

# 论双壳类的 *Pteroperna* 及其模式种 *Pteroperna costatula* (Deslongchamps)

阴家润

(武汉地质学院北京研究生院)

翼股蛤 (*Pteroperna*) 是 J. Morris 和 J. Lycett 于 1853 年建立, 但该属的分类位置当时并不明确, 仅仅在讨论中提到可能为 *Pterinea* 的亚属。

Cox (1940) 讨论 *Pteroperna* 时则将其作为翼蛤科 (*Pteriidae*) 的属而沿用至今。

笔者于 1984 年在唐古拉山雁石坪地区测制侏罗纪地层剖面时, 在同一层位中采集到许多隶属于 *Pteroperna costatula* 的标本, 它们的壳饰特征、壳体形状和英国侏罗纪大鲃状灰岩 (Great Oolite) 中产出的同种标本几无差异。标本大多保存良好, 特别是它们的壳层和其围岩在弱酸中可产生差异溶蚀, 利用酸蚀法可得到许多暴露出铰系构造和软体印痕的标本, 其中有一些反映出个体发育各个阶段的生长特点, 从而使作者有可能对该属进行较为深入的探讨。

Morris 和 Lycett (1853) 对该属最初的定义是: “壳近等瓣, 不等侧; 前翼短、后翼长, 铰缘直而略斜; 内韧带, 和外缘近于平行。喙下有許多平行的小齿, 有一至二枚侧齿 (或称内脊 *internal costae*), 和铰缘近于平行并向后延伸。壳顶区靠前, 小而平坦; 有前、后闭肌痕, 前肌痕很小; 后肌痕大, 椭圆形, 不很显著。壳表面光滑或有壳饰, 左壳和右壳都有一条水平向后延伸的沟槽。” Cox (1940) 研究印度 Cutch 地区侏罗纪双壳类时, 对该属作了一些修正: 把 Morris 和 Lycett 所谓的“许多平行的小齿”的构造称作“一系列倾斜的栉状脊 (*crenulation*)”, 并认为它们可能和后翼面上的沟槽相

应; 确认了 *Pteroperna* 应为外韧带韧带而不是内韧带, 韧带区呈钝三角形, 壳饰既可为光滑状, 也可呈放射脊状。

据对雁石坪标本的观察发现, 这个属的模式种 *Pteroperna costatula* 铰系的发育, 从幼年期到成年期大致可以分为 4 个阶段: 1. 铰系仅由简单的韧带区和韧带区下一条很窄的沟组成, 这条窄沟上无栉状脊 (*crenulation*)。铰齿在左、右壳各有两枚 (见图版 I, 图 2a, 4d), 侧齿一枚, 尚位于韧带区的后端, 韧带区内仅见 3 个短的韧带窝, 横纹不明显 (见图版 I, 图 2a; 插图 1)。2. 铰系开始不完全地分化出韧带区和铰板, 韧带区变宽, 韧带窝大小和数目亦随之增加; 横沟纹很明显, 壳顶腔前及上方的铰板变宽, 并出现了许多和铰齿大体平行的栉状脊; 然而后部的铰板仍未分化, 侧齿尚在韧带区内, 有一些栉状脊也出现在韧带区内 (见图版 I, 图 3a; 插图 2)。3. 铰板和韧带区完全分化, 韧带

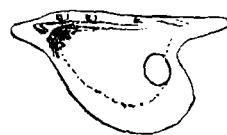


插图 1 示铰系发育的第一阶段 (×1)  
showing the first stage of development  
of the hinge structure

区继续变宽, 侧齿则脱离韧带区而“下降”到了铰板上 (见图版 I, 图 1d, 2b, 3b; 插图 3); 铰齿弱化, 和栉状脊的强度几乎相等。以致不易辨识 (见插图 4)。4. 韧带区发育很宽大, 壳顶上

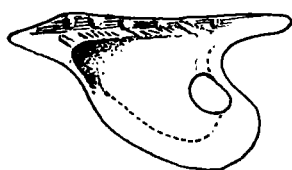


插图 2 示铰系发育的第二阶段(×1)  
showing the second stage of development  
of the hinge structure

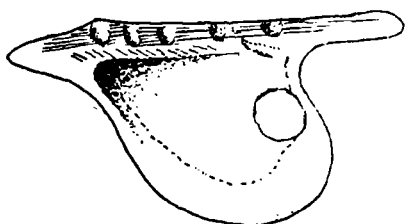


插图 3 示铰系发育的第三阶段(×1)  
showing the third stage of development  
of the hinge structure

