

一种鉴别无脊椎动物骨骼显微结构方法的探讨

居福 让·皮埃尔 德尼·阿兰 扎尔德·吕西安

朱敏达

(法国奥塞巴黎第十一大学石油地质、沉积及古生物学实验室)

(湖南长沙中南工业大学地质系)

一、前 言

自从人们用显微镜观察无脊椎动物的骨骼构造以来(Bowerbank, 1844; Carpenter, 1845),不少作者对不同类型的显微结构致力于分类研究,旨在对它们进行更为合理的分类,同时,进行这样的结构分类也有利于观察和描述。在这些工作中,较早期的有 Frech (1890) 和 Volz (1896) 对刺细胞动物的研究;在软体动物研究方面,较为人们所熟悉的是,以 Bøggild (1930) 和 Taylor et al. (1969) 为代表的研究,他们对双壳类壳质结构类型的确定及结构名称的统一等方面作了大量工作。最近, Gautret (1985) 对海绵动物研究后提出,现代的 Demosponges 是一个具有无骨针的碳酸盐骨骼的类群。无疑,这些研究对古生物学的发展均具有重要的意义。

在以往所有的研究中,显微结构类型的划分首先是建立在介壳层或骨骼层结构的形态特征基础上,有时也包括了所能见到的结晶学特征。六十年代以后,电子显微镜及电子扫描技术的广泛应用,虽使这一研究领域发生了迅速的进展,但并没有引起划分方法本身的改变。

然而,我们近来研究的好几个实例表明,要正确地表示不同类型显微结构单元的形成过程,即使有了形态学的特征,以及结晶学资料的补充,也仍然是不够的。因为分类若只建立在这两种资料的结合上,还可能疏忽了生物在进化过程中其骨骼构造所产生的趋同现象。

考虑到目前显微结构研究日趋重要(陈金华, 1985),有必要对分类的基本单元尽可能给出详细的定义。这种定义不论是对大量无脊椎

动物高级分类单元的研究,还是对进化过程的解释都十分重要。而且,定义还应该显示出骨骼生长过程的信息,从而使我们知道这些骨骼构造的基本单元是怎样逐步形成的。

我们用下边的四个例子,说明怎样从两个不同的角度对显微结构的形成过程进行分析:

1. 通过较高倍镜在小视域内观察,我们能够研究生物结晶的细微构造,从而可能指出目前归于同一类的结构单元,实际上可能会是不同的生物结构,并可以相应地给出完全不同的生物矿化作用机理。本文以 *Pinna nobilis* L. 和 *Neotrigonia margaritacea* L. 的简单柱状结构的对比为例加以说明。

2. 在低倍镜下,我们可以观察到较大的视域,即将所研究过的结构较完整地恢复在整个介壳里,因而可以将不同骨骼中趋同的结构加以区别。正是这样,我们能区分出瓣鳃纲内 *Acroterigma unicolor*, *Vepricardium porulosum* 和 Vénérids 的 *Dostinia* 几个属种的交错片结构。这些交错片结构的差别实际上显示了它们的外套膜上皮细胞的功能是完全不同的。

二、具有不同细微特征的柱状结构——*Pinna nobilis* L. 和 *Neotrigonia margaritacea* Lark. 简单柱状结构的对比

Pinna 和 *Neotrigonia* 的小柱体具有同样的几何学特征,都是一些相当大的(横断面50—100 μm) 直棱柱体,断面多角形,柱体垂直于介壳表面排列(图版 I, 图 1, 2 及 6)。

这两个属的小柱体都起过结晶单位的作用:即每一个柱体只形成一个晶体,这些晶体的消光轴在总体方向上与该晶体的形态轴一致。

为了观察基本矿物组成的分布,我们曾设法将发育在结晶体内部的有机基质除掉(Keller, 1981; Cuif et al., 1983; Ben Mlih, 1983)。用酶蛋白水解的方法有可能重新再现生物结晶生长的方式,这样,它们不同的内部构造也就清楚地显示出来了。

