广西植物 Guihaia May 2025, 45(5): 824-832 http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202401057

胡虹雨, 杨文利, 殷玥, 等, 2025. 基于叶绿体基因组与形态学证据探讨银粉背蕨、假银粉背蕨和长尾粉背蕨的系统关系[J]. 广西植物, 45(5): 824-832.

HU HY, YANG WL, YIN Y, et al., 2025. Exploring the systematic relationships of *Aleuritopteris argentea*, *A. subargentea* and *A. michelii* based on chloroplast genomic and morphological evidence [J]. Guihaia, 45(5): 824-832.

基于叶绿体基因组与形态学证据探讨银粉背蕨、假银粉背蕨和长尾粉背蕨的系统关系

胡虹雨[1], 杨文利[2], 殷 玥[1], 张钢民[1*]

(1. 北京林业大学 生态与自然保护学院, 北京 100083; 2. 河北农业大学 园林与旅游学院, 河北 保定 071000)

摘 要: 银粉背蕨[*Aleuritopteris argentea* (S. G. Gmelin) Fée]、假银粉背蕨(*A. subargentea* Ching)和长尾粉背蕨[*A. michelii* (Christ) Ching]隶属于凤尾蕨科(Pteridaceae)碎米蕨亚科(Cheilanthoideae)粉背蕨属(*Aleuritopteris*)。由于形态相似,它们之间的系统关系一直饱受争议,不同学者的分类处理差异较大。为解决三者分类上的混乱,该文通过分子系统学和形态学证据对银粉背蕨、假银粉背蕨与长尾粉背蕨之间的系统发育关系进行探讨。结果表明:(1)基于叶绿体基因组和核糖体数据集构建的系统发育结果显示,银粉背蕨与假银粉背蕨亲缘关系较远,长尾粉背蕨样品并未聚成单系且样品个体嵌入假银粉背蕨样品构成的单系中。(2)对形态数据的统计分析结果显示,银粉背蕨与假银粉背蕨在形态性状上存在明显的差异;长尾粉背蕨与假银粉背蕨形态性状不存在明显差异。综上认为,结合分子系统学和形态学的研究结果,该研究支持假银粉背蕨的种级地位,并将长尾粉背蕨处理为假银粉背蕨的异名。

关键词: 银粉背蕨, 假银粉背蕨, 长尾粉背蕨, 形态学, 分子系统学, 物种界定

中图分类号: Q949.36 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2025)05-0824-09

Exploring the systematic relationships of *Aleuritopteris argentea*, *A. subargentea* and *A. michelii* based on chloroplast genomic and morphological evidence

HU Hongyu[1], YANG Wenli[2], YIN Yue[1], ZHANG Gangmin[1*]

(1. *School of Ecology and Nature Conservation*, *Beijing Forestry University*, Beijing 100083, China; 2. *College of Landscape Architecture and Tourism*, *Hebei Agricultural University*, Baoding 071000, Hebei, China)

Abstract: *Aleuritopteris argentea* (S. G. Gmelin) Fée, *A. subargentea* Ching, and *A. michelii* (Christ) Ching belong to the genus *Aleuritopteris* of Pteridaceae subfam. Cheilanthoideae. Their phylogenetic relationship has long been in

收稿日期: 2024-05-03 **接受日期:** 2024-06-12

基金项目: 国家自然科学基金(31270253,31770221)。

第一作者: 胡虹雨(1998—),硕士研究生,主要从事蕨类的分类和系统发育研究,(E-mail)1574310816@qq.com。

*通信作者: 张钢民,博士,教授,主要研究方向为植物分类学,(E-mail)gary1967@bjfu.edu.cn。

controversy due to morphological similarities, resulting in different classification treatment. To solve the confusion in the classification, the phylogenetic relationships between the three species based on molecular and morphological analyses were investigated. The results were as follows: (1) Based on chloroplast genome and ribosomal DNA, *A. argentea* and *A. subargentea* were two distinct species; samples of *A. michelii* were not clustered into a monophyletic lineage, and individuals were embedded in a monophyletic lineage formed by samples of *A. subargentea*. (2) Statistical analysis of the morphological data showed that *A. argentea* and *A. subargentea* differed significantly in morphological traits; *A. michelii* and *A. subargentea* did not differ significantly in morphological traits. In summary, combined with the results of molecular systematics and morphology, this study supports that *A. subargentea* should be recognized as a distinct species and *A. michelii* should be treated as a synonymy of *A. subargentea*.

