

# Notes on the Key Taxonomic Characters of Arborescent Lycopsid Stem Adpressions\*

Qi Wang<sup>1,2</sup>, Honghe Xu<sup>2</sup>, Si Shen<sup>1</sup>

<sup>1</sup>State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing

<sup>2</sup>State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing

Email: happyking@ibcas.ac.cn

Received: Mar. 18<sup>th</sup>, 2013; revised: Mar. 29<sup>th</sup>, 2013; accepted: Apr. 10<sup>th</sup>, 2013

Copyright © 2013 Qi Wang et al. This is an open access article distributed under the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

**Abstract:** The Late Palaeozoic arborescent lycopsids are one of the conspicuous vascular plant groups, which have developed the bipolar growth, tree and heterosporous habits since the Middle Devonian (ca. 393 - 383 million years ago). In this paper, the key taxonomic characters and relevant terminology on stem adpressions of arborescent lycopsids are reviewed. These characters include leaf cushion, leaf scar, parichnos scar, ligule, and phyllotaxy. We suggest that the taxonomic characters should be defined properly, with considerations to their biological and taphonomic implications in practice.

**Keywords:** Arborescent Lycopsids; Stem Adpressions; Taxonomic Characters; Devonian

## 关于乔木状石松植物茎压印化石主要分类性状的评述\*

王 祺<sup>1,2</sup>, 徐洪河<sup>2</sup>, 申 思<sup>1</sup>

<sup>1</sup>中国科学院植物研究所, 系统与进化植物学国家重点实验室, 北京

<sup>2</sup>中国科学院南京地质古生物研究所, 现代古生物学和地层学国家重点实验室, 南京

Email: happyking@ibcas.ac.cn

收稿日期: 2013年3月18日; 修回日期: 2013年3月29日; 录用日期: 2013年4月10日

**摘 要:** 乔木状石松植物在晚古生代植物群中一直引人注目, 是最早在中泥盆世(约 393~383 百万年前)就进化出两极生长、乔木和异孢习性的维管植物类群之一。本文评述了乔木状石松植物茎压印化石一些主要的分类性状以及相关术语, 包括叶座、叶痕、通气道痕、叶舌和叶序。建议这些分类性状在使用中应该规范, 并强调了它们的生物学和埋藏学意义。

**关键词:** 乔木状石松植物; 茎压印化石; 分类性状; 泥盆纪

### 1. 引言

乔木状石松植物(arborescent lycopsids)也称为木本石松植物(tree-lycopsids)或根状茎石松植物(rhizomorphic lycopsids), 它们在晚古生代植物群中一直引

人注目, 是最早进化出两极生长、乔木和异孢习性的维管植物类群之一<sup>[1-3]</sup>。乔木状石松植物的早期类型(例如和什托洛盖属 *Hoxtolgaya* Xu, Y. Wang et Q. Wang 和长穗属 *Longostachys* Zhu, Hu et Feng)始现于距今约 3.8 亿年前的中泥盆世晚期<sup>[1,2]</sup>, 晚泥盆世开始适应辐射和快速分异, 到了晚石炭世和二叠纪, 其分异度和丰度都达到鼎盛时期<sup>[3]</sup>, 成为晚古生代煤系沼

\*基金项目: 国家自然科学基金项目(#40972015)和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)项目(#123106)。

泽中的优势类群，是主要的成煤植物之一，例如鳞木属 *Lepidodendron* Sternberg(图 1)。乔木状石松植物自二叠纪以后逐渐衰落，三叠纪常见代表为肋木属 *Pleuromeia* Corda ex Giebel 和脊囊属 *Annalepis* Fliche<sup>[4,5]</sup>。乔木状石松植物的谱系延续至今仅保存了少数矮小的类型，例如水韭属 *Isoetes* L.。

乔木状石松植物在晚古生代地层中多保存为茎轴部分的压印化石(adpressions)(包括压型化石 compressions 和印痕化石 impressions)(图 2)，通常对它们采用的分类方法是建立器官属或形态属<sup>[6]</sup>。本文评述了乔木状石松植物茎压印化石一些主要的分类性状和相关术语以及存在的问题，并为将来相关研究工作

