

志留纪—泥盆纪维管植物的辐射演化 及对陆地碳库的潜在影响*

薛进庄¹ 钟 涛¹ 王 徽¹ 李炳鑫¹ 杨琦琦¹ 王嘉树²

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

摘 要 维管植物是陆地植物中最具优势的一大分支, 为古生代植物登陆演化的主体。化石记录表明, 维管植物最早出现于志留纪, 在泥盆纪迎来辐射发展, 而志留纪—泥盆纪植物是现代支系如石松类、木贼类、真蕨类及种子植物的祖先类群(干群), 预示着这些现代支系的分化。维管植物大化石的属级总体多样性自志留纪逐步上升, 至早泥盆世布拉格期达到第 1 次峰值, 之后呈现 2 次下降、上升波动, 在吉维特期晚期及法门期晚期分别达到峰值。志留纪—早泥盆世植被包括莱尼蕨类草地、工蕨类草地、工蕨类—早期真叶植物混生草地等, 零星出现灌丛、湿地; 中、晚泥盆世草地、湿地、灌丛继续发育, 新出现枝蕨类森林、石松类森林和前裸子植物森林等。随着志留纪—泥盆纪植物的辐射演化, 植被碳库显著扩大, 钙质古土壤记录剧增, 表明土壤无机碳库也呈扩大趋势, 一些下泥盆统古土壤中的无机碳密度已与现代最高值相近; 中泥盆世以来煤(古有机土)的记录逐渐增多, 表明土壤有机碳含量的显著增大; 因此, 志留纪—泥盆纪陆地碳埋藏的增加主要体现在有机土、钙质土等富碳土壤记录的增多。通过成岩作用, 古土壤将表层系统中的碳转变为岩石圈碳库的一部分, 进而达到长期碳封存的效果。未来需继续加强植物化石的系统分类及古植物群落生态、早期植被分类和区划的研究, 进一步通过古植物个体及群落重建、模型模拟等研究估算当时的植被碳库, 定量估算不同地质时期的地表土壤碳储量以及古土壤碳的埋藏效率, 以约束地球系统模型中的碳循环过程。

关键词 植物登陆 植被演化 煤 古土壤 土壤有机碳 土壤无机碳 陆地碳埋藏 碳库

第一作者简介 薛进庄, 男, 1981 年生, 北京大学地球与空间科学学院副教授, 主要从事植物登陆演化及其环境效应的研究。E-mail: pkuxue@pku.edu.cn。

中图分类号: Q914 文献标志码: A

The Silurian-Devonian radiation of vascular plants and the potential effects on terrestrial carbon stocks

XUE Jinzhuang¹ ZHONG Tao¹ WANG Hui¹ LI Bingxin¹ YANG Qiqi¹ WANG Jiashu²

1 The Key Laboratory of Orogenic Belts and Crustal Evolution, School of Earth and Space Sciences, Peking University, Beijing 100871, China

2 Laboratory of Geo-specimens Study and Testing, Geological Museum of China, Beijing 100034, China

Abstract Vascular plants, as the major clade of land plants, represent the most important plant

* 国家重点研发计划项目(编号: 2022YFF0800200)和国家自然科学基金项目(编号: 41722201)联合资助。[Co-funded by the National Key Research and Development Program of China (No. 2022YFF0800200) and the National Natural Science Foundation of China (No. 41722201)]

收稿日期: 2025-04-10 改回日期: 2025-04-25

group that colonized the land during the Paleozoic. Fossil records demonstrate that vascular plants first appeared in the Silurian and then underwent significant radiation during the Devonian. Plants from the Silurian-Devonian periods represent the ancestors or stem groups of modern lineages such as the lycopsids, equisetopsids, filicopsids, and seed plants, foreshadowing their earliest differentiation. The total genus-level diversity of vascular plants gradually increased from the Silurian, reached the first peak during the Pragian, which was then followed by two decline-rise fluctuations, with one peak registered during the late Givetian and another peak during the late Famennian. The vegetation types of the Silurian to Early Devonian include rhyniopsid herblands, zosterophylloids herblands and zosterophylloids-early euphyllphyte mixed herblands, with sporadic occurrences of shrubs and wetlands. During the Middle and Late Devonian, herblands, wetlands and shrubs continued to develop, while emerged new vegetation types such as cladoxyloids forests, lycopsid forests, and progymnosperm forests. Along with the Silurian-Devonian radiation of vascular plants, the vegetation carbon stock significantly expanded, and the soil inorganic carbon stock also increased, as indicated by the dramatic increase of calcareous paleosols. Some Lower Devonian paleosols have inorganic carbon densities comparable to the modern maximum values. Since the Middle Devonian, the records of coal (paleo-histosols) gradually increased, indicating a significant rise in the amount of soil organic carbon. The increase of terrestrial carbon burial during the Silurian-Devonian was indicated by the accumulation of carbon-rich soils such as histosols and calcareous soils. Through diagenesis, carbon from surface system was converted into paleosols as a part of the lithosphere carbon stock, with an effect of long-term carbon sequestration. Future efforts, on one side, should be put into the systematics and classification of plant fossils, and as well as the study of paleobotanical community ecology and the classification of early vegetation. On the other side, the reconstruction of whole-plants and their communities, model simulations, and other methods could be conducted to estimate the vegetation carbon stocks of different time intervals. The information of surface soil carbon storage of different time intervals and burial efficiency of paleosols should be used to constrain the carbon cycle processes in Earth System models.

Key words plant terrestrialization, vegetation evolution, coal, paleosol, soil organic carbon, soil inorganic carbon, terrestrial carbon burial, carbon stocks

About the first author XUE Jinzhuang, born in 1981, is an associate professor of Peking University. His research focuses on plant terrestrialization and its effects on Earth system. E-mail: pkuxue@pku.edu.cn.

陆地植物是绿色植物 (green plants) 的一个重要分支, 具表皮、颈卵器、胚等适应陆地生活的特征 (Simpson, 2010)。最早确凿的陆地植物化石证据发现于奥陶纪中期 (Rubinstein *et al.*, 2010), 因此在绝大部分地球演化时间内, 地球表面并没有陆地植物。陆地植物在古生代期间的起源和早期演化过程, 可俗称为“植物登陆”, 主要是基于以下 2 个原因: 第一, 最早陆地植物的出现可能是个“时间点”, 即在某个“时间点”的化石记录中若发现了陆地植物, 则表明植物已经成功登陆, 但是依然需要追溯这个“时间点”之前的植物演化历

史, 以阐明陆地植物从何而来; 第二, 相较于追溯最早的陆地植物及其时间点, 更多的研究则是关注陆地植物如何从简单到复杂、从矮小纤弱到多样化的躯体构型、从原始群落到复杂森林群落及由动植物等构成的陆地生态系统如何复杂化等一系列演化过程, 涉及植物形态、解剖结构、生理生态以及植物与环境的协同演化过程等, 而这些演化过程正是植物登陆研究的核心内容。

植物登陆是地球系统演化过程中的重大事件之一。植物在陆地上逐渐演化, 并成为地球系统的重要组成部分, 不可避免地会对其他要素产生影响。

依据地层和化石记录、现代观测及模型模拟手段等,以往大量研究从多个方面对植物登陆及其对地球系统的影响开展了详细研究(薛进庄等, 2022, 2023 及其中的引文)。近年来,大量的综述性文章也不断涌现,反映出植物登陆是学术界一个重要的研究热点。例如, Dahl 和 Arens(2020)分析了陆地植物演化对地球气候及氧化状态的影响; Pawlik 等(2020)综述了最早的森林对陆地景观和风化作用的影响; Ielpi 等(2022)综述了植物对古生代河流地貌的影响; Algeo 和 Shen(2023)综述了泥盆纪植物辐射对生物大灭绝事件的潜在影响等。

本文首先简要介绍近年来在志留纪—泥盆纪植物辐射演化方面的一些新进展,之后试图从陆地碳库的发展演化角度阐述早期维管植物辐射对碳循环的影响,最后对未来研究提出展望。

1 维管植物在志留纪—泥盆纪的辐射演化

1.1 纲级、目级单元的分化

维管植物是陆地植物中最具优势的一大分支(另一分支为苔藓植物),以具有管胞、木质化的次生壁和独立孢子体世代等为衍生特征(Simpson, 2010)。现生维管植物的大类群包括石松类、木贼类(楔叶类)、真蕨类、裸子植物和被子植物等。维管植物大化石记录最早出现于志留纪温洛克世,在泥盆纪更为丰富(蔡重阳等, 1995; 蔡重阳和王恽, 1995; 郝守刚等, 2002; Taylor *et al.*, 2009; 杨

楠和李承森, 2009; 薛进庄等, 2022)。志留纪—泥盆纪的大部分维管植物可归入特定的纲、目级单元,但对它们的科级分类尚不完善(除工蕨类、石松类外),因此下文主要涉及纲级、目级单元划分。

在志留纪温洛克世至早泥盆世,维管植物包括莱尼蕨纲、工蕨纲、始叶蕨纲、石松纲、前裸子植物纲等(图 1; Hao and Xue, 2013; 薛进庄和郝守刚, 2014; Liu *et al.*, 2024a)。莱尼蕨纲和工蕨纲不发育叶片,具顶生或侧生孢子囊,在志留纪至早泥盆世极为繁盛,其与现代植物的形态差异甚大,后续逐渐灭绝。始叶蕨纲以华南的始叶蕨属(*Eo-phyllrophyton*)为代表,是一类非常独特的植物,具最早的片化叶片。早泥盆世的石松纲已具有一定的多样性,包括镰蕨目和原始鳞木目(Li, 1992; Li and Edwards, 1995),其中后者具典型的小型叶和孢子叶,与现代石松类在形态上已较为相似。早泥盆世并无可直接归入真蕨纲、楔叶纲、种子蕨纲的分子,但它们的最近祖先类型可能已经出现(Hao and Xue, 2013; Toledo *et al.*, 2021)。

中泥盆世,石松纲中的镰蕨目衰退,而原始鳞木目则极为繁盛,几乎遍布全球(Li, 1990; Liu *et al.*, 2024b),广义水韭目的一些早期成员开始出现(Cai and Chen, 1996; 郑高峰等, 2026)。枝蕨纲在中泥盆世开始繁盛,包括伊瑞蕨目、瘤指蕨目、“非瘤指蕨型植物”等(Wang and Berry, 2006),它们被认为与真蕨纲、楔叶纲的起源有关。前裸子植物纲中的无脉树目在中泥盆世也较为多样(Jiang *et al.*, 2013; Liu *et al.*, 2024b)。

