

关于喇叭珊瑚和尖石燕共生 关系中的古生态問題

張 守 信

(中国科学院地質研究所)

1958年9月,笔者随同乐森燦教授在广西进行地层研究工作时,与刘时彬同志在横县六景火車站南約50米处一低山坡上,从中泥盆統郁江組上部的黃綠色頁岩夹泥灰岩露头中和露头附近,采到許多保存特別完好的腕足动物化石标本。在所集的标本中有两件是相当完美的古生态标本,都是喇叭珊瑚(*Aulopora*)生长在尖石燕(*Mucrospirifer*)的壳瓣上,二者的共生关系引起笔者注意。喇叭珊瑚生长在腕足动物的壳瓣上是比较普通的現象,类似的現象許多著作中都曾經提到过^[1,2,3]。笔者手边保存有許多喇叭珊瑚和不同腕足动物共生的标本,如*Chonetes*, *Cyrtospirifer*, *Stringocephalus*, *Stropheodonta*等,不足为奇。因为喇叭珊瑚本身就是附着于其他动物硬壳或岩石上营固着生活的,有意义地的不是喇叭珊瑚为什么寄生长在石燕的壳瓣上,而是它生长在壳瓣上采取了一定的位置和方向。

当前的标本在生长的位置方面表現有同样的規律性,即(1)生长在腕足动物的背瓣上^[1]; (2)生长在壳瓣前部接合綫附近。不同的标本又各有特点,或沿前緣接合綫附近生长,但不超过接合綫(图版1图1a-c);或不仅在背瓣中隆的前部和前部的两侧生长,同时部分珊瑚个体还伸过了接合綫而达于腹瓣中槽的前沿部分(图版1图2a-c)。两个标本上喇叭珊瑚的杯口都朝向壳体的前方。珊瑚个体的数目和生长方式各不相同,第一块标本上生长的个体数目較少,且多以側部附着壳瓣前緣附近成鏈状排列;第二块标本的珊瑚个体数目較多,均以根附着,呈丛状生长。

仔細研究上述两种現象,对二者的某些生态关系可得到有趣的解答,并加深对一定生物与环境之間关系的認識。尖石燕用肉莖固着海底和以壳瓣躺在海底上营底栖固着生活,珊瑚用側壁或根部附着海底或其他物体上营固着生活,腕足动物和珊瑚的这种营底栖固着(Sessile benthos)生活的生态特点已被現代海洋生物学所証实,因此沒有必要加以詳細討論。这里的問題是:为什么喇叭珊瑚只生长在壳瓣的前方且沿接合綫附近生长呢?为什么喇叭珊瑚的杯口朝向壳体的前方而不朝向壳体的后方呢?又为什么有的喇叭珊瑚以側部附着在壳瓣上成鏈状排列,而另一些則以根部附着成丛状生长呢?

尖石燕营底栖固着生活采取一个可以經常适应水流变化而有利于获得食物的方向,依賴水流帶來了浮游微体生物作为食物,只要它张开壳瓣,水流就可以进入壳内,将食物沿捲曲腕的沟道送到口內。喇叭珊瑚营固着生活,也必須适应一个有利于获得食物的位置,

1) 本文写成以后,在整理广西郁江层材料时笔者又发现两件喇叭珊瑚和石燕共生的标本。其一喇叭珊瑚的生长方式同本文内图1,所不同的是它生长在腹瓣前部,而不是背瓣前部,这正說明石燕在生活时用肉莖附着海底或其他物体上可以是腹瓣和海底接触,也可以是背瓣与海底接触。

很显然，喇叭珊瑚附于石燕前部是获得食物的最有利的地方。为了便于攫取食物，杯口方向也必然要适应尖石燕腕的活动方向。这种二者共生关系的特征和喇叭珊瑚对石燕的依赖性，也是选择适应的例证之一。喇叭珊瑚生长在不超过前缘接合线的范围以内（见图版I图1b, 1c）是由于石燕活着时经常开闭壳瓣，限制喇叭珊瑚越过前缘接合线向腹瓣生长。另一种情况，虽然生长位置也在背瓣前，但珊瑚个体已经超过了前缘接合线而伸达于腹瓣（图1），当石燕的两壳瓣尚能自由启闭时，是不可能产生这种现象的，显然这只能当石燕死亡以后壳瓣不再开闭时才有可能。然而这种现象没有得到进一步发展的条件，显然这又与石燕的死亡有着密切的关系。

