

文章编号:1007 - 3701(2009)04 - 0059 - 24

新铺地区晚三叠世早期腕足类及其古生态环境 ——兼论海百合类和双壳类假浮游古生态

曾庆奎

(宜昌地质矿产研究所 湖北 宜昌 443003)

摘要:本文论述贵州关岭新铺地区上三叠统下部竹杆坡组中部至小凹组下段所产的腕足动物群及其古生态环境。该区目前共获得腕足类6个目,6个科,7个属,8个种(含4新种)和1个属种未定。根据这些腕足类的固着方式、生活习性、壳体形态和大小,以及组合特征,可以从下到上将它们分为 *Pseudokoninckina*, *Laballa*, *Linguloid* 等3个群落。该3个群落的生态底域分别位于 BA₄ 至 BA₃ 外侧、BA₂ 和 BA₁, 表明本区从竹杆坡组中部至小凹组下段的沉积环境是由较为深水逐步向较为浅水过渡,应为海退过程的沉积产物。同时,本文还论证了当时不可能存在为海百合类和双壳类提供假浮游的载体,它们应是底栖生物,并且指出那些被认为是假浮游的化石证据的分析与推断存在片面性。

关键词:腕足动物群;底栖组合;海百合类和双壳类;假浮游生活方式;底栖生物;上三叠统;关岭新铺地区

中图分类号:Q915.816

文献标识码:A

1 前言

小凹组下段是世界著名的“关岭生物群”的产出层位,产有大量、保存非常完整的海龙类(Thalattosauroid)、大型鱼龙类(Ichthyosauroid)、盾齿龙类(Placodusoid)等海生爬行动物^[1-4];同时产有大量、保存非常完美的海百合类(Crinoids)^[2-6],以及很丰富的双壳类(Bivalves)^[2-3,7]、菊石类(Ammonites)^[2-3,8];此外还产有较为丰富的腕足类(Brachiopods)^[2-3,9]、鱼类(Fishes)^[2-3]、软骨鱼类(Elasmobranchoid)^[2,10]、牙形石类(Conodonts)^[2,11],以及陆生植物(Plantes)^[2-3,12]等多门

类化石,确实为名符其实、世界罕见的化石库^[2-3,13]。

腕足动物属于海生窄盐性底栖动物,生存于正常海的海底域,具有明显区域性分布特征,且在纵向上具有垂直分带现象,这与陆生植物在不同纬度和不同高度生长着不同植物群落的特性相仿。因此,腕足动物早就被著名的古生态学家^[14-18]作为识别古生态环境的重要标志,作者^[19]也曾对此作过探讨。本文在对新铺地区晚三叠世竹杆坡组中部至小凹组下段早期腕足类古生物化石进行系统描述的基础上,重点探讨其古生态环境,此项工作对于“关岭生物群”整体古生态环境的分析和推断具有重要意义;同时,还探讨了前人提出的本区海百合类和双壳类的生活方式为营假浮游的观点^[2-3,6],认为这些生物应该是营底栖的。

收稿日期:2008-12-08

基金项目:中国地质调查局“关岭生物群特征及其环境演化”(编号:20031300053)。

作者简介:曾庆奎(1937—),男,研究员,从事腕足类、地层及古生态环境研究。

2 系统描述^[9,20-32]

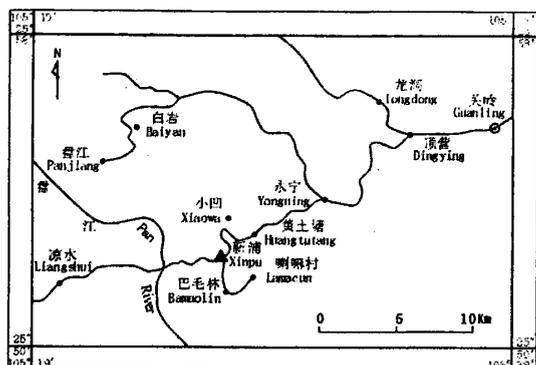


图1 关岭县新铺地区交通位置图

Fig. 1 Geographic location of Xinpu area, Guanling County (solid triangle showing the sampling place).

舌形贝目 Order Lingulida Waagen, 1885

舌形贝超科 Superfamily Lingulioidea Menke, 1828

舌形贝科 Family Lingulidae Menke, 1828

半舌形贝属 Genus *Semilingula* Popov, 1990

模式种 *Lingula arctica* Miloradovich (1936)

李波尔德氏半舌形贝(相似种) *Semilingula cf. lipoldi* (Stur)

图版 I - 1a, 2

1890 *Lingula lipoldi* Stur, Bittner, P. 291, Pl. 40, Fig. 31

描述: 当前贝体中等大, 壳长 3.4 cm, 宽 2.7 cm; 轮廓舌形状, 两侧边近平行, 后缘钝尖, 前结合缘圆滑; 双壳凸度都很平缓, 贝体很薄, 壳表饰有同心生长线。当前标本在未成化石之前是经过短距离水搬运, 为介壳滩形式堆积。

讨论: 自 *Lingula* Bruguière (1797) 一属创名 200 多年以来, 从寒武纪至中生代的许多舌形贝类 (Linguloid) 都曾被归入该属。但在最近几十年来, 不少古生物学家对那些舌形贝类重新进行研究, 从中另建立一些新属, *Lingula* 生存的地质时代也不断地被重新厘定, 2000 年版重新修订的《Treatise on Invertebrate Paleontology》^[31], 也将 *Lingula* 的地质时代限定在白垩纪(?)、古近纪(第三纪)至全新世, 而已往在阿尔卑斯山脉一带三叠纪期间所产的

被确定为 *Lingula* (Bittner, 1890, 图版 39, 图 26 - 30 和图版 40, 图 31)^[30] 应作相应的修改: 其中图版 39, 图 26, 其背肌痕面两前侧各具一条短脊, 当前它应改为 *Lingularia* Biernat et Emig (1993); 而图 27 的背内具有发育不全的中脉管痕, 当前它应归入 *Semilingula* Popov (1990); 图版 40, 图 31 虽然未见其内部构造, 但其外表轮廓更接近于 *Semilingula*, 因而也应改归于 *Semilingula* 这个属。

贵州新铺地区小凹组下段所产的舌形贝类虽然未见其内部构造, 但其外部形态与 *Semilingula lipoldi* (Stur) (Bittner, 1890, 图版 40, 图 31) 很接近, 只是当前的贝体稍微大些。因此, 将当前标本定为 *Semilingula cf. lipoldi* (Stur)。

产地层位: 贵州关岭县新铺乡喇嘛村; 上三叠统下部(卡尼阶)小凹组下段中部。

颅形贝目 Order Craniida Waagen, 1885

颅形贝科 Family Craniidae Menke, 1828

颅形贝属 Genus *Crania* Retzius, 1781

模式种 *Anomia craniolaris* Linnaeus, 1758

疑问颅形贝未定种 *Crania?* Sp.

图版 I - 3~4

描述: 当前贝体很小, 壳宽一般为 2 mm ±; 背壳亚圆形, 凸度低缓, 前中部具一细弱中沟; 腹壳凸度较高, 呈亚圆锥状, 腹壳顶稍微靠近于后部, 后铰合缘较为平直, 两侧缘和前缘连接成圆弧状。壳表饰有微弱同心生长纹。当前的标本虽然较多, 但却未见其内部构造, 现在只能根据其外形和壳表特征疑问地归入 *Crania?* sp.

产地层位: 贵州关岭县新铺乡巴毛林; 上三叠统下部卡尼阶小凹组下段顶部。

小嘴贝目 Order Rhynchonellida Kuhn, 1949

基贝超科 Superfamily Basiliolacea Cooper, 1959

小诺雷尔科 Family Norellidae Ager, 1959

小诺雷尔贝属 Genus *Norella* Bittner, 1890

模式种 *Rhynchonella refractifrons* Bittner, 1890

三角形小诺雷尔贝(新种) *Norella triangulata* Zeng sp. nov.

图版 III - 1a-f; 图 2

词源: *triangulatus* 为拉丁语三角形之意。

描述: 贝体小,模式标本长8.5 mm,宽7.9 mm,厚6 mm;轮廓近三角形,最大壳宽位于贝体中前部;两后侧缘较平直,并向喙部逐步尖缩;两前侧缘宽圆;前结合缘为褶单槽型;侧视为腹双凸型;铰合线十分短,弯曲;腹喙小,轻微内弯;茎孔小,圆,中窗型。壳表前部以及在内层均可见到毛发状放射纹和同心纹。

腹壳凸度中等,最大凸度位于顶区;腹中隆显著,宽平,在中隆前部或多或少呈浅凹状(图版 III - 1e)。背壳凸度相对较低,仅在中后部较为隆起;宽深背中槽始于喙部附近,并向前逐步加宽加深,在中槽前部或多或少呈轻微凸起(图版 III - 1d)。

腹内: 铰齿粗壮,无齿板和腹中隔板(图2)。

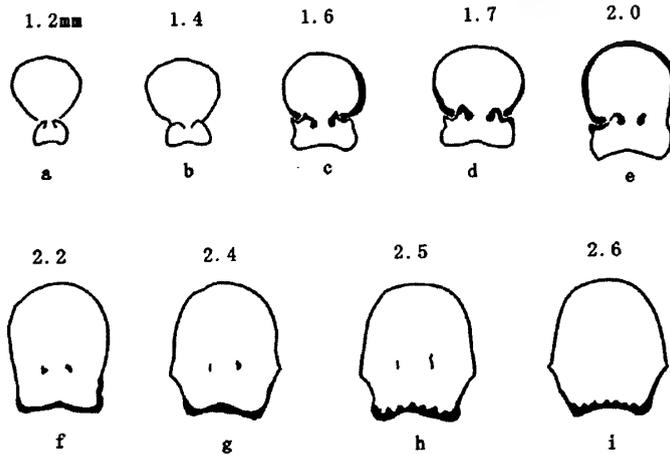


图2 *Norella triangulata* sp. nov. 连续横切面, ×3, 标本号 CT₃B-8

Fig. 2 Serial transverse sections through the beak of *Norella triangulata* sp. nov., ×3, CT₃B-8

背内: 狭窄而分离的铰板与内铰窝脊合并成棍棒状,凸向腹方,并向背方倾斜(图2);腕棒刺状,短,约为壳长的1/3;在背壳底中后部见数条低脊(可能为脉管痕);无主突起和背中隔板。

比较: 本新种的外形和凸度与 *Norlla refractifrons* (Bittner, 1890, P. 135, Pl. 31, fig. 8) 很相似,其区别是本新种的背中槽和腹中隆很显著,并且在壳表和内层见有毛发状放射纹和同心纹。

产地层位: 贵州关岭县新铺乡小凹村;上三叠统下部(卡尼阶)竹杆坡组中部。

小凹小诺雷尔贝(新种) *Norella xiaowaensis* Zeng sp. nov.

