



# 云南武定中泥盆世晚期植物与腹足动物 共生标本的发现及其古生态意义\*

王 恽\*\* 朱祥根

中国科学院南京地质古生物研究所和生物演化与环境卓越创新中心, 现代古生物学和地层学国家重点实验室, 南京 210008,  
yiwang@nigpas.ac.cn

**摘要** 中泥盆世晚期陆生植物的演化已经达到相当高的水平, 我国以云南中泥盆世晚期植物群为代表, 称为 *Lepidodendropsis arborecense*-*Minarodendron cathaysiense*-*Eocladoxylon minutum* (LME)组合。当前在云南武定中泥盆世晚期地层(西冲组上部)中发现的植物主要有 *Lepidodendropsis arborecense*, *Eocladoxylon minutum*, *Rhipidophyton acanthum* 等, 其中, 在 *R. acanthum* 的茎干基部密集共生有腹足动物 *Valvata* sp.。根据植物表面无动物咬食痕迹, 以及腹足动物生态特性和演化分析, 当前陆生植物与水生动物共生的原因是植物茎干飘落水体后, 为水生的腹足动物提供了新的栖息场所, 并随水流、风浪载运至异地埋藏。这种水生腹足动物寄栖于水中物体的生活方式很普遍, 是腹足动物迁徙、扩散的一种重要途径。

**关键词** 植物 腹足动物 共生 古生态意义 中泥盆世 武定 云南

**中文引用** 王 恽, 朱祥根, 2020. 云南武定中泥盆世晚期植物与腹足动物共生标本的发现及其古生态意义. 古生物学报, 59(2): 192–197. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2020.02.06

**英文引用** Wang Yi, Zhu Xiang-gen, 2020. Discovery of the Middle Devonian symbiosis specimens of plant and gastropods at Wuding, Yunnan, South China, and their palaeoecological significance. Acta Palaeontologica Sinica, 59(2): 192–197. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2020.02.06

## DISCOVERY OF THE MIDDLE DEVONIAN SYMBIOSIS SPECIMENS OF PLANT AND GASTROPODS AT WUDING, YUNNAN, SOUTH CHINA, AND THEIR PALAEOECOLOGICAL SIGNIFICANCE

WANG Yi and ZHU Xiang-gen

State key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology and Center for Excellence in life and Palaeoenvironment, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, yiwang@nigpas.ac.cn

**Abstract** During late Middle Devonian, the diversity of land vascular plants had reached a fairly high level. In China, the typical flora of this period is represented by the flora in Yunnan, that is named as *Lepidodendropsis arbore-*

收稿日期: 2019-04-01; 改回日期: 2019-06-03; 录用日期: 2020-05-23

\* 中国科学院战略性先导科技专项(B类)(XDB26000000)和国家自然科学基金项目(41530103)联合资助。

\*\* 通讯作者: 王恽, 研究员, 主要从事早期陆生植物的研究。

*cense-Minarodendron cathaysiense-Eocladoxylon minutum* (LME) assemblage. At the locality of Yangliuhe, Wuding, Yunnan, the plants, including *Lepidodendropsis arborescense*, *Eocladoxylon minutum*, *Rhipidophyton acanthum*, etc., were found from upper part of the Xichong Formation (late Middle Devonian). Among these plants, the 6 symbiosis specimens of plant *R. acanthum* and gastropods *Valvata* sp. had been found. Based on the absence of animal bits on the surface of stem, the evolution and palaeoecological characters of gastropods, the symbiosis of plant and aquatic gastropods is explained as: the stems fall into the fresh water, that provide the new habitat for aquatic and benthic gastropods; after that, these are carried by current and storm to be buried at other places. The life model of aquatic gastropods is very common, and it is also an important way of migration and diffusion of gastropods. This study provides new evidence to show the diversity in the terrestrial ecological system.

