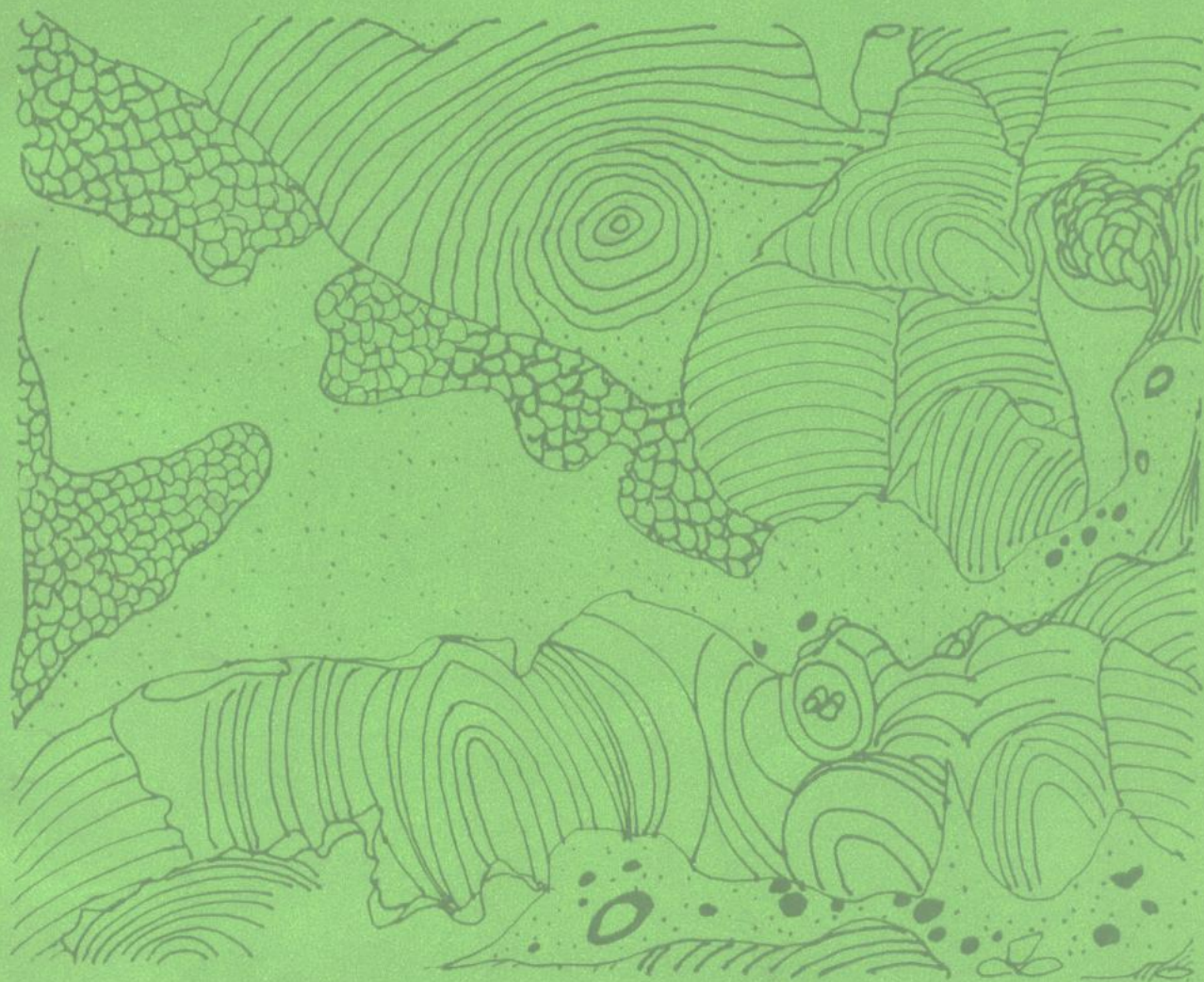


化石藻类

[西德] E. 弗吕格尔 主编



科学出版社

化石藻类

〔西德〕E. 弗吕格尔 主编

曹瑞骥 齐文同 石永泰 周明鉴 译
李增全 苏宗伟 张汝玫 谢洪源

科学出版社

1984

内 容 简 介

《化石藻类》一书系爱尔兰根-尼恩贝格大学古生物研究所于1975年10月组织召开的第一次国际化石藻类讨论会的论文选集。本书选译了其中的36篇论文,重点介绍了蓝藻、叠层石、绒枝藻、古生代和中生代红藻的系统发育及其在地层、沉积岩石学方面的意义。同时还讨论了钙藻和“拟藻类”的亲缘关系和藻类碳酸盐岩的超微构造。还有许多论文讨论了藻类与沉积环境和成岩成矿等的关系。

本书涉及了有关化石藻类研究中十分广泛的领域,提供了丰富的资料,反映了古藻学当前的国际动态和水平。这类书在我国尚系第一次译出,对古生物学、沉积学、矿床学以及生物学等方面的科研、教学人员都将具有十分重要的参考意义,并能满足石油、煤炭、地质等生产部门有关专业人员对化石藻类资料的迫切需要。

FOSSIL ALGAE

Recent Results and Developments

Edited by Erik Flügel

Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York 1977

化 石 藻 类

〔西德〕E. 弗吕格尔 主编

曹瑞骥 齐文同 石永泰 周明鉴 译

李增全 苏宗伟 张汝玫 谢洪源

责任编辑 张汝玫

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1984年4月第一版 开本:787×1092 1/16

1984年4月第一次印刷 印张:18 1/2

印数:0001—2,100 字数:428,000

统一书号:13031·2530

本社书号:3469·13—16

定价:2.90元

译 者 的 话

化石藻类系指那些在岩层中保存下来的各地质时期的藻类遗体、遗迹,以及它们代谢活动引起沉积环境变化所形成的沉积构造。由于这些化石不仅在相分析、生物地层对比、造岩和成矿作用等方面具有重要意义,而且在探索生命起源、真核生物与原核生物的关系及陆生生物的出现等重大课题中也具有重要价值。因此,有关化石藻类的研究引起了广大古生物学家、地质学家和生物学家的极大重视和兴趣。

至今,化石藻类的研究已有一百余年的历史,不过由于这类化石一般个体十分微小,受到种种技术手段的限制,致使这方面的研究长期进展缓慢。然而,近20年来随着现代科学技术的发展,尤其是透射电镜和扫描电镜的应用和普及,极大地推动了化石藻类研究的迅猛发展。目前,国际上有关化石藻类的研究十分活跃,不仅在系统学、形态学及生态学方面继续积累了大量新资料,而且在前寒武纪化石藻类、藻类造礁与生油母岩、地质时期各种藻类的盛衰与分布在地层对比、古地理、古气候、相分析等方面,都取得了许多重大的成绩,据不完全统计,近十年来所发表的古生物文献中有关化石藻类的文献已跃居第四位。

