中国科学: 地球科学 2025 年 第 55 卷 第 3 期: 826 ~ 834
SCIENTIA SINICA Terrae earthcn.scichina.com
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS
论 文

东亚侏罗纪一种保存完好的新型盔籽类植物

蒋子堃[1*†], 田宁[2†], 王永栋[3*], 李芳雨[4], 裴军令[5], Dieter UHL[6], 李亚[3], 吴灏[7], 宁振国[8], 郝瑞莹[1]

1. 中国地质科学院, 北京 100037
2. 沈阳师范大学古生物学院, 沈阳 110034
3. 中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008
4. 贵州大学资源与环境工程学院, 贵阳 550025
5. 华东理工大学, 南昌 330013
6. Senckenberg Research Institute and Natural History Museum Frankfurt, Frankfurt am Main 60325, Germany
7. 浙江自然博物院, 杭州 310014
8. 山东省自然资源厅, 济南 250014
* 通讯作者, E-mail: jiangmaomao_925@sina.com(蒋子堃), ydwang@nigpas.ac.cn(王永栋)
† 共同第一作者

收稿日期: 2024-07-24; 收修改稿日期: 2024-12-03; 接受日期: 2024-12-10; 网络版发表日期: 2025-01-24
国家自然科学基金项目(42172034、41772023、41972022、42330208、41930218、42288201)、中国地质调查局项目(DD20243469、DD20221829)和中国科学院战略性先导科技专项(B类)项目(XDB26000000)资助

摘要 盔籽类植物是一种已经灭绝的种子蕨植物类群, 生活在晚二叠世到白垩纪或始新世, 在种子植物系统发育中具有重要意义, 因此在部分解决长期困扰人们的有关被子植物起源问题方面发挥着独特作用. 本文报道了中国辽西侏罗纪发现的一个新的木材化石分类群——中华凤尾木(新属新种)(*Fengweioxylon sinense* gen. et sp. nov. Jiang, Tian et Wang). 该化石保存完好, 且解剖结构展现出裸子植物的独特特征, 代表劳亚大陆第一个确凿的盔籽类植物木化石记录. 这一新标本的发现为探究该种子植物的系统发育和亲缘关系提供了重要的解剖学证据.

关键词 盔籽植物, 木化石, 劳亚大陆, 侏罗纪

1 引言

盔籽类植物是一种已经灭绝的种子植物类群, 起源于二叠纪古热带地区, 中三叠世至晚三叠世期间在冈瓦纳中高纬度地区分布广泛且最具多样性(Anderson和Anderson, 1983, 2003; Retallack, 1997; Bomfleur和Kerp, 2010; Pattemore, 2016; Abu Hamad等, 2019; Anderson等, 2019a, 2019b, 2020; Blomenkemper等, 2020). 从侏罗纪到白垩纪, 盔籽植物的化石记录很少, 只有少数被认为假定的始新世化石报道(McLoughlin等, 2008; Shi等, 2021). 基于其繁殖器官特征, 盔籽植物被认为与银杏类和松柏类植物有着亲缘关系(Shi等, 2019). 根据矿化标本的解剖学证据, 该类植物被认为起源于二叠纪的髓木属或类似的祖先(Artabe和Brea,

中文引用格式: 蒋子堃, 田宁, 王永栋, 李芳雨, 裴军令, Uhl D, 李亚, 吴灏, 宁振国, 郝瑞莹. 2025. 东亚侏罗纪一种保存完好的新型盔籽类植物. 中国科学: 地球科学, 55(3): 826–834, doi: 10.1360/N072024-0211
英文引用格式: Jiang Z, Tian N, Wang Y, Li F, Pei J, Uhl D, Li Y, Wu H, Ning Z, Hao R. 2025. A new exceptionally preserved corystosperm wood from the Jurassic of East Asia. Science China Earth Sciences, 68(3): 803–810, https://doi.org/10.1007/s11430-024-1480-6

© 2025 《中国科学》杂志社

2003; Artabe和Zamuner, 2007; Bodnar, 2008). Shi等(2021)最近报道了一种来自中国内蒙古下白垩统的盔籽植物繁殖器官, 其弯曲形状与被子植物双珠被倒生胚珠中第二种皮的弯曲形式和发育情况一致. 这有助于解决长期存在的有关被子植物起源问题, 这一新发现(Shi等, 2021)使得人们对探索盔籽植物的系统发育和进化越来越感兴趣. 因此, 我们亟待需要从保存有木材解剖特征的盔籽植物中寻找更多化石证据以便获得额外的关键信息.

盔籽植物化石一般分为叶片、繁殖器官以及三维保存的具有详细解剖构造的矿化茎干化石(Decombeix等, 2014). 大多数先前已知的盔籽植物化石均被描述于冈瓦纳地区(如南非、南美洲和南极洲)的中生代地层. 在侏罗纪晚期和白垩纪劳亚大陆地区曾报道过可能的角质层、破碎的繁殖结构以及花粉器的记录(Harris, 1964; Samylina和Yefimova, 1968; Kirchner和Muller, 1992; Popa, 2000; Artabe和Brea, 2003; Artabe和Zamuner, 2007; Bodnar, 2008; Zan等, 2008; Stockey和Rothwell, 2009; Decombeix等, 2014; Rothwell和Stockey, 2016; Shi等, 2019, 2021). 然而, 在劳亚大陆地区, 迄今还没有这类植物木化石的确切记录.

