第 28 卷 第 2 期
2026 年 4 月

古 地 理 学 报
JOURNAL OF PALAEOGEOGRAPHY (Chinese Edition)

Vol. 28 No. 2
Apr. 2026

文章编号：1671-1505(2026)02-0755-18 **DOI**:10.7605/gdlxb.2025.068

云南曲靖中泥盆统海口组两种石松类植物及其演化和古地理意义*

郑高峰[1] 王嘉树[2] 李炳鑫[1] 刘 乐[3] 薛进庄[1]

1 北京大学地球与空间科学学院，造山带与地壳演化教育部重点实验室，北京 100871
2 中国地质博物馆地质标本研究与检测实验室，北京 100034
3 中国矿业大学（北京）地球科学与测绘工程学院，北京 100083

摘 要 云南曲靖中泥盆统海口组植物化石是南方植物区系的典型代表，植物组合以石松类为主，兼具大量的地方性特色植物，被称为海口植物群或西冲植物群。本研究基于云南曲靖中泥盆统海口组的植物化石新材料，识别出 2 种石松类：*Lepidodendropsis zhanyiense* Zheng, Wang, Li, Liu et Xue sp. nov.(沾益拟鳞木，新种）和 *Minarodendron cathaysiense* (Schweitzer et Cai) Li（华夏小木）。沾益拟鳞木具假轮状排列的简单叶基，细枝的叶基上部有向两侧延伸的浅沟状假叶痕，在粗枝上假叶痕呈规则的 M 型结构；营养叶不分叉，纤细，呈线形；孢子叶呈勺状，在茎干密集排列形成长达 18 cm 的繁殖区，孢子囊椭圆形，着生于孢子叶的近轴面。华夏小木的标本显示了与前人描述相似的茎轴形态及叶基排列方式。在新材料的基础上，通过计算机三维建模的方法，探讨了泥盆纪石松类植物的叶基形态变化，指出沾益拟鳞木及其他相似植物叶基上的 M 型结构并非叶舌穴。中泥盆世石松类植物显示出相似的、原始的叶基形态，且一些类型演化为较大的体型（即树型习性），体现了它们在营养结构方面相似的进化程度。华南中泥盆世石松类植物群主要分布于河流或滨岸，具有显著的区域性特征，可能反映出华南地区较为隔离的古地理位置。研究成果进一步丰富了华南中泥盆世的植物多样性，也为石松类植物的演化提供了新的证据。

关键词 石松类 植物演化 古地理分布 海口组 中泥盆统 云南

第一作者简介 郑高峰，男，1999 年生，北京大学地球与空间科学学院硕士研究生，主要从事中泥盆世植物群研究。E-mail：2201210120@pku.edu.cn。

通讯作者简介 王嘉树，男，1996 年生，中国地质博物馆地质标本研究与检测实验室研究助理，主要从事泥盆纪古植物学与沉积地层学研究。E-mail：jiashuwang1996@163.com。

中图分类号：Q914.7 **文献标志码**：A

Two lycopsid plants from the Middle Devonian Haikou Formation of Qujing, Yunnan, China and their evolutionary and paleogeographic implications

ZHENG Gaofeng[1] WANG Jiashu[2] LI Bingxin[1] LIU Le[3] XUE Jinzhuang[1]

1 *The Key Laboratory of Orogenic Belts and Crustal Evolution, School of Earth and Space Sciences,*

* 国家重点研发计划项目（编号：2022YFF0800200）、国家自然科学基金项目（编号：42472009）、自然资源部部门预算项目（编号：121113000000180001）联合资助。[Co-funded by the National Key Research and Development Program of China (No. 2022YFF0800200), the National Natural Science Foundation of China (No. 42472009) and the budget item of Ministry of Natural Resources of China (No. 121113000000180001)]

收稿日期：2024-12-10 改回日期：2025-03-19

Peking University, *Beijing* 100871, *China*
2 *Laboratory of Geo-specimens Study and Testing*, *Geological Museum of China*, *Beijing* 100034, *China*
3 *College of Geoscience and Surveying Engineering*, *China University of Mining and Technology* (*Beijing*), *Beijing* 100083, *China*

Abstract The plant fossils found in the Haikou Formation in Qujing, Yunnan Province, are typical representatives of the Middle Devonian southern Chinese flora. The plant assemblage is dominated by lycopsids plants, including a large number of endemic plants, known as the Haikou flora or Xichong flora. Based on new materials from the Middle Devonian Haikou Formation of Qujing, Yunnan Province, two lycopsid plants are described, namely *Lepidodendropsis zhanyiense* Zheng, Wang, Li, Liu et Xue sp. nov. and *Minarodendron cathaysiense* (Schweitzer et Cai) Li. *Lepidodendropsis zhanyiense* is characterized by simple leaf bases arranged in pseudowhorls, and its false leaf scars show as shallow furrows extending laterally on thin axes, but show as a more regular M-shaped structure on thick axes. Sterile leaves are undivided and linear in shape. Sporophylls are spoon-shaped and aggregated along fertile axes, forming an extended reproductive zone up to 18 cm long. Elliptical sporangia are borne on adaxial side of sporophylls. New material of *Minarodendron cathaysiense* displays similar morphology of axes and leaf bases as to those described in previous studies. Based on such new materials and as well as computer-aided modelling and taphonomic simulations, the morphological variations of leaf bases with false leaf scars are discussed, demonstrating that the M-shaped structures of *Lepidodendropsis zhanyiense* sp. nov. and other similar plants are probably not "leaf pits" as previously suggested. The Middle Devonian lycopsids shared similar, primitive leaf bases, and some types evolved large-bodied architecture *e. g.* tree habit, indicating their similar evolutionary grade in vegetative structures. The Middle Devonian lycopsid floras in South China are mainly distributed in fluvial and littoral facies and show a high degree of endemism, indicating the isolated geographic position of South China. The above results further enrich the plant diversity of the Middle Devonian in South China and provide new evidence for the evolution of lycopsids.

Key words lycopsids, plant evolution, paleogeographic distribution, Haikou Formation, Middle Devonian, Yunnan Province

About the first author ZHENG Gaofeng, born in 1999, is a master student of School of Earth and Space Sciences, Peking University. He is mainly engaged in studies of Middle Devonian plants. E-mail: 2201210120@pku.edu.cn.

About the corresponding author WANG Jiashu, born in 1996, is a research assistant at the Laboratory of Geo-specimens Study and Testing, Geological Museum of China. He is mainly engaged in studies of Devonian paleobotany and stratigraphy. E-mail: jiashuwang1996@163.com.

维管植物在志留纪、泥盆纪辐射演化，奠定了陆地植被及陆地生态系统的基础（DiMichele and Bateman, 1996；薛进庄和郝守刚, 2014；Xue *et al.*, 2018；Capel *et al.*, 2022）。中泥盆世是早期维管植物支系演化及森林形成的关键时期，在全球范围内具丰富的化石记录（Capel *et al.*, 2022, 2023），为了解早期陆地植被的阶段式演化及其机制提供了丰富的研究材料。

中泥盆统在中国出露广泛，含有大量植物化石，其中北方植物区系主要分布在新疆准噶尔盆地西缘一带（徐洪河等, 2015；Liu *et al.*, 2024），南方植物区系主要包括湖北、湖南、云南等地区（蔡重阳和王怿, 1995）。南方植物区系中既有全球性分布的代表属种如 *Leclerqia*，又有很多地方性属种，如 *Minarodendron*、*Longostachys*、*Yuguangia* 等（蔡重阳和王怿, 1995；Hao *et al.*, 2007）。云南曲靖中泥盆统海口组中的植物化石是南方植物区系的典型代表，植物组合以石松类为主，兼具大量

的地方性特色植物，被称为海口植物群或西冲植物群（Hao *et al.*, 2007；Wang *et al.*, 2007）。在该植物群中，石松类已演化出乔木、异孢、叶舌等重要性状（Hao *et al.*, 2007；Wang *et al.*, 2007；刘乐等，2018）。

基于云南曲靖中泥盆统海口组的化石材料，笔者报道了 2 种石松类植物，即沾益拟鳞木（新种）*Lepidodendropsis zhanyiense* sp. nov. 和华夏小木 *Minarodendron cathaysiense*，对它们的形态学特征进行描述和比较，并结合华南中泥盆世晚期的其他石松类植物，探讨了这一类群的演化及其古地理分布。研究成果进一步丰富了华南中泥盆世的植物多样性，也为石松类植物的演化提供了新的证据。

1　地层、材料与方法

本研究的植物化石标本均采自云南省曲靖市中泥盆统海口组，化石产地位于沾益区盘江镇中村西侧的采石场，GPS 位置为 25°43′7″N，103°48′22″E（图 1）。1 条中间道路将该采石场剖面截断形成 2 个露头，笔者分别测制了露头 1（剖面下部）和露头 2（剖面上部）。该剖面岩性主要为砾岩、含砾粗砂岩、中—细粒砂岩，整体由多个向上变细的沉积旋回叠覆构成，旋回之间呈侵蚀接触关系（图 2）。砾岩多为颗粒支撑，其中砾石基本为石英质，砾径最小者为 1～2 cm，稍大者为 4～5 cm，个别砾石砾径可达 8 cm（图 2-e，2-f），磨圆度较好—好，不同层位间砾径差异显著。砂岩整体厚度大，为多期叠置砂体（图 2-b），常见块状构造，局部可见板状交错层理或槽状交错层理（图 2-c），仅在每个旋回的顶部夹少量横向不连续的薄层泥质粉砂岩或泥岩，富含植物化石（图 2-g）。含砾粗砂岩中常保存有较粗的平躺茎干化石（图 2-d）。野外观察表明，中村剖面的海口组沉积物以推移质搬运为主，露头剖面常显示砂体呈宽阔席状或带状展布，横向连续性较好，砂体内部可见多条分流河道切割叠置（图 2-b），表现为辫状河沉积特征。更精细的沉积学分析有待进一步开展。

曲靖地区的中泥盆统从下到上依次为穿洞组、上双河组和海口组（Yang *et al.*, 1981；彭辉平等，2016），后 2 个组有时被合并为西冲组（蔡重阳等，1994；Wang *et al.*, 2007）或被称为广义的海口组（侯鸿飞和王士涛，1988）。文中采用穿洞组和海口组的划分方案。

