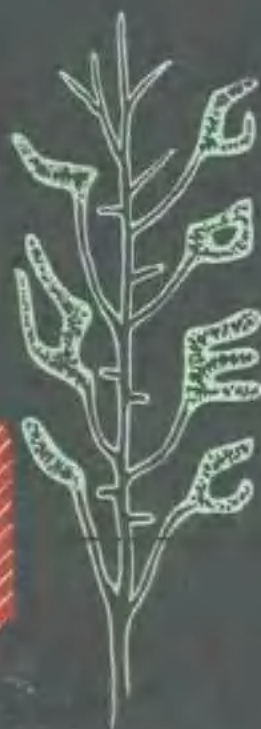


苔藓动物化石 采集研究指南



326

中国工业出版社

苔藓动物化石 采集研究指南

Г. Г. 阿斯特罗娃
(苏联) 著
Н. А. 什紹娃
林 强 译

中国工业出版社

目 录

緒言.....	1
苔藓动物的构造.....	3
苔藓动物的繁殖和发育.....	8
苔藓动物的分类基础和分类.....	9
裸唇綱(Gymnolaemata)	10
环口目(Cyclostomata)	10
变口目(Trepostomata)	11
橢口目(Ctenostomata)	13
隱口目(Cryptostomata)	13
唇口目(Cheilostomata)	16
苔藓动物化石的发展历史及其地理分布.....	18
現代和古代苔藓动物的生活条件和埋藏特点.....	19
苔藓动物化石的寻找和采集.....	22
苔藓动物化石的室内研究.....	24
参考文献.....	37
图版及其說明.....	39

緒 言

苔蘚動物 (Bryozoa) 是一種固着、底棲的群體生物，主要生活在海中，它既廣泛分布于現代水盆地中，亦呈化石狀態廣泛分布于地殼的古老岩層中。苔蘚動物化石，始于奧陶紀，見于古生代、中生代和新生代的各紀地層中。古生代苔蘚動物分布極廣，在生物學和地層學方面具有很大意義。但是，與無脊椎動物其他許多門類相比，苔蘚動物迄今為止還很少為地質人員所熟悉，他們在野外往往不注意它，常常根本就未發現它，並且認為它在地層方面沒有重要意義。苔蘚動物的枝狀、網狀、塊狀——半球狀、薄層狀和蔓生狀群體，往往都是些碎片，體積很小^①，如果其數量再不多，則很難用肉眼發現。只有苔蘚動物大量堆積起來形成礁體，才惹人注目。

根據群體的外形來識別苔蘚動物是很難的，有時甚至是不可能的。根據群體外形只能在一定程度上劃分大的分類單位，但是不同的屬、種經常具有外形相似的群體。因此，在19世紀根據群體形態而對苔蘚動物進行的研究，幾乎未能揭示出其真正的生物學實質和分類關係。這就是認為苔蘚動物成分單一，地層意義不大的原因。

只是在制定出鏡下研究這種群體生物的方法 (Dybowski, 1877; Ulrich, 1882—1884; 1890; 1893; Hexopomes, 1926; 1932, 等等) 和出現了研究群體中各個個體的骨骼構造的可能以後，才開始對苔蘚動物化石的形態和分類進行深入地研究。目前，主要是研究古生代苔蘚動物，隨著對它在整個古生代的發展和地理分布規律的查明，其地層意義已愈來愈大。除了鑑定時代

① 苔蘚動物化石群體的大小由數毫米至數厘米，但很少超過10厘米。

和划分古生代不同地层以外，利用苔藓动物还可以解决古生态学和古地理学的各种问题

根据一小块縱然是采自强烈变形和变质的岩石标本，亦能在鏡下将古生代苔藓动物化石鑑定到种，而其他动物化石在这种情况下往往是不能鑑定的，这就提高了这类化石的地层价值（图版 I）。

