

云南曲靖中泥盆统海口组 *Drepanophycus* (镰蕨属) 新材料及其古环境意义^{*}

赵景宇¹ 卜亚辉¹ 薛清元¹ 刘璐² 彭辉平³ 申佳佳⁴ 黄璞³

¹ 宿州学院资源与土木工程学院, 安徽宿州 234000

² 国家自然博物馆, 北京 100050

³ 古生物学与油气地层应用全国重点实验室, 中国科学院南京地质古生物研究所, 江苏南京 210008

⁴ 云南大学古生物研究院, 云南昆明 650500

摘 要 *Drepanophycus* (镰蕨属) 是早期石松类的代表类群之一, 其在全球广泛分布, 时间延限为早泥盆世至晚泥盆世。本研究首次描述了产自云南曲靖太和剖面中泥盆统海口组中的 *Drepanophycus qujingensis* Li et Edwards, 其营养轴平躺或穿层保存, 长度可达 172.0 mm, 三角形、镰刀形的小型叶稀疏排列在营养轴上, 长约 4.6 mm, 气孔类型为无规律型。另外, 回顾了 *Drepanophycus* 在中国的百年研究历史, 分析和总结了该属的分类学特征。新材料的发现及对前人标本的重新研究确凿地证明了 *Drepanophycus* 在华南地区可延伸至中泥盆世, 且华南地区中泥盆世植物群既有 *Drepanophycus* 和真叶植物基部类群等“始植物群”分子, 又有异孢石松类和似真蕨类等“古生代植物群”分子。在同一剖面海口组中还观察到大量古土壤发育, 其中的根状茎极可能属于 *Drepanophycus*, 表明草本石松类在中泥盆世发挥了固定土壤、减缓侵蚀、塑造地球景观的功能。

关键词 华南板块 中泥盆世 海口组 西冲组 曲靖镰蕨 古土壤 古环境

第一作者简介 赵景宇, 男, 1988 年生, 讲师, 主要从事与地球科学相关的科研与教学工作。E-mail: 88zhaojy@163.com。

通讯作者简介 黄璞, 男, 1987 年生, 副研究员, 主要从事早期陆地植物与环境演化研究工作。E-mail: puhuang@nigpas.ac.cn。

中图分类号: Q914.2 文献标志码: A

New materials of *Drepanophycus* from the Middle Devonian Haikou Formation of Qujing, Yunnan, China and their Palaeoenvironmental implications

ZHAO Jingyu¹ BU Yahui¹ XUE Qingyuan¹ LIU Lu² PENG Huiping³ SHEN Jiajia⁴ HUANG Pu³

¹ School of Resources and Civil Engineering, Suzhou University, Anhui Suzhou 234000, China

² Natural History Museum of China, Beijing 100050, China

³ State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology,
Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China

⁴ Institute of Paleontology, Yunnan University, Kunming 650500, China

^{*} 国家自然科学基金项目 (编号: 42472028)、宿州学院科研平台基础地质研究中心项目 (编号: 2021XJPT55) 和安徽省大学生创新创业训练计划项目 (编号: S202510379064) 联合资助。[Co-funded by the National Natural Science Foundation of China (No. 42472028), the program for Basic Geology, Suzhou University Scientific Center (No. 2021XJPT55), and the Practice Project of Anhui University Students Innovation and Entrepreneurship Training Program (No. S202510379064)]

收稿日期: 2025-05-25 改回日期: 2025-08-20

Abstract *Drepanophycus* is one of the representative early lycopsids, with a global distribution spanning from the Early to Late Devonian. New materials of *Drepanophycus* from the Middle Devonian Haikou Formation at the Taihe section of Qujing, Yunnan, are described and identified as *Drepanophycus qujingensis* Li et Edwards. Vegetative axes are preserved as lying flat or penetrating the bedding plane, with a length up to 172.0 mm. Triangular and falcate leaves, approximately 4.6 mm long, are sparsely arranged on the axes. The stomatal type observed in the cuticle of this plant is anomocytic. Research history of *Drepanophycus* records in China is reviewed, and taxonomic characteristics of this genus is summarized. New specimen of *Drepanophycus* Göppert, along with a re-examination of previous works, provides solid evidence for the occurrence of this genus in the Middle Devonian of South China. The Middle Devonian flora of South China includes both elements of the “Eophytic Flora”, such as the early lycopsid *Drepanophycus* and basal euphyllophytes, as well as those of the “Palaeophytic Flora” including heterosporous lycopsids and fern-like plants. Additionally, well-developed paleosols are observed in the same Haikou Formation of the same locality, in which rhizomes possibly belonging to *Drepanophycus* are preserved. This finding indicates that herbaceous lycopsids could have played a crucial role in soil stabilization, erosion mitigation and landscape shaping during the Middle Devonian.

Key words South China Block, Middle Devonian, Haikou Formation, Xichong Formation, *Drepanophycus qujingensis*, paleosol, palaeoenvironment

About the first author ZHAO Jingyu, born in 1988, is a lecturer. He is engaged in scientific researches and teaching of earth science. E-mail: 88zhaojy@163.com.

About the corresponding author HUANG Pu, born in 1987, is an associate professor. He is engaged in researches on evolution of early land plants and environments. E-mail: puhuang@nigpas.ac.cn.

陆地植物的起源与演化是地球生命演化史中最重要的里程碑之一，对大气圈、岩石圈、水圈甚至整个地球系统都产生了深远的影响（Algeo and Scheckler, 1998; Taylor *et al.*, 2009; 薛进庄等, 2022, 2023）。陆地植物通过多种方式增加碳埋藏，促使了古生代大气中的 O_2 含量快速增加，并逐步使之达到现代大气 O_2 水平（Lenton *et al.*, 2016; Dahl and Arens, 2020）。森林和种子植物在晚泥盆世广泛出现，加剧了这一时期的大陆风化，使得大气 CO_2 浓度进一步迅速降低，最终可能导致了显生宙以来持续时间最长的晚古生代大冰期的出现（Dahl and Arens, 2020; Pawlik *et al.*, 2020; Chen *et al.*, 2021）。此外，奥陶纪之后河流相中泥岩比例显著提高，被认为与陆地植物的出现和繁盛有着密切联系（McMahon and Davies, 2018）。陆地植物的广泛出现，特别是茎轴和根系的演化，增加和丰富了地史时期河流的类型，表现为受到植物茎轴与根系固堤作用而形成的曲流河在泥盆纪广泛出现（Gibling and Davies, 2012; Gibling *et al.*, 2014）。

中泥盆世（距今 393.3—382.7 Ma）是陆地植

物演化的重要转折时期之一，全球这一时期植物以石松类、似真蕨类、前裸子植物等迅速崛起为特征，逐渐取代了以工蕨类植物、早期石松类（前石松类）和三枝蕨类占主导的始植物群（Eophytic Flora）（Cleal and Cascales-Miñana, 2014）。多样化的森林习性和以前裸子植物（如 *Archaeopteris* Dawson）为代表的“深根类型”也相继出现在这一时期，深刻地影响了地球表层系统（Stein *et al.*, 2012, 2020）。

本研究首次报道并描述了中国云南省曲靖市中泥盆统海口组（西冲组）发现的早期石松类植物 *Drepanophycus qujingensis* Li et Edwards 化石，为该种植物在华南延续至中泥盆世提供了确凿证据。*Drepanophycus* Göppert 的根状茎具有穿层习性，结合同一剖面出现的根土岩，推测根土岩中的茎轴或根状茎很可能属于该种植物，表明在这一时期中不同类群植物可形成丰富多样的根土岩，共同影响和塑造地球地貌景观。同时，本研究还回顾了中国 *Drepanophycus* 的百年研究历史，分析和总结了该属植物的分类学特征。

1 材料与方法

本研究的化石采自中国云南省曲靖市太和剖面中泥盆统。太和剖面(图 1)毗邻小坡高速收费站,化石采集时其为建筑工地,现已建成住宅小区金博玫瑰园(GPS 点位为 103.808°E , 25.557°N),因此已无法测制剖面。该地区在以往的地质图中标注为第四纪沉积(李代芸和戈宏儒, 2001; Hao and Xue, 2013),但由于房地产开发,上覆第四纪沉积物被剥离,因而下部地层出露,富含植物与鱼类化石。太和剖面中含化石的层位未见明显的顶底,岩性以灰白色、灰绿色泥岩和粉砂岩为主(图 2),部分层位为砖红色泥岩和粉砂岩,夹砂岩透镜体。

太和剖面含化石的层位中发现了保存完好的似真蕨类植物(图 2-C, 2-D),表明该地层时代不早于中泥盆世。同时,在该层位中采集孢粉样品 THD-1 和 THD-2,并在样品中获取到了保存良好的古周囊孢属 *Archaeoperisaccus* Naumova(图 3),该属在华南的地层时代分布范围为中、晚泥盆世(卢礼昌, 1988)。更为详细的孢粉学资料将另文发表。结合曲靖地区地层框架——上泥盆统为一套白云岩即宰格组,以及植物大化石和孢粉化石记录,可以限定该套地层形成于中泥盆世。

目前对曲靖地区这套含中泥盆世植物的非海相

地层认识尚不统一,使用的地层名称也较为混乱。一部分古植物学者使用“海口组”(如, Li, 1990; Hao *et al.*, 2007; Guo and Wang, 2016),但海口组最早是根据昆明海口附近白色石英砂岩夹页岩建立的(彭辉平等, 2016);另一部分学者则采用“西冲组”(如, Wang and Berry, 2001; 马嘉欣和徐洪河, 2017),其来自于廖卫华等(1978)将曲靖及附近一套底部具底砾岩的石英砂岩夹砂质页岩中泥盆世岩石组合命名为西冲组。除此之外,这套地层还被其他学者分别冠以“广义海口组”、“西冲群”等名称(卢礼昌, 1988; 彭辉平等, 2016)。由于前期工地作业,太和剖面的层序并不清楚,因此本研究暂时无法解决上述地层学上的争议,暂以海口组指代太和剖面中含中泥盆世植物的层位。

