

层孔虫



董得源 著

科学出版社

5.81

内 容 简 介

本书是古生物学小丛书之一，较系统的介绍了层孔虫的研究简史、形态构造和微细构造、分类位置、发生、发展和消亡、系统分类、古生态及其与沉积矿床的关系、在我国的地质分布以及标本的采集和加工处理方法等基本知识。本书便于初学者较快且容易地掌握层孔虫的基础知识，对广大地质工作者是一本有用的工具书，对地质院校师生来说也是一本很好的参考书。

本书描述了古生代的 7 目、23 科、90 属，并对 11 属和未正式列入分类中的 37 属进行了评注和说明。另外还描述和讨论了中生代的 6 科 19 属。

书中附有 132 幅精致的插图，文末附有参考文献和科属索引。

层 孔 虫

董得源 著
责任编辑 张汝攻

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

*

1987 年 10 月第 一 版 开本：850×1168 1/32
1987 年 10 月第一次印刷 印张：6
印数：0001—900 · 字数：153,000

ISBN 7-03-000054-4/P · 8

统一书号：J3031 · 3921

定 价：1.75 元

一、前　　言

层孔虫一名 (*Stromatopora*) 是德国的 Goldfuss 于 1826 年创立的，因其共骨的表面呈层纹状而得名。层孔虫是一类营群体生活的海洋底栖生物，通常生活在温暖、光照条件较好、水动力较强的浅海中，与珊瑚、藻类大量的聚集在一起而形成生物礁，是重要的造礁生物之一。层孔虫由于受生态环境的控制和影响，在形态上的变化很大，虽然在确定地层时代方面的作用不大，但它是十分重要的指相化石。

层孔虫在生物学上的亲缘关系和分类位置迄今尚未解决。最早有人认为它是海绵；后来有人认为它与腔肠动物门的水螅类有密切关系；也有人认为它是有孔虫。到目前为止，多数人都认为它属于水螅类。但近年来又有人认为它与海绵动物中的硬海绵类非常相似，将它置于海绵动物门；最近还有个别人提出它是一种藻类，但至今无人赞同。

早奥陶世晚期，层孔虫即已出现，从志留纪开始分枝演化，到泥盆纪达于发展的全盛时期。至泥盆纪晚期，层孔虫横向骨素的形态和排列出现了退化返祖现象，而纵向骨素变得复杂而特化，导致层孔虫很快消亡。至早石炭世早期，尚有少数孑遗分子，此后几乎绝迹。而至中生代晚三叠世又复出现，至晚侏罗世—早白垩世又一次得到发展，属种也很繁多。中白垩世之后一直未发现，因而是一类业已绝灭的化石门类。关于它在石炭纪和二叠纪消亡的原因以及古生代和中生代层孔虫之间的演化关系，目前还不清楚。有人主张把中生代的层孔虫称作水螅纲中的球射虫，但实际上，中生代是有层孔虫的。

近二十多年来，国际上广泛开展对生物礁的研究，在一些礁体内发现了重要的油气藏和层控或礁控多金属矿床。层孔虫是志留

纪和泥盆纪的重要造礁生物，它的软组织可以是生油母质，骨骼的空隙又是重要的储集场所。因此，对层孔虫的研究，不仅在理论上而且在指导找寻有关沉积矿床方面都有着重要的实际意义。

本书介绍了古生代层孔虫的 7 个目 23 个科 101 个属，系统描述了 90 个属，尚有 11 个属和未正式列入分类中的 37 个属，均在属的评注中加以说明。中生代层孔虫的系统分类未作详细介绍，只是描述了在我国已发现的 3 个超科 6 个科和 19 个属。

作者编写这本小册子的目的，是为了初学者能较快地掌握层孔虫的基础知识，为深入研究这个化石门类打下基础。在编写过程中得到杨敬之、盛金章、王成源等同志的鼓励和帮助，他们对本书提了不少宝贵意见。杨荣庆同志绘制了全部插图。作者向他们表示由衷的感谢。

目 录

| | |
|---------------------------|----|
| 一、前言 | v |
| 二、研究简史 | 1 |
| 三、构造及其分类价值 | 3 |
| 四、微细构造及其在分类和地层划分上的意义 | 13 |
| (一)微细构造的分类 | 13 |
| (二)微细构造在分类和地层划分上的意义 | 15 |
| 五、分类位置 | 17 |
| 六、发生、发展和消亡 | 20 |
| 七、古生态及其与沉积矿床的关系 | 22 |
| (一)两种生态环境 | 22 |
| (二)共骨形状与古生态的关系 | 23 |
| (三)共骨的大小与古生态的关系 | 27 |
| (四)共骨中出现厚层的意义 | 28 |
| (五)层孔虫的属种与岩相的关系 | 29 |
| (六)生物礁组合的古生态以及层孔虫与珊瑚共生的特征 | 29 |
| (七)层孔虫生物礁与沉积矿床的关系 | 30 |
| 八、层孔虫化石在我国的地质分布 | 32 |
| (一)奥陶纪 | 32 |
| (二)志留纪 | 33 |
| (三)泥盆纪 | 34 |
| (四)晚泥盆世晚期至早石炭世 | 36 |
| (五)中生代 | 37 |
| 九、标本的采集和加工处理方法 | 38 |
| (一)野外采集 | 38 |
| (二)室内加工处理 | 39 |
| 十、分类 | 41 |

