

瓶筐石类的硬体构造及生物属性*

刘秉理 朱忠德 姜衍文

(江汉石油学院,湖北荆沙 434102)

鄂西下奥陶统分乡组和红花园组产大量的 *Calathium* 化石,因其具有下列特征:(1)以锥状或角状、杯状为特征,生长方向为锥端朝下,开口端朝上;(2)具多孔的双层体壁及其间的环形壁间腔;(3)不存在中轴,而具有一开阔的中央腔,其功能大约相当于出水孔;(4)多具发达的根状或瘤状壁外构造,功能为锚固、缠绕或平衡。表明应是一种较低级的滤食性动物,可能与古杯动物有一定亲缘关系,不应将其归属藻类。

关键词 瓶筐石类 硬体构造 生物属性 生长方式 滤食动物

第一作者简介 刘秉理 男 62岁 副教授 地层古生物学

1 引言

Calathium(瓶筐石)是著名的疑问化石之一^[1],目前仅发现于早奥陶世至早志留世碳酸盐岩地层中,常与海绵类、蓝绿藻类聚居形成生物礁。其地理分布很广,已知美国的得克萨斯州、俄克拉荷马州、犹他州,俄罗斯的西伯利亚,中国的扬子区、新疆、内蒙及东北等广大地区均有发现。

Calathiids(瓶筐石类)的研究可追溯至19世纪^[2,3],其后不少学者相继对其进行过详细地描述和研究^[4~8]。最早描述产自中国的 *Calathium* 化石的是 Endo^[4],其后涉足这一化石的有郭胜哲^[8]、章森桂^[9,10]和邓占球^[11]。

由于瓶筐石类是早已灭绝的生物,缺乏任何可以比较的现生物种,因此,长期以来对其生物属性的认识一直存在着分歧。较有影响观点大致可归纳为3派:(1)海绵说^[2,4];(2)藻类说^[1,3,6];(3)归入新建门类(Archaeata)^[8~11]。

笔者认为,产生上述争议的根源,主要在于对该类化石骨骼构造的认识及其功能形态学分析上的分歧,也与标本类型、保存特征及技术处理状况有关。笔者所研究的标本采自峡东及鄂西南地区下奥陶统分乡组和红花园组,化石数量极丰,保存甚佳。本文仅就该类化石的硬体构造及其生物属性进行一些初步讨论。

2 生物体形态

瓶筐类化石的外形均为各种形态的圆锥状、弯锥状或角状,少数呈杯状、碗状,锥体尖端封闭。另一端为敞开的喇叭形开口(图版 I-1)。然而对该生物的原始形态,学者们却持有不同见解,大致有2种意见:(1)生物体为全封闭的球形、卵形或双锥形,一端开口的化石乃自然保存不完整的形态^[6,12];(2)生物体的原形态就是锥形或杯形。

笔者认为,上述第1种意见显然是与球形或卵形的 *Ischadites*(座海绵)及 *Cyclocrinites*(环毛藻)类相比较而得出的推论。然而化石锥端附近的各种根状固着器官,中央腔内充填的各种早期沉积物等(图版 I-1,4)表

* 国家自然科学基金资助项目(49372116)成果

收稿日期:1996-04-29 改回日期:1996-06-26

明,生物体外形并非全封闭体,其生长方向应是锥端朝下固着于海底,上端是一开口,可能为生物软体着生部位,这种特征与海绵类和古杯类是很相似的。据此,笔者认为,Nitecki的 *Calathium egerodae* Nitecki 复原图^[6]是靠不住的,其错误不仅在于生长定向颠倒,而且对其硬体构造的认识也有一些值得商榷之处。