晚泥盆世,前裸子植物纲中的古羊齿目开始繁

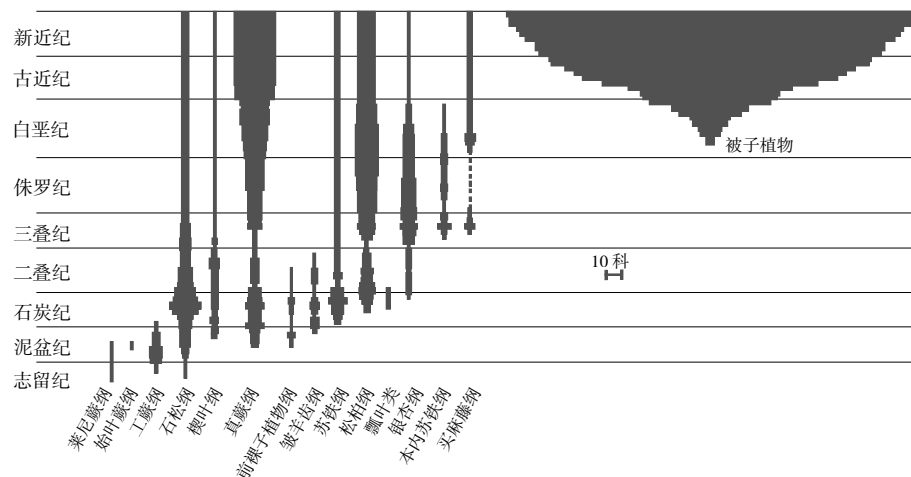


图 1 地史时期维管植物大类群的延限及多样性演化(据 Cleal and Cascales-Miñana, 2014; 有修改)

Fig. 1 Evolution of large clades of vascular plants through geological time (modified from Cleal and Cascales-Miñana, 2014)

盛, 并遍布全球 (Bai *et al.*, 2022)。楔叶纲的楔叶目成员开始发育, 并成为一些群落的主导类群 (王德明等, 2008; Huang *et al.*, 2017, 2022; 邓珍珍等, 2021); 另外, 晚泥盆世偶见楔叶纲木贼目、羽歧叶目的成员 (Taylor *et al.*, 2009)。枝蕨纲及早期似真蕨类持续发育 (Taylor *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2018; 刘璐等, 2020; Bai *et al.*, 2022; Yang and Wang, 2022; Yang *et al.*, 2024)。

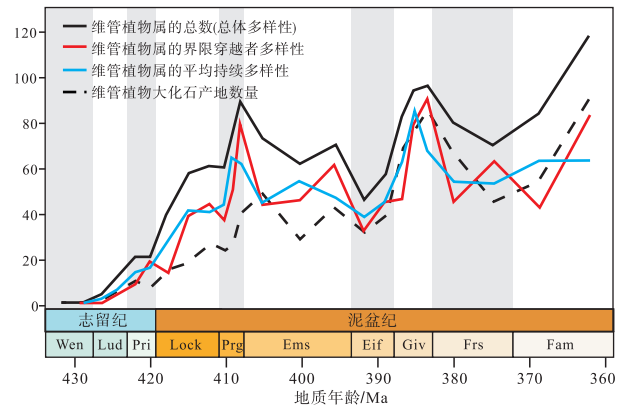
种子植物是现代植被中最占优势的类群, 在晚泥盆世法门期出现并首次辐射。这一时期的种子植物与后续种子植物的形态结构差异很大, 被称为早期种子植物, 后续逐渐灭绝。分类学上, 早期种子植物可归入种子蕨纲, 但它们的目、科级分类尚不完善。以往对早期种子植物的研究主要集中于欧美地区, 但近年来在华南上泥盆统五通组中报道的一系列早期种子植物, 改变了诸多对该类群性状演化、传粉策略、繁殖体传播等的传统认识 (Wang *et al.*, 2014, 2015, 2022, 2024; Li *et al.*, 2025; Liu *et al.*, 2025)。

尽管志留纪—泥盆纪出现了很多纲、目级单元, 但目前仍缺乏明确可归入现代植物支系的代表, 即冠群分子, 其中冠群是指一个支系中所有现生成员的最近共同祖先, 以及这个祖先的所有后裔 (薛进庄和张华侨, 2010; Xiao, 2022)。因此, 志留纪—泥盆纪的植物代表了很多现代支系的祖先类群 (干群), 预示着这些现代支系的首次分化, 即总群的分化。

1.2 属级多样性的演化

自 Knoll 等 (1979) 对地史时期陆地植物多样性进行定量研究以来, 后续研究者从数据库、分析方法等多个角度对其进行了拓展 (Niklas, 1988; 王怿等, 2010; Xiong *et al.*, 2013; 熊聪慧等, 2021; Cleal and Cascales-Miñana, 2014; Capel *et al.*, 2021, 2022, 2023)。下文主要依据 Capel 等 (2022) 最新基于植物大化石的定量研究, 分析志留纪—泥盆纪植物的属级多样变化 (图 2)。

据 Capel 等 (2022) 的分析, 维管植物大化石自志留纪温洛克世出现以来, 总体属级多样性逐渐上升, 并在布拉格期达到第 1 次峰值, 而这主要是工蕨纲植物的贡献。之后, 多样性在埃慕斯期至艾菲尔期下降。自吉维特期开始, 总体属级多样性再



地质年代符号: Wen, 温洛克世; Lud, 罗德洛世; Pri, 普里道利世; Lock, 洛赫考夫期; Pra, 布拉格期; Ems, 埃慕斯期; Eif, 艾菲尔期; Giv, 吉维特期; Frs, 弗拉期; Fam, 法门期。总体多样性、界限穿越者多样性、平均持续多样性的定义参见 Capel 等 (2022)

图 2 志留纪—泥盆纪维管植物属级多样性变化

(据 Capel *et al.*, 2022; 有修改)

Fig. 2 Genus-level diversity of Silurian-Devonian vascular plants (modified from Capel *et al.*, 2022)

次上升, 并在吉维特期晚期达到第 2 次峰值, 而这主要是由于石松纲和真叶植物辐射的贡献。弗拉期多样性下降, 可能是由于枝蕨纲、前裸子植物衰退所致。在法门期晚期, 属级多样性达到泥盆纪最高值, 这主要是由于石松纲、楔叶纲及种子植物的辐射。

不同地质时代中繁盛的植物大类存在差异, 这一点在属级多样性方面非常明显。在志留纪至早泥盆世, 植物以莱尼蕨纲和工蕨纲为主导, 其他类群处于孕育阶段。工蕨纲的属级多样性在早泥盆世布拉格期达到最大 (近 30 属)。自志留纪以来, 石松纲的属级多样性持续上升, 在吉维特期有 1 次高峰, 之后至法门期达到最大值 (约 40 属)。真叶植物整体多样性也呈上升趋势, 但在弗拉期呈明显的低值, 之后在法门期辐射 (约 70 属)。枝蕨纲在吉维特期至弗拉期最为繁盛。前裸子植物、种子植物和楔叶纲在晚泥盆世植物群中也占据重要地位。

事实上, 化石植物多样性的统计分析不可避免地会受到取样偏差的影响。北美志留纪—泥盆纪植物多样性与非海相沉积岩体积之间存在显著的相关关系, 说明岩石记录的不完备性可能是影响对化石植物多样性估计的一个关键因素 (Capel *et al.*, 2023)。同样地, Xiong 等 (2013) 的研究也表明志留纪—泥盆纪的植物化石点数量与物种数目之间存在相关性。因此, 在地质记录中“观察到”的多

样性模式 (Observed diversity pattern 或 Raw diversity pattern) 究竟在多大程度上能够反映“真实的”多样性演化信息, 仍然是未来研究的一大挑战。

1.3 植被类型的演化

对于现代植被而言, 可以通过观察群落外貌特征、种类组成、群落结构和功能、生境条件以及地理分布特征等来辨识不同的植被类型, 形成植被分类系统 (方精云等, 2020)。然而, 目前对志留纪—泥盆纪植被类型的分类和命名体系尚未建立, 一方面是由于对古植物群落生态的研究仍较薄弱, 另一方面是由于志留纪—泥盆纪植被的组成和结构与现代植被存在显著差异, 不能直接套用现代术语。现代植被型组 (Vegetation Formation Group) 包括森林、灌丛、草本植被、荒漠、高山苔原与稀疏植被、沼泽 (湿地) 与水生植被、农业植被、城市植被及无植被地段 9 类; 在植被型组下, 可划分出不同的植被型或通俗意义上的植被类型 (Vegetation type) (方精云等, 2020)。下文借鉴现代植被的概念体系, 结合笔者对早期植物群落的观察进行初步探讨, 系统的研究尚有待开展。

志留纪的维管植物可能均为草本植物, 在植被分类上可归入草本植被型组。志留纪的很多群落以莱尼蕨纲植物为主导 (Edwards and Richardson, 2004), 植被类型可称为莱尼蕨类草地。中国准噶尔地区产出的普里道利世晚期植物群的面貌较为复杂, 包括莱尼蕨纲、工蕨纲及可能的真叶植物基部分子 (蔡重阳等, 1995; 王怿和徐洪河, 2009), 但推测可能仍以莱尼蕨纲为主体, 所以也可归入莱尼蕨类草地。加拿大极区 Bathurst 岛产出的罗德洛世植物群落以工蕨纲为主导 (Kotyk *et al.*, 2002), 可认为是最早的工蕨类草地。此外, 早期石松类也已出现在志留纪草地中 (Taylor *et al.*, 2009)。

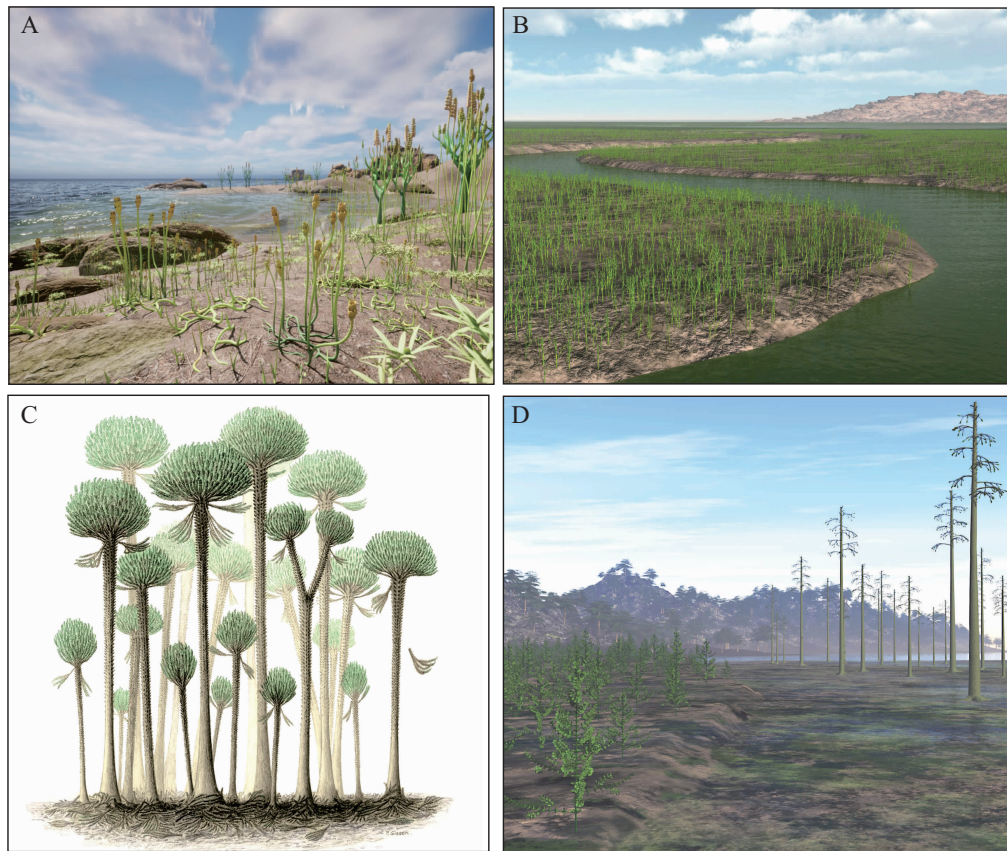
早泥盆世的绝大部分植物仍然是草本类型, 它们构成的群落可归入草本植被型组。华南早泥盆世坡松冲植物群以工蕨纲占绝对优势 (物种比例占 43%), 其次为早期真叶植物 (物种比例占 22%) (Hao and Xue, 2013), 因此可称为工蕨类—早期真叶植物混生草地。早泥盆世徐家冲植物群由工蕨纲 (工蕨属 *Zosterophyllum*)、石松纲镰蕨目 (镰蕨属 *Drepanophycus*) 以及其他植物构成 (Wang *et al.*, 2002), 以前二者最具优势, 因此可称为工蕨类—镰蕨类混生草地。贵州早泥盆世蟒山植物群

