

Robustoschwagerinids 的个体发育 及其在演化分析中的意义

杨湘宁* 郝谄纯

(中国地质大学,北京)

一、前言

在已绝灭的化石门类中,瓣类动物具有演化迅速、形态及构造整体演化趋势比较明显、演化阶段明确的特点。瓣类动物的壳形、旋壁构造、隔壁特征以及旋脊(和拟旋脊)、通道(和复通道)的演化趋势及其地层分布规律已为广大古生物学家所熟知,并在石炭、二叠纪海相地层的划分对比中得到了广泛的应用(Thompson, 1948; Dunbar, 1963; Douglass, 1976; Rauzer-Chernousova, 1963; Ross, 1964)。尽管 Ross (1972, 1982)曾借助现代有孔虫的材料对瓣类动物生物学做过有益的探讨,但是这类工作毕竟很少。和瓣类生物地层学的研究相比,有关瓣类生物学的研究一直是个薄弱环节,而对瓣类个体发育规律、演化机制的研究则至今仍为空白。随着新的演化学说的出现(Eldredge and Gould, 1972; Malmgren, Berggen and Lohman, 1984),对地史中生物演化模式的研究已成为当今古生物学研究的一项重要内容,从个体发育的角度出发来探讨生物的演化机制则是这类研究中的一个令人感兴趣的新课题(Nelson, 1978; Katz, 1982; McNamara, 1982; Fink, 1982; Edgecombe and Chatterton, 1987; Schweitzer, Kaesler and Lohman, 1986; McKinney, 1986; Anstey, 1987; Broadhead, 1987; Swan, 1988)。

一个完整瓣类标本的轴切面包含了该个体从形成到死亡的各个发展阶段的大量信息。因此,利用瓣类化石研究瓣类动物的个体发育规律具有非常有利的条件。本文将重点介绍笔者对“壮希瓦格瓣类”(robustoschwagerinids)个体发育的研究成果,并对其在瓣类动物的演化分析、分类研究中的意义进行探讨。

Robustoschwagerina 是苏联著名古生物学家 M.-Maclay 1956 年以 *Schwagerina* (= *Pseudoschwagerina* Dunbar et Skinner, 1936) *tumida* Licharev, 1934 为模式种建立的一个属。属名 *Robustoschwagerina* 的使用曾是一个颇有争议的问题;对其分类位置,一些学者也提出过不同的看法。但是,目前大多数学者倾向于将其视为一个独立的属,并认为,具有纺锤形的“麦瓣式”幼壳是该属的重要特征(盛金章等,1984,1988)。

自 70 年代以来,随着石炭-二叠系界线地层及其生物群研究工作的深入开展,我国一些学者先后在贵州(吴望始等,1979; 肖伟民等,1986)、广西(董文兰,1981; 夏国英,1986)、云南(盛金章等,1984; 周铁明等,1987)及陕西(丁培榛等,1987)、青海(朱秀芳, 1987)等地发现了大量的 *Robustoschwagerina* 标本,并命名了许多新种。关于 *Robustoschwagerina* 的地层及地理

* 现在工作单位: 南京大学地球科学系。

表 1 Robustoschwagerinida 的种名、种名代码及各种个体发育阶段的划分

Specific names, name codes and divisions of ontogenetic stages of robustoschwagerinids

种名代码	种 名	个体发育 阶段划分	种名代码	种 名	个体发育 阶段划分
R01	<i>hidensis</i> (Igo), 1964	(1-3,4-7)	R20	<i>xiaodushanica</i> Sheng, Wang et Zhong, 1984	(1-3,4-6)
R02	<i>tumitiiformis</i> (A. D. M.-Maclay), 1949	(1-2,3-6)	R21	<i>nana</i> Sheng, Wang et Zhong, 1984	(1-3,4-5)
R03	<i>kahleri</i> (A. D. M.-Maclay), 1949	(1,2-6)	R22	<i>guangnanica</i> Sheng, Wang et Zhong, 1984	(1-2,3-6)
R04	<i>kaisuwensis</i> (A. D. M.-Maclay), 1949	(1-2,3-5)	R23	<i>yishanensis</i> sp. nov.	(1-4,5-8)
R05	<i>schellwieni</i> (Hanazawa), 1937	(1-3,4-7)	R24	<i>guangxiensis</i> sp. nov.	(1-3,4-7)
R06	<i>subsphearica</i> (Nogami), 1961	(1-2,3-6)	R25	<i>obesa</i> sp. nov.	(1-3,4-7)
R07	<i>diminuta</i> Zhu, 1987	(1-2,3-6)	R26	<i>nucleolata</i> (Ciry), 1943	(1-2,3-5)
R08	<i>elliptica</i> Zhu, 1987	(1-2,3-6)	R27	<i>simplex</i> sp. nov.	(1-2,3-6)
R09	<i>stanislavi</i> (Dunbar), 1953	(1-2,3-6)	R28	<i>minutalis</i> sp. nov.	(1-2,3-6)
R10	<i>geyeri</i> (Kahler et Kahler), 1941	(1-2,3-5)	R29	<i>longlinensis</i> Dong, 1981	(1-4,5-7)
R11	<i>parwula</i> Zhang et Dong, 1986	(1-2,3-5)	R30	<i>magna</i> Zhang et Dong, 1986	(1-4,5-7)
R12	<i>shanxiensis</i> Zhang et Xia, 1985	(1-4,5-7)	R31	<i>ziyuenensis</i> Zhang et Dong, 1986	(1-5,6-8)
R13	<i>minima</i> Zhang et Dong, 1986	(1-3,4-7)	R32	<i>changmeensis</i> Xia et Li, 1986	(1-4,5-7)
R14	<i>regularis</i> (Ciry), 1943	(1-2,3-5)	R33	<i>spatiosa</i> Lin, 1977	(1-6,7-9)
R15	<i>tumida</i> (Licharev), 1934	(1-2,3-6)	R34	<i>yunnanensis</i> Sheng, Wang et Zhong, 1984	(1-4,5-7)
R16	<i>brexiformis</i> Sun, 1987	(1-2,3-6)	R35	<i>bianpinensis</i> Zhang et Dong, 1986	(1-4,5-7)
R17	<i>pamirica</i> Leven et Scherbovich, 1979	(1-3,4-6)	R36	<i>densa</i> sp. nov.	(1-4,5-9)
R18	<i>flava</i> (Lin), 1977	(1,2-5)	R37	<i>qinghaiensis</i> Zhu, 1987	(1-4,5-7)
R19	<i>xiaodushanica elliptoidalis</i> Zhu, 1987	(1-3,4-7)			

·, - : 代表未成年壳圈(过渡壳圈), 前者表示从幼年期向成年期发展时壳圈形状呈逐渐变化, 后者表示壳圈形状骤然变化。

分布,一些作者做过简单的讨论(吴望始等,1979; Ross, 1964, 1967; Kahler, 1974),该属的一些种已被作为对比地层、建立筳类化石带的标准化石(Kahler, 1974;吴望始等,1979;龙家荣,1982;周铁明等,1987)。至1988年底为止,被国内外学者归入 *Robustoschwagerina* 属名之下的种已达31个(表1)。其中,由我国学者命名、描述的有19种。然而,以往归入 *Robustoschwagerina* 的一些种在幼壳形状(如 *R. nucleolata*)、幼壳发育程度(如 *R. longlinensis*)等重要特征上和这个属的模式种 *R. tumida* 有明显的差异,似有必要对这些种的分类位置进行进一步的研究。鉴于这一状况,笔者暂用 *robustoschwagerinids* 来统称目前归入 *Robustoschwagerina* 属名之下的各种。因此,本文的 *robustoschwagerinids* 不是一个分类学术语。

我国丰富的 *robustoschwagerinids* 化石标本及大量与其有关的生物地层学资料为研究 *robustoschwagerinids* 的个体发育规律、演化机制和分类创造了有利的条件。本文所用的实际材料由笔者分别采自广西宜山马脑山(杨湘宁,1989)、隆林常么(龙家荣,1982),云南八宝小独山(周铁明等,1987)、温浏干石洞(盛金章等,1984)及陕西镇安(丁培榛等,1987)等研究程度较高的石炭、二叠系剖面;同时还利用了以往国内外文献中已发表的大量 *robustoschwagerinids* 标本照片和度量数据。在研究中,笔者共磨制了 *robustoschwagerinids* 标本200余片,对其中的170个薄片进行了鉴定和详细的常规度量,共鉴定出 *robustoschwagerinids* 17种,并描述了6新种。

中国科学院南京地质古生物研究所盛金章教授慷慨提供大量的文献资料;广西地质矿产研究所李家骧同志、滇黔贵石油指挥部周铁明同志、西安地质矿产研究所孙秀芳同志分别热情介绍有关剖面的详细情况。笔者在此表示衷心的感谢。

二、*Robustoschwagerinids* 个体发育的研究

个体发育(ontogeny)是一个生物个体从生命开始到死亡的整个历程。一般认为,行有性繁殖的动物其个体发育从受精卵的形成开始,到个体死亡为止。至于行无性繁殖的动物个体发育从何时开始,目前尚无明确的定义。在许多动物中,一个完整的个体发育过程实际上构成了这类生物的生活史(life history)或生活周期(life cycle)。但是,在象有孔虫这类有性世代和无性世代交替出现的生物中,生物的生活史通常牵涉到两个不同的生物体(即有性世代个体和无性世代个体),一个生物体的个体发育过程仅仅反映了这类生物生活史的一部分(有性世代或无性世代)。由于筳类的一些属种具有微球型(microspheric)和显球型(megaspheric)两种个体,因此人们认为,筳类生物和现生的某些有孔虫一样,其生活史包括有性和无性两个世代;同时还认为,在大多数筳类物种的居群中,无性世代的显球型个体占优势(Dunbar, 1963; Ross, 1972, 1982)。据研究,除初房较小外,筳类有性世代微球型个体的重要标志是具有明显的“内卷虫式”(endothyroid)幼壳(Dunbar, 1963; Ross, 1982)。根据这一标准,我们可以认为,目前已发现的 *robustoschwagerinids* 标本均为无性世代的显球型个体。为便于研究,笔者将筳类初房的形成视为筳类生物个体发育的开始。这样,本文研究的 *robustoschwagerinids* 的个体发育仅代表这类生物在其生活史的无性世代期间的整个发育、生长过程。

1. 研究方法

生物的个体发育是一个复杂的过程。在个体发育的不同阶段,生物可能在个体大小、形态及生态等方面发生重要的变化。在 *robustoschwagerinids* 中,物种个体发育过程中的形态变