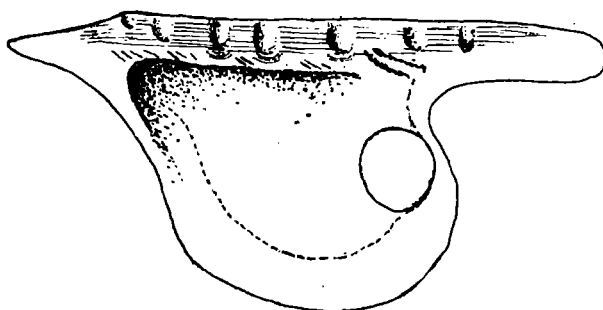


插图 5 示铰系发育的第四阶段(×1)  
showing the fourth stage of development of the hinge structure

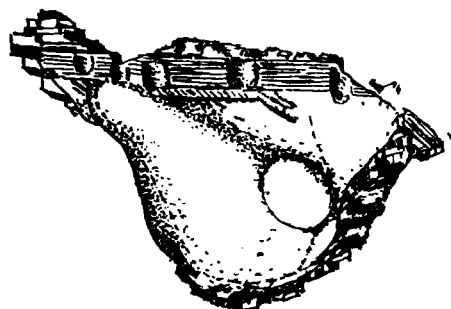


插图 4 示韧带区, 栉状脊, 后肌痕和外套线痕迹(×1)  
(标本素描, 登记号: Y8404506, 产于雁石坪剖面 45 层)  
A sketch of the specimen No. Y8404506 showing the  
ligament-area, crenulation, the posterior adductor  
and the pallial line on the internal mould of the left  
valve of *Pteroperna costatula*.

韧带窝有上升变弱小的趋势, 后部韧带窝则下移到铰板的上边缘, 壳顶腔后的栉状脊变弱, 数量减少, 侧齿长大(见图版 I, 图 4e; 插图 5)。

大量酸蚀以后的标本显示出倾斜的韧带区, 和两壳的接合面之间有一夹角, 可充分说明

为外韧带。Morris 和 Lycett 都未曾谈到该属在个体发育的早期具有较齿, 很有可能他们所观察的是成年期标本——此时较齿和栉状脊强度近等而不易区分。前闭肌痕已完全退化, Morris 和 Lycett (1853) 建属时仅泛泛地谈到具有小的前肌痕, 但未详细描述。Cox (1940) 则是沿用了他们的结论, 他本人并未观察到前肌痕。后闭肌痕大而圆, 位于壳体后部中央, 外套线完整, 由不连续的瘤点出现在壳体内模上, 瘤粒大小和间距不十分规则(见图版 I,

图 1c, 3a)。外套线和壳顶腔靠近铰缘一侧的缩足肌痕和伸足肌痕相连 (anterior pedal retractor scar, pedal elevator scar), 在壳体内模上表现为丘状突起, 靠近前面的是缩足肌痕, 后面的为伸足肌痕(见图版 I, 图 1e), 它们是翼蛤科 (Pteriidae) 特有的构造印痕 (Newell, 1937)。栉状脊的数目随生长期而变化, 强度彼此有别, 并非如 Morris 和 Lycett 所说的不少于 16 个。很多作者, 如 Morris 和 Lycett (1853), Arkell (1931), Hertlein 和 Cox

(1969), Duff (1978), 都认为该属后翼面上的沟槽是在内部构造不清时藉以区别于狭义的 *Bakevillia* 和 *Pteria* 的重要特征, 并认为其中最低的一条和侧齿的位置相对应(见图版 I, 图 1b)。Duff (1978) 认为典型的 *Pteroperna costatula* 的侧齿呈分叉的销钉状(peg-like), 我们的标本似可反映这一特点(见图版 I, 图 4b)。

