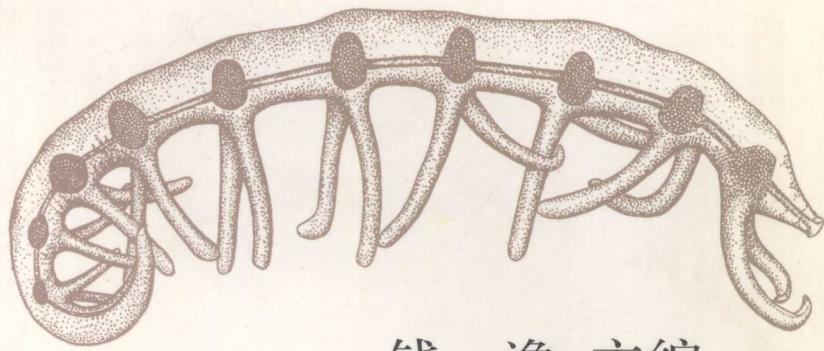
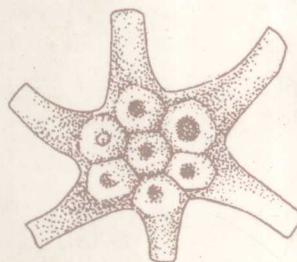
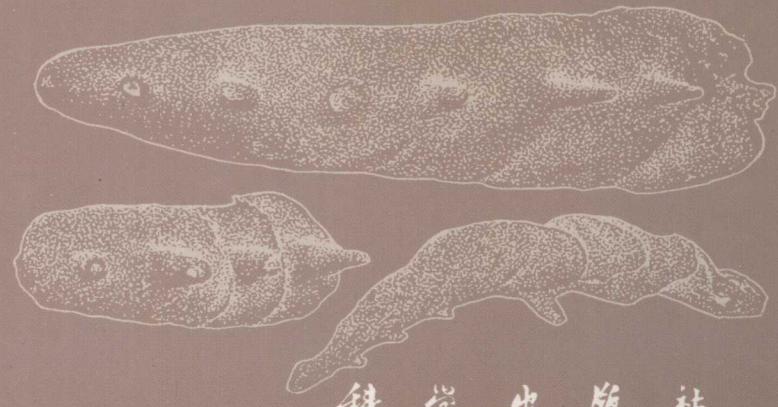
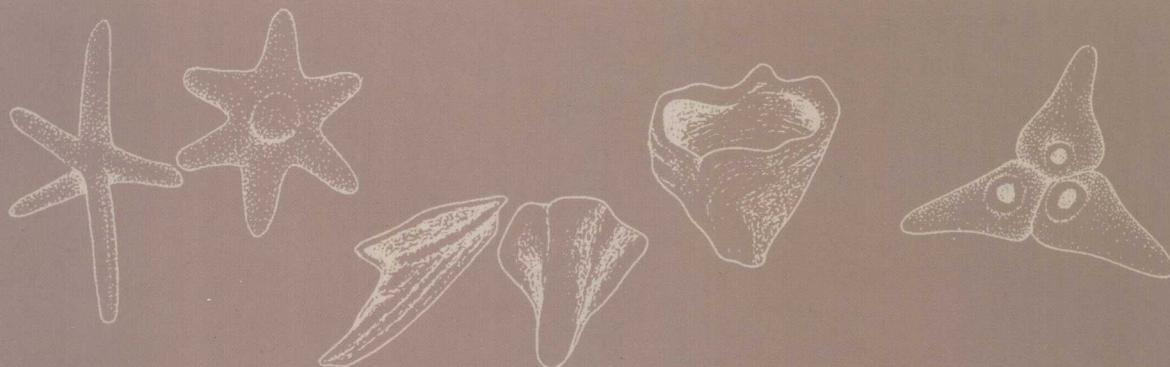


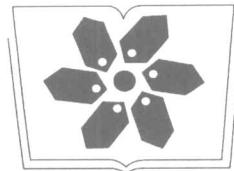
# 中国小壳化石分类学 与生物地层学



钱 逸 主编



科学出版社



中国科学院科学出版基金资助出版



国家自然科学基金委员会资助出版

# 中国小壳化石分类学 与生物地层学

钱 逸 主编

国家自然科学基金资助项目

科学出版社

1999

## 内 容 简 介

本书介绍 20 年来我国小壳化石研究取得的进展,指出目前国内外小壳化石研究中普遍存在的疑难问题,并提出可行的解决办法。通过小壳化石形貌特征、功能形态、壳壁成分、结构构造、保存方式、矿化作用及沉积环境等方面的综合研究,论证这些疑难化石的生物亲缘、系统分类与分类位置,提出带壳动物突发的机理和早期演化规律,提供小壳化石在寒武纪早期生物地层划分对比中的新证据,讨论了小壳化石埋葬学特征,勾画了小壳化石生物地理分区和古生态,剖析了前寒武纪与寒武纪过渡时期发生的各种地质事件对寒武纪生物大爆发的影响。

本书不仅适用于国内外小壳化石专业工作者,也适用于广大地质古生物工作者和高等院校相关专业师生。

### 图书在版编目(CIP)数据

中国小壳化石分类学与生物地层学/钱逸主编.-北京:科学出版社,  
1999

ISBN 7-03-007599-4

I . 中… II . 钱… III . ①动物化石, 小壳-分类-中国②动物化石, 小壳-  
地层-中国 IV . Q915.2

中国版本图书馆 CIP 数据核字(1999)第 19291 号

科学出版社出版

北京东黄城根北街 16 号  
邮政编码:100717

中国科学院印刷厂 印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

\*

1999 年 11 月第一 版 开本: 787×1092 1/16

1999 年 11 月第一次印刷 印张: 16

印数: 1~800 字数: 366 000

定 价: 40.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换(科印))

主 编 钱 逸

作 者 钱 逸 陈孟羲 何廷贵 朱茂炎

尹恭正 冯伟民 徐均涛 蒋志文

刘第墉 李国祥 丁莲芳 茅永强

肖 兵

# 前 言

长期以来,古生物学者普遍认为无脊椎动物各门类最早出现于寒武纪筇竹寺期之后的各个时期。40年代初,在我国前三叶虫地层中首次发现了“带硬壳的软舌螺化石”(王鸿祯,1941)。至70年代中期,随着我国化学处理方法的突破,在我国寒武纪第一个阶——梅树村阶(钱逸,1977)发现了大量的、门类众多的带壳动物化石,由于大多生物亲缘不明,又具“微小”和“带壳”的共征,我们沿用了英文“small shelly fossils”(Matthew and Missarzhevsky, 1975),小壳化石一名便被国内外专业古生物工作者广泛引用。

