

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2016.20191

邵文, 杨鲁红, 周喜乐. 石韦属植物脉序特征及其分类学意义[J]. 植物科学学报, 2016, 34(2): 191-199

Shao W, Yang LH, Zhou XL. Taxonomic significance of venation pattern in *Pyrrosia*[J]. *Plant Science Journal*, 2016, 34(2): 191-199

石韦属植物脉序特征及其分类学意义

邵文¹, 杨鲁红^{2*}, 周喜乐¹

(1. 上海辰山植物园, 中国科学院上海辰山植物科学研究中心, 上海 201602; 2. 山西师范大学生命科学学院, 山西临汾 041004)

摘要: 采用解剖学方法, 研究了水龙骨科鹿角蕨亚科石韦属(*Pyrrosia*) 17种植物的脉序特征, 并与该科其它 3 亚科 8 属 8 个代表种的脉序进行了对比。结果显示, 石韦属植物的脉序属于结合脉序, 并可进一步细分为弯脉蕨型和拟槲蕨型。根据脉序特征的聚类分析表明, 石韦属植物的结合脉序与水龙骨科其它属植物的结合脉序具有显著差异, 且此脉序特征是石韦属内较稳定的分类性状, 具有一定的分类学价值。本研究还基于脉序特征, 讨论了石蕨(*P. angustissimum* (Giesenh. ex Diels) Tagawa & K. Iwats.)、抱树石韦(*P. piloselloides* M. G. Price Kalikasan)与其它石韦属植物的亲缘与进化关系。

关键词: 石韦属; 水龙骨科; 脉序特征

中图分类号: Q949.36

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2016)02-0191-09

Taxonomic Significance of Venation Pattern in *Pyrrosia*

SHAO Wen¹, YANG Lu-Hong^{2*}, ZHOU Xi-Le¹(1. *Shanghai Chenshan Plant Science Research Center, Chinese Academy of Sciences, Shanghai Chenshan Botanical Garden, Shanghai 201602, China;* 2. *School of Life Science, Shanxi Normal University, Linfen, Shanxi 041004, China*)

Abstract: The characteristics of the venation patterns of 17 species of *Pyrrosia* (Platyserioideae, Polypodiaceae) were studied using anatomical methods. Venation characteristics of eight species in eight genera of three subfamilies of Polypodiaceae were provided for comparative study. The results showed that the anatomizing venation patterns of *Pyrrosia* included campyloneuroid and pseudo-drynarioid type, which differed from other anastomosing patterns observed in Polypodiaceae based on morphological phylogenetic analysis. Venation patterns are relatively stable traits in classification, and can be used as a stable taxonomic characteristic in *Pyrrosia*. Based on the venation pattern and other anatomic evidence, the relationships of venation pattern among *P. piloselloides* M. G. Price Kalikasan and *P. angustissima* (Giesenh. ex Diels) Tagawa & K. Iwats. with *Pyrrosia* are discussed.

Key words: *Pyrrosia*; Polypodiaceae; Venation pattern

脉序(Leaf venation)指叶片中叶脉的分布形式, 是蕨类植物最直观且相对稳定的分类特征^[1], 其基本类型有分离叶脉和结合叶脉两种。分离叶脉是指叶脉之间不联合、不形成网眼; 结合叶脉则是叶脉彼此连接, 形成各式各样的网眼。叶脉分离和

结合的方式、结合脉中网眼的大小、网眼内有无内藏小脉等特征在分类学和系统发育研究方面均具有重要意义^[1]。

水龙骨科(Polypodiaceae)是真蕨中最进化的类群^[1], 全世界有 50 属、1200 余种, 中国有 39

收稿日期: 2015-08-04, 退修日期: 2015-09-15。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31200162); 上海市绿化和市容管理局科学技术攻关项目(F132422)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (31200162) and Shanghai Municipal Administration of Forestation and City Appearances (F132422)。

作者简介: 邵文(1979-), 女, 博士, 高级工程师, 研究方向为蕨类植物系统分类学(E-mail: shaowen19792005@163.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: shaowen19792005@163.com)。

