

· 专题论坛 ·

# 木灵藓科分类与系统学研究：历史、问题和展望

詹玲, 于晶, 郭水良\*, 曹同

上海师范大学生命与环境科学学院, 上海 200234

**摘要** 木灵藓科(Orthotrichaceae)是藓类植物中的第3大科。该科不仅种类多, 生态类型特殊, 而且是世界公认的多样化程度高、分类难度大、系统关系复杂的类群。当代木灵藓科植物分类系统学研究主要集中在该科的地区志编写和专属分类修订。目前, 除了热带美洲、热带非洲的变齿藓属(*Zygodon*)和火藓属(*Schlotheimia*)部分类群外, 木灵藓科主要类群的分类修订工作已基本完成, 但是有关亚科和属的划分和地位以及各属之间的关系等方面仍存在众多争议。木灵藓科分支系统学研究也不够系统全面, 有的仅应用了单个基因片段, 或者只涉及少数类群。因此, 需要基于更多的分子和形态学性状, 进一步开展世界木灵藓科植物的系统发育研究, 建立一个更趋自然的木灵藓科分类系统。

**关键词** 木灵藓科, 分类修订, 系统学, 综述

詹玲, 于晶, 郭水良, 曹同 (2017). 木灵藓科分类与系统学研究: 历史、问题和展望. 植物学报 52, 241–253.

木灵藓科(Orthotrichaceae)是世界性藓类植物大科, 有23属841种, 以种数论是藓类植物中的第3大科(Crosby et al., 1999)。该科植物以树生为主, 少数为石生, 呈垫状或片状, 直立或匍匐, 分枝长短不一, 单一或有分枝, 多数密被假根。茎的表皮细胞较小, 皮部细胞厚壁, 无中轴; 叶片舌形、卵状披针形至线状披针形, 叶边全缘, 中肋达叶尖或伸出; 中上部细胞较小, 圆形至多边形, 基部细胞长方形至狭长方形。雌雄同株或异株, 雌苞叶略有分化至明显分化。孢蒴顶生, 多数高出雌苞叶, 蒴齿两层、单层或完全缺失, 内齿层薄, 8或16齿条。蒴盖有喙。蒴帽兜形或钟形, 光滑或有纵褶, 被毛或裸露。

自木灵藓科建立以来, 属的组成也一直在不断变化。Buck和Goffinet (2000)提出了新版的木灵藓科分类系统, 包括*Cardotiella* Vitt.、*Ceuthotheca* Lewinsky.、*Codonoblepharon* Schwägr.、*Desmotheca* Lindb.、*Florschuetziella* Vitt.、裸帽藓属(*Groutiella* Steere.)、*Leiomitrium* Mitt.、*Leptodontiopsis* Broth.、*Leratia* Broth & Paris.、直叶藓属(*Macrocoma* (Hornsch. ex Müll. Hal.) Grout)、蓑藓属(*Macromitrium* Brid.)、*Matteria* Goffinet.、木灵藓属(*Orthotrichum* Hedw.)、*Pentastichella* Müll. Hal.、*Pleurorthotrichum* Broth.、火藓属(*Schlotheimia* Brid.)、*Sehnemobryum*

*Lewinsky-Haapasaari* & Hedenäs.、*Stoneobryum* D.H. Norris & H. Rob.、卷叶藓属(*Uloa* D. Mohr.)和变齿藓属(*Zygodon* Hook & Taylor.)共20个属。密苏里植物园有关植物分类信息的官方网站(www.tropicos.org)中接受的还有新木灵藓属(*Orthomitrium*)和瓶藓属(*Amphidium*)。

木灵藓科不仅种类多, 生态类型特殊, 而且是世界公认的多样化程度高、分类难度大、系统关系复杂的类群(Goffinet et al., 1998), 具有重要的生物多样性保护价值(Gradstein et al., 2001)。木灵藓科既是顶蒴藓类与侧蒴藓类的过渡类群(Crum and Anderson, 1981), 其特殊的蒴齿结构也使该科在藓类植物中处于关键的位置(Goffinet et al., 1999)。木灵藓科植物的研究主要集中在分类修订、有关类群的系统地位和亲缘关系等方面。但是, 由于该科种类多且多样化程度高, 变齿藓属和火藓属等还没有完成分类修订, 致使该科还缺乏一个被广泛认同的分类系统。该文综述木灵藓科植物的分类历史、现状及存在的问题, 旨在更好地把握今后对该科植物系统分类研究的工作重点, 早日建立一个更趋科学的木灵藓科分类系统。

## 1 早期分类修订

Hedwigia早在1790年就使用了*Orthotrichum*属名,

收稿日期: 2016-03-12; 接受日期: 2016-10-16

基金项目: 国家自然科学基金(No.31570208, No.31370233, No.30970184, No.30570121)

\* 通讯作者。E-mail: gsg@shnu.edu.cn

并包括了 *O. striatum*、*O. anomalum* 和 *O. crispum*; 但是 *Orthotrichum* 的有效发表是在 1801 年 (Grout, 1935)。虽然 Bridel (1819) 的 *Muscol. Recent. Suppl.* 4 中包括了 *Orthotrichum* 的 15 个种, *Ulota* 的 5 个种, *Schlotheimia* 的 4 个种和 *Macromitrium* 的 1 个种, 但是木灵藓科是 Arnott (1825) 首次描述的。虽然他们用的是 “*Orthotrichoideae*”, 但是根据墨尔本版的国际植物命名法规第 18.2 条款, 这一分类地位与 “科” 是等同的, 即相当于现在的木灵藓科 “*Orthotrichaceae*”, 在 Arnott 描述的 “*Orthotrichoideae*” 中包括了很多目前已经移至其它科的类群。Schimper (1856) 提出了当代的木灵藓科植物概念, 并将变齿藓属单列成变齿藓科 (*Zygodontaceae*)。

由于木灵藓科植物具极强的形态变异特点, 该科中的一些类群曾被单列为一些科, 例如 *Drummondaceae* (Buck and Goffinet, 2000)、*Macromitriaceae* (Churchill and Linares, 1995) 和 *Zygodontaceae* (Schimper, 1856), 但是后 2 个类群 (科) 的分类地位并没有得到同行的广泛接受。

木灵藓科植物的早期分类学工作主要由 Mitten、Müller、Brotherus、Herzog、Cardot、Hooker 和 Nyholm 等完成。例如, Hooker (1824) 在 “*Sketch of the characters of the species of Mosses*” 一文中记载了早期界定的木灵藓属 (*Orthotrichum*) 的 59 种 (包括现在的 *Macromitrium*、*Schlotheimia* 和 *Ulota* 的部分种)。Mitten (1859b) 在关于东印度的藓类植物研究文章 “*Musci Indiae Orientalis, an Enumeration of the Mosses of the East Indies*” 中报道了 31 种木灵藓科植物; 在 “*Mosses of New Zealand*” 中报道了新西兰的 21 种木灵藓科植物 (Mitten, 1859a); Mitten (1869) 在有关南美洲的藓类植物研究 “*Musci Austro-Americani*” 中报道了 115 种木灵藓属植物。Müller 在木灵藓科的分类方面也做了很多工作, 1849 年在 “*Synopsis Muscorum Frondosorum Omnium Hucusque Cognitorum*” 中记载了 37 种变齿藓属植物、54 种木灵藓属植物、65 种藓属植物和 28 种火藓属植物 (Müller, 1849); 他还在 1878–1879 年描述了委内瑞拉 4 种变齿藓属植物、3 种火藓属和 8 种藓属植物 (Müller, 1878–1879); 在 1896 年报道了中国四川 13 种木灵藓科植物 (Müller, 1896); 1897 年报道了玻利维亚 17 种木灵藓属植物 (Müller, 1897); 在 1898 年报

道了澳大利亚 53 种木灵藓科植物, 其中有 33 种藓属植物 (Müller, 1898)。Renauld (1915) 报道了马达加斯加 44 种木灵藓科植物。Malta (1927) 报道了 17 种南美洲卷叶藓属植物。Nyholm 和 Crum (1956) 在 “*Illustrated moss flora of Fennoscandia*” 中报道了北欧分布的 37 种木灵藓科植物。

Brotherus (1925) 将木灵藓科分成 4 个亚科 (含 14 属), 分别是变齿藓亚科 (*Zygodontoideae*)、木灵藓亚科 (*Orthotrichoideae*)、藓亚科 (*Macromitrioideae*) 和拟藓亚科 (*Pseudo-Macromitrioideae*)。这个分类体系包括了目前认可的木灵藓科中的大多数重要属, 如木灵藓属、藓属、火藓属、变齿藓属和卷叶藓属等。

