

高等学校教学参考书

古生物学百科全书

(上册)

R.W.费尔布里奇 D.雅布隆斯基 主编
秦洪宾 张永轻 赵祥麟 曾学鲁 等译
郝治纯 等校

地质出版社

高等学校教学参考书

古生物学百科全书

(下 册)

R. W. 费尔布里奇 D. 雅布隆斯基 主编

秦洪宾 张永轲 赵祥麟 曾学鲁 等译

郝诒纯 等校

地质出版社

A

ACRITARCHS 疑源类

疑源类是一类亲缘关系不明的微体古生物。它有一中空的壳，形状极其多样（圆球形、椭球形、盘形、细长形或多角形），由一种或多种有机质组成。大小在7—1000 μm 之间，通常在150 μm 以下。壳可具坑窝、颗粒或完全光滑，可以无饰或具刺或其他的突起、隆脊（脊突）、坑窝、颗粒。纹饰分布可以杂乱无章，也可显示特定的位置，如限于椭球形壳的两极或围绕两极。壳壁有时是多层的，由两层厚度相近、可以分离的同心膜组成，有时主壳外面可局部地或全部地被一稀薄而不太完整的外膜包覆；有时主壳中部具一翼缘或翼膜（图1）。

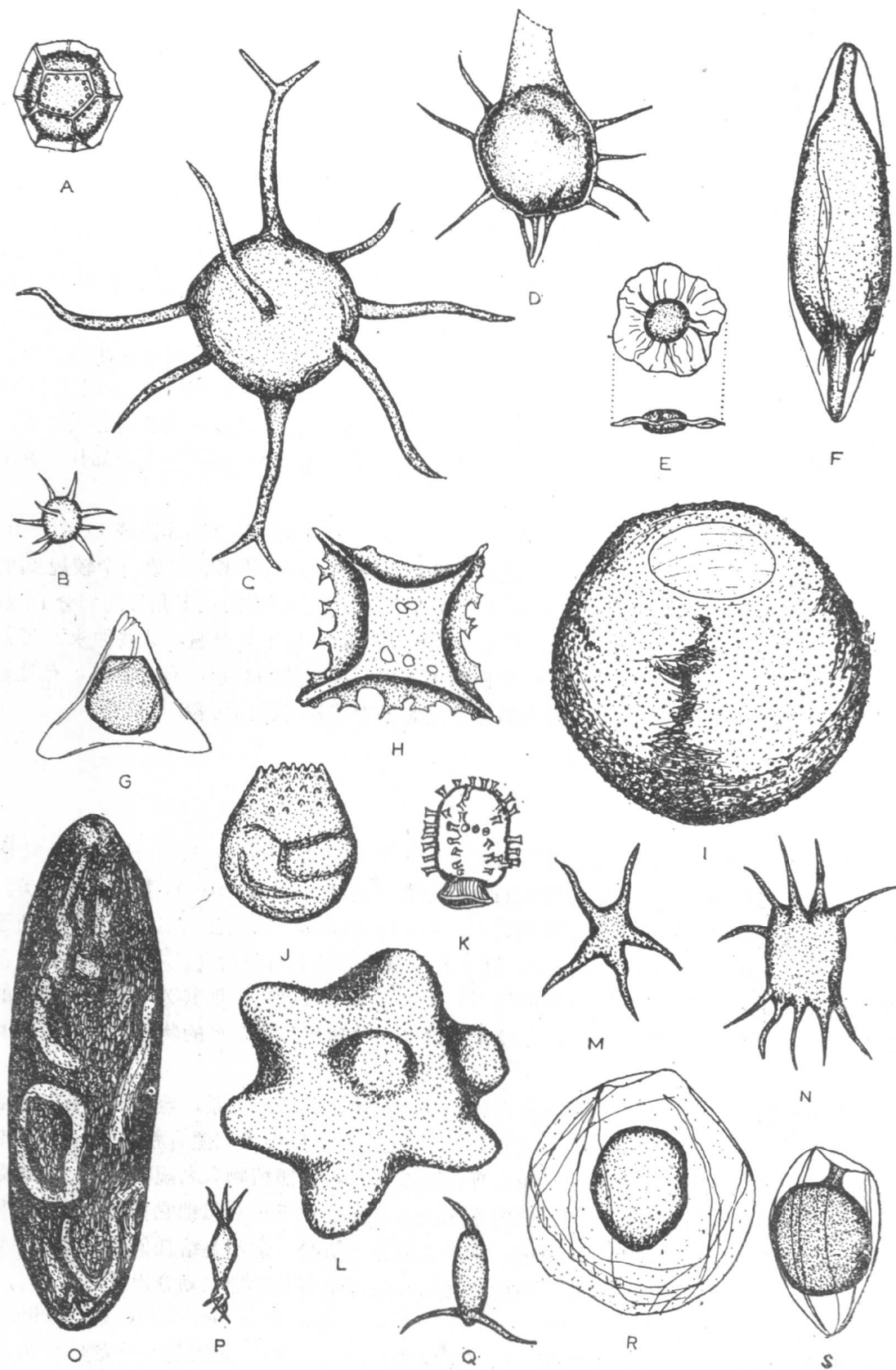
个别的疑源类外表可呈现裂缝或裂隙。这可能是沿一预定的缝（称作隐缝 *cryptosuture*）开裂，开口也可逐渐扩大，直至壳的一极完全失去。开口的形状可象一个较规则的新月形裂缝（称作表缝 *epityche*），或可能是由壳壁上失去一圆形的或多角形的部分而形成一个开孔（称作“通孔” *pylome*）。明显为完整无损的壳也十分普遍，某些种永无可见的开口。每个壳通常是独立可分的，但它们偶尔呈现一种松散的联系，有时象链，有时集合为单种的团，可能它们原先被某种类似卵鞘或孢子囊那样的膜所包覆。

研 究 史

Evitt 1961年指出，若干从前被置入刺球类（*Hystrichosphaeridea*）这一分类未确定的目的微体化石属，事实上是沟鞭藻的生殖孢囊（见 *Dinoflagellates*），并应归入此类。但是由于这些错误划入的属包括了典型属 *Hystrichosphaera*（管网藻），这个目就必须予以废弃，因而刺球（*hystrichosphere*）这个名称也就只具有有限含义。有些属并不具备沟鞭藻类的特征，如 *Tasmanites*（塔斯马石）后被 Wall（1962）证明其为一类现在尚存的单细胞植物——*Prasinophyceae* 绿枝藻纲，这是一些球形和椭圆形的物体，壳壁厚，其上为规则小孔所穿透。

然而仍然保留下一些属，它们形体多样，且无法确定其亲缘关系，至少没有合适的名称，也没有合适的分类地位。为此 Evitt（1963）提出了“疑源类”（源自希腊文，意为起源不明）这个名字。为了方便起见，象处理沟鞭藻一样，按照植物命名规则行事，也就是属的确定仅仅按照形态，并不牵涉到它的亲缘关系。在这里不存在想把它们划入林奈的科目等级制度中去的意图。这清楚地表明，采用任何分类法时一定不要给任何自然亲缘关系带来谬误的印象，当一些属的亲缘关系确定之后，便可很容易地把它划分出来。

