

古生物学原理

〔美〕 D. M. 劳普 S. M. 斯坦利 著



地质出版社

PRINCIPLES OF PALEONTOLOGY

D. M. Raup
S. M. Stanley

Copyright 1971 by W.H. Freeman and Company

古 生 物 学 原 理

D. M 劳 普 著
S. M 斯坦利

武汉地质学院古生物教研室译

国家地质总局书刊编辑室编辑

地质出版社出版

地质印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行·各地新华书店经售

1978年7月北京第一版·1978年7月北京第一次印刷

统一书号：15038·新268 定价2.10元

译 者 的 话

劳普和斯坦利的《古生物学原理》是一本介绍古生物学基本原理、概念、工作方法以及古生物资料在其它学科中应用的读物。全书包括两大部分，前一部分结合古生物学基本原理和概念，着重叙述了化石鉴定、描述、分类及表示工作成果的方法；后一部分扼要地讨论了古生物资料在研究生物进化、古生态学、生物地层学、地球物理和地球化学等方面的应用和意义。内容比较丰富，图表生动多样，并且介绍了一些新的工作方法，例如数字分类、自动鉴定、生物统计学方法等等。对于利用古生物学知识解决区域地质调查及找矿勘探工作中的地层、构造等问题和利用化石资料探讨生物进化问题都有一定的参考价值。

本书尚有不足之处，例如在生物进化及绝灭问题上，强调外因的影响而忽视内因的作用，对某些新方法的介绍稍嫌简略。尽管如此，本书的绝大部分内容对我国读者还是有益的，故译出供参考。由于译者水平的限制，衷心希望读者对书中存在的问题及译文提出批评和指正。

另外，本书后面索引作了简化，仅保留难于查询的重要专业名词和术语。

译者1977.9.

目 录

第一部分 化石的描述和分类

第一章 保存和化石记录.....	1
物种的数量	2
物种的种类	5
个体的数量	7
保存的可能性	8
生物的破坏	8
机械的破坏	8
化学的破坏	10
最容易保存的生物构造	11
环境和保存可能性	11
死后搬运	12
结论	13
第二章 单个标本的描述.....	15
摄影的方法	15
线条图	18
描述术语	18
度量描述	20
内部结构的描述	22
第三章 个体发生的变异.....	24
生长的类型	24
既成部分的递增	24
新部分的增添	24
蜕壳	25
饰变	25
个体发生变化的描述	27
生长率	30
不等量生长的原因	32
群体生物的个体发生	34
第四章 以种群为单位	36
生物学的种群	36
种群内的个体变异	37
个体发生的差异	37
遗传的差异	38
选择压力	39
突变压力	39

繁殖方式	39
非遗传的差异	40
化石种群	40
种群力学	42
描述变异的方法	47
组合内部的变异	47
组合间的变异	49
第五章 以物种为单位	54
生物学的物种定义	54
物种形成	55
线系物种形成	55
地理物种形成	55
亚种	56
渐变群和环种	56
物种在无隔离情况下的增加	56
物种形成的速度	56
辨别物种的生物学方法	58
古生物学中的物种问题	59
物种的正式命名和描述	61
国际动物命名法规	61
描述的格式	63
鉴定要点和描述	66
模式标本	67
改变种名	68
远景	68
第六章 将物种归并为较高的分类单位	70
分类与进化	70
分类单位	71
分类作为对进化的解释	71
确定较高分类单位的标准	77
数字分类学	79
第七章 化石鉴定	85
正规的程序	85
检索表	86
自动鉴定方法	88
成果的表达	88
书目来源	91

第二部分 古生物学资料的利用

第八章 适应和功能形态学	92
适应的不随意性	92
理论形态学——螺旋壳	93
功能形态分析的方法	97

旋壳的功能形态学	98
头足类缝合线问题	101
恐龙下颚的力学	107
盘龙类的“帆”	110
腕足动物的特殊适应	111
三叶虫的视觉	112
瓣鳃类的壳形	113
结论	115
第九章 古生态学	116
生态学基本原理	116
海洋生态区系	118
限制因素和地方生境	122
基底类型	122
咸度	124
水的深度	128
种群的空间分布	131
生活习性	132
保存中的直接证据	132
同源	132
功能形态	132
亲密的物种共生	133
生物活动的证据	134
化石群落	135
生物礁	136
软基底群落	136
温度和生物地理	142
温度和形态	142
温度和同源	142
生物分类多样性梯度	143
死后资料的损失	147
第十章 进化和化石记录	154
地理的物种形成	154
进化的速度	155
根据形态学标准的种族发生速度	156
根据分类学标准的种族发生速度	162
分类学的频率速度	163
线系趋向	166
直向进化	166
重演和异时发生	168
科普 (Cope's) 法则	169
形态趋向的适应意义	170
进化的格式	174

进化趋异	175
进化趋同与平行性	180
绝灭	181
地理因素	181
成群的绝灭	183
种族发生关系的确定	189
生态区系的演化	192
第十一章 生物地层学	195
岩石地层单位	195
生物地层单位——生物带	197
化石的对比	200
地层分布和带	201
共有的生物类别的百分比	204
标准化石	205
形态特征	206
生态类型	206
数量对比方法	207
时间和时间—岩石单位	210
对比的精确性	213
第十二章 古生物资料在地球物理学和地球化学方面的应用	218
海洋无脊椎动物的生长带	218
化石用于变形研究	221
成岩作用的分析	224
小结和展望	226
参考文献	227
名词索引	238
照片	245

第一部分 化石的描述 和 分 类

第一章 保存和化石记录

化石记录是很不完整的，仅代表过去生命的少量标本。而且，这不是一份任意的，而是被各种生物和地质因素大大歪曲和造成了偏向的标本。任何化石的研究或古生物资料的应用必须基于对这种记录的长处和弱点的清楚了解。我们必须知道通过化石的应用能做什么以及不能做什么。

