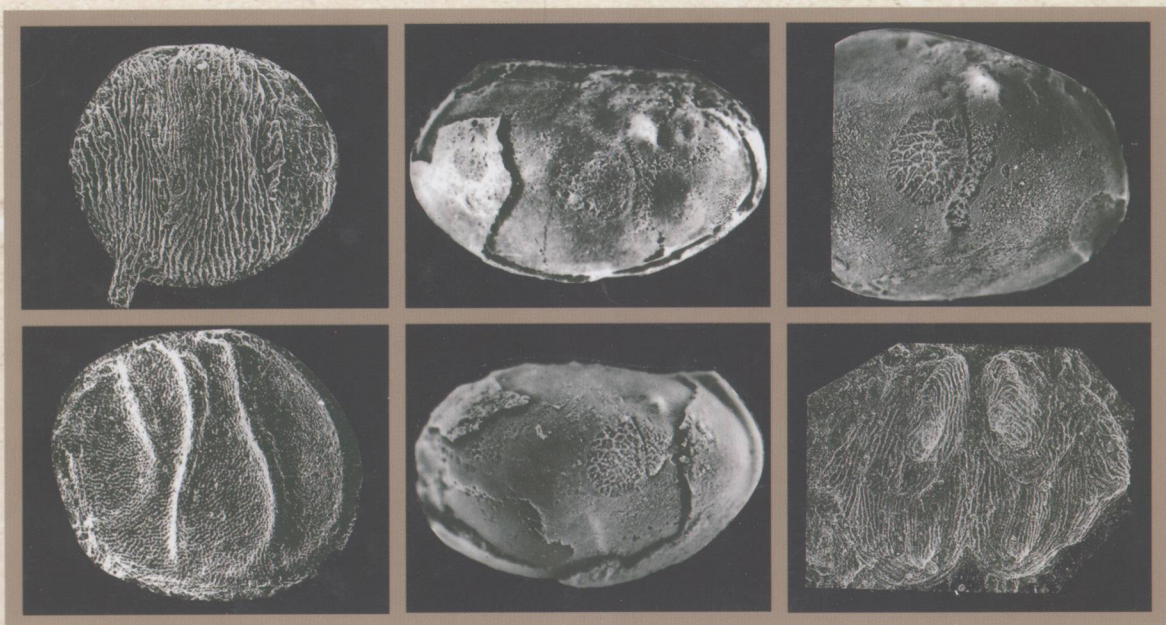


中国介形类化石

第三卷

古生代介形类丽足介目恩托莫介超科 (Entomozoacea) 和
豆石介目 (Leperditicopida)

王尚启 编著



中国介形类化石

第三卷

古生代介形类丽足介目恩托莫介超科 (Entomozoacea) 和
豆石介目 (Leperditicopida)

王尚启 编著

资助单位

中华人民共和国科学技术部基础性工作专项 (2006FY120400) 资助

中国科学技术大学出版社
合 肥

内 容 简 介

本书系《中国介形类化石》第三卷,包括第一章古生代介形类丽足介目恩托莫介超科(Entomozoacea)和第二章古生代介形类豆石介目(Leperditicopida)两部分,并分别进行了系统总结。恩托莫介超科部分包括系统分类及分类描述,地理分布,古生态(沉积环境、功能形态)和生物地层序列。报道恩托莫介超科3科——菱形恩托莫介科、恩托莫介科和球茎介科,3亚科——三槽恩托莫介亚科、恩托莫介亚科和小里氏介亚科,18属,3亚属和122种。根据菱形恩托莫介科和恩托莫介科分子的地层分布特征,自下泥盆统到下石炭统,共识别和划分出20带和4亚带,并探讨了与牙形刺带的对比关系。豆石介目部分,主要总结的对象是中华豆石介亚科,包括系统分类描述,古生态(构造及功能、生活方式、沉积环境),系统演化(起源、演化趋势和灭绝),地理分布及华南泥盆纪介形类生物地理区系特征。报道豆石介目1科——豆石介科,1亚科——中华豆石介亚科,2属,6亚属和130种。根据中华豆石介亚科分子的地层分布,特别是 th/ah 值(下垂“V”字型肌痕垂直高度与闭壳肌痕高度比值)的变化,从泥盆纪最早期到几近最晚期,共划分出11个组合。这些组合分别产自泥盆系7阶和部分亚阶。菱形恩托莫介科和恩托莫介科主要营浮游生活方式且主要产自浮游相地层,其生物地层序列,有如牙形刺、竹节石生物地层序列那样,是洲际地层对比的主要生物依据之一。中华豆石介亚科主要产自华南及邻近地区,主要营底栖爬行或甚至是穴居生活方式,且主要产自近岸浅水区域,特别是潮间带、潟湖、局限到半局限的碳酸盐台地环境。其生物地层序列是华南及邻近地区上述相型地层划分和对比的不可或缺的依据。

全书附图版66幅(恩托莫介超科部分33幅,豆石介目部分33幅),插图和表格27幅(恩托莫介超科部分22幅,豆石介目部分5幅)。

本书可供科研、生产单位和高等学校教学部门参考应用。

图书在版编目(CIP)数据

中国介形类化石. 第三卷, 古生代介形类丽足介目恩托莫超科(Entomozoacea)和豆石介目(Leperditicopida)/王尚启编著. —合肥: 中国科学技术大学出版社, 2009. 12
ISBN 978-7-312-02642-3

I. 中… II. 王… III. 介形亚纲—动物化石—中国 IV. Q915.819

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2009)第 217823 号

出版 中国科学技术大学出版社
安徽省合肥市金寨路 96 号, 邮编: 230026
印刷 合肥晓星印刷有限责任公司
发行 中国科学技术大学出版社
经销 全国新华书店
开本 787mm×1092mm 1/16
印张 16.25
插页 33
字数 460 千
版次 2009 年 12 月第 1 版
印次 2009 年 12 月第 1 次印刷
定价 96.00 元

前 言

在中国, Entomozoacea 的中译名比较混乱(如足虫超科, 足介超科, 足虫介超科)。为了译名统一起见, 本文采用音译法, 即恩托莫介超科。恩托莫介超科为世界性分布, 产出时代, 据可靠记录为志留纪到二叠纪, 是否始于更早的奥陶纪, 尚不能肯定。在中国, 主要分布在华南地区, 产出层位是下志留统到下石炭统, 其中菱形恩托莫介科(Rhombentomozoidae Gründel, 1962)和恩托莫介科(Entomozoidae Přibyl, 1951)主要产自下泥盆统到下石炭统盆地硅泥质相“南丹型”地层, 其属种和个体的丰富度, 堪称世界之“最”。后两科的生物地层价值, 与同期的牙形刺、竹节石、菊石化石近乎同等重要, 都是洲际地层对比的主要生物依据。值得一提的是, 牙形刺主要产自灰岩相地层, 竹节石的生物地层价值主要限于下、中泥盆统浮游相地层, 而菱形恩托莫介科和恩托莫介科类化石弥补了牙形刺和竹节石在生物地层学上的不足, 可以说, 彼此之间不可或缺。

“古生代介形类丽足介目恩托莫介超科(Entomozoacea)”的材料来源, 包括自1955年到1991年发现于中国境内泥盆系到下石炭统、并经正式发表过的化石; 笔者手中掌握的以前未曾发表过的少量化石。本书未收入 Grabau (1926) 报道的 *Entomis? corduroides* 以及后来蒋志文重新划分和命名的 *Commotentomozoe sinensis* Jiang, 1983 和 *Lepidentomozoe insolentis* Jiang, 1985。1990年, 笔者曾和德国介形类专家 Groos-Uffenorde 讨论过这些化石, 一致认为它们不属于恩托莫介超科, 甚至不是介形类。