目前最广泛使用的分类法是“D—E—S分类法”，这是由 Downie、Evitt 和 Sarjeant 三人提出的，采用了这三个人姓的第一个字母做为标记（1963）。此法是一个完全人为的



体系，它的分类分群完全根据形态，没有什么表明自然亲缘关系的意图，也不具备专门的模式属。疑源类 (Group Acritarcha) 即是基本的单位，被分成十四个亚类，如 Acanthomorphitae 刺形亚类 (包括那些具有刺突的球形或椭球形疑源类，极常见的刺突呈单刺状或分叉刺状)，Sphaeromorphitae 球形亚类 (不具突出物的球形或椭球形体) 等。因为这是一个非林奈体系的分类法，故而在分类学上没有确切的地位。此外还有好多修改方案或变化方案也被提了出来，如把“类”转称作“副目”(Paraorder)，把“亚类”称作“副科”(Parafamily)，M. Deflandre 在1964年就是这样提出的；另外 Timofeyev 在1965年提出一个新的分类等级的命名，在范围上十分相似于旧的，只要求具备“-morphyda”这个词尾。

地 质 分 布

最早的疑源类属于已知最老的化石类别；那些形态十分简单，如为球形或椭球形的壳，上面仅有一些颗粒或小坑 (属于 Sphaeromorphitae 球形亚类) 的疑源类，时代可追溯到前寒武纪。这是在前寒武纪沉积中用于地层对比能取得成功的唯一的一个类。苏格兰和俄罗斯的沉积物也据此进行了一些大的划分 (见 Naumova and Pavlovsky, 1961)。整个下古生界疑源类是众多而繁杂的，在微体浮游化石群中占支配地位，也可作为令人满意的地层标志，到上古生界时它们仍然数量众多，但在形态变异上不明显；虽然它们的分布明显地受环境控制，近年来的研究表明，它们在二叠系和三叠系的对比上仍然十分有用。然而从中生界中期以后，沟鞭藻孢囊在化石组合中成为最显著的成分。简单突起物的球形壳疑源类如 *Michrystidium* 和 *Solisphaeridium* (Acanthomorphitae 刺形亚类) 直到下白垩统有时仍然丰富，但是地层对比上已不起显著作用。另一些疑源类已相当少见，甚至在分布上也毫无规律。第三纪的记录是很少的。虽然疑源类在现代的浮游生物和海洋沉积中仍有所报导，但是对它们的研究却很差。

疑源类始终是与水流沉积伴生在一起的。现已知有河流沉积和湖泊沉积 (参见 Harland and Sarjeant, 1970)，但以海洋沉积最为典型。据报道，它们产生于各种类型的海洋沉积中，但在页岩和粘土中或许最为丰富，每一克的沉积物中总数约有一万个个体，毫无例外。

图 1 疑源类化石

各图均放大500倍；A—网面亚类 Herkomorphitae: *Cymatiosphaera imitata* (上白垩统)；B—D—刺形亚类 Acanthomorphitae: B—*Michrystidium fragile* (中侏罗统—下白垩统)，C—*Baltisphaeridium longispinosum* (奥陶系—志留系)；D—*Aremoricium rigandae* (志留系)；E—翼环亚类 Pteromorphitae: *Pterospermopsis australiensis* (下白垩统)；F—双棱亚类 Dinetromorphitae: *Diplofusa gearlensis* (上白垩统)；G—扁形亚类 Platymorphitae: *Trigonopyxidina ginnella* (上白垩统)；H—棱柱亚类 Prismatomorphitae: *Polyedryxium diabolicum* (泥盆系)；I—球形亚类 Sphaeromorphitae: *Leiosphaeridium granulata* (志留系)；J—卵形亚类 Oomorphitae: *Oodinium sablineae* (上寒武统)；K—冠形亚类 Stephanomorphitae: *Stephanelytron redcliffense* (上侏罗统)；L—M—多角亚类 Polygonomorphitae: L—*Pulvinosphaeridium pulvinellum* (志留系)，M—*Veryhachium stelligerum* (泥盆系)；N—对顶亚类 Diacromorphitae: *Acanthodiacrodium petrovi* (上寒武统—下奥陶统)；O—Q—棱形亚类 Netromorphitae: O—*Leiofusa navicula* (中奥陶统)，P—*Anthractus insolitus* (泥盆系)，Q—*Domasia elongata* (志留系)；R—S—双球亚类 Disphaeromorphitae: R—*Disphaeria macropyla* (上白垩统)，S—*Pterocystidiopsis stephani* (上白垩统)

亲 缘 关 系

疑源类从其分布来看是典型的浮游生物,可是它们的亲缘关系仍存疑问。由于它们的形态特征很简单,因而很可能是多源的。它们可能包括高级植物的孢子,也可能是象挠足类等生物的卵。总之,极有可能它们大部分属于单细胞藻类生命周期中的不同阶段——孢囊、孢子囊、孢苗等阶段。在某几属中从其开口的式样推测可能是沟鞭藻类的孢囊(见 Dinoflagellates);其他藻类可能也有代表;Downie(1973)则相信有些谱系可能应归属于 Prasinophyceae 绿枝藻纲。总之,由于证据不足或不够明确,某些类群的真正亲缘关系从未得出最终结论。

WILLIAM A. S. SARJEANT

(秦洪宾译 李行健校)

