

我国南方泥盆纪轮藻类的新材料

——兼论右旋和直立轮藻类藏卵器的定向和分类

王 振 卢 辉 柑

(中国科学院南京地质古生物研究所)

中国南方泥盆纪已报道的轮藻化石有 *Sycidium*、*Chovanella* 和 *Eochara* 3 属(卢衍豪, 1948; 王水、张善楨, 1956; 中国科学院南京地质古生物研究所, 1974; 王振, 1976; 张捷芳等, 1978)。本文首次描述发现于云南的右旋轮藻类 2 属 3 种: *Trochiliscus ingricus* Karpinsky, *T. zhanyiensis* sp. nov., *Moellerina* cf. *convoluta* (Peck) Peck et Morales, 以及直立轮藻类的一个新类型——*Pinnopotamen* gen nov.。同时重新研究了曾被张捷芳等(1978)描述过的 *Sycidium* 的一个特别类型, 命名为 *S. spinuliferum* (sp. nov.)。

本文还就右旋和直立轮藻类藏卵器的定向和分类进行了讨论, 建立了两个新科——*Pinnopotamenaceae* 和 *Karpinskyaceae*; 根据当前的新发现, 修正了 *Trochiliscaceae* 的特征, 并认为在 *Trochiliscus* 和 *Sycidium* 之间存在最密切的亲缘关系, *Sycidium* 可能是代表轮藻类最原始的类型。

右旋和直立轮藻类藏卵器的定向

对于泥盆纪轮藻类藏卵器的定向, 一向是把具有较大极孔的截平端作为顶极, 而将极孔较小的宽圆端置于底部。例如: 在 *Karpinskya* 的大极孔周围形成与右旋包围细胞数目相同的一轮冠细胞; 在 *Chovanella* 截平端中心的极孔周围也有一轮突起的小细胞, 而在宽圆端的极孔则被底板所封闭; 在 *Sycidium* 和 *Trochiliscus* (Pander) Karpinsky emend. 中, 包围细胞系列分枝的前进方向, 指向截平端的大极孔等, 都是

有力的证明。此外, 这种定向还与轮藻类藏卵器顶孔的演化趋向相吻合。

1970 年以来, 以 J. E. Conkin 为代表的几位北美学者对这种传统的定向方法提出异议。他们认为, 根据与现生轮藻藏卵器定向一致的原则, 应将原先确定的右旋轮藻类和直立轮藻类藏卵器的方向颠倒过来, 并列举了辨别藏卵器顶、底的 7 项标志 (J. E. Conkin et B. M. Conkin, 1977, p. 177, table 1.)。应当指出, Conkin 等所列举的那些标志 (除第 4 条外), 基本上是来自对现生属 *Chara* 的观察, 这对于中生代后期以来的 *Characeae* 大体上是适用的。然而, 超出 *Chara* 所在的这个科, 尤其是应用于古老的泥盆纪类群, 这些标志中的某些, 是不适用的; 而另一些, 在类比时则必须十分谨慎。

Conkin 等变更右旋和直立轮藻类藏卵器传统定向位置的主要依据之一是, *Chara* 现生种藏卵器的顶孔很小, 螺旋细胞在顶端聚集于一点或连结成薄、短的直线状或锯齿线状; 而底孔较大, 螺旋细胞被底孔的周缘截去。因而认为古老的泥盆纪类群 *Moellerina* (按: J. E. Conkin 等的涵义包括 *Trochiliscus* 和 *Karpinskya*) 和 *Sycidium* 具大极孔的截平端也必然代表它的顶极。但是 Conkin 等进行这种类比时, 忽视了一个极为重要的因素——演化——的影响。而当人们系统考察藏卵器的顶孔时, 并不难看到这种构造在轮藻植物长期发展的过程中不是一成不变的, 相反地表现出明显的退化演变的趋势。事实上, 在古生代晚期和中生代的一些较 *Cha-*

raceae 原始的左旋轮藻类群如 *Porocharaceae* 和 *Clavatoraceae* 中,顶孔一般总是大于或者等于底孔。而在这些有两个极孔的类群中,截平端也往往与泥盆纪的右旋、直立类群的传统定向位置一致,位于较大极孔的一端。至少人们不能否认在 *Stellatochara*、*Porochara* 和 *Euaclistochara* 中是这样的,因为它们的顶、底方向已为底塞的发现所证明(见图版 II,图 13、16、11)。从演化的角度看,现生属 *Chara* 代表了顶孔已经退化了一种进步类群,它的所谓小顶孔只是在藏卵器一定的发育阶段上才具有的,即使在这种进步的类群中,当其萌发时,藏卵器的顶部仍然造成远比底孔大得多的开口。

Conkin 等的另一个重要依据是,现生属 *Chara* 的孢子囊底部有一个笼状构造,他们把包在它外面的弱钙化的螺旋细胞的下延端称之为“笼上构造”(Cage superstructure),作为识别一切轮藻藏卵器底极的一种有效标志。

什么是泥盆纪轮藻藏卵器的笼上构造呢? Conkin 等认为在 *Karpinskya* 中,这种构造位于大极孔的周围,被 Peck 误认为冠细胞。但是 Conkin 等的这一观点是值得商榷的,因为一方面并不是所有轮藻类的藏卵器底极都具有象 *Chara* 笼上构造那样的外观形象,完全相反的情况即使在左旋轮藻类中也是屡见不鲜的。*Stellatochara* 就是其中最突出的例证;另一方面,很难否认位于 *Karpinskya* 藏卵器大极孔周围的一轮小瘤状突出物代表钙化的冠细胞,虽然在轮藻类中冠细胞缺乏钙化能力是一种非常普遍的现象,但是 *Karpinskya* 极部的这种瘤状突出物与右旋包围细胞的数目相同、一一对应,并在两者之间存在收缩现象,它们与现生轮藻藏卵器的冠细胞是高度相似的,至少是从未见于任何轮藻类的底部。

