

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201610001

引文格式: 师雄, 杨鲁红, 陈茜. 中国产石韦属植物孢子形态特征及分类学意义 [J]. 广西植物, 2017, 37(11):1455-1462
SHI X, YANG LH, CHEN Q. Spore morphology of genus *Pyrrrosia* from China [J]. *Guihaia*, 2017, 37(11):1455-1462

中国产石韦属植物孢子形态特征及分类学意义

师 雄^{2,3}, 杨鲁红^{1,2*}, 陈 茜²

(1. 山西师范大学 现代文理学院, 山西 临汾 041000; 2. 山西师范大学 生命科学学院, 山西 临汾 041000;
3. 西北濒危药材资源开发国家工程实验室, 陕西师范大学 生命科学学院, 西安 710119)

摘 要: 利用光镜和扫描电镜, 对石韦属(*Pyrrrosia*) 19种植物的孢子纹饰进行了研究。结果表明: 19种石韦属孢子都为黄色, 形态均为肾形, 两侧对称, 单裂缝, 说明该属植物是一个自然类群。表面纹饰类型有3种, 即瘤状、瘤状—疣状和瘤状—网脊状。孢子表面纹饰特征性状稳定, 在种间存在较大差异。该研究结果可以为形态近似种的分类提供参考依据, 同时也为石韦属属下分类系统的建立提供了重要证据。

关键词: 石韦属, 孢子形态, 中国

中图分类号: Q944 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2017)11-1455-08

Spore morphology of genus *Pyrrrosia* from China

SHI Xiong^{2,3}, YANG Lu-Hong^{1,2*}, CHEN Qian²

(1. *Modern College of Humanities and Sciences, Shanxi Normal University, Linfen 041004, Shanxi, China*; 2. *School of Life Sciences, Shanxi Normal University, Linfen 041004, Shanxi, China*; 3. *National Engineering Laboratory for Resource Developing of Endangered Chinese Crude Drugs in Northwest of China, College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710119, China*)

Abstract: The spores of nineteen taxa of genus *Pyrrrosia* were examined by means of light microscopy (LM) and SEM. It was showed the color of the spores was yellow. There were three main ornamentation types, tuberculate, verrucate-tuberculate and tuberculate-murus. The evidence from spore ornamentations was stable, and can be used to differentiate the affined species in this genus.

Key words: *Pyrrrosia*, spore morphology, China

蕨类植物的孢子形态等特征在蕨类植物分类学和系统发育研究上具有重要意义, 不仅可以用

来区别仅靠外部形态难以区分的种类, 建立高级的分类单位, 而且还可以用来检查现行分类系统

收稿日期: 2016-10-07 修回日期: 2017-08-16

基金项目: 山西省教育厅科技创新项目(20161107); 山西师范大学重点学科项目(0505/02100030) [Supported by Shanxi Science and Technology Innovation Program of Provincial Department of Education (20161107); Key Discipline Construction of Shanxi Normal University(0505/02100030)]。

作者简介: 师雄(1993-), 男, 山西临汾人, 硕士研究生, 从事植物受体与多肽信号研究, (E-mail)18303478758@163.com。

* 通信作者: 杨鲁红, 博士, 讲师, 从事蕨类植物系统分类与应用研究, (E-mail)ylh1010309@126.com。

中各类群的自然性和同质性(吴兆洪和秦仁昌, 1991)。可为种以上高级水平的系统分类、系统发育和演化提供来源可靠的证据(Wagner, 1974)。蕨类植物孢子形态及表面纹饰特征是研究蕨类植物分类的一项极其稳定的微形态分类性状,对蕨类植物的系统分类具有一定的意义(Tryon & Lugardon, 1990)。

石韦属是水龙骨科中较进化的一个类群,全世界有 50 余种(Hovenkamp, 1986),主产亚洲热带和亚热带地区,一般附生在树上或岩石上,少数土生,以特殊的脉序和星芒状的毛被而成为一个自然类群。中国有 30 多种(林尤兴, 2000; Zhang et al, 2013),主要分布于秦岭以南地区。有关石韦属的属下分类及种类的处理存在一定的争议,不同学者具有不同的处理意见(Ching, 1935; Nayar, 1961; Shing, 1983; 林尤兴, 2000; Stuart, 2008; 杨鲁红, 2012; Zhang et al, 2013)。稳定的孢粉学特征可以为该属的属下分类提供较好的分类学证据。因此,本研究在前人工作的基础上(Nayar & Devi, 1964; Liew, 1976; 张玉龙等, 1976; Huang, 1981; 李国范和敖志文, 1988; Van Uffelen & Hennipman, 1985; 刘家熙, 1998; 王任翔等, 2006; 张碧波等, 2006; 李晓丹等, 2008; 李雁群等, 2010; 姜楠等, 2010),观察了中国产石韦属植物的孢子特征,并结合形态学和孢粉学证据探讨了石韦属植物的分类处理及属下分类系统。