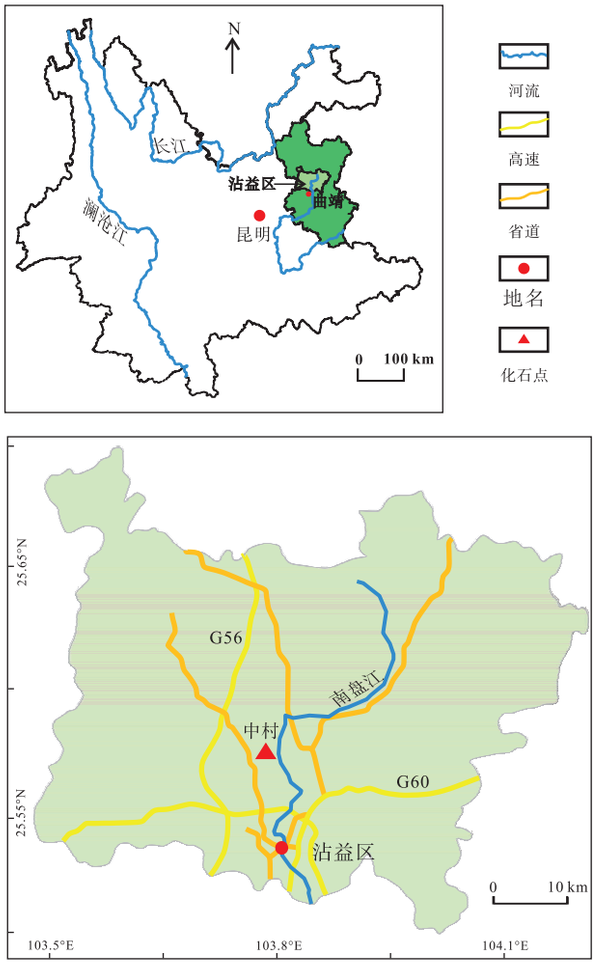
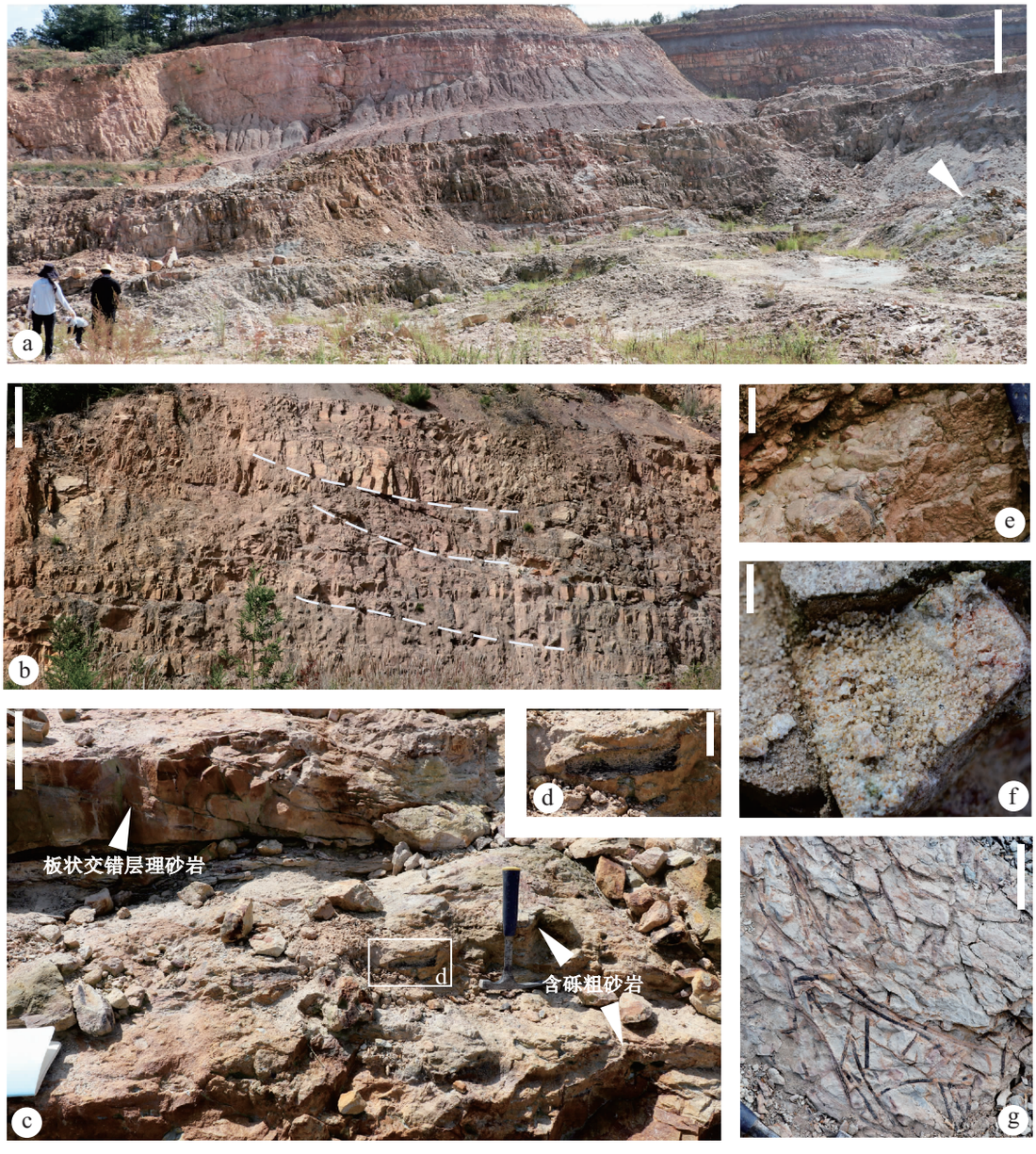


图 1　云南曲靖中村剖面位置

Fig. 1　Maps showing location of Zhongcun section in Qujing, Yunnan Province

海口组广泛分布在云南昆明、沾益、武定、华宁和禄劝等地（Hao *et al.*, 2007；Wang *et al.*, 2007；Liu *et al.*, 2013；Xue *et al.*, 2016），形成时代被界定为中泥盆世吉维特期，主要证据为在该套地层中发现了 *Bothriolepis*（沟鳞鱼）和孢粉组合 *Geminospora lemurata-Cristatisporites triangulatus* 或 *Archaeozotriletes variabilis-Cymbosporites magnificus*（卢礼昌和欧阳舒，1978；蔡重阳，2000；田家杰和朱怀诚，2005）。以往，在海口组发现的石松类植物包括 *Minarodendron cathaysiense*、*Yuguangia ordinata*、*Lepidodendropsis arborescens* 及 *Colpodexylon variabile* 等（Schweitzer and Cai, 1987；Hao *et al.*, 2007；Liu *et al.*, 2013；马嘉欣和徐洪河，2017）。

本研究的化石标本包括近 50 块压型及印痕化



a—中村剖面局部，比例尺长 1 m，箭头指示 *Minarodendron cathaysiense* 的采集点；b—宽阔席状或带状砂岩，砂体内部可见分流河道切割叠置，虚线指示多期次河道侵蚀面，比例尺长 1 m；c—顶部的板状交错层理砂岩和底部的含砾粗砂岩，白色矩形框为 d 图放大部位，比例尺长 20 cm；d—含砾粗砂岩中横躺的茎干化石，比例尺长 5 cm；e—砾岩，砾石直径可达 8 cm，比例尺长 5 cm；f—砾岩，含细砾，比例尺长 1 cm；g—图 2-a 中箭头所示 *Minarodendron cathaysiense* 采集点的茎干压型化石，比例尺长 10 cm

图 2 云南曲靖中村剖面海口组野外露头照片

Fig. 2 Outcrop photos of the Haikou Formation at Zhongcun section in Qujing, Yunnan Province

石，其中 *Lepidodendropsis zhanyiense* sp. nov. 采集自挖掘出的粉砂岩落石中，属于露头 2 的下部，*Minarodendron cathaysiense* 采集自露头 1 下部的粉砂岩化石层中(图 2；图 3)。化石标本保存于北京大学地球与空间科学学院地质博物馆，编号为 PKUX23001 至 PKUX23030。

为揭示植物化石的细节特征，先在实体显微镜下对标本进行针修，再用相机进行宏观拍照，最后用体视显微镜进行微观拍照。化石的形态学测量采用 Image J 软件，照片排版及绘图采用 CorelDRAW 软件。

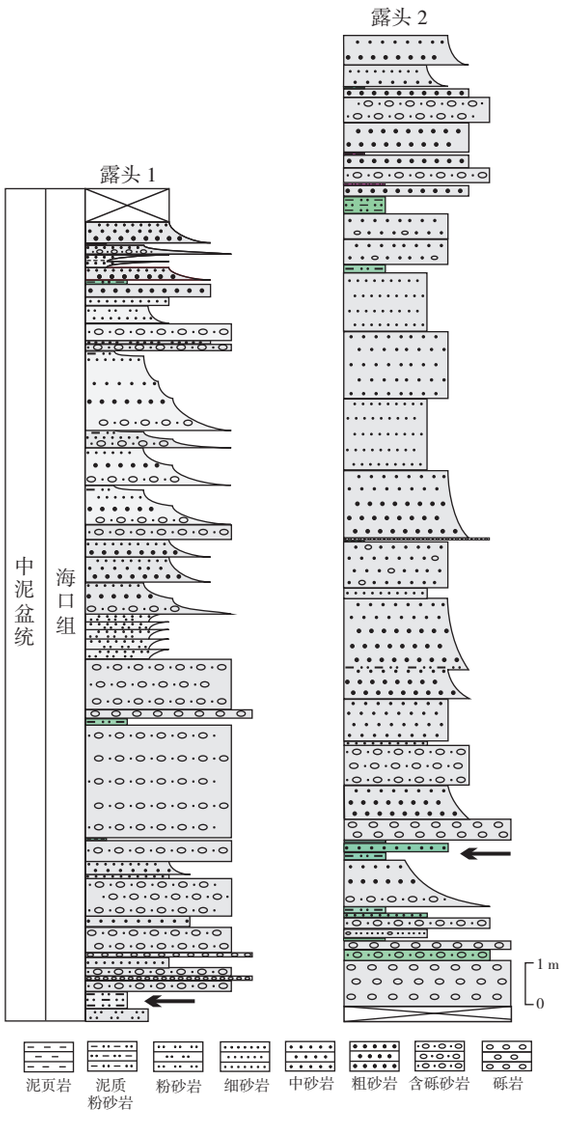


图 3　云南曲靖中村剖面海口组岩性柱状图及本文 2 种植物化石的层位（箭头）

Fig. 3　Lithological column of the Haikou Formation at Zhongcun section in Qujing, Yunnan Province, and the beds containing the present two plants (arrows)

2　系统古植物学及特征描述

2.1　系统古植物学

石松纲 Lycopsida

目、科未定 Incertae sedis

属 *Lepidodendropsis* Lutz，1933

模式种 *Lepidodendropsis hirmeri* Lutz，1933

Lepidodendropsis zhanyiense Zheng, Wang, Li, Liu et Xue, sp. nov.

种征：具二歧式分枝的石松类。叶基呈菱形或长条形，紧密假轮状排列。叶基上部具假叶痕，呈两侧延伸的浅沟状或 M 形。营养叶不分叉，纤细，呈线形，长 6～12 mm。孢子叶呈勺状，自茎轴水平伸出，远端向近轴面弯折，长 5～8 mm。孢子叶在茎轴密集排列形成至少 18 cm 的繁殖区。孢子囊椭圆形，着生于孢子叶的近轴面，长 1.8～2.4 mm，宽 0.8～1.1 mm。