具 *Zosterophyllum*、*Adoketophyton*、*Hedeia* 等 (Huang *et al.*, 2025), 以工蕨类占优势, 可称为工蕨类草地 (图 3; 表 1)。

值得注意的是, 在布拉格期晚期至埃姆斯期, 至少有 7 种真叶植物发育次生木质部 (Pfeiler and Tomescu, 2023), 即木本习性, 它们可能形成了地球上最早的真叶植物灌丛。另外, 在华南坡松冲组、加拿大 Val d'Amour 组和 Campbellton 组中, 出现含丰富植物碎屑的碳质页岩或似煤沉积 (Kennedy *et al.*, 2013), 指示早泥盆世存在草本湿地 (沼泽)。

中泥盆世的植被型组包括森林、草本植被及湿地, 灌丛极有可能也存在, 但对大多数化石木本植物而言, 很难判断它们究竟是乔木还是灌木。中泥盆世森林以北美、欧洲的枝蕨类森林为代表, 此类森林在艾菲尔期就已出现, 在吉维特期达到极盛 (Berry, 2019)。对纽约中泥盆统 Moscow 组中的枝蕨类森林研究最为充分 (Stein *et al.*, 2012), 其主体为 *Eospermatopteris*, 兼具无脉树目、石松类分子, 表明当时的森林面貌已较为复杂。华南同期地层中未发现枝蕨类森林, 但发育小体型石松类构成的森林 (Cai and Chen, 1996; Wang *et al.*, 2007; 郑高峰等, 2026)。除森林外, 中泥盆世草本植被的分布也极为广泛, 石松纲原始鳞木目是中泥盆世的典型分子 (Li, 1990; 蔡重阳和王怿, 1995; Liu *et al.*, 2024b), 构成原始鳞木类草地。中泥盆世是一个重要的成煤时期 (韩德馨等, 1993), 湿地植被提供了成煤的物质基础, 一些石松类、真叶植物可能形成湿地群落。

晚泥盆世的植被型组同样包括森林、草本植被、湿地和灌丛。这一阶段的森林主要为石松类森林和前裸子植物森林, 前者的建群分子包括薄皮木 *Lepidophloeum*、亚鳞木 *Sublepidodendron*、广德木 *Guangdedendron* 等 (李星学等, 1986; Wang *et al.*, 2003, 2019), 后者的建群分子为古羊齿 *Archaeopteris* (Berry, 2019)。楔叶纲中的羽歧叶目也形成了森林, 但分布非常局限 (Taylor *et al.*, 2009)。晚泥盆世一些木本的枝蕨类、早期似真蕨类可能形成灌丛, 楔叶目植物可能是林下植物, 也可能单独建立灌丛或草本群落 (Huang *et al.*, 2017, 2022)。晚泥盆世煤层已较为多见, 因此肯定存在成煤湿地, 但建群种类未经详细研究。Scheckler (1986)



A—贵州都匀下泥盆统麟山群中的工蕨类草地（引自 Huang *et al.*, 2025；谭超绘图）；B—云南曲靖下泥盆统徐家冲组中的镰蕨类草地（引自 Xue *et al.*, 2016 的附件材料；邓珍珍绘图）；C—最早的森林——德国 Lindlar 中泥盆统艾菲尔阶中的枝蕨类森林（引自 Berry, 2019；Peter Giesen 原创）；D—华南上泥盆统五通组中的植被景观，包括前裸子植物 *Archaeopteris* 森林（后方坡地）、石松类 *Sublepidodendron* 森林（前右）及楔叶类 *Xiphophyllum* 草地（前左）（引自 Xue *et al.*, 2018；邓珍珍绘图）

图 3 泥盆纪几类典型植被复原图

Fig. 3 Reconstruction of several representative Devonian vegetation types

通过研究北美 Hampshire 组的含煤沉积，提出早期似真蕨类 *Rhacophyton* 是形成该组湿地群落的唯一种类，而石松类森林位于湿地边缘，前裸子植物森林则位于稍干旱的泛滥平原。

2 志留纪—泥盆纪陆地碳库的扩展

2.1 现代陆地碳库

现代陆地碳库主要包括植被碳库、土壤碳库和冻土碳库（图 4）。现代植被碳库中，碳大约为 450 ~ 650 Gt（Chapin *et al.*, 2011；Bar-On *et al.*, 2018；Friedlingstein *et al.*, 2025；1 Gt 表示 10^9 t），其中热带森林占植物总生物量的一半，而其他纬度带森林贡献了另外 30% 的植物生物量（Chapin *et al.*, 2011）。冻土碳库中，碳大约为 1400 Gt（Friedlingstein *et al.*, 2025）。土壤碳库包括土壤有机碳

（soil organic carbon, SOC）和土壤无机碳（soil inorganic carbon, SIC）2 个部分，其中土壤有机碳主要由凋落物、可溶性有机质被分解后的残余以及土壤微生物残体等构成（冯晓娟等, 2024），而土壤无机碳主要包括土壤中气液相的 CO_2 、液相的 H_2CO_3 、 HCO_3^- 、 CO_3^{2-} 以及固相的原生碳酸盐矿物（来源于成土母质）与次生碳酸盐矿物（成土作用过程中形成的产物）（Huang *et al.*, 2024）。对于土壤碳库，不同方法得到的估算结果仍存在较大差异，如 Plaza 等（2018）的估算结果认为全球地表 2 m 土壤中的有机碳为 2047 ± 39 Gt，无机碳为 1558 ± 19 Gt，而 Huang 等（2024）估算的全球地表 2 m 土壤中的无机碳为 2305 ± 636 Gt。依据这些估算结果，土壤碳库中的碳大约是植被碳库的 7 倍、大气碳库（约 890 Gt）的 4 倍。

表 1 志留纪—泥盆纪若干典型植被类型 *

Table 1 Several representative vegetation types of the Silurian-Devonian periods

植被型组	植被类型	产地、层位及植被组成	可能的生物量信息
草地	莱尼蕨类草地	英国 Anglo-Welsh 盆地罗德洛统 Pterinea 层, 具多种 <i>Cooksonia</i> (Edwards and Richardson, 2004)	Gerrienne 等(2006)发现 1 枚近完整保存的 <i>Cooksonia</i> 标本, 显示其植株高 33 mm, 茎轴宽度 0.6~1.0 mm, 多次分枝
	莱尼蕨类草地	英国 Anglo-Welsh 盆地下泥盆统 Ditton 组, 具多种 <i>Cooksonia</i> 、 <i>Salopella</i> 、 <i>Tortilicaulis</i> 等 (Edwards and Richardson, 2004)	如上
	工蕨类草地	加拿大极区 Bathurst 岛罗德洛统, 具 cf. <i>Bathurstia</i> sp.、 <i>Zosterophyllum</i> sp. 等 (Kotyk et al., 2002)	Hao 等(2010)发现 1 枚近完整保存的 <i>Zosterophyllum</i> 标本, 显示植株地上部分高 98 mm, 根系统约 20 mm, 生物量根茎比约为 0.028
	工蕨类草地	贵州都匀下泥盆统蟒山群, 具 <i>Zosterophyllum australianum</i> 、 <i>Z. baoyangense</i> , 混生 <i>Adoketophyton</i> 、 <i>Hedeia</i> 等 (Huang et al., 2025)	如上
	工蕨类—早期真叶植物混生草地	云南文山下泥盆统坡松冲组, 工蕨纲物种占比 43%, 早期真叶植物物种占比 22%, 混生其他种类 (Hao and Xue, 2013)	据估算, 工蕨类 <i>Discalis</i> 植株高约 20~30 cm, 始叶蕨 <i>Eophyllophyton</i> 植株高约 50~80 cm (Hao and Beck, 1993; Hao and Xue, 2013)
	工蕨类—镰蕨类混生草地	云南曲靖下泥盆统徐家冲组, <i>Zosterophyllum</i> 和 <i>Drepanophycus</i> 极为常见, 同时混生 <i>Hedeia</i> 、 <i>Huia</i> 等 (Wang et al., 2002; Xue et al., 2016)	据 Schweitzer(1980), <i>Drepanophycus</i> 植株地上部分高 50~60 cm; 据 Xue 等(2016), <i>Drepanophycus</i> 具复杂、庞大的地下茎系统
	原始鳞木类草地	云南曲靖中泥盆统海口组, 一些层位具密集、近原位的原始鳞木类植物 <i>Minarodendron</i> (郑高峰等, 2026)	郑高峰等(2026)报道 <i>Minarodendron</i> 茎干最长可达 1 m, 宽 4~5 mm, 可能匍匐生长
森林	枝蕨类森林	美国纽约州中泥盆统 Moscow 组, 森林主体为 <i>Eospermatopteris</i> 树木, 兼具无脉树目、石松类分子 (Stein et al., 2012)	<i>Eospermatopteris</i> 树木基部宽 50~150 cm, 高至少 8 m, 侧枝逐渐脱落, 仅树冠留存; 在 1200 m ² 的原位森林样方中, 约具 200 个 <i>Eospermatopteris</i> 树以及其他植物种类 (Stein et al., 2012)
	石松类森林	安徽广德上泥盆统五通组, 森林主体为 <i>Guangdedendron</i> 树木 (“新杭森林”), 兼具早期似真蕨类等 (Wang et al., 2019; Yang et al., 2024)	“新杭森林”为泥盆纪出露面积最大(至少 250 000 m ²) 的森林, 主体为 <i>Guangdedendron</i> 树木, 估计高 1.1~7.7 m, 但大多低于 3.2 m 高, 密度达 38 株/m ² (Wang et al., 2019)
	前裸子植物森林	<i>Archaeopteris</i> / <i>Callixylon</i> 在晚泥盆世全球广布; 美国纽约州中泥盆统 Plattekill 组, 发现较为罕见的 <i>Archaeopteris</i> 原位根系 (Stein et al., 2020)	<i>Archaeopteris</i> / <i>Callixylon</i> 化石基干直径至少 1.5 m, 延伸至少 10 m, 重建的树高 20~30 m, 具大型树冠, 次生木质部发达 (Taylor et al., 2009)
灌丛	早期真叶植物灌丛	加拿大魁北克下泥盆统 Battery Point 组, 具木本真叶植物 <i>Kenrickia</i> 、 <i>Franhueberia</i> 等 (Toledo et al., 2021)	矿化保存的茎干片段, 整体植株不明; <i>Kenrickia</i> 茎干宽约 7 mm (Toledo et al., 2021)
湿地	早期似真蕨类湿地	美国东部上泥盆统 Hampshire 组, 成煤植物主体为 <i>Rhacophyton</i> (Scheckler, 1986)	重建的 <i>Rhacophyton</i> 植株高约 1 m, 具次生木质部, 具大型侧枝或羽片系统 (大于 50 cm) (Taylor et al., 2009)