• i •

| | |
|---|-----------|
| (一) 古生代层孔虫的分类 | 45 |
| (二) 中生代层孔虫的分类 | 50 |
| 十一、科属描述..... | 52 |
| (一) 古生代层孔虫 | 52 |
| 层孔虫纲 <i>Stromatoporoidea</i> Nicholson et Murie, 1879 | 52 |
| 拉贝希层孔虫目 <i>Labechiida</i> Kühn, 1927 | 52 |
| 罗森层孔虫科 <i>Rosenellidae</i> Yavorsky, 1973 | 53 |
| 拉贝希层孔虫科 <i>Labechiidae</i> Nicholson, 1879 | 56 |
| 多板层孔虫科 <i>Platiferostromatidae</i> Khalfina et Yavorsky, 1973 | 62 |
| 犁沟层孔虫科 <i>Aulaceridae</i> Kühn, 1927 | 69 |
| 克利夫登层孔虫科 <i>Cleifdenellidae</i> Webby, 1969 | 73 |
| 冠毛层孔虫目 <i>Lophiostromatida</i> Stearn, 1980 | 74 |
| 冠毛层孔虫科 <i>Lophiostromatidae</i> Nestor, 1966 | 74 |
| 放射层孔虫目 <i>Actinostromatida</i> Bogoyavlenskaya, 1969 | 76 |
| 放射层孔虫科 <i>Actinostromatidae</i> Nicholson, 1886 | 76 |
| 密层孔虫科 <i>Densastromatidae</i> Bogoyavlenskaya, 1977 | 78 |
| 假拉贝希层孔虫科 <i>Pseudolabechiidae</i> Bogoyavlenskaya, 1969 | 82 |
| 秃柱层孔虫科 <i>Gerronostromatidae</i> Bogoyavlenskaya, 1969 | 83 |
| 立方网层孔虫科(新科) <i>Cubodictyidae</i> Dong (fam. nov.) | 87 |
| 网格层孔虫目 <i>Clathrodictyida</i> Bogoyavlenskaya, 1969 | 88 |
| 网格层孔虫科 <i>Clathrodictyidae</i> Kühn, 1927 | 88 |
| 蜂巢层孔虫科 <i>Ecclimadictyidae</i> Stearn, 1980 | 91 |
| 滇层孔虫科 <i>Tienodictyidae</i> Bogoyavlenskaya, 1965 | 95 |
| 双层层孔虫科 <i>Diplostromatidae</i> Stearn, 1980 | 98 |
| 小层孔虫目 <i>Stromatoporellida</i> Stearn, 1980 | 100 |
| 斑点层孔虫科 <i>Stictostromatidae</i> Khalfina et Yavorsky, 1973 | 100 |
| 蕊柱层孔虫科 <i>Hermatostromatidae</i> Nestor, 1964 | 102 |
| 层孔虫目 <i>Stromatoporida</i> Stearn, 1980 | 105 |
| 层孔虫科 <i>Stromatoporidae</i> Winchell, 1867 | 105 |
| 小笛管层孔虫科 <i>Syringostromellidae</i> Stearn, 1980 | 109 |
| 笛管层孔虫科 <i>Syringostromatidae</i> Lecompte, 1951 | 114 |
| 独体层孔虫目(新目) <i>Idiostromatida</i> Dong (order nov.) | 117 |
| 独体层孔虫科 <i>Idiostromatidae</i> Nicholson, 1886 | 117 |
| 双孔层孔虫科 <i>Amphiporidae</i> Rukhin, 1938 | 123 |
| 穗层孔虫科(新科) <i>Stachyoditidae</i> Dong (fam. nov.) | 127 |

| | |
|---|-----|
| (二)中生代层孔虫..... | 128 |
| 次放射层孔虫超科 <i>Actinostromariidae</i> Hudson, 1959 | 128 |
| 次放射层孔虫科 <i>Actinostromariidae</i> Hudson, 1955..... | 129 |
| 拟松散层孔虫科 <i>Sporadoporidiidae</i> Germovšek, 1954 | 131 |
| 小多孔层孔虫超科 <i>Milleporellidae</i> Hudson, 1959..... | 132 |
| 拟多孔层孔虫科 <i>Milleporidiidae</i> Yabe et Sugiyama, 1935..... | 132 |
| 小多孔层孔虫科 <i>Milleporellidae</i> Yabe et Sugiyama, 1935 | 134 |
| 副层孔虫科 <i>Parastromatoporidae</i> Hudson, 1959 | 136 |
| 布尔戈尼层孔虫超科 <i>Burgundiidae</i> Turnšek, 1967 | 139 |
| 布尔戈尼层孔虫科 <i>Burgundiidae</i> Dehorne, 1920..... | 140 |
| (三)对一些属的评注 | 143 |
| 十二、参考文献..... | 153 |
| 十三、科属索引..... | 168 |
| (一)汉名索引..... | 168 |
| (二)学名索引..... | 173 |
| 十四、名词术语索引..... | 180 |
| (一)汉名索引..... | 180 |
| (二)外文索引..... | 181 |