1 材料与方 法

1.1 材料

采用林尤兴(2000)的分类处理,选取中国产石韦属 19 种植物为实验材料,对其孢子特征进行研究。材料及标本来源见表 1。

1.2 方法

解剖镜和光学显微镜下观察成熟孢子后,用常规方法制备扫描电镜材料。方法如下:在解剖镜下用解剖针挑取发育成熟的、健康的孢子若干,将其均匀粘于样品台的双面胶上。在离子溅射仪中真空喷金镀膜 2~3 min,然后置于 AMARY-1000B 型扫描电子显微镜下观察,选取具有代表

表 1 材料来源
Table 1 Origin of materials

种名 Species	采集地 Location	凭证标本 Voucher
贴生石韦 <i>Pyrrhosia adnascens</i>	中国 云南 河口 Hekou, Yunnan, China	朱维明、李德霖 W. M. Zhu 81 (PYU)
波氏石韦 <i>P. bonii</i>	中国 贵州 平伐 Pinfa, Guizhou, China	Mai 9875 (PE)
琼崖石韦 <i>P. eberhardtii</i>	中国 海南 五指山 Wuzhishan, Hainan, China	董仕勇 Dong Shi-yong 816 (PE)
剑叶石韦 <i>P. ensata</i>	中国 西藏 墨脱 Motuo, Xizang, China	李渤生、程树志 04299 (PE)
冯氏石韦 <i>P. fengiana</i>	中国 云南 贡山 Gongshan, Yunnan, China	中国科学院 云南热带生物 资源综合考察队 8736 (PYU)
纸质石韦 <i>P. heteractis</i>	中国 云南 贡山 Gongshan, Yunnan, China	朱维明等 W. M. Zhu 22634 (PYU)
平滑石韦 <i>P. laevis</i>	中国 云南 西双版纳 Xishuangbanna, Yunnan, China	朱维明 W. M. Zhu 3643 (PYU)
披针叶石韦 <i>P. lanceolata</i>	中国 云南 泸水 Lushui, Yunnan, China	朱维明等 W. M. Zhu 22979 (PYU)
线叶石韦 <i>P. linearifolia</i>	日本 本州 Honshu, Japan	M. Togashi (PYU)
蔓氏石韦 <i>P. mannii</i>	中国 云南 绿春 Lüchun, Yunnan, China	陆树刚 29101 (PYU)
裸叶石韦 <i>P. nuda</i>	中国 云南 镇康 Zhenkang, Yunnan, China	朱维明等 W. M. Zhu 15208 (PYU)
裸茎石韦 <i>P. nudicaulis</i>	中国 云南 贡山 Gongshan, Yunnan, China	朱维明等 W. M. Zhu 17713 (PYU)
柔软石韦 <i>P. porosa</i>	中国 云南 西双版纳 Xishuangbanna, Yunnan, China	朱维明、冯永明 W. M. Zhu 556 (PYU)
拟毡毛石韦 <i>P. pseudodrakeana</i>	中国 四川 木坪 Muping, Sichun, China	方文培 3966 (PE)
相似石韦 <i>P. similis</i>	中国 贵州 六寨 Liuzhai, Guizhou, China	徐文宣 9210 (PE)
狭叶石韦 <i>P. stenophylla</i>	中国 云南 贡山 Gongshan, Yunnan, China	独龙江考察队 4086 (PYU)
柱状石韦 <i>P. stigmata</i>	中国 云南 贡山 Gongshan, Yunnan, China	独龙江考察队 3371 (PYU)
绒毛石韦 <i>P. subfurfuracea</i>	中国 云南 文山 Wenshan, Yunnan, China	中科院昆明所 0141 (PYU)
中越石韦 <i>P. tonkinensis</i>	中国 云南 马关 Maguan, Yunnan, China	朱维明 W. M. Zhu 8427 (PYU)

性的孢子拍照观察记录,变异幅度大小以平均值表示。孢子形态描述参照张玉龙等(1976)和王全喜和于晶(2003)所修订的术语。

2 结果与分析

光学和电子显微镜下, 19 种石韦属植物孢子均为两侧对称, 极面观为椭圆形或近圆形, 赤道面观为豆形。赤道轴长为 50~80 μm , 极轴长为 30~50 μm 。单裂缝, 裂缝窄, 为孢子长度的 1/3~3/4, 具或不具边缘。孢子外壁较厚, 光滑或具小穴。周壁较薄, 覆盖在孢子外壁上, 形成不同类型的纹

饰。纹饰类型主要有 2 种, 即瘤状和疣状, 少数具有类似网脊的突出物, 单独或共存于石韦属的不同植物中, 详见表 2。其中, 波氏石韦 (*P. bonii*)、琼崖石韦 (*P. eberhardtii*)、剑叶石韦 (*P. ensata*)、冯氏石韦 (*P. fengiana*)、裸叶石韦 (*P. nuda*)、裸茎石韦 (*P. nudicaulis*)、拟毡毛石韦 (*P. pseudodrakeana*)、相似石韦 (*P. similis*)、狭叶石韦 (*P. stenophylla*)、中越石韦 (*P. tonkinensis*) 等为首次报道。