* 本文是对早期植被进行分类的一个初步尝试 (与下文有关碳库的讨论相联系), 因此这里仅列举若干典型案例, 不穷举目前已知的所有群落。

2.2 维管植物出现之前的陆地碳库

对现代碳循环的研究主要是关注碳在不同储库之间的周转、通量及控制因素, 其主要针对的是短期过程 (年际至数十年际)。下文尝试探讨维管植

物辐射对陆地碳库在长时间尺度 (百万年) 的潜在影响。

在维管植物出现之前, 陆地表面的生物可能包括细菌、绿藻类、真菌、地衣、隐孢子植物 (奥陶纪中期才出现) 等, 它们以不同比例混生, 形

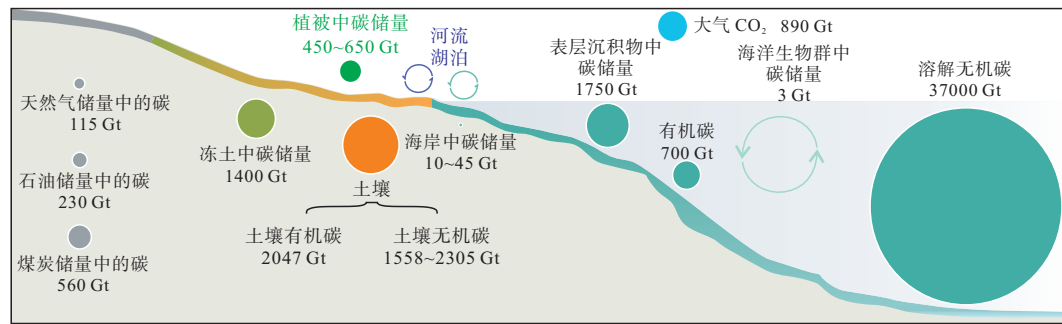


图 4 现代全球碳循环示意图 (修改自 Friedlingstein *et al.*, 2025; 植被和土壤碳库据其他资料, 见正文)

Fig. 4 The global carbon cycle of present-day Earth (modified from Friedlingstein *et al.*, 2025; vegetation and soil carbon stocks based on other sources, referring to the main text)

成类似于现代隐花植物盖层 (cryptogamic covers) 或生物土壤结皮的群落 (Edwards *et al.*, 2015), 可将它们统称为前维管植物时代的生物结皮。推测这些生物结皮群落的生产力可能较为有限。对于探讨前维管植物时代的陆地生物量碳库而言, 现代植被数据可提供一些参考。据 Elbert 等 (2012) 估算, 现代隐花植物盖层的总生物量约 4.9 Gt (3.0 ~ 8.2 Gt), 约占植被总生物量的 1%, 其从大气中固碳的速率约为 3.9 Gt/yr (2.1 ~ 7.4 Gt/yr), 大致相当于陆地植被净初级生产力 (NPP, 约为 56 Gt/yr) 的 7%。

一些研究报道了志留纪之前的古土壤 (Retallack, 2023a, 2023b)。例如, Retallack (2023a) 报道了美国蒙大拿州中元古界 Spokane 组中的钙质土 (~14.6 Ga), 提出这是最早具成土碳酸钙沉淀的土壤, 并认为当时的土壤中存在微生物群落。Retallack (2023b) 研究了美国亚利桑那州新元古界成冰系 Chuar 群中的古土壤, 认为其存在真菌、地衣等微生物群落, 并依据地球化学特征对当时陆地生物及土壤的固碳作用进行了估算, 认为当时光合生物的固碳速率约为 0.1 Gt/yr。尽管在维管植物出现之前的陆地上应该存在土壤, 但目前对地层记录中可能的原始土壤的辨识及对其中可能的生物和地球化学信号的解读等仍存在很大争议。

2.3 志留纪—泥盆纪植被碳库

随着植物组织结构的演化, 植物自身的生物量积累逐步增大, 构成陆地碳库的一个重要部分。现代热带稀树草原和草地的生物量 (干物质量) 约为 5700 g/m², 而热带森林的生物量约为 38800 g/m² (Chapin *et al.*, 2011)。根据直观的原理,

志留纪至早泥盆世植被主要为草地, 如莱尼蕨类草地、工蕨类草地、早期真叶植物草地或几大类的混生草地等, 植被生物量可能较为有限, 而至中、晚泥盆世, 枝蕨类森林、石松类森林及前裸子植物森林的出现, 使得植被生物量急剧增加。据 Dambreville 等 (2018) 估算, 中泥盆世枝蕨类 *Pseudosporochnus* 森林的生物量约为 430 ~ 1530 g/m² (干物质量约 860 ~ 3060 g/m²), 远小于现代热带森林, 也小于现代草地, 但这个结果尚有待检验。因此, 志留纪—泥盆纪的植被生物量究竟能达到多少量级, 还需要基于古植物个体重建、群落重建等进行更深入研究。

Gurung 等 (2022, 2024) 发展了深时古植被模型 FLORA, 并将其与气候—生物地球化学模型 SCION 相耦合, 据此定量估算了地史时期的潜在植被生物量 (图 5)。据 SCION-FLORA 耦合模型估算, 430 Ma、400 Ma 及 370 Ma 的全球潜在生物量分别为 138.94 Gt、144.32 Gt、534.87 Gt, 全球净初级生产力分别为 12.20 Gt/yr、12.35 Gt/yr 和 45.04 Gt/yr。也就是说, 370 Ma 时的植被生物量和净初级生产力已与现代近似。模型估算可提供一些定量数据予以参考, 但需要注意的是, 目前的模型是依据现代植物的生理特征建立的, 不一定符合志留纪—泥盆纪植物。未来研究需要结合化石植物的最近亲缘种 (或最近亲缘类群), 对一些植物类群的光合作用和呼吸作用进行约束, 以调整模型参数, 从而进行更准确的估算。

2.4 志留纪—泥盆纪土壤碳库

地层中的古土壤 (或称化石土壤) 代表曾经活跃的陆地表面。志留纪晚期至早泥盆世, 古土壤

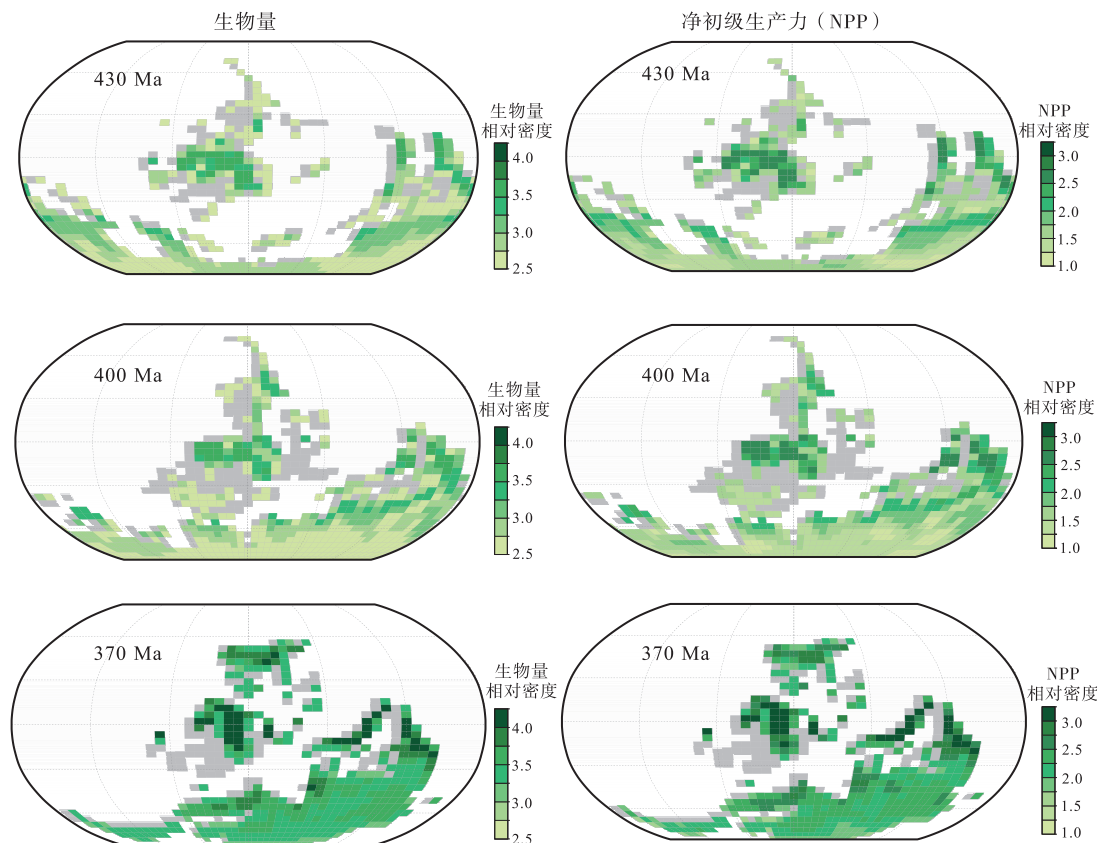


图 5 SCION-FLORA 耦合模型估算的志留纪—泥盆纪 3 个时期的植被生物量及净初级生产力格局

(据 Gurung *et al.*, 2024)

