

doi:10.3799/dqkx.2012.014

恢复地史时期大气 CO₂ 浓度的 新指标: 苔藓植物化石

林志成^{1,2}, 孙柏年^{1*}, 吴靖宇¹, 闫德飞¹, 李相传¹, 戴 静¹

1. 兰州大学资源环境学院与西部环境教育部重点实验室, 甘肃兰州 730000

2. 重庆科技学院石油与天然气工程学院, 重庆 401331

摘要: 在中国已知最好的苔藓植物化石产地之一河北蔚县, 采集了大量中侏罗世的苔藓植物化石, 选取了3种保存较好的数十块苔类植物化石进行实验室分析处理, 测定了它们的碳同位素组成, 并计算出 $\Delta^{13}\text{C}$, 运用国际学术界古大气 CO₂ 浓度的最新研究成果, 即通过地质学、植物学、植物生理学、地球化学和概率统计学的多学科交叉研究, 利用苔藓植物化石有机碳同位素判别这一全新指标和重建古大气二氧化碳的模型——BRYOCARB, 恢复出中侏罗世的古大气 CO₂ 浓度约为 705 (BRYOCARB_{NP}) 或 566 (BRYOCARB_P) $\mu\text{mol/mol}$, 结果表明苔藓植物化石是恢复地质历史时期大气 CO₂ 浓度变化的有效新指标。

关键词: 植物化石; 碳同位素判别; 古 CO₂ 浓度; 光合作用; C3 植物; 地层学。

中图分类号: P52; Q914

文章编号: 1000-2383(2012)01-0145-11

收稿日期: 2010-07-13

New Proxy for Atmospheric Paleo-CO₂ Level During Phanerozoic: Carbon Isotope Discrimination of Fossil Liverworts

LIN Zhi-cheng^{1,2}, SUN Bai-nian^{1*}, WU Jing-yu¹, YAN De-fei¹, LI Xiang-chuan¹, DAI Jing¹

1. Key Laboratory of Western China's Environmental Systems of Ministry of Education, College of Earth and Environmental Science, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

2. Oil and Gas Engineering Institute, Chongqing University of Science & Technology, Chongqing 401331, China

Abstract: This paper summarizes the latest approaches and results of reconstructed paleo-CO₂ level for the pre-Quaternary period. With the link and response between the carbon isotope composition of the fossil liverworts and the paleo-CO₂ level, the carbon isotope discrimination ($\Delta^{13}\text{C}$) of fossil liverwort is introduced as a new proxy for paleo-CO₂ level. It is an interdisciplinary research concerning the relevant domains such as geology, botany, phytophysiology, geochemistry, probability and statistics. The theory and process of the new proxy are clarified and its corresponding mathematical model, BRYOCARB, is introduced. Furthermore, in order to test the result of the new method, a case study has been carried out. Three species fossil liverworts of the Middle Jurassic were collected from Yuxian County, Hebei Province, which is one of the best known fossil sites of bryophytes in China. After a series of experiments and analyses, their carbon isotope compositions were measured and then their $\Delta^{13}\text{C}$ were calculated. With the $\Delta^{13}\text{C}$ values and some other environmental parameters running in BRYOCARB, the paleo-CO₂ level was calculated, which is ~ 705 (BRYOCARB_{NP} for with no pores liverworts) $\mu\text{mol/mol}$ or ~ 566 (BRYOCARB_P for with pores liverworts) $\mu\text{mol/mol}$. The results show a good agreement with other proxies and the long term geochemical models, which proves the carbon isotope discrimination of fossil liverwort is an effective proxy.

Key words: plant fossils; carbon isotope discrimination; paleo-CO₂ level; photosynthesis; C3 plants; stratigraphy.

基金项目: 国家重点基础研究发展计划“973”项目 (No. 2012CB822003); 国家自然科学基金 (No. 41172022); 高等学校博士学科点专项科研基金 (No. 20100211110019).

作者简介: 林志成 (1983-), 男, 博士, 主要从事古生物学与地层学研究. E-mail: linnzc@163.com

* **通讯作者:** 孙柏年, E-mail: bnsun@lzu.edu.cn

全球变暖与气候变化已经成为当前各国政府和人民热切关注的问题。目前,公认导致全球变暖的一个最主要因素就是温室效应,而导致温室效应增强的主要原因是大气 CO_2 浓度的增加。工业革命以来短短 200 多年时间里,全球的二氧化碳浓度由 $270 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 急剧升高到现今的 $\sim 390 \mu\text{mol}/\text{mol}$ (Friedli *et al.*, 1986; Wahlen *et al.*, 1991),由此带来了包括气候变化、生态环境以及社会和经济等方面的问题。因此,研究各个地质历史时期大气中二氧化碳含量的变化情况,查明其变化规律,对预测气候变化的趋势以及研究人类活动对大气 CO_2 浓度的影响程度有极为重要的意义。

苔藓植物是陆生非维管高等植物,通常为结构简单的绿色多细胞植物,植物体矮小,最大的也只有数十厘米。它们是植物从水生到陆生过渡的代表类型,虽然成功地适应了陆地环境,但大多数仍需生长在潮湿地区。有研究表明(Wellman, 2010),苔藓植物可能自早古生代就已出现,是植物界的拓荒者之一。苔藓植物与高等陆生维管植物相比,具有较长的生存时期和较广泛的地区分布,其碳同位素判别(carbon isotope discrimination, $\Delta^{13}\text{C}$)具有良好的古大气二氧化碳浓度指示性。因此近年来苔藓植物化石碳同位素判别被广大学者广泛而深入的研究,并成功地将其发展成为一种恢复古大气 CO_2 浓度的全新指标(Fletcher *et al.*, 2004, 2005, 2006, 2008)。

目前对古大气 CO_2 浓度,特别是前第四纪的古大气 CO_2 浓度的探索手段主要有 2 大类型:一类是利用计算机模拟来建立长期的大气碳循环模型(long-term carbon cycle model),如 Berner 的 GEOCARB-I、-II、-III、-SULF 等(Berner, 1991, 1994, 2006; Berner and Kothavala, 2001);另一类则是利用各种古气候指标(proxy)来研究当时的古气候特征,在此之前主要有 4 种指标:(1)成岩矿物(包括针铁矿中的,以及古土壤中的碳酸钙质)的稳定碳同位素组成(Cerling, 1991; Yapp and Poths, 1992; Ekart *et al.*, 1999; Retallack, 2005);(2)沉积岩岩芯中海生浮游植物化石有机质残体碳同位素 $\delta^{13}\text{C}$ 组成(Freeman and Hayes, 1992; Pagani *et al.*, 1999);(3)高等陆生维管植物气孔密度(stomatal density, SD)和气孔指数法(stomatal index, SI)(van der Burgh *et al.*, 1993; McElwain and Chaloner, 1995; Retallack, 2001; Royer, 2001; Beerling *et al.*, 2002; Beerling and Royer, 2002);(4)

