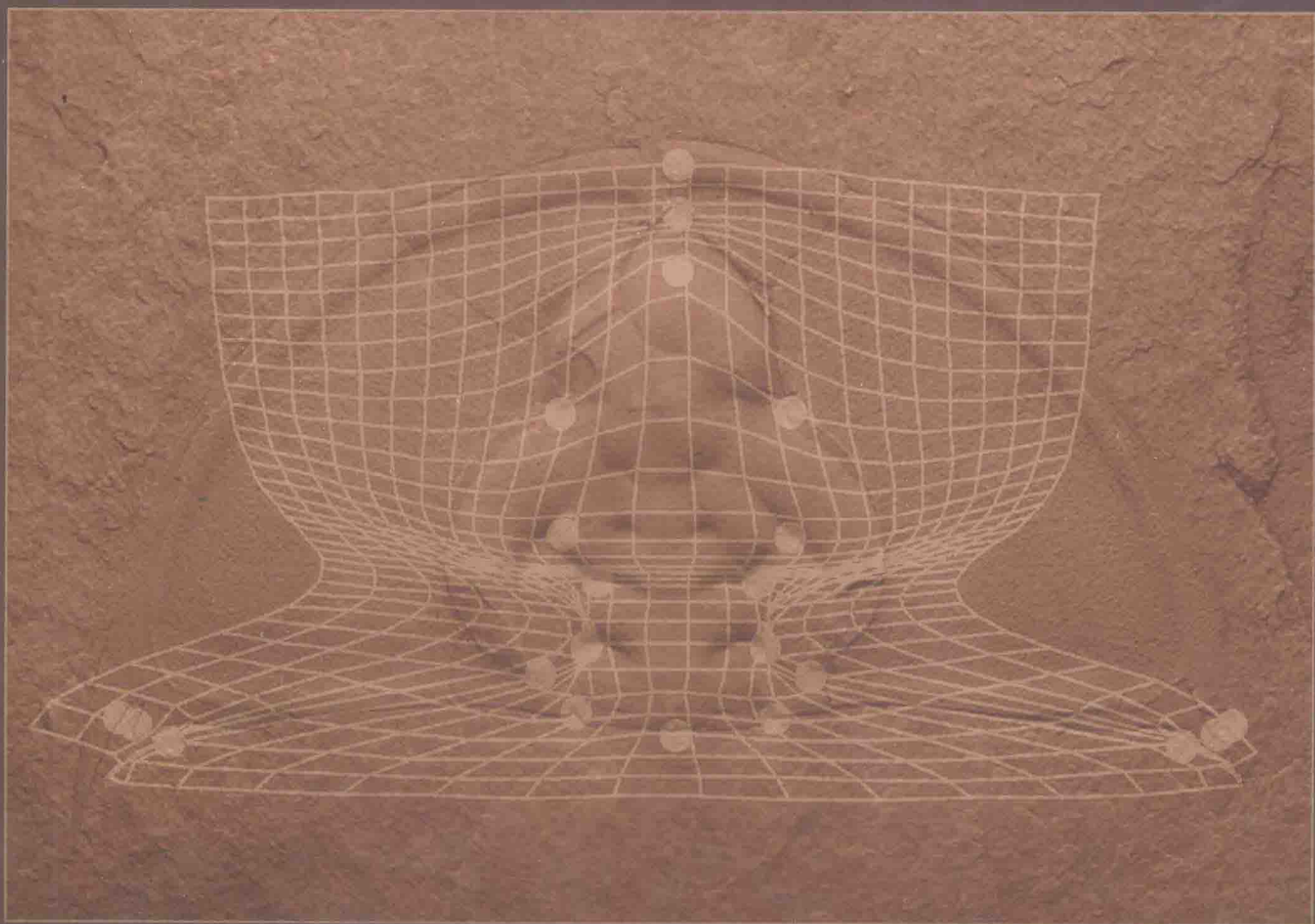


古生物学原理

第三版



〔美〕MICHAEL FOOTE ARNOLD I. MILLER 著

樊隽轩 詹仁斌 等 译



科学出版社

古生物学原理

第三版



〔美〕 MICHAEL FOOTE ARNOLD I. MILLER 著
(芝加哥大学) (辛辛那提大学)

樊隽轩 詹仁斌 等 译
(中国科学院南京地质古生物研究所,
现代古生物学和地层学国家重点实验室)

科学出版社

北京



图字：01-2008-2846号

First published in the United States
By
W.H. FREEMAN AND COMPANY, New York and Basingstoke
Copyright © 2007 by W.H. Freeman and Company All Rights Reserved

图书在版编目 (CIP) 数据

古生物学原理：第三版/ (美) 富特 (Foote, M.), (美) 米勒 (Miller, A.
I.) 著; 樊隽轩, 詹仁斌等译. —北京: 科学出版社, 2013. 4
书名原文: Principles of Paleontology
ISBN 978-7-03-038418-8
I. ①古… II. ①富… ②米… ③樊… ④詹… III. ①古生物学 IV. ①Q91
中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2013) 第 194284 号

责任编辑: 胡晓春 / 责任校对: 张怡君
责任印制: 钱玉芬 / 封面设计: 王 浩

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

中国科学院印刷厂 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2013年4月第 一 版 开本: 889×1194 1/16

2013年4月第一次印刷 印张: 20

字数: 650 000

定价: 98.00元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)

译者名单

(以姓氏汉语拼音为序)

