

论二叠贝类 (Permianellids)

王化羽 金玉珩

(中国科学院南京地质古生物研究所)

内 容 提 要

本文研究了二叠纪一类形态很特殊的腕足动物——二叠贝类。在仔细观察了迄今所有的有关材料和采用系统切面法和电镜扫描技术分析部分标本后,认为二叠贝类代表着欧姆贝目的1个新支系,即二叠贝科,包括3属,其中1新属 (*Laterispina* gen. nov.) 和1新种 (*Laterispina liaoi* gen. et sp. nov.)。根据二叠贝类在地层分布上所显示的形态变化,将二叠贝类的形态演化分成3个阶段:早二叠世、晚二叠世早期和晚二叠世晚期。本文还探讨了二叠贝类的生态特点,认为它属近礁相生物群落中或浅海近浪基面泥质基底上生物群落中的高层附生悬食类,是二叠纪特提斯生物群的特有类群。

关键词 腕足动物 欧姆贝类 二叠贝类 壳壁构造 演化

前 言

近十多年来,在我国、泰国、日本和阿富汗等地的二叠纪地层中,多次发现一种形态奇异的腕足动物化石。一些研究者对这类化石产生了极大兴趣,已陆续发表了一系列研究成果。

1974年,Termier等首次报道了1块采自阿富汗 Murghabian 期 (*Neoschwagerina* 带) 地层的二叠贝类化石的背壳标本。其特征是:贝体由左右分布的两对称叶组成,叶上具细瘤突和生长纹。据此,他们建立了新属 *Dicystoconcha* 及新种 *D. lapparenti*,并将其归入蕉叶贝科 (*Lyttoniidae* Waagen, 1883)。

在六、七十年代,我国有几位研究者也采到这类化石标本。1979年,何锡麟、朱梅丽根据一批采自四川华蓥山和江西分宜、宜春龙潭组的二叠贝类化石标本,建立了1新属 *Permianella*,认为其代表着腕足动物门有铰纲的1新目。此属之主要特征为:贝体呈双豆荚形,后端具有直的铰合线和耳,边缘有1极薄的围边,背壳内具脊状闭肌痕,假疹壳。1982年,梁文平描述了浙江桐庐冷坞组和长兴龙潭组的二叠贝类化石,依据壳壁特征建立了新属 *Dipunctella*。杨德骝于1984年记述了新属 *Guangjiayanella*。通过和库珀贝 (*Cooperina*) 的比较,提议将其置于库珀贝科 (*Cooperinidae* Pajaud, 1968)。其标本产在湖北秭归县栖霞组马鞍段顶部。这是目前已知产二叠贝类化石的最低层位。最近,牟崇健、刘春莲(1989)在广东加禾县广州组夏茅段中采获了较多的二叠贝类化石标本。经过研究,认为弯曲的铰合线和茎孔的存在等主要特征表明此类应为穿孔贝目中的1个分支。同时,提出1新属 *Guangdongina*。此外,还认为这类腕足动物是用肉茎固着在海百合茎上,生活在具丰富悬浮物的泥质浅海环境中。

从已经发表的研究结果可以看出,由于化石材料稀少,保存类型复杂,及缺乏深入系统的研究,以致目前对其外部形态、内部构造和壳壁结构的了解尚不够全面和确切,对分类位置、演化过程和生态习性的认识还存在较大分歧。例如,在分类位置问题上,目前就有4种截然不同的观点。又如,对壳壁结构也存在假疹质(何锡麟、朱梅丽,1979; 杨德骝,1984; 牟崇健、刘春

莲, 1989) 和疹质(梁文平, 1982) 两种意见。

多年来, 金玉玕积累了采自内蒙古、吉林、湖南、江西和广东二叠系的一些二叠贝类化石标本。1983 年, 在访问美国史密森博物院研究院期间, 他还鉴定了由泰国古生物学家 Racha Ignata 带来的泰国上二叠统的标本。另外, 廖卓庭通过酸蚀广西上二叠统长兴组的一些灰岩块, 获得了保存极佳的硅化标本。1986 年, 他在访问日本北海道大学时, 研究了 Nakamura 教授收藏的日本二叠系的标本。他们的广泛收集和初步观察研究结果表明, 目前不仅迫切需要, 而且已有可能对二叠贝类进行系统的比较研究, 从而可以获得关于其外部形态、内部构造和壳壁结构等方面的正确认识, 并由此对分类位置、演化过程和生态习性提出较为深入系统的意见。

在论文完成过程中, 何锡麟、杨德骊、李莉、牟崇健、梁文平和沈树忠等同志慷慨地提供有关化石材料及资料, A. Williams, R. E. Grant, R. A. Doescher 和 K. Nakamura 寄赠资料, 李淳协助采集标本, 刘耕武、毛继良、樊晓羿和毛永强等帮助摄制图片, 赵美萍代译部分法文参考资料。对此, 笔者表示衷心的感谢。

化石产地和层位

本文研究的材料来源如下:

1. 由江西 224 煤田地质勘探队采自江西宜春、分宜地区龙潭组中下部硅质页岩夹泥岩层中。标本以印痕形式保存。伴生的腕足动物化石有 *Waagenites soochowensis* (Chao), *Cathaysia chonetoides* (Chao), *Tyloplecta yangtzeensis* (Chao), *Spinomarginifera lopingensis* (Kayser), *Edriosteges kayseri* (Chao), *Leptodus* sp., *Squamularia grandis* Chao, *Punctospirifer alpheus* (Huang) 等。

2. 由孟逢源采自湖南嘉禾县斗岭组煤系之上的钙质泥岩夹灰岩层中。标本保存形式为印痕和模。与其伴生的腕足动物化石有 *Tyloplecta yangtzeensis* (Chao), *Transennatia gratiose* (Waagen), *Haydenella kiangsiensis* (Kayser), *Spinomarginifera lopingensis* (Kayser), *Cathaysia chonetoides* (Chao), *Acosarina indica* (Waagen) 等。

3. 由李莉采自内蒙古扎鲁特旗(原为黑龙江扎赉特旗)查干楚鲁的柳条沟组上部深色生物碎屑灰岩和角砾状灰岩中。标本为实体保存。伴生的腕足动物化石有 *Acosarina indica* (Waagen), *Asioproductus gratiosa* (Waagen), *Haydenella kiangsiensis* (Kayser), *Uncisteges crenulata* (Ting), *Waagenites grandicosta* (Waagen), *Richthofenia* sp., *Edriosteges* sp. 等。

4. 由廖卓庭通过酸蚀采自广西扶绥县长兴组的灰岩块获得。标本以硅化实体形式保存。与其伴生的腕足动物化石有 *Perigeyerella costellata* Wang, *Derbyia acutangula* (Huang), *Orthothetina ruber* (Frech), *Acosarina minuta* (Abich), *Uncinunellina timorensis* (Beyrich), *Richthofenia* cf. *anshunensis* Liao, *Chonetella nasuta* Waagen, *Falafer fusuiensis* Liao, *Edriosteges guangxiensis* Liao, *Costisteges dongluoensis* Liao 等。

5. 由李淳和笔者采自广东加禾县广州组茅苴段上部一层厚约 30cm 层理不显的泥岩中。标本多为印痕或模形式保存。伴生的腕足动物化石有 *Neochonetes sublatesinuata* Chan, *Cathaysia chonetoides* (Chao), *Tyloplecta yangtzeensis* (Chao), *Edriosteges boyangensis* (Kayser), *Leptodus nobilis* (Waagen), *Oldhamina grandis* Huang 等。

形 态

(一) 外部特征

二叠贝类的个体大小变化较大, 已知最大标本的壳长为 8cm, 壳宽为 3cm。广东加禾县所产二叠贝类 *Dicystoconcha lapparenti* Termier *et al.* 化石居群的个体长宽比呈现出规律性的变化, 即随个体增大, 长宽比增大, 其变化范围为 0.66 至 1.70 (插图 1)。这可能反映了这类腕足动物在生长发育过程中, 壳长比壳宽增长快。尤其值得注意的是, 这种个体发育的趋势可能重演了这一类群的演化趋势。

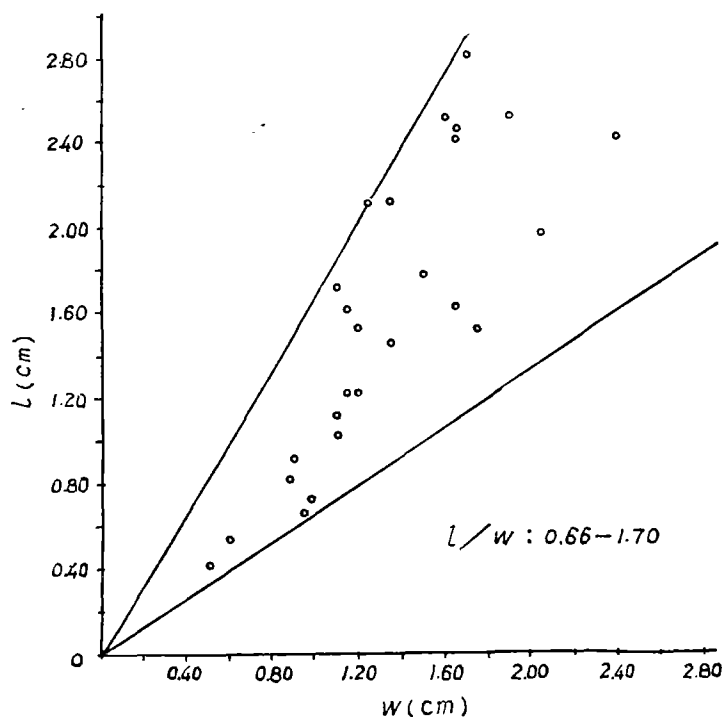
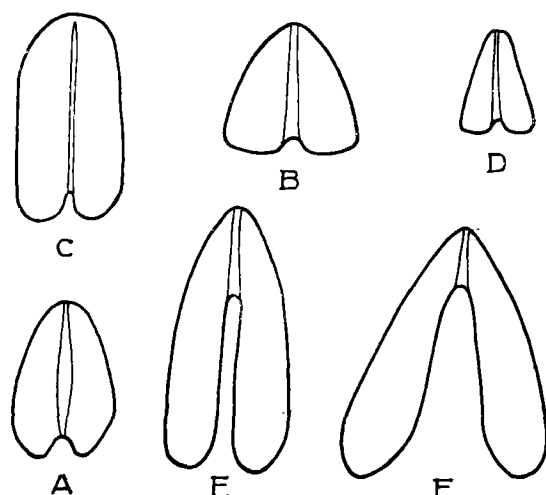