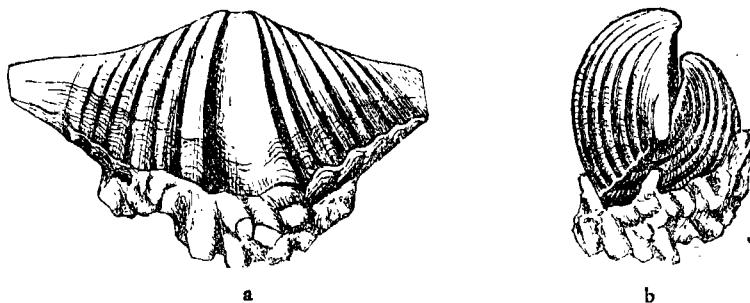


图1 第二块标本(即图版I图2所示的标本)喇叭珊瑚以根部附着成丛状生长,部分珊瑚个体越过接合线达于腹瓣,背瓣向腹瓣弯转的情况。
a. 腹视, b. 侧视。

P. P. 盖格尔在分析附着生活和固着生活的种类的生态关系时，曾经强调指出，“分析这种标本时首先应证实它们是否属于一种生物等到另一种生物死亡后才居住在它们的骨骼上的情况”。当前的标本肯定地证明喇叭珊瑚在腕足动物生长过程中就已经生长在壳瓣上，否则这种生长位置和方向的一致性以及不同标本所产生的共同性是无法解释的。

上述第二个标本石燕的死亡原因是值得进一步讨论的。笔者起初曾企图解释这一死亡原因可能由于珊瑚虫个体的增多，从而使壳瓣的负荷加大，以致超过开启壳瓣的能力，终于断了食物的来源，因而死亡。后来，发现一个非常有意义的现象，这就是尖石燕的背瓣前缘向腹瓣弯转，接合线在腹瓣方向上才能看见。这种现象，很显然是由于喇叭珊瑚在背瓣上生长的影响所造成。由于珊瑚个体大小和数量在前方的增加，影响石燕背瓣向前方正常地发育、生长，于是迫使壳瓣的生长不得不向腹瓣弯转发展。这是由于喇叭珊瑚附着生长所发生的变态现象，随着珊瑚虫个体数目进一步增多，背瓣就向腹瓣弯转得越加厉害，当弯转达到背瓣包住腹瓣时，尖石燕就再不能开启壳瓣而死亡。

关于两个标本中喇叭珊瑚以侧部附着成链状排和以根部附着成丛状生长这两种生长方式的不同，笔者目前尚不能给予恰当的解释。这两种不同的生长方式可能代表二个不同种的生态特征，有待收集更多资料后再作研究。

同一种的尖石燕，由于壳体上寄生生物的影响，可以使寄主发生变态，形成和正常种形态的差异，绝不能把这种变态所造成的形态差异作为两种特征而分别置于不同的属或种的根据。上述例子具体地证明，古生物鉴定工作者在进行分类学研究时，不能仅仅根据形态分类，还必需考虑生态因素对形态变异的影响，避免将不同的属、种归并为同一属、种，或将同一属、种分置于不同属、种中。

六景郁江組中和腕足动物共生的还有单体珊瑚、复体珊瑚、苔蘚虫、瓣腮类、腹足类、头足类、三叶虫、棘皮动物(海百合茎)以及鱼类等，几乎包括了无脊椎古动物的绝大部分門类，是一个羣种非常丰富而复杂的动物羣，其中腕足动物的富集达到了非常惊人的程度。遗憾的是笔者在这次野外工作中对古生态問題注意不够，也缺乏这方面的知識和經驗，如果能进一步在該地区詳細地按照古生态学的要求进行采集，则对郁江組的沉积环境和古地理面貌都将能提供有价值的材料。

尹贊勳教授、乐森尋教授閱讀了本文初稿并提出宝贵意見，楊遵仪教授詳細审閱初稿并給予刪修，周其义同志代繪插图，本所复照組攝制照片，笔者于此一并致以衷心的感謝。

NOTE ON THE PALEOECOLOGICAL RELATION BETWEEN *AULOPORA* AND *MUCROSPIRIFER*

CHANG SHOU-HSIN

(Institute of Geology, Academia Sinica)

During the course of stratigraphical studies in Kuangsi Province conducted by Prof. S. S. Yoh in September 1958, numerous well-preserved specimens of brachiopods were collected by the writer from the upper part of Yuchiang formation of middle Devonian at a hill-side about 50 m. south of Liu-ching Station, Henghsien¹⁾. In this collection there are two excellent specimens of *Mucrospirifer* overgrown with *Aulopora*.

The association of *Aulopora* with brachiopods in the Devonian is quite a common phenomenon, which has been noted by many authors^{2,3,4)}. Here it is intended to put on record two modes of growth as shown by our specimens.

One specimen (pl. 1, fig. 1a—c) shows that *Aulopora* started its growth on the middle part of the brachial valve, lengthened its colony toward the anterior commissure and stopped there without crossing the commissure. On the other specimen (pl. 1, fig. 2a—c), *Aulopora* grew also on the brachial valve, but it is limited at first to the anterior part, then crossed the anterior commissure and finally covered the anterior portion of the ventral median sulcus. In both cases all the corallites of *Aulopora* have their apertures facing the anterior portion of the shell. The number of corallites of the first specimen grew with their lateral parts attached to the shell and formed the chain-like arrangement at the anterior commissure, while those of the second specimen were attached to the shell by their distal parts and assumed a fasciculate growth.

In the first case *Aulopora* grew on *Mucrospirifer* apparently when the latter was still alive; and it was benefitted by food-carrying currents that flowed into the shell. In the second case, however, *Aulopora* overgrowing the anterior commissure of the brachiopod was surely not benefitted by the current at least during the latter stage of development of the colony, which outlived the shell as the shell had been damaged at the anterior part of the fold.

