、藤蕨属和肾蕨属(*Nephrolepis*), 而羽片具关节的特征支持该科的单系性; 但刘红梅等(2008)则认为将肾蕨属作为独立的科——肾蕨科(*Nephrolepidaceae*)更为合适。

三叉蕨类是一个泛热带分布的类群, 对该类植物的分类学争议主要在于其分类等级、同鳞毛蕨类植物的界限及科下属间关系。Liu等(2007b)基于叶绿体 *rbcL* 和 *atpB* 基因的分析显示, 三叉蕨类的部分成员(包括肋毛蕨属、轴鳞蕨属、黄腺羽蕨属和节毛蕨属)同鳞毛蕨类植物聚为一支, 因此应归入鳞毛蕨科(Smith et al., 2006; Liu et al., 2007a), 而其余的5个属与爬树蕨属(*Arthropteris*)构成一个中等支持强度的单系类群, 作为新定义的二叉蕨科。

在传统的分类处理中, 爬树蕨属为条蕨科(*Oleandraceae*)(Kramer and Green, 1990)或肾蕨科(*Nephrolepidaceae*)成员(秦仁昌, 1978)。Tsutsumi和Kato(2006)、Liu等(2007b)以及刘红梅等(2008)的研究显示爬树蕨属同二叉蕨科植物聚在一起, 并位于二叉蕨科的基部位置, 因此建议将爬树蕨属作为二叉蕨科成员。近期, Liu等(待发表)根据6个叶绿体基因的证据和更密集的类群取样, 研究结果表明爬树蕨属在形态特征(如攀缘性、叶片具关节)、分子证据和演化时间上都同二叉蕨科的差别较大, 应该作为一个独立的科, 即爬树蕨科(*Arthropteridaceae*)。

骨碎补科(*Davalliaceae*)是一个热带亚热带分布的附生蕨类植物, 其属的划分从5属到9属不等(Kato,

1985; Nooteboom, 1992, 1996)。Tsutsumi和Kato(2005, 2006)以及Tsutsumi等(2008)对骨碎补类植物的一系列分子研究显示, 骨碎补科的小膜盖蕨属(*Araiostegia*)、骨碎补属(*Davallia*)、钻毛蕨属(*Davallodes*)、阴石蕨属(*Humata*)和*Scyphularia*(中国不产)均不是单系类群, 并采纳了骨碎补科包括5个属的分类处理, 即该科包括骨碎补属、阴石蕨属、钻毛蕨属、*Araiostegiella*和*Wibelia*(但*Wibelia*是一个不合法的晚出同名)。传统上被包括在骨碎补科的雨蕨属(*Gymnogrammitis*)(Kramer and Green, 1990)和大膜盖蕨属(*Leucostegia*)则分别被移入水龙骨科(Schneider et al., 2002)或作为肿足蕨属(*Hypodematum*)的近缘类群。相应地, Christenhusz等(2011)在其现代蕨类线性系统中, 将前者置于水龙骨科内, 后者连同肿足蕨属被定义为新的肿足蕨科(*Hypodematiaceae*)成员, 而将骨碎补科定义为仅包括2个属, 即骨碎补属和钻毛蕨属。

水龙骨科(*Polypodiaceae*)以附生植物为主, 全世界广布, 以热带美洲和亚洲东南部为其分布中心, 位于蕨类植物系统演化的顶端。Schneider等(2004b)的分子系统学研究结果表明, 传统定义的水龙骨科(Ching, 1940; 秦仁昌, 1978; Hennipman et al., 1990)是一个并系类群, 剑蕨科(*Loxogrammeaceae*)、槲蕨科(*Drynariaceae*)和禾叶蕨科(*Grammitidaceae*)均嵌套其中。广义水龙骨科可以分为4个得到较强支持的类群: (1) 剑蕨类(*loxogrammoideae*); (2) 古热带分布的槲蕨类(*drynarioideae*)和修蕨类(*selliguelloideae*); (3) 古热带分布的鹿角蕨类(*platycerioidae*)、星蕨类(*microsoroidae*)和瓦韦类(*lepisorioidae*); (4) 新热带分布的*Pleopeltis*、*Microgramma*、*Campyloneurum*等, 包括泛热带分布的禾叶蕨类(*grammitioidae*)。Christenhusz等(2011)在其世界蕨类植物线性分类系统中, 将新定义的水龙骨科分成5个亚科, 即剑蕨亚科(*Loxogrammoideae*)、槲蕨亚科(*Drynarioideae*)、鹿角蕨亚科(*Platycerioidae*)、星蕨亚科(*Microsoroidae*)和水龙骨科亚科(*Polypodioideae*)。

(1) 剑蕨亚科的分子系统学研究鲜有报道。在Kreier和Schneider(2006a)的研究中, 共涉及剑蕨属(*Loxogramme*) 5个种, 并根据分子系统学和形态学证据将*Anarthropteris lanceolata*处理为*Loxogramme dictyopteris*的异名。

(2) 槲蕨亚科包括槲蕨属(*Drynaria*)、修蕨属(*Selliguea*)、假瘤蕨属(*Phymatopteris*)和节肢蕨属(*Arthromeris*)等。最新的分子系统学研究表明,该亚科的成员可主要分为槲蕨支和修蕨支(Schneider et al., 2002, 2004b, 2008)。槲蕨支包括连珠蕨属(*Aglaomorpha*)、戟蕨属(*Christiopteris*)和槲蕨属(Janssen and Schneider, 2005; Schneider et al., 2008)。其中,槲蕨属为多系类群,包括非洲-马达加斯加类群、核心槲蕨类群及北部类群。连珠蕨属还包括若干基于特殊形态建立的单种属,如顶育蕨属(*Photinopteris*)、崖姜蕨属(*Pseudodrynaria*)、*Dryostachyum*、*Merinthosorus*及*Thayeria*等。修蕨支主要包括节肢蕨属(*Arthromeris*)、假瘤蕨属(*Phymatopteris*)及修蕨属(*Selliguea*),还包括一些具有某些特殊形态的单种属,如:雨蕨属(*Gymnogrammitis*)、*Himalayopteris*、*Paraselliguea*、*Pichisermollobes*及*Polypodiopteris*。近年来,分子系统学研究结果(Schneider et al., 2004b, 2008; Janssen and Schneider, 2005)显示,众多单种属明显与假瘤蕨属聚集在一起,而形态上却显示出较大的差异。同时除节肢蕨属的单系性获得较高支持外,假瘤蕨属及修蕨属的支持率较低。快速演化及不同种类形态上高度趋同是导致该支分类问题长期存在争议的主要原因。考虑到这两个因素及分类单元的稳定性,目前的证据较为支持将所有分类单元归并为广义修蕨属(待发表)。

(3) 鹿角蕨亚科包括鹿角蕨属(*Platynerium*)和石韦属(*Pyrrosia*)。Kreier和Schneider(2006b)利用4个叶绿体片段对鹿角蕨属进行了分子系统学研究,结果表明,该属可分为两大支:一支由分布在非洲、马达加斯加和南美洲的种类组成;而另一支则包含了热带亚洲和大洋洲的所有种类。赵惠娟(2011)根据核基因*LEAFY*和叶绿体片段(*rps4+rps4-trnS*)探索主要分布于中国的石韦属植物属内种间关系,并揭示了抱树莲(*Drymoglossum piloselloides*)的杂交起源问题。

(4) 星蕨亚科。Haufler等(2003)对蚁蕨属(*Lecanopteris*)进行了分子系统学研究,证实了蚁蕨属的单系性。Schneider等(2004c)确定了分布于马来西亚的*Thylacopteris*的系统位置,即位于整个星蕨亚科的基部。Kreier等(2008a)对整个星蕨亚科进行了较全面的分子系统学研究,共有6个分支得到了强烈的支持。其中,传统定义的星蕨属(*Microsorium*)并非单系类

