

苔蘚动物骨骼中 微細构造的功能 及其在演化和 地层上的意义

М. И. 舒里卡-聶斯切林科

科学出版社

目 录

緒言.....	(1)
第一章 环口目、变口目、隘口目和唇口目苔藓动物羣体各部分的结构、发育及其功能.....	(3)
第一节 羣体的发育.....	(3)
第二节 羣体的形状.....	(5)
第三节 多形現象.....	(7)
第四节 虫室的发育、构造和功能.....	(7)
第五节 次生虫室的发育、构造和功能.....	(14)
第二章 毛細管等气孔的功能及其和骨骼微細构造的关系.....	(19)
第一节 环口目体壁和气孔的构造,体壁的发育以及钙化情况	(19)
第二节 变口目体壁和气孔的构造,体壁的发育以及钙化情况	(21)
第三节 隘口目体壁和气孔的构造,体壁的发育以及钙化情况	(23)
第四节 唇口目体壁和气孔的构造,体壁的发育以及钙化情况	(27)
第三章 苔藓动物的微細构造在种的演化过程中所起的作用.....	(29)
第四章 微細构造在解决部分苔藓动物分类問題上的意义.....	(36)
第五章 用新方法研究苔藓动物的实际意义.....	(39)
結論.....	(41)
参考文献.....	(43)
图版說明.....	(45)

緒 言

在我研究古生代苔蘚動物的歲月里，時常遇到一些問題，這些需待解決的問題，尚未引起學術界普遍重視。

蘇聯科學院古生物研究所從 1938 年起就開始研究這些問題。最初研究的是部分 Fenestellidae 科化石（石炭系里最多）的演化關係，從假設的演化支里可以看出：種的進化方式極多，它涉及苔蘚動物的各個器官。但微細構造，在演化過程中表現得最為突出。所有標本里的微細構造，都有其一定的分布規律。

“微細構造”一詞在今天當然是指那些能說明苔蘚動物所有骨骼組織的構造特性，這些構造在切片里極清楚。只要放大 10 倍以上，就可看到大多隱口目硬體正面室口之間以及反面的枝和橫枝上，都有細管狀小點——毛細管（Капилляры）存在；分布在硬體各部分的毛細管的次序、大小、相互關係和類型都有一定的規律——基本上它們都分布在硬體的邊緣部分。

我在 1936 年的著作中（237 頁）曾談過“微細構造”和骨骼組織之間的關係，但詳細討論則在 1941 年的著作中（30 頁），在 1941 年的著作中還簡單的介紹了一些有關微細構造的研究歷史。

歐瑞克（E. O. Ulrich 1890, 353 頁）亦談過古代苔蘚動物的微細構造。他在總論與種的描述中都注意到這些構造，且名為“小管”（minute tubules）。但他沒有注意這些構造的功能，在做種的描述工作中，他對這些構造的功能，根本就沒有考慮過。

歐瑞克以後，國內外學者的研究方法，就停留在原有水平上。不了解微細構造的功能，不切片研究網格狀苔蘚動物，亦無法發揮苔蘚動物在地層上應有的價值，即使是標準化石也是如此，每一個種的分布年代都延續很長。

蘇聯學者近來在研究古生代苔蘚動物的微細構造方面，有卓越的成就。

聶霍羅曉夫（В. П. Нехорошев）和尼基佛羅娃（А. И. Никифорова）對蘇聯古生代苔蘚動物進行了有計劃的研究。在研究方法上是一個極良好的開端。從 1932 年起他們就熟練地掌握了注意微細構造的研究方法，尤其是在 Fenestellidae 科方面，成效更大。他們敘述了蒙古人民共和國、阿爾泰、土爾克斯坦、庫茲涅茨克和頓涅茨等地區很多的苔蘚動物資料（聶霍羅曉夫 1926, a, б, в; 1928; 1932; 尼基佛羅娃 1926; 1927; 1933）。蘇聯學者們在分析 Fenestellidae 科時，對能區別種的那些構造都很注意，對其大小與關係的測量均很細致，即使由於某些原因而無法見到的構造，亦都能引起重視。

聶霍羅曉夫的“古生代 Fenestellidae 科苔蘚動物的发展史”（1928）亦是一本名著，他在當時已注意到此科所有各屬的發展規律和屬間差別；且已了解到起源於下奧陶紀的

Fenestellidae 的演化关系。在該书的最后两章里,他具体地分析了生活环境对外形的影响及其灭亡原因。

当我开始鑑定貝加尔煤田石炭紀和二迭紀地层里的苔蘚动物时,已有很多苏联文献是用微細构造的研究方法写成的。

頓涅茨盆地二迭紀地层里的 Fenestellidae 标本保存完整,骨骼組織相当清楚,而該区泥盆紀变質岩和下石炭紀鉄質砂岩中的苔蘚动物就不可能找見这样完整的化石。二迭紀苔蘚动物骨骼里都有这些呈特殊管状組織(1930)的毛細管。在弦切面上,它呈細点形或圓形,橫切面上呈細綫状。今已証实,这些构造的存在并不是偶然的,有其一定的分布規律,它的功能必然和羣体的骨骼形态有密切的关系。

当我在 1930 年分析二迭紀 *Lyrocladia* 新属时,初次評述有关毛細管的微細构造,且企图查明其功能,当时认为它是一个过道,从虫室中分泌出来的骨骼質就經過这里而輸送到硬体边缘。

我和其他苏联专家都在繼續不断地研究隱口目的毛細管分布情况;目前在做种的描述工作中完全有必要来討論这些构造。

今后已有可能分析“隱口目的毛細管系統 (капиллярная система)”,这在我 1941 年的专著里已有一章曾經提过。

毛細管系統的器官构造。毛細管通道(капиллярный канал)的褶皺(складка)直接和体壁相接,分布在硬体外表各部分的毛細管,都是从其通道頂部分出的。我以前认为毛細管通道亦是一个过道,造成体壁的骨骼質就通过这里再經過毛細管而輸送到硬体边缘。而网状、枝状等等硬体的体壁都是由鈣质层状壁逐层发育而成的。

應該指出,有关古生代苔蘚动物的毛細管系統的那些微細构造,有些問題尚不了解。我們估計毛細管的功能可能和現代标本相对应部分的器官一致。为此目的,我和克留盖(Г. А. Ключе)从 1941 年起就开始研究現代苔蘚动物,而盖格尔(Р. Ф. Геккер)在这方面亦做了一些工作。我和古生物研究所年青工作者謝肅娃(Н. А. Шишова)合作研究現代的唇口目和部分环口目标本,处理方法則和古生代标本一样,先切片后作分析。从薄片里可以看到:現代苔蘚动物骨骼組織的部分构造和古生代隱口目的那些相对应部分的构造非常相似。遺憾的是現代生物的各个器官的功能問題还有很多未能查明。

