

中国南部寒武纪高肌虫

霍世诚

舒德干



西北大学出版社

内 容 简 介

本书是西北大学地质系霍世诚教授和舒德干同志关于我国南部寒武纪高肌虫化石研究的一部专著。

书中比较系统地介绍了高肌虫的壳体，软体的形态构造特征和高肌虫化石研究的进展情况。作者结合现代甲壳动物和化石甲壳动物的特征和我国丰富的化石材料，对系统分类进行了较深入的研究，提出新的分类标准，建立了新的分类系统；分析了我国高肌虫地层分布规律，并首次提出了划分筇竹寺阶五个高肌虫化石带的观点；同时介绍了高肌虫在中国和全球的分布，进行了国内外的对比。书中描述我国高肌虫化石245个种，其中新种（或亚种）90个。书末附有高肌虫壳瓣及软体构造术语和译名、属种索引、英文摘要及化石图版37幅。

本书对于地质、古生物工作者，地质系学生以及有关的教学和科研人员具有重要参考价值。

中国南部寒武纪高肌虫

霍世诚 舒德干

西北大学出版社出版

（西安市小南门外）

陕西省印刷厂印刷

陕西省新华书店发行

开本787×1092 1/16 印张16.25 插页27 字数380千

1985年7月第一版 1985年7月第一次印刷

印数1—1,000

统一书号：13320·3 定价：4.00元

前 言

我国南部寒武纪高肌虫化石的研究，始于1956年。在将近三十年的历史中，经历了由描述、积累材料到整理提高、进行理论分析两个阶段。

本书不仅包括作者多年来在我国西南各省区的工作成果，而且汇集了已公开发表的材料。这些作为本书宝贵的基础资料，其中较重要的按时间顺序罗列如下：霍世诚先后对陕西南部、滇东的工作，卢衍豪对国外学者有关我国高肌虫研究的介绍，张文堂对贵州、云南、四川高肌虫的工作，李玉文对四川、陕西及云南高肌虫的工作，尹恭正对贵州高肌虫的工作，霍世诚与彭崇光对川北、陕南高肌虫的工作；林天瑞先后分别对三峡及海南岛高肌虫的工作；谭光弼对四川高肌虫的工作；霍世诚及舒德干对川西、陕南高肌虫的工作；孙振华对湖北高肌虫的工作；霍世诚、舒德干、张喜光、崔智林及同号文对陕、川、滇、黔、鄂、粤等地高肌虫的工作。此外，本书后面附有蒋志文和肖兵对新疆高肌虫磷足类软体的研究成果，书中也收集了一些周本和、崔智林、同号文及赵靖舟描述的新属种。

本书描述的我国寒武纪高肌虫计有63个属或亚属，245个种或亚种，其中有新属（包括新亚属）12个，新种（包括新亚种）90个。不少属种对国内寒武纪地层的对比，起着较大作用，有些还可用于国际甚至洲际的地层对比。

对国际上长期存在的一些基本理论问题，如高肌虫的个体发育，系统发生、古生态特征及古地理分布规律等，作者进行了较深入地探讨，同时，在我国丰富材料的基础上提出了新的分类系统。文中首次建立的我国西南地区早寒武世筇竹寺阶的五个高肌虫化石带，不论对地层的划分与对比，还是对沉积矿产的找寻与勘探都有一定的意义。

书末附有高肌虫壳瓣及软体形态、构造的英文术语及其中译名以及高肌虫属种学名索引，并按字母顺序排列，以便读者查阅。

本书承袁习琴同志摄制部分图版照片，骆正乾、王月华同志清绘图件，一并志谢。

著 者

一九八四年八月

目 录

前言	
第一章 高肌虫研究的历史、现况与展望	(1)
第二章 高肌虫介壳的大小、形态、构造及成分	(13)
第三章 高肌虫的软体	(21)
第四章 高肌虫的个体发育、系统发生和甲壳纲的起源	(24)
第五章 高肌虫的系统分类	(28)
第六章 高肌虫的古地理及古生态	(47)
第七章 我国南部寒武纪高肌虫的生物地层	(52)
第八章 系统描述	(61)
节肢动物门 Arthropoda	(61)
甲壳纲 Crustacea	(61)
高肌虫目 Bradoriida	(61)
缺腹亚目 Lipabdomina Huo et Shu, 1983	(61)
前尖虫超科 Alutacea Huo 1956	(61)
前尖虫科 Alutidae Huo, 1956	(61)
前尖虫亚科(新亚科) Alutinae (subfamily nov.)	(61)
遵义虫亚科(新亚科) Tsunyiellinae (subfamily nov.)	(80)
后龙洞虫亚科(新亚科) Houlongdongellinae (subfamily nov.)	(89)
昆明虫科(新科) Kunmingellidae (family nov.)	(101)
昆明虫亚科(新亚科) Kunmingellinae (family nov.)	(101)
峨眉虫亚科(新亚科) Emeiellinae (subfamily nov.)	(125)
无节虫亚科(新亚科) Nauplinae (subfamily nov.)	(138)
马蹄虫超科 Hipponicharionacea Sylvester—Bradley, 1961	(150)
马蹄虫科 Hipponicharionidae Sylvester—Bradley, 1961	(150)
梅树村虫科(新科) Meishucunellidae (family nov.)	(152)
寒武虫科 Cambriidae Lee, 1975	(153)
具腹亚目 Abdomina Huo et Shu, 1983	(166)
印第安虫超科 Indianacea Ulrich et Bassler	(166)
印第安虫科 Indianidae Ulrich et Bassler, 1931	(166)
孙氏虫超科 Sunellacea Huo, 1965	(171)
孙氏虫科 Sunellidae Huo, 1965	(171)
磷足亚目 Phosphatocopina Müller, 1964	(174)
附录: 新疆乌什早寒武世磷足类的发现及其意义(蒋志文 肖兵)	(179)
英文摘要	(187)
高肌虫的形态及构造术语中外文对照	(203)
属种索引	(211)
主要参考文献	(223)
图版说明及图版	(228)

第一章 高肌虫*研究的历史、现况与展望

高肌虫是节肢动物门中体小,多具有双瓣壳的甲壳类,这类动物繁盛于寒武纪,可能延续到了早奥陶世。它们的化石分布于亚、欧、澳及北美等地区,是节肢动物中早已灭绝了的一些甲壳类。高肌虫与现在生活着的介形类、叶虾类和鳃足类有关,以后的这些类别即由高肌虫衍生而成,所以高肌虫是上述各个类别的祖先,也是这些类别组成的一个复合体。