3 硬体构造

3.1 体壁

瓶筐类化石具多孔的外壁和内壁(图版 I-1,2,4,9)。

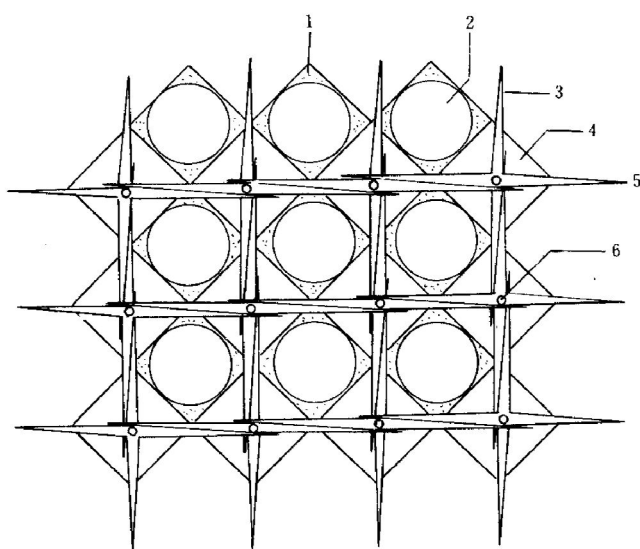


图1 外壁结构模式(内视图)

1—外壁孔钙质增生物;2—外壁孔;3—星状构造经向枝;
4—外壁(菱形小板);5—星状构造纬向枝;6—放射杆

3.1.1 外壁

外壁呈菱形或方格网状结构。各网格的交叉点处经钙化融合成菱形小板,各小板的顶角呈经(轴)向、纬向相接,4个边所围成的空间即为外壁孔(图1,图版 I-3)。外壁厚度一般变化于0.2~2 mm之间,在同一个体中大多锥体封闭端(较老部分)厚些,向开口端(较年轻部分)逐渐减薄。

外壁孔圆形,直径0.1~0.5 mm,与小板及放射杆相间排列,构成壁间组织与体外的通道,当存在壁外构造时,成为它们之间的通道(图1,图版 I-1,2,5,6)。

前人^[1,13]认为这些孔可能是由其它附着生物造成的,而笔者所观察的 *Calathium* 标本中,除了少数因后期硅化物充填或重结晶破坏无显示外,都可观察到壁孔。因此,壁孔的存在应是外壁构造的基本特征。

3.1.2 内壁

内壁与外壁一样是多孔的,但壁孔的排列与外壁不同。内壁是螺旋状排列的菱形网格,每一网格的中央由一圆形的壁孔贯穿。这些壁孔还常常由于轻微地错位而呈梅花式排列(图版 I-1,9),即每一壁孔与其相邻的6个孔互成60°角排列。网格的交点为壁间放射杆的基点,由圆点状方解石晶粒组成。由于方解石晶粒围绕壁孔呈辐射状结晶,使整个内壁看起来似乎是由一块块空心的“砖块”按螺旋状方式“堆砌”而成。

内壁通常较外壁厚,在某些长锥型或角状化石中,由于中央腔空间狭小,内壁加厚往往导致锥体下端中央腔消失,壁孔和通道受到挤压而发生弯曲变形,形成虫蛙状孔道通入上部中央腔,使这一部分“中央腔”看起来似乎是实心的或海绵状结构(图版 I-1,8,9)。

3.2 放射杆和星状构造

放射杆和星状构造是位于内、外壁之间的一种支撑骨骼。放射杆又称侧枝或侧向杆^[6],是一种针状细杆,内端长度等于壁间距离,外端穿过星状构造插入菱形小板,横断面圆形,直径0.1 mm左右,两端略粗,垂直于两壁,其功能是支撑两壁,使之保持一定距离,构成壁间腔(图2)。在纵切或斜切壁间腔的切面上,可清晰地看到排列规则的针杆横切面组成的点阵(图版 I-2)。星状构造呈相互垂直或斜交的十字形,位于放射杆的外端。平行于菱形小板的内侧表面,分别由针状的纬向臂和经向臂组成(图1,2),其交叉点即为放射杆端点。纬向臂垂直生物体长轴方向,沿小板内侧分别向左右两侧延伸;经向臂平行生物体长轴方向,分别向上下两端延伸。它们的长度往往大于相邻放射杆之间的距离,因而可与上下左右的星状构造相互搭接组成网络(图1,2;图版 I-2)。星状构造的4条臂正好平行菱形小板的对角线,其功能是支持小板,使其沿网络规则排列组成外壁。

郭胜哲^[8]认为星状构造整个被埋没于外壁钙质增生物中。笔者认为这种情况可能不多见,在我们的标本中大多可清楚地看到星状构造位于外壁的内侧,完全是自由的(图版 I-2,3)。