Key words: *Aleuritopteris argentea*, *Aleuritopteris subargentea*, *Aleuritopteris michelii*, morphology, molecular systematics, species delimitation

碎米蕨类是蕨类植物中分类最具争议的类群之一。由于对旱生环境的适应,该类群在形态上普遍存在着趋同进化现象,这使得分类较为困难(Gastony & Rollo, 1995; Kirkpatrick, 2007)。

粉背蕨属(*Aleuritopteris* Fée)隶属于广义凤尾蕨科(Pteridaceae)碎米蕨亚科(Cheianthoideae),是典型的旱生常绿中小型蕨类植物,其分类历史极为复杂。该属自创立以来,分类地位一直存有争议,有些学者将其划为真碎米蕨属(*Cheilanthes* Sw.)的 1 个组,后又被 Ching(1941)恢复。由于粉背蕨属植物分布范围广,植株体型小且性状变异较大,因此属内存在许多分类困难的复合群。

银粉背蕨[*Aleuritopteris argentea* (S. G. Gmelin) Fée]广泛分布于中国各省区市、朝鲜、俄罗斯、蒙古、韩国、尼泊尔、印度北部、日本等地。该种叶柄棕栗色或红棕色,叶簇生,叶片背面常被乳白色或淡黄色蜡质粉末,其典型特征为叶片长宽几近相等,似五角形,是粉背蕨属银粉背蕨系的代表类群(武素功,1981)。该种生境多样,分布海拔最高可达 3 900 m,常因其叶片形态、大小、分裂度等方面变异较大而造成鉴定困难(张钢民和杨文利,2011)。

假银粉背蕨(*A. subargentea* Ching)是根据在云南省德钦县采集的标本发表的新种(武素功,1981),分布于我国云南、贵州、四川、西藏等西南干旱地区(于晶等,2001)。该种通常分布于高海拔地区岩石缝中,体型较小,叶片形态与银粉背蕨相似,区别仅在于第二对羽片基部心形,不沿叶轴下延。部分学者认为二者为同一物种(Fraser-Jenkins & Dulawat, 2009);于晶等(2001)对银粉背蕨与假银粉背蕨的叶片与孢子形态进行了系统的比较,结果显示差异不大,因此认为假银粉背蕨的叶型属于银粉背蕨叶型变异范围内,没有本质上的区别,应予归并,后续出版的《Flora of China》中将假银粉背蕨作为银粉背蕨的异名处理(Zhang et al., 2013)。

长尾粉背蕨[*A. michelii* (Christ) Ching]是根据法国传教士 Michel 在贵州安顺采集的标本所建立的新种。该种原特产于贵州南部(贵定、三都)的酸性土壤中,后又在四川被发现,该种与银粉背蕨的区别主要为“叶片分裂简单,顶端尾尖渐长”(武素功,1981)。王培善和王筱英(2001)认为该性状仍然属于银粉背蕨叶型变异的范围之内,应予以合并,将长尾粉背蕨处理为银粉背蕨的异名。该处理也得到了部分学者的认可(Zhang et al., 2013)。

在传统分类中,物种的识别主要基于形态特征。但是,在缺乏统一量化标准的情况下,往往会导致物种界定模糊甚至鉴定错误(Lefébure et al., 2006)。分子技术的出现,为疑难类群的分类提供了有力帮助。它不仅能够探究物种的进化,还能够协助检测传统分类下识别有误的物种(Bickford et al., 2007; Perkins, 2019; Yang et al., 2019)。

缺乏量化标准性状的物种识别往往比较主观,仅依靠形态学性状对物种进行分类,常因缺乏遗传基础导致鉴定错误(王弯等,2015)。得益于 DNA 测序技术的飞速发展,我们能用较短的时间和较低的成本获取所需要的 DNA 序列(Soltis et al., 2013),由此诞生的分子系统学使我们以一种

更加科学准确的方式探究物种间的关系。尽管如此,形态性状仍然是物种分类中不可缺少的一环。近年来,形态学证据结合分子系统学研究已被证明在植物分类方面具有极高的应用价值(Ding et al., 2019;Castro et al., 2023)。

迄今为止,对银粉背蕨、假银粉背蕨和长尾粉背蕨间的分类仅限于对叶片部分形态和叶绿体基因序列片段的研究,由于缺乏形态鉴定统一标准和遗传学证据,因此不同学者的分类处理差异较大。本研究基于形态学证据,结合叶绿体基因组和核糖体基因组构建的系统发育树来确定三者之间的亲缘关系,为研究粉背蕨属植物的种间关系及其演化提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 材料

获取 20 份目标物种以及 26 个粉背蕨属其他物种的硅胶干燥叶片,并基于已发表的粉背蕨属分子系统学研究数据(Wang et al., 2023),选取旱蕨属中的 3 个种为外类群(附录 1)进行 DNA 的提取,获取数据并构建系统发育树,以阐明各物种的系统位置。

通过系统的野外调查与标本考证,选取性状保存完好的银粉背蕨(*A. argentea*)、假银粉背蕨(*A. subargentea*)以及长尾粉背蕨(*A. michelii*)标本进行形态观测,最终获取了 81 份形态数据,其中包括 61 份银粉背蕨标本、17 份假银粉背蕨标本以及 3 份长尾粉背蕨标本,观测并记录了 9 个形态性状数据(包括 8 个数量性状和 1 个质量性状),详细信息见附录 2。形态术语主要参考《中国植物志》(秦仁昌和邢公侠,1990)、《贵州蕨类植物志》(王培善和王筱英,2001)等。

