

古似渔乡叶肢介科的分类及演化

沈 炎 彬

(中国科学院南京地质古生物研究所)

摘 要

本文根据壳瓣胎壳大小,生长带装饰类型及生长线上有无瘤、刺构造等特征,论述了古似渔乡叶肢介科的分类,并将其划分为5个亚科(1新亚科)18属(2新属)。对一些长期来分类混乱的属作了阐述,并讨论了该科的起源及系统发生。

古似渔乡叶肢介科 (*Paleolimnadiopseidae*) 以壳瓣生长带宽阔,生长线至后背缘反转弯曲,而使后背角成锐角或形成短翼状为特征。这类化石最早出现于比利时的下泥盆统^[1], 经历四亿多年,一直延续到现在。在叶肢介化石中,就种属及个体数量而言,它不是一个占优势的类群。但在某些层段,可大量富集,成为划分、对比地层的重要特征化石或带化石。如我国早侏罗世晚期广泛分布的 *Asiolimnadiopsis* 和 *Eosolimnadiopsis*, 晚白垩世的 *Mesolimnadiopsis* 等。现生的似渔乡叶肢介类,仅剩 1 个属 (*Limnadiopsis*), 而且只分布于澳大利亚^[2]。这类叶肢介构造很为特征,但长期以来分类比较混乱,本文试图对其进行一次系统整理并探讨其起源与演化问题。

一、分 类 简 史

在早期叶肢介文献中,这类化石大多被归入现生的 *Limnadiopsis* 属。Raymond 在 1946 年对叶肢介化石进行分类时,将生长线在后背缘反曲,但未形成锯齿状突起的化石类型,创定为古似渔乡叶肢介属 (*Paleolimnadiopsis*), 将有锯齿状的仍归于现生属 *Limnadiopsis*, 它们都被置于现生的 *Limnadiidae* 科^[3]。嗣后,许多学者将生长线具有后弯特征的标本,不论其它构造特征如何,都归于 *Paleolimnadiopsis* 属^[4-6]。Defretin 在 1965 年首先提出古似渔乡叶肢介科 (*Paleolimnadiopseidae*), 将它与古渔乡叶肢介科 (*Palaeolimnadiidae*) 一起归于现生的 *Limnadioidae* 超科^[7]。后来, *Paleolimnadiopseidae* 科被有些学者采用^[8,9]。但 Tasch 仍将化石的类型置于现生分类,并提出建立 *Limnadiopseidae* 科^[10]。

Paleolimnadiopseids 与其它叶肢介化石一样,保存有软体的标本十分罕见。现仅知德国下三叠统的 *Paleolimnadiopsis dictyonema* Reible 一种,可隐约见到头部形态,闭壳肌痕,第二触角痕迹,体节及尾部。但作为鉴定该类标本重要特征的头部前器官及尾叉则未保存。尽管化石的壳瓣形态与现生的类型十分相似,但是否依此就归属于现生类群,证据仍不充分。据张文堂

等提出的,应当把现生的叶肢介分类与叶肢介化石的分类区别开来的原则(1976,第29页)^[9],在未搞清软体构造的情况下,目前还是把两者分开好。

现生的渔乡蚌虫属 (*Limnadia*), 真渔乡蚌虫属 (*Eulimnadia*) 与似渔乡蚌虫属 (*Limnado-opsis*) 的外形不尽相同,前两者的胎壳很大,生长线数目少,在接近背缘时也不向外反曲。而后的胎壳不大,生长线数目比较多,在背缘附近向外弯曲,并形成锯齿状。然而这三个属的软体构造有许多共同点。如头部有前器官,没有穹窿,额角端部无刺等等。因此,按软体构造特征,都归于 *Limnadiidae* 科。考虑到化石叶肢介经历了漫长的地质历史,壳形及装饰又有许多变化,将具有 *Limnadia* 壳形的化石,归为 *Palaecolimnadiidae* 科,具有 *Limnadoopsis* 壳形的化石,归为 *Paleolimnadiopseidae* 科,这两个科都归属于锥顶叶肢介超科 (*Vertexioidea*)。