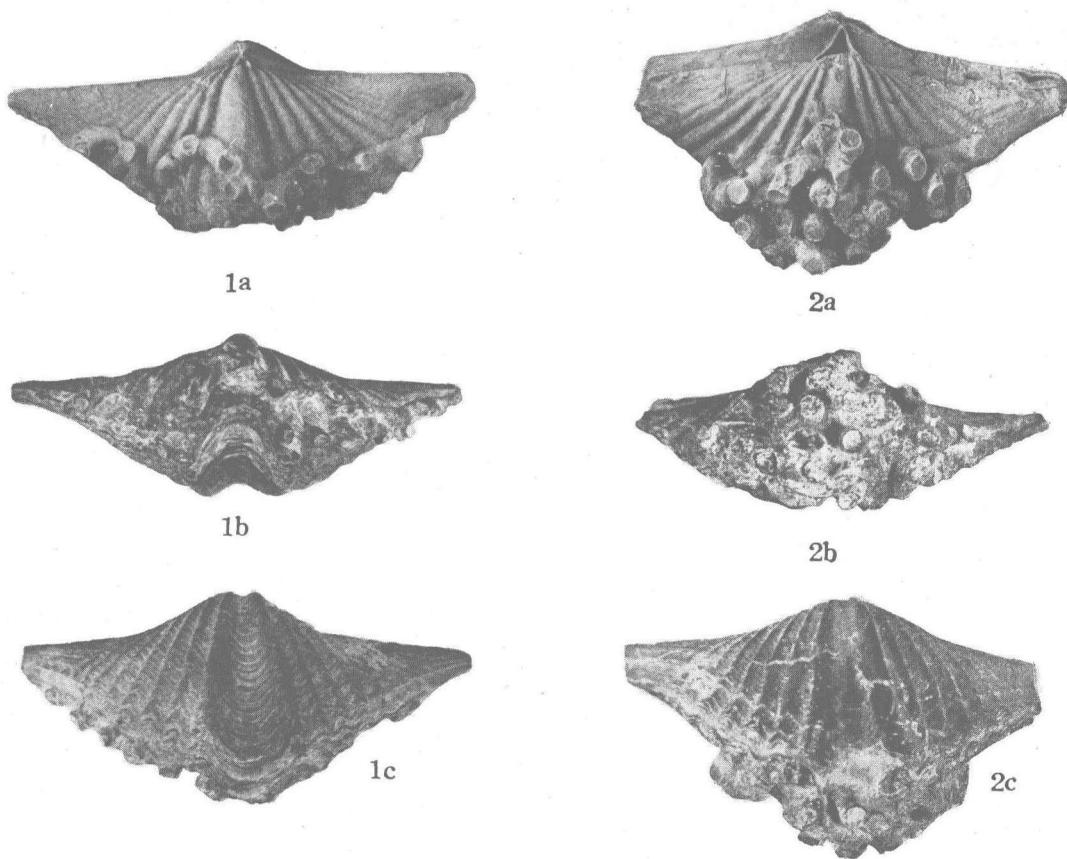
From what mentioned above it can be seen that different modes of association of *Aulopora* with *Mucrospirifer* have resulted in different shape of the shell and correct analysis of the phenomenon is essential in connection with specific determination of the *Mucrospirifer* in case such association occurs.

1) 六景，横县。

2) 楊遵仪、鄭貽純等，1957，古生物学教程，168 頁。

3) Геккер, Р. Ф., 1957. Введение в палеоэкологию, с. 38.

4) Yakovlev, N. N., 1926. The phenomena of the parasitism, Commensalism and Symbiosis in the Palaeozoic Invertebrates; *Annuaire Soc. Paleontologique Russie*, tom 4, pp. 113—124.



(本图版内各图均系原大;图1—2标本存放在中国科学院地质研究所)

图1a-c 喇叭珊瑚与尖石燕共生

1a 背視,喇叭珊瑚以側部附着生长在背瓣前緣接合綫附近,成鏈狀排列。

1b 前視,喇叭珊瑚杯口朝向前方

1c 腹視,在这个瓣上沒有喇叭珊瑚生长

图2a-c 喇叭珊瑚与尖石燕共生

2a 背視,喇叭珊瑚以根部附着生长在背瓣中隆前部,成丛狀排列

2b 前視,这个方向看不見前緣接合綫。

2c 腹視,在这个的前部可以看到背瓣向腹瓣弯轉的部分和接合綫。

(All figures are natural size)

Fig. 1a-c *Aulopora* associated with *Mucrospirifer*

1a Brachial view: *Aulopora* growing with their lateral parts attached to the shell and forming the chain-like arrangement near the anterior commissure.

1b Anterior view showing the apertures of corallites.

1c Ventral view showing no *Aulopora* growing on the shell.

Fig. 2a-c *Aulopora* associated with *Mucrospirifer*.

2a Brachial view: *Aulopora* attached to the shell by their distal parts and forming a fasciculate growth.

2b Anterior view showing that the anterior commissure is not visible.

2c Ventral view showing the anterior commissure.