自此以后,我国小壳化石学科的研究获得了迅速发展,大体可分三个阶段:①70年代至80年代初,小壳化石处于初期探索阶段,主要是大量采集、处理和粗略的形态描述。主要代表作的作者有钱逸(1977,1978a,b),钱逸等(1979,1984a,b),陈孟莪(1977,1979a,b,1982),余汶(1979),刘第墉(1979),蒋志文[(1980a,b,1982(见罗惠麟等)],何廷贵[1980(见殷继成等),1984],岳昭[1984(见邢裕盛等)],钱建新和肖兵(1984),周本和和肖立功(1984)等。截止1985年,我国小壳化石共发表论文112篇,描述了191属471种(Qian Yi, 1989),其中还未包括软体动物60属123种(Yu Wen, 1987)。②80年代中期至90年代初,小壳化石研究处于总结提高阶段,这一时期广泛地引进种群和骨片系概念,修订和合并大量属种,并开始从事壳壁微细结构和壳质成分的研究,通过研究确认了小壳化石中有8个已知动物门,即最早期的软舌螺动物门(Hyolitha)、软体动物门(Mollusca)、腕足动物门(Brachiopoda)、环节动物门(Annelida)、腔肠动物门(Coelenterata)、海绵动物门(Porifera)、节肢动物门(Arthropoda)、棘皮动物门(Echinodermata)和9个分类未定的自然类别:腔骨类(coeloscleritophorans)、织金钉类(zhijinitids)、托莫特壳类(tommotiids)、拟骨状壳类(paracarinachitids)、开腔骨类(chancelloriids)、牙形状化石(conodont-like fossils)、球状化石(globular fossils)、帽状化石(cap-like fossils)和管状化石(tubular fossils),以及一批至今未能归入某一个门纲目科的属种。这一时期的特点是我国小壳化石开始与国际合作研究(Qian Yi and Bengtson, 1989; Conway Morris and Chen Meng'e, 1989, 1990, 1991, 1992),国内代表作作者有何廷贵(1987),武其彻和蒋志文(1989),岳昭(1986a,b,1988,1990,1991,1992),余汶(Yu Wen, 1987),刘第墉(Liu Diyong, 1987),钱逸(Qian Yi, 1989)。③90年代以来小壳化石研究处于新理论、新方法的探索和加深研究阶段。这里包括国家自然科学基金资助项目“小壳化石分类学与生物地层学”和“小壳化石埋葬学与古生态学的研究”(钱逸等,本书);国际合作研究项目:球状化石胚胎学研究(Bengtson and Yue Zhao, 1997)和锥石类壳壁超微结构的研究(钱逸等,1997);国外学者利用中国材料独立进行的骨片系复原探索性研究(Bengtson, 1992; Conway Morris and Chapman, 1996, 1997)。这一时期,国内外学者从不同角度、用不同方法来探索如何加深小壳化石分类学的研究,以期完整地揭示长期以来令人迷惑不解的寒武纪大爆发之初出现的全部生物内容。

我国是世界上产小壳化石最丰富多样的国家,在解决小壳化石分类学与生物地层学

方面具有得天独厚的条件。在这样的前提下,我们有幸得到国家自然科学基金的资助,本书就是国家自然科学基金资助项目(No:48970075 和 No:49472081)的主要成果之一,第一个项目主要完成了小壳化石分类学与生物地层学研究论文手稿,第二个项目是在第一个项目研究的基础上加深研究、修改补充,并重点对小壳化石埋葬学和古生态学进行野外和室内工作,侧重于理论上的总结和提高。

本书章节和提纲内容由钱逸设计,分别请如下诸位同仁撰写,最后由钱逸汇总完成。现将各章节的主要执笔者分列如下:

钱逸:前言、第一章第一、四、五、七、九、十节,第四章第二节,第五章第一节以及参考文献、属种名索引、英文摘要;

冯伟民:第一章第二节;

刘第墉:第一章第三节;

陈孟羲:第一章第六、八、十一、十二、十三节和第五章第二、三节;

朱茂炎:第二章;

尹恭正:第三章第一、二、四、五节;

何廷贵:第三章第三、六节和第四章第一节。

张师本、杨暹和、段承华、陈忆元、岳昭、李勇、解永顺曾提供了他们历年发表的描述和图片,其中何廷贵、解永顺提供首次描述的新属种和图片,李勇、李中平、裴放、周天荣、张树森提供部分小壳化石标本,有关图版及古生物描述将在以后陆续发表。本书初稿完成后,徐均涛、肖兵、丁莲芳、茅永强、李国祥在各有关章节中提供了部分资料或修改意见。

本项目实施过程中,得到该项目顾问中国科学院院士郝诒纯教授、中国科学院南京地质古生物研究所张文堂、曹瑞骥、徐均涛研究员和中国地质科学院地质研究所邢裕盛研究员各方面的关心和支持。此外,本项目还得到教育部留学归国基金、塔里木生物地层地质演化古生物项目和中国科学院南京分院分析测试补助项目的少量资助,以及国家科学技术部基础性工作专项经费的支持。E. L. Yochelson 和 B. D. Erdtmann 两教授帮助修改英文摘要。任玉皋、杨荣庆、陈锦云绘制插图,张小弘、卓二军打印稿件,在此一并致以衷心的感谢。

本项目实施过程中,得到该项目顾问中国科学院院士郝诒纯教授、中国科学院南京地质古生物研究所张文堂、曹瑞骥、徐均涛研究员和中国地质科学院地质研究所邢裕盛研究员各方面的关心和支持。此外,本项目还得到教育部留学归国基金、塔里木生物地层地质演化古生物项目和中国科学院南京分院分析测试补助项目的少量资助,以及国家科学技术部基础性工作专项经费的支持。E. L. Yochelson 和 B. D. Erdtmann 两教授帮助修改英文摘要。任玉皋、杨荣庆、陈锦云绘制插图,张小弘、卓二军打印稿件,在此一并致以衷心的感谢。

(121) 表第1章 目录	.....
(124)	.....
(126)	.....
(128) 第1章 目录	.....