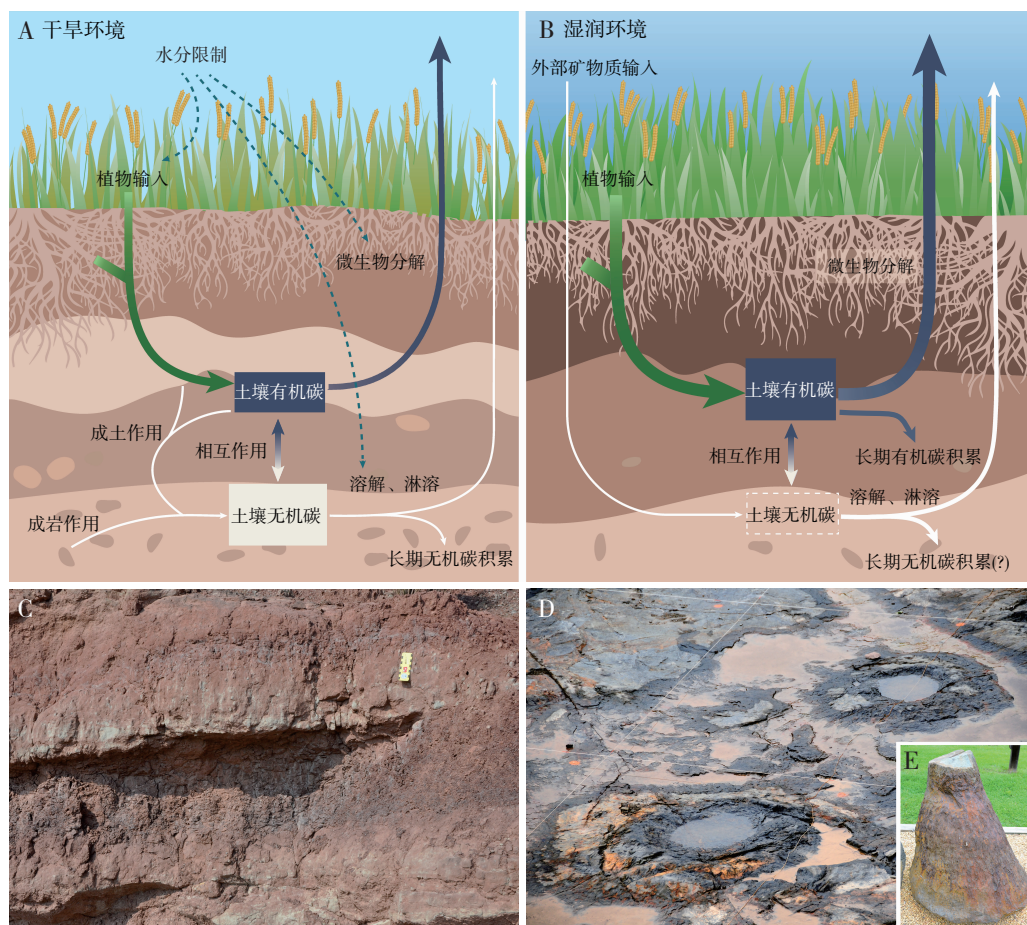
Fig. 5 Global patterns of vegetation biomass and NPP of three intervals during the Silurian-Devonian periods, estimated by the SCION-FLORA coupling model (after Gurung *et al.*, 2024)

的记录逐渐丰富, 研究较深入的案例来自欧洲下泥盆统老红砂岩、华南下泥盆统等。欧洲下泥盆统老红砂岩具有丰富的古土壤序列 (Bábek *et al.*, 2025), 研究历史长, 研究程度高, 相关研究近年来仍在推进, 例如 Morris 等 (2012) 详细描述了英国威尔士普里道利统 Raglan 泥岩组及下泥盆统 St. Maughans 组的古土壤, Davies 等 (2021) 报道了斯瓦尔巴群岛的下泥盆统古土壤。中国有关泥盆系古土壤的研究起步较晚, Xue 等 (2016, 2023) 研究了云南曲靖下泥盆统桂家屯组、徐家冲组中丰富的初成土和钙质土等。

中、晚泥盆世的古土壤记录更为丰富。Retallack (1997) 报道了南极洲 Victoria Land 中泥盆统的最早森林土, 并认为此处的古土壤可与现代印度北部的季风林土壤类比。Stein 等 (2012)、Morris 等 (2015) 报道了美国纽约州附近中泥盆统枝蕨类森林土。Guo 等 (2019, 2023) 报道了中国西北地区上泥盆统中的大量红层古土壤。在中、晚泥盆

世, 煤线、薄煤层 (古有机土) 已较为常见 (韩德馨等, 1993; Alekseeva, 2020)。

丰富的古土壤记录是探究地史时期土壤碳库的信息的基础。依据现代土壤的研究, 土壤有机碳 (SOC) 和土壤无机碳 (SIC) 在干旱区和湿润区的积累过程及储量存在显著差异 (图 6-A, 6-B; Cotrufo and Lavallee, 2025)。据 Plaza 等 (2018) 估算, 全球地表 2 m 的 SOC 约 68% 储存在湿润区, 而全球地表 2 m 的 SIC 约 79% 储存在干旱区。在湿润区土壤中, 酸性溶液促进了无机碳的溶解和迁移, 导致土壤无机碳含量较低或基本不含, 而在干旱区土壤中, 由于蒸发蒸腾量大于降雨量, 无机碳可以留存并积累 (Huang *et al.*, 2024; Cotrufo and Lavallee, 2025)。这样的差别显然也存在于干旱区和湿润区古土壤之间。干旱区古土壤以钙质土为典型代表 (图 6-C), 次生碳酸盐岩 (通常以钙结核形式保存) 构成 SIC 的主体, 而湿润区古土壤以有机土 (煤) 及暗色富有机质土壤为典型代表 (图 6



A、B—现代干旱、湿润环境中的土壤无机碳、有机碳过程（修改自 Cotrufo and Lavallee (2025)）；C—云南曲靖下泥盆统桂家屯组中的钙质土（纵向叠覆的 2 个古土壤序列，干旱环境）；D—美国纽约中泥盆世富含土壤有机碳的森林土表面（湿润环境），示直立树干印痕（被水充填的 2 个凹坑）和样方（2.5 m（纵向）×1.5 m（横向））；E—D 图森林中挖掘出的树干化石。D、E 图片由 William E. Stein 提供

图 6 干旱和湿润环境中的土壤碳过程

Fig. 6 Soil carbon processes in arid and humid environments

-D, 6-E), 其中富含的有机质即 SOC。但需要注意的是, 古土壤是经压实、成岩作用后的岩石, 与当时地表活跃的土体已有差别, 具体体现在: (1) 一些元素的含量可能改变, 例如在钙质土中有机碳含量极低, 但这并不代表当时的 SOC 很低, 因为在埋藏及成岩过程中 SOC 可能已被氧化分解; (2) 古土壤可能经历了较长时间、多期次的成土作用。

从土壤碳库的储量角度来看, 志留纪缺乏有机土, 说明 SOC 是非常有限的, 而至中、晚泥盆世, 煤的大量出现表明湿润土壤系统中 SOC 的显著增加。同样地, 对于干旱系统而言, 钙质土记录在志留纪—泥盆纪剧增 (Boucot *et al.*, 2013), 表明 SIC 也呈扩大趋势。通过估算不同古土壤中的 SOC 和 SIC, 可以大致了解不同古土体的碳储量。Xue

等 (2023) 对此进行了初步尝试, 他们基于古土壤样品中碳酸盐矿物含量以及烧失量, 估算出云南曲靖下泥盆统桂家屯组古土壤中赋存的 SIC 密度约为 20~55 g/kg (平均 38 g/kg), 而 0.8 m 厚的古土壤剖面可赋存 SIC 约 83 kg/m²——这一数值近似于现代干旱区土壤无机碳含量的最高值。就理论上而言, 随着维管植物的辐射演化, 土壤碳库应该是扩大的, 但目前难以对具体的量级进行估算。

2.5 志留纪—泥盆纪陆地碳的埋藏

地表活跃的土壤 (“活跃土体”) 中, 只有一部分 (可能是很小一部分) 会最终保存在地层中成为古土壤 (“死亡土体”)。通过埋藏及成岩作用, 古土壤将表层系统中的碳转换为岩石圈碳库的一部分, 进而达到长期碳封存的效果 (图 6-A, 6-

B), 因此古土壤的埋藏和保存是影响长期碳循环的重要因素。在对长期碳循环模型的分析中, 有机碳埋藏被视为一个重要的变量 (Berner, 2003)。

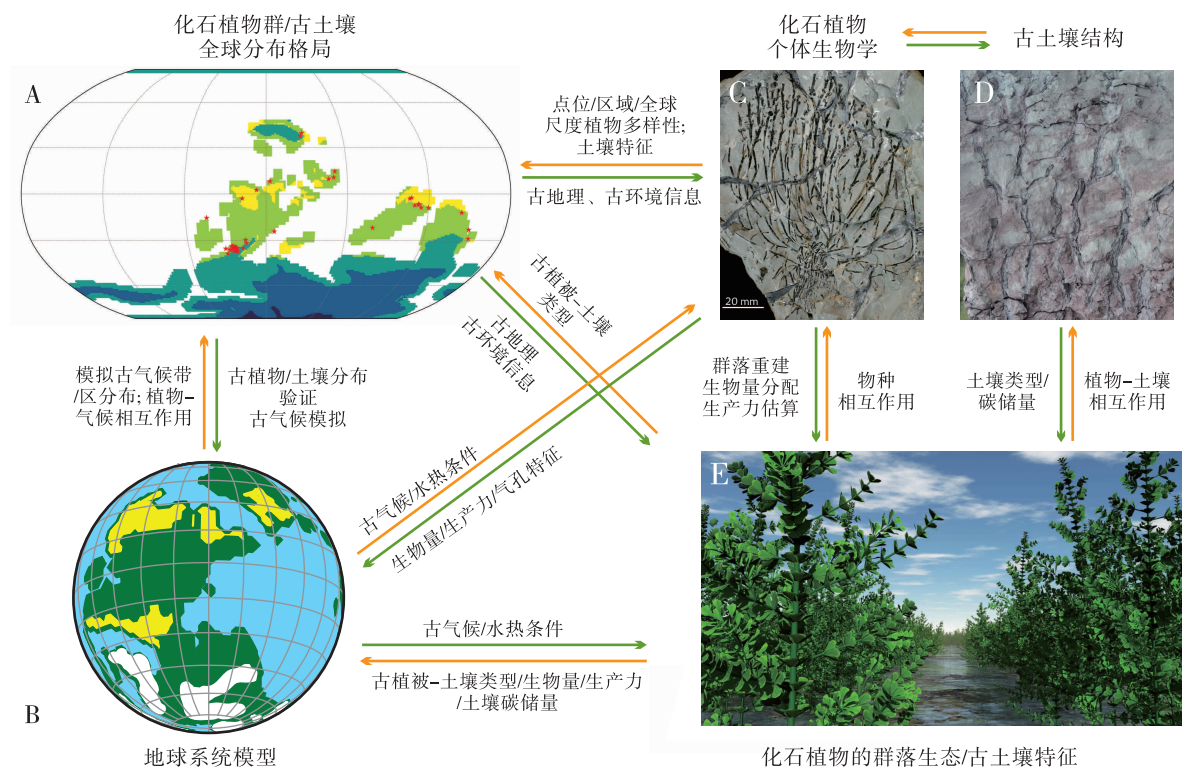
志留纪—泥盆纪的陆地碳埋藏主要体现为有机土、钙质土等富碳土壤的增多; 另外, 近海沉积物中陆源输入碳的比例有一定提高。Nelsen 等 (2016) 对北美地区以煤 (有机土) 为代表的陆地有机碳埋藏的统计分析表明, 泥盆纪中、晚期的陆地有机碳埋藏量上升, 并达到第 1 次峰值, 但这次峰值的规模远低于石炭纪晚期的第 2 次高峰。依据 Boucot 等 (2013) 对地史时期土壤钙结核记录的收集, 寒武纪—奥陶纪仅有零星土壤钙结核记录, 而志留纪—泥盆纪的土壤钙结核记录明显增多 (参见 Xue *et al.*, 2023 的图 11-B), 说明土壤无机碳的埋藏量也呈增大趋势。现代近海沉积物的有机碳中包含一定比例的陆源输入组分 (石学法等, 2024), 基于此, 推测志留纪—泥盆纪以来, 由于陆地生态系统中富碳的“活跃土体”及“死亡土体”的侵蚀和搬运, 近海沉积物中的陆源碳通量也应呈增加趋势。

