

# 古栉齿类新亚科 *Veteranellinae* subfam. nov.

## ——兼论壳饰在古栉齿亚纲的分类意义

陈金华 刘路 蓝琇

(中国科学院南京地质古生物研究所)

研究古栉齿亚纲 (*Palaeotaxodonta*) 的详细分类, 是一个比较困难的课题, 因为在这一亚纲, 科以上分类单元之间, 栉齿排布、韧带型式、外套湾特征及壳质微细构造类型等分类标志, 尚较明显地有些差异, 但在科以下的分类单元中, 这些差异往往很不明显; 有些作者强调的壳顶腔内脊和对肌痕的存在, 对于亚科一级分类的意义也有待讨论。

本文试图依据壳饰特征, 对似栗蛤科 (*Nuculanidae*) 的一些属进行归类, 建立一个新的亚科饰栗蛤亚科 (*Veteranellinae* subfam. nov.)。以壳饰作为分类标志之一, 在 *Trigoniidae* 科和 *Pectenacea* 超科内, 显然是有成效的。我们认为, 通过对壳饰的研究, 可以从某些方面进一步认识动物体的生活习性及其对生态环境的适应功能, 这种习性及其功能的差异, 无疑是分类的重要标志之一。经过详细研究, 我们深信这一标志, 在古栉齿亚纲内将会广泛地发现。

新亚科的一般壳形、栉齿形态、三角形弹体窝的位置和大小、前后闭肌痕的强度等壳体特征, 与似栗蛤亚科 (*Nuculaninae*) 相似, 两者最显著的差别, 在于狭义的似栗蛤类壳面, 除细致的生长线外, 别无其它纹饰, 而新亚科各属则具有由放射状、同心状和斜向脊线组成的各种壳饰。现生的 *Nuculana* 常有外套湾, 本亚科的化石及现生属, 则均缺失外套湾。通过对古今生态的分析, 发现有外套湾的 *Nuculana* 类与缺失外套湾的同类生物, 在生态上有所区别: 前者具有较长的水管或较强的水管活动能力,

因而多为较深掘穴类型; 后者水管较短或水管活动能力较弱, 多为浅穴类型 (Trueman, 1966; Trueman & others, 1966; Carter, 1968)。斯坦莱 (Stanley, 1970) 对现生双壳类壳饰与生态关系的研究, 也为我们提供了重要的启示。他指出, 在掘穴类型的内栖 (infaunal) 双壳类中, 具有壳饰 (生长线除外) 的种类, 常常是较浅较慢的掘穴者 (几毫米至十几毫米), 这种双壳类在生活过程中, 依靠壳饰的辅助; 而缺乏壳饰的分子则几乎都是较深而快速的掘穴者 (数十毫米至上百毫米), 它们的机体活动功能往往强于前者。Stanley 还进一步指出, 具有放射脊饰的壳体在掘穴过程中, 其锯齿状边缘, 可以象锯刀一样切割洞壁; 分叉和斜向壳饰, 可以在生物体的摇摆运动中结合壳顶脊辅助钻洞; 同心脊通常抵抗壳面向下运动, 并保持壳体的一定平衡位置, 而不表现为锯锉或切割作用。这些功能在光滑壳的类群中, 无论如何是不存在的。壳饰既然是生物体在掘穴过程中的适应性产物, 那么它必然成为这类生物赖以生存的必要条件之一。因为, 只有在各种壳饰的辅助下, 掘穴较慢的浅穴居住者, 才能在取食及对付外来不利条件时, 更为灵活而主动些, 才有可能随时更换觅食地点以获取更多的营养, 同时又能随时变换生活位置, 以逃避外来不利条件的侵袭。由此, 笔者认为, 将具有壳饰的类群与不具壳饰的类群区别开来, 或许更能反映生物体的自然生态面貌。在这方面, 我们可以举我国晚三叠世湘粤古海的一批材料作为例子: 粤北和湘

南当时是海湾,周围植物茂盛,陆源有机物质丰富;同时,由于地处近岸、水流比较湍急,沉积物堆积速度较快。在这种情况下,生物体的快速掘穴和浅穴生活,对于高效能地获取所需食物,以及随时更换穴所,以避免流沙及其它不利因素的侵害,都比较有利。因此,在我们现在所发现的粤北上三叠统小水组双壳类材料中,本新亚科内的 *Xiaoshuiculana* J. Chen gen. nov. 个体大量富集,占同层位内古栉齿类标本的绝大多数。这种现象很可能就是形态功能适应的结果。

新亚科的一些属,如 *Teinonuculana*, *Glyptoleda*, *Nucundata* 的某些标本,见有壳顶腔内脊及附肌痕 (Fletcher, 1945; Waterhouse, 1965; 张仁杰等, 1977), 有人曾以这些内壳面特征为基础,建立亚科 *Polidevciinae* (Kumpera, Prantl & Ruzicka, 1960)。后来, Logan (1967) 又将 *Polidevciinae* 改名为 *Phestiinae*, 仍以上述特征为分类依据。但是,我们观察了许多归在这一亚科内的材料,发现在同一属甚至同一种内的壳顶腔内脊和附肌痕的存在与否,很不稳定,可以时现时消,这种现象也见于本新亚科内,并普遍存在于古栉齿亚纲的许多超科、科和属中。因此,我们认为,壳顶腔内脊和附肌痕,在分类上并不具有特殊意义,不能成为建立亚科以上分类单元的主要依据,在属一级分类的意义也不甚清楚。

在古栉齿亚纲的许多科中,与新亚科一样存在着类似的壳饰,如 *Ctenodontidae* 科中的 *Praectenodonta* 和 *Tancrediopsis*, 饰有强的同心脊和放射状瘤饰,与 *Veteranella*, *Girtyana* 等相似; *Mallettiidae* 科内的 *Bicrenula* 和 *Metapalaoneilo*, 饰有同心褶脊和放射状凹沟,接近 *Eleganuculana*; *Nuculanacea* 超科内的 *Acila* 壳饰,相似于 *Veteranella* 和 *Teinonuculana* 等等。当然,由于它们的铰合构造和其它内部特征的差异,这些壳饰相似的属,不能归在同一科或超科内,这是没有疑义的。因为我们在强调壳饰在分类中的意义的同时,始终注意、并坚持在科以

