

古植物学基础

С. В. Мейен

Основы палеоботаники

杜宽平 蔡重阳 杨 菁 等译



古植物学基础

[苏] 塞吉 B. 梅茵 著

杜宽平 蔡重阳 杨 菁 等译

中国地质大学出版社

· (鄂)新登字第 12 号 ·

内 容 提 要

已故的苏联古植物学家 С. В. МЕШЕН 著的《古植物学基础 (ОСНОВЫ ПАЛЕОБОТАНИКИ)》名著, 于 1987 年出版, 英文版在苏、英、美等国面世后, 引起国际古植物界同仁的普遍反响而给予高度评价。这是第一本内容几乎包括现代古植物学所有领域: 系统学、孢粉学、表皮构造、植物区系学及与其它学科的关系等的古植物学教本。

本书特点是: 题材新颖、面广, 涉及到全球的研究成果; 有一套作者自己的系统和风格。插图全是新设计的, 印刷精美, 简明, 经济; 理论观点独特, 给读者以清新感, 具有刺激人们思维的推动力; 跳出了传统古植物学窠臼, 增添许多与古植物学有关的地质学和生物学方面的新内容, 富有吸引力。本书是作者能给人间的一纸恩札; 欣之, 本社推出中文本, 献给我们广大读者。

本书可供地学类和生物学类各专业的师生从事科研、教学、生产实践人员使用。

Мешен С. В. Основы палеоботаники. Сравнительное описание. М.: Изд-во, 1987.

古植物学基础

①

[苏] 塞古·В. 梅尚 著

杜宽平、蔡重阳、杨 贵 等译

出版发行 中国地质大学出版社 (武汉市·喻家山·邮政编码 430064)

责任编辑 褚松和 责任校对 熊华珍

印 刷 湖北国营人民大垸印刷厂

开本 787×1092 1/16 印张 20.5/16 字数 525 千字

1991 年 8 月第 1 版 1991 年 8 月第 1 次印刷 印数 1—1000 册

ISBN 7-5625-0659-0/Q·6 定价: 17.50 元

序

世界著名古植物学家、苏联梅茵 (C. B. MEЙН) 博士编著的《古植物学基础》，由杜宽平、蔡重阳等同志合译的中文版本，即将由中国地质大学出版社出版，这是我国古植物学界的一个喜讯。

这本书不同于以往任何一本古植物学基础或教程之类的著述。它不仅内容充实、富有新意和独具特色，而且在取材与编排上也和传统的手法不同。过去出版的类似教科书的内容大都以欧美学者的资料为主，这本书却主要取材于苏联学者、尤其是梅茵本人的研究成果和根据他长期工作实践中的心得体会编写而成。因而，它的某些章节，说它们是反映了古植物学上俄罗斯学派观点的专著，也不过分。当然，作为一本传授古植物学基础知识的教本，作者没有忽视欧美和其它地区古植物学者的重大成就，也适当地摘取了他们不少的精彩内容及其重要的学术思想，同时也反映了 80 年代国际古植物学上的高水平成果与主要动向。

本书最大特点和富有科学兴趣的是几乎处处呈现着新的气概。只从“化石植物的分类和命名原则”一章的内容，就可看出作者的渊博知识和深邃的洞察力。他在充分论述了化石植物命名、分类上存在的各种弊端、混乱现象和实际工作中难以应用的困惑后，率先建议用“卫星属” (satellite genera) 来概括 *Pecopteris*, *Cladophlebis*, *Ginkgoites*, *Baiera* 等等，这些连其科目都无法确定的原来视为形态属的植物。这是一种比较符合实际的科学表达办法。这一章虽不是本书主旨所在，已可看出作者所下的功夫和他对科学工作的严谨态度与创新精神。

“化石植物的系统分类”是本书的重心所在，也是作者倾注心力最多的部分，占有最大的篇幅，涉及从细菌到被子植物、整个植物界的各大类群。但是，作者的主要精力是放在能够提供较多实证资料的化石植物类群上，其它部门仅作一般的简明介绍。作者学术思想最具代表性的表现，是在有关某些化石类群的形态演化和系统分类问题上。他在系统分类上的新观点主要以自己对裸子植物系统发育的理解为基础，并且特别看重其生殖器官和种子的解剖特征，以及一般人不太熟悉的毛状叶类 (*trichopityans*) 和叉叶类 (*dicranophylls*) 在演化序列上所起的枢纽作用。于是，本书建立的植物界系统分类或有关维管植物系统发育的框架，完全是以一种崭新的面貌出现。在这里找不到种子蕨这一大类通常应有的地位，而是将人们熟知的一些古、中生代种子蕨植物分别改归于作者的银杏纲 (*Ginkgopsida*) 或苏铁纲 (*Cycadopsida*) 中。银杏植物 (*Ginkgos*) 在这里被从松柏类分出来，并和游离于其近族之外的科达植物，与盾籽植物 (*peltasperms*) 并列一起。此外，他另创建一套新名称来取代人们习用的化石植物类群，如用鲍曼类 (*bowmanites*) 替代楔叶类 (*sphenophylls*)，用阿尔伯羊齿植物 (*arberians*) 替代舌羊齿植物 (*glossopterids*)。凡此等等，都可说是作者不同于一般的创举。

作者对被子植物的起源于本内苏铁学说，也提出了新见解。他认为，本内苏铁植物的生殖器官有可能借助于性别异位 (*gamoheterotopy*) 而演化成被子植物的心皮，从而超越了前人认为本内苏铁植物演变到被子植物之间难以逾越的障碍。

