



福建漳浦中中新世几种藓类植物研究*

王姿晰^{1**} 刘蔚秋² 李亚¹ 吴谐婷^{1,3} 尹素心^{1,3} 董重¹

1 现代古生物学和地层学国家重点实验室, 中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008;

2 中山大学, 广州 510275;

3 中国科学院大学, 北京 100049

提要 亚洲新生代藓类植物化石非常稀少, 漳浦琥珀是目前已知的我国低纬度地区唯一含苔藓植物化石的新生代琥珀矿床。漳浦琥珀源自中中新世气候适宜期(~14–17 Ma)的龙脑香树脂, 温暖潮湿的热带季雨林气候和广泛分布的龙脑香科植物, 为藓类植物的生长、多样性演化和三维立体保存提供了条件。本研究共报道了漳浦县中中新世藓类植物化石3个属种, 包括: 白发藓属*Leucobryum* Hampe、牛舌藓属*Anomodon* Hook. et Taylor和扁枝藓属*Homalia* (Brid.) B.S.G.。首次利用三维X射线断层扫描技术(Micro-CT)研究了白发藓属化石, 发现其与现生种短枝白发藓*Leucobryum humillimum* Cardot非常相似, 因此将其命名为短枝白发藓(相似种) *Leucobryum* cf. *humillimum*。此外, 当前牛舌藓属*Anomodon*和扁枝藓属*Homalia*化石是东亚地区的首例记录。漳浦琥珀中的藓类植物化石揭示了中中新世时期苔藓植物的多样性, 丰富了东亚低纬度地区新生代苔藓植物的化石记录。

关键词 福建 琥珀 中中新世 苔藓植物 多样性

中文引用 王姿晰, 刘蔚秋, 李亚, 吴谐婷, 尹素心, 董重, 2023. 福建漳浦中中新世几种藓类植物研究. 古生物学报, 62(2): 309–320. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2023001

英文引用 Wang Zi-xi, Liu Wei-qiu, Li Ya, Wu Xie-ting, Yin Su-xin, Dong Chong, 2023. Three moss genera from the Middle Miocene of Fujian, southeastern China. Acta Palaeontologica Sinica, 62(2): 309–320. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2023001

Three moss genera from the Middle Miocene of Fujian, southeastern China

WANG Zi-xi¹, LIU Wei-qiu², LI Ya¹, WU Xie-ting^{1,3}, YIN Su-xin^{1,3}, DONG Chong¹

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

2 Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China;

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract Cenozoic bryophytes are rare in Asia. Zhangpu amber is the only known Cenozoic amber containing bryophyte fossils in low latitudes of China. Zhangpu amber was formed during the warmest period of the Mid-Miocene Climatic Optimum (MMCO, ~14 to 17 Ma), which is also well known for the appearance of Dipterocarpaceae-dominated megathermal seasonal rainforests. The warm and humid climate of these forests may have triggered the diversity, evolution, and three-dimensional preservation of bryophytes. Here, three moss genera, including *Leucobryum* Hampe, *Anomodon* Hook. Et Taylor and *Homalia* (Brid.) B.S.G., are reported from the Middle Miocene Zhangpu amber, Fujian Province, China. This study also includes the first study of an amber inclusion of *Leucobryum* utilizing

收稿日期: 2023-01-09; 改回日期: 2023-04-13; 录用日期: 2023-04-14

* 中国科学院战略性现代先导科技专项(B类) (XDB26000000)、国家自然科学基金(41902010)、江苏省自然科学基金(BK20191100)和中国科学院南京地质古生物研究所古生物与地层学国家重点实验室(20192109)联合资助。

** 通讯作者: 王姿晰, 副研究员, e-mail: zwxwang@nigpas.ac.cn

X-ray microcomputed tomography. The new fossil specimen, assigned to *Leucobryum* cf. *humillimum*, is most similar to extant *Leucobryum humillimum* Cardot. The new *Anomodon* and *Homalia* specimens represent the first fossil records preserved in amber from East Asia. The fossil mosses from Zhangpu amber increase the bryophyte diversity in the Middle Miocene and enrich the poor Cenozoic bryophyte fossil record in the low latitudes of East Asia.

Key words Fujian, amber, Middle Miocene, Bryopsida, diversity

1 前 言

苔藓植物的物种数量仅次于被子植物,在现存陆生植物中位居第二,迄今已鉴定约23000种(Goffinet and Shaw, 2009)。作为陆地生态系统的拓荒者之一,苔藓植物是高等植物系统发育中最早分化的一类,自志留纪植物登陆起就遍布全球,并对地质历史时期古生态系统的形成和碳循环具有重要影响(Gignac, 2001; Wang and Wu, 2007)。苔藓植物化石是研究苔藓植物起源和早期演化的直接证据,同时也更是探索植物界进化发展、重建古生态和古环境不可缺少的重要组分(Floyd and Bowman, 2007)。

与维管植物相比,苔藓植物缺少维管组织,质地相对柔弱,易遭受物理破坏和生物降解(Moisan *et al.*, 2012),被保存为化石的几率大大减少。另外,苔藓植物个体较小,很容易在化石植物群中被忽略。这些因素导致苔藓植物化石的记录相对稀少(Moisan *et al.*, 2012)。目前,最早的苔藓植物大化石发现于美国纽约中泥盆统(~385 Ma) (Hernick *et al.*, 2008; Clarke *et al.*, 2011); 中生代以来苔藓植物逐渐丰富,中国、缅甸、美国、俄罗斯和印度等地均有发现(如: Ignatov *et al.*, 2011; Heinrichs *et al.*, 2014a, b; Li Rui-yun *et al.*, 2021; Li Ya *et al.*, 2022)。新生代的苔藓植物化石数量也在不断增加(如: Wang B. *et al.*, 2021; Feldberg *et al.*, 2023; Guo *et al.*, 2023; Wang *et al.*, 2023), 其中比较著名的是保存在波罗的海始新世和多米尼加共和国中新世琥珀中的标本(如: Frahm and Newton, 2005; Frahm and Gröhn, 2013)。根据目前已报道的苔藓化石,白垩纪及之前的苔藓植物与现生属种相差较大,而新生代尤其是新近纪的苔藓植物已与现代相关类群非常接近,是研究苔藓植物系统演化及现代苔藓植物区系形成的重要过渡环节(Feldberg *et al.*, 2014; Laenen *et al.*, 2014)。

藓类植物(现存9000–13000种)是苔藓植物中种类最多的一个类群,同时也代表了古生代早期陆生植物的主要分支(Renzaglia *et al.*, 2007; Taylor *et al.*, 2009; Magill, 2010; Magallón *et al.*, 2013)。最早可靠的藓类植物化石发现于德国下石炭统(~340 Ma) (Hübers and Kerp, 2012), 中、新生代以来的藓类植物化石也被陆续报道(如: Frahm, 2004; Frahm and Newton, 2005; Taylor *et al.*, 2009; Katagiri *et al.*, 2013; Wang B. *et al.*, 2021; Feldberg *et al.*, 2023; Guo *et al.*, 2023; Wang *et al.*, 2023)。目前我国现存藓类植物约2006种(《中国生物物种名录》2022版),相对于我国现代藓类植物的多样性,其化石记录相对稀少,目前仅在新疆的二叠系和侏罗系、河北和内蒙古侏罗系、辽宁白垩系、河北围场和福建漳浦中新统以及山东山旺中新统中发现过(中国科学院北京植物研究所和南京地质古生物研究所《中国新生代植物》编写组, 1978; 刘陆军、姚兆奇, 1996; 孙博, 1999; 吴舜卿, 1999; Wu *et al.*, 2000; Yang *et al.*, 2004; Guo *et al.*, 2013; Heinrichs *et al.*, 2014b; Feldberg *et al.*, 2023; Guo *et al.*, 2023; Wang *et al.*, 2023)。由于化石材料分布时代和保存区域的局限性,导致我国在藓类植物系统演化、多样性以及其生态环境的认识上仍存在较多空白。

琥珀包裹体是保存苔藓植物最理想的材料,它可以将质地脆弱的苔藓植物包裹其中,保存其完整的三维立体宏观形态甚至微细结构特征,为苔藓植物分类学和古生态学研究提供重要的化石依据。我国福建省漳浦县产出了大量保存精美的压型/印痕和三维果实化石(Wang B. *et al.*, 2021),同时还保存有丰富的含苔藓植物的琥珀化石标本。本文对产自福建漳浦中新世琥珀生物群中的藓类植物进行了报道,共描述藓类植物3科3属3种,并重点研究了其中的白发藓属*Leucobryum*化石。本研究为认识华南地区地质历史时期高二氧化碳浓度下温室期藓类植物多样性提供了化石证据。