不是所有的动植物都有同样机会被保存成为化石，也不是所有的地质环境对于保存同样有利。照片1所示为罕见的保存良好的几个例子——均采自巴伐利亚南部侏罗系的佐尔恩霍芬灰岩。

照片1A所示的甲壳类对虾属 (*Penaeus*) 的骨骼，保存基本上完整，很多骨骼部分按其自然部位接合。如果没有保存黑箭头所指出的其他特征的话，这本身并不怎么惊人。这个死了的动物当它碰到松软的沉积物表面时显然是背朝下掉下来的，并由它的碰撞造成痕迹，在它旁边的岩石表面呈现为凹坑。这些碰撞痕迹由头胸甲的中背脊 (a)、额角 (b)、和眼睛 (c) 所形成，最终其身体倒向我们找到化石的那个位置。

照片1B还表示一个马蹄蟹化石 (*Mesolimulus*)。像这种较硬的骨骼的保存不是难得的，但是这块标本还表示出这个动物的足迹——显然是它最后的足迹。在佐尔恩霍芬地区的采石工人，多年前就已经知道寻找节肢动物化石的最好方法，就是沿着灰岩层面顺着它们的足迹追索。

照片1C中说明的另一个化石是一只小鸟 (始祖鸟 *Archaeopteryx*)，其精致的羽毛保存成印痕。据说，采自佐尔恩霍芬的鸟贼化石的最初的插图乃是用取自化石中所保存的墨囊中的墨汁画成的。佐尔恩霍芬灰岩的一个惊人的特征是：化石保存的极好是个规律而不是例外，仅偶然找到破碎的或不完整的化石。

虽然像佐尔恩霍芬这样好的保存情况并不是化石记录的典型，但肯定不是佐尔恩霍芬所独有的：洪斯吕克页岩 (德国的泥盆系)，布尔杰斯页岩 (不列颠哥伦比亚的寒武系)，拉布雷亚沥青沉积 (加利福尼亚南部更新统)，马宗克雷克页岩 (伊利诺斯州的宾夕法尼亚系) 和波罗的海的琥珀 (德国渐新统) 是地层记录的很多部分中的少数，它们在化石保存的质量上可同佐尔恩霍芬相媲美。然而，在很多生物和地质因素上，这些例子中的每一个与其他的均不相同。

研究保存不好的例子更困难。当一种岩层完全没有化石时，这可能意味着动植物没有生活在这儿或其附近的场所，或者它们生活在这儿但没有被保存，或者它们已经保存但以后又被破坏。照片2所表示的二迭纪爬行动物足迹是保存完好得惊人的标本。令人费解的特征是：从未在这些岩层中发现过爬行动物本身。显然是这样的条件：足迹能够保存下来，而骨骼不能保存。

在本章后面，当弄清楚化石记录更多更广泛的特征之后，我们将更加详细地考虑保存过程。

物种的数量

已知现在生活着的动植物大约有一百五十万个不同种类 (Grant, 1963)。由于这个数字是根据现在已经发现、描述、分类的物种，实际的数目可能要大得多。每年都在发现新种，于是这个数字不断地增长着。这种增长的速度从一群动植物到另一群动植物是不等的。例如，正以年约一万个种的速度描述着昆虫，但曾估计过尚待描述的鸟类没有超过一百种。这差异一部分是由于昆虫显示着大得多的多样性——一种就多(对比大约8,600个鸟的种而言，已知的昆虫大约为850,000种)——另一部分是由于鸟比较大，更易于观察，并且长久以来同样地吸引着业余研究者和职业研究者的兴趣。

由于疏忽有时对一个种给以一个以上的名称，已确认的物种的名单可能增多一些。然而，这个因素是次要的，某些权威估计过，在完成现代物种的描述和分类工作的时候，将会知道450万这么多的动植物种 (Grant, 1963)。

相反，已经描述和命名的化石物种仅约130,000左右！这个数字大约为已知现存物种数量的8.7%，且为现代生物大致的总数的3%弱。当我们考虑到化石记录包括许多亿年而现存的动植物群仅代表地质时间的一刹那时，这些对比是特别引人注意的。假如化石全部保存都相当好，我们可以认为化石物种在数量上将大大超过现存物种。

关于化石物种的相对的贫乏有几种可能的解释。一种是在时间的进程中生物的多样性可能显著地增加了。那就是说化石记录的范围狭小可能单纯反映着地质历史上多样性的缺乏。

关于全部地球历史上多样性方面的变化，化石记录本身告诉了我们什么呢？根据最新的资料，化石记录至少追溯到32亿年以前。也就是说，采自南非昂维瓦特统的那些已知最古的化石是在至少属于这个年龄的岩层中发现的。化石记录也许更长一些——仍然可能发现更老的化石。

化石不是均匀地分布在32亿年中积累下来的整个地层中的。130,000个已确认的物种的99%以上来自寒武纪初期以后沉积的岩层（即大致比6亿年更年轻的岩层）。寒武纪初期化石在种类和数量上的增加是突然的，并且可以指示一次明显的进化辐射或多样性的增加。自寒武纪初期以来的化石记录一般被解释为：显示着多样性的逐渐增加。但是，这个解释正确吗？让我们考察一下证据。

多样性一般是用已知的在一定时间间隔内生活过的类别（种、属、科等）数量来衡量的。图1—1A。表示从寒武纪到新生代末明显的多样性的变化（取自Harland等所供给的资料，1967）。暗色区的宽度与地质时代各个连续阶段中已知生活类别（大多数是科）的

数量成比例。按照这个图解（以及不同的作者们所制作的其他相似的图解），在整个古生代多样性是持续增加的。在三迭纪减少，此后在中生代和第三纪时显著地增加。在三迭纪的减少一般被解释为很多类型趋于绝灭的结果。比图1—1更详细的图表，显示出多样性的减少开始于二迭纪中期。

