

# 乌蒙羊齿属和羽羊齿属的关系

周 岳\*

沈阳师范大学古生物学院, 辽宁 沈阳

收稿日期: 2023年6月8日; 录用日期: 2023年7月20日; 发布日期: 2023年7月28日

## 摘 要

乌蒙羊齿属 *Wumengopteris* Tian et Zhang 1980 和羽羊齿属 *Neuropteridium* Schimper 1879 是见于晚二叠世华夏植物群中的两类植物化石。乌蒙羊齿属目前仅见于国内晚二叠世华夏植物群中, 羽羊齿属分布相对较广, 见于亚欧大陆中二叠统至中三叠统。二者小羽片形态特征比较相似, 主要差别是前者是二回羽状复叶, 后者是一回羽状复叶。过去有部分被认为是羽羊齿属的标本已经被归入到了乌蒙羊齿属。根据目前已经报道的乌蒙羊齿属和羽羊齿属文献资料, 本文对这两属的研究现状进行了比较和梳理。

## 关键词

乌蒙羊齿属, 羽羊齿属, 华夏植物群, 上二叠统

# The Relationship between *Wumengopteris* and *Neuropteridium*

Yue Zhou\*

College of Palaeontology, Shenyang Normal University, Shenyang Liaoning

Received: Jun. 8<sup>th</sup>, 2023; accepted: Jul. 20<sup>th</sup>, 2023; published: Jul. 28<sup>th</sup>, 2023

## Abstract

Both of the *Wumengopteris* Tian et Zhang 1980 and *Neuropteridium* Schimper 1879 are the fossil plants reported from Cathaysian Flora in the Upper Permian. But the latter was distributed from the Middle Permian to the Middle Triassic in the Eurasia continent; the former was only found in Cathaysian Flora in China. The pinnules of the two genera are very similar, but the frond of the former is bipinnate in morphology, while the latter is unipinnate. Several specimens were treated as *Neuropteridium* should be assigned to *Wumengopteris*. Based on the literature collected, the article compares the two genera as a whole.

\*周岳 Email: 2869891591@qq.com

文章引用: 周岳. 乌蒙羊齿属和羽羊齿属的关系[J]. 地球科学前沿, 2023, 13(7): 758-766.  
DOI: 10.12677/ag.2023.137072

## Keywords

*Wumengopteris*, *Neuropteridium*, Cathaysian Flora, Upper Permian

Copyright © 2023 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 引言

乌蒙羊齿属 *Wumengopteris* Tian et Zhang 1980 这一属名由田宝林和张连武建立, 主要特征为: 二次羽状复叶; 末次羽片奇数羽状, 近垂直着生; 末次羽轴粗; 小羽片椭圆形、舌形、长舌形至宽线形, 直或略弯曲, 顶端圆, 基部收缩, 以宽角或近垂直地着生于末次羽轴腹面边缘; 位于上部的小羽片收缩不明显, 甚至下延; 顶小羽片近于偏菱形; 中脉很粗, 下延, 延伸至顶端附近才分散; 侧脉细密, 分叉 1~4 次[1]。该属现已知三种, 分别为粗轴乌蒙羊齿 *W. crassirachis* Tian et Zhang 1980 [1], 铁营乌蒙羊齿 *W. tieyingensis* Huang 1980 comb. nov. [2]和密脉乌蒙羊齿 *W. nervosa* Halle 1927 comb. nov. [3] [4]并全部见于晚二叠世华夏植物群。目前该属的繁殖器官尚未发现, 因此分类位置不明。

1844 年辛伯 Schimper 以一次羽状复叶的关键特征将羽羊齿亚属 *Neuropteridium* 作为脉羊齿属 *Neuropteris* 下的亚属建立起来[5]。此后, 羽羊齿亚属被辛伯提为羽羊齿属 *Neuropteridium* Schimper 1879 [6]。该属与乌蒙羊齿属在保存蕨叶的形态上比较相似, 羽羊齿属属征为: 一次羽状复叶, 线形, 羽轴宽; 小羽片近圆形、舌形至长椭圆形或宽线形, 排列紧密, 基部略呈耳状或心形; 叶脉脉羊齿型, 具中脉; 侧脉分叉数次[6]。2006 年, Van Konijnenburg-van Cittert *et al.* 补充了该属根状茎球状至卵球形; 小羽片或多或少垂直于羽轴的特征[7]。近年来有不同学者对羽羊齿属进行过大量研究, 并根据已经发现的带有连生繁殖器官悬羽羊齿属 *Scolopendrites* 标本生殖羽片的整个下表面被孢子囊覆盖这一特征将羽羊齿属归入到了紫萁科 Osmundaceae 中[7] [8] [9]。