陈 清	中国科学院南京地质古生物研究所	第七章
樊隽轩	中国科学院南京地质古生物研究所	第七章, 词汇解释
方宗杰	中国科学院南京地质古生物研究所	第三章
华 洪	西北大学	第五章
冷 琴	美国布莱恩特大学	第四章
李国祥	中国科学院南京地质古生物研究所	词汇解释
林 巍	中国科学院南京地质古生物研究所	第九章
马学平	北京大学	第一章
毛方园	中国科学院古脊椎动物与古人类研究所	第二章
王 晶	中国建筑材料工业地质勘查中心浙江总队	第十章
王 军	中国科学院南京地质古生物研究所	第十章
王伟铭	中国科学院南京地质古生物研究所	第二章
王向东	中国科学院南京地质古生物研究所	第九章
王小娟	中国科学院南京地质古生物研究所	第九章
詹仁斌	中国科学院南京地质古生物研究所	第八章, 词汇解释
张元动	中国科学院南京地质古生物研究所	第六章

资助项目和资助单位

中国科学院知识创新方向性项目 (KZCX2-EW-111)
国家自然科学基金 (41221001, 41290260 和 41272042)
中国科学院南京地质古生物研究所
现代古生物学和地层学国家重点实验室
GBDB 数据库 (Geobiodiversity Database, www.geobiodiversity.com)

联合资助

中文版序

上世纪 60 至 70 年代，David M. Raup 与 Steven M. Stanley 两位学者开始了古生物学领域的一场科学创新，他们将化石作为一种数据使用，以此来研究与地球中生命历史相关的一些科学问题。作为这一创新的重要方面，由 Raup 与 Stanley 共同编写的最初两版《古生物学原理》（*Principles of Paleontology, POP*）有力地推动了大学中古生物学教学方法的改革，并对后继的古生物学家产生了深远影响。

与此同时，在过去的四十年里，各国古生物学家见证了中国古生物学在研究广度和国际影响力上令人震惊的增长。几乎每周我们都能在主流科学刊物上看到中国学者发表的创新性古生物学论文！这不仅仅是由于源自中国的、与生命历史中重要时段

相关的地层和古生物研究的急剧增长，同时也是因为越来越多的数据分析方法被中国的古生物学家作为常规手段用于古生物和地层数据的分析上。

在《古生物学原理》第二版出版以后，古生物科学又经历了长期的持续发展。在本书中，也即《古生物学原理》的第三版中，我们试图报道 20 世纪古生物学涉及的各种理论基础和分析原理。考虑到中国古生物学在同时取得的迅猛发展，在中国出版本书的中译本尤为适合。

本书能被翻译为中文发行，我们深感荣幸。中国科学院南京地质古生物研究所的樊隽轩博士最初提出了中译本的建议，并且，经过他与诸位译者的不懈努力，本书最终得以出版发行，在此深表谢意。

Arnold I. Miller

序

教科书通常有两种风格：追随者和领导者。追随者是将某个领域或学科已有的诸多资料有效地融合在一起，并以一种学生和老师易于接受的方式展示出来。领导者是聚焦于某个领域或学科前沿以及新涌现的诸多新理论，并将之有效地展示出来。Foote 和 Miller 在本书中采用了第二种策略，并将两种方法很好地融合在一起。因此，我预言“POP3”（《古生物学原理》第三版，这一叫法对我而言感觉很亲切），将会拥有长期而高效的学术影响力。

自 Steve Stanley 和我发表“POP1”以来的 35 年里，古生物学发生了引人注目的变化。在 1971 年，我们（以及其他同行）努力将我们的学科带入 20 世纪。严格的定量方法被引入古生物的形态分析以及生物地层学研究，计算机开始被广泛用于处理

大型数据库，并且许多源自居群生物学的方法首次被应用于化石。或许更为重要的是，古生物学开始有效地与演化生物学交互，与地质学中生物地层学之外的领域交互，尤其是沉积学、生物地球化学和构造地质学。

现今对于 Foote 和 Miller，以及本书的使用者而言，新的挑战是如何将古生物学研究推进到 21 世纪。正如第一章中指出的，古生物学正处于复兴之中，大量在 35 年前未知的方法以及分析技术被不断引入古生物学研究之中。因此，“POP3”与更早的两版《古生物学原理》在内容上极少重叠，这也是本书值得赞扬的一点。尽管如此，Foote 和 Miller 在本书中依然记述了一点基本的事实，即所有优秀的古生物学研究均建立于对化石及其赋存地质环境的认真描述和分类。

David M. Raup
威斯康星州华盛顿岛
2006 年春

前言

上世纪 70 年代，David M. Raup 和 Steven M. Stanley 发表了前两版的《古生物学原理》，并以此彻底改革了古生物学的教学方法。学生们受 Raup 和 Stanley 以及使用《古生物学原理》作为教科书的一代教师的影响，开始创新性地思考如何将古生物学数据有效地整合在一起。正是在 Raup 和 Stanley 著作的直接影响下，现在这些学生已经成长起来并为科学事业做出他们自己的贡献。

自第二版的《古生物学原理》于 1978 年发表以来，古生物学所涉及的领域不论是在深度还是广度上都在不断成长。尽管第二版的《古生物学原理》中论及的古生物学的许多方面迄今仍然适用，但近年来的需求明显表明，我们需要对此更新。

继续强调古生物学的基本原理

在过去三十年里古生物学取得了令人惊叹的进展，因此对著者而言，对之前版本的有限改写是不够的，读者需要的是包含更多新内容的重写。我们的目标是在本书中继续保持对古生物学的基本概念和分析方法的前瞻性聚焦，而这一点，在 Raup 和 Stanley 的前两版著作中均得到了非常有效的体现。因此，与前两版类似，本书的目的是提供一本适合于高年级本科生学习、对古生物学的基本概念进行全面介绍的课本。本书并非对古生物学记载的事实进行全面论述，而是对古生物学家在其研究中产生的研究内容和研究方法上的疑问的综述。