**Key words** Fossil plants, gastropods, symbiosis specimens, palaeoecological significance, late Middle Devonian, Wuding, Yunnan

中泥盆世晚期植物化石在蕨类植物和前裸子植物主要类群辐射的研究方面具有重要的意义。该时期的植物群中国统称为 *Minarodendron-Leclercqia* 组合(Qie *et al.*, 2019), 在华南, 尤其云南, 中泥盆世晚期植物十分发育, 以石松类植物为主, 共生有“真蕨植物”和三枝蕨类, 被称之为 *Lepidodendropsis arborescense-Minarodendron cathaysiense-Eocladoxylon minutum* (LME) 组合(Wang *et al.*, 2006)。中泥盆世晚期陆生植物的演化已经达到了相当高的程度, 一方面, 为草食或杂食生物提供丰富食物资源, 在生物协同演化中发挥了至关重要的作用; 另一方面, 为陆生动物提供了重要的寄栖场所, 为其迁徙、扩散等提供了重要途径。本文报道了云南武定中泥盆世晚期植物与腹足动物共生标本, 并简要分析其古生态意义。

## 1 产地和地质时代

本文报道的植物和腹足类共生标本采自我国云南武定中泥盆世晚期地层, 具体产地位于武定县的杨柳河村到县城的乡村公路边, 即杨柳河村以北 300 m 的一个废弃小型采石场中 (Berry and Wang, 2006a), GPS (WSG84)位置为 25°27'34"N 和 102°25'57"E (图 1-1, 1-2)。

该采石场出露的地层为西冲组上部, 主要由灰黄色石英砂岩、粉砂岩为主, 夹有泥岩透镜体 (图 1-3)。在泥岩透镜体中产有大量植物化石, 主要有 *Lepidodendropsis arborescense* (Sze) Sze, *Eocladoxylon minutum* (Halle) Koidzumi, *Rhipidophyton acanthum* Berry and Wang 等。这些植物化石所代表的地质时代为中泥盆世晚期(Givetian 期)

(Schweitzer and Cai, 1987; 王恽、Berry, 2001a; Berry and Wang, 2006a; Wang *et al.*, 2006)。

在所采集的大量植物化石标本(近 100 块)中, 附有腹足动物的共生标本有 6 块, 这些腹足类富集在植物枝干的基部, 在地层中未采到腹足类化石。

## 2 植物和腹足动物共生标本特征

云南武定中泥盆世晚期地层(西冲组上部)中发现的植物标本中, 有大量的茎干化石, 保存为茎干基部, 呈舌形(图 2-1, 2-5), 宽为 1.3–1.7 cm; 保存最长的为 5.5 cm, 最细处为 0.6 cm (图 2-1); 表面均具有纵向细纹, 细纹宽小于 0.1 cm (图 2-4)。依据茎干特征, 定为 *Rhipidophyton acanthum* Berry and Wang (Berry and Wang, 2006a)。

*R. acanthum* 的茎干上附有大量腹足动物。这些腹足动物均着生在较粗的植物茎干上, 细小的植物枝干上未发现有腹足动物。在粗茎干上, 腹足动物密集着生在基部, 远端部分未见(图 2-1)。在粗茎干基部, 腹足化石最密处 1 cm<sup>2</sup> 中有 16 枚个体(图 2-2)。植物表面未见动物咬食痕迹。

腹足化石个体很小, 呈盘形, 壳面光滑, 螺环圆, 增长较快; 底部直径约 2–3 mm, 脐孔清晰, 圆形, 较深, 约占壳体直径的 1/3 (图 2-3, 2-6, 2-7)。这些腹足动物主要富集在 *R. acanthum* 粗壮茎干的基部(图 2-1, 2-2, 2-5)。

根据壳体特征, 当前标本均为同一类型; 由于保存为印痕化石, 只是指示了壳体外部特征, 故暂定为 *Valvata* sp., 归属于盘螺超科(腹足动物纲: 前鳃亚纲: 腹足目)。