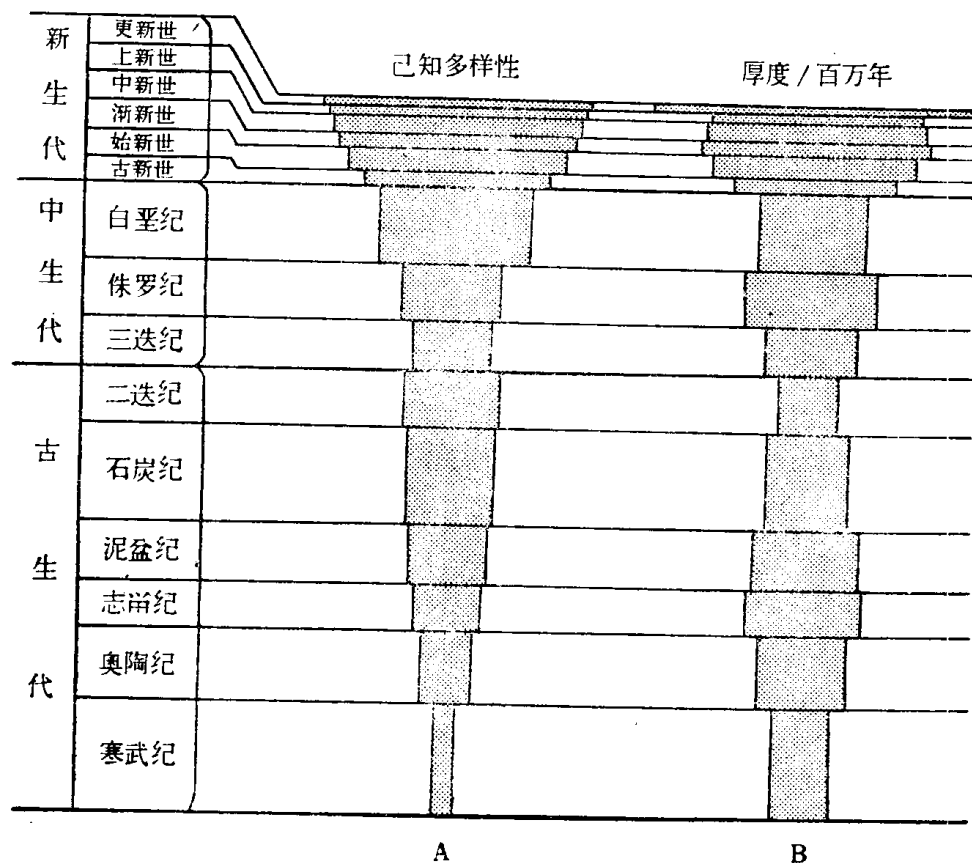


图 1—1 动植物化石类别的相对数量。A：从查阅文献估计出来的已知多样性，以暗色区的宽度表示；B：每百万年沉积物出露的厚度

这张关于总计多样性变化的图有一个基本的困难。图1—1 A 没有考虑到这个事实，即对于地质柱的某些部分比其他部分知道得更多。实际上我们关于新岩层中化石记录的知识要比关于老岩层中的多。较年轻的岩层更广阔地出露，因为它们更接近于地层顶部。图1—2表示美国各时代岩层出露的相对面积。我们注意到白垩纪岩层出露面积大约是奥陶纪岩层的四倍，虽然这两个纪延续的时间大致是一样的。

图1—3表示每百万年岩层厚度与岩层年龄对比，乍一看，也许表示出沉积作用的速率自寒武纪以后增大了。然而，这是没有根据的。相反，通常一致认为图解反映这个事实：较年轻的岩层保存和出露较好，因此所提供的沉积物积聚的厚度显然比较大（Gilluly, 1949）。

作为上面所考虑的几个因素的结果，我们得到了一幅完整得多的地球历史后几个纪的化石记录图——并且对于这些纪，不可避免地发现和描述了更多的物种。图1—1 B表示每百万年岩层厚度的资料，以和图1—1 A 中原始的多样性资料同样的形式作成图解（厚度在决定化石相对多样性方面可能比面积更重要），很多纪在厚度与多样性的数量之间有一个肯定的一致性。这暗示着现代多样性（估计 450 万种）并非可观地高于寒武纪以来的平均

数。

让我们回到将13万已知化石物种解释为过去生命的一个标本的问题。从图1—1显然看出，不能完全用多样性随着演化进程而增加的概念来解释这个数量的微小。

在地质时间进程中，物种趋于绝灭并为其他物种所代替。曾经得出物种更替平均速度的某些估计。例如，泰切尔特 (Teichert, 1956) 的结论认为所有的物种全部更替的平均时间大约是1,200万年。辛普森 (Simpson, 1952) 叙述了依据单个物种的平均“生存时间”所作的估计，其最好的推断是一个物种从起源到绝灭平均经历 275 万年。然而，他承认真正的平均数可以低到50万年或高到500万年，这就证明了此类估计的不确切性。

