

桨 肋 虫 的 卷 曲

韩 乃 仁

(桂林冶金地质学院)

桨肋虫 (*Remopleurides* Portlock, 1843) 是奥陶纪常见的三叶虫。Аполлонов (1974) 统计过桨肋虫的种, 大部分产于中、上奥陶统。绝大多数的描述, 都是根据分散的头部、胸部和尾部。

Whittington (1950) 曾详细地描述了桨肋虫的各种构造。Лисогор (1961) 描述了 *Remopleurides pisiformis* 的卷曲标本, 但胸后部及尾节保存不好。Чураева (1975) 描述了一些保存零散的标本。一些国家的学者研究了不少酸解泡出的标本 (如 Webby, 1973; Bergström, 1973; Chatterton and Ludvigsen, 1976), 虽然保存完整的很少, 但对头部腹边缘、颊角腹边缘、肋腹边缘和尾腹边缘的构造, 基本上已经清楚。Bergström (1973) 在论三叶虫形态、生活及分类时, 专门讨论了桨肋虫的卷曲, 但所用标本卷曲不完善。Вебер (1948) 描述了哈萨克斯坦晚奥陶世的桨肋虫 (*R. pisiformis*) 3 个完整卷曲标本, 在种的描述中最后一句话是: “我们所有标本的尾部都在头下面, 头部腹边缘舌恰好进入尾部中央缺口。” Аполлонов (1974) 在属的特征里引用了这段话, 但其他作者在讨论头尾卷曲关系时, 言语不多。

一 桨肋虫的潘杰尔器官

(图版 I, 图 1—6, 10—15; 图版 II, 1—12)

本文记述的标本共 10 件 (TJ 101—103, 105—111), 均采自浙江江山奥陶系黄泥岗组。从这些标本的特征如: 头鞍宽、头鞍前舌叶较

宽及有两对模糊的鞍沟, 11 个胸节, 第 8 轴节上伸出中轴刺 (已断), 尾部小而宽, 尾轴中间有缺口等看来, 应为 *Remopleurides pisiformis* Weber, 1948. 另一件标本为 *Remopleurides* sp. (图版 I, 图 7—9)。

从图版 II, 图 2 的标本, 可以看到头部腹边缘在前舌叶的外侧, 与自由颊之间是没有明确界限的, 也就是说在侧视上看, 自由颊接近前舌叶的前侧逐渐弯向腹方, 而在其拐弯处出现一对锥状坑 (图版 II, 图 5; 插图 1), 这一弯转的交角是钝角, 这一对锥状坑, 与背壳表面的前舌叶前侧端的前坑相对应 (插图 1)。面线在前坑之前向中央会拢, 前舌叶与头鞍的广大表面相垂直, 但并不弯到腹面。头部腹边缘, 在头部前方前舌叶对应位置向后变宽, 在变宽的两侧为对称排列的锥状坑, 由锥状坑开始, 腹边缘

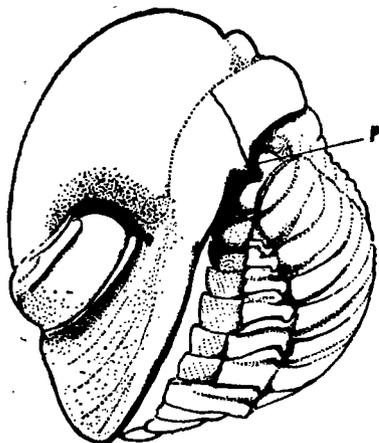


插图 1 *Remopleurides pisiformis* 的卷曲
斜侧视 (oblique view)

P 为头部腹边缘上的潘杰尔瘤
(P—Panderian Protuberances)

向颊角方向变尖窄延伸到颊刺。腹边缘中线 (Rostral suture) 由前舌叶正中的腹面向后延伸, 在腹边缘的内核上, 它是凸起的线脊, 在外模上是一个隐约的线缝, 说明内面向两侧倾斜。而且在两板结合处附近有上弯的趋势。腹边缘中线向后在腹边缘 $2/3$ 的宽度上, 有一向下方尖突的突起 (图版 II, 图 2, 12), 向前后方作脊状突出, 两侧向正中集拢略缓, 并突然变薄变尖。这个尖的突起正好伸入尾轴叶的中间缺口 (median notch), 但并未完全接触到槽顶端。头部腹边缘在零散的标本上, 还可以看到这个突起物, 并不是腹边缘的后缘, 后面还有腹边缘宽度的 $1/3$ (图版 II, 图 12)。这种情况亦可在 Webby 的标本中见到 (Webby, 1973, 图版 52, 图 10)。但在卷曲标本上已被尾轴后面肋面掩盖。尾部轴节因中间的凹陷而成为两侧的凸起, 每侧凸起近球状。尾轴后部全部伸入到头腹边缘下面, 从卷曲的趋势看, 几乎与头部腹边缘前部近垂直 (图版 I, 图 2, 5)。