二、研究简史

最早研究层孔虫的 Goldfuss，在1826年根据德国艾菲尔泥盆纪的标本建立了 *Stromatopora concentrica* Goldfuss。自此以后，有些学者作过一些零星的工作，并讨论了层孔虫的分类位置，如 D'orbigny (1850)、Rosen (1867) 和 Salter (1873) 等一度认为层孔虫属于海绵纲。Carter (1877—1878) 提出与水螅类的关系非常密切。到1886—1892年，英国的 Nicholson 提出了层孔虫与腔肠动物有着密切的亲缘关系，并根据虫体管的有无将其划分为两个组合：即 Hydractinoidea 和 Milleporoidea，每个组合内包含两个科。这是第一部系统研究层孔虫的重要著作，影响很大。

二十世纪初，Hickson (1934), Parks (1935) 提出层孔虫属于有孔虫的观点。从此，对层孔虫的分类位置迭有争议。五十年代开始，层孔虫的研究进展较快，除基础描述外，还对微细构造、分类系统等进行了深入的探讨。Lecompte, 1951—1952; Яворский, 1951, 1957, 1961; Рябинин, 1951, 1953; Халфина, 1953, 1956, 1960, 1961; Calloway, 1957; Galloway 和 St. Jean, 1957, 1960, 1961 等。自六十年代初至今，由于泥盆纪生物礁内不断发现重要的油气藏和多金属沉积矿床，各国学者开始重视并强调层孔虫生态环境的研究，并进一步探讨其在生物学上的分类位置和系统发生、演化以及微细构造的研究。(Stearns, 1966, 1975, 1980, 1982; Mori 1968, 1970, 1972, 1978; Нестор 1964, 1966, 1974, 1980; Богоявленская, 1965, 1969, 1971, 1972, 1973, 1974, 1982; Халфина 和 Яворский, 1971, 1973, 1974)。联邦德国的 Flügel, E. 和 Flügel, K. K. (1968) 还系统编了层孔虫的属种和文献目录。波兰的 Kazmierczak (1976, 1981) 认为层孔虫是一种蓝绿藻，但至今无人同意。(Zukalova, 1971, 1980; Webby, 1969, 1971, 1976, 1979)。

Hudson (1953, 1954, 1956, 1959, 1960) 和 Turnšek (1965, 1966, 1967, 1968, 1969, 1970, 1973) 在研究中生代层孔虫方面作出了重要贡献。

在我国,从事层孔虫研究的人员不多。解放前,计荣森 (1940) 曾描述过西南地区志留—泥盆纪层孔虫 17 种。俞建章 (1947) 描述过桂林附近的一种泥盆纪层孔虫。另外,只有少数外国人做过一些零星工作,如 Yabe 和 Sugiyama (1930) 以及 Ozaki (1938) 发表了我国北方奥陶纪的十几个种。解放后,随着地质普查和勘探工作的广泛展开,层孔虫的研究也得到相应的发展。但与研究其它化石门类的学者相比,人数还是比较少的。但是层孔虫化石研究工作的进展还是比较快的,主要反映在如下几方面: (1) 解放前在我国只发现 45 种,而且仅限于少数几个地点,描述也较简单;从 1960 年至今,研究的区域遍及我国大部分省区,时代从奥陶纪至早白垩世,共描述 700 余种。世界上常见的属种在我国几乎都有代表,而且还发现了许多我国特有的地方性分子; (2) 研究人员不断增加,目前,专门研究或兼研究层孔虫的已有十余人之多; (3) 已发表的专著和论文有三十余篇。除基础描述外,还涉及到层孔虫的微细构造、古生态和古动物地理区等理论问题的探讨; (4) 边远的省区,如西藏、新疆、青海、内蒙古、黑龙江、云南等地亦有层孔虫发现,并进行了研究; (5) 通过上述工作,对我国层孔虫动物群的面貌及其地层、地理分布的轮廓有了基本了解。

我国层孔虫化石非常丰富,分布也很广泛,有必要进行广泛而深入的研究。尤其是作为重要的造礁生物,进行古生态环境的研究,不仅在理论上,而且在指导找寻沉积矿床方面都有重要的意义。此外,层孔虫的微细构造、分类和演化等也是重要的研究方向。因此,期待有更多的科学工作者从事层孔虫化石的研究,对这个化石门类的研究作出应有的贡献。