## 目 录

<b>前 言</b>	.....	钱 逸(i)
<b>第一章 小壳化石分类与演化</b>	.....	钱 逸 陈孟羲 冯伟民 徐均涛 刘第墉(1)
第一节 软舌螺的分类与早期演化	.....	(1)
第二节 早期软体动物的分类与演化	.....	(6)
第三节 最早期的腕足类化石	.....	(19)
第四节 原始锥石类的分类与早期演化	.....	(22)
第五节 早寒武世海绵骨针类型和海绵体化石	.....	(27)
第六节 棘皮动物骨板	.....	(31)
第七节 原牙形类和牙形状化石	.....	(31)
第八节 论具腔骨片类	.....	(35)
第九节 再论近骨状壳类	.....	(46)
第十节 钉形化石织金钉类和寒武钉类	.....	(49)
第十一节 托莫特壳类	.....	(52)
第十二节 球形化石	.....	(54)
第十三节 阿纳巴管类	.....	(56)
<b>第二章 小壳化石保存、壳壁成分和显微构造</b>	.....	朱茂炎 钱 逸 蒋志文 何廷贵 茅永强(60)
第一节 主要小壳化石类别保存状态、壳壁成分和显微构造	.....	(60)
第二节 小壳化石保存方式	.....	(67)
第三节 小壳化石成岩作用与壳壁显微构造	.....	(69)
第四节 小壳化石成岩作用和壳壁原始矿物成分的辨别	.....	(69)
第五节 早寒武世磷质小壳化石层的埋葬过程	.....	(70)
第六节 小壳化石埋葬研究的古生物学和地层学意义	.....	(71)
<b>第三章 小壳化石的地质地理分布兼论早寒武世地理分区</b>	.....	尹恭正 何廷贵 钱 逸 肖 兵(73)
第一节 小壳化石的地质地理分布	.....	(73)
第二节 中国早寒武世各古地理区沉积特征和小壳化石组合特征	.....	(103)
第三节 扬子区梅树村早中期沉积相与古地理变化	.....	(108)
第四节 早寒武世小壳动物群古生态	.....	(115)
第五节 中国早寒武世小壳动物群的生物地理分区	.....	(117)
第六节 扬子区梅树村期小壳动物群的空间分布	.....	(119)
<b>第四章 国际前寒武系-寒武系界线层型评述及早寒武世地层划分和洲际对比</b>	.....	

.....	何廷贵 钱 逸 陈孟羲 丁莲芳(124)
第一节 国际前寒武系-寒武系界线层型评述 .....	(124)
第二节 下寒武统的划分和国内外的对比.....	(139)
<b>第五章 寒武纪生物大爆发与地质事件.....</b>	<b>陈孟羲 钱 逸 李国祥(162)</b>
(1) 第一节 梅树村期小壳动物群的发生与盛衰.....	(162)
(1) 第二节 寒武纪生物大爆发的地质背景以及晚期寒武纪至寒武纪过渡时期的.....	(164)
(1) 地质事件对早期生物演化的影响.....	(168)
(a) 第三节 寒武纪生物大爆发的生物学意义.....	(172)
(2) .....	
<b>参考文献.....</b>	<b>(178)</b>
<b>属种名索引.....</b>	<b>(195)</b>
<b>英文摘要.....</b>	<b>(209)</b>
(1) .....	
(2) .....	
(3) .....	
(4) .....	
(5) .....	
(6) .....	
(7) .....	
(8) .....	
(9) .....	
(10) .....	
(11) .....	
(12) .....	
(13) .....	
(14) .....	
(15) .....	
(16) .....	
(17) .....	
(18) .....	
(19) .....	
(20) .....	
(21) .....	
(22) .....	
(23) .....	
(24) .....	
(25) .....	
(26) .....	
(27) .....	
(28) .....	
(29) .....	
(30) .....	
(31) .....	
(32) .....	
(33) .....	
(34) .....	
(35) .....	
(36) .....	
(37) .....	
(38) .....	
(39) .....	
(40) .....	
(41) .....	
(42) .....	
(43) .....	
(44) .....	
(45) .....	
(46) .....	
(47) .....	
(48) .....	
(49) .....	
(50) .....	
(51) .....	
(52) .....	
(53) .....	
(54) .....	
(55) .....	
(56) .....	
(57) .....	
(58) .....	
(59) .....	
(60) .....	
(61) .....	
(62) .....	
(63) .....	
(64) .....	
(65) .....	
(66) .....	
(67) .....	
(68) .....	
(69) .....	
(70) .....	
(71) .....	
(72) .....	
(73) .....	
(74) .....	
(75) .....	
(76) .....	
(77) .....	
(78) .....	
(79) .....	
(80) .....	
(81) .....	
(82) .....	
(83) .....	
(84) .....	
(85) .....	
(86) .....	
(87) .....	
(88) .....	
(89) .....	
(90) .....	
(91) .....	
(92) .....	
(93) .....	
(94) .....	
(95) .....	
(96) .....	
(97) .....	
(98) .....	
(99) .....	
(100) .....	
(101) .....	
(102) .....	
(103) .....	
(104) .....	
(105) .....	
(106) .....	
(107) .....	
(108) .....	
(109) .....	
(110) .....	
(111) .....	
(112) .....	
(113) .....	
(114) .....	
(115) .....	
(116) .....	
(117) .....	
(118) .....	
(119) .....	
(120) .....	
(121) .....	
(122) .....	
(123) .....	
(124) .....	
(125) .....	
(126) .....	
(127) .....	
(128) .....	
(129) .....	
(130) .....	
(131) .....	
(132) .....	
(133) .....	
(134) .....	
(135) .....	
(136) .....	
(137) .....	
(138) .....	
(139) .....	
(140) .....	
(141) .....	
(142) .....	
(143) .....	
(144) .....	
(145) .....	
(146) .....	
(147) .....	
(148) .....	
(149) .....	
(150) .....	
(151) .....	
(152) .....	
(153) .....	
(154) .....	
(155) .....	
(156) .....	
(157) .....	
(158) .....	
(159) .....	
(160) .....	
(161) .....	
(162) .....	