《化石藻类》一书是第一次国际化石藻类讨论会上宣读的论文经E. 弗吕格尔教授精选编辑而成,共有论文37篇,内容包括蓝藻和叠层石、绿藻、红藻、亲缘关系问题、生物统计学、超微构造及藻类与沉积环境七个部分。从本书包含的内容之广泛、涉及的材料之丰富、研究的问题之深入等方面来看,它不仅反映了当时化石藻类研究的最新成果与进展,而且代表了国际上有关化石藻类的研究动态和水平。

我国有关化石藻类的研究工作虽然大多起步较晚、基础亦较薄弱(轮藻除外),然而在化石藻类研究领域的许多方面都作出了令人可喜的成绩。特别是近十余年来,随着石油、地质、煤炭事业的蓬勃发展,从事化石藻类研究的队伍迅速壮大,急需了解有关化石藻类研究的资料。我们为了适应上述情况,从《化石藻类》一书中选出36篇论文翻译出版,供广大生物学、古生物学和地质学工作者学习参考。

参加本书翻译工作的有:曹瑞骥、齐文同、石永泰、周明鉴、李增全、苏宗伟、张汝玫和谢洪源同志。初稿译成后除互相进行校订外,由石永泰同志负责全书的审校、协调和统一名词术语等工作。由于我们的水平所限,译文中不当甚至错误之处在所难免,恳请读者不吝批评指正。

译 者

1980年8月于北京

作 者 序

地质学家和生物学家之所以对藻类和藻类碳酸盐岩非常感兴趣，其原因在于藻类生物与环境之间具有十分重要的相互制约关系。近 20 年来，已经积累了化石藻类系统学、形态学和生态学等方面的大量资料，特别是对现代藻类及与之相似的化石藻类进行深入的比较研究，给相分析、沉积岩石学、生物地层对比及有关前寒武纪生态系的推测带来了新的推动力。

1975 年 10 月，在由埃尔兰根-尼恩贝格大学古生物研究所 (Institut of Paleontology of the University Erlangen-Nürnberg) 组织召开的第一次国际化石藻类讨论会期间，大约有 130 位科学家参加了化石藻类科学现状的讨论，会上宣读了 55 篇学术论文，并从中选出 37 篇编辑成本书出版。

这些论文当中，有些是关于藻类类群及组成的综述评论文章，例如 Cl. 蒙蒂的《叠层石性质和古生态意义概念的发展》、M. 赫拉克等的《绒枝藻类的发展史》、J. P. 巴苏勒特等的《绒枝藻目化石的分类标准》、J. L. 雷伊的《晚古生代的钙质红藻》及 A. F. 普瓦格南特的《中生代的红藻》便是属于这一类的论文。有些是关于蓝藻生物学和形态学、藻类和“拟藻类”亲缘关系问题、化石藻类的统计学分析以及钙藻的超微构造方面的论文。本书还有许多论文论述了藻类在现代和古代环境中作为相的标志及沉积岩石学因素所起的作用。

对许多大学的欣然合作表示感谢，我们希望本书能够提供整个现代藻类研究主要趋向的一个良好断面。

对本书所有作者的信任，U. 朔尔 (U. Scholl) 先生在这次讨论会期间和会后的工作，以及海德尔堡斯普林格出版社职员在本书出版过程中的帮助，均在此一并表示感谢！

E. 弗吕格尔

目 录

蓝藻和叠层石

- 关于前寒武纪微生物化石的解释.....〔美〕St. 戈卢比克, E. S. 巴洪 (1)
- 叠层石性质和生态意义概念的发展.....〔比〕Cl. 蒙蒂 (13)
- 第一性生产量、藻席形成和石化作用——含氧的和兼性缺氧的藻菌的贡献.....
..... W. E. 克伦宾, Y. 科恩 (31)
- 骨骼叠层石.....〔英〕R. 赖丁 (45)
- 有孔虫藻核形石的环境意义.....〔波〕T. M. 佩里特 (49)
- 南非(阿扎尼亚)德兰士瓦省东北部前寒武纪德兰士瓦白云岩中的叠层石
.....〔西德〕R. 福斯特, H. 瓦亨多夫 (53)
- 赞比亚上元古界藻叠层石的环境意义.....〔赞〕A. 冈内蒂兰卡 (60)
- 摩洛哥前阿特拉斯山脉前寒武系和寒武系分界层的叠层石和凝块石的初步研究.....
.....〔西德〕M. 施米特, W. 莫宁格尔 (65)
- 印度喜马偕尔邦西下喜马拉雅山脉里菲叠层石.....〔印〕A. K. 辛哈 (70)
- 印度前寒武纪叠层石和叠层石礁的分布.....〔西德〕W. A. 施尼策尔 (82)
- 印度晚前寒武纪叠层石的沉积岩石学和地球化学研究.....
.....〔西德〕N. K. 斯里瓦斯塔瓦 (89)
- 纽芬兰东南康塞普西翁海湾下寒武统博纳维斯塔组藻类化石
.....〔纽芬兰〕A.-ST. 埃德霍恩, M. M. 安德森 (94)
- 波兰蔡希斯坦灰岩(上二叠统)中的叠层石
.....〔波〕T. M. 佩里特, T. S. 皮特考斯 (104)
- 法门阶泥晶灰岩起因于细菌的可能性.....〔法〕A. F. 莫林, D. 诺埃尔 (112)

绿 藻

- 绒枝藻类的发展史.....〔南〕M. 赫拉克, V. 科汉斯基-德维代, I. 古赛克 (118)
- 绒枝藻目化石的分类标准.....〔法〕J. P. 巴苏勒特, P. 贝尼埃, R. 德洛弗雷, P. 热诺特, M. 雅弗雷佐, A. F. 普瓦格南特, G. 塞贡扎克 (128)

红 藻

- 晚古生代的钙质红藻.....〔美〕J. L. 雷伊 (138)
- 中生代的红藻(综述).....〔法〕A. F. 普瓦格南特 (146)
- 珊瑚藻科现代种和化石种解剖构造的比较.....〔法〕M. 马修 (156)
- 希腊埃维厄岛一种湖相中新世核形石红藻(海索面目)的繁殖周期

.....(法) J. P. 阿道夫 (163)

亲缘关系问题

古生代钙藻的亲缘关系问题.....〔英〕R. 赖丁 (165)