上分类单元之间,区别的主要特征仍然应该是铰合构造。但是,上面举出的各科和超科内,具有显著壳饰的属种普遍存在的现象,似乎也可以说明这样一个问题:即在高级分类单元之间,生态的相似性可能导致不同类型生物体壳体某些部位特征的趋同性。以上指出的材料也表明,依据壳饰进行亚科级单元的划分,不仅在 *Nuculanidae* 科内可行,而且在 *Nuculidae*, *Ctenodontidae* 和 *Mallettiidae* 科内,同样可以进行。但这项工作的进一步深入,尚需更丰富的材料。在将来进行这项研究时,我们将会发现壳饰在探讨古代生物的形态功能、生活习性、生活环境和古地理特征等方面,都是很重要的依据。

新亚科基本上包括似栗蛤科内具放射状、同心状和斜向分岔状三类壳饰。目前关于同心脊类壳饰的功能研究还不够,这类壳饰在动物生活过程中的作用,可能与放射壳饰及分岔壳饰有所不同。因此,归在新亚科内的这种类型,是否应该作为不同的属群再区分开来,还有待进一步工作。由于材料有限,我们暂将它们放在一起讨论。

新亚科内一个最古老的可疑代表,产自我国贵州中、下志留统,称 *Veteranella* (*Glyptoleda*) *tenuistriata* Gan (甘修明、殷鸿福, 1978); 另一个可疑标本产自云南志留系(?), Mansuy (1912) 命名为 *Leda circumflexa*, 但两种均未见铰合构造。可靠的早期属种为我国广西泥盆纪中期的 *Glyptoleda nuculiformis* Zhang 和 *G. elongata* Zhang (张仁杰等, 1977), 壳饰及内部构造均保存良好。在地质历程中,新亚科的起始时间在 *Ctenodontidae* 和 *Mallettiidae* 之后,与 *Nuculaninae* 亚科几乎同时。显然, *Veteranellinae* 与 *Nuculaninae* 的关系是很密切的,它们是两个平行发展的分枝,可能共同起源于较原始的 *Mallettiidae* 或 *Ctenodontidae* 中的某些属。

二叠纪,新亚科发展为 3 属 10 余种,曾一度繁盛于大洋洲;早三叠世为数甚少,但有部分代表。中三叠世尚未发现可靠记录。晚三叠世

至早侏罗世,亚科迅速兴盛,分布范围向亚洲、欧洲、大洋洲等广大区域扩展,已知 7 属 20 余种,达属种分异度高峰。中生代晚期,亚科在发展史上处于另一个低潮时期。进入新生代后,亚科向更高一级特化方向发展,有 3 属 10 余种,出现于亚洲、北美洲和大洋洲。在这三个发展时期中,新亚科的壳体及壳饰特征,表现为如下三个明显的发展阶段:古生代,属种个体甚小,壳后部船嘴状水管区域及后壳顶脊很不发育,壳面装饰大多表现为锯齿状或波状的斜向脊线,这是一种比较原始的、初级的生态适应性能。中生代,壳体船嘴状区域及后壳顶脊在许多属内已非常明显,壳饰多样化,出现了在适应性上显然优越于斜向脊饰的放射饰和更进一步特化的同心饰,以及由多组壳饰组成的类型。新生代,亚科的壳饰趋向简单,后壳顶脊强,水管区与主区壳饰明显地分化。

最后,我们还认识到,本亚科在壳饰及壳体特征的演化和发展过程中,存在着一定的规律性,研究其规律性不仅在生物上,而且在地层划分对比上,均可能有一定意义。例如, *Teinonuculana elongata* Fan 及其亲近的种,在早侏罗世十分繁盛,广泛发现于欧洲、亚洲、大洋洲的里阿斯统中、下部 (Tate, 1870; Terquem and Pilette, 1868; Marwick, 1953; 范嘉松, 1963; 张仁杰等, 1977; 陈金华, 1982), 在我国广东、湖南下侏罗统 Sinemurian 阶地层划分对比中通常被视为标志性化石。Waterhouse (1965) 在研究大洋洲二叠纪的 *Glyptoleta* 时,亦曾注意到这一属的壳饰演变规律,与地层层位之间存在着一定关系。当然,这方面的工作,还需要更丰富的资料和更深入的研究。

有必要提到的一点是,我国广西、云南和越南早泥盆世的 *Dysodonta* (Mansuy, 1913; 《中国的瓣鳃类化石》, 1976; 刘路, 1979), 壳表亦饰有规则的同心褶脊,但它的铰齿在古栉齿类中显得十分特殊,齿列呈羽状排布,单个小齿平直伸展。这种齿型在德国下泥盆统也曾发现,被鉴定为 *Koenenia* (Beushusen, 1884)。在以往的

分类中,有人将上述两属归入 Ctenodontidae 科 (Vokes, 1967) 也有人归入 Malletiidae 科 (McAlester, 1968, 1969)。据笔者观察, *Dysodonta* 及 *Koenenia* 的齿型似乎为介于新栉齿型 (Neotaxodonta) 与古栉齿型 (Palaeotaxodonta) 之间的过渡类型。因此,应以这些材料为基础,建立一个科或科级以上的新分类单元。

## 化 石 描 述

### 似栗蛤超科 Superfamily Nuculanacea

H. et A. Adams, 1858

#### 似栗蛤科 Family Nuculanidae H.

et A. Adams, 1858

#### 似栗蛤亚科 Subfamily Nuculaninae

H. et A. Adams, 1858

似栗蛤形。等壳,很不等侧。前部短,后部伸长成船嘴状。古栉齿型铰齿。内韧带,壳顶下有一三角形弹体窝分隔前后齿列。壳面光滑,仅同心生长线。前后闭肌痕近于相等。外套湾有或无。

分布与时代 世界各地。泥盆纪至现代。

#### 饰棱蛤亚科 (新亚科) Subfamily Veteranellinae J. Chen, Liu et Lan (subfam. nov.)

似栗蛤形至卵形。前部短,后部伸长变狭。等壳,不等侧。有盾纹面或小月面。古栉齿型铰齿,小齿常呈锥楔形并自壳顶下向两侧变大。内韧带,壳顶下有一个三角形弹体窝。有的属种具壳顶腔内脊及附肌痕。前后闭肌痕显著,位两齿列前后端点腹方。前闭肌痕背方有一足肌痕。外套线无湾。