# 第一章 小壳化石分类与演化

## 第一节 软舌螺的分类与早期演化

据 150 年的研究资料累计，软舌螺已建立 1 门 2 纲 2 亚纲 2 超目 11 目 6 亚目 8 超科 55 科 201 属和 845 种(表 1-1)。由于资料零散，分类混乱，原始属种过多，长期以来被认为是古生物门类中难以掌握和鉴定的一个古老门类。经笔者系统修订整理，提出了一个新的软舌螺分类方案(钱逸、肖立功, 1995)，这个分类方案中软舌螺是门一级的分类地位，根据有无口唇划分出二个纲，即软舌螺纲(*Hyolithimorpha*)和直管螺纲(*Orthothecimorpha*)。在直管螺纲中根据有无背腹之分，分成两个目，即背腹不分、壳面浑圆过渡的 *Circothecida* 和背腹分明的 *Orthothecida*。前者根据壳形、横切面和始部特征分 4 个科，即壳口圆形、口缘平直或微斜的锥状壳 *Circothecidae*，壳口椭圆形的 *Turcuthecididae*，口平、管体狭长的 *Spinulithecidae* 和始部肿大的 *Paragloborilidae*。后者根据背腹缘的形态分 6 个科，即腹平背凸的 *Allathecidae*，腹凹背凸的 *Novitatidae*，三角锥形的 *Orthothecidae*，横切面透镜形的 *Isitithecidae*，横切面多边形、边棱高脊状的 *Tetrathecidae* 和具尖脊状背中轴和腹面内凹的 *Gracilithecididae*。软舌螺纲根据背腹界线与侧缘是否吻合分成两个目，即背腹界线与侧缘吻合的 *Sulcavitida* 和不吻合的 *Hyolithida*。前一目根据背腹缘形态分成 10 个科：背腹缘近于对称的 *Sulcavitidae*；背缘凸三角和腹缘平凸的 *Linevitidae*；具梯形背缘的 *Trapezovitidae*；兼有背唇和腹唇的 *Parakorilithidae*；口斜、微有腹唇的 *Aimitidae*；背面或者还有腹面布满密集纵线的 *Pauxillitidae*；背中轴尖脊状的 *Angusticornidae*，腹面平坦，背面半圆，无背中轴的 *Notabilitidae*；口盖主突起呈马鞍形和盖顶低于盖缘的 *Parentilitidae* 和腹面内凹的 *Cardiolithidae*。后一目仅有一个科 *Hyolithidae*(图 1-1)。修订后的软舌螺分类是 1 门 2 纲 4 目 21 科 155 属(表 1-1)。

我国寒武纪软舌螺比较丰富多样，近 20 年来已有不少报道，早寒武世特别是早寒武世早期的软舌螺主要分布在扬子区，早寒武世中晚期和中晚寒武世的软舌螺主要分布在华北和东北区，奥陶纪以后的古生代各纪虽在野外有零星的软舌螺化石发现，但均未正式报道。

到目前为止已描述我国的软舌螺 54 属 112 种，其中早寒武世 36 属 79 种，中寒武世 22 属 41 种，晚寒武世 4 属 6 种，奥陶纪 2 属 2 种(钱逸、肖立功, 1995, 表 14-19)。

中国寒武纪软舌螺可以分出 7 个不同的演化阶段(表 1-2, 图 1-2)：

第一阶段在梅树村早期，软舌螺全部属于圆管螺目，锥壳小，口平，横切面圆形或椭圆形，装饰全由单一的横向生长线组成，如 *Conotheca*, *Kunyangotheca* 等。

第二阶段在梅树村中期，软舌螺仍以圆管螺目为主要代表，如始部呈水滴状肿大的 *Paragloborilus*，但也开始出现了一些背腹分异度低的直管螺类，如异管螺科的 *Platycircotheca*, *Heterosculptotheca*。

第一、二阶段的软舌螺化石主要分布在扬子区含磷岩系，典型产地是云南晋宁梅树村中谊村段磷矿层。

表 1-1 全球软舌螺分类数字统计  
Table 1-1 Global statistical figure of hyoliths classification

门	纲	超目	目	亚目	超科	科	属	种
Hyalitha					Circothecidae	Larawoidae		
					Turcuthecidae			
					Spinulithecidae	Extentithecidae		
					Paragloborilidae			
					Allathecidae	Exilithecidae		
					Fistulosithecidae	Curtithecidae		
					Chelsonellidae	Tchuranithecidiae		
					Novitatidae	Decorithecidae		
					Gracilithecidae			
					Orthothecidae			
					Isitithecidae	Lentithecidae		
					Tetrathecidae	Nikathecidae		
						Obliquathecidiae		
						Aldanothecidae		
					Sulcavitiidae	Tulenicornidae		
						Altaicornidae		
					Aimitidae			
					Angusticornidae	Similothecidae		
					Parakorilihidae			
					Trapezovitidae	Galicornidae		
						Amydaicornidae		
					Linevitidae	Inflaticornidae		
						Nelegerocornidae		
					Notabilitidae	Doliutidae		
						Crestjahitidae		
					Pauxillitidae	Dorsojugatidae		
					Cardiolithidae	Cardicornidae		
					Parentilitidae	Atdabanitidae		
					Hyolithidae	Vagicornidae		
					Hyolithellidae			
					Torellellidae			
					Ceratothecidae			
					Barrandithecidae			
					Mattheviidae			
					Globorilidae			
					Diplothecidae			
					Camerothecidae			
					Pterygothecidae			
1	2	2	11	6	8	(修订前的数目)	55	201 845
1	2		4			(修订后的数目)	21	155