## 2 现代分类修订

因为木灵藓科种数多, 多样化程度高, 又为世界性分布, 所以有关该科植物的分类与系统学研究受到了世界上多个科研院校苔藓学家们的重视。不同学者针对该科的不同类群开展分类修订和系统学研究。当代木灵藓科系统学、分类学有代表性和有影响的工作主要由 Vitt、Lewinsky、Hedenäs、Plášek、Lara 及 Garilleti 等完成。

藓属是木灵藓科的第 1 大属, 泛热带分布, Crosby 等 (1999) 记录有 368 种, Ramsay 等 (2006) 报道约有 350 种。目前已完成了世界大部分地区藓属的分类修订, 包括新西兰 (Vitt, 1983)、澳大利亚 (Vitt and Rasmy, 1985)、巴布亚新几内亚的 Huon 地区 (Vitt et al., 1995)、Malesia 地区 (Eddy, 1996)、墨西哥 (Vitt, 1994)、中美洲 (Allen, 1998, 2002)、南部非洲 (Magill and Rooy, 1998a, 1998b)、日本 (Noguchi, 1968) 和印度东部及邻近地区 (Gangulee, 1976)。近年来, 在国家自然科学基金委的资助下, 郭水良课题组系统地开展了世界其它地区藓属的分类修订 (Guo et al., 2006, 2007a, 2007b, 2007c, 2012; Guo and He, 2008a, 2008b, 2014; Yu et al., 2012, 2013)。系统全面地完成藓属的分类修订后, 该属被接受的种名约有 250 种。

木灵藓属是木灵藓科的第 2 大属, 属温带性类群, Crosby 等 (1999) 记录有 145 种。Noguchi (1968) 比较早地开展了日本的木灵藓属分类修订。Vitt (1973) 系

统地开展了北美及北墨西哥该属的分类修订。Lewinsky (1977, 1984a, 1984b, 1987, 1990, 1992, 1993)、Lewinsky 和 Frisvoll (1981)、Ignatov 和 Lewinsky (1994)、Lewinsky-Haapasaari (1994, 1995, 1999a, 1999b)及Lewinsky-Haapasaari和Tan (1995)对北纬23.5°以南的非洲、北极地区的斯瓦尔巴群岛、澳大利亚、南美洲、中国及东南亚地区、夏威夷及阿尔泰山地区等的木灵藓属植物开展了全面的分类修订。自Lewinsky报道了有关木灵藓属系统的分类修订工作后, Plášek及其他一些学者又报道了中亚、高加索地区、非洲、北美、南美等地的木灵藓属新种(Pluijm, 2001; Othiokoba, 2001; Norris et al., 2004; Lara et al., 2006, 2007; Garilleti et al., 2006; Medina et al., 2008, 2011; Plášek et al., 2009, 2011, 2014; Sawicki et al., 2009, 2010, 2012; Fedosov and Ignatova, 2010; Lara et al., 2016)。Lara等(2010)对欧亚交界地区木灵藓属植物进行了研究。

火藓属主要是泛热带分布, 约有120种(Crosby et al., 1999; Ramsay et al., 2006), 分为2个亚属(Subg. *Schlotheimia*和Subg. *Stegotheca*) (Atwood, 2009)。北美(Grout, 1944)、中国(Koponen and Enroth, 1992)、澳大利亚和新西兰(Vitt, 1989)、中美洲(Allen, 2002)、墨西哥(Vitt, 1994)、巴布亚新几内亚的Huon地区(Vitt et al., 1995)、非洲(Rooy and Wyk, 1992; Wilbraham, 2008)、东南亚(Eddy, 1996)等地的火藓属分类修订也基本完成。尽管Atwood (2009)完成了该属中*Stegotheca*亚属的分类修订, 然而还有不少热带美洲和热带非洲的火藓属种名需要进行修订。

在Crosby等(1999)的世界藓类名录中, 接受的变齿藓属种名有92个。目前已完成该属分类与修订的有南美洲的Andean、Patagonian和Fuegian地区(Calabrese, 2006)、中美洲(Allen, 2002)、墨西哥(Vitt, 1994)、澳大利亚和新西兰(Lewinsky, 1990)、伊比利亚半岛(欧洲西南部)(Calabrese and Muoz, 2008)、喜马拉雅山脉地区和中国西南部(Wilbraham and Long, 2005)及非洲的马拉维(Wilbraham, 2015)。Wilbraham和Matcham (2010)对非洲变齿藓属的一些种开展了分类学研究。Griffin (1990)报道了委内瑞拉的变齿藓属新种。目前该属中尚有南美洲和非洲的部分类群没有完成分类修订。

卷叶藓属是中等大小的类群, 基本上为世界性分布, Crosby等(1999)记录接受的有57种。王庆华(2010)撰写了毕业论文“卷叶藓属(*Ulotia*)的分类学修订”, 总结了卷叶藓属59个有效种名, 首次对该属进行了世界性的分类学修订工作。经修订, 30个种名被确认, 1个种名被排除, 15个种名被处理为异名, 13个种名尚存有疑问。确认成立的30个种主要根据蒴齿特征进行区别, 并首次使用气孔位置作为分种依据。根据Wang和Jia (2012, 2016)的研究, 亚洲范围内的卷叶藓属植物已确认的有18种, 中美洲和南美洲的卷叶藓属植物已确认的有33种。郭水良等开展了中国卷叶藓属分类修订, 并发表了采自湖南的新种*Ulotia gymnostoma* S.L. Guo, Enroth & Virtanen (Guo et al., 2004, 2007a, 2007b, 2007c)。

裸帽藓属植物与蓑藓属植物在形态上相似, Crosby等(1999)记录有13种。于宁宁(2008)开展了该属的分类修订, 将*Groutiella laxotorquata* (C.Muell. ex Besch.) Wijk & Marg.处理为绒毛裸帽藓(*G. tomentosa* (Hornsch.) Wijk & Marg.)的异名, *G. mucronifolia* (Hook. & Grev.) Crum & Steere处理为*G. apiculata* (Hook.) Crum & Steere的异名, 目前已确认的该属植物有10种。

Vitt (1980a, 1980b)先后开展了直叶藓属的分类修订, 该属接受的种数为10种(Crosby et al., 1999)。

Matchaw和O'Shea (2005)完成了*Codonoblepharon*属的修订, 修订后的该属包括5种2变种。该属由于叶片细胞表面光滑及具有双层蒴齿而明显不同于变齿藓属。

Vitt (1979a, 1981, 1990)先后完成了*Cardotiella*、*Leiomitrium*和*Desmotheca*属的分类修订, 建立了新属*Florschuetziella*。Norris和Robinson (1981)建立了*Stoneobryum*属。Lewinsky (1994)对*Pleurorothotrichum*属进行了分类修订, 基于*Pleurorothotrichum cryptocarpum* Bartr.建立了新属*Ceuthotheca*。

根据Goffinet等(2008)最新的藓类分类系统, 除了以上15个属外, 木灵藓科中还有*Leratia*、*Matteria*、*Pentastichella*、*Sehnemobryum*和*Stoneobryum*五个属, 各属所含种数一般为1-2个。

已经出版的一些地区苔藓植物志中涉及木灵藓科的区系和分类修订工作, 代表性的有中美洲(Allen, 2002)、墨西哥(Vitt, 1994)、北美东北部(Crum and

Anderson, 1981)、澳大利亚(Ramsay et al., 2006)、中国(Jia et al., 2011)、日本(Noguchi and Iwatsuki, 1989)、印度(Gangulee, 1976)、北欧(Lewinsky, 1977, 1998)、新几内亚Huon半岛(Vitt et al., 1993, 1995)、马来西亚、印度尼西亚、美拉尼西亚和菲律宾(Eddy, 1996)、南部非洲(Magill and Rooy, 1998a, 1998b)、英国和爱尔兰(Smith, 2004)、以色列及邻近地区(Heyn and Herrstadt, 2004)和南极地区(Ochyra et al., 2008)等。

综合地区藓类志和专属研究,除了热带美洲及热带非洲的变齿藓属和火藓属部分类群外,木灵藓科主要类群的分类修订工作已基本完成,这为开展木灵藓科植物系统学研究奠定了较好的基础。

