



树蕨生长模式：基于现生桫欏与化石辉木的探索*

杨婧文^{1,2} 李丹丹¹ 孙文俊¹ 葛井莲^{1,2} 袁宝森^{1,2} 王军^{1,2**}

¹ 中国科学院南京地质古生物研究所, 古生物学与油气地层应用全国重点实验室, 南京 210008;

² 中国科学院大学, 北京 100049

提要 树蕨是蕨类植物中具有乔木状生长习性的类型, 其茎干通常直立、不分枝, 次生长较弱, 在生长方式上属于典型的粗茎类型。不同于依赖维管形成层持续增粗的细茎木本植物, 树蕨主要依赖初生组织维持机械支撑和高度增长, 因此其高度—茎径关系仍缺乏明确的定量约束。然而, 目前关于粗茎植物高度—茎径异速关系的定量研究仍较为有限, 这导致树蕨等化石类群的株高重建工作存在较大的不确定性。本研究基于四川省乐山地区463棵现生桫欏科树蕨桫欏、内蒙古自治区乌达煤田太原组辉木科树蕨113块矿化茎干化石和14组印痕茎干化石的株高与茎径数据, 通过减少主轴回归、分位数回归和变异系数分析, 对树蕨植物株高一茎径关系的异速特征及其离散性进行了系统评估。结果显示, 桫欏树的增高速率显著高于茎的增粗速率, 且前者约为后者的两倍, 表现出“快速增高、缓慢增粗”的生长策略; 桫欏的株高一茎径异速标度指数显著高于细茎乔木植物, 且株高变异系数大, 在相同茎粗条件下具有显著的个体差异; 分位数回归进一步揭示了桫欏树生长高度的潜在范围。对比分析显示, 辉木化石的纤细比明显高于现生桫欏, 用基于桫欏建立的株高一茎径模型来重建辉木的株高时, 普遍低于辉木化石的实际测量值, 表明二者在高度—茎径关系上存在明显差异。因此, 基于细茎植物和现代粗茎树蕨植物建立的株高一茎径模型不适宜直接应用于化石粗茎树蕨类群, 粗茎植物具有独特且高度离散的异速生长模式, 其株高重建模型需要进一步开展有针对性的探索。

关键词 粗茎植物 树蕨 桫欏 辉木科 高度—茎径异速生长 分位数回归

中文引用 杨婧文, 李丹丹, 孙文俊, 葛井莲, 袁宝森, 王军, 2026. 树蕨生长模式: 基于现生桫欏与化石辉木的探索. 古生物学报, 65(1): 57–70. DOI: [10.3724/aps.2026805](https://doi.org/10.3724/aps.2026805)

英文引用 Yang Jing-wen, Li Dan-dan, Sun Wen-jun, Ge Jing-lian, Yuan Bao-sen, Wang Jun, 2026. Growth patterns in tree ferns: evidence from extant Cyatheaceae and fossil Psaroniaceae. Acta Palaeontologica Sinica, 65(1): 57–70. DOI: [10.3724/aps.2026805](https://doi.org/10.3724/aps.2026805)

Growth patterns in tree ferns: evidence from extant Cyatheaceae and fossil Psaroniaceae

YANG Jing-wen^{1,2}, LI Dan-dan¹, SUN Wen-jun¹, GE Jing-lian^{1,2}, YUAN Bao-sen^{1,2}, WANG Jun^{1,2}

¹ State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology,

Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, Jiangsu, China;

² University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

收稿日期: 2026-02-10; 改回日期: 2026-02-25; 录用日期: 2026-02-26

* 国家自然科学基金重点项目(42230210)、国家自然科学基金青年科学基金项目(C类)(42402022)和内蒙古乌达煤田五虎山井田南部二叠纪植物化石抢救性发掘及研究合作项目(E501170097)联合资助。

** 通讯作者: 王军, 研究员, e-mail: jun.wang@nigpas.ac.cn

Abstract Tree ferns are arborescent plants characterized by an upright, usually unbranched trunk with weak secondary growth, typically classified as pachycaulous in terms of growth form. Unlike leptocaulous woody plants that rely on continuous thickening via the vascular cambium, tree ferns mainly depend on primary tissues for mechanical support and vertical growth. Consequently, clear quantitative constraints on their height-stem diameter relationships are lacking. Furthermore, quantitative studies on the allometric growth of pachycaulous plants remain relatively scarce, leading to considerable uncertainty in reconstructing the height of fossil plants such as tree ferns. This study systematically evaluates the allometric characteristics of tree ferns using 463 individuals of the extant tree fern *Cyathea* (Cyatheaceae) from the Leshan area of Sichuan Province and 127 fossil tree ferns (Psaroniaceae) from the Taiyuan Formation of the Wuda Coalfield, Inner Mongolia. The fossils include 113 partly permineralized *Psaronius* stems and 14 adpressions of *Caulopteris* stems. Using reduced major axis regression, quantile regression, and coefficient of variation analysis, we assessed the variability of the plant height-stem diameter relationships of the tree ferns. The results show that the height growth rate of *Cyathea* is significantly higher than its diameter growth rate—approximately double—reflecting a “rapid height increase, slow diameter increase” growth strategy. The allometric scaling exponent of plant height-stem diameter in *Cyathea* is significantly higher than that of leptocaulous woody plants, exhibiting a large coefficient of variation in plant height and significant individual differences at identical diameters. Quantile regression further reveals the potential range of height growth in *Cyathea*. Comparative analysis indicates that the slenderness ratio of Psaroniaceae is significantly higher than that of extant *Cyathea*. Models based on *Cyathea* generally underestimate the actual height of Psaroniaceae, suggesting distinct height-diameter relationships between the two groups. Ultimately, models based on leptocaulous plants or modern tree ferns are not suitable for Paleozoic pachycaulous groups. These Paleozoic pachycaulous plants exhibit unique, highly variable allometric growth patterns that require further targeted exploration for accurate height restoration.

Key words Pachycaulous, tree ferns, *Cyathea*, Psaroniaceae, height-stem diameter, quantile regression

1 前 言

植株高度在植物演化与生态研究中具有重要意义, 因为其与繁殖体的远距离传播能力、争夺光照的竞争能力以及植物群落的垂直结构密切相关(Zimmermann, 1930; Chaloner and Sheerin, 1979; Niklas, 1994a; Taylor *et al.*, 2009)。乔木型植物的株高与茎径之间存在异速生长关系, 表现为树干的加粗与株高的增长不等速, 株高的增长速度快于或慢于茎径增长主要取决于物种特性、机械需求及生态策略(Niklas, 1994b)。在资源丰富、压力较小且光照竞争激烈的环境中, 乔木往往会趋向于持续长高; 然而, 乔木所能达到的最大株高及其生物物理限制因素, 长期以来未被充分理解(Koch *et al.*, 2004)。并且由于化石保存的特殊性, 异地埋藏的植物茎干难以保存完整结构, 使得更加难以直接测量灭绝乔木型植物的株高(Thomas and Watson, 1976; Stewart and Rothwell, 1993; Dilcher *et al.*, 2004; Taylor *et al.*, 2009)。当前, 重建地史时期森林内乔木型植物株高多利用现生近缘类群建立的株高一茎径关系模型进行推断(Xie *et al.*, 2024)。借助植物茎干茎径等信息准确估算化石植物所能达到的最大高度, 不仅有助于间接评估其拓殖新生境与竞争资源的能力, 也有助于理解古生态系统中其他植物和动物所能

利用的微生境格局。

目前用于化石植物株高重建的株高一茎径模型主要有四种。Mosbrugger模型是基于杨氏模量、木材材料力学性质及现代落羽杉与红杉的比重提出的最早的株高一茎径计算模型, 为古树最大高度的估算奠定了理论基础(Mosbrugger, 1990; Mosbrugger *et al.*, 1994)。Niklas (1994a, 1994c)根据维管植物茎干自基部向上逐渐变细的几何特征, 分析了藓类、蕨类、裸子植物棕榈类和其他被子植物的株高一茎径数据, 提出了可用于化石植物总体高度估算的Niklas模型。Pole (1999)研究了澳大利亚和新几内亚天然森林中的三种现存南洋杉的株高和茎径数据, 指出南洋杉的实际株高要明显高于Mosbrugger模型的预测株高。不同于前人使用树干靠近地面处的茎干基部直径用于株高计算, Xie等(2024)基于澳大利亚昆士兰与新几内亚四个南洋杉种群的胸径—株高数据(胸径: 树干在地面以上1.3 m处的茎径), 调整Mosbrugger模型参数, 拟合了19种非线性模型, 结果显示修改版Mosbrugger模型(胸径—株高模型)在单个种群与总体数据中均表现出更优的拟合效果。

然而, 现有模型主要建立在“细茎型(Leptocaulous)”植物(即细枝, 多分枝, 茎干依靠次生生

不断增粗的类型)的形态基础、异速生长特征之上(Corner, 1949; Hallé *et al.*, 1978)。相比之下,“粗茎型(Pachycaulous)”植物(即具有粗壮茎干与较少分枝的特征,次生长能力缺乏或不足的类群)在异速生长方面的研究尚缺乏深入探讨。Mosbrugger模型主要聚焦细茎植物的代表南洋杉(Mosbrugger *et al.*, 1994; Xie *et al.*, 2024); 树蕨类、乔木型棕榈等粗茎植物此前仅被笼统地归为“缺乏次生生长的乔木植物(non-woody plants)”,且公式中茎径有严格的限定条件(Niklas, 1994a, 1994b, 1994c)。多数现有株高一茎径模型隐含假设了典型木本植物的机械支撑方式与树体结构(Mosbrugger *et al.*, 1994; Pole, 1999; Xie *et al.*, 2024)。而粗茎植物往往仅具有有限的次生木质部,其主要支撑来自茎干中的大量薄壁组织,通过以初生长为主的方式形成高大的树体;相比之下,细茎植物通常具有发达的维管形成层,可产生大量次生木质部,使茎径持续增粗,并通过频繁分枝形成复杂的树冠结构,二者在支撑结构和分枝习性上存在显著差异(Corner, 1949; Tomlinson, 2006)。因此,现有株高一茎径模型是否适用于粗茎植物仍存在较大不确定性,而粗茎植物自身的株高与茎径之间的内在关系也尚未有系统研究,尤其是化石粗茎植物的株高一茎径关系方面的研究十分缺乏。