注：打黑框者表示被废弃的软舌螺分类级别。

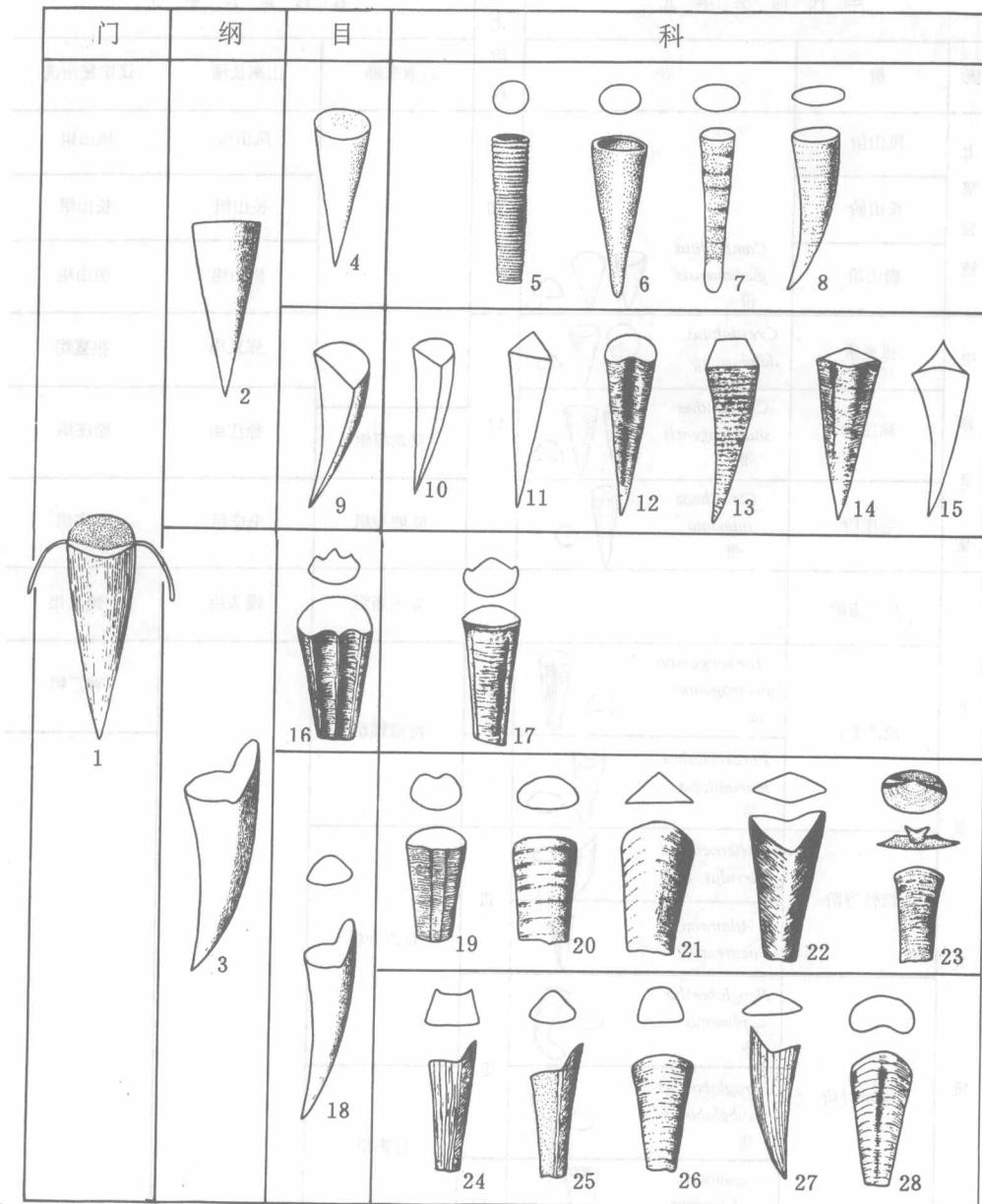


图 1-1 软舌螺纲、目、科分类示意图

Fig. 1-1 Sketch map showing class, order and family in hyoliths classification

1. Hyolitha;
2. Cirocothecimorpha;
3. Hyolithimorpha;
4. Circothecida;
5. Spinulithecidae;
6. Circothecidae;
7. Paragoborilidae;
8. Turcuthecidae;
9. Orthothecida;
10. Allathecidae;
11. Orthothecidae;
12. Novitatidae;
13. Tetrathecididae;
14. Isitithecidae;
15. Gracilithecididae;
16. Hyolithida;
17. Hyolithidae;
18. Sulcavitiida;
19. Sulcavitiidae;
20. Aimitidae;
21. Angusticornidae;
22. Parakorolithidae;
23. Parentilitidae;
24. Trapezovitidae;
25. Linevitidae;
26. Notabilitidae;
27. Pauxillitidae;
28. Cardiolithidae

年代地层单元			演化阶段	岩石地层单元		
统	阶	带		云南东部	山东长清	辽宁复州湾
上寒武统	凤山阶	<i>Cambrolitus gushanensis</i> 带	VII		凤山组	凤山组
	长山阶				长山组	长山组
	崮山阶				崮山组	崮山组
中寒武统	张夏阶	<i>Crestjahitust delphus</i> 带	VI		张夏组	张夏组
	徐庄阶	<i>Cardiolithes shandongensis</i> 带			双龙潭组	徐庄组
	毛庄阶	<i>Circotheca inundata</i> 带			陡坡寺组	毛庄组
下寒武统	龙王庙阶			龙王庙组	馒头组	馒头组
	沧浪铺阶	<i>Yankongovitus quadragonum</i> 带	V	沧浪铺组		碱厂组
		<i>Parakorolithes mammilatus</i> 带				
	筇竹寺阶	<i>Microcornus parvulus</i> 带	IV	筇竹寺组		
		<i>Allatheca degreeri</i> 带				
	梅树村阶	<i>Neogloborilus applanatus</i> 带	II	灯影组		
		<i>Paragloborilus subglobosus</i> 带				
		<i>Conotheca subcurvata</i> 带				

晚 前 寒 武 纪

图 1-2 软舌螺动物的早期演化

Fig. 1-2 Early evolution of hyoliths

第三阶段在梅树村晚期和筇竹寺期，这一时期的软舌螺形态变化比较大，不仅出现具有口唇的代表，而且有的还具有复杂结构的软舌螺类口盖，如线带螺科的 *Microcornus*, *Burithes*, *Linevitus*, 还有 *Ambrolinevitus*, *Dipterygotheca*; 同时还出现了无口唇的、背腹分异明显的异管螺科代表，如 *Allatheca*, *Ancheilotheca*。还有球状始部带刺的 *Neogloborilus*。该时期的软舌螺主要分布在川西、滇东梅树村晚期含磷碎屑岩系和鄂西北含磷白云岩。