群,并建议将膜叶星蕨(*Microsorium membranifolium*)类植物单独成属;而一直以来颇具争议的薄唇蕨属(*Leptochilus*)和棱脉蕨属(*Goniophlebium*)被证明是单系类群。Wang等(2010a, 2010b)对瓦韦类(重点为瓦韦属)进行了一系列较深入的分子系统学和生物地理学研究,结果表明,传统定义的瓦韦属(*Lepisorus*)并非一个单系类群,丝带蕨属(*Drymotaenium*)和尖嘴蕨属(*Belvisia*)嵌套于其中。之后,结合青藏高原复杂的地质气候历史对瓦韦属中网眼瓦韦复合体(*Lepisorus clathratus complex*)的谱系生物地理以及孢子囊宽窄环带与对高原极端环境的适应性关系进行了深入探讨(Wang et al., 2011, 2012a, 2012b)。Kim等(2012)第1次确定了新属(*Kontumia*)的分子系统位置,即位于星蕨亚科的薄唇蕨属内。

(5) 水龙骨科主要分布于新热带,包括了众多类群。其中禾叶蕨类历来受到众多学者的关注,先后开展了*Melpomene*(Lehnert et al., 2009)、*Lellingeria*(Labiak et al., 2010b)、*Moranopteris*(Hirai et al., 2011)、*Leucotrichum*(Labiak et al., 2010a; Rouhan et al., 2012)和*Galactodenia*(Sundue et al., 2012)的分子系统学研究,然而禾叶蕨类的系统关系依然不甚明朗。Tom Ranker研究组目前正在对禾叶蕨类进行深入的系统学研究。此外,学者们开展了*Pleopeltis*(Otto et al., 2009)、*Synammia*(Schneider et al., 2006)、*Campyloneurum*(Kreier et al., 2007)、*Serpocaulon*(Kreier et al., 2008b)和*Microgramma*(Salino et al., 2008)等属的分子系统发育重建,以及在*Pleopeltis polypodioides*(Sprunt et al., 2011)和中美洲的2个水龙骨科成员间(Luna-Vega et al., 2012)开展了生物地理学研究。禾叶蕨类形态特征细微且难以鉴定,属的划分比较困难,如何建立既能反映亲缘关系又易于鉴定识别的分类系统是日前亟待解决的突出问题。总之,在以上研究的基础上,学者们对于水龙骨科内的分子系统学关系的认识有了长足的进步,然而还有很多工作有待开展,特别是对剑蕨亚科和水龙骨科的分子系统研究,以及基于居群水平上对某些属内复合体的深入研究。

8 我国蕨类植物系统学研究的现状与展望

我国幅员辽阔,蕨类植物资源丰富,有利于开展蕨类

植物的各项研究(刘红梅等, 2008, 2009)。从1940年秦仁昌发表了“水龙骨科的自然分类”到1978年发表的“中国蕨类植物科属的系统排列和历史渊源”, 再到目前, 我国的蕨类植物研究人员先后完成了《中国植物志》和地方植物志的蕨类卷册的编写。近几年来, 随着蕨类分子系统学研究的蓬勃发展, 国内的蕨类研究进展迅速。我国学者与国外合作在2011年提出了最新的世界性蕨类植物分类系统(Christenhusz et al., 2011), 并建立了3个蕨类植物新科——轴果蕨科(Rhachidosoraceae)、肠蕨科(Diplaziopsidaceae)和爬树蕨科(Arthropteridaceae)。秦仁昌分类系统中的一些重要科的地位得以恢复、确定或修订, 如蹄盖蕨科(Athyriaceae)、金星蕨科(Thelypteridaceae)、肿足蕨科(Hypodematiaceae)、肾蕨科(Nephrolepidaceae)等。目前, 国内学者越来越多地涉足蕨类植物一些重要类群的系统学研究, 并已有一系列的研究成果相继发表(或待发表)在国际重要的学术期刊上。例如, Zhang等(2007)对碎米蕨类的系统学研究; He和Zhang(2012)对金星蕨类的系统学研究; Liu等(2007a)、Lu等(2007)、李春香和陆树刚(2006)、Zhang等(2012)以及Wei等(未发表资料)对鳞毛蕨、耳蕨类、双盖蕨类的系统学研究; Wang等(2010a, 2010b, 2011, 2012a, 2012b)对瓦韦类系统学和谱系地理学的研究; Lu等(2011)对东亚北美间断分布的探讨。然而, 随着越来越先进的分子手段(如荧光定量PCR技术、cDNA文库构建技术以及全基因组第2代高通量测序技术)不断运用到植物学的研究中, 国际上对于植物学科(尤其是被子植物)的研究已经不再仅限于系统发育的相关研究, 而更多地涉及对陆地植物物种起源、物种形成以及进化机制的探索(Wood et al., 2009; Rieseberg and Blackman, 2010; Nosil and Schluter, 2011; Strasburg et al., 2012; Soltis, 2013)。相比之下, 国内的相关研究却十分薄弱。因此, 我们在不断发展国内蕨类系统学研究的同时, 还应该积极地与国际接轨, 开拓创新, 更深层次地开展蕨类植物的物种形成以及适应机制的研究, 这不仅对探讨蕨类植物的起源和演化, 也为理解整个陆地植物的起源和演化有着非常重要的意义。

9 中国石松类和蕨类植物分类系统

随着对蕨类植物系统发育关系的认识, 世界性的蕨类

分类系统也基本定型(Smith et al., 2006, 2008; Christenhusz et al., 2011)。全世界现存1万余种石松类和蕨类被划分为50个科、260—280属(Christenhusz et al., 2011; Christenhusz and Schneider, 2011)。在中国, 石松类和蕨类有39科及12亚科、140余属、2 300多种。但是分布在我国的一些大科的系统发育关系尚缺乏深入研究, 属的概念和范围尚未确定, 如凤尾蕨科、金星蕨科、鳞毛蕨科和水龙骨科等。《中国植物志》记载的蕨类植物的一些科属没能得到分子系统学分析结果的支持, 分子证据和形态特征还有很多不吻合之处, 需要有新的认识, 也需要不断挖掘新的分子和形态方面的证据。其实, 属的分类有望在全面取材的情况下分析解决, 但种的分类问题更多、更难, 如何科学地划分物种将是今后植物分类学研究的重点问题。

以下列出中国现代石松类和蕨类植物的系统概览。该系统包括石松类和蕨类植物5亚纲、14目、39科及12亚科、140余属。

中国现代石松类和蕨类植物分类系统

在下面的系统排列中, 科或亚科下接受属的学名采用黑正体, 按字母顺序排列; 不予接受的属采用斜体并给出其归属; 分类不确定的属以(?)标注。

石松类 *Lycophytes*

纲: 有胚植物纲 *Embryopsida*

亚纲: I. 石松亚纲 *Lycopodiidae*

目: A. 石松目 *Lycopodiales*

1. 石松科 *Lycopodiaceae* P. Beauv. ex Mirb.

Huperziaceae Rothm.

石杉属 *Huperzia* Bernh.

Phlegmariurus=*Huperzia*

小石松属 *Lycopodiella* Holub

Palhinhaea=*Lycopodiella*

石松属 *Lycopodium* L.

Diphasiastrum=*Lycopodium*

Lycopodiastrum=*Lycopodium*

目: B. 水韭目 *Isoëtiales*

2. 水韭科 *Isoëtaceae* Reichenb.

水韭属 *Isoëtes* L.

目: C. 卷柏目 *Selaginellales*

3. 卷柏科 *Selaginellaceae* Willk.

卷柏属 *Selaginella* P. Beauv.

蕨类 *Ferns*

纲: 有胚植物纲 *Embryopsida*

亚纲: II. 木贼亚纲 Equisetidae

目: D. 木贼目 Equisetales

4. 木贼科 **Equisetaceae** Michx. ex DC.

木贼属 **Equisetum** L.

Hippochaete=*Equisetum*

亚纲: III. 瓶尔小草亚纲 Ophioglossidae

目: E. 瓶尔小草目 Ophioglossales

5. 瓶尔小草科 **Ophioglossaceae** Martinov

Botrychiaceae Horan.

Helminthostachyaceae Ching

阴地蕨属 **Botrychium** Sw.

Botrypus=*Botrychium*

Sceptridium=*Botrychium*

七指蕨属 **Helminthostachys** Kaulf.

瓶尔小草属 **Ophioglossum** L.

Ophioderma=*Ophioglossum*

目: F. 松叶蕨目 Psilotales

6. 松叶蕨科 **Psilotaceae** J. W. Griff. & Henfr.

