

# 泥盆纪石松类研究新进展\*

刘 乐<sup>1)</sup> 王德明<sup>2)</sup>\*\* 孟美岑<sup>3)</sup> 薛进庄<sup>2)</sup> 唐跃刚<sup>1)</sup>

1) 中国矿业大学(北京), 地球科学与测绘工程学院, 北京 100083;

2) 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, dmwang@pku.edu.cn;

3) 中国科技出版传媒股份有限公司, 科学出版社, 北京 100717

**摘要** 简要论述了近十年来泥盆纪石松类研究取得的主要进展。分支系统学研究增进了对石松类起源与谱系分异的认识, 新构建的系统发育树中石松纲与真叶植物互为姐妹群, 并识别出原始鳞木目和异孢石松类两个单系。基于化石数据库和定量统计分析, 揭示了泥盆纪石松类的多样性演变模式: 早泥盆世布拉格期(Pragian)石松类的属种数量显著增加, 在埃姆斯期(Emsian)至艾菲尔期(Eifelian)逐步取代工蕨类, 至晚泥盆世进一步辐射。依据华南、新疆及全球其他地区丰富的化石材料, 大量泥盆纪的石松植物新类群得以建立, 一系列已有属种得到详细的再研究, 明确了这些植物的生物学特征, 也促进了对石松类根系、生长和繁殖习性演化的深入理解。对华南早泥盆世的镰蕨类和挪威中一晚泥盆世乔木状石松的研究分别揭示了这一时期植物-土壤相互作用及热带森林群落面貌, 为了解早期维管植物对地球环境和陆地生态系统的影响提供了新的资料。

**关键词** 石松类 系统分类 性状演化 古生态 泥盆纪

## 1 前言

维管植物在志留纪—泥盆纪逐渐占领陆地并发生辐射演化, 深刻改变了地球环境, 是地球生命演化史上的重大事件。其中, 石松类以其独特的具有单一叶脉的小型叶区别于维管植物中的其他类群。石松类最早起源于志留纪晚期, 在中、晚泥盆世快速辐射, 石炭纪时期达到鼎盛, 成为沼泽森林生态系统的优势类群和主要的成煤植物, 是晚古生代陆地植被的重要组成部分(Taylor *et al.*, 2009)。泥盆纪是石松类演化的关键时期, 出现了乔木、异孢、叶舌等重要性状, 因此对泥盆纪石松类的形态学、解剖学、分支系统学及繁殖和发育生物学的探讨, 一直是晚古生代古植物学研究的热点。

薛进庄等(2006)总结了世界范围内中、晚泥盆世石松类的研究进展。之后的十余年中, 大量的研究论著又得以发表, 特别是依据中国华南、新疆等地区的化石材料, 报道或重新研究了大量地方性属种, 增进了对石松类早期演化的认识(如 Xu *et al.*,

2011, 2012a; Wang Y *et al.*, 2012; Meng *et al.*, 2013, 2015, 2016; Liu *et al.*, 2013, 2015; Wang D M *et al.*, 2014, 2017)。近年来在泥盆纪石松类的根系演化和古生态学研究方面, 发表了一些有影响力的成果(如 Prestianni and Gess, 2014; Berry and Marshall, 2015; Hetherington and Dolan, 2016; Xu and Wang, 2016; Xue *et al.*, 2016; Matsunaga and Tomescu, 2016, 2017)。石松类作为维管植物中重要的单系类群, 近十年来对其取得的研究进展亟待被总结, 以期对未来研究提供新的思路。

## 2 石松类谱系关系的新认识

石松类与其可能的祖先类群之间的系统关系目前尚存在争议。Kenrick 和 Crane(1997)的系统发育树上定义了“石松亚门”(Lycophytina), 包括互为姐妹群关系的石松纲(Lycopsidea)和工蕨纲(Zosterphylloids), 还有一些工蕨类植物介于工蕨纲和石松纲之间。这一研究结果使得“石松类”这一概念可能指代狭义的石松纲或广义的石松亚门, 容易在应

收稿日期: 2018-04-16

\* 中国博士后科学基金面上项目(2016M600146)和国家自然科学基金项目(41672007)联合资助。

\*\* 通讯作者: 王德明, 教授, 主要从事古植物学研究。

用中造成混淆。本文倾向于使用“石松类”指代隶属于石松纲的植物,相当于 Taylor 等(2009)文中的“lycopsids”;而使用“广义石松类”指代石松亚门的全分子,相当于 Gensel 和 Berry(2001)文中的“lycophytes”。依据石松纲和工蕨纲的姐妹群关系, Kenrick 和 Crane 提出石松类起源的“孢子囊不育化假说”,认为在工蕨类的囊穗中,紧密排列的两个孢子囊位于下部的一个不育,进而转变成石松类的孢子叶。但是,这一假说无法解释石松类营养叶的起源,并且孢子囊的不育化缺乏发育生物学的支持。此外,最早的石松类和工蕨类大致同时于志留纪罗德洛世(Ludlow)出现,因而也无法从时间顺序上判断它们的演化祖裔关系。工蕨类以具有双层壁结构、扁平且远端开裂的孢子囊为典型特征(Hao and Xue, 2011),但在早期石松类中,只有 *Asteroxylon*(星木属)的孢子囊与工蕨类的孢子囊较为相似(Lyon, 1964),其他类型如 *Drepanophycus*(镰蕨属), *Halleophyton*(哈勒木属)和 *Zhenglia*(正理蕨属)的孢子囊是否扁平难以确定;稍晚期的石松类如 *Leclercqia*(莱氏蕨属), *Yuguangia*(玉光蕨属)等,孢子囊并不扁平(Bonamo *et al.*, 1988; Hao *et al.*, 2007),且 *Yuguangia* 仅具单层栅栏状细胞组成的孢子囊壁可与工蕨类明显区别(Hao *et al.*, 2007)。Hueber(1992)倾向于认为石松类和工蕨类各自起源于传统意义上的“拟库克逊蕨类”(cooksonioids),而 Hao 和 Xue(2013)的分支分析结果表明石松类与真叶植物构成姐妹群(插图 1),且这一支系延续至现代;工蕨类则位于该支系的基干位置。但是,目前的各种演化模式都难以解释石松类小型叶和具单一孢子囊的孢子叶的起源(薛进庄、郝守刚, 2014)。后续研究还应进一步明确石松类、工蕨类的性状特征及其同源性。

人们对石松纲各目之间的系统发育关系形成了相对较一致的结论(薛进庄等, 2006)。Xue(2011)对以华南中一晚泥盆世属种为主的早期石松类重新开展了分支系统学研究,确定了一些分类位置未定的植物在系统树上的位置,并论证了原始鳞木目和异孢石松类这两个类群的单系性,后者中的广义水韭目构成一个亚类群(插图 1)。但近年来新发现的类群如 *Changxingia*(长兴蕨属),以及得到重新研究的一些属种如 *Minostrobus*(小孢穗属)和 *Sublepidodendron*(亚鳞木属)等,其分类位置还有待明确。华南中一晚泥盆世的大量石松类显示出复杂的繁殖器官、根器官和解剖学特征,厘清这些植物的系

统发育位置有助于增进对石松类早期演化分异的认识。

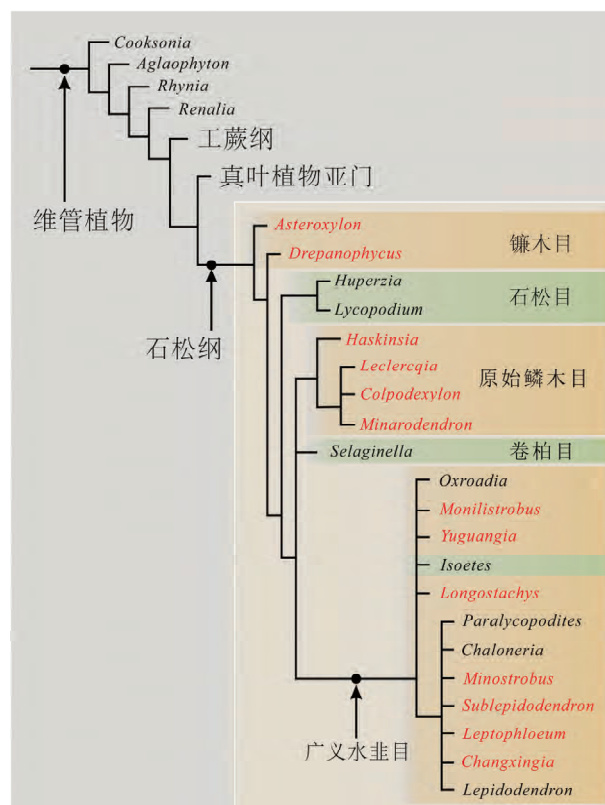


插图 1 综合的维管植物系统发育树,示石松纲及其内部类群的系统位置。图中石松纲的化石类群和现生类群分别用浅黄色和浅绿色框表示;泥盆纪属种名用红色表示(修改自 Xue, 2011; Hao and Xue, 2013; Hetherington and Dolan, 2016)。

Schematic cladogram of vascular plants, showing systematic position of the Class Lycopsida and its subgroups. Extant and extinct taxa within the Lycopsida are delimited in greenish and yellowish rectangles, respectively. Devonian taxa are marked in red (modified from Xue, 2011; Hao and Xue, 2013; Hetherington and Dolan, 2016).

