第 39 集
1997 年 10 月

海 洋 科 学 集 刊
STUDIA MARINA SINICA

No. 39
Oct., 1997

瓢形蛤类的系统分类问题*

方宗杰

（中国科学院南京地质古生物研究所，南京 210008）

瓢形蛤目（Modiomorphoida）系 Newell（1969）所建，被置于古异齿亚纲（Palaeoheterodonta），包括两个超科：瓢形蛤超科（Modiomorphacea）和圆壳蛤超科（Cycloconchacea）。Newell 当时就承认此目是异源的，显然包括了许多不同类群的祖先，只是为了方便才将它们放到一起。后来片齿蛤科（Lamellodontidae）被证明是腕足类，余下的圆壳蛤超科被置于射齿目（Actinodontoida），而改归于异壳亚纲（Heteroconchia）（Pojeta，1971，1978；Pojeta and Runnegar，1985）。故圆壳蛤超科不在本文讨论之列。

Pojeta（1971，1978）认为瓢形蛤科是贻贝科（Mytilidae）的祖先，70 年代以来一直主张将瓢形蛤超科改归同丝鳃亚纲（Isofilibranchia）。他和 Gilbert-Tomlinson（1977）以原归瓢形蛤科的 *Colpomya* 属为模式属建立了瓢形蛤超科的第二个科 Colpomyidae。

Bailey（1983）发现 *Modiomorpha* 属的模式种 *M. concentrica*（Conrad）保存有发育完好的韧片（nymph）和可疑的后侧齿，指出它与心蛤超科（Carditacea）的 *Permophorus* 属及厚壳蛤超科（Crassatellacea）的 *Hippopodium* 属甚为相似。Pojeta 等（1986）对该种的韧带构造提出了不同解释，认为它更象 *Mytilus* 型韧带，而不象是跨韧式（parivincular）韧带；他们还同时否认了侧齿在该种的存在。后来，Waller（1990）和 Carter（1990，p. 266，Fig. 49）分别作了大量观察、研究，终于进一步证实了 Bailey（1983）的发现。Waller（1990）并根据一系列证据提出 *Modiomorpha concentrica* 应归入畸韧亚纲（Anomalodesmata）。Johnston（1993）以及 Fang 和 Morris（1996）也支持这一意见。本文将简述本人对瓢形蛤类系统分类问题的一些最新看法。

一、拟瓢蛤科（Modiolopsidae）科名的重新启用

由于一般壳形特征的相似性，也由于 *Modiomorpha* 属的铰合构造长期以来含糊不清，奥陶纪的 *Modiolopsis* 属和泥盆纪的 *Modiomorpha* 属多年来一直被置于同一科中。因此，Modiolopsidae Fischer，1887 被看作是 Modiomorphidae Miller，1877 的次异名。

最近，韧片在 *Modiomorpha* 属中的存在得到确认（Bailey，1983；Waller，1990；Carter，1990；Johnston，1993；Fang and Morris，1996），从而导致对这两个属相互关系的重新认识。它们之间在铰合构造方面存在着十分明显的区别：

* 本文得到中国科学院古生物与古人类学科基础研究特别支持费的资助。

(1) 根据保存完美的北美标本，*Modiolopsis* 属的模式种 *M. modiolaris* (Conrad)发育原始而简单的后韧式韧带——韧带附着于壳顶后背边的凹槽中，缺乏任何其它支持韧带的构造(Pojeta，1971，图版 15，图 5，6)；而 *Modiomorpha* 具跨韧式韧带，发育向背方突起的韧片。