經過这次隱口目和其他目(包括現代的和古生代的)苔蘚动物的对比工作,我得以修改了一些过去对毛細管系統的錯誤認識。

在闡明环口目时,我对这类动物羣,特別是它的始祖和它的最后一代标本的部分現象,如生态学等等,分析的最詳細。因为今后在分析和对比环口目各类器官,与涉及叉口目、隱口目和唇口目的对比与分析工作时都需要利用这些資料。

苔蘚动物骨骼的微細构造是解决演化和分类問題的重要依据,我将用一章的篇幅,專門来討論这一問題。但主要是討論隱口目的資料,特別着重在对 Fenestellidae 科的分析,只有对这类苔蘚动物进行分析,才是最理想的。

第一章 环口目、变口目、隐口目和唇口目

苔藓动物群体各部分的结构、发育及其功能

第一节 群体的发育

苔藓动物都是由个体组成的群体动物,而个体只有外部较厚的骨骼——虫室(ячейка)——能成为化石。

群体都是由第一个个体藉无性分裂作用所造成。护唇超目、环口目和隐口目个体间的排列比唇口目和梯口目要紧密。变口目个体间界线明显,尤其是成熟带。各目苔藓动物包括变口目在内,未成熟带体壁都很薄(特别是呈薄层状的苔藓动物)。

欧瑞克(1882, 136页)认为,在很多环口目群体的底部,都有底膜(базальная мембрана),由无性分裂作用所造成的个体,都分布在这些薄膜上。他认为变口目,尤其是 Monticuliporidae,亦有这种类似的构造。

后来寇明斯(E. R. Cumings, 1912)证实环口目和变口目的发育过程非常相似。呈圆盘体(круглый диск, 即底盘、初盘或原虫室——译者)阶段的原虫室(протоециум)和能不断产生新个体的第一个管状虫室——祖虫室(анцеструл),是所有苔藓动物在群体发育最初阶段都具备的组织。

巴格(F. Borg, 1926)认为环口目群体亦是由圆盘体发育而成,圆盘体呈中空半球形,体壁钙质,位于群体底部。有些类型(如 Tabulipora)的圆盘体,在群体整个生活期间始终存在;而在另一些类型里,其迟早会被群体其他部分所掩盖或自行退化。从圆盘体中伸出而分布在它上面的个体(即指祖虫室——译者)是第一个具有骨骼形态的后生个体(图1),骨骼的成分和体壁(стенка ячеек)一样,亦由角质表皮、钙质层、外表层(эктодерма)与中表层(мезодерма)组成。当个体在成长过程中,在其中的一端,就逐步形成第一个钙质隔板(септа),此隔板和个体的顶端(дистальная часть)斜交(图1, б)。隔板不断发育就将个体体腔分成二部分(图1, в):新个体(其中又开始发育隔板)和老个体(开始形成各种专门器官)。新个体(图2)一般都在钙质体壁和前膜(терминальная мембрана)之间发育成长。

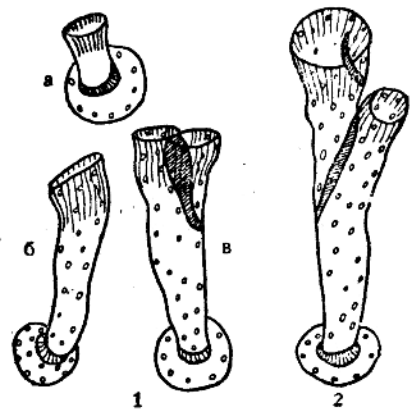


图1与2 *Crisia eburnea* 的发育(摘自巴格)

寇明斯(1904 与 1905)亦談过隱口目的成长过程,他分析了 *polypora* 与 *Semicoscinium* 羣体最初发育阶段的情况[聶霍罗晓夫(1928)认为,寇明斯的假說是无法說明 *Fenestella* 的发育状态的]。隱口目的第一个虫室极短,但进入成熟期就变得完全不同,羣体亦由无性分裂作用所形成。

和环口目一样,唇口目苔蘚动物的羣体亦是经过有性生殖与无性分裂阶段所造成。雌性卵(материнское яйцо)受精后,在卵囊(овицелл)中发育成长,最后形成尚无营养器官的,能自由游泳的幼虫(личинка)。当幼虫細胞变成扁豆形时,就与特殊的体腔——外室(вестибуль)中的底板(базальная пластинка)脱离。在幼虫的开口端有一特殊的凹槽——吸盘(присоска),它就是将来幼虫定居的器官。在其反面,还有一个很重要的幼虫器官——縮盘(сокращительный диск)。縮盘上面有很灵敏的纤毛(ресничка)。幼虫经过短期的自由游泳期之后,即利用吸盘和其他任何物体固結在一起。縮盘逐渐发育,形成第一个个体的外膜(внешняя оболочка),外室破坏,个体体腔与幼虫体腔相連。

縮盘是幼虫的一部分,也是第一个个体的原始底壁,底板分布在它内部,底板經发育即成外表层。在貯存幼虫的体腔內,可見幼虫体的殘余构造——“褐色体”(коричневое тело),褐色体沒有分化能力。这个体腔只有少数一部分形成中表层,外壁就是虫室的体壁。幼虫內膜不断发育即成营养器官(如腸、胃等),而褐色体則逐渐退化。营养器官形成之后,前膜(первичный мешок)的上部就变成触手环(лофофор),而触手(щупальца)就长在它上面(巴格 1926)。

真正具有无性分裂作用的第一个个体——祖虫室——是由幼虫的变态作用所造成。馬寇斯(E. Marcus, 1926)在討論 *Electra pilosa* 的繁殖过程时証明:最初在祖虫室的頂端只长出 3 个虫室;第二次分裂則为 6 个;第三次为 11 个等等。哈曼(S. F. Harmer, 1931)証明:直径长 6—7 厘米的 *Membranipora membranacea* 由 7,000 个虫室組成;长 5 呎 8 吋的苔蘚动物羣体,由二百万个虫室組成。