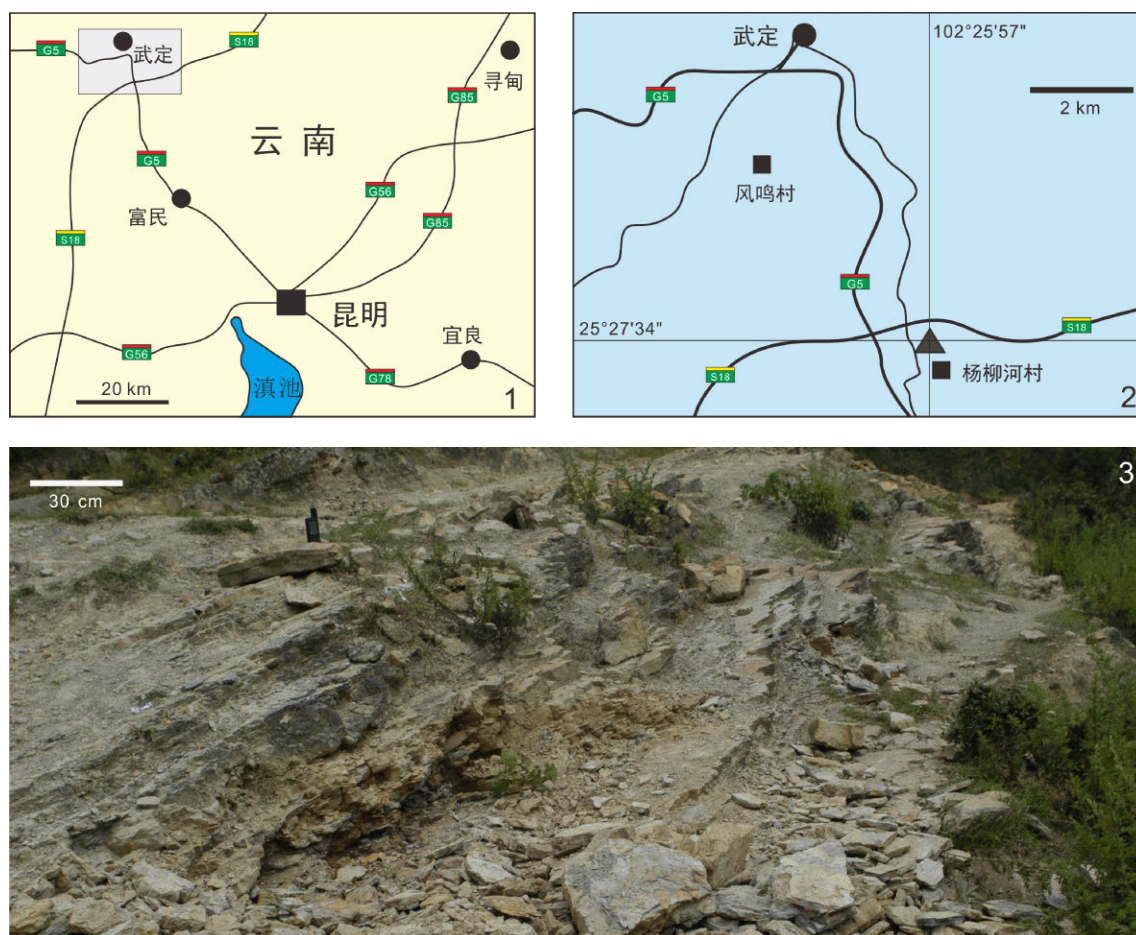


图 1 化石产地交通位置图(1, 2)和野外露头(3)  
Fig. 1 Locality of fossils (1, 2) and outcrop (3)

*Valvata* 是中、新生代常见的一种非海相腹足动物, 在我国目前已知最早产出层位为早侏罗世(周明镇, 1953)。云南武定中泥盆世晚期地层(西冲组上部)中发现的 *Valvata* sp. 是该属在我国的最早化石记录。

当前标本的形态与以往发现的寄附在植物上的蠕虫有些相似, 但当前标本具有明显的螺旋状且增长较快的末螺环(图 2-6, 2-7), 而蠕虫则表现为平旋, 虫体前后端等大。

### 3 古生态意义

中泥盆世晚期陆地植物已经开始大量繁盛, 植物开始出现生态系统上的分异。综合已有的研究资料, 华南中泥盆世晚期植物生态系统可以分为两类(Wang *et al.*, 2006): 1) 小型树状植物生态

