

生物与环境

Н. Н. 雅可甫列夫

科学出版社

生 物 与 环 境

И.И.雅可甫列夫著

楊 式 溥 譯

楊 遵 儀 校

Н.Н.ЯКОВЛЕВ
ОРГАНИЗМ И СРЕДА
Изд. АН СССР 1955

內 容 提 要

本書收集苏联科学院通訊院士、名古生物学家 Н. Н. 雅可甫列夫 50 多年来發表的有关古生态学的文章, 共 17 篇, 包括腕足动物、四射珊瑚及海百合等的生态問題, 而海百合方面的研究佔了一半以上的篇幅。

作者是苏联古生态学奠基人之一, 他承繼柯瓦列夫斯基及卡尔宾斯基关于生物与环境相互关联的概念, 在發展进化的古生物学方面成績卓著。古生态学是古生物学研究的一个新方面, 因此譯出, 以献讀者。

生 物 与 环 境

[苏] Н.Н. 雅可甫列夫著

楊 式 溥 譯

楊 遵 仪 校

*

科学出版社出版 (北京朝陽門大街117号)

北京市書刊出版業營業許可証出字第 061 号

五十年代印刷厂印刷 新华書店总經售

*

1958年4月第一版

1958年4月第一次印刷

(京) 0001-2,080

書号: 1114 字数: 96,000

开本: 850×1168 1/32

印張: 4 3/16 插頁: 2

定价: (10) 0.85 元

編者的話

苏联科学院通訊院士、祖国古生物学家的老前輩尼古拉·尼古拉也維奇·雅可甫列夫 (Николай Николаевич Яковлев) 的科学工作以广泛的題目領域，确立了他应得的威信，並在古生物学家、地質学家、甚至於在生物学家中获得盛譽。

这本雅可甫列夫的論文集以“生物和环境”为题刊印出来。論文的基本內容涉及到腕足动物、四射珊瑚和海百合化石的研究。

雅可甫列夫比起我們的古生物学家之中任何人研究更多的古生物問題，他特別对环境作用与生物体的影响具有兴趣。他列举了許多环境影响对各种生物特征形成的实例。

有充分根据可以称呼他为古生态学奠基者之一。在發展这一門科学中，他是科瓦列夫斯基 (В. О. Ковалевский) 和卡尔宾斯基 (А. П. Карпинский) 事業的直接繼承者。

虽然收在論文集的某些文章是半世紀以前写成的，但是这些作品，現在不仅沒有失去其意义，而且正在引起研究古生态学問題的新的特殊兴趣。

根据保存特別好的大量古生物学資料的研究，雅可甫列夫卓越地証明了腕足动物固着生長是种、甚至於屬形成的特性，不仅解釋貝壳外形的变化，並且也說明某些內部構造特性的出現。例如 *Aulosteges* 的主突起的伸長是随着其喙部壳形因年齡增長而發展的。同样，根据雅可甫列夫匙板及中隔壁發育的某些腕足动物，拥有十分凸起的壳形。

雅可甫列夫卓越的成就是对古生代四射珊瑚形态特征的解釋。以珊瑚生活在水流通暢的淺水环境这一点出發，雅可甫列夫

闡明了珊瑚側方固着現象要比軸心固着更堅固些。這種原因勢必使四射珊瑚形成牛角狀彎曲，並在凸出一面迅速增長。同時也邏輯地證明了隔壁在珊瑚體內四個部位的特殊分佈現象。

珊瑚體各部生長速度不同，有效的證明就在於淺盤狀珊瑚底部的生長線紋。同時，特異的就是角狀錐體珊瑚向平盤狀珊瑚的轉變，這是與珊瑚移居於淤泥海底有關，在這裡缺乏便於發展為角狀珊瑚的堅硬地段。