从生长在腕足类貝壳上,海胆刺上等等很多苔蘚动物化石标本来看,古代苔蘚动物的繁殖过程,亦是相当迅速的。采自巴赫力流域緬奇可夫暗礁上的 *Chaetetes scheremetievi* Bolkh. (图版 1, 图 1)是說明苔蘚动物 *Fenestella* 和珊瑚 *Chaetetes* 种間斗争最明显的实例。分布在 *Chaetetes* 表面上和不大的体腔(直径 15—20 毫米)内部各层上的 *Fenestella*, 其体壁不断增厚。在体积很小的同一羣体的四个面上,都能見到 *Fenestella* 层层附着在 *Chaetetes* 上的現象(图版 I, 图 2)。在各个发育阶段都有很多清楚易見的瘤狀結核(корневой отросток),瘤狀結核是一类新虫室(кенозонд),在硬体反面,枝上有小的球形結核(бугорок)。在这种情况下,两相邻的 *Fenestella* 层并不互相附着,新虫室作为支掌而将它們分开。

在 *Fenestella* 硬体正面,有很多极清楚的中稜結核(килевый вырост)这类結核应屬副虫室(нанозонд),这是一类变态器官(图版 I, 图 3)。由于 *Fenestella* 繁殖力特強,因而毁灭了显然尚有生存力的 *Chaetetes*。

这些能说明种间斗争情形的生物,保存相当完整,虽然标本很小,价值是很高的。

第二节 羣体的形状

羣体形状(指已成熟的)有否分类价值,这一问题争论已久,尚未解决。最近只是认为,外形是定种属的一个标准。

以往在研究苔藓动物化石时,即使注意微细构造,对虫室内部的构造也还不够重视,都认为硬体外形是定属的一个标准。这种说法很不科学,能造成很多混乱现象——毫无根据分出新属或虽无亲缘关系而混为一属。应该推广“注意所有的微细构造”的研究方法,只有这样才能获得较为正确的结论和改正以往的错误。

从前已有人[如阿斯特洛乌莫夫(А. Остроумов, 1886)]正确地指出过:属于同一种唇口目的苔藓动物,虽然虫室构造毫无差别,但其发育成羣体的方式可以不同。如同时代的 *Membranipora arctica* 即有薄层状、单层状等等的羣体形状。

布尔霍维奇诺娃(Б. А. Болховитинова, 1915)和聶霍罗晓夫(1932)先后都讨论过羣体形状问题。聶霍罗晓夫曾这样说过“羣体形状不会永恒不变,只有其一切的实际功能不变”(288页)。

羣体形状可以作为分类上的标准,但必须注意所有那些前已述及的、由于外界影响所引起的大变异。有些属(包括很多的种)的羣体形状固定不变。如环口目的 *Stomatopora*, *Lichenopora*, 隐口目的 *Lyrocladia*, *Archimedes* 和唇口目的 *Retepora* (图版 VIII, 1—4) 等等。这些生物的羣体形状事实上是“种虽不同(属同),但羣体的发育情况是一致的,有一定的成长规律”(聶霍罗晓夫, 1928)。而另有一些羣体形状(如网格状),在各目苔藓动物里,又都能见到(图版 I, 4—9)。

和其他动物共生的 *Lunulites*, 羣体成花瓣形,这种形状很特殊,在其他类苔藓动物里亦可见到。如采自奥陶纪泥灰岩中的,生长在棘海林檎(эхиносферит)表面上的 *Sceneleopora* (环口目),就呈这种小花瓣状。这些苔藓动物的虫室都以螺旋形分布在很薄的表层(эпитек)上。*Actinopora* (是从白垩纪分布到现代的环口目中的一类)亦呈花瓣状,虫室从中心向外呈辐射状分布,排列则为螺旋形。

奇怪的是这些下古生代和上白垩纪的呈花瓣状的形体,外形都和棘皮动物很相似:也就是和下志留纪的海林檎和上白垩纪的海胆一样。这些苔藓动物的骨骼可能显有棘皮动物的微细构造,生活方式亦可能和棘皮动物相仿;骨骼物质之间也可能具有相同的化学亲和力。

硬体呈柱状的苔藓动物,虫室都有成熟带和未成熟带,但各目里都有个别例外现象。如 *Fasciculipora* (环口目), *Rhombopora* (隐口目), *Myriozoum* (唇口目)和 *Batostoma* (变口目)等属硬体虽呈柱状,但成熟带、未成熟带界线并不清楚。硬体呈薄层状的苔藓动物,是最普通的形体,各个目里都有这类代表,它常生长在贝壳上,海栖钉螺丝和藻类等物体的表面上。盖格尔送给我一块完好的采自白令海峡、生在腹足类壳顶上的现代标

本——*Mucronella*,就呈这种形状。不但同种标本,即使在同一块羣体上,都可有这些不稳定的形状(图版Ⅱ, 1—3)。

在硬体呈单层薄皮状的表面上,有时还有附生的他类硬体形状。这是由于腹足类表面上有一些小的龙介科(Серпулы)或未成熟的藤壶(баланусы)的异己体(инородное тело)的缘故。这些异己体的生长方向与羣体垂直,故形成完全不同的双层对称薄皮状的羣体形状。前壁表层和虫室底壁都是一类支掌构造,将虫室分成二部分。它的作用是和硬体呈双层薄皮状中的中板完全一样的(图版Ⅱ, 图 4),只是这类标本中,这些很薄的組織中没有中侧索軟骨(срединная трабекула)。我們分別在好几处找見的一些 *Mucronella* 标本中就有这些現象,由于沒有深入的进行研究,只注意硬体的表面,而这些 *Mucronella* 的硬体形状又有不同。故就錯誤地将其划为数属。这些現象,在化石中也是常見的(图版Ⅱ, 3)。

定居于海底岩石上的 *Hornera lichenoides* L. (图版Ⅱ, 图 5)也是一块很有意义的标本。硬体形状介于(长在岩石表面上的)薄层状与厚枝状之間,呈丛生的扇状羣体。化石标本里硬体呈不同形状的資料亦很多。如 *Lioclema nekhoroshevi* Sch.-Nest. (舒尔卡-聶斯切連科, 1941, 222 頁)即有杯状、次球形和薄层状,而呈薄层状的 *Fistulipora permiana* Netsch. (图版Ⅲ, 5—6),在薄层状上部又能变成长枝状[聶恰耶夫(A. A. Нечаев 1894)]。长在 *Spirifer regulatus* 腹腔上的变口目 *Stenopora* sp., (图版Ⅲ, 1—2)也是一块硬体形状变化复杂的典型标本。諾伊斯基(М. Э. Нойский)认为这些呈薄层状的生物原应变成圓形粗枝状,可是在貝壳内部,却变成小棍状(图版Ⅲ, 3)。