恩托莫介超科的保存形式主要为外模和内核, 完整壳体(carapace)比较少见。在本书中, 共报道3科——菱形恩托莫介科(Rhombentomozoidae), 恩托莫介科(Entomozoidae)和球茎介科(Bolbozoidae Bouček, 1936), 3亚科——三槽恩托莫介亚科(Trisulcoentomozoinae Wang, 1989), 恩托莫介亚科(Entomozoinae Přibyl, 1951)和小里氏介亚科(Richterinae Sylvester-Bradley, 1961), 18属, 3亚属和122种, 其中包括1新属(*Paraentomozoe*), 4新种和20未定种。根据菱形恩托莫介科和恩托莫介科分子的地层分布特征, 自下泥盆统到下石炭统共识别和划分出20带和4亚带。其中下、中泥盆统的7带由中国介形类工作者划分和建立; 上泥盆统的 *eocostata* 带也是由中国介形类工作者建立的, 目的是用来取代德国的相应带——*intercostata* 带; 上泥盆统 *barran-dei* 带, 在中国迄未找到, 或许根本就不存在。其余已知带, 主要由德国人 Rabien 所建。另外, 产自上埃姆斯阶(Emsian)塘丁组下部的 *largiglobosa* 组合(王尚启等, 1983), 由本文重新定义的 *tuberculata* 带取代。在本书中, 有关这些带和亚带与牙形刺带和亚带的对比方案, 如表1-4所示。

恩托莫介超科, 特别是菱形恩托莫介科和恩托莫介科与沉积环境非常密切。在华南, 它们主要被保存在“南丹型”地层中。“南丹型”地层主要是在水体较深且低能的盆地环境下沉积的。这类盆地通常被视为台地上的凹陷部分(或称台间海槽)。菱形恩托莫介科和恩托莫介科主要分布在低纬度地区。根据形态特征、保存环境和世界性分布

特征,推测它们主要营浮游生活方式。

介形类豆石介目 (*Leperditicopida* Scott, 1961), 体长一般在 10mm 以上, 最大可达 70—80mm, 是介形类中的“庞然大物”。其分布范围广达世界各地, 延续时代从奥陶纪到泥盆纪。然而, 在华南及邻近地区, 它们则姗姗来迟, 根据现有的资料, 其始现时间为早泥盆世早期且可能与泥盆系开始沉积一致 (一直延续到晚泥盆世末期)。Grabau (1926) 报道自云南沾益地区的 *Leperditia* 的几个种, 经调查表明, 它们的产出层位不是晚志留世庙高群 (组), 而是中泥盆世海口组 (或华宁组海口段) (王尚启等, 1994, 143 页)。蒋志文 (1981) 所报道的 *Leperditia generosa* Jiang, 1981 [= *Sinoleperditia (Pseudobriartina) generosa* (Jiang), 1981] 的产出时代, 王尚启等 (1994, 143 页) 也已指出应为中泥盆世, 而非蒋志文 (1981) 所说的“应为二叠纪栖霞期和茅口期地层, 其时限为二叠纪”。这里还要指出, 《微体古生物教程》中引述自蒋志文 (1981) 有关 *Leperditia* 上限时代为二叠纪的结论 (郝诒纯等, 1988, 57 页) 是以讹传讹, 也必须修正, 以免误导他们的学生。产自华南及邻近地区泥盆系地层的豆石介目的分子, 除下垂“V”字型“大颚”肌痕 (简称下垂“V”字型肌痕) 外, 其余特征, 包括两壳不等, 右壳大且显著叠覆左壳, (如果) 边缘构造发育, 总是出现在两端等, 与豆石介科 (*Leperditiidae* Jones, 1856) 已知分子一致, 是豆石介科的组成部分 (王尚启, 1994)。关绍曾等 (1978) 建立的 *Dalelina* Sun, 1978, 曾被归到等缘介科 (*Isochilinidae* Swartz, 1949)。由于其正模为一壳体的内核, 无任何等缘介科的特征可言, 王尚启 (1994, 689 页) 已将它归为 *Paraleperditia* Sun, 1978 的同物异名。产自华南及邻近地区的这一群豆石介目的分子还具有一罕见的特征, 即均发育有下垂“V”字型肌痕且此肌痕随时间的推移不断向腹方延伸, 并据以建立中华豆石介族 (*Sinoleperditiini* Wang, 1994), 以示与产自世界其他地区同期豆石介科分子的区别。根据文献记载, 产自世界其他地区同期的豆石介科分子, 相应构造均为“V”字型。笔者认为, 具有下垂“V”字型肌痕及其演化特征的豆石介科分子, 是豆石介科中的一个独立演化支系, 故本文建议将中华豆石介族提升为中华豆石介亚科 (*Sinoleperditiinae* Wang, 1994), 其他豆石介科类的分子, 则被归到豆石介亚科 (*Leperditiinae* Jones, 1856)。

本书中华豆石介亚科的材料来源, 包括自 1964 年以来直到目前已发表的产自中国境内泥盆系的中华豆石介亚科化石; 在笔者手中尚未发表过的部分中华豆石介亚科化石。由于图像较小、构造不清, 特别是模式标本下落不明, 故 Grabau (1926)) 报道自云南沾益“妙高群” (海口组) 的中华豆石介亚科化石未被收入本书; 有些已报道的中华豆石介亚科化石, 因为产出时代不清或肌痕特征不明, 如产自香港船湾黄竹角咀组 (Bluff Head Formation) 的中华豆石介亚科化石也基本未被收入本书。

在本书中, 共报道豆石介目 1 科 (*Leperditiidae*), 1 亚科 (*Sinoleperditiinae*), 2 属 (*Sinoleperditia* Wang, 1989 和 *Paramoelleritia* Wang, 1976), 6 亚属 [*Sinoleperditia (Sinoleperditia)* Wang, 1989, *S. (Pseudobriartina)* Wang, 1994, *S. (Yaosuoleperditia)* Wang, 1994, *Paramoelleritia (Paraleperditia)* Sun, 1978, *P. (Paramoelleritia)* Wang, 1976 和 *P. (Brevileperditia)* Wang, 1994] 和 130 种, 其中包括 9 新种和 44 未定种。根据产自云南曲靖下西山村组、西屯组, 广西六景莲花山组, 隆安那高岭组, 象州上伦组、四排组石朋段和丁山岭段、应堂组, 桂林唐家湾组 (东岗岭组)、桂林组、东村组和额头村组,

贵州独山和威宁尧梭组等中华豆石介亚科的分子，特别是它们演化迅速的下垂“V”字型肌痕特征，共划分出 11 组合。这些组合分别产自泥盆系 7 阶，是划分、对比和确定相关地层时代的不可或缺的生物依据。在华南及邻近地区，中华豆石介亚科分子主要分布在近岸浅水区域，特别是能量和盐度多变的潮间带、潟湖和局限海台地环境。在这些环境中，其他门类化石，特别是具有重要生物地层意义的化石十分缺乏，而中华豆石介亚科的化石却十分丰富，弥补了这一缺憾，如莲花山组，根据所产中华豆石介亚科的组合，特别是下垂“V”字型肌痕特征，指明其可与西屯组中、下层位对比，时代为晚洛霍柯夫期。由于中华豆石介亚科全为土著分子且不受岩相变化的影响，是泥盆纪华南生物地理区系的标志化石。在泥盆纪期间，华南及周边地区，在生物地理区系上还存在着许多盲点，想必可借助于中华豆石介亚科的地理分布来确定它们的生物地理区系关系，如河西走廊地体（包括宁夏卫宁盆地在内），在晚泥盆世期间，与华南陆块紧密相关（王尚启等，1995）。