1. *Pinna* 的小柱体

Pinna 的小柱体由极规则平行的连续层构成,相邻小柱体的这些层相对应(图版 I, 图 7)。实际上,这些层也就是由小柱体内和每个矿化周期相当的多角状小盘叠覆而成(图版 I, 图 5, 9)。也可以说,虽然这些小柱体看上去像是一些单晶,但它们还是由许多叠覆的单元构成的。为了使每个小柱体在生长时其结晶方向保持不变,就必须保证这些叠覆的单元之间是连续的。我们也许可以更详细地解释如下:

用酶蛋白水解的方法去掉小柱体内的有机质,目的是观察基本矿物组成的分布。我们能看到与小柱体生长表面平行的层,这些层在相邻的小柱体间互相对应,这实际上反映了有机质层和矿物质层是相间出现的(图版 I, 图 7)。如果我们对它们进行高温分解,当温度高达 600℃ 时,有机质层被破坏,留下的即是构成小柱体的矿物单元,即那些多角状小盘,温度降低以后,它们就会自然地分开(图版 I, 图 8)。而每个多角状小盘内的有机质去掉以后,所见到的(如图版 I, 图 9 所示)则是一些显微粒状单元。相反,用去钙溶液处理样品,目的是为了保留小柱体内的有机质。这样,我们可以看到,在小柱体里呈纵向分布的,以及与小柱体长轴方向微微斜交的有机质网(图版 I, 图 10, 11),它们以同一方向穿过整个矿化周期。我们可以想像,这些就是构成小柱体结晶单位的系统,它们指出了基本矿物构成的发展方向。

2. *Neotrigonia* 的小柱体

图版 I, 图 2、6 及图版 II, 图 1、2 所示,

是以同样方式处理的 *Neotrigonia* 的样品,显示出小柱体具有完全不同的内部构造:小柱体的中心部分,是一个大的圆柱状的轴,周围分布有辐射状构造;近轴处,这些辐射状构造变薄并与轴相连接。我们没有再发现像在 *Pinna* 小柱体里所见过的那种连续的平行层状的结构。相反,至少在轴带上,小柱体的发育显现出连续的现象,基本的矿物呈不间断的分布。

3. 讨论

必须再次强调,我们在 *Pinna* 和 *Neotrigonia* 里所见到的显微结构单元,无论是它们的小柱体外形或是晶体偏振性等特征均很相似,但它们的内部构造却完全不同,而这种不同的内部构造又都被一个厚的有机质鞘所包围着(图版 I, 图 3、7 及 10)。

从显微结构特征在分类学上的价值看,强调这些不同的内部构造显然是有积极意义的。因为事实上,我们已经在瓣鳃纲内的三角蛤科(Trigoniidae)和珧蛤科(Pinnidae)这两个截然不同的科是看出了人们意想不到的“一样的”柱状结构。上述观察表明,实际上这些小柱体无疑只是外形上相似,但所经过的结晶生长过程却完全不同,这种差别与在解剖学里所记载的其它特征差别也相符合。

三、以 *Dosinia ponderosa*, *Acrotetrigma unicolor* 和 *Vepricardium porulosum* 外壳层壳质结构的研究作为不同交错片结构的例证

1. *Dosinia ponderosa* Gray 的外壳层(图版 II, 图 3, 4)

Taylor et al. (1969) 曾将 *Dosinia ponderosa* 外壳层的结构解释为复合柱状结构,后来这种解释又被 Kobayashi (1966) 应用在他对 *Dosinia japonica* 的描述上。

M. P. Triclot (1985) 等人则指出 *Dosinia ponderosa* 的外壳层不包括那些可与 *Nucula* 对比的形成真正复合柱状结构的辐射状单元

(Taylor, 1969, p. 40; 陈金华, 1985, 466 页, 插图 5a 及 5b)。然而, Kobayashi 却将那些一级结构呈辐射方向, 二级结构为平行页状的组合解释为复合柱状结构, 并把它们的分界面解释为复合柱状结构的轴。我们认为它们不是复合柱状结构, 而是典型的交错片结构。

