

利用分枝分析方法对 *Sinospongophyllum* 的再研究

——兼论 *Sinospongophyllum crassiseptatum* 的居群变异

沈建伟

(中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008)

内 容 提 要

以桂林地区产出的大量 *Sinospongophyllum* 的个体发育资料为基础, 结合我国描述的 *Sinospongophyllum* 和 *Tabulophyllum* 以及国外已描述的一些有代表性的种作系统发育分析, 用分枝分析方法, 判别这两个属的亲疏关系, 认为 *Sinospongophyllum* 和 *Tabulophyllum* 并非同义属。同时, 对桂林地区大量产出的 *Sinospongophyllum crassiseptatum* sp. nov. 居群内变异作了较为详细的研究, 并讨论了引起变异的可能原因。

关键词 *Sinospongophyllum* 分枝分析 居群变异 桂林

一、前 言

桂林地区信都组碎屑岩之上, 吉维特期唐家湾组底部由碎屑岩向碳酸盐岩过渡的沉积——泥质灰岩和泥灰岩中产大量单体双带型、边缘发育泡沫板的四射珊瑚。按我国珊瑚研究者的分类意见, 其应归入 *Sinospongophyllum* 属, 而国外学者大多认为 *Sinospongophyllum* (Yoh, 1937) 为 *Tabulophyllum* Fenton et Fenton, 1924 的同义属 (Stumm, 1949; Soshkina, 1952, 1954; Bulvanker, 1958; Besprozvannykh, 1964; Tisen, 1967; Hill and Jell, 1970; Hill, 1981; Sorauf, 1988), 即使有些国外学者偏向使用 *Sinospongophyllum* 属名时, 也指出其与 *Tabulophyllum* 的亲缘关系和相似性 (Hill, 1942; Fontaine, 1966)。俞昌民等 (1982) 考虑这两个属的地质历程和泡沫板带的发育程度后, 仍主张将 *Sinospongophyllum* 与 *Tabulophyllum* 分开。

产自桂林地区的这类珊瑚的特征与 *Tabulophyllum* 属的模式种 *T. rectum* 的特征不尽相同, 主要在床板带分化的明显程度, 个体的侧生芽和一级隔壁在轴部的旋卷程度等方面有差异, 而与广西中部、云南东部、贵州南部、四川龙门山地区归入 *Sinospongophyllum* 的种特征相似。为此, 作者尝试用分枝分析方法, 结合桂林地区产出的大量该类珊瑚的个体发育资料, 对中国中、晚泥盆世 *Tabulophyllum* 和 *Sinospongophyllum* 的一些种, 对照 *Tabulophyllum* 的模式种和国外描述的该属一些有代表性种作系统发育分析, 以判别这两个属的亲疏关系。

Sinospongophyllum 系乐森珥 (Yoh, 1937) 所建, 其模式种 *S. planotabulatum* 产自广西平乐桥亭吉维特期东岗岭组。典型的 *Sinospongophyllum* 为角锥状单体, 隔壁外端不达外

壁,被边缘泡沫板所阻,次级隔壁多呈断续脊状,床板带在多数种内分异成两带。具有上述特征的珊瑚在我国南方滇、黔、桂及四川龙门山和西北一些地区的中泥盆世吉维特期沉积中分布广泛,层位稳定。在桂林地区,该类珊瑚与泡沫型珊瑚一起产自泥质物和陆源细粉砂含量较高的沉积中。乐森珪建立该属时,所选模式种的床板分化不明显,其特征被描述为“床板带多为完整平坦而规则的床板所组成”。为此,何原相(1978)根据四川龙门山地区的标本对该属的床板及其它特征作了修订和补充,床板的特征被修订为“明显地分化为两部分,轴部床板上拱,似穹窿状,而中部则平或下凹,轴缘床板短且下凹”。根据对产自桂林地区的该类珊瑚的床板特征的观察,所有被描述的5个种的床板带均分化为轴部宽平或下凹的床板和轴缘短而密集且下凹的床板,有些标本轴缘可出现两列短而密集的床板,这与何原相(1978)的描述相一致。

从乐森珪描述的该属模式种 *S. planotabulatum* 的纵切面(Yoh, 1937, Taf. VI, Fig. 26)可以看出,除轴部较平列的床板外,似乎已有分化出轴缘床板的趋势。在桂林的 *S. planotabulatum* 标本中,床板没有分化出轴缘床板的情况只存在于青年期的切面中(图版 I, 图 4e),随着个体长大和体径变粗,逐步分化出轴缘床板。这一特点在我国 *Sinospongophyllum* 标本中具有普遍性。

Stumm (1949)在对泥盆纪四射珊瑚进行研究、分类和修订中,把 *Sinospongophyllum* 作为 *Tabulophyllum* 的同义属,但他同时指出 *Sinospongophyllum* 的泡沫板发育程度不如 *Tabulophyllum*,而且床板连续完整,从这点考虑可保留 *Sinospongophyllum*。王鸿祯(1948)视 *Sinospongophyllum*, *Tabulophyllum* 以及 *Apolytophyllum* 均为 *Endophyllum* 的同义名。他在 1951 年的文章中进一步根据微细构造特征把 *Sinospongophyllum* 归入 *Endophyllum* Edwards et Haime, 1851。而 Engel 和 Schöuppe (1958)则把 *Sinospongophyllum* 作为 *Neospongophyllum* Wedekind, 1922 的同义属。

二、性状选择及极向分析

随着支序学的发展,人们越来越重视个体发育在分枝分析中的作用。为了确定特征极向,研究者找出了许多方法(de Jong, 1980),个体发育由于附加的假设最少,被认为是一种最直接、最行之有效的办法(Nelson, 1978, 1980; Patterson, 1983)。只要幼型形成性状不超过 5%,用这种方法作出的分枝分析研究就仍能较客观地反映出系统发育关系(Kraus, 1988),而低等无脊椎动物的幼型形成性状绝少会超过 5%。对地质时期生物的个体发育研究需要消耗大量的时间,一般在较低的种级水平上进行,有些生物个体发育的差异很小,因此有一部分研究者对此持怀疑态度。而对于四射珊瑚化石而言,连续切面法可对其个体发育作出比较全面的了解,在对属于同种的大量标本作连续切面后,经过统计分析,即可得出较为符合实际的特征演化极向。

根据我国已描述的 *Sinospongophyllum*、*Tabulophyllum* 和国外已描述的 *Tabulophyllum* 的模式种 *T. rectum* 及桂林的标本系统切面研究,拟选取 8 个性状讨论特征极向。

1. 一级隔壁长度

可观察到的一级隔壁长度有以下 3 种情况:(a)长达轴心,(b)长达轴部,(c)长度约为

1/2 半径。而由系统切面观察到的变化有 3 种情况： $a \rightarrow b, b \rightarrow c, b \rightarrow a; a, b, c$ 三种状态相互可能发生的转化为：

$$\begin{vmatrix} a \rightarrow a & a \rightarrow b & a \rightarrow c \\ b \rightarrow a & b \rightarrow b & b \rightarrow c \\ c \rightarrow a & c \rightarrow b & c \rightarrow c \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} 0 & a \rightarrow b & 0 \\ b \rightarrow a & 0 & b \rightarrow c \\ 0 & 0 & 0 \end{vmatrix}$$

观察 27 个样品,得出 $a \rightarrow b$ 的事件发生次数为 13; $b \rightarrow a$ 的发生次数为 9, $b \rightarrow c$ 的发生次数为 5。其中 a 种情况出现了 22 次,b 种情况出现了 27 次,c 种情况出现了 5 次,因此:

$a \rightarrow b$ 转移概率为: $\frac{13}{22}=0.59$; $b \rightarrow a$ 转移概率为: $\frac{9}{27}=0.333$; $b \rightarrow c$ 转移概率为: $\frac{5}{27}=0.185$ 。

发育形式为: $a \xrightarrow{a} b \rightarrow c$; 代码: $0 \xrightarrow{0} 1 \rightarrow 2$ 。

2. 次级隔壁发育程度

次级隔壁的发育分为 3 种情况:(a)次级隔壁完整,(b)次级隔壁断续状,(c)次级隔壁不发育。个体发育表现为早期次级隔壁发育完整,至青年期和成年期次级隔壁呈断续状,有的标本在成年期次级隔壁不发育,发育形成为:

$a \rightarrow b \rightarrow c$, 转化为代码: $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2$ 。

3. 隔壁的加厚程度

这类珊瑚的隔壁经常表现出加厚,有些隔壁加厚而侧向衔接,有些标本在隔壁基端或中段轻微加厚,而有很多标本隔壁是不加厚的。个体一般在早期隔壁加厚明显,而在后期则表现为微弱加厚或不加厚,3 种情况可表达为:

隔壁加厚:0;隔壁微弱加厚或在基部加厚:1;隔壁不加厚:2;发育形式为: $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2$ 。

4. 泡沫板带的宽度

泡沫板带的发育及宽度可表现出 3 种情况,青年期或幼年期泡沫板带不发育或发育很窄的泡沫板带,至成年期泡沫板带的宽度变大,可归纳为 3 种情况:

泡沫板带宽度 < 床板带宽度:0;泡沫板带宽度 = 床板带宽度:1;泡沫板带宽度 > 床板带宽度:2;发育形式为: $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2$ 。

5. 床板的发育形式

床板的发育有些分化明显,有些分化不明显。轴部床板平、下凹或分离,这里不作为衍征,而把轴缘床板的分化情况作为个体发育的一种极向,有 3 种情况:

没有分化出轴缘床板:0;分化出一列轴缘床板:1;分化出 2 列以上轴缘床板:2;发育形式为: $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2$ 。

6. 一级隔壁在轴部旋卷

许多标本描述有一级隔壁在轴部旋卷,而根据一些标本的系统切面可看出早期一级隔壁在轴部一般不旋卷,青年晚期大部分标本一级隔壁在轴部旋卷,而至成年期一些标本继续保持一级隔壁在轴部旋卷,一些标本一级隔壁在轴部微弱旋卷,3 种情况用代码表示为:

一级隔壁末端直、不卷:0;一级隔壁末端旋卷:1;一级隔壁末端微卷:2;发育形式为: $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2$ 。

7. 一级隔壁具凸板

隔壁加厚时因羽柄的膨胀而使边缘不平,出现一些凸板,而观察的许多标本隔壁多光滑,因此可以把隔壁光滑视为祖征,而把隔壁具凸板视为衍征,可表达为:

隔壁不具凸板:0;隔壁具凸板:1;发育形式为:0→1。输入计算机编码为:0,1。

8. 对隔壁的长度

对隔壁长度的变化也可作为一种特征极向来处理,可归纳为两种情况:对隔壁和一级隔壁等长,不易识别;对隔壁长于其它隔壁,并伸达体心或穿越体心,易识别。一般来说,主隔壁未表现出缩短,主内沟不显,对隔壁长度的变化可表达为:

对隔壁与一级隔壁等长:0;对隔壁长于一级隔壁到达中心或越过体心:1;由上述 8 个性状的极向分析后可得到表 1 的矩阵图。

表 1 从个体发育极向得出的性状矩阵
Character states matrix from ontogeny polarization procedure

<div>Characters</div> <div>Taxa</div>	Characters states							
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Tabulophyllum rectum</i>	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>T. butovi</i>	0	2	2	1	1	0	0	0
<i>T. dushanense</i>	1	1	1	2	0	2	0	0
<i>T. flexitabulatum</i>	0	2	2	2	0	2	0	0
<i>Sinospongophyllum latilimbatum</i>	0	1	2	2	1	1	0	1
<i>S. planotabulatum</i>	2	1	1	0	0	2	0	0
<i>S. rudiseptatum</i>	1	0	1	0	1	1	1	0
<i>S. conicum</i>	1	0	1	0	1	2	1	1
<i>S. shuimogouense</i>	1	0	0	0	2	1	1	1
<i>S. irregular</i>	2	1	1	0	2	1	0	0
<i>S. longmenshanense</i>	0	0	1	1	2	1	0	0
<i>S. longmenshanense minor</i>	1	1	1	0	1	0	0	0
<i>S. baiyangdongense</i>	1	0	0	0	2	1	1	1
<i>S. steroseptatum</i>	2	0	0	1	1	0	1	0
<i>S. pseudocarinatum</i>	1	0	1	0	1	0	1	0
<i>S. undulatum</i>	1	1	1	0	1	0	0	0
<i>S. giganteum</i>	1	0	2	2	1	1	0	0
<i>S. beiliuense</i>	1	1	1	0	1	2	0	0
<i>Tabulophyllum traversense</i>	1	0	1	0	1	1	0	0
<i>T. frusttabulum?</i>	1	0	2	2	2	2	0	1
<i>T. annulatum</i>	1	1	1	2	2	2	0	0
<i>Sinospongophyllum crassiseptatum</i>	0	1	0	2	1	1	0	1

三、分枝图解释和分析

将表 I 中的性状状态输入计算机,使用 Henning 86 version 1.5 (Farris,1988)进行运算,输入(ccod -;mhennig * ;bb * ;ie -),得到最简约的分枝图(插图 1)(其中 Length 39; Ci,35,ri,64)。

根据插图 1 可看出,*S. frusttabulatum* 与 *S. annulatum* 位于分枝图的最末端,这两个种在许多特征上都表现出相似性,并含有许多的进步性状,两者的差异主要表现在次级隔壁的发育程度和一级隔壁中对隔壁的发育程度。*S. frusttabulatum* 中央床板不完整,而相对来说 *S. annulatum* 具有更多的进步性状。