在本书中，还就有关赋含中华豆石介亚科化石的地层时代做了讨论。

在笔者着手撰写“中国介形类化石·第三卷”之前，侯祐堂教授曾就产自中国下泥盆统到下石炭统的丽足介目恩托莫介超科（Entomozoacea）做过初步总结。

本书中绝大部分图像由我所宋之耀、邓东兴、胡尚卿、陈周庆等摄制或复制，插图由张务聪、任玉皋、冯志平等绘制或清绘。

笔者对上述人员深表感谢。

目 录

前言	(i)
第一章 古生代介形类丽足介目恩托莫介超科 (<i>Entomozoacea</i>)	(1)
第一节 研究历史	(1)
第二节 构造术语	(2)
第三节 地理分布	(4)
第四节 古生态	(5)
一、沉积环境	(5)
二、恩托莫介超科的功能形态	(7)
第五节 恩托莫介超科的生物地层序列	(8)
一、下、中泥盆统恩托莫介超科的生物地层带	(8)
二、上泥盆统和下石炭统恩托莫介超科的生物地层带	(11)
第六节 系统分类描述	(15)
丽足介目 <i>Myodocopida</i> Sars, 1866	(15)
丽足介亚目 <i>Myodocopina</i> Sars, 1866	(15)
恩托莫介超科 <i>Entomozoacea</i> Pribyl, 1951	(15)
菱形恩托莫介科 <i>Rhomboentomozoidae</i> Gründel, 1962	(15)
菱形恩托莫介属 <i>Rhomboentomozoe</i> Pribyl, 1951	(15)
玉林恩托莫介属 <i>Yulinentomozoe</i> Wang, 1989	(16)
小弗兰克林介属 <i>Franklinella</i> Stewart et Hendrix, 1945	(18)
似小翁盖尔介属 <i>Paraungerella</i> Wang, 1986	(28)
恩托莫介科 <i>Entomozoidae</i> Pribyl, 1951	(30)
三槽恩托莫介亚科 <i>Trisulcoentomozoinae</i> Wang, 1989	(30)
三槽恩托莫介属 <i>Trisulcoentomozoe</i> Wang, 1989	(30)
双槽恩托莫介属 <i>Bisulcoentomozoe</i> Wang et Zhang, 1983	(32)
恩托莫介亚科 <i>Entomozoinae</i> Pribyl, 1951	(34)
单槽恩托莫介属 <i>Monosulcoentomozoe</i> Wang, 1989	(34)
小贝尔提隆介属 <i>Bertilionella</i> Stewart et Hendrix, 1945	(36)
恩托莫原始介属 <i>Entomoprimitia</i> Kummerow, 1939	(40)
小拉拜因介属 <i>Rabienella</i> Gründel, 1962	(49)
似恩托莫介属 (新属) <i>Paraentomozoe</i> gen. nov.	(54)
里氏介属 <i>Richteria</i> Jones, 1874	(55)
纳赫德介属 <i>Nehdentomis</i> Matern, 1929	(61)
南丹介属 <i>Nandania</i> Wang, 1984	(67)
小里氏介亚科 <i>Richterinae</i> Sylvester-Bradley, 1961	(70)
小里氏介属 <i>Richterina</i> Gürich, 1896	(70)
沃氏小里氏介亚属 <i>Richterina</i> (<i>Volkina</i>) Rabien, 1954	(70)

窝状小里氏介亚属 <i>Richterina</i> (<i>Fossirichterina</i>) Matern, 1929	(71)
小里氏小里氏介亚属 <i>Richterina</i> (<i>Richterina</i>) Gürich, 1896	(74)
马氏介属 <i>Maternella</i> Rabien, 1954	(79)
库孜敏介属 <i>Kuzminaella</i> Tschigova, 1977	(91)
球茎介科 <i>Bolbozoidae</i> Bouček, 1936	(94)
球茎介属 <i>Bolbozoe</i> Barrande, 1872	(94)
第二章 古生代介形类豆石介目 (<i>Leperditicopida</i>)	(96)
第一节 研究历史	(96)
第二节 构造术语	(97)
第三节 古生态	(99)
一、构造及功能	(99)
二、生活方式	(99)
三、沉积环境	(99)
第四节 中华豆石介亚科 (<i>Sinoleperditinae</i>) 的系统演化	(101)
一、 <i>Sinoleperditinae</i> 的起源	(101)
二、 <i>Sinoleperditinae</i> 的系统演化及其趋势	(102)
三、 <i>Sinoleperditinae</i> 的灭绝	(104)
第五节 泥盆纪中华豆石介亚科的生物地层序列	(104)
第六节 泥盆系相关地层的对比	(108)
第七节 地理分布及生物地理区系	(110)
第八节 系统分类描述	(112)
豆石介目 <i>Leperditicopida</i> Scott, 1961	(112)
豆石介科 <i>Leperditidae</i> Jones, 1856	(112)
中华豆石介亚科 <i>Sinoleperditinae</i> Wang, 1994	(112)
中华豆石介属 <i>Sinoleperditia</i> Wang, 1989	(113)
中华豆石介亚属 <i>Sinoleperditia</i> (<i>Sinoleperditia</i>) Wang, 1989	(113)
假粗壮介亚属 <i>Sinoleperditia</i> (<i>Pseudobriartina</i>) Wang, 1994	(132)
尧梭豆石介亚属 <i>Sinoleperditia</i> (<i>Yaosuoleperditia</i>) Wang, 1994	(160)
似默勒介属 <i>Paramoelleritia</i> Wang, 1976	(167)
似豆石介亚属 <i>Paramoelleritia</i> (<i>Paraleperditia</i>) Sun, 1978	(167)
似默勒介亚属 <i>Paramoelleritia</i> (<i>Paramoelleritia</i>) Wang, 1976	(177)
短豆石介亚属 <i>Paramoelleritia</i> (<i>Brevileperditia</i>) Wang, 1994	(190)
参考文献	(196)
索引	(201)
(一) 拉-汉属种名索引	(201)
(二) 汉-拉属种名索引	(211)
(三) 未列入本书的恩托莫介超科和中华豆石介亚科的属种名名录	(220)
英文摘要	(222)
图版说明及图版	(226)

第一章 古生代介形类丽足介目恩托莫介超科 (Entomozoacea)