(2) *Modiomorpha* 铰板宽大，上具十分明显的生长线纹；*Modiolopsis* 则无此项特征。

(3) *Modiolopsis* 无齿，*Modiomorpha* 左壳具一枚大而不甚定形的楔形主齿。

就以上三项特征而言，*Modiomorpha* 与肋饰蛤科(Permophoridae)的特征基本吻合。与 *Modiomorpha* 属上述特征一致或基本一致的泥盆纪属还有 *Pseudosanguinolites*(Fang and Morris，1996)，*Nargunella* 和 *Phorinoplax* (Johnston，1993)等，它们与拟瓢蛤类的差别比较明显，而与肋饰蛤科的特征大体吻合。从系统演化的角度看，这几个以 *Modiomorpha* 为代表的泥盆纪属，似乎在奥陶纪的拟瓢蛤类和石炭-二叠纪的肋饰蛤类之间担当着中介的角色；但就铰齿和韧带构造而言，它们与肋饰蛤类的关系显然要密切得多。因此，LaRocque 和 Newell(1969)的瓢形蛤科的重新改组显然是不可避免的。Fang 和 Morris (1996)主张重新启用Modiolopsidae 一名，将原瓢形蛤科中与 *Modiolopsis* 特征一致的属，如 *Corallidomus*，*Whiteavesia*，*Runnegaria*，*Goniophoria*，*Paramodiola* 等，一并归入该科。Colpomyidae Pojeta and Gilbert-Tomlinson，1977 和 Modiolodontidae Fang and Morris，1996 也具有上述前两项与 *Modiolopsis* 一致的特征，但前一个科具球状或片状主齿，不完全位于铰板上，如 *Colpomya*，*Colpantyx*，以及 Liljedahl (1994) 新建的 *Aleodonta*，*Mimerodonta* 等属；而后一个科在壳顶下具数枚小而相互分离的主齿，完全位于铰板之上，如 *Modiolodon*，*Liromytilus*，*Eurymyella*，*Radiotodonta*，*Callodonta* 等属。这两个科虽然都具有铰齿，但与 *Modiomorpha* 属的铰齿特征显然不同。

以上三科共同组成了拟瓢蛤超科(Modiolopsacea)，仍属于同丝鳃亚纲的贻贝目(Mytiloida)中(Fang and Morris，1996)。此超科主要繁盛于奥陶纪和志留纪，至泥盆纪则逐渐被具有更有效铰合构造的瓢形蛤超科所取代。

以 Pojeta 为代表的学者十分强调 *Modiomorpha* 与 *Mytilus* 的亲缘关系(Pojeta et al.，1986)。就上述三项特征而言，与其说 *Mytilus* 和 *Modiomorpha* 相似，不如说与 *Modiolopsis* 更为相似。Mytilidae 很可能是由 Modiolopsidae 演化而来；*Modiomorpha* 似乎代表另一支演化方向，应与肋饰蛤类归为同类，它与 Mytilidae 之间存在演化关系的可能性不大。

二、肋饰蛤科(Permophoridae)一名的废弃

如前所述，*Modiomorpha* 与拟瓢蛤类之间在铰合构造方面存在三项重大区别，却与肋饰蛤科的特征吻合。Carter(1990)甚至在它们之间列举出 11 项共有的特征。因此，笔者看不出有多少理由来反对将它们置于同一科中。Pojeta 等(1986)否认 *Modiomorpha* 具有侧齿，但 Carter(1990)的详细研究却证实了微弱侧齿的存在。与 Pojeta 的观点相反，Fang 和 Morris(1996)认为侧齿的存在并不是肋饰蛤科的关键特征。某些肋饰蛤科的成员，如 *Daharina* 属，就完全缺失侧齿。此外，肋饰蛤科铰齿的一个重要特点就是不甚定形、不甚

规则,较为多变,从而与异齿类的铰齿不同。以 *Stutchburia* 属为例,即使在同一个种中,侧齿存在与否仍然是可变的(Dickins,1963)。*Modiomorpha* 侧齿的不确定状态,也许恰好证明了其侧齿的起源与异齿类不甚相同。

由于 Permophoridae van de Poel,1959(1895)的命名晚于 Kalenteridae Marwick,1953,有人主张以后者来替代前者(Navesskaya et al.,1971;Carter,1990)。然而,根据"国际动物命名法规"第 39 条,Permophoridae 应采用被替代的 Pleurophoridae Dall,1895 的日期,故仍保持对 Kalenteridae 的优先权。既然我们已将 *Modiomorpha* 和 *Permophorus* 置于同一科中,而 Modiomorphidae Miller,1877 的命名显然最早,故应成为本科的有效名称,其余名称均应作为次异名而被废弃。