插图 1 示广东加禾县广州组夏茅段所产二叠贝类 *Dicystoconcha lapparenti* Termier *et al.* 化石居群的个体变异
Individual size distribution of *Dicystoconcha lapparenti* from Guangzhou Fm. in Jiahe County, Guangdong
l——壳长 (length); w——壳宽 (width)

归纳所有已知的早二叠世标本, 其轮廓有 4 种基本类型(插图 2): 宽三角形(图版 I, 图 6)、窄三角形(图版 I, 图 2, 5)、卵形(图版 I, 图 1, 4, 7)和带形(梁文平, 1982, 图版 100, 图 8, 9)。当然其间还存在过渡类型。不过, 并非在每一个产地都能发现这 4 种类型的标本, 例如, 湖北秭归县的标本仅有卵形和宽三角形二种; 而广东加禾县标本的轮廓类型齐全。金玉珩(1963)在研究 *Urushenia* 时, 将贝体分级现象归因于环境的不同, 而非动物性别的差异或幼体和成体的差异。这种轮廓上的差异显然应该是环境的不同造成的。因为同一轮廓个体就存在大小差异, 无论如何不是幼体和成体之间的差别。而性别差异, 正如金玉珩(1963)所述“鉴于现代腕足动物是异性同形的, 所以李哈列夫又否定了这种可能性。”, 不会成为轮廓多变的原



A—D. *Dicystoconcha lapparenti* Termier et al.
E. *Permianella typica* He et Zhu
F. *Laterispina liaoi* gen. et sp. nov.

插图 2 示二叠贝类轮廓和中槽的类型

Types of outline and sulcus of the permianellids

A——卵形 (oval)、透镜形 (lens-shape); B——宽三角形 (broad triangular)、宽楔形 (broad cuneal); C——带形 (band-shape)、狭缝形 (slit-shape); D——窄三角形 (narrow triangular)、窄楔形 (narrow cuneal); E——长卵形 (elongate oval)、窄楔形 (narrow cuneal); F——宽三角形 (broad triangular)、宽楔形 (broad cuneal)

因。二叠纪晚期标本的轮廓比较稳定,没有多变的现象。

此类最引人注目的形态特征是贝体呈二叶型。两叶大小近于相等。每叶之两侧边近平行,有些则呈“八”字型向前扩展。一般而言,叶的前端比后端宽,因而由叶组成的壳体也呈前宽后窄形。叶之间为中槽、中隆和前缘凹缺。中槽、中隆限于壳之后部,前缘凹缺位于前部,两者互为消长(插图 3)。通常中槽显著,深而窄;而中隆不明显,低而宽。中槽的形态粗略可分为:窄楔形、宽楔形、透镜形和狭缝形 4 种(插图 2)。壳体侧貌为凹凸型或平凸型。横切面呈双拱型(插图 4)。

腹壳喙部强烈地朝背方弯曲,终止在接合面上。其铰合面不发育。自喙部至顶部,壳面迅速扩大,且垂直接合面。壳顶呈圆凸形。自顶向前,壳面继续增大。除中槽和前缘凹缺,轴部壳面近平直,与接合面呈微小的夹角向背方倾斜和弯曲。侧缘壳面朝背方弯曲,后部弯曲比前部强烈,前部壳面和轴部壳面形成平缓的曲面。背壳喙部不明显。顶区为微隆的圆形顶疤。整个壳面微微下凹,周缘稍隆起。

几乎所有背壳标本都显示此类化石具直的铰合线,只不过较短而已,一般只有壳宽的 1/3 (何锡麟、朱梅丽, 1979, 图版 I, 图 1—3)。多数情况下,采集的标本为腹外模或腹外印痕,较难见到铰合线,因而易引起误解,以为不具直的铰合线。背壳主端具小耳。耳的形状为三角形,似双壳类海扇之耳(插图 3)。

除腹壳边缘外,壳表以密布细瘤突为特征。细瘤突的大小近等,直径为 $150\mu\text{m}$ 。其间距在 0.13mm 至 0.34mm 之间变化,平均为 0.25mm 。细瘤突的排列不规则,有时局部较规则,呈六角形(图版 I, 图 4, 7)。在一些标本上,可见到生长纹,其分布不均。在叶之前部,生长纹密

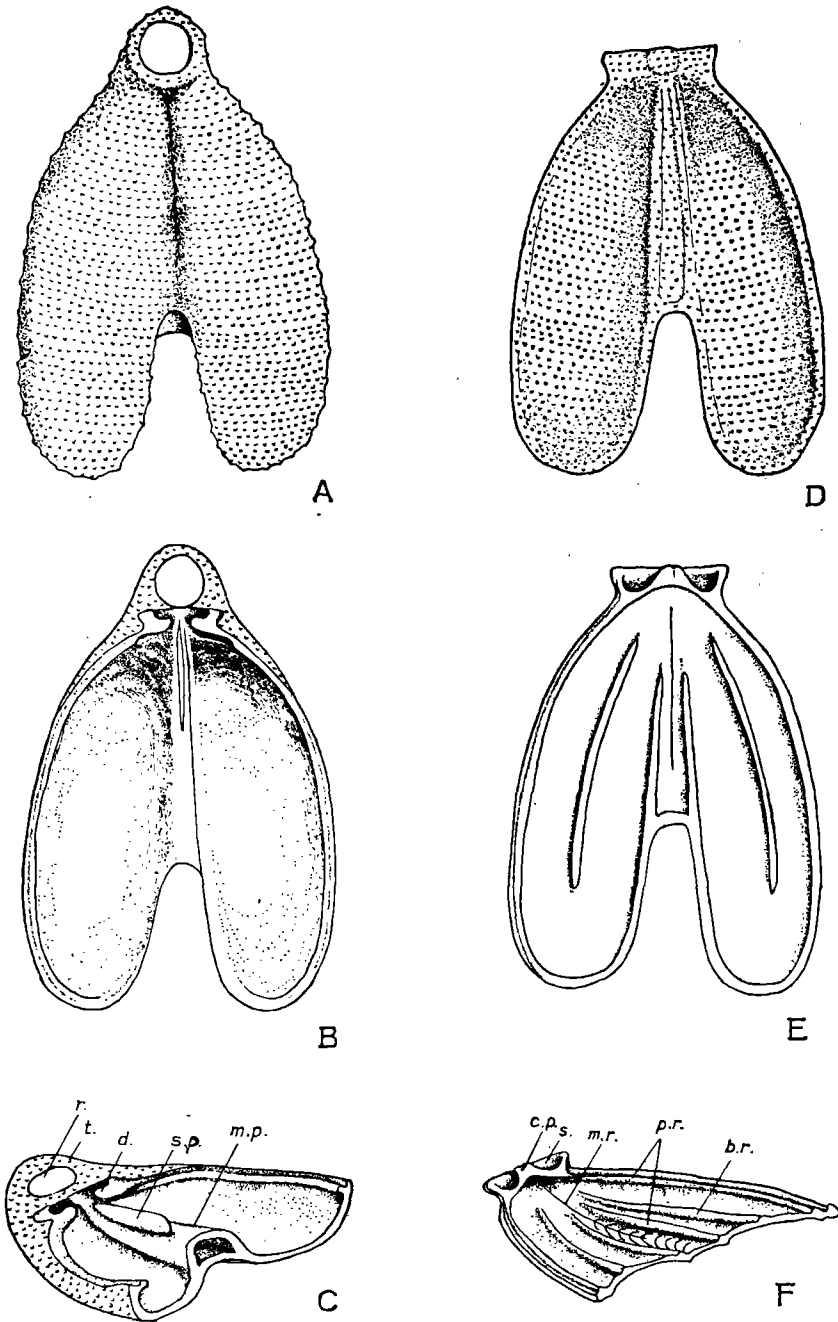


插图 3 二叠贝类壳体形态复原示意图

Morphological reconstruction of the permianellids

A——腹外观 (ventral exterior); B——腹内观 (ventral interior); C——腹壳斜观 (oblique view of ventral valve); D——背外观 (dorsal exterior); E——背内观 (dorsal interior); F——背壳斜观 (oblique view of dorsal valve); b.r.——腕脊 (brachial ridge); c. p.——主突起 (cardinal process); d——铰齿 (dental); m. p.——中央肌痕台 (middle muscle platform); m. r.——中线脊 (middle ridge); p. r.——边缘脊 (marginal ridge); r.——固着环 (cement ring); s.——铰窝 (socket); s. p.——隔板 (septal plate)