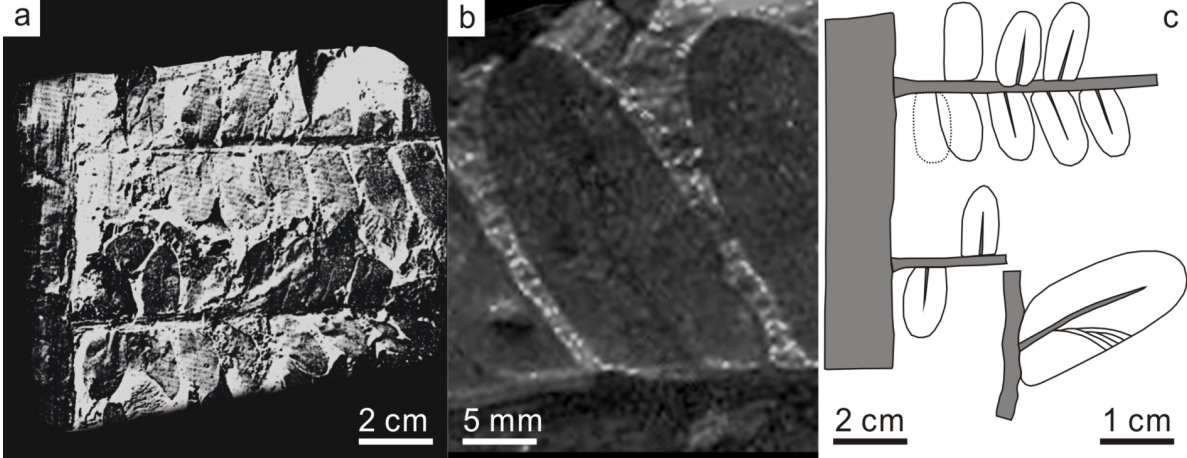
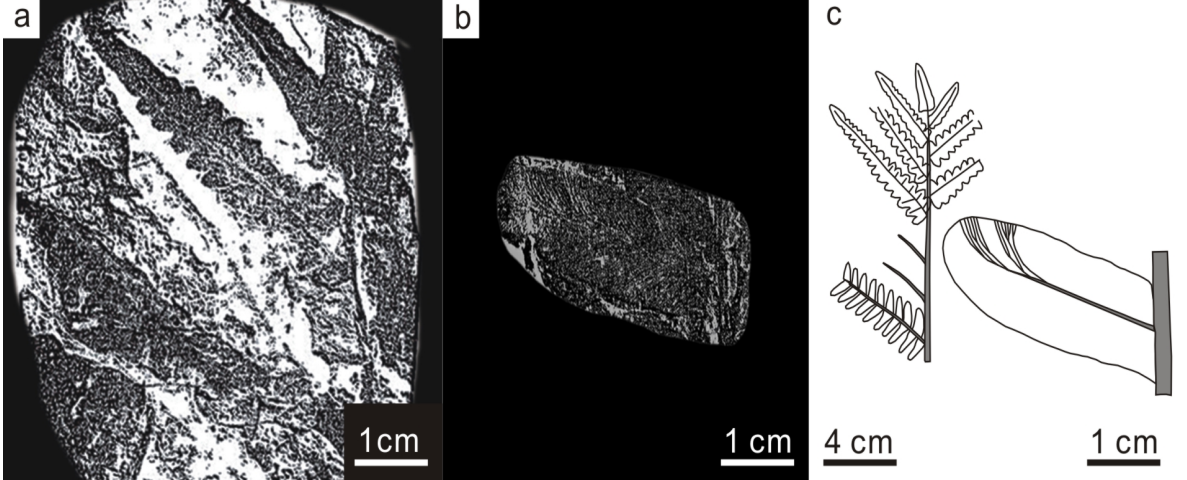
羽羊齿属朝鲜羽羊齿 *Neuropteridium coreanicum* Koiwai 1927 多见于晚二叠世至中三叠世朝鲜、华北、华南及等地, 是晚二叠世华夏植物群的代表分子之一[9] [10] [11]。朝鲜羽羊齿的小羽片形态和叶脉等特征与粗轴乌蒙羊齿 *Wumengopteris crassirachis* Tian et Zhang 1980 颇为相似, 以往被认为是朝鲜羽羊齿的部分标本(古和植, 1974, 图版 77, 图 5, 图 6)已经被修订至粗轴乌蒙羊齿[1]。此外, 王仁农修订为密脉栉羊齿 *Pecopteris nervosa* (Halle 1927) Wang 1979 的密脉羽羊齿 *Neuropteridium? nervosum* Halle 1927 和黄本宏报道的铁营羽羊齿 *N. tieyingensis* Huang 1980 实际上都属于乌蒙羊齿属[2] [3] [4], 经过修订后分别为密脉乌蒙羊齿 *W. nervosa* comb. nov. 和铁营乌蒙羊齿 *W. tieyingensis* comb. nov.。

羽羊齿属此前已经发现了带有连生生殖羽片的标本并被归入了紫萁科 Osmundaceae 中[7] [8], 而乌蒙羊齿属迄今为止尚未有其繁殖器官的相关报道。

## 2. 晚二叠世乌蒙羊齿属的属内比较及分布

乌蒙羊齿属目前包括三个种, 分别为粗轴乌蒙羊齿 *Wumengopteris crassirachis* Tian et Zhang 1980 [1], 密脉乌蒙羊齿 *W. nervosa* Halle 1927 comb. nov. [3] [4]和铁营乌蒙羊齿 *W. tieyingensis* Huang 1980 comb. nov. [2], 这三个种小羽片比较相似, 叶脉细密, 其主要区别在于侧脉分叉次数。粗轴乌蒙羊齿小羽片侧脉分叉 1~4 次, 铁营乌蒙羊齿侧脉分叉 2~3 次, 密脉乌蒙羊齿侧脉分叉 2~4 次。该属主要特征和古地理分布图如表 1 和图 1 所示。