表 2 石韦属植物孢子形态数据
Table 2 Spore morphological data of *Pyrrosia*

种名 Species	大小 Size (L \times W. P) (μm)	形状 (极面, 赤道面) Shape (polar, equatorial)	表面纹饰 Ornamentation	图版 Plate
贴生石韦 <i>Pyrrosia adnascens</i>	~52 \times 35	椭圆形, 球形 Ellipsoidal, bean	大疣状和小瘤状 Verrucate + tuberculate	II : 1, 2, 3
波氏石韦 <i>P. bonii</i>	~77 \times 67	椭圆形, 球形 Ellipsoidal, bean	小瘤状 Tuberculate	I : 1, 2
琼崖石韦 <i>P. eberhardtii</i>	~70 \times 41	椭圆形, 球形 Ellipsoidal, bean	瘤状+脊状 Tuberculate+reticulate	III : 1
剑叶石韦 <i>P. ensata</i>	~68 \times 50	椭圆形, 球形 Ellipsoidal, bean	瘤状+脊状 Tuberculate+reticulate	III : 4
冯氏石韦 <i>P. fengiana</i>	~88 \times 62	椭圆形, 球形 Ellipsoidal, bean	小瘤状 Tuberculate	I : 3
纸质石韦 <i>P. heteractis</i>	~85 \times 50	椭圆形, 球形 Ellipsoidal, bean	瘤状+脊状 Tuberculate+reticulate	III : 2, 3
平滑石韦 <i>P. laevis</i>	~55 \times 46	椭圆形, 球形 Ellipsoidal, bean	瘤状+脊状 Tuberculate+reticulate	III : 5, 6
披针叶石韦 <i>P. lanceolata</i>	~51 \times 36	椭圆形, 球形 Ellipsoidal, bean	大疣状和小瘤状 Verrucate + tuberculate	II : 4, 5, 6
线叶石韦 <i>P. linearifolia</i>	~80 \times 55	椭圆形, 球形 Ellipsoidal, bean	小瘤状 Tuberculate	I : 4, 5
蔓氏石韦 <i>P. mannii</i>	~100 \times 52	椭圆形, 长方形 Ellipsoidal, oblong	小瘤状 Tuberculate	I : 12
裸叶石韦 <i>P. nuda</i>	~66 \times 46	椭圆形, 球形 Ellipsoidal, bean	大疣状和小瘤状 Verrucate + tuberculate	II : 7, 8, 9
裸茎石韦 <i>P. nudicaulis</i>	~64 \times 40	椭圆形, 球形 Ellipsoidal, bean	小瘤状 Tuberculate	I : 7, 8
柔软石韦 <i>P. porosa</i>	~80 \times 60	椭圆形, 球形 Ellipsoidal, bean	小瘤状 Tuberculate	I : 6
拟毡毛石韦 <i>P. pseudodrakeana</i>	~72 \times 50	椭圆形, 球形 Ellipsoidal, bean	小瘤状 Tuberculate	I : 13
相似石韦 <i>P. similis</i>	~70 \times 52	椭圆形, 球形 Ellipsoidal, bean	小瘤状 Tuberculate	I : 14
狭叶石韦 <i>P. stenophylla</i>	~84 \times 60	椭圆形, 球形 Ellipsoidal, bean	小瘤状 Tuberculate	I : 9
柱状石韦 <i>P. stigma</i>	~55 \times 36	椭圆形, 球形 Ellipsoidal, bean	小瘤状 Tuberculate	I : 11
绒毛石韦 <i>P. subfurfuracea</i>	~88 \times 60	椭圆形, 球形 Ellipsoidal, bean	小瘤状 Tuberculate	I : 15
中越石韦 <i>P. tonkinensis</i>	~59 \times 41	椭圆形, 球形 Ellipsoidal, bean	小瘤状 Tuberculate	I : 10

注: L. 长度; W. 宽度; P. 从极面方向来测量孢子的宽度。

Note: L. Length; W. Width; P. Mesuring spore width from polar.

从表 2 可以看出, 石韦属植物的孢子均为两侧对称、单裂缝的椭圆形孢子, 孢子表面具有小瘤状、疣状及网脊状纹饰, 单独或共同存在, 形成了三种

不同的类型: 小瘤状、疣状—瘤状和瘤状—网脊, 分别对应于 Van Uffelen & Hennipman (1985) 提出的 *Pyrrosia subfurfuracea*-type、*Pyrrosia rupestris*-type 以

及 *Pyrrosia christii*-type。在这三种类型中,瘤状纹饰类型最为普遍,在本研究所涉及的 19 种石韦属植物中有 12 种孢子的表面纹饰均为此种类型,占 63%,详见表 3,前人关于该属孢子纹饰的报道也多以此为主,由此可见,瘤状纹饰是石韦属植物孢子表面最主要的纹饰类型。

此外,王全喜等(2010)提出纹饰的演化路线,认为外壁形成的疣状纹饰比较原始,由疣状纹饰逐渐演化出周壁形成的瘤状或颗粒状等不同类型的规则纹饰,根据这一观点,推测贴生石韦(*P. adnascens*)、披针叶石韦(*P. lanceolata*)和裸叶石韦可能是石韦属植物中较为原始的种类。