系统, 主要由高度在 1–2 m 的植物组成, 如 *Longostachya* (高约 1.5 m) (Cai and Chen, 1996), *Lepidodendropsis* (发现最宽茎干直径达 11 cm, 高达 2 m), *Yuguangia* (高度至少 2 m) (Hao *et al.*, 2007), *Eocladoxylon* (高达 1 m 以上) (Berry and Wang, 2006b), *Panxia* 和 *Rhipidophyton* (高度 2 m 以上) (Wang and Berry, 2006; Berry and Wang, 2006a) 等, 上述植物是当时植物生态系统中的主要组成分子, 可能在局部区域构成一片小型植被, 是森林的雏形, 对陆地生态系统的发展起到重要作用; 2) 地面植物生态系统, 主要由高度在几十厘米的细小植物构成, 如: *Minarodendron* (高度小于 50 cm) (Li, 1990; Liu *et al.*, 2013), *Tsaia* (高度小于 30 cm) (Wang and Berry, 2001b), *Psilophyton* (高度小于 20 cm) (王恽、Berry, 2001a), *Tauritheca* (高度小于 30 cm) (Wang and Berry, 2003) 等,

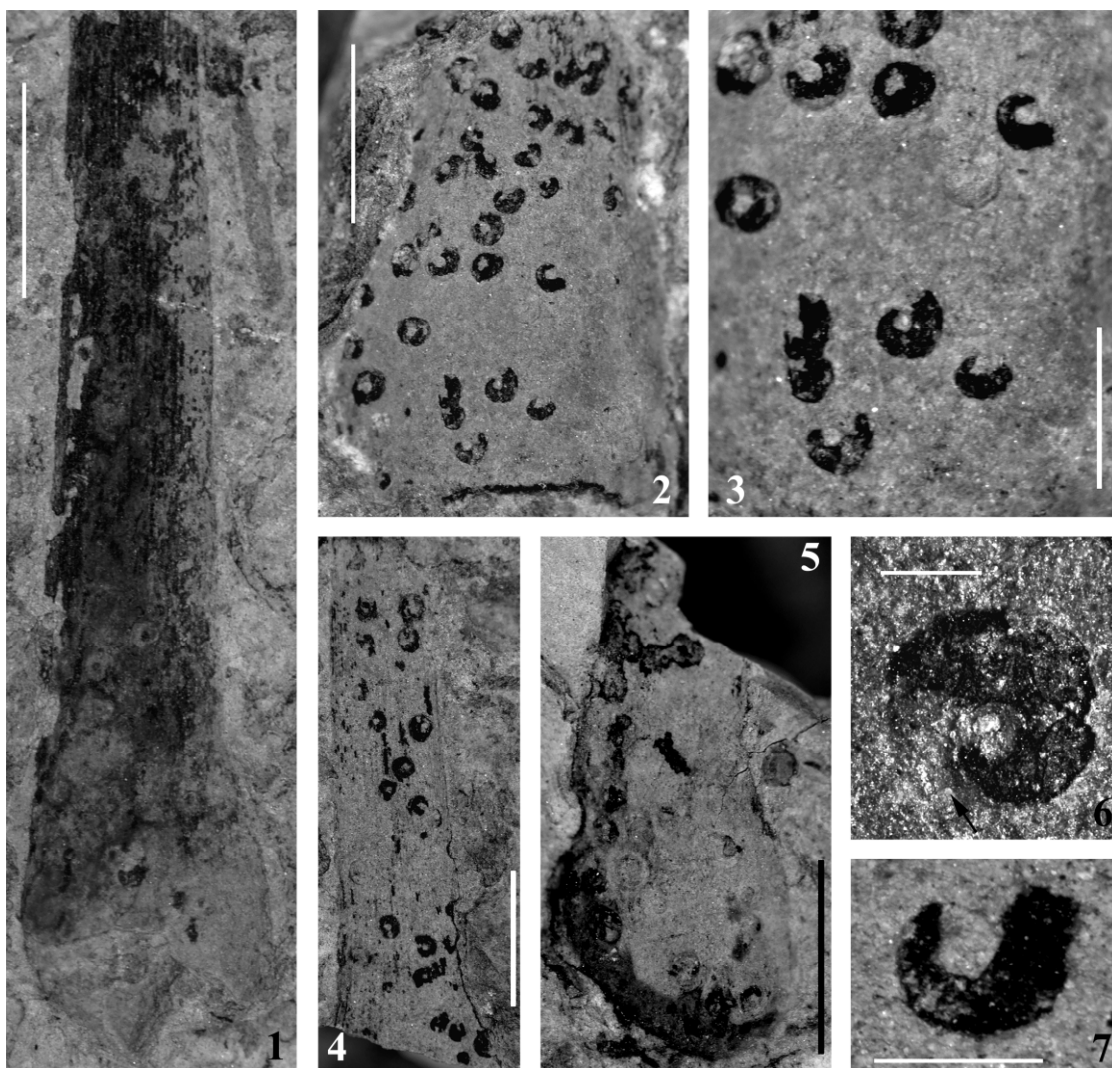


图2 云南武定中泥盆世晚期植物与腹足类共生标本

Fig. 2 The symbiosis specimens of plant and gastropods from late Middle Devonian, Wuding, Yunnan, South China

1, 4, 5. *Rhipidophyton acanthum* 茎干寄栖的腹足类 *Valvata* sp., 标本登记号: PB208795–208797. 2. 1 cm<sup>2</sup> 中有 16 枚腹足个体, 标本登记号: PB208798. 3, 6, 7. 共生的腹足类 *Valvata* sp., 为图 2 的局部放大. 1, 2, 4, 5. 比例尺 = 10 mm; 3. 比例尺 = 5 mm; 6, 7. 比例尺 = 1 mm.