2 材料和方法

2.1 研究区地质地理概况

本文研究的4块藓类植物标本均保存于琥珀中, 这些标本产自福建省漳浦县马坪镇(24°15'19"N, 117°53'34"E)的中中新世佛昙群。漳浦县位于福建省东南沿海南端, 境内地势由西北向东南倾斜, 山脉、河流与地势呈同一走向, 植物群落类型复杂多样, 以暖热、湿润植物类型为主(张璞等, 2005; 刘巍等, 2009)。中中新世佛昙群中保存了昆虫、鱼类、腹足类、鸟类、哺乳类、植物、孢粉和琥珀等大量化石。该群按岩性可分为上、中、下三部分。下部地层见于闽南沿海, 岩性为砂砾岩、砂岩、泥岩夹泥炭及油页岩、高岭土及硅藻土; 其厚度一般为2–72 m, 产炭化木及植物和孢粉化石。中部地层分布较广, 为一套基性火山岩, 偶夹1–3层沉积岩; 厚度大于56–153 m。上部仅见于明溪雪峰一带, 岩性为砾岩、砂砾岩、粉砂岩、泥岩夹褐煤和玄武岩, 产植物及孢粉化石, 厚106 m(郑亚惠、王文轩, 1994)。本文研究的苔藓植物化石采集于佛昙群中部第二沉积层中的灰白色疏松砂岩中。Zheng等(2019)利用 $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ 同位素测年法对第二层沉积层上部的玄武岩进行了定年, 显示佛昙生物群的年龄为中中新世($14.7 \pm 0.4 \text{ Ma}$), 这一结果与郑亚惠、王文轩(1994)根据孢粉组合得出的结果一致。

2.2 研究区化石研究进展

佛昙群富含多门类古生物化石, 包括昆虫、鱼类、腹足类、鸟类和哺乳类动物化石, 以及蕨类和被子植物等植物类群(Wang B. *et al.*, 2021)。植被组成显示佛昙植物群是一个以龙脑香科、樟科、藤黄科和豆科为主的热带季节性常绿阔叶林(Wang B. *et al.*, 2021), 该植物群也是我国植物类群最丰富, 保存程度最好的新生代植物群之一。佛昙植物群化石类型保存丰富, 已报道植物大化石20余科, 包括: 叶、三维立体的果实和种子以及琥珀化石标本(Shi and Li, 2010; Shi *et al.*, 2014a; Jacques *et al.*, 2015; Lin *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2017, 2019a, 2019b, 2019c, 2019d, 2020, 2022a, 2022b, 2022c; Dong *et al.*, 2018a, 2018b, 2021, 2022a, 2022b)。Shi

等(2014b)利用气相层析质谱仪对研究区的琥珀进行了成分分析, 结果显示琥珀分子的主要组成来源于龙脑香科植物。来自龙脑香科的琥珀材料以及翅果化石的发现证实了福建漳浦地区中中新世时期龙脑香林的存在。与现今龙脑香林的分布对比, 当时该科植物分布范围更靠北, 也就意味着当时漳浦地区的气候条件更为温暖湿润, 适合热带植物生存(Shi and Li, 2010; Shi *et al.*, 2014a; Wang B. *et al.*, 2021)。琥珀中保存有大量精美的昆虫、植物、真菌、腹足类和羽毛化石, 其中的植物化石包括苔藓植物、植物种子和花化石等(Wang B. *et al.*, 2021)。到目前为止, 研究区共报道的苔藓植物有11个属, 其中鹤嘴藓属*Pelekium* Mitt. (Wang *et al.*, 2023)和白发藓属*Leucobryum* Hampe (Feldberg *et al.*, 2023)被详细研究。

2.3 实验方法

首先将琥珀化石标本置于立体显微镜下观察, 确定苔藓植物的位置并用记号笔标记, 用小刀将周围多余的琥珀切去; 接着利用磨抛机对琥珀进行打磨(依次使用500至5000目的砂纸), 分别使用2000目至7000目的砂纸并以每分钟200转的速度对琥珀进行塑形(一般将琥珀样本打磨至长方体并且表面平整), 同时在砂纸上注水以降低琥珀表面温度, 防止其因温度过高而融化, 后逐渐用高目级砂纸(10000目)将其打磨光滑; 最后用抛光液将琥珀标本的表面进行抛光, 便于在立体显微镜下观察和拍摄标本细节特征。琥珀标本照片采用Zeiss Discovery V20立体显微镜(中国科学院南京地质古生物研究所)进行拍照, 同时用下光源与侧光源进行光线补偿。所有图片都是使用图像编辑软件Helicon Focus 6 (www.heliconsoft.com)对大约20张独立焦平面的照片叠加拍摄。利用Zeiss 520 Versa 三维X射线断层扫描显微镜(中国科学院南京地质古生物研究所)对白发藓属化石整体结构进行了研究。扫描参数为: 各向同性体素尺寸=3.8821 μm , 功率=3 W, 加速电压=40 kv, 曝光时间=3 s, 投影=2501。可视化使用VG studio MAX 3.0软件(德国; 视频文件见附件S1)。所有图版都是使用CorelDraw 2021软件制作。描述苔藓植物形态结构的术语参照

Heinrichs 等(2014a)和吴鹏程等(2018)。本文研究的化石标本现保存于中国科学院南京地质古生物研究所(标本编号为PB23890, PB23891, PB23892, PB23894)。

