

寒武纪三叶虫 *Oryctocephalus indicus* (Reed, 1910) 的蜕壳

陈贵英^{1,2}, 韩乃仁², 赵元龙³

1. 中国地质大学地球科学学院, 湖北武汉 430074
2. 桂林工学院广西地质工程中心重点实验室, 广西桂林 541004
3. 贵州大学资源与环境学院, 贵州贵阳 550003

摘要: 描述了产于黔东南剑河县中寒武统凯里组中上部的 19 块中寒武统底部标志化石——印度掘头虫 *Oryctocephalus indicus* (Reed, 1910) 蜕壳标本, 其中大部分缺失头盖, 其余外壳保存完好。对其蜕壳过程进行了探讨, 认为蜕壳程序如下: 头甲以小于 90°角下弯, 导致背壳沿头、胸接合处裂开; 面线张开, 自由颊与头盖裂开; 虫体恢复平伸状态, 头盖旋转; 三叶虫携老壳向前爬行, 并将已与自由颊和胸甲裂开的头盖顶翻于头甲前方; 虫体继续向前爬行, 并将头盖扒向两侧; 虫体向前爬行并不断颤动, 最终脱掉老壳。被脱掉的老壳胸尾相连, 腹边缘一唇瓣板与自由颊基本位于原位, 与“Phacopid 式蜕壳”或“Salter 式埋藏”明显不同。

关键词: 三叶虫; 蜕壳; *Oryctocephalus indicus*; 寒武系; 贵州。

中图分类号: P534.41

文章编号: 1000-2383(2008)06-0783-10

收稿日期: 2008-07-25

Moulting of the Cambrian Trilobite *Oryctocephalus Indicus* (Reed, 1910)

CHEN Gui-ying^{1,2}, HAN Nai-ren², ZHAO Yuan-long³

1. Faculty of Earth Sciences, China University of Geosciences, Wuhan 430074, China
2. Department of Resources and Environmental Engineering, Guilin University of Technology, Guilin 541004, China
3. College of Resources and Environment of Guizhou University, Guiyang 550003, China

Abstract: Nineteen specimens of *Oryctocephalus indicus* (Reed, 1910) from the middle-upper part of Kaili Formation of Middle Cambrian in Jianhe County, southeastern Guizhou, South China, which are interpreted as exuvial configurations, are described. Most of them are missing cranidium, remains of the articulated exoskeleton are in original relation. The series of events which may have resulted in the production of these configurations are as follows: (1) The trilobite flexed the cephalon downward through a certain angle less than ninety degrees. During this flexing downward, the cephalon split from the thorax as well as the facial suture opened, so that the free cheeks disarticulated from the cranidium. (2) The animal regained its planar orientation and resulted in the old cranidium rotated. (3) The trilobite crawled forward with the old exoskeleton and overturned the cranidium to inverted in front of the cephalon. (4) The inverted cranidium was pushed aside by the crawled forward animal. (5) The animal continued to crawl forward, kept shaking and withdrew from the old exoskeleton. Finally, the old exoskeleton was shed. On the exuviae, the thorax joined up with pygidium, the rostral-hypostomal plate and free cheeks located at their original site. It is different from the “Phacopid mode of ecdysis” or “Salterian embedding”.

Key words: trilobite; moulting; *Oryctocephalus indicus*; Cambrian; Guizhou.

在寒武系内部划分中, 印度掘头虫 *Oryctocephalus indicus* (Reed, 1910) 一直备受关注(赵元龙等, 1993, 1994, 1996; Zhao *et al.*, 2004, 2006; 袁金良等, 1997, 2002; Sundberg *et al.*, 1999; Peng *et al.*, 2004; 杨荣军等, 2005)。自袁金良(1997)、Sundberg *et al.* (1999)、Geyer and Shergold(2000)

基金项目: 国家自然科学基金项目(No. 40672018); 广西地质工程中心重点实验室开放基金(桂科能 07109011-K006); 地质资源与地质工程广西高校人才小高地创新团队项目(桂教人[2005]80号)。

作者简介: 陈贵英(1965-), 女, 博士研究生, 主要从事三叶虫构造研究。E-mail: cgy@glite.edu.cn

提出以 *Oryctocephalus indicus* (Reed, 1910) 作为传统中寒武统(现寒武系第三统)的首现分子以来, *O. indicus* 更是越来越受地层古生物学家尤其是寒武系研究者的青睐。赵元龙等(1993, 1994)、袁金良等(1997, 2002)在研究黔东南地区多条发育良好的中下寒武统剖面时,在凯里组采集了大量保存精美的 *O. indicus* 标本,其中有相当部分属于蜕壳标本。但迄今为止,尚无学者对 *Oryctocephalus indicus* (Reed, 1910) 的蜕壳方式进行专门研究,仅袁金良等(2002)在研究黔东南早、中寒武世凯里组三叶虫动物群的埋藏学和古生态学时做过简要讨论。本文对 *Oryctocephalus indicus* (Reed, 1910) 的 19 块蜕壳标本进行了较为详细的研究,试图阐述 *O. indicus* 的蜕壳构造特点,以作为对 *Oryctocephalus indicus* (Reed, 1910) 的一个补充研究。

Oryctocephalus indicus (Reed, 1910) 建种已有近百年历史。经过许多学者研究,特别是 Jell and Hughes(1999)、Sundberg *et al.* (1999)、袁金良等(2002)以及 Zhao *et al.* (2006) 的研究及修正,其特征日趋完善。其主要特征如下:背壳长椭圆形,头盖横宽,前缘微向前拱曲;头鞍长柱锥状,前部微向前收缩,具 4 对圆坑状头鞍沟,后 3 对中部由浅的横穿头鞍沟相连,固定颊宽度中等至宽,在两眼叶之间小于或等于头鞍宽度;眼叶中等偏小,约为头鞍长的 2/5 左右,位于头鞍中下部相对位置;眼脊窄于眼叶,由第一对头鞍沟相对位置处向侧后方斜伸;活动颊横向较窄,边缘也窄,颊刺较长,末端达第四胸节相对位置;胸甲由 12 个胸节组成,胸轴凸起,较肋叶略窄,肋部平,肋刺长;尾部小,肋沟及间肋沟发育,具 2—3 个轴环及 1 个轴后脊,肋部具 2—3 对尾刺,向后尾肋刺变短小。