1.2 形态学分析

银粉背蕨、假银粉背蕨和长尾粉背蕨的叶片整体性状均为五角形,由若干对羽片组成,每对羽片由叶轴隔开(图 1)。选取样本中保存完整的叶片进行测量,对 81 份标本的 8 个数量性状和 1 个质量性状进行统计,并最终分析评价各形态性状的分类学价值。

1.3 DNA 提取、测序

对收集到的硅胶干燥分子材料(每个样本为 50 mg),采用改良的 CTAB 法(Särkinen et al., 2012)进行总 DNA 的提取。利用植物基因组提取试剂盒[天根生化科技(北京)有限公司,中国]对从硅胶干燥的植物叶片和标本上取下的植物组织进行总 DNA 提取,按照试剂盒的提取步骤进行操作。使用 0.8% 的琼脂糖凝胶电泳实验对提取的总 DNA 浓度和纯度进行检测,并借助 Gene Genius Bio 成像系统进行成像显示。对检验合格样品的总 DNA 先进行打断建库(长度为 350 bp),再使用北京格致博雅生物科技有限公司的 Illumina Nova PE150 测序平台进行双端测序(150 bp),每个样本的测序数据量为 5 Gb。

1.4 序列处理与分析

1.4.1 基于叶绿体基因组构建系统发育关系 使用 Trimmomatic 0.39 软件(Bolger et al., 2014)对测序获取的样本原始数据进行测序质量控制,获取“Clean reads”;使用 GetOrganelle v.1.7.5 软件(Jin et al., 2020)进行叶绿体基因组的从头组装(*de novo*)。通过该方法无法拼接完整的个别样品使用 Geneious 继续完成组装。将上一步拼接获取的“Contigs”数据连同质控得到的“Clean reads”一同导入 Geneious Prime v.2020 软件(Kearse et al., 2012)进行手动组装,参考序列为 NCBI 数据库中获取的 *Pellaea truncata*(MH173066.1)叶绿体基因组序列。使用软件中的“Map to Reference”功能将“Clean reads”数据比对回贴到已组装成的“Contigs”上,以延长成更长的“Contigs”;使用“Find Repeats”功能查找重复片段,并依据重复片段的位置手动将延长后的“Contigs”进行首尾连接。借助 MAFFT v.7.471 软件(Katoh & Standley, 2002; Katoh et al., 2013)对叶绿体基因组进行比对,构建数据矩阵。使用 Geneious Prime 软件中的“Mask Alignment tool”插件删除数据矩阵中的 gap 位点(删除标准为序列的 Missing data ≥ 80%),后续使用最大似然法(maximum likelihood, ML)和贝叶斯法(Bayesian inference, BI)构建系统发育树。

1.4.2 基于核糖体 DNA 序列构建系统发育关系 核糖体 DNA (nrDNA)序列的组装与叶绿体基因组的组装方法类似,参考序列为 NCBI 数据库中获取的 *Adiantum capillus-veneris* L.(JQ683398)的核糖体 DNA 序列,所获取核糖体 DNA 数据矩阵用于系统发生关系重建。使用最大似然法和贝叶斯法构建系统发育树。

图 1　银粉背蕨叶片形态

Fig. 1　Leaf morphology of *Aleuritopteris argentea*

2　结果与分析

2.1 形态学研究

对银粉背蕨、假银粉背蕨的形态分析结果显示：(1)假银粉背蕨第一、二对羽片之间的叶轴长度占叶片长度之比显著大于银粉背蕨(图 2)，即叶片长度相同条件下，假银粉背蕨第一、二对羽片间叶轴长度显著大于银粉背蕨；(2)羽片的疏密也存在差异，通过计算羽片间距平均值，所获得的结果显示假银粉背蕨羽片间距明显小于银粉背蕨(图 3)，即假银粉背蕨羽片较密；(3)银粉背蕨第二对羽片基部呈楔形且沿叶轴下延，第一、二对羽片以狭翅叶轴相连(图 4：A2、B2)，假银粉背蕨与长尾粉背蕨的第二对羽片基部均呈心形，不沿叶轴下延，常以无翅叶轴与第一对羽片相连(图 4：C2、D2)。

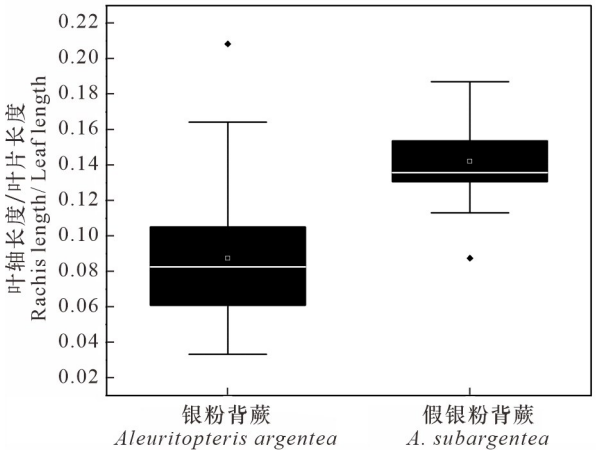


图 2　第一、二对羽片间叶轴长度/叶片长度的箱线图

Fig. 2　Boxplot of the ratio of rachis length to leaf length between the first and the second pairs of pinnae