钙化冠细胞的存在在泥盆纪轮藻类中绝不是 *Karpinskya* 仅有的现象,这种构造也发现于 *Chovanella* 之中,只不过它同样被 J. E. Conkin 等当作是“笼上构造”。但是作为底部构造,它与直立包围细胞之间发生溢缩现象或缝合线,

并且在其相对的一极,具有被板状物封闭的极孔,无论如何是无法解释的。

对于 *Sycidium* 来说,Conkin 等提供的“可能的笼状构造”(1972, pl. 1, figs. 11—14, 16; text-fig. 1F)或“笼上构造”(1977, text-fig. 1E)仍然不是真正的底部构造。我们用稀释的冰乙酸溶解掉 *Sycidium* 坚硬的石灰壳之后,也获得了这种具有纵条纹的残留物。它们同 Conkin 等发现在 *Sycidium foveatum* 中的情况一样,突出于藏卵器内核的极部。但是在我们的材料中,内核的两极都有这种突出物,区别只在于它们的大小或形状不同(图版 II,图 5—10)。实际上它们只不过是藏卵器极孔中的疏松的充填物,而不是底部特有的构造。其实,在具有两个极孔的轮藻类群中,这种情况并不罕见,例如在 *Atopochara trivolvris trivolvris* 和 *Euaclistochara mundula* 中便常有顶、底孔的充填物附着于内核的两极(图版 II,图 14、11)。

据笔者看来,*Sycidium* 藏卵器定向的最可靠标志,莫过于细胞系列的分枝方向。王振(1976)曾详尽地讨论了这种构造的发育过程,显然分枝的前进方向应指向顶极,即极孔较大和多边形网格的形状规则、数目多、体积小的截平端。在 *Sycidium* 和现生类群藏卵器包围细胞系列之间建立的类比与此定向位置也是相吻合的,正如 Karpinsky 早在 1906 年就曾指出的那样,*Sycidium* 藏卵器上的多细胞直立系列相当于 *Chara*, *Nitella* 的螺旋细胞加上相应的姐妹细胞——冠细胞。而作为一个细胞系列来看,上部的冠细胞总是小于下面的螺旋细胞。

Trochiliscus 的正确定向及其标志与 *Sycidium* 基本一致。关于这个属藏卵器的真实的面貌,笔者将在下面详细叙述和讨论。

Trochiliscus 的结构及其分类价值

Trochiliscus 是轮藻类中最著名的化石属之一。以往的研究者都把它的藏卵器当作是由底孔四周发生延伸至顶孔附近的简单的狭长包围细胞构成的,就像在现生轮藻藏卵器中看到的

那样,只不过包围细胞旋转的方向相反而已。虽然 Karpinsky (1906) 在研究俄国的标本时,已经注意到 *Trochiliscus bulbiformis* 的右旋细胞沟不平整和在 *T. sp.* 的一个斜极视图 (Taf. III, Fig. 8) 上表现了或多或少接近实际情况的底部构造,但是这些重要的启示并没有引起 Karpinsky 足够的重视,他认为前者只是某些标本的偶然特征,而对后者甚至没有进行任何讨论。

云南沾益西冲组底部发现的 *Trochiliscus ingricus* 的标本,对研究 *Trochiliscus* 藏卵器的结构,十分有利。这些标本的底部结构保存得非常好,有一群近乎方形或菱形的小凹陷在底孔周围呈两侧对称排列,并且向上分枝出 18 条右旋细胞沟(详见描述部分)。*Trochiliscus* 的这种底部构造与王振 (1976) 发现的 *Sycidium* 的底部构造具有惊人的相似性,以致人们可以在一些细节上将它们一一对应起来(图版 I, 图 7b、8、10、14、16)。在云南的标本中,我们还普遍看到右旋沟有起伏和痕迹状态的横脊,就像 *Sycidium* 直立沟中的横脊那样,把右旋沟分割为一个连着一个的长方形小凹陷。

Trochiliscus 的这些令人感兴趣的特征的出现,对于泥盆纪轮藻类的研究是十分重要的。首先,它澄清了右旋轮藻类中的一个有关分类方面的争论,即 *Trochiliscus* 和 *Moellerina* 的关系问题。*Trochiliscus* 来源于 Pander (1856) 的“Trochiliscen”,原包括两种类型的藏卵器:一类具有网格装饰,应属 *Sycidium* G. Sandberger (1849); 另一类有右旋肋, Karpinsky (1906) 保留了 Pander 的命名,并以 *Trochiliscus ingricus* 作为它的模式种。*Trochiliscus* 的名称在泥盆纪轮藻类的研究者中获得广泛的应用。*Moellerina* 是 Ulrich (1886) 作为一个有孔虫的新属创立的,由于在最初的描述中没有提到包围细胞的旋转方向,而图版又被误印为左旋的,故长期以来这一名称未被轮藻学者们所接受。Peck et Morales (1966) 根据保存在美国自然博物馆的模式种 *Moellerina greenei* 的原始材料具有右

旋肋而无钙化冠细胞的事实,提出 *Moellerina* 代表了 *Trochiliscus* 或 *Eutrochiliscus* Croft (1952) 的最早合法名称。他们的这一倡议为后来的北美研究者普遍响应。可是当前的发现表明,*Trochiliscus* 和 *Moellerina* 的结构是有显著区别的。根据 Peck 对北美标本的多次描述,后者的右旋沟是由简单的狭长包围细胞形成的,这些长细胞直接和均匀地产生于底孔周围,底部结构不具有两侧对称性。笔者认为它们代表了右旋轮藻目中的两个不同的类群。