太和剖面海口组中植物化石极为丰富,在 2017 年底至 2018 年初,本文作者黄璞、刘璐等共采集了约 1 t 的植物化石。经过初步整理和统计,在该剖面除发现大量似真蕨类植物(图 2-C, 2-D)外,还有石松类等。本次研究的植物化石即来自这一剖面(标本编号: PB207232),其平躺或穿层保存在灰白色泥质粉砂岩和泥岩中。与该植物化石同层保存的一些呈密集排列的纤细茎轴难以鉴定。植物化石以印痕形式保存为主,少数碎片化炭屑残存在化石表面上,标本保存在中国科学院南京地质古

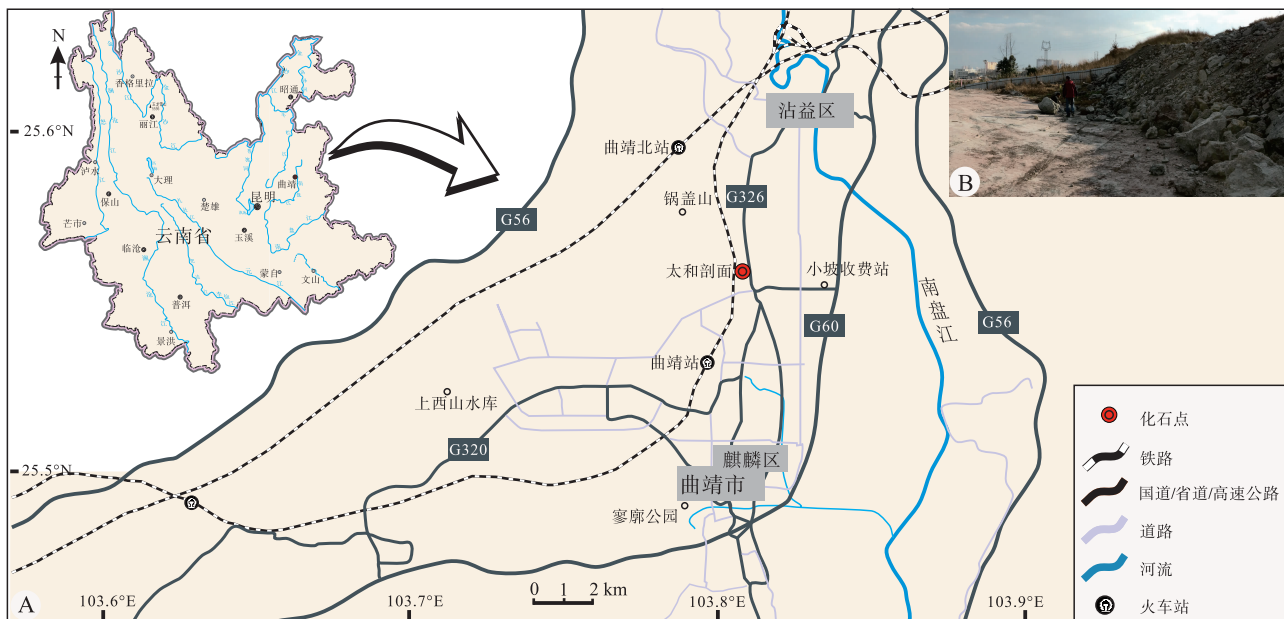
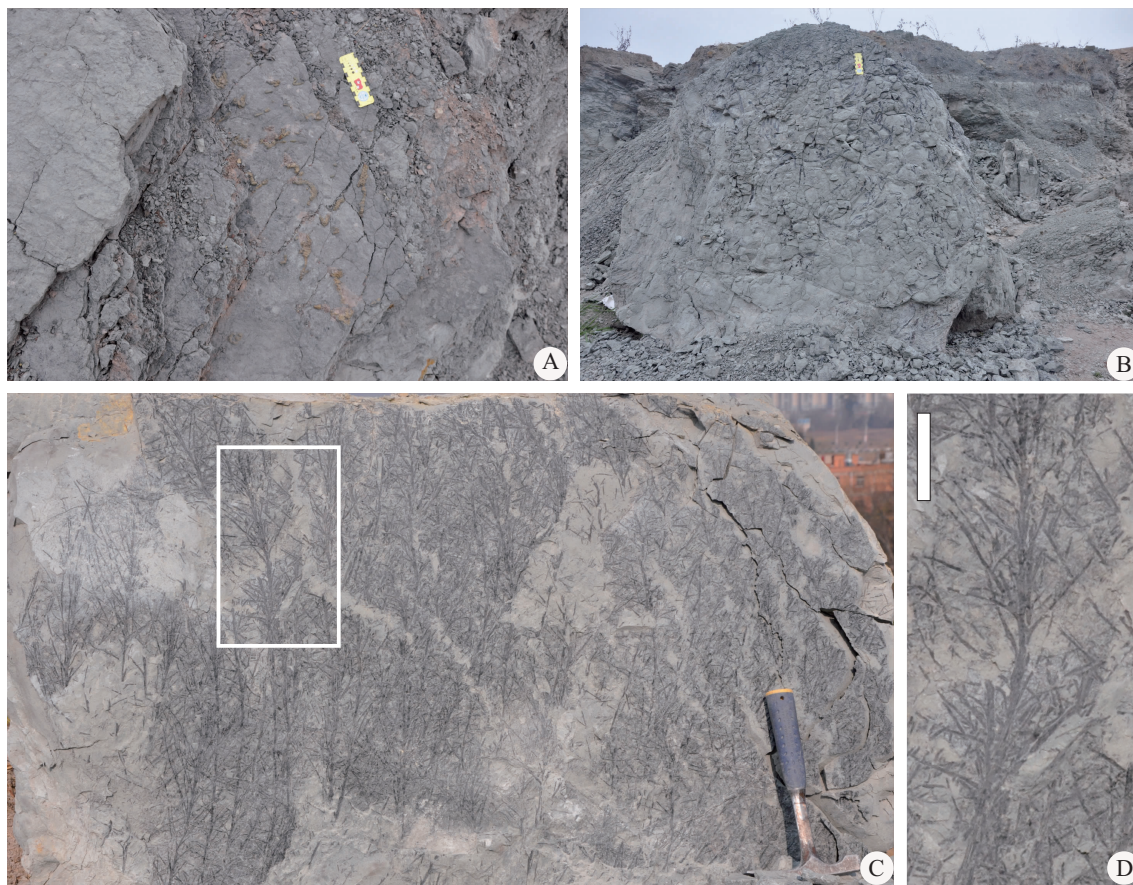


图 1 云南曲靖太和剖面交通位置 (A) (云南省改自审图号 GS (2019) 3333 号, 1:500 万) 及剖面照片 (B)

Fig. 1 Traffic map (A) (Yunnan Province, revised from the map number GS (2019) 3333 at a scale of 1:5,000,000) and view (B) of Taihe section in Qujing, Yunnan Province



A, B—灰白色泥质粉砂岩和泥岩；C—保存完好的似真蕨类植物化石，地质锤长 28 cm；D—图 C 中白色方框的放大，显示出该植物的分枝，比例尺长 5 cm

图 2 云南曲靖太和剖面中泥盆统海口组

Fig. 2 The Haikou Formation at Taihe section in Qujing, Yunnan Province

生物研究所标本馆中。

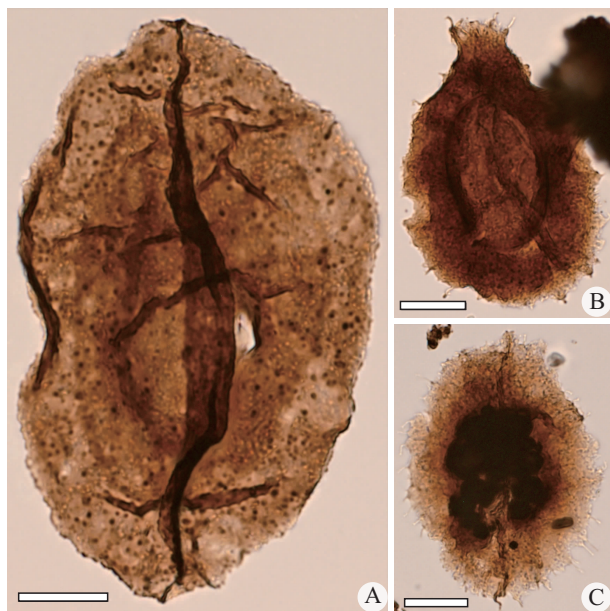
在太和剖面海口组局部层位中还可可见含植物遗迹的古土壤，植物遗迹具 H 型或 K 型结构，与前人描述的具 *Drepanophycus* 根状茎古土壤极为相似，因此文中也一并描述讨论。

为了揭示标本细节，笔者对少数埋藏在围岩之中的标本进行简单修理，以去除多余的围岩。使用数码相机对化石标本整体拍照。所有图片仅调节对比度和亮度，以增加化石与围岩的对比度。同时，绘制示意图协助展示标本的保存形式和状态。使用软件 ImageJ 1.44 测量化石的相关性状。样品处理采用实验室孢粉标准分析方法（SY/T 5915-2018），依次使用浓度 10% 的稀盐酸、氢氟酸、浓盐酸浸泡，使用过筛法获取全部悬浮物质，并制成固定片。从标本茎轴上直接取下碳片，使用舒氏溶液（Schulze's solution）浸解法获取角质层（叶