托盘海绵类是钙藻但不是绒枝藻类.....〔西德〕S. 里切尔 (174)

论 Moravamminida 目和 Aoujgaliida 目(多孔动物门强海绵纲)——晚古生代的“假藻类”.....〔法〕H. 泰尔米埃, G. 泰尔米埃, D. 瓦夏德 (176)

生物统计学

化石藻类的统计学分析.....〔西德〕H. 措恩 (180)

超微构造

某些钙藻的骨骼构造.....〔西德〕G. 弗拉伊斯 (184)

藻类与沉积环境

大西洋大陆边缘沉积作用中钙藻的作用.....〔美〕J. D. 米利曼 (189)

咸水和淡水中石面微生物和石内微生物对碳酸盐岩的构成与分解
.....〔西德〕J. 施奈德 (201)

现代珊瑚藻构筑物中的碳酸盐胶结作用.....〔瑞典〕T. 亚历山德森 (211)

两种产生碳酸盐沉积物的藻类生态研究.....〔英〕D. 鲍森斯 (219)

红藻石的古地理意义——法国和土耳其中新统的一些实例
.....〔法〕F. 奥斯扎格-斯帕贝尔, A.-F. 普瓦格南特, A. 普瓦松 (226)

日内瓦(瑞士)周围地区下白垩统的钙藻——生物地层和沉积环境
.....〔瑞士〕M. A. 康拉德 (234)

西西里岛西北部上三叠统帕诺米德碳酸盐台地的藻类与沉积环境和动物组合的
关系.....〔意〕B.

阿巴蒂, K. 卡塔拉诺, B. 达尔根尼奥, P. 迪斯特范诺, R. 里科博诺 (240)

晚古生代底栖钙藻群落的环境模式.....〔西德〕E. 弗吕格尔 (250)

比利时迪南特和那慕尔盆地泥盆纪钙藻.....〔比〕H. H. 齐恩, E. 德里科特 (272)

美国西南部部分地区的某些奥陶纪和志留纪藻类
.....〔美〕D. F. 图米, D. 莱蒙纳 (278)

西班牙南部早寒武世藻类碳酸盐岩.....〔西〕I. 萨马雷诺 (285)

关于前寒武纪微生物化石的解释*

[美] St. 戈卢比克 E. S. 巴洪

1. 引言

近 20 年来,前寒武纪硅质岩石中含有微生物化石这个问题已经得到确证。同时,人们已经认识到这些早期微生物在生物地质化学演化方面的意义,并有文献表明它们通常与前寒武纪普遍存在的叠层构造有着密切的关系 (Schopf, 1970b; Licari 和 Cloud, 1972)。曾有人正式描述了大量前寒武纪的微生物化石 (Pflug, 1965, 1966; Schopf 和 Blacic, 1971)。根据这些(前寒武纪微生物化石的)描述和分类学上亲缘关系的鉴定,提出了关于早期进化事件,如光合作用 (Schopf et al., 1971)、固氮作用 (Cloud, 1974)、真核细胞组织 (Schopf, 1968, 1970b; Cloud et al., 1969) 及性作用 (Schopf 和 Cloud, 1971) 等发生时代的意见。然而,鉴定微生物化石所运用的这些标准,在许多情况下尚有疑问,从而使得现已普遍采用的一些结论仍处在不牢靠的基础上。

对现代形成藻席的蓝藻死后降解作用的研究 (Awramik et al., 1972) 表明,早期成岩作用可能是化石种类重要形态诱发变异的原因。与被降解的现代微生物的比较,已经在前寒武纪微生物化石的解释中得到了成功的应用 (Knoll et al., 1975; Knoll 和 Barghoorn, 1975; Golulić 和 Hofmann, 1976)。

为了改进微生物化石鉴定和解释的方法,现在可以扼要地介绍一下过去应用的和正在继续研究的一些原理和方法: 1. 在类似的现代环境中寻找极其相似的现存种类进行比较; 2. 研究现在自然种群的死后变化和早期成岩作用,并且实验性地转入研究分类上经过选择的人工培养的单一种群的死后变化和早期成岩作用; 3. 通过研究全新世沉积物中微生物的保存状况,继之以探求长期的变化; 4. 每当可能时,要研究整个种群并估量其形态上的变异性; 这种变异性包括细胞分裂方式和群体结构; 5. 为了建立和验证残缺不全的标本的解释标准,要特别注意少数保存良好的、分类上可提供最完整记录的化石。

在解释微生物化石时,下列问题看来是很重要的: 1. 微生物化石保存状态怎样? 2. 微生物化石成岩作用的性质、程度及其对形态的影响是什么? 3. 微生物可能在什么条件下保存? 4. 保存过程是怎样选择的? 这种选择是否对微生物化石组合有趋向性,如果有的话,那么哪些特殊结构比其它结构有保存更好的可能性?

2. 微生物化石的保存状态

化石组合,通常是趋向于具有硬体组织和骨架的生物。这种一般性的规律也适用于微小的生物,如球石藻、硅鞭藻和硅藻。然而,前寒武纪地层中还没有发现这样的微生物。大多数前寒武纪微生物化石是可以与现存的体质柔软的 (soft bodied) 蓝藻及细菌相比

* 原題 "Interpretation of Microbial Fossils with Special Reference to the Precambrian", 作者 St. Golubic and E. S. Barghoorn.

较的。

人们发现一些著名的微生物化石都埋藏于燧石层中。这些燧石(玉髓)的光学性质使之可能方便地在岩石薄片中进行原位研究,并通过控制氢氟酸的浸渍程度,以保持分离标本的原来状态(Schopf, 1970b)。埋藏于硅岩中的微体化石形态与埋藏于碳酸盐岩中的相比,前者似乎明显地比后者保存得好(Hofmann, 1974)。所保存结构的大小,大多数是从不到1微米至20微米左右,需用高倍、高分辨率的显微镜观察。

在高倍透射光学显微镜(TLM)和入射光学显微镜(ILM)下,结构轮廓通常是清晰的,颜色从黑褐色至红棕色。某些种类显出清晰程度不同的胞外色素,它标志着个体细胞或整个群体的包被和鞘。微生物的原来色素似乎完全消失,并代之以均一的颜色,这不取决于微生物的特性,而取决于保存条件。这种色素似乎是以炭质有机物(干酪根)为依据,可能富集有络合的或矿化的重金属(Pflug, 1967)。