壳面除弱的生长线外,饰有显著的放射状、同心状或斜向脊线。这些脊线常成组出现,有时为一组,更多地为两组或两组以上方向不同的脊线,并构成多种图案。水管区壳饰在亚科发展早期分化不显,后期常不同于主壳面。

以下各属可归在新亚科内:

*Veteranella* Patte, 1926. 亚洲。晚三叠世。

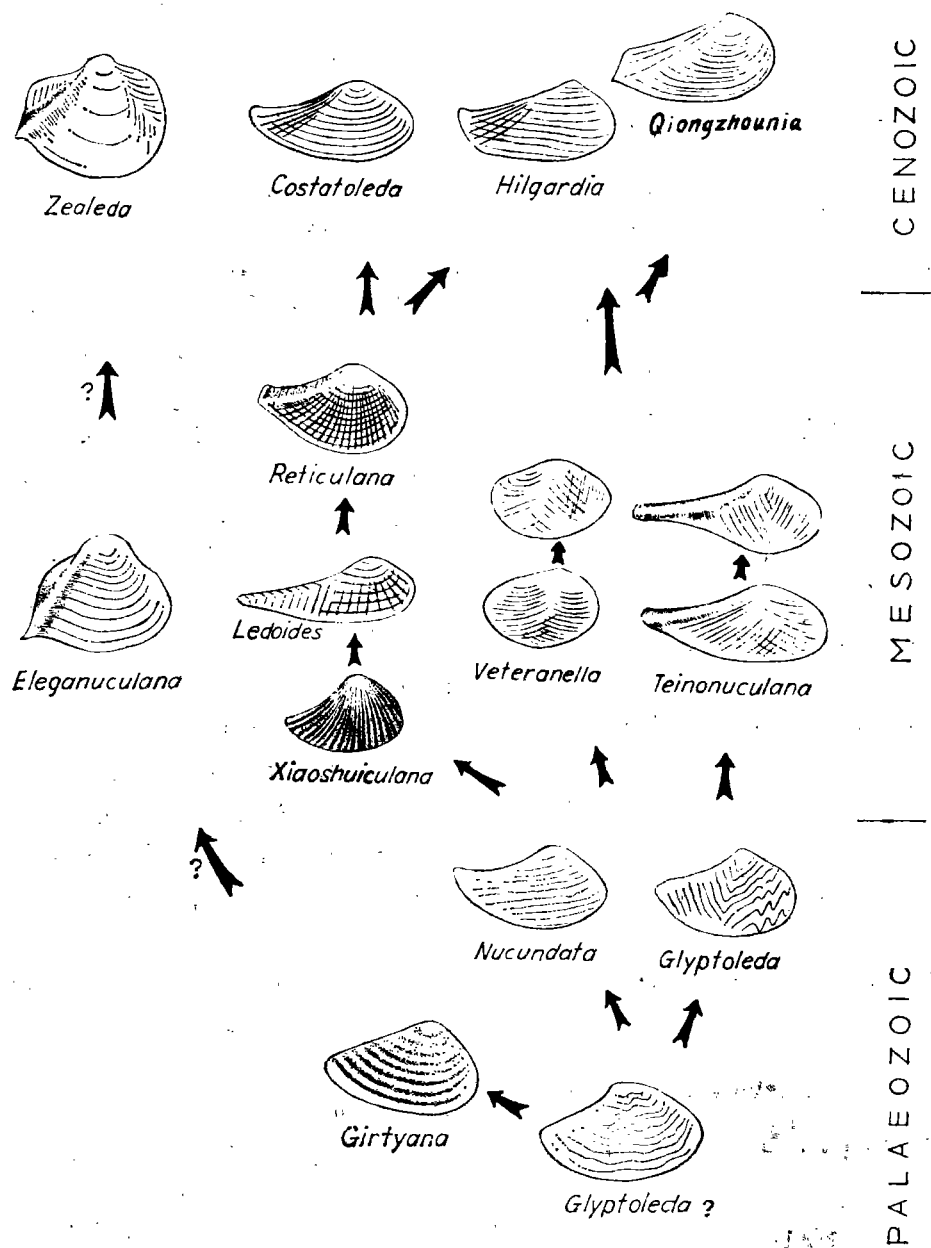


插图 1 *Veteranellinae* 亚科壳饰演变示意图  
(A sketch showing the ornamental evolutions of shell in the subfamily *Veteranellinae*)

至早侏罗世。

*Glyptoleda* Fletcher, 1945. 大洋洲、中国。志留纪? 泥盆纪至二叠纪。

*Nucundata* Waterhouse, 1965. 大洋洲、日本。二叠纪至早三叠世。

*Girtyana* Elias, 1956. 美洲。晚石炭世至二叠纪。

*Teinonuculana* Zhang, 1977. 亚洲、欧洲、大洋洲。晚三叠世至早侏罗世。

*Ledoides* Chen, Wen et Lan, 1976. 中国西藏。晚三叠世。

*Xiaoshuiculana* J. Chen (gen. nov.). 中国广东、湖南。晚三叠世。

*Eleganuculana* J. Chen et Yang, 1983. 中国西藏。晚三叠世。

*Indoculana* Kanjilal et Singh, 1973. 印度。晚侏罗世。

*Costatoleda* Roth von Telegd, 1914. 匈牙利。第三纪。

*Hilgardia* Harris et Palmer, 1946. 北美洲。第三纪。

*Qiongzhouina* Lan (gen. nov.). 中国、日本?。第三纪。

*Zealeda* Marwick, 1924. 新西兰、澳大利亚?。新生代。

**分布与时代** 世界各地。志留纪? 泥盆纪至现代。

### 饰稜蛤属 Genus *Veteranella* Patte, 1926

**模式种** *Nuculana* (*Veteranella*) *strenua* Patte, 1926

**特征** 卵形至椭圆形。无显著壳顶脊。前后边缘均圆转, 后部壳体并不狭缩伸长, 无船嘴状部分。壳顶低宽, 位中前部。有盾纹面和小月面。壳面饰细致的“人”形和“V”形脊线。前后栉齿列等长或后列略长, 壳顶下具三角形弹体窝。前后闭肌痕强, 无外套湾。

