

前言

石松类和蕨类植物 (广义蕨类) 是维管植物的第二大类群, 是植物界的重要组成部分。在地球历史演化过程中, 它们曾一度占据主导地位。现生石松类和蕨类植物广泛广布于世界各地, 是森林演替早期的先锋植物。

蕨类植物分类系统自 19 世纪以来经历了巨大变化。我国蕨类植物分类学家秦仁昌院士于 1940 年发表的水龙骨科自然分类系统, 为现代石松类和蕨类植物分类系统的确立奠定了重要基础。之后, 他在 1954 年、1978 年先后发表的中国石松类和蕨类植物分类系统, 也一直被世界蕨类学家广泛采用。

2016 年, 由全球 68 个单位的 94 名石松类和蕨类植物分类学家联合署名发表的石松类和蕨类分类系统 PPG I (Pteridophyte Phylogeny Group I) 确立了当前世界范围内石松类和蕨类植物在目、科等级上的系统发育框架。这一框架已被全球科研人员、教学工作者及蕨类爱好者所接受并广泛采用。近十年, 虽然 PPG I 系统的整体发育框架未发生显著变化, 但随着分子系统学研究的迅猛发展, 许多新的研究成果相继涌现, 石松类和蕨类植物中多个类群的科、属划分都发生了极大的变化。例如, 牙蕨科从广义三叉蕨科中独立出来, 卷柏科由过去的一个属划分为 20 个属, 金星蕨科由过去的 30 个属增加到 37 个属, 水龙骨科由过去的 65 个属增加到 78 个属。此外, 还有一些过去曾被发表过但未被 PPG I 系统承认的属得以重新恢复。

尽管世界石松类和蕨类植物的系统发育框架已较为完善, 但由于研究技术的快速发展, 如果未能及时关注相关类群的研究进展, 将难以充分理解并把握石松类和蕨类这一古老类群下各支系的系统位置、分类历史及当前的分类地位。本书通过对历史文献和现有资料的系统收集、整理和编撰, 全面介绍了当前世界范围内承认的石松类和蕨类植物目、科、亚科、属的分类体系, 期望可以为同行研究提供重要参考。

本书全面且系统地梳理了石松类和蕨类植物分子系统学和分类学的最新研究成果, 以系统发育树的形式, 直观展示了当前世界石松类和蕨类植物各科、属之间的系统发育关系。书中详细介绍了世界范围内石松类和蕨类植物各科、属的形态特征、地理分布、物种数量、染色体数目。此外, 为了加深读者对中国石松类和蕨类类群的理解, 书中对中国产的石松类和蕨类植物每个属尽可能地选取一至多个代表物种进行精细解剖, 以展示相关类群的重要形态特征。本书还编制了石松类和蕨类植物各科下亚科及属的形态检索表, 以供读者参考。

本书排序参考 PPG I 系统，同时增加了新发表的牙蕨科以及恢复的爬树蕨科和石杉科，共 54 科。各类群物种数目参考 PPG I 系统以及最新的文献和著作。物种描述和检索表编制参考了相关类群的文献、地方植物志、专著等，尤其是 Kramer 和 Green (1990) 编著的 *The Families and Genera of Vascular Plants, Vol. I: Pteridophytes and Gymnosperms*。本书图文并茂，配有石松类和蕨类植物彩色图版 192 幅，包含照片 900 多张。

本书从开始筹划至编写完稿，历经近 2 年。在这一过程中，课题组的所有老师和同学都付出了艰辛和努力，黄传捷、胡玉平、万子越、韩旭科、何萌、李蓉娟、李预昕、刘意、罗苗、邱永玲、魏政豪、叶紫瑜、赵镜等参与了野外植物图片的拍摄和文字的校订；黄传捷和杨建军协助完成了系统发育树的构建、编辑以及图片处理；王佳冠和赵镜协助完成了文稿的修订和校对。

本书的出版得到了云南大学“双一流”建设项目 (C176220100030)、云南省“兴滇英才支持计划” (C619300A017)、云南省基础研究计划 (202301BF07001-016)、云南省研究生优质课程建设项目 (SJYZKC20211101)，以及国家自然科学基金青年科学基金项目 (31900186) 和国家自然科学基金地区科学基金项目 (32260050) 的支持。

本书的完成得到国内外同行和多家单位的大力支持和帮助。梁振龙博士、张良博士和张丽兵研究员在书稿的编写过程中付出了大量时间和精力，并提供了宝贵的指导意见。李中阳博士 (金星蕨科)、商辉博士 (碗蕨科和翼囊蕨科)、许可旺博士 (铁角蕨科)、赵镜博士 (卷柏科、瘤足蕨科和凤尾蕨科)、左政裕博士 (鳞毛蕨科) 在编写工作中做出了重要贡献，保证了类群介绍的准确性。范雪萍博士 (肿足蕨科)、万霞博士 (三叉蕨科)、蒋璐遥硕士和赵亚楠博士 (膜蕨科)、王婷博士 (合囊蕨科) 提出了宝贵的修改意见。张良博士、梁振龙博士、商辉博士和韦宏金工程师提供了多个类群的图片，李中阳博士提供了几乎所有金星蕨科的图片，以及董仕勇研究员提供了海南符藤蕨图片。本书野外照片收集过程中得到云南高黎贡山国家级自然保护区、云南丽江老君山国家公园、云南乌蒙山国家级自然保护区和中国科学院西双版纳热带植物园的大力支持和帮助。在此，一并表示衷心感谢。