3 系统古植物学

3.1 白发藓属

曲尾藓目 **Dicranales**

白发藓科 **Leucobryaceae**

白发藓属 *Leucobryum* Hampe

短枝白发藓相似种 *Leucobryum* cf. *humillimum*

Cardot

材料 PB23894 (图1-A, 1-B)。

标本存放地点 中国科学院南京地质古生物研究所。

产地层位 福建省漳州市漳浦县马坪镇, 中新世佛昙群灰白色疏松砂岩。

化石描述 保存为配子体, 无分枝, 保存部分大小约为3.4 mm×2.9 mm, 最底部未保存(图1-A, 1-B)。

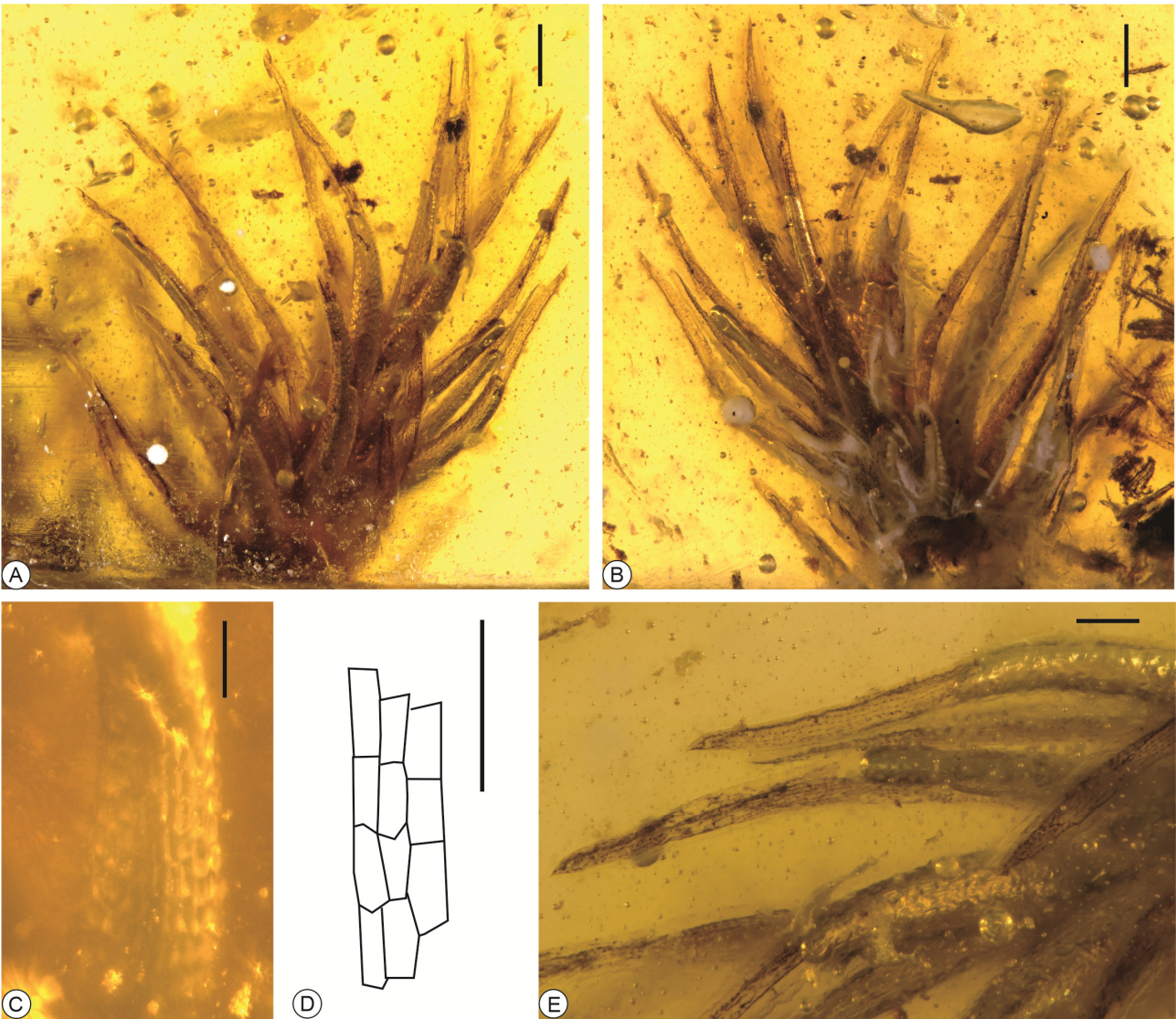


图1 漳浦琥珀中的短枝白发藓 (相似种) *Leucobryum* cf. *humillimum*
Fig. 1 *Leucobryum* cf. *humillimum* in Zhangpu amber
A, B为侧面观, 标本号: PB23894; C为叶中部矩形细胞; D为叶细胞素描图; E为叶侧面观。比例尺: (A, B) = 400 μm; (C, D) = 100 μm; (E) = 200 μm。
A, B. Lateral view, Specimen No.: PB23894; C. Lateral view of a portion of a leaf showing rectangular cells; D. Line drawing of cells shown in C; E. Leaves in lateral view. Scale bar equals 400 μm in A and B, 100 μm in C and D, and 200 μm in E.

叶紧密叠瓦状排列, 直立展开, 与茎呈 35° – 50° , 叶片上下间隔约 $130\text{ }\mu\text{m}$, 叶片上部向前弯曲, 或先端略微向外弯曲(图2-A–2-E)。叶对称, 线形至狭披针形, 从长圆形基部逐渐缩小至管状叶尖, 整体长 $1.4\text{--}2.5\text{ mm}$, 约为宽的6–8倍, 宽为 $0.2\text{--}0.3\text{ mm}$ (图1-A, 1-B, 1-E)。叶尖部通常锐尖, 偶尔钝尖(图1-E)。叶背面上半部光滑(图1-E)。叶边缘全缘, 在基部轻微内卷, 在顶部内卷严重(图2-B, 2-D)。叶中部由6–8行方形或矩形细胞组成(图1-C, 1-D), 顶部附近由3–5行窄矩形细胞组成(图1-E)。细胞长为 $30\text{--}67\text{ }\mu\text{m}$, 宽为 $21\text{--}31\text{ }\mu\text{m}$, 细胞壁光滑、薄壁(图1-C, 1-E)。叶片的厚度在底部、中部和顶部分别约为 $60\text{ }\mu\text{m}$ 、 $23\text{ }\mu\text{m}$ 和 $52\text{ }\mu\text{m}$ (图2-F–2-H)。

比较与讨论 当前化石标本的叶子紧密叠瓦状、直立展开、细长而肥厚, 边缘内卷, 有单肋, 这些特征与现存的藓类植物泥炭藓属*Sphagnum* L.、拟白发藓属*Paraleucobryum* (Limpr.) Loeske、白睫藓属*Leucophanes* Brid.、八齿藓属*Octoblepharum* Hedw.、白氏藓属*Brothera* Muell. Ha.和白发藓属

Leucobryum Brid.非常相似。其中, 拟白发藓属、白睫藓属和八齿藓属有锯齿状边缘, 该特征和当前化石标本的内卷边缘不同。泥炭藓属的叶呈舌状、椭圆形或短披针形, 边缘几乎无齿; 而当前标本叶较长且呈披针形、边缘全缘, 可与泥炭藓属相区别。此外, 白氏藓属的叶尖部背面具龙骨状突起, 当前标本叶尖部背面平滑。综上所述, 根据化石形态细节特征, 当前化石可以与泥炭藓属、白氏藓属、拟白发藓属、白睫藓属和八齿藓属区分开来。当前化石标本的叶呈披针形、边缘全缘且内卷、具单肋、叶细胞呈矩形等特征与现存的白发藓属特征非常相似。因此, 当前化石应归属于白发藓属。

根据叶形态, 现生白发藓属*Leucobryum*可分为四种类型(图3, 表1; 高谦等, 1994; Yamaguchi, 1993; Gao *et al.*, 1999): I型(图3-A), 叶呈镰刀形, 弯曲, 基部呈长圆形, 顶端渐尖, 从基部开始向上逐渐变窄[例如爪哇白发藓*L. javense* (Brid.) Mitt.]; II型(图3-B), 叶呈卵状披针形, 基部呈短宽椭圆形, 顶端渐尖至钝尖, 从基部约三分之一处开始

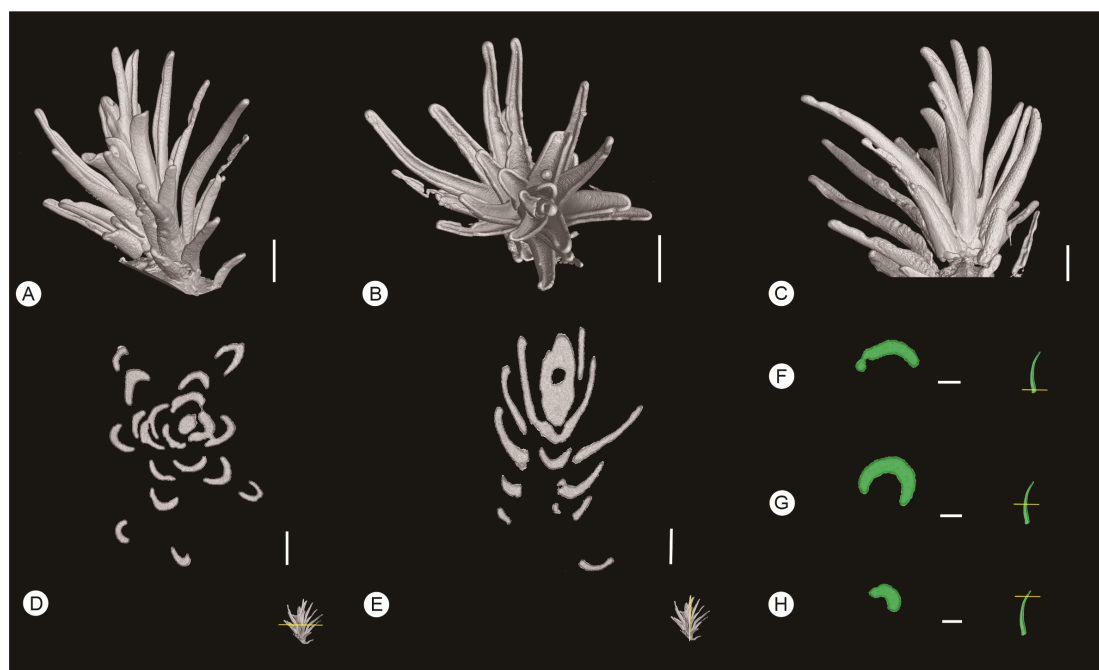


图2 漳浦琥珀中短枝白发藓(相似种) *Leucobryum* cf. *humillimum* 在 Micro-CT 技术下拍摄的图片(视频文件见附件 S1)

Fig. 2 Micro-CT images of *Leucobryum* cf. *humillimum* in Zhangpu amber (See S1 for the video file)

A, C为侧面观; B为顶面观; D为横切面; E为纵切面; F–H为单个叶(视频中绿色显示), F. 基部横切面; G. 中部横切面; H. 顶部横切面。比例尺: (A, B) = $500\text{ }\mu\text{m}$; (C) = $300\text{ }\mu\text{m}$; (D, E) = $300\text{ }\mu\text{m}$; (F, G, H) = $100\text{ }\mu\text{m}$ 。

A, C. Volume renderings in lateral view. B. Volume renderings in top view. D. Transverse sections of leaves. E. Longitudinal sections of leaves. F. Transverse section of a leaf base. G. Transverse section of a middle portion of a leaf. H. Transverse section of a leaf apex. Scale bar equals $500\text{ }\mu\text{m}$ in A and B, $300\text{ }\mu\text{m}$ in C, $300\text{ }\mu\text{m}$ in D and E, $100\text{ }\mu\text{m}$ in F, G, and H.