**分布与时代** 亚洲, 晚三叠世至早侏罗世。

### 金鸡饰稜蛤 *Veteranella jinjiensis* J. Chen

(图版 II, 图 10)

1963 *Nuculana* (*Dacryomya*) sp., 范嘉松, 510 页, 图版 1, 图 3。

1982 *Veteranella jinjiensis* J. Chen, 陈金华, 406 页, 图版 1, 图 2。

卵形, 中等大小, 凸度均匀。壳顶位近中央略后, 突出较边。前后较边均稍凸曲, 交角约 130 度。前端圆, 后边斜切, 后腹角圆转。壳面具三组纹饰: 中部“V”形饰, 前部及后部均呈“人”形饰。无后壳顶脊。前后铰合部均见栉齿数枚。

**比较** 这一种与晚三叠世模式种 *N. (V.) strenua* (Patte, 1926) 相比, 外形近似, 差别在于后者的壳表饰为简单的“人”形斜线纹组成, 而本种则饰有三组线纹。范嘉松(1963)描述的广东金鸡地区下侏罗统金鸡组标本 *Nuculana* (*Dacryomya*) sp., 后部并不伸长, 缺乏后壳顶脊, 壳面装饰与当前标本相同, 不同于 *Dacryomya* 属, 应归入本种内。张仁杰(张仁杰等, 1977)建立的 *Teinonuculana* 属壳面饰有与当前标本类似的线纹, 但这一属的所有种均成似栗蛤形, 后部伸长成船嘴状, 本种的卵形轮廓与之明显不同。新西兰渐新世的 *Nucula tersior* Marwick (Marwick, 1929; Fleming, 1966) 标本具卵形轮廓, 壳面饰斜脊并交成网状, 但这一新生代种的后部截切强烈, 具显著的后壳顶脊, 呈栗蛤形, 区别于本种, 其网状装饰也不同于当前的壳饰。新生代的 *Acila costrensis* 和 *A. divaricata* 等种 (Woods, 1899; Habe, 1977) 壳面均饰美丽的“人”形斜脊, 其斜脊强而成雕刻状, 它们的壳体轮廓均呈栗蛤形, 不同于当前标本。

**产地层位** 广东开平金鸡, 下侏罗统金鸡组上段。

### 长似栗蛤属 Genus *Teinonuculana* Zhang, 1977

**模式种** *Teinonuculana guangdongensis* Zhang (张仁杰等, 1977)

**特征** 中等至大,横长,似栗蛤形。等壳,不等侧。小月面不显,盾纹面狭长。壳顶突出较边,位前部。壳面饰细致的斜向脊线,并交成“V”形或“人”形。后壳顶脊强,自壳顶伸达后腹角。两齿列不等长,后列长于前列,壳顶下有一弹体窝。有的种具壳顶腔内脊,有的种则缺失。前后闭肌痕发育,后闭肌较强。外套线无湾。

下列各种包括在本属内:

*Leda texturata* Terquem et Piette, 1868, 卢森堡,下侏罗统。

*Leda tenuistriata* Piette (in Terquem et Piette, 1868), 卢森堡、中国,下侏罗统。

*Leda graphica* Tate, 1870, 英国、中国,下侏罗统。

*Nuculana vexillata* Marwick, 1953 (= *Leda* sp., Trechmann, 1923), 新西兰,下侏罗统。

*Nuculana (Dacryomya) elongata* Fan (范嘉松, 1963), 中国,下侏罗统。

*Nuculana divaricata* Zapfe, 1967, 奥地利,上三叠统“瑞替阶”。

*Teinonuculana guangdongensis* Zhang (张仁杰等, 1977), 中国,下侏罗统。

*Veteranella chevrons* Xiong (张仁杰等, 1977), 中国,上三叠统。

**分布及时代** 亚洲、欧洲、大洋洲,晚三叠世至早侏罗世。

### 雕长似栗蛤 *Teinonuculana graphica* (Tate).

(图版 II, 图 9)

1870 *Leda graphica* Tate, p. 470, pl. 26, fig. 12.

**产地层位** 广东开平金鸡,下侏罗统金鸡组下段。

### 细线长似栗蛤 *Teinonuculana tenuistriata* (Piette)

(图版 II, 图 2)

1868 *Leda tenuistriata* Piette, in Terquem et Piette, p. 89, pl. II, figs. 8, 9.

似栗蛤形。前部短圆,后部狭缩伸长成船嘴状。壳顶位前部。有一条强的后壳顶脊自壳顶伸达后腹角。壳面后腹缘附近有十数条与腹边近于垂直的斜线,同心线仅发育于船嘴区。

**产地层位** 广东揭西灰寨,下侏罗统金鸡组上段。

### 美似栗蛤属 *Genus Eleganuculana* J. Chen et Yang

**模式种** *Eleganuculana nyeruensis* J. Chen et Yang, 1983

**特征** 三角卵形,中等大小。等壳。不等侧。膨凸强,壳顶高突,弯曲,前转,位近较边中央。小月面深,无盾纹面。前边圆,后边斜切;腹边前部凸曲,后部显著内凹,与后边交成尖的后腹角。自壳顶向后腹角发育一条尖强而成角状的壳顶脊,脊前壳面凹陷成沟状并明显反映在内模上,此凹沟伸达腹部相应为腹边内凹。壳面饰有规则而强的同心脊,这些脊在后壳顶脊处消失,脊后水管区壳面仅同心生长线。

古栉齿型铰齿,前后齿列近于等长,中央为三角形弹体窝隔断。前闭肌痕卵形,后闭肌痕卵圆形,两肌痕均较弱,无壳顶腔内脊和附肌痕。无外套湾。

**比较与讨论** 本属的外形轮廓和壳面装饰十分相近于褶翅蛤类的 *Elegantinia* 属,在内部构造未被揭示之前,我们很难将它归于古栉齿类;但目前显现的铰齿和其它内部构造,证明它确实与 *Elegantinia* 属形态相似而实质不同。本属截切的后边缘以及锐强的后壳顶脊使我们考虑到它的分类位置应被置于 *Nuculanidae* 而非 *Nuculidae*。本属在外形上最接近于新西兰新生代的 *Zealeda* (Marwick 1924),新西兰这一属亦具有斜切的后边缘,强的后壳顶脊和脊前凹沟,明显的区别是后者壳面饰有细弱的同心线及放射状和叉线状饰,而我们的标本饰有简单而强的同心脊。