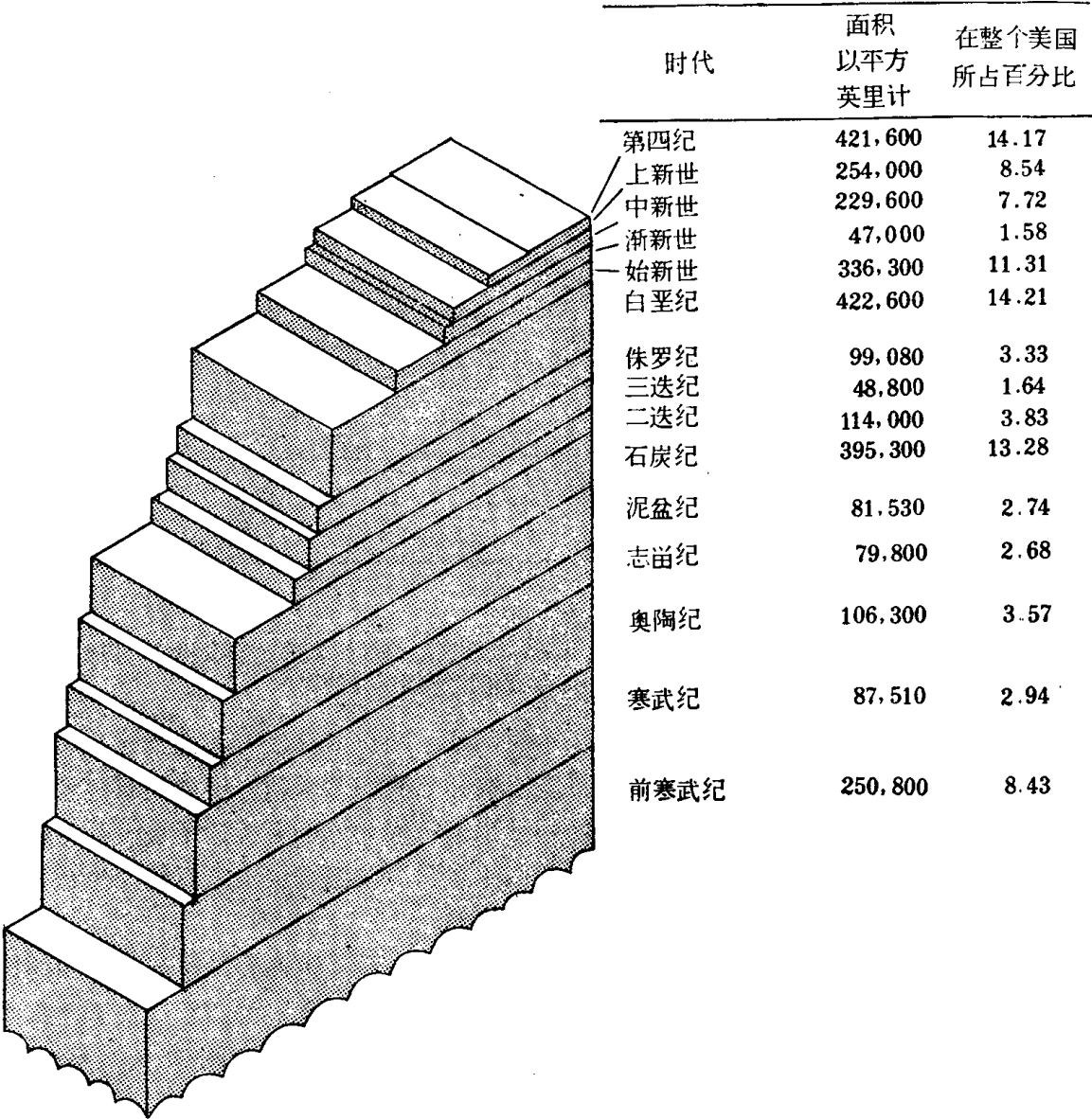


图 1—2 美国不同时代岩层出露的地理范围（以“阶梯面”的面积表示）

如果我们假定今天生存的动植物种是 450 万，这个数字相当接近于自寒武纪初期以来的平均多样性，并且，如果我们承认辛普森的 275 万年是一个物种的平均持续时间，我们就可以推算出自寒武纪初期以来 6 亿年中曾经生存过的物种的一个估计数量如下：

$$(4.5 \times 10^6) \frac{600 \times 10^6}{2.75 \times 10^6} = 982 \times 10^6 \text{ 种}$$

如果我们利用这个估计的9.82亿个物种总数同13万已知化石物种相比，就看到在这6亿年内生活过的物种中仅仅约有百分之0.013，在化石记录中被确认下来了。

关于物种的数目曾做过很多其他的估计。辛普森的推算指在估计地球上生命开始以来的物种总量，同时其结论是：这个数字大约在5,000万到40亿之间。格兰特（1963）估计，自寒武纪初期以来至少有16亿个物种。最近，达勒姆（1967）推算自寒武纪初期以来，仅可保存的海洋生物至少就有400万并且可能多达1,000万个物种。

不管我们承认哪一个估计，都可以同意古生物学者所发现的仅仅是生存过的物种的一个微小部分。

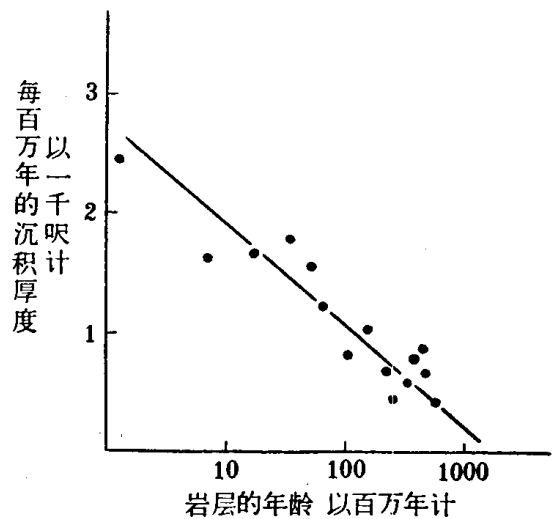


图 1—3 岩层年龄和每百万年出露厚度之间的关系

物种的种类

好几种教科书中都有物种分类学分布的表格。最近期的当中有伊士顿（Easton 1960）所著的，列有化石和现存的动物名单，格兰特（1963）所著的，包括所有已知的生活着的生物。各种生物门类的物种数量是根据查阅分类学文献估计的，因此常常是相当不可靠的。然而，显然物种的数量不是任意地分布在不同的门和纲当中的，通常确实是：某个一定的门或纲包括的现存物种比化石物种多得多，但某些类群在化石记录中比在现存生物中具有更多的代表，例如，已知的化石头足类大约有10,000种而现存种仅仅400个。