图版 III - 2~3;图3

词源: xiaowa 为模式标本的产地小凹的汉语拼音

描述: 贝体小,长6~8.4 mm,宽4.9~7

mm,厚3.9~6 mm,轮廓为纵椭圆形,最大壳宽位于中前部,铰合线很短,弯曲;侧视为腹双凸型;后侧缘较直,并向喙部尖缩;前侧钝圆;前结合缘宽单槽型。腹壳凸度较大,纵中部隆脊状,脊顶圆滑;腹喙小,微弯;茎孔小,圆,中窗型。背壳凸度较低,仅在背壳中后部稍微隆起;背中槽宽而深;始于喙部附近,并向前逐步加深,槽底呈阔圆状。

内部构造与 *Norella triangulata* sp. nov. 相仿,但本新种在背内壳底中前部仅见有3条低脊,较前者少一些(图3)。

比较: 在壳饰和内部构造特征方面,本新种与 *Norella triangulata* sp. nov. 近同,但本新种的轮廓为纵椭圆形,前结合缘为阔圆单槽型,两者区别明显。

产地层位: 贵州关岭县新铺乡小凹村,上三叠统下部(卡尼阶)竹杆坡组中部。

无窗贝目 Order *Athyridida* Boucot, John-

son et Staton, 1964

康尼克贝亚目 Suborder Koninckinidina 2006

Harper, 1993

康尼克贝科 Family Koninckinidae Davidson, 1853

son, 1853

假康尼克贝属 Genus *Pseudokoninckina*

Zeng, 2006

模式种: *Pseudokoninckina xinpuensis* Zeng,

新铺假康尼克贝 *Pseudokoninckina xinpuensis* Zeng.

图版 II - 1~13; 图 4~6

2006 *Pseudokoninckina xinpuensis* Zeng. P. 69

-76, pl. 1 fig. 1-13.

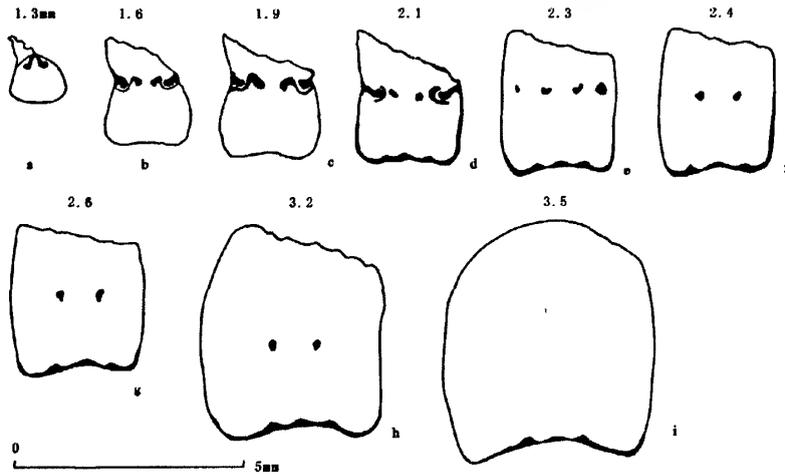


图3 *Norella xiaowaensis* sp. nov 连续横切面, 标本号 CT₃B-10
 Fig. 3 Serial transverse sections through the beak of *Norella xiaowaensis* sp. nov. CT₃B-10

描述: 壳小, 壳宽 6 ~ 9 mm, 轮廓亚方形; 铰合线直, 等于最大壳宽; 主端近直角状, 两耳翼端向背方膝曲; 侧视强烈凹凸型; 贝体强烈膝曲, 拖曳部长; 体腔很窄, 两侧区和拖曳部薄壳状 (图版 II - 10, 12; 4a ~ j)。腹壳强凸, 顶区较平坦, 两侧坡陡; 腹喙小, 微弯; 腹铰合面显著, 高 0.6 ~ 0.7 mm, 强烈正倾型; 腹三角孔小, 洞开。背壳极为深凹, 中部最低; 两侧坡高又陡峭 (图版 II - 10; 4a ~ j), 前坡陡, 仅两后侧区较平坦; 背铰合面较低, 超倾型; 背三角孔被背三角双板覆盖。壳表饰有毛发状放射纹和同心生长线。

腹内: 铰齿小, 无齿板; 两侧隔板极高, 又长, 从腹窗腔两后侧开始伸出, 并延伸至腹肌痕面两前侧; 腹中隔脊低宽, 前部二分叉, 后部三分叉; 在肌痕面侧缘和前缘具许多放射状短脊 (可能为脉管痕); 腹肌痕面显著; 闭肌痕一对, 窄, 亚长方形; 一对启肌痕较大, 新月状, 位于闭肌痕两外侧 (图 6)。

背内: 主突起高强, 主突起后部具 3 条小短沟, 其前部为单脊状 (图 4c ~ e); 铰板小, 新月状, 它的内缘与外铰窝脊相联合 (图 4d); 第三壳层发育, 并在背壳底两侧区各形成一条隆脊 (图版 II - 5; 图 5); 腕骨是由成对的腕螺圈组成, 螺顶指向腹方, 腕螺通常少于 6 圈。

产地层位: 贵州关岭县新铺地区; 上三叠统下部 (卡尼阶) 竹杆坡组中部。

石燕贝目 Order Spiriferida Waagen, 1883
 准石燕贝超科 Superfamily Spiriferinacea Davidson, 1884

拉巴贝科 Family Laballidae Dagens, 1962

拉巴贝属 Genus *Laballa* Moisseiev, 1962

模式种 *Spiriferina suessi* Winkler, 1859

粗糙拉巴贝 *Laballa scabrula* Ching (Jin),

Sun et Ye

图版 I - 5a ~ f; 图 7

1979 *Laballa scabrula* Ching (Jin), Sun et Ye, P. 177, pl. 49, fig. 26 - 34

1981 *Mentzelia scabrula* (Ching, Sun et Ye), Sun, in Palaeontology of Xizang, Book 3, P. 207, Pl. 7, fig. 23 - 30.

描述: 贝体中等大, 长 25.5 mm, 宽 27.5 mm, 厚

22 mm; 轮廓亚圆形; 侧视近等双凸型; 铰合线微弯, 短于最大壳宽; 主端和侧缘阔圆; 前结合缘单褶型。腹喙大, 微弯; 腹铰合面高, 微弯; 腹三角孔大, 洞开; 腹中槽始于腹壳中前部。背喙较小; 背铰合面低; 背三角孔洞开; 背中隆仅限背壳前部。壳表后部光滑, 仅在贝体前部饰有低弱圆壳褶和同心线。疹壳质?

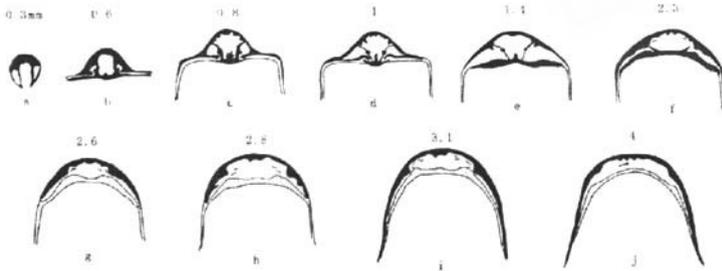


图4 *Pseudokoninckina xinpuensis* Zeng 连续横切面, $\times 3.8$, 标本号 $GT_3 - B17$

Fig. 4 Serial transverse sections through the beak of *Pseudokoninckina xinpuensis* Zeng, $\times 3.8$, $GT_3 - B17$

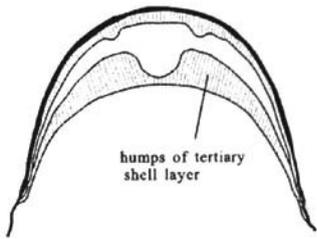


图5 根据图版II, 图5恢复, $\times 7$

Fig. 5 Reconstructed based on pl. II, fig. 5, $\times 7$, showing humps.

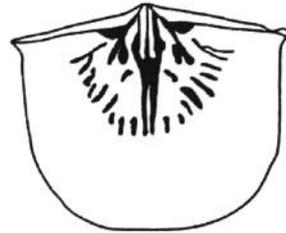


图6 根据图版II, 图7恢复, $\times 4.5$, 示腹内构造

Fig. 6 Reconstructed based on pl. II, fig. 7, $\times 4.5$, showing interior structures of ventral valve

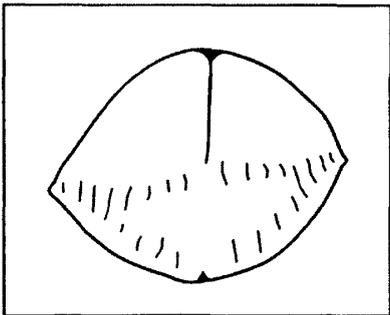


图7 *Laballa scabrula* 的风化横切面, 示内部构造, $\times 1.5$, $GT_3 B - 26$.

Fig. 7 Weathered transverse section of *Laballa scabrula*, $\times 1.5$, showing internal structure, $GT_3 B - 26$

在标本编号 $GT_3 B - 26$ 的一贝体斜横断面经风化露出腹中隔板高长, 背中隔板低而长; 腕螺 8 圈, 腕螺顶指向两侧方 (图 7)。

比较: 本种的贝体大小、形状, 以及其内部构造都与青海省中南部囊谦县一带上三叠统结扎群所产的 *Laballa usualis* Sun, Ching et Ye 相似, 所不同的是 *Laballa usualis* 在贝体前部具有少数较强的壳褶。

产地层位: 贵州关岭县新铺乡喇嘛村; 上三叠统下部 (卡尼阶) 杆杆坡组上部。

小凹拉巴贝 (新种) *Laballa xiaowaensis* Zeng

sp. nov.

图版 I - 6~7; 图 8

词源: Xiaowa 为模式标本产地的汉语拼音

描述: 壳小, 正型标本长 12.2 mm, 宽 12.4 mm, 厚 10 mm, 副型标本稍微大一些; 轮廓近圆形; 贝体近球状, 侧视强烈双凸型; 前接合缘单褶型。贝体后部光滑, 但在贝体前半部饰有低而弱的壳褶和同心线。表皮脱落后可见到许多小颗粒, 可能为疹壳质。

腹壳强凸, 最大凸度位于顶区, 腹铰合面小, 轻微内弯; 腹喙短小, 轻微内弯; 腹三角孔洞开; 腹中槽浅而窄, 始于顶区稍微前方。

背壳凸度与腹壳凸度近相等; 背铰合面低于腹铰合面; 背三角孔洞开; 背喙小; 背中隆低缓, 仅在背壳前部。

腹内: 铰齿粗壮; 腹匙形台小而短, 被腹中隔板所支持; 腹中隔高而长, 伸达至腹壳底 2/5 处, 并且在其后端的背锋楔入腹匙形台底部 (图 8b-c)。

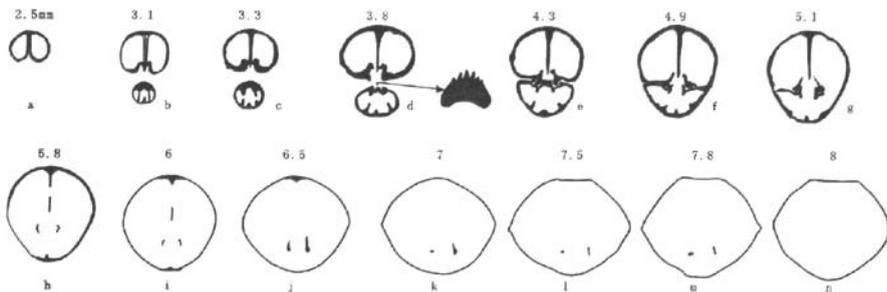


图 8 *Laballa xiaowaensis* sp. nov. 连续横切面, $\times 1.5$, CT₃B-2

Fig. 8 Serial transverse sections through the beak of *Laballa xiaowaensis* sp. nov., $\times 1.5$, CT₃B-2

