

生物矿化硬体(生物矿物体)的分类和演化

戴永定 沈继英

(中国科学院地质研究所 北京 100029)

关键词 生矿体类型 门类分布 生成顺序 演化趋势

生物矿化硬体亦称生物矿物体,简称生矿体,指生物分泌而形成的无机化合物品质或非晶质微粒及其集合体。它包括宏观的脊椎动物磷质骨骼和软体动物骨壳,也包括微观的放射虫硅壳和颗石藻钙板。它不但包括常被动物学家忽视的鳞片、牙齿、耳石、蛋壳和骨针,也包括生物无机化学家才感兴趣的胞内外微小晶粒和非晶粒及其细小集合体。

1 生物矿物体分类 按其成因、形状和大小等特征加以划分。

1.1 生矿粒(Spacer) 为分散的单个微小晶粒(针)或非晶粒(针),大小在 $5\mu\text{m}$ 以下,可由各种生物矿物组成。它可由各种细胞分泌,分布于细胞质、细胞器、细胞壁(被膜)或胞外基质,作为储藏物或排泄物,如磁性细菌胞内磁铁矿晶粒,领鞭毛虫细胞泡囊内沉淀的非晶硅肋条,金胞藻被膜中的非晶硅片和海参结缔组织中的镁方解石颗粒体。

1.2 生矿簇(Sclerite) 由粒(针)状微小晶体或非晶质体组成的集合体,大小 $1\text{--}200\mu\text{m}$ 左右,可由各种生物矿物组成,呈粒状、粒纤和球纤玻纤和单晶结构。它由真核细胞或造骨细胞分泌,矿化细菌也能分泌,分布于细胞器(泡囊或液泡)、细胞壁(被膜),胞鞘,亦可转向胞外组织中,如硅质海绵非晶硅星形针和八射珊瑚镁方解石瘤状骨针,颗石藻细胞被膜中的方解石颗石和海参结缔组织中的颗粒状扣形体。

1.3 胞壳(Test) 呈球形、管形、盘形、锥形、长立方形单体或其集合体。单体直径 $10\text{--}2000\mu\text{m}$ 或更大,可由铁、硅、磷和钙质等生物

矿物组成,呈粒状、粒纤、球纤、层纤、玻纤和单晶结构。它由原生动物和藻类细胞分泌,矿化细菌有时也能分泌,分布于细胞壁、胞鞘或胞间。它的成因一般先在胞内泡囊中形成生矿粒(针)或簇,然后转入细胞壁(如有孔虫)或囊壁(如放射虫)中;或直接沉淀于胞鞘(如蓝细菌),或细胞壁(珊瑚藻科)或胞间(如绒枝藻目)。胞壳附属的微骨针由胞内泡囊分泌。

1.4 骨针(Spicule) 单或多射、单或多轴;直径 $5\text{--}500\mu\text{m}$,长 $0.1\text{--}3\text{mm}$;可由硅、磷和钙质生物矿物组成,呈线型(特别是柱纤)和粒状结构,也有单晶结构;它由多细胞动物造骨细胞合胞体分泌,分布于中胶层、上皮细胞层和结缔组织。骨针内具轴管,管内含有机质轴丝,还有侧管和侧丝,并常伸出骨针表面构成表饰或棘。骨针成因一般先产生生矿簇或微骨针于造骨细胞泡囊中,然后微骨针继续增长,泡囊膜也随之不断增长。到一定限度,微骨针穿透泡囊壁和细胞壁到达胞外组织中。造骨细胞分裂两个以上细胞,并伸出假足,组成合胞体包围微骨针继续分泌,形成各种形态的大骨针。常见骨针有海绵的硅质大骨针和钙质骨针,八射珊瑚的钙质梭形骨针,无板纲和多板纲的文石骨针,海参的X形体和杆状体,海胆的骨针,鱼骨刺等。

1.5 骨架/Framework) 呈立方形、网格形、散簇形、链结形和迷宫形(脑纹状),骨梁粗 $0.1\text{--}0.2\text{mm}$ 以下,孔隙宽 $0.1\text{--}0.2\text{mm}$ 以上,由硅质、磷质和钙质组成,呈柱纤和层纤结构。

收稿日期:1995-04-18, 修回日期:1995-10-05

骨架成因一般由附加细胞或造骨细胞分泌硅质和钙质矿物粘结骨针,或通过共骨针连接,并继续增厚加固而成。常见骨架有六射海绵网型和立方(直线)型骨架,纤维海绵目迷宫型骨架,石海绵目链结型骨架。棘皮动物的构架和脊椎动物的骨孔层骨小梁实际上也是一种骨架。前者孔隙大小仅 3—40 μm ,后者孔隙大达 0.5—1mm 以上。