### 3 早期石松类多样性的新认识

陆生植物多样性演变是宏进化研究中的重要问题。Hao 和 Xue(2013)统计了志留纪至早泥盆世陆生植物大化石和中化石的属级多样性(插图 2-A),发现石松类的多样性自志留纪至早泥盆世洛赫考夫期(Lochkovian)处于较低水平,而在布拉格期至埃姆斯期显著增加。Cascales-Miñana(2016)对志留纪—早石炭世[密西西比亚纪(Mississippian)]的植物大化石多样性统计分析(插图 2-B)支持 Hao 和 Xue(2013)的结论,并揭示出在布拉格期的多样性峰值之后,工蕨类植物迅速衰退,而石松纲和真叶植物继续发展,这反映了该时期植物群面貌的演替进

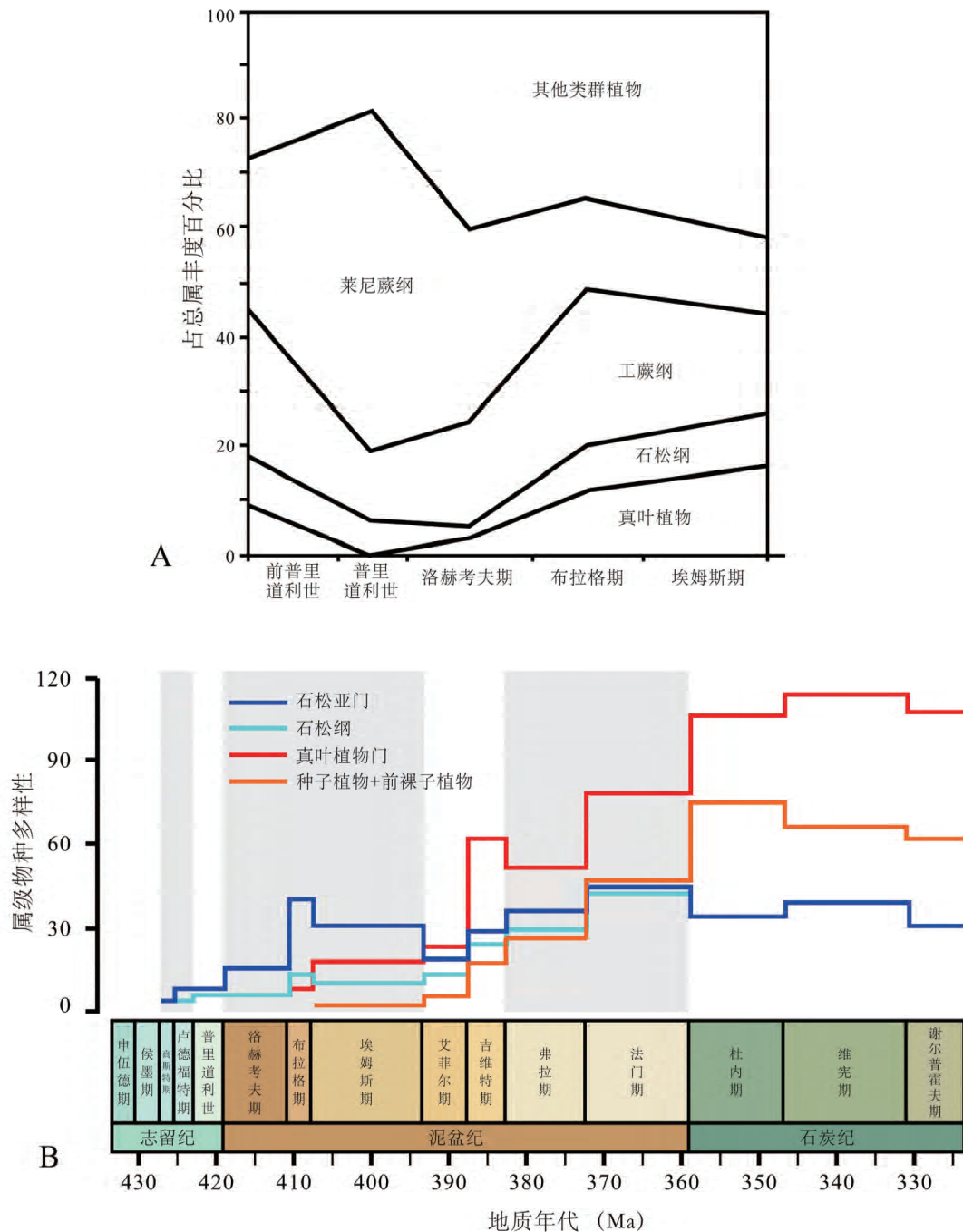


插图 2 早期维管植物主要类群的多样性演化

Diversity evolution of major groups of early vascular plants.

A. 志留纪至早泥盆世维管植物主要类群属丰度比例变化曲线(修改自 Hao and Xue, 2013)。B. 志留纪至早石炭世(密西西比亚纪)主要植物门类大化石属级多样性变化曲线(据 Cascales-Miñana, 2016)。石松亚门包括石松纲和工蕨纲(Kenrick and Crane, 1997)。

A. Percentage taxonomic composition of early vascular plants, from Silurian through Early Devonian (modified from Hao and Xue, 2013). B. Silurian-Mississippian genus-level megafossil-based diversity curves (modified from Cascales-Miñana, 2016). The Lycopophytina includes Lycopodiophytes and Zosterophylloids (Kenrick and Crane, 1997).

程;石松类多样性在晚泥盆世继续增加,表明该类群发生进一步的辐射演化。

Wang 等(2010)尝试性地将泥盆世的维管植物划分为两个演化植物群(evolutionary floras,简称为

EF),其中 EF1 包括工蕨类和“三枝蕨类”,而 EF2 指代包括石松类在内的其他类群。他们的定量分析表明,自早泥盆世埃姆斯期起,EF2 开始迅速多样化,逐步取代 EF1,成为后期植被的主导。Xiong 等

(2013)建立了详细的华南志留纪至早石炭世维管植物的数据库,并对维管植物总体的多样性模式进行了分析,但未对各单一类群进行分别探讨。熊聪慧(2013)对华南志留纪至石炭纪陆生植物的多样性、事件及宏演化开展了研究,识别出了石松类中镰木目/原始鳞木目被广义水韭目替代的演化进程。未来的研究有望在这方面取得新的认识。

## 4 石松植物各主要类群的研究进展

### 4.1 镰木目

基于云南文山下泥盆统坡松冲组的化石材料, Yang等(2009)建立了 *Hueberia zhichangensis*。该植物气生茎纤细,具有K型分枝,茎表面具有螺旋着生的附属物。由于材料有限,他们认为这种植物的分类位置不明。Xue(2013)的再研究发现,该植物基部的根状茎表面无附属物;根状茎与气生茎呈二叉分枝;气生茎表面着生具单一叶脉的小型叶,并散生侧芽和球形孢子囊,与镰木目植物非常相似。