背内: 铰板联合成一整块; 腕基支板近平行, 并伸至背壳底 1/3 处; 内铰窝脊高; 主突起强大, 基部块状, 冠部梳状 (图 8d~e); 背中隔板低而长, 伸达至背壳底约 2/5 处; 在连续横切面未见腕螺构造, 但在标本风化面上隐约可见腕螺, 螺圈不详。

比较: 新种与青海省南部上三叠统所产的 *Laballa usualis* Sun, Jin et Ye 的外形及内部构造都很相似, 其区别是新种的腹匙形台较小, 并且在壳表具有低弱壳褶。本新种与 *Laballa scabrula* Jin, Sun et Ye 也很近似, 但本新种的贝体较小, 其壳褶却反而较多。

产地层位: 贵州关岭县新铺乡喇嘛村; 上三叠统下部 (卡尼阶) 竹杆坡组上部。

穿孔贝目 Order Terebratulida Waagen, 1883

两板贝超科 Superfamily Dielasmatacea Schuchert, 1913

两板贝科 Family Dielasmatidae Schuchert, 1913

宁蒭贝属 Genus *Ninglangothyris* Jin et

Fang, 1977

模式种 *Ninglangothyris subcircularis* Jin et Fang, 1977

亚圆宁蒭贝 *Ninglangothyris subcircularis* Jing et Fang

图版 II - 14a~d

1977 *Ninglangothyris subcircularis* Jin et Fang, P. 60-61, Pl. 6, fig. 9-13

描述: 当前贝体较小, 壳长 9.5 mm, 壳宽 8.2 mm, 壳厚 6.5 mm; 轮廓亚圆形; 侧视双凸型。腹壳凸度较强, 无腹中隆; 腹喙小, 微弯, 顶端具中等大的圆形茎孔, 中窗型。背壳凸度较低缓, 背中槽窄, 始于喙部之前方, 向前直伸达至背壳前缘。壳表顶区光滑, 仅在贝体前部饰有同心线。

比较: 当前标本与云南省北部宁蒭地区上三叠统下部所产的该种模式标本十分相似, 只是当前的贝体稍微小一点。

产地层位: 贵州关岭县新铺乡小凹; 上三叠统下部 (卡尼阶) 竹杆坡组中部。

三桥贝属 Genus *Sanqiaothyris* Yang et Xu, 1966

模式种 *Sanqiaothyris elliptica* Yang et Xu,

1966

小型三桥贝 *Sanqiaothyris minoris* Zeng sp.

nov.

图版 III - 4~5; 图9

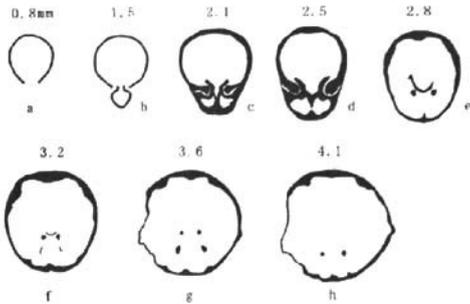


图9 *Sanqiaothyris minoris* 连续横切面, $\times 3$, CT₃B-7

Fig. 9 Serial transverse sections through the beak of *Sanqiaothyris minoris*, $\times 3$, CT₃B-7

词源: minor 为英文较小的之意。

描述: 贝体小, 模式标本长 10.1 mm, 宽 8.3 mm, 厚 6.6 mm; 轮廓椭圆形, 最大壳宽位于贝体中前部; 侧视近等双凸型, 最大厚度位于贝体中前部; 前结合缘接近直缘型。壳表仅饰有同心生长线。

腹壳凸度中等, 顶区强烈膨胀, 纵向中前部轻微下凹成窄而小的腹中沟; 腹喙大, 强烈弯曲, 茎孔大而圆, 中窗型。

背壳凸度与腹壳凸度近等, 最大凸度在中部; 背喙小, 微弯曲在腹喙之下。

腹内: 铰齿粗壮, 无齿板。

背内: 铰窝深, 铰窝内脊发育; 铰板小, 分离, 与内铰窝脊相融合; 腕板会聚成短而小的腕棒槽, 并由较短的背中隔脊所支持; 腕棒长约 3.6 mm, 腕环长约为壳长的 1/2。

比较: 新种的轮廓和内部构造与 *Sanqiaothyris elliptica* Yang et Xu 很相似, 所不同的是新种贝体较小, 腹壳纵向中前部具浅而窄的腹中沟, 前结合缘轻微向背方弯曲。

产地层位: 贵州关岭县新铺乡小凹村; 上三叠统下部(卡尼阶)竹杆坡组中部。

科、属、种未定 Fam., gen. et sp. indet.

图版 I - 8

描述: 目前仅发现一腹壳, 其轮廓亚圆形, 侧视缓凸。壳表饰有微弱放射线和同心线。未见内部构造。

产地层位: 贵州关岭县新铺乡喇嘛村; 上三叠统下部(卡尼阶)竹杆坡组上部。

3 腕足动物群的古生态环境

3.1 腕足动物群的生活方式及生活习性

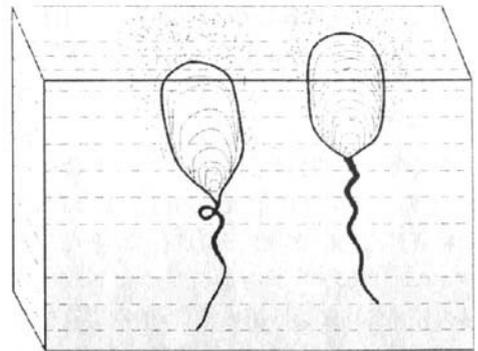


图10 Linguloid 潜入海底淤泥内示意图
Fig. 10 Sketch map showing the Linguloid slip into the silts of sea bottom

3.1.1 生活方式

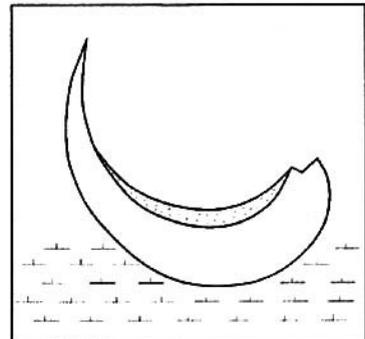


图11 *Pseudokoninckina xinpuensis* 自由躺卧于海底钙质软泥面上示意图
Fig. 11 Sketch map showing the *Pseudokoninckina xinpuensis* free lies on the surface of calcareous ooze of sea bottom.

腕足动物只有在幼虫期数天内能够在海水中

自由浮游,并以此方式来扩展它们的生活领地,然后就长期栖息于海底,并以固着为生。腕足动物的固着形式较多,但关岭新铺地区晚三叠世早期(卡尼期)腕足动物的固着形式只有两种:①从腹壳茎孔或腹三角孔伸出的肉茎钻入海底沉积物表层或固着于海底其它物体上,当时该地区大多数的腕足动物是以此种方式生活于海底的,尤其是 Linguloid (舌形贝类)还能将整个贝体潜入淤泥或砂泥中,并能在一定的时间内穴居其中(图 10);②以腹壳顶区自由躺卧于海底钙质软泥上,贝体的前半部(拖曳部)高高翘出于钙质软泥面上,以便于摄取食物(图 11),生存于竹杆坡中期(竹杆坡组中部)的 *Pseudokoninckina xinpuensis* Zeng 就是过着此种生活方式。

3.1.2 生活习性

有铰合构造的腕足类是属于海生窄盐性底栖动物,它们只能生存在正常海的海底域上;而且腕足动物还具有明显区域性分布特征和垂直分带现象(Ziegler, 1965)^[18]。有的腕足动物喜欢生存在水动力较强的内陆棚区海底域,有的则喜欢栖息在海水相对较深、较为安宁的外陆棚区海底,在现代海洋中个别腕足类还可以栖息在 5000 m 以下的海底。而无铰合构造的舌形贝类(Linguloid)则不同,

它们只栖息在暖水型的滨海地带,甚至在有江河注入的海湾沿岸地带,其海水稍微淡化也能生存。总之腕足动物生存在海底域上是呈垂直分带分布的,在不同深度的海底域上栖息着不同的腕足群落;而且栖息在不同海水深度中的腕足动物贝壳特征也是不相同的。一般情况是:栖息于越深水的贝壳越小、贝体形态越宽扁、壳层越薄、拖曳部越长、透明度越高、壳饰越弱、茎孔越退化;相反,栖息于越浅水的贝体越大,壳层越厚,贝体形态越短圆,茎孔或三角孔越大,肉茎越强壮,壳饰越发育。腕足动物的这些特点为研究和恢复地史时期的古生态环境提供很有价值的参考依据。

Ziegler(1965)^[18]在研究英国威尔士边缘地带早志留世晚期腕足类时,首次识别出由近岸到远岸的陆棚区依次分布着 *Lingula, Eocoelia, Pentamerus, Stricklandia, Clorinda* 等 5 个腕足类群落,而且每个群落与海岸线呈平行、条带状分布。Boucot(1975)^[16]又将 Ziegler(1965)^[18]由近岸到远岸的 5 个腕足类群落的生态位依次相应改称为底栖组合带 1 ~ 5(Benthic Assemblages 1 ~ 5,即 BA 1 ~ 5)。戎嘉余(1986)^[14]又进一步将 Boucot(1975)^[16]的 5 个底栖组合带在陆棚区内标出其生态底域的相应具体位置(图 12)。

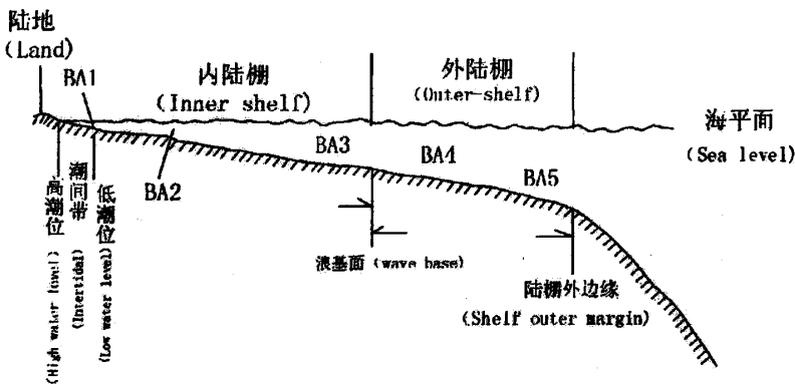


图 12 示各底栖组合带(BA1-5)在陆棚区的生态底域位置
Fig. 12 Sketch map showing the ecologic positions of the Benthic Assemblages 1-5 in shelf area.