方法的广度与难度的平衡

可用以解决古生物学问题的数据和方法总是随着很多因素的变化而千变万化：从生物学到地质学，从单个生物体到较大的生物群体，从经验到理

论，从区域到全球，从定性到定量。在本书中我们并不想聚焦在单一系列的研究方法，而是试图在多样化的古生物学研究方法中找到一个平衡点，并尽量将研究方法的难度保持在适合本科生的水平。我们同样也期望本科生之外的读者们，也能从本书中找到感兴趣的内容。

在我们看来，一部篇幅适中的著作不可能既论及古生物学的诸多原理，也涵盖所有重要生物类群的系统分类学信息，并在两者间保持平衡。因此，在本书中我们附注了很多关于系统古生物学和解剖学的补充阅读材料，如果古生物学课程还伴随着实验室内基于化石标本的手工课，这些补充材料将尤其有用。

全新的编排方式

与之前的版本相比，本书的编排方式有以下三点不同。

- 首先，本书不再分为两个部分。之前的版本均明显分为两个部分，即化石的描述和分类，以及古生物数据的使用。随着古生物学的发展，各种方法和科学问题不再显示为如此截然的两类。也就是说，当前对于古生物学中一些引人注目的问题的研究，通常既涉及数据采集方面的新方法，也涉及数据分析方面的新手段。因此，在本书中论及各类古生物学问题时，我们不仅讨论古生物学家如何获取数据，也论及如何针对面临的任务找寻合适的方法分析数据。
- 其次，在过去的三十年里，出现过一些引人注目的综合研究实例。在这些实例中，采用了本书中诸多研究方法，以分析、解决地质学、生物学以及其他学科领域中的一系列相关问题。为此，我们在书末增加了最后一章，“古生物学领域的多

学科综合研究案例”。在这一章中，我们介绍了几种当前常用的研究手段，每一种手段在早先的章节中均有详细介绍。

- 最后，在之前版本的《古生物学原理》中包含了大量的、以文本框框出的讨论系统古生物学和数据分析中的重要步骤的内容，在本书中我们同样采用了这一方法。这些被文本框标出的知识点，是对正文和图表中讨论的素材的进一步处理过程的描述，例如不同的分析程序究竟是如何工作的。提供这些知识点的目的在于，帮助读者进一步了解古生物学中的一些常用分析工具的原理。我们相信，如果学生花费时间去认真阅读这些知识点，将有助于他们了解这些古生物学分析方法究竟是如何工作的。因此，从某种意义上来说，我们可以将这些知识点看做是某种“书中书”，读者可以选择阅读它们，或者跳过它们直接阅读后续内容。

就本质而言，古生物学是地质学、生物学、

化学以及物理学的交叉学科。因此在描述这样一个涉及面很广的学科时，我们不可避免地需要做一些抉择，例如哪些主题应当被排除在外，或者是仅做概要介绍。我们试图强调那些对实践古生物学家必要的内容，以及我们了解某个主题所必须的核心数据。对于某些主题，我们在书中仅做了简要的介绍，原因在于与之相关的学科已经非常成熟（例如埋藏学），或者这些主题主要是后本科生阶段的研究内容（例如多变量分析），亦或者这些主题对古生物学的重要性还处于发展的早期阶段。

对于上述的最后一点，一个例子是发育遗传学。现代发育遗传学取得了令人震惊的非凡进展，并对于我们认识生命的演化和历史具有重要的意义。然而，将古生物学数据与发育遗传学信息直接融合产生的研究方向目前仍处于非常初级的阶段。因此，虽然我们可以预见在下一版的《古生物学原理》中这一主题或许会占用一个完整的章节，但在本书中我们仅用了有限的篇幅略作介绍。

Michael Foote

Arnold I. Miller

2006年5月

致 谢

我们衷心感谢 David M. Raup 与 Steven M. Stanley, 没有他们的帮助, 我们不可能完成本书的撰写工作。他们对古生物学的独特视角, 以及所出版的古生物学教科书, 深深地影响到我们, 无论是作为学生、科学家、教师抑或是作者。

多位同行正式审阅了本书的部分章节并提供了许多必需的指导。这些贡献者包括:

Ann F. Budd, 爱荷华大学

Sandra J. Carlson, 加州大学戴维斯分校

Karl W. Flessa, 亚利桑那大学

Thor Hansen, 西华盛顿大学

Peter J. Harries, 南佛罗里达大学

Nigel C. Hughes, 加州大学河滨分校

Roger L. Kaesler, 堪萨斯大学

Lance L. Lambert, 得克萨斯大学圣安东尼奥分校

Rowan Lockwood, 威廉姆斯和玛丽学院

Rosalie F. Maddocks, 休斯顿大学

Jörg Maletz, 纽约州立大学布法罗分校

Thomas D. Olszewski, 得克萨斯 A & M 大学

Dena M. Smith, 科罗拉多大学

James T. Sprinkle, 得克萨斯大学奥斯汀分校

Sally E. Walker, 乔治亚大学

谢了的审稿人, 以及为本书提供了照片和插图并由于人数太多而无法在此一一列出的同行之外, 我们感谢下述同行对本书所做的贡献, 包括: Jonathan Adrain, John Alroy, Richard Aronson, C. Kevin Boyce, Carlton E. Brett, Devin Buick, Katherine Bulinski, Matthew T. Carrano, Rex E. Crick, Hope De Simone, Douglas H. Erwin, Jack Farmer, Chad Ferguson, Daniel C. Fisher, Richard A. Fortey, Juan M. Garcia-Ruiz, Philip D. Gingerich, Shannon Hackett, Austin Hendy, Steven M. Holland, Gene Hunt, David Jablonski, Christian F. Kammerer, Susan M. Kidwell, Michael LaBarbera, Riccardo Levi-Setti, David R. Lindberg, Peter J. Makovicky, Charles Marshall, Pamela Martin, Frank K. McKinney, David L. Meyer, Karl J. Niklas, Shanan E. Peters, Carl Simpson, Andrew B. Smith, Mark Webster 以及 Scott L. Wing。我们特别感谢已过世的 Jack Sepkoski, 他敏锐的思想一直帮助我们和引导着我们完成本书的撰写。