关于物种繁盛状况的所有表册制作的根本问题是：化石实际上在多大的程度上代表过去的生物界？生物界的组成是如何变化的？优先保存使化石记录的偏差达到什么程度？

所有已知现存物种的四分之三左右是动物，而这些动物的四分之三左右（850,000）是昆虫。但已知的化石昆虫种仅约12,000个（最老的是泥盆纪的）——这不是因为以前昆虫种的实际数量就是如此之少，而是因为一般昆虫的生活环境不利于保存作用。佐尔恩霍芬灰岩中大约保存了180种昆虫（顺便提到，这约占佐尔恩霍芬物种总数的1/4），其它的已知昆虫化石中很多来自少数产琥珀的地层，琥珀对于保存昆虫化石来说是罕见的有利介质。然而，琥珀本身是很稀少的。

重要之点是，不论我们在那儿找到保存良好的昆虫动物群，它总是多种多样的，所包含的昆虫表现出对极其不同的环境的构造适应的广泛变化。在对昆虫化石记录的权威性回顾中，卡彭特（Carpenter 1953）作了如下的概括评论：

根据对一个石炭纪动物群的调查，昆虫已经获得惊人的多样性是很明显的……，我确信我们尚未开始重视晚石炭世昆虫动物群的范围……，如果在全世界少数隔离地区采集到同一数量的现存物种的话，

我们就不能期望从它们那儿得到一个关于世界现存动物群复杂性的良好概念。因此，已绝灭的石炭纪昆虫的一些目在当时的规模和现在生存的一些主要目相当，这不是不可能的。

所以，我们可以断定昆虫的稀少量化石记录主要是由于它们不容易保存。实际上白垩纪昆虫记录的不存在多半由于白垩纪期间缺乏——完全是偶然地——一个适合于保存昆虫的环境。

正如前面所提到的，少数生物类群中已知的化石物种实际上在数量上超过了现存物种。当我们考虑到头足类和海百合时，这一点是最显著的，而腕足动物、瓣鳃类和海胆也是如此。很清楚，随着时间的进展，头足类多样性发生过进化减少。化石记录中某些部分

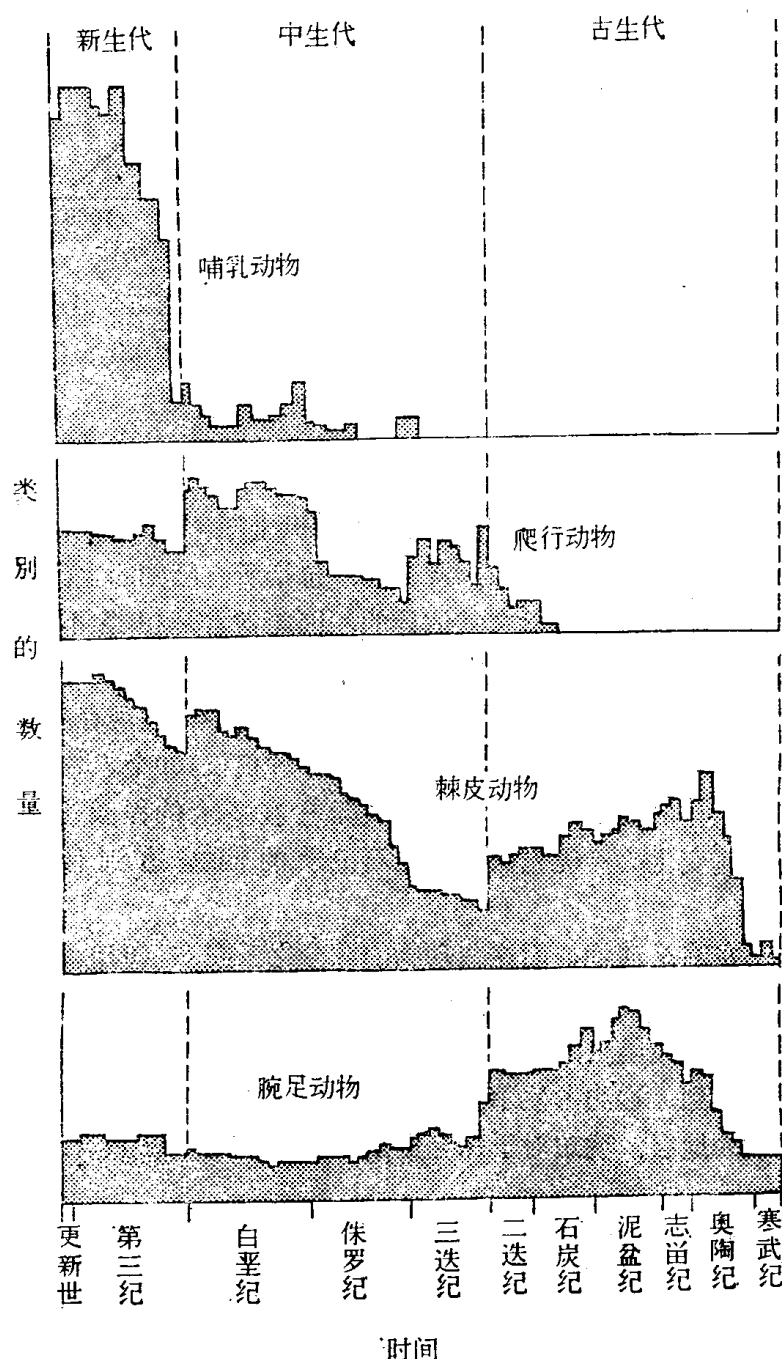


图 1—4 四个动物类群在整个地质时代中的多样性

(特别是西欧的中生代) 最普遍的一类化石是有壳头足类。中生代的大部分时间内，头足类的菊石和鹦鹉螺在种的数量，形态类型和个体数量方面构成化石记录的大部分。但是，可与它们相比拟的头足类在现代海洋中仅以包括 4 个种的一个属为代表。没有问题，中生代的确是“头足类的时代”。