向上逐渐变窄(例如疣叶白发藓 *L. scabrum* Sande Lac.); III型(图 3-C), 叶呈披针形, 基部呈短宽椭圆形, 顶端锐尖至钝尖, 从基部约三分之一处突然变窄[例如白发藓 *L. glaucum* (Hedw.) Angstrom]; IV型(图 3-D), 叶呈窄披针形, 从基部四分之一处向上逐渐变窄, 基部耳形或窄椭圆形, 顶端渐尖至钝尖(例如绿叶白发藓 *L. chlorophyllosum* Müll. Hal.). 当前化石的叶明显属于IV型, 在中国现存的白发藓属中, 狭叶白发藓 *L. bowringii* Mitt.、桧叶白发藓 *L. juniperoideum* (Bird) Müll. Hal.、短枝白发藓 *L. humillimum* Cardot 和绿叶白发藓 *L. chlo-*

rophyllosum 属于IV型叶。然而, 当前化石标本(2–2.8 mm×0.3–0.5 mm)的叶尺寸比 *L. bowringii* (10–20 mm×0.7–1.4 mm)和 *L. juniperoideum* (5–7 mm×1–2 mm)的叶尺寸小很多, 其叶形态和尺寸与现存种 *L. chlorophyllosum* 和 *L. humillimum* 最为相似, 但是当前化石标本叶背面上半部光滑, 而 *L. chlorophyllosum* 叶背面上半部不光滑, 具小疣。 *L. humillimum* 叶背面上半部光滑, 与当前标本最为相似。由于本研究的标本缺乏生殖结构, 并且仅保存一小部分, 很多细节特征无法在化石上观察到, 因此将其归属于短枝白发藓相似种 *Leucobryum* cf.

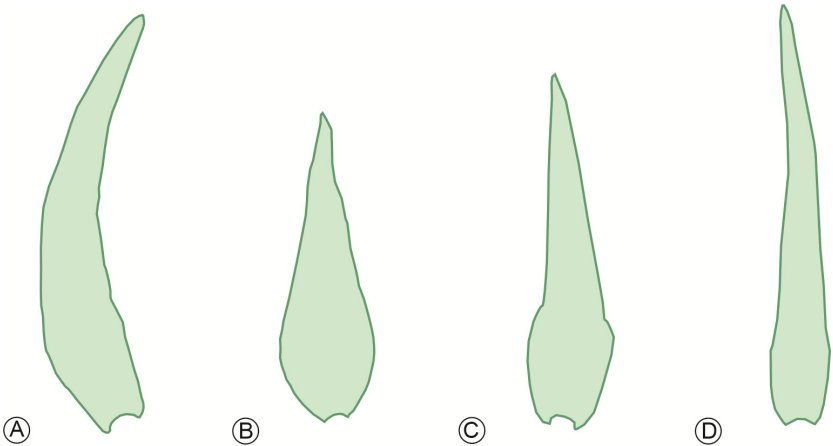


图 3 现生白发藓属植物不同叶类型的素描图

Fig. 3 Line drawings of different leaf types of extant *Leucobryum*

A为I型, 叶呈镰刀形, 弯曲, 基部长圆形, 顶端渐尖, 从基部开始逐渐向上变窄; B为II型, 叶呈卵形披针形, 基部短宽椭圆形, 先端渐尖至钝, 从基部约三分之一开始逐渐向上变窄; C为III型, 叶呈披针形, 基部短宽椭圆形, 先端锐尖至钝, 从基部约三分之一处突然向上变窄; D为IV型, 叶呈窄披针形, 从基部四分之一开始逐渐变窄, 基部耳形, 窄椭圆形, 先端渐尖至钝。

A. Type I: leaf falcate and flexuous with an oblong base and acuminate apex, and gradually narrowed upward from the base. B. Type II: leaf ovate-lanceolate with short-broadly elliptic base and acuminate to blunt apex. C. Type III: leaf lanceolate with short-broadly elliptic base and acute to blunt apex. D. Type IV: leaf narrow lanceolate and gradually narrowed at the basal one-fourth, with auriculate and narrow elliptic base and acuminate to blunt apex.

表 1 当前白发藓属化石标本与中国白发藓属现生种的形态特征对比

Table 1 Comparison of morphological characters of fossil species and those of extant *Leucobryum* species from China

种名	叶形	叶片长(mm)	叶片宽(mm)	叶尖形态	叶基形态	叶尖部背面特征
当前白发藓属化石	IV型	2–2.8	0.3–0.5	渐尖或钝尖	窄椭圆形	光滑
<i>L. sanctum</i> (Brid.) Hampe	II型	5.3–7.1	1.0–1.5	锐尖或钝尖	短宽椭圆形, 具耳状	不光滑, 具小疣
<i>L. bowringii</i> Mitt.	IV型	10–20	0.7–1.4	渐尖	窄椭圆形	光滑
<i>L. glaucum</i> (Hedw.) Angstrom	III型	5.9–6.8	1.3–1.6	锐尖	短宽椭圆形	光滑
<i>L. juniperoideum</i> (Bird) Müll. Hal.	IV型	5–7	1–2	渐尖或钝尖	窄椭圆形	光滑
<i>L. chlorophyllosum</i> Müll. Hal.	IV型	2–4	0.5–1	渐尖	窄椭圆形	不光滑, 具小疣
<i>L. boninense</i> Sull. et Lesq.	II型	4.1–7.4	0.9–1.4	渐尖或钝尖	短宽椭圆形	不光滑, 具小疣
<i>L. aduncum</i> Dozy et Molk.	II型	3.0–4.5	0.6–1.3	渐尖或钝尖	短宽椭圆形	不光滑, 具小疣
<i>L. scabrum</i> Sande Lac.	II型	5–8	0.6–1.0	渐尖或钝尖	短宽椭圆形	不光滑, 具大形疣
<i>L. javense</i> (Brid.) Mitt.	I型	10	2	渐尖	长圆形	不光滑, 具粗疣
<i>L. humillimum</i> Cardot	IV型	2.7–4.5	0.7–1.5	渐尖	短宽椭圆形或椭圆形	光滑

humillimum Cardot比较合适。在全球范围内, 白发藓属的化石记录非常稀少, 目前仅在多米尼加共和国中新世琥珀中发现了该属3个未定种(Frahm and Newton, 2005)。其中*Leucobryum* sp. 1 (Frahm and Newton, 2005)的叶顶部具短尖的特征与本研究的白发藓属化石不同; *Leucobryum* sp. 2 (Frahm and Newton, 2005)和*Leucobryum* sp. 3的叶排列较松散, 很容易与本研究的化石标本区分开。最近, Feldberg等(2023)报道了漳浦琥珀中发现的白发藓(未定种) *Leucobryum* sp., 其叶片大小和叶尖端与当前化石标本相似, 但无法观察到整个叶片形状, 本文认为很可能与当前化石为同一种, 应该归为短枝白发藓(相似种) *Leucobryum* cf. *humillimum*。

3.2 漳浦琥珀中其他藓类植物

灰藓目 Hypnobryales

牛舌藓科 Anomodontaceae

牛舌藓属 *Anomodon* Hook. et Tayl.

牛舌藓(未定种) *Anomodon* sp.

材料 PB23890 (图4-A), PB23891 (图4-B, 4-C)。

标本存放地点 中国科学院南京地质古生物研究所。

产地层位 福建省漳州市漳浦县马坪镇, 中

中新世佛昙群灰白色疏松砂岩。

化石描述 当前化石茎直立, 为不规则羽状分枝; 叶呈螺旋状着生于枝轴且排列紧密(图4-A, 4-B); 茎叶与枝叶近同形; 叶呈阔卵形或舌形, 有时卷曲, 长约为389 μm , 宽约为187 μm (图4-A, 4-B); 叶基部卵形或椭圆形, 叶尖部宽锐尖或舌形; 叶边缘全缘且平展; 具一条中肋, 中肋不分叉, 在叶尖前消失(图4-C); 叶细胞呈不规则的多边形, 长约为18 μm , 宽约为10 μm , 具疣(图4-C)。

比较与讨论 当前化石标本叶呈阔卵形或舌形, 具中肋的特征, 与牛舌藓科的牛舌藓属和锦藓科Sematophyllaceae的扁锦藓属*Glossadelphus*相似。但是扁锦藓属具2条中肋, 叶两侧不对称且叶细胞狭长, 这些特征与当前标本不同。当前标本叶边常波折或褶皱, 茎叶与枝叶同形, 中肋单一不分叉, 在叶尖前消失等特征, 与牛舌藓属的特征更为接近。

变齿藓目 Isobryales

平藓科 Neckeraceae

扁枝藓属 *Homalia* (Brid.) B.S.G.

扁枝藓(未定种) *Homalia* sp.