**Table 1.** Comparison of known species of *Wumengopteris* Tian et Zhang 1980  
**表 1.** 已报道的乌蒙羊齿属属内比较

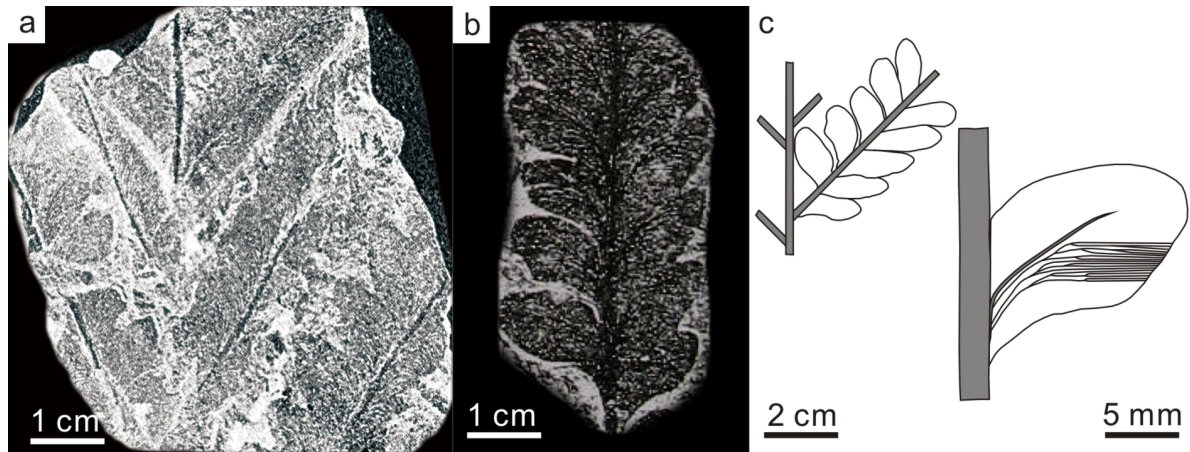
| 种名                                                                                                                    | 产地时代                                      | 特征                                                                                                                                                                                                                   |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 粗轴乌蒙羊齿<br><i>Wumengopteris crassirachis</i> Tian et Zhang 1980 [1]                                                    | 贵州盘县, 上二叠统宣威组[11]; 贵州六盘水, 上二叠统龙潭组、汪家寨组[1] | 两次羽状复叶, 羽轴粗可达 2.5 厘米; 末次羽片奇数羽状, 近垂直着生; 末二级羽轴宽 5~6 毫米; 小羽片舌形, 宽线形至椭圆形, 直或略弯曲, 顶端圆, 基部收缩, 以宽角或近垂直地着生于末次羽轴腹面边缘; 位于上部的小羽片收缩不明显, 甚至下延; 顶小羽片近于偏菱形; 中脉粗, 下延, 延伸至顶端附近才分散; 侧脉细密, 分叉 1~4 次, 微向外弯, 第一次分叉点靠近中脉[1]                |
|                                    |                                           |                                                                                                                                                                                                                      |
| a: 田宝林和张连武, 1980, 图版 13, 图 4a, 示着生两个末次羽片的末二次羽片[1]; b: 田宝林和张连武, 1980, 图版 13, 图 4b, 示小羽片形态和叶脉[1]; c: 粗轴乌蒙羊齿蕨叶和小羽片形态示意图。 |                                           |                                                                                                                                                                                                                      |
| 铁营乌蒙羊齿<br><i>W. tieyingensis</i> (Huang 1980) comb. nov. [2]                                                          | 内蒙古自治区克什克腾旗, 上二叠统铁营子组[2]                  | 两次羽状复叶, 末次羽轴宽 5 毫米左右, 末二级羽轴顶端为一枚近于倒锥形的未分裂羽片构成, 基部宽阔, 顶端渐尖, 渐细的末二级羽轴成为其中脉; 下部的末次羽片常舌形, 全缘, 顶端圆。小羽片基部有三种类型, 羽轴两侧小羽片基部多心形, 一种中脉后侧收缩至中脉附近, 前端沿轴上延, 这两种常见于同一个羽轴两侧的小羽片, 第三种以略宽的基部着生于轴上; 中脉明显, 延伸至近顶端处分散; 侧脉细密, 分叉 2~3 次[2] |
|                                   |                                           |                                                                                                                                                                                                                      |
| a: 黄本宏, 1980, 图版 224, 图 1, 示着生数个末次羽片的末二次羽片[2]; b: 黄本宏, 1980, 图版 224, 图 2, 示单个小羽片的形态和叶脉[2]; c: 铁营乌蒙羊齿蕨叶和小羽片形态示意图。      |                                           |                                                                                                                                                                                                                      |

## Continued

密脉乌蒙羊齿  
*W. nervosa* (Halle  
1927) comb. nov.  
[3] [4]

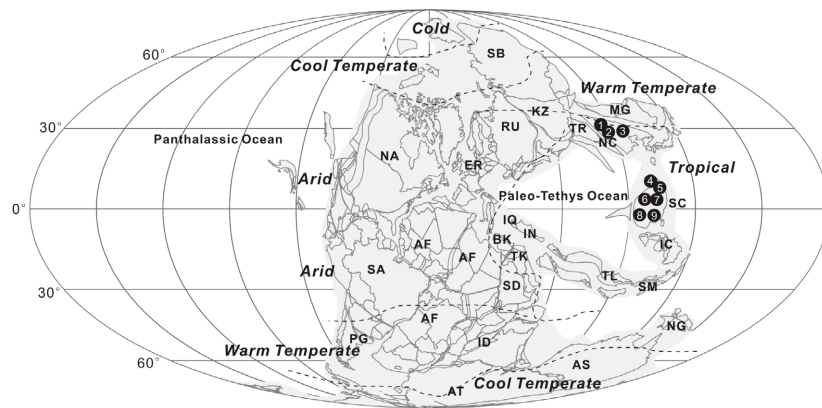
见注 1

两次羽状复叶；末次羽片线形；小羽片卵形，全缘，基部上边收缩，下边先收缩后下延，以很宽的部分着生于羽轴上，顶端钝圆；中脉强烈下延，偏近小羽片下侧，向上延伸，不到顶端就分散；侧脉细密，分叉 2~4 次，向外弯曲[11]



a: 王仁农, 1979, 图版 1, 图 1, 示着生数个末次羽片的末二次羽片[4]; b: Halle, 1927, Pl. 15, Figure 15, 示小羽片形态和叶脉[3]; c: 密脉乌蒙羊齿蕨叶和小羽片形态示意图。

