

# 基于叶柄基部鳞片形态特征分析大膜盖蕨属的系统位置

苗馨元<sup>1,2,3</sup>, 李春香<sup>1,2,①</sup>

(1. 中国科学院南京地质古生物研究所 现代古生物学和地层学国家重点实验室, 江苏 南京 210008;  
2. 中国科学院生物演化与环境卓越创新中心, 江苏 南京 210008; 3. 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 采用荧光显微镜对肿足蕨科(Hypodematiaceae)大膜盖蕨属(*Leucostegia* C. Presl)的大膜盖蕨(*L. immersa* C. Presl)、肿足蕨属(*Hypodematium* Kunze)的鳞毛肿足蕨(*H. squamuloso-pilosum* Ching)和球腺肿足蕨[*H. glanduloso-pilosum* (Tagawa) Ohwi]以及骨碎补科(Davalliaceae)7种植物叶柄基部鳞片的形态特征进行了观察和比较;并对上述10个种类以及宿蹄盖蕨(*Athyrium anisopterum* Christ)和耳羽岩蕨(*Woodsia polystichoides* Eaton)2个外类群进行了支序分析。结果显示:大膜盖蕨属和肿足蕨属植物叶柄基部鳞片均为基部着生,而骨碎补科植物叶柄基部的鳞片为盾状或假盾状着生。肿足蕨科和骨碎补科植物的鳞片邻接细胞壁特点和鳞片边缘突起物类型方面存在差异,大膜盖蕨属和肿足蕨属植物的鳞片邻接细胞壁为直边,鳞片边缘突起物均为由单细胞或单列细胞组成的毛;而骨碎补科植物的鳞片邻接细胞壁为曲边,鳞片边缘多为由两相邻细胞组成的齿状刺,或为啮蚀状。支序分析结果显示:大膜盖蕨属和肿足蕨属植物聚为一支,而骨碎补科植物聚为另一支。本文结果支持大膜盖蕨属和肿足蕨属具有较近的亲缘关系,支持大膜盖蕨属归于肿足蕨科,与分子系统学的研究结果一致。

**关键词:** 大膜盖蕨属; 鳞片; 系统位置; 肿足蕨科; 骨碎补科

中图分类号: Q949.36; Q944.56 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2022)01-0001-06

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2022.01.01

**Analysis on the systematic position of *Leucostegia* C. Presl based on the morphological characteristics of stipe base scales** MIAO Xinyuan<sup>1,2,3</sup>, LI Chunxiang<sup>1,2,①</sup> (1. State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China; 2. Center for Excellence in Life and Palaeoenvironment, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China; 3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2022, 31(1): 1-6

**Abstract:** The morphological characteristics of stipe base scales of *Leucostegia immersa* C. Presl in *Leucostegia* C. Presl and *Hypodematium squamuloso-pilosum* Ching and *H. glanduloso-pilosum* (Tagawa) Ohwi in *Hypodematium* Kunze (Hypodematiaceae) and seven species in Davalliaceae were observed and compared by using fluorescence microscope; the cladistic analysis on the ten species mentioned above as well as two outgroups namely *Athyrium anisopterum* Christ and *Woodsia polystichoides* Eaton was carried out. The results show that the stipe base scales of species in *Leucostegia* and *Hypodematium* are basifixed, whereas those of species in Davalliaceae are peltated or pseudopeltated. There are differences in characteristics of scale adjacent cell walls and types of scale margin protrusions of stipe base scales between Davalliaceae and Hypodematiaceae, the scale adjacent cell walls of species in *Leucostegia* and *Hypodematium* are straight, and their scale margin protrusions are composed of unicellular or uniseriate cell hairs; while those of species in Davalliaceae are undulate, and their scale margin protrusions are mostly composed of denticulate spines constituted by two adjacent cells or erose. The result of cladistic

收稿日期: 2021-06-29

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(B类)(XDB26000000); 中国科学院基础前沿科学研究计划(ZDBS-LY-DQC021)

作者简介: 苗馨元(1992—),女,山东潍坊人,硕士研究生,主要从事蕨类植物系统演化方面的研究。

①通信作者 E-mail: cxli@nigpas.ac.cn

引用格式: 苗馨元, 李春香. 基于叶柄基部鳞片形态特征分析大膜盖蕨属的系统位置[J]. 植物资源与环境学报, 2022, 31(1): 1-6.

analysis shows that the species in *Leucostegia* and *Hypodematium* are clustered into one clade, while the species in Davalliaceae are clustered into the other clade. The results of this study support that the genetic relationship between *Leucostegia* and *Hypodematium* is close, and support that *Leucostegia* belongs to Hypodematiaceae, which is consistent with the results of molecular systematics.

