

概论腕足动物的演化

王钰 金玉珩 戎嘉余

(中国科学院南京地质古生物研究所)

一、前言

腕足动物萌发在六亿年前,繁盛于整个古生代,是当时浅海底栖无脊椎动物的主要门类。腕足动物的化石很多,我国劳动人民对它并不生疏,例如湘、桂一带常见的纹饰雅致、两翼展伸、统称为“石燕(*Spirifer*)”的(插图1,图C);川、黔地区所产形体圆浑、喙嘴如钩、老乡叫作“鹰嘴头(钩房贝 *Harpidium*)”的(插图1,图B);都是我国历代医学上使用的药品,它们就是腕足动物的化石。生活在现代海洋中的腕足动物已相当稀少,熟知的有两类:一类是“海豆芽”(*Lingula*),穴居在生活条件恶劣的潮汐带,另一类是穿孔贝(*Terebratula*),多数见于浅海,有的则退避到五千米左右的深海。

腕足动物由发生到繁盛而稀少,经历了相当长的演变过程。早在古生代的晚期,腕足动物就孕育着衰落倾向的机因,中生代初期,种类已明显减少。所以,腕足动物的演化史,是一部由兴盛到衰落的漫长而曲折的历史。

腕足动物包括两个纲——有铰纲与无铰纲,现代的舌形贝(即“海豆芽”)和穿孔贝,分别属于这两个古老族群的后裔,一般形态如插图4、A和G所示。腕足动物的软体,被两个壳瓣所包裹。壳瓣内面贴覆着套膜,分泌壳质并围绕内脏。套膜之间的空腔分为前、后两个部分。前方是腕腔,有一对鳃状的纤毛环,或称腕,网罗有机营养物和微小的浮游生物为食。腕的形态变化多样,被各种类型的腕骨所支持。胃、肠、“肝脏”等,均位于后方的脏腔。消化道很简单,多数有铰纲无肛门(无铰纲则有)。神经中枢附着在消化道的下面。腕足动物是雌雄异体,体外交配,幼虫在海水游泳几小时至数星期,而后即固着于外物,长出硬壳,定居终生。壳形与壳面装饰式样繁多,但一般都是背壳小、腹壳大,每个壳瓣均左右对称。两个壳瓣依赖几对体肌以司它的启闭。有铰纲还借助两壳后缘的齿(位于腹壳)与窝(位于背壳)彼此较合,作为启闭的支点。由于腕足动物是利用腹壳的肉茎或壳面固着生活的,通常只有背壳能够启闭。上述表明,腕足动物和软体动物中的斧足类、腹足类等都不相同,它的腕只是摄食的器官,根本没有可供移动或爬行的功能。总之,它是一种固着生活、被动摄食、消化系统很不发达的海生无脊椎动物。

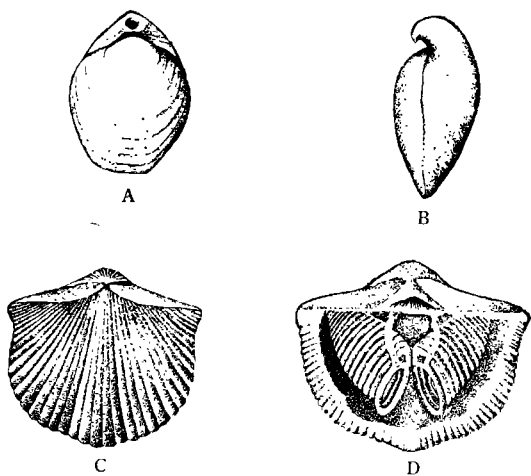


插图1 A.穿孔贝, B.钩房贝, C.脊石燕,
D.石燕类的腕螺。

Text-fig. 1. A. *Terebratula*, B. *Harpidium*,
C. *Costispirifer*, D. *Spiralia* of spiriferids.

二、器官演化的趋向

腕足动物化石, 大体保存四组重要构造: (1) 腕的痕迹与腕骨; (2) 肌体的痕迹与铰合器官; (3) 反映套膜功能与形态的壳质结构和套膜的印痕; (4) 与固着方式及生态环境有密切联系的贝形、装饰和肉茎孔等。各类器官的演变途径错综复杂, 但下述两个趋向似乎贯穿于腕足动物演变的全过程。

1. 器官的复杂化与完善化

腕足动物壳壁的成分, 有几丁-磷酸钙质和碳酸钙质两类。无铰纲大都是几丁-磷酸钙质的, 也有少数为碳酸钙质; 有铰纲全部是碳酸钙质的。寒武纪时, 两大纲的壳壁结构都比较致密简单, 套膜表面平滑。奥陶纪出现了两类新型的壳壁: 一类是布满细管的壳壁, 套膜外面有盲囊伸入细管, 称内疹壳; 另一类是遍布枝状钙质沉淀的壳壁, 称为假疹壳, 系由套膜强烈皱褶所造成。内疹和假疹的功能, 目前还不十分清楚, 但无疑是一种适应演化的特征。这两类壳质的腕足动物在地质历程中, 都曾多次得到迅速发展。古生代晚期, 假疹壳腕足动物占据明显的优势。古生代以后, 假疹壳的已相当稀少, 继续繁衍的大都是疹壳腕足动物。现代海洋中残存的有铰纲, 几乎全部是内疹壳的。由此可以说明, 壳壁结构的复杂化, 反映了腕足动物发展的趋向, 是机能完善化的一种表现。