最后, 我们想感谢 W. H. Freeman 出版集团的编辑和技术人员, 尤其是 Valerie Raymond 和 Vivien Weiss 一直在帮助我们并高效地推动着本书的编辑出版工作。

我们希望读者能将书中的错误之处反馈给我们, 以便于我们在将来的再次印刷和再版时可以修正这些错误。

此外, 在写作本书的过程中, 还有许多同行慷慨地与我们分享了他们的想法。因此, 除了上述感

目 录

中文版序	v
序	vii
前言	ix
致谢	xi
第一章 化石记录的特性	1
1.1 古生物学的性质及范畴	1
1.2 化石保存	2
概要性介绍	3
化石形成方式	5
假化石及人造物品	6
埋藏学	9
特异保存	13
1.3 化石记录的采集	13
测量化石记录的完整性	19
1.4 化石记录性质的时间变化	22
生物扰动	22
骨骼矿物学	23
含化石岩石的地理及环境分布	23
1.5 化石记录知识的增长	24
1.6 已发表的古生物数据的书目来源	26
1.7 结束语	27
第二章 生长和形态	28
2.1 形态特征	28
2.2 标本的描述和测量	29
图示描述	29
描述性术语	30
测量的描述	32
2.3 生长与发育特性	39
生长的类型	40
描述个体发育的变化	43
生长速度	45
异速生长的原因	47
异速发育	48
其他异速发育关系	50
异时发育	51
2.4 结束语	53

第三章 居群和物种	54
3.1 生物学和古生物学中的居群	54
居群内的个体变异	54
3.2 描述变异	60
描述单维变异	61
描述二维或多维变异	61
3.3 物种的生物学性质	67
生物种概念	68
物种的起源	68
物种的识别	68
形态种和生物种	69
3.4 结束语	73
第四章 系统学	74
4.1 正式命名及种的描述	74
分类名称的书写格式	81
种名的改变	82
分类过程的重要性	84
4.2 系统发育学	84
分支图和树状图	84
共有新征和演化关系	86
根据形态特征推断亲缘关系	88
系统发育估计的准确性	93
其他方法	95
谱系中的时间维	96
4.3 分类	100
较高分类等级的属性	100
涵盖范围和等级	101
4.4 结束语	102
第五章 演化形态学	107
5.1 适应及其他基本假说	107
5.2 功能形态学	108
功能形态分析的方法	108
生物力学分析灭绝物种实例	109
其他关于功能学解释的证据	118
5.3 理论形态学	119
发掘生命不同模式	120

权衡取舍以及局限的最优化使用·····	124	8.6 集群灭绝·····	202
表型变化及其背后的遗传因素·····	129	集群灭绝的特征·····	202
5.4 结束语·····	130	集群灭绝的诱因·····	204
第六章 生物地层学 ·····	132	集群灭绝的选择性·····	208
6.1 生物地层学数据与对比的性质·····	132	8.7 下一代古生物数据库·····	211
6.2 复合对比方法·····	134	8.8 剖析集群灭绝后的分化和复苏·····	212
图形对比·····	136	奥陶纪辐射·····	212
出现事件排序·····	137	热带美洲新生代的区域性海相生物转换·····	214
限定最优化法和排序与校准法·····	140	集群灭绝后的复苏·····	215
6.3 利用梯度分析进行区域对比·····	144	8.9 生物转换的简要回顾·····	217
6.4 层序地层学与化石的分布·····	146	8.10 形态多样性·····	218
6.5 地层延限的置信限度·····	152	形态歧异度分析的实例·····	219
6.6 结束语·····	154	8.11 结束语·····	221
第七章 演化速率与演化趋势 ·····	156	第九章 古生态学和古生物地理学 ·····	223
7.1 形态速率·····	156	9.1 古生态数据的特性·····	223
形态速率的定义与测量·····	156	9.2 群落·····	224
形态演化速率的时间标尺·····	159	9.3 古生物群落·····	229
7.2 分类单元演化速率·····	160	化石类群在古群落中的分布·····	229
生物类群的长期特征速率·····	161	化石类群在区域地层上的分布·····	234
时间段的演化速率测量·····	168	9.4 演化古生态学·····	236
分类单元演化速率的影响因素·····	170	时间中的生态空间利用·····	236
7.3 形态演化与分类单元演化的关系·····	170	与生态互动相伴的演化转变·····	239
古生物学中的宏演化及演化速度与模式的		近岸-远岸分异模式·····	240
重要性·····	170	生态互动和集群灭绝·····	244
检验点断平衡假说·····	172	9.5 古环境和古气候重建的新方法·····	246
研究实例：新近纪加勒比海苔藓动物·····	173	$\delta^{18}\text{O}$ 和 Mg/Ca 值·····	247
停滞机制·····	175	通过化石植物推测古气候和古大气·····	250
点断变化机制·····	177	9.6 古生物地理学·····	252
7.4 演化趋向·····	178	9.7 结束语·····	255
检验持续方向性·····	179	第十章 古生物学领域的多学科综合研究案例 ·····	256
系统发育倾向的机制·····	180	10.1 古生物学的综合性·····	256
7.5 结束语·····	186	10.2 海洋生命的寒武纪大爆发·····	256
第八章 全球分异与灭绝 ·····	189	化石记录·····	256
8.1 生物多样性的属性·····	189	寒武纪事件的演化解释·····	260
8.2 全球分类学数据库·····	189	寒武纪大爆发的原因·····	262
8.3 全球多样性曲线的构建·····	191	10.3 晚二叠世灭绝事件·····	265
8.4 显生宙以来的分类组成转换·····	195	灭绝时间·····	265
海洋生态域·····	195	环境变化、生物地理和灭绝机制·····	266
陆地生态域·····	201	10.4 古新世—始新世极热事件·····	267
8.5 显生宙以来新生率和灭绝率的下降·····	202	引发 PETM 的原因·····	269
		生物效应·····	270