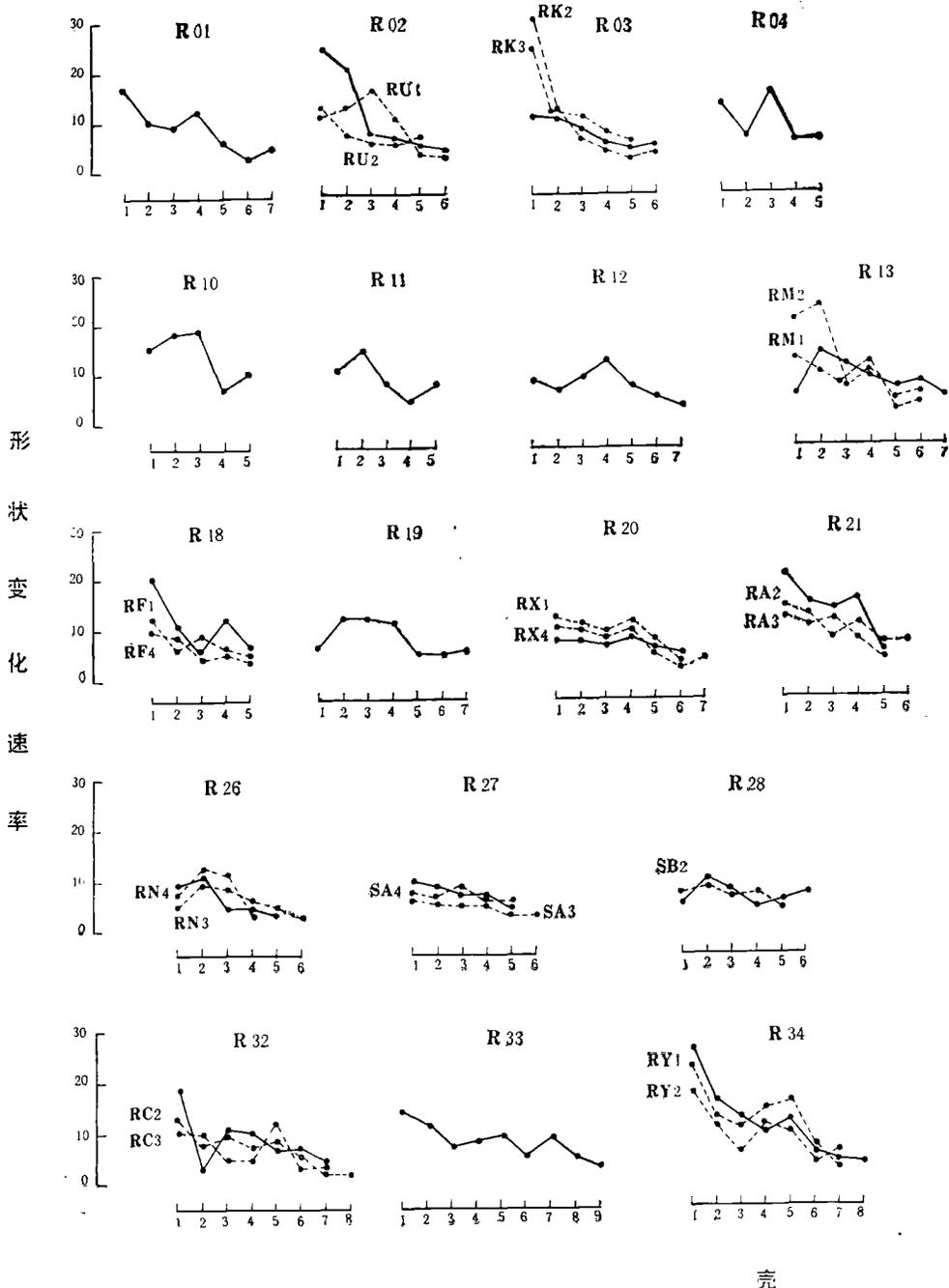
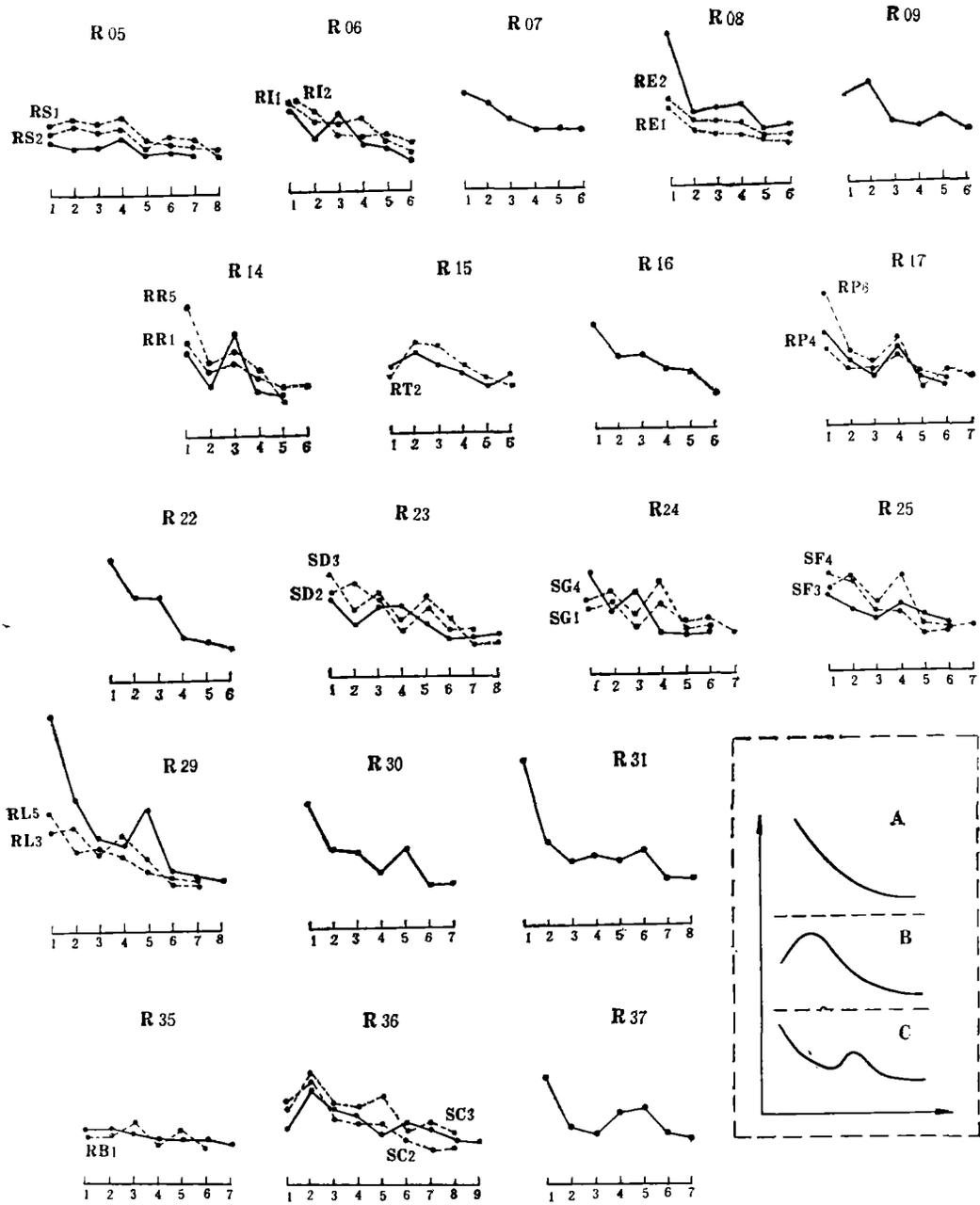


插图 1 Robustoschwagerinids 个体发育中壳圈 的形状变化速率
 实线为各种的模式标本,虚线和字母为研究中采用的部分标本及其代号。

化主要表现为各壳圈 的形状 (shape)、个体大小、旋脊和隔壁褶皱程度的变化。在这些形态 (morphologic) 特征中,壳形的变化尤为突出,并被作为区别不同物种的重要标志。Ross(1982) 认为,鲕类动物繁殖的年龄约为 5—6 岁。一个鲕类个体的不同壳圈 的形状代表了该生物体在不同年龄时期的外形。虽然我们无法确定各壳圈 形成时的具体年龄,但是,在同一个个体上,



图

Rates of shape change in ontogeny of robustoschwagerinids

A, B, C 表示 robustoschwagerinids 壳圈形状变化速率的 3 种型式。

壳圈自内向外的形状变化,总体上代表了瓣类生物随年龄增长外形特征发生的有规律变化。因此,同一瓣类个体的不同壳圈具有相对的年龄意义。

笔者利用计算机、数值化仪 (digitizer), 并借助一些定量的形状分析方法对 robustoschwagerinids 在个体发育过程中壳圈形状的变化进行了详细的研究, 并计算了各壳圈形状变

化速率。关于化石标本形状的测量、数据的处理、两形状之间差异的计算和对比,笔者(杨湘宁,1990)曾以双壳类为例作过比较详细的介绍,这里采用的方法和以前介绍的方法基本相同。不同之处在于,由于材料的限制,这里没有计算瓣类个体各壳圈的“特征形状”(eigenshape),而是直接利用各壳圈的自然形状进行对比。为了突出反映壳体形状的变化规律,所有数据在对比之前均进行了正态化处理,排除了由于标本大小不同造成的影响。从首圈起,各壳圈逐一和前一壳圈对比(首圈和初房对比);各壳圈和前一壳圈之间的形状差异用两壳圈之间的不重合面积(nonoverlap area)来表示。不重合面积和前一壳圈面积之比则定义为该壳圈的形状变化速率。也就是说,第N个壳圈和第N-1个壳圈之间的不重合面积与第N-1个壳圈的面积之比代表了个体在第N个壳圈形成时的形状变化速率。此外,笔者还将每一壳圈和一个标准圆进行比较,各壳圈和标准圆的差异也用两者间的不重合面积来表示。这样,在进行种间壳圈形状比较时就有了一个统一的对比标准。

2. Robustoschwagerinids 个体发育中壳圈形状的变化规律

采用前面叙述的分析方法,笔者对原先归入 robustoschwagerinids 的 31 种及本文描述的 6 个新种个体发育中壳圈形状的变化速率进行了研究。在原有的 31 个种中,笔者掌握有实际标本的有 17 种、130 余个薄片。对 robustoschwagerinids 各种壳圈形状变化速率的研究是依据这些标本材料以及各种的模式标本照片进行的。限于篇幅,插图 1 仅标出了根据各种的模式标本照片及部分标本材料计算出的不同物种的形状变化速率。

从插图 1 可以看出, robustoschwagerinids 的个体发育具有以下两点共同之处。首先,50% 以上的种在个体发育的初期(第 1 个壳圈)具有较高的形状变化速率,例如 *R. kahleri*, *R. ziyunensis*, *R. yunnanensis*, *R. guangnanica*, *R. longlinensis* 及 *R. nana*。这表明,大部分种的第 1 个壳圈和初房在形状上有明显的差异。形状的改变是生物异速生长(allometric growth)的重要特征。其次,绝大多数种壳体最后两圈的形状变化速率都很小,彼此相差一般不到 5%,说明 robustoschwagerinids 在个体发育的晚期虽然个体继续增大,但外形却不再变化,处于相对稳定状态,具有等速生长(isometric growth)的特点。这一点可用来作为瓣类成年个体的标志。

在有多多个标本进行对比的种中,例如 *R. kahleri*, *R. tumidiformis*, *R. elliptica*, *R. minima*, *R. regularis* 及 *R. pamirica* 等种中,各壳圈的形状变化速率表现了一定的变异范围。在这些种中,形状变化速率的最大变异往往表现在最初的两个壳圈,例如 *R. tumidiformis*, *R. kahleri* 和 *R. pamirica*, 而最后 2 圈形状变化速率的变异通常较小。这反映出, robustoschwagerinids 幼年期壳圈形状具有较大的种内变异,成体壳圈形状的种内变异则相对较小。

从整体上看, robustoschwagerinids 个体发育过程中壳圈形状的变化规律可大致分为 A, B, C 3 种型式(插图 1)。

具有 A 类变化型式的种包括 *R. tumidiformis*, *R. kahleri*, *R. fluxa*, *R. diminuta*, *R. brevaxiformis*, *R. elliptica*, *R. guangnanica* 和 *R. bianpinensis* 等。这些物种的幼壳一般为纺锤形,仅有 1—2 圈;成壳为球形或亚球形;成壳和幼壳的形状有明显的差异。但是,它们的幼壳和成壳之间通常有一过渡壳圈,其形状介于幼壳和成壳之间。因此,在个体发育过程中,这些物种的形状变化速率呈逐渐下降之趋势。在 *R. fluxa* 和 *R. kahleri* 中,这种过渡壳圈通常是第 2 圈(图版 III, 图 3; 图版 I, 图 5, 6); 而在 *R. tumidiformis* 中,第 3 壳圈的形状往

往具有过渡的特点(图版 I, 图 3, 4)。

B类变化型式的特点是,在个体发育的初期形状变化速率相对较小,随后迅速增大,达到最大值后逐渐下降。这种变化型式在 *R. minima*, *R. parvula*, *R. tumida* 及 *R. geyeri* 中最为典型。*R. schellwieni*, *R. stanislavi*, *R. xiaodushanica ellipsoidalis* 的形状变化规律也可归入这种型式(插图 1)。具有这种变化型式的种,其壳体的首圈或为球形,如 *R. minima*;或轴率较小,如 *R. schellwieni*, *R. tumida* (图版 IV, 图 3, 4, 6; 图版 I, 图 1, 2) 以及 *R. geyeri*, *R. stanislavi* 等。由于这些种壳体的幼壳轴率一般较小,所以它们幼壳和成壳的形状过渡常常比较平缓,过渡时壳圈形状变化速率也较低,这一点和具有 A 类变化型式的种相似。

robustoschwagerinids 大部分种的形状变化规律具有插图 1 所示的 C 类型式。具有这种变化型式的种在个体发育的初期具有较高的形状变化速率,随后迅速减小并保持一段时间;在达到成年期以前,形状变化速率通常有增大的现象;成年期个体为等速生长,形状变化很小。*R. hidensis*, *R. qinghaiensis*, *R. yunnanensis*, *R. magna*, *R. ziyunensis*, *R. changmeensis* 和 *R. longlinensis* 等个体发育中壳圈形状的变化规律可作为这种变化型式的代表。这些种的幼壳一般在 2 圈以上,有的可达 5—6 圈,从首圈起就为典型的纺锤形,幼年期各壳圈间的形状差异较小;成壳的形状通常是骤然出现,在幼壳和成壳之间往往没有明显的过渡现象,因此,从幼年期向成年期过渡时,壳圈形状变化速率突然增大。这种情况在 *R. longlinensis* 和 *R. yunnanensis* 中尤为突出(图版 IV, 图 3, 4, 6; 图版 I, 图 7, 8)。这些种的成壳为球形或近球形,个体较大,有较长的等速生长时期。

对 *R. regularis* 壳圈形状变化速率的分析揭示了一个有趣的现象。这个种的壳体较小,壳圈数较少,从包卷特征上看,通常认为其幼壳仅有一圈,并将其视为 *robustoschwagerinids* 中球形种类的原始分子(盛金章等, 1984)。但是,对该种各壳圈形状变化的定量研究却表明,*R. regularis* 的第 1、2 壳圈形状差异较小,第 2 壳圈和第 3 壳圈通常有较大的差异(插图 1, R14)。进一步的分析发现,从第 3 圈起壳圈形状急剧变化为球形(插图 2)。因此从形状上看,这个种的幼壳似由 2 个壳圈构成,其壳圈变化规律具有 C 类变化型式的特点。具有 C 类变化型式的种还有 *R. xiaodushanica*, *R. nana*, *R. kainsuensis*, *R. pamirica*, *R. stanislavi* 和 *R. shanxiensis* 等。

在以往归入 *Robustoschwagerina* 的种中, *R. nucleolata* 在个体发育过程中壳圈形状变化规律比较特殊。从形状变化速率的曲线(插图 1, R26) 来看,它似乎和 B 类变化型式较为相似。但是,详细的分析却表明,该种在个体发育过程中壳圈的变化速率始终较小。插图 3 进一步标出了 *R. nucleolata* 各壳圈和标准圆之间的不重合面积百分比。可以看出,不同壳圈和圆的差异大致相同。这种情况表明, *R. nucleolata* 的幼壳和成壳在形状上无明显的区别(图版 III, 图 4)。 *R. nucleolata* 个体发育中的这一特点使其有别于 *robustoschwagerinids* 的所有其它种。

以上对 *robustoschwagerinids* 个体发育中壳圈形状变化规律的分析表明,虽然这些种的成壳大都为球形或近球形,并均有一个包卷较紧的幼壳,然而,这些种从幼年壳向成年壳的转变却有两种方式。一种方式是,成壳形状逐渐出现,幼年壳和成年壳之间通常有一个在形状上介于两者之间的过渡壳圈。具有这种转变方式的 *robustoschwagerinids* 包括了一批在个体大小、成壳圈数及幼壳形状上有明显区别的种;由于幼壳的形状不同,它们的壳圈变化型式又可以分为前面描述的 A、B 两类。在另一种转变方式下,物种成壳的形状似乎是突然出现,介于