### 3 系统发育研究

#### 3.1 关于亚科的划分

虽然木灵藓科大部分类群的分类修订已基本完成,但是有关该科的系统发育关系仍然模糊不清。

Brotherus (1925)将木灵藓科分成4个亚科(含14属):变齿藓亚科Zygodontoideae(包括变齿藓属和刺藓属(*Rhachithecium*))、木灵藓亚科Orthotrichoideae(包括木灵藓属、卷叶藓属、*Muelleriella*、*Pleurorthotrichum*和*Stroemia*)、藓亚科Macromitroideae(包括藓属、火藓属、木衣藓属(*Drummondia*)、*Coleochaetium*和*Leratia* (*Leratiella*))及拟藓亚科Pseudo-Macromitrioideae(包括*Desmotheca*)。该系统中未包括在此之前Mitten (1869)建立的裸帽藓属(*Micromitrium*)。

Vitt (1972)也将木灵藓科分成4个亚科,但是他取消了亚科Pseudo-Macromitrioideae,将*Desmotheca*归入Macromitroideae,新建立了木衣藓亚科Drummondoideae。但是陈邦杰(1978)仍然将木衣藓属置于藓亚科中。

Goffinet和Vitt (1998)基于分子和形态比较,将木灵藓科分成木灵藓亚科和藓亚科,藓亚科中又包括了藓族(Macromitrieae)和火藓族(Schlotheimieae),木灵藓亚科包括了木灵藓族(Orthotricheae)和变齿藓族(Zygodonteeae),此外,他们将木衣藓属从木灵藓科中分出,新成立了木衣藓科(Drummondaceae (Vitt) Goffinet),并置于顶蒴单齿类紫萼藓目

内。虽然Ramsay等(2006)编写的澳大利亚植物志(第51卷藓类1)中采纳了这一划分方法,但是将木灵藓科分成两亚科的观点却存在争议。在贾渝等(2011)编写的中国苔藓志(第5卷)和Allen (2002)编写的中美洲藓类志(第2卷)中依然包括了木灵藓亚科和变齿藓亚科。

藓亚科是Brotherus (1925)以*Leratia* (*Leratiella*)为模式建立的,而后来*Leratia*却被Goffinet等(1998)划入木灵藓亚科的变齿藓族中。Vitt (1972)的藓亚科中包括了直叶藓属、裸帽藓属、藓属、火藓属、*Florschuetziella*和*Desmotheca*,与Brotherus的研究差异极大;Churchill和Linares (1995)根据形态特点将藓亚科提升为藓科(Macromitriaceae S.P. Churchill),但是这种处理方式并没有得到广泛的认同(Goffinet and Vitt, 1998; Allen, 2002; 贾渝等, 2011)。

木衣藓属之前一直被归于藓亚科(Brotherus, 1925; 陈邦杰, 1978)或木衣藓亚科(Drummondaceae) (Vitt, 1972)。Goffinet和Vitt (1998)及Buck和Goffinet (2000)基于蒴齿形态和*rbcL*证据,将其提升为科(Drummondaceae),并归入到顶蒴单齿类的紫萼藓目。在Goffinet等(2008)版本的藓类系统中,木衣藓科与原先置于紫萼藓科的类群Scouleriaceae同置于Scouleriales目中。从配子体形态等特点来看,木衣藓属与*Scouleria*差异极大,因此也有学者对此持有异议,依然将木衣藓属归于木灵藓科藓亚科(季必金, 2008; 贾渝等, 2011; 贾渝, 2012)。美国密苏里植物园有关物种分类信息的官方权威网站([www.tropicos.org](http://www.tropicos.org))依然将木衣藓属置于木灵藓科中。

#### 3.2 有关属的系统地位研究

Lewinsky和Crosby (1996)发表了采自我国贵州的新属*Orthomitrium* (新木灵藓属),其后Tan和Jia (1997)报道了采自青海的*Orthomitrium schofieldii*。新木灵藓属具有木灵藓属、藓属、木衣藓属和*Muelleriella*的特点(Lewinsky and Crosby, 1996);但是Allen (2002)以皱缩状蒴口在木灵藓属其它种类也有报道为由,将新木灵藓属归并入木灵藓属,不过这种处理并未得到广泛认同([www.tropicos.org](http://www.tropicos.org))。

Brotherus (1891)基于采自巴西的标本建立了刺藓属(*Decodon*),后该属被置于变齿藓亚科(Brotherus, 1925)。根据蒴柄和环带特征,Robinson

(1964)将 *Rhachithecium* 和木灵藓科的另一属 (*Hypnodontopsis*) 一起建立了刺藓科 (Rhachithecaceae)。不过这种分类归属意见仍不统一, 其后仍有不少学者将刺藓属置于木灵藓科中 (Noguchi and Iwatsuki, 1989; 贾渝等, 2011)。

与刺藓属类似的情况还有瓶藓属 (*Amphidium* Schimp.)。 *Anictangium lapponicum* Hedw. 是个老种 (Hedwig, 1801), Bruch和Schimper (1838)将该种组合到了变齿藓属 (*Zygodon lapponicus* (Hedw.) Bruch & Schimp.); Schimper (1856)以该种为模式种建立了 *Amphidium* 属。Lewinsky (1976)、Crum和Anderson (1981)、Noguchi和Iwatsuki (1989)及Ignatov和Lewinsky (1994)均认可 *Amphidium* 为木灵藓科的1个属。Vitt (1973)曾将 *Amphidium* 从木灵藓科中排除, 但是1993年他又将该属纳入到木灵藓科。Goffinet等(1998)基于 *rbcL* 证据, 认为 *Amphidium* 与 *Haplolepideae* 更接近, 因此将其从木灵藓科中排除。Farge等(2000)则认为尚缺乏足够的证据来确认 *Amphidium* 的系统位置, 另外, [www.tropicos.org](http://www.tropicos.org) 网站上仍显示 *Amphidium* 归于木灵藓科。

*Bryomaltaea* 的系统地位也存在争议。Goffinet等(1998)基于 *Zygodon obtusifolius* Hook. 建立了新属 *Bryomaltaea*, 认为该种由于紧贴和钝头状的叶而与 *Zygodon* 成员有明显的区别。Buck和Goffinet (2000)在藓类系统的木灵藓科中收录了该属, 但是许多学者 (Allen, 2002; Ramsay et al., 2006; Calabrese, 2006; 贾渝等, 2011)并不支持 *Bryomaltaea* 属的地位, 依然将其归入变齿藓属; Goffinet等(2004)基于叶绿体和核基因片段, 将 *Zygodon obtusifolius* 移到了 *Leratia*, 提出了新组合 *Leratia obtusifolia* (Hook.) B. Goffinet。Wilbraham和Long (2005)对 *Bryomaltaea* 与 *Leratia* 的关系进行了专门的讨论, 认为两属在叶基的分化程度、中肋解剖及腋生芽孢等性状上存在极显著差异, 因而应该维持 *Bryomaltaea* 属的地位, 并将 *Leratia obtusifolia* 重新归入 *Bryomaltaea* 属。

存在争议的还有 *Muelleriella*。Dusén (1905)基于 *Orthotrichum crassifolium* (Hook. f. & Wilson) 建立了 *Muelleriella*。Brotherus (1925)、Sainsbury (1955)、Vitt (1976, 1979b)、Goffinet等(1998)及Buck和Goffinet (2000)均认同其属的地位。然而, Cardot (1908)和Lewinsky (1977)却将 *Muelleriella* 作为 *Or-*

*thotrichum* 的亚属处理。Goffinet等(2004)基于分子数据也将该属并入 *Orthotrichum*。但是 *Muelleriella* 具有特别大而“多细胞状”的孢子、二至多层叶片细胞、前蒴齿 (preperistome) 发达, 内蒴齿有疣而反折, 这与木灵藓属具有极明显的区别 (Vitt, 1976, 1979b), 因而仍有学者对 Goffinet等(2004)的处理存有异议 ([www.tropicos.org](http://www.tropicos.org)) (Ochyra et al., 2008)。