第一节 研究历史

Entomozoacea Přibyl, 1951 来源于 Entomidae Jones, 1873。Entomidae 的典型属为 *Entomis* Jones, 1861。由于之前 *Entomis* 已被一昆虫属名占用, 便成了此昆虫属的次同名 (junior homonym)。因此, Přibyl (1951) 将 *Entomis* 重新命名为 *Entomozoe* Přibyl, 1951, 将 Entomidae Jones, 1873 改名为 Entomozoidae Přibyl, 1951, 并同时提升至超科, 即 Entomozoacea Přibyl, 1951。恩托莫介超科包括菱形恩托莫介科 (Rhombentomozoidae)、恩托莫介科 (Entomozoidae) 和球茎介科 (Bolbozoidae)。在欧洲, 对本类介形类化石的研究, 起始于 19 世纪中叶。随着研究的深入, 其中的菱形恩托莫介科和恩托莫介科, 即俗称为“指纹状”介形类的生物地层价值, 特别是上泥盆统和下石炭统的生物地层价值不断地被揭示。到了 20 世纪早、中期, 由德国介形类工作者, 如 H. Matern, M. Volk, A. Rabien, 共划分和建立起 14 个带和 4 个亚带, (由下而上) 分别是产自中泥盆统吉维特阶 (Givetian) 顶部和上泥盆统弗拉阶 (Frasnian) 底部的 *Franklinella torleyi* 带, 产自上泥盆统下部弗拉阶的 *Bertillonella cicatricosa* 带, *Rabienella barrandei* 带, *R. materni* 带, *R. volki* 带, *R. schmidtii* 带, *R. reichi* 带, *Entomoprimitia splendens* 带, *E. sartenari* 带, 产自上泥盆统上部法门阶 (Famennian) 的 *Franklinella sigmoidale* 带, *Richteria serratostrata-Nehdetomis nehdensis* 带 (包括下亚带和上亚带), *Fossirichteria intercostata* 带, *Maternella hemisphaerica-M. dichotoma* 带 (包括下亚带和上亚带) 和下石炭统的 *Richteria (Richteria) latior* 带。*E. sartenari* 带是穿时的, 主要产自弗拉阶上部和法门阶底部。上世纪后期, H. Groos-Uffenorde 就上述带 (包括亚带) 与牙形刺带间的关系进行了深入研究, 并基本确立了两者的对比框架。

在华南地区, 恩托莫介超科, 特别是菱形恩托莫介科和恩托莫介科化石的分布非常广泛且十分丰富 (包括个体和分异度)。然而, 在中国的研究起步很晚, 直到 1955 年才由侯祐堂教授首次研究报道了《广西泥盆纪地层中的几个介形类化石新种》。在此文中, 她报道了恩托莫介科的两个新种, 即 *Richteria substriatula* Hou, 1955 [= *R. (Richteria) striatula* (Richter), 1848] 和 *R. subhemisphaerica* Hou, 1955 [= *Maternella hemisphaerica* (Richter), 1848]。其后的研究报道, 出现在上世纪 70 年代之后, 如侯祐堂和郑淑英 (1974), 卫民等 (1983), 施从广和王东华 (1987), 但均较零星。

笔者研究恩托莫介超科开始于 1978 年, 到 1991 年共发表恩托莫介超科及与恩托莫介超科相关的论文 (包括合作论文) 在 15 篇以上 (王尚启, 1978, 1983a, b, 1984, 1986a, b, 1987, 1988a, b, 1989; 王尚启, 张晓彬, 1983; 王尚启, 树皋, 张晓彬, 1982; 阮亦萍, 王尚启, 穆道成, 吴诒, 何锦汉, 梁建德, 1985; Wang and Becker, 1991; Groos-Uffenorde and Wang, 1989)。在这些文章中, ①报道了产自中国中泥盆统

吉维特阶顶部到下石炭统的菱形恩托莫介科和恩托莫介科 10 属和大约 83 种（包括 2 新属：*Nandania* Wang, 1984, *Paraungerella* Wang, 1986 和 11 新种），其中除 *Paraungerella* 和一些新种外，其余属种均已知产自德国的相应地层；共区分出 12 带和 4 亚带，除 *Rabienella barrandei* 带尚未发现和 *Fossirichterina intercostata* 带由 *Richterina* (*Richterina*) *ecostata* 带取代外，其余带与德国已建立的带一致。②首次系统研究报道了产自下泥盆统下埃姆斯阶（Emsian）到中泥盆统吉维特阶的恩托莫介超科化石，共 6 属 12 种，包括 1 新属（*Bisulcoentomozoe* Wang et Zhang, 1983）和 9 新种，并根据这些属种的地层分布特征，创建 6 带或组合，即下埃姆斯阶到艾菲尔阶（Eifelian）的 *Bolbozoe largiglobosa* 组合、*Bisulcoentomozoe tuberculata* 带、*B. longisulcata* 带；吉维特阶的 *Richteria nayiensis* 带、*Bertillonella praerecta* 带、*B. suberecta* 带。③首次系统研究报道了产自下泥盆统上洛霍考夫阶（Lochkovian）和布拉格阶（Pragian）的恩托莫介超科化石，共 5 属 12 种，包括 3 新属（*Trisulcoentomozoe* Wang, 1989, *Monosulcoentomozoe* Wang, 1989, *Yulinentomozoe* Wang, 1989）和 8 新种，同时创建了 2 个带，即 *Monosulcoentomozoe beijuntangensis* 带和 *Trisulcoentomozoe trisulcata* 带。截至 1991 年，笔者在华南地区的下泥盆统上洛霍考夫阶到下石炭统下部的地层中，共发现和报道恩托莫介超科 17 属和大约 107 种，包括 5 新属和约 28 新种；共识别、划分出 20 个带和 4 亚带，其中包括由笔者划分建立的 8 个带；同时，笔者还就菱形恩托莫介科和恩托莫介科的生态环境进行了研究和探讨。

第二节 构造术语

本文采用的是 Rabien (1954)、Gooday (1983) 和王尚启 (1984) 的构造术语系统（插图 1-1），扼要如下：

(1) 前腹槽 (avf) 始于壳侧前腹部且向前下方延伸到前腹边缘的一槽状构造或槽状凹陷。

(2) 前腹凹痕 (avi) 壳体前端的下边缘向内弯曲，形成一浅的缺口或凹痕。一般认为，是第二对触角伸出体外进行游泳的标志特征。

(3) 前腹角突或前腹角刺 (avs) 壳侧前腹方具有一向前下方延伸的刺状物，称前腹角突或称前腹角刺。

(4) 分叉条纹 (br) 由主要条纹分叉形成，其一端与主要条纹相连接，它可以是纵向条纹分叉形成，也可以是同心条纹分叉形成。

(5) 同心条纹 (cr) 以中央肌痕坑或某一点为中心，呈同心状排列的条纹。此类条纹在背半部可以是闭合的，如果被中槽切断，也可以是不闭合的。

(6) 短横纹 (crr) 与相邻的两条纵向条纹或同心状条纹垂直相交的短纹。

(7) 背窝 (dp) 靠近背边中部的一坑状或窝状凹陷，称背窝，有时也称背坑或背部凹陷。

(8) 插入条纹 (ir) 系指出现在主条纹之间的条纹，可以是纵向排列，也可为同心状排列。如果出现在纵向条纹之间，其两端不延伸至壳侧两端；如果出现在同心纹之间，则为一段弧形条纹。

