



## 华南假希瓦格蜓种级分类单元的定量厘定\*

王娟<sup>1,2</sup> 王玥<sup>2,3\*\*</sup>

1 中国科学技术大学, 合肥 230026;

2 现代古生物学和地层学国家重点实验室, 中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008;

3 中国科学院大学, 北京 100049

**提要** 本文对华南报道的假希瓦格蜓*Pseudoschwagerina*的48个种进行了分类厘定。通过搜集已发表属种的测量数据, 并重新度量部分中国科学院南京地质古生物研究所标本馆的馆藏标本, 使用PAST软件对这些种进行了判别分析。通过定性及定量研究, 将其分为两个大类、9个小类。第一大类特征为壳长, 纺锤形–长纺锤形, 轴率多大于2.0, 隔壁褶皱较强; 第二大类特征为壳短, 近球形–粗纺锤形, 轴率多在2.0以下, 隔壁褶皱微弱–较强。进一步根据个体大小和幼壳特征的变化可以看出, 壳体较短的种往往具有粗纺锤形至亚球形的幼壳, 且幼壳包卷的圈数少, 仅1.5–2圈; 而壳体较长的种通常具有长纺锤形–纺锤形的幼壳, 幼壳包卷圈数相对较多, 常有2–4圈。结合初房大小、幼壳特征和壳长, 第一大类和第二大类又可以细分为9个小类。

**关键词** 华南 假希瓦格蜓 形态种 分类学 定量厘定

**中文引用** 王娟, 王玥, 2022. 华南假希瓦格蜓种级分类单元的定量厘定. 古生物学报, 61(3): 506–522. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2021028

**英文引用** Wang Juan, Wang Yue, 2022. Quantitative evaluation of the taxonomy of *Pseudoschwagerina* species from South China. Acta Palaeontologica Sinica, 61(3): 506–522. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2021028

## Quantitative evaluation of the taxonomy of *Pseudoschwagerina* species from South China

WANG Juan<sup>1,2</sup>, WANG Yue<sup>2,3</sup>

1 University of Science and Technology of China, Hefei 230026, China;

2 State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China;

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

**Abstract** This paper reclassifies 48 species of *Pseudoschwagerina* previously reported from South China. The measurements of the length, width of the shells, form ratios, radius of the proloculus, number of inner tightly-coiled and outer loosely-coiled volutions are entered into a database for quantitative analysis. Some holotype specimens stored in Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, CAS have been re-measured. All species are projected onto a 3-D map using the software Grapher to show inter-species distances. Two groups can be recognized. One group is characterized by having fusiform to long fusiform shells, strong septal folding, and a form ratio greater than 2.0. The other group is characterized by having subspherical or thickly fusiform shells, weak to strong septal folding, and a form ratio less than 2.0. A further comparison of the inner volutions as well as the length of the shells of all species is made. Our analysis shows that species with longer shells usually contain long fusiform to fusiform inner

收稿日期: 2021-04-08; 改回日期: 2021-09-01; 录用日期: 2021-12-02

\* 国家自然科学基金(41830323)、地质调查项目(DD20221829)与中国科学院战略性先导科技专项(B类)(XDB26000000)联合资助。

\*\* 通讯作者: 王玥, 研究员, e-mail: yuewang@nigpas.ac.cn

shells and have less, normally 1–1.5, inner volutions, whereas those species with shorter shells contain short fusiform to subspheric younger shells and have relatively more, usually 2–4, inner volutions. Therefore, four and five subgroups are recognized in the first and second group, respectively, based on a comprehensive evaluation of the features of the younger shells, the size of the proloculus and the length of the shells.

**Key words** South China, *Pseudoschwagerina*, species-level, taxonomy, quantitative analysis

## 1 前言

蜓类出现于早石炭世晚期, 灭绝于二叠纪末期, 地质历程十分短暂。由于其演化迅速, 演化性状易于识别, 是石炭纪和二叠纪生物地层学研究的重要化石门类。但在研究过程中, 由于各个学者建立新种的标准不同, 有些样本之间仅有细微的差别也被定为不同种, 在鉴定中极易混淆。同时种数量的繁多也给鉴定造成了很大的困难, 以至于一些种自建立伊始而无人引用。因此, 有必要对蜓类的一些关键性属种进行重新厘定。

假希瓦格蜓 *Pseudoschwagerina* 的模式种是 *Pseudoschwagerina uddeni* (Beede et Kniker), Dunbar 和 Skinner (1936) 在建立该属时认为它具有极为特殊的包卷方式——内圈包卷紧、外圈包卷松。长期以来, 该属被作为二叠系底界的标志, 是地层学研究的重要化石。笔者搜集了 1978–2012 年的文献资料以及部分存放在中国科学院南京地质古生物研究所标本馆的 *Pseudoschwagerina* 化石标本, 对其在华南出现的种进行了整理归纳, 并尝试通过定性及定量分析进行重新厘定。

本文主要采用定量古生物学软件 PAST 对搜集到的 *Pseudoschwagerina* 的 48 个种进行判别分析, 当数据量不足以做判别分析时则辅以主成分分析。判别分析 (Discriminant analysis) 是在分类确定的条件下, 根据某一研究对象的各种特征值判别其类型归属问题的一种多变量统计分析方法, 在古生物学中多用于区分形态差异 (黄冰等, 2013)。在已知观测对象的分类和特征变量值的前提下, 从中筛选出能提供较多信息的变量, 并建立判别函数。将两个或多个种之间最能反映其差别的数据导入 PAST (版本 3.0 以上, Hammer et al., 2001), 将数据进行分组操作, 通过判别分析, 最终得到直方图 (两组数据) 或散点图 (三组及以上数据), 后者可叠加不同组数据的置信区间分布图, 图中物种之间距离的远近作为

分类的定量依据。主成分分析 (Principal Component Analysis) 则是通过数据转换, 保留结果中贡献最大的主成分, 舍弃贡献小的那些成分, 从而达到简化数据的目的。该方法最终可以以图形的方式直观地给出研究对象的分布散点图。该散点图所在坐标系由两个或多个最为重要的低阶主成分构成, 图中可显示出研究对象之间的远近、大致的分组关系。

## 2 *Pseudoschwagerina* 形态种的主要特征及对比

通过对相关文献的搜集和整理, 华南的 *Pseudoschwagerina* 种共计以下 48 种: *Pseudoschwagerina texana* Dunbar et Skinner, 1937, *Pseudoschwagerina broggii* Roberts, 1949, *Pseudoschwagerina cheni* Kahler et Kahler, 1941, *Pseudoschwagerina convexa* Thompson, 1954, *Pseudoschwagerina extensa* Kahler et Kahler, 1937, *Pseudoschwagerina fusiformis plicata* Scherbovich, 1949, *Pseudoschwagerina fusulinoides* Schellwien, 1908, *Pseudoschwagerina fusulinoides exilis* Chen, 1934, *Pseudoschwagerina kozlowskii* Dunbar et Newell, 1946, *Pseudoschwagerina leei* Kahler et Kahler, 1941, *Pseudoschwagerina longlinensis* Xia et Li, 1987, *Pseudoschwagerina needhami* Thompson, 1954, *Pseudoschwagerina rhodesi* Thompson, 1954, *Pseudoschwagerina subconvexa* Shi et al., 2009, *Pseudoschwagerina truncata* Rauser-Chernousova, 1949, *Pseudoschwagerina xichangica* Zhang, 1982, *Pseudoschwagerina aequalis* Kahler et Kahler, 1937, *Pseudoschwagerina aktjubensis* Rauser-Chernousova, 1949, *Pseudoschwagerina beedei* Dunbar et Skinner, 1937, *Pseudoschwagerina beedei* Dunbar and Skinner var. *uralensis* Rauser-Chernousova, 1949, *Pseudoschwagerina ciwuensis* Zhang, 1982, *Pseudoschwagerina confinii* Kahler et Kahler, 1937, *Pseudoschwagerina crassispira* Wang et Qin, 1982, *Pseudoschwagerina*

*gerina dallmusi* Thompson et Miller, 1949, *Pseudoschwagerina elegans* Kahler et Kahler, 1941, *Pseudoschwagerina ellipsoidalis* Zhang, 1982, *Pseudoschwagerina elliptica* Chen et al., 1991, *Pseudoschwagerina farcimiformis* Xie, 1982, *Pseudoschwagerina fornicata* Xie, 1982, *Pseudoschwagerina fusiformis* Krotow, 1888, *Pseudoschwagerina gerontica* Dunbar et Skinner, 1937, *Pseudoschwagerina miharanoensis* Akagi, 1958, *Pseudoschwagerina minuta* Chang, 1963, *Pseudoschwagerina minutaeformis* Da, 1983, *Pseudoschwagerina muongthensis* Deprat, 1915, *Pseudoschwagerina muongthensis* (Deprat) var. *rossica* Rauser-Chernoussova, 1949, *Pseudoschwagerina neotruncata* Shi et al., 2009, *Pseudoschwagerina nitida* Kahler et Kahler, 1937, *Pseudoschwagerina ovata* Da, 1983, *Pseudoschwagerina primigena* Rauser-Chernoussova, 1949, *Pseudoschwagerina turbida* Kahler et Kahler, 1937, *Pseudoschwagerina uddeni* (Beede et Kniker), 1924, *Pseudoschwagerina uddeni* (Beede et Kniker) var. *russiensis* Rauser-Chernoussova, 1949, *Pseudoschwagerina zhongzanica* Zhang, 1982, *Pseudoschwagerina ishimbajica* Rauser-Chernoussova, 1949, *Pseudoschwagerina ishimbajica* Rauser-Chernoussova var. *falx* Rauser-Chernoussova, 1949, *Pseudoschwagerina linwuensis* Zhou, 1977, *Pseudoschwagerina intermedia* Rauser-Chernoussova, 1949。其中, *P. fusiformis*, *P. fusiformis plicata*, *P. beedei*, *P. beedei uralensis*, *P. uddeni*, *P. uddeni russiensis*这6个种(亚种), 冯衡等(1997)已经对其进行了定量分析和厘定, 并建议废除*P. fusiformis plicata*, *P. beedei uralensis*, *P. uddeni russiensis*, 本文采纳该项研究成果。

根据模式标本的定性描述、图版和测量数据

(包括壳长、壳宽、壳圈数、轴率、内圈紧卷壳圈数、各壳圈宽度、隔壁褶皱和旋脊发育情况), 本文将所有种的正模标本数据通过Grapher软件依次使用不同的参数组合投影到三维图上。由于直观投影是三维空间, 利用X、Y、Z轴和球体的半径一次最多能投影4个参数。在尝试过所有参数的排列组合后, 选出这些种之间差异最明显、易于区别的4个参数进行投影(图1)。在化石种的初房大小、轴率和壳圈数的投影分布中, 轴率的变化明显, 据此初步将化石种分为以下三大类:

1) *P. texana*, *P. extensa*, *P. fusulinoides*, *P. leei*, *P. longlinensis*, *P. needhami*, *P. neotruncata*, *P. subconvexa*, *P. xichangica*;

2) *P. elegans*, *P. nitida*, *P. farcimiformis*, *P. miharanoensis*, *P. minutaeformis*, *P. linwuensis*, *P. muongthensis*, *P. turbida*, *P. zhongzanica*, *P. ishimbajica*, *P. ishimbajica falx*;

