



# 泥盆纪双壳类假似栗蛤属(*Pseudonuculana* Pojeta, Zhang and Yang, 1986)之修订

方宗杰

中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008

**提要** 对 *Nuculoidea resupina* Guo, 1985、*Pseudonuculana zhaoi* Pojeta, Zhang and Yang, 1986 和 *Skyphoconcha beichuanensis* Liu and Gu, 1988 这 3 个种进行比较后, 确定了它们的同物异名关系, 确认船形蛤属(*Skyphoconcha* Liu and Gu)是假似栗蛤属(*Pseudonuculana* Pojeta, Zhang and Yang)的次异名。澄清了此属的韧带性质, 并对其属征进行修订。鉴于其无弹体窝, 外套线完整, 现将它改归至小帽蛤亚科(*Cucullellinae*)。根据“国际动物命名法规”第四版, 作为首异名的 *Nuculoidea resupina* Guo, 虽享有优先权, 却不可以被引证为本属的模式种; 原始指定的模式种 *Pseudonuculana zhaoi* 仍保持其模式种携名者的地位不变。

**关键词** 假似栗蛤 栉齿型 外韧带 小帽蛤亚科 双壳类 同物异名 泥盆纪

**中文引用** 方宗杰, 2021. 泥盆纪双壳类假似栗蛤属(*Pseudonuculana* Pojeta, Zhang and Yang, 1986)之修订. 古生物学报, 60(4): 530–537. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2020045

**英文引用** Fang Zong-jie, 2021. Taxonomic revision of the Devonian genus *Pseudonuculana* Pojeta, Zhang and Yang, 1986 (Bivalvia: Cucullellidae). Acta Palaeontologica Sinica, 60(4): 530–537. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2020045

## Taxonomic revision of the Devonian genus *Pseudonuculana* Pojeta, Zhang and Yang, 1986 (Bivalvia: Cucullellidae)

FANG Zong-jie

Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China

**Abstract** After comparing *Nuculoidea resupina* Guo, 1985, *Pseudonuculana zhaoi* Pojeta, Zhang and Yang, 1986 and *Skyphoconcha beichuanensis* Liu and Gu, 1988. There is no doubt that they belong to the same species. This confirms that the genus name *Skyphoconcha* Liu and Gu is a junior synonym of *Pseudonuculana* Pojeta, Zhang and Yang. The opisthodetic external ligament of the *Pseudonuculana* is fully confirmed and its generic diagnosis is revised. Without resilium and pallial sinus, *Pseudonuculana* is removed from the Nuculanidae and reclassified as a member of Cucullellinae. According to *The International Code of Zoological Nomenclature* (4<sup>th</sup> Edition), *Nuculoidea resupina* Guo, as a senior synonyms, has priority over the other two junior synonyms but should not be cited as the type species of the

收稿日期: 2020-07-22, 改回日期: 2020-10-14; 录用日期: 2020-10-27

\* 科技部基础性工作专项(2013FY113000)资助。

\*\* 通讯作者: 方宗杰, 研究员, e-mail: zjfang@nigpas.ac.cn

genus. As the name-bearing type of the type species, the original designated type species *Pseudonuculana zhaoi* Pojeta, Zhang and Yang remains unchanged even though it is a junior synonym of *Nuculoidea resupina* Guo.

## SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

**Class Bivalvia Linnaeus, 1758**

**Subclass Protobranchia Pelseneer, 1889**

**Order Nuculanida Carter, Campbell and Campbell, 2000**

**Suborder Nuculanina Carter, Campbell and Campbell, 2000**

**Superfamily Cucullelloidea Fischer, 1886**

**Family Cucullellidae Fischer, 1886**

**Subfamily Cucullellinae Fischer, 1886**

**Genus *Pseudonuculana* Pojeta, Zhang and Yang, 1986, emend. Fang nov. (= *Skyphoconcha* Liu and Gu in Liu, 1988)**

**Type species** *Pseudonuculana zhaoi* Pojeta, Zhang and Yang, 1986 (by original designation) (= *Nuculoidea resupina* Guo, 1985; *Skyphoconcha beichuanensis* Liu and Gu in Liu, 1988)

