

# 陆栖肺螺类壳质超微结构的研究 及其与半咸水螺壳的对比

冯 伟 民

(中国科学院南京地质古生物研究所)

有关海相腹足类壳质超微结构的研究已有不少报道,而对非海相腹足类,尤其是陆栖肺螺类的壳质超微结构研究仍然非常少见。因此,本文拟通过一些陆栖肺螺壳和半咸水螺壳的壳质超微结构的研究,建立其壳质超微结构的类型,并对比这两大类群的螺壳在壳质超微结构上的区别。

## 一、材料和方法

研究材料包括化石和现生标本:安徽无为早始新世的 *Palaeostrobilops antiquus* (Wang),广西南宁渐新世的 *Sinomelania leei* Yen,广东三水始新世的 *Nanhaispira eversilabia* Yu et Zhang, *Palaeoxestina* sp.,渤海沿岸始新世的 *Viviparus* sp.以及第四纪的 *Metodontia yantaiensis* (Crosse et Debaux),*Bradybaena (Acusta) ravidus* Bensod, *Ptychopoma expoliatum* (Heude)。

研究手段以扫描电镜为主,辅助光学显微镜。样品制作包括自然断面,酸蚀光切面,薄片。

## 二、壳质超微结构类型

### 1. 板状结构 (Plate structure)

晶体呈板状,与壳面几乎完全垂直,或微向壳口方向倾斜。板体一般长  $20\mu\text{m}$ ,宽  $10\mu\text{m}$ ,厚仅几个微米(图版 I,图 1)。板体的最大面大致平行轴切面,且在壳体生长方向上平行排列。因而在横切面方向上可以观察到板体侧面的片理状排列(图版 I, 图 2)。板体表面一般很平滑,边界比较平直。

板状结构有别于与壳面只有微角度的叶片结构,也有别于几乎完全水平的珠母结构。很可能是新发现的一种结构类型。X 衍射分析表明板状结构的成分为方解石。

### 2. 不规则简单柱状结构 (Irregular simple prismatic structure)

这在 *Palaeostrobilops antiquus* (Wang) 的中壳层十分明显。在光学显微镜下,柱体平行排列,垂直壳面(图版 I,图 3)。经扫描放大,柱体长  $320\mu\text{m}$ ,宽  $10-27\mu\text{m}$ (图版 I,图 5)。柱体表面较平整,但柱体之间的边界有些弯曲,造成柱体的上下不均,有的柱体上部厚度几乎是下部的 2 倍,或者相反。这些柱体粗细变化有的是渐变,有的是剧变。粗大的柱体之间常夹有较细的柱体,显示了柱体的不规则性。柱体的露头呈蜂窝状不规则五边形、四边形或三角形(图版 I,图 6)。图版 II,图 1 显示的柱体横纹指示了其成分为方解石。

### 3. 纤柱结构 (Fibreous-prismatic structure)

在 *Nanhaispira eversilabia* Yu et Zhang, *Metodontia yantaiensis* (Crosse et Debaux),

*Ptychopoma expoliatum* (Heude) 的壳壁中, 内壳层是由约  $2\text{ }\mu\text{m}$  左右的纤柱组成, 纤柱垂直内壳面(图版 I, 图 4)。纤柱的厚度约  $2\text{ }\mu\text{m}$  左右, 长度变化较大。

#### 4. 纤针结构 (Fibrous-needle structure)

*Palaeoxestina* sp., *Sinomelania leei* Yen, *Viviparus* sp. 壳壁内壳层由很细的纤针组成(图版 II, 图 2)。纤针宽小于  $1\text{ }\mu\text{m}$ , 其长宽比值更大, 明显大于纤柱。纤针垂直壳面, 可由 3—4 亚层组成。

#### 5. 交错片状结构 (Crossed lamellar structure)

这种结构首先由片体组成, 由片体组成该结构的首级单元。片体又由次级片体 (lamels) 和组成次级片体的板条(laths)组成。因此, 交错片状结构可由 3 个序列的单元组成。

首级片体总是平行排列, 但分叉合并现象明显(图版 II, 图 5)。次级片体一般垂直于首级片体的最大片面, 倾斜于壳面和壳层。相邻的次级片体倾向相反, 由此形成交错角。第三序列的板条的长度相当于次级片体的长度, 板条的横截面有长方形的, 也有圆形的(图版 II, 图 4), 反映了外套膜细胞的形态。在 *Sinomelania leei* Yen, *Viviparus* sp., *Nanhaispira eversilabia* Yu et Zhang, *Metodontia yantaiensis* (Crosse et Debaux), *Ptychopoma expoliatum* (Heude), *Netica* sp. 壳壁中, 交错片状层约占壳壁的绝大部分厚度。它的矿物成分为霰石。

#### 6. 交错针状结构 (Crossed needle structure)

在 *Palaeostrobilos antiquus* (Wang) 口部壳壁出现的这种结构亦可分为 3 个序列。首级序列走向是变化的, 有的垂直于口缘, 有的平行于口缘, 还有的与口缘斜交, 长轴的延伸很有限, 向周围过渡为简单柱状结构(图版 II, 图 7)。次级片体形状不太规则, 呈不规则的菱形块体, 互相穿插(图版 II, 图 3), 其长轴方向有 4 个。第三序列的板条长短不一, 宽约  $1\text{ }\mu\text{m}$ , 平行排列。板条的长轴较短, 总是终止于与之垂直的板条边上。这与交错片状结构的板条横贯于壳质层顶底有很大不同。据测定, 矿物成分为方解石。