肋部腹边缘很宽, 在卷曲完整的标本上, 肋内核有不少脱落, 只保留了肋部腹边缘部分印痕, 粗看可能以为是肋部腹边缘全部的印痕, 但这些并列的在中间向下凸出的印痕, 并不是全部肋部腹边缘的印痕, 而只是在卷曲充分时, 肋间未重叠的部分印痕 (图版 II, 图 2, 4)。

从半卷曲的两个肋切面可以看出, 靠轴部关节瘤外侧的肋切面 (图版 I, 图 11; 插图 2, B) 的肋背前方圆凸, 前缘与腹边缘夹角为锐角, 肋后部微凹, 又向后斜上方到肋后缘微翘起, 肋腹边缘前部为平凸的面。在肋腹面有向前作弧形的弯脊 (图版 II, 图 10, 并参阅 Bergström, 1973, 图版 III, 图 5), 弯脊是腹边缘向背方凹入的潘杰尔窝的前方阻挡物, 后一肋的前缘当卷曲时, 伸入前一肋潘杰尔窝中。肋断面厚, 靠近肋端部断面薄。

肋部的中部断面 (图版 II, 图 9; 插图 2, A) 可以看到很象新月形被斜切成一角, 前端尖锐, 肋腹边缘的潘杰尔脊位置靠前, 潘杰尔窝较大, 说明在中部肋间比靠近肋沟重叠的更多, 在

Webby (1973, 图版 52, 图 13) 和 Bergström (1973, 图版 III, 图 5) 的两文中, 都可见到肋部腹边缘形态。

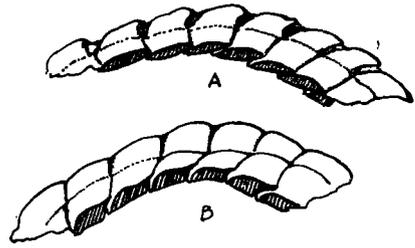


插图 2 *Remopleurides pisiformis* 的肋切面
(longitudinal sections of thoracic pleurae)

- A. 通过肋中部的切面
- B. 通过近肋基部关节瘤的切面

肋部的关节瘤在近轴沟处 (图版 I, 图 2—5, 7, 10, 12, 15; 图版 II, 2—5, 7—11)。浆肋虫的肋关节部分与 *Cheirurus* 和 *Hammatocnemis* 有些相近, 都是由后一肋的前缘凸出的关节瘤, 伸入到前一肋后缘的关节窝或者支骨窝 (fulcral socket) 中。但浆肋虫没有关节瘤内的肋基部, 所以它仅是在某种程度上接近 *Cheirurid* 类。

在 Whittington (1959, 图版 2, 图 23) 以及 Webby (1973, 图版 52, 图 10, 14) 的图版中, 有很多自由颊的腹边缘, 可以清楚地看到颊角和面线之间靠后部有一凹坑 (潘杰尔结合坑), 这应该是靠头部胸肋第一肋端插入处。而第 2 到第 11 肋端, 并不与颊缘有插入关系, 只是那些未重叠的肋部腹边缘贴着颊部腹边缘。在我国和苏联的标本上都清楚地表现了这一现象。

二 有关浆肋虫与其它三叶虫卷曲嵌合的讨论

有一些奥陶纪的三叶虫在卷曲时, 头尾相碰、相嵌、相铰合, 使卷曲完善, 不致松开, 用以保护自己柔软的腹部。现试讨论这类三叶虫的卷曲形式如下:

Cyclopyge (韩乃仁, 1978) 的卷曲嵌合, 是尾腹边缘对准头腹边缘的结合沟, 这一结合沟很浅, 只在颊角部分明显。同时各肋端伸入头

颊腹边缘的潘杰尔坑中,当卷曲完全时,使头与尾不能前后和左右任意活动。卷曲嵌合的关键,看来是肋端与头颊腹边缘潘杰尔坑的嵌合。另外是尾缘对准头部腹边缘嵌合,才能使肋端的嵌合更为完善。Cyclopyge 卷曲的能力是很强的,卷曲制约的条件也较完善。然而,从它的眼大、身小,头部长度等于、甚至大于胸部和尾部,则又说明其运动能力较弱,而是以漂游,不是以游泳为主的。

Hammatocnemis (韩乃仁, 1980) 的卷曲方式是尾部从后下方向前滑动,使尾后缘对准头腹边缘板后面的。从这一点看来,它与 *Phillipsinella* 卷曲有几分相象 (Ingham, 1970, 图版 5, 图 17、20; Bruton, 1976, 图版 105, 图 6, 9)。但肋端与颊缘关系则不同,是肋端上的卢氏槽不严紧的控制着颊缘,在靠近肋基部一侧又是象古代的书筒似的并列卷曲,只在肋基部外端有支骨瘤与支骨瘤相嵌合滑动。在我国,有不少不完整卷曲的标本,当尾部由后向前向头部腹边缘滑动时有两种情况: 1. 要不是没有由卢氏槽的限定,与头部腹边缘交成斜角; 2. 或滑动过头,使尾缘超过头部腹边缘后缘,甚至达到头部腹边缘近前缘。这些是否表明 *Hammatocnemis* 卷曲构造是细致复杂的,但不常见,卷曲制约不够完善,肋腹边缘上的卢氏槽制约颊缘不紧密。从生态角度上说,它应该是游泳和爬行为主的,所以卷曲对它来说只是生活中“偶一为之”的活动。

Henry (1968) 描述 *Crozonaspis struvei* 的头部腹面有浅槽,当卷曲时用以容纳长尾刺的基部与之适应。Clarkson et Henry (1973) 描述了 *Colpocoryphe rauaulti* Henry, 说明这类三叶虫头部腹面可以向上弯曲,用来容纳尾轴及后侧肋背方,形成准螺旋形卷曲的状态。这两个种都是尾部与头部腹边缘相对的。前者是尾部腹边缘与头部腹边缘相对应,后者是以尾轴后部及尾肋后侧背方,与头部腹边缘相对应。

Henry & Clarkson (1975) 发现 *Placoparia* 在卷曲时,其尾部可超出头部之前很多,它是以

肋端嵌在头部边缘上的结合坑卷曲固着。另一类在头部边缘上嵌合的是 Clarkson, Eldridge & Henry (1977) 所描述的 *Acernaspis* Compbell (1967) 头部腹边缘。这个种的头前腹边缘上,有尾后缘嵌入的结合沟,颊部腹边缘上有卷曲时,肋端嵌入的潘杰尔坑。这两类卷曲虽然都是以肋端与尾部末端,共同与头部边缘嵌合,但前者是在边缘上,可以见到潘杰尔结合坑;后者是在腹部边缘上有潘杰尔结合坑。这两类在卷曲程度上是不同的。

浆肋虫的卷曲是另一种卷曲嵌合形式。前面所说的几种三叶虫是头尾嵌合的,是肋端与头部腹边缘嵌合的。而浆肋虫的卷曲嵌合,则是以头部腹边缘上的突起(潘杰尔瘤 Panderian protuberance, 见插图 1, p), 嵌入尾轴末节中间凹口中的(图版 I, 图 2, 5, 9; 图版 II, 图 2, 5)。浆肋虫的这一制约机理,可以不用肋部与颊部腹边缘相互固定,就可以使尾部与头部相对固定。肋部的潘杰尔脊和潘杰尔瘤,只是起到肋间的固定作用,加上了特有的近轴沟的关节瘤和关节窝,使肋部不可能左右错动。这说明浆肋虫左右制约构造完善。头部与尾部明显的棒形制约,是三叶虫特化的一个典型。尾轴后部肋面被头腹边缘后部掩盖,应该是螺旋形卷曲(参见 Bergström, 1973) 的孑遗。因为在寒武纪早期,头大、尾小、胸节多的三叶虫常有螺旋形卷曲,其尾部甚至后面的几节胸节,也卷入头部腹面(如 *Ellipsocephalus*)。而浆肋虫作为螺旋形卷曲,是由于尾背部表面上的尾轴末端有缺口(潘杰尔槽),它与头部腹边缘上的突起相对。而前述的 *Placoparia* 也是在头背方边缘上,有肋端与尾端的嵌合坑。事实证明,制约卷曲的潘杰尔器官,在三叶虫各种构造中都可以存在,并不限于腹面。