木灵藓属中的 *Orthophyllum* 亚属 (包括 *O. gymnostomum* 和 *O. obtusifolium*) 叶尖圆钝内卷, 叶片细胞增厚, 细胞两面中央有巨疣。因而Hagen (1908)将 *Orthophyllum* 从木灵藓属中独立出来, 成立 *Stroemia* 属, 但是 *Stroemia* 是晚出同名, 不符合命名法规, Damscholt等(1969)用 *Nyholmiella* 代替。不过Ignatov和Afonina (1992)并不认同 *Orthophyllum* 独立成属的观点; 基于分子标记, Goffinet等(2004)支持 *Nyholmiella* 属的地位, 但是不知何故Goffinet等(2008)新的藓类系统却又没有包括 *Nyholmiella* 属。Sawicki等(2010)基于ITS序列也支持 *Nyholmiella* Holmen & E. Warncke 作为独立的属。但是, 最新版的北美植物志 (Flora of North America Editorial Committee, 2014) 和中国苔藓志 (第5卷) (贾渝等, 2011), 仍然将 *Orthotrichum obtusifolium* 和 *O. gymnostomum* 作为木灵藓属的 *Orthophyllum* 亚属。因此, 有关 *Nyholmiella* 的系统地位还处于争论之中。

目前, 已被接受的木灵藓属植物是1个复系或多系类群 (Goffinet et al., 1998, 2004; Sawicki et al., 2009, 2010, 2012)。Plášek等(2015)认为, 如果不考虑卷叶藓属中与木灵藓属 *Gymnopus* 亚属形态相近的类群来探讨木灵藓属系统发育, 就难以得到系统全面的结论。基于Goffinet等(2004)和Sawicki等(2009, 2010)的研究结果, Plášek等(2015)将目前认定的木灵藓属和卷叶藓属分成了6个属, 分别是 *Orthotrichum*、*Ulota*、*Dorcadion* Adans. ex Lindb.、*Nyholmiella*、*Plenogemma* Plášek, Sawicki & Ochyra 和 *Pulviger* Plášek, Sawicki & Ochyra。其中 *Dorcadion* 的特点是叶贴茎或直立, 狭披针形至椭圆形或卵状披针形, 有短而不分枝的芽孢, 孢蒴内隐, 孢蒴上具显型气孔; *Pulviger* 是单种属, 以 *Orthotrichum lyellii* 为模式种, 特点是雌雄异株、配子体上能够产生大量芽孢、叶缘平展、叶急尖、孢蒴气孔显型; *Plenogemma* 也是单种属, 以 *Ulota phyllantha* 为模式种, 该属在伸

出的中肋上生有非常丰富的芽孢。然而这种划分是否有遗传学基础? *Dorcadion*、*Plenogemma*和*Pulviger*等与Goffinet等(2008)系统中的其它属间的关系如何? 仍有待研究。

藓属的系统构建也存在问题。Müller (1899)最早建立了藓属分类系统, 包括5个组: 直叶组(Sect. *Macrocoma* Hornsch. ex Müll. Hal.)、火藓组(Sect. *Schlotheimia* Brid.)、藓组(Sect. *Macromitrium* Brid.)、Sect. *Chaenomitrium* Müll.和Sect. *Cryptocarpon* Dozy et Molk.。其中, 直叶组后来被提升为直叶藓属(Grout, 1944); 火藓组提升为火藓属(Brotherus, 1909); *Cryptocarpon*组被归并到*Desmotheca*属(Crosby and Magill, 1981); Sect. *Chaenomitrium* Müll.的模式种是*Macromitrium clavellatum* (Hook. & Grev.) Schwägr., 现已被归并至*Drummondia prorepens* (Hedw.) E. Britton。Allen (2002)基于形态数据, 将中美洲的藓属31种植物分成了形态性状差异明显的7组, 其中以*Macromitrium lepriurii*为代表的第1组和以*M. standleyi*为代表的第2组与其它组的形态差异显著。Vitt (1994)将墨西哥分布的藓属10种植物分成了3个组, 而澳大利亚的藓属21种植物被分成了5组(Ramsay et al., 2006)。在大洋洲、非洲和印度板块上分布的, 以*Macromitrium nepalense*和*M. serpens*等为代表的类群叶片中上部细胞有出芽状的多细胞突起, 这一性状极显著地区别于其它类群(Guo and He, 2014)。但是, 到目前为止这些特殊类群或分组还没有给予系统分类学的相应地位(组、亚属或是提升到属?)。更为复杂的是, *Macromitrium*与*Macrocoma*、*Groutiella*、*Cardotiella*在性状上有明显的交叉(Allen, 2002), 有相当多的种类其性状介于这些属之间。与木灵藓属和卷叶藓属相比, 藓属(约350种)的种数约是前两者之和的1倍还多, 形态变异也更为强烈(陈邦杰, 1978; Goffinet et al., 1998; Allen, 2002), 如果将藓属与*Macrocoma*、*Groutiella*及*Cardotiella*等近缘属综合起来开展系统学研究, 有可能提出一些新属。

Vitt (1973)认为木灵藓科是双层蒴齿群体, 与缩叶藓科及刺藓科关系最为紧密。因*Amphidium*没有蒴齿, 将其并入*Rhabdoweisiaceae*中, 但是1993年又将该属纳入到木灵藓科。Crum (1987)确认了*Leratia*在木灵藓科中的分类位置。Goffinet等(2004)基于分

子数据再次肯定了该属的地位。Goffinet等(1998)基于形态和基因数据建立了*Matteria*和*Bryomaltaea*属, 同时归并了*Bryodixonia*。Lewinsky和Hedenäs (1998)根据形态数据对木灵藓属进行了分支系统学分析, 将*Orthotrichum paraguense*独立分出, 建立了新属*Sehnembryum*。Sawicki等(2010)再次肯定了*Nyholmia*的属级地位。

#### 4 研究展望

变齿藓属主要分布于热带与亚热带地区, 个别种可分布到温带。根据Crosby等(1999)藓类名录、近年来新种的发表(Griffin, 1990; Calabrese et al., 2006; Marková and Plášek, 2013)、归并(Allen, 2002; Calabrese, 2006)及分类地位变更(Matcham and O'shea, 2005), 目前该属接受的种名还有89个, 其中在18世纪后期至20世纪30年代以前发表的种名中, 有41种自第1次报道后再也没有开展专门的分类学研究, 或仅在一些地区性的名录中有报道, 相关信息非常缺乏, 需要开展它们的分类修订(Crosby et al., 1999)。这41种植物中, 原产地在非洲的有15种、中美洲和南美洲有20种、热带亚洲和南亚次大陆等地有5种, 今后需要有针对性地开展其分类修订工作。

目前火藓属接受的种名有101个, 热带美洲记录的有55个, 主要分布于热带南美洲; 热带非洲记录的有36个, 主要来自马达加斯加; 另外, 亚洲的热带亚热带地区记录的有7个, 大洋洲的有5个(Wijk et al., 1967; Crosby et al., 1999; Wilbraham, 2008; Atwood, 2009)。在目前已经接受的101个火藓种名中, 需要进行专门分类修订的有60余个, 其中热带南美洲和热带非洲东部(主要是马达加斯加)各有30余种(Crosby et al., 1999; Wilbraham, 2008; Atwood, 2009)。Churchill和Linares (1995)以及Gradstein等(2001)认为, 热带美洲的火藓属植物种数被夸大了。情况确实如此, Crosby等(1999)报道的火藓属名录中记载被接受的*Stegotheca*亚属种名有15个, 经Atwood (2009)修订, 仅确认了2种1变种, 有11个种名被归并, 1个存疑; Wilbraham (2005) (<http://www.dulwichrunners.org.uk/gba/orth.pdf>)认为, 在非洲记录的36种火藓属植物中, 估计也有部分会被归并。目前巴西圣保罗植物研究所的Peralta博士及其他团队已

开展了热带南美洲的火藓属分类修订, 目前尚存热带非洲东部的30种火藓属植物需要分类修订。

木灵藓科是藓类植物中高度多样化的类群之一。基于形态性状的系统发育研究方法特别适合分类群中某些一时无法获取新鲜植物材料的物种。Lewinsky和Hedenäs (1998)基于84个形态性状, 构建了木灵藓属122种植物的系统发育树, 结果将*Orthotrichum paraguayense*从木灵藓属分出, 建立1个新属*Sehnemobryum*, 其余的类群形成1个单系, 并进一步分成8个亚组, 不过并不予以命名。