尽管古生态环境研究的内容很多,涉及面较广,但上述较有成效的研究成果使研究和恢复各时期腕足动物的古生态环境变得较有尺度衡量和比较。戎

嘉余等(1984)^[15]对上扬子区早志留世的海平面变化作了示范性的研究;曾庆奎(1991)^[19]也曾运用这一生态模式对峡东地区奥陶纪腕足类的古生态环境做

了有益的尝试,本文仍采用这一方法。

3.2 腕足群落及其古生态环境

关岭新铺地区上三叠统下部竹杆坡组中部至上部,以及其上覆小凹组下段所产的腕足类可分为3个群落,现从老到新简介如下:

3.2.1 *Pseudokoninckina* 群落

Pseudokoninckina 群落生存于晚三叠世早期卡尼期(Carnian),即产于竹杆坡组中部。其特征分子 *Pseudokoninckina xinpuensis* Zeng 化石丰富,为原地埋藏(图版 II - 1),在本群落中占绝对优势,因此它既是特征种,也是优势种。*Pseudokoninckina xinpuensis* 的背壳极为深凹,两耳翼端强烈向背方膝曲,两侧坡极高又陡,拖曳部向背方高高翘起(图 11),个体小(壳宽 6 ~ 8 mm,壳长 7 ~ 9 mm),是较容易识别的特征种。与特征种相伴生的腕足类共有: *Ninglangothyris subcircularis* Jin et Fang (1977), *Sanqiaothyris minoris* sp. nov., *Norella triangulata* sp. nov., *N. xiaowaensis* sp. nov. 等(图

版 II - 14a ~ b;图版 III - 1 ~ 5);它们的个体也比较小,壳长和壳宽在 6 ~ 9 mm 之间,并且都为原地埋藏,但化石要比特征种少得多,并且都呈分散式分布。

根据 *Pseudokoninckina xinpuensis* 的腹壳顶区呈亚方形,并且较平坦,腹三角孔较小,贝体两侧区和拖曳部的壳体都是高高地向背方翘起,并且都呈薄壳状,以及其围岩为黑灰色泥晶灰岩等方面来判断,它当时的生活方式必是以腹壳顶区自由躺卧于海底钙质软泥面上(图 11)。因此 *Pseudokoninckina xinpuensis* 的生活环境(海底水体)必定是很安宁的,最多只能有轻微流动,否则它们将无法生存。杨式溥(1993)^[34]曾指出,自由躺卧于海底的生活方式是生活在静水环境中的特殊产物。而此种生活环境应在浪基面外侧附近。因此推断 *Pseudokoninckina* 群落的古生态底域位置应为部份底栖组合 4 至底栖组合 3 靠近浪基面一侧的范围内(图 13),海水深度约 50 ~ 90 m。

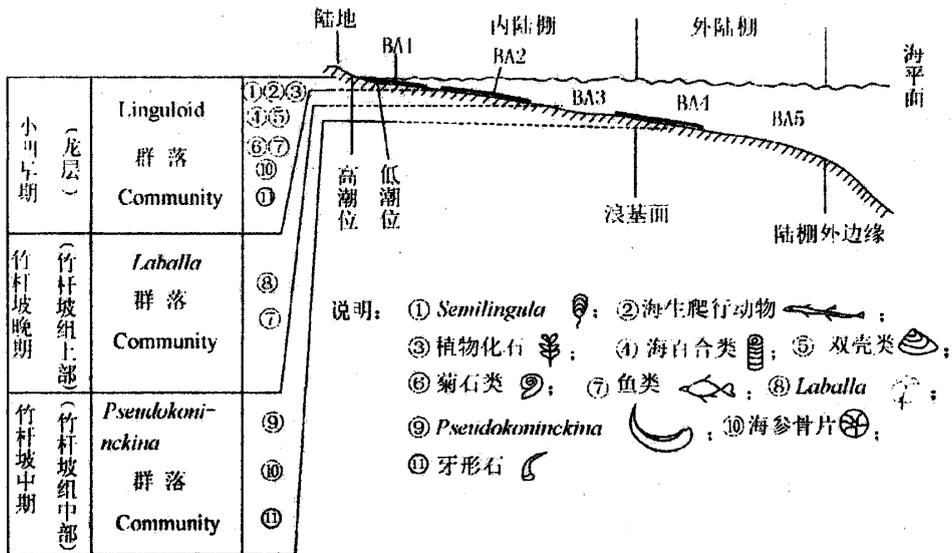


图 13 各腕足群落的古生态底域位置示意图

Fig. 13 Sketch map showing the palaeoecologic positions of the Brachiopods Communities

3.2.2 *Laballa* 群落

Laballa 群落(图版 I - 5 ~ 8)生存于竹杆坡晚期(竹杆坡组上部),并完全取代了较为早期的 *Pseudokoninckina* 群落。本群落的特征分子

Laballa scabrula Ching (Jin), Sun et Ye (1979) 的贝体较大,长达 25.5 mm,宽 27.5 mm,厚 22 mm,贝体外形较为滚圆,中槽中隆较为发育,壳褶微弱,腹三角孔大,肉茎必然很强壮,有利于固着于海底。特

征种与 *Laballa xiaowaensis* sp. nov. 和 1 个科属种未定, 以及软骨鱼类 (Chen Li - de et al. 2003) 等共生。本群落的特点是个体比 *Pseudokoninckina* 群落的大得多, 贝体形状呈滚圆形, 并且都是以背壳顶为支撑, 从腹三角孔伸出肉茎固着于海底钙质软泥表层 (图 14)。另一特点是分异度低, 组合面貌单一, 化石都较少; 虽然保存较好, 为原地理藏, 但是呈零星分布, 造成此情况的原因还有待于今后作进一步调查。此外, 先前的 *Pseudokoninckina* 群落成员没有一个能延续到本群落中来。究其原因, 可能是由于当时海水变浅, 水动力较强, 前一群落的成员无法在该海底域生存的缘故。

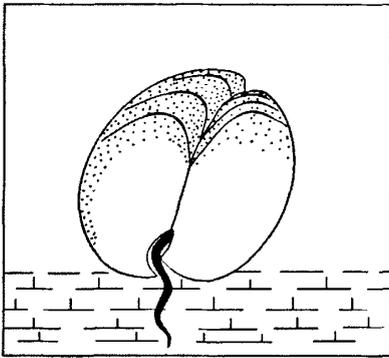


图 14 *Laballa* 固着于海底钙质软泥面上示意图

Fig. 14 Sketch map showing the *Laballa* fixed on the surface of calcareous ooze of sea bottom.

根据上述各种情况推断, *Laballa* 群落的古生态底域位置应为底栖组合 2 (BA2), 参见图 13, 其海水深度大约在 10 ~ 30 m 的范围内。

3.2.3 Linguloid 群落

舌形贝类群落 (Linguloid Community) 一名是用“同类”来命名的 (Boucot, 1975)^[16], 戎嘉余 (1986)^[14] 也赞同用“同类”来命名一个群落。本文沿用 Linguloid 群落这一名称。因为 *Lingula* 一属的含义已被重新修订 (Holmer et Popov, 2000)^[31], 其地质时代被限定在白垩纪 (?)、古近纪 (第三纪) 至全新世。这样一来, 以往在古生代和中生代地层中所产的、并曾被确定为 *Lingula* 一属名的就应该易名, 假使再使用“*Lingula* 群落”这一名称就不合适了, 只要其古生态底域位置 (BA₁) 不变, 将其改称为 Linguloid 群落是比较合适的。

新铺地区喇嘛村上三叠统下部小凹组下段中部所产的 *Semilingula* cf. *lipoldi* (Stur) 一相似种名是根据阿尔卑斯山地区三叠系所产的 *Lingula* cf. *lipoldi* Stur (Bittner, 1890, 图版 39, 图 27 和图版 40, 图 31)^[30] 比照 Holmer et Popov (2000, P. 38, Fig. 8, 3a - d)^[31] 而得出来的, 只是新铺地区喇嘛村剖面小凹组下段中部所产的贝体稍微大一些, 而且化石丰富, 是构成深灰色介壳灰岩的主体 (约占 60% 以上), 并与陆生植物茎干 (*Equitites* sp.) 保存在一起 (图版 I, 图 1)。这些贝壳是经过短距离搬运的, 壳表同心纹和贝体轮廓已有一定程度的磨损, 是属于介壳滩堆积的产物; 但其搬运距离不会很远, 因为其贝体形态还可以识别, 若是经过较长距离搬运, 其极薄而又十分脆弱的贝壳必然变成许多碎片。另外, 在巴毛林剖面小凹组下段中下部还常见有 *Semilingula* cf. *lipoldi* 与保存非常完美的海百合化石保存在一起, 而这些化石都是原地理藏的。由上述分析可以得出, 在喇嘛村剖面小凹组下段中部所产的介壳滩贝壳是从其附近搬运来的, 对其古生态环境判断影响有限。

根据前文所述, 小凹组下段所生存的腕足类可称为舌形贝类群落 (Linguloid Community), 并且完全取代了前期生存的 *Laballa* 群落。本区的舌形贝类群落仅包含特征种 *Semilingula* cf. *lipoldi* (Stur) 和 (?) *Crania* sp., 分异度低, 但化石较丰富 (图版 I - 1 ~ 4)。Linguloid (舌形贝类) 群落的古生态底域位置属于底栖组合 1 (BA1), 参见图 13。这是古生态学家们一致公认的^[14-18], 而且是暖水型生物群的典型代表之一, 在现代的东南亚一带以及我国福建沿海仍然生存着大量的 *Lingula* (舌形贝)。戎嘉余等 (1984)^[15] 认为 BA1 的海水深度约在 0 ~ 10 m, 笔者赞同这一结论, 因为除在潮间带之外, 在潮下带附近的极浅水海底域上仍然生存着大量的舌形贝类 (Linguloid), 其中包括 *Lingula*。因此关岭新铺地区小凹组下段的古生态底域位置应相当于底栖组合 1 (BA1), 其海水深度约在 0 ~ 10 m。这样古生态环境的判断, 还可以从新铺地区小凹组下段所产的舌形贝类 *Semilingula* cf. *lipoldi* (Stur) 与陆生植物茎干 *Equitites* sp. 保存在一起 (图版 I - 1), 以及在小凹组下段还发现较多的、保存完美

的 *Ctenozamites sarrani* Zeiller 这一陆生植物的末次羽片化石(孟繁松等,2003,图版 I,图 1-3)^[12] 得到强有力的印证。因为只有在海潮间带,以及在低潮线以下不远的海底中才有可能存在海相化石与陆源区搬运来的、较多且又比较完美的植物化石混合保存在一起,这也是近岸浅海相的重要典型标志之一。

3.3 小凹组下段是海退过程中产物

从前述的各腕足类群落及其古生态环境的分析中可以看出,关岭新铺地区晚三叠世早期从竹杆坡中期(竹杆坡组中部)至小凹早期(小凹组下段)所生存的各腕足群落的组合面貌清楚可分(参见图版 I ~ III),更替现象明显,由 *Pseudokoninckina* 群落向 *Laballa* 群落到 *Linguloid* 群落演变,其古生态底域位置也从较深水的部分底栖组合 4 至底栖组合 3 外侧逐步向极浅水的底栖组合 1(BA1)变迁,其海水深度从 50 ~ 90 m 一直退到 0 ~ 10 m(图 15)。这正如金玉玕等(1983)^[35] 指出的那样,化石群落的更替,可以详细地反映环境变迁的历史,在纵向上还可以追索海浸或海退的过程。而本区从竹杆坡中期至小凹早期正是显示出一次明显的海退过程(图 15)。因此,关岭新铺地区小凹组下段应是海退过程中的产物,而且其沉积环境是 BA1。