本文报道了采自东亚地区中国辽宁省西部侏罗纪的一个新的木化石类群——中华凤尾木(*Fengweioxylon sinense* gen. et sp. nov. Jiang, Tian et Wang). 这是劳亚大陆第一个盔籽植物木化石的确凿记录, 为探究该植物群的演化提供了新的见解.

2　方法

2.1　材料与地质背景

木材化石标本采集于中国辽宁省北票市巴图营镇的髫髻山组. 模式标本为硅化保存, 具有解剖结构细节(编号CAGS-FWM-01). 在地层学上, 髫髻山组(以前称为蓝旗组)广泛分布于辽西和邻近的河北省北部. 在辽西地区, 该组厚度为2000m, 岩性由中性火山岩和火山碎屑岩组成, 具有沉积物和由细粒砂岩和页岩组成的含植物夹层(王五力等, 1989). 髫髻山组的地质时代被认为属于中侏罗世晚期至晚侏罗世早期(约165~153Ma), 相当于卡洛期至牛津期(Chang等, 2009).

本研究使用硅化木材化石的经典切片方法(Jones和Rowe, 1999)对该标本进行解剖学研究. 化石命名和分类遵循Decombeix等(2014)以及Artabe和Brea(2003)的命名和分类方法.

2.2　图像处理

使用LAS X软件进行化石图像处理, 用Leica DM4P光学显微镜连接到Leica K5C相机并拍摄显微照片. 所有木材化石标本和薄片均保存在中国地质科学院, 化石编号为CAGS-FWM-01.

2.3　表型分析

为了探究凤尾木和其他类似木材化石分类群之间的表型关系, 通过对凤尾木12个形态特征进行了聚类分析(网络版附表S1和附表S2, http://earthcn.scichina.com). 我们使用PAUP*4.0a169(Swofford, 2002)进行了相邻关联(neighbor-joining)分析, 以获得树状图. 使用了以下NJ搜索设置: (1) 结(如果遇到)会被系统地打破; (2) 测量出的差距等同于不同特征的平均差; (3) 所有的特征具备相同的权重.

3　结果

3.1　系统描述

纲: Gymnospermopsida Stewart et Rothwell, 1993

目: Corystospermales Petriella, 1981

科: Umkomasiaceae Thomas, 1933

属: *Fengweioxylon* gen. nov. Jiang, Tian et Wang, 2024

模式种: *Fengweioxylon sinense* sp. nov., Jiang, Tian et Wang

属种征描述: 裸子植物密木型木材, 茎中具分裂的次生木质部圆筒. 不均匀的形成层活动导致形成分裂的次生木质部圆筒. 茎具小而不规则的髓. 未保存初生木质部; 次生木质部密木型, 具生长轮, 射线同质, 单列、短, 且不具孔; 管胞径壁纹孔单列、分离, 多列、互生. 管胞弦向壁上不具孔. 交叉场纹孔罗汉松型, 杉木型到柏木型都有; 早材中每个交叉场具有1~6个(平均4个)纹孔. 不具有树脂道及轴向薄壁组织.

词源: 属名*Fengweioxylon*中的Fengwei源自汉语拼音凤尾, 指的是凤凰的尾巴(中国传说中的一种神话动物, 有华丽的尾巴), 表示所述木材的构造; sinense (源自“sino”)指的是发现的标本源自中国.

模式标本: 图1~3所示的木材标本和薄片均存放在中国地质科学院, 标本编号为CAGS-FWM-01.

产地和层位: 中国辽宁省西部北票市巴图营乡(120°47′12.27″E, 41°27′29.7″N); 中上侏罗统, 髫髻山组.

3.2 描述

从北票髫髻山组采集的木化石被定为新的类群, *Fengweioxylon sinense* gen. et sp. nov. 中华凤尾木(新属新种), 其模式标本保存为硅化不对称或偏心的树干(横截面直径7.0~7.3cm), 次生木质部保存完好(图1a).

髓在横切面上呈不规则形状, 但没有显示解剖细节(图1a). 初生木质部应位于髓和离心次生木质部之间, 但无法辨认(图1b).

该标本由一个有楔形次生木质部组成(图1a、1b和2a), 并具有离心次生木质部形式的异常维管系统. 射线不产生向心木质部或髓周双束. 茎是密木型的, 每个楔形内的生长轮在边缘明显弯曲(图1b和图2a). 生长轮(完整和不对称)保存完好. 从早材到晚材过渡为渐变式(图2b), 晚材比早材宽(图2b). 早材中的管胞横切面为圆形或椭圆形至多边形, 径向排列的管胞直径相对恒定. 不同列之间差异更大, 早材的径向管胞直径为20~27μm, 但晚材的管胞径向更扁平(图2b). 许多管胞被微生物活动改变, 管腔内有一个圆形的黏质物, 假细胞间隙中有一个扩大的三重交叉点, 导致外观类似于压型木(图2b和2c). 许多切片外观呈灰白色, 管胞胞间薄层通常受损, 与白腐性状一致(图2c).