除了以上特征, *O. indicus* 具有 *Oryctocephalus* 的共同特征,即壳体较小,化石壳体扁平(可能与保存在细碎屑岩中有关),唇瓣与腹边缘板熔合,成为腹边缘—唇瓣板构造单元。

袁金良等(2002)曾根据固定颊宽度等特征将 *Oryctocephalus indicus* 分为 3 个亚种,将固定颊较宽,两眼叶间固定颊宽度大于头鞍宽度,活动颊较窄,胸肋部较宽,具 3 对尾刺的定为 *Oryctocephalus indicus latus* Zhao et Yuan 2002, 以示与传统 *Oryctocephalus indicus* 的区别;而将固定颊在两眼叶间宽度约为头鞍的 4/5,活动颊较窄,颊区宽度仅比眼叶略宽,胸轴宽约为胸宽的 1/3,尾刺 2 对的传

统 *Oryctocephalus indicus* 建立为另一亚种 *Oryctocephalus indicus* (Reed, 1910);将美国加利福尼亚和内华达州发现的印度掘头虫和朝鲜发现的 *Oryctocephalus kobayashii* Saito 1934 归入 *Oryctocephalus indicus kobayashii* Saito 1934 亚种。Zhao *et al.* (2006) 对大多数标本进行重新检查和仔细研究后认为,3 个亚种间的差异是非常小的,属于种内差异,而且这些差异通常是由页岩中的保存条件导致变形造成的,因此,将 *Oryctocephalus indicus* 划分为亚种是没有必要的。本文同意 Zhao *et al.* (2006) 的意见。

1 材料

研究标本产自贵州省东南部剑河一带中下寒武统凯里组中上部粉砂岩、粉砂质泥岩中(图 1)。产化石地层厚 90 多 m。凯里组沉积环境以较深的浅海陆棚为主,水体较深,水动力弱,沉积稳定,其中的凯里动物群化石基本为原地生物群原地保存(张正华等, 1996)。由于盆地沉积基底为弱氧化—弱还原陆棚环境,内栖及食腐生物少(张正华等, 1996),非常有利于三叶虫蜕壳标本的保存,发现的大量三叶虫蜕壳标本保存完好, *Oryctocephalus indicus* 便是其中的一部分。

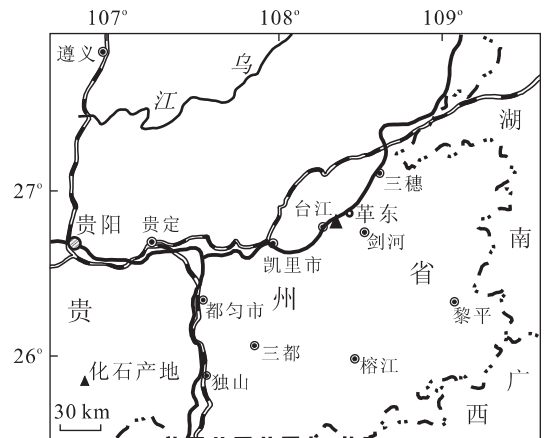


图 1 化石产地交通位置

Fig. 1 The location map

2 标本描述

全部标本皆为 *Oryctocephalus indicus* (Reed, 1910), 所有度量不包含颊刺、肋刺及尾刺。

标本 NIGP123466(图版 I, 1)

蜕壳内模标本. 头甲横宽, 头长 5.8 mm, 宽 16.7 mm; 胸尾长 13.0 mm, 宽 12.5 mm. 头盖缺失, 腹边缘一唇瓣板与自由颊相连, 其与胸尾之间基本没有位移; 自由颊窄小, 颊刺长, 达第 5 胸节相对位置; 唇瓣卵形, 位于头鞍正前下方位置, 胸尾相连, 保存完好, 胸甲 12 节, 胸轴中等凸起, 其上关节半环清晰可见, 胸肋平, 宽略大于胸轴, 肋沟及间肋沟清晰, 肋刺长且排列规则; 尾小, 尾轴向后急剧变窄, 具 2 个轴节及 1 个轴后脊, 尾肋平, 有 2 对尾肋刺, 均向后指.

标本 NIGP123465(图版 I, 2)

蜕壳内模标本. 头长 5.3 mm, 宽 13.8 mm; 胸尾长 11.3 mm, 宽 11.3 mm. 头盖缺失, 腹边缘一唇瓣板与自由颊相连, 其与胸尾之间基本没有位移; 胸尾相连, 保存完好; 胸甲 12 节, 肋刺发育; 尾小, 尾轴向后急剧变窄, 具 2 个轴节及 1 个轴后脊, 尾刺 1 对, 后指.

标本 NIGP123464(图版 I, 3)

蜕壳内模标本. 头长 4.0 mm, 宽 10.4 mm; 胸尾长 8.7 mm, 宽 8.3 mm. 头盖缺失, 腹边缘一唇瓣板与自由颊相连, 其与胸尾之间基本没有位移; 胸尾相连, 保存完好; 胸甲 11 节, 肋刺发育; 尾小, 尾轴向后急剧变窄, 具 2 个轴节及 1 个轴后脊, 尾刺 2 对, 明显后指.

标本 NIGP123463(图版 I, 4)

蜕壳内模标本. 头长 6.0 mm, 宽 15.2 mm; 胸尾长 14.0 mm, 宽 11.7 mm. 头甲梯形, 头盖及自由颊缺失, 腹边缘一唇瓣板基本位于原位, 颊刺长, 达第五胸节. 胸尾相连, 保存完好, 胸 12 节, 胸轴凸起, 较窄; 肋极平, 肋沟发育, 贯穿肋节; 肋刺发育, 向后逐渐变长并后指. 尾甲小, 具 3 个轴节及 1 个轴后脊, 尾刺 3 对, 后指.

标本 NIGP123462(图版 I, 5)

蜕壳内模标本. 头长 4.8 mm, 宽 13.0 mm; 胸尾长 11.2 mm, 宽 9.7 mm. 头盖及自由颊缺失, 腹边缘一唇瓣板向右位移约 2 mm. 胸尾相连, 保存较好, 胸 11 节, 胸轴平凸, 与胸肋近等宽; 胸肋平, 肋沟发育, 贯穿肋节; 肋刺发育, 但保存原因不太清晰; 尾甲小.