松叶蕨属 **Psilotum** Sw.

亚纲: IV. 合囊蕨亚纲 Marattiidae

目: G. 合囊蕨目 Marattiales

7. 合囊蕨科 **Marattiaceae** Kaulf.

Angiopteridaceae Fée ex J. Bommer

Christenseniaceae Ching

观音座莲属 **Angiopteris** Hoffm.

Archangiopteris=*Angiopteris*

天星蕨属 **Christensenia** Maxon

粒囊蕨属 **Ptisana** Murdock.

亚纲: V. 水龙骨科 Polypodiidae

目: H. 紫萁目 Osmundales

8. 紫萁科 **Osmundaceae** Martinov

桂皮紫萁属 **Osmundastrum** (C. Presl) C. Presl

紫萁属 **Osmunda** L.

目: I. 膜蕨目 Hymenophyllales

9. 膜蕨科 **Hymenophyllaceae** Mart.

长片蕨属 **Abrodictyum** C. Presl

Selenodesmium=*Abrodictyum*

毛杆蕨属 **Callistopteris** Copel.

膜蕨属 **Hymenophyllum** Sm.

Mecodium=*Hymenophyllum*

Meringium=*Hymenophyllum*

Microtrichomanes=*Hymenophyllum*

Pleuromanens=*Hymenophyllum*

厚叶蕨属 **Cephalomanes** C. Presl

假脉蕨属 **Crepidomanes** C. Presl

Crepidopteris=*Crepidomanes*

Gonocormus=*Crepidomanes*

Nesopteris=*Crepidomanes*

毛边蕨属 **Didymoglossum** Desv.

Microgonium=*Didymoglossum*

瓶蕨属 **Vandenboschia** Copel.

Trichomanes, *p.p.*=*Vandenboschia*

目: J. 里白目 Gleicheniales

10. 里白科 **Gleicheniaceae** C. Presl

里白属 **Diplopterygium** (Diels) Nakai

芒萁属 **Dicranopteris** Bernh.

假芒萁属 **Sticherus** C. Presl

11. 双扇蕨科 **Dipteridaceae** Seward ex E. Dale

Cheiropleuriaceae Nakai

燕尾蕨属 **Cheiropleuria** C. Presl

双扇蕨属 **Dipteris** Reinw.

目: K. 莎草蕨目 Schizaeales

12. 海金沙科 **Lygodiaceae** M. Roem.

海金沙属 **Lygodium** Sw.

13. 莎草蕨科 **Schizaeaceae** Kaulf.

莎草蕨属 **Schizaea** Sm.

目: L. 槐叶蕨目 Salviniales

14. 蘋科 **Marsileaceae** Mirb.

蘋属 **Marsilea** L.

15. 槐叶蕨科 **Salviniaceae** Martinov

满江红属 **Azolla** Lam.

槐叶蕨属 **Salvinia** Ség.

目: M. 桫欏目 Cyatheales

16. 瘤足蕨科 **Plagiogyriaceae** Bower

瘤足蕨属 **Plagiogyria** (Kunze) Mett.

17. 金毛狗科 **Cibotiaceae** Korall

金毛狗属 **Cibotium** Kaulf.

18. 桫欏科 **Cyatheaceae** Kaulf.

桫欏属 **Alsophila** R. Br.

黑桫欏属 **Gymnosphaera** Blume

白桫欏属 **Sphaeropteris** Bernh.

目: N. 水龙骨科 Polypodiales

19. 鳞始蕨科 **Lindsaeaceae** C. Presl ex M.R. Schomb.

鳞始蕨属 **Lindsaea** Dryander ex Sm.

乌蕨属 **Odontosoria** Fée

Sphenomeris, *p.p.*=*Odontosoria*

香鳞始蕨属 **Osmolindsaea** (K.U.Kramer) Lehtonen & Christenh.

达边蕨属 **Tapeinidium** (C. Presl) C. Chr.

20. 碗蕨科 **Dennstaedtiaceae** Lotsy

Hypolepidaceae Pic. Serm.

Monachosoraceae Ching

Pteridiaceae Ching

碗蕨属 **Dennstaedtia** Bernh.

Emodiopteris=Dennstaedtia

栗蕨属 **Histiopteris** (J. Agardh) J. Sm.

姬蕨属 **Hypolepis** Bernh.

鳞盖蕨属 **Microlepia** C. Presl

稀子蕨属 **Monachosorum** Kunze

Ptilopteris=Monachosorum

曲轴蕨属 **Paesia** St. -Hil.

蕨属 **Pteridium** Gled. ex Scop.

21. 凤尾蕨科 **Pteridaceae** E. D. M. Kirchn.

Parkeriaceae Hook.

Adiantaceae Newman

Acrostichaceae Mett. ex A. B. Frank

Sinopteridaceae Koidz.

Vittariaceae Ching

Hemionitidaceae Pic. Serm.

Taenitidaceae Pic. Serm.

Antrophyaceae Ching

21a. 珠蕨亚科 **Cryptogrammoideae** S. Linds.

凤了蕨属 **Coniogramme** Fée (凤丫蕨属)

珠蕨属 **Cryptogramma** R. Br.

21b. 水蕨亚科 **Ceratopteridoideae** (J. Sm.) R. M. Tryon

卤蕨属 **Acrostichum** L.

水蕨属 **Ceratopteris** Brongn.

21c. 凤尾蕨亚科 **Pteridoideae** C. Chr. ex Crabbe, Jermy & Mickel

翠蕨属 **Anogramma** Link

蜡囊蕨属 **Cerosora** (Baker) Domin

金粉蕨属 **Onychium** Kaulf.

粉叶蕨属 **Pityrogramma** Link

凤尾蕨属 **Pteris** L.

竹叶蕨属 **Taenitis** Willd. ex Schkuhr

21d. 碎米蕨亚科 **Cheilantheae** W. C. Shieh

粉背蕨属 **Aleuritopteris** Fée

Leptolepidium=Aleuritopteris

Sinopteris=Aleuritopteris

戟叶黑心蕨属 **Calciphilopteris** Yesilyurt & H. Schneid.

碎米蕨属 **Cheilanthes** Sw. (?)

Cheilosoria=Cheilanthes

Notholaena, *p.p.*=Cheilanthes

黑心蕨属 **Doryopteris** J. Sm.

泽泻蕨属 **Hemionitis** L.

Parahemionitis=Hemionitis

金毛裸蕨属(拟金毛裸蕨属) **Paragymnopteris** K. H. Shing

Gymnopteris, *p.p.*=Paragymnopteris

旱蕨属 **Pellaea** Link

21e. 书带蕨亚科 **Vittarioideae** (C. Presl) Crabbe, Jermy & Mickel

铁线蕨属 **Adiantum** L.

车前蕨属 **Antrophyum** Kaulf.

书带蕨属 **Haplopteris** C. Presl

Vittaria, *p.p.*=Haplopteris

一条线蕨属 **Monogramma** Comm. ex Schkuhr

Vaginularia=Monogramma

22. 冷蕨科 **Cystopteridaceae** Schmakov

亮毛蕨属 **Acystopteris** Nakai

光叶蕨属 **Cystoathyrium** Ching

冷蕨属 **Cystopteris** Bernh.

羽节蕨属 **Gymnocarpium** Newman

23. 轴果蕨科 **Rhachidosoraceae** X. C. Zhang

轴果蕨属 **Rhachidosorus** Ching

24. 肠蕨科 **Diplaziopsidaceae** X.C.Zhang & Christenh.

肠蕨属 **Diplaziosis** C. Chr.

25. 铁角蕨科 **Aspleniaceae** Newman

铁角蕨属 **Asplenium** L.

Camptosorus=Asplenium

Ceterach=Asplenium

Ceterachopsis=Asplenium

Neottopteris=Asplenium

Phyllitis=Asplenium

Sinephropteris=Asplenium

膜叶铁角蕨属 **Hymenasplenium** Hayata

Boniniella=Hymenasplenium

26. 金星蕨科 **Thelypteridaceae** Ching ex Pic. Serm.