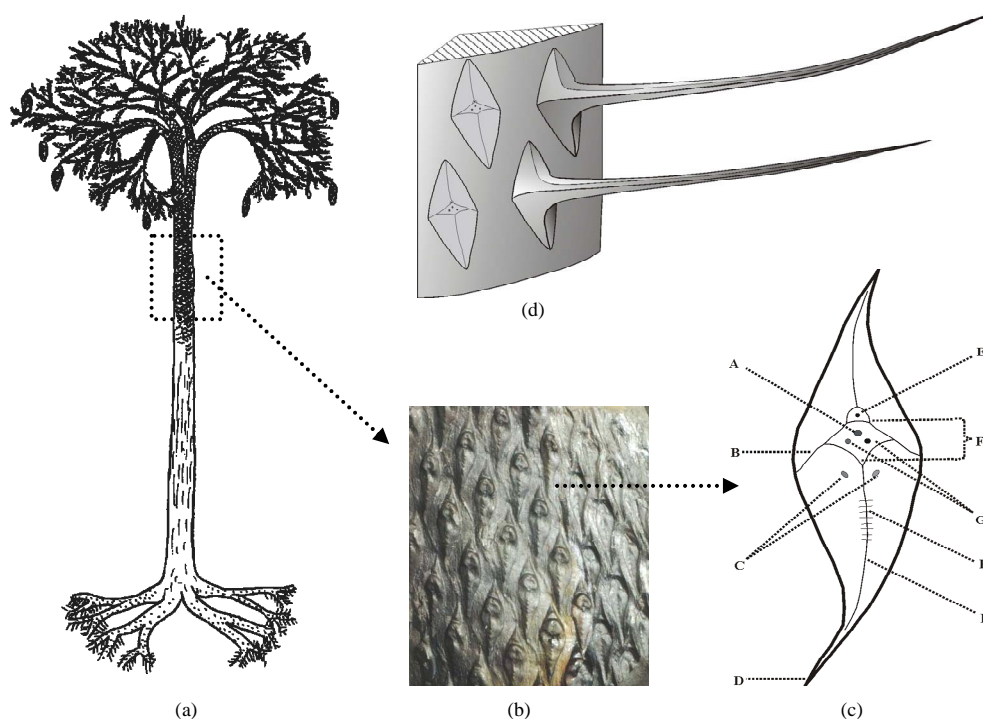


Figure 1. Reconstruction of a typical Carboniferous arborescent lycopoid and its stem adpression: (a) A 20 - 30-meter tall arborescent lycopoid *Lepidodendron*; (b) Stem adpression; (c) A single leaf cushion: A. Vascular trace; B. Lateral line; C. Intrafoliar parichnos scars; D. Leaf cushion elongation; E. Ligule pit; F. Leaf scar; G. Parichnos scars; H. Plications I. Lower keel; (d) Relationship between leaf and leaf cushion  
图 1. 石炭纪典型的乔木状石松植物的形态复原及茎压印化石: (a) 乔木状石松植物鳞木 *Lepidodendron*，高达 20~30 米; (b) 茎压印化石; (c) 单个叶座的形态: A. 维管束痕; B. 侧延线; C. 叶下通气道痕; D. 叶座延伸部分; E. 叶舌穴; F. 叶痕; G. 通气道痕; H. 褶; I. 下中脊; (d) 叶子和叶座的关系