模式标本（Holotype）：PKUX23009a（图 4-a）

副模标本：PKUX23004（图 4-b）、PKUX23006（图 5-f）、PKUX23001（图 6-a）

词源：种名 *zhanyiense* 来自化石采集地沾益区的汉语拼音

产地及层位：云南省曲靖市沾益区中村剖面中泥盆统海口组

保存地点：北京大学地球与空间科学学院地质博物馆

原始鳞木目 Protolepidodendrales

原始鳞木科 Protolepidodendraceae

属 *Minarodendron* Li，1990

模式种 *Minarodendron cathaysiense*（Schweitzer et Cai，1987）Li，1990

Minarodendron cathaysiense

归入标本：PKUX23012 和 PKUX23013（图 7）

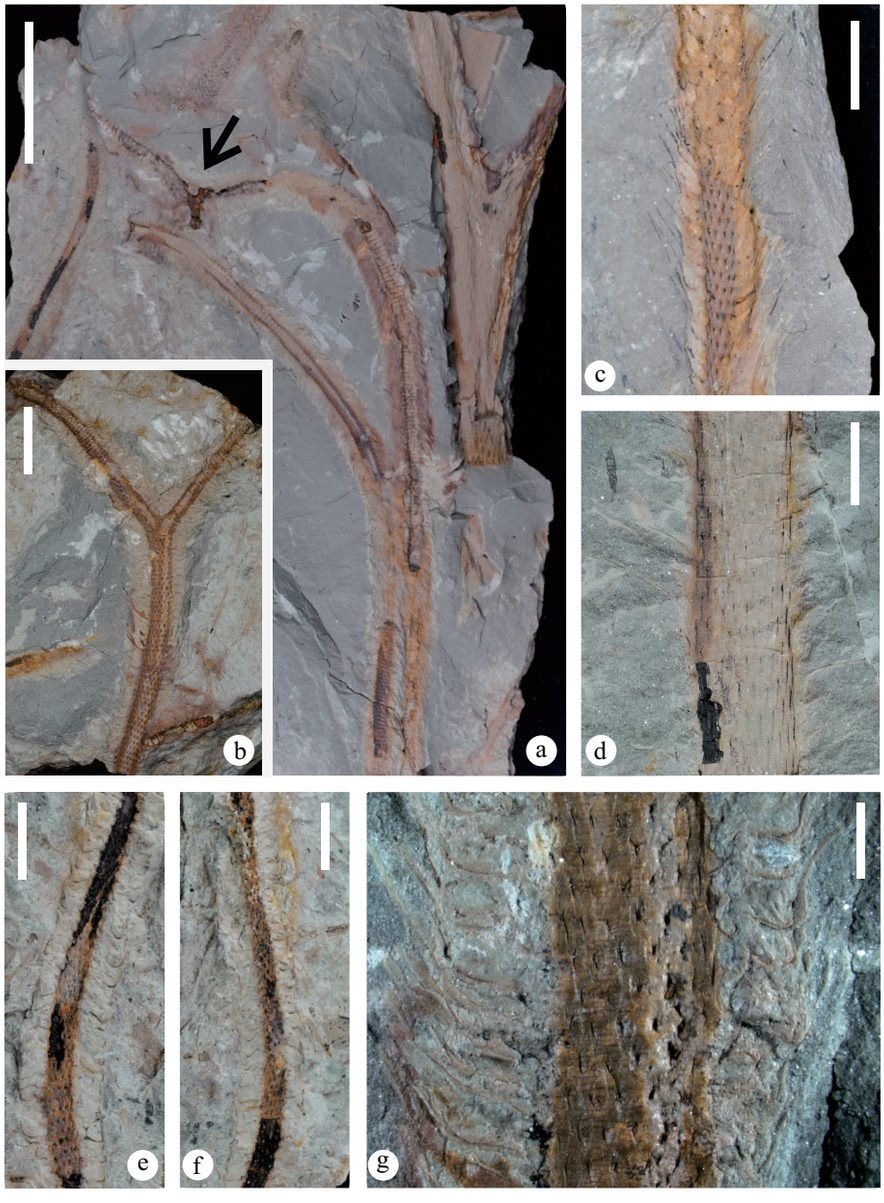
产地及层位：云南省曲靖市沾益区中村剖面中泥盆统海口组

2.2　*Lepidodendropsis zhanyiense* 的特征描述

2.2.1　茎轴、叶基及营养叶

同层保存的茎干分为细枝和粗枝（图 4-a），具二歧式分枝，分叉角度为 44°～80°。图 4-b 中细枝以较大的角度（80°）分叉，形成 2 个子枝。图 4-a 中细枝的分叉从岩层中穿层而出（箭头），其分枝角度呈钝角，似为压实变形所致；分叉后的细枝沿层面展布，其中保存最长的细枝长 58 cm，宽约 5 mm。粗枝的茎宽为 2.5～2.8 cm，保存的最大长度约为 13 cm。粗枝的叶基形态、排列方式与细枝一致，且与细枝保存在同一岩层面上，因此笔者认为它们属于同一种植物（图 4-a）。

茎轴具叶基和宿存的叶片（图 4；图 5）。细枝的叶基呈紧密假轮状排列，有明显的直列线和水平

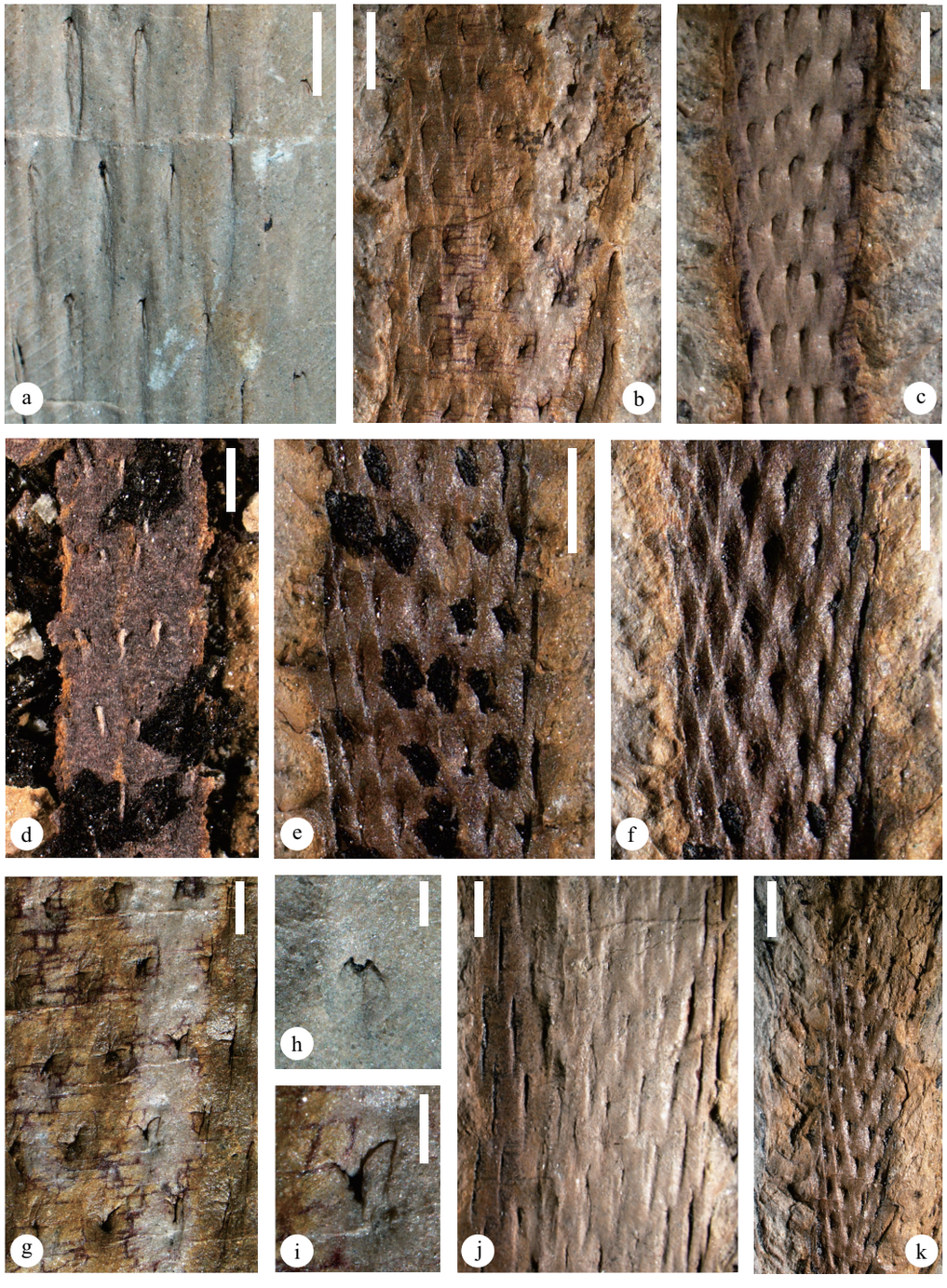


a—同层保存的粗枝和细枝，兼具等二歧式和不等二歧式分枝，箭头示等二歧式分叉的细枝，标本号 PKUX23009a，比例尺长 5 cm；b—细枝，二歧式分枝，茎轴两侧有叶片宿存，表面具叶基，标本号 PKUX23004，比例尺长 2 cm；c—茎轴表面的不同保存样式，下部可见茎表面螺旋排列的叶基，茎两侧具宿存的纤细营养叶，标本号 PKUX23003，比例尺长 2 cm；d—粗枝上保存的叶基，标本号 PKUX23005，比例尺长 2 cm；e，f—对开的细枝标本，标本号 PKUX23009a、PKUX23009b，比例尺长 5 mm；g—细枝上的叶片和叶基形态，孢子囊保存差，标本号 PKUX23004，比例尺长 3 mm

图 4 云南曲靖中村剖面海口组 *Lepidodendropsis zhanyiense* sp. nov. 的茎轴和叶片

Fig. 4 Axes and leaves of *Lepidodendropsis zhanyiense* sp. nov. from the Haikou Formation at Zhongcun section in Qujing, Yunnan Province

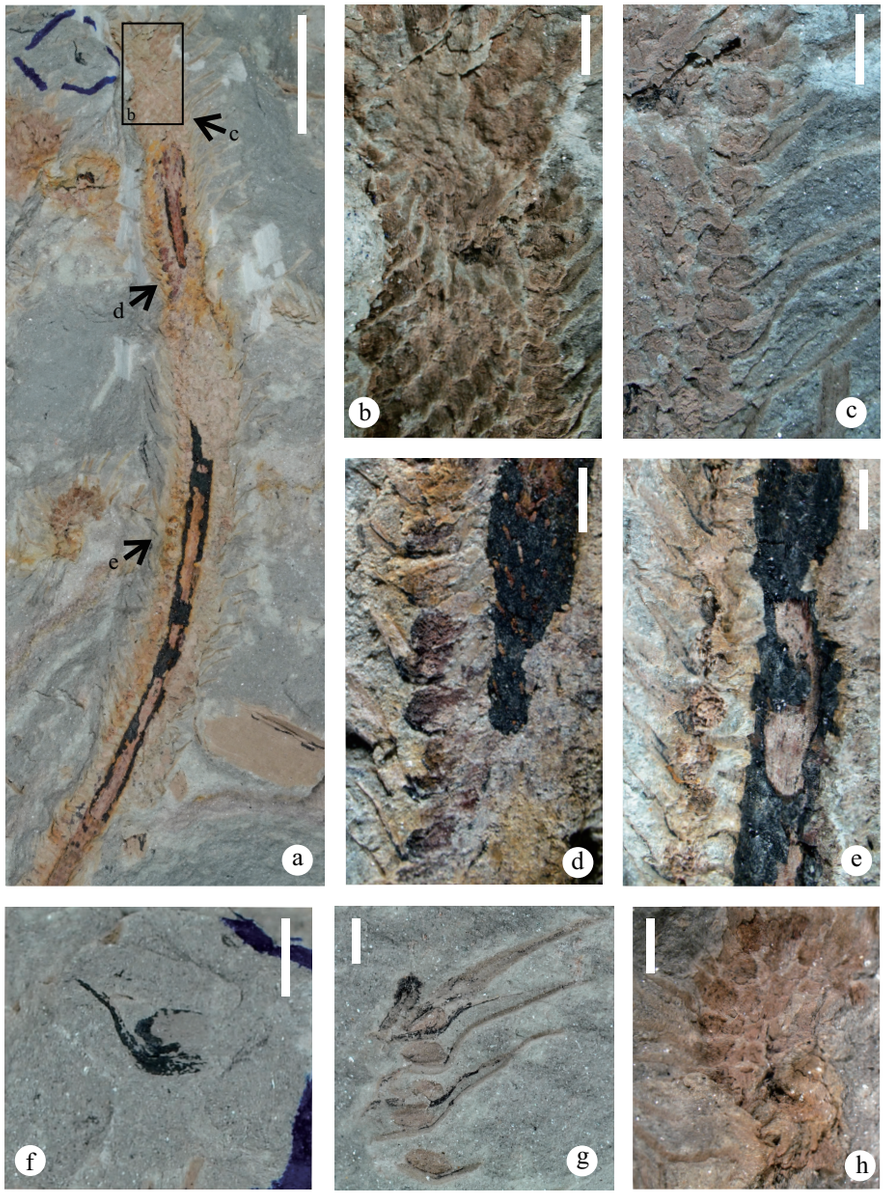
排，叶基之间无纵纹装饰。叶基大小较均匀，长 1.2~1.5 mm，宽 0.3~0.4 mm，每轮有 8~10 个叶基。大部分叶基以凹坑形式保存，但在以碳膜压型形式保存的化石中，叶基表现为上凸的长条形铸体（图 5-d），可与凹坑相对应。一些叶基具较明显的菱形轮廓（图 5-b，5-f，5-k），其他一些则无，可能反映叶基不同的保存状态。一些叶基凹坑的上部可见假叶痕，呈向两侧延伸的浅沟（图 5-h，5-i）。