植被显著控制着土壤侵蚀, 因此志留纪—泥盆纪植物的生物地貌效应变得不可忽视。志留纪晚期以来, 河流及滨岸体系的地貌稳定性增强, 为成熟土壤的发育和保存提供了窗口。因此, 维管植物的兴起一方面促进了植被碳库以及“活跃土体”中 SOC 和 SIC 碳库的扩大, 另一方面也促进了古土壤 (“死亡土体”或埋藏土体) 及其他富碳沉积物的埋藏。

3 早期植被—土壤—碳循环—地球系统演化的多学科整合研究

以往的大量古植物学研究多侧重于早期植物化石的形态、结构、系统分类以及植物个体重建、植被古生态学等, 而针对植物登陆如何影响碳循环及地球系统的研究, 多由古环境或地球系统模型的研究者所主导。如何打破学科壁垒, 让古植物学和地球环境的知识走向融合, 实现早期植被—土壤—碳循环—地球系统演化的多学科整合研究 (图 7), 是未来研究的努力方向。

古植物学方面, 需要继续深入研究志留纪—泥



A—古地理底图 (据 Scotese, 2021); B—地球系统模型图 (据 Matthaeus *et al.*, 2023); C—蕨类植物化石 (据 Hao *et al.*, 2010);

D—具根系古土壤 (据 Xue *et al.*, 2016); E—楔叶类植物景观复原 (据 Huang *et al.*, 2017; 邓珍珍绘图)

图 7 志留纪—泥盆纪植被—土壤系统的研究和解释框架示意图

Fig. 7 Workflow used to study and interpret the Silurian-Devonian vegetation and soils

盆纪植物化石的系统分类，逐步完善早期维管植物的分类框架，对一些保存较好的属种进行个体重建、个体生物量估算等。基于植物埋藏学、古生态学的研究，重建古植物群落。在生境尺度上（如一个单独的原位植物—古土壤层），开展根系、茎轴、叶片化石的统计分析，以尝试估算早期植物的生物量分配。在标本尺度上，不同组织器官的生物量分配，如主轴、侧枝系统、营养叶、繁殖叶等之间的比例关系，是植物有机质和能量分配的直接体现，其中蕴含的生态学意义还有待深入挖掘。

同时，深入开展古土壤学研究，特别是发掘一些原位植物—古土壤序列，通过沉积学、古土壤学分析，确定植物的具体生境（如旱地、湿地及进一步细分），提供一些生态因子的定量或半定量约束，如年均降水量、土壤温度、湿度、蒸散发量等。

植物化石及古土壤的记录点位是离散的，那么，如何形成区域性及全球性的认知呢？古气候模拟数据可提供不同时空分辨率的估算，将这些估算结果与化石—古土壤记录进行比对，一方面可对模型模拟结果进行检验，另一方面，基于相似植物群分布在相似气候区（带）这一基本假设，可将离散的点位数据扩展至相似的气候区（带）。在古植被、古土壤学研究的约束下，可对地球系统模型中的植被、土壤类型及特征进行修订，从而提高模型模拟的可靠性。

4 结论与展望

1) 维管植物最早出现于志留纪，在泥盆纪迎来辐射发展。志留纪至早泥盆世的维管植物包括莱尼蕨纲、工蕨纲、始叶蕨纲、石松纲、前裸子植物纲等。中泥盆世，石松纲、枝蕨纲、无脉树目兴盛。晚泥盆世，古羊齿目遍布全球，枝蕨纲及早期似真蕨类继续发育，种子植物在法门期出现并首次辐射。维管植物大化石的属级总体多样性自志留纪温洛克世逐步上升，至早泥盆世布拉格期达到第 1 次峰值，之后呈现 2 次下降、上升波动，并在吉维特期晚期及法门期晚期分别达到峰值。

2) 志留纪—早泥盆世的植被大部分属于草本植被型组，包括莱尼蕨类草地、工蕨类草地、工蕨类—早期真叶植物混生草地等，零星出现灌丛、湿地。中、晚泥盆世，草本植被、湿地、灌丛持续发

育，且出现最早的森林，包括枝蕨类森林、石松类森林和前裸子植物森林等。

3) 志留纪—泥盆纪维管植物自身的生物量积累扩大了当时的植被碳库，但如何估算当时的植被生物量仍是一大挑战。中泥盆世以来煤的大量出现，表明湿润环境中土壤有机碳储量的显著扩大。钙质土记录在志留纪—泥盆纪剧增，表明干旱区土壤无机碳库也呈扩大趋势，一些下泥盆统古土壤中的无机碳密度已与现代最高值相近。志留纪—泥盆纪的陆地碳埋藏主要体现在有机土、钙质土等富碳土壤的增多，另外陆源碳在近海沉积物中的比例也有一定提高。

4) 未来的研究重点包括：第一，基于化石的系统分类研究仍然是解析早期维管植物演化的重要基石；第二，加强古植物群落生态的研究，进一步理清早期植被的分类、区划；第三，志留纪—泥盆纪的植被生物量究竟能达到多少量级，还需要从古植物个体和群落重建、模型模拟等方面开展更深入研究；第四，如何定量估算“活跃土体”（即不同时期的地表土壤）中的有机碳、无机碳储量以及“死亡土体”（即成为岩石的古土壤）中的埋藏效率是未来的重要挑战，而这些定量数据对于理解维管植物对长期碳循环的影响是非常重要的。

致谢 特别感谢重点研发计划项目《植物登陆的环境资源效应》的指导专家、老师及同事们长期的讨论，促进了对相关问题的思考。

参考文献 (References)

- 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. 广东广州: 广东科学技术出版社, 22–57. [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. Guangdong Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press, 22–57]
- 蔡重阳, 欧阳舒, 王怿. 1995. 志留纪植物群. 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. 广东广州: 广东科学技术出版社, 3–21. [Cai C Y, Ouyang S, Wang Y. 1995. Fossil floras of Silurian. In: Li X X, Zhou Z Y, Sun G, Shu Q Y, Deng L H (eds). Fossil Floras of China through the Geological Ages. Guangdong Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press, 3–21]
- 邓珍珍, 熊聪慧, 黄璞, 薛进庄. 2021. 中国晚泥盆世至早三叠世楔叶类植物多样性研究. 古地理学报, 23(3): 565–580. [Deng Z Z, Xiong C H, Huang P, Xue J Z. 2021. Studies of diversity of the Late

- Devonian-Early Triassic sphenophytes from China. *Journal of Palaeogeography*(Chinese Edition), 23(3): 565–580]
- 方精云,郭柯,王国宏,唐志尧,谢宗强,沈泽昊,王仁卿,强胜,梁存柱,达良俊,于丹. 2020.《中国植被志》的植被分类系统、植被类型划分及编排体系. *植物生态学报*, 44(2): 96–110. [Fang J Y, Guo K, Wang G H, Tang Z Y, Xie Z Q, Shen Z H, Wang R Q, Qiang S, Liang C Z, Da L J, Yu D. 2020. Vegetation classification system and classification of vegetation types used for the compilation of vegetation of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44(2): 96–110]
- 冯晓娟,戴国华,刘婷,贾娟,朱二雄,刘程竹,赵云鹏,王亚,康恩泽,肖军,李薇. 2024. 从生物地球化学视角理解土壤碳封存的机制和潜在途径. *中国科学: 地球科学*, 54(11): 3421–3432. [Feng X J, Dai G H, Liu T, Jia J, Zhu E X, Liu C Z, Zhao Y P, Wang Y, Kang E Z, Xiao J, Li W. 2024. Understanding the mechanisms and potential pathways of soil carbon sequestration from the biogeochemistry perspective. *Scientia Sinica(Terrae)*, 54(11): 3421–3432]
- 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 & Exploration*, 21(5): 1–6]
- 郝守刚,王德明,王祺. 2002. 陆生植物的起源和维管植物的早期演化. *北京大学学报(自然科学版)*, 38(2): 286–293. [Hao S G, Wang D M, Wang Q. 2002. The origin of land plants and the early evolution of land vascular plants. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 38(2): 286–293]
- 李星学,窦亚伟,孙喆华. 1986. 论薄皮木属: 据发现于新疆准噶尔地区的新材料. *古生物学报*, 25(4): 349–379. [Li X X, Dou Y W, Sun Z H. 1986. The genus *Leptophloeum* Dawson based on a recent study of new material from the Junggar Basin, Xinjiang. *Acta Palaeontologica Sinica*, 25(4): 349–379]
- 刘璐,刘乐,王德明,薛进庄. 2020. 化石及现生真蕨类植物的根系: 形态演化及古环境意义. *古地理学报*, 22(4): 680–696. [Liu L, Liu L, Wang D M, Xue J Z. 2020. Roots of fossil and extant ferns: morphological evolution and paleoenvironmental implications. *Journal of Palaeogeography*(Chinese Edition), 22(4): 680–696]
- 石学法,吴斌,乔淑卿,姚政权,胡利民,白亚之,胡珊,盛洁,刘焱光,刘升发,王昆山,邹建军. 2024. 中国东部近海沉积有机碳的分布、埋藏及碳汇效应. *中国科学: 地球科学*, 54(10): 3113–3133. [Shi X F, Wu B, Qiao S Q, Yao Z Q, Hu L M, Bai Y Z, Hu S, Sheng J, Liu Y G, Liu S F, Wang K S, Zou J J. 2024. Distribution, burial fluxes and carbon sink effect of sedimentary organic carbon in the eastern China seas. *Scientia Sinica(Terrae)*, 54(10): 3113–3133]
- 王德明,万珍珠,崔丽. 2008. 龙潭楔叶的再研究: 兼论华南晚泥盆世楔叶目的演化. *北京大学学报(自然科学版)*, 44(2): 177–184. [Wang D M, Wan Z Z, Cui L. 2008. Further study of *Sphenophyllum lungtanense*, with a discussion on the evolution of the Late Devonian Sphenophyllales in South China. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 44(2): 177–184]
- 王铎,徐洪河. 2009. 中国志留纪陆生植物研究综述. *古生物学报*, 48(3): 453–464. [Wang Y, Xu H H. 2009. A review of studies on Silurian land plants in China. *Acta Palaeontologica Sinica*, 48(3): 453–464]
- 王铎,王军,徐洪河,何学智. 2010. 华南古生代陆生维管植物多样性演变. *中国科学: 地球科学*, 40(9): 1181–1190. [Wang Y, Wang J, Xu H H, He X Z. 2010. The evolution of Paleozoic vascular land plant diversity of South China. *Scientia Sinica(Terrae)*, 40(9): 1181–1190]
- 熊聪慧,黄璞,王德明,薛进庄. 2021. 华南板块古生代维管植物数据集. *中国科学数据*, 6(1): 165–176. [Xiong C H, Huang P, Wang D M, Xue J Z. 2021. A dataset of Paleozoic vascular plants from the South China Block. *China Scientific Data*, 6(1): 165–176]
- 薛进庄,张华侨. 2010. 古生物学术语冠群和干群的释义问题. *中国科技术语*, 12(4): 57–58, 62. [Xue J Z, Zhang H Q. 2010. Notes on the definition of two paleontological terms-crown group and stem group. *China Terminology*, 12: 57–58, 62]
- 薛进庄,郝守刚. 2014. 志留纪一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: evidence from plant megafossils. *Journal of Palaeogeography*(Chinese Edition), 16(6): 861–877]
- 薛进庄,王嘉树,李炳鑫,黄璞,刘乐. 2022. 陆地植物的起源、早期演化及地球环境效应. *地球科学*, 47(10): 3648–3664. [Xue J Z, Wang J S, Li B X, Huang P, Liu L. 2022. Origin and early evolution of land plants and the effects on Earth's environments. *Earth Science*, 47(10): 3648–3664]
- 薛进庄,李炳鑫,王嘉树,刘乐,黄璞,熊聪慧,沈冰. 2023. 早期维管植物辐射演化与长时间尺度水循环的耦合关系. *科学通报*, 68(12): 1459–1472. [Xue J Z, Li B X, Wang J S, Liu L, Huang P, Xiong C H, Shen B. 2023. Coupling relationship between radiation of early vascular plants and the long-term water cycle. *Chinese Science Bulletin*, 68(12): 1459–1472]
- 杨楠,李承森. 2009. 中国泥盆纪维管植物的组成与古地理分布. *古地理学报*, 11(1): 91–104. [Yang N, Li C S. 2009. Constitution and palaeogeographical distribution of the Devonian vascular plants in China. *Journal of Palaeogeography*(Chinese Edition), 11(1): 91–104]
- 郑高峰,王嘉树,李炳鑫,刘乐,薛进庄. 2026. 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. *古地理学报*, 28(2): 755–772. [Zheng G F, Wang J S, Li B X, Liu L, Xue J Z. 2026. Two lycopsid plants from the Middle Devonian Haikou Formation of Qujing, Yunnan, China and their evolutionary and paleogeographic implications. *Journal of Palaeogeography*(Chinese Edition), 28(2): 755–772]
- Alekseeva T V. 2020. Soils in Devonian and Carboniferous. *Current State of Knowledge in Russia: A Review*. *Eurasian Soil Science*, 53: 1343