斯达克(L. Stach, 1935)亦談过硬体形状問題,他詳細地研究了唇口目硬体形状和生活环境的关系。他認為不論現代的还是古代的唇口目,硬体形状都是有一定的“偏差”数存在。这种“偏差”是由于海水压力的大小,也即是水的深度和其他原因所造成的。

同种唇口目标本,在浅水里呈扁平的双层叶片状,而在深水中即变成垂直生长的弯曲的双层状。虫室形状由于环境的变迁亦可有适当的变化。由于底膜的高低不平,也能影响虫室及整个羣体的形状,分布在褶皱突出綫上的虫室很长,发育完全正常,但位在深凹部分的虫室即变得极短。在底膜較平的情况下,在其上面也能长出形如藻类的細莖,在这种地区生长的虫室也可变得很长。

当考虑羣体形态,特别是当只見碎片的苔蘚动物化石的硬体形态在分类上的价值时,必須注意各方面的因素。

最后可以这样說“各类苔蘚动物羣体形状可有不同程度的变异”;在一种情况下可以不变,在另一种情况下由于环境的影响,又很易变异。

因此依据羣体形状进行分类时必須慎重。然而假定在羣体外形肯定不变的类型里,如都呈螺旋状的 *Archimedes* 和都呈精美扇形的 *Lyrocladia* (图版Ⅳ; 图 1 与 4)中,能見到新构造时,即能另定新种,甚至新属或新科。

第三节 多形现象

所有苔藓动物都有多形现象。唇口目因为有现代标本可以研究,故掌握得最为全面。已灭绝的变口目和隐口目的多形现象,尚很少了解,但无疑是存在的。受精卵(оплодотворенное яйцо)都是在卵囊[原名生殖体(гоноцист)]中发育的。连接和临近原盘体的祖虫室和后成的组成群体的各类虫室都是不同的。

群体里有正常营养器官的个体称虫室(аутозоид)。和虫室不同但属同源器官的为次生虫室(гетерозоид)。生殖室(гонозоид)是发育胚胎(эмбрион)的一类变态器官。有些标本里可见一类很小的变态器官——副虫室,如鸟头器(авикулярри)和鞭器(вибракулы),鞭器是一种呈弯曲细线状的保护器官。

化石标本亦有多形现象。变口目和隐口目的多形现象就是由这些形态不一,功能不同的变态器官所组成。

现代唇口目和环口目有完善的钙质骨骼,故亦能先磨片再予研究。卡努和巴斯勒(Canu F. et. Bassler R. S. 1926, 1928)已做了一些有关唇口目和环口目化石资料的钙质骨骼内部构造(利用薄片观察)的工作。

我和謝箫娃合作研究现代唇口目标本,也是先磨片后研究其骨骼。经研究证实这类动物群和古代隐口目的骨骼是完全可以比较的。

对比苔藓动物的多形现象,就能对只有化石的这些器官的功能作出适当的、比前人正确得多的假说。

第四节 虫室的发育、构造和功能

“虫室”是指构造正常的个体,是组成群体的主要部分。室口位于虫室的顶端,是虫室最重要的区域,触手即从其中出入。当触手缩入体内后,室口即被胶质薄膜——顶膜所盖(图15)。顶膜中心可有小孔——顶孔(терминальная пора),顶膜向体腔内部延伸的部分就是外室(вестибюль)壁,而外室是苔藓动物的一类很普通的器官(图3)。

苔藓动物虫室的构造,基本上都有这个特点。

环口目虫室大多呈细长的管状,始端(проксимальная часть)较窄。室口圆形或卵形,在群体表面突出很高;外室极发育,亦呈长管状。

哈曼(1902)认为环口目虫室顶端的顶膜和唇口目、櫛口目虫室相同部分的前膜(фронтальная часть 或 фронтальная сторона)应为同源器官。这些器官虽相似,但外室却完全不同,环口目的外室很发育,而唇口目却不发育甚至完全没有;各目苔藓动物骨骼顶端的组织是否是同源器官,到目前为止,尚有很多问题未获解决。

Tabulipora 的顶膜事实上就是外室上部柔软角质层的延续部分,而外室下部即作最新的横板。很多学者把这些外室部分称为鞘腔横板括约肌(атриальный сфинктер)。大多环口目外室和顶膜之间无明显界限,但 *Crisiidae* 外室顶端有括约肌(сфинктер),而顶

孔則退化。

所有环口目外室始端都是由膜状体組成，形似特殊的袋状。这些袋状体全由角质层

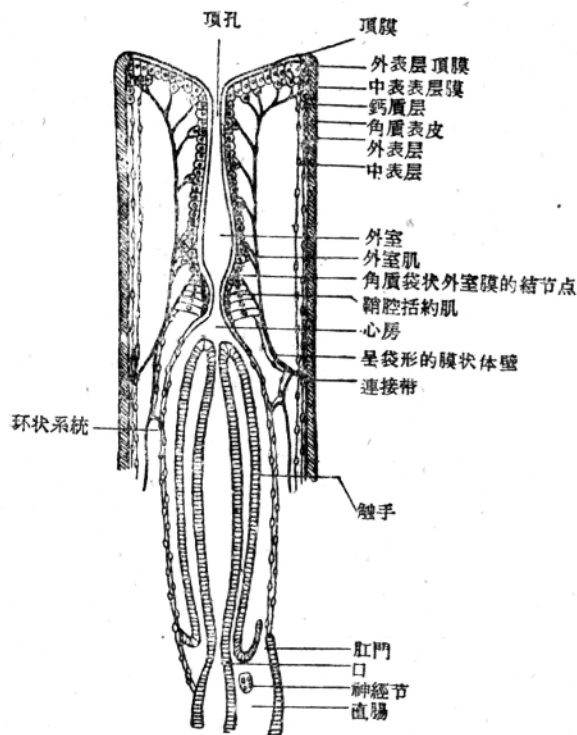


图3 环口目虫室构造图(摘自巴洛)

組成,而无外室膜层。

当到达始端頂部，即真正进入外室部分时，膜状体即被鞘腔括約肌所取代，其上部就是不大的触手环区。各科苔藓动物的鞘腔括約肌发育情况不同。当括約肌收缩时，邻近頂端边缘的、成层状組織的角质就伸入外室，形成很小的环状褶皱。这种现象在唇口目与櫛口目苔藓动物中亦有存在，很多学者就称它为横板。