a—粗枝上的叶基，标本号 PKUX23009a，比例尺长 2 mm；b—细枝表面的叶基，其侧边具菱形轮廓，标本号 PKUX23004，比例尺长 2 mm；c—细枝的叶基，标本号 PKUX23009a，比例尺长 2 mm；d—碳化保存的叶片基部，为长条形铸体，标本号 PKUX23006，比例尺长 1 mm；e—与碳化叶片铸体对应的叶基呈下凹的形态，标本号 PKUX23006，比例尺长 1 mm；f—下凹保存的叶基及菱形轮廓，标本号 PKUX23006，比例尺长 2 mm；g—细枝上的叶基，标本号为 PKUX23004，比例尺长 1 mm；h，i—粗枝（h）和细枝（i）上叶基的假叶痕对比，标本号分别为 PKUX23009a、PKUX23004，比例尺长 0.5 mm；j—粗枝上的叶基形态，标本号 PKUX23005，比例尺长 2.5 mm；k—细枝上的叶基及斜列线微斜的水平线，标本号 PKUX23003，比例尺长 2.5 mm

图 5　云南曲靖中村剖面海口组 *Lepidodendropsis zhanyiense* sp. nov. 的叶基形态

Fig. 5　Leaf base morphology of *Lepidodendropsis zhanyiense* sp. nov. from the Haikou Formation at Zhongcun section in Qujing, Yunnan Province



a—繁殖区及散落的孢子叶—孢子囊复合体（左上圆圈标记处），标本号 PKUX23001，比例尺长 2 cm；b—a 中繁殖区上部（黑色框）的放大，示保存在茎轴正面的椭圆形孢子囊聚集，比例尺长 2.5 mm；c，d，e—图 6-a 中繁殖区不同部位（箭头 c、d、e）的放大，示保存在茎轴侧面的孢子囊及弯曲的孢子叶，比例尺长 2.5 mm；f—散落的孢子叶—孢子囊复合体，孢子囊着生于叶片近轴面，比例尺长 5 mm；g—孢子叶—孢子囊复合体，孢子叶保存完好，标本号 PKUX23002，比例尺长 2.5 mm；h—繁殖区局部，比例尺长 2.5 mm

图 6 云南曲靖中村剖面海口组 *Lepidodendropsis zhanyiense* sp. nov. 的繁殖结构

Fig. 6 Fertile structures of *Lepidodendropsis zhanyiense* sp. nov. from the Haikou Formation at Zhongcun section in Qujing, Yunnan Province

粗枝的叶基排列较为松散，亦呈假轮状排列，每轮 12～16 个叶基，长 2.4～3.6 mm，宽 0.4～0.6 mm，叶基之间无明显的纹饰，呈长条形或梭形(图 5-a，5-j)。在一些叶基凹坑的中央，可见 1 条较为清晰的中线(图 5-a)。一些粗枝叶基凹坑的顶部可见假叶痕呈较为规则的 M 型样式(图 5-h)。

营养叶以 20°～45°向上从茎轴伸出，呈线形，长 6～12 mm，宽约 0.5 mm，具 1 条清晰的碳化叶脉。叶片基部向下延伸，远端变细(图 4-c，4-

d），顶端不分叉。

2.2.2　孢子叶、孢子囊及繁殖区

孢子叶与营养叶不同型。孢子叶整体呈勺状，可分为近水平的近端叶柄和向上弯折的远端叶片 2 个部分（图 6-c，6-d，6-f，6-g）。近端叶柄长 1~2 mm，远端叶片长 4~6 mm，孢子叶整体长 5~8 mm。孢子叶近端的上表面着生孢子囊，叶片基部略向下延伸，一些孢子叶上的孢子囊保存较差（图 6-e）。

孢子叶密集排列，在细枝聚集形成繁殖区（图 6-a）。一个保存较好的繁殖区长约 18 cm，轴宽 3~4 mm（不包括孢子叶），但顶部不完整，且茎轴未见变细趋势，因此完整的繁殖区应该更长。繁殖区中的孢子叶可保存在茎轴的正面（图 6-b）或侧面（图 6-c，6-d，6-e）。保存在茎轴正面的孢子叶未保存远端叶片而显露保存完好的椭圆形孢子囊，呈螺旋状密集排列（图 6-b）。一些保存在茎轴侧面的孢子叶可见其近轴面着生的椭圆形孢子囊，长 1.8~2.2 mm，宽 0.8~1 mm。另有一些较为破碎的繁殖标本（图 6-h）及散落的孢子叶—孢子囊复合体（图 6-f），它们展示出相似的孢子叶形态，孢子囊着生在叶的近轴面上，整体呈椭圆形，长 2~2.4 mm，最宽处为 0.9~1.1 mm，比未散落的孢子囊略大，孢子囊中所含孢子类型未知。

2.3　*Minarodendron cathaysiense* 的特征描述

该植物的茎干散乱保存在同一岩层面上，可见 1 或 2 次二歧式分叉，保存最长的茎干长约 1 m，宽 4~5 mm（图 7-a）。叶基为卵圆形或纺锤形，假轮状排列，长 3~4 mm，宽 0.8~1.2 mm，有明显的直列线、斜列线和水平排，斜列线的角度为 60°~70°。叶基上部具不规则的凹坑状假叶痕（图 7-g，7-h），叶基之间的距离宽 0.2~0.25 mm（图 7-e，7-f）。该种植物的叶片末端分叉，叶片基部至分叉点的长度为 2.5~4.5 mm，叶片基部最宽，约为 1 mm（图 7-b，7-c）。由于保存原因，常见二分叉保存的叶片（图 7-d）。

3　两种石松植物的对比和讨论

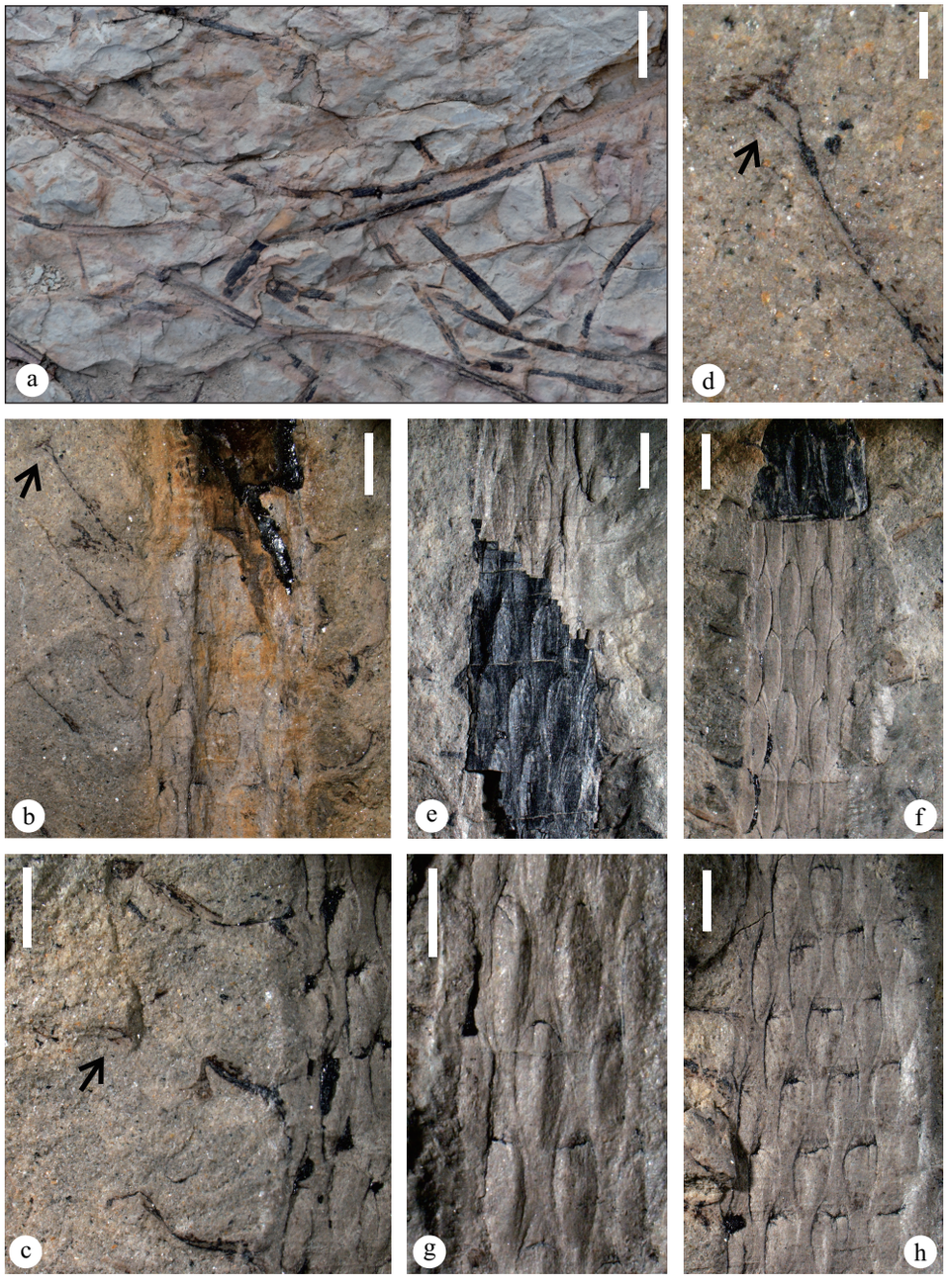
3.1　*Lepidodendropsis zhanyiense* 的对比和讨论

Lepidodendropsis zhanyiense 具有假轮状排列的叶基，缺乏典型的叶痕，叶纤细不分叉，具较长的繁殖区，孢子叶呈勺状，孢子囊椭圆形，着生于孢子叶近轴面。相较于同期的石松类植物，该植物与拟鳞木 *Lepidodendropsis* 属最为相近。该属由 Lutz 建立，模式种为 *Lepidodendropsis hirmeri*（锉拟鳞木），模式标本采自于德国 Bavaria 州 Hof 附近的 Geigen 早石炭世地层（Lutz，1933）。斯行健（1956）和《中国古生代植物》编写小组（1974）将中国江苏上泥盆统五通组上部发现的一些标本也归入 *L. hirmeri*，并认为 *Lepidodendropsis* 属的主要特征为叶座明显、狭细、假轮状排列、上下交错、无明显的叶痕、叶不分叉。本次研究的植物形态学特征与 *Lepidodendropsis* 属征相符，因此可归入该属，但其在叶基大小、形状等方面与该属已报道的其他种类存在差异，且本次研究标本具较长的繁殖区，孢子叶—孢子囊复合体的特征清晰，因此鉴定为一新种。

Lepidodendropsis 在全球很多地区均有发现，包括美国、前苏联、阿根廷、秘鲁、埃及和中国等（Lejal，1968），但绝大部分化石以具叶基的营养轴形式保存，各种之间的详细对比极为困难，需要在后续工作中予以系统厘定。笔者主要针对中国目前报道的 *Lepidodendropsis* 各个种进行对比（表 1）。