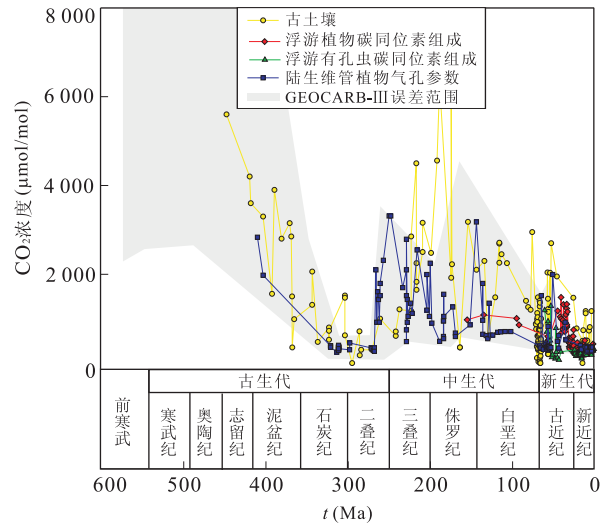


图 1 GEOCARB-III 以及各类指标所获得的对应各个地质历史时期古大气二氧化碳浓度值

Fig. 1 Reconstructed paleo- CO_2 levels from the GEOCARB-III and different proxies during the Phanerozoic

GEOCARB-III 数据根据 Berner and Kothavala, 2001; 其他各指标数据收集自 Royer, 2006

浮游有孔虫化石碳酸钙壳质中的硼同位素 $\delta^{11}\text{B}$ 组成(Pearson and Palmer, 2000)。尽管这些指标都已经独立地建立了某段地质历史时期的二氧化碳浓度曲线(图 1),但是它们都存在一定的缺陷(Royer *et al.*, 2001)。

而这一新指标主要是以化石苔藓本身的碳同位素判别作为基础,并通过苔藓植物光合作用过程中的碳同位素分馏特性以及苔藓植物吸收固定碳元素的生理过程建立的一个计算机模型——BRYOCARB(Fletcher *et al.*, 2006)。计算出化石苔藓 $\Delta^{13}\text{C}$, 输入这一模型并结合相关资料和前人的研究成果获得其他相关环境参数后(如古氧气浓度 o_i , 全球平均古气温 T 以及辐照程度 q),便可精确的获得古大气二氧化碳浓度及其标准误差(standard error)。这一指标具有很高的时间分辨率,而其重建的古大气二氧化碳浓度分辨率也很高,能够准确地记录古大气二氧化碳浓度的演变历史(Fletcher *et al.*, 2008)。

1 原理及模型的建立

1.1 原理

利用苔藓植物碳同位素判别($\Delta^{13}\text{C}$)恢复古大气二氧化碳浓度的原理,与此前另一成功应用于中、新生代古大气 CO_2 浓度恢复的指标——沉积岩岩心

中的海生浮游植物化石有机质残体碳同位素组成 $\delta^{13}\text{C}$ 的原理相似。但二者最主要的不同在于:浮游植物是海生的,它所反映的仅是溶解于海水中的这部分二氧化碳的浓度,而将这一浓度转化为大气二氧化碳浓度,需要解决碳浓缩机制(carbon-concentrating mechanisms, CCM)的问题;而苔藓植物均为陆生,整个光合作用过程中所吸收的二氧化碳全部直接来自大气,因此可以直接反映大气中的二氧化碳浓度。

1.2 苔藓植物的碳同位素分馏

苔藓植物被认为是最原始的高等植物。与其他高等植物(维管植物)不同,这类植物在整个配子体时期既没有气孔(stomata)(仅存在一种被称作空气孔 air pore 的原始的没有开闭功能的器官),又没有厚的角质层覆盖表面。在植物光合作用过程的第一步,即二氧化碳由空气进入叶片过程中,碳同位素会发生一次分馏,但由于苔藓植物与维管植物在表皮结构上的差异,导致二氧化碳进入植物体的方式有所不同。苔藓植物主要依靠被动扩散,而维管植物则能通过本身气孔器的开闭,根据其自身需要来调节二氧化碳气体的进入。而当二氧化碳进入到苔藓植物体内后,不仅它的吸收过程和普通 C3 植物一致,而且二者的碳同位素分馏过程也完全相同。

1.3 BRYOCARB 理论模型的建立

C3 植物光合作用分馏途径下的植物碳同位素组成的数学模型已经被 Farquhar *et al.* (1982) 成功建立并广泛使用,其数学表达式为:

$$\delta^{13}\text{C}_p = \delta^{13}\text{C}_a - a - (b - a) \frac{C_i}{C_a} - \frac{f \cdot \Gamma_* + e \cdot R_d \cdot k^{-1}}{C_a} \quad (1)$$

其中, a 为由分子扩散作用引起的 ^{13}C 分馏系数(取值 4.4‰); b 为由核酮糖二磷酸羧化酶—加氧酶(Rubisco)引起羟化作用的 ^{13}C 分馏系数(取值 30‰); C_i 为叶片或叶状体内细胞间的 CO₂ 浓度,其单位为 $\mu\text{mol}/\text{mol}$; C_a 为叶片或叶状体外部(即环境)的大气 CO₂ 浓度,其单位为 $\mu\text{mol}/\text{mol}$; f 为光呼吸所导致的 ^{13}C 分馏系数(取值 2‰); Γ_* 为二氧化碳补偿点(光呼吸与羧化作用的平衡点),是关于温度的二次方程(Brooks and Farquhar, 1985)为: $\Gamma_* = 44.7 + 1.88(T - 25) + 0.036(T - 25)^2$, Fletcher *et al.* (2006) 温度设为 20 °C 时, $\Gamma_* = 36.2$; e 为暗呼吸所导致的 ^{13}C 分馏系数(取值 7‰); R_d 为暗呼吸速率,表达式为 $0.06 A$, 其单位为 $\mu\text{mol} \cdot$

$\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$, (A 为光合同化速率,其单位为 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$); k 表示 $(A + R_d)/(C_i - \Gamma_*) = (1 + 0.06)A/(C_i - \Gamma_*)$, 其单位为 $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。

式 1 中, $(f \cdot \Gamma_* + e \cdot R_d \cdot k^{-1})/C_a$ (仅在植物存在暗呼吸作用时列出,为了准确获得影响苔藓植物碳同位素组成的各个因素,此处仍然列出)对植物碳同位素组成($\delta^{13}\text{C}_p$)影响很小,而 a 和 b 为常数,因此,影响植物碳同位素组成的主要因素即为式中的 C_i/C_a 。根据苔藓植物的解剖学特点,苔藓植物的 C_i/C_a 由简单的被动扩散决定(Proctor, 1982),并主要由 2 个因素控制:(1)大气二氧化碳浓度;(2)叶状体或叶片内外的二氧化碳浓度差($C_a - C_i$),这一浓度差由叶片内部的二氧化碳消耗速率(即光合同化速率 A , 单位为 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$)以及二氧化碳总体扩散阻力(r , 单位为 $\text{m}^2\text{s} \cdot \text{mol}^{-1}$)共同控制。解决这一问题的思路借鉴了电学中的欧姆定律: $(C_a - C_i)$ 对应于电势差(电压), A 对应于电流,而扩散阻力 r 则对应于电阻。这样,其数学表达式为:

$$C_a - C_i = A \cdot r, \quad (2)$$

将式 2 变形为 C_a 关于 C_i 的函数并代入式 1 中可得:

$$\delta^{13}\text{C}_p = \delta^{13}\text{C}_a - a - (b - a) \left(1 - \frac{r \cdot A}{C_a}\right) + \frac{f \cdot \Gamma_* + e \cdot R_d \cdot [(A + R_d) \cdot (C_a - r \cdot A - \Gamma_*)^{-1}]^{-1}}{C_a} \quad (3)$$