内蒙古自治区乌达煤田6—7号煤层之间保存了一层由火山灰原位埋藏的早二叠世成煤植物化石,被称为“植物庞贝”(vegetational Pompeii),或“乌达火山凝灰岩植物群”(Wuda Tuff Flora)。该植物群保存了大量原位、形态完整的植物化石,是目前已知保存最为完整的早二叠世成煤森林之一(Wang *et al.*, 2012),并入选国际地质科学联合会公布的第二批100个世界地质遗产地名录(IUGS, 2024)。“植物庞贝”由石松类、有节类、真蕨类、瓢叶类、种子蕨类、原始苏铁类和原始松柏类七大类植物构成,这些植物各异的高度与生活型,使群落形成了由上层树、下层树、草本层构成的垂直结构(周卫明, 2017; 刘莉, 2020; Wang *et al.*, 2012)。该植物群中乔木型植物既有茎干不分枝且次生木质部不发达的粗茎植物,如石松类、真蕨类树蕨,也有多分枝、次生木质部较为发达的细茎植物,如原始松柏类。然而,关于这些乔木植物的高度研究均较为薄

弱,目前“植物庞贝”的垂直结构研究仅定性地展示了不同植物的相对高度关系(Opluštil *et al.*, 2021),缺乏对各乔木植物真实高度的定量研究。其中真蕨类厚囊蕨亚纲辉木科树蕨是“植物庞贝”下层树中物种丰富度、生物量最高的粗茎植物(周卫明, 2017; 刘莉, 2020)。研究团队已围绕树蕨植物开展了茎干多样性(Wang Shi-jun *et al.*, 2021)、繁殖器官类型(孙文俊等, 2021; Li *et al.*, 2019; Zhang *et al.*, 2022; Sun *et al.*, 2025)、叶轴解剖特征(Li *et al.*, 2022)、生长习性(Zhou *et al.*, 2021)、整体植物重建(Li Dan-dan *et al.*, 2025)以及与其他林间植物的相互关系(Li Feng-yan *et al.*, 2025)等研究。但针对树蕨株高一茎径关系的定量研究仍是一片空白,其真实株高仍缺乏可靠约束。因此,以乌达“植物庞贝”中的辉木科树蕨为研究对象,开展茎干结构类型及株高一茎径关系研究,不仅能够深化对该类群以及粗茎植物个体形态和生长策略的认识,也可为早二叠世成煤森林群落结构及景观复原提供更坚实的定量依据。

现生亲缘植物的生长特性可以为化石祖先植物的研究提供重要的参考数据。现生的厚囊蕨亚纲包括瓶尔小草科和合囊蕨科,体型普遍较小,多为灌木状或小型草本,而现存树蕨植物均归属于桫欏目,其与已灭绝的晚古生代厚囊蕨亚纲合囊蕨目辉木科树蕨亲缘关系最为接近(PPG I, 2016);二者在茎干解剖结构和生长习性方面都十分类似。茎干解剖结构方面,桫欏与辉木的茎干结构均为网状中柱,内部以薄壁组织为主体,外围包裹根套,为植物体提供额外的保护和支撑。因此,对现生桫欏的株高一茎径关系研究,对于辉木化石株高预测和复原古代森林具有启示意义。

本文收集了来自四川乐山桫欏植物群的463组现生树蕨株高一茎径数据,乌达煤田127组辉木科树蕨植物茎干化石信息,通过标本结构解剖和株高一茎径数据拟合分析,探索化石树蕨与现代树蕨的异同,以及粗茎植物更为复杂的株高一茎径关系。

2 材料与方法

2.1 化石辉木科树蕨

本论文127组辉木科树蕨化石信息均来自内蒙古自治区乌达煤田(表1)。113块矿化茎干化石产自

表 1 树蕨茎干化石类型统计
Table 1 Tabulation of fossil tree fern stems

类群	科名	属名	保存形式	数量	层位
辉木	辉木科	辉木属	矿化, 三维保存	113	6—7号煤之间
蹄痕茎	辉木科	蹄痕茎属	压型—印痕	2	6—7号煤之间
蹄痕茎	辉木科	蹄痕茎属	压型—印痕	12	13号煤底板

下二叠统太原组顶部6—7号煤层之间的“植物庞贝”, 保留了茎干内部局部解剖特征, 归属为合囊蕨目辉木科辉木属(Wang Shi-jun *et al.*, 2021)。2棵来自“植物庞贝”(Zhou *et al.*, 2021; Li Feng-yan *et al.*, 2025)和12棵产自上石炭统太原组下部13号煤层底板的树蕨印痕茎干化石, 其上的叶痕特征表明其归属于合囊蕨目辉木科蹄痕茎属。辉木属和蹄痕茎属均是辉木科树蕨茎干的不同保存形式(Li Dandan *et al.*, 2025), 下文统称为辉木科树蕨茎干。

野外整株植物化石影像由配备4/3 CMOS哈苏相机的DJI Mavic 3无人机拍摄。三维保存的茎干化石, 经过切割、抛光并制片, 然后将薄片后浸入纯度为95%的酒精中, 使用数码尼康D800照相机拍摄茎干解剖整体结构, 在体视显微镜(型号为ZEISS Axio Zoom V16、ZEISS Axio Imager Z2)下观察细节并拍摄、鉴定为辉木属。使用Adobe Photoshop 2025 (版本26.7.0.15, Adobe Inc., 2024)软件进行图像处理和后期编辑, CorelDRAW X8 (版本18.0.0.450, Corel Corporation, 2016)绘制图版, 使用Fiji软件(ImageJ 1.54h版本, Schindelin *et al.*, 2012)测量茎干横截面积和维管束面积。矿化茎干标本均保存于中国科学院南京地质古生物研究所。

由于化石树茎干多以碎片化状态保存, 其原始高度难以直接测定, 且胸径位置通常难以准确判定, 因此接近完整的茎干化石仍能够提供丰富的信息。辉木茎径在距离地面20 cm后趋于稳定, 无明显增粗(Zhou *et al.*, 2021), 因此其茎径位置选取于茎干直径趋于稳定的最基部; 桫欏茎径测量点则位于根套消失处。这种测量方式与Niklas、Mosbrugger等经典模型采用的茎径测量方法一致, 所有茎干数据详见附件1。

产自“植物庞贝”中的蹄痕茎属(*Caulopteris*)印痕茎干, 标本编号为WD6/7-01、WD6/7-02, 为压型茎干化石类, 茎干表面发育典型的*Caulopteris*型叶痕特征。WD6/7-01茎干保存不完整, 未见树冠结

构, 基部有残缺根套, 整体呈平行于层面保存(图1-A)。茎干总长6.9 m, 茎径呈现“基部快速增粗—中段稳定”的生长特征, 茎干直径从残缺根套处测算约5—6 cm, 向上迅速增粗后稳定在8—9 cm, 茎干锥化现象不明显(Zhou *et al.*, 2021)。受火山灰埋藏压实影响, 茎干表面叶座局部模糊, 但中上部区域可见清晰的*Caulopteris*型叶座(图1-D)。WD6/7-02株高5.4 m, 茎干基部直径10 cm, 茎干保存不完整, 顶部保存部分树冠, 基部未保存根座; 茎干表面叶座为典型的*Caulopteris*型(图1-E); 茎干基部表面伴生攀缘蕨类植物海旺涅梅茨羊齿的营养羽片(图1-B), 而海旺涅梅茨羊齿向上攀爬能力有限(Li Feng-yan *et al.*, 2025), 表明WD6/7-02茎干基部距其根部较近, 茎干长度接近于其原始整体长度。

产自13号煤底板的树蕨印痕茎干编号为WD13-01至WD13-12, 共12棵茎干化石, 均为压型保存, 茎干倒伏方向杂乱, 无定向性, 部分茎干基部保存了根套结构, 推测为原地—近原地埋藏。茎干茎径宽9—26 cm, 长3.92—10.5 m, 茎干上部保存了典型的*Caulopteris*型叶座, 叶座沿茎干纵轴呈纵列线排列(图1-F, 1-G), 表明其为辉木科树蕨的压型茎干化石。

采集自“植物庞贝”中的113块矿化茎干化石均为直立保存(图1-C), 茎径范围为2.4—11.6 cm, 经过切片处理识别出三种矿化茎干类型。分别为*Psaronius* sp. 1: 无厚壁组织鞘, 外围茎维管束和叶迹呈C形(开口向茎中心)(图1-H); *Psaronius* sp. 2: 外围茎维管束闭合且呈矩形(图1-I); *Psaronius* sp. 3: 有外围厚壁组织鞘和维管束鞘, 外围维管束和叶迹呈C形(图1-J)。茎干化石切片后, 可见明显的网状中柱, 薄壁组织中有散布的厚壁细胞(图2-A)。部分茎干化石外围有根套保存, 但并不完整。使用Fiji软件(ImageJ 1.54h版本, Schindelin *et al.*, 2012)测量计算, 辉木茎干的维管束面积占茎干总面积约4%—11%, 木质部含量低, 属粗茎植物。