本次研究的标本与模式种 *Lepidodendropsis hirmeri* 较为相似，叶基的大小、排列方式基本一致，但形态存在一定差异。*L. hirmeri* 的茎轴较细，叶基排列非常紧密，呈狭方形至纺锤形，有时略呈六角形，两端伸尖，下端有时特别伸长，近顶端具小凹坑（斯行健，1956）；而本次研究的标本叶基为长条形至梭形，顶部具向外延伸的浅沟。

云南曲靖、沾益、武定、禄劝等地区的中泥盆统（海口组或西冲组）已报道的 *Lepidodendropsis* 属植物包括 *L. arborescens*（大拟鳞木）、*L. sinensis*（中国拟鳞木）和 *L. kazachstanica*（哈萨克斯坦拟鳞木）（Schweitzer and Cai，1987）。*L. arborescens* 也见于湖南中泥盆统跳马涧组（冯少南等，1977），最初其被报道的属种名为 *Protolepidodendron? arborescens*（Sze，1936），在后来的著作中被修改为 *Lepidodendropsis? arborescens*（Sze，1944；斯行健，1953），表明当初斯行健先生对该种在属的鉴定方面是存在疑问的。《中国古生代植物》一书则直接使用 *Lepidodendropsis arborescens*，这一名



a—近原位保存的细枝，比例尺长 4 cm；b—茎轴，示叶基及两侧的叶片，标本号 PKUX23012，比例尺长 2 mm；c—顶端分叉的叶片，标本号 PKUX23012，比例尺长 2 mm；d—顶端分叉的叶片，标本号 PKUX23013，比例尺长 0.5 mm；e，f—碳化压型保存的叶基，及印痕保存的叶基，标本号 PKUX23012，比例尺长 2.5 mm；g，h—叶基，标本号 PKUX23013，比例尺长 2 mm

图 7 云南曲靖中村剖面海口组 *Minarodendron cathaysiense* 的茎轴、叶片和叶基

Fig. 7 Stems, leaves and leaf bases of *Minarodendron cathaysiense* from the Haikou Formation at Zhongcun section in Qujing, Yunnan Province

称被后期的文献沿用（*Schweitzer and Cai*，1987；Wang *et al.*，2007）。与本次研究的标本比较，*L. arborescens* 的一些茎轴更宽，叶基形态为长卵形至椭圆形，稀疏排列，叶基正中或略靠上部具圆形或纵卵形的点痕（中国古生代植物编写小组，1974；Schweitzer and Cai，1987）。

Hsü（1947）报道了云南禄劝中泥盆统的 *Sublepidodendron*? *sinensis*（Hsü，1947），《中国古生代

表 1　云南曲靖中村剖面海口组 *Lepidodendropsis zhanyiense* sp. nov. 与华南 *Lepidodendropsis* 其他种的对比

Table 1　Comparison of *Lepidodendropsis zhanyiense* sp. nov. from the Haikou Formation at Zhongcun section in Qujing, Yunnan Province with other *Lepidodendropsis* species in South China

种	茎轴	叶基(叶座)					时代	资料来源
	茎宽/cm	形状	长/mm	宽/mm	排列方式	表面特征		
Lepidodendropsis arborescens	>4	长卵形至椭圆形	1.5	0.7	稀疏假轮状	正中或上部具圆形或卵形点痕	D_2	《中国古生代植物》编写小组,1974;Schweitzer and Cai,1987
L. guanzhuanggensis	1.1~1.4	菱形至斜方形	3~4	2	假轮状	正中具卵圆形点痕	D_2、D_3	冯少南等,1977
L. niuewansis	—	纺锤形至椭圆形	5.5~8	4	螺旋式假轮状	不清楚	D_2	冯少南等,1977
L. shaoyangensis	>1.1	长卵形	2	0.2	假轮状	不清楚	C_1	冯少南等,1977
L. sinensis	1	卵形	2	1.0	假轮状	中部具凹坑	D_2	Schweitzer and Cai,1987
L. theodori	1~1.5	纵卵形至纺锤形	2~5	1~1.5	假轮状	顶角之下具凹坑或点痕	D_2、D_3	王洪峰,2003
L. tiaomaensis	5	纺锤形	6	2	假轮状	上端具点痕	D_3	冯少南等,1977
L. yangtzensis	4	倒卵形	2	0.7	螺旋状	上部具卵形点痕	D_3	冯少南等,1977
L. kazachstanica	>3.3	宽菱形	4.5	2.5	上升螺旋状	不清楚	D_2	Schweitzer and Cai,1987
L. hirmeri	0.3~0.6	狭方形至纺锤形	2~3	0.6~1	假轮状	近顶端具小凹坑	D_3、C_1	斯行健,1956
L. zhanyiense sp. nov.	0.5~2.8	长条形至梭形	1.2~3.6	0.3~0.6	假轮状	顶部具向外延伸的浅沟	D_2	本文

注释：D_2，中泥盆世；D_3，晚泥盆世；C_1，早石炭世。

植物》一书将其归入 *Lepidodendropsis*，即 *L. sinensis*（中国拟鳞木）。该种的叶基呈假轮状排列，两侧隆起，中部形成一凹坑（中国古生代植物编写小组，1974；Schweitzer and Cai，1987；孙克勤等，2010），而本次研究的标本叶基中部不具有凹坑。

Schweitzer 和 Cai（1987）报道了云南沾益中泥盆统的 *Lepidodendropsis kazachstanica*。与本次研究的标本相比，*L. kazachstanica* 的叶基以约 15°的角度向上螺旋排列，叶座呈宽菱形，两侧略凸起，叶座上部有比较明显的叶痕存在。

除上述化石之外，华南中—上泥盆统中报道的 *Lepidodendropsis* 还包括 *L. guanzhuangensis*（官庄拟鳞木）、*L. niuewansis*（牛轭湾拟鳞木）、*L. theodori*（特氏拟鳞木）、*L. tiaomaensis*（跳马拟鳞木）以及 *L. yangtzensis*（扬子拟鳞木）等(表 1)，但很多种的记录较为简略，鉴定标本较少，可能存在同物异名问题，需要专文阐述，笔者暂作为对比使用。*L. guanzhuangensis* 的叶基彼此相连，呈菱形或斜方形，正中有 1 个卵圆形的维管束痕（冯少南等，1977）。*L. niuewansis* 叶基较大，顶端钝而微尖，下端尖，假轮状排列（冯少南等，1977）。*L. theodori* 的叶基表面略凸起，中央有 1 条不明显的纵沟，排列紧密，间距带极窄（王洪峰，2003）。*L. tiaomaensis* 和 *L. yangtzensis* 分别采自湖南长沙、株洲中泥盆统跳马涧组以及湖北汉阳上泥盆统五通组（冯少南等，1977）。与本次研究的标本相比，*L. tiaomaensis* 的叶基较大，彼此分离，上下交错呈菱形，上端有圆形小突起即点痕，而 *L. yangtzensis* 的叶基螺旋状排列，紧靠而分离，倒卵形，叶座上部有 1 个卵形的维管束痕。

在华南地区以外，*Lepidodendropsis* 主要发现于下石炭统，如在美国早石炭世地层中的 *L. scobiniformis*、*L. vandergrachii*、*L. sigillarioides* 等。这 3 种 *Lepidodendropsis* 属植物的叶基排列方式、点痕形态与本次研究的标本不同：*L. scobiniformis* 的叶基为拉长的菱形，近螺旋排列，点痕位于叶基的上部，呈四边形到圆形，维管束痕位于叶基中部，但细节不明显（Read，1955）；*L. vandergrachii* 的叶基较小，近菱形，具近乎完美的水平和垂直排列，点痕位于叶基的上部，为椭圆形，维管束痕位于叶基中部，在其下方还有 1 个模糊的痕迹，叶基边缘有广泛凸起（Jongmans *et al.*，1937）；*L. sigillarioides* 仅有模

糊的描述，叶基呈明显的水平和垂直排列，具有点痕和中央垂直的纵脊(沟)(Jongmans *et al.*, 1937)。产自埃及早石炭世地层中的 *L. fenesiraia* 的叶基为纺锤形，顶端圆形，下部锥形，未见点痕，假轮状排列，叶基之间有纵向的间带（Jongmas and Koopmans, 1940)。产自英格兰早石炭世地层的 *L. jonesi* 和 *L. recurvifolia* 的叶基形态与本次研究的标本存在明显区别，其中 *L. jonesi* 的叶基为六边形，假垂直排列，有简单的叶子，点痕和维管束痕不清楚，而 *L. recurvifolia* 的叶基也为六边形，点痕为圆形到椭圆形，位于叶基上部，叶基中部存在维管束痕(Lacey, 1962)。

3.2 *Minarodendron cathaysiense* 的对比和讨论

本次描述的 *Minarodendron cathaysiense* 特征与以往在云南曲靖中泥盆统中发现并报道的该种标本极为相似(表 2; Schweitzer and Cai, 1987; Li, 1990; Liu *et al.*, 2013)。尽管在本次研究的材料中未发现繁殖结构，叶片的三分叉特征也未能得以揭示，但通过茎轴和叶基形态及排列方式的对比，笔者认为其宜归入 *M. cathaysiense*。

3.3 *Lepidodendropsis* 和 *Minarodendron* 的叶基形态探讨

在早期的文献中，*Lepidodendropsis* 和 *Minarodendron* 等中泥盆世石松类植物的叶基通常被描述为叶座（leaf cushion)(如，中国古生代植物编写小组，1974)。然而，叶座是石炭纪—二叠纪鳞木类植物的典型特征（王祺等，2013)，因此隐含了 *Lepidodendropsis*、*Minarodendron* 等早期类群的叶基和鳞木类的叶座结构是同源的这一假设。依据前人研究成果及大量晚泥盆世石松类标本的观察，一些学者建议将“叶座”这一术语用于描述在被埋藏之前叶片已经脱落的茎轴标本（具有离层)，而“叶基（leaf base)”这一术语可用于描述那些叶片宿存在茎轴上的标本。基于这样的定义，晚泥盆世的一些石松类，如 *Minostrobus* 和 *Changxingia*，既可以观察到叶座，也常可以在细枝上观察到叶基。本次研究的 *Lepidodendropsis* 和 *Minarodendron* 标本均显示出宿存叶的存在，因此可称为叶基（Meng *et al.*, 2016)。与典型的鳞木类叶座相比，*Lepidodendropsis*、*Minarodendron* 以及晚泥盆世的 *Sublepidodendron*、*Minostrobus*、*Changxingia* 等石松类的叶座或叶基更为简单，缺乏叶痕、通气道痕等特征(Schweitzer and Cai, 1987; Wang *et al.*, 2003, 2012, 2014; Liu *et al.*, 2013)，因此代表了一种原始状态。

叶舌在中泥盆世的一些石松类已出现。在原始鳞木类植物 *Leclercqia complexa*（复杂莱氏蕨）中，叶舌位于叶片分叉之前的近轴面（Grierson and Bonamo, 1979)，*Yuguangia*（玉光蕨）的叶舌位于叶柄的远端位置（Hao *et al.*, 2007)。在石炭纪—二叠纪的鳞木类中，叶舌通常位于叶痕的上方(DiMichele, 1981; Thomas, 1978; 孟美岑, 2013)。在这些植物中叶舌具多样化的位置，可能暗示它们的叶舌是独立起源的。

Lepidodendropsis 和 *Minarodendron* 的叶基中部常具横向裂缝或纵向线状、椭圆状结构，前人有时将其统称为假叶痕（false leaf scar，如 Wang *et al.* 2003)。本文标本叶基中上部亦具有假叶痕，在一些粗枝上呈 M 型（如图 5-h)，与石炭纪早期的