**Key words:** *Leucostegia* C. Presl; scale; systematic position; Hypodematiaceae; Davalliaceae

21世纪以来,分子系统学的快速发展改变了人们对蕨类植物某些类群系统关系的认识。大膜盖蕨属(*Leucostegia* C. Presl)一直归于骨碎补科(Davalliaceae)<sup>[1]78, [2,3], [4]472</sup>,直至分子系统学研究支持大膜盖蕨属从骨碎补科分离,并与肿足蕨属(*Hypodematium* Kunze)有较近的亲缘关系<sup>[5]</sup>。在基于分子系统学最新研究成果的蕨类植物分类系统中,大膜盖蕨属与肿足蕨属组成肿足蕨科(Hypodematiaceae)<sup>[6-9], [10]535</sup>。大膜盖蕨属含2种,分布于亚洲南部和东南部及太平洋的一些岛屿上,中国仅分布大膜盖蕨(*Leucostegia immersa* C. Presl)1种<sup>[10]539</sup>。肿足蕨属的系统位置也存有争议:此属曾经被置于鳞毛蕨科(Dryopteridiaceae)<sup>[1]138</sup>、金星蕨科(Thelypteridaceae)<sup>[11]</sup>、Aspidiaceae<sup>[12]</sup>、蹄盖蕨科(Athyriaceae)<sup>[13]</sup>或Athyrroids<sup>[14]</sup>,皆因其形态解剖特征及细胞学的部分特征与上述植物类群相似。秦仁昌<sup>[15]</sup>将肿足蕨属单列为肿足蕨科。大膜盖蕨属归入肿足蕨科主要依据分子系统学证据<sup>[5]</sup>,在形态学上,肿足蕨属与大膜盖蕨属除了具有相似的根状茎特征和相同的染色体数目( $n=41$ )外,尚无其他明显的相似性状<sup>[10]535</sup>。在孢子囊与叶脉的关系及囊群盖的特征方面,2个属间存在明显差别<sup>[4]84-87</sup>。叶表皮微形态及气孔器的特征<sup>[16]</sup>也不支持肿足蕨属与大膜盖蕨属近缘,反而支持将肿足蕨属归于金星蕨科<sup>[11]</sup>。在孢子形态上,大膜盖蕨属孢子呈线形(linear),表面具疣状突起(verrucate)<sup>[17]374</sup>;而肿足蕨属孢子呈椭圆形(ellipsoidal),表面具脊(rugae)<sup>[17]492</sup>。因此,大膜盖蕨属的系统演化关系仍存在争议,需要其他形态解剖性状的支持。

鳞片为蕨类植物的表皮附属物,在蕨类分类中具有十分重要的意义<sup>[4]33</sup>,已为某些类群的分类归属提供了形态解剖学证据<sup>[18]10-42, [19]29-33, [20-22]</sup>。通过对鳞片的观察和比较,柯勇男<sup>[18]15</sup>根据肿足蕨属具有特殊的红棕色单细胞分支特征,将其从广义鳞毛蕨科<sup>[1]138</sup>中分离出来并单列成科,该研究结果支持分子系统学的研究结果。对中国乌毛蕨科(Blechnaceae)的分类

学修订<sup>[22]</sup>发现鳞片可作为分属的分类性状,但不宜作为分种的依据。鉴于此,本文在现有研究<sup>[18]21-42, [19]72-73, 91-92</sup>的基础上,对大膜盖蕨属及相关类群叶柄基部鳞片着生方式(着生点位置)、鳞片邻接细胞壁(侧面细胞的细胞壁)特点、鳞片边缘及边缘突起物类型进行了观察和比较,为大膜盖蕨属的系统位置提供了鳞片形态学证据,以期为进一步探讨传统分类与分子系统分类的统一和形态解剖性状的演化提供研究资料。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