研究历史

首先应把高肌虫研究的历史加以回顾,这样方能了解从事这项工作的各家的看法和意见,才可看到一系列补充、修正、深化和完善的发展过程,进而获得一个全面、正确的认识。

绝大多数古生物学者都程度不同地认为高肌虫与介形类有关,包括现生的和已成化石的介形类。介形目是由 Latreille 于1806年所命名,而开始注意并研究这类化石则在前一世纪(18世纪)。至于把高肌虫作为介形类加以描述的乃是由琼斯(Jones, T.R., 1856)发起的,他把高肌虫和介形类化石合在一起称为双瓣壳的切甲亚纲(Entomostraca)并以介形类加以概括,以后(1872—1881)继续对寒武纪和古生代的这类化石进行了一些工作,定了不少属种。他把英国寒武纪的一些高肌虫作为豆石虫(*Leperditia*)或大致与之对比。直到本世纪初(1902年)他还对马修(Matthew, G.F.)在北美东北部采集的“寒武纪介形虫”加以记述。

希克斯(Hicks Henry, 1871)把威尔士南部圣大卫所采集的化石加以研究,创立了几个新种,仍以豆石作为属的名称。格鲁姆(Groom, T.T., 1902)对马尔弗(Malvern)寒武纪页岩中的*Polyphyma*加以研究,他把这个新属归于豆石虫科(*Leperditiidae*),并且创立了新种。科博德(Cobbold, E.S., 1921)将Shropshire寒武纪地层中的高肌虫定了许多属种,有的是豆石虫,有的是高肌虫(*Bradoria*),还有其它的属(*Escasona*)。马修(Matthew, G.F.)从1886年至本世纪初对加拿大纽芬兰等地寒武纪地层中的这类化石进行了长期、大量的工作,描述了很多旧有属种,还创立了不少新的属种,最常为人所知的高肌虫属和前尖虫属(*Aluta*)都是由他命名的,他还创立了高肌虫科(*Bradoriidae*),对寒武纪高肌虫而言,他无疑是个贡献很大的人,但他也和以前的一些学者一样是把高肌虫作为介形类来看待的。沃尔科特(Walcoit,

* 高肌虫目(*Bradoriida*)——辞源自 *Bradoria* 属,早在1956年作者已将后者译为高肌虫属而将前者译为高肌虫目,这是由于译名贵在传神,使能反映各该类别的构造形态特征,便于我国读者的理解和记忆。如果要译名和原文紧密联系,则可把这个属于专有名词地理名称的字根加以音译,然而这就对我国读者的助益很少。至于根据地名的字源而译为金臂虫,不仅缺少先例,甚至易滋误解,因为把附肢和臂等同,就会产生附肢坚如金石的想法,那与原意毫无共同之处。

C. D.) 也曾对寒武纪高肌虫化石的研究作出了不懈的努力, 他对北美寒武纪地层中的这类化石, 作了许多描述和研究工作。而且在他的“中国寒武纪动物群”一书中, 曾对陕西镇坪的这类化石加以描述, 创立了六个新种, 始而(1905)认为是高肌虫属, 以后(1912)改为前尖虫属。他把这六个种的时代定为中寒武世, 实际应为早寒武世。造成错误的原因之一是他所鉴定的这些标本是从坝上的碎石堆中采集的, 而不是从地层露头找到的。而且他所赖以确定时代的三叶虫化石也残破不全, 以致将破碎的早寒武世三叶虫误定为中寒武世 *Dorypyge*。实际上, 这部分地层是水井沱组, 业经验证核对。而且这六个种显然不应同属于前尖虫一属, 应予重新更订。韦曼 (Wiman Carl, 1902) 曾把波罗的海沿岸地区寒武纪地层中的这类化石加以描述并且创立了一些新的属种。可是沃尔科特和韦曼也都基于这些寒武纪化石与介形虫(主要是豆石虫)非常相似, 而把它们作为介形类来描述。

马修对加拿大寒武纪地层中的高肌虫进行了大量工作, 包括上一世纪后期至本世纪初(1886—1902)的长期努力, 但他一直把高肌虫作为介形类描述, 这样的意见此后一直盛行了将近三十年, 关于高肌虫的归属问题才有了改变。乌尔里克和巴斯勒 (Ulrich, E. O. and Bassler, R. S., 1931) 否认高肌虫为介形类而归于介甲类 (Conchostraca), 这样的分类意见现在虽然不为人所接受, 但他们不把高肌虫置于介形类内, 这点却是可取的, 因为介形类的概念和特点主要来自现代生物, 有关软体及解剖的知识相当充分, 而对寒武纪高肌虫来说, 这些方面的情况所知甚少。如果把二者合而为一, 不仅根据不足, 而且由于贸然把时间相距很久的两类生物的体躯、附肢一一等同起来, 就会陷入“不变论”的错误, 这是生物进化论者难于接受的。至于把高肌虫纳入介甲类的提法, 仅就壳的形态、生长线和装饰而言, 差别已很显著, 如把前者归属于后者, 自然也是不对的。

雷蒙德 (Raymond, P. E., 1935) 主张高肌虫目 (Order Bradorina = Bradoriida) 不是介甲类, 这是正确的意见, 当然应该接受。他也不承认高肌虫与介形类之间的关系, 而把高肌虫目作为古甲亚纲 (Subclass Archaeostraca) 内的一个目, 也就是把高肌虫目归属于古甲类, 因而认为与叶虾类及软甲类有关。雷蒙德的意见以后为夏默及斯洛克 (Shimer, H. W., Shrock, R. R., 1944—1955) 所接受, 也为奥皮克 (Öpik, A. A., 1961) 所同意, 因为尽管高肌虫很少有软体的化石保存, 但有些在壳的后部两瓣接合处有一间隙 (gap or slit), 这个间隙可以认为是腹部伸出的通道, 这个特点非常重要, 也是叶虾类常见的标志。看来这些学者把高肌虫归属于古甲类, 是有一定根据的。

在把高肌虫作为一目而置于古甲亚纲内以后, 虽有不少学者支持, 但仍有人认为是属于介甲类或介形类, 豪厄尔 (Howell, B. F., 1963) 和伊万诺娃 (Ivanova, V. A., 1960) 可为代表。伊万诺娃把高肌虫目归属于似介形亚纲 (Subclass Ostracodoidea), 作为这个亚纲的一个目, 并保持着雷蒙德原来所建的目名而将字尾稍变。以后, 希尔维斯特—布拉德利 (Sylvester-Bradley, 1961) 进一步把高肌虫作为真正的介形类并把它作为介形虫亚纲 (Subclass Ostracoda) 内一个较为原始的目, 称为始足目 (Archaeocopida)。但是截至现在为止, 争论并未结束。国外和国内的一些