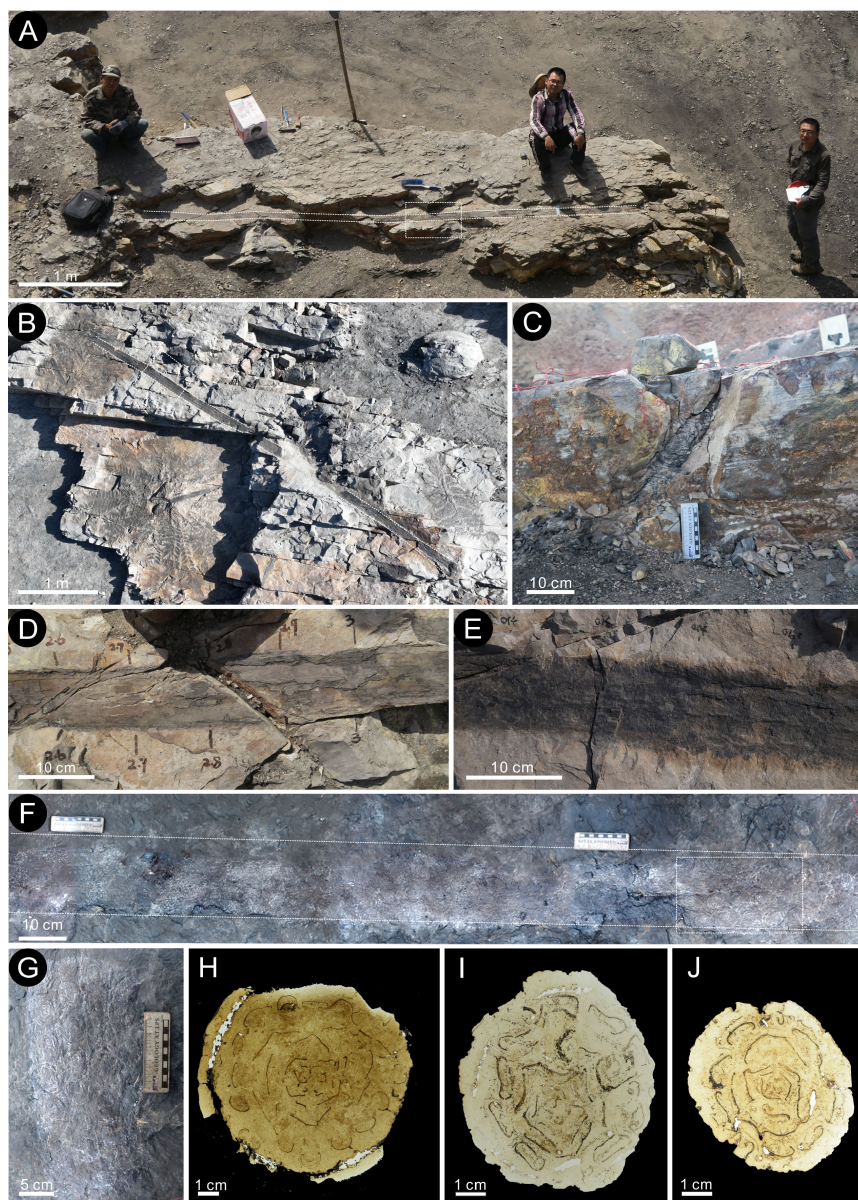


图1 乌达煤田太原组树蕨茎干化石形态

Fig. 1 Morphology of tree fern stems from the Taiyuan Formation of the Wuda Coalfield

A. “植物庞贝”中保存的辉木科压型茎干WD6/7-01 (修改自Zhou *et al.*, 2021); B. “植物庞贝”中保存的辉木科压型茎干WD6/7-02 (修改自Li Feng-yan *et al.*, 2025); C. “植物庞贝”中直立保存辉木科树蕨矿化茎干; D. 图A中茎干方框处细节放大图; E. 图B中茎干方框处细节放大图; F. 13号煤地板上保存的辉木科压型茎干; G. 图F中茎干方框处细节放大图, 展示蹄痕茎属叶座; H–J. 三维矿化保存的辉木属茎干 *Psaronius* sp. 1 (Y-0121), *Psaronius* sp. 2 (Y-0020), *Psaronius* sp. 3 (Y-0033)。

A. Compression of *Psaronius*-type tree fern stem from “vegetational Pompeii”, WD6/7-01 (modified from Zhou Wei-ming *et al.*, 2021). B. Compression of *Psaronius*-type tree fern stem from “vegetational Pompeii”, WD6/7-02 (modified from Li Feng-yan *et al.*, 2025). C. Permineralized upright stem of *Psaronius*-type tree fern from “vegetational Pompeii”. D. Close-up of the framed area in A. E. Details of the framed area in B. F. Impression of *Psaronius*-type tree fern stem from the floor of No.13 coal seam. G. Close-up of the framed area in F showing leaf cushions of *Caulopteris*. H–J. Three-dimensionally preserved stems *Psaronius* sp. 1 (Y-0121), *Psaronius* sp. 2 (Y-0020), and *Psaronius* sp. 3 (Y-0033).

2.2 现生桫欏数据

现生树蕨植物数据来源于四川省乐山嘉阳桫欏湖自然保护区。该区域分布着30余万株桫欏树构成的全球最大桫欏群, 形成大面积连续的桫欏

林, 其中以桫欏属桫欏 *Alsophila spinulosa* 为优势种, 株高最高可达8 m。本研究采用直接测高法对样地内目标桫欏茎干的垂直高度进行测定。由两名调查员协作, 一人持30 m钢卷尺固定于树干基部(地

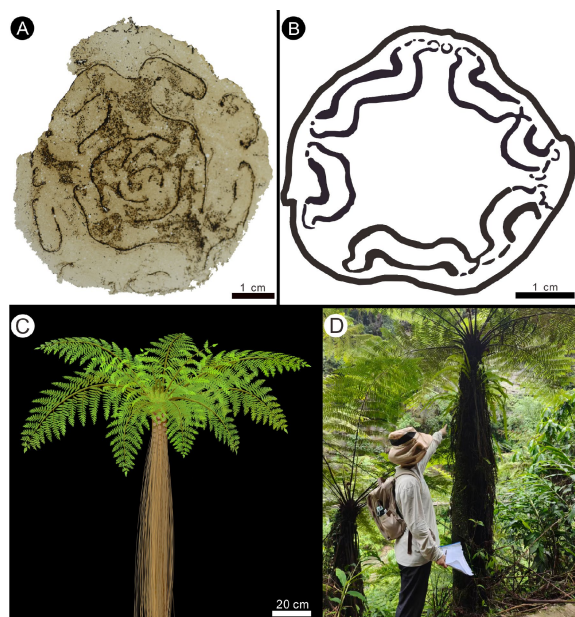


图2 化石树蕨与现代桫欏解剖结构及形态对比

Fig. 2 Comparison of anatomical structures and morphology between fossil tree ferns and extant *Cyathea*

A. 辉木属 *Psaronius* sp. 2 茎干结构解剖图, Y-0027; B. 桫欏茎干结构解剖图(修改自Kao *et al.*, 2015); C. “植物庞贝”辉木科树蕨植物整体复原图(修改自Li Dan-dan *et al.*, 2025); D. 现代桫欏 *Cyathea* 野外整体植株生态图。

A. Cross section of *Psaronius* sp. 2, Y-0027. B. Diagram of the cross section of a *Cyathea* stem (modified from Kao *et al.*, 2015). C. Whole plant reconstruction of *Psaronius*-type tree fern from “vegetational Pompeii” (modified from Li Dan-dan *et al.*, 2025). D. Field photograph of living trees of *Cyathea*.

面水平处), 另一人沿树干主轴方向借助测高杆辅助定位最高活枝点, 将卷尺顶端钩挂于该点并保持垂直拉直状态。待卷尺稳定后, 读取地面处对应刻度值, 即为该个体的株高(不含树冠)。所有测量均在无风或微风天气条件下完成, 以减少卷尺摆动引起的读数偏差。茎径选取桫欏茎干基部根套消失后的稳定茎干基部直径, 该位置与辉木科树蕨化石茎干茎径的保存部位具有良好的可比性。共采集了463组桫欏的株高一茎径数据, 株高范围为0.35—8 m (附件1), 涵盖了不同生长阶段的桫欏树, 能较好地反映样本的整体多样性。

桫欏茎干内部以薄壁组织为主体, 部分类型出现厚壁组织鞘; 外围包裹根套和叶鞘, 为植物体提供了额外的保护和支撑(图2-B) (Ogura, 1930; Nagano and Suzuki, 2007), 茎干结构为网状中柱, 整个皮层和髓中具有分散的厚壁细胞(Kao *et al.*, 2015)。通过Fiji软件(ImageJ 1.54h版本, Schindelin *et al.*, 2012)

测量计算, 桫欏维管束面积约占15%—20%。现代树蕨桫欏和化石树蕨辉木茎干结构相似, 木质部含量低, 无形成层和次生长, 显著区别于现代细茎植物发达的次生木质部(维管束面积占比约60%—95%)。

2.3 数理统计方法

研究运用了四种数理分析方法探索树蕨株高一茎径之间的耦合关系, 简述如下:

(1) 减少主轴回归分析

减少主轴回归(Reduced Major Axis regression, RMA)分析主要用于刻画变量之间的功能关系或协变模式, 而非直接用于回归预测, 可为株高预测提供重要参考。为了系统分析株高最大值(H_{max})与茎径最大值(D_{max})的定量关系, 本研究采用RMA回归分析, 来初步判断株高一茎径之间大致的比例关系。通过对 H_{max} 与 D_{max} 对数转换后的数据 $\log H_{max}$ 与 $\log D_{max}$ 进行RMA拟合分析, 从而获得株高一茎径关系的标度指数(α_{RMA})及比例常数($\log \beta_{RMA}$), 用于描述株高随茎径变化的总体增长趋势, 揭示变量之间的功能关系(Niklas *et al.*, 2006)。其中, α_{RMA} 反映株高随茎粗增长的“速率差异”, 不同 α_{RMA} 值对应不同的异速生长模式; $\log \beta_{RMA}$ 则反映在相同茎径条件下, 不同类群在株高水平上的系统性差异。

$$\alpha_{OLS} = \frac{\text{Cov}(\log D, \log H)}{\text{Var}(\log D)}$$

$$r = \frac{\text{Cov}(\log D, \log H)}{\sqrt{\text{Var}(\log D) \times \text{Var}(\log H)}}$$

$$\alpha_{RMA} = \frac{\alpha_{OLS}}{r}$$

$$\log \beta_{RMA} = \overline{\log H_{max}} - \alpha_{RMA} \overline{\log D_{max}}$$

式中 α_{OLS} 是普通最小二乘(OLS)回归指数, r 是OLS相关系数, $\overline{\log H_{max}}$ 、 $\overline{\log D_{max}}$ 表示变量 $\log H_{max}$ 、 $\log D_{max}$ 的平均值(Sokal and Rohlf, 1981; Niklas, 1994a)。 α 是描述 H 随 D 增长如何加速或减速的关键参数, 直接体现两者的比例关系, 不同 α 值对应不同的生长趋势; $\log \beta$ 反映在相同茎径条件下, 不同物种的株高先天高低差异。

(2) 变异系数

采用变异系数(CV, Coefficient of Variation)量

化数据的离散程度。变异系数作为归一化的离散度量指标,可有效反映不同物种或种群株高一茎径关系的稳定性差异,消除单位和量纲的影响,使得不同数据集之间的比较更加合理和客观,为后续模型适用性评估提供参考。

$$C_V = \frac{\sigma}{\mu} \times 100\%$$

其中, σ 是标准差, μ 是均值。

(3) 分位数回归

分位数回归主要研究自变量与因变量条件分位数之间的关系,相应得到的回归模型可由自变量估计因变量的条件分位数。相比之下,最小二乘法仅用于估计响应变量在预测变量各取值下的条件均值,而分位数回归则聚焦于估计响应变量的条件中位数或其他分位数(Tofallis, 2015)。与传统最小二乘回归相比,分位数回归的优势之一是其估计结果对响应变量观测值中的异常值具有更强的稳健性。但分位数回归的核心价值不止于此:当研究重点在于条件分位数函数时,该方法更能凸显其优势,即通过结合集中趋势与统计离散度的多种度量指标,可更全面地解析变量间的关联特征(Koenker and Bassett, 1978; Koenker, 2005)。

桫欏株高数据较为离散,相同茎径下,株高起伏明显,相对差值大。传统的普通最小二乘回归主要关注条件均值,当数据较为离散时,仅关注条件均值会忽略特殊条件下产生的极端个体(Koenker and Bassett, 1978; Koenker, 2005),因而对于桫欏数据拟合表现不佳。相比之下,分位数回归可以根据数据构建株高预测区间,相对而言对异常值不敏感,可以更准确地评估桫欏在生态学上的潜在株高范围,同时量化植物的“下限”、“潜能”和“平均表现”,反映桫欏的株高生长范围,适合生态数据的异质性。

(4) 株高一茎径纤细比

纤细比在力学概念中是立柱长度与其最小回转半径的商。对于树蕨植物,纤细比(Slenderness ratios, R_{max})主要用于判断树蕨植物的纤细程度,其计算公式为: $R_{max} = H_{max}/D_{max}$ 。式中, R_{max} 为纤细比, H_{max} 为株高, D_{max} 为茎径。可作为评估桫欏结构稳定性的重要指标,并对进一步推论树蕨植物的杨氏模量和自身载荷等关键力学参数的大小具有重要

参考意义(Niklas *et al.*, 2006)。

作为树木纤细程度的量化指标,纤细比可以直观地反映树木的增高能力;对于化石植物,由于不同植物类群具有不同的纤细比范围,也可通过比较纤细比来进行辅助分类。

所有数据统计与模型拟合均使用Python 3.9在Jupyter Notebook环境中完成,程序文件见附件2。

3 结 果

3.1 桫欏RMA回归分析

RMA回归分析的目标主要是确定变量之间的功能关系,而非预测。将桫欏株高一茎径数据的RMA回归结果与Niklas (2006)报道的细茎植物及棕榈、苏铁、仙人掌的RMA回归结果对比(表2, 图3-A),分析桫欏的生长习性。分析结果表明,桫欏的 $\alpha_{RMA} = 1.98$, 显著高于典型细茎木本植物(双子叶和针叶树 $\alpha_{RMA} \approx 0.73$),也高于棕榈($\alpha_{RMA} = 0.78$),略高于苏铁($\alpha_{RMA} = 1.93$)(Niklas *et al.*, 2006),表明桫欏株高的增长速率显著高于茎径增长速率,且前者约为后者的两倍。同时桫欏的 α_{RMA} 95%置信区间相对更宽,表明桫欏在相同茎径情况下株高变化范围较其他树种更大。桫欏的异速生长常数 $\log \beta_{RMA}$ (0.11) 极低,显著低于棕榈和苏铁。结合其较高的异速生长指数 α_{RMA} , 表明在生长的早期阶段,桫欏的绝对株高起点较低($\log \beta_{RMA}$ 低),但其株高随茎粗增长的速率极快。考虑到桫欏的生境多是热带亚热带的湿润环境,且野生桫欏大多生长于山阴背阳面,在这样的情况下,快速增长抢占光照资源变得极为重要。因此桫欏总体表现为株高增长快,株高的增长速度远快于茎径的增长速度; α_{RMA} 95%置信区间与其他种类粗茎植物相比较宽,变异系数大,推测与蕨类植物独特的生态适应性相关。

RMA回归分析旨在揭示功能关系,对于株高预测具有重要启示作用。RMA回归分析显示桫欏具有与其他植物类群不同的 α_{RMA} (表2),说明桫欏的株高一茎径关系与现有其他植物类群并不相同。对于化石植物类群,也可尝试通过RMA回归分析来判断化石植物株高一茎径之间的关系,进一步判断其合适的株高预测模型,为化石植物的株高预测提供参考。

表 2 五个种群的 $\log H_{max}$ 与 $\log D_{max}$ 的减少主轴回归(RMA)汇总统计
Table 2 Summary statistics of RMA regression between $\log H_{max}$ and $\log D_{max}$ for five populations

编号	树种	α_{RMA}	95% CI of α_{RMA}	$\log \beta_{RMA}$	95% CI of $\log \beta_{RMA}$	r^2	n	参考文献
A	双子叶和针叶树	0.73	0.71—0.76	1.33	1.31—1.35	0.541	420	(Niklas, 2006)
B	棕榈	0.78	0.75—0.81	1.64	1.58—1.69	0.613	482	(Niklas, 2006)
C	仙人掌	1.69	1.63—1.75	1.01	0.90—1.13	0.284	698	(Niklas, 2006)
D	苏铁	1.93	1.80—2.06	1.16	1.01—1.30	0.447	129	(Niklas, 2006)
E	桫欏	1.98	1.79—2.17	0.11	-0.12—0.34	0.470	463	本文

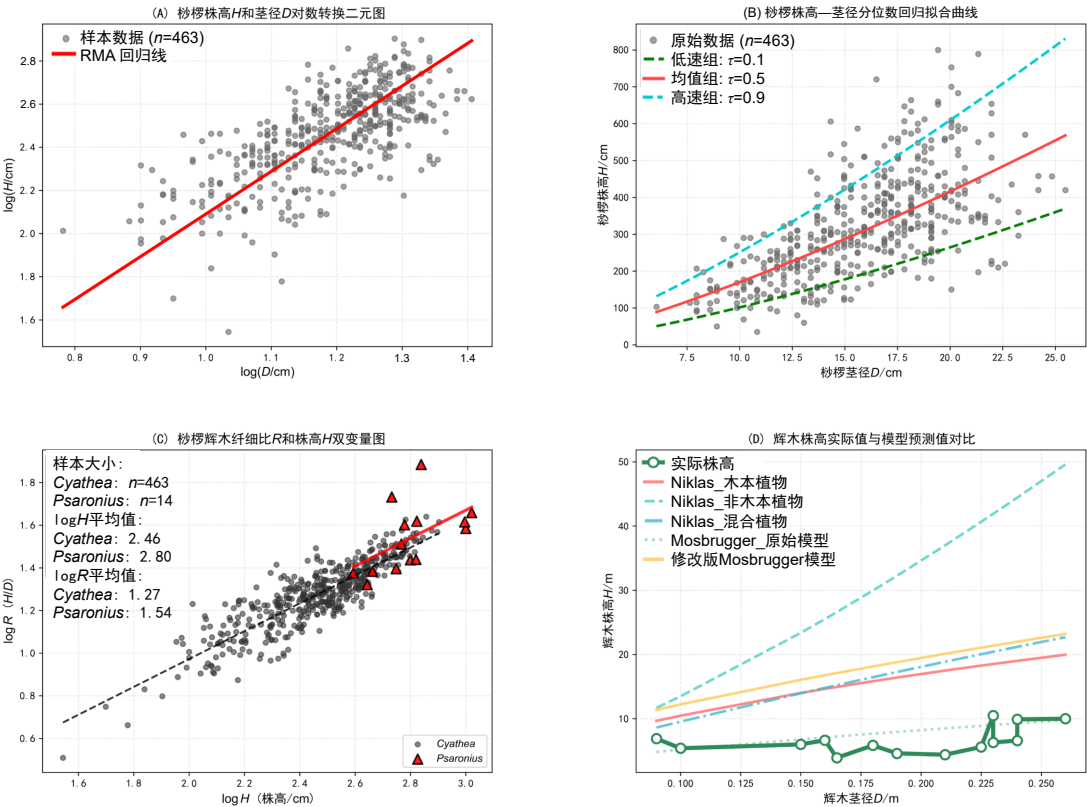


图3 桫欏、辉木株高一茎径数据处理分析图

Fig. 3 Plant height-diameter data processing and analysis for *Cyathea* and *Psaronius*-type tree fern