由于腕足动物是固着底栖的, 依靠摄食器官——纤毛环(或腕), 网罗营养物质以维持生活, 它的功能意义也许约略可与高等动物的前肢比拟。支持纤毛环的腕骨的类型, 是腕足动物演化的重要标志。我们知道, 腕是不能保存成为化石的。所以, 人们只能依据腕骨的构造形态, 探讨摄食器官发展的梗概。

所有的无铰纲都没有腕骨。寒武纪的有铰纲也只有一个微小的突起, 作为腕的固着基部, 称腕基, 还没有显著的腕骨。奥陶纪早期, 有腕基的族群进入极盛时代。一方面腕基逐渐延长, 形成细棒状, 在具原始腕基的族群内, 出现

了具腕棒的支系。另一方面又从腕基族群, 衍生出全然不同的具腕棒的新族群。至奥陶纪中、晚期, 有的族群的腕棒相互联接, 呈螺旋弯曲, 构成原始的腕螺(插图 1, 图 D)。志留纪开始, 腕基族群逐渐衰减, 腕棒及腕螺族群迅速发展, 尤以后者为最, 至泥盆纪达于顶峰。可见此两类比较复杂的腕骨, 能够更稳固地支持腕器官。当然, 复杂并不等于完善, 完善化也是曲折前进的。在泥盆纪初期出现了环状的腕骨, 即腕环。与腕螺比较, 它的结构虽简单, 但功能却较先进。腕环的起源也有两条途径: 一条是在具腕基及腕棒的族群内, 腕骨相向延展, 联成环状。另一条可能是通过腕螺的改进和简化, 形成全新的腕环族群。具腕环的族群在古生代晚期稳步发展, 数量上远不及腕螺族群。但中生代早期, 腕螺族群明显削弱, 腕环族群则急剧增多。中生代后期开始, 腕螺族群全部绝灭, 腕棒族群亦渐趋衰落, 腕环族群却独占优势, 直至今日。看来, 腕环在形式上虽是腕螺简化的结果, 其功能却更为完善, 适应于腕足动物发展趋势的主流。当然, 腕环与腕基、腕棒相互比较, 远为复杂。因此, 总的演变过程仍然是趋于复杂化。

腕基、腕棒、腕螺及腕环族群的各个发展过程, 也是逐渐由简单到复杂, 从低级达于高级。腕基族群的腕骨逐渐延伸, 在奥陶纪中、晚期, 形成了近似腕棒的细长构造, 志留纪甚至还有呈环状的类型。腕环的发展, 也显著地表明了这一复杂化的趋势。早期的腕环很短, 逐渐向前伸展, 后期的腕环则向后方挠曲, 作成各种不同的形状。进一步分析, 各类腕骨的每一发展阶段, 大略也都是一个复杂化的过程。例如, 挠曲的复式腕环, 在原始类型中呈细带状, 通过环带的加宽和挠曲, 发展成为各种奇异的式样。因此, 腕器官由简单到复杂, 从低级到高级的发展趋向, 不仅表现在几个大的族群, 而且也见诸于族群的各个支系。当然, 就全过程而言, 则是曲折的, 包含着简化的阶段。

应当指出, 在不同的时期, 简单的和复杂的

腕器官是并存的。在现代海洋中,既有腕环族群,也有腕棒族群,甚至还有缺失腕骨的无铰纲的族群,但腕环族群数量最多。又如在古生代晚期,虽然出现了腕骨比较高级的族群,然而占优势的却是没有显著腕骨的长身贝族。

还必须指出,并不是符合复杂化趋向而演变的器官,都能得到发展。例如,腕基族群虽然渐次出现了类似腕棒、腕环构造的类型,然而这些支系在古生代早期就绝灭了。这说明了各个族群的盛衰,不是由某一器官的发展程度单独决定,而是多种因素综合作用的结果。

2. 器官的趋异与趋同

由于缺乏某些极为重要的环节性的化石材料,追述器官的系统发育史只能略论其大概,这就难免感到空洞枯燥。但是当我们综观各个支系,在一定时期内变化无穷、灵活适应的千姿百态以后,就会发觉这一幅幅生动的情景是令人神往的。