钩毛蕨属 **Cyclogramma** Tagawa

毛蕨属 **Cyclosorus** Link

Ampelopteris=Cyclosorus

Amphineuron=Cyclosorus

Christella=Cyclosorus

Glaphropteridopsis=Cyclosorus

Mesopteris=Cyclosorus

Pronephrium=Cyclosorus

Pseudocyclosorus=Cyclosorus

针毛蕨属 **Macrothelypteris** (H. Itô) Ching

假鳞毛蕨属 **Oreopteris** Holub

Lastrea=Oreopteris

卵果蕨属 **Phegopteris** (C. Presl) Fée

紫柄蕨属 **Pseudophegopteris** Ching

金星蕨属 **Parathelypteris** (H. Itô) Ching

Coryphopteris=Parathelypteris

Metathelypteris=Parathelypteris

溪边蕨属 **Stegnogramma** Blume

Dictyocline=Stegnogramma

Leptogramma=Stegnogramma

沼泽蕨属 **Thelypteris** Schmid.

27. 岩蕨科 **Woodsiaceae** Herter

岩蕨属 **Woodsia** R. Br.

Cheilanthes Hieron.=*Woodsia*

Protowoodsia=*Woodsia*

28. 蹄盖蕨科 **Athyriaceae** Alston

安蕨属 **Anisocampium** C. Presl

Kuniwatsukia=*Anisocampium*

蹄盖蕨属 **Athyrium** Roth

Pseudocystopteris=*Athyrium*

角蕨属 **Cornopteris** Nakai

Neoathyrium=*Cornopteris*

对囊蕨属 **Deparia** Hook. & Grev.

Athyriopsis=*Deparia*

Dictyodroma=*Deparia*

Dryoathyrium=*Deparia*

Lunathyrium=*Deparia*

Triblemma=*Deparia*

双盖蕨属 **Diplazium** Sw.

Allantodia=*Diplazium*

Callipteris=*Diplazium*

Monomelangium=*Diplazium*

29. 乌毛蕨科 **Blechnaceae** Newman

Stenochlaenaceae Ching

乌毛蕨属 **Blechnum** L.

Blechnidium=*Blechnum*

Diploblechnum=*Blechnum*

Struthiopteris=*Blechnum*

苏铁蕨属 **Brainea** J. Sm.

光叶藤蕨属 **Stenochlaena** J. Sm.

狗脊属 **Woodwardia** Sm.

30. 球子蕨科 **Onocleaceae** Pic. Serm.

球子蕨属 **Onoclea** L.

荚果蕨属 *Matteuccia* Tod.=*Onoclea* (?)

东方荚果蕨属 *Pentarhizidium* Hayata=*Onoclea* (?)

31. 肿足蕨科 **Hypodematiaceae** Ching

肿足蕨属 **Hypodematium** Kunze

大膜盖蕨属 **Leucostegia** C. Presl

32. 鳞毛蕨科 **Dryopteridaceae** Herter

Aspidiaceae Mett. ex A. B. Frank

Peranemataceae Ching

Elaphoglossaceae Pic. Serm.

Bolbitidaceae Ching

32a. 鳞毛蕨亚科 **Dryopteridoideae** B. K. Nayar

Acrorumohra (H. Itô) H. Itô=*Dryopteris*

复叶耳蕨属 **Arachniodes** Blume

Leptorumohra=*Arachniodes*

Lithostegia=*Arachniodes*

Phanerophlebiopsis=*Arachniodes*

肋毛蕨属 **Ctenitis** (C. Chr.) C. Chr.

Ataxipteris=*Ctenitis*

贯众属 **Cyrtomium** C. Presl

鞭叶蕨属 **Cyrtomidictyum** Ching

柳叶蕨属 **Cyrtogonellum** Ching

轴鳞蕨属 **Dryopsis** Holttum & P. J. Edwards

鳞毛蕨属 **Dryopteris** Adanson

Acrophorus=*Dryopteris*

Diacalpe=*Dryopteris*

Nothoperanema=*Dryopteris*

Peranema=*Dryopteris*

耳蕨属 **Polystichum** Roth

Sorolepidium=*Polystichum*

32b. 舌蕨亚科 **Elaphoglossoidae** (Pic. Serm.)

Crabbe, Jermy & Mickel

实蕨属 **Bolbitis** Schott

舌蕨属 **Elaphoglossum** Schott ex J. Sm.

节毛蕨属 **Lastreopsis** Ching

Trichoneuron=*Lastreopsis*

网藤蕨属 **Lomagramma** J. Sm.

黄腺羽蕨属 **Pleocnemia** C. Presl

符藤蕨属 **Teratophyllum** Mett. ex Kuhn

33. 藤蕨科 **Lomariopsidaceae** Alston

拟贯众属 **Cyclopeltis** J. Sm.

藤蕨属 **Lomariopsis** Fée

34. 肾蕨科 **Nephrolepidaceae** Pic. Serm.

肾蕨属 **Nephrolepis** Schott

35. 爬树蕨科 **Arthropteridaceae** H. M. Liu & al., *fam. nov., ined.*

爬树蕨属 **Arthropteris** J. Sm. ex Hook. f.

36. 三叉蕨科 **Tectariaceae** Panigrahi

牙蕨属 **Pteridrys** C. Chr. & Ching

三叉蕨属 **Tectaria** Cav.

Ctenitopsis=*Tectaria*

Hemigramma=*Tectaria*

Quercifilix=*Tectaria*

37. 条蕨科 **Oleandraceae** Ching ex Pic. Serm.

条蕨属 **Oleandra** Cav.

38. 骨碎补科 **Davalliaceae** M. R. Schomb.

骨碎补属 **Davallia** Sm.

Araiostegia=*Davallia*

Araiostegiella=*Davallia*

Davallodes=*Davallia*

Humata=*Davallia*

Wibella=*Davallia*

39. 水龙骨科 **Polypodiaceae** J. Presl & C. Presl

Grammitidaceae Newm.

Gymnogrammitidaceae Ching

Loxogrammaceae Ching ex Pic. Serm.
Drynariaceae Ching
Platyneriaceae Ching
Pleurosoriopsidaceae Kurita & Ikebe ex Ching
 39a. 剑蕨亚科 **Loxogrammoideae** H. Schneid.
 剑蕨属 **Loxogramme** (Blume) C. Presl
 39b. 槲蕨亚科 **Drynarioideae** Crabbé, Jermy & Mickel
 连珠蕨属 *Aglaomorpha* Schott=Drynaria
Photinopteris=Drynaria
Pseudodrynaria=Drynaria
 节肢蕨属 **Arthromeris** (T. Moore) J. Sm.
 戟蕨属 *Christiopteris* Copel.=Drynaria (?)
 槲蕨属 **Drynaria** (Bory) J. Sm.
 雨蕨属 *Gymnogrammitis* Griffith=Selliginea
 假瘤蕨属 *Phymatopteris* Pic. Serm.=Selliginea
 修蕨属 **Selliginea** Bory
 39c. 鹿角蕨亚科 **Platynerioideae** B. K. Nayar
 鹿角蕨属 **Platynerium** Desv.
 石韦属 **Pyrrosia** Mirbel
Drymoglossum=Pyrrosia
Saxiglossum=Pyrrosia
 39d. 星蕨亚科 **Microsorioideae** B. K. Nayar, as
 'Microsorioideae'.
Lepisorioideae Ching
 棱脉蕨属 **Goniophlebium** (Blume) C. Presl
Metapolypodium=Goniophlebium
Polypodiastrium=Goniophlebium
Polypodiodes=Goniophlebium
Schellolepis=Goniophlebium
 有翅星蕨属 **Kaulinia** Nayar
 伏石蕨属 **Lemmaphyllum** C. Presl
Caobangia=Lemmaphyllum
Lepidogrammitis=Lemmaphyllum
 鳞果星蕨属 **Lepidomicrosorium** Ching & K. H. Shing
 瓦韦属 **Lepisorus** (J. Sm.) Ching
Belvisia=Lepisorus
Drymotaenium=Lepisorus
Platygyria=Lepisorus
 薄唇蕨属 **Leptochilus** Kaulf.
Colysis=Leptochilus
Dendroglossa=Leptochilus
Paraleptochilus=Leptochilus
 星蕨属 **Microsorium** Link
 扇蕨属 **Neocheiropteris** Christ
 盾蕨属 **Neolepisorus** Ching
 瘤蕨属 **Phymatosorus** Pic. Serm.
 毛鳞蕨属 **Tricholepidium** Ching
 39e. 水龙骨科 **Polypodioideae** B. K. Nayar

睫毛蕨属 **Pleurosoriopsis** Fomin
 水龙骨科 **Polypodium** L. (多足蕨属)
 鼓蕨属 *Acrosorus* Copel.=Grammitis (?)
 荷包蕨属 *Calymmodon* C. Presl=Grammitis (?)
Chrysogrammitis Parris=Grammitis (?)
Ctenopterella Parris=Grammitis (?)
 蒿蕨属 *Ctenopteris* Blume ex Kunze=Grammitis (?)
Dasygrammitis Parris=Grammitis (?)
 禾叶蕨属 **Grammitis** Sw.
 锯蕨属 *Micropolypodium* Hayata=Grammitis (?)
 穴子蕨属 *Prosaptia* C. Presl=Grammitis (?)
 革舌蕨属 *Scleroglossum* Alderw.=Grammitis (?)
Themelium (T. Moore) Parris=Grammitis (?)
 虎尾蒿蕨属 *Tomophyllum* (E.Fourn.) Parris=Grammitis (?)

