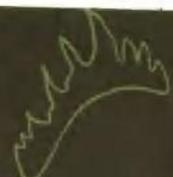


六射珊瑚



齐文同 著

科学出版社



内 容 简 介

六射珊瑚是重要的造礁生物。热带海洋星罗棋布的珊瑚礁和珊瑚岛对航海、渔业和旅游业的发展有很大价值。古代珊瑚礁储存着大量油气资源和金属矿藏。六射珊瑚化石还是古气候和古地理环境可靠的指示物和良好的分层分带化石。深入研究六射珊瑚的形态构造与环境的关系，有助于恢复古生代四射珊瑚和床板珊瑚的古生态。

本书全面介绍六射珊瑚的形态构造、发展演化、生态环境、成礁作用、系统分类，以及453个属和59个亚属特征，并附插图373幅。本书可供地质、石油和海洋专业人员作为研究六射珊瑚、珊瑚礁、古地理和古气候的入门指南和野外鉴定手册。对有关院校师生也是很好的教学参考书。书后附七百多篇参考文献，为深入研究六射珊瑚提供了较全面的资料。

六 射 珊 瑚

齐文同 著

责任编辑 张汝孜

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1989年3月第一版 开本：850×1168 1/32

1989年3月第一次印刷 印张：15 7/8

印数：0001—1,000 字数：420,000

ISBN 7-03-000167-2/P·25

定 价：15.50 元

目 录

一、前言.....	1
二、六射珊瑚的研究简史.....	3
(一) 早期认识	3
(二) 内部构造分类阶段	3
(三) 骨骼微细构造研究阶段	3
(四) 系统总结阶段	4
(五) 国际动态	4
(六) 我国研究简史	6
三、六射珊瑚的软体.....	8
(一) 总貌	8
(二) 体层	8
(三) 隔膜	11
1.性质和种类	11
2.定向	12
3.发育顺序	12
(四) 口道	15
(五) 触手	15
(六) 刺细胞	15
(七) 边缘带和共体	16
四、六射珊瑚的形态.....	18
(一) 单体珊瑚	18
(二) 复体珊瑚	19
五、六射珊瑚的繁殖和再生.....	22
(一) 有性繁殖	22
(二) 无性繁殖	23
1.触手环内出芽	23

2.触手环外出芽	26
3.横裂繁殖	27
(三)再生	28
六、六射珊瑚的骨骼	29
(一)骨骼的种类	29
(二)骨骼的构造	30
(三)隔壁	32
1.隔壁的微细构造	32
2.隔壁的边缘	32
3.隔壁的发育	34
(四)隔壁柱和隔壁柱状裂片	39
(五)中轴	41
(六)横刺	41
(七)其它骨骼	42
1.底板	42
2.外壁	43
3.小根	43
4.鳞板和床板	44
5.钙质加厚	44
6.共骨	44
7.外壁和拟壁	45
七、六射珊瑚的分类	47
(一)分类依据	47
(二)属以上的分类	47
1. Vaughan 的分类	48
2. Alloiteau 的分类	49
3. Wells 的分类	53
4. Бендукидзе 和 Чиковани 的分类	57
(三)六射珊瑚科和亚科以上特征检索表	58
八、六射珊瑚的属特征	63
珊瑚纲 ANTHOZOA	63