2.2 分子系统学研究

2.2.1 基于叶绿体基因组的系统发育结果　基于叶绿体基因序列分别使用最大似然法和贝叶斯法构建系统发育树，其拓扑结构完全相同(图 5)。长尾粉背蕨的 2 个样品并未聚成单系，而是嵌合在假银粉背蕨样品构成的单系内，即假银粉背蕨和长尾粉背蕨聚为 1 个单系分支，并得到了强烈支持(BI-

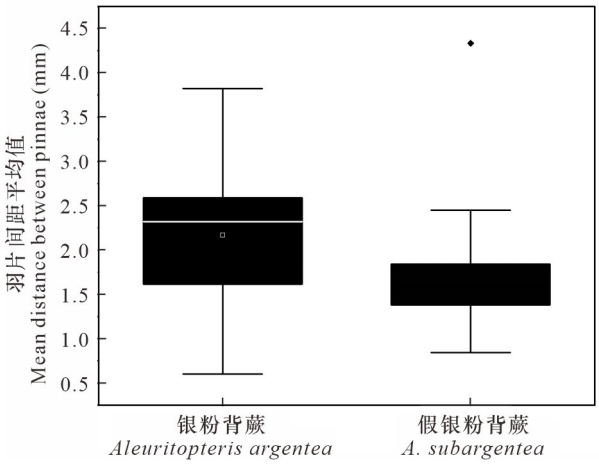


图 3 羽片间距平均值的箱线图

Fig. 3 Boxplot of mean distance between pinnae

PP = 1; ML-BS = 100),硫磺粉背蕨(*A. duclouxii* var. *sulphurea*)和裸叶粉背蕨(*A. duclouxi*)形成姊妹群(BI-PP = 1; ML-BS = 100),共同构成假银粉背蕨和长尾粉背蕨的姊妹群且支持率较高(BI-PP = 1; ML-BS = 100)。银粉背蕨的单系性得到强烈支持(BI-PP = 1; ML-BS = 100),并且和陕西粉背蕨(*A. argentea* var. *obscura*)形成强烈支持的姊妹群(BI-PP = 1; ML-BS = 100)。从系统发育树可以看出,长尾粉背蕨和假银粉背蕨与裸叶粉背蕨和硫磺粉背蕨更为近缘,与银粉背蕨亲缘关系相对较远(BI-PP = 1; ML-BS = 100)。

2.2.2 基于核糖体 DNA 数据集的系统发育结果

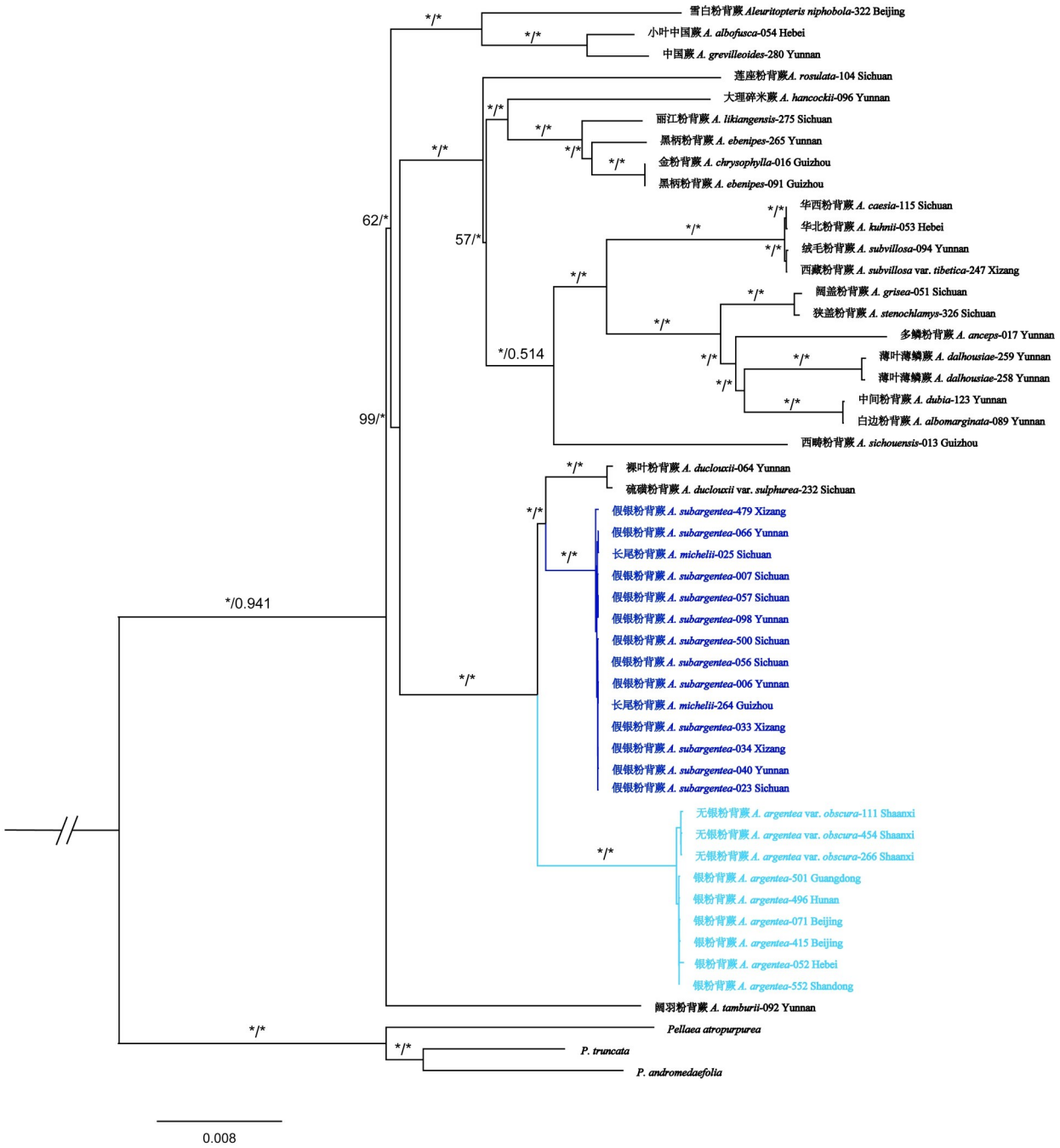
分别使用最大似然法和贝叶斯法构建的 2 棵系统发育树(图 6)的拓扑结构完全一致。基于核糖体 DNA 构建的系统树中,长尾粉背蕨样品依旧分别