同样，古生代的海洋环境供养着海百合和腕足动物的几千个种。现代这些种类特别稀少，只能用演化的衰退（绝灭）来说明。

瓣鳃类和海胆表现出略微不同的形式。这两类的化石记录一直显示着化石种数的持续增加，并且暗示着现生种数应当超过生活在地质时期任何一瞬间的种数。这些类群的化石种的总数超过现存种的数量这一事实单纯反映出化石记录是漫长时间阶段的综合。

关于这些化石种数超过现存种数的类群的另一要点是，就它们骨骼的性质而言，具有较大的被保存的可能性。它们又是包括很多生

活在比较有利于化石保存的环境中的种的类别。

图1—4表示观察到的几个特选的动物类别在整个地质时代中的多样性。我们已经讨论了从古生代中期以来腕足类多样性的衰退。棘皮动物的多样性资料显示古生代达到一个高峰，三迭纪明显地降低，而从侏罗纪到现代则稳定地增加。双峰图形反映着这个例子的混合特征：古生代的高峰发生于有柄亚门的棘皮动物（特别是海百合类）；三迭纪以后的高峰记录着游移亚门（如海胆、海星）棘皮动物的演化辐射。

图1—4中爬行动物多样性的图形在晚古生代显示一个高峰，在白垩纪显示另一个高峰。白垩纪末的突然下降与恐龙的绝灭相符合，同时为白垩纪之后的哺乳动物多样性的戏剧性上升所补充。

对于某一生物门类而言，化石记录的贫乏可能意味着这类生物保存的不好，或者表现少量的演化多样性。丰富的化石记录可以是高于平均的保存可能性或者是演化多样性一直减少的结果，也可以由于化石记录是长期演化交替的综合这个简单的事实。展现在古生物工作者面前的最重要的研究领域之一是进一步评价作为过去的生物的本体的化石记录。

个 体 的 数 量

把现在生存的植物和动物作为潜在的化石来设想可能有助于我们对化石记录的解释。当我们这样设想时，必须考虑个体的数量（丰富性）以及物种的数量和种类（多样性）。每个物种的个体的数量变化从几百到几百万甚至几十亿。每个个体都是一个潜在的化石。

我们从生物学家那里得到了关于上述数量的大小的偶然一瞥。例如，图1—5表示典型地出现于日本纪伊半岛附近深度10—60英寻，面积1/4平方米的海底中的较大型无脊椎动物。这个组合代表三个物种——两种瓣鳃类和一种掘足类——的个体的“固定产量”。约有25个较大的瓣鳃类（白樱蛤属的 *Macoma incongrua*），160个左右较小的瓣鳃类（鸟蛤属的 *Cardium hungerfordi*），和12个掘足类（角贝属的 *Dentalium octangulatum*）。这全都生活在1/4平方米中。标本的平均年龄大致是两年。这个生产速度将在10年中产生1,000个潜在的化石，或者百万年中产生一亿潜在的化石。如果这些计算扩大到包括一个较大的地理区域和较长的时间，标本的数量——和潜在化石的吨数——确实将是惊人的。仅仅在刚才我们所讨论的那个海底的极小范围中，百万年内也许就会产生比已经研究过的化石标本（全部物种的标本）总数还要多的个体。

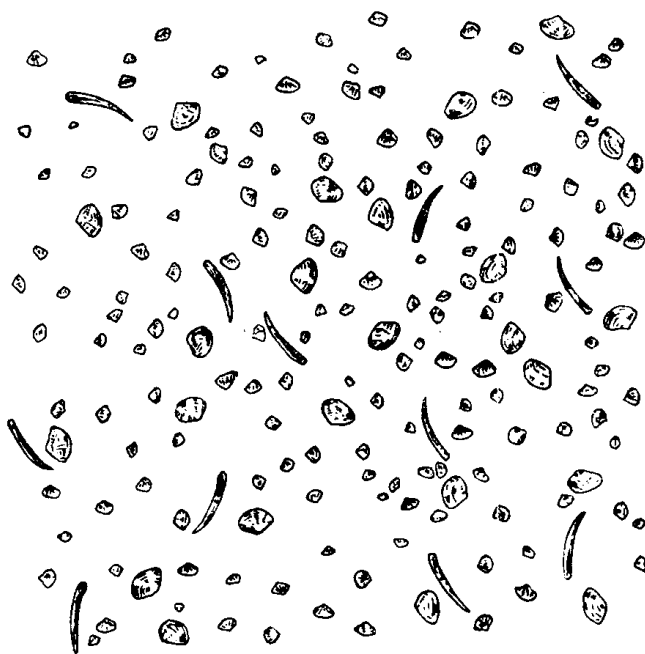


图 1—5 从日本纪伊半岛附近平坦海底1/4 平方米的面积中捞到的动物。种是：瓣鳃类 *Macoma incongrua* (大) 和 *Cardium hungerfordi* (小) 和掘足类 *Dentalium octangulatum*

当然，刚才所做的实例计算常有许多误差和默许的设想。生物的密度随时随地极大地变化着。许多地点具有高于我们所引用的实例区域的密度；许多地点具有低于实例区域的密度。虽然如此，计算确实给我们提供一些印象，即我们所研究的化石代表着地质时期生物总数的几乎极其微小的部分。如果化石记录是曾经生活过的植物和动物的一个任意的样本，困难将会小一些。但是化石记录显然不是任意的。作为化石记录中的偏向之一，我们可以注意，许多个体所代表的那些物种多半比只有少数个体的物种更易于保存和发现（其他条件相同）。

保 存 的 可 能 性

作为化石记录的一部分，一个生物的全部或部分或者它活动的某些痕迹必须被保存在岩石中。照片2所示的爬行动物足迹是化石记录的一部分，并可给予我们一种不是由保存下来的躯体或骨骼所提供的资料。如果一个生物或它活动的某些痕迹被保存下来，加于死亡的生物与其环境的种种破坏作用至少有一部分是不成功的。

