

國立臺灣大學生態學與演化生物學研究所

碩士論文

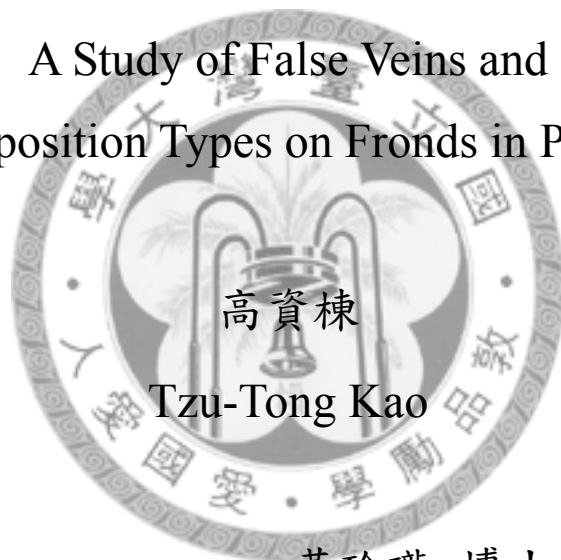
Institute of Ecology and Evolutionary Biology

National Taiwan University

Master Thesis

鳳尾蕨科葉部假脈與矽堆積形式之研究

A Study of False Veins and
Silica Deposition Types on Fronds in Pteridaceae



高資棟

Tzu-Tong Kao

指導教授： 黃玲瓏 博士
邱文良 博士

Advisors: Dr. Ling-Long Kuo-Huang
Dr. Wen-Liang Chiou

中華民國九十八年六月

June, 2009

誌 謝

碩士班兩年的時間一轉眼就過去了。回頭看過去的實驗記錄，發現還有好多當初想問的問題還沒有完成，但卻也得到了許多意想不到的結果。本論文的題目也是經過一波三折，雖然研究的目標歷經過好幾次的縮減，卻仍意外的篇幅浩大。在這兩年之中，無論是研究上或者是生活上，都受到許多人的幫忙以及照顧，也從中學到了很多；在此要感謝這些朋友，這兩年若沒有你們的幫忙，本論文是無法順利完成的。

首先感謝我的兩位指導老師，黃玲瓏老師以及邱文良老師。從大學時代開始就在黃玲瓏老師的實驗室裡做實驗，從老師那裡不止學到了做研究的方法，也學到了許多待人處世的道理；同時，也感謝老師一路上對我當前研究題目的支持以及包容。在蕨類假脈的研究上則需要感謝邱文良老師的指導，邱老師在林試所建立了一個適合蕨類研究的環境，也聚集了許多相關領域的同好，因為有大家熱心的協助與討論，本論文才能順利進行。接下來要感謝陳香君老師，從大學時代開始就受到陳老師的許多照顧，本論文在實驗方法以及實驗設計上也收到老師許多的協助；感謝許秋容老師在關於蕨類解剖以及矽酸體研究上的討論；感謝胡哲明老師與王震哲兩位老師在論文初稿上所提供寶貴意見。感謝理學院電顯室的湯志遠先生、林錦燕小姐、孢粉研究室的汪良奇學長、TC5 的朱蔡豈學長、莊以君學姐、楊亞臻學姐、植物演化實驗室的蘇慧君學姐、林柏安同學在實驗技術上的協助與討論；感謝郭立園、李飛葦、黃耀謀學長、趙怡珊學姊、劉以誠學長、張藝翰學長、黃美雪學姐、黃俊溢學長、陳俊銘學長、呂碧鳳老師、高美芳學姐、劉威廷學長以及余惠如學姐所提供的植物材料，特別是最後半年決定將取樣範圍擴大到屬下分類群時，感謝大家的幫忙讓實驗如期完成；感謝台大植物標本館以及植物系溫室、林試所 809 實驗室以及植物溫室、辜嚴倬雲植物保種中心以及台大梅峰山地實驗農場所提供的植物材料以及栽種空間；感謝台大植物解剖實驗室的洪麗分學姊、曹靖玟、林彥佑以及謝瑋育研究上的協助以及討論，特別是麗分學姊以及瑋育在論文編排上的協助；感謝紀瑋婷同學在論文寫作時的互相勉勵；也感謝其他所有曾經和我討論或提供協助的師長、家人以及朋友。最後，感謝家人對我研究的支持與協助，讓本實驗能夠在無後顧之憂下順利完成。

中文摘要：

「假脈」(false vein) 泛指植物葉片上貌似葉脈，卻不具有疏導功能之構造。從過去的研究中，大致可將假脈分為兩大類型 (1) 回脈 (recurrent vein)：由相鄰小羽片之邊緣互相癒合而成，例如觀音座蓮屬 (*Angiopteris*) 之假脈；(2) 假支脈 (false veinlet)：由支脈退化而成，例如膜蕨科 (Hymenophyllaceae) 之假脈。而鳳尾蕨科之假脈則不同於上述兩大類型，是由表皮異形細胞 (epidermal idioblast) 所構成。於廣義的鳳尾蕨科 (Pteridaceae) 中，假脈可見於鳳尾蕨屬 (*Pteris*)、鐵線蕨屬 (*Adiantum*) 以及書帶蕨類群 (vittarioids)；本論文利用能量色散 X 光光譜儀 (EDX) 元素分析，配合組織化學染色的結果，證實此三類群的假脈均是由具二氧化矽堆積的矽異形細胞 (spicular cell, SC) 所構成。本論文將此構成假脈之細胞稱為脈間矽異形細胞 (interveinal spicular cell, ISC)，而將分佈於葉脈上的矽異形細胞稱為脈上矽異形細胞 (veinal spicular cell, VSC)。

為進一步探討鳳尾蕨科假脈、脈間矽異形細胞與脈上矽異形細胞之間的關係及其於鳳尾蕨科內的演化，本論文選取 19 屬 82 種的鳳尾蕨科植物，觀察其葉表面之二氧化矽堆積型式、一般表皮細胞形態以及脈上表皮細胞形態；同時，也開發出利用偵測背向散射電子 (backscattered electron) 之桌上型掃描式電子顯微鏡 (tabletop SEM) 配合後冷卻技術 (post-cooling method) 之快速檢測法，該方法利用背向散射電子訊號強弱與平均原子數 (average atomic number, Z number) 之相關性得到矽異形細胞與一般表皮細胞具有明顯對比之影像。

實驗的結果發現，約有三分之二的鳳尾蕨科植物葉表具有固定型式的二氧化矽堆積；而依據二氧化矽的堆積型式可將鳳尾蕨科分成四大類：(I) 無固定型式的二氧化矽堆積；(II) 二氧化矽堆積於一般表皮細胞邊緣而無矽異形細胞；(III) 具有脈上矽異形細胞但不具有脈間矽異形細胞；(IV) 具有脈間矽異形細胞。其中具有矽異形細胞之類群 (第 III、IV 類型) 均集中在鳳尾蕨支 (Pteroids, PT clade) 以及鐵線蕨支 (Adiantoids, AD clade) 之中，包含了孔雀鳳尾蕨屬 (*Actiniopteris*)、金粉蕨屬 (*Onychium*)、粉葉蕨屬 (*Pityrogramma*)、鳳尾蕨屬、鐵線蕨屬以及書帶蕨類群。重建特徵演化樹的結果則顯示鳳尾蕨支與鐵線蕨支之矽異形細胞應為不同起源，其中鳳尾蕨支內的矽異形細胞亦可能為多次起源。

本實驗中亦發現鳳尾蕨科之矽異形細胞具有幾項特色：(1) 矽異形細胞之長軸多與葉片側脈方向平行 (2) 發現多數鐵線蕨屬以及鳳尾蕨屬植物僅下表皮具

有脈上矽異形細胞；(3) 具有脈間矽異形細胞（假脈）的種類會同時具有脈上矽異形細胞；(4) 長條形的側脈上表皮細胞與矽異形細胞具有相關性，僅具脈上矽異形細胞的分類群（第 III 類型）之脈上表皮細胞均較一般表皮細胞細長；具有脈間矽異形細胞之物種之脈上表皮細胞亦為長條形但形態與一般表皮細胞常無明顯形態差異。綜合以上特徵推測，鳳尾蕨科傾向將二氧化矽堆積於葉下表皮與葉脈平行之表皮細胞上，並形成矽異形細胞，該特徵可能與加強葉片的支持力有關。

關鍵字：背向散射電子影像、表皮異形細胞、假脈、鳳尾蕨科、矽酸體、矽異形細胞、桌上型掃描式電子顯微鏡



Abstract

“False veins” are vein-like structures without vascular bundle and conductive function. According to previous studies, false veins can roughly divide into two major types: (1) recurrent vein: form by fusion of leaflets, for instance, false veins of *Angiopteris*; (2) false veinlet: form by reduced veinlets, for instance, false veins of Hymenophyllaceae. False vein of Pteridaceae is different from the two major types of false veins, which is composed by epidermal idioblasts. In Pteridaceae *s. l.*, false veins can be found in *Pteris*, *Adiantum*, and vittarioids; in this thesis, Energy Dispersive X-ray (EDX) element analysis and histochemical studies were used to confirm the false veins of these three taxa are composed of spicular cells (SC) – a kind of long, silica depositing epidermal idioblast. We named the spicular cells which forming false veins interveinal spicular cells (ISC), and the spicular cells on veins are veinal spicular cells (VSC) in this thesis.

In order to know the evolutionary relationships between false vein, ISC, and VSC in Pteridaceae, 19 genera and 82 species in Pteridaceae were sampled in this study; silica deposition types, ordinary epidermal cell morphology and veinal epidermal cells morphology of these species were surveyed. On the other hand, a convenient method was developed for this goal. In this method, a tabletop SEM with backscattered electron detector accompanied by post-cooling method was used. Because the backscattered electron image (BEI) is contrast by the difference of average atom number (Z number), the morphology and distribution of SC can be easily detected in this method.

In our result, about two of three species in Pteridaceae had specific silica deposition patterns in epidermis. Four silica deposition types were identified in this study: (I) no special silica deposition pattern; (II) silica deposit at cell margin of ordinary epidermal cells but no SC present; (III) have VSC but no ISC; (IV) have ISC. All of the taxa have SC are belong to PT clade or AD clade in Pteridaceae, including *Actiniopteris*, *Onychium*, *Pityrogramma*, *Pteris*, *Adiantum*, and vittarioids. The results of character evolution history reconstruction shows the SC in PT and AD clade might be a homoplasy character; also, the SC in PT clade might have multiple origins.

SC in Pteridaceae has some special characteristics: (1) the cell long axes usually run parallel to the lateral veins; (2) Most of *Pteris* and *Adiantum* species have VSC only in lower epidermis; (3) Species have ISC (false veins) also have VSC. (4) Presence of spicular cells is highly correlated with the long veinal epidermal cells.

Species have type III silica deposition type usually have longer and narrower veinal epidermal cell compared with ordinary epidermal cells; Species have type IV silica deposition type also have long epidermal cells, but not significantly different from ordinary epidermal cells. Based on these characteristics observed, species in Pteridaceae tended to accumulate and deposit silica in long cells in lower epidermis and forming spicular cells. This might helps them to enhance the supporting function of their lateral veins.

Keywords: backscattered electron image, epidermal idioblast, false vein, Pteridaceae, silica body, spicular cell, tabletop SEM



目 錄

口試委員審定書	
誌謝	i
中文摘要	ii
英文摘要	iv
目錄	vi
圖目錄	viii
表目錄	x
壹、前言	
第一節、研究背景	1
第二節、假脈相關文獻回顧	
(一) 假脈研究歷史之回顧	3
(二) 假脈在維管束植物中之分布	4
(三) 假脈的定義	4
(四) 蕨類假脈之類型、起源及功能	5
第三節、現今鳳尾蕨科之分類系統	9
第四節、鳳尾蕨科假脈及矽異形細胞之相關研究	13
第五節、研究方向與研究目的	15
貳、材料與方法	
第一節、鳳尾蕨科假脈與矽異形細胞形態、構造觀察及成分分析	
(一) 實驗材料	16
(二) 實驗方法	16
第二節、鳳尾蕨科內各類群二氧化矽堆積形式與表皮特徵之觀察及比較	
(一) 實驗材料與取樣方法	20
(二) 桌上型掃瞄式電子顯微鏡與後冷卻技術	20
(三) 影像擷取、分析以及特徵演化歷史重建	21
參、結果	
第一節、鳳尾蕨科假脈與矽異形細胞形態、構造觀察及成分分析	
(一) 光學顯微鏡下之鳳尾蕨科假脈	25

(二) 假脈之解剖構造	25
(三) 矽異形細胞之偏光特性	25
(四) 矽異形細胞之形態及分布	26
(五) 能量色散 X 光光譜儀 (EDX) 元素分析	27
(六) 矽酸體萃取與組織化學染色	27
第二節、鳳尾蕨科內各類群二氧化矽堆積形式與表皮特徵之觀察及比較	
(一) 表皮二氧化矽堆積形式	39
(二) 一般表皮細胞形態	40
(三) 脈上表皮細胞形態	42
(四) 特徵演化歷史重建	43
肆、 討論	
第一節、鳳尾蕨科表皮矽異形細胞之觀察與研究方法	54
第二節、鳳尾蕨科內各分類群之二氧化矽堆積形式與表皮特徵	59
第三節、矽異形細胞於鳳尾蕨科內之分佈與可能之演化途徑	66
第四節、結論與未來展望	70
伍、 參考文獻	73
陸、 附錄	
Appendix 1. False veins morphology, anatomical characters, distribution, synonyms, and references in different taxa 不同分類群之假脈形態、解剖特徵、分佈、異名與參考文獻 ...	I
Appendix 2. Species list and voucher information 物種名錄與引證標本資訊	VI
Appendix 3. Silica deposition types of 82 Pteridaceae species 八十二種鳳尾蕨科植物之矽酸體堆積型式	X
Appendix 4. Epidermal characters of 82 Pteridaceae species 八十二種鳳尾蕨科植物之表皮特徵	XIV
Appendix 5. Leaf epidermal SEM images of 82 Pteridaceae species 八十二種鳳尾蕨科植物之葉表皮 SEM 影像	XVIII

圖 目 錄

Figure 1. Phylogenetic relationships of genera surveyed in this study 本研究所調查之分類群間的親源關係	12
Figure 2. Schema of theoretical bases of detecting spicular cells with backscattered electron image (BEI) 利用背向散射電子影像偵測矽異形細胞之原理示意圖	24
Figure 3. Schema of post-cooling method for small sample 小樣本後冷卻法示意圖	24
Figure 4. Light microscopic image of false vein of <i>Pteris grevilleana</i> 翅柄鳳尾蕨假脈之光學顯微鏡影像	29
Figure 5. Anatomical structure of false vein of <i>Pteris grevilleana</i> – results from epidermis impression, clearing, and paraffine section 翅柄鳳尾蕨假脈之解剖構造-表皮印模法、透明法及埋蠟切片結果...	30
Figure 6. Light microscopic image of spicular cells under different light conditions 矽異形細胞於不同光學條件下之光學顯微鏡影像	31
Figure 7. Distribution of spicular cells on lamina of <i>Pteris grevilleana</i> – results from backscattered electron image (BEI) 翅柄鳳尾蕨矽異形細胞於葉片上之分布-背向散射電子影像之結果...	32
Figure 8. Observing spicular cells on fresh material, herbarium specimen, and samples with thick epicuticular wax under tabletop SEM 利用桌上型 SEM 觀察新鮮材料、標本與具厚表皮蠟層之植物材料	33
Figure 9. EDX element analysis of spicular cells in six Pteridaceae species 六種鳳尾蕨科植物矽異形細胞 EDX 元素分析	34
Figure 10. Epidermal EDX silicon mapping image of five Pteridaceae species 五種鳳尾蕨科植物表皮 EDX 矽定位影像	35
Figure 11. Comparison of relative silica content of spicular cells and ordinary epidermal cells of <i>Pteris grevilleana</i> 翅柄鳳尾蕨矽異形細胞與一般表皮細胞之相對矽含量比較	36
Figure 12. EDX element analysis of silica body of <i>Pteris grevilleana</i> 翅柄鳳尾蕨矽酸體 EDX 元素分析	36
Figure 13. Light microscopic image of silica bodies of <i>Pteris grevilleana</i> under different polarization conditions	

翅柄鳳尾蕨矽酸體於不同偏光條件下之光學顯微鏡影像	36
Figure 14. Histochemical staining of silica bodies of <i>Pteris grevilleana</i> and spicular cells of <i>Adiantum macrophyllum</i>	
翅柄鳳尾蕨矽酸體與大葉鳳尾蕨矽異形細胞組織化學染色	37
Figure 15. Histochemical staining and SEM image of silica bodies of three Pteridaceae species	
三種鳳尾蕨科植物矽酸體組織化學染色與 SEM 影像	38
Figure 16. Epidermal silica deposition types in Pteridaceae (1): Type I & II	
鳳尾蕨科之表皮二氧化矽堆積形式 (1) 第一、第二類型	46
Figure 17. Epidermal silica deposition types in Pteridaceae (2): Type III and IV	
鳳尾蕨科之表皮二氧化矽堆積形式 (2) 第三、第四類型	47
Figure 18. EDX element analysis of some species with special silica deposition pattern	
部分具特殊二氧化矽堆積形式物種之 EDX 元素分析	48
Figure 19. Phylogenetic relationships of taxa with different epidermal silica deposition type and veinal epidermal cell morphology in Pteridaceae	
鳳尾蕨科內具不同二氧化矽堆積形式與不同脈上表皮細胞形態之分類群間之親緣關係	51
Figure 20. Types of ordinary epidermal cell shapes in Pteridaceae	
鳳尾蕨科之一般表皮細胞型態類型	52
Figure 21. Veinal epidermal cell morphology and some other epidermal characteristics in Pteridaceae	
鳳尾蕨科脈上表皮細胞形態與其他表皮特徵	53

表 目 錄

Table 1.	Taxa reported to have false veins in vascular plant 曾被報導具有假脈的微管束植物類群	7
Table 2.	Definition of false vein in previous studies 前人研究中假脈之定義	8
Table 3.	Comparison of three major types of false vein 三種主要假脈類型之比較	8
Table 4.	Taxa surveyed in this study and their positions in four major classification systems 本研究中所調查之分類群及其於四主要分類系統中之位置	11
Table 5.	Number of species sampled in each taxa in this study 本研究於各分類群中取樣之物種數	23
Table 6.	Four epidermal silica deposition types in Pteridaceae 鳳尾蕨科四種表皮二氧化矽堆積形式	44
Table 7.	Epidermal silica deposition types of different taxa in Pteridaceae 鳳尾蕨科內各分類群之表皮二氧化矽堆積形式	45
Table 8.	Types of ordinary epidermal cell and veinal epidermal cell morphology in Pteridaceae 鳳尾蕨科一般表皮細胞與脈上表皮細胞形態	49
Table 9.	Epidermal characters of different taxa in Pteridaceae 鳳尾蕨科內各分類群之表皮特徵	50
Table 10.	Comparison of different spicular cell studing methods used in this study 本研究中所使用的各種矽異形細胞研究方法之比較	58
Table 11.	Epidermal silica deposition types of different subgenera taxa in <i>Pteris</i> 鳳尾蕨屬內各屬下分類群之表皮二氧化矽堆積形式	64
Table 12.	Epidermal silica deposition types of different subgenera taxa in <i>Adiantum</i> 鐵線蕨屬內各屬下分類群之表皮二氧化矽堆積形式	65

壹、前言

第一節、研究背景

本論文中所述之鳳尾蕨科 (Pteridaceae) 採用 Schuettpelz & Pryer (2007, 2008) 之分類系統。該系統所定義之鳳尾蕨科為一廣義的鳳尾蕨科，包含了臺灣植物誌 (Huang, 1994) 中的鐵線蕨科 (Adiantaceae)、水蕨科 (Parkeriaceae)、狹義的鳳尾蕨科 (Pteridaceae) 以及書帶蕨科 (Vittariaceae)。而現有之分子證據均支持該廣義的鳳尾蕨科為一單系群 (monophyletic group) (Smith *et al.*, 2006; Schuettpelz *et al.*, 2007)。

假脈 (false vein) 泛指維管束植物 (vascular plants) 葉片上狀似葉脈，卻不具輸導功能之構造；該特徵可見於許多不同類群的蕨類植物 (Monilophytes or ferns) 中，並且經常被當作屬或種層級的分類特徵。從過去的研究中，大致可以依據蕨類假脈的起源及解剖構造將其分為兩大類型：(1) 由相鄰小羽片 (pinnule) 之邊緣互相癒合而成，如骨碎補 (*Davallia*) 與觀音座蓮 (*Angiopteris*) 之假脈 (Iwatsuki and Kato, 1976)；(2) 由維管束組織退化之支脈 (veinlets) 所構成，如膜蕨科 (Hymenophyllaceae) 之假脈 (Wessels Boer, 1962; Iwatsuki, K. 1978)。

鳳尾蕨科假脈的解剖構造則不同於上述兩大類型的假脈，而是由長形的表皮厚壁異形細胞所構成的。此類假脈曾分別被報導於鳳尾蕨科的書帶蕨類群 (Vittarioids) (Poirault, 1893; Williams, 1927) 以及部分的鐵線蕨屬 (*Adiantum*) (Nayar, 1962; Mickel and Smith, 2004) 和鳳尾蕨屬 (*Pteris*) (Shieh, 1966; Wagner, 1978) 植物之中。同時，類似的異形細胞亦可見於部分不具假脈之鳳尾蕨科物種的葉脈表皮細胞上，這些物種分屬於鐵線蕨屬、金粉蕨屬 (*Onychium*) (Nayar, 1962)、鳳尾蕨屬、以及粉葉蕨屬 (Gracano *et al.*, 2001)。該類異形細胞在不同的分類群中具有不同的名稱：常見的有矽異形細胞 (spicular cell) (Poirault, 1893)、表皮厚壁細胞 (thick wall epidermal cell) (Nayar, 1962)、表皮異形細胞 (epidermal idioblasts) (Wagner, 1978) 以及脈狀異形細胞 (venuloid idioblasts) (Wagner, 1978)；而對於這些異形細胞是否同源，不同的研究者亦有不同的看法：如 Williams (1927) 認為書帶蕨類群與鐵線蕨屬之異形細胞之形態相似而無法區分，而 Wagner (1978) 亦認為鳳尾蕨屬之異形細胞與書帶蕨類群與鐵線蕨屬相似，因此這些分類群可能具有相近的親源關係；但 Nayar (1962) 則認為鐵線蕨屬之異形細胞在葉面上的分布與

書帶蕨類群有顯著不同，反而是與金粉蕨屬和莎草蕨科 (Schizaeaceae) 之異形細胞較為相似，因此應為不同源之構造。在本文中則暫以最早出現的名稱：矽異形細胞 (spicular cell) 作為該類異形細胞的統稱，並且以脈間矽異形細胞 (interveinal spicular cell) 與脈上矽異形細胞 (veinal spicular cell) 區分分布於不同位置之矽異形細胞。

鳳尾蕨科之假脈可能與二氧化矽的堆積有關。其中，書帶蕨類群與鐵線蕨屬之矽異形細胞內已知有大量二氧化矽 (silica) 堆積 (Williams, 1927; Komatsu *et al.*, 1996)；鐵線蕨屬植物的矽酸體 (silica body or phytolith) 形態 (Wang and Liu, 1993 附圖六) 亦與其矽異形細胞之形態相似。不過書帶蕨類群與鐵線蕨屬在 Schuettpelz & Pryer (2007, 2008) 之分類系統中同屬於鐵線蕨支 (Adiantoids, AD clade) 之中且互為姐妹群 (sister group)，因此是否各分類群的矽異形細胞皆有二氧化矽堆積仍待進一步證實。



第二節、假脈 (false vein) 相關文獻回顧

「假脈」顧名思義為狀似葉脈，卻不具有葉脈功能之構造 (Holttum, 1964)。該構造在傳統植物分類上，常常是用以區分科或屬的重要依據 (Wagner, 1978)。而在過去在討論植物葉片形態形成及演化時，假脈確實也提供了一些有趣的證據 (Iwatsuki and Kato, 1976)，然而假脈這一類特殊構造在維管束植物中所扮演的角色與功能卻仍值得深入探討。綜觀前人研究，假脈往往僅是一種在形態觀察時方便性的代稱，並不一定具有相同之起源與功能的解剖構造，此外，研究學者常會賦予該構造額外的名稱，此大量的異物同名 (homonym) 或者同物異名 (synonym) 之產生，進而造成學術研究上的困擾及缺失。因此，若能更清楚假脈這些相關構造名稱的轉換及命名的緣由，將有助於了解這些類似構造的形成與功能。本節內容分為四個段落：(一) 回顧假脈之研究歷史；(二) 整理曾有報導假脈之分類群；(三) 依據各類群假脈具一致性的部份討論假脈的定義及特徵；(四) 將現有的假脈依其起源及構造歸整為三群，並討論假脈可能具有之功能。

(一) 假脈研究歷史之回顧

在維管束植物中最早的假脈研究至少可以追溯至十九世紀中 Mettenius (1856, 1865) 對於蕨類植物中骨碎補屬 (*Davaillia*) 及膜蕨科 (Hymenophyllaceae) 假脈解剖構造的描述；而在種子植物中，較明確的研究報告則出自於 Foster (1951) 對黃耨花目 (Malpighiales) 絨子樹科 (Quiinaceae) *Lacunaria* 屬的研究。不過，現今被發現具有假脈的類群多屬於蕨類植物。1964 年，Holttum 在馬來亞植物誌 (*Flora of Malaya*) 中即已描述了包含觀音座蓮屬 (*Angiopteris*)、膜蕨科、鳳尾蕨屬 (*Pteris*) 以及骨碎補屬的假脈，並以此作為這些蕨類類群屬 (genera) 或種 (species) 的分類特徵，而該文獻即成為 1970 年代假脈相關重要文獻之基礎。1976 年，Iwatsuki 及 Kato 觀察骨碎補屬、觀音座蓮屬的假脈以及金星蕨科 (Thelypteridaceae) 中小毛蕨脈形 (Goniopteroid venation) 至新月蕨脈形 (Meniscioid venation) 的變化，並認為假脈可作為枝塊理論 (the thlome theory) (Zimmermann, 1930) 中枝塊癒合 (fusion) 的證據。1978 年，Iwatsuki 回顧了膜蕨科的假脈研究，並支持 Wessels Boer (1962) 的觀察，認為膜蕨科假脈為葉脈退化的結果。Wagner (1978) 則對鳳尾蕨屬假脈的解剖構造進行觀察，發現該屬的假脈是由長形的表皮厚壁 (sclerenchymatous) 細胞所構成，另亦整理了蕨類各類群中假脈的異名

(synonyms)，並且將其重新定義後以脈狀異形細胞 (venuloid idioblasts) 作為統稱。此後假脈的研究則相對沉寂了一段時間，直到 2004 年才有 Chaerle and Viane 研究鐵角蕨類群的假脈解剖構造，並且給予蕨類假脈一些更嚴謹的定義。另一方面，在化石證據中也曾經發現假脈之存在；其中，被認為與松柏類植物 (conifers) 具有密切關係的裸子植物科達松 (*Cordaites*) 即以假脈作為其鑑定之依據 (Meien, 1987)；而在觀音座蓮舅科 (Marattiaceae) 中觀音座蓮舅屬 (*Marattia*) 及其祖先 *Qasimia* 屬的化石中發現的假脈則挑戰了過去認為該科假脈來自於葉片退化的想法 (Hill *et al.*, 1985; Hill and Camus, 1986)。

(二) 假脈在維管束植物中之分布

在本次搜尋的資料中一共發現有 14 個科 18 個屬曾經有假脈的相關報導，其中以蕨類植物的 9 個科 13 個屬為最多 (Appendix 1)。本文中將其中較可信的資料整理於 Table 1 中。維管束植物中的各個主要分支，包含石松類 (Lycophytes)、蕨類 (Monilophytes, *sensu* Pryer *et al.*, 2004)、裸子植物、被子植物中皆曾經有假脈的報導；而在蕨類中則無論是厚囊蕨類群 (eusporangiate ferns)、原始薄囊蕨類群 (basal leptosporangiates)、水龍骨類群的早期分支 (early divergences of polypods) 或者真水龍骨類群 (eupolypods) 也都曾有假脈的報導。從這些類群之間的親緣關係及假脈的解剖構造上來看，這些不同類群的假脈顯然是多次起源的；但是假脈的外部形態與形成方式卻也有著某些特定的特徵或者依循著某些特定的模式。這些特徵可以作為我們認定假脈或者歸類不同類群假脈之依據。

(三) 假脈的定義

在假脈研究的歷史中，不同的學者對於假脈的定義有不同的看法。在二十世紀初，對於假脈的定義仍多侷限於外表形態及分布之描述。但在更多具有假脈的類群被發現以及許多假脈解剖學的研究發表之後，更精準的假脈定義開始出現。其中，最廣義的假脈可泛指所有似脈卻不具有管細胞 (tracheary elements) 之構造 (Foster, 1951)。以芸香科 *Bobea elatior* 之假脈為例，該種植物葉脈網眼 (areoles) 中的游離小脈僅具有厚壁異形細胞 (sclerenchymatous idioblasts)、纖維束或者韌皮部 (phloem) 而不具有輸導組織，因此被認定為假脈的一種 (Pray, 1959)。不過一般對於蕨類假脈的定義則略為嚴格；Iwatsuki 在研究了數個蕨類類群的假脈後，於 1978

年回顧膜蕨科假脈時，採用了 Giesenhagen (1890) 的定義，認為假脈為不具維管束 (vascular bundle) 之脈狀構造。而同年，Wagner (1978) 則提出以脈狀異形細胞 (venuloid idioblast) 一詞取代所有蕨類假脈的想法。而之後 Chaerle and Viane (2004) 的文章也同樣以特化的表皮細胞作為認定假脈的依據。然而，部份過於嚴謹的假脈定義常只能限用於部分的類群。而本研究中將部分重要文獻中曾經給予假脈的定義或註解整理於 Table 2 中。

由 Table 2 可歸納出「假脈」具有的幾個重要特徵：(1) 具有脈 (veins) 或者小脈 (veinlets) 之形態；(2) 不具有管細胞或維管束；(3) 具有特化的表皮細胞 (與一般葉表皮細胞形態不同)，且不具有氣孔；(5) 與真正的葉脈不相連。其中前兩個特徵為典型假脈之定義，而 (3)、(4) 兩個特徵則可見於大多數的假脈，可做為輔助判斷的依據；最後一個特徵則為實用的假脈辨識依據，但不全然適用於第 B、C 類型的假脈 (Table 3)，而 Wagner (1978) 所提出之假脈可與真脈相交，但不會正處於脈上或者葉緣之想法則較為合適。

(四) 蕨類假脈之類型、起源及功能

Iwatsuki (1978) 曾討論到蕨類的假脈可能具有三種不同的類型。其中骨碎補屬以及觀音座蓮屬的假脈在組織學 (histology) 上是類似於葉邊緣的組織；膜蕨科的假脈為小脈的退化；而書帶蕨屬 (*Vittaria*) 矽異形細胞 (spicular cells) 則由表皮的厚壁細胞所構成。本研究從現有的資訊中，稍加補充及修改 Iwatsuki (1978) 的分類架構而歸納出下列三種主要的假脈類型 (Table 3)。

Type A：回脈 (Recurrent veins)

該類的假脈均分佈於葉緣凹刻 (sinus) 處，並向內延伸至兩平行之側脈 (lateral veins) 之間但不與脈相連。依據 Iwatsuki 及 Kato (1976) 的觀點，該類構造可能是由相鄰的小羽片 (pinnule) 葉緣癒合而成。該構造的內部無海綿組織 (spongy tissue) 之分化或者完全無正常的葉肉組織 (mesophyll)，而部分甚至完全由厚壁或者厚角組織 (collenchyma) 所填充，因此被認為具有支撐葉片的功能；這些組織常具有較少的葉綠素，因此外觀上常是部分或者完全透明的。此類的假脈通常具有特化的表皮細胞，可能是長線形的細胞或者短細胞整齊排列成列。該類假脈可見於觀音座蓮屬、骨碎補屬、鐵角蕨屬以及水龍骨屬；另外還可能見於瓶爾

小草科 (Ophioglossaceae) 的七指蕨屬 (*Helminthostachys*) (Camus, 1990)；而金星蕨科小毛蕨脈型 (Goniopteroid venation) 中的向外延伸的小脈 (excurrent vein) 在上述定義下也屬於此類。

Type B：假支脈 (False veinlet)

該類的假脈為支脈 (veinlet) 中的維管束部分或完全退化所形成的，從解剖構造上可以看到葉脈從粗到細一連串的變化，且在假脈上有脈上重要的特徵殘留，如纖維 (fiber)、束鞘延伸部 (bundle sheath extension)、或者與厚壁細胞相連的矽細胞組織 (stegmata)。這類假脈常與小脈有相似的分布模式 (distribution behavior)，可能會分岔，且可能與真脈相交或者相連。該類的假脈可見於膜蕨科；而兩個化石類群觀音座蓮舅科的 *Qasimia* 及科達松 (*Cordaites*) 亦可能屬於此類；另被子植物的假脈也均屬於此類。該類的假脈被認為具有支撐的功能，或者單純是小脈末端退化的結果，在膜蕨科中該特徵可能與附生類群植株矮化 (drawfism) 及生長於潮濕環境中有關 (Iwatsuki, 1978; Dubuisson *et al.*, 2003; Ebihara *et al.*, 2007)；而在 *Qasimia* 屬中，則被認為是孢子葉上產孢與不產孢的側脈營養分配不均所產生的過渡形態 (Hill *et al.*, 1985; Hill and Camus, 1986)。

Type C：脈狀異形細胞 (venuloid idioblasts)

該類的假脈由特化的表皮長形厚壁細胞所構成，在過去的報導中則未形容該類假脈的葉肉組織 (mesophyll) 有任何的特化情形。該構造被認為具有支撐葉片之功能，推測可能為一新的衍徵 (apomorphic character) 或由葉脈上的長形表皮細胞變化而來 (Wagner, 1978)。該類假脈可發現於卷柏屬、鳳尾蕨屬、鐵線蕨屬 (*Adiantum*) (Nayar, 1962; Mickel and Smith, 2004)、以及書帶蕨類群 (Vittarioids)。有趣的是，後面三個類群的親緣關係在分類的歷史上多有爭議，但近年來的分子證據皆顯示這些類群間的關係可能比想像中的還要接近，而皆被歸併於鳳尾蕨科中 (Smith *et al.*, 2006; Schuettpelz *et al.*, 2007)，且後兩者更互為姐妹群 (sister group)。因此，這些類群的脈狀異形細胞可能具有共同的起源或者共同的前身 (precursor)，此有待對於鳳尾蕨科假脈更深入的研究。

Table 1. A list of taxa reported to have false veins in vascular plant

Clade / Family	Taxa have false veins *	Special anatomical structures	Commonly used synonyms	References
Lycophytes 石松類				
Selaginallaceae 卷柏科	<i>Selaginalla</i> Beauv. 卷柏屬	sclerotic warty fibers in epidermis	-	Satake, 1934; Mukherjee and Sen, 1981
Monilophytes 蕨類				
Ophioglossaceae 瓶爾小草科	<i>Helminthostachys</i> Kaulf. 七指蕨屬	-	-	Camus, 1990
Marattiaceae 觀音座蓮屬科	<i>Angiopteris</i> Sw. 觀音座蓮屬, <i>Marattia</i> [†] (Mesozoic species), <i>Qasimia</i> [†]	thick wall hypodermal cells	recurrent veins venuli recurrents	Iwatsuki and Kato, 1976; Hill <i>et al.</i> , 1985
Leptosporangiates				
Hymenophyllaceae 膜蕨科	<i>Crepidomanes</i> Presl. 假脈蕨屬, <i>Didymoglossum</i> Desv. 單葉假脈蕨屬	sclereids, stegmata	false veinlets	Wessels Boer, 1962; Iwatsuki, 1978
Polypods				
Pteridaceae 鳳尾蕨科	<i>Adiantum</i> L. 鐵線蕨屬, <i>Pteris</i> L. 鳳尾蕨屬, Vittarioids 書帶蕨類群	spicular cells (epidermal idioblasts)	venuloid idioblasts	Williams, 1927; Nayar, 1962; Wagner, 1978
Eupolypod I				
Aspleniaceae 鐵角蕨科	<i>Asplenium</i> L. 鐵角蕨屬	collenchymatous hypodermal cells	pseudoveins	Chaerle and Viane, 2004
Davalliaceae 骨碎補科	<i>Davallia</i> Smith 骨碎補屬	thick wall epidermal cells and hypodermal cells	-	Iwatsuki and Kato, 1976
Polypodiaceae 水龍骨科	<i>Polypodium pellucidum</i> Kaulf.	-	-	Palmer, 2002
Eupolypod II				
Thelypteridaceae 金星蕨科	Many genera	callous membranes (chlorophyll lacking thick wall cells?)	excurrent veins	Iwatsuki, 1962 Iwatsuki and Kato, 1976
Spermatophytes 種子植物				
Cordaitaceae 科達松科 [†]	<i>Cordaites</i> [†]	sclerechymatous hypodermal cells	-	Meïen, 1987
Angiosperm				
Quiinaceae 絨子樹科	<i>Lacunaria</i>	fiber bundles	-	Foster, 1951
Rubiaceae 茜草科	<i>Bobea</i>	fiber bundles, sclerenchymatous idioblasts	-	Pray, 1959

([†]) Fossil records. (*) Because of the presenting evidence is insufficient, *Polystichum* Roth (耳蕨屬) in Dryopteridaceae (鱗毛蕨科) and *Wyethia coriacea* A. Gray in Asteraceae (菊科) which are listed in Appendix 1 are not listed here

Table 2. Definition of false vein in previous studies

Author	Year	Definition of false vein
Foster	1951	Veinlets without tracheary elements and consist only thick wall fibers
Holttum	1964	Look like veins but not veins (for Hymenophyllaceae); Bands of regularly arranged cells without stomata (for <i>Davallia</i>)
Iwatsuki	1978	Morphological similar to the true veins but absence of vascular bundles
Wagner	1978	Epidermal idioblasts; tiny veinlets not attach to the true veins
Chaerle and Viane	2004	A narrow, elongated zone of abaxial epidermal cells, morphological different from the other epidermal cells, running from the sinus between marginal teeth toward the junction of two real veins, not situated above the vascular system or at the border of the lamina

Summary:

1. False veins morphologically similar to the true veins or veinlets
2. False veins without vascular bundles (or tracheary elements)
3. Morphology of false vein epidermal cells often different from ordinary epidermal cells; without stomata
- * 4. False veins not connect to true veins

(*) False veins in some taxa do not fit with this definition

Table 3. Comparison of three major types of false vein

Type	Origin	Distribution	Anatomical characters	Taxa
A. Recurrent veins 回脈	Fusion of leaflets	From the junction of two lateral veins to the sinus of leaf margin lobes; never connect to the veins	Often have sclerenchymatous or collenchymatous hypodermal cells; mesophyll might absence	Most ferns: Aspleniaceae, Davalliaceae, Marattiaceae etc...
B. False veinlets 假支脈	Reduced from veinlets	Oblique to true veins or parallel to leaf margin; connect to true veins in some taxa	Have some remained structures which can only be found on veins, for example: bundle sheath or stegmata	Hymenophyllaceae, seed plants
C. Spicular cell 矽異形細胞	Silica containing epidermal idioblasts	Scattered in epidermis, often parallel to the lateral veins; sometimes connect to the true veins	Have thick wall silica containing idioblasts in epidermis	Pteridaceae, Selaginallaceae

第三節、現今鳳尾蕨科 (Pteridaceae) 之分類系統

本文所述之鳳尾蕨科主要依據 Smith 等 (2006) 及 Schuettpelz 等 (2007) 的鳳尾蕨科概念，而該概念已普遍為現今世界上的研究學者所接受 (Bouma, 2008; Liu *et al.*, 2008; Schuettpelz and Pryer, 2008)。在該分類系統下的鳳尾蕨科為一顯著的單系群 (monophyletic group)，其中包含了 Kramer (1990) 分類系統中的鳳尾蕨科以及書帶蕨科 (Vittariaceae) (此為臺灣維管束植物簡誌第二版所依循之分類系統)；Copeland (1947) 系統中的水蕨科 (Parkeriaceae)、鳳尾蕨科以及書帶蕨科 (此為臺灣植物誌主要依循之分類系統，但臺灣植物誌將部分鳳尾蕨科植物獨立於鐵線蕨科中)；及秦仁昌系統 (Ching, 1940, 1978) 中的竹葉蕨科 (Taenitidaceae)、部分的鳳尾蕨科(不包含栗蕨屬 *Histiopteris*)、鹵蕨科 (Acrostichaceae)、中國蕨科 (Sinopteridaceae)、鐵線蕨科、水蕨科、裸子蕨科 (Hemionitidaceae)、車前蕨科 (Antrophyaceae) 以及書帶蕨科 (此為中國植物誌主要依循之分類系統)。本文將本研究中所使用的分類群及其與上述分類系統之對照表整理於 Table 4. 中。

上述的分類系統與傳統的分類系統有幾項主要的差異。首先，該系統將鳳尾蕨科分為五個單系群：珠蕨支 (Cryptogrammoids, CR clade)、水蕨支 (Ceratopteridoids, CE clade)、鳳尾蕨支 (Pteridoids, PT clade)、鐵線蕨支 (Adiantoids, AD clade) 以及碎米蕨支 (Cheilanthoids, CH clade)。其中，珠蕨支應為鳳尾蕨科的基群，其中包含 Pichi Sermolli (1963) 所提出的珠蕨科 (Cryptogrammaceae) 中的珠蕨屬 (*Cryptogramma*)、*Llavea* 屬，但不包含現在屬於鳳尾蕨支的金粉蕨屬 (*Onychium*) 而加入了鳳丫蕨屬 (*Coniogramma*) (Zhang *et al.*, 2004)。水蕨支與鳳尾蕨支的關係較為接近，其中水蕨支是由水生的水蕨屬 (*Ceratopteris*) 以及鹵蕨屬 (*Acrostichum*) 所組成，而該支也包含了該科所有的水生類群；鳳尾蕨支則主要包含 Tryon 等 (1990) 分類系統中的鳳尾蕨、竹葉蕨以及 *Platyzomatoideae* 等三個亞科。鐵線蕨支與碎米蕨支的關係則較為接近，令人意外的，鐵線蕨支中包含了鐵線蕨屬 (*Adiantum*) 與書帶蕨類群 (Vittarioids)，這兩群植物的外形與生活形式皆有顯著的不同，但她們互為姐妹群 (sister group) 的關係已被現今大多數的研究所支持 (Prado *et al.*, 2007; Schuettpelz *et al.*, 2007; Liu *et al.*, 2008)；碎米蕨支則主要包含 Tryon 分類系統中的碎米蕨亞科扣除珠蕨支的三屬後所剩下的分類群 (Gastony and Rollo, 1995; Zhang *et al.*, 2004)，但傳統分類系統中幾個主要的屬皆可能不是單系群 (Kirkpatrick, 2007; Schuettpelz *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2007)。

在與本研究相關的分類群中，書帶蕨屬依據 Crane *et al.* (1995) 及 Crane (1997) 的看法將舊世界的書帶蕨從 *Vittaria* 屬中分出，而置於 *Haplopteris* 屬之下。一條線蕨屬在 Kramer (1990) 的系統中屬於單一個屬 *Monogramma* 中，但在 Copeland (1947) 的系統中則分成 *Monogramma* 以及 *Vaginularia* 兩屬，最近的分子證據則支持該屬可被分為兩群 (Schuettpelz *et al.*, 2007; Ruhfel *et al.*, 2008)，因此本文依循 Ruhfel *et al.* (2008) 的建議先將臺灣的連孢一條線蕨置回 *Vaginularia* 屬中，而該屬位於書帶蕨類群之基群，*Monogramma* 則與舊世界的書帶蕨屬 (*Haplopteris*) 相近。在碎米蕨支中，依據 Schuettpelz 等 (2007) 的結果，將長走莖的戟葉黑心蕨 (*Doryopteris ludens*) 獨立於黑心蕨屬 (*Doryopteris*) 之外，並置於碎米蕨支的基群，但新的屬名未定。金毛裸蕨屬依據 Shine (1993) 的看法將舊世界的 *Gymnopteris* 改列於新屬 *Paragymnopteris* 之中。澤瀉蕨屬則依據 Panigrahi (1993) 的觀點將 *Hemionitis* 屬中具有二型葉 (dimorphic leaves) 的類群歸於新屬 *Parahemionitis* 之下。而在中國小屬 (small genera) 觀念下的碎米蕨屬 (*Cheilanthes* or *Cheilosoria*)、粉背蕨屬 (*Aleuritopteris*)、旱蕨屬 (*Pellaea*)、隱囊蕨屬 (*Notholaena*) (*sensu* Ching, 1978) 或者擬旱蕨屬 (*Midella*) (*sensu* Shieh *et al.*, 1994) 等則難以被各自分辨為單系群 (Zhang *et al.*, 2007)，其中碎米蕨屬 (*Cheilanthes*) 與隱囊蕨屬 (*Notholaena*) 被認為是不存在於舊世界的 (Ching, 1978; Yatskievych and Smith, 2003)，故暫時僅將數種粉背蕨移入粉背蕨屬 (*Aleuritopteris*) 之中，其餘則延用臺灣植物誌第六版 (Huang, 2003) 之分類處理。本研究將所使用分類群間的親緣關係簡化整理於 Figure 1 中。

Table 4. Taxa surveyed in this study and their positions in four major classification systems

Classification system used in this study (Schuettpelz <i>et al.</i> , 2007)		Kramer, 1990; Tryon <i>et al.</i> , 1990			Copeland, 1947		Ching 1978, 1940		
Clade / Subfamily	Genus	Family	Subfamily	Genus	Family	Genus	Family	Genus	
Cryptogrammoideae (CR clade) 珠蕨支	<i>Coniogramme</i> Fée 鳳丫蕨屬	Pteridaceae	Cheilanthoideae	<i>Coniogramme</i>	Pteridaceae	<i>Coniogramme</i>	Hamionitidaceae	<i>Coniogramme</i>	
	<i>Cryptogramma</i> R. Brown 珠蕨屬			<i>Cryptogramma</i>		Sinopteridaceae	<i>Cryptogramma</i>		
Ceratopteridoideae (CE clade) 水蕨支	<i>Acrostichum</i> L. 鹵蕨屬		Pteridoideae	<i>Acrostichum</i>	<i>Acrostichum</i>	Acrostichaceae	<i>Acrostichum</i>		
	<i>Ceratopteris</i> Brongn. 水蕨屬		Ceratopteridoideae	<i>Ceratopteris</i>	<i>Ceratopteris</i>	Parkeriaceae	<i>Ceratopteris</i>	Parkeriaceae	<i>Ceratopteris</i>
Pteridoideae (PT clade) 鳳尾蕨支	* <i>Actinopteris</i> Link 孔雀鳳尾蕨屬		Pteridaceae	Taenitidoideae	<i>Actinopteris</i>	Pteridaceae	<i>Actinopteris</i>	-	-
	<i>Anogramma</i> Link 翠蕨屬				<i>Anogramma</i>		Hamionitidaceae	<i>Anogramma</i>	
	<i>Onychium</i> Kaulf. 金粉蕨屬	<i>Onychium</i>			Sinopteridaceae		<i>Onychium</i>		
	<i>Pityrogramma</i> Link 粉葉蕨屬	<i>Pityrogramma</i>			Hamionitidaceae		<i>Pityrogramma</i>		
	* <i>Taenitis</i> Willd. ex Spreng. 竹葉蕨屬	<i>Taenitis</i>			Taenitidaceae		<i>Taenitis</i>		
	<i>Pteris</i> L. 鳳尾蕨屬	Pteridoideae			<i>Pteris</i>		Pteridaceae	<i>Pteris</i>	
Cheilanthoideae (CH clade) 碎米蕨支	<i>Aleuritopteris</i> Fée 粉背蕨屬	Pteridaceae	Cheilanthoideae	<i>Cheilanthes</i>	Pteridaceae	<i>Cheilanthes</i>	Sinopteridaceae	<i>Aleuritopteris</i>	
	<i>Cheilanthes</i> Swartz 碎米蕨屬			<i>Cheilanthes</i>		<i>Cheilosoria</i>			
	* <i>Cheilanthes viridis</i> (Forssk.) Prantl			<i>Cheilanthes</i>		<i>Notholaena</i>			
	<i>Doryopteris</i> J. Smith 黑心蕨屬			<i>Doryopteris</i>		<i>Doryopteris</i>	<i>Doryopteris</i>		
	* <i>Doryopteris ludens</i> (Wall. ex Hook.) J. Smith 戟葉黑心蕨			<i>Cheilanthes</i>		<i>Midella</i>	<i>Pellaea</i>		
	<i>Mildella</i> Trevisan 擬早蕨屬			<i>Gymnopteris</i>		<i>Gymnopteris</i>	Hamionitidaceae	<i>Gymnopteris</i>	
	<i>Paragymnopteris</i> K. H. Shing 金毛裸蕨屬			<i>Hemionitis</i>		<i>Hemionitis</i>	Sinopteridaceae	<i>Hemionitis</i>	
	<i>Parahemionitis</i> Panigrahi 澤瀉蕨屬			<i>Pellaea</i>		<i>Pellaea</i>	<i>Pellaea</i>		
	* <i>Pellaea</i> Link 早蕨屬			<i>Adiantum</i>		<i>Adiantum</i>	Adiantaceae	<i>Adiantum</i>	
Adiantoideae (AD clade) 鐵線蕨支	<i>Adiantum</i> L. 鐵線蕨屬	Vittariaceae	-	<i>Antrophyum</i>	Vittariaceae	<i>Antrophyum</i>	Antrophyaceae	<i>Antrophyum</i>	
Vittarioideae	<i>Anthrophyum</i> Kaulf. 車前蕨屬	Vittariaceae	-	<i>Vittaria</i>	Vittariaceae	<i>Vittaria</i>	Vittariaceae	<i>Vittaria</i>	
	<i>Haplopteris</i> C. Presl 書帶蕨屬		-	<i>Monogramma</i>		<i>Vaginularia</i>		<i>Monogramma</i>	
<i>Vaginularia</i> Fée 一條線蕨屬	-	<i>Monogramma</i>	<i>Vaginularia</i>	<i>Monogramma</i>					

(*) 臺灣無此分類群; (-) 於該系統中無此分類位階或分類群

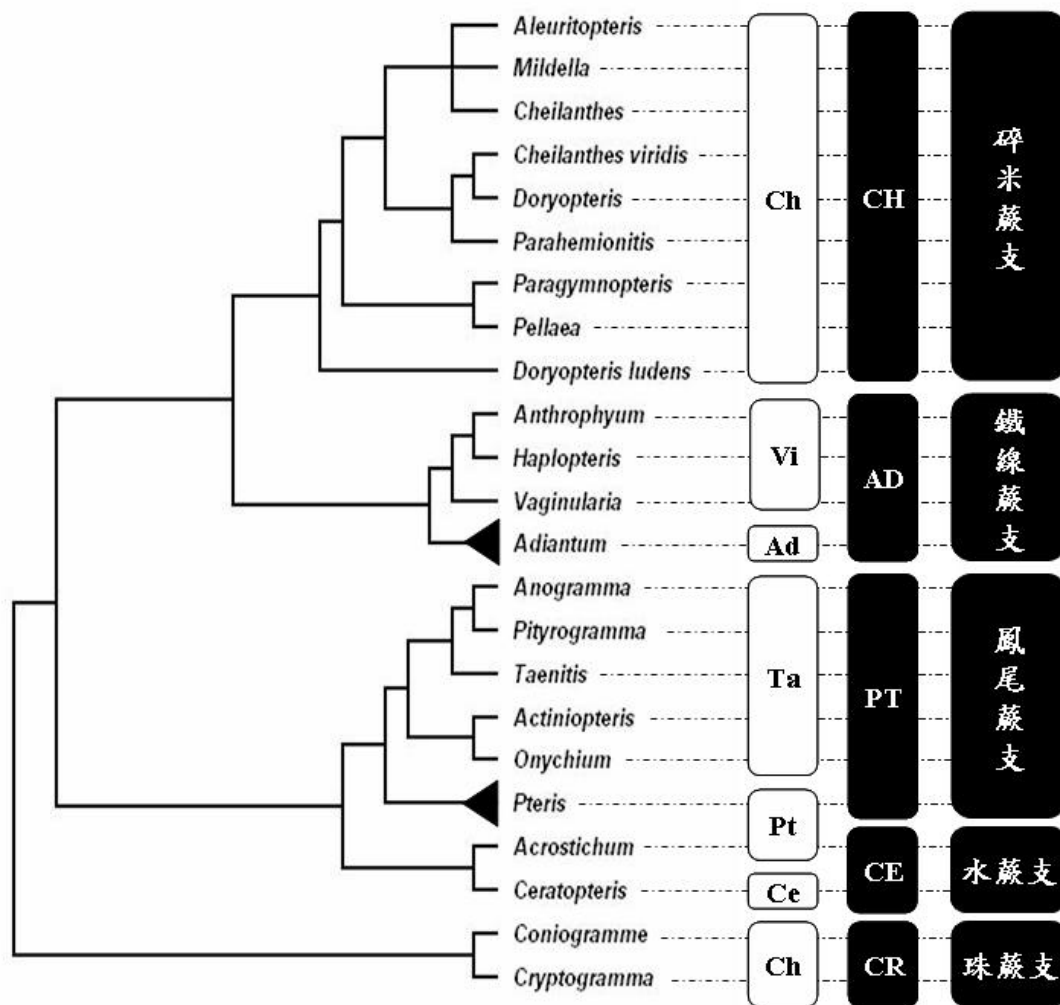


Figure 1. Phylogenetic relationships of genera surveyed in this study. The tree was modified from Schuettpelz *et al.* (2007), which were result from Bayesian analysis of three plastid genes (*rbcL*, *atpB*, and *atpA*) for 67 species. The specific position of some genera was obtained from Bayesian analysis of plastid *rbcL* for 147 species in the same paper. Only the branches indicate good posterior probability (≥ 0.95) and maximum likelihood (≥ 70) support was showed. Both genera *Pteris* and *Adiantum*, which were marked with black triangles (▼), are comprised by more than 200 species, about 20% species in this family. The five major clades in Schuettpelz's classification system were indicated in the black boxes: Adiantoids (AD); Ceratopteridoids (CE); Cheilanthoids (CH); Cryptogrammooids (CR); and Pteridoids (PT). The subfamilies of Tryon (1990) and Kramer's (1990) classification system were also indicated in the white boxes: Adiantoideae (Ad); Ceratopteridoideae (Ce); Cheilanthoideae (Ch); Pteridoideae (Pt); Taenitidoideae (Te); and Vittariaceae (Vi).

第四節、鳳尾蕨科假脈及矽異形細胞之相關研究

鳳尾蕨屬假脈之研究可回溯至 Holttum (1954) 於馬來亞植物誌中描述翅柄鳳尾蕨 (*Pteris grevilleana*) 之假脈為上下表皮上凸起之短線 (short raised lines)。而 Shieh (1966) 在臺灣、日本、琉球鳳尾蕨屬植物摘要 (synopsis) 中以該特徵作為二型鳳尾蕨亞節 (Subsect. *Cadierii*) 之分類特徵，此特徵於臺灣植物誌 (Flora of Taiwan) 一版及二版 (Shieh, 1975, 1994) 以及臺灣維管束植物簡誌 (Kuo, 1991) 中被沿用並略有修改。Wagner (1978) 則以此作為二型鳳尾蕨複合群中判斷雜交親本之依據，也確認鳳尾蕨屬的假脈是由厚壁的表皮異形細胞所構成，而該類細胞並不存在於葉肉 (mesophyll) 之中；且提出在 Shieh (1966) 的分類系統中歸類為「假脈少數」的類群之假脈會集中分布在葉脈附近，並推測該構造的起源可能與葉脈有所關聯。同時 Wagner 也回顧了其他類群的假脈，並提出以脈狀異形細胞 (venuloid idioblasts) 作為蕨類假脈的總稱。而其中鳳尾蕨屬的假脈為表皮異形細胞 (epidermal idioblasts) 所構成，該細胞在形態上類似於鐵線蕨屬 (*Adiantum*) 以及書帶蕨科 (Vittariaceae) 之矽異形細胞 (spicular cells, 字首 spicules 為針狀之意，過往之研究認為該細胞內含矽酸體，日文漢字為「矽異形細胞」，故本文譯為矽異形細胞)。Wagner 依據當時的分類系統認為該構造並非同源的構造，不過表皮異形細胞的想法被 Tryon 等 (1990) 的系統所收錄，而其後被應用在鳳尾蕨科其他類群假脈的描述上 (Gracano *et al.*, 2001; Mickel and Smith, 2004; Sundue and Pardo, 2005)。

書帶蕨類群矽異形細胞之研究可追溯至 Poirault (1983) 的觀察，而 Williams (1927) 則對書帶蕨科中各類群的該構造做了觀察、整理及繪圖。Williams 將該構造定義為長形且內含有矽石 (silica) 之表皮細胞，且該特徵可見於書帶蕨科各個類群之中，被認為是該科的鑑定特徵。不過在 Poirault (1983) 即已發現廣義一條線蕨屬 (*Monogramma*) 中的 *Pleurogramma* 節的兩個物種不具有該構造，而 Benedict (1911) 則建議將之與 *Eumonogramma* 分為兩個屬，但該爭議在 Williams (1927) 以及 Ogura (1972) 的文章中僅分別在內文以及文章最末曾經提及此事，而此後矽異形細胞多被視為該科之科特徵而無更深入之探討。另一方面，Poirault (1983)、Williams (1927)、以及 Bower (1963) 等人皆曾經提及與矽異形細胞相似的細胞亦可見於鐵線蕨屬中，而 Williams 的個人觀察中認為這兩者非常相近。但 Nayar (1962) 則不同意前者的觀點，他將鐵線蕨屬的該構造定名為厚壁表皮細胞

(thick wall epidermal cells)，該細胞是一種不具葉綠素且幾乎沒有細胞腔 (cell lumen) 之表皮細胞，在鐵線蕨屬中該細胞一般只分布於葉脈之上。他認為該細胞生長於葉脈的厚壁組織 (sclerenchyma) 之上，應與書帶蕨科的矽異形細胞來自於不同的起源，反而在金粉蕨屬 (*Onychium*) 或者海金沙屬 (*Lygodium*) 可以見到相似之構造。而 Chandra (1973) 在針對鐵線蕨屬表皮的觀察中也支持 Nayar 的觀點，並且回顧前人的研究後認為之前的研究中所說類似矽異形細胞之構造僅見於 *Adiantum macrophyllum* 一種中而已，該種的矽異形細胞可出現在非葉脈上的表皮細胞。但在 Komatsu 等 (1996) 的藥學研究中則確認了該類細胞中含有大量的矽元素 (silicon)，且將矽元素的分布分為僅存在葉脈下表皮、葉脈上下表皮、可存在於脈間、存在於毛被物 (trichome) 上以及均勻分布葉面上等五類。不過此後稱呼鐵線蕨屬的該類構造時則多依據 Wagner (1978) 之觀點改稱為表皮異形細胞或脈狀異形細胞，而在墨西哥蕨類誌 (Mickel and Smith, 2004) 即以此作為鐵線蕨屬之分類特徵，在該書中約有半數的種類具有與 *A. macrophyllum* 相同之假脈構造。如今，矽異形細胞或者表皮異形細胞已確定至少存在於書帶蕨類群、鐵線蕨屬、鳳尾蕨屬、金粉蕨屬 (Nayar, 1962) 以及粉葉蕨屬 (Gracano *et al.*, 2001) 中，其中前二者組成了鐵線蕨支 (AD clade) 而後三者則屬於鳳尾蕨支 (PT clade)；不過也有些鳳尾蕨支或碎米蕨支 (CH clade) 內之分類群如 *Taenitis* 屬、*Syngramma* 屬 (Holttum, 1974) 與 *Hemionitis* 屬 (Gracano *et al.*, 2001) 在過去的報導中是不具有矽異形細胞的。

由以上的研究中可知，鳳尾蕨科的假脈是由特化的表皮細胞所組成，而於過去的研究中曾經出現許多不同的名詞用以描述不同類群假脈之組成單位，包含了脈狀異形細胞 (venuloid idioblasts)、表皮異形細胞 (epidermal idioblasts)、厚壁表皮細胞 (thick wall epidermal cells) 以及矽異形細胞 (spicular cells)；雖然這些名詞之間的定義上有些許不同，然而於本實驗中確認了上述各類特化的表皮細胞均具有二氧化矽之堆積而符合矽異形細胞之定義；且矽異形細胞為最早被使用於該類構造之名稱，因此除了於回顧名稱使用之歷史的部份外，本研究中將以矽異形細胞統稱上述所有的構造，並以「脈上矽異形細胞」(veinal spicular cells) 與「脈間矽異形細胞」(interveinal spicular cells) 區分分布於不同位置之矽異形細胞。其中僅有脈間矽異形細胞可能會構成假脈，而脈上矽異形細胞則不會被視為假脈。

第五節 研究方向與與研究目的

本論文主要分為兩個部份，第一部份試圖釐清鳳尾蕨科內假脈以及矽異形細胞之間的關係，因此利用常用的解剖學 (anatomy) 及顯微鏡技術 (microscopy) 觀察鳳尾蕨屬之假脈，並且利用能量色散 X 射線光譜儀 (Energy Dispersive X-Ray Spectrometer, EDX)、濕式灰化法 (wet oxidation) 以及組織化學染色 (histochemical staining) 確認表皮二氧化矽之分佈與形態。第二部份則希望能知道在鳳尾蕨科內哪些分類群具有矽異形細胞，並希望藉由各分類群之間的親緣關係，由矽異形細胞的形態演化推斷其起源與功能，因此，本研究利用桌上型掃描式電子顯微鏡 (tabletop SEM) 配合背向散射電子影像 (backscattered electron image, BEI) 廣泛檢視鳳尾蕨科各分類群葉面二氧化矽堆積形式以及矽異形細胞之分布，並將之與各分類群的一般表皮細胞與脈上表皮細胞形態進行比較。



貳、材料與方法

第一節、鳳尾蕨科假脈與矽異形細胞形態、構造觀察及成分分析

(一) 實驗材料

本節主要的實驗物種翅柄鳳尾蕨 (*Pteris grevilleana*) 之新鮮材料均取自台北市近郊之富陽生態公園 (東經 121° 33', 北緯 25° 01', 海拔 50 公尺)。其餘輔助之種類則與 Appendix 2. 中之引證標本相同, 其中有圖片呈現的種類除非特別註明, 均為採自富陽生態公園或者國立台灣大學校園。由於實驗中同時有單葉以及複葉之植物種類, 因此採回之新鮮材料單葉之物種選取葉片中段偏基部之組織; 複葉之物種則選取基部羽片 (pinna) 中段之組織或者小羽片 (pinnules), 分別進行直接觀察 (亦用於桌上型 SEM 觀察)、FPGA 固定 (用於埋蠟切片)、Karnovsky's 固定液固定 (用於 SEM 或者埋膠切片) 以及透明法 (clearing technique) 處理。

(二) 實驗方法

(1) 光學顯微鏡直接觀察：

採回之新鮮材料或者烘乾後的標本利用解剖顯微鏡 (Stereomicroscope) 或者複式光學顯微鏡 (Compound optical microscope) 直接進行觀察。

(2) 表皮印模法 (epidermis impression)：

利用 Hilu and Randoll (1984) 所發表的表皮印模法, 以指甲油塗抹於葉片表面取得印模後以光學顯微鏡進行觀察。

(3) 透明法 (clearing method)

將材料浸於 95% 酒精中隔水加熱溶出葉綠素, 直至植物葉片呈白色、黃色或紅色 (另外也測試於 85°C 烘箱中浸泡隔夜而不隔水加熱, 所得到的結果與一般方法結果無法看出顯著差異, 因此在之後大量透明化材料時選用)。其後改浸於 4% 氫氧化鈉溶液中, 於 40°C 烘箱或室溫中放製數天, 直至材料變為透明 (透光看時不會有霧狀之物質存在於葉肉之中)。其後轉入酒精序列 (ethanol series) 中並於

70% 酒精中存放。

(4) 埋蠟切片 (paraffin section)

將所取得的材料分割為面積約 $5 \times 5 \text{ mm}^2$ 的小塊，置於 FGA 固定液 (formalin: propionic acid: glycerol: 95% EtOH: distilled water = 1:1:3:7:8) 固定、抽氣至材料下沉並置於 4°C 冰箱中儲存。需要觀察時則利用酒精－第三丁醇序列 (ethanol – tert-Butyl alcohol series) 於室溫下脫水一天，並置於純第三丁醇中隔夜；於 60°C 烘箱中滲蠟 (paraffin infiltration) 一天後埋蠟 (embedding)，並將蠟塊保存於 4°C 冰箱中。切片時利用 AO 820 轉動式切片機 (rotary microtome) 進行切片，橫切面 (cross section) 以一片 $10 \mu\text{m}$ 之厚度切片，平行側脈 (paraveinal) 的縱切面則一片 $20 \mu\text{m}$ 。同一批的切片部份以 Stay-on (Surgipath) 黏著於載玻片上，並且利用二甲苯 (Xylene) 脫蠟以進行 Fast Green – Safranin O 雙重染色 (double stain) 或者組織化學染色 (histochemical staining)；部分的切片則保存於暗櫃中備用。

進行 Safranin O – Fast Green 雙重染色的材料在經過酒精序列復水 (rehydration) 至 50% 酒精後，以 50% 酒精配製之 0.05% Safranin O 溶液染色過夜；接著再脫水至 95% 酒精中以 95% 酒精配製之 0.1% Fast Green 溶液染色。洗除多餘染劑後，則以甘油：水 = 1：1 之溶液封片 (mounting) 及觀察。

(5) 矽酸體萃取 (silica body extraction)

本實驗中利用濕式灰化法 (wet oxidation) 萃取蕨類葉片中的矽酸體，實驗方法主要是綜合 Wang and Liu (1993)、Parr 等 (2001) 及 Piperno (2006) 等三者的實驗方法，並依據實際狀況略作調整而得。實驗前先將實驗材料洗淨，利用剪刀裁成 1 cm^2 以下之小塊後利用 BRANSON 2200 進行超音波震盪去除多餘灰塵。將材料烘乾後秤取約 0.1 g 乾重置於 50 ml 燒杯中，加入 10 ml 濃硝酸 (HNO_3) 後於通風櫥中隔水加熱並輕微攪拌，分批加入少量氯酸鉀 (KClO_3) 直至溶液澄清且無漂浮物殘留。待硝酸溶液降溫後轉入 15 ml 離心管中以 1500 rpm 離心 5 分鐘後取沉澱物，並加入 10% 鹽酸 (HCl) 溶液與沉澱物混合均勻以去除鈣結晶。再以 1500 rpm 離心 5 分鐘後取沉澱物之後用同樣的方法以水洗兩次、丙酮洗兩次，取得的材料可直接滴於鋁台或碳膠上進行 SEM 觀察或者光學顯微鏡觀察。在確認

有矽酸體後，可利用 10 μm 之篩網配合超音波震盪濾除多數之小雜質；而利用 250 μm 之濾網則可取得乾淨且完整之長條形矽酸體。

(6) 組織化學染色 (histochemical staining)

為確認濕式灰化法所取得沉澱物之成分，將沉澱物滴在載玻片上風乾後分別以 SAC (Silver-Amminine Chromate)、CVL (Crystal Violet Lactone) 以及 MR (Methyl Red) 染色，這三種染劑為對矽醇基 (silanol group, SiOH) 具有專一性的染劑 (Dayanandan *et al.*, 1983)。其中 SAC 為配製於 3% NH_4OH 內之 Ag_2CrO_4 飽和溶液，每次使用前再重新過濾；CVL 為配在苯 (Benzene) 中的 0.1% crystal violet lactone，但在之後的實驗中則改配在毒性較低的二甲苯 (xylene) 中，其專一性 (specificity) 以及靈敏度 (sensitivity) 則分別以 *Adiantum macrophyllum* 經透明法處理之葉片以及萃取出之矽酸體作測試，其結果與配在苯中相仿；MR 則為配在苯 (Benzene) 中的飽和 methyl red。

(7) 光學顯微鏡技術 (optical microscopy)

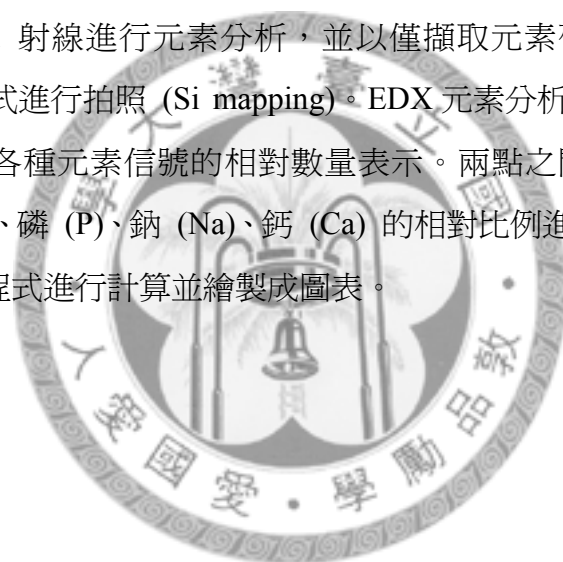
需要以光學顯微鏡觀察的材料，利用 Leica 的 LEITZ DMRB 光學顯微鏡及其裝備的暗視野 (dark field)、相位差 (phase contrast)、偏光 (polarization) 及半偏光 (semi-polarization) 等功能進行觀察，並且以 Nikon 的 COOLPIX 4500 或者 D3 數位相機進行拍照。而相位差干涉映襯法 (Differential Interferential Contrast, DIC) 則於 Nikon OPTIPHOT-2 顯微鏡下進行觀察，並以 Nikon 的 COOLPIX 4500 數位相機進行拍照。

(8) 掃描式電子顯微鏡技術 (Scanning electron microscopy, SEM)

本實驗中利用 SEM 偵測三種不一樣的訊號：二次電子 (secondary electron)、背向散射電子 (backscattered electron) 以及特徵 X 射線 (characteristic X ray)。其中二次電子為一般掃描式電子顯微鏡所接收的訊號；背向散射電子所接收的訊號為被直接反射回來的電子，因此在同一平面上訊號強度會與平均原子量相關，在該實驗中有應用到兩台桌上型掃描式電子顯微鏡 (table top SEM)：TM-1000 (Hitachi) 以及 PHENOM (FEI)；特徵 X 射線則為元素分析所用。

將新鮮材料或者經桌上型 SEM 觀察過之材料浸泡於修改過之 Karnovsky's 固

定液 (配製在 0.05 M, pH 6.8 之磷酸緩衝液 (phosphate buffer) 中的 1% formaldehyde, 2% glutaraldehyde 及 1% caffeine 混合液) (Karnovsky *et al.*, 1965; Makgomol and Sheffield, 2001) 中固定及抽氣。材料經隔夜之固定後, 利用酒精序列脫水至 70% 酒精, 再改以丙酮 (acetone) 脫水至純丙酮, 並以 Hitachi HCP-2 利用液態二氧化碳 (liquid carbon dioxide) 進行臨界點乾燥 (critical point drying, CPD)。乾燥後之材料以碳膠帶 (carbon tape) 黏附於碳台上 (carbon stage), 並以 EMI 之 K950X 進行鍍碳, 鍍碳後之材料以 Hitachi 之 S-2400 掃描式電子顯微鏡進行觀察或者 FEI 的場發射掃描式電子顯微鏡 (Field-Emission SEM, FE-SEM)。再選取同時具有矽異形細胞以及普通表皮細胞之位置拍攝二次電子影像作為對照後, 改以 KEVEX LEVEL4 能量色散 X 光光譜儀 (Energy Dispersive X-ray, EDX) 為接收器接收特徵 X 射線進行元素分析, 並以僅擷取元素矽 (Silicon) K_{α} 能階 (energy level) 之方式進行拍照 (Si mapping)。EDX 元素分析的結果, 則以單點單位時間內所擷取到各種元素信號的相對數量表示。兩點之間的元素成分比較在 S-2400 是以矽 (Si)、磷 (P)、鈉 (Na)、鈣 (Ca) 的相對比例進行分析, 在 FE-SEM 則是直接利用電腦程式進行計算並繪製成圖表。