**时代及分布** 西藏,晚三叠世。

# 涅如美似栗蛤 *Eleganuculana nyeruensis*

J. Chen et Yang

(图版 II, 图 3—8)

**产地层位** 西藏康马涅如, 上三叠统诺利阶。

## 小水蛤(新属) *Xiaoshuiculana* J. Chen (gen. nov.)

**模式种** *Reticulana elegansa* Li et Li (张仁杰等, 1977)

**特征** 壳小, 横长, 似栗蛤形。等壳, 很不等侧, 中等膨凸。前部宽圆, 后部伸长呈船嘴状。壳顶宽突, 耸于壳边之上; 壳嘴正转, 位中前部。小月面浅, 盾纹面狭长。后壳顶脊不甚显著, 与前后壳面呈过渡圆弯状。全壳面发育强而规则均匀的放射脊, 放射脊的强度在水管区并不减弱; 同心线弱而不显著, 近腹部有少量同心圈。

古栉齿型铰齿, 前后齿列近等长; 壳顶下具一个三角形弹体窝, 将两齿列隔开。前闭肌痕较弱, 卵圆形; 后闭肌痕较强, 卵圆形; 无壳顶腔内脊和附肌痕。外套线无湾。内壳边缘具齿曲。

**比较与讨论** 新属的模式种标本与当前标本属同一产地和层位, 两者显示的内外特征完全相同, 因而为同一属种无疑。它们原被置于 *Indoculana* Kanjilal et Singh, 1973, 但后一印度卡什 (Cutch) 地区上侏罗统的属与当前标本有下述明显的区别: 印度标本的壳面除具放射脊饰外, 还饰有较强的同心脊, 在壳中部常组成网格状装饰, 故名“网栗蛤”, 这类壳饰在壳顶脊及水管区均缺失不见; 印度标本的壳顶后转十分明显, 后壳顶脊强隆凸起, 内壳边缘没有显示齿状凹曲 (Kanjilal et Singh, 1973, p. 469, pl. 1, figs. a—f)。广东小水地区上三叠统的标本壳面同心饰微弱, 放射脊完全占据壳饰的主导地位, 它们在壳面各个部位分布均匀; 壳顶正转(并非后转), 后壳顶脊不显著, 具有强的内壳

边缘齿曲(张仁杰等 1977, 9 页, 图版 1, 图 10—12)。上述内外特征的差别在 *Veteranellinae* 亚科已达属级区别标志, 因而将广东小水的标本另立一新属而不归于 *Indoculana* 内。

**分布与时代** 中国广东, 晚三叠世。

## 华美小水蛤 *Xiaoshuiculana elegansa* (Li et Li)

(图版 II, 图 11—23)

1977 *Reticulana elegansa* Li et Li, 张仁杰等, 9 页, 图版 1, 图 10—12。

**产地层位** 广东乐昌小水, 湖南宜章心田门, 上三叠统小水组。

## 琼州蛤(新属) *Qiongzhouia* Lan (gen. nov.)

**模式种** *Qiongzhouia yongguinia* Lan (gen. et sp. nov.)

壳中小, 薄, 内壳层瓷质。等壳, 不等侧, 似栗蛤形。前端圆, 后端缩狭伸长, 末端船嘴状。壳顶低而小, 稍突出较边, 位距前端约壳长的 1/3 处。壳嘴微后转。后壳顶脊低而光滑, 主区壳面同心脊平圆而规则, 分布范围限于后壳顶脊之前, 脊间沟窄而浅。水管区壳面仅细弱的生长纹, 有一条放射脊界于盾纹面与水管区之间。

铰合区具两列栉齿, 后齿列长于前齿列; 壳顶下有一钝三角形弹体窝。前后闭肌痕圆, 位两列栉齿近末端的下方。壳内面, 自壳顶腔后侧边缘向后腹端发育有一条清晰的内脊, 它在壳面上的相应位置与后壳顶脊一致, 大致为体腔与水管间的分界。外套线完整, 无湾。

**比较与讨论** 北美始新世的 *Hilgardia* 属、匈牙利渐新世的 *Costatoleda* 属及地中海地区始新世至现代 *Lembulus* 亚属的后壳顶脊也都相当发育, 是与当前新属接近之点, 但这三个属的后部放射脊与同心线或斜脊相交形成鳞片状突起或结瘤, 或水管区形成明显的凹褶, 特别是它们的壳面都有斜脊也明显区别于本新属。新属特有的后部内壳面脊, 在上述三属中也未出

现。

北美现生的 *Costelloleda* 亚属具有较长的外形和较强的同心脊,但它的同心脊宽平而低,在每条脊靠背侧的边缘略微抬起,末端缩窄呈柄状,水管区缺失放射状脊,壳内面也没有内壳面脊。均可与本新属相区别。

日本现生的 *Costanuculana* 亚属也有较强的同心脊,但它的脊间沟比本新属的更为深宽,壳质也比较厚,后端成较短的船嘴状,都明显不同于本新属。

日本现生种 *Nuculana* (*Thestylea*) *subscata* Okutami 壳形也十分接近当前新属的模式种,壳内面也有一条内脊,但它的后部水管区有明显而规则的生长皱,显然不同于新属,根据后部水管区的生长皱的特点,日本种接近于 *Thestylea* 亚属,但它有一明显的后部内壳面脊,似栗蛤式的铰齿及钝三角形的弹体窝,或许应归入当前新属,这一情况有待进一步研究。

从目前所掌握的材料可以看出,铰齿属于 *Nuculanidae* 科无疑,向后延伸的壳形及钝三角形的弹体窝又十分相似于澳大利亚和新西兰新生代的 *Nuculana* (*Poroleda*) 及 *Nuculana* (*Propeleda*), 它们之间是否有进一步的亲缘关系,有待进一步研究。

**分布时代** 中国,上新世。

### 永桂琼州蛤(新属、新种) *Qiongzhouia yongguinia* Lan (gen. et sp. nov.)

(图版 III, 图 14—21)