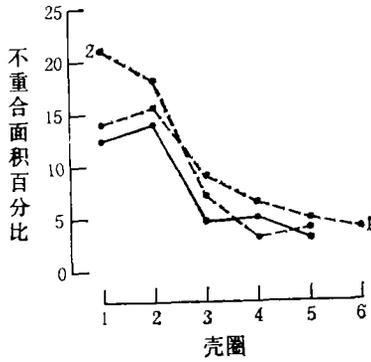


插图 2 *Robustoschwagerina regularis* (Ciry), 1943 各壳圈形状和标准圆的差异
 Percentages of non-overlap area between an unit circle and shapes of different volutions in *Robustoschwagerina regularis* (Ciry), 1943
 实线为模式标本, 虚线和数字为研究中所使用的部分薄片及其代号。标本代号: 1=RR1, 2 = RR5。

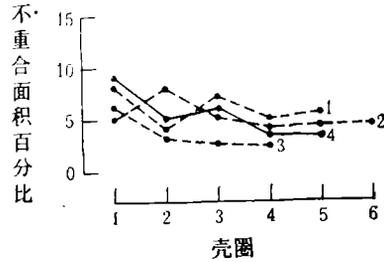


插图 3 *Robustoschwagerina nucleolata* (Ciry), 1943 各壳圈形状和标准圆的差异
 Percentages of non-overlap area between an unit circle and shapes of different volutions in *Robustoschwagerina nucleolata* (Ciry), 1943
 实线为模式标本, 虚线及数字为研究中使用部分薄片及其代号。标本代号: 1=RN2, 2 = RN3, 3 = RN5。

成年壳和幼年壳之间的壳圈在形状上常常没有明显的过渡特点。在那些幼壳圈数多、成年个体较大的种中, 例如 *R. longlinensis*, *R. spaiosa*, *R. magna*, *R. bianpingensis* 和 *R. ziyunensis*, 这种转变方式最为典型。这些种通常具有 C 类壳圈变化型式。

robustoschwagerinids 的壳圈变化型式以及从幼壳到成壳的转变方式为进一步研究这类生物的个体发育规律提供了重要的依据。

3. *Robustoschwagerinids* 的个体发育阶段性

在计算了各种的壳圈形状变化速率之后, 笔者利用最优分割法对 *robustoschwagerinids* 在个体发育过程中壳圈形状变化的阶段性进行了研究。这种分析方法的特点是对先后次序不能打乱的样本(有序样本)进行剖分, 使每一类或每一组内的距离平方和最小, 类间的距离平方和最大。 *robustoschwagerinids* 各壳圈形状的测量数值及相邻两壳圈之间的不重合面积就构成了这类生物个体发育过程的一个有序样本, 采用最优分割法对其剖分, 可以揭示 *robustoschwagerinids* 个体发育的阶段性。

在以往的文献中, 许多作者使用“幼壳”和“成壳”两个术语来描述瓣类标本内、外壳圈的形态特征。这实际上是对瓣类生物个体发育的幼年期和成年期形态的一种定性研究。但是, 前面的分析表明, *robustoschwagerinids* 在个体发育中从幼壳向成壳过渡时有不同的转变方式, 仅用定性的方法难以准确地划分出这一短暂的过渡阶段。在研究中, 笔者利用最优分割法对 *robustoschwagerinids* 的个体发育阶段性进行了定量的划分: 两分的结果代表个体发育的幼年期和成年期; 三分的结果则分别代表个体发育的幼年期、未成年期(过渡期)及成年期。现以 *R. schellwieni* 的个体发育为例: 两分时计算出的最优分割点为 4, 即 1—3 壳圈为第一阶段(幼年期), 4—7 壳圈为第二阶段(成年期); 三分时的两个分割点是 3、4, 即 1—2 壳圈为第一阶段(幼年期), 第 3 壳圈为第二阶段(未成年期), 第 4—7 壳圈为第三阶段(成年期)。考虑到以往的描述习惯于将 *robustoschwagerinids* 的内、外壳圈分别称为“幼壳”和“成壳”, 这里根据两次(两分和三分)划分的结果, 并参考以往对 *robustoschwagerinids* 各种的其它形态特征的描述(如幼壳的旋脊、包卷情况等), 将 *R. schellwieni* 个体发育的阶段性表示为 {1—3, 4—

7},即 1—2 圈为幼年期;4—7 圈为成年期;第 3 壳圈代表未成年期,但从形态上看,未成年期壳圈和幼年期壳圈更为相似,从幼年期向成年期发展时壳圈形状是逐渐变化的。再以 *R. magna* 为例,其个体发育的阶段可表示为{1—4, 5—7}。这表明,这个种的 1—4 壳圈为幼年期;6—7 壳圈为成年期;第 5 壳圈代表未成年期,但其形态和成年期壳圈形态更为相似,从幼年期向成年期发展时壳圈形状骤然变化。表 I 列出了根据 160 余块标本及各种的模式标本的照片计算出的 robustoschwagerinids 37 个种的个体发育阶段性以及从幼年期向成年期发展时壳圈形状的变化方式。插图 4 显示的是各个种的幼壳及过渡壳圈形状。在这些种中,幼

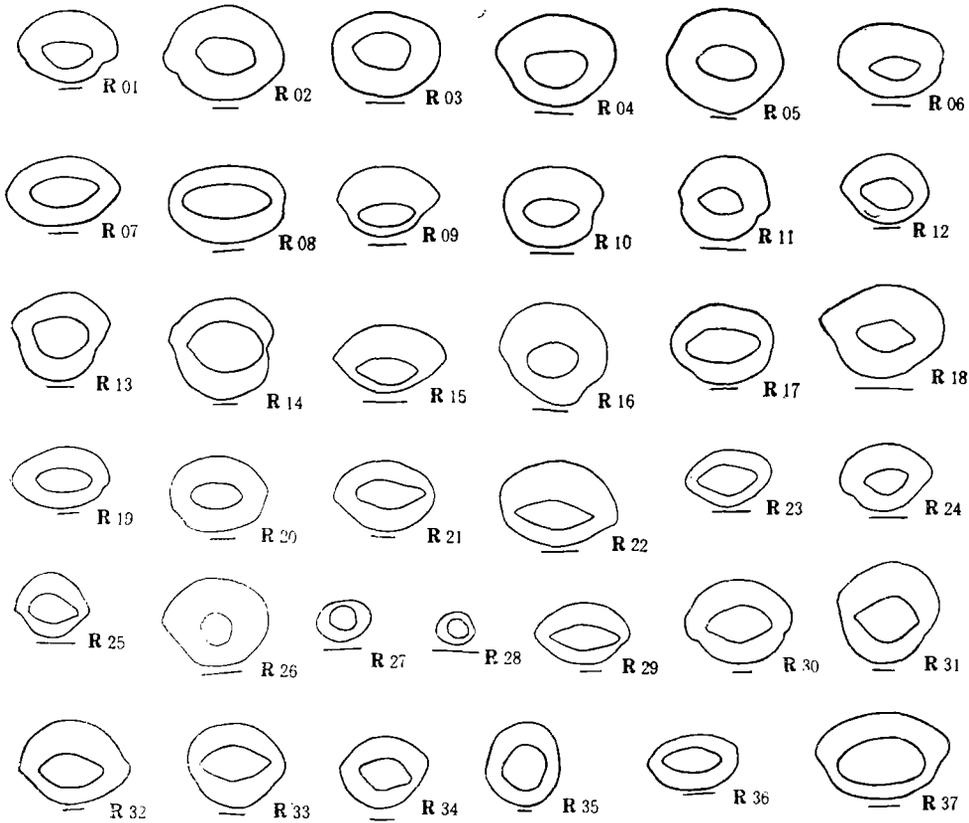


插图 4 Robustoschwagerinids 各种的幼壳及过渡壳圈形状

Shapes of juvenile and transitional volutions in different species of robustoschwagerinids

内圈为幼壳的最后一圈,外圈为过渡壳圈。示幼壳形状的多样性。各种从幼年期过渡为成年期的转变方式请参见表 I。种名代码同表 I。据各种的模式标本照片绘制。标尺为 1mm。

壳仅由 1 个壳圈构成的有 5 种,由 2—3 个壳圈构成的有 23 种,由 4 个或 4 个以上壳圈构成的有 9 种;而成年期壳圈通常为 2—3 圈。在不同的种中,个体发育中最大的形态变化均发生在短暂的未成年期(通常只有 1 个壳圈)。在这一时期,壳体的生长方向发生了明显的变化,从幼年期主要朝两极方向生长转变为朝垂直于旋卷轴的方向生长,壳体形状也随之改变。伴随壳体形状的变化,物种的其它形态特征也迅速改变:旋脊减小甚至消失,隔壁由微皱变为平直,旋壁的相对厚度急剧下降。

从表 I 可以看出,robustoschwagerinids 不同种的幼年期和成年期的时间相对长短可能有

较大的区别。未成年期通常很短，一般仅由 1 个壳圈代表。在幼壳圈数大于或等于 4 的种中，如 *R. longlinensis*, *R. spatiosa* 等，幼年期可能占了个体生活时间的 2/3 左右；在幼壳圈数为

2—3 圈的种类中，幼年期和成年期所占的时间可能大致相等；少数种的幼年期可能小于个体生活时间的 1/3。由于种内变异和标本切面问题，同一种的不同标本幼壳圈数有时略有差异(一般为 1/2 圈左右),表 1 列出的是大量标本的统计结果。

幼壳形状的多样性是 *robustoschwagerinids* 个体发育中的一个重要特征(插图 4)。笔者对 *robustoschwagerinids* 37 个种的幼壳形状(幼年期的最后一个壳圈)以及成体的形状(壳体的最外一个壳圈)分别进行了种间对比,计算了各种彼此在幼壳及成壳之间的形状差异,并对大量的计算结果进行了统计分析(插图 5)。统计结果证明,种间幼壳形状的差异(插图 5, B)有较大的变异范围(不重合面积百分比为 4.3—30.5),成壳间的差异(插图 5, A)变化较小(不重合面积百分比为 2.0—15.6);在显著性水平为 2% 时,种间幼壳形状差异(平均数 12.9, 标准差 2.1)明显大于种间成壳形状差异(平均数 6.5, 标准差 1.5)。这种情况表明,尽管 *robustoschwagerinids* 成壳的形状大部分为球形,近球形或亚球形,但这类生物的幼壳却有更大的变异范围(插图 4),种间的区别在较大程度上是通过幼年期的形态特征表现出来的(插图 5)。

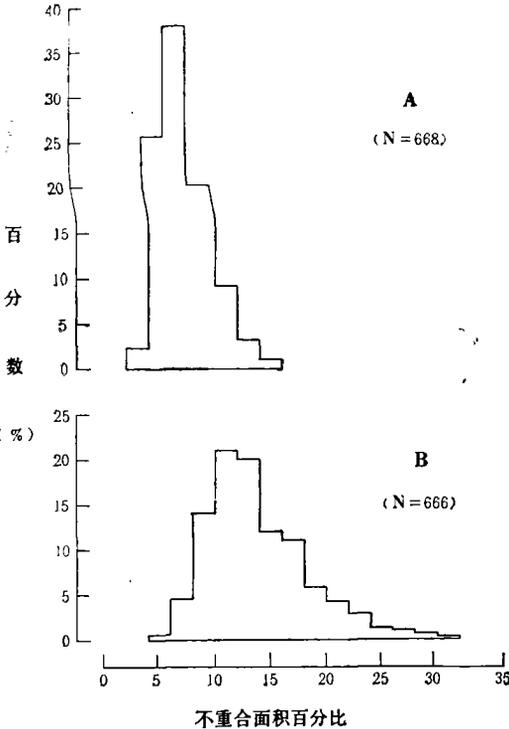


插图 5 *Robustoschwagerinids* 种间成壳形状 (A) 及幼壳形状 (B) 差异频率分布图
Frequency distribution of inter-specific differences in the shapes of adult (A) and juvenile (B) shells of *robustoschwagerinids*

4. *Robustoschwagerinids* 个体发育中生活方式的变化

笔者在研究中注意到,虽然 *robustoschwagerinids* 的旋壁从整体上讲有自内向外逐渐增厚的趋势,但是,各壳圈的旋壁相对厚度(在此定义为旋壁厚度和壳圈宽度之比)却呈现出自内向外迅速减小的趋势。在一些标本上还可以观察到未成年期壳圈的旋壁最薄(图版 I, 图 4, 11; 图版 IV, 图 3, 4)。笔者利用鉴定为 *R. xiaodushanica*, *R. yunnanensis*, *R. tumida*, *R. subsphaerica*, *R. tumidiformis*, *R. longlinensis*, *R. changmeensis*, *R. schellwieni* 和 *R. regularis* 等种的 38 块标本(共 286 个关于旋壁相对厚度的数据),对 *robustoschwagerinids* 旋壁相对厚度的分布有两个明显不同的峰值。对数据的进一步分析显示,统计上的两个峰值恰好分别代表了 *robustoschwagerinids* 幼壳和成壳旋壁相对厚度的不同频率分布(插图 6, A)。成壳旋壁相对厚度最大为 0.04, 平均数为 0.014, 标准差为 21.3; 而幼壳旋壁相对厚度的分布则在