表 3 石韦属孢子表面纹饰主要类型

Table 3 Main types of the spore ornamentation of the genus *Pyrrosia*

类型 Type	孢子表面纹饰 Spore ornamentation	分类群 Taxon	图版 Plate
1	大疣状和小瘤状 Verrucate + tuberculate	贴生石韦、披针叶石韦、裸叶石韦 <i>P. adnascens</i> , <i>P. lanceolata</i> , <i>P. nuda</i>	II
2	小瘤状 Tuberculate	波氏石韦、冯氏石韦、线叶石韦、蔓氏石韦、裸茎石韦、柔软石韦、拟毡毛石韦、相似石韦、狭叶石韦、柱状石韦、绒毛石韦、中越石韦 <i>P. bonii</i> , <i>P. fengiana</i> , <i>P. linearifolia</i> , <i>P. manni</i> , <i>P. nudicaulis</i> , <i>P. porosa</i> , <i>P. pseudo-drakeana</i> , <i>P. similis</i> , <i>P. stenophylla</i> , <i>P. stigmosa</i> , <i>P. subfurfuracea</i> , <i>P. tonkinensis</i>	I
3	瘤状+脊状 Tuberculate + reticulate	琼崖石韦、剑叶石韦、纸质石韦、平滑石韦 <i>P. eberhardtii</i> , <i>P. ensata</i> , <i>P. heteractis</i> , <i>P. laevis</i>	III

3 讨论与结论

3.1 石韦属系统位置

前文所述,石韦属是水龙骨科(Polypodiaceae)中的一个进化类群,这一观点从该属植物的孢粉学特征上可以得到验证。一般认为,蕨类植物孢子裂缝的类型在蕨类植物的系统演化上具有重要的指示意义,三裂缝为原始类型,单裂缝是进化类型(Liu et al, 2012);而石韦属植物均为两侧对称的单裂缝孢子,属于进化的孢子裂缝类型,根据这一观点,石韦属植物的孢子裂缝均为进化的单裂缝类型。同时,根据王全喜等(2010)的观点,该属植物孢子的表面纹饰也为进化的瘤状纹饰类型,因此,从孢子特征上证明了石韦属是水龙骨科中较为进化的属。