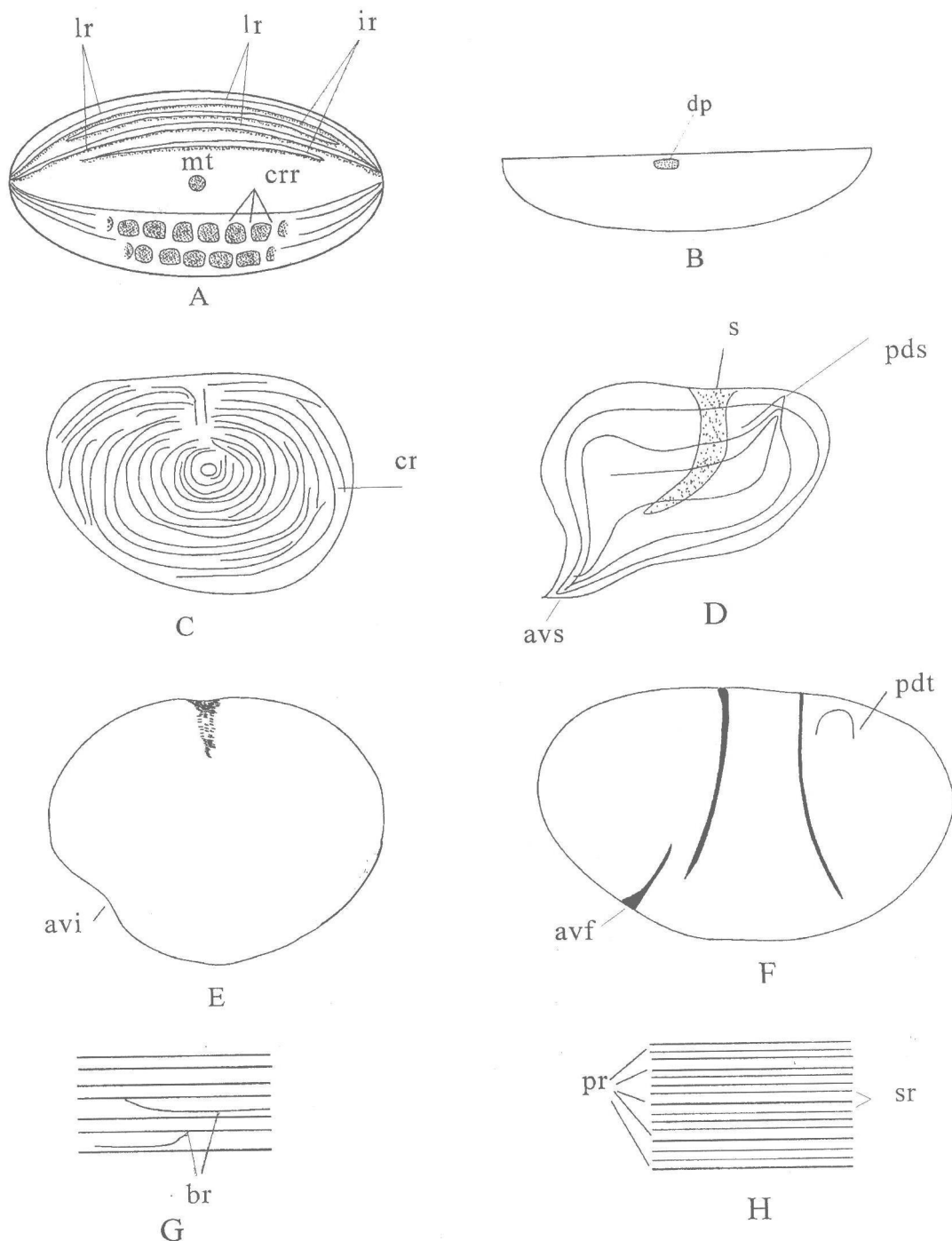


插图 1-1 恩托莫介超科 (Entomozoacea) 构造术语 (据 Rabien, 1954; Gooday, 1983; 王尚启, 1984)

A, B. *Richterina*; C. *Entomoprimitia*; D. *Franklinella*; E. *Bertilionella*; F. *Bisulcoentomozoe*.

avf. 前腹槽; avi. 前腹凹痕; avs. 前腹角突 (前腹角刺); br. 分叉条纹; cr. 同心条纹;

crr. 短横纹; dp. 背窝; ir. 插入条纹; lr. 纵向条纹; mt. 肌痕坑 (中央坑);

pds. 后背刺; pdt. 后背结节; pr. 一级条纹; sr. 二级条纹; s. 中槽或颈沟

(9) 纵向条纹 (lr) 系指呈纵向排列的条纹, 其可自壳侧一端延伸到另一端, 也可以是同心条纹内的呈纵向排列的条纹。

(10) 肌痕坑 (mt) 位于壳侧近中部的一坑状或凹陷状构造, 通常为闭壳肌痕所致, 称肌痕坑, 又称中央坑。

(11) 后背刺 (pds) 位于壳侧后背边或后背部的一向后背方突起的刺状物称后背刺。

(12) 后背结节 (pdt) 位于壳侧后背部的一结节状突起称后背结节。

(13) 一级条纹 (pr) 和二级条纹 (sr) 在纵向条纹中常发育有粗、高和细、低相间的条纹, 前者称为一级条纹, 又称突纹 (flange), 后者称为二级条纹或次级条纹。

(14) 中槽或颈沟 (s) 自背边中部向下延伸到壳侧体中线附近或以下的一槽状构造, 有时此槽的末端加深、加宽成中央坑。

(15) 条纹间距和条纹宽度 前者指相邻的两条条纹间的距离; 后者指单个条纹自身的宽度。

第三节 地理分布

恩托莫介超科由菱形恩托莫介科、恩托莫介科和球茎介科组成。球茎介科产出时代为早志留世到早泥盆世。除中国外, 已知产自欧洲、西伯利亚等地。在中国, 主要被发现自陕南、川北、黔北等地早志留世特列奇期 (Telychian) (另文发表) 和广西南丹罗富早泥盆世早埃姆斯期地层。菱形恩托莫介科可靠的产出时代为志留纪到早石炭世, 有无奥陶纪的代表, 不清楚。恩托莫介科始现于志留纪和消失于二叠纪。后两科分布很广泛, 除中国外, 已知产自欧洲、北美、北非、西伯利亚、澳大利亚 (西部或中北部的 Canning Basin) 等地 (插图 1-2)。在中国的陕南、川北、黔北等地特列奇期地层中已发

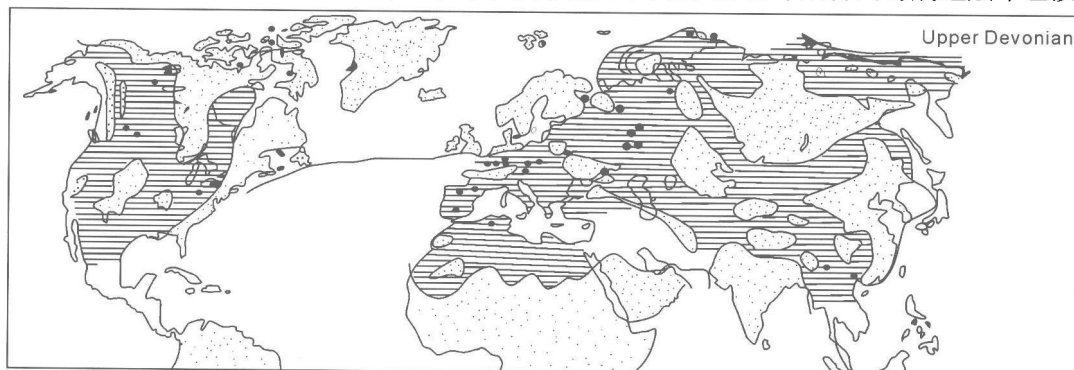


插图 1-2 晚泥盆世恩托莫介科的古地理分布 (Groos-Uffenorde, 1984; 王尚启, 1988a, 插图 2)