材料 PB23892 (图5-A-5-F)。

标本存放地点 中国科学院南京地质古生物

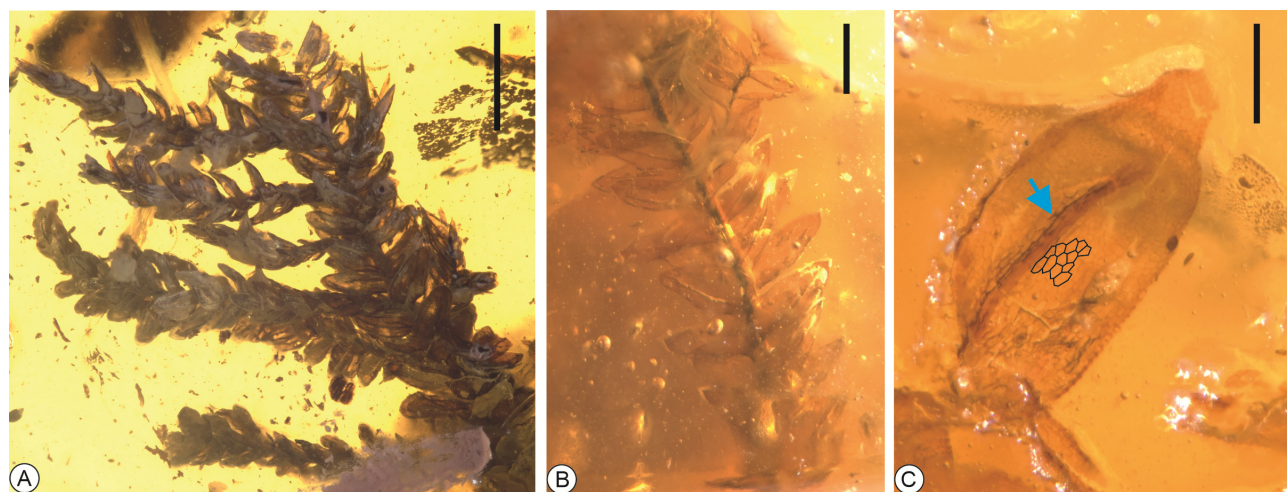


图4 漳浦琥珀中的牛舌藓属(未定种) *Anomodon* sp. (Anomodontaceae)

Fig. 4 *Anomodon* sp. (Anomodontaceae) in Zhangpu amber

A. 化石整体形态, 可见不规则羽状分枝, 标本号: PB23890; B, C. 可见阔卵形或舌形叶, 标本号: PB23891, C. 蓝色箭头处可见中肋。比例尺: (A) = 1 mm; (B) = 500 μm ; (C) = 100 μm 。

A. Overview showing irregularly bipinnate ramifications, Specimen No.: PB23890; B, C. Broadly ovate or lingulate leaves, Specimen No.: PB23891, blue arrow in C indicates the costa. Scale bar equals 1 mm in A, 500 μm in B, and 100 μm in C.

研究所。

产地层位 福建省漳州市漳浦县马坪镇, 中新世佛昙群灰白色疏松砂岩。

化石描述 标本保存部分长约为18 mm, 呈羽状分枝(图5-A); 叶扁平且呈四列状螺旋着生于茎轴, 茎叶与枝叶略不同(图5-A-5-D)。茎叶呈阔舌形或阔卵形, 两侧不对称, 无波纹, 尖部圆钝或扇形, 基部渐窄, 略下延, 一侧内折(图5-B)。茎叶长为0.3–0.4 mm, 最宽处约为0.2 mm (图5-B); 叶上部具细齿, 其余部分全缘(图5-F); 具中肋, 细弱, 达叶片1/2处(图5-E); 叶上部细胞为六边形或菱形, 中部细为狭长菱形, 基部细胞为长方形或

线形, 平滑, 无疣, 中部细胞长约为18.5 μm , 宽约为6.6 μm ; 叶边缘处由2列狭长的细胞组成(图5-E-5-F)。枝叶比茎叶小, 长为0.2–0.3 mm, 最宽处为0.1 mm; 整体呈阔椭圆形, 顶部钝圆, 叶细胞呈狭菱形(图5-C-5-D)。

比较与讨论 当前化石标本呈羽状分枝, 叶扁平贴生, 呈舌形或卵状舌形, 两侧不对称, 叶基部一侧内折等特征, 与平藓科的特征相似。另外当前标本叶顶部圆钝呈扇形, 基部狭窄且下延, 中肋单一等特征与拟平藓属 *Neckeropsis* Reichardt 和扁枝藓属 *Homalia* 的特征相似。但是拟平藓属的茎叶上部具强横波纹, 而当前标本茎叶无波纹, 与

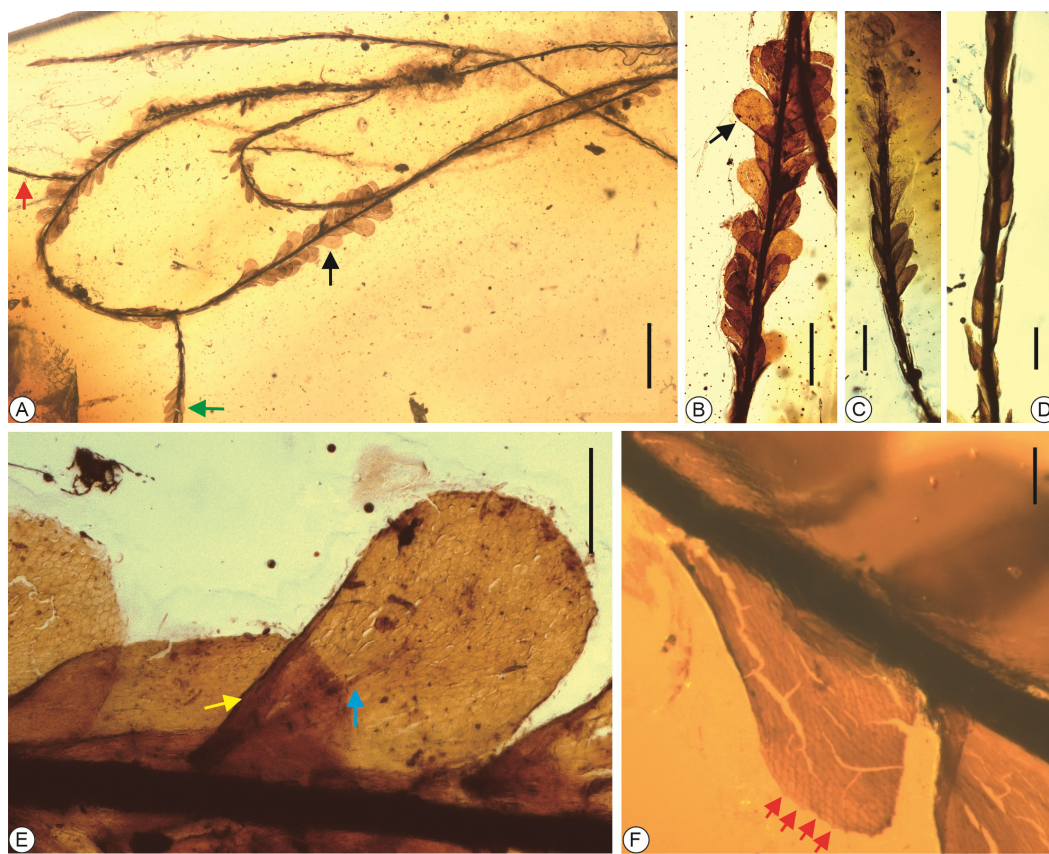


图5 漳浦琥珀中的扁枝藓属(未定种) *Homalia* sp. (Neckeraceae) ()

Fig. 5 *Homalia* sp. (Neckeraceae) in Zhangpu amber

A. 化石整体形态, 标本号: PB23892; B. 茎叶(A中黑色箭头处的特写); C. 枝叶(A中绿色箭头处的特写); D. 未展开的枝叶(A中红色箭头处的特写); E. 叶(A中黑色箭头处的特写), 可见中肋(蓝色箭头)和一侧叶边缘内折(黄色箭头); F. 叶尖部具细锯齿(红色箭头)。比例尺: (A) = 1 mm; (B) = 400 μm ; (C) = 300 μm ; (D, E) = 100 μm ; (F) = 60 μm 。

A. Overview, Specimen No.: PB23892; B. Close-up of a portion (indicated by black arrow in Fig. 5-A) to show detailed features of stem leaves; C. Close-up a portion (indicated by green arrow in Fig. 5A) to show detailed features of branch leaves; D. Close-up of a portion (indicated by red arrow in Fig. 5A) to show detailed features of the closed branch leaves; E. Stem leaves showing a costa (indicated by blue arrow) and one side of leaf margin recurved (indicated by yellow arrow); F. Stem leaves showing marginal teeth (indicated by red arrows). Scale bar equals 1 mm in A, 400 μm in B, 300 μm in C, 100 μm in D and E, and 60 μm in F.