1.6 骨片(Scale) 呈浑圆形、菱形和斜方形的板体或透镜体,厚 10—5000 μm ,由钙质或磷质矿物组成,呈粒状、纤状、片状或单晶结构。骨片成因一般由骨针水平拼结或联结,并薄层加厚而成。分泌组织由合胞体改为上皮细胞层或细胞组织,结构由纤状转变为层纤和片状。骨片可分体内外两种。外骨片由上皮细胞层一面分泌加厚,如多孔螅的横板和六射珊瑚的鳞板。内骨片由结缔组织全面分泌,如海参单晶锚板,纤状鱼耳石。有些骨片比较复杂,由体内全面分泌变为体外一面或多面分泌,如六射珊瑚柱纤+层纤隔壁和多板纲柱纤+交错纹鳞片。脊椎动物的鳞片和牙齿由上皮细胞层(外胚层)分泌玻纤外层,真皮结缔组织(中胚层)分泌叶纤中层和叶片外层。

1.7 骨壳(Shell) 呈管形或板形单体,或管形群体,粗或厚达 20—10000 μm ,最大厚几十厘米,直径数米,仅由钙质和磷质组成,呈纤状和片状,或单晶结构。骨壳成因由骨针或骨片相互水平拼结,并进一步分泌加厚而成。骨壳也分体内外两种,内骨壳由结缔组织全面分泌,如海胆萼板由扣形体、穿孔板和锚板等骨片发展而成。脊椎动物甲冑鱼盾甲(化石)推测由其早期无釉质层鳞片拼接而成。外骨壳由上皮细胞层单面分泌,如六射珊瑚原生外壁(layer)的层纤壳,腕足类的层纤+叶状壳,单板纲的柱纤+珍珠壳,多板纲的柱纤+交错纹纤壳。骨壳也存在着体内向体外过渡,如珊瑚和苔藓虫的群管体骨壳。

1.8 骨骼(Skeleton) 呈粗管形、块形或厚板形,直径或厚度在 0.2mm 以上。最长最厚可达数米,仅由镁方解石或碳磷灰石组成,分别呈

单晶(双晶)或叶片结构,只分布于体内。骨骼成因比较复杂,如海百合茎板和海蛇尾的腕椎骨板由骨片叠积增添和加大而成。脊椎动物磷质骨骼由结缔组织或软骨磷酸盐化,或再由磷酸钙化软骨改造而成。

1.9 骨甲 呈椭圆板形,厚 1mm 以上,最大达数米,仅由碳磷灰石组成,呈叶片结构。无齿质(叶纤结构),构造与脊椎动物磷酸钙化软骨类似,只是上下骨皮层发育程度不同,只见于龟鳖目和盾皮鱼纲(化石)。

2 生物矿物体类型的门类分布

2.1 原核生物 由细胞质分泌,仅形成生矿粒。一般细菌胞内只能形成以聚偏磷酸盐为主要成分的异染粒。矿化细菌胞内还能形成其他生矿粒,如硫细菌的连多硫酸盐硫滴,无色硫细菌的碳酸钙,脱硫弧菌的胶黄铁矿和黄铁矿,磁性水螺菌的磁铁矿晶链。放线菌纲马氏棒杆菌的碳羟磷灰石。矿化细菌主要形成生矿粒或簇于胞鞘内或胞鞘上,强矿化时形成矿化鞘,如鞘铁菌的水铁矿鞘,蓝细菌目织线菌的文石鞘。

2.2 原真核生物(原生动物和藻类) 由细胞器泡囊或液泡分泌,能形成生矿粒、生矿簇和胞壳。有孔虫胞壳通过加积、沉淀或胶结三种方式形成。小栗虫目加积式是先在泡囊中形成镁方解石针,然后搬运至沉积位,在胞吐作用下析出,加积为生长壁。轮虫目沉淀方式是在有机膜两边出现泡囊,泡囊内沉淀碳酸钙,泡囊侧向扩展互相连接,内部充满的方解石形成薄壳壁。奇杆虫目胶结方式是收集合适的碎屑粘结于有机质鞘上,并分泌粘多糖固定;然后再收集较细碎屑充填表面孔隙;最后通过壳层内微管状突起搬运含胶结构溶液至壳层碎屑间沉淀而形成。颗石藻可在液泡中沉淀方解石晶粒及其集合体,在胶质被膜中形成颗石(生矿簇),有时由于胶质被膜钙化,使颗石胶结为胞壳。硅藻也是先在泡囊中形成薄硅板,然后硅板结合起来成为胞壳。多细胞藻类绿藻的绒枝藻目和松藻科,红藻的珊瑚藻科和耳壳藻科主要为胞间矿化,细胞壁和胞鞘作为沉淀的核心和附生底质,碳酸钙不是细胞分泌,而是水介质浸染和沉