第三節、鳳尾蕨科內矽異形細胞之調查

(一) 實驗材料與取樣方法

本節之實驗材料以台灣產之鳳尾蕨科植物為主。鳳尾蕨科為一泛世界分布的科，且具有相當高的生態棲位 (ecological niches) 多樣性。而台灣地處亞熱帶地區，位於多個植物地理區之交界，並且具有相當高之生態棲位多樣性，提供鳳尾蕨科內無論是水生 (aquatic)、陸生 (terrestrial)、附生 (epiphytic)、岩生 (rupestral) 甚至生長於石灰岩 (limestone) 環境的種類居住，因此在台灣鳳尾蕨科的屬以及種類之多樣性都算是相當的高，而鳳尾蕨科內五大支 (clades) 及其中主要的屬皆可以在台灣找到。本節實驗中一共選取了 19 屬 82 種鳳尾蕨科植物進行實驗，其中台灣的材料則有 17 屬 73 種，只有部分新世界或者非洲—南亞的分類群利用國外的材料進行研究。詳細取樣的分類群以及該分類群在台灣及世界的物種數 (*sensu* Kramer *et al.*, 1990 及 Kuo, 1991 之分類系統) 則記錄於 Table 5 中。

材料的來源包含野外採集之新鮮材料，林業試驗所蕨類溫室、辜嚴倬雲植物保種中心溫室以及台大梅峰山地農場收集之物種，以及部份蕨類乾燥標本。各屬或屬下分類群以取樣兩物種以上為原則，部份取樣困難分類群則盡量以兩不同地點、同一地點不同植株或者不同栽培地點為原則，僅少數國外種類以兩不同葉片進行取樣。詳細的物種名錄以及引證標本記錄於 Appendix 2 中。所採取之材料選取其成熟之孢子葉，單葉之物種選取葉片中段偏基部之組織；複葉之物種則選取基部羽片 (pinna) 中段之組織或者小羽片 (pinnules) 進行桌上型掃描式電子顯微鏡 (SEM) 觀察。觀察之重點著重於 (1) 是否有矽異形細胞 (interveinal spicular cells) 存在；(2) 是否有二氧化矽堆積於特殊細胞或者特定位置；(3) 側脈 (lateral veins or free veinlets) 上之表皮細胞與一般表皮細胞之形態及是否有明顯分化。而每觀察葉片必須同時包含上表皮與下表皮狀態之觀察。

(二) 桌上型掃描式電子顯微鏡與後冷卻技術 (post cooling method)

本節之實驗主要利用 Hitachi TM-1000 桌上型掃描式電子顯微鏡進行觀察。該顯微鏡具有幾項基本的優點適用於本實驗：(1) 該產品屬於掃描式電子顯微鏡，方便於矽異形細胞之觀察，而在現今表皮細胞細微構造觀察中也多需以掃描式電子顯微鏡影像做為輔助依據；(2) 偵測背向散射電子 (backscattered electron)，背向

散射電子訊號之強度會因所觀察材料平均原子量 (average atom mass) 大小而有強弱之別 (Bazzola and Russell, 1992)，因此適用於偵測矽酸體是否堆積於特定細胞中或者特定位置上 (Figure 2)。該方法在禾本科表皮矽酸體 (silica body) 觀察中曾被建議使用 (Brandenburg *et al.*, 1985)，並發現該法可獲得高對比 (high contrast) 且邊緣銳利 (sharp) 之矽酸體影像；(3) 真空度較低 (low vacuum)，方便新鮮生物材料之觀察，因此可免去大部分化學固定 (chemical fixation)、脫水 (dehydration)、乾燥 (drying)、鍍膜 (coating) 之過程，縮短樣品製備之流程且減少表面特徵之損失。不過由於新鮮植物材料在 SEM 觀察時容易累積電荷 (charging)，因此在本實驗中另外引入了本校理學院電子顯微鏡室湯志遠先生開發之後冷卻技術 (post cooling method) (Tong *et al.*, 2009) 配合觀察。該方法利用預冷式電子顯微鏡樣品台 (Pre-cryogenic electron microscope specimen holder; Tong, patent pending) 冷卻樣本以達到冷凍固定之效果 (Figure 3)。

少數表皮角質蠟層 (epicuticular wax) 太厚，如部份書帶蕨類群 (Vittarioids) 之物種，在觀察前會以氯仿 (chloroform) 或二甲苯 (xylene) 進行短暫處理；葉遠軸面具有蠟質之物種，如部份粉背蕨屬 (*Aleuritopteris*) 植物則經正常酒精序列後轉入二甲苯後再取出觀察。表皮毛被物 (trichome) 會完全覆蓋葉表皮之種類，則以雙面刀 (double edge razor blade) 於解剖顯微鏡下小心刮除表皮毛。使用標本觀察時即使使用後冷卻技術樣品仍容易累積電荷，此時於觀察前一天將材料放置於潮濕封口袋浸潤；或者於觀察前將材料浸泡在水中，觀察前再取出置於擦手紙上晾乾，若材料無法於短時間內浸潤，則可滴加少量 70% 酒精，並可先觀察材料，待不定形 (amorphous) 之酒精完全揮發後再進行拍照。

(三) 影像擷取、分析以及特徵演化歷史重建

本節實驗之觀察主要仍以 SEM 操作時之臨場紀錄為主，但亦會利用該顯微鏡加裝之電荷耦合元件 (Charge-coupled Device, CCD) 於 100 倍及 500 倍下進行拍照，以提供事後比對或者未來可能需要之影像分析之用。此兩倍率為在該顯微鏡中普遍適合於觀察鳳尾蕨科表皮矽異形細胞 (spicular cell) 分佈以及單一異形細胞整體形態之倍率。

在本實驗中所觀察的多數鳳尾蕨科植物表皮若有明顯亮帶，且明顯與本章第一節所驗證之表皮矽異形細胞具有相似之形態與分布者直接視為矽異形細胞。唯

部分物種葉表會出現未曾觀察過之亮帶形式，此時會利用該材料先固定於 Karnovsky's 固定液之材料或者直接取下正在觀察之材料經正常 SEM 處理之流程進行 EDX 元素分析；或者當剩餘新鮮材料或標本數量足夠時，會以溼式灰化法 (wet oxidation) 溶解葉片組織，並利用 CVL 染色法確認是否有矽酸體產生 (詳見本章第二節)。部份材料非矽異形細胞之葉表皮細胞形態不易使用掃描式電子顯微鏡確認，在無法快速測試出合適的條件下則以預先備份之透明法材料輔助判斷。

本研究之研究結果在軟體 Mesquite Version 2.6. (Maddison and Maddison, 2009) 中，套用 Schuettpelz *et al.* (2007) 利用六十七種鳳尾蕨科植物之 *rbcL*、*atpB* 以及 *atpA* 三段質體基因所建構之親緣關係樹，利用最大減約法則重建特徵演化歷史，將各分類特徵則視為無次序性 (unordered) 的。



Table 5. Number of species sampled in each taxa in this study

Clade / Genus	(Genera) / Species sampled	(Genera) / Species in the world ^a	Taiwan (Genera) / Species sampled	(Genera) / Species in Taiwan ^b
Cryptogrammoids (CR clade) 珠蕨支	2 / 5	3 / 23	2 / 5	2 / 6
<i>Coniogramme</i> Fée 鳳丫蕨屬	3	20	3	4
<i>Cryptogramma</i> R. Brown 珠蕨屬	2	2	2	2
Ceratopteridoids (CE clade) 水蕨支	2 / 2	2 / 6	2	2 / 2
<i>Acrostichum</i> L. 鹵蕨屬	1	3	1	1
<i>Ceratopteris</i> Brongn. 水蕨屬	1	3	1	1
Pteridoids (PT clade) 鳳尾蕨支	6 / 35	18 / 540	4 / 32	4 / 36
<i>Actiniopteris</i> Link 孔雀鳳尾蕨屬	2	5	-	-
<i>Anogramma</i> Link 翠蕨屬	1	5	1	1
<i>Onychium</i> Kaulf. 金粉蕨屬	3	8	3	3
<i>Pityrogramma</i> Link 粉葉蕨屬	1	16	1	1
<i>Pteris</i> L. 鳳尾蕨屬	27	250	27	31
<i>Taenitis</i> Willd. ex Spreng. 竹葉蕨屬	1	15	-	-
Cheilanthoids (CH clade) 碎米蕨支	5 / 13	9 / 240	5 / 10	5 / 13
<i>Aleuritopteris</i> Fée 粉背蕨屬			6	
<i>Cheilanthes</i> Swartz 碎米蕨屬	8	150	-	9
<i>Cheilanthes viridis</i> (Forssk.) Prantl			-	
<i>Mildella</i> Trevisan 擬旱蕨屬			1	1
<i>Doryopteris</i> J. Smith 黑心蕨屬	2	25	1	1
<i>Doryopteris ludens</i> (Wall. ex Hook.) J. Smith 戟葉黑心蕨			-	-
<i>Paragymnopteris</i> K. H. Shing 金毛裸蕨屬	1	6 ^c	1	1
<i>Parahemionitis</i> Panigrahi 澤瀉蕨屬	1	7 ^d	1	1
<i>Pellaea</i> Link 旱蕨屬	1	35	-	-
Adiantoids (AD clade) 鐵線蕨支	4 / 27	7 / 290	4 / 24	4 / 26
<i>Adiantum</i> L. 鐵線蕨屬	19	150	16	16
<i>Anthrophyum</i> Kaulf. 車前蕨屬	3	50	3	4
<i>Haplopteris</i> C. Presl 書帶蕨屬	4	80	4	4
<i>Vaginularia</i> Fée 一條線蕨屬	1	7 ^e	1	2
Total 總計	19 / 82	39 / 1100	17 / 73	17 / 83

^a *Sensu* Kramer's (1990b) classification system. ^b Mainly *Sensu* Huang's (2003) classification system. ^c The species number is the sum of *Gymnopteris* and *Paragymnopteris* (genus *Paraceterach* in Kramer's (1990b) system, but excluding the species *Parahemionitis arifolia*). ^d The species number is comprised of genus *Hemionitis* and species *Parahemionitis arifolia*. ^e The species number is the sum of *Monogramma* and *Vaginularia*

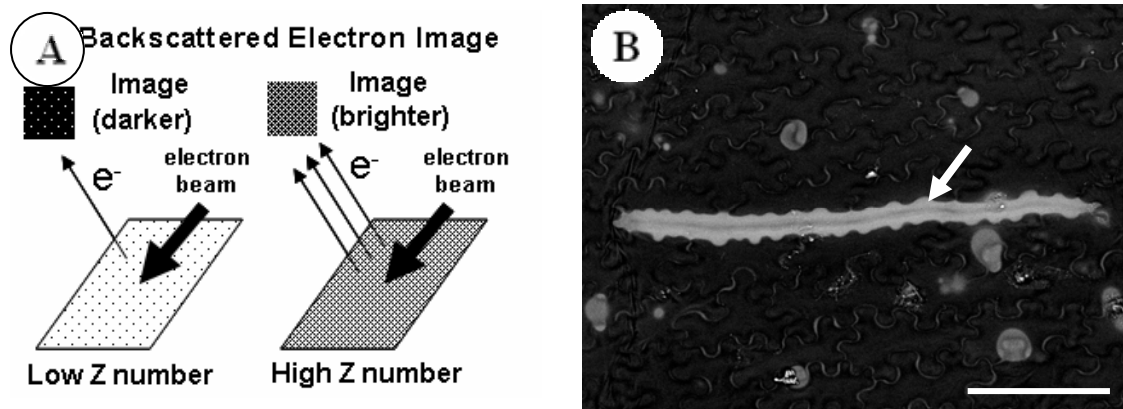


Figure 2. Schema of theoretical bases of detecting spicular cells with backscattered electron image (BEI). **(A)** Backscattered electrons (BSE) are high-energy electrons which were reflected from specimen through elastic scattering interactions with specimen atoms. Specimen with higher average atomic number (Z number) reflects more electrons than specimen with low Z number. The detector receives more BSE signals when observing a higher Z number material, as a result, shows a brighter backscattered electron image (BEI). **(B)** BEI of leaf epidermis of *P. grevilleana*. The brighter region (pointed by white arrow) is an interveneal spicular cell, which was confirmed to have mass silica deposit in this study.

Post-cooling method for small sample

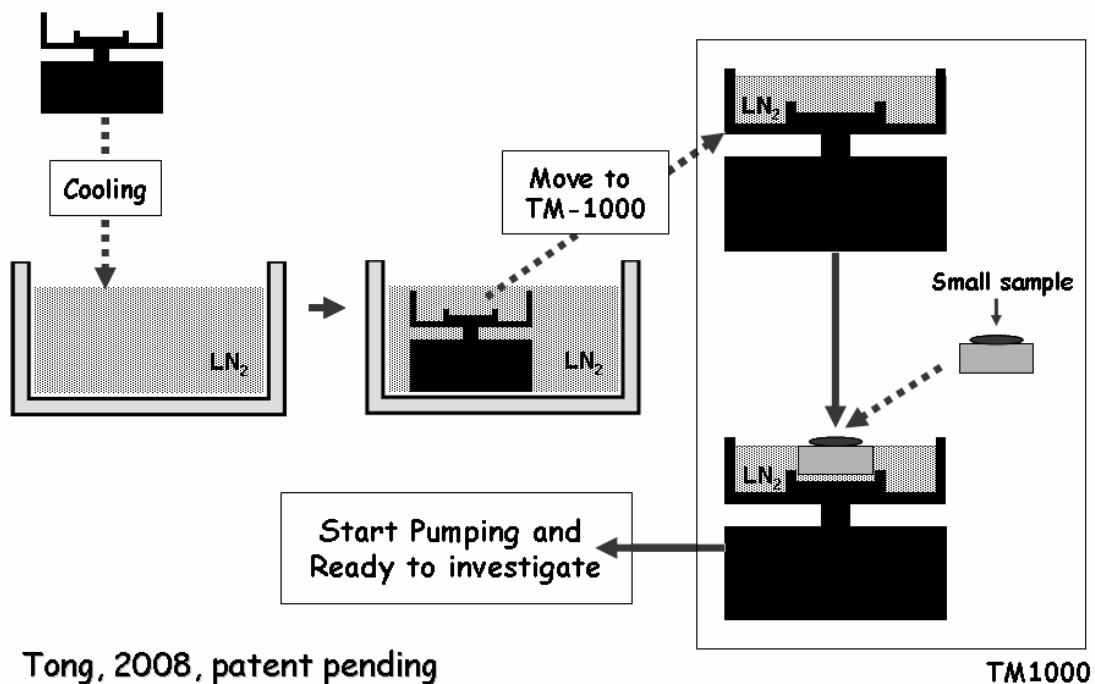


Figure 3. Schema of post-cooling method for small sample. A pre-cryogenic electron microscope specimen holder was pre-cooling in liquid nitrogen. After cooling, transfer the specimen holder into the specimen chamber with a cup of liquid nitrogen and put sample on it. The specimen holder can temporarily maintain the sample in freezing status when observation. (Original figure provided by Mr. Tong)

叁、結果

第一節、鳳尾蕨科假脈與矽異形細胞形態、構造觀察及成分分析

(一) 光學顯微鏡下之鳳尾蕨科假脈

利用放大鏡或者解剖顯微鏡即可觀察到鳳尾蕨科之假脈 (Figures 4A-D)，在烘乾之植物標本上鳳尾蕨科的假脈會明顯隆起，更為容易觀察。於本論文所調查的物種中，具有假脈的物種於孢子葉 (fertile fronds) 及營養葉 (sterile fronds) 之上下表面皆可發現假脈，為散佈於游離的側脈之間，略呈波浪狀之長線形構造，且長軸多與側脈平行。於鳳尾蕨屬 (*Pteris*) 中單一假脈分叉或與相鄰假脈相接之狀況偶見，但鐵線蕨屬 (*Adiantum*) 與書帶蕨類群 (vittarioids) 則否。於解剖顯微鏡下假脈略呈暗色，但於適當光線角度下可反光；置於穿透光下則可透光 (Figure 4E)；部分種類之假脈置於不同偏光條件下則會呈現不同的顏色 (Figure 4F)，可見其具有偏光之特性。

(二) 假脈之解剖構造

利用表皮印模法 (epidermis impression) (Figure 5A) 可知假脈常由單一之長形矽異形細胞 (spicular cell, SC) 所構成，但矽異形細胞之形態與葉脈上的長形表皮細胞常難以區分。利用透明法 (clearing method) (Figure 5B) 則可知矽異形細胞具有極厚但可透光的細胞壁，僅剩下一條窄線形的細胞腔 (cell lumen)；在細胞邊緣則具有突起之紋飾 (ornamentations)。埋蠟切片的結果則顯示矽異形細胞為略微下陷之表皮異形細胞 (Figures 5C-D)，但其附近之組織有時會些微隆起；矽異形細胞下葉肉的部份則與一般葉肉組織無明顯分化。同時在葉脈上也可發現脈上矽異形細胞 (veinal spicular cells, VSC) (Figures 5E-F)，其解剖構造與脈間矽異形細胞相似，具有極度加厚的細胞壁、狹小的細胞腔、具有偏光特型 (Figures 5D, 5F)、且細胞為長圓柱形。

(三) 矽異形細胞之偏光特性

利用不同的顯微鏡技術包含明視野 (bright field) (Figure 6A)、相位差 (phase contrast) (Figure 6B)、暗視野 (dark field) (Figure 6C)、偏光 (polarization) (Figure

6D-F) 以及相位差干涉映襯 (DIC) (Figures 6G-I) 可得到不同的光學顯微鏡影像，其中，在偏光條件下能夠達到矽異形細胞與一般葉肉細胞最好的對比效果。矽異形細胞呈現明顯的偏光特性，顯示其內部具有晶格排列之結構；以翅柄鳳尾蕨 (*Pteris grevilleana*) 為例，於 30°、60°、90° 之半偏光角度下，矽異形細胞分別呈現褐色、藍色以及白色 (Figures 6D-F)，此為鳳尾蕨屬之矽異形細胞一穩定的特徵。同時，該方法亦可用於鑑定鳳尾蕨屬之脈上矽異形細胞。然而當所觀察的材料太厚時，矽異形細胞與一般葉肉細胞無法得到好的對比 (Figure 6J) 且二氧化矽的聚合物本身為不定形的 (amorphous)，因此並非所有分類群的矽異形細胞均具有偏光特性 (Figure 6K)。

(四) 矽異形細胞之形態及分布

背向散射電子 (backscattered electron) 訊號之強弱與所觀察材料之平均原子量 (Z number) 相關，而於掃描式電子顯微鏡下所觀察到特別長形之表皮細胞 (矽異形細胞) 皆與亮帶吻合，可知鳳尾蕨之脈間矽異形細胞之平均原子量均顯著大於一般的表皮細胞。因此利用偵測背向散射電子的掃描式電子顯微鏡可以清楚觀察矽異形細胞之形態及分布。以翅柄鳳尾蕨為例，其矽異形細胞大致均勻的散佈在葉之近軸面 (adaxial) 與遠軸面 (abaxial) 上 (Figures 7A-F)，但未見於小羽軸 (costae, Ct)、小羽片中軸 (costules, Co) 以及假孢膜 (false indusia) 上；矽異形細胞之長軸方向多與游離之側脈平行，但偶見平行於葉緣 (leaf margin) 者分布於葉緣或亞葉緣 (submargin)。上述之矽異形細胞形態與分布形式適用於目前有觀察且具有假脈之鳳尾蕨屬植物，唯矽異形細胞不一定會均勻散佈於側脈與側脈間之表皮細胞上，而常集中於側脈周圍。

同時，利用偵測背向散射電子的掃描式電子顯微鏡觀察矽異形細胞之方法經略微修改，可免除大部分的前處理程序，而置於桌上型掃描式電子顯微鏡內直接進行觀察，且適用於目前所有觀察的鳳尾蕨科植物中。以觀察新鮮的植物材料為例，後冷卻法可暫時免除皺摺、裂痕、電荷累積等問題 (Figures 8A-B)；觀察蠟葉標本時，酒精浸潤處理配合後冷卻法可解決電荷累積 (Figures 8C-D)；觀察表皮蠟質厚的物種時，短暫的二甲苯 (xylene) 或氯仿 (chloroform) 處理可去除多數的表皮蠟質 (Figures 8E-F)。

(五) 能量色散 X 光光譜儀 (EDX) 元素分析

而利用 EDX 偵測鳳尾蕨屬、鐵線蕨屬以及書帶蕨類群之矽異形細胞上單點元素組成時，可知其主要成分均為矽元素 (Figure 9)。另一方面，比對 SEM 觀察時的二次電子影像 (Figure 10 左排) 與 EDX 所擷取矽元素的信號可知不同植物類群的矽元素會分布在葉面上不同的位置 (Figure 10 中排)，例如翅柄鳳尾蕨 (*Pteris grevilleana*) (Figures 10A-C) 與鳳尾蕨 (*Pteris multifida*) (Figures 10D-F) 之矽元素集中於脈上矽異形細胞與脈間矽異形細胞內；石長生 (*Adiantum monochlamys*) (Figures 10G-I) 之矽元素則除了脈上矽異形細胞外亦存在一般表皮細胞之垂周壁 (anticlinal wall) 上；而連孢一條線蕨 (*Vaginularia paradoxa*) (Figures 10J-L) 與姬書帶蕨 (*Haplopteris anguste-elongata*) (Figures 10M-O) 之矽元素則集中於脈間矽異形細胞內。而上述之分布模式皆與背向散射電子影像 (BEI) 所得之結果相符 (Figure 10, 右排)。

而比較翅柄鳳尾蕨矽異形細胞與一般葉表皮細胞之相對矽含量 (以鈣、鈉、磷之含量為參考值) (Figure 11)，可見矽異形細胞之相對矽含量顯著高於一般葉表皮細胞 ($p < 0.05$)。而直接分析利用濕式灰化法 (wet oxidation or wet ashing) 所得之矽酸體則可知其主要元素成分為矽與氧 (Figure 12) (氧之峰值較低是源於 EDX 偵測法本身之限制)。

(六) 矽酸體萃取與組織化學染色

利用硝酸與過氯酸鉀所進行之濕式灰化法可溶去植物有機之成分而取得內含之矽酸體 (silica bodies)。利用該法處理翅柄鳳尾蕨之葉片可得到外形與長寬均與矽異形細胞相似之矽酸體 (Figures 13, 14A-D)，而該細酸體所具有之偏光特性亦與矽異形細胞相同，以翅柄鳳尾蕨為例，於 30° 、 60° 、 90° 之半偏光角度下，矽異形細胞分別呈現褐色、藍色以及白色 (Figures 13A-D)，其中褐色會呈現在靠近細胞腔的位置，而藍色則呈現在加厚的細胞壁上。不過，若酸洗的時間過久則該偏光特性會消失。而利用 DIC 顯微鏡則可觀察到細酸體之擬 3D 構造 (Figure 14A)。而使用三種對於矽醇基 (silanol group, SiOH) 具有專一性的染劑 SAC (Figure 14B)、CVL (Figure 14C) 以及 MR (Figure 14D) 進行染色皆可明顯上色。其中 SAC 對於翅柄鳳尾蕨之矽酸體之染色能力較弱，常無法均勻沉澱於整個矽酸體表面，且較容易堆積於其斜紋狀之裂痕上，這可能是由於翅柄鳳尾蕨矽酸體表面緊密排

列之二氧化矽無法讓 SAC 順利的通透，使得 SAC 無法與內部之矽醇基進行反應。而 CVL 以及 MR 則可清楚染色且不會在使用苯或二甲苯洗滌時退染。同時，已知具矽異形細胞之物種如大葉鐵線蕨 (*Adiantum macrophyllum*) (Figures 14E-F) 之矽異形細胞或鐵線蕨 (*Adiantum capillus-veneris*) (Figures 15C-D)、與姬書帶蕨 (*Haplopteris anguste-elongata*) (Figures 15E-F) 之矽酸體時亦可以 CVL 染色。因此，翅柄鳳尾蕨之矽異形細胞符合鐵線蕨屬或者書帶蕨類群的矽異形細胞之定義。

不同分類群的矽酸體形態亦有所不同：鳳尾蕨屬之矽異形細胞 (Figures 15A-B) 常具鈍鋸齒緣 (crenate)，但兩相鄰鋸齒之間距常不固定，而鋸齒突起的高度亦常參差不齊，且該屬之矽酸體常可見到分叉。另外該屬之矽酸體常可見斜紋狀之裂痕，該特徵於本實驗有觀察矽酸體之種類中僅可見於鳳尾蕨屬以及金粉蕨屬 (*Onychium*)；鐵線蕨屬之脈上矽異形細胞 (Figures 15C-D) 亦為鈍鋸齒或城堡形邊緣 (castellate)，並常與相鄰表皮細胞外側之矽化平周壁 (periclinal wall) 癒合為一整片，並常可見與葉脈相同之二叉分支；書帶蕨類群之矽異形細胞 (Figures 15E-F) 則常具較筆直之中軸，不分叉，且具固定之邊緣紋飾，而紋飾之形態則因屬或者屬下分類群而異。上述三大類群之矽酸體皆具有腹背性，兩平周壁有一面為光滑而另一面則常凹陷，甚至形成明顯之空腔 (類似於在透明法材料中觀察到的細胞腔)，而兩側之垂周壁則為波浪狀，並依種類不同形成不同之邊緣紋飾。依據 ICPN 1.0 (International Code for Phytolith Nomenclature 1.0) (Madella *et al.*, 2005) 之分類，鳳尾蕨科之矽異形細胞矽酸體多可歸類為長形的 (elongate) 波狀梯形 (trapeziform sinuate)、鈍齒狀狀梯形 (trapeziform crenate) 或者梯形 (trapeziform)。

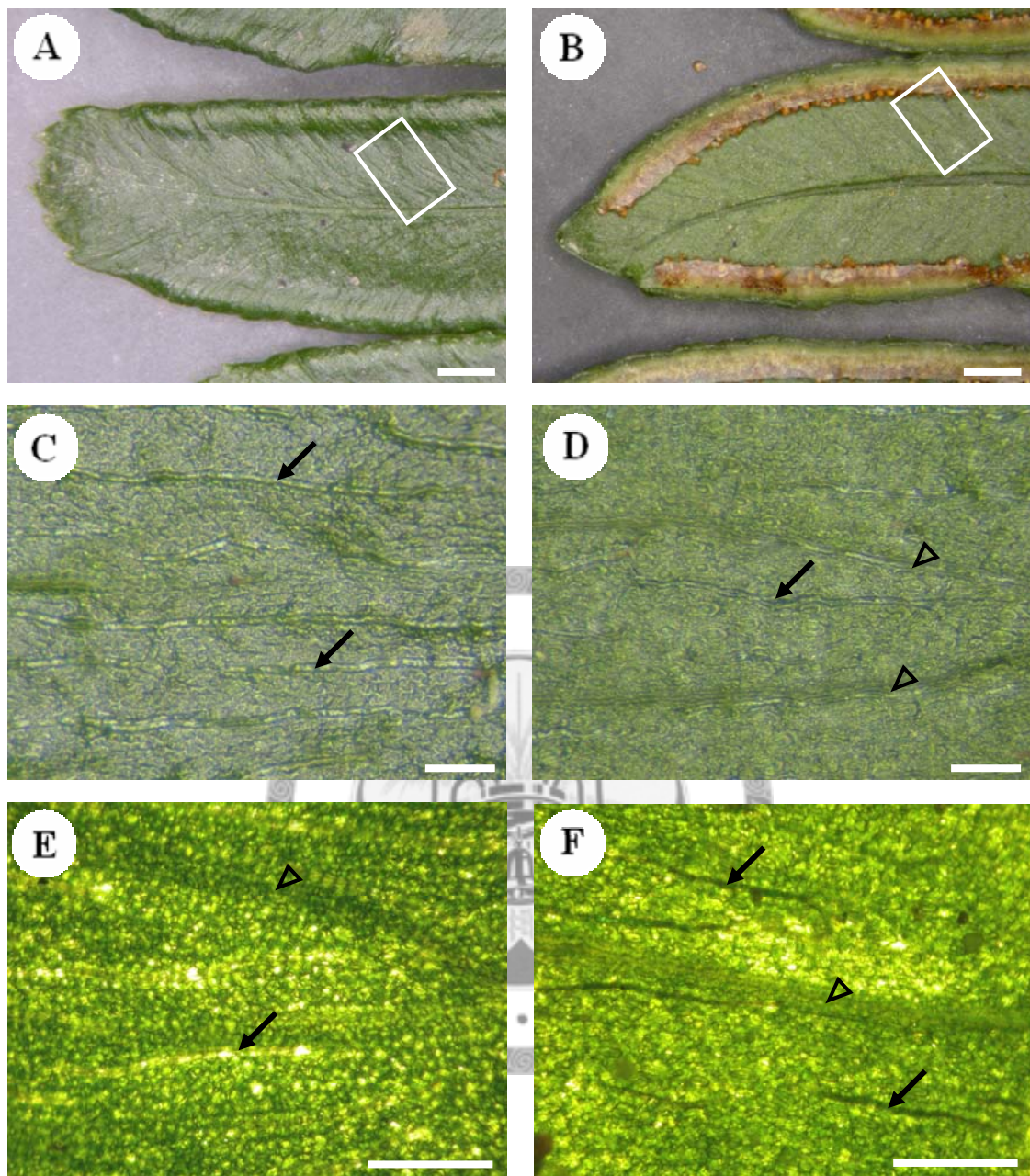


Figure 4. Light microscopic image of false vein of *Pteris grevilleana*. Photos on the left column are the upper epidermal views; on the right column are the lower epidermal views. **(A-D)** False veins under stereomicroscope. They are undulated long lines scattered at interveinal region of both upper and lower epidermis; dark green or dark brown (herbarium specimen) in color and shining under light sources in some specific angles. **(A, B)** Bars = 1 mm; **(C, D)** Bars = 200 μm . **(E-F)** False veins under compound light microscope. They are light penetrable and show different color under different partial polarization conditions, which helps to distinguish the false veins from the ordinary laminar tissues. Bars = 100 μm . Arrows (\rightarrow) indicate false veins and empty arrow heads (∇) indicate true veins.

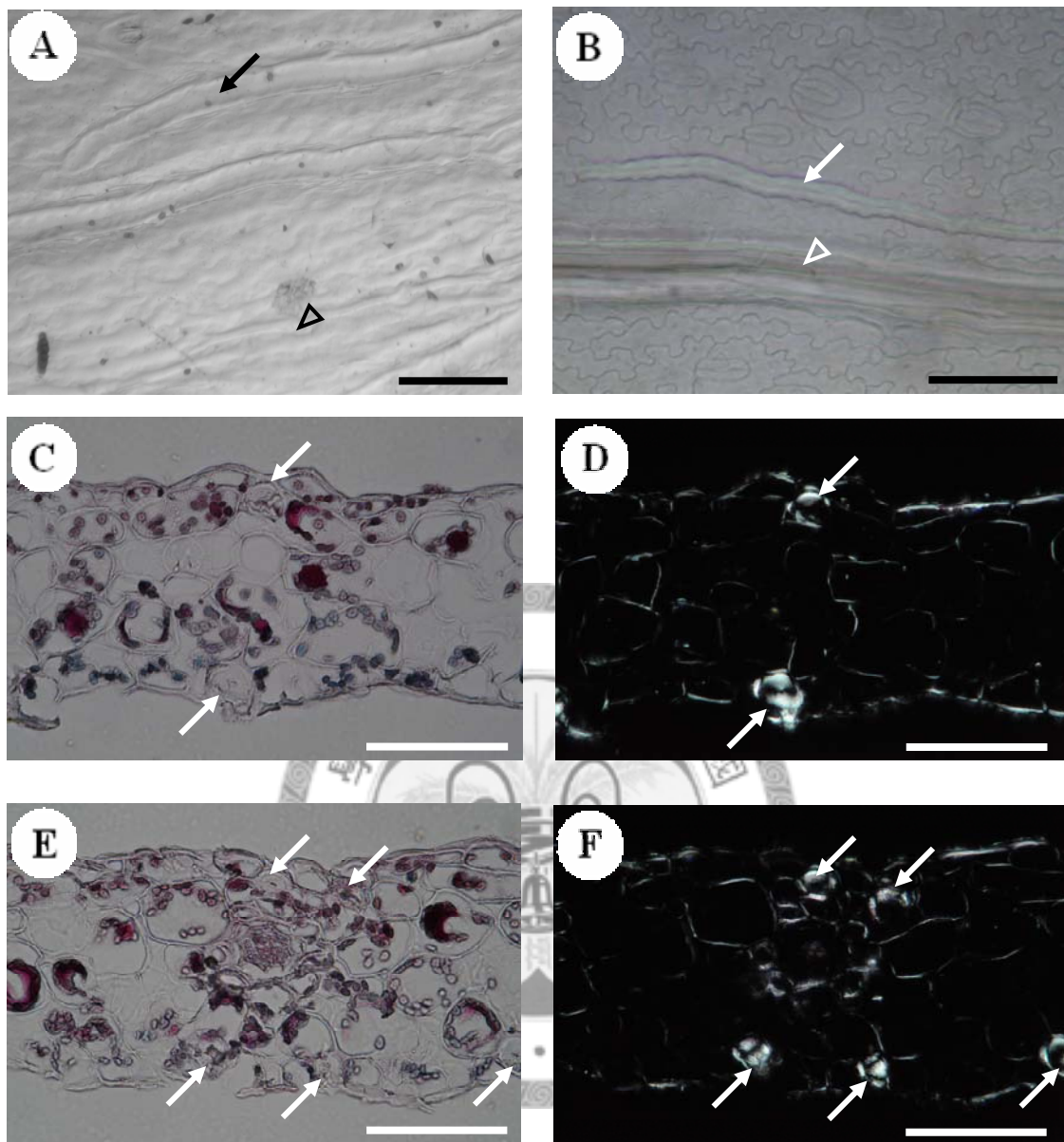


Figure 5. Anatomical structure of false vein of *Pteris grevilleana* – results form epidermis impression, clearing, and paraffin section. **(A)** Replica of frond epidermis. Both of the veins and false veins have long epidermal cells. Bar = 50 μm . **(B)** Interveinal spicular cell (ISC) in cleared frond. The ISC is significant longer than ordinary epidermal cells, they have thick and hyaline wall and only a very narrow line-like of cell lumen remained. Bar = 100 μm . **(C-F)** Paraffin sections of **(C, D)** interveinal region and **(E, F)** veinal region of lamina. Position of spicular cells are checked under polarization condition in figs **D** and **F**. Spicular cells can be found in both veinal epidermis (the veinal spicular cell, VSCs) and interveinal epidermis (the ISCs), but the mesophyll under ISC do not differentiated form surrounding mesophyll. Bars = 100 μm . The arrows (\rightarrow) indicate spicular cells and the arrow heads (∇) indicate true veins.

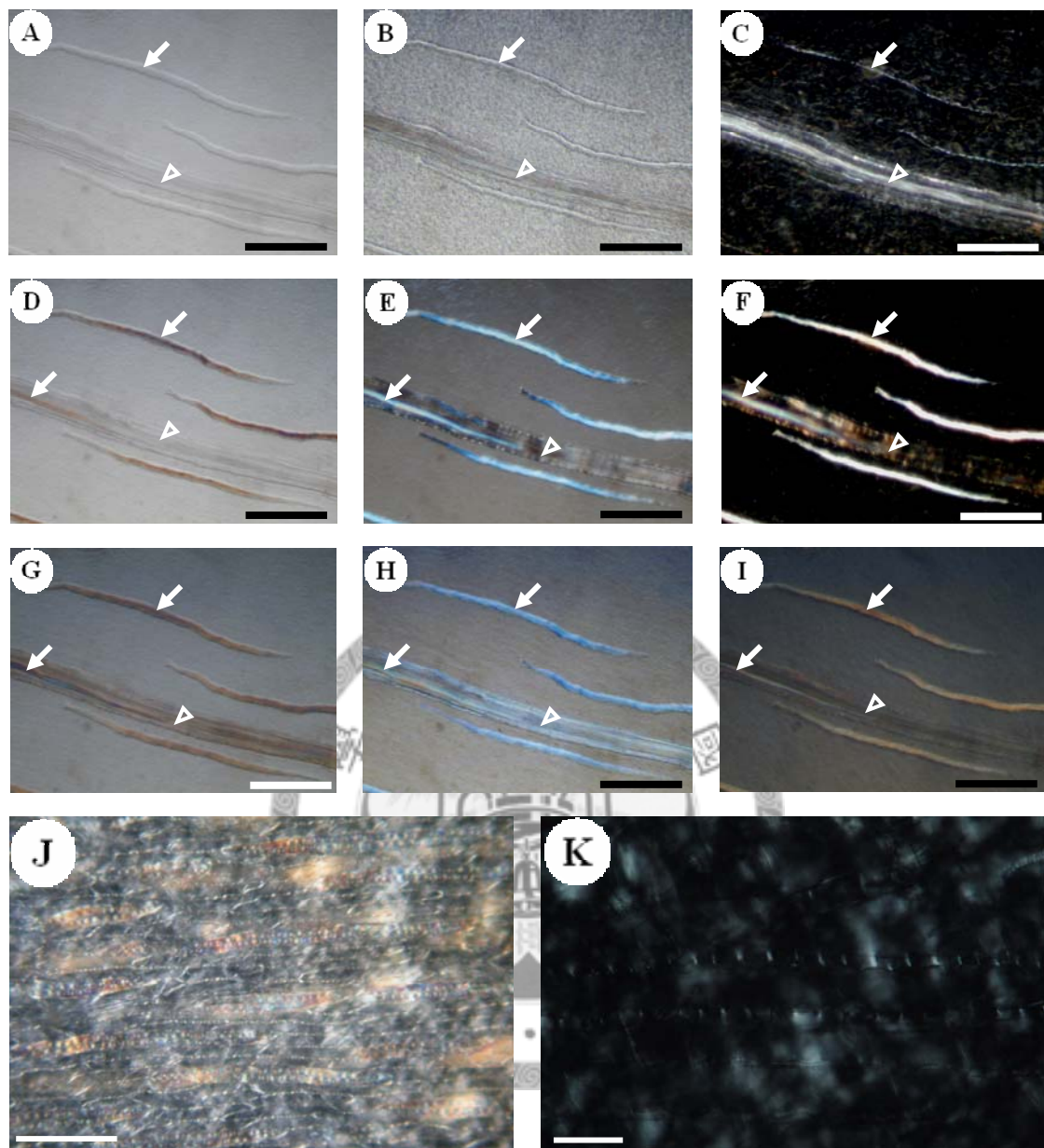


Figure 6. Light microscopic image of spicular cells of under different light conditions. **(A-I)** *Pteris grevilleana*. Bars = 100 μm . **(A)** Bright field. **(B)** Phase contrast. **(C)** Dark field. **(D-F)** Polarization. The spicular cells have unique polarization properties, they shows brown, blue, and white color at 30°, 60°, and 90° polarizing condition respectively. The veinal spicular cells (VSC) can be observed with this method. **(G-I)** DIC. **(J-K)** *Haplopteris anguste-elongata*. In some cases, spicular cells can not be detect under polarization condition. Bars = 50 μm . **(J)** The laminar is too thick. **(K)** The amorphous silica did not form crystalline structure. The arrows (\rightarrow) indicate the spicular cells and the arrow heads (∇) indicate the true veins.

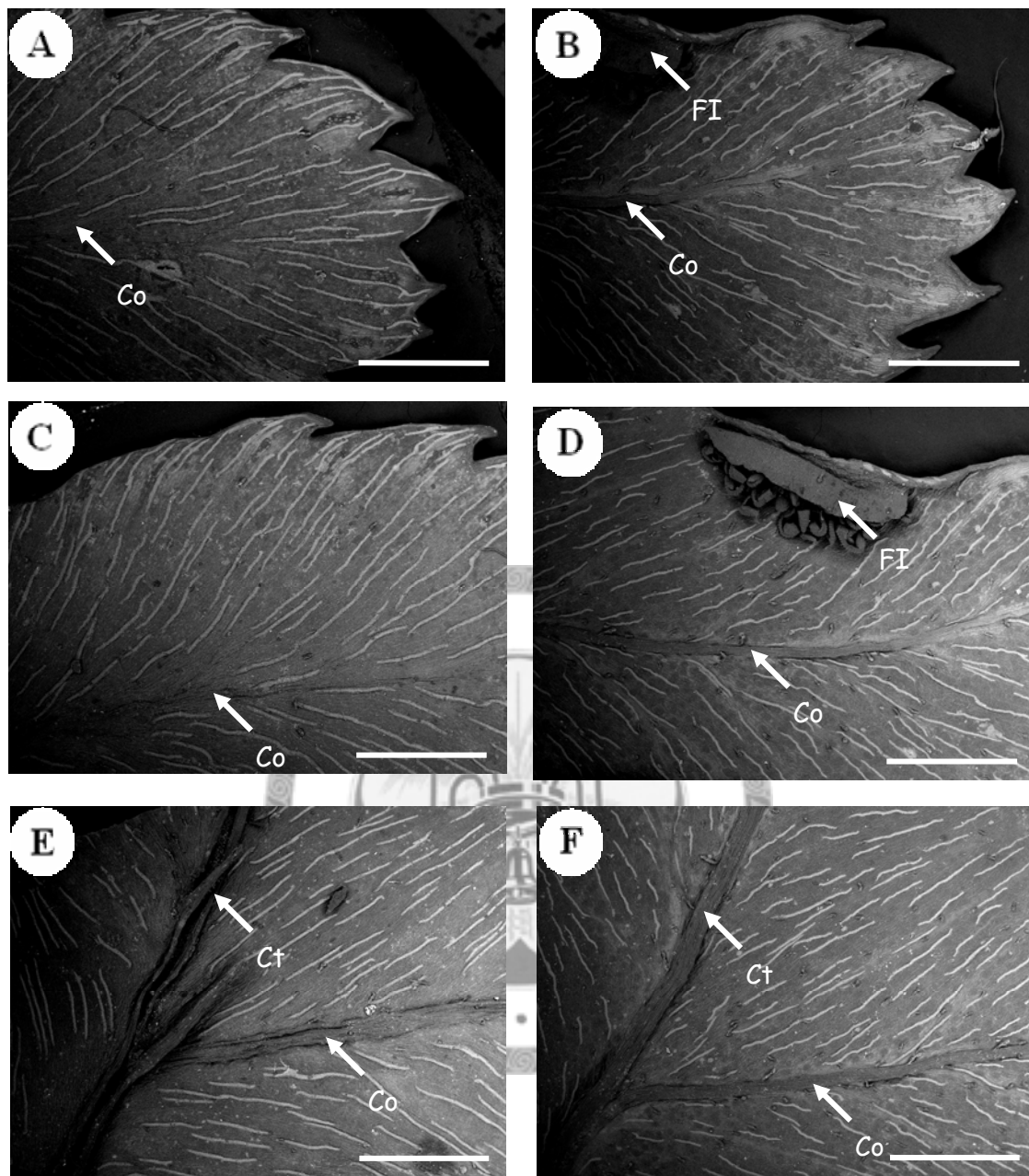


Figure 7. Distribution of spicular cells on lamina of *Pteris grevilleana* – results form backscattered electron image (BEI). Photos on the left column are the upper epidermal views; on the right column are the lower epidermal views. The spicular cells widely dispersed on the leaf epidermis except the costa and costule regions and the false indusia. They often run parallel with the free lateral veins or sometimes parallel to the leaf margin when present at the marginal or submarginal regions. Arrow (→): spicular cells; Ct: Costa; Co: Costule; FI: False indusium. Bars = 1mm.

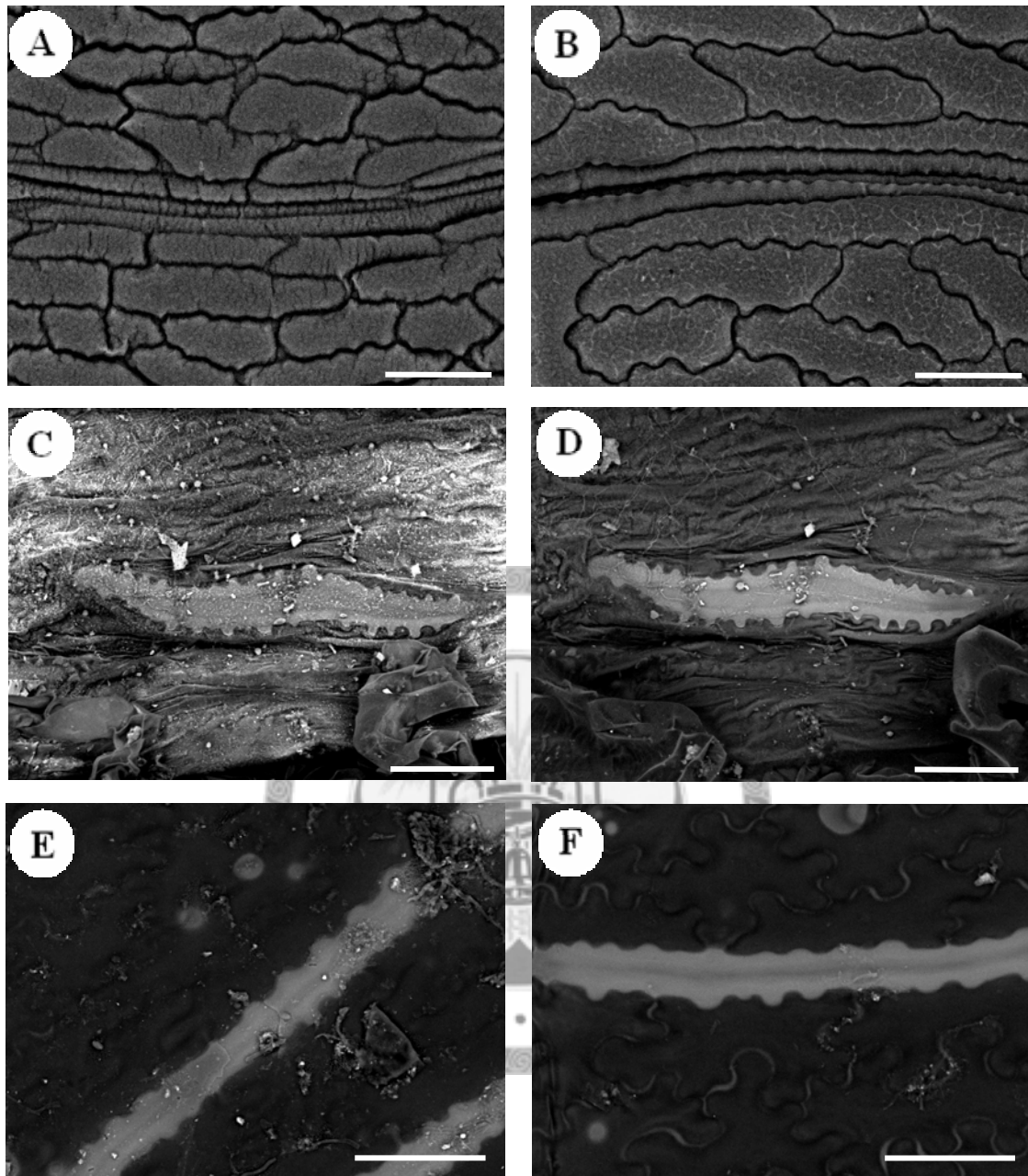


Figure 8. Observing spicular cells on fresh material, herbarium specimen, and samples with thick epicuticular wax under tabletop SEM. **(A-B)** *Adiantum capillus-veneris*. Bars = 100 µm. **(A)** Fresh material shrinkage when directly observed with a tabletop SEM. **(B)** The post-cooling method can prevent shrinkage temperately. **(C-D)** *Vaginularia paradoxa*. Bars = 50 µm **(C)** Herbarium specimen often charged when directly observed with a tabletop SEM. **(D)** Pre-hydrated the sample with 70% Ethanol prevents sample charging. **(E-F)** *Pteris cadieri*. Bars = 50 µm. **(E)** Sample with thick epicuticular wax interfering the observation of outline of epidermal cells. **(F)** Briefly treated the sample with chloroform prevents the interference of epicuticular wax.

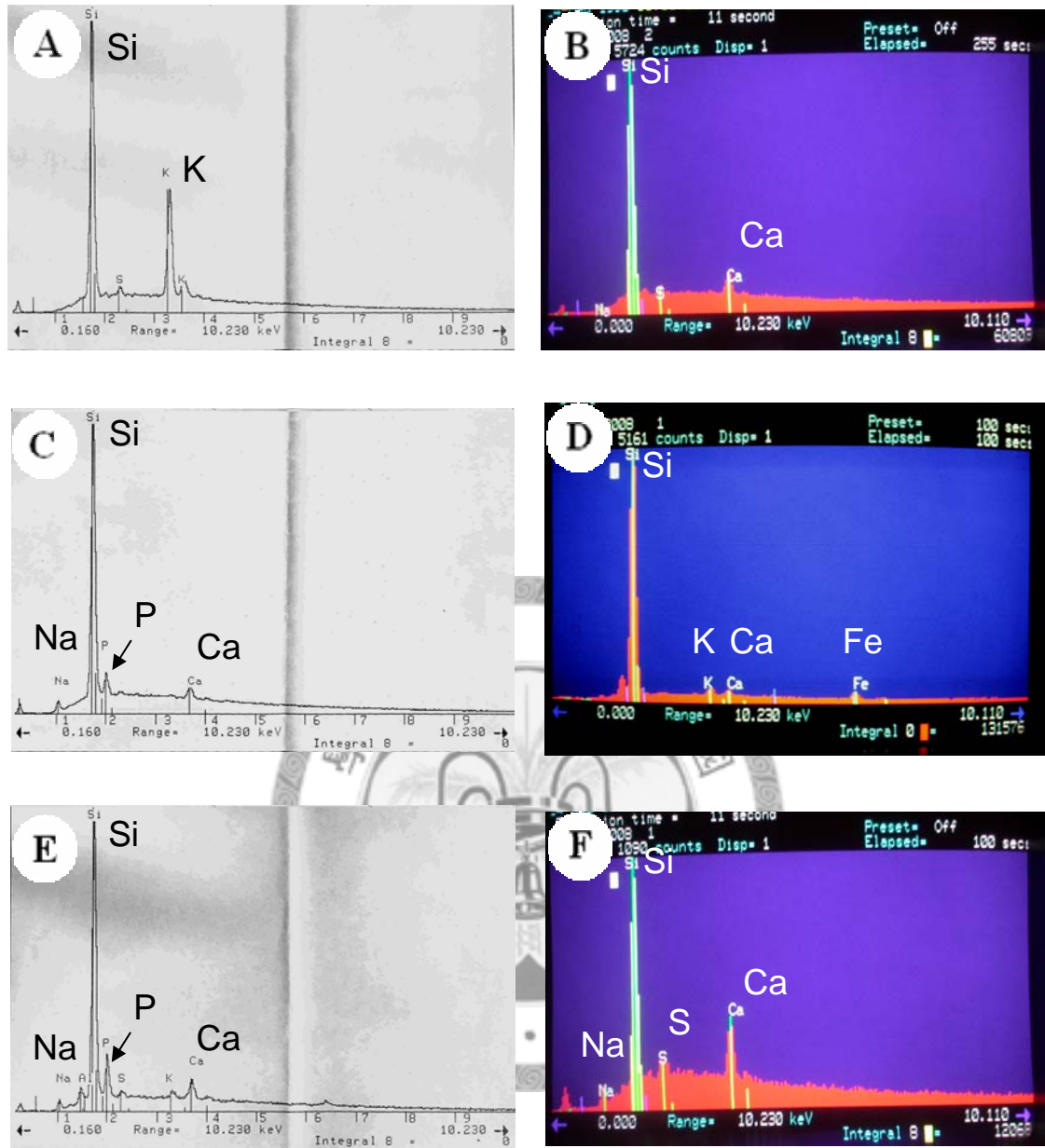


Figure 9. EDX element analysis of spicular cells in six Pteridaceae species. Silicon is the most dominant element in all of these species. (A) *Pteris grevilleana*. (B) *Pteris multifida*. (C) *Adiantum monochlamys*. (D) *Adiantum caudatum*. (E) *Haplopteris anguste-elongata*. (F) *Vaginularia paradoxa*.

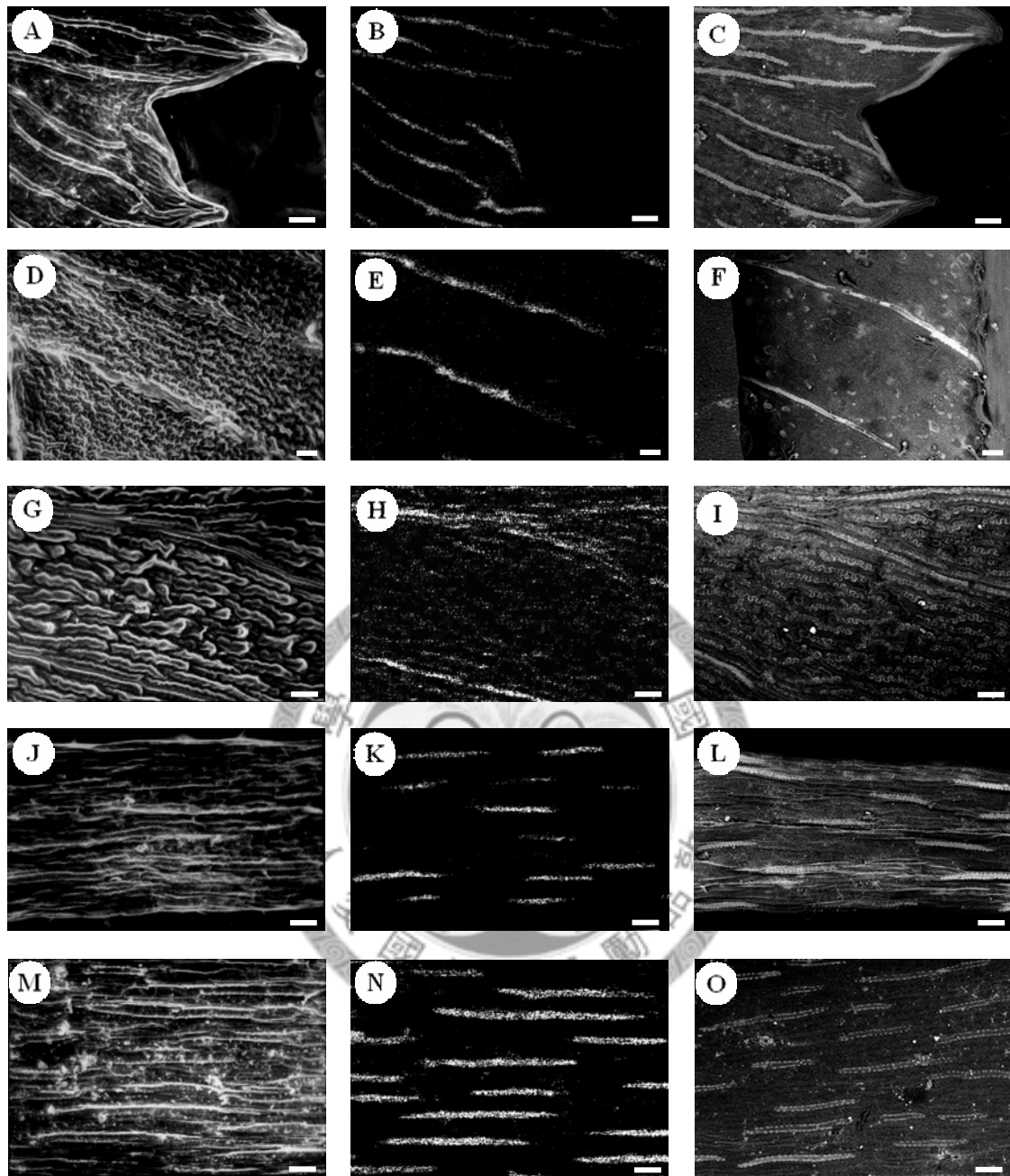


Figure 10. Epidermal EDX silicon mapping image of five Pteridaceae species. The left column is the secondary electron image; the middle column is the EDX silicon mapping image; and the right column is the backscattered electron image (BEI). All the images in the same line were shot on the same sample; the secondary electron images and EDX silicon mapping images were shot on the same position but the backscattered electron images might not. The silicon distribution is highly corresponding to the distribution of spicular cells in all of the species. **(A-C)** *Pteris grevilleana*, both of the veinal spicular cells (VSC) and interveinal speicular cells (ISC) present. **(D-F)** *Pteris multifida*, only VSC present in this figure, the ISC of this species is rarely found. **(G-I)** *Adiantum monochlamys*, except the VSC, silica also deposit in anticlinal wall of ordinary epidermal cells, the BEI presents the phenomenon as well. **(J-L)** *Vaginularia paradoxa*, spicular cells often aggregated at cell margin and midrib. **(M-O)** *Haplopteris anguste-elongata*, spicular cells scattered in epidermis. Bars = 50 μm .

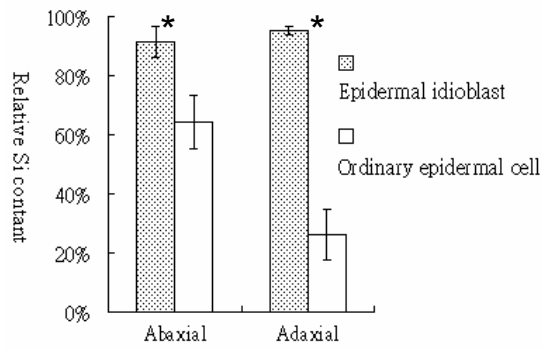


Figure 11. Comparison of relative silica content of spicular cells and ordinary epidermal cells of *Pteris grevilleana*. No matter at upper (adaxial) or lower (abaxial) side of lamina, the relative silicon content in spicular cells were significant higher than the ordinary epidermal cells ($p < 0.05$, $n=3$).

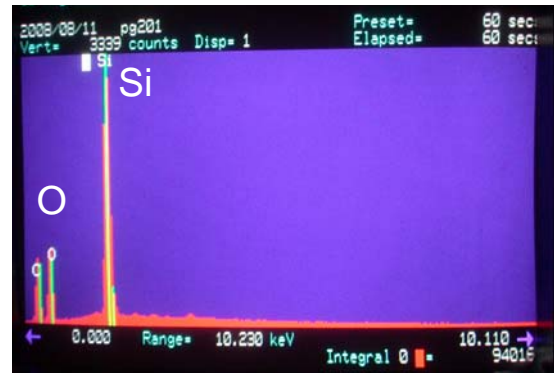


Figure 12. EDX element analysis of silica body of *Pteris grevilleana*. Silicon and oxygen are the two most abundant elements in the extracted silica body of *P. grevilleana*.

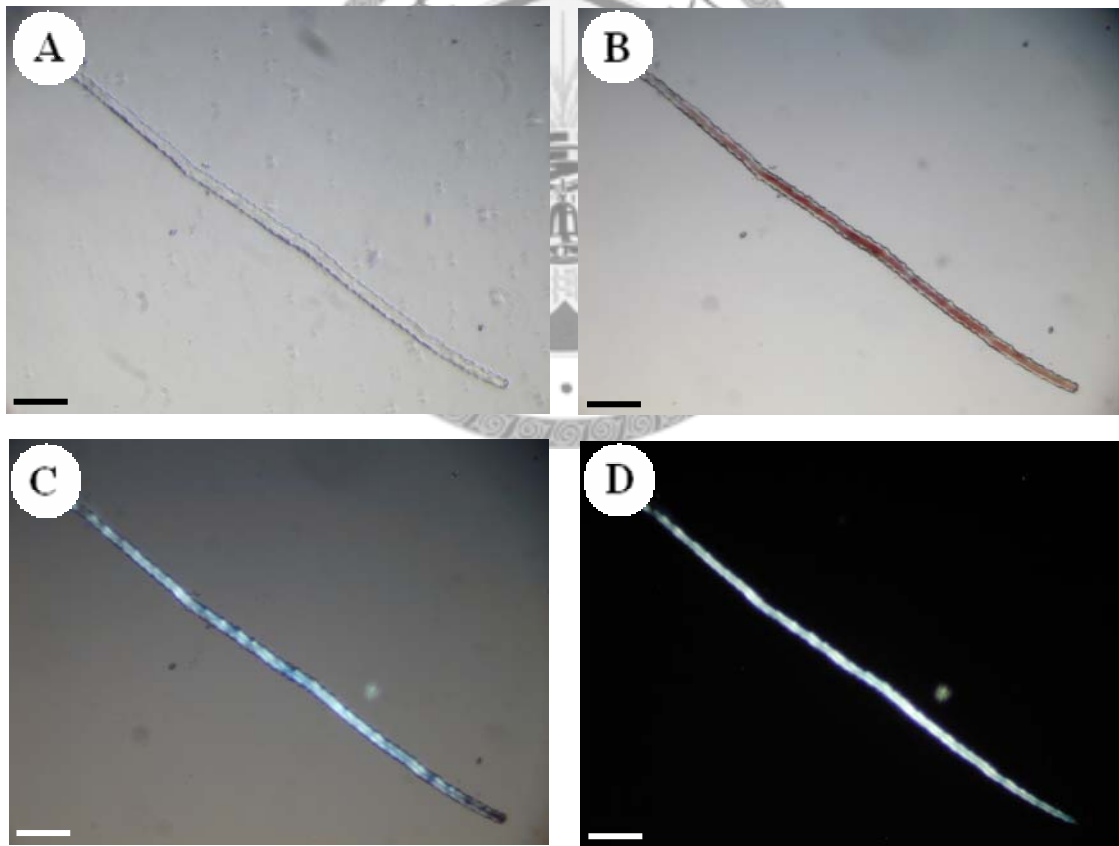


Figure 13. Light microscopic image of silica bodies of *Pteris grevilleana* under different polarization conditions. (A-D) The spicular-cell-like silica bodies extract from the lamina of *P. grevilleana* having similar polarization property compared with the spicular cells, which shows brown, blue, and white color at (B) 30°, (C) 60°, and (D) 90° polarizing condition respectively. Bars = 50 μ m.

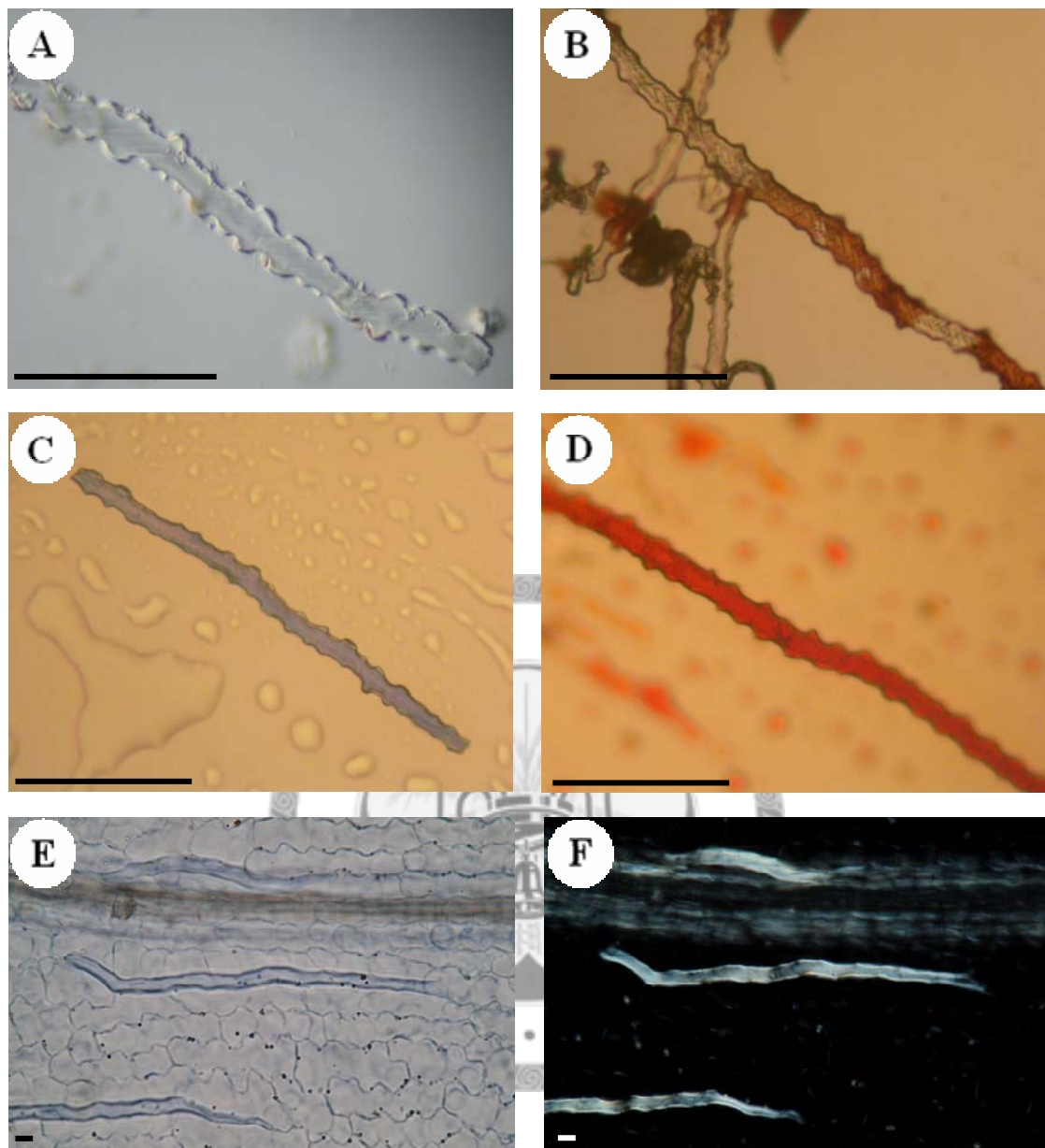


Figure 14. Histochemical staining of silica bodies of *Pteris grevilleana* and spicular cells of *Adiantum macrophyllum*. (A-D) *P. grevilleana*. Bars = 50 μ m. (A) Silica body under DIC condition. (B-D) Silica bodies stained with silanol group (SiOH-) specific dyes (B) SAC, (C) CVL, and (D) MR. (E-F) *Adiantum macrophyllum*. Bars = 50 μ m (E) Spicular cells stained with CVL. (F) Spicular cells under polarizing condition.

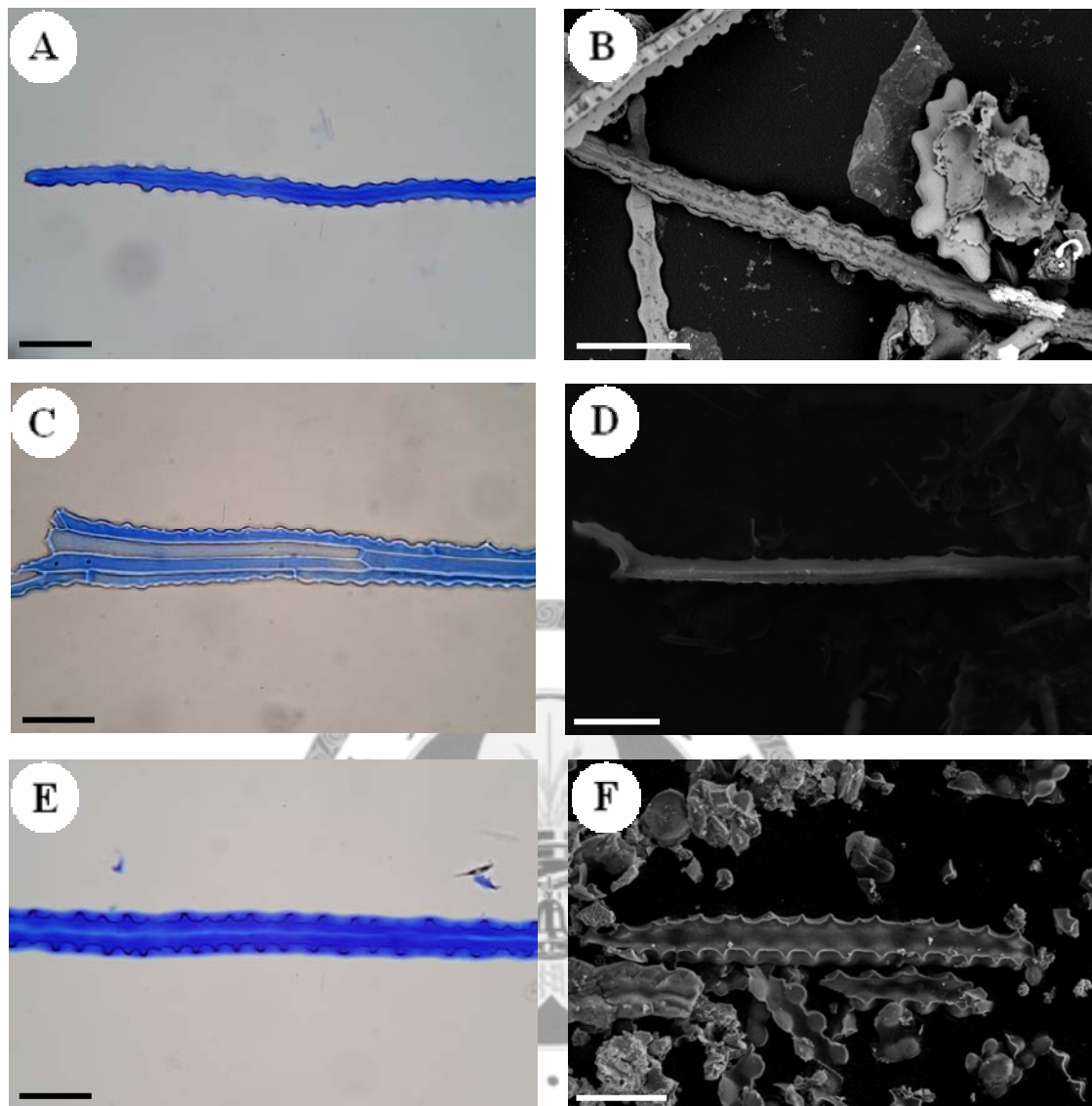


Figure 15. Histochemical staining and SEM image of silica bodies of three Pteridaceae species. The left column shows the spicular-cell-like silica bodies could be stained with silanol group (SiOH-) specific dye CVL. The right column shows the SEM image of them. **(A-B)** *Pteris grevilleana*. **(C-D)** *Adiantum capillus-veneris*. **(E-F)** *Haplopteris anguste-elongata*. Bars = 50 μ m.