二、分类及讨论

本文认为壳瓣胎壳大小,生长带上不同的装饰类型,生长线上有无瘤、刺等构造,可作为亚科分类的依据,兹提出将该科划分为5个亚科(1新亚科)18属(2新属),现简述如下:

Family *Palaecolimnadiopseidae* Defretin, 1965

Subfamily *Sinolimnadiopseinae* subfam. nov. C₁-T

壳瓣胎壳大,生长带上具有网状装饰

Sinolimnadiopsis Wang, 1980, C₁-T (*S. yaoxianensis* Wang, 1980)¹⁾

Subfamily *Paleolimnadiopseinae* Defretin, 1965, D-K

生长带上具有细小的网孔状装饰,或近于光滑

Paleolimnadiopsis Raymond, 1946, D-K (*P. carpenteri* Raymond, 1946)

Rosolimnadiopsis Novojilov, 1958, P₂ (*R. marlierei* Novojilov, 1958)

Belgolimnadiopsis Novojilov, 1958, D₁, T (*Estheria* (*Euestheria*) *stockmansii* Maillieux, 1939)

Koreolimnadiopsis Ozaki, 1970, P (*K. tokioi* Ozaki, 1970)

Estheridium Novojilov, 1958, P₂ (*E. parvum* Novojilov, 1958)

Macrolimnadiopsis Beurlen, 1954, T₃ (*M. pauloi* Beurlen, 1954)

Sajania Novojilov, 1958, D₂ (*Ipsilonia kashtangensis* Novojilov et Varentsov in litt)

Subfamily *Asiolimnadiopseinae* Liu, 1982, P-K₂

生长带上具有中-大网状装饰,或网线过渡型装饰

Asiolimnadiopsis Liu, 1982 (= *Biglimnadiopsis* Liu, 1982; *Guangdonglimnadiopsis* Liu, 1982), J₁ (*A. atalis* Liu, 1982)

Eosolimnadiopsis Chen, 1976 (= *Fuxianlimnadiopsis* Liu, 1982), J₁ (*E. shanbeiensis* Chen, 1976)

Mesolimnadiopsis Zhang et Chen, 1976, K₂ (*Paleolimnadiopsis anguangensis* Chang et Chen, 1964)

Endolimnadiopsis gen. nov. P (*Estheria etchwaldi* Netshejev, 1894)

Lepidolimnadiopsis gen. nov., T (*Paleolimnadiopsis dictyonema* Reible, 1962)

Neimongolimnadiopsis Liu, 1982, J₁ (*N. fuxianensis* Liu, J₁)

Subfamily *Anomalonematinae* Novojilov, 1958, C₂

生长线下缘有规则排列的刺状物向下伸出

Anomalonema Raymond, 1946 C₂ (*Estheriella reumauxi* Pruvost, 1911)

1) 模式种,下同。

Subfamily Sinoestheriinae Chen et Shen, 1982 P-K

生长线粗壮,具生长线瘤构造,大网状或线脊状装饰

Sinoestheria Chang, 1957, K(*S. tsaidamensis* Chang, 1957)

Ganestheria Bie et Xie, 1982, K (*G. longnanensis* Bie et Xie, 1982)

Stanleyviella Chen et Shen (ms), J₃? (*Paleolimnadiopsis lombardi* Defretin, 1967)