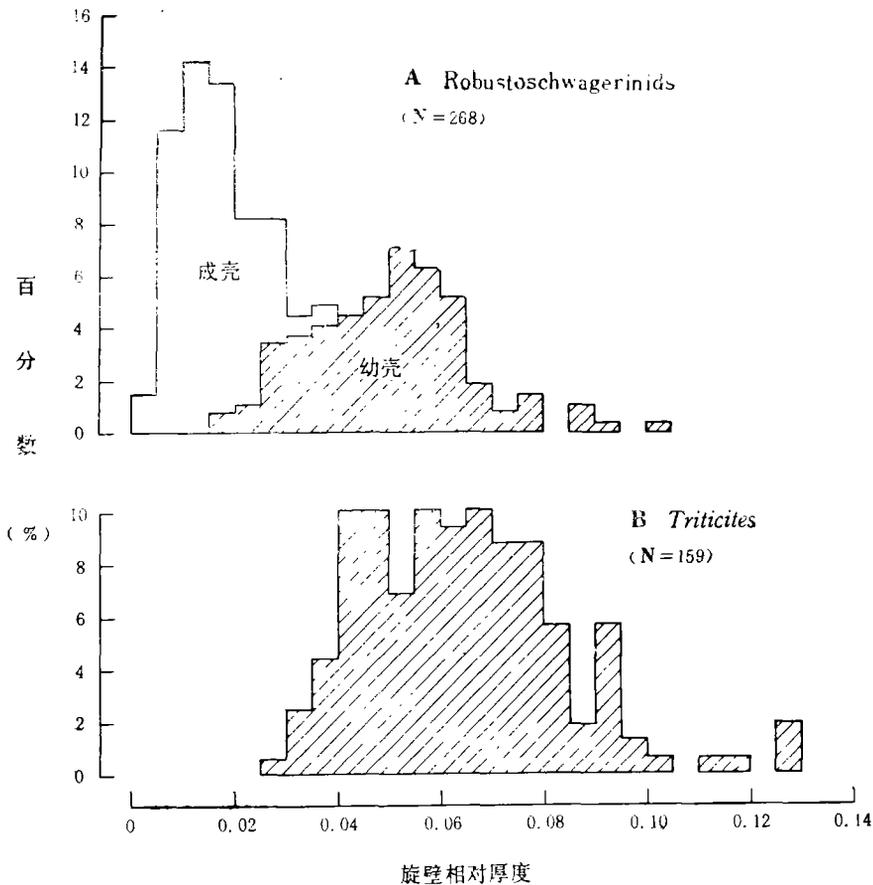


插图6 Robustoschwagerinids (A) 成壳及幼壳旋壁相对厚度与 *Triticites* (B) 旋壁相对厚度频率分布之对比

A comparison of statistical distributions between tests of adult and juvenile robustoschwagerinids (A) and test of *Triticites* (B) in the relative thickness of spiracle

robustoschwagerinid: 幼壳旋壁相对厚度与 *Triticites* 有相似的分布;而成壳的旋壁相对厚度则有明显不同的分布范围、平均数及众数。表明 robustoschwagerinids 的幼壳与 *Triticites* 在形态上有相似的适应特性,其成壳与幼壳及 *Triticites* 有不同的适应特性。

0.015—0.105 之间,平均数为 0.47,标准差为 15.11。在分布上两者虽有部分重合,但是检验分析证明,在显著性水平为 2% 时,两者平均数的差异有明显的统计学意义。也就是说,从统计上看,robustoschwagerinids 幼壳和成壳的旋壁相对厚度的数据相当于来自两个具有不同平均数及方差的相对独立的样本。

以上对 robustoschwagerinids 幼壳和成壳旋壁相对厚度的统计分析证明,robustoschwagerinids 的幼年期壳体和成年期壳体对环境有明显不同的适应性。瓣类的旋壁具有保护、支撑动物体的功能。对瓣类动物的外形、内部构造与水动力的关系的研究表明,球形、近球形的瓣类属种的抗浪能力较弱,纺锤形种类的抗浪能力较强(王立亭等,1982)。在一定的水动力条件下,瓣类的旋壁相对厚度必定反映了瓣类动物对这种特定环境的适应。因此,旋壁相对厚度可以作为瓣类壳体抗浪能力的指标。旋壁过厚,瓣类壳体的重量必定加大,不利于瓣类生物的运动;旋壁过薄,则不能起保护、支撑作用(盛金章等,1988)。所以,在一定的环境条件下,具有相同生活方式的同一类型瓣类属种的旋壁相对厚度应大致相当,在统计上呈正态分布。在同一

个个体上, 瓣类旋壁相对厚度的减小可以通过加强成壳隔壁褶皱加以补偿, 这种情形在 *Triticites*, *Schwagerina* 等属甚为常见。而 *robustoschwagerinids* 幼壳和成壳的旋壁构造相同, 且幼壳隔壁褶皱、成壳隔壁平直, 因此, 成年期旋壁相对厚度的明显变化必定反映了成年期个体对环境适应性的改变。这种变化可以有两种解释: (1) 幼年期个体和成年期个体分别生活于不同的地点。这种解释和地层中 *robustoschwagerinids* 幼年期标本与成年期标本共生的事实不符。(2) 幼年期个体和成年期个体有不同的生活方式, 从形态功能上看, *robustoschwagerinids* 幼年期纺锤形壳体适合于底栖生活, 而膨大的球形、近球形成年壳体则更适合于漂浮生活。这种解释符合地层中幼年期标本和成年期标本共生的实际情况。

为了给上面的分析建立一个对比标准, 笔者对目前公认营底栖生活的 *Triticites* 的旋壁相对厚度的分布规律进行了研究。我们从产自广西宜山马平组的瓣类标本中随机抽取了 25 块 *Triticites* 的薄片, 对它们的旋壁相对厚度(共 159 个数据)进行了统计(插图 6, B)。通过对比可以看出, *robustoschwagerinids* 幼壳旋壁相对厚度的分布和 *Triticites* 非常相似, 成壳旋壁相对厚度的分布则和 *Triticites* 有显著不同。这种情况表明, *robustoschwagerinids* 幼年期个体和营底栖生活的种类 *Triticites* 对环境有类似的适应特征, 成年期个体对环境的适应性显然不同于典型的底栖种类。据此, 笔者推测, *robustoschwagerinids* 的幼年期个体营底栖生活, 而成年期个体则营漂浮生活。从幼年期向成年期发展时生活方式的改变是瓣类 *robustoschwagerinids* 个体发育过程中的一个重要生态变化。

三、个体发育规律在 *robustoschwagerinids* 演化分析中的意义

生物个体发育的过程可以为研究该类生物的系统发生(phylogeny)及演化趋势提供大量的信息。尽管对如何理解生物发生律(biogenetic law)有不同的看法(Løvtrup, 1978; Gould, 1977), 但是, 生物的个体发育中存在着重演(recapitulation)现象却是大家已公认的事实(De Beer, 1930, 1958; Alberch *et al.*, 1979; Nelson, 1978; Fink, 1982; McNamara, 1986)。*robustoschwagerinids* 最突出的形态特征之一是幼壳和麦瓣(*Triticites*)极其相似(通常称其为“麦瓣式”幼壳)。这种相似性不仅表现在 *robustoschwagerinids* 幼年期壳圈的形状上, 同时还表现在幼壳的隔壁褶皱、旋脊等多种形态特征(图版 III, 图 10—29)以及幼壳形态的适应特征上(插图 6)。按传统的个体发育及系统发生的观点来看, *robustoschwagerinids* 的个体发育是这类生物系统发生的重演。因此, 我们有理由认为, *Triticites* 是 *robustoschwagerinids* 的祖先。虽然我们目前还不能确定究竟 *Triticites* 的哪一个或哪几个种是 *robustoschwagerinids* 的直接祖先, 但是, 对 *robustoschwagerinids* 个体发育的详细研究却为探讨这类生物的演化机制及演化规律提供了新的证据。

1. 异时发育(heterochrony)的概念

生物的形态演化(morphologic evolution)有两种表现方式: 一种方式是新的构造(structure)的出现, 另一种方式是生物体或生物某些构造的形状变化。在瓣类生物的演化中, *Schwagerinidae*, *Verbeekinidae* 和 *Neoschwagerinidae* 的演化是分别和蜂巢层、拟旋脊以及副隔壁等新构造的出现联系在一起的; 而 *Pseudoschwagerininae*, 尤其是 *robustoschwagerinids* 的演化, 则主要是通过壳体形状的改变完成的。和祖先类群相比, *Pseudoschwagerininae* 和 *robustoschwagerinids* 不具有任何新的构造。这种以形状改变为特征的生物演化现象主要是通过异时发育完成的。

所谓异时发育 (De Beer, 1930, 1958),指的是生物个体发育过程中祖先形态特征出现的相对时间的改变或发育速率 (rate of development) 的变化 (McNamara, 1986), 即个体发育事件 (ontogenetic events) 起始时间的变化。与其祖先的个体发育过程相比, 某一形态特征在后裔个体发育过程中出现的时间可以提前,也可能推迟;换句话说, 它的发育速率可以加速 (acceleration), 也可以滞缓 (retardation) (Gould, 1977)。这种形态特征可以是某种具体的构造,也可以是生物体的某种特定的形状,而其在后裔个体发育中出现时间的改变则是相对于祖先及后裔生物成熟的时间而言的。

McNamara (1986) 对异时发育的形态表现 (morphologic expression) 及相关的异时发育过程 (processes) 进行了详细的总结。他认为,异时发育的形态表现有两类: 一类是“幼型发生” (paedomorphosis);另一类是“过型发生”(peramorphosis), 也有人称这类形态表现为“重演” (Gould, 1977)。幼型发生可以由 3 种不同的异时发育过程产生,它们是: 幼年期形态发育速率的减低[即幼态持续(neotony)],早期性成熟[即前生殖 (progenesis)] 和形态发育起始时间的推迟[即后移 (post-displacement)]。而过型发生则是通过形态发育速率的增加(即加速)、性成熟期的推迟[即超形态生长(hypermorphosis)] 和形态发育起始时间的提前[即前移 (pre-displacement)] 这 3 种过程实现的。生物个体发育过程中的形态变化大部分发生在幼年期。幼年期形态发育速率的改变将引起生物体成熟期出现时间的改变,并往往将导致个体大小及后期形态发生巨大的变化。因此,个体发育过程中从一个阶段到另一个阶段的形态变化可以是渐变,也可以是突变;同一种异时发育过程既可能造成渐变,也可能引起突变;在许多情况下,一种异时发育的形态表现可能是多种异时发育过程共同作用的结果(McNamara,1986)。

异时发育可以导致生物形态发生巨大的变化。但是,如果由此产生的新的形态特征不能很好地适应生物生活的环境,按照达尔文的自然选择学说,这种变化通常不具演化意义。在这种情况下,异时发育造成的形态变化就构成了种内个体发育及形态的变异。另一方面,如果由异时发育引起的形态变化能够改变或加强生物对环境的适应性,那么,这种新的形态特征的出现就可能新种的形成。目前,许多作者认为,异时发育是地史中物种形成的重要机制 (Gould, 1977; Stanley, 1972; McNamara, 1982; Alberch and Gale, 1985; Edgecombe and Chertterton, 1987; Schweitzer *et al.*, 1986; Broadhead,1987;Swan, 1988; Anstey, 1987)。

2. *Robustoschwagerinids* 的异时发育

通过对个体发育中 *robustoschwagerinids* 壳圈形状变化规律的研究可以看出, *robustoschwagerinids* 的大部分种的幼年期壳体和成年期壳体在形状上有很大的区别,成年期壳圈的形状是通过未成年期壳圈的急剧变化形成的。虽然现在无法确定未成年期的具体时间有多长,但由于未成年期通常只有 1 个壳圈,所以,和幼年期及成年期相比,未成年期所占的时间必定相对较短。因此,我们可以认为,*robustoschwagerinids* 个体发育中最大的形态变化及重要的生态变化是在一个相对很短的时间内完成的。这一现象对于探讨 *robustoschwagerinids* 的演化机制富有启示。

从整体上看, *robustoschwagerinids* 大部分种类幼壳的形状、包卷特征及旋脊发育程度和 *Triticites* 非常相似。这是 *robustoschwagerinids* 形态特征的一个共性。但是, *robustoschwagerinids* 不同种类幼年期壳圈的数目却表现了较大的变异 (表 1)。如果说 *robustoschwagerinids* 幼壳的形态特征是其祖先形态的反映,那么,幼壳形态的共性就表明 *robustoschwagerinids* 的大部分种具有共同的祖先,而幼年期壳圈数目的变异则可能表明形成 *robustoschwagerinids*

gerinids 不同种的演化变化是发生在其共同祖先个体发育的不同阶段。换一个角度看,麦簏式幼壳是 *robustoschwagerinids* 的近祖共性,成壳膨大、壳圈呈球形或近球形则属于这类生物的近裔共性;这两类性状在个体发育过程中的出现是以未成年期为界,即近裔共性仅分布在成年期。因此,形成 *robustoschwagerinids* 的演化变化必定发生在祖先个体发育的成年期以前。

在研究中笔者注意到,分布于我国西南等地的 *R. longlinensis*, *R. changmeensis*, *R. magna* 和 *R. ziyunensis* 等种具有成壳个体大、壳圈多的特点,这些种的幼壳由 4 个或 4 个以上的壳圈组成,其形状、大小、包卷及其它形态特征与成年或近成年的 *Triticites* 非常相似。本文暂将 *robustoschwagerinids* 的这类幼壳称为“成年期麦簏式”(图版 III, 图 18—29)。换言之,祖先个体发育成年期或近成年期的形态特征出现在这些种的个体发育的幼年期。从异时发育的角度来看,这种情况意味着这些种的形成是通过其祖先在个体发育过程中推迟繁殖期的出现来完成的。按照 McNamara(1986)对异时发育的形态表现及过程有关术语的定义,这些种的祖先经历的这种异时发育过程应称为超形态生长,其造成的形态表现为过型发生。这样产生的这些 *robustoschwagerinids* 种具有个体大、成年期形态和祖先种截然不同等特点,这符合自然界通过超形态生长产生的新种的普遍特征 (Gould, 1977; McNamara, 1986)。

和上面提到的这些种相比,以 *R. tumida* 为代表的 *robustoschwagerinids* 其它种的幼壳圈数相对较少、包卷较松,壳圈数目通常小于或等于 3。从形态上看,这些种的幼壳和麦簏的幼年壳体比较相似。为了便于区别,我们将 *robustoschwagerinids* 的这类幼壳称为“幼年期麦簏式”(图版 III, 图 10—17)。此外,根据这些种成年标本具有的壳圈数目来分析,这些种的幼年期也相对较短。假如我们认为,*Triticites* 是 *robustoschwagerinids* 的共同祖先,那么,和上面提到的那些种相比,以 *R. tumida* 为代表的这些种必定是在其个体发育的较早阶段通过异时发育形成的。根据对各种异时发育过程所造成的形态结果的分析,并考虑到这些种个体发育不同阶段时间的相对长短,笔者推测,这些种可能是通过祖先的超形态生长和加速两种异时发育过程演化而来的。