六射珊瑚亚纲 HEXACORALLIA	63
石珊瑚目 SCLERACTINIA	63
星腔珊瑚亚目 ASTROCOENIINA	63
星腔珊瑚科 Astrocoeniidae	63
牌珊瑚亚科 Pinacophyllinae	63
星腔珊瑚亚科 Astrocoeniinae	65
互通星珊瑚科 Thamnasteriidae	71
杯孔珊瑚科 Pocilloporidae	79
顶孔珊瑚科 Acroporidae	83
柱珊瑚科 Stylinidae	88
杯珊瑚亚科 Cyathophorinae	88
柱珊瑚亚科 Stylininae	94
美日珊瑚亚科 Euheliinae	100
石芝珊瑚亚目 FUNGIINA	103
菌珊瑚超科 Agariciace	103
原环珊瑚科 Procyclolitidae	103
芦珊瑚科 Calamophyllidae	110
菌珊瑚科 Agariciidae	125
星珊瑚科 Siderastreidae	136
石芝珊瑚超科 Fungiace	141
共星珊瑚科 Synastreidae	141
环石珊瑚科 Cyclolitidae	148
单薄壁珊瑚科 Haplaraeidae	152
石芝珊瑚科 Fungiidae	157
微杆珊瑚科 Micrabaciidae	166
孔珊瑚超科 Poritace	169
微孔珊瑚科 Microsolénidae	169
珠尖珊瑚科 Actinacididae	178
孔珊瑚科 Poritidae	181
小巢珊瑚亚目 FAVIINA	186
笔珊瑚超科 Stylophyllace	186
笔珊瑚科 Stylophyllidae	186

两星珊瑚科 Amphiastreidae	193
小巢珊瑚超科 Faviinae	207
高壁珊瑚科 Montlivaltiidae.....	207
高壁珊瑚亚科 Montlivaltiinae.....	207
盘剑珊瑚亚科 Placosmiliinae.....	218
小巢珊瑚科 Faviidae	223
小巢珊瑚亚科 Faviinae	223
丘星珊瑚亚科 Montastreinac	248
团珊瑚亚科 Agathiphylliinae.....	261
粗珊瑚亚科 Trachyphylliinae.....	264
似根珊瑚科 Rhizangiidae	267
枇杷珊瑚科 Oculinidae	278
枇杷珊瑚亚科 Oculininae	278
乳珊瑚亚科 Galaxeinae	287
纵合珊瑚科 Meandrinidae	290
纵合珊瑚亚科 Meandrininae	290
双分骨珊瑚亚科 Dichocoeniinac	298
裸肋珊瑚科 Merulinidae	302
褶叶珊瑚科 Mussidae	304
梳珊瑚科 Pectiniidae	318
花叶珊瑚科 Anthemiphylliidae	323
丁香珊瑚亚目 CARYOPHYLLIINA	325
丁香珊瑚超科 Caryophylliace	325
丁香珊瑚科 Caryophylliidae	325
壁环珊瑚亚科 Thecocystinac	325
丁香珊瑚亚科 Caryophylliinae	327
陀螺珊瑚亚科 Turbinoliinae	351
束珊瑚亚科 Desmophylliinae	365
拟剑珊瑚亚科 Parasmiliinae	371
真剑珊瑚亚科 Eusmiliinae.....	380
扇环珊瑚科 Rhipidogyridae	384
单剑珊瑚类 <i>Aplosmilia</i> group	384
扇环珊瑚类 <i>Rhipidogryra</i> group	387

羽扇珊瑚超科 Flabellicae	390
羽扇珊瑚科 Flabellidae	390
盖尼亞珊瑚科 Guyniidae.....	395
枝珊瑚亞目 DENDROPHYLLIINA	399
枝珊瑚科 Dendrophylliidae	399
九、六射珊瑚的成礁作用.....	417
(一) 珊瑚礁的概况	417
1.种类	417
2.形成条件	417
(二) 成礁作用的发展	418
1.三叠纪	418
2.侏罗纪	419
3.白垩纪	420
4.第三纪	421
5.第四纪和现代	422
十、六射珊瑚的演化.....	423
(一) 起源	423
(二) 演化的依据	425
(三) 主要演化趋向	426
1.隔壁紧密程度的变化	426
2.原生外壁的消失	426
3.隔壁外脊的退化	426
4.复体构成方式的发展	426
(四) 我国六射珊瑚的时代分布	427
十一、六射珊瑚的生态.....	430
(一) 与动物黄藻共生	430
(二) 生态因素	430
1.温度	430
2.盐度	431
3.深度	432
4.光线	433
5.混浊度	433