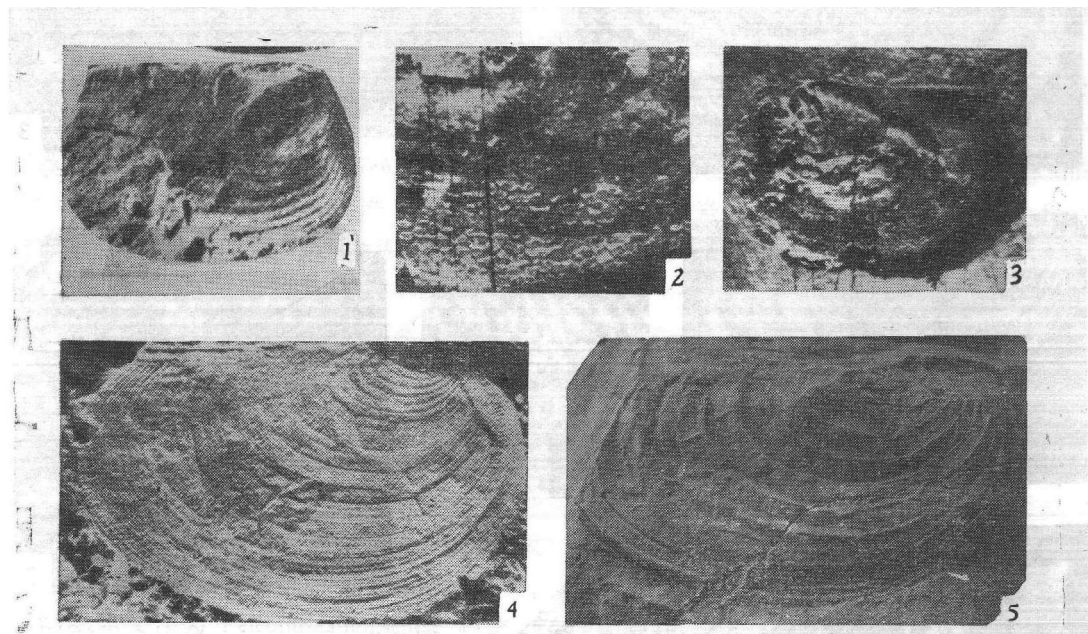


图 1

1. *Sinolimnadiopsis yaoxianensis* Wang, 1980

左瓣外模, $\times 10$, No. 0070. 陕西耀县石川河, 上二叠统石千峰组(孙家沟组);

2, 3. *Leptolimnadiopsis dictyonema* (Reible), 1962

2. 左瓣, $\times 7.5$, 全模, Slg Frbg 821; 3. 另一标本生长带上的鳞网状装饰, Slg Frbg 823. 德国, 下三叠统;

4. *Asiolimnadiopsis atalis* Liu, 1982

左瓣外模, $\times 4$, 全模, No. 0054. 广东五华周江, 下侏罗统金鸡组;

5. *Sinoestheria tsaidamensis* Chang, 1957

右瓣外模, $\times 3$, 全模, 采集号: FT171-72, 登记号: 8532. 青海柴达木盆地西缘, 白垩系红水沟群。

Sinolimnadiopseinae 亚科最早的代表是 *Paleolimnadiopsis wilujiensis* Varentsov, 发现于苏联亚库梯下石炭统? 据 Варенцов (1955) 所述, 其生长带上具有大而不规则的网状装饰。与我国陕西耀县石川河上二叠统石千峰组发现的 *Sinolimnadiopsis yaoxianensis* 接近^[11]。产于巴西伊瓜苏 (Iguassu) 河早二叠世红层的 *Paleolimnadiopsis sublata* (Reed), 亦具有大而光滑的胎壳, 生长带上发育有粒状构造 (可能是外模)^[12]。上述两种均被归于 *Sinolimnadiopsis* 属^[11]。Molin (1965) 曾描述过苏联 Мезен 盆地下三叠统维持奴系的 *Paleolimnadiopsis nizmaensis*, 从其具有大的胎壳来看, 也有可能属于 *Sinolimnadiopsis*, 只是所述生长带上的装饰是小网状构造。