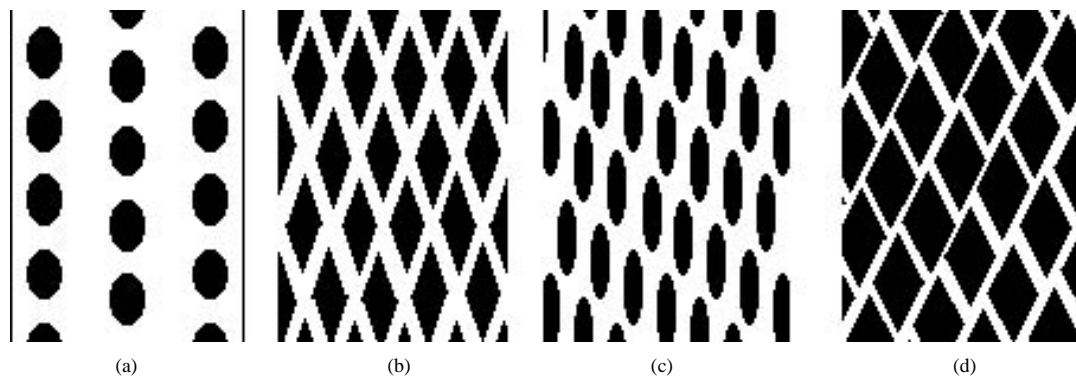


Figure 2. Types of phyllotaxy in arborescent lycopoids (modified from [6]): (a) Sigillarioid phyllotaxy; (b) Lepidodendroid phyllotaxy with evident orthostichy, even parastichy and horizontal rows; (c) Lepidodendroid phyllotaxy without evident orthostichy and horizontal rows; (d) Lepidodendroid phyllotaxy with stepped parastichy  
图 2. 乔木状石松植物叶序的类型(据[6]修改): (a) 封印木式叶序; (b) 鳞木式叶序，具有明显的直列线、均等的斜列线和水平排; (c) 鳞木式叶序，没有明显的直列线和水平排; (d) 鳞木式叶序，具有梯状的斜列线

提出了一些建议。

## 2. 分类性状及其术语

### 2.1. 叶座

叶座(英文 leaf cushion, 德文 Blattposter, 法文 coussinet foliaire)是乔木状石松植物茎压印化石分类中最常用的一个性状, 但它的定义还有争议。古植物学文献中, 叶座相当于叶基(leaf base), 尤其是在叶子脱落以后留下的叶基。例如, Scott<sup>[7]</sup>在描述一种鳞木——蛇皮鳞木 *Lepidodendron ophiurus* Brongniart 时写道: “叶子脱落时, 其叶基仍然着生在茎的表面, 形成叶座, 甚至宿存在较大的树干上。”Bower<sup>[8]</sup>这样写道: “叶子在基部膨大成众所周知的叶座, 覆于茎轴的整个外表面上。”Taylor 等<sup>[9]</sup>对叶座的解释与他们的大致相同: “叶座实际上代表了叶子凋落后留下的膨大叶基。”Chaloner 和 Meyer-Berthaud<sup>[10]</sup>进一步扩大了这个定义: “不管叶子脱落与否, 膨大下延的叶基都叫叶座。”然而, Grierson 和 Banks<sup>[11]</sup>却认为“叶座是与叶相连的茎轴本身的膨大部分, 它甚至在树皮剥落的状态下都能看见”。

笔者同意 Thomas 和 Meyen<sup>[6]</sup>的观点, 它基本上体现了大多数古植物学家对叶座的定义: “叶子脱落后, 其基部保留在茎干上的宽阔部分称为叶座”(图 1(b)~(d))。叶座的有无、大小、形状和排列方式以及叶座间隔带(interareas)的特征是乔木状石松植物茎压印化石分类中最重要的鉴别性状。叶座本质上是叶器官的一部分(图 1(d)), 它具有光合作用和支持叶子的功能<sup>[12-15]</sup>。叶座是一种初生分生组织, 在乔木状石松植物体的不同部位大小也不同, 但发育成熟后叶座大小不变(或脱落), 只有叶座间隔带随着茎内次生加粗而变宽<sup>[13,14]</sup>(图 1(b))。由于埋藏保存和个体发育等因素, 同一种乔木状石松植物茎压印化石的叶座可能显示 3 种状态: 1) 茎轴表皮脱落, 叶座勉强可见, 叶痕模糊, 侧痕不清楚, 叫周皮相(bergeria); 2) 外皮层脱落, 叶座已模糊, 其内仅有维管束痕, 表面光滑或微凸, 叫中皮相(aspidiaria); 3) 树皮全部脱落, 仅有叶迹(维管束)平截突起, 叫内模相(knorria)。这 3 种状态之间还有过渡类型。有些学者还给这些保存状态给予属一级的分类等级, 经常用斜体表示不同的属种, 然而对于产生它们的母体植物类型仍然不甚清楚<sup>[16]</sup>。