供试材料包括肿足蕨科的大膜盖蕨属1种、肿足蕨属2种以及骨碎补科的7种。凭证标本保存在上海辰山植物标本馆(CSH)和中国科学院南京地质古生物研究所标本室(NPA),各凭证标本的基本信息见表1。本文采用《Flora of China》<sup>[10]749</sup>的骨碎补科概念,即骨碎补科分为小膜盖蕨属(*Araiostegia* Cop.)、骨碎补属(*Davallia* Smith)、阴石蕨属(*Humata* Cav.)和假钻毛蕨属(*Paradavallodes* Ching)。

### 1.2 方法

1.2.1 鳞片观察 用解剖针轻轻从每个种类叶柄基部取完整鳞片约10个,置于含体积分数70%乙醇的离心管中保存。用解剖针取出鳞片置于有适量甘油胶的载玻片上;用实验炉烤制甘油胶装片。使用Zeiss Axio Imager Z2全自动荧光显微镜(德国Zeiss公司)观察和拍照。依据相关研究选取鳞片性状<sup>[18]21-42, [23]</sup>,包括鳞片着生方式、鳞片邻接细胞壁特点、鳞片边缘及边缘突起物类型。通过观察和比较,对最终确定的10个性状编码(表2)以进行支序分析。每个种类观察3~5个鳞片。

1.2.2 支序分析 使用PAUP\* 4.0 Beta10软件<sup>[24]</sup>进行支序分析。依据最新的PPG I分类系统<sup>[9]</sup>选择外类群,肿足蕨科和骨碎补科隶属真水龙骨类I(Eupolypods I),选取真水龙骨类II(Eupolypods II)的

表 1 供试 10 个种类凭证标本的基本信息

Table 1 Basic information of voucher specimens of test ten species

种类 Species	采集地 Collection site	采集人 Collector	凭证标本号 <sup>1)</sup> No. of voucher specimen <sup>1)</sup>
肿足蕨科 Hypodematiaceae			
肿足蕨属 <i>Hypodematium</i>			
鳞毛肿足蕨 <i>H. squamuloso-pilosum</i>	江苏南京 Nanjing of Jiangsu	苗馨元 MIAO Xinyuan	M07001(NPA)
球腺肿足蕨 <i>H. glanduloso-pilosum</i>	山东费县 Feixian of Shandong	李春香 LI Chunxiang	FTS2(NPA)
大膜盖蕨属 <i>Leucostegia</i>			
大膜盖蕨 <i>L. immersa</i>	云南普洱 Pu'er of Yunnan	周喜乐等 ZHOU Xile, et al.	ZXL05707(CSH)
骨碎补科 Davalliaceae			
小膜盖蕨属 <i>Araiostegia</i>			
鳞轴小膜盖蕨 <i>A. perdurans</i>	云南昆明 Kunming of Yunnan	严岳鸿等 YAN Yuehong, et al.	YYH009(CSH)
骨碎补属 <i>Davallia</i>			
大叶骨碎补 <i>D. divaricata</i>	广东博罗 Boluo of Guangdong	严岳鸿等 YAN Yuehong, et al.	WYD635(CSH)
阔叶骨碎补 <i>D. solida</i>	广西桂林 Guilin of Guangxi	商辉等 SHANG Hui, et al.	SG625(CSH)
阴石蕨属 <i>Humata</i>			
杯盖阴石蕨 <i>H. griffithiana</i>	福建福州 Fuzhou of Fujian	葛斌杰等 GE Binjie, et al.	GBJ02753(CSH)
马来阴石蕨 <i>H. pectinata</i>	台湾台东 Taitung of Taiwan	周喜乐等 ZHOU Xile, et al.	ZXL06025(CSH)
阴石蕨 <i>H. repens</i>	广东南昆山 Nankunshan of Guangdong	严岳鸿等 YAN Yuehong, et al.	YYH13586(CSH)
假钻毛蕨属 <i>Paradavallodes</i>			
假钻毛蕨 <i>P. multidentatum</i>	西藏墨脱 Medog of Tibet	周喜乐等 ZHOU Xile, et al.	ZXL07104(CSH)

<sup>1)</sup>NPA: 中国科学院南京地质古生物研究所标本室 Herbarium of Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences; CSH: 上海辰山植物标本馆 Shanghai Chenshan Herbarium.