Asiolimnadiopseinae 亚科, 包括了生长带上具有中一大网状或网线过渡型装饰。这些较为

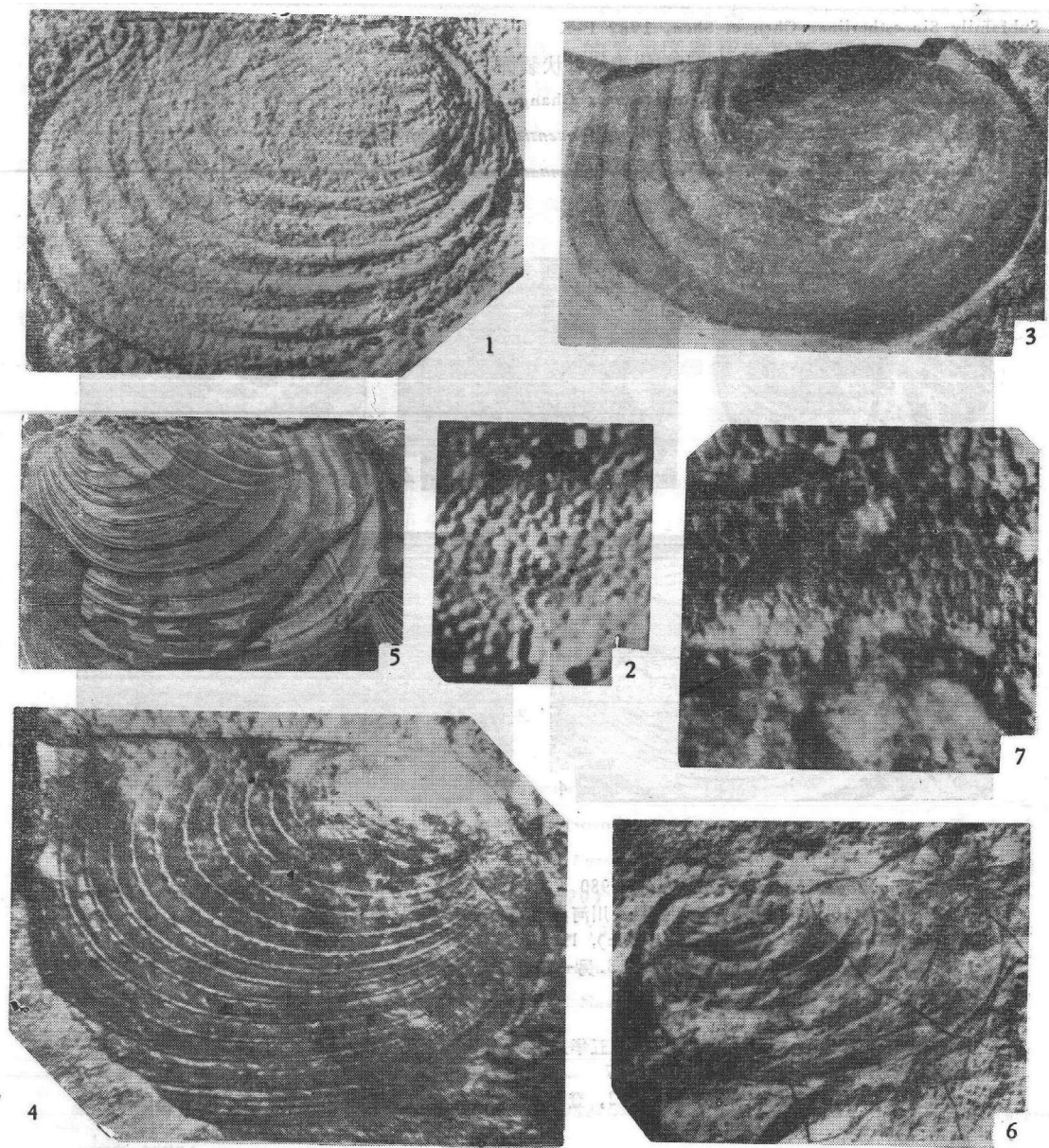


图 2

1, 2. *Endolimnadiopsis eichwaldi* (Netshalew), 1894

1. 左瓣, $\times 10$, 全模, No. 818/7. 2. 装饰, $\times 40$. 苏联乌拉尔, 上二叠统喀赞阶 (Казанский ярус);

3. *Paleolimnadiopsis carpenteri* Raymond, 1946

壳瓣, $\times 1.57$, 全模, M. C. Z. No. 4705. 美国俄克拉荷马, 下二叠统惠灵顿组;

4. *Anomalonema reumauxi* (Provost), 1911

右瓣, $\times 12$, 全模, Cat. No. 1884. 法国东北部, 石炭系;