离心次生木质部的直径为6.0~6.2cm(图2a), 由于形成层活动的差异(不相同), 次生木质部似乎被细分为几个相对独立的楔形木质部. 在茎的外边缘每个离心楔形木质部宽约0.87~0.90cm. 相邻的楔形由1~2排管胞(0.7~0.8mm宽)隔开(图2a). 此外, 每个楔形体内都发生了二次分裂(见图1a; 图1b提供了这些结构的详细说明), 在外生长轮中形成了叠瓦状的次一级楔形(图1b). 横切面外部两个或三个楔形的不完整的生长轮形态似乎指示着次生木质部的异常发育. 次生木质部的这些特征表明了一种独特的次生生长形式.

管胞径壁纹孔单列至双列. 当单列时, 它们是圆形、长圆形或椭圆形的, 覆盖整个管胞宽度, 并且是连续的或略微分离(图2d, 白色箭头), 通常保存为纹孔室的内铸型(图2d、2e). 当纹孔双列时, 管胞径壁纹孔通常为对生(图3a, 绿色箭头)或连续, 局部紧挤排列; 一些纹孔以方形轮廓对生排列(图2d, 黑色箭头). 晚材的纹孔之间具有更大的间隔. 管胞弦向壁上没有观察到纹孔.

射线薄壁细胞的水平壁和端壁没有纹孔(图3b). 早材的交叉场每个交叉场包含1~6个(平均4个)小纹孔(图3c~3e). 由于微生物改变的影响, 不能确定纹孔类型, 但似乎或多或少是所谓的罗汉松型, 包括杉木型(图3c, 黄色箭头)、亚杉木型(图3c, 红色箭头; 图3e, 黑色箭头)和柏木型(图3d, 蓝色箭头)纹孔类型组成, 不规则排列, 在某些情况下垂直排列; 都具有纹孔.

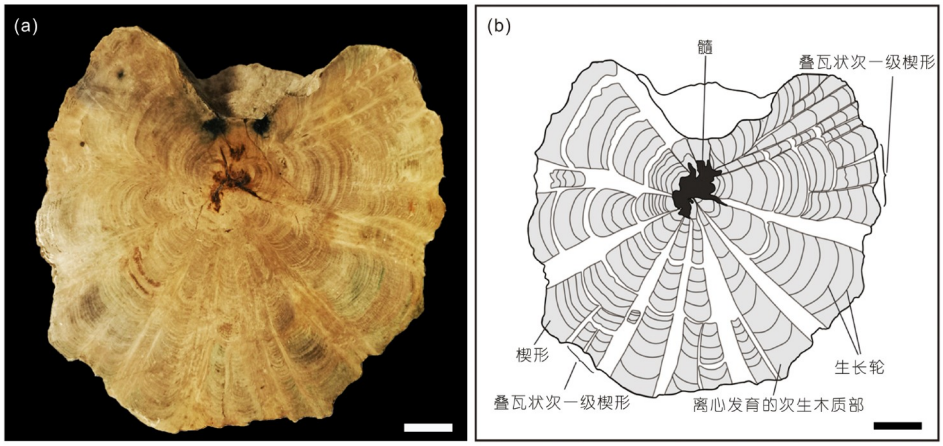


图 1 *Fengweioxylon sinense* gen. et sp. nov.的横切面

横切面显示离心发育的次生木质部. (a) 凤尾木的横切面显示一种特殊的次生木质部. 比例尺=1cm. (b) (a)中可见结构的解释图, 显示离心发育的次生木质部以及楔形和叠瓦状次一级楔形次生木质部; 比例尺=1cm. 标本编号CAGS-FWM-01