学者仍持不同意见，关键在于高肌虫的归属问题涉及到哪些是高肌虫，它们具备什么条件以及介形虫的始祖等一系列问题。

我国古生物工作者进行高肌虫的研究也有相当长久的历史。最早是由霍世诚开始(1956)，先后(1956, 1965)描述了陕西、云南早寒武世的古介形虫，认为是属于甲壳纲(Crustacea)内古介形虫亚纲的高肌虫目(Bradorina = Bardoriida)。在高肌虫目中创立了前尖虫科(Alutidae)，在对前尖虫科下定义时，除了指出这类化石的壳体呈后摆形外，还强调了壳面有瘤、脊、凹陷和明确的边缘构造，这和奥皮克(Öpik, 1968)所建的二个新科基本相同。而且根据我们的观察，奥氏的两个科本身之间并无显著差别。按照建科的时间来看，奥皮克晚十余年，所以根据优先律，奥氏的两科实为前尖虫科的次定同物异名，应予废弃。作者根据陕、滇二省的标本，还把古介形虫和介形虫进行了比较，并对高肌虫的生态和广泛分布加以讨论。由于陕南、滇东下寒武统内各个层位含有不同的高肌虫，还提出了用高肌虫作为生物带划分寒武纪地层的想法，经过不少同志的努力已经证实并取得许多成果。为了开展有关高肌虫的工作，作者还把这类化石的内容、它与介形类的关系、分类概况以及前尖虫科的分布、生态、生殖以及进行研究的实用价值加以说明(1957)。以后又和彭崇光共同研究(1976)了四川广元、旺苍、南江早寒武世的这类化石，找到了与陕南、滇东各地的一些共同属种，这对沟通西南各个产地之间的关系进而形成一个总体的认识提供了可靠的根据，此外还找到了川西北地区特有的一些属种。接着与舒德干研究(1982)了川西乐山范店九老洞组上部和陕南镇坪水井沱组上部的高肌虫，认为川西乐山的高肌虫与滇东所产极为接近而与陕南所产也有一定关系，并提出同一生态区系中各个化石组合在属种内容、壳体大小和壳质成分等方面的差别，还提到了化石所在的岩石(或沉积)的不一致性，可能与当时海水的温度、含盐度、酸碱度、水化学成分的不同有关。他们(1983)还根据某些高肌虫软体与壳瓣外面的起伏一致和不同化石的先后顺序，认为 *Shensiella*, *Hanchiangella*, *Hanchungella* 叶状瘤突逐渐减少、愈合的现象反映了体节不断愈合的实质，这和无节幼虫由四个体节的原始甲壳动物演化而来的过程一致。并且认为由 *Shensiella*, *Hanchiangella*, *Hanchungella* 所组成的无节虫亚科不仅是出现最早的高肌虫，也是最古老的甲壳动物之一。关于高肌虫的个体发育，提出了不仅存在着安德列斯所主张的等速生长，还有异速生长存在，而后者还可有不同方向(长或高)速度较大的两种情况。最近霍世诚又和舒德干、张喜光、崔智林、同号文等论述(1983)了我国陕西、云南、四川、贵州、湖北、海南岛寒武纪的高肌虫，提出了高肌虫分类的六条标准以及根据这些标准而作出的分类方案，探讨了高肌虫化石的地理分布，包括全球的三大动物群的基本格局和我国西南地区东、中、西三个分区里高肌虫的组合特点，指出了高肌虫化石的地层分布特征，将筇竹寺阶分为五个高肌虫化石带，对一些重要的构造如眼瘤及韧带型铰合构造加以说明，对旧有和新建属种加以描述，包括新建的34个新种和6个新亚种。

霍世诚开始研究到现在为止，总计创立2新科，12新属，31新种，1新变种，修订1种。与彭崇光合作，创立1新属，8新种，1新亚种。与舒德干、张喜光、崔智林、同号文合作，共同创立2新亚目，35新种，5新亚种。

卢衍豪于1957年介绍了分别产于云南东部下寒武统和陕西镇坪中寒武统（实为下寒武统）所属*Aluta*的六个种。还有分属于*Eopteria*、*Wanwania*和*Ribeiria*的许多种，它们都产于辽宁上寒武统。

张文堂在研究早古生代（包括寒武纪、奥陶纪、志留纪）三叶虫的同时，还进行了高肌虫的工作，他创立了*Tsunyiella*，还在这个新属下描述了一些新种。在编写西南地区地层古生物手册时，他根据云南、四川的标本，创建了许多新的属种，还整理和验证了前人在别处（如陕西）所作的一些工作。更重要的是他和林焕令、任显、肖荣吴、易定容、王举德等先后在昆明、武定、宜良、马龙、曲靖及寻甸等县进行了长期的野外工作，测制了许多剖面，除了观察三叶虫的地层分布外，也注意了不同高肌虫化石的各个层位。这对确定寒武纪地层时代以及将高肌虫与三叶虫从层位上加以对比，都是非常重要的一些工作。他曾创立了7属10种。

李玉文从事高肌虫的工作多年，他在1972年报道的云南、四川早寒武世古介形虫新材料中，介绍了云南和四川分属于前尖虫科和印第安虫科(*Indianidae*)的七个属，计新种15个，比较种3个；除了一个新属*Emeiella*外，其它均为旧属。值得注意的是印第安虫属(*Indiana*)，该属在我国还是首次报道。云南的标本采自昆明、昆阳和武定等地，化石的层位为筇竹寺组的中、上部。四川的标本主要产于峨眉山遇仙寺，为九老洞组上部的化石，并认为九老洞组应属下寒武统下部地层，这是符合实际情况的。他在1975年发表的《寒武纪介形类及其在我国川滇陕的新知》一文中提出了用“古甲类”作为*Archaeostraca*的译名，我们认为可取的。关于高肌虫的分类位置，李玉文从肌痕位置、壳质成分、背部铰合和两瓣自由边的紧闭或分开等立论认为应把高肌虫目置于介形虫亚纲内作为其中的一个目，这样的意见是现在国际上流行的一种意见。但是我们考虑到尽管高肌虫与介形类在上述的四个方面没有截然的或绝对的界限，但是这些差别基本上是存在于二者之间的。基于这些差别而把高肌虫类和介形类作为双瓣壳甲壳类的两个类别，那还是完全可以的。至于二者之间的界限不是十分明确，这也是非常普通而易于理解的。李玉文建立了寒武虫科，还提到高肌虫内前尖虫科、马蹄虫科、寒武虫科和介形类内古足目在介壳形状、壳体分异、瘤子、突起、脊线、沟槽和凹陷等的一致或相似。关于这个问题我们认为可从形态趋同来认识，这些一致或相似很难作为目级以上的标准来看待。而且进一步来看，外部形态的特点包括壳形、壳表的构造和装饰，除非具有内部构造或解剖意义，否则很难作为划分目级以上类别的标准。李玉文认为高肌虫目不仅与寒武纪以后的介形虫相似而且是后寒武纪介形虫的先驱，这点是正确的，也是多数古生物学者所同意的，可是无保留地把高肌虫作为介形虫，而且认为是介形虫亚纲的一个原始的目还有待商榷，因为介形类的始祖不一定也是介形类。李玉文在“四川峨眉山下寒武统筇竹寺组*Bradoriids*新材料”一文中，提到在有些剖面中高肌虫较三叶虫出现较早，这种情况是和我们过去看到的一致，而某些高肌虫的所在层位也和我们在滇东、川西、陕南看到的基本相同。建立寒武虫科也是可取的，惟须注意充实其内容。至于*Nanchengella*的归属问题，我们认为可以作为前尖虫科与寒武虫科之间的一个过渡类型。李玉文前后曾创立了1科、9属，47种。