#### 7. 锥状复杂交错片状结构 (Cone complex crossed lamellae structure)

这种发育于 *Viviparus* sp. 壳壁中的结构可以分为 3 个序列。首级片体的排列几乎与交错片状结构是一样的。首级片体的顶部呈锥形(图版 III, 图 1), 下部呈长方形柱体, 它的边界平直而与相邻片体平行排列。它与交错片状结构不同之处在于同一个首级片体中包含着一组倾向相反形同“ $\wedge$ ”状的杆条 (rod) (图版 II, 图 6)。一条垂轴分隔两侧的杆条, 使 2 列杆条彼此以直角相连, 而上下杆条层层叠覆组成次级片体。矿物为霰石。

#### 8. 筋基层 (Myostracum layer)

矿物成分为霰石。是单轴肌和外套肌在壳体附着形成的特有壳质层。它由筋基柱体组成(图版 III, 图 2), 柱体宽窄不甚规则, 层很薄, 通常分隔壳质层或在壳质层中分隔壳质亚层。筋基层分布不稳定, 成层性差, 多呈薄层透镜状。

### 三、中腹足目半咸水螺类与柄眼目陆栖肺螺类的壳质超微构造的对比

有关中腹足目壳质超微构造方面的资料主要参考了 Batten (1976, 1984), Bandel (1979), Togo (1981), Blackwelder (1977) 等文献。尽管这些资料并不很丰富, 但从中也可以了解中腹足目壳质超微构造的概貌。笔者也对中腹足目的 *Sinomelania leei* Yen 等的壳质超微构造

作了详细研究,获得一些有益信息。有关柄眼目陆栖肺螺壳质超微构造材料却是凤毛麟角,仅 Solem (1972)、Watabe 和 Dunkelberger (1979) 的文献和一些有关再生贝壳的文章中涉及到,但都很简略。笔者通过对化石 *Palaeostrobilops antiquus* (Wang), *Nanhaispira eversilabia* Yu et Zhang, *Bradybaena (Acusta) ravidus* Bensod, *Ptychopoma expoliatum* (Heude) 等壳质超微构造的研究,较为详细地了解陆栖肺螺类壳质超微构造的面貌,拟通过这些资料从 5 个方面来探讨它们在壳质超微构造上的差别。

### 1. 壳质超微结构类型的对比

中腹足目半咸水螺壳和柄眼目陆栖肺螺壳都具有许多相同的壳质超微结构,如简单柱状结构、交错片状结构,筋基层等。但是,两者在超微结构类型上也很重要的区别。在肺螺类 *Palaeostrobilops antiquus* (Wang) 壳壁中发现的板状结构(图版 I, 图 1)并没有出现在中腹足目中,亦没有发现在腹足类其它几个目中。因此,板状结构可能是发育较为局限的壳质超微结构,具有如同珠母结构(Bandel, 1979; Batten, 1972)那样的分类意义。

### 2. 壳质层排列组合的对比

研究表明,无论是陆栖肺螺壳还是半咸水螺壳在其成年生长阶段一般都发育有 2 层至 3 层、4 层的交错片状层,但其上下叠覆的交错片状层的叠覆顺序,排列方式似乎存在明显的不同。在一些肺螺壳的表壳层之下,外壳层往往发育同心状交错片状层,其下是放射状交错片状层。这种排列规律在 *Bradybaena (Acusta) ravidus* Bensod, *Metodontia yantaiensis* (Crosse et Debaux) 等壳壁中可以得到证实(图版 I, 图 4)。而在半咸水螺壳中,如 *Sinomelania leei* Yen 壳壁中几层交错片状层的排列恰好与肺螺壳的情况相反,即外壳层为放射状交错片状层,其下才是同心状交错片状层(图版 II, 图 8)。

那么,造成这种微妙差异的因素是什么呢?经仔细分析 *Sinomelania leei* Yen 从胎壳到成年壳壳质超微构造的发育情况后发现,表壳层之下的放射状交错片状层在胎壳阶段就已存在(图版 III, 图 5),这层交错片体一直存在于螺环生长的始终,只是在成年期螺壳厚度大大增加了。其下伏的同心状交错片状层则是从胎壳中的纤针结构演变而来的。类似这种演变的情况可以从 Batten (1976), Bandel (1979), Erben 和 Krampitz (1972) 等文献中得到佐证。至于第三、四层的交错片状层则是以突然增生的方式出现的。因此,关键是第一层交错片体的排列方式。因为它既直接来源于胎壳的原始交错片状结构,又控制着其下产生的交错片体的排列方向。这一性质显然具有分类上的意义。为了证实这一观点,笔者还仔细研究了肺螺类 *Bradybaena (Acusta) ravidus* Bensod, *Ptychopoma expoliatum* (Heude), *Metodontia yantaiensis* (Crosse et Debaux) 的胎壳和成年壳壳质超微结构的变化情况,也得到类似的看法。