3) *P. broggii*, *P. cheni*, *P. convexa*, *P. fusulinoides exilis*, *P. kozlowskii*, *P. rhodesi*, *P. truncata*, *P. aequalis*, *P. aktijubensis*, *P. beedei*, *P. ciwuensis*, *P. confinii*, *P. crassispira*, *P. dallmusi*, *P. ellipsoidalis*, *P. elliptica*, *P. fornicata*, *P. fusiformis*, *P. gerontica*, *P. minuta*, *P. muongthensis rossica*, *P. ovata*, *P. primigena*, *P. uddeni*, *P. intermedia*。

其中第一、二大类区别明显, 第三大类则是两者间的过渡, 部分种与前两大类的区别并不明显。由于投影只使用了正模数据, 而在后续判别分析中, 个别化石种的正模和副模数据量不足以做判别分析, 故加入其他学者的度量数据(表1)。除表1中涉及的数据以外, 其余所用皆为正模和副模数据。加入副模数据后, 第三大类与一、二大类产生部分重合, 分类也进行相应调整。

表 1 除正副模数据外本文使用的其他数据来源

Table 1 Other data sources used in this paper in addition to the holotype and paratype specimens

数据来源	种名
张遵信等, 2010	<i>P. extensa</i> , <i>P. ciwuensis</i>
Chen, 1934	<i>P. fusulinoides</i>
杨湘宁、周建平, 1993	<i>P. fusulinoides</i> , <i>P. zhongzanica</i> , <i>P. elegans</i> , <i>P. nitida</i> , <i>P. aequalis</i> , <i>P. minuta</i> , <i>P. aktijubensis</i> , <i>P. intermedia</i> , <i>P. primigena</i> , <i>P. ciwuensis</i>
史宇坤等, 2012	<i>P. zhongzanica</i> , <i>P. nitida</i> , <i>P. elegans</i> , <i>P. aequalis</i> , <i>P. aktijubensis</i>
肖伟民等, 1986	<i>P. cheni</i>

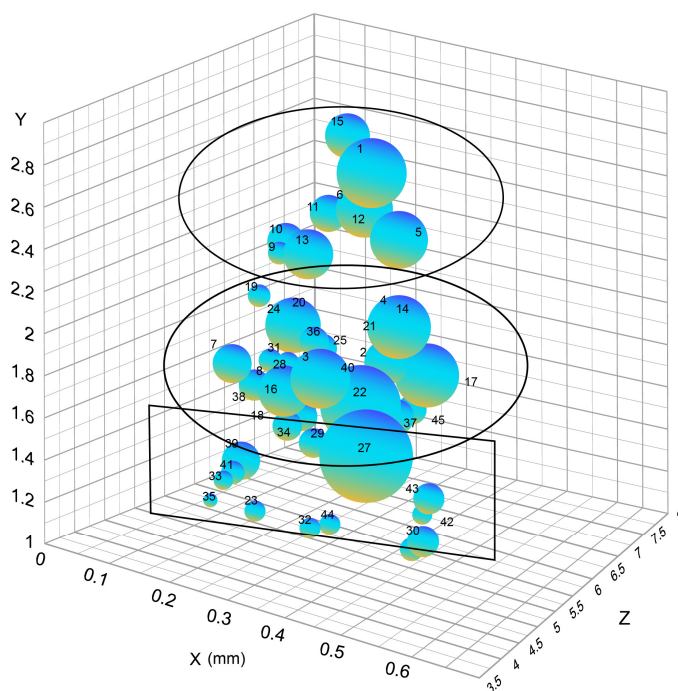


图1 正模标本数据投影图

Fig. 1 Projection of holotype specimens

X: 初房外径(mm); Y: 轴率; Z: 壳圈数; 球体半径R: 壳长 (mm)。

X: diameter of proloculus (mm); Y: form ratio; Z: number of volutions R: length (mm). 1. *P. texana*; 2. *P. broggii*; 3. *P. cheni*; 4. *P. convexa*; 5. *P. extensa*; 6. *P. fusulinoides*; 7. *P. fusulinoides exilis*; 8. *P. kozlowskii*; 9. *P. leei*; 10. *P. longlinensis*; 11. *P. needhami*; 12. *P. neotruncata*; 13. *P. subconvexa*; 14. *P. truncata*; 15. *P. xichangica*; 16. *P. aequalis*; 17. *P. aktijubensis*; 18. *P. beedei*; 19. *P. ciwuensis*; 20. *P. confinii*; 21. *P. crassispira*; 22. *P. dallmusi*; 23. *P. elegans*; 24. *P. ellipsoidal*; 25. *P. elliptica*; 26. *P. farcimiformis*; 27. *P. fornicata*; 28. *P. fusiformis*; 29. *P. gerontica*; 30. *P. miharanoensis*; 31. *P. minuta*; 32. *P. minutaeformis*; 33. *P. muongthensis*; 34. *P. muongthensis rossica*; 35. *P. nitida*; 36. *P. ovata*; 37. *P. primigena*; 38. *P. rhodesi*; 39. *P. turbida*; 40. *P. uddeni*; 41. *P. zhongzanica*; 42. *P. ishimbajica*; 43. *P. ishimbajica falx*; 44. *P. linwuensis*; 45. *P. intermedia*.

## 2.1 对第一大类形态种的分类厘定

第一大类的主要特征是壳体较长, 外形为纺锤形至长纺锤形, 轴率多大于2.0, 隔壁褶皱较强。将这些种的正模和副模标本数据再次进行Grapher投影(图2, 数字代表属种均与图1相同, 下同)。投影选用的参数同样经过依次尝试不同的组合, 找出差异最大, 最能区分的四个参数, 最后采用的参数为轴率、壳长、初房大小和紧卷内圈的壳圈数, 其结果又可以分出三个小类:

- 1) *P. texana*;
- 2) *P. extensa*, *P. fusulinoides*, *P. subconvexa*;
- 3) *P. leei*, *P. longlinensis*, *P. needhami*, *P. neotruncata*, *P. xichangica*。

### 2.1.1 第一小类的归纳对比

*Pseudoschwagerina texana*以个体巨大(10–12 mm), 壳形长(轴率2.6–3.5), 初房大(外径约0.2–0.4

mm)的特征而与第一大类的其他种相区别。它的隔壁褶皱强烈, 壳圈为5–6圈, 内部2.5–4圈包卷紧, 随后迅速放松, 旋脊仅在内圈发育。

### 2.1.2 第二小类的归纳对比

第二小类的主要特征为个体较大, 壳形较长, 约7–11 mm, 轴率2–2.5; 初房较大, 约0.2 mm; 幼壳圈数较少, 2–3圈, 呈纺锤形; 隔壁褶皱较强; 旋脊在内圈发育。

由以上的分析及图版的观察可以看出, *P. fusulinoides*的轴率变化范围包含了*P. subconvexa*和*P. extensa*, 三者的壳体大小、初房半径及隔壁褶皱、旋脊发育程度都极为相似, 仅壳圈数及内圈包卷稍有差别, 因此采用壳圈数, 内圈紧卷壳圈数及内圈壳圈高度对这3个种进行判别分析(图3), 结果显示三者在同一置信区间内(*P. fusulinoides*的置信区间, 置信度为90%), 相距较近, 说明三者差别

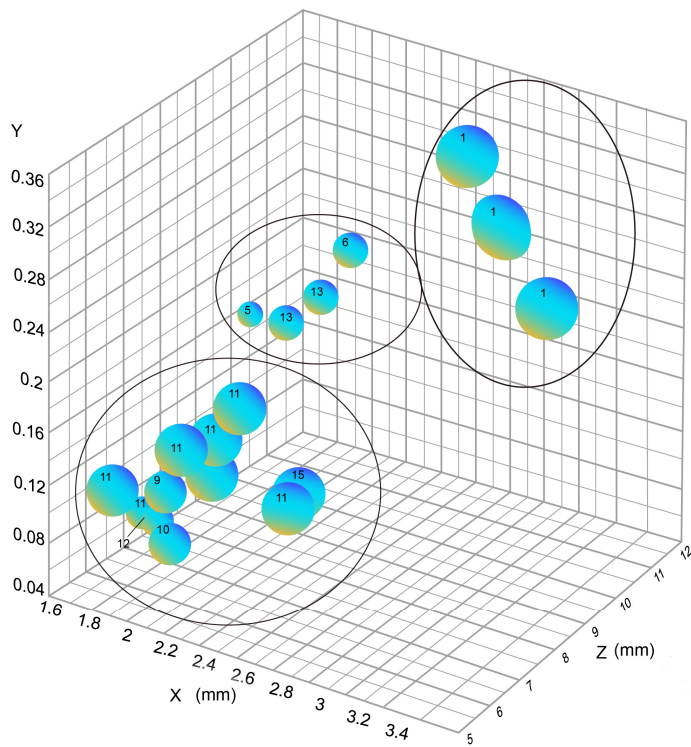


图 2 第一大类模式标本数据投影图

Fig. 2 Projection of the type specimens of the first group

X: 轴率; Y: 初房外径(mm); Z: 壳长(mm); 球体半径 R: 内圈数目。  
X: form ratio; Y: diameter of proloculus (mm); Z: length (mm); R: number of juvenile whorls.

表 2 第一大类二小类化石种的形态特征对比

Table 2 Comparison of morphological characters of the second subgroup of the first group

形态特征	<i>P. subconvexa</i>	<i>P. fusulinoides</i>	<i>P. extensa</i>
成壳圈数	5–5.5	6–7	5–6
成壳形状	纺锤形, 轴率 2.3–2.5	纺锤形, 轴率约 2–2.4	纺锤形, 轴率约 2
成壳大小	长 7.17–8.98 mm, 宽 2.86–3.84 mm	长 9.5 mm, 宽 4 mm	长 8.65–11.16 mm, 宽 4.3–5.6 mm
幼壳圈数	2–3	2.5	2
幼壳形状	纺锤形	纺锤形	纺锤形
初房大小	约 0.22–0.24 mm	约 0.25 mm	约 0.14–0.29 mm
隔壁褶皱	极区强烈褶皱	较强	较强
旋壁厚度	内圈薄外圈厚	内圈薄外圈厚	内圈薄外圈厚
旋脊	内圈显著	内圈发育	内圈发育

较小, 难以区分。同时三者的层位相近, 都在华南下二叠统紫松阶分布, 按照命名的优先律, 建议将 *P. extensa*和*P. subconvexa*归入*P. fusulinoides*。

2. 1. 3 第三小类的归纳对比

其主要特征为壳体大小为中等–大, 壳形较长, 约5–8 mm,轴率1.9–2.5; 初房小, 约0.1 mm; 幼壳圈数2–4圈, 呈纺锤形–长纺锤形; 隔壁褶皱较强。

由表3可以看出, *P. longlinensis*的隔壁褶皱颇

为特殊, 第5圈隔壁褶皱形成叠瓦状, 与常见的 *Pseudoschwagerina*种不尽相同, 为一个独立的种。其余四种在形状和初房大小等方面较为相似, *P. needhami*的初房外径和轴率的变异范围包含了其他三个种, 而在壳体大小、隔壁褶皱、旋脊发育程度、内圈轴率以及壳圈包卷上稍有差别。因此, 采用壳长、隔壁褶皱、旋脊发育程度、内圈轴率以及3–6圈壳圈高度作为判别参数进行判别分析(图4)。结果显示这4个种相差较大, 易于区分, 是独立的种。

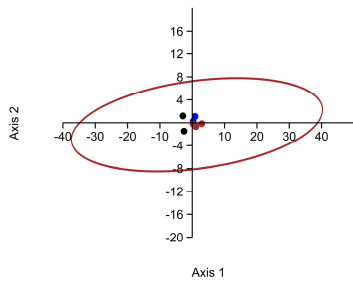


图3 对 *P. extensa*、*P. fusulinoides* 和 *P. subconvexa* 的判别分析  
Fig. 3 Discriminant analysis of *P. extensa*, *P. fusulinoides* and *P. subconvexa*

蓝点为 *P. extensa*, 红点为 *P. fusulinoides*, 黑点为 *P. subconvexa*; 样本数分别为 2、3 和 2; 椭圆代表 90% 的置信区间(椭圆颜色代表属种, 下同); Axis1 方差解释率为 63.63%, Axis 2 方差解释率为 31.74%。  
Blue dots represent *P. extensa*, red dots represent *P. fusulinoides*, and black dots represent *P. subconvexa*; numbers of specimens are 2, 3 and 2, respectively. Elliptical area represents the 90% confidence interval; explained variance ratio is 63.63% for Axis 1 and 31.74% for Axis 2.