Xu等(2013)基于新疆中泥盆统呼吉尔斯特组的标本建立了 *Drepanophycus minor* (小型镰蕨),其植物体较同属其他种更小,具有根状茎、散生侧芽及圆形或卵形的气孔器。Matsunaga和Tomescu(2017)研究了美国Wyoming州下泥盆统的 *Sengelia radicans*,并提出将 *D. minor* 归入 *Sengelia* 的方案。*Sengelia* 具有K型分枝产生的根状茎,其上侧生有等二分叉的根。*Drepanophycus* 和 *Sengelia* 这两个属的特征的比较,是未来研究需要关注的。

### 4.2 原始鳞木目

新疆中泥盆统呼吉尔斯特组产有丰富的原始鳞木类植物,如 *Haskinsia sagittata*, *H. hastata denticulata*, *Colpodexylon gracilentum*, *Leclercqia* cf. *complexa* 和 *L. uncinata* (Xu and Wang, 2008, 2011; Xu et al., 2008, 2011)。*Haskinsia* 的叶尖呈箭头形或戟形;*C. gracilentum* 叶尖具近等大的三个裂片;*Leclercqia* cf. *complexa* 叶尖具五枚裂片,而 *L. uncinata* 的叶尖具七个裂片,中央裂片顶端回弯成钩状,可能指示该植物具攀援习性(Xu et al., 2011)。

对云南曲靖中泥盆统海口组(西冲组)产出的两种原始鳞木类植物——*Minarodendron cathaysiense* (华夏小木)和 *Colpodexylon variable* (畸变鞘木)进行的再研究取得了一些新认识(Liu et al.,

2013; 马嘉欣、徐洪河, 2017)。*M. cathaysiense* 具有粗大的茎干,而纤细的营养轴连续多次二分叉;*C. variable* 叶尖具三个裂片,中央裂片狭长,两侧裂片较小,孢子叶与营养叶基本同型,但前者基部稍向远轴方向弯折。

其他有关原始鳞木类植物的研究包括: Yang等(2008)描述了俄罗斯远东地区的 *Haskinsia colophylla*; Xu和Berry(2008)报道了南极洲的 *Haskinsia* 标本,进一步证明了该属具有广泛的古地理分布; Benca等(2014)运用形态计量学方法,区分了 *Leclercqia* 属不同的小型叶形态,并基于美国华盛顿州标本建立了 *L. scolopendra*; Xu和Wang(2008)以及Jurina(2009)总结了有关 *Protolepido-dendron* (原始鳞木属)模式标本的研究,并讨论了该属及其模式种 *P. scharyanum* 的命名问题。

### 4.3 广义水韭目

Hao等(2007)基于云南沾益中泥盆统海口组的标本建立了 *Yuguangia ordinata* (规则玉光蕨)。该植物具有二分叉的营养轴,小型叶呈假轮状排列,具两性孢子叶球,孢子叶假轮生,具明显分化的水平叶柄(pedicel)、向上弯折的叶片(lamina)、下延的踵(heel)和叶舌;大孢子为 *Triletes* 型,小孢子为 *Acinosporites* 型。Xue(2011)认为 *Y. ordinata* 的系统发育位置为广义水韭目基部。

*Sublepidodendron* 广布于全球上泥盆统和下石炭统,在我国有大量形态种被报道和描述,其中存在同物异名的情况。崔丽、王德明(2009)对 *S. mirabile* (奇异亚鳞木), *S. songziense* (松滋亚鳞木)和 *S. grabau* (葛利普亚鳞木)的生物学特征进行了详细比较,提出了我国亚鳞木形态种的归并方案。孟美岑等(2014)对湖北松滋上泥盆统写经寺组中的 *S. songziense* 大孢子叶球进行了研究,复原了该植物大孢子囊-孢子叶复合体(megasporophyll-sporangium complexes)的形态,并观察到在每个大孢子囊中含有至少20个 *Lagenicula* 型大孢子。Meng等(2016)对浙江长兴上泥盆统五通组的 *S. grabau* 进行的再研究表明,该植物茎干可通过假单轴分枝方式产生侧枝,小孢子为 *Lycospora* 型。

Wang等(2012)对安徽巢湖上泥盆统五通组的 *Minostrobus chaohuensis* (巢湖小孢穗)进行了再研究,并认为该植物具有单性孢子叶球,可能是乔木或假草本石松类,纤细的等二分枝代表其顶端部分; Meng等(2013, 2015)的进一步详细研究证实了巢

湖小孢穗具单性叶球的特征,每个大孢子囊内具有一个能育大孢子和三个败育大孢子,其大、小孢子分别为 *Lagenicula* 型和 *Lycospora* 型,大孢子自由散布;茎干中存在次生生长。

Wang 等(2014)建立并研究了浙江长兴上泥盆统五通组中的 *Changxingia longifolia* (长叶长兴蕨)。该植物的大孢子叶球成对着生且回弯,叶座内可见叶舌穴和卵形的叶痕。大孢子囊与孢子叶形成孢子叶-孢子囊复合体的繁殖单元整体散布,大孢子为 *Lagenicula* 型。同一产地临近层位产出的 *Changxingia* sp. 具有与 *C. longifolia* 相似的营养叶和叶座形态,其大、小孢子分别为 *Lagenicula* 型和 *Lycospora* 型(Wang et al., 2017)。

Prestianni 和 Gess(2014)依据南非上泥盆统法门阶(Famennian)的标本,认为 *Leptophloeum rhombicum* (斜方薄皮木)的根状体(rhizomorph)为不分裂的球茎型(unlobed cormose type),而非以往认为的根座型(stigmarian type; 李星学等, 1986)。目前这一植物根状体的详细形态结构尚存在争议,还有待进一步深入研究。

Evreinoff 等(2017)运用 X 射线同步加速显微断层摄影技术(X-Ray synchrotron microtomography)观察了澳大利亚上泥盆统法门阶的双性孢子叶球 *Cymastrobis irvingii*。该叶球直径可达 5 mm,下部着生大孢子囊,上部着生小孢子囊。孢子叶叶柄狭长,远轴面具中脊(keel);叶片细小且向上弯折,下延的踵呈六边形;大孢子囊内具多个大孢子。*Cymastrobis* 被认为与同时期的双性孢子叶球 *Bisporangioostrobus* 和石炭纪的 *Flemingites* 亲缘关系相近。

#### 4.4 分类位置未定的石松类

耿宝印(1992)在四川下泥盆统平驿铺组报道了 *Leclercqia complexa* (复杂莱氏蕨),但对原始标本的重新研究表明,该植物叶尖具有 12 枚裂片,比其他已知的原始鳞木目属种更为复杂,其具体分类位置还有待进一步确定(Xu and Wang, 2009)。Xu 等(2012a)研究了新疆中泥盆统呼吉尔斯特组的 *Hoxtolegaya robusta* (粗壮和什托洛盖蕨),该植物茎干直径达 90 mm,孢子叶与营养叶同型且不聚集成叶球,孢子同型。薛进庄(2010)、Xu 等(2012b)对似种子结构 *Sphinxocarpon wuhanium* (武汉仙籽)进行的再研究揭示了其详细的形态学特征,并认为其母体植物可能为石松类。Liu 等(2015)描述了

浙江长兴上泥盆统五通组以矿化保存的 *Lobodendron fanwanense* (范湾瓣裂木),其次生木质部在茎轴横切面上呈瓣状分裂,被认为是由叶迹分隔所致。Xu 和 Wang(2016)报道了新疆中泥盆统呼吉尔斯特组的石松球茎型根状体,据此提出狭义水韭目的祖先类型在中泥盆世已出现。Zhang 等(2016)研究了浙江长兴上泥盆统五通组的 *Monilistrobus* cf. *yixingensis*,其营养叶和孢子叶的区域在茎干上呈现“串珠状”交替排列的特征,代表石松类的居间繁殖区(intercalary fertile zone),这一独特的繁殖习性广泛出现于镰木目、原始鳞木目、广义水韭目、石松目和卷柏目的化石和现生类群中,可能是石松类早期演化阶段产生的。Gess 和 Prestianni(2018)描述了产自南非上泥盆统法门阶的 *Kowieria alveiformis*,其双性孢子叶球顶生,孢子叶与营养叶同型,单个大孢子囊内有 4 个 *Lagenicula* 型大孢子,这一植物可能代表了具根状体的异孢石松基部类群。

