

石燕的起源与早期宏演化*

戎嘉余 詹仁斌

(中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008)

关键词 石燕 起源 早期宏演化

石燕, 是腕足动物门中石燕目代表的统称, 是生活在古生代和中生代正常海洋环境中一类底栖固着的无脊椎动物, 至新生代绝灭。它以发育铰合面、三角孔和旋向主端的腕螺区别于腕足动物其余各目。在地质历史时期, 尤其是泥盆纪, 十分繁盛(全世界共记述 600 多个属), 在地层对比、生物演化、群落生态和生物地理研究中具有重要的意义。有关石燕的起源, 各家观点争论已久, 莫衷一是; 因未见足够的化石证据, 有关假设还难以使人信服, 其起源仍为一个谜。石燕化石的腕骨构造的演化意义被忽视了。作者根据中国华南、瑞典、哈萨克斯坦、英国与加拿大早期始石燕类(*cospiriferines*) 8 个种, 尤其是已知最早代表 *Eospirifer praecursor* 的系统切面研究(均发现了腕骨构造), 恢复各个种的腕骨构造立体形态, 为研究石燕的起源及其早期演化提供了新的证据。

1 石燕的已知最早代表及其腕骨构造

石燕目的最早类群为始石燕类, 后者的最早属级代表为始石燕(*Eospirifer*)。西方学者囿于欧洲及北美的材料, 指出最早的始石燕生活在志留纪 Llandovery 世 *sedgwickii* 带(Aeronian 晚期); 而后, 根据哈萨克斯坦的化石, 他们将始石燕类的起源时间提前到 *sedgwickii* 带之前, 即 Aeronian 早中期^[1]。70 年代末, 戎嘉余、杨学长^[2] 在黔东北香树园组底部(Rhuddanian 晚期)发现了 *E. sinensis*; 80 年代初, Sheehan 和 Baillie^[3] 在澳大利亚东南部志留系底部相当于 *acuminatus* 带(Rhuddanian 早期)的地层中命名了 *E. tasmaniensis*。最近, 本文作者与韩乃仁^[4] 在浙江江山何家山乡彭里上奥陶统长坞组中记述了 *E. praecursor*, 它个体小, 发育腹、背铰合面和腹窗孔(图 1), 壳表具细放射纹; 内部构造与始石燕属的模式种基本相同, 唯缺失腕棒支板。由于当时研究的标本都是内、外模, 没有揭示腕骨构造的可能。值得庆幸的是, 本文作者在 1992 年冬与傅力浦进行野外采集时, 在相距上述产地何家山西南约 40 km 的江西玉山祝宅的上奥陶统下镇组中, 于泥灰岩、灰质泥岩层面上首次采得大量始石燕类实体标本, 经确证, 此系 *E. praecursor*。次年秋, 作者再次前往祝宅观察地层、采集标本。这些近 5 000 枚实体的发现使该种的系统切面研究成为可能。对 20 余枚标本切面研究表明, 其成年个体缺失腕棒支板, 腕棒基与内铰窝脊相连, 与壳底不接触; 当腕棒游离后, 向前延伸先作棒状, 继呈薄板状, 强烈地相向延伸; 当靠近其与初带的接合部时, 腕棒的腹侧方发育一对小而尖的腕锁突起; 初

1995-02-27 收稿, 1995-06-30 收修改稿

*国家自然科学基金及中国科学院南京地质古生物研究所现代地层学与古生物学开放研究实验室资助项目

带在横切面上的夹角明显变小, 逐渐地成为腕螺的第一螺圈, 螺圈的总数约 3~4 个。未成体标本(小于 3 mm)发育许多和成年期相同的构造特征, 但几乎未见到腕锁突起的痕迹, 腕螺仅 1 圈半(指向外侧方), 这可能是由于个体太小的缘故, 也表明螺圈数是随个体的增大而递增的。

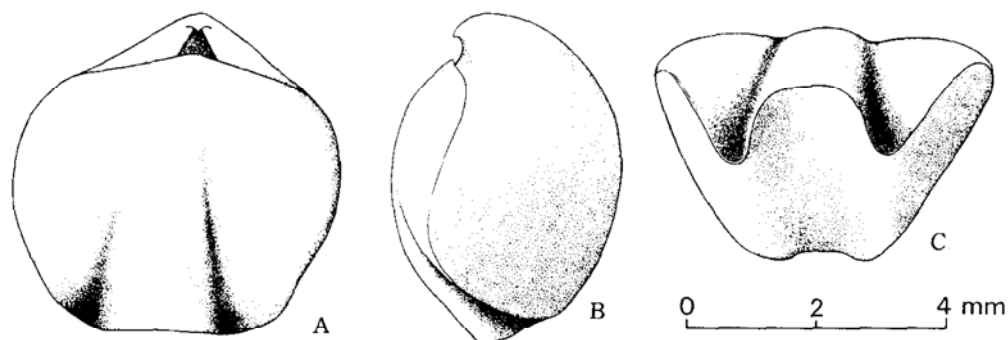


图 1 示 *Eospirifer praecursor* Rong, Zhan et Han 的背(A)、侧(B)、前视(C)