A. 桫欏株高 H 与茎径 D 对数转换二元图; B. 桫欏株高一茎径分位数回归拟合曲线; C. 桫欏、辉木纤细比 R 和株高 H 对数转换数据双变量图; D. 辉木株高实际值与模型预测值对比折线图。

A. Summary statistics of reduced major axes (RMA) of $\log H$ vs. $\log D$ for *Cyathea*. B. *Cyathea* plant height-diameter quantile regression fitted curve. C. Bi-collinearity plot of log-transformed data for slender ratio (R) and maximum plant height (H) of *Psaronius* and *Cyathea*. D. Line graph comparing actual values and model predictions for the height of *Psaronius*.

3.2 桫欏变异系数及分位数回归拟合

Niklas (2006)指出,仙人掌、苏铁和棕榈等粗茎植物的变异系数显著高于细茎植物(双子叶植物和针叶树)。由于植株生长速度存在差异,获取的现生桫欏株高一茎径数据中包含部分偏低与偏高的个体,计算得到桫欏的株高变异系数 $CV = 43.69\%$ 。而常见细茎植物的株高变异系数基本稳定在20%以下,如落羽杉为12.91%,落叶松约12.45%—16.4%,杉木仅2.157%—6.061% (黄利斌等, 2007; 赵俊卉等,

2009; 张超等, 2011; 李金泉、侯丹, 2020)。对于粗茎植物而言,株高与茎径的生长往往不同步,导致其株高一茎径数据呈现出较大离散性。这一生长特征使得粗茎植物在形态参数上的变异显著增强,因此,桫欏的变异系数也明显高于细茎植物类群。

考虑到株高数据离散,以及极端高值—低值的存在对拟合结果产生的潜在干扰,本文采用50%分位数作为回归目标值,提高结果的稳健性。以同茎径下树木的平均株高为基准,计算各树木的相对高

度, 并据此将数据分为: 低速组(下限)、均值组(平均水平)与高速组(上限), 分别做10%、50%、90%分位数的回归拟合, 图3-B中三条拟合曲线分别对应桫欏株高的潜在生长范围。

(1) 低速组: $H = 4.2089 \times D^{1.3820}$ 对应株高分布 $\tau = 0.1$ 时的低位个体, 反映株高的下限表现。该组样本代表群体中生长相对缓慢、株高偏低的个体, 其回归关系揭示了生长速度相对缓慢的个体的株高一茎径异速生长特征, 可视作桫欏株高增长的最低值, 反映了桫欏在资源受限、生长压力较大环境下的株高。

(2) 均值组: $H = 8.7147 \times D^{1.2902}$ 对应株高分布 $\tau = 0.5$ 时的均值个体, 描述株高的平均表现。该拟合曲线刻画了桫欏在典型生长条件下的株高一茎径关系, 拟合度在三组曲线中最高, 是最能代表群体平均生长趋势的异速生长模式, 可作为桫欏种群株高预测的基准参考模型。

(3) 高速组: $H = 13.1583 \times D^{1.2802}$ 对应株高分布 $\tau = 0.9$ 时的高位个体, 代表株高的上限潜能。该曲线为群体中生长最为旺盛、株高表现最佳的个体, 其异速关系界定了桫欏株高可能达到的潜在上限, 反映优势个体在资源充足、生境适宜条件下的生长极限趋势。

桫欏作为分布最广、最典型的现生树蕨代表, 其相同茎径下株高存在较大的变化。对于桫欏这类变异系数大的类群, 分位数回归通过计算不同梯度的回归曲线, 能有效预测株高的生长上限、下限和均值, 不仅适应于桫欏离散的株高数据, 也可以为其他变异系数大的植物类群株高预测提供参考。

基于已获取的现生桫欏株高数据的拟合关系, 将相应的分位数回归公式用于乌达地区已报道的两棵近乎完整的树蕨化石: $H = 6.9$ m, $D = 9$ cm (Zhou *et al.*, 2021) 和 $H = 5.4$ m, $D = 10$ cm (Li Fengyan *et al.*, 2025)。预测结果显示, 无论是低速组、均值组还是高速组, 其预测株高均明显低于对应化石的实际株高(表3)。该结果从化石实例的角度表明, 将基于现生桫欏株高一茎径关系建立的预测模型直接应用于化石树蕨时, 其适用性存在明显局限。

3.3 纤细比和分枝对株高的限制

纤细比 $R_{\max} = H_{\max}/D_{\max}$ 计算结果显示, 桫欏的

表3 辉木化石株高与桫欏分位数回归模型预测株高对比
Table 3 Comparison of *Psaronius* fossil plant height with predicted height from *Cyathea* quantile regression models

编号	茎径 D (cm)	实测株高 H (m)	低速组预测株高 H (m)	均值组 H (m)	高速组 H (m)
WD6/7-01	9.00	6.90	0.88	1.48	2.19
WD6/7-02	10.00	5.40	1.01	1.70	2.51

纤细比范围为从3—44, 大多集中于12—27 (图3-C, 图4)。与Niklas (2006) 中棕榈、苏铁、双子叶/针叶树的纤细比相比较, 桫欏的纤细比略低于棕榈, 和双子叶/针叶树接近, 普遍高于苏铁和仙人掌。

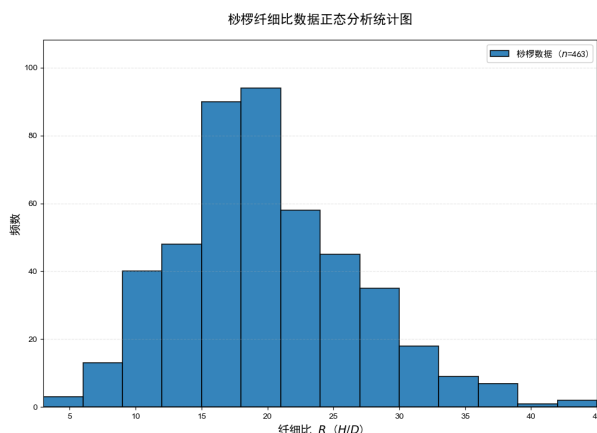


图4 桫欏纤细比数据正态分析统计图

Fig. 4 Normality analysis histograms for the *Cyathea* dataset of slenderness ratio

目前可获取的辉木株高一茎径配对数据仅有14组, 样本量相对有限, 难以满足正态性检验对样本规模的基本要求。在小样本条件下, 统计检验结果的稳定性与代表性均较低, 难以获得可靠的统计结论。

因此, 本文未对辉木类纤细比进行正态性检验。化石树蕨的纤细比最大为76.67 (WD6/7-01), 远高于现代树蕨桫欏 ($R \approx 3-44$); 其余13棵辉木化石茎干纤细比范围为21—54, 考虑到标本茎干不完整, 该纤细比范围存在一定程度的低估, 但低估的纤细比仍普遍高于现生桫欏(图3-C), 更接近棕榈和双子叶/针叶树。通过比较纤细比, 可以大致确定化石树蕨和现生桫欏的株高预测模型存在较明显差异。同茎径下化石树蕨的株高普遍显著高于现生桫欏, 表明在将基于桫欏建立的株高预测模型用于化石树蕨时需谨慎, 其预测结果可能存在系统性偏差。

4 讨 论

4.1 粗茎植物独特的株高一茎径异速生长模式

现生桫欏的株高一茎径数据RMA回归分析结果表明, 桫欏在生长过程中株高的增长速率远快于茎径的增长, 呈现出“快速拔高、缓慢增粗”的策略。这种模式与其茎干缺乏次生生长能力的特征密切相关: 由于茎干粗度主要由初生分生组织在早期决定, 成年植株无法通过形成层持续增粗, 因此资源分配更倾向于向上竞争光照(尤其在林下阴湿环境中), 这一生长策略有利于树蕨在密闭冠层森林中生存。且大多数桫欏都无法达到株高理论上限, 进一步验证机械约束并非株高的根本限制因素(Nishimura and Suzuki, 2001; Niklas, 2007)。