目前苏联有許多古生物学家专门从事于古生代各紀苔藓动物的研究。最近一个时期，中国、日本已开始研究这门动物化石，欧美各国也开始研究。

中生代和新生代苔藓动物，尽管其种类繁多，并广泛分布于白堊紀（图版 II）、早第三紀、晚第三紀地层中，但研究得很差，尤其是在苏联，很少有人研究。

外国研究苔藓动物化石的人（主要是欧美各国），至今为止还是根据群体及个体的外形特征来研究中生代和新生代苔藓动物，并据此对其进行分类。这类化石专门在显微镜下研究的方法目前还很少被采用，但是，毫无疑问，这种方法将会得到发展，并在了解这类生物当中会起巨大作用，因为它对中-新生代地层的价值，毫不亚于古生代苔藓动物。

苔藓动物化石具有很大的生物学和地层学意义，因此必須对其进行細心的采集和認真的研究。由于这类化石往往为地质人員所忽視，为初学古生物的人估价不足，本书的目的不仅在于介紹苔藓动物化石的采集技术和研究方法，同时也在于提供一些有关各类化石构造、苔藓动物繁殖方式、生活条件、分类基础和发展历史的基本知識。

苔蘚动物的构造

苔蘚动物是无脊椎动物独立的一門。其群体的形状和大小变化很大。

現代苔蘚动物主要生活在海中，在不同的緯度和不同的深度均有，但以浅海为主。仅极少数的苔蘚动物生活在淡水盆地中。

苔蘚动物化石，如上所述，是从奥陶紀起見于地壳的各个系中。

現代苔蘚动物的个体（虫室）——群体由許多个体組成——級小，不超过1毫米（图1）。个体的前端有一触手，上有口孔，口孔周围有一触手环，呈圓形或馬蹄形。虫体的整个后半部被一胶质、角质或灰质外皮掩盖。

前部有触手环和腸，总称虫体，个体的后部呈細长囊状，与整个群体沟通，是为虫室或称囊状体。虫室上有一室口，个体的前部可通过此口伸出。伸出可借水动力实现，而縮入則靠一块特殊的肌肉——索肌实现。虫室的室口可为特有的肌肉封閉或被一特殊的口盖掩盖。

消化系由一室口和一环状弯曲的消化道組成。室口周围有一中空触手环，上有許多纖毛。大多数淡水苔蘚动物，在其室口

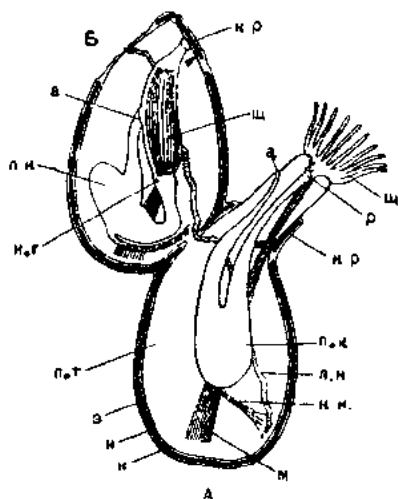


图1 苔蘚动物个体构造略图

А—触手伸出的个体； Б—触手縮进的个体；
ш—触手； р—口孔； н.г.—神經节； а—肛門； п.к.—消化道； м—縮肌； к.м.—索肌；
л.к.—側神經索； к.р.—口盖， 开的和閉的；
п.т.—体腔； о—外表层； н—灰质层； к—外皮

