

# 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

<sup>1,2</sup>刘红梅 <sup>3</sup>王丽 <sup>3</sup>张宪春\* <sup>1,2</sup>曾辉\*

<sup>1</sup>(北京大学深圳研究生院环境与城市学院 深圳 518055)

<sup>2</sup>(北京大学城市与环境学院 北京 100871)

<sup>3</sup>(系统与进化植物学国家重点实验室, 中国科学院植物研究所 北京 100093)

## Advances in the studies of lycophytes and monilophytes with reference to systematic arrangement of families distributed in China

<sup>1,2</sup>Hong-Mei LIU <sup>3</sup>Li WANG <sup>3</sup>Xian-Chun ZHANG\* <sup>1,2</sup>Hui ZENG\*

<sup>1</sup>(College of Environmental and Urban Sciences, Shenzhen Graduate School of Peking University, Shenzhen 518055, China)

<sup>2</sup>(Department of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China)

<sup>3</sup>(State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

**Abstract** Recent phylogenetic studies have revealed that the traditional concept of pteridophytes which includes lycophytes and ferns should be revised and a new classification of the extant monilophytes has just been published by Smith et al. China is very rich in plant diversity, with representatives of most important major groups of the lycophytes and monilophytes. Here we present the recent progress in phylogenetic analyses of lycophytes and monilophytes with a focus on relationships among the Chinese taxa. We conducted a phylogenetic analysis using sequence data of the chloroplast *rbcL* gene of 184 species (179 genera) representing 62 of a total of 63 families recognized by R. C. Ching. The relationships of all major lineages recovered in the *rbcL* phylogeny generally agree with those reconstructed in the studies that focused on these clades individually and had more extensive ingroup taxon sampling and/or character sampling. A tentative systematic arrangement focused on the Chinese lycophytes and monilophytes at the family level is presented.

**Key words** China, ferns, lycophytes, monilophytes, *rbcL* gene, systematic rearrangement.

**摘要** 综述了石松类和蕨类植物系统发育的最新研究成果。目前研究表明传统的蕨类植物概念(包括石松类和真蕨类)需要修订,一个关于蕨类植物的分类系统也已经发表。中国的植物多样性很丰富,包括了世界上石松类和蕨类植物各个主要类群的代表。本文还利用*rbcL*基因序列(包括国产蕨类63科中的62科179属184种)构建了系统发育树。基于*rbcL*序列分析所获得的石松类和蕨类各主要类群间的系统演化关系同以往对各个特定类群开展的较为密集类群取样和多性状分析(形态学+分子序列证据)的结果基本一致。在参考Smith等人系统的基础上,我们尝试性地对中国石松类和蕨类植物进行了科级水平上的系统发育重排。

**关键词** 中国; 蕨类; 石松类植物; 蕨类植物; *rbcL*基因; 系统重排

在对蕨类植物进行研究的几个世纪里,人们运用了各种各样的方法和手段来揭示其内部的系统演化关系。早期蕨类学家主要或者仅依靠形态观察来获取各个蕨类类群的形态特征,并据此进行分门别类和科属排列(Hooker, 1844–1864)。随着光学显微镜和扫描电镜的出现和应用,形态学和解剖学研

究的各个方面,尤其是对蕨类配子体和孢子形态的观察极大地促进了对该群植物的认识(Bower, 1923, 1926, 1928; Nayar, 1970; 张玉龙等, 1976; Pichi Sermolli, 1977; 秦仁昌, 1978; Tryon & Lugardon, 1991; 王全喜, 2001)。到上世纪中期,化学成分和细胞学性状(如染色体数目)也在蕨类植物系统分类学研究中逐渐发挥作用(Manton, 1950; Widén et al., 1983; 王中仁, 1984; 徐炳声, 1989; 翁若芬, 1990)。而在刚刚过去的20多年间, DNA序列和其他分子证据(如限制性酶切位点和同功酶等)越来越多地被用

2008-04-21 收稿, 2008-10-14 收修改稿。

\* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: zhangxc@ibcas.ac.cn, zengh@szpku.edu.cn)。

于蕨类植物的系统发育研究(Yatskievych et al., 1988; Hasebe et al., 1995; Pryer et al., 1995; 王中仁, 1996; Pryer et al., 2001a, 2004; 王玛丽等, 2003; 李春香等, 2004; Lu et al., 2005, 2007; Zhang et al., 2005, 2007; 李春香, 陆树刚, 2006; Liu et al., 2007; Schuettpelz & Pryer, 2007; Li et al., 2008; Tsutsumi et al., 2008), 尤其是近年来DNA分子数据和形态性状相结合以及多基因联合分析的分子系统学研究已经为重建和澄清蕨类植物系统演化关系提供了新的手段和证据(刘红梅等, 2009)。

DNA序列引入蕨类植物分子系统学研究, 不仅为该学科的发展提供了新的证据, 同时也对一些基于形态解剖学证据的传统分类学观点不断产生冲击和挑战。传统分类学观点认为, 蕨类植物(pteridophytes)由于具真正的维管系统且仍藉孢子进行繁殖, 因此是维管植物中一个自然的单系类群。现存蕨类植物一般分为4类, 即松叶蕨类、石松类、木贼类和真蕨类, 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(即通常所称的蕨类ferns), 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, 秦仁昌, 1991)。关于这几个类群之间的系统演化关系, 传统观点认为拟蕨类比真蕨类原始。在拟蕨类中, 石松类较原始, 松叶蕨类较为进化, 在真蕨类中厚囊蕨类较薄囊蕨类原始, 原始薄囊蕨类居演化的中间阶段。而形态学分支分析(Kenrick & Crane, 1997a)和分子系统学研究(Raubeson & Jansen, 1992, *cpDNA*; Hiesel et al., 1994, *cox III*; Kranz & Huss, 1996, 18S; Pryer et al., 2001a, 2004, *rbcL*, *atpB*, 18S, *rps4*)认为现存蕨类植物并非单系类群, 其中石松类(*lycopods*, 指广义石松类植物)是维管植物的最早分支, 也是现存其他维管植物(即真叶类植物euphyllophytes)的姊妹群, 而真叶类植物构成另外一个大的单系群, 该单系群包括种子植物(裸子植物和被子植物)和石松类以外的其他蕨类植物(Raubeson & Jansen, 1992; Kenrick & Crane, 1997b; Pryer et al., 2001a, 2004)。这也意味着分类学家把蕨类植物划分为“拟蕨类”和“真蕨类”的传统观点受到了分子证据的质疑和否定(Pryer et al., 2004)。相应地, 传统分类学术语如蕨类植物、拟蕨类和真蕨类指代的类群均不是自然的单系类群, 因此这些术语已经不能很好地定义分类群

的概念和反映类群之间真正的演化关系, 而且容易产生歧义。有鉴于此, Pryer等(2004)提出用monilophytes(蕨类植物)和lycophytes(石松类植物)两个概念分别来取代传统分类术语中的蕨类植物(ferns)和拟蕨类植物(fern allies)。同时, 世界各国的蕨类学家也深感传统的分类学观点和分类系统已经不能很好地反映蕨类植物内部各个类群之间真实的系统演化关系。因此, Smith等(2006)综合目前蕨类分子系统学研究的最新成果提出了一个新的世界蕨类植物分类系统(不包括石松类)。在这个新的蕨类植物系统框架中, 蕨类植物被划分为4纲11目37科(其中32科为单系类群), 一些基于传统分类学特征定义的目的和科被拆分、归并或重新组合。

中国幅员辽阔, 拥有高度多样化的地形和气候类型, 植物资源非常丰富。据统计, 全世界现存蕨类植物有10000–12000种, 我国约有2500种, 占全世界总种数的20%。中国如此丰富的蕨类植物多样性为开展该类植物的系统分类学研究提供了条件。早在1940年, 秦仁昌就发表了题为《水龙骨科的自然分类》一文, 将当时极为庞杂的水龙骨科分成33个独立的科, 并把这些类群分置于至少5–6条不同的演化线上(Ching, 1940)。《水龙骨科的自然分类》一文引起了世界蕨类植物学界的关注, 各国的蕨类学家此后均不同程度地采纳了秦仁昌的分类概念。1978年, 秦仁昌又发表了《中国蕨类植物科属的系统排列和历史来源》一文, 也就是中国蕨类分类系统(即秦仁昌系统)。自该系统发表以后, 国内的蕨类学家在后续的分类学研究中均广泛采纳该分类系统, 同时也对其中的部分分类学观点和分类处理进行了一些补充和修正工作。

近年来, 随着蕨类分子系统学研究的蓬勃发展, 国内的蕨类研究人员也开展了一系列的分子系统学研究, 并取得一定的研究进展(刘红梅等, 2009)。鳞毛蕨科Dryopteridaceae是蕨类植物中的一个大科, 同时也是一个分类争议较多、分类处理很难的类群, 关于其科的概念、分类范畴以及同近缘类群之间的系统关系一直存在很大争议(Liu et al., 2007)。李春香和陆树刚(2006)利用叶绿体*rbcL*基因序列首次对国产鳞毛蕨科进行了系统发育重建, 认为鳞毛蕨科概念(秦仁昌, 1978)应该扩展, 即还应该包括秦仁昌系统的球盖蕨科Peranemaceae和叉蕨科Tectariaceae的肋毛蕨属*Ctenitis* (C. Chr.) C. Chr. (实

际为轴鳞蕨属*Dryopsis* Holttum & Edwards), 同时原鳞毛蕨科成员拟贯众属*Cyclopeltis* (Fée) C. Chr. 同该科其他成员的关系较远, 其系统位置需要重新确定。此后, Liu等(2007)对鳞毛蕨类进行了更为广泛和密集的分类群取样尤其是增加了与其近缘的叉蕨类、藤蕨类和舌蕨类的类群代表, 构建了基于两个叶绿体基因(*rbcL*和*atpB*)的系统发育树。两个基因单独和联合分析均支持一个更为广义的鳞毛蕨科概念, 即包括秦仁昌系统的鳞毛蕨科(拟贯众属除外)、球盖蕨科以及叉蕨科、藤蕨科Lomariopsidaceae和舌蕨科Elaphoglossaceae的部分成员。除了在鳞毛蕨科开展的分子系统学研究之外, 国内研究人员还对其他蕨类类群在科、属和种的不同等级上分别进行了系统发育重建, 如对蹄盖蕨科Athyraceae (王玛丽等, 2003)、珠蕨类(Zhang et al., 2005)、碎米蕨类(Zhang et al., 2007)、叉蕨科(刘红梅等, 2007)、鳞毛蕨科的耳蕨属*Polystichum* Roth (李春香等, 2004; Lu et al., 2007; Li et al., 2008)和拟贯众属(卢金梅, 李德铎, 2006)等的研究工作。然而, 迄今为止, 还没有从分子层面对中国蕨类植物开展大尺度的系统发育重建工作, 而近期基于单个或多基因分析(Hasebe et al., 1995; Pryer et al., 2001a, 2004; 卢金梅, 李德铎, 2006; 刘红梅等, 2007; Liu et al., 2007; Lu et al., 2005, 2007; Zhang et al., 2005, 2007)以及分子证据和形态性状联合分析的系统学研究(Pryer et al., 1995; Tsutsumi & Kato, 2006)均显示对国产蕨类植物在不同的分类等级上进行系统关系的重新确立和演化次序的重新排列都是非常迫切和必要的。

本文综述了目前石松类和蕨类植物系统学研究的最新成果, 并在分子系统框架下对国产各主要类群的系统演化关系进行了阐述和讨论。同时, 为了清晰而直观地表现类群间的系统关系, 本研究依照秦仁昌的中国蕨类分类系统, 对现存国产类群大部分的代表属种(包括中国石松类和蕨类植物63科224属中的62科179属共184种)进行*rbcL*序列收集和分析, 利用最大似然法构建了分子系统树。最后, 在参考Smith等(2006)的世界蕨类分类系统的基础上, 提出一个国产石松类和蕨类植物的系统分类框架, 以期能够反映蕨类分子系统学研究的最新成果, 并对中国石松类和蕨类植物的演化关系, 尤其是目和科水平上的系统关系有一个更为准确和全

面的认识。

由于利用*rbcL*基因对国产石松类和蕨类植物进行系统发育重建不是本文的重点, 仅为便于讨论各个类群之间的关系, 因此系统发育重建的类群取样和数据分析部分均略去, 而数据分析的结果则在讨论部分一并叙述, 同时在文章的附录部分仍然保留了分类群的取样信息, 以便于读者了解国产类群在当前分子系统学研究中的研究概况。在接下来的部分, 我们对国产石松类和蕨类植物主要谱系间系统发育关系的讨论依照由系统树的基部类群到顶部分支的顺序进行。在进行系统关系的阐述和讨论时, 我们一方面避免对某些具体系统关系的深入讨论, 尤其是那些已借助分子手段进行深度研究的类群; 另一方面, 部分类群的系统关系尚不能确定, 我们期待着今后的系统学研究能从多方面入手来探讨和解决这些问题。为了同国际研究接轨, 并及时接纳和吸收最新的研究成果, 本研究采用Pryer等(2004)对石松类和蕨类植物的定义。

## 1 石松类植物(lycophytes)的归属及其内部系统关系

现存石松类植物包括以下3个类群: 孢子同型的石松目Lycopodiales(狭义石松类)、孢子异型的水韭目Isoëtiales(水韭属*Isoëtes* L.)和卷柏目Selaginellales(卷柏属*Selaginella* P. Beauv.)。

根据传统的分类学观点, 石松类植物为蕨类成员, 隶属拟蕨类。但是形态学分支分析(Kenrick & Crane, 1997a)和分子系统学研究(Raubeson & Jansen, 1992; Hiesel et al., 1994; Kranz & Huss, 1996; Pryer et al., 2001a, 2004)均表明石松类植物同其他蕨类植物的关系较远。在上述研究中, 现存蕨类植物不是单系类群, 其中石松类植物为现存其他维管植物(即真叶类植物)的姊妹群, 而真叶类植物(裸子植物、被子植物和石松类以外的其他蕨类植物)构成另外一个大的单系群(Raubeson & Jansen, 1992; Kenrick & Crane, 1997b; Pryer et al., 2001a, 2004)。

关于石杉类和石松类(狭义)的系统关系, 不同的分类学家之间存在争议。Rothmaler (1944)和秦仁昌(1978)根据主茎二歧分支, 具星状中柱, 且孢子囊生于叶腋而不形成孢子囊穗等特征将石杉类作为一个独立的科(石杉科Huperziaceae)从石松科