Goffinet等(1998)基于叶绿体*rbcl*, 以瓶藓属、木衣藓属、蓑藓属、直叶藓属、裸帽藓属、火藓属、木灵藓属、变齿藓属、*Bryodixonia*、*Cardotiella*及*Desmotheca*共11个属为对象, 构建了系统树, 将*Drummondia*和*Amphidium*从木灵藓科移出后, 其余的9个属构建了1个单系类群。系统发育中基因片段数目的增加, 会获得更为客观的系统关系, 因此Goffinet等(2004)增加至4个基因片段, 包括叶绿体*trnL-trnF*和*rps4*基因、线粒体*nad5*基因及核糖体26s基因, 对木灵藓亚科中的部分属进行了系统发育分析。他们发现, 先前认为由木灵藓族和变齿藓族组成的木灵藓亚科并不是单系类群; 变齿藓族, 甚至木灵藓属和变齿藓属也不是单系类群, 同时认为*Pleurorthotrichum*和*Pentastichella*属的地位还需要更多的证据支持。

基于分支系统学理论的系统发育学(phylogenetics), 通过比较不同类群间形态性状及核酸序列变异的差异, 定量、准确地推测它们之间的进化关系, 并进行系统发育重建, 获得能够体现类群间亲缘关系的系统树。目前关于木灵藓科分子系统学研究的报道较少, 且要么仅应用了单个基因片段, 要么仅涉及部分类群。例如, Goffinet等(1998)关于木灵藓科的分子系统学工作仅应用了叶绿体*rbcl*基因片段, 且只涉及木灵藓科部分属, 迄今没有在该科的*Ceuthotheca*、*Codonoblepharon*、*Florschuetziella*、*Leiomitrium*、*Leratia*、*Matteria*、*Pentastichella*、*Pleurorthotrichum*、*Sehnemobryum*、*Stoneobryum*、*Plenogemma*及*Pulviger*共12个属中开展过分子亲缘关系研究; 而Goffinet等(2004)虽然用了4个基因片段, 但也仅限于木灵藓亚科。

木灵藓科为支蒴双齿藓类植物, 但是其蒴齿发育

与侧蒴藓类植物并不相同, 它们处于广义的真藓目类群(齿片和齿条呈互生状, 内齿层不对称分裂)系统发育的关键位置, 它们是否代表了真藓类蒴齿的原始类型, 或者通过真藓类蒴齿的退化而成, 还没有明确的结论。因此, 有关木灵藓科类群蒴齿的研究对于确定该类群的系统发育位置也有重要价值(Goffinet et al., 1999)。

木灵藓科是藓类植物中的第3大科, 大致分成蓑藓亚科和木灵藓亚科。前者是泛热带类群, 后者为温带性类群。目前, 开展木灵藓科植物分类修订与系统学工作的主要专家有中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室的贾渝、王庆华和于宁宁((卷叶藓属和裸帽藓属(Wang and Jia, 2012, 2014, 2016)、裸帽藓属(Yu et al., 2011))、上海师范大学苔藓学科组的郭水良、于晶和娄玉霞等(蓑藓属)(Guo et al., 2006; Guo et al., 2007a, 2007b, 2007c; Guo and He, 2008a, 2008b, 2014; Guo et al., 2012; Yu et al., 2012, 2013)、捷克俄斯特拉发大学的Plášek和Sawicki等(木灵藓属) (Sawicki et al., 2009, 2012; Plášek and Sawicki, 2012; Plášek et al., 2014, 2015)、大英自然博物馆的Wilbraham (非洲东部和南部的木灵藓科) (Wilbraham and Price, 2013; Wilbraham, 2015)以及西班牙的Lara和Garilleti (木灵藓属) (Garilleti et al., 2011, 2012; Lara et al., 2016)。今后在木灵藓科分类系统学研究中应加强国际合作, 基于分子和形态学性状, 进一步开展世界木灵藓科植物的系统发育研究, 综合形态性状和分子证据构建系统树, 建立一个更趋自然的木灵藓科分类系统。

## 参考文献

- 陈邦杰 (1978). 中国藓类植物属志(下册). 北京: 科学出版社. pp. 1-331.
- 季必金 (2008). 贵州木灵藓科(Orthotrichaceae)植物分类及区系研究. 硕士论文. 贵阳: 贵州大学. pp. 16-42.
- 贾渝 (2012). 木灵藓科Orthotrichaceae. 见: 傅立国, 陈谭清, 郎楷永等. 中国高等植物, 第1卷. 青岛: 青岛出版社. pp. 10-252.
- 贾渝, 王庆华, 于宁宁 (2011). 木灵藓科Orthotrichaceae. 见: 吴鹏程, 贾渝. 中国苔藓志, 第5卷. 北京: 科学出版社. pp. 20-108.
- 王庆华 (2010). 卷叶藓属(*Ulota*)的分类修订. 博士论文. 北

- 京: 中国科学院研究生院. pp. 17–149.
- 于宁宁 (2008). 裸帽藓属(*Groutiella* Steere)的分类学修订. 硕士论文. 济南: 山东师范大学. pp. 24–82.
- Allen B** (1998). Five new species of *Macromitrium* (Musci: Orthotrichaceae), with a key to the species of *Macromitrium* in Central America. *Novon* **8**, 113–123.
- Allen B** (2002). Moss Flora of Central America, Part 2. Encalyptaceae—Orthotrichaceae. St. Louis: Missouri Botanical Garden. pp. 1–699.
- Arnott GAW** (1825). Disposition Méthodique des Espèces de Mousses. *J Tastu* **72**, 4.
- Atwood JJ** (2009). A taxonomic revision of *Schlotheimia* subg. *Stegotheca* (Orthotrichaceae). *Bryologist* **112**, 290–300.
- Bridel SE** (1819). Muscologia recentiorum, seu analysis, historia, et description methodica omnium muscorum frondosorum hucusque cognitorum ad normam Hedwii. **S4**, i–xviii, 1–120.
- Brotherus VF** (1891). Contributions à la flore bryologique du Brésil. *Acta Societatis Scientiarum Fennicae* **19**, 30.
- Brotherus VF** (1909). Musci. In: Engler A, Prantl K, eds. Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig: W. Engelmann. pp. 277–1246.
- Brotherus VF** (1925). Musci (Laubmoose) 2. In: Engler A, Prantl K, eds. Die Natürlichen Pflanzenfamilien Nebst ihren Gattungen und Wichtigeren Arten Insbesondere den Nutzpflanzen. Leipzig: W. Engelmann. pp. 1–542.
- Bruch P, Schimper WP** (1838). Bryologia Europaea seu genera muscorum Europaeorum monographice illustrate. Biodiversity Heritage Library. pp. 1864–1866.
- Buck WR, Goffinet B** (2000). Morphology and classification of mosses. In: Shaw AJ, Goffinet B, eds. Bryophyte Biology. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 71–123.
- Calabrese GM** (2006). A taxonomic revision of *Zygodon* (Orthotrichaceae) in southern South America. *Bryologist* **109**, 453–509.
- Calabrese GM, Elías MJ, Lara F** (2006). A new species of *Zygodon* (Orthotrichaceae) from southern South America. *J Bryol* **28**, 97–103.
- Calabrese GM, Muoz J** (2008). *Zygodon* (Orthotrichaceae) in the Iberian Peninsula. *Bryologist* **111**, 231–247.
- Cardot J** (1908). La Flore Bryologique des Terres Magellaniques, de la Geogic du Sud et de l'Antarctide. In: Nordenskjöld O, ed. Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolar-expedition. Stockholm: MBLW-HOI Library. pp. 1–111.
- Churchill SP, Linares CE** (1995). Prodomus bryologiae Novo-Granatensis: introducción a la flora de musgos de Colombia. Parte 2: Grimmiaceae a Trachypodaceae. *Biblioteca José Jerónimo Triana* **12**, 455–924.
- Crosby MR, Magill RE** (1981). A dictionary of mosses, third printing. *Ann Mo Bot Gard* **3**, 43.
- Crosby MR, Magill RE, Allen B, He S** (1999). A Checklist of the Mosses. *Ann Mo Bot Gard*. St. Louis: Missouri Botanical Garden. pp. 320.
- Crum H** (1987). New species of *Sphagnum* from South America. *J Hattori Bot Lab* **63**, 77–97.
- Crum HA, Anderson LE** (1981). Mosses of Eastern North America, Vol. 1. New York: Columbia University Press. pp. 1–665.
- Damsholt K, Holmen K, Warncke E** (1969). A list of the bryophytes of Denmark. *Bot Tidsskr* **65**, 163–183.
- Dusén P** (1905). Musci nonnulli novi e Fuegia et Patagonia reportati. *Botaniska Notiser* **S**, 299–310.
- Eddy A** (1996). A Handbook of Malesian Mosses, Vol. 3 (Splachnobryaceae to Leptostomataceae). London: Natural History Museum. pp. 1–277.
- Farge CL, Mishler BD, Wheeler JA, Wall DP, Johannes K** (2000). Phylogenetic relationships within the haplolepidous mosses. *Bryologist* **103**, 257–276.
- Fedosov VE, Ignatova EA** (2010). *Orthotrichum dages-tanicum* sp. nov. (Orthotrichaceae, Musci)—a new species from Dagestan (Eastern Caucasus). *Arctoa* **19**, 69–74.
- Flora of North America Editorial Committee** (2014). Bryophyta, part 2. In: Flora of North America. Cambridge: Cambridge University Press. Vol. 28, i–xxii, pp. 1–702.
- Gangulee HC** (1976). Mosses of Eastern India and Adjacent Regions. Calcutta: Books and Allied Limited. pp. 1135–1462.
- Garilleti R, Lara F, Mazimpaka V** (2006). *Orthotrichum anodon* (Orthotrichaceae), a new species from California, and its relationships to other *Orthotricha* with puckered capsule mouths. *Bryologist* **109**, 188–196.
- Garilleti R, Mazimpaka V, Lara F** (2012). New *Uloa* species with multicellular spores from southern South America. *Bryologist* **115**, 585–600.
- Garilleti R, Shevock JR, Norris DH, Lara F** (2011). *Orthotrichum mazimpakanum* sp. nov. and *O. anodon* (Orthotrichaceae), two similar species from California. *Bryologist* **114**, 346–355.
- Goffinet B, Bayer RJ, Vitt DH** (1998). Circumscription and phylogeny of the Orthotrichales (bryopsida) inferred from *rbcL* sequence analyses. *Am J Bot* **85**, 1324–1337.