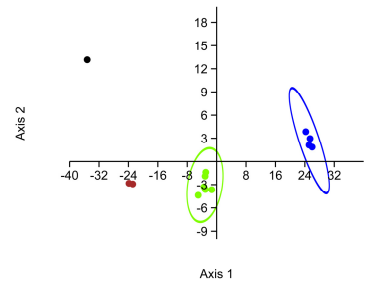


图4 对 *P. leei*、*P. neotruncata*、*P. xichangica* 和 *P. needhami* 的判别分析  
Fig. 4 Discriminant analysis of *P. leei*, *P. neotruncata*, *P. xichangica* and *P. needhami*

蓝点为 *P. leei*, 红点为 *P. neotruncata*, 黑点为 *P. xichangica*, 绿点为 *P. needhami*; 样本数分别为 3、2、1 和 6; 椭圆代表 90% 的置信区间; Axis1 方差解释率为 56.20%, Axis 2 方差解释率为 36.01%。  
Blue dots represent *P. leei*, red dots represent *P. neotruncata*, and black dot represents *P. xichangica*, and green dots represent *P. needhami*; numbers of specimens are 3, 2, 1 and 6 respectively. Elliptical areas represent the 90% confidence interval; explained variance ratio is 56.20% for Axis 1 and 36.01% for Axis 2.

表3 第一大类三小类化石种的形态特征对比  
Table 3 Comparison of morphological characters of the third subgroup of the first group

形态特征	<i>P. longlinensis</i>	<i>P. neotruncata</i>	<i>P. xichangica</i>	<i>P. leei</i>	<i>P. needhami</i>
成壳圈数	6.5	8	6	6-7	6-7
成壳形状	近椭圆形, 两极钝尖; 轴率 2.14	粗纺锤形, 两极略尖; 轴率 1.97-2.1	纺锤形, 轴率约 2.36	纺锤形, 轴率 2.3-2.6	轴率 2-2.8, 平均轴率 2.3
成壳大小	长 5.73 mm 宽 2.68 mm	长 5.94-6.11 mm, 宽 2.91-3.09 mm	长 8.20 mm, 宽 3.47 mm	长 5.3 mm, 宽 2.4 mm	长 5.3-6.9 mm, 宽 2.1-3 mm
幼壳圈数	3	2-3	3.5	2-3	4
幼壳形状	纺锤形	纺锤形	长纺锤形	纺锤形, 轴率 2.3-2.6	纺锤形
初房大小	约 0.08 mm	约 0.09 mm	外径约 0.08 mm	约 0.08-0.13 mm	小, 约 0.115- 0.165 mm
隔壁褶皱	较强, 第 5 圈隔壁褶皱形 成叠瓦状	在极部和外圈无规则褶皱	褶曲宽圆, 在两极构 成粗网格状	全面强烈褶皱, 较规则	较强, 主要在中轴 和极部附近
旋壁厚度	内圈薄外圈厚	内圈薄外圈厚	内圈薄外圈厚	内圈薄外圈厚	内圈薄外圈厚
旋脊	内圈发育	小, 见于内圈	小, 见于内圈	内圈发育	内圈宽而高, 外圈窄而低

2.2 对第二大类形态种的分类厘定

第二大类形态种的主要特征是壳短, 近球形—粗纺锤形, 轴率多在 1.2-2, 隔壁褶皱较弱。将这一类所有种的模式标本数据通过 Grapher 投影(图 5), 根据壳长, 初房大小和内圈紧卷的壳圈数将其细分为以下三个小类:

- 1) *P. farcimiformis*, *P. miharanoensis*, *P. minutaeformis*;
- 2) *P. linwuensis*, *P. ishimbajica*, *P. ishimbajica falx*, *P. elegans*;
- 3) *P. nitida*, *P. muongthensis*, *P. turbida*,

*P. zhongzanica*。

2.2.1 第一小类的归纳对比

组成这一小类的三个形态种的主要特征为壳形为粗纺锤形—亚球形, 轴率约 1.3; 初房大, 外径约 0.2-0.6 mm; 个体较大, 约 6-9 mm; 壳圈数少, 仅 4-5 圈; 幼壳纺锤形—近球形, 仅 1-1.5 圈; 隔壁褶皱微弱。各形态种模式标本的描述如下:

由以上的分析及图版的观察可以看出, *P. miharanoensis* 的形态、大小、壳圈数、幼壳圈数和形态以及初房大小的变异范围已经包含了



表 4 第二大类一小类化石种的形态特征对比  
Table 4 Comparison of morphological characters of the first subgroup of the second group

形态特征	<i>P. minutaeformis</i>	<i>P. miharanoensis</i>	<i>P. farcimiformis</i>
成壳圈数	4.5	4-4.5	4.5
成壳形状	近球形, 轴率 1.37	粗纺锤形-亚椭圆形, 轴率 1.36	粗短纺锤形, 轴率 1.39
成壳大小	壳长 6 mm, 宽 3.47 mm,	长 6.39-8.8 mm, 宽 4.05-5.3 mm	长 7.25 mm, 宽 5.2 mm
幼壳圈数	1	1-1.5	1
幼壳形状	近球形	纺锤形-亚球形	近球形, 两极钝尖
初房大小	大, 约 0.35 mm	大, 外径 0.25-0.6 mm	大, 外径约 0.53 mm
隔壁褶皱	极部极微弱挠曲	外圈极部轻微褶皱	较弱, 褶曲宽圆
旋壁厚度	内圈薄外圈厚	内圈薄外圈厚	内圈薄外圈厚
旋脊	小, 各圈都有	小, 各圈都有	仅见于第 3 圈

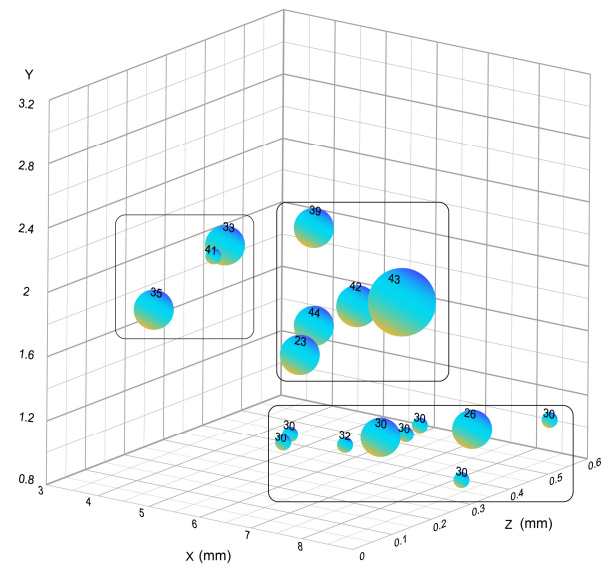


图 5 第二大类模式标本数据投影图  
Fig. 5 Projection of type specimens in the second group  
X: 壳长(mm); Y: 内圈数目; Z: 初房外径(mm); 球体半径 R: 隔壁褶皱强弱程度。  
X: length (mm); Y: number of juvenile whorls; Z: diameter of proloculus (mm); R: degree of septal fluting.

*P. minutaeformis*和*P. farcimiformis*, 仅旋脊发育和隔壁褶皱稍有差别, 因此采用旋脊、隔壁褶皱发育程度及各壳圈的高度对这3个种进行判别分析(图6), 结果显示*P. farcimiformis*是一个独立的种, 而*P. minutaeformis*和*P. miharanoensis*差别较小, 难以区分, 且两个种的层位分布也相近, 建议废除*P. minutaeformis*, 归入*P. miharanoensis*。

2.2.2 第二小类的归纳对比

这类形态种的主要特征为壳形为粗纺锤形-亚

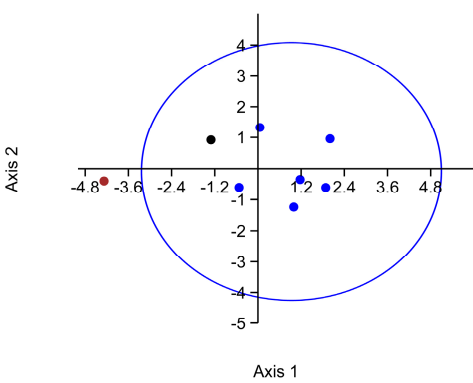


图6 对*P. farcimiformis*、*P. miharanoensis*和*P. minutaeformis*的判别分析  
Fig. 6 Discriminant analysis of *P. farcimiformis*, *P. miharanoensis* and *P. minutaeformis*  
蓝点为*P. miharanoensis*, 黑点为*P. minutaeformis*, 红点为*P. farcimiformis*; 样本数分别为7、1和1; 椭圆代表90%的置信区间; Axis1方差解释率为78.64%, Axis 2方差解释率为16.05%。  
Blue dots represent *P. miharanoensis*, black dot represents *P. minutaeformis*, and red dot represents *P. farcimiformis*; numbers of specimens are 7, 1 and 1, respectively. Elliptical area represents the 90% confidence interval; explained variance ratio is 78.64% for Axis 1 and 16.05% for Axis 2.