林天瑞描述(1979)了海南岛中寒武世的高肌虫，创立了4新属、5新种，还有一

个未定种。其中 *Yulinella* 的标本不很完全。以后 (1982) 张喜光又测制了剖面并采集了大量标本, 这样就可互相验证和补充。张喜光的工作成果的一部分已搜集到这个集子里。林天瑞还对峡东区的高肌虫进行了研究, 创立了新属 *Majiashanella*, 描述了4个新种。崔智林后来也在这个地区进行了工作, 认为该属实际上是 *Tsunyiella* 的同义语。这个问题的解决还有待商榷。林天瑞创立了6属10种。

尹恭正曾将贵州遵义、开阳、织金、石阡等地下寒武统所采集的高肌虫进行了描述 (1978): *Tsunyiella* 除2个旧种外, 还建立了 *T. zhijinensis* 和 *T. shiqianensis* 等2个新种。此外还创立了 *Songlinella* 和 *Zhijinella*, 前者有 *S. songlinensis* 和 *S. tsunyenensis* 2个新种, 后者有1个新种, 即 *Z. dayuanensis*。尹恭正创立了2属、5种。

谭光弼于1980年将采自四川峨眉的高肌虫研究成果在《四川峨眉—甘洛地区震旦纪地层古生物及沉积环境》一书中发表。他描述了 *Emeiella* 的2个旧种, 还创立了1个新种。对 *Hanchungella* 和 *Kunmingella* 也加以描述。此外他创立了 *Auriculatella* 属, 该属是和 *Ivanova* 的 *Cambria* 较为相近的一属, 他把二者加以比较。 *A. typica* 是他创立的1个新种, 不仅分布于川西峨眉, 西南各地下寒武统筇竹寺组中也常可看到。谭光弼创立了1新属, 2新种。

舒德干在1979—1983年这段期间, 曾在陕南、川西、川南、川北、滇东、黔中、黔北等地进行了许多测制剖面 and 采集化石的工作, 他和霍世诚共同研究 (1982) 了川西、陕南早寒武世的高肌虫, 指出上述二地和滇东所产化石之间的关系, 并从生态区系的角度分析了各地区高肌虫动物群的差别。他们还对我国西南 (陕南和黔中) 的高肌虫进行了系统发展和个体发育的研究 (1983)。他们还论述了我国南部各地寒武纪的高肌虫, 除描述了许多旧的属种外, 还创立了许多新的属种, 并且提出了一些有关分类、古地理、化石带和形态、构造特征等方面的重要意见。他与霍世诚共同创立了2个亚目, 1亚科, 3属 (亚属) 和9新种和亚种, 单独创立了7属, 18种, 包括2亚属1亚种。此外陈润业、蒋志文、侯先光、孙振华、周本和、伊鲲鹏、张太荣等也分别作了一些工作。值得注意的是近年来西大地质系高肌虫专题组研究生张喜光、崔智林、同号文、赵靖舟也进行了大量野外和室内工作, 描述了不少新属种, 将大大丰富我国高肌虫的内容。

如把十九世纪以来高肌虫研究的历史加以回顾, 显然可以划分为以下的几个阶段:

一、从琼斯开始, 历经希克斯、格鲁姆、柯柏、马修、沃尔科特、韦曼等人的著述, 一直根据寒武纪高肌虫的壳形、外表装饰与介形类 (主要为豆石虫类) 相似, 因而把高肌虫作为介形类看待。

二、乌尔里克和巴斯勒把高肌虫排除于介形目之外而认为应属于介甲类。介甲类与高肌虫在壳的形态、生长线和精细装饰的有无等方面都有很大差别, 所以把高肌虫认为是介甲类是不恰当的, 但是他们二人在否认高肌虫为介形类这一观点而言, 却有可取之处, 因为介形类的内部构造及解剖知识, 经过现代生物学的研究, 了解的程度很高, 但对高肌虫则很少看到带有体躯的化石, 有关壳内的情况所知甚少。而且二者的时间相距很久, 在这样的情况下把二者完全等同起来, 显然有很大的盲目性, 而且把相距很久的两类生物在内部构造上加以等同也从根本上违反了生物进化的原则, 无疑也是不妥当的。

三、雷蒙德建立了高肌虫目，根据壳后的间隙，推想其为腹部伸出壳外的通道，认为高肌虫与古甲目及叶虾超目有关，进而认为应归属于软甲类。这样的意见是由介壳推及于软体，从表面现象深入到生物本质，显然是有一定科学根据的。所以始而有夏默和斯罗克同意，继而又为我国一部分学者及奥皮克所接受，他所建立的高肌虫目一直盛行于古生物文献中。

四、雷蒙德的意见发表以后还不到30年，伊万诺娃和希尔维斯特——布拉德利先后加以反驳。他们基于高肌虫与介形类有关的思想、提出了大同小异的分类方案。伊万诺娃提出以似介形亚纲包括高肌虫、豆石虫、介形虫三个目的主张，而希尔维斯特——布拉德利则提出以介形虫亚纲包括高肌虫目 (*Archaeocopida* = *Bradiorina*) 的意见，与高肌虫目并列的目还有豆石虫目 (*Leperditicopida*)、古足目 (*Palaeocopida*)、速足目 (*Podocopida*) 和丽足目 (*Myodocopida*)。伊万诺娃、希尔维斯特——布拉德利的分类都是根据高肌虫与介形类的系统发展关系和双瓣壳的形态而作出的，是把琼斯等人的意见予以重复和加强。下面试图讨论高肌虫与介形虫在壳体上的关系：

1. 介形虫和高肌虫的壳面上都有较大的瘤，一般认为是闭肌痕，介形类的闭肌痕是在近于壳面的中部，而高肌虫的闭肌痕却不少是在壳的前背角处，但也有各种不同情况，有些高肌虫看不到闭肌痕，如 *Liangshanella* 等，有些是靠近壳的中部，如 *Walcottella* 及 *Aluta*，所以基于二者闭肌痕的位置相同而将其归属于介形类是不可靠的，何况高肌虫的瘤子是否为闭肌痕也还值得怀疑。

2. 介形类除少数分子如晕晕轮金星虫科 (*Halocyprididae*) 外，其壳质一般为灰质，而高肌虫几乎都是几丁质—磷酸钙质，当然在程度上是不同的，有些含几丁质较多显得柔韧些，如 *Sunella* 和 *Tsunyiella*，而另一些则含较多的磷酸钙质，显得较硬而脆，如磷足类和 *Alutella*。可知介形类和高肌虫类在壳质成分上的差别是确实存在的。如果壳质的磷酸盐是原生的，那么，不同壳质成分无疑反映了软体分泌物质的机能不同，根据这样差别而对二者有所区分，这是易于理解的。腕足类中无铰类与有铰类的划分不是也考虑壳质成分的不同么？