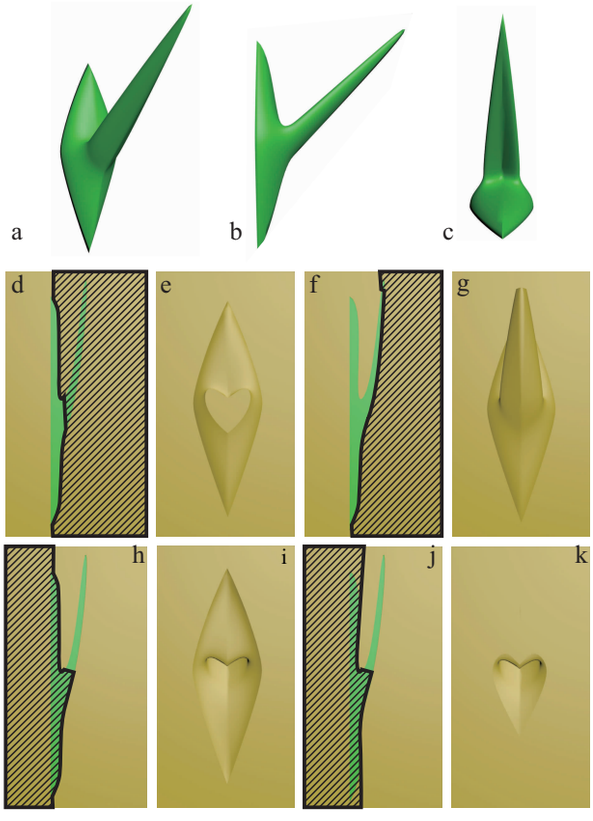
表 2 云南曲靖中村剖面海口组 *Minarodendron cathaysiense* 与以往材料的对比

Table 2 Comparison of *Minarodendron cathaysiense* from the Haikou Formation at Zhongcun section in Qujing, Yunnan Province with previous fossil materials

叶片特征	龙华山剖面(Li,1990)	西冲剖面(Liu *et al.*, 2013)	中村剖面(本文)
主轴最大宽度/mm	4	60	4~5
分枝方式	二分叉，1~2 次	二分叉，多达 7 次	二分叉，1~2 次
叶基排列方式	螺旋状,60°~70°斜列线	螺旋状,60°~70°斜列线	螺旋状,60°~70°斜列线
叶尖形态	具 3 个尖端	具 3 个尖端	保存不完整
叶片长度(不包括分叉前端)/mm	3	3	2.5~4.5
叶缘	具刺	光滑	光滑
叶尖延伸方向	2 个侧尖向上,中央尖向下弯曲	2 个侧尖向上,中央尖向下弯曲	至少 1 个侧尖向上,1 个中央尖向下弯曲
叶尖长度/mm	可达 1.5	可达 1	可达 1.2

Tomiodendron 茎干压型化石十分相似。前人曾将晚泥盆世—石炭纪其他石松类（如 *Changxingia*、*Minostrobus*、*Tomiodendron*）叶痕或假叶痕上边缘的 M 形结构描述为叶舌穴（Meyen，1972；Wang *et al.*，2012，2014），然而对于压型保存的茎轴而言，判定叶舌的存在与否非常困难（王祺等，2013）。

笔者尝试对石松类叶片和叶基进行三维重建，并进行埋藏学模拟（图 8）。结果表明，在剥离围岩的过程中随着破裂面的不同，叶基或叶座的形态也具有明显区别，但叶基上边缘的 M 形结构仅能代表小型叶叶片基部上表面受中脉影响形成凹陷，而与叶舌的结构无关。在一些真正具有叶舌的石松类中，叶舌穴通常表现为小的沉积物铸体，且常与叶痕之间隔开一定的距离（王祺等，2013），因此前人认为的“叶舌穴”（Meyen，1972）可能并不能真实反映叶舌的位置和结构。



a-c—石松类叶片及其叶基复原图远轴面观（a）、侧面观（b）和近轴面观（c），叶基整体呈菱形，中部着生叶片，叶片沿中脉呈 V 形折叠。d-k—假想将 a-c 中所示的叶基和叶片置入围岩中，沿着不同的破裂面（d，f，h，j）对开，可观察到的叶基形态（e，g，i，k）；斜线阴影区域代表被移除的围岩，d、e 为破裂面沿叶基表面和叶片基部分布，压型一侧见菱形叶基和叶片断口，断口上端具 M 形轮廓；f、g 为破裂面沿叶基下部表面和叶片远轴面分布，压型一侧见叶基下半部分和条形的叶片远轴面；h、i 为破裂面沿叶基表面和叶片基部分布，印痕一侧见菱形叶基和具有 M 形轮廓的裂隙；j、k 为破裂面沿叶片基部但脱离大部分叶基表面分布，印痕一侧见叶基下半部分和具有 M 形轮廓的裂隙

图 8　石松类叶片、叶基的复原以及压型化石中叶基结构的埋藏学解释

Fig. 8　Reconstruction of lycopsid leaves, leaf bases, and taphonomic explanation of leaf bases in compression fossils

4　中泥盆世石松类的演化意义

中泥盆世的石松类显示出极为复杂的面貌，其中原始鳞木目成员（如 *Leclercqia*、*Colpodexylon* 及本文报道的 *Minarodendron* 等）最为繁盛，另有 *Yuguangia*、*Longostachys*（长穗蕨）、*Hoxtolgaya*（和什托洛盖蕨）及 *Lepidodendropsis* 等属（Schweitzer and Cai，1987；Cai and Chen，1996；Hao *et al.*，2007；Xu *et al.*，2012）。华南中泥盆世晚期的石松类已演化出了异孢、具叶舌的类型（*Yuguangia*），有的甚至还有完整的根系统保存（*Longostachys*）。*Hoxtolgaya* 和 *Minarodendron* 可能是乔木、同孢的类型（Xu *et al.*，2012；Liu *et al.*，2013），而石炭纪—二叠纪占优势的广义水韭目石松类均是异孢的。这些石松类复杂的性状组合对探讨它们的分类和演化提出了挑战。

原始鳞木目被认为是晚泥盆世至石炭纪异孢、具叶舌石松类的祖先类群（Stewart and Rothwell，1993；Gensel and Berry，2001）。前人曾将原始鳞木目分为 3 个科（Gensel and Berry，2001），即原始鳞木科（Protolepidodendraceae）、哈氏蕨科（Haskinsiaceae）和古封印木科（Archaeosigillariaceae）。*Minarodendron* 属于原始鳞木目原始鳞木科（Li，1990；Liu *et al.*，2013）。早泥盆世的正理蕨（*Zhenglia*）也被归入原始鳞木目，但科未定（Hao *et al.*，2006）。*Lepidodendropsis* 也曾被归入原始鳞木目（中国古生代植物编写小组，1974），但它与其他成员存在很大差异。

目前对于 *Lepidodendropsis*、*Yuguangia*、*Hoxtolgaya* 的分类位置尚还存疑。其中，*Yuguangia* 是异孢的，可能与广义水韭目石松类的关系更近；*Hoxtolgaya* 为同孢；目前无法确定 *Lepidodendropsis* 是同孢或异孢。在叶基形态特征方面，*Lepidodendropsis*

和 *Hoxtolgaya* 均不具叶痕及叶舌穴，叶基呈假轮状或螺旋状排列，与 *Minarodendron* 较为相似，且相较于早泥盆世的 *Zhenglia*（Hao *et al.*，2006）而言，也并未显示出更多新的结构。因此，自早泥盆世至中泥盆世，石松类似乎沿多个不同的路径演化：其一，是同孢但叶片具分叉或突起的原始鳞木目原始鳞木科，这是一个颇为独特的分支，与后期的鳞木类可能无直接的祖裔关系；其二，*Yuguangia* 和 *Longostachys* 等异孢石松类，它们在繁殖生物学特征方面与后期的鳞木类更为相似；其三，以 *Hoxtolgaya* 为代表的同孢类型，叶片并不分叉。*Lepidodendropsis* 属于后两者中的一支。本次研究的 *Lepidodendropsis zhanyiense* 具较长的繁殖区，这一点与 *Hoxtolgaya* 及原始鳞木目成员一致，而不同于晚泥盆世具典型孢子叶球的石松类。这几条演化路径都共享了相似的、原始的叶基形态，且一些植物演化出了较大的体型（即树型习性），体现出它们在营养结构方面具有相似的进化程度。

5 华南中泥盆世晚期石松类植物的古地理分布

笔者综合分析了目前已知的华南中泥盆世 *Lepidodendropsis* 及其他石松类植物的分布数据（图 9；表 3）。结果表明，在中泥盆世，*Lepidodendropsis* 在华南的分布和物种多样性已经具备了一定的规模，已发现 7 种，包括：湖南跳马涧组中的 *Lepidodendropsis arborescens*、*L. guanzhuanggensis* 和 *L. niuewansis*，四川金宝石组中的 *L. theodori* 以及云南海口组中的 *L. sinensis*、*L. arborescens*、*L. kazachstanica* 和 *L. zhanyiense*。相较于在欧美大多数地区晚泥盆世—早石炭世地层中发现的 *Lepidodendropsis* 而言，该属在华南地区出现得更早且已经形成了一定的规模，表明华南地区可能是该属的起源中心。

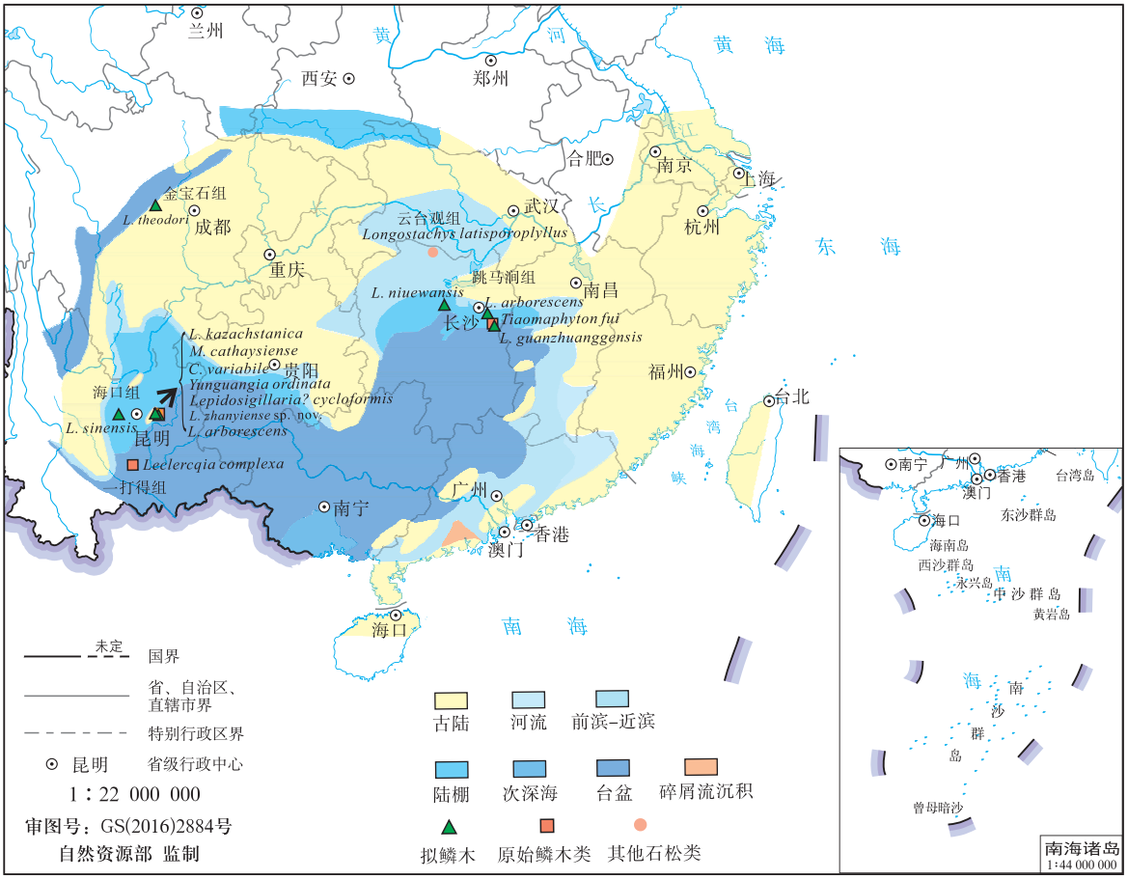


图 9 华南中泥盆世石松类植物的古地理分布（古地理底图修改自曾允孚等，1993）

Fig. 9 Palaeogeographic distribution of the Middle Devonian lycopsids in South China (palaeogeographic map modified from Zeng *et al.*, 1993)