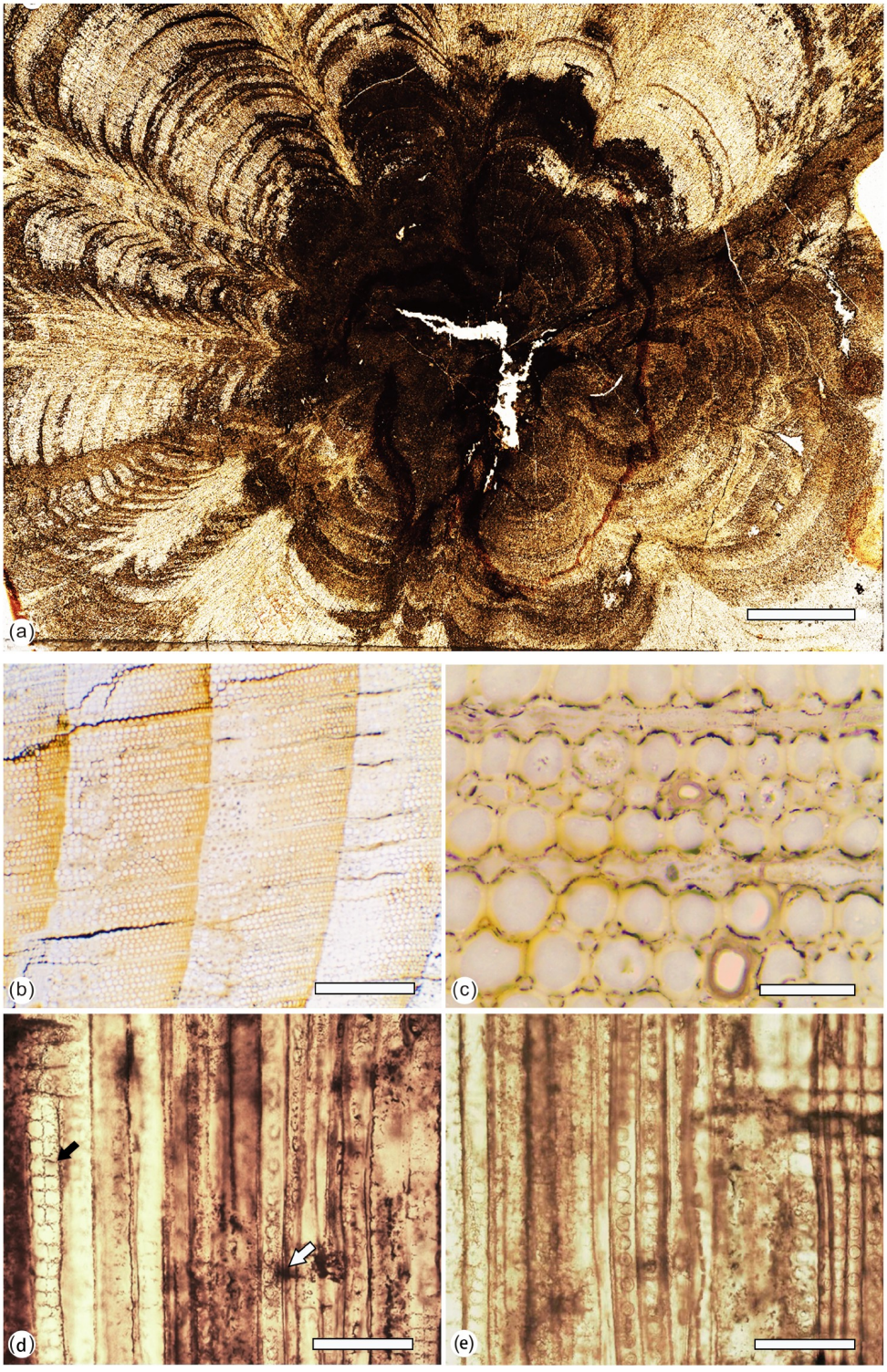


图 2　***Fengweioxylon sinense* gen.et sp.nov.的横切面和径切面**

横切面和径切面显示了管胞的生长轮、微生物活动痕迹和管胞径向壁. (a) 髓、初生木质部和次生木质部; 比例尺=4360μm. (b) 生长轮; 比例尺=500μm. (c) 微生物活动改变的管胞; 比例尺=50μm. (d) 双列径壁纹孔排列成方形轮廓, 黑色箭头; 单列径壁纹孔, 白色箭头, 比例尺=100μm. (e) 管胞径壁具缘纹孔, 呈圆形、长圆形或椭圆形, 覆盖整个管胞宽度; 比例尺=100μm