由於他對於紅海現代珊瑚礁的研究，雅可甫列夫指出許多羣體珊瑚和單體珊瑚的形態特徵，這些特徵決定於研究對象所在的礁內或礁外位置，決定於波浪以及河口的關係等等。

雅可甫列夫完成了大量的海百合化石的研究工作，在本論文集內這一類的論文佔一半以上。

雖然作者注意各種涉及到的問題，但其總方向從未改變——這就是力求根據環境和有機體的相互關聯，研究海百合化石，了解與解釋各不同屬的形態變化。

以有關海百合一種漂浮器（лоболит）的研究為例，為了理解它們構造的特性，雅可甫列夫總是在解釋一系列特徵上花費很多勞動，仔細地研究萼壁的微細構造。

毫無疑問，論文集的出版會引起讀者的興趣，也一定能夠喚起對古生態學研究的努力，並給予生物學家們在“生物和環境”問題上從已經絕滅的古代自然界中提供寶貴資料。

果爾斯基 (И. И. Горский)

“生物沒有維持其生存的外部環境是不可能
的……爭論關於在生活中究竟是環境還是生物自
己更為重要是沒有任何意義的”

(謝琴諾夫 И. М. Сеченов 1861 第 142 頁)

序 言

本論文集收集的古生態學論文按照其特點，把我在 1916 年全
俄古生物學會上的報告(И. И. 雅可甫列夫 1917 年)的一部分加以
利用，我想不會是多余的。

古生物學是研究過去地質時代的動植物的生物科學，或者稱
其為古動物學和古植物學。20 世紀初葉和古動物學及古植物學相
聯系的還有一支科學，曾經一度名為古生物學¹⁾ (палеобиология)
後來改名為古生態學 (палеоэкология)，並且在這一名稱之下意味
着研究的是生物化石的生活方式和其周圍環境條件的聯繫。

古生態學的研究可從不同的方向來進行。一方面研究生物化
石的組織構造，並從生物適應於一定生活方式的觀點來評價。

我們討論有關於適應特性時，首先是根據和現存的親緣生物
代表相類比。例如，我們知道水中呈現渾濁可以使現代生活的珊
瑚致死，我們也就可以認為珊瑚化石曾經僅只生活在清潔的不渾
濁的海水內。

這種假定不難根據珊瑚化石產地的海底沉積特徵加以檢驗。
含有化石的石頭，也可以說是在該地質時代中珊瑚生長在它上面
的海底。由海底取出生物的化石，因此我們就不可避免地要同這
個海底相接觸。同時古生物學家們對此環境是這樣估計的：珊瑚

1) палеонтология 和 палеобиология 都可譯為古生物學，但後者在很早以前首先
由瑞士古生物學家道洛(Л. Доло)應用於代表古生態學——譯者註。

化石基本上是在石灰岩內發現，而既不是在泥頁岩、更絕對不會在砂岩中發現，即使不依靠現代生物學的證明，也應當會得出結論來，即認為珊瑚生在沒有污穢的清水中，當地的沉積物主要是由不產生污穢物質的石灰質貝殼的碎屑和同時形成在原地的海洋動物的骨骼所組成，因此這些碎屑要比由大陸上帶到海洋中去的污穢的質點較多。

最後，根據生物對環境影響的適應性，可以闡明其生活方式。在現代，一方面有深海靜水帶的珊瑚，另一方面也有淺海多浪地帶的珊瑚。

現代深海帶的珊瑚是非羣生的單體珊瑚，結構細緻。他們適應於深海地區的靜水狀態。

現代典型的淺水帶珊瑚是成礁的羣體珊瑚，由於分裂生殖、生芽繁殖而成為巨大的塊狀體，這些成礁的塊狀體對於船只是很危險，但對於海浪卻是適應的。

地史中，也曾經有造礁的珊瑚，雖然不是現代生活的類別，曾經是另一種海岸地帶的珊瑚，曾經由較大量的個體形成為不大的羣體，或者是仍舊保持單體，並且珊瑚體彎曲成牛角狀，凸出的一面向着海浪，因而形成像是船隻的前梢，炮彈頭的末端一樣彎曲。這種曲線在機械學上是對於抗阻性最適合的曲線。由於這曲線，物體的運動在液體或氣體環境經受最低抗力；在物體固定的情況下，如生長在當地的珊瑚，這種彎曲狀受到海浪的最小打擊和破壞。