式 3 包括了各个主要环境参数和生理参数,完整合理的描述了苔藓碳同位素组成。

而苔藓植物的碳同位素判别($\Delta^{13}\text{C}$)与由大气碳同位素组成($\delta^{13}\text{C}_a$)和植物碳同位素组成($\delta^{13}\text{C}_p$)的关系被定义为(Farquhar *et al.*, 1982):

$$\Delta^{13}\text{C} = \frac{\delta^{13}\text{C}_a - \delta^{13}\text{C}_p}{1 + \delta^{13}\text{C}_p \cdot 10^{-3}} \quad (4)$$

1.3.1 苔类植物光合作用二氧化碳消耗情况模拟

如 1.2 所述, Fletcher *et al.* (2006) 在 Farquhar *et al.* (1982) 建立的 C3 植物光合作用模型的基础上,发展并建立了一个完整的基于光合作用过程的苔藓植物碳同位素组成总体模型。然而,这一包含了诸多环境参数(光照程度、温度、大气氧气浓度和二氧化碳浓度)的模型需要另一个完善的光合作用速率模型来表达二氧化碳消耗速率(光合作用速率, A)并对其进行数学描述。光合作用速率模型可以分为 2 种不同的情况:(1)在核酮糖 1,5 二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)供应不足时限制羧化作用的光合速率(A_c);(2)在光照(有效光量)不足情况下的光

合速率(A_i). 在这一模型中, 二氧化碳消耗速率被定义为上述 2 种情形中的最小值. 下面, 分别介绍上述 2 种情况下光合作用速率模型的定义以及相关函数.

首先, 核酮糖 1,5 二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)供应不足时限制羧化作用的光合速率(A_c)被定义为(Farquhar *et al.*, 1980):

$$A_c = \frac{[1 - o_i \cdot (2\tau C_i)^{-1}]V_m C_i}{C_i + k_c(1 + o_i \cdot k^{-1})} - r_d, \quad (5)$$

其中, A_c 为 Rubisco 不足限制羧化作用的光合同化速率, 其单位为 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; V_m 为 Rubisco 所能提供的最大羧化作用速率; k_c 和 k_o 分别是羧化作用和氧化作用的米歇尔(Michaelis)系数(无量纲); r_d 为光照下的有效暗呼吸速率, 单位为 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; o_i 为大气中氧气浓度, 其单位为 $\mu\text{mol}/\text{mol}$; τ 为 Rubisco 酶与氧气和二氧化碳的反应函数关系(式 5a).

$$\tau = \exp\left(-3.949 + \frac{28\,990}{RT}\right), \quad (5a)$$

其中, T 为绝对温度, 单位为 K; R 为气体常数, 取值为 $8.314 \text{ J} \cdot \text{K}^{-1} \cdot \text{mol}^{-1}$.

其次, 在光照(光合成有效辐照 PAR)不足情况下的光合速率(A_i)则被定义为(Farquhar *et al.*, 1980):

$$A_i = \frac{(1 - o_i \cdot (2\tau C_i)^{-1})J C_i}{4(C_i + o_i/\tau)} - r_d, \quad (6)$$

其中, A_i 由于光照限制羧化作用的光合同化速率, 其单位为 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; J 为电子转移速率, 其单位为 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

J 与光辐照量(q)有关, q 的单位为 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. 当光线不足时, 式 6 中的电子转移速率 J , 与其光辐照量饱和时的电子转移速率 J_m (即最大电子转移速率)的关系被定义为:

$$J = \frac{\alpha q J_m}{\sqrt{\alpha^2 q^2 + J_m^2}}, \quad (6a)$$

其中, α 为光转化效率, 其值为 $0.18 \text{ mol 电子/mol 光(量)子}$ (即无量纲)(Harley *et al.*, 1992); q 为光辐照量, 单位为 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; J_m 为光辐照量饱和时的电子转移速率, 其单位为 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

1.3.2 苔类植物叶片内二氧化碳浓度 C_i 与大气二氧化碳浓度 C_a 函数关系模型 如式 3 所描述的, 植物碳同位素组成 $\delta^{13}\text{C}_p$ 是大气二氧化碳浓度 C_a 的函数. 根据 1.3.1 所述, A 是 C_i 的函数, 而 2 种不同情形下的 A 的函数关系都已确定: 分别为式 5、5a 和式 6、6a. 依然根据上述 2 种情况的光合作用速率, 将 2 组式 5、5a 和式 6、6a, 分别代入式 2 中, 并且

整理后得到 2 组二次方程:

$$C_i^2 + \left[rV_m - (rr_d + C_a) + k_c \left(1 + \frac{o_i}{k_o} \right) \right] C_i - \left[\frac{ro_i V_m}{2\tau} + [rr_d + C_a] k_c \left(1 + \frac{o_i}{k_o} \right) \right] = 0, \quad (7)$$

$$4C_i^2 + \left[rJ - 4(rr_d + C_a) + \frac{4o_i}{\tau} \right] C_i - \left[\frac{ro_i J}{2\tau} + (rr_d + C_a) \frac{4o_i}{\tau} \right] = 0, \quad (8)$$

分别解这 2 个二次方程后, 将其正根作为 C_i 的备选值:

$$C_i = \frac{-\omega + \sqrt{\omega^2 - 4x}}{2}, \quad (9)$$

$$C_i = \frac{-y + \sqrt{y^2 - 16z}}{8}. \quad (10)$$

式 9 中:

$$\omega = eV_m - (rr_d + C_a) + k_c \left(1 + \frac{o_i}{k_o} \right), \quad (9a)$$

$$x = - \left[\frac{ro_i V_m}{2\tau} + (rr_d + C_a) k_c \left(1 + \frac{o_i}{k_o} \right) \right]. \quad (9b)$$

式 10 中:

$$y = rJ - 4(rr_d + C_a) + \frac{4o_i}{\tau}, \quad (10a)$$

$$z = - \left[\frac{ro_i J}{2\tau} + (rr_d + C_a) \frac{4o_i}{\tau} \right]. \quad (10b)$$

而 C_i 的真实取值由 A 的定义决定(Fletcher *et al.*, 2006), 取对应 A 值最小的 C_i 值作为真实取值.

1.3.3 BRYOCARBP 和 BRYOCARBNP 的建立

式 3 包括了描述苔藓碳同位素的各个主要环境参数和生理参数, 其中阻碍建立 $\delta^{13}\text{C}_p$ 关于 C_a 的函数的变量就是扩散阻力 r . 而根据苔类(含角苔类)植物本身的解剖学特征, 在一部分苔类植物叶状体上层, 有一层明显的空气孔(air pore)及气室(air chamber), 他们呈各种形状且密度各不相同. 这种空气孔和气室对苔藓扩散阻力 r 的影响很大. 然而, 对具体化石苔类植物来说, 很难鉴别在石化后的苔类植物里, 是否存在这类气室以及他们的形状密度究竟如何. 因此把 r 分为 r_{NP} 和 r_P 这 2 种情况, 分别对应不同情况下的苔类植物, 获得 2 个不同的 BRYOCARB 模型(Fletcher *et al.*, 2008), 即 BRYOCARB_{NP}(对应没有气室的苔类模型)和 BRYOCARB_P(对应存在气室的苔类模型). 对于 BRYOCARB_{NP} 来说, Fletcher 指出 r 为恒定不变的常数:

$$r_{NP} = 55, \quad (11)$$

而对于 BRYOCARB_P 来说, r_P 则是关于 C_a 线性

函数:

$$r_P = 0.011C_a + 28.39, \quad (12)$$

也就是说,当外界二氧化碳浓度为 0 $\mu\text{mol/mol}$ 的时候, r_P 值为 28.39,而当 CO₂ 浓度每增加 1 $\mu\text{mol/mol}$ 时, r_P 增加 0.011。