### 2.2. 叶痕

叶痕(英文 leaf scar, 德文 Blattnarbe, 法文 cicatrice foliaire)在乔木状石松植物的茎压印化石中具有极为重要的分类价值。然而, 古植物学家对它争议很大, 应用当中比较混乱。问题主要在于叶痕是否有真假之分, 是否应该在分类中区别对待。

现代植物即将落叶时, 叶柄基部有一层细胞进行分裂形成几层细小的薄壁细胞, 叫离层(abscission layer)。随后, 离层各层细胞间粘液化并分解, 叶片逐渐枯萎。由于风吹等机械力量, 叶柄自离层处折断, 叶片自然脱落, 在茎上留下疤痕, 叫做叶痕。古植物学家相信这种落叶现象也存在于化石植物中<sup>[17]</sup>。Scott<sup>[7]</sup>在描述叶痕时写道: “角锥状叶座的顶部平凸, 形成一个扁平的表面, 代表了落叶留下的疤痕”。一些古植物学家把这种叶痕叫做真叶痕(true leaf scar), 它是叶座对应于离层的一部分<sup>[6,17,18]</sup>(图 1(c))。真叶痕常见于石炭纪的乔木状石松植物中, 例如鳞木属 *Lepidodendron* 和鳞皮木属 *Lepidophloios* Sternberg。同时, 还有一些古植物学家认为许多乔木状石松植物的叶子不形成离层, 只是变得干枯萎缩而已<sup>[6]</sup>。这些叶宿存在茎干上, 一起保存为化石。当劈开围岩时, 这种压印化石叶座的表面没有平凸的部分, 只有一个横向的、经常含碳膜的缝, 称为假叶痕(false leaf scar)。这种结构在晚泥盆世和早石炭世的乔木状石松植物中常见, 例如亚鳞木属 *Sublepidodendron* (Nathorst) Hirmer 和拟鳞木属 *Lepidodendropsis* Lutz。笔者认为真叶痕和假叶痕在分类中应该区别对待, 它们的埋藏学特点和形成过程完全不同<sup>[6,17-19]</sup>。本着“将今论古”的原则, 化石植物的真叶痕很可能也与叶基部离层的形成有关, 叶片脱落属于自然现象, 而假叶痕则不然, 它多是由于人为因素(如劈开围岩)或保存过程中叶片脱落造成的。叶痕的性质、位置、大小和形状在乔木状石松植物茎压印化石的分类中都是非常重要的鉴别性状。

### 2.3. 通气道痕

石炭纪乔木状石松植物叶痕的表面通常有三个小点状印痕, 俗称三小点(图 1(c)A, G)。中间的印痕代表延伸至叶子中的单一维管束痕, 即叶迹(leaf trace)。两边的一对印痕代表茎轴内疏松排列的薄壁组

织束伸出的通道口,称为侧痕(lateral scars)或通气道痕(parichnos scars)。欧美植物区的石炭纪乔木状石松植物(如鳞木属 *Lepidodendron*)多数在叶痕下方还有另外一对通气道痕,通常称为叶下通气道痕(intrafoliar parichnos scars)。值得注意的是,华夏植物区这种类型并不发育,极少形成叶下通气道痕,叶座上仅有一对叶痕内的通气道痕,即侧痕<sup>[20]</sup>。通气道痕的存在与否,可能与茎轴的不同发育阶段有关,例如一种产自西藏原来描述为昌都亚鳞木 *Sublepidodendron changduense* Gu et Zhi 的植物被认为可能是马查拉鳞木 *Lepidodendron machalaensis* Deng 的幼枝,前者仅具有侧痕,后者具有侧痕和叶下通气道痕<sup>[21]</sup>。另外,许多晚泥盆世和早石炭世的乔木状石松植物,例如埃斯科达木属 *Eskdalia* Kidston、安加拉木属 *Angarodendron* Zalessky 和亚鳞木属 *Sublepidodendron* 等的模铸化石或压型化石在叶基下部形成一个凹陷或膨大的部分。一些古植物学家认为它与叶下气囊(intrafoliar bladder)有关<sup>[6,22,23]</sup>;另一些古植物学家则认为它与叶基薄壁组织(leaf base parenchyma)有关<sup>[19,24,25]</sup>,功能上类似于通气道。由于这一时期的叶基缺乏详细的解剖学研究,还不能确认这些乔木状石松植物叶下通气组织和通气道的明确关系。作者倾向于同意后者的观点,即早期乔木状石松植物的叶下通气结构可能是功能上类似于通气道的叶基薄壁组织。在美国新奥尔巴尼 New Albany 页岩(晚泥盆世-早石炭世)发现的乔木状石松植物 *Trabicaulis* Meyer-Berthaud 和 *Phytokneme* Andrews, Read et Mamay 中,它们的“通气道”实际上是叶迹背侧的腔隙(abaxial lacunae),它与叶迹并没有分离开<sup>[26,27]</sup>,与真正的通气道不同。