3. 不少的高肌虫由于背边的融合，而使两瓣紧密接合，不易分开。而介形虫则由于背部不同的铰合方式，两瓣常有沿着铰合线彼此分离的现象。这点我们认为虽不是截然的，但还是存在着差别，高肌虫的铰合构造较为原始，可能还有粗直的韧带，而介形虫则不论为单型或多型铰合，构造较为复杂，在不同的铰合方式下形成了不同的紧密程度，这是很自然的。当然这样的差别也不是截然的和绝对的，因为具有几丁质壳的介形类(如晕晕轮金星虫科)的铰合构造也是两瓣的背边相连而成。至于某些高肌虫只有单瓣或单瓣、双瓣并存的情况也是实际存在而且极易想到的，因为背边即使接合的非常紧密，在强大的压力下也会分离开的。

4. 关于介形类两瓣紧闭或迭覆而高肌虫的自由边则不相紧密接合，而是有一窄的缝隙存在于其间的问题，过去只是在文献中的描述和图件中看到的。经过酸浸取得一些两瓣相合的标本，如 *Dabashanella hemicyclica* 和 *D. retroswina* 等，在把这些标本进行了仔细的腹视观察，我们看到前者的两瓣壳间有窄的间隙，而后者则两瓣紧闭。看来，即使在高肌虫本身也有不同情况存在。然而两瓣沿自由边迭覆的例子则一直没有。

至于两瓣壳间的间隙，究竟是否表示生活时的情况那还无法验证，是否与某些现代的介形类死后有间隙存在的事实一致，那也无法证明。不过如把介形类化石两瓣紧闭视之为死后挤压所致，那也很有问题。

5. 关于能否把寒武纪与奥陶纪之间的界限作为高肌虫与介形类之间的界限问题，主要应该让客观事实来决定。我们和国外的一些学者从来都认为既然晚寒武世还有不少的高肌虫，奥陶纪特别是早奥陶世继续有高肌虫存在不是很自然的么，所以截至现在为止，我们还认为高肌虫有可能延续到奥陶世。但是多年来国外和我国的古生物工作者几乎没有在奥陶系中找到高肌虫化石，这说明了我们把寒武纪、奥陶纪之交作为两类生物的界限是有一定根据的，而且这也符合一般时代界限与生物类别的生存界限一致的惯例。

看来是否应把高肌虫归属于介形类的问题，关键在于二者的差异程度，我们认为它们之间的差别是显著的，因而不应把高肌虫与介形类等同而把前者归属于后者。至于高肌虫是否为介形类的始祖，我们和一般古生物学家的意见是肯定的。但是尽管它们之间有这样的关系，完全不必由于这点而把它们统属于一类。

五. 阿达门查克 (Franciszek Adamzak, 1965) 提出了一个与众不同的意见并且得到科卓 (Kozur, 1974) 的支持，那就是在密勒 (Müller, 1964) 对壳的内部进行研究并对内薄板及铰合构造加以观察之后，阿氏将晚寒武世高肌虫(密勒称之为磷足类)与现代枝角类的卵囊比较，不但对高肌虫的系统分类位置提出新的看法，更重要的是摆脱了过去只看壳形和只注意壳表构造的陈旧方法。阿氏的新看法显然立足于寒武纪的高肌虫和现代枝角类都具有内薄板、铰合构造以及内薄板与外薄板之关系等相似之点，特别是由于磷足类的内薄板覆盖了整个壳的内部，使他感到软体难以与壳相附着，因而提出了这些化石是磷足类具有硬质内薄板的壳子呢？还是它们根本就是从枝角类的卵囊所成？阿氏采取了后者，认为磷足类是由枝角类的卵囊所成。但在我们看来这是不恰当的，因为 *Vestrogothia* (*V. spinata*) 和 *Falites* 两属都有不具内薄板的情况，这和枝角类卵囊的构造是不相符的，而且在磷足类的标本中，一部分还有不同大小的蜕壳和性双形保存，其附肢的形态，构造又与枝角类的截然不同，都充分说明了这些化石确非卵囊所成。至于科卓将密勒的磷足类各属根据形态、构造分别归入高肌虫超科和印第虫超科，我们也持有不同意见，他把 *Falites* 归于高肌虫超科是可取的，但把 *Vestrogothia* 纳入印第虫超科还待商榷。至于 *Hesslandona* 由于具有与 *Vestrogothia* 和 *Falites* 相似的附肢，把它与枝角类的卵囊类比，那就更不恰当了。科卓认为高肌虫壳中的磷酸盐全由次生所成，也与普遍存在着的事实不符。

研 究 现 况

二十世纪后期对寒武纪高肌虫的研究发生了很大的变化，这是高肌虫研究现况的开始。从化石的采集来看，过去主要来自页岩层面出露的标本，从此转为将灰岩或其它岩石用醋酸或盐酸处理，这样就可把岩石内部所含之标本分离出来；其次是用扫描电子显微镜进行观察，因而能对壳内细微的软体构造加以研究，这样就把局限于壳子而且主要是外表形态、构造的情况有所改变。这里将密勒 (Müller, 1979) 的工作着重加以介绍：

他在瑞典上寒武统的四百多块标本中看到了 *Vestrogothia*, *Falites* 和 *Hesslandona* 三属各个蜕壳期的外壳和软体。这些化石保存很好,是与次生磷酸盐化分不开的。除了内薄板,唇瓣和下唇外,还有小触角(第一触角),大触角(第二触角)和五对附肢。小触角为游泳器官,由基节,外肢节及内肢节而成,小触角为双肢型,从系统发展史的意义而言,具有原始特点。大触角和以后的四对附肢也是双肢型,与小触角相似,尚未分异为不同之特殊功能。只有最后的一对附肢(第七对)是单肢型。食物送入口内是用小触角和大触角的内叶,但可转移至以后的附肢,这在介形类的系统发展史中看到,也可反映于现代介形类的个体发育倾向中,“磷足类”(即高肌虫)是用过滤法摄取水中漂浮着的食物,属于游泳底栖动物。

以下再把密勒的工作进一步加以阐述,这对了解高肌虫研究的现况是十分必要的。

一、软体的保存方式。附肢原为几丁质,后为磷酸盐所覆盖,形成薄膜,几丁质器官随之消失。磷酸盐化的作用一般是身体的前部较后部强,所以前部保存较好,小触角、大触角、唇瓣、下唇以及最前的一些附肢较之后部要明显的多。磷酸盐化无疑是在死后或死前不久发生的,这从附肢未受扭曲而是像在活着的时候那样正常排列,可以看出。这样形成的磷酸盐不是生物体内原有的物质而是以后由外界添加的物质,所以应称为次生磷酸盐化。

二、附肢的保存。高肌虫的自然分类系统主要应根据软体的特点而定。所以只要稍有可能就应对石化的组织加以研究,这和它们的系统发展史,分类问题都有重要的关系。带有软体的高肌虫化石不仅很少,而且一些缺乏专门训练的人对此也很容易忽略,但只要注意,今后就可取得这样的材料并能进行这一方面的研究。软体保存的首要类型为磷酸盐包被,这样保存着的化石十分完整又能保持原有态势。非氧化环境或还原环境下有机物的保存也是几丁质附肢较为常见的一种保存类型,多为破碎不全的残体,往往有方解石,腐坏后所遗留的黄褐色有机物及黄铁矿保存。