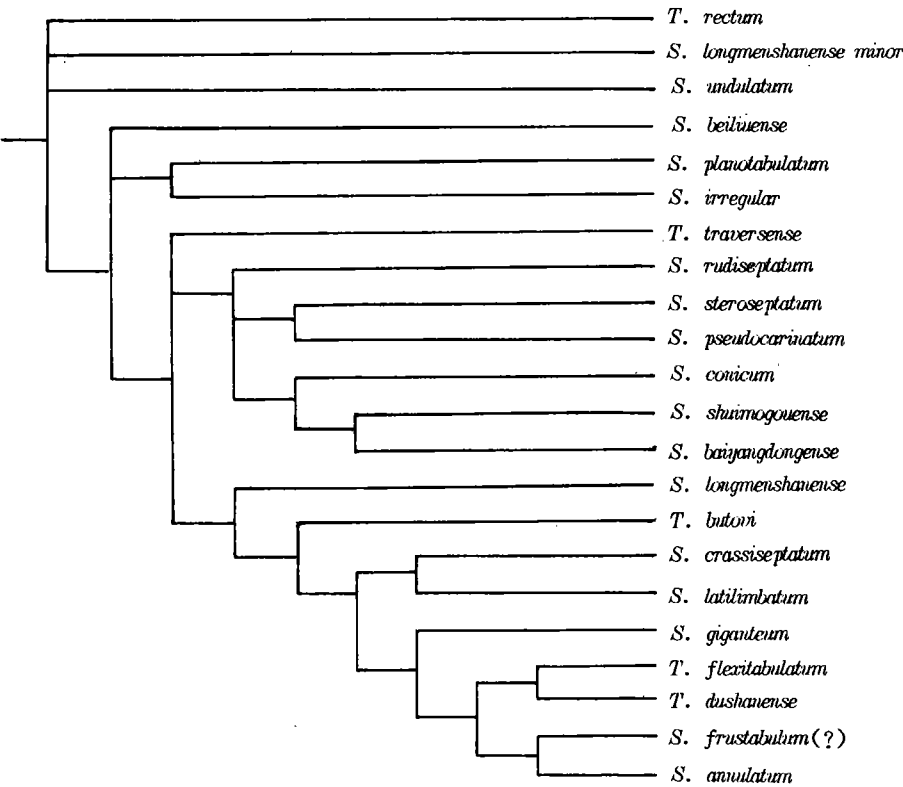


插图 1 由个体发育性状演化得到的分枝图
Cladogram derived from ontogeny polarization criterion

孔磊等(1978)描述的 *Tabulophyllum flexitabulatum* 和 *T. dushanense* 也位于分枝图的最末端,两者也具有比较进步的性状,差异主要表现在次级隔壁的发育程度和隔壁的加厚程度上,*T. flexitabulatum* 似乎比 *T. dushanense* 更进步一些,如果不考虑前者床板在轴部中间下凹,两者完全可视为同种,而作者认为,前者轴部床板在中部下凹可能是因轴缘床板发育所致,后者轴部床板平是因为轴缘床板的分化不明显。*T. dushanense* 可能代表的是青年

期的特征,而 *T. flexitabulatum* 为成年期的特征,因而后者具有较多的进步性,如轴缘床板分化明显,次级隔壁不发育。

本文描述的产自桂林沙河的 *S. crassiseptatum* 与孔磊等(1978)描述的产自贵州的 *S. latilimbatum* 具有非常近的亲缘关系。孔磊等用宽边来表示泡沫板宽度大于床板带宽度,这种描述很笼统,在桂林的许多这类珊瑚标本中,泡沫板带宽度常大于床板带宽度,而且在个体发育的不同阶段,泡沫板带的宽度与床板带宽度的比值也不是常数。孔磊等描述的标本和桂林沙河的成年期标本的特征完全相似,不同的是后者在成年期之前隔壁加厚明显,而前者无系统切面资料,也无这方面的描述,两种暂不合并。

在何原相(1978)描述的四川龙门山的珊瑚化石中, *S. steroseptatum* 和 *S. pseudocarinatum* 表现出很近的亲缘关系,具有一些共同特征,如隔壁加厚和具凸板,因此,它们可合并为 *S. pseudocarinatum*。而 *S. baiyangdongense* 和 *S. shuimogouense* 在所选取的 8 个性状中,具有完全相同的发育关系,区别仅在于边缘厚结带的宽度,隔壁数目的微小差异,边缘泡沫板的宽度及轴缘床板的长短,这些不定量的差异可以在同一种的不同标本中出现,所以,两者应合并为 *S. shuimogouense*。

乐森珪(1937)描述的 *S. planotabulatum* 与何原相(1978)描述的 *S. irregular* 关系密切,在分枝图上属同一支系,差异仅在于前者床板间距排列规则,而后者床板排列的间距不规则。而 Sorauf (1987, p. 19)指出,气候的变化及生境的不同可影响床板排列的方式,稳定的生境下,床板排列间距均匀,而多变的生境下,床板生长、排列紊乱。从此考虑, *S. irregular* 应为 *S. planotabulatum*。

Tabulophyllum 属的模式种 *T. rectum* 位于分枝图的始端,与所有我国已描述的 *Sinospongophyllum* sp. 的关系疏远,按个体发育得出的性状极向,其表现出较原始的特征,而其在地质层位上却比分枝图中的其它种群出现晚,如果把 *Tabulophyllum* 和 *Sinospongophyllum* 视为同属,这就产生出现最晚的种反而具有最原始的特征。Schaeffer 等(1972), Cracraft (1975), Patterson 及 Forey (1983)都曾指出,化石类群的产出层位不宜用作性状加入到分枝分析中,但是化石产出层位的新、老可对分枝分析的结果进行检验。作者假设 *Tabulophyllum* 和 *Sinospongophyllum* 为同义属,它们之间及它们各自所包含的种之间应具有共同的特征演化极向,而分枝分析的结果却有矛盾,因此, *Tabulophyllum* 和 *Sinospongophyllum* 并非同义属。

广西北流艾菲尔期北流组 *Sinospongophyllum* 的 3 个种(俞昌民等, 1982), 其中 *S. undulatum* 和 *S. beiliuense* 位于分枝图的始端,具有比较简单而原始的特征,结合在地质层位中的产出层位,表明分枝图完全符合自然性和 *Sinospongophyllum* 的演化规律;而 *S. giganteum* 位于分枝图的末端,其与 *T. dushanense* 和 *S. annulatum* 的关系比较密切,表现出较为进步的特征,但产出的地质时代却最老,这种分枝分析的结果可能有两种可能;一是该种群的演化比较迅速,在比其产出层位更老的地层中可能存在着与其亲缘关系很近的较原始的种群,可能未被发现或未保存;二是所选择的性状没有反映种群的全面特征,可能忽略了种群的原始性。

S. longmenshanense 与其亚种 *S. longmenshanense minor* 关系疏远,后者是否为前者的亚种值得怀疑,其表现出与 *T. rectum* 较近的亲缘关系。作者认为 *S. longmenshanense minor*

可能为 *S. longmenshanense* 的青年期标本。

产于北美新墨西哥,圣安德烈斯山脉、密执安、衣阿华中泥盆世地层中的 *Tabulophyllum traversense* 在分枝图中与我国的 *Sinospongophyllum* 没有直接的亲缘关系,它具有比 *S. planotabulatum* 较多的进步性,又比华南中泥盆世地层中的 *Sinospongophyllum* 具有较多的原始特征。因此,其位于分枝图的较低级次。实际上 *T. traversense* 仅分布于北美中部和西南部,表现了明显的地方性色彩。

孔磊等(1978)描述的 *Tabulophyllum butovi*, *T. flexitabulatum* 以及 *T. dushanense* 与 *Tabulophyllum* 属的模式种 *T. rectum* 的关系疏远,所表现出的亲缘关系与地质历程存在矛盾,而与 *Sinospongophyllum* 一些种的关系较为密切,这 3 个种应归入 *Sinospongophyllum*。

综上所述,从分枝图中得到的一些信息说明:

1) *Tabulophyllum* 的模式种 *T. rectum* 位于分枝图的始部,而在祖裔关系上它却是最年轻的,但特征上却表现出较多的原始性,对这种矛盾的解释只能是 *Tabulophyllum* 和 *Sinospongophyllum* 并非同属,把它们作为同属进行分枝分析必然产生矛盾的结果。

2) *Sinospongophyllum* 的模式种 *S. planotabulatum* 与 *Sinospongophyllum* 属的其它种的关系密切,分枝图上没有出现矛盾的关系。

3) *Sinospongophyllum* 和 *Tabulophyllum* 可能为同祖关系,两者平行演化,关系渐远,前者成为华南、龙门山及西北一些地区特有的生物群,时限主要为中泥盆世。目前我国报道的 *Tabulophyllum* 仅有 7 种,孔磊等(1978)描述的产自贵州中泥盆世吉维特期的 3 种(*T. dushanense*, *T. flexitabulatum*, *T. butovi*)在分枝图上的关系更接近 *Sinospongophyllum*。孙云铸(1958)描述的产自湖南上泥盆统的 *Tabulophyllum* 的 3 种,其特征与 *Tabulophyllum* 相差甚远,而更接近 *Disphyllum*,俞昌民(1963)曾指出其不应归入 *Tabulophyllum*。廖卫华(1985)描述的产自贵州独山的 *Tabulophyllum? quasiexpansum* 其特征更接近 *Sinospongophyllum*。