Dosinia 的交错片结构分布在外套缘区, 是由外套膜上皮细胞分泌的, 形成同一方向成组且连续的片, 即在整个生长过程中均为辐射状的一级片。由于外套缘是全缘的, 因此, 其相邻的片也是连续的。或者, 我们可以理解为, 如果从壳前往壳后看是倾向相互交替的成组显微结构, 它们的延伸方向和外套缘近于垂直, 但当我们从壳的背部向腹部观察时, 会发现在每个辐射方向的区域里, 那些交错片在整个介壳长度内保持了大致同一的方向, 即保持了同一的分泌方式。

2. *Acroterigma* 和 *Vepricardium* 外壳层的研究

Acroterigma 及 *Vepricardium* 的壳边缘十分弯曲, 壳表面放射状纹饰发育, 脊、槽相间出现, 而且有时放射状的沟槽或多或少地伸长, 即明显地超过放射脊的长度, 因而边缘形似“齿状”。我们研究的第一个种 *Acroterigma unicolor* (Sowerby, 1834) (图版 III, 图 1), 这种现象不太明显, 而产于巴黎盆地 Parnes (Oise) 古新世 Lutétien 期的化石种 *Vepricardium porulosum* (Lmk., 1801) (图版 III, 图 6) 其放射状脊、槽非常发育, 且放射状槽沟明显地伸长。

对壳边缘纹饰的仔细观察, 使我们能阐明那些连续的壳层形成的过程。

我们发现, 在 *Acroterigma unicolor* 介壳边缘, 放射状槽沟的末端, 实际上是个介壳矿化作用的超前带, 这个带由一系列相当厚的 (30—40 μm) 连续的一级片构成, 它们又由方向相反且规则交替的二级片组成, 从而我们得到了典型的交错片结构的分布 (图版 III, 图 4, 5)。但这些一级片是和介壳外套缘的总方向平行的 (图版 III, 图 2), 和在 *Dosinia* 里所见到的那种呈

辐射方向的交错片结构的分布截然不同。

所研究的第二个种 *Vepricardium porulosum* 的交错片结构的分布较为复杂。由于介壳在生长过程中, 纵向生长很快, 尤其是在放射状槽沟的末端, 介壳矿化作用的超前带更为明显, 致使中央矿化作用带形成的显微结构单元弯曲 (图版 III, 图 8), 但很快这些矿化作用带就从侧部向弯曲的部分填充 (图版 III, 图 9), 并逐渐平行于外套缘的总方向, 即和 *Acroterigma unicolor* 一样, 介壳矿化作用可形成的一级片 and 外套缘总方向平行, 其内也包含着方向规则交替的二级片 (图版 III, 图 10)。

3. 讨论

很明显, 在 *Acroterigma* 及 *Vepricardium* 介壳的矿化系统里, 外套膜上皮细胞是在相反且交替的过程中起作用, 在每次交替中有机基质的方向决定了构成生长层的文石薄片的分布。

这种平行于外套缘重复交替的过程和在 *Dosinia* 介壳里所看到的分泌方式是非常不同的, 因为 *Dosinia* 总以辐射状矿化带的方式分泌。

就像前述关于柱状结构的研究一样, 对交错片结构较深入的研究以后, 我们也发现了一些从分类学观点关系较远的属里完全有可能给人一种具有同样显微结构的印象, 如图版 II, 图 8, 9 (*Dosinia*) 及图版 III, 图 4, 5, 10 (*Acroterigma* 及 *Vepricardium*), 是一些放大倍数较高的照片, 我们认为这两种相似的显微结构都是典型的交错片结构。