- Goffinet B, Buck WR, Shaw AJ** (2008). Morphology, anatomy, and classification of the Bryophyta. In: Goffinet B, Shaw AJ, eds. *Bryophyte Biology* (2nd Ed.). Cambridge: Cambridge University Press. pp. 55–138.
- Goffinet B, Shaw AJ, Anderson LE, Mishler BD** (1999). Peristome development in mosses in relation to systematics and evolution. V. Diplolepidaceae: Orthotrichaceae. *Bryologist* **102**, 581–594.
- Goffinet B, Shaw AJ, Cox CJ, Wickett NJ, Boles S** (2004). Phylogenetic inferences in the Orthotrichoideae (Orthotrichaceae, Bryophyta) based on variation in four loci from all genomes. *Ann Mo Bot Gard* **98**, 270–289.
- Goffinet B, Vitt DH** (1998). Revised generic classification of the Orthotrichaceae based on a molecular phylogeny and comparative morphology. In: Bates JW, Ashton NW, Ashton NW, Duckett JG, eds. *Bryology of the Twenty First Century*. Leeds: Maney and British Bryological Society. pp. 143–159.
- Gradstein SR, Churchill SP, Salazar-Allen N** (2001). Guide to the bryophytes of tropical America. *Mem N Y Bot Gard* **86**, 1–577.
- Griffin DI** (1990). Two new pentastichous species of *Zygodon* from high elevation in Venezuela. *Cryptogamie Bryol* **11**, 163–168.
- Grout AJ** (1935). Moss Flora of North America, North of Mexico, Vol. 2. Newfane, Vermont. pp. 106.
- Grout AJ** (1944). Preliminary synopsis North American Macromitriaceae. *Bryologist* **47**, 1–22.
- Guo SL, Cao T, Tan BC** (2007a). Three new species records of Orthotrichaceae (Bryopsida) in China, with comments on their type specimens. *Cryptogamie Bryol* **28**, 149–158.
- Guo SL, Cao T, Tan BC, Song GY** (2007b). Taxonomic notes on Asian species of Orthotrichaceae (Bryopsida): *Macromitrium* with gymnostomous capsules. *Gard B Singapore* **58**, 155–178.
- Guo SL, Enroth J, Koponen T** (2007c). Bryophyte flora of Hunan Province, China. 11. Orthotrichaceae (Musci). *Ann Bot Fennici* **44**, 1–34.
- Guo SL, Enroth J, Virtanen V** (2004). Bryophyte flora of Hunan province, China. 10. *Ulotia gymnostoma* sp. nova (orthotrichaceae). *Ann Bot Fennici* **41**, 459–463.
- Guo SL, He S** (2008a). *Macromitrium hainanense*, a new species of Orthotrichaceae from China. *Bryologist* **111**, 505–509.
- Guo SL, He S** (2008b). *Macromitrium cavaleriei*, a little known moss from China with four new synonyms. *J Bryol* **30**, 264–270.
- Guo SL, He S** (2014). Towards a new understanding of *Macromitrium nepalense* (Orthotrichaceae), with two new synonyms. *Bryologist* **117**, 15–21.
- Guo SL, Ma YH, Cao T, Lou YX** (2012). A synopsis of *Macromitrium* (Orthotrichaceae) in China. *Cryptogamie Bryol* **33**, 341–355.
- Guo SL, Tan BC, Virtanen V** (2006). Taxonomic and morphometric comments on *Macromitrium blumei* Nees ex Schwägrichen, *M. zollingeri* Mitten ex Bosch & Sande Lacoste and *M. annamense* Brotherus & Paris (Musci: Orthotrichaceae). *Nova Hedwigia* **82**, 467–482.
- Hagen I** (1908). Forarbejder til en norsk lovmosflora. I. Orthotrichaceae. *Det Kongelige Norske Videnskabers Selskabs Skrifter* **13**, 1–100.
- Hedwig J** (1801). Species muscorum frondosorum descriptiones et tabulis aeneis 77 coloratis illustratae. **S1**, i–xvi, 1–196.
- Heyn CC, Herrnstadt I** (2004). The bryophyte flora of Israel and adjacent regions. *Bryologist* **3**, 479.
- Hooker WJ** (1824). Sketch of the characters of the species of Mosses. *Edinburgh J Sci* **1**, 110–133.
- Ignatov M, Lewinsky J** (1994). Bryophytes of Altai Mountains. II. The genera *Amphidium* Schimp., *Orthotrichum* Hedw. and *Zygodon* Hook. amp; amp; Tayl. (Orthotrichaceae, Musci). *Arctoa* **3**, 29–57.
- Ignatov MS, Afonina OM** (1992). Checklist of mosses of the former USSR. *Arctoa* **1**, 1–85.
- Jia Y, He S, Guo SL** (2011). Orthotrichaceae. In: Wu PC, Crosby MR, eds. *Moss Flora of China*, (English version) Erpodiaceae—Climaciaceae, 5. Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Garden Press. pp. 22–116.
- Koponen T, Enroth J** (1992). Notes on the genus *Schlotheimia* (Orthotrichaceae, Musci) in China. *Bryobrothera* **1**, 277–282.
- Lara F, Garilleti R, Mazimpaka V** (2006). *Orthotrichum galiciae* (Orthotrichaceae, Bryopsida), a new species from Ethiopia. *Nova Hedwigia* **83**, 199–206.
- Lara F, Garilleti R, Mazimpaka V** (2007). A peculiar new *Orthotrichum* species (Orthotrichaceae, Bryopsida) from central Argentina. *Bot J Linn Soc* **155**, 477–482.
- Lara F, Garilleti R, Mazimpaka V** (2016). *Orthotrichum karoo* (Orthotrichaceae), a new species with hyalineawned leaves from southwestern Africa. *Bryologist* **112**, 194–201.
- Lara F, Mazimpaka V, Medina R, Caparros R, Garilleti R** (2010). Northeastern Turkey, an unnoticed but very im-