### 3. 最内壳质层超微构造的对比

在半咸水螺类中最内壳层多由很细的纤针组成。*Sinomelania leei* Yen 最内壳层厚约 27  $\mu\text{m}$ (图版 III, 图 3), *Viviparus* sp. 厚约 10  $\mu\text{m}$ (图版 III, 图 4)。它们的纤针层在整个壳壁厚度中仅占很小比例,一般不超过 4%。从已经研究过的 *Pomacea paludosa* (Brackler, 1977), *Cipangopaludina japonica* (Togo, 1981),甚至一些纯海相的中腹足目螺类 *Neomphalus fretteneae*, *Oxygynus kerourensis*, *Protatlanta sonleyeti*, *Aclania indinata* (Batten, 1984) 可以看出,它们的内壳层都是由占壳壁极小比例的纤针组成,这在中腹足目中是非常普遍的现象。而肺螺类中 *Nanhaispira eversilabia* Yu et Zhang, *Metodontia yantaiensis* (Crosse et Debaux), *Ptychopoma expoliatum* (Heude) 等的最内壳层一般都由纤柱组成,纤柱层的厚度占

整个壳壁厚度的 10% 以上, 远远大于半咸水螺壳最内壳层在壳壁中的比例。

因此, 最内壳层的超微结构特征及与壳壁厚度比值在这两大分类群中有着明显的差异(表 I)。这些差别可能是由于源于相似结构, 即纤状结构的分异演化, 形成纤针或纤柱以及纤柱在壳质超微构造演变过程中对壳壁组成起越来越大的作用造成的。

**表 I 5个属壳壁最内层超微结构的对比**

The contrast of the shell ultrastructure of most inner layer in five genera

属名	结构类型	厚度(μm)	占壳体比例
<i>Sinomelania</i>	纤 针	27	约3.75%
<i>Viviparus</i>	纤 针	10	约1.47%
<i>Metodonzia</i>	纤 柱	25	约19.2%
<i>Psychopoma</i>	纤 柱	55	约28%
<i>Nanhaispira</i>	纤 柱	50	约31%

#### 4. 壳质超微结构在壳体不同发育部位上的对比

Bandel (1975, 1976) 曾研究了前鳃亚纲中腹足目和新腹足目中发育的交错针状结构的特征、来源和在壳体中所处的部位, 包括螺环部位和壳质层位置。Erben 等也在古腹足目 *Cittarium pica* Linaens (Trochacea) 中发现了这种结构。他们的研究表明, 交错针状结构是从树枝状晶体演化而来, 它在古腹足目中主要局限在壳壁的最外层, 而在中腹足目、新腹足目中主要局限于早期螺环的内壳层。笔者在肺螺类 *Palaeostrobilos antiquus* (Wang) 壳体近口部发现了这种类似的交错针状结构(图版 II, 图 3)。从壳面肋纹明显变粗, 壳壁明显变厚(图版 III, 图 6)等特征来看, 发育交错针状结构的这个部位已进入了螺壳生长的老年期(图版 I, 图 3)。另外, 从成年期的柱体层过渡为交错针状层这种微观角度分析亦表明这是螺环生长中的重要变化时期。有趣的是交错针状层虽然占据壳壁的绝对厚度(图版 II, 图 6), 却向四周过渡为柱状结构, 这可能一方面说明柱体结构的复杂化会导致交错针状结构的形成, 另一方面也反映了交错针状结构是一种分布很有限的结构。*Palaeostrobilos antiquus* (Wang) 出现的交错针状层发育在中壳层, 处在老年期螺环位置上, 显然与前鳃亚纲古腹足目、中腹足目和新腹足目有着明显不同。

从进化的角度来分析, 腹足类的演化与整个动物界一样, 是从海栖型到淡水型再进化为陆栖型。古腹足目是最原始的, 包含的属种绝大多数是海洋表生底栖型的, 其次, 中腹足目和新腹足目含海洋和半咸水表生底栖型为主要的属种; 后鳃亚纲主要是海洋型的。肺螺亚纲则是淡水型的基眼目和陆栖型的柄眼目, 后者以具血管网原始肺呼吸和能适应多变的陆栖环境而成为腹足类中最进化的类群。如果从晶体级的微进化来看, 钙质晶体的沉淀是以有机质表壳层为基底开始的, 当外套膜膨大时不断生长出表皮细胞, 表皮细胞在不断的运移过程中改变其形状、化学性和功能, 依次地形成表壳层、外壳层、中壳层和内壳层 (Taley, 1969)。因此, 壳质层形成的先后反映了壳质超微结构进化的轨迹。从个体发育的角度分析, 胎壳阶段到成年期至老年期也存在壳质超微构造发育演变的过程。由此可以看到, 交错针状层的发育是从古腹足目胎壳和成年壳的外壳层到中腹足目和新腹足目成年壳的内壳层乃至柄眼目老年期几乎整个壳层, 比较有序地反映了它在进化谱系中的变化特征。从这个意义上讲, 交错针状结构发育的螺环和壳质层位置在这两大类群中具有分类意义。

## 5. 胎壳超微结构的对比

已往的研究表明,古腹足目的胎壳是由两个不同的壳质超微结构类型,即柱状结构和不规则复杂结构。中腹足目胎壳是由柱体和交错片状结构组成。新腹足目胎壳超微结构主要是由原始交错片状结构组成(Batten, 1976, 1984; Togo, 1974, 1981; Bandel, 1979)。