5. *Mesolimnadiopsis anguangensis* (Chang et Chen), 1964

左瓣, $\times 3$, 全模, 登记号: 14524a. 吉林大安安广镇, 上白垩统嫩江组;

6, 7. *Stanleyiella lombardi* (Defretin), 1967

6. 左瓣, 全模 R. G. 12.225; 7. 同一标本生长带上的装饰及生长线瘤构造, $\times 50$. 刚果盆地, 上侏罗统斯坦利维尔系。

常见的装饰类型,过去都被归于 *Paleolimnadiopsis*,从而使该属内容庞杂,涵义不清,不易区分。本文采用刘淑文最近提出的亚科名^[13]。*Asiolimnadiopsis* 和 *Eosolimnadiopsis* 在我国下侏罗统上部分布很广,很可能属于同一时期不同生物地理区或不同生态环境的产物。前者分布于粤赣海湾区,位于半肋白羊石 (*Arietites semicostata*), 香港香港菊石 (*Hongkongites hongkongensis*) 层之上。其特点是个体普遍较大,生长线在背缘弯曲时常加粗,有时并伸出背缘呈锯齿状。而后者栖息于内陆水体,个体相对较小,生长线在背缘无加厚现象。

新属 *Endolimnadiopsis* 的主要特征是生长带上发育有大网状装饰,每一网孔内还有一瘤状突起物,它的装饰照片清楚地显示了这一构造特征 (Novojilov, 1958, p. 125, pl. I, fig. 8_a)^[12]。该属模式种 (*Paleolimnadiopsis eichwaldi* Netshajev) 产于西乌拉尔上二叠统喀赞阶 (Казанский ярус)。新属 *Lepidolimnadiopsis* 产于德国下三叠统下斑特砂岩层 (Reible, 1962, Taf. 10, figs. 1—3)^[4], 以其壳瓣发育有很好的横向引长的似鳞网状装饰而命名的。

Anomalonematinæ 亚科是比较特殊的类型。粗壮的生长线下沿有一排粗锯齿向下伸出,自壳顶向边缘呈规则排列的放射状断线,看来十分美观 (Defretin-Lefrache, 1970, pl. XIII, fig. 10)^[14]。从其生长线至后背缘明显反曲,并呈尖翼状向后伸出这一重要特征来看,理应归于 *Paleolimnadiopseidae* 科,而不应象 Tasch (1969) 的划分,将其置于小叶肢介科 (*Estheriellidae*), 后者的壳瓣具有 5 条以上的粗放射脊,它们上下连续,穿过多条生长带,与 *Anomalonematinæ* 亚科从生长线下缘伸出的锯齿状物呈放射状排列,有着本质的区别。

Sinoestheriinae 亚科的壳瓣特别大,生长线粗壮凸起,其上有一列生长线瘤构造。鉴于上述特征,曾被作者等当作单独一个科提出来过^[15]。从生长线在背缘附近反曲及生长带数目少等特征考虑,本文作为 *Paleolimnadiopseidae* 科之下的一个亚科。

有的作者曾将壳瓣上具有一条粗放射脊,生长线至背缘反曲的 *Limnadiopsileia* 属,也归于 *Limnadiopseidae* 科^[8,10]。壳瓣上有无粗放射脊,是划分叶肢介更高一级分类单元的依据,不能仅依据生长线是否反曲,而忽视了其它更为重要的分类依据。在李氏叶肢介类 (*Leaid*) 中,同样也有生长线在背缘附近反曲的特征,如角咀李氏叶肢介 (*Rostroleia*) 及翼李氏叶肢介属 (*Pteroleia*), 它们都归属于 *Leaioidea* 超科。同样, *Limnadiopsileia* 壳瓣上放射脊的存在,也应归于该超科^[9,16,17]。