Bergström 曾将浆肋虫的卷曲与 Cyclopygiidae 科一并讨论。他的论点有两点是正确的:一是它们都卷成球状外形;二是远海的漂游生活。但如果从嵌合方式来看, *Cyclopyge* 和 *Remopleurides* 是完全不同的。因为 *Cyclopyge* (Henry

& Clarkson, 1974) 基本上是 Phacopid 类卷曲类型的原始型代表,除了头部腹边缘上潘杰尔坑,不排成明显的雁行式外, *Cyclopyge* 可以简单地被认为是 Phacopid 类的卷曲嵌合。后者是在泥盆纪才广为发育的,因此可以把 *Cyclopyge* 卷曲嵌合看做是 Phacopid 类卷曲的先驱类型(如 *Phacops cephalates* Corda, *Phacops cristata stammi* Eldridge, *Phacopidella* (*Prephacopidella*) *hupei* Nion et Henry 等卷曲)。从背壳构造来说, *Remopleurides* 与 *Cyclopyge* 是三叶虫两个不同演化分支的代表,从生态上来说,是有共同生态特点的不同三叶虫。

奥陶纪是三叶虫游泳、爬行、漂浮、钻泥各种生态极为多样化的时代,由于生态的多样化和种系发生的一些原因,也促使卷曲嵌合的方式多变。如果单独从它们沿轴切面来分类(象 Barrande, 1852,; Harrington in Moore, 1959),看来是不够的。Bergström (1973) 又提出一种卷曲分类,但对卷曲嵌合部分考虑较少,笔者认为卷曲嵌合的构造类型,应作为卷曲分类的重要依据,再参考前述的分类原则,则可以将外形接近而内容不同的卷曲嵌合分开,可能更接近自然。

桨肋虫肋端不与颊缘有任何铰合,除第一肋端外,其余肋只是覆盖在其上,这说明它代表进化的一个分支。从肋端这一方面看,它介于肋端插入头部腹边缘(如 *Illaeus*, *Cyclopyge*, *Phacops* 等)和肋端包在颊边缘外面(如 *Hammatocnemis*, *Placoparia* 等)之间。由于头尾相衔的构造发育,导致肋端与颊部腹边缘的关系仅是相贴滑动,这也是某一构造的发育相应地使另一构造退化的实例。

大量分散标本与极少数卷曲完整标本的现象说明,桨肋虫营漂浮生活。Bergström (1973) 曾提到此点,只有这样解释,才好说明为什么常见到的是分散的零碎背壳的各部分,例如从 1 个胸节到 8 个胸节 (Webby, 1973, 图版 52, 图 17—18; 张文堂、范嘉松, 1960, 图版 9, 图 12, 14, 15, 16)。而卷曲标本一般不发现则已,一

发现就十分完整。这与 *Hammatocnemis* 的保存状态正好相反,后者卷曲标本发现很多,但卷曲完善者十分少见。笔者认为 *Remopleurides* 生活的水层位应该高于 *Hammatocnemis*, 甚至前者的蜕壳也可能不在海底进行。极少机会找到的卷曲完整标本,则可能是 *Remopleurides* 在水层中遇到外敌,将身体卷曲沉降入泥的一种保卫方式,否则,也就无法解释在海水底层缺氧的浅海所形成的笔石页岩中有桨肋虫的存在。而 *Hammatocnemis* 一般保存卷曲不完整的标本,原因是在靠海底生活较多,容易在浅海淤泥中保存它生活中短暂形态的机会较大。

三 关于桨肋虫属特征的修订

从 *Remopleurides* 特有的卷曲嵌合的装置,包括尾轴上中间缺口(潘杰尔槽)和头部腹边缘上的潘杰尔瘤的有无,在分类上应有其一定的意义,即:没有以上两类构造的,不能归入桨肋虫属。过去描述属的特征时,一些作者并没有把这一特征包括进去(如 Moore et al., (1959) Балашова, Ившин, Чернышева, (1960)),甚至有的作者描述尾轴末节呈锥状,而没有提到有缺口。Whittington (1950)在重新描述属的特征时,也只提到了尾轴末节中间有一纵沟。Аполлонов (1974) 引用 Вебер (1948) 的描述,将尾部与头腹边缘特征加入属的特征中是正确的,这有利于区别与桨肋虫近似的属,同时也强调了三叶虫背壳构造及生态方面的特点。