至此,BRYOCARB 理论基础就建立完成,即通过式 1~12 建立了苔藓植物碳同位素判别 $\Delta^{13}\text{C}$ 与大气二氧化碳浓度 C_a 的函数关系。

1.4 BRYOCARB 模型对各个参数的敏感度

BRYOCARB 对几个植物生理参数 (V_m 、 r_d 、 A 、 r 等) 以及环境参数 (o_i 、 q 、 T) 的敏感度,(Fletcher *et al.*, 2004, 2005, 2006) 已经做过理论和实验上的详尽测试。这里,主要介绍模型的原理、方法以及应用。需要指出的是,尽管每个参数都对碳同位素判别值有影响,但他们的影响程度明显不同。其中,影响最大的为大气二氧化碳浓度 C_a ,其他因素则相对次要得多。

1.5 BRYOCARB 的程序及程序运行判断条件

1.5.1 计算机程序及所用数理统计方法 整个模型的计算机程序由英国谢菲尔德大学概率统计系的 Clive W. Anderson 教授利用统计分析软件 R 编写。

为了使 1.4 中的各个因素以及他们的误差值都包含在计算过程中并且能够体现在结果里,Anderson 教授等人运用了概率密度函数(曲线)来表示所获得的大气二氧化碳浓度 C_a 结果,该计算方法涵盖了多次蒙特卡洛模拟法(Monte Carlo simulation analysis),并且运用了贝叶斯法(Bayesian methods),具体数学方法请详见 Kennedy *et al.* (2006)。

1.5.2 程序模拟大气二氧化碳浓度门限温度的确定及程序运行判断条件 根据各种模型和指标所获得的古大气二氧化碳浓度范围,程序选取了 C_a 的起止值为 250 $\mu\text{mol/mol}$ (C_{alow}) 和 25 000 $\mu\text{mol/mol}$ (C_{ahigh})。该值已经完全覆盖并且超出整个显生宙的二氧化碳变化范围(特别是高值)。程序关于 C_a 与 $\Delta^{13}\text{C}_{\text{mean}}$ 的判别式及其判别过程如下: $C_{\text{amean}} = 0.5(C_{\text{alow}} + C_{\text{ahigh}})$,如果 C_{amean} 大于化石获得的 $\Delta^{13}\text{C}$,则令 $C_{\text{ahigh}} = C_{\text{amean}}$;如果 C_{amean} 小于化石获得的 $\Delta^{13}\text{C}$,则令 $C_{\text{alow}} = C_{\text{amean}}$;重复这一过程直到 $(C_{\text{ahigh}} - C_{\text{alow}}) < 1 \mu\text{mol/mol}$ (至少重复 16 次以上才能达到这一要求) 停止。

1.6 局限性

尽管苔藓植物 $\Delta^{13}\text{C}$ 在重建大气 CO₂ 浓度上,其时间分辨率、时间尺度和浓度分辨率均较当前其他指标优异(Fletcher *et al.*, 2008),也还是存在一

定局限性。第一,苔藓植物较难保存为化石,尤其是带有碳膜的实体化石,这一点从我国已报道的苔藓植物化石尤其是苔类植物化石极为稀少就可看出(Wang and Wu, 2007; 林志成等, 2010); 第二,这一模型涉及的环境参数(如辐照度、氧气浓度、温度)对其他模型和已有研究成果依赖性较大,需要已有的成果作为相应参数; 第三,由于碳同位素判别值对最终结果反应灵敏,测试碳同位素的质谱仪精度也会影响测试结果; 第四,化石石化过程中的成岩作用(diagenesis)对碳同位素判别值的影响,需要更多的实验数据来找到更准确的校正值; 第五,不同苔类植物以及相同个体不同部位(尖部、中部、基部)的碳同位素组成通常存在一定的差异(Fletcher *et al.*, 2005),也有可能对最终结果造成一定的影响(通常采用取平均值的方法减少误差)。

2 实例分析

2.1 材料

蔚县中侏罗世(吴向午和厉宝贤, 1992; 张路锁等, 2009) 乔儿涧组是目前中国苔类化石报道最多且研究较好的地层之一, 本研究小组于 2007 年 7 月赴河北蔚县涌泉庄一带(图 2) 进行了苔藓植物化石及共生化石的采集。选取 3 种保存较好的苔类植物实体化石: *Riccardiopsis hsüi* Wu et Li (吴向午和厉宝贤, 1992), *Metzgerites yuxianensis* Wu et Li (吴向午和厉宝贤, 1992) 以及 *Hepaticites* sp. (图 3), 通过这一实例来运用 BRYOCARB 模型恢复中侏罗世的古大气二氧化碳浓度。

2.1.1 地层概况 标本采自河北蔚县涌泉庄一带乔儿涧组中部。该区中侏罗世含煤地层为一套陆相碎屑沉积, 主要由河流或湖滨河口三角洲相、湖泊相、泥沼相组成(张树胜, 2009)。岩性主要为灰白色、灰色、灰黑色的砂岩、粉砂岩、粘土岩互层, 其中含多层煤。

与苔藓化石同层共生的陆生植物为大量的银杏类: *Ginkgoites*, *Baiera*, *Stenorachis*, *Phoenicopsis*, *Czekanowskia*; 松柏类: *Elatocladus*, *Podozamites*, *Pityocladus* 等; 有节类: *Equisetites*, *Neocalamites*; 真蕨类: *Coniopteris*, *Cladophlebis*, *Todites*; 苏铁类: *Pterophyllum*, *Nilssonina*, *Ptilophyllum* 等多种中侏罗世常见植物。