当鞘腔括約肌收紧时，触手也就隐藏到虫室的内部，这时外室和心房(atrium)之間的界限就不再存在。而在另一些标本中，可以看到完全利用頂膜作隔絕外界环境的組織，这些

些頂膜复盖在室口上面，頂膜中間有頂孔。

因为环口目虫室的頂端，在动物活动时期都有頂膜，故就不会有口盖(крышечек)組織。但在某些环口目标本(少数几个科)里，在頂膜表面上有很多呈放射形的綫紋，在室口附近，这些角质組織的頂膜就特別厚，因此这些組織的功能就和口盖相仿，已經是一类組織完善、功能明确的器官了。

Ceramoporidea 亚目包括 Ceramoporidae 和 Fistuliporidae 两科，是古生代地层中一类分布极广，数量丰富的生物；此亚目的构造，除了发育于口围上的月牙构造 [луналы (图版 II, 6—9)] 之外，和别的环口目差别不大。这些在口围上面微微凸出的呈馬蹄形的月牙构造，在薄片里就呈新月状。其他目苔藓动物里有时亦有这种构造。現代环口目中这种现象就很不显著。月牙构造发育情况有时可作为定种、属的标准。由于这种构造在現代生物里已很少見，其功能还不了解。

月牙构造的功能可能和长在馬蹄形触手环上的触手的运动有关，而触手环呈馬蹄形的苔藓动物只在古代有之。

Fistuliporidae 是另一类已灭絕的 Ceramoporidea 亚目的苔藓动物。除了月牙构造之外，該类动物羣还常有口盖。口盖的纵切面呈透鏡状。这些器官再加上其他組織(泡沫

組織、橫板等)就成了他們和其他環口目的主要划分标准。这类組織也是環口目的重要构造。

和唇口目不同,現代環口目是沒有口蓋,水囊(компенсационный мешок)和柔軟前膜等器官的,除縮肌特別发达外,其他肌肉亦很不发达。

在環口目虫室的体腔中,有相当发达的外室扩大肌(мышцы-расширители вестибуля),由很多长而寬的平滑肌肉纖維組成。一端与室口邊緣相接,另一端則分布在体腔頂端的呈袋状的外室膜状壁上。另有两个很发达的縮肌(мышцы-ретракторы)則分布在触手底部。

呈橫条紋状的括約肌,由很多短而堅固的肌肉纖維組成,这些纖維一端和虫室上部咽喉附近的体壁相接,另一端則分布在每个触手上。

環口目苔蘚动物的給养,是依靠水的流动来供应的,而水的流动是由动物羣本身的触手来进行的。每一个触手上的纤毛也在作迅速的振動,使很小的浮游生物[主要是矽藻]进入体腔。

呈長管状的变口目虫室,外形和環口目一致,軟体部分的构造可能也相似,說明两者在羣体发育最初阶段是相同的。变口目的每个虫室,在发育过程中都有未成熟期,它分布在硬体的中心部分,体壁很薄,虫室和虫室之間彼此緊密相接。在发育过程中,当虫室进入成熟期时,标准的虫室(指硬体呈枝状者),即向硬体外表扭轉,使虫室呈弯曲状,此时鈣质分泌物增多,体壁变厚,特殊的多形現象——刺孔(акантопора)和間隙孔(месопора)——亦在此时开始生长(这种組織只分布在硬体成熟帶)。

因此根据变口目硬体在縱切面、弦切面和橫切面上的資料,我們不仅能了解硬体的发育情况,也能探索这些虫室的个体发育史的秘密。

和環口目不同,变口目的橫板相当发达(图版Ⅷ, 9)。这些很薄的、直的或弯的、完整的或穿孔的、或少数不完整的橫板,在成熟帶里特別富集。由于現代生物沒有这些构造,它的功能尚不了解。阿斯特洛娃(Г. Г. Астрова, 1940)对橫板的功能,曾做过合乎客观規律的假說。他認為虫室中只要有一个橫板,就有一个生长阶段,它决不可能是由口蓋演化而成。虫体无疑分布于虫管中,在生长过程中,每一个最頂部的橫板都作过虫体的临时底板,收縮触手的括約肌的一端,就很可能临时固結在它上面。

在部分变口目縱切面上,可見虫室内部有很明显的、从体壁上生出的、呈漏斗形的橫板(图版 VI, 6)。此外在某些标本中,如 *Batostoma* 的虫室中有环状加厚的橫板,这种橫板,在 *Lioclema* 中也可見到(图版 VI, 3)。其形态和上述的環口目的环状組織很相似,在環口目中,它显然分布在由隔膜組成的,成袋状的外室始端。这些橫板和体壁相接連的方法也很特殊[囊状相接(ligamenta fixatoria sacculi)]。

和環口目完全一样,根据部分資料可以肯定变口目的口蓋是很少見的。在割切羣体較深的弦切面上,有时可見穿孔橫板,部分学者就錯誤地認為这是口蓋。

隱口目的虫室构造就不同,外形大都呈短梨形,只少数为長管状,虫管中常有交叉橫

板。当隱口目虫室外形和变口目、环口目相似时，必須利用显微镜观察内部构造(利用薄片进行研究)，隱口目虫室中不完整的橫板較多，外室中有半隔板[немисепта (图版 IV, 9; 图版 VI, 10)]。

隱口目的第一个虫室(指祖虫室——譯者)比以后生成的虫室要短些，它常位于硬体的中心，硬体形状(不論是漏斗状还是枝状)不受祖虫室影响。硬体呈枝状的隱口目苔蘚动物，和变口目完全一样，每一个虫室在发育过程中都有未成熟期和虫室呈弯曲管状的成熟期。未成熟带分布在硬体中心，体壁很薄，虫室彼此紧密相接，成熟带体壁增厚，室口間距較远。多形現象也和变口目一样，相当发达，主要集中在成熟带(图版 VII, 1—3)。虫室呈短梨形的隱口目的多形現象就不同，在虫室繁殖的最初阶段就有特殊的发育方式。