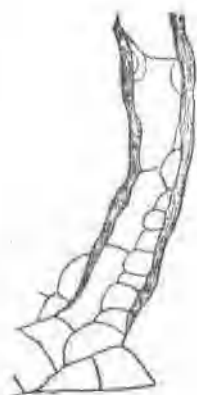


图 2 变口目苔
藓动物管状虫室
縱切面，具横板
和泡状板

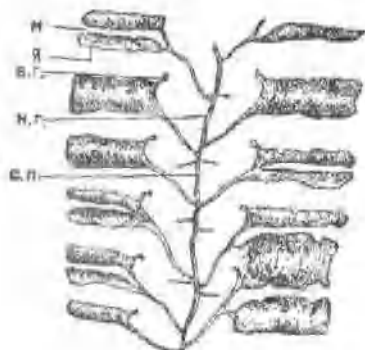


图 3 隐口目苔藓动物双层对称状
硬体縱切面

■—细长虫室；■—間隙孔；■, r. —下半
隔板；■, r. —上半隔板；c. n. —中板

之上有一特殊的突起是为唇，掩盖着口（隐口綱）。其余的苔藓动物（裸口綱）則沒有唇（参見图13）。消化沟由食道、中腸和后腸組成。中腸以一特殊的肉瓣——索肌——固定于体壁上。后腸的末端为肛門，肛門位于虫体的前端，在触手环之上。触手上有两排纖毛，造成两股水流，一股进入口中，一股出自口中。室口可吸入許多微生物，主要是硅藻类和原生动物，供苔藓动物食用。

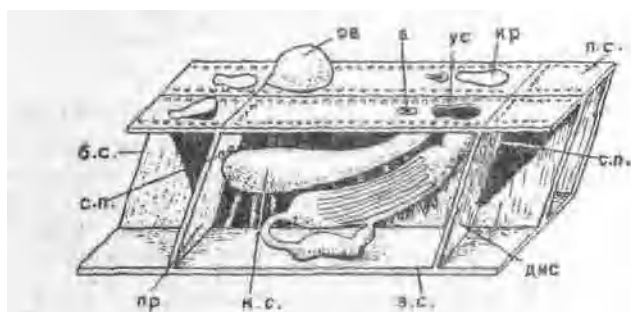


图 4 唇口目(Ascarophora亚目) 虫室略图

体壁，n. c. —前壁；s. c. —后壁；np —近侧壁；дмс —远侧壁；б. с. —
侧壁；а —小孔；у с —口部；о в —卵胞；х р —口盖；с. п. —连接孔—隔
板；к. с. —水囊

苔藓动物没有循环系统和呼吸系统。呼吸器官的功能可能由触手和一些特殊的孔来完成。

苔藓动物一般没有排泄系统。神经系统由神经节和神经组成。神经节位于室口和肛门之间，神经控制着内外部器官的活动。

在肠和体壁之间有一相当宽的（就成因看系次生的）体腔，内有体腔液，含有许多细胞。

体壁由外层和中层组成。外层包裹着虫室的外部，能分泌出胶质或角质外皮，许多海棲苔藓动物都有灰质外皮，这种灰质外皮是由表层分泌出来的。现代苔藓动物体壁中的灰质含量多少不等，往往由生活环境所决定。苔藓动物骨骼中的碳酸钙呈不可分的方解石和文石混合体状态存在；其最大含量可达98%。

樽口目(Ctenostomata)海棲苔藓动物，以及护唇綱(Phylactolaemata)的淡水苔藓动物，其体壁中无灰质层存在。



图 5 虫室口部上的口
围和月牙构造

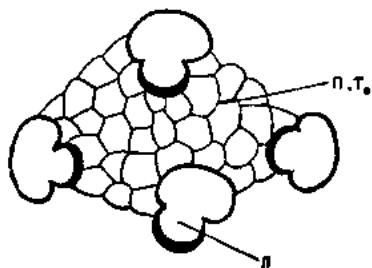


图 6 *Fistulipora* 属 (环口目)
虫室口部上的月牙构造。虫室之间
是泡状组织

a—月牙构造；n.t.—泡状组织



图 7 变口目苔藓动物硬体表
面上的间隙孔和刺孔

y.r.—室口；x—间隙孔；a—刺孔

苔藓动物化石只能根据其骨骼构造进行研究，因为骨骼构造的形态特征乃是对其进行分类的基础。群体的骨骼系由许多虫室组成的。虫室呈长柱状或三棱管状（环口目和变口目 [Cyclosto-