Tasch 在 1961 年,以 *Estheria orton* Clarke, 1900 为模式种,建立 *Pemphilimnadiopsis* 属。该种胎壳比较大,其上有一瘤状突起物,个体发育后期的几条生长线在背缘微外弯。从胎壳大,生长初期的生长线不反曲来看,与 *Paleolimnadia* 属接近。从胎壳上有一瘤状物来看,则与 *Cornia* 属接近。从外缘几条生长线接近背缘时向外反曲看,又与 *Paleolimnadiopsis* 属接近。集三属的主要特征于该属壳瓣上, Tasch 并依此建立了 *Pemphilimnadiopseidae* 科^[18], 后来,小林贞一也加以引用^[10]。张文堂等则将其置于 *Vertexiidae* 科^[9]。胎壳上有无瘤、刺、脊等构造,与生长线在背缘是否弯曲,在分类意义上是处于同等重要的。本文未将其列入 *Paleolimnadiopseidae* 科,就是考虑了胎壳上瘤状构造的存在。重要的是,通过这属壳瓣特征,能使我们从中看到在 *Vertexioidea* 超科内 *Vertexiidae*, *Palaeolimnadiidae* 和 *Paleolimnadiopseidae* 三个科之间的紧密联系及亲缘关系。鉴于上述同样理由,安徽含山上泥盆统五通组的 *Qingxiestheria*^[19], 也应归入 *Vertexiidae* 科。

Keratestheria 属广布于我国北方及苏联外贝加尔地区。由于分布时限短,形态特征好认,

与 *Nestoria* 属一起构成晚侏罗世早期叶肢介群的重要组成部分。有的学者将该属归于 *Paleolimnadiopseidae* 科^[5], 有的将它置于 *Ipsiloniidae* 科^[9,10,20], 有的则认为是一个独立的科 (*Keratestheriidae*)^[21,22]。 *Keratestheria* 的主要特征是沿后背缘附近有一角状物向上突起, 其伸出的位置是不固定的。如模式种 *K. rugosa* Chernyshev, 突起物位于后背缘中部, 生长线在前背缘处也微向前呈弯曲之状 (Novojilov, 1958, pl. II, figs. 14—15)^[12]; *K. bukaczacziensis* Chernyshev, 则位于后背角处, 并向后上方突出 (Novojilov, 1958, pl. II, figs. 19—21)^[12]; 我国所产的 *K. gigantea* Wang 的突起物十分靠近胎壳, 而生长线在前、后背角处均无反曲现象^[21]。 *Keratestheria* 除后背缘附近有角状突起物外, 生长线十分粗壮, 呈棱角状隆突, 生长带宽阔而平坦, 具有多边形大网状装饰, 这些特征与 *Nestoria* 是一致的。因此, 它很可能是 *Nestoria* 在演变过程中的一个特化变异分枝。其生长线在背缘附近的波状弯曲, 是受角状突起物的影响所致, 与 *Paleolimnadiopseids* 生长线的反曲, 在形成及起源上是有区别的。它们形态的相似性, 可能属于异类同形现象。

现生的 *Limnadopsis* 的背缘, 都呈锯齿状。化石中的情况则不尽相同, 保存在同层的许多壳瓣, 彼此装饰很相似, 有的背缘平直, 有的则呈锯齿状, 是什么原因引起的, 还难以解释。除此之外, 锯齿状背缘在其它类别中也有, 如现生的 *Caenestheriella belfragei* (Tasch, 1965, pl. I, figs. 1, 2)^[22], 其在分类上的意义, 目前还不很清楚^[1]。Tasch 在这篇论文中曾专门讨论过一些带有锯齿状背缘的叶肢介的功能, 他认为与生活方式有关。

三、起源及演化趋向

Paleolimnadiopseidae 科的壳瓣有一共同的特征, 即壳瓣生长初期的生长线, 在背缘附近并不外弯, 只是生长中期和后期的生长线才逐渐出现反曲现象。即使是现生的 *Limnadopsis* 也不例外。从生物重演律来看, 反映了这类叶肢介的祖先应是生长线在背缘不反曲的类型, 可能是由 *Lioestherioidea* 超科演变而来的。其发生时代始自早泥盆世 (图 3)。

Sinolimnadiopseinae 亚科壳瓣的胎壳很大, 生长初期是 *Palaeolimnadia* 型的壳瓣, 只是后期的几条生长线才出现反曲现象。这个亚科的叶肢介很可能起源于 *Palaeolimnadiidae* 科。