以长身贝族为例。它们出现于古生代中期,两个壳瓣近似覆有凹盖的小盆,壳质具假疹,壳面有刺,腕骨不发育。在古生代晚期,此族迅速发展,几乎占据绝大部分的生活区域。以壳形而论:有的相当巨大,甚至宽达 40 厘米,腹壳特厚,似有重心下移,保持壳体稳定的作用;有的壳壁很薄,体态轻盈,适于攀附一些脆弱的外物(如海百合茎,海藻等),或贴附于其它贝体之上,它们的贝体都相当小,腹壳发育不完全,背壳呈脐蒂状,属于寄生类型(插图 4, 图 B);有的则经常群集于珊瑚礁附近,腹壳隆凸呈高杯状,背壳形似杯盖(插图 4, 图 J);更奇特者,还有的贝体近似大象的鼻子,或者强烈卷曲呈纺锤形,或者形状很不规则。它们这种不同壳形的功能意义,至今还不很清楚。

伴随着壳形的变化,壳刺的功能和类型也呈现出多种多样。平躺海底的碟状壳体,往往装饰着遍覆全壳、两侧对称的小刺,协助贝体的支撑。攀附外物的壳体,经常有一根或数根细刺绕成环状,围绕在海百合茎上。有的壳刺象船艇的绳索,系稳壳体。形似牛角珊瑚、呈杯状

的贝体,大都具备根状的壳刺,相互缠绕,形成小的礁体(插图 4, 图 J)。用喙部粘连于外物的壳体,壳刺则环绕喙部,协同固着。还有的壳刺密集成木筏状,颇有支撑壳体不致沉没于海底淤泥之势。更有一些壳刺围绕壳体后缘,当两个壳瓣开启时,犬牙交错,有如筛子,显然有过滤水流的作用。一些其它的类型,就不一一列举了。

为什么同样都是壳面上的壳刺,却具有如此绚丽多彩的形态呢?看来这与腕足动物营固着生活、对不同生活环境的敏感性特强有关。因此,当一个族群在发展过程中,显示出它的优越的适应性时,就表现出极大的可塑性,尽力占领一切可能生活的区域。所以,趋异或称辐射适应(Adaptive radiation),不仅是长身贝族,在所有腕足动物的其它族群中,都是相当突出的。

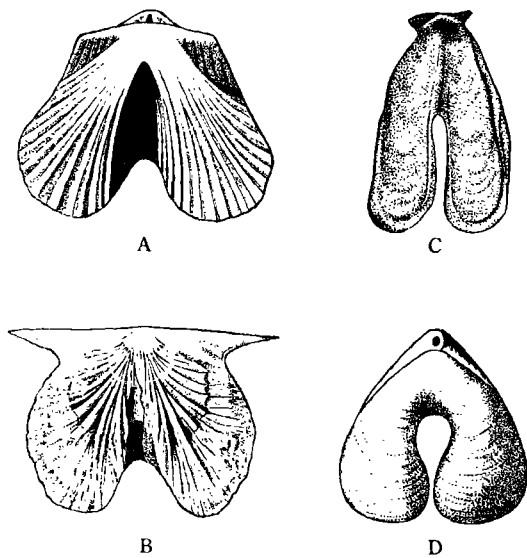


插图 2 图示不同类型双叶状贝体前缘形态的趋同。
A. 双腔贝, B. 双腹扭形贝 C. 二叠贝, D. 臀形贝。

Text-fig. 2. Various types of bilobed shell outline showing morphologic convergence. A. *Dicoelusia*, B. *Dicoelostrophia*, C. *Permianella*, D. *Pygites*.

另一方面,为适应相同或类似的生活环境,不同的族群往往具有功能一致、构造相似的形态。插图 2 所示的四种贝体:A, (双腔贝 *Dicoelusia*) 是奥陶纪、志留纪的正形贝族; B, (双腹

扭形贝 *Dicoelostrophia*) 是泥盆纪的扭月贝族; C, (二叠贝 *Permianella*) 是二叠纪的长身贝族; D, (臀形贝 *Pygites*) 是白垩纪的穿孔贝族。论地质年代, 彼此相距几亿年, 论亲缘关系, 彼此非常疏远, 然而四者壳体的轴部都形成鞍状的凹缺。这种凹缺的功能意义, 虽说还不太清楚, 但从有的凹缺逐渐闭合, 成为可以围绕外物的孔洞推论, 很可能与特殊的固着方式有关。此类情况还很多, 例如, 小嘴贝族和长身贝族的某些支系, 都具有筛状的过滤构造, 有的长身贝族的壳形与牛角状的珊瑚相似, 等等。甚至不同的族群也具有近于一致的外形, 譬如三叠纪的四线贝 (*Tetractinella*) 和侏罗纪的唇窗贝 (*Cheirothyris*), 分别属于石燕族与穿孔贝族, 而它们的外形却很相似。至于有些族群的某些支系, 如果只根据外形判断它们的亲缘关系, 经常会造成严重的错误。这就是研究腕足动物的形态时, 需要特别注意的异物同形的问题。不过, 对各种同形器官细加分析, 也必将发现它们之间存在着本质的区别。例如贝体后缘的筛状构造, 有的是边缘尖突成刺, 有的则是内刺, 还有的是由壳层延伸的壳棘所形成, 它们的起源并不相同。