6. 底质	433
7. 海水的扰动	435
8. 洋流	435
(三) 现代六射珊瑚的生长	435
1. 生长速度	435
2. 复体形态和大小	436
3. 深度分带	436
4. 寿命	437
(四) 六射珊瑚的移动	438
1. 被动翻转	438
2. 拖动	438
3. 自主移动	439
(五) 古生态	441
(六) 古生物钟的研究	442
参考文献	444
属名索引	482
(一) 拉丁文属名索引	482
(二) 汉文属名索引	489
英汉名词术语对照表	497

一、前　　言

六射珊瑚亚纲属腔肠动物门，其中石珊瑚目为现代珊瑚的主要类群。六射珊瑚从中三叠世出现，演化发展十分迅速，现正处于鼎盛时期。礁型六射珊瑚在热带浅海构成众多珊瑚礁和珊瑚岛；非礁型六射珊瑚则能适应零下一度的低温和六千多米水深的条件，从北极的挪威海到南极的罗斯海，几乎遍布世界海洋。

六射珊瑚种类繁多，演化迅速，保存完好，为良好的分层分带化石。六射珊瑚的个体发育能反映其系统发生过程，现代六射珊瑚的形态构造和生态与古生代四射珊瑚和床板珊瑚相近，因而有助于深入研究这两个绝灭门类的生态和环境，查明其亲缘关系。

六射珊瑚生活在盐度正常的海底，礁型六射珊瑚只能在热带浅海中繁育；珊瑚复体的形状往往随海水深度和底质而变化，珊瑚枝的形态和方向常与水体能量和波浪方向有关。六射珊瑚可以用来恢复古气候和古地理环境。

六射珊瑚分泌文石质骨骼，是中新生代最重要的造礁生物，构成岸礁、堡礁和珊瑚岛。我国南海有许多珊瑚礁和珊瑚岛；澳大利亚的大堡礁绵延两千多公里。现代的环礁和珊瑚岛成为大海里的天然良港，并且植物茂盛，水产丰富，有巨大的经济价值。古代珊瑚礁和礁灰岩是重要储集岩，美国和加拿大发现了巨大的礁相油田。研究现代六射珊瑚和珊瑚礁对研究古代的珊瑚礁和有关矿产有很大指导意义。

珊瑚岛的绮丽风光、海底姿态万千的珊瑚、五彩缤纷的热带鱼和贝类，吸引着成千上万的旅游家和潜水爱好者，成为宝贵的旅游资源。洁白如玉、玲珑剔透的珊瑚称作海花，是天然的艺术品。

总之，六射珊瑚的研究不仅对古生物学、地层学、古生态学及岩相和古地理研究有重要理论意义，而且对矿产、石油、航海和旅游有很大经济价值。

解放前,我国六射珊瑚的研究基本上是空白。解放以来,随着我国地质事业的发展,在贵州、云南、四川、青海、新疆和西藏等省区都已发现大量六射珊瑚化石。我国学者乐森筠、吴望始和廖卫华等对六射珊瑚化石的研究,邹仁林等对现代六射珊瑚的研究都作出了贡献。我国六射珊瑚数量之多和保存之佳可与世界最著名的阿尔卑斯区媲美。我国贵州省青岩的六射珊瑚是世界已知最早的六射珊瑚动物群之一。深入研究六射珊瑚,能为发展我国的古生物学和赶超世界先进水平作出贡献。

本书对六射珊瑚的形态构造、生态环境、发展演化、时代、分布、系统分类、重要代表、成礁作用、六射珊瑚研究历史和国际动态作系统的介绍,包括石珊瑚目 453 属和 59 亚属,1984 年以前发表的重要科属代表尽已收入。为了便于使用,编制了六射珊瑚科和亚科以上的特征检索表,附插图 373 幅。并附拉丁文及汉文索引,文后有 778 篇重要参考文献为深入研究六射珊瑚提供了丰富的资料。本书为古生物、地质、石油和海洋专业广大工作者和研究人员作为研究六射珊瑚的入门向导和鉴定手册,并可供地质、地理、海洋和生物学的师生作为教学参考书。

本书编写过程中得到北京大学地质学系领导和老师们的大力支持,乐森筠教授给予热情关心和鼓励;科学出版社苏宗伟等同志审阅文稿并提出宝贵意见;冯炜同志清绘插图,特此一并致谢。由于作者水平和资料所限,错漏不当之处敬请批评指正。