用氢氟酸浸渍出硅质基质所得出的结构,保留其粘着情况和外部特征,并可用扫描电镜(SEM)进行观察(Schopf, 1970a)。在透射电镜(TEM)下,这种结构则成为纤维状、常为疏松的网状和不具详细结构的外部轮廓(Cloud和Hagen, 1965; Schopf, 1970a; Cloud和Licari, 1972),或呈现均质扇形轮廓的块体,偶尔有内孔(Oehler, 付印中)。球形似细胞结构的轮廓,当呈集合体填集时,通常融合接触成类似均质的、电子稠密的块体。个体细胞组织所产生的最初的膜状结构,呈网状和融合状,这两者都是在最初成岩的(Oehler, 1976)。正如Pflug(1967)所图示的,至少一些较粗糙的网状物可能是由于基质中的结晶生长所致。

在透射电镜下的高分辨图象,明显地表示出:保存下来的微体化石经受过严重的成岩变化的影响,以致用现存的微生物细胞的超微结构来明确的鉴定和辨别原核和真核结构是很困难的。因此,对现存微生物细胞的早期成岩变化的研究,就可以为微生物化石细胞的解释提供有关的资料。

3. 生物体结构的早期成岩作用

正常的死后情况,一个生物体经过形态和化学分解作用的几个步骤,它包括自溶作用以及各种分解微生物的酶解。这种降解速度,首先取决于生物体的结构性质和组成,特别是细胞壁的结构。

原核生物(蓝藻和细菌)以非常顽强而著称,能调解和适应极端的生活条件。虽然这对类群总体来说是正确的,但在种一级上它们却出现一些差别较大的特化类型,即对环境变化从极其敏感到非常迟钝。海生和淡水浮游的以及长期水下底栖的种类,对降解作用的抵御能力通常是很差的。它们在渗透压和温度稍有变化时就突然分解,保留很少或看不出生物结构。而这个范围的另一种极端的情况是某些潮间带的种类,以及象生活在间歇潮湿的裸露岩石上的种类。这些微生物能够适应屡次完全干燥的时期,并且在它们死后剩下大量的结构残留物。

体质柔软而微小的真核生物,在适应的类型和结构方面也有与上述原核生物相似的情况。例如小的鞭毛类就是属于对环境变化非常敏感的生物,在采集的几分钟内就产生爆发性的分解,留下无法辨别的球形原生质小滴。另一种极端的情况是许多单细胞的藻类和真菌及其孢子,它们具有坚硬的由多层的纤维素、几丁质和其它抗解化合物形成

的细胞壁。然而,在结构类型与环境之间的相互关系方面,真核生物比原核生物更不明显。微生物可能成为化石的选择作用(在原核和真核生物中,这种选择作用更偏向于抗解结构),总是在适于微生物组合生存的环境这样的水平面上进行。某些环境象某些微生物类群一样,与其它环境相比在化石记录中有更好的反映。

微生物死亡以后,有机质转变成简单的无机化合物,可能需要一种到几种特殊的分解过程。这样的最终结果,是结构完全消失。然而,在自然界这种分解作用既不理想也不完全,它们可以在不同阶段上被抑制、终止或改变,从而保存了选择的物质和相应的形态特征,增加了化石组合种类的变异性。

分解作用本身可以改变微环境和改变分解继续进行的条件。它们可以改变氧化还原电位和 pH 值,进而改变金属和其它元素的可溶性状况。例如一种强烈需氧的分解作用,这种分解作用经常是很充分和完全的,由于耗尽了环境里的氧而成了自身的极限。然后进入了厌氧分解作用的条件,并且一批不同的微生物兴盛起来。然而,有机质的完全厌氧的分解作用需要几个步骤,是由不同的特殊分解以连续程序完成的。这些条件在自然界未必都能遇到,以至厌氧分解作用经常停留在不完全的阶段。当出现极端的情况(例如高盐度,低 pH 值)时,其它环境因素可以进一步限制正在分解的植物群,并且对生物机体结构的保存有重大影响。例如阿布扎比萨布哈卤水底下,保存的蓝藻绿色色素细胞结构已达 8000 年之久 (Golubić, 1973)。在沼泽中保存有机体残骸,这是大家所熟知的。

一般设想,微生物化石化作用的最好条件是早期包埋于矿物基质之中。然而,在软质沉积物中的不完全降解作用,可以延长其中发生矿化的时间,这样就增加了微生物化石化作用的机会。

4. 原核生物组织

现今,人们通常认为生命自起源以来,进化上最重要的阶段是在原核和真核细胞组织之间。同时也已经证明:在整个漫长的前寒武纪,很可能在完全保持机能生态系的真核生物进化之前,原核生物曾统治着地球,在原核生物组织的水平上发展的主要代谢途径和作为生境的地球的重要变化,可能大都起因于这些原核生物。还有,尽管它们的组织是古老和保守的,但其本身的数量就已证明这种组织是非常成功的,并依据原核生物在现代生态系中占据生态小生境的情况,表明了机能生态系的重要性。它们现代代谢类型的多样性远远超过更加复杂和进步的真核生物。

许多早、中前寒武纪的微生物很难与现代的种类相比较,这部分原因是因其简单,但也可能是由于巨大的进化上的间隔。然而,某些中前寒武纪的种类(如贝尔彻古石囊藻 *Eoentophysalis belcherensis* Hofmann, 19 亿年)和许多晚前寒武纪的种类,都可以容易地与现存的蓝藻类的属相比较 (Schopf, 1968; Licari 和 Cloud, 1972)。推测最初真核生物出现的时候,世界上就已经分布有常见的、至今尚存的原核类型的生物了。

原核和真核细胞组织之间的差别,在现代微生物的超微结构上是很明显的。然而,由于成岩变化的关系,这种方法用于微生物化石却不令人满意,以致使鉴定工作基本上停留在依靠比较外部特征和细胞排列方式的水平上。因此,在能够有把握地认为一个已知的形态是属真核生物之前,首先要检查一下是否属原核生物所产生的各种形态类型,看来是有道理的。

在蓝藻中已达到最进步的原核生物组织,并且在原核生物中形成了相当高的形态上的多样性。作为光合作用的微生物和原始的生产者,它们在营养金字塔中居于基底位置,可以预料它们在古代原核生物的生态系中的丰度,至少比现代的异养生物要高一个数量级。因此,就前寒武纪微生物化石的理想解释模式来说,现代蓝藻则是一种最适当的选择对象。