表 2 供试 10 个种类的鳞片性状及其编码

Table 2 Scale characters and their codes of test ten species

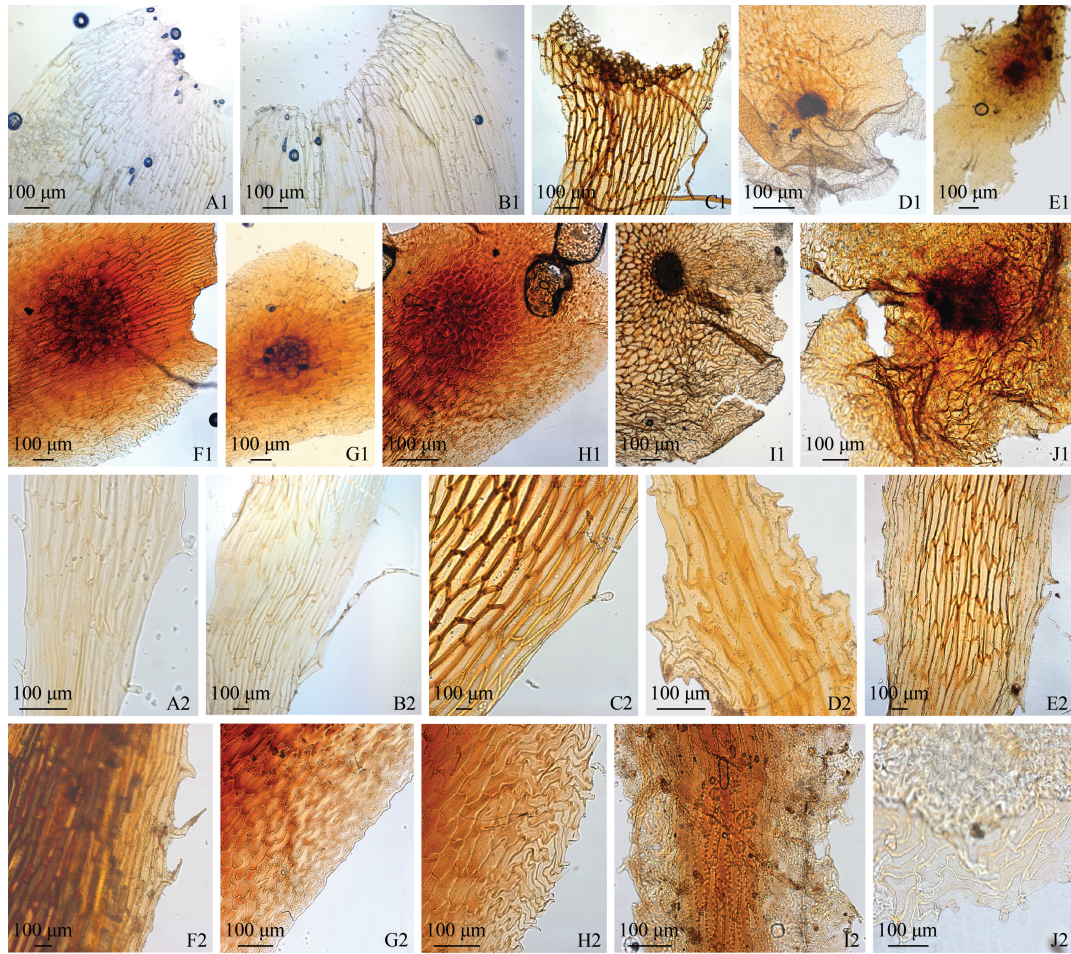
性状 Character	编码 Code
鳞片边缘 Scale margin	非全缘 Not entire (0), 基部全缘 Entire at the base (1)
啮蚀状鳞片边缘 Erode scale margin	非啮蚀状 Not erode (0), 啮蚀状 Erode (1)
鳞片边缘两相邻细胞组成齿状刺 Denticulate spine constituted by two adjacent cells of scale margin	无齿状刺 Without denticulate spine (0), 有齿状刺 With denticulate spine (1)
鳞片边缘两相邻细胞组成齿状毛 Denticulate hair constituted by two adjacent cells of scale margin	无齿状毛 Without denticulate hair (0), 有齿状毛 With denticulate hair (1)
鳞片边缘单细胞齿状突起 Unicellular denticle protrusion of scale margin	无单细胞齿状突起 Without unicellular denticle protrusion (0), 有单细胞齿状突起 With unicellular denticle protrusion (1)
鳞片边缘单细胞毛 Unicellular hair of scale margin	无单细胞毛 Without unicellular hair (0), 有单细胞毛 With unicellular hair (1)
鳞片边缘单列细胞毛 Uniseriate hair of scale margin	无单列细胞毛 Without uniseriate cell hair (0), 有单列细胞毛 With uniseriate cell hair (1)
鳞片边缘单细胞球状突起 Unicellular globule protrusion of scale margin	无单细胞球状突起 Without unicellular globule protrusion (0), 有单细胞球状突起 With unicellular globule protrusion (1)
鳞片着生方式 Scale attaching mode	基部着生 Basifixed (0), 盾状或假盾状着生 Peltated or pseudopeltated (1)
鳞片邻接细胞壁 Scale adjacent cell wall	直边 Straight (0), 曲边 Undulate (1)