二、六射珊瑚的研究简史

(一) 早期认识

Lobel 于 1576 年最早描述了六射珊瑚。早期研究者都把六射珊瑚当作植物。Peyssonel (1727) 首先肯定六射珊瑚是动物，直到 1857 年 Edwards 和 Haim 才彻底澄清了这个问题，但仍把珊瑚作为特殊的枝状动物。

进化论的先驱者拉马克 (Lamarck, 1801) 把当时唯一的六射珊瑚属 *Madrepora* 分开，建立一些新属。

(二) 内部构造分类阶段

Edwards 和 Haim (1850—1860) 依据骨骼构造创立新的珊瑚分类，建立了 Cnidaria 亚纲，包括 Alcyonaria 和 Zoantharia 亚目，下分 Aporosa, Perforata, Tubulata, Tabulata 和 Rugosa 五部分，六射珊瑚分归于前四部分。他们正确地把羽槽构造作为主要分类依据，并作了大量描述工作，其分类沿用到十九世纪末。Dana (1864—1869) 则把六射珊瑚与四射珊瑚和八射珊瑚一起归入 Actinoidea 目，分为 Actiniaria 和 Alcyonaria 亚目。

Moseley (1881) 和 Fowler (1885—1890) 研究了珊瑚软体的解剖。Duncan (1872—1882) 等发表了深水型六射珊瑚，于 1884 年建立了 Fungida 目，并把四射珊瑚由 Madreporaria 亚目分出。Koby (1881—1898) 按照珊瑚体的形成方式划分了科。

(三) 骨骼微细构造研究阶段

十九世纪末，显微镜的应用促进了六射珊瑚的研究。Heider

(1886) 和 Koch (1896—1897) 研究骨骼的形成，发现了软体外胚层的“钙质细胞层”，Heider 并根据边缘带的有无进行六射珊瑚的分类。Pratz (1882) 认为交错刺壁是主要分类依据。

Ogilvie (1896) 以隔壁发育和羽楣构造为六射珊瑚的分类依据，但忽视了种系演化。Frech (1890)、Volz (1896) 和 Struve (1898) 研究了大量骨骼微细构造，Vaughan (1900—1919) 和 Felix (1903) 也将其作为分类的基础。Matthai (1914, 1924) 研究造礁珊瑚的软体，区分触手环内和触手环外出芽，对复体构成和属级分类很有价值。此后大量六射珊瑚专著出版，大规模考察大堡礁，深入研究造礁珊瑚生态，积累了大量资料。

(四) 系统总结阶段

本世纪四五十年代是六射珊瑚的重要分类与综合阶段。Vaughan 和 Wells (1943) 全面总结六射珊瑚的构造和演化，并对分类进行系统修订，成为现代分类的基础。以后出版的古生物门类总结著作，如法国的《古生物论丛》第一卷 (Alloiteau, 1952)，美国的《古生物论丛》F 卷 (Wells, 1956) 以及苏联的《古生物学原理》腔肠动物部分 (Бендукидзе, 1962) 等都包括六射珊瑚部分，特别是 Wells 对 1943 年的分类作了再修订，流行于欧美国，且为我国学者所广泛采用。

(五) 国际动态

六十年代以来，国外六射珊瑚的研究最突出的是广泛采用各种新技术新方法，深入探讨其生态、起源和演化，密切结合生物礁的研究和石油天然气资源的开发。历届国际珊瑚和珊瑚礁会议集中体现了这个趋向 (1971 年在新西伯利亚，1975 年在巴黎，1977 年在华沙和 1983 年在华盛顿举行)。