3.3 体节

按照 Nitecki^[1]的定义,体节(Merom)是这类化石骨骼的基本结构单位,由一个放射杆,一个星状构造及其外覆的一片菱形小板组成,整个化石骨架即由一个个体节有规律地重复堆砌而成。根据笔者的理解,上述结构单位的内端还应有一片内壁(图2)。按照这一结构模式,瓶筐类的骨骼构造发育,是由锥体的封闭端向开口端体节的迭增,每增生一个体节圈层,完成一个生长周期。在同一个体中,由于体节的形态大小一般保持不变,则随着锥体直径向上不断扩大,每一圈层的体节数目将有所增加,其增加的规律视锥体的扩大律而定。

3.4 “中轴”与中央腔

藻类说的支持者均认为,包括 *Calathium* 在内的托盘类体内均有一根纵贯生物体的“中轴”或“主轴”,它是放射杆或侧枝藉以着生的基础,还可能是物体固着于海底的柄^[14,15]。然而这一重要器官在绝大多数标本中是看不到的,那么其存在的依据是什么呢?按照 Byrnes^[12]的解释,“与轴部有关的证据是通过埋葬学的研究获得的”,也就是说是根据某些沉积学或化石保存特征推测出来的;Nitecki^[1,6]进一步说明,中轴由于不易钙化,当生物死亡后,腐烂消失,遗留下一个与中轴形状一样的空腔并呈现一个开口。笔者认为,这个推测出来的“中轴”,在某些托盘类(如 *Ischadites* 和 *Cyclocrinites* 等)中也许确实存在,但在瓶筐类生物中却不可能存在,理由如下:

(1)在所有的 *Calathium* 标本中,均具有完整的,常常是加厚的内壁,其上排列规则的孔道系统清晰可辨(图版 I-1,2,9),从功能形态学上来看,与实心“中轴”的存在是矛盾的;(2)大多数化石中央腔内均有大量沉积物和生物介壳或碎屑,有些个体中甚至可见到大量三叶虫甲片聚集于中央腔的中心部位(图版 I-4),形成一个竖立于腔室中央的环状堆积柱体(似乎这些生物碎屑是在生物死亡前就已进入腔内,它们的存在并不严重妨碍其正常生活),这很难用中轴这一推测性生物特征来解释^[16];(3)一般说来,钙化作用还与生物体发育的早晚有关。那么中轴应是发育最早的部分之一,并对整个生物体起支撑作用,理应首先钙化,然而却未能钙化,不易解释;(4)只有当封闭的锥端朝上、开口端朝下时,中轴的存在才是合理的,然而事实证明生物的生长方式正与此相反,那么中轴的存在则于理不合;(5)从 Nitecki^[6]所提供的保存完好的中轴标本照片来看,正是本文前述的狭锥型化石因内壁加厚,近锥端中腔被充填的情况,不应视为中轴(图版 I-1,8)。

综上所述,笔者认为在瓶筐类生物中,所谓中轴或主轴是不存在的,只有类似于古杯类或海绵类的中央腔,其功能大约相当于排泄道。

3.5 壁外构造

早期的研究者^[2,4]多未注意到这种构造;后虽有人注意到这种构造,但认为它是其它生物形成的附生物^[1,6]。近期的一些研究者^[8~10]确认壁外构造是瓶筐类(或 *Soanites*)的固有构造。笔者赞同这一观点,并认为壁外构造可能是一个十分重要的器官,对研究该生物的生态习性、生活方式及其分类归属具有重要意义。

3.5.1 形态特征及类型

按形态归纳为3种类型:(1)瘤状突起,较小、外表浑圆,可能是发育初期的形态(图版 I-7);(2)无定形根状,多发育于锥体锥端附近,从体壁伸出后迅速分枝扩展,形成大小不一的根状集丛(图版 I-5);(3)球状体,从体壁伸出后呈扇面状扩展,外轮廓浑圆而无分枝,多出现于锥体的中部(图版 I-5)。

值得提出的是,将杯体中腔内的“海绵状组织”也称为壁外构造^[8,10],这是值得商榷的。笔者认为中央腔内一般不存在壁外构造,理由如下:(1)中央腔内的“海绵状组织”往往与内壁浑然一体,不存在可分的界限;(2)中央腔内的“海绵状组织”仅存在于锥体的下端,向上延伸即逐渐显示出开阔的中央腔,其中的孔道均呈向上弯曲乃至直立形态自壁间腔通向中央腔,它们显然是内壁孔(图版 I-1,8,9);(3)上述所谓的“壁外构造”大多存在于内壁加厚的狭锥型化石中,其它类型的化石中较少见到。根据以上特征,笔者认为中央腔内的所谓“壁外构造”,实际上是内壁加厚锥体下段中央腔被充填、挤压形成的特殊结构特征。