当然，作者的这些创举和不同于一般的学术思想，大多有待新发现和进一步研究的验证或充实订正；有的不一定恰当，并引起了不少争议。不管怎样，作者希望为高等化石植物某些类群，从其命名、形态分类到系统发育等，提供一个更为科学与合理的方案，使它们能够

与现代高等植物的分类系统更好地相互对应的迫切心意，则是人们应当理解和赞许的。而且作者的某些见解或新意，即使考虑欠周或争议甚大，它们至少引起人们的极大兴趣，同时也是给人们以很大启迪的有益尝试。

梅茵是研究苏联晚古生代安加拉植物群及有关问题的著名学者。本书最后两章用很大篇幅撰写有关古植物地理区系以及古植物学和其它自然历史科学的关系，正是发挥他所长的篇章。内有不少部分可说是他过去工作的继续与深化；同时既有不少引人入胜的新观点，也有给人启发和值得深思的问题。

本书引用资料繁多，有利于读者对某些问题深入探讨的参考。但也有不足之处，如涉及中国的资料就很有限，虽然这可能是由于 60 年代中苏历史事件的影响。

这本书的重要性及其在苏联和国际学术界赢得的声誉，仅下列两点就足以证明。它的英文版本在欧美，和俄文版本在莫斯科于 1987 年 3 月几乎是同时问世的。另外，梅茵逝世后，正因为编著本书的贡献而荣获苏联政府颁发的国家奖。因而，这本书中译本的出版，对中国古植物学界，特别是对我们进一步了解苏联古植物学的成就和某些学术思想倾向，无疑的是很有益的。

李星学

1991 年 4 月初于南京

绪 言

60年代末至70年代初,我国出版的俄文版古植物学参考书有А. Н. Криштофович写的《古植物学》和В. А. Вахрамеев等编著的上下两卷本《古生物学基础》。至于近20年所获得的古植物学资料,我国的一些古植物学汇编皆未收入;只有某些最重要的资料见诸于系列丛书《植物的生活(Жизнь растений)》。然而,近20年来,由于新发现了许多植物化石,还由于明显提高了对植物形态学研究的要求以及技术方法的革新(例如广泛应用扫描电镜和透射电镜、将植物化石标本进行连续切片、各种浸渍方法、等等),古植物学已有很大变化。所有这些就导致根本上重新认识原蕨类植物(Propteridophyt)(《裸蕨类, Psilophyt》),前裸子植物(Progymnosperms), 丽木类(Callistophytans), 盾形种子类(Peltasperms), 薄球果类(Lep-tostrobans)(《茨康叶类, Czekanowskias》), 古老被子植物以及其他植物类群,从而又必然影响古植物地理区系的概念。

编著本书之目的是要汇总近20年来所积累的资料,特别是关于植物系统分类和古植物地理区系的资料。植物系统、分类的选用是极其困难的。我们找不到两本选用相同系统分类的参考书或教材。即使大家都承认其范围相当的同—分类,其级别有时也相差很大,如水韭类可从科到纲。本书中力求把分类级别搞得低一些,而分类范围宽一些;以便将许多古植物纳入系统内。我所选用的分类都是最成熟、稳定的。古植物的许多科、目和纲等名称,以往是根据叶部营养体的属名(如Cordaites, Phyllothece, 等等)命名的;因而就导致了无法解决的分类型及命名问题。对于这样的分类,在可能的情况下,我都予以重新命名,并附以相应的说明。

如果植物化石材料对于某一类群的分类起着重要作用,就对该类群进行分类进行详尽描述。然而,若是植物化石材料只是扩大了某类群的范围而未能对由现代分子所提供的性状有所重要补充的话,则对该类群的描述就简略些。对于包括陆生高等植物(Higher plant)在内的高等级的古植物分类单位的描述详细些;相反,对低等植物的描述则简略些。本书未植物古生态学进行研究,因为已经有了В. А. Красилов(1972)著的《陆地植物古生态学》。

作者所引用的名词术语,许多植物学教材已有解释,读者比较熟悉;但有一些名词术语,是在本书中首次出现的,并作了解释。我所提出的术语“卫星属(Satellite genera)”,经常在本书中出现。所谓卫星属,即未被正式地划归某一属以上分类单位内的属,只是为了信息检索,有条件地将之与属以上分类单位联系起来。

本书对古植物学的诸理论问题,包括有关分类和命名原则等理论,都未加阐述。对于不了解这方面理论原则的读者应当知道,在古植物学中,对于植物的不同部位(器官)(如分散的叶、茎、种籽等等),广泛采用了互不相关的属名,尽管众所周知这些器官属在生活时是联合在一起的。即便是植物的相同部位,如果其保存程度相差悬殊,也可以采用不同的属名;因而,其描述和鉴定的详细程度和精度也允许不同。

有关“新生代植物区系”那一节,我请了М. А. Ахметьев撰写。所有插图均由作者编绘的。

在本书的编著过程中,М. А. Ахметьев, В. А. Вахрамеев, Н. А. Волков, А. Б. Герман,

Л. В. Глухов, А. В. Гоманьков, Г. А. Заварзин, И. А. Игнатьев, И. Н. Крылов, М. А. Мейен, В. В. Меннер, Т. И. Серебряков, Б. С. Соколов, М. П. Соповьев, А. Л. Тахтаджян等人参加了有关问题的讨论; 作者对上述学者表示衷心的感谢。