2.1.2 属种描述苔藓植物门 Bryophyta 苔纲 Hepaticae 徐氏拟片叶苔属 Genus *Riccardiopsis*

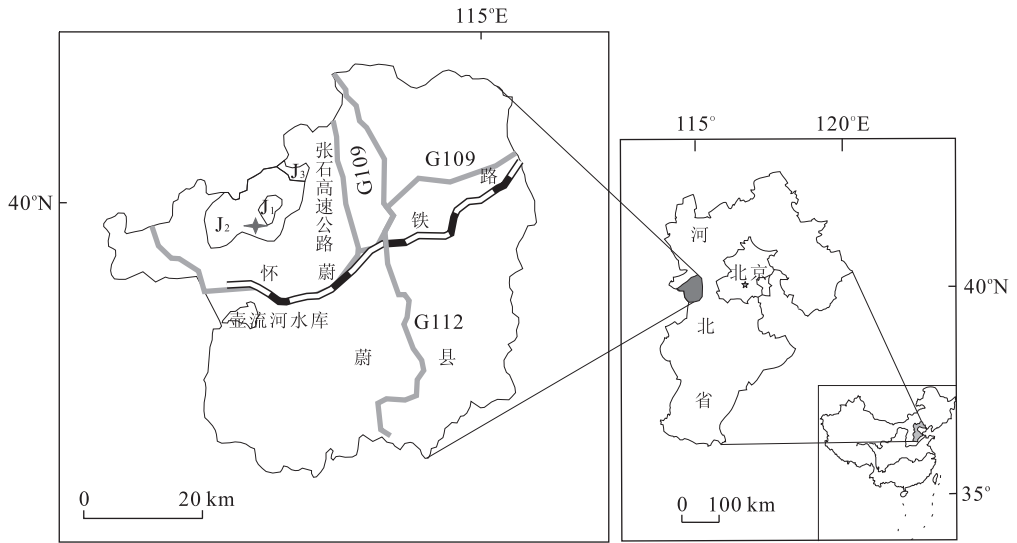


图 2 化石采集点地理位置(图中四角星为化石点)
Fig. 2 Geographic position of the fossil site

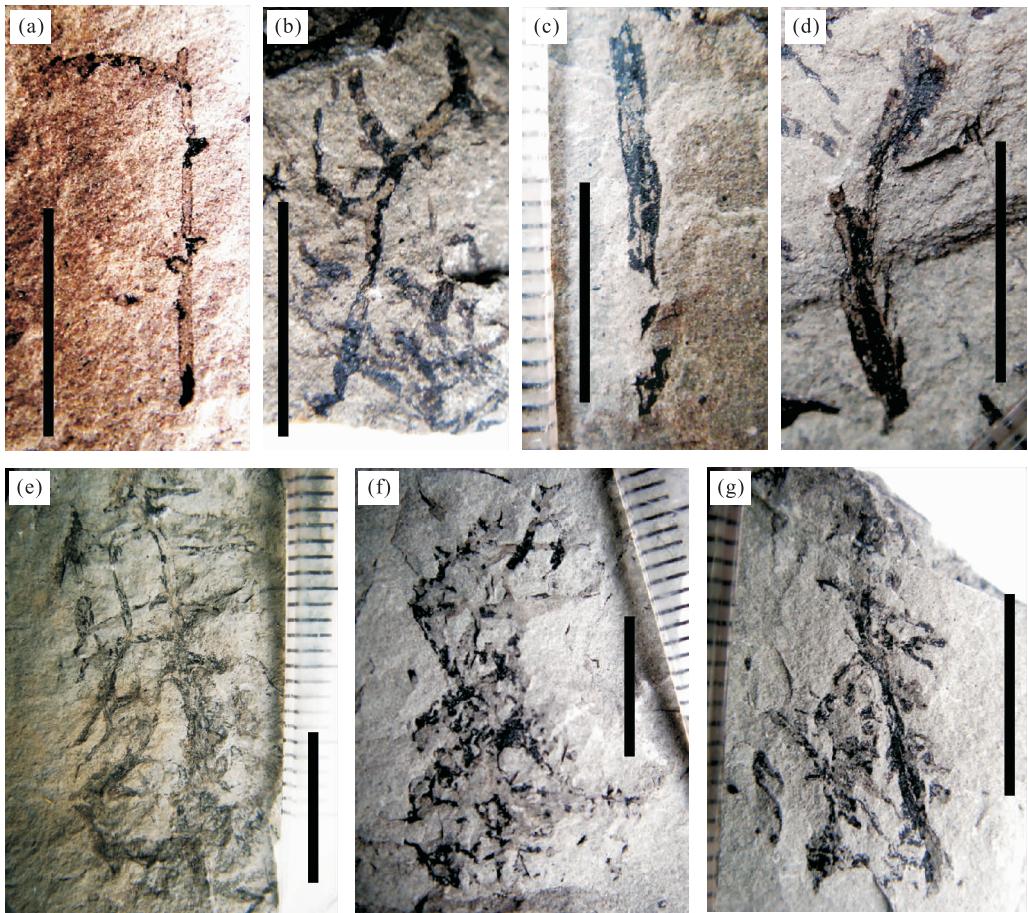


图 3 3 种河北蔚县中侏罗世化石手标本
Fig. 3 Fossil specimens of three species of liverwort
a, b. *Riccardiopsis hsüi*; c, d. *Metzgerites yuxianensis*; e, f, g. *Hepaticites* sp.; 比例棒长度为 1 cm

Wu et Li, 1992, 徐氏拟片叶苔 *Riccardiopsis hsüi*
Wu et Li, 1992, 叶状体扁平, 细弱, 长 1.6~1.7

cm, 宽 0.8~1.1 mm; 一次羽状分枝, 分枝先以宽角分出, 随机向前弯, 分枝细长, 线形至披针形; 叶状体

表 1 3 种化石苔藓植物对应的各古环境参数及其碳同位素组成和碳同位素判别测定结果

Table 1 Environmental parameters and the carbon isotope composition and discrimination of the three species of fossil liverwort

属种	年代 (Ma)	$\delta^{13}\text{C}_p$ * (‰)	$\Delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}_a$ (‰)	古纬度 (°N)	古辐照 $q(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	古氧气浓度 $o_1(\%)$	古气温 $T(\text{K})$
<i>Riccardiopsis hsüi</i>	161~175	-25.624±1.33	20.45±1.8	-5.7±0.69	35	221±28	12.6±0.6	299.15±1.0
<i>Metzgerites yuxianensis</i>	161~175	-25.769±1.33	20.60±1.8	-5.7±0.69	35	221±28	12.6±0.6	299.15±1.0
<i>Hepaticites</i> sp.	161~175	-25.412±1.33	20.23±1.8	-5.7±0.69	35	221±28	12.6±0.6	299.15±1.0

注:星号处所列苔藓植物碳同位素组成值已经过石化作用值校正。

无中肋,边缘平直或有不规则小缺刻,顶端钝尖(图 3a,3b). 该属及该种均为吴向午和厉宝贤(1992)所建立,当前标本与模式标本产自同一层位,形态特征与模式标本一致。

似叉苔属 Genus *Metzgerites* Wu et Li, 1992, 蔚县似叉苔 *Metzgerites yuxianensis* Wu et Li, 1992, 叶状体狭长且扁平,长约 1.7~2.0 cm,宽约 1.7~2.3 mm;可能作叉状分枝,带状,边缘平直或下卷,中肋显著(脉状)(图 3c,3d). 该属及该种也为吴向午和厉宝贤(1992)所建立. 当前标本同样与模式标本(吴向午和厉宝贤,1992)产自同一地区同一层位. 外形尺寸均可与模式标本对照,中肋特征也比较显著。

似苔属 Genus *Hepaticites* Walton, 1925, 似苔(未定种) *Hepaticites* sp., 叶状体扁平,长约 2.0~3.0 cm,宽约 0.9~2.5 mm. 叶状体无中肋,但中部较厚,呈多次羽状分枝. 叶状体较 *Riccardiopsis hsüi* 大(图 3e,3g). 与上述 2 种苔类产自同一层位,3 块标本均为正面. 叶状体较厚,假根未见,无中肋,与现生花叶溪苔 *Pellia endiviaefolia* 相似,都为不规则叉状分枝,且叶状体边缘有类似花状花瓣. 暂定为 *Hepaticites* sp. .

2.2 方法

用刀片分别从 3 种苔藓化石上刮下碳质实体并编号,用浓度 50% 的盐酸浸泡 24 h,用蒸馏水冲洗至中性后常温风干,采用 MAT-252 气体稳定同位素质谱仪测定其碳同位素组成(测定在中国科学院兰州地质研究所完成). 对石化作用的校正值由 Fletcher *et al.* (2005) 实验获得,取 $-2.35 \pm 0.57\%$. 而碳同位素判别值 $\Delta^{13}\text{C}$ 则根据式 4 计算所得(表 1).