*Pteroperna costatula* 个体发育的前期特征颇似二叠股蛤 (*Permoperna*), 特别是后者“…幼年期前齿出现, 青年期前齿消失、后侧齿位于倒数第二个弹体窝之下。”(方宗杰, 1982) 的特征和本属很相象。此外, 二叠股蛤韧带区在个体发育中变化不大, 始终很狭窄, 后端分化不清楚等特征也和翼股蛤韧带区发育的前期特征一致。因此, 与 *Costigervillia*, *Aguilerella* 相比, *Pteroperna* 和 *Permoperna* 则有更加密切的亲缘关系。因为, *Aguilerella* 的侧齿位于韧带区末端的下方, 前齿在成年期并没有退化 (Chavan, 1952); *Costigervillia* 的韧带窝发育较规矩, 后侧齿亦位于较边末端而和较边近于平行, 它们的这些特点都不如 *Permoperna* 和 *Pteroperna* 相近。从铰系显示的发育特点看, *Pteroperna* 和 *Permoperna* 之间具有更加密切的演化关系。

## 关于 *Pteroperna* 的模式种

### *Pteroperna costatula*

Morris 和 Lycett 描述为“幼年期标本凸而短, 有突起的射脊, 但限于主壳面, 强度彼此有别, 其间有密集整齐的同心状细脊, 射脊在个体发育长达 3.5—3.8cm 时, 即变得不规则而呈波状延伸, 大于 3.8cm 时则射脊消失, 继之而起的则是同心脊或是同心脊和弱的射脊相交, 左壳从不具有象右壳那样光滑的壳面, 并且具有早期射脊的痕迹。”但对雁石坪标本的观察发现, *Pteroperna costatula* 的壳饰无论在幼年期和成年期都是以光滑壳饰为主, 左壳面有时形成不规则的同心褶。右壳有时亦可有时隐时现的同心脊, 但并非每块标本都有此特点。双壳类中, 壳

饰在个体发育中产生突然的变化都是由于生活方式的改变而引起的, 前期壳饰的壳面称作 nepioconch, 中期称作 mesoconch, 但它们不会随个体的成长而消失, 而是在成年壳体上反映出壳饰的变化特点 (Cox, 1969; Jonhson, 1984)。

Morris 和 Lycett 所描述的 *Pteroperna costatula* 幼年期标本 (Morris & Lycett, 1853, p. 16, pl. 2, fig. 8, 8b) 很可能是另一个属的种 *Costigervillia crassicosta* (Morris et Lycett), Morris 和 Lycett 当年鉴定后者时的描述, 几乎和前者的幼年期特征没有什么区别。

还必须指出的是, 从目前笔者已查阅到的有关 *Pteroperna costatula* 文献中, 除了 Morris 和 Lycett 之外 (其实他们也没有明确所谓幼年期标本和成年期标本的共生关系), 都没有同时鉴定到一个种的两类标本 (“幼年期”, 成年期), 如 Lorient (1883, p. 64, pl. 11, figs. 1, 1a), Newton (1895, p. 81, pl. 3, fig. 1), Cossmann (1900, p. 176), Freneix (1965, p. 56, pl. 1, figs. 7, 8.), Fischer (1980, p. 146, pl. 61, fig. 3), Parnes (1981, p. 30, pl. 3, fig. 43; pl. 4, fig. 7) 等人所描述的标本, 均为具有射脊的所谓 “幼年期” 壳体, 它们个体较小, 壳饰由射脊和同心肋组成, 实际上均宜划归 *Costigervillia crassicosta*。

Reed (1936, p. 12. pl. 1, fig. 2) 凭一块产于缅甸南瑶群 (Namyau Series) 的残破标本建立的新种 *Pteroperna decorata*, 其壳形特征, 个体大小均与 *Pteroperna costatula* 很接近。Reed 把新种壳面上具有 “Z” 字形壳饰作为建新种的依据, 但这种极为反常的 “壳饰” 恐怕不是固有特征, 而是方解石质壳层重结晶而致。Desio 和 Ronchetti (1960, p. 179, pl. 17, fig. 1) 描述意大利的壳体中部无射饰而具有侧齿的标本, 才是真正的 *Pteroperna costatula*。文世宣 (1979, 293 页, 图版 86, 图 3, 4, 9) 描述产于青海南部的 *Pteroperna decorata* 也似应归入 *Pteroperna costatula*。郭福祥 (1985, 141 页, 图版 37, 图 1)

鉴定云南和平乡组中的新种 *Bakevella yunnanensis* Guo 极有可能是 *P. costatula*, 因为其图影显示了铰板上的一系列栉状脊和外韧带式的韧带区。