由于 *R. nucleolata* 个体发育过程中壳圈的形状变化规律和 *robustoschwagerinids* 的其它种有很大的区别(插图 3),同时,该种幼壳的形态特征和传统的 *Robustoschwagerina* 属的定义有明显的差异,笔者认为,这个种可能代表了一个和 *Robustoschwagerina* 不同的属级分类单元。因此,以上的分析不包括 *R. nucleolata* 在内。

在簏类生物的演化研究中,壳体膨大、隔壁基本平直类群(指 *Pseudoschwagerininae*, 包括 *robustoschwagerinids*) 的出现一直是一个未能得到充分解释的问题。簏类生物的演化是通过个体大小、壳形、旋壁构造(包括副隔壁)、隔壁褶皱、旋脊(包括拟旋脊)、轴积、串孔等一系列形态特征的逐渐变化表现出来的。这种变化在地层分布上呈现明显的规律性,构成了簏类生物演化的总体趋势(Dunbar, 1963; Thompson, 1948; Douglass, 1976; 盛金章等, 1988)。从形态功能的角度分析,通常认为簏类形态特征的演化规律反映了簏类生物在演化中朝着增加壳体底栖生活的稳定性、加强壳体的支撑能力、提高生物抗浪性的方向发展的趋势(盛金章等, 1988),是簏类生物对水体环境,尤其是对波浪、潮流等外界条件不断适应的结果(Kanmera *et al.*, 1976)。但是,在马平期开始出现并大量繁荣的 *robustoschwagerinids* 却以成壳膨大、隔壁平直为基本特征,其形态和簏类生物在演化中表现出的增加底栖生活的适应性的总体演化趋势不尽吻合。对于这一现象,有不同的解释。Ross(1963)曾认为,*R. stanislavi* (Dunbar) 属于 *Pseudoschwagerina* 的“畸形”(aberrant)种。Kanmera 等(1976)也提出,那些外部壳

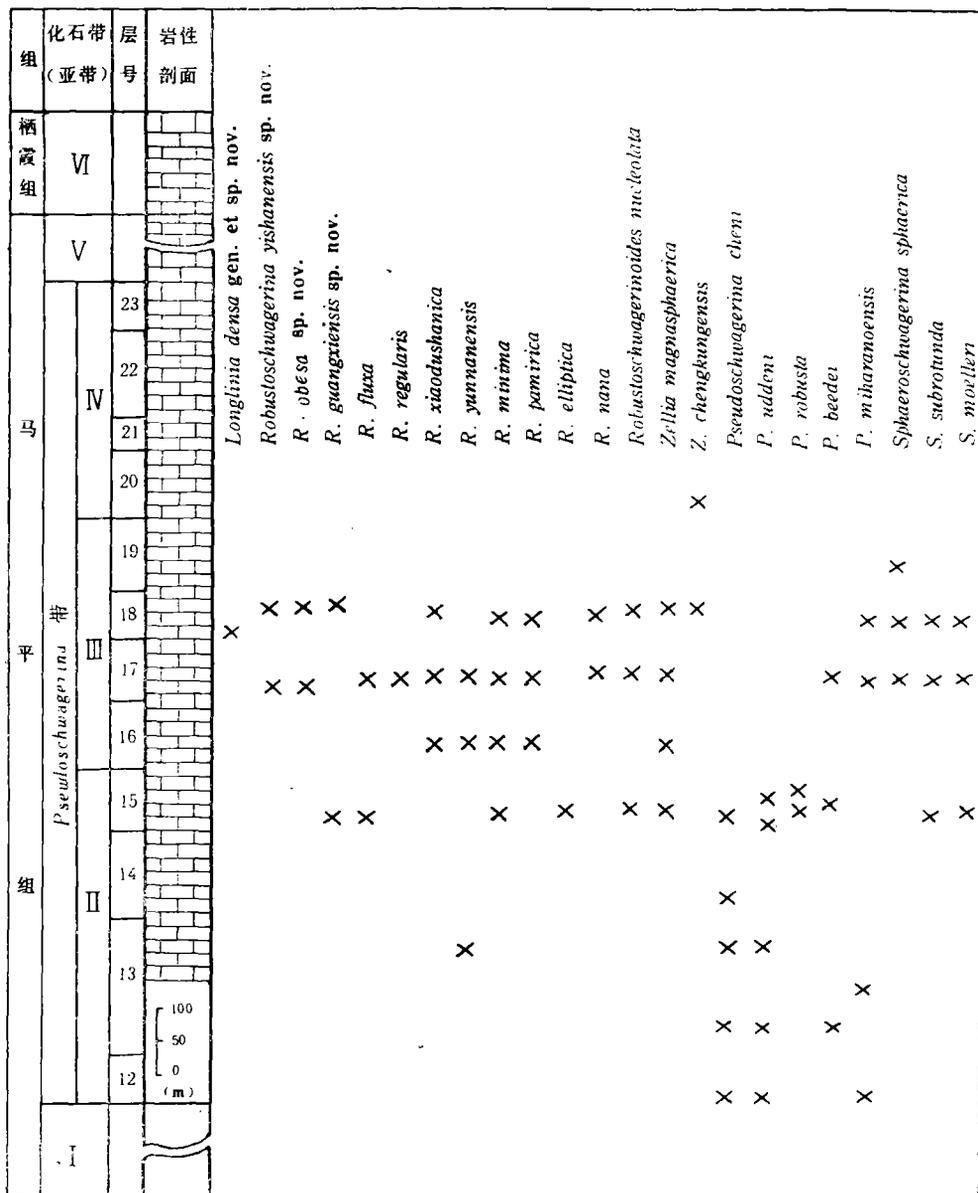


插图 7 广西宜山马平组 robustoschwagerinids 及部分共生筴类的地层分布

Stratigraphical distributions of robustoschwagerinids and some other fusulinid species in the Mapping Formation, Yishan, Guangxi

I. *Triticites simplex* 亚带; II. *Pseudoschwagerina cheni* 亚带; III. *Sphaeroschwagerina subrotunda*-*Robustoschwagerina* 亚带; IV. *Eoparafusulina simplex* 亚带; V. *Pseudoendothyra discalis* 亚带; VI. *Misellina claudiae* 带。剖面描述见杨湘宁 1989 年文献。

圈高度膨大的属中仅有一个或少数几个形态特征发生了“畸变”(aberrant modification), 而其它特征没有发生相应的改变, 是壳体仅仅朝一个方向畸形发展的结果。因此, 壳圈的膨大和隔壁褶皱不成比例。有的作者则认为, *Pseudoschwagerina* (含 robustoschwagerinids 等) 壳圈膨大的结果可能反映了它们对漂浮生活习性 (floating habit) 的适应 (Dunbar, 1963), 或表明这些生物在其生活周期中可能有部分时间营浮游 (planktonic) 生活 (Ross, 1982)。笔者

认为, *robustoschwagerinids* 的形成及迅速分异是和其成年期个体营漂浮生活的习性密切联系在一起的。*robustoschwagerinids* 成年期的形态是通过祖先个体的异时发育过程产生的。由于异时发育形成的个体具有漂浮的能力,因此能对环境作出新的适应,使这类生物进入以往未被瓣类生物充分利用的生态空间。在自然选择的作用下,这些个体得以保留并形成新种,从而导致了 *robustoschwagerinids* 的出现。从这个意义上讲,幼年底栖、成年漂浮的特殊生活方式促进了 *robustoschwagerinids* 在地史中的演化。

3. *Robustoschwagerinids* 的演化及地层分布

根据对云南八宝小独山剖面 *Robustoschwagerina* 的研究,盛金章等(1984)指出,随层位的增高, *Robustoschwagerina* 具有个体由小变大、幼壳圈数由少而多、幼壳中旋脊由小增大的

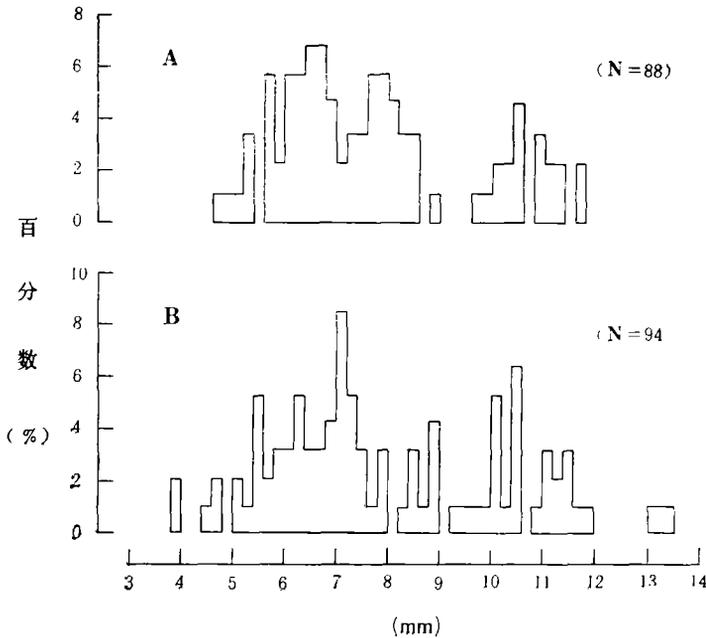


插图 8 文献中已发表的 *robustoschwagerinids* 标本壳长 (A) 及壳宽 (B) 的频率分布
Frequency distribution of shell length (A) and width (B) of *robustoschwagerinids* specimens published in previous literatures

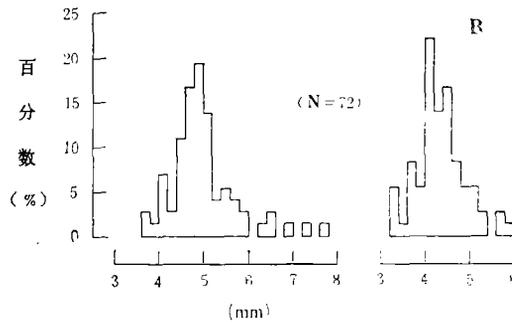


插图 9 广西宜山马平组 *robustoschwagerinids* 标本壳长 (A)、壳宽 (B) 之统计
Statistical distributions of shell length (A) and width (B) of *robustoschwagerinids* from the Mapping Formation, Yishan, Guangxi

演化趋势;并认为这种演化趋势存在于 *Robustoschwagerina* 的球形和亚球形壳的两个演化支系中:前者表现为由 *R. regularis*→*R. xiaodushanica*→*R. schellwieni*;后者则表现为从 *R. fluxa*→*R. yunnanensis*→*R. longlinensis* 或 *R. spatiosa*。从笔者掌握的实际材料看,robustoschwagerinids 确有层位愈高新出现的种类个体愈大的现象。在广西宜山马平组(马脑山-乌龟岭剖面),robustoschwagerinids 主要集中在分布于 *Pseudoschwagerina* 延限带[相当于周铁明等(1987)划分的马平阶]的 *Pseudoschwagerina cheni* 亚带及 *Sphaeroschwagerina subrotunda*-*Robustoschwagerina* 亚带(插图 7)。该地马平组 robustoschwagerinids 以小个体的种类占优势为主要特征。笔者对以往文献中已发表的有关 *Robustoschwagerina* 标本壳长、壳宽的数据进行了统计,共得到了 88 个壳长及 94 个壳宽的度量数据,并和宜山的 72 个标本

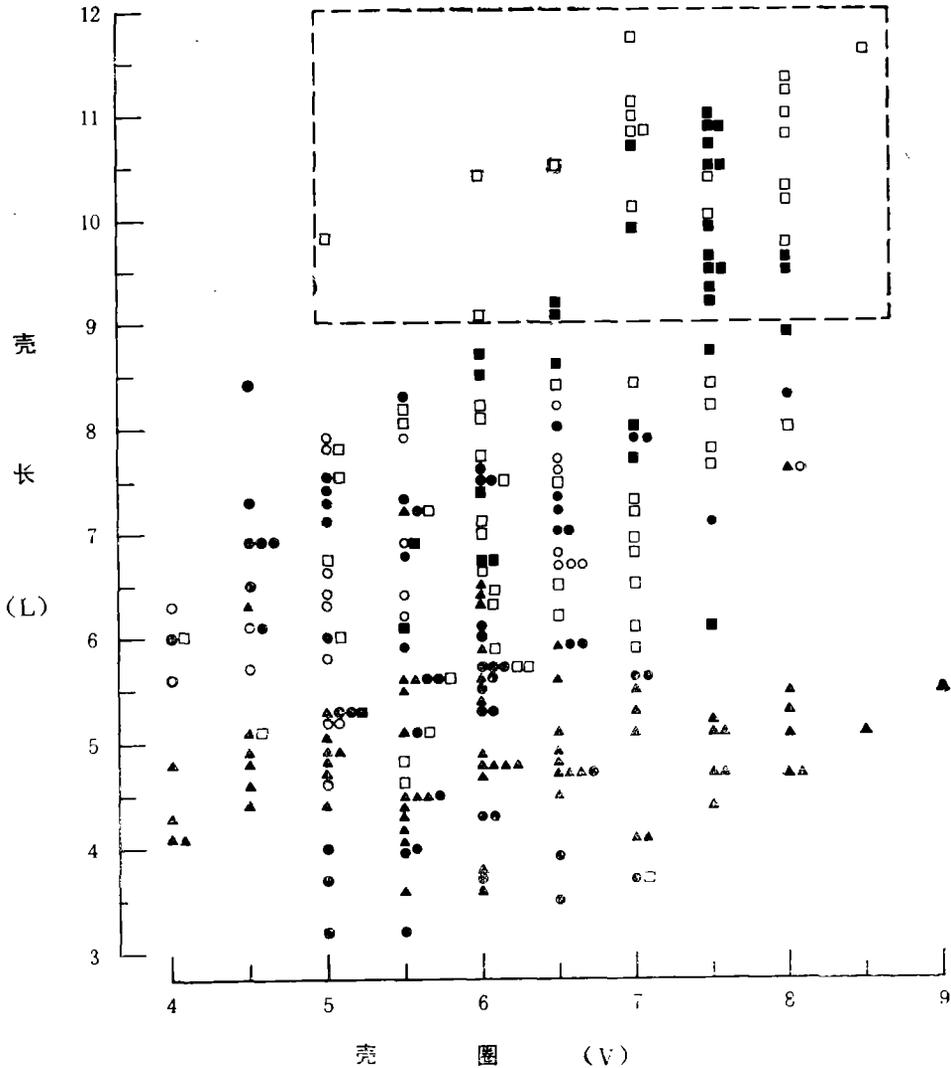


插图 10 *Robustoschwagerinids* 标本壳圈数与壳长之关系

Relationship between number of volution and shell length in *robustoschwagerinids*