有人研究了海洋潮间带和浅水藻席中现代微生物死后的降解作用 (Awramik et al., 1972), 在许多方面类似化石叠层石层的一种环境 (Hofmann, 1974; Golubić 和 Hofmann, 1976)。已研究的蓝藻特征是以球形或丝状的细胞结构以及产生一种胞外胶状物质,这种胶状物常常是成层的,并以黄褐色、依赖光的色素着色的。微生物死后容易失水而收缩。在所有研究过的蓝藻中,细胞结构的变形比其胞外包被要大得多。另外,在细胞完全分解后,具有色素沉着的包被还经常继续保存。

在沙克湾 (澳大利亚) 和波斯湾的现代叠层石中占优势的大石囊藻 *Entophysalis major* Ercegović, 表明了许多典型球形蓝藻的收缩模式。由于逐渐收缩,并且这种收缩叠加在细胞分裂周期上,形成一个种类谱(插图 1)。多层胶质包被包裹的一个球形细胞,由于塌陷而体积减小,产生一个表面平坦(后来内凹)的多面体(插图 1a, I 和 II), 进一步收缩使之细胞完全瓦解和实体缩小。在细胞结构完全分解之后,胞外包被经常按其细胞形态保留下来(插图 1a, III 和 IV)。假如细胞在分裂期死亡,于两个分离部分的连接处和新形成细胞壁的部位收缩而形成哑铃形(插图 1b, I—III)。但是,由于潮湿的影响,这种变形可以使细胞实体转移到内包被(插图 1b, IV)。如果在细胞分裂后(即细胞壁完全形成之前)立即死亡,细胞可能由于较薄弱一边的反折而呈现不对称的坍塌,产生一个侧面观为半月形的凹凸体(插图 1c, I—III)。在另外的情况下,它还可能继续类型 b 的变形,产生一种珍珠状体(插图 1d, I—III)。但在各种情况下,外面的包被则都很少变形(插图 1, 纵列 IV)。

在细胞内容物和胞外物质之间,密度差越大,收缩就越强,它以渗透敏感的质膜为界。

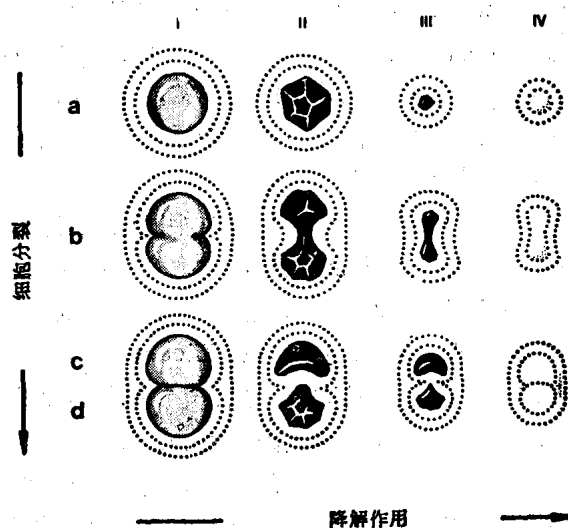


插图 1 进行降解并且这种降解叠加在分裂周期上的一个球形蓝藻 (石囊藻 *Entophysalis*) 的早期成岩作用,呈四个收缩序列 (a—d), 纵列 IV 只有空的包被。



这些细胞壁层似乎紧贴质膜,并且随着细胞内容物的变形与瓦解而产生许多皱纹。然而,外面的包被层在密度相近的区域,则界限消失。它们由于失水,就象泄了气的皮球那样均匀地收缩。只有最里面的包被由瓦解的细胞所充满(图版 I, 图 1,3 和 11, 箭头指处)。在现代的石囊藻属 *Entophysalis* 中发现的各种收缩形态(图版 I, 图 1,3), 已在中前寒武纪的贝尔彻古石囊藻 *Eoentophysalis belcherensis* Hofmann 中被识别出来(Golubić 和 Hofmann, 1976)。图版 I 中的图 1 和 11, 分别用箭头标出可以比较的哑铃形收缩形态的各种情况。在许多前寒武纪的种类中发现了(图版 I, 图 12)与人工培养的膨胀色球藻 *Chroococcus turgidus* (Kützinger) Naegeli (图版 I, 图 2) 收缩形态相似的情形(Knoll 和 Barghoorn, 1975)。

整个群体(细胞群)形态取决于细胞分裂序列及其随后在有些内聚的胶状衬质中排列的情况。以这样群体结构为特征的现代真核生物,为解释微生物化石提供了启示性的比较资料。

石囊藻属 *Entophysalis* 明显地分裂成三个成正交的面,形成立体的包裹。由于在共同的胶质包被里的移位和密集,产生了这种模式的变异体(Golubić, 1976a)。在以三个垂直面分裂的一些蓝藻中,下列的密集形态是常见的——四面体形的四分体群系和多面体的填集。细胞两次分裂后,产生的四个细胞通常成板状排列。在三次分裂后形成 8 个细胞的三度立体排列,如蓝藻中的立方藻属 *Eucapsis* (插图 2a)。Licari 和 Cloud (1972) 在澳大利亚 16 亿年的安乐溪组(Paradise Creek formation)的硅化叠层石中发现了一种类似的种类。然而,在大量的具有紧密包被的色球藻属 *Chroococcus* 的一些种中,第二次分裂后的四个细胞经常发生移位,结果使这种包裹达到最小的面积与体积比——形成一个四面体形的四分体。这种机械的“转动”,可以解释为该分裂面旋转一半与另一分裂面成 90° , 随后细胞沿旋转轴结合在一起(插图 2b)。在澳大利亚 9 亿年的苦泉组中发现了一些四面体形的四分体,将其定为帝王古四边藻 *Eotetrahedron princeps* Schopf et Blacic, 推测是一种以减数分裂和有性生殖为特征的真核生物(图版 I, 图 13)。Knoll 和 Barghoorn (1975) 按照色球藻属 *Chroococcus* 现存种类的细胞分裂和密集模式,把这些四分体解释成原核生物。在化石群中存在有三分体而支持了这种解释,因为减数分裂是同步的。