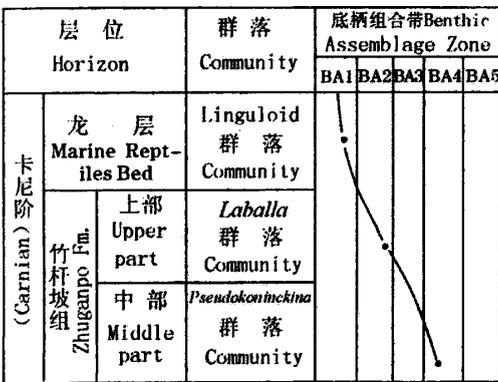


图 15 新铺地区卡尼期海平面下降示意图

Fig. 15 Sketch map showing a descent of the Carnian sea level in the Xipu area

但是,在以往文献或学术报告中,有的研究者认为该龙层(小凹组下段)的古生态环境为远岸的外陆棚海域,水深为 500 m ±^①,或为相对较深的

开阔海域^②,或是典型的深水沉积^[37],这些结论与本文的分析结果,差异较大,需要更深入的研究和探讨。

4 论海百合类和双壳类假浮游古生态

当前有不少重要专著和论文,如 Hagdorn et al. (2007)^[6]、汪啸风等(2004,2008)^[2-3],都论述了关岭新铺地区晚三叠世小凹期早期的海百合类 *Traumatocrinus* 和双壳类 *Halobia* 及 *Daonella* 等是用它们的细根或足丝附着于漂浮圆木下,在深海区进行假浮游的生活方式,并进而推断小凹组下段是属于深水区的沉积产物。然而,笔者仔细观察那些被认为是假浮游证据的化石标本后,却大有与其相反的分析与推断,结合本文从腕足类 *Linguloid* 群落古生态环境的分析与推断,得出和前述研究者相差甚远的结论,下面论述笔者的分析与推断,以期和上述众学者商榷。

4.1 当时海面漂浮木来源很有限

凡是去过原始森林区进行地质工作或对原始森林进行过考察的人都会知道,在没有人类伐木的情况下,原始森林中的树木要自然倒下或者被折断大致有以下四种情况:(1)少量树木老死或虫害致死变成朽木而倒下;(2)偶尔被雷击而折断;(3)遭特大暴风雨被吹倒或折断;(4)当发生大洪水时将局部沙泥土河岸冲垮,致使岸上的树木倒下。前三种情况倒下或折断的树木,一般都停留在山上原地腐朽成为腐殖土,即使能够从小山沟被搬运走的也是极少数小树枝或一些朽木。因此,可以推断前三种情况倒下来或被折断的树木绝对不可能为假浮游生物提供漂浮的载体。只有第四种在河边被洪水冲倒的树木才会被搬运走,但也不可能全部被搬运到海里,因为在水搬运过程中总有一部分要停留在河流中的某一河段。笔者深信在晚三叠世地史

① 喻美艺,罗永明. 创孔海百合 (*Traumatocrinus*) 假漂浮生态分析. 中国古生物学会第 22 届学术年会论文摘要集,2003,42-43.

② 尹恭正,罗永明,喻美艺. 贵州关岭晚三叠世早期的海生爬行动物及其地质背景. 中国古生物学会第 22 届学术年会论文摘要集,2003,41-42.

时期的自然情况应与上述分析的情况相似。因此,当时能够为大海里假浮游生物提供漂浮载体的木头是非常有限的,甚至是微乎其微的。

4.2 在海里成为木化石之前的木头应是半朽或朽沉木

目前在关岭新铺地区发现的木化石都是一小段一小段的,从未见过很长树干或近于整棵树化石。按理说,在当时还没有人类去把新鲜木头锯成一小段一小段的背景下,从河流漂入海里的新鲜漂浮木就应该是较为完整的整棵树或者是长长一整根树干,但是,目前所发现的木化石却不是这样。笔者据此情况推断,成为木化石的那一小段一小段木头必然是由整棵树或长长树干经过长距离水搬运和长时间水浸泡成为半朽木或者朽木,然后又经过落差较大的河段不断地摔打与折断才能形成,其中的一部分被搬运到近岸的海里。否则,在当时情况下,那些长长的新鲜树干是不可能变短的。因此,当时形成木化石的木头在还未搬入海里之前就是半朽木或朽木,而且经过长期水浸泡的半朽木或朽木是不可能漂浮的。

4.3 小凹期早期海百合类和双壳类应是营底栖的

关岭新铺地区上三叠统小凹组下段到处都可以见到铺满整个层面,并且保存非常完整的海百合类和双壳类化石,其丰度之高,实属罕见。如此丰富的化石产出,表明当时它们都是极为昌盛。假如当时它们都是以漂浮圆木为载体去营假浮游的生活方式,那么当时作为载体的漂浮圆木就应该漂满大部分海面,只有那样才能满足它们进行假浮游的最基本条件。但是,这种情形几乎不可能发生。从前面第1-2小节的分析与推断得知,在当时还没有人类去伐木的背景下,海面漂浮木的来源是很有限的,甚至被水搬运到海里的都是一些会沉没的一小段一小段朽木,这绝对不可能为海百合类和双壳类提供漂浮的载体。当时既然不可能为它们提供假浮游的载体,那么当时的海百合类和双壳类就不可能去营假浮游的生活方式。这恰恰说明当时的海百合类和双壳类的生活方式只能是营底栖的,所以它们是底栖生物。但在此值得指出的是,尽管是那样,也不能完全排除有极个别的海百合类和双壳类偶尔会以少量树枝进行假浮游的情况发生。

4.4 对假浮游化石证据的剖析

Hagdorn et al. (2007)^[6],汪啸风等(2004, 2008)^[2-3]都曾以关岭新铺地区上三叠统小凹组下段发现一些完美的海百合类化石与木化石共同保存在一起,而且前者似乎有依存于后者的关系(见汪啸风等,2008:P.42,图7-16;P.90,图版9,图1-2;P.91,图版10,图2)^[3]等为依据,认为当时的海百合类是用其细根附着于每一段漂浮的圆浮木下方,并倒悬挂着在深海区进行假浮游生活(此种生活方式似乎有违背所有生物头部或芽尖朝上生活或生长的自然规律)。笔者在仔细观察了那些化石标本之后,认为那一小段一小段的木化石,在成为木化石之前的木头正如笔者在前文分析与推断时指出的那样:在当时还没有人类的背景下,长长的、或是整棵的新鲜木头是不可能变成一小段一小段的,只有经过长时间水搬运和水浸泡成为半朽木或朽木,并在落差较大的河段中不断地摔打才能被折断成一小段一小段的。然后,那些一小段一小段半朽木或朽木的一部分才被水搬运到近岸浅海里而下沉到海底,并使得栖息于海底的海百合类压于半朽木或朽木之下;或者是半朽木或朽木下沉于海底之后被薄薄海底钙质软泥覆盖,海百合类再栖息于半朽木或朽木之上的一种原生状态(见汪啸风等,2008,P.89,图版8,图3;P.90,图版9,图1-2;P.91,图版10,图2;P.155,图5)^[3]。因此对于那些被认为是假浮游的化石证据的分析与推断还有待于做进一步的探讨。

参加野外工作的还有陈孝红、张振来、陈立德等;汪啸风和王传尚给予经费资助;明星帮助摄制图片;孙明慧、刘蓉、湛红亮、詹红帮助清绘图件和打字,在此一并表示感谢!

参考文献:

- [1]程龙. 贵州关岭三叠纪海龙类化石一新种[J]. 地质通报, 2003, 22(4): 274-277.
- [2]汪啸风, 陈孝红, 等. 关岭生物群——探索两亿年前海洋生物世界的窗口[M]. 北京: 地质出版社, 2004, 1-120.
- [3]汪啸风, 陈孝红, Bachmann G H, 等. 关岭生物群——世界上罕见的晚三叠世海生爬行动物和海百合化石公园

- [M]. 北京:地质出版社, 2008, 1—166.
- [4] 王砚耕, 王立亭, 王尚彦. 试论关岭动物群及其科学意义[J]. 贵州地质, 2000, 17(3): 145—151.
- [5] 王传尚, 汪啸风, 陈孝红, 等. 贵州关岭生物群海百合 *Traumatocrinus* 的再研究[J]. 地质通报, 2003, 22(4): 248—253.
- [6] Hagdorn H, Wang X F, Wang C S, Palaeoecology of the pseudoplanktonic Triassic crinoid *Traumatocrinus* from Southwest China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2007, 247, 181—196.
- [7] 李旭兵, 孟繁松, 王传尚. 贵州关岭生物群双壳类化石的古生态特征[J]. 中国地质, 2005, 32(1): 41—47.
- [8] 徐光洪, 牛志军, 陈辉明. 贵州关岭三叠系竹杆坡组、小凹组头足类化石——兼论关岭生物群的时代[J]. 地质通报, 2003, 22(4): 254—265.
- [9] 曾庆奎. 贵州关岭新铺晚三叠世早期(Carnian)康尼克贝类腕足动物一新属——*Pseudokoninckina* [J]. 古生物学报, 2006, 45(1): 69—76.
- [10] 陈立德. 贵州关岭地区中晚三叠世法郎组中的软骨鱼类微体化石新材料[J]. 微体古生物学报, 2002, 19(3): 276—287.
- [11] 陈立德, 王成源. 贵州关岭地区三叠系竹杆坡组顶部及“瓦窑组”底部的牙形刺[J]. 古生物学报, 2002, 41(3): 349—353.
- [12] 孟繁松, 李旭兵, 张振来, 等. 贵州关岭生物群中发现完美的植物化石[J]. 地质通报, 2003, 22(4): 271—273.
- [13] 汪啸风, 陈孝红, 陈立德. 关岭生物群——世界上罕见的化石库[J]. 中国地质, 2003, 30(1): 20—35.
- [14] 戎嘉余. 生态地层学的基础——群落生态的研究, 见: 中国古生物学会第十三、十四届学术年会论文选集[C]. 合肥: 安徽科学技术出版社, 1986, 1—24.
- [15] 戎嘉余, 马科斯·约翰逊, 杨学长. 上扬子区早志留世(兰多维列世)的海平面变化[J]. 古生物学报, 1984, 23(6): 672—694.
- [16] Boucot A J, Evolution and extinction rate controls. Amsterdam: Elsevier, 1975, 1—427.
- [17] Havlicek V, Climatic changes and development of Benthic communities through the Mediterranean Ordovician. *Sb. Geol. Ved, Geol.*, 1989, 44: 79—116, Pls. 1—3.
- [18] Ziegler A M, Silurian marine communities and their environmental significance. *Nature*, 1965, 207: 270—272.
- [19] 曾庆奎. 峡东地区奥陶纪腕足群落与海平面升降变化[J]. 中国地质科学院宜昌地质矿产研究所所刊, 1991, 第16号: 19—42.
- [20] 金玉环, 孙东立, 戎嘉余. 珠穆朗玛峰地区中生代及新生代腕足动物群, 见: 珠穆朗玛峰地区科学考察报告, 古生物(第二分册)[C]. 北京: 科学出版社, 1976, 271—341, Pls. 1—10.
- [21] 金玉环, 方炳兴. 滇西纵谷区东部晚三叠世腕足动物群, 见: 云南中生代化石(下册)[C]. 北京: 科学出版社, 1977, 39—69, 图版1—6.
- [22] 金玉环, 叶松龄, 许汉奎, 等. 西北地区古生物图册, 青海分册(一), 腕足动物[M]. 北京: 地质出版社, 1979, 60—217, Pls. 18—57.
- [23] 金玉环, 王钰, 孙东立, 等. 川西藏地区地层与古生物: 腕足动物[M]. 成都: 四川科学技术出版社, 1985, 182—249, Pls. 1—20.
- [24] 孙东立. 西藏中生代腕足动物群[C], 见: 青藏高原科学考察论文集, 古生物, 第三分册. 北京: 科学出版社, 1981, 177—260, Pls. 1—14.
- [25] 孙东立, 叶松龄. 青海省中部托索湖地区中三叠世腕足动物群[J]. 古生物学报, 1982, 21(2): 153—173.
- [26] 孙东立, 李炳有. 玉树地区三叠纪腕足动物新资料[C], 见: 青海玉树地区泥盆纪—三叠纪地层和古生物(上册). 南京: 南京大学出版社, 1990, 103—122, Pls. 1—4.
- [27] 许庆建. 西南地区古生物图册, 四川分册(二), 中生代腕足类[M]. 北京: 地质出版社, 1978, 267—314, Pls. 93—103.
- [28] 杨遵仪, 徐桂荣. 贵州中部中上三叠统腕足类[M]. 北京: 中国工业出版社, 1966, 1—151, Pls. 1—14.
- [29] 冯儒林. 黔西南中三叠统 *koninckinids* 化石[J]. 古生物学报, 1993, 32(2): 232—249, Pls. 1—3.
- [30] Bittner A, Brachiopoden der Alpenen Trias. *Abhandlungen der Koniglich - Kaiserlich Geologischen Reichsanstalt*, 1890, 14, 1—325, pls. 1—41.
- [31] Holmer L E, Popov L E, Lingulida. In: Williams A, et al., (ed.) 2000. *Treatise on Invertebrate Paleontology: Part H. Brachiopoda (Revised)*. vol. 2 - Linguliformea, Craniiformea, and Rhynchonelliformea (part). The Geological Society of America and The University of Kansas Press. Boulder, Colorado, and Lawrence, Kansas, 2000, 32—97.
- [32] Williams A, Brunton C H C, Carlson S J, et al., *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, Brachiopoda*. The Geological Society of America and The University of Kansas Press. New York and Lawrence. revised 1997; 2000; 2002. Vol. 1, 1—539, Fig. 1—417; vol. 2, 1—423, Fig. 1—277; Vol. 3, 424—919, Fig. 278—616; Vol.