标本 NIGP123461(图版 I, 6)

蜕壳内模标本. 头长 5.0 mm, 宽 10.3 mm; 胸尾长 10.0 mm, 宽 8.2 mm. 头盖缺失, 腹边缘一唇瓣板与自由颊相连, 其与胸尾之间基本没有位移; 胸尾相

连, 胸轴凸起; 胸甲 11 节, 肋刺长; 尾小, 具 2 个轴节及一个轴后脊, 尾刺 2 对, 明显后指. 该标本已被右上一左下斜向拉长.

标本 NIGP123460(图版 I, 7)

蜕壳内模标本. 壳体较大, 头长 7.0 mm, 宽 18.0 mm; 胸尾长 16.8 mm, 宽 13.6 mm. 头盖及左自由颊缺失, 右自由颊部分保存. 腹边缘一唇瓣板基本位于原位. 颊刺长, 达第 5 胸节. 胸尾相连, 保存完好. 胸 12 节, 胸轴凸起, 宽略大于胸肋, 其上可见清晰的关节半环. 胸肋略凸, 肋沟清晰, 斜切肋节, 间肋缝平伸; 胸肋刺发育, 由前向后逐渐变长. 尾甲小, 具 2 个轴节及 1 个轴后脊, 尾刺 2 对, 后指.

标本 NIGP123459(图版 I, 8)

蜕壳实体标本. 头长 4.2 mm, 宽 10.8 mm; 胸尾长 9.8 mm, 宽 9.2 mm. 头甲梯形, 头盖及右自由颊缺失, 左自由颊部分保存. 腹边缘一唇瓣板基本位于原位. 颊刺长, 达第 5 胸节. 胸尾相连, 保存完好. 胸 12 节, 胸轴较凸, 宽略小于胸肋, 其上可见清晰的关节半环. 胸肋平, 肋沟斜切肋节, 间肋缝清晰, 平伸; 胸肋刺发育, 由前向后逐渐变长. 尾甲小, 具 2 个轴节及 1 个轴后脊, 尾刺 2 对.

标本 NIGP123458(图版 I, 9)

蜕壳内模标本. 头宽 11.2 mm, 胸尾长 10.0 mm, 宽 8.5 mm. 头盖缺失, 腹边缘一唇瓣板与自由颊相连略向后挫; 胸尾相连, 保存较好; 胸甲 11 节, 肋刺不太清楚; 尾小, 具 2 个轴节及 1 个轴后脊, 尾刺不清.

标本 NIGP123457(图版 I, 10)

蜕壳实体标本, 部分保存了钙质壳. 头长 2.6 mm, 宽 5.6 mm; 胸尾长 4.7 mm, 宽 4.2 mm. 头盖缺失, 腹边缘一唇瓣板与自由颊相连, 其与胸尾之间基本没有位移; 自由颊窄小, 颊刺长, 超过第 4 胸肋; 唇瓣卵形, 位于头鞍正前下方位置. 胸尾相连, 保存完好. 胸甲 12 节, 胸轴平凸, 其上可见清晰的关节半环; 胸肋平, 宽略大于胸轴, 肋沟深宽, 从近轴处前方向斜后方贯穿整个肋节; 肋刺由前向后逐渐变长, 除第 1、2、3 肋刺外, 其余肋刺长大于肋宽. 尾小, 具 2 个轴节及 1 个轴后脊, 尾刺 3 对, 最后 1 对很短.

标本 NIGP123456(图版 II, 1)

蜕壳内模标本. 头鞍缺失, 头腹边缘一唇瓣板与胸甲分开, 相对胸尾主体前移约 7 mm 并向左旋转约 95°. 胸 11 节, 前 2 节断开, 前移约 8 mm 并向左旋转约 107° 后斜向压于头腹边缘一唇瓣板之上. 胸

尾其余部分连接正常,保存完好,肋刺较长。

标本 NIGP123455(图版 II, 2)

蜕壳标本,其中胸、尾及自由颊为外模,头盖、头腹边缘及唇瓣为内模。头甲横宽,头长 4.2 mm,宽 9.2 mm;胸尾长 8.5 mm,宽 6.5 mm。以背壳向上为准,腹边缘一唇瓣板构造单元与部分自由颊相连略向右移,头盖翻转并旋转近 90°后置于胸甲右侧,头盖后边缘几乎与胸轴平行,紧贴于胸肋右侧边缘,右颊刺及第 1—8 胸肋刺压于头盖之上。胸尾相连,保存完整,胸 12 节,尾具 1 个轴节和 1 个轴后脊,胸肋刺、尾刺长且保存完好。

标本 NIGP123454(图版 II, 3)

蜕壳标本,其中胸、尾及自由颊为内模,头盖、头腹边缘及唇瓣为外模。头甲横宽,头长 4.2 mm,宽 9.2 mm;胸尾长 8.5 mm,宽 6.5 mm。腹边缘一唇瓣板构造单元与部分自由颊相连略向右移,头盖翻转并旋转近 90°后置于胸甲右侧,头盖后边缘几乎与胸轴平行,紧贴于胸肋右侧边缘,右颊刺压于头盖之上。胸尾相连,保存完整,胸 12 节,尾具 1 个轴节和 1 个轴后脊,胸肋刺、尾刺长且保存完好。

标本 NIGP123453(图版 II, 4)

蜕壳内模标本。头长 3.0 mm,宽 6.7 mm;胸尾相连,胸尾长 6.1 mm,宽 5.3 mm。头盖缺失,腹边缘一唇瓣板与自由颊相连,其与胸尾之间基本没有位移;胸尾相连,保存完好;胸甲 11 节,胸轴略窄于胸肋,肋沟清晰,肋刺发育;尾小,具 2 个轴节及 1 个轴后脊,尾刺 2 对。

标本 NIGP123452(图版 II, 5)

蜕壳内模标本。壳体较小,头长 1.5 mm,宽 4.1 mm;胸尾长 2.9 mm,宽 3.3 mm。头腹边缘与自由颊相连,其与胸尾之间没有位移,头盖与胸裂开,顺时针旋转约 30°角,头盖右后边缘压于胸甲右侧第 1、2 胸肋之上,头盖左后边缘压于左侧自由颊之上,头鞍中轴与胸轴中线呈约 30°交角,但头盖前后位置基本没有移动。胸尾相连,保存完好,胸 11 节,尾小,具 2 个轴节和 1 个轴后脊,尾刺 2 对。

标本 NIGP123451(图版 II, 6)