三、瓢形蛤类的系统分类位置

如前所述,本文的 Modiomorphidae 大致相当于《Treatise on Invertebrate Paleontology》(1969)一书中的 Permophoridae。在该书中,此科被当作心蛤科(Carditidae)的祖先而归入异齿亚纲(Heterodonta)(Chavan,1969)。近来不少学者都主张将此科与心蛤科分开,改置于畸韧亚纲(Anomalodesmata)(Waller,1990;Carter,1990;Johnston,1993;Fang and Morris,1996)。

Modiomorphidae(=Permophoridae,下同)与 Carditidae 的相似性很可能是趋同的结果。它们在 Bernard 齿式上的相似性,是以往将它们归入同一超科的最重要理由之一。Bernard (1895)在异齿类齿式研究方面所作的贡献是显而易见的,这在帘蛤目(Veneroida)的分类研究中尤为突出。然而,多年来的实践已经证明,齿式上的类似并不直接意味着同源。正因为如此,Newell 和 Boyd 主张,当同源性尚不能充分肯定时,不宜采用 Bernard 齿式,而应代之以更为客观的 Steinmann 齿式(Boyd and Newell,1969;Newell and Boyd,1975)。

和心蛤科不同,瓢形蛤科的铰齿以不定形性、可变性和不规则性为特点,有时甚至在同一个种中也表现出相当程度的变异。心蛤科通常具前侧齿,内壳边缘具边缘齿凹;瓢形蛤科既无前侧齿,也无边缘齿凹。Newell(1939)对铰齿互换现象(transposition)的研究,发现 *Permophorus* 的铰齿互换同时发生于主齿和侧齿,而异齿类后侧齿的互换通常是独立发生的。这证明瓢形蛤类的后侧齿很可能有着与异齿类不甚相同的起源。在一些瓢形蛤类中经常发现表壳层的钙化现象(periostracal calcification),如颗粒状或疹粒状突起之类。这在畸韧亚纲颇为常见,但在心蛤科或其它异齿类中则从未见到此类现象。

另一方面,心蛤科与爱神蛤科(Astartidae)之间的相似性早已引起许多学者的注意。Yonge(1969,1978)明确主张将心蛤科和爱神蛤科合并于厚壳蛤超科(Crassatellacea)中。*Cardita*,*Astarte* 和 *Crassatella* 很可能起源于晚古生代的共同祖先,因此,心蛤科和瓢形蛤类之间不大可能存在着直接的演化关系。与之类似的还有原先被归入厚壳蛤超科的马蹄蛤科(Hippopodiidae)(Cox,1969,p. N582),此科也应是瓢形蛤超科的成员(Fang and Morris,1996)。

关于瓢形蛤类的分类位置,目前存在两种不同意见。一是置于同丝鳃亚纲(Pojeta,

1971,1978;Pojeta and Runnegar,1985;Pojeta *et al.*,1986;Carter,1990),另一是置于畸韧亚纲(Morris,1978;Waller,1990;Morris *et al.*,1991;Johnston,1993;Fang and Morris,1996)。

据 Waller(1990)研究,*Mytilus* 的韧带属平韧式(planivincular),无韧片,却发育特化了的假韧片(pseudonymph),常呈白色,也称为弹回体脊(resilial ridge);这与 *Modiomorpha* 的跨韧式韧带差别甚大。Waller 还从齿系、壳微构造、个体发育等方面论证了将 *Modiomorpha* 归入畸韧亚纲的理由。Carter(1990)也详细列举了 *Modiomorpha* 与泥盆纪笋海螂类(Pholadomyoida)的 *Grammysioidea* 之间的相似之处,但他仍沿用了 Pojeta 的分类意见。考虑到瓢形蛤类与原始的笋海螂类。如血石蛤科(Sanguinolitidae)之类尤其相似,本文赞同将它归入畸韧亚纲。