10.5 更新世大型动物群的灭绝	272	10.8 结束语	284
晚更新世灭绝的性质	272	词汇解释	285
大型动物群灭绝事件中人类的角色	273	参考文献	293
10.6 保护古生物学	277	译后记	301
10.7 天体生物学	280		

第一章 化石记录的特性

1.1 古生物学的性质及范畴

- 化石主要发现于沉积岩中，因此，在哪里能发现化石关键在于在哪里能发现相关的沉积岩。三十多年前，古生物学家记述了在某一特定地质时期保存下来的沉积物数量及化石数目之间的一种简单关系（图 1.1）。然而这也引出了一个新的问题（而且至今仍然没有答案）：我们在化石记录中所看到的生物界多样性的变化，究竟在多大程度上反映了生命历史中实际的多样性变化过程？
- 生物死亡后形成化石的概率很小，这会使我们猜测，生活于现今生物群落中的物种最终不会全部出现在化石记录中。虽然如此，如果我们要建立生活于某一地区的完整物种目录，在未固结的沉积物内采集死亡壳体要比采集活体标本相对更为有效 [见 1.2 节]。但为何会这样呢？
- 通过对各个物种的详细研究，古生物学家发现，许多物种在数百万年间几乎没有什么演化方面的变化。假使如此，那么生命历史为何会显示出某些重要的演化趋势——例如，生物体型（body size）的增加、机体的不断复杂化、更加有效的取食方式，以及智能上的提高 [见 7.4 节]？

上述几个问题仅仅是**古生物学**（paleontology）所涉及的众多问题中的几个而已。广义上来说，古生物学是研究史前生命的学科。尽管这个定义足够清楚，但它并未表达出目前包含在该学科内的那些令人兴奋的研究领域；事实上，可以公正地说，古生物学正处于复兴中期，这主要归因于新一代的分析技术及方法应用于化石记录中，以此来解释与地球上生命的历史、现状和未来紧密相关的地质学、生物学，甚至是天文学上的问题——这或许会令某些学生感到非常惊讶。

古生物学资料来源于化石的形态、化学性质及其时空分布。**化石**（fossil）的英文来源于拉丁文 *fodere*，本意是挖掘的意思。化石这个术语曾经用来指示从地下挖掘出的几乎所有东西，但现在

则专指史前生命的遗体和遗迹。化石是通过机械的或化学的方法从岩石或未固结的沉积物中获得的，这些岩石或沉积物可以是地表的自然露头，或者是经由人类活动如筑路或采矿等暴露出来。历史上，发达国家对主要的人类居住区附近的化石资料已经有了非常详细的研究；目前，越来越多的精力致力于从边远的地区如南极洲采集样品并进行分析。

之前提到的观察到的多样性与保存的沉积物之间的关系反映了一个更为普遍的问题，即化石记录的不完整性是否会影响到我们对史前生命的研究。本书的一个中心主题是，在任何时候我们都要考虑到化石记录的特性（如不完整性），并通过一些严谨的技术手段解决其不足之处。本书的目的之一是告诉学生如何解释化石记录数据，通常是通过一些模型及观察这些数据是如何形成的；与此同时，需注意避免与化石记录有关的两个误解。第一个是一个隐含的假定，即认为化石记录都是完整的，因此可用以代表真实的生命历史数据；第二个正好与之相反，认为化石记录是如此的偏差或不完整，因此认为它没有什么科学价值。

事实上，正因为化石记录的不完整性，有时我们可以对化石记录中存在的模式曲解现象进行预测，而这些预测可以被利用起来产生好的效果。举一个简单例子，方解石是碳酸钙的一种形式，它比另一种形式——文石 [见 1.2 节] 更加稳定。大多数**腕足动物**^① 具有方解石壳，而文石和方解石均普遍见于**双壳类软体动物**中。因此，我们可以推测双壳类具有更低的保存概率，在化石记录中的缺失

① 请参见后环衬关于古生物学重要生物类群的概要。

* 原书中重要生物类群名称以加粗的大写英文表示，词汇解释名词以黑体表示。在中文版中无法做此处理，因此做如下规定，即加粗体的生物类群名称请参见后环衬，其他加粗体名词请参见词汇解释。——译者