完整蜕壳标本,其中自由颊、胸、尾为内模,头盖为外模。头长 4.3 mm,宽 10.8 mm;胸尾长 10.0 mm,宽 8.7 mm。该标本头腹边缘一唇瓣构造单元与自由颊相连,其与胸尾间基本没有位移。头盖直接翻转于头甲正前方,除略向左侧旋转外,几乎没有更多的位移。胸尾相连,保存完整,胸甲 12 节,尾具 2 个轴节

和 1 个轴后脊。

标本 NIGP123450(图版 II, 7)

蜕壳实体标本。壳体较小,壳长 6.6 mm,胸尾长 4.4 mm,宽 4.0 mm。自由颊脱落,头盖保存完好,头盖长 2.3 mm,宽 3.7 mm(眼叶外侧宽),与胸甲完好相连。胸尾相连,保存完好,胸 12 节,肋刺发育,由前向后变长,尾甲小,具 2 个轴节和 1 个轴后脊,尾刺 2 对。

标本 NIGP123449(图版 II, 8)

蜕壳实体标本,部分保留了钙质壳。壳体较小,壳长 4.3 mm,头盖长 1.4 mm;胸尾长 2.8 mm,宽 2.5 mm。头盖与胸甲相连,没有位移或旋转,头鞍左侧破损处露出唇瓣。头腹边缘一唇瓣构造单元与自由颊相连,向左旋转约 35°,并向左位移约 1.5 个胸节宽,向后退约 1 个胸节宽,左颊角位于第 3 胸节相当位置,右颊角则被压于头盖右侧之下。头腹边缘后缘与头盖后边缘成约 35°交角。胸尾相连,胸甲约 11 节,尾甲小,分节不清。

标本 NIGP123448(图版 II, 9)

蜕壳内模标本。头长 4.0 mm,宽 10.0 mm;胸尾长 8.5 mm,宽 7.2 mm。头盖缺失,头腹边缘前缘略有破损。腹边缘一唇瓣板与自由颊相连,其与胸尾之间基本没有位移;胸尾相连,胸甲 11 节;尾小,尾轴具 2 个轴节及一个轴后脊,尾刺 2 对,后指。

上述标本中, NIGP123466(图版 I, 1)、NIGP123465(图版 I, 2)、NIGP123464(图版 I, 3)、NIGP123461(图版 I, 6)、NIGP123458(图版 I, 9)、NIGP123457(图版 I, 10)、NIGP123453(图版 II, 4)、NIGP123448(图版 II, 9)蜕壳特征基本一致,即头盖缺失,腹边缘一唇瓣板构造单元与自由颊相连,基本位于原位;胸尾相连,保存完好。

需要说明的是,由于保存原因,部分标本已产生变形,如 NIGP123461(图版 I, 6)、NIGP123460(图版 I, 7)、NIGP123458(图版 I, 9)、NIGP123455(图版 II, 2)、NIGP123454(图版 II, 3)、NIGP123451(图版 II, 6)、NIGP123448(图版 II, 9)等均被纵向或斜向拉长。

3 蜕壳构造解释

从前面描述的 19 块标本综合分析,笔者认为 *Oryctocephalus indicus*(Reed, 1910)的蜕壳过程如下(图 2):

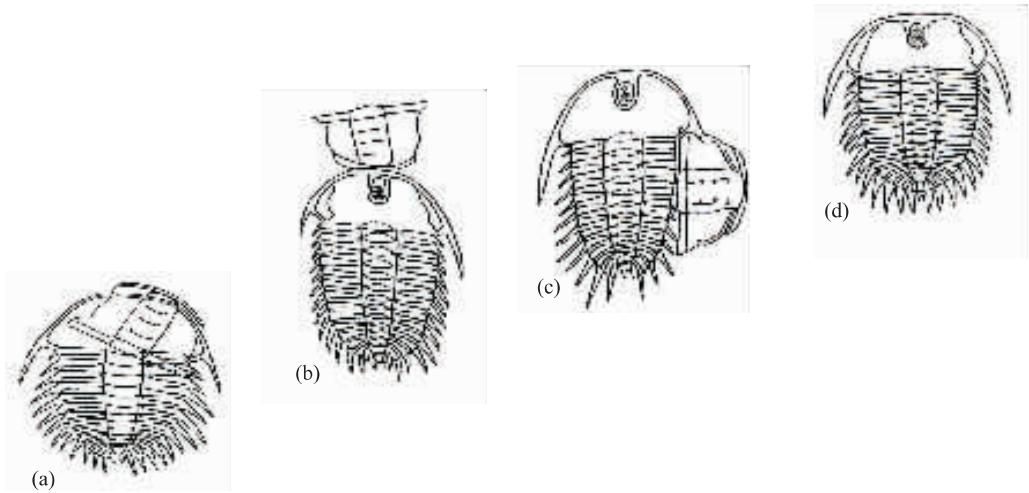


图 2 *Oryctocephalus indicus* (Reed, 1910) 的蜕壳过程

Fig. 2 Moulting configurations in *Oryctocephalus indicus* (Reed, 1910) ordered in a possible sequence

a. 蜕壳 I 期, 头盖与自由颊、胸甲裂开, 右转(NIGP123452, 图版 II, 5); b. 蜕壳 II 期, 头盖翻转于头甲前方(NIGP123451, 图版 II, 6); c. 蜕壳 III 期, 头盖旋转至虫体右侧(NIGP123454, 图版 II, 3); d. 蜕壳 IV 期, 头盖缺失, 腹边缘一唇瓣板与自由颊相连基本位于原位, 胸尾相连, (NIGP123466, 图版 I, 1)

蜕壳 I 期(图版 II, 5; 图 2a): 头甲以不超过 90° 角下弯, 在头胸成为弓形的过程中, 背壳沿头、胸接合处裂开, 面线裂开。然后虫体恢复平伸状态, 此时的头盖与自由颊、胸甲和头腹边缘板之间已经裂开。在虫体恢复平伸过程中, 头盖位置因三叶虫的平伸动作发生变化, 如 NIGP123452(图版 II, 5, 图 2a) 头盖向右旋转。

蜕壳 II 期(图版 II, 6; 图 2b)(袁金良等, 2002, 图版 19 中 1 和 2): 虫体携带老头甲腹面构造、自由颊及胸、尾向前爬行, 将已与其他壳面裂开的头盖顶翻于头甲前侧。