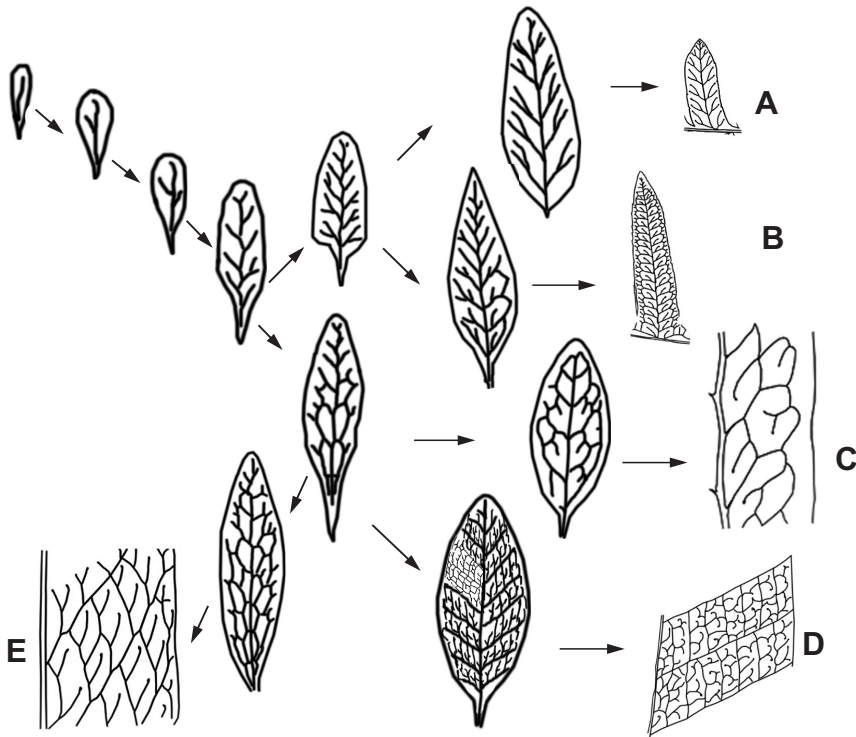
属、267种。水龙骨科在 *Flora of China*^[2] 中被分成5个亚科, 即: 剑蕨亚科(剑蕨属)、槲蕨亚科(雨蕨属、槲蕨属、修蕨属等)、鹿角蕨亚科(鹿角蕨属、石韦属)、星蕨亚科(星蕨属、瓦韦属等)和水龙骨科亚科(水龙骨科属等)。水龙骨科植物不仅种类繁多, 而且拥有复杂多样的脉序类型, 主要有水龙骨科型(Goniophlebioid type)和槲蕨型(Drynarioid type), 后者又包含拟槲蕨型和弯脉蕨型等多种变化。

对水龙骨科植物脉序的研究, 主要有 Mitsuta^[3] 对日本产水龙骨科植物脉序形成过程, 即从幼孢子体第一片叶开始的叶脉发育进行了记录; Hovenkamp^[4] 对美洲产11种石韦属植物脉序特征进行了研究, 同时记录了部分种类的脉序发育。水龙骨科幼孢子体第一片叶首先形成主脉, 随后产生与主脉有一定角度的侧脉, 侧脉倾角的差异以及内藏小脉产生的方式和朝向差异, 形成了不同的脉序类型, 如: 分离脉序(图1:A)、水龙骨科型脉序(图1:B)、槲蕨型脉序(图1:C)、拟槲蕨型脉序(图1:D)和弯脉蕨型脉序(图1:E)。

石韦属(*Pyrrosia*)是水龙骨科中较进化的一个类群, 全世界有51种^[5], 主要分布于旧大陆, 东

亚和东南亚是其主要分布区^[5], 中国有32种^[2]。该属植物一般附生在树上或岩石上, 少数土生, 单叶, 质地较厚, 它以特殊的脉序和星芒状的毛被形成了一个自然类群^[4,5], 是研究水龙骨科系统分类的关键类群之一^[1]。目前对石韦属植物的研究主要集中在分类^[4-10]、形态解剖^[11,12]、孢粉特征^[13-15]以及植物化学^[16-20]等方面。由于该属植物叶片质地较厚且密被星状毛, 不能直接观察到叶脉, 因此有关脉序特征的系统研究较少^[3]。根据其分子研究的证据, 石韦属、鹿角蕨属(原归属鹿角蕨科)、以及原系统中与石韦属邻近的几个属(已归并入石韦属)均归入鹿角蕨亚科^[5], 而新成立的鹿角蕨亚科还缺乏相关形态学研究的证据。与水龙骨科其它属植物相比, 石韦属植物明显的脉序特征是较好的分类学证据, 同时也能为新成立的鹿角蕨亚科提供形态学方面的证据。

本研究以中国产石韦属植物为主, 以水龙骨科其它3个亚科植物为对照, 对石韦属植物的脉序特征及其分类学意义进行了系统研究, 同时将脉序与其它解剖特征相结合进行了聚类分析研究, 并对石韦属以及邻近类群的分类地位进行了讨论。



A: 分离脉序; B: 水龙骨科型脉序; C: 槲蕨型脉序; D: 拟槲蕨型脉序; E: 弯脉蕨型脉序。

A: Free type; B: Goniophlebioid type; C: Drynarioid type; D: Pseudo-drynarioid type; E: Campyloneuroid type.