球形, 轴率约1.2-1.5; 初房较大, 外径约0.2-0.4 mm; 个体中等, 约4-6 mm; 壳圈数中等, 5.5-6.5圈; 幼壳纺锤形-粗纺锤形, 仅1.5-2圈; 隔壁褶皱微弱。

由以上的分析及图版的观察可以看出, 这4个种的轴率和大小的变化范围大致涵盖在*P. ishimbajica*的变化范围内, 壳圈数、初房大小及隔壁褶皱、内圈包卷都极为相似, 但旋脊发育程度及紧卷内圈的形态稍有差别, 因此采用旋脊发育程度及紧卷内圈的轴率对这4个种进行判别分析(图7), 结果显示*P. linwuensis*和*P. elegans*差别较小

表 5 第二大类二小类化石种的形态特征对比  
Table 5 Comparison of morphological characters of the second subgroup of the second group

形态特征	<i>P. elegans</i>	<i>P. ishimbajica</i>	<i>P. ishimbajica falx</i>	<i>P. linwuensis</i>
成壳圈数	5.5	6	5.5–6.5	5.5
成壳形状	近球形, 轴率 1.26	粗纺锤形–椭圆形, 轴率 1.2–1.5	近球形, 轴率 1.2–1.3	亚球形, 轴率约 1.2
成壳大小	长 5.5–6 mm, 宽 5 mm	长 4.2–6 mm, 宽 3.4–4.5 mm	长 5–6.7 mm, 宽 3.8–4.5 mm	长 5.72 mm, 宽 4.76 mm
幼壳圈数	1.5–2	2	2	2
幼壳形状	纺锤形	粗纺锤形	粗纺锤形	粗纺锤形
初房大小	约 0.2–0.3 mm	约 0.25–0.39 mm	约 0.3–0.42 mm	约 0.3 mm
隔壁褶皱	弱, 不规则	弱	较弱	外圈褶曲低圆松散
旋壁厚度	内圈薄外圈厚	内圈薄外圈厚	内圈薄外圈厚	内圈薄外圈厚
旋脊	内圈发育	小, 各圈都有	小, 各圈都有	小, 各圈都有

表 6 二大类三小类化石种的形态特征对比  
Table 6 Comparison of the morphological characters of the third subgroup of the second group

形态特征	<i>P. nitida</i>	<i>P. turbida</i>	<i>P. muongthensis</i>	<i>P. zhongzanica</i>
成壳圈数	4–5	6–7	5–5.5	5.5
成壳形状	近球形, 轴率约 1.2	卵圆形, 轴率 1.2–1.7	粗纺锤形, 轴率约 1.4	粗纺锤形–亚球形, 轴率约 1.32
成壳大小	长 4 mm, 宽 3–4 mm	长 6–9 mm, 宽 5–6 mm	长 5 mm, 宽 3.5 mm	长 5.00 mm, 宽 3.77 mm
幼壳圈数	2	2–3	2–3	2.5
幼壳形状	纺锤形	纺锤形	粗纺锤形	长纺锤形–纺锤形
初房大小	约 0.12 mm	小, 外径约 0.08–0.12 mm	约 0.15 mm	0.12 mm
隔壁褶皱	微弱	较弱–中等	内圈稍强, 外圈弱	几近平直
旋壁厚度	内圈薄外圈厚	内圈薄外圈厚	内圈薄外圈厚	内圈薄外圈厚
旋脊	小, 见于内圈	小, 见于内圈	各圈都有, 较大	小, 见于内圈

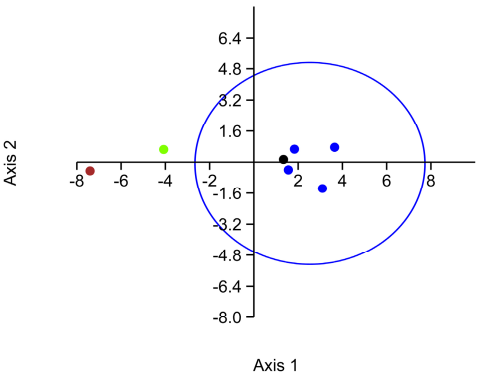


图 7 对 *P. linwuensis*、*P. ishimbajica falx*、*P. ishimbajica* 和 *P. elegans* 的判别分析

Fig. 7 Discriminant analysis of *P. linwuensis*, *P. ishimbajica falx*, *P. ishimbajica* and *P. elegans*  
黑点为 *P. linwuensis*, 绿点为 *P. ishimbajica falx*, 红点为 *P. ishimbajica*, 蓝点为 *P. elegans*; 样本数分别为 1、1、1 和 4; 椭圆代表 90% 的置信区间; Axis1 方差解释率为 87.80%, Axis 2 方差解释率为 10.64%。  
Black dot represents *P. linwuensis*, green dot represents *P. ishimbajica falx*, red dot represents *P. ishimbajica*, and blue dots represent *P. elegans*; numbers of specimens are 1, 1, 1 and 4, respectively. Elliptical area represents the 90% confidence interval; explained variance ratio is 87.80% for Axis 1 and 10.64% for Axis 2.

(都在 *P. elegans* 的置信区间内, 置信度为 90%), 不易区分, 两种的层位分布也相近, 建议归为同种; *P. ishimbajica* 和 *P. ishimbajica falx* 度量数据差距不大, 但两者壳形有所区别: 前者近菱形, 后者近球形, 因此保留亚种。

2.2.3 第三小类的归纳对比

主要特征为粗纺锤形–亚球形, 轴率 1.2–1.7; 初房微小, 外径约 0.1 mm; 个体中等–大, 约 4–9 mm; 幼壳长纺锤形–粗纺锤形, 2–3 圈; 隔壁褶皱微弱。

由以上的分析及图版的观察可以看出, 这 4 个种的轴率和初房大小的变化范围大致涵盖在 *P. turbida* 内, 但大小, 壳圈数, 旋脊发育程度, 隔壁褶皱及紧卷内圈的形态有所差别, 因此采用壳长, 壳宽, 壳圈数, 旋脊发育程度及紧卷内圈的轴率对这 4 个种进行判别分析(图 8), 结果显示这 4 个种差别较大, 是不同的种。



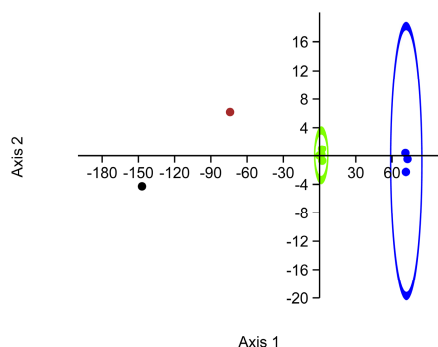


图 8 对 *P. muongthensis*、*P. zhongzanica*、*P. turbida* 和 *P. nitida* 判别分析

Fig. 8 Discriminant analysis of *P. muongthensis*, *P. zhongzanica*, *P. turbida* and *P. nitida*

黑点为 *P. muongthensis*, 绿点为 *P. zhongzanica*, 红点为 *P. turbida*, 蓝点为 *P. nitida*; 样本数分别为 1、4、1 和 3; 椭圆代表 90% 的置信区间; Axis 1 方差解释率为 67.57%, Axis 2 方差解释率为 31.65%。

Black dot represents *P. muongthensis*, green dots represent *P. zhongzanica*, red dot represents *P. turbida*, blue dots represent *P. nitida*; numbers of specimens are 1, 4, 1 and 3; Elliptical areas represent the 90% confidence interval; explained variance ratio is 67.57% for Axis 1 and 31.65% for Axis 2.

### 2.3 对第三大类的分类及对比

第三大类的种特征介于第一与第二大类之间, 许多种都与一、二大类的种相似, 总体没有特别一致的形态特征, 会在后续的分析中与一二大类厘定后的种做对比。

将三大类所有种的模式标本数据通过Grapher投影(图9), 根据壳长、初房大小、隔壁褶皱和内圈紧卷的壳圈数将其细分为以下两个小类:

1) *P. aequalis*, *P. crassispira*, *P. minuta*, *P. rhodesi*, *P. ciwuensis*, *P. confinii*, *P. ellipsoidalis*, *P. fusiformis*, *P. elliptica*, *P. ovata*;

2) *P. fusulinoides exilis*, *P. broggii*, *P. cheni*, *P. convexa*, *P. kozlowskii*, *P. truncata*, *P. aktijubensis*, *P. beedei*, *P. dallmusi*, *P. fornicata*, *P. gerontica*, *P. muongthensis rossica*, *P. primigena*, *P. uddeni*, *P. intermedia*。

#### 2.3.1 第一小类的归纳对比

这一类的主要特征为粗纺锤形, 轴率约 1.4–2.1; 初房小, 约 0.05–0.19 mm。

这 10 个种除初房大小相近外并无其他共同点, 因此将全面的度量数据(包括壳长, 壳宽, 轴率, 壳圈数, 各壳圈高度, 隔壁褶皱, 旋脊发育程度, 紧卷内圈的轴率)进行判别分析(图10), 结果显示 *P. crassispira*, *P. ciwuensis*, *P. ellipsoidalis* 与其他种

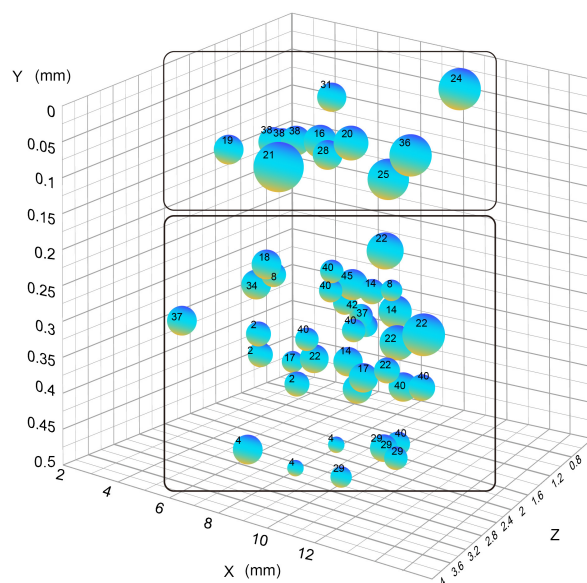


图 9 第三大类模式标本数据投影图

Fig. 9 Projection of type specimens in the third group

X: 壳长(mm); Y: 初房外径(mm); Z: 隔壁褶皱; 球体半径 R: 内圈数目。

X: length (mm); Y: diameter of proloculus (mm); Z: septal fluting; R: number of juvenile whorls.

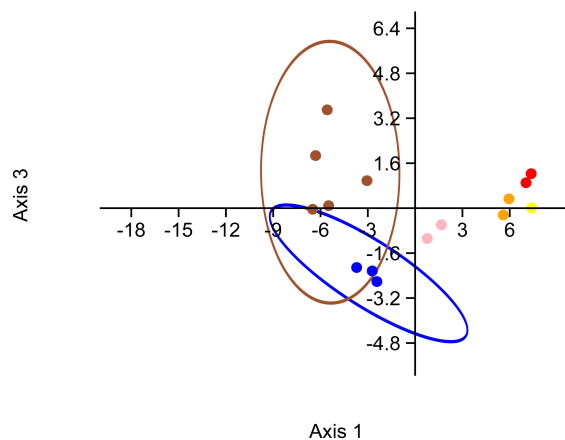


图 10 第三大类第一小类判别分析

Fig. 10 Discriminant analysis of the first subgroup in the third group  
黑点为 *P. crassispira*, 绿点为 *P. ellipsoidalis*, 红点为 *P. confinii*, 蓝点为 *P. minuta*, 紫点为 *P. rhodesi*, 粉点为 *P. elliptica*, 黄点为 *P. ovata*, 橙点为 *P. fusiformis*, 灰点为 *P. ciwuensis*, 棕点为 *P. aequalis*; 样本数分别为 1、1、2、3、4、2、1、2、5 和 5, 椭圆代表 90% 的置信区间; Axis 1 方差解释率为 61.04%, Axis 2 方差解释率为 19.75%。

Black dot represents *P. crassispira*, green dot represents *P. ellipsoidalis*, red dots represent *P. confinii*, blue dots represent *P. minuta*, purple dots represent *P. rhodesi*, pink dots represent *P. elliptica*, yellow dot represents *P. ovata*, orange dots represent *P. fusiformis*, gray dots represent *P. ciwuensis*, and brown dots represent *P. aequalis*; numbers of specimens are 1, 1, 2, 3, 4, 2, 1, 2, 5 and 5, respectively. Elliptical areas represent the 90% confidence interval; explained variance ratio is 61.04% for Axis 1 and 19.75% for Axis 2.