参考文献

- 李春香, 陆树刚, 杨群 (2004). 耳蕨属(鳞毛蕨科)的亚洲起源: 来自*rbcL*序列的证据. 科学通报 **49**, 874–878.
- 李春香, 陆树刚 (2006). 鳞毛蕨科植物的系统发育: 叶绿体*rbcL*序列的证据. 植物分类学报 **44**, 503–515.
- 刘红梅, 王丽, 张宪春, 曾辉 (2008). 石松类和蕨类植物研究进展: 兼论国产类群的科级分类系统. 植物分类学报 **46**, 808–829.
- 刘红梅, 张宪春, 曾辉 (2009). DNA序列在蕨类分子系统学研究中的应用. 植物学报 **44**, 143–158.
- 秦仁昌 (1978). 中国蕨类植物科属的系统排列和历史来源. 植物分类学报 **16**(3), 1–19; **16**(4), 16–37.
- 王玛丽, 陈之端, 张宪春, 陆树刚, 赵桂仿 (2003). 蹄盖蕨科的系统发育: 叶绿体DNA *trnL-F*区序列证据. 植物分类学报 **41**, 416–426.
- 王玛丽, 谢寅堂, 赵桂仿 (2004). 蹄盖蕨科的亚科划分的修订. 植物分类学报 **42**, 524–527.
- 卫然, 张宪春, 齐新萍 (2010). 肠蕨属和同囊蕨属的系统位置——基于叶绿体*rbcL*基因和*rps4+rps4-trnS*基因间隔区序列的证据. 云南植物研究(增刊) **17**, 46–54.
- 吴兆洪, 秦仁昌 (1991). 中国蕨类植物科属志. 北京: 科学出版社. pp. 1–3.
- 张钢民, 刘红梅, 杨文利, 张宪春 (2009). 泽泻蕨的系统位置——来自*rbcL*序列的分析. 北京林业大学学报 **31**, 15–18.
- 张宪春 (2012). 中国石松类和蕨类植物. 北京: 北京大学出版社.
- 赵惠娟 (2011). 石韦属种间关系初探——兼论抱树莲的杂交起源. 硕士学位论文. 北京: 中国科学院植物研究所.

- Alvarez-Fuentes O** (2011). The Systematics of the Genus *Amauropelta* (Pteridophyta: Thelypteridaceae) in the Caribbean Islands. Dissertation. Michigan: Michigan State University.
- Bouma WLM, Ritchie P, Perrie LR** (2010). Phylogeny and generic taxonomy of the New Zealand Pteridaceae ferns from chloroplast *rbcL* DNA sequences. *Aust Syst Bot* **23**, 143–151.
- Bremer K** (1985). Summary of green plant phylogeny and classification. *Cladistics* **1**, 369–385.
- Chase MW, Reveal JL** (2009). A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III. *Bot J Linn Soc* **161**, 122–127.
- Ching RC** (1940). On natural classification of the family "Polypodiaceae". *Sunyatsenia* **5**, 201–268.
- Ching RC** (1964). On some confused genera of the family Athyriaceae. *Acta Phytotax Sin* **9**, 41–84.
- Christenhusz MJM, Tuomisto H, Metzgar JS, Pryer KM** (2008). Evolutionary relationships within the neotropical, eusporangiate fern genus *Danaea* (Marattiaceae). *Mol Phylogenet Evol* **46**, 34–48.
- Christenhusz MJM** (2010). *Danaea* (Marattiaceae) revisited: biodiversity, a new classification and ten new species of a neotropical fern genus. *Bot J Linn Soc* **163**, 360–385.
- Christenhusz MJM, Schneider H** (2011). Corrections to Phytotaxa 19: linear sequence of lycophytes and ferns. *Phytotaxa* **28**, 50–52.
- Christenhusz MJM, Zhang XC, Schneider H** (2011). A linear sequence of extant families and genera of lycophytes and ferns. *Phytotaxa* **19**, 7–54.
- Christensen C** (1906). Index Filicum. Copenhagen: Hagerup.
- Chu WM, He ZR** (1999). *Allantodia* R. Br. In: Chu WM, ed. Flora Reipublicae Popularis Sinicae, Vol. 3, No.2. Beijing: Science Press. pp. 365–475.
- Copeland EB** (1947). Genera Filicum. Waltham, Massachusetts: Chronica Botanica.
- Driscoll HE, Barrington DS** (2007). Origin of Hawaiian *Polystichum* (Dryopteridaceae) in the context of a world phylogeny. *Am J Bot* **94**, 1413–1424.
- Dubuisson JY, Hennequin S, Douzery EJP, Cranfill RB, Smith AR, Pryer KM** (2003). *rbcL* phylogeny of the fern genus *Trichomanes* (Hymenophyllaceae), with special reference to neotropical taxa. *Int J Plant Sci* **164**, 753–761.
- Ebihara A, Iwatsuki K, Kurita S, Ito M** (2002). Systematic position of *Hymenophyllum rolandi-principis* Rosenst. or a monotypic genus *Rosenstockia* Copel. (Hymenophyllaceae) endemic to New Caledonia. *Acta Phytotax Geobot* **53**, 35–49.
- Ebihara A, Iwatsuki K, Ito M, Hennequin S, Dubuisson JY** (2007). A global molecular phylogeny of the fern genus *Trichomanes* (Hymenophyllaceae) with special reference to stem anatomy. *Bot J Linn Soc* **155**, 1–27.
- Eiserhardt WL, Rohwer JG, Russell SJ, Yesilyurt JC, Schneider H** (2011). Evidence for radiations of cheilanthoid ferns in the Greater Cape Floristic Region. *Taxon* **60**, 1269–1283.
- Gastony GJ, Rollo DR** (1995). Phylogeny and generic circumscriptions of cheilanthoid ferns (Pteridaceae: Cheilanthesaceae) inferred from *rbcL* nucleotide sequences. *Am Fern J* **85**, 341–360.
- Gastony GJ, Rollo DR** (1998). Cheilanthoid ferns (Pteridaceae: Cheilanthesaceae) in the southwestern United States and adjacent Mexico—a molecular phylogenetic reassessment of generic lines. *Aliso* **17**, 131–144.
- Gastony GJ, Johnson WP** (2001). Phylogenetic placements of *Loxoscaphe thecifera* (Aspleniaceae) and *Actiniopteris radiata* (Pteridaceae) based on analysis of *rbcL* nucleotide sequences. *Am Fern J* **91**, 197–213.
- Geiger JMO, Ranker TA** (2005). Molecular phylogenetics and historical biogeography of Hawaiian *Dryopteris* (Dryopteridaceae). *Mol Phylogenet Evol* **34**, 392–407.
- Haufler CH, Grammer WA, Hennipman E, Ranker TA, Smith AR, Schneider H** (2003). Systematics of the ant-fern genus *Lecanopteris* (Polypodiaceae): testing phylogenetic hypotheses with DNA sequences. *Syst Bot* **28**, 217–227.
- He LJ, Zhang XC** (2012). Exploring generic delimitation within the fern family Thelypteridaceae. *Mol Phylogenet Evol* **65**, 757–764.
- Hennequin S, Ebihara A, Ito M, Iwatsuki K, Dubuisson JY** (2003). Molecular systematics of the fern genus *Hymenophyllum* s.l. (Hymenophyllaceae) based on chloroplastic coding and noncoding regions. *Mol Phylogenet Evol* **27**, 283–301.
- Hennequin S, Schuettpelz E, Pryer KM, Ebihara A, Dubuisson JY** (2008). Divergence times and the evolution of epiphytism in filmy ferns (Hymenophyllaceae) revisited. *Int J Plant Sci* **169**, 1278–1287.
- Hennipman E, Veldhoen P, Kramer KU** (1990). Polypodiaceae. In: Kubitzki K, ed. Families and Genera of Vascular Plants, Vol. 1. Pteridophytes and gymnosperms. Berlin: Springer-Verlag. pp. 203–230.