瓢形蛤类与笋海螂类(Pholadomyoida)之间也存在一些比较明显的区别:(1)笋海螂类一般无齿,即使有齿,往往更弱,更不定形;(2)笋海螂类一般都属等柱类(isomyarian),而瓢形蛤类是异柱类(heteromyarian);(3)笋海螂类营内栖掘穴生活,而瓢形蛤类一般都具足丝,可能是以足丝营表栖或内栖生活(epibyssate or endobyssate habits)。很可能瓢形蛤类和原始的笋海螂类起源于共同的祖先,由于在生活习性方面的明显分异而导致它们向着不同的方向演化。因此,瓢形蛤类作为一个独立的超科被暂置于笋海螂目中(Fang and Morris,1996)。它似乎代表畸韧亚纲中比较特殊的一支。瓢形蛤类的生活习性与 Mytilidae 相似,但铰合构造方面的差异却很明显,因此,它们在壳形特征上的相似应当是趋同的结果。

参 考 文 献

Bailey,J. B.,1983,Middle Devonian Bivalvia from the Solsville Member(Marcellus Formation),Central New York State,*Bull. Amer,Mus. Nat. Hist.*,174(3):193—326.

Bernard,F.,1895,Premiere note sur le developpement et la morphologie de la coquille chez les lamellibranches,*Soc. Geol. France,Bull.*,23:104—154.

Boyd,D. W. and N. D.,Newell,1969,Addendum:Limitations of Bernard and Munier-Chalmas system for bivalve hinge notation,In:Moore,R. C. (ed.),Treatise on Invertebrate Paleontology,part N,Mollusca 6,p. N908—N913,Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas Press,Lawrence.

Carter,J. G.,1990,Evolutionary significance of shell microstructure in the Palaeotaxodonta,Pteriomorphia and Isofilibranchia(Bivalvia:Mollusca),In:Carter,J. G. (ed.),Skeletal biomineralization:patterns,processes and evolutionary trends,vol. 1,Van Nostrand Reinhold,New York,135—296.

Chavan A.,1969,Family Mactromyidae,Superfamily Carditacea,Part N,Mollusca 6,p. N511—513,N543—548,In:Moore,R. C. (ed.),Treatise on Invertebrate Paleontology,Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas Press,Lawrence.

Cox,L. R.,1969,Families Pachycardiidae,Myophoriidae and Hippopodiidae,Part N,Mollusca 6,p. N467—468,N472—476,N582—N583. In:Moore,R. C. (ed.),Treatise on Invertebrate Paleontology,Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas Press,Lawrence.

Dickins,J. M.,1963,Permian pelecypods and gastropods from Western Australia,*Bull. Austral. Bur. Mineral Resources*,63:1—203.

Fang Zong-jie and N. J.,Morris,1996,The genus *Pseudosang uinolites* and some modioliform bivalves(mainly Palaeozoic),*Palaeoworld*,Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy,Nanjing Institute of Geology and Palaeontology,

Academia Sinica, no. 7: 49—69.

Johnston, P. A., 1993, Lower Devonian Pelecypoda from southeastern Australia, *Mem. Assoc. Austral. Palaeont.*, 14: 1—134.

LaRocque, A. and N. D. Newell, 1969, Superfamily Modiomorphacea, Part N, Mollusca 6, p. N393—399, In: Moore, R. C. (ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology, Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas Press, Lawrence.

Liljedahl, L., 1994, Silurian nuculoid and modiomorphid bivalves from Sweden, *Fossils and Strata*, 33: 1—89.

Morris, N. J., 1978, The infaunal descendants of the Cycloconchidae: an outline of the evolutionary history and taxonomy of the Heteroconchia, superfamilies Cycloconchacea to Chamacea, *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B 284: 259—275.

Morris, N. J., J. M. Dickins and K., Astafieva-Urbaitis, 1991, Upper Palaeozoic anomalodesmatan Bivalvia. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist.*, (*Geol.*), 47: 51—100.