壳中等大小,薄,内壳层瓷质。似栗蛤形,等壳,不等侧。前端圆,后部缩狭伸长成船嘴状。壳顶低小,稍突出铰边,位距前端约壳长的 1/3 处,壳嘴微后转。后壳顶脊圆凸,低而光滑,主区壳面同心脊平圆而规则,每间距 1 毫米有 10 条同心脊,分布范围限于后壳顶脊之前,脊间沟窄而浅。水管区壳面仅微弱的生长纹,有一条放射状脊界于水管区与盾纹面之间,清楚地限定了盾纹面的界限,盾纹面长梭形。无小月面。

壳内面铰边窄长,齿小而密,栉齿排列似栗蛤式,前列短,14—16 枚;后列齿长,16—20 枚。壳顶腔浅,壳顶下有一个钝三角形、浅的弹体窝。前后闭肌痕圆、浅而清楚,位于两列栉齿近末端下方。壳顶腔后侧至后腹角发育一条清晰的内脊,它的位置相应于壳面上的后壳顶脊,称之为后部内壳面脊,大致为体腔与水管间的分界。外套线完整,无湾。

**测量** 全模(61517)壳长约 7 毫米,高 3.4 毫米,厚 1 毫米,壳顶距前端 2.5 毫米。

**比较** 当前种在壳形上与日本现生的 *Tenuinucula ikebei* (Suzuki et Kanchara) 甚为相似,但后者有限定盾纹面的后背脊,而没有后壳顶脊,也没有壳内面相应的后部内壳面脊;同时壳面同心线也细弱,均可区分。

新西兰始新世的 *Nuculana* (*Poroleda*) *antiqua* Marwick 外形也与本种相似,而它没有后壳顶脊及水管区的中脊,铰齿成羽状排列,也无后部内壳面脊,都可区分。澳大利亚现生种 *Nuculana* (*Propeleda*) *ensicula* (Angas), 壳形也与当前种接近,只是末端更伸长,弹体窝也更宽,铰齿为羽状排列,没有明显的后壳顶脊和相应的后部内壳面脊,显然不同。

当前种在壳形上属栗蛤形,而它有平圆的同心脊和明显的后壳顶脊及水管区上的放射脊,内壳面又有特别的后部内壳面脊和钝三角形的弹体窝,都可区别于相接近的种。

**产地层位** 广东海南岛海口,雷州半岛徐闻,上新统望楼港组。

### 主要参考文献

- 《中国的瓣鳃类化石》编写小组, 1976: 中国的瓣鳃类化石。科学出版社。
- 文世宣, 兰秀, 陈金华, 张作铭, 陈楚震, 顾知微, 1976: 珠穆朗玛峰地区的瓣鳃类化石。珠穆朗玛峰地区科学考察报告, 古生物, 第三分册。科学出版社。
- 甘修明, 殷鸿福, 1978: 瓣鳃纲。西南地区古生物图册, 贵州分册。地质出版社。
- 刘路, 1979: 关于双壳类属弱齿蛤 (*Dysodonta*) 的时代问题。古生物学报, 18 卷 2 期。
- 陈金华, 1982: 广东早侏罗世金鸡组标准剖面双壳类化石。古生物学报, 21 卷 4 期。



- 陈金华, 杨胜秋, 1983: 西藏康马地区晚三叠世双壳类。古生物学报, 22 卷 3 期。
- 张仁杰, 王德有, 周祖仁, 1977: 双壳纲。中南地区古生物图册(三)。地质出版社。
- 范嘉松, 1963: 广东里阿斯统下部瓣鳃类化石。古生物学报, 11 卷 4 期。
- Beushusen, L., 1884: Beitrage zur Kenntniss des Oberharzer Spiriferensandstein und seiner Fauna.-Geol. Specialkarte Preussen u. Thuringischen Staaten Abh., 6 (1).
- Carter, R. M., 1968: On the biology and palaeontology of some predators of bivalved Mollusca. -Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol., 4.
- Cox, L. R., 1959: The geological history of the Protobranchia and the dual origin of taxodont Lamellibranchia.-Proc. Malac. Soc. London, 33.
- Dickins, J. M., 1963: Permian pelecypods and gastropods from Western Australia.-Bur. Mineral Resources (Australia),—Geology and Geophysics, Bull. 63.
- Elias, M. K., 1956: Upper Mississippian and Lower Pennsylvanian formations of southcentral Oklahoma, in Petroleum geology of southern Oklahoma—a symposium, v. 1, Tulsa. Oklahoma, Am. Assoc. Petroleum Geologists.
- Fleming, C. A., 1966: Marwick's illustrations of New Zealand shells, with a checklist of New Zealand Cenozoic Mollusca.-N. Z. Dep. Soc. Indus. Res., Bull. 173.
- Fletcher, H. O., 1945: A new genus *Glyptoleta* and a revision of the genus *Nuculana* from Permian of Australia.-Austr. Mus. Resc., 21.
- Kanjilal, S. and Singh, C. S. P., 1973: A new nuculanid genus from the Callovian of Kutch (Gujarat).-India. Proc. Malac. Soc. London, 40 (6).
- Kumpera, O., Prantl, F. and Ruzicka, B., 1960: Revision of the Nuculanidae from the Ostrava-Karavina district (Pelecypoda).-Acta Mus. Nat. Prag., 16b.
- Lamcke, K., 1934: Beitrag zur Kenntnis der Muschel-fauna des ofersilurischen Beyrichienkalkes. -Zeit. fur Geschieb., 10.
- Logan, A., 1967: The Permian Bivalvia of norther England.-Palaeontogr. Soc. Monog., 121.
- Mansuy, H., 1913: Contribution a letude des faunes paleozoiques et triasiques du Tonkin, pt. 1 of Nouvelle contribution a la Paleontologie de l'Indochine.-Serv. Geol. Indochine, Men., 2 (5).
- Marwick, J., 1953: Division and fauna of the Hokonui System (Triassic and Jurassic).-N. Z. Geol. Surv. Pal. Bull., 21.
- McAlester, A. L., 1968: Type species of Paleozoic nuculoid bivalve genera.-Geol. Soc. Amer. Inc. Mem., 105.
- Patte, E., 1926: Etudes paleontologiques relatives a la geologie de lest du Tonkin (Paleozoic at Trias). -Bull. Serv. Geol. Indichine, 15 (1).
- Schenck, H. G., 1936: Nuculid bivalves of the genus *Acila*.-Geol. Soc. Amer. Spec. Papers, N. 4.
- Stanley, S. M., 1968: Post-Paleozoic adaptive radiation of infaunal bivalve Mollusca. A consequence of mantle fusion and siphon formation.-Jour. Paleont., 42.
- , 1970: Relation of shell form to life habits of the Bivalvia (Mollusca).-Geol. Soc. Amer. Inc. Mem., 125.
- Tate, R., 1870: On the paleontology of the Junchon Beds of Lower and Middle Lias in Gloucestershire.-O. J. G. S., 26.
- Terquem, Q. and Piette, E., 1868: Le Lias inferieur de l'est de la France.-Mem. Soc. Geol. France, 8 (1).
- Trueman, E. R., Brand, A. R. and Davis, P., 1966: The effect of substrata and shel shape on the borrowing of some common bivalves.-Proc. Mal. Soc. London, 37.
- Vokes, H. E., 1967: Genera of the Bivalvia, A systematic and bibliographic catalogue.-Bull. Amer. Paleont., 51(232).
- Waterhouse, J. B., 1965: Palaeotaxodont bivalves from the Permian of New Zealand.-Palaeontology, 7(4).
- Zapfe, H., 1967: Beitrage zur Palaeontologie de nordalpinen Riffe Die Fauna der Zlambach-Mergel der Fischerwiese bei Aussee, Steiermark. Ann. Nat. Mus. Wien, 71.