目 录

绪 言	1
第一章 化石植物的保存类型及其研究技术	1
第二章 化石植物的系统分类	3
I. 原核生物	3
一、细菌门 (Bacteriae)	3
二、蓝绿藻门 (Cyanophyta)	5
三、海藻成因的已知化石	6
四、叠层石	7
五、核形石	8
II. 真核生物	8
(I) 真核藻类 (Eukaryotic algae)	9
一、甲藻门 (Pyrrophyta)	9
二、金藻门 (Chrysophyta)	13
三、硅藻门 (Bacillariophyta)	15
四、褐藻门 (Phaeophyta)	18
五、红藻门 (Rhodophyta)	19
六、绿藻门 (Chlorophyta)	22
七、轮藻门 (Charophyta)	27
八、真菌 (Fungi)	28
九、疑源类和隐源类	30
(II) 高等植物 (Higher Plants)	32
一、苔藓植物门 (Bryophyta)	32
二、原蕨类植物门 (Propteridophyta)	36
1. 瑞尼蕨纲 (Rhyniopsida)	37
2. 工蕨纲 (Zosterophyllopsida)	39
3. 霍尼蕨纲 (Horneophytoidsida)	41
4. 原蕨类植物门的卫星属	41
三、蕨类植物门 (Pteridophyta)	42
1. 巴里木纲 (Barinophytoidsida)	42
2. 石松纲 (Lycopodiopsida)	42
3. 木贼纲 (Equisetopsida, 即 Articulatae 有节类)	56
4. 水龙骨科 (Polypodiopsida) (真蕨纲, Filicopsida)	68
5. 前裸子植物纲 (Progymnospermopsida)	93

四、裸子植物门 (Gymnospermae)	98
1. 银杏纲 (Ginkgoopsida)	105
(1) 芦茎羊齿目 (Calamopityales)	107
(2) 蕨木目 (Callistophytales)	107
(3) 盾形种子目 (Peltaspermales)	110
(4) 银杏目 (Ginkgoales)	117
(5) 银杏目的卫星属	119
(6) 薄球果目 (Leptostrobales)	119
(7) 开通目 (Caytoniales)	121
(8) 大羽籽目 [Gigantonomiales=Gigantopteridales (大羽羊齿目)]	121
(9) 阿尔伯目 [Arberiales=Glossopteridales (舌羊齿目)]	123
(10) 五柱木目 (Pentoxylales)	126
2. 苏铁纲 (Cycadopsida)	127
(1) 瓶干目 (Lagenostomales)	127
(2) 三棱籽目 (Trigonocarpales)	131
(3) 苏铁目 (Cycadales)	134
(4) 苏铁目的卫星属	137
(5) 本内苏铁目 (Bennettitales)	137
3. 银杏纲和苏铁纲的卫星属	142
4. 松柏纲 (Pinopsida=Coniferopsida)	145
(1) 科达穗目 (Cordaitanthales)	147
(2) 科达穗目的卫星属	151
(3) 叉叶目 (Dicranophyllales)	152
(4) 松柏目 (Pinales=Conifers)	152
(5) 松柏目的卫星属及营养枝的形态属	175
5. 裸子植物门的卫星属	176
五、被子植物门 (Angiospermae)	180
1. 分散叶的分类	182
2. 被子植物的可能祖先	186
3. 最老的被子植物	188
第三章 古孢粉学	197
一、某些概念和术语	197
二、分散型孢子的分类	201
三、孢子的准分类和真分类的关系	204
四、孢子的形态演化	208
五、分散大孢子	210
第四章 表皮-角质层研究	213
一、用于表皮-角质层研究的有关性状	213
二、有关性状的分类意义	216
三、表皮-角质层性状的演化	217

四、分散角质层的分类.....	218
第五章 古植物地理区系.....	219
一、植物区系历史.....	222
二、陆生植物的兴起.....	223
三、志留纪-泥盆纪植物区系	225
四、石炭纪和二叠纪植物区系.....	229
五、从古植代到中植代的过渡.....	242
六、三叠纪植物区系.....	244
七、侏罗纪和平白垩世植物区系.....	247
八、从中植代到新植代的过渡。晚白垩世植物区系.....	254
九、新生代植物区系.....	258
十、植物区系发生的一些主要特征.....	272
第六章 古植物学和其他自然历史科学的关系.....	275
一、地层学.....	275
二、岩石学.....	278
三、古气候学.....	279
四、大地构造学和板块运动.....	280
五、古植物学及其进化理论.....	281
六、古植物学和植物形态学.....	297
参考文献.....	307
名词术语对照.....	309
译后记.....	320

第一章 化石植物的保存类型及其研究技术

化石植物的保存类型主要有三种方式：印痕、煤化遗体（即压型）和石化。第一种方式是，植物遗体完全腐烂而只在岩石上留下它的印痕（impression）。这不但是植物遗留在尚未固结的沉积物上的一种机械印痕，而且也是一种复杂的物理化学作用的结果。植物体的腐蚀产物逸入周围的矿物介质中，因而在植物体本身周围形成了独特的地球化学环境。粗糙砂岩上的印痕，常被一层矿物质薄壳所覆盖而呈现出最精致的细节。粗大的植物体常形成印模（moulds）、铸型（casts）和石核（stone nuclei）；这三种型式仍然是植物体的营养物质消失后的属于印痕类型的几种情况。叶部的印痕是最平坦的印模，而铸型是植物遗体的内面的特殊印痕。