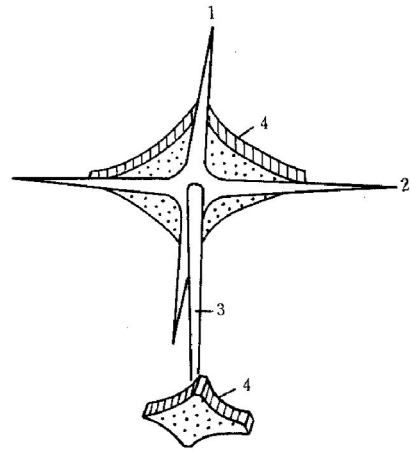


图2 体节(Merom)

1—星状构造经向枝;2—星状构造纬向枝;
3—放射杆;4—外壁

3.5.2 结构特征

各类壁外构造外表均有薄而多孔的表皮层,可延展至外壁表面覆盖相当大的面积(图版 I-1,5)。表皮孔圆形、三角形或多边形,排列不甚规则。内部结构由复杂的孔道系统组成,可蜿蜒曲折,也可较直,内与外壁相通,外与表皮孔相通,断面圆形或多边形,直径一般 0.3~1.0 mm。由于孔道分支多,孔道间又有横向孔穴相连通,因此在不同的切面中呈现脑纹状、迷宫状或海绵状结构(图版 I-5,7)。这种结构特征表明,它是生物的生理需要而发育的一种特殊组织,绝非它种生物的附着或寄生。

4 功能分析

由于缺乏任何现生物种的参照,对其骨骼构造的形态功能分析多为猜测性的。

4.1 体壁及骨骼构造功能

瓶筐石类体壁及星状构造的最显著特征是四边形网状结构。在结构力学上,四边形是一种不稳定结构,很容易发生纵向或横向变形。这意味着该生物体在其生活时应为一个弹性体,特别是它的年轻部分,当骨骼尚未被钙化而融合时,各部分可随着水流的作用或自身运动而发生伸缩、摇摆及扭曲的弹性变形。星状构造相互之间以及它们与外壁之间均呈游离状,说明它们之间亦可有相互的微小运动。这是当生物体整体运动时,所产生的变形应力分散消耗于体壁所必需的结构特征。放射杆两端固定于内外两壁,形成相当稳固的支撑结构,却有利于生物保持一定的形态,形成环形的壁间腔。根据这些特点,笔者推测瓶筐类可通过主动或被动的伸缩、摇摆运动,促使水流在其体内循环,进行新陈代谢。

4.2 孔道系统功能

瓶筐石类的外壁孔及壁外构造表皮孔与外界相通,内壁孔与中央腔沟通,壁外构造内孔道通过外壁孔与壁间腔相连等结构特征表明,上述孔道系统与中央腔可构成一个体内水流循环系统,外壁孔与壁外构造表皮孔为入水孔道,内壁孔及中央腔为排水孔道。当含有食物微粒的水流进入壁间腔软组织后,经消化吸收,再由内壁孔经中央腔将废水排出体外,其循环方式与海绵类或古杯类很相似。

4.3 壁外构造功能

不同形态和不同部位的壁外构造其功能可能有所差异。

4.3.1 支持和锚固功能

根状形态的壁外构造大多位于近锥端,常有缠绕邻近物体的现象。Nitecki^[1,6]、郭胜哲^[8]、章森桂^[9,10]、Migakova^[7]都认为这是一种支持或锚固、缠绕构造。笔者赞同这种看法,并认为壁外构造的发育程度与其生存环境的水动力强弱及环境特征有关。在高能环境、礁环境中,生物体壁外构造的发育要比低能环境、非礁环境中大些、复杂些。

4.3.2 平衡器功能

发育于锥体中部的一些瘤状、球状壁外构造,以其海绵状结构特征,可能是生物体为避免倾倒而发育的特殊构造,其功能大约类似平衡器,图版 I-5 所示可作为这种功能的范例。