美娜，1981），并在扫描电镜下进行观察。

2 系统描述

所有茎轴产自同一个岩块（标本编号 PB207232），该岩块长 40 cm、宽 20 cm、厚 9.5 cm，正面和斜侧面（参见图 4-A，分别示 t 面和 l 面）至少可观察到 10 个茎轴（图 4-B，4-C，4-D），未见繁殖结构，因此笔者认为这些茎轴是营养轴。几乎所有茎轴未见分枝，整体形态呈条带状。在该标本正面可观察 7 个茎轴（图 4-B，t 面中 1-7），而在斜切面上可观察 3 个茎轴（图 4-C，l 面中 8-10）。标本正面绝大多数茎轴呈定向排列，与标本长轴呈近垂直或斜交（图 4-B，4-D），可能是受水流影响的结果。由于茎轴被围岩覆盖，彼此叠加，并不代表实际长度和宽度，例如茎轴 2 显示的长度仅为 17.6 mm，宽约 8.1 mm（图 4-D，2）。在 t 面上最



A—*Archaeoperisaccus scabratus* Owens; B—*A. oviformis* Lu;
C—*A. spinellosus* Gao et Ye. 比例尺长度均为 20 μm

图 3 云南曲靖太和剖面中泥盆统海口组样品中的
Archaeoperisaccus

Fig. 3 *Archaeoperisaccus* from the Haikou Formation at
Taihe section in Qujing, Yunnan Province

长的茎轴长度可达 138.0 mm，宽为 13.2 mm (图 4-D, 4)。绝大多数茎轴的宽度几乎不变，最宽的茎轴直径可达 14.5 mm。在标本斜侧面中茎轴 8 和 9 穿层保存，以茎轴 8 最为明显，与层面夹角呈 32.3°。茎轴 8 长 115.0 mm，宽 14.5 mm (图 4-C)。茎轴 7 和 8 的中间位置可见宽 1.2 mm 的细线结构(图 4-F, 4-G，黑色箭头)，推测为维管束残留形成的痕迹。

绝大多数茎轴两侧可观察到稀疏排列的叶，叶的形状为远端渐尖的三角形、镰刀形到线形，长达 4.6 mm。叶的宽度同样受到埋藏状态的影响，最宽可达 1.4 mm (图 4-F, 4-G)。叶伸出茎轴，或呈垂直关系，或向上弯曲，少数向下弯曲(图 4-F, 4-G)。

除以上描述的粗大茎轴外，岩块 PB207232 的不同层面上还可观察到纤细茎轴定向排列(图 4-B，白色箭头)，宽度仅 0.5 mm，明显属于另一植物类群，文中暂不详细描述。

角质层碎片炭化程度较深，在扫描电镜下至少可观察到 2 个气孔器和多个表皮细胞(图 5-A, 5-B, 5-C, 5-E)。在角质层的外表面，气孔表现为

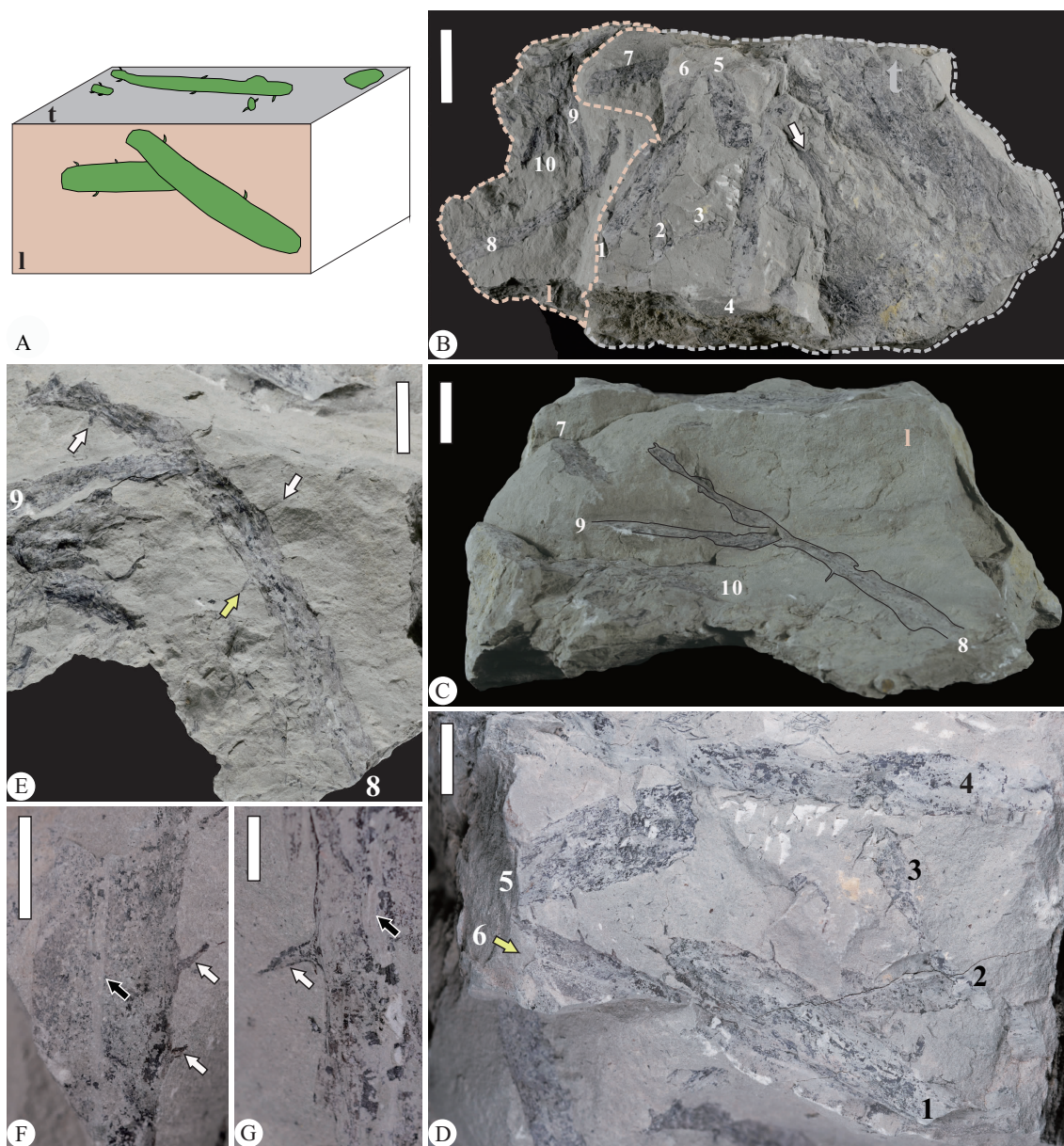
近圆形凸起(图 5-A, 5-B)。在角质层的内表面，表皮细胞呈梭形，长 43.7 ~ 82.8 μm ，宽 15.7 ~ 37.0 μm ，两端渐尖或截形，其垂周壁较平直(图 5-C, 5-D, 5-E)。气孔类型为无规则型。气孔器长轴与表皮细胞长轴方向平行，长 39.5 ~ 41.9 μm ，宽 24.5 ~ 31.1 μm 。气孔器孔由 2 个保卫细胞组成，气孔孔缝周围明显角质化加厚，覆盖部分保卫细胞(图 5-E，箭头所示)。

3 对比与讨论

与文中标本相似的是早期石松类植物，包括 *Asteroxylon* Kidston et Lang、*Baragwanathia* Lang et Cookson、*Hueberia* Yang et al.、*Drepanophycus* 及 *Sengelia* Matsunaga et Tomescu。然而，*Baragwanathia* 的小型叶长可达 40 mm (Lang and Cookson, 1935)，不同于文中的标本。*Hueberia* 茎轴直径仅有 0.9 ~ 2.8 mm，*Asteroxylon* 的直径也仅为 1.0 ~ 10.0 mm (Xue, 2013)，与文中的标本在整体形态上差距较大。*Drepanophycus* 和 *Sengelia* 与之最为相似。这 2 个属的主要区别在于叶片大小和形态、K 型分枝以及根系统，但实际上这 2 个属较难区分且有争议，其中后者的一些种 (*S. devonica* (Schweitzer et Giesen) Matsunaga et Tomescu 和 *S. minor* (Xu et al.) Matsunaga et Tomescu) 曾被认为属于 *Drepanophycus* (Matsunaga and Tomescu, 2017)。本次研究的标本未发现 K 型分枝和根系，暂不符合 *Sengelia* 的特征，且气孔类型也与该属模式种 *S. radicans* Matsunaga et Tomescu 明显不同，所以笔者将其归入 *Drepanophycus*。

Drepanophycus 是早期维管植物的重要代表，广泛分布于全球泥盆纪地层中，研究历史跨越近 2 个世纪，相关的分类学、形态学、解剖学及系统演化等已取得重要的进展 (Gensel and Andrews, 1984; Li et al., 2000; Taylor et al., 2009)。1852 年德国古植物学家 Göppert 首次命名 *Drepanophycus* 及该属模式种 *D. spinaeformis* Göppert，但由于当时未发现维管结构，故将其与藻类进行对比。Dawson (1871) 描述了来自加拿大魁北克下泥盆统的植物化石，命名为 *Arthrostigma gracile* Dawson。随后在多个国家相继报道有 *A. gracile* (如，Halle, 1927)。