第二節、鳳尾蕨科內各類群二氧化矽堆積形式與表皮特徵之觀察及比較

在本節中利用於桌上型掃描式電子顯微鏡觀察 19 屬共 82 種鳳尾蕨科植物，希望能夠瞭解鳳尾蕨科各類群中矽異形細胞與矽細胞 (silica cells) 存在與否及在葉面上之分布與形態。而由於所有觀察到之矽異形細胞均有大量二氧化矽填充，因此在內文中將此二特徵合併討論。本節中內容分為兩大段，於第一段中先定義本節觀察鳳尾蕨科植物葉表皮細胞時所使用之特徵，並整理具該項特徵的分類群以及相關聯之表皮特徵；而於第二段中則分述各分類群表皮細胞具有之主要形態特徵。

於定義矽異形細胞時，同時牽涉到一般表皮細胞、脈上表皮細胞以及矽細胞之形態，因此本段中將針對這三者分別討論。另一方面，由於部份類群之一般表皮細胞與脈上表皮細胞不具明顯分化，而此時會參考於解剖顯微鏡下觀察到之葉脈分布形式，配合毛被物、氣孔或孢子囊群位置協助判斷。

所有種類的掃描式電子顯微鏡影像整理於 Appendix 5 之中。

(一) 表皮二氧化矽堆積形式 (Tables 6, 7; Figures 16, 17; Appendix 3)

在鳳尾蕨科中，許多的物種皆可觀察到將二氧化矽堆積於外側之平周壁或者氣孔上之現象，然而在觀察中也發現該現象並非穩定之特徵，而可能與不同植株之生活環境或癒傷組織形成有關。不過若觀察到二氧化矽有堆積在特定區域或者特定細胞內之現象時，只要選取成熟之孢子葉，於目前的觀察中該特徵為一穩定之特徵。鳳尾蕨科表皮二氧化矽堆積的型式依據其分布可約略分為四大類：(I) 無特定二氧化矽堆積形式；(II) 二氧化矽堆積於細胞邊緣突出部位；(III) 具脈上矽異形細胞而不具脈間矽異形細胞；(IV) 具脈間矽異形細胞。

(I) 無特定二氧化矽堆積 (Figures 16A-C)

表皮細胞無二氧化矽堆積或有時堆積於細胞壁、氣孔或者癒傷組織周圍；鳳尾蕨科基群的珠蕨支、水生的水蕨支以及多數的物種均屬於此類。

(II) 二氧化矽堆積於細胞邊緣突出部位 (Figures 16D-F)

無矽異形細胞，二氧化矽堆積於一般表皮細胞邊緣突出之部位，而形成近半月形之矽酸體。其中部分種類之 EDS 分析結果 (Figures 18A-H)，證實該構造確實

爲二氧化矽而非其他物質所堆積而成。可見於碎米蕨支的戟葉黑心蕨 (*Doryopteris ludens*)、亨氏擬旱蕨 (*Mildella henryi*) 以及部份鳳尾蕨屬與鐵線蕨屬植物。

(III) 具脈上矽異形細胞而不具脈間矽異形細胞 (Figures 17A-C)

具脈上矽異形細胞或葉緣矽異形細胞但不具脈間矽異形細胞，多具有明顯與一般表皮細胞分化之脈上表皮細胞，多數鳳尾蕨支與鐵線蕨支植物屬此類。

(IV) 具脈間矽異形細胞 (Figure 17D-F)

除了脈上與葉緣之矽異形細胞外，亦具有脈間矽異形細胞之類群。可再細分成兩個亞型 (A) 矽異形細胞多集中於葉脈及其兩側不遠處；該型之脈間矽異形細胞之數量常不穩定，甚至有時不存在，但必存在於脈上，且存在脈上者常分支或者尾端偏離葉脈；該亞型可見於鐵線蕨屬與鳳尾蕨屬。(B) 矽異形細胞散佈葉面，且脈上表皮細胞與一般表皮細胞無明顯分化，因此亦無法區分具脈間矽異形細胞與具脈上矽異形細胞；該亞型可見於書帶蕨類群與孔雀鳳尾蕨。其中於書帶蕨屬靠近葉緣之側脈附近之矽異形細胞常較密集且較長，而葉軸上則較爲稀疏；孔雀鳳尾蕨之矽異形細胞則除了氣孔帶或葉緣缺刻處外幾乎散佈整個葉面，且多堆積於細胞長軸上 (Figures 18I-L)。

(二) 一般表皮細胞形態 (Tables 8, 9; Figure 19; Appendix 4)

在此所稱之一般表皮細胞爲扣除葉緣及脈上之表皮細胞與矽異形細胞後所剩餘之表皮細胞。鳳尾蕨科植物之一般表皮細胞依形態應可再細分爲氣孔帶周圍表皮細胞、一般下表皮與一般上表皮等三個區域。其中許多類群氣孔帶周圍之表皮細胞形態之變異一般較大且常彎曲、分支或無固定軸向，而氣孔帶與本研究之研究主題較無相關性，因此僅供參考而暫不列入記錄。不過少數類群氣孔帶周圍之表皮細胞形態則具有規則性，如孔雀鳳尾蕨屬具 *hypocytic* 形式之氣孔區 (本研究所調查的其他類群則都爲 *anomocytic* 或 *polocytic* 之形式)，其所有的氣孔與副細胞均於相鄰側脈之間整齊排列成列。一般下表皮與一般上表皮兩區之細胞形態則較爲相似且穩定，不過一般下表皮區之細胞邊緣紋飾常較突出 (或邊緣裂片較深)，且紋飾先端 (*apex*) 之角度常較圓鈍。不過有數個分類群不具有明顯的一般下表皮區，因此這裡所描述的細胞形態以一般上表皮區爲主。

鳳尾蕨科的一般表皮細胞依據其細胞長軸的有無、細胞軸向以及分支狀態可歸納為六種類型，分別是 (1) 星芒狀 (stellate, S)；(2) 彎曲狀 (curved, C)；(3) 長條狀 (simple elongated, E)；(4) 長條波狀 (elongate sinuate, ES)；(5) 長條鈍齒狀 (elongate crenate, EC) 以及 (6) 分支狀 (branched, B)。

(1) 星芒狀 (Figure 19A)

不具明顯長軸，無明顯方向性，細胞四周均具有邊緣紋飾 (ornamentations) 且紋飾先端 (apex) 常為銳角 (acute)；多見於水蕨支以及碎米蕨支之中，其中碎米蕨支之星芒狀一般表皮細胞常為深裂狀。

(2) 彎曲狀 (Figure 19B)

細胞具明顯主軸但常彎曲，未形成側支，且各細胞之長軸不具一致之方向性。零星可見於鳳尾蕨科各分類群中。

(3) 長條狀 (Figure 19C)

細胞具單一明顯之主軸，且主軸方向與側脈平行，全緣。可見於孔雀鳳尾蕨屬 (*Actiniopteris*)、粉葉蕨屬 (*Pityrogramma*) 以及部分的書帶蕨 (vittarioid)；該類型與矽異形細胞之形態相似。

(4) 長條波狀 (Figure 19D)

細胞具單一明顯之主軸，且主軸方向與側脈平行，波狀緣。常見於珠蕨支與鐵線蕨支之中；該類型與矽異形細胞之形態相似。

(5) 長條鈍齒狀 (Figure 19E)

細胞具單一明顯之主軸，且主軸方向與側脈平行，鈍齒狀緣。常見於鳳尾蕨支與鐵線蕨支之中；該類型與矽異形細胞之形態相似。

(6) 分支狀 (Figure 19F)

細胞具明顯主軸，但除主軸外亦具有側支。在此側支的定義為主軸之外具有邊緣紋飾的側向分支。可見於鳳尾蕨屬與竹葉蕨屬 (*Taentis*) 之中。

(三) 脈上表皮細胞形態 (Tables 8, 9; Figure 20; Appendix 4)

由翅柄鳳尾蕨之觀察中已知該種之矽異形細胞僅分布於游離之側脈上而不存在於小羽軸或小羽片中肋上，因此在此特別小心區分所觀察之目標。鳳尾蕨科植物可依照其最末端之完整葉面（可為小羽片、一回物種之羽片或裂片或者單葉之葉片）是否具有明顯中肋分為兩群；其中不具中肋者之脈型可為二叉分支狀（鐵線蕨屬及孔雀鳳尾蕨）或者網狀（車前蕨屬）。在此所觀察的目標為具中肋之物種與其中肋斜交之游離或網狀的側脈或者不具中肋者二叉分支或網狀的小脈。另一方面部分的類群除小羽片中肋外不再具有明顯之側脈，如高山珠蕨(*Cryptogramma brunoniana*)、翠蕨 (*Anogramma leptophylla*) 以及部分之金粉蕨 (*Onychium*)，則呈現小羽片中肋之資料。

由於脈上表皮細胞之變化性相對較一般表皮細胞小，若脈上細胞之形態與一般表皮細胞形態具有明顯不同，則必為具有單一明顯之主軸，且較一般表皮細胞長、寬度窄且邊緣突起相對不明顯之細胞，因此在此僅將脈上表皮細胞概略分成三型。(1) 短，與一般表皮細胞形態相同 (short, non-differentiate)；(2) 長，與一般表皮細胞形態明顯不同 (long, differentiate)；(3) 長，與一般表皮細胞形態相同 (long, non-differentiate)

(1) 短，與一般表皮細胞形態相同 (Figure 20A)

葉脈上之表皮細胞與一般表皮細胞同型，長寬比小於 3 : 1。於電子顯微鏡下僅能依據側脈與主脈的相對位置角度、葉表面凹凸、葉緣缺刻或者氣孔與表皮毛之相對位置判斷葉脈所在。各種表皮細胞類型均可能具此特徵，多數水蕨之以及碎米蕨支植物屬於此類。

(2) 長，與一般表皮細胞形態明顯不同 (Figure 20B)

葉脈上之表皮細胞與一般表皮細胞明顯分化，單一細胞通常較長、較窄，且邊緣之紋飾較淺。較常見於下表皮，於上表皮有時會斷續分布或者不為穩定之特徵。可見於鳳丫蕨屬、鳳尾蕨屬、鐵線蕨屬以及 *Cheilanthes viridis* 之中。

(3) 長，與一般表皮細胞形態相同 (Figure 20C)

該類表皮細胞可見於金粉蕨－孔雀鳳尾蕨類群 (*Onychium - Actiniopteris*)、粉葉

蕨屬、部分的鐵線蕨屬以及書帶蕨類群的物種之中，而該特徵與散布葉肉間的脈間矽異形細胞具有相當的關連性。

(四) 特徵演化歷史重建

從利用 Schuettpelz *et al.* (2007) 六十七種鳳尾蕨科植物之 *rbcL*、*atpB* 以及 *atpA* 三段質體基因所建構之親緣關係樹，重建之表皮二氧化矽堆積形式與脈上表皮細胞形態之演化歷史 (Figure 21) 中可見，鳳尾蕨科內具有矽異形細胞的類群集在中鐵線蕨支以及鳳尾蕨支之中，然而，此二分類群之矽異形細胞應為不同起源之構造，且這兩支內之矽異形細胞均可能具有多次起源；而若將表皮二氧化矽堆積的特徵則視為具次序性 (ordered) 的，則鐵線蕨支之矽異形細胞為一次起源，而鳳尾蕨支之矽異形細胞仍可能為多次起源。脈上表皮細胞形態之演化歷史則顯示在碎米蕨支以及水蕨支之中，脈上表皮細胞分別變成了短且與一般表皮細胞形態相同之類型，而這兩支則沒有矽異形細胞出現。相對的在鐵線蕨支以及鳳尾蕨支之中維持了長形的脈上表皮細胞的模式，而這兩支中多數的物種均具有脈上矽異形細胞；而脈間表皮細胞則常伴隨著長且與一般表皮細胞形態相同的脈上表皮細胞出現。



Table 6. Four epidermal silica deposition types in Pteridaceae

Character	Criteria	Taxa
Silica deposition		
Type I	<ol style="list-style-type: none"> 1. No silica deposit or not consistently deposit at a specific region, no spicular cell 2. If there have silica deposition, it often deposit in outer tangential wall of epidermal cells, stomata, or wounded region 	<p>CR clade, CE clade, and most of CH clade species</p> <p><i>Anogramma</i> and <i>Taenitis</i> in PT clade</p>
Type II	<ol style="list-style-type: none"> 1. No spicular cell 2. Silica consistently deposit at tips of margin lobes of epidermal cells 3. Silica might also deposit in outer tangential wall of epidermal cells, stomata, or wounded region 	<p>Some species in CH clade</p> <p>Some species in genus <i>Pteris</i> in PT clade</p>
Type III	<ol style="list-style-type: none"> 1. No interveinal spicular cell (ISC) 2. Have veinal spicular cells (VSC) or marginal spicular cells (MSC) or both 3. Some species also have silica deposits at tips of margin lobes of epidermal cells 4. Silica might also deposit in outer tangential wall of epidermal cells, stomata, or wounded region 	<p><i>Onychium</i> and <i>Pityrogramma</i> in PT clade</p> <p>Most of species species in <i>Adiantum</i> in AD clade and <i>Pteris</i> in PT clade</p>
Type IV	<ol style="list-style-type: none"> 1. Have interveinal spicular cells (ISC) 2. Have veinal spicular cells (ISC) 3. Some have marginal spicular cells (MSC) or have silica deposits at tips of margin lobes of epidermal cells 4. Silica might also deposit in outer tangential wall of epidermal cells, stomata, or wounded region 	<p>Vittarioids in AD clade and <i>Actiniopteris</i> in PT clade</p> <p>Some species in <i>Adiantum</i> in AD clade and <i>Pteris</i> in PT clade</p>

Table 7. Epidermal silica deposition types of different taxa in Pteridaceae

Clade / Genus / Species	Species sampled	Type I	Type II	Type III	Type IV	Silica deposition type
Cryptogrammoids (CR clade) 珠蕨支						
<i>Coniogramme</i> Fée 鳳丫蕨屬	3	3	-	-	-	I
<i>Cryptogramma</i> R. Brown 珠蕨屬	2	2	-	-	-	I
Ceratopteridoids (CE clade) 水蕨支						
<i>Acrostichum</i> L. 鹵蕨屬	1	1	-	-	-	I
<i>Ceratopteris</i> Brongn. 水蕨屬	1	1	-	-	-	I
Pteridoids (PT clade) 鳳尾蕨支						
<i>Actiniopteris</i> Link 孔雀鳳尾蕨屬	2	-	-	-	2	IV
<i>Anogramma</i> Link 翠蕨屬	1	1	-	-	-	I
<i>Onychium</i> Kaulf. 金粉蕨屬	3	-	-	3	-	III
<i>Pityrogramma</i> Link 粉葉蕨屬	1	-	-	1	-	III
<i>Pteris</i> L. 鳳尾蕨屬	27	6	3	11	7	I, II, III, IV
<i>Taenitis</i> Willd. ex Spreng. 竹葉蕨屬	1	1	-	-	-	I
Adiantoids (AD clade) 鐵線蕨支						
<i>Adiantum</i> L. 鐵線蕨屬	19	-	-	17	2	III, (IV)
<i>Anthrophyum</i> Kaulf. 車前蕨屬	3	-	-	-	3	IV
<i>Haplopteris</i> C. Presl 書帶蕨屬	4	-	-	-	4	IV
<i>Vaginularia</i> Fée 一條線蕨屬	1	-	-	-	1	IV
Cheilanthoids (CH clade) 碎米蕨支						
<i>Aleuritopteris</i> Fée 粉背蕨屬	3	3	-	-	-	I
<i>Cheilanthes</i> Swartz 碎米蕨屬	3	3	-	-	-	I
<i>Cheilanthes viridis</i> (Forssk.) Prantl	1	-	-	-	-	I
<i>Doryopteris</i> J. Smith 黑心蕨屬	1	1	-	-	-	I
<i>Doryopteris ludens</i> (Wall. ex. Hook.) J. Smith 戟葉黑心蕨	1	-	1	-	-	II
<i>Mildella</i> Trevisan 擬旱蕨屬	1	-	1	-	-	II
<i>Paragymnopteris</i> K. H. Shing 金毛裸蕨屬	1	1	-	-	-	I
<i>Parahemionitis</i> Panigrahi 澤瀉蕨屬	1	1	-	-	-	I
<i>Pellaea</i> Link 旱蕨屬	1	1	-	-	-	I
Total	82	26	5	32	19	

Characters in () only found in a few species in that genus

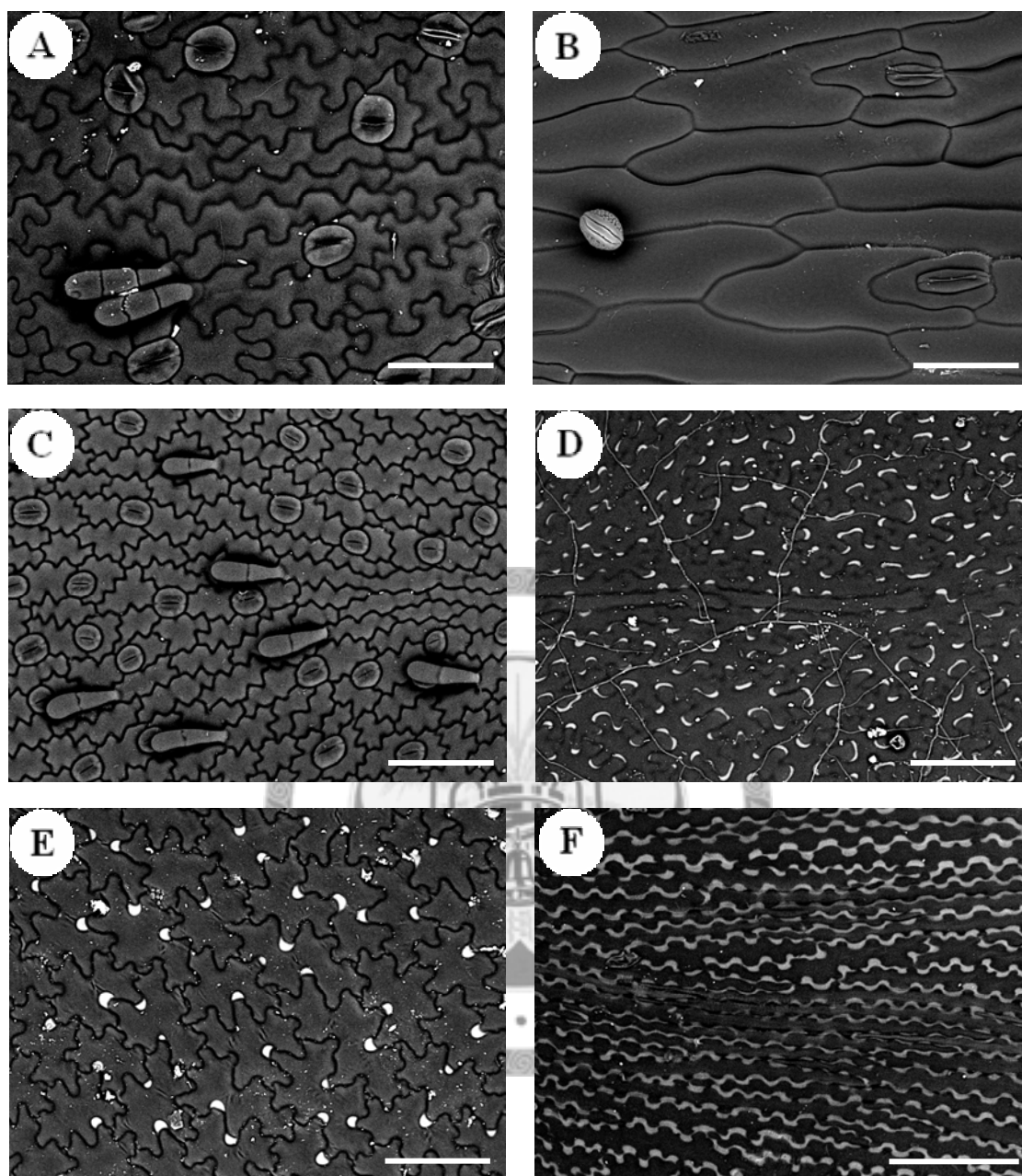


Figure 16. Epidermal silica deposition types in Pteridaceae (1): Type I & II. These two types do not have spicular cells. **(A-C)** Type I, no silica deposit. **(A)** *Cryptogramma stelleri* in CR clade. Bar = 100 μm . **(B)** *Ceratopteris thalictroides* in CE clade. Bar = 100 μm . **(C)** *Cheilanthes chusana* in CH clade. Bar = 100 μm . **(D-F)** Type II, silica deposit at tips of cell margin lobes. **(D)** *Pteris semipinnata* in PT clade. Bar = 100 μm . **(E)** *Doryopteris ludens* in CH clade. Bar = 100 μm . **(F)** *Mildella henryi* in CH clade. Bar = 100 μm .

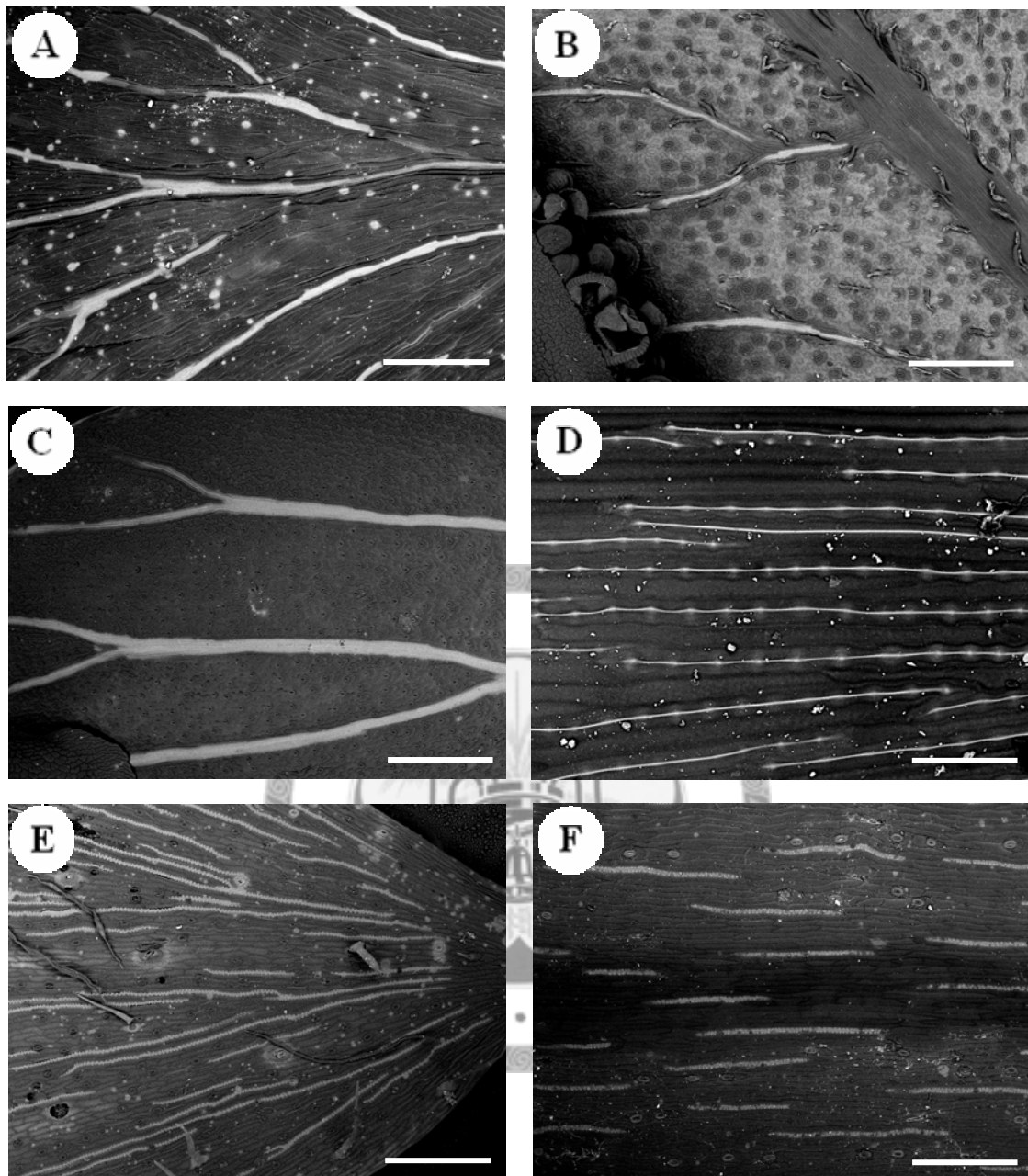


Figure 17. Epidermal silica deposition types in Pteridaceae (2): Type III and IV. These two types have spicular cells. (A-C) Type III, have veinal spicular cells (VSC) but no interveinal spicular cells (ISC). (A) *Pityrogramma calomelanos* in PT clade. Bar = 500 μm . (B) *Pteris biaurita* in PT clade. Bar = 500 μm . (C) *Adiantum formosanum* in AD clade. Bar = 500 μm . (D-F) Type IV, have ISC. (D) *Actiniopteris radiata* in PT clade. Bar = 100 μm . (E) *Adiantum caudatum* in AD clade. Both of the VSC and ISC present in this figure. Bar = 500 μm . (F) *Haplopteris zosterifolia* in AD clade. Bar = 500 μm .

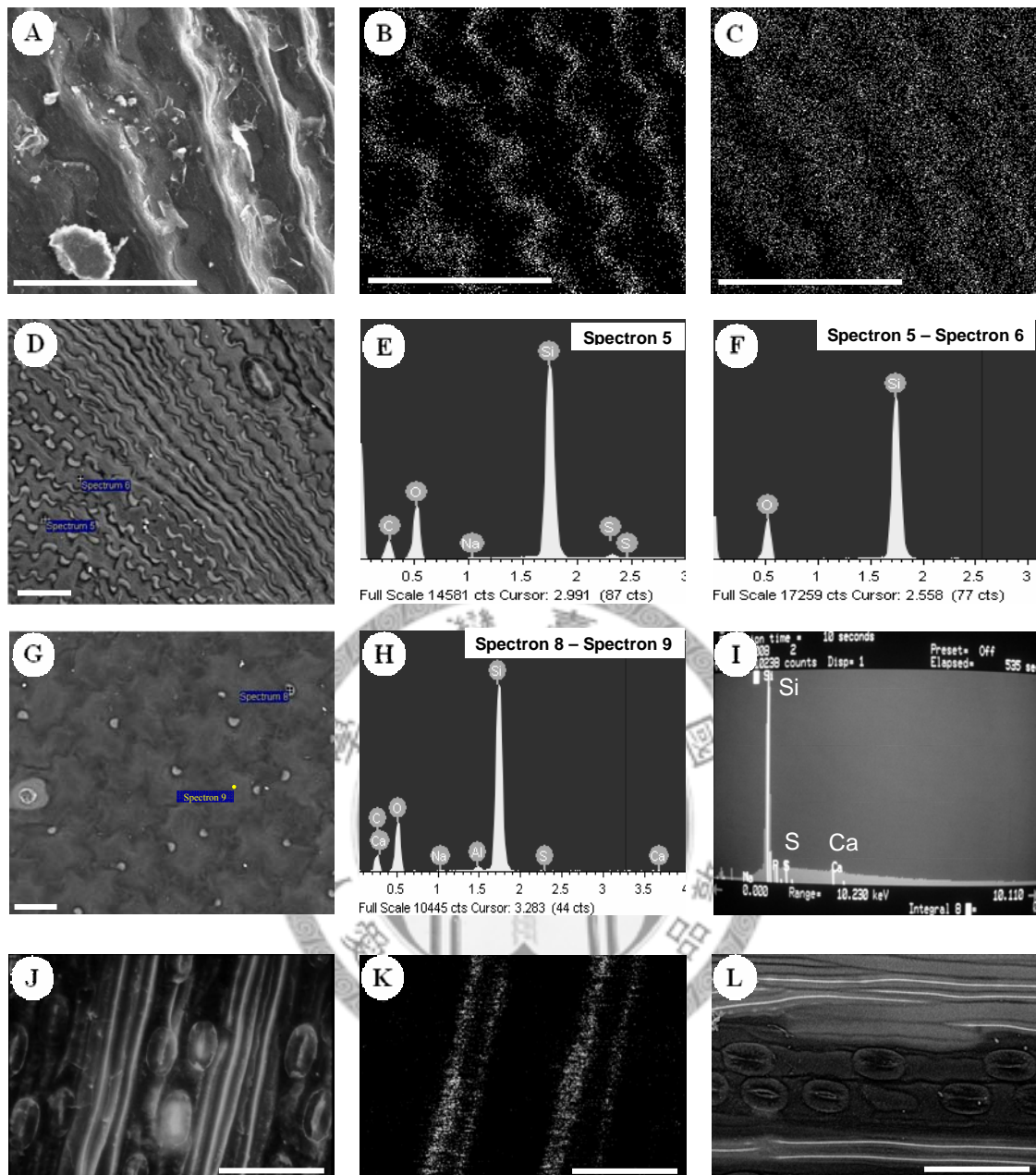


Figure 18. EDX element analysis of some species with special silica deposition pattern. **(A-F)** *Mildella henryi*. Bars = 50 μm . **(A-C)** Silicon and oxygen distribution of in epidermis. **(A)** Secondary electron image. The concave regions are cell margins. **(B)** Silicon mapping. The silicon signals are showed in bright dots, which aggregated at cell margin. **(C)** Oxygen mapping. The oxygen signals are showed in bright dots. **(D)** Backscattered electron image (BEI). Spectrum 5 and spectrum 6 are the dots sampled for element analysis. Spectrum 5 is at cell corner (white regions in BEI); spectrum 6 is at cell lumen (used as control). **(E)** Element composition at cell corner (spectrum 5). **(F)** Using the element composition at cell lumen (spectrum 6) as control, the cell corner is different from cell lumen by containing much more silicon and oxygen. **(G-H)** *Doryopteris ludens*. **(G)** BEI of leaf epidermis. Spectrum 8 and spectrum 9 are the dots sampled for element analysis. Spectrum 8 is at cell corner (white regions); spectrum 9 is at cell lumen. **(H)** The cell corner (spectrum 8) is different from cell lumen (spectrum 9) by containing much more silicon and oxygen. **(I-L)** *Actiniopteris radiate*. Bars = 50 μm . **(I)** EDX element analysis, the spicular cells of *A. radiate* contain mass of silicon. **(J)** Secondary electron image. **(K)** Silicon mapping. The silicon signals are showed in bright dots, which aggregated in veinal spicular cells. **(L)** BEI of leaf epidermis.

Table 8. Types of ordinary epidermal cell and veinal epidermal cell morphology in Pteridaceae

Character	Criteria	Taxa
Ordinary epidermal cell morphology		
Stellate (S)	<ol style="list-style-type: none"> 1. No significant main axes 2. No specific orientation 3. Cell margin often deeply lobed, but there have no ornamentations on the lobes 	<i>Acrostichum</i> in CE clade Most of species species in CH clade
Curve (C)	<ol style="list-style-type: none"> 1. Have significant main axes, but often curved 2. No specific orientation 3. Often have lobate cell margin 	Some species scattered in CE, CR, and CH clade
Simple elongated (E)	<ol style="list-style-type: none"> 1. Have significant main axes 2. Long axes parallel to the lateral veins or midrib 3. Cell margin smoothly 	<i>Actiniopteris</i> and <i>Pityrogramma</i> in PT clade Some vittarioid species in AD clade
Elongate sinuate (ES)	<ol style="list-style-type: none"> 1. Have significant main axes 2. Long axes parallel to the lateral veins or midrib 3. Cell margin sinuate 	Commonly found in CR clade and AD clade Some species in CH clade
Elongate crenate (EC)	<ol style="list-style-type: none"> 1. Have significant main axes 2. Long axes parallel to the lateral veins or midrib 3. Cell margin crenate 	Commonly found in PT clade and AD clade
Branched (B)	<ol style="list-style-type: none"> 1. Except the main axes, lateral branches (deep marginal incisions with ornamentations) present 2. Cell margin often crenate 	<i>Pteris</i> and <i>Taenits</i> in PT clade
Veinal epidermal cell morphology		
Short, nondifferentiate (SN)	<ol style="list-style-type: none"> 1. Cell short (length : width < 3 : 1) 2. Cell morphology have no significant different from ordinary epidermal cells 	Most species in CE and CH clade
Long, differentiate (LD)	<ol style="list-style-type: none"> 1. Cell long (length : width > 3 : 1) 2. Cell morphology have significantly different from ordinary epidermal cells 	<i>Coniogramma</i> in CR clade, <i>Pteris</i> in PT clade, <i>Adiantum</i> in AD clade and some other species
Long, nondifferentiate (LN)	<ol style="list-style-type: none"> 1. Cell long (length : width > 3 : 1) 2. Cell morphology have no significant different from ordinary epidermal cells 	<i>Cryptogramma</i> in CR clade, <i>Actiniopteris</i> and <i>Pityrogramma</i> in PT clade, vittarioids in AD clade and some other species

Table 9. Epidermal characters of different taxa in Pteridaceae

Clade / Genus / Species	Species sampled	S	C	E	B	Epidermal cell type	SN	SD	LD	LN	Vein epidermis type	Stomata complex type	Trichome type
Cryptogrammoideae (CR clade) 珠蕨支													
<i>Coniogramme</i> Fée 鳳丫蕨屬	3	-	-	3	3*	E	-	-	3	-	LD	anomocytic, polocytic	clavellate
<i>Cryptogramma</i> R. Brown 珠蕨屬	2	-	1	1	2*	E, C	-	-	-	2	LN	anomocytic	clavellate
Ceratopteridoideae (CE clade) 水蕨支													
<i>Acrostichum</i> L. 鹵蕨屬	1	1	-	-	1*	S	1	-	-	-	SN	anomocytic	clavellate
<i>Ceratopteris</i> Brongn. 水蕨屬	1	-	1	-	1*	C	1	-	-	-	SN	polocytic	-
Pteridoideae (PT clade) 鳳尾蕨支													
<i>Actinopteris</i> Link 孔雀鳳尾蕨屬	2	-	-	2	-	E	-	-	-	2	LN	hypocytic	clavellate
<i>Anogramma</i> Link 翠蕨屬	1	-	-	1	-	E	-	-	-	1	LD	anomocytic	-
<i>Onychium</i> Kaulf. 金粉蕨屬	3	-	-	3	3*	E	-	-	-	1	LD, LN	anomocytic	clavellate
<i>Pityrogramma</i> Link 粉葉蕨屬	1	-	-	1	-	E	-	-	-	1	LN	anomocytic	glandular
<i>Pteris</i> L. 鳳尾蕨屬	27	-	-	-	27	B	4 [#]	-	-	25 [#]	LD (SN)	anomocytic, polocytic	clavellate
<i>Taenitis</i> Willd. ex Spreng. 竹葉蕨屬	1	-	-	-	1	B	-	-	-	-		anomocytic	clavellate
Adiantoidae (AD clade) 鐵線蕨支													
<i>Adiantum</i> L. 鐵線蕨屬	19	-	-	18	1	E	-	-	-	15 [#] 6 [#]	LD (LN)	anomocytic, (hypocytic)	hirsute
<i>Anthrophyum</i> Kaulf. 車前蕨屬	1	-	-	1	-	E	-	-	-	1	LN	polocytic	-
<i>Haplopteris</i> C. Presl 書帶蕨屬	4	-	-	4	-	E	-	-	-	4	LN	polocytic	-
<i>Vaginularia</i> Fée 一條線蕨屬	1	-	-	1	-	E	-	-	-	1	LN	polocytic	clavellate
Cheilanthes (CH clade) 碎米蕨支													
<i>Aleuritopteris</i> Fée 粉背蕨屬	3	3	-	-	-	S	3	-	-	-	SN	anomocytic	glandular
<i>Cheilanthes</i> Swartz 碎米蕨屬	2	-	-	2	-	E	2	-	-	-	SN	anomocytic	clavellate, (woolly)
<i>Cheilanthes viridis</i> (Forssk.) Prantl	1	-	-	1	-	E	-	-	-	1	LD	anomocytic	clavellate
<i>Doryopteris</i> J. Smith 黑心蕨屬	1	1	-	-	-	S	1	-	-	-	SN	anomocytic	clavellate
<i>Doryopteris ludens</i> (Wall. ex. Hook.) J. Smith 戟葉黑心蕨	1	1	-	-	-	S	1	-	-	-	SN	anomocytic	clavellate
<i>Mildella</i> Trevisan 擬旱蕨屬	1	-	-	1	-	E	-	-	-	1	LN	anomocytic	-
<i>Paragymnopteris</i> K. H. Shing 金毛裸蕨屬	1	1	-	-	-	S	-	1	-	-	SD	anomocytic	woolly
<i>Parahemionitis</i> Panigrahi 澤瀉蕨屬	1	1	-	-	-	S	1	-	-	-	SN	anomocytic	clavellate
<i>Pellaea</i> Link 旱蕨屬	1	-	1	-	-	C	1	-	-	-	SN	anomocytic	clavellate, scale
Total	79	8	3	39	39		15	1	46	20			

Characters in () only found in a few species in that genus. (*) The species have dimorphic epidermal cell, they have branched neighboring cells and another type of ordinary epidermal cells. ([#]) Some species have two different veinal epidermal cell types.

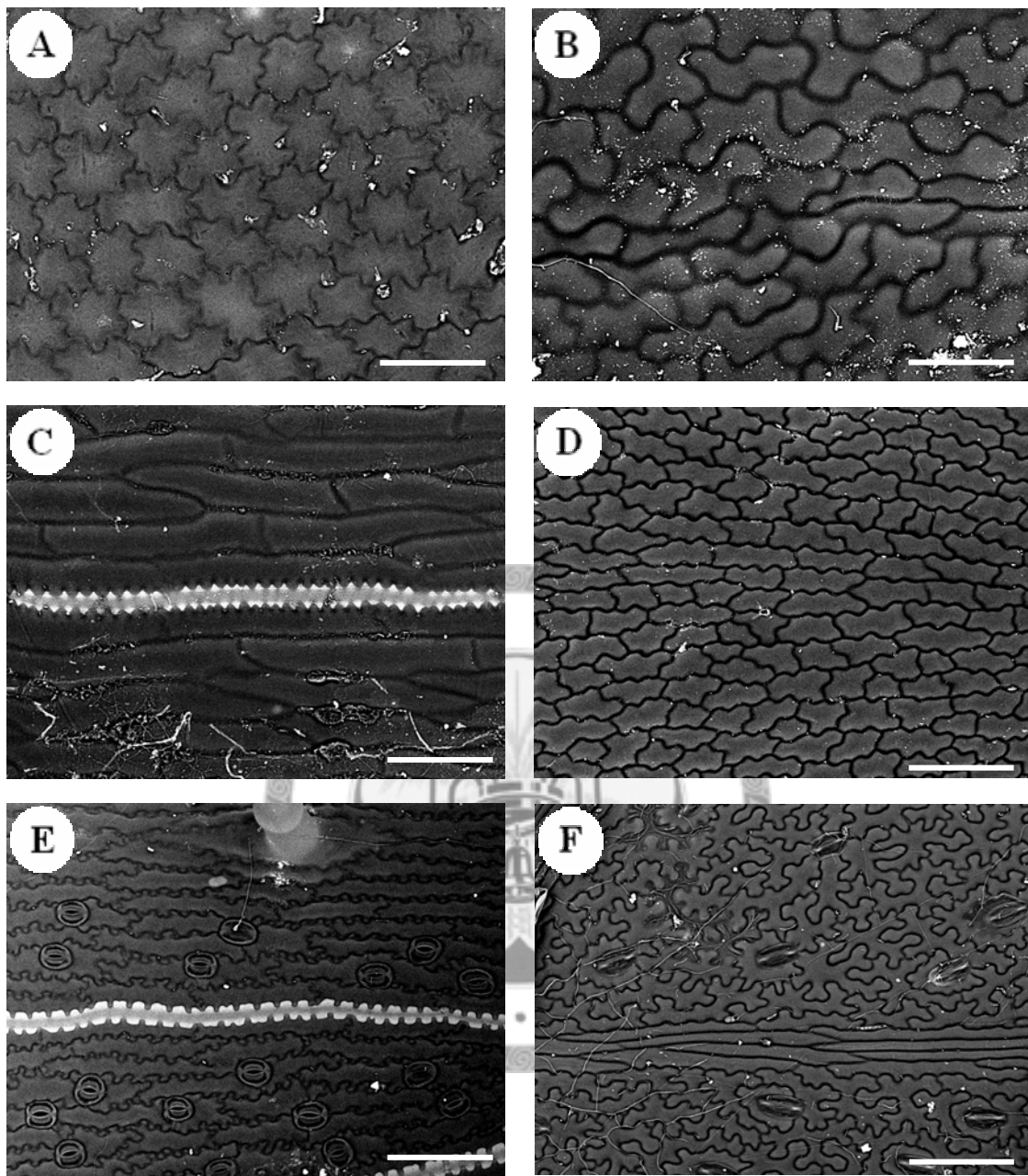


Figure 19. Types of ordinary epidermal cell shapes in Pteridaceae. **(A)** Stellate (S). *Aleuritopteris argentea*. Bar = 100 μm . **(B)** Curved (C). *Cryptogramma stelleri*. Bar = 100 μm . **(C)** Simple elongated (E). *Haplopteris zosterifolia*. Bar = 100 μm . **(D)** Elongate sinuate (ES). *Cheilanthes chusana*. Bar = 100 μm . **(E)** Elongate crenate (EC). *Adiantum wangii*. Bar = 100 μm . **(F)** Branched (B). *Pteris longipes*. Bar = 100 μm .

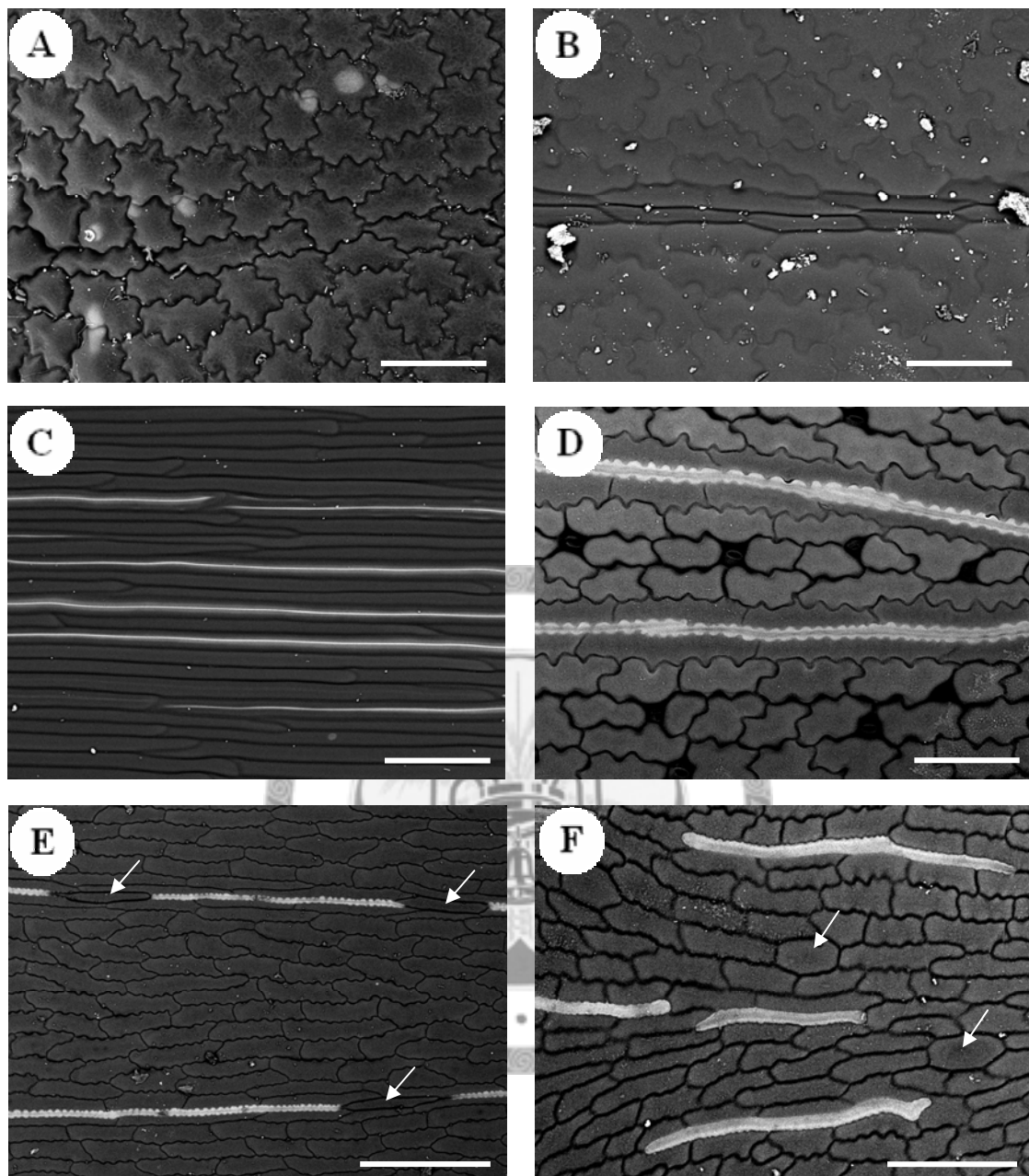


Figure 20. Veinal epidermal cell morphology and some other epidermal characteristics in Pteridaceae. **(A)** Short, not significant different from ordinary epidermal cells (SN). *Aleuritopteris krameri*. Bar = 100 μm . **(B)** Long, significant different from ordinary epidermal cells (LD). *Coniogramme intermedia*. Bar = 100 μm . **(C)** Long, not significant different from ordinary epidermal cells (LN). *Actiniopteris semiflabellata*. Bar = 100 μm . **(D)** Sunken stomata. *Adiantum edgeworthii*. Bar = 100 μm . **(E)** In *Adiantum*, veinal spicular cells (VSC) often interrupted by a special epidermal cell (arrow) in upper epidermis. *Adiantum capillus-veneris*. Bar = 500 μm . **(F)** Interveinal spicular cells of *Adiantum macrophyllum*. Different from other *Adiantum* species in Taiwan, its veinal epidermal cells are not significant different from its ordinary epidermal cells; and its spicular cells scattered in epidermis, which are not been restricted on veins. Arrow (\rightarrow): specialized cell on upper epidermis of veins of *Adiantum*. Bar = 100 μm

Silica deposition type

- No silica deposits
 - ◐ Silica deposit at cell margin
 - ◑ Have VSC, no ISC
 - Have ISC
- 26 steps

Veinal epidermal cell type

- Short, non-differentiated
- ◐ Long, differentiated
- ◑ Long, non-differentiated
- 19 steps

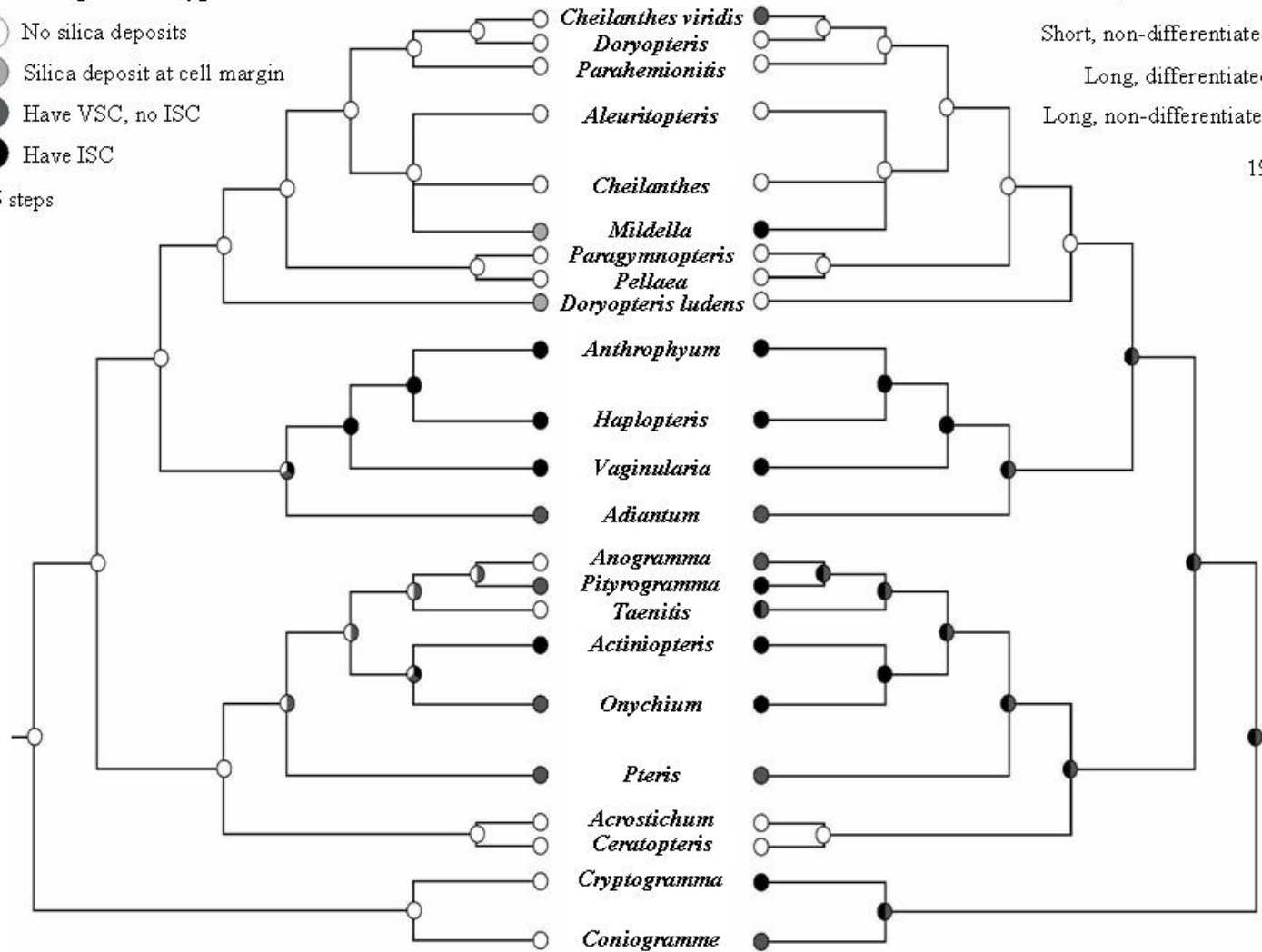


Figure 21. Phylogenetic relationships of taxa with different epidermal silica deposition type and veinal epidermal cell morphology in Pteridaceae. The maximum parsimony character evolution history was reconstructed by unordered model of Mesquite Version 2.6. (Maddison and Maddison, 2009). Tree modified from Schuettpelz *et al.* (2007), based on plastid *rbcL* for 147 species. Only the branches indicate good posterior probability (≥ 0.95) or maximum likelihood (≥ 70) support was shown and most of the branches indicate good support from both of these two measurements. VSC: veinal spicular cell; ISC: interveinal spicular cell.

肆、討論

第一節、鳳尾蕨科表皮矽異形細胞之觀察與研究方法

在本研究中曾測試過各種不同的矽異形細胞觀察方法，而每個方法各自有其優點及限制，為因應不同之觀察目的，宜選取不同之觀察方法，在此謹就測試各方法時所獲得的經驗加以比較 (Table 10)，以期利於未來植物表皮矽異形細胞之研究。

在野外觀察時直接利用肉眼觀察或者使用放大鏡仍是最方便且實際的方法，可惜的是，該方法僅能分辨是否有脈間矽異形細胞 (即假脈) 之存在，並大約判斷其數量的多寡。新鮮材料觀察時，由於鄰近矽異形細胞之表皮細胞常會較為突起，因此利用側向的光源會較容易觀察；或就葉片厚薄適中的種類，可嘗試逆光觀察，其矽異形細胞會較透明。乾燥標本觀察時，由於脈間矽異形細胞所在位置較一般表皮細胞不易塌陷，因此較易觀察；不過，部分鐵線蕨屬之表皮細胞壁厚且成列排列，於經驗不足時容易與矽異形細胞混淆，特別是在細胞邊緣有二氧化矽堆積的類群。

以解剖顯微鏡觀察，脈上之矽異形細胞因被鄰近表皮細胞部分包覆，於適當光線角度下會發亮。不過，在觀察時，矽異形細胞與脈上的蠟質所形成之光澤常不易區分，因此即使在已知具有脈上矽異形細胞之種類，僅偶而能觀察到非常肯定為脈上矽異形細胞之構造。

利用光學顯微鏡觀察，矽異形細胞為較透明之條帶，然而在半偏光狀況下觀察，則於特定的偏光角度下反而成為暗帶。此法受設備要求與材料本身的條件限制 (如葉片厚薄、矽酸體結構)，而得到的影像也未必比肉眼直接觀察時來的清晰，不過，配合撕表皮的技術 (直接撕下葉片表皮或利用刀片刮下葉表皮)，於適當光學條件下可獲取較佳影像。此外，若利用指甲油取得表皮印模，雖然會失去矽異形細胞本身含有矽酸體之特性，只要小心處理可觀察到脈間矽異形細胞之發育觀察與定量。不過，此法難以區分脈上之一般表皮細胞與矽異形細胞。

透明法 (於矽酸體觀察時稱為濕式灰化法) 為一便宜、方便操作且容易維持觀察品質之方法。該方法之目的為去除植物材料中會干擾觀察的色素及次級代謝物，以進一步直接觀察或染色。綜觀前人研究，常會利用不同的鹼或氧化劑進行處理 (Parry and Smithson, 1958; Wang and Liu, 1993)。本研究利用 95% 酒精以及

4% 之氫氧化鈉分別溶出葉綠素以及其它的胞內物質，通常浸泡至材料呈現透明狀即可，依材料不同需歷時數天至數週不等，於光學顯微鏡下可清楚觀察到葉片內各層細胞。

經透明法處理過的材料，可利用偏光顯微鏡進行觀察。在過去的研究中，以特定的半偏光角度，能得到具有最佳顏色對比之影像 (Parry and Smithson, 1958; Dayanandan, 1983)。在本研究中，於翅柄鳳尾蕨的觀察即相當成功，其矽異形細胞於不同的半偏光角度下呈現顯明特定的顏色。在個人的觀察經驗中，較不建議使用相位差干涉映襯法 (DIC) 觀察此材料，因該方法雖能得到較立體之影像，但背景雜訊較多，不利影像分析。然而，本研究在利用此法觀察鳳尾蕨科內其他物種之矽異形細胞時，則遇上了該方法的兩項基本限制：(1) 植物組織過厚，又由於植物細胞壁組成排列稍規則，因此在偏光狀況下無法產生清楚對比。(2) 矽酸體本身為單矽酸 (monosilicic acid, $\text{Si}(\text{OH})_4$) 經聚合化 (polymerized) 所形成的非晶質二氧化矽水合物 (hydrated amorphous silica) 所構成，基本上，其不具晶型，而僅有矽酸體表層較緊密排列的部份具有偏光特性。在本研究預先測試的物種中，並非所有種類皆能穩定的表現出偏光的特性。此外，利用濕式灰化法萃取矽酸體時，偏光的特性亦會隨酸處理的時間加長而消退。因此，本研究沒有選取此法觀察鳳尾蕨科內各分類群之矽異形細胞。

透明法的材料亦可利用染色的方式觀察其矽酸體，前人研究曾應用的染劑有鹼性洋紅 (basic fuchsin)、孔雀石綠 (malachite green)、酚類 (phenol) (Molisch, 1923)、龍膽紫 (gentian violet)、亞甲基藍 (methylene blue) 以及番紅 (safranin) (Netolitzky, 1929)；上述的染劑雖多少有區別矽酸體之能力，然而專一性不佳。因此，Dayanandan 等 (1983) 建議使用對矽醇基 (silanol group, SiOH) 具有專一性的染劑 SAC (Silver-Ammine Chromate)、CVL (Crystal Violet Lactone) 以及 MR (Methyl Red)。然而，此三種染劑於本研究的應用上分別面臨了各自的問題。

SAC 染經由濕氏灰化法萃取出之矽酸體時，不易染色，需要浸泡相當長的時間才會部份呈色，造成該現象之原因還待確認。該染劑的原理為矽醇基會吸收氫而使得紅褐色的鉻酸銀從飽和溶液中析出，並形成沉澱物堆積於矽酸體表層，但在實際應用上，雖然依據發表文獻中的方法利用過濾過的染劑染色，但還是很容易出現非專一性的鉻酸銀沉澱，此外，若於染劑中浸泡太久，亦容易產生褪色之問題 (Liu, 1998, 2002)。

CVL 以及 MR 應用於矽酸體染色，快速且美觀，但應用於透明法的材料時，卻有染劑難以滲透之問題。在初步的測試中，需要染色數天才能呈色至拍照後能夠辨識之程度。若依據發表文獻 (Dayanandan *et al.*, 1983) 中利用硫酸進行前處理，則不同材料的處理時間難以掌握且非專一性染色增加。因此，組織染色法雖為方便又便宜之方法，且一般來說專一性足夠，但是用於鳳尾蕨科時靈敏度卻略顯不足。

綜觀透明法的優缺點，該方法操作方便、價格便宜、技術及儀器容易取得且適合同時處理大量材料，同時，處理過的材料可存放於 70% 酒精中保存相當的時間 (本實驗進行到現在約保存一年的材料仍可進行觀察)。

濕式灰化法 (wet oxidation, or wet ashing) 為一常見應用於矽酸體形態觀察之方法，其利用強酸或者強氧化劑將葉內有機的部份溶解，而只留下二氧化矽所構成的骨架。此外，乾式灰化法 (dry ashing or spodosgram) (Molisch, 1923) 是利用高溫燒去矽酸體以外有機的部份而取得矽酸體，然而，此法可能造成矽酸體形變 (Piperno, 2006)，雖然在部分分類群的研究中認為乾式灰化法與濕式灰化法差異不大 (Parr *et al.*, 2001)，但本研究中仍採用濕式灰化法。本研究中採用 Rovner (1972) 所建議的方法，利用硝酸與過氧酸鈉進行反應，此法反應較和緩且不易產生副產物，一般而言，不會有太多的植物組織殘存，可得到較乾淨的矽酸體。若以 CVL 或 MR 等染劑確認矽酸體成分也很方便且快速。然而，此一法無法確認所得之矽酸體於葉面上之分布及位置，對於密度也僅能粗略的推估，此外，對於矽酸體量少或者稀有的植物類群時，其回收率亦為考慮的因子之一。

濕式灰化法能夠清楚觀察矽酸體之形態，便宜、快速且能同時處理大量材料；且由於矽酸體為無機之構造且耐一定程度之酸或鹼，因此能夠保存且所得結果可與地層、土壤分析所得之矽酸體形態進行對照與比較。因此灰化法一直為矽酸體常用之研究法，而類似的方法也不斷的創新，如冷式灰化法 (cold plasma ashing, Jakes, 1996) 與微波灰化法 (microwave digestion method, Parr, 2001)。

利用電子顯微鏡觀察矽異形細胞，由於本研究主要為觀察表皮矽異形細胞，因此 SEM 技術為較適合的方法。其中除了利用接收二次電子的 SEM 以及分析式電子顯微鏡 (analytical electron microscope)，另如軟 X 射線 (soft X-ray) (Takeoka *et al.*, 1984)，該方法利用矽異形細胞內的不定型矽膠 (amorphous silica gel) 會吸收較一般表皮細胞多 X 射線之特性區別矽異形細胞與一般表皮細胞，該法可掃描大面

積的材料並判斷矽酸體之分布。此外，利用背向散射電子 (backscattered electron) (Brandenburg *et al.*, 1985)，因材料具不同平均原子量而會接收到不同強度訊號之特性區分矽異形細胞與一般表皮細胞。

在本研究用桌上型掃描式電子顯微鏡以及後冷卻技術進行觀察，雖然該顯微鏡解像力較差且最高放大倍率僅 10000 倍左右 (實際操作生物材料時，一般達到約 1000 至 3000 倍)。不過，該項組合具有適用於本研究之特點：就背向散射電子影像之特性，該方法對於矽異形細胞具有足夠的靈敏度與專一性，並可觀察到矽異形細胞之邊緣形態。此外，後冷卻技術提供了幾項好處，由於直接利用冷凍的方式固定新鮮材料，可減少累積電荷 (charging) 或材料於電子束下所受的傷害，同時也降低材料於低真空狀況下新鮮材料皺縮 (shrinkage) 的現象。另外，該方法亦可免去多數前處理的過程，包含固定、脫水以及鍍膜，因此可減少表皮特徵的流失或者偽徵 (artifacts) 的形成。不過，部分特殊的材料仍需前處理，例如表皮蠟質過厚或者下表皮具蠟質堆積之物種 (如粉背蕨) 之物種宜先以氯仿或二甲苯短暫處理，或者須減少皺縮時可經酒精序列脫水後轉入二甲苯中。

觀察標本材料時，矽酸體於標本乾燥時不會皺縮，因此其形態及相對位置仍維持穩定，但於觀察乾燥標本時常見嚴重累積電荷之現象，因此標本需要預先浸潤，可於實驗前一晚將材料置於濕潤封口袋中，當天再直接泡水或者用酒精協助浸潤都可改善累積電荷之現象發生。

利用簡易式的掃描式電子顯微鏡可大幅降低觀察的成本。依據目前國科會貴儀之定價，桌上型掃描式電子顯微鏡與分析式電子顯微鏡之單位時間收費與相片價格合計約有 5-10 倍的價差。

Table 10. Comparison of different spicular cell studying methods used in this study

Method	Cost	Sample preparation time	Equipment requirement	Sensitivity	Specificity	Major advantages / Main usages in this study
Stereomicroscope	no	no	low	-	-	A conventional observing method, fast and cheap
Epidermis impression	very low	short	low	-	-	A less harmful method to plant, used on tracing spicular cell development
Paraffin section	low	long	middle	-	-	Observing internal structures of leaves
Clearing	low	middle	low	-	-	Cheap, easily manipulate, capable storage for long time, and compatible to other microscopic techniques or staining methods.
Clearing + Polarization	low	middle	middle	fine	fine	Cheap, easily manipulate, used on observing the distribution of spicular cells in epidermis and used as a supplement data for cell morphology observations
Clearing + Histochemical staining	low	middle	low	bad	good	Double check the presence of silica in spicular cells
Wet oxidation	low	middle	low	-	-	Cheap, capable manipulating mass of samples at the same time and can store for long time. A conventional method in archeological studies. Good for observing silica body morphology
Wet oxidation + Histochemical staining	low	middle	low	good	good	As above
Wet oxidation + SEM	high	middle	high	-	-	Good for observing the details and 3D structure of silica bodies
Ordinary SEM	high	long	high	-	-	Observing the epidermal cells morphology and epidermis topology, high resolution
SEM + EDS	very high	long	very high	fine	good	One of the conventional methods in checking the component of an unknown structure or the distribution of some specific elements; A reliable method for check the element composition in spicular cells
SEM + Backscattered electron	high	long	high	good	fine	Contrasting regions with different z number and observing the cell morphology at the same time
Tabletop SEM + Backscattered electron detector + Post cooling method	Middle	short	high	good	fine	As above, but cheaper and faster

第二節 鳳尾蕨科內各分類群之二氧化矽堆積形式與表皮特徵

(一) 珠蕨支 (CR clade)

珠蕨支依據 Schuettpelz 等 (2007) 合併 *rbcL*、*atpB* 及 *atpA* 三段質體 DNA 進行分析的結果應位於鳳尾蕨科中其他分類群之外群。在本研究所取樣的 2 屬 (珠蕨屬與鳳丫蕨屬) 5 種中，並未發現有矽異形細胞之存在，僅表皮細胞之細胞壁偶見矽化之現象。一般表皮細胞具明顯主軸，邊緣波狀至鈍齒狀；與葉脈相鄰之一般表皮細胞較長，長軸方向與葉脈方向一致，越遠離葉脈則細胞越短，位於兩斜交葉脈間者則幾無方向性；下表皮氣孔附近的表皮細胞則為分支狀。脈上表皮細胞較一般表皮細胞窄，且邊緣紋飾較淺至近全緣。葉脈末端常見膨大之泌水孔 (hydathode)；表皮毛為 3-4 節之棍棒狀毛 (clavellate trichome)；珠蕨屬之氣孔為不規則型 (amocytic)，鳳丫蕨屬則兼具不規則型與極細胞型 (polocytic)。

(二) 水蕨支 (CE clade)

依據 Schuettpelz 等 (2007) 之分類系統，水蕨支中的兩屬：水蕨屬與鹵蕨屬均為挺水之類群，本實驗中觀察了兩屬各一種，均未觀察到矽異形細胞或者表皮二氧化矽堆積。表皮細胞形態多樣，具或不具明顯主軸，主軸方向不定；與氣孔混生者則為分支狀。脈上表皮細胞與一般表皮細胞形態差異不明顯。水蕨葉表不具毛被物；鹵蕨則具棍棒狀毛，常二節。水蕨葉上下表皮皆具氣孔，極細胞型；鹵蕨下表皮密布氣孔，單一氣孔常與二至三細胞相鄰，氣孔型判斷不易；前人之研究多將此歸為不規則型 (Van Cotthem, 1970; Chuang and Liu, 2003)。

(三) 鳳尾蕨支 (PT clade)

依據 Schuettpelz 等 (2007) 的結果，鳳尾蕨支可再分為兩大群，其中一群主要包含 Tryon (1990) 系統中的竹葉蕨亞科 (Taenitidoideae)，另一群則主要由鳳尾蕨屬所構成，但其中亦包含了數個鳳尾蕨亞科中的小屬以及 *Platyzomatoideae* 亞科。

A. 竹葉蕨亞科 (Taenitidoideae)

本實驗所觀察之竹葉蕨亞科物種中，金粉蕨屬 (*Onychium*) 與孔雀鳳尾蕨 (*Actiniopteris*) 屬已知為姐妹群 (sister group)。過去孔雀鳳尾蕨屬於 *Pichi Sermolli*

(1963) 之分類系統中為一獨立的科，而 Tryon (1982, 1990) 的系統將之歸於碎米蕨亞科中，但 Gastony and Johnson (2001) 則依據 *rbcL* 片段分析的結果，將孔雀鳳尾蕨屬移入竹葉蕨亞科中，並與金粉蕨屬為姐妹群，而至今的研究也都支持該結論。

本研究分別於金粉蕨屬與孔雀鳳尾蕨屬中取樣了 3 種與 2 種；此二屬皆具有矽異形細胞，然而金粉蕨屬之矽異形細胞多出現於葉緣，孔雀鳳尾蕨屬則幾乎所有的表皮細胞均為矽異形細胞且矽較集中於細胞中央而形成小丘狀突起，反而較類似於莎草蕨科 (Schizaceae) (Ribeiro *et al.*, 2007) 或者卷柏屬 (*Selaginella*) (Chao *et al.*, 2007) 表皮矽細胞的二氧化矽堆積形式；另外，金粉蕨屬與孔雀鳳尾蕨屬幾乎所有表皮細胞皆有矽化。表皮細胞長條形，金粉蕨屬之細胞邊緣為波狀至鈍齒狀，孔雀鳳尾蕨屬則為全緣；但金粉蕨屬於氣孔附近之表皮細胞為分支狀。金粉蕨屬與孔雀鳳尾蕨屬的脈上表皮細胞與一般表皮細胞形態差異均不明顯，表皮毛為 3-4 細胞之棍棒狀毛。金粉蕨屬之氣孔為不規則型；孔雀鳳尾蕨屬則為平列型 (hypocytic)

竹葉蕨亞科其餘的三屬粉葉蕨屬 (*Pityrogramma*)、翠蕨屬 (*Anogramma*)、竹葉蕨屬 (*Tanitis*)，粉葉蕨屬與翠蕨屬的關係可能較為相近，利用 *rbcL* 片段分析的結果顯示亦粉葉蕨屬與部份翠蕨屬之物種歸為一群，因此翠蕨屬不為單系群 (Schuettpelz *et al.*, 2007)。然而在本研究中，三屬之共同特徵並不多。

粉葉蕨屬具脈上與葉緣矽異形細胞。一般表皮細胞為長條形，全緣，脈上細胞與一般表皮細胞同型或略窄；表皮具先端膨大為圓球形之腺毛 (glandular trichome)，應與粉背蕨屬葉下表皮粉狀之臘質有關。氣孔不規則型

翠蕨屬不具表皮矽細胞，但本次取樣之翠蕨具有與其它鳳尾蕨科植物不同之生活型，該種多生長於雲霧帶中，植株小、葉片極薄且為一年生，因此其不具表皮矽異形細胞之現象亦可能為一退化之特徵。該屬之表皮細胞亦為長形，細胞邊緣具圓鈍之突起；脈上表皮細胞較一般表皮細胞略窄，且邊緣較平滑。氣孔為不規則形。

竹葉蕨屬的材料 *Tanitis blechnoides* 為一份採自東南亞的標本，但由於表皮受真菌感染嚴重，因此並非所有表皮特徵均能夠清楚觀察。該種之二氧化矽僅堆積於癒傷組織附近，脈上表皮細胞與一般表皮細胞分化不明顯，表皮細胞為多分支狀。具棍棒狀毛。氣孔不規則型。

B 鳳尾蕨屬

鳳尾蕨屬中的二氧化矽堆積類型具有高度的多樣性，本論文中所認定的四種二氧化矽堆積類型皆可在鳳尾蕨屬發現 (Table 11)，其中第 IV 類型即為 Shieh (1966) 所定義的二型鳳尾蕨 (*Cadierii*) 亞節；本研究中另外發現 *Campteria* 亞節 (包含傅氏鳳尾蕨、有刺鳳尾蕨等二回羽葉的鳳尾蕨屬植物) 與大葉鳳尾蕨 (*Creticae*) 亞節中的物種均屬於第 III 類型；而箭葉鳳尾蕨則和天草鳳尾蕨與半邊羽裂鳳尾蕨被歸於第 II 類型中。天草鳳尾蕨與半邊羽裂鳳尾蕨所屬的溪鳳尾蕨亞節 (*Excelsae*) 中其餘的物種則和其他數個較小的分類群同為無二氧化矽堆積之類群，其中包含了目前已知為鳳尾蕨科基群的鱗蓋鳳尾蕨。鳳尾蕨屬植物之一般表皮細胞多為分支狀，有些甚至可達三回以上。脈上表皮細胞則為長條形且邊緣平滑或略為波緣。表皮毛則多為 2-3 細胞之棍棒狀毛。氣孔多同時具有不規則型與極細胞型。

(四) 鐵線蕨支 (AD clade)

鐵線蕨支內可分為兩大群：鐵線蕨屬以及書帶蕨類群，在這兩群之中幾乎所有的物種皆具有矽異形細胞，且細胞皆多少為長條型。以下則針對這兩群分別描述。

A. 鐵線蕨屬 (*Adiantum*)

鐵線蕨屬的物種皆具有脈上矽異形細胞 (Table 12)。大葉鐵線蕨 (*A. macrophyllum*) 則具有脈間矽異形細胞，鞭葉鐵線蕨 (*A. caudatum*) 有時亦可觀察到；然而大葉鐵線蕨之脈間矽異形細胞各自獨立且均勻散佈於葉面上 (Figure 20F)，較似書帶蕨類群之矽異形細胞；而鞭葉鐵線蕨之脈間矽異形細胞常貼近葉脈且會互相連接 (Figure 17E) 較似鳳尾蕨屬之矽異形細胞。此外，*Venusta* 系 (series, *sensu* Shing and Ching, 1990；每小羽片僅具一假孢膜之類群，包含石長生與台灣高山鐵線蕨) 以及荷葉鐵線蕨 (*A. reniforme*) 則具有類似第 II 類型的細胞邊緣二氧化矽堆積。鐵線蕨屬的上表皮葉脈上常具有一特化之表皮細胞 (Figure 20E)，該細胞與相臨細胞之交界處常凹陷，可能為一種表皮之毛被物 (trichome)，而該細胞常將鐵線蕨上表皮之脈上矽異形細胞兩兩隔開為鐵線蕨屬脈上矽異形細胞之一大特

色。鐵線蕨屬之一般表皮細胞多為長條形，邊緣波狀至鈍齒狀；脈上細胞常較一般表皮細胞長且窄。Chuang and Liu (2003) 認為鐵線蕨屬植物可依據其氣孔是否下陷分為兩群，本研究之結果亦支持該想法，而其中又以 Ching (1957), Shing and Ching (1990) 分類系統中扣除鞭葉鐵線蕨的鞭葉鐵線蕨系 (*Caudata series*) (Figure 20D) 以及 Tryon and Tryon (1984) 系統中的鐵線蕨群 (*capillus-veneris* group) 中氣孔下陷之特徵較明顯。而其他類群之氣孔是否下陷則較不穩定或不下陷。表皮毛多為剛毛 (*hispid*) 或硬毛 (*hirsute*)。氣孔多為不規則形，但愛氏鐵線蕨 (*A. edgeworthii*) 較似平列型 (*hypocytic*)。

B. 書帶蕨類群 (*Vittarioids*)

該類群之物種皆具有均勻散佈葉面之矽異形細胞，矽異形細胞邊緣具規律且形狀固定之紋飾，紋飾形狀因種而異；於過去的紀錄中，也僅有部分一條線蕨屬 (*Monogramma*) 的植物可能不具有矽異形細胞 (Williams, 1927)。該類群之一般表皮細胞常為長條型，或較短但會整齊排列成列，細胞長軸方向與葉片中軸平行；脈上表皮細胞與一般表皮細胞則無明顯分化。表皮毛多為短棒狀。氣孔型為極細胞型，但於 Van Cotthem (1970) 之紀錄中，一條線蕨屬另具有 *pericytic* 與 *desmocytic* 之氣孔形式。

(五) 碎米蕨支 (*CH clade*)

該類群不具矽異形細胞，但於亨氏擬旱蕨 (*Mildella henryi*) 及戟葉黑心蕨 (*Doryopteris ludens*) 之細胞邊緣可見二氧化矽堆積。亨氏擬旱蕨之表皮細胞會排列成列而與葉脈平行，其二氧化矽堆積量大時常於相鄰細胞共同之側壁上堆積成條帶狀；戟葉黑心蕨之成熟孢子葉則於細胞邊緣凸起之尖端有堆積於細胞外之彎月形矽酸體，此類似的分泌形式亦可見於澤瀉蕨之 (*Parahemionitis arifolia*) 葉表皮上，但其組成的成分則未定。該支之一般表皮細胞多為星狀，僅 *Cheilanthes viridis*、碎米蕨屬 (*Cheilanthes*) 與擬旱蕨屬 (*Mildella*) 具明顯主軸。脈上細胞與一般表皮細胞形態常無明顯差異或僅於葉下表皮為長條形。該類群之毛被物多樣，於粉背蕨屬 (*Aleuritopteris*) 之葉背可見先端膨大成圓形之腺毛；金毛裸蕨 (*Paragymnopteris vestita*) 與毛碎米蕨 (*Cheilanthes hirsute*) 可見不同形態之長毛；鈕釦蕨 (*Pellaea rotundifolia*) 之葉面可見鱗片；而其餘之種類則常可見二細胞

之棍棒狀毛。該支之氣孔多為不規則型。Chang (2001) 曾提及碎米蕨之葉表皮一穩定之特徵 — 皺摺狀線條 — 於本研究中則未觀察到，其較可能之原因有二：(1) 本實驗利用背向散射電子觀察葉表皮，其對於細胞表層構造之解像力可能較二次電子差；(2) 碎米蕨之下表皮具有某些特殊之特性，而在 SEM 前處理之過程中形成該類之特徵。另一方面，與該類群相近的粉背蕨雖未見該皺摺狀線條之存在，但其葉背具白色或黃色之粉末狀蠟質堆積，而在觀察表皮時必須經過脫蠟處理，亦有可能是由該處理造成該特徵之流失。



Table 11. Epidermal silica deposition types of different subgenera taxa in *Pteris*

Shieh, 1966			Species	Silica deposition type	Tryon <i>et al.</i> , 1982	Shine <i>et al.</i> , 1990		
Subgenus	Section	Subsection			Group	Section		
<i>Pteris</i>	<i>Campteria</i>	<i>Campteria</i>	<i>Pteris biaurita</i> L. 弧脈鳳尾蕨	III		<i>Campteria</i>		
			<i>Pteris fauriei</i> Hieron. 傅氏鳳尾蕨					
			<i>Pteris scabristipes</i> Tagawa 紅柄鳳尾蕨					
			<i>Pteris setuloso-costulata</i> Hayata 有刺鳳尾蕨			<i>Quadriauricula</i>		
			* <i>Pteris x wulaiensis</i> C. M. Kuo 烏來鳳尾蕨					
		<i>Excelsae</i>	<i>Pteris dimidiata</i> Willd. 半邊羽裂鳳尾蕨	I or II		<i>Quadriauricula</i>		
			<i>Pteris excelsa</i> Guad. 溪鳳尾蕨			<i>Quadriauricula</i>		
			<i>Pteris semipinnata</i> L. 天草鳳尾蕨			<i>Quadriauricula</i>		
			<i>Pteris tokioi</i> Masamune 鈴木氏鳳尾蕨					
	<i>Pteris</i>	<i>Cadierii</i>	<i>Pteris angustipinna</i> Tagawa 細葉鳳尾蕨	IV		<i>Quadriauricula</i>		
			<i>Pteris cadieri</i> H. Christ 三型鳳尾蕨			<i>Quadriauricula</i>		
			<i>Pteris grevilleana</i> Wall. 翅柄鳳尾蕨			<i>Quadriauricula</i>		
			<i>Pteris kidoi</i> Sa. Kurata 城戶氏鳳尾蕨					
			<i>Pteris multifida</i> Poir. 鳳尾蕨			<i>P. cretica</i>	<i>Pteris</i>	
			<i>Pteris plumbea</i> Christ 廣東鳳尾蕨				<i>Pteris</i>	
			<i>Pteris ryukuensis</i> Tagawa 琉球鳳尾蕨					
			* <i>Pteris sintenensis</i> (Masam.) C. M. Kuo 新店鳳尾蕨					
		<i>Pteris</i>	<i>Creticae</i>	<i>Pteris cretica</i> L. 大葉鳳尾蕨	III [#]	<i>P. cretica</i>	<i>Pteris</i>	
				<i>Pteris dactylina</i> Hook. 掌鳳尾蕨			<i>Pteris</i>	
				<i>Pteris deltodon</i> Baker 岩鳳尾蕨				
				# <i>Pteris ensiformis</i> Burm. 箭葉鳳尾蕨			<i>P. cretica</i>	<i>Pteris</i>
				* <i>Pteris nipponica</i> W. C. Shieh 日本鳳尾蕨				
<i>Pteris pellucidifolia</i> Hayata 闊葉鳳尾蕨								
	<i>Formosae</i>	<i>Pteris formosana</i> Baker 臺灣鳳尾蕨	I		<i>Quadriauricula</i>			
	<i>Longipinnae</i>	<i>Pteris longipinna</i> Hayata 長葉鳳尾蕨	III		<i>Pteris</i>			
	<i>Pteris</i>	<i>Pteris vittata</i> L. 鱗蓋鳳尾蕨	I	<i>P. longifolia</i>	<i>Pteris</i>			
<i>Tripodipteris</i>	<i>Hypsopodium</i>	-	<i>Pteris longipes</i> D. Don 蓬來鳳尾蕨	I		<i>Quadriauricula</i>		
	<i>Tripodipteris</i>	-	<i>Pteris wallichiana</i> J. Agardh 瓦氏鳳尾蕨	I		<i>Campteria</i>		

* Species not described in Shieh, 1966. The species were classified into Shieh's system by morphology according to the key in Shieh, 1966.