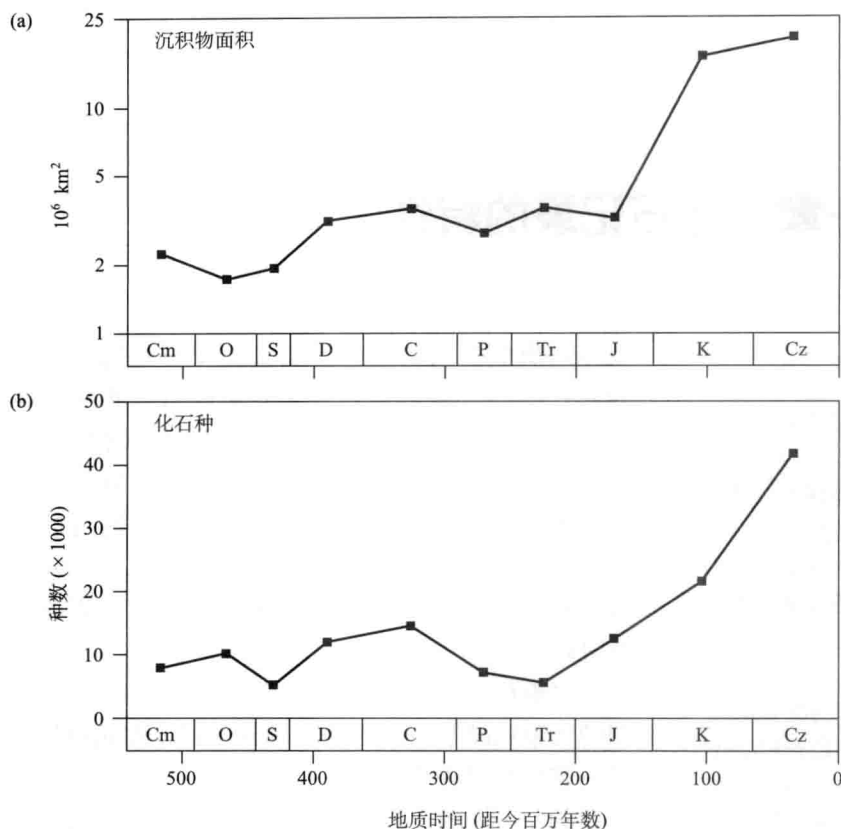


图 1.1 地质历史中的沉积岩与化石多样性*

(a) 根据显生宙各时期地质图测量得到的沉积岩出露面积（这些数据标绘在对数坐标轴上，用以强调数字间的比例变化；在这种对数标度上，一个单位的差异代表了数字间的一个常数比，例如，1 和 2 之间的差别与 5 和 10 间的差别是一样的）；(b) 1900 至 1975 年间发现和命名的无脊椎动物物种数目的估计值。更新世及全新世数据在两幅图中均未包括。所有数据汇编源自全球性的样品采集。具有更多沉积岩的时期也趋于含有更多的化石种。据 Raup (1976a, b)。

* 图中横轴上的字母为地质年表中各纪的简写（见前环衬），自左向右分别为寒武纪（Cm）、奥陶纪（O）、志留纪（S）、泥盆纪（D）、石炭纪（C）、二叠纪（P）、三叠纪（Tr）、侏罗纪（J）、白垩纪（K）和新生代（Cz）。后文图表中出现的此类简写，含义相同，不再重复注释。——译者

会更为严重。然而在中生代和新生代，化石双壳类的种数相对于腕足类种数有了巨大增加。这一观测值与根据假设推测的预期结果不一致，因此可以推测上述现象不是保存偏差的结果，所以我们可以相信，双壳类的种类在过去的 2.5 亿年间确实比腕足动物更为丰富。

对化石记录的不完整性的思考自然而然地会使人产生这样一个疑问：如何解释某种生物或一个更大的生物类群在一个特定时间和特定地区的缺失？假使化石保存是一种稀有事件，那么化石记录中某个化石的缺失并不一定意味着所讨论的生物未曾在那里生活。要证实这种不存在是真实的还是由保存因素造成的，一种方法是利用埋藏控制（taphonomic control）的概念（埋藏学-taphonomy，正如我们下面要讨论的，是研究化石形成过程的学科）。如果一种物种没有被发现，而另一种与其保存条件相似的物种却被发现了，于是我们可以推测，前一物种被保存的必需条件已经被满足了，因此该物种很可能是存在的。基于这一思路，某个物种在某个地点的缺失是否能反映该生

物未曾在该地生活过，将取决于我们是否能找到埋藏控制因素。

1.2 化石保存

化石记录值得注意的方面之一是，一个曾经生活过的生物可以有多种方式保存成化石。仅仅直觉就告诉我们，具有骨骼物质（硬体部分，hard part）应该具有较高的保存概率，事实也通常如此。然而，硬体部分的保存并非如此简单，在生物死亡及软体组织（软体部分，soft part）经历微生物作用腐解后，骨骼物质会经历机械的、化学的变化。大多矿化骨骼之间具有联结的有机基质（organic matrix），这种基质会遭受快速的降解，这可能危及死后（post-mortem）骨骼的耐久性。此外，在特殊条件下，软体部分可以保存下来。通过把实验与观察资料结合起来，古生物学家已经初步了解了化石保存的许多复杂过程以及它们与我们这本书里要解决的问题是怎样的关系。

概要性介绍

死后降解 生命可以存活的环境内一般富含生物，其死亡后紧跟着就是有机组织被吞食、腐烂以及其硬体作为其他生物的基底。因此，许多生物活动并不利于化石的形成，而被搬运或埋藏到一个生物活动弱的区域则可以提高其保存概率。尽管如此，生物活动实际上也可以有利于保存，如结壳生物可以防止壳体的溶解。实验也表明生物死亡后不久被细菌席所覆盖，这以一种有利于矿物沉淀的方式改变了周围水化学体系，这在软体部分保存中起着重要作用。此外，有些生物，例如虾，为了取食而连续不断地通过其潜穴搬运加工沉积物，这可以极为有效地促进骨骼物质的埋藏（见图 9.13）。

降解的物理因素包括风和地面环境的冻结—解冻循环，以及水下环境的水流及波浪作用。风力的侵蚀力主要来源于飘浮在空气中的悬浮物，而在水中，除沉积物的侵蚀力外，水体本身的动能也非常重要。正如我们下面将要看到的，野外观察及模仿机械搬运的实验表明，当水流搬运时，除最粗壮的骨骼外，其他会很快分解。