**Revised diagnosis of the genus** Shell small to medium, equivalve, inequilateral, elongated but not noticeably attenuated posteriorly; beaks opisthogyrate, shell highest in region of beaks; posterodorsal margin abruptly bent downward behind the umbo, forming a concavity, with its end rising slightly; postero-dorsal and posteroventral margins subparallel as a whole; ventral margin arcuate or nearly straight, anterior margin broadly rounded, posterior margin narrowly rounded, posterior end slightly upturned; teeth taxodont, hinge dentition

continuous below beaks, anterior and posterior tooth rows nearly equal in length, or anterior row slightly longer; somewhat larger anterior than posterior taxodont teeth in size; anterior tooth row long and broadly arcuate, occupying the whole anterodorsal margin, its small teeth nearly perpendicular to hinge margin, becoming more slender, more numerous and with narrower interspaces toward the umbo; posterior tooth row concave, descending sharply from under anterior subumbonal teeth and forming an obtuse angle slightly larger than 90° with anterior tooth row, then gradually turning horizontal toward the posterior, not reaching the posterior ends, disappearing before the posterior adductor scar; its small teeth obliquely inclined or nearly horizontal under the umbo, but turning perpendicular to hinge margin and becoming larger with wider interspaces toward posterior ends; a long, opisthodontic, external ligament groove lying above the posterior tooth row, no resilifer; adductor muscle scars subequal, occurring at the distal ends of the tooth rows; a single pair of posterior pedal muscle scars located dorsally and anteriorly to posterior adductor scar, but not confluent with the latter; a single pair of accessory muscle scars occurring anterior to posterior pedal retractor scars; pallial line entire, without sinus; ornament of comarginal growth lines with broad comarginal rugae in mature part of shell, sometimes faint radial traces are barely visible.

**Key words** *Pseudonuculana*, taxodont, external ligament, Cucullellinae, Bivalvia, synonym, Devonian

## 1 前言

笔者(Fang, 1998; Fang *et al.*, 2009)注意到船形蛤(*Skyphoconcha* Liu and Gu, in Liu, 1988)是假似栗蛤(*Pseudonuculana* Pojeta, Zhang and Yang, 1986)的次异名, 因为后者并非发表在中国, 未包括在笔者等 2009 年专著的收录范围之内, 故当时

未展开讨论。最近在编纂“中国古生代双壳类化石属志”的过程中, 笔者重新对这一问题进行研究, 所涉及的 3 个种分别是: 1) 云南蒙自呆姑下泥盆统呆姑群的 *Nuculoidea resupina* Guo (郭福祥, 1985); 2) 广西横县六景火车站下泥盆统郁江组六景段的 *Pseudonuculana zhaoi* Pojeta, Zhang and Yang (1986); 3) 四川北川甘溪下泥盆统甘溪组的 *Skyphoconcha beichuanensis* Liu and Gu (刘协章,

1988; Gu and Liu, 1988)。

这 3 个种按照原作者的归类和新的双壳纲分类方案(参见 Carter *et al.*, 2011), 似应分属不同的目, 第一个种属于栗蛤目(Nuculida), 后 2 个种属于似栗蛤目(Nuculanida), 它们之间似乎应该差异很大。应该指出, 在 *Nuculoidea resupina* Guo 的标本上看不到任何与内韧带相关的迹象(详见下文讨论), 也看不到类栗蛤属(*Nuculoidea*)常见的弱锯齿状内腹缘; 此种壳形较为横长, 尤其是后部明显延长, 似与栗蛤类常见的形态不甚吻合; 再者, 其前、后栉齿的数目明显多于类栗蛤属, 后者一般为 10 枚左右, 有时更少一些, 其小齿的尺寸在壳顶下往往是突然变小的。总之, 笔者看不出有什么理由将它与栗蛤类的类栗蛤属联系到一起。下文的讨论将进一步证明它应与后 2 个种归为同属同种。

这 3 个种的原描述之间似乎同样呈现出较大的差异, 例如, 关于韧带的性质就分别有着外韧带(刘协章, 1988; Gu and Liu, 1988)和内韧带(郭福祥, 1985; Pojeta *et al.*, 1986)的不同描述。本文的重点就是要厘清这 3 个种的基本形态特征, 尤其是韧带的性质, 以解决它们之间的真实关系。在此基础上将重新描述新的属征, 并最后确定其分类位置。

由于云南、广西和四川龙门山三地泥盆纪双壳类的研究几乎是同时进行的, 出现若干同物异名现象实属正常, 本来按照优先律似乎很容易解决。然而, “国际动物命名法规”(Ride *et al.*, 1999)对于模式种的指定另有特别条款, 致使本属模式种的确定不受优先律的约束, 详见下文的讨论。

## 2 同物异名关系的确定

顾道源和刘协章(Gu and Liu, 1988)曾对四川龙门山的 *S. beichuanensis* Liu and Gu 与广西的 *P. zhaoi* Pojeta, Zhang and Yang 进行比较, 认为这两个种的区别在于 *P. zhaoi* 缺乏外韧带、人字形排列的栉齿和射饰。诚然, 广西标本保存不如龙门山标本那么精美, 致使 Pojeta 等(1986)误判了韧带的性质(详见下文), 但他们的图版清楚地显示了人字形排列的栉齿, 两者的铰齿特征显然是一致的; 至于射饰, 其实在广西标本上也同样能看到