后继研究者逐渐意识到 *Drepanophycus spinaeformis* 和 *Arthrostigma gracile* 之间的联系与相似性。



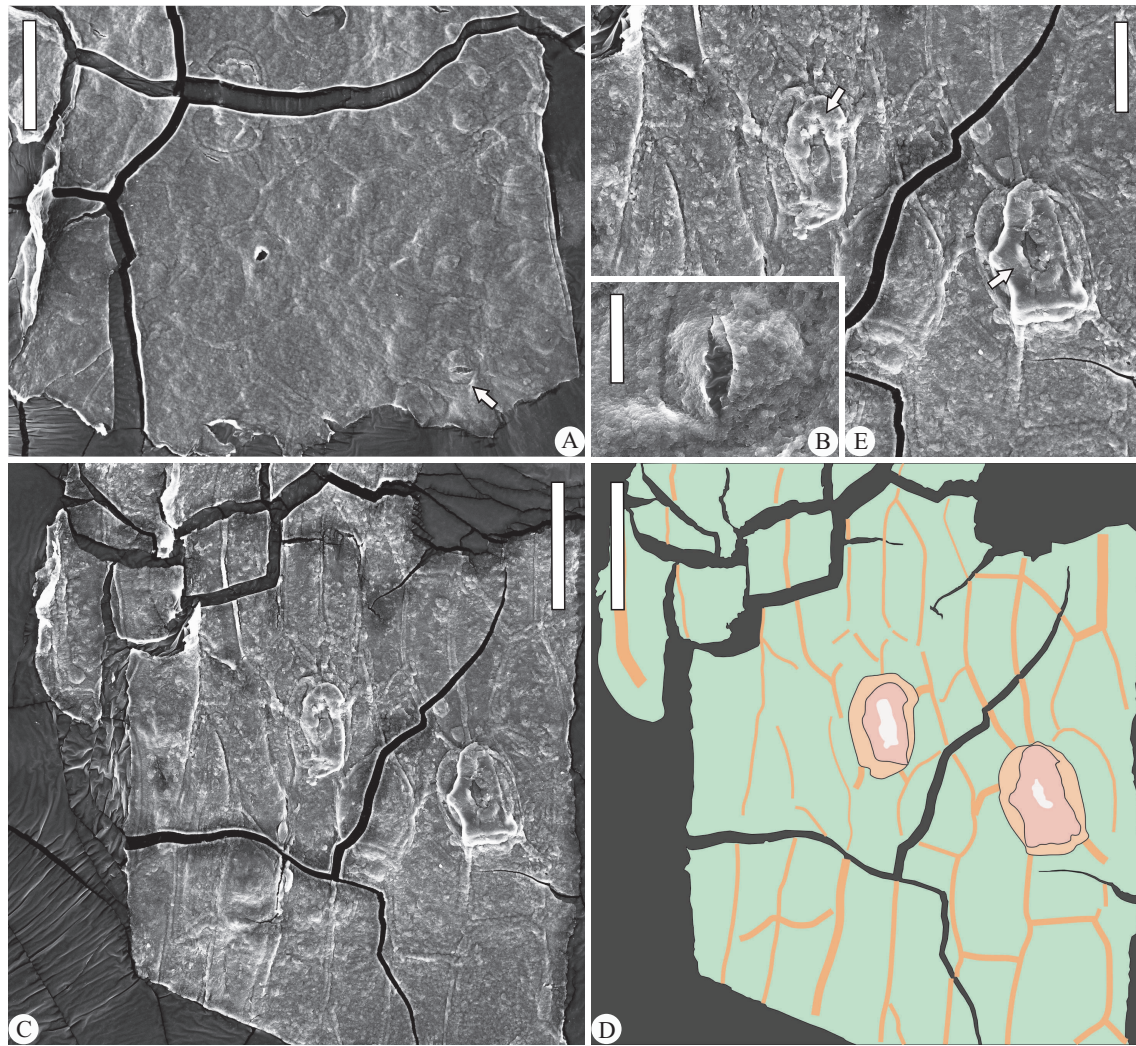
A—围岩中植物化石分布示意图，正面 (t) 中茎轴平行于层面排列，斜侧面 (l) 茎轴斜穿层面；B—正面 (t) 面中可见至少 7 个茎轴 (1-7)，平行于层面排列，斜侧面 (l) 中可见至少 3 个茎轴 (8-10)，比例尺长 50 mm；C—围岩中斜侧面 (l) 中斜穿层的茎轴 (8、9)，轮廓使用细线显示，比例尺长 20 mm；D—围岩正面 (t) 中水平排列的茎轴，黄色箭头所指部分放大见于图 2-F，比例尺长 10 mm；E—围岩斜侧面 (l) 中茎轴 8，可见稀疏排列的小型叶 (白色箭头所示)，黄色箭头所指部分放大见于图 2-G，比例尺长 20 mm；F、G—可见稀疏排列的小型叶 (白色箭头) 及茎轴中间的维管束 (黑色箭头)，比例尺长度分别为 10 mm 和 5 mm

图 4 云南曲靖太和剖面中泥盆统海口组的 *Drepanophycus qujingensis* (标本编号为 PB207232)

Fig. 4 *Drepanophycus qujingensis* (specimen PB207232) from the Haikou Formation at Taihe section in Qujing, Yunnan Province

Kräusel 和 Weyland (1930) 将两者合并，并选择更早发表的 *Drepanophycus* 作为属名，同时报道了可能的繁殖结构。Lang (1932) 报道了 *D. spiniformis* 的气孔、管胞信息以及小型叶中的维管组织。Kräusel 和 Weyland (1935) 详细揭示了 *D. spiniformis* 的孢子囊和孢子囊着生位置。Fairon-

Demaret (1971) 首次报道了 *D. spiniformis* 的解剖结构。Li 等 (2000) 为 *D. spiniformis* 指定了新模式标本，并对其分类描述进行了修订。除该属模式种 *D. spiniformis* 外，该属还包括有 *D. colophyllus* Gierson et Banks、*D. gaspianus* (Dawson) Kräusel et Weyland、*D. devonicus* Schweitzer et Giesen、*D. qu-*



A—角质层的外表面，可见气孔（箭头所示），比例尺长 50 μm ；B—图 A 中箭头所指气孔的放大，比例尺长 10 μm ；C、D—角质层的内表面和对应的线条图，可见表皮细胞和气孔器，显示类型为无规律型，比例尺长 50 μm 。E—图 C 中气孔器和周围表皮细胞的放大，箭头所示为气孔孔缝周围角质化增厚，比例尺长 25 μm

图 5 扫描电镜观察下的云南曲靖太和剖面中泥盆统海口组中的 *Drepanophycus qujingensis* 的角质层及其线条图

Fig. 5 Cuticle of *Drepanophycus qujingensis* from the Haikou Formation at Taihe section in Qujing, Yunnan Province under scanning electron microscope (SEM) and line drawing

jingensis、*D. minor* Xu et al. 及 *D. spinosus* (Krejci) Kräusel et Weyland 等 (Boureau et al., 1967; Li and Edwards, 1995; Xu et al., 2013)，但其中绝大多数种的保存较差或分类上仍有争议，例如 *D. devonicus* 和 *D. minor* 被归入 *Sengelia* (Matsunaga and Tomescu, 2017)。

在中国，*Drepanophycus* 的研究历史同样久远 (表 1)。早在 20 世纪初，丁文江先生和王曰伦先生在曲靖地区下泥盆统采集了植物化石，后经 Halle (1927, 1936) 鉴定为 *Arthrostigma gracile* (= *Drepanophycus spinaeformis*) (如图 6-A；本文重

拍)。李星学和蔡重阳 (1978) 报道了云南沾益龙华山及曲靖徐家冲剖面徐家冲组的 3 块 *D. spinaeformis* 标本，并建立了西南地区早泥盆世 3 个植物大化石组合，自下至上分别为 *Uncatoella verticillata*-*Zosterophyllum* sp.、*Z. myretonianum*-*Z. australianum* 以及 *D. spinaeformis*-*Z. yunnanicum*。李代芸 (见方润森等, 1985) 报道了曲靖下泥盆统中的 *D. spinaeformis*，并建立了该属 2 个新种 *D. ramificanalis* Li 和 *D. sinensis* Li，但笔者与蔡重阳和王悒 (1995)、Edwards 等 (2022) 的观点一致，认为这 2 个新种 “可能是 *D. spinaeformis* 的不同部位或不

表 1 中国研究 *Drepanophycus* 的历史
Table 1 Research history of *Drepanophycus* in China