图1 水龙骨科植物不同脉序的系统发育过程(引自 Mitsuta^[3])

Fig. 1 Phylogeny of different venation patterns in Polypodiaceae (based on Mitsuta^[3])

1 材料与方法

1.1 实验材料

选取水龙骨科鹿角蕨亚科的石韦属 (*Pyrrosia*) 17种植物, 以及水龙骨科 (Polypodiaceae) 的多足蕨属 (*Polypodium*) 和水龙骨科 (*Polypodioides*); 星蕨亚科 (Microsorioideae) 的盾蕨属 (*Neolepisorus*)、星蕨属 (*Microsorium*)、薄唇蕨属 (*Leptochilus*) 和毛鳞蕨属 (*Tricholepidium*); 槲蕨亚科 (Drynarioideae) 的瘤蕨属 (*Phymatosorus*) 和修蕨属 (*Selliguea*) 8属, 共计 25种植物为实验材料, 对其脉序特征开展研究。实验材料均为新鲜植物样本或刚经过压制成形的发育成熟植物样本。凭证标本均存放于上海辰山植物园标本馆 (CSH)。材料来源详见表 1。

1.2 实验方法

选取完整典型的新鲜叶片 (每种植物材料取 5 ~ 10 片叶), 沸水煮沸 10 min, 经软化且排出气体后置于 10% NaOH 溶液中 (保持 90°C) 浸泡 15 min, 超声波 (50 MHz) 清洗 3 min, 流水冲洗 10 min, 再用 10% NaClO 水溶液漂白 18 ~ 20 h, 冲洗 1 ~ 3 次, 最后置于玻璃板上铺平定型, Nikon D5300 相机微距拍摄。

1.3 聚类分析方法

根据叶脉特征, 选取 10 个关键性状 (脉序类型、网眼形状规则、网眼有无、网眼层数, 内藏小脉有无、内藏小脉单一或分叉、小脉方向统一与否、小脉朝向、小脉形成来源、近主脉网眼内小脉有无) 为特征数据, 按照“0”、“1”在表格中的不同含意加以识别, 没有相关性状的以“?”表示 (表 2), 用 PAUP 4.0b10 对水龙骨科 25 个实验材料进行聚类分析。

2 结果与分析

观察研究结果显示, 除多足蕨属为分离脉序外, 石韦属及水龙骨科其它 3 亚科植物均为结合脉序 (图版 I: 1 ~ 25), 但由于叶脉的结合方式不同, 形成了特征各异的脉序。

2.1 石韦属脉序特征

石韦属植物脉序类型属于特殊的结合叶脉: 主脉明显, 一般突出于叶的下表面或上下两面, 一级侧脉在主脉两侧斜生, 通常直达叶片边缘; 二级侧

脉位于一级侧脉之间, 与一级侧脉相连接, 在主脉两侧形成规则网眼, 网眼内小脉分离或联合。根据脉序特征, 石韦属除钱币石韦 (*P. nummularifolia*)、抱树石韦 (*P. piloselloides* M. G. Price Kalikasan) 和石蕨 (*P. angustissimum*) 以外, 脉序可分为两种类型, 即: 弯脉蕨型 (内藏小脉在网眼内整齐平行排列并且长短基本相等, 不再形成网眼) 和拟槲蕨型 (内藏小脉不完全平行, 长度不等, 小脉连接成不规则的四方形网眼)。

弯脉蕨型 (Campyloneuroid)^[21]。侧脉斜展向上, 小脉与侧脉近垂直交叉, 在叶片中脉两侧形成多列整齐网眼, 内藏小脉在网眼内整齐平行排列并且长短基本相等, 孢子囊群生于小脉顶端, 在主脉两侧规则、整齐、多行多列地排列, 其中内藏平行小脉的数量根据不同种类叶片的宽度等在种间有一定的变化 (图版 I: 1 ~ 10)。石韦属植物脉序主要为此种类型。需要说明的是, Campyloneuroid 这一名称来自于水龙骨科弯脉蕨属 (*Campyloneurum*), 弯脉蕨属主要分布于热带美洲, 而美洲是石韦属植物的分布边界, 再加上这两个属的染色体基数也一致 ($x = 37$), 说明它们之间可能存在一定的关联。弯脉蕨型脉序是石韦属植物特征性脉序。

拟槲蕨型 (Pseudo-drynarioid)^[8]。典型的槲蕨型 (Drynarioid) 叶脉是指一至三回侧脉彼此以直角相连, 形成大小不一的四方形网眼, 小网眼内有少数分离小脉, 孢子囊群生于分离小脉顶端。石韦属部分植物的叶脉在弯脉蕨型的基础上略有变异, 形成拟槲蕨型的叶脉, 即内藏小脉不完全平行, 长度不等, 部分小脉连接形成大小不同的四方形网眼, 结果导致孢子囊群的排列不像弯脉蕨型那样规则整齐, 偏于散生 (图版 I: 11 ~ 14)。

钱币石韦、抱树石韦和石蕨的脉序, 不同于上述两种类型, 而属于槲蕨型叶脉, 三者都不具有平行网眼。其中, 钱币石韦, 主脉不明显, 侧脉不平行, 各级叶脉形成不规则的多层网眼, 内藏小脉由侧脉结合形成, 主要朝向主脉方向, 单一或分叉 (图版 I: 15); 抱树石韦, 在主脉两侧形成大小不同的网眼, 内藏小脉是由侧脉结合形成, 朝向主脉方向, 单一或分叉 (图版 I: 16); 石蕨, 主脉两侧形成大小相近的网眼, 靠近主脉的第一层网眼内无内藏小脉, 其它网眼内藏小脉是由侧脉结合形成, 朝向主脉方向, 单一 (图版 I: 17)。