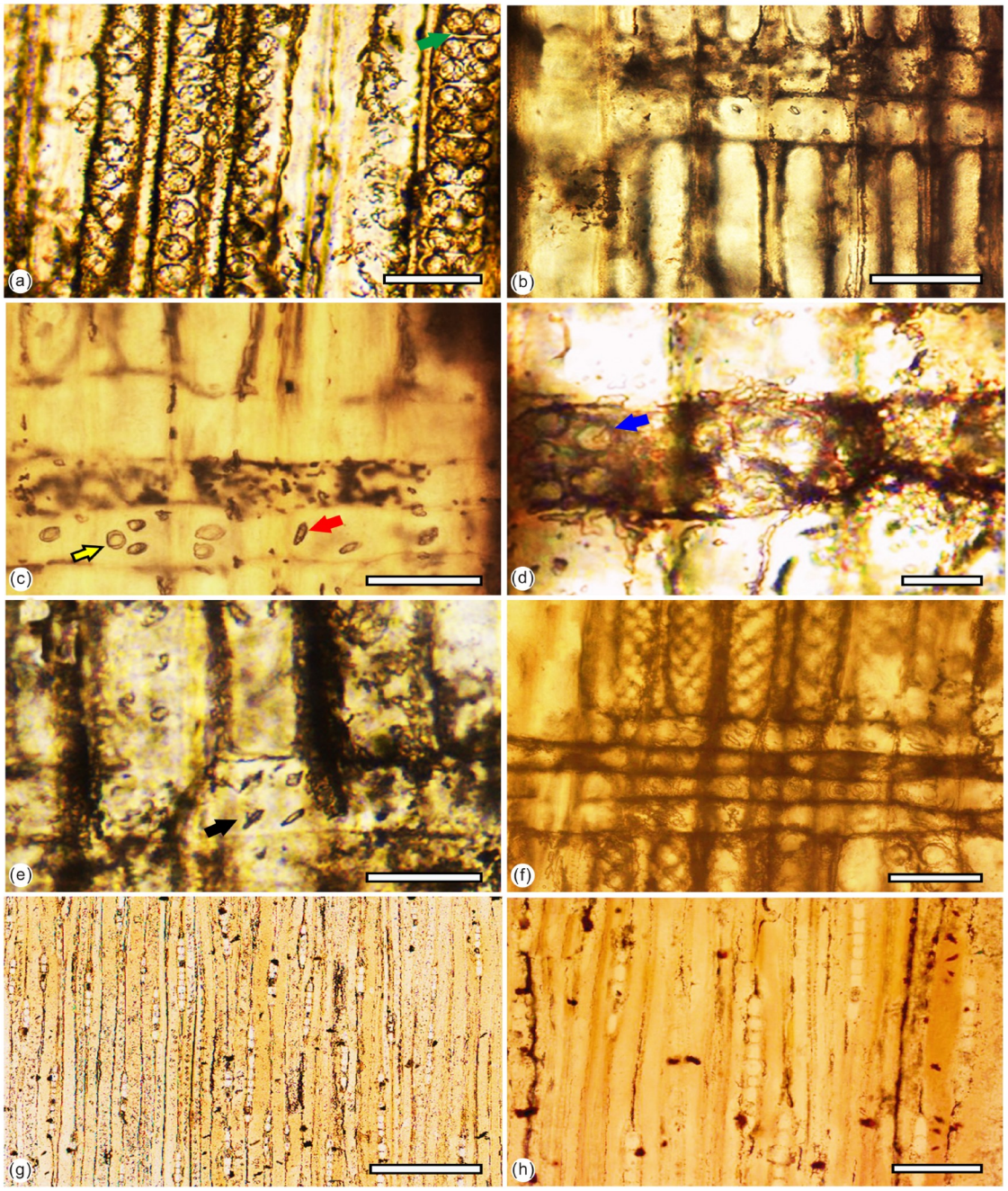


图 3　*Fengweioxylon sinense* gen. et sp. nov.的径切面

径切面显示了射线薄壁细胞的水平壁和端壁以及交叉场纹孔. (a) 管胞径壁纹孔双列时对生, 绿色箭头; 比例尺=55μm. (b) 射线薄壁细胞水平壁和端壁不具孔; 比例尺=50μm. (c) 交叉场, 罗汉松型纹孔(包括杉木型纹孔, 黄色箭头; 亚杉木型纹孔, 红色箭头); 比例尺=50μm. (d) 交叉场, 罗汉松型纹孔(包括柏木型纹孔, 蓝色箭头); 比例尺=50μm. (e) 交叉场, 罗汉松型纹孔(包括亚杉木型纹孔, 黑色箭头); 比例尺=29μm. (f) 径切面上的螺纹撕裂; 比例尺=50μm. (g) 弦切面中的单列射线; 比例尺=230μm. (h) 图3g的放大图, 显示弦切面中的单列射线; 比例尺=100μm

标本中广泛深色染色表明, 至少有一些木材是通过矿物浸渍形成的(图3e、3f). 还观察到螺纹撕裂(图3f). 射线单列, 1~12个细胞高(平均5个细胞高)(图3g、3h), 所有射线细胞壁光滑, 不具纹孔. 单列纹孔平均为

20μm×25μm, 形状为矩形. 单列管胞具缘纹孔是同质的, 椭圆形到矩形, 连续排列, 偶尔会被微生物活动破坏. 未观察到射线细胞弦向壁具孔. 一些管胞纹孔显示出应力断裂, 称为撕裂, 类似于螺纹加厚, 但不规则.

4　讨论

4.1　比较

总体而言, 凤尾木属表现出离心次生木质部形式的异常发育的维管系统, 不产生向心次生木质部或髓周双束, 并且缺乏髓质系统, 这些解剖特征可以归为盔籽植物的木材类型.

从解剖学上讲, 先前报道自冈瓦纳大陆的盔籽类植物木材可分为三个主要的形态组: *Elchaxylon*木材、rhexoxyloid木材和kykloxyloid木材(Decombeix等, 2014)(补充材料附表S3).

阿根廷上三叠统的*Elchaxylon* Artabe et Zamuner拥有一个未分裂的圆柱形多木的木质部系统. 它由围绕着中始式初生木质部的离心次生木质部和向心次生木质部组成, 这与我们新种的木质部模式截然不同. 然而, *Elchaxylon*不具有髓周束(Zamuner, 1991; Artabe和Brea, 2003; Artabe和Zamuner, 2007), 这与当前的新种是一致的.

Rhexoxyloid木材在盔籽植物中呈现出最复杂的维管束模式, 既有离心(正常)形成层, 也有向心(反向)形成层. Rhexoxyloid只包括一个属, *Rhexoxylon* Bancroft, (到目前为止)有七个种(例如, Archangelsky和Brett, 1961; Bodnar, 2008). 目前的凤尾木标本缺乏向心次生木质部(所有Rhexoxyloid都有)、髓周双束和中始式初生木质部, 而仅含有异常的离心次生木质部. 此外, 在凤尾木中观察到的罗汉松型交叉场纹孔与在rhexoxyloid木材中发现的1~3个大纹孔有很大不同.