注 1: 山西阳泉、太原[3] [11] [12], 陕西澄城[13], 河南叶县[11] [14], 安徽淮南[11], 江苏沛县[4], 上石盒子组; 广西平乐, 合山组[11] [14]; 广东梅县, 龙潭组[11] [14]。



## Upper Permian

1: 密脉乌蒙羊齿, 山西阳泉、太原, 上石盒子组[3] [11] [12]; 2: 密脉乌蒙羊齿, 陕西澄城, 上石盒子组[13]; 3: 铁营乌蒙羊齿, 内蒙古自治区克什克腾旗, 铁营子组[2]; 4: 密脉乌蒙羊齿, 河南叶县, 上石盒子组[11] [14]; 5: 密脉乌蒙羊齿, 安徽淮南, 上石盒子组[11]; 6: 粗轴乌蒙羊齿, 贵州, 龙潭组、汪家寨组[1]; 7: 密脉乌蒙羊齿, 江苏沛县, 上石盒子组[4]; 8: 密脉乌蒙羊齿, 广西, 合山组[11] [14]; 9: 密脉乌蒙羊齿, 广东, 龙潭组[11] [14]。  
Tropical: 热带; Arid: 干旱带; Boreotropical: 北方热带; Warm Temperate: 暖温带; Cool Temperate: 凉温带; Cold: 冷温带; SB: 西伯利亚 Siberia; RU: 俄罗斯 Russian; TR: 塔里木 Tarim; MG: 蒙古 Mongolia; ER: 欧洲 Europe; KZ: 哈萨克斯坦 Kazakhstan; NC: 华北 North China; NA: 北美 North America; SC: 南美 South China; PG: 巴塔哥尼亚 Patagonia; IN: 伊朗 Iran; IQ: 伊拉克 Iraq; TL: 泰国 Thailand; IC: 印度支那 Indochina; SM: 苏门答腊 Sumatra; AF: 非洲 Africa; SA: 南美 South America; BK: 巴尔干 Balkan; TK: 土耳其 Turkey; SD: 沙特阿拉伯 Saudi Arabia; ID: 印度 India; AT: 南极 Antarctic; AS: 澳大利亚 Australia; NG: 新几内亚 New Guinea。

**Figure 1.** Distribution of *Wumengopteris* in Upper Permian (background map base on Boucot et al., 2013 [15])

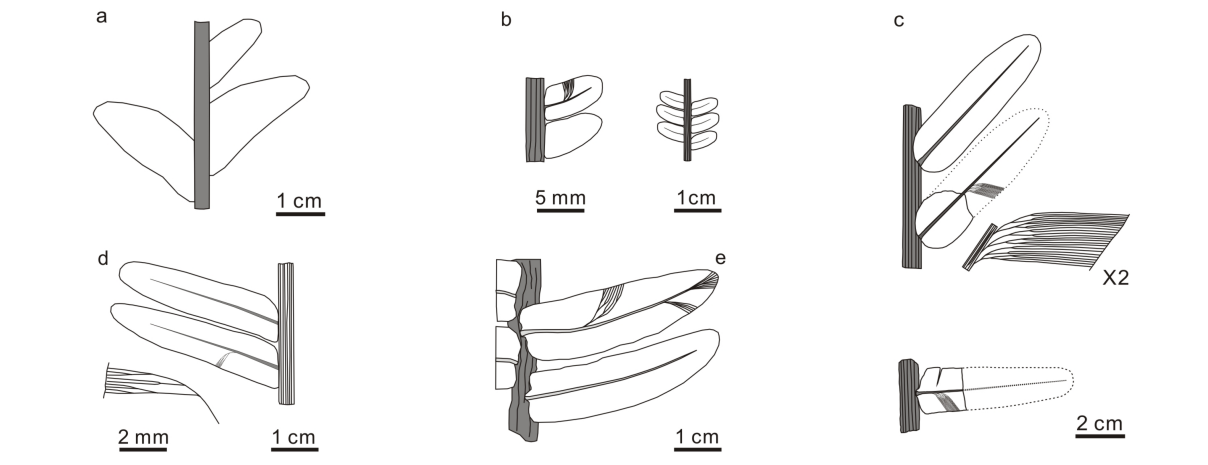
**图 1.** 晚二叠世乌蒙羊齿属的分布(底图据 Boucot et al., 2013 [15])

3. 晚二叠世羽羊齿属的属内比较及分布

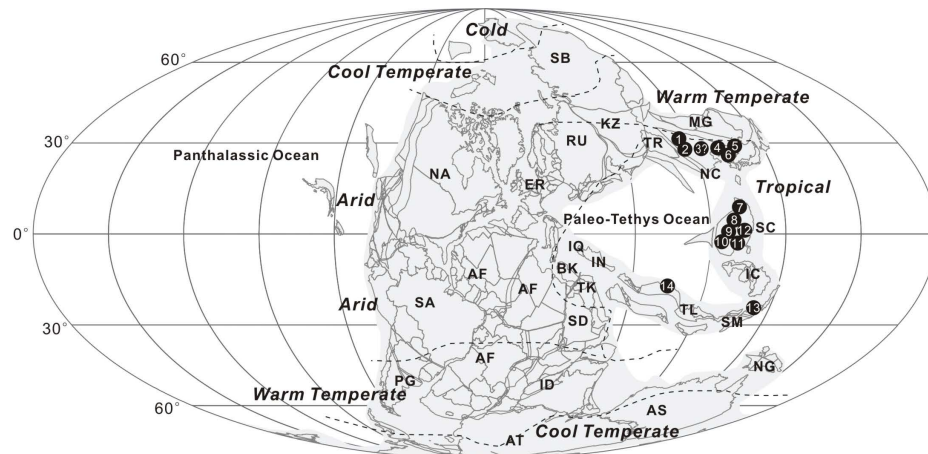
晚二叠世常见的羽羊齿属有三角羽羊齿 *N. triangulare* He 1996 [16]、贵州羽羊齿 *N. guizhouensis* Zhang 1978 [17]、横山羽羊齿 *N. yokoyamae* Kon'on et Asama 1970 [19]、开山羽羊齿 *N. kaishanense* Kon'no 1968 [20]和朝鲜羽羊齿 *N. coreanicum* Koiwai 1927 [9]。分布地与乌蒙羊齿属也较为接近，但羽羊齿属的羽状分裂次数明显减少且仅限于一次羽状复叶[11]。晚二叠世时期所报道的羽羊齿属各种特征及古地理分布图分布如表 2 和图 2 所示。