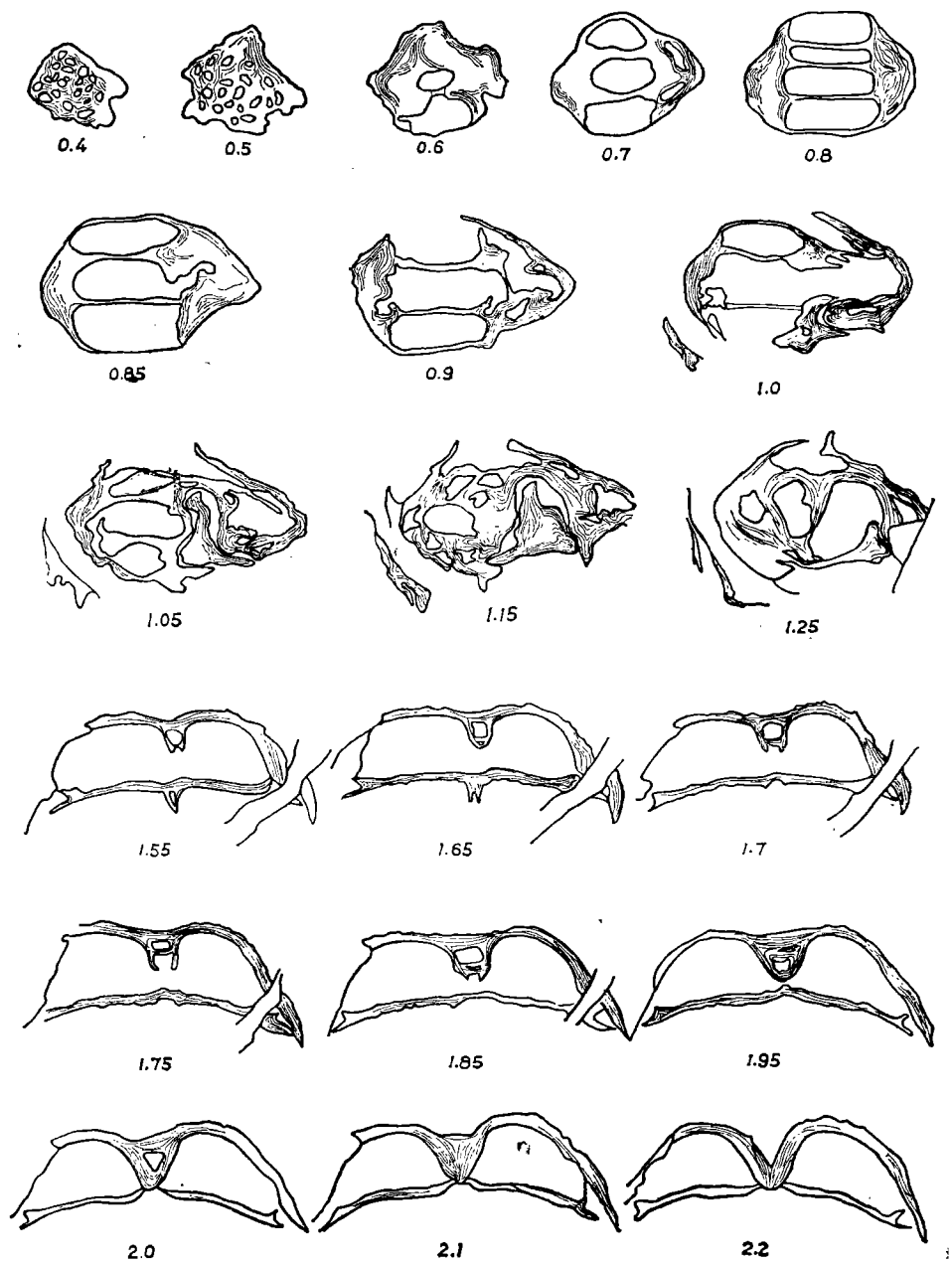


插图 4 *Dicystoconcha lapparenti* Termier *et al.* 的系统切面素描图
Serial sections of *Dicystoconcha lapparenti*
标本登记号为 109154。×4

而清晰(图版 II, 图 1—3)。在晚期标本的侧缘或侧缘壳面上, 常具特殊的围边或边缘刺。围边宽度不等, 一般在壳体中前部最宽; 其边缘时常出现裂口, 形成不规则的锯齿状(图版 II, 图 1)。边缘刺紧贴壳面朝背方伸出, 排列较规则, 呈栅栏状; 其长度在 0.5cm 以下; 断面为空心的扁圆形(图版 II, 图 8, 9, 12)。

腹壳喙部与顶部之间的固着环是一个特殊构造。这是一个平行接合面向后伸出的细环,

其后端可断开。环内外表面具细瘤突, 其结构与壳体其余部分相同(插图 3, 4)。因此可以认为此环是在壳体形成过程中, 部分外套膜朝后伸出依附在外物上分泌壳质形成。这不禁使人想起欧姆贝类的主茧积, 其形态和形成方式(Williams, 1953)类似于此构造。随着壳体增长, 分泌物可以逐渐将外物包围, 形成 1 个完整的环。

(二) 内部特征

对二叠贝类铰齿和铰窝有两种不同的认识。何锡麟、朱梅丽(1979)认为这类化石具较小不太发育的铰齿和铰窝, 但没有用图标明它们的位置和形状。杨德骊(1984)和牟崇健、刘春莲(1989)则认为不具铰齿和铰窝。通过观察 *Permianella typica* He et Zhu 的模式标本和 *Dicystoconcha lapparenti* Termier et al. 的灰岩实体标本的系统切面, 发现铰齿和铰窝确实存在(插图 3)。铰窝通常为圆三角形凹陷, 其内侧围以内铰窝脊。铰齿是两个从铰合缘侧部伸出的短棒状突起, 长度约为铰合缘宽度的 1/3。这种类型的铰齿和铰窝也在鞘壳贝类(Baker and Elston, 1984)和蕉叶贝类(Cooper and Grant, 1974)中出现。

此类的主突起构造比较特殊。它是由两条呈“八”字型分布的内铰窝脊在铰合缘中间汇合形成, 汇合部略膨大呈球状, 并稍高出铰合缘(插图 3)。在腕足动物中, 如此构成的主突起仅见于鞘壳贝类(Baker and Laurie, 1978; Baker and Elston, 1984)。

另一个有争议的构造是背壳叶上的脊。此脊粗细均匀, 变化少, 一般分布在叶之中央, 长度为 2/3 壳长。有些作者认为它是肌痕(何锡麟、朱梅丽, 1979; 牟崇健、刘春莲, 1989)。但是腕足动物的肌肉系统一般都集中在脏腔内, 不可能远远地伸入腕腔内, 而且在扭月贝类、长身贝类和鞘壳贝类中, 背壳中前部常见有腕脊。因此, 从形态和分布位置看, 此脊显然和纤毛环的固着有关, 应是腕脊。除此之外, 还有内铰窝脊和边缘脊。前者是两条从主突起向两侧伸出的脊, 在耳翼前方的收缩处和边缘脊汇合。后者分布在背腹壳边缘, 在前缘中部沿凹陷向后延伸, 至壳体中后部消失(插图 3)。在鞘壳贝类和蕉叶贝类中, 常见类似的边缘脊(Nekvasilova, 1967; Baker and Elston, 1984)。但鞘壳贝类的边缘脊较粗, 其上具瘤突。

内部构造中最特征的是长条形中央肌痕台(插图 3)。此台分布在腹壳的轴部。从铰合缘处出现时, 呈实心板状, 以后朝前逐渐增宽, 且变成中空的隆起。推测其功能是和肌肉固着有关。同时因为此台又伸入至腕腔, 可能还起到分割水流, 提高水体循环效率, 从而加强取食机能的作用。此台后部之上常有单板或双板, 不过很短。

(三) 壳壁结构

二叠贝类的壳壁为两层(插图 5)。内层由片状纤维与短的、中空的假疹组成(图版 III, 图 1)。假疹长短不一, 直径约为 $10\mu\text{m}$ (图版 III, 图 4), 其分布不均匀; 片状纤维呈密集镶嵌堆积, 围绕假疹的纤维朝内表面弯曲。外层是由片状纤维、细瘤突核心柱和假疹构成(图版 III, 图 1)。假疹形态与内层的一致, 只是密度较小; 细瘤突核心柱较粗, 直径 $150\mu\text{m}$ 左右, 分布不均匀, 突出于外表面形成细瘤突(图版 III, 图 1); 片状纤维的形态和堆积类似于内层, 不过围绕假疹和细瘤突核心柱的纤维向外表面弯曲(图版 III, 图 2)。内、外层之间具一界面, 横切面呈不规则缝合线状。经仔细观察后发现系由密布界面的假疹组成, 假疹多数伸入外层(图版 III, 图 3)。背壳壳壁远比腹壳壳壁薄(插图 6), 其中的假疹和细瘤突核心柱也少。腹壳壳壁内层分布范围较外层大, 因而在系统切面图上可见壳体边缘仅由内层组成, 表面无细瘤突(插图 6)。

和蕉叶贝类的壳壁结构对比可以发现, 两者在构成方式上极其相似。这表现于两者皆为

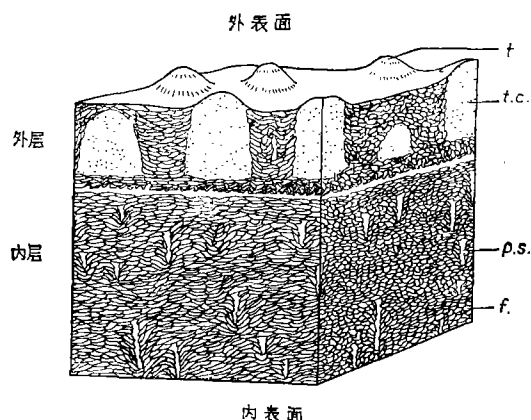


插图 5 壳壁结构示意图
Showing shell structure

f.——片状纤维 (laminar fibre); p.s.——假疹 (pseudopuncta);
t.——细瘤突 (tubercle); t.c.——细瘤突核心柱 (tubercle core)

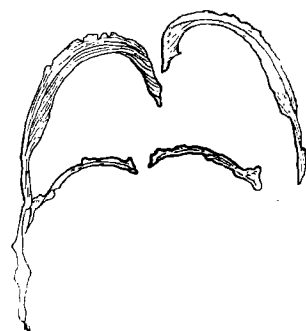


插图 6 *Laterispina liaoi* gen. et sp. nov. 的
横切面素描图

Cross section of *Laterispina liaoi* gen.
et sp. nov.