三、构造及其分类价值

层孔虫外部和内部构造术语比较多，各国学者对其解释不尽一致。现选择一些主要、常用的构造术语介绍如下。

融合体 (amalgamated) 纵向和横向骨素通常混合在一起，彼此之间难以区分，如 *Stromatopora*。

星根 (astrorhizae, 曾译为星状沟) 在共骨表面上或是弦切面中见到的呈放射状或星状分布的沟槽，它们的排列呈规则或不规则状(图 1, 2)。在纵切面中表现为直立管和水平延伸至层间空隙内的沟孔。它的功能作用和生物学上的性质仍不清楚，但是它在层孔虫的构造中是个很重要的特征。星根的形状和大小是鉴别种的依据之一。尽管它并不是在所有的层孔虫内都能见到，特别是在保存不好的标本中更难以确定。

轴柱 (axial column) 含有横板的柱状体，通常位于共骨的中央，如 *Aulacera* (图 3)。

管状珊瑚管 (caunopora tubes) 在某些属种内经常可以见到一种管状构造，通常平行于或稍倾斜于支柱分布(图 4)。它具有自己的体壁，管内有时见有横板。曾有人认为它是层孔虫自身的一

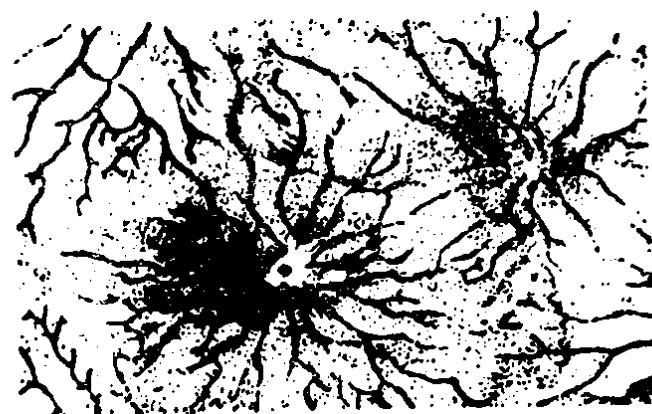


图 1 共骨表面上的星根构造， $\times 3$

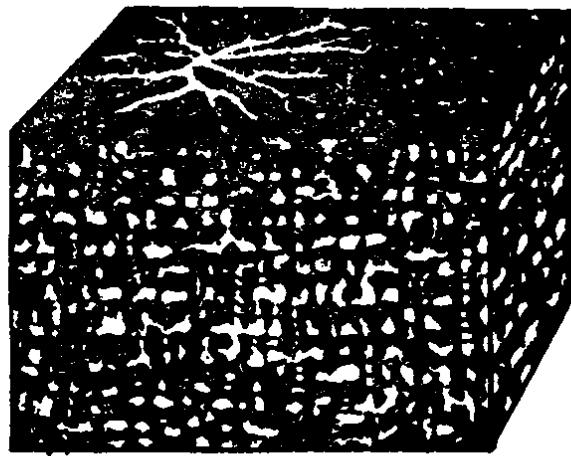


图 2 弦切面上的星根构造, $\times 5$

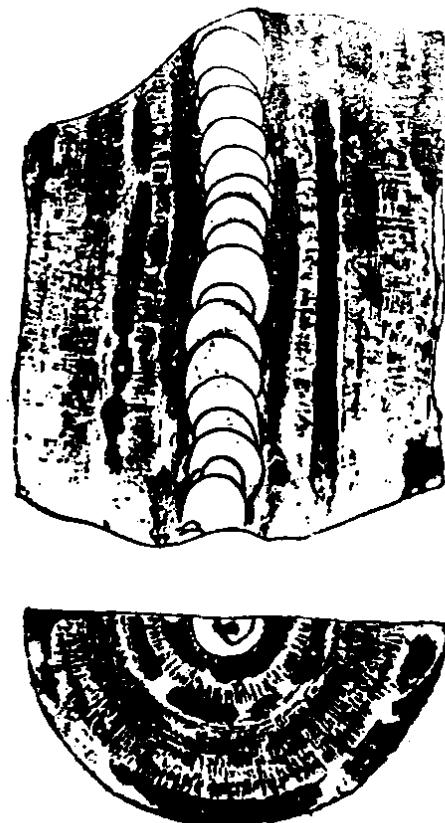


图 3 *Aulacera* 属的轴柱构造, $\times 2$