叶痕内的通气道本质上起源于茎轴内的中皮层薄壁组织,伴随着叶维管束伸出,在叶基内分成两支,位于叶痕内叶迹稍微偏下的两侧,而叶下通气道起源于叶基内一些星状细胞的薄壁组织,它们与叶痕内的通气道连通,位于叶痕下叶座中脊的两侧<sup>[15,28]</sup>。在早期的乔木状石松植物中,叶下通气组织可能还没有形成特化的通气系统,这可能与它们茎轴内部组织分化得不完善密切相关(例如皮层分区不明显或不分区)。在生理上,叶座内的通气组织司体内外气体交换和循环的功能。通气组织在叶座表面形成的特征对我们区分乔木状石松植物的茎压印化石至关重要。

## 2.4. 叶舌

叶舌(ligule)传统上是石松植物分类的重要标准,是区分乔木状石松植物茎压印化石属的重要性状之一<sup>[6-9,22,23]</sup>。叶舌是现代石松植物小型叶或孢子叶近轴面的舌状突起,它的来源和功能还有许多争议<sup>[29-31]</sup>。现生草本石松植物中,例如卷柏属 *Selaginella* Beauvois, 叶舌或位于叶腋以上的叶片基部,或只存在于较年幼茎轴的叶子上<sup>[31]</sup>。因此,叶舌的有无及其位置应该个体发育和保存等因素而定。

对于化石植物,判断叶舌的存在与否非常困难。草本石松植物的叶舌最早可以追溯到中泥盆世(吉维特期)的复杂莱氏蕨 *Leclercqia complexa* Banks, Bonamo et Grierson 中<sup>[30]</sup>。许多古生代的乔木状石松植物茎压印化石的叶座具有腋生的叶舌穴(图 1(c)E),它们经常表现为小的沉积物铸型<sup>[6,22,23,32-34]</sup>。乔木状石松植物茎压印化石的叶座上即使有时没有观察到叶舌的迹象,也不能完全断定它们就没有叶舌。例如,疤木属 *Ulodendron* Lindley et Hutton 先前被描述为没有叶舌的,Thomas<sup>[35]</sup>通过对该植物茎轴叶座表面的角质层研究,揭示了叶舌存在的证据;通过研究和比较同一植物的不同保存类型(例如模铸化石和压印化石),一些原先被认为没有叶舌的乔木状石松植物结果是具有叶舌的<sup>[23]</sup>。近来对亚鳞木属的研究也提出该属植物中叶舌存在的可能性<sup>[19,36]</sup>。因此,古植物学家需要认真考虑植物化石保存方式的多样性和复杂性。

## 2.5. 叶序

叶子在茎上的着生次序,叫做叶序(phyllotaxy)。叶序中,在轴或枝上成行排列的叶或鳞片,称为直列线(orthostichy);在一个轴上螺旋排列的一系列叶或鳞片,称为斜列线(parastichy)<sup>[6]</sup>。对于乔木状石松植物茎压印化石,古植物学家通过直接观察叶座的排列方式来确定叶序。Grierson 和 Banks<sup>[11]</sup>把乔木状石松植物的叶序划分为封印木式叶序(Sigillarioid phyllotaxy)和鳞木式叶序(Lepidodendroid phyllotaxy)。封印木式叶序是指叶子在茎轴表面排列成规则的直列线,相邻直列线之间的距离大于同一直列线上相邻叶座之间的距离(图 2(a));鳞木式叶序是指叶子在茎轴表面排成直列线和交叉的斜列线,有时直列线不明显或缺乏。鳞木式叶序中的斜列线又可分为均等斜列线(even