Lycopodiaceae分出, 而其他蕨类学家(Pichi Sermolli, 1977; Kramer & Green, 1990)均不接受石杉科的分类等级。在本文的*rbcL*基因分析中(图1, 2), 石松属*Lycopodium* L.、小石松属*Lycopodiella* Holub和藤石松属*Lycopodiastrium* Holub ex Dixit聚为一支, 形成一较高支持(88% MLBS)的类群, 并且与石杉属*Huperzia* Bernh.和马尾杉属*Phlegmariurus* (Herter) Holub构成的分支互为姊妹群, 上述所有类群共同构成一强烈支持的单系群。

石松类植物科属水平上的分子系统学研究见Korall等(1999)以及Korall和Kenrick (2002, 2004)对卷柏科Selaginellaceae, Wikström和Kenrick (1997, 2000a, b, 2001)以及Wikström等(1999)对石松科, 姬生国等(2008)对石杉科, Rydin和Wikström (2002)、Taylor等(2004)、Hoot等(2006)以及Schuettpelez和Hoot (2006)对水韭属的研究。在本文构建的*rbcL*系统树上, 关于卷柏属同海金沙属*Lygodium* Sw.的近缘关系, 我们推测是一种长枝吸引现象, 是由于*rbcL*基因进化速率较慢, 且单个基因所含系统发育信息较少, 而且卷柏属植物在3个基因组均表现出较其他蕨类植物更快的核苷酸替代速率(Korall & Kenrick, 2004)。

## 2 蕨类植物(monilophytes)的单系性及其重新界定

根据Pryer等(2004)对蕨类植物的定义, 该类植物是维管植物中一个种类丰富且多样性程度较高的类群, 其单系性得到了对维管植物(包括化石类群在内的)的形态学分支分析(Kenrick & Crane, 1997a)、配子体超微结构(Renzaglia et al., 2000)以及DNA分子序列的支持(Raubeson & Jansen, 1992; Pryer et al., 2001a, 2004; Schneider et al., 2004b)。蕨类植物具有以下特征: 根侧生于内皮层, 茎的原生木质部为中始式, 孢子具假孢子内壁, 原质型的绒毡层以及具30–1000根鞭毛的精子细胞(Renzaglia et al., 2000; Schneider et al., 2002a; Smith et al., 2006), 而且*rps4*基因有一长度为3个氨基酸残基(即9个核苷酸)的序列插入(Pryer et al., 2001a)。

根据Pryer等(2004)的观点, 蕨类植物包括松叶蕨类、木贼类、瓶尔小草类、合囊蕨类和薄囊蕨类, 其中前4类植物较为原始。薄囊蕨类依进化程度又

可以分为薄囊蕨类的早期成员和核心薄囊蕨类(core leptosporangiates), 前者包括紫萁科Osmundaceae、膜蕨类和里白类, 后者则包括水生异型孢子蕨类(water ferns)、树蕨类(tree ferns)和水龙骨类(polypods), 其中水龙骨类中的进化类群又特称为真水龙骨类(eupolypods)。关于上述5个大类群之间的系统关系, 本文的结果不同于已有研究(Pryer et al., 2001a, 2004; Schneider et al., 2004b)。在本文构建的*rbcL*系统树上(图1, 2: A), 合囊蕨类最先分化, 瓶尔小草类、松叶蕨类(松叶蕨属*Psilotum* Sw.)和木贼类次之, 最后分化的是薄囊蕨类, 而在Pryer等(2004)的研究中, 松叶蕨类和瓶尔小草类最先分化, 木贼类和合囊蕨类次之, 薄囊蕨类最为进化。鉴于本研究是基于单个*rbcL*基因分析且各分支的支持率较低, 我们倾向于接受Pryer等(2004)的结论。在以下的篇幅中, 我们遵循单系性(monophyly)的原则, 并依照各个支系在系统树上的演化次序来进行讨论, 着重突出同传统分类学研究的差异之处。

### 2.1 蕨类植物基部类群之间的关系

就目前的研究进展来看, 蕨类植物基部类群(木贼属、松叶蕨属、合囊蕨类、瓶尔小草类以及原始薄囊蕨类)之间的关系一直未能得到很好的解决, 这也是目前蕨类分子系统学研究的一个难题(Pryer et al., 2001a, 2004; Wikström & Pryer, 2005), 即便联合叶绿体、线粒体和核基因组共7个基因片段的系统发育分析也未能得到令人满意的结果(Qiu et al., 2007)。

长期以来, 大多数分类学家均认为松叶蕨类是现存蕨类植物(也即所有维管植物)中最原始的类群(Bremer, 1985; Wagner, 1977)。然而, 分子系统学研究则支持松叶蕨类同瓶尔小草类构成姊妹群关系(Manhart, 1995; Wolf, 1997; Pryer et al., 2001a, 2004; Wikström & Pryer, 2005; Schuettpelez et al., 2006)。尽管分子证据支持松叶蕨类与瓶尔小草类关系更近, 但由于两类植物在形态上均极为简化, 目前仍然缺乏明确的形态学特征来支持两者的近缘关系。另外一个类似的现象存在于对木贼属同合囊蕨类近缘关系的理解上。DNA序列证据支持木贼属同合囊蕨类近缘(Pryer et al., 2001a, 2004; Wikström & Pryer, 2005), 但是两者同样在形态上极度简化, 使得寻找它们之间的同源性状变得非常困难。

在中国蕨类分类系统(秦仁昌, 1978)中, 瓶尔小



图1 最大似然法构建的中国石松类和蕨类植物的rbcL系统发育树 各分支的自展支持率均≥50%，粗线所示分支的自展支持率≥70%。蕨类植物各个大类及其名称如系统树所示。  
 Fig. 1. The Chinese ferns and lycophytes phylogeny resulting from maximum likelihood analysis of plastid rbcL gene. Only bootstrap percentages ≥50 are given; if ≥70%, branches are bolded. Major lineages within ferns are presented in the phylogeny.

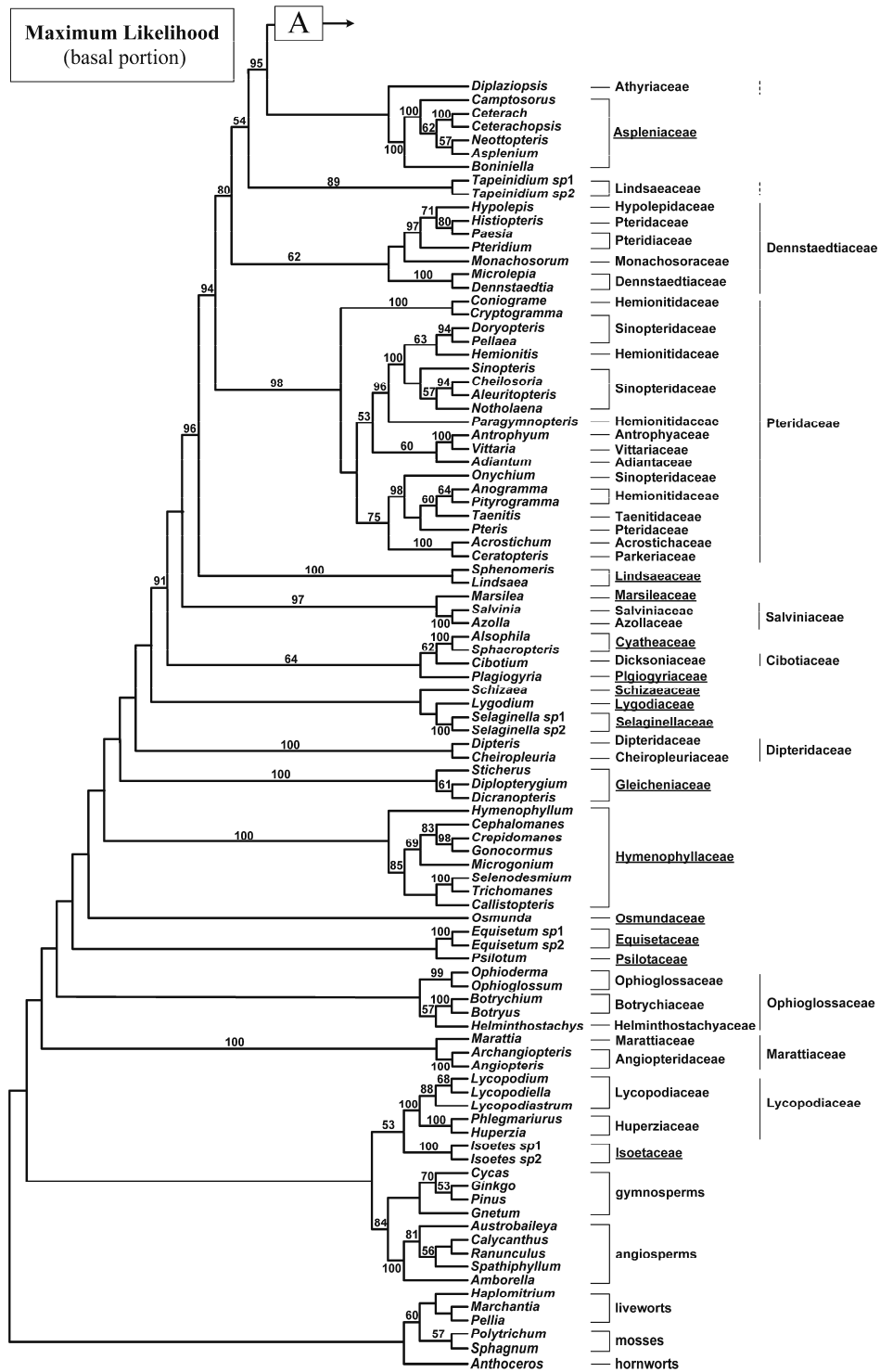


图2A 最大似然法构建的中国石松类和蕨类植物的rbcL系统发育树(系统树的基部) 秦仁昌系统(1978)和本研究界定的科分别如图所示, 其中下划线表示科的概念和范畴在两个分类系统中一致, 目前分类学范畴和系统位置尚不确定的科属以虚线标出。字母“A”衔接系统发育树的两个部分。

Fig. 2A. The Chinese locopods and ferns phylogeny resulting from maximum likelihood analysis of the plastid rbcL gene presented as a cladogram to clarify relationships (basal portion). Genera and families of Ching (1978) and familial re-circumscriptions of this study are given respectively beside brackets and vertical lines, among them the commonly accepted families in both classifications are presented underlines. Several clades that needed final identification and re-examination are shown with broken line. The basal and upper portion of the tree are connected along the branch labeled "A".

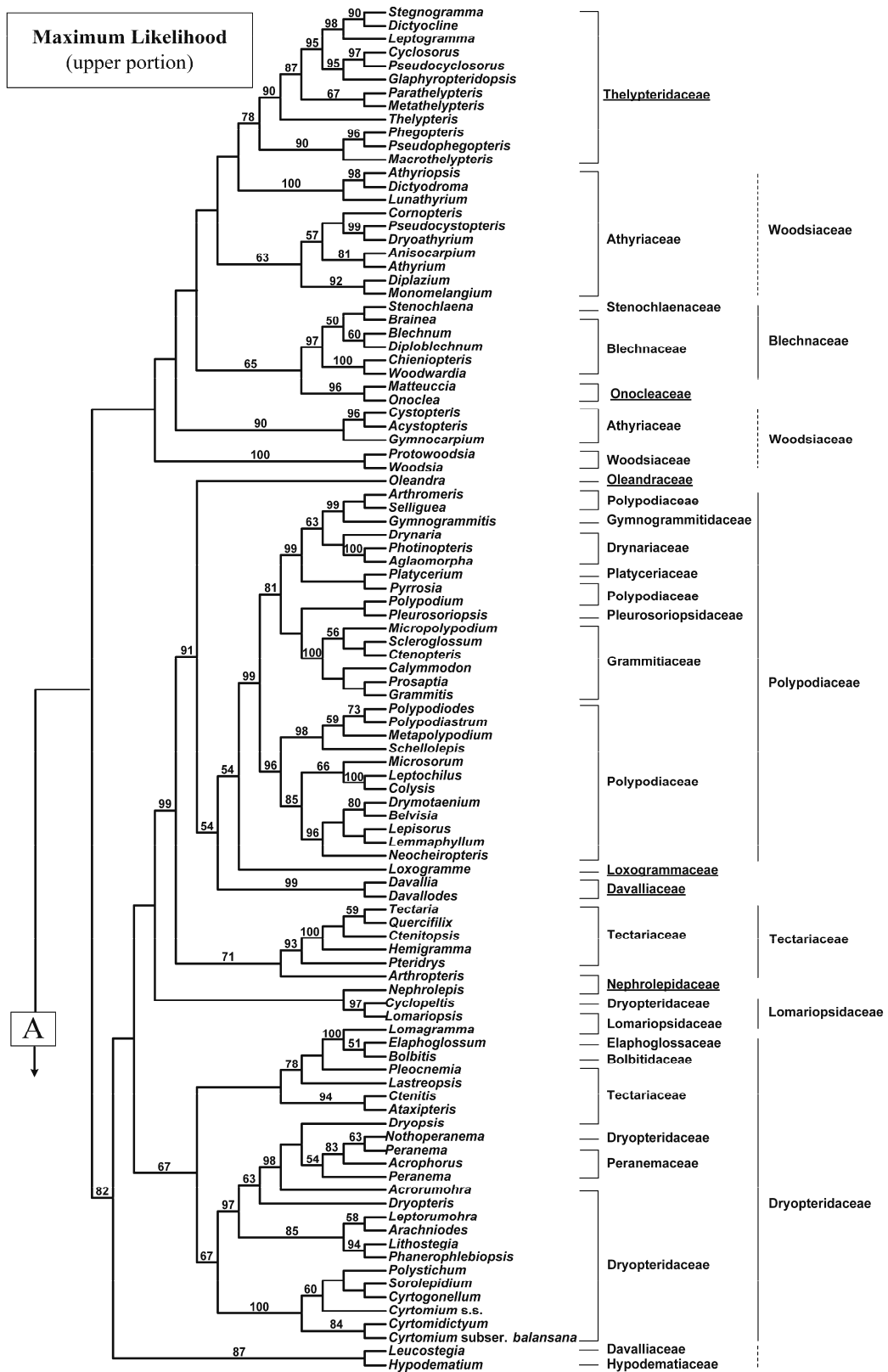


图2B 最大似然法构建的中国石松类和蕨类植物的rbcL系统发育树(系统树的上部)  
 Fig. 2B. Continued from Fig. 2A (upper portion).