A、**B**. 银粉背蕨; **C**. 假银粉背蕨; **D**. 长尾粉背蕨。**A1-D1**. 叶片形态(标尺 = 5 mm); **A2-D2**. 第二对羽片基部(标尺 = 2 mm)。**A**, **B**. *A. argentea*; **C**. *A. subargentea*; **D**. *A. michelii*; **A1-D1**. Leaf morphology (scale bars = 5 mm); **A2-D2**. Base of the second pair of pinnae (scale bars = 2 mm).

图 4 银粉背蕨、假银粉背蕨和长尾粉背蕨的叶片形态

Fig. 4 Leaf morphology of *Aleuritopteris argentea*, *A. subargentea* and *A. michelii*

嵌合在假银粉背蕨所构成的单系内,二者共同形成 1 个单系分支,并得到了强烈支持(BI-PP = 1; ML-BS = 100),该单系与硫磺粉背蕨和裸叶粉背蕨形成姊妹群且支持率较高(BI-PP = 0.99; ML-BS = 86)。陕西粉背蕨样品分别嵌合在银粉背蕨样品内,共同构成 1 个单系分支(BI-PP = 1; ML-



分支上分别标注了贝叶斯后验概率和最大似然值。*表示 ML-BS = 100 或 BI-PP = 1.0；未标注信息的节点支持率为 ML-BS<80 且 BI-PP<0.9。下同。

Bayesian posterior probability and maximum likelihood value are marked on the branch respectively. ML-BS = 100 or BI-PP = 1.0 are marked with * ; the support rates of nodes without marked information are ML-BS < 80 and BI-PP < 0.9. The same below.

图 5　基于叶绿体基因组构建的银粉背蕨、假银粉背蕨和长尾粉背蕨的系统发育树

Fig. 5　Phylogenetic tree of *Aleuritopteris argentea*, *A. subargentea* and *A. michelii* based on chloroplast genome

BS = 100）。从整体上看，基于叶绿体基因组构建的系统发育关系的支持率普遍高于核糖体 DNA 构建的系统发育关系的支持率，但二者结果均支持将银粉背蕨和假银粉背蕨划为 2 个物种，并且支持假银粉背蕨和长尾粉背蕨为同一物种，该结果与形态学结果一致。