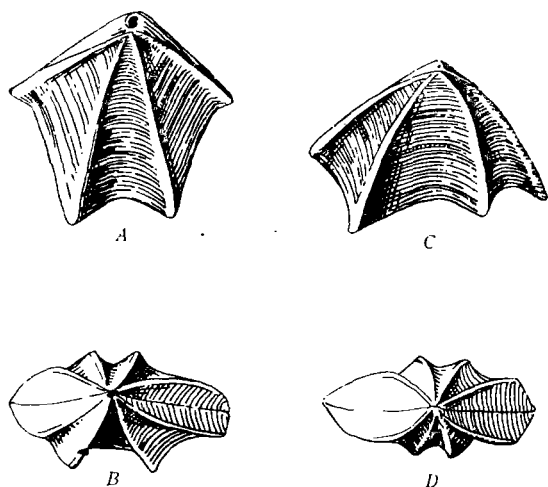


插图 3 图示四线贝与唇窗贝在背视与前视形态的趋同。

Text-fig. 3. Dorsal and anterior views of *Tetractinella* (A, B) and *Cheirothyris* (C, D) showing morphologic convergence.

在腕足动物的形态中, 也存在着一些趋同现象, 不仅是器官功能的一致, 而且反映了一定的演化趋向。例如, 正形贝族在晚期出现了与小嘴贝族同型的腕棒构造, 小嘴贝族等在志留纪形成了与穿孔贝族同型的腕环构造。这种趋同现象是各族群平行演化的结果, 表明它们具有近似的起源。

三、生态类型演变的内因与外因

腕足动物都是在固着以后, 才开始发育壳瓣的。固着的方式直接涉及到它们的壳形、壳饰和体肌肉系统的类型, 并反映出受生活环境影响的特点。研究化石腕足动物的个体形态, 首先要注意到它们的固着方式。

现代腕足动物的百分之九十以上, 是利用一根自腹壳后端伸出的肉茎, 固着于外物的。有铰纲的肉茎, 从幼虫的尾节发育出来, 是一个实心的、近似软骨质的圆柱体, 被一层几丁质薄膜所包裹, 相当强健而坚韧。无铰纲的肉茎则从腹套膜的后缘发育而成, 是一个中空的、具肌肉纤维的圆柱体, 内具中央管与体腔贯通。无铰纲与有铰纲的肉茎在胚源上有别, 在结构上也不相同, 但功能却完全一样。两种肉茎的末端, 都能分泌一种粘液, 坚固地固着在海底的外物上, 犹如“锚”与“船”的关系。肉茎还能伸缩与旋转, 一旦贝体遭受水流侵袭, 既能够上下伸缩, 也可以左右移动, 改变其原来的方位, 以适应生活环境的突变与渐变, 显示出这种固着方式的优越性。有的肉茎末端还分成许多细枝, 凭借于分泌的某种酸液, 穿透钙质外物 (如贝壳、某种有孔虫的壳等), 将壳体牢固地联结稳定。有的无铰纲 (如舌形贝), 肉茎末端虽不分叉, 但表面却分泌一种胶状粘液, 将砂泥固结成洞穴, 作为伸出与缩入的处所 (插图 4, A)。还有少数可能生活在海水表面, 用肉茎附着于漂浮的其它生物之上。

由上所述, 支撑壳体的任何一种肉茎, 都是相当坚韧的, 能牢固连结在多种类型的外物上。虽然肉茎的固着点始终不变, 但能伸缩旋转, 被

动中包含着主动,不变性包含着灵活性;这是腕足动物的主要或典型的固着方式,在其全部演化史是最多和最常见的。古生代早期出现的有铰纲——正形贝族,就是以肉茎固着生活的,化石标本都保存着肉茎伸缩的孔道。由正形贝族演变而来的小嘴贝族、石燕族与穿孔贝族也大都如此。这种类型在地质历史时期出现最早,迄今在海洋中还独占鳌头。因此,利用肉茎固着外物是腕足动物适应力最强、优越性最大的一种生活方式。

有铰纲的另一支系——没有腕骨的扭月贝族(插图4,图H),是以腹壳附着海底,或者幼年期以肉茎固着,成年期则丧失肉茎,贝体直接躺卧在海底。奥陶纪扭月贝族的壳瓣,象两个叠覆的浅盘,可能是由于这样类型的壳体易遭冲动翻转或埋没,使背壳不能启开,窒息死亡。后来出现的其它支系,则两壳变为形似叠覆的小盆,壳体增大,腹壳加厚并增强凸度,甚至向背方膝折弯曲,功能可能是为了有利于壳体的稳定。同时,体肌更为发育,呈扇形或叶状,并在主铰齿和主铰窝的两侧,后缘上还出现小的列齿与列窝,以加强背壳启闭所需要的动力,并有利于两个壳瓣铰合的牢固。