种管状构造, 而大多数学者认为它是与层孔虫共生一起的外来有机物, 可归属于笛管珊瑚 (*Syringopora*)。因此在分类上和属种鉴别方面是毫无意义的。

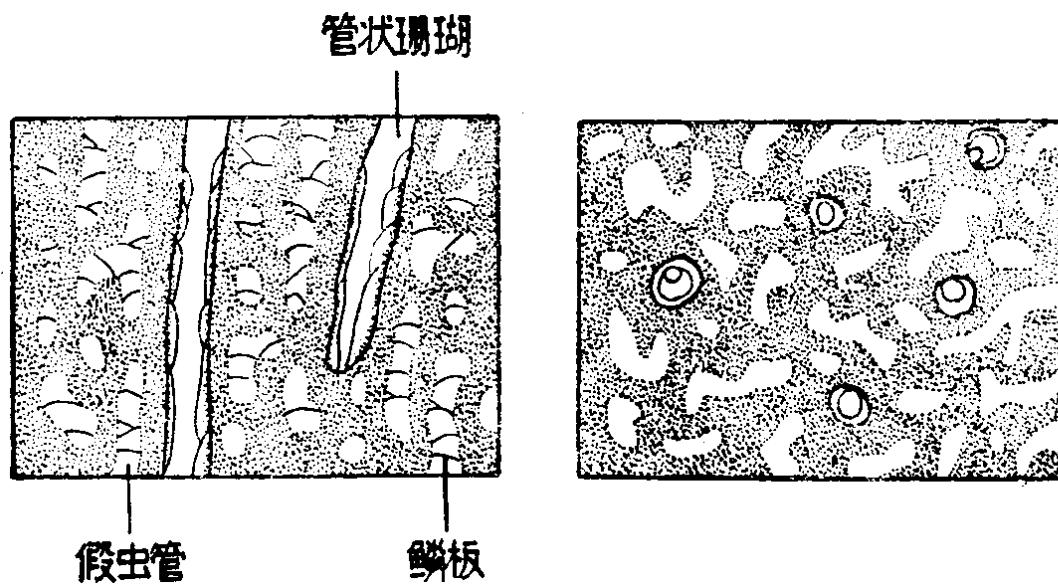


图 4 *Stromatopora* 纵、弦切面中的管状珊瑚, $\times 8$

共骨 (coenosteum) 层孔虫的构造骨架主要由虫体不断分泌钙质碳酸盐而成，一层骨架形成后又继续向上生长，这样周而复始，最后形成大小不同的各种形状的骨架称之为共骨。这种骨架的形成方式可以构成各种式样的共骨。层孔虫的不同属种形成不同骨架，其排列方式不同，骨架自身的类型和微细构造亦不相同，这是区别科、属、种的重要依据。共骨有各种形状(图 5—9)，如盘状、蘑菇状、层状、皮壳状、指状、锥状、块状、柱状、枝状等；大小可自数毫米至数米乃至十余米。

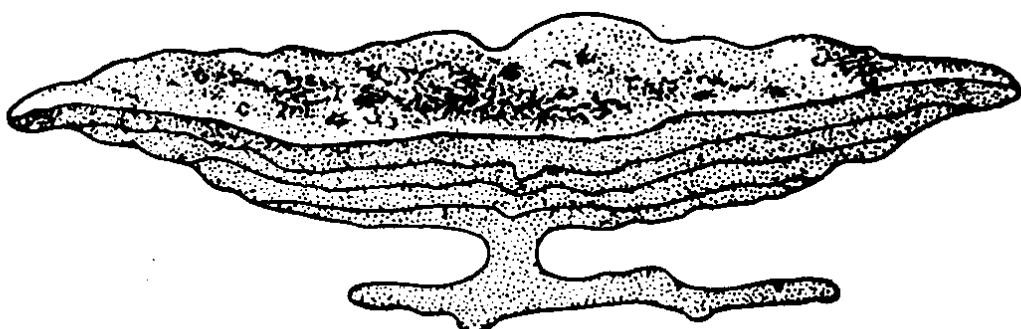


图 5 蘑菇状, $\times 1$

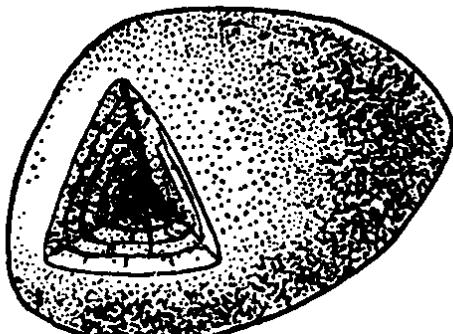


图 6 锥状, $\times 1$



图 7 块状, $\times 1$

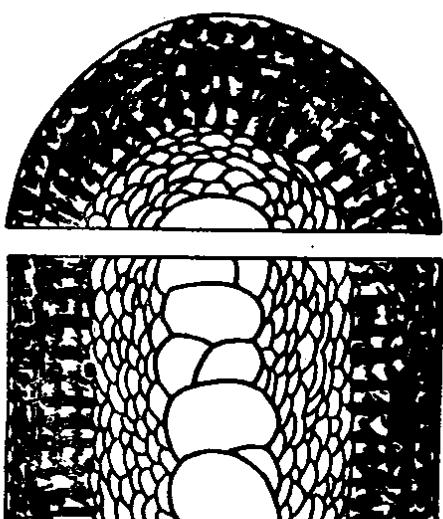


图 8 柱状, $\times 1$



图 9 枝状, $\times 1$

中柱 (columns) 一种柱状扭结(或褶叠)的纵向结构，通常由横向骨素向上拱曲而成，其直径较支柱粗大，在共骨表面上表现为柱状突起或乳头状突起(图 10)。这种构造对属种鉴别都是比较重要的。