4.3.3 增加采食面积的功能

壁外构造的发育使生物体积和表面积增大,也就增加了采食面积,可吸收更多的含食物水流进入体内,这对成年的较大个体是很需要的。

5 生物属性

藻类说的支持者将瓶筐类归属藻类的依据主要是^[1,3,6,14]:(1)生物体壁不存在典型的孔道系统,而是被菱形外板严密包裹构成全封闭的外部形态,因而不具备体内水体循环系统;(2)体内具实心的中轴,与现代的某些粗枝藻类相似;(3)判断其生长定向为封闭的锥端朝上,“开口端”朝下生长;(4)对壁外构造的研究不够,没有将其视为生物体本身的组成部分,因而未能对其进行功能性探讨。基于这些认识,他们将其与 *Cyclocrinites*, *Ischadites*, *Receptaculites* 等球形或卵形生物进行类比,归入藻类。

然而综合本文前节所述,笔者已有充分的证据表明:(1)生物体壁并非封闭形态而是具有多孔的双层体壁及其间的壁间腔,其孔道系统清楚地显示其水体循环功能;(2)体内不具中轴而存在中央腔,与藻类的特征不符而相似于古杯类或海绵类;(3)壁外构造的发育特征清楚地反映了生物体的生长定向和生活方式,这是很难以藻类的特征来解释的。据此,笔者认为,瓶筐类在外形、体壁构造、壁外构造以及孔道系统等方面均与古杯类有一定程度的相似,而与藻类迥然不同,因此不应将其归属藻类而应把它看作是一种低级的滤食性动物,与古杯类可能有一定亲缘关系。

致谢:研究及成文过程中,曾与美国芝加哥自然历史博物馆馆长 M. H. Nitecki 教授、阳伯翰大学 J. K. Rigby 教授等共同考察了鄂西地区 *Calathium* 化石产地,并进行了有益的讨论;中国科学院范嘉松教授,南京地质古生物研究所邓占球研究员、章森桂研究员等提供了若干参考文献,对笔者帮助很大,在此一并致谢。

参 考 文 献

- 1 Nitecki M H. Receptaculitids and their relationship to other problematic fossils. In: Hoffman A, Nitecki M H. Problematic fossil taxa. New York: O. U. Press, 1986. 27~34
- 2 Billings E. Palaeozoic fossils. Canada Geol Surv, 1865, 1: 1~421.
- 3 Rauff H. Untersuchungen über die organisation und systematische stellung der Receptaculitiden. Abh Bayer Akad Wiss Math-phys, 1892, 17(3): 645~722
- 4 Endo R. The Canadian and Ordovician Formations and fossils of South Manchuria. Bull U S National Museum, 1932, 164: 1~152
- 5 Toomey D F, Ingels J J C. Reported Silurian occurrence of *Calathium* from the Thornton Reef Illinois; a correction. J Paleontol, 1964, 38(6): 1102~1104
- 6 Nitecki M H. North American Silurian receptaculitids algae. Fieldiana Geology, 1972, 28: 1~108
- 7 Miagkova E I. Soanitids—a new group of organisms. Paleont ZH, 1965, (3): 16~22
- 8 Guo Shengzhe. The receptaculitids *Soanites* from the Early Ordovician of China. Mem Ass Australas Palaeontols, 1983, 1: 75~84
- 9 章森桂, 李昌文, 叶何青. 安徽贵池—青阳地区红花园组 *Calathium* 化石. 地层学杂志, 1991, 15(4): 291~293
- 10 章森桂. 瓶筐石类化石的壁外构造及其意义. 古生物学报, 1995, 34(5): 619~634
- 11 邓占球. 川北广元宣河兰多维世宁强组的海绵和托盘类. 古生物学报, 1990, 29(5): 581~391
- 12 Byrnes J G. 海托盘类. 见: 费尔布里奇 R W, 雅布隆斯基 D. 古生物学百科全书. 秦洪滨, 张永铭, 赵祥麟等译. 北京: 地质出版社, 1979. 797~803
- 13 Rietschel S, Nitecki M H. Concept of kingdom Archaeata. J Paleontol, 1982, 56(2, Suppl): 22
- 14 Kesling R V, Graham A. *Ischadites* is a dasycladacean alga. J Paleontol, 1962, 36(5): 943~952
- 15 Byrnes J G. Notes on the nature and environmental significance of the Receptaculitaceae. Lethaia, 1968, 1: 368~381
- 16 俞昌民. 广西桂林晚泥盆世法门期葵盘石类. 古生物学报, 1988, 27(2): 238~248
- 17 Hill D. Archaeocyatha from Antarctic and a review of the phylum. Trans-Antarctic EXP Sci Report, 1965, 10: 1~151