当前六射珊瑚的分类中综合应用骨骼形态和生态表型特征，

考慮成岩作用，并试用相似性分析等数理统计方法。M. Beauvais 1977 年讨论了侏罗纪六射珊瑚的异物同形和生态条件，建立 Heterocoeniida 亚目。L. Beauvais 1980 年建立 Stylophyllina 亚目，Distichophyllina 亚目以及一些科和亚科。Gallitelli 等(1979)对晚三叠世 *Cassianastrea* 属详细修订。很多研究者用扫描电镜研究骨骼微细构造，Cuif (1980) 据此提出三叠纪六射珊瑚的演化概况。Owens (1984) 认为 Micrabaciidae 科白垩纪以来骨骼羽楣减少，孔隙加大，是对浅海到深水的适应。Johnston (1980) 发现礁型珊瑚 *Pocillopora damicornis* 成年骨骼的有机基质包围生长的文石晶体，构成结晶鞘，提出珊瑚骨骼形成的机制。Gill (1980) 重新评价复合横刺的分类意义，认为现代的 Fungiida 包括两个以上类群。

采用数理统计方法研究六射珊瑚的分类，也是一个重要研究方向。L. Beauvais (1983) 发现侏罗纪六射珊瑚属的数目增加，种的特征渐变，但有一定演化趋向；Foster (1982) 认为现代种的概念应采用数字居群分析方法重新研究。

Coates 和 Oliver (1973) 研究了珊瑚复体形成的发展，指出六射珊瑚发育了坚固而生长迅速的多孔状骨骼，复体的整体性大大加强，再加上动物黄藻的共生，形成了规模空前的珊瑚礁，改变了地球的面貌。Graus 等 (1977) 分析了复体珊瑚抵抗风浪的力学机制和形态变异。Chase (1983) 研究沉积物和水动力对珊瑚形态的影响，指出外形不是可靠的定种依据，为现代珊瑚的水下观察普遍证实。Gill 和 Coates (1977) 则研讨了现代珊瑚在海底的移动与生长方式及底质的关系，并发现了化石证据。

深入研究现代珊瑚的习性、生态、骨骼形态和微细构造，用研究化石的方法制样，可以为六射珊瑚的古生态和系统演化提供证据，这个研究方向得到了古生物学界重视 (Hubbard 和 Pocock, 1983)。Jell (1980) 用扫描电镜研究六射珊瑚固着后骨骼的形成和发育，也得出了有趣的结果。Weber 和 White 等(1977) 用 X 射线测定了现代加勒比海礁型六射珊瑚的生长速度。

六射珊瑚的起源及与其它珊瑚类群的关系，仍是当前的重大问题（Oliver, 1980）。六射珊瑚的成礁作用和礁型珊瑚的早期历史近来争论很大。Rosen (1971) 认为现代礁型六射珊瑚不一定代表温暖浅海，但根据礁型和非礁相珊瑚的深度分布可以推测古海水温度和深度。Stanley (1983) 提出早期六射珊瑚为非礁型珊瑚，与 Wells (1956) 等的传统观点相反。

古生物地理区对六射珊瑚演化和成礁作用研究的价值很大 (Frost 等, 1974)。L. Beauvais (1982) 认为早三叠世珊瑚的缺失与其它门类的贫乏一致，可能是由于联合大陆形成造成的。

总之，国外当前对六射珊瑚的研究涉及的主要方面是：

- 1) 骨骼微细构造；
- 2) 分泌和形成骨骼的机制；
- 3) 个体发育和复体形成；
- 4) 运动的机制；
- 5) 形态功能及与环境的关系；
- 6) 分布和迁移；
- 7) 动物地理区；
- 8) 古气候分析和古海流；
- 9) 现代和古代珊瑚的类比；
- 10) 群落分析；
- 11) 成礁作用；
- 12) 成岩变化；
- 13) 生物地层和分带；
- 14) 起源和早期历史；
- 15) 演化；
- 16) 系统分类的修订。

(六) 我国研究简史

解放前，我国六射珊瑚化石研究很少。计荣森和彭琪瑞 1940

年描述了四川三叠系的 *Thecosmilia fenestrata* var. *minor* 新变种。许德佑和陈康 1943 年初步鉴定了贵州青岩中三叠统六射珊瑚，惜未描述。一些外国学者对我国三叠纪六射珊瑚也有零星报道，如 Gregory (1925), Cowper (1927) 及 Gerth (1938) 等，但记载不详，层位不准。