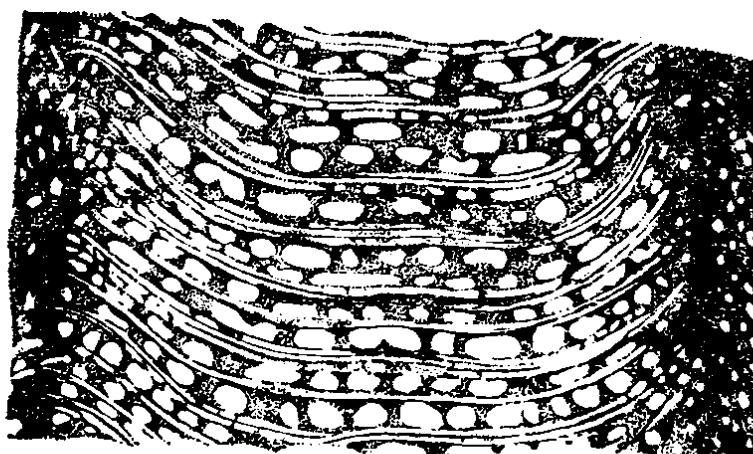


图 10 *Syringostroma* 属的中柱, $\times 10$

泡沫板 (cyst plates) 是层孔虫骨骼较原始的横向骨素，呈平缓或稍作拱形的薄板状。

泡沫组织 (cysts) 由许多泡沫板相互交叠组成泡沫状组织(图 11)。拉贝希层孔虫科的分子横向骨素大多是由它们组成的。

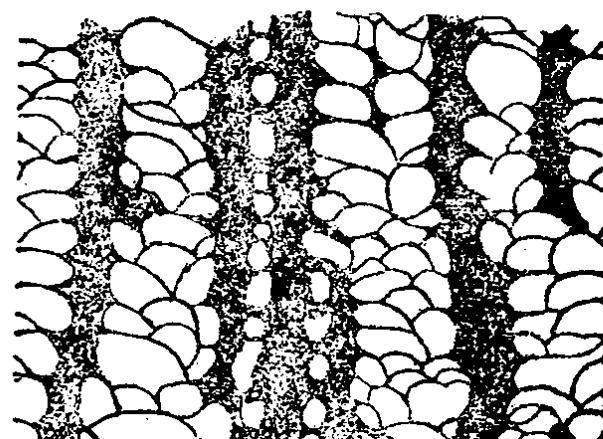


图 11 *Labechia* 属的泡沫组织, $\times 10$

齿状刺 (denticles) 是泡沫板或层状板上小的锥状突起(图 12)，对于属种的鉴定都很重要，是 *Rosenella*, *Sinodictyon* 等属的重要特征。



图 12 *Rosenella* 属的齿状刺, $\times 10$

鳞板 (dissepiments 亦曾译作隔板、横板) 一种经常出现在层间空隙或假虫管内的平直或稍呈拱形的薄板(图 4), 它与泡沫板的结构相似, 也有的称为层间隔板 (interlaminar septa)。在分类上不很重要。鳞板的有无可作为种的特征。

外皮 (epitheca) 在共骨下部的一种比较薄的基部外皮。在多数标本中不存在, 这种构造只反映层孔虫在开始生长时生态上的特征, 无分类上的意义。

室孔 (foramen 亦可译作列孔或壁孔) 两个层间空隙或虫室之间的细层或泡沫板上的列孔, 是 *Forolinia* 属的主要特征。

虫室 (galleries 亦可译作柱廊) 两细层和支柱之间的空间, 是层孔虫虫体的软组织居住的地方(图 14)。与层间空隙 (interlaminar spaces) 是同义语。

粒状突起 (granules) 与柱状突起 (papillae) 同义。

六射形网格 (hexactinellid network) 由支柱和由支柱上延伸出的放射状突起物连接而成(图 13)。在 *Actinostroma*, *Plectostroma*, *Densastroma* 等属的弦切面中均可见到。