古生代中期出现并繁盛于晚期的长身贝族,是扭月贝族极度兴盛的重要支系。这一族群的成员完全丧失肉茎,除个别科属凭借腹壳的阔大、加厚与隆凸,而躺卧于海底外,一般都生长了各种针刺以联结外物,稳定贝体(插图4,图I),或者以整个腹壳或喙部固着。如前所述,它们的壳形虽说变化很大,但都沿袭了其祖先——扭月贝族背壳凹、腹壳凸的型式。同时,也产生了一些背腹两壳均凸的类别,后者往往以腹壳喙部固着,贝体所处的方位与以肉茎固着者相似。

与利用肉茎固着外物的类型对照,上述以腹壳躺卧底栖,全部或局部以腹壳固着,以及用腹壳的针刺联结外物的各种生活方式,虽然在古生代盛极一时,具备一定的优越性。然而不仅贝体丧失升降旋转的可能,而且易遭沉积物

的掩埋,还由于强烈凹凸、叠覆的壳瓣,使体腔极度薄狭,严重地限制了软体发育的空间。总之,丧失肉茎而采用其它肌体作为固着器官,背离了腕足动物的正常生活方式,进入特化发展的途径,因而在优越性之中,已存在着灭绝的危机。

综观有铰纲生态类型变化的历史,可以看到,肉茎固着的方式,具有较大的适应性与灵活性,所以延续的年代最为悠久,直至现代仍然是腕足动物最常见的种类。主要因素是这一支系,通过腕和腕骨的演变,能够增进它摄取食物的能力。而以腹壳躺卧或利用壳刺固着的方式,就显得比较被动,其腕骨及腕痕的变化不大,而体形的演变,却表现出相当惊人的可塑性 with 多向性。从原始的到较复杂的扭月贝族,从扭月贝族到高度特化的长身贝族,发展的总趋势也是由简单到复杂,由早期以肉茎固着到自由躺卧,发展到晚期以壳刺相互支撑联结,这个过程本身也是曲折的。

从有铰纲的器官演变的趋向,和生态类型演变的过程来看,可以说明,这种由简单到复杂、由低级到高级的基本途径是多种多样、交错穿插的,是器官适应的能动性 with 营养方式的被动性相互斗争的结果。

为什么“海豆芽”类从寒武纪一直绵延到现代,而器官却没有重大的变化呢?看来,这与其生态特点有关。按地质资料记载,至少奥陶纪晚期的“海豆芽”,就生活在潮汐带附近。现代的“海豆芽”仍生活在热带和温带的浅海中,成年贝体都见于潮汐带,潮退则隐居于洞穴,潮进则伸长肉茎,将贝体部分或全部露出,以摄食维生。当浪大时,甚至短时间的烈日暴晒、倾盆大雨,便收缩肉茎,隐蔽壳体于洞穴内。所以它对生活条件的适应性是相当强的。在现代海洋中的潮汐带,其它腕足动物及软体动物都不易生存,近亲门类之间的生存竞争相对平静,只有沙虫、比目鱼等有时侵害它们,而洞穴又是保护它生存的有利场所。纵使漫长的地质时期,外界环境历经变迁,都无奈它们一代一代的生长繁

殖,长期承袭其祖先优越的生活习性。可见,要说“海豆芽”是生物史上滞速演进的代表的話,那么,它对异常环境的精巧适应与生存竞争的相对平静,可能是它在漫长的地质历史中,没有发生本质变化的主要原因。

不仅是“海豆芽”,甚至对于全部腕足动物的盛衰来说,生态特点可能也是一个决定性的因素。现代的腕足动物都是利用振动不停的摄食器官——纤毛环,以摄取悬浮的微小生物和碎屑为食料。纤毛环上的纤毛将膜腔分为吸入室与呼出室,起着“抽水机”和“过滤器”的作用,使水流循环不息。在漫长的地质历史中,由于腕足动物各种器官的不断演进,摄食器官的型式也趋于复杂化。虽然如此,但腕足动物的摄食器官的功能,存在着一个致命的弱点,就是对随水流而来的微粒食物,毫无选择的余地。生活必需的固然吸收,没有营养价值的也同时引入,统经食物沟输入口内,又通过食管到达胃中,再被吸入盲管(“肝脏”)进行消化。不能消化的物质,在无铰纲是从肛门排出的,在有铰纲则重返胃内,借助于食管的蠕动,从口部再排泄出来。推测地史时期的腕足动物,在摄食、消化与排泄诸方面也大抵如此,只是纤毛环的形状与水流系统的类型可能不同,但纤毛环的基本结构与功能是固定不变的。上述情况表明,腕足动物适应生活于营养物供应丰富、竞争者较少的环境。当海洋营养物质急剧减少,或者物理、化学条件发生骤变,腕足动物必将较早地遭受严重危害。追溯腕足动物及浅海底栖其它门类的演替过程,可以看到,在古生代晚期,腕足动物固然相当繁盛,而软体动物等也迅速发展。后者具有一定的活动能力,消化功能也比较完善,可能成为腕足动物的劲敌。同时,古生代末期,由于地壳运动,海洋环境发生了重大变更,腕足动物的弱点使它首当其冲,而其它软体动物则取得优势,急速扩展其生活区。是否可以说,被动的固着生活方式和低级的营养功能,是腕足动物在古生代之后,渐趋衰退的内在根据;而外界环境的变更,近亲门类的竞存,是渐趋衰