生物的破坏

生物的破坏因素几乎存在于所有的环境。食肉动物和吃腐肉动物在生物界中到处出现。有的比它们赖以食的生物大；有的则小得多。简直没有一种生物构造不吸引吃腐肉的动物或者其他生物破坏因素。例如，我们往往这样想，牡蛎的壳当它刚刚形成时几乎就是一个化石。壳是十分坚固的，而且大部分由碳酸钙组成。然而，牡蛎的壳的结构不是连续的或致密的，而且由通常称为有机基质的有机组织网、方解石细针或薄片结合在一起构成。因此，壳的强度部分地决定于有机基质的完整性。

一个牡蛎或其他软体动物一死，它的壳就遭到由于很多不同的钻孔生物的攻击而引起的破坏，钻孔生物包括蠕虫、海绵、其它软体动物和藻类（见照片3）。在现代具壳生物丰富的大部分海底上空壳少得惊人。

如果一个生物在死后不久就被沉积物埋葬，它就部分地与生物的破坏作用隔绝。但是，这种隔绝效果的重要性常常被夸张。在一个正常的水生环境中，直接位于沉积物和水交界面之下的未固结的沉积物决不是生物不活动的地带。事实上，大量的细菌对于生物组织的腐蚀集中在沉积物的上部几英寸的地方。

虽然，生物对潜在化石的破坏作用通常被认为限制化石记录的一个重要因素，我们关于这一作用的知识是非常之少的。对于这种作用，特别是对于细菌的活动和细菌对沉积物水溶液化学的影响研究得很少。然而，如果我们想充分了解保存过程和它对化石记录的影响的话，对生物破坏作用的了解是极其重要的。

机械的破坏

对于潜在化石骨骼的机械破坏和磨损已经进行了若干重要的研究。正象长期以来所知道的那样，死后的早期历史发生在高动能环境中的生物可能被风浪和潮流作用磨损得无法辨认或者完全破坏。同样，已知某些种类的骨骼比其它的更易遭受机械破坏，这种情况肯定会助长化石记录中的偏向。

关于机械破坏最简单和最有意义的研究工作之一是由卡夫（Chave, 1964）完成的。将介壳和其他不同的海相无脊椎动物骨骼和燧石的卵石一起放在滚桶中作颗粒之间磨损的

试验。仔细记录磨损造成不同程度的破坏所需要的时间。某些结果表示在图1—6中。这个图解中，水平轴表示时间，垂直轴表示直径大于4毫米的样品的百分数。这个特殊的试验是用腹足类、珊瑚、海胆和苔藓虫的骨骼来完成的。耐久性的差异是显著的。在滚动100多小时以后，腹足类的一个种的壳质有60%以上仍成为大于4毫米的颗粒，因此也就成为可辨认的碎片。相反，所有的苔藓虫和钙藻在滚动一个小时以后就都消失了。由此可见苔藓虫构成化石记录的比较小的部分或腹足类构成较大的部分，是不足为奇的。

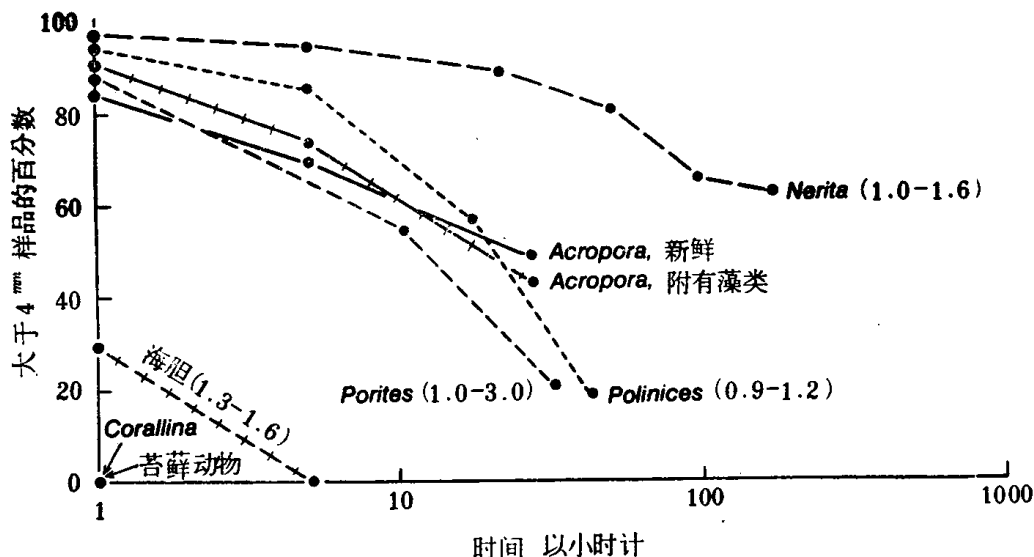


图 1—6 骨骼物质和燧石的卵石一起滚动的实验性磨损。腹足类的蛭螺属 (*Nerita*) 是最耐久的；珊瑚类的顶孔珊瑚属 (*Acropora*) 和多孔珊瑚属 (*Porites*) 及腹足类的波林尼克螺属 (*Polinices*) 是中等的；钙藻类的似珊瑚藻属 (*Corallina*)，苔藓虫和海胆在这些条件下是最不耐久的。图中属名后面括弧里的数字表示标本的原始大小，以英寸为单位