表 3　华南中泥盆世 *Lepidodendropsis* 及其他石松类植物分布

Table 3　Distribution of *Lepidodendropsis* and other lycopsid plants from the Middle Divonian in South China

植物属种	产出层位	分布地点	资料来源
Lepidodendropsis arborescens	跳马涧组、海口组	湖南长沙、云南曲靖、武定	中国科学院南京地质古生物研究所、植物研究所《中国古生代植物》编写小组，1974；Schweitzer and Cai，1987
L. guanzhuanggensis	跳马涧组	湖南株洲	冯少南等，1977
L. niuewansis	跳马涧组	湖南益阳	冯少南等，1977
L. theodori	金宝石组	四川龙门山	王洪峰，2003
L. sinensis	海口组	云南禄劝	Schweitzer and Cai，1987
L. kazachstanica	海口组	云南沾益	Schweitzer and Cai，1987
L. zhanyiense	海口组	云南沾益	本文
Colpodexylon variabile	海口组	云南沾益	马嘉欣和徐洪河，2017
Minarodendron cathaysiense	海口组	云南沾益	Li，1990；Liu *et al.*，2013
Yuguangia ordinata	海口组	云南沾益	Hao *et al.*，2007
Leclercqia complexa	一打得组	云南盘溪	Xu *et al.*，2020
Tiaomaphyton fui	跳马涧组	湖南长沙	Xu *et al.*，2018
Longostachys latisporoplyllus	云台观组	湖南澧县	Cai and Chen，1996
Lepidosigillaria? *cycloformis*	海口组	云南沾益	Schweitzer and Cai，1987

结合其他石松类数据来看，中泥盆世华南地区的石松类非常丰富，包括 *Colpodexylon variabile*、*Leclercqia complexa*、*Lepidosigillaria*? *cycloformis*、*Tiaomaphyton fui* 等（Schweitzer and Cai，1987；马嘉欣和徐洪河，2017；Xu *et al.*，2018，2020）。它们主要分布在云南的海口组和湖南省的跳马涧组，少量分布在云台观组、一打得组、金宝石组。海口组中石松类最为丰富，包括 3 种 *Lepidodendropsis*、2 种原始鳞木类（*Colpodexylon variabile*、*Minarodendron cathaysiense*）以及 2 种其他石松类（*Lepidosigillaria*? *cycloformis*、*Yuguangia ordinata*）。因此，华南中泥盆世晚期植物群整体以繁盛且多样化的石松类为特征。

中泥盆世晚期，华南地区的海侵范围扩大，云南、湖南、湖北等地区被海域覆盖，海侵向北到达鄂西（曾允孚等，1993）。云南曲靖地区的海口组富含石松类植物，主要由砂岩、泥岩等碎屑岩组成，偶夹海相碳酸盐岩，一般认为属于海陆过渡环境（沈权，1991）。但海口组的沉积环境在不同剖面可能不同，详细的沉积学研究仍有待开展。本次研究的化石产地中村剖面显示出辫状河沉积特点，可能位于牛首山岛（或称牛首山古陆）的陆地部分（云南省地质矿产局，1990；曾允孚等，1993）。云台观组主要由滨岸相的灰白色巨厚层、厚层石英砂岩组成，总厚度 60～130 m，具小型树状石松类 *Longostachys latisporoplyllus*（Cai and Chen，1996）。跳马涧组产出多种 *Lepidodendropsis* 以及原始鳞木类 *Tiaomaphyton fui*，该组被划分为上、下 2 个岩性段，下段以辫状河沉积为主，主要由石英砂岩和石英砾岩组成，岩层呈透镜状，发育高角度斜层理；上段主要为滨海相的潮坪沉积，由粉砂岩、砂质页岩和泥岩组成，同时发育“人”字形交错层理、透镜状层理及波状层理等（王刚田，1984）。金宝石组发育河流、碎屑滨岸、混积陆棚和碳酸盐岩缓坡 4 种沉积相（李凤杰等，2023），*L. theodori* 可能产出于河流或滨岸相中。

综上，*Lepidodendropsis* 分布于云南、湖南、四川等地，主要发现于河流相或滨岸相。华南地区的石松类具有独特的属种组合（如 *Lepidodendropsis* 的最早出现），区域性特征明显，可能反映中泥盆世华南较为隔离的古地理位置及特定的生态环境。在中泥盆世，华南处于温暖湿润的热带地区（Boucot *et al.*，2013），植物主要生长在河流、三角洲、滨海湿地等低洼潮湿环境中，石松类植物可能是形成该时期薄煤层的植物种类之一（韩德馨等，1993）。

6　结论

1）本次研究详细描述了云南曲靖中泥盆统海口组的 2 种石松类植物新材料，根据其叶基形态和

排列方式、繁殖结构、叶片是否分叉等特征，将其归入 *Lepidodendropsis zhanyiense* sp. nov. 和 *Minarodendron cathaysiense*。*L. zhanyiense* 的特征包括具假轮状排列的简单叶基、细长不分叉的叶片、较长的繁殖区以及勺形的孢子叶等。

2）华南中泥盆世晚期植物群以繁盛且多样化的石松类为特征。石松类植物虽种类复杂，但叶基形态具有一定的一致性和保守性，*Lepidodendropsis* 和 *Minarodendron* 的叶基形态可以追溯至早泥盆世的 *Zhenglia*。

3）中泥盆世华南地区位于温暖湿润的热带地区，该区的石松类植物具明显的区域性特征，可能是华南与其他板块的隔离效应所致。

致谢 感谢云南大学申佳佳同学在野外工作上的帮助！感谢科学出版社孟美岑博士对于叶基形态三维模拟提出的宝贵意见！感谢审稿专家提出的建设性意见！

参考文献(References)

蔡重阳. 2000. 非海相泥盆系：地层研究二十年(1979-1999). 合肥：中国科学技术大学出版社，95-127. [Cai C Y. 2000. Nonmarine Devonian: Ratigraphical Studies in China(1979-1999). Hefei: University of Science Technology of China Press, 95-127]

蔡重阳，王怿. 1995. 泥盆纪植物群. 见：李星学，周志炎，孙革，欧阳舒，邓龙华编. 中国地质时期植物群. 广州：广东科学技术出版社，22-51. [Cai C Y, Wang Y. 1995. Fossil floras of Devonian. In: Li X X, Zhou Z Y, Sun G, Shu Q Y, Deng L H(eds). Fossil Floras of China Through the Geological Ages. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press, 22-51]

蔡重阳，方宗杰，李星学，王怿，耿良玉，高联达，王念忠，李代芸，刘仲衡. 1994. 滇东早、中泥盆世海陆过渡相生物地层学研究. 中国科学，24(6)：634-639. [Cai C Y, Fang Z J, Li X X, Wang Y, Geng L Y, Gao L D, Wang N Z, Li D Y, Liu Z H. 1994. Biostratigraphy research on transitional facies of the Early and Middle Devonian in East Yunnan. Science in China, 24(6): 634-639]

冯少南，陈公信，席远宏，张采凡. 1977. 中南地区古生物图册(二)，晚古生代部分. 北京：地质出版社，622-674. [Feng S N, Chen G X, Xi Y H, Zhang C F. 1977. Palaeontological Handbook of the South Central China(2): Late Paleozoic. Beijing: Geological Publishing House, 622-674]

韩德馨，王延斌，权彪，程顶胜. 1993. 中国泥盆纪聚煤作用的演化. 煤田地质与勘探，21(5)：1-6. [Han D X, Wang Y B, Quan B, Cheng D S. 1993. The evolution of Devonian coal accumulation in China. Coal Geology and Exploration, 21(5): 1-6]

侯鸿飞，王士涛. 1988. 中国的泥盆系. 北京：地质出版社. [Hou H F, Wang S T. 1988. The Devonian System of China. Beijing: Geological Publishing House]

李凤杰，王佳，马小康，赖雪莲，张鹏飞，任栩莹，陈政安. 2023. 四川龙门山地区中泥盆统金宝石组混合沉积特征. 古地理学报，25(2)：294-307. [Li F J, Wang J, Ma X K, Lai X L, Zhang P F, Ren X Y, Chen Z A. 2023. Mixed sedimentation of the Middle Devonian Jinbaoshi Formation in Longmen Mountain area, Sichuan Province. Journal of Palaeogeography(Chinese Edition), 25(2): 294-307]

刘乐，王德明，孟美岑，薛进庄，唐跃刚. 2018. 泥盆纪石松类研究新进展. 古生物学报，57(3)：344-355. [Liu L, Wang D M, Meng M C, Xue J Z, Tang Y G. 2018. New advances in studies of Devonian lycopsids. Acta Palaeontologica Sinica, 57(3): 344-355]

卢礼昌，欧阳舒. 1978. 云南沾益龙华山泥盆纪大孢子. 古生物学报，17(1)：70-80. [Lu L C, Ouyang S. 1978. Devonian megaspores from the Zhanyi district, E. Yunnan. Acta Palaeontologica Sinica, 17(1): 70-80]

马嘉欣，徐洪河. 2017. 云南曲靖中泥盆统西冲组 *Colpodexylon variabile*(石松纲)新材料. 古生物学报，56(3)：347-356. [Ma J X, Xu H H. 2017. New material of *Colpodexylon variabile* Schweitzer and Cai(Lycopsida) from the Middle Devonian of Xichong Formation, Qujing, Yunnan. Acta Palaeontologica Sinica, 56(3): 347-356]

孟美岑. 2013. 华南晚泥盆世石松植物亚鳞木和小孢穗的研究. 北京大学博士学位论文：1-115. [Meng M C. 2013. Research on the lycopsids *Sublepidodendron* and *Minostrobus* from the Upper Devonian of South China. Doctoral dissertation of Peking University: 1-115]

彭辉平，刘锋，朱怀诚. 2016. 滇东曲靖、沾益地区下、中泥盆统岩石地层单位沿革概况及修订建议. 地层学杂志，40(3)：318-334. [Peng H P, Liu F, Zhu H C. 2016. Revision of the Lower and Middle Devonian lithostratigraphy in Qujing and Zhanyi, eastern Yunnan Province, China. Journal of Stratigraphy, 40(3): 318-334]

斯行健. 1953. 中国古生代植物图集. 北京：中国科学院出版社. [Sze H C. 1953. Atlas of the Palaeozoic Plants from China. Beijing: Chinese Academy of Sciences Press]

斯行健. 1956. 江苏乌桐系 *Lepidodendropsis hirmeri* Lutz 的发现与讨论. 古生物学报，4(1)：45-52. [Sze H C. 1956. On some specimens of *Lepidodendropsis hirmeri* Lutz from the Wutong Series of the Province Kiangsu. Acta Palaeontologica Sinica, 4(1): 45-52]