参 考 文 献

- Deflandre, G., and M., 1964. Notes sur les Acritarches, *Rev. Micropaléont.*, 7, 111-114.
- Downie C., 1973. Observations on the nature of the acritarchs, *Palacontology*, 16, 239-260.
- Downie, C., and Sarjeant, W. A. S., 1964. Bibliography and index of fossil dinoflagellates and acritarchs, *Geol. Soc. Amer. Mem.* 94, 180p.
- Downie, C.; Evitt, W. R.; and Sarjeant, W. A. S., 1963. Dinoflagellates, hystrichospheres and the classification of the acritarchs, *Stanford Univ. Publ., Geol. Sci.*, 7(3), 1-16.
- Downie, C.; Jardine, S.; and Visser, eds., 1974. Acritarchs, *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 18, 1-186.
- Evitt, W. R., 1963. A discussion and proposals concerning fossil dinoflagellates, hystrichospheres and acritarchs, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 49, 158-164, 298-302.
- Harland, R., and Sarjeant, W. A. S., 1970. Fossil freshwater plankton (dinoflagellates and acritarchs) from Flandrian (Holocene) sediments of Victoria and Western Australia, *Proc. Roy. Soc. Victoria*, 13, 211-234.
- Naumova, S. N., and Pavlovsky, E. V., 1961. The discovery of plant remains(spores)in the Torridonian shales of Scotland(in Russian), *Doklady Akad. Nauk SSSR*, 141, 181-182.
- Norris, G., and Sarjeant, W. A. S., 1965. A descriptive index of genera of fossil Dinophyceae and Acritarcha, *New Zealand Geol. Surv. Palaeont. Bull.* 40, 72p.
- Sarjeant, W. A. S., 1965. The Xanthidia; the solving of a palaeontological problem, *Endeavour*, 24(91), 33-9.
- Sarjeant, W. A. S., 1970. Xanthidia, palinospheres and "Hystrix." A review of the study of fossil microplankton with organic cell walls, *Microscopy: J. Quakett Microsc. Club*, 31, 221-253.
- Timofeyev, B. V., 1965. Phytoplankton of the late Proterozoic and early Palaeozoic seas(in Russian), *Tez. Doklad. K Perv. Vses. Palealgo. Sov., Novosibirsk*. 1965, 112-114. (Translation available in Russian Translating Programme R. T. S. 4006. Boston Spa, England; National Lending Library.)
- Wall, D., 1962. Evidence from recent plankton regarding the biological affinities of *Tasmanites* Newton, 1975, and *Leiosphaeridia* Eisenack, 1958, *Geol. Mag.*, 99, 36-62.
- 参见: Algae; Dinoflagellates; Hystrichospheres; Plankton; Protista.

ACTUALISTIC PALEONTOLOGY 实证古生物学

德语Aktuo-paläontologie (实证古生物学) 一词是由Richter (1928) 提出来的, 他下的定义是: 从广义上说, 这是研究形成未来化石的目前形式和起因的学科。这是简单地把均变论 (将今论古) 原理运用到古生物学问题上来。这个术语在意义上很相似于与古生物学相对立的今生物学 (Neontology), 可以认为是现生动物的“古生物学”, 其中包括现代环境的“古生态学”。在这里, 此术语被用作今生物学的同义词。

有些学者认为实证古生物学这个术语是不适当的, 因为实证(actual) (=现在、当今) 和古(paleo) 是相矛盾的, 在单一术语中应避免, 因为人们似乎不可能去说现在的古生物学。最早期的实证古生物学研究与化石应用无关, 然而在今天, 焦点来自古生物学的问题, 反之亦然; 现代的工作者把现在的沉积环境同过去的地层相比较, 是为了探讨前者固有的古生物学问题和更好地去解释后者, 这样实证古生物学目前同另外一些课题明显重叠, 如生物层积学 (Biostratinomy)、埋葬学 (Taphonomy) 和尸积学 (Thanatology), 它同样适用于功能形态学 (Functional morphology)、古生态学 (Paleoecology)、群落生态学 (Community ecology)、底质生态学 (Substrate ecology)、痕迹化石以及本篇中涉及到的另外一些课题的研究。

大多数现代生物学家对古生物学家所面临的在古环境中再造形成化石作用前的事件的任务缺少了解。为此古生物学家们意识到应该观察现代环境中的生物并研究它们同底质的相互关系及同其他生物的伴生关系, 以及与它们生活习惯, 特别是它们的足迹、移迹、潜穴或钻孔等有关古生物学重要内容。由于对古生物学的重视, 今生物学也包括生物的死亡、搬移、解体和分解的物理和机械过程, 以及它们本身或硬体被埋藏在沉积物中的方式等问题。这些过程的可靠资料, 有助于理解生物在与其有关的古沉积环境中是怎样生活的, 因而对化石的产出状况有了更深刻的了解。最后, 今生物学家根据组成种的丰度和特征以及生活在一起的这些种的相对比例, 力求细心地去判断这些种和群落是如何完整地保存下来而成为化石记录的。因此空壳、腐烂的尸体和分散的骨骼对今生物学家都具有很大的吸引力。

早期的工作

实证古生物学的研究显然是由Rudolf Richter和Johannes Weigelt开创和发展的。Richter的工作大约开始于1920年对北海的研究, 而后由在威廉港的森肯伯格海洋地质研究所的成员所继续 (参看Bucher, 1938中的森肯伯格研究所早期论文目录和著作摘要; Häntzschel, 1956; Schäfer, 1962、1972; Reineck and Singh, 1973)。除了在北海和波罗的海的相似研究外, Weigelt还研究了脊椎动物死亡和埋藏方式〔定义为Biostratonomy (生物层积学) 后改为Biostratinomy〕, 特别是由于恶劣气候造成它们的集群死亡。

Schäfer(1962) 用德文 (附有英文摘要) 写了一本极好的研究实证古生物学的书, 后

来译成英文(1972)。多年来, Schäfer研究了北海南部潮坪和浅水区的动物群和沉积物。他象一个海洋无脊椎动物学家和生态学家那样但又从古生物学家角度去做这项工作。他的著作不仅概括了现在的资料, 而且描述和用图解说明了许多新的最详细的观察, 其中一些被用作下面的例子。

大多数今生物学的工作是有关温暖气候沿岸的浅海环境。象海洋深部、大陆架、热带浅海, 甚至有些大陆生境这样的大区长期被忽视, 但现在用实证古生物学的方法也正在研究中。因而在世界整个生物圈中仍然有许多工作要做。

实证古生物学的研究

实证古生物学可以划分几个互相重叠的研究领域, 在本书中将其许多列为独立部分。为了说明今生物学家的的工作, 下面简单概述一些实证古生物学家研究成果。

遗迹学 动物学家没有对遗迹学进行系统的研究, 现代的足迹、移迹和别的生命遗迹多半是由今生物学家研究的, 尤其是为了把化石类型同现代类型进行比较(如Howard, 1971)。古生态学已经从今遗迹学对造迹者的鉴定及其环境、生态和行为学的解释等各个方面的研究中得到启发。那些到处可见的表面移迹(如Heezen and Hollister, 1971)很难形成化石, 而由动物在沉积物中制造的那些潜穴以及在硬的物体上(如石头、外壳)制造的钻孔则很可能被保存下来。

现代足迹和移迹的观察结果, 提醒我们在解释化石表面遗迹的时候要严格和慎重。对现代生命遗迹的研究表明, 它们的形状和大小有很大的变化, 分类系统完全不同的动物可以制造出相似的或相同的遗迹形状。相反同一生物能适应不同塑性的沉积物、不同水质和不同的粒度, 并且能变更它的取食行为、运动和潜穴等。