蜕壳 III 期(图版 II, 2, 3; 图 2c): 顶翻头盖后, 三叶虫继续向前爬行, 将头盖扒向虫体两侧。

蜕壳 IV 期(图版 I, 1-10; 图版 II, 4, 9; 图 2d): 虫体携带胸、尾及腹面构造和自由颊继续前行, 前行过程中虫体不断摆动, 最终从老壳中脱出。在虫体挣脱老壳的过程中, 有些个体的自由颊完全与腹边缘一唇瓣板分离(图版 I, 4, 5), 有些没有完全分离但部分被破坏(图版 I, 7, 8), 有些则与腹边缘一唇瓣板保持完好连接(图版 I, 1-3, 6, 9, 10); 最终成功蜕壳时, 部分虫体腹面构造与胸甲完整相连, 保持原相对位置, 似乎是被作为一个整体脱掉, 部分虫体的腹面构造则与胸甲分开并略有位移(图版 I, 5), 这些可能与虫体挣脱老壳的难易和剧烈程度相关。

在 *O. indicus* 的蜕壳中, 胸尾始终没有脱开,

保持完好连接。头腹边缘一唇瓣构造单元与自由颊也大多没有分离, 以一个蜕壳成分出现; 与“Phacopid 式蜕壳”或“Salter 式埋藏”明显不同。

也有个别与以上情况不相一致的标本, 如 NIGP123449(图版 II, 8), 自由颊和腹边缘一唇瓣板向左旋转, 头盖与胸尾相连, 正好与常规相反; NIGP123450(图版 II, 7) 则是 NIGP123449(图版 II, 8) 的进一步, 自由颊和腹边缘一唇瓣板缺失, 头盖与胸尾相连。但在收集的标本和赵元龙、袁金良等发表的众多标本中, 这些情况十分少见, 最多见的蜕壳标本是单个的头盖, 或胸、尾与头腹边缘一唇瓣板相连(多数还带自由颊)。笔者认为, 不同属种三叶虫的蜕壳有其一定的规律性, 有些是胸尾先裂开(如: *Ductina*)(韩乃仁和陈贵英, 2007), 有些是面线先裂开(如: *O. indicus*), 有些则是头胸先裂开(如: Phacopid)(Harrington, 1959), 但对某个个体而言, 其蜕壳受多种因素影响, 如三叶虫的生存环境、蜕壳时的环境条件、三叶虫个体的大小和力量差异, 以及蜕壳当时虫体的健康状况和外界干扰等。因此, 对一个具体的个体而言, 蜕壳过程或结果有一定的偶然性。同种的每一个个体的蜕壳过程未必完全一致, 但大部分应是一样的。上述 NIGP123450 和 NIGP123449(图版 II, 7-8) 明显比其他标本要小, 其蜕壳方式不一样, 也许与其个体小、蜕壳力量弱有关。NIGP123456(图版 II, 1) 的腹边缘一唇瓣板与胸

甲及胸甲本身均已脱离并有明显位移及旋转,这可能是由蜕壳后的流水作用造成的,而不是蜕壳本身的结果。

在笔者收集的 *O. indicus* 蜕壳标本中,蜕壳Ⅳ期的标本数量较多(12块,占63%),而前三期的标本则相对较少。在已发表的 *O. indicus* 标本(张文堂等,1980;袁金良等,2002;Zhao *et al.*, 2006)中,除了完整个体,最多的就是单个头盖。袁金良等(2002)列出的43个 *O. indicus* 标本中,除19个完整标本外,最多的就是单个头盖(18个),另有2个胸、尾与头腹边缘—唇瓣板相连的标本,这些均属于蜕壳后标本,而蜕壳中间过程的标本则很少见到。笔者认为,三叶虫为了尽量减少外敌侵袭的危险,会在尽量短的时间内完成蜕壳。每一个成功蜕壳的三叶虫尽管均需经历中间过程,但这些环节都是连续且很快完成的,只有当三叶虫在中间环节被埋藏或蜕壳不成功而死亡,才可能留下蜕壳中间环节的化石。因此,中间环节的化石比较少见。蜕壳终极状态则不一样,只要成功蜕壳,不被破坏,每一个被蜕掉的老壳均有机会被保存为化石,这也许就是蜕壳Ⅳ期标本数量明显多于前三期的原因。

4 讨论

袁金良等(2002)描述了多个产自黔东南的 *Oryctocephalus indicus* (Reed, 1910) 标本(袁金良等,2002,图版17中1—9;图版18中1—8;图版19中1—4;图版20中2—9;图版21中1—6,7;图版22中2,5,7,8;图版23中1—4),其中有许多蜕壳标本。其图版17中3,4,6,8和图版18中4,5,7;以及图版20中1—6,8—9等均为蜕壳后散落的单个头盖。图版19中1,2与本文 NIGP123451(图版Ⅱ,6;图2b)几乎完全一样,属蜕壳Ⅱ期的产物,只是袁金良等的图1为外模,图2为实体,而本文标本为内模而已。袁金良等的图版23中2与本文图版Ⅰ中1—3,6,9—10基本相同,其图版17中7与本文图版Ⅰ,4—5基本相同,均属蜕壳Ⅳ期的产物。

Whittington(1995)描述了北美寒武系 *Oryctocephalid* 的4个种,其中包括 *Oryctocephalus* 的2个种,分别为 *O. reynoldsi* (Pl. 1, figs. 1, 3—6)和 *O. burgessensis* (Pl. 1, fig. 2; Pl. 2, figs. 1—7; Pl. 4, fig. 1)。在 Whittington 列举的 *Oryctocephalus* 标本中,同样包含多个蜕壳标本,其中 *O. reynoldsi*