图 版 I 说 明

图版内标本均为 *Calathium* 之各类切面显微照片或自然风化面放大照片。

1. 两个并列生长的狭锥型 *Calathium* 标本纵切面及一个横切面, $\times 1.5$ 。示强烈加厚的内壁, 近锥端部分中央腔几乎被填实, 但仍可清楚地看到弯曲向上通入中央腔的虫蛀状内壁孔道, 锥端附近发育不规则形态之壁外构造, 清楚地显示其固着功能。采集号: Yh-8-1; 产地: 宜昌黄花场; 产层: 红花园组。
2. 横切面局部放大, $\times 12$, 示内、外壁及壁孔通道。内壁明显加厚, 通道有弯曲变形。壁间腔内放射杆辐射状排列, 十字形星状构造紧贴外壁内侧, 纬向枝镐头状, 经向枝圆点状(横断面), 相互搭接。采集号: Yoh-B11, 产地: 宜昌黄花场; 产层: 红花园组。
3. 外壁内侧局部放大, $\times 4$ 。示相互搭接的十字形星状构造及其纵、横向排列状态。采集号: Yh-1; 产地: 宜昌黄花场; 产层: 红花园组。
4. 横切面, $\times 2$ 。示不均匀硅化双层体壁, 内壁孔大部被硅质充填, 中央腔中部为三叶虫甲片环绕之早期泥沙充填物, 呈柱状竖立于中央腔中央。采集号: Loh-1-20C; 产地: 松滋刘家场; 产层: 红花园组。

5. 弦切面, $\times 2$ 。示外壁网格与化石轴向之间关系及发达的壁外构造, 左上部为锥体中部球状壁外构造, 可能是平衡器官; 下部发育根状壁外构造, 为固着器官。它们均有复杂的内部沟道系统及薄而多孔的表皮构造。采集号: Yoh-101-C; 产地: 宜昌黄花场; 产层: 红花园组。
6. 外壁切面。外壁外侧, $\times 5$ 。示已经融合的外壁板片及其间纵、横向排列的外壁孔。采集号: Loh-75-11; 产地: 松滋刘家场; 产层: 红花园组。
7. 横切面, $\times 2$ 。示瘤状壁外构造, 采集号: Yoh-11; 产地: 宜昌黄花场; 产层: 红花园组。
8. 自然风化横切面, $\times 1$ 。示侧向伸出之根状壁外构造, 显示清晰的沟道系统; 中央腔已因内壁加厚被充填。采集号: Yoh-30; 产地: 宜昌黄花场; 产层: 红花园组。
9. 弦切面, 切面平行通过内壁, $\times 2$ 。示内壁孔螺旋状排列, 右下端切穿内壁露出中央腔, 显示内壁孔道向上弯曲通向中央腔。采集号: Yho-10; 产地: 宜昌黄花场; 产层: 红花园组。

THE SKELETON STRUCTURE OF CALATHIIDS AND ITS BIOLOGICAL ATTRIBUTE

Liu Bingli Zhu Zhongde Jiang Yanwen

(Jiangnan Petroleum Institute, Jingsha, Hubei)

Abstract

A large number of *Calathium* specimens were collected from west Hubei. They are characterized by: 1. The organism is in the shapes of inverted cone, born or cup with the open sides upward and the closed tips anchored on the sea bed; 2. Porous double-wall and ring-like intervallum of the organism constitutes a water circulatory system similar to that of Archaeocyathids and sponge; 3. The organism has no axis but has a broad central cavity which acts probably as a cloaca; 4. Most specimens possess foot-like or tumour-like outgrowth structures with anchoring, twining or balanching function. All these features indicate that the organism should be a kind of lower class animal of filter feeder with certain affinity to Archaeocyathids but should not be classified into algae.