- 1353.
- Algeo T J, Shen J. 2023. Theory and classification of mass extinction causation. *National Science Review*, 11: nwad237.
- Bábek O, Ackerman L, Šimíček D, Wright V P, Marriott S, Pluháček T, Shahrokhi S, Weinerová H. 2025. Pedogenic continental red beds: How, why and when red? Redox geochemistry and quantitative colour analysis of the Old Red Sandstone, South Wales, UK. *Sedimentology*, 72: 442–474.
- Bai L Q, Huang P, Yang N, Ju W X, Liu J B, Basinger J F, Xu H H, Xue J Z. 2022. A new Late Devonian flora from Sonid Zuoqi, Inner Mongolia, northeastern China. *Journal of Paleontology*, 96: 462–484.
- Bar-On Y M, Phillips R, Milo R. 2018. The biomass distribution on Earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115: 6506–6511.
- Berner R A. 2003. The long-term carbon cycle, fossil fuels and atmospheric composition. *Nature*, 426: 323–326.
- Berry C M. 2019. The evolution of the first forests in the Devonian. *Vestnik of Institute of Geology of Komi Science Center of Ural Branch RAS*, 11: 20–24.
- Boucot A J, Chen X, 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 Z. 1996. On a Chinese Givetian lycopod, *Longostachys latiporophyllus* Zhu, Hu and Feng, emend.: Its morphology, anatomy and reconstruction. *Palaeontographica Abteilung B*, 238: 1–43.
- Capel E, Cleal C J, Gerrienne P, Servais T, Cascales-Miñana B. 2021. A factor analysis approach to modelling the early diversification of terrestrial vegetation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 566: 110170.
- 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, Monnet C, Cleal C J, Xue J Z, Servais T, Cascales-Miñana B. 2023. The effect of geological biases on our perception of early land plant radiation. *Palaeontology*, 66: e12644.
- Chapin F S, Matson P A, Vitousek P M. 2011. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. New York: Springer.
- Cleal C J, Cascales-Miñana B. 2014. Composition and dynamics of the great Phanerozoic evolutionary floras. *Lethaia*, 47: 469–484.
- Cotrufo M F, Lavelle J M. 2025. Incorporating aridity in soil carbon stewardship frameworks. *Nature Climate Change*, 15: 240–242.
- Dahl T W, Arens S K M. 2020. The impacts of land plant evolution on Earth's climate and oxygenation state: an interdisciplinary review. *Chemical Geology*, 547: 119665.
- Dambreville A, Meyer-Berthaud B, Barzi J F, Decombeix A L, Griffon S, Rey H. 2018. Chapter 3—Using Architecture Modeling of the Devonian Tree *Pseudosporochnus* to Compute Its Biomass. In: Krings M, Harper C J, Cúneo N R, Rothwell G W (eds). *Transformative Paleobotany*. Amsterdam: Elsevier, 35–47.
- Davies N S, Berry C M, Marshall J E A, Wellman C H, Lindemann F J. 2021. The Devonian landscape factory: plant-sediment interactions in the Old Red Sandstone of Svalbard and the rise of vegetation as a biogeomorphic agent. *Journal of the Geological Society*, 178: jgs2020–2225.
- Edwards D, Richardson J B. 2004. Silurian and Lower Devonian plant assemblages from the Anglo-Welsh Basin: a palaeobotanical and palynological synthesis. *Geological Journal*, 39: 375–402.
- Edwards D, Cherns L, Raven J A. 2015. Could land-based early photosynthesizing ecosystems have bioengineered the planet in mid-Palaeozoic times? *Palaeontology*, 58: 803–837.
- Elbert W, Weber B, Burrows S, Steinkamp J, Büdel B, Andreae M O, Pöschl U. 2012. Contribution of cryptogamic covers to the global cycles of carbon and nitrogen. *Nature Geoscience*, 5: 459–462.
- Friedlingstein P, O'Sullivan M, Jones M W, Andrew R M, Hauck J, Landschützer P, Le Quéré C, Li H, Luijkx I T, Olsen A, Peters G P, Peters W, Pongratz J, Schwingshackl C, Sitch S, Canadell J G, Ciais P, Jackson R B, Alin S R, Arneeth A, Arora V, Bates N R, Becker M, Bellouin N, Berghoff C F, Bittig H C, Bopp L, Cadule P, Campbell K, Chamberlain M A, Chandra N, Chevallier F, Chini L P, Colligan T, Decayeux J, Djeutchouang L M, Dou X, Rojas C, Enyo K, Evans W, Fay A R, Feely R A, Ford D J, Foster A, Gasser T, Gehlen M, Gkritzalis T, Grassi G, Gregor L, Gruber N, Gürses Ö, Harris I, Hefner M, Heinke J, Hurtt G C, Iida Y, Ilyina T, Jacobson A R, Jain A K, Jarníková T, Jersild A, Jiang F, Jin Z, Kato E, Keeling R F, Goldewijk K, Knauer J, Korsbakken J I, Lan X, Lauvset S K, Lefèvre N, Liu Z, Liu J, Ma L, Maksyutov S, Marland G, Mayot N, McGuire P C, Metzl N, Monacci N M, Morgan E J, Nakaoka S I, Neill C, Niwa Y, Nützel T, Olivier L, Ono T, Palmer P I, Pierrot D, Qin Z, Resplandy L, Roobaert A, Rosan T M, Rödenbeck C, Schwinger J, Smallman T L, Smith S M, Sospedra-Alfonso R, Steinhoff T, Sun Q, Sutton AJ, Séférian R, Takao S, Tatebe H, Tian H, Tilbrook B, Torres O, Tourigney E, Tsujino H, Tubiello F, van der Werf G, Wanninkhof R, Wang X, Yang D, Yang X, Yu Z, Yuan W, Yue X, Zaehle S, Zeng N, Zeng J. 2025. Global Carbon Budget 2024. *Earth Syst Sci Data*, 17: 965–1039.
- Gerrienne P, Dilcher D L, Bergamaschi S, Milagres I, Pereira E, Rodrigues M A C. 2006. An exceptional specimen of the early land plant *Cooksonia paranensis*, and a hypothesis on the life cycle of the earliest eutracheophytes. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 142: 123–130.
- Guo X L, Retallack G J, Lü B, He L S, Wang R H, Song H. 2019. Paleosols in Devonian red-beds from northwest China and their paleoclimatic characteristics. *Sedimentary Geology*, 379: 16–24.
- Guo X L, Retallack G J, Liu J H. 2023. Paleoenvironments of Late Devonian tetrapods in China. *Scientific Reports*, 13: 20378.
- Gurung K, Field K J, Batterman S A, Goddérès Y, Donnadieu Y, Porada P, Taylor L L, Mills B J W. 2022. Climate windows of opportunity for plant expansion during the Phanerozoic. *Nature Communications*, 13: 4530.