但是, 如果我们对比每个种的介壳的生长带, 鉴别其显微结构单元的发展方向, 就可以弄清楚每个介壳不同的分泌过程。而后, 就能重建动物学分类及分析骨骼构造可提供的资料这两者间相应的关系。

这种观点, 显然对于古生物学者是非常重要的, 因为他们在重建一个类群时, 鉴别其重要的特征是一个基本的步骤。最近, 在一篇讨论 *Cardiids* 介壳构成过程的文章里 (Sarazzi, 1983), 作者对四个现代种介壳的纹饰作过详细的描

述、对该科的进化进行分析以后,也提出过相同的看法。他们发现,尽管已有了大量的化石资料,但由于仅是对介壳一般特征的认识,还缺乏对介壳构成过程的研究,因而对 Cardidae 的进化规律还知道得很少。

四、结 论

为了准确地鉴别显微结构单元,必须对介壳或骨骼的构成过程进行全面分析。

不论是研究古生物化石,还是研究系统发育以及在探讨它们的沉积作用的估价等方面,在应用显微结构作为标准日益重要的情况下,都必须拟订一种确定术语的方法,以便描述骨骼构造。

本文所介绍的四个例子表明,为了对生物矿化作用的过程进行正确的比较,必须对它们的每一个生物结晶的组成有个全面的分析。结合对整个上皮细胞功能总特征的描述,并强调生物结晶的内部构造,就能使每个显微结构类型的现有资料更加完善。

这种方法同样已被应用在其它无脊椎动物的研究中。例如,在现代的海绵动物 *Demosponges* 中,也有可能发现钙质海绵 (Pharetrones 和 Sphinctozaires 类群)或刺细胞动物 (刺毛虫类)具有的那种碳酸盐骨骼的形成过程。再如,放射状结构曾分别被记述于 *Amblysiphonella timorica* Vinassa (Sphinctozoaires triasique), *Reticularoelia arborescens* Cuif (Pharetrone triasique) 或 *Antalyopsis spherolittica* Cuif (Chaetetida triasique) 等属种内,而这些属种原来不属于同一门类化石。强调这种骨骼构造形成过程的同一性,可能是表明某些生物间有亲缘关系的一种迹象,因而它将导致无脊椎动物现在惯用的高级分类发生重要的变化。

应用这种方法,还可避免仅在一种范围内观察所得分析结果造成的片面性,可以提高对显微结构分析的效率,能够更好地解释现代的和化石的骨骼构造的形成过程。

参 考 文 献

- 陈金华, 1985: 双壳类壳质超微结构及其研究现状。古生物学报, 二十四卷 5 期, 463—476 页。
- Ben Milh A., 1983: Organisation de la phase carbonatée dans les prismes de *Neotrigonia margaritacea* Lmk.-C. R. Acad. Sc. Paris, sér. II 296: 585—590.
- Beggild, O. B., 1930: The shell structure of the Mollusks. D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skr. Naturv. og Mathem. Afd. 9, (2): 231—325.
- Bowerbank, J. S., 1844: On the structure of the shells of molluscos and conchiferous animals.-Trans. Microsc. Soc. London, 1: 123—152.
- Carpenter, W., 1845: On the microscopic structure of the shells.-Rep. 14th. Meet. Brit. Ass. Adv. Sci., York., 1—24.
- Cuif, J. P., Denis, A. and Raguideau, A., 1983: Observations sur les modalités de mise en place de la couche prismatique du test de *Pinna nobilis* L., par l'étude des caractéristiques de la phase minérale.-Haliotis, 13: 131—141.
- Frech, F., 1890: Die Korallenfauna der Trias. Die Korallen der juvavischen Triasprovinz.-Palaeontographica, 37: 1—116.
- Gautret, P., 1985: Recherche sur la valeur taxonomique des caractéristiques du squelette carbonaté aspicaire des Spongiaires.-Thèse Université Paris XI-ORSAY.
- Keller, J. P., 1981: Le dégagement du matériel minéral des tests d'Invertébrés par protéolyse enzymatique de la trame organique.-Geobios, 14(2): 269—273.
- Kobayashi, I., 1966: Submicroscopic observations on the shell structure of the Bivalvia-Part II *Dosinia (Phacosoma) japonica* Reeve.-Sc. rep. of the Tokyo Kyoiku Daigaku, 9(88): 189—210.
- Savazzi, E., 1983: Constructional morphology of cardiid bivalves: an overview.-Boll. della Società Paleont. Ital., 22(1—2): 87—91.
- Taylor, J. P., Kennedy, W. J. and Hall, A., 1969: The shell structure and mineralogy of the Bivalvia.-Bull. Brit. Museum Zool., 3: 1—125.
- Triclot, M. P., 1985: Ultrastructure de la couche externe du test d'un Veneracea: *Dosinia ponderosa* (Gray, 1838), Mollusque, Lamellibranche.-Bull. Mus. nat. Hist. Nat., Paris.
- Uozumi, S. and Suzuki, S., 1981: The evolution of the shell structures in the Bivalvia. in "Study of Molluscan paleobiology".-Prof. M. Omori Mem. Special vol., p. 63—77.
- Volz, W., 1896: Die Korallen der Schichten von St. Cassian in Süd-Tirol.-Palaeontographica 68: 1—123,