扁枝藓属特征相似, 并且当前化石叶呈四列状着生, 叶上部细胞为六边形或菱形, 中部细为狭长菱形, 基部细胞为长方形或线形等特征也和扁枝藓属的特征一致。

4 讨 论

4.1 漳浦琥珀生物群中苔藓植物的多样性

中国是世界上苔藓植物多样性最丰富的国家之一, 共3460余种, 约占全球的16% (曹同, 2006), 但苔藓植物化石记录却相对稀少。作为研究苔藓植物系统演化的重要过渡环节(Feldberg *et al.*, 2014; Laenen *et al.*, 2014), 迄今新生代尤其是新近纪的苔藓植物的化石报道非常有限。目前, 仅在河北围场中新统以及山东山旺中新统中发现过(孙博, 1999; Guo *et al.*, 2013), 与其现存丰富的物种多样性并不相称。

迄今为止, 漳浦琥珀中发现的苔藓植物共有7科12属(本文; Wang B. *et al.*, 2021; Wang *et al.*, 2023), 其中苔类植物3科6属[包括: 细鳞苔科Lejeuneaceae的疣鳞苔属*Cololejeunea* (Spruce) Schiffn.、薄鳞苔属*Leptolejeunea* (Spruce) Steph.、多褶苔属*Spruceanthus* Verd., 扁萼苔科Radulaceae的扁萼苔属*Radula* Dumort., 羽苔科Plagiochilaceae的羽苔属*Plagiochila* (Dumort.) Dumort., 苔科Cephaloziaceae], 藓类植物4科6属(包括羽藓科Thuidiaceae的鹤嘴藓属*Pelekium* Mitt., 牛舌藓科Anomodontaceae的牛舌藓属*Anomodon*、多枝藓属*Haplohymenium* Dozy et Molk., 白发藓科Leucobryaceae的白发藓属*Leucobryum*, 平藓科Neckeraceae的扁枝藓属*Homalia*和平枝藓属*Circulifolium* Olsson. Enroth et Quandt)。需要强调的是, 本文研究的牛舌藓属*Anomodon*和扁枝藓属*Homalia*均是东亚地区的首次报道。这些化石的发现表明, 中新世时期漳浦地区的苔藓植物就已经呈现出很高的多样性, 是当时森林系统中林下植被的重要组成成分之一。

4.2 古生态意义

林下植被作为森林生态系统不可或缺的一部分, 在维持森林生物多样性、促进森林生态系统进

程和增加功能方面发挥着至关重要的作用(Chastain *et al.*, 2006)。漳浦的苔藓植物化石均保存于琥珀中, 同时, 漳浦琥珀中还保存有大量的昆虫(Wang B. *et al.*, 2021), 表明树脂很可能是暴露在树皮上的。现生疣鳞苔属*Cololejeunea*和薄鳞苔属*Leptolejeunea*多着生于树干和叶面, 稀着生于岩面; 扁枝藓属*Homalia*、多枝藓属*Haplohymenium*、鹤嘴藓属*Pelekium*、羽苔属*Plagiochila*和扁萼苔属*Radula*常着生于树干、树枝, 稀着生于岩面或湿土; 白发藓属*Leucobryum*、平枝藓属*Circulifolium*和牛舌藓属*Anomodon*着生于树干或者岩面(吴鹏程等, 2018)。琥珀成分显示其主要组成来源于龙脑香科植物(Shi *et al.*, 2014b), 可推测当前苔藓植物化石可能附生于中新世龙脑香科的树干或者树枝之上, 被树皮上流下的树脂包裹其中, 并最终形成了化石。植物大化石的研究表明漳浦植物群中有丰富的龙脑香科、藤黄科和大戟科等植物(Wang *et al.*, 2017, 2019a, 2019b), 而龙脑香科、藤黄科和大戟科是现代热带雨林冠层的重要组成部分, 可以为林下植被提供潮湿、低光照的生存环境(Pascal *et al.*, 2004), 因此, 这些高大乔木可为中新世漳浦苔藓植物提供理想栖息地。近年来, 漳浦植物群中发现了越来越多的林下植物化石, 例如海金沙属、紫萁属和菝葜属(王姿晰等, 2021; Dong *et al.*, 2021; Wang *et al.*, 2022a)。这些林下植物化石的发现共同显示, 福建中新世热带季节雨林具有复杂多层结构。

5 展 望

新生代的苔藓植物和现代类群最为接近, 是研究苔藓植物系统演化的重要过渡环节。目前大多数新生代琥珀矿床来自北美和欧洲地区, 而亚洲地区新生代琥珀化石记录非常稀少。漳浦琥珀以三维立体的形式保存了苔藓植物的整体形态, 而且还保存了清楚的微细结构特征, 如细胞形态以及叶边缘细齿等, 可更加直观且全面地认识中新世华南地区的苔藓植物。同时, 漳浦琥珀也是迄今我国低纬度地区已知的第一个含苔藓植物化石的新生代琥珀矿床。目前针对漳浦琥珀的研究多侧重于昆虫化石, 对植物化石的研究还比较薄弱, 未来应多关注植物内含物, 尤其是花朵、种子和苔藓

植物,以期更好地认识漳浦中新世生物群的总体面貌和古生态环境。

附件(Supplement): 视频文件S1,白发藓属CT扫描视频.mp4

<https://kns.cnki.net/kcms/detail/detail.aspx?doi=10.19800/j.cnki.aps.2023001>

致谢 感谢黎巴嫩大学Dany Azar教授和兰州大学张思航博士帮助处理琥珀标本。中国科学院植物研究所吴鹏程研究员在苔藓化石鉴定方面提出的宝贵意见和帮助。感谢中国科学院南京地质古生物研究所吴素萍帮助完成白发藓属化石标本的X射线断层扫描以及汤晶晶帮助完成化石标本的显微镜拍摄。感谢中国科学院南京地质古生物研究所王博研究员和史恭乐研究员提供琥珀标本,在此一并致谢。感谢审稿专家深圳市中国科学院仙湖植物园张力研究员和西北大学李瑞云博士提出宝贵修改意见。

参考文献 (References)

- 曹同,朱瑞良,郭水良,左本荣,于晶,2006. 中国首批濒危苔藓植物红色名录简报. 植物研究, 26: 756–762.
- 中国科学院北京植物研究所和南京地质古生物研究所《中国新生代植物》编写组, 1978. 中国植物化石(第三册), 中国新生代植物. 北京: 科学出版社. 147–149.
- 高谦,黎兴江,林邦娟,曹同,张光初,敖志文,傅星,1994. 中国苔藓植物志(第一卷). 北京: 科学出版社. 335–350.
- 刘陆军,姚兆奇,1996. 吐鲁番-哈密盆地晚二叠世早期植物群. 古生物学报, 35: 644–671.
- 刘巍,俞鸣同,龚正权,陈有喜,2009. 福建漳浦前湖湾晚第四纪滨海沉积物敏感粒级组分的提取及意义. 宁德师专学报(自然科学版), 21: 28–31.
- 孙博,1999. 山旺植物化石. 济南: 山东科学技术出版社. 23.
- 王姿晰,史恭乐,孙柏年,董重,尹素心,吴谐婷,2021. 福建中新世紫萁属(紫萁科)的一个新种. 古生物学报, 60: 429–438.
- 吴鹏程,1998. 苔藓植物生理学. 北京: 科学出版社. 299–314.
- 吴鹏程,贾渝,王庆华,于宁宁,何强,汪楣芝,2018. 中国苔藓图鉴. 北京: 中国林业出版社. 23–27.
- 吴舜卿,1999. 辽西热河植物群初步研究. 远古世界, 11: 7–57.
- 吴向午,1996. 新疆北部早、中侏罗世的几种苔类植物. 古生物学报, 35: 60–71.
- 吴向午,厉宝贤,1992. 河北蔚县中侏罗世苔藓植物. 古生物学报, 31: 257–279.
- 吴向午,吴秀元,王永栋,2000. 新疆准噶尔盆地侏罗纪两种真藓类化石. 古生物学报, 39 (增刊): 167–175.
- 吴向午,杨小菊,2011. 河南义马中侏罗世义马组一新的苔类植物—*Sinolejeunea yimaensis* gen. et sp. nov. 中国科学(地球科学) 41: 1596–1601.
- 张璞,陈建强,田明中,朱金芳,黄宗林,江春亮,2005. 福建省漳州市第四纪沉积物粒度特征及其沉积环境. 沉积学报, 23: 275–283.
- 郑亚惠,王文轩,1994. 闽东南中新统佛昙群层序及孢粉组合. 古生物学报, 33: 200–216.
- 《中国生物物种名录》2022版, 2023. 中国科学院生物多样性委员会办公室(物种2000中国节点秘书处), 中国科学院植物科学数据中心. DOI: 10.12282/plantdata.1380
- Cao Tong, Zhu Rui-liang, Guo Shui-liang, Zuo Ben-rong, Yu Jing, 2006. A brief report of the first red list of endangered bryophytes in China. Bulletin of Botanical Research, 26: 756–762 (in Chinese with English abstract).
- “Cenozoic Plants from China” Writing Group of Institute of Botany and Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica, 1978. Fossil Plants of China (3). Cenozoic Plants from China. Beijing: Science Press. 147–149 (in Chinese).
- Chastain R A, Currie W S, Townsend P A, 2006. Carbon sequestration and nutrient cycling implications of the evergreen understory layer in Appalachian forests. Forest Ecology and Management, 231: 63–77.
- China Biological Species List (2022), 2023. Plant Data Center of Chinese Academy of Sciences, DOI:10.12282/plantdata.1380
- Clarke J, Warnock R C M, Donoghue P C J, 2011. Establishing a time-scale for plant evolution. New Phytologist, 192: 266–301.
- Dong Jun-ling, Gao Jing-xin, Li Zhe, Sun Bai-nian, 2022a. A tropical lotus from the middle Miocene tropical rainforest flora of South China. Review of Palaeobotany and Palynology, 299: 104611.
- Dong Jun-ling, Li Zhe, Gao Jing-xin, Sun Bai-nian, He Yu-li, 2022b. *Ficus* leaves within the *Ficus* subgenus *Urostigma* (Moraceae) from the middle Miocene in South China and their biogeography implications. Review of Palaeobotany and Palynology, 302: 104671.
- Dong Jun-ling, Sun Bai-nian, Mao Teng, Jin Pei-hong, Wang Zi-xi, 2018b. Two samaras of Rhamnaceae from the middle Miocene of southeast China. Review of Palaeobotany and Palynology, 259: 112–122.
- Dong Jun-ling, Sun Bai-nian, Li Ai-jing, Chen Hui, 2021. The diversity of *Smilax* (Smilacaceae) leaves from the Middle Miocene in southeastern China. Geological Journal, 56: 744–757.
- Dong Jun-ling, Sun Bai-nian, Mao Teng, Yan De-fei, Liu Chun-hui, Wang Zi-xi, Jin Pei-hong, 2018a. *Liquidambar* (Altingiaceae) and associated insect herbivory from the Miocene of southeastern China. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 497: 11–24.
- Feldberg K, Hedenäs L, Schmidt A R. 2023. The extant moss genus *Leucobryum* (Bryopsida: Leucobryaceae) from Miocene Zhangpu amber. Palaeoworld. DOI: 10.1016/j.palwor.2023. 01.004
- Feldberg K, Schneider H, Stadler T, Schäfer-Verwimp A, Schmidt A R, Heinrichs J, 2014. Epiphytic leafy liverworts diversified in angiosperm-dominated forests. Scientific Reports, 4: 5974.
- Floyd S K, Bowman J L, 2007. The ancestral developmental tool kit of land plants. International Journal of Plant Sciences, 168: 1–35.