解放以来，我国的六射珊瑚研究取得了长足进展。1975 年，吴望始描述珠穆朗玛峰地区三叠纪、侏罗纪和早第三纪六射珊瑚，开创了我国的研究，并介绍其形态构造。1977 年，吴望始详细描述云南西北部上三叠统六射珊瑚，得出时代为晚三叠世诺利期。吴望始指出 (1975): Ильина 和 Чудинова 1965 年报道的高加索“下三叠统印度阶”四射珊瑚和床板珊瑚动物群的时代应属晚二叠世，与中三叠统出现的六射珊瑚之间仍缺少中间环节。她的观点得到了国内外古生物学者的赞同。廖卫华和李璋荣 1979 年描述晚三叠世和中晚侏罗世的六射珊瑚群，进行了深入讨论，1980 年进一步描述藏北安多的侏罗纪六射珊瑚。1982 年廖卫华描述了西藏中生代六射珊瑚化石 42 属 62 种。1985 年，廖卫华等又详细描述了藏北地区晚侏罗世和早白垩世六射珊瑚。

1964 年，我国开展了希夏邦马峰科学考察，乐森珥教授 (1982) 详细描述六射珊瑚 7 属 10 种，其中 9 个新种，与欧洲和北美对比，讨论了时代归属。1983 年，作者在华盛顿举行的第四届国际刺细胞会议上介绍了贵州省青岩地区中三叠世六射珊瑚动物群，指出其为世界最早出现的六射珊瑚群之一，引起了国外学者的兴趣。

我国学者对现代六射珊瑚也进行了许多研究。马廷英 (1937, 1959) 研究了珊瑚生长与水温之间的关系。邹仁林 (1975, 1978, 1980) 和邹仁林等 (1975a,b, 1983) 的一系列研究大大丰富了我国南海六射珊瑚动物群的资料，并为开发海南岛和南海地区的资源提供了重要依据。

三、六射珊瑚的软体

(一) 总 貌

六射珊瑚的软体近似海葵(插图 1)，生活时呈白色、黄色、绿色、褐色和紫色等，多数可以收缩。软体圆筒状的光滑柱状体壁(column wall)，上方为口盘(oral disc)，下方是底盘(basal disc)。口(mouth)位于口盘中心，与软体内的肠腔相通。口围(peristome)环绕口，四周有一圈或几圈触手(tentacle)。口道(Stomodaeum, 口管)的形状象食道，连接口和肠腔(coelenteron)。肠腔是空的，亦称腔肠，被两种放射状排列的垂直隔板分隔：隔膜(mesentery)是软体构成的薄片，连到口盘和柱状体壁内方，上端可与口道相连，下端一般悬空；隔壁褶由底盘向内转折形成，包围文石质的隔壁(septum, 复数 septa, 又称隔板、隔片)，与单个或成对的隔膜相间排列。

(二) 体 层

六射珊瑚的柱状体壁、口盘、触手和底盘(除隔膜外)都由三个清楚的层组成(插图 2C)。外胚层(ectoderm)表面复有纤毛，具有细胞核、粒状和粘液质的泡，以及刺细胞囊。中胶层(mesogloea)近于均质，胶冻状，无细胞构造但有细胞核。内胚层(endoderm)由腺体、肌丝和粒状液泡组成。造礁珊瑚的内胚层共生大量的黄褐色单细胞腰鞭甲藻 *Gymnodinium microadriaticum*，称作动物黄藻(亦称虫黄藻)(Zooxanthellae)。