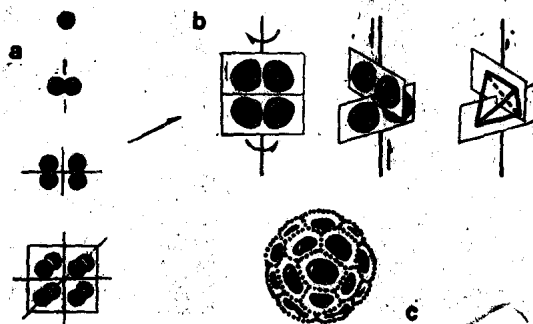
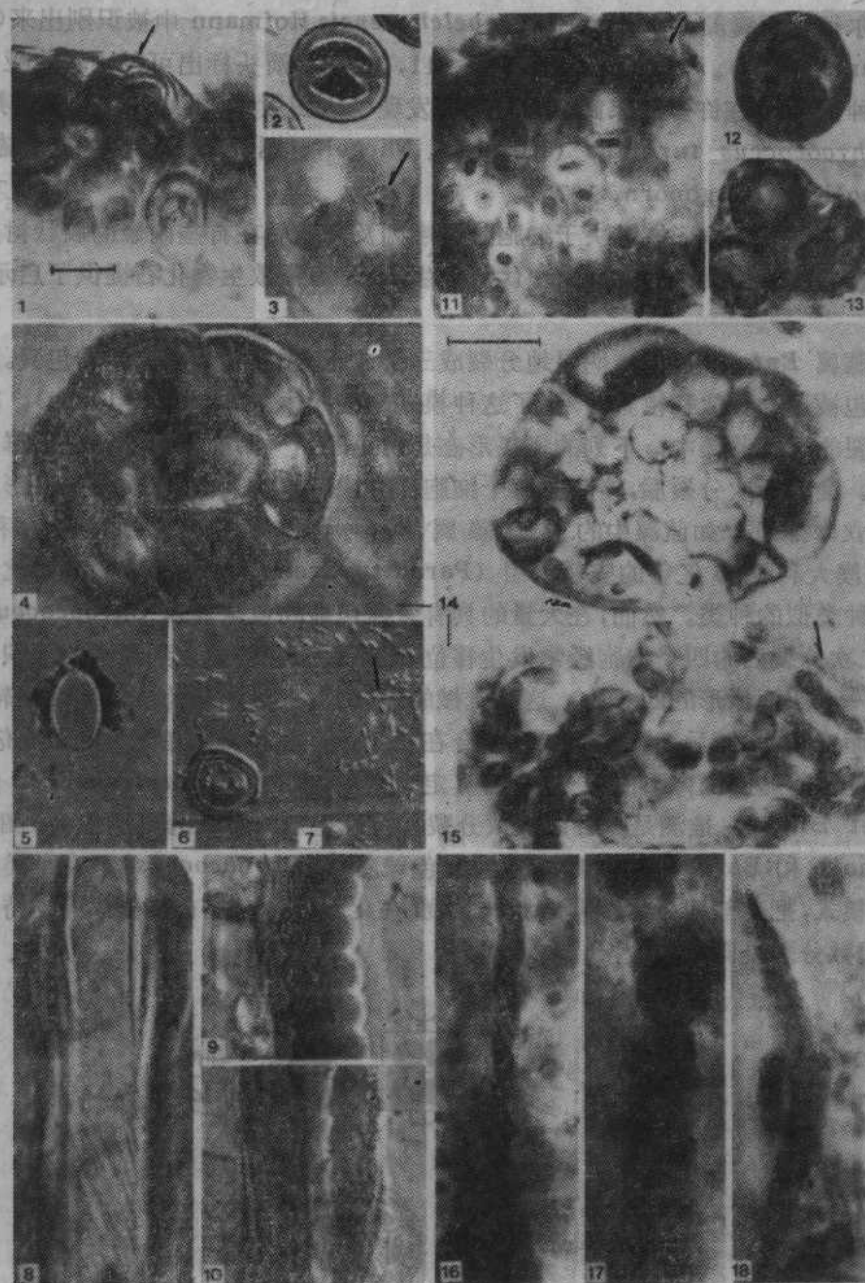


插图 2a—c 球形蓝藻的三度细胞分裂

- (a) 连续三次分裂,结果 8 个细胞形成立体排列(立方藻属 *Eucapsis*);
- (b) 两次分裂后四个细胞机械的重新排列,在密集的情况下形成一个四面体(色球藻属 *Chroococcus*);
- (c) 在一个紧密的细胞集合体里的多面体包被填集(粘球藻属 *Gloeocapsa*)。



图版I

總代理：三和藥業有限公司

图 版 I

经选择的现代微生物(左,图 1—10)和前寒武纪微生物化石(右,图 11—18)之间的比较。线条比例尺长为 10 微米。图 14 中的线条比例尺代表图 1, 14 和 15;图 1 中的线条比例尺代表其余全部显微照片。

左: 现代微生物

图 1. 波斯湾阿布扎比潮间带下部的大石囊藻 *Entophysalis major* Ercegovic, 具色素的群体表面; 箭头指处是一个分裂细胞的哑铃形收缩体及其包被。

图 2. 人工培养的膨胀色球藻 *Chroococcus turgidus* (Kütz.) Naeg., 分裂细胞的不同收缩体。

图 3. 大石囊藻 *Entophysalis major* 收缩细胞的四面体排列, 第四个细胞位于后面; 箭头指处是变形的内包被。

图 4. 巴哈马的安的列斯群岛潮间带藻席的粘杆藻(未定种) *Gloeotheca* sp. 个体包被的多面体填集。

图 5. 在卵胞藻(未定种) *Cocconeis* sp. (无柄硅藻)细胞分泌物中的铁堆积。

图 6. 一个绿藻包被中的铁堆积。

图 7. 在一个平面上分裂的无柄细菌(杆菌)。

图 5—7 采自美国马萨诸塞州布扎德 (Buzzard) 湾一个裸露斜坡 3 米深的泥水界面上。

图 8. 河口鞘丝藻 *Lyngbya aestuarii* (Mert) Liebm 形成的左旋鞘。

图 9. 巴哈马的安的列斯群岛潮间带的一种海相具有歧散状鞘结构的伪枝藻属 *Scytonema* 的膨胀细胞。

图 10. 具有歧散状鞘的伪枝藻属 *Scytonema* (与图版 I 图 9 相同)的两极分化的收缩。

右: 微生物化石

图 11, 14, 15 采自加拿大贝尔彻岛组(19 亿年);图 12, 13, 16—18 采自澳大利亚苦泉组(9 亿年)。

图 11. 贝尔彻古石囊藻 *Eoentophysalis belcherensis* Hofmann, 一些以多面体包被包裹的各种不同分裂状态的收缩细胞。箭头指处是一个分裂细胞的哑铃形收缩和它的包被(比较图版 I 图 1, 4 和插图 1b)。

图 12. 小型古对藻 *Eozygion minutum* Schopf et Blacik, 分裂细胞的不同收缩情况(比较图版图 2 和插图 1c, d)。

图 13. 帝王古四边藻 *Eotetrahedron princeps* Schopf (比较图版 I 图 3 及插图 2b)。

图 14. 贝尔彻古石囊藻 *Eoentophysalis belcherensis*, 分裂的具有多面体填集结构的群体(比较图版 I 图 4 和插图 1c)。

图 15. 摩尔古聚球藻 *Eosynechococcus moorei* Hofmann, 左边是细胞螺旋形填集而成的一个集合体;箭头指处是一个线性分裂的细胞系列。