1, 4, 5. The stem of *Rhipidophyton acanthum* bording with gastropods *Valvata* sp., specimen numbers: PB208795–208797. 2. 1 cm<sup>2</sup> with 16 bodies of gastropods, specimen number: PB208798. 3, 6, 7. Enlarged of fig. 2, symbiotic gastropods *Valvata* sp. 1, 2, 4, 5. Scale bars = 10 mm; 3. Scale bar = 5 mm; 6, 7. Scale bars = 1 mm.

这些植物是地表植物生态系统的主要分子, 丰富了植被组成, 对于植被的稳定发展起到了促进作用, 是森林形成和发展过程中所不可或缺的。

我国中泥盆世晚期陆地生态系统的演化, 促进了陆表水生动物的繁盛。由于陆地植物增多, 地表生态环境相应不断改变; 植物作为草食或杂食动物的食物源, 随着植物类型和产量的增加, 完全可能推进陆地动物的发展。云南武定中泥盆世晚期植物和腹足动物共生标本的发现, 为植物

与陆表水生动物在生态系统相关性研究上提供了有力证据。

腹足动物是软体动物门中分布最广的一个动物类群, 它们广泛生活在现代海洋、江河、湖沼和陆地上, 我国最早的腹足类化石见于早寒武世地层中(如: 余汶, 1979), 奥陶纪开始, 腹足动物逐渐繁盛(余汶等, 1963)。迄今最早的非海相腹足类化石见于石炭纪(Yen, 1949), 泥盆纪未见非海相腹足类化石的报道(Wenz, 1938; Cox, 1953; 潘



华璋、朱祥根, 2012)。本文报道的植物茎干上共生的腹足动物属前鳃亚纲中腹足目的盘螺超科, 是一种主要生活在淡水, 或低盐度水体中的腹足动物(余汶、朱祥根, 1990)。当前材料显示腹足动物只有一种类型, 而在  $1\text{ cm}^2$  中产出有 16 枚个体, 是一个低分异度和高丰富度的腹足类组合或群落。潘华璋、朱祥根(2012)认为: 低分异度和高丰富度的腹足组合或群落指示了一种非正常海水环境, 水体盐度偏低。由此可以确认: 当时腹足动物生活水体中的盐度低于正常海水, 水体出现淡化现象。从化石产出层位的岩性特征上看, 以中-薄层石英砂岩中夹泥岩透镜体, 显示了一种较为常见的非海相沉积特征, 具体属于何种非海相沉积环境(河流、湖泊、或三角洲等)有待于今后的进一步工作确认。不管具体何种沉积环境, 岩性与腹足类化石均指示为非海相环境, 水体出现淡化现象。