三、壳的成分及构造。密勒认为磷足类具有原生磷酸盐质的硬体,这点意见除了科卓外普遍为人所接受。可是在区别原生磷酸盐质硬体化石和那些存在着次生磷酸盐化的化石的时候,却有困难。高肌虫的同一标本中就可兼有上述二种情况,这为二者的比较提供了良好的例证。一般说来磷酸盐质的壳和次生磷酸盐化的化石可用下列八项标准加以划分: 1、完整性。原生磷酸盐普遍存在于整个的壳中,而次生磷酸盐化却有发展很不一致的情况。2、厚度。原生磷酸盐质的壳子厚度相同,只有在不同大小和不同功能的各个标本才有厚度不一的现象;而次生磷酸盐则与所沉淀的磷酸盐的数量有关,厚度因不同标本而异。甚至在同一标本也可因不同部位而异。3、表面光滑度。原生磷酸盐的表面极其光滑,而次生磷酸盐的表面则呈细晶状或粒状。4、化学成分。各地磷足类的原生磷酸盐,其化学成分一致,而次生磷酸盐的成分则可随不同地点而有差异。5、系统分类的一致性。不同类别的磷酸盐化石如存在于同一层位,可认为是次生磷酸盐化的结果,如古生代或后古生代各个层位含有的磷酸盐化的腕足类,腹足类或斧足类与很多的介形虫共生。但在同一层面而有磷足类和高肌虫类共生,不同的磷酸盐含量显与保存无关。6、广泛性存在。磷足类或高肌虫含有磷酸盐质不仅见于瑞典各地的上寒武统,也同样存在于其它各地的同一层位,可见原生磷酸盐不受地域的限制,而次生磷酸盐化则相

反。7、内部构造。垂直于壳面的薄片显示了清楚的层状构造，即暗色的几丁质层及含有极少有机质而较亮的磷酸盐层。除了原生磷酸盐质的壳，还有壳的内、外两面的次生磷酸盐质的覆被，覆被要比壳的壳层更透明。如果整个壳子全由次生磷酸盐质所成，就绝不会有上述构造，因为空间一经方解石和霏石所占有，即无磷酸盐质存在。这样，即使这些构造不完全消失，也将使其界限模糊不清。8、磷酸盐质仅限于化石。若磷酸盐质仅限于壳，而不存在于围岩中，可认为是原生的证据。反之，如有共生磷酸盐质的沉积构造，则可作为次生的证据。如果能将埋藏位置与磷酸盐质的关系加以确定，也可作为次生的证据。

四、壳与软体的关系。密勒认为磷足类特别是*Falites*壳面上的叶和槽与生物无关。他所指出的这点与我们看到的情况不同，因为不少高肌虫常可看到壳面上的起伏恰好反映了软体的凸凹。

五、内薄板。内薄板似与唇瓣相平行，最易于磷酸盐化。现代介形虫的内薄板为多孔状并营呼吸作用，在磷足类化石中，由于保存关系很难看到孔，但有可能存在过，并营同样的功能。内薄板常呈扭曲或褶皱状，说明其原为很软的器官。

六、体躯。如果从下方看去，体躯主要为唇瓣及下唇所覆并附着于腹部的壳面上（插图1—1）。体躯不分节，腹部未保存，但在下唇之后有一痕迹，可能为其所在之处。唇瓣与下唇为软体中最常保存的部分，也是很薄而柔韧的器官。唇瓣很大且呈锥状，它的切面为亚圆形，可向口部作轻度倾斜。下唇呈长舌状，较唇瓣扁平，在口部处它与唇瓣等宽，下唇的表面为平面或稍外凸，它可向口部稍事运动。刚毛有多行，略与唇瓣及下唇的外缘平行。

七、附肢。附肢的保存情况不同，这是由于磷酸盐化的差别所致。前部的四对附肢可以较为准确的予以复原，后部的附肢则保存很差。根据*Vestrogothia*和*Falites*的材料可以得出如下概况（插图1—2，1—3）。小触角亦即第一对附肢，为

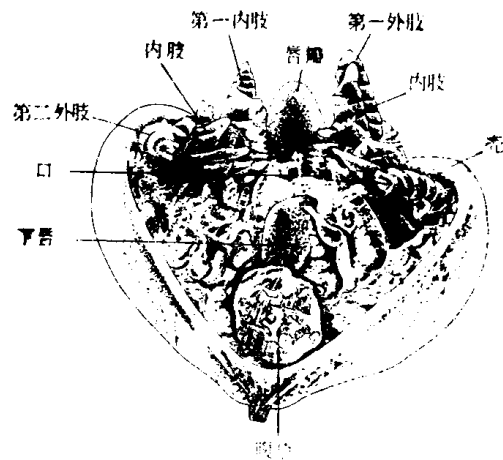


插图1—1 *Vestrogothia* sp.的幼体后视图
(仿Müller)

双臂型，由基节、外肢节及内肢节所成。小触角以基节附着于体躯；外肢节可向不同方向运动且可扭转，并有收集食物的功用；内肢节的内叶有助于食物进入口内的运动。大触角亦即第二对触角也是由基节、外肢节及内肢节而成，内肢节及基节的内叶都有细的刚毛。大触角与小触角都可将食物送入口内，这两对附肢的基节都可起到游泳的作用，而且由于向体躯产生水流，所以也与体躯表面的呼吸有关。第三对附肢也有基节、外肢节及内肢节，较小触角及大触角为小，适于游泳。第四对附肢也有基节、外肢节及内肢节，较第三对附肢更小。第五对附肢较以前各对都小，这对附肢在*Falites*和有些*Vestrogothia*

显然是双肢型,但在另一些 *Vestrogothia* 却几乎为单肢型。第六对附肢受压很重或严重扭曲,难以恢复或仅能试行恢复。第七对附肢可能为单肢型,所依据的是一个未成熟的标本,在最后阶段也有发展为双肢型的可能。看来,附肢可保存于张开或密闭的壳中,将壳打开后用针在显微镜下挑拨,就可有保存很好的附肢出现。对壳体而言附肢虽然很大,但仍可完全容于壳内。很多的壳都可紧密闭合,只有一些成熟阶段的 *Vestrogothia* 在腹侧的两瓣间特别是后部有一壳隙存在。