标本登记号为 109156。×2.7

片状纤维和假疹组成,只是蕉叶贝类的假疹略粗(图版 III, 图 8; Williams, 1953)。

分 类 位 置

在 Termier 等(1974)第一次提出二叠贝类的归类意见后的十多年中,此类曾被分别置于 1. 欧姆贝目的蕉叶贝科 (Lyttoniidae Waagen, 1883) (Termier *et al.*, 1974); 2. 代表有铰纲的 1 新目——二叠贝目 (Permianellida He et Zhu, 1979) (何锡麟、朱梅丽, 1979); 3. 长身贝亚目的库珀贝科 (Cooperinidae Pajaud, 1968) (杨德骊, 1984); 4. 穿孔贝目 (Terebratulida Moore, 1952) (牟崇健、刘春莲, 1989)。

二叠贝类的主要特征为: 壳体二叶型, 侧貌凹凸型或平凸型, 具中槽、中隆和前缘凹缺, 壳表饰以细瘤突; 背壳具由内铰窝脊构成的简单主突起和铰窝, 叶上还具简单的腕脊; 腹壳具铰齿和中央肌痕台; 两壳边缘具边缘脊; 无茎孔, 用固着环包卷在外物上生活; 壳壁假疹质(插图 3, 5)。

基于这些特征, 可以肯定此类与典型的穿孔贝目的区别很明显。腕环、茎孔和疹质壳是穿孔贝目的最主要构造特征 (Muir-Wood *et al.*, 1965), 然而, 至今未在这类中被发现, 因此, 不宜将其归入穿孔贝目。不过在穿孔贝目中, 有一类特殊的类群——鞘壳贝亚目 (Thecideidina Elliott, 1958)。其形态与此类很接近, 两者皆为凹凸型或平凸型壳, 具相似的主基构造, 都无茎孔和腕环, 并都为固着生活。其中, 又以 *Davidsonella* 属更接近此类, 前者壳形也为直长的二叶型。长期以来, 鞘壳贝类的分类一直处在争论之中。有的认为鞘壳贝类是从扭月贝大类 (包括扭月贝类、长身贝类和欧姆贝类) 演化而来 (Baker, 1970; Cowen and Rudwick, 1967; Elliott, 1948; 1953; Grant, 1972; Oehlert, 1887; Pajaud, 1966; Rudwick, 1968; 1970; Termier and Termier, 1959; 1970; Termier and Pajaud, 1966)。另一种看法是, 鞘壳贝类与穿孔贝类或石燕贝类的联系较密切 (Baker, 1984; Williams, 1955; 1956; 1968; 1973; Williams and Rowell, 1965)。持后一种观点的学者的主要依据是其壳壁结构为疹质。可是, 鞘壳贝类的疹质结构及其在分类上的价值是 1 个有争议的问题。认为其壳疹不同于典

型的穿孔贝类的壳疹者也不乏其人 (Elliott, 1948, 1953, 1955; Rudwick, 1968, 1970)。当然,有的学者反对上述意见,认为鞘壳贝类具有真正的疹 (Williams, 1955, 1956, 1968, 1973; Williams and Rowell, 1965)。还有人认为疹可以多次在腕足动物演化过程中独立地发生,因而提出在目级分类上,疹的分类意义值得商榷 (Rudwick, 1970)。上面的论述表明,缺失腕骨和茎孔的鞘壳贝类似乎不应属于穿孔贝目,很可能与二叠贝类有密切联系。至于疹质结构,可能是鞘壳贝类作为扭月贝大类后期发展具疹支系的结果,而与穿孔贝类或石燕贝类的疹质结构无关。

另一方面,二叠贝类又接近长身贝类。主要表现在两者都是以凹凸型或平凸型壳体和假疹质壳为特征的。其中,与长身贝亚目的库珀贝科尤为相近,后者壳体也为二叶型。但是,长身贝类的最重要特征是壳表面的壳刺或壳瘤和壳内的内刺,然而在二叠贝类中未发现这些构造。因此,可以这样认为,虽然二叠贝类极可能与长身贝类同属以凹凸型或平凸型壳及假疹为特征的扭月贝大类,却不宜归入长身贝亚目。

在提出二叠贝类归入欧姆贝目的观点时,Termier 等(1974)并未对所依据的特征进行充分论述。笔者经过深入地比较研究发现,它们之间在形态上具较多的一致性,从而说明此观点比较符合实际。首先,二叠贝类的二叶型壳与欧姆贝类背壳叶构造相似 (Termier *et al.*, 1974)。其次,两者壳壁皆具假疹,皆无由颗粒状碳酸钙组成的表层而只有片状纤维层。再者,它们的铰齿和铰窝的分布位置相同。不过,二叠贝类与欧姆贝目中现有的科存在区别,前者铰齿和铰窝发育程度高,背壳不具侧叶,壳内部具腕脊和中央肌痕台,壳表面饰以细瘤突。因此,这类化石代表欧姆贝目的 1 新科。科名采用何锡麟、朱梅丽(1979)建立的二叠贝科 (Permianellidae)。

综上所述,二叠贝科及有关类群的分类关系概括如下:

欧姆贝目 (Oldhaminida)

欧姆贝亚目 (Oldhaminidina Williams, 1953)

蕉叶贝超科 (Lyttoniaceae Waagen, 1883)

蕉叶贝科 (Lyttoniidae Waagen, 1883)

变形贝科 (Poikilosakidae Williams, 1953)

刺蕉叶贝科 (Spinolyttoniidae Williams, 1965)

二叠贝科 (Permianellidae He et Zhu, 1979)

鞘壳贝亚目 (Thecideidina Elliott, 1958)

鞘壳贝超科 (Thecideacea Gray, 1840)

似鞘壳贝科 (Thecidellinidae Elliott, 1958)

鞘壳贝科 (Thecideidae Gray, 1840)

二叠贝类的纤毛环属于何种类型呢? 此类贝体呈凹凸型或平凸型,壳腔狭窄,尽管腕腔占据了壳腔的大部分,其空间仍很小,加上腕脊简单,自然只能和简单的纤毛环匹配。二叶型的库珀贝类和鞘壳贝类的纤毛环一直被认为是裂腕型的。因此可以推定,同为二叶型的二叠贝类也应具裂腕型纤毛环。这样一来,欧姆贝亚目和鞘壳贝亚目的纤毛环类型呈现一定的规律性,即两者都发展了裂腕型、简单褶腕型和复杂褶腕型纤毛环的支系。在腕足动物的个体发育中,纤毛环的生长经历了简单到复杂的过程,其中 1 支为裂腕型纤毛环→简单褶腕型纤毛环→复杂褶腕型纤毛环 (Rudwick, 1970)。上述两亚目纤毛环的类型似乎也可能存在这样

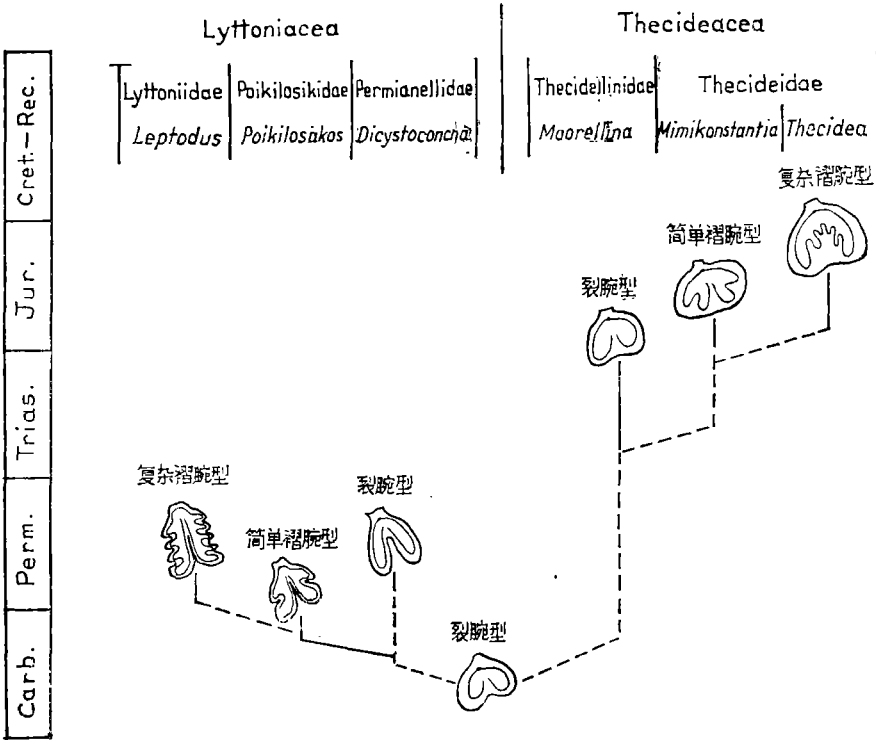


插图 7 欧姆贝亚目和鞘壳贝亚目的纤毛环类型及演化趋向
Types and evolutionary trends of lophophore for Oldhaminidina and Thecideidina

的演化关系(插图 7)。

演 化

(一) 二叠贝类的演化

在二叠纪的各个时期,都有二叠贝类分子的存在。它们具有共同的特点,皆为二叶型壳,具前缘凹缺,壳表饰有细瘤突,腹壳内具中央肌痕台。然而,在外部形态上,不同时期的分子拥有各自的特点。插图 8 显示此类在 3 个方面随时间而变化(1)前缘凹缺在不断地加深。早二叠世(栖霞期和茅口期)分子的前缘凹缺仅出现在壳体的前半部;晚二叠世吴家坪期分子的前缘凹缺已伸入到壳体的后半部,长度一般为 1/2—2/3 壳长;长兴期分子凹缺的长度则为壳长的 2/3—3/4。(2)贝体长度逐步增加。早二叠世分子的长度一般在 1.00cm 至 2.00cm 之间;而晚二叠世分子的长度平均为 2.90cm,其中又以长兴期分子最长,不低于 4.00cm。同时,长宽比也随之增加。比值从栖霞期的 1.22,经过茅口期的 1.36,变至吴家坪期的 1.74,最终在长兴期超过 1.80。(3)边缘复杂化。早二叠世分子的边缘光滑,没有附加构造;晚二叠世吴家坪期分子的边缘则出现了锯齿状围边;长兴期分子的边缘则生出了栅栏状边缘刺。

(二) 二叶型腕足动物支系的发生及其意义

在腕足动物的发展史上,不断地有二叶型支系出现。尽管各个支系相互之间没有演化上的联系,但它们的发生及与各族群发展的关系上表现出统一性(插图 9)。首先,除了石燕贝族和小嘴贝族,有铰纲的各个主要族群都有二叶型支系发生。如,正形贝族中出现了双腔贝 (*Di-*

coelosia); 扭月贝族中出现了双腹扭形贝 (*Dicoelostrophia*) 等。其次, 二叶型支系往往在各个族群的繁盛时期出现。如, 双腔贝出现在正形贝族最繁荣的时期——奥陶纪; 库珀贝 (*Cooperina*) 出现在长身贝族最兴旺发达时期——石炭纪和二叠纪等。这些特点意味着在生物大发展时期, 出现生物的高度辐射适应, 食物和空间资源被充分利用。为了适应未曾占据过的生境, 生物产生了一些特殊的形态类型。二叶型支系的出现可能就是这种发展的结果。它们通过强化壳体的两叶结构, 提高了水体循环能力, 从而达到了更高的取食效率。而对于石燕贝族和小嘴贝族来说, 其壳体通常发育了较显著的中槽和中隆, 两翼分割很清楚, 似乎不需专门发展二叶型支系以适应某种环境。