煤化遗体（英文称为“压型，compression”）是被压扁了的煤化植物遗体；如果植物尚未形成煤层的话，则压型经常同印痕共生。在煤化植物遗体里面，每个角质袋（a cuticular bag）一般都含有无结构的煤，因而有时某些组织（例如维管束组织、机械组织等等）被保存下来。从这种煤的浸析成果，植物叶子的完整脉序可以保存在角质袋中。在有机物体转化为煤化植物遗体 and 失去它的原生构造及化学成分期间，可以形成一些次生构造 [例如厚小羽片的朔齿（fringe）、褶纹（fold）、整齐的细裂纹系]，以致有时误认为是生活植物的特征。煤化遗体包括孢子和花粉，它是有着各种尺寸的植物化石。

石化（Petrifaction）（真正的化石），其组织完全地或部分地被矿物质所取代，以致其细胞构造保存下来（细胞完全石化）。这类植物化石是保存木质部构造的树干、煤核中的植物化石（煤层中的碳酸盐结核；Scott 和 Rex, 1985），次火山岩中的植物遗体，钙质砂岩中的植物遗体、等等。有关细胞的完全石化过程，仍然缺乏物理化学方面地了解，尤其是如果石化作用涉及到细胞壁的纤维组分（Smoot 和 Taylor, 1984），容易分解的细胞质组分（Taylor 和 Millay, 1977a）以及涉及到包括叶绿体（Niklas 和 Brown, 1981）和染色体（Brack-Hanes 和 Vaughn, 1978）在内的细胞质组分。古植物化学方面的许多生物化学组分，是经化石作用保存下来的（Niklas, 1982a）。

有时在同一个的植物遗体中兼有植物化石的各种保存类型，部分遗体恰好印在岩体上（印痕），部分遗体转化为煤化遗体（压型），以及部分遗体呈石化。当部分的有机质被矿物质取代时，则其部分假像常见（尤其孢子假像常见）。

Schopf (1975) 指出，硬草草甸的保存情况也应有所不同（固体部分的保存）。在该情况下，一个生物体的某些组织经受住了氧化作用和其它的转换作用。如果硅藻和钙藻骨架没有经受重结晶的作用，则也应将它们包括在这类之中。特殊的保存情况，则是由根部或由钻孔藻类、细菌和真菌活动遗迹所留下的凹坑（孢子外膜和疑源类外膜常见；植物角质层，沟鞭藻类包裹等也常见）。

植物化石的研究技术取决于它的保存类型。研究印痕是用反射光；如果伴有煤化遗体

(压型), 则用酒精或二甲苯弄湿样品和使用正交偏振滤光镜, 将样品放在立体显微镜的物镜后面和将其置于发光器内, 则是很有效的。印痕表面的显微构造, 也可以使用透明揭片(例如醋酸纤维素揭片或复制品)或用不透明的铸模(例如硅酮橡胶)进行研究, 即把透明揭片或不透明铸模安装在支柱上以供电子显微镜进行扫描。复制品是使用斜向透射光进行研究的。由植物留下深洞的铸模可以使用各种材料制备(粗石蜡、硅酮橡胶, 等)。研究一个样品的表面, 需要清除煤化遗体, 这可在马弗炉内加热样品使之烧掉。

研究煤化遗体(压型)的主要技术方法, 是在氧化混合剂中进行浸解而制备移离备样(transfer preparation)。对于浸解, 最常使用的溶液是Schultze氏的浓缩硝酸溶液和氯酸钾(Berthollet氏盐)。这样就把煤氧化为腐殖酸, 然后用一种碱液(通常为氨溶液, 或者氢氧化钾)将腐殖酸消除, 使其留下角质层外膜, 孢粉颗粒外壁, 树脂道和树脂体, 以及(更罕见的)机械组织和维管组织。将冲洗过的浸解产物, 嵌在透明介质(例如凝胶状甘油、加拿大树胶、各种塑性介质)中, 以便用透射光进行研究。人们也可使用切片机将其切片, 或用扫描电子显微镜研究它们的表面。如果浸解整块岩石, 则岩石被破坏后就产出植物遗体; 这种方法称为整块浸解(整体浸解)。

移离备样是把压型标本从岩石中转移到胶片上、玻璃上或塑料上, 以便研究以前曾被岩石遮挡住的那一侧。为此目的, 岩石上的植物化石先用胶片盖住或用一种透明树胶(塑性的)盖住, 然后再用一种适当的酸溶解样品相反侧上的岩石和机械地将其未被溶解的部分移去。于是就可以浸解、切割那清除了岩石的植物遗体部分。

如果压型标本太脆而不可能制备移离备样的话, 则被岩石遮盖住的植物遗体部位(例如复杂的植物枝轴)必须使用一种“显微掏蚀”技术使之显露出来。这种技术是有效的, 但是全部工作阶段所消耗的物体则应记录在照片上或素描图上。为了同样的目的, 可以制作一系列的薄片, 接着则把薄片照相和素描。

微体压型化石标本是用各种分离技术和聚集技术进行浸解的。所以, 为了离析硅藻, 则用醋酸、蚁酸或盐酸溶解碳酸盐。为了析出孢粉型(孢子, 疑源类和其它生物外壁的微体化石), 则把已经碎破的岩样放在重液中进行离心分离, 其重液比重可使矿物颗粒下沉和使孢粉型浮到表面。使用微体化石比重之不同, 甚至特殊物种都有可能经由离心分离作用而被析出。