外胚层分为两部分：(1) 软体的暴露表面：口盘、触手及外区。外区伸达珊瑚体壁之外，叫作边缘带(edge zone)；在复体

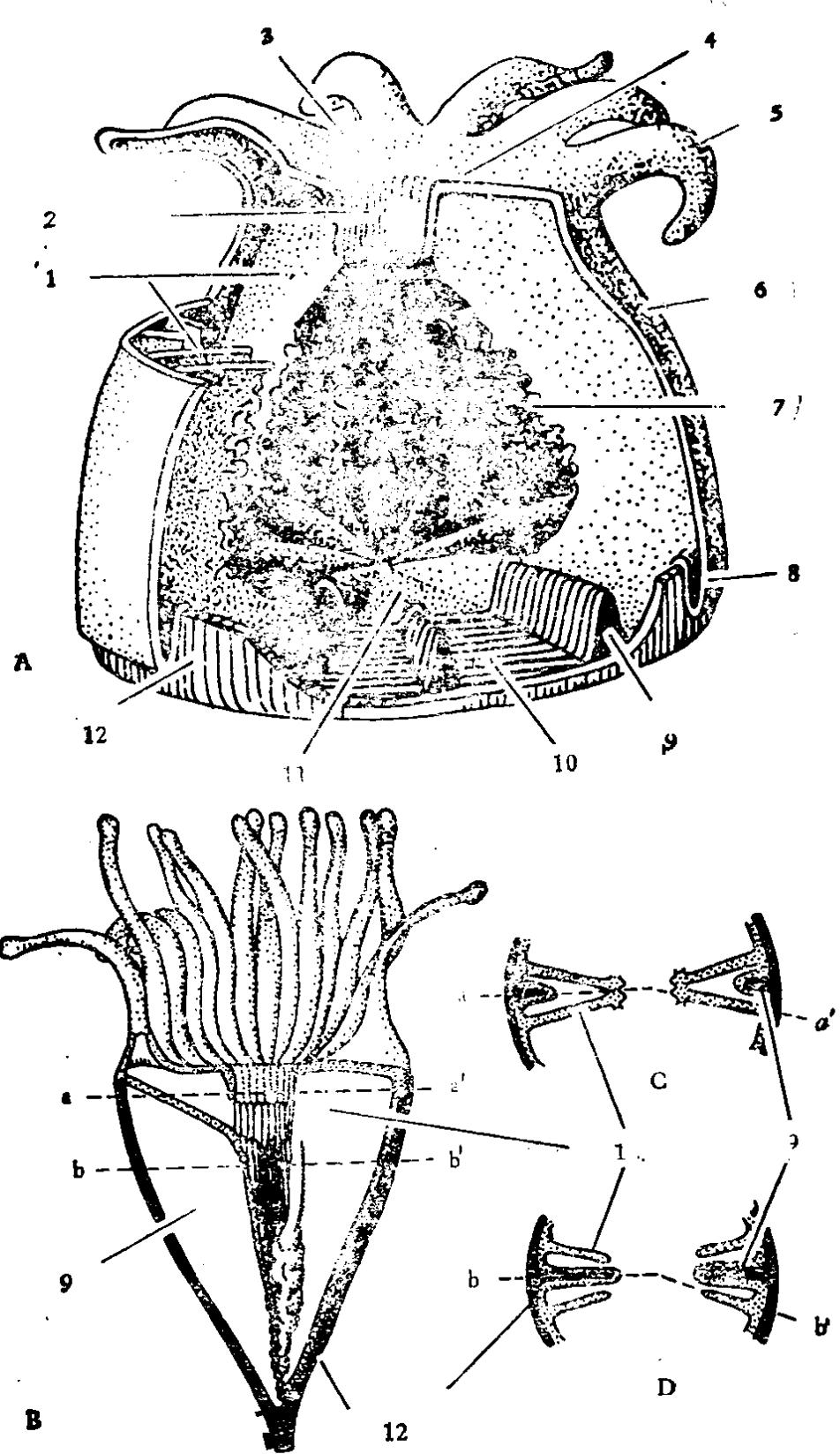


插图 1 六射珊瑚软体与骨骼关系示意图

A. *Caryophyllum* 类的幼年期，有边缘带（前方下部隔壁之间的隔膜未表示）；B. *Flabellum*，没有边缘带；C,D. *Flabellum* 沿 a-a' 线和 b-b' 线的横切面。

1.隔膜；2.口道；3.口；4.口盘；5.触手；6.柱状体壁；7.隔膜丝；
8.边缘带；9.隔壁；10.底板；11.底盘；12.隔壁拟壁。

(Vaughan and Wells, 1943, Fig. 1; Wells, 1956, Fig. 222)