- Hirai RY, Rouhan G, Labiak PH, Ranker TA, Prado J (2011). *Moranopteris*: a new neotropical genus of grammitid ferns (Polypodiaceae) segregated from Asian *Micropolypodium*. *Taxon* **60**, 1123–1137.
- Holttum RE (1954). A Revised Flora of Malaya. Singapore: Government Printing Office.
- Holttum RE (1971). Studies in the family Thelypteridaceae III. A new system of genera in the Old World. *Blumea* **19**, 1–95.
- Holttum RE (1982). Thelypteridaceae. Flora Malesiana, ser. II. *Pteridophyta*. Martinus Nijhoff: The Hague. pp. 331–560.
- Janssen T, Schneider H (2005). Exploring the evolution of humus collecting leaves in drynarioid ferns (Polypodiaceae, Polypodiidae) based on phylogenetic evidence. *Plant Syst Evol* **252**, 175–197.
- Juslén A, Väre H, Wikström N (2011). Relationships and evolutionary origins of polyploid *Dryopteris* (Dryopteridaceae) from Europe inferred using nuclear *pgiC* and plastid *trnL-F* sequence data. *Taxon* **60**, 1284–1294.
- Kato M (1977). Classification of *Athyrium* and allied genera of Japan. *Bot Mag (Tokyo)* **90**, 23–40.
- Kato M (1985). A systematic study of the genera of the fern family Davalliaceae. *J Fac Sci Univ Tokyo II* **13**, 553–573.
- Kim C, Zha HG, Deng T, Sun H, Wu SG (2012). Phylogenetic position of *Kontumia* (Polypodiaceae) inferred from four chloroplast DNA regions. *J Syst Evol* doi: 10.1111/j.17596831.2012.00230.x.
- Kirkpatrick REB (2007). Investigating the monophyly of *Pellaea* (Pteridaceae) in the context of a phylogenetic analysis of cheilanthoid ferns. *Syst Bot* **32**, 504–518.
- Kramer KU, Green PS (1990). Pteridophytes and gymnosperms. In: Kubitzki K, ed. The Families and Genera of Vascular Plants. Berlin: Springer-Verlag.
- Kreier HP, Schneider H (2006a). Reinstatement of *Loxogramme dictyopteris*, based on phylogenetic evidence, for the New Zealand endemic fern, *Anarthropteris lanceolata* (Polypodiaceae, Polypodiidae). *Aust Syst Bot* **19**, 309–314.
- Kreier HP, Schneider H (2006b). Phylogeny and biogeography of the staghorn fern genus *Platynerium* (Polypodiaceae, Polypodiidae). *Am J Bot* **93**, 217–225.
- Kreier HP, Rojas-Alvarado AF, Smith AR, Schneider H (2007). *Hyalotrichopteris* is indeed a *Campyloneurum* (Polypodiaceae). *Am Fern J* **97**, 127–135.
- Kreier HP, Zhang XC, Muth H, Schneider H (2008a). The microsorioid ferns: inferring the relationships of a highly diverse lineage of paleotropical epiphytic ferns (Polypodiaceae, Polypodiopsida). *Mol Phylogenet Evol* **48**, 1155–1167.
- Kreier HP, Rex M, Weising K, Kessler M, Smith AR, Schneider H (2008b). Inferring the diversification of the epiphytic fern genus *Serpocaulon* (Polypodiaceae) in South America using chloroplast sequences and amplified fragment length polymorphisms. *Plant Syst Evol* **274**, 1–16.
- Kuo LY, Li FW, Chiou WL, Wang CN (2011). First insights into fern *matK* phylogeny. *Mol Phylogenet Evol* **59**, 556–566.
- Labiak PH, Rouhan G, Sundue M (2010a). Phylogeny and taxonomy of *Leucotrichum* (Polypodiaceae): a new genus of grammitid ferns from the Neotropics. *Taxon* **59**, 911–921.
- Labiak PH, Sundue M, Rouhan G (2010b). Molecular phylogeny, character evolution, and biogeography of the grammitid fern genus *Lellingeria* (Polypodiaceae). *Am J Bot* **97**, 1354–1364.
- Lehnert M, Kessler M, Schmidt-Lebuhn AN, Klimas SA, Fehlberg SD, Ranker TA (2009). Phylogeny of the fern genus *Melpomene* (Polypodiaceae) inferred from morphology and chloroplast DNA analysis. *Syst Bot* **34**, 17–27.
- Lehtonen S (2011). Towards resolving the complete fern tree of life. *PLoS One* **6**, e24851.
- Li CX, Lu SG (2006). Phylogenetics of Chinese *Dryopteris* (Dryopteridaceae) based on the chloroplast *rps4-trnS* sequence data. *J Plant Res* **119**, 589–598.
- Li CX, Lu SG (2007). Phylogeny and divergence of Chinese Angiopteridaceae based on chloroplast DNA sequence data (*rbcL* and *trnL-F*). *Chin Sci Bull* **52**, 91–97.
- Li CX, Lu SG, Barrington DS (2008). Phylogeny of Chinese *Polystichum* (Dryopteridaceae) based on chloroplast DNA sequence data (*trnL-F* and *rps4-trnS*). *J Plant Res* **121**, 19–26.
- Li CX, Lu SG, Sun XY, Yang Q (2011). Phylogenetic positions of the enigmatic Asiatic fern genera *Diplaziopsis* and *Rhachidosorus* from analyses of four plastid genes. *Am Fern J* **101**, 142–155.
- Little DP, Barrington DS (2003). Major evolutionary events in the origin and diversification of the fern genus *Polystichum* (Dryopteridaceae). *Am J Bot* **90**, 508–514.
- Liu HM, Zhang XC, Wang W, Qiu YL, Chen ZD (2007a). Molecular phylogeny of the fern family Dryopteridaceae inferred from chloroplast *rbcL* and *atpB* genes. *Int J Plant*