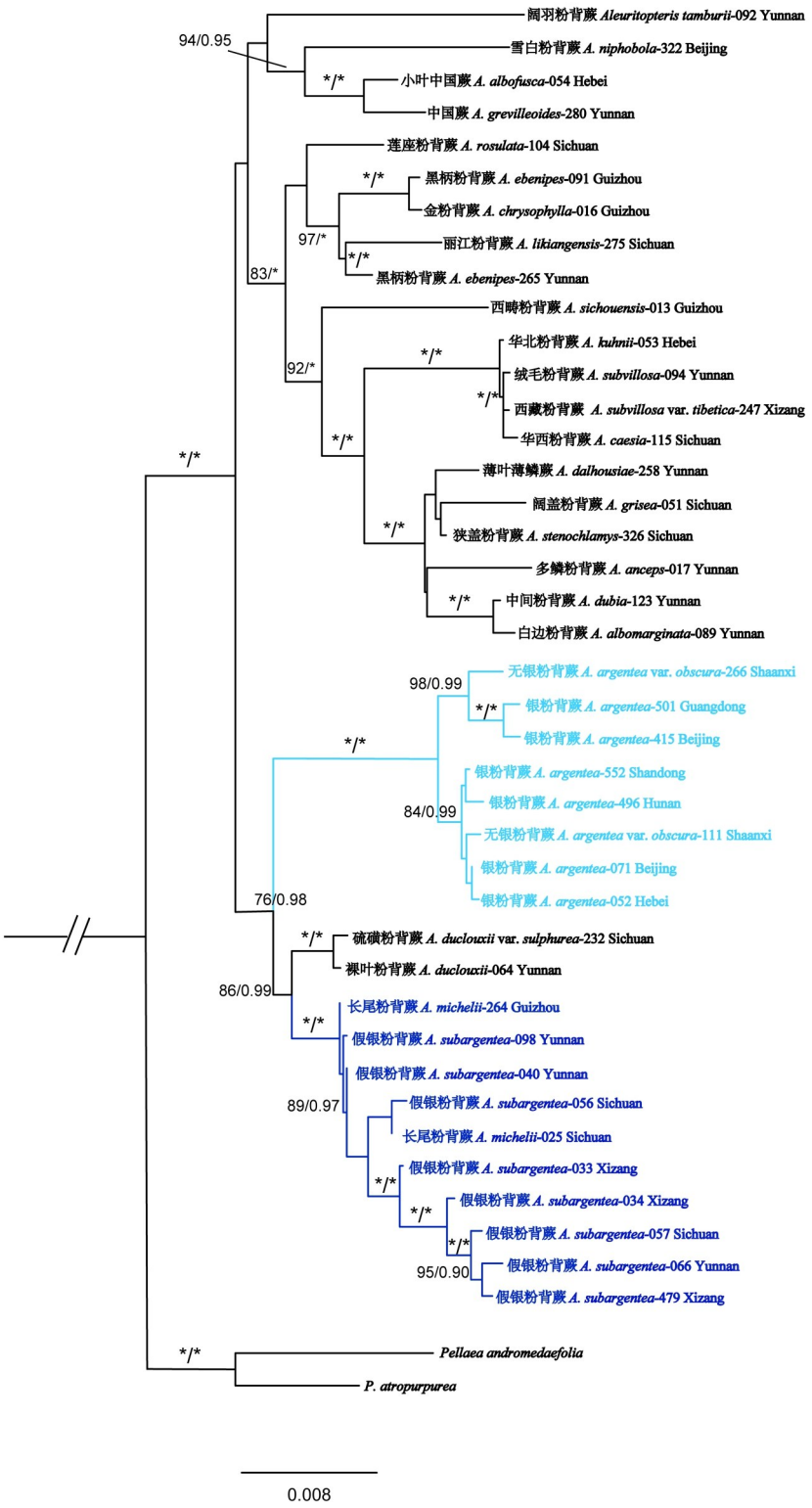


图 6 基于核糖体 DNA 构建的银粉背蕨、假银粉背蕨和长尾粉背蕨的系统发育树

Fig. 6 Phylogenetic tree of *Aleuritopteris argentea*, *A. subargentea* and *A. michelii* based on nrDNA

3　讨论

通过对银粉背蕨、假银粉背蕨和长尾粉背蕨81 份样品叶片形态研究，发现假银粉背蕨和长尾粉背蕨具有以下特征：(1)第二对羽片基部呈心形且不沿叶轴下延；(2)第一、二对羽片之间叶轴长度较长；(3)羽片分裂度较密。银粉背蕨的特征如下：(1)第二对羽片基部为楔形，沿叶轴下延形成狭翅；(2)第一、二对羽片之间的叶轴在叶片总长度中占比较小；(3)羽片分裂较简单。

假银粉背蕨最初在《中国蕨类植物孢子形态》中被提出，为裸名(张玉龙等，1976)。自武素功(1981)将其正式发表以来，由于其形态难以把握，各类文献对其特征的描述均有不同，如在《中国植物志》中关于假银粉背蕨的特征描述为“叶片卵状五角形，长过于宽，第二对羽片基部浅心形，从不下延或略下延”，其检索表也是根据长过于宽这一性状来定种(秦仁昌和邢公侠，1990)。然而，本研究发现，银粉背蕨与假银粉背蕨长宽比差异并不显著，不能作为区别的性状；在《四川植物志》(孔宪需，1981)和《云南植物志》(朱维明，2005)中对于假银粉背蕨的描述则强调“叶片背部蜡质粉末为白色或乳白色”这一性状，经过本研究对于假银粉背蕨性状的观察，发现假银粉背蕨和银粉背蕨叶片背面粉末颜色均存在白色、乳白色、淡黄色等，因此这一性状也不能将二者区分开；《西藏植物志》(吴征镒，1983)关于假银粉背蕨的描述为“下部第二对羽片基部心形，不下延，羽片彼此以无翅叶轴远分开”，与本研究观点相似。在微形态学方面，Sen(2020)发现银粉背蕨和假银粉背蕨在保卫细胞的大小上存在明显差异，银粉背蕨平均细胞长度为 27.8 μm，假银粉背蕨平均细胞长度为 35 μm。