宿蹄盖蕨 (*Athyrium anisopterum* Christ) 和耳羽岩蕨 (*Woodsia polystichoides* Eaton) 为外类群, 这 2 个外类群的鳞片性状来源于柯勇男<sup>[18]26,30</sup>的研究结果。采用最大简约法(maximum parsimony method, MP) 构建系统发育树。在进行系统发育分析时, 采用启发式搜索策略(heuristic search), 将每个性状设定为无序(unord), 用自展支持率(bootstrap value)对生成的系统发育树进行统计学评估。

## 2 结果和分析

### 2.1 鳞片观察结果

对肿足蕨科和骨碎补科 10 个种类叶柄基部的鳞片形态特征进行观察。结果(图 1 和表 3)显示: 从鳞片的着生方式看, 供试 10 个种类叶柄基部的鳞片分为 2 种类型。肿足蕨科大膜盖蕨属和肿足蕨属植物



A1-J1: 鳞片着生方式 Scale attaching mode; A2-J2: 鳞片边缘特征 Characteristics of scale margin. A: 鳞毛肿足蕨 *Hypodematium squamuloso-pilosum* Ching; B: 球腺肿足蕨 *H. glanduloso-pilosum* (Tagawa) Ohwi; C: 大膜盖蕨 *Leucostegia immersa* C. Presl; D: 鳞轴小膜盖蕨 *Araiostegia perdurans* (Christ) Cop.; E: 大叶骨碎补 *Davallia divaricata* Blume; F: 阔叶骨碎补 *D. solida* (G. Forster) Swartz; G: 杯盖阴石蕨 *Humata griffithiana* (Hook.) C. Chr.; H: 马来阴石蕨 *H. pectinata* (Smith) Desvaux; I: 阴石蕨 *H. repens* (L. f.) Kuhn; J: 假钻毛蕨 *Paradavallodes multidentatum* (Hook.) Ching.