本文承杨遵仪老师审阅外文部分并提出宝贵意见,陈秀霞、李罗照二同志提供完整卷曲标本,刘中灵同志代写外文摘要,在此谨致谢意。

参 考 文 献

- 卢衍豪, 1957: 华中及西南奥陶纪三叶虫动物群。中国古生物志,新乙种,第 11 号。
 张文堂、范嘉松, 1960: 祁连山奥陶纪及志留纪三叶虫。祁连山地质志,第四卷,第一分册。
 韩乃仁, 1978: 圆筒圆尾虫的潘杰尔器官。古生物学报,第 17 卷,第 3 期。
 韩乃仁, 1980: 论瘤肋虫的背壳。地质论评,第 26 卷,第 3 期。
 Bergström, J., 1973: Organization, life and systematics

- of trilobites.-*Fossils and Strata*, (2).
- Bruton, D. L., 1976: The trilobite genus *Phillipsinella* from the Ordovician of Scandinavia and Great Britain.-*Palaeontology*, **19**, Part 4.
- Chatterton, B. D. E. and Ludvigsen, R., 1976: Silicified Middle Ordovician trilobites from the South Nahanni River and District of Mackenzie, Canada.-*Palaeontographica*. Abt. A, 154.
- Clarkson, E. N. K., Eldridge, N. and Henry, J. L., 1977: Some Phacopina (Trilobita) from the Silurian of Scotland.-*Palaeontology*, **20**, Part 1.
- Clarkson, E. N. K. et Henry, J. L., 1973: Structures Coaptatives et Enroulement Chez Quelques Trilobites Ordoviens et Silurien.-*Lethaia*, **6**.
- Eldridge, N., 1973: Systematics of Lower and lower Middle Devonian species of the trilobite *Phacops* Emmrich in North America.-*Bull. Am. Mus. Natural History*, **151**(4).
- Henry, J. L. 1968: *Crozonaspis struvei* n. g. n. sp. Zeliszskellinae (Trilobita) de l'Ordovician Moyen de Bretagne.-*Senckenbergiana Lethaia*, **49**.
- Henry, J. L. et Nion, J., 1970: Nouvelles Observation sur Quelques Zeliszskellinae et Phacopidellinae de l'Ordovicien de Bretagne.-*Lethaia*, **3**.
- Henry, J. L. and Clarkson E. N. K., 1974: Enrollment and coaptations in some species of the Ordovician trilobite genus *Placoparia*.-*Fossils and Strata*, (4).
- Ingham, J. K., 1970: The Upper Ordovician trilobites from the Cautley and Dent Districts of Westmorland and Yorkshire.-*Palaeontographica Society, Monographs*, Part 1.
- Webby, B. D., 1973: *Remopleurides* and other Upper Ordovician trilobites from New South Wales.-*Palaeontology*, **16**(3).
- Whittington, H. B., 1950: Sixteen Ordovician genotype trilobites.-*Jour. Palaeont.*, **24**(5).
- Whittington, H. B., 1959: Silicified Middle Ordovician trilobites: *Remopleurididae*, *Trinucleidae*, *Raphiophoridae*, *Endymioniidae*.-*Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard Univ.*, **121**(8).
- Аполлонов, М. К., 1974: Ашгальские Трилобиты Казахстана. *Алма-Ата Наука*.
- Вебер, В. Н., 1948: Трилобиты Силурийских отложений СССР. Выпуск 1.
- Лисогор, К. А., 1961: Трилобиты Тремадоских и смежных с ними отложений Кендыктаса. *А. Н. СССР Труды гео. института*, Вып. 18.
- Чугаева, М. Н., 1975: Трилобиты позднего ордовика северо-востока СССР. *Издательство Наука Москва*.

[1980年1月28日收到]

ON THE ENROLLMENT OF *REMAPLEURIDES* (TRILOBITA)

Han Nai-ren

(Fuzhou College of Geology)

Abstract

The enrollment of *Remopleurides* is described in the present paper. While enrolling, *Remopleurides* shows that the panderman protuberances on the cephalon doublure are inserted into the panderman furrow at the end of the pygidial rachis. This peculiar inserted

structure in the enrollment is here considered to be a generic diagnosis for *Remopleurides*. On the basis of this structure, discussions on the ecology of *Remopleurides* are also here made.