草目Ophioglossales被划分为3个独立的科, 即瓶尔小草科Ophioglossaceae、阴地蕨科Botrychiaceae和七指蕨科Helminthostachyaceae, 而国外的分类系统(Tryon & Tryon, 1982; Kato, 1987; Kramer & Green, 1990)一般将上述3类植物作为同一个科内的不同属处理, 即接受一个广义的瓶尔小草科。基于叶绿体*rbcL*和*trnL-F*基因序列分析, Hauk等(2003)支持广义瓶尔小草科的单系性。在本文的分析中, 瓶尔小草类植物构成一个独立的单系类群, 其中瓶尔小草属*Ophioglossum* L.和带状瓶尔小草属*Ophioderma* Endl.互为姊妹群, 假阴地蕨属*Botrypus* Michx.与小阴地蕨属*Botrychium* Sw.互为姊妹群。七指蕨属*Helminthostachys* Kaulf.同假阴地蕨属-小阴地蕨属具有较近的系统关系, 但支持率不高。2001年, 随着仙指蕨属*Mankyua* B.-Y. Sun, M. H. Kim & C. H. Kim在朝鲜济州岛的首次发现, 瓶尔小草类植物又增加了一个新成员, 该属植物在形态特征上同七指蕨属相像, 但是初步的分子系统学分析表明其与阴地蕨类的关系较近(Sun et al., 2001)。

木贼类植物的化石类群曾是古生代植物中最发达的门类之一, 也是当时最主要的造煤植物(吴兆洪, 秦仁昌, 1991), 而木贼科Equisetaceae是其唯一现存的代表。对现存木贼科如何进行分属处理, 至今仍有争议。有些学者主张划分2个属, 即木贼属*Equisetum* L.和问荆属*Hippochaete* Milde (秦仁昌, 1978; 吴兆洪, 秦仁昌, 1991), 而Hauke (1963, 1978)只承认1个属(问荆属), 但在属下划分2个亚属, 即木贼亚属subgen. *Hippochaete* (Milde) Baker和问荆亚属subgen. *Equisetum*。Des Marais等(2003)和Guillon (2004, 2007)的分子系统学研究(接受Hauke的1属2亚属的分类学处理)显示, 木贼属是一个强烈支持的单系群, 木贼亚属和问荆亚属互为姊妹类群, 其中木贼亚属的单系性也得到强烈支持, 但传统的问荆亚属成员*E. bogotense* Kunth (中国不产)却同木贼亚属聚在一起, 因此问荆亚属为一并系类群。

合囊蕨类是一群主要分布于热带地区的蕨类植物, 通常具多环网状中柱, 孢子囊群背生, 且叶柄内富含黏质管道(Smith et al., 2006)。在本文的*rbcL*分析中, 合囊蕨类的3个属构成一个强烈支持的单系类群, 其中原始观音座莲属*Archangiopteris* Christ & Gies.与观音座莲属*Angiopteris* Hoffm.形成姊妹群。虽然有部分学者支持原始观音座莲属作为

一个独立的属(Pichi Sermolli, 1977; 秦仁昌, 1978; 秦仁昌, 吴兆洪, 1991), 但在近期的系统学研究中, Murdock (2005)、李春香和陆树刚(2007)建议将原始观音座莲属并入观音座莲属。

## 2.2 薄囊蕨类的早期成员

薄囊蕨类是蕨类植物中数量最多、分布最广也是最常见的类群, 全世界有11000余种, 占全部蕨类物种数量的99% (Pryer et al., 2004)。该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一层细胞构成, 且大多数种类具有用以释放成熟孢子的环带结构(Pryer et al., 2004)。随着蕨类分子系统学的发展, 不同学者基于形态和分子数据的联合分析(Pryer et al., 1995)或者不同基因组多个基因序列的联合分析(Pryer et al., 2001a, 2004; Wikström & Pryer, 2005), 对蕨类植物尤其是原始薄囊蕨类的系统关系进行了深入的研究和探讨。

紫萁科为薄囊蕨类原始类群的观点得到了本文*rbcL*基因(图1, 2: A)和其他分子证据(Hasebe et al., 1995; Pryer et al., 2004; Schuettpelz & Pryer, 2007)的支持。Yatabe等(1999)和Metzgar等(2008)的研究均支持紫萁科的单系性, 科下包括4个单系的属: 紫萁属*Osmunda* L.、绒紫萁属*Osmundastrum* C. Presl、*Todea* Willd. ex Bernh.和*Leptopteris* C. Presl, 其中前两属植物产北半球, 后两属植物为南半球特有。

膜蕨类是一群小型附生植物, 多分布于热带的潮湿地区。除叶脉部分外, 叶片通常仅由1层细胞组成, 叶片上无气孔。由于该类植物形体微小、结构简单且类群数量多, 使得其分类学研究变得十分困难, 但是分子证据的引入为解决这一分类学难题和重新认识这一复杂类群提供了有效的手段。分子证据(Pryer et al., 2001b; Ebihara et al., 2002, 2004, 2006; Dubuisson et al., 2003; Hennequin et al., 2003, 2006a, b; Schuettpelz & Pryer, 2007)显示膜蕨类植物是一自然的单系类群, 可以分为两大类, 但是其科下属间关系较为复杂。在本文构建的*rbcL*系统树上, 膜蕨类植物构成一强支持的单系群, 其中膜蕨属*Hymenophyllum* Sm.是其他成员(瓶蕨类)的姊妹群, 后者又可以划分为2个亚支。

里白类是薄囊蕨类植物的另一基部成员, 其单系性得到了分子证据的强烈支持(Hasebe et al., 1995; Schuettpelz & Pryer, 2007)。近年来分子证据



揭示的膜蕨类同里白类近缘的观点虽然同两者孢子囊均具斜向至横向环带的形态特征相吻合, 但仍有待进一步的验证(Pryer et al., 2004), 而两者的近缘关系同时也否定了部分学者(Bierhorst, 1971; Holttum, 1973)认为的里白类同水龙骨科植物近缘的观点。

根据传统分类学观点, 燕尾蕨属*Cheiropleuria* C. Presl和双扇蕨属*Dipteris* Reinw.被认为同进化的水龙骨科近缘(Copeland, 1947; Pichi Sermolli, 1977; 秦仁昌, 1978)。在本文的分析中, 燕尾蕨属和双扇蕨属构成强支持的姊妹群关系, 两者在里白类植物之后分化出来, 因而同水龙骨科的关系较远, 这种关系也得到了形态学(Jarrett, 1980)和其他DNA证据(Hasebe et al., 1995; Pryer et al., 1995, 2004)的强烈支持。

莎草蕨属*Schizaea* Sm.和海金沙属是两个特征明显的蕨类类群, 在整个薄囊蕨类中处于较为原始的地位。早期的分类学研究一般把两属植物置于同一个科, 但近年来不少分类学家(Bierhorst, 1971; Pichi Sermolli, 1977; Wagner & Smith, 1993)考虑到这群植物在形态、染色体、孢子囊以及配子体等特征方面的显著差别, 建议分立3个不同的科, 即Anemiaceae (*Anemia* Sw., *Mohria* Sw.)(中国不产)、海金沙科Lygodiaceae (海金沙属)和莎草蕨科Schizaeaceae (莎草蕨属, *Actinostachys* Wall.)。分子证据(Skog et al., 2002; Wikström et al., 2002; Schuettpelz & Pryer, 2007)也支持上述3个科的单系性。

### 2.3 核心薄囊蕨类(core leptosporangiates)的系统关系

核心薄囊蕨类由水生异型孢子蕨类、树蕨类和水龙骨科组成, 这3个类群的单系性均得到*rbcL*基因的支持(图1, 2)。关于整个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, 其中以Hasebe等(1994, 1995)、Pryer等(2004)以及Schuettpelz和Pryer (2007)的研究具有代表性, 尤其是后者对400种现存蕨类3个基因(*rbcL*、*atpB*和*atpA*)的分析, 较为全面和彻底地解决了蕨类植物内部的系统关系。其他分子系统学研究涉及大多数的核心薄囊蕨类成员。例如, 水龙骨科(包括禾叶蕨类, Ranker et al., 2004; Schneider et al., 2004c)、碗蕨科Dennstaedtiaceae (Wolf et al., 1994; Wolf, 1995)、树蕨类(Korall et al., 2006, 2007)、骨碎补科Davalliaceae

(Tsutsumi & Kato, 2005, 2006; Tsutsumi et al., 2008)、凤尾蕨科Pteridaceae (Zhang et al., 2005, 2007; Schuettpelz et al., 2007)、鳞毛蕨科(李春香, 陆树刚, 2006; Liu et al., 2007)和叉蕨科(刘红梅等, 2007)。

传统分类学观点支持水生异型孢子蕨类之间的近缘关系, 并把三者置于同一个目(Hydropteridales)或者分属两个不同的目: 蘋目Marsileales和槐叶蘋目Salviniales (秦仁昌, 1978), 亦有部分学者认为上述3类植物形态解剖学性状的相似性是由趋同进化造成的, 并且推断蘋科Marsileaceae可能是莎草蕨科的一个分支, 而槐叶蘋科Salviniaceae及其近缘的满江红科Azollaceae则可能起源于膜蕨科或者同膜蕨科有亲缘关系(见Smith, 1995)。然而, Rothwell和Stockey (1994)分析晚白垩纪的化石属*Hydropteris* Rothwell & Stockey的特点, 认为该属兼具上述现存3科植物的共同特征, 因此为水生异型孢子蕨类的单系性提供了有力的证据(Pryer, 1999)。在本文的*rbcL*分析中, 水生异型孢子蕨类为一强支持的单系类群, 槐叶蘋属*Salvinia* Adans.同满江红属*Azolla* Lam.构成姊妹群, 支持两者的近缘关系。近年来, 围绕着水生异型孢子蕨类已开展了一系列的分子系统学研究(Pryer, 1999; Reid et al., 2006; Metzgar et al., 2007; Nagalingum et al., 2007)。

树蕨类植物的3个国产代表属: 桫欏属*Alsophila* R. Br.、白桫欏属*Sphaeropteris* Bernh.和金毛狗蕨属*Cibotium* Kaulf在*rbcL*系统树上组成一支, 瘤足蕨属*Plagiogyria* Mett.为上述分支的基部类群。长期以来, 瘤足蕨属被认为是一个系统位置较为孤立的自然类群, 是原始薄囊蕨纲的代表(秦仁昌, 1978), 且可能同紫萁科有一定的亲缘关系(Mickel, 1974)。本文*rbcL*分析和其他分子系统学研究支持瘤足蕨属同树蕨类植物具有较近的系统关系, 尤其是同Loxomataceae近缘(中国不产, Hasebe et al., 1995; Pryer et al., 2004; Korall et al., 2006; Schuettpelz et al., 2006)。已有分子证据(Wolf et al., 1999; Korall et al., 2006)显示传统定义的桫欏科Cyatheaceae和蚌壳蕨科Dicksoniaceae均不是单系类群, 而金毛狗蕨属也被独立出来成立了金毛狗蕨科Cibotiaceae (Smith et al., 2006)。

### 2.4 水龙骨科(polypods)的早期成员

水龙骨科是核心薄囊蕨类的主要成员, 不仅在

物种数量上占绝对优势, 而且在进化水平上也处于演化的顶级地位。本研究揭示的水龙骨科不同成员之间的系统关系大体上同已有分子系统学的研究结果一致(Pryer et al., 2004; Schuettpelz & Pryer, 2007), 其中鳞始蕨类、碗蕨类和凤尾蕨类是水龙骨科的原始成员。

碗蕨科的概念和分类范畴在不同的学者之间存在很大争议, 其组成属从9个(秦仁昌, 1978; 吴兆洪, 秦仁昌, 1991)到16个不等(Kramer & Green, 1990), 后者的碗蕨科(即广义碗蕨科)实际上包括了秦仁昌系统的姬蕨科Hypolepidaceae、鳞始蕨科Lindsaeaceae、稀子蕨科Monachosoraceae和凤尾蕨科。Wolf等(1994)和Wolf(1995)基于DNA序列分析认为广义碗蕨科(Kramer & Green, 1990)是一个多系类群, 其科的概念需要重新定义, 而且碗蕨属*Dennstaedtia* Bernh.也非单系类群。在本文的分析中, 稀子蕨属*Monachosorum* Kunze、姬蕨属*Hypolepis* Bernh.、蕨属*Pteridium* Scopoli、栗蕨属*Histiopteris* (Agardh) J. Sm.、曲轴蕨属*Paesia* St. Hilaire、鳞盖蕨属*Microlepia* C. Presl和碗蕨属聚为一支, 其中曲轴蕨属同栗蕨属的关系更为近缘, 而鳞盖蕨属和碗蕨属构成一强支持的单系群。因此, 综合本研究构建的系统演化关系以及Wolf等(1994)和Wolf(1995)的研究结果, 从避免非单系类群的角度出发, 建议将上述类群全部包括在一个较为广义的碗蕨科(图1, 2: A)。

鳞始蕨科(秦仁昌, 1978)是一个热带亚热带分布的类群, 共6属, 中国产3属, 在系统关系上同碗蕨类植物近缘。在我们构建的*rbcL*系统树上(图1, 2: A), 鳞始蕨属*Lindsaea* Dryand. ex Sm.同乌蕨属*Sphenomeris* Fée构成一强支持的单系类群, 而达边蕨属*Tapeinidium* (C. Presl) C. Chr.自成一支且同鳞始蕨属和乌蕨属关系甚远, 因此鳞始蕨科的单系性没有得到支持。本文的研究结果支持Wolf(1995)将达边蕨属从鳞始蕨科分出的观点, 不支持Smith等(2006)以及Schuettpelz和Pryer(2007)依然将其归入鳞始蕨科的做法。

凤尾蕨类是一个古老且类群多样的蕨类植物, 有着非常丰富的物种多样性和形态性状多样性, 并且在自然界占据相当宽泛的生态位。凤尾蕨类植物的科属概念和类群划分一直是长期困扰分类学家的一个难题, 至今尚存在较大争议。根据秦仁昌的