物种名	化石产地	时代	沿革、修订与相关讨论	原始文献
<i>Arthrostigma gracile</i>	曲靖, 云南	早泥盆世	后续研究表明, <i>A. gracile</i> 是 <i>Drepanophycus spinaeformis</i> 后出异名, 后 Halle (1936) 采用了 <i>D. spinaeformis</i>	Halle, 1927
<i>D. spinaeformis</i>	曲靖, 云南	早泥盆世	Li 和 Edwards (1995) 将其修订为 <i>D. qujingensis</i>	Halle, 1936
<i>D. spinaeformis</i>	曲靖, 云南	早泥盆世	Li 和 Edwards (1995) 将其修订为 <i>D. qujingensis</i>	李星学和蔡重阳, 1978
<i>D. spinaeformis</i>	曲靖, 云南	早泥盆世	Li 和 Edwards (1995) 将其修订为 <i>D. qujingensis</i>	李代芸 (见方润森等, 1985)
<i>D. ramificanalis</i>	曲靖, 云南	早泥盆世	可能为 <i>D. qujingensis</i> (“ <i>D. spinaeformis</i> ”) 的不同部位或不同保存状态的标本 (蔡重阳和王悒, 1995; Edwards 等, 2022; 本文)	李代芸 (见方润森等, 1985)
<i>D. sinensis</i>	曲靖, 云南	早泥盆世	可能为 <i>D. qujingensis</i> (“ <i>D. spinaeformis</i> ”) 的不同部位或不同保存状态的标本 (蔡重阳和王悒, 1995; Edwards 等, 2022; 本文)	李代芸 (见方润森等, 1985)
<i>D. spinaeformis</i>	曲靖, 云南	中泥盆世	修订为 <i>Drepanophycus</i> sp. (本文)	Schweitzer and Cai, 1987
<i>D. spinaeformis</i>	江油, 四川	早泥盆世	修订为 <i>Drepanophycus</i> cf. <i>D. spinaeformis</i> (Edwards et al., 2022)	耿宝印, 1992
<i>D. spinosus</i>	江油, 四川	早泥盆世	修订为 <i>Drepanophycus</i> cf. <i>D. spinaeformis</i> (Edwards et al., 2022)	耿宝印, 1992
<i>Drepanophycus</i> sp.	江油, 四川	早泥盆世	认为是“未知存疑的石松类” (“unidentified lycophyte?”) (Edwards et al., 2022)	耿宝印, 1992
<i>D. spinaeformis</i>	三都, 贵州	早泥盆世	Li 和 Edwards (1995) 将其修订为 <i>D. qujingensis</i>	耿宝印和朱为庆, 1994
<i>D. qujingensis</i>	曲靖, 云南	早泥盆世	部分观点认为形态上与 <i>D. spinaeformis</i> 非常相似 (如 Xu et al., 2013)	Li and Edwards, 1995
<i>D. spinaeformis</i>	新疆	中泥盆世	认为是 <i>Serrulacaulis</i> (Xu et al., 2013)	窦亚伟等, 1983
<i>D. minor</i>	新疆	中泥盆世	修订为 <i>Sengelia minor</i> (Matsunaga and Tomescu, 2017)	Xu et al., 2013
<i>D. qujingensis</i>	曲靖, 云南	中泥盆世	—	本文

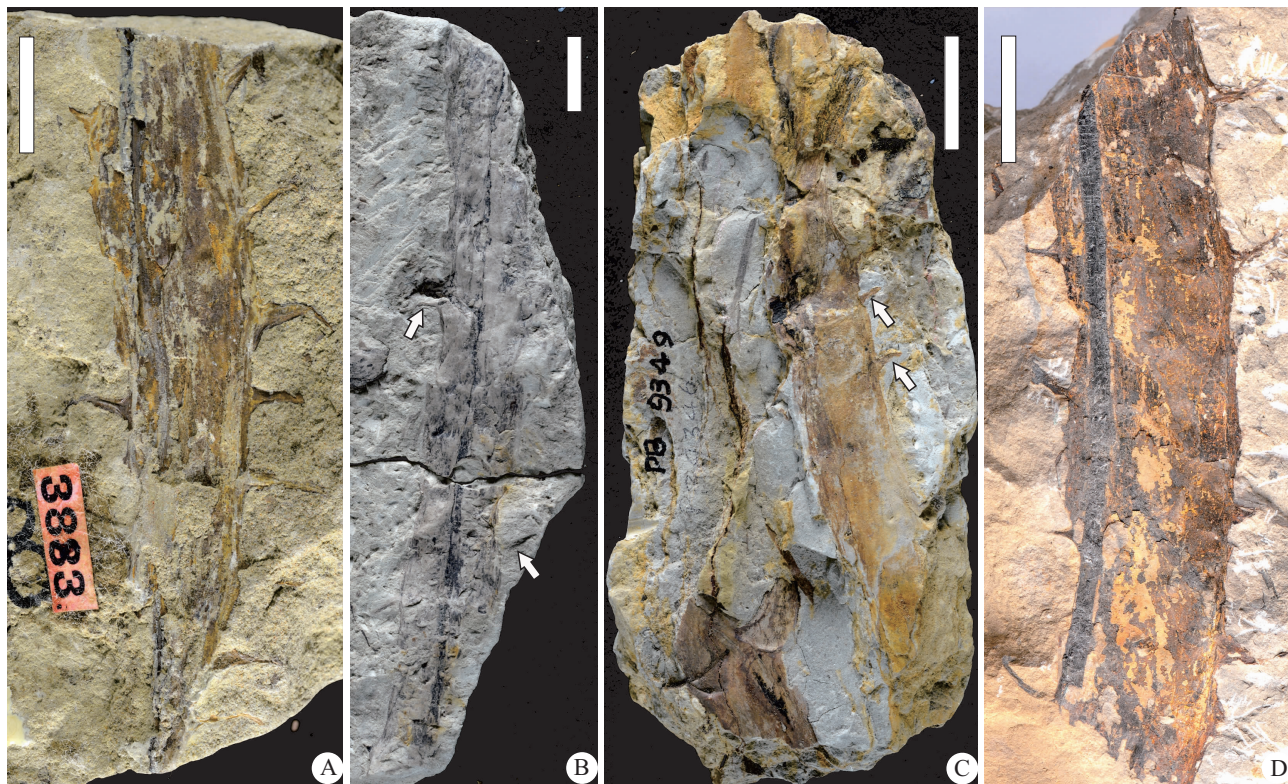
同保存状态的标本”。另外, 笔者还认为李代芸 (见方润森等, 1985) 所建立的新种 *Stigmophyton circulare* Li 和 *S. sinense* Li 实则为栖生有微螺虫的 *Drepanophycus* 茎轴。

Schweitzer 和 Cai (1987) 报道了云南曲靖中泥盆统的 *Drepanophycus spinaeformis* (图 6-B, 6-C; 原作者未发表标本图示, 本文新发表), 但发表时化石仅以线条图形式展示, 使得后人的研究中极少提及这一发现 (Xue et al., 2018) 或对其鉴定提出质疑 (Wang et al., 2007)。耿宝印 (1992) 报道了四川江油下泥盆统平驿铺群中的 *D. spinaeformis*、*D. spinosus* 以及 *Drepanophycus* sp., 之后 Edwards 等 (2022) 重新研究了这批标本, 将其分别鉴定为 *Drepanophycus* cf. *D. spinaeformis* 和未知存疑的石松类 (“unidentified lycophyte?”)。耿宝印和朱为庆 (1994) 报道并描述了贵州三都县平寨乡下泥盆统丹林组中的 *D. spinaeformis* 以及其繁殖和解剖结构 (图 6-D)。Li 和 Edwards (1995) 对

曲靖下泥盆统徐家冲组的 *Drepanophycus* 进行了详细研究, 揭示出该植物与 *D. spinaeformis* 在小型叶、分枝结构、根、气孔类型以及后生木质部等几方面有所区别, 并据此建立了该属新种 *D. qujingensis*, 同时认为 Halle (1936)、耿宝印和朱为庆 (1994) 描述的 *D. spinaeformis* 均为 *D. qujingensis*。Edwards 等 (2022) 除继续保持之前的观点外, 并认为中国报道的 *D. spinaeformis* 均需要进一步确认。

除华南板块外, 中国其他地区也相继报道有 *Drepanophycus*。例如, 窦亚伟等 (1983) 报道了北疆中泥盆统中的 *D. spinaeformis*, 但 Xu 等 (2013) 认为该植物可能是 *Serrulacaulis* Huber et Banks。Xu 等 (2013) 建立和描述了新疆中泥盆统呼吉尔斯特组中的 *D. minor*, 而后该种被修订为 *Sengelia minor* (Matsunaga and Tomescu, 2017)。

尽管 *Drepanophycus* 这一植物研究历史已近 200 年, 但正如 Gensel 和 Andrews (1984) 所述, *Drepanophycus* 属的特征难以准确界定, 该属下的种



A—云南下泥盆统徐家冲组的“*D. spinaeformis*”，标本号 PB111（最早发表于 Halle（1936），Plate I-2），馆藏于中国科学院南京地质古生物所标本馆，本文重拍，比例尺长 10 mm；B—云南曲靖海口组（西冲组）的“*D. spinaeformis*”，箭头所示为小型叶，标本号 PB9348（Schweitzer 和 Cai（1987），Abb. 2 线条图所依据的标本），馆藏于中国科学院南京地质古生物所标本馆，本文重拍，比例尺长 10 mm；C—云南曲靖海口组（西冲组）的“*D. spinaeformis*”，箭头所示为小型叶，标本号 PB9349（Schweitzer 和 Cai（1987），Abb. 3 线条图所依据的标本），馆藏于中国科学院南京地质古生物所标本馆，本文重拍，比例尺长 20 mm。D—贵州三都县下泥盆统丹林组的“*D. spinaeformis*”，标本号为 9154（最早发表于耿宝印和朱为庆（1994），图版 1-2），馆藏于中国科学院植物研究所标本馆，本文重拍，比例尺长 20 mm

图 6 华南下、中泥盆统中的 *Drepanophycus* 标本

Fig. 6 Specimens of *Drepanophycus* from the Lower and Middle Devonian in South China

更难以区分。目前该属中研究最为详细的种是 *D. spinaeformis* 和 *D. qujingensis*，它们的整体形态、繁殖结构、解剖乃至角质层信息都较为清楚，但关于两者之间的形态差异仍有争议。Li 和 Edwards（1995）提出两者之间有 5 个区别，出现在小型叶、分枝结构、根、气孔类型以及后生木质部。其中，原作者也认为 *D. qujingensis* 的解剖信息并不十分清楚，所以两者在后生木质部上的差异可能仍需更多材料证明；根系的区别可能受环境的影响；在叶方面和分枝结构上的差异，蔡重阳（2000）则认为建立 *D. qujingensis* 的“证据并不充分，如叶的排列方向、形态和数量在本种的标本中变异较大，对气孔类型及孢子囊的特征……至于本种特征的 K 型茎干，笔者（蔡重阳）早就在 70 年代已有发现”。笔者也认为 *D. qujingensis* 的小型叶回弯这一