图1—7表示卡夫完成的另一个滚桶实验的结果。利用六种不同的瓣鳃类的壳，它们之间耐久性的变化几乎和第一次实验中各门类间的变化一样大。大多数的相对耐久性可以用

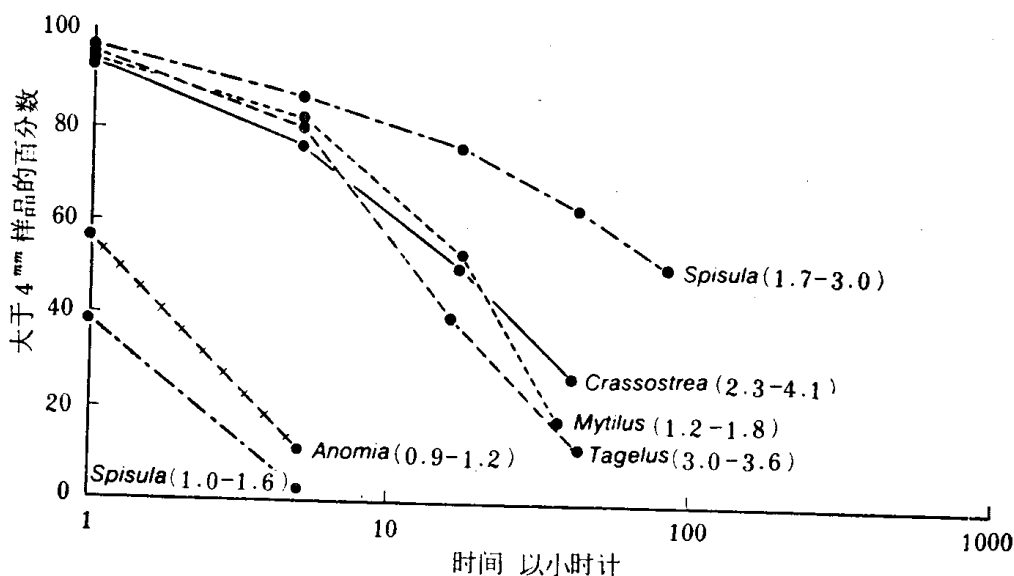


图 1—7 骨骼物质和燧石的卵石一起滚动的实验性磨损。种全部是海相瓣鳃类

它们的大小、厚度和内部结构的差异来解释。

卡夫的这种研究可以用来评价化石记录中保存可能性的偏差。在提供与真正化石比较的资料方面它们也是有价值的。

图1—8表示机械破坏可以使化石记录产生偏向的实验的另一个例子。这例子也引自卡夫的实验工作。将产于加利福尼亚州科罗纳德尔马尔的一个代表性的壳的组合和砂一起放入滚桶中。图解说明组合成分的影响；当颗粒大小缩小到2毫米以下时，苔藓虫和钙藻完全从组合中消失，而且残存类型的相对丰富性大大地改变了。

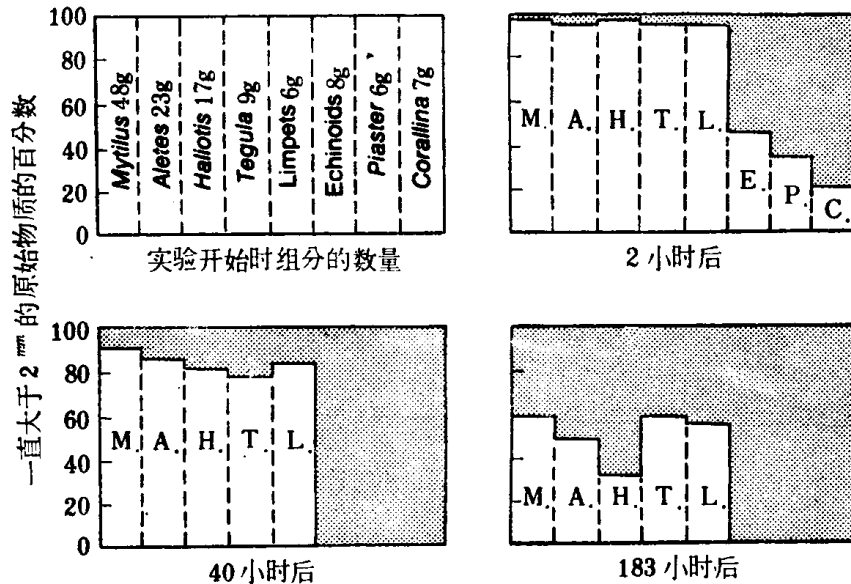


图 1—8 骨骼物质的实验性磨损。着手实验所用的样品（上左）包含瓣鳃类的贻贝属（*Mytilus*），腹足类的游螺属（*Aletes*），鲍属（*Haliotis*）和 *Tegula*，瓣类和海胆的不同的种，海星类豆海星属 *Pisaster*，和钙藻 *Corallina* 等的现代标本。图解中的系列表示滚动对组合的选择性破坏

照片 4 表示一片含有软体动物化石组合的粗砂岩板块的照片，卡夫指出，这些化石可能经受过和滚动过的科罗纳德尔马尔样品相同的机械打击。这强调一个事实，那就是说当我们观察岩石中一个化石组合的时候，即使保存的一般水平看起来似乎是好的，也要看到组合范围以外，以便推测什么生物曾经在当地生活过而没有被保存下来。

化学的破坏

一个动物的骨骼即使经受得起生物的和机械的破坏作用，也还不能成为永久的化石记录的一部分。单纯的化学的溶解是为什么我们不能获得比实际所得更多的可辨认的化石的重要原因之一。化学溶解能够发生在动物死后的任何时候——甚至在它的骨骼早已成为化石以后。溶解不仅在海底下发生，而且在松软沉积物中发生。一个生物的遗体在它埋葬了几百万年以后，被地下水溶解是常见的。

一个化石经受得住溶解的能力决定于它的化学成分和所处的水介质的成分以及物理特性。而生物环境特别是细菌活动可以强烈地影响地区的水化学。

如果一个壳埋葬在岩石中以后，被化学溶液所分解，那个空腔可能有良好的机会成为化石。对于许多古生物学的目的来说，这种化石所给予的形态方面的证据可能是足够的。