▲、●和■分别代表笔者采自广西宜山马平组、云南八宝小独山剖面及广西隆林常么剖面的标本,标本数分别为 72、62 和 32。○和□分别代表以往文献中已发表的云南八宝小独山剖面以及其它地区的 *robustoschwagerinids* 标本,标本数分别为 25、63。

进行了对比。分析结果表明,在以往已发现的 *robustoschwagerinids* 标本中,至少有 80% 以上的个体壳长、壳宽大于 6mm(插图 8),而宜山马平组的 *robustoschwagerinids* 标本仅有不到 10% 的个体壳长、壳宽达到或超过 6mm(插图 9)。需要指出的是,在宜山马平组和 *robustoschwagerinids* 共生的其它筴类属种并无个体偏小的现象。对 *robustoschwagerinids* 各类标本及资料的综合分析还证明,当成年个体壳圈数目相同时,宜山马平组的 *robustoschwagerinids* 个体普遍较小(插图 10),而个体大于 9mm 的标本则多产自常么阶、栖霞阶[沿用周铁明等(1987)的定义。下同。],并且主要是 *R. longlinensis*, *R. changmeensis* 及少量的 *R. schellwieni* 分子。从整体上看,马平阶的 *robustoschwagerinids* 个体普遍较常么阶、栖霞阶的个体要小。

对云南八宝小独山剖面 *robustoschwagerinids* 及其地层分布的重新研究揭示,马平阶的 *robustoschwagerinids* 在个体大小上有较大的变异范围(插图 11),但壳长、壳宽一般均小于 9mm。结合小独山及宜山马平组 *robustoschwagerinids* 不同种类的地层分布来看, *robustoschwagerinids* 的许多种实际上是在同一个层位开始出现的,这一结论和周铁明等(1987)发表的云南八宝小独山剖面的详细资料相符合(周铁明等,1987,图 5-2)。 *robustoschwagerinids* 在马平阶的分布具有个体较小与个体较大的分子共生,幼壳圈数少与幼壳圈数较多的种类并存的特点。*R. regularis* 与 *R. xiaodushanica*, *R. fluxa* 与 *R. yunnanensis* 在地层中同时出现,并且在随后的地层分布上有明显的重叠现象,这就排除了 *R. regularis* 与 *R. xiaodushanica*, *R. fluxa* 与 *R. yunnanensis* 之间的逐渐过渡的演化关系。种类多、个体丰富是马平阶 *robustoschwagerinids* 的另一重要特征。许多种类在大致相当的层位开始出现,并且大部分种随后延续的时间很短(插图 7,表 II),这种情况表明,马平阶的 *robustoschwagerinids* 正处于演化的适应辐射(adaptive radiation)时期。幼壳形状多样性(插图 4)、幼壳圈数(表 I)及旋脊发育程度的差异,则表明形成 *robustoschwagerinids* 不同种的演化变化可能发生在其祖先

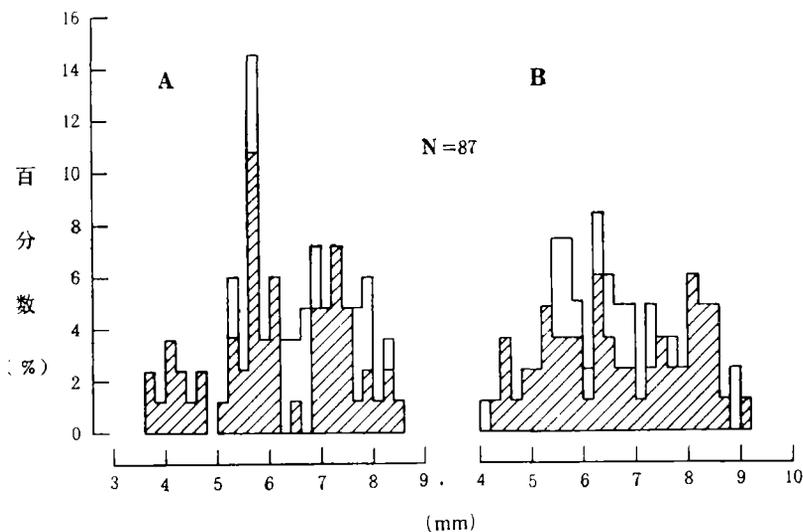


插图 11 云南八宝小独山剖面马平阶 *robustoschwagerinids* 标本壳长(A)及壳宽(B)的变异范围
 Statistical distributions of shell length (A) and width (B) of *robustoschwagerinids* from the Maping stage, Babao, Yunnan

阴影部分为笔者磨制的小独山标本的度量数据;其它数据引自盛金章等(1984)、周铁明等(1987)。

表 II 云南八宝小独山剖面 *robustoschwagerinids* 的地层分布Stratigraphical distribution of *robustoschwagerinids* in Xiaodushan section, Babao, Yunnan

属种名称	阶及化石带			马平阶			常么阶			栖霞阶	
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII			
<i>Robustoschwagerinoides nucleolata</i>			++								
<i>R. minutalis</i> sp. nov.		+	+								
<i>R. simplex</i> sp. nov.	+		+								
<i>Robustoschwagerina tumidiformis</i>		+	+								
<i>R. xiaodushanica</i>	+		+								
<i>R. guangnanica</i>		++									
<i>R. regularis</i>	+	+									
<i>R. pamirica</i>	+		+								
<i>R. kahleri</i>	+		+								
<i>R. fluxa</i>	+	+									
<i>R. nana</i>	+	+									
<i>R. yunnanensis</i>	+		+								
<i>Longlinia longlinensis</i>			+	+							
<i>L. bianpinensis</i>			++								
<i>L. spatiosa</i>									+		

据笔者实测剖面资料,阶名及化石带沿用周铁明等(1987)资料。I. *Pseudoschwagerina morsei*-*Robustoschwagerina xiaodushanica* 带; II. *Pseudoschwagerina parabeedei*-*Sphaeroschwagerina sphaerica* 带; III. *Pseudoschwagerina robusta*-*Zellia chengkungensis* 带; IV. *Pseudofusulina vulgaris*-*Laxifusulina iniqua* 带; V. *Chalareschwagerina tumensis* 带; VI. *Pamirina chinlingensis* 带; VII. *Brevaxina otakiensis* 带; VIII. *Misellina ovalis* 带。

个体发育过程的不同阶段。

在以往文献中,瓣类某些属种 (*Lepidodina multiseptata*) 的形态演化规律 (Ozawa, 1975) 曾被作为“世系渐变” (phyletic gradualism) 的例子得到广泛的引用 (Gould and Eldredge, 1977; Stanley, 1979)。但是, *robustoschwagerinids* 个体发育过程中近裔共性的迅速形成、成年个体和祖先形态的明显区别以及地层中许多种类的同时出现和重叠分布却使 *robustoschwagerinids* 的演化形式具有明显的“点断平衡” (punctuated equilibrium) 的色彩。这种情况表明,瓣类生物的不同属种可能具有不同的演化模式。

四、对 *robustoschwagerinids* 分类的新建议

通过对 *robustoschwagerinids* 现有各种的个体发育规律及演化机制的研究,笔者发现,根据 *robustoschwagerinids* 各个种的壳圈形状变化规律、幼年期的长短及祖先演化变化发生的阶段可将 *robustoschwagerinids* 大致分为 3 类。第一类以 *Robustoschwagerina (Robustoschwagerinoides) nucleolata* (Ciry) 为代表,这些种的壳体首圈包卷较紧,通常呈球形;成壳为球形或亚球形,成壳和幼壳形状无明显区别(插图 3)。它们的个体发育规律和 *robustoschwagerinids* 的其它种有明显的差异。第二类以 *Robustoschwagerina tumida* (Licharev) 为代表,它们的幼壳为纺锤形,一般少于 4 圈,属“幼年期麦瓣式”,成壳球形或近球形,长、宽常常小于 9 mm。这些种可能是通过发生在其祖先个体发育较早阶段的加速及超形态生长等异时发育过程形成的。第三类可以 *Robustoschwagerina longlinensis* Dong 为代表。这些种目前主要见于我国西南等地,它们的幼年期相对较长,纺锤形幼壳通常在 4 圈以上,呈典型的“成

年期麦籴式”；成壳球形或近球形，个体往往很大，长、宽常大于 10mm。这些种的起源可能和发生在其祖先个体发育过程中接近成年期的超形态生长过程有关。基于以上观察，笔者对 *robustoschwagerinids* 的分类提出以下建议：

1). 将盛金章等(1984)建立的 *Robustoschwagerina* (*Robustoschwagerinoides*) 亚属提升为独立的属。除模式种 *Robustoschwagerinoides nucleolata* (Ciry), 1943 外，这个属目前还包括本文描述的 *Robustoschwagerinoides minutalis* sp. nov. 及 *R. simplex* sp. nov.。

2). 将以 *Robustoschwagerina longlinensis* Dong 为代表的一些种从 *Robustoschwagerina* 中分出，并以 *R. longlinensis* 为模式种建立 *Longlinia* gen. nov.。除模式种外，新属目前还包括 *Robustoschwagerina changmeensis* Xia et Li, 1986, *R. magna* Zhang et Dong, 1986, *R. ziyunensis* Zhang et Dong, 1986, *R. bianpinensis* Zhang et Dong, 1986, *R. spatiosa* 及本文描述的 *Longlinia densa* gen. et sp. nov.。

3). 严格 *Robustoschwagerina* M.-Maclay, 1956 的含义，将其保留给以 *R. tumida* (Licharev), 1934 为代表的具有“幼年期麦籴式”幼壳的分子。重新厘订后的 *Robustoschwagerina* 包括了除已归入以上两属之外的 *robustoschwagerinids* 其余各种。

Robustoschwagerinoides, *Robustoschwagerina* 以及 *Longlinia* gen. nov. 仍然归入 *Pseudoschwagerininae* Chang, 1963。各属的特征将在新种描述时一并介绍。

五、新种描述

类壮希瓦格籴属 Genus *Robustoschwagerinoides* Sheng, Wang et Zhong, 1984

模式种 *Pseudoschwagerina nucleolata* Ciry, 1943

属征 (1)壳球形或亚球形；(2)幼壳 $1-1\frac{1}{2}$ 圈，球形或近球形；(3)包卷较松，旋壁较薄；(4)隔壁平直；(5)旋脊弱；(6)初房较大。

比较 本属和 *Robustoschwagerina* 及新属 *Longlinia* gen. nov. 的区别是其幼壳为球形；它和 *Zellia* 的主要区别是后者旋壁、隔壁较厚，隔壁孔较发育。

时代分布 马平期；中国，土耳其。

微小类壮希瓦格籴(新种) *Robustoschwagerinoides minutalis* sp. nov.

(图版 III, 图 7,8)

壳中等，亚球形， $5-6\frac{1}{2}$ 圈，壳长 3.2—3.7mm，壳宽 4.1—4.4mm，轴率 0.71—0.86:1。幼壳 $1-1\frac{1}{2}$ 圈，球形。旋壁自内向外逐渐加厚。隔壁平直。旋脊弱小，通常仅见于内 3 圈。初房较小，球形。

度量 (mm)

登记号	长度	宽度	轴率	初房	圈数	壳圈宽度					
						1	2	3	4	5	6
RO-032	3.20	4.53	0.71	0.30	5½	0.47	0.75	1.46	2.50	4.00	5½ 4.53
RO-033	3.20	4.13	0.80	0.27	5	0.40	0.80	1.72	2.85	4.13	

比较 新种和模式种 *R. nucleolata* (Ciry) 的区别是,后者壳体较大,球形,轴率大于或等于 1:1。

产地层位 云南八宝小独山,马平阶。

简单类壮希瓦格筴(新种) *Robustoschwagerinoides simplex* sp. nov.

(图版 II, 图 10—12)

壳中等至大,亚球形,两极微凹;4—6 圈,壳长 6.5—8.5mm,壳宽 5.3—7.3mm,轴率 0.7—0.8:1。幼壳一圈,球形至近球形。旋壁较薄。隔壁平直。旋脊弱小,仅见于内两圈。初房大,球形。

度量 (mm)

登记号	长度	宽度	轴率	初房	圈数	壳圈宽度					
						1	2	3	4	5	6
RO-022	5.33	6.53	0.80	0.47	6	0.67	0.93	2.24	4.13	5.33	6.53
RO-023	5.60	8.30	0.70	0.52	5	0.80	1.90	4.80	7.20	8.30	
RO-024	6.0	8.13	0.70	0.45	4	1.6	4.0	6.53	8.13		

比较 本新种和新种 *R. minutalis* sp. nov. 较为相似,它们的区别是,在壳圈数目相同时本新种壳体明显较大且两极微凹。新种和 *R. nucleolata* (Ciry) 的区别是后者壳体为球形,轴率较大。

产地层位 云南八宝小独山,马平阶。

壮希瓦格筴属 Genus *Robustoschwagerina* M.-Maclay, 1956

模式种 *Schwagerina tumida* Licharev, 1934

属征 (1)壳大,球形或近球形;(2)幼壳明显,1—3 圈,纺锤形,“幼年期麦筴式”;(3)隔壁在幼壳轻微褶皱,在成壳平直;(4)旋脊在幼壳较为发育,在成壳弱小或缺失;(5)初房较大,球形。

比较 本属以明显的纺锤形幼壳区别于 *Robustoschwagerinoides* Sheng, Wahng et Zhong, 1984。与 *Longlinia* gen. nov. 的区别在于 *Robustoschwagerina* 的幼壳包卷相对较松,圈数少于或等于 3 圈,呈“幼年期麦筴式”;而 *Longlinia* gen. nov. 的幼壳包卷紧密,圈数较多,通常在 4 圈以上,为“成年期麦筴式”,且成体通常较大。

时代分布 马平期及常么期;苏联,中国,美国,日本。

膨胀壮希瓦格筴(新种) *Robustoschwagerina obesa* sp. nov.