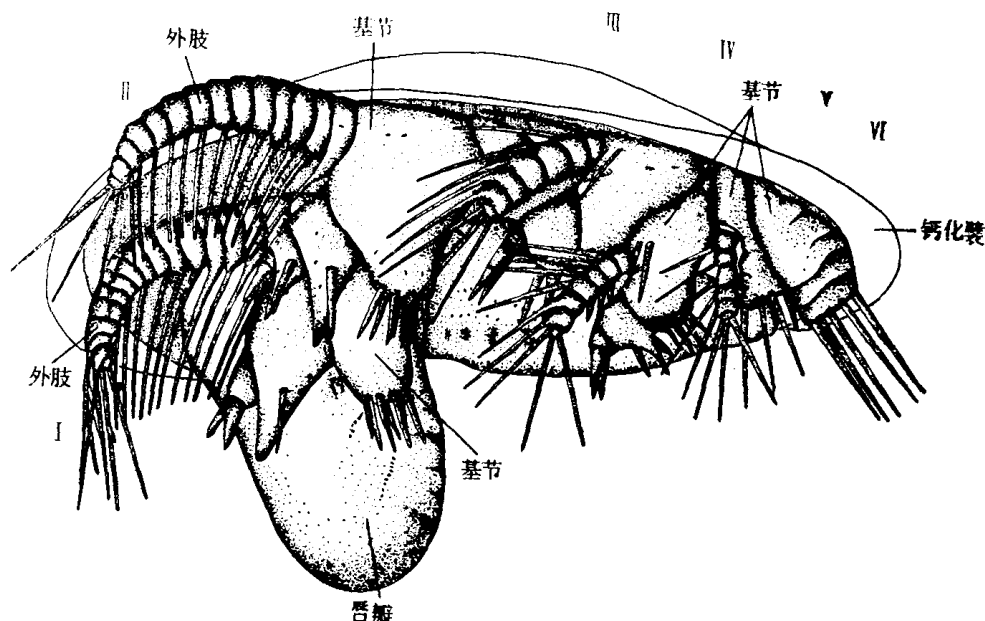


插图 1—2 *Vestrogothia* 的体躯、附肢复原图 (仿Müller)

八、*Hesslandona* 属的附肢。*Hesslandona* 的前三对附肢和唇瓣都与 *Vestrogothia* 和 *Falites* 的相似,只是它的内肢节较其它两属为大而长,所以它们之间的关系还是很密切的。

九、生活方式。磷足类属于活泼的游泳生物,这可从强大的附肢(特别是小触角、大触角和第三对附肢)加以证明,壳薄,适于游泳。具有清楚的两侧对称,显然不适于掘穴生活。有些种的壳上有刺(包括腹刺、后刺及前刺)很发育,可为平衡游泳之用。壳微向外凸,表面平滑,都有助于这样的生活方式。化石常散见于灰岩透镜体中并呈群居(包括各个阶段的蜕壳)现象,未经选择而埋藏,也说明其为游泳底栖生活。摄取食物全靠刚毛,并可滤取漂浮的食物。

十、磷足类的系统位置。磷足类与介形类有许多相似之处:如体短而不分节,两侧扁平,壳的两瓣可密闭而不迭覆。稍向外凸,从水动力学而言,适于游泳。此外还有未孵化的卵内已有发育的壳,而且都有相似的铰合构造及性双形构造。二者也有一些差别:如壳的化学成分不同。磷足类为磷酸盐而介形类为碳酸盐;还有磷足类的小触角为双肢型,而介形类则为单肢型。密勒认为磷足类与介形类之间的关系是相似重于差别。他承认二者之间关系密切,但他却不把磷足类作为介形类的直接祖先。

麦肯齐与琼斯 (Mckenzie, K.G. and Jones, P.J. 1979) 也从事了与密勒类似的工作, 他们从澳大利亚昆士兰中寒武统的灰岩中找到了具有四个胸节的高肌虫, 其中个别成熟的标本, 还有部分的软体保存。他们认为 *Canadaspis* 具 8 个胸节, 大致属于古老的叶虾类型; *Branchiocaris* 约有 12 个胸节, 略与鳃足类相似; 而高肌虫则只有 4 个胸节。具有 4 个体节的高肌虫在我国陕南梁山的标本中曾经见到, 我们是用普通显微镜从壳的外面所反映的软体构造而看到的。除了 4 个体节的还有较 4 个为少的一些标本, 它们组成了无节虫亚科。

密勒的工作非常重要, 从他开始, 人们对于高肌虫才有了一个广泛而深入的认识, 人们才从壳外的形态描述进入壳内的软体解剖, 而壳内的软体解剖不仅扩大了视野, 从系统分类来看也是非常重要的。以 *Canadaspis* (= *Hymenocaris*) 的两个种 (*C. perfecta* 和 *C. obliqua*) 为例, 如果单就空壳或只从壳的形状而言, 它们和大的高肌虫特别

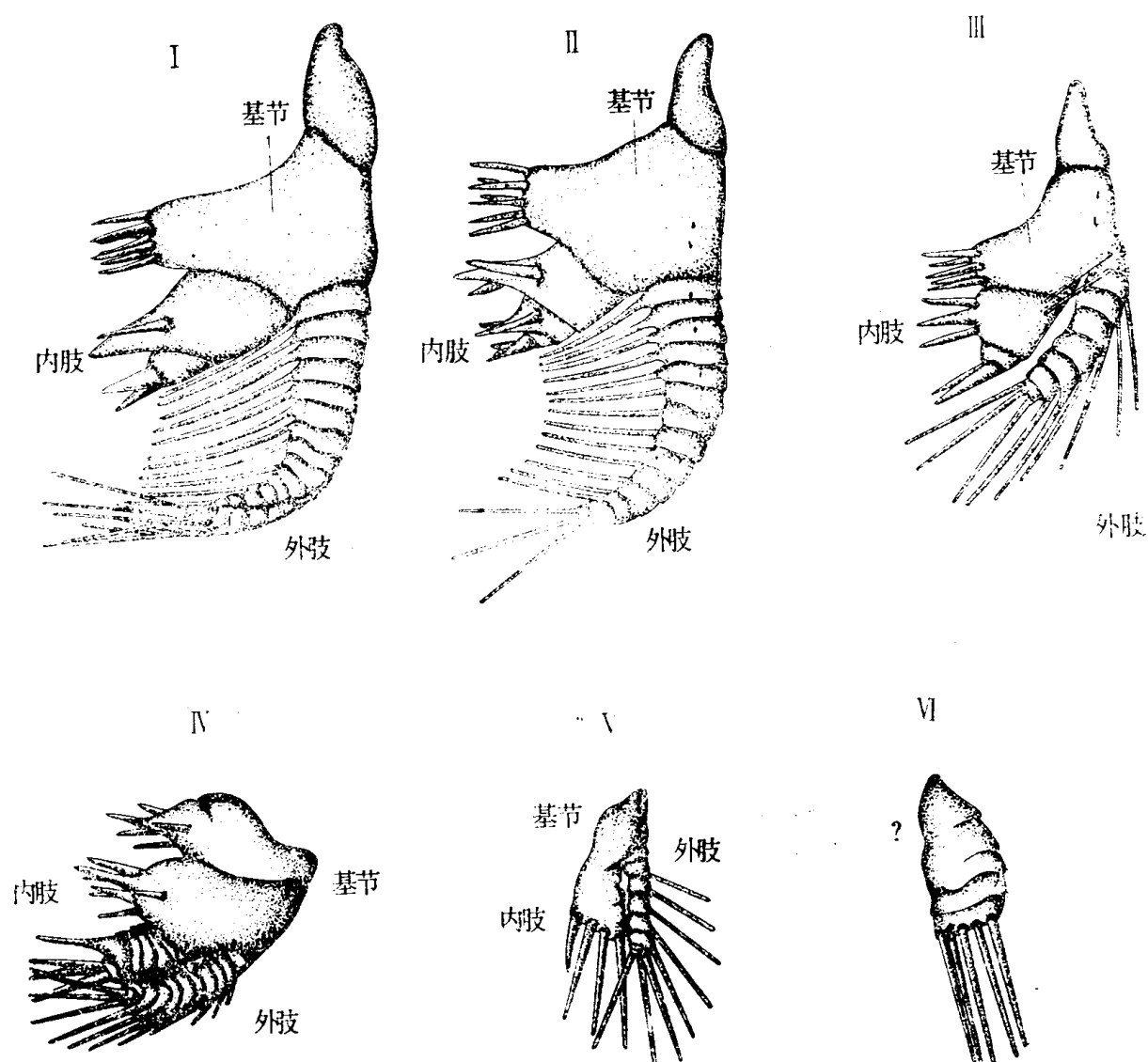


插图 1—3 *Vestrogothia* 与 *Fallites* 的附肢复原图 (仿 Müller)