再则,*Trochiliscus* 与 *Sycidium* 藏卵器结构的高度相似性表明,在它们之间存在极为密切的亲缘关系和发生上的联系。这种关系给 *Sycidium* 归属于轮藻类的可靠性提供了一个新的更加重要的证明。尽管在当代轮藻学者中,极少有人怀疑它是属于轮藻类,但是毕竟这种布满多边形网格的外貌,和现生轮藻藏卵器的差异太大,而它们之间的关系又主要是建立在生态环境和某些构造的推测性类比上。由于云南 *Trochiliscus* 的新发现,可以说在 *Sycidium* 和典型的轮藻类藏卵器之间找到了一个联结纽带,同时也为有关轮藻类早期系统发生方面的某些重要问题的探讨带来新启示。关于这一点,笔者将在后面谈到它。

右旋、直立轮藻类的分类

轮藻类通常按包围细胞生长的方向不同划分为左旋轮藻目 Charales、右旋轮藻目 Trochilismales 和直立轮藻目 Sycidiales 三大类群。有两种不同的意见是针对直立轮藻目的。一是 Maslov (1961, 1963) 曾怀疑它作为一个独立的类群的真实性的,他认为这个目原先仅有的两个属 *Sycidium* 和 *Chovanella* 的分类位置是不能肯定的,它们的那种具纵肋的石灰壳可能分别代表了 *Trochiliscus* 和 *Eochara* 藏卵器外被的外壳 (utricle),就象在 Clavatoraceae 中所看到的那样。但是这种推测仅仅是由于在欧美的 *Sycidium*, *Chovanella* 常和 *Trochiliscus*, *Eochara* 共生。正如 Conkin 等 (1972) 和王振 (1976) 先

后指出的那样,由于在 *Sycidium* 的内核上显示出与石灰壳外表一样的结构, Maslov 的说法显然是不能成立的。另一种意见是 J. E. Conkin et B. M. Conkin (1977) 提出的,他们把 *Chovanella* 从直立轮藻目中独立出来,建立一个新目 Chovanellales。但是 *Chovanella* 按其包围细胞的生长方向是与 *Sycidium* 一致的,它作为新目的特殊性状只在于纵细胞沟无横分隔现象。在我们看来,包围细胞是否被横分隔,不具有与生长方向同等的分类价值。因为不仅在直立轮藻目,而且在右旋轮藻目中同样存在分隔和不分隔的两种情况。笔者主张将直立细胞沟的横分割性和沟的整体形态作为科级分类的依据,直立轮藻目可分为 3 个科: Chovanellaceae 仅有简单的花瓣形纵沟; Sycidiaceae 的纵沟被众多的横脊分隔为形状和大小较均一的多角形凹陷的狭长系列; 第三个科 Pinnopotamenaceae fam. nov. 是新创立的,这个科的模式属 *Pinnopotamen* 是不久前在云南发现的一个新类型。它和 *Trochiliscus ingricus* 共生。与所有轮藻类藏卵器化石一样,是一种残留了石灰壳的中空小球体,而且像其它泥盆纪轮藻类群那样,在它的两端都有极孔。它的石灰壳的基本构造式样属于直立轮藻型,主要是由几组粗锯齿形的纵脊和主沟直立的对生分枝沟系相间排列组成,形似一些侧部镶嵌的羽状蕨叶。这种分枝沟系具有横分隔,但比 *Sycidium* 的分隔次数少、无横脊和直立细胞系列表现为深、长的横沟和浅、短的纵沟相间排列; 它也有 *Chovanella* 式的简单直立沟,但 *Chovanella* 的直立沟全无横分隔和分枝。因此, *Pinnopotamen* 的这种特别的结构不应归属于 Sycidiaceae 或 Chovanellaceae 中去。

对于右旋轮藻目,笔者认为可以按相应的原则分科: 应当修正 Trochiliscaceae Peck (1934) 的特征,只包括具有右旋细胞系列的 *Trochiliscus*; 另两个属 *Karpinskya* 和 *Moellerina* 仅有简单的右旋细胞沟,归属于一个新科 Karpinskyaceae。需要说明的是, Istchenko et Saidakovsky (1975) 曾创立 *Primochara* 和 *Primochara-*

ceae 并直接列于轮藻纲之下。这个科、属的藏卵器包围细胞是右旋的,但是分类群的建立是单纯依据于营养体的性状。因而,在对藏卵器的结构进行更仔细的观察以前,不可能真正了解它们同 Trochiliscaceae 和 Karpinskyaceae 的确切关系。鉴于迄今的化石分类均以藏卵器的特征为标志,而营养体极少发现,因而无法证明它作为化石轮藻分科依据的可靠性和有效性。我们暂把 *Primochara* 作为右旋轮藻目中科级归属不明的类群看待。除非将来的研究表明, *Primochara* 的藏卵器属于 Karpinskyaceae 类型,科名 Primocharaceae 可以根据优先律取代 Karpinskyaceae, 或者确实属于一种新类型外,否则以营养体性状创立的科名 Primocharaceae 是不能保留的。

综合上述,笔者把右旋、直立轮藻类的系统分类表列如下:

纲 Charophyta

目 Sycidiales Mädlar, 1952

科 Sycidiaceae Peck, 1934

属 *Sycidium* Sandberger, 1849

科 Chovanellaceae L. Grambast, 1962

属 *Chovanella* Reitlinger et Jarzewa, 1958

科 Pinnopotamenaceae fam. nov.

属 *Pinnopotamen* gen. nov.

目 Trochilisciales Mädlar, 1952

科 Trochiliscaceae Peck, 1934 emend.

属 *Trochiliscus* (Pander, 1856) Karpinsky, 1906 emend.

科 Karpinskyaceae fam. nov.