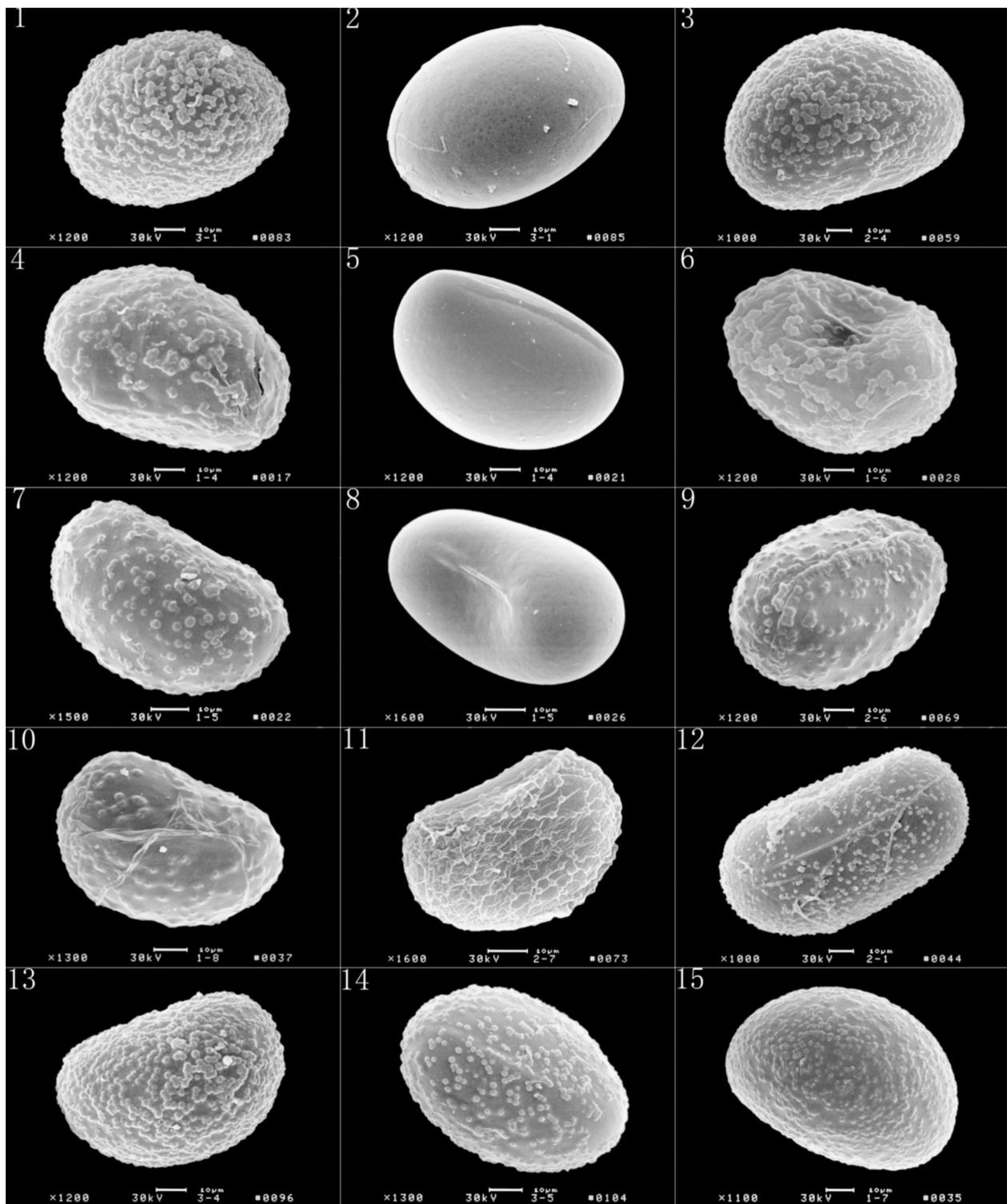
3.2 石韦属植物的分类问题

3.2.1 分类处理 石韦属孢子表面纹饰在种间具有明显的不同,可作为种的鉴定依据,对形态近似的种的鉴定具有指导意义。根据以上观察结果,结合前人报道的孢子形态资料,本研究对分类处

理有争议的部分种类做如下讨论。

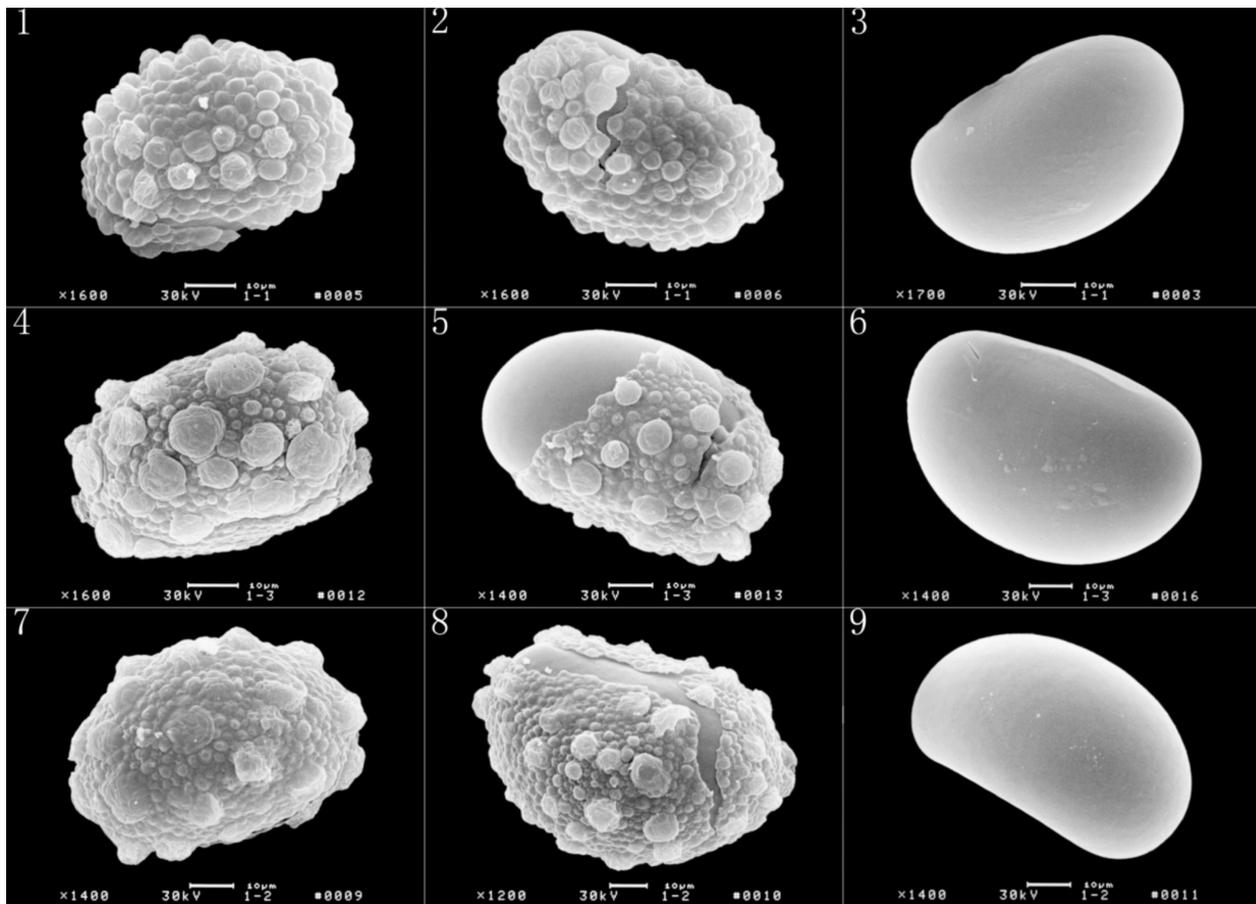
3.2.1.1 贴生石韦(*P. adnascens*)、裸叶石韦(*P. nuda*)和披针叶石韦(*P. lanceolata*) Hovenkamp (1986)将贴生石韦和裸叶石韦处理为披针叶石韦的异名,林尤兴(2000)、Zhang et al(2013)对此持有异议,认为这三种石韦是不同的种,本文建议将贴生石韦和裸叶石韦处理为披针叶石韦的变种,其依据是:首先,贴生石韦具有典型的二型叶,裸叶石韦叶片背面毛被疏松近无毛,与披针叶石韦在叶形及毛被方面存在明显差异;其次,此三种石韦都具有盾状着生、长渐尖头、边缘具长纤毛的淡棕色披针形鳞片,叶片背面毛被均由具有披针形分支臂的星状毛构成(杨鲁红, 2012);最后,根据本研究结果,贴生石韦、裸叶石韦和披针叶石韦都具有疣状和小瘤状孢子纹饰,属于同一种类型,即较为原始的 *Pyrrosia rupestris*-type,可以推断贴生石韦、裸叶石韦和披针叶石韦的亲缘关系非常接近。综上所述,作者认为,将贴生石韦和裸叶石韦处理为披针叶石韦的变种更为恰当。