第四阶段在沧浪铺早期，这一时期的软舌螺化石形态类型较多，既有圆管螺目的

表 1-2 中国寒武纪软舌螺属种组合序列表

Table 1-2 Association sequence of Cambrian hyoliths genera and species in China

年代地层	软舌螺属种组合		演化阶段
奥陶系	<i>Batangitheca</i> , <i>Dalmanitheca</i> *		
上寒武统	凤山阶	" <i>Hyolithes</i> "? <i>daphnis</i>	
	长山阶		
	崮山阶	<i>Decoritheca</i> , <i>Linevitus</i> , <i>Cambrolithes</i> *, <i>Anonymolitus</i> , <i>Paraexilitheca</i>	VII
中寒武统	张夏阶	<i>Shandongolithes</i> , <i>Tharatheca</i> , <i>Paraexilitheca</i> , <i>Linevitus</i> , <i>Decoritheca</i> , <i>Nevadotheca</i> *, <i>Novakotheca</i> *, <i>Crestjahitus</i>	
	徐庄阶	<i>Allatheca</i> , <i>Aimitus</i> , <i>Platycircotheca</i> *, <i>Meitanovitus</i> , <i>Cardiolithes</i> *, <i>Anonymolitus</i> , <i>Mashanites</i> , <i>Platycircotheca</i> *	VI
	毛庄阶	<i>Conotheca</i> , <i>Crestjahitus</i> *, ? <i>Circotheca</i>	
下寒武统	龙王庙阶	<i>Circotheca mandingshanensis</i> , <i>Gyrazoneatheca</i>	
	沧浪铺阶	<i>Yankongovitus</i> *, <i>Doliutus</i>	V
		<i>Aimitus</i> , <i>Turcutheca</i> , <i>Decoritheca</i> , <i>Crestjahitus</i> , <i>Linevitus</i> , <i>Conotheca</i> , <i>Spinulitheca</i> , <i>Lataitheca</i> , <i>Microcornus</i> , <i>Parakorilithes</i> *, <i>Decoritheca</i> *, <i>Exilitheca</i> *	IV
筇竹寺阶	上组合	<i>Sulcavitus</i> , <i>Paracircotheca</i> *, <i>Trypanovitus</i> *, <i>Dipterygotheca</i> *, <i>Ambrolinevitus</i> *, <i>Ancheilotheca</i> , <i>Doliutheca</i> , <i>Neogloborilus</i>	
	下组合	<i>Burithes</i> , <i>Adyshevitheca</i> , <i>Ambrolinevitus</i> *, <i>Paragloborilus</i> , <i>Doliutus</i> , <i>Aimitus</i> , <i>Allatheca</i> , <i>Linevitus</i> *, <i>Microcornus</i> , <i>Neogloborilus</i>	III
梅树村阶	IV组合	<i>Paraeonovitatus</i> *, <i>Conotheca</i> , <i>Neogloborilus</i> *	
	II—III组合	<i>Conotheca</i> , <i>Leibotheca</i> *, <i>Paragloborilus</i> *, <i>Lophotheca</i> , <i>Spinulitheca</i> , <i>Actinotheca</i> , <i>Platydorsotus</i> , <i>Gyrazoneatheca</i> , <i>Heterosculptotheca</i> , <i>Loculitheca</i> , <i>Doliutheca</i> , <i>Turcutheca</i>	II
	I组合	<i>Conotheca</i> *, <i>Kunyangotheca</i> *, <i>Lophotheca</i> *	I

\* 最早出现的属。

*Conotheca*, *Turcutheca*, *Spinulitheca*, 又有背腹分异的直管螺目的 *Exilitheca*, *Decoritheca*, 还有明显具腹口唇的 *Microcornus* 和背腹唇兼有的 *Parakorolithes*。此期最大的特征是出现了具腹凹的直管螺类 *Decoritheca* 和背腹唇兼有的 *Parakorolithes*。这一时期的软舌螺分布在华北、东北寒武系底部含磷岩系。

第五阶段在沧浪铺晚期,这一时期的软舌螺演化上的特点是出现了有梯形横切面和粗纵脊纹饰的壳体,如 *Yankongovitus*,它们主要分布在贵州明心寺组的含磷岩系。

第六阶段在中寒武世,主要分布在华北广阔的浅海相碳酸盐地层中。这一时期软舌螺个体增大,数量最多,但形态变化相对较小,这与当时的沉积环境相对稳定有关。另外软舌螺的内容及其所含的壳体特征也有明显变化,表现在以下四个方面:①圆管螺目和直管螺目的分子大大减少,而有唇的线带螺科占了明显的优势地位,如 *Nevadotheca*, *Nuvakothe-  
ca*, *Linevitus*, *Crestjahitus*;②出现了具有口唇且腹凹的软舌螺类 Cardiolithidae,如 *Shan-  
dongolithes*, *Cardiolithes*, *Liaoningolithes*;③出现了背中轴浑圆、背两侧部不分的 Notabiliti-  
dae 科分子,如 *Anonymolitus*;④出现了背部带有皱纹状生长线和明显显示背两侧且具有  
大的 V 字形中央背缺凹的软舌螺分子,如 *Linevitus* 和 *Crestjahitus*。

第七阶段在晚寒武世崮山期,主要分布在华北和东北浅海相石灰岩中,软舌螺基本上继承了中寒武世软舌螺的形态特征,但也出现了个别的特殊分子,如背口缘具 V 字形大缺凹,但背中轴浑圆,不分背两侧部的 *Cambrolitus*。

中国奥陶纪软舌螺不少,但很少有人注意寻找,目前在晚奥陶世末期达尔曼层中普遍见有压平的软舌螺 *Dalmanitheca*,这个属壳面具明显的纵横脊所组成的网格状纹饰。但是这种装饰类型,最近在寒武纪末凤山期也有发现。

## 第二节 早期软体动物的分类与演化

### 1. 早期软体动物分类

自 70 年代我国开展对扬子区早寒武世早期软体动物化石研究以来,先后有 17 位国内外学者研究发表论著约 40 篇。1987 年,余汶(Yu Wen, 1987)系统总结了我国扬子区早寒武世早期软体动物群的分类,提出了软体动物早期演化的新思路。余汶认为,早期软体动物共有 61 种,可归于 6 个纲:多板纲、节壳纲、喙壳纲、单板纲、腹足纲、双壳纲及太阳女神螺类。但是,这些化石材料主要取自于滇东、鄂西下寒武统。其中被归入多板纲的化石是否能归于多板纲,钱逸和 Bengtson (Qian Yi and Bengtson, 1989)已经提出了质疑,节壳纲是依据内核标本建立的新纲,被归入单板纲的化石未发现肌痕,因此早期软体动物究竟存在几个纲,还有待于进一步证实。近年来,我们在陕西、云南、四川等地又有新的软体动物发现(软体动物系统古生物描述,另文发表)。钱逸和 Bengtson (Qian Yi and Bengtson, 1989)着重对梅树村阶帽贝状化石进行了详细研究和讨论。在这些化石中,除了 *Bemella*, *Archaeospira* 等少数属外,大多数都难以归入哪个纲和目。本书在前人研究的基础上,以更丰富的化石材料(表 1-3),结合近几年来国外的最新研究,对扬子区早寒武世梅树村阶软体动物群的部分属种作了修订(表 1-4),并进行系统分类和演化研究,目前可将其归于单板纲、腹足纲、双壳纲、喙壳纲及其未定类。这些化石分别产自滇东、鄂西、川西、川北、陕南。