mata、Trepostomata] 图2)，或呈基部很寬、外室細长的梨状（隐口目 [Cryptostomata]）（图3）、唇口目（Cheilostomata）的苔藓动物，虫室为盒状，基部为四角形。室口部具有不同形状，可以在末端，即位于虫室的頂部，也可以在前端，即位于前壁。在口部附近有一突起的小脊和刺或半月形突起。前者为口围，一般光滑或带結核，后者为月牙构造，其尖角伸入口围中（图5、6）。隐口目和唇口目中的許多苔藓动物的口部附近有一灰质口盖，其形状和构造各有不同（图1）。

虫室中常常有水平状的横板——隔板，有的完整，有的不完整（变口目）（参見图2），或有半横板——半隔板，它将梨状和管状虫室的外室与基部分开（隐口目）（参見图3）。除隔板外，变口目中的某些苔藓动物还有一种特殊的泡状构造——泡状板。隔板在虫室中周期性发育，可以看出一定的生长阶段，泡状板据推测可能与虫体的再生作用有关。

許多苔藓动物虫室的灰质体壁具有复杂的微細构造，并有各种类型的孔。连接孔可使各个虫体之間沟通，假孔及其他类型的孔管气体交换的功能（参見图4和14）。

除了容有独立生活和繁殖的正常虫体以外，大多数苔藓动物群体上还有一些特殊的、供变态虫体棲息的特殊虫室。群体上的各种各样变态多形个体常常称为次生虫室。古生代苔藓动物最常見的次生虫室是間隙孔和刺孔。

間隙孔——系一管状构造，直径較之正常虫室小些，往往具很厚的体壁，呈渾圓形或多角形，变口目苔藓动物的間隙孔中有很密集的隔板，而隐口目苔藓动物的間隙孔中則根本沒有隔板（图3、图7）。

刺孔——系一中腔极狭的管状构造，直径甚小，具很厚的同心圓形板状体壁。刺孔位于虫室体壁上，在群体表面呈刺状凸起（图7、15）。刺孔主要見于变口目苔藓动物及隐口目枝状代表。据推测，刺孔在群体中起防御作用。隐口目某些代表身上的中稜結核和口围結核就构造和作用（可能）看，与刺孔是相似的（参

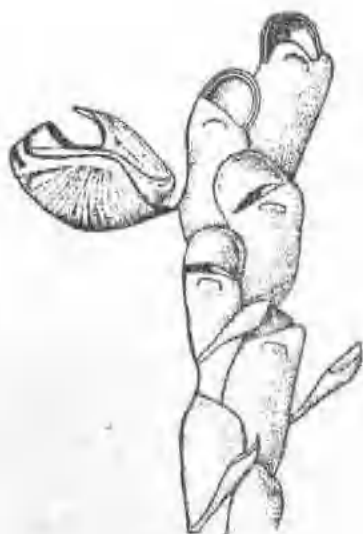


图 8 唇口目苔藓动物的鳥頭器

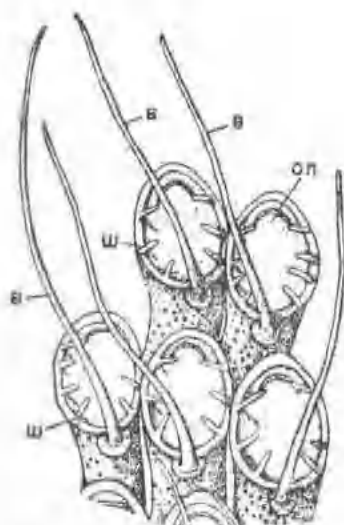


图 9 唇口目苔藓动物的鞭器

■—鞭器；○П—室口；■—刺

见图 18)。唇口目苔藓动物的副虫室是鳥頭器和鞭器。它們也都是保卫群体表面的变态个体。鳥頭器由很小的虫室和中腔——喙和肌肉发达的活动颚——組成（參见图 18）。鞭器——系一具几丁质或灰质壁和活动长毛的中腔，活动长毛乃变态的口盖（图 9）。