由于目前对生物成因的沉积构造研究的全部资料的重视和应用, 对遗迹化石的分析能力提高了, 例如, Boyer (1974; Boyer and Warme, 1975) 描述了临时定为 *Phycodes* (见Trace fossils) 的遗迹化石产出情况, 这个化石产在加利福尼亚的始新统浅水相中(图1A)。这个构造可以有多种解释, 即可以当做潜穴动物的充填淤泥的洞穴, 也可以当做底食动物移动的废物充填, 也可以当做一种水母的栖息迹, 或当作一种居住在沉积物中的海葵或别的触手生物的淤泥衬壁或淤泥充填潜穴。另一值得注意的假设是 *Phycodes* 迹是由一种蛇尾类用两个或三个腕向上捕食和呼吸, 其余的腕向下固着所构成的。此动物的活动大概是用它的腕过滤上覆的水, 而且多半沿着沉积物表面吃腐肉, 结果使淤泥在腕下集中。Hertwick (1972) 对现代的蛇尾 *Hemipholas elongata* (图1B) 的研究中描述了这种情况, 如图1C假想再造图所示。这样的再造主要取决于我们的生态知识和有关现代动物自然历史知识, 而在这个领域中有许多工作有待我们去做。

有关遗迹化石和遗迹学研究的评论, 可参阅Häntzschel (1975) 的参考书目及Crimes 和 Harper (1970, 1971) 以及Frey (1975) 所编写的书。

埋葬学 实证古生物学的另一重要分支, 是研究生物的死亡和埋葬。1928年Richter划分出这个工作领域中的几个方面, 如尸积学(死亡的原因和它的直接后果)、生物层积学(埋葬方式)以及死尸学(Necrology, 在岩石成岩作用之前尸体的变化); 整个死后的历史被Efremov (1940) 命名为埋葬学。

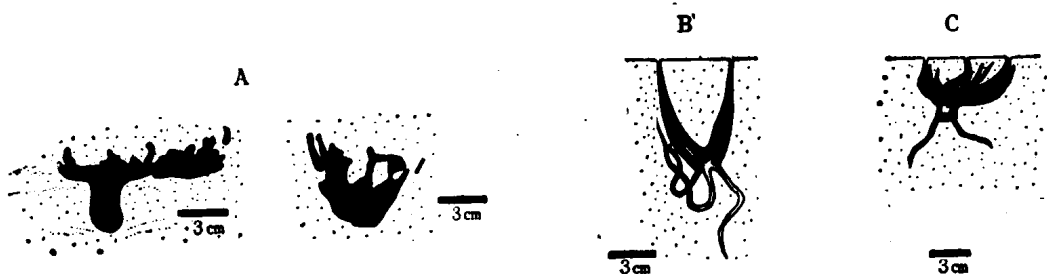


图 1

A—由砂质基底中淤泥构成的加利福尼亚始新世遗迹化石的两个例子（根据Boyer and Warme, 1957）；B—生物位置及同蛇尾*Hemipholas elongata*伴生在一起的沉积物（根据Hetwick, 1972）；C—遗迹化石的假想再造，表示蛇尾多数腕的位置及遗迹所示的起因（根据Boyer, 1974）

Hecht(1933) 做了一些早期工作，他对北海沉积物中人工埋藏的海洋动物尸体进行了系统研究，特别是化学方面的研究。Schäfer(1962、1972) 研究了死后海洋无脊椎动物的机械分解过程（如甲壳动物死后的骨骼），以及特别是水母、鱼、鸟及海生哺乳动物的化石化步骤。根据美国南部暴风雪的生物学后果，Weigert(1927) 的现代经典著作描述了有关脊椎动物不同的死亡过程。后来在1935年他把此观察结果应用到德国 Halle 附近褐煤中发现的始新世脊椎动物集群上。

Müller(1951) 相当详细地描述和概括了生物层积学全部过程。将现代所进行的生物层积学观察应用于过去的一个例子是双壳类壳埋藏的不同型式。它们经常是凸面向上地躺着，这是在流动水体中最稳定的状况；它们可大量累积形成“介壳灰岩”或“介壳层”，在那里壳大量沉积形成铺砌层，或成为叠瓦状，甚至是垂直的。在有些情况下，仅是单一种的左壳或右壳的堆积。据现在环境中的记载，特别是海滩中壳子表现了同样的现象（参看 Warme 的评论，1971年）。一个明显的例子是 *Mya*（海螂），其双壳中带“匙”的左壳就比不具这种构造的右壳搬运得远。

研究现代生境中可能成为化石资料的贝壳无脊椎动物或微体生物的另一重要现实主义方法是收集样品，并把生物标本同空的骨骼进行比较。这个方法使人们有可能理解死后壳搬运的结果，并提供关于种的密度和分布的知识，以及在所研究的环境中种（群落）的自然组合和相对丰度的知识。假定带骨骼的无脊椎动物的生态分布情况如实地被保存在它们生活过的沉积环境中，那么大多数这样的研究结果是乐观的（Warme et al., 1976）。不管怎样，在自然环境中的成岩条件范围内，需要更多有关影响骨骼不同大小、表面积和矿物学的沉积后变化的资料。

功能形态学 通常只有骨骼硬体可被用作研究古代生物的生活方式。在化石记录中，一般保存下来的仅是钙质、硅质或几丁质成分，而这些又只是有选择和偶然地被保存下来的。功能形态学是依据硬体的生物学功能和生物的生活方式来解释硬体的。

适应形态学 (Adaptive morphology) 为英文论文中经常使用的一个术语，但不是功能形态学的确切同义词，前者是研究一个种为了在某种环境中起作用而逐渐形成的适应情况，而后者是研究单个生物之间的功能联系。

从一个骨骼或者部分骨骼的形态中通常只能做极少的生态解释。当然这样的结论要求对所研究的动植物化石最接近的现生代表进行详细的观察，或者全面和富有想象力地掌握

有关化石类型的生态问题，因为这些问题有助于再造它们适应性的历史。在现代的动物学中功能形态学是一个多少有点被忽视的领域。

Trueman(1964) 讨论了一些现生双壳软体类(蛤)韧带的功能解剖，在这种情况下，韧带的详细解剖和功能必须了解，因为在化石壳中再造韧带构造以及仅以它固着的基部去认识韧带的某些适应特征将是十分困难的。Trueman发现，在深挖穴时双壳的摆动反映出由韧带外层强烈收缩及内层仅有部分起作用。因而概括地把韧带的强度同生活方式联系在一起不一定总是合适的(如许多生物研究所做的那样)。没有进一步的试验 不应该把简单的观察推广到一般情况。

对某些现生不规则海胆(如*Echinocardium* 心形海胆)所进行的功能形态研究，使Nichols(1959) 有可能解释英国晚白垩世白垩层中的*Micraster* (小蛸枕)壳个体特征的进化情况。动物挖穴的深度由壳的各种特征反映出来，如肛下槽带的宽度、清洁管的存在和用于呼吸的密集纤毛区的发育程度。从而对在*Micraster*中用作分类的这些骨骼部分，也作了功能解释。

Schäfer(1954) 研究了短尾甲壳类(蟹类)的功能结构，它可以划分出四种生态类群：跑的、潜穴的、爬的和游泳的。根据其不同的主要功能(如为了营养、防御或恐吓)，短尾类的爪有着不同的形状。Schäfer的成果还没有用于化石类型，然而根据保存得相当好的标本仔细地去做，看来是可能做到的。