Pteris ensiformis have type II silica deposition type

Table 12. Epidermal silica deposition types of different subgenera taxa in *Adiantum*

Shing and Ching, 1990	Species	Interveinal spicular cell	Cell margin silica deposit	Adaxial spicular cell	Tryon and Tryon, 1984
Series					Group
<i>Caudata</i>	<i>Adiantum caudatum</i> L. 鞭葉鐵線蕨	No (Have?)	No	Have	<i>philippense</i>
	<i>Adiantum edgeworthii</i> Hook. 愛氏鐵線蕨				-
	* <i>Adiantum wangii</i> C. M. Kuo 王氏鐵線蕨				-
	<i>Adiantum malesianum</i> J. Ghatak 馬來鐵線蕨				-
	* <i>Adiantum meishanianum</i> C. M. Kuo 梅山口鐵線蕨				-
	<i>Adiantum philippense</i> L. 半月形鐵線蕨	No			<i>philippense</i>
	<i>Adiantum soboliferum</i> Wall. ex Hook. 翅柄鐵線蕨				-
<i>Flabellulata</i>	<i>Adiantum diaphanum</i> Blune 長尾鐵線蕨		No	Have	<i>petens</i>
	<i>Adiantum flabellulatum</i> L. 扇葉鐵線蕨				-
	<i>Adiantum hispidulum</i> Sw. 毛葉鐵線蕨				<i>pectinatum</i>
<i>Veneri-Capilliformia</i>	<i>Adiantum capillus-veneris</i> L. 鐵線蕨		No	Have	<i>capillus-veneris</i>
	<i>Adiantum formosanum</i> Tagawa 月牙鐵線蕨	No			-
-	<i>Adiantum raddianum</i> C. Presl 細葉鐵線蕨		No	No	<i>Capillus-veneris</i>
<i>Pedata</i>	<i>Adiantum myriosorum</i> Baker 灰背鐵線蕨				-
<i>Venusta</i>	<i>Adiantum monochlamys</i> Eaton 石長生		Have	Have	<i>capillus-veneris</i>
	<i>Adiantum roborowskii</i> Maxim. var. <i>taiwanianum</i> (Tagawa) W. C. Shieh 臺灣高山鐵線蕨	No			-
<i>Reniformia</i>	<i>Adiantum reniforme</i> L. var. <i>sinense</i> Y. X. Lin 荷葉鐵線蕨		No	Have	<i>reniforme</i>
-	<i>Adiantum macrophyllum</i> Sw. 大葉鐵線蕨	Have			<i>phyllitidis</i>

(*) Species not described in Shing and Ching (1990). The species were classified into Shing and Ching's system (1990) according to the morphological description of the series in Ching (1957).

第三節、矽異形細胞於鳳尾蕨科內之分佈與可能之演化途徑

由本研究的結果得知鳳尾蕨科之假脈均是由矽異形細胞所構成，同時也調查了鳳尾蕨科中 19 分類群與 82 種的矽酸體堆積形式，並且發現鳳尾蕨科之矽酸體堆積型式可分為四類型：(I) 無特定二氧化矽堆積形式；(II) 二氧化矽堆積於細胞邊緣突出部位；(III) 具脈上矽異形細胞而不具脈間矽異形細胞；(IV) 具脈間矽異形細胞。其中，依據特徵演化歷史重建的結果 (Figure 21) 細胞內無二氧化矽堆積的類型為鳳尾蕨科之祖徵，而在鐵線蕨支 (AD clade)、鳳尾蕨支 (PT clade) 以及碎米蕨支 (CH clade) 中則分別出現了具二氧化矽堆積的類群；其中具有脈上矽異形細胞的類群僅可見於鐵線蕨支與部分的鳳尾蕨支之中，這兩個類群的矽異形細胞應具有不同起源；而具有脈間矽異形細胞的種類則可發現於鐵線蕨支的書帶蕨類群以及部分的鐵線蕨屬植物，鳳尾蕨支的孔雀鳳尾蕨屬以及部分的鳳尾蕨屬植物，而上述的四群植物均同時具有脈上矽異形細胞，其脈上表皮細胞常具明顯長軸，且其姐妹群均多屬於第 III 類型。

從上述的關係中我們可以推測鳳尾蕨科中各種二氧化矽堆積類型之間的演化關係。其中，位於鳳尾蕨科基群的珠蕨支植物多具有稍具長軸並規則排列的一般表皮細胞以及較一般表皮細胞長且窄的脈上表皮細胞；該特徵可見於多數鳳尾蕨支的植物以及鐵線蕨屬中。然而，在水蕨支以及碎米蕨支之中，側脈上的細胞則與一般表皮細胞沒有明顯分化，同時，一般表皮細胞亦常不具有固定軸向或甚至沒有長軸。而在上述兩種的表皮細胞形態中皆可於部分的零星的類群中觀察到表皮細胞壁矽化，或者將二氧化矽堆積於細胞邊緣之現象。另一方面，於鳳尾蕨支與鐵線蕨支中，則分別出現了脈上矽異形細胞，其中於鳳尾蕨支中，該特徵可能是一次或多次起源的。而在鳳尾蕨屬與鐵線蕨屬具脈上矽異形細胞的類群中則分別出現了同時具有脈上矽異形細胞脈間矽異形細胞的種類，這一類的脈間異形細胞較常分布於側脈的周圍。另一方面，於鳳尾蕨支與鐵線蕨支中，各有一群脈上細胞與一般表皮細胞均具明顯長軸，但兩者分化不明顯的類群；而其中的書帶蕨類群、孔雀鳳尾蕨屬以及 *Adiantum macrophyllum* 則出現了均勻散佈於葉面的矽異形細胞。

綜觀前人對單子葉植物矽酸體的研究，已知矽對於植物體內可能具有幾項主要的功能，包含增加光合作用、調節體內元素的平衡、抵抗病蟲害與機械性的支撐等 (Prychid *et al.*, 2004; Ma and Yamaji, 2006)。就鳳尾蕨科矽異形細胞演化過程

而言，可能具有不同的功能。

由前述所推測的演化路徑中可以推斷鳳尾蕨科矽異形細胞的演化可能有以下三個重要的階段：

(1) 植物體過量吸收與累積矽並輸送至葉片

生物體內的矽可分為可溶性的矽與不可溶的二氧化矽堆積，一般認為植物體內的矽含量與矽酸體的含量具有密切相關 (Wang and Liu, 1993; Piper, 2004; Hodson *et al.*, 2005)，然而會累積矽的植物不一定會將矽輸送至葉片，也不一定會形成矽酸體。蕨類植物地上部矽含量的平均值常遠較其它植物類群低 (Hodson *et al.*, 2005)，不過 Ma 與 Takahashi (2002) 的研究認為蕨類植物應分為兩大群，一群為矽聚積性的植物 (Si accumulators)，一群則為非矽聚積性的植物 (non Si accumulators)；其中矽聚積性的植物包含了石松類 (Lycophytes)、木賊科 (Equisetaceae)、觀音座蓮舅科 (Marattiaceae)、紫萁科 (Osmundaceae)、鳳尾蕨科、烏毛蕨科 (Blechnaceae)、莎草蕨科 (Schizaeaceae)、囊白科 (Gleicheniaceae)、金星蕨科 (Thelypteridaceae) 以及蹄蓋蕨科 (Athyriaceae)，這些類群的平均矽含量與單子葉植物相近；後者則包含骨碎補科 (Davalliaceae)、水龍骨科 (Polypodiaceae) 以及鱗毛蕨科 (Dryopteridaceae)，這些類群的平均矽含量則極低。

中國植被地理的研究中 (Ho, 1982) 曾列出 15 種具有高矽含量的蕨類，其中有 6 種屬於鳳尾蕨科，其餘則主要為囊白科與烏毛蕨科。此外，過去曾紀錄有矽酸體的蕨類類群則有卷柏屬 (*Selaginella*) (Poirault, 1993)、觀音座蓮舅科 (Pant and Khare, 1969, Ogura, 1972)、廣義的莎草蕨科 (Ogura, 1972; Ribeiro *et al.*, 2007)、膜蕨科 (Hymenophyllaceae) (Wessels Boer, 1962)、鐵線蕨屬以及書帶蕨類群 (Williams, 1927; Bower, 1963)。因此，鳳尾蕨科中至少有一部分的種類是屬於具有高矽含量的類群，而在本實驗中則觀察到即使是在鳳尾蕨科基群的珠蕨支之中，亦偶而會見到表皮細胞壁矽化之現象，該現象可能與鳳尾蕨科的植物常適應於較其它蕨類植物乾旱的岩生環境有關。

矽酸於植物體內常具有吸附作用，有助於調節植物體內離子的平衡與防止有毒物質的傷害 (Wang and Liu, 1993; Britz *et al.*, 2002; Ma and Yamaji, 2006)，而鳳尾蕨科中的許多物種則因會吸收重金屬並堆積於葉片中，被建議用作汙染環境復原 (Ma *et al.*, 2001; Zhao *et al.*, 2002; Srivastava and Ma, 2005)，其中 Meharg (2003)

所調查能累積和過量累積砷 (arsenic hyperaccumulation) 的蕨類中，砷濃度最高的類群包含鳳尾蕨科、木賊科、卷柏科、莎草蕨科、烏毛蕨科及紫萁科等，亦都屬於上述砷聚積性或會產生砷酸體的植物。而該項特性亦被認為可能與部分類群於醫藥上的價值有關 (Komatsu *et al.*, 1996)。此外，於細胞壁或者細胞邊緣的砷酸體的堆積亦可能是受到草食動物啃食而誘發 (Vicari and Bazely, 1993; McNaughton and Tarrant, 1983; McNaughton *et al.*, 1985)，此與防止病蟲害 (Piperno, 2006; Ma and Yamaji, 2006) 或者草食動物的啃食 (Massey and Hartley, 2006; Massey *et al.*, 2007) 相關。

(2) 砷酸體堆積於特化為長條形的側脈表皮細胞上 (脈上砷異形細胞形成)

長條形的側脈表皮細胞可能為鳳尾蕨科之祖徵，而該特徵則在碎米蕨支與水蕨支中消失。與此相對應的是，砷異形細胞僅出現於具有長條形側脈表皮細胞的鳳尾蕨支以及鐵線蕨支之中，而不可見於碎米蕨支與水蕨支；唯一較特殊的是碎米蕨支的亨氏擬旱蕨，該種雖不具有砷異形細胞，但其砷酸體於下表皮中常堆積於細胞壁與細胞邊緣，進而聯結成帶狀，而該種之側脈下表皮細胞亦為長條形的。此外，在鳳尾蕨屬與鐵線蕨屬中，具有脈上砷異形細胞的種類其脈上砷異形細胞均會出現於葉脈下表皮，但不一定出現於葉脈上表皮。因此，該特徵可能與葉片機械性的支撐有關，將二氧化砷堆積於脈上長形的細胞中會較堆積於其它部位更具有支撐的效益

(3) 脈間砷異形細胞形成

於鳳尾蕨科中具有脈間砷異形細胞的類群可分成兩群：(i) 脈上表皮細胞較一般表皮細胞長且窄，而於脈上與脈間均可見形態相似的砷異形細胞；該類型的脈間砷異形細胞傾向於分佈在葉脈周圍，可能是脈上砷異形細胞表現於脈間所形成的。(ii) 脈上表皮細胞與一般表皮細胞均為長條形但未明顯分化。這兩群的脈間砷異形細胞具有共同的特點是其長軸之方向均與其側脈平行，因此可能與脈上砷異形細胞相同亦具有支撐的功能。

在具有該特徵的類群中，書帶蕨類群為附生或生長於陰暗潮濕之地區，其餘的類群則多為岩生適應乾旱的環境。唯一例外的是翅柄鳳尾蕨與二型鳳尾蕨，這兩種較常生長於林下或林緣，且為二回羽狀複葉。鳳尾蕨科的脈間異形細胞與膜

蕨科的假脈 (Iwatsuki, 1978; Dubuisson *et al.*, 2003; Ebihara *et al.*, 2007) 具有某些相似之處；在膜蕨科中，假脈蕨屬 (*Crepidomanes*) 與單葉假脈蕨 (*Didymoglossum*) 屬分別適應極端潮濕的附生環境而根部退化且植株矮化 (dwarfism)，而在這兩類群中部份的小脈退化而形成了僅剩下脈上厚壁細胞與矽細胞之假脈；而在鳳尾蕨科中具有脈間矽異形細胞的類群亦多少具有較相近的分類群植株矮小或者回數減少之現象。然而，鳳尾蕨科與膜蕨科不同處，在目前的切片觀察中並未顯示除了矽異形細胞外，脈間矽異形細胞以下的組織有明顯與葉脈關聯的特徵，因此，還有待進一步的研究。



第四節、結論與未來展望

(一) 鳳尾蕨科假脈與矽異形細胞之起源與功能

在鳳尾蕨科的五大支(clades) 中除了水生的水蕨支以外，均觀察到細胞壁矽化或者細胞邊緣之二氧化矽堆積，然而矽異形細胞則僅可見於鳳尾蕨支與鐵線蕨支之中。而藉由不同分類群中矽異形細胞於葉面上的分布與類群間的親源關係推斷，鳳尾蕨科的脈間矽異形細胞（即假脈）可能是由原本僅分布在葉脈上的脈上表皮細胞分化而來。然而，要瞭解鳳尾蕨科脈上矽異形細胞的起源，仍需要更多證據。其中最主要的是需要更多葉片的發育與解剖構造的觀察，而鳳尾蕨科中的兩個最大屬鳳尾蕨屬與鐵線蕨屬應可作為不錯的研究目標。以鳳尾蕨屬為例，該屬在本次研究的 26 個物種中，可發現就四種不同的矽酸體堆積形式，分別為 6、3、10 以及 7 種；其中已知位於該屬基群的鱗蓋鳳尾蕨是屬於無細胞內二氧化矽堆積的類型。若能夠於該屬中進行適當的取樣，則可以更清楚的瞭解矽異形細胞之起源。然而，若要進行這兩屬內的研究，可能需要更加釐清這兩屬屬下分類群間的親源關係以輔助結果的判斷。

鳳尾蕨科內假脈之功能則為一待解決的問題。一般認為，假脈具有支撐植物葉片之功能，而於鳳尾蕨科內的假脈應同樣具此功能。然而，於鳳尾蕨屬與鐵線蕨屬中的觀察中發現，具有假脈的類群與不具假脈的類群之間側脈相隔的距離沒有顯著差異，而除了假脈少數且偶見的種類外，兩側脈間常有三條左右的假脈；此外，具有假脈的種類，其植株通常較相近類群矮小或者為附生，其假脈的數量似乎超越了其支持所需。而鳳尾蕨科的假脈與其他類群的不同在於其為表皮矽異形細胞所組成，意即其葉表皮上具有一條條的矽膠條或者是玻璃柱；該類構造是否提供了具有假脈的種類額外的適應優勢，可能是未來可以深入討論的題目。

(二) 矽異形細胞研究於其他領域的應用

就植物分類領域而言，可作為屬下分類群的分辨特徵，以鳳尾蕨屬為例，Chuang and Liu (2001, 2003) 對台灣鳳尾蕨科植物表皮細胞形態之研究中認為，除了天草鳳尾蕨與箭葉鳳尾蕨具有較特殊的表皮細胞形態外，鳳尾蕨屬之表皮細胞應無其他可用的分類依據。然而，在本研究則發現利用葉表二氧化矽堆積形式的不同可將鳳尾蕨屬分為數個小群，而這些分類群與過去鳳尾蕨屬的形態分類的結

果大致符合 (Table 11)；其中與 Chang and Liu (2001, 2003) 的結果相同的是，箭葉鳳尾蕨依二氧化矽堆積形式從大葉鳳尾蕨亞節 (subsection *Creticae*) 中分出而與天草鳳尾蕨和半邊羽裂鳳尾蕨歸為一群。

此外，孔雀鳳尾蕨屬依據分子證據由碎米蕨類群中被移出而成為金粉蕨屬之姐妹群 (Gastony and Johnson, 2001)，矽異形細胞之存在應可做為此新分類群的共同特徵；而於書帶蕨類群之中，一條線蕨屬依據分子證據應為一多系群 (Schuettpelz *et al.*, 2007; Ruhfel *et al.*, 2008)，而於過去的研究中曾依據矽異形細胞的有無，試圖將一條線蕨分為兩個屬 *Pleurogramma* 以及 *Eumonogramme* (Poirault, 1893; Williams, 1927)，因此矽異形細胞於一條線蕨屬中似乎是一個值得重新檢視的特徵。最後，於鐵線蕨支，特別是書帶蕨類群中可以觀察到多樣的矽異形細胞邊緣形態，而不同的分類群具有不一樣的邊緣形態，此特徵應可作為該類群中屬或屬下分類群之分類依據。

矽異形細胞研究亦可應用於古環境的研究，矽酸體具有耐酸鹼與不易腐壞變形之特性，與地下花粉同樣為研究古環境之重要指標。鳳尾蕨科內具很高的生態棲位多樣性，而不同的分類群對於棲地的選擇常具有專一性；其中具有大量矽異形細胞的分類群如書帶蕨類群、鐵線蕨屬、鳳尾蕨屬以及金粉蕨屬分別佔據了附生、林下以及岩生等不同的生態棲位；然而，過去對於蕨類矽酸體的研究稀少，且多僅以鐵線蕨屬之長形矽酸體為整個水龍骨類群 (Polypods，包含大多數的薄囊蕨) 之代表作為判斷古環境之依據 (Wang and Liu, 1993; Piperno, 2006)；因此，鳳尾蕨科的矽酸體似乎還有相當大的研究空間。

矽酸體於醫藥上可能有其價值，許多鳳尾蕨科的植物包含碎米蕨、鐵線蕨、鳳尾蕨、水蕨等均有被應用於中草藥或者青草茶之中，而矽酸體如同矽膠一樣具有吸附許多種物質之能力，因此該構造可能具有醫藥之價值 (Komatsu *et al.*, 1996)。或者，矽酸之過量吸收常與其他金屬元素如鋁 (Britez *et al.*, 2002) 的吸收並行；而目前以鱗蓋鳳尾蕨與大葉鳳尾蕨為代表的鳳尾蕨科物種正因其具有過量吸收砷 (hyperaccumulation) 的特性而被廣泛的應用，此兩者之間是否有關聯似乎是未來可以嘗試之方向。

(三) 桌上型掃描式電子顯微鏡之應用

於本研究中大量的使用桌上型掃描式電子顯微鏡及其相關技術，雖然該技術

目前較常應用於材料科學之樣品檢查，於生物研究中並不普遍，但於未來確可能有應用於生物學。該方法依據目前之技術已可觀察植物標本表皮之形態，只要標本烘乾的過程夠迅速，基本上材料能保有還算固定之形態，特別是表皮矽酸體的部份；此外，該方法利用冷卻固定，而不需使用化學藥劑處理或者鍍金，因此在觀察後具有回收烘乾，還原成標本之特性；而該方法操作簡易，於熟練操作方法後，觀察一個樣品所需之時間約僅 5-20 分鐘，因此，該項儀器於未來可能於部份分類群如禾本科植物之分類與形態觀察上具有其應用性。

本研究發現兩項操作方式可增加該儀器於植物分類上之應用性：(1) 使用可變之加速電壓：該方法對於觀察具有不同表皮角質蠟層厚度之植物材料有所助益；(2) 增加可置入材料的面積：若該項材料有回收使用之必要性（如模式標本），則需要較大的材料放置空間，然而，於操作、時間、空間與雜訊等層面可能需有所取捨。



伍、參考文獻

- Benedict, R. C.** 1914. A revision of the genus *Vittaria* J. E. Smith - I. The species of the subgenus *Radiovittaria* *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 41: 391-410.
- Benl, G.** 1991. The pteridophyta of Bioko (Fernando Po): (contributions to a flora of the island): V: Aspleniaceae, Aspidiaceae, Lomariopsidaceae, Elaphoglossaceae. *Acta Botanica Barcinonensia*. 40: 3-106.
- Bouma, W. L. M.** 2008. *A Phylogenetic Investigation of the New Zealand Pteridaceae Ferns*. Master's thesis. New Zealand: Victoria University of Wellington, School of Biological Sciences
- Bower, F. O.** 1963. *The Ferns (Filicales) - Treated Comparatively with a View to Their Natural Classification*. New York: Hafner.
- Bozzola, J. J. and L. D. Russell.** 1992. *Electron Microscopy: Principles and Techniques for Biologists* Boston: Jones and Bartlett Publishers.
- Brandenburg, D. M., S. D. Russell, J. R. Estes, and W. F. Chissoe, III.** 1985. Backscattered electron imaging as a technique for visualizing silica bodies in grasses. *Scanning Electron Microscopy*. 1985 (4): 1509-1518.
- Britez, R. M., T. Watanabe, S. Jansen, C. B. Reissmann, and M. Osaki.** 2002. The relationship between aluminium and silicon accumulation in leaves of *Faramea marginata* (Rubiaceae). *New Phytologist*. 156 (3): 437-444.
- Camus, J. M.** 1990. Marattiaceae. In Kramer K. U. (eds.). *The Families and Genera of Vascular Plants. Volume 1: Pteridophytes and Gymnosperms*. New York: Springer-Verlag.
- Chaerle, P. and R. L. L. Viane.** 2004. Leaf anatomy and the occurrence of false veins in *Asplenium* (Aspleniaceae, Pteridophyta). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 145 (2): 187-194.

- Chandra, P. and I. Hashim.** 1974. Epidermal studies in some species of *Adiantum* L. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences Section B.* 79 (2): 80-90.
- Chao, S. C., C. R. Sheue, and Y. P. Yang.** 2007. *The study of silicon body distribution of on lateral leaves of Selaginella in Taiwan* in Proceedings of Symposium on Frontiers of Plant Science. Taipei, Taiwan
- Ching, R.-C.** 1940. On natural classification of the family Polypodiaceae. *Sunyatsenia.* 5: 201-268.
- Ching, R.-C.** 1957. On the genus *Adiantum* L. of China with notes on some related species from neighbouring regions. *Acta Phytotaxonomica Sinica.* 6 (4): 301-354.
- Ching, R.-C.** 1978a. The Chinese fern families and genera: systematic arrangement and historical origin. *Acta Phytotaxonomica Sinica.* 16 (3): 1-1916.
- Ching, R.-C.** 1978b. The Chinese fern families and genera: systematic arrangement and historical origin (*Cont.*). *Acta Phytotaxonomica Sinica.* 16 (4): 16-37.
- Chuang, Y.-Y.** 2001. *A Study of Leaf Epidermis in Taiwan Pteridaceae.* Master's Thesis. National Sun Yat-sen University, Department of Biological Sciences.
- Chuang, Y.-Y. and H.-Y. Liu.** 2003. Leaf epidermal morphology and its systematic implications in Taiwan Pteridaceae. *Taiwania.* 48 (1): 60-71.
- Copeland, E. B.** 1938. Genera Hymenophyllacearum. *The Philippine Journal of Science.* 67: 1-110.
- Copeland, E. B.** 1947. *Genera Filicum.* New York: The Ronald Press Company.
- Copeland, E. B.** 1958. *Fern Flora of the Philippines.* Manila: Bureau of Printing.
- Crane, E. H.** 1997. A revised circumscription of the genera of the fern family Vittariaceae. *Systematic Botany.* 22 (3): 509-517.
- Crane, E. H., D. R. Farrar, and J. F. Wendel.** 1995. Phylogeny of the Vittariaceae:

- Convergent simplification leads to a polyphyletic *Vittaria*. *American Fern Journal*. 85 (4): 283-305.
- Dayanandan, P., P. B. Kaufman, and C. I. Franklin.** 1983. Detection of silica in plants. *American Journal of Botany*. 70 (7): 1079-1084.
- Deng, D. S.** 1998. The studies on phytolith system of Cyperaceae. *Guihaia*. 18 (3): 204-208.
- Deng, D. S.** 2002. The studies on phytolith system and classification of *Blysmcarex*. *Guihaia*. 22 (2): 116-120.
- Dubuisson, J. Y., S. Hennequin, F. Rakotondrainibe, and H. Schneider.** 2003. Ecological diversity and adaptive tendencies in the tropical fern *Trichomanes* L. (Hymenophyllaceae) with special reference to climbing and epiphytic habits. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 142 (1): 41-63.
- Ebihara, A., K. Iwatsuki, M. Ito, S. Hennequin, and J. Y. Dubuisson.** 2007. A global molecular phylogeny of the fern genus *Trichomanes* (Hymenophyllaceae) with special reference to stem anatomy. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 155 (1): 1-27.
- Foster, A. S.** 1951. Heterophylly and foliar venation in *Lacunaria*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 78: 382-400.
- Gastony, G. J. and W. P. Johnson.** 2001. Phylogenetic placements of *Loxoscaphe thecifera* (Aspleniaceae) and *Actiniopteris radiata* (Pteridaceae) based on analysis of *rbcL* nucleotide sequences. *American Fern Journal*. 91 (4): 197-213.
- Gastony, G. J. and D. R. Rollo.** 1995. Phylogeny and generic circumscriptions of cheilanthoid ferns (Pteridaceae: Cheilantheoideae) inferred from *rbcL* nucleotide sequences. *American Fern Journal*. 85 (4): 341-360.
- Giesenhagen, K. F. G.** 1890. Die Hymenophyllaceen. *Flora*. 73: 411-464.

- Gracano, D., A. A. Azevedo, and J. Prado.** 2001. Anatomia foliar das espécies de Pteridaceae do Parque Estadual do Rio Doce (PERD) - MG. *Revista Brasileira de Botânica, São Paulo.* 24 (3): 333-347.
- Gray, A.** 1875. Miscellaneous botanical contributions. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 11: 71-104.
- Hieronimus, G. and J. Mildbraed.** 1914. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Zentral-Afrika-Expedition 1907-1908, unter Führung Adolf Friedrichs, Herzogs zu Mecklenburg. Band II. Botanik.* Leipzig: Klinkhardt and Biermann.
- Hill, C. R. and J. M. Camus.** 1986. Evolutionary cladistics of marattialean ferns. *Bulletin of the British Museum. Natural History. Botany.* 14 (4): 219-300.
- Hill, C. R., R. H. Wagner, and A. A. El-Khayal.** 1985. *Qasimia* gen. nov., an early *Marattia*-like fern from the Permian of Saudi Arabia. *Scripta Geologica.* 79: 1-50.
- Hilu, K. W. and J. L. Randall.** 1984. Convenient method for studying grass leaf epidermis. *Taxon.* 33 (3): 413-415.
- Hodson, M. J., P. J. White, A. Mead, and M. R. Broadley.** 2005. Phylogenetic variation in the silicon composition of plants. *Annals of Botany.* 96 (6): 1027-1046.
- Holtum, R. E.** 1964. *A Revised Flora of Malaya - An Illustrated Systematic Account of the Malayan Flora, Including Commonly Cultivated Plants. Volumn II Ferns of Malaya.* Singapore: Govt. Print. Off.
- Hou, H.-Y.** 1982. *The Vegetation Geography of China With Reference to the Chemical Composition of Dominant Plants.* Beijing: Science Press.
- Huang, T.-C.** 1994. *Flora of Taiwan. Volume 1: Pteridophyta and Gymnospermae.* 2nd edition. Taipei: Editorial Committee of the Flora of Taiwan.

- Huang, T.-C.** 2003. *Flora of Taiwan. Volume 6.* 2nd edition. Taipei: Editorial Committee of the Flora of Taiwan.
- Iwatsuki, K.** 1962. On the venation of the thelypteroid ferns. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica.* 20: 219-227.
- Iwatsuki, K.** 1963. Taxonomy of the thelypteroid ferns, with special reference to the species of Japan and adjacent regions. I. General considerations. *Memoirs of the College of Science, Kyoto Imperial University. Series B.* 30: 21-51.
- Iwatsuki, K.** 1978. Studies in the systematics of filmy ferns IV. Notes on the species with false veinlets. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University, Series of Biology.* 7: 31-43.
- Iwatsuki, K. and M. Kato.** 1976. Evolution of fern leaves through fusion. *Phytomorphology.* 26 (3): 234-239.
- Jakes, K. A. and J. C. Mitchell.** 1996. Cold plasma ashing preparation of plant phytoliths and their examination with scanning electron microscopy and energy dispersive analysis of x-rays. *Journal of Archaeological Science.* 23 (1): 149-156.
- Karnovsk, M. J.** 1965. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. *Journal of Cell Biology.* 27 (2): A137-A138.
- Kirkpatrick, R. E. B.** 2007. Investigating the monophyly of *Pellaea* (Pteridaceae) in the context of a phylogenetic analysis of cheilanthoid ferns. *Systematic Botany.* 32 (3): 504-518.
- Komatsu, K., K. Iida, S. Q. Cai, M. Mikage, T. Yoshizawa, and T. Namba.** 1996. Pharmacognostical studies on *Adiantum* plants V. Classification based on spore morphology and distributional patterns of silicon and calcium in the ultimate pinnules. *Yakugaku Zasshi-Journal of the Pharmaceutical Society of Japan.* 116

(2): 125-137.

Kramer, K. U. 1990a. *The Families and Genera of Vascular Plants. Volume 1: Pteridophytes and Gymnosperms.* New York: Springer-Verlag.

Kramer, K. U. 1990b. Vittariaceae. In Kramer K. U. (eds.). *The Families and Genera of Vascular Plants. Volume 1: Pteridophytes and Gymnosperms.* New York: Springer-Verlag.

Kuo, C.-M. 1997. *Manual of Taiwan Vascular Plants. Volume 1 - Pteridophyta.* Taipei: The Council of Agriculture.

Lersten, N. R. 1990. Sieve tubes in foliar vein endings - review and quantitative survey of *Rudbeckia laciniata* (Asteraceae). *American Journal of Botany.* 77 (9): 1132-1141.

Li, J.-W. and C. H. Haufler. 1999. Genetic variation, breeding systems, and patterns of diversification in Hawaiian *Polypodium* (Polypodiaceae). *Systematic Botany.* 24 (3): 339-355.

Liu, H.-M., L. Wang, X.-C. Zhang, and H. Zeng. 2008. Advances in the studies of lycophytes and monilophytes with reference to systematic arrangement of families distributed in China. *Journal of Systematics and Evolution.* 46 (6): 808-829.

Ma, J.-F. and E. Takahashi. 2002. *Soil, Fertilizer, and Plant Silicon Research in Japan.* Amsterdam: Elsevier.

Ma, J.-F. and N. Yamaji. 2006. Silicon uptake and accumulation in higher plants. *Trends in Plant Science.* 11 (8): 392-397.

Ma, L.-Q., K. M. Komar, C. Tu, W.-H. Zhang, Y. Cai, and E. D. Kennelley. 2001. A fern that hyperaccumulates arsenic - A hardy, versatile, fast-growing plant helps to remove arsenic from contaminated soils. *Nature.* 409 (6820): 579-579.

- Maddison, W. P. and D. R. Maddison.** 2009. *Mesquite: A modular system for evolutionary analysis. Version 2.6.* <http://mesquiteproject.org>
- Madella, M., A. Alexandre, T. Ball, and ICPN working group.** 2005. International Code for Phytolith Nomenclature 1.0. *Annals of Botany.* 96 (2): 253-260.
- Makgomol, K. and E. Sheffield.** 2001. Gametophyte morphology and ultrastructure of the extremely deep shade fern, *Trichomanes speciosum*. *New Phytologist.* 151 (1): 243-255.
- Massey, F. P., A. R. Ennos, and S. E. Hartley.** 2007. Herbivore specific induction of silica-based plant defences. *Oecologia.* 152 (4): 677-683.
- Massey, F. P. and S. E. Hartley.** 2006. Experimental demonstration of the antiherbivore effects of silica in grasses: impacts on foliage digestibility and vole growth rates. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences.* 273 (1599): 2299-2304.
- McNaughton, S. J. and J. L. Tarrants.** 1983. Grass leaf silicification: natural selection for an inducible defense against herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America-Biological Sciences.* 80 (3): 790-791.
- McNaughton, S. J., J. L. Tarrants, M. M. McNaughton, and R. H. Davis.** 1985. Silica as a defense against herbivory and a growth promotor in African grasses. *Ecology.* 66 (2): 528-535.
- Meharg, A. A.** 2003. Variation in arsenic accumulation - hyperaccumulation in ferns and their allies. *New Phytologist.* 157 (1): 25-31.
- Meïen, S. V.** 1987. *Fundamentals of Palaeobotany.* London: Chapman and Hall.
- Mettenius, G.** 1856. *Filices Horti Botanici Lipsiensis.* Leipzig: Verlag von Leopold Voss.

- Mettenius, G.** 1865. Ueber die Hymenophyllaceae. *Abhandlungen der mathematisch-physischen Classe der Koniglich Sachsischen Gesellschaft der Wissenschaften*. 7: 401-504.
- Mickel, J. and A. R. Smith.** 2004. *The Pteridophytes of Mexico. Memoirs of the New York Botanical Garden*. New York: New York Botanical Garden.
- Molisch, H.** 1923. *Mikrochemie der Pflanze*. Jena: G. Fischer.
- Mukherjee, R. N. and U. Sen.** 1981. A forked vein and foliar fibres in *Selaginella*. *Fern gazette*. 12: 175-177.
- Nayar, B. K.** 1962. Studies in Pteridaceae V: Contributions to the morphology of some species of the maidenhair ferns. *Journal of the Linnean Society of London, Botany*. 58 (372): 185-199.
- Netolitzky, F. and A. Frey.** 1929. Die kieselkorper. *Handbuch der Pflanzenanatomie. Volume III*. Berlin: Gebrüder Borntraeger.
- Ogura, Y.** 1972. *Comparative Anatomy of Vegetative Organs of the Pteridophytes*. 2nd edition. Berlin: Gebrüder Borntraeger.
- Palmer, D. D.** 2002. *Hawaii's Ferns and Fern Allies*. Honolulu: University of Hawaii Press.
- Panigrahi, G.** 1993. *Parahemionitis*, a new genus of Pteridaceae. *American Fern Journal*. 83 (3): 90-92.
- Pant, D. D. and P. K. Khare.** 1969. Epidermal structure and stomatal ontogeny in some eusporangiate ferns. *Annals of Botany*. 33 (132): 795-805.
- Parr, J. F., C. J. Lentfer, and W. E. Boyd.** 2001. A comparative analysis of wet and dry ashing techniques for the extraction of phytoliths from plant material. *Journal of Archaeological Science*. 28 (8): 875-886.
- Parry, D. and F. Smithson.** 1958. Techniques for studying opaline silica in grass leaves.

Annals of Botany. 22 (4): 543.

Pichi Sermolli, R. E. G. 1963. Adumbratio florum aethiopicarum 9. Cryptogrammeae.

Webbia. 17: 299-315.

Piperno, D. R. 2006. *Phytoliths: A Comprehensive Guide for Archaeologists and*

Paleoecologists. Lanham, Maryland: AltaMira Press.

Poirault, G. 1893. Recherches anatomiques sur les Cryptogames vasculaires. *Annales*

des Sciences Naturelles, Botanique. 7 (18): 113-256.

Prado, J., C. D. Rodrigues, A. Salatino, and M. L. F. Salatino. 2007. Phylogenetic

relationships among Pteridaceae, including Brazilian species, inferred from *rbcL*

sequences. *Taxon*. 56 (2): 355-368.

Pray, T. R. 1959. Pattern and ontogeny of the foliar venation of *Bobea elatior*

(Rubiaceae). *Pacific Science*. 13 (1): 3-13.

Prychid, C. J., P. J. Rudall, and M. Gregory. 2003. Systematics and biology of silica

bodies in monocotyledons. *Botanical Review*. 69 (4): 377-440.

Pryer, K. M., E. Schuettpelz, P. G. Wolf, H. Schneider, A. R. Smith, and R. Cranfill.

2004. Phylogeny and evolution of ferns (monilophytes) with a focus on the early

leptosporangiate divergences. *American Journal of Botany*. 91 (10): 1582-1598.

Ribeiro, M. L. R. C., M. G. Santos, and M. G. Moraes. 2007. Leaf anatomy of two

Anemia Sw. species (Schizaeaceae-Pteridophyte) from a rocky outcrop in Niterói,

Rio de Janeiro, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica, São Paulo*. 30 (4):

695-702.

Rovner, I. 1972. Note on a safer procedure for opal phytolith extraction. *Quaternary*

Research. 2 (4): 591.

Ruhfel, B., S. Lindsay, and C. C. Davis. 2008. Phylogenetic placement of *Rheopteris*

and the polyphyly of *Monogramma* (Pteridaceae *s.l.*): Evidence from *rbcL*

- sequence data. *Systematic Botany*. 33 (1): 37-43.
- Sanchez-Baracaldo, P.** 2004. Phylogenetic relationships of the subfamily taenitidoideae, Pteridaceae. *American Fern Journal*. 94 (3): 126-142.
- Satake, Y.** 1934. Systematic importance of the epidermal elements in the leaves of the Japanese Selaginellaceae. *The Botanical Magazine, Tokyo*. 48: 259-278.
- Schuettpelz, E. and K. M. Pryer.** 2007. Fern phylogeny inferred from 400 leptosporangiate species and three plastid genes. *Taxon*. 56 (4): 1037-1050.
- Schuettpelz, E. and K. M. Pryer.** 2008. Fern phylogeny. Chapter 15. In Ranker T. A. and Haufler C. H. (eds.). *The Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*. UK: Cambridge University press.
- Schuettpelz, E., H. Schneider, L. Huiet, M. D. Windham, and K. M. Pryer.** 2007. A molecular phylogeny of the fern family Pteridaceae: Assessing overall relationships and the affinities of previously unsampled genera. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 44: 1172-1185.
- Shastri, V.** 2005. *Academic Dictionary of Botany*. Delhi: Isha Books.
- Shieh, W.-C.** 1966. A synopsis of the fern genus *Pteris* in Japan, Ryukyu, and Taiwan. *The Botanical Magazine, Tokyo*. 79 (936): 283-292.
- Shieh, W.-C.** 1994. Pteridaceae. In Huang T. C. (eds.). *Flora of Taiwan. Volume 1: Pteridophyta and Gymnospermae*. 2nd edition. Taipei: Editorial Committee of the Flora of Taiwan.
- Shing, K.-H.** 1993. A new genus, *Paragymnopteris* Shing separated from *Gymnopteris* Bernh. *Indian Fern Journal*. 10 (1-2): 226-231.
- Shing, K.-H., X.-Y. Lin, S.-H. Wu, and S.-K. Wu.** 1990. Pteridophyta. In Ching R. C. and Shing K. H. (eds.). *Flora Reipublicae Popularis Sinicae 3 (1)*. Beijing: Science Press.

- Smith, A. R., K. M. Pryer, E. Schuettpelz, P. Korall, H. Schneider, and P. C. Wolf.** 2006. A classification for extant ferns. *Taxon*. 55 (3): 705-731.
- Srivastava, M., L. Q. Ma, and J. A. Cotruvo.** 2005. Uptake and distribution of selenium in different fern species. *International Journal of Phytoremediation*. 7 (1): 33-42.
- Sunderlin, D.** 2008. The flora, fauna, and sediments of the Mount Dall Conglomerate (Farewell terrane, Alaska, USA). In Blodgett R. B. and Stanley G. D. (eds.). *The Terrane Puzzle: New Perspectives on Paleontology and Stratigraphy from the North American Cordillera*. Pennsylvania: Geological Society of America Special Papers: 442.
- Sundue, M. A. and J. Prado.** 2005. *Adiantum diphylum*, a rare and endemic species of Bahia State, Brazil, and its close relatives. *Brittonia*. 57 (2): 123-128.
- Takeoka, Y., O. Matsumura, and P. B. Kaufman.** 1983. Studies on silicification of epidermal tissues of grasses as investigated by soft X-ray image analysis. *Japanese Journal of Crop Science*. 52 (4): 544-550.
- Tang, C.-Y., S.-J. Chen, C.-Y. Lin, and R.-N. Huang.** 2009. *A simple cryostage facilitates cryo-specimen observation under a usual electron microscope* in The 7th two straits workshop / annual meeting of Taiwan Microscopy Society. Hualien, Taiwan.
- Tryon, R. M., A. F. Tryon, and W. H. Hodge.** 1982. *Ferns and Allied Plants - With Special Reference to Tropical America*. New York: Springer-Verlag.
- Tryon, R. M., A. F. Tryon, and K. U. Kramer.** 1990. Pteridaceae. In Kramer K. U. (eds.). *The Families and Genera of Vascular Plants. Volume 1: Pteridophytes and Gymnosperms*. New York: Springer-Verlag.
- Tsai, J.-L. and W.-C. Shieh.** 1994. Hymenophyllaceae. In Huang T. C. (eds.). *Flora of*

- Taiwan. *Volume 1: Pteridophyta and Gymnospermae*. 2nd edition. Taipei: Editorial Committee of the Flora of Taiwan.
- Van Cotthem, W. R. J.** 1970. A classification of stomatal types. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 63 (3): 235-246.
- Vicari, M. and D. R. Bazely.** 1993. Do grasses fight back? The case for antiherbivore defences. *Trends in Ecology & Evolution*. 8 (4): 137-141.
- Wagner, W. H., Jr.** 1978. Venuloid idioblasts in *Pteris* and their systematic implications. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*. 29: 33-40.
- Wang, H.-B., M.-H. Wong, C.-Y. Lan, A. J. M. Baker, Y.-R. Qin, W.-S. Shu, G.-Z. Chen, and Z.-H. Ye.** 2007. Uptake and accumulation of arsenic by 11 *Pteris* taxa from southern China. *Environmental Pollution*. 145 (1): 225-233.
- Wang, Y.-C. and H.-Y. Liu.** 1993. *The Study of Phytolith and Its Application*. Beijing: Ocean.
- Weatherby, C. A.** 1936. A list of varieties and forms of the ferns of Eastern North America (continued). *American Fern Journal*. 26 (2): 60-69.
- Wessels Boer, J. G.** 1962. The new world species of *Trichomanes* sect. *Didymoglossum* and *Microgonium*. *Acta Botanica Neerlandica*. 11: 277-330.
- Williams, S.** 1927. A critical examination of the Vittarieae with a view to their systematic comparison. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*. 55: 173-217.
- Yang, P. and X.-C. Zhang.** 2003. Studies on the Chinese Selaginellaceae - V: observations on the foliar epidermis of *Selaginella* beauv. From Hainan island in China. In Nayar B. K., Chandra S. and Srivastava M. (eds.). *Pteridology in the New Millennium: NBRI Golden Jubilee Volume*. Dordrecht: Kluwer Academic.
- Yatskievych, G. and A. R. Smith.** 2003. Typification of *Notholaena* R. Br.

(Pteridaceae). *Taxon*. 52 (2): 331-336.

Zhang, G.-M., X.-C. Zhang, and Z.-D. Chen. 2004. Phylogeny of cryptogrammoid ferns and related taxa based on *rbcL* sequences. *Nordic Journal of Botany*. 23 (4): 485-493.

Zhang, G.-M., X.-C. Zhang, Z.-D. Chen, H.-M. Liu, and W.-L. Yang. 2007. First insights in the phylogeny of Asian cheilanthoid ferns based on sequences of two chloroplast markers. *Taxon*. 56 (2): 369-378.

Zhao, F.-J., S. J. Dunham, and S. P. McGrath. 2002. Arsenic hyperaccumulation by different fern species. *New Phytologist*. 156 (1): 27-31.

Zimmermann, W. 1959. *Die Phylogenie der Pflanzen*. Stuttgart: Gustav Fischer.



Appendix 1: False veins morphology, anatomical characters, distribution and synonyms and references in different taxa

Clades / Family / Genus	Morphology	Anatomy	Distribution	Synonyms	References
Lycophytes					
Selaginallaceae					
<i>Selaginalla</i>	Epidermal sclerenchymatous bands with warty outgrowth on outer periclinal surface	Straight elongated thick wall cells, which almost without cell lumen when maturity, bearing 1-3 longitudinal rows of warts	Along the side of midrib on upper epidermis ³ or lower epidermis ² of lateral leaves ^a	Sclerotic fibers ² , Sclerotic warty fibers ¹	1, 2, 3
Monilophytes					
Ophioglossaceae					
<i>Helminthostachys</i>	-	Fibre bundles probably composed of cellulose occur on the exterior of the mesophyll cell wall	-	-	4 ^b
Marattiaceae					
<i>Angiopteris</i> ^c	Translucent dark lines parallel to the veins visible from the lower surface. About five cells wide and consisted of elongated thick wall cells	Histological similar to the margin of lamina. Composed of hypodermal cells which may composed of cellulose occur on the exterior of the mesophyll cell wall	Parallel and alternative to the main lateral true veins, starting from sinus of two marginal teeth to the junction of two veins	Fibre bundles ⁷ , Recurrent veins ^{5,6} , Recurrent nerves ⁷ , Venuli recurrentes ⁷	4, 5, 6, 7
<i>Marattia</i> [†] (Mesozoic species)	Fibre bundles between and parallel to the veins	Cells are not identical to any of the cells of pinnule margin	On both vegetative and fertile pinnules. Distribution is the same with <i>Angiopteris</i>	Venuli recurrentes ⁷	7, 8
<i>Qasimia</i> [†]	Fibre bundles between and parallel to the veins	-	Only found on fertile pinnules. Distribution is the same with <i>Angiopteris</i>	Venuli recurrentes ⁷	7, 8
Leptosporangiates					
Hymenophyllaceae					
<i>Crepidomanes</i>	One or two rows of elongated cells, submarginal or oblique, never connect to the true vein	One to several sclereids accompanied by stigmata, covered with epidermis.	Submarginal or oblique, the submarginal ones often have 2 rows of cells outside (rarely 1 or 3 rows), may be interrupted	Stria ⁹	9, 10
<i>Didymoglossum</i> ^d	Various thicknesses, branch from the veins (without tracheary elements), parallel to lateral veins, or submarginal (In <i>Microgonium</i>). The submarginal ones connecting the midrib and all its branches	A central strand of sclereids accompanied by stigmata at its upper or lower side, or only consists of stigmata; covered with epidermis	Oblique, connect to veins or not. In <i>Microgonium</i> , the “marginal veins” is continuous and just inside the marginal cells, connecting the midrib and all its branches	Marginal veins ¹¹ , (for <i>Microgonium</i>) Spurious veinlets ¹¹	9, 10, 11

Clades / Family / Genus	Morphology	Anatomy	Distribution	Synonyms	References
Polypods					
Pteridaceae					
<i>Pteris</i>	Translucent lines scatter in leaf surface, parallel to the true veins and may fork when facing a stoma. In dried herbarium specimens, they are irregular short raised lines	Consist of long epidermal idioblasts and 2-4 layers of mesophyll parenchyma. The epidermal idioblasts are 1/2 ~ 1/5 in diameter comparing to the ordinary epidermal cells	Scattered on both upper and lower epidermis at submargin, sinus regions, or between true veins of lamina	Irregular raised lines ⁵ Spicular idioblasts ¹³ , Sclerites ¹³ , Venuloid idioblasts ¹³ , etc... ^e	5, 12, 13
<i>Adiantum</i>	Narrow and highly elongated cells with tapering ends, the cell wall may thicken and protruding on the surface	Individual non chlorophyllous, epidermal cells with hyaline and pronouncedly thicken cell wall	Scattered in epidermis	Venuloid idioblasts ¹⁵ Spicular cells ¹⁴ Thick wall epidermal cells ¹⁴	14, 15
vittarioids ^f	Elongated and indurate epidermal cells containing spicules of silica	Individual silica containing epidermal cells	Scattered in epidermis or near the leaf margin ¹⁸	Spicular cells ^{16, 17, 18}	16, 17, 18
Eupolypod I					
Dryopteridaceae					
<i>Polystichum</i> ^g	One on each side of midrib, irregularly toothed upward or black laciniate edges	-	One on each side of midrib of upper surface, beneath the margin of pinnules	-	19, 20
Davalliaceae					
<i>Davallia</i>	Strains of elongated rectangular short epidermal cells with smooth margin, at the sinus between the lobes, bearing no stoma	Consist of thick wall epidermal cells, several layers of thick wall hypodermal cells similar to the bundle sheath and spongy tissues	From the junctions of the veins to the sinus of lobes of lower epidermis	Pseudoveins ⁶ Stria ²²	5, 6, 21, 22
Polypodiaceae					
<i>Polypodium</i> ^h	Transparent false veins extending from small margin sinus, basisopic, not join to the true veins	-	Between the lateral veins, extending from small margin sinus to regions near costae	-	23, 24
Aspleniaceae					
<i>Asplenium</i>	Zones of elongated, narrow, and less sinuate epidermal cells at the junction of real veins, stomata absence	Consist of narrower epidermal cells and 1-3 rows of collenchymatous hypodermal cells connecting the upper and lower epidermis	From marginal sinus to the junction of true veins of lower epidermis	Scheinnerven ²⁵	25, 26
Eupolypod II					
Thelypteridaceae¹					
Many genera	Transparent callous membranes at sinus between the lobes	Consist of large, thick wall cells without chloroplasts. About two-third of cell layers comparing with other leaf tissues. Usually bearing hairs	At the bottom of sinus between the lobes, often unit into excurrent veins from lateral vein pairs	Callous membrane ⁶ Excurrent veins Sinus membrane ²⁸	6, 27, 28

Clades / Family / Genus	Morphology	Anatomy	Distribution	Synonyms	References
Spermatophytes					
Cordaitaceae					
<i>Cordaites</i> [†]	Sclerechymatous bands between or along the true veins	Several rows of hypodermal sclerechymatous tissues between upper and lower epidermis	Between or along the veins	Subordinate vein fibers ³⁰	29, 30
Angiosperm					
Quiinaceae					
<i>Lacunaria</i>	Single or grouped fiber strands with undulate courses, between the true veins, frequently dichotomize	Veinlets wholly consist of thick wall fibers, the branching behavior is similar to the true veins	Abundance, between the true veins, often terminated blindly in mesophyll	Fiber-strands ³¹	31
Rubiaceae					
<i>Bobea</i>	Strains of fiber or individual fiber in areoles extending from vascular bundle into the mesophyll	Fiber strands associated to the fibers adaxial to the tracheary elements or sclerenchymatous idioblasts within palisade layer	In areoles, associated to the vascular bundles or not	-	32, 33
Asteraceae					
<i>Wyethia coriacea</i>	-	-	At the apex of leaves after convergence of primary veins	-	34

^a The warty sclerotic fibers occur on other place on *Selaginella* leaves, here we only show the distribution of “false veins”

^b Hill and Camus (1986)⁵ do not find fibre bundles in Ophioglossales and consider this structure is an apomorphic character in Marattiales, but Camus (1990)⁴ describes the fibre bundle of *Angiopteris* and using the *Helminthostachys* as an example.

^c Genus *Angiopteris* s. l., including genera *Angiopteris*, *Archangiopteris*, and *Macroglossum*

^d Genus *Didymoglossum* s. l., including genera *Didymoglossum*, *Lecanium* and *Microgonium*

^e Some other synonyms of false veins were collected by Wagner Jr. (1978), but not knowing if it is describing the false veins of *Pteris*

^f Spicular cell is a diagnostic character for vittarioids, Iwatsuki (1978)¹⁰ regard it as a special type of false vein

^g In the available reports, the false vein is only present in *Polystichum acrostichoides* f. *lanceolatum* and *P. fuscopaleaceum* var. *fuscopaleaceum* in this family

^h In the available reports, the false vein is only present in *Polypodium pellucidum* var. *vulcanicum* and *P. pellucidum* var. *pellucidum* f. *pellucidum* in this family

ⁱ This structure is widely known as “Gonioptroid venation” and “Meniscioid venation”, which are present in most of species in Thepteridaceae. In these types of venation, one to several veinlets from adjacent veins groups joint together and give off an excurrent vein. In some species, the “excurrent vein” is not a vein but a callous membrane (Iwatsuki, K. and M. Kato, 1976), Chaerle and Viane (2004) regard it as a kind of false vein.

- We do not find the related records in the available reports and this structure can not be found on the species in Taiwan

[†] Fossil records

References:

1. **Satake, Y.** 1934. Systematic importance of the epidermal elements in the leaves of the Japanese Selaginellaceae. *The Botanical Magazine, Tokyo*. 48: 259-278.
2. **Mukherjee, R. N. and U. Sen.** 1981. A forked vein and foliar fibres in *Selaginella*. *Fern gazette*. 12: 175-177.
3. **Yang, P. and X.-C. Zhang.** 2003. Studies on the Chinese Selaginellaceae - V: observations on the foliar epidermis of *Selaginella* beauv. From Hainan island in China. In Nayar B. K., Chandra S. and Srivastava M. (eds.). *Pteridology in the New Millennium: NBRI Golden Jubilee Volume*. Dordrecht: Kluwer Academic.
4. **Camus, J. M.** 1990. Marattiaceae. In Kramer K. U. (eds.). *The Families and Genera of Vascular Plants. Volume 1: Pteridophytes and Gymnosperms*. New York: Springer-Verlag.
5. **Holtum, R. E.** 1964. *A Revised Flora of Malaya - An Illustrated Systematic Account of the Malayan Flora, Including Commonly Cultivated Plants. Volume II Ferns of Malaya*. Singapore: Govt. Print. Off.
6. **Iwatsuki, K. and M. Kato.** 1976. Evolution of fern leaves through fusion. *Phytomorphology*. 26 (3): 234-239.
7. **Hill, C. R. and J. M. Camus.** 1986. Evolutionary cladistics of marattialean ferns. *Bulletin of the British Museum, Natural History, Botany*. 14 (4): 219-300.
8. **Hill, C. R., R. H. Wagner, and A. A. El-Khayal.** 1985. *Qasimia* gen. nov., an early *Marattia*-like fern from the Permian of Saudi Arabia. *Scripta Geologica*. 79: 1-50.
9. **Copeland, E. B.** 1938. Genera Hymenophyllacearum. *The Philippine Journal of Science*. 67: 1-110.
10. **Iwatsuki, K.** 1978. Studies in the systematics of filmy ferns IV. Notes on the species with false veinlets. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University, Series of Biology*. 7: 31-43.
11. **Wessels Boer, J. G.** 1962. The new world species of *Trichomanes* sect. *Didymoglossum* and *Microgonium*. *Acta Botanica Neerlandica*. 11: 277-330.
12. **Shieh, W.-C.** 1966. A synopsis of the fern genus *Pteris* in Japan, Ryukyu, and Taiwan. *The Botanical Magazine, Tokyo*. 79 (936): 283-292.
13. **Wagner, W. H., Jr.** 1978. Venuloid idioblasts in *Pteris* and their systematic implications. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*. 29: 33-40.
14. **Nayar, B. K.** 1962. Studies in Pteridaceae V: Contributions to the morphology of some species of the maidenhair ferns. *Journal of the Linnean Society of London, Botany*. 58 (372): 185-199.
15. **Mickel, J. and A. R. Smith.** 2004. *The Pteridophytes of Mexico. Memoirs of the New York Botanical Garden*. New York: New York Botanical Garden.
16. **Poirault, G.** 1893. Recherches anatomiques sur les Cryptogames vasculaires. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique*. 7 (18): 113-256.
17. **Williams, S.** 1927. A critical examination of the Vittarieae with a view to their systematic comparison. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*. 55: 173-217.
18. **Bower, F. O.** 1963. *The Ferns (Filicales) - Treated Comparatively with a View to Their Natural Classification*. New York: Hafner.
19. **Weatherby, C. A.** 1936. A list of varieties and forms of the ferns of Eastern North America (continued). *American Fern Journal*. 26 (2): 60-69.

20. **Benl, G.** 1991. The pteridophyta of Bioko (Fernando Po): (contributions to a flora of the island): V: Aspleniaceae, Aspidiaceae, Lomariopsidaceae, Elaphoglossaceae. *Acta Botanica Barcinonensia*. 40: 3-106.
21. **Mettenius, G.** 1856. *Filices Horti Botanici Lipsiensis*. Leipzig: Verlag von Leopold Voss.
22. **Copeland, E. B.** 1958. *Fern Flora of the Philippines*. Manila: Bureau of Printing.
23. **Li, J.-W. and C. H. Haufler.** 1999. Genetic variation, breeding systems, and patterns of diversification in Hawaiian *Polypodium* (Polypodiaceae). *Systematic Botany*. 24 (3): 339-355.
24. **Palmer, D. D.** 2002. *Hawaii's Ferns and Fern Allies*. Honolulu: University of Hawaii Press.
25. **Hieronymus, G. and J. Mildbraed.** 1914. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Zentral-Afrika-Expedition 1907-1908, unter Führung Adolf Friedrichs, Herzogs zu Mecklenburg. Band II. Botanik*. Leipzig: Klinkhardt and Biermann.
26. **Chaerle, P. and R. L. L. Viane.** 2004. Leaf anatomy and the occurrence of false veins in *Asplenium* (Aspleniaceae, Pteridophyta). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 145 (2): 187-194.
27. **Iwatsuki, K.** 1962. On the venation of the thelypteroid ferns. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*. 20: 219-227.
28. **Iwatsuki, K.** 1963. Taxonomy of the thelypteroid ferns, with special reference to the species of Japan and adjacent regions. I. General considerations. *Memoirs of the College of Science, Kyoto Imperial University. Series B*. 30: 21-51.
29. **Meĕen, S. V.** 1987. *Fundamentals of Palaeobotany*. London: Chapman and Hall.
30. **Sunderlin, D.** 2008. The flora, fauna, and sediments of the Mount Dall Conglomerate (Farewell terrane, Alaska, USA). In Blodgett R. B. and Stanley G. D. (eds.). *The Terrane Puzzle: New Perspectives on Paleontology and Stratigraphy from the North American Cordillera*. Pennsylvania: Geological Society of America Special Papers: 442.
31. **Foster, A. S.** 1951. Heterophylly and foliar venation in *Lacunaria*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 78: 382-400.
32. **Pray, T. R.** 1959. Pattern and ontogeny of the foliar venation of *Bobea elatior* (Rubiaceae). *Pacific Science*. 13 (1): 3-13.
33. **Lersten, N. R.** 1990. Sieve tubes in foliar vein endings - review and quantitative survey of *Rudbeckia laciniata* (Asteraceae). *American Journal of Botany*. 77 (9): 1132-1141.
34. **Gray, A.** 1875. Miscellaneous botanical contributions. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 11: 71-104.