因此，機械原理使我們有可能解釋絕滅的古生代珊瑚的生活方式，正如和現代生活的親緣族別對比，以及海底特征的研究那樣。

關於動物界各絕滅門類的生活方式，可根據上述三方面的任一方面作出結論，但不常是同樣完全的。

有的種類幾乎完全絕滅，在現代動物羣中幾乎再沒有代表；在

研究这种过去广泛分佈的类型的 生活方式时,几乎沒有可能以現代生活的生物作为依据加以对比。

在許多地質时代里,曾經有分佈極其广泛的 四鰓軟體头足动物,各式各样的菊石和鸚鵡螺类,鸚鵡螺类中只有个别代表生存到現代的印度洋和太平洋的温暖部分。

不能說現代鸚鵡螺的生活方式已經被动物学家們完全解釋清楚了。例如某些动物学家認為鸚鵡螺系底棲动物,並同时發現可能是在一年內一定的时期为浮游动物(參見达維道夫 [Давыдов, 1906])。

因此,在討論菊石化石和鸚鵡螺化石的生活方式时,我們沒有可能以鸚鵡螺做确实的类比,特别是化石代表的構造極不一致,很可能与此相关是进行过不同的生活方式。

解釋生活方式的第二个方向是闡明海洋的岩相、即含有貝壳海相沉积物的形成条件,在上述的情况下也不可能得出令人相信的結論。因为所研究的軟體头足动物这一类,由於具有所謂气室,在动物死后壳子可以長久地在海上順風浪漂流到远处。

因而毫不足奇的是現代鸚鵡螺被發現於完全不是原来生活的地方,例如日本和馬达加斯加沿岸。

这就是为什么四鰓軟體动物的外壳可以發見於絕不是它們生活过的岩相內,因而根据岩相作出的關於这些动物的生活方式以及动物羣的結論,可能發生錯誤。

剩下解决軟體动物化石生活方式的第三个方向,就是以評价壳子對於机械因素的适应性;这些因素是当动物游泳或爬行的作用而产生的。

在这方面有趣味的是密洛維奇(А. Я. Милович 1912, 1914)机械学教授的工作。他从机械学的观点研究菊石和鸚鵡螺的壳形,得出的結論是:古代的四鰓軟體动物仅是爬行,而現代鸚鵡螺的壳形从机械学观点看是更进步而为善於游泳者,並証明游泳是成年

的特性。

由此可見在研究化石生活方式时，一定要考虑到三个方面，分别加以研究，在每一种各别的情况下甚至於把三者相联合起来加以利用。

还在 19 世紀關於生物和环境的联系問題就曾經引起了許多俄国生物学家的注意；这些問題在我国近 10 年来得到了更大的注意。在我的絕大部分的科学活动时期是研究这些問題的，曾經研究腕足动物、珊瑚，而近几年来还研究海百合。

我第一篇腕足动物的著作是“某些卷月貝超科(*Strophomenacea*)外壳的固着生長”在 1907 年出版。

珊瑚的著作是在 1904, 1910, 1915 年以及稍后出版的。1915 年的著作“四射珊瑚的構造以及其特征的产生”中我曾對問題加以扼要的敘述。

近年来以“生物和环境”为題將我曾經在全苏地質研究所大会上所作的报告，后来刊印在 1952 年生物学杂志上。

某些文章發表在“自然”杂志上，如“动物的活动和不固着的底棲动物”(1923 年)，“論形态發生的因素”(1946 年)，“机械条件對於海百合構造的影响”(1947 年)。也有一些發表在“苏联科学院报告”上，例如“論 *Indocrinus* 由 *Ureocrinus* 所發生和演化的因素”(1949 年)，“海百合的自动調节作用和形态組成”(1952 年)。在“漏斗貝向似長身貝轉變”一文中得出飞躍發展的实例，並指出演化的拥护者若仅以漸变的方法解釋似長身貝的先驅者，這將是徒劳的。

飞躍發展的例子同样也表現在从 *Ureocrinus* 产生出 *Indocrinus*。

上面提到的刊載於生物学杂志上的論文中，我以腕足动物 *Meekella* (米氏貝)和 *Actinocystis* (珊瑚)为例，証明当鑑定种时，如果没有足够的材料为基础，不注意含有化石的岩性特征(即海底