笔者也对中腹足目的 *Sinomelania leei* Yen 胎壳超微结构进行了扫描观察,表明其具有与该目其它一些种类完全相似的壳质超微结构类型,即表壳层之下为薄层交错片状层和纤针层(图版 III, 图 5)。值得指出的是分类上属于中腹足目的肺螺类 *Ptychopoma expoliatum* (Heude),它的胎壳只有一层,完全由短的纤柱组成(图版 III, 图 7),显然不同于中腹足目其它水栖型的胎壳结构(表 II)。

**表 II 中腹足目半咸水螺类和柄眼目陆栖肺螺类壳质超微构造对比**

The contrast of the shell ultrastructure between Mesogastropoda brackish water's snails and Stylopomatophora land snails

类 别 类 型	中腹足目半咸水螺类	柄眼目陆栖肺螺类
壳质结构		板状结构
交错片状层的排列组合	放射状交错片状层 同心状交错片状层	同心状交错片状层 放射状交错片状层
纤状结构类型	纤 针	纤 柱
纤状层厚度壳体厚度	<4%	10%—30%
交错针状层的发育部位	螺环生长早期的内壳层	螺环生长晚期的中壳层
胎壳结构	交错片状层 纤 体 层	交错片状层 筋 基 层 纤 柱 层 原始交错片状层

图版 II, 图 8 反映了柄眼目肺螺类 *Bradybaena (Acusta) ravidus* Bensod 胎壳结构的面貌,可见薄薄的表壳层下面是交错片状结构,中间两层薄薄的筋基层分隔着交错片状层与内壳层的纤柱层,与半咸水螺壳比较, *Bradybaena (Acusta) ravidus* Bensod 胎壳多了筋基层。图版 III, 图 8 是 *Metodontia yantaiensis* (Crosse and Debaux) 胎壳结构的面貌,只出现一层交错角度很小的交错片状层,显然也不同于中腹足目半咸水螺壳的胎壳结构,却类似于新腹足目的胎壳结构。

上述分析表明,这两大类群的螺壳在胎壳超微结构上是有区别的,这种区别无疑具有分类上的意义。同时,也发现它们在超微结构上亦有相同之处,即都有纤状结构(包括纤柱或纤针结构)和交错片状结构。而有的肺螺类胎壳结构又类似于新腹足目。这种现象是否暗示着肺螺类的起源不是单源的而是多源的呢?许多螺壳的胎壳,无论是半咸水的还是肺螺类的常发育纤状结构(一些学者称作柱状结构),这种纤状结构在成年壳壁中经常转化为诸如交错片状结构等许多类型,也证明了许多学者(Batten, 1982; Waller, 1975; Mutvei, 1978; Batten and Dumout, 1976)认为所有的壳质结构类型来源于简单柱状结构这一观点的正确性。

本文是在余汶教授的悉心指导下完成的,承顾和林参加第一次野外工作,李懋、姜庆玲帮

助扫描照相，毛继良、朱春流帮助照相，江纳言提供偏光显微镜，王文武、蒋汉培磨制薄片，在此一并致以热忱的谢意。

## 参 考 文 献

- 余 汝、王惠基、李子舜,1963: 中国的腹足类化石。中国各门类化石。科学出版社。
- 、张显球,1982: 广东三水盆地晚白垩世和早第三纪非海相腹足类化石。中国科学院南京地质古生物研究所集刊,第17号,43—67页。科学出版社。
- 、潘华璋、王惠基,1982: 皖南晚白垩世和早第三纪非海相腹足类化石。中国科学院南京地质古生物研究所集刊,第17号,1—28页。科学出版社。
- 陈烈祖、夏广胜,1981: 安徽沿江地区早第三纪地层。安徽区域地质,15(1): 32—43。
- 劳普, D. M., 斯坦利, S. M., 1978: 古生物学原理。地质出版社。
- Allan, W. H. Be, 1972: Helical shell structure and growth of the pteropod *Cuvierina columella* (Rang) (Mollusca, Gastropoda). Biominerization, 4: 47—79.
- Bandel, K., 1975, Entwicklung der Schale im Lebensablauf zweier Gastropodenarten. *Buccinum undatum* und *Xancus angularis* (Prosobranchier, Neogastropoda). Biominerization, 8: 67—91.
- , 1977: Übergänge von der Perlmutt-Schicht zu prismatischen Schichotypen bei Mollusken. Biominerization, 9: 28—47.
- , 1979: The nacreous layer in the shells of the gastropod family Seguenziidae and its taxonomic significance. Biominerization, 10: 9—38.
- Batten, R. L., 1972. The ultrastructure of five common Pennsylvanian pleurotamarian gastropod species of eastern United States. American Mus. Novit., 2501: p. 1—34.
- , 1979: Permian Gastropods from Perak. Malaysia Part 1. The Trochids, Patellids, and Neritids. Novitates, 2685: 18—20.
- , 1984: Shell structure of the Galapagos rift limpet *Neomphalus frenterae* McLean. Novitates, 2776: 1—13.
- and Dumont, M. P., 1976: Shell ultrastructure of the Atlantidae (Heteropod, Mesogastropoda) with comments on *Aelanea inclinata*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 157(4): 265—310.
- Erben, H. K., 1971: Norganische und Organische Schealenkomponenten bei *Cittarium pica* (L.) (Archaeogastropoda). Biominerization, 3: 51—64.
- Erben, H. R. and Kranitz, G. 1972: Ultrastruktur und Aminosäuren-Uer=Haltnisse in den Schalen der rezenten Pleurotomatiidae (Gastropoda). Biominerization, 3: 12—31.
- MacClintock C., 1967: Shell structure of pateloid and bellerophontid gastropods (Mollusca). Bull. Peabody Muse. Nat. Hist., 22: 1—94.
- Solem, A., 1972: Microarmature and barriers in the apertures of land snails. The Veliger, 15: 81—87.
- Togo, Y., 1974: Shell structure and growth of protoconch and teleoconch in *Neptunea* (Gastropoda). Jour. Geol. Soc. Japan, 80(8): 369—380.
- , 1977: The shell structure of the protoconch and the innermost shell layer of the teleoconch in marine prosobranch gastropods (*Haliotis* (*Nordotis*) *discus*). Jour. Geol. Soc. Japan, 83(9): 567—573.
- , 1981: The shell structure of fresh-water snail *Cipangopaludina japonica* (Marteus) (Mesogastropoda). Jour. Geol. Soc. Japan, 87(8): 519—526.
- Uozumi, S., Iwata, K. and Togo, Y., 1972: The ultrastructure of mineral and the construction of the crossed-lamellar layer in molluscan shell. Jour. Fac. Hokkaido Univ. (Geol. Min.), 15(3—4): 447—477.
- Watabe, N. and Dunkelber, D. G., 1979: Ultrastructural studies on calcification in various organisms. Scanning Electron Microscopy, 2: 403—416.
- Wise, S. W. Jr., 1970: Scanning electronmicroscopy study of molluscan shell ultrastructures. Disc. Abstr. 31B: 277I.