4) *Sinospongophyllum* 和 *Tabulophyllum* 最重要的区别是前者轴缘床板分化很明显,有时出现两列轴缘床板,这使得床板带结构很复杂,此外,泡沫板带和床板带的界线比较清晰,而后者床板带简单,轴缘床板没有分化或分化不明显,而且泡沫板带和床板带的界线不是很清晰。此外,具有 *Sinospongophyllum* 结构的某些种具有明显的侧生芽,这与 *Tabulophyllum* 明显不同。

5) 产于原苏联乌拉尔地区 Kolyvan-Tomsker 断裂带,库兹涅茨克盆地、Sajano-Altai 地区及俄罗斯地台中泥盆世地层中原被归入 *Tabulophyllum* 的一些种,可能应归入 *Sinospongophyllum*。

6) 产于桂林中泥盆世的 *Sinospongophyllum selltabulatum* 的骨骼显微构造与产于美国衣阿华晚泥盆世欧文层(Owen Bed)的 *Tabulophyllum longum* 骨骼显微构造差别较大,后者的隔壁构造具有正交的羽状边缘(fibronormal flank)和排列不甚规则的轴面,鳞板和泡沫板显示出粗糙的层状结构,但普遍具有结晶方向(Sorauf, 1989, pl. 4, figs. 1, 2),这表明晶体的生长方向是与目前所观察到的层状层呈正交的,而桂林的 *S. selltabulatum* 隔壁构造不具有正交的羽状边缘,鳞板和泡沫板未显示层状结构,也未显示晶体生长具有方向的特点。

四、*Sinospongophyllum crassiseptatum* 的居群变异

种内变异作为确定一个分类群单元的基本标准,越来越被古生物学家所强调。Oliver (1989)和 Fedorowski (1989)分别对石炭纪之前及石炭纪和二叠纪四射珊瑚的种内变异问题进行了评述。相比之下,泥盆纪及泥盆纪之前四射珊瑚的种内变异问题只很少被涉及 (Richter, 1916, 1928; Sorauf and Oliver, 1976; Coen-Aubert, 1987; Oliver, 1968, 1973, 1976; Oliver and Sorauf, 1989)。变异的研究从早先定性的形态学研究到目前所提倡的半定量的居群内变异的研究,个体发育的变化越来越引起重视。个体发育的研究是种内变异或居群内变异研究的基础,足够多的个体发育变化的研究可以导致一个居群的识别。但是,个体发育和种内变异毕竟包含了两个不同的研究内容,个体发育的变化不能超越种内变异,只能作为种内变异或居群内变异研究的辅助手段。

1. *Sinospongophyllum crassiseptatum* 居群

化石居群通常被认为是由许多在同一地区内共同生活且属于同一种的相互作用着的个体组成,而现代居群则是一群可以自由交配的生物。这里需要指出的是,对于古代居群不能完全沿用现代居群的概念和研究方法,化石居群除时间延伸很短外,在地理分布上也仅限于一个化石点。

Sinospongophyllum crassiseptatum 居群产自桂林沙河吉维特期唐家湾组底部砂质泥灰岩和泥质灰岩中,其下伏岩层为信都组(以砂岩和页岩为主的碎屑岩),前者代表一种由碎屑岩向碳酸盐岩过渡的浅海内陆棚泥滩沉积,后者则代表一种滨岸相沉积。与 *S. crassiseptatum* 同时产出的还有大量 *Lythophyllum forgi*, 该种也出现在唐家湾龙泉林场唐家湾组底

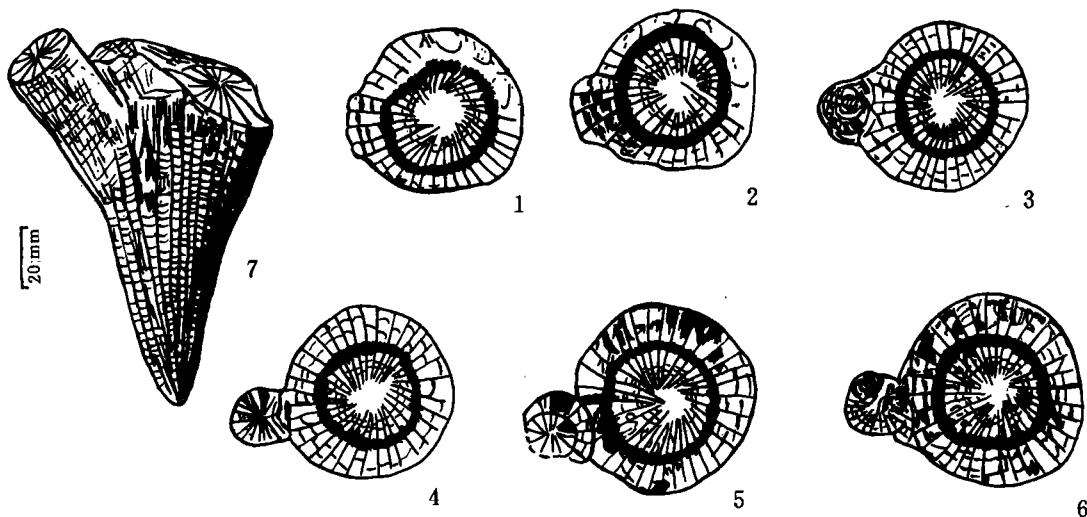


插图2 *Sinospongophyllum crassiseptatum* sp. nov. 出芽阶段示意 (successive blastogenic stages)

1—6. 连续切面; 7. 个体外观

部。由于这两处的距离很近,下伏岩层均为信都组碎屑岩,界线截然,因此可以认为两者为同期沉积。在 *S. crassiseptatum* 层位下部产牙形刺 *Icriodus* sp. 和 *Polygnathus* sp.。含 *S. crassiseptatum* 的层位和其上的岩层中除含泡沫类型珊瑚、腕足类、层孔虫和海百合外,还含有大量的钙质海绵骨针。*S. crassiseptatum* 集中在厚约 0.6m 的岩层内,大多数为原地保存状态,萼部向上,特征清晰,始部保存完好。少数被搬动后保存,呈躺卧状,但体壁大多完整,仅始部破损,萼部因泥质灰岩或泥质物包裹而不清。

特征:单体,锥状或弯锥状。萼部浅,可见明显的侧部出芽和萼边出芽,返青生长现象常见。成年期之前边缘泡沫板不发育。隔壁发育两级,成年期之前隔壁在次级隔壁长度内普遍加厚,侧向衔接,形成厚结带。成年期发育泡沫板。床板带中等宽度,由中央床板和轴缘床板组成,中央床板两侧上隆,中部下凹,轴缘床板短,平或微凹。

个体发育(ontogeny):青年期之前,一级隔壁发育良好,次级隔壁很短,泡沫板还未出现,隔壁直,几乎不旋卷,隔壁的侧向加厚仅限于基部。青年期,一、二级隔壁均发育完整,而对隔壁此时变长,可伸达或越过体心,次级隔壁加长,长度可达一级隔壁的 1/3 至 1/2,隔壁加厚的宽度达到次级隔壁的长度,隔壁末端微弱旋卷。青年晚期,个体边缘逐步分化出泡沫板,隔壁末端旋卷比较强烈,对隔壁常呈弯钩状,隔壁因羽檐的不均匀膨胀而出现脊板状突起。成年期,最主要的变化是隔壁在边缘被泡沫板阻断,明显地分出边缘泡沫板带和中央茎带,隔壁加厚不明显,次级隔壁很短,隔壁较平直,不旋卷,对隔壁直,长于其它一级隔壁。体径的增大主要靠泡沫板的出现和增大,隔壁数量增加不多,成年期隔壁数量保持不变,横面上出现泡沫板。