Table 2. Comparison of known species of *Neuropteridium* Schimper 1879 in Upper Permian  
表 2. 晚二叠世报道的羽羊齿属属内比较

| 种名                                                     | 产地时代                                     | 特征                                                                                                                          |
|--------------------------------------------------------|------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 三角羽羊齿<br><i>N. triangulare</i> He 1996 [16]            | 江西上饶，上饶组童家段[16]                          | 一次羽状复叶，羽轴粗约 2 mm；小羽片三角形，长 3 cm，宽 1.5 cm，基部偏斜；中脉不明显，侧脉细密，分叉 2~3 次，具邻脉[16]                                                    |
| 贵州羽羊齿<br><i>N. guizhouensis</i> Zhang 1978 [17]        | 贵州纳雍，龙潭组 [17]；四川峨眉，沙湾组[18]               | 一次羽状复叶，线形，羽轴粗约 2 mm；小羽片长椭圆形至卵形，基部略耳状；顶端宽而钝圆，上弯成镰刀形，一般长约 1.2 cm，宽约 0.5 cm；中脉微下延，在羽片 2/3~3/4 处消散；侧脉粗而密，分叉 1~2 次，第一次分叉点近中脉[17] |
| 横山羽羊齿<br><i>N. yokoyamae</i> Kon'on et Asama 1970 [19] | 马来西亚，灵秀群 Linggiu flora [19]；青海玉树，乌丽群[20] | 一次羽状复叶，羽轴宽达 1 厘米；小羽片宽线形或长椭圆形，较大的可超过 8.5 cm，顶部大而圆；中脉在基部突展成一短柄，近顶端处消散；侧脉近中脉处分叉三次[19]                                          |
| 开山羽羊齿<br><i>N. kaishanense</i> Kon'no 1968 [20]        | 吉林延边，开山屯组 [20]                           | 一次羽状复叶，最宽处 5~7 cm，羽轴粗 3~4 毫米；小羽片通常相互接触，长卵形至斜椭圆形，基部耳状；中脉明显，近顶端处消散；侧脉细密，分叉 3~4 次[20]                                          |
| 朝鲜羽羊齿<br><i>N. coreanicum</i> Koiwai 1927 [9]          | 见注 2                                     | 一次羽状复叶，羽轴宽 5 mm；小羽片宽线形或长椭圆形、略弯曲，全缘；基部圆或呈耳状，顶端钝圆；中脉清晰，延伸顶端下方分散；侧脉分叉 1~4 次，第一分叉点靠近中脉[11]                                      |



a: 三角羽羊齿 *N. triangulare* 复原图，据何锡麟等，1996，图版 43，图 3 [16]；b: 贵州羽羊齿 *N. guizhouensis* 复原图，据张吉惠，1978，图版 158，图 1a，1 [17]；c: 横山羽羊齿 *N. yokoyamae* 复原图，据 Kon'on et al., 1970，Pl. 6，Figures. 2，4 [19]；d: 开山羽羊齿 *N. kaishanense* 复原图，据 Kon'no，1968，Pl. 18，Figure 1 [20]；e-朝鲜羽羊齿 *N. coreanicum* 复原图，发现于辽宁本溪林家组的标本。  
注 2：朝鲜，高坊山统 Kôbôsan Series [9]；北京八大处，双泉组下段，晚二叠世/早三叠世? [22] [23]；贵州盘县，宣威组[11]；广西平乐县，合山组[14]；广东梅县，龙潭组[14]；四川珙县[24]、贵州纳雍[17]、广东仁化县，花县[25]、江苏镇江[26]，龙潭组；山西太原[3] [11] [12]、陕西澄城，耀县[13]，上石盒子组；江西上饶，乐平组关山段、老山段，上饶组童家段[16]；俄罗斯滨海边疆区，晚二叠世[27] [28]。



## Upper Permian

1: 朝鲜羽羊齿, 陕西, 上石盒子组[13]; 2: 朝鲜羽羊齿, 山西[3] [11] [12], 上石盒子组; 3: 朝鲜羽羊齿, 北京, 双泉组下段[22] [23]; 4: 开山羽羊齿, 吉林延边, 开山屯组[20]; 5: 朝鲜羽羊齿, 俄罗斯[27] [28]; 6: 朝鲜羽羊齿, 朝鲜, 高坊山统[9]; 7: 朝鲜羽羊齿, 江苏, 龙潭组[26]; 8: 朝鲜羽羊齿, 三角羽羊齿, 江西, 乐平组关山段、老山段, 上饶组童家段[16]; 9: 贵州羽羊齿, 朝鲜羽羊齿, 四川, 龙潭组[24], 沙湾组[18]; 10: 朝鲜羽羊齿, 贵州羽羊齿, 贵州龙潭组[17]; 11: 朝鲜羽羊齿, 广西合山组[14]; 12: 朝鲜羽羊齿, 广东龙潭组[25]; 13: 横山羽羊齿, 马来西亚, 灵秀植物群 Linggiu flora [19]; 14: 横山羽羊齿, 青海, 乌丽群[21] (气候带与板块缩写同图 1)。