石化的植物化石标本是用光片(或浸蚀切片)、薄片和揭片进行研究的。光片特别适用于研究黄铁矿化了的和强烈煤化了的标本。薄片广泛用于研究钙藻和木质部。煤核、凝灰质岩石和碳酸盐岩中的石化标本, 现今最常使用的研究方法不是作成薄片, 而是以揭片代替之。即将标本锯成块体、抛光表面, 再用酸液浸蚀以便溶解基质。在短暂的浸蚀作用后, 其细胞壁就从基质中突出出来。将供纤维素薄膜用的溶剂倾注在已锯成块体表面的上方, 并将薄膜本身置于潮湿表面上。再将面向样品的薄层薄膜, 溶解在溶剂中, 并封住突出出来的细胞壁。揭去干的薄膜, 而将含有薄层的残余细胞予以粘附, 以便能够在透射光下最详细地研究细胞构造。薄膜的必要区域可以再次溶解, 以供在扫描电镜或透射电镜下研究所被粘附的碎块(孢子、管胞等)之用。如果石化标本位于一个大块岩石表面上而难于制配薄片的话, 则先用透明树脂盖住标本, 然后切成块体, 抛光表面, 进行揭片等工作。有关研究变质程度高的煤中的植物细胞构造, 光片的离子束浸蚀方法是很有效的(Kizilshtein 和 Shpitzgluz, 1984)。

因为不同保存类型的植物化石标本可在同一化石中联合出现, 所以研究技术也必须联合使用。任何技术总是要冒损伤样品的风险。所以, 对于那些已经成为命名的模式标本或历史上其它重要标本或者罕见标本, 一般都不允许进行处理的。

第二章 化石植物的系统分类

I. 原核生物 (Prokaryotes)

下面讨论的原核生物只包括细菌和蓝细菌(蓝绿藻)。原核生物的现生类型分类是以细胞的形状(圆柱形、螺旋形、球形等)、聚合的方式、运动性、大小、营养方式和其它性状为依据。细胞呈圆柱状的这一性状可和任一其它性状共同出现。许多其它性状也可随意组合。因此,正如 Г. А. Заварзина 所说,原核生物系统具有多维网格结构的性质。这种网格结构的交点相当于分类单位(такс),每一分类单位均由一特殊的性状组合所限定。由于有些性状组合不存在,就使网格中缺失一些分类单位。但是网格的其余部分,并不组成可当作系统发育树的一种构造。按照 Г. А. Заварзина 的意见(1974),要建立依据系统发育为基础的原核生物系统,在原则上是不可能的。

化石原核生物的分类是困难的。除了只有原核生物的形状和大小在化石遗迹中能识别以外,而对于系统分类具有最重要意义的其它性状,一般却不能利用;这是由于我们缺少一种方法,即根据保存下来的性状来重建未保存的性状。况且,将化石类型归为原核生物本来就可能产生错误,因为原核生物与真核生物在外部性状上非常相似,两者不可能明确的区分。例如,放线菌类,蓝细菌,各种藻类,菌类和藓类的假根,在习性上可以显示类似的丝体,它们既有具横隔(Septate)的,也有不具横隔的。还应考虑到现已灭绝的生物类群曾在地质历史期间存在过、且其化石外貌也许类似于原核生物的事实。再者,也可能易将无机化合物误定为原核生物化石。

一、细菌门 (Division Bacteriophyta, Bacteriae)

对于细菌门的处理,本书有意将其含义的范围加以扩大。本门除了涉及细菌本身外,还包括了古细菌(Archaeobacteria)、菌质体(Mycoplasmas,即不具细胞壁的细菌)、放线菌类(Actinomycetes)、粘细菌(Myxobacteria)和螺旋体(Spirochaetes)。某些细菌可能是经由型式上相似的蓝细菌通过丧失其色素体系演化而来的。

细菌是微生物,它们的细胞大小通常不超过 $10\mu\text{m}$ 。单细胞细菌呈圆形(球菌, cocci)或伸长形;在后一种情况,它们呈直线状(杆状, rods),弯曲状(弧菌, vibrio)或螺旋扭曲状(螺旋菌, spirillum)。某些细菌具有分枝的细胞列。细菌丝状类型是由单列细胞组成。细菌的集合体形成肉眼可以辨认的薄层或膜。多数细菌的细胞壁足够坚硬;因此,它们的形状变化不大,而且可以保存为微体化石。

已知最古老的细菌微体化石,发现于前寒武纪无花果树群(Fig Tree Group)的燧石层中(南非)。它们的生存时间大约在32亿年以前。由浸蚀切割燧石制成的复制标本是在电镜下进行研究。其中发现的杆状体是有机壁,长度小于 $1\mu\text{m}$,且被定为*Eobacterium*(始细菌属)。人们也采用相同的方法用来研究时代为19亿年以前的加拿大富含铁的甘弗林群(Gunflint Group)的燧石层。已鉴定了类似的杆状体,呈不规则的群体和短链产出。采自同一群由硅化