由于编者学识有限，书中难免存在不足之处，敬请各位读者提出宝贵意见。

周新茂 和兆荣

2024 年 6 月 1 日于云南大学呈贡校区

目 录

总论	1
一、蕨类和石松类的全基因组研究	1
二、蕨类和石松类的叶绿体基因组系统学研究	1
三、蕨类和石松类的核基因系统学研究	3
四、PPG I 系统之后的蕨类分子系统学及分类学研究	3
五、中国蕨类和石松类植物概况	6
六、世界蕨类植物分类系统	6
分论	21
石松类 lycophytes	21
石松目 Lycopodiales DC. ex Bercht. & J. Presl	22
石杉科 Huperziaceae *	22
石松科 Lycopodiaceae *	24
水韭目 Isoëtales Prantl	32
水韭科 Isoëtaceae *	32
卷柏目 Selaginellales Prantl	33
卷柏科 Selaginellaceae *	33
蕨类 ferns	51
木贼亚纲 Equisetidae Warm.	51
木贼目 Equisetales DC. ex Bercht. & J. Presl	51
木贼科 Equisetaceae *	51
瓶尔小草亚纲 Ophioglossidae Klinge	52
松叶蕨目 Psilotales Prantl	52
松叶蕨科 Psilotaceae *	52
瓶尔小草目 Ophioglossales Link	54
瓶尔小草科 Ophioglossaceae *	54
合囊蕨亚纲 Marattiidae Klinge	64
合囊蕨目 Marattiales Link	64
合囊蕨科 Marattiaceae *	64
水龙骨科 Polypodiidae Cronquist, Takht. & W. Zimm.	68
紫萁目 Osmundales Link	68

紫萁科 Osmundaceae *	69
膜蕨目 Hymenophyllales A. B. Frank	74
膜蕨科 Hymenophyllaceae *	74
里白目 Gleicheniales Schimp.	81
马通蕨科 Matoniaceae	83
双扇蕨科 Dipteridaceae *	84
里白科 Gleicheniaceae *	86
莎草蕨目 Schizaeales Schimp.	91
海金沙科 Lygodiaceae *	91
莎草蕨科 Schizaeaceae *	92
双穗蕨科 Anemiaceae	94
槐叶蕨目 Salviniiales Link	95
槐叶蕨科 Salviniaceae *	95
蕨科 Marsileaceae *	96
杪椌目 Cyatheales A. B. Frank	99
伞序蕨科 Thyrsopteridaceae	99
柱囊蕨科 Loxsomataceae	100
垫囊蕨科 Culcitaceae	101
瘤足蕨科 Plagiogyriaceae *	101
金毛狗蕨科 Cibotiaceae *	103
丝囊蕨科 Metaxyaceae	104
蚌壳蕨科 Dicksoniaceae	104
杪椌科 Cyatheaceae *	105
水龙骨目 Polypodiales Link	109
袋囊蕨亚目 Saccolomatineae Hovenkamp	109
袋囊蕨科 Saccolomataceae	109
鳞始蕨亚目 Lindsaeineae Lehtonen & Tuomisto	110
花楸蕨科 Cystodiaceae	110
番茄蕨科 Lonchitidaceae	111
鳞始蕨科 Lindsaeaceae *	111
凤尾蕨亚目 Pteridineae J. Prado & Schuettp.	115
凤尾蕨科 Pteridaceae *	115
碗蕨亚目 Dennstaedtiineae Schwartsb. & Hovenkamp	147
碗蕨科 Dennstaedtiaceae *	147
铁角蕨亚目 Aspleniineae H. Schneid. & C. J. Rothf.	156
冷蕨科 Cystopteridaceae *	159

轴果蕨科 Rhachidosoraceae *	162
肠蕨科 Diplaziopsidaceae *	163
链脉蕨科 Desmophlebiaceae	165
半网蕨科 Hemidictyaceae	165
铁角蕨科 Aspleniaceae *	166
岩蕨科 Woodsiaceae *	168
球子蕨科 Onocleaceae *	171
乌毛蕨科 Blechnaceae *	174
蹄盖蕨科 Athyriaceae *	189
金星蕨科 Thelypteridaceae *	196
水龙骨亚目 Polypodiineae Dumort.	230
翼囊蕨科 Didymochlaenaceae *	231
肿足蕨科 Hypodematiaceae *	232
鳞毛蕨科 Dryopteridaceae *	235
肾蕨科 Nephrolepidaceae *	256
藤蕨科 Lomariopsidaceae *	256
三叉蕨科 Tectariaceae *	260
牙蕨科 Pteridryaceae *	263
爬树蕨科 Arthropteridaceae *	266
条蕨科 Oleandraceae *	266
骨碎补科 Davalliaceae *	267
水龙骨科 Polypodiaceae *	270
参考文献	317
中文名索引	332
拉丁名索引	337

总 论

石松类 (lycophytes) 和蕨类 (ferns) 植物，常统称为蕨类植物 (pteridophyte)，又称羊齿植物。石松类和蕨类是通过孢子繁殖的维管植物，它们具有相互独立生活的孢子体和配子体，其生活史为孢子体发达的异形世代交替。孢子体有根、茎、叶的分化，有较原始的维管组织。配子体微小，绿色自养或与真菌共生，大部分土生或附生，具假根。有性生殖器官为精子器和颈卵器，生殖行为需借助水进行。据现有研究统计，石松类和蕨类植物有 12,000 多种，但实际种数可能远不止于此。它们广泛分布于世界各地，是各类生态系统中的重要组成部分，尤以热带、亚热带地区的种类最为繁多。在生态习性上，大多数蕨类植物为土生、石生或附生，少数为湿生或水生，喜阴湿温暖环境。