图1 供试10个种类叶柄基部鳞片的形态特征

Fig. 1 Morphological characteristics of stipe base scales of test ten species

表3 供试10个种类叶柄基部鳞片性状

Table 3 Characters of stipe base scales of test ten species

种类 Species	着生方式 Attaching mode	邻接细胞壁 Adjacent cell wall	边缘 Margin	边缘突起物 Margin protrusion
鳞毛肿足蕨 <i>Hypodematium squamuloso-pilosum</i>	基部着生 Basifixed	直边 Straight	非全缘 Not entire	单细胞毛 Unicellular hair
球腺肿足蕨 <i>Hypodematium glanduloso-pilosum</i>	基部着生 Basifixed	直边 Straight	非全缘 Not entire	单细胞毛和单列细胞毛 Unicellular and uniseriate cell hairs
大膜盖蕨 <i>Leucostegia immersa</i>	基部着生 Basifixed	直边 Straight	非全缘 Not entire	单细胞毛 Unicellular hair
鳞轴小膜盖蕨 <i>Araiostegia perdurans</i>	盾状或假盾状着生 Peltated or pseudopeltated	曲边 Undulate	非全缘 Not entire	两相邻细胞组成齿状刺 Denticulate spine constituted by two adjacent cells
大叶骨碎补 <i>Davallia divaricata</i>	盾状或假盾状着生 Peltated or pseudopeltated	曲边 Undulate	非全缘 Not entire	两相邻细胞组成齿状刺 Denticulate spine constituted by two adjacent cells
阔叶骨碎补 <i>Davallia solida</i>	盾状或假盾状着生 Peltated or pseudopeltated	曲边 Undulate	非全缘 Not entire	两相邻细胞组成齿状毛 Denticulate hair constituted by two adjacent cells
杯盖阴石蕨 <i>Humata griffithiana</i>	盾状或假盾状着生 Peltated or pseudopeltated	曲边 Undulate	基部全缘 Entire at the base	两相邻细胞组成齿状刺 Denticulate spine constituted by two adjacent cells
马来阴石蕨 <i>Humata pectinata</i>	盾状或假盾状着生 Peltated or pseudopeltated	曲边 Undulate	基部全缘 Entire at the base	啮蚀状 Erode
阴石蕨 <i>Humata repens</i>	盾状或假盾状着生 Peltated or pseudopeltated	曲边 Undulate	非全缘 Not entire	啮蚀状 Erode
假钻毛蕨 <i>Paradavallodes multidentatum</i>	盾状或假盾状着生 Peltated or pseudopeltated	曲边 Undulate	非全缘 Not entire	单细胞球状突起 Unicellular globule protrusion

鳞片的着生点均位于鳞片基部底端(图 1-A1~C1), 为基部着生类型; 而骨碎补科植物鳞片的着生点均位于鳞片基部之上(图 1-D1~J1), 为盾状或假盾状着生类型。

供试 10 个种类叶柄基部鳞片邻接细胞壁有差异。肿足蕨科大膜盖蕨属和肿足蕨属植物叶柄基部鳞片邻接细胞壁为直边(图 1-A2~C2); 而骨碎补科植物叶柄基部鳞片邻接细胞壁为曲边(图 1-D2~J2)。

除了杯盖阴石蕨 [*Humata griffithiana* (Hook.) C. Chr.] 和马来阴石蕨 [*H. pectinata* (Smith) Desvaux] 叶柄基部的鳞片边缘为基部全缘(图 1-G1~H1)外, 其余种类的鳞片边缘均为非全缘, 具突起物, 这些突起物分为 3 种类型: 1) 仅由单细胞或单列细胞组成的毛(图 1-A2~C2); 2) 鳞片边缘相邻两细胞的相邻处突出, 形成齿状刺(图 1-D2, E2)或稍长的齿状毛(图 1-F2); 3) 鳞片边缘线不清晰, 边缘为啮蚀状或单细

胞球状突起(图 1-G2~J2)。其中, 假钻毛蕨 [*Paradavallodes multidentatum* (Hooker) Ching] 叶柄基部鳞片边缘的单细胞突起(图 1-J2)与大膜盖蕨叶柄基部鳞片边缘的单细胞毛(图 1-C2)不同, 尽管二者均由单细胞组成, 但假钻毛蕨叶柄基部鳞片边缘的单细胞突起较短小, 微凸成球状。