群体发育(blastogeny):居群内的个体经常表现出分枝生长,出芽表现为侧部和萼边,而侧部出芽为一种主要的分枝形式,大多数个体出芽很短即不再生长,芽枝一般未形成较粗壮的枝体,可能是因为底质不稳,或水能量较大而影响个体发育。侧部出芽仅限于个体的最边部(插图 2),一般没有影响到轴部构造及隔壁进入轴部带的部分,而直接参预出芽的是隔壁在个体的边缘部分。

出芽首先表现为个体的侧部很明显地膨胀,其中 3—4 条隔壁在边缘向外伸长,突出于其它隔壁,并稍加厚(插图 2-1,2)。这几条隔壁逐渐分化成边缘和内部两个部分,母枝伸出的隔壁的外部迅速发育,并在毗邻再生隔壁(atavo-epitheca)的地方生出许多新生隔壁,这些新生隔壁很细,呈细绒团状(插图 2-3),无法区分出一、二级隔壁,轴部构

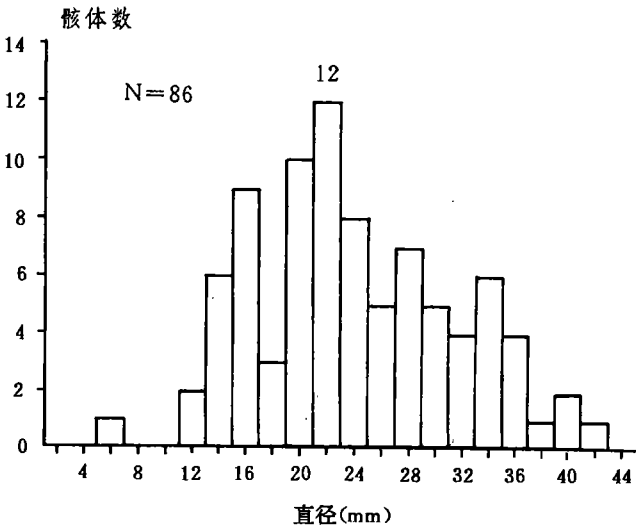


插图 3 *Sinospongophyllum crassiseptatum* sp. nov.
体径大小频率分布(size-frequency distribution)

造也不清晰。

新生的隔壁逐渐分化出发育完好的一级隔壁,而次级隔壁不发育,边缘未出现泡沫板。此时芽枝与母枝还未完全分离,两者的体壁也未完全分开,隔壁外壁发育不完整(插图 2-4)。在芽枝生长后期,隔壁外壁形成,芽枝发育成熟,体壁形成完好,边缘部分也开始形成,次级隔壁出现,芽枝的生长可压迫母枝或嵌入母体中(插图 2-5)。芽枝出现体壁与母体相分离,是沿隔壁外壁由枝体收缩而完成的,芽枝和母枝都在其隔壁外壁处形成体壁,并用此方法分离,这个过程很缓慢,插图 2-6 所显示的只是这种分离的最初阶段。

居群特征:以个体直径为横座标,个体数目为纵座标作出的直径频率直方图(插图 3)显示出最大频数位于 22 mm,在此之前的频率呈比较迅速的上升趋势,但在 18mm 时有一个明显的跌落,最大频率之后频数缓慢下降,但很不规则,没有表现出连续的下降。而根据大小频率直方图作出的生存曲线(插图 4)显示出死亡率在幼年期较低,并随年龄的增长而增高。

Dodd 等(1981)根据腕足类的研究认为幼年期死亡率较低表明其生活在硬底质上,而本文研究的 *S. crassiseptatum* 居群明显是生活在软底质上,应具有较高的幼年期死亡率,而作出的生存曲线却与之相反,可能的解释是幼年个体大多未保存。

2. 居群变异

Sorauf (1989)在研究 *Tabulophyllum* 的变异时指出,要确定一个分类单元,必须研究一个足够大的居群,而仅根据一两块标本的研究只能使种名越来越繁杂。在研究变异之前,必须很好地研究每个珊瑚体的个体发育变异,因为每一个珊瑚骸的骨骼特征记录了每个个体的整个生命历史。根据对 *Sinospongophyllum crassiseptatum* 居群内个体的系统切面研究和对居群特征的研究及居群内个体之间的相互比较,变异主要表现在以下几个方面:

1)隔壁数的变化:四射珊瑚的隔壁数目是最明显的变化性状。被研究居群的隔壁在同样体径的个体之间数目差异变化在 1—4 条之间。隔壁数一般随体径增大而变多,但经常出现不连续的情况。插图 5 显示出居群内个体成年期隔壁数在 26—33 之间变化,在这个变化范围之外的标本数量极少。

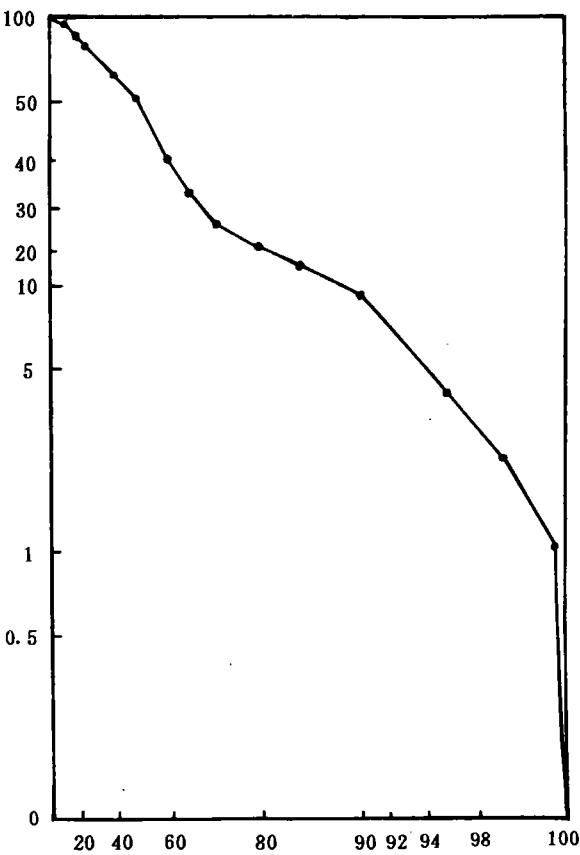


插图 4 *Sinospongophyllum crassiseptatum* sp. nov.
居群生存曲线(survivorship curve)

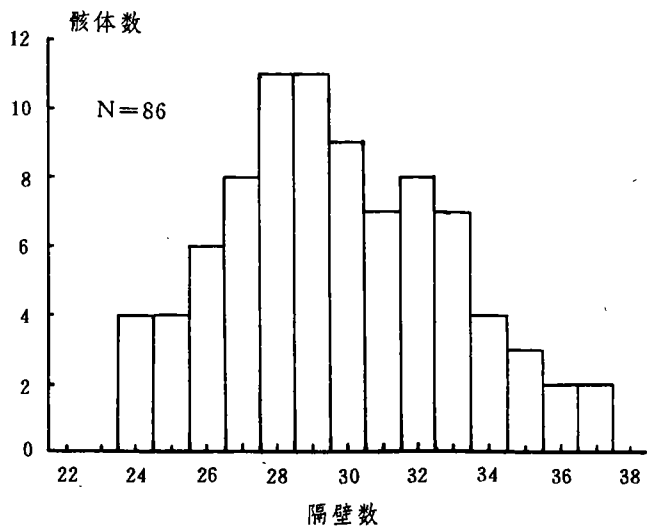


插图 5 *Sinospongophyllum crassiseptatum* sp. nov. 的一级隔壁频率分布
(Frequency distribution of the number of major septa)