Cossmann (1924, p. 34, pl. 4, fig. 17) 鉴定法国 Montreuil 地区卡洛期 (Callovian) 双壳类标本, 将本应命名为 *Pteroperna costatula* 的标本命名为 *P. plana*, 其理由就是因为没有见到具射饰的“幼年期”标本。由此可见, Morris 和 Lycett 当年对 *Pteroperna costatula* 的片面描述, 客观上为后人鉴定该种造成了一定混乱。

从雁石坪剖面产出的情况表明, 具有射饰和同心肋的小型标本 *Costigervillia crassicosta* (见图版 1, 图 2e, 2d) 并不和个体大型, 光滑壳饰的 *Pteroperna costatula* 产于同一层位, 而在高于 500 余米厚的层位之上。

综上所述, *Pteroperna costatula* 没有具放射饰和同心肋组成的幼年期壳饰阶段, 原先认为是其幼年期壳饰的标本应归入 *Costigervillia crassicosta*。后者分布于特提斯海 (Tethys) 周缘地区, 而前者目前仅限于特提斯海北缘。

本文得到杨遵仪教授的精心指导: 在野外工作时得到青海地质局区测大队乔金良, 郭耕晨, 王海潮等一分队诸位同志大力协助, 在此一并致谢。

### 主要参考文献

- 文世宣, 1979: 西北地区化石图册青海省分册 (1), 瓣鳃类, 225—314 页, 图版 78—96。地质出版社。
- 方宗杰, 1982: 论二叠统蛤 *Permoperna* (双壳类)。古生物学报, 21(5)。
- 郭福祥, 1985: 云南的双壳类化石。319 页, 46 图版。云南科技出版社。
- Arkell, W. I., 1931: A monograph of British Corallian Lamellibrachia. -Palaeontogr. Soc. (Monogr.), pp. 181—228, pls. 21—28.
- Chavan, A., 1952: Les Pelecypodes de Sables Astartiens de Cordebugle (Calvados), -abh. schweiz, palaeont. Ges. 69, pp. 1—132, pls. 1—4.
- Cossmann, M. M., 1900: Seconde note sur les Mollusques du Bathonien de Saint Gaultier (Indre), -Bull. Soc. Geol. France Ser. 3a (28), pp. 165—203, tav. 5—8,
- , 1924: Extension dans les Deux-Sèvres de la faune du Callovien de Montreuil-Bellay, -Mem. Soc. Geol. Bretagne, Rennes, (1), pp. 1—53, pls. 1—7.
- Cox, L. R., 1940: The Jurassic Lamellibranch fauna of Kachh (Cutch), -Palaeont. Indica, Calcutta, (9), 3-3, pp. 1—157.
- , 1969: General features of Bivalvia. In Moore, R. C. (ed.) Treatise on Invertebrate paleontology, Part N, Mollusca 6, pp. N2—129. -Geol. Soc. Amer. & Univ. Kansas Press.
- Cox, L. R. and Arkell, W. J., 1948—1950: A survey of the Mollusca of the British Great Oolite Series, -Palaeontogr. Soc. (Monogr.), pp. I—XIII, 1—48; pp. I—XXIII, 49—105.
- Desio, A. e Rossi Ronchetti, 1960: Giurassico medio di Garet El-Bellaa, -Riv. Ital. Paleont. 66(2), pp. 173—196, tav. 16—18.
- Duff, K. J., 1978: Bivalvia from the English lower Oxford Clay (Middle Jurassic), -Palaeontogr. Soc. (Monogr.), pp. 1—137, pls. 1—13.
- Fischer, J. C., 1980: Fossiles de France, Paris, pp. 1—417, pl. 1—135.
- Hertlein, L. G. and Cox, L. R., 1969: Family Pteriidae, In Moore, R. C. (ed.), Treatise on Invertebrate paleontology, Part N, Mollusca 6, pp. N302—306. -Geol. Soc. Amer. & Univ. Kansas Press.
- Johnson, A. L. A., 1984: The palaeobiology of the Bivalve Families Pectinidae and Propeamussidae in the Jurassic of Europe, -Zitteliana, 235 Seiten, 11 Tafeln, Munchen.
- Leriol, P., 1883: Etude paleontologique et stratigraphique des Couches a Mutilus des Alpes vaudoises, -Abh. schweiz. paleont. Ges. 10, pp. 1—96, tav. 1—15.
- Morris, J. and Lycett, J., 1853: A monograph of Mollusca from the Great Oolite. -Palaeontogr. Soc. (Monogr.), Bivalves, pp. 1—147, pls. 1—14.
- Newell, N. D., 1937: Late Paleozoic Pelecypods: Pectinacea. -Univ. Kansas, State Geol. Surv. Kansas, 10, pp. 1—123, pls. 1—20.
- Newton, R. B., 1895: On a collection of fossils from Madagascar obtained by the Rev. R. Baron, -Q. J. G. S., 51 (201), pp. 72—87, pls. 2—3.
- Parnes, A., 1981: Biostratigraphy of the Mahmal Formation (middle and upper Bajocian) in Makhtesh Ramon, -Geol. Surv. Israel Bull. (74), pp. 1—51, pls. 1—11.
- Reed, C., 1936: Jurassic Lamellibrachs from the Nanyau Series, Northern Shan States, -Ann. Mag. Hist., Ser. 10, 18(103), pp. 1—25, pls. 1—2.