## 5 石松类性状演化的研究进展

### 5.1 根系统

对于石松类根的研究而言,需要关注根和着生根的器官两个方面的演化。大量的解剖学研究表明,石松类的根具有类似于真叶植物根的根冠和根毛,但其根分枝为外起源(exogenous),即来源于根尖分生组织的等二分叉(Foster and Gifford, 1959),而在真叶植物中,侧根在距离根尖一段距离的位置由内皮层或中柱鞘产生;此外,石松类的根普遍缺少维管形成层,从而与真叶植物的根相区别(Hetherington and Dolan, 2016)。Hetherington 和 Dolan(2016)论证了石松类植物根演化的独立性和高度保守性。他们发现,现生石松类虽生活于不同的生境中,但它们的根都呈相近的等二分叉形态;而在石松类各主要化石类群中,根也都表现为形态结构相似的等二分叉分枝系统(插图 3),从而体现了演化上的保守性。另一方面,石松类根着生的部位十分多样:在现生类群中,根可着生于球茎(如一些水韭类)或根托(卷柏类)上;在原始的镰木目植物中, *Asteroxylon* 二分叉的根可位于直立的气生茎基部或着生于匍匐茎上(Kidston and Lang, 1921; Bhutta, 1969; 插图 3-A);而 *Sengelia* 的根着生于 K 型分枝产生的、具有正向地性的茎轴上,这些茎轴上不具小型叶(Matsunaga and Tomescu 2016, 2017; 插图 3-



B)。中泥盆世的 *Longostachys* (长穗属) 主干基部着生有二分叉的根 (Cai and Chen, 1996; 插图 3-C), 而其他广义水韭目植物具有大量着生于球茎型或根座型的根状体上的二分叉的小根 (rootlet; 插图 3-D, 3-E)。通常认为 *Longostachys* 可能具有根座型和球茎型之外的第三种根状体类型, 代表了从镰蕨类根系向根座型根状体演化的过渡状态 (Gensel and Berry, 2001), 而广义水韭目植物的小根与小型叶同源 (如 Bateman, 1994); 但是, Hetherington 等 (2016) 提出的新观点认为 *Longostachys* 的根以及其他广义水韭目植物的小根, 都是与其他石松类等二分叉的根同源的。

## 5.2 生长习性

受限于植物化石保存的不完整性, 实际工作中人们通常将具有宽大茎干和发达次生组织的石松类归为树木。在中泥盆世吉维特期 (Givetian), 湘西

北地区的 *Longostachys latisporophyllus* (宽叶长穗) 主干具有明显的次生生长 (Cai and Chen, 1996), 而同期北疆地区的同孢石松类 *Hoxtolgaya robusta* 则具有达 9 cm 的茎干 (Xu *et al.*, 2012a)。这两种植物表明石松类是最早演化出乔木习性的维管植物类群之一 (王祺等, 2013)。

对于石松而言, 乔木类型的远端枝和草本类型的茎轴在形态上常常难于区分 (薛进庄等, 2006); 此外, 一些宽大的茎干未保存解剖结构, 而细枝不具次生生长 (如 Wang *et al.*, 2012; Liu *et al.*, 2013; Meng *et al.*, 2016); 另一些石松类的细小茎干中却存在次生生长 (如 Liu *et al.*, 2015)。因此, 将化石石松类归入乔木或草本类型是一个疑难问题。为了解决这一问题, Liu 等 (2013) 尝试计算了原始鳞木目和广义水韭目植物皮层占茎横截面积的比例, 发现在这两类植物中乔木类型和草本/假草本类型的皮层占比差异明显, 可作为推测石松习性的参考依

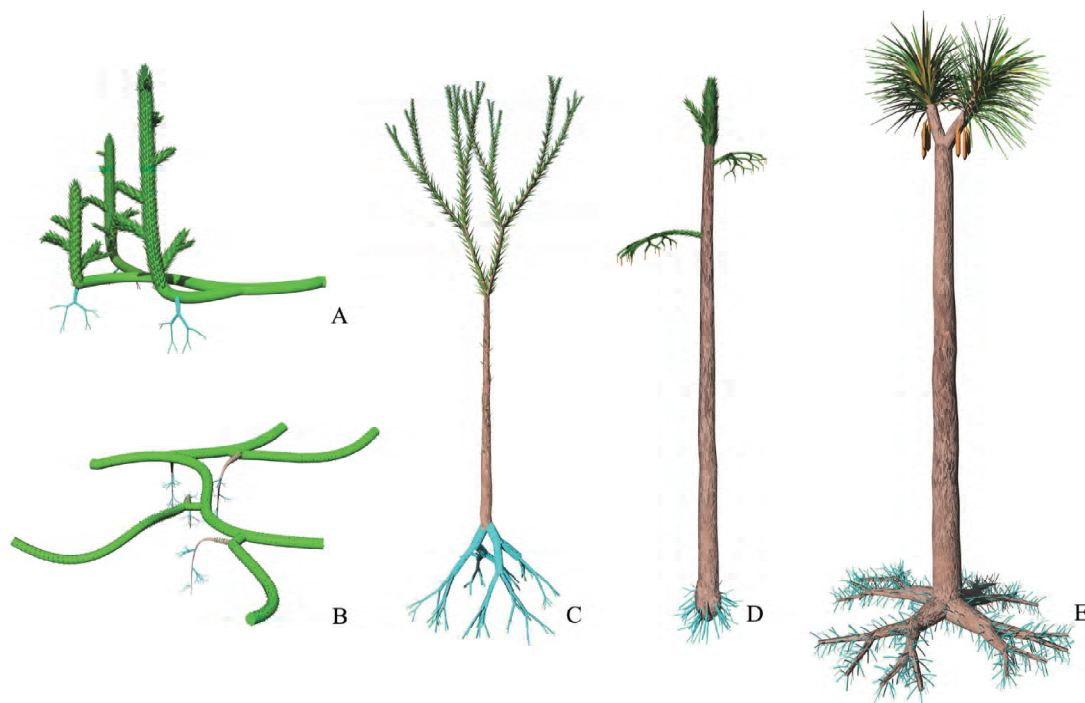


插图 3 代表性化石石松植物的根系示意图 (根用蓝色表示)

Sketch showing roots (in blue) of representative fossil lycopsids.

A. *Asteroxylon* (星木属), 根着生于直立气生茎基部和匍匐茎 (复原图据 Kidston and Lang, 1921)。B. *Sengelia radicans*, 根着生于具正向地性的 K 型分枝上 (复原图据 Matsunaga and Tomescu, 2017)。C. *Longostachys* (长穗属), 二分叉的根着生于主干基部 (复原图据 Cai and Chen, 1996)。D. *Leptophloeum* (薄皮木属), 小根着生于球茎型根状体上 (复原图据 Wang *et al.*, 2005; Prestianni and Gess, 2014)。E. *Sigillaria* (封印木属), 小根着生于根座型根状体上 (复原图据 Stewart and Rothwell, 1993; Hetherington *et al.*, 2016)。

A. *Asteroxylon*, showing roots located at basal part of erect axes and creeping axes (reconstruction based on Kidston and Lang, 1921). B. *Sengelia radicans*, showing roots on K-branchings with positive gravitropism (reconstruction based on Matsunaga and Tomescu, 2017). C. *Longostachys*, showing roots located at trunk base (reconstruction based on Cai and Chen, 1996). D. *Leptophloeum*, showing rootlets on coriaceous-type rhizomorph (reconstruction based on Wang *et al.*, 2005; Prestianni and Gess, 2014). E. *Sigillaria*, showing rootlets on stigmarioid-type rhizomorph (reconstruction based on Stewart and Rothwell, 1993; Hetherington *et al.*, 2016).