[1979 年 9 月 14 日收到]

# VETERANELLINAE, A NEW SUBFAMILY OF NUCULANIDAE (BIVALVIA), WITH THE CLASSIFICATORY SIGNIFICANCE OF ORNAMENTATIONS IN PALAEOTAXODONTA

Chen Jin-hua Liu Lu Lan Xiu

(*Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica*)

## Abstract

In this paper the classification of the family Nuculanidae is argued. Based on presence or absence of the umbonal internal ridges and umbonal pedal scars, the Nuculanidae was subdivided into two subfamilies, Nuculaninae and Polidevciinae by Kumpera, Prantl and Ruzick (1960). However, the Polidevciinae was renamed as the Phestiinae by Logan (1967), because he thought it to be misnamed. In fact the umbonal internal ridges and the umbonal pedal scars are not permanent in some genera of "Phestiinae". Therefore, Logan's subdivision was not acclaimed.

While classifying Nuculanidae the writers place emphasis on the function of ornamentation of shell. We put 13 genera of Nuculanidae with strong ornamentation in to the new subfamily Veteranellinae, and others with growth lines into Nuculaninae. In the new subfamily 11 known genera and 2 new genera are as follows:

*Vetcranella* Patte; 1926. Asia. Upper Triassic to Lower Jurassic.

*Glyptoleda* Fletcher, 1945. Australia, New Zealand and China. Silurian?, Devonian to Permian.

*Nucundata* Waterhouse, 1965, Australia, New Zealand and Japan. Permian to Lower Triassic.

*Girtyana* Elias, 1956. America. Upper Carboniferous to Permian.

*Teinonuculana* Zhang, 1977. Asia, Europe and Oceania. Upper Triassic to Lower Jurassic.

*Ledoides* Chen, Wen et Lan, 1976. Xizang of China. Upper Triassic.

*Xiaoshuiculana* J. Chen (gen. nov.). South China. Upper Triassic.

*Eleganuculana* J. Chen et Yang 1983. Tibet of China. Upper Triassic.

*Indoculana* Kanjilal et Singh, 1973. India. Upper Jurassic.

*Costatoleda* Roth von Telegd. 1914. Hungary. Tertiary.

*Hilgardia* Harris et Palmer, 1946. North America. Tertiary.

*Qiongzhounia* Lan (gen. nov.). China, Japan?. Tertiary.

*Zealeda* Marwick, 1924. New Zealand, Australia?. Mesozoic.

The above thirteen genera are all strongly ornamented. The ridges or costae on the surface of shell mainly have three directions: radial concentric and oblique. Stanley (1970) had studied the adaptation of shell form to the habit of the Bivalvia. He concluded that in the burrowing fauna most species with strong ornamentation are slow burrowers. Radial ornamentation may aid the burrowing of poorly streamlined forms by producing a serrated ventral margin. Divericate and oblique ridged ornamentations are special adaptations that aid burrowing by rasping or gripping surrounding sediments during rocking movements of the shell. And concentric ornamentation resists burrowing movements. But these functions of shell are not known in the Nuculaninae. Thus, the ecological difference is distinct between the Veteranellinae and Nuculaninae.

## Description of New Subfamily and Genera

Order Nuculoida Dall, 1889

Superfamily Nuculancea H. et A. A.

dams, 1858

Family Nuculanacea H. et A. Adams,  
1858

Subfamily Veteranellinae J. Chen.  
Liu et Lan (subf. nov.)

Nuculaniform to ovate, equivalve, inequilateral. Escutcheon and lunule present. Palaeotaxodont, with internal ligament. Surface ornamented with one or more groups of radial, concentric and oblique costae or ridges besides growth lines. Pallial line simple.

**Distribution:** Cosmopolitan; Silurian?, Devonian to Quaternary.

Genus *Xiaoshuiculana* J. Chen (gen. nov.)

**Type species:** *Reticulana elegans* Li et Li (in Zhang et al., 1977)

**Diagnosis:** Shell small, nuculaniform, equivalve, strongly inequilateral, moderately inflated. Posterior umbonal ridge not distinct. Anterior part of shell shorter than the posterior part. Surface strongly ornamented with 28—30 radial costae. Concentric lines present, weak and restricted only to the ventral part. Interior ventral margin of shell serrated. Hinge with two series of small teeth ranging at each side of a triangular oblique resilifer. Muscle scars circular-ovate. Pallial line simple.

**Remarks:** This new genus is very similar to *Indoculane* Kanjilal et Singh (1973) from the Upper Jurassic of Cutch, India, in outline and in having radial ornamentation, but differs from the latter in the number of grouped costae. The present genus is ornamented with only one group of radial costae. In *Indoculana* there are two groups of costae, radial and concentric, which form reticular ornamentation. *Indoculana* has a distinct ridge running from the umbo to the posterior margin, which is absent in the present genus.