Paleolimnadiopseinae 亚科是该科演化发展中的主干。壳瓣的生长带上一一般都看不到什么装饰, 或仅具有细小的网孔状构造。其原始代表可能是比利时下泥盆统的 *Belgolimnadiopsis*。它的生长线在后背缘还未形成反曲现象, 只是与背缘呈锐角相交, 致使后背部向后尖突。苏联中泥盆统的 *Sajania* 及上二叠统的 *Estheridium* 的壳瓣都较短, 生长线在背缘附近微向外反曲, 属于同一的演化分枝, 可能是由 *Belgolimnadiopsis* 演化而来的。到中、晚泥盆世, 出现了 *Paleolimnadiopsis* 属, 在二叠纪时, 有些种的个体变得特别巨大, 如美国俄克拉荷马下二叠统发现的 *P. carpenteri* Raymond, 壳瓣长度达 42mm^[3], 比常见的叶肢介大 7—10 倍多, 迄今仍是叶肢介中的“庞然大物”。现生的 *Limnadopsis* 很可能直接由 *Paleolimnadiopsis* 演化而来的。这个现生属的生长带上, 全是细小的针孔状装饰。只是壳瓣的背缘呈锯齿状。

Rossolimnadiopsis 及 *Macrolimnadiopsis* 的背缘都向下凹曲, 生长线与背缘相交时也呈锐角, 反曲并不明显, 它们由 *Belgolimnadiopsis* 演化而来的可能性较大。朝鲜二叠纪的 *Korelimnadiopsis*, 形态比较特殊, 每条生长线下缘均呈波状曲折^[23], 与该科内其余属的关系不清楚。

1) 乌统昱, 论 *Palaeolimnadiopseidae* 科叶肢介化石 (摘要)。

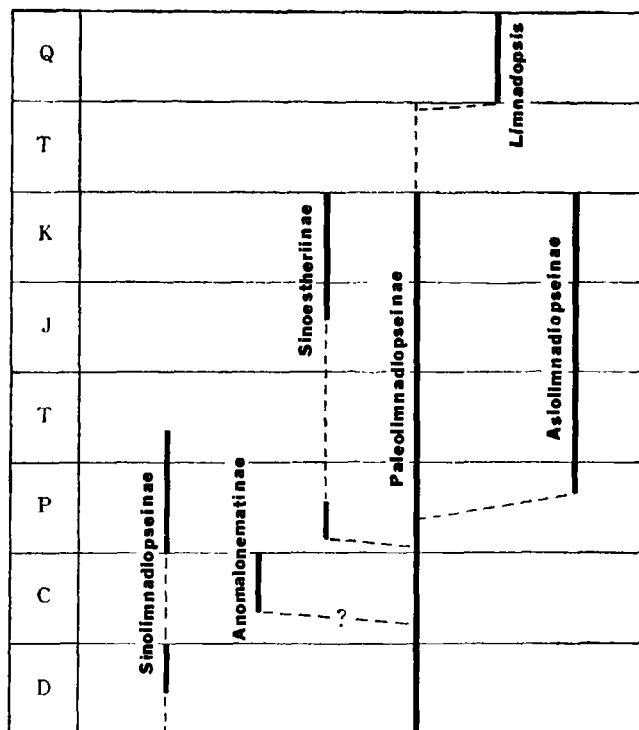


图 3 Paleolimnadiopseidae 科系统发生示意图

Asiolimnadiopseinae 亚科是古生代晚期由 Paleolimnadiopseinae 亚科演化而来的,很可能是通过 *Paleolimnadiopsis* 属发展出来的,演化趋势是生长带上的细网孔状装饰发展为各种形态的中一大网状,或网线过渡型装饰,中生代末绝灭。该亚科的有些属,是划分、对比地层的重要化石。如 *Asiolimnadiopsis*, *Eosolimnadiopsis*, *Mesolimnadiopsis* 等。