退的外在原因?这是一个值得探讨的问题,本质上也就是腕足动物演化的动力和器官间相互制约的问题。

四、演化阶段与演化系统

腕足动物是什么时候产生的?有人报道在印度、北美洲等地的原生代地层中,发现过腕足动物化石。但进一步研究,确定这些化石或者不是腕足动物,而是藻类、甲壳类,或者其地层的时代尚有疑问。可信的腕足化石,始见于寒武纪地层的底部。在寒武纪早期,腕足动物的基本支系业已形成,一支是有铰纲,另一支是无铰纲。每一支系也已分成二个或数个分支,还有处于两者之间的分支。由此推想,这两个纲可能来自一个直接的祖先,或者彼此间存在着继承关系。这种支系分化的过程,似乎应在寒武纪前的漫长年代就已完成。可否设想,腕足动物在原生代的早些时候,是没有几丁-磷酸钙质或碳酸钙质壳的,因而未被保存为化石;到原生代晚期才开始出现贝体微小的低级腕足动物。根据腕足动物的壳质由几丁-磷酸钙质较多到钙质较多,由结构较单调到结构很密致的趋向推测,这种可能性是存在的。

从整个腕足动物演化史来看,寒武纪是它发展的初期阶段,与其后各地质时代所产的族群相互比较,最显著的区别,是无铰纲独占优势。最早出现的有铰纲的原始族群,虽说数量很少,但已开始分化,为奥陶纪的大发展准备了基础。

经过寒武纪漫长的演化史,腕足动物(特别是有铰纲)的形态构造与器官功能,不断变异和更新,生态适应能力大为加强。到奥陶纪,腕足动物开始大量分化、繁盛、发展,科属之多竟达寒武纪的六倍以上。其中有铰纲取得了优势,除戟贝族、长身贝族、穿孔贝族外,几乎所有其它各族,在奥陶纪都陆续出现,占首要地位的是无疹壳的正形贝类(插图4,图C),约为奥陶纪全部腕足动物群的三分之一。