据;并据此认为 *Minarodendron cathaysiense* 是小型乔木状植物,可能与 *Hoxtolgaya robusta* 一同代表了中泥盆世同孢草本的原始鳞木类向后期异孢乔木石松类演变的过渡类型。而浙江长兴上泥盆统法门阶五通组的 *Lobodendron fanwanense* 纤细茎轴具有实心的原生中柱、瓣状分裂的次生木质部及较不发育的皮层(插图 4-A),与乔木石松远端枝的内部结构有所区别(插图 4-B),被认为体现了早期假草本石松类的解剖特征(Liu *et al.*, 2015)。

乔木状石松类地上部分除简单的等二分叉方式以外,还通过假单轴分枝的形式产生侧枝(DiMichele and Bateman, 1992; Bateman, 1994)。侧枝可产生于主干上或树冠分枝上,分别被称为主干侧枝(cauline lateral branches)和树冠侧枝(crown lateral branches)。石炭纪广义水韭目石松类中,主干侧枝(插图 4-C)多见于 *Paralycopodites*(副拟石松属)和 *Diaphorodendron*(奇木属),树冠侧枝则在乔木石松类中广泛出现(Bateman, 1994)。演化程度最

高的类群,如 *Lepidodendron*(鳞木属)和 *Lepidophloios*(鳞皮木属)不具有主干侧枝,仅在主干顶端形成大型二分叉树冠(DiMichele and Bateman, 1996; 插图 4-D)。前人研究曾认为, *Paralycopodites* 和 *Diaphorodendron* 大量产生主干侧枝的习性为独立演化而来(DiMichele and Bateman, 1996);然而, *Synchysidendron*(杂木属)的新化石材料及相关的分支分析表明,主干侧枝是广义水韭目中普遍存在的较原始性状(DiMichele *et al.*, 2013)。这一结论也得到来自早期乔木石松的证据支持:晚泥盆世的广义水韭目分子中, *Sublepidodendron mirabile*, *Sublepidodendron songziense* 和 *Leptophloeum rhombicum* 都具有典型的主干侧枝(Wang *et al.*, 2003a, 2005; 崔丽、王德明, 2009)。Wang 和 Xu(2005)认为 *Sublepidodendron grabau* 通过等二分叉的分枝方式产生形似鳞木的二分叉树冠,但 Meng 等(2016)的再研究发现 *S. grabau* 同样具有假单轴分枝并产生树冠侧枝,同时认为该植物仍可

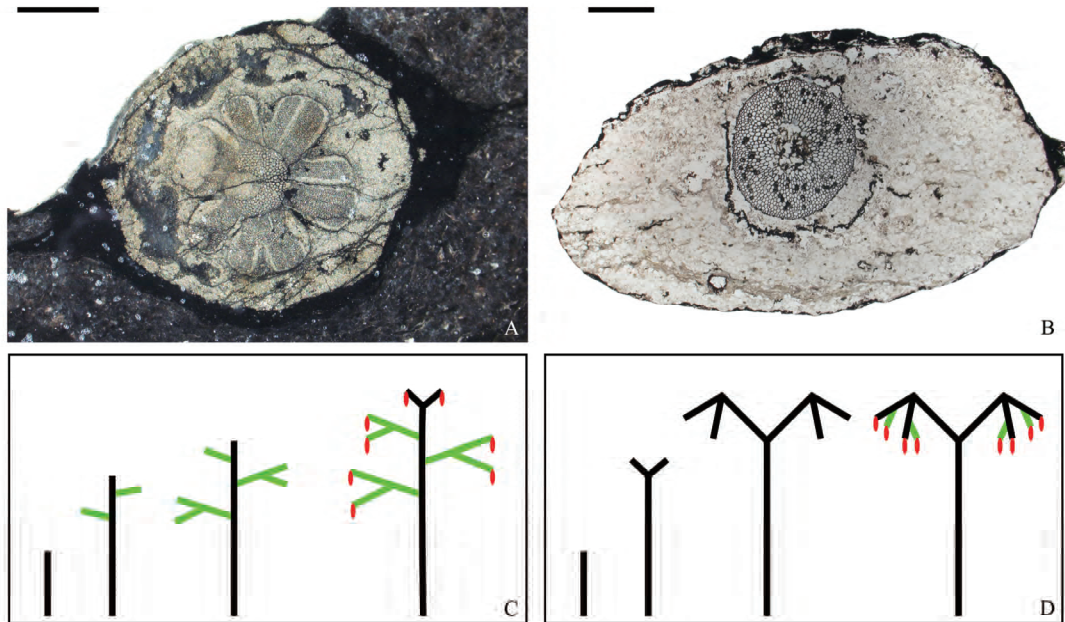


插图 4 代表性石松植物的内部结构和生长习性示意图

Internal structure and sketch interpreting different growth habits of representative lycopods.

- A. 假草本石松类 *Lobodendron fanwanense* (范湾瓣裂木) 茎轴的横切面, 皮层约占茎横截面积的 66% (据 Liu *et al.*, 2015)。比例尺: 1 mm。  
B. 乔木石松类 *Sublepidodendron grabau* (葛利普亚鳞木) 侧枝的横切面, 皮层约占茎横截面积的 88% (据 Meng *et al.*, 2016)。比例尺: 1 mm。  
C. 具有大量主干侧枝的乔木石松类生长模式示意图。绿色示主干侧枝, 红色示繁殖器官(孢子叶球)。D. 以树冠分枝为主而不具有主干侧枝的乔木石松类生长模式示意图。绿色示树冠侧枝, 红色示繁殖器官(孢子叶球)。

A. Transverse section of axis of *Lobodendron fanwanense*, a pseudoherbaceous lycopsid. The cortex occupies an area ca. 66% of the whole transverse section of the axis (after Liu *et al.*, 2015). Scale bar = 1 mm. B. Transverse section of lateral branch of *Sublepidodendron grabau*, an arborescent lycopsid. The cortex occupies an area ca. 88% of the whole transverse section of the branch (after Meng *et al.*, 2016). Scale bar = 1 mm. C. Growth model of lycopsid trees dominated by cauline lateral branches. Cauline lateral branches in green, and fertile organs (strobili) in red. D. Growth model of lycopsid trees dominated by crown branches. Crown lateral branches in green, and fertile organs (strobili) in red.

能符合 Wang 等(2003a)提出的 *Sublepidodendron* 具有主干侧枝的属征。

### 5.3 繁殖习性

石松类的异孢繁殖习性最早出现于中泥盆世,以具有双性孢子叶球的 *Mixostrobus* 和 *Yuguangia* 等类型为代表(Senkevitch *et al.*, 1993; Hao *et al.*, 2007);而晚泥盆世华南出现了一系列具单性孢子叶球的属种(如 Wang, 2001; Wang Q *et al.*, 2003a; Wang and Xu, 2005; Wang D M *et al.*, 2014, 2017),它们可能与 *Yuguangia* 一同表明华南是异孢石松类的起源中心和多样性产生地区。石炭纪特别是晚石炭世,异孢乔木石松类达到鼎盛,成为全球沼泽森林的优势类群和重要的成煤植物(Taylor *et al.*, 2009)。DiMichele 和 Bateman 等人基于对石炭纪若干认识较深入的石松类属种进行的分支分析,提出了广义水韭目的系统发育树(DiMichele and Bateman, 1996; DiMichele *et al.*, 2013)。他们认为广义水韭目的基部类群是石炭纪早期的个体较小、具有双性孢子叶球的“疤木亚目”(Suborder Ulodendrineae),而具有单性孢子叶球的“双孢子叶球亚目”(Suborder Dichostrobiles)是最为进化的类群。然而,由于缺少泥盆纪分子,人们对广义水韭目早期类群性状和演化关系的认识还不清楚。近年来我国晚泥盆世广义水韭目植物得到更多的研究(如 Meng *et al.*, 2013, 2015; Wang *et al.*, 2014, 2017),它们普遍具有的乔木和单性孢子叶球习性符合“双孢子叶球亚目”的特征,而不同于“疤木亚目”。因此,石松类的异孢习性,特别是单性孢子叶球演化过程,还需进一步明确。

截至目前,发现于我国晚泥盆世的广义水韭目植物全部具有单性孢子叶球。其中得以详细研究的包括:*Changxingia longifolia* 和 *Changxingia* sp. 的大孢子叶球(Wang *et al.*, 2014, 2017); *Lepidostrobus xingjiangensis* (新疆鳞孢穗)的小孢子叶球(Wang *et al.*, 2003b);以及 *Sublepidodendron songziense*, *Minostrobus chaohuensis* 的大、小孢子叶球(Wang Q *et al.*, 2003a; Wang Y *et al.*, 2012; Meng *et al.*, 2013, 2015; 孟美岑等, 2014)。对 *Changxingia* sp. 的小孢子以及 *S. grabau* 的大、小孢子叶球亦有一定程度的认识(Wang and Xu, 2005; Meng *et al.*, 2016; Wang *et al.*, 2017)。这些植物产生的孢子类型非常单一:大孢子均为 *Lagenicula* 型,而小孢子均为 *Lycospora* 型。这与石炭