属 *Karpinskya* (Croft, 1952) L. Grambast, 1962 *Moellerina* Ulrich, 1886

科级分类位置不明

属 *Primochara* Istchenko et Saidakovsky, 1975

关于轮藻类祖先类型的探讨

这个问题曾被 Grambast (1959, 1964, 1974) 多次讨论过。他认为轮藻类已知的 3 个目起源于一个共同的祖先, 这个祖先类型从理论上讲应当具有这样的生殖器官或藏卵器, 即它的包

围细胞既像 *Sycidium* 那样直立生长,又如 *Trochiliscus* 一样简单。并且指出,虽然 *Chovanella* 目前在中泥盆世之前尚无发现,但是它的石灰壳结构最类似推测中的祖先类型,很可能代表了轮藻类最原始的类群。

几乎没有什么重要的发现同轮藻类祖先类型具有直立生长的包围细胞的设想是不相吻合的。譬如:直立轮藻目是迄今发现的最老的类群之一。右旋轮藻目和左旋轮藻目中最古老的已知代表 *Eochara* 的包围细胞在底孔周围是近乎直立的;而在远离底孔之后,虽然发生了扭转,但赤道角一般都较大。赤道角的减小是后来发生的,右旋轮藻目似乎从晚泥盆世开始变得较为平缓 [*Moellerina sexcostata* (Prinada), 10—15°; *M. maslovi* (Samoilova et Smirnova), 5°]; 对于左旋轮藻目则始于晚石炭世的 *Palaeochara*。此外,在现生轮藻藏卵器的发育初期,包围细胞也是直立生长的,后来才开始发生扭转。

然而轮藻类的祖先类型不可能像 Grambast 所设想的那样具有 *Chovanella* 式的简单的直立细胞。这不仅因为 *Chovanella* 的发生时期(D₂)上要晚于从晚志留世已有其代表的 *Sycidium* 和右旋轮藻目,而且这种推测同轮藻早期演化的一些明显的趋势相矛盾。例如包围细胞或细胞系列数目的减少和顶孔的缩小在 3 个轮藻目中都有明显的反映等,从这些方面看, *Chovanella* 都较 *Sycidium* 和左、右旋轮藻目同时代的分子更进步,因而它似乎更加远离祖先类型的性状。当然,设想原始的祖先类型具有不横裂的简单包围细胞是符合以往对左、右旋轮藻目螺旋细胞的认识的,人们一直以为在那两个大类群中,只有简单的螺旋细胞,而一种简单直立细胞显然最有利于实现向简单的螺旋细胞转变。可是 *Trochiliscus* 右旋细胞横分隔的新发现,给予这一设想带来了严重的困难。

笔者相信, *Sycidium* 最可能代表了轮藻类最原始的类群。就地层分布而言,这个属的异名物 *Pseudosycidium* 是直立轮藻目中现今已知

的最老成员,也是整个轮藻类中最老的两个代表之一。从藏卵器的性状来看,一方面 *Sycidium* 的由众多细胞组成的有分枝的直立细胞系列,最为接近绿藻中胶毛藻科 (*Chaetophoraceae*) 和鞘毛藻科 (*Coleochaetaceae*) 多细胞类型的分枝丝体 (近代学者们多倾向于轮藻类起源于绿藻特别是其中的鞘毛藻科); 另一方面 *Sycidium* 的细胞系列之多和顶孔之大不仅显得远比 *Chovanella* 原始,而且更适于担当左、右旋轮藻目祖先的角色。因为不论在左旋轮藻目的 *Eochara* 或是右旋轮藻目几个器官属的原始代表中,都无例外地保持了较多的螺旋细胞和较大的顶孔。 *Trochiliscus* 与 *Sycidium* 结构的高度相似性,正好在 *Sycidium* 与右旋轮藻目之间建立起直接的演化桥梁。但是对于左旋轮藻目,由于迄今发现的类型均只有简单的螺旋细胞,因而在它和 *Sycidium* 之间还缺少演化的中间类型。这种中间类型很可能将会从中泥盆世或更早一些时期的沉积中被发现。

我国南方已知的泥盆纪轮藻序列

泥盆纪的轮藻化石在我国南方广泛分布。从地层层序来看,已知的化石点大体属于四个不同的层位。

最低的一个化石层位为广西象州的四排组,含 *Sycidium haikouense xiangzhouense* subsp. nov. (= *S. haikouense*, 张捷芳等, 1978) 和 *S. volborthi sipaiense* subsp. nov. (= *S. volborthi*, 张捷芳等, 1978)。四排组的时代是有争议的,王钰等(1979)主要根据四射珊瑚组合的面貌将其与波希米亚的达勒扬 (Dalejan) 阶对比,归属于中泥盆世早期;而由于在四排组上部产 *Euryspirifer paradoxus* 类型的腕足类化石,侯鸿飞等(1975)、乐森琚等(1978)和杨式溥等(1979)均主张将它与下泥盆统的上埃姆斯 (Upper Emsian) 阶或兹利霍夫 (Zlichovian) 阶对比。

第二个化石层位是广西象州的应堂组下部。在泥岩的薄层泥灰岩夹层中产 *Sycidium spinuliferum* (sp. nov.)。应堂组上部一般均认

为与西欧艾菲尔 (Eifelian) 阶相当; 其下部所含的腕足类地方色彩浓厚, 四射珊瑚少, 有人 (杨式溥等, 1979) 认为难以与国外对比。但是与轮藻化石共生的牙形刺 *Eognathodus bipennatus* 仅知于中泥盆世, 而轮藻类 *Sycidium spinuliferum* 唯一相近的类型 *S. volborthi eifelicum* Langer (1976) 产自德国艾菲尔山的艾菲尔阶。

第三个化石层位发现在云南沾益、禄劝之西冲组底部。在厚约 50 米的泥质白云岩中, 含有较丰富的 *Trochiliscus ingricus* Karpinsky 和 *Pinnopotamen yunnanensis* (gen. et sp. nov.), *Sycidium haikouense* Z. Wang 而未见任何其它门类化石。