BRYOCARB 模型需要获得与化石及化石产地对应的古环境参数,主要包括古辐照度 q 、古氧气浓度 o_1 、古温度 T 等. 其中古氧气浓度数据从 Berner (2006) 的全球碳循环模型 GEOCARBSULF 获得;古温度根据 Beerling and Woodward(2001) 的数据

表 2 3 种苔藓植物碳同位素判别分别对应 BRYOCARB_P 和 BRYOCARB_{NP} 模型所恢复的 CO₂ 浓度结果及其平均值Table 2 Reconstructed CO₂ levels from BRYOCARB_P and BRYOCARB_{NP} and their means of the $\Delta^{13}\text{C}$ of three species of fossil liverworts

属种	年代 (Ma)	CO ₂ 浓度 (BRYOCARB _{NP}) ($\mu\text{mol}/\text{mol}$)	CO ₂ 浓度 (BRYOCARB _P) ($\mu\text{mol}/\text{mol}$)
<i>Riccardiopsis hsüi</i>	161~175	714.5	579.7
<i>Metzgerites yuxianensis</i>	161~175	727.0	576.3
<i>Hepaticites</i> sp.	161~175	674.2	543.3
平均值	168	705.2	566.4

或者是最新的 GEOCARB 模型(如 GEOCARB-SULF 中)的数据获得;而古辐照度由以下步骤获取(Fletcher *et al.*, 2006, 2008): 首先,获得化石点所对应时代的古纬度(Yang *et al.*, 1998; Zhu *et al.*, 1998),并换算出该纬度区的日平均辐照量(Mitchell, 1992; Fletcher *et al.*, 2006)(地球受太阳辐照程度由赤道向两极逐渐减少);然后,将一天中正午的辐照乘以平均遮蔽系数 0.55,获得一个辐照度值;最后,根据苔藓植物的生长习性和与该化石一同发现的其他植物的荫蔽情况乘以相应的荫蔽系数获得最终结果(数据可参照 Fletcher *et al.*, 2008). 另一个重要参数,即化石对应时代的古大气碳同位素组成值 $\delta^{13}\text{C}_a$ 依据 Katz *et al.* (2005) 的结果获得,具体方法详见 Fletcher *et al.* (2008). 将所有参数输入 BRYOCARB 模型运行后即可获得相应古大气 CO₂ 浓度结果(表 2).

3 结果

按照上述方法,河北蔚县苔藓植物化石的各环

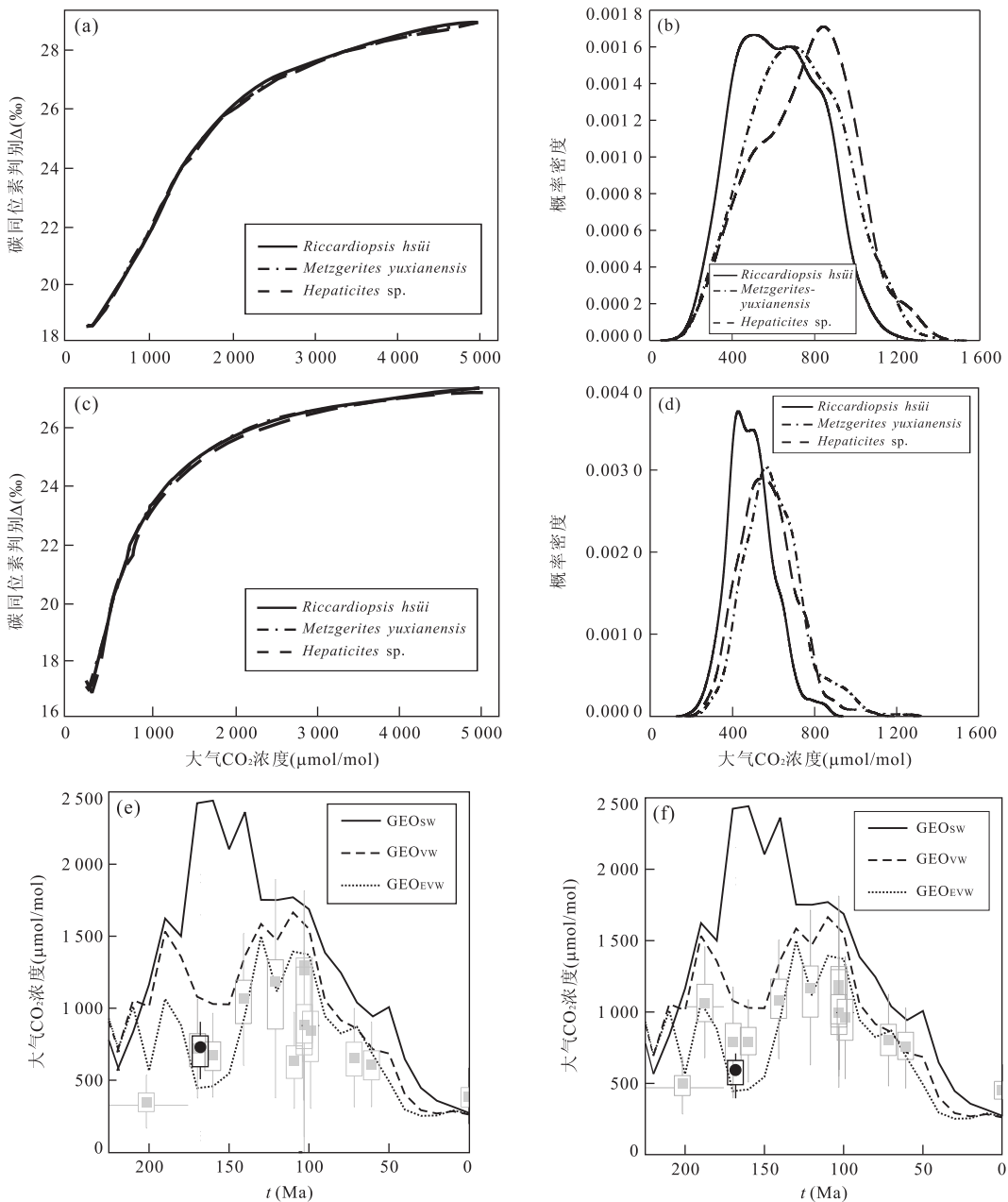


图 4 河北蔚县中侏罗世 3 种苔藓植物同位素判别与二氧化碳浓度函数图及其对应的概率密度函数图以及所恢复的古二氧化碳浓度结果平均值在 GEOCARBSULF 上的投影

Fig. 4 Atmospheric CO₂ levels from the Middle Jurassic fossil liverworts of Hebei Province

a, b, e. 对应 BRYOCARB_{NP} 模型下的函数图像和结果; c, d, f. 对应 BRYOCARB_P 模型下的函数图像和结果; e, f. 黑色圆点代表利用河北苔藓化石所恢复的二氧化碳浓度, 灰色正方形点为 Fletcher *et al.* (2008) 的数据, 3 条曲线分别代表 Berner 的 GEOCARBSULF 模型在不同火山作用强度情况下的二氧化碳浓度曲线 (Berner, 2006; Fletcher *et al.*, 2008)

境参数值以及他们的标准差结果见表 1.