区别特征并不稳定，极易受到埋藏学的影响。至于 *D. qujingensis* 中“缺少 H 型或 K 型分枝”，Xue 等（2016）在曲靖徐家冲组中采集到的 *D. qujingensis*，其中不乏有 H 型或 K 型分枝（如 Xue 等（2016）文中图 S4、F）。*D. qujingensis* 的 H 型或 K 型分枝或许较少，但由于通常化石采集量较少，很难达到统计学上的意义，因此对于只采集到的少量标本（如本文的材料）就难以根据这一条特征进行鉴定。笔者认为 *D. spinaeformis* 和 *D. qujingensis* 最大差别在于气孔类型，其中 *D. spinaeformis* 的气孔类型有所争议，最初描述为无规律型（anomocytic），后续研究解释为平列型（paracytic）或者称之为更为形象的玫瑰花型（Rosette）（Lang, 1932; Rayner, 1984; Li et al., 2000; Guo and Wang, 2016），与 *D. qujingensis* 的无规律型具有明显差异。

本次研究的 *Drepanophycus* 的角质层气孔类型明显为无规律型, 与 *D. spinaeformis* 的玫瑰花型气孔类型不同, 但与 *D. qujingensis* 的角质层类型一致。基于此, 将标本 PB207232 鉴定为 *D. qujingensis*。而在 Schweitzer 和 Cai (1987) 报道的中泥盆世的“*D. qujingensis*”(即标本 PB9348 和 PB9349) 中, 维管束分布在茎轴中央(图 6-B, 6-C), 叶片稀疏排列在茎轴两侧, 斜向上生长, 顶端略微下垂, 叶片侧压呈镰刀状, 这些特征符合 *Drepanophycus* 的属征。但正如上文所述, 表皮细胞和气孔特征是鉴定 *Drepanophycus* 属下种的重要特征, 但由于缺少关键性的表皮细胞特征, 所以暂时将标本 PB9348 和 PB9349 鉴定为 *Drepanophycus* sp.。

4 讨论

4.1 中泥盆世海口植物群 (西冲植物群)

中国的中泥盆世植物化石非常丰富, 根据现代中国地理区域将其划分为北方植物群和南方植物群(李星学和蔡重阳, 1979; 蔡重阳和王恽, 1995)。实际上, 所谓北方植物群主要分布在新疆准噶尔地层区, 而南方植物群则分布在华南地区, 其中海口组/西冲组是南方植物群最重要的赋存层位。自 Halle(1936)报道了云南曲靖地区的中泥盆世植物以来, 在该地区及其附近相继发现了大量的中泥盆世化石 (Schweitzer and Cai, 1987; Li, 1990; Wang and Berry, 2001; Hao et al., 2007; Liu et al., 2013; 马嘉欣和徐洪河, 2017; 郑高峰等, 2026)。该植物群以石松类植物占优势, 包括 *Colpodoxylon variable* Schweitzer et Cai、*Lepidosigillaria? cycloformis* Schweitzer et Cai、*Lepidodendropsis? arborescens* Sze、*Lepidodendropsis zhanyiense* Zheng et al.、*Minarodendron cathaysiense* (Schweitzer et Cai) Li、*Yuguangia ordinata* Hao et al. 及 *Drepanophycus qujingensis*; 似真蕨类包括 *Panxia gabata* Wang et Berry 和 *Rhipidophyton acanthum* Berry et Wang; 真叶类植物基干类群包括 *Eocladoxylon minutum* (Halle) Koidzumi、*Kunia venusta* Xiong et al.、*Psilophyton striatum* Wang et Berry、*Tauritheca cornuta* (Schweitzer et Cai) Wang et Berry 及 *Tsia denticulata* Wang et Berry (Xue et al., 2018; 郑高峰等, 2026 及本文)。在属一级上, 以地方性属

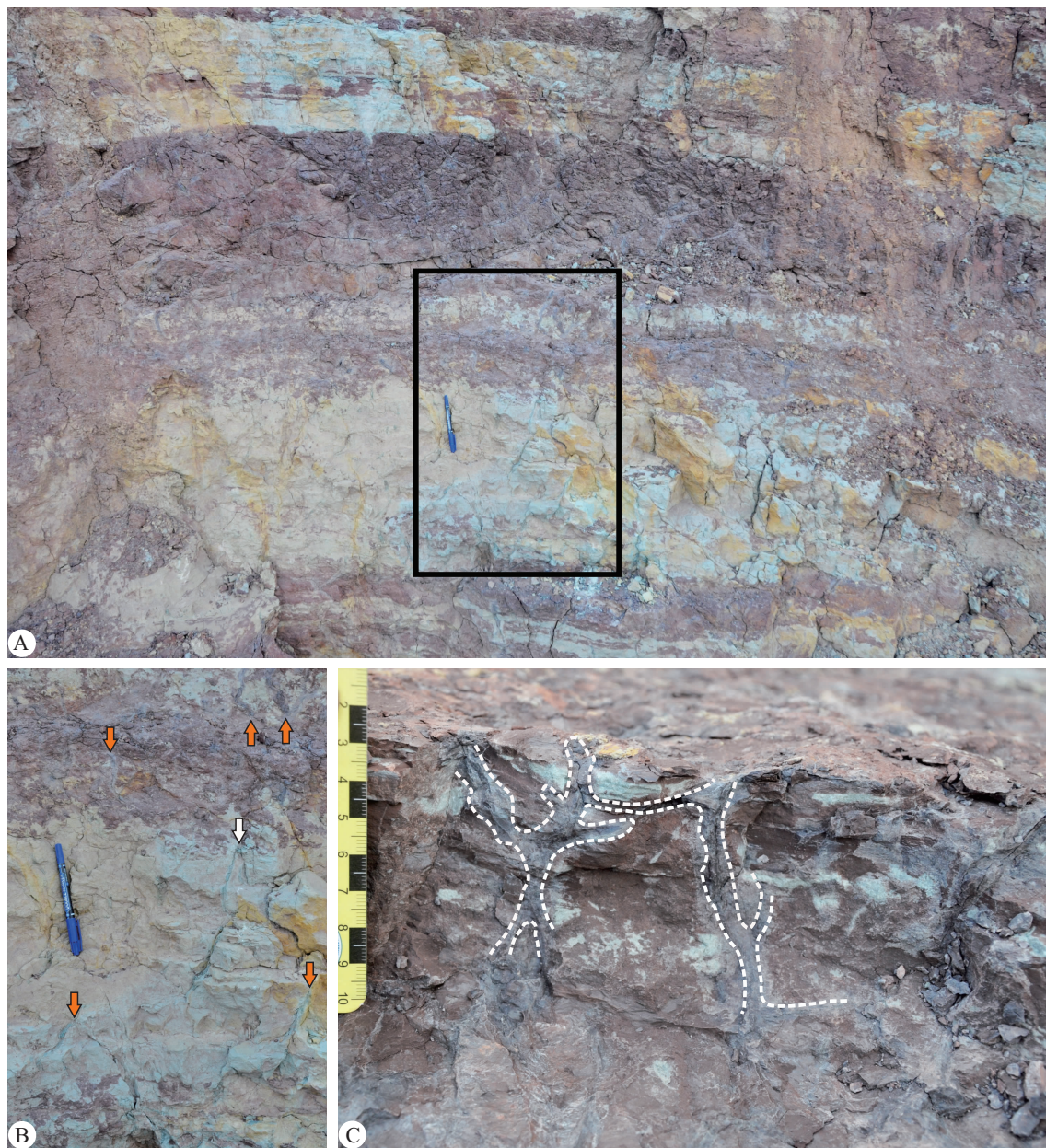
为主, 广布属仅有 *Lepidosigillaria* Kräusel et Weyland、*Lepidodendropsis* Lutz、*Drepanophycus* 及 *Psilophyton* Dawson; 在种一级上, 地方性种的比例更高, 甚至几乎全为地方性种。

除大化石外, 中泥盆统海口组还发现丰富的分散角质层 (Guo and Wang, 2016)。孙德伟等 (2007) 将云南禄劝中泥盆统角质层鉴定为 *Orestovia* cf. *O. devonica*。该角质层具有 2 种类型: 类型 I 具有规律分布的孔状结构, 表皮细胞呈不规则多边形或长条形; 类型 II 具有规律分布似气孔结构, 表皮细胞呈长方形。

Cleal 和 Cascales-Miñana (2014) 发展了前人关于演化植物群 (Evolutionary Flora) 的概念, 将地史时期的植物划分为 5 个演化植物群, 其中泥盆纪植物演化群更替频繁, 可识别出 3 个演化植物群, 分别为“莱尼蕨类植物群” (Rhyniophytic Flora, S-D₁)、“始植物群” (Eophytic Flora, D₁-D₂) 和“古生代植物群” (Palaeophytic Flora, D₃-C)。其中, “始植物群”以工蕨类、三枝蕨类和早期石松类为主, 而“古生代植物群”则以石松类、楔叶类、似真蕨类及早期裸子植物为主 (Cleal and Cascales-Miñana, 2014)。中泥盆世海口植物群见证了“始植物群”向“古生代植物群”的转变, 既含有早期石松类 *Drepanophycus*、三枝蕨类 *Psilophyton* 及 *Tauritheca* 等“始植物演化群”分子, 又含有具异孢子习性的石松类 *Yuguangia ordinata*、似真蕨类 *Panxia* 和 *Rhipidophyton* 等“古生代植物群”分子。