*Ledoides* Chen, Wen et Lan (Fossil Lamellibranchs of China, 1976) is a Upper Triassic genus from Xizang of China and resembles the new genus in outline. It is ornamented with the concentric costae on the umbonal area, reticular sculptures on the anterior part, radial and obli-

que lines on the posterior part of the surface. Thus its ornamentation much differs from that of *Xiaoshuiculana*.

**Distribution:** Guangdong, China; Upper Triassic.

Genus *Qiongzhounia* Lan (gen. nov.)

**Type species:** *Qiongzhounia yongguinia* Lan (gen. et sp. nov.)

**Diagnosis:** Shell small to medium-size, thin, equivalve, strongly inequilateral, nuculaniform. The anterior end round and the posterior end strongly elongated. Umbo low and small, rather prominent. Beak opisthogyrous. Posterior umbonal ridge low and smooth. Surface ornamented regularly with concentric costae on the flank, fine and weak growth lines on the posterior slope, bordering on the escutcheon by a radial ridge.

An obtuse triangular resilifer interrupting hinge-teeth series and dividing it into two branches. The posterior branch longer than anterior one. A radial internal ridge narrowly running from near beak to posterior ventral angle, corresponding to the umbonal ridge on the outer of shell.

**Comparison and Remarks:** According to the characters of shell outline and hinge, the new genus should belong to Nuculanidae, and it is similar to *Nuculana*, but differs from the latter in the internal structure of shell. The resilifer pit of *Nuculana* is more oblique and terminally produced than that of the present genus. Besides, the new genus bears the radial internal ridge, which is absent in *Nuculana*.

The present genus resembles *Poroleda* and *Propeleda* in rather elongated outline, slightly opisthogyrate umbo and obtuse triangular resilifer. But the latter two forms have nearly straight hinge line with longitudinal imbricating teeth, pallial lines with deeper sinus, and no radial internal ridges and thus distinctly differ from the present new genus.

*Hilgardia*, *Costatoleda*, *Lembulus* also have posterior umbonal ridges, but are ornamented with diagonal costae, squamae or nodes, or with wider and deeper posterior grooves. Their orna-

mentations much differ from that of the new genus.

Distribution: Guangdong, China; Pliocene.

## 图 版 说 明

除注明者外,所有标本保存在中国科学院南京地质古生物研究所。

### 图 版 I

- 1, 2. *Glyptoleda glomerata* Fletcher  
左壳, 右壳, 均×1.4。澳大利亚, 二叠系。(据 Fletcher, 1945)
- 3—7. *Giytyana honessi* Elias  
3. 右内, 4. 右侧, 5. 左侧, 6. 背视, 7. 右侧; 均×3。美国俄亥勒洲, 上石炭统。(据 Elias, 1956)
8. *Teinonuculana divaricata* (Zapfe)  
右侧×2。奥地利, 上三叠统瑞替阶。(据 Zapfe, 1967)
9. *Nucundata undata* Waterhouse  
左侧×2。新西兰, 二叠系。(据 Waterhouse, 1965)
10. *Glyptoleda reidi* Fletcher  
左壳×1.5。澳大利亚, 二叠系。(据 Fletcher, 1945)
- 11, 12. *Glyptoleda nuculiformis* Zhang  
均右侧×4。中国湖南, 中泥盆统。(据张仁杰等, 1977)
- 13—16. *Indoculana caleoviensis* Kanjilal et Singh  
左侧×6, 左内×8, 左侧×8, 右侧×8。印度卡什, 上侏罗统。(据 Kanjilal & Singh, 1973)

### 图 版 II

1. *Teinonuculana guangdongensis* Zhang  
左侧×1。中国广东, 下侏罗统。(据张仁杰等, 1977)
2. *Teinonuculana tenuistriata* (Piette)  
左侧×2(61510)。中国广东揭西灰寨, 下侏罗统金鸡组。
- 3—8. *Eleganuculana nyeruensis* J. Chen et Yang  
3. 前视×2, 4. 背视×3, 5. 左内模×3, (56527); 6. 右侧×3, 7. 背视×3, (56526); 8. 左外模×3(56528)。中国西藏康马, 上三叠统诺利阶。
9. *Teinonuculana graphica* (Tate)  
右侧×2。(53278) 中国广东开平金鸡, 下侏罗统金鸡组上段。

10. *Veteranella jinjiensis* J. Chen  
左侧×2, (53279)。中国广东开平金鸡, 下侏罗统金鸡组上段。
- 11—23. *Xiaoshuiculana elegans* (Li et Li)  
11. 左内模, 12. 右内模, 13. 背视, 14. 右内模, 15. 左内模, 16. 右内模, 17. 左内模, 18. 右内模, 均×5。(据张仁杰等, 1977), 19. 壳饰放大×10 (61511), 20. 右外模×5(61512), 21. 右内模×10 (61513), 22. 左内模×3 (61514), 23. 左内模×5 (61515)。中国广东乐昌小水, 上三叠统小水组。

### 图 版 III

- 1—4. *Hilgardia multilineata* (Conrad)  
1. 左侧, 2. 背视, 均×3.5; 3. 左侧×9; 4. 左侧×9。北美密西西比流域, 始新统。(据 Harris et Palmer, 1945)
5. *Costatoleda psammobiaeformis* Telegd  
左侧×2。匈牙利, 渐新统。(据 Telegd, 1914)
- 6, 7. *Zealeda hamata* Marwick  
左侧, 左内, 均×10。新西兰, 第三系。(据 Fleming, 1966)
- 8—10. *Veteranella strenua* Patte  
8. 左侧×4, 9. 右侧×4, 10. 右内模×4。越南, 上三叠统。(据 Patte, 1926)
- 11—13. *Ledoides langnongensis* Chen, Wen et Lan  
11. 右内模×2, 12. 右外模×2, 13. 复原图约×3。中国西藏, 上三叠统诺利阶。(据文世宣等, 1976)
- 14—21. *Qiongzhouia yongguinia* Lan (gen. et sp. nov.)  
14, 17, 19, 21. 均右侧视(14, 19. 均×5, 17. ×10, 21. ×11); 15, 16, 18, 20. 均右内视(15, 18. 均×5, 16, 20. 均×10)。(61516, 61517)。中国广东海南岛, 上新统望楼港组。