分类学处理(秦仁昌, 1978), 铁线蕨类、书带蕨类、车前蕨类、卤蕨类、水蕨类、中国蕨类、裸子蕨类和凤尾蕨类(狭义)关系近缘但彼此独立, 因此全部给予科的分类等级, 然而这些类群均被国外的分类学家(Kramer & Green, 1990)作为广义凤尾蕨科成员。在本文构建的*rbcL*系统树上, 所有上述类群构成一强烈支持的单系类群, 其中凤了蕨属*Coniogramme* Fée和珠蕨属*Cryptogramma* R. Brown为其他成员的姊妹群。秦仁昌定义的中国蕨科Sinopteridaceae、裸子蕨科Hemionitidaceae和凤尾蕨科的单系性均没有得到支持(图1, 2: A)。因此, 本文*rbcL*序列证据支持Smith等(2006)和Schuettpelz等(2007)的凤尾蕨科概念, 即将上述所有凤尾蕨类及其近缘类群归入一个广义凤尾蕨科。在我们构建的系统树中, 凤尾蕨科可以划分为以下5个单系类群: 类群1包括凤了蕨属和珠蕨属; 类群2包括黑心蕨属*Doryopteris* J. Sm.、旱蕨属*Pellaea* Link.、泽泻蕨属*Hemionitis* L.、中国蕨属*Sinopteris* C. Chr. & Ching.、碎米蕨属*Cheilosoria* Trev.、粉背蕨属*Aleuritopteris* Fée、隐囊蕨属*Notholaena* R. Brown和金毛裸蕨属*Paragymnopteris* K. H. Shing; 类群3包括金粉蕨属*Onychium* Kaulf.、翠蕨属*Anogramma* Link.、粉叶蕨属*Pityrogramma* Link.、竹叶蕨属*Taenitis* Willd.和凤尾蕨属*Pteris* L.; 类群4包括卤蕨属*Acrostichum* L.和水蕨属*Ceratopteris* Brongn.; 类群5包括铁线蕨属*Adiantum* L.、书带蕨属*Vittaria* Sm.和车前蕨属*Antrophyum* Kaulf., 其中前4个类群的单系性均得到强烈的自展支持, 而类群5的支持率虽然较低, 但是该分支一直稳定地出现在我们构建的系统树中。本研究揭示的上述5个单系群分别对应于Schuettpelz等(2007)在凤尾蕨科下划分的珠蕨类、碎米蕨类、凤尾蕨类、水蕨类和铁线蕨类5个大类群。关于凤尾蕨类内部不同类群之间的系统关系, 已经开展的分子系统学研究有: 碎米蕨类(Gastony & Rollo, 1995; Zhang et al., 2007)、珠蕨类(Zhang et al., 2005)、书带蕨类(Crane et al., 1995; Crane, 1997)和竹叶蕨类(Nakazato & Gastony, 2003; Sánchez-Baracaldo, 2004)。

## 2.5 真水龙骨科(eupolypods)的系统关系

处于蕨类植物演化顶级地位的类群有铁角蕨类、蹄盖蕨类、金星蕨类、乌毛蕨类、球子蕨类、鳞毛蕨类、肾蕨类、藤蕨类、叉蕨类、条蕨类、骨

碎补类和水龙骨科(包括禾叶蕨类), 它们统称为真水龙骨科(Schneider et al., 2004b; Smith et al., 2006; Schuettpelz & Pryer, 2007)。真水龙骨科又可以进一步分成两大类: 真水龙骨科I和真水龙骨科II (Schneider et al., 2004b; Schuettpelz & Pryer, 2007), 前者包括鳞毛蕨类、肾蕨类、藤蕨类、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。这种划分方法不仅得到DNA分子证据的支持(Schneider et al., 2004b; Schuettpelz & Pryer, 2007), 而且同叶柄维管束的特征相吻合。真水龙骨科I的叶柄通常具有3条或3条以上的维管束(有少数例外情况), 而真水龙骨科II的叶柄只有2条维管束(除乌毛蕨类有3条或3条以上)。从演化的次序来看, 真水龙骨科在鳞始蕨类、碗蕨类和凤尾蕨类(包括书带蕨类)之后由薄囊蕨类主干分化而出(图1, 2: A, B)。

**2.5.1 真水龙骨科II的系统关系** 铁角蕨科 Aspleniaceae的分子系统学研究支持该科为一自然的单系类群(Murakami et al., 1999; Schneider et al., 2004a)。在*rbcL*系统树上(图1, 2: A), 铁角蕨科的所有成员构成一强支持的单系类群, 其中细辛蕨属 *Boniniella* Hayata为其他成员的姊妹群, 过山蕨属 *Camptosorus* Link次之。其他有关铁角蕨类的分子系统学研究见van den Heede等(2003)和Shepherd等(2008)。金星蕨科Thelypteridaceae的单系性得到本文*rbcL*序列以及Smith和Cranfill (2002)研究*rbcL*和*rps4*基因的支持, 科下分为两支: 卵果蕨类 phegopteroid和金星蕨类thelypteroid (包括毛蕨类)。同时, 本文的结果以及Smith和Cranfill (2002)的研究均清晰地表明金星蕨科同蹄盖蕨类、岩蕨类、乌毛蕨类和球子蕨类构成的陆生蕨类系统关系最近, 因此否定了金星蕨科同桫欏科(Holtum, 1971)或者铁角蕨科(Pichi Sermolli, 1977)近缘的观点。

蹄盖蕨类植物叶片同型或近同型, 叶柄基部有两条维管束, 后向上融合成U字形。长期以来, 蹄盖蕨类的分类等级、系统位置及属间界限一直是困扰蕨类学家的一个难点, 至今仍然存在争议。Pichi Sermolli (1977)和秦仁昌(1978)支持蹄盖蕨类作为一个独立的科, Tryon和Tryon (1982)以及Kramer和Green (1990)则把蹄盖蕨类置于广义鳞毛蕨科, 分别处理为蹄盖蕨族或者蹄盖蕨亚科蹄盖蕨族, 而在

最新的世界蕨类系统中, Smith等(2006)将蹄盖蕨类连同岩蕨属 *Woodsia* R. Brown和膀胱蕨属 *Protowoodsia* Ching (秦仁昌的岩蕨科Woodsiaceae)一起作为岩蕨科成员。在本文的分析中, 一方面蹄盖蕨类同鳞毛蕨类植物分别位于真水龙骨科II和真水龙骨科I两个大支, 另一方面其成员分别聚为3个较强支持的单系群, 且分别位于真水龙骨科II内部的不同分支上, 因此目前不支持蹄盖蕨科(秦仁昌, 1978)的单系性, 而且蹄盖蕨类同鳞毛蕨类的关系较远。与此同时, 岩蕨属和膀胱蕨属构成一强烈支持的单系类群, 即秦仁昌定义的岩蕨科是一个自然的单系类群, 但是岩蕨属和膀胱蕨属并没有与蹄盖蕨类植物聚在一起(图1, 2: B), 因此也不支持Smith等(2006)对岩蕨科的定义, 该观点同最近Schuettpelz和Pryer (2007)基于3个基因分析的结果一致。虽然王玛丽等(2003)和Sano等(2000)曾就蹄盖蕨类植物的科下划分和属间关系进行了探讨, 但是蹄盖蕨科仍然需要进一步的界定和划分, 以确保该科的单系性。

关于球子蕨类植物的分类等级, 蕨类学家的处理方式亦不相同。秦仁昌(1978)把球子蕨类作为一个独立的科(球子蕨科Onocleaceae), 而国外学者(Tryon & Tryon, 1982; Kramer & Green, 1990)则把该类植物置于广义鳞毛蕨科。Gastony和Ungerer (1997)基于形态学性状和*rbcL*序列对球子蕨类的研究支持该群植物的单系性, 澄清了该类植物内部的系统关系, 并建议成立一新属: 东方荚果蕨属 *Pentarhizidium* Hayata。本研究也支持球子蕨科的单系性, 且该科同乌毛蕨科Blechnaceae互为姊妹群(图1, 2: B)。

在本文构建的*rbcL*系统树上, 乌毛蕨科为一单系科, 其成员聚为两支, 一支由崇澍蕨属 *Chieniopteris* Ching和狗脊蕨属 *Woodwardia* Sm.组成, 另一支由扫把蕨属 *Diploblechnum* Hayata、乌毛蕨属 *Blechnum* L.、苏铁蕨属 *Brainea* J. Sm.和光叶藤蕨属 *Stenochlaena* J. Sm.组成。关于乌毛蕨科植物属的划分以及属间关系目前还存在较大争议, 且其主要成员——乌毛蕨属也非单系类群(Nakahira, 2000; Cranfill, 2001; Cranfill & Kato, 2003)。光叶藤蕨属是分布于旧大陆热带和暖温带地区的一类植物, 曾分别被作为单型科(光叶藤蕨科 *Stenochlaenaceae*)(秦仁昌, 1978)或者乌毛蕨科成员处理(Pichi Sermolli,

1977; Kramer & Green, 1990)。本文以及Schuettpelez和Pryer (2007)的研究均支持光叶藤蕨属为乌毛蕨科成员。

**2.5.2 真水龙骨科的系统关系** 水龙骨科(包括禾叶蕨类)、条蕨类、骨碎补类、叉蕨类、藤蕨类和鳞毛蕨类具有最近共同祖先, 它们共同构成真水龙骨科I (Schneider et al., 2004b; Smith et al., 2006)。在形态特征上, 该群植物的叶柄具有3条或3条以上的维管束(仅有个别情况维管束为1条或者2条)。

鳞毛蕨类是蕨类植物中一个非常复杂的类群, 类群数量多且分类难度大, 其分类范畴、科属划分以及主要类群间的系统关系一直是蕨类分类学研究中的一个难点(Liu et al., 2007)。鳞毛蕨类的分类学争议主要集中在对该科分类学范畴的界定、与近缘类群的关系以及对较多特有属种分类等级的不同处理(Liu et al., 2007)。李春香和陆树刚(2006)和Liu等(2007)就鳞毛蕨科的范畴以及同近缘类群间的系统关系分别进行了分子系统学研究。其中, Liu等(2007)通过对鳞毛蕨类植物较为广泛和密集类群取样和两个叶绿体基因(*rbcL*和*atpB*)的分析认为, 国外分类学家(Tryon & Tryon, 1982; Kramer & Green, 1990)定义的广义鳞毛蕨科不是单系类群, 真正的鳞毛蕨科植物不仅包括秦仁昌定义的鳞毛蕨科成员(拟贯众属除外), 还包括其分类系统中的球盖蕨科、实蕨科Bolbitidaceae、舌蕨科、叉蕨科4个属(接受轴鳞蕨属为一个独立的属)以及藤蕨科的网藤蕨属*Lomagramma* J. Sm.; 进而, 重新界定的鳞毛蕨科分为4个大的演化支系, 即耳蕨类、鳞毛蕨类、肋毛蕨类和舌蕨类。近年来在鳞毛蕨科开展的其他关于其近缘属间、属下种间以及谱系地理学研究有: 耳蕨类植物(Little & Barrington, 2003; 李春香等, 2004; Lu et al., 2005, 2007; Li et al., 2008)、鳞毛蕨属*Dryopteris* Adans. (Geiger & Ranker, 2005; Li & Lu, 2006)和舌蕨属*Elaphoglossum* J. Sm. (Rouhan et al., 2004; Skog et al., 2004)。

在中国蕨类分类系统中, 实蕨科、舌蕨科和藤蕨科为3个不同的科, 但是在本研究中上述3个科的成员均嵌套在鳞毛蕨类植物内部, 其中藤蕨科的藤蕨属*Lomariopsis* Fée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独立的一支, 而后者则嵌套在鳞毛蕨类成员内部, 并且同舌蕨属-实蕨属*Bolbitis* Schott形成近缘类群。拟贯众属

同藤蕨属的姊妹群关系在以往分类学研究中从未被提及, 只在近期基于DNA序列证据的分子系统学研究中被发现和证实(Liu et al., 2007; Schuettpelez & Pryer, 2007)。

根据Smith等(2006)在最新蕨类分类系统中对藤蕨科的界定, 新定义的藤蕨科包括拟贯众属、藤蕨属和肾蕨属*Nephrolepis* Schott, 而羽片具关节为上述3类植物的共同特征。在本文的*rbcL*分析中, 肾蕨属虽然同拟贯众属和藤蕨属聚为一支(图1, 2: B), 但是自展支持率很低, 而且Liu等(2007)以及Schuettpelez和Pryer (2007)的研究也存在同样的现象。有鉴于此, 本文目前更倾向于接受肾蕨属为一独立的科(肾蕨科Nephrolepidaceae), 其确切的系统位置和分类等级有待开展更深入的工作。

肿足蕨属*Hypodematum* Kunze是一个在分类处理上争议颇多的属。由于在形态特征上兼具蹄盖蕨类、金星蕨类以及鳞毛蕨类植物的一些共同特征, 因此肿足蕨属曾分别被作为蹄盖蕨科(Pichi Sermolli, 1977)、金星蕨科(秦仁昌, 1963)或鳞毛蕨科(Tryon & Tryon, 1982; Kramer & Green, 1990)成员, 后来秦仁昌(1975)将其提升为一个独立的科级分类单位。在最新世界蕨类分类系统中, Smith等(2006)建议将肿足蕨属连同与其近缘的大膜盖蕨属*Leucostegia* C. Presl暂时置于鳞毛蕨科, 同时指出两者的系统位置有待进一步的商榷。Liu等(2007)支持肿足蕨属和大膜盖蕨属的近缘关系, 但认为两者同鳞毛蕨科的关系较远, 因此建议两者从鳞毛蕨科分出, 其确切的分类等级和系统位置仍需进一步的确定。

叉蕨类植物是一个泛热带分布的类群, 对该群植物的分类学争议主要在于其分类等级、同鳞毛蕨科的界限以及科下属间关系(刘红梅等, 2007)。刘红梅等(2007)利用叶绿体*rbcL*和*atpB*基因对叉蕨类植物进行的系统发育重建显示, 传统定义的叉蕨科(秦仁昌, 1978)不是单系类群, 肋毛蕨属、轴鳞蕨属(为秦仁昌系统肋毛蕨属成员)、黄腺羽蕨属*Pleocnemia* C. Presl和节毛蕨属*Lastreopsis* Ching均嵌套在鳞毛蕨科内部, 而叉蕨科其余的5个属连同爬树蕨属*Arthropteris* J. Sm.构成另外一较强支持的单系类群, 因此支持将上述4个传统叉蕨植物属从叉蕨科移出作为鳞毛蕨科成员, 从而接受一个单系的狭义叉蕨科。在传统的分类处理中, 爬树蕨属为

条蕨科Oleandraceae (Kramer & Green, 1990)或者肾蕨科成员(秦仁昌, 1978), 但是分子证据(Tsutsumi & Kato, 2006; 刘红梅等, 2007)支持该属为叉蕨科成员。

在本文的*rbcL*系统树上, 骨碎补科的大膜盖蕨属同肿足蕨属形成姊妹群, 而其他的两个属: 骨碎补属*Davallia* Sm.和钻毛蕨属*Davallodes* Copel.则构成另外一个强支持的单系类群, 两者继条蕨属*Oleandra* Cav.之后由薄囊蕨类主干分化出来。Tsutsumi和Kato (2005, 2006)以及Tsutsumi等(2008)对骨碎补类植物的一系列分子系统学研究显示小膜盖蕨属*Araiostegia* Copel. (本文未包括)、骨碎补属、钻毛蕨属、阴石蕨属*Humata* Cav. (本文未包括)和*Scyphularia* Fée (中国不产)均非单系类群, 因此还需要对这一类植物开展更深入的研究和分类学修订工作。