Navesskaya, L. A., O. A., Scarlato, Ya. L. Starobogatov and A. G. Eberzin, 1971, New ideas on bivalve systematics, *Paleon. Jour.*, 2: 141—155.

Newell, N. D., 1939, Transposed hinge in a Paleozoic pelecypod, *Amer. J. Sci.*, 237(3): 178—180.

Newell, N. D., 1969, Order Modiomorphoida, part N, Mollusca 6, p. N393—N401. In: Moore, R. C. (ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology, Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas Press, Lawrence.

Newell, N. D. and D. W., Boyd, 1975, Parallel evolution in early trigoniacean bivalves, *Bull. Amer, Mus. Nat. Hist.*, 154 (2): 1—162.

Pojeta, J., Jr., 1971, Review of Ordovician pelecypods, *Geol. Surv. Prof. Pap. U. S.*, 659: 1—46.

Pojeta, J., Jr., 1978, The origin and early taxonomic diversification of pelecypods, *Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B.*, 284: 225—246.

Pojeta, J., Jr. and J. Gilbert-Tomlinson, 1977, Australian Ordovician pelecypod molluscs, *Bull., Aust. Bur. Min. Res.*, 174: 1—64.

Pojeta, J., Jr. and B. Runnegar, 1985, The early evolution of diasome molluscs, In: Truemen, E. R. & Clarke, M. R. (eds.), The Mollusca, vol. 10, Evolution of Mollusca, Part 7: 285—336, New York, Academic Press.

Pojeta, J., Jr., Zhang Ren-jie and Yang Zun-yi, 1986 Systematic paleontology of Devonian Pelecypods of Guangxi and Michigan, *U. S. Geol. Surv. Prof. Pap.*, 1394-A-G: 57—108.

Waller, T. R., 1990, The evolution of ligament systems in the Bivalvia, In: Morton, B. (ed.), The Bivalvia-Proceedings of a Memorial Symposium in Honour of Sir C. M. Yonge, Hong Kong Univ. Press, 49—71.

Yonge, C. M., 1969, Functional morphology and evolution within the Carditacea (Bivalvia), *Proc. malac. Soc. London*, 38: 493—527.

Yonge, C. M., 1978, Significance of the ligament in the classification of the Bivalvia, *Proc. R. Soc. London*, B202: 231—248.

REMARKS ON THE TAXONOMIC POSITION OF MODIOMORPHIDS(BIVALVIA)

Fang Zongjie

(*Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing* 210008)

ABSTRACT

There is apparently no consensus on the definition and taxonomic composition of the Modiomorphidae. The more traditional view has been to unite Devonian *Modiomorpha* with Ordovician modiolopsids so that the family name Modiolopidae has been rejected as a junior subjective synonym of the Modiomorphidae (LaRocque and Newell, 1969; Bailey, 1983, Pojeta *et al.*, 1986; Carter, 1990; Johnston, 1993; Liljedahl, 1994). However, Fang and Morris (1996) were of quite different opinion. Here some problems concerning the separation of *Modiomorpha* from the Modiolopsacea and of the Modiomorphidae from the Carditacea are discussed.

The Modiomorphidae, under the name Permophoridae has long been placed in the superfamily Carditacea of the Heterodonta and postulated as the ancestor of carditids, while the genus *Modiomorpha* has been assigned to another subclass owing to inadequate information about its internal features, especially the ligament structure. This is why the investigation of the relationships between them was long hindered. The Devonian *Modiomorpha* and such like occupy and intermediate morphological position between the Ordovician Modiolodontidae and the post—Devonian Permophoridae, but has closer relations with the latter.

The similarity of the Modiomorphidae (=Permophoridae) to the Carditidae is apparently superficial and may be due to convergence. In brief, it is difficult to discern close phylogenctic relationship between carditids and modiomorphids. The true relationship of the latter is with the Anomalodesmata (Morris, 1978; Waller, 1990; Morris *et al.*, 1991; Johnston, 1993; Fang and Morris, 1996).