**Figure 2.** Distribution of *Neuropteridium* in Upper Permian (background map base on Boucot et al., 2013 [15])

**图 2.** 晚二叠世羽羊齿属的分布(底图据 Boucot et al., 2013 [15])

## 4. 羽羊齿属的中移出的其他种

目前羽羊齿属不仅有 3 个种归入乌蒙羊齿属, 而且有其他种从羽羊齿属中移出。

多形羽羊齿 *Neuropteridium polymorphum* Halle 1927 在《中国植物化石 第一册 中国古生代植物》一书已经作为后出异名被合并入朝鲜羽羊齿中[11]。

发现于朝鲜寺洞统 Jidô Series (相当于华北板块中二叠统)的菱羽羊齿 *Neuropteridium? yongwolense* Kawasaki 1934 [29], 在 1939 年, Stockmans 和 Mathieu 将其归为菱枝脉蕨(近亲种) *Cladophlebis* aff. *yongwolensis* (Kawasaki 1934) Stockmans et Mathieu 1939 [30], 古和植(1974)接受这一修订后并将其列为菱枝脉蕨(?) *Cladophlebis? yongwolensis* (Kawasaki 1934) Stockmans et Mathieu 1939 [11]。

Sixtel [31]在哈萨克斯坦上二叠统或下三叠统 Madygen 区域(Dobruskina [32]将该地区时代进一步定为拉丁阶到卡尼阶)报道了 *Neuropteridium? ferganicum* Sixtel 1962. Dobruskina [33]将 *N.? ferganicum* 转归为 *Cladophlebis* ex gr. *Shensiensis*。随后, 该属基于保存的生殖羽片被转归到陕西似托第蕨 *Todites shensiensis* [34] [35]。尽管 Dobruskina [33]已经将 *N.? ferganicum* 转到 *Cladophlebis* ex gr. *shensiensis*, 但这一处理的正确与否很难验证。Sixtel [31]图版 16 图 3 和插图 31 均展示了标本有着很典型的羽羊齿属的小羽片形态, 而图版 16 图 4 和图 5 中的末次羽片形态上也与陕西似托第蕨 *Todites shensiensis* 非常相似。因此其准确的系统分类位置仍需要做进一步的材料和深入研究来确认。

Prynada [36]描述了产自俄罗斯下三叠统通古斯卡盆地 Tunguska basin 科尔文恰卡植物群 Korvunchanka flora 中的一个二回羽状复叶的蕨叶的一部分, 命名为通古斯卡羽羊齿 *Neuropteridium tunguskanum* Prynada 1970。之后, 由于该种与 *Lepidopteris martisii* 更为相似的小羽片形状和基部形态, 这些标本被转 Naugolnykh 归至鳞羊齿属 *Lepidopteris martisii* [37]。

Lemoigne 描述了采集于沙特阿拉伯上二叠统的蕨叶的一部分末次羽片, 命名为 *Neuropteridium*

*schyfsmae* Lemoigne 1981 [38]。此后, Hill *et al.*在相同地区发现了带有生殖羽片的 *Qasimia*, 一种似合囊蕨属的植物化石新属。*N. schyfsmae* 实际上代表了 *Qasimia* 蕨叶的不同保存位置。故此, *N. schyfsmae* 归入到了 *Q. schyfsmae* (Lemoigne 1981) Hill 1985 [39]。

王自强和王立新在山西早三叠世晚期的和尚沟组报道了弧脉羽羊齿 *Neuropteridium curvinerve* Wang *et al.* 1990 [40], 因其标本小羽片及叶脉与羽羊齿属特征有着明显差异, 此前已经被 Van Konijnenburg-van Cittert *et al.* 归为真蕨植物门 Pteridophyta 未定属植物[7]。

南半球的羽羊齿属相关报道多为 *Neuropteridium validum* Feismantel 1879 或 *N. plantianum* (Carruthers 1869) White 1908, 见于印度[41]、巴西[42]、南非[43]、阿根廷[44]等地, 因不同标本所保存的角质层或繁殖器官特征, 已经被 Archangelsky 和 Arrondo 归入 *Botrychiopsis plantiana* [45]或被 Rigby 归入 *Gondwanidium plantiana* [46]。

Walkom 发现的产自澳大利亚晚三叠世昆士兰州的 *Neuropteridium moombraense* Walkom 1928 [47] 被 Retallack *et al.* 归入到 *Dicroidium incisum* (Frenguelli 1943) Anderson *et al.* 1970 的后出异名[48]。

## 5. 总结

根据现有文献资料, 羽羊齿属分布于北半球中二叠统至中三叠统[3] [9]-[14] [16]-[28], 在国内见于晚二叠世至中三叠世[3] [10] [11] [12] [13] [14] [16]-[26], 乌蒙羊齿属则仅见于国内晚二叠统[1] [2] [3] [4] [11] [12] [13] [14]。