生 态

和对二叠贝类壳体形态的研究相比较, 有关生态特点和地理分布的资料显得十分不足。除了牟崇健、刘春莲(1989), 至今未见其它研究者涉足此领域。现就其固着方式、居群特征、环境特点和古地理分布论述如下。

二叠贝类的固着方式比较新奇, 它是利用腹壳顶部之固着环固定在外物上, 并不是用腹壳顶区附着在外物上(杨德骊, 1984), 也不是用肉茎固着在外物上(牟崇健、刘春莲, 1989)。从已发表的(何锡麟、朱梅丽, 1979, 图版 II, 图 1, 2; 杨德骊, 1984, 图版 31, 图 12, 15; 插图 5—9; 牟崇健、刘春莲, 1989, 图版 I, 图 1, 2, 5—7; 图版 II, 图 1; 图版 III, 图 6; 插图 1—3) 和本文论述的(图版 I, 图 2, 4, 7)化石材料中均可发

现, 此类壳体后端一般与海百合茎紧紧相连, 即壳体后端紧贴在海百合茎上。在泥岩标本上, 可以观察到海百合茎四周围岩上保存有此类壳体表面细瘤突的印痕; 在灰岩标本的系统切面上, 可直接见到壳质围绕海百合茎生长(插图 4)。目前, 还未发现以其它外物作为固着基的。因此, 此类是以海百合茎为固着基生活, 而且壳体成水平地从海百合茎上伸出, 悬浮在水体中(插图 10)。Dodd 和 Stanton, Jr. (1981) 依据着生位置将悬食类分成 3 种类型: 内栖悬食类 (infaunal suspension feeders)、底上悬食类 (epibenthic suspension feeders) 和附生悬食类 (epizoan suspension feeders)。很显然, 二叠贝类是属于高层附生悬食类。值得注意的是, 与之类似的二叶型腕足动物——双腔贝 (*Dicoelosia*) 也是固着在柱状外物(如藻类)上(Wright, 1967)。或许由此判断, 二叶形腕足动物皆采用这种特殊的高层附生固着方式。换言之, 这种方式是导致壳体二叶形的主要因素之一。

此外, 经常可见二、三个个体围绕 1 支海百合茎着生的标本(图版 I, 图 8; 牟崇健、刘春

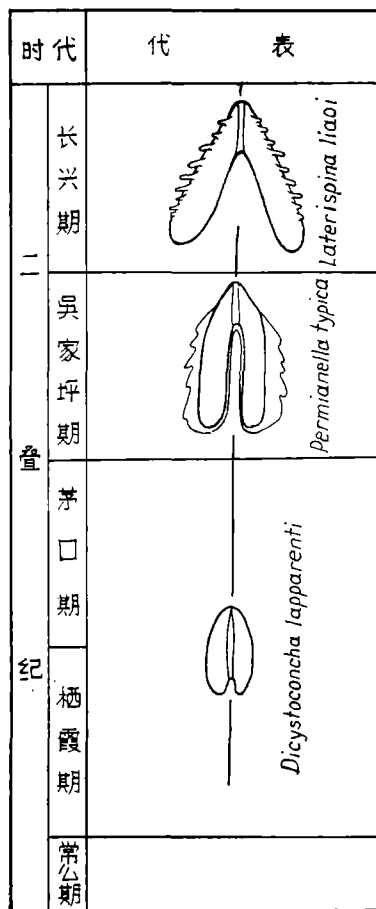


插图 8 二叠贝科的形态演变及属种的地质历程
Morphological change and stratigraphical distribution of the permianellids

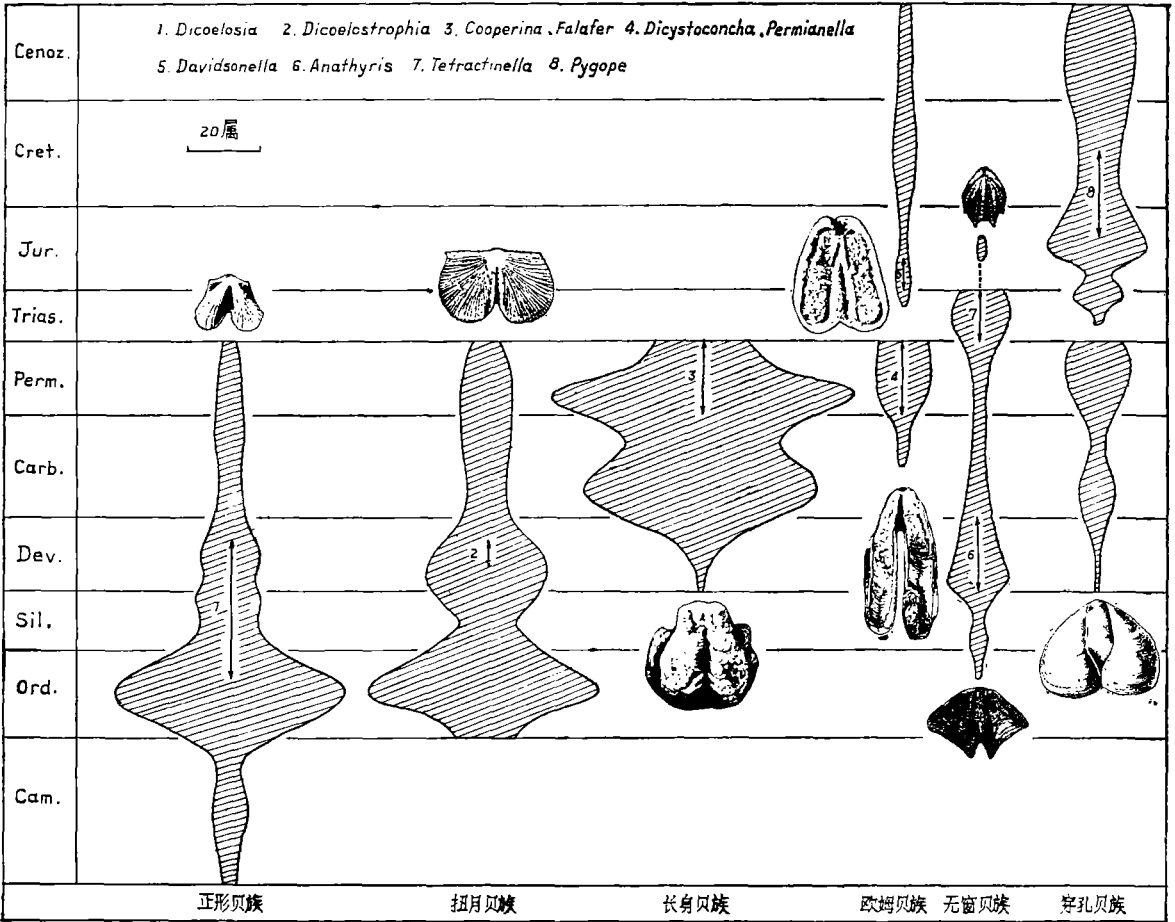


插图 9 主要腕足动物族群的二叶型支系的发生时间
Occurrence of main groups with bilobate outline in geological history

莲, 1989, 图版 I, 图 6, 7), 或两枚腹壳背对背固着在同一海百合茎上的标本 (图版 II, 图 6)。这反映出此类可呈簇状固着于海百合茎上。

广东加禾县广州组夏茅段产二叠贝类层为笔者重点采集层位。夏茅段为茅口期晚期的沉积 (牟崇健、刘春莲, 1989; 韩德馨、杨起主编, 1980), 以浅海相、滨海相和潟湖相为主。采集层岩性是层理不显的泥岩, 含大量的海生动物化石, 显然属浅海沉积。其中所含化石群落的分异度高, 除有二叠贝类外, 还有其它腕足动物 *Neochonetes*, *Cathaysia*, *Tyloplecta*, *Edrioste-ges*, *Leptodus*, *Oldhamina* 等属的分子, 双壳类 *Euchondria*, *Aviculopecten*, *Etheripecten*, *Acanthopecten*, *Streblochondria*, *Guizhoupecten*, *Astartella*, *Bakevella*, *Wilkingia* 等属的分子, 和在群落中占次要地位的菊石、苔藓虫、海百合、三叶虫、腹足类。此群落的优势类群为腕足类和双壳类。在这个群落中, 二叠贝类 *Dicystoconcha lapparenti* 居群是 1 个特征居群。其生存曲线为上拱型 (插图 11)。这种生存曲线一般代表个体的存活率较高 (Dodd and Stanton, Jr., 1981), 即老年期死亡率高, 幼年期和成年期的死亡率低。因此, 上述居群和其所在环境的关系是融洽的。当然, 化石的埋葬作用可能会改变化石居群的结构特征, 其影响程度尚待今后进一步研究。从所在群落和岩相特点看, 二叠贝类是生活在正常浅海的泥质底域