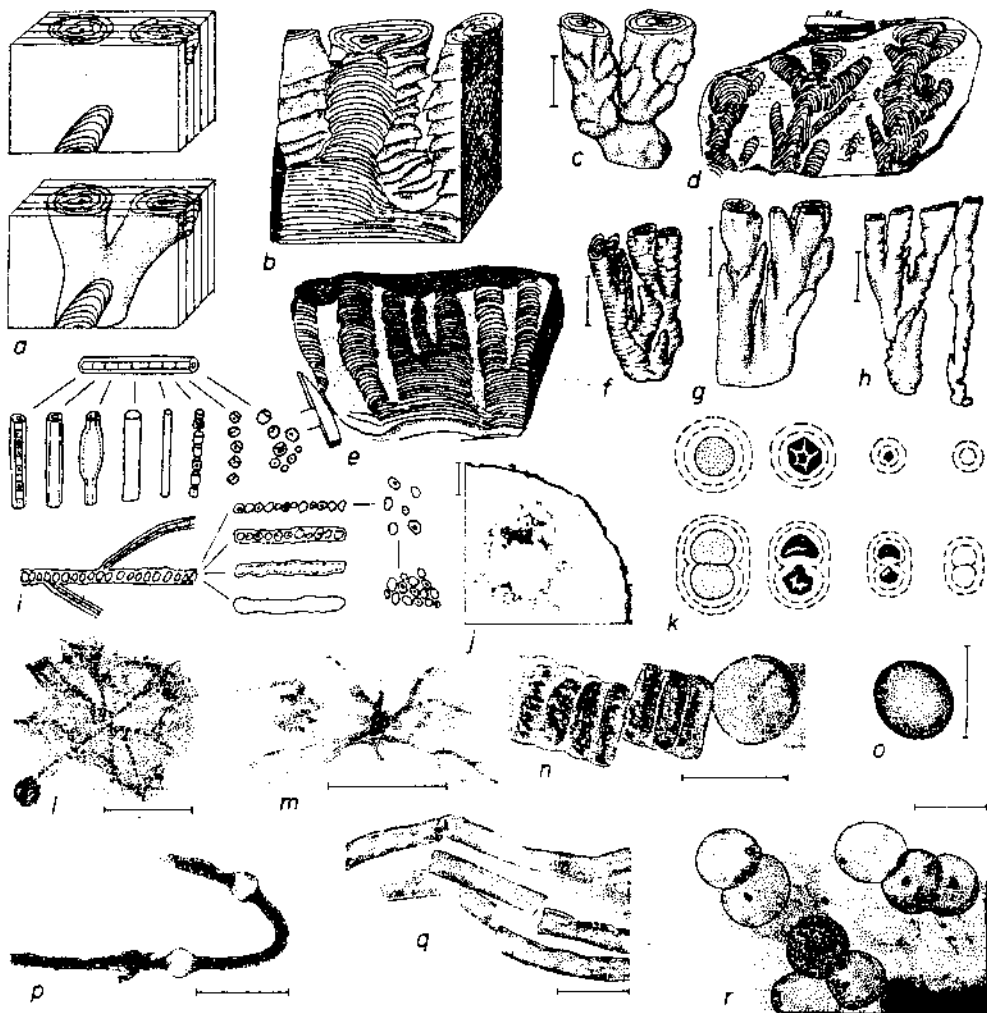


图1 原核生物及其活动的产物:早元古代(*l, m, o, p*),里非期(*b—g, j, n, q, r*),文德期(*k*);南乌拉尔(*b—d, g*),东西伯利亚(*e*),天山(*f*),哈萨克(*h*),澳大利亚(*j, n, q, r*),北美(*l, m, o, p*);*a*,采用 Krylov 方法(图解法)复原的柱状叠层石,切面图解(上图)和复原的柱状叠层石(下图);*b*, *Kussiella kussiensis* (Masl.) Kryl. 的复原图;*c*, *Baicalia baicalica* (Masl.) Kryl. 的复原图;*d, e*,分别是 *Jacutophyton* 属和 *Kussiella* 属的野外素描图;*f, g, h*,分别是 *Inzeria toctogulii* Kryl., *Gymnosolen ramsayi* Steinm. 和 *Patomia ossica* Kryl. 的复原图;*i* 上、下图分别示藻菌席(algal-bacterial mats)的连锁型(hormogonial)蓝细菌和鞭枝型(mastigocladian)蓝细菌的保存方式;*j*, *Glenobotrydion aenigmatis* J. W. Schopf 的切片,示外面变形的粘液鞘和内面崩解的细胞内含物;*k*,示球状蓝细菌细胞(黑点或黑色部分)和粘液鞘(虚线)的裂变,上图为单细胞状态,下图为不完全分裂;*l—r*,硅化叠层石内的微体化石 *Kakabekia umbellata* Bargh. (*l*), *Eoastirion* (al. *Metallogenium*) *bifurcatum* Bargh. (*m*), *Palaeolynghya barghoorniana* J. W. Schopf 的部分破裂的丝状体(*n*), *Huroniospora* (*o*), *Gunflintia minuta* Bargh., 示具异形胞状部分的丝状体(*p*), *Eomycectopsis filiformis* J. W. Schopf (*q*), *Glenobotrydion aenigmatis*, 黑色斑点是与细胞核相似的细胞崩解内含物(*r*; 见 *j* 和 *k*). 比例棒 = 3cm(*c, f—h*), 10 μ m(*l—r*), 1 μ m(*j*). 据 Krylov, 1975(*a—h*); Gerasimenko and Krylov, 1983 (*i*); Oehler, 1977(*j*); Golubie and Barghoorn, 1977(*k*); Barghoorn and Tyler, 1965(*l, m*); J. W. Schopf, 1968(*n, q, r*); Awramik and Barghoorn, 1977(*o, p*)修改

叠层石制成的岩石薄片显示了星状的微体化石,它被描述为一独特的属 *Eoastrion* (始星属,图 1, m)。但是,在外貌上,它与引起锰和铁元素在水体中沉淀的现生 *Metallogenium* 属的菌质体不能区分。*Eoastrion* 也可能与放射菌类有亲缘关系。类似的微体化石亦见于较年轻的地层中。前寒武纪发现了很细的丝状体,据一些学者的意见,它们可能被认为是丝状细菌。