2 石燕的起源探索

石燕究竟起源于哪一类? 目前主要有两派意见, 一派认为起源于正形贝目, 特别是宽铰合缘的类别(如 *Platystrophia*, *Mcwanella*); 另一派主张起源于无洞贝目, 而源于该目中哪一类别则不得而知。一个重要的原因是没有发现化石石燕的真正的最早代表。对迄今已知最早的始石燕的研究结果为探索石燕的起源提供了重要的证据。首先应该明确的是, *E. praecursor* 发育了石燕目的基本特征(如铰合面、细放射纹和旋向主端的腕螺), 与无洞贝目有着本质的差别。但是, 已知最早期的石燕与正形贝目的关系远比和无洞贝目的关系疏远, 这是因为 (1) *E. praecursor* 未成年体的主基构造接近早期无洞贝族, 而与正形贝族(如 *Mcwanella* 等)相去甚远^[4]; (2) *E. praecursor* 的腕骨构造与无洞贝目的某些早期代表(如 *Cyclospira*)有很多

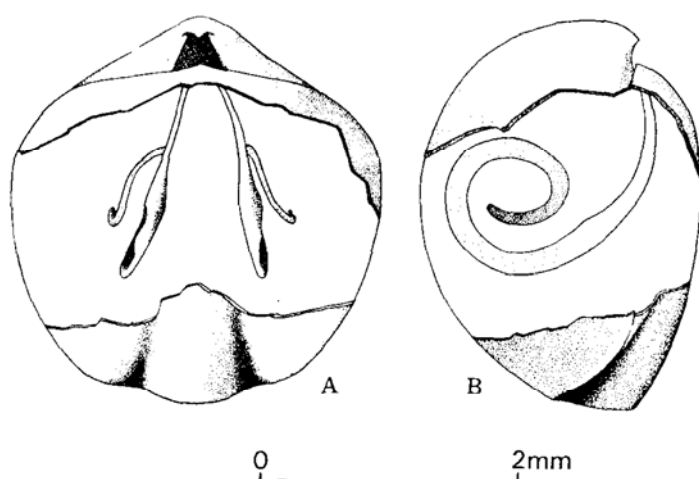


图 2 *Eospirifer praecursor* 未成年体腕骨构造复原图, 背视(A), 侧视(B); 据标本(壳长 3.1 mm, 壳宽 2.9 mm, 壳厚 2.2 mm)的系统横切面图(略)恢复

相似性, 表现在: 腕棒联结初带, 微弱异向展伸, 其接合部缺失膝折构造, 初带靠近背壳壁, 缺失腕锁。对 *E. praecursor* 未成年体标本的系统切面进一步揭示, 它只发育一个半螺圈, 腕棒与初带由背方伸向腹方, 两螺顶端指向侧方, 其间距很小(图 2), 且未发现腕锁突起, 与 *Cyclospira* 成体的腕骨构造尤为接近, 这一事实可能说明: 腕螺指向侧方的最早期石燕, 是通过腕螺旋进过程中螺顶向两侧拉伸, 从既指向中央、又缺失腕锁的那类无洞贝族演化而来的。*E. praecursor* 与 *Cyclospira* 的腕螺相似, 并不意味着前

者是直接从后者演化而来的,但它们之间拥有共同祖先的可能性至少目前还不能被排除。

正形贝目尽管发育铰合面(与石燕相同),但缺失腕棒、初带、腕锁突起与腕螺,发育主突起和原始的腕基,很难令人相信它是始石燕类的祖先。被认为是石燕祖先的正形贝目代表 *Mcewanella* 和 *Platystrophia* 等从未在华南奥陶纪地层中发现过,而 *Cyclospira* 则在华南有所记载(如 *Cyclospira* 在华南东部产自 Ashgill 早期的黄泥岗组),并早于 *E. praecursor* 的时代。上述情况或许可以说明,始石燕源自无洞贝目的可能性远大于源自正形贝目的可能性。再从地质历程看,始石燕类到 Aeronian 晚期向欧美广布,才成为世界性分子;而在此前,即 Rhuddanian-Aeronian 早中期,始石燕类只分布于亚洲与澳大利亚;再往前,在 Ashgill, 始石燕仅见于亚洲。历史地理分布区域的变化提示:始石燕类的源区很可能就在亚洲,尤其是在华南东部。尽管无洞贝目的代表都缺失铰合面和微放射纹(成为其与石燕目的主要区别特征),但这些特征很可能是通过祖先隔离居群小规模的地域成种方式,在短暂的地质时间、有限的地理区域内形成的。