parastichy)和梯状斜列线(scalariform or stepped parastichy)<sup>[6]</sup>。均等斜列线是指同一斜列线上叶座的上下边缘分别排列成平行的直线,也就是说同一方向的斜列线互相平行(图 2(b)~(d))。这种乔木状石松植物的叶座有时显示了明显的直列线和水平排列,叶序基本上是对称的(图 2(b));梯状斜列线是指同一斜列线上叶座的上下边缘分别排成梯状,叶序不对称(图 2(d))。

叶序是古植物学家划分乔木状石松植物茎压印化石属的重要特征。需要指出的是,乔木状石松植物的叶序会随着茎轴个体发育的不同阶段有所变化。亚鳞木属 *Sublepidodendron* 的叶序变化就是一个很好的例子<sup>[19]</sup>。亚鳞木属和拟鳞木属茎压印化石的分类异常混淆,它们最主要的区分标准就是亚鳞木属的叶座螺旋排列,而拟鳞木属的叶座假轮状排列<sup>[16,36]</sup>。然而,亚鳞木属幼枝上的叶座也呈假轮状排列,经常被鉴定为拟鳞木属种。这种叶序变化与乔木状石松植物的个体发育(ontogeny)密切相关,反映了茎轴内部次生生长的发育变化<sup>[14,19]</sup>。因此,研究乔木状石松植物茎压印化石应该尽可能多地采集和观察它们不同发育阶段的标本,充分考虑它们在个体发育中的变化和性状的多样性。

### 3. 研究展望

古植物学家虽然也能像现代植物学家观察腊叶标本那样研究零碎的材料,但不同之处在于现代植物学家可以直接在野外考察腊叶标本上植物的完整形态,而古植物学家却不能做到,因为整株植物保存为化石的几率微乎其微<sup>[37]</sup>。古生代地层中保存了丰富的乔木状石松植物茎压印化石,但它们的分类和系统发育关系还有待深入研究<sup>[6,9,15,16,18,38]</sup>。一方面,单凭茎压印化石建立的器官属而言,过去有时忽视了上述分类性状及术语的规范使用;另一方面,除了考虑保存有机连接、生殖和解剖结构的标本之外,对这些分类性状的生物学和埋藏学意义还重视不够。这直接导致了过去鉴定和分类工作中存在的混淆,无形中增加了器官属种的丰度和分异度。这种结果既不利于我们对乔木状石松植物“自然属”和整体植物种及其相关的古气候、古生态和古地理的研究,也不利于探讨整个乔木状石松植物的分类、演化和系统发育。

综上所述,笔者认为在将来的分类工作中,应该规范使用乔木状石松植物茎压印化石的分类性状及

相关术语,同时还应该强调它们的生物学和埋藏学意义。希望古植物学家在研究像乔木状石松类这样比较大的化石植物时应该尽可能多地采集(或查看)植物体各个部位的形态和解剖标本,以便了解它们的整体形态和生活习性;值得一提的是,最新的国际植物命名法规(墨尔本法规)规则 1.2 中已经摒弃了器官分类群(organ taxon)和形态分类群(morphotaxon)的用法,规定所有基于化石模式建立的分类群(除硅藻外)可被处理为化石分类群(fossil-taxon)<sup>[39]</sup>。化石分类群是由其相应的命名模式所代表的植物的一部分、生活史阶段或保存状态组成。因此,古植物学家应该建立与现代植物分类学中类似的命名、居群(population)和个体发育观念,动态地理解植物化石属和近缘的现生属之间的关系,为进一步探讨晚古生代乔木状石松植物的演化、分类和系统发育奠定基础。

### 4. 致谢

作者感谢中国科学院南京地质古生物研究所蔡重阳研究员提出宝贵意见,植物研究所李荣贵先生帮助制图,天津地质矿产局王自强教授、英国威尔士国家博物馆 Cleal 博士、美国史密森研究所 DiMichele 博士、法国路易斯巴斯德大学 Grauvogel-Stamm 教授和俄罗斯圣彼得堡大学 Snigirevsky 博士惠寄文献。本文得到国家自然科学基金项目(#40972015)和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)(#123106)资助。