粗茎植物类群包含树蕨(桫欏、辉木)、苏铁、棕榈、仙人掌、龙血树等, 多为木质化、无侧枝的直立主干, 茎干内部没有(或含量很少)次级维管形成层和分生组织, 也没有木质部和韧皮部并置, 完全依靠初生生长就能长成高大且长寿的树木(Tomlinson, 1979, 2006)。细茎植物的茎径增加主要依赖于持续的次生生长, 而粗茎植物由于缺乏次生生长, 无法形成年轮, 茎干茎径的增加主要源于持续的初生生长, 包括细胞分裂(Tomlinson and Huggett, 2012)。粗茎植物茎干的加粗主要依赖初生加厚分生组织, 即便有小部分存在维管形成层(如苏铁), 其活动也极其缓慢且有限, 茎径变化与株高变化不完全同步(Terrazas, 1991; Fisher and Marler, 2006)。例如树蕨, 其树干株高和茎径的增长就呈现“阶段性差异”。树蕨澳大利亚桫欏(*Cyathea australis*)株高年均生长量约7.3 cm, 软树蕨(*Dicksonia antarctica*)株高年均生长量约3.3 cm, 日本屋久岛上的树蕨株高年平均生长量为8.9 cm (Nagano and Suzuki, 2007; Blair *et al.*, 2017)。在生长初期, 树蕨茎径与株高同步快速增长; 而当生长到物种特定株高(如*Cyathea medullaris*约20 m、*Dicksonia antarctica*约8 m)后, 树蕨株高增长速率会减缓甚至停滞, 但茎径仍会缓慢增长, 因此茎干锥化(taper)特征不明显, 这解释了为何桫欏具有超高的变异系数(Large and Braggins, 2004; Bystrakova *et al.*, 2011), 与细茎木本植物($CV < 20\%$)形成鲜明对比, 进一步印证了粗茎植物生长策略与细茎植物的不同。同时, 高达43.69%的变异系

数(CV)说明, 在相同茎径下, 桫欏个体株高差异极大, 反映出其对微生境(如坡向、水分、遮荫程度)的高度敏感性, 坡度、坡向、太阳辐射等环境变量均会影响桫欏生长(Schwartz and de Gasper, 2020)。尽管如此, RMA分析和纤细比分析结果仍表明桫欏株高一茎径存在显著的关联(图3-A), 但二者之间不具备线性关系。

4.2 树蕨纤细比差异

Niklas (2006)研究显示, 现代苏铁纤细比最低。苏铁茎干中含有大量的静水组织, 皮层和髓所占的比例大, 贮藏有大量的水分和淀粉, 以储存水分保证植株对营养的需要, 适应偏干热的环境, 因而杨氏模量相对较低, 纤细比显著低于其他植物(韦丽君等, 2009; Fisher and Marler, 2006)。而纤细比最高的棕榈, 则兼具高杨氏模量与低自身载荷, 高杨氏模量源于棕榈温暖潮湿的生长环境, 茎干内部静水组织含量偏低; 低自身负载则归因于其无分枝的生长形态(Tomlinson, 1979, 2006)。细茎植物虽然多分支自身载荷高, 但茎干内部木质化程度高, 杨氏模量显著高于一众粗茎植物, 仍具有较高的纤细比, 并且极强的次生生长能力使其茎径可在其生活中不断增长, 相比于粗茎植物, 植株高度潜力不受茎径限制(Niklas *et al.*, 2006)。与苏铁棕榈相比, 桫欏同为粗茎植物, 亦少分支, 自身载荷较低; 多生长于潮湿环境, 茎干内部静水组织含量较低, 杨氏模量较高, 故而桫欏总体表现出较高的纤细比, 但仍低于棕榈和细茎植物。

值得注意的是, 乌达地区保存的完整辉木化石($H = 6.9$ m, $D = 9$ cm)纤细比($R = 76.7$)远超现生桫欏($R \approx 3-44$)。其余13根辉木茎干, 即使存在化石保存不完备导致的低估, 纤细比(21—54)仍普遍高于桫欏, 更接近棕榈或细茎木本植物。将基于桫欏数据建立的分位数回归模型应用于辉木化石株高预测, 预测值普遍低于实际株高, 这一偏差揭示了不能简单将现生粗茎植物模型直接外推至化石类群, 尽管辉木与桫欏同为粗茎树蕨, 均缺乏次生生长能力, 但二者的株高一茎径关系仍表现出一定差异。现生树蕨的维管束面积占比(15%—20%)明显高于化石辉木的维管束面积占比(4%—11%), 因此前者理论上应具有更强的机械支撑能力, 并能够形

成更高的纤细比, 但实际测量结果却相反, 该差异可能与二者的生存环境、树冠规模等因素相关。而植物茎干的中柱类型更多影响植物的抗干旱能力而非株高(Bouda *et al.*, 2022), 这或许是辉木的维管束含量低于桫欏但纤细比更高的合理解释。棕榈因缺乏次生生长能力, 无法像细茎植物一样通过增加茎干茎径来弥补刚度不足, 因此进化出高刚度的厚壁组织提高杨氏模量(Niklas, 1994c)。而辉木特殊的厚壁组织分布(如*Psaronius* sp. 2、*P.* sp. 3类型大量散生的厚壁细胞), 或许类似棕榈, 提升了抗屈曲能力和茎干刚度, 促使辉木表现出更高的纤细比, 从而在竞争中占据垂直空间优势。

4.3 传统株高一茎径模型适配性

Niklas (1994a)将茎中次生木质部占总茎体积不足15%, 或完全不含次生木质部的植物, 定义为缺乏次生生长的乔木植物(non-woody plants), 桫欏的次生木质部含量低于15%, 属非木本植物; 但是, 463组桫欏株高一茎径数据中仅有28组符合Niklas (1994a)模型中 $10^{-3} \text{ m} \leq D \leq 10^{-1} \text{ m}$ 的限定范围, 数据量不足以进行拟合, 说明桫欏与Niklas (1994a)中非木本植物的分类定义存在差异。Mosbrugger模型及其修改版模型研究对象均为细茎植物南洋杉, 变异系数低, 这类单一的预测曲线对于变异系数极大的桫欏植物也并不适用。Niklas模型则基于树干存在锥度的前提(Niklas, 1995), 而锥化特性与次生生生长强相关, 细茎植物次生生长的演化导致了茎干锥化(taper)增强, α 降低。但一些化石植物由于缺乏次生生生长, 并不展现锥化特性, 一些植物甚至表现出逆锥化(Niklas *et al.*, 1992; Niklas, 1993; Schlegel *et al.*, 2020)。例如“植物庞贝”中的蹄痕茎化石茎干, 在近基部约20 cm高度内迅速增粗(从2.3 cm增至8.0 cm), 此后其形态趋于稳定, 不再增粗, 茎径最终保持在8—9 cm (Zhou *et al.*, 2021)。桫欏和辉木作为粗茎植物, 缺乏次生生生长, 遵循高 α 异速, 并没有明显的锥化现象, 因此Niklas模型也不适用于这类粗茎树蕨。将辉木化石数据代入Niklas、Mosbrugger原始模型和修改版Mosbrugger模型(图3-D)后发现, 三种模型的预测株高均普遍高于化石茎干长度的实测值。其中, Mosbrugger原始模型的预测结果相对更接近化石茎长实测值。但考虑到大多

数化石茎干不完整, 化石茎干的实测长度通常略低于植物真实株高, 因此Mosbrugger原始模型的预测株高实际上也略低于辉木的真实高度。因此, 如果将现有株高模型机械地套用于粗茎树蕨, 会系统性高估其高度。未来研究应建立专门针对粗茎植物(如树蕨、苏铁、棕榈等)的株高一茎径关系数据库, 尝试通过回归分析得到适用于化石树蕨的系数, 以校准模型参数。而在自然环境中, 不同植物类群的异速生长关系各异, 单一通用模型难以适用。相对于其他物种, 粗茎植物(如桫欏)的株高一茎径关系变异系数大, 说明其株高受多种因素影响。在实际株高预测中需区分植物类型, 并结合生境、分支结构、力学特性等多维因素构建预测模型, 尤其是对于桫欏这类高 α_{RMA} 、高变异性的类群, 更应谨慎使用简单回归进行预测。

5 结 论

本研究对463组现生树蕨桫欏的株高一茎径数据及乌达煤田中晚石炭世—早二叠世127组辉木科树蕨植物茎干化石数据进行系统分析。桫欏作为粗茎植物, 表现出显著区别于典型细茎木本植物的株高一茎径关系, 且相同茎径下个体株高差异极大。RMA分析结果显示桫欏株高增长的速率接近茎径的两倍, 反映其株高增长快于茎径增长的异速生长模式; 在高变异系数背景下, 建议采用分位数回归构建桫欏株高预测模型, 预测桫欏的株高变化范围。树蕨化石辉木的纤细比显著高于桫欏, 且将桫欏的株高回归预测模型用于辉木化石株高预测时出现明显低估, 表明尽管二者在解剖结构上具有较高相似性, 但其机械支撑策略上可能仍存在关键差异。将现有株高模型代入桫欏和辉木, 模型对桫欏出现了明显的高估; 而对于辉木化石, Mosbrugger原始模型预测株高总体上与化石植物真实株高最为接近。后续研究应建立专门针对粗茎植物(包括树蕨、苏铁、棕榈等)的株高一茎径关系数据库, 并结合原地埋藏的完整化石材料进一步校准粗茎植物化石高茎模型参数。

附录(Supplementary) 附件1, 附件2见电子版 (DOI: 10.3724/aps.2026805)。

致谢 感谢中国科学院南京地质古生物研究所寇志康和汤晶晶在化石切片和拍照方面的帮助, 万明礼研究员、周卫明副研究员在数据分析方面的讨论与指导, 南京大学裴为东在Python代码编程方面的支持, 南京林业大学彭冶副教授、中国科学院华南植物园董仕勇研究员和中国矿业大学(北京)刘乐副教授在论文撰写方面的指导, 以及四川省乐山市犍为县嘉阳桫欏湖景区、嘉阳桫欏湖宣传部靳宇在野外工作中的协助。同时衷心感谢云南大学冯卓研究员、吉林大学孙跃武教授对本文提出的建设性修改意见。

参考文献 (References)