外室是长管状虫室的体壁的直接延續部分，半隔板分布在室口附近。半隔板事实上是外室始端和袋状体腔(由隔膜組成)的分界綫，隱口目也有这类現象。

虫室呈梨形的隱口目，如許多 *Fenestellidae* 科苔蘚动物就有完全不同的构造特性。上半隔板(верхняя септа)主要分布在虫室和外室之間，虫室中較少，它和虫室頂端呈直角相交(图 4)。虫室形状很多：卵形、四角形、五角形、三角形和新月形(图版 IV, 1—13)，外室均呈圓形，偶而有卵形(图 5)，在部分 *Fenestellidae* 的縱切面上，可以看到有特殊的、在虫室頂端邊緣上生出的、呈四角形的外室。这类构造基本上和許多唇口目很相似，只是外室无唇口目那样长而已(图版 V, 13)。有些隱口目(如 *Septopora*, *Lyrocladia*)由于外部体壁很厚，外室也可很长。而有些 *Anasca* (唇口目)由于体壁很薄，也可以完全没有外室。部分 *Fenestella* 的外部体壁虽很薄，但可有极短的外室(图版 V, 1)；根据这些 *Fenestella* 的縱切面薄片資料，如果不考虑微細构造的話，和很多唇口目毫无差别。硬体呈枝状的 *Retepora*，在弦切面和橫切面上所显示的构造可和剖面相同的 *Polypora* 完全相似，即微細构造也难区别(图版 V, 14—15)。只是 *Polypora* 虫室中，除了上半隔板之外，在梨形虫室的始端下部，有时还有下半隔板(图 6)。

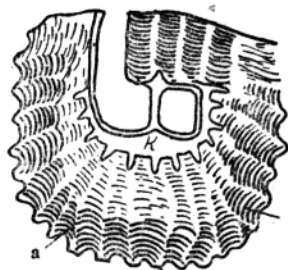


图 4 有两个虫室的 *Lyrocladia* 的橫截面图 a. 毛細管 k. 毛細管通道



图 5 上半隔板和外室的形状



图 6 上半隔板和下半隔板

隱口目已絕跡，故半隔板的功能还不能肯定。上半隔板可能是一类隱藏在鞘腔中的触手的过道，因为隱口目沒有水囊和柔軟的前膜等器官(这些均是使触手运动的器官)，故縮肌就很可能固結在上半隔板上。分布在外室表面上的半隔板，則是固結口盖的地方，口

盖的一端用口盖肌与这些隔板相連。下半隔板是固定括約肌的地方(聶霍罗晓夫 1934)。由于角質組織的鈣化程度和化石保存条件的不同,各科隱口目半隔板发育情况就不同。隱口目半隔板的形态特征和环口目的环状鞘腔中的鞘腔括約肌以及变口目虫室中的环状横板是完全不同的(图版 VI, 3)。

还需对某些 Fenestellidae 的虫室形状和半隔板发育情况,两者之間的互相关系,加以闡明。虫室在演化过程中主要呈卵形,而有三角形、四角形和五角形伴生时,半隔板尤其是下半隔板,就很不发育,形状很小。虫室在演化过程中全为卵形,或卵形-四角形和卵形-五角形时,則在早期的标本中,下半隔板很发育。虫室在演化过程中,主要呈三角形,上半隔板也較发育,下半隔板則不一定。

虫室主要呈卵形和四角形时,它的外室比虫室呈三角形的要长些,半隔板亦变小些。外室愈短,半隔板愈退化,故更进一步証明了半隔板的功能是和触手的运动有关。

隱口目虫室的特点是有口盖,多数亦有口围(图 7)。分布在硬体表面上的室口口围(перистом)和环口目一样,突出很高,相当显著。很多科、属里都能看到这类构造,能作定属的标准(图版 V, 16)。Fenestellidae 的月牙构造,大都只存在于后期的标本上,虫室呈卵形和四角形的 Fenestellidae 基本上沒有月牙构造。月牙构造和发育成五角形和三角形的虫室的关系相当密切。这种現象在 Fenestellidae 和 Acanthocladidae 里的 *Fenestella*, *Polypora*, *Septopora* 中都能見到。

这类构造相同、分布广泛的器官,各个目里都能見到,有关它的唯一正确的功能,尚需深入探索。

隱口目室口(图 7)以圓形和卵形为主,口围上有各种构造。口围的形状和构造,是定种的重要标准。口围是一种分布在室口周围的很狹窄的环状突起,面上可平滑,亦可有口围結核[устьевые бугорки(图 14)]。在某些科,如 Goniocladidae 的部分标本上,可見口围結核的直径能达到 25—35 微米,比直径很少超过 12—20 微米的 Fenestellidae 的口围結核要大得多。



图 7 隱口目室口上的月牙构造

这些大結核的构造和分布在变口目室口間的、呈同心圓的刺孔很相似,而这些刺孔是常能挤入虫室內的。口围結核发育时,室口也可变成弯曲的花瓣状或玫瑰形(图版 VI, 2)。这种室口形状在环口目、变口目和隱口目的各个科、属里都能見到。月牙构造和口围結核可以在一个口围上同时存在, Fenestellidae 里就有这种現象,应该查明这些器官的功能。隱口目的口围結核,不論大小,极可能都是副虫室,是刺的殘跡,属变态的个体,是一类多形現象,功能大概和相距甚近的室口有关,与唇口目的刺一致。有时虫管中也有很尖长的刺,切面呈星形,它和口围結核共生,和月牙构造亦經常伴生(图 7)。

阿斯特洛烏莫夫(1886, 61 頁)认为:隱口目口刺的功能和唇口目相同部分的孔可能是一样的。

如果我们无法了解各类口围形状和虫室内部构造的关系,室口形状又相似时;种属差

別只能取决于虫室的形状和骨骼的微細构造。

隱口目的口盖均为鈣質,組織致密,能以一定的深度分布在室口內部。很多专家认为这些口盖的中心都有孔,但我观察了很多保存完整的口盖,都未找到这种现象。口围中心有时有黑点和斑点,但这并不是孔,而是一类很致密的組織。根据这些資料,我认为唇口目角質口盖的中心也不会有孔(图 8)。

口盖上有隔板可見(图 9),这是一类分布在口盖上的,呈輻射状分布的厚組織(图版 VI, 4 与 8),有一种 *Goniocladia*, 口盖上有 4 个隔板,另一种 *Diploporaria* 有 7—8 个,再有一种 *Archimedes* 則有 15 个。大多保存完整的 *Goniocladia pulchra* Sch.-Nest. 都有口盖,以一定的深度分布在(有口围的)室口內部