是和*Indion*非常相似，那就只能把它们列入高肌虫目内；只是由于从胸部体节、腹部通道、眼及附肢的特点出发，才把它们放到一个与印第安虫科（*Indianidae*）不同的目或科。

高肌虫经过近年的研究，不仅对其本身有了较为深入、明确的认识，而且由于逐层的系统采集，紧密地结合地层工作，有关高肌虫的生物地层意义愈来愈显得重要起来。劳伦斯和帕木尔（R. A. Laurence and A. R. Palmer, 1963）根据保存完好的高肌虫化石*Indion tennesseensis* (Resser) 而将美国田纳西州、布郎特县、克浩未山的穆雷页岩（Murray Shale）及其上覆的赫斯石英岩（Hesse Quartzite）确定为早寒武世就是一个非常明显的例子。澳大利亚昆士兰乔治盆地（Georgina Basin）的卡伦特·布什灰岩（Currant Bush Limestone）由于大量的高肌虫化石与少量腕足类和三叶虫而确定为中寒武世。我国西南筇竹寺阶，经过长期工作根据高肌虫化石划分为五个生物带，较原有根据三叶虫划分为二个带，更为精确。

如果对高肌虫研究的现况加以归纳，显然可以看出如下的一些特点：一、扩大了标本的来源。过去主要是从页岩的层面采集出露的标本，现在扩大到灰岩、泥质灰岩、泥灰岩、泥岩、燧石、硅质灰岩、粉砂岩及细砂岩等。二、从直接观察化石进入到用酸处理，这样不仅增多了标本数量，更重要的是扩大了采集化石的层位，提高了标本的完好程度。三、采用扫描电镜和探针等先进手段，并在电镜下用针挑拨，进行细微的解剖工作。四、将壳磨制薄片，观察壳的内部构造。五、注意多采有软体保存的实（死）壳，而不仅限于各个阶段的空（蜕）壳。六、高肌虫化石的生物地层研究水平有明显提高，开展了建阶分带的工作。

展 望

基于高肌虫的研究现况，我们谈些今后工作的一些设想：首先要把采集化石的重点放到用酸处理的方法上来，过去我们所观察的标本全部是由页岩或粉砂岩直接采得，现在只有一小部分（如在镇巴及商洛）的标本是由灰岩经酸处理后的不溶残渣中选取的。今后拟用稀释的一氯代醋酸（Monochloro-acetic acid）以及不同浓度的醋酸和盐酸对各种岩石进行处理。通过这个方法不仅要在我国南部寒武系的各部分地层包括筇竹寺组、沧浪铺组、龙王庙组、陡坡寺组、双龙潭组、覃家庙组和三游洞组取得更多成果，还要在我国北部首先在山西、河南、新疆及东北各省的中，上寒武统进行大量工作。观察手段也要较多地使用扫描电子显微镜对壳的内部构造及壳内的软体部分多加观察，既要把壳外推测而知的软体部分予以验证，也要广为注意和深入钻研，希望获得较多的解剖知识。此外还应不遗余力地对保存软体的实壳和壳的内部构造加强研究。我们还希望通过全国寒武纪地层中高肌虫动物群的工作，能够建立一些可靠的高肌虫化石带，进一步搞好高肌虫的系统发展史和演化过程，并为我国和世界高肌虫生物地层的对比奠定基础。

高肌虫化石虽然经过长期的研究，截至现在为止，还了解的很差，特别是有关软体部分，所以要把高肌虫的分类位置加以确定，可能为时过早。根据我们多年来的工作经验，初步认为这类化石都是些小的双瓣壳的甲壳动物，包括原始的介形类、叶虾类和鳃足类的始祖的复合体。

第二章 高肌虫介壳的大小、形态、构造及成分

介壳的大小

高肌虫行蜕壳式生长，在各个生长阶段中都可有蜕壳产生，所以一个高肌虫可有许多蜕壳。

高肌虫生长到一定限度后，便蜕去旧壳，重新形成新壳，这种介壳称为蜕壳。一个高肌虫可有不同时期的蜕壳保存成为化石，代表不同阶段。这些介壳里面没有软体保存，称为空壳。另有一些介壳是和软体一起形成了化石，壳中可有软体保存，称为实壳。不论空壳或实壳都只能表示某一阶段的情况，它们的大小也只表示当时的壳体。介壳的大小可分为微、小、中、大四级，这是根据所搜集的化石加以粗略统计而得出的结果。兹用下表表示：

高肌虫的大小可分为微、小、中、大四级：

微壳	壳长	$\leq 1\text{ mm}$
小壳	壳长	1—2 mm
中壳	壳长	2—4 mm
大壳	壳长	$\geq 5\text{ mm}$

其间还有许多过渡等级。每一介壳的大小虽然只能表示壳体在某一阶段的情况，但是对于估计整个生存时期介壳或动物体的大小都具有一定意义。成熟个体的壳的大小，更为重要，因为它常是区别不同属种，乃至科和亚目的标志。

介壳的形态、构造及成分

一、高肌虫的壳形

在论述壳形以前，首先须将高肌虫介壳的定向问题加以说明。高肌虫和介形虫一样，有关壳的定向同样是个困难问题，如果壳内有软体保存，可以很容易而准确的加以判定。但是具有软体的化石很少，所以只能根据壳形和壳面的构造进行推测，这样就不免有混淆的情况发生，不仅对于不同的作者有着不同的定向意见，甚至同一作者对于同一属种也有朝秦暮楚的事例。如伊万诺娃在1956年对 *Cambria sibirica* 所定的前后方向与她1964年再次论述时的意见恰好相反。但是一般按照壳形及构造，根据以下几条标准加以判定，还是行之有效的。

1. 小而圆（或椭圆形）的眼瘤位于前背端。2. 肌痕位于前背部或中部偏前。3. 壳面刺的尖端往往后指。4. 背边缘拱突者一般偏前。5. 瘤、坑、脊、槽往往前部较为发育。6. 后摆（即壳的后部高度大）壳形较多，偶有前摆（即壳的前部高度大）的。