- Sci* **168**, 1311–1323.
- Liu HM, Zhang XC, Chen ZD, Dong SY, Qiu YL** (2007b). Polyphyly of the fern family Tectariaceae sensu Ching: insights from cpDNA sequence data. *Sci China (Ser C: Life Sci)* **50**, 789–798.
- Liu HM, Zhang XC, Wang W, Zeng H** (2010). Molecular phylogeny of the endemic fern genera *Cyrtomidictyum* and *Cyrtogonellum* (Dryopteridaceae) from East Asia. *Org Div Evol* **10**, 57–68.
- Liu YC, Chiou WL, Kato M** (2011). Molecular phylogeny and taxonomy of the fern genus *Anisocampium* (Athriaceae). *Taxon* **60**, 824–830.
- Lu JM, Barrington DS, Li DZ** (2007). Molecular phylogeny of the polystichoid ferns in Asia based on *rbcL* sequences. *Syst Bot* **32**, 26–33.
- Lu JM, Li DZ, Gao LM, Cheng X, Wu D** (2005). Paraphyly of *Cyrtomium* (Dryopteridaceae): evidence from *rbcL* and *trnL-F* sequence data. *J Plant Res* **118**, 129–135.
- Lu JM, Li DZ, Lutz S, Soejima A, Yi TS, Wen J** (2011). Biogeographic disjunction between eastern Asia and north America in the *Adiantum pedatum* complex (Pteridaceae). *Am J Bot* **98**, 1680–1693.
- Lu JM, Wen J, Lutz S, Wang YP, Li DZ** (2012). Phylogenetic relationships of Chinese *Adiantum* based on five plastid markers. *J Plant Res* **125**, 237–249.
- Luna-Vega I, Tejedo-Díez JD, Contreras-Medina R, Heads M, Rivas G** (2012). Biogeographical analysis of two *Polypodium* species complexes (Polypodiaceae) in Mexico and Central America. *Biol J Linn Soc* **106**, 940–955.
- Moran RC** (2008). Diversity, biogeography and floristics. In: Ranker TA, Haufler CH, eds. *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 367–394.
- Moran RC, Labiak PH, Sundue M** (2010). Synopsis of *Mickelia*, a newly recognized genus of bolbitidoid ferns (Dryopteridaceae). *Brittonia* **62**, 337–356.
- Murdock AG** (2008a). Phylogeny of Marattioid ferns (Marattiaceae): inferring a root in the absence of a closely related outgroup. *Am J Bot* **95**, 626–641.
- Murdock AG** (2008b). A taxonomic revision of the eusporangiate fern family Marattiaceae, with description of a new genus *Ptisana*. *Taxon* **57**, 737–755.
- Nakazato T, Gastony G** (2003). Molecular phylogenetics of *Anogramma* species and related genera (Pteridaceae: Taenitidoideae). *Syst Bot* **28**, 490–502.
- Nooteboom HP** (1992). Notes on Davalliaceae I. The genera *Araiostegia*, *Davallodes*, *Leucostegia* and *Gymnogrammitis*. *Blumea* **37**, 165–187.
- Nooteboom HP** (1996). Davalliaceae of China. *Acta Phytotax Sin* **34**, 162–179.
- Nosil P, Schluter D** (2011). The genes underlying the process of speciation. *Trends Ecol Evol* **26**, 160–167.
- Otto EM, Janßen T, Kreier HP, Schneider H** (2009). New insights into the phylogeny of *Pleopeltis* and related neotropical genera (Polypodiaceae, Polypodiopsida). *Mol Phylogenet Evol* **53**, 190–201.
- Pacheco L, Moran RC** (1999). Monograph of the neotropical species of *Callipteris* with anastomosing veins (Woodsiaceae). *Brittonia* **51**, 343–388.
- Pirani JR, Prado J** (2012). Embryopsida, a new name for the class of land plants. *Taxon* **61**, 1096–1098.
- Pichi-Sermolli REG** (1977). Tentamen *Pteridophytorum* genera in taxonomicum ordinem redigendi. *Webbia* **31**, 313–512.
- Prado J, Del Nero Rodrigues C, Salatino A, Salatino MLF** (2007). Phylogenetic relationships among Pteridaceae, including Brazilian species, inferred from *rbcL* sequences. *Taxon* **56**, 355–368.
- Pryer KM, Schneider H, Smith AR, Cranfill R, Wolf PG, Hunt JS, Sipes SD** (2001). Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants. *Nature* **409**, 618–622.
- Pryer KM, Schuettpelz E, Wolf PG, Schneider H, Smith AR, Cranfill R** (2004). Phylogeny and evolution of ferns (monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergences. *Am J Bot* **91**, 1582–1598.
- Qiu YL, Li LB, Wang B, Chen ZD, Domobrovska O, Lee J, Kent L, Li RQ, Jobson RW, Hendry TA, Taylor DW, Testa CM, Ambrost M** (2007). A nonflowering land plant phylogeny inferred from nucleotide sequences of seven chloroplast, mitochondrial, and nuclear genes. *Int J Plant Sci* **168**, 691–708.
- Rai HS, Graham SW** (2010). Utility of a large, multigene plastid data set in inferring higher-order relationships in ferns and relatives (monilophytes). *Am J Bot* **97**, 1444–1456.
- Rieseberg LH, Blackman BK** (2010). Speciation genes in plants. *Ann Bot (Oxford)* **106**, 439–455.
- Rothfels CJ, Windham MD, Grusz AL, Gastony GJ, Pryer KM** (2008). Toward a monophyletic *Notholaena* (Pteridaceae): resolving patterns of evolutionary convergence in xeric-adapted ferns. *Taxon* **57**, 712–724.
- Rothfels CJ, Larsson A, Kuo LY, Korall P, Chiou WL, Pryer KM** (2012a). Overcoming deep roots, fast rates,

- and short internodes to resolve the ancient rapid radiation of eupolypod II ferns. *Syst Biol* **61**, 490–509.
- Rothfels CJ, Sundue MA, Kuo LY, Larsson A, Kato M, Schuettpelz E, Pryer KM** (2012b). A revised family-level classification for eupolypod II ferns (Polypodiaceae: Polypodiales). *Taxon* **61**, 515–533.
- Rouhan G, Dubuisson JY, Pakotondrainibe F, Motley TJ, Mickel JT, Labat JN, Moran RC** (2004). Molecular phylogeny of the fern genus *Elaphoglossum* (Elaphoglossaceae) based on chloroplast non-coding DNA sequences: contributions of species from the Indian Ocean area. *Mol Phylogenet Evol* **33**, 745–763.
- Rouhan G, Labiak PH, Randrianjohany E, Rakotondrainibe F** (2012). Not so neotropical after all: the grammitid fern genus *Leucotrichum* (Polypodiaceae) is also paleotropical, as revealed by a new species from Madagascar. *Syst Bot* **37**, 331–338.
- Salino A, Almeida TE, Smith AR, Gómez AN, Kreier HP, Schneider H** (2008). A new species of *Microgramma* (Polypodiaceae) from Brazil and recircumscription of the genus based on phylogenetic evidence. *Syst Bot* **33**, 630–635.
- Sánchez-Baracaldo P** (2004). Phylogenetic relationships of the subfamily Taenitidoideae, Pteridaceae. *Am Fern J* **94**, 126–142.
- Sano R, Takamiya M, Ito M, Kurita S, Hasebe M** (2000a). Phylogeny of the lady fern group, tribe Phymatidae (Dryopteridaceae), based on chloroplast *rbcL* gene sequences. *Mol Phylogenet Evol* **15**, 403–413.
- Sano R, Takamiya M, Kurita S, Ito M, Hasebe M** (2000b). *Diplazium subsinuatum* and *Di. tomitaroanum* should be moved to *Deparia* according to molecular, morphological, and cytological characters. *J Plant Res* **113**, 157–163.
- Schneider H, Smith AR, Cranfill R, Haufler CH, Ranker TA, Hildebrand TJ** (2002). *Gymnogrammitis dareiformis* is a polygrammoid ferns (Polypodiaceae): resolving an apparent conflict between morphological and molecular data. *Plant Syst Evol* **234**, 121–136.
- Schneider H, Schuettpelz E, Pryer KM, Cranfill R, Magallón S, Lupia R** (2004a). Ferns diversified in the shadow of angiosperms. *Nature* **428**, 553–557.
- Schneider H, Smith AR, Cranfill R, Hildebrand TJ, Haufler CH, Ranker TA** (2004b). Unraveling the phylogeny of polygrammoid ferns (Polypodiaceae and Grammitidaceae): exploring aspects of the diversification of epiphytic plants. *Mol Phylogenet Evol* **31**, 1041–1063.
- Schneider H, Janssen T, Hovenkamp P, Smith AR, Cranfill R, Haufler CH, Ranker TA** (2004c). Phylogenetic relationships of the enigmatic Malesian fern *Thylacopteris* (Polypodiaceae, Polypodiidae). *Int J Plant Sci* **165**, 1077–1087.
- Schneider H, Kreier HP, Wilson R, Smith AR** (2006). The *Synammia* *enigma*: evidence for a temperate lineage of polygrammoid ferns (Polypodiaceae, Polypodiidae) in southern South America. *Syst Bot* **31**, 31–41.
- Schneider H, Kreier HP, Hovenkamp P, Janssen T** (2008). Phylogenetic relationships of the fern genus *Christiopteris* shed new light onto the classification and biogeography of dryarioid ferns. *Bot J Linn Soc* **157**, 645–656.
- Schneider H, Navarro-Gomez A, Russell SJ, Ansell S, Grundmann M, Vogel J** (2012). Exploring the utility of three nuclear regions to reconstruct reticulate evolution in the fern genus *Asplenium*. *J Syst Evol* doi: 10.1111/j.1759-6831.2012.00226.x.
- Schneider H, He LJ, Hennequin S, Zhang XC** (2013). Towards a natural classification of Pteridaceae: inferring the relationships of enigmatic pteridoid fern species occurring in the Sino-Himalaya and Afro-Madagascar. *Phytotaxa* **77**, 49–60.
- Schuettpelz E, Pryer KM** (2007). Fern phylogeny inferred from 400 leptosporangiate species and three plastid genes. *Taxon* **56**, 1037–1050.
- Schuettpelz E, Schneider H, Huiet L, Windham MD, Pryer KM** (2007). A molecular phylogeny of the fern family Pteridaceae: assessing overall relationships and the affinities of previously unsampled genera. *Mol Phylogenet Evol* **44**, 1172–1185.
- Schuettpelz E, Pryer KM** (2009). Evidence for a Cenozoic radiation of ferns in an angiosperm-dominated canopy. *Proc Natl Acad Sci USA* **106**, 11200–11205.
- Sessa EB, Zimmer EA, Givnish TJ** (2012a). Reticulate evolution on a global scale: a nuclear phylogeny for New World *Dryopteris* (Dryopteridaceae). *Mol Phylogenet Evol* **64**, 563–581.
- Sessa EB, Zimmer EA, Givnish TJ** (2012b). Phylogeny, divergence times, and historical biogeography of New World *Dryopteris* (Dryopteridaceae). *Am J Bot* **99**, 730–750.
- Skog JE, Mickel JT, Moran RC, Volovsek M, Zimmer EA** (2004). Molecular studies of representative species in the fern genus *Elaphoglossum* (Dryopteridaceae) based on cpDNA sequences *rbcL*, *trnL-F*, and *rps4-trnS*. *Int J Plant Sci* **165**, 1063–1075.
- Smith AR, Cranfill RB** (2002). Intrafamilial relationships of the thelypteroid ferns (Thelypteridaceae). *Am Fern J* **92**,