在类型上与球状、杆状、丝状和螺旋状细菌类似的微体化石,发现于不同地质时期的岩石中。不同类型的细菌群体亦被描述过。把这些微体化石归为细菌,只是根据它们的习性。细菌也曾发现于骨骼化石和植物化石中,它们是见于动、植物组织发生病害之处。位于粪化石 (Coprolites) 中的细菌,与肠道植物群 (gut-flora) 类型相似。与含铁细菌类似的微体化石局限于前寒武纪和显生宙的铁矿。与现生硫黄菌类相似的 *Beggiatoa* (贝氏硫菌属) 丝体亦曾在富硫的沉积中发现过。

细菌在生物圈的形成和演化方面起着首要的作用。现代沉积的研究表明,细菌的活动在聚集碳酸盐岩、铁矿、硫化物、氧化硅、磷块岩和铁矾土的过程中是一个重要的因素。目前细菌每天能再沉积约 500 万吨硫酸盐,并能产生约 150 万吨的硫化氢。细菌与蓝绿藻一起参与了碳酸盐的沉积作用(如叠层石)。细菌对分解有机遗体的作用是众所公认的。细菌活动的痕迹可以在植物角质层和孢子的孢粉质壁之类的最抗腐烂的化石遗迹中观察到。其中某些部分可以看到完全被有时误认为是孢粉质壁的原始微细构造性状的球状印痕所覆盖。在沉积物的早期成岩作用中,细菌在分解有机物质方面是主要能源。有关化石细菌的详细资料可参阅 Tappan (1980) 的文章。

二、蓝绿藻门(蓝细菌) (Division Cyanophyta (Cyanobacteria))

当前,‘蓝细菌’一词正在取代‘蓝绿藻’(‘blue-green algae’)这一术语。蓝绿藻(以具蓝色小体而区别于各种其它藻)具有一相当固定形态的壁。它们呈圆形、椭圆形、圆柱形、筒形、卵形或其它形状;它们可以呈单细胞、群体或多细胞丝体(filaments)。蓝绿藻通常分泌粘质而形成厚的外膜(envelope);在某些类型中,其外膜可能被一厚壁(鞘)所包围。在群体类型中,细胞虽已发生分裂,但仍然被粘质所粘合,其形态呈现出挤压状。粘液鞘通常也可粘合丝状体类型。某些蓝绿藻的丝体具分枝,并在某些场合形成多层的席。除了正常细胞外,丝状的蓝绿藻还具异形细胞(heterocysts)。这些细胞的壁增厚,而且偶而较大。它们使氮固定,并且还是供给其它丝状细胞的氮的来源。丝体在异形细胞附近经常分枝或分裂。

现生蓝绿藻生活的条件可能是多种多样。多数种生活在淡水中;生活在海洋中的少数种,主要见于潮间带内和低盐度的地区。陆生的类型生活在土壤中,在岩石和树皮上形成膜。某些蓝绿藻能进行喜氧和厌氧的新陈代谢作用。因此,它们居住在容易受到连续变化的地方,即介于喜氧和厌氧环境的交替处(例如,在潮间带的淤泥地区),在这种地方其它生物不能生存。蓝绿藻可以生活在海水盐度波动剧烈和温度范围变化大的环境。某些蓝绿藻能分泌碳酸盐(例如,与细菌一起形成叠层石的那种类型)。已知某些蓝绿藻使硫化氢氧化为元素硫,后者沉积在细胞的表面。

现生蓝绿藻的分类是根据细胞、群体和丝体的形态,它们的色素,生殖方式和其它性状等。化石类群分类仅仅是推测的,其单细胞类型常归为 *Chroococciaceae* (绿球藻科),而丝状类型归为 *Oscillatoriaceae* (颤藻科)。在地质历史时期,仅在外貌上与上述现代的分类单位相似的某些蓝绿藻类群大概曾经存在过。现已找到这种类群大概存在的间接依据,即最近在原划归原绿藻门(*Prochlorophyta*,它与蓝绿藻在色素成分上不同)的类群中发现了绿色原核生物。至今还不清楚是否应当把这类生物排除在蓝绿藻之外。

蓝绿藻的化石纪录已描述了三种类型的遗迹。第一种类型包括了具有保存有机壁和/或鞘的单独细胞和丝体。第二种类型是具有机构造的硅质假形体(pseudomorphe);在薄片,这

类看上去象是三维细胞或它们的集合体。第三种类型包括分泌碳酸盐的类型；但只保存为钙鞘，经由溶解作用而从钙质鞘中释出有机壁（或鞘）来。所有这三种类型的许多化石归属于蓝绿藻仍有争议。通常无条件地归为蓝绿藻的钙质化石，将在下面藻类成因的钙质化石一节中予以讨论。关于据硅质假形体（图 1, *j*, *n-r*）描述的保存较好的球状和丝状的微体化石，存在了一些困难。已经证明，一些被描述为不同蓝绿藻分类单位的微体化石，实际上是最初的相同细胞死亡后腐烂的不同石化阶段。经常被保存下来的细胞粘液鞘，与它们的壁相仿；而细胞内凝固物质，看上去象是细胞核（图 1, *k*, *r*）。这些微体化石曾被误定为真核生物的藻类，并根据它们的首次出现来推断出有关真核生物出现的时间和起源。丝状的蓝绿藻死后的变化造成了它们体积的增长，同时某些细胞的破裂形成异形细胞的假像。根据对现生颤藻类死后变化的详细研究（Gerasimenko and Krylov, 1983），可明显地看到单个种可产生不同的化石类型，而每一个类型可定为一特有的微体化石分类单位（图 1, *i*）。丝体容易分离为单个细胞（与球状蓝藻相仿），这些单个细胞又可群集为次生聚合体。埋藏后丝体可与鞘一起石化或作为分散的鞘。