环口目、隐口目和唇口目苔藓动物群体上有许许多多支持构造和机械构造（如根突起）——所謂的新虫室——也是一些具有骨骼的构造，用以容纳特殊变态多形个体。

此外，环口目、隐口目和唇口目苔藓动物群体中，还有一些形状和构造差别很大的卵胞，即供胚胎发育的变态虫室或中腔。



图 10 环口目苔藓动物的卵胞

苔藓动物的繁殖和发育

几乎所有的苔藓动物都是雌雄同体。在每一个个体中，一般是在体腔侧壁的上部发育着卵子。而在体腔的下部或索肌中发育着精子。性产物成熟后在体腔中游动。精子可通过体壁上一个特殊的管或孔逸出；卵子留在体腔中，等待另一个个体的精子受精。受精卵初期是在母体体腔中或在卵胞中发育的。幼虫在卵胞内发育成熟以后，身披纤毛，游入水中。幼虫在水中游动一个时期以后，就定居下来。此后发生的强烈变态过程中，幼虫完全分裂。此时形成的无形“褐色体”为群体的第一个个体奠定了基础。

裸唇纲中海棧苔藓动物群体的第一个个体和原始虫室呈管形，名谓祖虫室。祖虫室以其宽而扁的基部与物体相连。这个基部称为原虫室(图 11)。

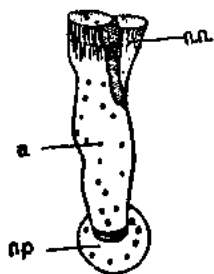


图 11 环口目苔藓动物分芽的早期

np.—原虫室；a.—祖虫室；n, n.—第一个芽



图 12 现代苔藓动物群体通过相繼分芽方式的发育

a.—祖虫室；I, II, III, IV.—第一、第二、第三和第四世代

在以后开始的分芽过程中，祖虫室壁的外表层和中表层部分开始起作用。幼芽借隔板与母虫室分开，并借助于连接孔与它保持连系。前后经过多次分芽形成一个由许多个体构成的群体(图

12)。

幼芽的头几个世代的发育、排列和形状，如祖虫室和原虫室的形状和大小一样，对不同的目来讲是不同的。分芽的初期和后期决定着群体形状的发展。

护唇綱中淡水苔藓动物的分芽情况与此不同。

苔藓动物具有再生能力。群体上的个体会因机械损伤或其他原因而死亡，但在虫室的同一地方会因其机体的破坏生成“褐色体”。虫室口部此时会被灰质掩盖，经过一段时间以后在其内部会产生新的幼芽，从而为新的机体奠定了基础。此时褐色体起营养卵黄的作用。

苔藓动物的分类基础和分类

上已指出，目前苔藓动物被视为生物的独立的一門——苔藓动物門 (Bryozoa)。苔藓动物有大量的种，不仅广泛分布于现代蓄水盆地中，而且，从奥陶紀起，广泛分布于地史上各个紀的古海沉积中，这说明苔藓动物是一个非常大的古动物类群，可能早在寒武紀就“独树一帜”了。

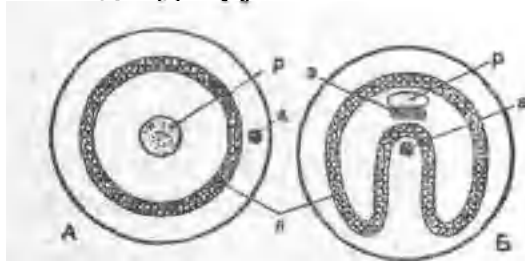


图 13 苔藓动物触手环略图口和肛門的位置

A—裸唇綱，B—被唇綱，a—触手环，p—口，a—肛門，b—唇

苔藓动物門分为两个大小不同的綱。这两个綱以其嘴和触手环的构造、体壁构造、有性和无性繁殖性质的不同而相互区别。

裸唇綱 (Gymnolaemata) 大多数为海棲苔藓动物；护唇綱 (Phylactolaemata) 为淡水苔藓动物。护唇綱的代表几乎没有呈化石状态保存下来的，因此本书中不拟討論。