Appendix 2. Species list and voucher information

Clade / Genus / Species	Voucher specimen
Cryptogrammoidea (CR clade) 珠蕨支	
<i>Coniogramme</i> Fée 鳳丫蕨屬	
<i>Coniogramme fraxinea</i> (D. Don) Diels 全緣鳳丫蕨	K013750 南橫
<i>Coniogramme intermedia</i> Hieron. 華鳳丫蕨	K012060 鎮西堡
<i>Coniogramme japonica</i> (Thunb.) Diels 日本鳳丫蕨	K017026 武金山, TT Kao 09033 栽培
<i>Cryptogramma</i> R. Brown 珠蕨屬	
<i>Cryptogramma brunoniana</i> Wall. ex Hook. & Grev. 高山珠蕨	JY Haung 1500 合歡山, LY Kuo 455 石門山
<i>Cryptogramma stelleri</i> (S. G. Gmel.) Prantl 疏葉珠蕨	LY Kuo 491 合歡山
Ceratopteridoidea (CE clade) 水蕨支	
<i>Acrostichum</i> L. 鹵蕨屬	
<i>Acrostichum aureum</i> L. 鹵蕨	TT Kao 09040 羅山
<i>Ceratopteris</i> Brongn. 水蕨屬	
<i>Ceratopteris thalictroides</i> (L.) Brongn. 水蕨	YM Haung 1231 蘭嶼, TT Kao 09034 臺北
Pteridoidea (PT clade) 鳳尾蕨支	
* <i>Actiniopteris</i> Link 孔雀鳳尾蕨屬	
* <i>Actiniopteris radiata</i> (Sw.) Link	K017254 印度
* <i>Actiniopteris semiflabellata</i> Pichi-Serm	K015085 泰國 (栽培)
<i>Anogramma</i> Link 翠蕨屬	
<i>Anogramma leptophylla</i> (L.) Link 翠蕨	JY Haung 1615 八通關, TT Kao 08140 大雪山林道
<i>Onychium</i> Kaulf. 金粉蕨屬	
<i>Onychium contiguum</i> C. Hope 高山金粉蕨	LY Kuo 461 合歡山
<i>Onychium japonicum</i> (Thunb.) Kunze 日本金粉蕨	FWL 539 畢祿溪, TT Kao 08071 大雪山林道, LY Kuo 445 大崙頭山
<i>Onychium siliculosum</i> (Desv.) C. Chr. 金粉蕨	K019549 扇平
<i>Pityrogramma</i> Link 粉葉蕨屬	
<i>Pityrogramma calomelanos</i> (L.) Link 粉葉蕨	TT Kao 09035 栽培
<i>Pteris</i> L. 鳳尾蕨屬	
<i>Pteris angustipinna</i> Tagawa 細葉鳳尾蕨	K017245 八通關
<i>Pteris biaurita</i> L. 弧脈鳳尾蕨	K013260 多娜林道
<i>Pteris cadieri</i> H. Christ 二型鳳尾蕨	Chao 740 雙溪, TT Kao 07017 大武崙
<i>Pteris cretica</i> L. 大葉鳳尾蕨	K013261 苗栗泰安



Clade / Genus / Species	Voucher specimen
<i>Pteris dactylina</i> Hook. 掌鳳尾蕨	JM Chen 031020 南橫
<i>Pteris deltodon</i> Baker 岩鳳尾蕨	FWL 872 八通關, K013519 孝子山
<i>Pteris dimidiata</i> Willd. 半邊羽裂鳳尾蕨	LY Kuo 448 大崙頭山
<i>Pteris ensiformis</i> Burm. 箭葉鳳尾蕨	LY Kuo 447 大崙頭山, TT Kao 09004 台大校園
<i>Pteris excelsa</i> Guad. 溪鳳尾蕨	TT Kao 09023 栽培
<i>Pteris fauriei</i> Hieron. 傅氏鳳尾蕨	LY Kuo 443 大崙頭山, K014297 里龍山
<i>Pteris formosana</i> Baker 臺灣鳳尾蕨	K013412 新港山
<i>Pteris grevilleana</i> Wall. 翅柄鳳尾蕨	YM Haung 1202 壽卡, TT Kao 07014 大武崙, TT Kao 08051 富陽公園
<i>Pteris kidoi</i> Sa. Kurata 城戶氏鳳尾蕨	FWL 866 瓦拉米
<i>Pteris longipes</i> D. Don 蓬來鳳尾蕨	TT Kao 09015 扇平
<i>Pteris longipinna</i> Hayata 長葉鳳尾蕨	K0134106 新港山
<i>Pteris multifida</i> Poir. 鳳尾蕨	TT Kao 09003 台大校園, LY Kuo 444 大崙頭山
<i>Pteris nipponica</i> W. C. Shieh 日本鳳尾蕨	K017628 南橫
<i>Pteris pellucidifolia</i> Hayata 闊葉鳳尾蕨	K013415 新港山
<i>Pteris ryukuensis</i> Tagawa 琉球鳳尾蕨	K013568 新店
<i>Pteris scabristipes</i> Tagawa 紅柄鳳尾蕨	K013266 藤枝
<i>Pteris semipinnata</i> L. 天草鳳尾蕨	LY Kuo 454 都蘭山, TT Kao 09018 高樹
<i>Pteris setuloso-costulata</i> Hayata 有刺鳳尾蕨	TT Kao, 08035 大雪山林道
<i>Pteris sintenensis</i> (Masam.) C. M. Kuo 新店鳳尾蕨	JM Chen 020911 台南
<i>Pteris tokioi</i> Masamune 鈴木氏鳳尾蕨	LY Kuo 452 都蘭山
<i>Pteris vittata</i> L. 鱗蓋鳳尾蕨	LY Kuo 444 大崙頭山, TT Kao 09037 台大校園
<i>Pteris wallichiana</i> J. Agardh 瓦氏鳳尾蕨	LY Kuo 452 都蘭山, TT Kao 09013 扇平
<i>Pteris x wulaiensis</i> C. M. Kuo 烏來鳳尾蕨	K013872 烏來
* <i>Taenitis</i> Willd. ex Spreng. 竹葉蕨屬	
* <i>Taenitis blechnoides</i> (Willd.) Sw. 竹葉蕨	Chao 1254 海南島
Adiantoids (AD clade) 鐵線蕨支	
<i>Adiantum</i> L. 鐵線蕨屬	
<i>Adiantum capillus-junonis</i> Rupr. 團羽鐵線蕨	K014764 八通關
<i>Adiantum capillus-veneris</i> L. 鐵線蕨	TT Kao 09002 台大校園, YM Haung 1261 蘭嶼, LY Kuo 451 綠島
<i>Adiantum caudatum</i> L. 鞭葉鐵線蕨	JM Chen 010423 柴山, TT Kao 09042 台南龍崎
<i>Adiantum diaphanum</i> Blune 長尾鐵線蕨	YM Haung, 1066 都蘭山, TT Kao 09005 扇平
<i>Adiantum edgeworthii</i> Hook. 愛氏鐵線蕨	TT Kao 09042 梅山口



Clade / Genus / Species	Voucher specimen
<i>Adiantum flabellulatum</i> L. 扇葉鐵線蕨	TT Kao 09043 桃源谷
<i>Adiantum formosanum</i> Tagawa 月牙鐵線蕨	TT Kao 09028 栽培
<i>Adiantum hispidulum</i> Sw. 毛葉鐵線蕨	JM Chen 040507 阿里山
* <i>Adiantum macrophyllum</i> Sw. 大葉鐵線蕨	TT Kao 09037 栽培
<i>Adiantum malesianum</i> J. Ghatak 馬來鐵線蕨	TT Kao 09044 蘭雅
<i>Adiantum meishanianum</i> C. M. Kuo 梅山口鐵線蕨	TT Kao 09045 梅山口
<i>Adiantum monochlamys</i> Eaton 石長生	FWL 426 新竹
<i>Adiantum myriosorum</i> Baker 灰背鐵線蕨	TT Kao 09024 栽培
<i>Adiantum philippense</i> L. 半月形鐵線蕨	TT Kao 09008 扇平, TT Kao 09039 栽培
* <i>Adiantum raddianum</i> C. Presl 細葉鐵線蕨	TT Kao 09039 栽培
* <i>Adiantum reniforme</i> L. var. <i>sinense</i> Y. X. Lin 荷葉鐵線蕨	K014764 栽培
<i>Adiantum roborowskii</i> Maxim. var. <i>taiwanianum</i> (Tagawa) W. C. Shieh 臺灣高山鐵線蕨	Kao 09027 栽培
<i>Adiantum soboliferum</i> Wall. ex Hook. 翅柄鐵線蕨	TT Kao 09046 南化水庫
<i>Adiantum wangii</i> C. M. Kuo 王氏鐵線蕨	YC Liu 070714 曾文水庫
<i>Anthrophyum</i> Kaulf. 車前蕨屬	
<i>Anthrophyum formosanum</i> Hieron. 臺灣車前蕨	TT Kao 07033 雲仙樂園, TT Kao 09017 高樹
<i>Anthrophyum obovatum</i> Baker 倒卵葉車前蕨	TT Kao 07047 北大武山, TT Kao 09027 栽培
<i>Anthrophyum sessilifolium</i> (Cav.) Spreng. 蘭嶼車前蕨	YM Haung 1247 蘭嶼
<i>Haplopteris</i> C. Presl 書帶蕨屬	
<i>Haplopteris anguste-elongata</i> (Hayata) E. H. Crane 姬書帶蕨	YM Haung 1267 蘭嶼, TT Kao 08180 福山
<i>Haplopteris flexuosa</i> (Fée) E. H. Crane 書帶蕨	TT Kao 08178 福山
<i>Haplopteris taeniophylla</i> (Copel.) E. H. Crane 廣葉書帶蕨	TT Kao 08090 大雪山林道
<i>Haplopteris zosterifolia</i> (Willd.) E. H. Crane 垂葉書帶蕨	JM Chen 02110 雲森瀑布, TT Kao 08181 福山
<i>Vaginularia</i> Fée 一條線蕨屬	
<i>Vaginularia paradoxa</i> (Fée) Mett. 連孢一條線蕨	HJ Yu (?) 大漢山, MF Kao 4294 大漢山
Cheilanthoids (CH clade) 碎米蕨支	
<i>Aleuritopteris</i> Fée 粉背蕨屬	
<i>Aleuritopteris argentea</i> (S. G. Gmelin) Fée 長柄粉背蕨	FWL 932 奇萊山, TT Kao 08034 大雪山林道
<i>Aleuritopteris dealbata</i> Fée 臺灣粉背蕨	FWL 933 奇萊山
<i>Aleuritopteris krameri</i> (Franch. et Sav.) Ching 克氏粉背蕨	TT Kao 08137 大雪山林道
<i>Cheilanthes</i> Swartz 碎米蕨屬	
<i>Cheilanthes chusana</i> Hook. 細葉碎米蕨	TT Kao 09009 扇平

Clade / Genus / Species	Voucher specimen
<i>Cheilanthes hirsuta</i> (Poir.) Mett. 毛碎米蕨	LY Kuo 210 五溝水
<i>Cheilanthes tenuifolia</i> (Burm. f.) Sw. 薄葉碎米蕨	TT Kao 09047 棲蘭
* <i>Cheilanthes viridis</i> (Forssk.) Prantl	K013187 栽培
<i>Doryopteris</i> J. Smith 黑心蕨屬	
<i>Doryopteris concolor</i> (Langsd. & Fisch.) Kuhn 黑心蕨	K013065 塔羅留溪, TT Kao 09011 扇平
* <i>Doryopteris ludens</i> (Wall. ex. Hook.) J. Smith 戟葉黑心蕨	K013096 雲南
<i>Mildella</i> Trevisan 擬旱蕨屬	
<i>Mildella henryi</i> (H. Christ) C. C. Hall & Lellinger 亨氏擬旱蕨	JY Haung 1475 南投, TT Kao 08054 南橫, TT Kao 08139 大雪山林道
<i>Paragymnopteris</i> K. H. Shing 金毛裸蕨屬	
<i>Paragymnopteris vestita</i> (Wall. ex C. Presl) K. H. Shing 金毛裸蕨	JY Haung 1610 對關, TT Kao 09022 栽培
<i>Parahemionitis</i> Panigrahi 澤瀉蕨屬	
<i>Parahemionitis arifolia</i> (Burm. f.) Panigrahi 澤瀉蕨	TT Kao 09048 曾文水庫
* <i>Pellaea</i> Link 旱蕨屬	
* <i>Pellaea rotundifolia</i> (G. Forst.) Hook 鈕釦蕨	K014106 栽培

(*) 非原產於臺灣之物種或分類群

標本來源:

Chao: Yi-Shan Chao 趙怡珊

FWL: Fay-Wei Li 李飛葦

HJ Yu: Hui-Ju Yu 余惠如

JM Chen: Jun-Ming Chen 陳俊銘

JY Haung: Chun-Yi Huang 黃俊溢

K: Dr Cecilia Koo Botanic Conservation Center 辜嚴倬雲植物保種中心

LY Kuo: Li-Yaung Kuo 郭立園

MF Kao: Mei-Fang Kao 高美芳

TT Kao: Tzu-Tong Kao 高資棟

TT Kao 09021-09033: Highland Experimental farm, NTU 台大梅峰山地實驗農場

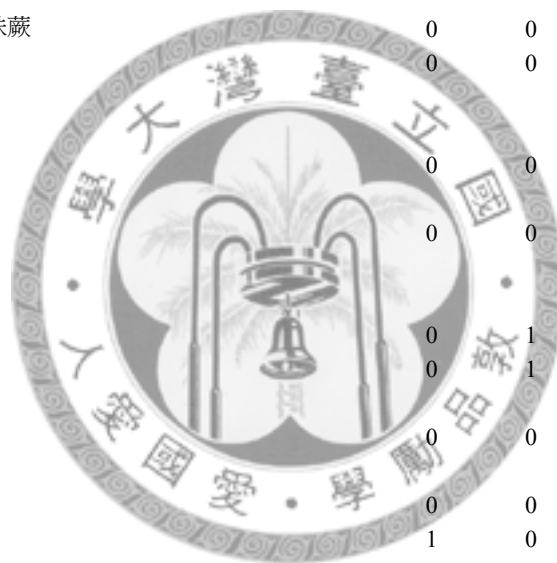
YC Liu: Yea-Chen Liu 劉以誠

YM Haung: Yao-Moan Huang 黃耀謀



Appendix 3. Silica deposition types of 82 Pteridaceae species

Clade / Genus / Species	A	B	C	D	Note*	Silica deposition type
Cryptogrammoids (CR clade) 珠蕨支						I
<i>Coniogramme</i> Fée 鳳丫蕨屬						
<i>Coniogramme fraxinea</i> (D. Don) Diels 全緣鳳丫蕨	0	0	0	0		I
<i>Coniogramme intermedia</i> Hieron. 華鳳丫蕨	0	0	0	0		I
<i>Coniogramme japonica</i> (Thunb.) Diels 日本鳳丫蕨	0	0	0	0	1	I
<i>Cryptogramma</i> R. Brown 珠蕨屬						
<i>Cryptogramma brunoniana</i> Wall. ex Hook. & Grev. 高山珠蕨	0	0	0	0	5	I
<i>Cryptogramma stelleri</i> (S. G. Gmel.) Prantl 疏葉珠蕨	0	0	0	0		I
Ceratopteridoids (CE clade) 水蕨支						
<i>Acrostichum</i> L. 鹵蕨屬						I
<i>Acrostichum aureum</i> L. 鹵蕨	0	0	0	0	5, 6	I
<i>Ceratopteris</i> Brongn. 水蕨屬						
<i>Ceratopteris thalictroides</i> (L.) Brongn. 水蕨	0	0	0	0		I
Pteridoids (PT clade) 鳳尾蕨支						
<i>Actiniopteris</i> Link 孔雀鳳尾蕨屬						
<i>Actiniopteris radiata</i> (Sw.) Link	0	1	1	1	2	IV
<i>Actiniopteris semiflabellata</i> Pichi-Serm	0	1	1	1	2	IV
<i>Anogramma</i> Link 翠蕨屬						
<i>Anogramma leptophylla</i> (L.) Link 翠蕨	0	0	0	0		I
<i>Onychium</i> Kaulf. 金粉蕨屬						
<i>Onychium contiguum</i> C. Hope 高山金粉蕨	0	0	0	0	4, 5	III
<i>Onychium japonicum</i> (Thunb.) Kunze 日本金粉蕨	1	0	0, 1	0	4, 5	III
<i>Onychium siliculosum</i> (Desv.) C. Chr. 金粉蕨	0	0, 1	0, 1	0	4	III
<i>Pityrogramma</i> Link 粉葉蕨屬						
<i>Pityrogramma calomelanos</i> (L.) Link 粉葉蕨	0	0, 1	1	0	4	III
<i>Pteris</i> L. 鳳尾蕨屬						
<i>Pteris angustipinna</i> Tagawa 細葉鳳尾蕨	0	1	1	0, 1	5	III, IV
<i>Pteris biaurita</i> L. 弧脈鳳尾蕨	0	1	0	0	5	III
<i>Pteris cadieri</i> H. Christ 二型鳳尾蕨	0	1	1	1	5	IV
<i>Pteris cretica</i> L. 大葉鳳尾蕨	0	1	0	0	5	III



Clade / Genus / Species	A	B	C	D	Note*	Silica deposition type
<i>Pteris dactylina</i> Hook. 掌鳳尾蕨	0	1	0	0	5	III
<i>Pteris deltodon</i> Baker 岩鳳尾蕨	0	1	1	0	1	III (or IV?)
<i>Pteris dimidiata</i> Willd. 半邊羽裂鳳尾蕨	1	0	0	0		II
<i>Pteris ensiformis</i> Burm. 箭葉鳳尾蕨	1	0	0	0		II
<i>Pteris excelsa</i> Guad. 溪鳳尾蕨	0	0	0	0	5	I
<i>Pteris fauriei</i> Hieron. 傅氏鳳尾蕨	0	1	0	0		III
<i>Pteris formosana</i> Baker 臺灣鳳尾蕨	0	0	0	0		I
<i>Pteris grevilleana</i> Wall. 翅柄鳳尾蕨	0	1	1	1	5	IV
<i>Pteris kidoi</i> Sa. Kurata 城戶氏鳳尾蕨	0	1	1	1		IV
<i>Pteris longipes</i> D. Don 蓬來鳳尾蕨	0	0	0	0		I
<i>Pteris longipinna</i> Hayata 長葉鳳尾蕨	0	1	0	0	1, 5	III
<i>Pteris multifida</i> Poir. 鳳尾蕨	0	1	1	0, 1	5	III, IV
<i>Pteris nipponica</i> W. C. Shieh 日本鳳尾蕨	0	1	0	0	4, 5	III
<i>Pteris pellucidifolia</i> Hayata 闊葉鳳尾蕨	0	1	0	0	5	III
<i>Pteris ryukuensis</i> Tagawa 琉球鳳尾蕨	0	1	1	0, 1	5	III, IV
<i>Pteris scabristipes</i> Tagawa 紅柄鳳尾蕨	0	1	0	0	5	III
<i>Pteris semipinnata</i> L. 天草鳳尾蕨	1	0	0	0		II
<i>Pteris setuloso-costulata</i> Hayata 有刺鳳尾蕨	0	1	0	0		III
<i>Pteris sintenensis</i> (Masam.) C. M. Kuo 新店鳳尾蕨	0	1	1	1	6	IV
<i>Pteris tokioi</i> Masamune 鈴木氏鳳尾蕨	0	0	0	0		I
<i>Pteris vittata</i> L. 鱗蓋鳳尾蕨	0	0	0	0	5	I
<i>Pteris wallichiana</i> J. Agardh 瓦氏鳳尾蕨	0	0	0	0		I
<i>Pteris x wulaiensis</i> C. M. Kuo 烏來鳳尾蕨	0	1	0	0	5	III
<i>Taenitis</i> Willd. ex Spreng. 竹葉蕨屬						
<i>Taenitis blechnoides</i> (Willd.) Sw. 竹葉蕨	0	0	0	0		I
Adiantoids (AD clade) 鐵線蕨支						
<i>Adiantum</i> L. 鐵線蕨屬						
<i>Adiantum capillus-junonis</i> Rupr. 團羽鐵線蕨	0	1	1	0		III
<i>Adiantum capillus-veneris</i> L. 鐵線蕨	0	1	1	0		III
<i>Adiantum caudatum</i> L. 鞭葉鐵線蕨	0	1	1	0, 1	5	III, IV
<i>Adiantum diaphanum</i> Blune 長尾鐵線蕨	0	1	1	0		III
<i>Adiantum edgeworthii</i> Hook. 愛氏鐵線蕨	0	1	1	0		III



Clade / Genus / Species	A	B	C	D	Note*	Silica deposition type
<i>Adiantum flabellulatum</i> L. 扇葉鐵線蕨	0	1	1	0	1, 5	III
<i>Adiantum formosanum</i> Tagawa 月牙鐵線蕨	0	1	0	0	4	III
<i>Adiantum hispidulum</i> Sw. 毛葉鐵線蕨	0	1	1	0	1, 5	III
<i>Adiantum macrophyllum</i> Sw. 大葉鐵線蕨	0	1	1	1		IV
<i>Adiantum malesianum</i> J. Ghatak 馬來鐵線蕨	0	1	1	0	4, 5	III
<i>Adiantum meishanianum</i> C. M. Kuo 梅山口鐵線蕨	0	1	1	0	5	III
<i>Adiantum monochlamys</i> Eaton 石長生	1	1	0	0	1	III
<i>Adiantum myriosorum</i> Baker 灰背鐵線蕨	0	1	0	0		III
<i>Adiantum philippense</i> L. 半月形鐵線蕨	0	1	1	0		III
<i>Adiantum raddianum</i> C. Presl 細葉鐵線蕨	0	1	0	0		III
<i>Adiantum reniforme</i> L. var. <i>sinense</i> Y. X. Lin 荷葉鐵線蕨	1	1	0	0	5, 6	III
<i>Adiantum roborowskii</i> Maxim. var. <i>taiwanianum</i> (Tagawa) W. C. Shieh 臺灣高山鐵線蕨	1	1	0	0	1, 4	III
<i>Adiantum soboliferum</i> Wall. ex Hook. 翅柄鐵線蕨	0	1	1	0	5	III
<i>Adiantum wangii</i> C. M. Kuo 王氏鐵線蕨	0	1	1	0	5	III
<i>Anthrophyum</i> Kaulf. 車前蕨屬						
<i>Anthrophyum formosanum</i> Hieron. 臺灣車前蕨	0	1	1	1		IV
<i>Anthrophyum obovatum</i> Baker 倒卵葉車前蕨	0	1	1	1	5	IV
<i>Anthrophyum sebilifolium</i> (Cav.) Spreng. 蘭嶼車前蕨	0	1	1	1		IV
<i>Haplopteris</i> C. Presl 書帶蕨屬						
<i>Haplopteris anguste-elongata</i> (Hayata) E. H. Crane 姬書帶蕨	0	1	1	1		IV
<i>Haplopteris flexuosa</i> (Fée) E. H. Crane 書帶蕨	0	1	1	1		IV
<i>Haplopteris taeniophylla</i> (Copel.) E. H. Crane 廣葉書帶蕨	0	1	1	1		IV
<i>Haplopteris zosterifolia</i> (Willd.) E. H. Crane 垂葉書帶蕨	0	1	1	1		IV
<i>Vaginularia</i> Fée 一條線蕨屬						
<i>Vaginularia paradoxa</i> (Fée) Mett. 連孢一條線蕨	0	1	1	1		IV
Cheilanthoids (CH clade) 碎米蕨支						
<i>Aleuritopteris</i> Fée 粉背蕨屬						
<i>Aleuritopteris argentea</i> (S. G. Gmelin) Fée 長柄粉背蕨	0	0	0	0	5	I
<i>Aleuritopteris dealbata</i> Fée 臺灣粉背蕨	0	0	0	0		I
<i>Aleuritopteris krameri</i> (Franch. et Sav.) Ching 克氏粉背蕨	0	0	0	0		I
<i>Cheilanthes</i> Swartz 碎米蕨屬						
<i>Cheilanthes chusana</i> Hook. 細葉碎米蕨	0	0	0	0		I



Clade / Genus / Species	A	B	C	D	Note*	Silica deposition type
<i>Cheilanthes hirsuta</i> (Poir.) Mett. 毛碎米蕨	0	0	0	0		I
<i>Cheilanthes tenuifolia</i> (Burm. f.) Sw. 薄葉碎米蕨	0	0	0	0		I
<i>Cheilanthes viridis</i> (For6k.) Prantl	0	0	0	0		I
<i>Doryopteris</i> J. Smith 黑心蕨屬						
<i>Doryopteris concolor</i> (Langsd. & Fisch.) Kuhn 黑心蕨	0	0	0	0		I
<i>Doryopteris ludens</i> (Wall. ex. Hook.) J. Smith 戟葉黑心蕨	1	0	0	0	3	II
<i>Mildella</i> Trevisan 擬早蕨屬						
<i>Mildella henryi</i> (H. Christ) C. C. Hall & Lellinger 亨氏擬早蕨	1	0	0	0	1	II
<i>Paragymnopteris</i> K. H. Shing 金毛裸蕨屬						
<i>Paragymnopteris vestita</i> (Wall. ex C. Presl) K. H. Shing 金毛裸蕨	0	0	0	0		I
<i>Parahemionitis</i> Panigrahi 澤瀉蕨屬						
<i>Parahemionitis arifolia</i> (Burm. f.) Panigrahi 澤瀉蕨	0	0	0	0	3	I
<i>Pellaea</i> Link 旱蕨屬						
<i>Pellaea rotundifolia</i> (G. Forst.) Hook 鈕釦蕨	0	0	0	0		I

(*) The characters listed in this coloum might not be stable characters

A: Cell margin silica deposits. 0: no cell margin silica deposits; 1: have cell margin silica deposits

B: Abaxial veinal spicular cell (VSC). 0: no abaxial VSC present; 1: abaxial VSC present

C: Adaxial veinal spicular cell (VSC). 0: no adaxial VSC present; 1: adaxial VSC present

D: Interveinal spicular cell (ISC). 0: no ISC present; 1: ISC present

E: 1: Anticlinal wall silicified; 2: Corn-like silica deposits in spicular cells; 3: Cell margin secretions present; 4: Marginal spicular cell present (MSC); 5: Outer periclinal wall silicified; 6: Stomata silicified

F: Silica deposition types

Type I: No silica deposition

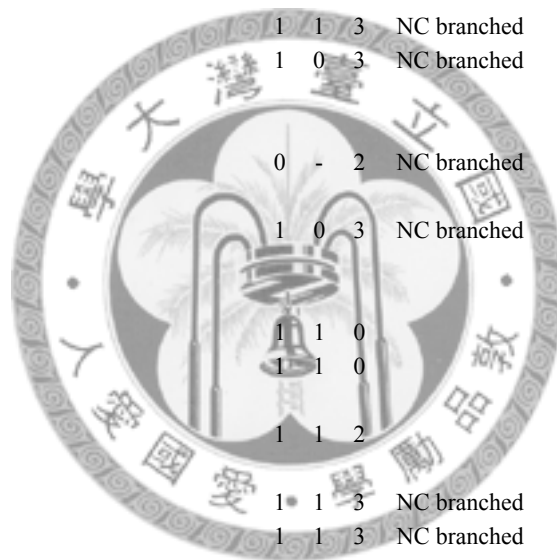
Type II: Silica only deposit at cell margin

Type III: Have veinal spicular cells (VSC) or marginal spicular cells (MSC), but no interveinal spicular cells (ISC)

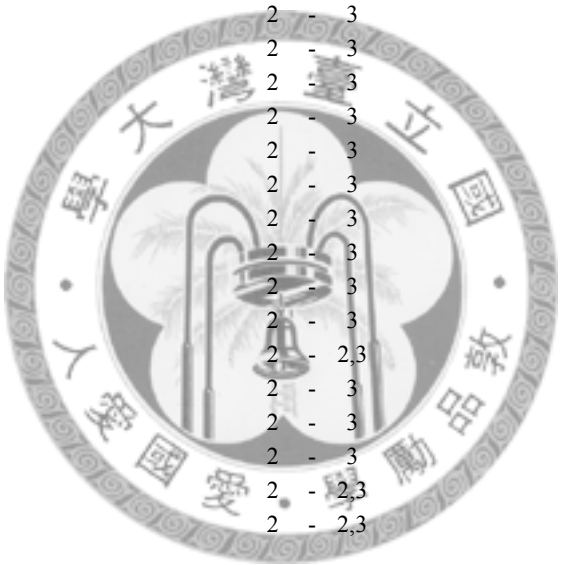
Type IV: Have interveinal spicular cells (ISC)

Appendix 4. Epidermal characters of 82 Pteridaceae species

Clade / Genus / Species	E2	E2	E3	Notes	Epidermal cell type	V1	V2	Veinal epidermis type	Stomata type
Cryptogrammoideae (CR clade) 珠蕨支									
<i>Coniogramme</i> Fée 鳳蕨屬									
<i>Coniogramme fraxinea</i> (D. Don) Diels 全緣鳳蕨	1	1	2	NC branched*	ES	1	1	LD	anomo-, polo-
<i>Coniogramme intermedia</i> Hieron. 華鳳蕨	1	1	2	NC branched	ES	1	1	LD	anomo-, polo-
<i>Coniogramme japonica</i> (Thunb.) Diels 日本鳳蕨	1	1	2	NC branched	ES	1	1	LD	anomo-, polo-
<i>Cryptogramma</i> R. Brown 珠蕨屬									
<i>Cryptogramma brunoniana</i> Wall. ex Hook. & Grev. 高山珠蕨	1	1	3	NC branched	EC	1	0	LN	anomo-
<i>Cryptogramma stelleri</i> (S. G. Gmel.) Prantl 疏葉珠蕨	1	0	3	NC branched	C	1	0	LN	anomo-
Ceratopteridoideae (CE clade) 水蕨支									
<i>Acrostichum</i> L. 鹵蕨屬									
<i>Acrostichum aureum</i> L. 鹵蕨	0	-	2	NC branched	S	0	0	SN	anomo-
<i>Ceratopteris</i> Brongn. 水蕨屬									
<i>Ceratopteris thalictroides</i> (L.) Brongn. 水蕨	1	0	3	NC branched	C	0	0	SN	polo-
Pteridoideae (PT clade) 鳳尾蕨支									
<i>Actiniopteris</i> Link 孔雀鳳尾蕨屬									
<i>Actiniopteris radiata</i> (Sw.) Link	1	1	0		E	1	0	LN	hypo-
<i>Actiniopteris semiflabellata</i> Pichi-Serm	1	1	0		E	1	0	LN	hypo-
<i>Anogramma</i> Link 翠蕨屬									
<i>Anogramma leptophylla</i> (L.) Link 翠蕨	1	1	2		ES (EL)	1	1	LD	anomo-
<i>Onychium</i> Kaulf. 金粉蕨屬									
<i>Onychium contiguum</i> C. Hope 高山金粉蕨	1	1	3	NC branched	EC	1	0	LN	anomo-
<i>Onychium japonicum</i> (Thunb.) Kunze 日本金粉蕨	1	1	3	NC branched	EC	1	0	LN	anomo-
<i>Onychium siliculosum</i> (Desv.) C. Chr. 金粉蕨	1	1	1	NC branched	ES	1	1	LD	anomo-
<i>Pityrogramma</i> Link 粉葉蕨屬									
<i>Pityrogramma calomelanos</i> (L.) Link 粉葉蕨	1	1	0		E	1	0	LN	anomo-
<i>Pteris</i> L. 鳳尾蕨屬									
<i>Pteris angustipinna</i> Tagawa 細葉鳳尾蕨	2	-	3		B	1	1	LD	anomo-, polo-
<i>Pteris biaurita</i> L. 弧脈鳳尾蕨	2	-	3		B	1	1	LD	anomo-, polo-
<i>Pteris cadieri</i> H. Christ 二型鳳尾蕨	2	-	3		B	1	1	LD	anomo-, polo-
<i>Pteris cretica</i> L. 大葉鳳尾蕨	2	-	3		B	1	1	LD	anomo-, polo-



Clade / Genus / Species	E2	E2	E3	Notes	Epidermal cell type	V1	V2	Veinal epidermis type	Stomata type
<i>Pteris dactylina</i> Hook. 掌鳳尾蕨	2	-	3		B	1	1	LD	anomo-, polo-
<i>Pteris deltodon</i> Baker 岩鳳尾蕨	2	-	3		B	1	1	LD	anomo-, polo-
<i>Pteris dimidiata</i> Willd. 半邊羽裂鳳尾蕨	2	-	3		B	1	1	LD	anomo-, polo-
<i>Pteris ensiformis</i> Burm. 箭葉鳳尾蕨	2	-	3		B	0	0	SN	anomo-, polo-
<i>Pteris excelsa</i> Guad. 溪鳳尾蕨	2	-	2,3		B	1	1	LD	anomo-, polo-
<i>Pteris fauriei</i> Hieron. 傅氏鳳尾蕨	2	-	2,3		B	1	1	LD	anomo-, polo-
<i>Pteris formosana</i> Baker 臺灣鳳尾蕨	2	-	3		B	0	0	SN	anomo-, polo-
<i>Pteris grevilleana</i> Wall. 翅柄鳳尾蕨	2	-	3		B	1	1	LD	anomo-, polo-
<i>Pteris kidoi</i> Sa. Kurata 城戶氏鳳尾蕨	2	-	3		B	1	1	LD	anomo-, polo-
<i>Pteris longipes</i> D. Don 蓬來鳳尾蕨	2	-	3		B	1	1	LD	anomo-, polo-
<i>Pteris longipinna</i> Hayata 長葉鳳尾蕨	2	-	3		B	1	1	LD	anomo-, polo-
<i>Pteris multifida</i> Poir. 鳳尾蕨	2	-	3		B	1	1	LD	anomo-, polo-
<i>Pteris nipponica</i> W. C. Shieh 日本鳳尾蕨	2	-	3		B	1	1	LD	anomo-, polo-
<i>Pteris pellucidifolia</i> Hayata 闊葉鳳尾蕨	2	-	3		B	0,1	0,1	LD, SN	anomo-, polo-
<i>Pteris ryukuensis</i> Tagawa 琉球鳳尾蕨	2	-	3		B	1	1	LD	anomo-, polo-
<i>Pteris scabristipes</i> Tagawa 紅柄鳳尾蕨	2	-	3		B	1	1	LD	anomo-, polo-
<i>Pteris semipinnata</i> L. 天草鳳尾蕨	2	-	3		B	1	1	LD	anomo-, polo-
<i>Pteris setuloso-costulata</i> Hayata 有刺鳳尾蕨	2	-	2,3		B	1	1	LD	anomo-, polo-
<i>Pteris sintenensis</i> (Masam.) C. M. Kuo 新店鳳尾蕨	2	-	3		B	1	1	LD	anomo-, polo-
<i>Pteris tokioi</i> Masamune 鈴木氏鳳尾蕨	2	-	3		B	1	1	LD	anomo-, polo-
<i>Pteris vittata</i> L. 鱗蓋鳳尾蕨	2	-	3		B	1	1	LD	anomo-, polo-
<i>Pteris wallichiana</i> J. Agardh 瓦氏鳳尾蕨	2	-	2,3		B	0,1	0,1	LD, SN	anomo-, polo-
<i>Pteris x wulaiensis</i> C. M. Kuo 烏來鳳尾蕨	2	-	2,3		B	1	1	LD	anomo-, polo-
<i>Taenitis</i> Willd. ex Spreng. 竹葉蕨屬									
<i>Taenitis blechnoides</i> (Willd.) Sw. 竹葉蕨	2	-	3		B	-	-	-	anomo-
Adiantoids (AD clade) 鐵線蕨支									
<i>Adiantum</i> L. 鐵線蕨屬									
<i>Adiantum capillus-junonis</i> Rupr. 團羽鐵線蕨	1	1	3	stomata sunken	EC	1	1	LD	anomo-
<i>Adiantum capillus-veneris</i> L. 鐵線蕨	1	1	1	stomata sunken	ES	1	1	LD	anomo-
<i>Adiantum caudatum</i> L. 鞭葉鐵線蕨	1	1	3		EC	1	0,1	LD, LN	anomo-
<i>Adiantum diaphanum</i> Blune 長尾鐵線蕨	2	-	3	stomata sunken	B	1	1	LD	anomo-
<i>Adiantum edgeworthii</i> Hook. 愛氏鐵線蕨	1	1	2	stomata sunken	ES	1	1	LD	hypo-



Clade / Genus / Species	E2	E2	E3	Notes	Epidermal cell type	V1	V2	Veinal epidermis type	Stomata type
<i>Adiantum flabellulatum</i> L. 扇葉鐵線蕨	1	1	3		EC	1	1	LD	anomo-
<i>Adiantum formosanum</i> Tagawa 月牙鐵線蕨	1	1	2		ES	1	1	LD	anomo-
<i>Adiantum hispidulum</i> Sw. 毛葉鐵線蕨	1	1	3		EC	1	1	LD	anomo-
<i>Adiantum macrophyllum</i> Sw. 大葉鐵線蕨	1	1	1		ES	1	0	LN	anomo-
<i>Adiantum malesianum</i> J. Ghatak 馬來鐵線蕨	1	1	1,3	stomata sunken	ES,EC	1	1	LD	anomo-
<i>Adiantum meishanianum</i> C. M. Kuo 梅山口鐵線蕨	1	1	1,3	stomata sunken	ES,EC	1	1	LD	anomo-
<i>Adiantum monochlamys</i> Eaton 石長生	1	1	3		EC	1	0	LN	anomo-
<i>Adiantum myriosorum</i> Baker 灰背鐵線蕨	1	1	1,2		ES	1	1	LD	anomo-
<i>Adiantum philippense</i> L. 半月形鐵線蕨	1	1	3	stomata sunken	EC	1	1	LD	anomo-
<i>Adiantum raddianum</i> C. Presl 細葉鐵線蕨	1	1	1	stomata sunken	ES	1	1	LD	anomo-
<i>Adiantum reniforme</i> L. var. <i>sinense</i> Y. X. Lin 荷葉鐵線蕨	1	1	3		EC	1	0	LN	anomo-
<i>Adiantum roborowskii</i> Maxim. var. <i>taiwanianum</i> (Tagawa) W. C. Shieh 臺灣高山鐵線蕨	1	1	3		EC	1	0	LN	anomo-
<i>Adiantum soboliferum</i> Wall. ex Hook. 翅柄鐵線蕨	1	1	2	stomata sunken	ES	1	1	LD	anomo-
<i>Adiantum wangii</i> C. M. Kuo 王氏鐵線蕨	1	1	3		EC	1	0,1	LD, LN	anomo-
<i>Anthrophyum</i> Kaulf. 車前蕨屬									
<i>Anthrophyum formosanum</i> Hieron. 臺灣車前蕨	1	1	3		EC	1	0	LN	polo-
<i>Anthrophyum obovatum</i> Baker 倒卵葉車前蕨	1	1	-		-	-	-	-	polo-
<i>Anthrophyum sessilifolium</i> (Cav.) Spreng. 蘭嶼車前蕨	-	-	-		-	-	-	-	-
<i>Haplopteris</i> C. Presl 書帶蕨屬									
<i>Haplopteris anguste-elongata</i> (Hayata) E. H. Crane 姬書帶蕨	1	1	2		ES	1	0	LN	polo-
<i>Haplopteris flexuosa</i> (Fée) E. H. Crane 書帶蕨	1	1	2		ES	1	0	LN	polo-
<i>Haplopteris taeniophylla</i> (Copel.) E. H. Crane 廣葉書帶蕨	1	1	3		EC	1	0	LN	polo-
<i>Haplopteris zosterifolia</i> (Willd.) E. H. Crane 垂葉書帶蕨	1	1	0		E	1	0	LN	polo-
<i>Vaginularia</i> Fée 一條線蕨屬									
<i>Vaginularia paradoxa</i> (Fée) Mett. 連孢一條線蕨	1	1	3		EC	1	0	LN	polo-
Cheilanthoids (CH clade) 碎米蕨支									
<i>Aleuritopteris</i> Fée 粉背蕨屬									
<i>Aleuritopteris argentea</i> (S. G. Gmelin) Fée 長柄粉背蕨	0	-	2		S	0	0	SN	anomo-
<i>Aleuritopteris dealbata</i> Fée 臺灣粉背蕨	0	-	2		S	0	0	SN	anomo-
<i>Aleuritopteris krameri</i> (Franch. et Sav.) Ching 克氏粉背蕨	0	-	2		S	0	0	SN	anomo-
<i>Cheilanthes</i> Swartz 碎米蕨屬									
<i>Cheilanthes chusana</i> Hook. 細葉碎米蕨	1	1	2		ES	0	0	SN	anomo-

Clade / Genus / Species	E2	E2	E3	Notes	Epidermal cell type	V1	V2	Veinal epidermis type	Stomata type
<i>Cheilanthes hirsuta</i> (Poir.) Mett. 毛碎米蕨	-	-	2		-	-	-		anomo-
<i>Cheilanthes tenuifolia</i> (Burm. f.) Sw. 薄葉碎米蕨	1	1	2		ES	0	0	SN	anomo-
<i>Cheilanthes viridis</i> (Forssk.) Prantl	1	1	2		ES	1	1	LD	anomo-
<i>Doryopteris</i> J. Smith 黑心蕨屬									
<i>Doryopteris concolor</i> (Langsd. & Fisch.) Kuhn 黑心蕨	0	-	2		S	0	0	SN	anomo-
<i>Doryopteris ludens</i> (Wall. ex. Hook.) J. Smith 戟葉黑心蕨	0	-	2		S	0	0	SN	anomo-
<i>Mildella</i> Trevisan 擬旱蕨屬									
<i>Mildella henryi</i> (H. Christ) C. C. Hall & Lellinger 亨氏擬旱蕨	1	1	2		ES	1	0	LN	anomo-
<i>Paragymnopteris</i> K. H. Shing 金毛裸蕨屬									
<i>Paragymnopteris vestita</i> (Wall. ex C. Presl) K. H. Shing 金毛裸蕨	0	-	2		S	0	1	SD	anomo-
<i>Parahemionitis</i> Panigrahi 澤瀉蕨屬									
<i>Parahemionitis arifolia</i> (Burm. f.) Panigrahi 澤瀉蕨	0	-	2		S	0	0	SN	anomo-
<i>Pellaea</i> Link 旱蕨屬									
<i>Pellaea rotundifolia</i> (G. Forst.) Hook 鈕釦蕨	1	0	3		C	0	0	SN	anomo-

(*) NC branched: Neighboring cells branched; (-) not applicable

E: Epidermal cell characters

E1: Epidermal cell axes. 0: no significant long axes; 1: have single long axes; 2: often have more than one long axis (branched)

E2: Long axes orientation. 0: no specific orientation; 1: long axes parallel to the lateral veins

E3: Cell margin ornamentation: 0: smooth; 1: wavy; 2: sinuate; 3: crenate

Epidermal cell types: B: branched; E: simple elongated; EC: elongate crenate; EL: elongate lobate; ES: elongate sinuate; C: curved lobate S: stellate

V: Veinal epidermis characters

V1: Veinal epidermal cell shape: 0: short (length: width < 3); 1: long (length: width > 3)

V2: Veinal epidermal cells shape (compared with ordinary epidermal cells): 0: no significant difference; 1: have significant difference (longer, narrower, or smoother)

Veinal epidermis type: SN: Short, not different from ordinary epidermal cells; SD (very rare): Short, different from ordinary epidermal cells; LN: Long, not different from ordinary epidermal cells; LD: Long, different from ordinary epidermal cells

Stomata type: anomo-: anomocytic stomata complex; polo-: polocytic stomata complex; hypo: hypocytic stomata complex

Appendix 5: Leaf epidermal SEM images of 82 Pteridaceae species

目錄

Cryptogrammoids (CR clade) 珠蕨支

- 圖一 *Coniogramme* Fée 鳳丫蕨屬 (x100)
圖二 *Coniogramme* Fée 鳳丫蕨屬 (x500)
圖三 *Cryptogramma* R. Brown 珠蕨屬 (x100)
圖四 *Cryptogramma* R. Brown 珠蕨屬 (x500)

Ceratopteridoids (CE clade) 水蕨支

- 圖五 *Acrostichum* L. 鹵蕨屬、*Ceratopteris* Brongn. 水蕨屬 (x100)
圖六 *Acrostichum* L. 鹵蕨屬、*Ceratopteris* Brongn. 水蕨屬 (x500)

Pteridoids (PT clade) 鳳尾蕨支

- 圖七 *Actiniopteris* Link 孔雀鳳尾蕨屬 (x100)
圖八 *Actiniopteris* Link 孔雀鳳尾蕨屬 (x500)
圖九 *Onychium* Kaulf. 金粉蕨屬 (x100)
圖十 *Onychium* Kaulf. 金粉蕨屬 (x500)
圖十一 *Anogramma* Link 翠蕨屬、*Pityrogramma* Link 粉葉蕨屬、*Taenitis* Willd. ex Spreng. 竹葉蕨屬 (x100)
圖十二 *Anogramma* Link 翠蕨屬、*Pityrogramma* Link 粉葉蕨屬、*Taenitis* Willd. ex Spreng. 竹葉蕨屬 (x500)
圖十三 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬 I (x100)
圖十四 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬 I (x500)
圖十五 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬 II (x100)
圖十六 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬 II (x500)
圖十七 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬 III (x100)
圖十八 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬 III (x500)
圖十九 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬 IV (x100)
圖二十 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬 IV (x500)
圖二十一 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬 V (x100)
圖二十二 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬 V (x500)
圖二十三 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬 VI (x100)
圖二十四 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬 VI (x500)

- 圖二十五 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬 VII (x100)
 圖二十六 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬 VII (x500)
 圖二十七 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬 VIII (x100)
 圖二十八 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬 VIII (x500)
 圖二十九 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬 IX (x100)
 圖三十 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬 IX (x500)

Adiantoids (AD clade) 鐵線蕨支

- 圖三十一 *Adiantum* L. 鐵線蕨屬 I (x100)
 圖三十二 *Adiantum* L. 鐵線蕨屬 I (x500)
 圖三十三 *Adiantum* L. 鐵線蕨屬 II (x100)
 圖三十四 *Adiantum* L. 鐵線蕨屬 II (x500)
 圖三十五 *Adiantum* L. 鐵線蕨屬 III (x100)
 圖三十六 *Adiantum* L. 鐵線蕨屬 III (x500)
 圖三十七 *Adiantum* L. 鐵線蕨屬 IV (x100)
 圖三十八 *Adiantum* L. 鐵線蕨屬 IV (x500)
 圖三十九 *Adiantum* L. 鐵線蕨屬 V (x100)
 圖四十 *Adiantum* L. 鐵線蕨屬 V (x500)
 圖四十一 *Adiantum* L. 鐵線蕨屬 VI (x100)
 圖四十二 *Adiantum* L. 鐵線蕨屬 VI (x500)
 圖四十三 *Adiantum* L. 鐵線蕨屬 VII (x100)
 圖四十四 *Adiantum* L. 鐵線蕨屬 VII (x500)
 圖四十五 *Anthrophyum* Kaulf. 車前蕨屬 (x100)
 圖四十六 *Anthrophyum* Kaulf. 車前蕨屬 (x500)
 圖四十七 *Haplopteris* C. Presl 書帶蕨屬 (x100)
 圖四十八 *Haplopteris* C. Presl 書帶蕨屬 (x500)
 圖四十九 *Haplopteris* C. Presl 書帶蕨屬、*Vaginularia* Fée 一條線蕨屬 (x100)
 圖五十 *Haplopteris* C. Presl 書帶蕨屬、*Vaginularia* Fée 一條線蕨屬 (x500)

Cheilanthoids (CH clade) 碎米蕨支

- 圖五十一 *Doryopteris ludens* (Wall. ex. Hook.) J. Smith 戟葉黑心蕨、
Paragymnopteris K. H. Shing 金毛裸蕨屬、*Pellaea* Link 旱蕨屬
 (x100)
 圖五十二 *Doryopteris ludens* (Wall. ex. Hook.) J. Smith 戟葉黑心蕨、

Paragymnopteris K. H. Shing 金毛裸蕨屬、*Pellaea* Link 旱蕨屬
(x500)

圖五十三 *Cheilanthes viridis* (Forssk.) Prantl、*Doryopteris* J. Smith 黑心蕨屬、
Parahemionitis Panigrahi 澤瀉蕨屬 (x100)

圖五十四 *Cheilanthes viridis* (Forssk.) Prantl、*Doryopteris* J. Smith 黑心蕨屬、
Parahemionitis Panigrahi 澤瀉蕨屬 (x500)

圖五十五 *Aleuritopteris* Fée 粉背蕨屬 (x100)

圖五十六 *Aleuritopteris* Fée 粉背蕨屬 (x500)

圖五十七 *Cheilanthes* Swartz 碎米蕨屬 (x100)

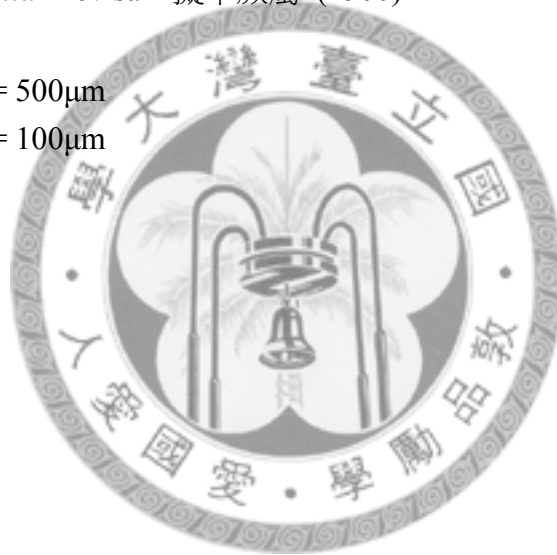
圖五十八 *Cheilanthes* Swartz 碎米蕨屬 (x500)

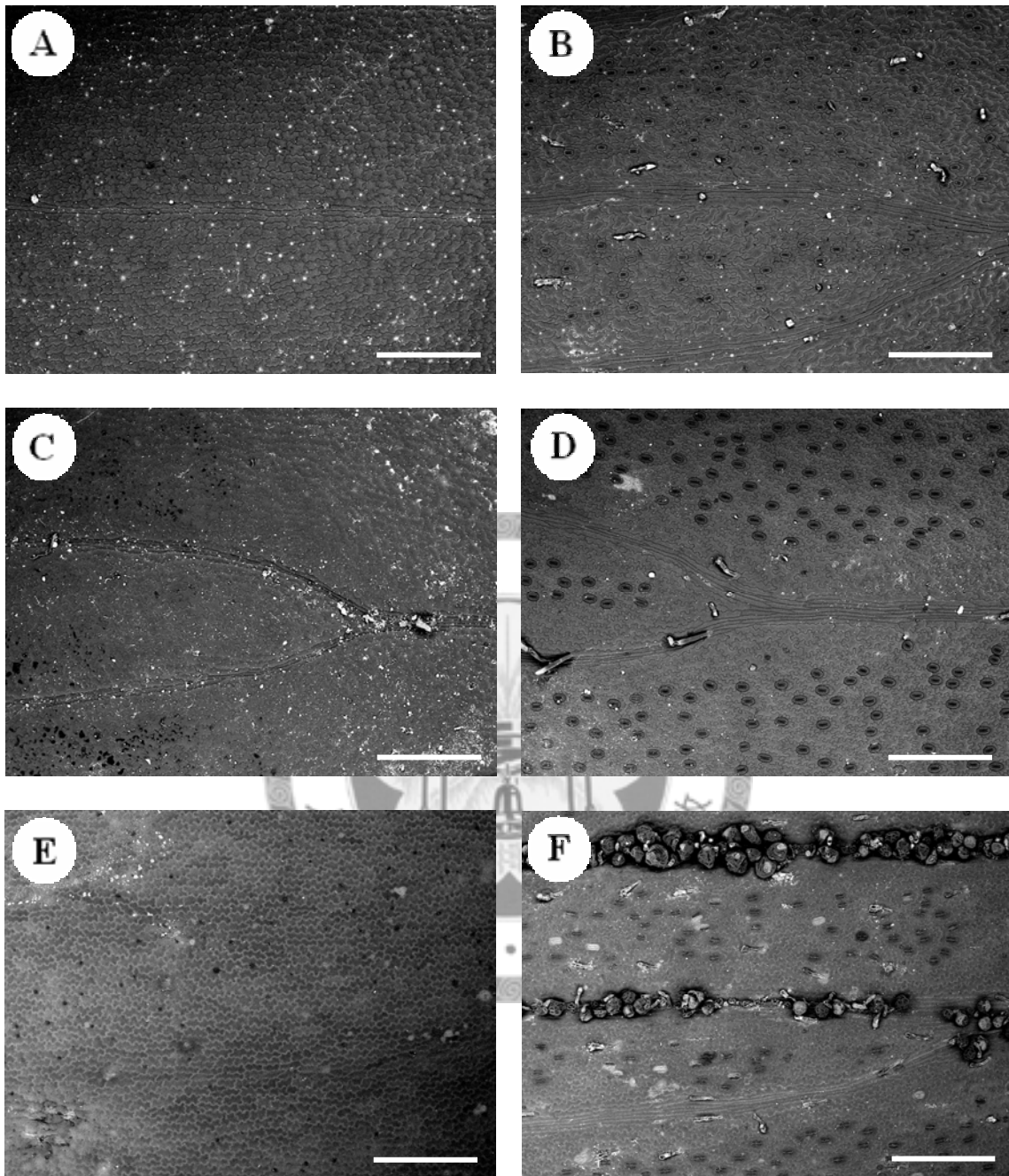
圖五十九 *Mildella* Trevisan 擬旱蕨屬 (x100)

圖六十 *Mildella* Trevisan 擬旱蕨屬 (x500)

100x scale bars = 500 μ m

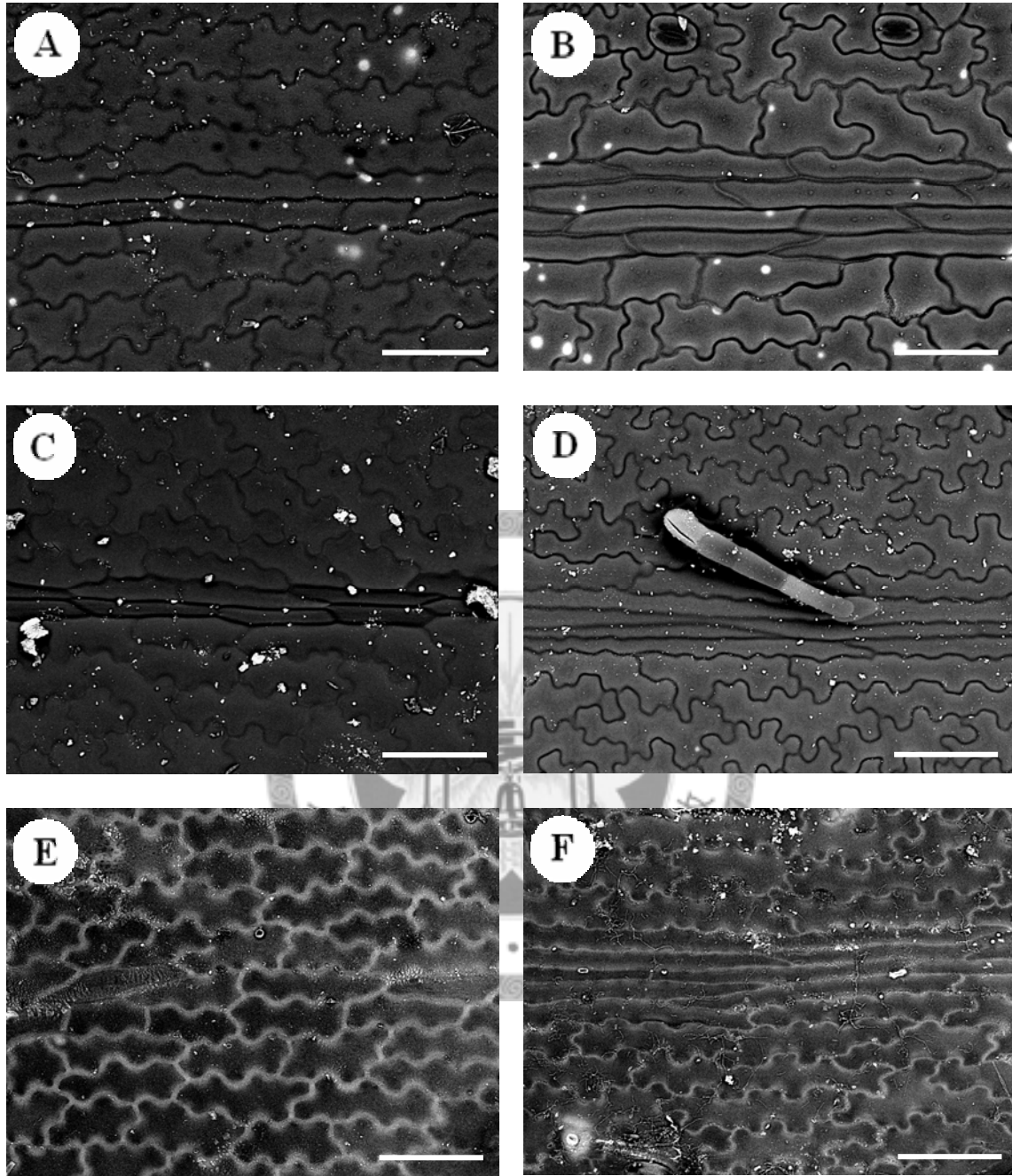
500x scale bars = 100 μ m





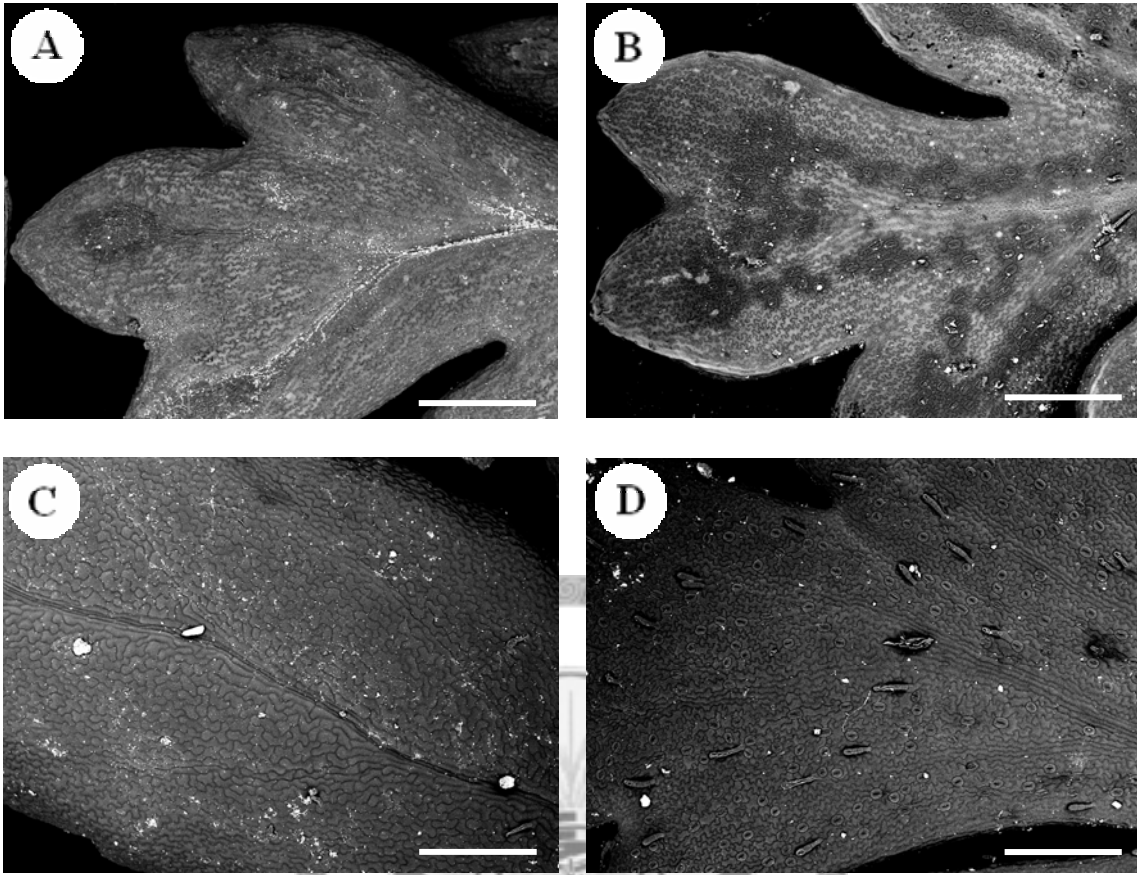
圖一 *Coniogramme* Fée 鳳丫蕨屬 (x100)

- A. *Coniogramme fraxinea* (D. Don) Diels 全緣鳳丫蕨 近軸面
 B. *Coniogramme fraxinea* (D. Don) Diels 全緣鳳丫蕨 遠軸面
 C. *Coniogramme intermedia* Hieron. 華鳳丫蕨 近軸面
 D. *Coniogramme intermedia* Hieron. 華鳳丫蕨 遠軸面
 E. *Coniogramme japonica* (Thunb.) Diels 日本鳳丫蕨 近軸面
 F. *Coniogramme japonica* (Thunb.) Diels 日本鳳丫蕨 遠軸面



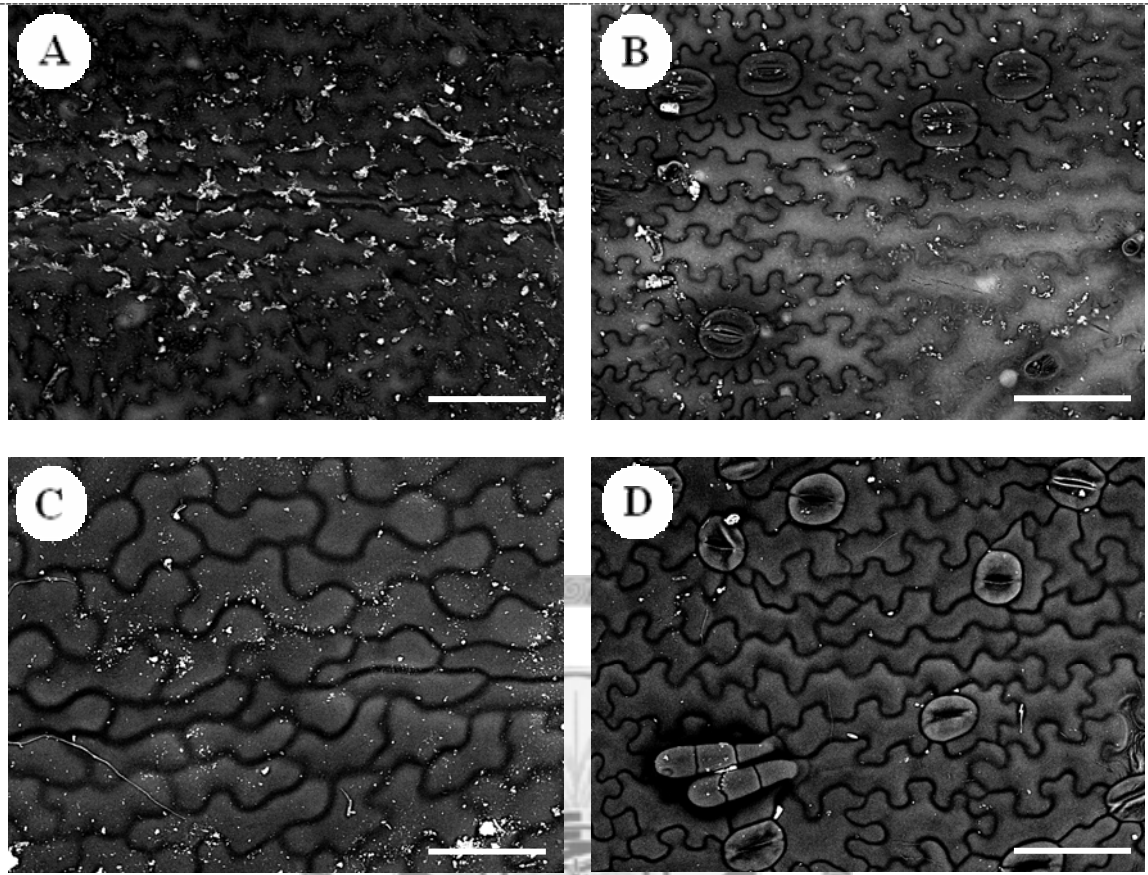
圖二 *Coniogramme* Fée 鳳丫蕨屬 (x500)

- A. *Coniogramme fraxinea* (D. Don) Diels 全緣鳳丫蕨 近軸面
 B. *Coniogramme fraxinea* (D. Don) Diels 全緣鳳丫蕨 遠軸面
 C. *Coniogramme intermedia* Hieron. 華鳳丫蕨 近軸面
 D. *Coniogramme intermedia* Hieron. 華鳳丫蕨 遠軸面
 E. *Coniogramme japonica* (Thunb.) Diels 日本鳳丫蕨 近軸面
 F. *Coniogramme japonica* (Thunb.) Diels 日本鳳丫蕨 遠軸面



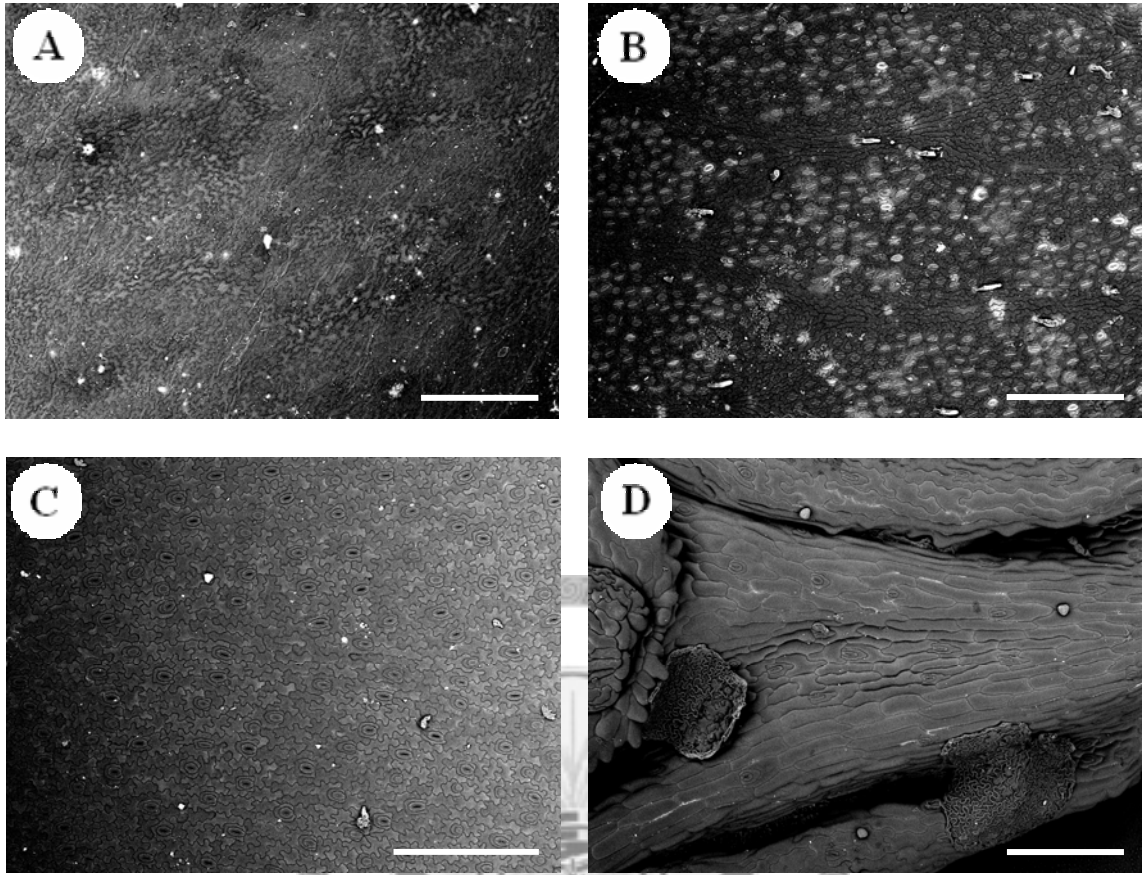
圖三 *Cryptogramma* R. Brown 珠蕨屬 (x100)

- A. *Cryptogramma brunoniana* Wall. ex Hook. & Grev. 高山珠蕨 近軸面
 B. *Cryptogramma brunoniana* Wall. ex Hook. & Grev. 高山珠蕨 遠軸面
 C. *Cryptogramma stelleri* (S. G. Gmel.) Prantl 疏葉珠蕨 近軸面
 D. *Cryptogramma stelleri* (S. G. Gmel.) Prantl 疏葉珠蕨 遠軸面



圖四 *Cryptogramma* R. Brown 珠蕨屬 (x500)

- A. *Cryptogramma brunoniana* Wall. ex Hook. & Grev. 高山珠蕨 近軸面
 B. *Cryptogramma brunoniana* Wall. ex Hook. & Grev. 高山珠蕨 遠軸面
 C. *Cryptogramma stelleri* (S. G. Gmel.) Prantl 疏葉珠蕨 近軸面
 D. *Cryptogramma stelleri* (S. G. Gmel.) Prantl 疏葉珠蕨 遠軸面



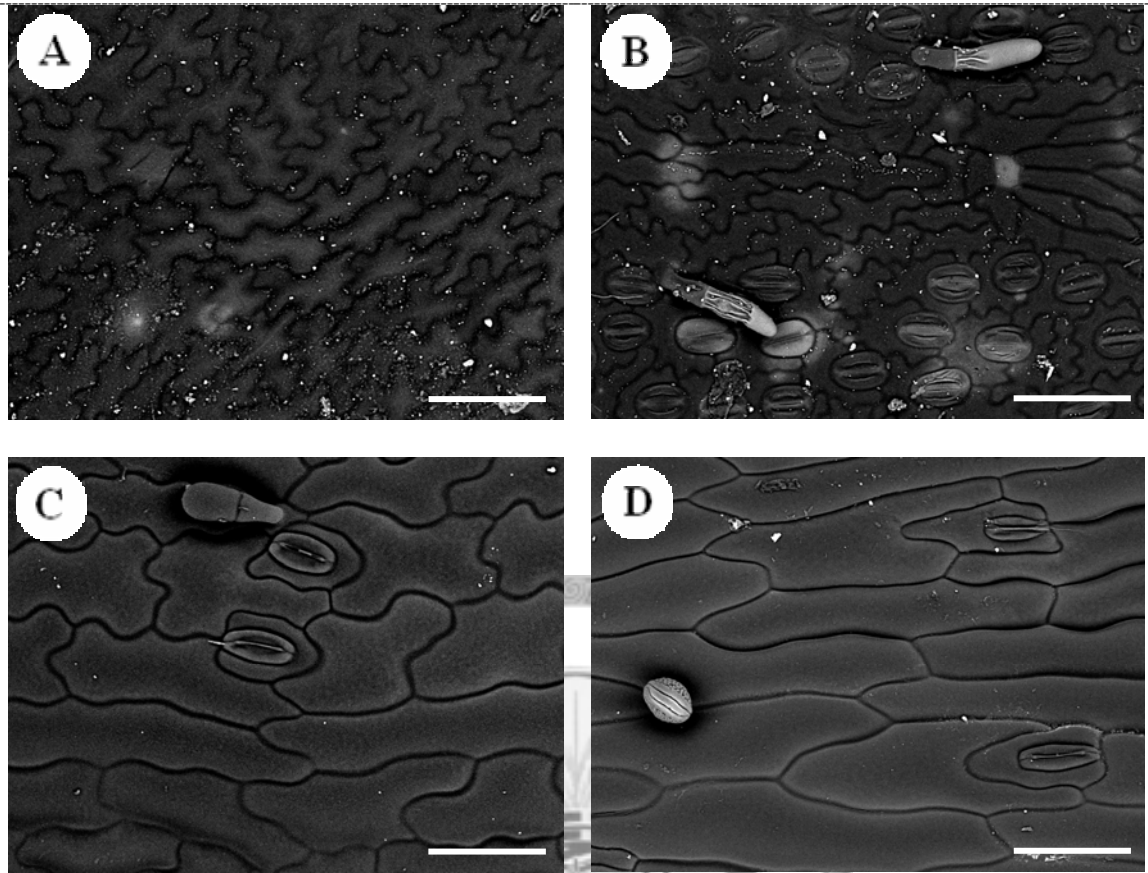
圖五 *Acrostichum* L. 鹵蕨屬、*Ceratopteris* Brongn. 水蕨屬 (x100)

A. *Acrostichum aureum* L. 鹵蕨 近軸面

B. *Acrostichum aureum* L. 鹵蕨 遠軸面

C. *Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongn. 水蕨 近軸面

D. *Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongn. 水蕨 遠軸面



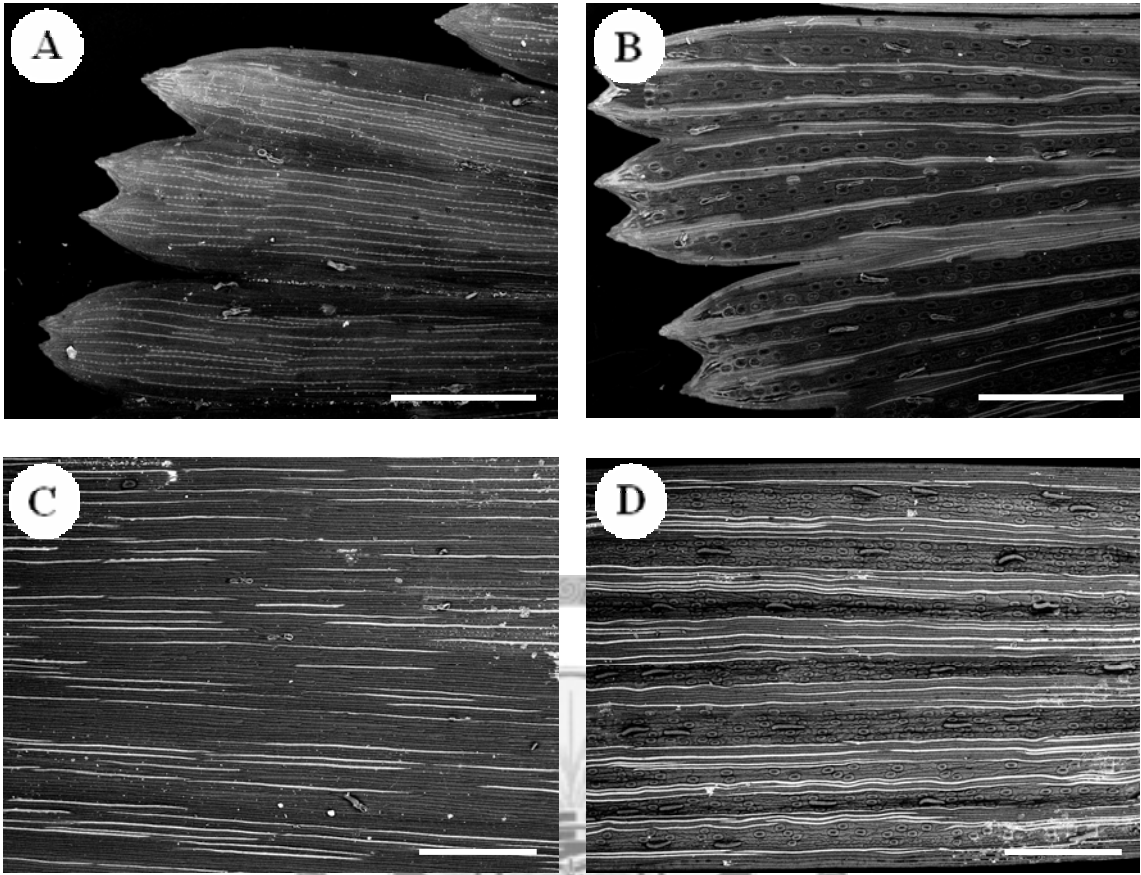
圖六 *Acrostichum* L. 鹵蕨屬、*Ceratopteris* Brongn. 水蕨屬 (x500)

A. *Acrostichum aureum* L. 鹵蕨 近軸面

B. *Acrostichum aureum* L. 鹵蕨 遠軸面

C. *Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongn. 水蕨 近軸面

D. *Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongn. 水蕨 遠軸面



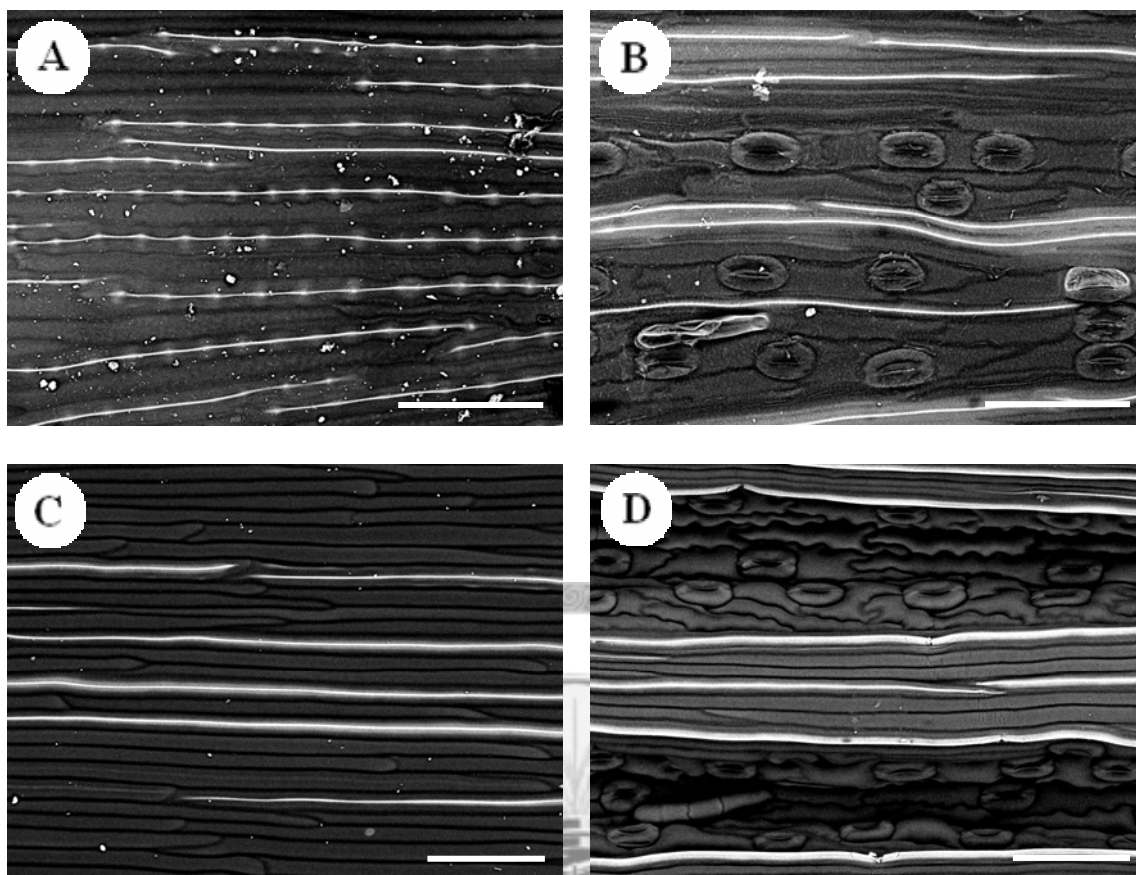
圖七 *Actiniopteris* Link 孔雀鳳尾蕨屬 (x100)

A. *Actiniopteris radiata* (Sw.) Link 近軸面

B. *Actiniopteris radiata* (Sw.) Link 遠軸面

C. *Actiniopteris semiflabellata* Pichi-Serm 近軸面

D. *Actiniopteris semiflabellata* Pichi-Serm 遠軸面



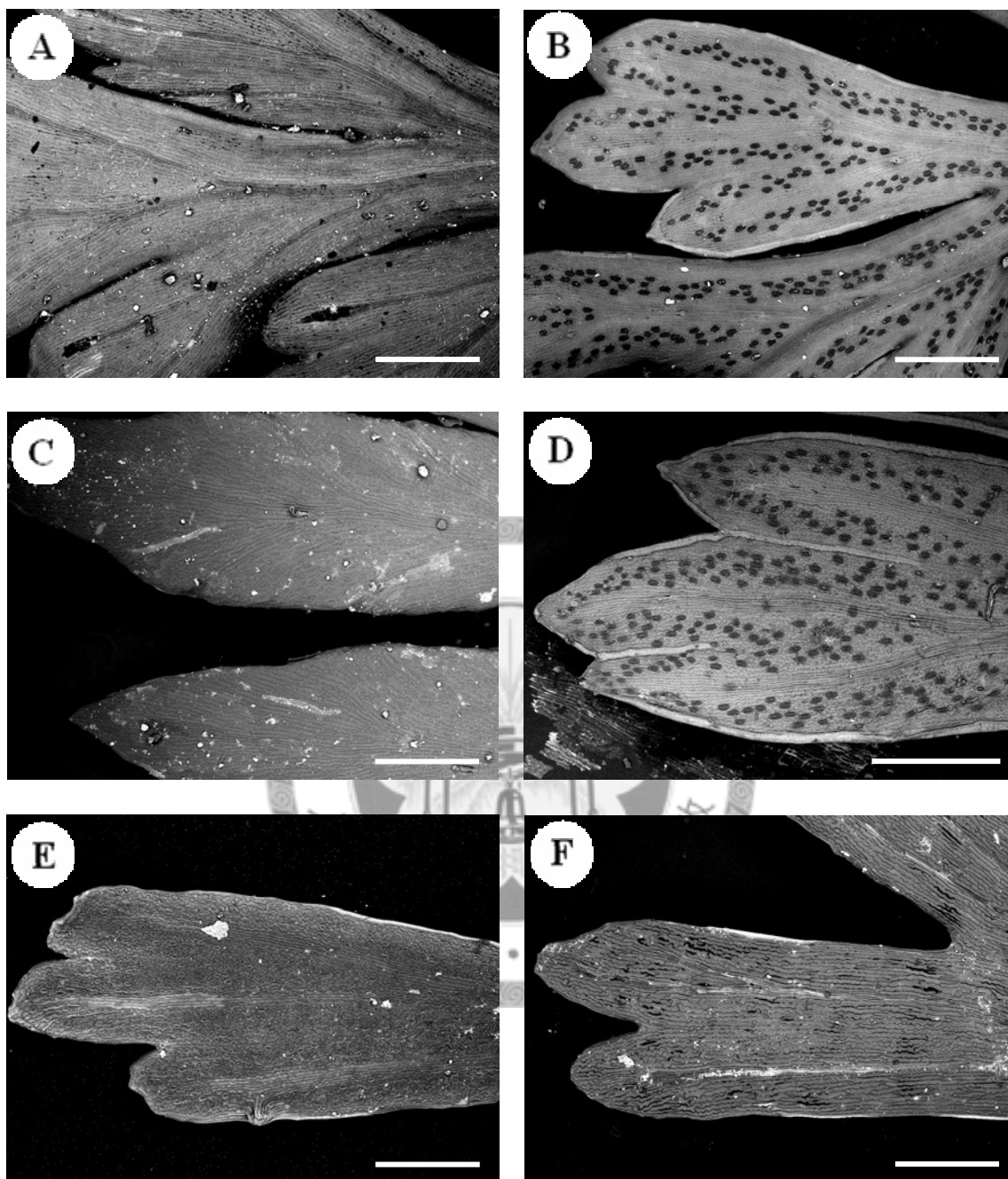
圖八 *Actiniopteris* Link 孔雀鳳尾蕨屬 (x500)