一、蕨类和石松类的全基因组研究

2000 年，第一个完成基因组测序的植物拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 测序结果公布，标志着植物基因组学进入一个新的时代。近年来，植物基因组测序速度发展迅速，几乎每天都有新的基因组被测序。然而，石松类和蕨类植物因其基因组较大、重复序列比例高、遗传背景复杂、多倍化和杂交普遍，给基因组测序带来了巨大的挑战。蕨类植物体细胞的染色体 $2n$ 可高达 1260，基因组最大可达 1C (148 Gb)，这比拟南芥基因组大 1000 多倍。截至目前，已经有 10 余种石松类和蕨类植物完成了全基因组测序，其中石松类植物先后有江南孔氏卷柏 *Kungiselaginella moellendorffii* (Banks et al., 2011)、鳞叶卷柏 *Lepidoselaginella lepidophylla* (VanBuren et al., 2018)、卷柏 *Pulvinella tamariscina* (Xu et al., 2018a)、东北石松 *Lycopodium clavatum* (Yu et al., 2023) 和台湾水韭 *Isoetes taiwanensis* (Wickell et al., 2021) 进行了全基因组测序，而蕨类植物先后有细叶满江红 *Azolla filiculoides*、勺叶槐叶蕨 *Salvinia cucullata* (Li et al., 2018)、桫欏 *Alsophila spinulosa* (Huang et al., 2022)、铁线蕨 *Adiantum capillus-veneris* (Fang et al., 2022) 及美洲水蕨 *Ceratopteris richardii* (Marchant et al., 2022) 的基因组被报道。最后 3 种均已达到染色体水平，相信随着测序技术的不断发展和研究的日益深入，将来会有越来越多的石松类和蕨类植物基因组被揭示。

二、蕨类和石松类的叶绿体基因组系统学研究

与真核生物的细胞核、线粒体相比，叶绿体基因组相对较小，结构和序列保守，且细胞内存在多个拷贝 (Mower and Vickrey, 2018)。通过比较植物线粒体 DNA (mtDNA)、叶绿体 DNA (cpDNA) 和细胞核 DNA (nDNA) 的核酸替换率，发现 cpDNA 的核酸替换

率适中 (Wolfe et al., 1987), 而且叶绿体基因组编码区和非编码区的分子进化速率存在显著差异, 能够为不同分类阶元的系统发育研究提供多样化的遗传变异信息 (Clegg et al., 1994), 这使得叶绿体基因组在植物系统发育中备受青睐。1998 年, Wakasugi 等 (1998) 正式发表了第一个蕨类植物——松叶蕨 *Psilotum nudum* 的叶绿体基因组。随后, Wolf 等 (2005) 发表了第一个石松类植物——亮叶石杉 *Huperzia lucidula* 的叶绿体基因组。由于测序物种数量有限, 早期研究主要聚焦于石松类植物和蕨类植物叶绿体基因组的结构特征和差异上 (Wolf et al., 2005, 2011; Roper et al., 2007; Tsuji et al., 2007; Smith, 2009; Gao et al., 2009, 2010, 2011, 2013; Karol et al., 2010; Grewe et al., 2013; Kim et al., 2014; Zhong et al., 2014)。

近年来, 随着测序技术的发展和测序成本的降低, 大量石松类和蕨类植物叶绿体基因组被测序。截止目前, 叶绿体基因组已测序的石松类和蕨类植物有 600 多种。在石松类植物中, 卷柏科植物因其叶绿体基因组具有特殊的正向重复结构而被广泛关注 (Mower et al., 2019; Zhang et al., 2019a, 2019b, 2020a; Kang et al., 2020; Xiang et al., 2022; Zhou et al., 2022)。Kuo 等 (2018) 和 Du 等 (2022) 对蕨类植物叶绿体基因组结构变化和基因组特征进行了较为全面而系统的研究。此外, 叶绿体基因组数据在解析石松类和蕨类植物关键科、属的系统位置、复杂类群的系统演化方面已经取得了显著成就。石松类植物中的明星植物——蛇足石杉 *Huperzia serrata*, 因其在阿尔茨海默病治疗中独特的药用价值而广受关注, 但是通过叶绿体基因组测序和系统发育分析, 明确该种实际应为两个种, 即分布于我国南方的长柄石杉 *H. javanica* 和分布于我国东北地区的 *H. serrata* (Guo et al., 2016; Zhang et al., 2017a)。

石松类和蕨类植物叶绿体基因组测序为系统发育研究奠定了基础。Pereira 等 (2021) 和 Zhou 等 (2023a) 分别基于叶绿体基因组对水韭科和卷柏科的系统发育关系进行了较为全面系统的研究。Lu 等 (2015) 首次通过整合叶绿体基因组数据, 构建了蕨类植物在目等级的系统发育关系。Wei 等 (2017) 利用 40 个叶绿体基因组数据重建了 eupolypods II 的系统发育关系, 澄清了轴果蕨科的系统位置和蹄盖蕨科的单系性。Kuo 等 (2018) 通过扩大取样, 对蕨类植物的 11 个目进行全面系统研究, 发现基于不同的叶绿体基因组数据集确定的膜蕨目 Hymenophyllales 的系统位置并不稳定。Wei 等 (2021a) 对蕨类植物中附生种类最多的科——水龙骨科 Polypodiaceae 的 70 个样本进行叶绿体基因组测序, 确定了 PPG I 中系统位置未定的合环蕨属 *Synammia* 的系统位置, 并结合核糖体数据和形态数据重新探讨了水龙骨科的系统发育关系, 提出了水龙骨科下新的亚科分类系统 (Wei and Zhang, 2022)。

Du 等 (2021) 通过对蕨类植物 28 个科的 208 种植物叶绿体基因组取样测序, 重新构建了水龙骨科 Polypodiales 在科等级的系统发育关系, 并对蕨类植物早期演化历史进行了研究, 揭示了水龙骨科与同期的被子植物有相似的物种分化模式。此外, Lehtonen 等 (2020) 对合囊蕨科 Marattiaceae 的 6 个属进行系统发育重建, 提出多孔蕨属 *Danaea* 应为合囊蕨科的最早分支, 而天星蕨属 *Christensenia* 则与唇囊蕨属 *Marattia* 构成姐妹群关系。Ke 等 (2022) 通过研究叶绿体基因组数据发现, 现存的莎草蕨科 Schizaeaceae 包括小莎蕨属 *Microschizaea*、莎草蕨属 *Actinostachys*、枝莎蕨属 *Schizaea* 和 *Schizaea*