Anomalonematinae 亚科只有一个属。从其生长线下缘伸出一系列锯齿状构造看,与该科其余属的形态特征有很大区别,它是否起源于 Paleolimnadiopseinae 亚科,还不能肯定,现只知分布于法国及苏联的石炭纪地层。

Sinoestheriinae 亚科的代表,过去只见于侏罗纪晚期至白垩纪,个体比较大,有一列生长线瘤构造。最近,在我国福建早二叠世地层中也发现了这类叶肢介,它的壳瓣特征与美国早二叠世的 *Paleolimnadiopsis carpenteri* Raymond, 1946 酷似。因此,很可能该亚科是通过 *Paleolimnadiopsis* 在早二叠世演化而来的。

综上所述, Paleolimnadiopseidae 科发生于早泥盆世,二叠纪时一度繁盛,三叠纪所存不多,侏罗纪早期再度中兴,到中生代末基本绝灭,现生的三个种仅分布于澳大利亚一地。Paleolimnadiopseinae 亚科是该科演化发展中的主干,种属和数量都比较丰富,但又是比较保守的类型,它们是现生类型的直接祖先。由细小的网孔装饰分异成各种形态的中-大网状或网线过渡型装饰,是该科演化中的又一重要趋势。

参 考 文 献

- [1] Maillieux, E., *Bull. Mus. Roy. His. Nat. Belg.*, **15**(1933), 10: 1—6.
- [2] Daday de deés, *Ann. Sci. Nat. Zool.*, Ser. 10, **8**(1925), 175—184.
- [3] Raymond, R. E., *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard.* **96**(1946), 3: 217—307.
- [4] Reible, P., *N. Jb. Geol. Pal. Abh. Bd.* 114, pt. 6—10, 1962, S. 69—224.
- [5] Defretin-Lefrance, *Mus. Royal Pafrique-Cetral-Tarvusen Belgique, Ann.-Serie in-8°-Sci. Geol.-No.* 56, 1967.
- [6] Варенцов, И. М., *Докл. Акад. Наук СССР*, **104** (1955), 2: 131—141.
- [7] Defretin-Lefrance, *Ann. Geol. Soc. Nord.*, **85**(1965), 15—48.
- [8] Kobayashi, T., *Geol. Pal. Southeast Asia*, **8**(1973), 47—72.
- [9] 张文堂等, 中国的叶肢介化石, 科学出版社, 1976, 29—41.
- [10] Tasch, P., *Treatise on Invertebrate Paleontology, (R) Arthropoda*, **4**(1969), 1: 128—191.
- [11] 王思恩、刘淑文, 陕甘宁盆地中生代地层古生物(下册), 地质出版社, 1980, 84—186.
- [12] Novojilov, N., *Ann. Serv. infor. Geol. B. R. G. G. M.*, 1958, 26: 125.
- [13] 刘淑文, 古生物学报, **12**(1982), 4: 383—391.
- [14] Defretin-Lefrance, *Ann. Soc. Geol. du Nord*, **90**(1970), 121—136.
- [15] 陈丕基、沈炎彬, 中国古生物志, 总号第161册, 新乙种17, 科学出版社, 1982, 116.
- [16] 沈炎彬, 地层学杂志, **3**(1979), 2: 138—142.
- [17] Shen Yan-bin, *Leaid conchostracans from the Middle Devonian of South China with notes on Their Origin, Classification and Evolution. Paper for the International Symposium on the Devonian System, Nanjing*, 1978, 1—15.
- [18] Tasch, P., *Jour. Paleon.*, **35**(1961), 6: 1121—1129.
- [19] 席与华, 古生物学报, **20**(1981), 2: 165—168.
- [20] Новожилов, Н. И., *Основы палеонтологии, членистые*, Москва, **8** (1960), 220—253.
- [21] 王思恩, 中国地质科学院地质研究所所刊, 3号, 1981, 97—117.
- [22] Tasch, P., *Wichita State Univ. Bull.*, **41**(1965), 3: 3—7.
- [23] Ozaki, K., *Sci. Rep. Yokohama Nat. Univ.*, Ser. 2(1970), 16: 73—80.