- 131–149.
- Smith AR, Pryer KM, Schuettpelz E, Korall P, Schneider H, Wolf PG** (2006). A classification for extant ferns. *Taxon* **55**, 705–731.
- Smith AR, Pryer KM, Schuettpelz E, Korall P, Schneider H, Wolf PG** (2008). Fern classification. In: Ranker TA, Haufler CH, eds. *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 417–467.
- Soltis PS** (2013). Hybridization, speciation and novelty. *J Evol Biol* **26**, 291–293.
- Sprunt SV, Schneider H, Watson LE, Russell SJ, Navarro-Gomez A, Hickey RJ** (2011). Exploring the molecular phylogeny and biogeography of *Pleopeltis polypodioides* (Polypodiaceae, Polypodiales) inferred from plastid DNA sequences. *Syst Bot* **36**, 862–869.
- Strasburg JL, Sherman NA, Wright KM, Moyle LC, Willis JH, Rieseberg LH** (2012). What can patterns of differentiation across plant genomes tell us about adaptation and speciation? *Philos T Roy Soc B* **367**, 364–373.
- Sundue MA, Labiak PH, Mostacero J, Smith AR** (2012). *Galactodenia*, a new genus of grammitid ferns segregated from *Terpsichore* (Polypodiaceae). *Syst Bot* **37**, 339–346.
- Tryon RM, Tryon AF** (1982). *Ferns and Allied Plants, with Special Reference to Tropical America*. New York: Springer.
- Tryon RM** (1986). Some new names and combinations in Pteridaceae. *Am Fern J* **76**, 184–186.
- Tsutsumi C, Kato M** (2005). Molecular phylogenetic study on Davalliaceae. *Fern Gaz* **17**, 147–162.
- Tsutsumi C, Kato M** (2006). Evolution of epiphytes in Davalliaceae and related ferns. *Bot J Linn Soc* **151**, 495–510.
- Tsutsumi C, Zhang XC, Kato M** (2008). Molecular phylogeny of Davalliaceae and implications for generic classification. *Syst Bot* **33**, 44–48.
- Wagner WH** (1977). Systematic implications of the Psilotaceae. *Brittonia* **29**, 54–63.
- Wang L, Qi XP, Xiang QP, Heinrichs J, Schneider H, Zhang XC** (2010a). Phylogeny of the paleotropical fern genus *Lepisorus* (Polypodiaceae, Polypodiopsida) inferred from four chloroplast genome regions. *Mol Phylogenet Evol* **54**, 211–225.
- Wang L, Wu ZQ, Xiang QP, Heinrichs J, Schneider H, Zhang XC** (2010b). A molecular phylogeny and a revised classification of tribe Lepisoreae (Polypodiaceae) based on an analysis of four plastid DNA regions. *Bot J Linn Soc* **162**, 28–38.
- Wang L, Wu ZQ, Bystriakova N, Ansell SW, Xiang QP, Heinrichs J, Schneider H, Zhang XC** (2011). Phylogeography of the Sino-Himalayan fern *Lepisorus clathratus* on “the roof of the world”. *PLoS One* **6**, e25896.
- Wang L, Schneider H, Wu ZQ, He LJ, Zhang XC, Xiang QP** (2012a). Indehiscent sporangia enable the accumulation of local fern diversity at the Qinghai-Tibetan Plateau. *BMC Evol Biol* **12**, 158.
- Wang L, Schneider H, Zhang XC, Xiang QP** (2012b). The rise of the Himalaya enforced the diversification of SE Asian ferns by altering the monsoon regimes. *BMC Plant Biol* **12**, 210.
- Windham MD, Huiet L, Schuettpelz E, Grusz AL, Rothfels CJ, Beck J, Yatskievych G, Pryer KM** (2009). Using plastid and nuclear DNA sequences to redraw generic boundaries and demystify species complexes in cheilanthoid ferns. *Am Fern J* **99**, 128–132.
- Wood TE, Takebayashic N, Barker MS, Mayrosee I, Greenspoon PB, Rieseberg LH** (2009). The frequency of polyploid speciation in vascular plants. *Proc Natl Acad Sci USA* **106**, 13875–13879.
- Yesilyurt JC, Schneider H** (2010). The new fern genus *Calciphilopteris* (Pteridaceae). *Phytotaxa* **7**, 52–59.
- Zhang GM, Zhang XC, Chen ZD** (2003). Phylogeny of cryptogrammoid ferns and related taxa based on *rbcl* sequences. *Nord J Bot* **23**, 485–493.
- Zhang GM, Zhang XC, Chen ZD, Liu HM, Yang WL** (2007). First insights in the phylogeny of Asian cheilanthoid ferns based on sequences of two chloroplast markers. *Taxon* **56**, 369–378.
- Zhang LB, Zhang L, Dong SY, Sessa EB, Gao XF, Ebihara A** (2012). Molecular circumscription and major evolutionary lineages of the fern genus *Dryopteris* (Dryopteridaceae). *BMC Evol Biol* **12**, 180.

Phylogeny and Classification of the Extant Lycophytes and Ferns from China

Xianchun Zhang^{1*}, Ran Wei¹, Hongmei Liu², Lijuan He¹, Li Wang¹, Gangmin Zhang³

¹State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ²Key Laboratory of Southern Subtropical Plant Diversity, Shenzhen 518004, China; ³College of Biological Sciences and Biotechnology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract Lycophytes and ferns are spore-bearing vascular plants, and are important groups in the evolution history of land plants. With the progress of molecular systematic, the relationships of the major groups have been resolved, and the traditional concepts have been revised. Meanwhile, new systematic arrangements have been proposed and are continuously being revised and updated. In the present review, the most recent phylogenetic studies were discussed and a new classification system of the extant lycophytes and ferns from China was also proposed. The system comprises five subclasses, 14 orders, 39 families with 12 subfamilies, and about 140 genera of lycophytes and ferns distributed in China.

Key words lycophytes, ferns, phylogeny, classification system

Zhang XC, Wei R, Liu HM, He LJ, Wang L, Zhang GM (2013). Phylogeny and classification of the extant lycophytes and ferns from China. *Chin Bull Bot* **48**, 119–137.

* Author for correspondence. E-mail: zhangxc@ibcas.ac.cn