3.2.1.2 琼崖石韦(*P. eberhardtii*)与纸质石韦(*P. heteractis*) Hovenkamp(1986)认为琼崖石韦



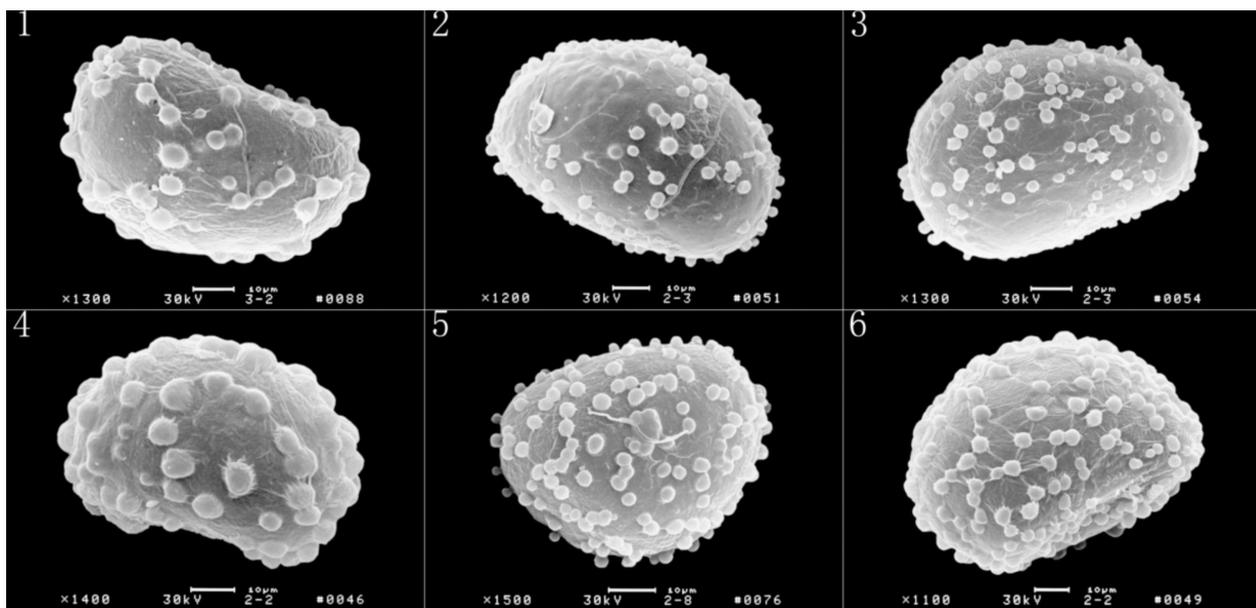
图版 I 瘤状纹饰 1,2. 波氏石韦; 3. 冯氏石韦; 4,5. 线叶石韦; 6. 柔软石韦; 7,8. 裸茎石韦; 9. 狭叶石韦; 10. 中越石韦; 11. 柱状石韦; 12. 蔓氏石韦; 13. 拟毡毛石韦; 14. 相似石韦; 15. 绒毛石韦。

Plate I Tuberculate ornamentation 1,2. *Pyrrhosia bonii*; 3. *P. fengiana*; 4,5. *P. linearifolia*; 6. *P. porosa*; 7,8. *P. nudicaulis*; 9. *P. stenophylla*; 10. *P. tonkinensis*; 11. *P. stigmosa*; 12. *P. mannii*; 13. *P. pseudodrakeana*; 14. *P. similis*; 15. *P. subfurfuracea*.



图版 II 瘤状—疣状纹饰 1-3. 贴生石韦; 4-6. 披针叶石韦; 7-9. 裸叶石韦。

Plate II Tuberculate—verrucate ornamentation 1-3. *Pyrosia adnascens*; 4-6. *P. lanceolata*; 7-9. *P. nuda*.



图版 III 瘤状—网脊状纹饰 1. 琼崖石韦; 2, 3. 纸质石韦; 4. 剑叶石韦; 5, 6. 平滑石韦。

Plate III Tuberculate—murus ornamentation 1. *Pyrosia eberhardtii*; 2, 3. *P. heteractis*; 4. *P. ensata*; 5, 6. *P. laevis*.