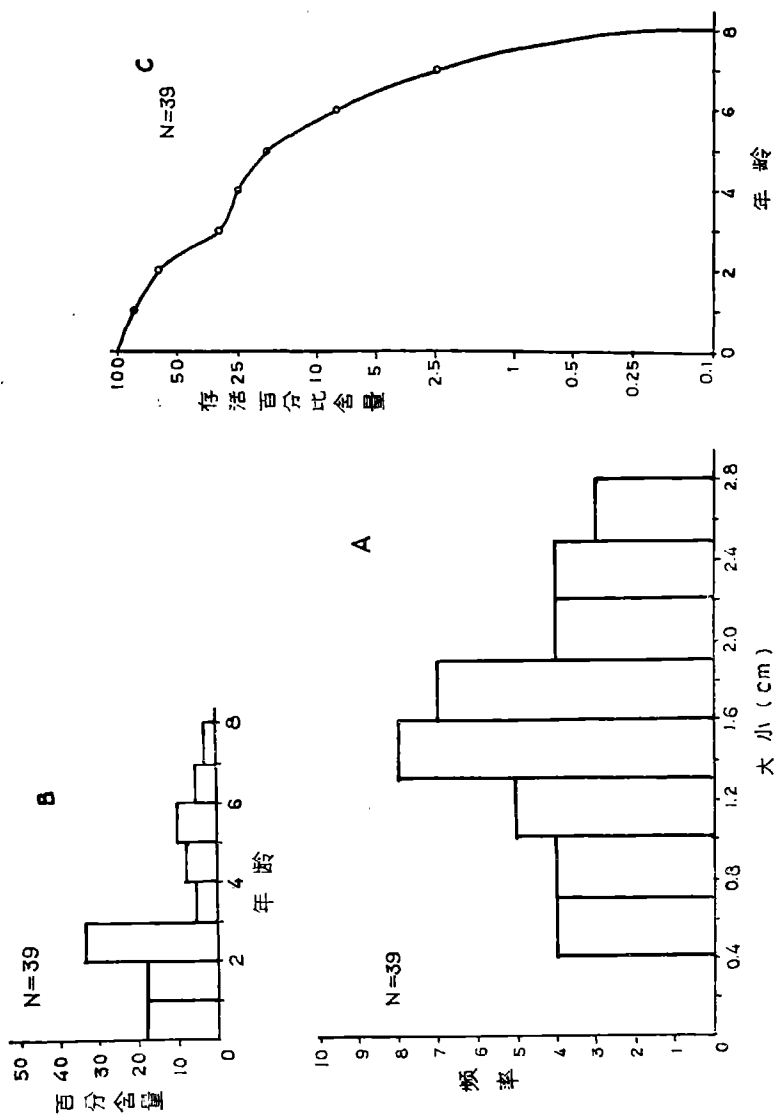


插图 11 广东加禾县广州组夏茅段二叠贝类 *Dicystoconcha lapparenti* 居群的生存曲线图
 Growth curve of *Dicystoconcha lapparenti* population from Xiamao Member of Guangzhou
 Fm. in Jiahe County, Guangdong
 A——大小-频率直方图 (size-frequency distribution); B——年龄-频率直方图 (age-frequency
 distribution); C——生存曲线图 (growth curve)

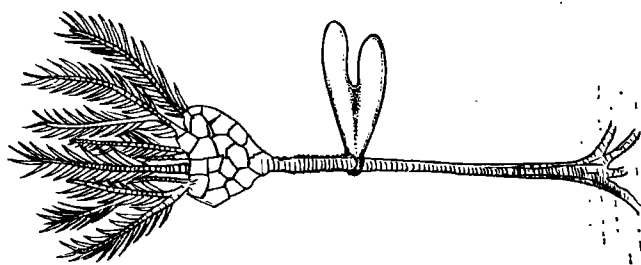


插图 10 示二叠贝类的固着方式
 Cementation of the permianellids

上,相当于 Boucot 的底栖组合带第 3 带(戎嘉余,1986),栖息深度接近浪基面。

此类化石还大量地保存在灰岩中。如,内蒙古扎鲁特旗查干楚鲁的标本就产在砾状灰岩、生物碎屑灰岩的柳条沟组中。四川东部二叠纪晚期灰岩相沉积中也有大量的标本(曾勇,1983)。按生态类型分类统计(Grant, 1971),在四川东部与此类化石伴生的其它腕足动物中,中性类型占 41%,喜礁型和厌礁型分别占 18%。这表明,二叠贝类也可以生活在近礁相灰质底的浅海中。

二叠纪的生物地理区通常被划分成 3 个大区:北极区、特提斯区及澳大利亚区。其中特提斯区又包括 3 个带(张守信、金玉玕,1976)。中带包括中国大部分、帕米尔、费尔干纳、高加索、阿美尼亚及土耳其等地,生物以扬子区系为代表的热带型动物群为主。其两侧为南带和北带,以亚热带型动物群为代表。从二叠贝类化石采集点的分布看,它们仅出现在属于中带的中国(广东、浙江、吉林、内蒙古东部、江西、广西、湖南、湖北、四川和贵州)、日本、泰国和阿富汗,而未在其它地区出现。因此,二叠贝类可能是热带动物群的特有分子。

系 统 描 述

二叠贝科 Family Permianellidae He et Zhu, 1979

特征 贝体呈二叶型,具中槽、中隆和前缘凹缺,侧貌为凹凸型或平凸型,壳饰为细瘤突。腹内具铰齿和中央肌痕台;背内具由内铰窝脊构成的主突起和铰窝,还具简单的腕脊。壳壁为假疹质。

包括的属: *Dicystoconcha* Termier *et al.*, 1974; *Permianella* He et Zhu, 1979: *Laterispina* gen. nov.。

分布时代 日本、泰国、阿富汗和中国的广东、浙江、吉林、内蒙古东部、江西、广西、湖南、湖北、四川、贵州。二叠纪栖霞期至长兴期。

双荚贝属 Genus *Dicystoconcha* Termier *et al.*, 1974

1974 *Dicystoconcha* Termier *et al.*

1982 *Dipunctella* Liang, 梁文平 (pro parte)。

1984 *Guangjiayanella* Yang, 杨德骧。

1989 *Guangdongina* Mu et Liu, 牟崇健、刘春莲。

模式种 *Dicystoconcha lapparenti* Termier *et al.*, 1974

鉴别特征 除具科级特征外,贝体小至中等,轮廓多变;中槽和中隆较长,前缘凹缺较浅;壳体侧缘光滑,无附加构造。

包括的种: *Dicystoconcha lapparenti* Termier *et al.*, 1974。

讨论 *Dicystoconcha* Termier *et al.*, *Dipunctella* Liang, *Guangjiayanella* Yang, *Guangdongina* Mu et Liu 是不同学者根据各自拥有的标本建立的,相互之间没有进行比较。仔细查阅文献、对比图影或标本后,发现这 4 属的形态具有共同的特点,如:壳体比较小,前缘凹缺浅,中槽和中隆则长,侧缘光滑,没有附加构造。而且生存时间几乎一致,都为早二叠世。此外,4 属的模式种还是建立在形态相同的标本上的,例如, *Dicystoconcha lapparenti* 的标本(Termier *et al.*, 1974, 图版 22, 图 1, 2)、 *Guangjiayanella guangjiayanensis* 的标本(杨德骧, 1984, 图版 31, 图 14, 15)与 *Guangdongina xiamaoensis* 的标本(牟崇健、刘春莲, 1989,

图版 I, 图 1—7; 图版 II, 图 1—3) 具有相同的形态特征。因此, 这 4 属的涵义相互重叠, 彼此形态不易分开, 应被视为同一属。其中, *Dicystoconcha* Termier *et al.*, 1974 建立最早, 为有效属名, 其余 3 者为晚出同异名。

分布时代 日本、阿富汗和中国的广东、浙江、吉林、内蒙古东部、湖南、湖北。栖霞期至茅口期。

莱泊仁特双荚贝 *Dicystoconcha lapparenti* Termier *et al.*, 1974

(图版 I, 图 1—9; 图版 III, 图 1—7)

1974 *Dicystoconcha lapparenti* Termier *et al.*, p.123, pl.22, figs. 1—2.

1982 *Dipunctella stenosulcata* Liang, 梁文平, 228 页, 图版 100, 图 7—8。

1984 *Guangjiayanella guangjiayanensis* Yang, 杨德骧, 212 页, 图版 31, 图 12—16。

1989 *Guangdongina xiamaoensis* Mu et Liu, 牟崇健、刘春莲, 图版 I, 图 1—9; 图版 II, 图 1—7。

1989 *Guangdongina perforans* Mu et Liu, 图版 II, 图 8; 图版 III, 图 1—3。

1989 *Guangdongina leguminiformis* Mu et Liu, 图版 III, 图 4—8。

1989 *Guangdongina* sp., 牟崇健、刘春莲, 图版 II, 图 9。

描述 贝体长度为 1cm 至 3cm, 宽度为 1cm 至 2cm, 最宽处位于壳体的中前部, 离前缘为 1/5 或 2/5 壳长。轮廓多变, 可为宽三角形、窄三角形、卵形或带形。侧边缘的形状也多种多样, 一般为凸弧形、直线形或前凹后凸的“S”形。中槽明显, 深浅不一, 断面可呈“U”或“V”字型, 其宽度在 0.05cm 至 0.35cm 之间; 其形状可为窄楔形、宽楔形、透镜形或狭缝形。中隆不明显, 低而宽。前缘凹缺浅, 深度为 1/10 至 1/5 壳长。壳表面的细瘤突密度约为 20 粒/mm², 间距为 0.13mm 至 0.34mm。

讨论 牟崇健、刘春莲在研究广东加禾县的二叠贝类时, 建立了 1 新属、3 新种和 1 未定种。经过笔者详细采集和绘制的长宽比散布图发现, 此地的标本在图上没有形成几个分布中心的特点(插图 1)。在形状上, 尽管可以有 4 种类型, 但各个类型之间存在过渡和交叉, 没有截然断开的现象。因此, 广东加禾县的二叠贝类标本实为同一个居群的个体, 而不同类型仅是此居群内个体变异的不同表型。

本文认为前人所建立的 3 种 *Dicystoconcha lapparenti* Termier *et al.*, *Dipunctella stenosulcata* Liang, *Guangjiayanella guangjiayanensis* Yang 和广东加禾县的二叠贝类实际上是 1 种, 即 *Dicystoconcha lapparenti* Termier *et al.*。因为这些种在形态上没有明显的区别, 它们之间的差异基本上都处在广东加禾县二叠贝类居群的变异范围内(插图 12)。

产地层位 广东加禾县鹤边村广州组茅荻段上部; 吉林延边县柯岛组; 内蒙古扎鲁特旗查干楚鲁柳条沟组上部; 浙江桐庐冷坞组; 湖南嘉禾县斗岭组顶部; 湖北秭归县栖霞组马鞍段顶部。