第四个化石层位是我国目前已知的最高和最常见的一个泥盆纪轮藻化石层位。在云南沾益、禄劝一带以西冲组下部为代表, 含 *Sycidium haikouense* Z. Wang, *Chovanella burgessi* Peck et Eyer 和本文描述的 *Trochiliscus zhanyiensis* (sp. nov.)。根据区域性的地层和古生物 (包括轮藻化石) 对比, 王振 (1976) 所描述的那些大型 *Sycidium* 和 *Chovanella burgessi* 的产出层位, 可能还有 *Eochara changshaensis* Zhang (1978) 的产出层位均属这一层位。

最后的两个轮藻化石层位的时代均为中泥盆世晚期, 其中的第四化石层或其上、下以产 *Stringocephalus* 或 *Bothriolepis* 和植物化石 *Protopitodendron scharyanum*-*Barrandeina duslinna* 组合为主要特征; 而代表第三化石层的西冲组底部虽无其它门类的化石发现, 但其所含的轮藻化石 *Trochiliscus ingricus* 仅知于吉维特 (Givetian) 阶 (Samoilova et Prinada, 1966), *Sycidium haikouense* 属于我国南方第四化石层位中的最常见代表。

至于云南华宁所基沟产 *Moellerina* cf. *convoluta* (Peck) Peck et Morales 的层位, 目前还不能将它与上述的任何一个化石层位进行确切的对比。有人认为这一地层的时代可能属于晚志留世或早泥盆世。由于轮藻化石十分接近于美国密苏里州 Callaway 灰岩中的 *Moellerina*

convoluta, 我们怀疑它更可能属中泥盆世。

化石描述

右旋轮藻目 *Trochiliscales* Mädlar, 1952

右旋轮藻科 *Trochiliscaceae* Peck, 1934 emend.

特征 藏卵器具有右旋的包围细胞系列。

模式属 *Trochiliscus* (Pander, 1856) Karpinsky, 1906 emend.

讨论 在本文之前, 右旋轮藻科几乎包括了所有具有右旋肋的藏卵器类型。根据当前的研究, 这种右旋肋有两种不同的类型: *Trochiliscus* 的右旋沟显示了多次横分割的痕迹, 系由多细胞的右旋系列组成; 而 *Moellerina* 和 *Karpinskya* 的右旋肋属于简单的右旋长细胞。它们可以象直立轮藻目中的 *Sycidium* 和 *Chovanella* 那样, 恰当地分属于两个不同的科。按国际植物命名法的规定, *Trochiliscaceae* 的名称应依附于模式属 *Trochiliscus*。

右旋轮藻属 *Trochiliscus* (Pander, 1856) Karpinsky, 1906 emend.

特征 藏卵器扁球形、球形或鳞茎状, 有 8—18 条右旋的沟、脊, 右旋沟被隐约的横脊或波状起伏分隔成一列长方形的小凹陷。底部两侧对称, 底孔位于两瓣唇状突起之间的狭窄凹陷之中; 顶孔大于底孔, 具有宽缓的漏斗形外凹陷。壁发育同心层理。

模式种 *Trochiliscus ingricus* Karpinsky, 1906

讨论 自从具有钙化冠细胞的属 *Karpinskya* 分出后, *Trochiliscus* 被应用于所有无钙化冠细胞的右旋藏卵器类型。由于模式种底部的对称性和右旋沟的分隔现象被忽视, 泥盆纪轮藻研究者们一般认为它与 *Moellerina* Ulrich (1886) 为同义名, 而在 Peck et Morales (1966) 的倡议下, 一些北美学者甚至将 *Trochiliscus* 作为 *Moellerina* 的晚出异名废弃。

经过笔者修正了的 *Trochiliscus* 仅包括模

式种和 Karpinsky (1906) 描述的另两个产于俄国的种: *T. bulbiformis*, *T. sp. indet.*。它以底部的两侧对称结构和右旋细胞沟被分隔为系列小凹陷区别于 *Moellerina*。这些性状倒十分类似于 *Sygidium*, 但其沟、脊右旋而不是直立的, 右旋沟中亦无清晰的横脊。

扁形右旋轮藻 *Trochiliscus ingriscus* Karpinsky

(图版 I, 图 7—15)

1906 *Trochiliscus ingriscus*, Karpinsky, s. 112—118, Taf II, Fig. 23—28.

1952 *Trochiliscus (Eutrochiliscus) ingriscus*, Croft, p. 209.

藏卵器扁球形, 长 295—525 微米, 宽 426—656 微米, 顶部宽平, 底部平或略呈宽圆形。顶孔外口直径 44—115 微米, 通常有宽缓的外凹陷; 底孔外口直径 20—40 微米, 位于两瓣唇状突起之间的窄凹陷之中。底部结构两侧对称: 在唇突的外侧和两端各有两个微弱的小凹陷, 唇突外侧的稍大, 近乎方形, 每个凹陷向上对应着两条右旋细胞沟; 端部的凹陷略小, 近乎菱形, 向上各自对应一条右旋沟; 在每端的两个凹陷之间均从外侧嵌入一个形状相仿的较大凹陷, 这个嵌入凹陷向上对应于三条右旋沟, 其中央的一条右旋沟基部尖锐, 并与嵌入凹陷位于窄底凹的延长线上。右旋细胞沟和间脊为 18 条, 赤道角一般 60—70°, 在接近顶、底时近于直立; 细胞沟比间脊宽, 底部不平整, 被 6—9 条痕迹状态的横脊或波峰分隔成长方形的凹陷系列; 在这 18 条右旋沟中, 有 6 条的基部较尖狭 (包括底凹延长线上的 2 条和另外 4 条, 相互之间间隔 2 条基部宽钝的右旋沟)。侧壁厚 27—66 微米, 断面上有隐约的同心层理。

比较和讨论 当前标本与 Karpinsky (1906) 描述于苏联列宁格勒附近中泥盆统上部的 *Trochiliscus ingriscus* 的形状、大小和右旋肋的数目相一致。根据图版比较, 二者的赤道角和顶孔外径也相仿。Karpinsky 的图版还表明, 在他的标本的右旋沟中同样具有长方形小凹陷。此外, Karpinsky 也描述了在少数情况下有一极