假疹壳的扭月贝类,是正形贝类早期代表

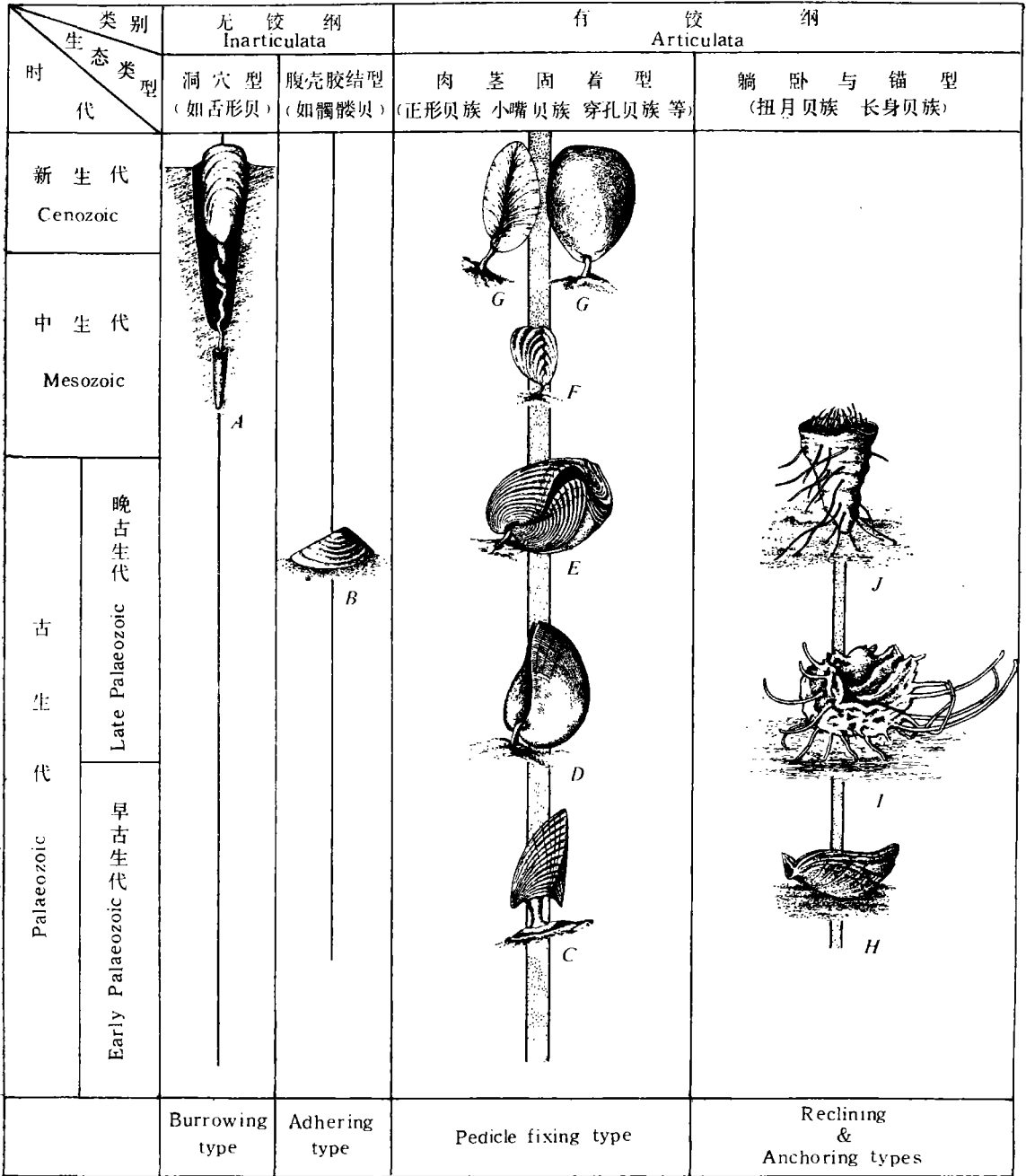


插图 4 图示各地质时代主要腕足动物谱系的分布

A.舌形贝类, B.瓣茀贝类, C.正形贝类, D.全形贝类, E.石燕类, F.小嘴贝类,
G.穿孔贝类, H.扭月贝类, I.长身贝类, J.李希霍芬贝类。

Text-fig. 4. Illustration showing phylogenetic distribution of chief brachiopod pedigrees in geologic ages. A. lingulids, B. craniids, C. orthids, D. enteletids, E. spiriferids, F. rhychonellids, G. terebratulids, H. strophomenids, I. productids, J. richthofeniids.

的一个演化分支,在奥陶纪也大量繁育,属群之多,仅次于正形贝类。腹壳内具匙形台的共凸贝

类,最早见于中寒武世,也是原始正形贝类的一个分支,奥陶纪是本类的鼎盛时期。小嘴贝族、

无洞贝族和石燕族相继出现于中奥陶世和晚奥陶世。无铍纲的舌形贝类在奥陶纪仍十分兴盛。

志留纪是腕足动物相对减少的时代。奥陶纪占优势的无疹壳正形贝类、扭月贝类、共凸贝类以及无铍纲的类群数量大减,而具腕螺的无洞贝族与石燕族则相当繁多,几乎占有全部腕足动物属群数目的四分之一。与此同时,内疹的正形贝族仍然较为常见。自共凸贝类演化而来的五房贝类,虽首见于晚奥陶世,但早、中志留世进入其鼎盛时代。扭月贝类在中志留世曾一度较占优势,晚志留世则迅速减少,而小嘴贝族却获得相当明显的发展。这样,在志留纪,腕足动物的各族群虽尚未全部产生,但一些新兴的族群迅速成为显要角色。

在泥盆纪,螺顶指向侧后方的石燕族蓬勃发展,最后排挤了螺顶指向背方、一度占据优势的无洞贝族,使之灭绝于晚泥盆世。无疹壳正形贝类与五房贝族,也在泥盆纪后期全部消失。具腕棒的小嘴贝族却得到空前的兴盛。此外,内疹的德姆贝类(插图4,图D)、扭月贝族以及螺顶侧指的无窗贝族,依然相当繁多。尤其需要指出的是,新兴的穿孔贝族,初见于早泥盆世早期,壳质具疹,并发育腕环构造。泥盆纪埃姆斯期,扭月贝族还衍生出原始的长身贝族。至此,有铍纲所有类群全部在泥盆纪出现。因而泥盆纪是腕足动物各族群承前启后、登峰极盛的时代。

石炭、二叠纪是长身贝族蓬勃兴起的阶段。繁盛于泥盆纪的石燕族(插图4,图E)和小嘴贝族退居次要地位。二叠纪晚期,对腕足动物发展而言,是重要的转折关头。最早出现的正形贝族,全部绝灭;扭月贝族也濒临消亡;石燕族仅残留石炭纪出现的内疹类群,和少数螺顶侧指或腹指的族类。从此,腕足动物转入了另一个新的阶段,即以小嘴贝(插图4,图F)和穿孔贝两族(插图4,图G)共同占据优势的中、新生代。

中生代早期,小嘴贝族的数量略胜于穿孔

贝族,后者又以腕环简单者较多。白垩纪开始后,穿孔贝族才取代了小嘴贝族的地位,并且以腕环复杂的类群为主。从此,穿孔贝族进一步发展,一直延续到现代。白垩纪末期,生物界虽然有一次规模巨大的变革,但对腕足动物的影响,却远非古生代末期出现的情况那样惊人,主要表现仅是穿孔贝族一些类群的消失或减少。

在现代海洋中,除穿孔贝和小嘴贝两族外,还有出现最早的两个族群,即无铍纲的舌形贝类与乳孔贝(*Acrotreta*)类的少数后裔,如“海豆芽”、髑髅贝(插图4,图B)等,以及发生最晚的一个类群,就是中生代早期兴起的鞘壳贝(*Thecidea*)类的后代。