二叠贝属 Genus *Permianella* He et Zhu, 1979

1979 *Permianella* He et Zhu, 何锡麟、朱梅丽。

1982 *Dipunctella* Liang, 梁文平 (pro parte)。

模式种 *Permianella typica* He et Zhu, 1979

鉴别特征 除具科级特征外, 贝体中等大小, 轮廓长卵形; 中槽和中隆较短, 前缘凹缺较深, 可达 1/2 壳长以上; 侧缘具不规则锯齿状围边。

包括的种: *Permianella typica* He et Zhu, 1979

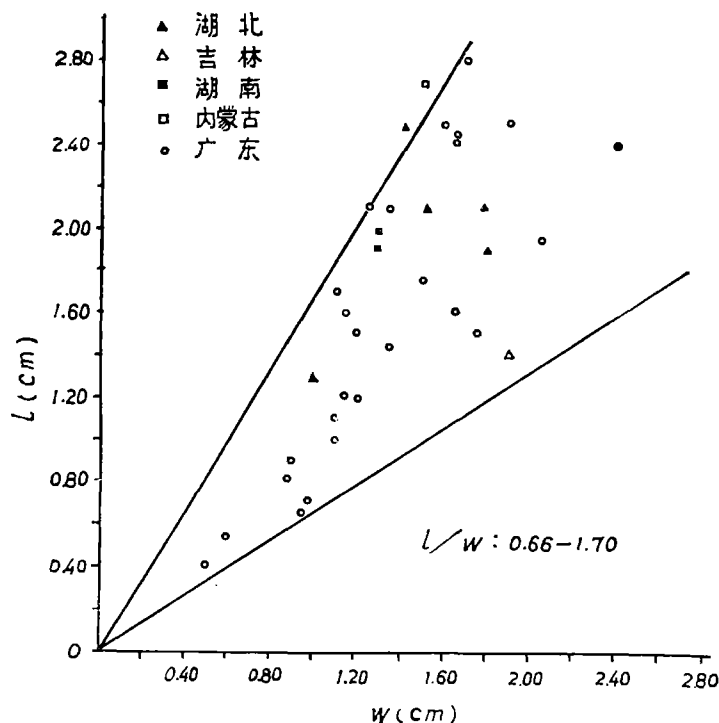


插图 12 早二叠世二叠贝类个体的变异范围

Sample size distribution of the permianellids from Lower Permian

注释 此属以贝体呈长卵形,前缘凹缺较深和侧缘具不规则锯齿状围边,区别于 *Dicystoconcha*。

分布时代 中国的浙江、江西和四川。吴家坪期。

典型二叠贝 *Permianella typica* He et Zhu, 1979

(图版 II, 图 1—3)

1979 *Permianella typica* He et Zhu, 何锡麟、朱梅丽, 132 页, 图版 I, 图 1; 图 II, 图 1—3; 图版 III, 图 1—3。

1979 *Permianella* sp., 何锡麟、朱梅丽, 133 页, 图版 I, 图 2—3。

1982 *Dipunctella contracta* Liang, 梁文平, 229 页, 图版 102, 图 3。

描述 贝体平均壳长 2.9cm, 平均壳宽 1.5cm, 最宽处位于壳体的前部, 距前缘约 1/4 壳长。壳体的后 1/3 部分为三角形, 前 2/3 部分为带形, 使轮廓呈长卵形。侧边缘一般呈凸弧形。中槽短而深, 横切面为“U”字型; 中隆不明显, 低而宽; 前缘凹缺较深, 一般为 1/2 至 2/3 壳长。细瘤突密度为 25 粒/mm², 间距为 0.23mm 左右。腹壳侧缘具不规则锯齿状围边, 其宽度约 0.15cm, 一般是中部宽, 前后部分较窄。

产地层位 中国江西宜春地区龙潭组下部; 浙江长兴龙潭组。

边缘刺贝(新属) *Laterispina* gen. nov.

模式种 *Laterispina liaoi* gen. et sp. nov.

鉴别特征 除具科级特征外, 贝体一般较大, 轮廓可为三角形或带形。具很短的中槽和中隆, 前缘凹缺特别深, 一般达到壳体长的 2/3。壳体侧缘具栅栏状边缘刺。

包括的种: *Laterispina liaoi* gen. et sp. nov.

注释 此新属与 *Dicystoconcha* Termier *et al.* 和 *Permianella* He et Zhu 两属的区别明显,前者具有特征性的栅栏状边缘刺以及特别深的前缘凹缺。

分布时代 中国广西、四川和贵州。长兴期。

廖氏边缘刺贝(新种) *Laterispina liaoi* gen. et sp. nov.

(图版 II, 图 4—12)

描述 贝体不短于 4cm, 不窄于 2cm, 最宽处位于前部。轮廓为三角形。侧缘直。中槽短而深,中隆发育一般,前缘凹缺特别深,一般为 2/3 壳长,而且特别宽,可达 0.4cm 以上。壳表之细瘤突密度为 25 粒/mm², 间距为 0.25mm。腹壳侧缘具栅栏状边缘刺;其排列整齐,间距为 0.15cm;边缘刺断面呈扁圆状,直径为 0.1cm;刺一般是从靠近边缘的侧坡上向背前方伸出。

注释 建立此新种所依据的标本共 11 块。其中,10 块为硅化标本,皆为廖卓庭提供。这些标本比较清楚地显示了内部形态及外部装饰。为感谢廖卓庭的辛勤采集和慷慨赠送,特以其姓名命名此种。

新种的特点为: 贝体呈三角形、凹缺特别宽。

产地层位 广西扶绥县长兴组上部;四川重庆长兴组上部。

结 论

通过上面的深入研究,对二叠贝类的古生物学特征的认识有以下几点。

1. 二叠贝类的共同特征是: 前缘显著凹缺;壳表层饰有密集细瘤突,内层具中空假疹;腹内具中央肌痕台;背内具直的腕脊;顶部壳质向后伸出,形成固着环。这些形态学特点表明,这是欧姆贝族的 1 个支系,可能与长身贝族和鞘壳贝族的二叶型腕足动物支系存在某种错综复杂的关系。因此,要阐明这种关系,就需要对有关属种,如 *Davidsonella*, *Falafer* 等的壳壁结构,作进一步研究。

二叠贝科现有形态显著不同的 3 属和 3 种。其中, *Dicystoconcha lapparenti* Termier *et al.* 出现在早二叠世; *Permianella typica* He et Zhu 出现于晚二叠世早期; *Laterispina liaoi* gen. et sp. nov. 则出现在晚二叠世晚期。

2. 二叠贝类以腹壳顶部之固着环固着在海百合茎上,在摄食层次上属于高层附生悬食类。主要生活于热带近礁相灰质基底或浅海近浪基面的泥质基底的环境中,是二叠纪特提斯海域的特有分子。

3. 二叠贝类生存于二叠纪。从早期至晚期,其形态变化的趋势是贝体加长,凹缺加深,边缘复杂化。与其它有铰纲腕足动物族系的二叶型支系发生的进程相似,二叠贝类发生在欧姆贝族高度辐射适应阶段。

参 考 文 献

- 戎嘉余, 1986: 生态地层学的基础——群体生态的研究。中国古生物学会第十三、十四届学术年会论文选集。安徽科学技术出版社。1—24 页。
- 牟崇健、刘春莲, 1989: 新类型的腕足动物——*Guangdongina* 及其生态环境。古生物学报, 28(4): 455—462。
- 何锡麟、朱梅丽, 1979: 腕足动物化石——新类型及其系统分类。中国矿业学院学报, 1979(3): 131—140。

- 张守信、金玉珩, 1976: 珠穆朗玛峰地区上古生界腕足动物化石。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。159—242 页。
- 金玉珩, 1963: 我国下二叠统的乌鲁木齐贝。古生物学报, 11(1): 1—31。
- 杨德骧, 1984: 腕足动物门, 长江三峡地区生物地层学(3)晚古生代分册。地质出版社。203—239 页。
- 梁文平等, 1982: 腕足动物门, 华东地区古生物图册(二)晚古生代分册。地质出版社。186—256 页。
- 曾勇, 1983: 四川华莹山二叠纪腕足动物组合层序。中国矿业学院学报, 1983(4): 53—67。
- Baker, P. G., 1970: The growth and shell microstructure of the thecideacean brachiopod *Moorellina granulosa* (Moore) from the Middle Jurassic of England. *Palaeontology*, 13(1): 76—99。
- , 1984: New evidence of a spiriferide ancestor for the Thecideidina (Brachiopoda). *Palaeontology*, 27(4): 857—866。
- and D. G. Elston, 1984: A new polyseptate thecideacean brachiopod from the Middle Jurassic of the Cotswold, England. *Palaeontology*, 27(4): 777—791。
- and K. Laurie, 1978: Revision of Aptian thecideidine brachiopods of the Faringdon Sponge Gravels. *Palaeontology*, 21(3): 555—570。
- Cooper, G. A. and R. E. Grant, 1974: Permian brachiopods of West Texas, II. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 15: 384—457。
- Cowen, R. and M. J. S. Rudwick, 1967: *Bittnerula* Hall and Clarke, and evolution of cementation in the Brachiopoda. *Geol. Mag.*, 104(2): 155—159。
- Dodd, J. R. and R. J. Stanton, Jr., 1981: *Paleoecology, concepts and applications*. John Wiley and Sons, Inc.
- Elliott, G. F., 1948: Palingenesis in Thecidea (Brachiopoda). *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, ser. 12, 1(1): 1—30。
- , 1953: The classification of the thecidean brachiopods, *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, ser. 12, 6(69): 693—701。
- , 1955: Shell-structure of thecidean brachiopods. *Nature*, 175(4469): 1124。
- , 1965: Order uncertain—Thecideidina: in *Treatise on Invertebrate Paleontology*, part H, Brachiopoda. vol. 2, H857—H862。
- Grant, R. E., 1971: Brachiopods in the Permian reef environment of West Texas. *Proc. N. Am. Paleont. Conven.*, 1969, part J, 1444—1481。
- , 1972: The lophophore and feeding mechanism of the Productidina (Brachiopoda). *J. Paleont.*, 46(2): 213—249。
- Muir-Wood, H. M. *et al.*, 1965: Terebratulida: in *Treatise on Invertebrate Paleontology*, part H, Brachiopoda. vol. 2, H728—H857。
- Nekvasilova, O., 1967: *Thecidiopsis (Thecidiopsis) bohémica* imperfecta n. subsp. (Brachiopoda) from the Upper Cretaceous Bohemia. *Sbor. Geol. Paleont., rada P*, 9: 115—136。
- Oehlert, D. P., 1887: In Fischer, P. H., *Manuel de conchyliologie et de paleontologie conchyliologique, ou Histoire naturelle des mollusques vivants et fossiles: pt. II, F. Savy (Paris)*. 1189—1334。
- Pajaud, D., 1966: Note preliminaire a la classification des thecidees (brachiopodes). *Bull. Soc. Geol. Fr.*, ser. 7, 8(4): 615—620。
- Rudwick, M. J. S., 1968: The feeding mechanisms and affinities of the Triassic brachiopods *Thecospira* Zugmayer and *Bactrynum* Emmrich. *Palaeontology*, 11(3): 329—360。
- , 1970: *Living and fossil brachiopods*. Hutchinson Univ. Library, London。
- Termier, H. and G. Termier, 1959: Contribution a la classifications des brachiopodes le lophophore des collolophides nov. ord.. *Bull. Soc. Geol. Fr.*, ser. 7, 1(3): 233—244。
- and ———, 1970: Les productoides du Djouffien (Permien superieur) dans la Tethys orientale essai sur l'agonie d'un phylum. *Ann. Soc. Geol. Nord.*, 90(4): 443—461。
- *et al.*, 1974: *Monographie du Permo-Carbonifere de Wardak (Afghanistan Central)*. Documents des Laboratoires de Geologie de la Faculte des Sciences de Lyon, H. S. 2。
- and D. Pajaud, 1966: Decouverte d'une thecidee dans le Permien du Texas. *C. R. Acad. Sc. Paris*, ser. D, 263(4): 332—335。
- Williams, A., 1953: The morphology and classification of the oldhaminid brachiopods. *J. Washington Acad. Sci.*, 43(9): 279—287。
- , 1955: Shell-structure of the brachiopod *Lacazella mediterraneum* (Risso). *Nature*, 175(4469): 1123—1124。
- , 1956: The calcareous shell of the Brachiopoda and its importance to their classification *Biol. Rev.*, 31(3): 243—287。
- , 1968: A history of skelatal secretion among articulate brachiopods. *Lethaia*, 1(3): 268—287。
- , 1973: The secretion and structural evolution of the shell of thecideidine brachiopods. *Phil. Trans. Roy. Soc. London, B*, 264(865): 439—478。