发育小突起。这种小突起可能相当我们所称的底部唇状突起。

产地和层位 云南沾益下双河村、西冲, 禄劝茶花箐; 西冲组底部。

沾益右旋轮藻 (新种) *Trochiliscus* *zhanyiensis sp. nov.*

(图版 I, 图 18; 图版 II, 图 1—4)

藏卵器圆饼状, 长 590—689 微米, 宽 1148—1452 微米, 顶、底部宽平。顶孔外口直径 197—328 微米, 底孔外口直径 98—197 微米。底部两侧对称, 有 18 条微凹—平的右旋细胞肋和细弱间脊或间沟, 右旋细胞肋被横分隔为 6 个左右长方形浅凹陷或疹块, 赤道角 50—60°, 接近顶、底孔时反曲成近乎直立的状态。壁厚在赤道处为 98—230 微米, 向两极显著变薄。内核扁球形, 长 394—558 微米, 宽 656—820 微米。

比较和讨论 当前种与模式种 *Trochiliscus ingriscus* 的右旋肋数相同, 形状也较接近。二者最明显的区别是个体的大小悬殊。此外, 新种形体更宽扁, 右旋肋平缓赤道角较小。

产地和层位 云南沾益桃园; 曲靖组。

卡氏轮藻科 (新科) *Karpinskyaceae* fam. nov.

特征 藏卵器具有简单的右旋包围细胞。

模式属 *Karpinskya* (Croft, 1952) L. Grambast, 1962

讨论 新科 *Karpinskyaceae* 的特征就是 *Trochiliscaceae* Peck, 1934 的特征。它包括从 *Trochiliscaceae* Peck, emend. 中独立出来的 *Moellerina* 和 *Karpinskya*。前者无冠细胞保存, 后者有钙化的冠细胞。我们将钙化构造较完善的 *Karpinskya* 指定为新科的模式属。

莫哀勒轮藻属 *Moellerina* Ulrich, 1886

藏卵器接近球形或球茎状, 有 5—11 条右旋的沟、脊, 右旋沟无横分隔现象, 无钙化的冠细胞。底部辐射对称, 顶孔大于底孔。

模式种 *Moellerina greenei* Ulrich, 1886

旋转莫哀勒轮藻(比较种) *Moellerina cf. convoluta* (Peck) Peck et Morales

(图版 I, 图 17)

藏卵器近乎球形, 长 328—344 微米, 宽 344—361 微米, 顶部微突出, 无钙化的冠细胞, 底部宽圆至平。有 12 条较宽而无横分隔的右旋细胞沟和较窄的间脊, 赤道角 45—60°, 在接近顶、底时反曲成近乎直立的状态。底孔外口圆, 直径约 33 微米; 顶孔外口直径约 55 微米, 位于一个深漏斗形的凹陷中。

比较和讨论 当前标本与产自美国密苏里州中泥盆统 Callaway 灰岩中的 *Moellerina convoluta* (Peck) 的大小、形状及钙化式样相一致, 右旋包围细胞仅比美国种变化范围的上限多 1 条。但二者的赤道角相差很大。

产地和层位 云南华宁所基沟; 中泥盆统。

直立轮藻目 Sycidiales Mädlar, 1952

直立轮藻科 Sycidiaceae Peck, 1934

直立轮藻属 *Sycidium* Sandberger, 1849

有刺直立轮藻(新种) *Sycidium spinuliferum* sp. nov.

(图版 II, 图 5—9)

1978 *Sycidium* sp., 张捷芳等, 382 页, 图版 112, 图 3。

藏卵器内核长(包括顶、底孔的填充物) 656—935 微米, 宽(包括刺) 640—753 微米, 球状体腔的直径 558—686 微米。具有 18 条纵沟和脊, 每条纵沟被 13—14 条低细的横脊分隔为横向拉长的六边形凹陷系列, 在小凹陷的中心常有小刺, 长 11—87 微米, 直径 11—55 微米; 相邻纵沟中的小凹陷交错排列, 其接合处形成锯齿状细纵脊。顶孔填充物呈倒截顶圆锥形或圆柱形, 长 66—164 微米, 顶面直径 115—230 微米; 底孔填充物圆柱形至截顶圆锥形, 长 115—230 微米, 底面直径 115—148 微米; 侧面一般均有纵条纹。

内核上偶尔附着残破的石灰壳, 石灰壳表

面的横脊很微弱, 壁厚约 66 微米。

比较和讨论 图版 II 图 5a—b 所示的藏卵器内核上附着一小块残存的石灰壳, 系由相当于纵沟位置上的一系列六边形小单元组成。这些小单元的上、下邻接处在内侧开裂成宽约 22 微米的裂隙, 它进一步证实了 *Sycidium* 石灰壳中的每一个多边形的小单元代表一个独立的小细胞。

内核上具小刺是当前种最醒目的特征之一。这些小刺从藏卵器石灰壳的内侧一一插入包围细胞系列中的六边形小细胞, 但不穿透它。小刺表明在藏卵器石灰壳中存在许多与外界不通连的径向针孔。这种针孔的真正功能还不很了解, 或许是为了减轻 *Sycidium* 藏卵器的厚实的石灰壳的重量, 以便能为自然力携带到更远的地方。

在 *Sycidium* 的已知种中, 产于德国 Eifel 山中泥盆统的 *S. volborthi eifelicum* Langer (1976) 的内核表面也保存了刺状构造, 但是这个种的个体小、形体扁和横脊少, 与当前种是不难区别的。

产地和层位 广西象州大乐; 应堂组。

蕨叶轮藻科(新科) *Pinnopotamenaceae* fam. nov.

特征 藏卵器的直立包围细胞系列组成主沟直立的对生分枝沟系。

模式属 *Pinnopotamen* gen. nov.