[1989年1月12日收到]

# STUDIES ON SHELL ULTRASTRUCTURE OF LAND SNAILS IN CONTRAST WITH BRACKISH WATER SNAILS

Feng Wei-min

(Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica)

## Summary

This paper illuminates eight types of shell ultrastructure in nonmarine Gastropoda, namely, irregular simple-prismatic, fibrous-prismatic, fibrous-needle, crossed lamellar, crossed needle, cone complex crossed lamellar, plate and myostracal layer, among which the plate structure is a new type discovered only in *Palaeostrobilops*.

This paper also discusses some interesting problems concerning the shell ultrastructure.

As to the differences between the ultrastructure of Mesogastropoda (brackish water snails) and that of Stylommatophora (land snails), five aspects can be considered: 1. In the type of shell structure, the plate structure appears only in Stylommatophora; 2. In the arrangement and combination of the shell layer, the regularity of several crossed lamellar layers overlapping each other generally involves the concentric crossed lamellar layer and the radial crossed lamellar layer from outside to inside in Stylommatophora, but it is just the opposite in Mesogastropoda; 3. In the ultrastructural character of the inner most layer, the fibrous-needle type generally constructs the inner most layer of Mesogastropoda, but the fibrous-prismatic type generally constructs that of Stylommatophora; 4. Judged from the difference of shell ultrastructure in the position of whorl, the crossed needle layer appears mainly in the inner shell layer in the early stage of the whorl in Mesogastropoda, but it appears in the middle layer near the aperture in Stylommatophora; 5. In the nuclear ultrastructure, it is composed of fibrous-needle layer and crossed lamellar layer in Mesogastropoda, but it is also intercalated with a myostracal layer in addition to the fibrous-prismatic and crossed lamellar types in Stylommatophora.

## 图 版 说 明

所有标本均保存在中国科学院南京地质古生物研究所。

## 图 版 I

### 1—5. *Palaeostrobilops antiquus* (Wang)

1. 成年螺壳自然横断面, 口缘部位, 示三层板状亚层,  $\times 1333$ ; 登记号: 107662A。2. 成年螺壳自然横断面, 体环部位, 示板状结构,  $\times 600$ ; 登记号: 107668。3. 薄片横切面, 示口部壳质结构, 中层柱体清楚, 口缘处内唇壳壁隆起, 生长线清晰可见,  $\times 40$ ; 登记号: 107691。4. 成年螺壳自然横断面, 近口部, 示二层宽窄相差悬殊的不规则简单柱状层和结构不太清楚的内壳层,  $\times 80$ ; 登记号。5. 成年螺壳自然横断面, 近口部, 示不规则简单柱状结构的立体景观, 注意柱体横截面的不规则多边形,  $\times 433$ ; 登记号: 107655。安徽无为光明山, 下始新统。

### 6. *Metodontia yantaiensis* (Crosse et Debaux)

成年螺壳自然纵断面, 体环部位, 示壳壁全貌, 外壳层同心状交错片状层, 中壳层放射状交错片状层, 内壳层纤柱层,  $\times 440$ ; 登记号: 107682。山西汾河, 更新统。