- Gurung K, Field K J, Batterman S A, Poulton S W, Mills B J W. 2024. Geographic range of plants drives long-term climate change. *Nature Communications*, 15: 1805.
- Hao S G, Beck C B. 1993. Further observations on *Eophyllophyton bellum* from the Lower Devonian (Siegenian) of Yunnan, China. *Palaeontographica Abteilung B*, 230: 27–41.
- Hao S G, Xue J Z. 2013. The Early Devonian Posongchong Flora of Yunnan. Beijing: Science Press.
- Hao S G, Xue J Z, Guo D L, Wang D M. 2010. Earliest rooting system and root: shoot ratio from a new *Zosterophyllum* plant. *New Phytologist*, 185: 217–225.
- Huang P, Liu L, Deng Z Z, Basinger J F, Xue J Z. 2017. *Xihuphyllum*, a novel sphenopsid plant with large laminate leaves from the Upper Devonian of South China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 466: 7–20.
- Huang P, Liu L, Liu L, Wang J S, Xue J Z. 2022. *Sphenophyllum* Brongniart (Sphenopsida) from the Upper Devonian of South China. *Palaeoworld*, 31: 402–418.
- Huang P, Wang J S, Wang Y L, Liu L, Zhao J Y, Xue J Z. 2025. The smallest *Zosterophyllum* plant from the Lower Devonian of South China and the divergent life-history strategies in zosterophylloids. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 292: 20242337.
- Huang Y Y, Song X D, Wang Y P, Canadell J G, Luo Y Q, Ciais P, Chen A P, Hong S B, Wang Y G, Tao F, Li W, Xu Y M, Mirzaei tarposhti R, Elbasiouny H, Savin I, Shchepashchenko D, Viscarra Rossel R A, Goll D S, Chang J F, Houlton B Z, Wu H Y, Yang F, Feng X M, Chen Y Z, Liu Y, Niu S L, Zhang G L. 2024. Size, distribution, and vulnerability of the global soil inorganic carbon. *Science*, 384: 233–239.
- Ielpi A, Lapôtre M G A, Gibling M R, Boyce C K. 2022. The impact of vegetation on meandering rivers. *Nature Reviews Earth & Environment*, 3: 165–178.
- Jiang Q, Wang Y, Xu H H, Feng J. 2013. A new species of *Aneurophyton* (Progymnospermopsida) from the Middle Devonian of West Junggar, Xinjiang, China, and its paleophytogeographical significance. *International Journal of Plant Sciences*, 174: 1182–1200.
- Kennedy K L, Gibling M R, Eble C F, Gastaldo R A, Gensel P G, Werner-Zwanziger U, Wilson R A. 2013. Lower Devonian coaly shales of northern New Brunswick, Canada: plant accumulations in the early stages of Terrestrial colonization. *Journal of Sedimentary Research*, 83: 1202–1215.
- Knoll A H, Niklas K J, Tiffney B H. 1979. Phanerozoic land-plant diversity in North America. *Science*, 206: 1400–1402.
- Kotyk M E, Basinger J F, Gensel P G, de Freitas T A. 2002. Morphologically complex plant macrofossils from the Late Silurian of Arctic Canada. *American Journal of Botany*, 89: 1004–1013.
- Li B X, Huang P, Liu L, Wang J S, Niklas K, Wang D M, Xue J Z. 2025. New ovulate cupule further informs the relationships among early seed plants and their adaptation to wind pollination. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 292: 20242940.
- Li C S. 1990. *Minarodendron cathaysiense* (gen. et comb. nov.), a lycopod from the late Middle Devonian of Yunnan, China. *Palaeontographica Abteilung B*, 220: 97–117.
- Li C S. 1992. Review on the origin and early evolution of lycopods. *Yushania*, 9: 185–194.
- Li C S, Edwards D. 1995. A re-investigation of Halle's *Drepanophycus spiniformis* Göpp. from the Lower Devonian of Yunnan Province, Southern China. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 118: 163–192.
- Liu B C, Zong R W, Wang K, Bai J, Wang Y, Xu H H. 2024a. Evolution of Silurian phytogeography, with the first report of *Aberlemnia* (Rhyniopsida) from the Pridoli of West Junggar, Xinjiang, China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 633: 111903.
- Liu B C, Wang K, Bai J, Wang Y, Huang B, Xu H H. 2024b. Plant dispersal in the Devonian world (c. 419–359 Ma). *Palaeontology*, 67: e12699.
- Liu L, Wang D M, Zhou Y, Qin M, Xu P, Mu J J. 2025. Two new species of Late Devonian seed *Cosmosperma* from Zhejiang and Anhui, South China. *Journal of Systematics and Evolution*, 63: 601–611.
- Matthaeus W J, Macarewicz S I, Richey J, Montañez I P, McElwain J C, White J D, Wilson J P, Poulsen C J. 2023. A systems approach to understanding how plants transformed Earth's environment in deep time. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 51: 551–580.
- Morris J L, Wright V P, Edwards D. 2012. Siluro-Devonian landscapes of southern Britain: the stability and nature of early vascular plant habitats. *Journal of the Geological Society*, 169: 173–190.
- Morris J L, Leake J R, Stein W E, Berry C M, Marshall J E A, Wellman C H, Milton J A, Hillier S, Mannolini F, Quirk J, Beerling D J. 2015. Investigating Devonian trees as geo-engineers of past climates: linking palaeosols to palaeobotany and experimental geobiology. *Palaeontology*, 58: 787–801.
- Nelsen M P, DiMichele W A, Peters S E, Boyce C K. 2016. Delayed fungal evolution did not cause the Paleozoic peak in coal production. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113: 2442–2447.
- Niklas K J. 1988. Patterns of vascular plant diversification in the fossil record: proof and conjecture. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75: 35–54.
- Pawlik Ł, Buma B, Šamonil P, Kvaček J, Gałazka A, Kohout P, Malik I. 2020. Impact of trees and forests on the Devonian landscape and weathering processes with implications to the global Earth's system properties: a critical review. *Earth-Science Reviews*, 205: 103200.
- Pfeiler K C, Tomescu A M F. 2023. Mosaic assembly of regulatory programs for vascular cambial growth: a view from the Early Devonian. *New Phytologist*, 240: 529–541.
- Plaza C, Zaccane C, Sawicka K, Méndez A M, Tarquis A, Gascó G, Heuvelink G B M, Schuur E A G, Maestre F T. 2018. Soil resources and element stocks in drylands to face global issues. *Scientific Reports*, 8: 13788.

- Retallack G J. 1997. Early forest soils and their role in Devonian global change. *Science*, 276: 583–585.
- Retallack G J. 2023a. Mesoproterozoic calcareous paleosols from Montana. *Precambrian Research*, 395: 107134.
- Retallack G J. 2023b. Why was there a Neoproterozoic Snowball Earth? *Precambrian Research*, 385: 106952.
- Rubinstein C V, Gerrienne P, de la Puente G S, Astini R A, Steemans P. 2010. Early Middle Ordovician evidence for land plants in Argentina (eastern Gondwana). *New Phytologist*, 188: 365–369.
- Scheckler S E. 1986. Geology, floristics and paleoecology of Late Devonian coal swamps from Appalachian Laurentia (USA). *Annales de la Societe Geologique de Belgique*, 109: 209–222.
- Schweitzer H J. 1980. Über *Drepanophycus spinaeformis* Göppert. *Bonner Palaobotanische Mitteilungen*, 7: 1–29.
- Scotese C R. 2021. An atlas of Phanerozoic paleogeographic maps: the seas come in and the seas go out. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 49: 679–728.
- Simpson M G. 2010. *Plant Systematics*. 2nd ed. Amsterdam: Elsevier.
- Stein W E, Berry C M, Hernick L V, Mannolini F. 2012. Surprisingly complex community discovered in the mid-Devonian fossil forest at Gilboa. *Nature*, 483: 78–81.
- Stein W E, Berry C M, Morris J L, Hernick L V, Mannolini F, Ver Straeten C, Landing E, Marshall J E A, Wellman C H, Beerling D J, Leake J R. 2020. Mid-Devonian *Archaeopteris* roots signal revolutionary change in earliest fossil forests. *Current Biology*, 30: 421–431.
- Taylor T N, Taylor E L, Krings M. 2009. *Paleobotany: the Biology and Evolution of Fossil Plants*. 2nd ed. Amsterdam: Elsevier.
- Toledo S, Bippus A C, Atkinson B A, Bronson A W, Tomescu A M F. 2021. Taxon sampling and alternative hypotheses of relationships in the euphyllophyte plexus that gave rise to seed plants: insights from an Early Devonian radiatopsid. *New Phytologist*, 232: 914–927.
- Wang D M, Hao S G, Liu Z F. 2002. Researches on plants from the Lower Devonian Xujiachong Formation in the Qujing district, eastern Yunnan. *Acta Geologica Sinica (English Edition)*, 76: 393–407.
- Wang D M, Liu L, Meng M C, Xue J Z, Liu T, Guo Y. 2014. *Cosmosperma polyloba* gen. et sp. nov., a seed plant from the Upper Devonian of South China. *Naturwissenschaften*, 101: 615–622.
- Wang D M, Basinger J F, Huang P, Liu L, Xue J Z, Meng M C, Zhang Y Y, Deng Z Z. 2015. *Latisemenia longshania*, gen. et sp. nov., a new Late Devonian seed plant from China. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282: 20151613.
- Wang D M, Zhang Y Y, Liu L, Xu H H, Qin M, Liu L. 2018. Reinvestigation of the Late Devonian *Shougangia bella* and new insights into the evolution of fern-like plants. *Journal of Systematic Palaeontology*, 16: 309–324.
- Wang D M, Qin M, Liu L, Liu L, Zhou Y, Zhang Y Y, Huang P, Xue J Z, Zhang S H, Meng M C. 2019. The most extensive Devonian fossil forest with small lycopsid trees bearing the earliest stigmarian roots. *Current Biology*, 29: 2604–2615.
- Wang D M, Liu L, Zhou Y, Qin M, Meng M C, Guo Y, Xue J Z. 2022. *Guazia*, the earliest ovule without cupule but with unique integumentary lobes. *National Science Review*, 9: nwah196.
- Wang D M, Yang J N, Liu L, Zhou Y, Xu P, Qin M, Huang P. 2024. *Alasemenia*, the earliest ovule with three wings and without cupule. *eLife*, 13: RP92962.
- 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: 269–305.
- Wang Y, Berry C M. 2006. Morphology of a non-pseudosporochnalean cladoxylipsoid from the Middle Devonian of Yunnan. *Palaeoworld*, 15: 54–67.
- 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: 339–350.
- Xiao S H. 2022. Extinctions, morphological gaps, major transitions, stem groups, and the origin of major clades, with a focus on early animals. *Acta Geologica Sinica (English Edition)*, 96: 1821–1829.
- Xiong C H, Wang D M, Wang Q, Benton M J, Xue J Z, Meng M C, Zhao Q, Zhang J. 2013. Diversity Dynamics of Silurian-Early Carboniferous Land Plants in South China. *PLoS ONE*, 8: e75706.
- Xue J Z, Deng Z Z, Huang P, Huang K J, Benton M J, Cui Y, Wang D M, Liu J B, Shen B, Basinger J F, Hao S G. 2016. Belowground rhizomes in paleosols: The hidden half of an Early Devonian vascular plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113: 9451–9456.
- 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.
- Xue J Z, Wang J S, Huang P, Liu L, Huang T Z, Zhang L J, Wang X Y, Shen B, Wang D M, Liu J B, Davies N S, Basinger J F. 2023. The colonization of drylands by early vascular plants: Evidence from Early Devonian fossil soils and in situ plant traces from South China. *Earth-Science Reviews*, 237: 104290.
- Yang J N, Wang D M. 2022. A new fern-like plant *Xinhangia spina* gen. et sp. nov. from the Upper Devonian of China. *Biology*, 11: 1568.
- Yang J N, Wang D M, Liu L, Zhou Y. 2024. Fern-like plants establishing the understory of the Late Devonian Xinhang lycopsid forest. *Life*, 14: 602.

(责任编辑 张西娟)