图 8 唇口目的室口

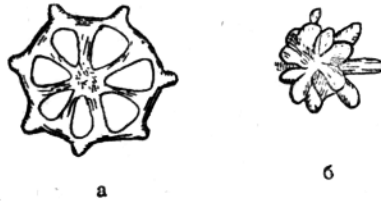


图 9 隱口目的口盖

(图 10),口盖中心不仅无孔,相反变厚,横截面呈扁豆状。組織和体壁一致。但和体壁为鈣質的現代苔蘚动物 *Myrizozoum* 的角質口盖,不論組織或色彩,都有很大的区别。

下二迭紀 *Diploporaria youngi* Sch.-Nest. 的口盖上也亦有呈輻射状分布的、組織較致

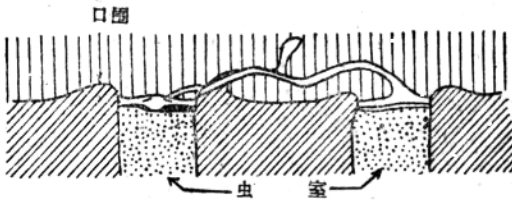


图 10 *Goniocladia* 口盖横截面和虫室外室部分的縱切面图

密的隔板;隔板間有很多毛細管。这些分布在口盖上的毛細管的大小和分布規律和体表室口間的毛細管的情况是一致的。部分現代环口目和唇口目的标本上也有这些构造,而且非常相似,只是分布在頂膜和

口盖上的并不是毛細管,而是伪孔和小孔而已。隱口目鈣質口盖如果有孔的話,那是由于原先充填在这里的角質已被腐蝕,故有斑点与孔隙殘留,这些組織是很小的。

前已指出,古今各类唇口目的虫室形状,基本上都是一致的。穿过前壁(与口盖作用相当)的室口,如成盒状,虫室組織均較簡單,各科都有这个特点。羣体成密集的棍状者,虫室都很长,如 *Myrizozoum* 就是一个最典型的例子(量虽不多)。

阿勃利可沙夫(Г. Г. Абрикосов 1924, 1932)曾談过現代唇口目变态虫室的特殊形态。

前已指出唇口目和隱口目虫室的外形有某些相似处。隱口目很短的外室和唇口目的外室,在同一截面(割切較深的弦切面)上所显示的現象,可以完全一致。

苔蘚动物都由无性分裂作用所造成。在祖虫室頂端分出相当数量的虫室是动物繁殖的第一阶段。这些由祖虫室上分出的虫室,又能产生新虫室,一般为 2—3 个,如此层层分

裂，即成羣体。古代苔蘚动物的繁殖阶段也是如此。如很多 *Fenestellidae* 的分叉現象（图 11），就是由于繁殖迅速的原故，偶而亦有发育不完善的現象。

由于唇口目外膜（由鈣質和非鈣質体組成）的体壁相当发育，其上且有各种微細构造，故成熟带虫室的骨骼組織就相当复杂。前壁的变态情况是变化最大的地方，这些地方的构造和内部器官的分布关系最为密切。*Ascophora* 的前壁完全鈣化，只是室口周围的虫室頂端是例外（图 12, 6）。

Anasca 則仅在前壁的邊緣有鈣化現象[这个部分称为小孔（ямка）]，其他部分則与正膜（Фронтальная мембрана）相連（图 12; a）。这种膜状組織一般不能成为化石，只在其分布地区有較大的孔（опезий）可見。分布在唇口目前壁上的正膜和环口目的頂膜可能是同源器官，这在前面已經提过。

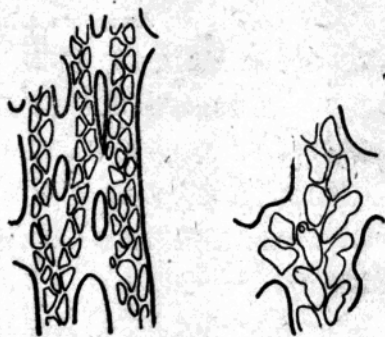


图 11 *Fenestella* 的分叉現象

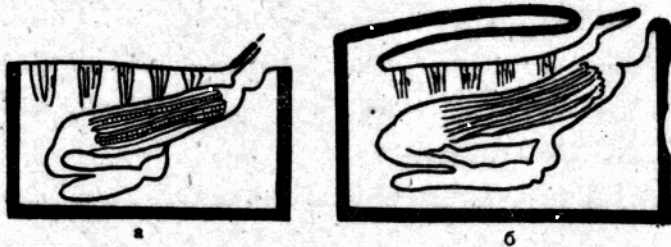


图 12 唇口目虫室的纵切面：
a. *Anasca*; b. *Ascophora*

Ascophora 是一类有水囊的唇口目苔蘚动物，水囊是推动触手外伸的器官，此类动物羣的前壁（由数层体壁組成）构造，相当复杂。这里不准备詳談其构造，只就主要之点略予介紹。

裸囊壁（гимноцист）——前壁下部的鈣化部分，分布在室口和始端之間的体壁上。

隱囊壁（криптоцист）——分布在虫室内部，由数层厚度不同的、錯綜的鈣質层所組成。如果室口突出很高，这些体壁就称 *мукро*，呈突出的放射状。一般能保存为化石。

壺囊壁（тремоцист）——是卵囊壁上部的第二层鈣質层，壁上有壺孔（тремопора）。壺孔呈漏斗形；頂端較窄，也能穿过卵囊壁的下部（图版Ⅱ，1 与 2）。这些器官的功能（包括現代生物）尚不了解。阿斯特洛烏莫夫对比了三个属的壺孔之后，他认为这也是一类呼吸器官。在卵囊壁和壺囊壁的交界带，常見小壺孔与大壺孔相連。在卵囊壁表面上有小气孔，壺囊壁表面上能見大气孔。

前囊壁（плевроцист）——是一类很薄的表皮組織，所有虫室中都能見到。在 *Anasca* 中，它只分布在羣体邊緣部分的虫室中。

內囊壁（эндоцист）——是一类很薄的表皮組織，所有虫室中都能見到。在 *Anasca* 中，它只分布在羣体邊緣部分的虫室中。

Ascophora 的特点是羣体邊緣帶的个体分布在羣体前端的个体的上部。故 Anasca 的个体呈行狀排列。而 Ascophora 就是一个分布在另一个上面，成迭瓦狀。羣体邊緣和正中部分的个体，如果发育程度不同，就能形成各种多形現象，亦是造成不同骨骼成分的主要原因。卡努和巴斯勒(1920)认为分布在羣体邊緣和正中部分的个体，在繁殖过程中，其內囊壁都能不断供应鈣質，使这些个体鈣化。