生物相 现代生物相的研究是实证古生物学的一个重要组成部分，在每一种生境中，种的特殊组合代表了对环境条件的适应结果。每一生境的典型生物(德文lebensform-typen)对化石动物群及其环境的生态解释是有用的。生物相分析在生物和与其有关的沉积环境的综合研究方面，属于生态学家的生态系分析，在许多方面与今生物学相同。在生态系分析中对生物群和环境的研究，是为了了解它们的相互关系。

珊瑚礁是生物相最引人注意的例子之一(图2)，它们以固定而十分典型的群落以及缺少层理或层理不显为特征。

Schäfer(1962、1972) 总结了在碎屑环境中存在的四个主要的生物相，这些相分布于水温和深度情况相似的世界各地。可是通常每一个相被一个过渡带分隔，因此难以明显地区分开这些相。一种生物相是以具有强烈潮流和很多拍岸浪的滨海区为特征的，这是沉积物和壳经常受到侵蚀和再沉积的环境。这个生物相的沉积记录以具细层和交错层的砂和水流聚集的壳层为主(图3)。Schäfer的另外几个主要生物相是沉积作用、层理特征和生物丰度的进一步组合。

古代环境中生物相再造的一个简单例子是由加利福尼亚南部始新统 Delmas组的露头提供的(Boyer, 1974; Boyer and Warme, 1975)。在Delmer组中存在三种类型的相，它们的特点是浅水、微咸水到海洋环境(图4)：(1) 牡蛎“礁”，由胶结牡蛎壳和其他软体动物群聚集成生物层；(2) 有波痕的、薄层的、富钙的砂泥质夹层，缺少大化石，可以认为是潮坪和盐碱滩沉积；(3) 厚层序列(约1m)，从基部的冲刷侵蚀面向上是直接覆盖的壳和卵砾中间通过砂质水平层或倾斜交错层，渐变成代表移动潮渠的剧烈生物扰动的或均质的淤泥。三个相横向上是同期的，而在一起集中体现由浅海湾或伴随有牡蛎礁的泻湖及潮坪组成的生境。

第三种岩相告诉我们综合应用沉积学和动物群证据这样一个清楚的事实。当潮渠横向



图 2 表示珊瑚礁生境和沉积纪录的生物相
(引自Reineck and Singh, 1973; Schäfer, 1962)
在礁骸上、礁生物群聚集并附着在珊瑚和藻类产生
的碳酸盐硬体表面上；值得注意的是礁本身没
有层理

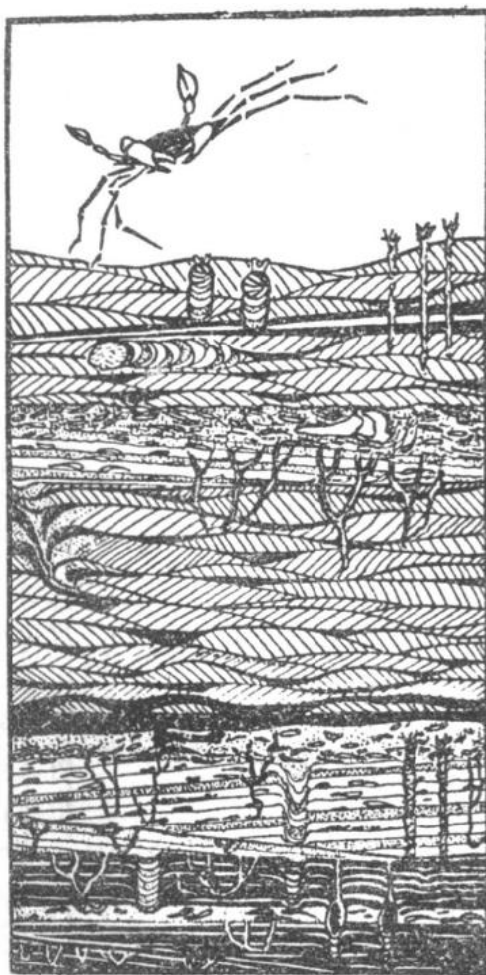


图 3 示具丰富的活的无脊椎动物
的浅海大陆架生物相
侵蚀表面和壳层同再搬运的泥砂，
以及居住在沉积物中的动物潜穴和逃
逸构造结合在一起

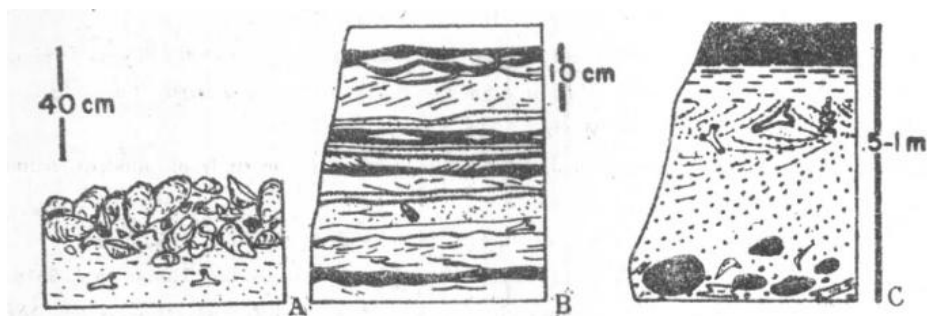


图 4 产自加利福尼亚始新统Delmar组的三个横向连续的生物相
(引自Boyer and Warme, 1975)

A—同其他软体动物以及潜穴伴生在一起的牡蛎层；B—具砂泥夹层并具小型斜层理和波状层理的潮坪；C—
向上由粗到细的粒度序律，表示弯曲的潮沟（参看图5）

弯曲时，它们侵蚀和破坏相邻的生境，从而产生在层底部找到的那种泥屑（图5），一些泥屑呈现出穴居软体动物或甲壳类的洞穴、遗迹，在没有被破坏之前，这些动物在相邻的潮

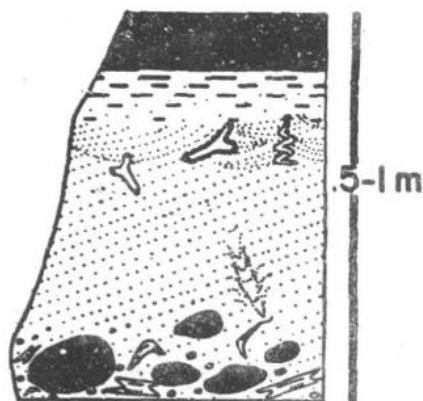


图 5 图4中由粗到细粒度序列的细节

底部以侵蚀冲刷面为特征，直接被泥质以及壳的粗碎屑和另外大部由相邻潮渠和潮坪搬运来的碎屑所覆盖；序列的中部是具斜层理的纯净砂，有少量动物逃逸构造和大的潜穴；上部是中等到小型斜层理，向上泥质和潜穴的比例增加；最后序列以一个生物扰动淤泥的泥帽而告结束（参看本文）