现恩托莫介科的分子, 但尚未报道, 有报道的仅知产自早泥盆世至早石炭世地层, 主要分布在广西、黔南、湘中和湘南、滇东南。另外, 在西秦岭等地区也有过零星报道。在一些地区, 特别是滇东南, 菱形恩托莫介科和恩托莫介科的化石也是十分丰富的, 但迄今未进行过详细采集和研究。根据恢复的泥盆纪世界古地理图 (插图 1-3) 表明, 菱形恩托莫介科和恩托莫介科主要分布在古赤道两侧, 大约南纬 30° 和北纬 30° 之间的温暖海域, 与现生丽足目介类 (myodocopids) 的地理分布 (热带海域) 基本一致。至于在

个别高纬度地区出现的问题，笔者认为有两种可能性：①产自非洲北缘的属种远不及产自德国莱茵地区和华南地区的丰富，也就是说，像现生丽足介目类一样，少数属种也可以在高纬度地区出现；②在泥盆纪，非洲北缘的地理位置，即所在的纬度可能没有插图1-3所标的那么高，因为该处所产的珊瑚化石面貌特征与华南相似（俞昌民教授口述）。

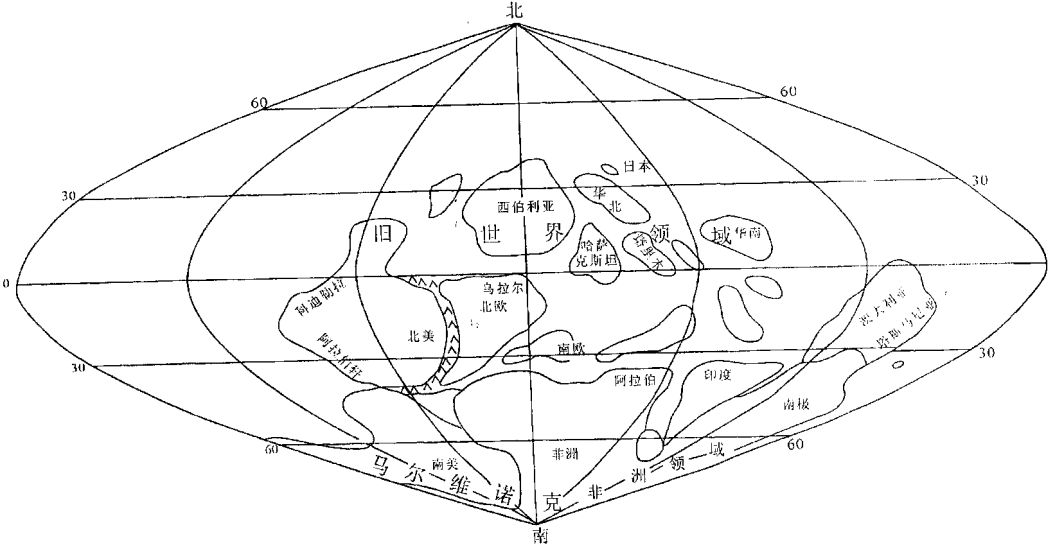


插图 1-3 泥盆纪世界古地理再造（Heckel and Witzke, 1979；王成源, 1983；王尚启, 1988a, 插图 3）

第四节 古生态

根据已有资料，现就恩托莫介超科的古生态，包括赋含恩托莫介超科化石的岩石性质及沉积环境，以及恩托莫介超科的功能形态进行初步探讨。

一、沉积环境

关于赋含恩托莫介超科化石地层的岩石性质及沉积环境，现摘录华南几条重要剖面进行陈述和探讨。

(1) 广西玉林樟木北均塘下泥盆统剖面，包括洛霍考夫阶北均塘组和布拉格阶良禾塘组。北均塘组主要由灰色和黑色泥岩夹粉砂质泥岩组成；良禾塘组由灰白、灰紫、灰黄和灰色泥岩，粉砂质泥岩和含多层褐色铁质粉砂岩组成。产有相当丰富的具有指纹状装饰的恩托莫介超科化石，共生或共存生物化石主要为竹节石和笔石，少量底栖介形类、海百合、方锥石、碗足类等。恩托莫介超科化石常以蝴蝶状形式保存（即两瓣展开但背边仍相连接的一种保存形式，如图版 8，图 2），表明未曾经过搬运且代表低能静水环境；底栖介形类为古足介目（*Plaeocopida*）和豆石介目（*Leperditicopida*）化石，通常保存为单瓣。古足介目，特别是豆石介目主要生活在近岸浅水局限海台地环境，与指纹状恩托莫介超科共存，可能经过搬运，为异地埋葬所致。钟铿等（1992）指出，北均塘组和良禾塘组为深水海槽相沉积。

(2) 广西南丹罗富剖面，包括下泥盆统下埃姆斯阶塘丁组，下泥盆统上埃姆斯阶到中泥盆统艾菲尔阶塘乡组，中泥盆统吉维特阶罗富组，上泥盆统榴江组（包括弗拉

阶蜡烛台段和法门阶五指山段)和下石炭统鹿寨组或同车江组。①塘丁组以紫灰色泥岩为主,下部产介形类球茎介科(Bolbozoidae)、光滑类型的恩托莫介科(Entomozoidae)、少量古足介目和个别豆石介目化石;中、上部产少量指纹状恩托莫介超科化石。本组还盛产竹节石、菊石、三叶虫、薄壳类型的腕足类和双壳类化石。②塘乡组以深灰色泥页岩和粘土岩为主,底部产少量底栖介形类和个别豆石介目化石;指纹状恩托莫介超科化石,自下部开始出现,到上部变得极为繁盛,共生或共存化石,除少量底栖介形类外,竹节石、菊石、三叶虫、薄壳类型的腕足类和双壳类也十分丰富多彩。③罗富组下部主要为粘土岩、粉砂质泥岩和白云质粘土岩;上部由紫色或紫红色泥页岩组成。在本剖面上,下部似乎不产指纹状恩托莫介超科化石,但在此剖面以北数公里处的黄江剖面的相应的层位上,我们采集到相当丰富的指纹状恩托莫介超科化石,可能由于岩相变化所致(在黄江剖面的相应的层位上,岩性主要为紫色或紫红色泥页岩)。在本组的上部,指纹状恩托莫介超科化石则较丰富,共生或共存的其他生物门类化石,包括竹节石、薄壳类型的腕足类和双壳类。④榴江组蜡烛台段,下部主要为灰色、深灰色含泥、含锰硅质岩;上部为灰色泥灰岩、细粉晶灰岩夹薄层硅质条带。产十分丰富的指纹状恩托莫介超科化石,同时共生有竹节石、菊石、牙形刺、三叶虫、薄壳类型的腕足类和双壳类等化石。⑤榴江组五指山段,下部主要为灰色扁豆状灰岩和条带灰岩;上部为灰色扁豆状灰岩,夹硅质岩和硅质泥岩。产极为丰富的指纹状恩托莫介超科化石,并共生有菊石、牙形刺、三叶虫、薄壳类型的腕足类和双壳类等化石。⑥同车江组(或鹿寨组下部),为青灰色泥灰岩、泥岩。指纹状恩托莫介超科化石丰富,共生有菊石、牙形刺等化石。本剖面为泥盆系“南丹型”相型地层的命名剖面,代表浮游相沉积。瓦利塞认为“南丹型”相型地层属地槽型盆地相沉积,但由于缺失地槽型沉积特征,阮亦萍则归它到地台型广海盆地相沉积(王尚启等,1984)。总体来说,根据岩性变化和共生或共存的生物群特征,自塘丁组到榴江组海水是渐次加深的。