相同的射饰痕迹(Pojeta *et al.*, 1986, pl. 5, figs. 5–7)。引言中已经叙述了 *Nuculoidea resupina* Guo 不能归入类栗蛤属的理由, 下面将根据云南、广西和龙门山这 3 个种的描述和图版对它们一一进行比较。

### 2.1 一般外部形态

尽管这 3 个种的具体描述语言各不相同, 它们在一般外形轮廓和壳顶位置, 以及壳前、后端形态等方面的特征显然都是一致的。它们的后端都不明显变细, 它们都以后背边中部内凹和两端上翘为特征。刘协章和顾道源(刘协章, 1988; Gu and Liu, 1988)形象地将这一很有特征的壳形描述为“船形”, 郭福祥(1985)则以“曲背”作为种名来突出这一形态的意义。尽管在 *P. zhaoi* 的描述中并未提及与“船形”或“曲背”相关联的后背边的明显下陷(Pojeta *et al.*, 1986), 但他们的所有图片都明确无误地展示了与“船形”或“曲背”相一致的形态特征。总之, “船形”或“曲背”是这 3 个种的共同特点, 这在似栗蛤目中显得十分独特, 据此将它们归为同种应无疑义。

### 2.2 壳饰

*S. beichuanensis* Liu and Gu 的描述明确提及放射纹的存在(刘协章, 1988; Gu and Liu, 1988), 而其他 2 种的描述则均未提及。其中, 云南种系以内模的形式出现, 故未保存壳饰; 广西种的描述中虽未描述射饰的存在, 但在他们的图版(Pojeta *et al.*, 1986, pl. 5, figs. 5–7)中可以看到与 *S. beichuanensis* 相同的射饰痕迹。

### 2.3 铰齿

云南和广西的标本由于双壳处于闭合状态, 虽然显示了栉齿的存在, 却无法看到铰合构造内在的细节。广西种关于铰齿的描述是“铰齿栉齿型, 后齿列水平状, 与斜向的前齿列以钝角相交”, 未提供更多的细节(Pojeta *et al.*, 1986); 他们的图版显示了壳顶下栉齿小而细窄, 排列紧密, 向两侧栉齿变大, 并显示了与龙门山种同样的人字形排列。龙门山种保存最好, 描述相当详细, 其中也出现与广西种相似的描述“后栉齿列于近壳顶处突然下陷后变成水平状”(刘协章, 1988; Gu and Liu,

1988)。云南种关于铰齿的描述只有一句话:“靠近壳顶的栉齿细弱, 前后栉齿组各约由 19 枚栉齿组成”; 与龙门山种的描述(刘协章, 1988: 前齿列 35 枚, 后齿列 22 枚)相比, 其栉齿数目似乎偏少, 推测这是因为壳顶下的栉齿特别细密, 从背部数恐怕是难以看清楚的。当然, 栉齿具体数目的多少还与不同标本所处个体发育阶段的不同相关。综合图版和文字描述资料判断, 这 3 个种的铰齿具有以下共同特点: 1) 它们的前、后支小齿数目都比较多, 都以“壳顶下小齿十分细窄, 排列紧密, 向两侧小齿明显变大”为特征; 2) 它们的前齿列均呈弧形外凸, 而后齿列则略显内凹, 这在似栗蛤目中颇为独特。

## 2.4 韧带

Pojeta 等(1986)认为本属发育内韧带, 故归入似栗蛤科(Nuculanidae), 由于在闭合内模的背侧只能看到栉齿的痕迹, 他们推测弹体窝可能与现生的 *Yoldia* 属一样位于栉齿之下方; 其证据是所谓的“弹体窝充填物”(参见本文 pl. 1, fig. 3b = Pojeta *et al.*, 1986, pl. 5, fig. 2)。但他们所指示的弹体窝充填物的位置并不在壳顶之下, 其实际位置似乎偏于壳顶的后侧的外缘, 位于铰齿之上, 应与真正的弹体窝位置无关。云南种也描述了弹体窝的存在(郭福祥, 1985), 据此, 郭将云南标本归入栗蛤科(Nuculidae)的类栗蛤属。笔者曾考察过郭福祥保存在北京地质博物馆的两枚内核标本, 确实可以看到栉齿的痕迹, 但由于双壳完全闭合, 不存在看到弹体窝的可能性。因此, 云南种的弹体窝描述来自主观推测, 不足为据。龙门山种的描述是“后外韧带”(Gu and Liu, 1988) [刘协章(1988)一文中“前韧带”的叙述应属笔误]。由于龙门山标本保存十分精美, 外韧带的描述有图版充分佐证, 应当是可信的。