坪、沼泽或沟堤的半固结泥中挖洞或钻孔。在该层底部的贝壳代表曾生活在潮渠中的动物，或代表当潮道移动时从相邻的潮坪冲来的动物。上面具层理的砂代表潮渠充填和点坝层序，一般沉积迅速，因而只包含少量的潜穴和更稀少的壳。在每个层序中泥帽表示当潮渠移去时沉积在新形成的潮坪上的粒度更细的沉积物。这种泥一般是生物强烈扰动的淤泥，缺少物理沉积构造；在粒度递变序列中，由于潜穴生物对底质的改造，该泥与下伏的砂混合在一起。这样，在序列的下部主要记载着物理作用，以侵蚀面及一套由粗碎屑、纯净砂、完整的沉积层理组成的滞流沉积物可作为例证，并且证明是以迅速沉积为主。相反，生物的活动有时在序列的上部留下它的印痕，在那里沉积了较细的沉积物，可能是比较缓慢沉积的，经较长的一段时间被一种活泼的潜穴动物群掺合而变得均匀了。从这样的分析中，沉积物能用来确定在古环境中的物理生态条件，实体

化石和遗迹化石动物群两者不仅都可用来当作古生态的指示物，也可当作解释地球历史中事件的沉积学工具。

JOHN E. WARME

WALTER HANTZCHEL

（李志明译 徐秉涛校）

参 考 文 献

- Boyer, J. E., 1974. Sedimentary facies and trace fossils in the Eocene Delmar Formation and Torrey Sandstone, California. M. A. Thesis, Rice University, Houston, Texas, 176p.
- Boyer, J. E., and Warme, J. E., 1975. Sedimentary facies and trace fossils in the Eocene Delmar Formation and Torrey Sandstone, California, in *Future Energy Horizons of the Pacific Coast*, Long Beach, Calif: Ann. Meetings Pac. Sect. AAPG-SEPM-SEG, 65-98.
- Bucher, W. H., 1938. Key to papers published by an institute for the study of modern sediments in shallow seas, *J. Geol.*, 46, 726-755.
- Crimes, T. P., and Harper, J. C., 1970. *Trace Fossils*. Liverpool: Seel House Press, 547p.
- Crimes, T. P., and Harper, J. C., eds., 1977. *Trace Fossils 2*. Liverpool: Seel House press, 351p.
- Erremov, I. A., 1940. Taphonomy-A new branch of paleontology (in Russian), *Akad. Nauk SSSR Biol. Ser.*, 3, 405-413. Transl. in *Pan-Amer. Geol.*, 74, 181-193.
- Frey, R. W., ed., 1975. *The Study of Trace Fossils*. New York: Springer-Verlag, 592p.
- Häntzschel, W., 1956. Rückschau auf die paläontologischen und neontologischen Ergebnisse der Forschungsanstalt "Senckenberg am Meer", *Senckenbergiana Lethaea*, 37, 319-330.

Häntzschel, W., 1975. Trace fossils and problematica, in C. Teichert, ed., *Treatise on Invertebrate Paleontology*, pt. W, Miscellaneous, Supp. 1, Lawrence, Kansas: Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas Press, 269p.

Hecht F., 1933. Der Verbleib der organischen Substanz der Tiere bei meerischer Einbettung, *Senckenbergiana*, 15, 165-249.

Heezen B. C., and Hollister, C. D., 1971. *The Face of the Deep*. New York: Oxford Univ. Press, 659p.

Hertwick, G., 1972. Georgia coast region, Sapelo Island, U. S. A., sedimentology and biology. V. Distribution and environmental significance of lebensspuren and in-situ skeletal remains, *Senckenbergiana Maritima*, 4, 125-167.

Howard, J. D., 1971. Comparison of the beach-to-offshore sequence in modern and ancient sediments, in *Recent Advances in Paleocology and Ichnology* Washington, D. C., Amer. Geol. Inst., 148-183.

Müller, A. H., 1951. Grundlagen der Biostratonomie, *Abh. Deutsch. Akad. Wiss. Berlin Kl. Math. Allg. Naturwiss.*, 1950(3), 147p.

Nichols, D., 1959. Changes in the chalk heart urchin *Micraster* interpreted in relation to living forms, *Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B*, 242, 347-437.

Reineck, H. E., and Singh, I. B., 1973, *Depositional Sedimentary Environments*. New York: Springer-Verlag, 439p.

Richter, R., 1928. Aktuopalaontologie und Paläobiologie, eine Abgrenzung, *Senckenbergiana*, 10, 285-292.

Schäfer, W., 1954. Form und Funktion der Brachyuren-Schere, *Abh. Senckenberg. Naturforsch. Gesell.*, 489, 1-65.

Schäfer, W., 1962. *Aktuo-paläontologie nach Studien in der Nordsee*. Frankfurt: Waldemar Kramer, 688p. Schäfer, W., 1972. *Ecology and Paleocology of Marine Environments* (transl. of Schäfer, 1962). Chicago: Univ. Chicago Press, 568p.

Treman, E. R., 1964. Adaptive morphology in paleocological interpretation, in J. Imbrie and N. Newell, eds., *Approaches to Paleocology*. New York: Wiley, 45-74.

Warne, J. E., 1971. The fidelity of the fossil record and paleocology, in *Recent Advances in Paleocology and Ichnology*. Washington, D. C.: Am. Geol. Inst., 11-28.

Warne, J. E.; Ekdale, A. A.; Ekdale, S. P.; and Peterson, C. H., 1976. The raw material of the fossil record, in R. W. Scott and R. R. West, eds., *Structure and Classification of Paleocommunities*. Stroudsburg, Pa.: Dowden, Hutchinson & Ross, 143-169.

Weigelt, J., 1927. *Rezente Wirbeltierleichen und ihre paläobiologische Bedeutung*. Leipzig: Max Weg, 227p.

Weigelt, J., 1935. Was bezwecken die Hallenser Universitätsgrabungen in der Braunkohle des Beiseltals, *Natur und Volk*, 65, 347-356.

参见: Diversity; Growth Lines; Larvae of Marine Invertebrates-Paleontological Significance; Morphology, Constructional; Morphology, Functional; Paleocology Paleotemperature and Depth Indicators; Population Dynamics; Taphonomy; Trace Fossils, Vol. I; Abyssal Zone; Bathyal Zone; Benthonic Zonation; Hadal Zone, Littoral Zone; Neritic Zone.