现存水龙骨科(狭义)是蕨类植物演化的顶级阶段, 也是蕨类植物最后演化出来的一支。水龙骨科植物世界分布, 但是以热带美洲和亚洲东南部为两大分布中心。在本文的系统发育分析中, 秦仁昌定义的槲蕨科Drynariaceae和禾叶蕨科Grammitidaceae的单系性均得到强烈的自展支持, 但水龙骨科Polypodiaceae是一个多系类群, 其成员属分别同雨蕨科Gymnogrammitidaceae、鹿角蕨科Platyneriaceae和睫毛蕨科Pleurosoriopsidaceae聚在一起形成近缘类群。同时, 上述所有类群构成一个大的单系群, 并得到强烈的自展支持(99% MLBS), 剑蕨属*Loxogramme* (Blume) C. Presl (剑蕨科Loxogramma-ceae)为其姊妹类群。对于这一大类植物如何进行科属界定, 可以有两种处理方法: 一种方法是按照秦仁昌(1978)的观点接受较多的小型科, 如支持禾叶蕨科、槲蕨科、鹿角蕨科、雨蕨科和睫毛蕨科成立, 但是水龙骨科要进行拆分组合, 其成员属: 节肢蕨属*Arthromeris* (T. Moore) J. Sm.、修蕨属*Selliguea* Bory (同雨蕨属*Gymnogrammitis* Griff.近缘)、石韦属*Pyrrosia* Mirbel (同鹿角蕨属*Platynerium* Desv.近缘)和多足蕨属*Polypodium* L. (同睫毛蕨属*Pleurosoriopsis* Fomin近缘)应该从水龙骨科分出, 从而接受一个单系的狭义水龙骨科。另一种方法是将上述所有类群归入一个广义水龙骨科, 即Schneider等(2004c)和Smith等(2006)的处理方式。有鉴于Smith等(2006)在世界蕨类分类系统中对水龙骨科的界定, 同时也

为了避免成立较多的单型科(如雨蕨科、睫毛蕨科和鹿角蕨科等), 本文暂接受广义水龙骨科概念, 但是对于这一大类植物如何进行最终的科属划分仍然有待更多研究的开展。关于水龙骨科植物的系统演化、谱系地理学和生理生态演化的研究以Haufler和Schneider等人为代表发表了一系列的研究论文(Haufler et al., 2003; Schneider et al., 2004c, 2006a, b; Ranker et al., 2004; Janssen & Schneider, 2005; Kreier & Schneider, 2006)。

睫毛蕨属是一个东亚特有属, 其形态特殊, 系统位置孤立。在早期的分类系统中, 该属曾分别被作为裸子蕨科(Holttum, 1973)、铁角蕨科(Löve et al., 1977)、禾叶蕨科(Tryon & Tryon, 1982)或者凤尾蕨科(Copeland, 1947; Kramer & Green, 1990)的成员, 亦有支持其作为一个独立的科, 即睫毛蕨科(Kurita & Ikebe, 1977; 秦仁昌, 1978)。Hasebe等(1995)基于*rbcL*基因的分析支持睫毛蕨属同水龙骨科的近缘关系, 尤其是同多足蕨属形成姊妹群。另外一个颇有争议的类群是雨蕨属, 该属由于同骨碎补类植物的叶片分裂式样相似, 因此通常被认为是骨碎补科成员(Pichi Sermolli, 1977; Kramer & Green, 1990; Nooteboom, 1992)。1978年, 秦仁昌把雨蕨属独立成科(雨蕨科), 作者同时强调把雨蕨属置于骨碎补科是错误的, 其真正的近缘类群应该是水龙骨科。分子系统学研究(Schneider, 2002b)支持雨蕨属为水龙骨科成员, 其近缘类群为节肢蕨属和修蕨属。

### 3 总结

1978年, 秦仁昌根据自己毕生对蕨类植物的研究和知识积累提出了中国蕨类植物分类系统, 极大地推动了国内蕨类植物学的进步, 对整个世界蕨类植物学的发展作出了不可磨灭的贡献。然而, 随着多种学科手段的应用尤其是近年来分子系统学的发展, 有必要对传统蕨类分类学的一些观点进行重新认识和探讨。本文希望能把目前蕨类分子系统学的最新研究成果及时反映到分类系统中, 以期对秦仁昌系统进行必要的补充和完善, 使该系统能够更好地为蕨类植物其他方面的研究所利用。

在Smith等(2006)的最新世界蕨类植物分类系统的基础上, 我们也试图列出一个完整的中国石松类和蕨类植物的科级分类系统框架(本系统同中国

表1 本文中国石松类和蕨类植物分类系统同秦仁昌分类系统科以上分类等级比较  
**Table 1** Comparison of classification system for the Chinese lycopods and ferns in this study and Ching (1978)

秦仁昌系统(1978)			本文分类系统		
纲Class	目Order	科Family	科Family	目Order	纲Class
	石松目Lycopodiales	石杉科Huperiaceae	石松科Lycopodiaceae	石松目Lycopodiales	石松纲Lycopodiopsida
		石松科Lycopodiaceae			
	卷柏目Selaginellales	卷柏科Selaginellaceae	卷柏科Selaginellaceae	卷柏目Selaginellales	
	水韭目Isoëtales	水韭科Isoëtaceae	水韭科Isoëtaceae	水韭目Isoëtales	
	木贼目Equisetales	木贼科Equisetaceae	木贼科Equisetaceae	木贼目Equisetales	木贼纲Equisetopsida
	松叶蕨目Psilotales	松叶蕨科Psilotaceae	松叶蕨科Psilotaceae	松叶蕨目Psilotales	松叶蕨纲Psilotopsida
厚囊蕨纲Eusporangiopsida	瓶尔小草目Ophioglossales	瓶尔小草科Ophioglossaceae	瓶尔小草科Ophioglossaceae	瓶尔小草目Ophioglossales	
		七指蕨科Helminthostachyaceae			
		阴地蕨科Botrychiaceae			
	观音座莲目Marattiales	合囊蕨科Marattiaceae	合囊蕨科Marattiaceae	合囊蕨目Marattiales	合囊蕨纲Marattiopsida
		观音座莲科Angiopteridaceae			
		天星蕨科Christenseniaceae			
原始薄囊蕨纲Protileptosporangiopsida	紫萁目Osmundales	紫萁科Osmundaceae	紫萁科Osmundaceae	紫萁目Osmundales	水龙骨纲Polypodiopsida
薄囊蕨纲Leptosporangiopsida (真蕨目Filicales)	水龙骨目Polypodiales	膜蕨科Hymenophyllaceae	膜蕨科Hymenophyllaceae	膜蕨目Hymenophyllales	
		里白科Gleicheniaceae	里白科Gleicheniaceae	里白目Gleicheniales	
		双扇蕨科Dipteridaceae	双扇蕨科Dipteridaceae		
		燕尾蕨科Cheiropleuriaceae			
		海金沙科Lygodiaceae	海金沙科Lygodiaceae	莎草蕨目Schizaeales	
		莎草蕨科Schizaeaceae	莎草蕨科Schizaeaceae		
		瘤足蕨科Plagiogyriaceae	瘤足蕨科Plagiogyriaceae	桫欏目Cyatheales	
		蚌壳蕨科Dicksoniaceae	蚌壳蕨科Dicksoniaceae*		
		金毛狗科Cibotiaceae	金毛狗科Cibotiaceae		
		桫欏科Cyatheaceae	桫欏科Cyatheaceae		
		鳞始蕨科Lindsaeaceae	鳞始蕨科Lindsaeaceae	水龙骨目Polypodiales	
		碗蕨科Dennstaedtiaceae	碗蕨科Dennstaedtiaceae		
		稀子蕨科Monachosoraceae			
		姬蕨科Hypolepidaceae			
		蕨科Pteridiaceae			
		凤尾蕨科Pteridaceae	凤尾蕨科Pteridaceae		
		竹叶蕨科Taenitidaceae			
		卤蕨科Acrostichaceae			
		中国蕨科Sinopteridaceae			
		铁线蕨科Adiantaceae			
		水蕨科Parkeriaceae			

表1 (续) Table 1 (continued)

秦仁昌系统(1978)		本文分类系统	
	裸子蕨科 Hemionitidaceae		
	车前蕨科Antrophyaceae		
	书带蕨科Vittariaceae		
	<b>铁角蕨科Aspleniaceae</b>	<b>铁角蕨科Aspleniaceae</b>	
	<b>岩蕨科Woodsiaceae</b>	<b>岩蕨科Woodsiaceae</b>	
	蹄盖蕨科Athyraceae		
	金星蕨科 <b>Thelypteridaceae</b>	金星蕨科 <b>Thelypteridaceae</b>	
	乌毛蕨科Blechnaceae	乌毛蕨科Blechnaceae	
	光叶藤蕨科 Stenochlaenaceae		
	球子蕨科Onocleaceae	球子蕨科Onocleaceae	
	鳞毛蕨科 <b>Dryopteridaceae</b>	鳞毛蕨科 <b>Dryopteridaceae</b>	
	实蕨科Bolbitidaceae		
	舌蕨科Elaphoglossaceae		
	球盖蕨科Peranemaceae		
	藤蕨科 <b>Lomariopsidaceae</b>	藤蕨科 <b>Lomariopsidaceae</b>	
	肾蕨科 <b>Nephrolepidaceae</b>	肾蕨科 <b>Nephrolepidaceae</b>	
	叉蕨科Tectariaceae	叉蕨科Tectariaceae	
	条蕨科Oleandraceae	条蕨科Oleandraceae	
	骨碎补科Davalliaceae	骨碎补科Davalliaceae	
	水龙骨科 <b>Polypodiaceae</b>	水龙骨科 <b>Polypodiaceae</b>	
	雨蕨科 Gymnogrammitidaceae		
	睫毛蕨科 Pleurosoriopsidaceae		
	榭蕨科Drynariaceae		
	鹿角蕨科Platyneriaceae		
	禾叶蕨科 Grammitidaceae		
	剑蕨科 <b>Loxogrammaceae</b>	剑蕨科 <b>Loxogrammaceae</b>	
	肿足蕨科 Hypodematiaceae	待处理Unresolved	
蘋目 Marsileales	<b>蘋科Marsileaceae</b>	<b>蘋科Marsileaceae</b>	槐叶蘋目 Salviniales
槐叶蘋目 Salviniales	槐叶蘋科Salviniaceae	槐叶蘋科Salviniaceae	
	满江红科Azollaceae		

\* 所示的蚌壳蕨科Dicksoniaceae中国不产, 但是为了显示其成员在两个分类系统中的变化, 在本系统中一并列出; 为两个分类系统均接受的科名以粗体显示。

\* Dicksoniaceae was listed in the present paper in order to show its difference between two classification systems though it is not occurred in China. Families accepted in both systems were in bold.

蕨类分类系统的比较见下文所列名录和表1)。同时, 我们也认识到, 该分类系统中的一些科显得过于庞大(如水龙骨科和凤尾蕨科), 在分类应用上可能会产生一些实际问题, 但是任何系统都不可能是唯一

不变的, 该系统同样如此。一个完整的中国蕨类植物分类系统, 特别是对属一级的分类, 有待开展大量的形态学、解剖学、孢粉学、细胞学和分子系统学等方面的综合研究。

## 中国石松类植物分类系统

门: 维管植物门Tracheophyta  
 亚门: 石松亚门Lycophytina  
 次门: 石松次门Lycophytes  
 纲: 石松纲Lycopodiopsida  
 目: 石松目Lycopodiales  
 科: 石松科Lycopodiaceae  
 目: 水韭目Isoëtiales  
 科: 水韭科Isoëtaceae  
 目: 卷柏目Selaginellales  
 科: 卷柏科Selaginellaceae

## 中国蕨类植物分类系统

门: 维管植物门Tracheophyta  
 亚门: 真叶植物亚门Euphyllophytina  
 次门: 蕨类次门Monilophytes  
 纲: 松叶蕨纲Psilotopsida  
 目: 瓶尔小草目Ophioglossales  
 科: 瓶尔小草科Ophioglossaceae  
 目: 松叶蕨目Psilotales  
 科: 松叶蕨科Psilotaceae  
 纲: 木贼纲Equisetopsida  
 目: 木贼目Equisetales  
 科: 木贼科Equisetaceae  
 纲: 合囊蕨纲Marattiopsida  
 目: 合囊蕨目Marattiales  
 科: 合囊蕨科Marattiaceae  
 纲: 水龙骨科Polypodiopsida  
 目: 紫萁目Osmundales  
 科: 紫萁科Osmundaceae  
 目: 膜蕨目Hymenophyllales  
 科: 膜蕨科Hymenophyllaceae  
 目: 里白目Gleicheniales  
 科: 1) 里白科Gleicheniaceae  
       2) 双扇蕨科Dipteridaceae  
 目: 莎草蕨目Schizaeales  
 科: 1) 海金沙科Lygodiaceae  
       2) 莎草蕨科Schizaeaceae  
 目: 槐叶蘋目Salviniales  
 科: 1) 蘋科Marsileaceae  
       2) 槐叶蘋科Salviniaceae  
 目: 桫欏目Cyatheaales  
 科: 1) 瘤足蕨科Plagiogyriaceae  
       2) 金毛狗科Cibotiaceae  
       3) 桫欏科Cyatheaceae  
 目: 水龙骨科Polypodiales  
 科: 1) 鳞始蕨科Lindsaeaceae  
       2) 碗蕨科Dennstaedtiaceae  
       3) 凤尾蕨科Pteridaceae  
       4) 铁角蕨科Aspleniaceae  
       5) 岩蕨科Woodsiaceae  
       6) 金星蕨科Thelypteridaceae  
       7) 乌毛蕨科Blechnaceae  
       8) 球子蕨科Onocleaceae  
       9) 鳞毛蕨科Dryopteridaceae

10) 藤蕨科Lomariopsidaceae  
 11) 肾蕨科Nephrolepidaceae  
 12) 叉蕨科Tectariaceae  
 13) 条蕨科Oleandraceae  
 14) 骨碎补科Davalliaceae  
 15) 水龙骨科Polypodiaceae  
 16) 剑蕨科Loxogrammeaceae

## 待处理的分类群

1) 蹄盖蕨科Athryiaceae  
 2) 肿足蕨属*Hypodematum* Kunze和大膜盖蕨属*Leucostegia* C. Presl

致谢 中国科学院植物研究所陈之端研究员和美国密西根大学的仇寅龙博士在文章的立题、成文和修改过程中给予了很大帮助, 在此深表谢忱! 本研究得到中国科学院知识创新方向性项目(KSCX2-YW-R-136)、国家自然科学基金项目(30228004、30470139和30770166)、香港王宽诚教育基金和中国博士后科学基金(20080430259)赞助, 特此致谢。

## 参考文献

- Bierhorst DW. 1971. Morphology of vascular plants. New York: Macmillan.  
 Bower FO. 1923–1928. The ferns (Filicales). Vols. I–III. London: Cambridge University Press.  
 Bremer K. 1985. Summary of green plant phylogeny and classification. *Cladistics* 1: 369–385.  
 Chang Y-L (张玉龙), Xi Y-Z (席以珍), Zhang C-T (张金谈), Gao G-Z (高桂珍), Du N-Q (杜乃秋), Sun X-J (孙湘君), Kong Z-C (孔昭宸). 1976. Spore pteridophytorum sinicorum (中国蕨类植物孢子形态). Beijing: Science Press.  
 Ching RC. 1940. On natural classification of the "Polypodiaceae". *Sunyatsenia* 5: 201–268.  
 Ching R-C (秦仁昌). 1963. A reclassification of the family Thelypteridaceae from the mainland of Asia. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 8: 289–335.  
 Ching R-C (秦仁昌). 1975. Two new fern families. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 13 (1): 96–98.  
 Ching R-C (秦仁昌). 1978. The Chinese fern families and genera: systematic arrangement and historical origin. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 16 (3): 1–19; 16 (4): 16–37.  
 Copeland EB. 1947. Genera filicum. In: Verdoorn F ed. *Annales cryptogamici et phytopathologici*. Vol. 5. "The genera of ferns." Massachusetts: The Chronica Botanica Company. 100–154.  
 Crane EH. 1997. A revised circumscription of the genera of the fern family Vittariaceae. *Systematic Botany* 22: 509–517.  
 Crane EH, Farrar DR, Wendel JF. 1995. Phylogeny of the Vittariaceae: convergent simplification leads to a polyphyletic *Vittaria*. *American Fern Journal* 85: 283–305.