乌蒙羊齿属和羽羊齿属虽然在很多方面有类似之处, 但羽羊齿属一次羽状复叶的特征是该属最为关键的特征[5] [6] [11], 也是其与乌蒙羊齿属的最显著区别。二次羽状复叶的乌蒙羊齿属末次羽轴粗一般为 5 mm 以内, 羽羊齿属的羽轴则多粗于 5 mm, 更粗的羽轴也表明这种植物一次羽状的特征; 乌蒙羊齿属小羽片基部收缩, 以宽角或近垂直地着生于末次羽轴腹面边缘也可以与羽羊齿属略呈耳状或心形的小羽片基部相区分; 与羽羊齿属相比, 乌蒙羊齿属侧脉更为细密; 此外, 迄今为之尚未有关于乌蒙羊齿属相关繁殖器官的报道, 二者间更为深入的关系仍需要丰富的材料来进行更深入的研究。

## 致 谢

感谢沈阳师范大学古生物学院所有老师提供的帮助, 感谢汉斯出版社雷编辑在论文排版及投稿上的帮助。

## 参考文献

- [1] 田宝林, 张连武. 贵州水城汪家寨矿区化石图册[M]. 北京: 煤炭工业出版社, 1980: 1-110.
- [2] 黄本宏. 古植物[M]//沈阳地质矿产研究所. 东北地区古生物图册(一). 古生代分册. 北京: 地质出版社, 1980: 525-573.
- [3] Halle, T.G. (1927) Palaeozoic Plants from Central Shansi. *Palaeontologia Sinica Series A*, 2, 1-316.
- [4] 王仁农. 有关密脉羽羊齿(?)的二次羽状复叶标本在苏北上石盒子组的发现[J]. 古生物学报, 1979, 18(2): 202-203.
- [5] Schimper, W.P. and Mougeot, A. (1844) Monographie des Plantes fossiles du Grès Bigarré de la Chaîne des Vosges. Guillaume Engelmann, Leipzig, 1-83. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.60227>
- [6] Schimper, W.P. and Schenk, A. (1879) III. Stamm. Pteridophyta. Gefässkryptogamen. In: Zittel, K.A., Ed., *Handbuch der Palaeontologie II, Palaeophytologie*, R. Oldenbourg, München und Leipzig, 1-958.
- [7] Van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A., Kustatscher, E. and Wachtler, M. (2006) Middle Triassic (Anisian) Ferns from Kühwiesenkopf (Monte Prá Della Vacca), Dolomites, Northern Italy. *Palaeontology*, 49, 943-968. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2006.00591.x>
- [8] Kustatscher, E., Dellantonio, E. and Van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A. (2014) The Ferns of the Late Ladinian,

- Middle Triassic Flora from Monte Agnello, Dolomites, Italy. *Acta Palaeontologica Polonica*, **59**, 741-755.
- [9] Koiwai, K. (1927) On the Occurrence of a New Species of Neuropteridium in Korea and Its Geological Significance. *Science Reports of the Tohoku Imperial University*, **11**, 23-25.
- [10] 沈光隆. 二叠纪植物群[M]//李星学. 中国地质时期植物群. 广州: 广州科技出版社, 1995: 94-173.
- [11] 古和植. 中国植物化石, 第一册[M]. 北京: 科学出版社, 1974: 1-226. (古 = 中国古生代植物中国科学院南京地质古生物研究所, 植 = 中国科学院植物研究所《中国古生代植物》编写小组)
- [12] 萧素珍, 张恩鹏. 晚古生代部分[M]//天津地质矿产研究所. 华北地区古生物图册(一), 古生代分册. 北京: 地质出版社, 1985: 530-586.
- [13] 刘子进, 沈光隆. 古植物[M]//西安地质矿产研究所. 西北地区古生物图册, 陕甘宁分册(二), 晚古生代部分. 北京: 地质出版社, 1983: 480-506.
- [14] 冯少南, 陈公信, 席运宏, 等. 植物界[M]//湖北省地质研究所, 等. 中南地区古生物图册(二). 北京: 地质出版社, 1977: 622-674.
- [15] Boucot, A.J., Xu, C., Scotese, C.R., *et al.* (2013) Phanerozoic Paleoclimate: An Atlas of Lithologic Indicators of Climate. Society for Sedimentary Geology, Oklahoma, 1-478. <https://doi.org/10.2110/sepmcsp.11>
- [16] 何锡麟, 梁敦士, 沈树忠. 中国江西二叠纪植物群研究[M]. 徐州: 中国矿业大学出版社, 1996: 1-201.
- [17] 张吉惠. 古植物[M]//贵州地层古生物工作队. 西南地区古生物图册. 贵州分册(二). 北京: 地质出版社, 1978: 458-491.
- [18] 王洪峯. 四川峨眉龙门洞沙湾组的植物化石[J]. 成都地质学院学报, 1983(4): 91-100.
- [19] Kon'no, E., Asama, K. and Rajah, S.S. (1970) The Late Permian Linggiu Flora from the Gunong Blumut Area, Johore, Malaysia. Contribution to the Geology and Palaeontology of Southeast Asia, XC. *Bulletin of the Natural Sciences Museum Tokyo*, **13**, 491-580.
- [20] Kon'no, E. (1968) The Upper Permian Flora from the Eastern Border of Northeast China. *The Science Reports of Tohoku University, Second Series (Geology)*, **39**, 159-211.
- [21] 何元良, 张善桢. 青海玉树地区上拉秀一带晚二叠世植物化石及其地质意义[J]. 青藏高原地质文集, 1984(1): 115-124.
- [22] Chi, Y.S. and Pan, C.H. (1933) On the Existence of the Shuangtsün Series and Its Triassic Flora in Hsishan or the Western Hills of Peiping. *Bulletin of the Geological Society of China*, **12**, 491-503. <https://doi.org/10.1111/j.1755-6724.1933.mp12001036.x>
- [23] 萧宗正, 李有刚. 中生界[M]//北京市地质矿产局. 北京市区域地质志. 北京: 地质出版社, 1991: 163-172.
- [24] 陈晔, 段淑英. 植物界(古生代部分) [M]//成都地质矿产研究所(西南地质科学研究所). 西南地区古生物图册, 四川分册(二)石炭纪至中生代. 北京: 地质出版社, 1978: 460-469.
- [25] 杨关秀, 陈芬. 古植物[M]//侯鸿飞, 詹立培, 陈炳蔚, 等. 广东晚二叠世含煤地层和生物群. 北京: 地质出版社, 1979: 104-139.
- [26] 王国平, 蓝善先, 李汉民, 等. 古植物[M]//南京地质古生物研究所. 华东地区古生物图册(二)晚古生代分册. 北京: 地质出版社, 1982: 336-378.
- [27] Kotlyar, G.V., Pukhonto, S.K. and Burago, V.I. (2018) Interregional Correlation of the Permian Continental and Marine Deposits of Northeastern Russia, Southern Far East, Siberia, and Pechora Cisurals. *Russian Journal of Pacific Geology*, **12**, 1-19. <https://doi.org/10.1134/S1819714018010037>
- [28] Kutub-zade, T.K., Kandaurov, A.T., Rybalko, V.I., *et al.* (2020) State Geological Map of the Russia Federation. Scale 1:200000, Hankai Series. 2nd Edition, Moscow Branch of Russian Geological Research Institute (VSEGEI), Federal State Budgetary Institution, Moscow, 1-102. (In Russian)
- [29] Kawasaki, S. (1934) The Flora of the Heian System, Part 2. *Bulletin on the Geological Survey of Chosen*, **6**, 47-311.
- [30] Stockmans, F. and Mathieu, F.F. (1939) La Flore Paléozoïque du Bassin Houiller de Kaiping (Chine). Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique, Bruxelles, 49-165.
- [31] Sixtel, T.A. (1962) Flora of the Late Permian and Early Triassic in Southern Fergana. In: *Stratigraphy and Palaeontology Uzbekistan and Adjacent Areas I*, Academy of Sciences of the Uzbek Soviet Socialist Republic, Tashkent, 271-414. (In Russian)
- [32] Dobruskina, I.A. (1970) Age of the Madygen Formation in the Context of Permian-Triassic Boundary in Middle Asia. *Sovetskaya Geologiya*, **3**, 16-28. (In Russian)
- [33] Dobruskina, I.A. (1995) Keuper (Triassic) Flora from Middle Asia (Madygen, Southern Fergana). *New Mexico Mu-*