腹足动物附着在植物体上主要有两种情况, 一是食草性腹足动物以植物为食源, 附着在植物体上, 另一种是腹足动物寄栖在植物体上, 植物仅是腹足动物的栖息场所, 上述两种情况在陆地和水体中均有存在。从当前产地中 *Lepidodendropsis arborescense*, *Eocladoxylon minutum*, *Rhipidophyton acanthum* 等植物的特征得出: 这些植物是生长在陆地上的植物, 代表了当时陆地生态系统中植物的主体类群。从化石标本上, 植物茎干上未见动物咬食痕迹, 由此可以推断: 植物茎干并非为腹足动物的食料。从腹足动物演化来分析, 迄今最早的非海相(淡水)腹足动物出现在石炭纪, 在中生代之前, 未见有陆地生活的腹足动物的报道(潘华璋、朱祥根, 2012)。从当前腹足类 *Valvata* sp. 分析, 这是一类前鳃亚纲的腹足动物, 生活环境是淡化水域, 食性以腐食为主, 粗壮植物茎干不是它的食料。从腹足动物与植物的共生部位分析, 腹足动物均集中附着在植物粗茎干的基部, 完全符合植物在水中腹足动物寄栖的特点, 可以确定: 云南武定中泥盆世晚期地层(西冲组上部)中发现的植物和共生腹足动物之间是一种寄栖关系。由于漂浮在水中的植物粗茎干的基部相对比较粗壮、坚实, 抗风浪、水流的能力相对较强, 易于腹足动物的寄栖, 而细小的茎干和粗大茎干的远端

部分比较柔弱, 不利于腹足动物的寄栖。寄栖在粗大植物茎干基部的腹足动物, 最密集处达到  $1\text{ cm}^2$  中有 16 枚个体, 而在围岩中未发现一个腹足动物个体, 由此也证明腹足动物是寄栖在漂浮水面的植物茎干上至异地同时沉积埋藏。

从所采集的 6 块植物-腹足动物共生标本来看, 植物枝干比较破碎, 只保存了比较好的基部特征, 细小的远端部分均破碎。同时, 根据同层中其他植物化石的保存情况分析, 这些植物化石不是原地埋藏, 它们经过了一定距离的搬运, 属于异地埋藏。从另一方面看, 由于这些植物枝干保存了比较好的基部特征, 同层中的细小植物相对保存比较完好, 这些枝干只是经历了短距离搬运。这些植物被聚集在一个陆表水体中, 从植物化石产自泥岩中可以说明当时水体比较平静。

依据上述分析可确定, 云南武定中泥盆世晚期地层中共生的植物与腹足动物标本显示它们之间是一种寄栖关系。陆地植物断裂后, 飘落到水体中, 水生或底栖生活的腹足动物寄栖其上。水体中飘浮的植物茎干为腹足动物提供了新的栖息场所, 同时将寄栖腹足动物随水流或风浪载运至异地埋藏。这种腹足动物寄栖于植物茎干的生活方式, 为其迁徙、扩散提供了新的途径。

致谢 评审专家提出宝贵修改意见, 特此致谢。

## 参考文献 (References)

- 潘华璋, 朱祥根, 2012. 中国晚古生代晚期和中生代非海相腹足类. 合肥: 中国科技大学出版社. 1-142.
- 王 恽, Berry C M, 2001a. 云南西冲组的一种细小植物——兼论华南中泥盆世晚期植物组合. 古生物学报, 40: 424-432.
- 余 汶, 1979. 湖北西部早寒武世最早期的单板类和腹足类及其生物地层学意义. 古生物学报, 18: 232-270.
- 余 汶, 王慧基, 李子舜, 1963. 中国的腹足类化石. 北京: 科学出版社. 1-362.
- 余 汶, 朱祥根, 1990. 晚二叠世非海相腹足类在我国的首次发现. 古生物学报, 29: 54-63.
- 周明镇, 1953. 西北及山东中生代淡水软体动物化石. 古生物学报, 1: 165-175.
- Berry C M, Wang Yi, 2006a. A new plant attributed to *Cladoxylopsis* from the Middle Devonian of Yunnan Province, China. Review of Palaeobotany & Palynology, 142: 63-78.
- Berry C M, Wang Yi, 2006b. *Eocladoxylon (Protopteridium) minutum* (Halle) Koidzumi—An early *Rhacophyton*-like plant from the Middle Devonian of China. International Journal of Plant