- Cranfill RB. 2001. Phylogenetic studies in the Polypodiales (Pteridophyta) with an emphasis on the family Blechnaceae. Ph.D. Dissertation. Berkeley, CA: University of California.
- Cranfill R, Kato M. 2003. Phylogenetics, biogeography, and classification of the woodwardioid ferns (Blechnaceae). In: Chandra S, Srivastava M eds. Pteridology in the new millennium. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 25–48.
- Des Marais DL, Smith AR, Britton DM, Pryer KM. 2003. Phylogenetic relationships and evolution of extant horsetails, *Equisetum*, based on chloroplast DNA sequence data (*rbcL* and *trnL-F*). International Journal of Plant Sciences 164: 737–751.
- Dubuisson J-Y, 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. International Journal of Plant Sciences 164: 753–761.
- Ebihara A, Dubuisson J-Y, Iwatsuki K, Hennequin S, Ito M. 2006. A taxonomic revision of Hymenophyllaceae. Blumea 51: 221–280.
- Ebihara A, Hennequin S, Iwatsuki K, Bostock PD, Matsumoto S, Jaman R, Dubuisson J-Y, Ito M. 2004. Polyphyletic origin of *Microtrichomanes* (Prantl) Copel. (Hymenophyllaceae), with a revision of the species. Taxon 53: 935–948.
- 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 Phytotaxonomica et Geobotanica 53: 35–49.
- Gastony GJ, Rollo DR. 1995. Phylogeny and generic circumscriptions of cheilanthoid ferns (Pteridaceae: Cheilanthoideae) inferred from *rbcL* nucleotide sequences. American Fern Journal 85: 341–360.
- Gastony GJ, Ungerer MC. 1997. Molecular systematic and a revised taxonomy of the onocleoid ferns (Dryopteridaceae: Onocleaceae). American Journal of Botany 84: 840–849.
- Geiger JMO, Ranker TA. 2005. Molecular phylogenetics and historical biogeography of Hawaiian *Dryopteris* (Dryopteridaceae). Molecular Phylogenetics and Evolution 3: 392–407.
- Guillon JM. 2004. Phylogeny of horsetails (*Equisetum*) based on the chloroplast *rps4* gene and adjacent noncoding sequences. Systematic Biology 29: 251–259.
- Guillon JM. 2007. Molecular phylogeny of horsetails (*Equisetum*) including chloroplast *atpB* sequences. Journal of Plant Research 120: 569–574.
- Hasebe M, Omori T, Nakazawa M, Sano T, Kato M, Iwatsuki K. 1994. *rbcL* gene sequences provide for the evolutionary lineages of leptosporangiate ferns. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 91: 5730–5734.
- Hasebe M, Wolf PG, Pryer KM, Ueda K, Ito M, Sano R, Gastony GJ, Yokoyama J, Manhart JR, Murakami N, Crane EH, Haufler CH, Hauk WD. 1995. Fern phylogeny based on *rbcL* nucleotide sequences. American Fern Journal 85: 134–181.
- 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. Systematic Botany 28: 217–227.
- Hauk WD, Parks CR, Chase MW. 2003. Phylogenetic studies of Ophioglossaceae: evidence from *rbcL* and *trnL-F* plastid DNA sequences and morphology. Molecular Phylogenetics and Evolution 28: 131–151.
- Hauke RL. 1963. A taxonomical monograph of the genus *Equisetum* subgenus *Hippochaete*. Behefte zur Nova Hedwigia 8: 1–123.
- Hauke RL. 1978. A taxonomic monograph of *Equisetum* subgenus *Equisetum*. Nova Hedwigia 30: 385–455.
- Hennequin S, Ebihara A, Ito M, Iwatsuki K, Dubuisson J-Y. 2003. Molecular systematic of the fern genus *Hymenophyllum* s.l. (Hymenophyllaceae) based on chloroplast coding and noncoding regions. Molecular Phylogenetics and Evolution 27: 283–301.
- Hennequin S, Ebihara A, Ito M, Iwatsuki K, Dubuisson J-Y. 2006a. New insights into the phylogeny of the genus *Hymenophyllum* s.l. (Hymenophyllaceae): revealing the polyphyly of *Mecodium*. Systematic Botany 31: 271–284.
- Hennequin S, Ebihara A, Ito M, Iwatsuki K, Dubuisson J-Y. 2006b. Phylogenetic systematics and evolution of the genus *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae: Pteridophyta). Fern Gazette 17: 247–257.
- Hiesel R, Haeseler VA, Brennicke A. 1994. Plant mitochondrial nucleic acid sequences as a tool for phylogenetic analysis. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 91: 634–638.
- Holttum RE. 1971. Studies in the family Thelypteridaceae III. A new system of genera in the Old World. Blumea 19: 2–52.
- Holttum RE. 1973. Posing the problem. In: Jermy AC, Crabbe JA, Thomas BA eds. The phylogeny and classification of the ferns. Botanical Journal of the Linnean Society 67 (Suppl. 1): 1–284.
- Hooker WJ. 1844–1864. Species filicum I–V. London: William Pamplin.
- Hoot SB, Taylor WC, Napier NS. 2006. Phylogeny and biogeography of *Isoetes* (Isoëtaceae) based on nuclear and chloroplast DNA sequence data. Systematic Botany 31: 449–460.
- Hsu P-S (徐炳声). 1989. Index to plant chromosome numbers reported in Chinese literature III. Investigatio et Studium Naturae (考察与研究) 9: 6–8.
- Janssen T, Schneider H. 2005. Exploring the evolution of humus collecting leaves in drynarioid ferns (Polypodiaceae, Polypodiidae) based on phylogenetic evidence. Plant Systematics and Evolution 252: 175–197.
- Jarrett FM. 1980. Studies in the classification of the leptosporangiate ferns: I. The affinities of the Polypodiaceae *sensu stricto* and the Grammitidaceae. Kew Bulletin 34: 825–833.
- Ji S-G (姬生国), Huo K-K (霍克克), Wang J (王峻), Pan S-L (潘胜利). 2008. A molecular phylogenetic study of Huperziaceae based on chloroplast *rbcL* and *psbA-trnH* sequences. Journal of Systematics and Evolution (植物分类学报) 46: 213–219.
- Kato M. 1987. A phylogenetic classification of Ophioglossaceae. Garden Bulletin (Singapore) 40: 1–14.
- Kenrick P, Crane PR. 1997a. The origin and early diversification of land plants: a cladistic study. Washington DC:

- Smithsonian Institution Press.
- Kenrick P, Crane PR. 1997b. The origin and early evolution of plants on land. *Nature* 389: 33–39.
- Korall P, Conant DS, Metzgar JS, Schneider H, Pryer KM. 2007. A molecular phylogeny of scaly tree ferns (Cyatheaceae). *American Journal of Botany* 94: 873–886.
- Korall P, Kenrick P. 2002. Phylogenetic relationships in Selaginellaceae based on *rbcL* sequences. *American Journal of Botany* 89: 506–517.
- Korall P, Kenrick P. 2004. The phylogenetic history of Selaginellaceae based on DNA sequences from the plastid and nucleus: extreme substitution rates and rate heterogeneity. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 852–864.
- Korall P, Kenrick P, Therrien JP. 1999. Phylogeny of Selaginellaceae: evaluation of generic/subgeneric relationships based on *rbcL* sequences. *International Journal of Plant Sciences* 160: 585–594.
- Korall P, Pryer KM, Metzgar J S, Schneider H, Conant DS. 2006. Tree ferns: monophyletic groups and their relationships as revealed by four protein-coding plastid loci. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39: 830–845.
- Kramer KU, Green PS. 1990. Vol. I. Pteridophytes and gymnosperms. In: Kubitzki K ed. *The families and genera of vascular plants*. Berlin: Springer-Verlag.
- Kranz HD, Huss VAR. 1996. Molecular evolution of pteridophytes and their relationships to seed plants: evidence from complete 18S rRNA gene sequences. *Plant Systematics and Evolution* 202: 1–11.
- Kreier H-P, Schneider H. 2006. Phylogeny and biogeography of the staghorn fern genus *Platyserium* (Polypodiaceae, Polypodiidae). *American Journal of Botany* 93: 217–225.
- Kurita A, Ikebe C. 1977. On the systematic position of *Pleurosoriopsis makinoi* (Maxim.) Fomin. *Journal of Japanese Botany* 52: 39–48.
- Li C-X, Lu S-G. 2006. Phylogenetics of Chinese *Dryopteris* (Dryopteridaceae) based on the chloroplast *rps4-trnS* sequence data. *Journal of Plant Research* 119: 589–598.
- Li C-X (李春香), Lu S-G (陆树刚). 2006. Phylogenetic analysis of Dryopteridaceae based on chloroplast *rbcL* sequences. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 44(5): 503–515.
- Li C-X (李春香), Lu S-G (陆树刚). 2007. Phylogeny and divergence of Chinese Angiopteridaceae based on chloroplast DNA sequence data (*rbcL* and *trnL-F*). *Chinese Science Bulletin* (科学通报) 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*). *Journal of Plant research* 121: 19–26.
- Li C-X (李春香), Lu S-G (陆树刚), Yang Q (杨群). 2004. Asian origin for *Polystichum* (Dryopteridaceae) based on *rbcL* sequences. *Chinese Science Bulletin* (科学通报) 49: 874–878.
- Little DP, Barrington DS. 2003. Major evolutionary events in the origin and diversification of the fern genus *Polystichum* (Dryopteridaceae). *American Journal of Botany* 90: 508–514.
- Liu HM, Zhang XC, Wang W, Qiu YL, Chen ZD. 2007. Molecular phylogeny of the fern family Dryopteridaceae inferred from chloroplast *rbcL* and *atpB* genes. *International Journal of Plant Sciences* 689: 1311–1323.
- Liu H-M (刘红梅), Zhang X-C (张宪春), Chen Z-D (陈之端), Dong S-Y (董仕勇), Qiu Y-L (仇寅龙). 2007. Polyphyly of the fern family Tectariaceae sensu Ching: insights from cpDNA sequence data. *Science in China Series C: Life Sciences* (中国科学C辑: 生命科学) 50: 789–798.
- Liu H-M (刘红梅), Zhang X-C (张宪春), Zeng H (曾辉). 2009. Application of DNA sequences in pteridophyte phylogenetic study. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学报) 44: (in press).
- Löve A, Löve D, Pichi Sermolli REG. 1977. *Cytotaxonomical atlas of the pteridophyta*. Cramer, Vaduz.
- Lu JM, Barrington DS, Li DZ. 2007. Molecular phylogeny of the polystichoid ferns in Asia based on *rbcL* sequences. *Systematic Botany* 32: 26–33.
- Lu J-M (卢金梅), Li D-Z (李德铎). 2006. The study on systematic position of *Cyclopeltis*. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究) 28: 337–340.
- Lu J-M, Li D-Z, Gao L-M, Cheng X, Wu D. 2005. Paraphyly of *Cyrtomium* (Dryopteridaceae): evidence from *rbcL* and *trnL-F* sequence data. *Journal of Plant Research* 118: 129–135.
- Manhart JR. 1995. Chloroplast 16S rDNA sequences and phylogenetic relationships of fern allies and ferns. *American Fern Journal* 85: 182–192.
- Manton I. 1950. *Problems of cytology and evolution in the pteridophyta*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Metzgar JS, Schneider H, Pryer KM. 2007. Phylogeny and divergence time estimates for the fern genus *Azolla* (Salviniaceae). *International Journal of Plant Sciences* 168: 1045–1053.
- Metzgar JS, Skog JE, Zimmer EA, Pryer KM. 2008. The paraphyly of *Osmunda* is confirmed by phylogenetic analyses of seven plastid loci. *Systematic Botany* 33: 31–36.
- Mickel JT. 1974. Phyletic lines in the modern ferns. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61: 474–482.
- Murdock A. 2005. Molecular evolution and phylogeny of marattioid ferns, an ancient lineage of land plants. <http://www.2005.botanyconference.org/engine/search/index.php>.
- Murakami N, Nogami S, Watanabe M, Iwatsuki K. 1999. Phylogeny of Aspleniaceae inferred from *rbcL* nucleotide sequences. *American Fern Journal* 89: 232–243.
- Nagalingum NS, Schneider H, Pryer KM. 2007. Molecular phylogenetic relationships and morphological evolution in the heterosporous fern genus *Marsilea*. *Systematic Botany* 32: 16–25.
- Nakahira Y. 2000. A molecular phylogenetic analysis of the family Blechnaceae, using the chloroplast gene *rbcL*. M.S. Dissertation. Tokyo: Graduate School of Science, University of Tokyo.
- Nakazato T, Gastony GJ. 2003. Molecular phylogenetics of *Anogramma* species and related genera (Pteridaceae: Taenitidoideae). *Systematic Botany* 28: 490–502.
- Nayar BK. 1970. Classification of homosporous ferns. *Taxon* 19: 229–236.
- Nooteboom HP. 1992. Notes on Davalliaceae I. The genera *Araiostegia*, *Davallodes*, *Leucostegia* and *Gymnogrammitis*. *Blumea* 37: 165–187.
- Pichi Sermolli REG. 1977. Tentamen pteridophytorum genera