有2个,即 Pl. 1, fig. 4 和 fig. 6, fig. 4 为内模, fig. 6 为外模,其与本文标本图版Ⅰ基本一致,但 Whittington 的 fig. 4 自由颊缺失,腹边缘—唇瓣板构造单元向后挫,唇瓣几乎与胸甲相接;其 fig. 6 被左上—右下斜向拉长,推测其蜕壳方式与本文的 *O. indicus* 相似, fig. 4 及 fig. 6 均为蜕壳后产物。在 Whittington 的图版中,列举了9个 *O. burgessensis* 标本,其中至少5个为蜕壳标本(Pl. 2, figs. 1, 3, 6, 7; Pl. 4, fig. 1)。*O. burgessensis* 的蜕壳似乎比较复杂, Pl. 2, fig. 1 自由颊位移,头盖破裂。因图中自由颊方向不太清楚,其蜕壳机制不便分析。Pl. 2, fig. 3 头盖缺失,自由颊和腹边缘—唇瓣板连接在一起,向后翻转,被压于第1—5胸节之下(图版说明为“……位于第1—5胸节之上”,但从图版看,腹边缘—唇瓣板和自由颊应该被压于第1—5胸节之下)。Pl. 2, fig. 6 头盖缺失,右自由颊和腹边缘—唇瓣板翻转并向右旋转,左自由颊断开并翻转,两个自由颊部分被压于第1—3胸节下。Pl. 2, fig. 7 头盖及前4个胸节缺失,其余部分基本保持原相对位置且胸尾相连,腹边缘—唇瓣板与自由颊相连。Pl. 4, fig. 1 头盖缺失,右自由颊翻转,腹边缘—唇瓣板翻转,左自由颊未翻转,两个自由颊部分被压于第1,2胸节之下。McNamara and Rudkin(1984)也描述了一块 British Columbia 布吉斯页岩 Stephen 组的 *O. burgessensis* 并对其蜕壳方式进行了讨论,该标本自由颊与腹边缘—唇瓣板相连,翻转并旋转180°至虫体左侧,头盖与胸尾相连并基本保持原位。McNamara and Rudkin(1984)认为其蜕壳过程如下:第一步,头甲以至少90°角下弯,使颊刺处于一个近于垂直的姿势,当除头盖外的头甲其他部分(即自由颊、腹边缘—唇瓣板单元)沿面线与头甲裂开并继续它们的下弯时,头盖仍与胸甲彼此相连,头甲的持续下弯导致自由颊与腹边缘—唇瓣板最终与壳体断开并翻转于头盖之下。第二步,部分蜕壳的三叶虫重新伸展,向右作小距离转动,然后虫体离开老甲壳的剩余部分向前爬行。在此过程中,虫体的爬行导致翻转的自由颊小幅位移,使腹边缘—唇瓣板逆时针方向旋转数毫米。笔者赞同 McNamara and Rudkin(1984)的分析,并认为 Whittington(1995)的 Pl. 2, figs. 1, 3, 6 和 Pl. 4, fig. 1 的蜕壳过程与之基本相同,但也有区别:第一步,McNamara and Rudkin(1984)的标本在头甲下弯时头盖与胸甲没有裂开,而 Whittington(1995)的标本在头盖沿面线裂开的同时也与胸甲裂

开。因此,在最终蜕壳成功时,McNamara and Rudkin(1984)的标本头盖仍与胸尾相连,Whittington(1995)的标本则缺失头盖。第二步,Whittington(1995)的标本情况相对复杂,受虫体颤动、挣脱老壳向前爬行时力度、方向及环境等条件的影响,有些自由颊与腹边缘—唇瓣板相连(Pl. 2, fig. 3),有些则部分或全部断开(Pl. 2, figs. 1, 6; Pl. 4, fig. 1);有些自由颊、腹边缘—唇瓣板全部翻转(Pl. 2, fig. 3),有些则部分翻转(Pl. 2, figs. 1, 6; Pl. 4, fig. 1),自由颊所在位置也不尽相同。各标本之间及与 McNamara and Rudkin(1984)标本之间在腹边缘—唇瓣板和自由颊的关系、位置、翻转等情况均有所不同。Whittington(1995)的 Pl. 2, fig. 7 则与其他 *O. burgesensis* 标本又不相同,其自由颊与腹边缘—唇瓣板基本位于原位,并未翻转;相反,头盖与前 4 个胸节却缺失,这也许是由于虫体弯曲过程中,头甲弯曲程度尚未达到 90°时第二步动作即已开始——虫体重新伸展,因此,自由颊与腹边缘—唇瓣板虽沿面线与头盖裂开(头盖与胸甲并未裂开),但并没有翻转至虫体之下。而在虫体颤动挣脱老壳时,由于力度较大,前 4 个胸节与后面胸节断开,虫体携带头盖和前 4 个胸节离开,其余部分则留在原地。McNamara and Rudkin(1984)还描述了一块 British Columbia Stephen 组的 *O. sp. cf. O. reynoldsi*(Reed, 1899)的蜕壳,其头甲整体翻转并旋转 180°后置于胸甲之下,面线在蜕壳过程中并未起机能作用,与 *O. burgesensis* 及 *O. indicus* 明显不同。笔者认为,*Oryctocephalus* 不同的种从 16 个胸节 1 对尾刺到 7 个胸节 6 对尾刺,各种特征差异很大,再加上生活环境、蜕壳条件、个体大小的不同,其蜕壳方式不一致也就在所难免了。

感谢:陈建平帮助化石照相并制作图版,杨金豹帮助绘制部分插图,在此一并致谢!