A. *Actiniopteris radiata* (Sw.) Link 近軸面

B. *Actiniopteris radiata* (Sw.) Link 遠軸面

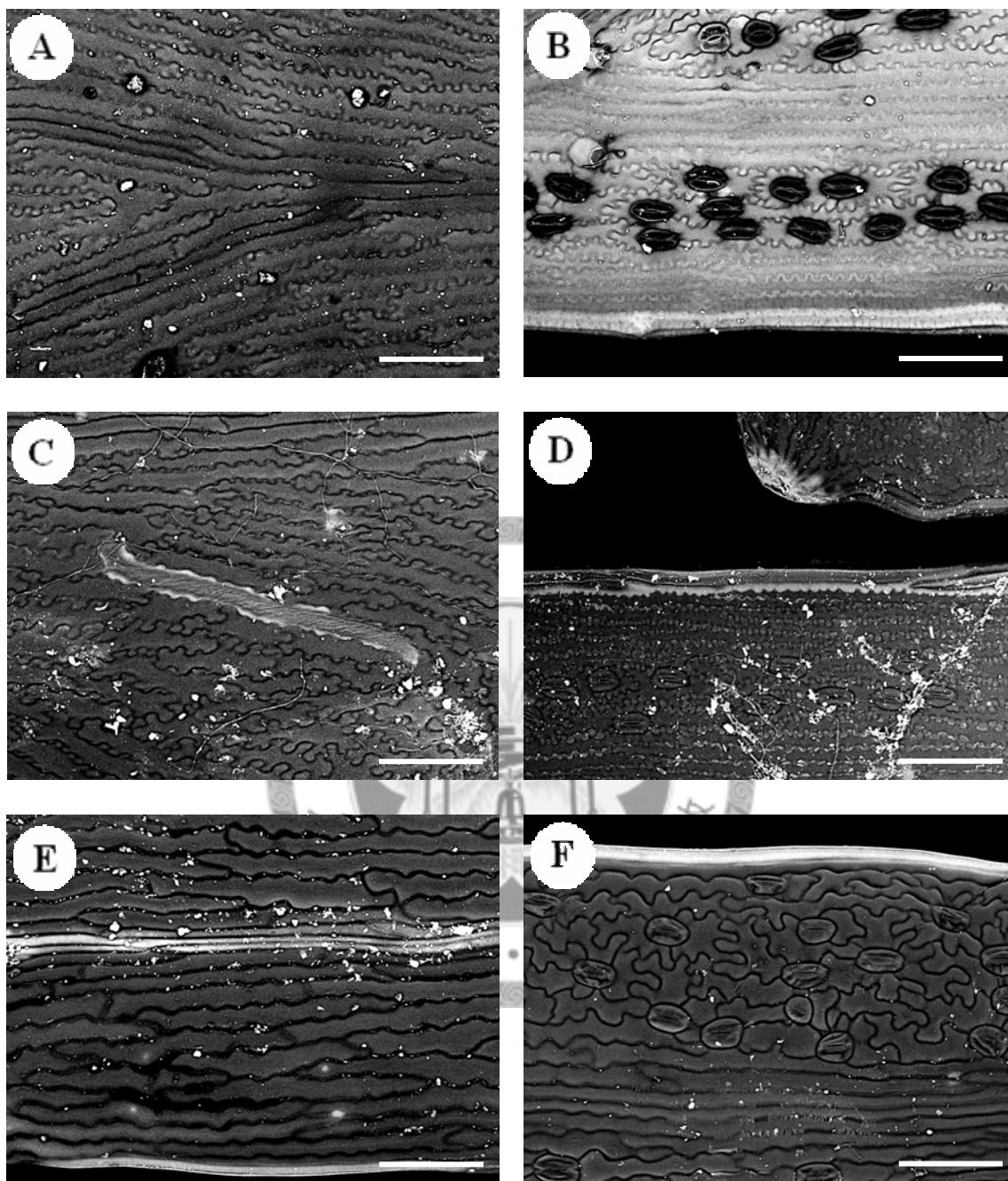
C. *Actiniopteris semiflabellata* Pichi-Serm 近軸面

D. *Actiniopteris semiflabellata* Pichi-Serm 遠軸面



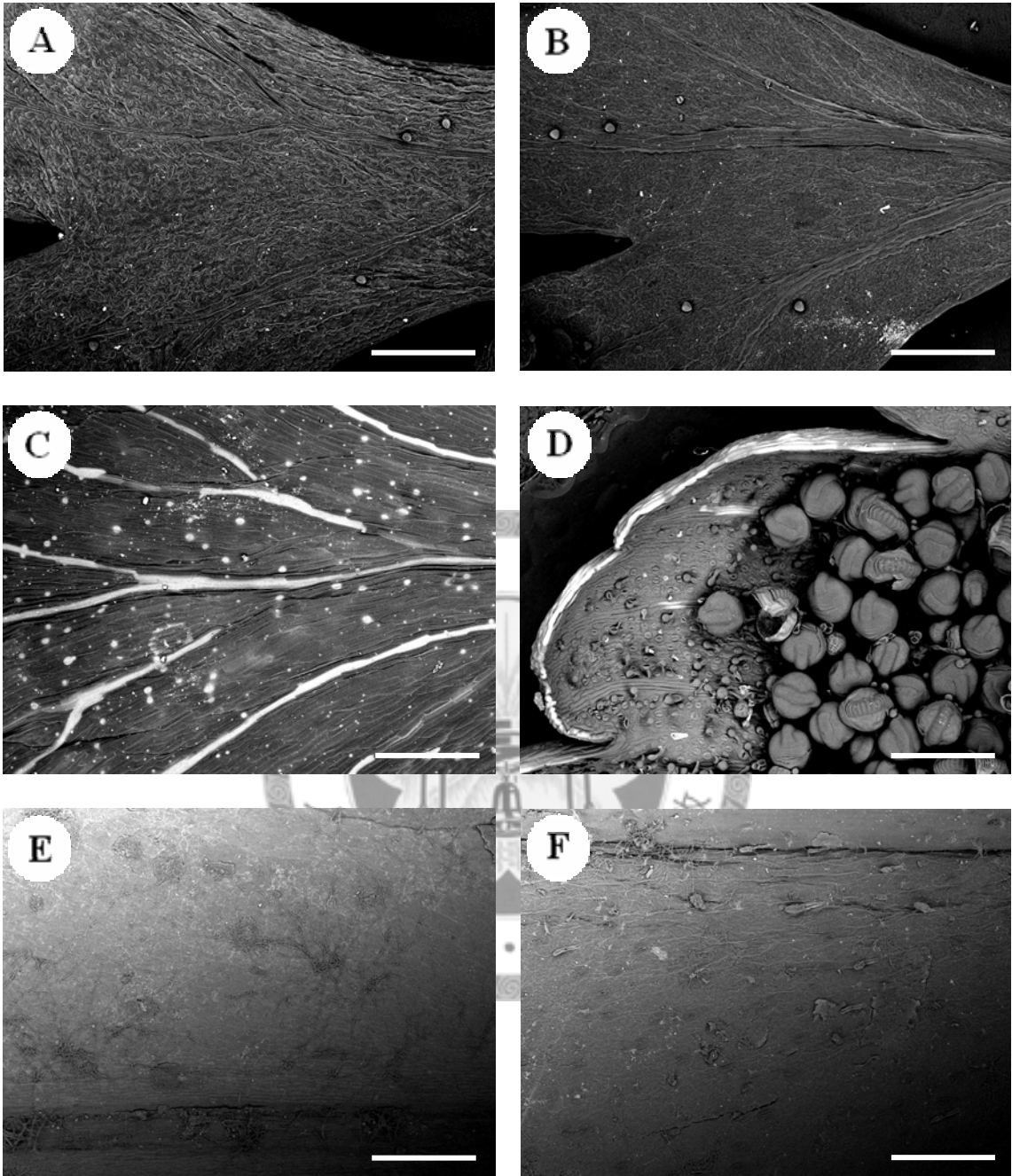
圖九 *Onychium* Kaulf. 金粉蕨屬 (x100)

- A. *Onychium contiguum* C. Hope 高山金粉蕨 近軸面
 B. *Onychium contiguum* C. Hope 高山金粉蕨 遠軸面
 C. *Onychium japonicum* (Thunb.) Kunze 日本金粉蕨 近軸面
 D. *Onychium japonicum* (Thunb.) Kunze 日本金粉蕨 遠軸面
 E. *Onychium siliculosum* (Desv.) C. Chr. 金粉蕨 近軸面
 F. *Onychium siliculosum* (Desv.) C. Chr. 金粉蕨 遠軸面



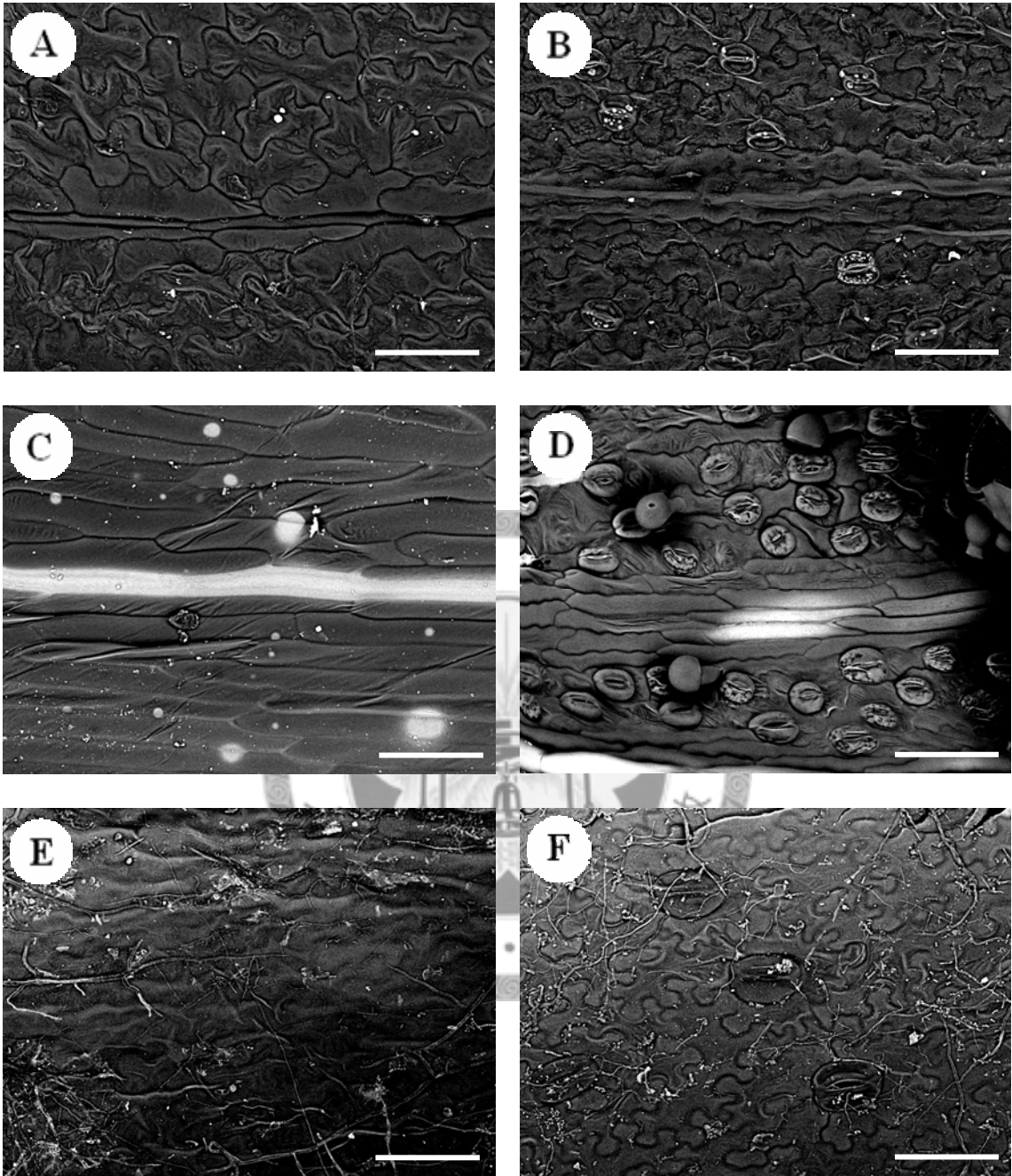
圖十 *Onychium* Kaulf. 金粉蕨屬 (x500)

- A. *Onychium contiguum* C. Hope 高山金粉蕨 近軸面
 B. *Onychium contiguum* C. Hope 高山金粉蕨 遠軸面
 C. *Onychium japonicum* (Thunb.) Kunze 日本金粉蕨 近軸面
 D. *Onychium japonicum* (Thunb.) Kunze 日本金粉蕨 遠軸面
 E. *Onychium siliculosum* (Desv.) C. Chr. 金粉蕨 近軸面
 F. *Onychium siliculosum* (Desv.) C. Chr. 金粉蕨 遠軸面



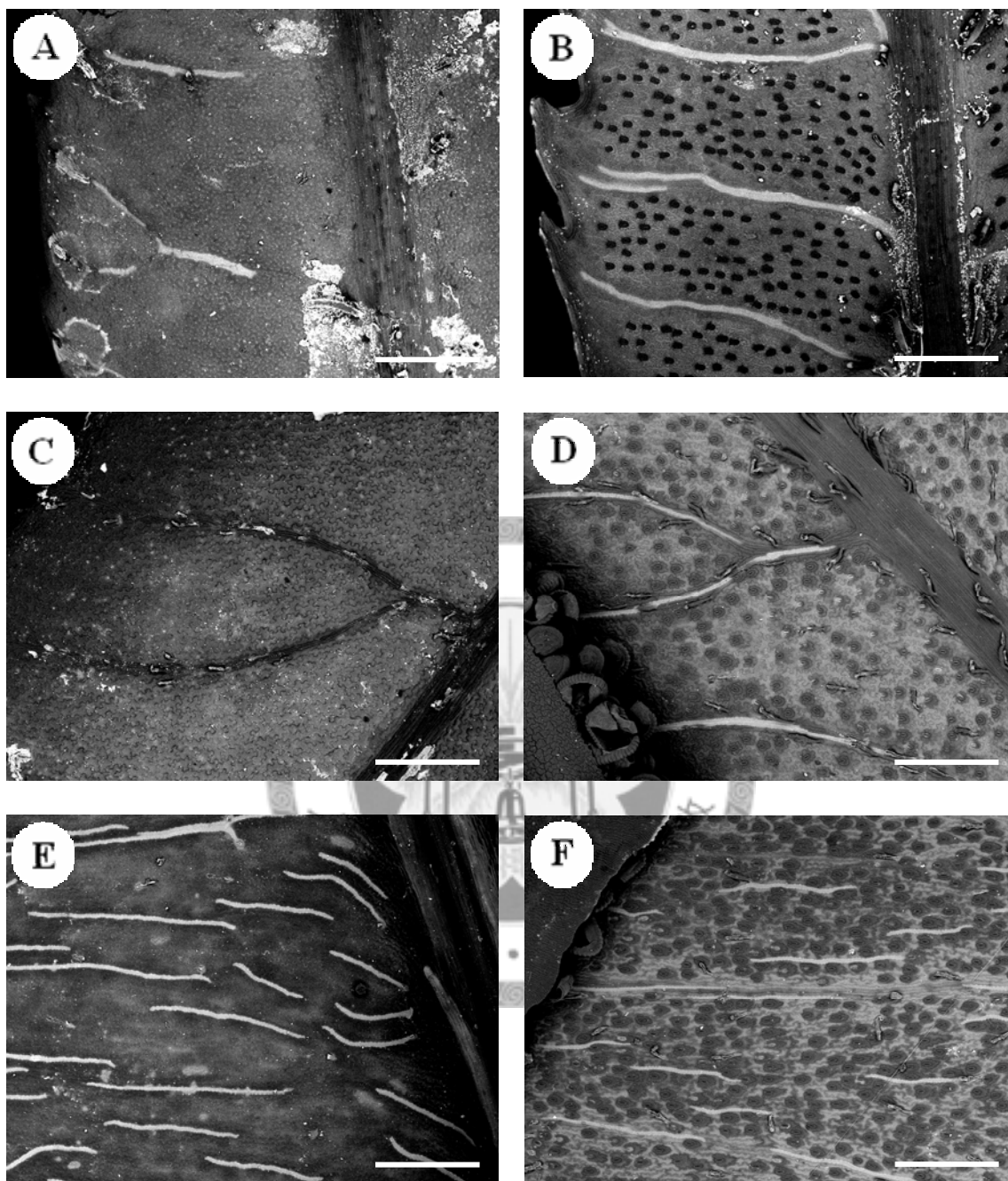
圖十一 *Anogramma* Link 翠蕨屬、*Ptyrogramma* Link 粉葉蕨屬、*Taenitis* Willd. ex Spreng 竹葉蕨屬 (x100)

- A. *Anogramma leptophylla* (L.) Link. 翠蕨 近軸面
- B. *Anogramma leptophylla* (L.) Link. 翠蕨 遠軸面
- C. *Ptyrogramma calomelanos* (L.) Link. 粉葉蕨 近軸面
- D. *Ptyrogramma calomelanos* (L.) Link. 粉葉蕨 遠軸面
- E. *Taenitis blechnoides* (Willd.) Sw. 竹葉蕨 近軸面
- F. *Taenitis blechnoides* (Willd.) Sw. 竹葉蕨 遠軸面



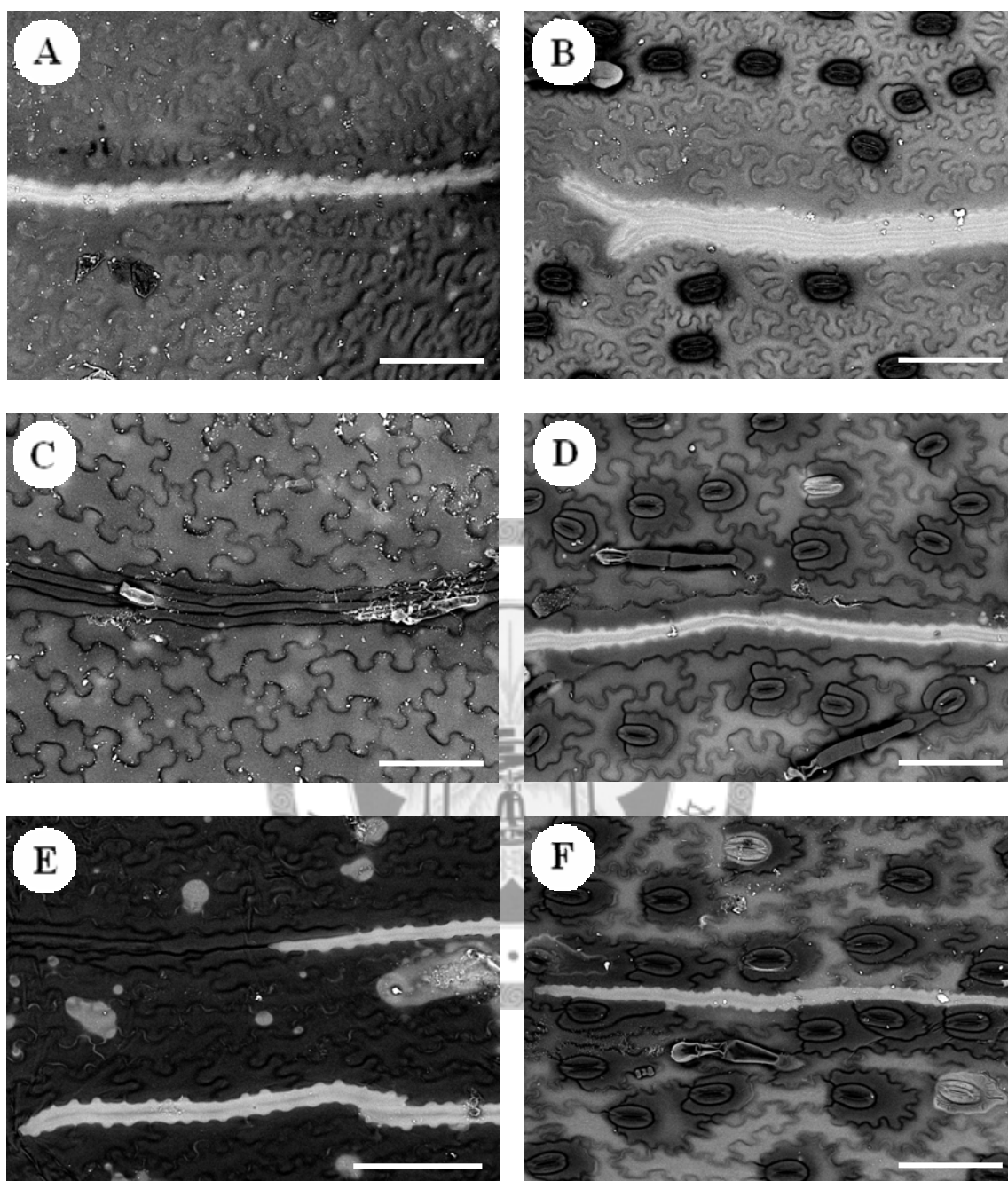
圖十二 *Anogramma* Link 翠蕨屬、*Pityrogramma* Link 粉葉蕨屬、*Taenitis* Willd. ex Spreng 竹葉蕨屬 (x500)

- A. *Anogramma leptophylla* (L.) Link. 翠蕨 近軸面
- B. *Anogramma leptophylla* (L.) Link. 翠蕨 遠軸面
- C. *Pityrogramma calomelanos* (L.) Link. 粉葉蕨 近軸面
- D. *Pityrogramma calomelanos* (L.) Link. 粉葉蕨 遠軸面
- E. *Taenitis blechnoides* (Willd.) Sw. 竹葉蕨 近軸面
- F. *Taenitis blechnoides* (Willd.) Sw. 竹葉蕨 遠軸面



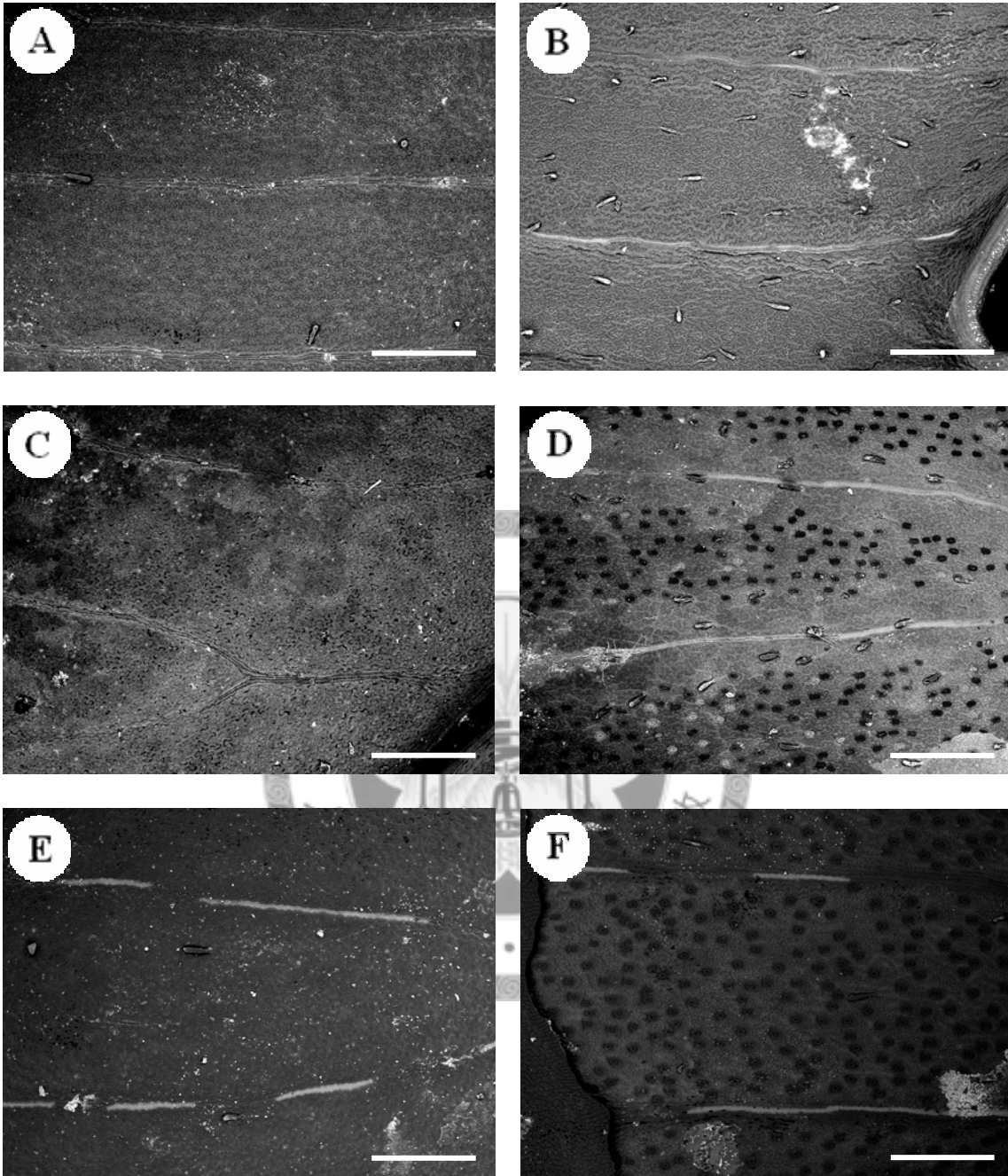
圖十三 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬 I (x100)

- A. *Pteris angustipinna* Tagawa 細葉鳳尾蕨 近軸面
- B. *Pteris angustipinna* Tagawa 細葉鳳尾蕨 遠軸面
- C. *Pteris biaurita* L. 弧脈鳳尾蕨 近軸面
- D. *Pteris biaurita* L. 弧脈鳳尾蕨 遠軸面
- E. *Pteris cadieri* H. Christ 二型鳳尾蕨 近軸面
- F. *Pteris cadieri* H. Christ 二型鳳尾蕨 遠軸面



圖十四 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬 I (x500)

- A. *Pteris angustipinna* Tagawa 細葉鳳尾蕨 近軸面
- B. *Pteris angustipinna* Tagawa 細葉鳳尾蕨 遠軸面
- C. *Pteris biaurita* L. 弧脈鳳尾蕨 近軸面
- D. *Pteris biaurita* L. 弧脈鳳尾蕨 遠軸面
- E. *Pteris cadieri* H. Christ 二型鳳尾蕨 近軸面
- F. *Pteris cadieri* H. Christ 二型鳳尾蕨 遠軸面



圖十五 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬 II (x100)

A. *Pteris cretica* L. 大葉鳳尾蕨 近軸面

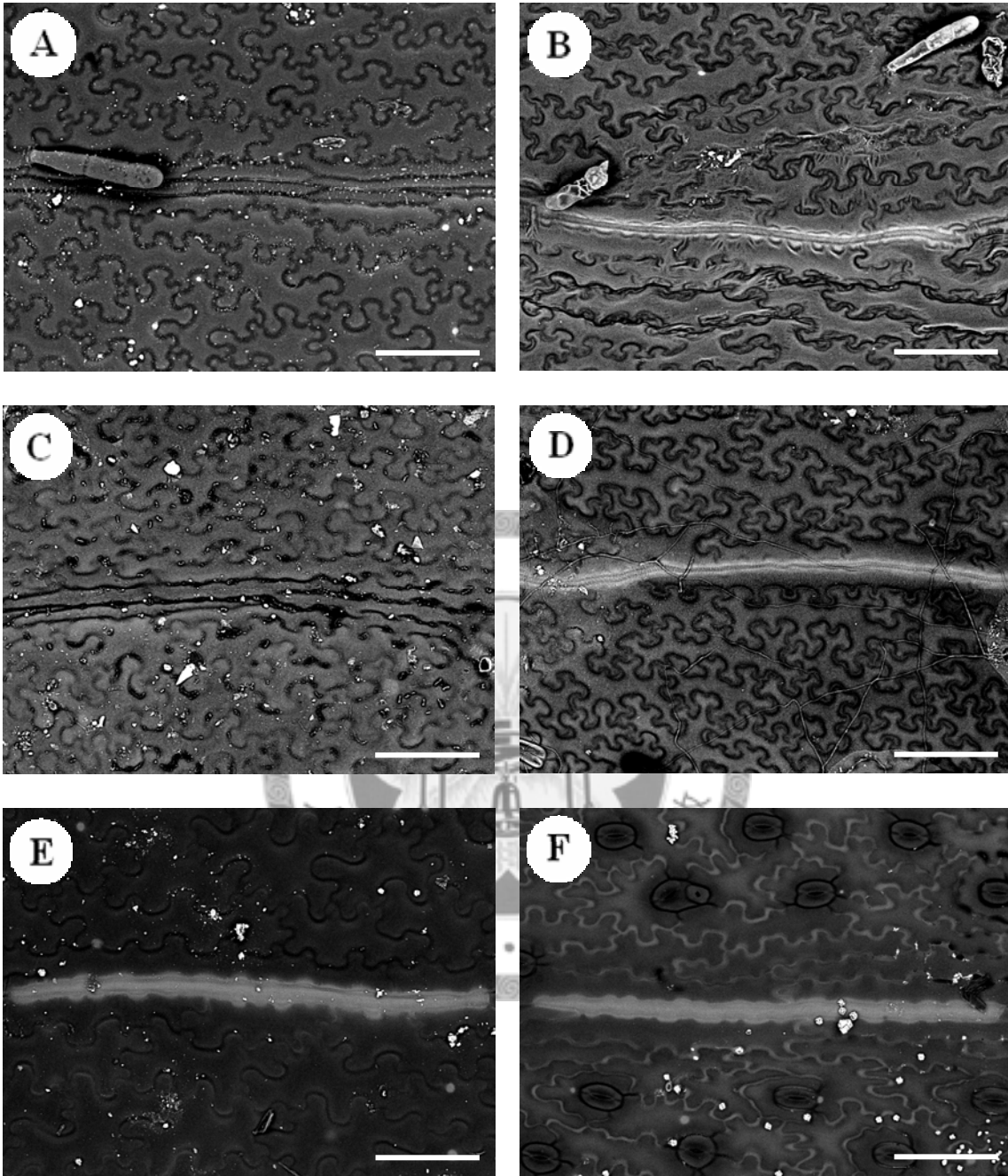
B. *Pteris cretica* L. 大葉鳳尾蕨 遠軸面

C. *Pteris dactylina* Hook. 掌鳳尾蕨 近軸面

D. *Pteris dactylina* Hook. 掌鳳尾蕨 遠軸面

E. *Pteris deltodon* Baker 岩鳳尾蕨 近軸面

F. *Pteris deltodon* Baker 岩鳳尾蕨 遠軸面



圖十六 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬 II (x500)

A. *Pteris cretica* L. 大葉鳳尾蕨 近軸面

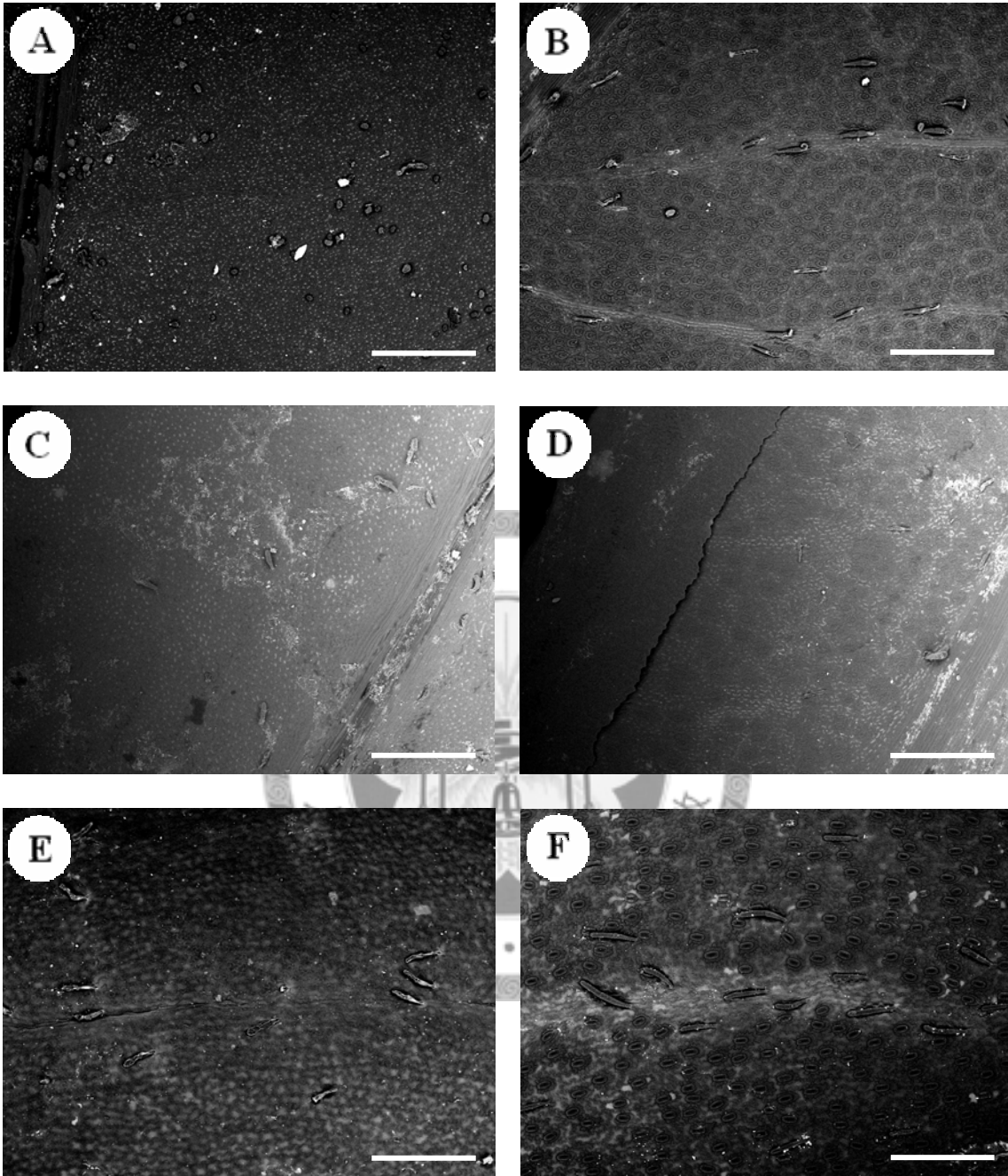
B. *Pteris cretica* L. 大葉鳳尾蕨 遠軸面

C. *Pteris dactylina* Hook. 掌鳳尾蕨 近軸面

D. *Pteris dactylina* Hook. 掌鳳尾蕨 遠軸面

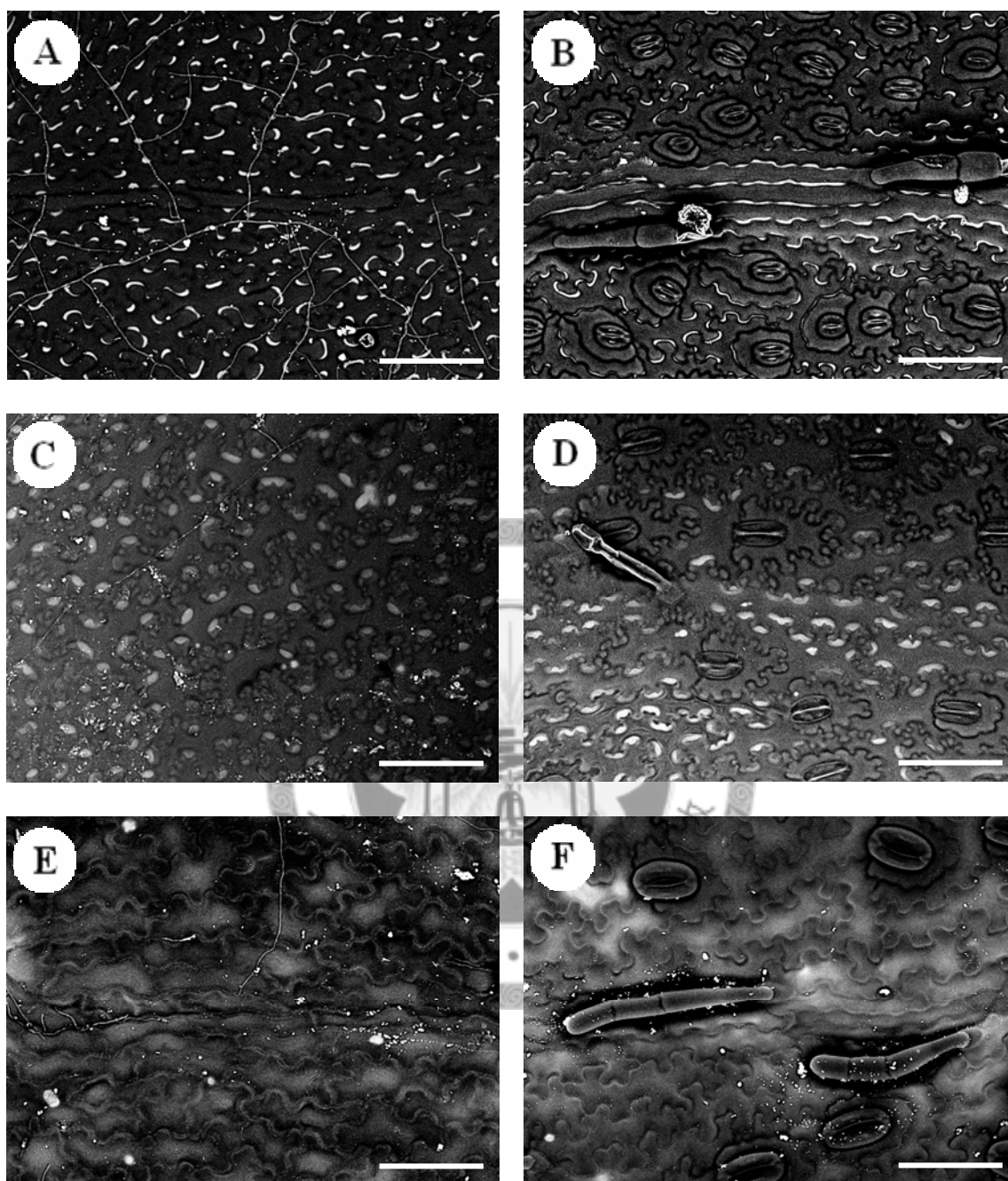
E. *Pteris deltodon* Baker 岩鳳尾蕨 近軸面

F. *Pteris deltodon* Baker 岩鳳尾蕨 遠軸面



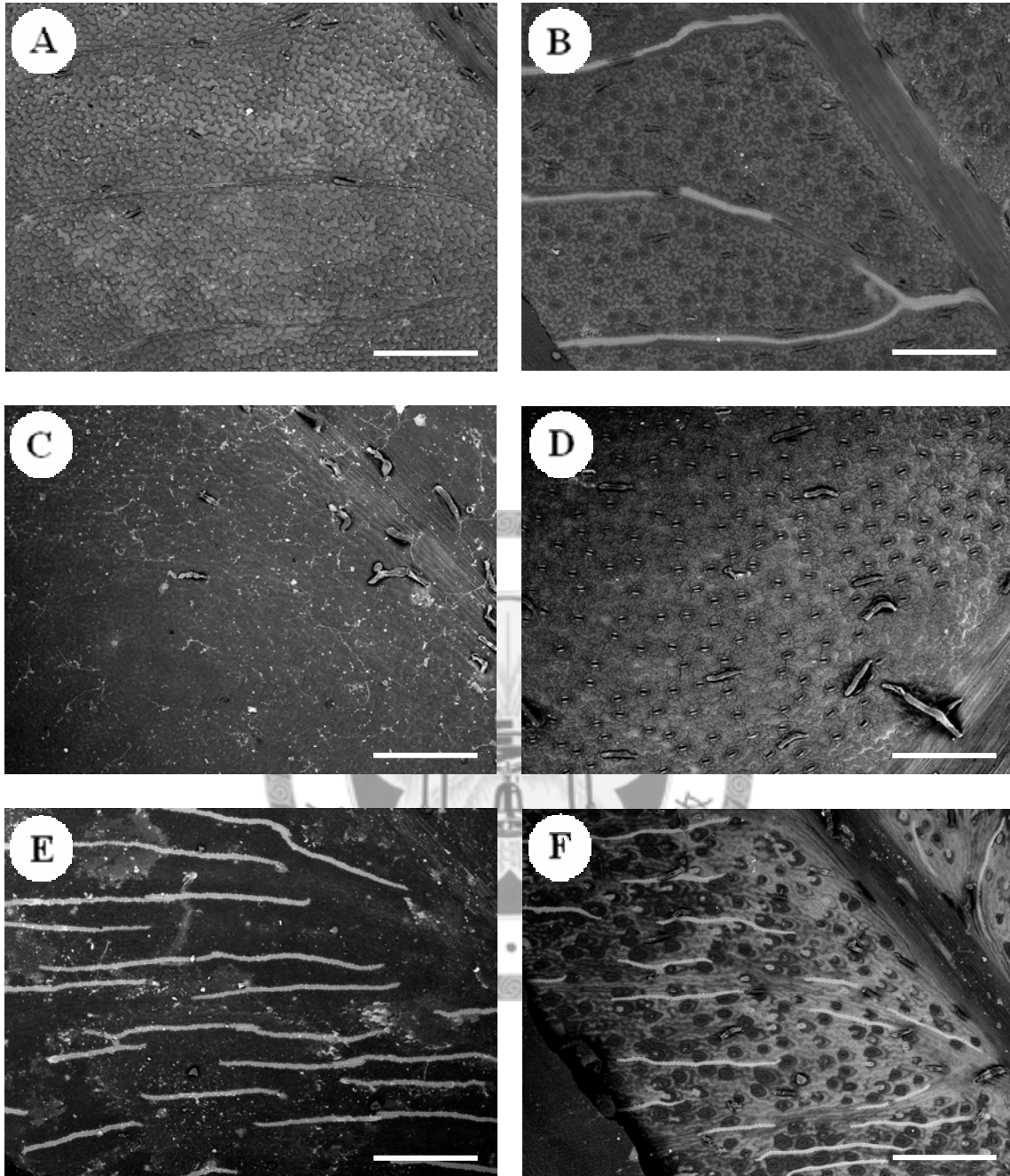
圖十七 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬Ⅲ (x100)

- A. *Pteris dimidiata* Willd. 半邊羽裂鳳尾蕨 近軸面
- B. *Pteris dimidiata* Willd. 半邊羽裂鳳尾蕨 遠軸面
- C. *Pteris ensiformis* Burm. 箭葉鳳尾蕨 近軸面
- D. *Pteris ensiformis* Burm. 箭葉鳳尾蕨 遠軸面
- E. *Pteris excelsa* Guad. 溪鳳尾蕨 近軸面
- F. *Pteris excelsa* Guad. 溪鳳尾蕨 遠軸面



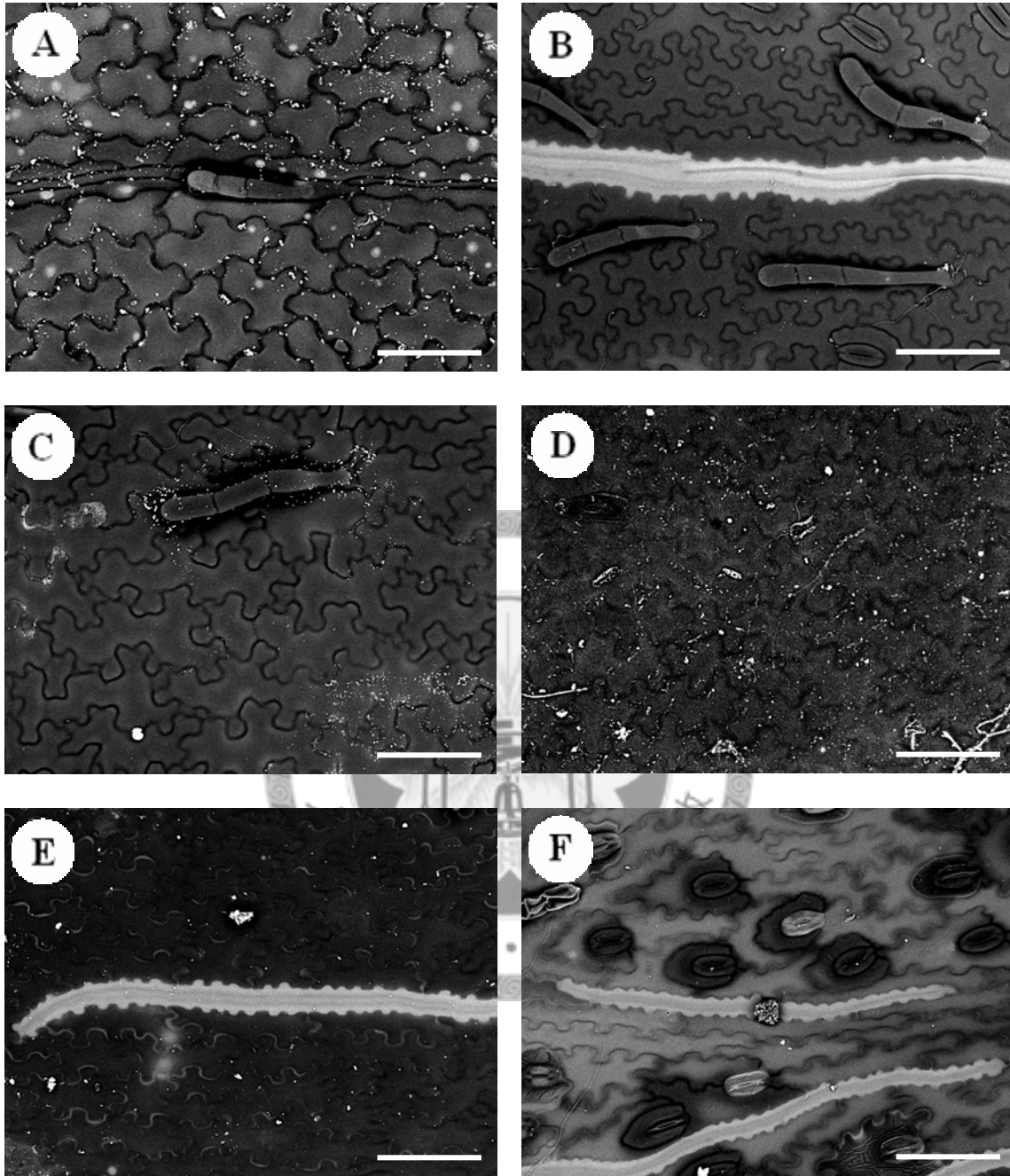
圖十八 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬Ⅲ (x500)

- A. *Pteris dimidiata* Willd. 半邊羽裂鳳尾蕨 近軸面
 B. *Pteris dimidiata* Willd. 半邊羽裂鳳尾蕨 遠軸面
 C. *Pteris ensiformis* Burm. 箭葉鳳尾蕨 近軸面
 D. *Pteris ensiformis* Burm. 箭葉鳳尾蕨 遠軸面
 E. *Pteris excelsa* Guad. 溪鳳尾蕨 近軸面
 F. *Pteris excelsa* Guad. 溪鳳尾蕨 遠軸面



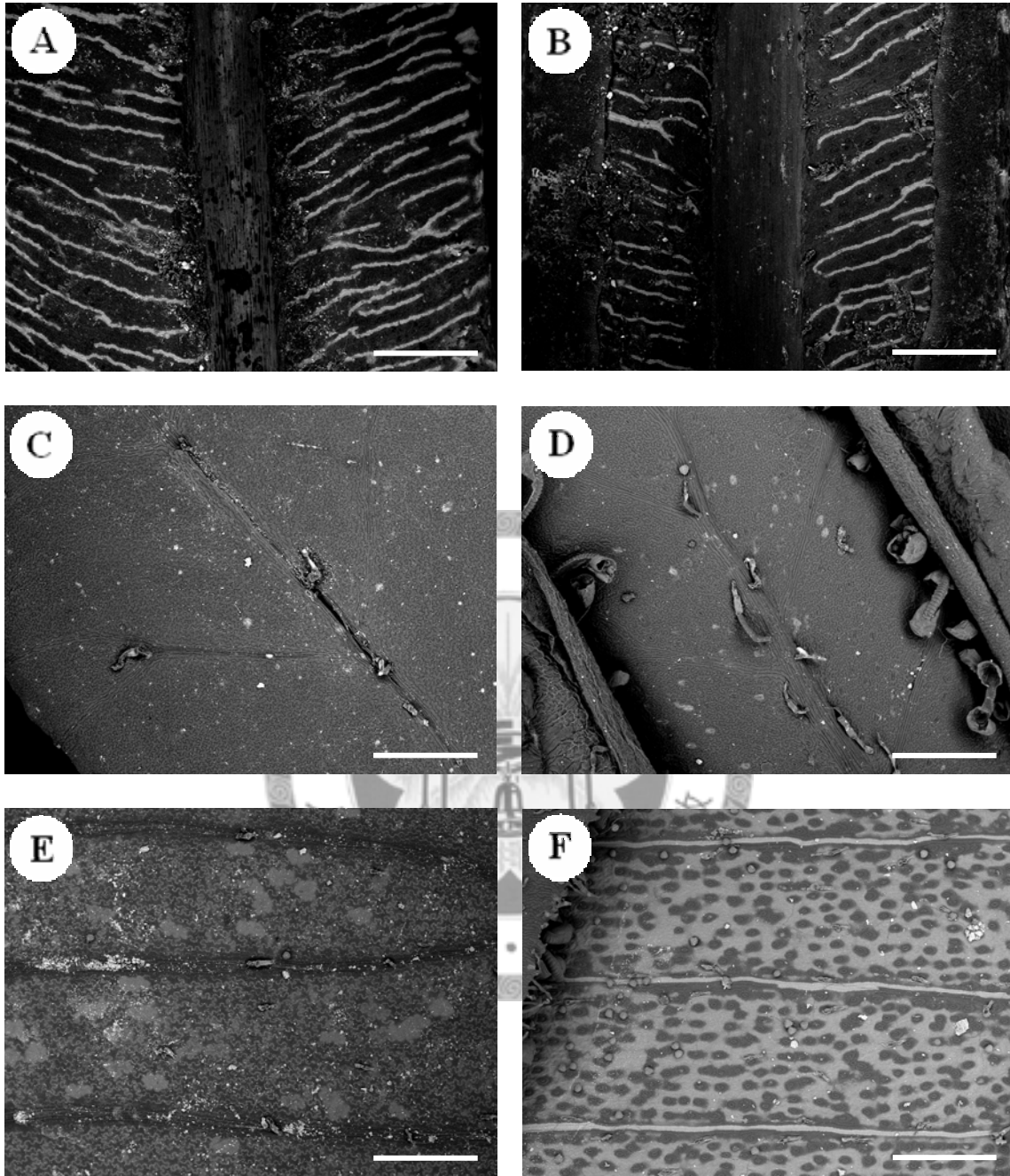
圖十九 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬IV (x100)

- A. *Pteris fauriei* Hieron. 傅氏鳳尾蕨 近軸面
 B. *Pteris fauriei* Hieron. 傅氏鳳尾蕨 遠軸面
 C. *Pteris formosana* Baker 臺灣鳳尾蕨 近軸面
 D. *Pteris formosana* Baker 臺灣鳳尾蕨 遠軸面
 E. *Pteris grevilleana* Wall. 翅柄鳳尾蕨 近軸面
 F. *Pteris grevilleana* Wall. 翅柄鳳尾蕨 遠軸面



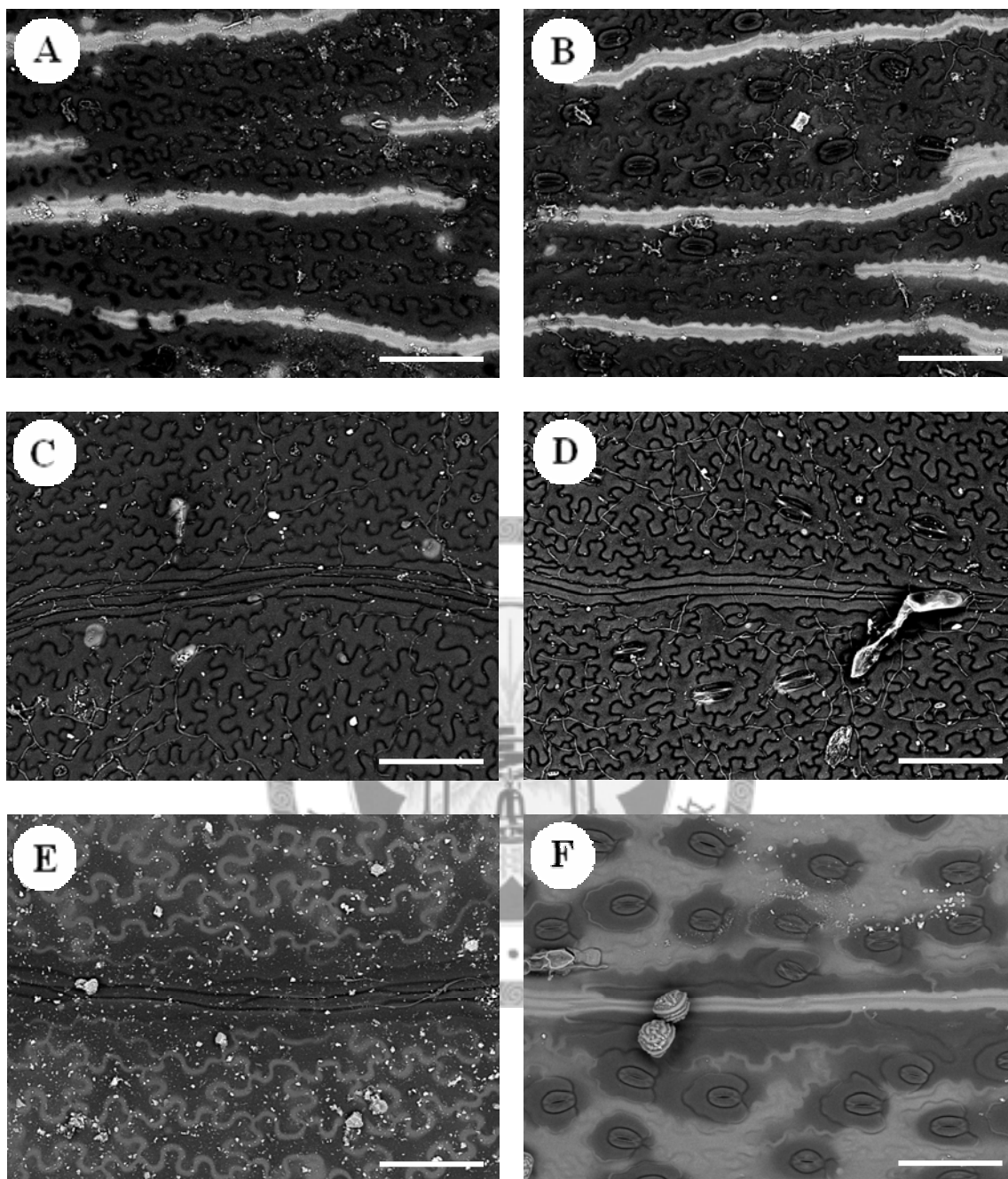
圖二十 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬IV (x500)

- A. *Pteris fauriei* Hieron. 傅氏鳳尾蕨 近軸面
- B. *Pteris fauriei* Hieron. 傅氏鳳尾蕨 遠軸面
- C. *Pteris formosana* Baker 臺灣鳳尾蕨 近軸面
- D. *Pteris formosana* Baker 臺灣鳳尾蕨 遠軸面
- E. *Pteris grevilleana* Wall. 翅柄鳳尾蕨 近軸面
- F. *Pteris grevilleana* Wall. 翅柄鳳尾蕨 遠軸面



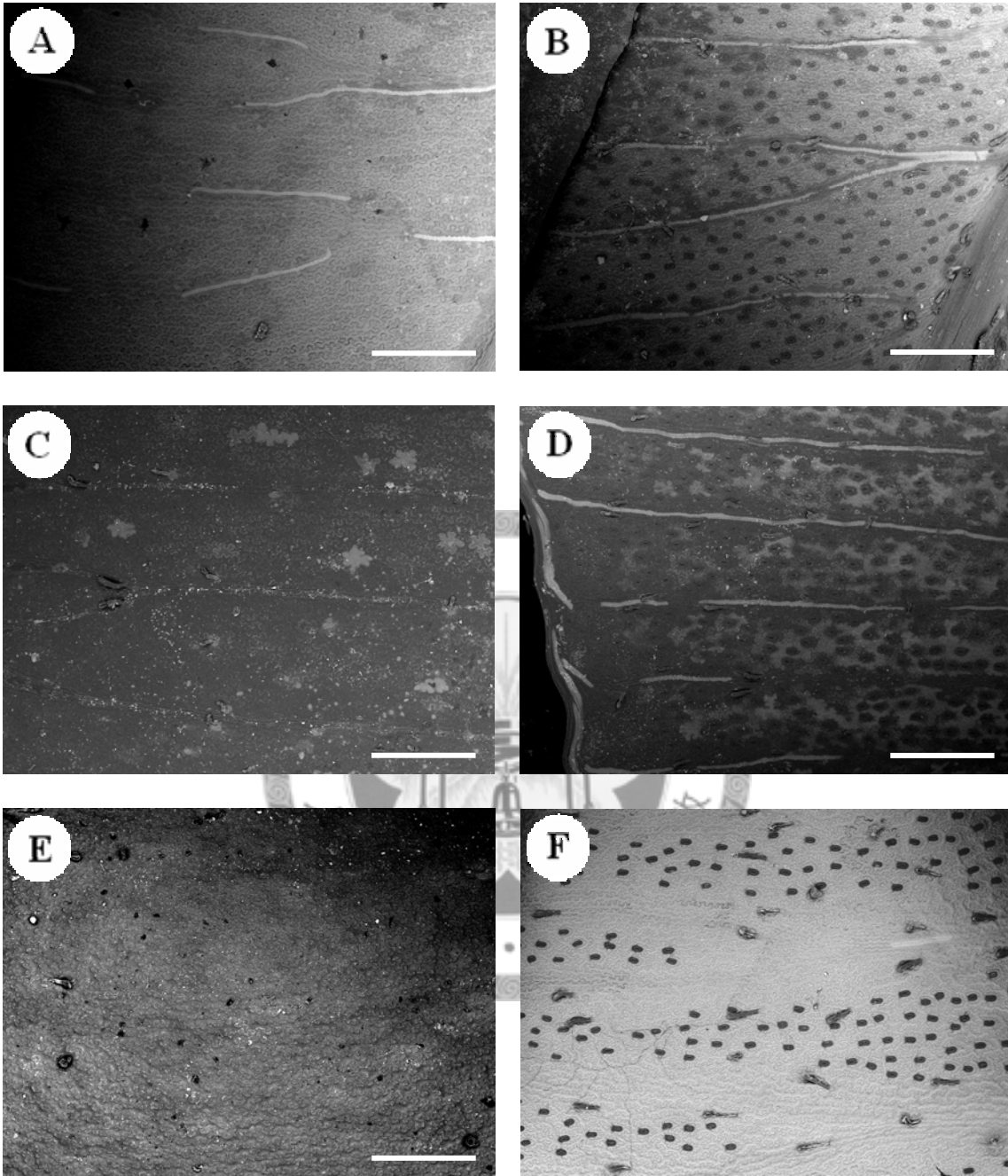
圖二十一 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬 V (x100)

- A. *Pteris kidoi* Sa. Kurata 城戶氏鳳尾蕨 近軸面
 B. *Pteris kidoi* Sa. Kurata 城戶氏鳳尾蕨 遠軸面
 C. *Pteris longipes* D. Don 蓬來鳳尾蕨 近軸面
 D. *Pteris longipes* D. Don 蓬來鳳尾蕨 遠軸面
 E. *Pteris longipinna* Hayata 長葉鳳尾蕨 近軸面
 F. *Pteris longipinna* Hayata 長葉鳳尾蕨 遠軸面



圖二十二 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬 V (x500)

- A. *Pteris kidoi* Sa. Kurata 城戶氏鳳尾蕨 近軸面
 B. *Pteris kidoi* Sa. Kurata 城戶氏鳳尾蕨 遠軸面
 C. *Pteris longipes* D. Don 蓬來鳳尾蕨 近軸面
 D. *Pteris longipes* D. Don 蓬來鳳尾蕨 遠軸面
 E. *Pteris longipinna* Hayata 長葉鳳尾蕨 近軸面
 F. *Pteris longipinna* Hayata 長葉鳳尾蕨 遠軸面



圖二十三 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬VI (x100)

A. *Pteris multifida* Poir. 鳳尾蕨 近軸面

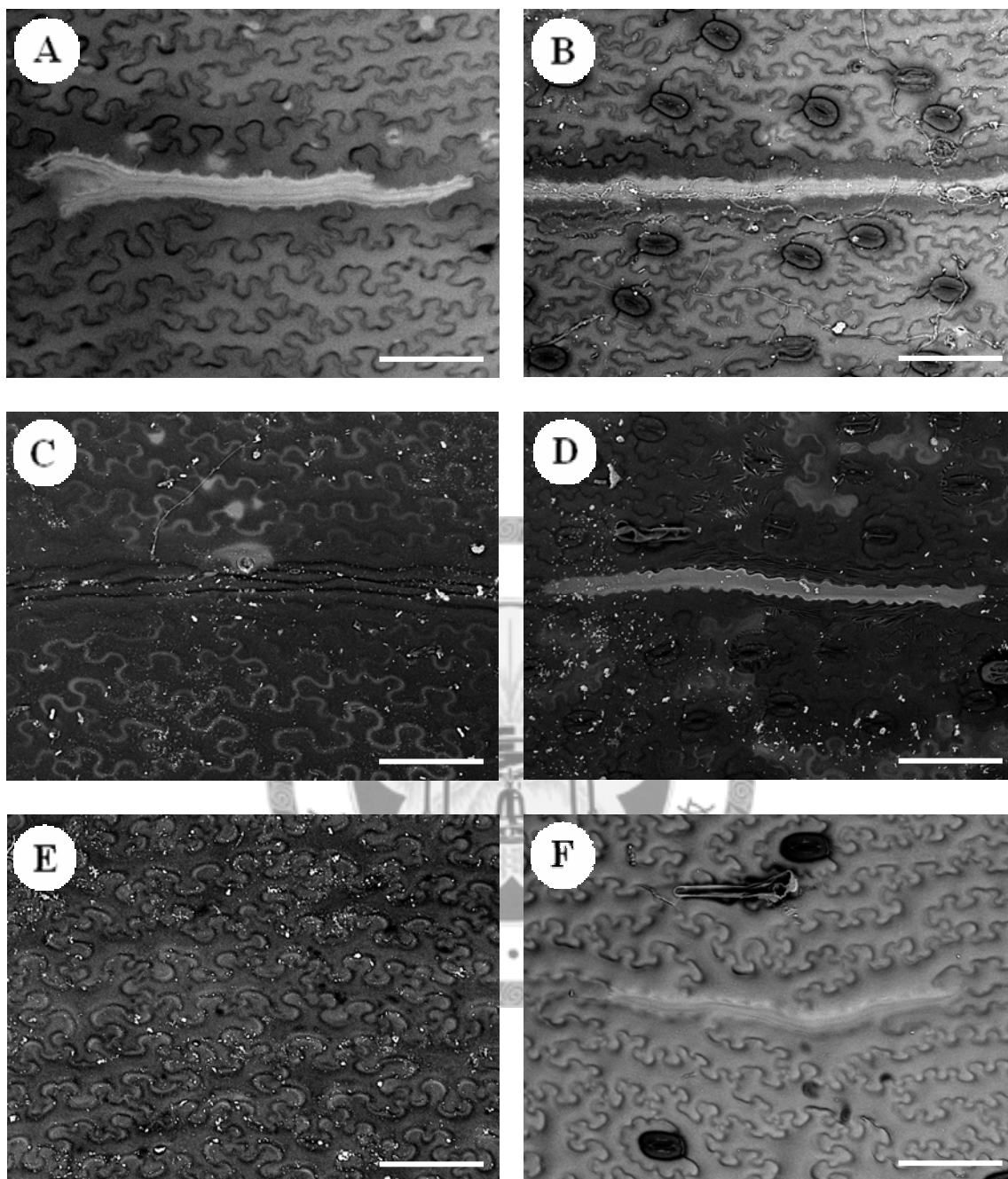
B. *Pteris multifida* Poir. 鳳尾蕨 遠軸面

C. *Pteris nipponica* W. C. Shieh 日本鳳尾蕨 近軸面

D. *Pteris nipponica* W. C. Shieh 日本鳳尾蕨 遠軸面

E. *Pteris pellucidifolia* Hayata 闊葉鳳尾蕨 近軸面

F. *Pteris pellucidifolia* Hayata 闊葉鳳尾蕨 遠軸面



圖二十四 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬VI (x500)

A. *Pteris multifida* Poir. 鳳尾蕨 近軸面

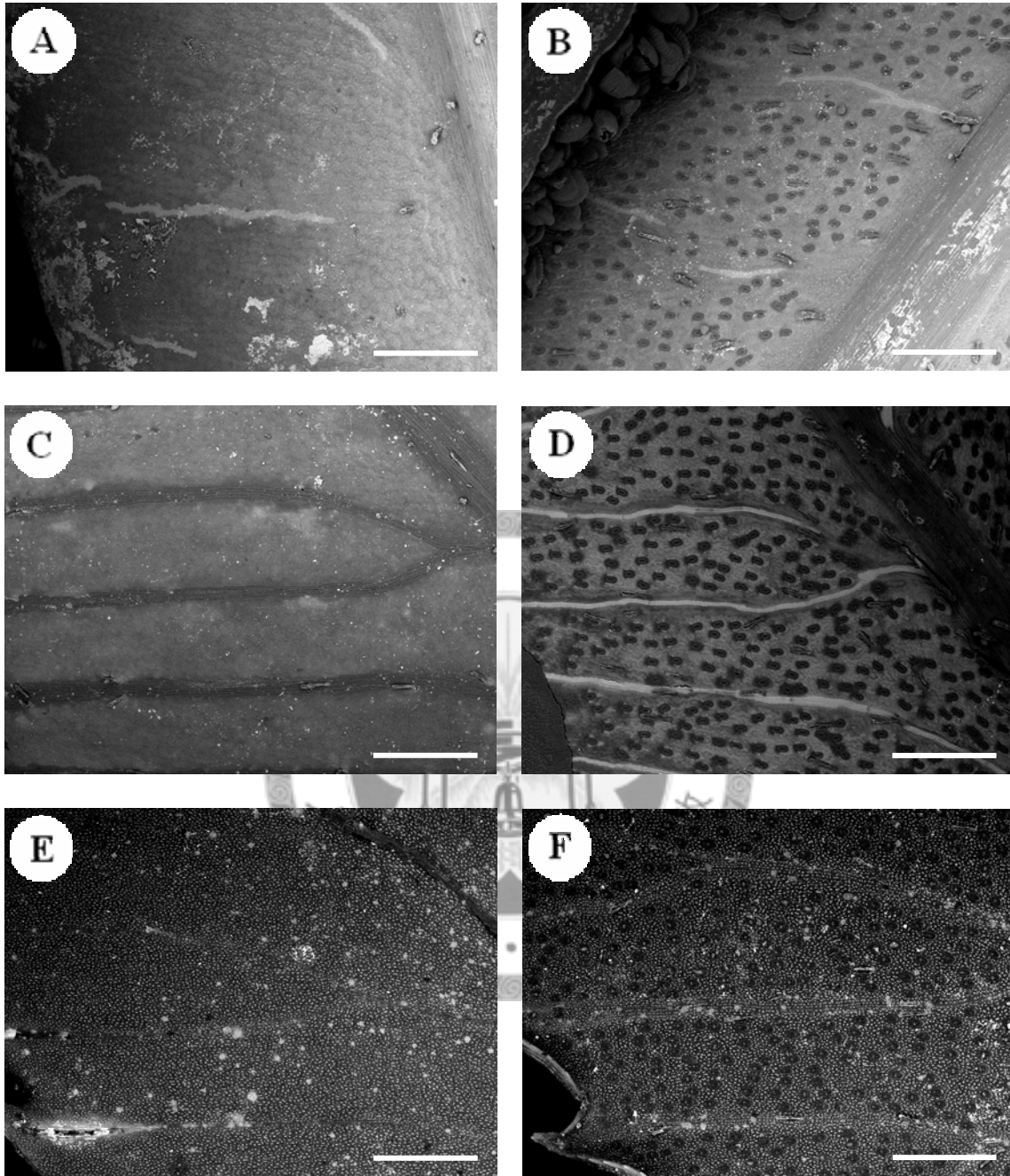
B. *Pteris multifida* Poir. 鳳尾蕨 遠軸面

C. *Pteris nipponica* W. C. Shieh 日本鳳尾蕨 近軸面

D. *Pteris nipponica* W. C. Shieh 日本鳳尾蕨 遠軸面

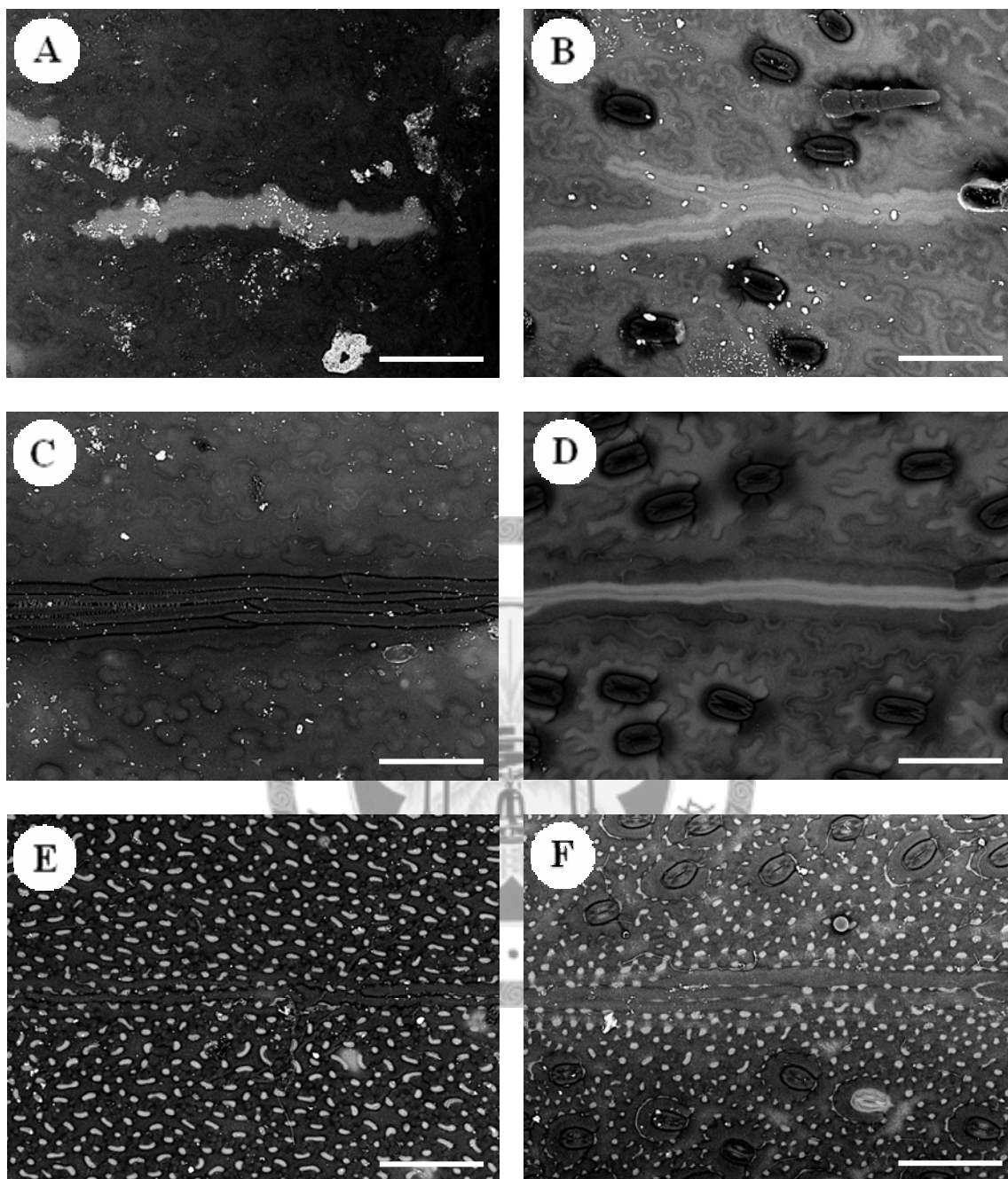
E. *Pteris pellucidifolia* Hayata 闊葉鳳尾蕨 近軸面