表 1 水龙骨科 25 种植物材料采集信息
Table 1 Collection information on 25 species of Polypodiaceae

亚科 Subfamily	属 Genus	种 Species	采集地 Location	采集人/采集号 Collector	图版 I Plate I
		贴生石韦 <i>P. adnascens</i> (Sw.) Ching	云南景洪	杨鲁红 Yanglh 017	1
		相近石韦 <i>P. assimilis</i> (Baker) Ching	江西齐云山	周喜乐 Zhouxi 099	2
		柔软石韦 <i>P. porosa</i> (C. Presl) Hovenk.	云南屏边	杨鲁红 Yanglh 045	3
		相似石韦 <i>P. similes</i> Ching	云南广南	杨鲁红 Yanglh 047	4
		西南石韦 <i>P. gralla</i> (Gies.) Ching	云南屏边	杨鲁红 Yanglh 043	5
		石韦 <i>P. lingua</i> (Thunb.) Farwell	浙江古田山	邵文 Shaow 069	6
		南洋石韦 <i>P. longifolia</i> (Burm. f.) Morton	海南吊罗山	齐新萍 Qixp 146	7
		裸叶石韦 <i>P. nuda</i> (Gies.) Ching	海南霸王岭	齐新萍 Qixp 148	8
		中越石韦 <i>P. tonkinensis</i> (Gies.) Ching	广西大明山	韦宏金 Weihj 134	9
鹿角蕨亚科 Platycopteroidae	石韦属 <i>Pyrrosia</i>	有柄石韦 <i>P. petiolosa</i> (Christ) Ching	黑龙江帽儿山	邵文 Shaow 056	10
		兆石韦 <i>P. calvata</i> (Baker) Ching	江西齐云山	周喜乐 Zhouxi 109	11
		庐山石韦 <i>P. shearerii</i> (Baker) Ching	江西齐云山	周喜乐 Zhouxi 119	12
		下延石韦 <i>P. costata</i> (C. Presl) Tagawa et K. Iwats.	云南文山	杨鲁红 Yanglh 041	13
		绒毛石韦 <i>P. subfurfuracea</i> (Hook.) Ching	云南文山	杨鲁红 Yanglh 040	14
		钱币石韦 <i>P. nummularifolia</i> (Sw.) Ching	云南景洪	邵文 Shaow 051	15
		抱树石韦 <i>P. piloselloides</i> M. G. Price	云南金平	杨鲁红 Yanglh 019	16
		石蕨 <i>P. angustissimum</i> (Giesenh. ex Diels) Tagawa & K. Iwats.	江西齐云山	周喜乐 Zhouxi 112	17
水龙骨科 Polypodioidae	多足蕨属 <i>Polypodium</i>	欧亚多足蕨 <i>P. vulgare</i> L.	黑龙江帽儿山	邵文 Shaow 058	18
	水龙骨科 <i>Polypodiodes</i>	日本水龙骨 <i>P. niponica</i> (Mett.) Ching	湖南龙山	周喜乐 Zhouxi 192	19
	盾蕨属 <i>Neolepisorus</i>	盾蕨 <i>N. ovatus</i> (Bedd.) Ching	湖南桑植	周喜乐 Zhouxi 156	20
星蕨亚科 Microsoroidae	毛鳞蕨属 <i>Tricholepidium</i>	毛鳞蕨 <i>T. normale</i> (D. Don) Ching	云南贡山	邵文 Shaow 049	21
	星蕨属 <i>Microsorum</i>	表面星蕨 <i>M. Superficiale</i> (Blume) Ching	湖南东安	周喜乐 Zhouxi 206	22
	薄唇蕨属 <i>Leptochilus</i>	断线蕨 <i>L. hemionitideus</i> (C. Presl) Nooteboom	福建泰宁	周喜乐 Zhouxi 106	23
槲蕨亚科 Drynarioideae	槲蕨属 <i>Phymatosorus</i>	多羽槲蕨 <i>P. Longissimus</i> (Blume) Pic. Serm.	海南霸王岭	齐新萍 Qixp 141	24
	修蕨属 <i>Selliguea</i>	大果假槲蕨 <i>S. griffithiana</i> (Hook.) Pic. Serm.	云南贡山	邵文 Shaow 071	25

表2 水龙骨科25种植物材料叶脉特征的聚类分析数据
Table 2 Venation characteristics for UPGMA of 25 species of Polypodiaceae

物种 Species	特征 Characteristics														图版 I
	叶脉类型 分离0 结合1	网眼 规则0 不规则1	网眼 无0 有1	网眼层数 清晰0 不清晰1	内藏小脉 无0 有1	内藏小脉 单一0 分叉1	小脉方向 统一0 无序1	小脉朝向 叶缘0 主脉1	小脉形成于 一级侧脉0 二级侧脉1	近主脉的小脉 无0 有1					
贴生石韦	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1
相近石韦	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	2
柔软石韦	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	3
相似石韦	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	4
西南石韦	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	5
石韦	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	6
南洋石韦	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	7
裸叶石韦	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	8
中越石韦	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	9
有柄石韦	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	10
光石韦	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	11
庐山石韦	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	12
下延石韦	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	13
绒毛石韦	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	14
钱币石韦	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	15
抱树石韦	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	16
石蕨	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	17
欧亚多足蕨	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	18
日本水龙骨科	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19
盾蕨	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	20
毛鳞蕨	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	21
表面星蕨	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	22
断线蕨	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	23
多羽瘤蕨	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	24
大果假瘤蕨	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	25

注: 表中没有相关性状的用“?”表示。
Note: Missing characteristics are noted as “?”.