pusilla 4 个分支, 并认为莎草蕨科下应包括至少 3 个独立属。

三、蕨类和石松类的核基因系统学研究

核基因的双亲遗传特性为揭示类群的系统发育关系提供了更充足的证据, 尤其对研究广泛杂交的蕨类植物类群具有重要的意义和价值。尽管在种子植物中通用的核基因片段 ITS 片段在部分石松类 (如卷柏科) 中比较容易扩增, 但在蕨类植物中却极为困难, 这导致基于核基因的石松类和蕨类植物分子系统学研究相较于种子植物严重滞后。在高通量测序技术发展之前, 研究者大多通过一代测序技术扩增核基因片段。在蕨类中, 常用的核基因有 *LEAFY*、*SQD1*、*pgiC*、*gapCP*、*18S* 等, 但由于蕨类植物杂交现象普遍, 核基因扩增困难, 获得的数据质量不高且数量极少。因此, 大部分核基因扩增主要是用于探究一些复杂小类群的杂交和系统发育研究。Rothfels 等 (2013a, 2015) 基于 20 个和 25 个低拷贝核基因对整个蕨类系统进行了系统发育研究, 构建了蕨类植物系统发育关系, 但涉及的物种相对较少。

随着分子测序技术的发展, 通过转录组测序、目标富集测序和简化基因组测序方法, 我们可以获取大量的石松类和蕨类植物的核基因数据, 进而开展类群的系统发育研究。例如, Shen 等 (2018)、Qi 等 (2018) 和千种植物转录组计划 (One Thousand Plant Transcriptomes Initiative, 2019) 先后分别利用 68 个、119 个和 70 个蕨类植物的大量核基因数据, 重新构建了世界蕨类植物的系统发育框架。Pelosi 等 (2022) 整合上述三篇文章的所有蕨类植物共计 258 个样本的转录组数据, 重建了整个蕨类植物的系统发育关系, 发现蕨类植物在演化过程中经历了 27 次全基因组复制事件。除对蕨类植物科等级以上系统发育的研究, 转录组测序数据也常被用于解决科下类群间的系统发育关系, 如水韭科 (Wood et al., 2020)、桫欏科 (肖永, 2019; Dong et al., 2019)、碗蕨科 (刘莉, 2018) 等。Fawcett 等 (2021) 和 Lima 等 (2023) 先后通过 GoFlag 探针的目标富集测序方法分别获取了金星蕨科 Thelypteridaceae 和里白科 Gleicheniaceae 的核基因数据, 并重建了这些复杂类群的系统发育关系。

上述这些研究极大地帮助我们阐明了整个蕨类植物的进化关系。随着测序技术的不断发展和研究的深入推进, 我们将对世界石松类和蕨类植物的演化历史有更深刻的理解。

四、PPG I 系统之后的蕨类分子系统学及分类学研究

PPG I (Pteridophyte Phylogeny Group I) 是广义蕨类植物分类系统 (PPG I, 2016), 为世界蕨类植物学工作者提供了一个全面且最新的蕨类研究指南, 该分类系统的提出对蕨类和石松类的研究具有划时代的意义。

PPG I 系统 (2016) 与秦仁昌系统 (1978) (图 I), 以及 Smith 等 (2006a)、Christenhusz 等 (2011) 以及 Christenhusz 和 Chase (2014) 的分类系统存在显著差异。PPG I 系统是由来自全球 68 个单位 94 名分类学家联合署名发表的。PPG I 系统将世界现存的 12,000 多种石松类和蕨类植物划分成 2 纲 14 目 51 科 337 属。自发表以来,

PPG I 系统被全球植物学科研工作者广泛采纳和使用。至今，大量新的研究成果相继涌现，极大地推动了石松类和蕨类植物的研究。世界石松类和蕨类分子系统学与分类学研究的进展主要表现在以下 5 个方面。

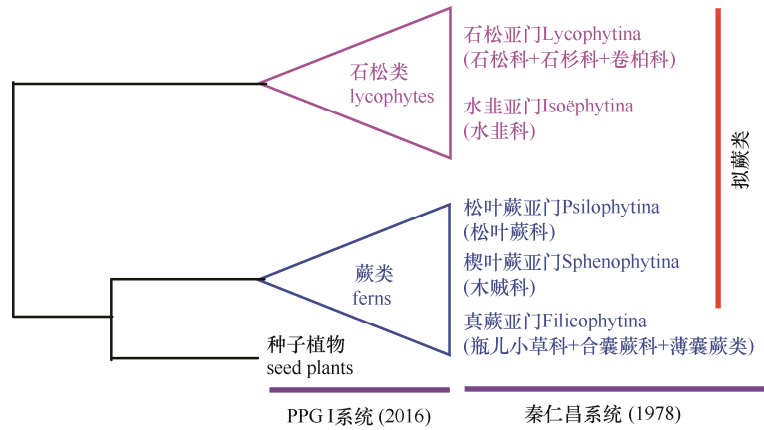


图1 PPG I 系统 (2016) 与秦仁昌系统 (1978)

1. 科、亚科下的属间系统发育关系愈加清晰

在 2016 年 PPG I 系统发表之后，近年来通过更深入、系统且全面地取样研究，结合一代和 (或) 二代测序数据，一些复杂石松类和蕨类科的系统发育关系得到了进一步的阐明。基于此，科下分类系统也得到了进一步完善。例如，石松科 (Zhang and Zhou, 2021; Chen et al., 2022)、卷柏科 (Zhou and Zhang, 2023)、瓶尔小草科 (Zhang and Zhang, 2022)、水龙骨科 (Wei et al., 2021a; Wei and Zhang, 2022)、禾叶蕨亚科 (Zhou et al., 2023)、莎草蕨科 (Ke et al., 2022)、桫欏科 (Dong and Zuo, 2018)、岩蕨科 (Lu et al., 2019a)、乌毛蕨科 (De Gasper et al., 2017)、蹄盖蕨科 (Moran et al., 2019)、金星蕨科 (Fawcett and Smith, 2021; Fawcett et al., 2021)、肿足蕨科 (Fan et al., 2022)、牙蕨科 (Zhou et al., 2018)、碗蕨科 (Triana-Moreno et al., 2023) 和里白科 (Lima et al., 2023, 2024) 等的系统发育关系都得到了进一步完善。特别是叉蕨科、卷柏科、金星蕨科、水龙骨科、碗蕨科等类群，相较于 PPG I 系统已经有了很大变化。