当羣体邊緣部分的个体沒有很好发育时，在化石中这些部分就形成小点(пунктация)。如果发育完善就成鳥头器和鞭器。个体前端发育正常就成頂膜，发育不全时就成第二层卵囊壁——壺囊壁。

当前端的个体发育不全，只在羣体邊緣部分才較发育时，就形成邊緣小点或綫紋。如略較发育时就可形成体管，这是体壁(стенки цистиды)加厚的原故。比較发育时就形成羣体中間部分的鳥头器和瘤狀結核。发育完全时这些个体就变成虫室。

虫室頂端的构造是最重要的部分，室口即分布在該区。具角質口盖的室口(图8)分布在虫室前壁的始端。有水囊的 Ascophora 苔蘚动物，在室口旁有小孔(аскопора)。这些小孔能直接通到口围的內部；为了使口盖能緊密結合这两个小孔，口盖反面都有两个突起构造。口盖的张开是由于虫体本身的压力；其閉合是由于很完善的肌肉收縮。这些肌肉分布在外室体壁內部一个凹陷区的邊緣。有时凹区併合，肌肉就只能和口盖上的小孔相連。这种情况在隱口目里亦可找到。

Anasca 沒有水囊，虫体内的流質只有似血液的水腔部分。它分布在鈣化的隱囊壁和膜狀外囊壁之間。卡努和巴斯勒认为这些血液在一个羣体中，借虫室間的气孔构造彼此相通，故成为一个統一的系統。膜狀弯曲的前壁和口盖的运动都受体壁肌肉(париетальный мускул)的支配。口盖、正膜都不能保存为化石，能成为化石的只有隱囊壁邊緣部分的包而已。

前輩們早就指出过，在比較和观察各目苔蘚动物虫室的构造时，就能发现古今各类动物羣都很相似。既然古今各类苔蘚动物的相对应部分的器官都很相似，故已灭亡的生物羣的部分組織的功能就能設法予以了解。

第五节 次生虫室的发育、構造和功能

除了虫室之外，还有一些有特殊功能的变态虫室，就称次生虫室。次生虫室有下列数种。

副虫室 付虫室在現代环口目标本里和部分白堊紀及第三紀化石标本里都能見到，是一种比較矮小的虫室。其構造和虫室相似。应属同源器官。在羣体中，其数量不定，可多可少，亦可和虫室数相当。

副虫室和虫室的最大差別是触手和营养器官不发育。环狀触手环(其上有纤毛)分布在已經沒有营养作用的那些組織向致密的器官上，其中还有一些肌肉組織。当副虫室里的营养器官完全退化时，和虫室一样，其中也有“褐色体”殘留。

副虫室即使获得充分发育的机会,形状和虫室相近时,也不能成为性器官。

副虫室的功能还不了解,但决不作营养器官。现代苔藓动物副虫室的触手环上有纤毛,故灵敏性在演化过程中不断变大。

由于变口目的虫室大小不够稳定,同种标本的室口直径和虫室宽度都有一定的变异性,虫室长度也难决定,一般都呈弯曲的管状,故副虫室很难认识。但我们深信短小的虫室就是副虫室。

间隙孔是此类动物羣里的一种比较特殊的器官,呈多角形或圆形,分布在虫室间(图版Ⅶ, 8与9)。形状比虫室小。但横板较多;体壁的厚度和构造可以和虫室甚至和刺孔完全一样。很多专家都相当注意这类构造的功能,但因现代苔藓动物缺乏这些构造,结论尚难肯定。阿斯特洛娃(1944)在这方面的研究相当成功,她认为间隙孔亦是副虫室。

隐口目的虫室大小变化很少,只要是同一属的标本,虫室大小就没有多大的差别,但在这种情况下,副虫室还是相当难认。这是因为这类动物羣里的次生虫室都很小,所有的组织和微细构造又比较相似。故隐口目标本上,如有副虫室,又是另一种构造形态,如刺孔、中稜上的结核等器官都属副虫室(图版Ⅶ, 1, 5与6)。

中稜上的结核是体壁上的一种组织,纵横剖面上都可看到。是虫室边缘部分的一类个体(图版Ⅶ, 6)。这类构造如果获得顺利的发展机会,就会变成保护网组织。这种组织分布在硬体正面,是一种很美丽的无虫室的网状组织。*Hemitrypa*, *Isotrypa* 等属就有这种组织(图版Ⅶ, 11与12)。

很多专家错误地认为隐口目是没有间隙孔的,事实上在很多属里,都可看到这类器官,它能作为定属的依据。如 *Ptilodictyonidae* 科里的 *Phaenopora*(图版Ⅷ, 5, 图13, a), 在两个相邻室口之间,都有两个间隙孔。*Stictoporellidae* 科里的 *Stictoporella*, 在室口外围的间壁上有很多厚体壁的间隙孔。

最后,我们再来分析一下 *Rhabdomesontidae* 科里的 *Streblotrypa* (图版Ⅷ, 8与9; 图13, b) 和 *Hyphaspora* (图版Ⅷ, 6与7), 这些标本里的这类构造,外国学者大都也称“间隙孔”。森霍罗晓夫称这种构造为“多角形小窝”(мелкий угловатый впадинк), 最初与其相同的英文同义字是“小点”,——我们对这类器官的特殊规则还不太了解,不论何种情况,都可称它为小孔(ямка)或小窝(мелкий впадинк)。*Streblotrypa* 里的这些器官,纵切面上呈长管状,能穿过整个体壁。必须深入研究和了解这些“间隙孔”的形状和规则。它比某些唇口目的壶孔要大得多(图版Ⅷ, 10)。现代苔藓动物 *Mucronella* 的壶孔和 *Streblotrypa* 的“间隙孔”,在同一剖面上形状很少差别。

根据唇口目资料,我们认为隐口目的副虫室是一类变态器官,外形和虫室差别很大。

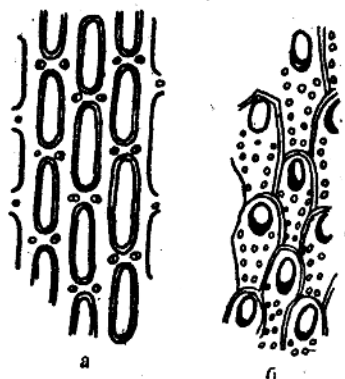


图13 a. *Phaenopora* 的室口和间隙孔;
b. *Streblotrypa* 的室口和间隙孔