表 1-3 本书对余汶(Yu Wen, 1987)材料的补充  
Table 1-3 Classificatory supplements to Yu Wen's (1987) material in this book

单板纲	<i>Tigrinuconus erectus</i> He <i>Yochelcionella yunnanensis</i> He <i>Bemella liantuoensis</i> (Yu) <i>Ilسانella oreata</i> (Jiang) <i>Tannuella retuses</i> Jiang <i>Tannuella cf. elata</i> Missarzhevsky <i>Mellopegma gevrgiensis</i> Runnegar et Jell <i>Mellopegma formosa</i> Xei
腹足类	<i>Archaeospira cf. sonlingpoensis</i> (Chen et Zhang) <i>Yunannospira multiribis</i> Jiang <i>Aldanella yanjiahensis</i> Chen <i>Uncinaspira pristina</i> He <i>Pelagiella emeishaensis</i> He
未定类	<i>Maikhanelia pristinis</i> (Jiang) <i>Ramenta radularis</i> (Qian et Bengtson) <i>Purella squamulosa</i> Qian et Bengtson <i>Mobergella? bella</i> (He et Yang) <i>Emarginoconus mirus</i> Yu

表 1-4 对余汶(Yu Wen, 1987)分类的修订

Table 1-4 Revisions to Yu Wen's (1987) classification

余汶(Yu Wen, 1987)	本 书
<i>Obtusoconus paucicostatus</i> Yu	<i>Obtusoconus rostriptutea</i> (Qian)
<i>Obtusoconus rostriptutea</i> (Qian)	
<i>Anabarella? emeiensis</i> Yu	<i>Stenotheta emeiensis</i> (Yu)
<i>Helcionella? liantuoensis</i> Yu	<i>Bemlla liantuoensis</i> (Yu)
<i>Archaeospira ornata</i> Yu	
<i>Archaeospira imbricata</i> Yu	<i>Archaeospira ornata</i> Yu
<i>Archaeospira</i>	
<i>Archaeospira regularis</i> (Jiang)	
<i>Lepidites emeiensis</i> Zhong	<i>Maikhanelia multa</i> Zhegallo, 1982
<i>Cassidina pristinis</i> Jiang	<i>Maikhanelia pristina</i> (Jiang)
<i>Macturites</i>	
<i>Cambrospira</i>	
<i>Tianzhushanospira</i>	标本太差, 仅一标本

### (1) 单板纲

#### 1) 几种分类观点回顾及评述

单板纲作为化石来描述已有一个多世纪了, 至今仍缺乏一个普遍可以接受的分类。近二三十年来, 一些学者提出了几种具有代表性的单板纲分类。Runnegar 和 Pojeta (1980, 1985) 主张单板纲可以是一个较宽的概念, 除了传统的 Tryblidiacea 的 *Pilina*, *Tryblidium* 和 *Neopilina* 外, 它还包括 helcionellids, hypsococonids, bellerophontids, archinacellids, pelagiellids, turangiids 和 cyrtonecellids。但是, 另有一些学者主张将不扭曲的

单壳类一分为二,较早提出这一观点的是 Horny (1965),他将单板纲分成二个亚纲,即背壳肌亚纲(*Tergomya*)和环肌亚纲(*Cyclomya*)。*Tergomya* 亚纲包括经典的单板纲的 *Tryblidiacea* 等,*Cyclomya* 亚纲主要由 *Archinacelloida* 和强烈卷曲的 *Cyrtoneillida* 组成。这两个亚纲的主要区别在于肌痕圈与壳顶的关系,在 *Tergomya* 中壳顶处在背部肌痕的外侧,而在 *Cyclomya* 中壳顶处在背部肌痕圈内。Миссаржевский(1989)和 Peel (1991c)几乎同年提出了各自新的观点,从分类内容上看,他们俩提出的分类有相似之处,但是,彼此的分类概念却截然不同(Peel, 1991b, p. 30)。Миссаржевский (1989, c. 22)明确指出,只有具有成对肌痕的单板类才属于真正意义上的单板纲,对于大量不具有肌痕的单壳类,他主张归于他所新建立的始单板目 *Eomonoplacophora*。他认为新目所包括的 *Helcionellidae*, *Securiconidae*, *Corespiridae*, *Mellopegmidae*, *Yochelcionellidae*, *Maikhanelidae*, *Khairkhaniidae*, *Ceratoconidae* 具有单板纲的形貌特征,如果不能证明上述的科属于软体动物的其他纲,那么显然应置于单板纲(Миссаржевский, 1989, c. 25)。Peel (1991c) 正式提出了二个新纲:背壳肌纲 *Tergomya* 和太阳女神螺纲 *Helcionellida*。他在回顾单板纲分类的混乱历史后,指出单板纲确是一个能在一般意义上涵盖各种各样不扭曲的软体动物单壳类的漂亮术语,但是术语可以涵盖很宽的面,不适于一个纲的范畴,故建议取消单板纲名称(Peel, 1991b, p. 17)。他主张以 *Tergomya* 纲取代传统的单板纲。被 Peel 提出的 *Tergomya* 纲相当于 Horny (1965)提出的 *Tergomya* 亚纲,相当于 Harper 和 Rollins (1982) 提出的狭窄的单板纲概念。该纲包括三个目:*Cyrtoneillida*, *Tryblidiida*, *Hypseloconida*。虽然 Runnegar 和 Pojeta (1985) 归于 *Helcionellida* 目的 *Helcionellida*, *Yochelcinellida*, *Stenotheoida*, 被 Peel(1991b, p. 31)看作是新纲 *Helcionellida* 的范围,但 Peel 却没有对新纲 *Helcionelloida* 作进一步的划分。Peel 的分类主要是基于功能形态特征的分析, *Tergomya* 亚纲被看作是外腹式的螺旋型,即壳顶在前侧,壳体向后扩张,进水管在前端,出水管在后侧部; *Helcionellida* 的属内腹式的螺旋型,即壳顶在后侧,壳体向前扩张,进水管在壳体两侧,出水管在壳后缘中央(Peel, 1991c, fig. 4)。余汶(Yu Wen, 1987)提出的单板纲分类接近于传统的单板纲分类,但补充了许多中国扬子区早寒武世早期的单板纲分子,如 *Yangtzeconus* Yu, *Eosoconus* Yu, *Actinoconus* Yu, *Archaeotremaria* Yu, *Granoconus* Yu。余汶认为这些属一般都具有肌痕或特殊的气孔构造。余汶的单板纲包括三个目:*Yangtzeconioidea*, *Tryblidiida*, *Archinacelloidea* 和一个超科 *Archaeotremariacea*(表 1-5)。至于太阳女神螺类,余汶认为它是一个与单板纲有密切关系的独立类群。