## 2.5 肌痕

仅龙门山种保存了完整的外套线, 无湾。除云南标本未保存肌痕外, 其余 2 种有关肌痕的特征实际上都是一致的, 至于附肌痕的描述在很大程度上取决于标本的具体保存状态, 这与分类本身并无直接关系, 在此不再赘述。

根据以上讨论并结合本文以及原文所发表的图版, 可以确定以上这 3 个种应当都属于同种, 它们都是同物异名。其中, 云南的 *N. resupina* Guo 发表在先, 在分类学种名的实际使用中具有优先权, 其他两个种名都是它的次异名。另一方面, 根据《国际动物命名法规》第 67. 1. 2 条“一个模式种的名称, 即使是一个次异名或次同名, 或为一隐名 (suppressed name), 仍维持不变”(Ride *et al.*, 1999), *N. resupina* Guo 虽享有优先权, 却不可以被引证为本属的模式种; *Pseudonuculana zhaoi* Pojeta, Zhang and Yang 尽管是次异名, 却依然是本属有效的模式种携名者。

## 3 系统古生物学

双壳纲 Class Bivalvia Linnaeus, 1758

原鳃亚纲 Subclass Protobranchia Pelseneer, 1889

似栗蛤目 Order Nuculanida Carter, Campbell and Campbell, 2000

似栗蛤亚目 Suborder Nuculanina Carter, Campbell and Campbell, 2000

小帽蛤超科 Superfamily Cucullelloidea Fischer, 1886

小帽蛤科 Family Cucullellidae Fischer, 1886

小帽蛤亚科 Subfamily Cucullellinae Fischer, 1886

假似栗蛤属 Genus *Pseudonuculana* Pojeta, Zhang and Yang, 1986, emend. Fang nov. (= *Skyphoconcha* Liu and Gu, in Liu, 1988)

模式种 *Pseudonuculana zhaoi* Pojeta, Zhang and Yang, 1986 (by original designation) (= *Nuculoida resupina* Guo, 1985; *Skyphoconcha beichuanensis* Liu and Gu, in Liu, 1988)

修订后的新属征 壳小至中等, 等壳, 不等侧, 后部较长, 不明显变细; 壳顶后转, 壳体最大高度位于壳顶区; 后背边在壳顶后陡然下斜, 中部内凹, 末段稍显上翘, 总体上与后腹边近于平行; 腹边缓弧形或近直, 前端宽圆状, 后端窄圆状并略微上翘; 铰齿栉齿型, 壳顶下栉齿连续排列; 前、后齿列的长度近等或前支稍长, 前支齿

列小齿的尺寸略大于后支;前齿列颇长,占据整个前背边,呈弧形外凸,向壳顶方向小齿逐渐变小变窄,排列变得越加紧密,其方向与铰边垂直;后齿列以较小钝角或近于直角与前齿列相交,它从后者的下方陡然下斜,向后则逐渐转变为近于水平,总体呈弧形内凹;后齿列的小齿在壳顶下呈斜向或近于水平排列,向后方则渐变为与铰边垂直排列,小齿也逐渐变大,间距渐宽,但未达后端,消失于后闭肌之前;外韧带长,后韧带,位于后齿列上方的浅沟中,无弹体窝;两闭肌痕近等,前闭肌痕位于前齿列之前下方;后闭肌痕位于壳体后端,其前背方可见一对分离的后足肌痕,在后缩足肌痕之前另有附肌痕;外套线完整无湾;壳表具同心线、同心皱,有时可见模糊的射饰痕迹。

**讨论** 顾道源和刘协章(Gu and Liu, 1988)认为船形蛤(*Skyphoconcha*)与假似栗蛤(*Pseudonuculana*)的区别在于后者发育内韧带和壳表缺乏射饰。广西标本无法看到壳体的内面,致使 Pojeta 等(1986)误判了韧带的性质(详见上文);至于射饰,如前所述,在广西标本上也看到了与龙门山种相同的射饰痕迹(Pojeta *et al.*, 1986, pl. 5, figs. 5–7)。所以,这两个属之间不存在顾道源和刘协章(Gu and Liu, 1988)所述的差别,应将它们归为同物异名。龙门山的标本保存精美,十分清楚地显示了弹体窝的缺失和外韧带的存在(参见本文 pl. 1, fig. 5, 6, 8, 分别相当于 Gu and Liu, 1986, pl. 1, figs. 4; pl. 3, fig. 4, 8)。本文据之对本属的铰合构造重新进行描述,补充了前、后齿列分布变化的细节:1)前支齿列栉齿的尺寸比后支的栉齿要大一些;2)本属壳形虽前部较短,但前、后齿列的长度近等,或前支稍长一些;3)前齿列占据整个前背边,呈弧形外凸;后齿列略显内凹,未抵后端即告消失;4)后齿列的始端在前齿列下方陡然下斜,两者在壳顶下以较小钝角或近于直角相交;5)确认了外韧带的存在和内韧带的缺失。