纪异孢石松类产生多样的大、小孢子有所区别,可能体现了早期分子的原始性。*C. longifolia* 每个大孢子囊内大孢子不多于 4 个,其大小无明显区分(Wang *et al.*, 2014);而 *M. chaohuensis* 每个大孢子囊内显示一个较大的功能性大孢子和三个较小的败育大孢子(Meng *et al.*, 2013)。此外,中泥盆世的 *Longostachys latisporophyllus* 和晚泥盆世的 *Kowieria alveiformis* 的大孢子囊中均具有 4 个大孢子(Cai and Chen, 1996; Gess and Prestianni, 2018)。在对广义水韭目的分支系统学研究中,以大孢子囊中大孢子数目减少至仅具一个功能性大孢子为近裔共性的单大孢子超科(Superfamily Monomegasporae, 包括奇木科 Diaphorodendraceae 和鳞木科 Lepidodendraceae)位于系统发育树的顶端,与其他大孢子囊内具多个(常多于 8 个)大孢子的类群相区别(DiMichele and Bateman, 1992, 1996)。但是,华南的证据表明,大孢子囊内孢子数目的减少及大孢子的败育现象在晚泥盆世的石松类中业已出现。

## 6 与石松类相关的古生态学研究进展

维管植物的地下部分对地表景观有着深远影响,如根系的固堤作用使志留纪晚期以来的河流沉积模式由辫状河为主转为曲流河为主(Davies and Gibling, 2010);中一晚泥盆世出现的深根系促进了成土和风化作用(Algeo and Scheckler, 1998)。但前人认为志留纪至早泥盆世的陆生维管植物不具有深根系,因此对地表的改造作用有限,这一传统观点影响了对早期植物与土壤生态系统相互作用的进一步认识。Xue 等(2016)研究了云南下泥盆统徐家冲组 *Drepanophycus qujingensis* (曲靖镰蕨)呈复杂网状的地下茎系统:该植物通过产生大量的地下茎,能够在大面积的河漫滩环境进行克隆生长。这一习性使得该植物在周期性干燥—湿润环境下长期生存,并能够克服河流沉积的掩埋作用;同时,交织成网状的地下茎还有助于固结和保持沉积物并形成土壤。该项研究表明,在中泥盆世出现具有深根系的高大乔木之前,维管植物在其辐射演化的早期阶段已经能够通过地下茎系统对土壤生态系统产生影响。

石松类在早泥盆世多为细小的草本类型(如 Xu *et al.*, 2013; Xue, 2013; Matsunaga and Tomescu, 2016, 2017),占据临近水体的潮湿生境(Xue *et al.*, 2016;);而中一晚泥盆世一些石松类演化出乔木性状(如 Cai and Chen, 1996; Wang *et al.*, 2003a; Xu



*et al.*, 2012a), 成为这一时期三种主要乔木植物类群之一 (Meyer-Berthaud *et al.*, 2010), 并参与了最早的森林湿地生态系统的形成 (Grebs *et al.*, 2006)。但是, 一直以来对早期石松类原位保存的森林群落的研究还较缺乏。Berry 和 Marshall (2015) 报道了挪威 Svalbard 地区晚泥盆世弗拉期早期的石松森林。该森林总体为单种群群落, 建群种为 *Protolpidodendropsis pulchra*。化石保存为印模或铸型, 其茎干基部呈球茎状, 直径可达 20 cm, 据此恢复的植物主干高度约 2—4 m; 菱形叶基之间可见明显的间隔带, 表明主干存在次生长; 植物个体之间间距仅有 55 mm, 推测原森林的种群密度可达每平方米 14 株。这一最古老的、原位保存的石松森林可能位于古赤道附近的热带地区, 不同于美国纽约州 Gilboa 地区的中晚泥盆世以枝蕨纲为主的早期森林, 后者位于古温带—干旱带交界处。

## 7 结论与展望

近十年来, 对石松类的起源和早期演化分异的研究取得了较为深入的认识。新的分支系统学研究纳入了一系列华南的化石属种, 重新厘定了早期石松类的谱系关系, 特别是对石松类与工蕨类互为姐妹群的这一传统观点提出了质疑。化石数据库的构建和定量统计研究揭示了泥盆纪石松类的多样性演变进程, 具体表现为: 在早泥盆世布拉格期属种丰富度明显增加, 埃姆斯期至艾菲尔期逐步取代工蕨类, 在晚泥盆世特别是法门期进一步辐射演化。对大量泥盆纪石松类的分类学、形态学和解剖学研究, 促进了对石松类性状演化和早期陆地植物群面貌的深入了解, 特别是近年来在华南报道了许多异孢石松类属种, 表明石松类在华南晚泥盆世的显著辐射。研究表明, 石松类与真叶植物的根各自独立起源, 石松类各类群的根分别产生自不同器官, 但均为形态结构相似的等二分叉分枝系统, 在演化上高度保守。乔木、假草本及侧枝等生长习性在中—晚泥盆世的石松类中均已起源。早泥盆世的石松类已能够形成大型的克隆体, 而至中晚泥盆世, 石松类参与了这一时期森林群落的形成, 进而对风化、成土作用等一系列地表形成过程产生巨大影响。未来的工作需要继续推进泥盆纪石松类形态、解剖特征的研究, 明确一些属种的分类位置, 基于新的资料进一步完善石松类的系统发育树, 并揭示石松类的古生态学信息等。

致谢 评审专家提出宝贵修改建议, 特此致谢。

## 参 考 文 献 (References)

- 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*, **353**: 113—130.
- Bateman R M, 1994. Evolutionary-developmental change in the growth architecture of fossil rhizomorphic lycopsids: Scenarios constructed on cladistic foundations. *Biological Reviews*, **69** (4): 527—597.
- Benca J P, Carlisle M H, Bergen S, Strömberg C A, 2014. Applying morphometrics to early land plant systematics: A new *Leclercqia* (Lycopsida) species from Washington State, USA. *American Journal of Botany*, **101**(3): 510—520.
- Berry C M, Marshall J E A, 2015. Lycopsid forests in the early Late Devonian paleoequatorial zone of Svalbard. *Geology*, **43**(12): 1043—1046.
- Bhutta A A, 1969. Studies on The Flora of the Rhynie Chert. PhD Thesis, University of Wales, Cardiff, UK. 1—394.
- Bonamo P M, Banks H P, Grierson J D, 1988. *Leclercqia*, *Haskinsia*, and the role of leaves in delineation of Devonian lycopod genera. *Botanical Gazette*, **149**(2): 222—239.
- Cai Chong-yang, Chen Li-zhu, 1996. On a Chinese Givetian lycopod, *Longostachys latisorophyllus* Zhu, Hu and Feng, emend.: Its morphology, anatomy and reconstruction. *Palaeontographica Abteilung B*, **238**(1-3): 1—43.
- Cascales-Minana B, 2016. Apparent changes in the Ordovician-Mississippian plant diversity. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **227**: 19—27.
- Cui Li (崔丽), Wang De-ming (王德明), 2009. A study of *Sublpidodendron* in the Early Carboniferous of South China and its taxonomic implication. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis* (北京大学学报自然科学版), **45**(3): 451—460 (in Chinese with English abstract).
- Davies N S, Gibling M R, 2010. Paleozoic vegetation and the Siluro-Devonian rise of fluvial lateral accretion sets. *Geology*, **38**(1): 51—54.
- DiMichele W A, Bateman R M, 1992. Diaphorodendraceae, fam. nov. (Lycopsida: Carboniferous): Systematic and evolutionary relationships of *Diaphorodendron* and *Synchysidendron*, gen. nov. *American Journal of Botany*, **79**(6): 605—617.
- DiMichele W A, Bateman R M, 1996. The rhizomorphic lycopsids: a case-study in paleobotanical classification. *Systematic Botany*, **21**(4): 535—552.
- DiMichele W A, Elrick S D, Bateman R M, 2013. Growth habit of the late Paleozoic rhizomorphic tree-lycopod family Diaphorodendraceae: Phylogenetic, evolutionary, and paleoecological significance. *American Journal of Botany*, **100** (8): 1604—1625.