2)次级隔壁的变化:次级隔壁一般在青年期和青年期之前发育完整,随着年龄的增长和泡沫板的出现,次级隔壁变得不完整,但有些标本次级隔壁一直到成年期都比较完整,而有些标本只有几条或没有次级隔壁。次级隔壁主要表现在发育程度上的差异,后者可能代表了一种相对不稳定的底质。

3)青年期之前隔壁加厚程度的差异:Sorauf (1988)指出单体四射珊瑚的始部可以预示生物生活在何种底质上,对研究居群标本的始部观察可看出两种情况,一种是始部不明显,灰质物含量较高,隔壁加厚,显示质量较大;另一种隔壁清晰,无灰质物,无隔壁加厚现象,这可能代表这类珊瑚早期生活的两种生态类型:一种是附着在硬底上生活的类型(这种硬质底座可能是海洋中的任何一种坚硬物),一种是在移动的底质上生活的类型。

4)泡沫板宽度的变异:造成种间此种差异的最主要原因是底质的影响。Sorauf (1987)研究了美国新墨西哥南部山脉泥泉(Mud Spring)的*Tabulophyllum traversense*,指出其所包含的3个个体均生活在硬底质上,主要特征是标本始部为泡沫板和融合的辅助根而形成一较宽的基部。桂林的*S. crassiseptatum* 成年期泡沫板的宽度明显大于床板带宽度,它们可能大部分生活在软底质上,泡沫板的发育作为一种机制可增加体径,而质量却增加很少。连续的切面显示出,许多个体在青年期一般不发育泡沫板或仅在一侧发育泡沫板,而成年期才出现完整的泡沫板,其特征才与*Sinospongophyllum* 相似。

5)轴缘床板的变化:*Sinospongophyllum* 和 *Tabulophyllum* 的最本质的不同是在于轴缘床板的发育情况,被研究的居群内个体的轴缘床板均发育完好,特征明显,而中央床板带较窄。有些个体一侧可见到两列轴缘床板,并且中央床板也很完整,作者认为造成个体间这方面差异的原因应归究于环境,对于底质不稳,受波浪或风暴影响较明显的海底,增加轴缘床板可抵御风浪。个体所受波浪影响强弱的差异,其轴缘床板的发育也就不同。

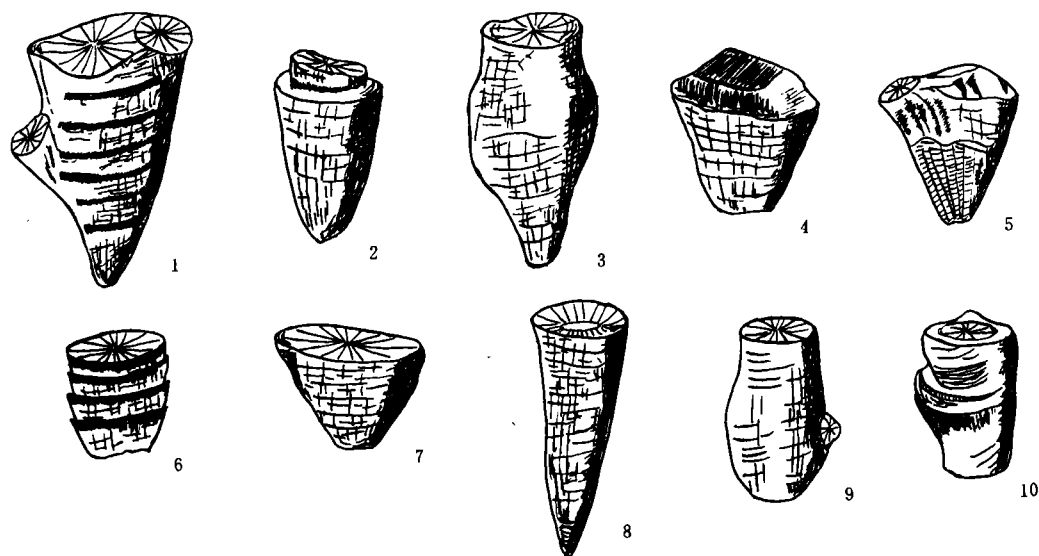


插图6 *Sinospongophyllum crassiseptatum* sp. nov. 个体形态的变异(morphologic variation)

6)个体外形的变化:对于生活在软底质上的四射珊瑚,外形的变化也是一个明显的变异特征,研究的居群内个体形态多样(插图6),回春生长和侧生芽现象常见,这些除表明底质的不稳定以外,也指示出生境中泥砂注入量的变化和水体浑浊度的改变。前文已指出,泡沫类型珊瑚和边缘发育泡沫板的 *Sinospongophyllum* 对水体浑浊度的变化不很敏感,这只能说明它在这种生境中的生存能力,当泥砂注入量改变时,水体中的光线也会变化,随之会影响生长。*Sinospongophyllum* 的形态改变也属于一种调整机制,浑浊度太高、光线不好、水能量较大时,个体向上生长受阻,而侧生芽、返青生长、形态变短均可暂时躲避这种变化。

五、属种描述

内板珊瑚 Family Endophyllidae Torly, 1933

中华海绵珊瑚 Genus *Sinospongophyllum* Yoh, 1937

厚隔壁中华海绵珊瑚 *Sinospongophyllum crassiseptatum* sp. nov.

(图版Ⅲ,图2—4)

特征 单体,锥状或弯锥状,可见明显的侧部出芽和萼边出芽。成年期之前边缘泡沫板不发育,隔壁在次级隔壁长度内普遍变厚,侧向衔接,形成厚结带。成年期发育泡沫板,隔壁在轴端旋卷。

描述 单体,锥状或弯锥状,侧部出芽或萼部出芽生长,表面可见生长脊,最大体径有3.2 cm。隔壁两级,一级隔壁长,几达轴部,在边缘加厚,在轴端旋卷,通常有一条隔壁特长,越过体心,可能是对隔壁。次级隔壁的长度约为一级隔壁的1/3到1/2,亦加厚,限于边缘厚结带内,隔壁数(27—29)×2,最长达62个。成年期,边缘厚结带分化出泡沫板,隔壁被泡沫板阻断。纵切面上,边缘泡沫板2列,呈拉长状,向轴倾斜很缓,泡沫板壁显著加厚。鳞板稀

疏,一般为同心状。床板带中等宽度,由中央床板和轴缘床板组成,中央床板两侧上隆,中部下凹,轴缘床板平直或微凹。

比较 新种与孔磊等(1978)描述的产于贵州独山的 *Sinospongophyllum latilimbatum* 比较相似,主要表现在成年期的特征上,而后者由于没有系统切面,因此成年期之前的特征无法比较。新种成年期的特征与 *Sinospongophyllum conicum* Wang, 1948 比较接近,但新种泡沫板带宽,隔壁轴端在轴部旋卷,而且成年期之前的特征也不同。