特征),一定会作出多么严重的錯誤。我並闡明除去海底特征以外,對於珊瑚和海百合來說,海浪及定期的海水洋流也是形态組成的因素。

談到“論虫跡灰岩”一文(1948),根据發現在岩石上的几乎完全由蠕虫遺跡組成,闡明岩石的成因。

論文“生物和环境”(1952年)以及本論文集內收集的其他文章中指出,鑑定种及屬的标准。它說明在鑑定岩層年代时,古生物学家有什么指示和如何帮助地質学家。

本論文集的这些文章也可以認為是彼此互不联系的。但最好是按照排印的次序,因为后面的和前面的有联系。

由於这些論文刊印於不同的时期,所以重新又审閱过,改变过某些句子,删去和增加过插段。例如在“論形态組成的因素”之后的插段是由我的其他論文中抽出来的,但实际上这些修改和补充對於以前刊印的实質並未改变。

對於原稿的审閱和刊出上的帮助在此特向下列同志:納里夫金(Д. В. Наливкин)、果尔斯基(И. И. Горский)、聶赫魯曉夫(В. П. Нехорошев)、盖格尔(Р. Ф. Геккер)、日耳明斯基(А. В. Жирмунский),以及进行文献整理的阿連斯(Е. Л. Арентс)致以謝意。

雅可甫列夫(Н. Н. Яковлев) 1955年8月15日

中譯本序言

“生物与环境”一書包括半世紀來我在古生态学方面的研究結果，現已譯成中文，不久就要和亲爱的中国人民讀者見面深感荣幸！

Н. Н. Яковлев 1958年1月10日

目 录

編者的話	i
序言	iii
中譯本序言	viii
生物与环境	1
活动固着和不动固着的底棲海生动物	18
論漏斗貝(<i>Chonetes</i>)向似長身貝(<i>Productella</i>)的轉變	27
二疊紀礁岩中腕足动物的某些特征並論腕足动物在地質时代 产地的海洋深度的变化	32
關於印度洋和紅海珊瑚礁的某些研究結果	35
論形态發生的因素	46
論古杯类和珊瑚的关系	57
机械条件对海百合構造的影响	61
机械条件影响海百合構造的另一範疇	70
論海百合萼基变化的方向及其变化的原因	74
論 <i>Indocrinus</i> 由 <i>Ureocrinus</i> 發生以及演化的因素	78
論無腕海百合的畸形和形态發生	83
海百合的自动調節作用和形态組成	85
論海百合漂浮器 (<i>Lobolithi</i>) 在苏联的發現和它的生物学意义	88
地史上海百合的共生和寄生	98
海百合 <i>Cromyocrinus</i> 發展的兩個方向及其与地理分佈的联系	107
論“虫跡”灰岩	111
参考文献	115

生物与环境¹⁾

优秀的俄罗斯学者、进化古生物学的奠基者科瓦列夫斯基 (В. О. Ковалевский) 是把生物同它的生存环境联系起来的第一位古生物学家。科瓦列夫斯基研究有蹄类化石 (1875), 曾经阐明了哺乳动物少有蹄类——奇蹄类的马和偶蹄类的鹿——起源於多趾的祖先。他解释了它们在第三纪时的演化, 从高原的上升和气候改变, 連系到草狀植物 (禾本科类) 的分佈和发展同这些动物的关系。由於禾本科植物叶子不够茂盛, 因此它们需要作相当远距离的运动才得到食物。与此相关发生了快速运动的需要, 所以马和鹿获得了相应的足趾結構。

生物学的一部分, 研究生物同环境的关系, 称为生态学 (由希臘文“oikos”——“住所”而来)。

某些关系是大家知道的。其中例如海水的鹽份對於無脊椎或脊椎动物个体大小的影响。

我在波罗的海沿岸工作时, 看到靠近巴蘭加 (Паланга) 附近的比目魚要比位於接近淡化的里加海灣的温达維 (Виндава) 的比目魚个体大一倍。

必須指出, 水的温度、水內石灰質的溶解量, 同珊瑚礁和动物介壳形成有关。石灰質大量溶解於温暖水中, 因此很自然, 珊瑚礁形成於热带。現代的軟体瓣鳃类——*Tridacna* 繁殖於珊瑚礁上, 它們最大的壳子超过一米。