目前，对假银粉背蕨、长尾粉背蕨以及银粉背蕨的分类研究仅限于形态上的观察，对于分子系统学的研究仅有对叶绿体基因片段的分析，支持率相对较低，由于缺乏遗传学证据，三者在分类学研究中较为困难。本研究基于叶绿体基因组构建的系统发育树分辨率较好，并且银粉背蕨、长尾粉背蕨和假银粉背蕨可以完全分开，表明叶绿体基因组用于解决粉背蕨属的鉴定和系统发生关系的问题非常有效。在经过大量的植物标本与野外个体的观察后发现，假银粉背蕨和银粉背蕨的幼态叶片形态几乎相同，这也是目前导致二者鉴定困难的原因之一，因此在形态鉴定时须选取完整的成熟叶片。

长尾粉背蕨分布范围较窄，仅在贵州南部与四川有过采集记录，获取其样品十分困难，我们最终从模式标本产地以及采集记录地，各获得 1 份样品。本研究结果发现，该种在形态上与假银粉背蕨并无明显的区分，仅叶片稍长且二者在分布区上完全重叠。综上认为，无论分子系统学证据还是形态学比较都支持长尾粉背蕨与假银粉背蕨合并。

4　分类处理

假银粉背蕨 *Aleuritopteris subargentea* Ching in *Acta Phytotaxonomica Sinica. Nat.* 19 (1): 57, pl. 2, f. 4-5. 1981. —— *Cheilanthes subargentea* (Ching & S. K. Wu) C. M. Kuo, *Taiwania* 30: 57. 1985. —— *Hemionitis subargentea* (Ching ex S. K. Wu) Christenh., *Global Fl.* 4: 21. 2018. Type: China. Yunnan, Dêqên. in sylvis pinetis ad rupes, 2 700-3 000 m. *K. M. Feng* 6059 (PE!).

Doryopteris michelii Christ in *Bull. Acad. Géogr. Bot. Mans* 20: 14. 1910. —— *A. michelii* (Christ) Ching in Hongk. *Nat.* 10: 198. 1941. Type: China. Guizhou, Anshun. *Micheli* 1018 (PE!).

假银粉背蕨与银粉背蕨形态十分近似，不同点在于本种叶片卵状五角形，基部羽片与第二对羽片以叶轴远分开，第二对羽片基部心形，不沿叶轴下延。产于中国云南、贵州、四川、青海和西藏，在印度也有分布。生长于林下岩石上，海拔 2 300~4 050 m。

参考文献：

BICKFORD D, LOHMAN DJ, SODHI NS, et al., 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation [J]. Trends in Ecology & Evolution, 22(3): 148-155.

BOLGER AM, LOHSE M, USADEL B, 2014. Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data [J]. Bioinformatics, 30(15): 2114-2120.

CASTRO S, MURATET A, SZCZEPANIAK M, et al., 2023. RAD sequencing, morphometry and synecology clarify the taxonomy of the *Melica ciliata* (Poaceae) complex in France and Poland [J]. Journal of Systematics and Evolution, 61(5): 764-775.

CHING RC, 1941. The studies of Chinese ferns—XXXI

[J]. Hong Kong Naturalist, 10: 194-204.

DING X, XIAO JH, LI L, et al., 2019. Congruent species delimitation of two controversial gold-thread nanmu tree species based on morphological and restriction site-associated DNA sequencing data [J]. Journal of Systematics and Evolution, 57(3): 234-246.

FRASER-JENKINS CR, DULAWAT CS, 2009. A summary of Indian cheilanthoid ferns and the discovery of *Negripteris* (Pteridaceae), an Afro-Arabian fern genus new to India [J]. Fern Gazette, 18(5): 216-229.

GASTONY GJ, ROLLO DR, 1995. Phylogeny and generic circumscriptions of cheilanthoid ferns (Pteridaceae: Cheilanthoideae) inferred from *rbcL* nucleotide sequences [J]. American Fern Journal, 85(4): 341-360.

JIN JJ, YU WB, YANG JB, et al., 2020. GetOrganelle: a fast and versatile toolkit for accurate de novo assembly of organelle genomes [J]. Genome Biology, 21: 241.

KATOH K, MISAWA K, KUMA K, et al., 2002. MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform [J]. Nucleic Acids Research, 30(14): 3059-3066.

KATOH K, STANDLEY DM, 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability [J]. Molecular Biology and Evolution, 30(4): 772-780.

KEARSE M, MOIR R, WILSON A, et al., 2012. Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data [J]. Bioinformatics, 28(12): 1647-1649.