### 参考文献 (References)

- [1] H. H. Xu, Y. Wang and Q. Wang. A new homosporous, arborescent lycopsid from the Middle Devonian of Xinjiang, Northwest China. *Palaeontology*, 2012, 55(5): 957-966.
- [2] C. Y. Cai, L. Z. Chen. On a Chinese Givetian lycopsid, *Longostachys latisorophyllus* Zhu, Hu and Feng, emend.: Its morphology, anatomy and reconstruction. *Palaeontographica Abteilung B*, 1996, 238: 1-43.
- [3] Q. Wang, C. S. Li, B. Y. Geng and S. Chitaley. A new species of *Lepidostrobus* from the Upper Devonian of Xinjiang, China and its bearing on the phylogenetic significance in the order isoëtales. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2003, 143(1): 55-67.
- [4] L. Grauvogel-Stamm, B. Lugardon. The Triassic lycopsids *Pleuromeia* and *Annalepis*: Relationships, evolution, and origin. *American Fern Journal*, 2001, 91(3): 115-149.
- [5] Q. Wang. Proposal to conserve the name *Pleuromeia* with that spelling (fossil Lycopsida). *Taxon*, 2008, 57(2): 659-660.
- [6] B. A. Thomas, S. V. Meyen. A system of form-genera for the Upper Palaeozoic lepidophyte stems represented by compression-impression material. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 1984, 41(3-4): 273-281.