差别较大, 是独立的种。对其余7个种进行进一步的主成分分析和判别分析, 结果显示*P. rhodesi*是独立的种; 而*P. aequalis*和*P. minuta*置信区间虽有重叠, 但两者的分布中心相距并不很近, 原描述认为*P. minuta*的壳体较小, 隔壁平直, 可以和前者区别, 笔者认为或许可以保留作为亚种而存在, 即*P. aequalis minuta*。*P. confinii*, *P. fusiformis*, *P. elliptica*以及*P. ovata*在图中距离很近, 四者壳体大小相近, 都在6–7 mm左右, 壳圈数, 初房大小, 幼壳等特征均十分相近, 但*P. fusiformis*的两极伸长, 壳形与其他几种略有不同, 因此建议作为一个独立的种, 其余几种归为一种, 按照命名的优先律, 归为*P. confinii*。

在这一小类中, *P. rhodesi*, *P. crassispira*, *P. ellipsoidal*, *P. aequalis*, *P. aequalis minuta*, *P. fusiformis*在形态上呈粗纺锤形, 初房微小, 隔壁褶皱平直或微弱, 个体中等–大, 幼壳2–3圈, 特征与第二大类第三小类相符, 将它们归入第二大类第三小类中, 并对这几个种与第二大类第三小类的

4个种进行进一步的判别分析(数据采用壳长, 壳宽, 轴率, 各壳圈高度, 旋脊发育程度, 幼壳的轴率, 图11)。结果显示, 这几个种虽个别有重合, 但重合部分很少, 分布中心不近, 仍视作不同的种。

此外, 这一小类中的*P. ciwuensis*壳体大小中等, 轴率1.8–2.1, 初房微小, 幼壳长纺锤形, 隔壁褶皱强, 特征与第一大类第三小类相符, 可以将其归入第一大类的第三小类中。同时将*P. ciwuensis*与第一大类第三小类的几个种做判别分析, 数据采用壳长、壳宽、轴率、壳圈数、各壳圈高度、旋脊发育程度和紧卷内圈的轴率(图12), 结果表明这是5个独立的种。

至此, 第三大类第一小类的种全部归并到了第一和两大类中。其中*P. crassispira*, *P. ellipsoidal*, *P. rhodesi*, *P. aequalis*, *P. aequalis minuta*, *P. fusiformis*, *P. confinii* (*P. elliptica*, *P. ovata*)归并到了第二大类第三小类, *P. ciwuensis*归并到了第一大类第三小类。

表 7 第三大类第一小类化石种的形态特征对比  
Table 7 Comparison of the morphological characters of the first subgroup of the third group

形态特征	<i>P. aequalis</i>	<i>P. minuta</i>	<i>P. elliptica</i>	<i>P. ovata</i>	<i>P. confinii</i>	<i>P. ellipsoidal</i>	<i>P. rhodesi</i>	<i>P. ciwuensis</i>	<i>P. fusiformis</i>	<i>P. crassispira</i>
成壳圈数	6–7	6.5	6.5	7	7	7	5.5–6	6–7	6	8
成壳形状	粗纺锤形, 轴率约 1.5	粗纺锤形, 轴率约 1.64	椭圆形, 轴率 1.6	椭圆形, 轴率约 1.62	粗纺锤形, 两极钝, 轴率 1.6	椭圆形或粗纺锤形, 轴率 1.6	粗纺锤形, 轴率 1.6–2.1	纺锤形, 两极钝尖, 轴率 1.8–2.1	粗纺锤形, 轴率约 1.7	近椭圆形, 轴率约 1.4
成壳大小	长 6 mm, 宽 4 mm	长 4.07 mm, 宽 2.47 mm	长 5.98 mm, 宽 3.64 mm	长 6.50 mm, 宽 4.00 mm	长 7 mm, 宽 4–5 mm	长 8.85 mm, 宽 5.5 mm	长 4.3–6.2 mm, 宽 2.3–3.2 mm	长 5.3 mm, 宽 2.4 mm	长 6.25 mm, 宽 3.75 mm	长 4.35 mm, 宽 3.11 mm
幼壳圈数	3	3	3	2.5	2–3	2.5	3	3.5	2	3
幼壳形状	粗纺锤形–纺锤形	粗纺锤形–纺锤形	纺锤形	纺锤形	纺锤形–粗纺锤形	长纺锤形	纺锤形–粗纺锤形	长纺锤形	纺锤形	粗纺锤形
初房大小	约 0.09–0.15 mm	0.09 mm	约 0.19 mm	约 0.15 mm	外径约 0.17 mm	小, 外径 0.05 mm	约 0.09–0.18 mm	小, 约 0.05 mm	小, 约 0.12 mm	小, 约 0.12 mm
隔壁褶皱	较弱	几近平直	轻微褶皱	微弱褶皱	较弱	平直	轻微褶皱	全面褶皱, 不规则	不太强	轻微褶皱
旋壁厚度	内圈薄, 外圈厚	内圈薄, 外圈厚	内圈薄, 外圈厚	内圈薄, 外圈厚	内圈薄, 外圈厚	内圈薄, 外圈厚	内圈薄, 外圈厚	较薄, 外圈约 0.05 mm	内圈薄, 外圈厚	内圈薄, 外圈厚
旋脊	小, 各圈都有	小, 各圈都有	内圈发育	内圈发育	小, 各圈都有	小, 内圈发育	小, 内圈发育	小, 内圈发育	小, 内圈发育	小, 各圈都有

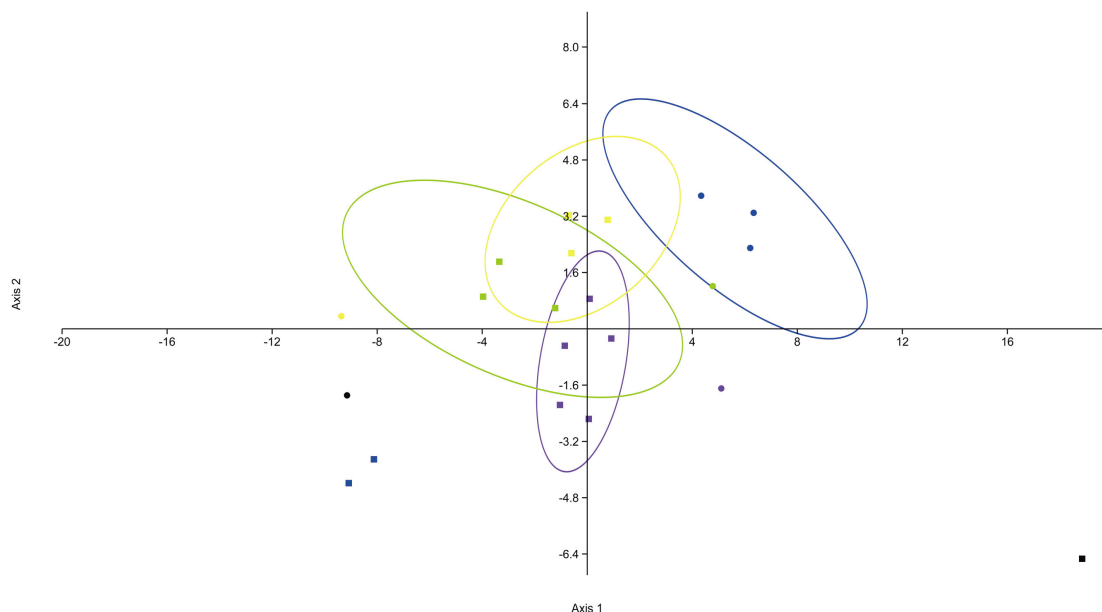
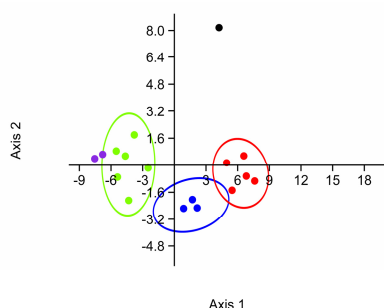


图 11 第三大类第一小类与第二大类第三小类判别分析

Fig. 11 Discriminant analysis of the first subgroup of the third group and the third subgroup of the second group

黑点为 *P. muongthensis*, 绿点为 *P. zhongzanica*, 紫点为 *P. turbida*, 蓝点为 *P. nitida*, 黄点为 *P. crassispira*, 黑方块为 *P. ellipsoidalis*, 蓝方块为 *P. fusiformis*, 紫方块为 *P. aequalis*, 绿方块为 *P. rhodesi*, 黄方块为 *P. aequalis minuta*; 样本数分别为 1、1、1、3、1、1、2、5、3 和 3; 椭圆代表 90% 的置信区间; Axis1 方差解释率为 72.24%, Axis 2 方差解释率为 15.21%。

Black dot represents *P. muongthensis*, green dot represents *P. zhongzanica*, purple dot represents *P. turbida*, blue dots represent *P. nitida*, yellow dot represents *P. crassispira*, black square represents *P. ellipsoidalis*, blue squares represent *P. fusiformis*, purple squares represent *P. aequalis*, green squares represent *P. rhodesi*, and yellow squares represent *P. aequalis minuta*; numbers of specimens are 1, 1, 1, 3, 1, 1, 2, 5, 3 and 3, respectively. Elliptical areas represent the 90% confidence interval; explained variance ratio is 72.24% for Axis 1 and 15.21% for Axis 2.

图 12 *P. ciwuensis* 与第一大类第三小类判别分析Fig. 12 Discriminant analysis of *P. ciwuensis* and species of the third subgroup of the first group

蓝点为 *P. leei*, 紫点为 *P. neotruncata*, 黑点为 *P. xichangica*, 绿点为 *P. needhami*, 红点为 *P. ciwuensis*; 样本数分别为 3、2、1、6 和 5; 椭圆代表 90% 的置信区间; Axis1 方差解释率为 83.01%, Axis 2 方差解释率为 13.45%。

Blue dots represent *P. leei*, purple dots represent *P. neotruncata*, black dot represents *P. xichangica*, green dots represent *P. needhami*, and red dots represent *P. ciwuensis*; numbers of specimens are 3, 2, 1, 6 and 5, respectively. Elliptical areas represent 90% confidence interval; explained variance ratio is 83.01% for Axis 1 and 13.45% for Axis 2.