KIRKPATRICK REB, 2007. Investigating the monophyly of *Pellaea* (Pteridaceae) in the context of a phylogenetic analysis of cheilanthoid ferns [J]. Systematic Botany, 32(3): 504-518.

KONG XX, 1981. Flora Sichuanica: Tomus 6 [M]. Chengdu: Sichuan Science and Technology Press: 248. [孔宪需, 1981. 四川植物志: 第六卷 [M]. 成都: 四川科学技术出版社: 248.]

KUO CM, 1985. Taxonomy and phytogeography of Taiwanese pteridophytes [J]. Taiwania, 30(1): 5-100.

LEFÉBURE T, DOUADY CJ, GOUY M, et al., 2006. Relationship between morphological taxonomy and molecular divergence within *Crustacea*: proposal of a molecular threshold to help species delimitation [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 40(2): 435-447.

PERKINS AJ, 2019. Molecular phylogenetics and species delimitation in annual species of *Hydrocotyle* (Araliaceae) from South Western Australia [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 134: 129-141.

SÄRKINEN T, STAATS M, RICHARDSON JE, et al., 2012. How to open the treasure chest? Optimising DNA extraction from herbarium specimens [J]. PLoS ONE, 7(8): e43808.

SEN K, 2020. New focus on Indian cheilanthoid ferns, February 2018 [C]. West Bengal: Botanical Survey of India.

SOLTIS DE, GITZENDANNER MA, STULL G, et al., 2013. The potential of genomics in plant systematics [J]. Taxon, 62(5): 886-898.

QIN (CHING) RC, XING GX, 1990. Flora Reipublicae Popularis Sinicae: Vol. 3 [M]. Beijing: Science Press: 153-155. [秦仁昌, 邢公侠, 1990. 中国植物志: 第三卷 [M]. 北京: 科学出版社: 153-155.]

WANG L, YANG WL, ZHANG XC, et al., 2023. Insights into the evolutionary history and taxonomic status of *Sinopteris* (Pteridaceae) [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 180: 107672.

WANG PS, WANG XY, 2001. Pteridophyte flora of Guizhou [M]. Guiyang: Guizhou Science and Technology Press: 56. [王培善, 王筱英, 2001. 贵州蕨类植物志 [M]. 贵阳: 贵州科技出版社: 56.]

WANG W, YANG WL, DOU P, et al., 2015. The relationship between *Aleuritopteris humatifolia* and *A. chrysophylla* based on three chloroplast DNA sequences analyses [J]. Plant Diversity and Resources, 37(3): 301-308. [王弯, 杨文利, 窦平, 等,2015. 基于三种叶绿体基因序列的证据分析阴石粉背蕨和金粉背蕨的关系 [J]. 植物分类与资源学报, 37(3): 301-308.]

WU SG(K), 1981. A study of the genus *Aleuritopteris* Fée in China [J]. Acta Phytotaxonomica Sinica, 19(1): 57-74. [武素功, 1981. 中国粉背蕨属的研究 [J]. 植物分类学报, 19(1): 57-74.]

WU ZY, 1983. Flora Xizangica: Vol. 1 [M]. Beijing: Science Press: 80-81. [吴征镒, 1983. 西藏植物志: 第一卷 [M]. 北京: 科学出版社: 80-81.]

YANG J, FENG L, YUE M, et al., 2019. Species delimitation and interspecific relationships of the endangered herb genus *Notopterygium* inferred from multilocus variations [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 133: 142-151.

YU J, WANG QX, BAO WM, 2001. Spore morphology of pteridophytes from China II. Sinopteridaceae [J]. Acta Phytotaxonomica Sinica, 39(3): 224-233. [于晶,王全喜, 包文美, 2001. 中国蕨类植物孢子形态的研究 II.中国蕨科 [J]. 植物分类学报, 39(3): 224-233.]

ZHANG GM, YANG WL, 2011. A taxonomic revision on *Aleuritopteris argentea* (Gmél.) Fée [J]. Journal of Beijing Forestry University, 33(3): 75-80. [张钢民, 杨文利, 2011. 银粉背蕨的分类订正 [J]. 北京林业大学学报, 33(3): 75-80.]

ZHANG GM, YATSKIEVYCH G, HOOPER EA, et al., 2013. Cheilanthoideae [M]// WU ZY, RAVEN PH, HONG D. Flora of China: Vol. 2-3. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press: 216-237.

ZHANG YL, XI YZ, ZHANG JT, et al., 1976. Spore pteridophytorum sinicorum [M]. Beijing: Science Press. [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.]

ZHU WM, 2005. Flora Yunnanica: Vol. 20 [M]. Beijing: Science Press: 278-282. [朱维明, 2005. 云南植物志: 第二十卷 [M]. 北京: 科学出版社: 278-282.]

(责任编辑 邓斯丽)

本文附录请到本刊网站(http://www.guihaia-journal.com/gxzw/ch/reader/view_abstract.aspx? file_no=20250503&flag=1)下载。