2.2 水龙骨科其它3亚科的脉序特征

(1) 水龙骨科植物脉序特征

水龙骨科脉序可以分为两种类型：分离脉序型 (Free type)，例如多足蕨属的欧亚多足蕨 *Polypodium vulgare* (图版 I：18)；水龙骨科型 (Goniophlebioid type) 结合脉序^[1]，即侧脉形成一到多行规则网眼，内藏小脉不分叉，例如水龙骨科属的日本水龙骨科 *Polypodiodes niponica* (图版 I：19)。

(2) 星蕨亚科、槲蕨亚科植物的脉序特征

星蕨亚科、槲蕨亚科植物的脉序均属槲蕨型 (Drynarioid type) 结合脉序，一级侧脉和二级侧脉相连接，在主脉两侧形成多层大小不同或相近的复杂网眼，一般很难分清网眼的排数，网眼内藏小脉是由侧脉结合形成，单一或分叉，朝向不定，有的朝向主脉方向 (图版 I：20, 21)，有的朝向各个方向 (图版 I：22 ~ 25)。

2.3 基于脉序形态特征的聚类分析

聚类分析结果显示，分离脉序 (图 2：A) 和结合脉序被分成两大支。结合脉序植物中，槲蕨型脉序 (图 2：B) 和水龙骨科型脉序 (图 2：C) 单独分支；除钱币石韦之外的石韦属植物均聚在一起，其中拟

槲蕨型脉序 (图 2：D) 和弯脉蕨型脉序 (图 2：E) 植物又各自独立聚为一支。

3 讨论

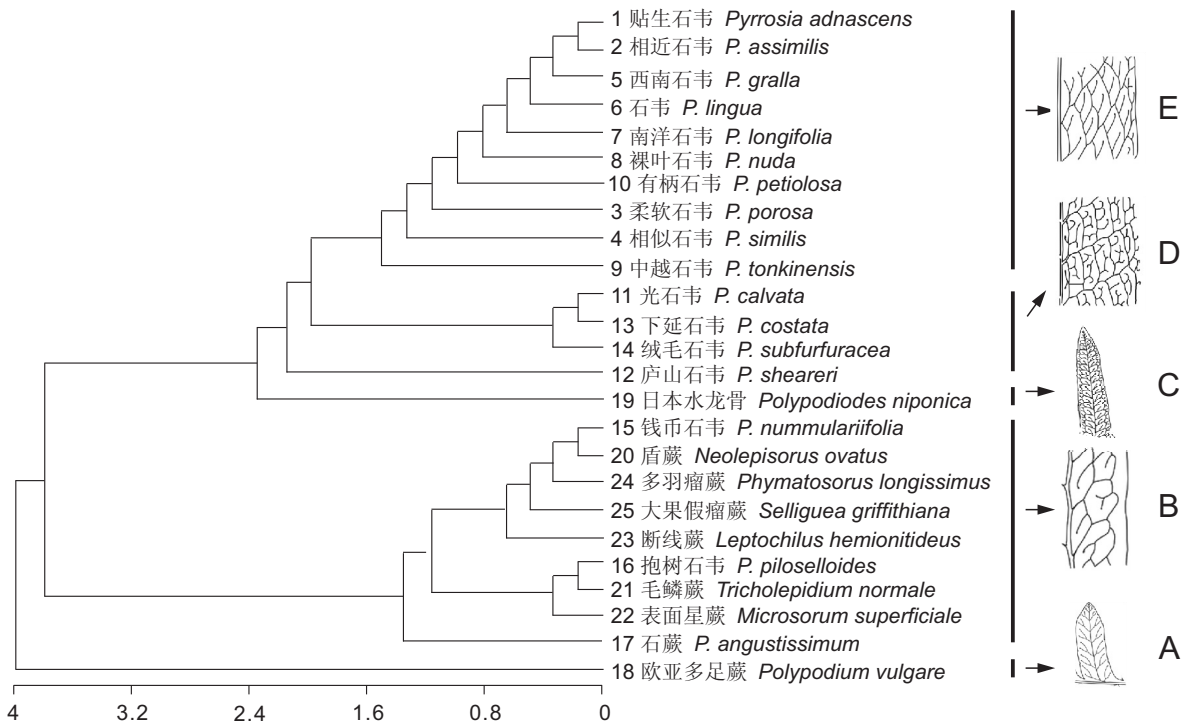
水龙骨科植物是真蕨中最为进化的类群，种类繁多，脉序类型多样，主要有水龙骨科型和槲蕨型。由于叶脉关键性状的变化，以及各个特征的多样组合，槲蕨型脉序之下又形成了多种脉序。