[1986 年 6 月收到]

DISCUSSION ON DEFINITION METHOD OF MICROSTRUCTURAL UNITS OF INVERTEBRATE SKELETONS

Cuif Jean-Pierre, Denis Alain and Jaillard Lucien

(Laboratoire de Pétrologie sédimentaire et Paléontologie)

Zhu Min-da

(Central-South Institute of Mining and Metallurgy)

Summary

The use of microstructural characteristics of calcareous skeletons is rapidly growing in invertebrate palaeontology (Chen, 1985). In the 19th century, the method was applied to some zoological groups (i.e. Madreporaria), but it was only after the great improvements given by Bøggild and others that it has been generally accepted.

These works are founded on the definition of different basic microstructural components, the arrangement of which provides various kinds of skeletal tissues. This paper makes an attempt to show that a relevant definition of these fundamental units requires progress in two directions of observation.

Firstly, it is now obvious that the basic microstructural components (i.e. prisms, lamellae, etc.) may have greatly different internal organizations

related to the diverse taxa in which they were observed. For instance, it is shown here that the so-called simple prisms of two lamellibranch genera (*Pinna* and *Trigonia*) have very distinct structural features, which appear only in samples treated with adequate preparative methods (enzymatic proteolysis, or decalcification with fixative mixtures).

Secondly, it also seems necessary to bear in mind the general organization of the secretory layer at the pallial edge, and its relations with the orientation of the microstructural components. Some evidences are given in this way by comparing the typical crossed-lamellar tissue of *Acrosterigma* and *Vepricardium*, with the external layer of the *Dosinia*, which has long been considered as some kind of prismatic composite.

图 版 说 明

文中所介绍的照片,除图版 II, 图 6 引自 Kobayashi(1966) 外,其余均保存在法国奥塞的巴黎第十一大学石油地质、沉积及古生物学实验室。全部照片除图版 II, 图 3、4 和图版 III, 图 1、6 是介壳外形照片及图版 I, 图 4—6 为光学显微镜照片外,其余均为扫描电镜照片。