Kykloxyloid木材包括三个属: *Kykloxylon* Meyer-Berthaud et al.、*Cuneumxylon* Artabe et al.和*Tranquiloxylon* Herbste et al. 凤尾木与南极洲三叠纪的*Kykloxylon*木材非常相似(Decombeix等, 2014), 具有分裂的次生木质部、单列射线、间隔相对较宽的单列径壁纹孔和对生或互生的多列径壁纹孔. 凤尾木与阿根廷中三叠纪Fremouw Peak的*Cuneumxylon*属相似(Artabe和Brea, 2003), 保存了分裂的次生木质部. 然而, *Cuneumxylon*的交叉场纹孔类型简单, 通常与凤尾木具缘的纹孔有明显区别. 由于存在离心次生木质部, 我们的新标本与阿根廷上三叠纪的*Tranquiloxylon*最为相似, 但与后者的不同之处在于缺乏向心木质部或髓周双束. 此外, *Tranquiloxylon*与凤尾木的不同之处在于其类型简单的交叉场纹孔(Herbst和Lutz, 1995).

4.2　盔籽木材表型学研究

凤尾木的解剖特征, 特别具分裂次生木质部的异常发育, 表明其与三叠纪冈瓦纳地区的盔籽植物存在潜在的系统发育关系. 为了确认这种关系, 我们采用了一种使用相邻关联关系树的分析方法(图4)(补充材料附表S1、S2). 二叠纪的髓木属被认为是盔籽植物的可能祖先(Bodnar, 2008), 在盔籽植物形态学分析中, 它们的特征被认为是祖征. 结果表明, *Rhexoxylon tetradeidoides*、*R. piatnitzkyi*、*R. brasiliensis*、*R. brunoi*、*R. africanum*和*R. cortaderitaense*形成了一个小集群(图4). 凤尾木和*Tranquiloxylon*聚在一起, 然后与*Cuneumxylon*和*Kykloxylon*聚集. 凤尾木的分枝略长于*Tranquiloxylon*, 表明两属之间存在差异. kykloxyloid谱系是单系的. *Elchaxylon*因其独有的特征(向心次生木质部, 但没有髓周束)而与上述两个较大的分支相连, 并且位于树的近基部位置. 因此, 凤尾木的形态相似性和形态特征位置支持其与盔籽植物具有亲缘关系. 总的来说, 凤尾木表现出次生木质部的异常发育, 与kykloxyloid木(尤其是*Tranquiloxylon*)最为相似.

4.3　凤尾木的亲缘关系

在保留分裂的离心次生木质部方面, 凤尾木与kykloxyloid木材表现出最大的相似性(Decombeix等, 2014). 冈瓦纳大陆有两种解剖学和形态学上不同类型的盔籽植物, 其叶为*Dicroidium*叶型: *Rhexoxylon*, 具有棕榈类习性, *Kykloxylon*/*Cuneumxylon*, 具有银杏类习性(Decombeix等, 2014). 根据其粗壮的茎, 我们认为凤尾木是一种高大的乔木, 在生态上与银杏相似, 具有银杏类植物的习性. 虽然凤尾木可以被认为是盔籽植物, 但其解剖结构显示其不仅具有盔籽植物特征(异常楔形次生木质部), 还具有罗汉松科(罗汉松型交叉场纹孔)的特征. 我们对木材解剖结构的观察表明, 一些盔籽植物可能与罗汉松科木材密切相关. 相比之下, 凤尾木缺乏指示被子植物的解剖结构, 如导管、木质部纤维和异质射线细胞, 这些在大多数现存被子植物属中