是纸质石韦的异名,而《中国植物志》中文版(林尤兴, 2000)和 *Flora of China*(Zhang, 2013)分类系统中,琼崖石韦与纸质石韦各自独立为不同的种:琼崖石韦叶片舌状、硬革质、顶端钝圆,叶片背面密被二形分支臂的星状毛,根状茎鳞片全缘;纸质石韦叶片宽卵形、纸质、顶端尾尖,叶片背面被两种星状毛,鳞片顶端毛发状,二者外部形态特征差异明显。本研究结果显示,琼崖石韦和纸质石韦的孢子纹饰均为特征性的 *Pyrrrosia christii*-type 型,即孢子表面纹饰为瘤状,直径较大,分布稀疏,瘤之间有脊或褶皱凸起。根据孢子纹饰特征,这两个种的分类地位还有待进一步研究。

3.2.1.3 西南石韦 (*P. gralla*)、华北石韦 (*P. davidii*)、裸茎石韦 (*P. nudicaulis*) 和柔软石韦 (*P. porosa*) Hovenkamp(1986)将西南石韦、华北石韦和裸茎石韦均处理为柔软石韦的异名,而 Zhang et al (2013)认为华北石韦与柔软石韦为不

同种,裸茎石韦和西南石韦并入华北石韦。据本文研究观察,4种石韦的孢子表面纹饰均为最常见的小瘤状类型 *Pyrrrosia subfurfuracea*-type,但西南和华北石韦孢子裂缝较大,长度为孢子长度的 1/2 至 2/3,边缘也较明显(李晓丹等, 2008; 张玉龙等, 1976);裸茎和柔软石韦单裂缝长度不超过孢子长度的 1/3,不具有明显的边缘,而且西南石韦和华北石韦叶片背面只有一种针状分支臂的星状毛,与其它两种石韦明显不同。因此,本研究认为这四个种的系统关系有待进一步探讨。

3.2.2 属下分类系统 有关石韦属的属下分类,虽然有植物学家进行了一定的研究(Shing, 1983),但是至今还未有明确的属下分类系统。该属植物各种类之间存在较大差异,有待于建立一个属下自然的分类系统。因此,本研究结合形态学和孢粉学证据,探讨了石韦属的属下分类系统,列出了属下分类检索表。

石韦属属下分类检索表

1. 根状茎细长横走;叶远生,具明显叶柄;孢子表面具特征性纹饰 I. 石韦亚属 subgen. *Pyrrrosia*
2. 叶明显二型,肉质;孢子表面具脊状纹饰 1. 钱币石韦组 sect. *Nummulariifoliae*
2. 叶近二型或一型,革质
3. 叶片椭圆状披针形,侧脉明显或可见;孢子表面具稀疏瘤状纹饰 2. 石韦组 sect. *Pyrrrosia*
3. 叶片长披针形,侧脉不显;孢子表面具疣状和瘤状纹饰 3. 披针石韦组 sect. *Lanceolatae*
1. 根状茎短而横走或粗壮横卧;叶近生或簇生;孢子表面纹饰小瘤状 ... II. 厚毛石韦亚属 subgen. *Porosae*
4. 叶片基部心形或楔形,不下延,具几与叶片等长的长叶柄 4. 毡毛石韦组 sect. *Drakeanae*
4. 叶片基部长下延,叶柄不显或具短叶柄
5. 鳞片盾状着生;侧脉不显或可见 5. 厚毛石韦组 sect. *Porosae*
5. 鳞片拟盾状着生或基部基生;侧脉明显可见 6. 下延石韦组 sect. *Costatae*

参考文献:

CHING RC, 1935. On the genus *Pyrrrosia* Mirbel from the mainland of Asia including Japan and Formosa [J]. Bull Chin Bot Soc, 1(1): 36-72.

HOVENKAMP P, 1986. A monograph of the fern genus *Pyrrrosia* [M]. Leiden: Leiden University Press: 2151-2163.

HUANG TC, 1981. Spore Flora of Taiwan [M]. Taipei: Meitai Color Print Co. Ltd.

JIANG N, DAI XL, CAO JG, et al, 2010. Spore morphology of

pteridophytes from China X. Polypodiaceae [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 30(11): 2151-2163. [姜楠, 戴锡玲, 曹建国, 等, 2010. 中国蕨类植物孢子形态的研究 X. 水龙骨科 [J]. 西北植物学报, 30(11): 2151-2163.]

LI GF, AO ZW, 1988. Study on spore morphology of Polypodiaceae from Northeast of China [J]. J NE For Univ, 16(4): 26-30. [李国范, 敖志文, 1988. 东北产水龙骨科植物孢子形态的研究 [J]. 东北林业大学学报, 16(4): 26-30.]