## 图 版 II

### 1,3,7. *Palaeostrobilops antiquus* (Wang)

1. 成年螺壳自然断面, 示柱体结构, 注意内部的平行片层,  $\times 4000$ ; 登记号: 107677。3. 成年螺壳纵切光面, 近口部, 示交错针状结构,  $\times 313$ ; 登记号: 107666。7. 成年螺壳薄片弦切面, 口部, 示口缘肋纹(左侧), 交错针状结构的首级片体的排列情况,  $\times 80$ ; 登记号: 107685。安徽无为照明山, 下始新统。
2. *Palaeoestina* sp.  
成年螺壳自然断面, 示纤针结构,  $\times 800$ ; 登记号: 107656。广东三水, 始新统。
4. *Netica* sp.  
成年螺壳自然断面, 示交错片状结构第三序列杆条的横截面形态,  $\times 666$ ; 登记号: 107679。华南沿海一带, 现生。
5. *Sinomelania leei* Yen  
成年螺壳薄片弦切面, 体环部位, 示放射状交错片体首级片体的排列, 注意首级片体的分叉合并现象,  $\times 40$ ; 登记号: 107732。广西南宁, 渐新统。
6. *Viviparus* sp.  
成年螺壳自然横断面, 体环部位, 示壳壁全貌, 自上而下为表壳层、2层放射状交错片状层、锥状复杂交错片状层、同心状交错片状层, 很薄纤体层,  $\times 107$ ; 登记号: 107660。渤海沿岸, 始新统。

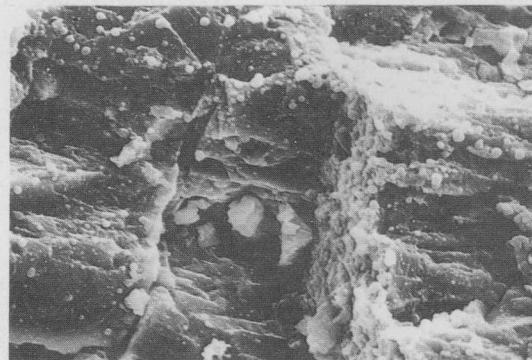
### 图 版 III

- 1,4. *Viviparus* sp.  
1. 成年螺壳自然横断面, 体环部位, 示2层放射状交错片状层和下部锥状复杂交错片状层的锥顶, 注意2层交错片状层叠覆排列的方式是下伏交错片状层相对上覆交错片状层水平位移了1个首级片体的宽度,  $\times 220$ ; 4. 成年螺壳自然横断面, 体环部位, 示交错片状结构和最内纤体层,  $\times 220$ ; 登记号: 107660。渤海沿岸, 始新统。
2. *Bradybaena (Acusta) ravidus* Bensod  
胎壳自然横断面, 示壳壁全貌, 从右上角向左为表壳层、交错片状层、2层薄薄的筋基层、纤柱层,  $\times 1600$ ; 登记号: 107672。南京玄武湖, 现生。
- 3,5. *Sinomelania leei* Yen  
3. 成年螺壳自然纵断面, 示交错片状结构和最内纤体层,  $\times 260$ ; 登记号: 107652。5. 胎壳自然横断面, 示壳壁全貌, 自右至左为表壳层、交错片状层、纤体层,  $\times 467$ ; 登记号: 107678。广西南宁, 渐新统。
6. *Palaeostrobilops antiquus* (Wang)  
成年螺壳纵切光面, 近口部, 示腭旋褶的交错针状层是附加增生的壳质层,  $\times 100$ ; 登记号: 107666。安徽无为照明山, 下始新统。
7. *Ptychopma expoliatum* (Heude)  
胎壳自然横断面, 示纤柱结构,  $\times 533$ ; 登记号: 107674。四川峨眉丁县, 现生。
8. *Metodontia yantaiensis* (Crosse et Debaux)  
胎壳自然横断面, 示原始的交错片状层,  $\times 1800$ ; 登记号: 107673。山西汾河, 更新统。

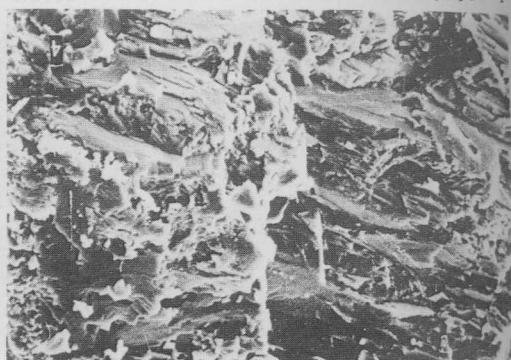
冯伟民: 陆栖肺螺类壳质超微结构的研究及其与半咸水螺壳的对比  
Studies on Shell Ultrastructure of Land Snails in Contrast with  
Brackish Water Snails