讨论 新科藏卵器的结构属于直立轮藻型。形成蕨叶形构造的对生分枝沟系的主沟和相邻蕨叶形构造的锯齿形间脊是直立的。它与直立轮藻目的已知科的区别是: *Sycidiaceae* 的藏卵器系由形状和大小相近的多边形小凹陷的直立系列组成的, 形成较均一的网格状或蜂窝状构造; *Chovanellaceae* 的藏卵器只有简单的直立细胞沟和平滑的间脊, 形似一朵含苞欲放的花蕾。

蕨叶轮藻属(新属) *Pinnopotamen* gen. nov.

特征 藏卵器两侧对称, 具有 1 组简单的

纵沟和 4 组直立的对生分枝沟系。分枝沟系的主沟直立,短支沟斜上指,相邻沟系中的支沟相互镶嵌,其邻接处形成宽凸的锯齿形纵脊。顶孔大于底孔。

模式种 *Pinnopotamen yunnanensis* gen. et sp. nov.

讨论 新属的 4 组直立对生分枝沟系形似蕨类植物的羽状叶。每组分枝沟系可能代表一系列宽、窄细胞相间排列的直立细胞系列。其中每对对生的短支沟横越直立主沟相连,相当于一个宽细胞;而上、下支沟间隔的主沟部分相当于一个窄细胞。另外一组纵沟系由少数简单的长细胞形成,其中央纵沟位于藏卵器的对称面上。此属以形似蕨叶的直立对生分枝沟系区别于一切已知的轮藻类群。

云南蕨叶轮藻(新属、新种) *Pinnopotamen yunnanensis* gen. et sp. nov.

(图版 1, 图 1—6)

藏卵器近乎桃形,长 377—525 微米,宽 459—541 微米,顶部微突至截平,底部宽钝。4 组蕨叶形直立分枝沟系占据了石灰壳表面的 2/3,每组沟系的主沟由底部近乎直立地延伸至顶孔附近,主沟的两侧对生 2—3 对由下而上渐次缩小的羽片形短支沟,支沟斜上指并横越主沟,把主沟分隔为高低相间的部分;相邻沟系中的支沟交错镶嵌,其缝合线突起成粗锯齿状纵脊。在另外的 1/3 表面上有 5 条纵沟,中央的一条纵沟直立、较短和顶端尖锐,两侧的纵沟略向内倾斜。顶孔外口直径 34—77 微米,位于宽深的漏斗形凹陷之中;底孔常不明显,在部分标本中测得其外口直径为 33—66 微米。

产地和层位 云南沾益下双河村;西冲组底部。

主要参考文献

王水、张善楨, 1956: 四川江油中泥盆纪的一种轮藻化石。古

生物学报, 第 4 卷, 第 3 期。

王振, 1976: 西南地区中泥盆世的直立轮藻。古生物学报, 第 15 卷, 第 2 期。

王钰、俞昌民、许汉奎、廖卫华、蔡重阳, 1969: 华南泥盆纪生物地层。地层学杂志, 第 3 卷, 第 2 期。

乐森瑄、白顺良, 1978: 广西象州大乐地区泥盆纪地层。华南泥盆系会议论文集, 地质出版社。

张捷芳、卢辉枏、张振来、高琴琴, 1978: 轮藻纲。中南地区古生物图册(四), 地质出版社。

杨式溥、潘江、侯鸿飞, 1979: 中国的泥盆纪。地质学报, 第 53 卷, 第 3 期。

中国科学院南京地质古生物研究所, 1974: 西南地区地层古生物手册, 科学出版社。

Conkin, J. E., and B. M. Conkin, 1977: North American primitive paleozoic charophytes and descendants. *Geobot.* (1977).

———, T. Sawa, R. G. Coy, and A. M. Salmon, 1972: The charophyte genus *Sycidium* in the Upper Devonian of Iowa. *Micropaleont.*, 18(1), 74—80.

Croft, W. N., 1952: A new *Trochiliscus* (Charophyta) from the Downtonian of Podolia. *Brit. Mus. (Nat. Hist.), Bull. Geol.*, 1(7), 187—220.

Grambast, L., 1964: Précisions nouvelles sur la phylogénie des Charophytes. *Natur. Monspel. Bot.* 16, 71—77.

———, 1974: Phylogeny of the Charophyta. *Taxon*, 23(4), 463—481.

Istchenko, T. A., and L. Y. Saidakovsky, 1975: The discovery of Charophytes in Silurian of Podolia. *Dan SSSR*, 220(1).

Karpinsky, A., 1906: Die Trochiliskien, *Comité Geol. Mém.*, n. ser., 27, 1—167.

Langer, W., 1976: Neufunde von *Sycidium* G. Sandberger (nova class., Charophyta?) aus dem Devon der Eifel, *Palaont. Z.*, 50(3/4), 209—221.

Lu Yen-hao, 1948: On the occurrence of *Sycidium*, a Palaeozoic Charophyta in the Lungkuashan Formation of Poshu, Eastern Yunnan. *Nat. Peking Univ.* 50 Anniv., Papers (geol.), 69—76.

Maslov, V. P., 1961: Are *Sycidium* and *Chovanella* not the utracles of charophytes? *Akad. Nauk SSSR. Doklady*, 138(3), 677—680.

———, 1963: Introduction to the study of charophytes. *Akad. Nauk SSSR, Geol. Inst. Trudy*, 82, 1—104.

Peck, R. E., and G. A. Morales, 1966: The Devonian and Lower Mississippian charophytes of North America. *Micropaleont.*, 12(3), 303—324.

Samoilova, R. B., and N. D. Prinada, 1966: On the studies of trochiliscids. *Akad. Nauk SSSR, Geol. Inst., Acad. Trudy*, 143, 201—212.