1) 本文曾在 1951 年 3 月 21 日全苏地質研究所大会上宣讀 (刊印於 1952 年生物学杂志 13 期 2 号 143 頁)。

談到較少研究、較少知道的問題，那就是作者 50 多年以来的工作——研究原地固定生活的三大类海生無脊椎动物化石——珊瑚、腕足动物和海百合的生态。

研究这三类化石對於地質学家具有很大的意义，特別是對於研究古生代，因為它們在淺海相动物羣中佔主导地位，在那里它們就地固着，分佈極其广泛。

尽管各門类动物的有机体構造極其不同，但由於固定生活条件的相似，就形成对外部环境类似的适应。

由於固定生活，形成某些和植物相似的特点，甚至於表現在动物的名称上，例如海葵、海百合、苔蘚动物。因為和植物相似，100 多年前珊瑚也曾被放在后来廢棄的所謂“动植物門中”。

古生物学恢复有机体的構造，地質学研究过去地質时代的自然地理环境——就是当时生物生存的条件。

對於淺水海生动物固着的主要条件之一——就是它們固定場所——海底——的特征。古生物学家對於固定場所的研究，常有可靠的材料，因為生物化石位於代表一部分坚硬海底的岩石，同时充填在化石内部的硬化細泥也是海底本身的一部分。此外，水的流动（波浪和洋流）對於固着生長的动物也具有很重要的意义。

關於無脊椎动物化石生态問題的研究，讓我們先从腕足动物开始。

腕足动物的个体变化和形态形成

在腕足动物中常見到显著的个体变化，这首先可以固着在当地生長来解釋。固定生活的动物不能离开自己原来生長的地方，因此当外部环境改变时，它們不是發生变化就是灭絕。

我曾經有可能証明：过多的腕足动物的种被描写，就是由於某些研究者根据少量的、互不相連系的个体，加以描述的結果。在这种情形下沒有建立起真正的關於种的变化阶段的代表。如果在某

些产地具有多量的个体变化的时候,这种中间代表是可以被建立起来的。为此可拿产自頓巴斯、柯魯利克鎮 (С. Корульк) 下二疊紀的腕足动物 *Meekella eximia* Eichw. 大量的化石来証明。

根据这些化石,我重新研究了契尔尼雪夫 (Ф. Н. Чернышев) 1902 年所鑑定的烏拉尔的、以及由塞尔文 (Schellwien) 1900 年所鑑定的阿尔卑斯的 *Meekella* 很多的种,並因此曾經到过保存有塞尔文的原描述化石的維也納去,結果我削減了一半以上俄国的及阿尔卑斯的种的数目 (1907 年,雅可甫列夫)。

仅仅在 *M. eximia* 一个种內,我归併了六个烏拉尔以及阿尔卑斯的該屬的种。这是在契尔尼雪夫生前时代,大約有 40 多年以前合併的,而被廢止的种不論是契尔尼雪夫或其他研究者从来再不能把它們恢复。

同时,在研究 *Meekella* 的过程証明:不能把像腕足动物腹壳基面和兩壳接合面相对的傾斜当作种的特征。其結果也就不需要基面傾斜的術語:例如鈍角面 (anacline)、直角面 (orthocline) 和銳角面 (apsacline),虽然这种術語也曾被採用在 Zittel 的俄文版中 (1934),但在那里声明过我已証明这些術語是缺乏根据的。

基面相对位置的不同沒有种的意义;此外我們还簡化了表示傾斜的術語,例如鈍角的、直角的和銳角的等等。

我还在 1907 年时指出,鑑定 *Meekella* 的种应当極慎重並应当根据巨大数量个体进行研究,特別如基面的大小和其傾斜、以及腹壳表面弯曲的特征,在很大的程度上,它們不能認為是区别种的特征,这些特征往往是受壳子的生長所約制。鑑定种的區別首先是壳的一般形态、壳的大小、个体之間大小的差別,以及壳飾等等。

正像上面提过的,腕足动物变化的原因是它們在海底的固着生長,特別是不同的个体在同一地区,由於不同程度上遭受細泥填塞的危險,是和在固着地区地形上的不同相連系的。被細泥填塞的威胁,使腹壳尽力从壳的喙部向相反方向——壳的邊緣方向伸

延,相应地增长了基面的高度,因而 *Meekella* 腹壳具有稍微变形的相当高的半锥体。背壳正像腹壳的盖子,它的形状和大小很少变化,因为背壳离开海底较远,并不和海底相接触。