- in taxonomicum ordinem redigendi. *Webbia* 31: 313–512.
- Pryer KM. 1999. Phylogeny of Marsileaceous ferns and relationships of the fossil *Hydropteris pinnata* reconsidered. *International Journal of Plant Sciences* 160: 931–954.
- Pryer KM, Schneider H, Smith AR, Cranfill R, Wolf PG, Hunt JS, Sipes SD. 2001a. 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. *American Journal of Botany* 91: 1582–1598.
- Pryer KM, Smith AR, Hunt JS, Dubuisson J-Y. 2001b. *rbcL* data reveal two monophyletic groups of filmy ferns (Filicopsida: Hymenophyllaceae). *American Journal of Botany* 88: 1118–1130.
- Pryer KM, Smith AR, Skog JE. 1995. Phylogenetic relationships of extant ferns based on evidence from morphology and *rbcL* sequences. *American Fern Journal* 85: 205–282.
- Qiu YL, Li LB, Wang B, Chen ZD, Dombrowska O, Lee JH, 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. *International Journal of Plant Sciences* 168: 691–708.
- Raubeson LA, Jansen RK. 1992. Chloroplast DNA evidence on the ancient evolutionary split in vascular land plants. *Science* 255: 1697–2699.
- Ranker TA, Smith AR, Parris BS, Geiger JMO, Haufler CH, Straub SCK, Schneider H. 2004. Phylogeny and evolution of grammitid ferns (Grammitidaceae): a case of rampant morphological homoplasy. *Taxon* 53: 415–428.
- Reid JD, Plunkett GM, Peters CA. 2006. Phylogenetic relationships in the heterosporous fern genus *Azolla* (Azollaceae) based on DNA sequence data from three noncoding regions. *International Journal of Plant Sciences* 167: 529–538.
- Renzaglia KS, Duff RJ, Nickrent DL, Garbary DJ. 2000. Vegetative and reproductive innovations of early land plants: implications for a unified phylogeny. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Series B (Biological Sciences)* 355: 769–793.
- Rothmaler W. 1944. Pteridophyten studien I. *Feddes Report* 54: 55–82.
- Rothwell GW, Stockey RA. 1994. The role of *Hydropteris pinnata* gen. et sp. nov. in reconstructing the cladistics of heterosporous ferns. *American Journal of Botany* 81: 479–492.
- 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. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33: 745–763.
- Rydin C, Wikström N. 2002. Phylogeny of *Isoetes* (Lycopsida): resolving basal relationships using *rbcL* sequences. *Taxon* 51: 83–89.
- Sánchez-Baracaldo P. 2004. Phylogenetic relationships of the subfamily Taenitidoideae, Pteridaceae. *American Fern Journal* 94: 126–142.
- Sano R, Takamiya M, Ito M, Kurita S, Hasebe M. 2000. Phylogeny of the lady fern group, tribe Physematieae (Dryopteridaceae), based on chloroplast *rbcL* gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 15: 403–413.
- Schneider H, Kreier H-P, Perrie LR, Brownsey PJ. 2006a. The relationships of *Microsorium* (Polypodiaceae) species occurring in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 44: 121–127.
- Schneider H, Kreier HP, Wilson R, Smith AR. 2006b. The *Synammia* enigma: evidence for a temperate lineage of polygrammoid ferns (Polypodiaceae, Polypodiidae) in southern South America. *Systematic Botany* 31: 31–41.
- Schneider H, Russell SJ, Cox CJ, Bakker F, Henderson S, Rumsey F, Barrett J, Gibby M, Vogel JC. 2004a. Chloroplast phylogeny of asplenioid ferns based on *rbcL* and *trnL-F* spacer sequences (Polypodiidae, Aspleniaceae) and its implications for biogeography. *Systematic Botany* 29: 260–274.
- Schneider H, Schuettpelz E, Pryer KM, Cranfill R, Magallón S, Lupia R. 2004b. Ferns diversified in the shadow of angiosperms. *Nature* 428: 553–557.
- Schneider H, Pryer KM, Cranfill R, Smith AR, Wolf PG. 2002a. Evolution of vascular plant body plans: a phylogenetic perspective. In: Cronk QCB, Bateman RM, Hawkins JA eds. *Developmental genetics and plant evolution*. London: Taylor and Francis. 330–364.
- Schneider H, Smith AR, Cranfill R, Haufler CH, Ranker TA, Hildebrand TE. 2002b. *Gymnogrammitis dareiformis* is a polygrammoid fern (Polypodiaceae)—resolving an apparent conflict between morphological and molecular data. *Plant Systematics and Evolution* 234: 121–136.
- Schneider H, Smith AR, Cranfill R, Hildebrand TE, Haufler CH, Ranker TA. 2004c. Unraveling the phylogeny of polygrammoid ferns (Polypodiaceae and Grammitidaceae): exploring aspects of the diversification of epiphytic plants. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 1041–1063.
- Schuettpelz E, Hoot SB. 2006. Inferring the root of *Isoetes*: exploring alternatives in the absence of an acceptable outgroup. *Systematic Botany* 31: 258–270.
- Schuettpelz E, Korall P, Pryer KM. 2006. Plastid *atpA* data provide improved support for deep relationships among ferns. *Taxon* 55: 897–906.
- 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. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44: 1172–1185.
- Shepherd LD, Holland BR, Perrie LR. 2008. Conflict amongst chloroplast DNA sequences obscures the phylogeny of a group of *Asplenium* ferns. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48: 176–187.
- 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*. *International Journal of Plant Science* 165: 1063–1075.
- Skog JE, Zimmer E, Mickel JT. 2002. Additional support for

- two subgenera of *Anemia* (Schizaeaceae) from data for the chloroplast intergenic spacer region *trnL-F* and morphology. *American Fern Journal* 2: 119–130.
- Smith AR. 1995. Non-molecular phylogenetic hypotheses for ferns. *American Fern Journal* 85: 104–122.
- Smith AR, Cranfill RB. 2002. Intrafamilial relationships of the thelypteroid ferns (Thelypteridaceae). *American Fern Journal* 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.
- Sun BY, Kim MH, Kim CH, Park CW. 2001. *Mankyua* (Ophioglossaceae): a new fern genus from Cheju Island, Korea. *Taxon* 50: 1019–1024.
- Taylor WC, Lekschas AR, Wang QF, Liu X, Napier NS, Hoot SB. 2004. Phylogenetic relationships of *Isoetes* (Isoëtaceae) in China as revealed by nucleotide sequences of the nuclear ribosomal ITS region and the second intron of a LEAFT homolog. *American Fern Journal* 94: 196–205.
- Tryon AF, Lugardon B. 1991. Spores of the pteridophyta. New York: Springer.
- Tryon RM, Tryon AF. 1982. Ferns and allied plants, with special reference to tropical America. New York: Springer.
- Tsutsumi C, Kato M. 2005. Molecular phylogenetic study on Davalliaceae. *Fern Gazette* 17: 147–162.
- Tsutsumi C, Kato M. 2006. Evolution of epiphytes in Davalliaceae and related ferns. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 495–510.
- Tsutsumi C, Zhang XC, Kato M. 2008. Molecular phylogeny of Davalliaceae and implications for generic classification. *Systematic Botany* 33: 44–48.
- Van den Heede CJ, Viane RLL, Chase MW. 2003. Phylogenetic analysis of *Asplenium* subgenus *Ceterach* (Pteridophyta: Aspleniaceae) based on plastid and nuclear ribosomal ITS DNA sequences. *American Journal of Botany* 90: 481–493.
- Wagner WH. 1977. Systematic implications of the Psilotaceae. *Brittonia* 29: 54–63.
- Wagner WH, Smith AR. 1993. Pteridophytes of North America. In: *Flora of North America Editorial Committee eds. Flora of North America north of Mexico*. Vol. 1. New York: Oxford University Press.
- Wang M-L (王玛丽), Chen Z-D (陈之端), Zhang X-C (张宪春), Lu S-G (陆树刚), Zhao G-F (赵桂仿). 2003. Phylogeny of the Athyriaceae: evidence from chloroplast *trnL-F* region sequences. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 41: 416–426.
- Wang Q-X (王全喜). 2001. Study on the spore morphology of Polypodiales (Filicales) from China. Ph.D. Dissertation. Harbin: Northeast Forestry University.
- Wang Z-R (王中仁). 1984. The cytogenetical approach to the investigation of fern systematics and evolution. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报) 2: 26–34.
- Wang Z-R (王中仁). 1996. Plant allozyme analysis (植物等位酶分析). Beijing: Science Press.
- Weng R-F (翁若芬). 1990. Cytological observations of some Chinese fern. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 28: 27–33.
- Widén CJ, Saevela J, Britton DM. 1983. On the location and distribution of phloroglucinols (filicin) in ferns. New results and review of literature. *Annual Botanical Fennici* 20: 407–417.
- Wikström N, Kenrick P. 1997. Phylogeny of Lycopodiaceae (Lycopsidea) and the relationship of *Phylloglossum drumondii* Kunze based on *rbcL* sequence data. *International Journal of Plant Sciences* 158: 862–871.
- Wikström N, Kenrick P. 2000a. Phylogeny of epiphytic *Huperzia* (Lycopodiaceae): paleotropical and neotropical clades corroborated by plastid *rbcL* sequences. *Nordic Journal of Botany* 20: 165–171.
- Wikström N, Kenrick P. 2000b. Relationships of *Lycopodium* and *Lycopodiella* based on combined plastid *rbcL* gene and *trnL* intron sequence data. *Systematic Botany* 25: 495–510.
- Wikström N, Kenrick P. 2001. Evolution of Lycopodiaceae (Lycopsidea): estimating divergence times from *rbcL* gene sequences by use of nonparametric rate smoothing. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 19: 177–186.
- Wikström N, Kenrick P, Chase M. 1999. Epiphytism and terrestrialization in tropical *Huperzia* (Lycopodiaceae). *Plant Systematics and Evolution* 218: 221–243.
- Wikström N, Kenrick P, Vogel JC. 2002. Schizaeaceae: a phylogenetic approach. *Review of Palaeobotany and Palynology* 119: 35–50.
- Wikström N, Pryer KM. 2005. Incongruence between primary sequence data and the distribution of a mitochondrial *atp1* group II intron among ferns and horsetails. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 36: 484–493.
- Wolf PG. 1995. Phylogenetic analyses of *rbcL* and nuclear ribosomal RNA gene sequences in Dennstaedtiaceae. *American Fern Journal* 85: 306–327.
- Wolf PG. 1997. Evaluation of *atpB* nucleotide sequences for phylogenetic studies of ferns and other pteridophytes. *American Journal of Botany* 84: 1429–1440.
- Wolf PG, Sipes SD, White MR, Martines ML, Pryer KM, Smith AR, Ueda K. 1999. Phylogenetic relationships of the enigmatic fern families Hymenophyllopsidaceae and Lophosoriaceae: evidence from *rbcL* nucleotide sequences. *Plant Systematics and Evolution* 219 (Electronic Suppl.): 263–270.
- Wolf PG, Soltis PS, Soltis DE. 1994. Phylogenetic relationships of dennstaedtioid ferns: evidence from *rbcL* sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 3: 383–392.
- Wu Z-H (吴兆洪), Ching R-C (秦仁昌). 1991. Fern families and genera of China (中国蕨类植物科属志). Beijing: Science Press.
- Yatabe Y, Nishida H, Murakami N. 1999. Phylogeny of Osmundaceae inferred from *rbcL* nucleotide sequences and comparison to the fossil evidence. *Journal of Plant Research* 112: 397–404.
- Yatskievych G, Stein DB, Gastony GJ. 1988. Chloroplast DNA evolution and systematics of *Phanerophlebia* (Dryopteridaceae) and related genera. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 85: 2589–2593.
- Zhang GM, Zhang XC, Chen ZD. 2005. Phylogeny of cryptogrammoid ferns and related taxa based on *rbcL* sequences. *Nordic Journal of Botany* 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.

附录 用于中国石松类和蕨类植物系统发育分析的物种取样信息。中国石松类和蕨类植物的科属排列次序依据秦仁昌分类系统(1978), 科内属种的排列按照字母顺序。物种名称、文献信息和rbcL序列的基因库收录号依次列出。

**Appendix** Taxonomic sampling for this study of the Chinese lycophytes and ferns phylogeny. Families are arranged following the sequential placement of the classification of Chinese ferns (Ching, 1978). Within each family, genera and species are arranged alphabetically. For each DNA sequence data, publication information and Genbank accession numbers are provided.

**Outgroups and placeholder taxa:**

**Anthocerotaceae:** *Anthoceros punctatus*, Lewis et al., 1997, U87063; **Haplomitriaceae:** *Haplomitrium blumei*, Forrest & Crandall-Stotler, 2004, AY507402; **Marchantiaceae:** *Marchantia inflexa*, Forrest et al., 2006, DQ268974; **Pelliaceae:** *Pellia epiphylla*, Forrest & Crandall-Stotler, 2005, AY688787; **Polytrichaceae:** *Polytrichum juniperinum*, Qiu et al., 2006, DQ645987; **Sphagnaceae:** *Sphagnum palustre*, Manhart, 1994, L13485; **Cycadaceae:** *Cycas revoluta*, Hill & Chase, 2003, AF531199; **Ginkgoaceae:** *Ginkgo biloba*, Leebens-Mack, 2005, DQ069500; **Gnetaceae:** *Gnetum woodsianum*, Won & Renner, 1994, AY296570; **Pinaceae:** *Pinus glabra*, Germandt, 2007, DQ353728; **Amborellaceae:** *Amborella trichopoda*, Qiu et al., 1993, L12628; **Araceae:** *Spathiphyllum clevelandii*, Cho & Palmer, 1999, AJ005626; **Austrobaileyaaceae:** *Austrobaileya scandens*, Qiu et al., 1993, L12632; **Calycanthaceae:** *Calycanthus chinensis*, Qiu et al., 1993, L12635; **Ranunculaceae:** *Ranunculus macranthus* Leebens-Mack et al., 2005, DQ069502.