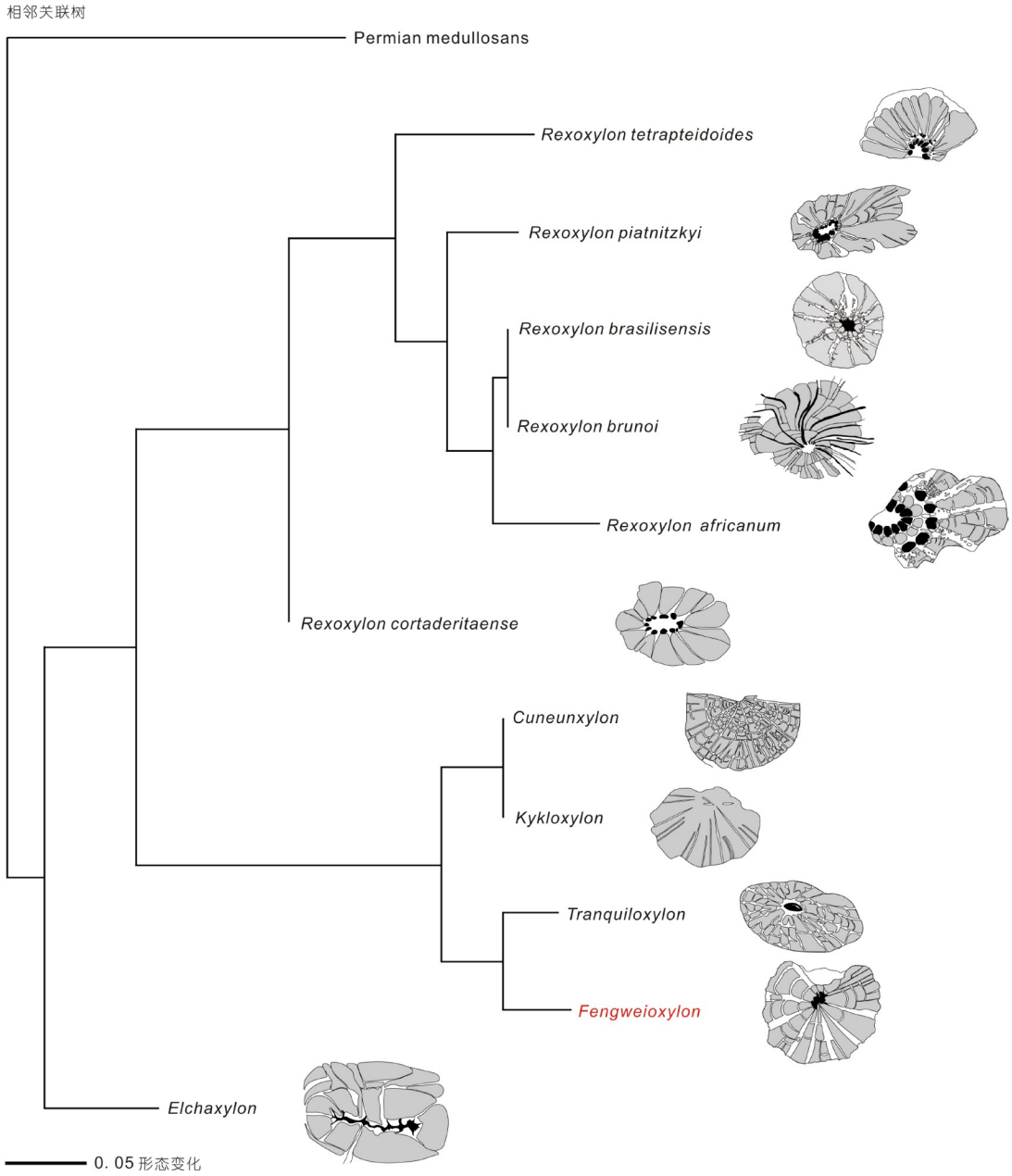


图 4　使用相邻关联树显示的凤尾木属和其他盔籽植物化石木材分类群的表型关系

凤尾木属和*Tranquiloxylon*聚在一起, 然后与*Cuneumxylon*和*Kykloxylon*聚集. 凤尾木的分支比*Tranquiloxylon*的稍长, 表明这两个属之间存在差异. 所有kykloxyloid群体都聚集在一个谱系中. *Elchaxylon*与上述两个较大的谱系属于同一群系, 在相邻关联树中处于基部位置

都很常见. 盔籽植物的木材结构类似于裸子植物, 这意味着凤尾木(kykloxyloid木材)可能代表了中侏罗世至晚侏罗世裸子植物的孑遗类群. 现有的化石记录表明, 盔籽植物在劳亚大陆的侏罗纪和白垩纪很少见, 在白垩纪之后灭绝.

5　结论

产于中国侏罗纪的中华凤尾木(新属新种)*Fengweioxylon sinense* gen. et sp. nov. , 是劳亚大陆第一个明确描述的盔籽植物木化石记录. 尽管凤尾木属化石

的主要特征使其有别于整个地质历史中的所有已知物种, 但这种新化石物种还表现出盔籽植物的kykloxyloid木材的某些共同特征, 例如次生木质部的异常发育. 盔籽植物可能代表侏罗纪裸子植物的孑遗类群. 盔籽植物的发现让我们能够对种子蕨分类群的化石记录、进化和灭绝有更深入的了解.

致谢　感谢周志炎院士、薛进庄教授和李全国教授的有益讨论和建议. Josefina BODNAR和Mariana BREA提供补充数据, 禄宝林先生为野外工作提供协助, 郭彩清提供摄影支持, 在此一并致谢.

参考文献

王五力, 郑少林, 张立君, 蒲荣干, 张武, 吴洪章, 具然弘, 董国义, 元红, 等著. 1989. 辽宁西部中生代地层古生物, 第一卷. 北京: 地质出版社

Abu Hamad A M B, Al-Saqarat B, Gonçalves C V, Spiekermann R, Jasper A, Uhl D. 2019. The first record of *Dicroidium* from the Triassic palaeotropics based on dispersed cuticles from the Anisian Mukheiris Formation of Jordan. PalZ, 93: 487–498

Anderson J M, Anderson H M. 1983. Palaeoflora of Southern Africa: Molteno Formation (Triassic). Rotterdam: A. A. Balkema. 1–227

Anderson J M, Anderson H M. 2003. Heyday of the gymnosperms: Systematics and biodiversity of the Late Triassic Molteno fructifications. Strelitzia, 15: 1–308

Anderson H M, Barbacka M K, Bamford M K, Holmes W B K, Anderson J M. 2019a. *Umkomasia* (megasporophyll): Part 1 of a reassessment of Gondwana Triassic plant genera and a reclassification of some previously attributed. Alcheringa-An Australasian J Palaeontol, 43: 43–70

Anderson H M, Barbacka M, Bamford M K, Holmes W B K, Anderson J M. 2019b. *Pteruchus* (microsporophyll): Part 2 of a reassessment of Gondwana Triassic plant genera and a reclassification of some previously attributed. Alcheringa-An Australasian J Palaeontol, 43: 511–533

Anderson H M, Barbacka M, Bamford M K, Holmes W B K, Anderson J M. 2020. *Dicroidium* (foliage) and affiliated wood Part 3 of a reassessment of Gondwana Triassic plant genera and a reclassification of some previously attributed. Alcheringa-An Australasian J Palaeontol, 44: 64–92