- seum of Natural History and Science Bulletin*, **5**, 1-49.
- [34] 周志炎, 叶美娜, 沈光隆. 蕨类植物门(三)真蕨类植物[M]//中国植物化石 第二册 中国中生代植物. 北京: 科学出版社, 1963: 42-126.
  - [35] Wang, Y.D., Cao, Z.Y. and Thévenard, F. (2005) Additional Data on Todites (Osmundaceae) from the Lower Jurassic with Special References to the Paleogeographical and Stratigraphical Distributions in China. *Geobios*, **38**, 823-841.  
<https://doi.org/10.1016/j.geobios.2004.06.005>
  - [36] Prynada, V.D. (1970) Fossil Flora of the Korvunchanskian Formation. Nauka, Moscow, 1-78. (In Russian)
  - [37] Naugolnykh, S.V. (2005) Upper Permian Flora of Vjazniki (European Part of Russia), Its Zechstein Appearance, and the Nature of the Permian/Triassic Extinction. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, **30**, 226-242.
  - [38] Lemoigne, Y. (1981) Flore mixte au Permien supérieur en Arabie Saoudite. *Géobios*, **14**, 611-635.  
[https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(81\)80139-8](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(81)80139-8)
  - [39] Hill, C.R., Wagner, R.H. and El-Khayal, A.A. (1985) Qasimia gen. nov., an Early Marattia-Like Fern from the Permian of Saudi Arabia. *Scripta Geologica*, **79**, 1-50.
  - [40] 王自强, 王立新. 华北石千峰群早三叠世晚期植物化石[J]. 山西地质, 1990, 5(2): 97-154.
  - [41] Feistmantel, O. (1879) The Fossil Flora of the Lower Gondwanas. I. The Flora of the Talchir Karharbari Beds. *Memoirs Geological Survey of India, Palaeontologia Indica*, **12**, 1-64.
  - [42] White, D. (1908) Fossil Flora of the Coal Measures of Brazil. In: *Comissão de Estudos das Minas de Carvão de Pedra do Brazil*, Imprensa Nacional, Rio de Janeiro, 339-617.
  - [43] Seward, A.C. (1903) Fossil Floras of Cape Colony. *Annals of the South African Museum*, **4**, 1-122.  
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.7675>
  - [44] Kurtz, F. (1921) Atlas de las plantas fósiles de la República Argentina. *Academia Nacional de Ciencias en Córdoba (República Argentina)*, **7**, 129-153.
  - [45] Archangelsky, S. and Arrondo, O.G. (1971) Palaeophytologia Kurtziana III. 2. Estudio sobre el género Botrychiopsis Kurtz (= Gondwanidium Gothan) del Carbónico y Pérmico gondwánico. *Ameghiniana*, **8**, 189-227.
  - [46] Rigby, J.F. (1973) Gondwanidium and Other Similar Upper Palaeozoic Genera, and Their Stratigraphic Significance. *Geological Survey of Queensland*, **24**, 1-10.
  - [47] Walkom, A.B. (1928) Fossil Plants from the Esk District, Queensland. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, **53**, 458-468.
  - [48] Retallack, G., Gould, R.E. and Runnegar, B. (1977) Isotopic Dating of a Middle Triassic Megafossil Flora from near Nymboida, Northeastern New South Wales. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, **101**, 77-113.