- *et al.*, 1965: Brachiopoda: in *Treatise on Invertebrate Paleontology*, part H. vol. 1, 2.
- and A. J. Rowell, 1965: Morphology, evolution and phylogeny: in *Treatise on Invertebrate Paleontology*, part H, Brachiopoda. vol. 1, H57—H136; H164—H214.
- Wright, A. D., 1967: The brachiopod *Dicoelosia biloba* (Linnaeus) and related species. *Arkiv. For Zoologi*, 20(14): 261—319.

[1989年3月23日收到]

ON PERMIANELLIDS (BRACHIOPODA)

Wang Hua-yu and Jin Yu-gan

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

Key words: Brachiopod, Oldhamioid, Permianellid, Shell structure, Evolution

Summary

The permianellids are so peculiar in morphology that considerable confusion about their systematic position remains to be clarified. They were first described by Termier *et al.* in 1974 and assigned to the oldhamioids. After then, several authors introduced some genera based on their own permianellid specimens, namely, *Permianella* He et Zhu, 1979, *Dipunctella* Liang, 1982, *Guangjiayanella* Yang, 1984, and *Guangdongina* Mu et Liu 1989, and referred them to different orders of the Articulate Brachiopoda, such as Productidina and Terebratulida. Some authors even proposed a new order for them. A detailed study of the shell-shape, ornament, internal morphology and shell structure shows that the permianellids are characterized by their concavo-convex profile, bilobate outline, outer surface decorated with dense, tiny tubercles, long narrow brachial ridge on each lobe of dorsal valve and hollow middle muscle attachment platform on ventral valve. Their shell displays a two-layered structure, with the outer layer composed of tubercle core, pseudopuncta and laminar fibre and the inner layer of pseudopuncta and laminar fibre. All these characters indicate that the permianellids have an affinity to the oldhamioids and might be treated as a new family of this order.

The permianellids have been found in Afghanistan, Thailand, Japan and China, forming an endemic group of the Permian Tethyan fauna. Phylogenetically, they can be divided into three stages represented by three genera respectively, namely, *Dicystoconcha* Termier *et al.*, 1974 of the Early Permian (which is a valid name with other genera *Dipunctella* Liang (part), *Guangjiayanella* Yang and *Guangdongina* Mu et Liu as its later synonyms), *Permianella* He et Zhu of the early Late Permian and *Laterispina* gen. nov. of the latest Permian. The latter two genera, which are mainly different in lateral margins, can be distinguished from the former by their more elongate outline, deeper incision and more complicated lateral margins. It is interesting to note that the permianellids appeared in a high diversity stage of the oldhamioids as those groups with bilobate outline did in a similar stage of orders of the Articulate Brachiopoda except Rhynchonellida and Spiriferida.

Based on analysis of attachment pattern, characters of population, lithological facies and associated faunas, it is inferred that the permianellids belong to higher epizoan suspension feeders in the community of near-reef or of mud-bottom near wave base.

Description of Family and Genus
Suborder Oldhaminidina Williams, 1953
Superfamily Lyttoniaceae Waagen, 1883
Family Permianellidae He et Zhu, 1979

Shell concavo-convex, bilobate in outline, with sulcus in ventral valve, fold in dorsal valve and emarginate anterior margin, ornamented with dense, tiny tubercles; ventral valve with teeth and middle muscle attachment platform; dorsal valve with cardinal process and socket, simple brachial ridge developed; shell substance mainly pseudopunctate.

Genera: *Dicystoconcha* Termier *et al.*, 1974; *Permianella* He et Zhu, 1979; *Laterispina* gen. nov..

Occurrence: Lower Permian (Chihstian) to Upper Permian (Changhsingian), Afghanistan, China, Japan and Thailand.

Genus *Laterispina* gen. nov.

Type species: *Laterispina liaoi* gen. et sp. nov., pl. II, figs. 4—12.

Distinguishing characters: Permianellidae with large shell, short sulcus and fold, belt-like or triangular in outline; anterior incision much deeper; margins ornamented with marginal spines like railings.

Species assigned to this genus: *Laterispina liaoi* gen. et sp. nov..

Remarks: This genus is distinguished from *Dicystoconcha* Termier *et al.*, 1974 and *Permianella* He et Zhu, 1979 by its much deeper incision and marginal spines.

Occurrence: Changhsingian, Guangxi, Sichuan and Guizhou, China.

图 版 说 明

照片均未加润饰。标本保存在南京地质古生物研究所。

图 版 I

1—9. *Dicystoconcha lapparenti* Termier et al., 1974

1. 腹外模, ×3; 广东加禾县广州组; 采集号: HB-056; 登记号: 109142。2. 腹外模, ×3; 产地层位同上; 采集号: HB-016; 登记号: 109143a。3. 腹外模, ×3; 产地层位同上; 采集号: HB-011; 登记号: 109144。4. 腹外印痕, ×3; 湖南嘉禾县斗岭组; 室内编号: NJ-003; 登记号: 109145a。5. 腹外印痕, ×3; 广东加禾县广州组; 采集号: HB-016; 登记号: 109143b。6. 腹外模, ×3; 产地层位同上; 采集号: HB-041; 登记号: 109146。7. 背外印痕, ×3; 产地层位同 4; 室内编号同 4; 登记号: 109145b。8. 示簇生, ×2; 产地层位同 1; 采集号同 1; 登记号同 1。9. 示腹壳后端的海百合茎, ×6; 产地层位同 4; 室内编号和登记号同 4。

图 版 II

1—3. *Permianella typica* He et Zhu, 1979

产于江西宜春地区龙潭组。

1. 背外印痕(残留部分腹内印痕), ×2; 室内编号: NJ-005; 登记号: 109147。2. 背外印痕, ×2; 室内编号: NJ-006; 登记号: 109148a。3. 背内印痕, ×2; 室内编号同上; 登记号: 109148b。

4—12. *Laterispina liaoi* gen. et sp. nov.

产于广西扶绥县长兴组。

4. 背壳内观(示腕脊), ×1.5; 室内编号: NJ-013; 登记号: 109149。5. 背壳内观(示直铰合线和耳), ×2; 室内编号: NJ-012; 登记号: 109150。6. 腹壳内观(示腹壳后端和固着环), ×3; 室内编号: NJ-009; 登记号: 109151。7. 背壳外观, ×2; 室内编号和登记号同 5。8. 腹壳侧观(示边缘刺和细瘤突分布), ×1.5; 室内编号: NJ-010; 登记号: 109152。9. 腹壳内观, ×1.5; 正模 (Holotype); 室内编号: NJ-007; 登记号: 109153a。10. 背壳内观, ×1.5; 正模 (Holotype); 室内编号同上; 登记号: 109153b。11. 背壳外观, ×1.5; 室内编号和登记号同 10。12. 腹壳外观, ×1.5; 室内编号和登记号同 9。

图 版 III

1—7. *Dicystoconcha lapparenti* Termier et al., 1974

产于内蒙古扎鲁特旗(原黑龙江扎赉特旗)查干楚鲁柳条沟组; 室内编号: NJ-001; 登记号: 109154。

1. 示腹壳横切面壳壁全貌(扫描照片), ×155。2. 示外层细瘤突核心柱(扫描照片), ×790。3. 示界面(扫描照片), ×2300。4. 示内层假疹(扫描照片), ×1850。5. 示背壳横切面壳壁全貌(扫描照片), ×118。6. 示外表面细瘤突(扫描照片), ×118。7. 示内层假疹(显微照片), ×600。

8. 蕉叶贝类 (lyttoniids)

示假疹结构(显微照片), ×600; 室内编号: 3015; 登记号: 109155。