图 16. 澳大利亚缠丝藻 *Heliconema australiense* Schopf, 似带状的螺旋结构,可能是颤藻类的鞘(比较图版 I 图 8 和插图 5a)。

图 17. 巴洪古鞘丝藻 *Palaeolyngbya barghoorniana* Schopf, 分离的藻丝细胞(比较图版 I 图 8, 9)。

图 18. *Candiculophycus rivularioids* Schopf, 膨胀的藻丝细胞末端变细,可能是局部收缩的缘故。

多面体填集的形态,取决于在一个密封的共同包被里大量细胞或细胞包被互相填集 的密度(插图 2c)。它在现代蓝藻(图版 I, 图 4) 和前寒武纪化石中(图版 I, 图 14) 都是 常见的。前寒武纪的古石囊藻属 *Eoentophysalis* (Hofmann, 1976), 古宽球藻属 *Palaeopleurocapsa* (Knoll et al., 1975) 等中观察到的填集现象与 现代的粘球藻属 *Gloeocapsa*, 粘杆藻属 *Gloeolheca*, 以及石囊藻属 *Entophysalis* (色球藻目) 和蓝枝 藻属 *Hyella*, 宽球藻属 *Pleurocapsa* 及异球藻属 *Xenococcus* (宽球藻目) 中的填集 现象相似。

在两个平面上分裂的蓝藻中,多次分裂的正常序列是一种平板状群体,此平板状群体 是借助胞外的胶状物质粘在一起的(插图 3a, b),如在平裂藻属 *Merismopedia* However 中,两度的细胞分裂伴随有单向的凝胶产物(垂直于这些分裂),这可能导致形成空心 球形的群体,如束球藻属 *Gomphosphaeria* 和腔球藻属 *Coelosphaerium*。从加拿大冈 弗林特铁组获得的中前寒武纪化石泰勒古球藻 *Eosphaera tyleri* Barghoorn (Barghoorn 和 Tyley, 1965) 的最近解释——Kazmierczak (1975) 认为可能是一种具有周围 细胞排列的空心球,它可以与古代和现生的真核生物团藻科 *Volvocaceae* 相比较。这 里值得注意的是,在球形原核生物的水平上也已经达到了空心球形态。

球形蓝藻的几个属和细菌中的杆菌,是以细胞在一个平面上分裂繁殖的。假如细胞在 每次分裂之后不散开的话,这种正常的结果是形成一个细胞系列(插图 4a)。这是拓殖稳 定培养基的现代细菌的情况(图版 I, 图 7, 箭头指处)。有人还描述了采自中前寒武系贝 尔彻岛组的摩尔古聚球藻 *Eosynechococcus moorei* (Hofmann, 1976) (图版 I, 图 15, 箭头指处)。现代蓝藻的聚球藻属 *Synechococcus*, 当在琼脂培养基上生长时就产 生这样的系列;在自然界里,它通常是分散的。螺旋群体和球形聚合体(插图 4b) 存在 于有胞外胶状包被的属——隐杆藻属 *Aphanothece* 和粘杆藻属 *Gloeothece* 中(图版 I, 图 4)。在古聚球藻属 *Eosynechococcus* 中则显示出群体的开始(图版 I, 图 15, 左)。

丝状蓝藻的藻丝群系,基本上是基于线性细胞分裂。真正的藻丝分支——它存在 于 最进步的种类(真枝藻类)——是由于分裂平面的变化引起的 (Golubić, 1976)。丝状蓝

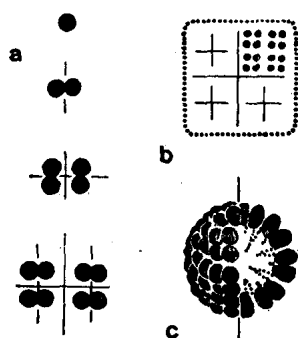


插图 3a—c 球形蓝藻的两度细胞分裂

- (a) 连续三次分裂,结果 8 个细胞形成平板状排列;
- (b) 64 个细胞的平板状群体(平裂藻属 *Merismopedia*);
- (c) 由于两度细胞分裂并当产生单向、向心的凝胶产物连接时,形成空心球形的群体(束球藻属 *Gomphosphaeria*)。

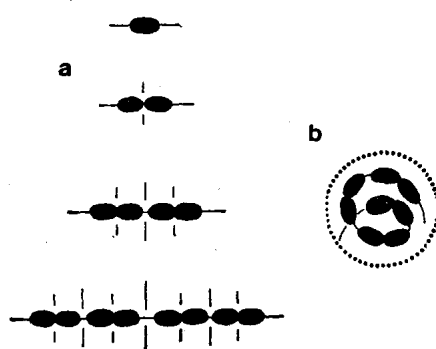


插图 4a, b 球形蓝藻的线性细胞分裂

- (a) 连续三次分裂产生一个细胞系列 (聚球藻属 *Synechococcus*);
- (b) 在胞外有凝胶存在的情况,一个分 裂轴的螺旋变形产生的球形群体 (隐杆藻属 *Aphanothece*)。

藻死后的细胞降解和收缩形态在许多方面也是一些科、属的特点,并且在现代藻席群落里都可以观察到,它们球形的成员边挨边地靠在一起。

在颤藻科 *Oscillatoriaceae* 里,基本的细胞形状为圆柱形,在它圆形的基部与相邻的细胞相连。圆筒形细胞的收缩情况,按照 Thompson (1917) 描述的一种模式,由收缩而形成线轴状或鱼脊椎状的群体。通常在收缩的同时,细胞彼此分离(插图 5a, I—III)。在丝状的蓝藻中,胞外胶状包被通常被称作“鞘”。如在球形的种类里,它们有较高的抗解能力,并且变形也比这些圆柱形细胞小。另外,丝状蓝藻具有能滑出鞘外而形成新藻的能力。这种习性对营造叠层石是非常适合的。作为一种推论,可以预料丝状蓝藻的鞘比起细胞结构来,在沉积物里既有较高化石化的可能性,也有较多的产出率。所以,有可能大多数不具隔膜的前寒武纪丝状种类,事实上是蓝藻的空鞘 (Schopf, 1968), 而不是真菌和管状蓝藻。