- Frahm J P, 2004. *Atrichum* (Musci, Polytrichaceae) in Baltic amber. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 95: 219–227.
- Frahm J P, Gröhn C, 2013. More fossil bryophytes from Baltic amber. *Archive for Bryology*, 159: 1–9.
- Frahm J P, Newton A E, 2005. A new contribution to the moss flora of Dominican amber. *The Bryologist*, 108: 526–536.
- Gao Chien, Li Xing-jiang, Lin Pang-juan, Cao Tong, Chang Kun-chu, Ao Zhi-wen, Fu Xing, 1994. *Moss of China (1)*. Beijing: Science Press. 335–350 (in Chinese).
- Gao Chien, Marshall R C, He Si, 1999. *Moss Flora of China*, English Version, Volume 1. Sphagnaceae through Leucobryaceae. Missouri Botanical Garden: Science Press. 244–255.
- Gignac L D, 2001. Bryophytes as indicators of climate change. *The Bryologist*, 104: 410–420.
- Goffinet B, Shaw A J, 2009. *Bryophyte Biology*, second ed, Cambridge: Cambridge University Press, 355.
- Guo Cai-qing, Edwards D, Wu Peng-cheng, Duckett J G, Hueber F M, Li Cheng-sen, 2012. *Riccardiohallus devonicus* gen. et sp. nov., the earliest simple thalloid liverwort from the Lower Devonian of Yunnan, China. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 176: 35–40.
- Guo Li-yan, Xiao Liang, Li Ya, Li Xiang-chuan, Leng Qin, Sun Nan, Guo Jun-feng, Fu Chao-feng, Wang Jia-nan, Ji De-shuang, 2023 (In press). First Asian fossil record of *Platydictya* (Amblystegiaceae) from the lower Miocene and its paleoenvironmental significance. *Frontiers of Earth Science*, Special issue: Frontiers in Coal-related Resources.
- Guo Cai-qing, Yao Jian-xin, Wu Peng-cheng, Li Cheng-sen, 2013. Early Miocene mosses from Weichang, North China, and their environmental significance. *Acta Geologica Sinica - English Edition*, 87: 1508–1519.
- Guo Cai-qing, Yao Jian-xin, Zhang Jian-wei, Wu Peng-cheng, Li Cheng-sen, 2017. New Fossil Liverworts from the Lower Cretaceous of Western Liaoning, China. *Acta Geologica Sinica - English Edition*, 91: 1542–1552.
- Han Lei, Yang Tao, Wang Hao-jian, Cai Jia-hao, Liang Wei-yu, Bao Lin, Chen Hong-yu, Zhang Li, Li Wen-jia, Yan De-fei, 2022. Liverwort fossils from the Late Triassic of Baiyin City, Gansu Province, and their geological significance. *Palaeoworld*, 31: 443–454.
- Hernick L V, Landing E, Bartowski K E, 2008. Earth's oldest liverworts-*Metzgeriothallus sharonae* sp. nov. from the Middle Devonian (Givetian) of eastern New York, USA. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 148: 154–162.
- Heinrichs J, Schäfer-Verwimp A, Hedenäs L, Ignatov M S, Schmidt A R, 2014a. An acrocarpous moss in Cretaceous amber from Myanmar. *Cretaceous Research*, 51: 260–265.
- Heinrichs J, Wang Xin, Ignatov M S, Krings M, 2014b. A Jurassic moss from Northeast China with preserved sporophytes. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 204: 50–55.
- Hübers M, Kerp H, 2012. Oldest known mosses discovered in Mississippian (Late Visean) strata of Germany. *Geology*, 40: 755–758.
- Ignatov M S, Karasev E V, Sinita S M, 2011. Upper Jurassic mosses from Baigul (Transbaikalia, South Siberia). *Arctoa*, 20: 43–64.
- Jacques F M B, Shi Gong-le, Su Tao, Zhou Zhe-kun, 2015. A tropical forest of the middle Miocene of Fujian (SE China) reveals Sino-Indian biogeographic affinities. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 216: 76–91.
- Katagiri T, Mukai M, Yamaguchi T, 2013. A new fossil moss *Muscites kujiensis* (Bryopsida) preserved in the Late Cretaceous amber from Japan. *The Bryologist*, 116: 296–301.
- Laenen B, Shaw B, Schneider H, Goffinet B, Paradis E, Désamors A, Shaw A J, 2014. Extant diversity of bryophytes emerged from successive post-Mesozoic diversification bursts. *Nature Communications*, 5: 1–6.
- Li Rui-yun, Li Xiao-qiang, Wang Xue-lian, Sun Bai-nian, 2021. First fossil liverwort with in situ flask-shaped receptacles from the Lower Cretaceous of Inner Mongolia, China. *Cretaceous Research*, 119: 104684.
- Li Ya, Wang Yong-dong, Feldberg K, Wang Shuo, Shi Chao, Cui Yi-ming, Zhang Xiao-qing, 2022. New insights into the moss genus *Vetiplanaxis* with a description of *V. obtusus* sp. nov. from the mid-Cretaceous Kachin amber, Myanmar. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 301: 104659.
- Lin Yan-xiang, Wong W O, Shi Gong-le, Shen Si, Li Zhen-yu, 2015. Bilobate leaves of *Bauhinia* (Leguminosae, Caesalpinoideae, Cercideae) from the middle Miocene of Fujian Province, southeastern China and their biogeographic implications. *BMC Evolutionary Biology*, 15: 252.
- Liu Lu-jun, Yao Zhao-qi, 1996. Early Late Permian Angara flora from Turpan-Hami Basin. *Acta Palaeontologica Sinica*, 35: 644–671 (in Chinese with English abstract).
- Liu Wei, Yu Ming-tong, Gong Zheng-quan, Chen You-xi, 2009. Analysis of sensitive grain size of marine sediments near the bay of Qianhu in Fujian since late quaternary. *Journal of Ningde Teachers College (Natural Science)*, 21: 28–31 (in Chinese with English abstract).
- Magallón S, Hilu K W, Quandt D, 2013. Land plant evolutionary timeline: gene effects are secondary to fossil constraints in relaxed clock estimation of age and substitution rates. *American Journal of Botany*, 100: 556–573.
- Magill R E, 2010. Moss diversity: new look at old numbers. *Phytotaxa*, 9: 167–174.
- Moisan P, Voigt S, Schneider J W, Kerp H, 2012. New fossil bryophytes from the Triassic Madygen Lagerstätte (SW Kyrgyzstan). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 187: 29–37.
- Pascal J P, Ramesh B R, Franceschi D D, 2004. Wet evergreen forest types of the southern western ghats, India. *Tropical Ecology*, 45: 281–292.
- Renzaglia K S, Schuette S, Duff R J, Ligrone R, Shaw A J, Mishler B D, Duckett J G, 2007. Bryophyte phylogeny: Advancing the molecular and morphological frontiers. *The Bryologist*, 110: 179–213.
- Shi Gong-le, Li Hao-min, 2010. A fossil fruit wing of *Dipterocarpus* from the middle Miocene of Fujian, China and its palaeoclimatic significance. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162: 599–606.
- Shi Gong-le, Jacques F M B, Li Hao-min, 2014a. Winged fruits of *Shorea* (Dipterocarpaceae) from the Miocene of Southeast China: Evidence for the northward extension of dipterocarps during the Mid-Miocene Climatic Optimum. *Review of Palaeobotany and*