产地层位 桂林沙河能源疗养院北侧,吉维特阶唐家湾组底部。

参 考 文 献

- 孔 磊、黄蕴民,1978: 珊瑚纲,四射珊瑚亚纲。西南地区古生物图册,贵州分册(一),35—160 页。地质出版社。
- 孙云铸,1958: 湖南上泥盆纪珊瑚化石。中国古生物志总号第 144 册,新乙种第 8 号,1—28 页。科学出版社。
- 何原相,1978: 皱纹珊瑚亚纲。西南地区古生物图册,四川分册(一),98—178 页。地质出版社。
- 俞昌民、邝国敦,1982: 广西北流泥盆纪北流组四射珊瑚的生物地层、生物地理和古生态。中国科学院南京地质古生物研究所丛刊,第五号,41—82 页。江苏科学技术出版社。
- 贾慧贞、许寿永、邝国敦、张步飞、左自壁、吴锦珠,1977: 珊瑚纲。中南地区古生物图册(二),109—270 页。地质出版社。
- 曹宣铎、欧阳萱、金同安、蔡正全,1983: 珊瑚纲。西北地区古生物图册,陕甘宁分册(二),46—178 页。地质出版社。
- Bulvanker, E. Z., 1958: Devonian chetyrekhluchevye korally okrain kuznetskogo basseyna; 2 vol., 212p., 93 pl., Vses. Nauchnoissled. Geol. Inst. (Leiningrad)
- Coen-Aubert, M., 1987: Revision d' *Heliophyllum* halli Milne-Edwards et Haime, espece-type du genre *Heliophyllum* Hall in Dana (Tetracoralliaire devonien). Bull. Mus. natn. Hist. Paris, ser. 4, sect. C, 9: 151—180.
- Cracraft, J., 1975: Paleontology and Phylogenesis; a response to Betsky. Syst. Zool., 24: 119—120.
- de Jong, R., 1980: Some tools for evolutionary and phylogenetic studies. Z. Zool. Syst. Evolutionsfoesch, 18: 1—23.
- Edwards, H. M. and Haime, J., 1851: Monographie des polypiers fossils des terrains palaeozoiques. Arch. Mus natn. Hist. Paris, 5: 1—502.
- Fedorowski, J., 1989: Intraspecific variation in Carboniferous and Permian Rugosa. Mem. Ass. Australas. Palaeontols., 8: 7—12.
- Fenton, C. L. and Fenton, M. A., 1924: The stratigraphy and faunas of the Hackberry stage of the Upper Devonian; Univ. Michigsan Mus. Geol., Contrib., 1: 45.
- Fontaine, H., 1966: Quelques Madreporaires Devonian du Musee du Service Geologique de SaiGon. Archives Geologiques du Viet-Nam. Numero, 9: 67—72.
- Hill, D., 1942: The Middle Devonian rugose corals of Queensland, III; Burdekin Downs, Fannind R., and Reid Gap, North Queensland; R. Soc. Queensland, Proc., 53(14): 229—268.
- Hill, D., 1981: Rugosa and Tabulata. In Teichert, C. (ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part. F, Supplement 1, Vols. 1, 2. Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas Press.
- Hill, D. and Jell, J. S., 1970: Devonian corals from the Canning Basin western Australia. Bull. Geol. Surv. West. Australia, 121: 1—158.
- Kraus, F., 1988: An empirical evaluation of the use of the ontogeny polarization criterion in phylogenetic inference. Syst. Zool., 37(2): 106—141.
- Liao, W. H., 1985: Rugose Korallen aus dem Givetian von Dushan, Provinz Guizhou, S. China. Senckenberg. lethaea, 65 (4/6): 259—265.
- Nelson, G. J., 1978: Ontogeny, Phylogeny, Paleontology and the biogenetic law. Syst. Zool., 27: 324—345.
- Nelson, G. J. and Platnick, N. I., 1980: Multiple branching in cladograms; two interpretations. Syst. Zool., 29: 86—91.
- Oliver, W. A. Jr., 1968: Some aspects of colony development in corals. J. Paleont., 42: 16—34.

- Oliver, W. A. Jr. ,1976: Nonyctimorph colonial rugose corals of the Onesquethaw and lower Cazenovia Stages (Lower and Middle Devonian) in New York and adjacent areas. U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. ,**869**:1—156.
- Oliver, W. A. Jr. ,1989: Intraspecific variation in pre-Carboniferous rugose corals; a subjective review. Mem. Ass. Australas. Palaeontols. ,**8**:1—6.
- Oliver, W. A. Jr. and Sorauf, J. E. ,1989: *Heliophyllum* Hall and *Charisphyllum* n. gen. (Devonian rugose corals) of the Cantabrian Mountains (NW Spain). Trabajos de Geologia, Universidad de Oviedo, **17**:3—17.
- Patterson, C. ,1983: How does phylogeny differ from ontogeny ? in Development and Evolution. Eds. ,13. C. Goodwin, N. Holder and C. C. Wylie. Cambridge Univ. Press
- Richter, R. ,1916: Zur stratigraphischen Beurteilung von Calceola (Calceola sandalina Lam. N. mut. lata und alta). Neues Jb. Miner. ,**2**:31—46.
- Richter, R. ,1928: Fortschritte in der Kenntnis der Calceola-Mutationen. Senckenbergiana. Biol. ,**10**:169—184.
- Schaeffer, B. ,M. K. Hecht and N. Eldredge,1972: Phylogeny and Paleontology. Evolutionary Biology, **6**:31—46.
- Sorauf, J. E. ,1987: Upper Devonian (Frasnian) rugose corals from New York State. J. Paleontol. ,**61**(4):676—689.
- Sorauf, J. E. ,1989: The Devonian rugose coral genus *Tabulophyllum* Fenton, 1924. Devonian of the World. **III**. p. 397—412.
- Sorauf, J. E. and Oliver, W. A. Jr. ,1976: Septal carinae and microstructure in Middle Devonian *Heliophyllum* (Rugosa) from New York State. J. Paleontol. ,**50**:331—343.
- Soshkina, E. D. ,1952: Opredelitel devonskikh chetyrekhluchevykh korallov: Tr. Akad. Nauk SSSR, Paleontol. Inst. ,**39**:1—178.
- Soshkina, E. D. ,1954: Devonski chetyrekhluchevye korally Russkoy Platformy Tr. Akad. Nauk SSSR, Paleontol. Inst. ,**52**:1—76.
- Stumm, E. C. ,1949: Revision of the families and genera of the Devonian tetracorals. Geol. Soc. Am. Mem. ,**40**:1—92.
- Torley, L. ,1933: Ueber *Endophyllum bowerbanki* M. Ed. u. H-Z. Dtsch. Geol. Ges. ,**85**:630—633.
- Wang H. C. ,1948: The Middle Devonian rugose of eastern Yunnan. Peking, Natl. Univ. Contrib. Geol. Inst. ,**33**:1—45.
- Yoh, S. S. ,1937: Die Korallenfauna des Mitteldevons aus der Provinz Kwangsi, Sudchina. Palaeontographica, **87**:45—76.

A STUDY OF *SINOSPONGOPHYLLUM* (YOH, 1937) BY CLADISTIC ANALYSIS

—WITH DISCUSSION ON INTRAPOPULATIONAL VARIABILITY
OF *S. CRASSISEPTATUM* SP. NOV.