2. 系统位置未定属被进一步确定

在 PPG I 系统中，水龙骨科的合环蕨属 *Synammia*、鳞毛蕨科的谜蕨属 *Aenigmopteris* 和洋耳蕨属 *Dryopolystichum* 3 个属的系统位置不明确。但随着研究的深入，Wei 等 (2021a) 通过进一步取样和分子系统学研究，确定了合环蕨属 *Synammia* 属于水龙骨科下的隐子蕨亚科；Chen 等 (2017a, 2018) 通过相关研究，确定了洋耳蕨属 *Dryopolystichum* 属于藤蕨科，而谜蕨属 *Aenigmopteris* 则属于三叉蕨科叉蕨属成员。

3. 属的系统发育被进一步深入研究

除科等级的分子系统学研究外，近年来，一些世界性的石松类和蕨类属，被全面取

样并进行了分子系统学和分类学研究,如木贼属 *Equisetum* (Christenhusz et al., 2019)、芒萁属 *Dicranopteris* (Wei et al., 2021b)、黑桫欏属 *Gymnosphaera* (Dong and Zuo, 2018)、车前蕨属 *Antrophyum* (Chen et al., 2023)、铁线蕨属 *Adiantum* (Huiet et al., 2018)、蹄盖蕨属 *Athyrium* (Wei et al., 2017)、铁角蕨属 *Asplenium* (Xu et al., 2020)、膜叶铁角蕨属 *Hymenasplenium* (Xu et al. 2018b)、实蕨属 *Bolbitis* (Nie et al., 2023)、复叶耳蕨属 *Arachniodes* (Lu et al., 2019b)、肋毛蕨属 *Ctenitis* (Hennequin et al., 2017)、牙蕨属 *Pteridryis* (Zhou and Zhang, 2019)、睡菜蕨属 *Polydictyum* (Dong et al., 2018; Zhou et al., 2018)、石韦属 *Pyrrosia* (Zhou et al., 2017)、修蕨属 (广义) *Selliguea* (He et al., 2018)、瓦韦属 (广义) *Lepisorus* (Zhao et al., 2020; Zhang et al., 2020b) 和薄唇蕨属 *Leptochilus* (Zhang et al., 2019c, 2024a, 2024b) 等。这些研究极大地填补了我们在石松类和蕨类属级分类理解上的不足。

4. 大量石松类和蕨类属及属上新类群被发表或恢复

PPG I 系统发表之后,在科等级上,牙蕨科 Pteridryaceae 被发表,过去曾承认的石杉科和爬树蕨科被恢复,石松类和蕨类植物科由 PPG I 系统的 52 科上升至 54 科 (Zhou et al., 2018; Zhang and Zhou, 2021)。在属等级上,一些先前已发表,但在 PPG I 系统中不被承认的属被恢复,如同形卷柏属 *B. ryodesma*、关节卷柏属 *Gymnogynum*、瘤孢卷柏属 *Didiclis*、异穗卷柏属 *Hypopterygiopsis*、疏穗卷柏属 *Lycopodioides*、算盘蕨属 *Abacopteris*、安蕨属 *Anisocampium*、薄叶翠蕨属 *Anogramma*、角蕨属 *Cornopteris*、树蛙蕨属 *Dendroconche*、钩毛新月蕨属 *Grypothrix*、黑桫欏属 *Gymnosphaera*、茯蕨属 *Leptogramma*、红新月蕨属 *Menisciopsis*、小莎蕨属 *Microschizaea*、二羽岩蕨属 *Physematium*、睡菜蕨属 *Polydictyum*、寒蹄盖蕨属 *Pseudathyrium*、碗蕨属 *Sitobolium*、岛蚌蕨属 *Zealandia* 等。同时,还有大量新属被发表,如北方卷柏属 *Boreoselaginella*、非洲卷柏属 *Afroselaginella*、对叶卷柏属 *Ericetorum*、鳞叶卷柏属 *Lepidoselaginella*、大孢卷柏属 *Megaloselaginella*、澳洲卷柏属 *Austroselaginella*、科氏卷柏属 *Korallia*、中华卷柏属 *Sinoselaginella*、垫状卷柏属 *Pulviniella*、韦氏卷柏属 *Valdespinoia*、朱氏卷柏属 *Chuselaginella*、孔氏卷柏属 *Kungiselaginella*、墨西哥卷柏属 *Mexiselaginella*、巴哈铜背蕨属 *Baja*、膜叶星蕨属 *Bosmania*、小蛇石松属 *Brownseya*、印度瓦韦属 *Ellipinema*、夏安蕨属 *Ephemeropteris*、线翠蕨属 *Gastoniella*、印度箭蕨属 *Goswamia*、牧蕨属 *Hoiokula*、软石韦属 *Hovenkampia*、老鹳蕨属 *Mineirella*、壶盖蕨属 *Mucura*、沟羽蕨属 *Pakau*、邻脉蕨属 *Pelazoneuron*、大毛蕨属 *Reholtumia*、凤羽里白属 *Rouxopteris*、劲直阴地蕨属 *Sahashia*、绢毛裸蕨属 *Sericopteris*、假芒萁属 *Sticheropsis*、扭结蕨属 *Strophocaulon* 和复网瓶尔小草属 *Whittieria* 等。这些科、属的发表或恢复极大地提升了蕨类植物在科、属等级上多样性,并进一步更新了我们对石松类和蕨类植物多样性的认识。