(图版 III, 图 5,6,9)

壳中等,亚球形,6—7 圈,壳长 3.7—4.0mm,壳宽 5.1—5.6mm,轴率 0.7—0.8:1。幼壳 2—3 圈,首圈近球形,第 2—3 圈粗纺锤形,轴率约为 1.4—1.6:1。隔壁平直。旋脊小,仅见于幼壳。初房较小,球形。

比较 本新种和 *R. kahleri* M.-Maclay, 1949 较为相似,两者的区别在于新种个体较小、

度量 (mm)

登记号	长度	宽度	轴率	初房	圈数	壳圈宽度						
						1	2	3	4	5	6	7
RO-029	3.71	5.06	0.73	0.17	6	0.40	0.53	0.93	1.85	3.32	5.06	
RO-030	3.71	4.70	0.79	0.10	7	0.24	0.33	0.57	1.5	2.5	3.84	4.70
RO-031	3.9	5.60	0.70	0.14	6½	0.25	0.52	1.0	1.9	3.3	4.8	6½ 5.6

幼壳圈数较多且轴率较大。

产地层位 云南八宝小独山,马平阶。

宜山壮希瓦格筴(新种) *Robustoswagerina yishanensis* sp. nov.

(图版 II,图 7)

壳中等,球形,成年个体 $7-7\frac{1}{2}$ 圈,壳长 5.1—5.2mm,壳宽 4.7—5.1mm,轴率 1—1.1:1。幼壳 3 圈,“幼年期麦筴式”,轴率约为 2.2:1。未成年期壳(第 4 圈)在形状上具过渡特点。旋脊在幼壳较为发育,在成壳中缺失。隔壁在幼壳微皱,在成壳平直。初房球形。

度量 (mm)

登记号	长度	宽度	轴率	初房	圈数	壳圈宽度							
						1	2	3	4	5	6	7	7½
RO-019 (Holotype)	5.2	4.7	1.1	0.27	7½	0.37	0.67	0.80	1.4	2.5	3.5	4.4	4.7

比较 新种幼壳和 *R. guannanica* Sheng, Wang et Zhong, 1984 较为相似。两者的区别在于,后者成壳为亚球形,轴率小于 0.9:1;而前者成壳为球形,轴率为 1—1.1:1。

产地层位 广西宜山,马平阶。

广西壮希瓦格筴(新种) *Robustoswagerina guangxiensis* sp. nov.

(图版 II,图 5, 6)

壳中等,近球形, $5-6\frac{1}{2}$ 圈,壳长 5.1—5.9mm,壳宽 4.1—4.9mm,轴率 1.2—1.4:1。幼壳 $1\frac{1}{2}-2$ 圈,粗纺锤形,“幼年期麦筴式”,轴率为 1.8—1.9:1。旋壁自内向外逐渐增厚。旋脊仅见于幼壳。隔壁在幼壳微皱,在成壳平直。初房较大,球形。

度量 (mm)

登记号	长度	宽度	轴率	初房	圈数	壳圈宽度						
						1	2	3	4	5	6	6½
RO-017	5.1	4.3	1.2	0.27	5½	0.43	0.67	1.7	2.9	3.8	5½	4.3
RO-018	5.6	4.13	1.4	0.23	6½	0.40	0.53	0.95	1.85	1.72	4.0	4.13

比较 新种和 *R. xiaodushanica* Sheng, Wang et Zhong, 1984 较为相似, 两种的区别在于前者幼壳为粗纺锤形, 轴率为 1.8—1.9:1, 而后的幼壳轴率大于 2.1:1。

产地层位 广西宜山, 马平阶。

隆林筴属(新属) *Longlinia* gen. nov.

模式种 *Robustoschwagerina longlinensis* Dong, 1981

属征 (1)壳中等至巨大, 球形或近球形; (2)幼壳包卷紧密, 4—6 圈, 纺锤形, “成年期麦筴式”; (3)隔壁在幼壳褶皱, 在成壳平直; (4)旋脊在幼壳发育, 在成壳弱小或缺失; (5)初房小至中等, 球形。

比较 新属和 *Robustoschwagerina* M.-Maclay, 1956 的区别见以上关于 *Robustoschwagerina* 的属征描述。

时代分布 马平期至栖霞期早期; 中国。

紧密隆林筴(新属、新种) *Longlinia densa* gen. et sp. nov.

(图版 II, 图 8, 9)

壳中等, 近球形, 8—9 圈, 壳长约为 5.5mm, 壳宽 4.4—4.9mm, 轴率 1.1—1.2:1。幼壳纺锤形, 包卷紧密, 4—5 圈, 轴率约为 2.5:1, 呈典型的“成年期麦筴式”。旋壁自内向外逐渐增厚。隔壁仅在幼壳中微皱。旋脊在幼壳发育, 在成壳中弱小。初房小, 球形。

度量(mm)

登记号	长度	宽度	轴率	初房	圈数	壳圈宽度								
						1	2	3	4	5	6	7	8	9
RO-020	5.5	4.4	1.2	0.10	9	0.15	0.23	0.33	0.50	0.70	1.6	2.9	3.8	4.5
RO-021	5.5	4.9	1.1	0.17	8	0.23	0.36	0.52	0.80	1.7	3.2	4.1	4.9	

比较 本新种以较小的壳体区别于本属的其它各种, 是目前已发现的具有“成年期麦筴式”幼壳的种类中个体最小的分子。

产地层位 广西宜山, 马平阶。

参 考 文 献

- 丁培榛、孙秀芳、金同安, 1987: 陕西镇安西口二叠纪地质旅行指南。中国地质科学院西安地质矿产研究所所刊, 第 15 号, 113—135 页。
- 王立亭、董文兰、叶念曾、陈文益, 1982: 试论筴的古生态与古水动力的关系——以贵州早二叠世栖霞晚期为例。石油与天然气地质, 3(3): 231—239。
- 龙家荣, 1982: 桂北早二叠世早期地层——常么组。地层学杂志, 6(1): 42—45。
- 朱秀芳, 1987: 青海乌兰石炭—二叠纪的筴类动物群。中国地质科学院地质研究所所刊, 第 16 号, 1—50 页。
- 肖伟民、王洪第、张遵信、董文兰, 1986: 贵州南部早二叠世地层及其生物群。贵州人民出版社。
- 吴望始、张遵信等, 1979: 贵州普安、晴隆的上石炭统兼述石炭系的上界。西南地区碳酸盐生物地层, 250—288 页。科学出版社。
- 杨湘宁, 1989: 广西宜山马平组筴类化石的分带。现代地质, 3(3): 297—308。
- , 1990: 特征形状分析方法在古生物学中的应用。古生物学报, 29(4): 499—505。
- 周铁明、盛金章、王玉净, 1987: 云南广南小独山石炭—二叠系界线地层及筴类分带。微体古生物学报, 4(2): 123—157。

- 夏国英、李家骥、王云慧、董玉兰, 1986: 广西隆林地区石炭—二叠系的筵带和界线。中国地质科学院宜昌地质矿产研究所刊, 第 11 号, 61—92 页。
- 盛金章、王玉净、钟碧珍, 1984: 云南东部的几种 *Robustoschwagerina*。古生物学报, 23(5): 523—530。
- 盛金章、张遵信、王建华, 1988: 筵类。科学出版社。
- 董玉兰, 1981: *Robustoschwagerina* 在广西隆林的发现。地层学杂志, 5(4): 306—307。
- Alberch, P. and Gale, E., 1985: A developmental analysis of an evolutionary trend. Digital reduction in amphibians. *Evolution*, 39: 8—23.
- , Gould, S. J., Oster, G. F. and Wake, D. B., 1979: Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology*, 5: 296—317.
- Anstey, R. L., 1987: Astogeny and phylogeny: evolutionary heterochrony in Paleozoic bryozoans. *Paleobiology*, 13: 29—43.
- Broadhead, T. W., 1987: Heterochrony and the achievement of the multibrachiate grade in Camerate crinoids. *Paleobiology*, 13: 177—186.
- De Beer, G. R., 1930: *Embryology and Evolution*. London. Oxford Univ. Press.
- , 1958: *Embryos and Ancestors*. London. Oxford Univ. Press.
- Douglass, R. C., 1976: The development of fusulinid biostratigraphy. In Kauffman, E. G. and Hazel, J. E. (ed.): *Concepts and Methods of Biostratigraphy*. pp. 403—481. Stroudsburg. Hutchinson and Ross.
- Dunbar, C. O., 1963: Trends of evolution in American fusulines. In Von Koenigswald, G. H. K. (ed.): *Evolutionary trends in foraminifera*. pp. 25—44. Amsterdam. Elsevier Publ. Co.
- Edgecombe, G. D. and Chatterton, B. D. E., 1987: Heterochrony in the Silurian radiation of encrinurine trilobites. *Lethaia*, 20: 337—351.
- Eldredge, N. and Gould, S. J., 1972: Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In Schopf, T. J. M. (ed.): *Models in paleobiology*. pp. 82—115. San Francisco. Freeman.
- Fink, W. L., 1982: The conceptual relationship between ontogeny and phylogeny. *Paleobiology*, 8: 254—264.
- Gould, S. J., 1977: *Ontogeny and Phylogeny*. Massachusetts. Harvard Univ. Press.
- and Eldredge, N., 1977: Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, 3: 115—151.
- Kahler, F., 1974: Fusuliniden aus Toien-Schan und Tibet. The Sino-Swedish Expedition Publication 52.
- Kanmera, K., Ishii, K. and Toriyama, R., 1976: The evolution and extinction patterns of Permian Fusulinaceans. In Kobayashi, T. and Hashimoto, W. (ed.): *Geology and Paleontology of Southeast Asia*, 17: 129—154.
- Katz, M. J., 1982: Ontogenetic mechanisms: the middle ground of evolution. In Bonner, J. T. (ed.): *Evolution and development*. Dahlem Conference Report No. 20. pp. 207—212. Berlin. Springerverlag.
- Løvtrup, S., 1978: On Von Baerian and Haeckelian recapitulation. *Syst. Zool.*, 27: 348—352.
- Malmgren, B. A., Berggen, W. A. and Lohmann, G. P., 1984: Specise formation through punctuated gradualism in planktonic foraminifera. *Science*, 225: 317—319.
- McKinney, M. L., 1986: Ecological causation of heterochrony: a test and implication for evolutionary theory. *Paleobiology*, 12: 282—289.
- McNamara, K., 1982: Heterochrony and phylogenetic trends. *Paleobiology*, 8: 130—142.
- , 1986: A guide to the nomenclature of heterochrony. *Jour. Paleont.*, 60: 4—13.
- Nelson, G. J., 1978: Ontogeny, phylogeny, palaeontology and biologic law. *Syst. Zool.*, 27: 324—345.
- Ozawa, T., 1975: Evolution of *Lepidolina multiseptata* (Permian Foraminifer) in east Asia. *Mem. Faculty of Science, Kyushu Univ.*, 23: 117—164.
- Rauzer-Chernousova, D. M., 1963: Einige Fragen zur Evolution der Fusulinideen. In Von Koenigswald, G. H. R. (ed.): *Evolutionary trends in foraminifera*. pp. 25—44. Amsterdam. Elsevier Publ.
- Ross, C. A., 1963: Standard Wolfcampian Series (Permian), Glass Mountains, Texas. *Geol. Soc. Amer. Memoir* 88.
- , 1964: Evolution of the inflated Schwagerinidae. *Rept. 22nd Inter. Geol. Congr. part 8*, pp. 351—364. New Delhi.
- , 1967: Development of fusulinid (Foraminiferida) faunal realms. *Jour. Paleont.*, 41: 1341—1354.
- , 1972: Paleobiological analysis of fusulinacean (Foraminiferida) shell morphology. *Jour. Paleont.*, 46: 719—728.
- , 1982: Paleobiology of Fusulinaceans. Third North American Paleont. Convention, Proceedings, 2: 52—53.
- Schweitzer, P. N. et al., 1986: Ontogeny and heterochrony in the ostracode *Cavellina* Coryell from Lower Permian rocks in Kansas. *Paleobiology*, 12: 290—301.
- Stanley, S. M., 1972: Functional morphology and evolution of byssally attached bivalve mollusks. *Jour. Paleont.*, 46: 165—267.
- , 1979: *Macroevolution: pattern and process*. San Francisco. Freeman.

Swan, A. R. H., 1988: Heterochronic trends in Namurian ammonoid evolution. *Palaeontology*, **31**: 1033—1051.

Thompson, M. L., 1948: Studies of American fusulinids. Univ. Kansas, Paleont. Contr., Protozoa, part. 1.

[1989年10月12日收到]

A STUDY ON ONTOGENY AND EVOLUTION OF ROBUSTOSCHWAGERINIDS (PERMIAN FUSULINIDS)

Yang Xiang-ning* and Hao Yi-chun

(China University of Geosciences, Beijing)

Summary

Based on large amount of specimens and data gathered from literature, a detailed morphometric analysis has been conducted to study the ontogeny and evolution of robustoschwagerinids, a group of Permian Schwagerinidae including 31 species originally put under the name of *Robustoschwagerina* M.-Maclay, 1956 (Table I).

For all the species studied, the rate of shape change has been calculated and compared for each volution, which was defined as the ratio of the non-overlap area between two adjacent volutions to the area of preceding volution (Fig. 1). Three different types of shape change, labeled as A, B and C respectively in the inset of Figure 1, have been recognized in the ontogenetic process of robustoschwagerinids.

This morphometric study has revealed that the ontogenetic process of robustoschwagerinids may be divided into three stages. The juvenile stage is characterized by high rates of shape change and allometric growth; the pre-adult stage is relatively short and usually represented by only one volution, while the adult stage is characterized by low rates of shape change and isometric growth.