- 黄利斌, 李晓婧, 张定瑶, 陆兴安, 汪企明, 2007. 落羽杉地理种源变异与选择. *林业科学研究*, 20: 447–451. DOI: [10.3321/j.issn:1001-1498.2007.04.001](https://doi.org/10.3321/j.issn:1001-1498.2007.04.001)
- 李金泉, 侯丹, 2020. 杂种落叶松生长变异分析. *安徽农学通报*, 26: 91–93. DOI: [10.3969/j.issn.1007-7731.2020.16.033](https://doi.org/10.3969/j.issn.1007-7731.2020.16.033)
- 刘莉, 2020. 内蒙古乌达煤田南部区域早二叠世凝灰岩植物群落研究. 合肥: 中国科学技术大学博士研究生学位论文. 1–246.
- 孙文俊, 李丹丹, 周卫明, Bek J, 刘陆军, 王军, 2021. 内蒙古乌达煤田早二叠世太原组拥挤始莲座蕨(新种) *Eoangiopteris congestus* sp. nov. *古生物学报*, 60: 224–242. DOI: [10.19800/j.cnki.aps.2020012](https://doi.org/10.19800/j.cnki.aps.2020012)
- 韦丽君, 黄玉源, 徐峰, 伍映辉, 黄爱花, 2009. 叉孢苏铁茎的解剖学研究. *广西植物*, 29: 20–27. DOI: [10.3969/j.issn.1000-3142.2009.01.004](https://doi.org/10.3969/j.issn.1000-3142.2009.01.004)
- 张超, 张含国, 朱航勇, 邓继峰, 张磊, 2011. 日本落叶松碳储量家系遗传变异及优良家系选择研究. *中南林业科技大学学报*, 31: 53–62. DOI: [10.14067/j.cnki.1673-923x.2011.10.031](https://doi.org/10.14067/j.cnki.1673-923x.2011.10.031)
- 赵俊卉, 亢新刚, 张慧东, 刘燕, 2009. 长白山主要针叶树种胸径和树高变异系数与竞争因子的关系. *应用生态学报*, 20: 1832–1837. DOI: [10.13287/j.1001-9332.2009.0300](https://doi.org/10.13287/j.1001-9332.2009.0300)
- 周卫明, 2017. 内蒙古乌达煤田早二叠世“植物庞贝”的群落生态研究. 南京: 南京大学博士研究生学位论文. 1–227.
- Blair D P, Blanchard W, Banks S C, Lindenmayer D B, 2017. Non-linear growth in tree ferns, *Dicksonia antarctica* and *Cyathea australis*. *PLoS ONE*, 12: e0176908. DOI: [10.1371/journal.pone.0176908](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0176908)
- Bouda M, Huggett B A, Prats K A, Wason J W, Wilson J P, Brodersen C R, 2022. Hydraulic failure as a primary driver of xylem network evolution in early vascular plants. *Science*, 378: 642–646. DOI: [10.1126/science.add2910](https://doi.org/10.1126/science.add2910)
- Bystrakova N, Bader M, Coomes D A, 2011. Long-term tree fern dynamics linked to disturbance and shade tolerance. *Journal of Vegetation Science*, 22: 72–84. DOI: [10.1111/j.1654-1103.2010.01227.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01227.x)
- Chaloner W G, Sheerin A, 1979. Devonian macrofloras. In: House M R, Scrutton C T, Bassett M G (eds.), *The Devonian System*. London: The Palaeontological Association. 145–161.
- Corner E J H, 1949. The durian theory or the origin of the modern tree. *Annals of Botany*, 13: 367–414. DOI: [10.1093/oxfordjournals.aob.a083225](https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083225)
- Dilcher D L, Lott T A, Wang Xin, Wang Qi, 2004. A history of tree canopies. In: Lowman M D, Rinker H B (eds.), *Forest Canopies*. Amsterdam: Elsevier. 118–137. DOI: [10.1016/B978-012457553-0/50010-1](https://doi.org/10.1016/B978-012457553-0/50010-1)
- Fisher J B, Marler T E, 2006. Eccentric growth but no compression wood in a horizontal stem of *Cycas micronesica* (Cycadales). *IAWA Journal*, 27: 377–382. DOI: [10.1163/22941932-90000160](https://doi.org/10.1163/22941932-90000160)
- Hallé F, Oldeman R A, Tomlinson P B, 1978. *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Berlin: Springer-Verlag. 1–441. DOI: [10.1007/978-3-642-81190-6](https://doi.org/10.1007/978-3-642-81190-6)
- Huang Li-bin, Li Xiao-chu, Zhang Ding-yao, Lu Xing-an, Wang Qi-ming, 2007. Study on Provenance Variation and Selection of *Taxodium distichum*. *Forest Research*, 20: 447–451 (in Chinese with English abstract). DOI: [10.3321/j.issn:1001-1498.2007.04.001](https://doi.org/10.3321/j.issn:1001-1498.2007.04.001)
- IUGS (International Union of Geological Sciences), 2024. The Second 100 IUGS Geological Heritage Sites. Madrid: International Union of Geological Sciences. 1–300.
- Kao T T, Pryer K M, Turner M D, White R A, Korall P, 2015. Origins of the endemic scaly tree ferns on the Galápagos and Cocos Islands. *International Journal of Plant Sciences*, 176: 869–879. DOI: [10.1086/683303](https://doi.org/10.1086/683303)
- Koch G W, Sillett S C, Jennings G M, Davis S D, 2004. The limits to tree height. *Nature*, 428: 851–854. DOI: [10.1038/nature02417](https://doi.org/10.1038/nature02417)
- Koenker R, 2005. *Quantile Regression*. Cambridge: Cambridge University Press. 1–349. DOI: [10.1017/CBO9780511754098](https://doi.org/10.1017/CBO9780511754098)
- Koenker R, Bassett G, 1978. Regression Quantiles. *Econometrica*, 46: 33–50. DOI: [10.2307/1913643](https://doi.org/10.2307/1913643)
- Large M F, Braggins J E, 2004. *Tree Ferns*. Portland: Timber Press. 1–360.
- Li Dan-dan, Hilton J, Sun Wen-jun, Zhou Wei-ming, Wan Ming-li, Bek J, Pšenička J, Wang Jun, 2025. Whole-Plant Reconstruction of *Scolecopteris libera* (Marattiales, Psaroniaceae) from the Early Permian of China. *International Journal of Plant Sciences*, 186: 127–147. DOI: [10.1086/733820](https://doi.org/10.1086/733820)
- Li Dan-dan, Wang Jun, Wan Shan, Pšenička J, Zhou Wei-ming, Bek J, Votočková-Frojdová J, 2019. A marattialean fern, *Scolecopteris libera* n. sp., from the Asselian (Permian) of Inner Mongolia, China. *Palaeoworld*, 28: 487–507. DOI: [10.1016/j.palwor.2019.05.002](https://doi.org/10.1016/j.palwor.2019.05.002)
- Li Dan-dan, Zhou Wei-ming, Wan Ming-li, Wang Shi-jun, Wang Jun, 2022. Leaf scar and petiole anatomy reveal *Pecopteris lativenosa* Halle is a marattialean fern. *Geobios*, 72: 37–53. DOI: [10.1016/j.geobios.2022.07.004](https://doi.org/10.1016/j.geobios.2022.07.004)
- Li Feng-yan, Li Dan-dan, Votočková-Frojdová J, Pšenička J, Boyce C K, Wang Jun, Zhou Wei-ming, 2025. Climbing habit confirmed in the early Permian zygopterid fern *Nemejcopteris haiwangii* and its palaeoecological significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 675: 113101. DOI: [10.1016/j.palaeo.2025.113101](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2025.113101)
- Li Jin-quan, Hou Dan, 2020. Study on the Growth Variation of Hybrid Larch. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 26: 91–93 (in Chinese with English abstract). DOI: [10.3969/j.issn.1007-7731.2020.16.033](https://doi.org/10.3969/j.issn.1007-7731.2020.16.033)