**Chinese lycophytes and ferns:**

**Huperziaceae:** *Huperzia selago*, He-Nygren et al., 2006, DQ026593; **Phlegmariuraceae:** *Phlegmariurus (Huperzia) phlegmarioides*, Wikstrom & Kenrick, 2000, AJ133896; **Lycopodiaceae:** *Lycopodium casuarinoides*, Wikstrom & Kenrick, 2000, AJ133248; *Lycopodiella inundata*, Wikstrom & Kenrick, 1997, Y07938; *Lycopodium alpinum*, Wikstrom & Kenrick, 2000, AJ133250; **Selaginellaceae:** *Selaginella imbricata*, Korall & Kenrick, 2002, AJ295897; *Selaginella mutica*, Therrien & Haufler, 2001, AF419058; **Isoëtaceae:** *Isoetes bradei*, Rydin & Wikstrom, 2002, AF404493; *Isoetes malinverniana*, Schuettpelz & Hoot, 2006, DQ294245; **Equisetaceae:** *Equisetum fluviatile*, Newton et al., 2007, DQ463101; *Equisetum hyemale*, Qiu et al., 2006, DQ646001; **Psilotaceae:** *Psilotum nudum*, Hasebe et al., 1995, U30835; **Helminthostachyaceae:** *Helminthostachys zeylanica*, Hauk et al., 2003, AY138409; **Botrychiaceae:** *Botrychium ternatum*, Hauk et al., 2003, AY138404; *Botrychium strictum*, Hauk et al., 2003, AY138408; *Scepteridium japonicum*, Hauk et al., 2003, AY138403; **Ophioglossaceae:** *Ophioglossum pendulum*, Hauk et al., 2003, AY138420; *Ophioglossum reticulatum*, Pryer et al., 2001a, AF313582; **Marattiaceae:** *Marattia attenuata*, Pryer et al., 2001a, AF313581; **Angiopteridaceae:** *Angiopteris hainanensis*, Li, 2006, DQ838061; *Archangiopteris henryi*, Li, 2006, DQ838062; **Osmundaceae:** *Osmunda japonica*, Yatabe & Murakami, 2002, AB076261; **Plagiogyriaceae:** *Plagiogyria japonica*, Hasebe et al., 1994, U05643; **Gleicheniaceae:** *Dicranopteris pedata*, Li, 2006, DQ838070; *Diplopteridium chinensis*, Li, 2006, DQ838069; *Sticherus palmatus*, Pryer et al., 2004, AY612684; **Schizaeaceae:** *Schizaea digitata*, Hasebe et al., 1994, U05650; **Lygodiaceae:** *Lygodium japonicum*, Korall et al., 2006, AM177360; **Hymenophyllaceae:** *Callistopteris (Trichomanes) apiifolium*, Cranfill et al., 2002, AY175801; *Cephalomanes thysanostomum*, Hasebe et al., 1994, U05608; *Crepidomanes latealatum*, Hasebe et al., 2002, AB064297; *Gonocormus minutus*, Hasebe et al., 1994, U05625; *Hymenophyllum cuneatum*, Hennequin et al., 2006, AY775401; *Microgonium (Didymoglossum) cuspidatum*, Hennequin et al., 2003, AF537122; *Selenodesmium (Abrodictyum) rigidum*, Hennequin et al., 2003, AY095108; *Trichomanes (Abrodictyum) elongatum*, Cranfill et al., 2002, AY175802; **Dicksoniaceae:** *Cibotium barometz*, Hasebe et al., 1994, U05610; **Cyatheaceae:** *Alsophila australis*, Korall et al., 2006, AM177319; *Sphaeropteris Brunei*, Korall et al., 2006, AM177349; **Monachosorumaceae:** *Monachosorum henryi*, Wolf et al., 1994, U05932; **Dennstaedtiaceae:** *Dennstaedtia punctiloba*, Wolf et al., 1994, U05918; *Microlepia platyphylla*, Wolf, 1995, U18642; **Lindsaeaceae:** *Lindsaea ensifolia*, Wolf et al., 1994, U05928; *Odontosoria (Sphenomeris) chinensis*, Wolf et al., 1994, U05934; *Tapeinidium luzonicum*, Wolf, 1995, U18646; *Tapeinidium melanesicum*, Wolf, 1995, U18647; **Taenitiaceae:** *Taenitis blechnoides*, Hasebe et al., 1994, U05654; **Hypolepidaceae:** *Hypolepis punctata*, Hasebe et al., 1994, U05628; **Pteridiaceae:** *Pteridium aquilinum*, Wolf et al., 1994, U05939; *Paesia scaberula*, Wolf et al., 1994, U05937; **Pteridaceae:** *Histiopteris incisae*, Wolf et al., 1994, U05926; *Pteris vittata*, Prado et al., 2007, EF473709; **Acrostichaceae:** *Acrostichum aureum*, Said et al., 2006, AB246708; **Stenochlaenaceae:** *Stenochlaena palustris*, Hasebe et al., 1994, U05652; **Sinopteridaceae:** *Aleuopteris formosana*, Zhang et al., 2007, DQ432643; *Cheilosoria hancockii*, Zhang et al., 2007, DQ432649; *Cryptogramma stelleri*, Zhang et al., 2007, DQ432660; *Doryopteris pedata*, Gastony & Rollo, 1995, U27206; *Notholaena chinensis*, Zhang et al., 2007, DQ432651; *Onychium japonicum*, Hasebe et al., 1994, U05641; *Pellaea pinnata*, Prado et al., 2007, EF473699; *Sinopteris grevilleoides*, Zhang et al., 2007, DQ432648; **Adiantaceae:** *Adiantum raddianum*, Prado et al., 2007, EF473680; **Parkeriaceae:** *Ceratopteris thalictroides*, Hasebe et al., 1994, U05609; **Hemionitiaceae:** *Anogramma leptophyllum*, Nakazato & Gastony, 2003, AY168719; *Coniogramme japonica*, Zhang et al., 2007, DQ432658; *Hemionitis tomentosa*, Prado et al., 2007, EF473696; *Paragympopteris vestita*, Zhang et al., 2007, DQ432652; *Pityrogramma calome-lanos*, Gastony & Johnson, 2001, AF336103; **Antrophyaceae:** *Antrophyum ensiforme*, Edmund et al., 1995, U20931; **Vittariaceae:** *Vittaria lineata*, Prado et al., 2007, EF473712; **Athyriaceae:** *Anisocampium shearerii*, Sano et al., 2000, D43892; *Athyriopsis (Deparia) petersenii*, Shinohara, 2002, AB078601; *Athyrium niponicum*, Tsutsumi & Kato, 2006, AB232413; *Cornopteris decurrenti-alata*, Sano et al., 2000, D43897; *Cystopteris fragilis*, Wolf et al., 1994, U05916; *Dictyodroma formosana*, Sano et al., 2000, AB021723; *Diplaziopsis cavalierianum*, Sano et al., 2000, D43909; *Diplazium wichurae*, Yatabe et al., 2000, AB042742; *Dryoathyrium (Deparia) unifurcata*, Sano et al., 2000, AB021715; *Gymnocarpium oyamense*, Hasebe et al., 1994, U05626; *Lunathyrium pterorachis*, Sano et al., 2000, AB021716; *Monomelangium pullingeri*, Sano et al., 2000, AB021724; *Pseudocystopteris spinulosa*, Sano et al., 2000, AB021714; *Acystopteris japonica*, Sano et al., 2000, AB021725; **Hypodematiaceae:** *Hypodematum crenatum*, Smith & Cranfill, 2002, AF425100; **Thelypteridaceae:** *Cyclosorus opulenta*, Wolf et al., 1994, U05915; *Dictyocline griffithii*, Smith & Cranfill, 2002, AF425106; *Glaphylopteridopsis erubescens*, Smith & Cranfill, 2002, AF425107; *Leptogramma tottoides*, Smith & Cranfill, 2002, AF425108; *Macrothelypteris torresiana*, Smith & Cranfill, 2002, AF425109; *Metathelypteris dayii*, Smith & Cranfill, 2002, AF425110; *Parathelypteris (Thelypteris) beddomei*, Hasebe et al., 1994, U05655; *Phegopteris connectilis*, Smith & Cranfill, 2002, AF425111; *Pseudocyclosorus esquirolii*, Smith & Cranfill, 2002, AF425114; *Pseudophegopteris aurita*, Smith & Cranfill, 2002, AF425115; *Stegnogramma griffithii*, Yatabe & Murakami, 2001, AB059578; *Thelypteris palustris*, Wolf et al., 1994, U05947; **Asplenaceae:** *Asplenium normale*, Murakami et al., 1999, AB014701; *Boniniella (Asplenium) cardiophyllum*, Murakami et al., 1999, AB014706; *Camptosorus rhizophyllum*, Schneider et al., 2004, AY300136; *Ceterach aureum*, Vogel, 2000, AF240642; *Ceterachopsis (Asplenium) dalhousiae*, Vogel, 2000, AF240641; *Neottopteris antrophyoides*, Yatabe & Murakami, 2003, AB097592; **Pleurosoriopsidaceae:** *Pleurosoriopsis makinoi*, Schneider et al., 2004, AY362613; **Onocleaceae:** *Matteuccia struthiopteris*, Tsutsumi & Kato, 2006, AB232415; *Onoclea sensibilis*, Hasebe et al., 1994, U05640; **Woodsiaceae:** *Protowoodsia (Woodsia) manchuriensis*, Sano et al., 2000, AB021726; *Woodsia obtusa*, Hasebe et al., 1994, U05949; **Blechnaceae:** *Blechnum occidentale*, Wolf et al., 1994, U05909; *Brainea insignis*, Nakahira & Kato, 2004, AB040576; *Chientopteris (Woodwardia) harlandii*, Nakahira & Kato, 2004, AB040599; *Diploblechnum (Blechnum) fraseri* var. *philippense*, Nakahira & Kato, 2004, AB040553; *Woodwardia orientalis*, Nakahira & Kato, 2004, AB040602; **Peranemaceae:** *Acrophorus stipellatus*, Li & Lu, 2006b, DQ054510; *Diacalpe aspidioides*, Li & Lu, 2006b, DQ054523; *Peranema cyatheoides*, Li & Lu, 2006b, DQ054513; **Dryopteridaceae:** *Acrorumohra diffracta*, Liu et al., 2007, EF463107; *Arachniodes rhomboidea*, Li & Lu, 2006b, DQ054506; *Cyclopeltis crenata*, Liu et al., 2007, EF463119; *Cyrtogonellum caducum*, Liu et al., 2007, EF463120; *Cyrtomidictyum lepidocaulon*, Lu et al., 2007, DQ508767; *Cyrtotium balansae*, Lu et al., 2005, AY694799; *Cyrtotium falcatum*, Liu et al., 2007, EF394238; *Dryopteris cycadina*, Liu et al., 2007, EF463127;

*Leptorumohra quadripinnata*, Liu et al., 2007, EF463133; *Lithostegia foeniculacea*, Li & Lu, 2006b, DQ054516; *Nothoperanema shikokianum*, Liu et al., 2007, EF463136; *Phanerophlebiopsis duplicato-serrata*, Liu et al., 2007, EF463138; *Polystichum hancockii*, Liu et al., 2007, EF394243; *Polystichum neolobatum*, Liu et al., 2007, EF394246; *Sorolepidium glaciale*, Liu et al., 2007, EF394253; **Tectariaceae**: *Ctenitis rhodolepis*, Liu et al., 2007, EF460678; *Ctenitis sinii*, Sano et al., 2000, D43898; *Ctenitopsis fuscipes*, Liu et al., 2007, EF460680; *Dryopsis heterolaena*, Liu et al., 2007, EF460682; *Hemigramma decurrens*, Liu et al., 2007, EF460684; *Lastreopsis subrecedens*, Liu et al., 2007, EF460685; *Pleocnemia winitii*, Liu et al., 2007, EF460686; *Pteridrys lofouensis*, Liu et al., 2007, EF460687; *Quercifilix zeylanica*, Liu et al., 2007, EF460688; *Tectaria variolosa*, Liu et al., 2007, EF463134; **Bolbitidaceae**: *Bolbitis repanda*, Tsutsumi & Kato, 2006, AB232399; **Lomariopsidaceae**: *Lomagamma matthewii*, Liu et al., 2007, EF463134; *Lomariopsis spectabilis*, Tsutsumi & Kato, 2006, AB232401; **Elaphoglossaceae**: *Elaphoglossum yoshinagae*, Hasebe et al., 1994, U05623; **Nephrolepidaceae**: *Arthropteris backleri*, Hasebe et al., 1994, U05605; *Nephrolepis acuminata*, Tsutsumi & Kato, 2006, AB232403; **Oleandraceae**: *Oleandra cumingii*, Haufler et al., 2003, AY093597; **Davalliaceae**: *Davallia solida*, Schneider et al., 2002, AY096193; *Davallodes hirsutum*, Schneider et al., 2002, AY096196; *Leucostegia immerse*, Tsutsumi & Kato, 2006, AB232388; **Gymnogrammitidaceae**: *Gymnogrammitis dareiformis*, Tsutsumi & Kato, 2006, AB232409; **Dipteridaceae**: *Dipteris conjugata*, Hasebe et al., 1994, U05620; **Cheiropleuriaceae**: *Cheiropleuria bicuspis*, Murakami & Kato, 2000, AB042570; **Polypodiaceae**: *Arthromeris lehmannii*, Schneider et al., 2002, AY096198; *Belvisia mucronata*, Schneider et al., 2004, AY362562; *Colysis wrightii*, Haufler et al., 2003, AF470340; *Drymotaenium miyoshianum*, Schneider et al., 2004, AY362563; *Lemmaphyllum carnosum*, Haufler et al., 2003, AF470332; *Lepisorus nudus*, Schneider et al., 2004, AY362564; *Leptochilus decurrens*, Schneider et al., 2002, AY096203; *Metapolypodium manmeiense*, Li, 2005, DQ078628; *Microsorium punctatum*, Kreier & Schneider, 2006, DQ164444; *Neocheiropteris ensata*, Schneider et al., 2002, AY096204; *Polypodiastrium mengtzeense*, Li, 2005, DQ078624; *Polypodiodes amoena*, Li, 2005, DQ078626; *Polypodium vulgare*, Hirohara et al., 2000, AB044899; *Pyrrosia lingua*, Haufler et al., 2003, AF470343; *Schellolepis (Goniophlebium) persici-folium*, Tsutsumi & Kato, 2006, AB232408; *Selliguea feei*, Janssen & Schneider, 2005, AY529170; **Drynariaceae**: *Aglaomorpha acuminata*, Janssen & Schneider, 2005, AY529147; *Drynaria sinica*, Janssen & Schneider, 2005, AY529164; *Photinopteris speciosa*, Hasebe et al., 1994, U05642; **Platyneriaceae**: *Platynerium bifurcatum*, Kreier & Schneider, 2006, DQ164447; **Grammitiaceae**: *Calymmodon gracilis*, Ranker et al., 2004, AY362341; *Ctenopteris repandula*, Ranker et al., 2004, AY460632; *Grammitis holtumii*, Geiger et al., 2006, EF178621; *Micropolypodium hyalinum*, Ranker et al., 2004, AY362344; *Prosaptia contigua*, Ranker et al., 2004, AY362345; *Scleroglossum sulcatum*, Ranker et al., 2004, AY460665; **Loxogrammeaceae**: *Loxogramme avenia*, Kreier & Schneider, 2006, DQ227293; **Marsileaceae**: *Marsilea quadrifolia*, Manhart, 1994, L13480; **Salviniaaceae**: *Salvinia cucullata*, Hasebe et al., 1994, U05649; **Azollaceae**: *Azolla pinnata*, Ranker et al., 2004, AM177355.