将 3 种苔藓植物化石以及化石点对应的所有参数分别输入 BRYOCARB_P 和 BRYOCARB_{NP} 后, 获得古大气二氧化碳浓度分别对应 BRYOCARB_P 和 BRYOCARB_{NP} 模型的结果值分别为 566 和 705 μmol/mol (表 2). 为了消除种间差异, 分别取对应 2 个模型的平均值作为当时的古大气二氧化碳浓

度, 并将结果分别投入以苔藓指标建立的 BRYOCARB_P 和 BRYOCARB_{NP} 古大气二氧化碳浓度曲线. 由图 4e、4f 可见, 本结果与 Beerling 研究小组利用世界各地采集的苔藓化石所恢复的中生代古大气 CO₂ 浓度曲线的中侏罗世部分相吻合, 而且与 GEOCARBSULF 在 3 种不同情形下的曲线, 特别是 GEO_{EW} 曲线的趋势几乎完全一致.

4 展望

利用苔藓化石碳同位素判别指标来研究全球碳循环,恢复整个地史时期古大气 CO₂ 变化是最近几年新发展出来并被广泛接受的一种独立有效的指标. 它的出现对弄清整个地史时期古大气 CO₂ 变化规律和变化趋势,解决当前人类面临的一系列气候和环境问题,特别是人类活动对温室效应的影响有很大的帮助. 发展和完善重建古大气 CO₂ 浓度的苔藓碳同位素判别指标,需要地质学、植物生理学、地球化学、古气候学、古植物学、植物生理学、环境科学、植物学,甚至是数学和计算机科学等学科的共同发展和交叉运用.

苔藓植物是高等植物中唯一的非维管植物,被大多数学者认为是最原始的一类. 在植物演化方面,苔藓植物也被认为是最早登陆的一类植物,可以为解决陆生高等植物的起源提供线索. 但从是否具有真正能够开闭的气孔器这一角度而言,苔类植物要比藓类植物更加原始,也就是说可能出现的时间更早. 因而,从时间尺度上说,他较其他的指标要长. 目前苔类植物实体化石不仅发现于泥盆纪地层中 (Hernick *et al.*, 2008),而且含有孢子的苔类植物体碎片发现于更早至志留纪 (Wellman *et al.*, 2003). 我国学者在贵州早、中寒武世凯里组发现了类似藓类植物的化石 (Yang *et al.*, 2004). 这意味着,随着苔藓植物化石的研究得到重视,这一新指标不但会弥补陆生维管植物叶角质层主要保存于中、新生代的缺陷,一方面可应用于晚古生代甚至早古生代,另一方面由于苔藓植物至今仍然存活,它对二氧化碳浓度的记录可以一直延续至今.

此外,从恢复二氧化碳浓度的分辨率来说,这一指标具有很高的时间分辨率和二氧化碳浓度分辨率,能够准确地记录古大气二氧化碳浓度的演变历史. 目前,这一高分辨率的指标仅恢复了中生代到新生代早期的二氧化碳浓度,随着苔藓植物生理学的发展以及更多不同时代苔类化石的发现 (林志成等, 2010),这一新指标将发挥出愈来愈更重要的作用. 尽管苔类化石目前利用这一指标恢复出的 CO₂ 浓度的数据还很少,但它已被各国学者普遍接受并使用 (Beerling and Franks, 2010; Breecker *et al.*, 2010).

致谢:英国谢菲尔德大学 David J. Beerling 教授和 Benjamin J. Fletcher 博士在本文成文过程中给予了有益的讨论和指导;兰州大学资源环境学院

张成君教授在样品碳同位素组成测定方面给予协助,解三平副教授提出了宝贵的建议;彭博、王柱、戴春三名同学野外协助采集标本,在此一并表示衷心的感谢.

References

- Beerling, D. J., Franks, P. J., 2010. Plant science: the hidden cost of transpiration. *Nature*, 464(7288): 495—496.
- Beerling, D. J., Lomax, B. H., Royer, D. L., et al., 2002. An atmospheric p_{CO_2} reconstruction across the Cretaceous-Tertiary boundary from leaf megafossils. *PNAS*, 99(12): 7836—7840. doi:10.1073/pnas.122573099
- Beerling, D. J., Royer, D. L., 2002. Reading a CO₂ signal from fossil stomata. *New Phytologist*, 153(3): 387—397. doi:10.1046/j.0028-646X.2001.00335.x
- Beerling, D. J., Woodward, F. I., 2001. Vegetation and the terrestrial carbon cycle: modelling the first 400 million years. Cambridge University Press, Cambridge, 135—183.
- Berner, R. A., 1991. A model for atmospheric CO₂ over Phanerozoic time. *American Journal of Science*, 291(4): 339—376. doi:10.2475/ajs.291.4.339
- Berner, R. A., 1994. GEOCARB II: a revised model of atmospheric CO₂ over Phanerozoic time. *American Journal of Science*, 294(1): 56—91. doi:10.2475/ajs.294.1.56
- Berner, R. A., 2006. GEOCARBSULF: a combined model for Phanerozoic atmospheric O₂ and CO₂. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 70(23): 5653—5664. doi:10.1016/j.gca.2005.11.032
- Berner, R. A., Kothavala, Z., 2001. Geocarb III: a revised model of atmospheric CO₂ over Phanerozoic time. *American Journal of Science*, 301(2): 182—204. doi:10.2475/ajs.301.2.182
- Breecker, D. O., Sharp, Z. D., McFadden, L. D., 2010. Atmospheric CO₂ concentrations during ancient greenhouse climates were similar to those predicted for A. D. 2100. *PNAS*, 107(2): 576—580. doi:10.1073/pnas.0902323106
- Brooks, A., Farquhar, G. D., 1985. Effect of temperature on the CO₂/O₂ specificity of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in the light—estimates from gas-exchange measurements on spinach. *Planta*, 165(3): 397—406. doi:10.1007/BF00392238
- Cerling, T. E., 1991. Carbon dioxide in the atmosphere: evidence from Cenozoic and Mesozoic paleosols. *American Journal Science*, 291(4): 377—400.
- Ekart, D. D., Cerling, T. E., MONTANEZ, I. P., et al., 1999. A 400 million years carbon isotope record of pedogenic