图 版 说 明

除图版 I, 图 1—9 为 *Remopleurides* sp., 其余标本皆为 *Remopleurides pisiformis* Weber。皆产于浙江江山奥陶系黄泥岗组。标本保存在桂林冶金地质学院。

图 版 I

- 1—6. 一个完整卷曲硅质外壳标本。1—5. $\times 3.3$, 登记号: TJ 109, 产地: 吴公乾。
1. 头部背视; 2. 完整卷曲时头腹部正视, 可看到尾后部伸入到头腹边缘下, 胸肋端不与颊部腹边缘发生嵌合关系, 头部腹边缘的潘杰尔瘤嵌入尾轴中部的潘杰尔沟中; 3. 卷曲右侧视, 可见第一胸肋伸入到自由颊下面, 第 3—7 肋端甚至不与颊腹边缘相贴, 尾部后部背面与头部腹边缘紧密相贴; 4. 卷曲左侧视; 5. 卷曲时头部前视, 可见头与尾的完善卷曲的嵌合情况; 6. 头前侧视, 示头部潘杰尔瘤伸入到尾潘杰尔沟的形态, 头腹边缘中缝切过潘杰尔瘤, 使分成两瓣。潘杰尔槽还有更深的凹处, 可供潘杰尔瘤移动, $\times 5.7$ 。
- 7—9. *Remopleurides* sp. 完整卷曲, 但只保存为一半的标本。
7. 头部背视; 8. 卷曲侧视; 9. 头腹边缘潘杰尔瘤的前部。 $\times 3$, 登记号: TJ 110, 产地: 埕里。
- 10—11. 一个钙质壳的胸部, 共七节, 10. 最后一节有胸轴刺。
11. 为左侧近关节瘤的切面, 显示关节瘤附近肋部重叠关系, $\times 3$, 登记号: TJ 107, 产地: 江山底。
12. 胸部一侧的印痕, 可见肋部及胸轴表面的阶状纹, $\times 3.3$, 登记号: TJ 111, 产地: 江山底。
- 13—14. 头盖和一侧自由颊的内核标本。13. 正视; 14. 侧视。可见到微弱的两对鞍沟。 $\times 3$, 登记号: TJ 105, 产地: 埕里。

15. 部分卷曲的胸节内核, $\times 3$, 登记号: TJ 106, 产地: 埕里。

图 版 II

- 1—5. 一个仅头前端略损伤的完整卷曲内核, $\times 3.3$, 登记号: TJ 101, 产地: 山洞。
1. 头部及两个胸节的背视; 2. 头前部及腹部, 显示近完善卷曲时的头腹部潘杰尔瘤与尾部潘杰尔沟槽嵌合关系, 两侧的肋部内核皆脱落, 而只保存肋腹边缘未重叠部分印痕; 3. 胸部卷曲背视; 4. 完整卷曲侧视, 从肋印痕上看, 此三叶虫并未卷曲十分严紧; 5. 卷曲斜侧视, 显示处理掉潘杰尔瘤和潘杰尔沟槽之间泥土后的即将嵌合的形态。
6. 前一标本的头前视放大。表现头腹边缘潘杰尔瘤(内核)即将与尾轴中部的潘杰尔沟槽嵌合的形态。尾轴前外侧的黑影部分为尾肋部的印痕, $\times 6$ 。
7. 前一卷曲标本尾部及胸节后部和头腹边缘的印痕, 可见到轴节上的刺痕, $\times 3.3$, 登记号: TJ 102。
8. 胸部及自由颊的硅化壳标本。胸部第八节上具轴刺, 壳面纹饰明显, 右侧胸肋末部可见有断了的细刺, $\times 2.9$, 登记号: TJ 103, 产地: 江山底。
9. 前一标本的左肋中部切面, 示肋部重叠的形态。
- 10—11. 前胸节的内核, 侧视及背视。
10. 呈现肋腹面弧形弯脊。11. 背视, 可见到在其倒数第二胸轴上有胸轴刺, $\times 3$, 登记号: TJ 108, 产地: 江山底。
12. 为图 8 的自由颊腹视, 可明显看到头腹边缘正中的潘杰尔瘤和头腹边缘两侧锥坑的一个, $\times 3.4$ 。