- [7] D. H. Scott. Studies in fossil plants. 1. Pteridophyta. 3rd Edition, New York: Hafner Publishing Company, 1962: 1-434.
- [8] F. O. Bower. Primitive land plants. 2nd Edition, New York: Hafner Publishing Company, 1959: 1-658.
- [9] T. N. Taylor, E. L. Taylor and M. Krings. Paleobotany: The biology and evolution of fossil plants. 2nd Edition, Burlington: Academic Press, 2009: 1-1230.
- [10] W. G. Chaloner, B. Meyer-Berthaud. Leaf and stem growth in the Lepidodendrales. Botanical Journal of the Linnean Society, 1983, 86(1-2): 135-148.
- [11] J. D. Grierson, H. P. Banks. Lycopods of the Devonian of New York State. Palaeontographica Americana, 1963, 4: 1-295.
- [12] B. A. Thomas, C. J. Cleal. The coal measures forest. Cardiff: National Museum of Wales, 1993: 1-32.
- [13] W. A. DiMichele. Arborescent lycopods of Pennsylvanian age coals: *Lepidodendron*, with description of a new species. Palaeontographica Abteilung B, 1981, 175: 85-125.
- [14] C. Wnuk. The ontogeny and paleoecology of *Lepidodendron rimosum* and *Lepidodendron bretonense* trees from the Middle Pennsylvanian of the Bernice Basin (Sullivan County, Pennsylvania). Palaeontographica Abteilung B, 1985, 195: 153-181.
- [15] R. M. Bateman, W. A. DiMichele and D. A. Willard. Experimental cladistic analysis of anatomically preserved arborescent lycopods from the Carboniferous of Euramerica: An essay on paleobotanical phylogenetics. Annals of the Missouri Botanical Garden, 1992, 79(3): 500-559.
- [16] 中国科学院南京地质古生物研究所. 中科院植物研究所, 编著. 中国植物化石第一册: 中国古生代植物[M]. 北京: 科学出版社, 1974: 1-277.
- [17] B. A. Thomas, C. J. Cleal. Abscission in the fossil record. In: M. H. Kurmann, A. R. Hemsley, Eds., The evolution of plant architecture. Whitstable: Whitstable Litho Printers Ltd., 1999: 183-203.
- [18] B. A. Thomas. Carboniferous Lepidodendraceae and lepidocarpaceae. Botanical Review, 1978, 44(3): 321-364.
- [19] Q. Wang, S. G. Hao, D. M. Wang, Y. Wang and T. Denk. A late Devonian Arborescent Lycopods *Sublepidodendron songziense* emend (Sublepidodendraceae Kräusel et Weyland 1949), with a revision of the genus *Sublepidodendron* (Nathorst) Hirmer 1927. Review of Palaeobotany and Palynology, 2003, 127(3-4): 269-305.
- [20] 李星学. 东亚华夏植物群的鳞木类植物[J]. 中国科学, 1980, 2: 166-171.
- [21] 邓龙华. 西藏早石炭世一种鳞木新知[J]. 古生物学报, 1978, 17(2): 230-231.
- [22] S. V. Meyen. Carboniferous and Permian lepidophytes of Angaraland. Palaeontographica Abteilung B, 1976, 157: 112-157.
- [23] S. V. Meyen. Are there ligula and parichnos in Angara Carboniferous lepidophytes? Review of Palaeobotany and Palynology, 1972, 14(1-2): 149-157.
- [24] M. K. Mensah, W. G. Chaloner. Lower Carboniferous lycopods from Ghana. Palaeontology, 1971, 14(2): 357-369.
- [25] C. M. Berry, D. Edwards. A new species of the lycopsid *Gilbo-phyton* Arnold from the Devonian of Venezuela and New York State, with a revision of the closely related genus *Archaeosigillaria* Kidston. Review of Palaeobotany and Palynology, 1997, 96(1-2): 47-70.
- [26] H. N. Andrews, C. B. Read and S. H. Mamay. A Devonian lycopod stem with well-preserved cortical tissues. Palaeontology, 1971, 14(1): 1-9.
- [27] B. A. Roy, L. C. Matten. Lycopods from the New Albany Shale. Palaeontographica Abteilung B, 1989, 212: 1-45.
- [28] W. A. DiMichele. *Lepidodendron hickii* and generic delimitation in Carboniferous lepidodendrid lycopods. Systematic Botany, 1983, 8(3): 317-333.
- [29] E. Cavot-Abrigeon, Y. Lemoigne. La ligule chez les Ptéridophytes fossiles et actuelles. Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon, 1978, 47(9): 506-516, 581-594.
- [30] J. D. Grierson, P. M. Bonamo. *Leclercqia complexa*: Earliest ligulate lycopod (Middle Devonian). American Journal of Botany, 1979, 63(9): 474-476.
- [31] D. E. Bilderback. Association of mucilage with the ligule of several species of *Selaginella*. American Journal of Botany, 1987, 74(7): 1116-1121.
- [32] 李星学, 窦亚伟, 孙喆华. 论薄皮木属——据发现于新疆准噶尔地区的新材料[J]. 古生物学报, 1986, 25(4): 349-379.
- [33] 蔡重阳, 吴秀元. 具叶舌痕的圆印木状茎干在安徽巢湖上泥盆统的首次发现[J]. 古生物学报, 1994, 33(1): 75-84.
- [34] Q. Wang, B. Y. Geng and D. L. Dilcher. New perspective on the architecture of the Late Devonian arborescent lycopsid *Leptophloeum rhombicum* (Leptophloeaceae). American Journal of Botany, 2005, 92(1): 83-91.
- [35] B. A. Thomas. *Ulodendron* Lindley and Hutton and its cuticle. Annals of Botany, New Series, 1967, 31 (124): 775-782.
- [36] 王祺, 郝守刚. 亚鳞木属[*Sublepidodendron* (Nathorst) Hirmer, 1927]的研究述评[J]. 古生物学报, 2003, 42(4): 598-612.
- [37] B. A. Thomas, J. Watson. A rediscovered 114-foot *Lepidodendron* from Bolton, Lancashire. Geological Journal, 1976, 11(1): 15-20.
- [38] J. Z. Xue. Phylogeny of Devonian lycopsids inferred from Bayesian phylogenetic analyses. Acta Geologica Sinica (English Edition), 2011, 85(3): 569-580.
- [39] J. McNeill, F. R. Barrie, W. R. Buck, V. Demoulin, W. Greuter, D. L. Hawksworth, P. S. Herendeen, S. Knapp, K. Marhold, J. Prado, W. F. Prud'Homme van Reine, G. F. Smith, J. H. Wiersma and N. J. Turland. International code of nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code) adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011. Königstein, Koeltz Scientific Books. Regnum Vegetabile, 2012, 154: 1-208.