3.1 基于脉序形态特征的聚类分析

从聚类结果可知，脉序分类的结果与水龙骨科的分类处理观点基本一致，即：槲蕨亚科和星蕨亚科靠近，鹿角蕨亚科单独分成一支，水龙骨科单独分离，根据脉序特征，石韦属又可分成两支，说明脉序特征在水龙骨科分类学上，特别是在石韦属下的分类上具有重要的参考价值。

3.2 石韦属植物的分类问题

聚类分析结果可知，石韦属大部分植物均聚到一起，说明本属植物的脉序特征与水龙骨科其它属植物差异明显。本属植物具有特征性的星状毛以及极特殊的围绕型气孔^[22]，再加上特征性的弯脉蕨型脉序，进一步巩固了石韦属的分类位置。



A: Free type; B: Drynarioid type; C: Goniophlebioid type; D: Pseudo-drynarioid type; E: Campyloneuroid type.

图 2 水龙骨科植物脉序特征的聚类分析

Fig. 2 UPGMA analysis for venation pattern of species of Polypodiaceae

(1) 抱树石韦和石蕨的分类位置

Flora of China^[2]分类系统将原抱树莲属^[23]和石蕨属^[24]归并入石韦属。本研究结果显示,原抱树莲属^[23]植物在主脉两侧形成大小不同的网眼,内藏小脉是由侧脉结合形成,朝向主脉方向,单一或分叉;原石蕨属^[23]植物在主脉两侧形成长网眼,内藏小脉是由侧脉结合形成,朝向主脉方向,单一。这些脉序特征与典型石韦属植物的脉序差异显著,据此脉序特征,对这两个属植物的分类地位还有待进一步研究。

(2) 钱币石韦的分类处理

钱币石韦脉序特征较特殊,在主脉两侧形成大小相近的几层网眼,内藏小脉由侧脉结合形成,主要朝向主脉方向,多次分叉,该种脉序特征较特殊。相关形态学研究也认为其分类地位较特殊,建议将其单独分为一组^[10]。

致谢:感谢上海辰山植物园齐新萍和韦宏金帮助采集实验材料。

参考文献:

- [1] 吴兆洪,秦仁昌.中国蕨类植物科属志[M].北京:科学出版社,1991:15,485,487-523.
Wu SH, Ching RC. Fern Families and Genera of China [M]. Beijing: Science Press, 1991: 15, 485, 487-523.
- [2] Zhang XC, Lu SG, Lin YX, Qi XP, Moore S, Xing FW, Wang FG, Hovenkamp P, Gilbert MG, Nootboom HP, Parris BS, Haufler C, Kato M, Smith AR. Polypodiaceae [M]// Wu ZY, Raven PH, Hong DY, eds. Flora of China; Vol. 2-3: Pteridophytes. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2013: 786-797.
- [3] Mitsuta S. Studies in the venation and systematics of Polypodiaceae II. Venation of Polypodiaceae (2) and of some other ferns [J]. *Memo Fact Sci*: Kyoto University, Series of Biology, 1984, 9: 57-85.
- [4] Hovenkamp P. A Monograph of the Fern Genus *Pyrrosia* [M]. Leiden: Leiden University Press, 1986.
- [5] 林允兴.石韦属[M]//中国植物志:第6卷,第2分册.北京:科学出版社,2000:116-151.
Lin YX. *Pyrrosia* [M]// *Flora Reipublicae Popularis Sinicae*: Vol. 6, Part 2. Beijing: Science Press, 2000: 116-151.
- [6] Stuart T. *Pyrrosia* [J]. *Bull Amer Fern Soc*, 2008, 35 (2-3): 9-13.
- [7] Shing KH. A Reclassification of the fern genus *Pyrrosia* [J]. *Amer Fern J*, 1983, 73 (3): 73-78.
- [8] Ching RC. On the genus *Pyrrosia* Mirbel from the mainland of Asia including Japan and Formosa [J]. *Bull Chin Bot Soc*, 1935, 1(1): 36-72.
- [9] Nayar BK. Studies in Polypodiaceae VII. *Pyrrosia* [J]. *J Ind Bot Soc*, 1961, 12: 164-186.
- [10] 杨鲁红.中国石韦属植物系统分类学研究[D].昆明:云南大学,2012:69-71.
Yang LH. A systematic study on the fern genus *Pyrrosia* Mirbel from China [D]. Kunming: Yunnan University, 2012: 69-71.
- [11] Chiou WL, Martin CE, Lin TC, Hsu CC, Lin SH, Lin KC. Ecophysiological differences between sterile and fertile fronds of the subtropical epiphytic fern *Pyrrosia lingua* (Polypodiaceae) in Taiwan [J]. *Amer Fern J*, 2005, 95 (4): 131-140.
- [12] 李雁群,黎颖菁,黎桦,黄棉,黄荣韶,陈超君,朱柏任.广西石韦属七种植物叶片结构与孢子形态的比较研究[J].广西植物,2010,30(4):462-470.
Li YQ, Li YJ, Li H, Huang M, Huang RS, Chen CJ, Zhu BR. A comparative study on the leaf blade structure and spore of seven *Pyrrosia* species in Guangxi [J]. *Guihaia*, 2010, 30 (4): 462-470.
- [13] 中国科学院植物研究所古植物研究室孢粉组.中国蕨类植物孢子形态[M].北京:科学出版社,1976:363-365.
Ancient plant pollen group of Institute of Botany, China Academy of Sciences. Spore Pteridophytorum Sinicorum [M]. Beijing: Science Press, 1976: 363-365.
- [14] Uffelen GAV, Hennipman E. The spores of *Pyrrosia* Mirbel (Polypodiaceae), a SEM study [J]. *Pollen Et Spores*, 1985, XXVII: 155-198.
- [15] 王任翔,陆树刚,邓晰朝,张义正.广西蕨类植物孢子形态的研究 I.水龙骨科[J].广西植物,2006,26(5):565-569.
Wang RX, Lu SG, Deng XC, Zhang YZ. Spore morphology of pteridophytes from Guangxi I. Polypodiaceae [J]. *Guihaia*, 2006, 26 (5): 565-569.
- [16] 包文芳,孟宪纾,周荣汉.中国石韦属化学成分与分类学的研究:第1报[J].沈阳药科大学学报,1982(15):62-71.
Bao WF, Meng XS, Zhou RH. Studies on chemical constituents and taxonomy of the *Pyrrosia* Mirbel in China: Report I [J]. *Journal of Shenyang Pharmaceutical University*, 1982(15): 62-71.
- [17] 陈丽君,马永杰,李玉鹏,张燕,何峰,陈业高.石韦属植物化学和药理研究进展[J].安徽农业科学,2011,39(10):5786-5789.
Chen LJ, Ma YJ, Li YP, Zhang Y, He F, Chen YG. Advance on the chemical and pharmacological studies on plant of *Pyrrosia* genus [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2011, 39(10): 5786-5789.
- [18] 李晓丹.药用石韦的孢子扫描电镜鉴定及黄酮化合物的组织化学定位和测定[D].西安:陕西师范大学,2008.