- 4, 920 - 1688, Fig. 617—1100.
- [33] 陈辉明, 陈立德, 汪啸风, 等. 贵州关岭地区中 - 上三叠统海參骨片化石的首次发现[J]. 地质通报, 2003, 22(4): 266—270.
- [34] 杨式溥. 1993. 古生态学 - 原理与方法[M]. 北京: 地质出版社, p228.
- [35] 金玉玕, 张宁. 生态地层学(Ecostratigraphy)评述[J]. 地层学杂志, 1983, 7(3): 235—239.
- [36] 陈孝红, 陈立德, 王传尚. 贵州关岭生物群的埋藏环境与古生态特点[J]. 地质通报, 2003, 22(4): 278—284.
- [37] 李荣西, 魏家庸, 肖家飞, 等. 黔西南地区早 - 中三叠世沉积岩相与 Ladinian - Carnian 期大海退[J]. 长安大学学报(地球科学版), 2003, 25(3): 1—6.

Succession and Palaeoecologic environments of brachiopod faunas through the early Upper Triassic from Xinpu area, Guanling, Guizhou, China – with comments on palaeoecology of pseudopelagic crinoids and bivalves

ZENG Qing - luan

(Yichang Institute of Geology and Mineral Resources, Yichang, 443003, Hubei, China)

Abstract: This paper deals with the middle part of the Zhuganpo Formation to the Lower Member of the Xiaowa Formation of the early Upper Triassic (Carnian) brachiopod faunas from Xinpu area, Guanling, Guizhou, Southwest China. Those brachiopods contain 6 orders, 6 families, 7 genera, 8 species (including 4 new species), and 1 gen. et sp. indet., which are divided into ascending order of *Pseudokoninckina*, *Laballa*, and Linguloid etc. 3 communities, indicating a change from deeper - seawater to shallow - seawater, and a gradual regression in Xinpu area, Guanling at Carnian (early Upper Triassic). The previous views that crinoids and bivalves in a pseudopelagic lifestyle is against by the evidence that the carrier for those creatures at that time was not exist, which indicate that they are benthic organism and the fossil evidence for previous views are unilateral and needing reconsideration.

Key words: Brachiopods community; Benthic assemblage; Crinoids and Bivalves; Pseudopelagic life style; Benthon; Carnian; Xinpu area, Guanling

1. Systematic descriptions

Subphylum Linguliformea Williams et others, 1996

Class Lingulata Gorjansky et Popov, 1985

Order Lingulida Waagen, 1885

Family Lingulidae Menke, 1828

Genus *Semilingula* Popov, 1990

Type species: *Lingula arctica* Miloradovich, 1936

***Semilingula* cf. *lipoldi* (Stur)**

Plate I, figures 1a, 2

1890 *Lingula lipoldi* Stur, Bittner, Pl. 40, fig. 31, and pl. 39, fig. 27.

Description: Shell medium - sized, 34mm in length, 27mm in width; longitudinally elliptical, linguliform in outline; lateral margins subparallel, posterior side obtusely angular; anterior margin narrowly round-

ed; both valves gently convex. Surface marked by concentric lines. The present fossils, most of which are no complete shells, interior structures not seen.

Horizon: The Lower Member of Xiaowa Formation.

Subphylum Craniiformea Popov et others, 1993

Class Craniata Williams et others, 1996

Order Craniida Waagen, 1885

Family Craniidae Memke, 1828

Genus *Crania* Retzius, 1781

Type species: *Anomia craniolaris* Linnaeus, 1758

Crania ? sp.

Plate I, figures 3 - 4

Description: Shell very small, 2mm wide, dorsal valve gently convex, subcircular in outline, dorsal median sulcus not prominent and only developing at the front of the valve; ventral valve subconical in lateral profile; surface marked by concentric growth lines. Interior structures not seen.

Horizon: Same as the preceding .

Subphylum Rhynchonelliformea Williams et others, 1996

Class Rhynchonellata Williams et others, 1996

Order Rhynchonellida Kuhn, 1949

Family Norellidae Ager, 1959

Genus *Norella* Bittner, 1890

Type species: *Rhynchonella refractifrons* Bittner, 1890

Norella triangulata Zeng sp. nov.

Plate III, figures 1a - f

Etymology: triangulatus (triangular meaning of Latin).

Description: Shell small, 8.5mm in length, 7.9mm in width; subtriangular in outline, widest slightly anterior to mid - length; posterolateral commissures gently curved, and tapering toward the beak; anterolateral commissures broadly rounded; anterior commissure plicosulcate; lateral profile ventribiconvex; hinge - line very short, curved; ventral beak small, slightly incurved; foramen small, circular, mesothyrid. Anterior part of surface and inner layer of shell with well - developed capillary costellae and concentric lines.

Ventral valve middling convex, with the greatest convexity at the umbonal region; ventral median fold prominent, broad plane, around the median line of the median fold more or less marked by a shallow concavity (vide text plate III, fig. 1e), originating nearly the front of the ventral median fold.

Dorsal valve convex lower than the ventral one, with maximum convexity at posteromedian; with broad, deep dorsal median sulcus, which originates very near the beak, and widens and deepens toward the front, and around the median line of the median sulcus more or less marked by a slight convexity at the front of the dorsal median sulcus (vide text plate III, fig 1d).

Ventral interior: Hinge teeth stout; dental plates and ventral median septum absent.

Dorsal interior: Hinge plates discrete, narrow, merged with inner socket ridges, club - like, ventrally convex, dorsally inclined in transverse section (text Fig. 2c - d); crura spinuliform? stout, about 0.3 length of

valve ; with many ridges at slightly posterior to midlength of dorsal valve bottom (possibly pallial markings) ; cardinal process and median septum absent.

Comparison: The new species is close to *Norella refractifrons* (Bittner) (1890 , p. 315 , pl. 31 , fig. 8) in outline and convexity , but is distinguished by the following features : (1) dorsal median sulcus and ventral median fold very developmental ; (2) surface and inner layer of shell with well - developed capillary costellae and concentric lines.

Horizon: The middle part of the Zhuganpo Formation.

Norella xiaowaensis Zeng sp. nov.

Plate III , figures 2 - 3

Etymology: Xiaowa (local name , Chinese).

Diagnosis: In ornamentation and interior characters , this new species is very same to *Norella triangulata* sp. nov , but differs from it in being longitudinally elliptical in outline , and anterior commissure strongly sulcate

Horizon: Same as the preceding species.

Order Athyridida Boucot , Johnson et Staton , 1964

Suborder Koninckinidina Harper , 1993

Family Koninckinidae Davidson , 1853

Genus *Pseudokoninckina* Zeng , 2006

Type species: *Pseudokoninckina xinpuensis* Zeng , 2006

Pseudokoninckina xinpuensis Zeng

Plate II , figures 1 - 13

Description: Shell small , 6 - 9mm wide ; subquadrate in outline ; hinge - line straight , equal to the greatest width of the shell ; two eared extremities geniculated toward the dorsal valve ; lateral profile strongly concavoconvex ; both valves strongly geniculated , trails long ; with very narrow visceral cavity , two lateral regions and trail thin - shelled . Ventral valve with strongly convex , umbonal region flatter , lateral slopes steep ; ventral interarea prominent , strongly anacline ; delthyrium small , open ; ventral beak small , slightly curved . Dorsal valve with extremely deeply concave , greatest concavity about at the middle , lateral slopes high and precipitous , anterior slope steep , only flatter at posterolateral regions ; dorsal interarea lower than the ventral one , hypercline ; notothyrium covered by chilidial plates . Surface marked by hairlike costellae and concentric growth lines .

Ventral interior with small teeth , dental plates absent ; lateral plates extremely high , long , which originate from two posterolateral margins of the delthyrial cavity , and extending to anterolateral margins of muscle scars ; median ridge low and broad , bifurcating anteriorly , trifurcating posteriorly ; with many , short ridges (possibly pallial markings) , extending radially from lateral and anterior margins of muscle scars ; ventral muscle area prominent , a pair of adductor scars narrow , subrectangular ; a pair of diductor scars larger than adductor one , crescent , at the outsides of adductor scars .

Interior of dorsal valve with strongly high cardinal process , posterior of myophore with three grooves short and small , anterior of myophore with a simple ridge (vide text fig. 4c - e) ; hinge plate small , crescent , its innerlateral margins joining with the outer socket ridges ; with well - developed tertiary shell layer , and respective-

ly forming a hump at each lateral region of the dorsal bottom (pl. II, fig 5; text fig. 5); brachidium consisting of ventrally directed, paired spiralia whorls, spiralia usually with fewer than 6 whorls.

Horizon: The middle part of Zhuganpo Formation.

Order Spiriferida Waagen, 1883

Superfamily Spiriferinacea Davidson, 1884

Family Laballidae Dagys, 1962

Genus *Laballa* Moisseiev in Dagys, 1962

Type species: *Spiriferina suessi* Winkler, 1859

Laballa scabrula Ching, Sun et Ye

Plate I, figures 5a - f

1979 *Laballa scabrula* Ching, Sun et Ye, in Paleontologic Atlas of Northwestern China, Vol. 1, p. 177, pl. 49, figs. 26 - 34.