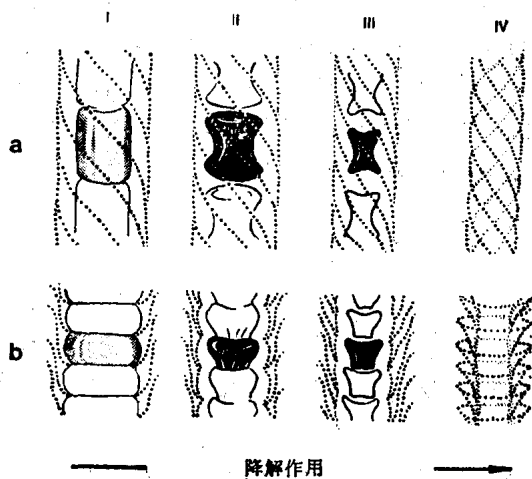


插图 5a, b 丝状蓝藻的早期降解

- (a) 一种颤藻科的种类(鞘丝藻属 *Lyngbya*) 的降解: 细胞收缩成线轴形,鞘是一种前进的螺旋形(螺丝钉状);
- (b) 一种伪枝藻科的种类(伪枝藻属 *Scytonema*) 的降解: 细胞收缩成脊椎形、截锥形的系列,鞘是由套入的漏斗形单位组成。

颤藻科 *Oscillatoriaceae* 绝大多数成员的滑移运动是一种前进的螺旋(螺钉)形,右旋的和左旋的两者都有,并代表一种遗传学上的不变性。鞘以同样的方式形成,在死的和化石材料上都可以识别出滑移类型(插图 5a, IV)。图版 I 图 8 表明采自西德威廉港附近梅卢思 (Melurn) 岛藻席的现生的河口鞘丝藻 *Lyngbya aesturii* (Mertens) Lieberman 的鞘结构。澳大利亚缠丝藻 *Heliconema australiense* Schopf 显示出一种似带状的螺旋,可能代表颤藻科中比较细的类型的鞘 (Schopf, 1968) (图版 I, 图 16)。

伪枝藻科 *Scytonemataceae* 包括结实而厚鞘的异胞蓝藻。这些鞘从来不作螺旋式包裹,但经常是分叉的,鞘是由连续产生的漏斗形的细胞组成,这些漏斗互相套叠(插图 5b)。这种鞘由于两极分化的不对称而揭示了丝状的生长方向,并且表明已经产生的单个漏斗形的细胞结构。只有在这些细胞发生了收缩之后,才显出这样的不对称,即一个最初为双面凸的膨胀柱形细胞出现较小的基部向下的圆锥形变形(插图 5b, I—III)。人们在晚前寒武纪多节褐毛藻 *Halythrix nodosa* Schopf 中发现收缩的细胞有类似的不对称

(Schopf, 1968, 图版 77, 图 7)。还发现了保存在白垩纪碳酸盐岩里的分离的伪枝藻属 *Scytonema* 的鞘(插图 5b, IV), 并被描述为 *Aeolisaccus kotori* Radoicic (De Castro, 1975)。

收缩未必涉及到群系的全部细胞, 图版 I 图 14 就显示了收缩的不同程度。同一藻丝的各部分, 通常是尾部出现较强烈的收缩(在现代的水鞘藻属 *Hydrocoleum* 和微鞘藻属 *Microcoleus* 中就是这种情况), 以至藻丝出现逐渐变细的情况。采自苦泉组的被描述成一种可能是胶须藻科的 *Caudiculophycus* Schopf (1968) (图版 I, 图 18), 一些逐渐变细的藻丝可以很好地表示末端收缩, 因为变细的细胞没有显示出现代胶须藻科 *Rivulariaceae* 的拉长类型。在这种藻丝上的其它细胞, 以及巴洪古鞘颤藻 *Palaeolyngbya barghoorniana* Schopf (1968) (图版 I, 图 17) 的那些细胞, 表明了化石化时的一种膨胀的状态, 而缺乏收缩变形。然而, 其中的某些细胞正在从藻丝上分离, 这是在现代河口鞘丝藻 *Lyngbya aestuarii* 中经常能观察到的一种现象。某些现代蓝藻(假鱼腥藻属 *Pseudanabaena*) 的降解可能是“爆炸性”的: 藻丝中的单个细胞在体积上增大, 并且有时破裂。在化石种类中发现的这样加大细胞, 一直被解释为可能的异形胞, 并且它们的出现是与脱氮作用相关联的 (Licari 和 Cloud, 1972)。然而, 还发现了确凿的前寒武纪孢囊 (Cloud et al., 1969) 或异形胞。

5. 结论

现代细胞结构的早期成岩作用, 在形态上将发生明显的改变, 并且结构的体积也随之减少。同样, 这可能适用于微生物化石。微生物化石保存的状态似乎也确证了这种假定。这种情况, 使之辨认微生物化石及其分类上的亲缘关系, 以及识别作为辅助判断标志的细胞来说都受到限制。

为了与瓦解的细胞结构相比较, 观察蓝藻胞外包被和鞘保存的情况是特别重要的。以球形、似细胞轮廓、内具有小颗粒为特征的微生物化石, 目前被认为是单或复包被之内的原核细胞收缩, 而不是真核细胞里核的剩余物或一些细胞器。这并不意味着所有前寒武纪微生物都被认为是原核细胞, 而却意味在化石记录中原核和真核细胞之间区别可能比以前所预料的还要困难。

前寒武纪真核生物的一种非常有说服力的解释, 是关于 *Glenobotrydion aenigmatitis* Schopf 透射电镜观察的著作, 作为一种真核生物的球形细胞, 保存有胞内膜的残留物和一个残余的淀粉核体 (Oehler, 在付印中)。尽管这种结论得到一些细微特征的支持, 如边缘颗粒的位置及其不导电性、组成细胞轮廓的结构与其内膜的结构的不同性质等, 然而, 它仍然是不明确的。因为原核和真核细胞都具有可以显示类似不导电的内容物, 都有胞内膜结构(如类囊体), 同时也都可以有胞外胶质包被。一个真核细胞的独有特征——双重膜里具有胞内细胞的填集, 在化石中证实是不可能的。人们对真核微生物的降解和早期成岩作用的情况了解得不多, 虽然真核生物的存在是无疑的, 但是我们关于显生宙微生物化石方面的知识还是十分微薄的。

虽然胞外产物的金属螯合作用 (Sorensen 和 Conover, 1962; Walsby, 1974) 是可靠的, 但对细胞包被优先保存的原因是不清楚的。利用电子探针 (ARL-EMX-SM 型), 在现代伪枝藻属 *Scytonema* 的鞘中发现多斑状铁的富集, 干重达 10% (M. Tarkian,