AGNATHA 无颌纲

无颌纲是原始水生脊椎动物的一个纲, 以其鳃弧尚未转变成颌为特征。现生的无颌纲就是鳗形的圆口类, 包括 *Myxine* (盲鳗) 和 *Petromyzon* (七鳃鳗), 缺乏矿化的骨骼, 因此化石十分罕见; 唯一的发现就是伊利诺斯州宾夕法尼亚系的一种七鳃鳗化石 *Mayomy-*

zon。其余的化石无颌类(Stensio, 1964; Romer, 1966; Obruchev, 1967; Moy-Thomas and Miles, 1971; Halstead and Turner, 1973) 有时称为骨皮鱼类, 产于北美、欧、亚和澳大利亚的奥陶纪、志留纪和泥盆纪岩层中。无颌纲分为两个亚纲: (1) Monorhina 单鼻孔亚纲, 具有单个中央鼻孔, 包括阔口类和化石Osteostraci骨甲目及 Anaspida 缺甲目; (2) Diplorhina 双鼻孔亚纲, 具有成对的鼻孔, 仅知化石的 Heterostraci 异甲目和 Thelodonti 花鳞目。

异甲目

异甲目(中奥陶世至晚泥盆世)包括最早的和若干很原始的已知脊椎动物(图1)。通常只有它们的皮质骨骼是矿化的, 由一种无细胞骨状物质绵马素构成, 表面具有齿质的脊或瘤。两个奥陶纪的属 *Astraspis* 和 *Eriptychius* 是北美的种类, 具有由许多多角形小板组成的头盾, 身上披着厚重的叠瓦状鳞片。澳大利亚中奥陶统的 *Arandaspis* 和 *Porophoraspis* 具有非嵌片状的头盾。最近报道在下奥陶统和寒武系的发现是有疑问的。志留纪和泥盆纪的异甲目划分为以甲盾中的板片数目为特征的若干科。除尾鳍外, 没有其它鳍。它们的眼睛细小, 典型地位于头部的两侧, 它们的成对鼻孔正好开孔于口腔之内。它们有七对鳃, 每边有一个外部的开孔。早期的异甲目是海生的, 但后来在志留纪时许多移入淡水。大多数是小型的, 但有一个达到五英尺长(1.5m)。 *Anglaspis* 是一个早期的科(Cyathaspididae 杯甲鱼科)的代表, 其背盾由单一骨片构成。由它们产生了志留系和下泥盆统由八块甲片构

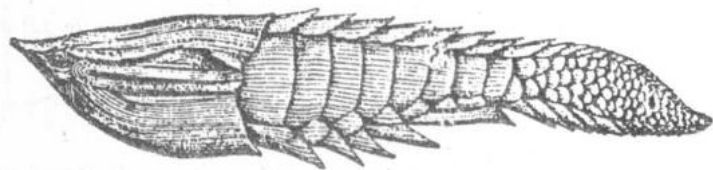


图 1 无颌纲异甲目的 *Anglaspis heintzi*
(自Stahl, 1974)

成背盾的 Traquairaspididae 科和由十块甲片构成背盾的 Pteraspidae 鳍甲鱼科; 后者, 特别是 *Pteraspis*, 已证明是下泥盆统的良好标准化石。大多数欧洲的 Psammosteidae 沙甲鱼科(早泥盆世至晚泥盆世)是鳍甲鱼科平体型的底栖者, *Drepanaspis* 和 *Psammosteus* 是有名的代表。北美下泥盆统的 Cardipeltidae 心甲鱼科在某些方面与沙甲鱼科是相似的。西伯利亚的 Amphiaspididae 双甲鱼科是下和中泥盆统独特的类型, 其成年的甲盾不具缝合线。中国下泥盆统的 *Polybranchiaspis* 可能是异甲目的亲族, 然而它的口孔在背方, 洞穿背盾并且每个鳃孔分别外露; 或许它代表双鼻孔纲的一个特征不同的目*。

花鳞目

花鳞目(腔鳞目, 早志留世到早或中泥盆世)皮肤上具有细小而简单的鳞片或者齿质

* 原著者已将其改置于单鼻孔亚纲, 背方为鼻垂体孔——编者注

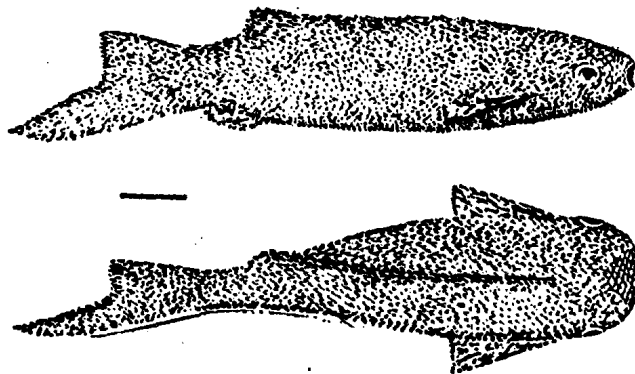


图 2 无颌纲花鳞目的 *Phlebolepis elegans*

(自Stahl, 1974; Ritchie, 1968)

侧视与背视, 比例尺长10mm

的皮肤齿 (图2)。由于花鳞目缺失任何矿化的骨骼, 所以有关它们的构造及其相互关系知道不多。它们的身体扁平, 眼睛侧位, 口近端位, 有八对分离而外露的鳃孔。其中有些尾鳍象缺甲目一样是倒歪尾。头部的突出侧角可以充当稳定体躯的鳍。一个著名的属 *Thelodus* 产于欧洲、北美。花鳞目的奥陶纪记录是靠不住的。

骨 甲 目

骨甲目 (中志留世到晚泥盆世) 的头部和体躯的前部被真正的骨质甲胄所包裹, 甲胄的表面往往覆以特殊类型齿质 (中齿质) 的小瘤。眼睛背位, 口孔腹位, 扁平的头部和体躯暗示它们是底栖者 (图3)。大部分从淡水或微咸水的沉积物中获得。头甲的典型特征是具有被小板片所覆盖的成对的侧方和中央感觉区。一种软骨质的内骨骼使其内部构造得以详细研究 (Stensiö, 1964), 而且表明头部具有一个大口和鳃室, 它们不仅用作呼吸, 而且也用于取食, 把食物颗粒滤出。构造的细节, 特别是单个背位的鼻孔和垂体孔, 表明与缺

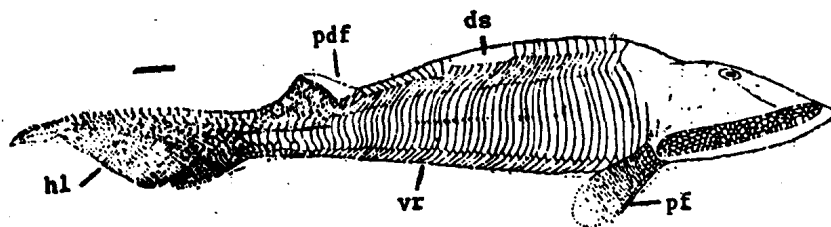


图 3 无颌纲骨甲目的 *Hemicyclaspis murchisoni*

(自Stahl, 1974)

ds—背鳞 (前背鳍); hl—下椎叶; pdf—后背鳍; pf—胸鳍; vr—腹侧脊, 比例尺长10mm

甲目有关系, 而与现生的圆口类颇为疏远。 *Tremataspis* 和 *Oeselaspis* 是原始的晚志留世没有偶鳍的属; 而 *Cephalaspis* 则是著名的泥盆纪属, 具有一对胸鳍, 呈长刺或突出的角状以