5. 大量新物种发表

PPG I 系统发表至今,世界上已有超过 600 个石松类和蕨类新物种被发现并发表 (王婷等, 2022; 万霞和张丽兵, 2023); 此外, 每年还有大量的新物种不断被发现, 石松

类和蕨类多个类群的物种数量都有不同程度的增加。

五、中国蕨类和石松类植物概况

中国是世界上石松类和蕨类植物最丰富的地区之一，全国分布超过 2200 种。近年来，中国石松类和蕨类植物的多样性和重要性已经引起了广泛的关注。按照 IUCN Red List Categories and Criteria (Version 3.1)，董仕勇等 (2017) 首次对中国产的 2244 种石松类和蕨类植物进行了红色名录评估，结果显示：极危 (CR) 43 种、濒危 (EN) 68 种、易危 (VU) 71 种、近危 (NT) 66 种、无危 (LC) 1124 种、数据缺乏 (DD) 872 种。其中，受威胁种类 (包括 VU、EN、CR) 共计 182 种。特有而又极度濒危的植物有 24 种。极危的针叶蕨 *Monogramma trichoidea*、尾羽假毛蕨 *Pseudocyclosorus caudipinnus*、厚叶实蕨 *Bolbitis hainanensis*、云贵牙蕨 *Pteridrys lofouensis*、多变叉蕨 *Tectaria variabilis* 和十字假瘤蕨 *Selliguea cruciformis* 6 种可能已灭绝或在国内灭绝。基于评估结果，我们可以看出中国还有大量石松类和蕨类植物缺乏数据，亟待进一步的研究。

相较于 1999 年版本，2021 年正式公布的新版《国家重点保护野生植物名录》增加了大量蕨类植物(表 I)。国家重点保护的石松类和蕨类植物达 11 科 17 属 130 余种。

表 I 国家重点保护的石松类和蕨类植物 (2021 年版新增)

物种	保护等级
石杉属 (所有种) <i>Huperzia</i> spp.	II 级
马尾杉属 (所有种) <i>Phlegmariurus</i> spp.	II 级
水韭属 (所有种) <i>Isoetes</i> spp.	I 级
七指蕨 <i>Helminthostachys zeylanica</i>	II 级
带状瓶尔小草 <i>Ophioderma pendulum</i>	II 级
莲座蕨属 (所有种) <i>Angiopteris</i> spp.	II 级
天星蕨 <i>Christensenia assamica</i>	II 级
金毛狗蕨属 (所有种) <i>Cibotium</i> spp.	II 级
桫欏科 (所有种) (除小黑桫欏 <i>Gymnosphaera metteniana</i> 和粗齿桫欏 <i>G. denticulata</i>) <i>Cyatheaceae</i> spp.	II 级
荷叶铁线蕨 <i>Adiantum nelumboides</i>	I 级
水蕨属 (所有种) <i>Ceratopteris</i> spp.	II 级
光叶蕨 <i>Cystopteris chinensis</i>	I 级
对开蕨 <i>Asplenium komarovii</i>	II 级
苏铁蕨 <i>Brainea insignis</i>	II 级
鹿角蕨 <i>Platyserium wallichii</i>	II 级

六、世界蕨类植物分类系统

在 PPG I 系统的基础上，我们对世界范围内石松类和蕨类植物类群进行了全面系统的梳理，在整合 PPG I 系统发表至今分子系统学及分类学研究成果的基础上，更新了现有蕨类植物分类系统。与 PPG I 系统一致，我们将广义蕨类分为两个纲：石松纲

Lycopodiopsida (即石松类 lycophytes)和水龙骨纲 Polypodiopsida (即蕨类 ferns), 共 14 个目; 但在科及科下分类等级有较大变化。在本系统中, 石松类有 4 科 38 属约 1500 种, 蕨类有 11 目 50 科 377 属 (包括 18 杂交属) 约 11,100 种 (图 II)。