值得一提的是,Gu 和 Liu (1988, pl. 3, fig. 4; 见本文图 1–6)有一张关于 *Skyphoconcha* Liu and Gu 的图,此图的壳顶之下,在前、后齿列之间似乎可以看到一个小的无齿间隙,笔者怀疑它是

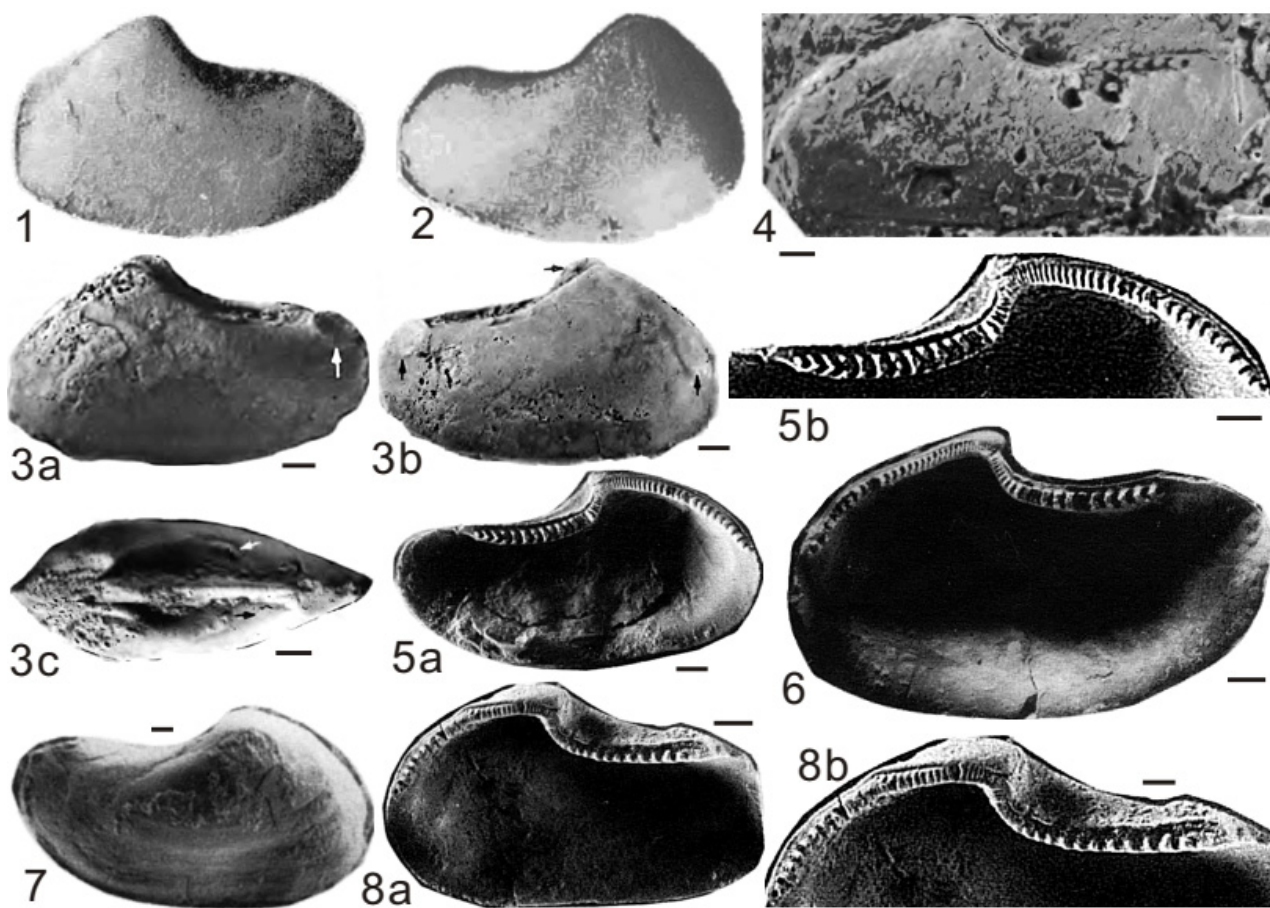
一种光影造成的假象。请参见本文图 1–6 之上下的两张铰合部位的放大照片(图 5b, 8b),两张照片均清晰地显示壳顶下的小齿已经变得十分细窄,排列极其紧密,其间并不存在任何可能的无齿间断。