## 2.2 支序分析结果

基于肿足蕨科和骨碎补科 10 个种类以及宿蹄盖蕨和耳羽岩蕨 2 个外类群叶柄基部的鳞片性状矩阵编码进行支序分析, 运算得到树长为 15、一致性指数为 0.67、保持性指数为 0.75 的系统发育树。结果(图 2)显示: 除了 2 个外类群外, 肿足蕨科和骨碎补科 10 个种类聚成 2 支, 大膜盖蕨属和肿足蕨属的 2 个种类聚为一支, 自展支持率为 74%; 骨碎补科的 7 个种类聚为另一支, 此分支内部的系统关系解析度较弱(自展支持率较低), 阴石蕨属 2 个种类的自展支持率仅为 57%。



分支上的数值代表 1 000 次重复的自展支持率(仅标出大于 50 数值) Numbers on branches represent bootstrap values based on 1 000 replications (only showing values greater than 50).

图 2 供试 10 个种类及 2 个外类群的系统发育树  
Fig. 2 Phylogenetic tree of test ten species and two outgroups

## 3 讨 论

在生长环境上, 肿足蕨科植物以土生和石生为主<sup>[10]535</sup>, 而骨碎补科植物以附生为主<sup>[10]749</sup>。研究结果<sup>[25]</sup>表明: 盾状着生的鳞片类型是蕨类植物对附生长环境的适应结果, 由基部着生类型的鳞片演化而来。有学者基于植物的生长型<sup>[25]</sup>以及分子系统学研究<sup>[26,27]</sup>提出大膜盖蕨属不属于骨碎补科, 支持大膜盖蕨属和肿足蕨属的近缘关系。最新的 PPG I 系统

发育树<sup>[9]</sup>显示: 尽管肿足蕨科和骨碎补科均属于真水龙骨科 I 分支, 但是肿足蕨科位于真水龙骨科 I 分支的基部, 比骨碎补科起源分化早。最新的蕨类植物时间树<sup>[28]</sup>显示: 肿足蕨科的起源可追溯到侏罗纪, 而骨碎补科最早起源分化开始于白垩纪。本文鳞片着生方式、鳞片邻接细胞壁特点、鳞片边缘及突起物类型均支持大膜盖蕨属归于肿足蕨科, 尤其是鳞片着生方式, 大膜盖蕨属和肿足蕨属植物叶柄基部鳞片均为基部着生, 而骨碎补科叶柄基部鳞片为盾状或假盾状着生, 这一特征可以区分肿足蕨科和骨碎补科植物,

同时也与蕨类植物鳞片的形态特征演化趋势相一致,对于大膜盖蕨属的分类和系统演化研究具有十分重要的意义。另外,鳞片的边缘及边缘突起物类型在肿足蕨科和骨碎补科间也存在一定差异,同样支持大膜盖蕨属不属于骨碎补科,而属于肿足蕨科。大膜盖蕨属和肿足蕨属植物的鳞片边缘均具单细胞或单列细胞组成的毛,而骨碎补科植物的相邻两细胞的相邻处突出,形成齿状刺或稍长的齿状毛或者为边缘线不清晰的啮蚀状。有关鳞片边缘及边缘突起物类型在蕨类植物系统分类和演化中的应用尚未见报道,其演化趋势尚不明确,有待进一步研究。

鳞片形态特征的支序分析结果显示:肿足蕨科和骨碎补科 10 个种类聚成 2 支,大膜盖蕨属和肿足蕨属的 2 个种类聚为一支,自展支持率为 74%,支持大膜盖蕨属和肿足蕨属具有较近的亲缘关系,支持大膜盖蕨属归于肿足蕨科,与分子系统学的研究结果一致。由于本文观察的种类有限,各分支的自展支持率较低,今后应增加样品量进行系统分析,同时选取不同的分类群作为外类群进行比较分析。