Shen Jian-wei

(Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica, Nanjing 210008)

Key words *Sinospongophyllum*, cladistic analysis, intrapopulation, variability, Guilin

Summary

Sinospongophyllum was proposed by Yoh in 1937 with the type species *Sinospongophyllum planatabulatum* Yoh, 1937. Many species involved in this genus are widely dis-

tributed in South China and some localities in Northwest China, especially in Middle Devonian strata. In most cases, the beds bearing this genus are an important horizon yielding *Endophyllum*, which is traceable in South China. Most authors of North America, Europe and the former Soviet Union regarded *Sinospongophyllum* as a junior synonym of *Tabulophyllum* Fenton et Fenton 1924, but many authors of China consistently consider it as an independent genus. In this paper, the cladistic analysis is applied to the restudy and discussion of relationships between the rugosa genera *Sinospongophyllum* and *Tabulophyllum*. The polarities of 8 characteristic states (Table 1) derived from ontogenetic criteria were analysed by computer, revealing that both genera are not congeneric. The conclusions from cladistic analysis can help us understand the differences between *Sinospongophyllum* and *Tabulophyllum* (Text-fig. 1):

(1) The type species of the genus *Tabulophyllum*, *T. rectum*, is arranged at the top of the cladogram, but it is the youngest according to the ancestry-posterity relationships and shows more primitive characteristics. This contradiction probably reflects that *Sinospongophyllum* should not be regarded as a junior synonym of *Tabulophyllum* Fenton et Fenton, 1924.

(2) Based on the cladistic analysis, the type species of the genus *Sinospongophyllum*, *S. planotabulatum*, is closely related to other species involved in the genus and distributed in South China, indicating that the cladogram exhibits no contradictory results.

(3) *Sinospongophyllum* and *Tabulophyllum* may be of the same ancestor in relationship, but they have evolved in discrete lineages. The former became a native rugose coral fauna especially flourishing in Middle Devonian and mainly distributed in South China, whereas the latter are common in North America, Australia and Europe. So far seven species have been referred to *Tabulophyllum* in China, among which four species have closer relation to the genus *Sinospongophyllum* than to *Tabulophyllum*, including *T. dushanense* Kong, 1978; *T. flexitabulatum* Kong, 1978; *T. butovi* Bulvanker, 1958 and *T. ? quasixpansum* Liao, 1985, while the other three species have been referred to *Disphyllum* (Yu, 1963).

(4) The most important difference between both genera lies in the general development of more complicated tabularia structure with a prominent axial platform and peripheral gutters comprising 1—2 rows of down-bowing tabulae in the Middle Devonian *Sinospongophyllum* species. In addition, species referred to this genus have a distinct boundary between tabularium and dissepimentarium, and more often they have offsets with lateral increase.

(5) Some of the species originally referred to *Tabulophyllum* from the Kolyvan-Tomsker fault zone of the Ural Mountains, Kuznetskoy Basin, Sajano-Altai area and Russian Platform should be involved in the genus *Sinospongophyllum*.

(6) *S. pseudocarinatum* Fan, 1978 described here and from the Middle Devonian of Guilin differs from the specimen of *Tabulophyllum* from Owen beds in Iowa, in lacking the

characteristic fibronormal flanks, poorly organized axial plane and dissepiment showing strong lamellation and orientation of many crystals perpendicular to lamellae.

For each of the varied species of *Sinospongophyllum* from Guilin, a large-population study is required to make an adequate definition. The failure to study each species has led to a large number of specific names based on only a few specimens. *S. crassiseptatum* population occur in marl and argillaceous limestone which are the base of the Tangjiawan Formation. These population characteristics are illustrated in Text-figs. 3 and 4.

The variation analysis of *S. crassiseptatum* sp. nov. based on ontogenetic changes and population characteristics reveals that the intrapopulation variability of this species is easily recognized and distinct more often in its morphology (Text-fig. 6) and tabulae, which probably relate to the environments with shallow, slightly or moderately agitated water, soft substrate and higher turbidity.

Suborder Kelothyllina Zhavoronkova, 1972

Family Endophyllidae Torley, 1933

Genus *Sinospongophyllum* Yoh, 1937

Sinospongophyllum crassiseptatum sp. nov.

(Pl. II, figs. 2—4)

Diagnosis Unit solitary, trochoid or ceratoid, sometimes with lateral or peripheral increase. Peripheral presepiment zone not developed until adult stage. Septa thickened at the distance of minor septa and commonly in contiguity to form a sterozone. Major septa possibly extending to axis with their axial ends possibly swirled.

Description Unit solitary, sometimes with lateral or peripheral increase; wall carina distinct. Maximum diameter observed measuring 3.2 cm.

Major septa long, somewhat withdrawn from axis, thickened in periphery and curved in axis. Counter septum longer than other septa, usually extending over axis; minor septa commonly one-third or half as long as major ones, thickened in peripheral sterozone. Septa of each order numbering 27 to 29, sometimes up to 31.

In thin sections of adult stages, periphery differentiated into presepiments which disrupt the septa in peripheral zone of variable width. In longitudinal thin sections, peripheral two rows of presepiments elongate and inclined towards the axis at a gentle angle. Some presepiments becoming thickened. Dissepiments subglobose, arranged concentrically. Tabularium moderately wide, consisting of two series of tabellae, with axial tabellae tending to be wide, close and saucer-like and peripheral tabellae to be flat or slightly inclined.

Remarks *Sinospongophyllum crassiseptatum* is close to *S. latilimbatum* Kong, 1978 from Dushan of southern Guizhou in many aspects especially in adult stage, but it is difficult to compare their characteristics in immature stage due to the lack of successive thin sections in the latter. The new species is also similar to *S. conicum* Wang, 1948 in their

adult stage, but the former differs in having a broad tabularium and swirled major septa ends.

Occurrence Base of Tangjiawan Formation, Givetian of Middle Devonian; Shahe, Guilin.

图 版 说 明

所有标本存放在中国科学院南京地质古生物研究所。

图 版 I

- 1, 5. *Sinospongophyllum pseudocarinatum* Fan et He, 1988
外观, 均×1。1. DCX-6, 5. DCX-35. 桂林灵川县岩山圩大村剖面第 4 层。
- 2, 3. *Sinospongophyllum annulatum* Wang, 1948
外观, 均×1。2. DCX-36; 3. DCX-43, 桂林灵川县岩山圩大村剖面第 4 层。
- 4, 6. *Sinospongophyllum planotabulatum* Yoh, 1937
外观, 均×1。4. DCX-14, 6. DCX-13. 桂林灵川县岩山圩大村剖面第 4 层。
- 7. *Sinospongophyllum pseudocarinatum* Fan et He, 1988
7a, b. 横切面, ×1; 7c. 纵切面, ×1.5; DCX-34. 桂林灵川县岩山圩大村剖面第 4 层。

图 版 II

- 1. *Sinospongophyllum pseudocarinatum* Fan et He, 1988
1a—c. 横切面, ×1.5; 1d. 纵切面, ×1.5。DCX-35。
- 2, 3. *Sinospongophyllum annulatum* Wang, 1948
2a, c. 横切面, ×1.5; 2b. 纵切面, ×1.5; DCX-5。3. 纵切面, ×1.5; DCX-50. 桂林灵川县岩山圩大村剖面第 4 层。
- 4—6. *Sinospongophyllum planotabulatum* Yoh, 1937
4a—d. 横切面, ×1.5; 4e. 纵切面, ×1.5; DCX-13。5. 横切面, ×1.5; DC-43. 桂林灵川县岩山圩大村剖面第 8 层。
6a—c. 横切面, ×2; 6d. 纵切面, ×2; SH-17. 桂林沙河唐家湾组底部第 3—4 层。

图 版 III

- 1. *Sinospongophyllum planotabulatum* Yoh, 1937
纵切面, ×1.5; DC-43. 桂林灵川县岩山圩大村剖面第 8 层。
- 2—4. *Sinospongophyllum crassiseptatum* sp. nov.
2a—f. 横切面, ×2; 2g. 纵切面, ×2, paratype; SH-3。3a—e. 横切面, ×2; 3f. 纵切面, ×2, paratype; SH-6。4a—g. 横切面, ×2; 4h. 纵切面, ×2, holotype, Sh-14. 桂林龙泉林场和沙河唐家湾组底部第 3—4 层。