图版 I

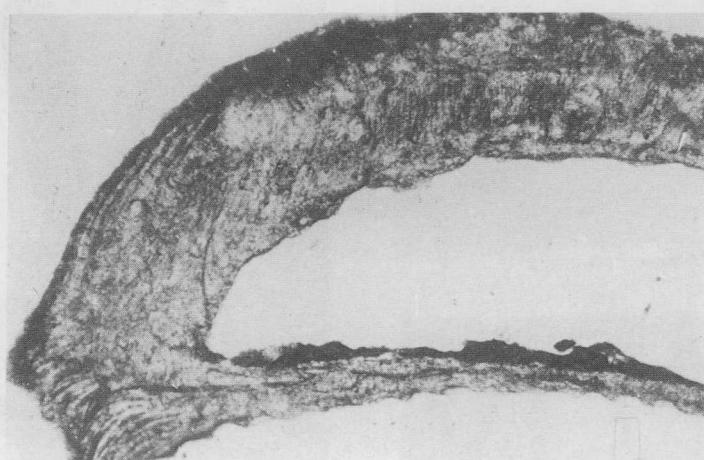
Plate I



1



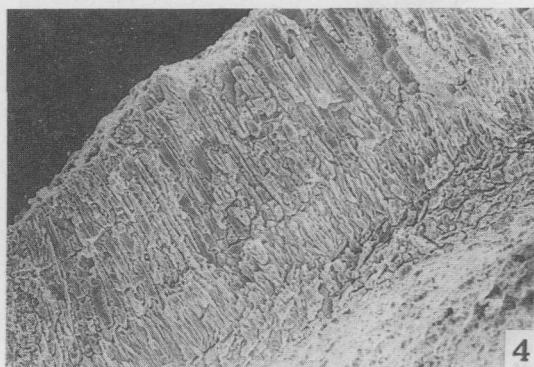
2



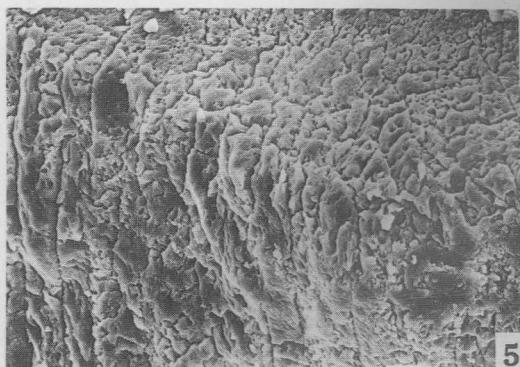
3



6



4

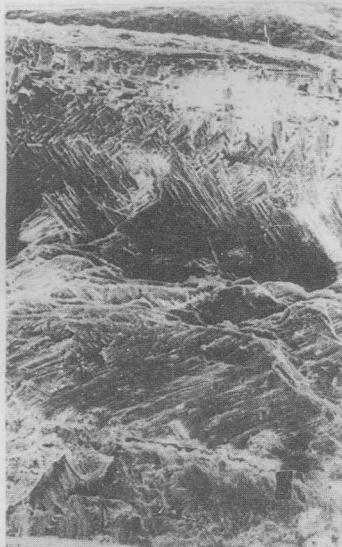
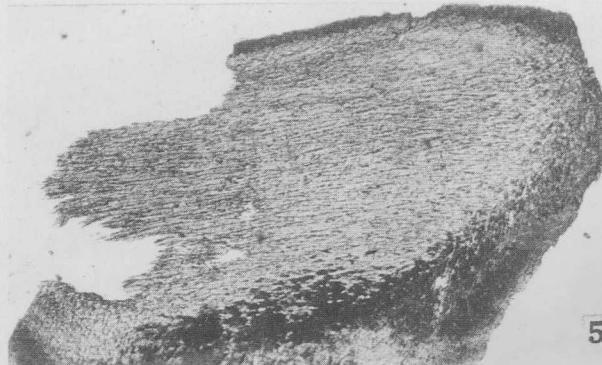
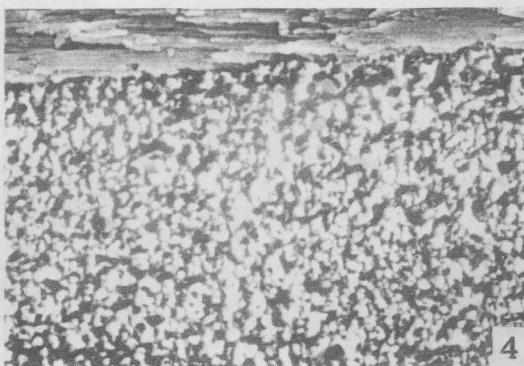
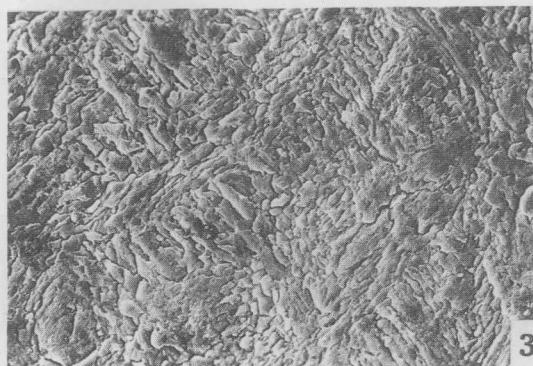
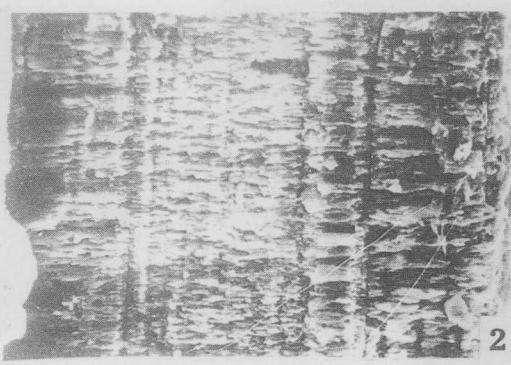
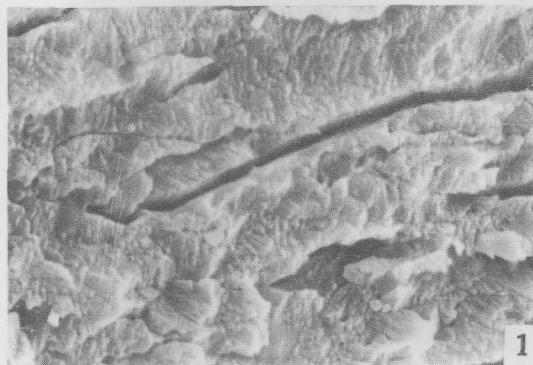