横切面 (horizontal section) 通常用于柱状或枝状类型的层孔虫, 是垂直于柱体或轴管方向的切面(图 3、8)。在 *Amphipora*,

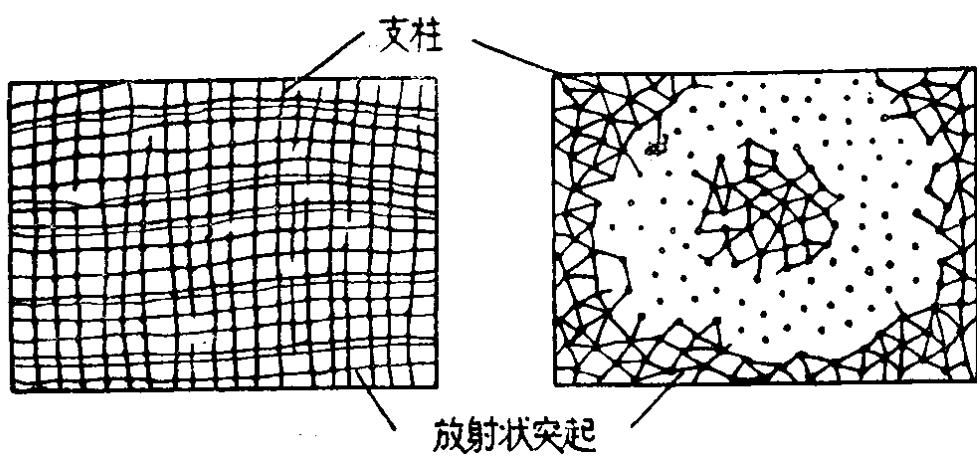


图 13 *Actinostroma* 属的纵、弦切面, $\times 10$

Paramphipora, Stachyodes 等属中都需要横切面薄片。

层间隔板 (interlaminar septa) 在虫室或层间空隙内一种薄而上拱或下凹的板, 有时呈倾斜状分布。与鳞板同义。在 *Anostyllostroma, Actinodictyon, Stromatoporella* 等属中经常见到。

层间空隙 (interlaminar spaces) 相邻两细层之间的空间, 被支柱隔开后亦称虫室(图 14), 其内常会有鳞板。

细层 (laminae) 为横向骨素, 是层孔虫构造骨架中一个很重要的构造。它有两种主要类型: 1. 层状构造主要由放射状突起构成的“六射状网格”, 在纵切面上显示为细层状(图 13), 在 *Densastroma, Actinostroma, Plectostroma* 等属都能见到; 2. 由连续的细层