保护躯体两侧。中国下泥盆统的 *Galeaspis* (现改为 *Engaleaspis*——译注) 是无感觉区的奇异骨甲鱼类。

缺甲目

缺甲目(中志留世至晚泥盆世)是一种纺锤形身体的小型无颌类,缺失矿化的内骨骼,通常以小鳞片和无细胞组织的骨质小板覆盖在外表。某些属中保存着很长的偶鳍,同时尾鳍呈明显的倒歪尾型,具有一个下倾的肉鳍叶并超过大的上叶。口孔细小、圆形、端

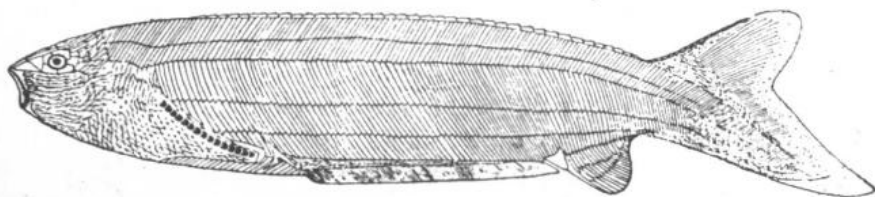


图4 无颌纲缺甲目的 *Pharyngalepis oblongus*

(自Ritchie, 1964)

比例尺长10mm

位,并可能有吸盘。但它们的食性未能肯定。单鼻孔位于头顶上,表明与现代七鳃鳗和骨甲目均有联系。缺甲目出现于淡水和半咸水的沉积物中。最闻名的是挪威上志留统的 *Pharyngalepis* (图4)。

ROBERT H. DENISON

(夏树芳译 刘冠邦校)

参 考 文 献

- Halstead, L. B. and Turner, S., 1973. Silurian and Devonian ostracoderms, in A. Hallam, ed., *Atlas of Palaeobiogeography* Amsterdam: Elsevier, 67-79.
- Moy-Thomas, J. A., and Miles, R. S., 1971. *Palaeozoic Fishes*, 2nd ed. Philadelphia: Saunders, 259p.
- Obruchev, D. B., 1967. *Fundamentals of Paleontology*, vol. II, Agnatha, Pisces (transl. from Russian). Jerusalem: Israel Program for Scientific Translations, 36-167.
- Ritchie, A., 1964. New light on the morphology of the Norwegian Anaspida, *Skr. Norske Videnskaps-Akad., Oslo, I. Mat. Nat. Kl.*, n. s., 14, 1-35.
- Ritchie, A., 1968. *Phlebolepis elegans* Pander, an Upper Silurian thelodont from Qesal, with remarks on the morphology of thelodonts, in T. Orvig, ed., *Current Problems of Lower Vertebrate Phylogeny*. New York: Wiley-Interscience, 81-88.
- Romer, A. S., 1966. *Vertebrate Paleontology*, 3rd ed. Chicago: Univ. Chicago Press, 15-23.
- Stahl, B. J., 1974. *Vertebrate History: Problems in Evolution*. N. Y.: McGraw-Hill, 594.
- Stensiö, E. A., 1964. Les cyclostomes fossiles ou ostracodermes, in J. Piveteau, ed., *Traité de Paléontologie*, vol. I. Paris: Masson et Cie, 96-382.
- 参见: Chordata, Pisces, Vertebrata, Vertebrate Paleontology.

ALGAE 藻类

藻类是地球上最早的生物类型之一，并在现今水生环境中极为丰富。它们在低等植物中是一个极其多种多样的类群，其特点是有相对未特化的生殖器官，而不是一般形态上的简单化。在地球上生物发展历史的漫长时间里，藻类作为大气圈氧气的来源和较高等生物的食物来源，对生物圈产生了深远的影响。

人们可以识别出十个或更多一些藻类的门 (division)。每一个门在分类等级上和动物的门 (phylum) 相当。藻类的营养体结构有着很大的变化范围，并在各类群之间经常具有明显的平行演化现象。藻类的第一级分类是以比较带本质性的微细特征，诸如细胞的结构和组成、贮存食物的性质及光合作用的色素为基础的。这就造成了化石藻类在分类上的困难。化石藻类的分类只好首先着眼于藻类化石的总体形态特征。还有另一个问题是只有非常少的藻类具有硬体部分。只有构成了碳酸钙、二氧化硅或坚韧有机质的骨架或囊泡的藻类才有良好的化石记录。绝大多数的藻类是软质藻。一般来讲它们保存成化石的可能性是极小的，偶尔会发现其很差的碳质残体，例外的情况是它们在腐烂之前就被硅化而保存于燧石之中。叠层石具有悠久的地质记录。它是代表了藻席 (algal mats) 的层状沉积物 (通常是碳酸盐环境中蓝绿藻的藻席)。然而叠层石是生物-沉积构造，它不是真正的化石。同时它常常几乎不含有与之形成相关的藻类的直接证据。

尽管如此，绝大多数藻类类群仍具有化石标本，而且若干个科还具有特别好的地质记录。大多数钙藻 (calcareous algae) 是底栖藻类。它包括 Rhodophyta (红藻门、红藻)、Chlorophyta (绿藻门、绿藻) 和 Cyanophyta (蓝藻门、蓝绿藻) 这些类群可能生存于整个显生宙。颗石藻类 (coccolithophores, 金藻门中的一个类群) 也是钙质的，但却是浮游藻类，存在于侏罗纪到现代。其它具有良好化石记录的浮游藻类硅藻 (Bacillariophyta 硅藻门) 和具有有机质壁的沟鞭藻囊泡 (Pyrrophyta 甲藻门) 也主要生存于中生代和新生代，虽然其中包括某些存在于先寒武纪至第四纪的可能是沟鞭藻囊泡的疑源类 (acritarchs)。叠层石存在于30亿年前至全新世。罕见的保存于二氧化硅中的软质藻类是很重要的微体化石，特别是在先寒武系，它们主要由蓝藻和绿藻构成。软质底栖褐藻作为碳质化石已知存于显生宙的各个系。

化石浮游藻类是微观的，其大小从10至500 μm 。化石底栖藻类通常是宏观的，通常1—10cm。叠层石一般大得多，通常具有数十厘米大小，曾记载过其横向延伸达数百米者。叠层石在地质记录中是极为重要的藻类沉积，但大多数藻类化石与无脊椎动物化石相比是无足轻重的。

Cyanophyta 蓝藻门

蓝藻是简单的生物。它和细菌 (bacteria) 一起合称为原核生物 (Procaryota, 原核生物是指在其细胞中缺少细胞核及诸如线粒体和质体等细胞器的生物)。在漫长的先寒武纪大部分时间里，蓝藻在地球上占优势地位的生物之一。它们在今天仍存在于各种各样