### 2.3.2 第二小类的归纳对比

该类主要特征为粗纺锤形, 轴率约 1.3–2.2;

初房大, 约 0.2–0.4 mm。其中, *P. fusulinoides exilis* 的成壳壳圈仅有 3.5 圈, 紧卷的内圈仅有 1.5 圈, 可与其他种明显地区别开来, 同时其轴率约为 2.3, 更符合第一大类的形态特征, 更正设为第一大类第四小类。其他 14 个种由于样本数据量不足以做判别分析, 所以进行主成分分析(图 13), 结果显示, *P. convexa* 和 *P. broggii* 与其他种易于区分, 是独立的种; *P. aktjubensis*, *P. dallmusi*, *P. gerontica*, *P. uddeni*, *P. cheni* 较为相似; *P. kozlowskii*, *P. beedei*, *P. truncata*, *P. fornicata*, *P. muongthensis rossica*, *P. primigena*, *P. intermedia* 较为相似。

对 *P. aktjubensis*, *P. dallmusi*, *P. gerontica*, *P. uddeni*, *P. cheni* 的判别分析采用壳长、壳宽、轴率、壳圈数、各壳圈高度和紧卷内圈的轴率等数据(图 14), 结果显示除 *P. cheni* 和其他种有差别外, 其余的种互相重合。结合原作者的描述, *P. aktjubensis* 和 *P. uddeni* 的主要差别在于前者壳体总的来说比后者稍小了些, 壳圈数稍多了些, 但后者的副模标本也有壳长 8 mm 的个体及壳圈数达 7 圈的个体;

表 8 第三大类第二小类化石种的形态特征对比  
Table 8 Comparison of morphological characters of the second subgroup of the third group

形态特征	<i>P. muong-thensis rossica</i>	<i>P. primitiva</i>	<i>P. intermedia</i>	<i>P. fornicata</i>	<i>P. dallmisi</i>	<i>P. uddeni</i>	<i>P. akti-jubensis</i>	<i>P. gerontica</i>	<i>P. kozlowskii</i>	<i>P. beedei</i>	<i>P. cheni</i>	<i>P. fusulinoides extilis</i>	<i>P. truncata</i>	<i>P. convexa</i>	<i>P. brogii</i>
成壳圈数	5.5-7	5.5-7	5.5-7	5.5	6-7	6	5.5-7.5	6-7	5	6	5	3.5	5.5-7	6-7	5-6
成壳形状	粗纺锤形, 轴率 1.3-1.5	粗纺锤形, 轴率 1.5-1.8	粗纺锤形, 轴率 1.4-1.7	侧坡微凹, 两极钝尖, 轴率 1.58	粗纺锤形, 轴率 1.3-1.7	粗纺锤形, 轴率 1.3-1.9	粗纺锤形, 轴率 1.4-1.9	粗纺锤形, 轴率 1.3-2	粗纺锤形, 轴率 1.7	纺锤形, 轴率 1.77-2.11	纺锤形, 轴率 2-2.2	壳形不大规则, 轴率约 2.3	粗纺锤形, 轴率约 1.9-2.1	纺锤形, 平均轴率 2.1	纺锤形, 轴率约 1.9
成壳大小	长 5.15-6.3 mm, 宽 3.5-4.2 mm	长 4.2-7.6 mm, 宽 2.7-4.9 mm	长 5.5-7.2 mm, 宽 4.5-5 mm	长 6.68 mm, 宽 4.32 mm	长 7.5-9.1 mm, 宽 4.5-5.8 mm	长 8-12.5 mm, 宽 6-7 mm	长 7.4-9.8 mm, 宽 4-6 mm	长 12-13.6 mm, 宽 6.4-8.4 mm	长 8-9 mm, 宽 4-5 mm	长 6-7 mm, 宽 3-3.5 mm	长 9.11-9.47 mm, 宽 4.02-4.58 mm	长 6.21 mm, 宽 2.66 mm	长 7-9 mm, 宽 3.5-4.7 mm	长 9.4-10.6 mm, 宽 4.3-5 mm	长 7.7 mm, 宽 4.06 mm
幼壳圈数	2	2-3	2-3	2.5	2-3	2-4	2-3	2-4	2-3	3	2.5	1-1.5	2-3	3	2.5
幼壳形状	粗纺锤形	粗纺锤形	纺锤形	纺锤形	纺锤形-粗纺锤形	纺锤形-粗纺锤形	纺锤形-粗纺锤形	纺锤形-粗纺锤形	纺锤形	粗纺锤形	纺锤形	粗纺锤形-近圆形	纺锤形	粗纺锤形	粗纺锤形
初房大小	约 0.2-0.25 mm	外径约 0.28-0.31 mm	外径约 0.18-0.2 mm	约 0.28 mm	大, 外径 0.18-0.35 mm	外径约 0.2-0.3 mm	约 0.2-0.4 mm	变化范围大, 0.23-0.44 mm	变化大, 0.14-0.4 mm	中等, 0.2-0.26 mm	外径约 0.32 mm	大, 约 0.31 mm	约 0.23-0.3 mm	大, 约 0.38-0.44 mm	大, 外径约 0.34 mm
隔壁褶皱	较强	较强	不太强, 不规则	内 2 圈较强, 其余壳圈微弱	发育, 不太强烈, 不规则	较强	较强, 不规则	最外 2 圈隔壁褶皱强烈	较弱, 褶曲稀疏且极不规则	较弱, 在中轴和两极附近略微褶皱	较强, 不甚规则	较强而挤, 不规则	较弱	强烈褶皱	隔壁强烈褶皱, 相对规则
旋壁厚度	内圈薄, 外圈厚	内圈薄, 外圈厚	内圈薄, 外圈厚	内圈薄, 外圈厚	内圈薄, 外圈厚	内圈薄, 外圈厚	内圈薄, 外圈厚	内圈薄, 外圈厚	内圈薄, 外圈厚	内圈薄, 外圈厚	内圈薄, 外圈厚	较薄, 最外圈约 0.068 mm	内圈薄, 外圈厚	内圈薄, 外圈厚	内圈薄, 外圈厚
旋脊	见于内圈	见于内圈	见于内圈	见于内圈	见于内圈	见于内圈	见于内圈	见于内圈	见于内圈	见于内圈	见于内圈	弱, 内圈发育	小, 见于内圈	内圈宽而高	见于内圈

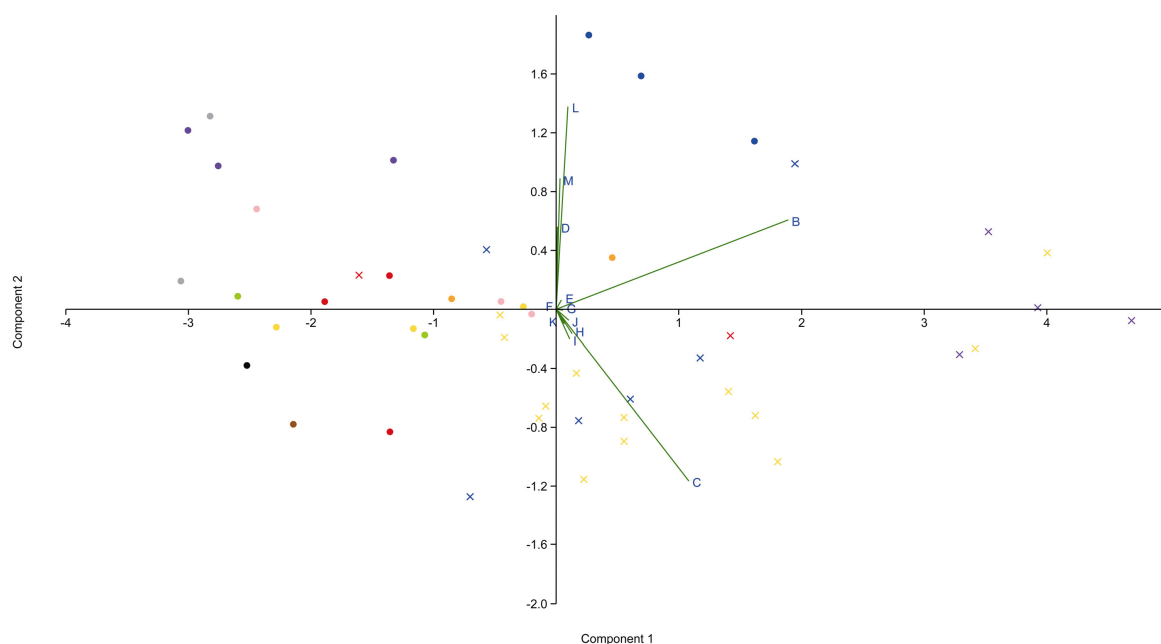
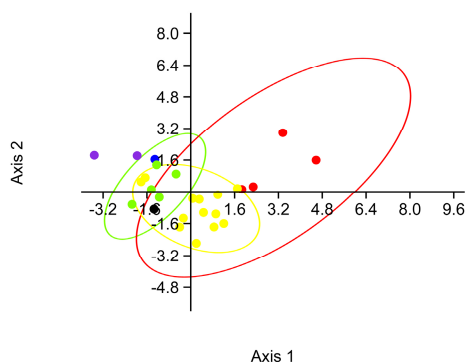


图 13 第三大类第二小类主成分分析

Fig. 13 Principal component analysis of the second subgroup of the third group

黑点为 *P. muongthensis rossica*, 绿点为 *P. primigena*, 红点为 *P. intermedia*, 蓝点为 *P. convexa*, 紫点为 *P. broggii*, 粉点为 *P. kozlowskii*, 黄点为 *P. truncata*, 橙点为 *P. cheni*, 灰点为 *P. beedei*, 棕点为 *P. fornicata*, 蓝×为 *P. dallmusi*, 紫×为 *P. gerontica*, 红×为 *P. aktijubensis*, 黄×为 *P. uddeni*; 样本数分别为 1、2、2、3、3、1、3、2、2、1、4、4、1 和 13; PC 1 方差贡献率为 74.43%, PC 2 方差贡献率为 10.62%。

Black dot represents *P. muongthensis rossica*, green dots represent *P. primigena*, red dots represent *P. intermedia*, blue dots represent *P. convexa*, purple dots represent *P. broggii*, pink dot represents *P. kozlowskii*, yellow dots represent *P. truncata*, orange dots represent *P. cheni*, gray dots represent *P. beedei*, brown dot represents *P. fornicata*, blue × represent *P. dallmusi*, purple × represent *P. gerontica*, red × represents *P. aktijubensis*, and yellow × represent *P. uddeni*; numbers of specimens are 1, 2, 2, 3, 3, 1, 3, 2, 2, 1, 4, 4, 1 and 13, respectively. explained variance ratio is 74.43% for PC 1 and 10.62% for PC 2.

图 14 对 *P. aktijubensis*、*P. dallmusi*、*P. gerontica*、*P. cheni* 和 *P. uddeni* 的判别分析Fig. 14 Discriminant analysis of *P. aktijubensis*, *P. dallmusi*, *P. gerontica*, *P. cheni* and *P. uddeni*

黑点为 *P. aktijubensis*, 绿点为 *P. dallmusi*, 红点为 *P. gerontica*, 紫点为 *P. cheni*, 黄点为 *P. uddeni*; 样本数分别为 1、5、4、2 和 13; 椭圆代表 90% 的置信区间; Axis 1 方差解释率为 56.62%, Axis 2 方差解释率为 38.87%。Black dot represents *P. aktijubensis*, green dots represent *P. dallmusi*, red dots represent *P. gerontica*, purple dots represent *P. cheni*, and yellow dots represent *P. uddeni*; numbers of specimens are 1, 5, 4, 2 and 13, respectively. Elliptical areas represent 90% confidence interval; explained variance ratio is 56.62% for Axis 1 and 38.87% for Axis 2.