图 版 I

1. *Pinna nobilis* 外壳层小柱体的形态。小柱体若未经任何处理,看上去是均质的。 $\times 480$ 。
2. *Neotrigonia margaritacea* 外壳层的小柱体,直棱柱状,和 *Pinna* 的小柱体形态一样。其周围的有机质鞘已去掉。 $\times 400$ 。
3. *Pinna nobilis* 的小柱体,经过脱钙处理,显示出小柱体外围的有机质鞘。 $\times 300$ 。
4. 偏振光下所见 *Pinna nobilis* 小柱体的纵切面。明显可见小柱体结晶的连续性。 $\times 100$ 。
5. 偏振光下所见 *Pinna nobilis* 小柱体的横断面,该照片从结晶学上证实小柱体的均质性。 $\times 150$ 。
6. *Neotrigonia margaritacea* 的纵切面。 $\times 220$ 。
7. *Pinna nobilis* 的纵向磨光面,经酶蛋白水解处理后,小柱体外围的有机质鞘尚保存,但小柱体内的有机质层被破坏,所保留的是连续的层状内部构造(矿物质层)。 $\times 650$ 。
8. 经高温水解后, *Pinna nobilis* 小柱体内的多角状小盘自然地分开。 $\times 310$ 。
9. 酶蛋白水解处理后, *Pinna nobilis* 小柱体内的多角状小盘呈微粒状结构。 $\times 1540$ 。
10. 经脱钙处理后, *Pinna nobilis* 的纵向磨光面。相邻小柱体内的平行层(即生长条纹)相对应,连续的矿化作用周期内纵向持续的有机质网。 $\times 400$ 。
11. 示 *Pinna nobilis* 的一个矿化作用周期,两个水平的有机质带(白色)即两条连续的生长条纹,其间尚可见纵向的有机质网。 $\times 5240$ 。

图 版 II

1. 酶蛋白水解处理后的 *Neotrigonia margaritacea* 小柱体的结构。中心为一圆柱状轴,侧部为辐射状单元与其连接。 $\times 3400$ 。

2. 为图 1 的放大。示小柱体内无论是轴部或侧部显微结晶方向的均一致。 $\times 6880$ 。
3. *Dosinia ponderosa* 右瓣的外部特征。 $\times 0.36$ 。
4. *Dosinia ponderosa* 右瓣的内部特征。 $\times 0.36$ 。
5. *Dosinia* 壳缘的射切面。示由交错片结构构成的非常细的分叉的条纹(一级结构),而不像复合柱状结构里的辐射状单元。 $\times 20$ 。
6. *Dosinia japonica* 的外壳层(引自 Kobayashi (1966) 的图),其显微结构和 *Dosinia ponderosa* 的一样。 $\times 580$ 。
7. *Dosinia ponderosa* 外壳层的显微结构。 $\times 4240$ 。
- 8, 9. *D. ponderosa* 外壳层的显微结构。其二、三级结构单元为倾向规则交替叠覆的层。8. $\times 2600$; 9. $\times 2300$ 。

图 版 III

1. *Acrosterigma unicolor* 的外貌。 $\times 1$ 。
2. *A. unicolor* 的腹缘。示介壳内表面,连续的生长带非常清晰,交错片结构,一级片平行于介壳腹缘,随着介壳纹饰的弯曲而弯曲,二级片反向且交替排列。 $\times 38$ 。
- 3—5. 示一系列构成生长层的二级片的倾向,虽然纹饰弯曲,但其结晶单元仍清晰可辨,交错片穿过生长带。图 3, $\times 37$; 图 4, $\times 190$; 图 5, $\times 762$ 。
6. *Vepricardium porulosum* 的外貌特征。 $\times 1$ 。
7. *V. porulosum* 的腹缘。与图 2 比较,其放射状槽沟更为伸长。 $\times 54$ 。
8. *V. porulosum* 的一个放射状槽沟。示其外表面,一级交错片平行于生长边缘,其分布同前一个种。腹缘外形的变化并非因外壳层形成的方式而改变。 $\times 40$ 。
- 9, 10. *V. porulosum* 放射状槽沟的末端。照片左上方为槽沟的侧部,右下方为槽沟的外表面,明显可见这两部分交错片的连续性,虽然在这里新层增长特别快,但其侧部很快填充,因而总保持原来的结晶生长方向。图 9, $\times 120$; 图 10, $\times 440$ 。