- Evreinoff M, Meyer-Berthaud B, Decombeix A L, Lebrun R, Steemans P, Tafforeau P, 2017. A new Late Devonian isoetalean lycopsid from New South Wales, Australia: *Cymastrobis irvingii* gen. et sp. nov. *Palaeontologia Electronica*, 20.3.45A: 1—16.
- Foster A S, Gifford E M, 1959. Comparative Morphology of Vascular Plants. San Francisco: W. H. Freeman and Company. 1—751.
- Geng Bao-yin (耿宝印), 1992. Studies on early Devonian flora of Sichuan. *Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报)*, 30(3): 197—211 (in Chinese with English abstract).
- Gensel P G, Berry C M, 2001. Early Lycophyte Evolution. *American Fern Journal*, 91(3): 74—98.
- Gess R W, Prestianni C, 2018. *Kowieria alveoformis* gen. nov. sp. nov., a new heterosporous lycophyte from the Latest Devonian of Southern Africa. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 249: 1—8.
- Grebs S F, DiMichele W A, Gastaldo R A, 2006. Evolution and importance of wetlands in earth history. *Special Paper of the Geological Society of America*, 399: 1—40.
- Hao Shou-gang, Xue Jin-zhuang, 2011. A new zosterophyll plant, *Ramoforis* gen. nov., from the Posongchong Formation of Lower Devonian (Pragian) of southeastern Yunnan, China. *Acta Geologica Sinica (English Edition)*, 85(4): 765—776.
- Hao Shou-gang, Xue Jin-zhuang, 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. 1—366.
- Hao Shou-gang, Xue Jin-zhuang, Wang Qi, Liu Zhen-feng, 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.
- Hetherington A J, Dolan L, 2016. The evolution of lycopsid rooting structures: Conservatism and disparity. *New Phytologist*, 215(2): 538—544.
- Hetherington A J, Berry C M, Dolan L, 2016. Networks of highly branched stigmarian rootlets developed on the first giant trees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(24): 6695—6700.
- Hueber F M, 1992. Thoughts on the early lycopsids and zosterophylls. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 79(3): 474—499.
- Jurina A L, 2009. Middle Devonian lycophyte *Protolapidodendron scharianum*: History of study and description of the holotype. *Paleontological Journal*, 43(10): 1253—1261.
- Kenrick P, Crane P R, 1997. The Origin and Early Diversification of Land Plants: A Cladistic Study. Washington: Smithsonian Institution Press. 1—441.
- Kidston R, Lang W H, 1921. On Old Red Sandstone plants showing structure, from the Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire. Part IV. Restorations of the vascular cryptogams, and discussion of their bearing on the general morphology of the Pteridophyta and the origin of the organisation of land plants. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, 52: 831—854.
- Li Xing-xue (李星学), Dou Ya-wei (窦亚伟), Sun Zhe-hua (孙喆华), 1986. The genus *Leptophloeum* Dawson based on a recent study of new material from the Junggar Basin, Xinjiang. *Acta Palaeontologica Sinica (古生物学报)*, 25(4): 349—379 (in Chinese with English abstract).
- Liu Le, Wang De-ming, Xue Jin-zhuang, Meng Mei-cen, 2015. An anatomically preserved lycopsid from the Upper Devonian of South China. *Historical Biology*, 27(3-4): 308—315.
- Liu Le, Wang De-ming, Xue Jin-zhuang, Meng Mei-cen, Guo Yun, 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.
- Lyon A G, 1964. Probable fertile region of *Asteroxylon mackiei* K. and L. *Nature*, 203: 1082—1083.
- Ma Jia-xin (马嘉欣), Xu Hong-he (徐洪河), 2017. New material of *Colpodexylon variable* Schweitzer and Cai (Lycopsida) from the Middle Devonian of Xichong Formation, Qujing, Yunnan. *Acta Palaeontologica Sinica (古生物学报)*, 56(3): 347—356 (in Chinese with English abstract).
- Matsunaga K K S, Tomescu A M F, 2016. Root evolution at the base of the lycophyte clade: Insights from an Early Devonian lycophyte. *Annals of Botany*, 117(4): 585—598.
- Matsunaga K K S, Tomescu A M F, 2017. An organismal concept for *Sengelia radicans* gen. et sp. nov.—Morphology and natural history of an Early Devonian lycophyte. *Annals of Botany*, 119(7): 1097—1113.
- Meng Mei-cen, Liu Le, Wang De-ming, Yao Jian-xin, 2016. Growth architecture and microsporangiate strobilus of *Sublepidodendron grabau* (Lycopsida) from the Late Devonian of South China. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 224: 83—93.
- Meng Mei-cen (孟美岑), Wang De-ming (王德明), Tian Tian (田甜), 2014. New insights on the megasporangiate strobilus of *Sublepidodendron songziense* from the Late Devonian of Hubei Province. *Acta Palaeontologica Sinica (古生物学报)*, 53(2): 180—190 (in Chinese with English abstract).
- Meng Mei-cen, Wang De-ming, Xue Jin-zhuang, Zhu Xiao, 2013. New insights and evolutionary significance of the megasporangiate strobilus of *Minostrobus chaohuensis* (Lycopsida) from the Upper Devonian of South China. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 190: 20—40.
- Meng Mei-cen, Wang De-ming, Yao Jian-xin, 2015. Vegetative characters, growth habit and microsporangiate strobilus of lycopsid *Minostrobus chaohuensis*. *PLoS ONE*, 10(3): e0122167.
- Meyer-Berthaud B, Soria A, Decombeix A L, 2010. The land plant cover in the Devonian: A reassessment of the evolution of the tree habit. In: Vecoli M *et al.* (eds.), *The Terrestrialization Process: Modelling Complex Interactions at the Biosphere-Geosphere Interface*. Geological Society of London Special Publica-