- Liu Li, 2020. Phytocoenosis of the Early Permian Tuff Flora from Southern Region of Wuda Coalfield, Inner Mongolia. Hefei: University of Science and Technology of China, Ph. D. thesis. 1–246 (in Chinese with English abstract).
- Mosbrugger V, 1990. The Tree Habit in Land Plants: A Functional Comparison of Trunk Constructions with a Brief Introduction into the Biomechanics of Trees. Berlin/Heidelberg: Springer-Verlag. 1–161. DOI: [10.1007/bfb0011397](https://doi.org/10.1007/bfb0011397)
- Mosbrugger V, Gee C T, Belz G, Ashraf A R, 1994. Three-dimensional reconstruction of an in-situ Miocene peat forest from the Lower Rhine Embayment, northwestern Germany—new methods in palaeovegetation analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 110: 295–317. DOI: [10.1016/0031-0182\(94\)90089-2](https://doi.org/10.1016/0031-0182(94)90089-2)
- Nagano T, Suzuki E, 2007. Leaf demography and growth pattern of the tree fern *Cyathea spinulosa* in Yakushima Island. *Tropics*, 16: 47–57. DOI: [10.3759/tropics.16.47](https://doi.org/10.3759/tropics.16.47)
- Niklas K J, 1993. The allometry of plant reproductive biomass and stem diameter. *American Journal of Botany*, 80: 461–467. DOI: [10.2307/2445392](https://doi.org/10.2307/2445392)
- Niklas K J, 1994a. Predicting the height of fossil plant remains: an allometric approach to an old problem. *American Journal of Botany*, 81: 1235–1242. DOI: [10.1002/j.1537-2197.1994.tb11444.x](https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1994.tb11444.x)
- Niklas K J, 1994b. Plant allometry: The scaling of form and process. Chicago: University of Chicago Press. 1–412.
- Niklas K J, 1994c. The allometry of safety-factors for plant height. *American Journal of Botany*, 81: 345–351. DOI: [10.1002/j.1537-2197.1994.tb15453.x](https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1994.tb15453.x)
- Niklas K J, 1995. Size-dependent allometry of tree height, diameter and trunk-taper. *Annals of Botany*, 75: 217–227. DOI: [10.1006/anbo.1995.1015](https://doi.org/10.1006/anbo.1995.1015)
- Niklas K J, 2007. Maximum plant height and the biophysical factors that limit it. *Tree Physiology*, 27: 433–440. DOI: [10.1093/treephys/27.3.433](https://doi.org/10.1093/treephys/27.3.433)
- Niklas K J, Banks H P, 1992. Taper of some Early Palaeozoic plants. *Journal of Palaeosciences*, 41: 58–66. DOI: [10.54991/JOP.1992.1105](https://doi.org/10.54991/JOP.1992.1105)
- Niklas K J, Cobb E D, Marler T, 2006. A comparison between the record height-to-stem diameter allometries of pachycaulis and leptocaulis species. *Annals of Botany*, 97: 79–83. DOI: [10.1093/aob/mcj002](https://doi.org/10.1093/aob/mcj002)
- Nishimura T B, Suzuki E, 2001. Allometric differentiation among tropical tree seedlings in heath and peat-swamp forests. *Journal of Tropical Ecology*, 17: 667–681. DOI: [10.1017/s0266467401001493](https://doi.org/10.1017/s0266467401001493)
- Ogura Y, 1930. On the structure of Hawaiian tree ferns, with notes on the affinity of the genus *Cibotium*. *Shokubutsugaku Zasshi*, 44: 467–479. DOI: [10.15281/jplantres1887.44.467](https://doi.org/10.15281/jplantres1887.44.467)
- Opluštil S, Wang Jun, Pfefferkorn H W, Pšenička J, Bek J, Libertin M, Wang Jin-rong, Wan Ming-li, He Xue-zhi, Yan Meng-xiao, Wei Hai-bo, Votočková Frojdová J, 2021. T⁰ Early Permian coal-forest preserved in situ in volcanic ash bed in the Wuda Coalfield, Inner Mongolia, China. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 294: 104347. DOI: [10.1016/j.revpalbo.2020.104347](https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2020.104347)
- Pole M, 1999. Structure of a near-polar latitude forest from the New Zealand Jurassic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 147: 121–139. DOI: [10.1016/S0031-0182\(98\)00151-5](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(98)00151-5)
- PPG I, 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *Journal of Systematics and Evolution*, 54: 563–603. DOI: [10.1111/jse.12229](https://doi.org/10.1111/jse.12229)
- Schindelin J, Arganda-Carreras I, Frise E, Kaynig V, Longair M, Pietzsch T, Preibisch S, Rueden C, Saalfeld S, Schmid B, Tinevez J Y, White D J, Hartenstein V, Eliceiri K, Tomancak P, Cardona A, 2012. Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. *Nature Methods*, 9: 676–682. DOI: [10.1038/nmeth.2019](https://doi.org/10.1038/nmeth.2019)
- Schlegel A M, Haswell E S, 2020. Plant Biomechanics: No pain, no gain for birch tree stems. *Current Biology*, 30: R164–R166. DOI: [10.1016/j.cub.2019.12.069](https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.12.069)
- Schwartz C E, de Gasper A L, 2020. Environmental factors affect population structure of tree ferns in the Brazilian subtropical Atlantic Forest. *Acta Botanica Brasiliica*, 34: 204–213. DOI: [10.1590/0102-33062019abb0338](https://doi.org/10.1590/0102-33062019abb0338)
- Sokal R, Rohlf F J, 1981. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. New York: W. H. Freeman. 1–880. DOI: [10.2307/2403308](https://doi.org/10.2307/2403308)
- Stewart W N, Rothwell G W, 1993. Paleobotany and the Evolution of Plants. Cambridge: Cambridge University Press. 1–521.
- Sun Wen-jun, Li Dan-dan, Zhou Wei-ming, Bek J, Liu Lu-jun, Wang Jun, 2021. *Eoangiopteris congestus* sp. nov., a marattialean fern from the Lower Permian Taiyuan Formation of Wuda Coalfield, Inner Mongolia. *Acta Palaeontologica Sinica*, 60: 224–242 (in Chinese with English abstract). DOI: [10.19800/j.cnki.aps.2020012](https://doi.org/10.19800/j.cnki.aps.2020012)
- Sun Wen-jun, Zhou Wei-ming, Wu Yi-fei, Pšenička J, Hilton J, Wang Jun, 2025. *Scolecopteris oxydonta* sp. nov., a new marattialean fern from the early Permian Wuda Tuff Flora. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 332: 105231. DOI: [10.1016/j.revpalbo.2024.105231](https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2024.105231)
- Taylor T N, Taylor E L, Krings M, 2009. Paleobotany: The Biology and Evolution of Fossil Plants. Burlington: Academic Press. 1–1230.
- Terrazas T, 1991. Origin and activity of successive cambia in *Cycas* (Cycadales). *American Journal of Botany*, 78: 1335–1344. DOI: [10.1002/j.1537-2197.1991.tb12600.x](https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1991.tb12600.x)
- Thomas B A, Watson J, 1976. A rediscovered 114-foot *Lepidodendron* from Bolton, Lancashire. *Geological Journal*, 11: 15–20. DOI: [10.1002/gj.3350110102](https://doi.org/10.1002/gj.3350110102)
- Tofallis C, 2015. A better measure of relative prediction accuracy for model selection and model estimation. *Journal of the Operational Research Society*, 66: 1352–1362. DOI: [10.1057/jors.2014.103](https://doi.org/10.1057/jors.2014.103)
- Tomlinson P B, 1979. Systematics and ecology of the Palmae. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10: 85–107. DOI: [10.1146/annurev.es.10.110179.000505](https://doi.org/10.1146/annurev.es.10.110179.000505)
- Tomlinson P B, 2006. The uniqueness of palms. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151: 5–14. DOI: [10.1111/J.1095-8339.2006.00520.X](https://doi.org/10.1111/J.1095-8339.2006.00520.X)
- Tomlinson P B, Huggett B A, 2012. Cell longevity and sustained primary growth in palm stems. *American Journal of Botany*, 99: 1891–1902. DOI: [10.3732/ajb.1200089](https://doi.org/10.3732/ajb.1200089)
- Wang Jun, Pfefferkorn H W, Zhang Yi, Feng Zhuo, 2012. Permian vegetational Pompeii from Inner Mongolia and its implications for landscape paleoecology and paleobiogeography of Cathaysia. *Pro-*

- ceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 109: 4927–4932. DOI: [10.1073/pnas.1115076109](https://doi.org/10.1073/pnas.1115076109)
- Wang Shi-jun, Wang Jun, Liu Li, Hilton J, 2021. Stem diversity of the marattialean tree fern family Psaroniaceae from the earliest Permian Wuda Tuff Flora. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 294: 104378. DOI: [10.1016/j.revpalbo.2021.104378](https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2021.104378)
- Wei Li-jun, Huang Yu-yuan, Xu Feng, Wu Ying-hui, Huang Ai-hua, 2009. Study on anatomy of the stem of *Cycas segmentifida*. *Guihaia*, 29: 20–27 (in Chinese with English abstract). DOI: [10.3969/j.issn.1000-3142.2009.01.004](https://doi.org/10.3969/j.issn.1000-3142.2009.01.004)
- Xie Ao-wei, Gee C T, Griebeler E M, 2024. Modelling height–diameter relationships in living *Araucaria* (Araucariaceae) trees to reconstruct ancient araucarian conifer height. *Palaeontology*, 67: e12693. DOI: [10.1111/pala.12693](https://doi.org/10.1111/pala.12693)
- Zhang Bo, Li Dan-dan, Wan Ming-li, Zhou Wei-ming, Pšenička J, Bek J, Wang Jun, 2022. A new species of *Scolecopteris* (Marattiales, Psaroniaceae) from the early Permian Wuda Tuff Flora. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 304: 104717. DOI: [10.1016/j.revpalbo.2022.104717](https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2022.104717)
- Zhang Chao, Zhang Han-guo, Zhu Hang-yong, Deng Ji-feng, Zhang Lei, 2011. Carbon storage genetic variation of Japanese larch families and selection of superior families. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 31: 53–62 (in Chinese with English abstract). DOI: [10.3969/j.issn.1673-923x.2011.10.010](https://doi.org/10.3969/j.issn.1673-923x.2011.10.010)
- Zhao Jun-hui, Kang Xing-gang, Zhang Hui-dong, Liu Yan, 2009. Relationships between coefficient of variation of diameter and height and competition index of main coniferous trees in Changbai mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 20: 1832–1837 (in Chinese with English abstract). DOI: [10.13287/j.1001-9332.2009.0300](https://doi.org/10.13287/j.1001-9332.2009.0300)
- Zhou Wei-ming, 2017. Community ecology of the Early Permian “vegetation Pompeii” in the Wuda Coalfield, Inner Mongolia. Nanjing: Nanjing University, Ph. D. thesis. 1–227 (in Chinese with English abstract).
- Zhou Wei-ming, D’antonio M P, Boyce C K, Wang Jun, 2021. An upright psaroniacean stump and two surrounding peccopteroids from the early Permian Wuda Tuff Flora. *Palaeoworld*, 30: 451–460. DOI: [10.1016/j.palwor.2020.08.001](https://doi.org/10.1016/j.palwor.2020.08.001)
- Zimmermann W, 1930. Der Baum in seinem phylogenetischen Werden. Berlin Botanisch Gesellschaft, 48: 34–49.

(责任副主编: 金建华)