虽然许多物质已知是由生物产生的（表 1.1），但最重要的成分为有机化合物、碳酸盐、磷酸盐和二氧化硅。有机质主要由碳、氢、氮和氧组成，包括几丁质（chitin：节肢动物表皮和真菌的一种主要成分）、纤维素（cellulose）和其他一些多糖（polysaccharide：藻类及植物细胞壁的主要成分）、木质素（lignin：维管植物输导组织的组成成分）、胶原蛋白（collagen：组成大部分动物结缔组织）以及角蛋白（keratin：一种组成角、爪、鸟喙及羽毛的蛋白质）。碳酸盐（carbonate）包括碳酸钙（CaCO₃），数量繁多的生物分泌这种物质。方解石（calcite）是一种在热动力学上更加稳定的碳酸钙；文石（aragonite）较为不稳定，随着时间的推移趋于溶解或转变为方解石。磷酸盐（phosphate）包括磷酸钙，其中一种为磷灰石（apatite）：Ca₅(PO₄, CO₃)₃(F, OH, Cl)，这类矿物是脊椎动物牙齿和骨骼、某些腕足动物壳体以及环节动物颚器等的重要组成部分。含水二氧化硅（silica），或者蛋白石（opal），化学方程式为 SiO₂ · H₂O，较碳酸盐和磷酸盐少见，但在有些类群中则很重要，例如海绵以及单细胞硅藻和放

表 1.1 古生物中重要生物类群及其产生的主要无机和有机组分（●代表主要成分，○代表次要成分）

类 群	无机组分				有机组分				
	碳酸盐	磷酸盐	二氧化硅	氧化铁	几丁质	纤维素	木质素	胶原蛋白	角蛋白
原核生物	●	○		○		○			
藻类	●		○		○	●			
植物	○		○	○		●	●		
单细胞真核生物	●		●	●	○	○			
真菌	○	○		○	●	●			
多孔动物	●		●	○				●	
刺细胞动物	●				○			○	
苔藓动物	●	○			●			○	
腕足动物	●	●			●			○	
软体动物	●	○	○	○	○			○	
环节动物	●	●		○	○			●	
节肢动物	●	●	○	○	●			○	
棘皮动物	●	○	○					●	
脊索动物	○	●		○		○		●	●

数据引自 Towe（1987）。

射虫。

化学基础决定了生物物质趋于稳定的环境条件。例如,有机物在氧化条件下一般是不稳定的,这反映了有机物与氧化剂的化学反应,另外也反映了生活在富氧环境中生物的腐食和其他活动。因此,保存完好的有机物的存在,向我们昭示了有机物当时所处的环境不具备强氧化的条件。碳酸盐在 pH 约 7.8 以下就不会存在了,而磷酸盐和硅酸盐在稍微偏酸性的条件下则是稳定的。

对有机质保存的探讨自然会涉及基因物质这一主题。DNA 不是一种十分稳定的分子,所以,目前最可靠的 DNA 保存记录仅来自不到 100 万年的干的或者冰冻的生物。主要问题是来自于其他方面对 DNA 的污染,包括微生物和实验人员,此外,还需要通过严格的测试来确定古代 DNA 的真实性。仅举一例可以说明针对古代 DNA 物质我们可以做什么,将灭绝的猛犸象 (*Mammuthus*) 的 DNA 与亚洲象 (*Elephas*) 和非洲象 (*Loxodon*) 的 DNA 进行比较,最近的 DNA 序列分析表明亚洲象的 DNA 与猛犸象的 DNA 较其与非洲象更加相似,因此,猛犸象与亚洲象在进化关系上比现生象种之间更加密切 [见 4.2 节]。此项研究中目前还存在部分不确定性,较早期的分析还认为猛犸象与非洲象之间亲缘关系更近。无论最终如何解决这个特定例子中的亲缘关系问题,可靠的古代 DNA 实例的数量正在迅速增加,基于这种物质的分析将在许多演化研究中不断发挥重要作用。

提高保存概率的生物特征 通过分析降解的主要生物、物理及化学因素,我们可以预测哪些种类的生物及生物的哪一部分成为化石的概率最高。因为骨骼物质的有机基质通常在生物死亡后会很快降解,因此矿物与有机质的比值越高骨骼物质保存的可能性会越高。三叶虫的表皮较软甲类甲壳动物的表皮具有高得多的碳酸钙含量,因此,三叶虫具有较高的保存为化石的概率。类似地,脊椎动物的致密牙齿通常比其骨骼更具耐久性。

骨骼单元数量以及它们连接的方式也影响保存概率。海绵动物在其有机基质中常含有大量的孤立骨针,而许多珊瑚由单一、结实的骨骼单元组成,因此,珊瑚更加容易保存下来。矿物成分也很重要,正如先前提到的,方解石与文石相比,是一种

更加稳定的碳酸钙,因此,在同样的沉积物中,有时会发现文石质的壳体被溶解掉了,而方解石壳质的种类则完整地保存了下来。有机分子的稳定性也存在差异,例如木质素较纤维素更加不易分解,从而导致富含木质素的维管植物一般较非维管植物更易保存下来。此外,覆盖在维管植物表面的蜡质表皮也可抵御腐烂。

除生物的构造特征外,它们的生态特征也影响其形成化石的概率。最重要的或许是生境。陆地是一个沉积物净剥蚀的区域,而湖泊、海洋以及河流系统的一些部位是沉积物净沉积的区域。因此,水生生物死后很快被埋藏的概率较高,从而远离了生物活动;陆生生物如果搬运到水下环境也极易被石化。总之,海洋区域较陆地区域具有更丰富及完整的化石记录。在所有其他条件相同的情况下,我们也可以期望个体数量较多的物种具有较高的概率形成化石,然而事实情况并没有完全遵循此项规律,因为具有较多个体的物种常常具有较小的体形,而在许多情况下较大的体形可以提高其保存概率,至少是部分躯体。