#### 参考文献:

- [1] KUBITZKI K. The Families and Genera of Vascular Plants: Vol. I [M]. Berlin: Springer, 1990.
- [2] NOOTEBOOM H P. Notes on Davalliaceae I. The genera *Araostegia*, *Davallodes*, *Leucostegia*, and *Gymnogrammitis* [J]. *Blumea*, 1992, 37: 165-187.
- [3] NOOTEBOOM H P. Notes on Davalliaceae II. A revision of the genus *Davallia* [J]. *Blumea*, 1994, 39: 151-214.
- [4] 吴兆洪, 秦仁昌. 中国蕨类植物科属志 [M]. 北京: 科学出版社, 1991.
- [5] TSUTSUMI C, CHEN C W, LARSSON A, et al. Phylogeny and classification of Davalliaceae on the basis of chloroplast and nuclear markers [J]. *Taxon*, 2016, 65(6): 1236-1248.
- [6] SMITH A R, PRYER K M, SCHUETTPELZ E, et al. A classification for extant ferns [J]. *Taxon*, 2006, 55(3): 705-731.
- [7] CHRISTENHUSZ M J M, ZHANG X C, SCHNEIDER H. A linear sequence of extant families and genera of lycophytes and ferns [J]. *Phytotaxa*, 2011, 19: 7-54.
- [8] CHRISTENHUSZ M J M, CHASE M W. Trends and concepts in fern classification [J]. *Annals of Botany*, 2014, 113: 571-594.
- [9] The Pteridophyte Phylogeny Group. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns [J]. *Journal of Systematic and Evolution*, 2016, 54(6): 563-603.
- [10] WU Z Y, RAVEN P H, HONG D Y. *Flora of China*: Vol. 2/3 [M]. Beijing: Science Press, 2013.
- [11] 秦仁昌. 亚洲大陆的金星蕨科的新分类系统 [J]. *植物分类学报*, 1963, 8(4): 289-335.
- [12] COPELAND E B. *Genera Filicum; the Genera of Ferns* [M]. Waltham: Chronica Botanica, 1947: 100-154.
- [13] PICHI SERMOLLI R E G. Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi [J]. *Webbia*, 1977, 31(2): 313-512.
- [14] IWATSUKI K. On *Hypodematium* Kunze [J]. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*, 1964, 21: 43-54.
- [15] 秦仁昌. 蕨类植物的两新科 [J]. *植物分类学报*, 1975, 13(1): 96-98.
- [16] 王任翔, 邵文, 邓晰朝, 等. 肿足蕨属植物叶表皮微形态及其系统学意义 [J]. *广西植物*, 2012, 32(4): 452-456.
- [17] TRYON A F, LUGARDON B. *Spores of the Pteridophyta* [M]. New York: Springer-Verlag, 1991.
- [18] 柯勇男. 台湾产广义鳞毛蕨科之毛被物研究 [D]. 高雄: 国立中山大学生物科学系, 2002.
- [19] 顾钰峰. 蕨类植物鳞片形态的研究 [D]. 上海: 上海师范大学生命科学院, 2015.
- [20] 齐新萍, 张宪春, 卫然. 中国瓦韦属革质叶组的分类学修订 [J]. *云南植物研究*, 2010, 17(增刊): 55-64.
- [21] 刘全儒, 明冠华, 葛源, 等. 中国瓦韦属薄叶组的分类学修订 [J]. *植物分类学报*, 2008, 46(6): 906-915.
- [22] 郭亚男. 中国乌毛蕨科的分类学修订 [D]. 广州: 仲恺农业工程学院园艺园林学院, 2017: 22.
- [23] LELLINGER D B. 现代英中对照蕨类植物分类学词汇 [M]. 向建英, 武素功, 译. 昆明: 云南科技出版社, 2007: 83-89.
- [24] SWOFFORD D L. PAUP\*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\* and other Method), Version 4.0 b10 [M]. Sunderland: Sinauer Associates, 2002: 5-122.
- [25] KATO M, TSUTSUMI C. Evolution of Epiphytism in ferns and lycophytes with an emphasis on Davalliaceae [J]. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*, 2013, 64: 159-177.
- [26] TSUTSUMI C, KATO M. Evolution of epiphytes in Davalliaceae and related ferns [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2006, 151: 495-510.
- [27] TSUTSUMI C, KATO M. Morphology and evolution of epiphytic Davalliaceae scales [J]. *Botany*, 2008, 86: 1393-1403.
- [28] TESTO W, SUNDUE M. A 4000-species dataset provides new insight into the evolution of ferns [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2016, 105: 200-211.

(责任编辑: 郭严冬)