F. *Pteris pellucidifolia* Hayata 闊葉鳳尾蕨 遠軸面



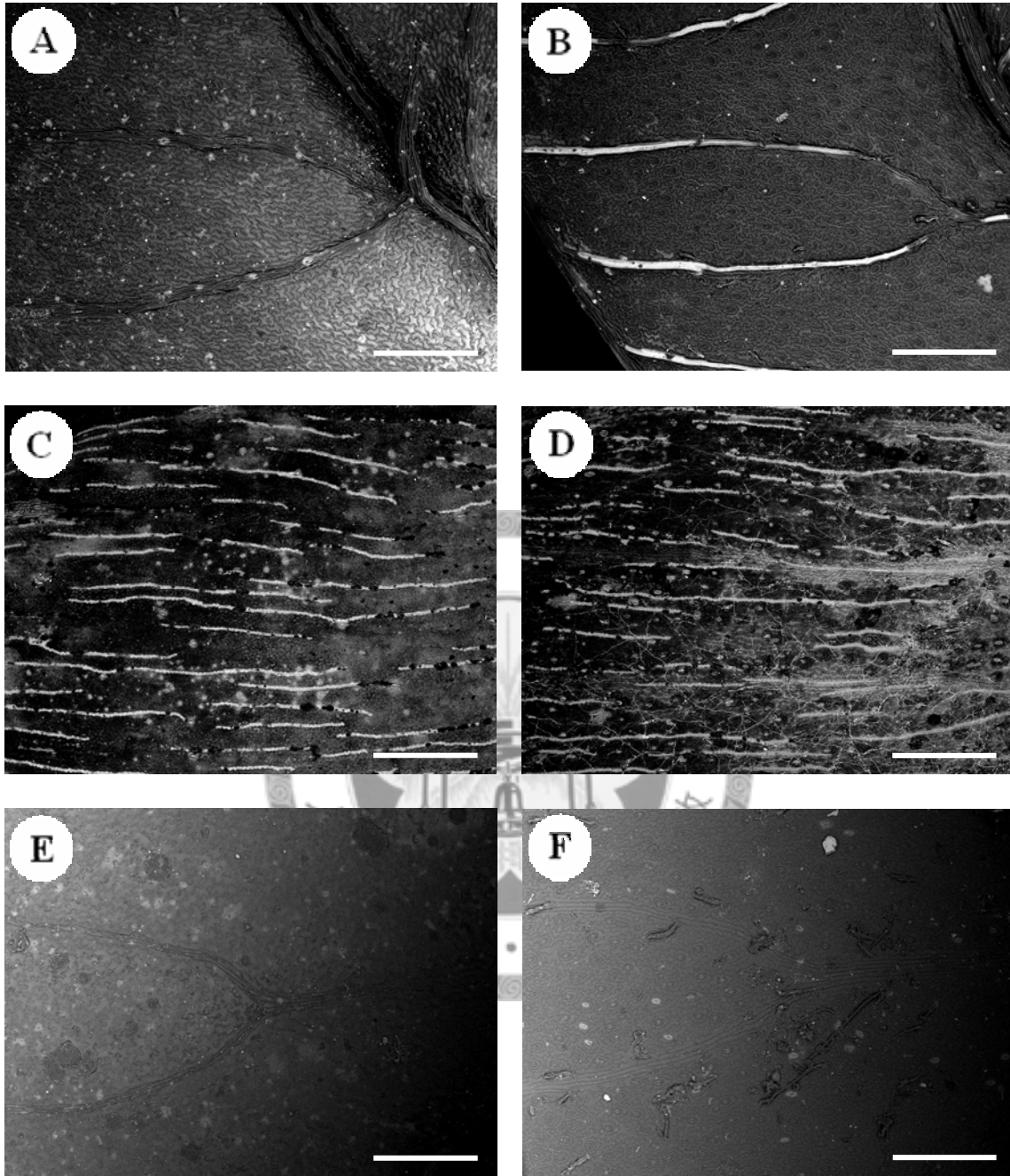
圖二十五 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬VII (x100)

- A. *Pteris ryukuensis* Tagawa 琉球鳳尾蕨 近軸面
 B. *Pteris ryukuensis* Tagawa 琉球鳳尾蕨 遠軸面
 C. *Pteris scabristipes* Tagawa 紅柄鳳尾蕨 近軸面
 D. *Pteris scabristipes* Tagawa 紅柄鳳尾蕨 遠軸面
 E. *Pteris semipinnata* L. 天草鳳尾蕨 近軸面
 F. *Pteris semipinnata* L. 天草鳳尾蕨 遠軸面



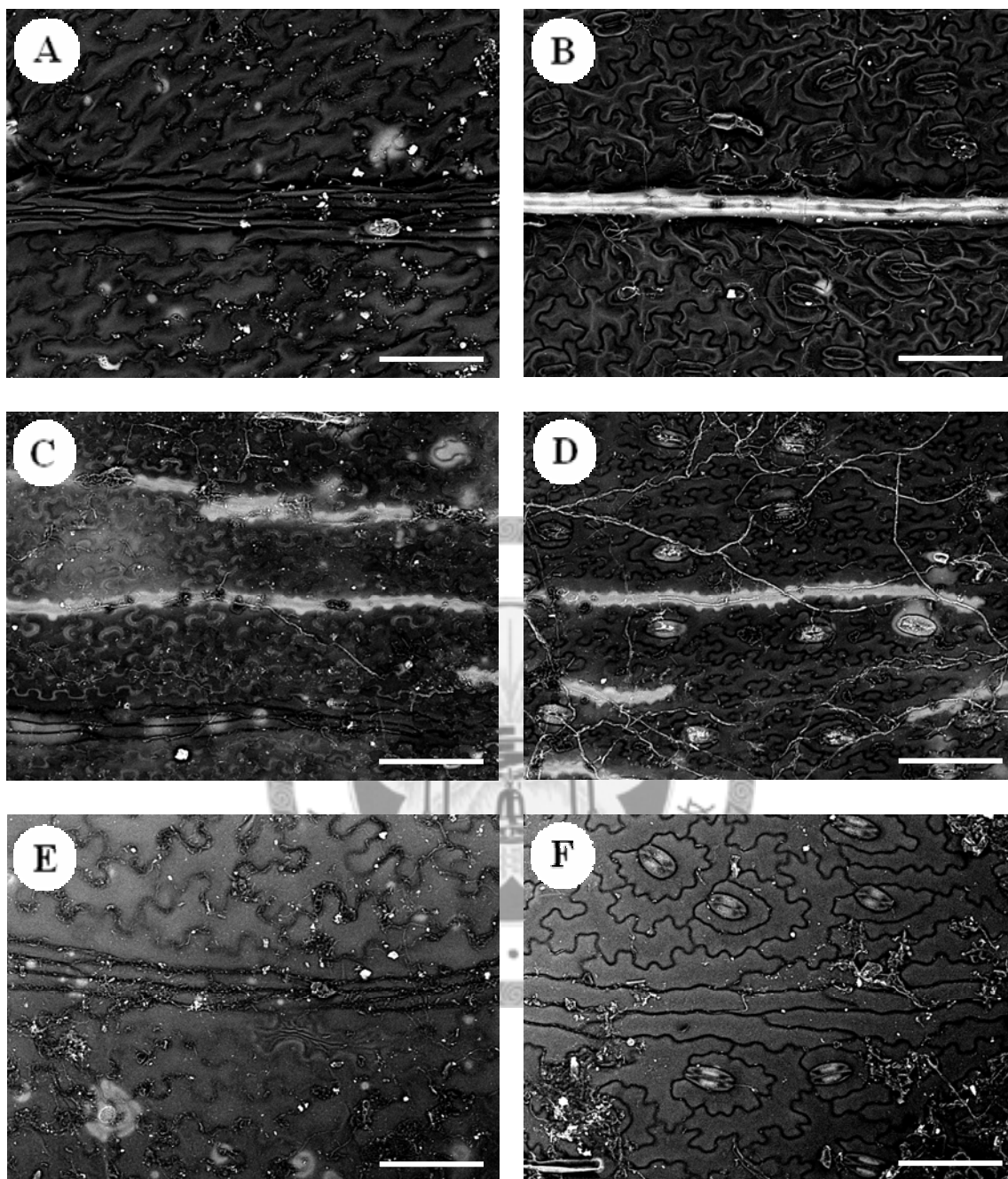
圖二十六 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬VII (x500)

- A. *Pteris ryukuensis* Tagawa 琉球鳳尾蕨 近軸面
 B. *Pteris ryukuensis* Tagawa 琉球鳳尾蕨 遠軸面
 C. *Pteris scabristipes* Tagawa 紅柄鳳尾蕨 近軸面
 D. *Pteris scabristipes* Tagawa 紅柄鳳尾蕨 遠軸面
 E. *Pteris semipinnata* L. 天草鳳尾蕨 近軸面
 F. *Pteris semipinnata* L. 天草鳳尾蕨 遠軸面



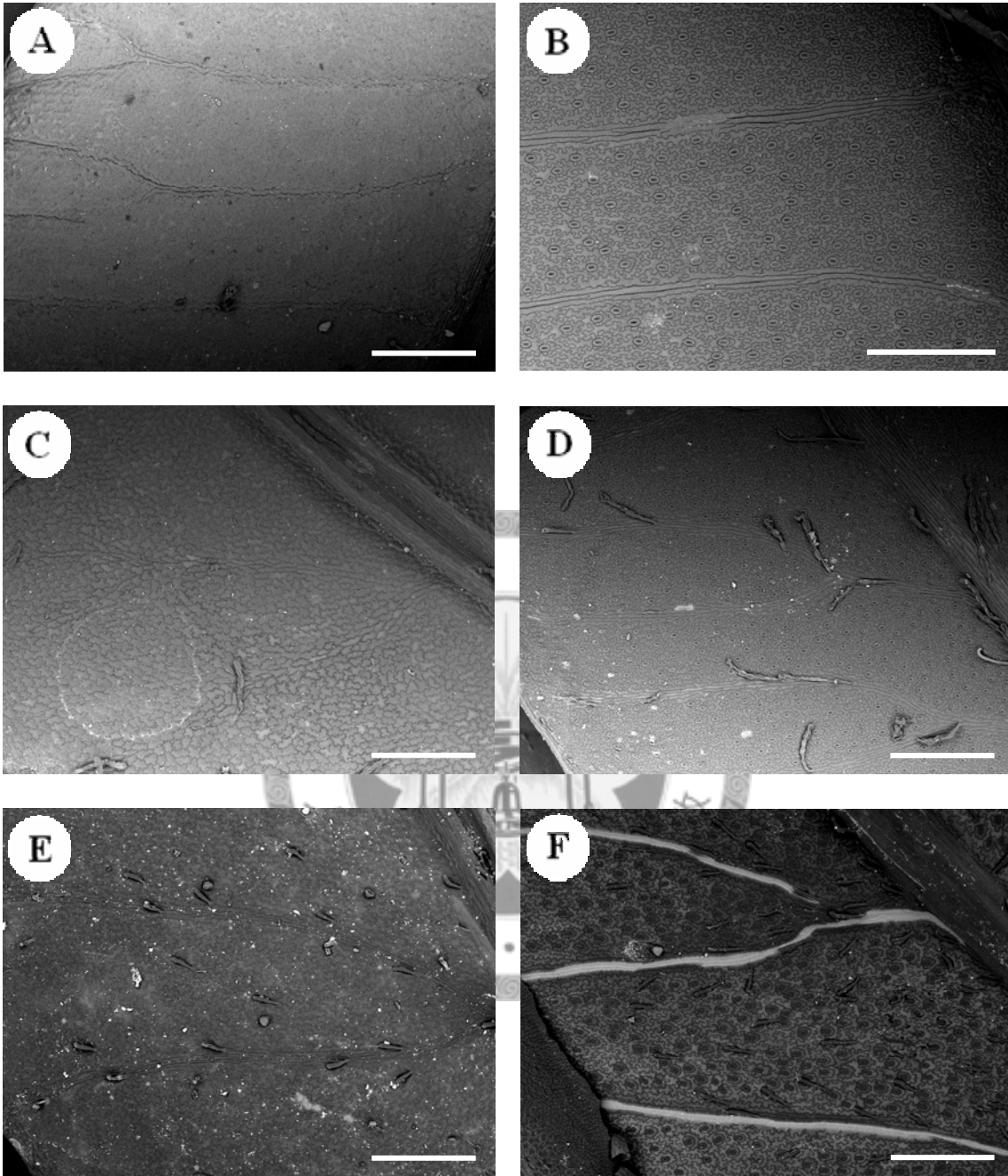
圖二十七 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬VIII (x100)

- A. *Pteris setuloso-costulata* Hayata 有刺鳳尾蕨 近軸面
 B. *Pteris setuloso-costulata* Hayata 有刺鳳尾蕨 遠軸面
 C. *Pteris sintenensis* (Masam.) C. M. Kuo 新店鳳尾蕨 近軸面
 D. *Pteris sintenensis* (Masam.) C. M. Kuo 新店鳳尾蕨 遠軸面
 E. *Pteris tokioi* Masamune 鈴木氏鳳尾蕨 近軸面
 F. *Pteris tokioi* Masamune 鈴木氏鳳尾蕨 遠軸面



圖二十八 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬VIII (x500)

- A. *Pteris setuloso-costulata* Hayata 有刺鳳尾蕨 近軸面
 B. *Pteris setuloso-costulata* Hayata 有刺鳳尾蕨 遠軸面
 C. *Pteris sintenensis* (Masam.) C. M. Kuo 新店鳳尾蕨 近軸面
 D. *Pteris sintenensis* (Masam.) C. M. Kuo 新店鳳尾蕨 遠軸面
 E. *Pteris tokioi* Masamune 鈴木氏鳳尾蕨 近軸面
 F. *Pteris tokioi* Masamune 鈴木氏鳳尾蕨 遠軸面



圖二十九 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬 IX (x100)

A. *Pteris vittata* L. 鱗蓋鳳尾蕨 近軸面

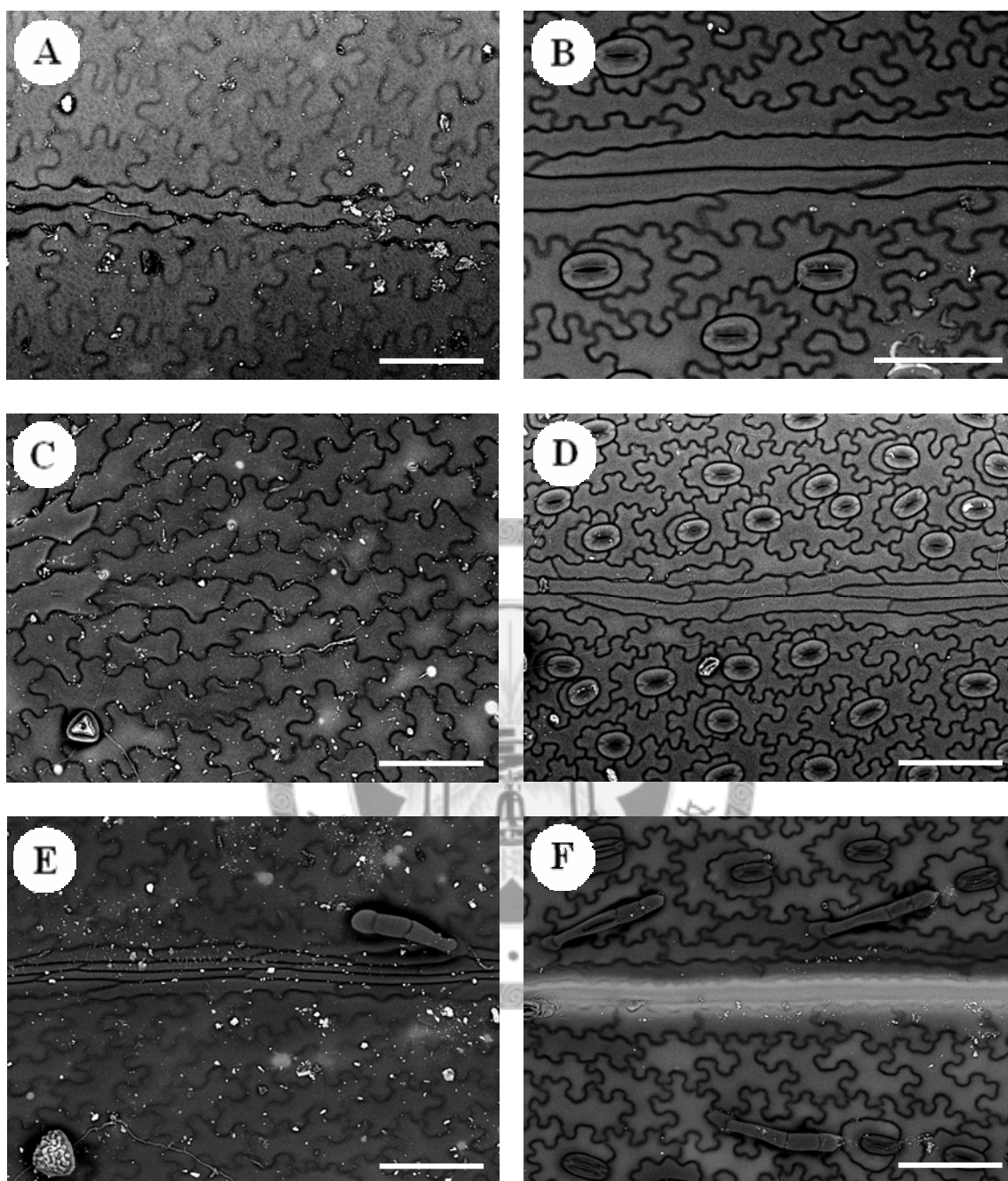
B. *Pteris vittata* L. 鱗蓋鳳尾蕨 遠軸面

C. *Pteris wallichiana* J. Agardh 瓦氏鳳尾蕨 近軸面

D. *Pteris wallichiana* J. Agardh 瓦氏鳳尾蕨 遠軸面

E. *Pteris x wulaiensis* C. M. Kuo 烏來鳳尾蕨 近軸面

F. *Pteris x wulaiensis* C. M. Kuo 烏來鳳尾蕨 遠軸面



圖三十 *Pteris* L. 鳳尾蕨屬 IX (x500)

A. *Pteris vittata* L. 鱗蓋鳳尾蕨 近軸面

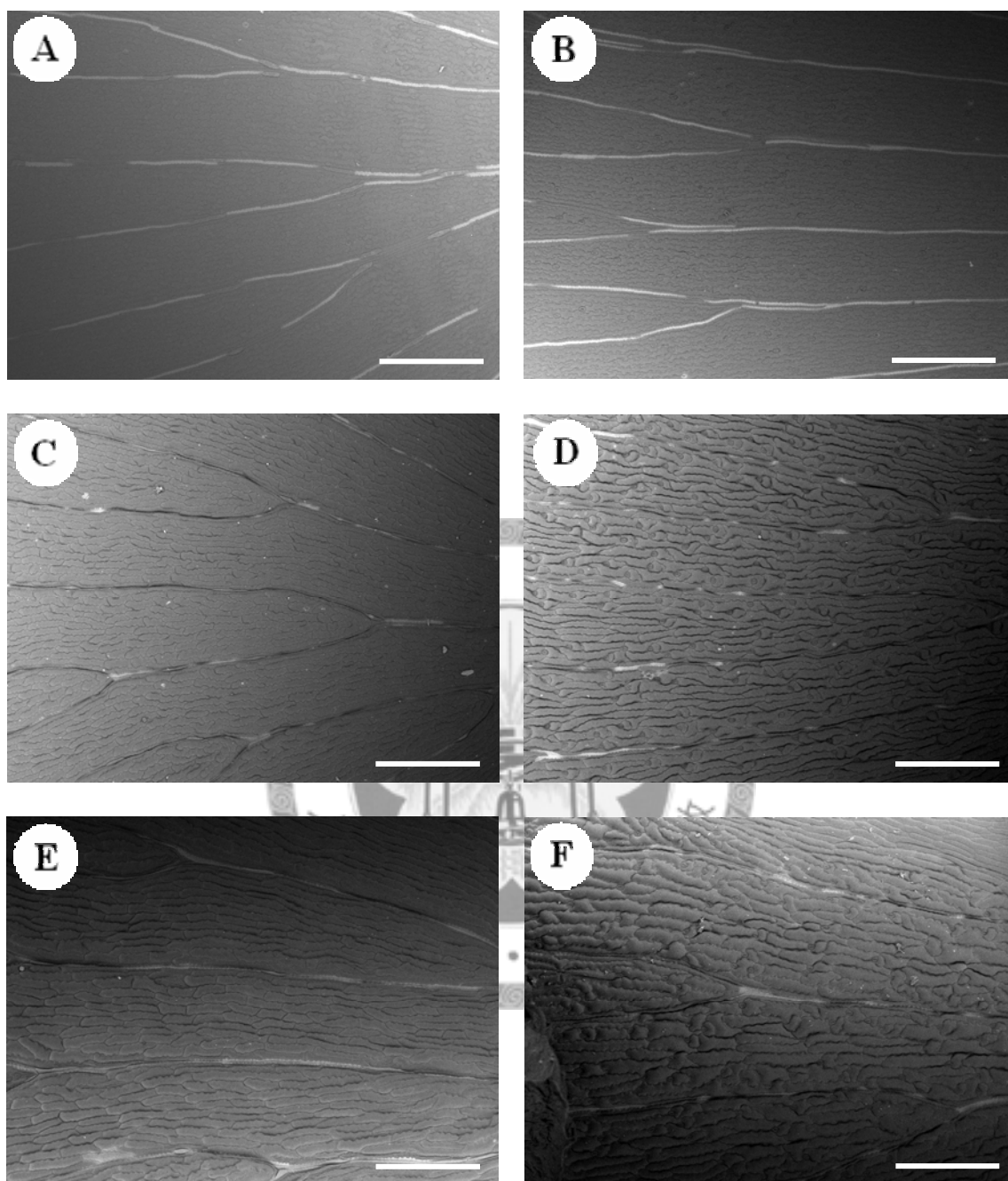
B. *Pteris vittata* L. 鱗蓋鳳尾蕨 遠軸面

C. *Pteris wallichiana* J. Agardh 瓦氏鳳尾蕨 近軸面

D. *Pteris wallichiana* J. Agardh 瓦氏鳳尾蕨 遠軸面

E. *Pteris x wulaiensis* C. M. Kuo 烏來鳳尾蕨 近軸面

F. *Pteris x wulaiensis* C. M. Kuo 烏來鳳尾蕨 遠軸面



圖三十一 *Adiantum* L. 鐵線蕨屬 I (x100)

A. *Adiantum capillus-junonis* Rupr. 團羽鐵線蕨 近軸面

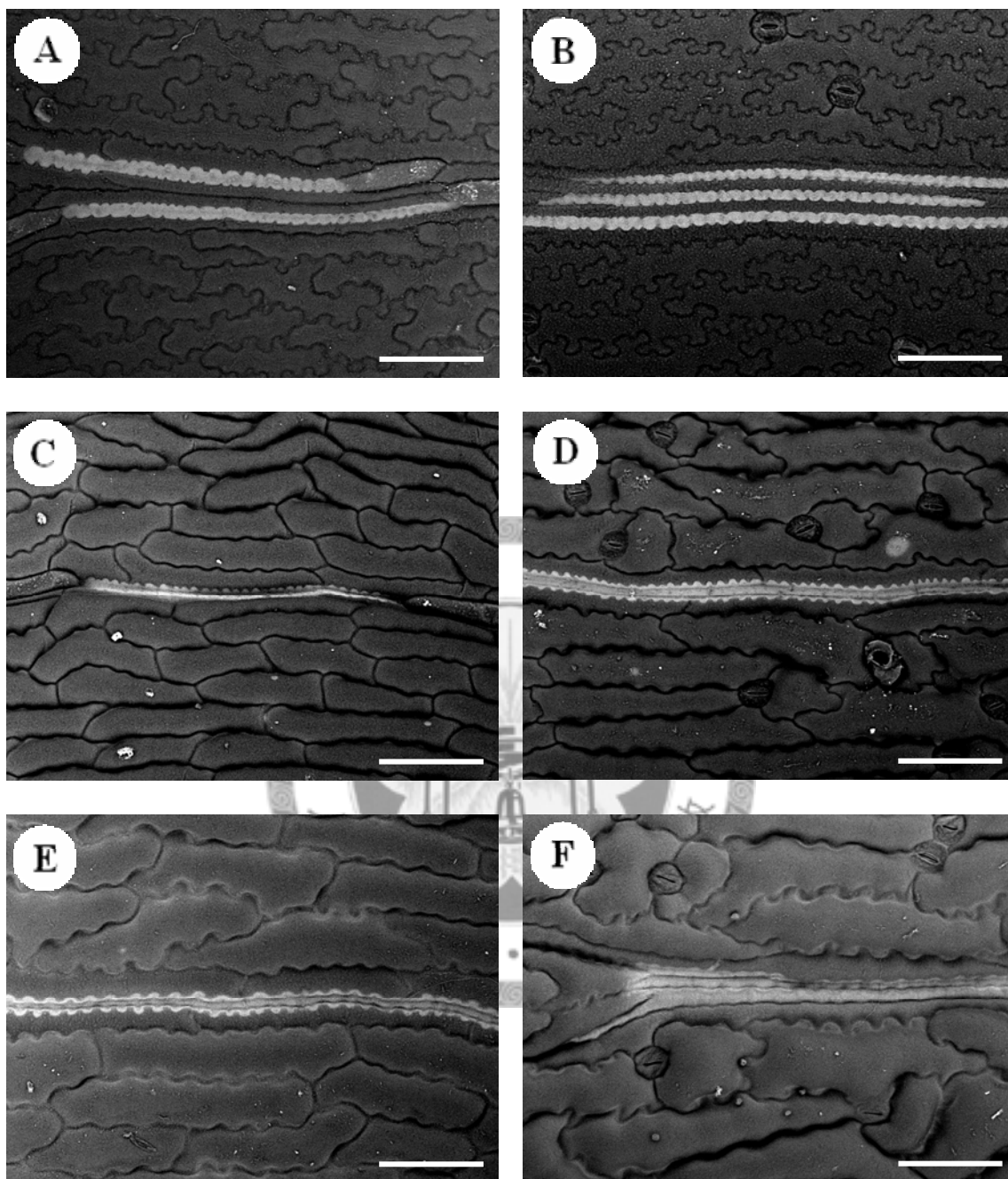
B. *Adiantum capillus-junonis* Rupr. 團羽鐵線蕨 遠軸面

C. *Adiantum capillus-veneris* L. 鐵線蕨 近軸面

D. *Adiantum capillus-veneris* L. 鐵線蕨 遠軸面

E. *Adiantum capillus-venere* var. *lanyuanum* Shieh 蘭嶼鐵線蕨 近軸面

F. *Adiantum capillus-venere* var. *lanyuanum* Shieh 蘭嶼鐵線蕨 遠軸面



圖三十二 *Adiantum* L. 鐵線蕨屬 I (x500)

A. *Adiantum capillus-junonis* Rupr. 團羽鐵線蕨 近軸面

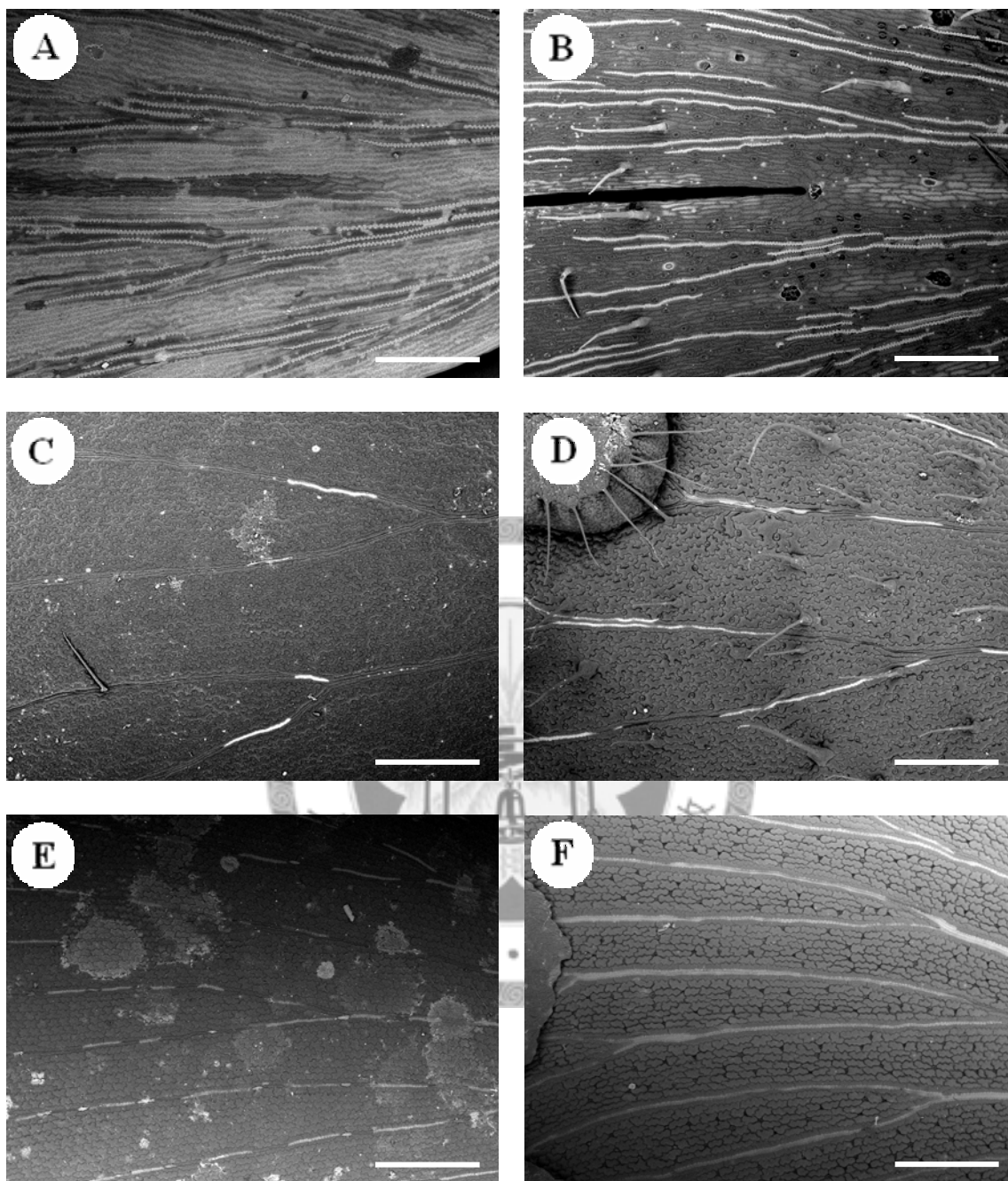
B. *Adiantum capillus-junonis* Rupr. 團羽鐵線蕨 遠軸面

C. *Adiantum capillus-veneris* L. 鐵線蕨 近軸面

D. *Adiantum capillus-veneris* L. 鐵線蕨 遠軸面

E. *Adiantum capillus-venere* var. *lanyuanum* Shieh 蘭嶼鐵線蕨 近軸面

F. *Adiantum capillus-venere* var. *lanyuanum* Shieh 蘭嶼鐵線蕨 遠軸面



圖三十三 *Adiantum* L. 鐵線蕨屬 II (x100)

A. *Adiantum caudatum* L. 鞭葉鐵線蕨 近軸面

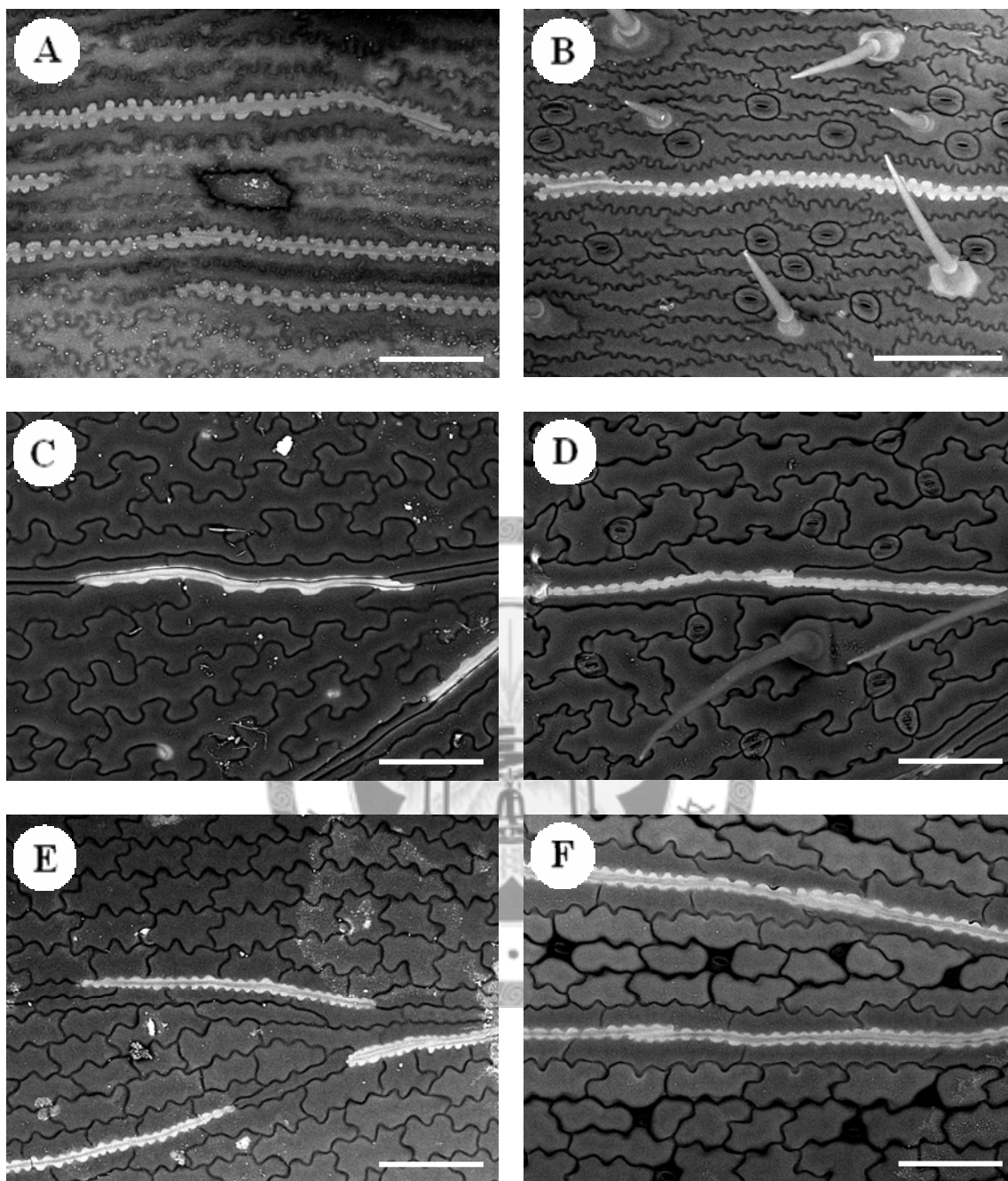
B. *Adiantum caudatum* L. 鞭葉鐵線蕨 遠軸面

C. *Adiantum diaphanum* Blune 長尾鐵線蕨 近軸面

D. *Adiantum diaphanum* Blune 長尾鐵線蕨 遠軸面

E. *Adiantum edgeworthii* Hook. 愛氏鐵線蕨 近軸面

F. *Adiantum edgeworthii* Hook. 愛氏鐵線蕨 遠軸面



圖三十四 *Adiantum* L. 鐵線蕨屬 II (x500)

A. *Adiantum caudatum* L. 鞭葉鐵線蕨 近軸面

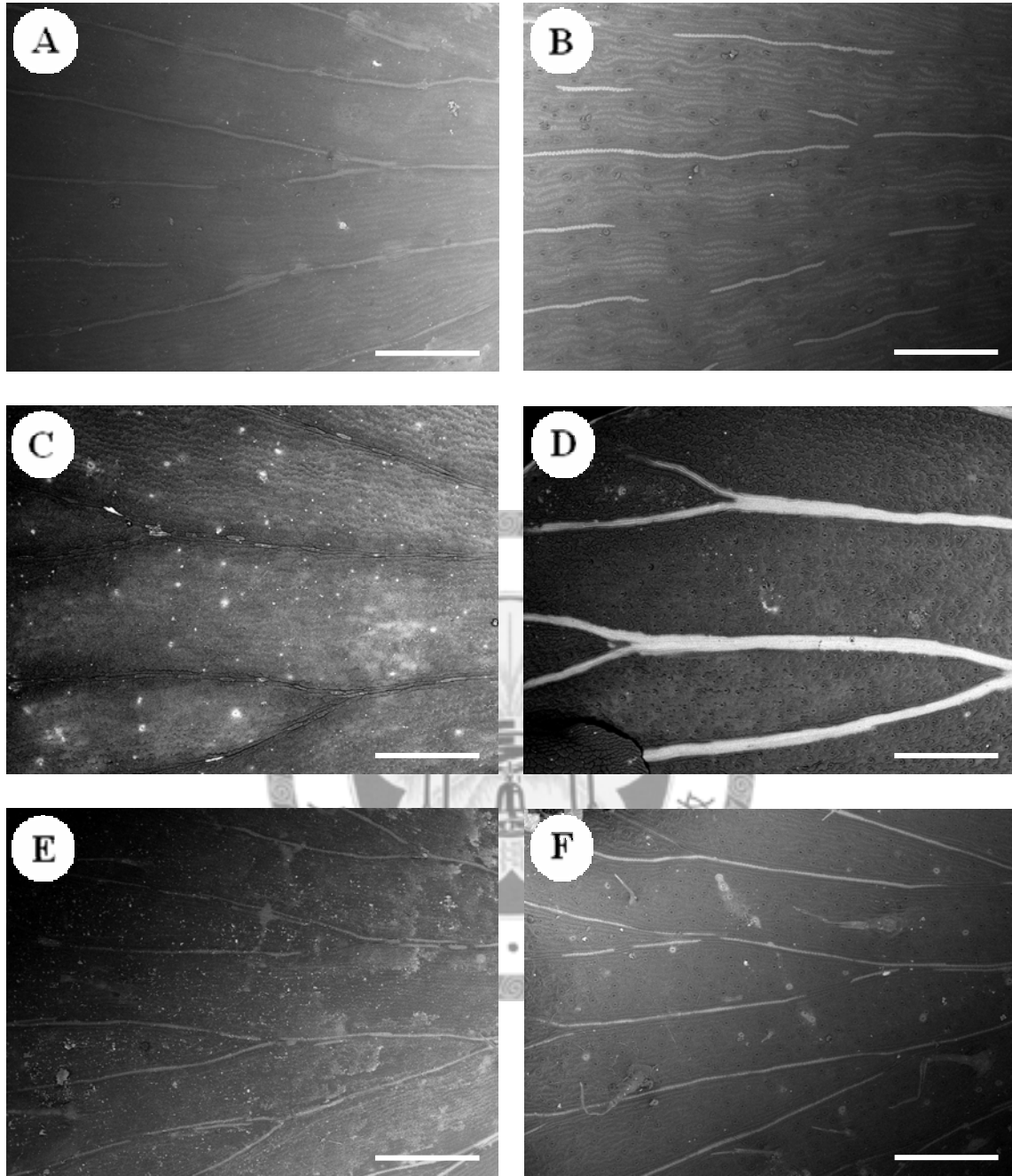
B. *Adiantum caudatum* L. 鞭葉鐵線蕨 遠軸面

C. *Adiantum diaphanum* Blune 長尾鐵線蕨 近軸面

D. *Adiantum diaphanum* Blune 長尾鐵線蕨 遠軸面

E. *Adiantum edgeworthii* Hook. 愛氏鐵線蕨 近軸面

F. *Adiantum edgeworthii* Hook. 愛氏鐵線蕨 遠軸面



圖三十五 *Adiantum* L. 鐵線蕨屬Ⅲ (x100)

A. *Adiantum flabellulatum* L. 扇葉鐵線蕨 近軸面

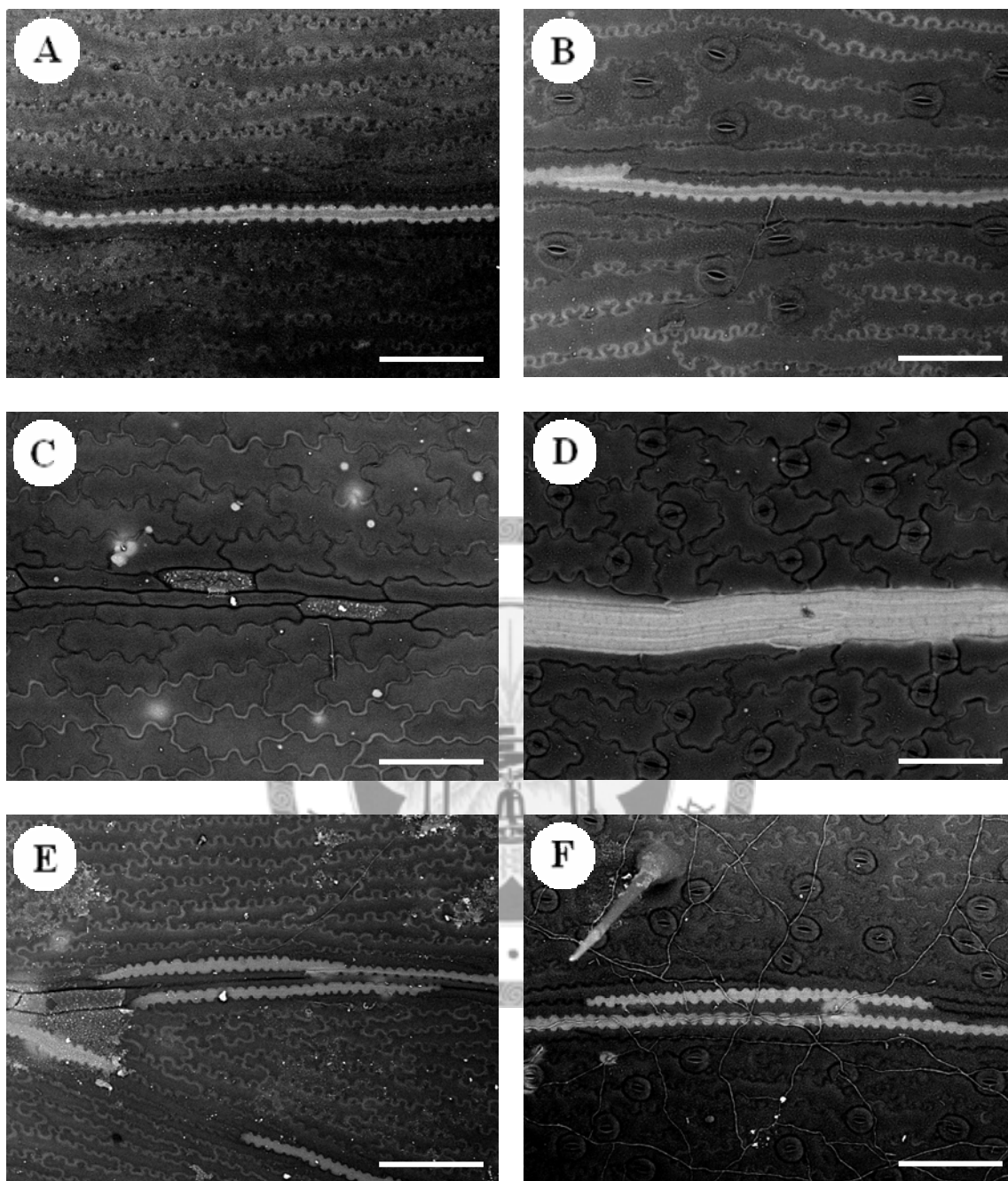
B. *Adiantum flabellulatum* L. 扇葉鐵線蕨 遠軸面

C. *Adiantum formosanum* Tagawa 月牙鐵線蕨 近軸面

D. *Adiantum formosanum* Tagawa 月牙鐵線蕨 遠軸面

E. *Adiantum hispidulum* Sw. 毛葉鐵線蕨 近軸面

F. *Adiantum hispidulum* Sw. 毛葉鐵線蕨 遠軸面



圖三十六 *Adiantum* L. 鐵線蕨屬Ⅲ (x500)

A. *Adiantum flabellulatum* L. 扇葉鐵線蕨 近軸面

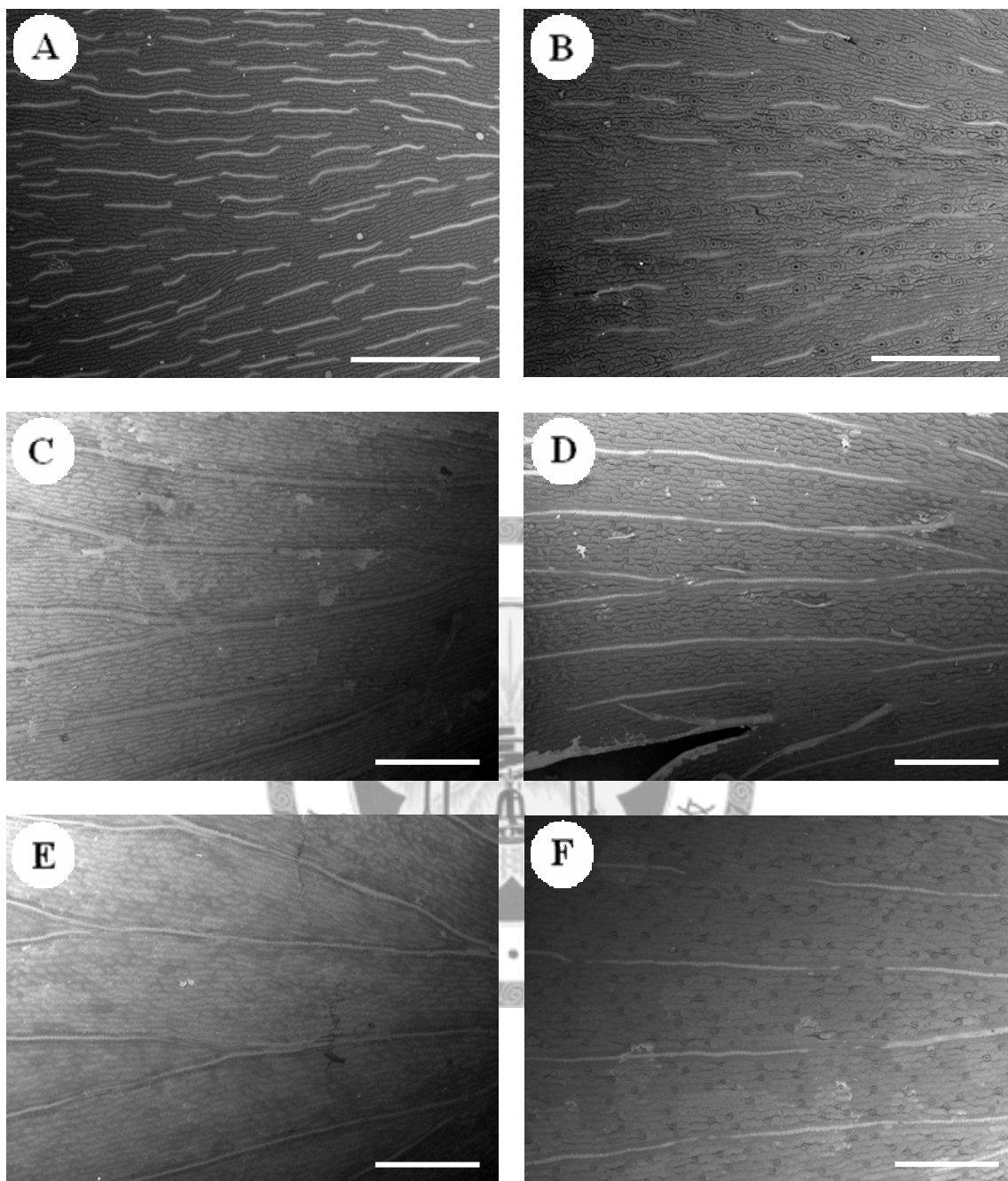
B. *Adiantum flabellulatum* L. 扇葉鐵線蕨 遠軸面

C. *Adiantum formosanum* Tagawa 月牙鐵線蕨 近軸面

D. *Adiantum formosanum* Tagawa 月牙鐵線蕨 遠軸面

E. *Adiantum hispidulum* Sw. 毛葉鐵線蕨 近軸面

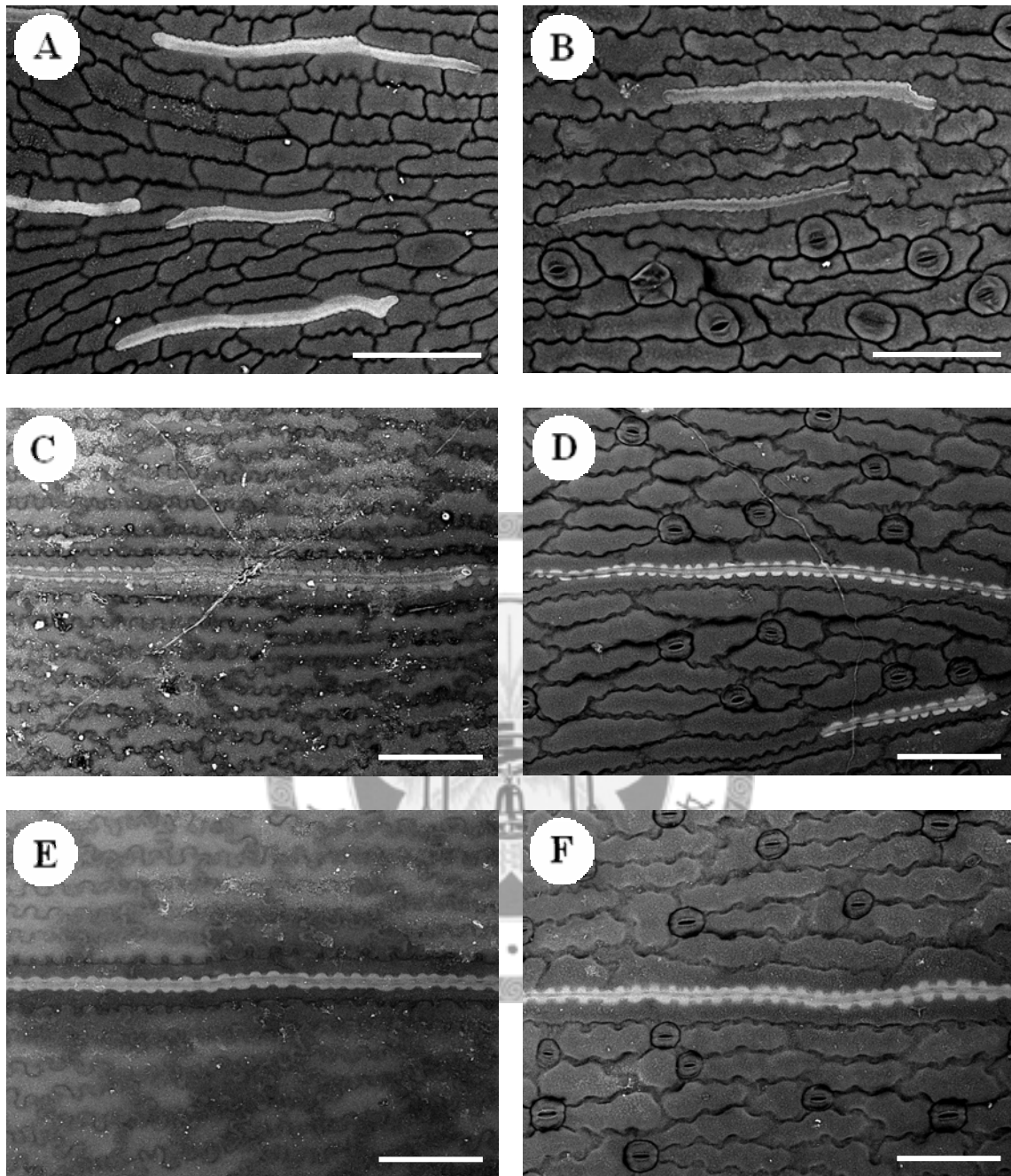
F. *Adiantum hispidulum* Sw. 毛葉鐵線蕨 遠軸面



圖三十七 *Adiantum* L. 鐵線蕨屬IV (x100)

- A. *Adiantum macrophyllum* Sw. 大葉鐵線蕨 近軸面
 B. *Adiantum macrophyllum* Sw. 大葉鐵線蕨 遠軸面
 C. *Adiantum malesianum* J. Ghatak 馬來鐵線蕨 近軸面
 D. *Adiantum malesianum* J. Ghatak 馬來鐵線蕨 遠軸面
 E. *Adiantum meishanianum* C. M. Kuo 梅山口鐵線蕨 近軸面
 F. *Adiantum meishanianum* C. M. Kuo 梅山口鐵線蕨 遠軸面

G.



圖三十八 *Adiantum* L. 鐵線蕨屬IV (x500)

A. *Adiantum macrophyllum* Sw. 大葉鐵線蕨 近軸面

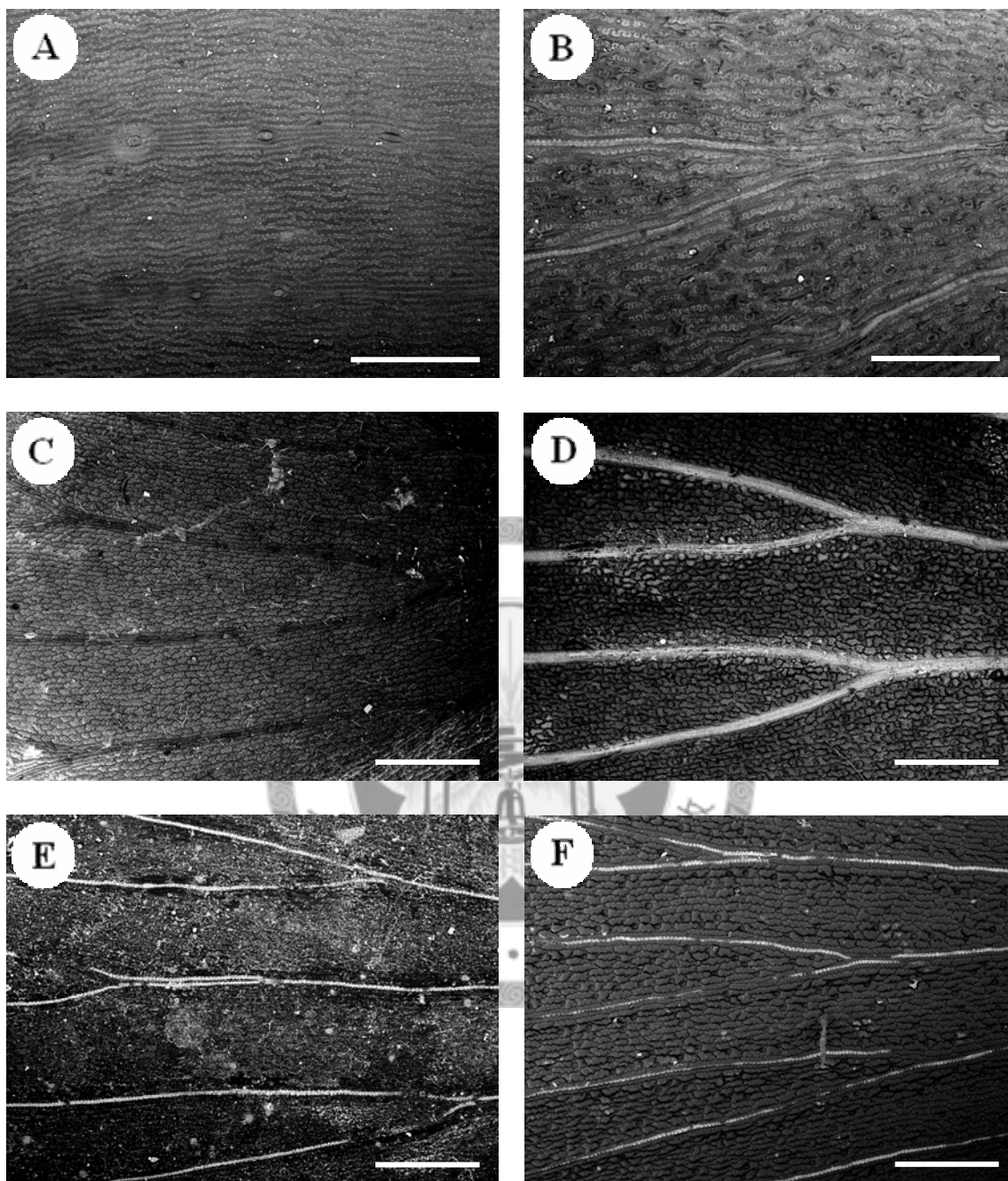
B. *Adiantum macrophyllum* Sw. 大葉鐵線蕨 遠軸面

C. *Adiantum malesianum* J. Ghatak 馬來鐵線蕨 近軸面

D. *Adiantum malesianum* J. Ghatak 馬來鐵線蕨 遠軸面

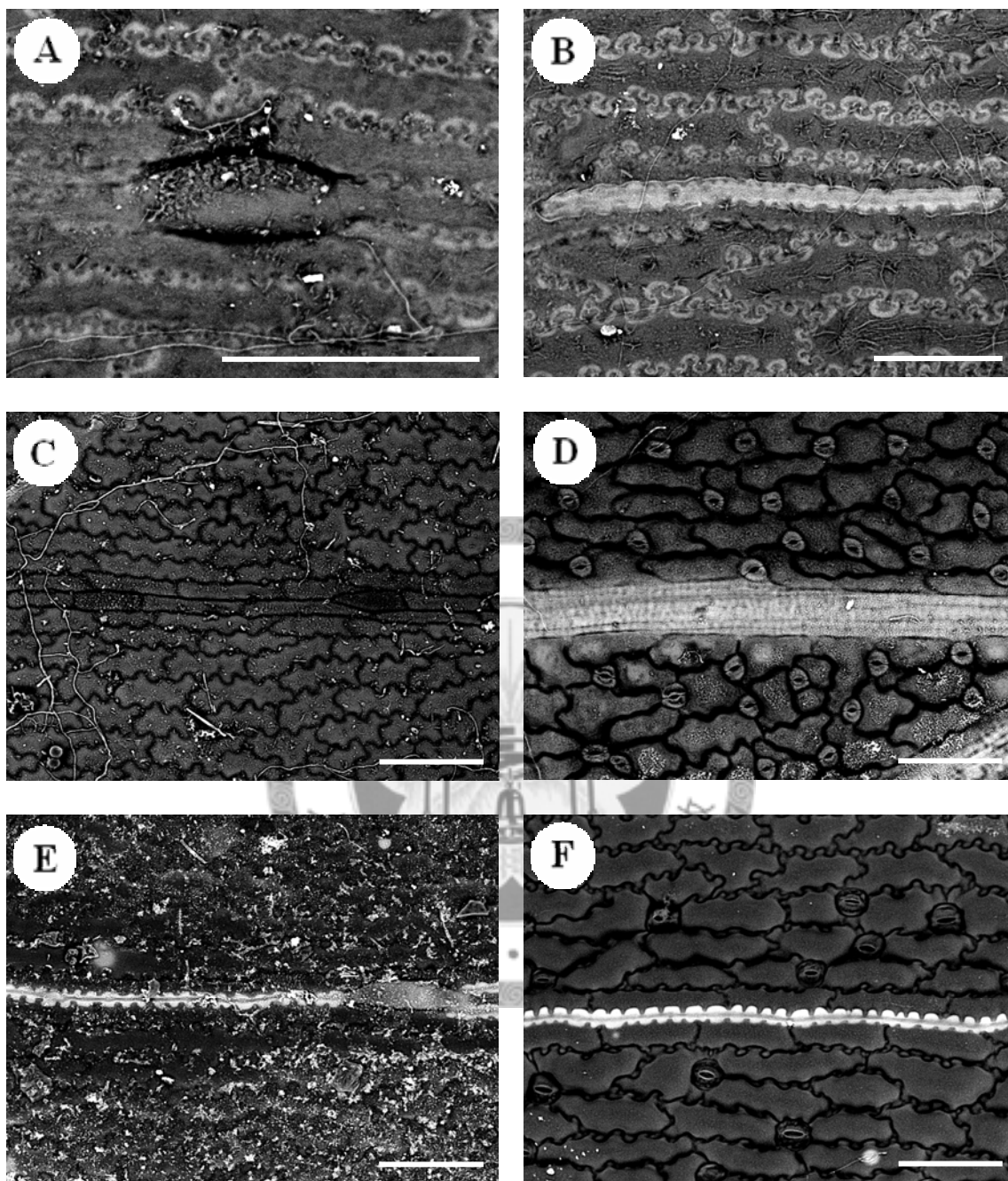
E. *Adiantum meishanianum* C. M. Kuo 梅山口鐵線蕨 近軸面

F. *Adiantum meishanianum* C. M. Kuo 梅山口鐵線蕨 遠軸面



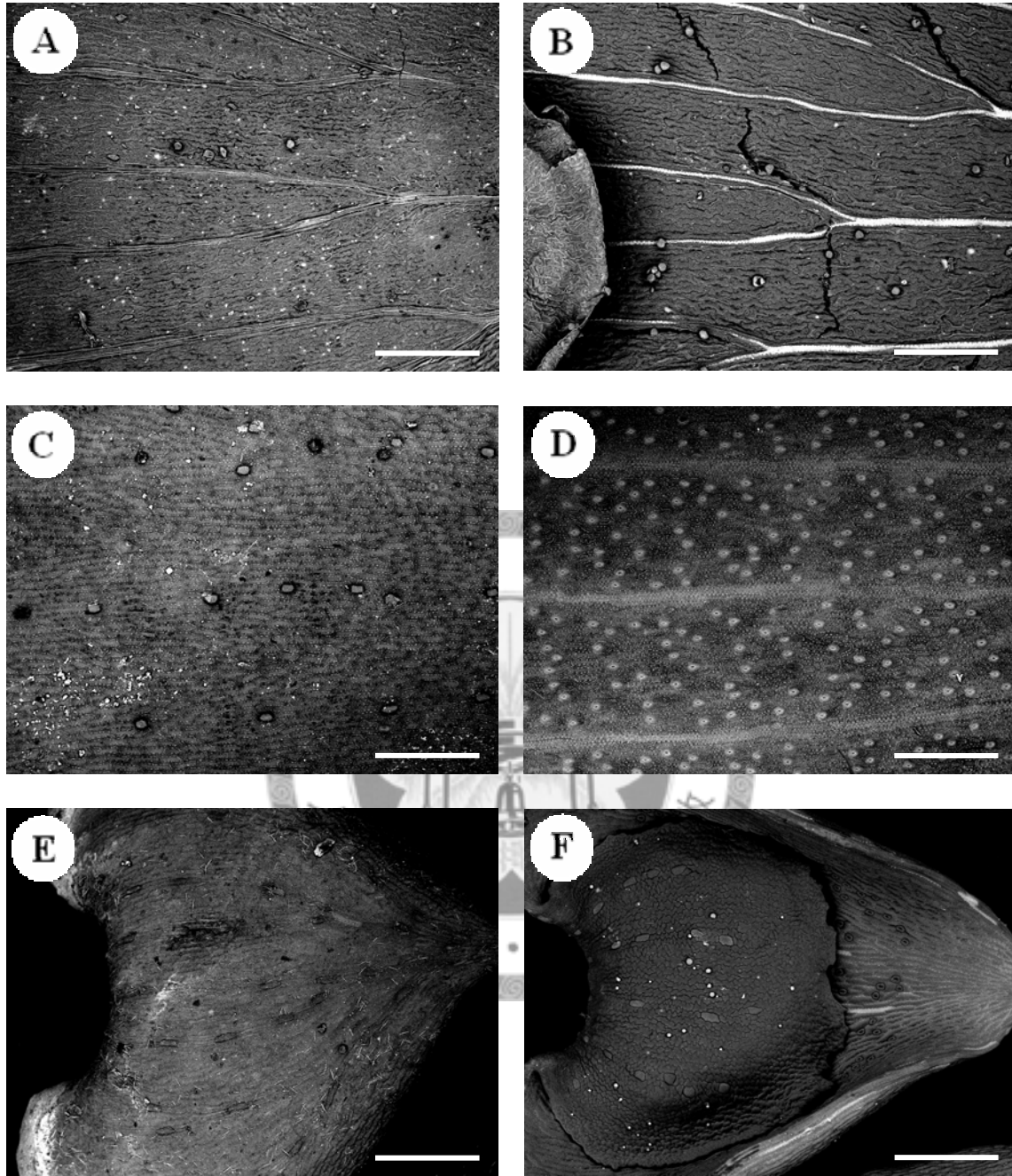
圖三十九 *Adiantum* L. 鐵線蕨屬 V (x100)

- A. *Adiantum monochlamys* Eaton 石長生 近軸面
 B. *Adiantum monochlamys* Eaton 石長生 遠軸面
 C. *Adiantum myriosorum* Baker 灰背鐵線蕨 近軸面
 D. *Adiantum myriosorum* Baker 灰背鐵線蕨 遠軸面
 E. *Adiantum philippense* L. 半月形鐵線蕨 近軸面
 F. *Adiantum philippense* L. 半月形鐵線蕨 遠軸面



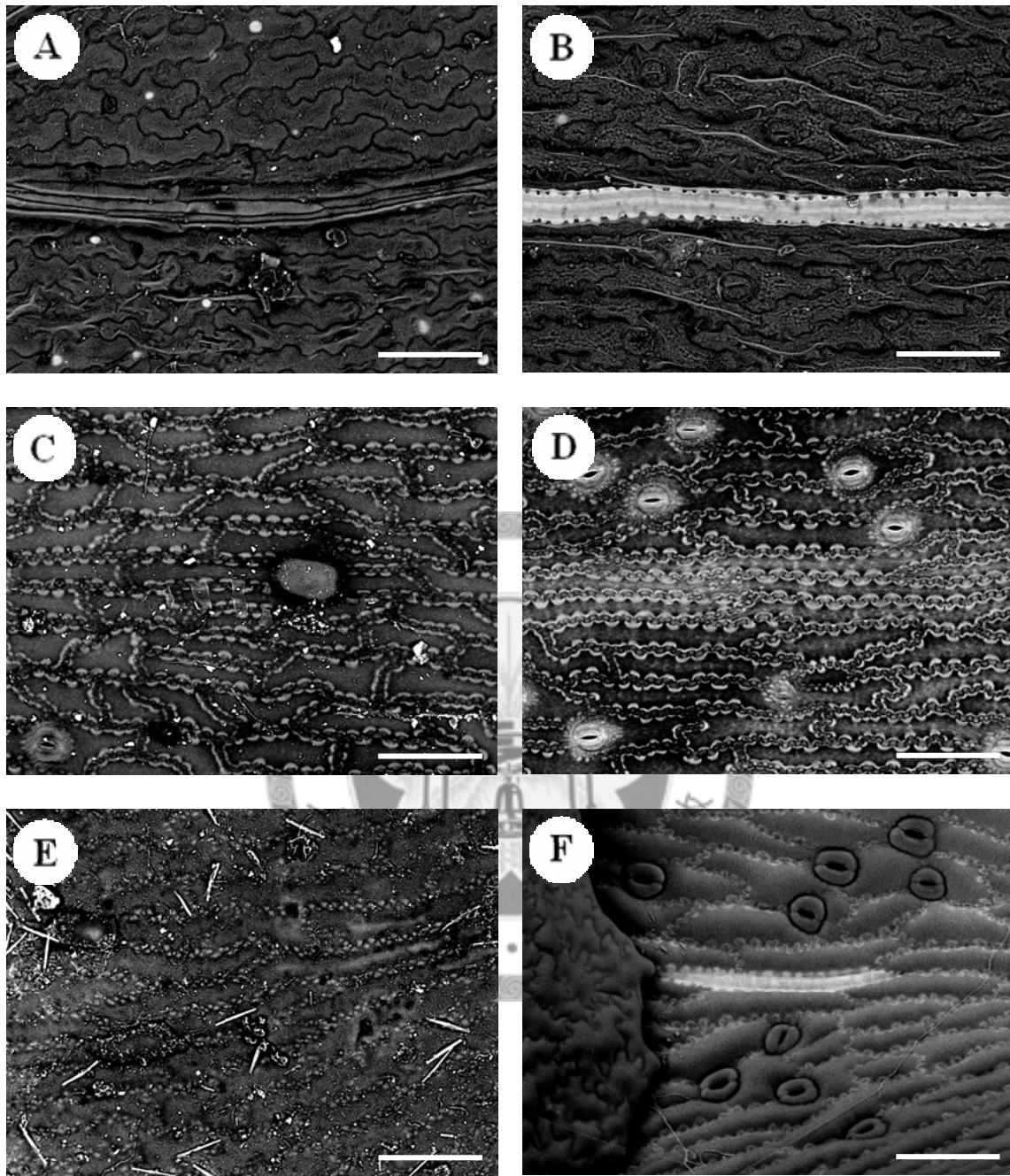
圖四十 *Adiantum* L. 鐵線蕨屬 V (x500)

- A. *Adiantum monochlamys* Eaton 石長生 近軸面
 B. *Adiantum monochlamys* Eaton 石長生 遠軸面
 C. *Adiantum myriosorum* Baker 灰背鐵線蕨 近軸面
 D. *Adiantum myriosorum* Baker 灰背鐵線蕨 遠軸面
 E. *Adiantum philippense* L. 半月形鐵線蕨 近軸面
 F. *Adiantum philippense* L. 半月形鐵線蕨 遠軸面