## 4 关于本属分类位置的讨论

Pojeta 等(1986)将本属归入似栗蛤科。刘协章和顾道源(见刘协章, 1988)起初将 *Skyphoconcha* 属归至栗蛤科,后来也改归至似栗蛤科(Gu and Liu, 1988)。然而,弹体窝的否定使得本属不能继续保留在似栗蛤科,如果按照广泛使用的 Treatise 分类系统(McAlester, in Cox *et al.*, 1969, p. N231),似可将它改归至无弹体窝的马雷蛤科(Mallettiidae)。然而, Sanders 和 Allen (1985)指出,马雷蛤属(*Malletia*)虽然是以外韧带为主,它其实还发育有小的弹体窝,据此他们对 McAlester 的分类提出异议。目前,他们给出的马雷蛤科定义已经得到了广泛的采纳。因此, *Pseudonuculana* 属不能归入马雷蛤科。

Fischer (1886, p. 981)创建小帽蛤亚科(Cucullellinae),其主要特征是无弹体窝,外套线完整,包括有 *Cucullella*、*Palaeoneilo*、*Ctenodonta* 和 *Cardiolaria* 等属。相比之下, Termier 和 Termier (1950)过于强调内隔板的存在,他们将小帽蛤亚科提升为科,包括在内的属有 *Cucullella*、*Redonia*、*Nuculochlamys* (= *Phestia*)、*Ditichia* 等。Babin (1966)曾采纳这一科名,但只包括 *Nuculites* 属(*Cucullella*、*Cleidophorus* 和 *Ditichia* 都被归为它的次异名),他认为内隔板代表一种比较原始的性状。正因为 *Cucullella* 属被视为 *Nuculites* 属的次异名,小帽蛤亚科或小帽蛤科未被 Treatise 采用(McAlester, in Cox *et al.*, 1969, p. N233)。

Bradshaw (1994)正式提出了 Nuculitidae 科,将 *Nuculites*、*Paleoyoldia* 和 *Phestia* 归入此科。Babin 等(2001)把 Nuculitidae 科降格为 Palaeoneilidae 科下的亚科,同时修订了 Nuculitinae 亚科的定义,将 *Phestia* 和 *Paleoyoldia* 两属排除出亚科,他们恢复使用 *Cucullella* 属,却

图 1 *Pseudonuculana zhaoui* Pojeta, Zhang and YangFig. 1 *Pseudonuculana zhaoui* Pojeta, Zhang and Yang

1. 左内模; 2. 右内模, 云南蒙自呆姑, 下泥盆统呆姑群; (1, 2 分别引自郭福祥, 1985, pl. 4, figs. 8, 9)。3. 双壳闭合保存的内模, holotype; 3a. 左侧视, 白箭头示后闭肌痕; 3b. 右侧视, 两个垂直的黑箭头分别示前、后闭肌痕, 原作者用水平箭头指示弹体窝的充填物, 请注意此位置偏于壳顶的后侧外缘, 并不在壳顶之下; 3c. 同上标本的背视, 箭头示位于后闭肌痕之前的附肌痕; 广西横县六景火车站, 下泥盆统郁江组六景段; 4. 左侧视; 3, 4 来自广西象州罗秀, 中泥盆统应堂组上段; (3a-3c 和 4 引自 Pojeta 等, 1986, pl. 5, figs. 1-3 and 5)。5. 正模, *Skyphoconcha beichuanensis* Liu and Gu; 5a. 左内视(引自 Gu 和 Liu, 1988, pl. 1, fig. 4); 5b. 5a 的铰合部放大, 示铰齿细节和外韧带, 注意前后齿列之间不存在无齿间隙; 6. 右内视, 在壳顶下, 前后齿列之间似乎看到细窄的无齿间隙, 这可能是一种光影造成的错觉, 请与 5b 和 8b 相互参照; 7. 右侧视; 8a. 右内视; (6-8a 引自 Gu 和 Liu, 1988, pl. 3, figs. 4 and 8); 8b. 同上, 铰合部放大示铰齿细节和外韧带, 注意前后齿列之间不存在无齿间隙; 5-8 来自四川北川甘溪, 下泥盆统甘溪组。比例尺均为 2 mm。