沈权. 1991. 曲靖附近的中、上泥盆统. 地层学杂志，15(4)：270-277. [Shen Q. 1991. Middle and Upper Devonian near Qujing. Journal of Stratigraphy, 15(4): 270-277]

孙克勤，崔金钟，王士俊. 2010. 中国化石蕨类植物. 北京：高等教育出版社. [Sun K Q, Cui J Z, Wang S J. 2010. Fossil Pteridophytes in China. Beijing: Higher Education Press]

田家杰，朱怀诚. 2005. 云南沾益泥盆系龙华山组、西冲组孢子生物地层研究. 地层学杂志，29(4)：311-316. [Tian J J, Zhu H C. 2005. Devonian miospore biostratigraphy of the Longhuashan and Xichong formations in Zhanyi of Yunnan. Journal of Stratigraphy,

29(4)：311-316]

王刚田. 1984. 长沙县跳马涧镇跳马涧组沉积相研究. 湖南地质，3(2)：45-56. [Wang G T. 1984. The investigation of sedimentary facies of Tiaomajian Formation in Tiaomajian town of Changsha County. Hunan Geology，3(2)：45-56]

王洪峰. 2003. 龙门山区中泥盆世金宝石植物群. 成都理工大学学报(自然科学版)，30(5)：474-484. [Wang H F. 2003. The Middle Devonian Jinbaoshi flora from Longmen mountains，northwest of Sichuan. Journal of Chengdu University of Technology (Science and Technology Edition)，30(5)：474-484]

王祺，徐洪河，申思. 2013. 关于乔木状石松植物茎压印化石主要分类性状的评述. 植物学研究，2(3)：67-72. [Wang Q，Xu H H，Shen S. 2013. Notes on the key taxonomic characters of arborescent lycopsid stem adpressions. Botanical Research，2(3)：67-72]

徐洪河，蒋青，张小乐，王怿，傅强，冯净. 2015. 新疆西准噶尔中泥盆世呼吉尔斯特植物群的特征、时代、古环境以及古植物地理学意义. 古生物学报，54(2)：230-239. [Xu H H，Jiang Q，Zhang X L，Wang Y，Fu Q，Feng J. 2015. On the mid Devonian Hujiersite flora from west Junggar，Xinjiang，China：its characteristics，age，palaeoenvironment and palaeophytogeographical significances. Acta Palaeontologica Sinica，54(2)：230-239]

薛进庄，郝守刚. 2014. 志留纪—早泥盆世维管植物的系统发育、幕式演化和地理分布：植物大化石证据. 古地理学报，16(6)：861-877. [Xue J Z，Hao S G. 2014. Phylogeny，episodic evolution and geographic distribution of the Silurian-Early Devonian vascular plants：evidences from plant megafossils. Journal of Palaeogeography (Chinese Edition)，16(6)：861-877]

云南省地质矿产局. 1990. 云南省区域地质志. 北京：地质出版社. [Bureau of Geology and Mineral Resources of Yunnan Province. Regional Geology of Yunnan Province. Beijing：Geological Publishing House]

曾允孚，张锦泉，刘文均，等. 1993. 中国南方泥盆纪岩相古地理与成矿作用. 北京：地质出版社. [Zeng Y S，Zhang J Q，Liu W J，*et al*. 1993. Devonian Lithofacies Paleogeography and Mineralization in South China. Beijing：Geological Publishing House]

中国科学院南京地质古生物研究所、植物研究所《中国古生代植物》编写小组. 1974. 中国植物化石，第一册，中国古生代植物. 北京：科学出版社. [Palaeozoic plants from China Writing Group of Nanjing Institute of Geology and Palaeontology，Institute of Botany，Academia Sinica(Gu et Zhi). 1974. Palaeozoic Plants from China. Beijing：Science Press]

Boucot A J，Xu C，Scotese C R，Morley R J. 2013. Phanerozoic paleoclimate：an atlas of lithologic indicators of climate. Society for Sedimentary Geology，11：1-30.

Cai C，Chen L. 1996. On a Chinese Givetian lycopod，*Longostachys latisporophyllus* Zhu，Hu and Feng，emend：its morphology，anatomy and reconstruction. Palaeontographica Abteilung B：1-43.

Capel E，Cleal C J，Xue J Z，Monnet C，Servais T，Cascales-Miñana B. 2022. The Silurian-Devonian terrestrial revolution：Diversity patterns and sampling bias of the vascular plant macrofossil record. Earth-Science Reviews，231：104085.

Capel E，Cleal C J，Servais T，Cascales-Miñana B. 2023. New insights into Silurian-Devonian palaeophytogeography. Palaeogeography，Palaeoclimatology，Palaeoecology，613：111393.

DiMichele W A. 1981. Arborescent lycopods of Pennsylvania age coals：*Lepidodendron*，with description of a new species. Palaeontographica Abteilung B Paläophytologie，175(4-6)：85-125.

DiMichele W A，Bateman R M. 1996. Plant paleoecology and evolutionary inference：two examples from the Paleozoic. Review of Palaeobotany and Palynology，90(3-4)：223-247.

Gensel P G，Berry C M. 2001. Early lycophyte evolution. American Fern Journal，91(3)：74-98.

Grierson J D，Bonamo P M. 1979. *Leclercqia complexa*：earliest ligulate lycopod(Middle Devonian). American Journal of Botany，66(4)：474-476.

Jongmas W J，Koopmans R G. 1940. Contribution to the flora of the Carboniferous of Egypt. Geologisch Bureaus in Heerlen Mededeelingen behorende bij het Jaarverslag over 1838-1939：223-229.

Hao S G，Wang D M，Wang Q，Xue J Z. 2006. A new Lycopsid，*Zhenglia radiata* gen. et sp. nov.，from the Lower Devonian Posongchong Formation of southeastern Yunnan，China，and its evolutionary significance. Acta Geologica Sinica(English Edition)，80(1)：11-19.

Hao S G，Xue J Z，Wang Q，Liu Z F. 2007. *Yuguangia ordinata* gen. et sp. nov.，a new Lycopsid from the Middle Devonian(Late Givetian) of Yunnan，China，and its phylogenetic implications. International Journal of Plant Sciences，168(8)：1161-1175.

Hsü J. 1947. Plant fragments from Devonian beds in central Yunnan，China. Journal of the Indian Botanical Society，1946：339-360.

Lacey W S. 1962. Welsh Lower Carboniferous plants：the flora of the Lower Brown Limestone in the vale of Clwyd，North Wales. Palaeontographica Abteilung B，111：125-160.

Li C S. 1990. *Minarodendron cathaysiense*(gen. et comb. nov.)，a lycopod from the late Middle Devonian of Yunnan，China. Palaeontographica Abteilung B Paläophytologie，220：97-117.

Liu B C，Wang K，Zong R W，Bai J，Wang Y，Yang N，Wang Y，Xu H H. 2024. A new Late Devonian plant assemblage in West Junggar，Xinjiang，China and its floral evolution during the Devonian. Review of Palaeobotany and Palynology，325：105112.

Liu L，Wang D M，Xue J Z，Meng M C，Guo Y. 2013. Reinvestigation of the lycopsid *Minarodendron cathaysiense* from the Middle Devonian of South China. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen，268：325-339.

Meng M C，Liu L，Wang D M，Yao J X. 2016. Growth architecture and microsporangiate Strobilus of *Sublepidodendron grabaui*(Lycopsida) from the Late Devonian of South China. Review of Palaeobotany and Palynology，224：83-93.

Meyen S V. 1972. Are there Ligula and parichnos in Angara Carboniferous lepidophytes. Review of Palaeobotany and Palynology，14：149-157.

Read C B. 1955. Floras of the Pocono formation and Price sandstone in parts of Pennsylvania, Maryland, West Virginia, and Virginia. U. S. Geological Survey Professional Paper, 263: 1-23.

Stewart W N, Rothwell G W. 1993. Paleobotany and the Evolution of Plants. New York: Cambridge University Press.

Sze H C. 1944. On the age of the *Protolepidodendron*- and *Bothriolepis*-bearing formations in southern China. Bulletin of the Geological Society of China, 24: 211-215.

Thomas B A. 1978. Carboniferous Lepidodendraceae and Lepidocarpaceae. The Botanical Review, 44: 321-364.

Wang D M, Meng M C, Xue J Z, Basinger J F, Guo Y, Liu L. 2014. *Changxingia longifolia* gen. et sp. nov., a new lycopsid from the Late Devonian of Zhejiang Province, South China. Review of Palaeobotany and Palynology, 203: 35-47.

Wang Q, Hao S G, Wang D M, Wang Y, Denk T. 2003. A Late Devonian arborescent lycopsid *Sublepidodendron songziense* Chen emend. (Sublepidodendraceae Kräusel et Weyland 1949) from China, with a revision of the genus *Sublepidodendron* (Nathorst) Hirmer 1927. Review of Palaeobotany and Palynology, 127(3-4): 269-305.

Wang Y, Berry C M, Hao S G, Xu H H, Fu Q. 2007. The Xichong flora of Yunnan, China: diversity in late Mid Devonian plant assemblages. Geological Journal, 42(3-4): 339-350.

Wang Y, Xu H H, Wang Q. 2012. Re-study of *Minostrobus chaohuensis* Wang (Lycopsida) from the Upper Devonian of Anhui, South China. Palaeoworld, 21(1): 20-28.

Xu H H, Wang Y, Wang Q. 2012. A new homosporous, arborescent lycopsid from the Middle Devonian of Xinjiang, Northwest China. Palaeontology, 55(5): 957-966.

Xu H H, Fu Q, Wang Y. 2018. A new protolepidodendrid lycopsid from the Middle Devonian of Hunan, South China and its palaeogeographic implications. Review of Palaeobotany and Palynology, 256: 63-69.

Xu H H, Wang Y, Chen Y S, Huang P, Zhang X L, Wang Y, Qiao L, Lu J F. 2020. Spatio-temporal distribution of *Leclercqia* (Lycopsida), with its new discovery from the Middle to Upper Devonian of Yunnan, South China. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 560: 110029.

Xue J Z, Huang P, Wang D M, Wang Q, Hao S G. 2016. Anatomy of the Middle Devonian cladoxylopsid *Panxia gabata* Y. Wang et Berry from Yunnan Province, southwestern China. Review of Palaeobotany and Palynology, 224: 66-82.

Xue J Z, Huang P, Wang D M, Xiong C H, Liu L, Basinger J F. 2018. Silurian-Devonian terrestrial revolution in South China: taxonomy, diversity, and character evolution of vascular plants in a paleogeographically isolated, low-latitude region. Earth-Science Reviews, 180: 92-125.

Yang S P, Pan K, Hou H F. 1981. The Devonian System in China. Geological Magazine, 118: 113-138.

Jongmans W J, Gothan W, Darrah W C. 1937. Beitrage zur Kenntnis der Flora der Pocono-Schichten aus Pennsylvanien und Virginia. Compte Rendus du Deuxième Congrés pour l'avancement des études de Stratigraphie Carbonifère, Heerlen, 1935: 423-444.

Lejal A. 1968. Etude des *Sublepidodendraceae* du Djado (Sahara Oriental). Journal of Palaeosciences, 17(1-3): 137-151.

Lutz J. 1933. Zur Kulmflora von Geigen bei Hof. Palaeontographica Abteilung B, 78: 114-157.

Schweitzer H J, Cai C Y. 1987. Beiträge zur Mitteldevon-Flora SüdChinas. Palaeontographica Abteilung B Paläophytologie, 207: 1-109.

Sze H C. 1936. Über einen baumförmigen *lepidophyten*-rest in der Tiaomachien Serie in Hunan. Bulletin of the Geological Society of China, 15: 109-114.

（责任编辑　张西娟）