表 1-5 国内外学者对单板纲目级分类的比较

Table 1-5 Comparison on classification of Monoplacophora at order levels

Runnegar (in Bengtson et al., 1990)	Peel(1991a)	Миссаржевский (1989)	余汶(Yu Wen, 1987)	本 书
<i>Cyrtoneillida</i>	<i>Tryblidiida</i>	<i>Tryblidiida</i>	<i>Yangtzeconioidea</i>	<i>Yangtzeconioidea</i>
<i>Tryblidiida</i>	<i>Cyrtoneillida</i>	<i>Eomonoplacophora</i>	<i>Tryblidiida</i>	<i>Tryblidiida</i>
<i>Pelagiellida</i>	<i>Hypseloconida</i>		<i>Archinacelloidea</i>	<i>Hypseloconida</i>
<i>Bellerophontida</i>			<i>Archaeotremariacea</i>	<i>Cyrtoneillida</i>
				<i>Archaeotremariacea</i>

尽管现生单板类的软组织研究早已确定了单板纲的定义和它在软体动物门中的位置,但是面对早寒武世早期出现的各种各样的单板类化石,许多学者的观点仍是仁者见仁,智者见智。Horny (1965) 试图从肌痕与壳顶的关系将单板纲划分为背壳肌亚纲(Tergomya)和环肌亚纲(Cyclomya)。但是 Cyclomya 亚纲具有壳顶处在肌痕圈中的特征,与腹足类瓣类相同(Peel, 1991b, p. 21, fig. 13E),因而未能被 Staribogatov(1970), Runnegar 和 Jell (1976), Runnegar 和 Pojeta (1985) 所接受。该亚纲中 Cyrtoneillida 被 Peel 转移到 Tergomya 纲中,而 Archinacellida 则被 Staribogatov (1970), Harper 和 Rollins (1982), Yochelson (1988) 和 Peel(1990, 1991)看作是腹足类。即使这样, Horny 的分类方法和坚持以肌痕来鉴别单板纲的观点对后来的分类仍有很大影响。Runnegar 和 Pojeta (1974, 1985)几乎将早寒武世早期不扭曲的所有单壳类都归入单板纲,这一分类观点遭到了坚持狭义单板纲观点的 Wingstrand (1985) 和 Peel (1991b,c)的激烈反对。虽然,本书对 Runnegar 的这一分类也持不同的看法,但仍然认为 Runnegar 从谱系演化的整体角度,着重于壳形和功能来分析具肌痕的单壳类和不具肌痕的单壳类之间的亲缘关系,对于避免将具肌痕的单壳类与不具肌痕(很可能暂时没有发现)的单壳类绝对分开的倾向具有重要现实意义。Миссаржевский(1989)为了纯洁传统的单板纲,将所有未发现有肌痕的单壳类归入 Eomonoplacophora,却又将此目置于单板纲。但此分类未被 Peel (1991b, p. 30)所接受, Peel (1991b,c)的分类实际上是 Horny(1965), Harper 和 Rollins (1982), Yochelson (1978)观点的结合。Yochelson 在 1978 年讨论软体动物早期演化时就提出, Helcionellida 可能是一个独立的新纲,可惜 Peel 等都没有提出 Helcionellida 的详细分类。从总的分类模式看,余汶的分类与 Peel 的分类很相似。余汶也将早寒武世早期的不扭曲单壳类分成二部分:单板纲和未定纲目的太阳女神螺科 Helcionellidae 和窄壳螺科 Stenothecidae。

总之, Horny (1965), Миссаржевский(1989), Runnegar 和 Pojeta (1974, 1985), Runnegar (见 Bengtson et al., 1990)虽然在具体分类上区别较大,但都归属于单板纲。Peel (1991b,c), Yochelson (1978), Yu Wen(1987)则主张将一部分单壳类,即太阳女神螺类作为非单板纲的独立分类单位。

## 2) 本书的单板纲分类

根据中国早寒武世早期软体动物化石材料,比较前人的各种分类意见,本书倾向于采纳较宽的单板纲概念。因为从经典的单板纲壳形变化上看,既有低笠形、匙形的 tryblids,也有高锥形的 hypseloconids,那么,壳形特征与单板纲定义相吻合,且介于 tryblids 和 hypseloconids 壳形变化之间的 helcionellids 也应归于单板纲。正如 Миссаржевский(1989, c. 25)所确信的,包括 helcionellids 在内的具有单板纲形态特征的种类,如果它不是帽状腹足类的话,其唯一可能归于的纲就是单板纲。Runnegar 和 Pojeta (1974)的研究表明,从 *Helcionella* 经过 *Bemella*, *Ilsanella*, *Tannuella* 到 *Scenella* 在外形上是一个渐变的过程,而 *Scenella* 经 Rasetti (1954, pl. 12, fig. 5), Runnegar 和 Pojeta (1985, fig. 11) 研究,发现有许多实际上两侧对称的肌痕。Runnegar 还指出 *Anabarella* 的壳形介于较典型的寒武纪单板类,如 *Helcionella*, *Latouchella*, *Igorella* 与产于法国早寒武世的最原始的喙壳类 *Heraultia* 之间,而起源于 *Anabarella* 的 *Heraultia* 的后裔并未提供扭曲的证据,这些都间接证明了像 helcionellids 的分子没有经历扭曲,