4.2 海口组古土壤

在太和剖面海口组局部层位, 可见中层猪肝色粉砂岩、泥岩夹中薄层灰白色、黄色粉砂岩互层 (图 7-A, 7-B)。管状结构在垂直层面连续分布, 并在中薄层的灰白色、黄色粉砂岩中呈灰蓝色 (图 7-B), 在猪肝色粉砂岩、泥岩中呈深灰色 (图 7-C)。管状结构在垂直方向二歧分叉 (图 7-B, 白色箭头), 在层面方向水平延展, 共同构成 H 型或 K 型结构 (图 7-C)。这些管状结构具有的 H 型或 K 型结构, 区别于典型的潜穴和水平遗迹, 且与工蕨类和部分早期石松类植物的 H 型或 K 型分枝类似。早期石松类镰蕨目成员 *Drepanophycus* 被认为具有克隆习性, 通过多次 H 型或 K 型结构



A—猪肝色粉砂岩、泥岩与中薄层的灰白色、黄色粉砂岩互层，方框放大见于图 3-B；B—古土壤中的植物遗迹（箭头所示）；

C—古土壤中的植物遗迹，具 H 型或 K 型结构（白色虚线所示）。中性笔长 13.8 cm

图 7 云南曲靖太和剖面海口组中的古土壤及其中的植物遗迹

Fig. 7 Paleosols with plant traces from the Haikou Formation at Taihe section in Qujing, Yunnan Province

拓殖陆地 (Xue *et al.*, 2016)。Xue 等 (2016) 报道了云南曲靖下泥盆统徐家冲组中的 *Drepanophycus* 的地下根状茎形成的古土壤，具有特征的 H 型或 K 型结构 (如 Xue *et al.*, 2016, 图 2-H, 2-I)，与本次研究的管状结构非常类似。在曲靖地区时代更早的下泥盆统桂家屯组也发现了类似的古土壤，其管状结构分布广泛，同样呈现出 H 型或 K 型结构，推测是由 *cf. Zosterophyllum* 所形成的。这些茎轴构

成的网状结构能够有效地捕获和固持地表附近的细粒沉积物，并可能促使细粒沉积物的固持和土壤发育 (Xue *et al.*, 2023)。除此之外，在美国怀俄明州下泥盆统 Beartooth Butte 组发现了同属镰蕨目的 *Sengelia radicans*，该植物不论是在形态上还是生活习性上都与 *Drepanophycus* 非常相似，两者的叶子都呈短三角形或镰刀形，且相对较小，茎轴具有类似的 H 型或 K 型结构，生长习性方面都倾向于通

过克隆生长来扩展种群，并穿层生长 (Matsunaga and Tomescu, 2017)。最近 Song 等 (2025) 报道了云南武定剖面海口组与本次研究相似的管状结构，并将其解释为维管植物的根状茎。考虑到目前在海口组中尚未发现工蕨类植物，故笔者认为同一剖面海口组古土壤中的管状结构是由 *Drepanophycus qujingensis* 的根状茎所形成的。

尽管最早的古土壤可能在前寒武纪就已经出现 (Retallack, 2023a, 2023b)，但其分布规模和类型远不如维管植物出现之后 (薛进庄等, 2026)。含植物的古土壤记录略晚于维管植物化石最早出现的记录，例如在北美志留系 Bloomsburg 组 and 老红砂岩 Raglan Mudstone 组就可能已出现由莱尼蕨类、隐孢子植物及真菌等形成的古土壤 (Driese and Mora, 2001; Morris *et al.*, 2012)。至泥盆纪，植物多样性和含植物的古土壤记录迅速增加 (Xue *et al.*, 2016, 2023 以及其中相关文献)。

在早泥盆世，以工蕨类、早期石松植物和三枝蕨类占优势类群 (Cleal and Cascales-Miñana, 2014)，其中前两类具有克隆生长的习性，以水平生长拓殖陆地，并形成分株，如 *Nothia* (Daviero-Gomez *et al.*, 2005)，同时从水平匍匐枝伸出繁殖枝或者向上拓展的营养枝。这些生长方式对土壤形成、减少土壤侵蚀及提高土壤稳定性等有很大贡献。以桂家屯组和徐家冲组为例，工蕨类和 *Drepanophycus* 地下茎的密度分别可达 600 ± 200 条/ m^3 和 $800 \sim 1300$ 条/ m^3 (Xue *et al.*, 2016)。

至中、晚泥盆世，植物面貌发生重要改变，植物根系统和古土壤也同样经历了显著演化。以前裸子植物为代表的深根类型 (如 *Archaeopteris*) 在此时期根系深度可达 $80 \sim 100$ cm，其通过增强化学风化作用与土壤有机碳封存，促进了河流的养分输入并引发海洋缺氧事件，从而成为连接陆地生态与海洋生物危机的关键纽带 (Algeo and Scheckler, 1998)。纽约 Catskill 地区中泥盆世吉维特期 (约 385 Ma) 古土壤的研究揭示，*Archaeopteris* 不仅在纵向上演化出与现代种子植物类似的深根系统，还横向扩展范围达数米，重构了森林生态系统的能量流动模式，为泥盆纪晚期全球气候变冷与生物辐射事件奠定了物质基础 (Stein *et al.*, 2020)。

Drepanophycus 的成土作用可从早泥盆世延续至中泥盆世。其不仅通过克隆生长方式迅速扩展，形

成了密集的植被覆盖，而且根状茎的分解为土壤提供了大量有机质，增加了土壤结构的复杂性，减轻了地表的侵蚀，并有效固定土壤、增加土壤厚度，进一步提高了土壤的稳定性，在改良土壤结构中发挥着重要作用。同时，在中泥盆世的陆地生态系统中，这些根状茎网络作为土壤生态系统中重要的碳汇，为陆生无脊椎动物提供了栖息地，促进了生物多样性增加。

5 结论

1) 云南曲靖太和剖面海口组中 *Drepanophycus qujingense* 和具根状茎古土壤的发现表明，*Drepanophycus* 不仅广泛出现在华南早泥盆世地层中，还延续至中泥盆世。华南中泥盆世植物群处于“始植物群”向“古生代植物群”转变的过程中。

2) *Drepanophycus* 的成土作用从早泥盆世延续至中泥盆世，与深根系统类群 (如 *Archaeopteris*) 共同有效地固定了土壤，减轻了地表的侵蚀，共同塑造了中泥盆世的地球景观。

致谢 中国科学院南京地质古生物研究所董重副研究员处理和拍摄角质层，并讨论了相关内容，褚存英老师借览馆藏标本，汤晶晶老师协助拍摄部分标本，冯立梅老师处理孢粉样品。中国科学院植物研究所标本馆 (PE) 杨学健老师提供部分化石图片；北京大学薛进庄副教授和审稿老师提出诸多宝贵意见，在此一并感谢！

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: Stratigraphical 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 (编). 中国地质时期植物群. 广州：广东科技出版社, 22–57. [Cai C Y, Wang Y. 1995. Devonian floras. In: Li X X (ed). Fossil Floras of China through the Geological Ages. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press, 22–57]
- 窦亚伟, 孙喆华, 吴绍祖, 顾道源. 1983. 古植物. 见：新疆地质局区域地质调查大队, 新疆地质局地质科学研究所, 新疆石油局地质调查处 (编), 西北地区古生物图册新疆维吾尔自治区分册 (二). 北京：地质出版社, 561–614. [Dou Y W, Sun Z H, Wu S Z, Gu D Y. 1983. Palaeobotany. In: Geological Surveying Team and Institute of Geoscience, Xinjiang Bureau of Geology, Geological Surveying