裸唇綱 (Gymnolaemata)

該綱所包括的主要是海棲苔藓动物，具圓形触手环和嘴，嘴上无唇掩盖。群体形状各不相同，虫体独立，大多数个体体壁是灰质的。裸唇綱包括絕大部分現存的苔藓动物和几乎全部已知的苔藓动物化石。裸唇綱从奥陶紀到現在都有分布；該綱共分五个目：环口目 (Cyclostomata)、变口目 (Trepotomata)、橢口目 (Ctenostomata)、隐口目 (Cryptostomata) 和唇口目 (Cheilostomata)。其中見于古生界的主要是变口目和隐口目以及环口目的某些古老种属。变口目和隐口目几乎全部見于古生代地层。橢口目苔藓动物化石沒有灰质骨骼，很少見于古生代地层。大部分环口目苔藓动物以及全部唇口目苔藓动物見于整个中生界和新生界，并广泛分布于現代海洋中。

环口目 (Cyclostomata)

环口目苔藓动物从奥陶紀到現今都有分布，乃是裸唇綱最古老的代表，虫室保存着原始构造特征。群体具各种各样的形状：丛状、枝状、关节状、蓮座状、层状，等等。虫室为管状、柱状，偶尔为三稜状，彼此平行排列，或与群体中軸呈銳角相交。室口位于末端，无口盖，現代代表的室口为一非灰质前膜掩盖，中有前孔 (图 14)。某些古生代种属室口有一半月形突起——月牙构造。口部或在群体一面或在各个面开放。在前一种情况下，群体上有口部开放的一面称前面，与前面相对的称底面或背面。环口目許多代表的虫室与虫室之間充滿泡沫組織或致密的灰质。虫室中隔

板稀疏。将群体中相邻虫室分开的內壁上有許多連接孔，輸导体腔液；外壁上有許多伪孔，据推測，司气体交換作用。

除正常虫室外，群体中还有大量多种多样的变态个体，其中最常見的是新虫室，系群体的支持构造和机械构造。有一类新虫室长在群体底面上，有一类长在正面上。許多环口目动物群体底面上有一些根突起和各种各样的刺，它們也可能属于新虫室一类。环口目动物体内有一些很大的卵胞，形状和构造各不相同。

环口目包括 9 个亚目，32 个科（參見表 3，表中有环口目的个别代表）。

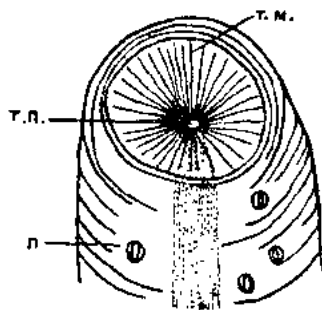


图 14 环口目苔藓动物虫室口部，中心处有膜和前孔。体壁上为伪孔

T.M.—前膜，T.P.—前孔，P—伪孔

变口目 (Trepostomata)

該目所包括的尽是灭絕了的苔藓动物，广泛分布于古生代——从奥陶紀至二迭紀。只有少数代表活到三迭紀。群体形状各式各样，最常見的是薄层状、块状(半圓)和枝状群体(图 15)。

虫室为管状、柱状，口部在末端，呈渾圓、多角或花瓣形。許多种属的室口周围有一平滑的突起——口围。各虫室中有不同数量的隔板，完全的或断續的，有的很密，有的很稀。

許多苔藓动物的虫室中，除隔板外，还有許多泡状板（參見图 2），它們沿虫室壁一排排地上下排列，有时和隔板連接在一起。变口目許多科和属的群体中有一些多形个体——間隙孔和刺孔。