LIEW FS, 1976. Scanning electron microscopical studies on the spores of pteridophytes. I. the genus *Pyrrrosia* Mirbel

- found in Taiwan [J]. *Quart J Taiwan Museum*, 29: 191–201, 208–216.
- LIN YX, 2000. *Pyrrosia* [M]//WU ZY. *Flora Reipublicae Popularis Sinicae*. Beijing: Science Press, 6(2): 116–151. [林允兴, 2000. 石韦属 [M]//吴征溢. 中国植物志. 北京: 科学出版社, 6(2): 116–151.]
- LIU JX, 1998. Studies on the spore morphology of Polypodiaceae from Beijing [J]. *Chin Bull Bot*, 15(1): 69–72. [刘家熙, 1998. 北京水龙骨科孢子形态的研究 [J]. *植物学通报*, 15(1): 69–72.]
- LIU HM, DYER RJ, GUO ZY, et al, 2012. The evolutionary dynamics of aponixes ferns: a case study from polystichoid ferns [J]. *J Bot*: 1–11.
- LI YQ, LI YJ, LI H, et al, 2010. A comparative study on the leaf blade structure and spore of seven *Pyrrosia* species in Guangxi [J]. *Guihaia*, 30(4): 462–470. [李雁群, 黎颖菁, 黎桦, 等, 2010. 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*, 30(4): 462–470.]
- LI XD, XIAO YP, SUN RR, 2008. Study on the spore morphology of Polypodiaceae from Qinling Mountain [J]. *J Inn Mongol Norm Univ (Nat Sci Ed)*, 37(3): 422–426. [李晓丹, 肖娅萍, 孙蓉蓉, 2008. 秦岭水龙骨科和剑蕨科植物孢子形态研究 [J]. *内蒙古师范大学学报(自然科学汉文版)*, 37(3): 422–426.]
- NAYAR BK, 1961. Studies in Polypodiaceae VII. *Pyrrosia* [J]. *J Ind Bot Soc*, 12: 164–186.
- NAYAR BK, Devi Santha, 1964. Spore morphology of Indian ferns III. Polypodiaceae [J]. *Grana Palynol*, 5(3): 360–364.
- SHING KH, 1983. A reclassification of the fern genus *Pyrrosia* [J]. *Am Fern J*, 73(3): 73–78.
- STUART T, 2008. *Pyrrosia* [J]. *Bull Am Fern Soc*, 35(2–3): 9–13.
- TRYON AF, LUGARDON B, 1990. Spores of the pteridophyta: surface, wall structure, and diversity based on electron microscope studies [M]. New York: Springer-Verlag: 2151–2163.
- VAN UFFELEN GA, HENNIPMAN E, 1985. The spores of *Pyrrosia* Mirbel (Polypodiaceae), a sem study [J]. *Poll Et Spores*, 27: 155–198.
- WANG QX, CAO JG, JIANG N, et al, 2010. Spore morphology of Pteridophytes from China X. Polypodiaceae [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 30(11): 2151–2163. [王全喜, 曹建国, 姜楠, et al, 2010. 中国蕨类植物孢子形态的研究 X. 水龙骨科 [J]. *西北植物学报*, 30(11): 2151–2163.]
- WAGNER JRWH, 1974. Structure of spores in relation to fern phylogeny [J]. *Ann Miss Bot Gard*, 61(2): 332–353.
- WANG RX, LU SG, DENG XC, et al, 2006. Spore morphology of pteridophytes from Guangxi I. Polypodiaceae [J]. *Guihaia*, 26(5): 565–569. [王任翔, 陆树刚, 邓晰朝, 等, 2006. 广西蕨类植物孢子形态的研究 I. 水龙骨科 [J]. *广西植物*, 26(5): 565–569.]
- WU ZH, QIN RC, 1991. Fern families and genera of China [M]. Beijing: Science Press: 422–426. [吴兆洪, 秦仁昌, 1991. 中国蕨类植物科属志 [M]. 北京: 科学出版社: 422–426.]
- WANG QX, YU J, 2003. Classification of spore ornamentation in Filicales under SEM [J]. *Acta Bot Yunnan*, 25(3): 313–320. [王全喜, 于晶, 2003. 扫描电镜下真蕨目孢子表面纹饰的分类 [J]. *云南植物研究*, 25(3): 313–320.]
- YANG LH, 2012. A systematic study on the fern genus *Pyrrosia* Mirbel from China [D]. Kunming: Yunnan University: 69–71. [杨鲁红, 2012. 中国石韦属植物系统分类学研究 [D]. 昆明: 云南大学, 69–71]
- ZHANG BB, WANG RX, CHANG YF, et al, 2006. Studies on the spore morphology of *Polypodiodes* Ching (Polypodiaceae) from Southwest, China [J]. *J Wuhan Bot Res*, 24(2): 113–118. [张碧波, 王任翔, 常艳芬, 等, 2006. 中国西南地区水龙骨科植物(水龙骨科)孢子形态研究 [J]. *武汉植物学研究*, 24(2): 113–118.]
- ZHANG YL, XI YZ, ZHANG JT, et al, 1976. Fern spores from China [M]. Beijing: Science Press: 363–365. [张玉龙, 席以珍, 张金谈等, 1976. 中国蕨类植物孢子形态 [M]. 北京: 科学出版社: 363–365.]
- ZHANG et al, 2013. *Pyrrosia* [M]//WU ZY. *Flora of China*, Vol. 2–3 (Pteridophytes). Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press: 786–797.