1. left internal mould; 2. right internal mould; from the Daigu Group, Lower Devonian, Daigu, Mengzi, Yunnan; (1, 2 reproduced from Guo, 1985, pl. 4, figs. 8, 9). 3. closed articulated internal mould, holotype; 3a. left lateral view showing posterior adductor muscle scar (white arrow); 3b. right lateral view showing adductor muscle scars (vertical black arrows), and the so-called "filling of resilifer" (horizontal arrow), noting that it is not under the umbo and it has nothing to do with resilifer; 3c. dorsal view, showing traces of taxodont teeth, posterior adductor scars, two scars anterior to posterior adductors scars (arrows); 4. Composite mould of left valve; (3a-3c and 4 reproduced from Pojeta *et al.*, 1986, pl. 5, figs. 1-3 and 5); 3, 4 from Liujing Member, Yujiang Formation, Lower Devonian, Liujing Railway Station, Hengxian, Guangxi. 5. holotype of *Skyphoconcha beichuanensis* Liu and Gu; 5a. left internal view (reproduced from Gu and Liu, 1988, pl. 1, fig. 4); 5b. partially enlarged view of 5a, showing the details of the dentition and opisthodontic external ligament, noting that there is no toothless gap on the hinge plate between the anterior and posterior tooth rows; 6. right internal view, there seems to be a narrow toothless "gap" on the hinge plate between the anterior and posterior tooth rows, which may be an illusion caused by light and shadow; please compare it with 5b and 8b. 7. right external view; 8a. right internal view, (6-8a reproduced from Gu and Liu, 1988, pl. 3, figs. 4, 6 and 8); 8b. partially enlarged view of 8a, showing the details of the dentition and opisthodontic external ligament, noting that there is no toothless gap on the hinge plate between the anterior and posterior tooth rows; 5-8 from Ganxi Formation, Lower Devonian, Ganxi, Beichuan, Sichuan. All scale bars = 2 mm.

未恢复使用 Cucullellinae 亚科, 理由是内隔板并不具备系统发育意义, 故他们拒绝使用 Termier 和 Termier (1950) 定义的小帽蛤科。然而, 根据“国

际动物命名法规” (Ride *et al.*, 1999), Nuculitinae Bradshaw, 1994 应当是 Cucullellinae Fischer, 1886 的次异名, Palaeoneilidae 一名也应被 Cucullellidae



Fischer, 1886 取代, 而 *Cucullellidae* 名下的 *Palaeoneilinae* Babin, 1966 则可继续保留(参见 Carter *et al.*, 2011)。

*Pseudonuculana* 属不发育弹体窝, 外套线完整, 与小帽蛤亚科的特征一致, 归入该亚科应无疑问。Carter 等(2015)吸收了分子生物学新的研究成果(Sharma *et al.*, 2013), 在准分支系统分类中将 *Malletiidae* 和 *Tindariidae* 两科改归至似栗蛤超科(*Nuculanioidea*), 2011 年分类系统中的马雷蛤超科(*Malletioidea*) (Carter *et al.*, 2011) 随之解体, 余下的 *Strabinidae* 和 *Cucullellidae* 两个科则被放进新提升的超科 *Cucullelloidea* (Carter *et al.*, in press)。从总体看, 似栗蛤目的弹体窝经历了从无到有、从弱到强的长期演变进程, 水管也同时经历了从无到有的渐进演化。目前至少在 *Palaeoneilo* 属一些后期的种类中已经发现了叠加在壳顶下栉齿之上的原始弹体窝, 但仅见于两壳之一(即不对称的弹体窝结构) (Carter, 1990), 此外, 浅浅的外套湾也已在此属出现; 相比之下, 本属和小帽蛤亚科则处于更为原始的演化阶段。