变口目群体分成成熟区（边缘区）和未成熟区（中心区），这是該目苔藓动物最突出的特点之一。成熟区的特点是管状虫室向外弯。体壁从轉弯处开始加厚，隔板数量增加，出現泡状板——如果該种有泡状板的話，正常虫室之間有許多間隙孔和刺孔。在成熟

区的最边部往往有很厚的灰质堆积，掩盖着间隙孔的口部，使虫室内腔变窄。

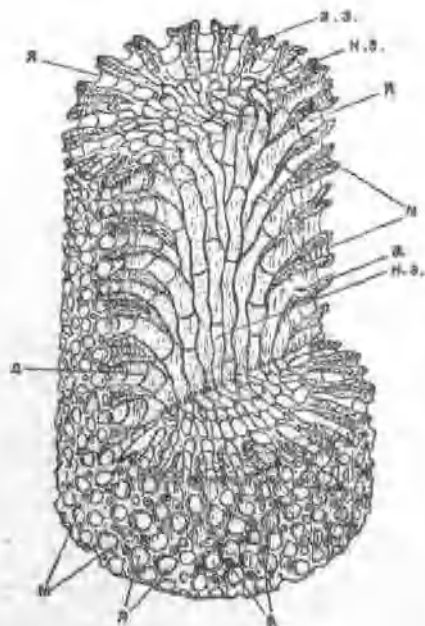


图 15 变口目苔藓动物枝状硬体示意图

▲—虫室，■—间隙孔，■—刺孔，
■—横板，▲、■—硬体成熟区，
■、■—硬体未成熟区

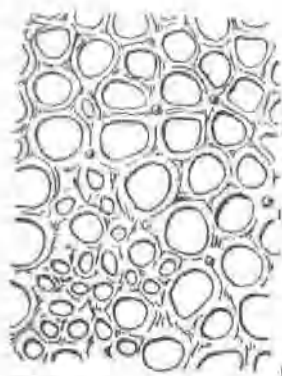
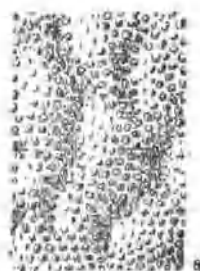


图 16 变口目苔藓动物硬体表面上的斑点

▲—呈结核状(尖峰)耸在表面上的斑点，×5；6—由许多间隙孔和大的虫室口组成的斑点(点)，×30

未成熟区位于枝状群体轴部，块状或层状群体下部，其特点是管状虫室直立。未成熟区虫室体壁很薄，横板稀少或干脆没有。往往可见成熟区与未成熟区相间现象，一层一层地相互交迭。

许多变口目群体表面上有许多斑点(突起、尖峰)，系大于一般的虫室的堆积，间隙孔或刺孔的堆积(图 16)。有时斑点耸立于群体表面之上，呈结核状(尖峰)，有时略微下垂。关于斑点的实质人们还毫无了解。有人推测，斑点里面的或其周围的大虫室中

可能儲藏着正在发育的幼虫。变口目虫室体壁上的连接孔很小，也很少。变口目包括 10 个科(参見图版 IV 和图 1, 图版 V, 它們都是表示变口目各个代表的)。

橈口目(Ctenostomata)

橈口目苔蘚动物群体見于奥陶紀至現在，由很細的管状匍枝組成，呈匍匐状、丛状，有时呈漏斗状或枕头状。虫室彼此不相連，由匍枝突起发育而成。室口在正面，位于虫室頂端，上有口盖，口盖由許多小条条組成，呈梳齿状。虫室体壁和現代橈口目群体上的匍枝一样，均为膜质、角质或胶质。由于体壁和整个群体具有这种成分，因此橈口目化石很少見于古老地层中。該目化石不多，自奥陶紀起偶有发现。最常保存下来的是部分鈣化了的匍枝和虫室的印模或其在各种物体上的固定和生长痕跡。橈口目群体中无多形个体。无卵胞，卵子通过触手間的小孔外出。