Archangelsky S, Brett D W. 1961. Studies on triassic fossil plants from Argentina, I. *Rhexoxylon* from the Ischigualasto formation. Phil Trans R Soc Lond B, 244: 1–19

Artabe A E, Brea M. 2003. A new approach to Corystospermales based on Triassic permineralized stems from Argentina. Alcheringa-An Australasian J Palaeontol, 27: 209–229

Artabe A E, Zamuner A B. 2007. *Elchaxylon*, a new corystosperm based on permineralized stems from the Late Triassic of Argentina. Alcheringa-An Australasian J Palaeontol, 31: 85–96

Blomenkemper P, Kerp H, Abu Hamad A, Bomfleur B. 2020. Contributions towards whole-plant reconstructions of Dicroidium plants (Umkomasiaceae) from the Permian of Jordan. Rev Palaeobot Palynol, 278: 104210

Bodnar J. 2008. *Rhexoxylon cortaderitaense* (Menéndez) comb. nov., a species of permineralized stems newly assigned to the Corystospermaceae, from the Triassic of Argentina. Alcheringa-An Australasian J Palaeontol, 32: 171–190

Bomfleur B, Kerp H. 2010. *Dicroidium* diversity in the Upper Triassic of north Victoria Land, East Antarctica. Rev Palaeobot Palynol, 160: 67–101

Chang S, Zhang H C, Renne P R, Fang Y. 2009. High-precision ^{40}Ar/^{39}Ar age constraints on the basal Lanqi Formation and its implications for the origin of angiosperm plants. Earth Planet Sci Lett, 279: 212–221

Decombeix A L, Bomfleur B, Taylor E L, Taylor T N. 2014. New insights into the anatomy, development, and affinities of corystosperm trees from the Triassic of Antarctica. Rev Palaeobot Palynol, 203: 22–34

Harris T M. 1964. The Yorkshire Jurassic Flora II. Caytoniales, Cycadales & Pteridosperms. London: British Museum of Natural History. 191

Herbst R, Lutz A L. 1995. *Tranquiloxylonpetriellai* nov. gen. et sp. (Pteridospermales)—From the Upper Triassic Laguna Colorada Formation, Santa Cruz Province, Argentina. Ameghiniana, 32: 231–236

Jones T P, Rowe N P. 1999. Fossil Plants and Spores: Modern Techniques. London: The Geological Society of London 1–396

Kirchner M, Muller A. 1992. *Umkomasia franconica* n. sp. und *Pteruchus septentrionalis* n. sp., Fruktifikationen von Thinnfeldia Ettinghausen. Palaeontogr Abt B, 224: 63–73

McLoughlin S, Carpenter R J, Jordan G J, Hill R S. 2008. Seed ferns survived the end-Cretaceous mass extinction in Tasmania. Am J Bot, 95: 465–471

Pattemore G A. 2016. The structure of umkomasiacean fructifications from the Triassic of Queensland. Acta Palaeobotanica, 56: 17–40

Popa M E. 2000. Aspects of Romanian Early Jurassic palaeobotany and palynology part II: A new species of Pachypteris from Cristian. Rev Palaeobot Palynol, 111: 31–47

Retallack G J. 1997. Reconstructing Triassic vegetation of eastern

Australasia: A new approach for the biostratigraphy of Gondwanaland. Alcheringa-An Australasian J Palaeontol, 1: 247–278

Rothwell G W, Stockey R A. 2016. Phylogenetic diversification of Early Cretaceous seed plants: The compound seed cone of *Doylea tetrahedrasperma*. Am J Bot, 103: 923–937

Samylina V A, Yefimova A F. 1968. First findings of Early Jurassic flora in the basin of Kolyma River. Doklady Akademii Nauk SSSR, 179: 166–168

Shi G L, Crane P R, Herendeen P S, Ichinnorov N, Takahashi M, Herrera F. 2019. Diversity and homologies of corystosperm seed-bearing structures from the Early Cretaceous of Mongolia. J Systatic Palaeontol, 17: 997–1029

Shi G L, Herrera F, Herendeen P S, Clark E G, Crane P R. 2021. Mesozoic cupules and the origin of the angiosperm second integument. Nature, 594: 223–226

Stockey R A, Rothwell G W. 2009. Distinguishing angiophytes from the earliest angiosperms: A Lower Cretaceous (Valanginian-Hauterivian) fruit-like reproductive structure. Am J Bot, 96: 323–335

Swofford D L. 2002. PAUP* 4.0a165: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and Other Methods). Sunderland: Sinauer

Zamuner A B. 1991. Estudio de una tafoflora de la localidad tipo de la Formación Ischigualasto (Neotrías), Provincia de San Juan. Dissertation for Doctoral Degree. La Plata: Facultad de Ciencias Naturalesy Museo, Universidad Nacional de La Plata, 97: 25

Zan S Q, Axsmith B J, Fraser N C, Liu F X, Xing D H. 2008. New evidence for laurasian corystosperms: *Umkomasia* from the Upper Triassic of Northern China. Rev Palaeobot Palynol, 149: 202–207

(责任编委: 倪喜军)