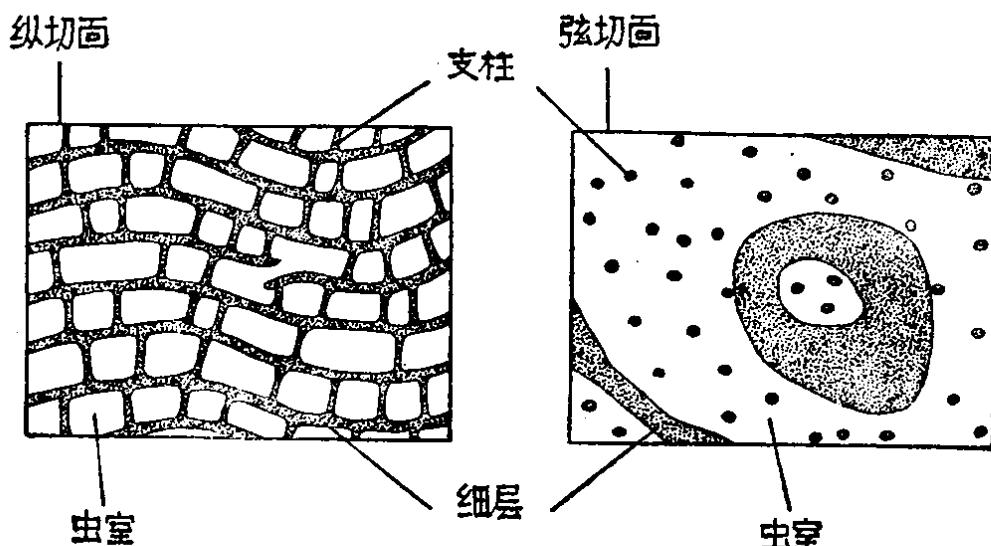


图 14 *Simplexodictyon* 属的纵、弦切面, $\times 15$

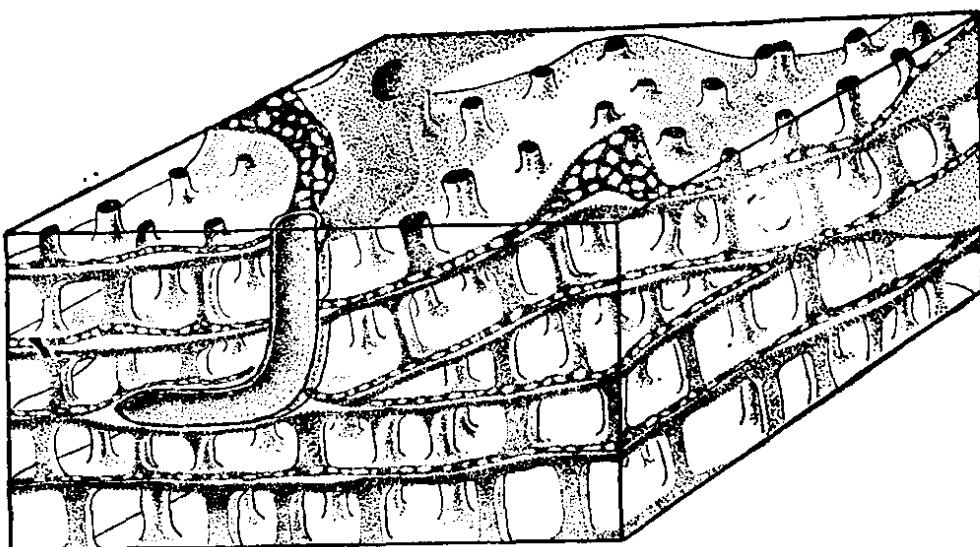


图 15 *Diplostroma* 属的纵、弦切面剖示图, $\times 16$

构成的板状构造，有单层(图 14)、双层(图 15)或多层的，有的由若干微细层组成；有的在中央或边缘呈空泡状；有的具光亮的外边缘。总之，细层的厚薄、排列的密度、内部结构及其微细构造等对属、种鉴定都很重要。

厚层 (latilaminae 曾译作粗层) 共骨中的层状构造，常由许多细层组成，界线清楚，其间隔尚规则，一般有如下四种类型：

- 1) 含有紧密拥挤的细层；
- 2) 含有界线清楚的细层，如 *Densastroma podolicum* (Yavor-sky)；
- 3) 含有或宽或窄的层间间隙，如 *Densastroma himmestum* (Riabinin)；
- 4) 含有裂纹状的泥灰岩充填物，显示了共骨在生长过程中的间断。

厚层的主要特征是共骨在发育过程中有规则的而且是周期性(定期)的生长，其原因很可能是气候的季节性变化而引起暂时的停止生长。在野外常可见到厚层与共骨的层带构造是分裂的。厚层无分类意义，因为它们在同一个种的不同标本中可能有，也可能没有。然而它的出现和存在对于解释层孔虫的生态条件颇为重要，如显示了生长过程中的停滞(1, 2 类型)，快速的生长(3 类型)或是

生长的间断而引起重复的交替，在停止生长过程中被沉积物所充填(4类型)等。这些都反映了生态条件的变化而出现的各种特征。

乳头状突起 (mamelons) 在共骨表面上的隆起，形如乳头(图 16)。是由横向骨素的细层或泡沫板骤向上拱而形成，其顶端经常可以见到星根构造，星根分布在其中央。它们的大小是变化的，不过要比柱状突起宽大，但并非柱状突起发展所致。乳头状突起在分类上并不重要，仅反映共骨在生长过程中所受环境条件的影响。

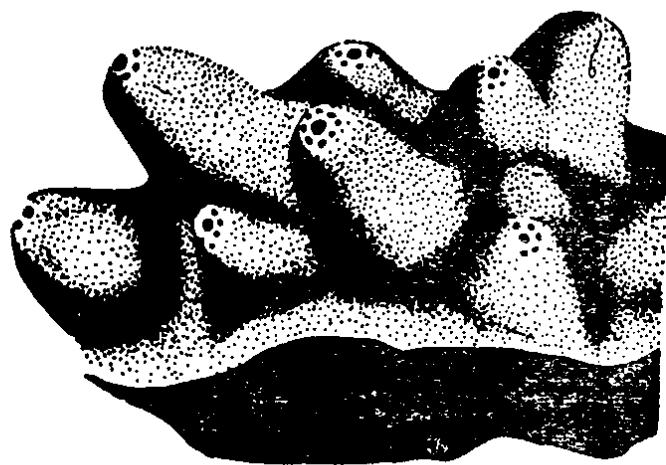


图 16 共骨表面上的乳头状突起， $\times 1$

边缘泡沫带 (marginal vacuoles) 支柱和细层两边光亮的外边缘，如 *Hermatostroma* 属。也有的用于 *Amphipora* 枝状类型层孔虫的周边泡沫带。

微细层 (microlaminae) 很薄的水平层，如在 *Parallelostroma*, *Densastroma* 属中所见。

柱状突起 (papillae) 共骨表面上小而圆的隆起，如在 *Labecchia*, *Lophiostroma* 等属可以见到。它的大小和排列在鉴别种方面有一定意义。

围壁 (peritheca) 在共骨基部薄的外壁构造，与外皮含义相同。

支柱 (pillars) 是层孔虫的纵向骨素，有长而连续的长支柱(图 13-左)；也有仅限于相邻两细层之间的短支柱(图 14-左)。其