淀的结果。

2.3 二胚层动物(海绵动物和腔肠动物) 由中胶层造骨细胞和合胞体分泌,也可由上皮细胞层分泌,形成生矿粒、生矿簇、骨针、骨架、骨片和骨壳。海绵由中胚层造骨细胞和合胞体分泌,形成生矿粒、生矿簇(微骨针)和骨针,再由骨针三向联结为直线或迷宫等立体骨架和两向平面网格骨架(如偕老同穴)。串管海绵的双层管状内骨壳间伴生有生矿簇(泡粒)、骨针骨片。八射珊瑚也由中胶层造骨细胞合胞体分泌,在皮层中形成生矿簇(瘤状骨针),在髓部形成骨针(梭形骨针)。当矿化强烈时,被钙质胶结成为骨轴。八射珊瑚中管珊瑚最复杂,笙状群管内骨壳中间交叉排列的柱纤骨针层可能由合胞体分泌,而层纤两侧外层可能由上皮细胞层分泌。其他腔肠动物均由上皮细胞层分泌,形成生矿簇(柱星螳纤球)、骨针(六射珊瑚柱纤)、骨片(六射珊瑚柱纤隔壁)和外骨壳(六射珊瑚柱纤+层纤外壁)。硬海绵纲和共壁珊瑚目群管体外骨壳与六射珊瑚类似。

2.4 三胚层原口动物 亦由上皮细胞层分泌,形成生矿粒、生矿簇、骨针、骨片和外骨壳。节肢动物按矿化程度强弱,形成生矿簇(龙虾壳内纤球)、骨针(蟹壳的眼孔充填)、骨片(藤壶凹板的网格片)和外骨壳(藤壶凹板)。软体动物除普遍存在着生矿粒和外骨壳外,多板纲外套膜组成的环带组织内有球纤生矿簇、柱纤骨针和柱纤+交错纹纤骨片。头足纲还有内骨壳(鞘)和骨片(隔壁)。

2.5 三胚层后口动物 棘皮动物由中胚层结缔组织初级间充质细胞衍生的造骨细胞分泌,形成生矿粒(颗粒体)、生矿簇(颗粒状扣形体)、骨针(杆状体和X形体)、骨片(扣形体和穿孔板)、内骨壳(海胆萼板)和骨骼(海百合茎板)。脊椎动物由中胚层结缔组织次级间质细胞衍生的成骨细胞分泌,形成生矿粒(磷质针)、生矿簇(磷质球纤)、骨针(鱼刺和骨管柱)、骨片(鳞片、牙齿和耳石)、内骨壳(颅骨)、骨骼(脊椎骨、扁骨和长骨)和骨甲。

3 生物矿物体类型在个体发育过程中生成顺

序

3.1 太阳虫目 先在泡囊内形成念珠状生矿粒(20nm左右),再聚集成为硅体(生矿簇),然后变为非晶硅片,再将硅片胞吐至体表胶质层,硅片结合起来形成孢囊层。

3.2 硅质海绵纲 造骨细胞先在泡囊内分泌非晶硅于有机轴丝上形成微骨针或生矿簇。然后微骨针和泡囊不断增长,最后微骨针刺破孢囊膜和细胞膜进入中胶层,在合胞体内由许多细胞合作分泌生长,由一对细胞分泌一射骨针,形成单射或多射骨针。骨针被附加细胞分泌的非晶硅粘结,或通过共骨针互相连接,并继续增厚加固,形成骨架。

3.3 六射珊瑚亚纲 上皮细胞层先分泌一层类粘朊,其中沉淀镁方解石粒状晶体(生矿粒),形成基板。然后在基板上形成镁方解石球状结晶集合体早生层和文石丛状和束状晚生层(生矿簇)。原隔壁的文石柱纤(骨针)向心向上生长并分叉,呈扇状排列,形成隔壁(骨片)。在隔壁两侧面上再生长层纤。隔壁在外缘加宽,互相拼接,形成柱纤或层纤外壁(外骨壳)。

3.4 海胆纲萼板 先在造骨细胞液泡内形成镁方解石颗粒体(生矿粒),再结合成为同取向颗粒集合体。接着在合胞体内发育成为杆状体和X形体(骨针)。骨针扩大并顶端分叉,相互连接形成网格状骨片。骨片垂直生长并水平扩大,形成柱廊型或迷宫型构架的萼板(内骨壳)。

3.5 鸟纲蛋壳 先在卵壳膜的球形液泡膜上沉淀文石生矿粒,再沉淀文石放射纤于液泡膜周围形成球纤生矿簇;然后在球纤簇上生长具柱纤残余的放射柱状(相当于骨针);骨针增长加粗,互相拼结,形成具柱层纤残余的正柱状(相当于骨片);最后以层纤薄层结束,形成内骨壳(蛋壳)。

4 结 论 生矿体类型的演化趋势为生矿粒→生矿簇→胞壳,生矿簇→骨针→骨架,骨针→骨片→骨壳,骨片→骨骼→骨甲。但也可跳过1—2个阶段,由生矿粒(针)直接发育为胞壳或骨针,生矿簇或骨针直接发育为骨壳或骨骼。