[1979 年 10 月 25 日收到]

NEW DISCOVERY OF DEVONIAN CHAROPHYTES FROM SOUTH CHINA WITH SPECIAL REFERENCE TO CLASSIFICATION AND GYROGONITE ORIENTATION OF TROCHILISCALES AND SYCIDIALES

Wang Zhen and Lu Hui-nan

(Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica)

Abstract

Five species described in the present paper belong to Trochiliscales and Sycidiales. They are *Trochiliscus ingricus* Karpinsky, *T. zhanyiensis* sp. nov., *Moellerina* cf. *convoluta* (Peck), *Sycidium spinuliferum* sp. nov. and *Pinnopotamen yunnanensis* gen. et sp. nov.. *Pinnopotamen* is a new genus of Sycidiales which is characterized by having oppositely branched furrows composed of vertical series of a few enveloped cells. It is noteworthy that some forms of *Trochiliscales* are reported for the first time in China. Another important discovery is that *Trochiliscus ingricus*

has a bilaterally symmetrical basal structure and, moreover, eighteen dextral furrows crossed by obscure transverse ridges. Apparently, these features are very similar to those of *Sycidium*. In this paper, the diagnoses of *Trochiliscus* and of Trochiliscaceae are emended, and two new families Karpinskyaceae and Pinnopotamenaceae are established. Furthermore, the gyrogonite orientation of Trochiliscales and Sycidiales is discussed and a brief account is given of the Devonian Charophyte-bearing deposits in South China.

图 版 说 明

全部标本均保存于中国科学院南京地质古生物研究所。

图 版 I

1—6. 云南蕨叶轮藻 *Pinnopotamen yunnanensis* gen. et sp. nov.

1a—c. 藏卵器的侧、顶、侧视, 1a. $\times 80$, 1b—c. $\times 40$; PB8680。

2a—c. 藏卵器的顶、侧、底视, $\times 40$; PB8681。

3. 藏卵器的侧视, $\times 40$; PB8682。

4. 藏卵器的侧视, $\times 40$; PB8683。

5. 藏卵器的底视, $\times 40$; PB8684。

6. 藏卵器的纵切薄片, $\times 100$; PB8685。

云南沾益下双河村, 西冲组底部。

7—15. 扁形右旋轮藻 *Trochiliscus ingricus* Karpinsky

7a—b. 藏卵器的侧、底视, $\times 40$; PB8686。

8. 藏卵器的底视, $\times 80$; PB8687。

9. 藏卵器的顶视, $\times 40$; PB8688。

10. 藏卵器的底视, $\times 40$; PB8689。

11. 藏卵器的侧视, $\times 40$; PB8690。

12. 藏卵器的侧视, $\times 40$; PB8691。

13. 藏卵器的顶视, $\times 40$; PB8692。

14. 藏卵器的底视, $\times 40$; PB8693。

15. 藏卵器的纵切薄片, $\times 100$; PB8694。

云南沾益下双河村, 西冲组底部。

16. 西藏直立轮藻陀螺型 *Sycidium xizangense* f. *turbineum* Z. Wang

藏卵器的底视, $\times 22.5$; 西藏芒康小邦达, 丁宗隆组; PB6031。

17. 旋转莫哀勒轮藻 (比较种) *Moellerina* cf. *convoluta* (Peck) Peck et Morales

a—c. 藏卵器的顶、侧、底视, $\times 40$; 云南华宁所基沟, 中泥盆统; PB8695。

18. 沾益右旋轮藻 *Trochiliscus zhanyiensis* sp. nov.

a, b. 藏卵器的侧、底视, $\times 30$; 云南沾益桃园, 西冲组下部; PB8696。

1. 藏卵器的底视, $\times 30$; PB8697。

2. 藏卵器的顶视, $\times 30$; PB8698。

3. 藏卵器的底视, $\times 30$; PB8699。

4. 藏卵器内核的底视, $\times 40$; PB8700。

云南沾益桃园, 西冲组下部。

5—9. 有刺直立轮藻 *Sycidium spinuliferum* sp. nov.

5a—b. 藏卵器内核的侧视, $\times 40$; PB8701

6. 藏卵器内核的侧视, $\times 40$; PB8702。

7. 藏卵器内核的侧视, $\times 40$; PB8703。

8. 藏卵器内核的侧视, $\times 40$; PB8704。

9. 藏卵器内核的侧视, $\times 40$; PB8705。

广西象州大乐, 应堂组下部。

10. 海口直立轮藻 *Sycidium haikouense* Z. Wang

藏卵器内核的侧视, $\times 40$; 云南沾益桃园, 西冲组下部; PB8706。

11. 整洁真开口轮藻 *Euclistochara mundula* (Peck) Z. Wang et al.

藏卵器内核的侧视, $\times 96$; 吉林延吉龙井大成, 龙井组; PB8707。

12. 哈尔韦克星孔轮藻 *Stellatochara hoellvicensis* Horn at Rantzien

a—c. 藏卵器的顶、侧、底视, $\times 40$; 陕西韩城乱麻科至五角树, 二马营群; PB6217。

13. 韩城星孔轮藻 *Stellatochara hanchengensis* Z. Wang et Huang

藏卵器的纵切薄片, $\times 80$; 陕西韩城乱麻科至五角树, 二马营群; PB6226。

14. 三褶奇异轮藻三褶亚种 *Atopochara trivolvus trivolvus* Peck

藏卵器内核的侧视, $\times 40$; 吉林延吉龙井大成, 龙井组; PB8708。

15. 真开口轮藻 (未定种) *Euclistochara* sp.

a—c. 藏卵器内核的顶、侧、底视, $\times 40$; 浙江梅城, 渔山尖组; PB6644。

16. 安陆孔轮藻 *Porochara anluensis* Z. Wang

藏卵器的纵切薄片, $\times 45$; 湖北安陆城关, 公安寨组; PB4440。

图 版 II

1—4. 沾益右旋轮藻 *Trochiliscus zhanyiensis* sp. nov.