*P. dallmusi*和*P. uddeni*的差别在于后者似乎比前者更长, 初房比前者稍小, 隔壁褶皱比前者稍强, 但这仅仅是原作者对于两个正模标本的比较, 观察两者的副模标本可以明显地看到这些差别是不存在的, *P. uddeni*的副模标本的变异范围已经包括了*P. dallmusi*; *P. gerontica*和*P. uddeni*的主要差别在于前者的壳体要更大些, 但后者的副模标本中也有长达 12.5 的个体; 因此笔者认为从定性分析的角度看, 判别分析的结果是合理的, 按照命名的优先律, 建议将除*P. cheni*之外的几个种一并归入*P. uddeni*。

与第一大类相比, 本小类中*P. cheni*轴率为 2–2.2, 壳体大, 约 9 mm, 初房大, 幼壳 2–3 圈, 纺锤形, 隔壁褶皱较强, 特征与第一大类第二小类的特征相符, 因此将其与第一大类第二小类进行判别分析, 数据采用壳长、轴率、壳圈数、各壳圈高度和紧卷内圈的轴率(图 15), 结果显示这几个种差别很小, 建议将其并入第一大类第二小类, 与



*P. extensa*和*P. subconvexa*一起归入*P. fusulinoides*。

对*P. kozlowskii*, *P. beedei*, *P. truncata*, *P. fornicata*, *P. muongthensis rossica*, *P. primigena*, *P. intermedia*的判别分析采用壳长、轴率、壳圈数、各壳圈高度和紧卷内圈的轴率(图16), 结果显示*P. muongthensis rossica*是一个独立的亚种, *P. kozlowskii*、*P. beedei*和*P. truncata*置信区间重合, 根据原作者描述, 三者壳形、大小、初房、旋脊发育以及隔壁褶皱等方面均十分相似, *P. kozlowskii*和*P. truncata*与*P. beedei*的区别仅在于*P. beedei*的幼壳似乎更短粗, 但笔者测量了三个种模式标本的幼壳轴率, 前两者约1.9–2.3, 后者约1.74–2.12, 差距极小。因此结合定性定量分析, 按照命名的优先律, 建议将*P. truncata*和*P. kozlowskii*归入*P. beedei*。在图16中, *P. fornicata*, *P. primigena*和*P. intermedia*的三个种置信区间重合, 根据原作者描述, 三者的大小、初房和旋脊发育十分相似, 正模标本的隔壁褶皱稍有差别, 但*P. primigena*的副模标本变化范围涵盖了*P. fornicata*和*P. intermedia*, *P. fornicata*与*P. intermedia*的区别在于前者侧坡微凹, 两极略微向外伸出, 但模式标本却缺失两极, 笔者认为该种的建立依据不足, 建议将*P. fornicata*和*P. intermedia*归入*P. primigena*。

这一小类中*P. convexa*和*P. broggii*的轴率约2, 个体大, 壳长约7.7–10.6 mm, 初房大, 幼壳2–3圈, 隔壁褶皱强, 特征与第一大类第二小类也比较相似, 因此将*P. convexa*和*P. broggii*归入第一大类第二小类, 并采用壳长、轴率、各壳圈宽度和幼壳轴率对三者进行判别分析(图17), 结果显示重合部分很少, 分布中心相距较远, 是3个不同的种。

至此, *P. fusulinoides exilis*更正设为第一大类第四小类, *P. cheni*并入第一大类第二小类, 与*P. extensa*和*P. subconvexa*一起归入*P. fusulinoides*, *P. convexa*和*P. broggii*归入第一大类第二小类, 第三大类第二小类仅剩*P. muongthensis rossica*, *P. uddeni*, *P. primigena*和*P. beedei*, 其中*P. muongthensis rossica*作为*P. muongthensis*的亚种, 与其一同归入第二大类第三小类, 但前者初房比后者稍大, 隔壁褶皱明显强于后者, 区别明显, 是一个独立的亚种。其余三者形态为粗纺锤形, 轴率多在2以下, 可

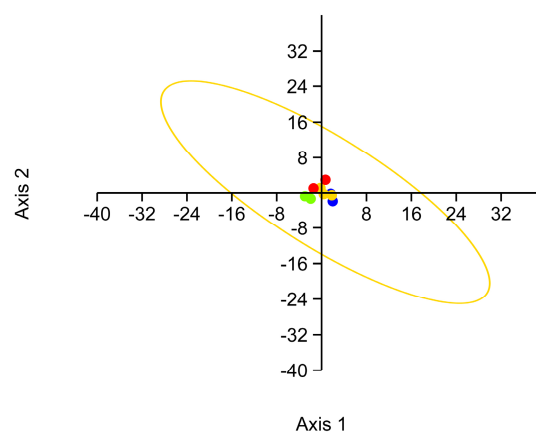


图 15 *P. cheni* 与第一大类第二小类的判别分析

Fig. 15 Discriminant analysis of *P. cheni* and species of the second subgroup of the first group

蓝点为 *P. cheni*, 绿点为 *P. extensa*, 黄点为 *P. fusulinoides*, 红点为 *P. subconvexa*; 样本数分别为 2、2、3 和 2; 椭圆代表 90% 的置信区间; Axis1 方差解释率为 85.78%, Axis 2 方差解释率为 13.64%。

Blue dots represent *P. cheni*, green dots represent *P. extensa*, yellow dots represent *P. fusulinoides*, and red dots represent *P. subconvexa*; numbers of specimens are 2, 2, 3 and 2, respectively. Elliptical area represent 90% confidence interval; explained variance ratio is 85.78% for Axis 1 and 13.64% for Axis 2.

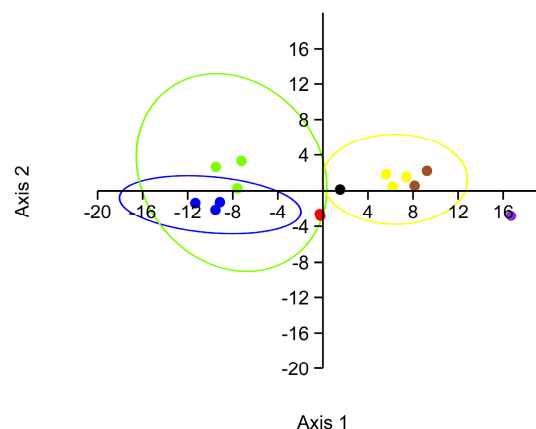


图 16 对 *P. kozlowskii*、*P. muongthensis rossica*、*P. primigena*、*P. truncata*、*P. fornicata*、*P. beedei* 和 *P. intermedia* 的判别分析

Fig. 16 Discriminant analysis of *P. kozlowskii*, *P. muongthensis rossica*, *P. primigena*, *P. truncata*, *P. fornicata*, *P. beedei* and *P. intermedia*

蓝点为 *P. kozlowskii*, 紫点为 *P. muongthensis rossica*, 棕点为 *P. primigena*, 绿点为 *P. truncata*, 黑点为 *P. fornicata*, 红点为 *P. beedei*, 黄点为 *P. intermedia*; 样本数分别为 3、1、2、3、1、2 和 3; 椭圆代表 90% 的置信区间; Axis1 方差解释率为 58.77%, Axis 2 方差解释率为 18.43%。

Blue dots represent *P. kozlowskii*, purple dot represents *P. muongthensis rossica*, brown dots represent *P. primigena*, green dots represent *P. truncata*, black dot represents *P. fornicata*, red dots represent *P. beedei*, and yellow dots represent *P. intermedia*; number of specimens are 3, 1, 2, 3, 1, 2 and 3, respectively; Elliptical areas represent 90% confidence interval; explained variance ratio is 58.77% for Axis 1 and 18.43% for Axis 2.

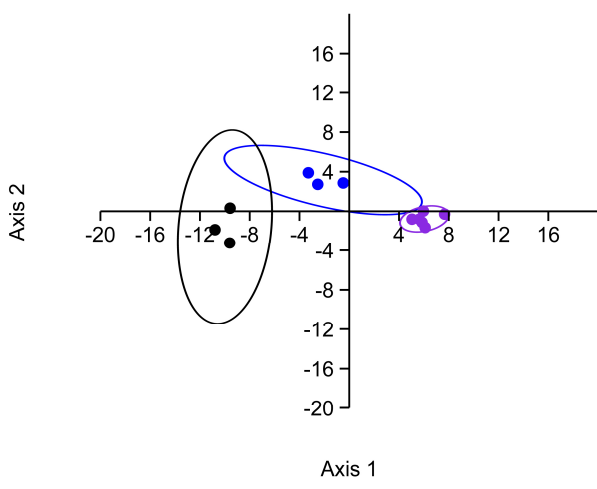


图 17 *P. convexa* 和 *P. broggii* 与第一大类第二小类的判别分析  
Fig. 17 Discriminant analysis of *P. convexa*, *P. broggii* and species of the second subgroup of the first group  
蓝点为 *P. convexa*, 黑点为 *P. broggii*, 紫点为 *P. fusulinoides*; 样本数分别为 3、3 和 6; 椭圆代表 90% 的置信区间; Axis1 方差解释率为 81.32%, Axis 2 方差解释率为 11.33%。  
Blue dots represent *P. convexa*, black dots represent *P. broggii*, and purple dots represent *P. fusulinoides*; number of specimens are 3, 3 and 6, respectively; Elliptical area represent 90% confidence interval; explained variance ratio is 81.32% for Axis 1 and 11.33% for Axis 2.

并入第二大类, *P. uddeni*因其巨大的壳体(8–12 mm)

与第二大类的其他种区别明显, 故此将其设为第四小类; *P. primigena*和*P. beedei*设为第五小类, 其特征为粗纺锤形, 轴率约1.5–2.1, 壳体中等–大, 约4–7 mm, 初房较大, 约在0.2 mm以上, 幼壳粗纺锤形–纺锤形, 2–4圈, 隔壁褶皱较弱–较强。

3 结 论

通过定性及定量研究, 对华南报道的*Pseudoschwagerina*的48个种进行了分类厘定。根据壳的外形、轴率大小、隔壁褶皱强弱, 可将这些种分为两个大类。第一大类特征为壳长, 纺锤形–长纺锤形, 轴率多大于2.0, 隔壁褶皱较强; 第二大类特征为壳短, 近球形–粗纺锤形, 轴率多在2.0以下, 隔壁褶皱微弱–较强。进一步根据个体大小和幼壳特征的变化可以看出, 壳体较短的种往往具有粗纺锤形至亚球形的幼壳, 且包卷的圈数少, 仅1.5–2圈; 而壳体较长的种通常具有长纺锤形–纺锤形的幼壳, 包卷圈数相对较多, 常有2–4圈。结合初房大小、幼壳特征, 第一大类和第二大类又可以细分为9个小类。具体分类归纳如表9。

表 9 华南假希瓦格蜓的分类  
Table 9 Classification of *Pseudoschwagerina* species from South China