- tion, **339**: 59—70.
- Prestianni C, Gess R W, 2014. The rooting system of *Leptophloeum* Dawson; New material from the Upper Devonian, Famennian Witpoort Formation of South Africa. Review of Palaeobotany and Palynology, **209**: 35—40.
- Senkevitch M A, Jurina A L, Arkhangelskaya A D, 1993. On fructifications, morphology and anatomy of Givetian lepidophytes in Kazakhstan (USSR). Palaeontographica Abteilung B, **230**(1-6): 43—58.
- Taylor N T, Taylor E L, Krings M, 2009. Paleobotany: The Biology and Evolution of Fossil Plants. New York: Academic Press. 1—1230.
- Wang De-ming, Meng Mei-cen, Xue Jin-zhuang, Basinger J F, Guo Yun, Liu Le, 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 De-ming, Qin Min, Meng Mei-cen, Liu Le, Ferguson D K, 2017. New insights into the heterosporous lycopsid *Changxingia* from the Upper Devonian Wutong Formation of Zhejiang Province, China. Plant Systematics and Evolution, **303**: 11—21.
- Wang Qi, Geng Bao-yin, Dilcher D L, 2005. New perspective on the architecture of the Late Devonian arborescent lycopsid *Leptophloeum rhombicum* (Leptophloeaceae). American Journal of Botany, **92**(1): 83—91.
- Wang Qi, Hao Shou-gang, Wang De-ming, Wang Yi, Denk T, 2003a. 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 Qi, Li Cheng-sen, Geng Bao-yin, Chitaley S, 2003b. A new species of *Lepidostrobus* from the Upper Devonian of Xinjiang, China and its bearing on the phylogenetic significance of the order Isoëtales. Botanical Journal of the Linnean Society, **143**: 55—67.
- Wang Qi (王 祺), Xu Hong-he (徐洪河), Shen Si (申 思), 2013. Notes on the key taxonomic characters of arborescent lycopsid stem adpressions. Botanical Research (植物学研究), **2013**(2): 67—72.
- Wang Yi, 2001. A new lycopsid megaspore cone from the Upper Devonian of Chaohu, China. Botanical Journal of the Linnean Society, **136**(4): 439—448.
- Wang Yi, Xu Hong-he, 2005. *Sublepidodendron grabau* comb. nov., a lycopsid from the Upper Devonian of China. Botanical Journal of the Linnean Society, **149**(3): 299—311.
- Wang Yi, Wang Jun, Xu Hong-he, He Xue-zhi, 2010. The evolution of Paleozoic vascular land plant diversity of South China. Science China: Earth Sciences, **53**(12): 1828—1835.
- Wang Yi, Xu Hong-he, Wang Qi, 2012. Re-study of *Minostrobus chaohuensis* Wang (Lycopsida) from the Upper Devonian of Anhui, South China. Palaeoworld, **21**(1): 20—28.
- Xiong Cong-hui (熊聪慧), 2013. Silurian-Carboniferous land plant diversity in South China. PhD thesis, Peking University, 1—59 (in Chinese with English abstract).
- Xiong Cong-hui, Wang De-ming, Wang Qi, Benton M J, Xue Jin-zhuang, Meng Mei-cen, Zhao Qi, Zhang Jing, 2013. Diversity dynamics of Silurian-Early Carboniferous land plants in South China. Plos ONE, **8**(9): e75706. doi: 10.1371/journal.pone.0075706.
- Xu Hong-he, Berry C M, 2008. The Middle Devonian lycopsid *Haskinsia* Grierson et Banks from the Ruppert Coast, Marie Byrd Land, West Antarctica. Review of Palaeobotany and Palynology, **150**: 1—4.
- Xu Hong-he, Wang Qi, 2008. A nomenclatural note of the Middle Devonian herbaceous lycopsid *Protolepidodendron*. Acta Palaeontologica Sinica (古生物学报), **47**(2): 256—259 (in English with Chinese abstract).
- Xu Hong-he, Wang Qi, 2009. Reconsideration of a specimen attributed to *Leclercqia complexa* (Lycopsida) from the Lower Devonian of Sichuan, South China. Review of Palaeobotany and Palynology, **153**: 331—335.
- Xu Hong-he, Wang Yi, 2008. The palaeogeographical significance of specimens attributed to *Protolepidodendron scharyanum* Krejčí (Lycopsida) from the Middle Devonian of North Xinjiang, China. Geological Magazine, **145**(2): 295—299.
- Xu Hong-he, Wang Yi, 2011. A neotype for *Colpodexylon gracilentum* Dou (Lycopsida) from the Middle Devonian of North Xinjiang, China. Journal of Systematics and Evolution, **49**(4): 372—378.
- Xu Hong-he, Wang Yi, 2016. The earliest cormose rhizomorph of putative lycopsid affinity from the Middle Devonian of West Junggar, Xinjiang, China. Review of Palaeobotany and Palynology, **226**: 54—57.
- Xu Hong-he, Berry C M, Wang Yi, Marshall J E A, 2011. A new species of *Leclercqia* Banks, Bonamo et Grierson (Lycopsida) from the Middle Devonian of North Xinjiang, China, with a possible climbing habit. International Journal of Plant Sciences, **172**(6): 836—846.
- Xu Hong-he, Feng Jing, Jiang Qing, Wang Yi, 2013. Report of *Drepanophycus* Göppert (Lycopsida) from the Middle Devonian of Xinjiang, China. Journal of Systematics and Evolution, **51**(6): 765—772.
- Xu Hong-he, Wang Yi, Berry C M, Cai Chong-yang, 2008. Two species of *Haskinsia* Grierson & Banks (Lycopsida) from the Middle Devonian of Xinjiang, China, and consideration of their palaeogeographical significance. Botanical Journal of the Linnean Society, **157**: 633—644.
- Xu Hong-he, Wang Yi, Wang Qi, 2012a. A new homosporous, arborescent lycopsid from the Middle Devonian of Xinjiang, Northwest China. Palaeontology, **55**(5): 957—966.
- Xu Hong-he, Zong Rui-wen, Wang Qi, 2012b. New materials of *Sphinxiocarpon*, a seed-like organ of putative lycopsid affinity, from the Late Devonian of Hubei, China. Palaeoworld, **21**(2):

- 131—136.
- Xue Jin-zhuang (薛进庄), 2010. Morphological observations of the seed-like structure *Sphinxiocarpon wuhanium* from the Upper Devonian of Hubei, China. *Acta Palaeontologica Sinica* (古生物学报), **49**(4): 461—471 (in Chinese with English abstract).
- Xue Jin-zhuang, 2011. Phylogeny of Devonian lycopsids inferred from Bayesian phylogenetic analyses. *Acta Geologica Sinica* (English Edition), **85**(3): 569—580.
- Xue Jin-zhuang, 2013. New material of *Hueberia zhichangensis* Yang, Li and Edwards, a basal lycopsid from the Early Devonian of Yunnan, China. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **267**(3): 331—339.
- Xue Jin-zhuang (薛进庄), Hao Shou-gang (郝守刚), 2014. Phylogeny, episodic evolution and geographic distribution of the Silurian-Early Devonian vascular plants: Evidences from plant megafossils. *Journal of Palaeogeography* (古地理学报), **16**(6): 861—877 (in Chinese with English abstract).
- Xue Jin-zhuang, Deng Zhen-zhen, Huang Pu, Huang Kang-jun, Benton M J, Cui Ying, Wang De-ming, Liu Jian-bo, Shen Bing, Basinger J F, Hao Shou-gang, 2016. Belowground rhizomes in paleosols: The hidden half of an Early Devonian vascular plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **113**(34): 9451—9456.
- Xue Jin-zhuang (薛进庄), Hao Shou-gang (郝守刚), Wang De-ming (王德明), 2006. A review of the Middle-Late Devonian lycopsids. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis* (北京大学学报自然科学版), **42**(6): 808—816 (in Chinese with English abstract).
- Yang Nan, Edwards D, Ablaev A, Li Cheng-sen, 2008. The discovery of fertile *Haskinsia colophylla* (Haskinsiaceae) in Far East Russia. *Taxon*, **57**(2): 588—593.
- Yang Nan, Li Cheng-sen, Edwards D, 2009. *Hueberia zhichangensis* gen. et sp. nov., an early Devonian (Pragian) plant from Yunnan, China. *Palynology*, **33**(1): 113—124.
- Zhang Ying-ying, Xue Jin-zhuang, Liu Le, Wang De-ming, 2016. Periodicity of reproductive growth in lycopsids: An example from the Upper Devonian of Zhejiang Province, China. *Palaeoworld*, **25**(1): 12—20.

## NEW ADVANCES IN STUDIES OF DEVONIAN LYCOPSIDS

LIU Le<sup>1)</sup>, WANG De-ming<sup>2)</sup>, MENG Mei-cen<sup>3)</sup>, XUE Jin-zhuang<sup>2)</sup> and TANG Yue-gang<sup>1)</sup>

1) College of Geoscience and Surveying Engineering, China University of Mining and Technology (Beijing), Beijing 100083, China;

2) Key Laboratory of Orogenic Belts and Crustal Evolution, School of Earth and Space Sciences, Peking University, Beijing 100871, China, dnmwang@pku.edu.cn;

3) Science Press, China Science Publishing and Media Ltd., Beijing 100717, China

**Key words** Lycopsids, phyletic classification, character evolution, palaeoecology, Devonian

### Abstract

Major advances in studies of Devonian lycopsids during the last decade are summarized. Cladistic studies promoted the understanding of the origin and clade differentiation of lycopsids. New cladograms suggest a sister-group relationship between the Class Lycopsida and the euphyllophytes, and recognize the Protolepidodendrales and the heterosporous lycopsids as two monophyletic groups. Studies based on fossil databases and quantitative analyses have contributed to reveal the diversity pattern of Devonian lycopsids: their diversity first increased during the Pragian, then gradually replaced that of zosterophylloids

during the Emsian and Eifelian, and further radiated during the Late Devonian. Abundant fossils from South China, Xinjiang, and other regions in the world helped the recognition of many new taxa and the detailed reinvestigations of formerly recognized groups. Information on the biological characteristics of these lycopsids contributed to a deep understanding of their root evolution, growth habit and reproduction. Studies on the Early Devonian *Drepanophycus* of South China and the Middle-Late Devonian arborescent lycopsids of Norway, respectively, presented early examples of plant-soil interaction and tropical forest community, and provided new data on the issue of how early vascular plants had impacts on the Earth's environments and terrestrial ecosystems.