(3) 广西隆林含山上泥盆统剖面,仅出露弗拉阶响水洞组(=榴江组蜡烛台段),岩性由灰色、灰白色硅质岩、含泥硅质岩和黄色硅质泥岩组成。在本组上部,即黄色硅质泥岩中产有极为丰富的指纹状恩托莫介超科化石,共生化石包括竹节石、牙形刺、三叶虫等。根据岩性和共生生物群特征,被归为“南丹型”沉积,即浅海盆地相或所谓“台槽相沉积(王尚启等,1987)。

(4) 黔南望谟桑郎水电站剖面,包括下泥盆统上埃姆斯阶到中泥盆统艾菲尔阶的塘乡组,中泥盆统吉维特阶的罗富组。①塘乡组下部主要为黑、黄、紫红色泥岩和钙质泥岩,夹黑色、深灰色灰岩和泥灰岩;上部为黑色厚层钙质泥岩和黑色薄至中厚层泥岩,夹黑色中厚层灰岩。产指纹状恩托莫介超科化石,共生化石主要为竹节石和少量底栖介形类。②罗富组下部为黑色薄至中厚层硅质泥岩;中部为黑色泥岩和钙质泥岩;上部为黑色硅质、泥质夹磷结核泥岩及燧石层。产指纹状恩托莫介超科化石,共生化石为竹节石。本剖面的塘乡组和罗富组可与广西南丹罗富剖面相应层组比较,也属地台型广海盆地相沉积(王尚启等,1986a)。

另外,在广西桂平木圭榴江组蜡烛台段顶部,赋含丰富指纹状恩托莫介超科化石的含锰灰岩层(风化后成锰矿),经矿相分析,表明为(盆地)深水沉积(韦灵敦口述)。广西桂林地区,产有丰富指纹状恩托莫介超科化石的榴江组和鹿寨组,为台槽或

台地凹陷沉积 (Wang and Becker, 1991)。在湘中南, 上泥盆统余田桥组分为 3 种沉积类型, 其中含指纹状恩托莫介超科化石和竹节石化石的可与浮游相“南丹型”地层对比 (侯鸿飞等, 1988)。在滇东南, 含 (浮游) 介形类 (指纹状恩托莫介超科) 化石和竹节石化石的上泥盆统榴江组被归为浮游相“南丹型”沉积相 (侯鸿飞等, 1988)。

迄今为止, 仅知指纹状恩托莫介超科化石产自“南丹型”相型地层, 与海水较深和低能的台间海槽沉积环境密不可分。而在底栖相, 即“象州型”相型地层中, 基本上未发现过指纹状恩托莫介超科化石, 究其原因, 可能包括: ①环境因素, 即“象州型”沉积一般代表浅水高能环境, 不宜它们的生存; ②由于它们壳壁薄且主要为几丁质成分, 在在地带不易保存为化石。

二、恩托莫介超科的功能形态

恩托莫介超科, 特别是菱形恩托莫介科和恩托莫介科是营浮游还是营底栖生活方式, 一直是争论的问题。根据 Gooday (1983) 归纳, 主张营浮游生活方式的形态证据大致包括: ①壳壁薄, 由内、外两层组成且主要为几丁质成分, 很少钙化和流线型壳体; ②突的腹边; ③壳体趋向于变圆, 以提高 (壳体) 表面与容积的比率。另外, 一些种发育有突边状条纹 (flange-like ribs), 增加了壳的表面积, 增加浮力和减缓下沉速度; 世界性分布, 特别在一些相型中, 他们十分丰富, 而其他化石 (除浮游生物外) 通常贫乏或甚至缺失。

根据生态特征, Gooday (1983) 还将恩托莫介超科与孔环金星介科 (Halocyprididae) 进行了比较, 论证恩托莫介超科主要营浮游生活方式。孔环金星介科的绝大多数分子是现生的且是真正的海洋浮游生物, 恩托莫介超科与它之间有许多相似之处: 其一, 两者均具有弱钙化的壳体; 其二, 恩托莫介超科的很多属种都发育有前腹凹痕 (antero-ventral indentation), 例如 *Franklinella*, *Bertillonella*, 此构造与孔环金星介科的喙痕 (rostral incisure) 相似, 供第二对触角伸出体外进行游泳; 其三, 许多恩托莫介超科的分子, 如 *Richteria longisulcata* Wang et Zhang, 1983, *Bisulcoentomozoe* Wang et Zhang, 1983 及其种, *Trisulcoentomozoe* Wang, 1989 及其种, *Yulinentomozoe* Wang, 1989 及其种, 在中槽前部或在中槽前部和前腹槽上部发育有明显的膨胀或瘤或大的结节状突起, 这种构造特征可与孔环金星介科的槽前穹隆比较, 用于调节第二对触角的伸出和缩进。

除上述外, 笔者还认为, 恩托莫介超科分子的两壳等大或近于等大, 有利于浮游; 某些分子腹部具有向下伸出的腹刺, 不利于底栖, 如 *Franklinella* Stewart et Hendrix, 1945, *Yulinentomozoe* Wang, 1989, *Paraungerella* Wang, 1986。

Blumenstengel (1965, 1973) 认为菱形恩托莫介科和恩托莫介科分子营底栖生活方式, 其理由是它们的壳体是强烈钙化的; Kozur (1972) 说它们是典型的深水、冷水型 (psychrosphaeric) 底栖介形类, 因为它们在上泥盆统头足类灰岩中缺失或非常稀少。

菱形恩托莫介科和恩托莫介科的分子, 如上所述, 均产自“南丹型”地层。“南丹型”地层代表海水较深和低能环境下的台间海槽和海槽沉积。与其共生或共存的化石主要为浮游或假浮游生物, 如竹节石、菊石、牙形刺、薄壳类型的腕足类和双壳类等。菱形恩托莫介科和恩托莫介科的分子产出的岩石性质, 常为缺氧或甚至为含毒环境下的沉积, 如广西南丹罗富剖面上泥盆统榴江组, 其硅质岩、含钙硅质岩、硅质灰岩和泥灰岩中常含有黄铁矿晶体; 又如在德国上泥盆统的 F/F 集群灭绝事件 (= Kellwasser