1981 *Mentzelia scabrula* (Ching, Sun et Ye), Sun, in Palaeontology of Xizang, Book 3, P. 207, pl. 7, figs. 23 - 30.

Description: Shell medium - sized, 25.5mm long, 27.5mm wide, 22mm thick; subcircular in outline; lateral profile nearly equally biconvex; hinge - line slightly curved, shorter than the greatest width of the shell; cardinal extremities and lateral margins broadly rounded; anterior commissure uniplicate. Ventral beak large, slightly incurved; ventral interarea high, slightly incurved; delthyrium large, open; ventral median sulcus originating anterior part of the ventral valve. Dorsal beak smaller than the ventral one; dorsal interarea low; notothyrium open; dorsal fold defined only on the front of dorsal valve. Shell smooth posteriorly, but marked by low, rounded plications and concentric lines at anterolateral regions. Punctate shell?

Ventral median septum high, long. Dorsal median septum low, long; spiralia formed of 8 spirals for each branch, with apices pointing laterally.

Comparison: This species resembles *Laballa usualis* Sun, Ching et Ye in size, shape and interior structures, but it differs in being few plications.

Horizon: The upper part of Zhuganpo Formation.

Laballa xiaowaensis Zeng sp. nov.

Plate I, figures 6 - 7

Etymology: Xiaowa (local name, Chinese).

Description: Shell small, 12.2mm in length, 12.4mm in width, 10mm in thickness; suborbicular in outline; lateral profile strongly biconvex; anterior commissure uniplicate. Shell smooth on posterior, but marked by faint plications and concentric lines at anterior part of the shell. Punctate shell?

Ventral valve strongly convex in lateral profile and with the greatest convexity at umbonal region; ventral interarea small, slightly incurved; ventral beak short, small, slightly incurved; delthyrium open; ventral median sulcus narrow, shallow, originating a little anterior of the umbonal region.

Dorsal valve convex is nearly equal with ventral valve one; dorsal interarea shorter than the ventral one; notothyrium open; dorsal beak small; dorsal fold defined only at the front of dorsal valve.

Ventral interior: Hinge teeth stout; short small spondylium supported by ventral median septum which is very high, long, extending more than two - fifths of shell length, and dorsal end of posterior part of the median

septum a wedging into bottom of the spondylium (vide text fig. 8b - c).

Dorsal interior: Hinge plate entire; brachiophore supports subparallel, and extending one - third of shell length; inner socket ridges high; cardinal process strong, base part lump - like, top comb - like (vide text fig. 8d); dorsal median septum low and long; seeing spiralia on weathered section of specimen.

Comparison: This new species is close to *Laballa usualis* Sun. Ching et Ye in outline and interior structures, but differs in that the former has smaller spondylium, with weak plications on surface. This species resembles *Laballa scabrula* Ching, Sun et Ye, but it differs in being smaller shell and more numerous plications.

Horizon: Same as the preceding species.

Order Terebratulida Waangen, 1883

Superfamily Dielasmatacea Schuchert, 1913

Family Dielasmatoidea Schuchert, 1913

Genus *Ninglangothyris* Jin et Fang, 1977

Type species: *Ninglangothyris subcircularis* Jin et Fang 1977.

***Ninglangothyris subcircularis* Jin et Fang**

Plate II, figures 14a - d

1977 *Ninglangothyris subcircularis* Jin et Fang, P. 60 - 61, Pl. 6, figs. 9 - 13.

Description: Shell small, 9.5mm long, 8.2mm wide, 6.5mm thick; subcircular in outline; lateral profile ventribiconvex. Ventral valve moderately convex; ventral beak medium - sized, strongly incurved, pedical - opening circular, mesothyrid. Dorsal valve convex lower than the ventral valve one; dorsal median sulcus narrow, long, originating a little anterior part of the dorsal beak, and extending to the front margin of the shell. Shell smooth on umbonal region, but marked by concentric lines at anterior part of shell.

The present shell is very same to type specimen of *Ninglangothyris subcircularis* Jin et Fang (1977), but the former in shell is only smaller.

Horizon: The middle part of Zhuganpo Formation.

Genus *Sanqiaothyris* Yang et Xu, 1966

Type species: *Sanqiaothyris elliptica* Yang et Xu, 1966

***Sanqiaothyris minoris* Zeng sp. nov**

Plate III, figures 4 - 5

Etymology: minor (small meaning of English).

Description: Shell small, 10.1mm long, 8.3mm wide, 6.6mm thick; elliptical in outline, widest somewhere anterior to mid - length; lateral profile equally biconvex, thickest at slightly posterior to mid - length; anterior commissure near rectimarginate. Surface with concentric lines only.

Ventral valve middling convex, umbonal region strongly swollen; ventral median groove narrow, shallow, originating a little anterior portion of the umbonal region; ventral beak large, strongly curved; pedicle - opening large, circular, mesothyrid.

Dorsal valve convexity near same as the ventral one, with maximum convexity at mid - length; dorsal beak small, slightly curved.

Ventral interior: Hinge teeth stout; dental plates absent.

Dorsal interior: Sockets deep; inner socket ridges well - developed; hinge plates discrete, narrowly small, merged with inner socket ridges; crural plates converge in the middle to form a crural trough which is short

small; dorsal median ridge shorter; crura long (about 3.6mm long); loop extending for one half shell - length.

Comparison: This new species is similar to *Sanqiaothyris elliptica* Yang et Xu in outline and interior structures, but it differs in being smaller shell, ventral median groove at anterior portion of ventral valve, front margin dorsally gently curved.

Horizon: The middle part of Zhuganpo Formation.

Fam. , gen. et sp. indet.

Plate I , figure 8

Only one ventral valve exterior is so far known; subcircular in outline, lateral profile gently convex. Surface marked by faint costae and concentric lines. Interior structures not seen.

Horizon: The upper part of Zhuganpo Formation.

2. Palaeoecological environments

The brachiopods in the middle part of the Zhuganpo Formation to the Lower Member of the Xiaowa Formation can be divided, in accordance of the assemblage characteristics, in descending order, into Linguloid, *Laballa*, and *Pseudokoninckina* etc. 3 communities.

The *Pseudokoninckina* Community occurs in blackish - grey medium - bedded micritic limestones of the middle part of the Zhuganpo Formation of the early Upper Triassic (Carnian). This community characteristic species *Pseudokoninckina xinpuensis* is abundant (vide text pl. 2, fig. 1). It is predominant in the community, and is associated with brachiopods *Norella triangulata* (sp. nov.), *N. xiaowaensis* (sp. nov.), *Ninglangothyris subcircularis*, *Sanqiaothyris minoris* (sp. nov.), and all of which are small shells (7 - 10mm shell long, 6 - 8mm shell wide), with a medium diversity. The habitus of the *Pseudokoninckina xinpuensis* free lies on the calcareous ooze surface at sea bottom (text fig. 11), and is preservation in life position, indicating deeper water palaeo - environment of a quieter sea. According to circumstances above, may infer *Pseudokoninckina* Community probably lived in a quiet water palaeoecological environment of Benthic Assemblages 3 - 4 (text fig. 13), at the seawater depth of about 50 - 90m.

The *Laballa* Community is found in the blackish - grey medium to thick - bedded fine - crystalline grain limestones or micritic limestones of the upper part of the Zhuganpo Formation, and represented by *Laballa scabrula* Ching, Sun et Ye, *L. xiaowaensis* (sp. nov.). This community is characterized by low in diversity, but bigger in shell (27.5mm in width, 25.5mm in length, 22mm thick), shell form is round as a ball, and their habitus are fixative on the calcareous ooze surface of sea bottom (text fig. 14). Therefore, habitat of the *Laballa* Community is correspondent to palaeoecologic position of the Benthic Assemblage 2, with the seawater depth range of about 10 - 30m, indicating a gradual regression from middle Zhuganponian to late Zhuganponian.

The Linguloid Community, represented by *Semilingula* cf. *lipoldi* (Stur), which was initially called *Lingula lipoldi* Stur (Bittner, 1890), it is dominating over this community. This community occurs in greenish - grey mid - thick - bedded biostromal micritic limestones intercalated with blackish - grey (or light purplish - grey) thin - bedded biostromal, calciferous hydromica clay rocks of the Lower Member (or is called Marine Reptiles Bed, 11.8m in thickness) of the Xiaowa Formation.

This community is characterized by a low diversity and extremely abundant fossils of *Semilingula* cf. *lipoldi* (Stur), most of which are no complete shells (resembling shelly bank facies), indicating foreign deposits, but they originate at a short distance from life position (vide text pl. I, fig. 1). *Semilingula* cf. *lipoldi* (Stur) is

associated with thalattosauroid, ichthyosauroid, placodusoid etc. the Marine Reptiles, and crinoids, bivalves, ammonites, fishes, elasmobranchoid, terrestrial plantes etc. various kinds of fossils. The habitus of linguloid is slip into calcareous ooze or silts (live in caves) of sea bottom, their domain keeping an extremely shallow - water environment (Havlicek, 1989)^[17]. Therefor, Linguloid Community is assigned to the Benthic Assemblage 1 (Ziegler, 1965; Boucot, 1975; Rong Jia - yu et al, 1984; Rong Jia - yu, 1986)^[14-16,18]. However, the Lower Member of the Xiaowa Formation belongs to a depositional environment of low intertidal zone to high subtidal zone. Approximate seawater depth range: 0 - 10m, indicating a further expanded regression in the Lower Member of the Xiaowa Formation (vide text figs. 13, 15)

The very abundant sea animals are associated with more abundant and well preserved terrestrial plante fossils and lots of wood fossils (Meng et al., 2003), indicating a short distance shallow sea from the seacoast, in other words, it is very important mark of an extremely shallow - water (an inshore) environment, all of which are strong verifications of a fore mentioned conclusion too.

The diagram of changeable sea - level in the present paper is drawn on the basis of brachiopod communities which lived on sea bottom at different seawater depths (vide text figs. 13). It displays a change from deeper - seawater in the middle part of the Zhuganpo Formation to shallow - seawater in the Lower Member of the Xiaowa Formation, indicating a gradual regression in the Xinpu area (vide text fig. 15), Guanling from the early Upper Triassic (Carnian).

3. On the palaeoecology of crinoids and bivalves

Conclusions:

①At that time the origins of the driftwoods were very limited in number, therefore the crinoids or bivalves could not get pseudopelagic carrier.

②Woods of the woodstones formed in the sea before, which were semi - rotten or rotten and sinkable wood.

③The rotten woods sank to the bottom of the sea after, those were a primitive states of crinoids again perched on the rotten woods (vide Wang et al, 2008: P. 89, Pl. 8, fig. 3; P. 90, Pl. 9, fig. 2; P. 91, Pl. 10, fig. 2; P. 155, fig. 5)

④Crinoids and bivalves beolng to the benthon, rather than the pseudoplankton in life style.

图版说明

所有标本均产于贵州关岭县新铺乡上三叠统下部卡尼阶,并保存在国土资源部宜昌地质矿产研究所。

图版 I

1. *Semilingula cf. lipoldi* (stur) 和木化石 (1b: *Equisetites* sp.) 保存在一起的生态标本, ×1, 登记号: GT₃B - 35; 小凹组下段。

1a, 2. *Semilingula cf. lipoldi* (Stur)

1a. 腹外, ×1, 登记号: GT₃B - 35; 2. 腹外, ×1, 登记号: GT₃B - 37; 小凹组下段。

3 - 4. ? *Crania* sp.