3 早期石燕的宏演化

这里所说的早期石燕是指始石燕类(晚奥陶世至中泥盆世),本文只涉及泥盆纪以前的材料。始石燕类从它起源一开始,就产生石燕族几乎所有的演化新质,并延续数千万年,长期保持演化停滞的状态。这些演化新质包括发育良好的铰合面、细放射纹、侧后指向的腕螺、小而尖的腕锁突起等。唯独腕棒支板例外,在 *E. praecursor* 中是缺失的,到志留纪才发育,属于滞后的性状,并一直延续至泥盆纪。尽管这些演化新质长期停滞,始石燕类的宏演化趋势仍表现在以下三方面:(1)大壳饰的演化:从侧区及隆槽光滑(*Eospirifer*)经侧区发育壳褶(Rhuddanian 晚期出现 *Striispirifer*),一支演变成隆槽发育壳褶(Telychian 晚期出现 *Xinanospirifer*),另一支演变成侧褶分叉(始于 Wenlock 世的 *Janius*);从侧区及隆槽光滑(*Eospirifer*)到侧区光滑、隆槽出现单褶(Rhuddanian 晚期出现的 *Yingwuspirifer*);(2)背壳后端开肌痕面从光滑演变到毛发状主突起^[2](变化时期为 Telychian,已在 *Eospirifer*, *Striispirifer* 及 *Xinanospirifer* 中发现这种构造);(3)腕骨构造:St. Joseph^[5] 根据 *Eospirifer* 的模式种(*E. radiatus*)的系统切面,恢复其腕骨构造的立体形态,“发现”有腕锁。而 Boucot 根据实体标本(未作切面研究)认为不存在腕锁,只有腕锁突起。本文作者对 9 个种(*Eospirifer* 六种,包括 *E. radiatus*; *Striispirifer* 三种)的系统切面研究表明,除一种(*E. minutus*)外,均发育一对腕锁突起,它们从不相联成腕锁;游离出来的腕棒先呈棒状,后作薄板状。

4 结语

始石燕属(*Eospirifer*)始于晚奥陶世 Mid-Ashgill 期的中国东部浙赣两省交界地区,并可能散布到哈萨克斯坦;受奥陶纪末大绝灭第一幕(Late Rawtheyan)的严重影响,在该大绝灭的第二幕时,也即 Late Ashgill (=Hirnantian)期消失(在一个未知的避难所);到早志留世初期,作为在大绝灭后幸存下来的“复活分类单元”(Lazarus taxon),始石燕重又出现。这一事实表明,全球大绝灭事件并没有使之从地球上绝灭,反而在早志留世生物复苏过程中复活,凭籍其所拥有的许多相对先进的演化新质,迅速分异及演化,并广泛散布。在早中 Llandovery 世,它分布于亚洲和澳洲;至 Llandovery 世的晚些时候(大致相当于 *sedgwickii* 带),才散布到欧洲与

南、北美洲,并演化成许多不同的属种,成为中、晚古生代海洋底栖无脊椎动物腕足动物门中的一个常见类群。

参 考 文 献

- 1 Boucot A J. Evolution and Extinction Rate Controls. Amsterdam: Elsevier, 1975. 1~427
- 2 戎嘉余,杨学长. 西南地区志留系的石燕及其地层意义. 古生物学报, 1978, 17(4): 357~386
- 3 Sheehan P M, Baillie P W. A new species of *Eospirifer* from Tasmania. Journal of Paleontology, 1981, 55(2): 248~256
- 4 Rong Jia-yu, Zhan Ren-bin, Han Nai-ren. The oldest known *Eospirifer* (Brachiopoda) in the Changwu Formation (late Ordovician) of western Zhejiang, East China, with a review of the earliest spiriferoids. Journal of Paleontology, 1994, 68(4): 763~776
- 5 St Joseph J K S. A description of *Eospirifer radiatus* (J de C Sowerby). Geological Magazine, 1935, 72: 316~327