5

冯伟民：陆栖肺螺类壳质超微结构的研究及其与半咸水螺壳的对比  
Studies on Shell Ultrastructure of Land Snails in Contrast with  
Brackish Water Snails

图版 II

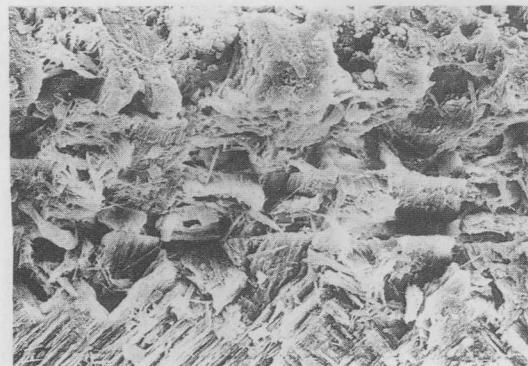
Plate II



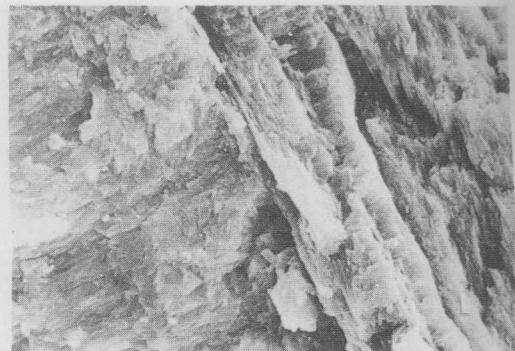
冯伟民·陆栖肺螺类壳质超微结构的研究及其与半咸水螺壳的对比  
Studies on Shell Ultrastructure of Land Snails in Contrast with  
Brackish Water Snails

图版 III

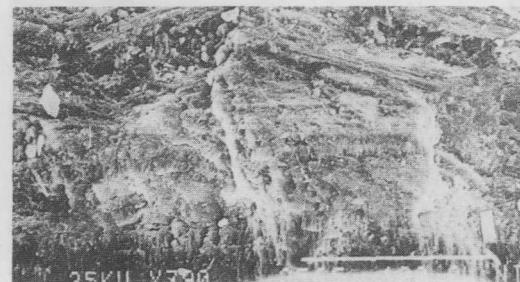
Plate III



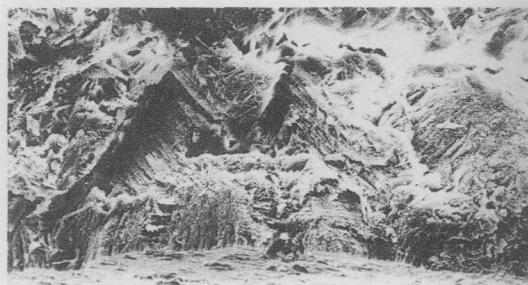
1



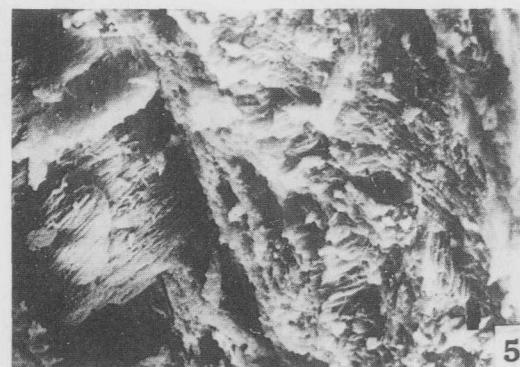
2



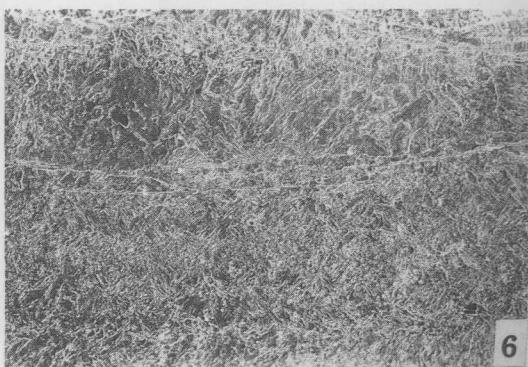
3



4



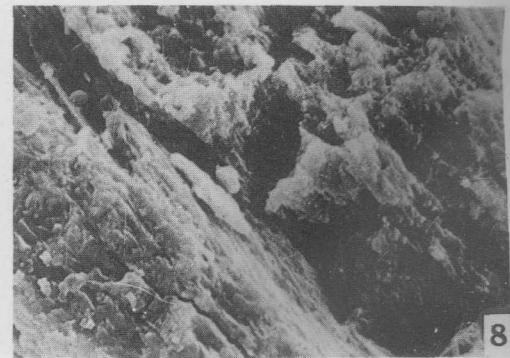
5



6



7



8