3. 腹外, ×6, 登记号: GT₃B - 33; 4. 背外, ×6, 登记号: GT₃B - 32; 小凹组下段。

5a - f. *Laballa scabrula* Ching, Sun et Ye

分别为背、前、腹、侧、后视, 均 ×1; 壳表露出许多小颗粒 (疹壳质?), ×15; 登记号: GT₃B - 1; 竹杆坡组上部。

6 - 7. *Laballa xiaowaensis* Zeng sp. nov.

6a - e. 分别为背、腹、后、侧、前视, ×3, 正型标本, 登记号: GT₃B - 3; 7a - e 分别为背、腹、后、侧视, ×3, 以及壳表露出

许多小颗粒(疹壳质?), $\times 15$, 副型标本, 登记号:GT₃B-2;层位同上。

8. 科属种未定。

8. 腹视, $\times 3$, 登记号:GT3B-25;层位同上。

图版 II

1-13. *Pseudokoninckina xinpuensis* Zeng

1. *Pseudokoninckina xinpuensis* 的生态标本, $\times 1$, 登记号:GT₃B-14;2a-b 分别为腹、腹后视, $\times 5$, 与 1b 为同一标本;4a-b, 分别为腹壳前视(即拖曳部), $\times 5$, 壳饰, $\times 13$, 登记号:GT₃B-17;5. 贝体中后部横切面(参见正文图5)见第三壳层隆起脊, $\times 7.5$, 登记号:GT₃B-39;6. 背视, $\times 5$, 登记号:GT₃B-13;7. 腹内(参见本文图6) $\times 7.5$, 登记号:GT₃B-12;8. 贝体中后部横切面, 见第三壳层隆起脊, $\times 13$, 登记号:GT₃B-17;9. 贝体侧坡纵切面, 见背内第三壳层和背内腕螺, $\times 13$, 登记号:GT₃B-15;10. 为图版 II, 图 4a 标本的横切面, 见背壳极为深凹, 以及两侧坡极为陡峻, 体腔极窄, $\times 13$;11. 视拖曳部中的部分壳饰, $\times 13$, 登记号:GT₃B-40;12-13. 都是贝体侧坡的纵切面, 视背内第三层以及成对腕螺圈组成的腕骨(腕螺), 其螺顶指向腹方, 均 $\times 7.5$, 登记号分别为 GT₃B-20 和 GT₃B-18;竹杆坡组中部。

14a-d. *Ninglangothyris subcircularis* Jin et Fang.

14a-d. 分别为腹、背、后、侧视, 均 $\times 4$, 登记号:GT3B-4, 竹杆坡组中部。

图版 III

1a-f. *Norella triangulata* Zeng sp. nov.

1a-f. 分别为腹、背、侧视、腹壳在下方的前视、背壳在下方的前视, 均 $\times 4$;部分壳饰, $\times 6$, 正型标本;登记号:GT3B-8;竹杆坡组中部。

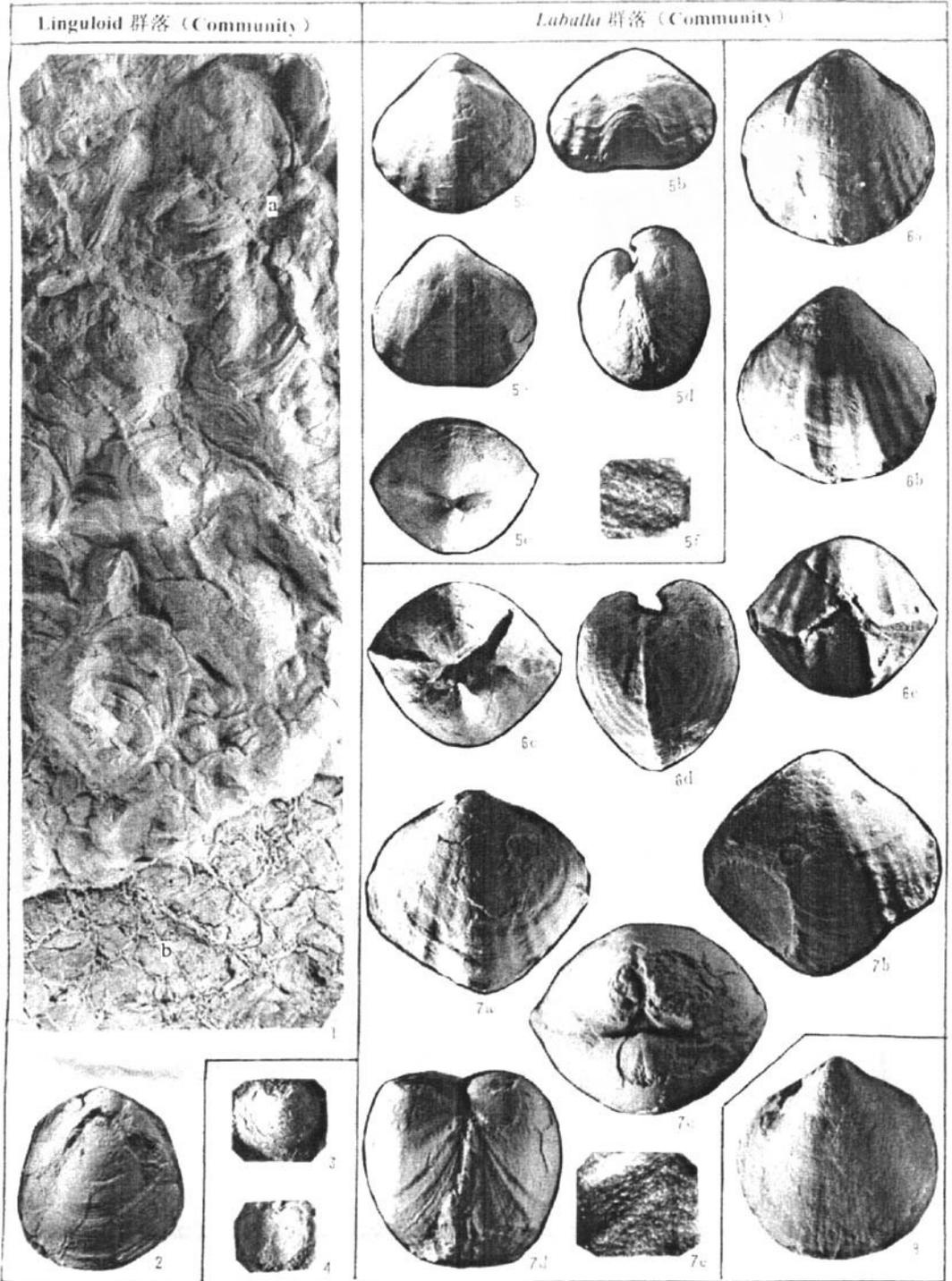
2-3. *Norella xiaowaensis* Zeng sp. nov.

2a. 2c-d 分别为后、腹、背视, 均 $\times 7.5$;2b, 2e. 分别为侧和前视, 均 $\times 5$, 正型标本;登记号:GT3B-9;3a-d, 分别为腹、侧、背、后视, 均 $\times 5$, 副型标本;登记号:GT3B-10;竹杆坡组中部。

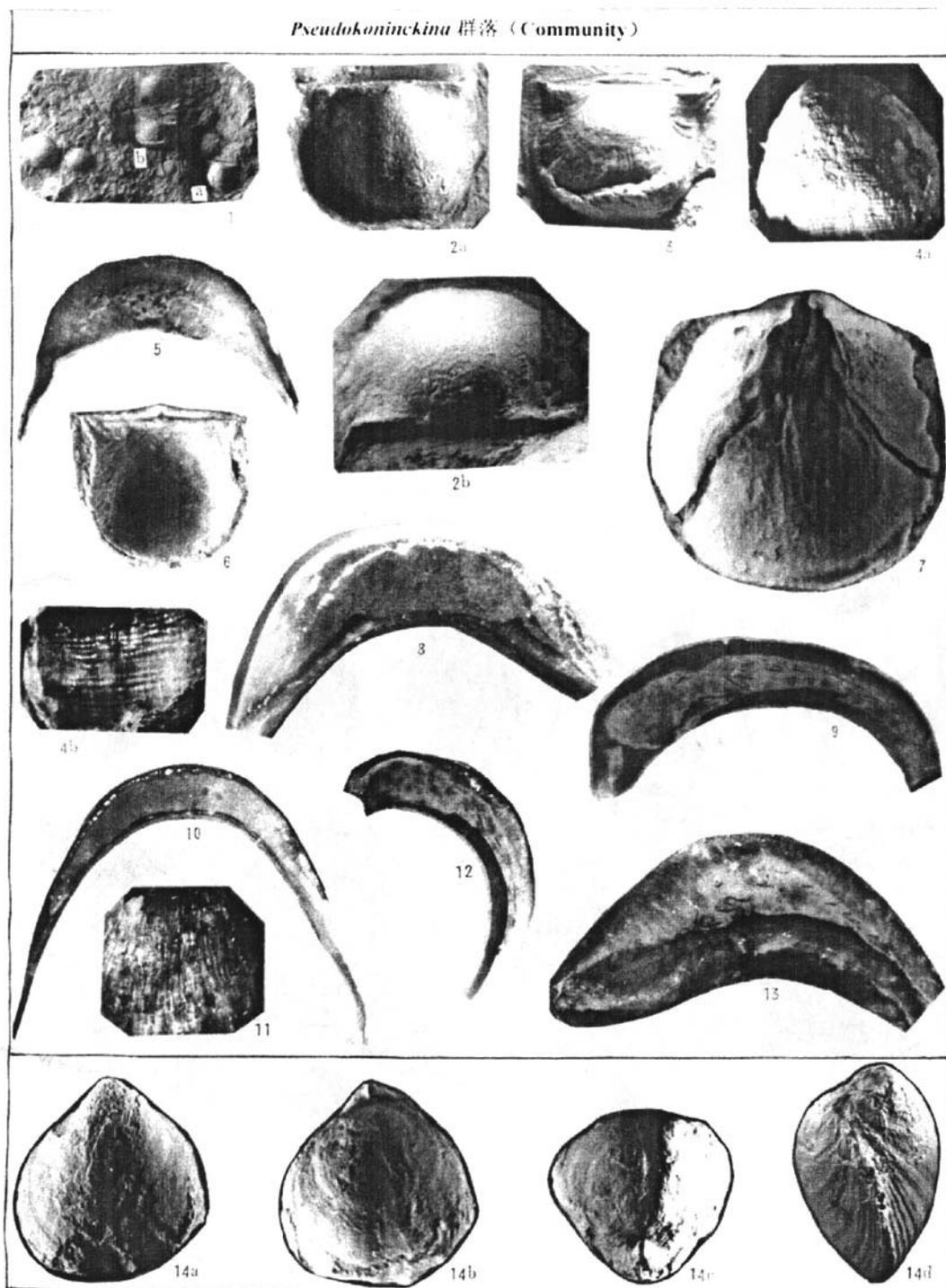
4-5. *Sanqiaothyris minoris* Zeng sp. nov.

4a-e. 分别为背、前、腹、侧、后视, 均 $\times 4$, 正型标本;登记号:GT3B-5;5a-c. 分别为背、腹、侧视, 均 $\times 4$;副型标本;登记号:GT3B-7;竹杆坡组中部。

图版 (Plate I)



图版(Plate) II



图版(Plate) III