Event) 或缺氧事件中, 所有底栖生物, 包括底栖介形类全部消失, 而菱形恩托莫介科和恩托莫介科的分子则未受影响 (Groos-Uffenorde and Schindler, 1990)。菱形恩托莫介科和恩托莫介科的分子不仅分布广泛, 而且相同的属种也几乎是世界性分布的, 如产自德国, 特别是上泥盆统和下石炭统的属种, 除在华南几乎全被发现外, 在西伯利亚和北非等地也被找到。因此, 笔者更倾向于接受 Groos-Uffenorde 和 Schindler (1990) 的推论: 菱形恩托莫介科和恩托莫介科的分子主要营浮游生活方式。在华南, 我们也发现不少完整个体 (carapace), 经切片和镜下观察, 未发现壳壁被重钙化的现象。它们更不可能是深水、冷水型底栖介形类, 因为在华南, 许多产菱形恩托莫介科和恩托莫介科化石的广海盆地或台间海槽, 其水深一般不超过 500m, 而冷水型底栖介形类则栖息在 1 000—6 000m 深的海底 (Harten 口述)。具有浮游构造的丽足目介类, 有的并不一定营浮游生活方式, 如 *Vargula hilgendorfi* (Müller), 1890 (Vannier *et al.*, 2001)。因此, 也不排除部分指纹状恩托莫介超科的分子可能曾经营底栖生活方式。笔者注意到, 大多数指纹状恩托莫介超科的分子在地理分布上十分广泛, 而少数分子, 如 *Rabienella materni* (Volk), 1939, *R. volki* (Rabien), 1958, *R. schmidtii* (Rabien), 1958, 除在德国和华南个别剖面上被发现外, 在其他地区很少见有报道。据此推测, 在地理分布上十分广泛或在浮游相地层中随处可见的指纹状恩托莫介超科的分子可能营表层浮游生活, 相对而言, 对盆地海水深度的要求不甚严格。而那些可能营非表层浮游的分子, 假设营中层浮游, 要求盆地的海水必须达到一定深度, 并因此限制了他们的地理分布。产自广西隆林含山剖面弗拉阶响水洞组的 *Rabienella materni*, *R. volki*, *R. schmidtii* 等可能就是营非表层浮游的。响水洞组的岩性为黄色硅质泥岩, 共生化石为竹节石、牙形刺等。黄色硅质泥岩极为细腻, 沉积厚度也很小, 可能与搬运较远和海水较深相关。有关这方面的问题, 尚需进一步研究探讨。根据介形类组合特征及其所在生态位置, 作者 (1988a) 将它们划归为 5 个集群, 其中恩托莫介类集群 (entomozoacean association) (以前称足虫介类集群) 包括由指纹状恩托莫介超科分子组成的所有组合。单一的指纹状恩托莫介超科类组合, 代表盆地的海水深度超过 (除冷水型介形类以外的) 底栖介形类所能生存的海水深度。反之, 与底栖介形类共存, 意味着海水较浅。与底栖介形类共存的现象普遍存在于华南地区, 也说明华南地区的多数“盆地”不是真正的大洋盆地, 而是台上的凹陷部分或称台间海槽 (钟铿等, 1992)。

第五节 恩托莫介超科的生物地层序列

自 1978 年起, 笔者等开始收集和研究华南泥盆纪和早石炭世恩托莫介超科化石以来, 共发现 3 科、3 亚科、18 属、3 亚属和 122 种。根据上述分子的地层分布特征, 并参照国外已有成果, 先后建立、划分出 20 带和 4 亚带, 如表 1-1, 表 1-2 和表 1-3 所示。

一、下、中泥盆统恩托莫介超科的生物地层带

在华南, 下、中泥盆统菱形恩托莫介科和恩托莫介科的生物地层带主要由笔者 (1983a, b, 1984, 1986a, b, 1989; 王尚启和张晓彬, 1983) 创建, 共 7 带, 自下而上分别是:

(1) *beijuntangensis* 带 此前曾被命名为 *M. beijuntangensis* 组合或组合带 (王尚启,

1989; 钟铿等, 1992; 王成源, 2000)。本带的延限与带化石 *Monosulcoentomozoe beijuntangensis* (Wang), 1986 的延限一致。其他恩托莫介超科的共生分子如表 1-1 所示 (下同); 与牙行刺带的对比关系, 如表 1-4 所示 (下同)。目前仅知产自广西玉林樟木北均塘下泥盆统北均塘组上部 (上洛霍考夫阶)。

(2) *trisulcata* 带 此前也曾被命名为 *T. trisulcata* 组合或组合带 (王尚启, 1989; 钟铿等, 1992; 王成源, 2000)。本带为带化石 *Trisulcoentomozoe trisulcata* Wang, 1989 的延限带。目前也仅知产自广西玉林樟木北均塘下泥盆统北均塘组顶部和布拉格阶良禾塘组。

(3) *tuberculata* 带 由笔者和张晓彬 (1983) 建立, 其时间间隔, 自 *Bisulcoentomozoe tuberculata* Wang et Zhang, 1983 始现到 *longisulcata* 带的底界, 为 *B. tuberculata* 部分延限带, 包括由王尚启和张晓彬 (1983) 建立的 *largiglobosa* 组合。除带化石外, 出现在本带中的其他分子还有 *Paraentomozoe* sp., cf. *Entomozoe porifera* Polenova, 1970, *Trisulcoentomozoe?* sp., *Bolbozoe largiglobosa* Wang et Zhang, 1983 等。关于 *B. tuberculata*, 以前仅知产自塘乡组, 最近发现在塘丁组竹节石 *praecursor* 带上部, 在 *barrandei* 带中也还有其踪影, 延限比以前知道的要长; *Trisulcoentomozoe* 的一可疑种 (*T. ?* sp.) 被发现于 *praecursor* 带上部和 *barrandei* 带中, 并与 *B. tuberculata* 共生, 表明其延限不限于上洛霍考夫阶的顶部和布拉格阶, 还可能上延到下埃姆斯阶。本带已知产自广西南丹罗富剖面塘丁组到塘乡组的中—中上部, 即下泥盆统下埃姆斯阶到中泥盆统艾菲尔阶下部, 并还可能存在于贵州南部和欧洲相应的层位中。

(4) *longisulcata* 带 由笔者和张晓彬 (1983) 建立, 其时间间隔与 *Richteria longisulcata* Wang et Zhang, 1983 的延限一致。主要共生分子有 *B. tuberculata*, *Richteria exilis* Wang et Zhang, 1983 等。在此带中, *B. tuberculata* 似乎多为未成年体, 成年体上的后背结节通常消失。这一带已知产自广西南丹罗富、贵州南部等地区塘乡组的上部, 即中泥盆统艾菲尔阶上部。

(5) *nayiensis* 带 由笔者 (1986a) 建立, 为 *Richteria nayiensis* Wang et Zhang, 1983 的延限带。从此种在贵州南部地层中发现的情况来看, 与 *Bertillonella praeerecta* Wang, 1984 不共生且总是出现在赋含后者的层位之下。从广西南丹黄江地区产出的情况来看, 在 *R. nayiensis* 之下, 也就是在塘乡组和吉维特阶罗富组之间存在着一相当厚的砂岩层且无任何化石, 因此, *nayiensis* 带与 *longisulcata* 带之间是否存在间隔, 有待研究。此带在广西崇左那艺, 南丹黄江等地和贵州南部地区中泥盆统吉维特阶罗富组的下部均有发现。

(6) *praeerecta* 带 曾被命名为 *praeerecta-suberecta* 组合或组合带 (王尚启, 1984), 后来 (王尚启, 1986b) 被改划为 *praeerecta* 带和 *suberecta* 带。本带由 *Bertillonella praeerecta* 的延限定义。它主要产于中泥盆统吉维特阶罗富组的中、上部, 在广西境内和贵州南部地区均有分布。

(7) *suberecta* 带 曾被命名为 *suberecta-subcircularis* 组合或组合带 (王尚启, 1984), 后由笔者 (1986b) 改建为 *suberecta* 带。*Bertillonella suberecta* Wang, 1983 的延限比较长, 始现于 *praeerecta* 带且可能上延到 *torleyi* 带。此带的定义为 *B. praeerecta* 消失后和 *Franklinella torleyi* (Matern), 1929 出现前此段时间间隔, 为 *B. suberecta* 的部分延限带。