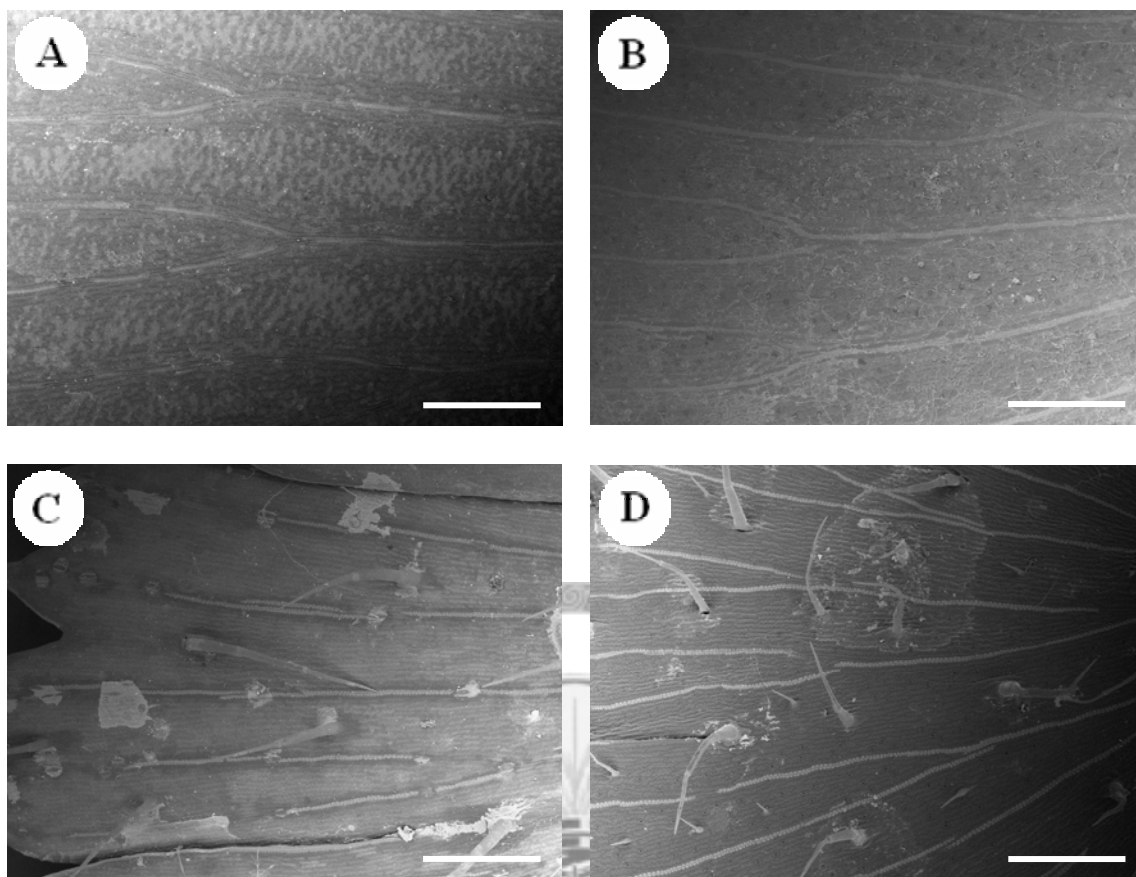
圖四十一 *Adiantum* L. 鐵線蕨屬VI (x100)

- A. *Adiantum raddianum* C. Presl 細葉鐵線蕨 近軸面
 B. *Adiantum raddianum* C. Presl 細葉鐵線蕨 遠軸面
 C. *Adiantum reniforme* L. var. *sinense* Y. X. Lin 荷葉鐵線蕨 近軸面
 D. *Adiantum reniforme* L. var. *sinense* Y. X. Lin 荷葉鐵線蕨 遠軸面
 E. *Adiantum roborowskii* Maxim. var. *taiwanianum* (Tagawa) W. C. Shieh 台灣高山鐵線蕨 近軸面
 F. *Adiantum roborowskii* Maxim. var. *taiwanianum* (Tagawa) W. C. Shieh 台灣高山鐵線蕨 遠軸面



圖四十二 *Adiantum* L. 鐵線蕨屬VI (x500)

- A. *Adiantum raddianum* C. Presl 細葉鐵線蕨 近軸面
 B. *Adiantum raddianum* C. Presl 細葉鐵線蕨 遠軸面
 C. *Adiantum reniforme* L. var. *sinense* Y. X. Lin 荷葉鐵線蕨 近軸面
 D. *Adiantum reniforme* L. var. *sinense* Y. X. Lin 荷葉鐵線蕨 遠軸面
 E. *Adiantum roborowskii* Maxim. var. *taiwanianum* (Tagawa) W. C. Shieh 台灣高山鐵線蕨 近軸面
 F. *Adiantum roborowskii* Maxim. var. *taiwanianum* (Tagawa) W. C. Shieh 台灣高山鐵線蕨 遠軸面



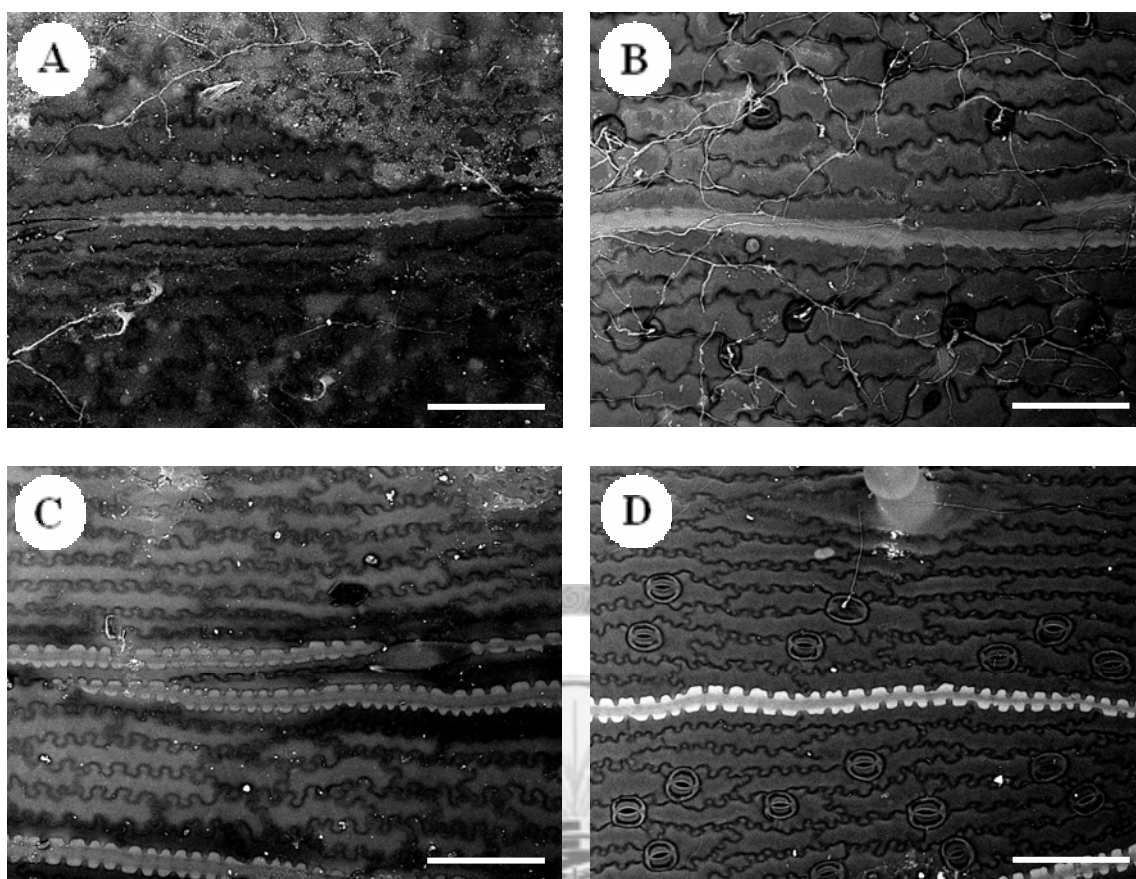
圖四十三 *Adiantum* L. 鐵線蕨屬VII (x100)

A. *Adiantum soboliferum* Wall. ex Hook. 翅柄鐵線蕨 近軸面

B. *Adiantum soboliferum* Wall. ex Hook. 翅柄鐵線蕨 遠軸面

C. *Adiantum wangii* C. M. Kuo 王氏鐵線蕨 近軸面

D. *Adiantum wangii* C. M. Kuo 王氏鐵線蕨 遠軸面



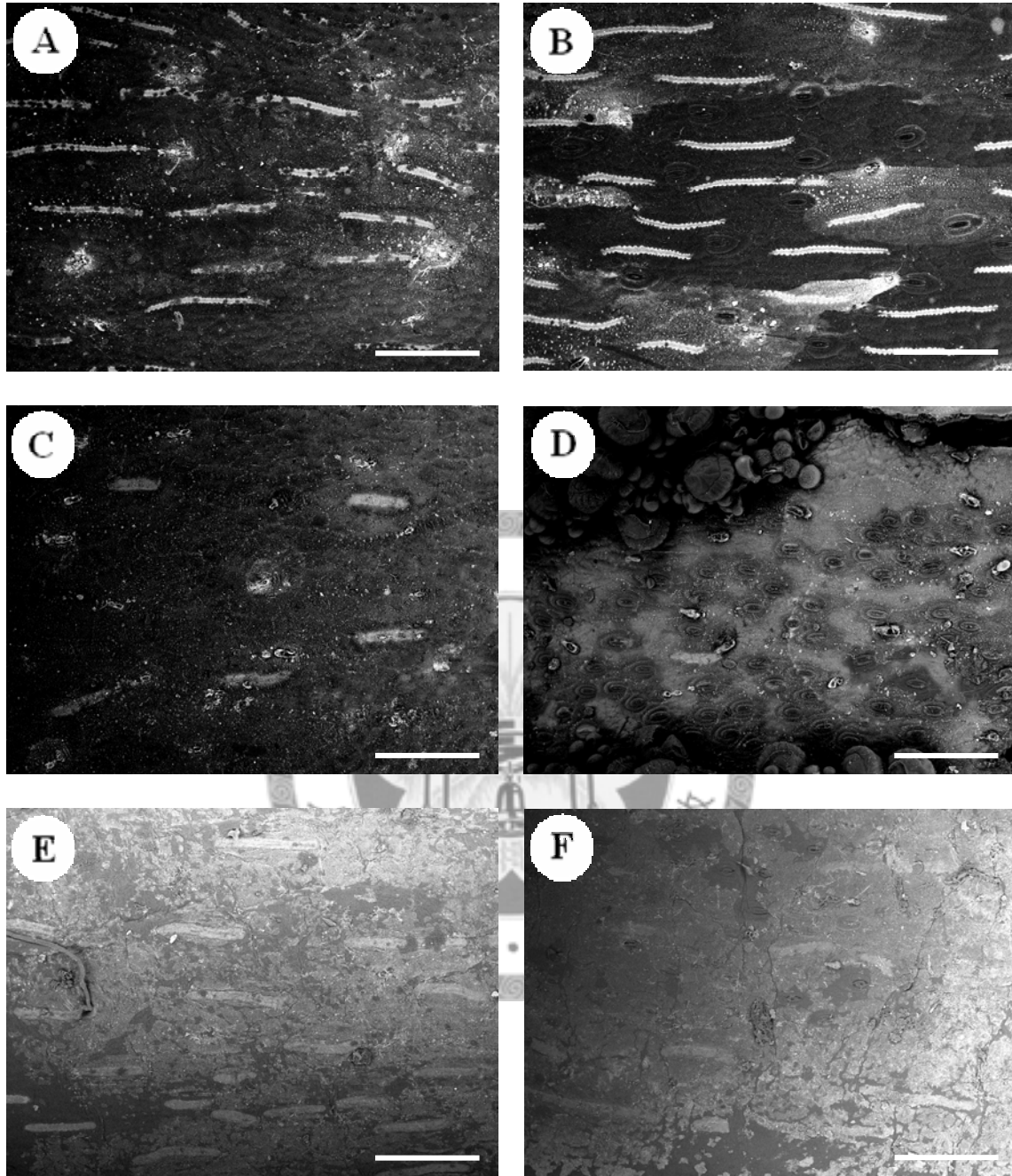
圖四十四 *Adiantum* L. 鐵線蕨屬VII (x500)

A. *Adiantum soboliferum* Wall. ex Hook. 翅柄鐵線蕨 近軸面

B. *Adiantum soboliferum* Wall. ex Hook. 翅柄鐵線蕨 遠軸面

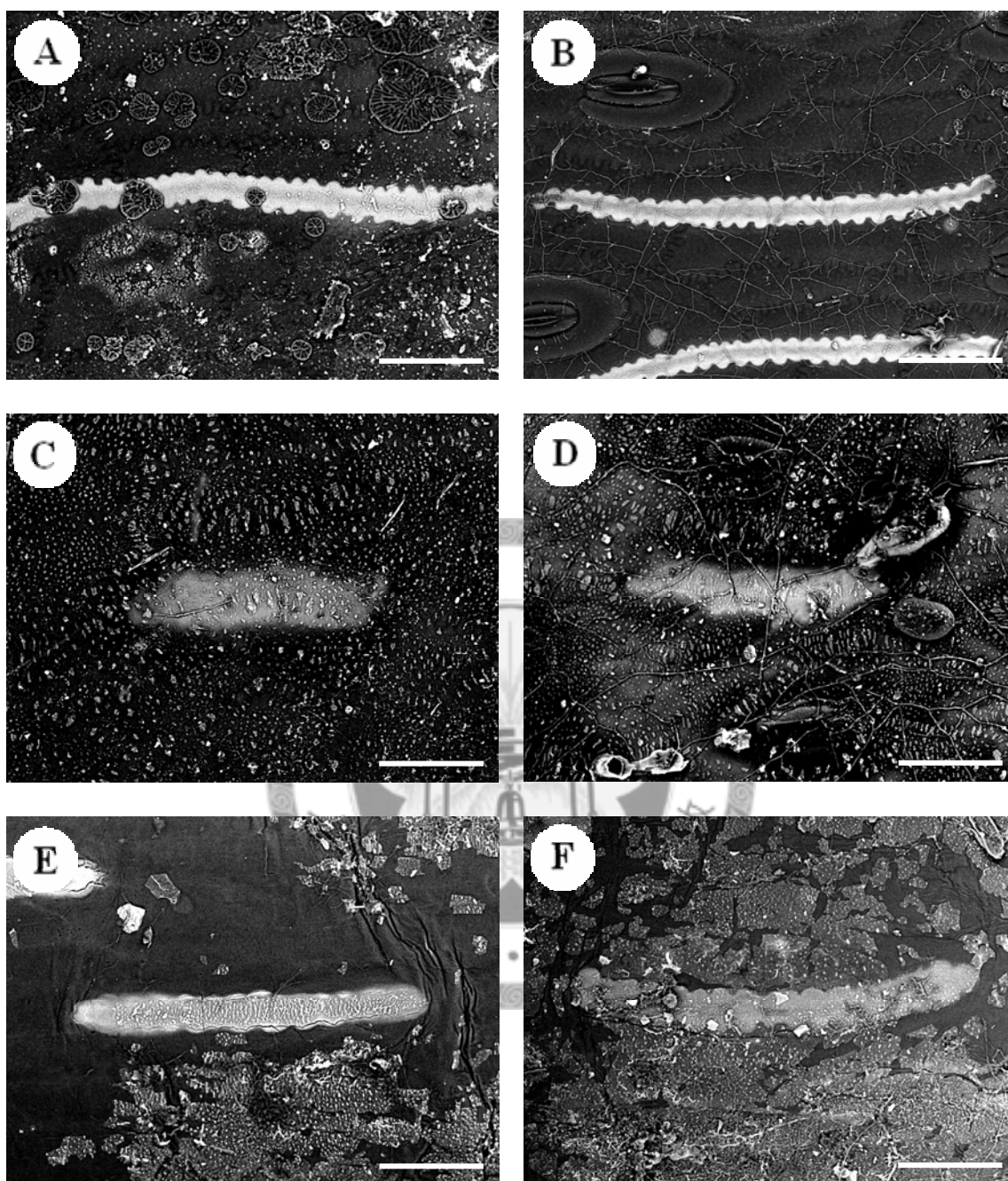
C. *Adiantum wangii* C. M. Kuo 王氏鐵線蕨 近軸面

D. *Adiantum wangii* C. M. Kuo 王氏鐵線蕨 遠軸面



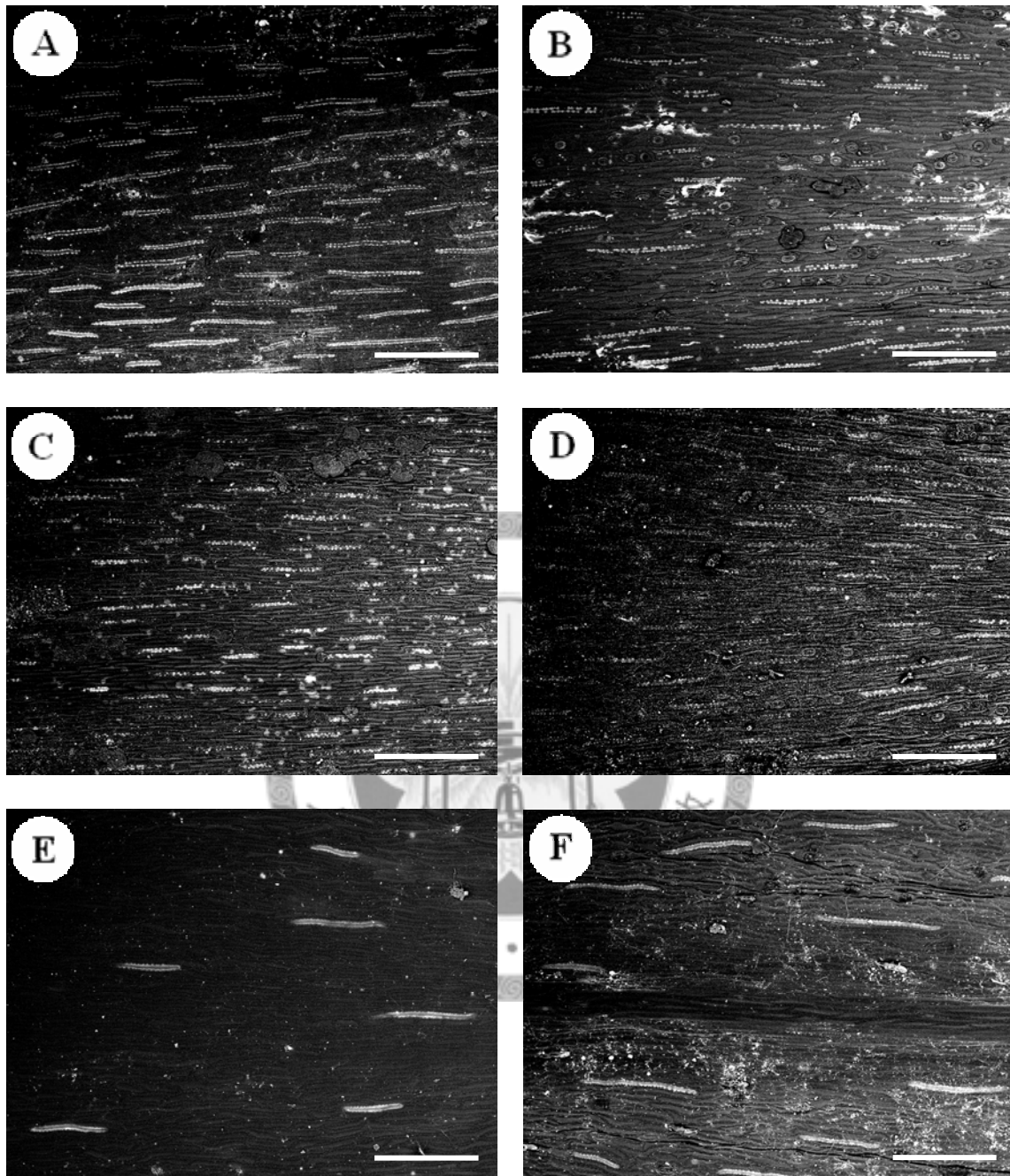
圖四十五 *Anthrophyum* Kaulf. 車前蕨屬 (x100)

- A. *Anthrophyum formosanum* Hieron. 台灣車前蕨 近軸面
 B. *Anthrophyum formosanum* Hieron. 台灣車前蕨 遠軸面
 C. *Anthrophyum obovatum* Baker 倒卵葉車前蕨 近軸面
 D. *Anthrophyum obovatum* Baker 倒卵葉車前蕨 遠軸面
 E. *Anthrophyum sessilifolium* (Cav.) Spreng. 蘭嶼車前蕨 近軸面
 F. *Anthrophyum sessilifolium* (Cav.) Spreng. 蘭嶼車前蕨 遠軸面



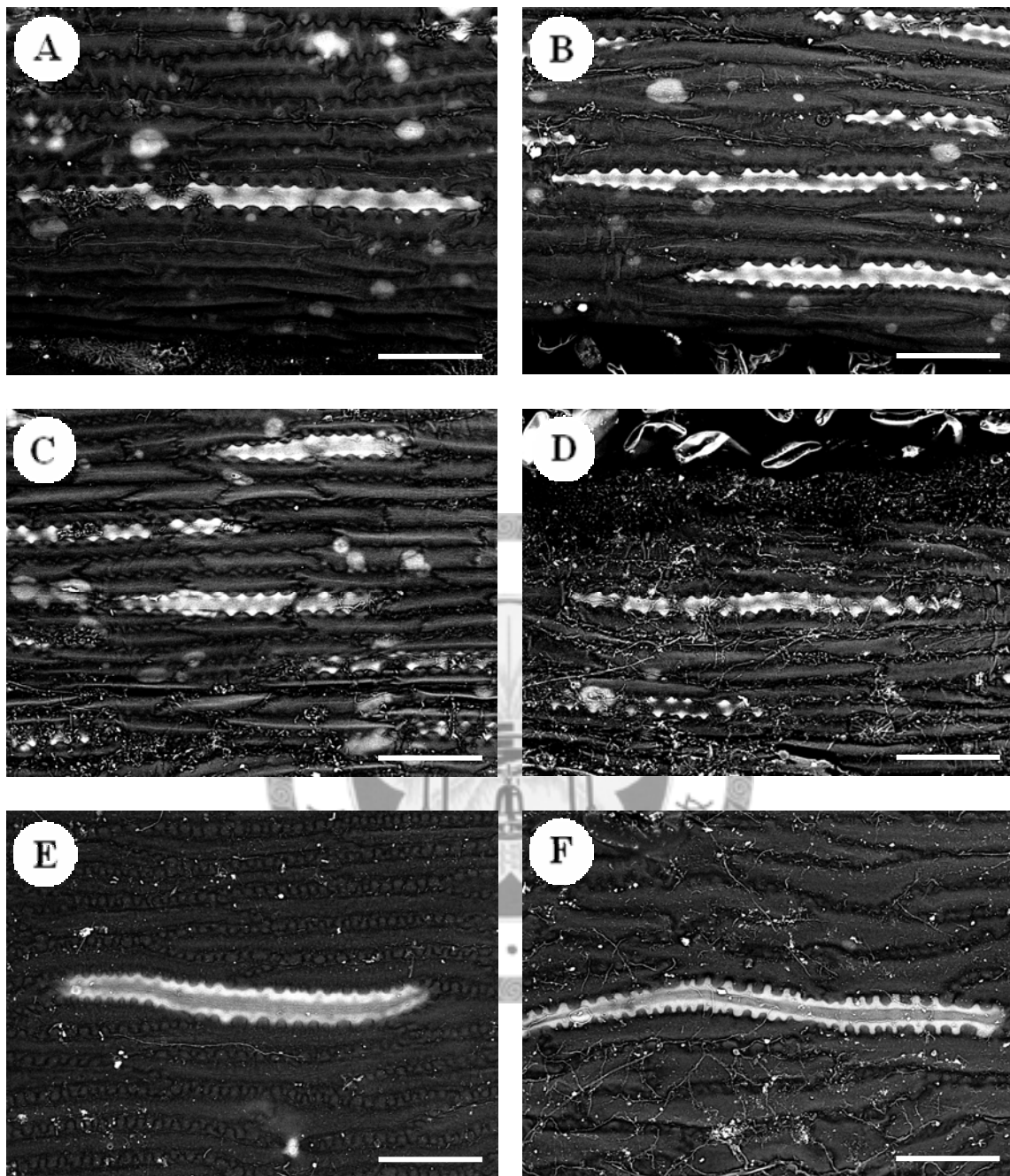
圖四十六 *Anthrophyum* Kaulf. 車前蕨屬 (x500)

- A. *Anthrophyum formosanum* Hieron. 台灣車前蕨 近軸面
 B. *Anthrophyum formosanum* Hieron. 台灣車前蕨 遠軸面
 C. *Anthrophyum obovatum* Baker 倒卵葉車前蕨 近軸面
 D. *Anthrophyum obovatum* Baker 倒卵葉車前蕨 遠軸面
 E. *Anthrophyum sessilifolium* (Cav.) Spreng. 蘭嶼車前蕨 近軸面
 F. *Anthrophyum sessilifolium* (Cav.) Spreng. 蘭嶼車前蕨 遠軸面



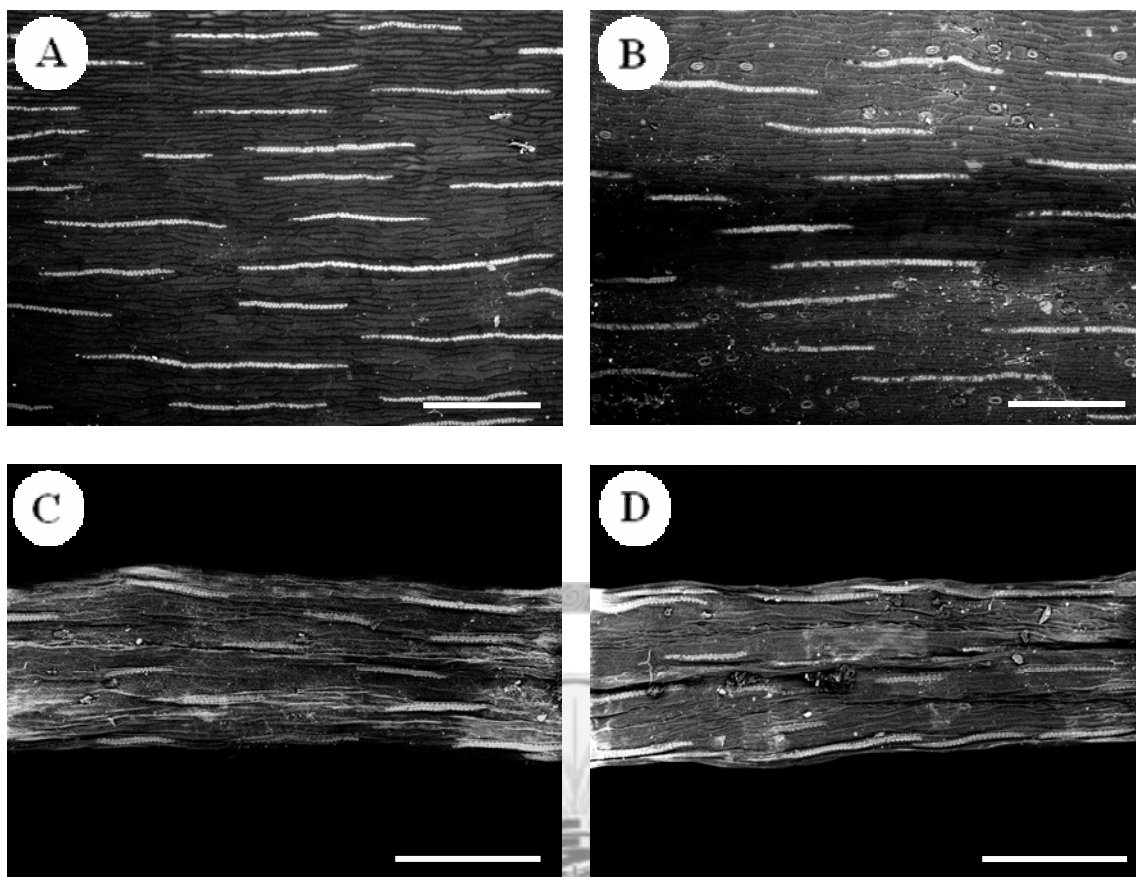
圖四十七 *Haplopteris* C. Presl 書帶蕨屬 (x100)

- A. *Haplopteris anguste-elongata* (Hayata) E. H. Crane 姬書帶蕨 近軸面
 B. *Haplopteris anguste-elongata* (Hayata) E. H. Crane 姬書帶蕨 遠軸面
 C. *Haplopteris flexuosa* (Fée) E. H. Crane 書帶蕨 近軸面
 D. *Haplopteris flexuosa* (Fée) E. H. Crane 書帶蕨 遠軸面
 E. *Haplopteris taeniophylla* (Copel.) E. H. Crane 廣葉書帶蕨 近軸面
 F. *Haplopteris taeniophylla* (Copel.) E. H. Crane 廣葉書帶蕨 遠軸面



圖四十八 *Haplopteris* C. Presl 書帶蕨屬 (x500)

- A. *Haplopteris anguste-elongata* (Hayata) E. H. Crane 姬書帶蕨 近軸面
 B. *Haplopteris anguste-elongata* (Hayata) E. H. Crane 姬書帶蕨 遠軸面
 C. *Haplopteris flexuosa* (Fée) E. H. Crane 書帶蕨 近軸面
 D. *Haplopteris flexuosa* (Fée) E. H. Crane 書帶蕨 遠軸面
 E. *Haplopteris taeniophylla* (Copel.) E. H. Crane 廣葉書帶蕨 近軸面
 F. *Haplopteris taeniophylla* (Copel.) E. H. Crane 廣葉書帶蕨 遠軸面



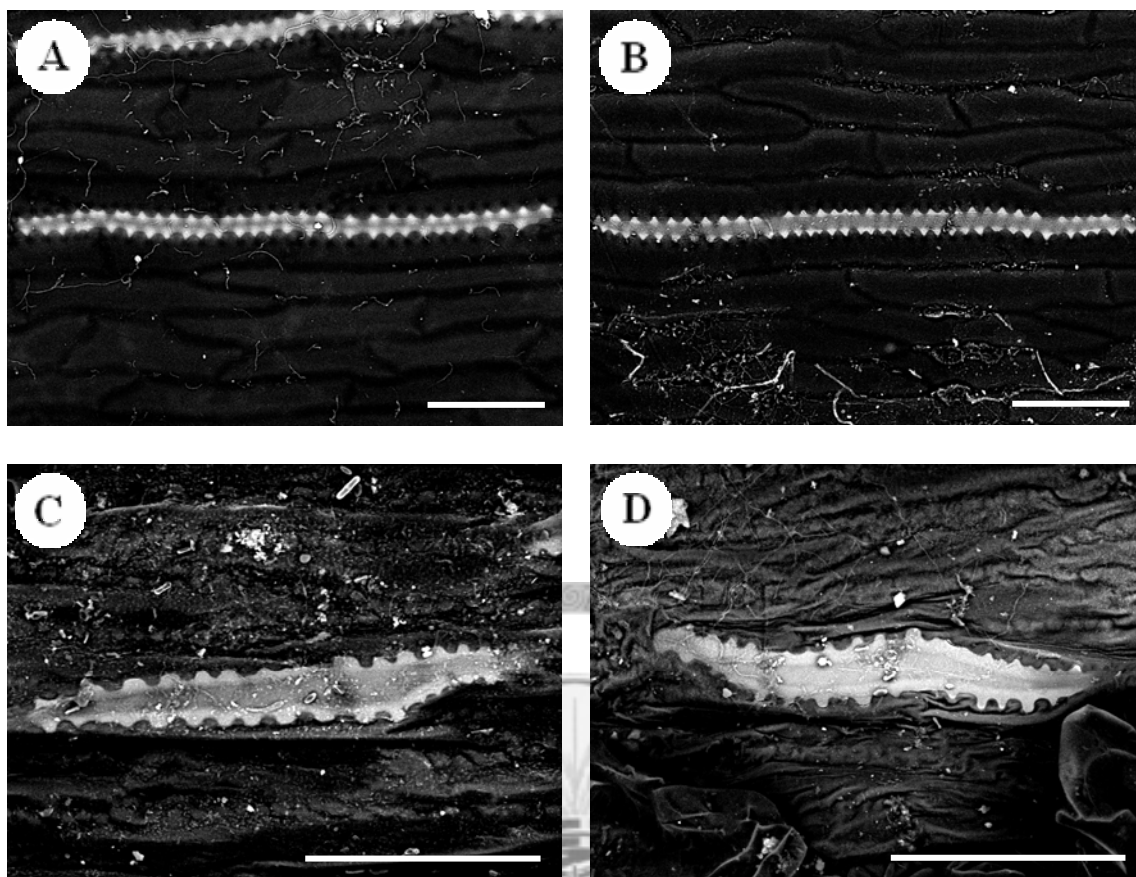
圖四十九 *Haplopteris* C. Presl 書帶蕨屬、*Vaginularia* Fée 一條線蕨屬 (x100)

A. *Haplopteris zosterifolia* (Willd.) E. H. Crane 垂葉書帶蕨 近軸面

B. *Haplopteris zosterifolia* (Willd.) E. H. Crane 垂葉書帶蕨 遠軸面

C. *Vaginularia paradoxa* (Fée) Mett. 連孢一條線蕨 近軸面

D. *Vaginularia paradoxa* (Fée) Mett. 連孢一條線蕨 遠軸面



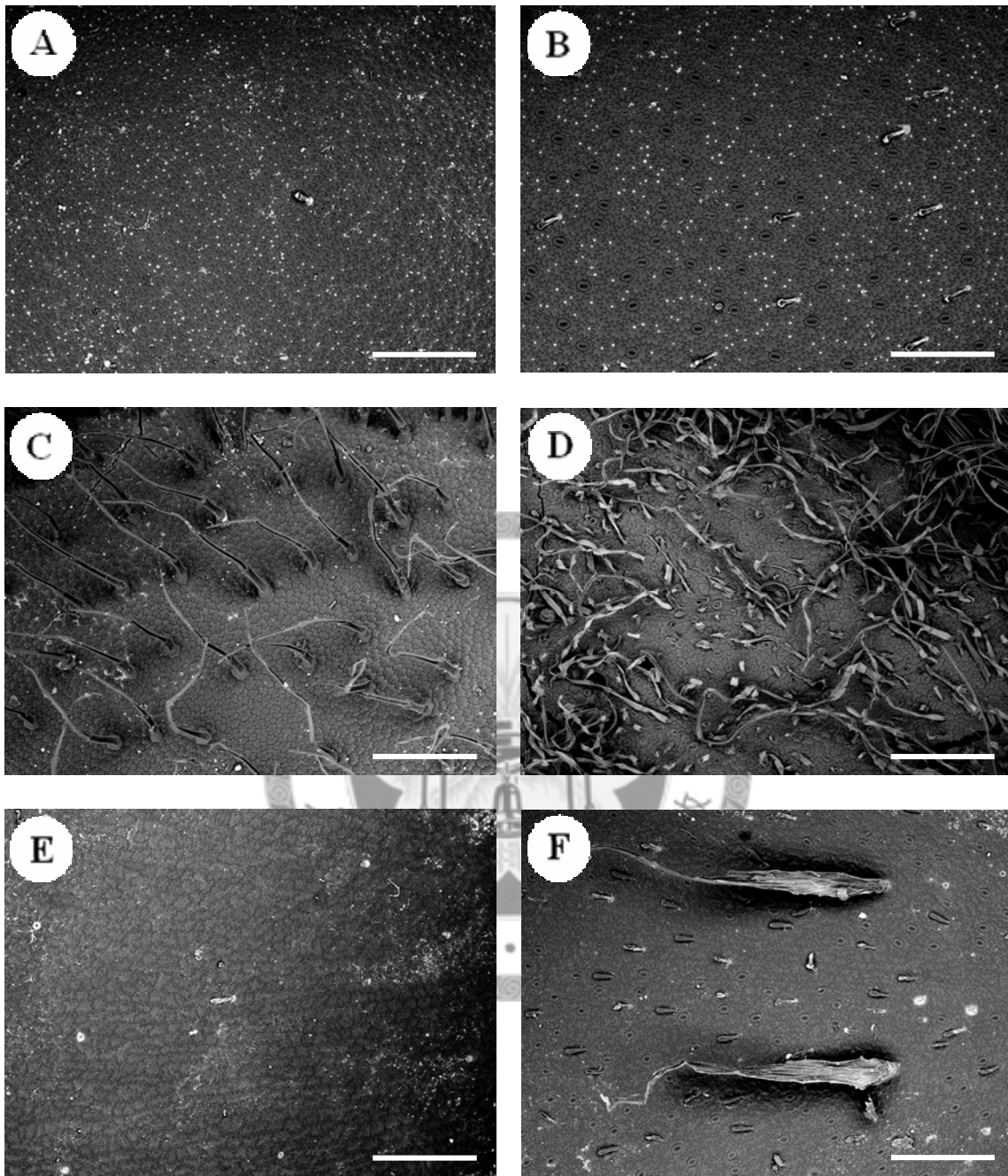
圖五十 *Haplopteris* C. Presl 書帶蕨屬、*Vaginularia* Fée 一條線蕨屬 (x500)

A. *Haplopteris zosterifolia* (Willd.) E. H. Crane 垂葉書帶蕨 近軸面

B. *Haplopteris zosterifolia* (Willd.) E. H. Crane 垂葉書帶蕨 遠軸面

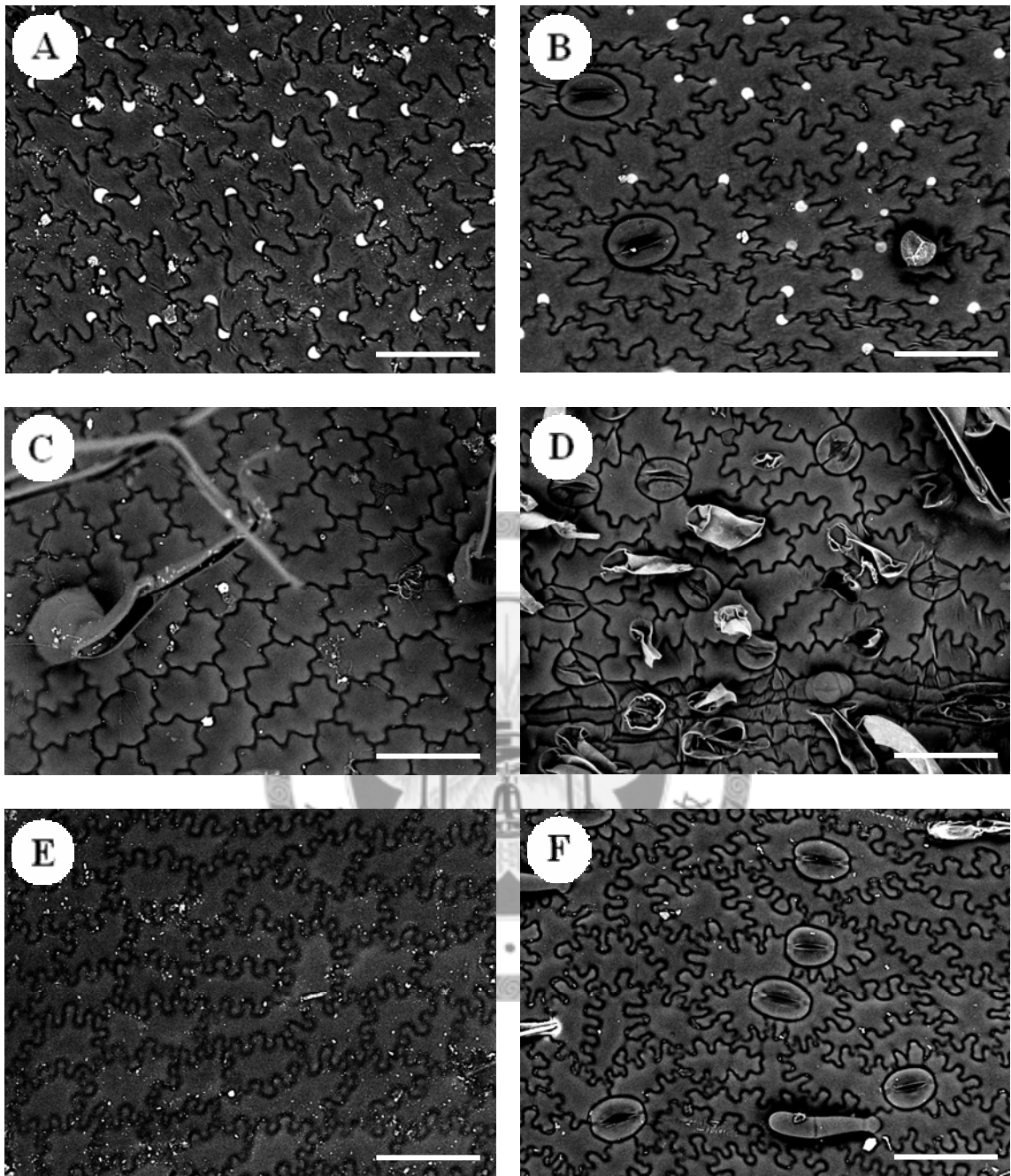
C. *Vaginularia paradoxa* (Fée) Mett. 連孢一條線蕨 近軸面

D. *Vaginularia paradoxa* (Fée) Mett. 連孢一條線蕨 遠軸面



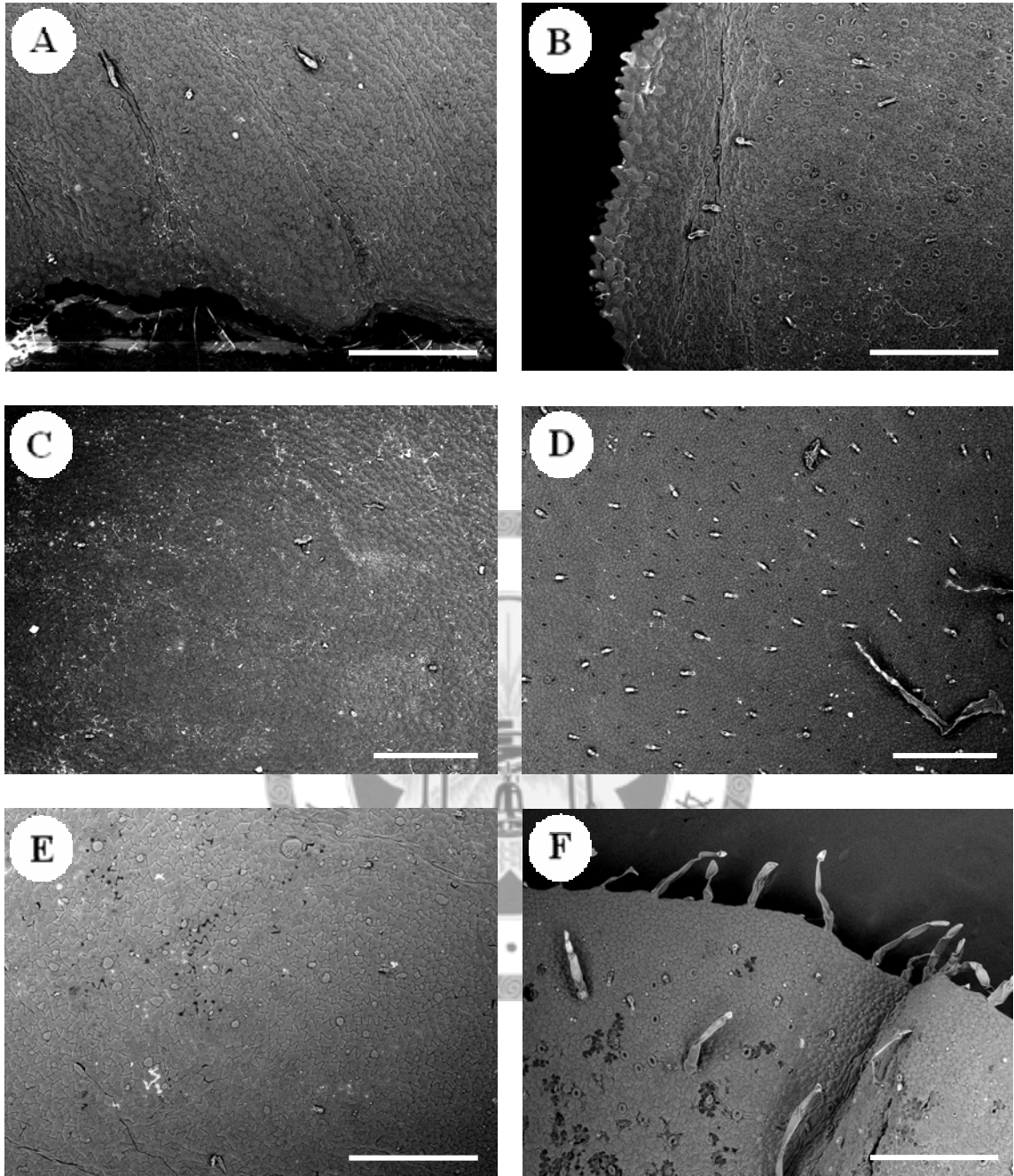
圖五十一 *Doryopteris ludens* (Wall. ex. Hook.) J. Smith 戟葉黑心蕨、
Paragymnopteris K. H. Shing 金毛裸蕨屬、*Pellaea* Link 旱蕨屬 (x100)

- A. *Doryopteris ludens* (Wall. ex. Hook.) J. Smith 戟葉黑心蕨 近軸面
 B. *Doryopteris ludens* (Wall. ex. Hook.) J. Smith 戟葉黑心蕨 遠軸面
 C. *Paragymnopteris vestita* (Wall. ex C. Presl) K. H. Shing 金毛裸蕨 近軸面
 D. *Paragymnopteris vestita* (Wall. ex C. Presl) K. H. Shing 金毛裸蕨 遠軸面
 E. *Pellaea rotundifolia* (G. Forst.) Hook 鈕釦蕨 近軸面
 F. *Pellaea rotundifolia* (G. Forst.) Hook 鈕釦蕨 遠軸面



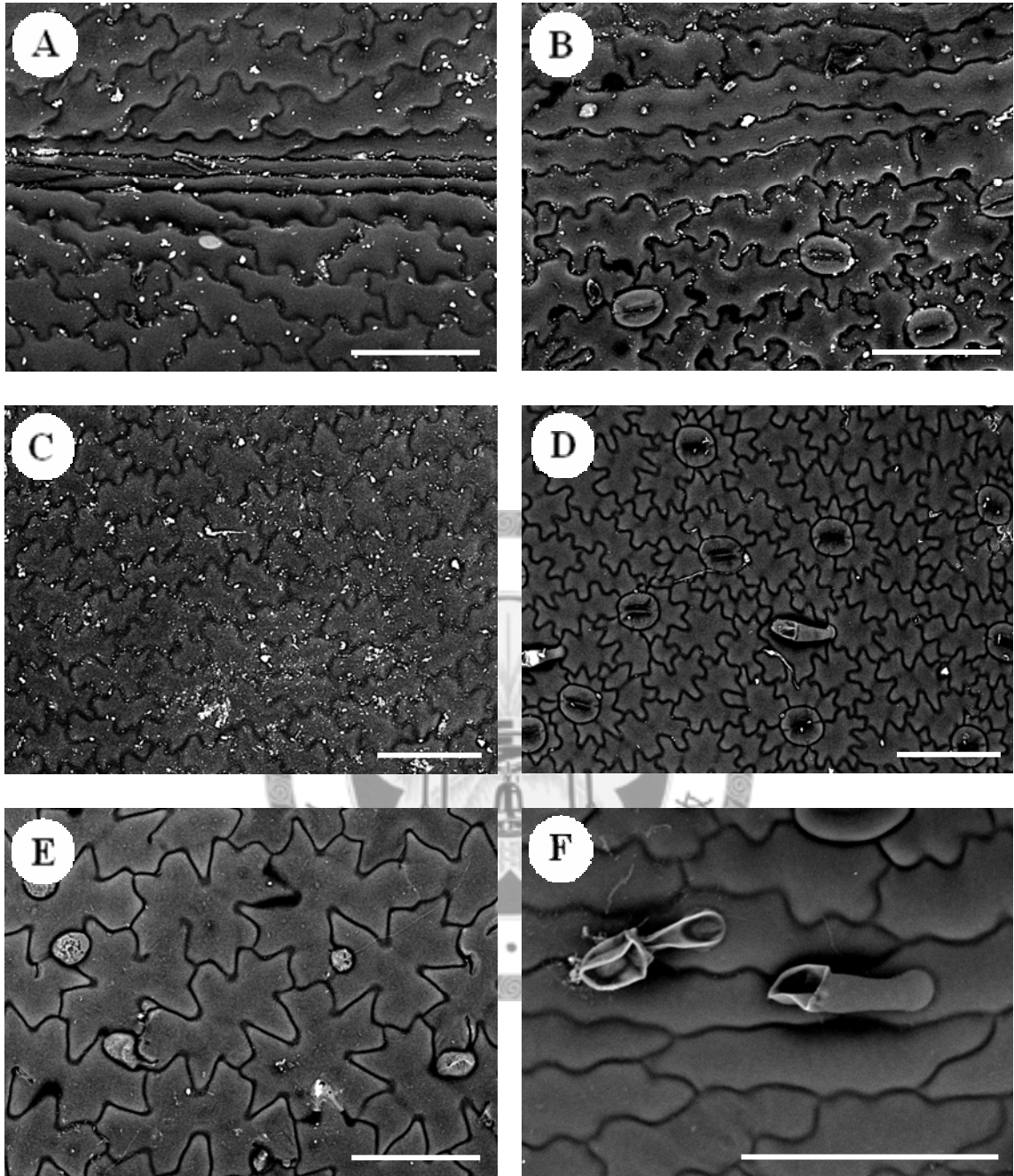
圖五十二 *Doryopteris ludens* (Wall. ex. Hook.) J. Smith 戟葉黑心蕨、
Paragymnopteris K. H. Shing 金毛裸蕨屬、*Pellaea* Link 旱蕨屬 (x500)

- A. *Doryopteris ludens* (Wall. ex. Hook.) J. Smith 戟葉黑心蕨 近軸面
 B. *Doryopteris ludens* (Wall. ex. Hook.) J. Smith 戟葉黑心蕨 遠軸面
 C. *Paragymnopteris vestita* (Wall. ex C. Presl) K. H. Shing 金毛裸蕨 近軸面
 D. *Paragymnopteris vestita* (Wall. ex C. Presl) K. H. Shing 金毛裸蕨 遠軸面
 E. *Pellaea rotundifolia* (G. Forst.) Hook 鈕釦蕨 近軸面
 F. *Pellaea rotundifolia* (G. Forst.) Hook 鈕釦蕨 遠軸面



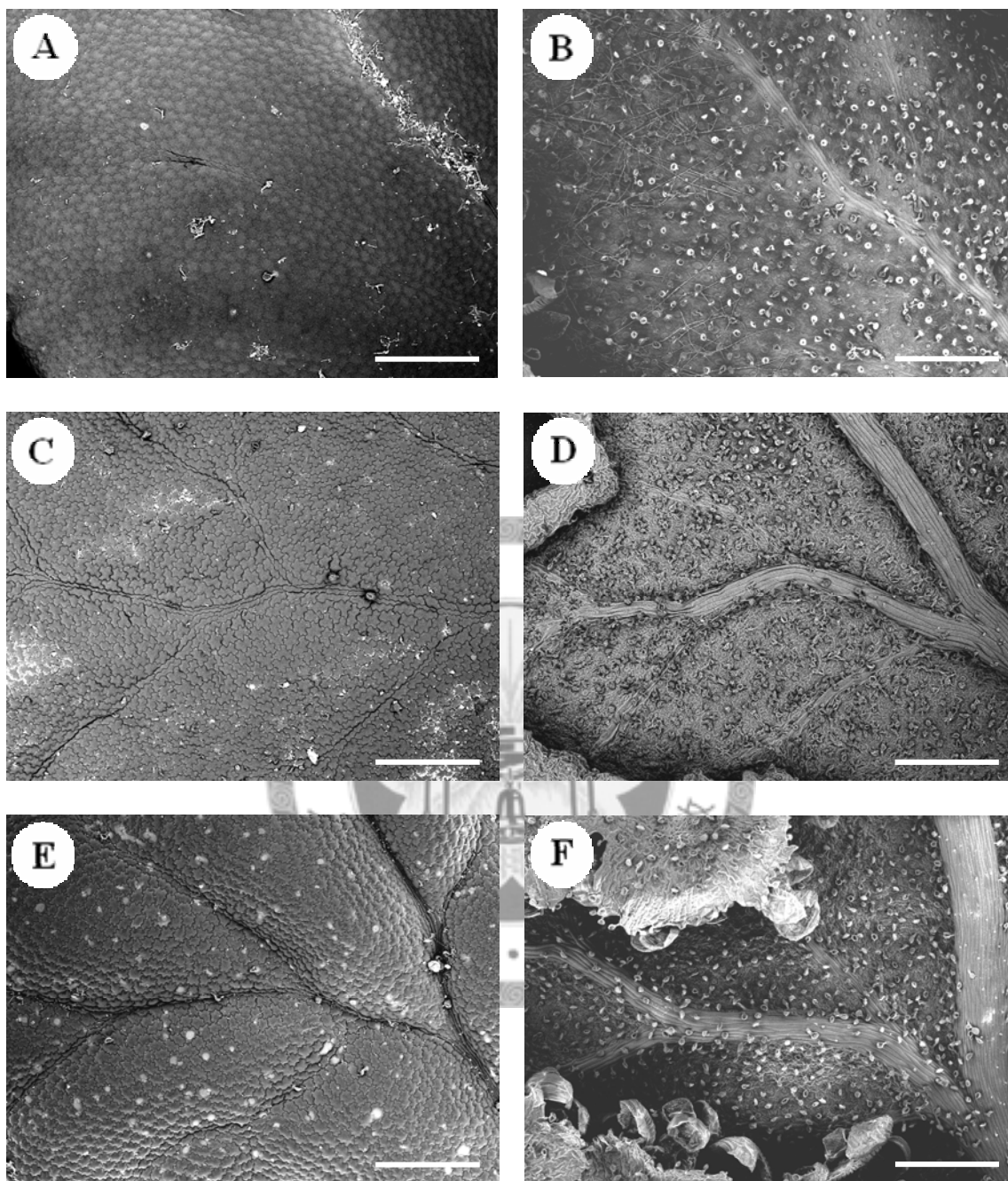
圖五十三 *Cheilanthus viridis* (Forssk.) Prantl、*Doryopteris* J. Smith 黑心蕨屬、
Parahemionitis Panigrahi 澤瀉蕨屬 (x100)

- A. *Cheilanthus viridis* (Forssk.) Prantl 近軸面
- B. *Cheilanthus viridis* (Forssk.) Prantl 遠軸面
- C. *Doryopteris concolor* (Langsd. & Fisch.) Kuhn 黑心蕨 近軸面
- D. *Doryopteris concolor* (Langsd. & Fisch.) Kuhn 黑心蕨 遠軸面
- E. *Parahemionitis arifolia* (Burm. f.) Panigrahi 澤瀉蕨 近軸面
- F. *Parahemionitis arifolia* (Burm. f.) Panigrahi 澤瀉蕨 遠軸面



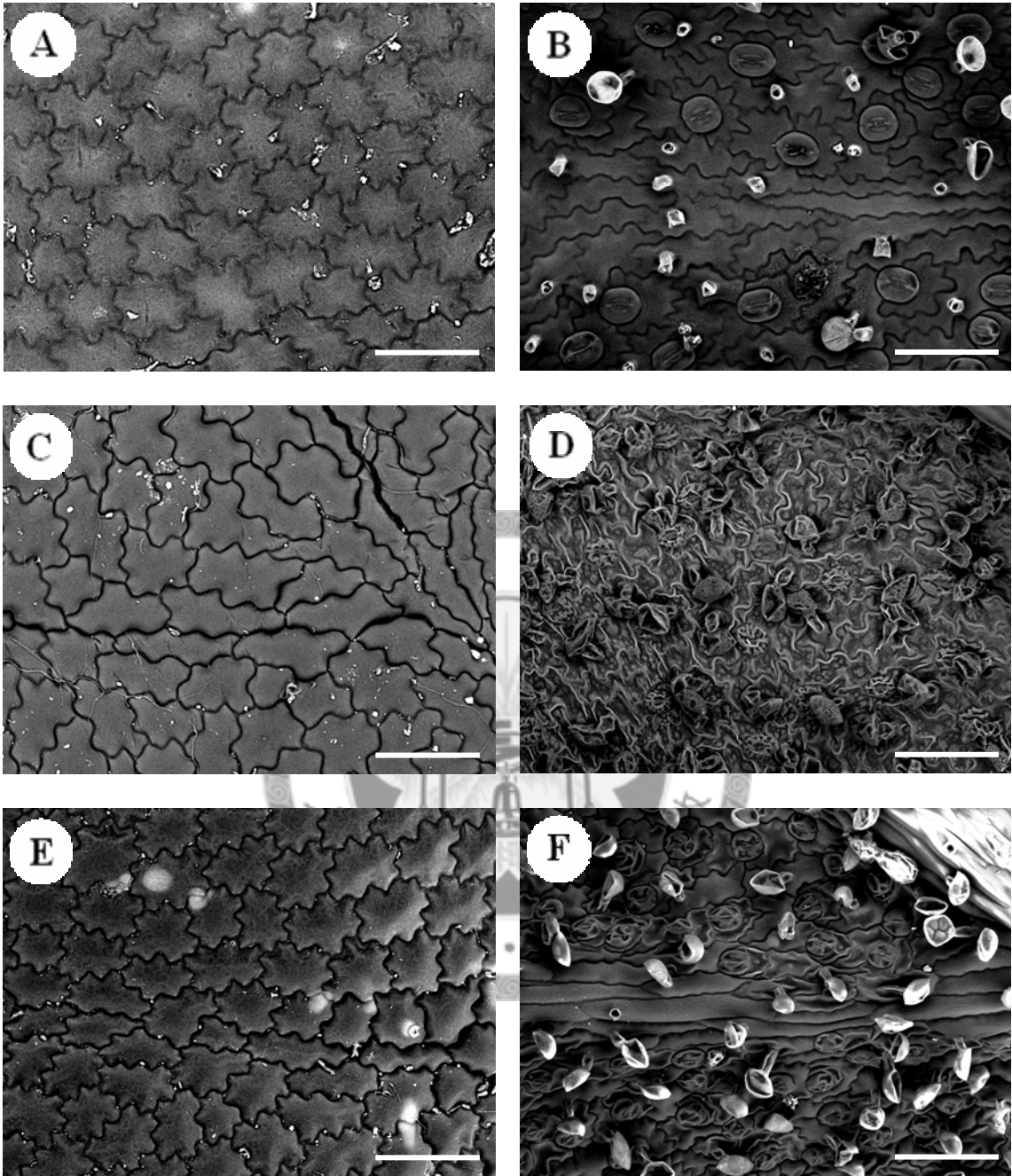
圖五十四 *Cheilanthus viridis* (Forssk.) Prantl、*Doryopteris* J. Smith 黑心蕨屬、
Parahemionitis Panigrahi 澤瀉蕨屬 (x500)

- A. *Cheilanthus viridis* (Forssk.) Prantl 近軸面
 B. *Cheilanthus viridis* (Forssk.) Prantl 遠軸面
 C. *Doryopteris concolor* (Langsd. & Fisch.) Kuhn 黑心蕨 近軸面
 D. *Doryopteris concolor* (Langsd. & Fisch.) Kuhn 黑心蕨 遠軸面
 E. *Parahemionitis arifolia* (Burm. f.) Panigrahi 澤瀉蕨 近軸面
 F. *Parahemionitis arifolia* (Burm. f.) Panigrahi 澤瀉蕨 遠軸面



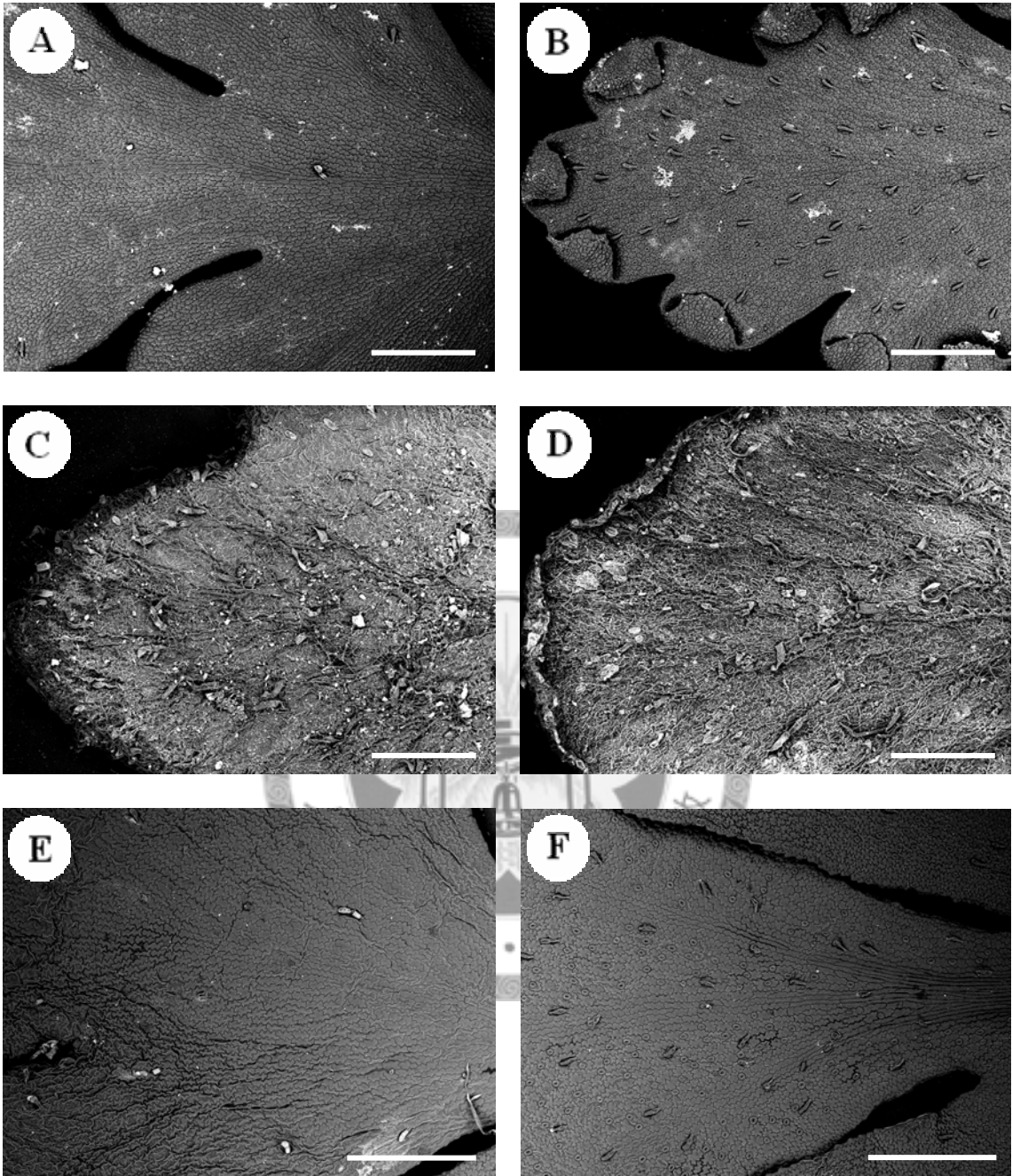
圖五十五 *Aleuripteris* Fée 粉背蕨屬 (x100)

- A. *Aleuripteris argentea* (S.G. Gmelin) Fée 長柄粉背蕨 近軸面
 B. *Aleuripteris argentea* (S.G. Gmelin) Fée 長柄粉背蕨 遠軸面
 C. *Aleuripteris dealbata* Fée 台灣粉背蕨 近軸面
 D. *Aleuripteris dealbata* Fée 台灣粉背蕨 遠軸面
 E. *Aleuripteris krameri* (Franch. et Sav.) Ching 克氏粉背蕨 近軸面
 F. *Aleuripteris krameri* (Franch. et Sav.) Ching 克氏粉背蕨 遠軸面



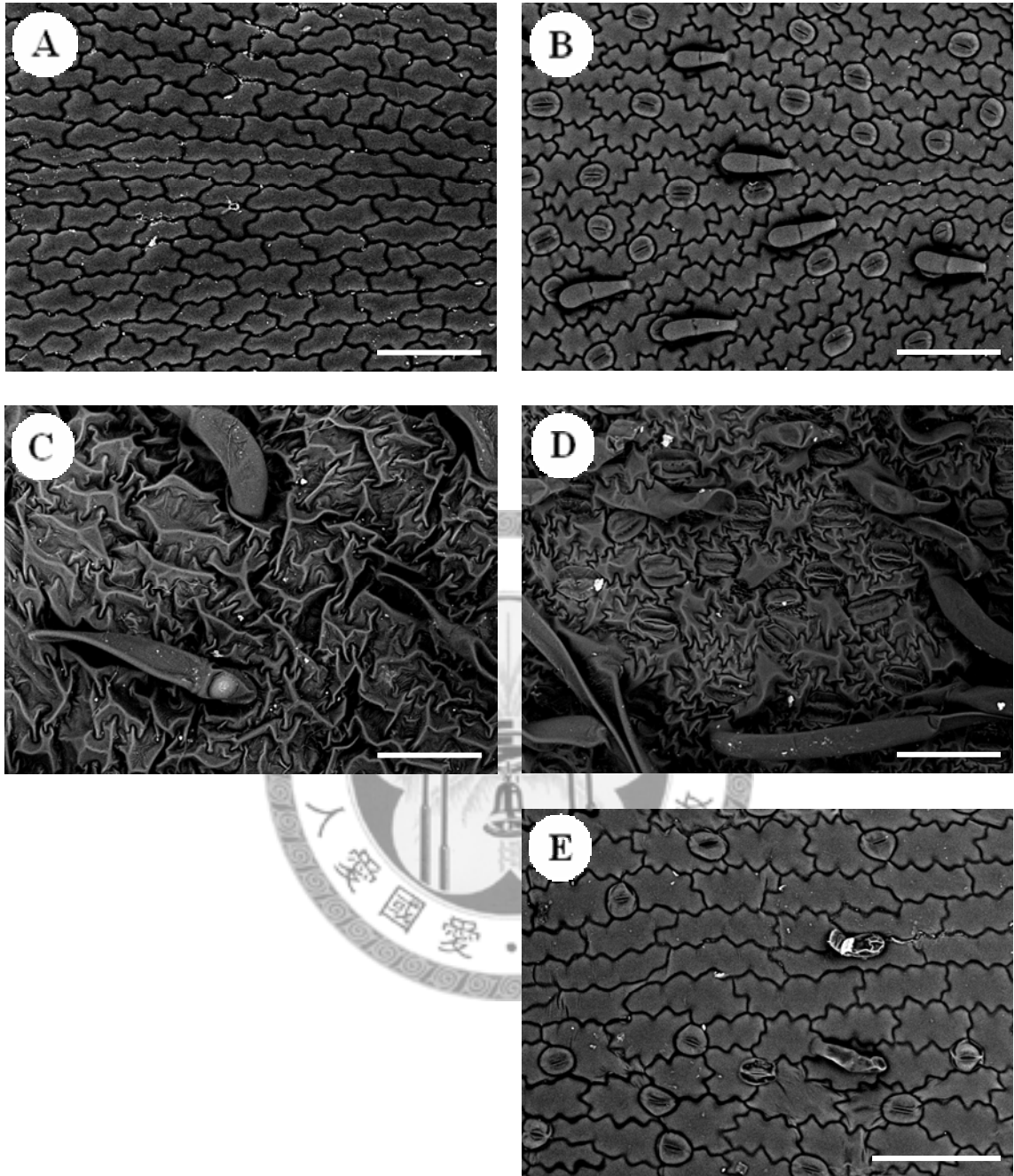
圖五十六 *Aleuripteris* Fée 粉背蕨屬 (x500)

- A. *Aleuripteris argentea* (S.G. Gmelin) Fée 長柄粉背蕨 近軸面
 B. *Aleuripteris argentea* (S.G. Gmelin) Fée 長柄粉背蕨 遠軸面
 C. *Aleuripteris dealbata* Fée 台灣粉背蕨 近軸面
 D. *Aleuripteris dealbata* Fée 台灣粉背蕨 遠軸面
 E. *Aleuripteris krameri* (Franch. et Sav.) Ching 克氏粉背蕨 近軸面
 F. *Aleuripteris krameri* (Franch. et Sav.) Ching 克氏粉背蕨 遠軸面



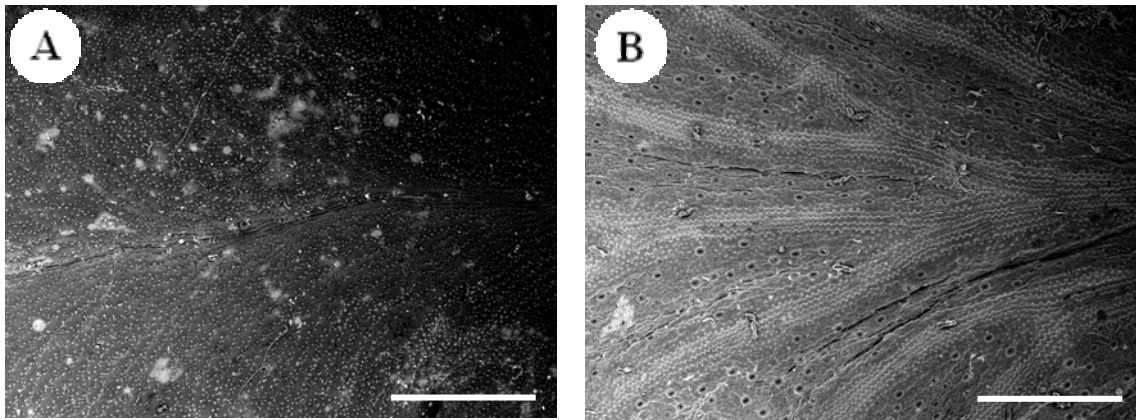
圖五十七 *Cheilanthes* Swartz 碎米蕨屬 (x100)

- A. *Cheilanthes chusana* Hook. 細葉碎米蕨 近軸面
- B. *Cheilanthes chusana* Hook. 細葉碎米蕨 遠軸面
- C. *Cheilanthes hirsuta* (Poir.) Mett. 毛碎米蕨 近軸面
- D. *Cheilanthes hirsuta* (Poir.) Mett. 毛碎米蕨 遠軸面
- E. *Cheilanthes tenuifolia* (Burm. f.) Sw. 薄葉碎米蕨 近軸面
- F. *Cheilanthes tenuifolia* (Burm. f.) Sw. 薄葉碎米蕨 遠軸面



圖五十八 *Cheilanthes* Swartz 碎米蕨屬 (x500)

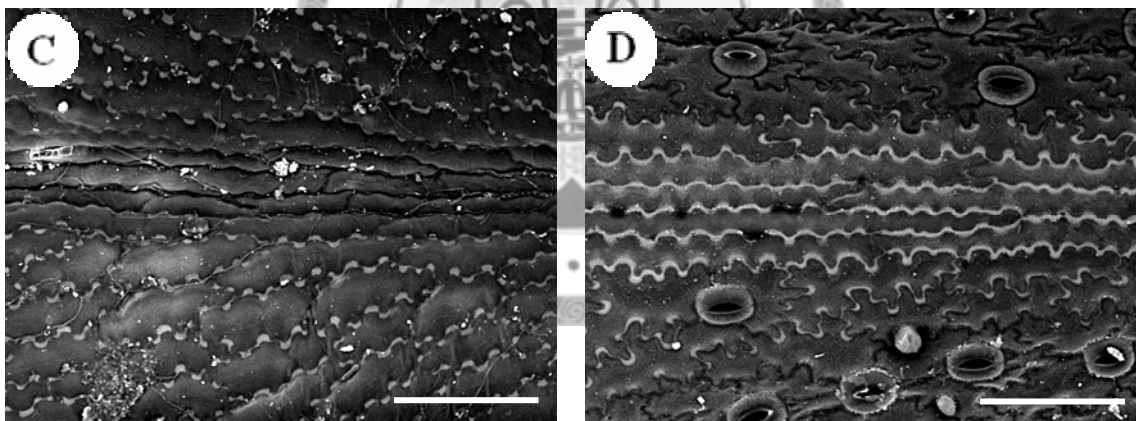
- A. *Cheilanthes chusana* Hook. 細葉碎米蕨 近軸面
 B. *Cheilanthes chusana* Hook. 細葉碎米蕨 遠軸面
 C. *Cheilanthes hirsuta* (Poir.) Mett. 毛碎米蕨 近軸面
 D. *Cheilanthes hirsuta* (Poir.) Mett. 毛碎米蕨 遠軸面
 E. *Cheilanthes tenuifolia* (Burm. f.) Sw. 薄葉碎米蕨 遠軸面



圖五十九 *Mildella* Trevisan 擬旱蕨屬 (x100)

A. *Mildella henryi* (H. Christ) C. C. Hall & Lellinger 亨氏擬旱蕨 近軸面

B. *Mildella henryi* (H. Christ) C. C. Hall & Lellinger 亨氏擬旱蕨 遠軸面



圖六十 *Mildella* Trevisan 擬旱蕨屬 (x500)

C. *Mildella henryi* (H. Christ) C. C. Hall & Lellinger 亨氏擬旱蕨 近軸面

D. *Mildella henryi* (H. Christ) C. C. Hall & Lellinger 亨氏擬旱蕨 遠軸面