根据细胞和丝体的大小和形状，壁的厚度和其它性状，在丝状的和球状的蓝绿藻中已经建立了很多属（图 1, *n-r*）。

我们已经提到，前寒武系的硅化叠层石微体生物群中产有蓝绿藻 [特别是 19 亿年的加拿大甘弗林群，和约 10 亿年的中澳大利亚苦泉组（Bitter Springs Formation）的微体生物群]。有关前寒武纪藻类微体化石的新观点可参阅 J. W. Schopf (1983) 的论文。蓝绿藻的化石遗迹也发现于较年轻的岩层中。

三、海藻成因的已知化石

分泌碳酸盐是某些细菌，蓝细菌和各种类型的真核生物藻类的典型特征。在某些情况下，碳酸盐是由生物主动分泌的，并沉积在生物的组织内，生物体的表面，或在粘液鞘的周围。在其它情况下，碳酸盐是被动分泌的。据信，植物可从溶于水的碳酸钙中释出 CO_2 。其结果形成了方解石，并沉淀在生物体的表面。碳酸盐的分泌也可由藻类引起环境中的 pH 值的变化而已。

四、叠层石 (Stromatolites, Stromatolithi)

叠层石是指层纹状、常呈壳状,主要是碳酸盐的生物·沉积构造,呈层状、瘤状或圆柱状形态。这些构造是由蓝细菌,细菌和其它微生物活动的结果形成的。许多作者(Krylov, 1975; Maslov, 1960; Walter, 1976; J. W. Schopf, 1983)对于叠层石的历史、构造、成因和分类已经做了全面的研究。原始生物体的遗迹通常在叠层石内是不保存的。所以,目前的倾向是不把那些易于鉴定的遗迹(如管状 *Girvanella* (葛万藻))归为叠层石构造。在这种情况下,它们被归为藻结核或藻层。可是,把具有保存蓝细菌和可疑微生物外膜的硅化部分的前寒武纪层纹状体,常常归为叠层石。这种处理方法显然是自相矛盾的(Krylov, 1975)。保存有原始生物体遗迹的叠层石可称为‘完整的’(‘intact’)(或称骨骼的(skeletal)—Riding, 1977),而那些缺失原始生物体的叠层石,则称为‘隐蔽的’(‘masked’, 或称非骨骼的)。因此,应对类群的特征予以修改。

在最初描述叠层石时,已经采用了通常的二名法。这样做是与动物命名规则相同,因而就不会受到非难。当发现叠层石不是单个的生物体,而仅仅是许多生物体活动的产物时,便提出了对叠层石不应采用拉丁名的建议,而在鉴定时必须采用描述的符号和公式。但是,二名法有很广泛的用法。在区分种,属和属以上的分类单位(类型,类群)时,应把注意力集中在叠层石体总的习性,结构和纹层(lamination)上,而对柱状叠层石应注意柱体的形状,分叉的类型,它们边缘的构造和其它特点。从研究现代叠层石建造群落所取得的可用证据表明,叠层石的微细构造可以是带状、层状和凝块状等。它们可在薄片和切片下进行研究,而它们总的式样可按照称之为‘Krylov方法’的图解法进行复原。I. N. Krylov 于 1959 年提出将叠层石切成系列的薄板,并通过描绘从一个薄板至另一薄板叠层石轮廓的变化,来重建其构造以及在单个建造体内纹层的变化(图 1, a)。Krylov 方法的采用承认单一生物礁在不同地方结构和构造的特征上所显示的变异。以前描述为独立属的叠层石可存在于单一建造体的组合中的事实已被证实。这便提供了另一论证来反对叠层石采用拉丁二名命名法。可是,古植物的分类学和命名法所取得的经验提供了相反的例子,它承认把分散部分定为独立的形态属的可能性,甚至当人们已经知道这些部分存在于现生类型的组合内也是如此命名。因此,属名 *Jacutophyton* (图 1, d) 仍保留,尽管具有这一属名的建造体的不同部分已归为 *Baicalia* (贝加尔叠层石, 图 1, c) 和 *Comophyton* (锥叠层石属)。这种组成一个建造体的综合属(genera-set)称之为“生物礁系列”(‘bioherm series’)。这种宏观上类似的建造体,在微细构造上并不相同,或者相反。因此,人们已经提出,在与其它性状比较时,在所有的情况下,要根据某些优先性状(例如,属的确定应当根据建造体的整体结构,而种的确定则应根据其微细构造)。然而,在建造体内很多性状的变异而引起分异度很大的情况是不能适应这样狭窄的范围。必须估计到次生作用可能改变微细构造(重结晶,变质作用等)。古植物学家在对大化石进行分类时,常把化石定为各种属名,而并不取决于其微细构造是否已经知道。对叠层石亦采取相同的方法。

文献中对叠层石已报导了二十多种分类方案。为了对叠层石有概略的认识,可选用下列简化的分类。根据建造体的形态,叠层石可分为层状、结核状和柱状;亦分为这些形态的过渡类型和组合类型(柱状-层状叠层石和柱状-结核状叠层石)。其中柱状叠层石的研究和分类最详。对柱状叠层石描述的性状很多,因而可更加有把握地分为不同的属和种。它们可以根据柱体的形态(规则圆柱状,或不规则,块茎状),分叉的型式,柱状边缘表面的类型(具有或不具包围柱体的层;表面平滑或具瘤,具檐和峰进行分类。种的确定主要根据其微细构造。以这一方式确定的一些属描绘于图 1, b—h)。

目前对元古代的地层划分,特别是里非期的地层划分,如没有叠层石组合是不可能完成