- carbonate; implications for paleoatmospheric carbon dioxide. *American Journal of Science*, 299 (10): 805–827.
- Farquhar, G. D., Caemmerer, S., Berry, J. A., 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 149(1): 78–90. doi:10.1007/BF00386231
- Farquhar, G. D., O'Leary, M. H., Berry, J. A., 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, 9(2): 121–137. doi.org/10.1071/PP9820121
- Fletcher, B. J., Beerling, D. J., Brentnall, S. J., et al., 2005. Fossil bryophytes as recorders of ancient CO₂ levels: experimental evidence and a Cretaceous case study. *Global Biogeochemical Cycles*, 19(3): 1–13. doi: 10.1029/2005GB002495, 2005
- Fletcher, B. J., Beerling, D. J., Chaloner, W. G., 2004. Stable carbon isotopes and the metabolism of the terrestrial Devonian organism Spongiophyton. *Geobiology*, 2(2): 107–119. doi:10.1111/j.1472–4677.2004.00026.x
- Fletcher, B. J., Brentnall, S. J., Anderson, C. W., et al., 2008. Atmospheric carbon dioxide linked with Mesozoic and Early Cenozoic climate change. *Nature Geoscience*, 1(1): 43–48. doi:10.1038/ngeo.2007.29
- Fletcher, B. J., Brentnall, S. J., Quick, W. P., et al., 2006. BRYOCARB: a process-based model of thallose liverwort carbon isotope fractionation in response to CO₂, O₂, light and temperature. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 70(23): 5676–5691. doi:10.1016/j.gca.2006.01.031
- Freeman, K. H., Hayes, J. M., 1992. Fractionation of carbon isotopes by phytoplankton and estimates of ancient CO₂ levels. *Global Biogeochemical Cycles*, 6(2): 185–198. doi:10.1029/92GB00190
- Friedli, H., Löttscher, H., Oeschger, H., et al., 1986. Ice core record of the ¹³C/¹²C ratio of atmospheric CO₂ in the past two centuries. *Nature*, 324: 237–238. doi:10.1038/324237a0
- Harley, P. C., Thomas, R. B., Reynolds, J. F., et al., 1992. Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂. *Plant, Cell & Environment*, 15(3): 271–282. doi:10.1111/j.1365–3040.1992.tb00974.x
- Hernick, L. V., Landing, E., Bartowski, K. E., 2008. Earth's oldest liverworts: *metzgeriothallus sharonae* sp. nov. from the Middle Devonian (Givetian) of eastern New York, USA. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 148(2–4): 154–162. doi:10.1016/j.revpalbo.2007.09.002
- Katz, M. E., Wright, J. D., Miller, K. G., et al., 2005. Biological overprint of the geological carbon cycle. *Marine Geology*, 217(3–4): 323–338. doi:10.1016/j.margeo.2004.08.005
- Kennedy, M. C., Anderson, C. W., Conti, S., et al., 2006. Case studies in Gaussian process modelling of computer codes. *Reliability Engineering & System Safety*, 91(10–11): 1301–1309. doi:10.1016/j.res.2005.11.028
- Lin, Z. C., Yan, D. F., Sun, B. N., et al., 2010. Discovery of fossil *Marchantiolites blairmorensis* (liverwort) from the Lower Cretaceous of Qitaihe area, Heilongjiang Province, Northeast China and its geological significance. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)*, 46(4): 1–6 (in Chinese with English abstract).
- McElwain, J. C., Chaloner, W. G., 1995. Stomatal density and index of fossil plants track atmospheric carbon dioxide in the Palaeozoic. *Annals of Botany*, 76(4): 389–395. doi:10.1006/anbo.1995.1112
- Mitchell, P. L., 1992. Growth stages and microclimate in coppice and high forest. Chapman & Hall, London, 31–51.
- Pagani, M., Arthur, M. A., Freeman, K. H., 1999. Miocene evolution of atmospheric carbon dioxide. *Paleoceanography*, 14(3): 273–292.
- Pearson, P. N., Palmer, M. R., 2000. Atmospheric carbon dioxide concentrations over the past 60 million years. *Nature*, 406(6797): 695–699.
- Proctor, M. C. F., 1982. Physiological ecology: water relations, light and temperature responses, carbon balance. In: Smith, A. J. E., ed., *Bryophyte ecology*. Chapman and Hall, London, UK, 333–381.
- Retallack, G. J., 2001. A 300-million-year record of atmospheric carbon dioxide from fossil plant cuticles. *Nature*, 411(6835): 287–290.
- Retallack, G. J., 2005. Pedogenic carbonate proxies for amount and seasonality of precipitation in paleosols. *Geology*, 33(4): 333–336.
- Royer, D. L., 2001. Stomatal density and stomatal index as indicators of paleoatmospheric CO₂ concentration. *Review of Palaeobotany Palynology*, 114(1–2): 1–28.
- Royer, D. L., 2006. CO₂-forced climate thresholds during the Phanerozoic. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 70(23): 5665–5675. doi:10.1016/j.gca.2005.11.031
- Royer, D. L., Berner, R. A., Beerling, D. J., 2001. Phanerozoic atmospheric CO₂ change: evaluating geochemical and paleobiological approaches. *Earth-Science Review*, 54(4): 349–392. doi:10.1016/S0012–8252(00)00042–8
- van der Burgh, J., Visscher, H., Dilcher, D. L., et al., 1993.

- Paleoatmospheric signatures in Neogene fossil leaves. *Science*, 260(5115): 1788—1790. doi: 10. 1126/science. 260. 5115. 1788
- Wahlen, M. , Allen, D. , Deck, B. , et al. , 1991. Initial measurements of CO₂ concentrations (1530 to 1940 AD) in air occluded in the GISP 2 ice core from Central Greenland. *Geophysical Research Letters*, 18(8): 1457—1460. doi: 10. 1029/91GL01724
- Wang, Y. D. , Wu, X. W. , 2007. Records and diversity of the fossil bryophytes in China. *Chenia*, 9: 61—72.
- Wellman, C. H. , 2010. The invasion of the land by plants: when and where? *New Phytologist*, 188(2): 306—309. doi: 10. 1111/j. 1469—8137. 2010. 03471. x
- Wellman, C. H. , Osterloff, P. L. , Mohiuddin, U. , 2003. Fragments of the earliest land plants. *Nature*, 425(6955): 282—285. doi: 10. 1038/nature01884
- Wu, X. W. , Li, B. X. , 1992. A study of some bryophytes from Middle Jurassic Qiaojian Formation in Yunxian district of Hebei, China. *Acta Paleontologica Sinica*, 31(3): 257—279, 377—382 (in Chinese with English abstract).
- Yang, R. D. , Mao, J. R. , Zhang, W. H. , et al. , 2004. Bryophyte-like fossil (*Parafunaria sinensis*) from Early-Middle Cambrian Kaili Formation in Guizhou Province, China. *Acta Botanica Sinica*, 46(2): 180—185.
- Yang, Z. Y. , Ma, X. H. , Huang, B. C. , et al. , 1998. Apparent polar wander path and tectonic movement of the North China block in Phanerozoic. *Science in China (Ser. D)*, 41(Suppl. 2): 51—65. doi: 10. 1007/BF02984513. 0
- Yapp, C. J. , Poths, H. , 1992. Ancient atmospheric CO₂ pressures inferred from natural goethites. *Nature*, 355(6358): 342—344.
- Zhang, L. S. , Zhang, S. S. , Yuan, D. X. , et al. , 2009. The Stratigraphic division and correlation of Early-Middle Jurassic strata in northwestern Hebei. *Geological Review*, 55(5): 628—638 (in Chinese with English abstract).
- Zhang, S. S. , 2009. An introduction to coal-forming plants in Xiahuayuan Formation, Yuxian coalfield, Hebei Province. *Coal Geology of China*, 21(7): 12—14, 28 (in Chinese with English abstract).
- Zhu, R. X. , Yang, Z. Y. , Ma, X. H. , et al. , 1998. Paleomagnetic constraints on the tectonic history of the major blocks of China during the Phanerozoic. *Science in China (Ser. D)*, 41(Suppl. 2): 1—19. doi: 10. 1007/BF02984508

附中文参考文献

- 林志成, 闫德飞, 孙柏年, 等, 2010. 黑龙江七台河下白垩统苔藓类化石 *Marchantiolites blairmorensis* 的发现及其地质意义. 兰州大学学报(自然科学版), 46(4): 1—6.
- 吴向午, 厉宝贤, 1992. 河北蔚县中侏罗世苔藓植物. 古生物学报, 31(3): 257—279, 377—382.
- 张路锁, 张树胜, 袁东翔, 等, 2009. 冀西北地区早、中侏罗世地层划分及其区域对比. 地质论评, 55(5): 628—638.
- 张树胜, 2009. 河北蔚县煤田下花园组成煤植物初探. 中国煤炭地质, 21(7): 12—14, 28.