- Li XD. Study on the spore ESEM morphology and determination of flavonoids of medicinal *Pyrrosia* [D]. Xi'an: Shannxi Normal University, 2008.
- [19] 李晓丹, 肖娅萍. 5 种药用石韦总黄酮的提取及测定[J]. 中国野生植物资源, 2009, 28(1): 59–61.
- Li XD, Xiao YP. Determination of total flavonoids from 5 species of *Pyrrosia* leaf [J]. *Chinese Wild Plant Resources*, 2009, 28(1): 59–61.
- [20] 周荣汉, 段金庵. 植物化学分类学[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2005.
- Zhou RH, Duan JA. Plant Chemotaxonomy [M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Press, 2005.
- [21] Nayar BK, Chandra S. Ferns of India. XV. *Pyrrosia* Mirbel [J]. *Bull Nat Bot Gar*, Lucknow, 1965, 117: 1–98.
- [22] 张耀甲, 于海峰, 卢云霞, 李辉东. 国产水龙骨科植物的气孔器类型及其系统学意义[J]. 兰州大学学报: 自然科学版, 1999, 35 (1): 130–139.
- Zhang YJ, Yu HF, Lu YX, Li HD. Stomatal apparatus of Chinese Polypodiaceae and its systematic significance [J]. *Journal of Lanzhou University: Natural Sciences*, 1999, 35 (1): 130–139.
- [23] Nayar BK. Studies in Polypodiaceae IV. *Drymoglossum* Presl [J]. *J Ind Bot Soc*, 1957, 36 (2): 169–179.
- [24] Ravensberg WJ, Hennipman E. The *Pyrrosia* species formerly referred to *Drymoglossum* and *Saxiglossum* (Filicales, Polypodiaceae) [J]. *Leiden Bot Ser*, 1986, 9(1): 281–310.

图版说明

图版 I : 水龙骨科石韦属和其它亚科植物脉序的解剖结构特征。

1: 贴生石韦; 2: 相近石韦; 3: 柔软石韦; 4: 相似石韦; 5: 西南石韦; 6: 石韦; 7: 南洋石韦; 8: 裸叶石韦; 9: 中越石韦; 10: 有柄石韦; 11: 光石韦; 12: 庐山石韦; 13: 下延石韦; 14: 绒毛石韦; 15: 钱币石韦; 16: 抱树石韦; 17: 石蕨; 18: 欧亚多足蕨; 19: 日本水龙骨; 20: 盾蕨; 21: 毛鳞蕨; 22: 表面星蕨; 23: 断线蕨; 24: 多羽瘤蕨; 25: 大果假瘤蕨。