总之,腕足动物的演变,大体经历了三个明显的阶段:(1)原生代末期及古生代初期(寒武纪),是腕足动物孕育和无铍纲逐步兴起,并占绝对优势的阶段;(2)有铍纲的正形贝族、扭月贝族、石燕族等蓬勃发展的古生代(奥陶纪至二叠纪),是腕足动物的极盛阶段;(3)以穿孔贝族、小嘴贝族为主体的中、新生代,与古生代比较,显然是腕足动物走向衰落的阶段。如果把腕足动物的演化支系,比作一棵水生植物,原生代作为泥底,化石时代作为水体,水体之上代表现代。那么,这棵演化树的主干,是深深埋入泥底的,露出泥面后,就分成两个大枝与若干小枝。无铍纲恰如几条短小的枝丛,而有铍纲则是在一根粗壮的枝干上,衍生出四个分枝:一枝为正形贝族本身,由无疹壳发展为疹壳;一枝以腕骨的变异为主要途径,由正形贝族分化出小嘴贝、石燕与穿孔贝等族;一枝以体态的复杂化为标志,由正形贝族演变成扭月贝族,继而演进为长身贝族的各个类群;一枝以腹壳发育匙形台为特征,由正形贝族演化成五房贝族。这四个分枝以中间两枝最为主要。上述各枝,大都隐藏在水体内,露出水体的只是残存于现代海洋中的少数枝梢。

五、简短结语

腕足动物萌发于动物史的黎明时代,在古

生代渡过了漫长的繁荣阶段，而后走向衰落。腕足动物的器官演化始终趋向复杂，逐渐达到完善。虽然自中生代开始，数量明显减少，但在机理和机能方面，则越来越进化了。

依据固着、被动的生活和营养方式这一特性，腕足动物通过摄食器官的巧妙演变，和贝体形态的多方适应，在古生代海生底栖动物群中，曾一度夺得了优势。然而，在演进的过程中，始终没有突破它的营养方式的被动局面，当环境发生变更，在与浅海中其它具备更为有效摄食器官的动物群相互角逐下，就难免落入衰败者的行列。

为什么庞杂的腕足动物大都盛极一时后即消声匿迹，而数亿年前业已出现的“海豆芽”却依然留存在现代的潮汐带呢？至今，这还是一个费解的谜。如果说，我们已经找到了一些理由的话，那么，对它的另外几个生活史很长的伙伴，如髑髅贝 (*Crania*)、蝶形贝 (*Discinisca*) 等的延续原因，却是一无所知了。

腕足动物的演化给我们留下了一系列诸如此类富有趣味的问题，尚待于我们努力学习辩证唯物主义，深入调查研究，才能打开它的奥妙之门。

主要参考文献

- 毛泽东, 1937: 矛盾论, 人民出版社, 1952 年版, 765—805 页。
王钰、金玉珩、方大卫, 1966: 腕足动物化石, 科学出版社, 7—35 页。
Boueot, A. J., 1975: Evolution and Extinction Rate Controls. Development in Palaeont. and Stratigr., 1, Elsev. Sci. Publ. Comp., 427.
Cooper, G. A., 1970: Generic Characters of Brachiopods. Proc. North Amer. Paleont. Convention, 1969, Pt. C, pp. 194—263.
Copper, P., 1973: New Siluro-Devonian Atrypoid Brachiopods. *Jour. Paleont.*, 47(3), pp. 484—500.
Rudwick, M. J. S., 1965: Ecology and Paleogeology. in R. C. Moore, Treatise on Invertebrate Palaeontology, Pt. H. Brachiopoda, pp. 199—214, Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas Press.
———, 1970: Living and Fossil Brachiopods. 199 pp., Hutchinson Univ. Library, London.
Sarytcheva, C. G., 1960: Osnovy Paleont., Bryozoa and Brachiopoda, 343., Moscow.
Williams, A. & Rowell, A. J., 1965: Morphology, in R. C. Moore, *ibid.*, pp. 57—136, 164—197.
———, & Wright, A. D., 1961: The Origin of the loop in Articulate Brachiopods. *Palaeont.*, 4, pp. 149—176.
Wright, A. D., 1979: Brachiopod Radiation. In “The Origin of Major Invertebrate Groups”, edited by M. R. House, 1979, Syst. Assoc. Spec. Vol., No. 12, pp. 235—252. Academic Press, London and New York.

GENERAL CONCEPTION ON THE EVOLUTIONAL TRENDS OF BRACHIOPODA

Wang Yu Jing Yu-gan Rong Jia-yu

(Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica)

- | | |
|---|--|
| 1. Introduction | gical variation |
| 2. Evolutional trends of apparatus | 5. Stages and Systems of evolutionary trends |
| 3. (1) Complication and Consummation | 6. Conclusion |
| (2) Divergence and Convergence | |
| 4. Internal and external causes on ecolo- | |