类别	第一大类				第二大类				
	1	2	3	4	1	2	3	4	5
特征	壳长, 纺锤形–长纺锤形, 轴率多大于 2, 隔壁褶皱较强				壳短, 近球形–粗纺锤形, 轴率多在 2 以下, 隔壁褶皱微弱–较强				
轴率	大于 2.5	2–2.5	2–2.5	约 2.3	约 1.3	约 1.2–1.5	约 1.2–1.7	约 1.3–1.9	约 1.5–2.1
大小	很大, 壳长>10 mm	大, 壳长 7–11 mm	中等–大, 壳长 5–8 mm	较大, 约 6 mm	较大, 约 6–9 mm	中等, 约 4–6 mm	中等–大, 约 4–9 mm	很大, 8–12 mm	中等–大, 4–7 mm
初房	大, 0.2–0.4 mm	较大, 约 0.2 mm	小, 约 0.1 mm	大, 约 0.3 mm	大, 0.2–0.6 mm	较大, 0.2–0.4 mm	小, 约 0.1–0.2 mm	大, 0.2–0.5 mm	较大, 约 0.2 mm
幼壳	纺锤形, 2.5–4 圈	纺锤形, 2–3 圈	纺锤形–长纺锤形, 2–4 圈	粗纺锤形–近球形, 1–1.5 圈	纺锤形–亚球形, 1–1.5 圈	纺锤形–粗纺锤形, 1.5–2 圈	粗纺锤形–长纺锤形, 2–3 圈	粗纺锤形–纺锤形, 2–4 圈	粗纺锤形–纺锤形, 2–4 圈
隔壁褶皱	强烈	较强	较强–强	强烈	弱	弱	弱–较强	较强	较弱–较强
包含的种	<i>P. texana</i>	<i>P. fusulinoides</i> ; <i>P. broggii</i> , <i>P. convexa</i>	<i>P. leei</i> , <i>P. longlinensis</i> , <i>P. needhami</i> , <i>P. neotruncata</i> , <i>P. xichangica</i> , <i>P. ciwuensis</i>	<i>P. fusulinoides exilis</i>	<i>P. farcimiformis</i> , <i>P. mihara-noensis</i>	<i>P. ishimajica</i> , <i>P. ishimajica falx</i> , <i>P. elegans</i>	<i>P. muongthensis</i> , <i>P. muongthensis rossica</i> , <i>P. nitida</i> , <i>P. turbida</i> , <i>P. zhongzanica</i> , <i>P. aequalis</i> , <i>P. aequalis minuta</i> , <i>P. crassispira</i> , <i>P. rhodesi</i> , <i>P. ellipsoidalis</i> , <i>P. fusiformis</i> , <i>P. confinii</i>	<i>P. uddeni</i>	<i>P. beedei</i> , <i>P. primigena</i>

致谢 评审专家提出的宝贵修改建议, 课题组师生们的有益讨论, 在此一并致谢!

## 参考文献 (References)

- 陈庚保, 张遵信, 杨成芳, 王向东, 1991. 云南石炭系顶界的研究及其蠕类化石. 昆明: 云南科学技术出版社. 1-136.
- 陈旭, 王建华, 1983. 广西宜山地区晚石炭世马平组的蠕类. 中国古生物志, 总号第164号, 新乙种第19号. 北京: 科学出版社. 1-139.
- 地质部南京矿产研究所, 1982. 华东地区古生物图册(二), 晚古生代分册. 北京: 地质出版社. 1-495.
- 冯衡, 杨湘宁, 周建平, 1997. 假希瓦格蠕(*Pseudoschwagerina*)若干种(亚种)分类问题的研究. 微体古生物学报, 14: 46-60.
- 湖北省地质科学研究所, 河南省地质局, 湖南省地质局, 湖北省地质局, 广东省地质局, 广西壮族自治区地质局, 1977. 中南地区古生物图册(二): 晚古生代部分. 北京: 地质出版社. 4-96.
- 黄冰, Harper D A T, Hammer Ø, 2013. 定量古生物学软件PAST及其常用功能. 古生物学报, 52: 161-181. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2013.02.003
- 史宇坤, 刘家润, 杨湘宁, 朱李鸣, 2009. 贵州省紫云县宗地剖面早石炭世大塘期-早二叠世栖霞期的蠕类动物群. 微体古生物学报, 26: 1-30.
- 史宇坤, 杨湘宁, 刘家润, 2012. 贵州南部宗地地区早石炭世-早二叠世的蠕类. 北京: 科学出版社. 1-257.
- 肖伟民, 王洪第, 张遵信, 董文兰, 1986. 贵州南部早二叠世地层及其生物群. 贵阳: 贵阳人民出版社. 1-364.
- 杨湘宁, 周建平, 1993. 广西、云南的*Pseudoschwagerina*化石及其地层意义. 微体古生物学报, 10: 1-12, 112-114.
- 张遵信, 1963. 新疆柯坪及其邻近地区晚石炭世的蠕类(II). 古生物学报, 11: 200-239. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.1963.02.002
- 张遵信, 1982. 青藏高原东部的蠕. 川西藏东地区地层与古生物. 第2册. 成都: 四川人民出版社: 119-244.
- 张遵信, 周建平, 盛金章, 2010. 中国古生物志: 新乙种第34号: 贵州西部晚石炭世和早二叠世的蠕类. 北京: 科学出版社. 1-304.
- Akagi S, 1958. *Pseudoschwagerina miharanoensis*, a new Permian fusulinid and its growth and Form. Science Reports of the Tokyo Kyoiku Daigaku, Ser C, 6, 54: 147-156.
- Beede J W, 1915. New species of fossils from the Pennsylvanian and Permian rocks of Kansas and Oklahoma. Indiana University Studies, 3: 5-15.
- Beede J W, Kniker H T, 1924. Species of the genus *Schwagerina* and their stratigraphic significance. Univ Texas Bull, 2433: 1-96.
- Bensh F R, 1972. Stratigraphy and fusulinids of Upper Paleozoic of the southern Fergana (Central Asia). Institut Geologii i Geofiziki, Izdatel'stvo FAN Uzbekskoy SSR, Tashkent: 1-146.
- Chen Geng-bao, Zhang Lin-xin, Yang Cheng-fang, Wang Xiang-dong, 1991. On the boundary between Carboniferous and Permian and the fusulinids of the the boundary stratigraphy in Yunnan. Kunming: Yunnan Science and Technology Press: 1-136 (in Chinese).
- Chen Xu, 1934. Fusulinidae of South China. Part 1. Palaeontologia Sinica, Ser B, 4, 2: 1-133.
- Chen Xu, Wang Jian-hua, 1983. The Fusulinids of the Maping Limestone of the Upper Carboniferous from Yishan, Guangxi. Palaeontologia Sinica, Whole Number 164, New Ser. B, No. 19. Beijing: Science Press. 1-139 (in Chinese).
- Dunbar C O, Skinner J W, 1936. *Schwagerina* versus *Pseudoschwagerina* and *Paraschwagerina*. Journal of Paleontology, 10: 83-91.
- Dunbar C O, Skinner J W, 1937. Permian Fusulinidae of Texas. The Geology of Texas. University of Texas Bulletin, 3701: 517-825.
- Feng Heng, Yang Xiang-ning, Zhou Jian-ping, 1997. A study on taxonomy of some *Pseudoschwagerina* (fusulinid foraminifera). Micropalaeotologica Sinica, 14: 46-60 (in Chinese with English abstract).
- Hammer Ø, Harper D A T, Ryan P D, 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia Electronica, 4: 1-9.
- Huang Bing, Harper D A T, Hammer Ø, 2013. Introduction to PAST, a comprehensive statistics software package for paleontological data analysis. Acta Palaeontologica Sinica, 52: 161-181 (in Chinese with English abstract). DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2013.02.003
- Hubei Institute of Geological Science, Geological Bureau of Henan Province, Geological Bureau of Hubei Province, Geological Bureau of Hunan Province, Geological Bureau of Guangdong Province, Geological Bureau of Guangxi Province, 1977. Palaeontological Handbook of the South Central China (2): Late Paleozoic. Beijing: Geological Publishing House. 4-96 (in Chinese).
- Leven E J, Scherbovich S F, 1978. Fusulinids and Stratigraphy of the Asselian Stage of the Darvaz. Moscow: Akademiya Nauk SSSR, Nauka Publishing House: 162.
- Nanjing Institute of Geology and Mineral Resources, Ministry of Geology, 1982. Fossil Atlas of East China (II) Late Paleozoic. Beijing: Geological Publishing House. 1-495 (in Chinese).
- Rausser-Chernoussova D M, Scherbovich S F, 1949. Schwagerinidae of the European part of USSR. Trudy Instituta Geologicheskikh Nauk Akademii Nauk SSSR, 105: 62-117.
- Schellwien E, 1898. Die Fauna des Karnischen Fusulinenkalks. Palaeontographica, 24: 237-282.
- Schellwien E, 1908. Monographie der Fusulinen. Teil I: Die Fusulinen des russisch-arktischen Meeresgebietes. Palaeontographica, 55: 145-194.
- Shi Yu-kun, Liu Jia-run, Yang Xiang-ning, Zhu Li-ming, 2009. Fusulinid faunas from the Datangian to Chihhsian strata of the Zongdi Section in Ziyun County, Guizhou Province. Acta Micropalaeotologica Sinica, 26: 1-30 (in Chinese with English abstract).
- Shi Yu-kun, Yang Xiang-ning, Liu Jia-run, 2012. Early Carboniferous to Early Permian Fusulinids from Zongdi Section in Southern Guizhou. Beijing: Science Press. 1-257 (in Chinese).
- Skinner J W, Wilde G L, 1965. Permian biostratigraphy and fusulinid faunas of the Shasta Lake area, northern California, Protozoa. Paleontological Contributions. Lawrence: University of Kansas, 6: 1-98.

- Thompson M L, 1954. American Wolfcampian fusulinids. University of Kansas Paleontological Contributions, Protozoa, 5: 1–226.
- Xiao Wei-min, Wang Hong-di, Zhang Lin-xin, Dong Wen-lan, 1986. Early Permian stratigraphy and fauna in southern Guizhou. Guiyang: The People's Publishing House of Guizhou. 1–364 (in Chinese).
- Yang Xiang-ning, Zhou Jian-ping, 1993. Fossil *Pseudoschwagerina* (fusulinid) from Yishan, Guangxi and Babao, Yunnan. Acta Micropalaeontologica Sinica, 10: 1–12 (in Chinese). DOI: 10.1007/BF02677081
- Zhang Lin-xin, 1963. Late Carboniferous fusulinids from Kalpin and adjacent areas in Xinjiang Province (I). Acta Palaeontologica Sinica, 11: 200–239 (in Chinese with English summary). DOI: 10.19800/j.cnki.aps.1963.02.002
- Zhang Lin-xin, 1982. Fusulinids of eastern Qinghai-Xizang plateau. In: Regional Geological Surveying Party, Bureau of Geology of Sichuan Province, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences (eds.). Stratigraphy and Palaeontology in West Sichuan and East Xizang, China. Part 2. Chengdu: Sichuan People's Publishing House. 119–244 (in Chinese).
- Zhang Lin-xin, Zhou Jian-ping, Sheng Jin-zhang, 2010. Late Carboniferous to Early Permian Fusulinids in Western Guizhou. Palaeontologia Sinica, New Ser. B, No.34. Beijing: Science Press. 1–304 (in Chinese).

(责任副主编: 黄 冰)