- Sciences, 167: 551–566.
- Cai Chong-yang, Chen Li-zhu, 1996. On a Chinese Givetian lycopod *Longostachys latisorophyllus* Zhu, Hu and Feng, emend.: its morphology, anatomy and reconstruction. *Palaeontographica B*, 238: 1–43.
- Chow Minchen M (Zhou Ming-zhen), 1953. Mesozoic freshwater molluscan faunules from Shantung, Shensi and Kansu. *Acta Palaeontologica Sinica*, 1: 165–175 (in Chinese).
- Cox L R, 1953. Gastropoda from the Karoo Beds of Southern Rhodesia. *Geological Magazine*, 90: 201–207.
- Hao Shou-gang, Xue Jin-zhuang, Wang Qi, Liu Zhe-feng, 2007. *Yuguangia ordinata* gen. et sp. nov., a new lycopsid from the Middle Devonian (Late Givetian) of Yunnan, China, and its Phylogenetic Implications. *International Journal of Plant Sciences*, 168: 1161–1175.
- Li Cheng-sen, 1990. *Minarodendron cathaysiense* (gen. et comb. nov.), a lycopod from the late Middle Devonian of Yunnan, China. *Palaeontographica B*, 220: 97–117.
- Liu Le, Wang De-ming, Xue Jin-zhuang, Meng Mei-cen, 2013. Re-investigation of the lycopsid *Minarodendron cathaysiense* from the Middle Devonian of South China. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Ab.* 268: 325–339.
- Pan Hua-zhang, Zhu Xiang-gen, 2012. Late Late Paleozoic and Mesozoic Non-marine Gastropods from China. Hefei: University of Science and Technology of China Press. 1–142 (in Chinese).
- Qie Wen-kun, Ma Xue-ping, Xu Hong-he, Qiao Li, Liang Kun, Guo Wen, Song Jun-jun, Chen Bo, Lu Jian-feng, 2019. Devonian integrative stratigraphy and timescale of China. *Science China Earth Science*, 62: 112–134.
- Schweitzer H J, Cai Chong-yang, 1987. Beiträge zur Mittledevon-flora Südchinas. *Palaeontographica B*, 207: 1–109.
- Wang Yi, Berry C M, 2001a. A new small plant from the Xichong Formation of Yunnan, and discussion on the floral assemblages of late Middle Devonian in South China. *Acta Palaeontologica Sinica*, 40: 424–432 (in Chinese).
- Wang Yi, Berry C M, 2001b. A new plant from the Xichong Formation (Middle Devonian), South China. *Review of Palaeobotany & Palynology*, 116: 73–85.
- Wang Yi, Berry C M, 2003. A reconsideration of *Dimeripteris cornuta* Schweitzer and Cai, a diminutive fossil plant from the Middle Devonian of Yunnan, China. *Geobios*, 36: 437–446.
- Wang Yi, Berry C M, 2006. Morphology of a non-pseudosporochnalean cladoxylopsid from the Middle Devonian of Yunnan, South China. *Palaeoworld*, 15: 54–67.
- Wang Yi, Berry C M, Hao Shou-gang, Xu Hong-he, Fu Qiang, 2006. The Xichong flora of Yunnan, China—Diversity in a late Mid Devonian plant assemblage. *Geological Journal*, 42: 339–350.
- Wenz W, 1938. Gastropoda. In: Schindewolf O H (ed.), *Handbuch der Palaeozoologie: Band. 6, Teil 1: Allgemeiner Teil und Prosobranchia; Teil 2, 3: Prosobranchia*. Berlin: Verlag Gebrüder Bornträger. 1–240, 241–480, 481–720.
- Yen T C, 1949. Review of Palaeozoic non-marine gastropods and description of a new genus from the Carboniferous rocks of Scotland. *Journal of Molluscan Studies*, 27: 235–240.
- Yu Wen, 1979. Earliest Cambrian monoplacophorans and gastropods from western Hubei with their biostratigraphical significance. *Acta Palaeontologica Sinica*, 18: 232–270 (in Chinese).
- Yu Wen, Wang Hui-ji, Li Zi-shu, 1963. The Fossil Gastropods of China. Beijing: Science Press. 1–362 (in Chinese).
- Yu Wen, Zhu Xiang-gen, 1990. Discovery of non-marine gastropods from upper Permian Xiaolongkou Formation of Jimsar, Xinjiang. *Acta Palaeontologica Sinica*, 29: 54–63 (in Chinese).