- Department, Xinjiang Bureau of Petroleum (eds). Palaeontological Atlas of Northwest China, Xinjiang Uygur Autonomous Region. Vol. 2. Beijing: Geological Publishing House, 561–614]
- 方润森, 江能人, 范健才, 曹仁关, 李代芸. 1985. 云南曲靖地区中志留世一早泥盆世地层及古生物. 昆明: 云南人民出版社. [Fang R S, Jiang N R, Fan J R, Cao R G, Li D Y. 1985. The Middle Silurian-Early Devonian Stratigraphy and Palaeontology in the Qujing area, Yunnan. Kunming: People's Publishing House of Yunnan]
- 耿宝印. 1992. 四川早泥盆世植物群的研究. 植物分类学报, 30(3): 197–211. [Geng B Y. 1992. Studies on Early Devonian flora of Sichuan. Acta Phytotaxonomica Sinica, 30(3): 197–211]
- 耿宝印, 朱为庆. 1994. 贵州早泥盆世刺藤蕨的新观察. 植物分类学报, 32(4): 345–348. [Geng B Y, Zhu W Q. 1994. New observations on *Drepanophycus spinaeformis* from the Lower Devonian of Guizhou, China. Acta Phytotaxonomica Sinica, 32(4): 345–348]
- 李代芸, 戈宏儒. 2001. 云南的早期陆地植物及其环境. 昆明: 云南科技出版社. [Li D Y, Ge H R. 2001. Early land plants and environment in Yunnan, China. Kunming: Yunnan Science and Technology Press]
- 李星学, 蔡重阳. 1978. 西南地区早泥盆世地层的一个标准剖面及其植物组合的划分与对比. 地质学报, 52(1): 1–14, 81–82, 87–88. [Li X X, Cai C Y. 1978. A type-section of Lower Devonian strata in southwest China with brief notes on the succession and correlation of its plant assemblages. Acta Geologica Sinica, 52(1): 1–14, 81–82, 87–88]
- 李星学, 蔡重阳. 1979. 中国泥盆纪植物群. 地层学杂志, 3(2): 90–95. [Li X X, Cai C Y. 1979. Devonian floras of China. Journal of Stratigraphy 3(2): 90–95]
- 廖卫华, 许汉奎, 王成源, 阮亦萍, 蔡重阳, 穆道成, 卢礼昌. 1978. 西南地区泥盆纪地层的划分与对比. 见: 中国地质科学院地质矿产研究所. 华南泥盆系会议论文集. 北京: 地质出版社, 193–213. [Liao W H, Xu H K, Wang C Y, Ruan Y P, Cai C Y, Mu D C, Lu L C. 1978. The subdivision and correlation of the Devonian stratigraphy of Southwest China. In: Institute of Geology and Mineral of Chinese Academy of Geological Science. Devonian System of South China. Beijing: Geological Publishing House, 193–213]
- 卢礼昌. 1988. 沾益史家坡中泥盆统海口组微体植物群. 中国科学院南京地质古生物研究所集刊, 24: 109–222. [Lu L C. 1988. Middle Devonian Microflora from Haikou Formation at Shijiapo in Zhanyi of Yunnan, China. Memoirs of Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academy Sinica, 24: 109–222]
- 马嘉欣, 徐洪河. 2017. 云南曲靖中泥盆统西冲组 *Colpodexylon variable* (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 variable* Schweitzer and Cai (lycopsida) from the Middle Devonian of Xichong Formation, Qujing, Yunnan. Acta Palaeontologica Sinica, 56(3): 347–356]
- 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]
- 孙德伟, 王怿, 徐洪河, 傅强. 2007. 云南禄劝中泥盆世晚期角质残植煤中植物角质层的再研究. 古生物学报, 46(3): 355–364. [Sun D W, Wang Y, Xu H H, Fu Q. 2007. Restudy on the cuticles of late Middle Devonian coal from Luquan, Yunnan, China. Acta Palaeontologica Sinica, 46(3): 355–364]
- 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]
- 薛进庄, 钟涛, 王徽, 李炳鑫, 杨琦琦, 王嘉树. 2026. 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. 古地理学报, 28(2): 708–723. [Xue J Z, Zhong T, Wang H, Li B X, Yang Q Q, Wang J S. 2026. The Silurian-Devonian radiation of vascular plants and potential effects on terrestrial carbon stocks. Journal of Palaeogeography (Chinese Edition), 28(2): 708–723]
- 叶美娜. 1981. 关于化石角质层的研究和技术处理方法. 见: 中国古生物学会(编). 中国古生物学会第十二届学术年会论文选集. 北京: 科学出版社, 170–179. [Ye M N. 1981. On the preparation methods of fossil cuticle. In: Palaeontological Society of China (ed). 12th Annual Conference of the Palaeontological Society of China Selected Papers. Beijing: Science Press, 170–179]
- 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]
- Algeo T J, Scheckler S E. 1998. Terrestrial-marine teleconnections in the Devonian: links between the evolution of land plants, weathering processes, and marine anoxic events. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 353(1365): 113–130.
- Boureau E, Jovet-Ast S, Høeg O A, Chaloner W G. 1967. Traité de Paléobotanique, Tome II, Bryophyta, Psilophyta, Lycophyta. Masson et Cie, Éd., Paris.
- Chen B, Chen J T, Qie W K, Huang P, He T C, Joachimski M M, Regellous M, Pogge von Strandmann P A E, Liu J S, Wang X D, Montañez I P, Algeo T J. 2021. Was climatic cooling during the earliest Carboniferous driven by expansion of seed plants? Earth and Planetary Science Letters, 565: 116953.

- Cleal C J, Cascales-Miñana B. 2014. Composition and dynamics of the great Phanerozoic evolutionary floras. *Lethaia*, 47: 469–484.
- 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.
- Daviero-Gomez V, Kerp H, Hass H. 2005 *Nothia aphylla*: the issue of clonal development in early land plants. *International Journal of Plant Sciences*, 166(2): 319–326.
- Dawson J W. 1871. The fossil plants of the Devonian and Upper Silurian formations of Canada. Geological Survey of Canada Paper Geological Survey of Canada, Dawson Montréal, QC: 1–92.
- Driese S G, Mora C I. 2001. Diversification of Siluro-Devonian plant traces in paleosols and influence on estimates of paleoatmospheric CO₂ levels. In: Gensel P, Edwards D (eds). *Plants Invade the Land: Evolutionary and Environmental Perspectives*. New York: Columbia University Press, 237–253.
- Edwards D, Li C S, Berry C M. 2022. Lower Devonian lycophytes from Sichuan and the paleogeographic context of coeval plant assemblages from South China. *International Journal of Plant Sciences*, 183: 413–431.
- Fairon-Demaret M. 1971. Quelques caractéristiques anatomiques du *Drepanophycus spinaeformis* Göppert-Note préliminaire. *Comptes rendue de l'Académie des Sciences Paris, Serie D*, 273: 933–935.
- Gensel P G, Andrews H N. 1984. *Plant Life in the Devonian*. New York: Praeger Press.
- Gibling M R, Davies N S. 2012. Palaeozoic landscapes shaped by plant evolution. *Nature Geoscience*, 5: 99–105.
- Gibling M R, Davies N S, Falcon-Lang H J, Bashforth A R, DiMichele W A, Rygel M C, Ielpi A. 2014. Palaeozoic co-evolution of rivers and vegetation: a synthesis of current knowledge. *Proceedings of the Geologists' Association*, 125: 524–533.
- Göppert H R. 1852. Fossile Flora des Übergangsgebirges. *Verhandl Kaiserl Leopoldinisch-Carolinischen Akad Naturforsch*, 14: 1–299.
- Guo Y, Wang D M. 2016. Studies on plant cuticles from the Lower-Middle Devonian of China. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 227: 42–51.
- Halle T G. 1927. Fossil plants from south-western China. *Palaeontologica Sinica, Series A*, 1: 1–26.
- Halle T G. 1936. On *Drepanophycus*, *Protilepidodendron* and *Protopteridium*, with notes on the Palaeozoic flora of Yunnan. *Palaeontologica Sinica, Series A*, 1: 1–38.
- Hao S G, Xue J Z. 2013. The Early Devonian Posongchong Flora of Yunnan; A contribution to an understanding of the evolution and early diversification of vascular plants. Beijing: Science Press.
- 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.
- Kräusel R, Weyland H. 1935. Neue Pflanzenfunde im rheinischen Unterdevon. *Palaeontographica*, B 80: 171–190.
- Lang W H. 1932. Contributions to the study of the Old Red Sandstone flora of Scotland. VIII. On *Arthrostigma*, *Psilophyton*, and some associated plant-remains from the Strathmore Beds of the Caledonian Lower Old Red Sandstone. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 57: 491–521.
- Lang W H, Cookson I C. 1935. On a flora, including vascular land plants, associated with *Monograptus*, in rocks of Silurian age, from Victoria, Australia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 224(517): 421–449.
- Lenton T M, Dahl T W, Daines S J, Mills B J, Ozaki K, Saltzman M R, Porada P. 2016. Earliest land plants created modern levels of atmospheric oxygen. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113: 9704–9709.
- Li C S. 1990. *Minarodendron cathaysiense* (gen. et comb. nov.), a lycopsid from the late Middle Devonian of Yunnan, China. *Palaeontographica Abteilung B-Palaeophytologie*, 220: 97–117.
- Li C S, Edwards D. 1995. A re-investigation of Halle's *Drepanophycus spinaeformis* Göpp. from the Lower Devonian of Yunnan Province, southern China. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 118(3): 163–192.
- Li C S, Hueber F M, Hottot C L. 2000. A neotype for *Drepanophycus spinaeformis* Göppert 1852. *Canadian Journal of Botany*, 78(7): 889–902.
- 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(3): 325–339.
- Matsunaga K K S, Tomescu A M F. 2017. An organismal concept for *Senegelia radicans* gen. et sp. nov.: morphology and natural history of an Early Devonian lycophyte. *Annals of Botany*, 119: 1097–1113.
- McMahon W J, Davies N S. 2018. Evolution of alluvial mudrock forced by early land plants. *Science*, 359(6379): 1022–1024.
- 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(2): 173–190.
- Pawlik Ł, Buma B, Šamonil P, Kvaček J, Gałazka A, Kohout P, Malika 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.
- Rayner R J. 1984. New finds of *Drepanophycus spinaeformis* Göppert from the Lower Devonian of Scotland. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh Earth Sciences*, 75(4): 353–363.
- 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.
- Schweitzer H J, Cai C Y. 1987. Beiträge zur Mitteldevon-flora SüdChinas. *Palaeontographica Abteilung B-Palaeophytologie*, 207: 1–109.
- Song J J, Zhang X L, Li S, Qie W K, Wang Y, Xu H H. 2025. A Middle Devonian fluvial-delta plain complex from eastern Yunnan, South

- China: insights into co-evolution between environments and organisms in an early non-marine system. *Earth-Science Reviews*, 270: 105223.
- 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(7387): 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(3): 421–431.
- Taylor T N, Taylor E L, Krings M. 2009. *Paleobotany: the Biology and Evolution of Fossil Plants* (2nd ed). Burlington, MA: Elsevier Academic Press.
- Wang Y, Berry C M. 2001. A new small plant from the Xichong Formation of Yunnan, and discussion on the floral assemblage of late Middle Devonian in South China. *Acta Palaeontologica Sinica*, 40(4): 424–432.
- 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.
- Xu H H, Feng J, Jiang Q, Wang Y. 2013. Report of *Drepanophycus* Göppert (Lycopsida) from the Middle Devonian of Xinjiang, China. *Journal of Systematics and Evolution*, 51(6): 765–772.
- Xue J Z. 2013. New material of *Hueberia zhichangensis* Yang, Li & Edwards, a basal lycopsid from the Early Devonian of Yunnan, China. *Neues Jahrbuch Für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 267(3): 331–339.
- 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(34): 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.
- Kräusel R, Weyland H. 1930. Die Flora des deutschen Unterdevons. *Abhandlungen Preussischen Geologischen Landesanstalt, neue folge*, 131: 1–92.

(责任编辑 张西娟)