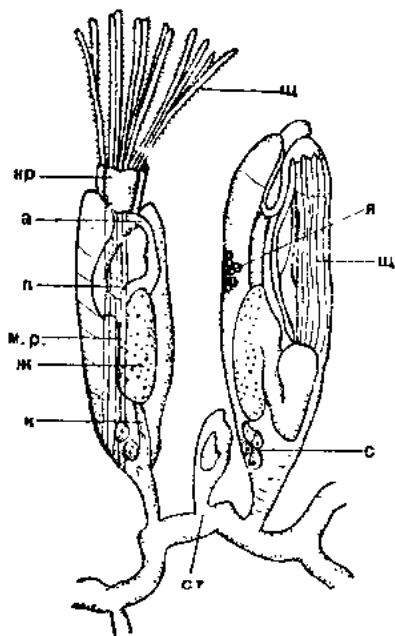


图 17 橈口目現代苔蘚动物

m—触手；sp—梳状口盖；a—肛門；n—食道；x—胃；k—索肌；m.p.—縮肌；ct—匍枝；c—精子；e—卵子

該目共包括四个亚目。已知的橈口目化石均屬 Stolonifera 亚目(参見图版 V, 图 2, 图中所示系橈口目古生代的一个种)。

隱口目(Cryptostomata)

該目苔蘚动物群体分布于奥陶系至三迭系，主要为网状，其

次为枝状、羽状、板状、节状或双层对称状，具中板。网状群体由许多枝组成。枝上有虫室，由带虫室和不带虫室的许多横枝连

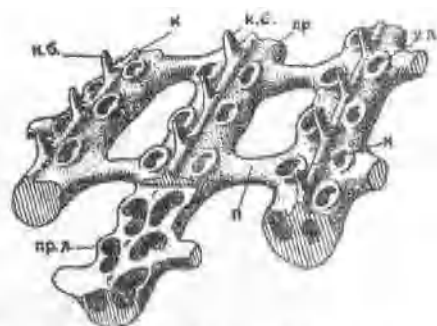


图 18 隐口目苔藓动物网状硬体构造略图

п.п.—窗孔；п—横枝；у.с.—虫室口；с—虫室横切面；к—中棱；к.б.—中棱粘枝

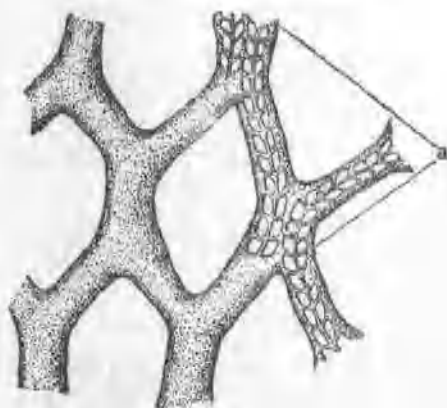


图 19 隐口目苔藓动物网状硬体弦切面，

可见分叉接合

а—分叉接合

方有许多半隔板，上下都有（图3）。虫室内隔板稀少，主要见于具长管状虫室的各个科。

室口呈圆形、椭圆形或花瓣形，往往有口围。口围光滑或结核状。室口位于正面，或者只见于群体的一面（网状群体），或者

在一起（图18）。许多网状群体的枝弯曲，彼此相连，形成分叉接合形（图19）。许多网状及少数双层对称形群体上常有中棱发育。所谓中棱即一突起小脊，上有各种棱形突起。双层对称形群体上的虫室沿中板两面发育（参见图3）。柱节状群体上的虫室自中柱起呈放射状排列，向四面开口。

隐口目虫室很短，呈梨状，偶而为管状，弯曲或直立。虫室系由很宽的基部和很长的外室组成。虫室的基部在横切面上呈椭圆形，四角形，三角形，五角形，六角形和菱形。管状外室的横切面经常为浑圆形或椭圆形。在虫室内外部虫室孤立的地方