- portant area for the Orthotrichaceae (Bryophyta). *Nova Hedwigia* **138**, 165–180.
- Lewinsky J** (1976). On the systematic position of *Amphidium* Schimp. *Lindbergia* **3**, 227–231.
- Lewinsky J** (1977). The genus *Orthotrichum*—morphological studies and evolutionary remarks. *J Hattori Bot Lab* **43**, 31–61.
- Lewinsky J** (1984a). *Orthotrichum* Hedw. in South America 1. Introduction and taxonomic revision of taxa with immersed stomata. *Lindbergia* **10**, 65–94.
- Lewinsky J** (1984b). The genus *Orthotrichum* Hedw. (Musci) in Australasia: a taxonomic revision. *J Hattori Bot Lab* **56**, 369–460.
- Lewinsky J** (1987). *Orthotrichum* (Orthotrichaceae) in South America 2. Taxonomic revision of taxa with superficial stomata. *Mem N Y Bot Gard* **45**, 326–370.
- Lewinsky J** (1990). *Zogodon* Hook. & Tayl. in Australasia: a taxonomic revision. *J Hattori Bot Lab* **56**, 369–460.
- Lewinsky J** (1992). The genus *Orthotrichum* Hedw. (Orthotrichaceae, Musci) in Southeast Asia. A taxonomic revision. *J Hattori Bot Lab* **72**, 1–88.
- Lewinsky J** (1993). The genus *Orthotrichum* Hedw. (Musci) in Hawaii. *Bryobrothera* **2**, 61–69.
- Lewinsky J** (1994). The genus *Pleurorthotrichum*. *Lindbergia* **19**, 11–24.
- Lewinsky J** (1998). Orthotrichaceae. In: Nyholm E, ed. Illustrated Flora of Nordic Mosses, fasc 4. Copenhagen and Lund: Nordic Bryological Society. pp. 373–405.
- Lewinsky J, Crosby MR** (1996). *Orthotrichum tuberculatum* (Orthotrichaceae), a new genus and species from Guizhou, China. *Novon* **6**, 1–5.
- Lewinsky J, Frisvoll A** (1981). The genus *Orthotrichum* in Svalbard. *Lindbergia* **7**, 2–9.
- Lewinsky J, Hedenäs L** (1998). A cladistic analysis of the moss genus *Orthotrichum*. *Bryologist* **101**, 519–555.
- Lewinsky-Haapasaari J** (1994). Miscellaneous notes on *Orthotrichum* 5. *Orthotrichum vicarium* Laz. *Lindbergia* **19**, 37–39.
- Lewinsky-Haapasaari J** (1995). *Orthotrichum notabile* Lewinsky-Haapasaari, a new moss species from Sichuan, China. *Lindbergia* **20**, 102–105.
- Lewinsky-Haapasaari J** (1999a). *Orthotrichum laxum*, a new species from the Qinghai province, China. *Lindbergia* **24**, 29–32.
- Lewinsky-Haapasaari J** (1999b). *Orthotrichum vermiferum*, a new species from the Qinghai province of China, together with comments on *Orthomitrium schofieldii* (Orthotrichaceae). *Lindbergia* **24**, 33–37.
- Lewinsky-Haapasaari J, Tan BC** (1995). *Orthotrichum hallii* sull. & lesq. new to Asia. *Harvard Pap Bot* **1**, 1–5.
- Magill RE, Rooy JV** (1998a). Bryophyta. Part 1 Musci, Fascicle 3, Erpodiaceae—Hookeriaceae. In: Flora of Southern Africa. Pretoria: Botanical Research Institute. pp. 462–475.
- Magill RE, Rooy JV** (1998b). Bryophyta. Part 3, Erpodiaceae—Hookeriaceae. In: Flora of Southern Africa. Pretoria: Botanical Research Institute. pp. 445–662.
- Malta N** (1927). Die Ulota-Arten Süd-Amerikas. *Acta Horti Botanici Universitatis Latviensis* **2**, 165–206.
- Marková I, Plášek V** (2013). *Zygodon dentatus* (Limpr.) Kartt., a new moss species in the Bohemian Switzerland National Park (NW Bohemia, Czech Republic). *Casopis Slezského Zemskeho Muzea* **61**, 251–254.
- Matcham HW, O'Shea BJ** (2005). A review of the genus *Codonoblepharon* Schwagr. (Bryopsida: Orthotrichaceae). *J Bryol* **27**, 129–135.
- Medina R, Lara F, Mazimpaka V, Garilleti R** (2008). *Orthotrichum norrisii* (orthotrichaceae), a new epiphytic californian moss. *Bryologist* **111**, 670–675.
- Medina R, Lara F, Mazimpaka V, Shevock JR, Garilleti R** (2011). *Orthotrichum pilosissimum* (Orthotrichaceae), a new moss from arid areas of Nevada with unique axillary hairs. *Bryologist* **114**, 316–324.
- Mitten W** (1859a). Descriptions of some new species Musci from New Zealand and other parts of the Southern Hemisphere, together with an enumeration of the species collected in Tasmania by William Archer, arranged upon the plant proposed in the Musci Indiae Orientalis. *J Proc Linn Soc Bot* **4**, 64–100.
- Mitten W** (1859b). Musci Indiae Orientalis, an Enumeration of the Mosses of the East Indies. *J Linn Soc Bot* **S1**, 1–96.
- Mitten W** (1869). Musci Austro-Americani. *J Linn Soc Bot* **12**, 659.
- Müller C** (1849). Synopsis Muscorum Frondosorum Omnium Hucusque Cognitorum. Berolini: Sumptibus Alb. Foerster. pp. 666–766.
- Müller C** (1878–1879). Musci fendleriani venezuelenses. *Linnaea* **42**, 461–502.
- Müller C** (1896). Bryologia provinciae Schen-si Sinensis. *Nuovo Giorn Bot Ital* **3**, 89–129.
- Müller C** (1897). Prodromus bryologiae Bolivianae. *Nuovo Giorn Bot Ital* **4**, 113–172.
- Müller C** (1898). Symbolae ad bryologiam Australiae II. *Hedwigia* **37**, 76–171.