References

- Geyer, G., Shergold, J. H., 2000. The quest for internationally recognized divisions of Cambrian time. *Episodes*, 23 (3): 188—195.
- Han, N. R., Chen, G. Y., 2007. Moulting variability in the Devonian trilobite *Ductina* from Nandan, Guangxi, China. *Acta Palaeontologica Sinica*, 46(2): 167—182 (in Chinese with English abstract).
- Harrington, H. J., 1959. Treatise on invertebrate paleontology (in Moore). Part O, Arthropods 1, 1—560.
- Jell, P. A., Hughes, N. C., 1999. Himalayan Cambrian trilobites. *Special Paper in Palaeontology*, 58: 7—113.
- McNamara, K. J., Rudkin, D. M., 1984. Techniques of trilobite exuviation. *Lethaia*, 17, 153—173.
- Peng, S. C., Zhu, X. J., Babcock, L. E., et al., 2004. Potential global stratotype sections and points in China for defining Cambrian stages and series. *Geobios*, 37(2): 253—258.
- Sundberg, F. A., Yuan, J. L., McCollum, L. B., et al., 1999. Correlation of the Lower-middle Cambrian boundary of South China and western United States of America. *Acta Palaeontologica Sinica*, 38(Suppl.): 102—107.
- Whittington, H. B., 1995. Oryctocephalid trilobites from the Cambrian of North America. *Palaeontology*, 38(3): 543—562.
- Yang, R. J., Nie, K. S., Zhao, Y. L., 2005. Kaili Formation research in the Bashuiya section in Jianhe County and in the Zhusha section in Zhenyuan County—Research on the Auxiliary sections of the Wuliu section which is the strato-type latent boundary section in the Lower-Middle Cambrian. *Journal of Guizhou University of Technology (Natural Science Edition)*, 34(6): 12—16.
- Yuan, J. L., Zhao, Y. L., Li, Y., et al., 2002. Trilobite fauna of the Kaili Formation (uppermost Lower Cambrian—lower Middle Cambrian) from southeastern Guizhou, South China. Shanghai Science and Technology Press, Shanghai, 1—423 (in Chinese).
- Yuan, J. L., Zhao, Y. L., Wang, Z. Z., et al., 1997. A preliminary study on Lower-Middle Cambrian boundary and trilobite fauna at Balang, Taijiang, Guizhou, South China. *Acta Palaeontologica Sinica*, 36(4): 494—524 (in Chinese with English abstract).
- Zhang, W. T., Lu, Y. H., Zhu, Z. L., et al., 1980. Cambrian trilobite faunas of southwestern China. *Palaeontologia Sinica*, Whole No. 159, New Series B, No. 16. Science Press, Beijing, 1—497 (in Chinese).
- Zhang, Z. H., Shen, J. W., Gong, X. Y., et al., 1996. A preliminary discussion on preservation condition of Kaili fauna, Middle Cambrian, Taijiang, Guizhou. *Acta Palaeontologica Sinica*, 35(5): 607—619 (in Chinese with English abstract).
- Zhao, Y. L., Yuan, J. L., Huang, Y. Z., et al., 1994. Middle Cambrian Kaili fauna in Taijiang, Guizhou. *Acta Palaeontologica Sinica*, 33(3): 263—271 (in Chinese with English abstract).
- Zhao, Y. L., Yuan, J. L., Peng, S. C., et al., 2004. Proposal and prospects for the global Lower-Middle Cambrian

boundary. *Progress in Natural Science*, 14(12): 1033—1038.

Zhao, Y. L., Yuan, J. L., Peng, S. C., et al., 2006. A restudy of *Oryctocephalus indicus* (Reed, 1910). *Progress in Natural Science*, 16(11): 1177—1182.

Zhao, Y. L., Yuan, J. L., Zhang, Z. H., et al., 1993. A preliminary study of the Kaili Formation in the transitional area in South China and its synchronous strata. *Journal of Stratigraphy*, 17(3): 171—178 (in Chinese with English abstract).

Zhao, Y. L., Yuan, J. L., Zhu, L. J., et al., 1996. The division of the Lower-Middle Cambrian boundary in China. *Journal of Guizhou University of Technology*, 25(4): 15—20 (in Chinese with English).

附中文参考文献

韩乃仁, 陈贵英, 2007. 广西南丹中泥盆世三叶虫 *Ductina* 的蜕壳. *古生物学报*, 46(2): 167—182.

杨荣军, 聂开省, 赵元龙, 2005. 贵州剑河巴水崖、镇远朱砂凯里组研究——八郎潜在的国际中、下寒武统层型剖面的辅助剖面. *贵州工业大学学报(自然科学版)*, 34(6): 12—16.

袁金良, 赵元龙, 李越, 等, 2002. 黔东南早、中寒武世凯里组三叶虫动物群. 上海: 上海科学技术出版社, 1—423, 图版 1—68.

袁金良, 赵元龙, 王宗哲, 等, 1997. 贵州台江八郎下、中寒武统界线及三叶虫动物群. *古生物学报*, 36(4): 494—524.

张文堂, 卢衍豪, 朱兆玲, 等, 1980. 西南地区寒武纪三叶虫动物群. *中国古生物志*, 新乙种第 16 号. 北京: 科学出版社, 1—497, 图版 1—34.

张正华, 沈建伟, 龚显英, 等, 1996. 贵州台江中寒武世凯里组动物群保存环境初探. *古生物学报*, 35(5): 607—619.

赵元龙, 袁金良, 黄友庄, 等, 1994. 贵州台江中寒武世凯里组动物群. *古生物学报*, 33(3): 263—271.

赵元龙, 袁金良, 张正华, 等, 1993. 华南过渡区凯里组及同期地层的初步研究. *地层学杂志*, 17(3): 171—178.

赵元龙, 袁金良, 朱立军, 等, 1996. 中国中、下寒武统界线的划分. *贵州工业大学学报*, 25(4): 15—20.

图 版 说 明

所有标本保存于中科院南京地质古生物研究所标本室. 全部标本采自贵州剑河中、下寒武统凯里组中上部, 皆为 *Oryctocephalus indicus* (Reed, 1910).