**致谢** 评审专家提出宝贵修改意见, 特此致谢!

## 参考文献 (References)

- 郭福祥, 1985. 云南的双壳类化石. 昆明: 云南科技出版社. 1-319.
- 刘协章, 1988. Bivalvia. 见: 侯鸿飞(编). 四川龙门山地区泥盆纪地层古生物及沉积相. 北京: 地质出版社. 240-269.
- Babin C. 1966. Mollusques, bivalves et céphalopodes du Paléozoïque Armoricaïn, étude systématique essai sur la phylogénie des bivalves esquisse paleoecologique. Brest: Imprimerie Commerciale et Administrative. 471.
- Babin C, Jaouen P A, Racheboeuf P R, 2001. Les mollusques bivalves de la Formation de Kersadiou (Givétien du Massif armoricaïn). *Palaeontographica Abt. A*, 261: 1-54.
- Bradshaw M A, 1999. Lower Devonian bivalves from the Reefton Group, New Zealand. *Association of Australasian Palaeontologists, Memoir*, 20: 1-171.
- Carter J G, 1990. Evolutionary significance of shell microstructure in the Palaeotaxodonta, Pteriomorpha and Isofilibranchia (Bivalvia: Mollusca). In: Carter J G (ed.), *Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends*, New York: Van Nostrand Reinhold. Volume I: 135-296.
- Carter J G, Altaba C R, Anderson L C, Araujo R, Biakov A S, Bogan A E, Campbell D C, Campbell M, Chen Jin-hua, Cope J C W, Delvene G, Dijkstra H H, Fang Zong-jie, Gardner R N, Gavrilova V A, Goncharova I A, Harries P J, Hartman J H, Hautmann M, Hoeh W R, Hylleberg J, Jiang Bao-yu, Johnston P, Kirkendale L, Kleeman K, Hoppka J, Kriz J, Machado D, Malchus N, Márquez-Aliaga A, Masse J P, McRoberts C A, Middelfart P U, Mitchell S, Nevesskaja L A, Özer S, Pojeta J, Polubotko I V, Pons J M, Popov S, Sánchez T, Sartori A F, Scott R W, Sey I I, Signorelli J H, Silantiev V V, Skelton P W, Thomas S, Waterhouse J B, Wingard G L, Yancey T. 2011. A Synoptical Classification of the Bivalvia (Mollusca). *The University of Kansas Paleontological Contributions* 4: 1-47.
- Carter J G, Altaba C R, Anderson L C, Campbell D C, Fang Zong-jie, Harries P J, Skelton P W, 2015. The paracladistic approach to phylogenetic taxonomy. *University of Kansas Paleontological Contributions*. 12: 1-9.
- Carter J G, Cope J C W, Fang Zong-jie, Pojeta J Jr, Sánchez T. "Subclass Protobranchia Pelseneer, 1889" for the revised Bivalvia Treatise (in press).
- Fang Zong-jie, 1998. Revision and taxonomic position of the aberrant Devonian bivalve *Beichuania*. In: Johnston P A, Haggart J W (eds.). *Bivalves: An Eon of Evolution—Paleobiological Studies honoring Norman D Newell*. Calgary: University of Calgary Press. 185-191.
- Fang Zong-jie, Chen Jin-hua, Chen Chu-zhen, Sha Jin-geng, Lan Xiu, Wen Shi-xuan, 2009. Supraspecific taxa of the Bivalvia first named, described, and published in China (1927-2007). *The University of Kansas Paleontological Contributions, New Series*, 17: 1-157.
- Fischer P, 1886. Manuel de conchyliologie et de Paléontologie conchyliologique. Fasciculus. Paris: F. Savy. 10: 897-1008.
- Gu Dao-yuan, Liu Xie-zhang, 1988. New bivalves, *Beichuania*, from the Lower Devonian of Sichuan, China. In: McMillan N J, Embry A F, Glass D J (eds.). *Devonian of the World, Proceedings of the Second International Symposium on the Devonian System*. Calgary, Canada. 1988. Canadian Society of Petroleum Geologists, 14: 357-378.
- Guo Fu-xiang, 1985. Fossil Bivalves of Yunnan. Kunming: Yunnan Science and Technology Publishing House. 1-319 (in

- Chinese).
- Liu Xie-zhang, 1988. Bivalvia. In: Hou Hong-fei (ed.). Devonian Stratigraphy, Palaeontology and Sedimentary Facies of Longmenshan, Sichuan. Beijing: Geological Publishing House. 240–269 (in Chinese with English summary).
- McAlester A L, 1969. Superfamily Nuculanacea. In: Cox L R and others (eds.). Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N, Mollusca 6. Kansas: Geological Society of America and University of Kansas. Vol. 1: N231–N241.
- Pojeta J Jr, Zhang Ren-jie, Yang Zun-yi. 1986. Systematic paleontology of Devonian pelecypods of Guangxi and Michigan. Professional Paper of the United States Geological Survey, 1394-A-G: 57–108.
- Ride W D L, Cogger H G, Dupuis C, Kraus O, Minelli A, Thompson F C, Tubbs P K. 1999. International Code of Zoological Nomenclature (Fourth Edition). London: The International Trust for Zoological Nomenclature, 306.
- Sanders H L, Allen J A, 1985. Studies on deep-sea Protobranchia (Bivalvia), the family Mallettiidae. Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology, 49: 195–238.
- Sharma P P, Zardus J D, Boyle E E, González V L, Jennings R M, McIntyre E, Wheeler W C, Etter R J, Giribet G, 2013. Into the deep: a phylogenetic approach to the bivalve subclass Protobranchia. Molecular Phylogenetics and Evolution, 69: 188–204.
- Termier G, Termier H, 1950. Paléontologie Marocaine. v. 2, Invertébrés de l'ère primaire, Fasc. 3, Mollusques. Hermann et Cie, Paris. Actualités Scientifiques et Industrielles, 1094: 246.

(责任编辑: 黄 冰)