- Palynology, 200: 97–107.
- Shi Gong-le, Dutta S, Paul S, Wang Bo, Jacques F M B, 2014b. Terpenoid compositions and botanical origins of late cretaceous and Miocene amber from China. PLoS One, 9: e111303.
- Sun Bo, 1999. Shanwang Plant Fossils. Jinan: Shandong Science and Technology Press. 23 (in Chinese).
- Taylor T N, Taylor E, Krings M, 2009. Paleobotany. The Biology and Evolution of Fossil Plants. Boston: Elsevier/Academic Press. 160–171.
- Tomescu A M F, 2016. The Early Cretaceous Apple Bay flora of Vancouver Island: a hotspot of fossil bryophyte diversity. Botany, 94: 683–695.
- Wang Bo, Shi Gong-le, Xu Chun-peng, Spicer R A, Perrichot V, Schmidt A R, Feldberg K, Heinrichs J, Chény C, Pang Hong, Liu Xing-yue, Gao Tai-ping, Wang Zi-xi, Ślipiński A, Solórzano-Kraemer M M, Heads S W, Thomas J M, Sadowski E, Szewdo J, Azar D, Nel A, Liu Ye, Chen Jun, Zhang Qi, Zhang Qing-qing, Luo Ci-hang, Yu Ting-ting, Zheng Da-ran, Zhang Hai-chun, Engel M S, 2021b. The mid-Miocene Zhangpu biota reveals an outstandingly rich rainforest biome in East Asia. Science Advances, 7: eabg0625.
- Wang Yong-dong, Wu Xiang-wu, 2007. Records and diversity of the fossil bryophytes in China. Chenia, 9: 61–72.
- Wang Zi-xi, Herrera F, Shu Jun-wu, Yin Su-xin, Shi Gong-le, 2020. A new *Choerospondias* (Anacardiaceae) endocarp from the middle Miocene of Southeast China and its paleoecological implications. Review of Palaeobotany and Palynology, 283: 104312.
- Wang Zi-xi, Li Ya, Wu Xie-ting, Yin Su-xin, Dong Chong, 2023. First fossil record of *Pelekium* (Thuidiaceae) from the middle Miocene Zhangpu amber in Asia. Historical Biology. DOI: 10.1080/08912963.2023.2176764
- Wang Zi-xi, Shi Gong-le, Sun Bai-nian, Dong Chong, Yin Su-xin, Wu Xie-ting, 2021. A new species of *Osmunda* L. (Osmundaceae) from the middle Miocene of Fujian, Southeast China. Acta Palaeontologica Sinica, 60: 429–438.
- Wang Zi-xi, Shi Gong-le, Sun Bai-nian, Dong Chong, Yin Su-xin, Wu Xie-ting, 2022a. *Lygodium* with in situ spores from the middle Miocene of Southeast China and its paleoclimatic implication. Review of Palaeobotany and Palynology, 296: 104545.
- Wang Zi-xi, Shi Gong-le, Sun Bai-nian, Yin Su-xin, 2019a. A new species of *Ormosia* (Leguminosae) from the middle Miocene of Fujian, Southeast China and its biogeography. Review of Palaeobotany and Palynology, 270: 40–47.
- Wang Zi-xi, Shi Gong-le, Sun Bai-nian, Jia Hui, Dong Chong, Yin Su-xin, Wu Xie-ting, 2022c. A new *Cercis* (Leguminosae) from the middle Miocene of Fujian, China. Historical Biology, 34: 94–101.
- Wang Zi-xi, Sun Bai-nian, Jin Pei-hong, Deng Peng, Chen Jing-wei, Sun Fan-kai, 2017. A new species of *Macaranga* from the middle Miocene of Fujian, China and its significance. Historical Biology, 29: 743–754.
- Wang Zi-xi, Sun Fan-kai, Wang Ji-dong, Dong Jun-ling, Xie San-ping, Sun Ming-xuan, Sun Bai-nian, 2019b. The diversity and paleoenvironmental significance of *Calophyllum* (Clusiaceae) from the Miocene of southeastern China. Historical Biology, 31: 1379–1393.
- Wang Zi-xi, Sun Fan-kai, Wang Ji-dong, Yan De-fei, Dong Jun-ling, Sun Ming-xuan, Sun Bai-nian, 2019c. New fossil leaves and fruits of Lauraceae from the Middle Miocene of Fujian, southeastern China differentiated using a cluster analysis. Historical Biology, 31: 581–599.
- Wang Zi-xi, Sun Fan-kai, Xie San-ping, Wang Ji-dong, Li Yi-jie, Dong Jun-ling, Sun Ming-xuan, Sun Bai-nian, 2019d. New species of *Garcinia* (Clusiaceae) from the middle Miocene of Fujian, China and a phytogeographic analysis. Geological Journal, 54: 1317–1330.
- Wang Zi-xi, Wu Xie-ting, Sun Bai-nian, Yin Su-xin, Quan Cheng, Shi Gong-le, 2022b. First fossil record of *Castanopsis* (Fagaceae) from the middle Miocene Fotan Group of Fujian, southeastern China. Review of Palaeobotany and Palynology, 305: 104729.
- Wu Peng-cheng, 1998. Bryophyte Physiology, Beijing: Science Press, 299–314 (in Chinese).
- Wu Peng-cheng, Jia Yu, Wang Qing-hua, Yu Ning-ning, He Qiang, Wang Mei-zhi, 2018. Chinese Moss Atlas, Beijing: China Forestry Press, 23–27 (in Chinese).
- Wu Shun-qing, 1999. A preliminary study of the Jehol flora from western Liaoning. Paleoworld, 11: 7–57 (in Chinese with English abstract).
- Wu Xiang-wu, 1996. On four species of hepatics from Jurassic of Junggar Basin and Barkol District in Xinjiang, China. Acta Palaeontologica Sinica, 35: 60–71 (in Chinese with English abstract).
- Wu Xiang-wu, Li Bao-xian, 1992. A study of some bryophytes from Middle Jurassic Qiaojian Formation in Yuxian District of Hebei, China. Acta Palaeontologica Sinica, 31: 257–279 (in Chinese with English abstract).
- Wu Xiang-wu, Wu Xiu-yuan, Wang Yong-dong, 2000. Two new forms of Bryiidae (Musci) from the Jurassic of Junggar Basin in Xinjiang, China. Acta Palaeontologica Sinica, 39 (Supplement): 167–175 (in English with Chinese abstract).
- Wu Xiang-wu, Yang Xiao-ju, 2011. A new moss from the Middle Jurassic Yima Formation in Yima, Henan—*Sinolejeunea yimaensis* gen. et sp. nov. Science China (Earth Science), 41: 1596–1601 (in Chinese with English abstract).
- Yamaguchi T, 1993. A revision of the genus *Leucobryum* (Musci) in Asia. Journal- Hattori Botanical Laboratory, 73: 1–123.
- Zhang Pu, Chen Jian-qiang, Tian Ming-zhong, Zhu Jin-fang, Huang Zong-lin, Jiang Chun-liang, 2005. Grain-size characteristics of Quaternary sediments in Zhangpu city, Fujian province and their environmental implication. Acta Sedimentologica Sinica, 23: 275–283 (in Chinese with English abstract).
- Zheng Da-ran, Shi Gong-le, Hemming S R, Zhang Hai-chun, Wang Wei-ming, Wang Bo, Chang S C, 2019. Age constraints on a Neogene tropical rainforest in China and its relation to the Middle Miocene Climatic Optimum. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 518: 82–88.
- Zheng Ya-hui, Wang Wen-xuan, 1994. Sequence of Miocene Fotan Group in SE Fujian and its palyno-assemblages. Acta Palaeontologica Sinica, 33: 200–216 (in Chinese with English abstract).

(责任编辑: 金建华)