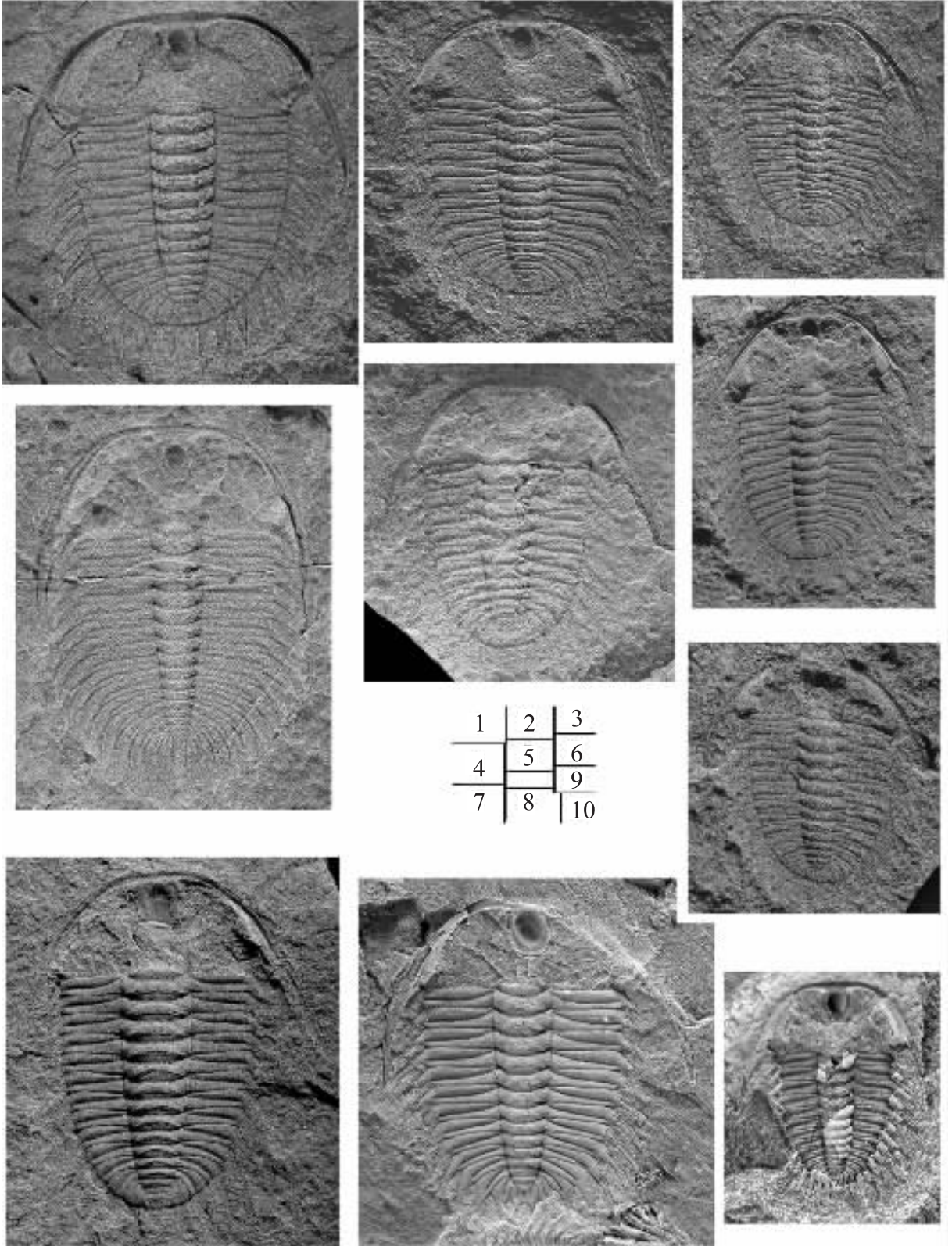
图 版 I

1. 蜕壳内模标本, 头盖缺失, 自由颊与腹边缘一唇瓣板相连位于原位. 登记号 (Cat. No.): NIGP123466; ×3.
2. 蜕壳内模标本, 头盖缺失, 自由颊与腹边缘一唇瓣板相连位于原位. 登记号 (Cat. No.): IGP123465; ×3.
3. 蜕壳内模标本, 头盖缺失, 自由颊与腹边缘一唇瓣板相连位于原位. 登记号 (Cat. No.): NIGP123464; ×3.
4. 蜕壳内模标本, 头盖缺失, 自由颊缺失, 腹边缘一唇瓣板位于原位. 登记号 (Cat. No.): NIGP123463; ×3.
5. 蜕壳内模标本, 头盖缺失, 自由颊缺失, 腹边缘一唇瓣板右移. 登记号 (Cat. No.): NIGP123462; ×3.
6. 蜕壳内模标本, 头盖缺失, 自由颊与腹边缘一唇瓣板相连位于原位. 登记号 (Cat. No.): NIGP123461; ×3.
7. 蜕壳内模标本, 头盖缺失, 左自由颊缺失, 右自由颊不完整, 腹边缘一唇瓣板位于原位. 登记号 (Cat. No.): NIGP123460; ×2. 5.
8. 蜕壳实体标本, 头盖缺失, 右自由颊缺失, 左自由颊与腹边缘一唇瓣板相连位于原位. 登记号 (Cat. No.): NIGP123459; ×4.
9. 蜕壳内模标本, 头盖缺失, 自由颊与腹边缘一唇瓣板相连略向后挫. 登记号 (Cat. No.): NIGP123458; ×3.
10. 蜕壳实体标本, 头盖缺失, 自由颊与腹边缘一唇瓣板相连位于原位. 登记号 (Cat. No.): NIGP123457; ×5.

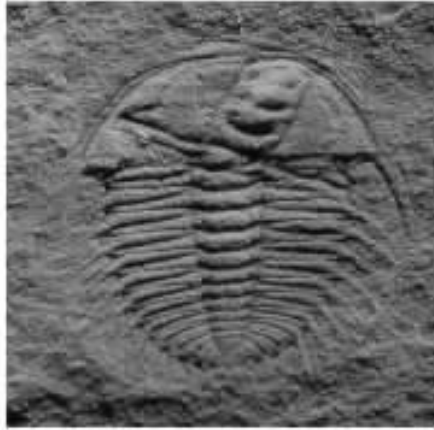
图 版 II

1. 蜕壳内模标本, 头盖缺失, 腹边缘一唇瓣板及前 2 个胸节与胸尾主体脱开, 向前并向左旋转. 登记号 (Cat. No.): NIGP123456; ×3.
2. 蜕壳外模标本, 头盖翻转, 向右旋转, 位于胸甲右侧 (以三叶虫背甲向上为准). 登记号 (Cat. No.): NIGP123455; ×4.
3. 蜕壳内模标本, 头盖翻转, 向右旋转, 位于胸甲右侧. 登记号 (Cat. No.): NIGP123454; ×4.
4. 蜕壳内模标本, 头盖缺失, 自由颊与腹边缘一唇瓣板相连位于原位. 登记号 (Cat. No.): NIGP123453; ×5.
5. 蜕壳内模标本, 头盖向右旋转, 自由颊与腹边缘一唇瓣板相连位于原位. 登记号 (Cat. No.): NIGP123452; ×10.
6. 蜕壳内模标本, 头盖翻转, 旋转 180°位于头甲前方. 登记号 (Cat. No.): NIGP123451; ×3.
7. 蜕壳实体标本, 自由颊与腹边缘一唇瓣板缺失, 头盖与胸尾相连位于原位. 登记号 (Cat. No.): NIGP123450; ×8.
8. 蜕壳实体标本, 自由颊与腹边缘一唇瓣板相连向左旋转, 头盖与胸尾相连位于原位. 登记号 (Cat. No.): NIGP123449; ×12.
9. 蜕壳内模标本, 头盖缺失, 自由颊与腹边缘一唇瓣板相连位于原位. 登记号 (Cat. No.): NIGP123448; ×4.

图版 I



图版 II



1	2	3
4	5	6
7	8	9