- Müller C** (1899). Contributiones ad Bryologiam austro-aftram. *Hedwigia* **38**, 52–155.
- Noguchi A** (1968). Musci japonici. VIII. The genus *Orthotrichum*. *J Hattori Bot Lab* **31**, 115–129.
- Noguchi A, Iwatsuki Z** (1989). Illustrated Moss Flora of Japan. Hattori Bot Lab. pp. 576–621.
- Norris DH, Robinson H** (1981). *Stoneobryum*, a new genus of Orthotrichaceae from South Africa and southern Queensland. *Bryologist* **84**, 95–99.
- Norris DH, Shevock JR, Goffinet B** (2004). *Orthotrichum kellmanii* (Bryopsida, Orthotrichaceae), a remarkable new species from the central coast of California. *Bryologist* **107**, 209–214.
- Nyholm E, Crum H** (1956). Illustrated Moss Flora of Fennoscandia. Stockholm: Swedish Natural Science Research Council. pp. 309–313.
- Ochyra R, Smith RI, Bednarek-Ochyra H** (2008). The illustrated Moss Flora of Antarctica. *Bot J Linn Soc* **164**, 110–111.
- Othiokoba TH** (2001). A peculiar new *Orthotrichum* species (Orthotrichaceae, Bryopsida) from central Argentina. *Arctoa* **10**, 155–156.
- Plášek V, Dawicki J, Číhal L** (2014). *Orthotrichum pamiricum* (Bryophyta), a new epiphytic moss species from Pamir Mountains in Central Asia. *Turk J Bot* **38**, 754–762.
- Plášek V, Sawicki J** (2012). *Orthotrichum affine* var. *bohemicum*-features and distribution. *Nowellia Bryologica* **44**, 37–42.
- Plášek V, Sawicki J, Marková I, Wierzcholska S** (2011). *Orthotrichum affine* var. *bohemicum* (Orthotrichaceae), a new variety of epiphytic moss from the Czech Republic. *Acta Soc Bot Pol* **80**, 335–340.
- Plášek V, Sawicki J, Ochyra R** (2015). New taxonomical arrangement of the traditionally conceived genera *Orthotrichum* and *Ulota* (Orthotrichaceae, Bryophyta). *Acta Mus Siles Sci Natur* **64**, 169–174.
- Plášek V, Sawicki J, Trávníčková V, Pasečná M** (2009). *Orthotrichum moravicum* (Orthotrichaceae), a new moss from the Czech Republic. *Bryologist* **112**, 329–336.
- Pluijm A** (2001). *Orthotrichum acuminatum* H. philib., a Mediterranean moss new to the Netherlands. *Lindbergia* **26**, 111–114.
- Ramsay HP, Vitt DH, Lewinsky-Haapasaari J** (2006). Orthotrichaceae. In: Flora of Australia, Vol. 51. Mosses 1. Melbourne: ABRS, Canberra and CSIRO. pp. 187–244.
- Renauld F** (1915). Histoire naturelle des plantes mousses viii Paris. In: Histoire Physique, Naturelle Et Politique De Madagascar. Paris: Librairie Hachette Et C<sup>1E</sup>. pp. 563.
- Robinson H** (1964). New taxa and new records of bryophytes from Mexico and Central America. *Bryologist* **67**, 446–458.
- Rooy JV, Wyk AEV** (1992). A conspectus of the subfamily Macromitrioideae (Bryopsida: Orthotrichaceae) in Southern Africa. *Bryologist* **95**, 205–215.
- Sainsbury GO** (1955). A handbook of the New Zealand mosses. *B Roy Soc New Zeal* **5**, 1–490.
- Sawicki J, Plášek V, Szczecińska M** (2009). Preliminary studies on the phylogeny of the genus *Orthotrichum* inferred from nuclear ITS sequences. *Ann Bot Fennici* **46**, 507–515.
- Sawicki J, Plášek V, Szczecińska M** (2010). Molecular studies resolve *Nyholmia* (Orthotrichaceae) as a separate genus. *J Syst Evol* **48**, 183–194.
- Sawicki J, Plášek V, Szczecińska M** (2012). Molecular data do not support the current division of *Orthotrichum* (Bryophyta) species with immersed stomata. *J Syst Evol* **50**, 12–24.
- Schimper WP** (1856). Corollarium Bryologiae Europaeae-Conspectum Diagnosticum Familiarum, Generum Et Specierum, Adnotationes Novas Atque Emendationes.
- Smith AJ** (2004). The Moss Flora of Britain & Ireland, 2nd edn. New York: Cambridge University Press. pp. 41–945.
- Tan BC, Jia Y** (1997). Mosses of Qinghai-Tibetan plateau, China. *J Hattori Bot Lab* **82**, 305–320.
- Vitt DH** (1972). A monograph of the genus *Drummondia*. *Can J Bot* **50**, 1191–1208.
- Vitt DH** (1973). A revision of the genus *Orthotrichum* in North America, North of Mexico. *Bryol Bibl* **1**, 1–208.
- Vitt DH** (1976). A monograph of the genus *Muelleriella* Dusén. *J Hattori Bot Lab* **40**, 91–113.
- Vitt DH** (1979a). New taxa and new combinations in the Orthotrichaceae of Mexico. *Bryologist* **82**, 1–19.
- Vitt DH** (1979b). The status of *Muelleriella* nom.cons., with *Muelleriella atrata* (Mitten) Vitt, an earlier name for *M. engelii* Vitt from Kerguelen Island. *Lindbergia* **5**, 93–95.
- Vitt DH** (1980a). The genus *Macrocoma*. I. Typification of names and taxonomy of the species. *Bryologist* **83**, 405–436.
- Vitt DH** (1980b). The genus *Macrocoma*. II. Geographical variation in the *Macrocoma tenue*-*M. sullivantii* species complex. *Bryologist* **83**, 437–450.
- Vitt DH** (1981). The genera *Leiomitrium* and *Cardotiella* gen. nova (Orthotrichaceae). *J Hattori Bot Lab* **49**, 92–113.
- Vitt DH** (1983). The New Zealand species of the pantropical genus *Macromitrium* (Orthotrichaceae: Musci): taxonomy,

- phylogeny and phytogeography. *J Hattori Bot Lab* **53**, 1–94.
- Vitt DH** (1989). The genus *Schlotheimia* (Orthotrichaceae: Bryopsida) in Australia and New Zealand. *Bryologist* **92**, 282–298.
- Vitt DH** (1990). *Desmotheca* (Orthotrichaceae): Gonwanan fragmentation and the origin of a Southeast Asian genus. *Trop Bryol* **3**, 79–88.
- Vitt DH** (1994). Orthotrichaceae. In: Sharp AJ, Crum H, Eckel ME, eds. The moss flora of Mexico. *Mem N Y Bot Gard* **69**, 581–656.
- Vitt DH, Koponen T, Norris DH** (1993). Bryophyte flora of the Huon Peninsula, Papua New Guinea. LIII. *Ulota* and *Schlotheimia* (Orthotrichaceae, Musci). *Acta Bot Fennica* **148**, 5–25.
- Vitt DH, Koponen T, Norris DH** (1995). Bryophyte flora of the Huon Peninsula, Papua New Guinea. LV. *Desmotheca*, *Groutiella*, *Macrocoma* and *Macromitrium* (Orthotrichaceae, Musci). *Acta Bot Fennica* **154**, 1–94.
- Vitt DH, Ramsay HP** (1985). The *Macromitrium* complex in Australasia (Orthotrichaceae: Bryopsida). Part I. Taxonomy and phylogenetic relationships. *J Hattori Bot Lab* **59**, 325–451.
- Wang QH, Jia Y** (2012). A taxonomic revision of the Asian species of *Ulota* Mohr (Orthotrichaceae). *Bryologist* **115**, 412–443.
- Wang QH, Jia Y** (2014). Taxonomic status of *Ulota tanga-nyikae* P. de la Varde (Orthotrichaceae, Bryopsida) from Africa. *J Bryol* **36**, 78–81.
- Wang QH, Jia Y** (2016). A taxonomic revision of *Ulota* Mohr (Orthotrichaceae) in South and Central America. *Plant Divers* **38**, 1–28.
- Wijk R Van Der, Margadant WD, Florschütz PA** (1967). Index Muscorum, Vol. IV. Utrecht: International Bureau for Plant Taxonomy and Nomenclature of the International Association for Plant Taxonomy. pp. 1–604.
- Wilbraham J** (2008). New synonymy and typification in African *Schlotheimia* (Bryopsida: Orthotrichaceae). *J Bryol* **30**, 196–200.
- Wilbraham J** (2015). Annotated checklist and keys to the Orthotrichaceae of Malawi, together with new country records for East Africa. *J Bryol* **37**, 87–95.
- Wilbraham J, Long DG** (2005). *Zygodon* Hook. & Taylor and *Bryomaltaea* Goffinet (Bryopsida: Orthotrichaceae) in the Sino-Himalaya. *J Bryol* **27**, 329–342.
- Wilbraham J, Matcham HW** (2010). *Zygodon oeneus* Herzog (Bryophyta: Orthotrichaceae) new to Uganda and Africa. *J Bryol* **32**, 237–239.
- Wilbraham J, Price MJ** (2013). A lectotype for *Macromitrium cirrosum* (Hedw.) Brid. (Orthotrichaceae). *J Bryol* **35**, 119–122.
- Yu J, Guo SL, Ma YH, Cao T** (2012). Taxonomic and morphometric comments on *Macromitrium tosaе* Besch. (Orthotrichaceae), with its four new synonyms. *Bryologist* **115**, 388–401.
- Yu J, Guo SL, Ma YH, Cao T** (2013). *Macromitrium ousi-ense*, a neglected Chinese moss species (Orthotrichaceae, Bryopsida) with new synonym and records. *Nord J Bot* **31**, 339–343.
- Yu NN, Jia Y, Zhao JC** (2011). Synonym and typifications in *Groutiella tomentosa* (Orthotrichaceae, Bryopsida). *Novon* **21**, 290–293.

## Taxonomic Revision and Phylogenetics of the Orthotrichaceae: History, Problems and Prospects

Ling Zhan, Jing Yu, Shuiliang Guo<sup>\*</sup>, Tong Cao

*College of Life and Environmental Sciences, Shanghai Normal University, Shanghai 200234, China*

**Abstract** Orthotrichaceae is the third largest moss family according to species number. The family is rich in species and especially ecotypes but is also a taxon with high diversity, many taxonomic problems, and complex systematic relationship within its groups. The contemporary taxonomy and systematics of Orthotrichaceae has mainly focused on its local flora and monographs of relevant genera. The major genera have been taxonomically revised, except for some species names of *Zygodon* and *Schlotheimia* in tropical America and Africa. However, there are many disputes about subfamily divisions, systematic level of some genera, and relationships among different groups within the family. Moreover, previous relevant cladistics studies of Orthotrichaceae included only single gene fragments or did not include all taxa within the family. Therefore, more molecular and morphological data are needed for further phylogenetic research of the Orthotrichaceae family.

**Key words** Orthotrichaceae, taxonomic revision, systematics, summary

**Zhan L, Yu J, Guo SL, Cao T** (2017). Taxonomic revision and phylogenetics of the Orthotrichaceae: history, problems and prospects. *Chin Bull Bot* **52**, 241–253.

---

\* Author for correspondence. E-mail: gsg@shnu.edu.cn

(责任编辑: 朱亚娜)