实际上 *Meekella* 並不具有腕足动物固着壳子的特征——固着於坚硬海底或海底某些物体上的痕迹。幸亏有人送给我的几个 *Meekella* 个体联結成一团的标本(圖 1,1)借此証实关于 *Meekella* 的固着方式。这一塊标本中大壳(腹壳)的喙部都向着固着处紧聚一起,由於壳的表面側部互相挤在一起的結果,因此早固着的个体影响了后来固着的个体(前者壳上的凸凹处相应地成为后者壳上凹凸处形成的原因)。这个化石証明了 *Meekella* 聚生在一起,並以腹壳的喙部固着。这种团聚固着引起注意,例如在 Abel (1920), Dacqué (1921) 和 Paeckelmann (1932) 的著作中都引用我的由三个个体聚生的圖片。也有由四个个体聚生的,虽然保存較差。剩下尚待說明的問題,是如果不用坚硬壳表固着(所謂膠結固着),那么 *Meekella* 是如何生長在海底呢?

讀者都知道,很多腕足动物的壳被細孔所穿透,孔的外部仅仅复有極薄的有机物質。在 *Meekella* 也具有这种壳的構造。有机質在化石状态下並不保存,細孔开口於壳表,在放大鏡下成小洞狀,有时即肉眼也能看到。引起我們注意的是在 *Meekella* 腹壳喙部附近的孔,有时是扁平的,特別大,所以想到穿过这些孔的是有机質分泌的加强,这些分泌物是供壳子固着於物体上用的,因此动物死后在壳表未留下应有的固着的痕迹。其后我也曾在外高加索的上二叠紀 *Meekella* 的喙部观察到这种变寬的孔。

在柯鲁利克(Коруньк)附近,頓巴斯二叠紀上部白云質化的灰岩地層中一个丰富的地点曾找到变化剧烈和經常不对称的頓巴斯 *Meekella* (圖 1,2—7) 标本。但在靠近鮑柯罗村此層下部泥灰岩夾層內我採到的 *Meekella* 的特征是結構端正壳形对称的,彼此按大小和形状很少有差別(圖 1, 8a 及 8b),喙部有小的孔狀組織,同时

在腹壳喙部有較大的扁平部分。这个扁平部分和腹壳周圍部分显明地分开，周圍部分不是扁平而是凸起的表面。由此可以得出結論，在比較松軟的泥質海底上 *Meekella* 不可能固着，如它們在柯魯利克附近，長在致密的石灰岩海底上那样；在鮑柯罗村附近，他們仍屬自由仰臥在海底上，以喙部周圍扁平部分来支持着生長。由於它們的基面比較低矮，可以推想細微的淤泥不断地緩緩沉积，並未引起生物窒息的危險，因此也沒有形成腹壳必要的增長。这种很少变形而有趣的 *Meekella* 化石在 1949 年曾被列宁格勒石油研究所的地質学家馬克西莫娃 (Е. И. Максимова) 在頓巴斯二疊紀沉积中收集过。

固着标本的巨大差別，显然是个体变化的关系。他們之所以發生是由於不在一起的个体固着条件的不同，由於固着不平正性所形成的。这种差異並不遺傳下去，但是可以推想类似的个体变化，在許多代中重复下去，最后固定下来，在生物中可成为遺傳的特性。这就是获得性遺傳的例子。

我在 1908 年証明二疊紀 *Spirifer regulatus* 和 *Spirifer curvirostris* (其中前者曾被認為是苏联欧洲东部的化石，后者是西部的) 应当看成一个种，因为腹壳的高低差別不能認為分种的足够根据；在較晚的时期 (1935) 米尔欽克 (М. Е. Мирчинк) 独立地得出了同样的結論。

从腕足动物對於固着有关的外部特征 (壳的伸長，以及在喙部附近加强孔狀構造等) 我进而研究壳的内部特征，这样特征可以繼續研究關於同它們的固着生長和腹壳內部深处構造所發生的联系。*Meekella* 以生長在背壳上的相当壯大的主突起为特征。肌肉附着於主突起之上——壳的开肌；肌的另一端附着於腹壳底部。腹壳伸長时，这些肌肉也在延長，它的軟体各部相对位置也在改变。因此，肌肉可能給予軟体部分从来没有遭受过的压力，因之造成不正常的、很可能是病态的狀況。解脱的办法是加長背壳主突