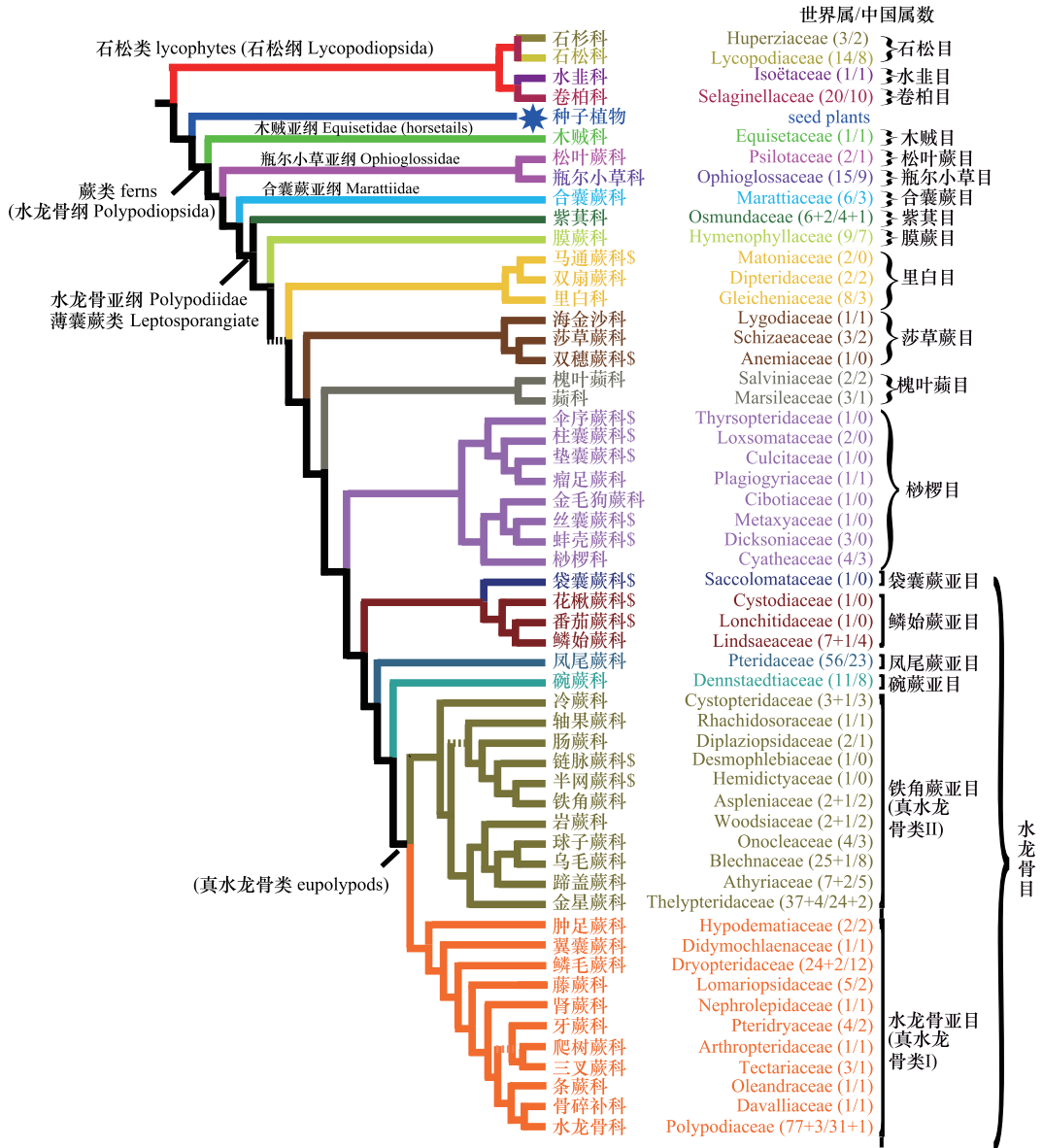


图 II 世界石松类和蕨类系统发育关系

图中虚线表示系统发育关系尚不明确的分支; \$表示中国无分布的科

世界石松类和蕨类科、亚科、属列表

▲表示 PPG I 系统 (2016) 之后承认的新分类群, *代表类群在中国有原生分布, ×表示属间杂交属。杂交属置于各科的最后。中文名综合参考: iPlant.cn 植物智——中国植物物种信息系统; (<http://www.iplant.cn/>); 多识植物百科 (<http://duocet.ibiodiversity.net/ibio-vcode.php>)。

石松类植物 *lycophytes*

Class Lycopodiopsida 石松纲

Order A. Lycopodiales 石松目

*▲1. Fam. Huperziaceae 石杉科 (世界: 3 属; 中国: 2 属)

**Huperzia* Bernh. 石杉属

**Phlegmariurus* (Herter) Holub 马尾杉属

Phylloglossum Kunze 石葱属

*2. Fam. Lycopodiaceae 石松科 (世界: 14 属; 中国: 8 属)