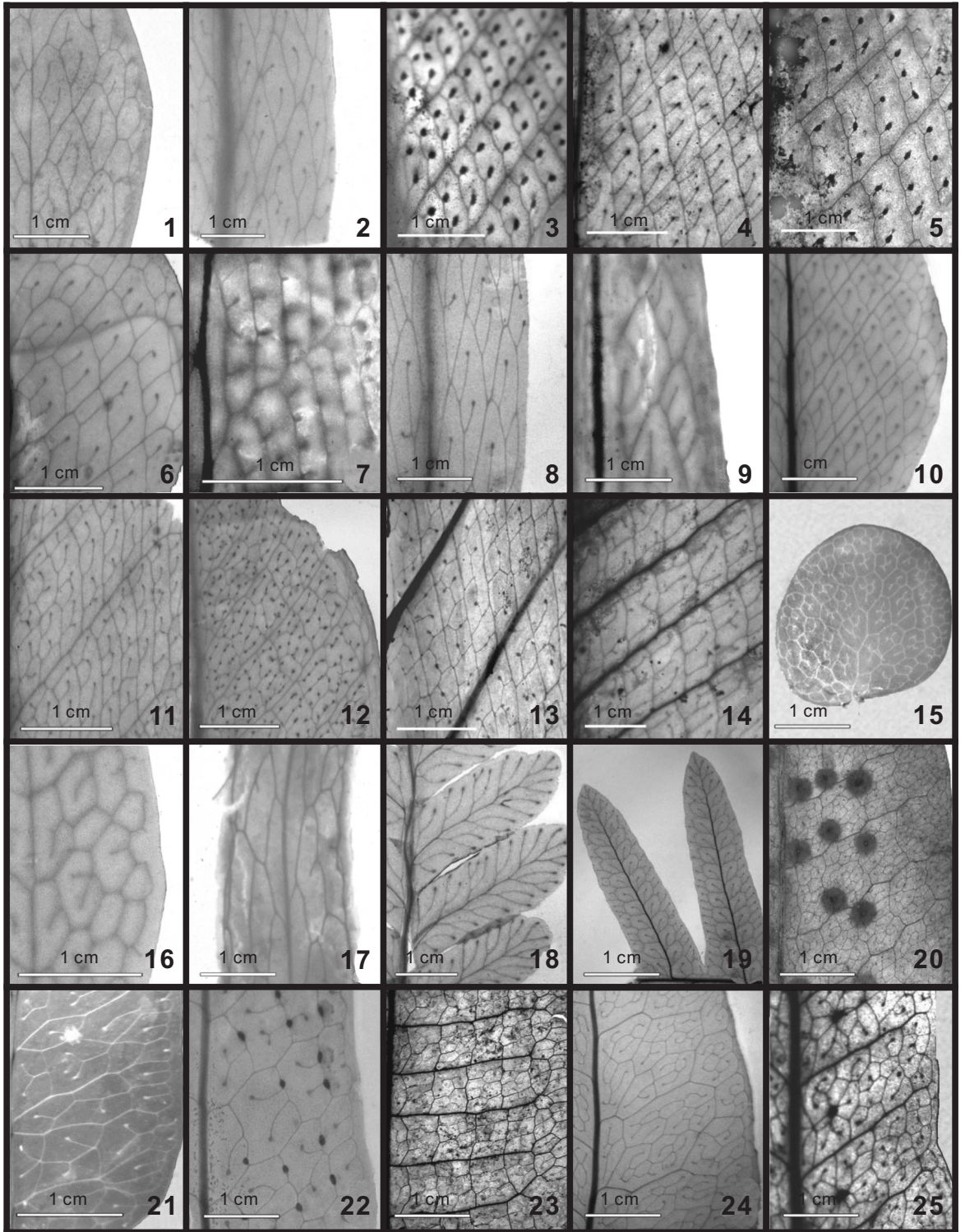
Explanation of plate

Plate I : Anatomical morphology of characteristics of venation pattern of *Pyrrosia* and other subfamilies of Polypodiaceae.

1: *Pyrrosia adnascens*; 2: *P. assimilis*; 3: *P. porosa*; 4: *P. similis*; 5: *P. gralla*; 6: *P. lingua*; 7: *P. longifolia*; 8: *P. nuda*; 9: *P. tonkinensis*; 10: *P. petiolosa*; 11: *P. calvata*; 12: *P. sheareri*; 13: *P. costata*; 14: *P. subfurfuracea*; 15: *P. nummulariifolia*; 16: *P. piloselloides*; 17: *P. angustissimum*; 18: *Polypodium vulgare*; 19: *Polypodiodes niponica*; 20: *Neolepisorus ovatus*; 21: *Tricholepidium normale*; 22: *Microsorium superficiale*; 23: *Leptochilus hemionitideus*; 24: *Phymatosorus longissimus*; 25: *Selliguea griffithiana*.

邵文等：图版 I

SHAO Wen *et al.*: Plate I



See explanation at the end of text

(责任编辑：张平)