时间均化 化石组合通常经历了时间均化 (time averaging) 效应,也就是说,它们代表的是骨骼物质在一定时间内积累下来的组合。典型情况下是数十到数千年,但在有些情况下可以达到数百万年,事实上瞬间的沉积相当稀少。时间均化效应是由许多因素引起的,但主要依赖于可保存下来的骨骼物质的生产率及沉积物聚集的速率。对于一定的骨骼生产速率,若沉积速率较低,那么同样厚度的岩层则会包含了更多的世代,因此时间均化效应也就更加明显。下列事实可能使得这种情况变得复杂,即很低的沉积速率会导致长期的暴露,从而使得骨骼物质遭到破坏。沉积岩层也可以通过生物扰动作用 (bioturbation) 出现时间均化效应,也就是未固结沉积物经历正常的搅动及再沉积,这种情况是某些生物活动的一个副产物,如潜穴或消化沉积物以摄取食物等。

许多现生物种显示了一种补丁状的空间分布模式 [见 9.3 节]。因此,在某一地点瞬时采集的活体不可能包含以该地点为代表的的生活于较大区域的所有物种,然而,随着时间的流逝,由于定居的偶然变化以及某些独特生境分布在时间上的变化,物

种的空间分布发生变化。于是，作为生活于某一地区的生物种类的代表取样，某一特定地点的时间均化的化石样品要比在同样范围内采集现生生物群可以提供更加完整得多的资料。然而，这种益处是以降低时间分辨率为代价的，并且在某些情况下失去了精细尺度上的空间补丁状分布的信息。

时间均化效应的重要与否取决于我们正研究的有关过程的时间尺度。例如，如果我们对重建过去生活的当地群落感兴趣，那么经过严重时间均化效应的组合中可能包括了从没有生活在一起的物种。相反地，生物形态的演变经常发生在数十万年到数百万年的尺度——比典型的时间均化效应的尺度要长得多。因此，对这种变化的分析很少受到时间均化效应的影响。关于不同地质情况下时间均化效应的影响程度尚未研究清楚。古生物学家目前正在试图通过放射性年龄测定和其他方法揭示死亡壳体的年龄，从而测量时间均化效应的影响程度 [见 10.6 节]。

化石形成方式

古生物学家已经识别出生物个体成为化石的不同方式，这些方式形成了一个保存系列：从最完整（包括软体部分或容易降解的硬体部分，例如几丁质的保存）到最不完整（仅保存下来生物间接的遗迹）。下面所列的保存方式中，较早列出的比较晚列出的更加少见。

1. 冷冻（图 1.2a）。在稀有的环境条件下，可以保存基本完整无缺的古代生物，例如冷冻于西伯利亚和其他地区永久冻结带中的多毛猛犸象。这些标本仅仅有几千年的年龄，处于我们对化石定义的时间边界上。然而其保存确实是非凡的，为研究这些物种提供了独特的机会，例如从这些冷冻生物体内取出的 DNA 以及消化道内的东西。
2. 琥珀中的保存（图 1.2b）。这是昆虫和蜘蛛保存为化石的基本方式之一。相对小型的生物有时会陷于由各种树木分泌的高度黏稠的树脂内，当树脂变硬后，包裹在内的生物就会相对完整无缺地保存在透明的介质内。在偶然的情况下，古代的空气可以以气泡的方式保存在琥珀中，地球化学家可对此进行研究，寻找过去地球大气组成的线索。
3. 碳化作用（carbonization）（图 1.2c）。生物软体部分可以在热、压条件下通过蒸馏作用（distillation）选择性地去除氢和氧而保存为碳质薄膜，因此，即使我们幸运地从化石记录中发现了有机物质，但与原始成分相比，其化学形式通常发生了重大改变。但不管怎样，碳化作用可以保存下来软体解剖的精美细节 [见 10.2 节]，例如煤及细粒沉积物中保存的树叶。
4. 完全矿化作用（permineralization）（图 1.2d）。正如前面所提出的，生物埋藏的硬体部分并不能免于改变。孔隙水（pore water）渗透含化石层，可以溶解其中的骨骼物质，在某些情况下这发生在最初被沉积物埋藏的许多年之后。然而，孔隙水可能含有可溶性物质，这些物质在骨骼物质的孔隙中从溶液中沉淀下来。在这种过程中，像二氧化硅、磷酸盐以及黄铁矿等物质渗透进骨骼内，因而使其坚硬，同时保存了骨骼的精细构造，例如生长带、骨骼微孔及壳层。与此关系密切的一种过程是石化作用（petrification），这是一种把有机质转变为矿物质的过程。完全矿化作用及石化作用两者在植物组织的保存中均很重要。
5. 置换作用（replacement）（图 1.2e）。这种过程与完全矿化作用类似，不同的是原始骨骼物质本身被渗透过滤的物质置换，有时是分子对分子的置换，并且也保存了精细的构造。置换作用的精确性取决于孔隙水的化学性质。用来进行交换的矿物包括黄铁矿（ FeS_2 ，黄铁矿化作用）、二氧化硅（硅化作用）以及磷酸盐矿物（磷酸盐化作用）。
6. 重结晶作用（recrystallization）（图 1.2f）。这是一种很普遍的过程，在温度、压力升高的情况下，骨骼物质发生自然改变形成了一种热动力学上更加稳定的形式（例如，文石转变成方解石；无定形或非晶质二氧化硅转变为石英）。在宏观尺度上，重结晶的骨骼单元可能与原始的难以区别，但因为骨骼单元呈现的是新矿物