*2.1 Subfam. Lycopodielloideae W. H. Wagner & Beitel ex B. Øllg. 小石松亚科

▲*Brownseya* Li Bing Zhang, L. D. Sheph., D. K. Chen, X. M. Zhou & H. He 小蛇石松属

Lateristachys Holub 侧穗石松属

**Lycopodiella* Holub 小石松属

**Palhinhaea* Franco & Vasc. 垂穗石松属

**Pseudolycopodiella* Holub 拟小石松属

*2.2 Subfam. Lycopodioideae W. H. Wagner & Beitel ex B. Øllg. 石松亚科

Austrolycopodium Holub 南石松属

**Dendrolycopodium* A. Haines 玉柏属

**Diphasiastrum* Holub 扁枝石松属

Diphasium C. Presl ex Rothm. 南扁石松属

**Lycopodium* L. 石松属

Pseudodiphasium Holub 拟藤石松属

Pseudolycopodium Holub 树石松属

**Spinulum* A. Haines 单穗石松属

*▲2.3 Subfam. Lycopodiastroideae Li Bing Zhang & X. M. Zhou 藤石松亚科

**Lycopodiastrium* Holub ex R. D. Dixit 藤石松属

Order B. Isoëtales 水韭目

3. Fam. Isoëtaceae 水韭科 (世界: 1 属; 中国: 1 属)

**Isoëtes* L. 水韭属

Order C. Selaginellales 卷柏目

4. Fam. Selaginellaceae 卷柏科 (世界: 20 属; 中国: 10 属)

▲4.1 Subfam. Selaginoidoideae Li Bing Zhang & X. M. Zhou 圆穗卷柏亚科

▲*Selaginoides* Ség. 圆穗卷柏属

*▲4.2 Subfam. Boreoselaginelloideae Li Bing Zhang & X. M. Zhou 北方卷柏亚科

*▲*Boreoselaginella* (Warb.) Li Bing Zhang & X. M. Zhou 北方卷柏属

- * ▲4.3 Subfam. Gymnogynoidae Li Bing Zhang & X. M. Zhou 关节卷柏亚科
 - ▲*Afroselaginella* Li Bing Zhang & X. M. Zhou 非洲卷柏属
 - * ▲*Bryodesma* Soják 同形卷柏属
 - ▲*Ericetorum* (Jermy) Li Bing Zhang & X. M. Zhou 对叶卷柏属
 - * ▲*Gymnogynum* P. Beauv 关节卷柏属
 - ▲*Lepidoselaginella* Li Bing Zhang & X. M. Zhou 鳞叶卷柏属
 - ▲*Megaloselaginella* Li Bing Zhang & X. M. Zhou 大孢卷柏属
- * ▲4.4 Subfam. Sinoselaginelloideae Li Bing Zhang & X. M. Zhou 中华卷柏亚科
 - ▲*Austroselaginella* Li Bing Zhang & X. M. Zhou 澳洲卷柏属
 - ▲*Korallia* Li Bing Zhang & X. M. Zhou 科氏卷柏属
 - * ▲*Sinoselaginella* Li Bing Zhang & X. M. Zhou 中华卷柏属
- * ▲4.5 Subfam. Pulvinielloideae Li Bing Zhang & X. M. Zhou 垫状卷柏亚科
 - * ▲*Pulviniella* (Li Bing Zhang & X. M. Zhou) Li Bing Zhang & X. M. Zhou 垫状卷柏属
- * ▲4.6 Subfam. Lycopodioidae Li Bing Zhang & X. M. Zhou 异穗卷柏亚科
 - * ▲*Didiclis* P. Beauv. ex Mirb. 瘤孢卷柏属
 - * ▲*Hypopterygiopsis* Sakurai 异穗卷柏属
 - * ▲*Lycopodioides* Boehm. 疏穗卷柏属
 - ▲*Valdespinoa* Li Bing Zhang & X. M. Zhou 韦氏卷柏属
- * ▲4.7 Subfam. Selaginelloideae Li Bing Zhang & X. M. Zhou 同穗卷柏亚科
 - * ▲*Chuselaginella* Li Bing Zhang & X. M. Zhou 朱氏卷柏属
 - * ▲*Kungiselaginella* Li Bing Zhang & X. M. Zhou 孔氏卷柏属
 - Selaginella* P. Beauv. 同穗卷柏属
- ▲4.8 Subfam. Mexiselaginelloideae Li Bing Zhang & X. M. Zhou 墨西哥卷柏亚科
 - ▲*Mexiselaginella* Li Bing Zhang & X. M. Zhou 墨西哥卷柏属

蕨类植物 ferns

Class Polypodiopsida 水龙骨科

Order D. Equisetales 木贼目

* 5. Fam. Equisetaceae 木贼科 (世界: 1 属; 中国: 1 属)

* *Equisetum* L. 木贼属

Order E. Psilotales 松叶蕨目

* 6. Fam. Psilotaceae 松叶蕨科 (世界: 2 属; 中国: 1 属)

* *Psilotum* Sw. 松叶蕨属

Tmesipteris Bernh. 梅溪蕨属

Order F. Ophioglossales 瓶尔小草目

* 7. Fam. Ophioglossaceae 瓶尔小草科 (世界: 15 属; 中国: 9 属)

* 7.1 Subfam. Helminthostachyoideae C. Presl 七指蕨亚科

* *Helminthostachys* Kaulf. 七指蕨属

7.2 Subfam. Mankyuoideae J. R. Grant & B. Dauphin 仙指蕨亚科

Mankyua B. Y. Sun, M. H. Kim & C. H. Kim 仙指蕨属

* 7.3 Subfam. Ophioglossoideae C. Presl 瓶尔小草亚科

Cheiroglossa C. Presl 掌叶箭蕨属

▲*Goswamia* Li Bing Zhang & Liang Zhang 印度箭蕨属

▲*Haukia* Li Bing Zhang & Liang Zhang 番箭蕨属

**Ophioderma* (Blume) Endl. 带状瓶尔小草属

**Ophioglossum* L. 瓶尔小草属

Rhizoglossum C. Presl 多叶箭蕨属

*▲*Whittieria* Li Bing Zhang & Liang Zhang 复网瓶尔小草属

*7.4 Subfam. Botrychioideae C. Presl 阴地蕨亚科

**Botrychium* Sw. 小阴地蕨属

**Botrypus* Michx. 蕨其属

▲*Holubiella* Škoda 冬阴地蕨属

**Japanobotrychum* Masam. 绒毛阴地蕨属

*▲*Sahashia* Li Bing Zhang & Liang Zhang 劲直阴地蕨属

**Sceptridium* Lyon 阴地蕨属

Subclass Marattiidae 合囊蕨亚纲

Order G. Marattiales 合囊蕨目

*8. Fam. Marattiaceae 合囊蕨科 (世界: 6 属; 中国: 3 属)

**Angiopteris* Hoffm. 莲座蕨属

**Christensenia* Maxon 天星蕨属

Danaea Sm. 多孔蕨属

Eupodium J. Sm. 杯囊蕨属

Marattia Sw. 唇囊蕨属

**Ptisana* Murdock 合囊蕨属

*Subclass Polypodiidae 水龙骨亚纲

Order H. Osmundales 紫萁目

*9. Fam. Osmundaceae 紫萁科 (世界: 6+2 属; 中国: 4+1 属)

**Claytosmunda* (Y. Yatabe, N. Murak. & K. Iwats.) Metzgar & Rouhan 绒紫萁属

Leptopteris C. Presl 膜紫萁属

**Osmunda* L. 紫萁属

**Osmundastrum* C. Presl 桂皮紫萁属

**Plenasium* C. Presl 羽节紫萁属

Todea Willd. ex Bernh. 南紫萁属

*▲×*Osmunasium* Hong M. Liu, Schuettp. & H. Schneid. 粤紫萁属

▲×*Osmunimunda* X. Wan & Li Bing Zhang 细绒紫萁属

Order I. Hymenophyllales 膜蕨目

*10. Fam. Hymenophyllaceae 膜蕨科 (世界: 9 属; 中国: 7 属)

*10.1 Subfam. Trichomanoideae C. Presl 鬘蕨亚科

**Abrodictyum* C. Presl 长片蕨属

**Callistopteris* Copel. 毛杆蕨属

**Cephalomanes* C. Presl 厚叶蕨属

**Crepidomanes* C. Presl 假脉蕨属

**Didymoglossum* Desv. 毛边蕨属

Polyphlebium Copel. 多脉蕨属

Trichomanes L. 鬘蕨属

**Vandenboschia* Copel. 瓶蕨属

*10.2 Subfam. Hymenophylloideae Burnett 膜蕨亚科

**Hymenophyllum* Sm. 膜蕨属