# A REVISION OF GENUS *PTEROPERNA* (BIVALVIA) AND ITS TYPE SPECIES *PTEROPERNA COSTATULA* (DESLONGCHAMPS)

Yin Jia-run

(Beijing Graduate School of Wuhan College of Geology)

## Summary

The views presented here are based on a study of the fossil bivalves collected from the Yansheping section in southern Qinghai province, which were etched out by diluted HCl solution to give internal molds showing the hinge and musculature, especially in the genus *Pteroperna*.

On the internal mold of some specimens the anterior adductor seems to be completely obsolete, the pallial line consists of a series of discontinuous pits, and there are both anterior pedal retractor scar and pedal elevator scar.

The ontogenetic development of *Pteroperna costatula* (Deslongchamps) has been differentiated in the following four stage:

1. The earlier hinge structure consists of a narrow ligament area with at most 3 pits and a slender groove-like hinge plate with 2 cardinals in each valve.

2. The hinge plate is separated from the ligament area, and is marked by crenulation, but the lateral lies within the ligamental area, while ligament pits increase in number.

3. The hinge is composed of both a fully developed hinge-plate and a wider ligament area, but the cardinal teeth are weakened and the lateral tooth lies within the hinge plate.

4. Cardinal teeth are almost equal in size to the crenulation and therefore can be hardly distinguished from the latter, while the ligament-pits above the umbonal cavity seem to have migrated to a more dorsal position, but the posterior pits have moved in the opposite (i.e. ventral) direction.

Observation on a series of specimens ranging from juvenile to adult individuals shows that the smooth sculpture of *Pteroperna costatula* remains the same during ontogeny. Those specimens with radial ribs regarded as juvenile individuals by Morris and Lycett should be referred to *Costigervillia crassicosta* (Morris et Lycett) rather than to *Pteroperna costatula*. The development of hinge suggests that *Pteroperna* most likely arose from *Permoperna*, a genus indigenous to south China and Japan during the Permian.

## 图 版 说 明

标本保存在武汉地质学院北京研究生部。放大倍数除注明外,均×1。

### 图 版 I

1a—2c, 3a—4e. *Pteroperna costatula* (Deslongchamps)

1a. 右壳(幼年期)示前耳。1b. 右壳(成年期)示同心褶壳饰和后翼壳面放射槽。1c. 右壳内模,示后闭肌痕和瘤点状外套线及细长的后翼尾部(尾部折断)。1d. 系1c的局部放大×1.3,示蚀蚀以后暴露的侧齿和韧带区。1e. 右壳内模,示缩足肌痕,伸足肌痕,尖的前耳及外套线(无前肌痕迹象)。

2a. 右壳内模(幼年期)示二枚前齿。2b. 右壳内模。2c. 左壳内模(均成年期)。

3a. 左壳内模,示断续瘤点组成的外套线,后闭肌痕,栉状

脊和韧带区。3b. 左壳内模,示断续瘤点组成的外套线,侧齿,侧齿及韧带区。

4a. 左壳内模。4b. 右壳内模,示侧齿。4c. 左壳(均成年期)。4d. 左壳内模(幼年期)示侧齿。4e. 左壳内模,示韧带区和侧齿(成年期)。

登记号: Y8407—Y8420, 均产自青海雁石坪青藏公路雁石坪剖面,中侏罗统。

2d, 2e. *Costigervillia crassicosta* (Morris et Lycett)

2d. 左壳×2.5, 示部份后翼面及壳饰。2e. 左壳×2.5, 示同心肋和射脊组成的壳饰。登记号: Y845201, Y845204。产地层位同上。