The most important morphological changes in the ontogeny of robustoschwagerinids all occurred in the pre-adult stage, i.e., in a short period when the juvenile organism was developed into maturity, such as the reduction or disappearance of the chomata, the abrupt inflation of the test, the rapid decrease in the relative thickness of spirotheca, etc. Two patterns of shape change have been recognized in robustoschwagerinids when the organisms were developed from juvenile to adult. In some species, such as *R. tumidiformis*, *R. kahleri*, *R. guangnanica*, *R. brevaxiformis*, etc., the shape of adult tests appeared gradually and the shape of pre-adult volution showed a transitional character from juvenile to adult tests. In other species, such as *R. hidensis*, *R. magna*, *R. yunnanensis*, *R. longlinensis*, *R. changmeensis* and *R. ziyunensis*, the shape of adult tests seemed to have been formed suddenly without any transition from juvenile to adult, though a pre-adult volution also could be identified.

Accompanying the morphological changes was the change in the mode of life of organism during the ontogenetic process. From the viewpoint of functional morphology, the juvenile individuals of robustoschwagerinids with a fusiform test and heavy chomata were obviously adaptable to a benthic life, while the adult individuals with a highly inflated spherical test were probably adaptable to a floating life. A comparison between the statistic distributions of the relative thickness of

* Current address: Department of Earth Sciences, Nanjing University, Nanjing 210008, China.

***Longlinia densa* gen. et sp. nov.**

(Pl. II, figs. 8, 9)

Diagnosis Test medium, subspherical, consisting of 8—9 volutions, 5.5 mm long and 4.4—4.9 mm high, with a form ratio of about 1.1—1.2:1. Juvenarium typically “adult *Triticites*-like”, composed of 4—5 tightly coiled whorls, with a form ratio of about 2.5:1. Spirotheca gradually thickening outwards. Septa slightly fluted only in the first 5 whorls. Chomata well developed in the juvenarium, becoming weak in the outer whorls. Proloculus spherical, small-sized.

Remarks The species is the smallest among the species with an “adult *Triticites*-like” juvenarium.

Horizon and locality Maping stage, Yishan, Guangxi.

图 版 说 明

本文描述的薄片均保存于南京大学地球科学系。所有图影未加任何润饰,摄影者为中国科学院南京地质古生物研究所张福田。

图 版 I**1,2. *Robustoschwagerina tumida* (Licharev)**

1.轴切面。2.轴切面,最外圈部分保存不全。均×6。登记号:RO-001, RO-002。陕西镇安石门垭剖面, *Robustoschwagerina-Zellia* 带。

3,4. *Robustoschwagerina tumidiformis* (A. D. M.-Maclay)

3.轴切面。4.轴切面,最外圈部分保存不全。均×6。登记号:RO-003, RO-004。云南八宝小独山剖面, *Pseudoschwagerina parabeedei-Sphaeroschwagerina sphaerica* 带。

5,6. *Robustoschwagerina kahleri* (A. D. M.-Maclay)

轴切面。均×6。登记号:RO-005, RO-006。产地同上, *Pseudoschwagerina morsei-Robustoschwagerina xiaodushanica* 带。

7,8. *Robustoschwagerina yunnanensis* Sheng, Wang et Zhong

轴切面,均×6。登记号:RO-007, RO-008。产地同上, *Pseudoschwagerina robusta-Zellia chengkungensis* 带。

9,10. *Robustoschwagerina regularis* (Ciry)

9.轴切面,×6。登记号:RO-009。云南八宝小独山剖面, *Pseudoschwagerina morsei-Robustoschwagerina xiaodushanica* 带。

10.轴切面,×8。登记号:RO-010。广西宜山马脑山剖面, *Sphaeroschwagerina subrotunda-Robustoschwagerina* 亚带。

11,12. *Robustoschwagerina subsphaerica* (Nogami)

11.轴切面。12.轴切面,最外圈部分保存不全。均×6。登记号:RO-011, RO-012。陕西镇安石门垭剖面, *Robustoschwagerina-Zellia* 带。

图 版 II**1,2. *Robustoschwagerina pamirica* Leven et Scherbovich**

轴切面,均×8。登记号:RO-013, RO-014。广西宜山马脑山剖面, *Sphaeroschwagerina subrotunda-Robustoschwagerina* 亚带。

3. *Longlinia bianpingensis* (Zhang et Dong)

轴切面,×6。登记号:RO-015。云南八宝小独山剖面, *Pseudoschwagerina robusta-Zellia chengkungensis* 带。

4. *Robustoschwagerina minima* Zhang et Dong

轴切面,×8。登记号:RO-016。广西宜山马脑山剖面, *Sphaeroschwagerina subrotunda-Robustoschwagerina* 亚带。

5,6. *Robustoschwagerina guangxiensis* sp. nov.

5. 轴切面, Holotype, 6. 轴切面, Paratype. 均×8. 登记号: RO-017, RO-018. 产地层位同上。
7. *Robustoschwagerina yishanensis* sp. nov.
轴切面, Holotype, ×8. 登记号: RO-19. 产地层位同上。
- 8, 9. *Longlinia densa* gen. et sp. nov.
8. 轴切面, Holotype, 9. 轴切面, 最外圈部分保存不全, Paratype. 均×8. 登记号: RO-020, RO-021. 产地层位同上。
- 10—12. *Robustoschwagerinoides simplex* sp. nov.
10. 轴切面, Holotype, 11, 12. 轴切面, Paratype. 均×6. 登记号: RO-022, RO-023, RO-024. 云南八宝小独山剖面, *Pseudoschwagerina morsei*-*Robustoschwagerina xiaodushanica* 带。

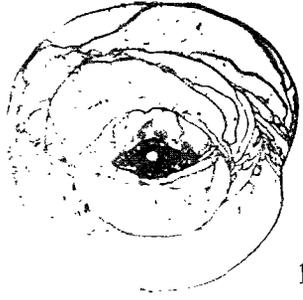
图 版 III

1. *Robustoschwagerina xiaodushanica* Sheng, Wang et Zhong
轴切面, 最外圈部分保存不全, ×6. 登记号: RO-025. 广西宜山马脑山剖面, *Sphaeroschwagerina subrotunda*-*Robustoschwagerina* 亚带。
2. *Robustoschwagerina nana* Sheng, Wang et Zhong
轴切面, ×8. 登记号: RO-026. 产地层位同上。
3. *Robustoschwagerina fluxa* (Lin)
轴切面, 最外圈部分保存不全, ×6. 登记号: RO-027. 产地层位同上。
4. *Robustoschwagerinoides nucleolata* (Ciry)
轴切面, ×6. 登记号: RO-028. 产地层位同上。
- 5, 6, 9. *Robustoschwagerina obesa* sp. nov.
5. 轴切面, Holotype, 6, 9. 轴切面, Paratype. 均×6. 登记号: RO-029, RO-030, RO-031. 产地层位同上。
- 7, 8. *Robustoschwagerinoides minutalis* sp. nov.
7. 轴切面, Holotype, 8. 轴切面, Paratype. 均×6. 登记号: RO-032, RO-033. 云南八宝小独山剖面, *Pseudoschwagerina parabeedei*-*Sphaeroschwagerina sphaerica* 带。
- 10, 11. *Robustoschwagerina tumidiformis* (A. D. M.-Maclay)
幼壳轴切面, 均×10. 登记号: RO-004, RO-003. 产地层位同上。
- 12, 13. *Robustoschwagerina subsphaerica* (Nogami)
幼壳轴切面, 均×10. 登记号: RO-011, RO-012. 陕西镇安石门埡剖面 *Robustoschwagerina*-*Zellia* 带。
- 14, 15. *Robustoschwagerina tumida* (Licharev)
幼壳轴切面, 均×10. 登记号: RO-002, RO-001. 产地层位同上。
- 16, 17. *Robustoschwagerina kahleri* (A. D. M.-Maclay)
幼壳轴切面, 均×10. 登记号: RO-005, RO-006. 云南八宝小独山剖面, *Pseudoschwagerina morsei*-*Robustoschwagerina xiaodushanica* 带。
- 18—20. *Robustoschwagerina yunnanensis* Sheng, Wang et Zhong
幼壳轴切面, 均×10. 登记号: RO-007, RO-034, RO-008. 产地同上, *Pseudoschwagerina robusta*-*Zellia chengkungensis* 带。
- 21—24. *Longlinia longlinensis* (Dong)
21, 22, 24. 幼壳轴切面, 均×10. 登记号: RO-035, RO-036, RO-038. 广西隆林常么剖面, *Pseudofusulina inusitata*-*Robustoschwagerina* 带。23. 幼壳轴切面, ×10. 登记号: RO-039. 云南温浏千石洞剖面, 与 *Misellina* 伴生。
- 25—29. *Longlinia changmeensis* (Xia et Li)
幼壳轴切面, 均×10. 登记号: RO-040, RO-041, RO-042, RO-043, RO-044. 广西隆林常么剖面 *Pseudofusulina inusitata*-*Robustoschwagerina* 带。

图 版 IV

本图版内标本均产自广西隆林常么剖面 *Pseudofusulina inusitata*-*Robustoschwagerina* 带。图影均×6。

1. *Robustoschwagerina schellwieni* (Hanzawa)
轴切面. 登记号: RO-045。
- 2, 5. *Longlinia changmeensis* (Xia et Li)
轴切面. 登记号: RO-041, RO-042。
- 3, 4, 6. *Longlinia longlinensis* (Dong)
3, 6. 轴切面, 最外圈保存不全。4. 轴切面. 登记号: RO-046, RO-035, RO-036。



1



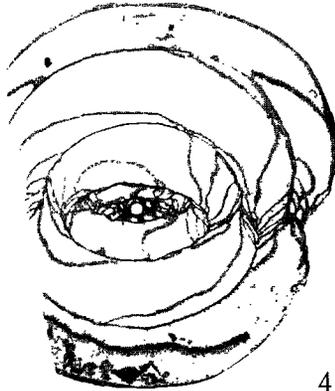
3



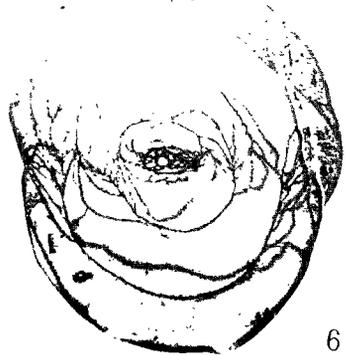
5



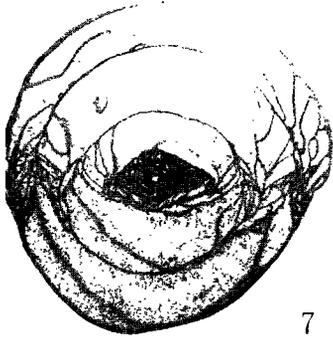
2



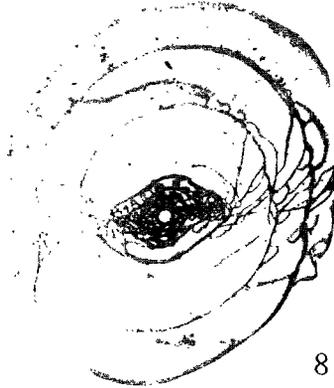
4



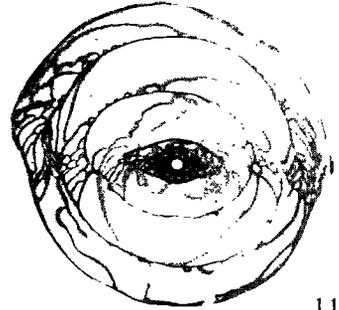
6



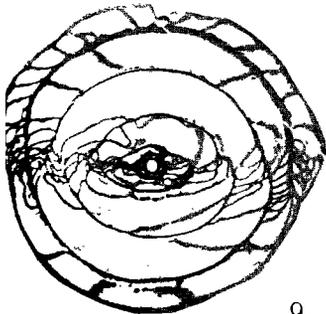
7



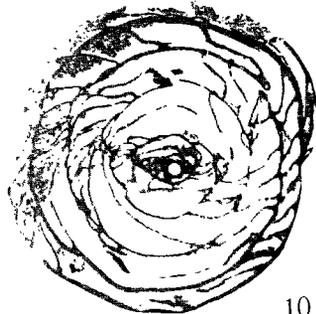
8



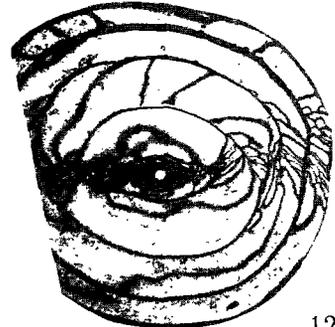
11



9



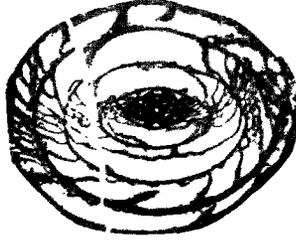
10



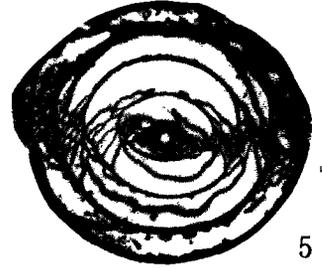
12



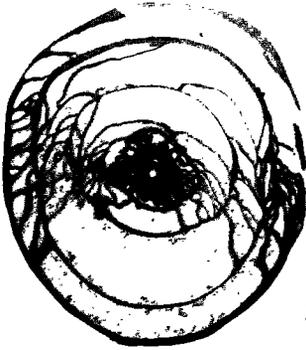
1



2



5



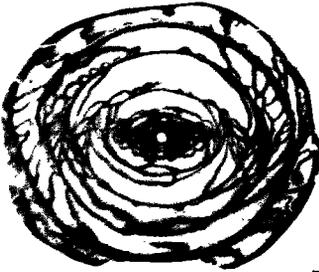
3



4



6



7



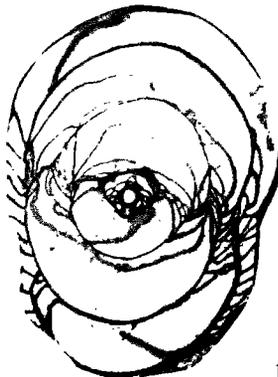
8



9



10



11



12

